

An Annotated Translation of “Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes” by Elfriede Schöttle (1931)^{*1P1}

Atsushi Ishimatsu^{*1,*2} and Mizuri Ishimatsu^{*2}

The original German paper written by Dr. Elfriede Schöttle was published by Akademische Verlagsgesellschaft, M. B. H., Leipzig in 1931 as follows; Schöttle, E. (1931) Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, 140, 1–114.

With 49 figures in text, 5 tables and 1 plate.

Contents

	Page (in German text)
I. Introduction	4 (2)
II. Material and Method	4 (3)
III. Morphology and histology of the respiratory organs	6 (6)
A. Gills	6 (6)
Appendix: Pseudobranch	16 (23)
B. Accessory respiratory organs	17 (24)
1. Fine structure of the accessory respiratory organs	17 (25)
a) <i>Gobius auratus</i>	17 (25)
b) <i>Acentrogobius caninus</i> , ^{*2P1} <i>Gobius III</i> , <i>Gobius IV</i> , <i>Gobius V</i>	19 (29)
c) <i>Gobius II</i>	20 (30)
d) <i>Pseudapocryptes elongatus</i> ^{*3P1}	20 (30)
e) <i>Taenioides cirratus</i> ^{*4P1}	20 (31)

^{*1} JICA CTU Project, Administration Building, Can Tho University, Campus II, 3/2 Street, Ninh Kieu District, Can Tho City, Vietnam

^{*2} Institute for East China Sea Research, Nagasaki University, 1551-7 Tairamachi, Nagasaki 851-2213, Japan

f) <i>Trypauchen vagina</i>	21 (32)
g) <i>Boleophthalmus</i>	22 (34)
h) <i>Periophthalmus</i>	26 (40)
2. Morphology of the buccal and branchial cavities	33 (51)
3. Closure of the mouth and branchial cavities	34 (54)
4. Evaluation of the histological findings	37 (59)
IV. Blood supply of the accessory respiratory organs	37 (60)
1. <i>Knipowitschia panizzeae</i> *5P1	38 (61)
2. <i>Boleophthalmus boddarti</i> *6P1	41 (65)
3. <i>Scartelaos histophorus</i> *7P1	45 (71)
4. <i>Periophthalmodon schlosseri</i> *8P1 and <i>Periophthalmus vulgaris</i> *9P1	46 (73)
5. <i>Taenioides cirratus</i> *4P1	52 (81)
6. Heart and bulbus arteriosus of Gobiiforms	52 (82)
V. Development of the respiratory organs in young fish	55 (86)
1. <i>Boleophthalmus boddarti</i> *6P1	55 (86)
2. <i>Periophthalmus vulgaris</i> *9P1	56 (88)
3. <i>Periophthalmodon schlosseri</i> *8P1	58 (91)
VI. Contribution to the respiratory physiology of <i>Periophthalmus</i>	59 (92)
Summary	69 (108)
References	70 (110)
Abbreviations in Figures 26–37	72 (113)
Legends of Figures in Plate 1	73 (114)
Plate 1	74
Footnotes by Schöttle	75
Annotations by the present authors	76
References for annotations	87
Acknowledgements	90
Japanese abstract (和文要旨)	91
List of scientific names	92
Supplementary figures	93
German text	96

Preface

The classic paper by Schöttle published in 1931 has been repeatedly cited in the subsequent papers on the biology of mudskippers. However, we felt that the contents of the Schöttle's paper have not been fully exposed to later researchers since it was written in German. Therefore, we decided to embark upon a translation of this paper into English several years ago. Throughout the translation process, we have realized that the paper includes ingenious ideas and insights about how the morphology and physiology of goby fish are modified during their habitat expansion from water to land, which seems not to be fully realized by mudskipper researchers after Schöttle. We hope that modern researchers of the field of mudskipper biology will be inspired by the ideas and insights that Schöttle developed 90 years ago, and open new dimensions in the study of this fascinating fish. This translation paper is published with the kind permission from Frau Gudrun Bock and Professor Helmut Bock, a daughter and a son of the late Elfriede Schöttle.

I. Introduction

The respiratory organs of gobies*^{1P2} are of special interest because some species of this teleost family*^{2P2} have become perfect humid-air animals.*^{3P2} During transition from water to land life, respiratory organs must change because the gills are so perfect in aquatic respiration that they are unsuitable for aerial respiration.

The question whether air-breathing gobies*^{1P2} show any adaptation of their respiratory organs to the changed medium was already discussed several times. CUVIER and VALENCIENNES (1837) notice for *Periophthalmus koelreuteri**^{4P2} that narrow openings of the gill cover make amphibious life possible, and think that thereby the danger of the dehydration of the gills is lowered. HAEMPEL also assumed in 1913 that land sojourn of *Periophthalmus* spp.*^{5P2} is made possible in such a way "that they always carry a larger volume of water under the tightly closed gill covers and the gills are always bathed by humidity when stranded". —A very strange indication was brought into the literature by HICKSON (1889) for the first time, namely that *Periophthalmus* he observed in Celebes always immersed its tail in water while the remaining body was out of water, and that therefore the tail must have served for respiration. HADDON (1889) tried to confirm it by experiments. He found that a specimen of *Periophthalmus*, whose tail fin was coated with "goldsize"*^{6P2} remained alive only for 12-18 hours in a container with sea water (he even admits that the fish would possibly have lived longer, if the water had been renewed). On the other hand, normal animals held under similar conditions "apparently lived in perfect health" for 1 or 2 days. An individual completely submerged in sea water was perfectly fine after 42 hours, and another fish was alive after 1.5 days in a container that contained only so much water that the caudal fin could be submerged. Due to these attempts and the observation that the blood circulation was particularly strong in the caudal fin, HADDON believed that the tail respiration of *Periophthalmus* was proven. RAUTHER (1910) was unable to find any essential deviation of the caudal fin from normal performance and denied any evidence of these crude experiments; he also rightly emphasizes that it is very improbable "that an

animal should seek to cover its O₂ requirement from water, which offers unfavorable conditions for respiration, when atmospheric air is available".

RITTER (1893) indicated skin respiration in gobies*^{1P2} for the first time. He examined the integument of *Typhlogobius californiensis* STEINDACHNER,*^{1P3} a purely aquatic species, which lives in crab holes under rocks in Point Loma*^{2P3} according to EIGENMANN (1909); it only rarely leaves its refuge and is entrenched into the sand. RITTER (1893) found a rich network of blood vessels in the subepidermal connective-tissue layer in this species, for which he assumed a functional role in skin respiration. RAUTHER (1910) found extensive skin respiration as well as breathing through the buccal and gill cavities in *Periophthalmus koelreuteri**^{4P2}. HARMS (1928) extended these data especially for *Periophthalmus argentilineatus* s. *vulgaris*. He stressed however that several widely adapted *Periophthalmus*-polytypic species*^{3P3} must be compared among themselves and with water and mud forms*^{4P3}, and that metamorphosis stages must also be considered, in order to obtain a picture of what relationship environmental conditions and the organization of these forms have to each other.

The present work is to comparatively treat the morphology and physiology of the respiration of several gobies*^{1P2} under these criteria.

II. Material and Methods

A comparative investigation on the respiratory organs of gobies*^{1P2} had to consider as numerous water-, mud- and land-forms from the most diverse environmental conditions as possible.

From the Adriatic Sea, *Gobius auratus* RISSO, *Knipowitschia panizzae* VERGA*^{5P1} and *Gobius niger* L.*^{5P3} were examined, all of which were collected in Kfk (Dalmatia*^{6P3}). While *Knipowitschia panizzae**^{5P1} occurs exclusively on sandy substrate, *Gobius niger**^{5P3} lives more between stones, under which it often burrows, and on covered grounds. *Gobius auratus* was observed on both sandy and stony substrata. These three species occur only in clear, oxygen-rich water.

A very rich tropical material was provided by my admired teacher, Herrn Professor HARMS, for which I would like to express my best appreciations

to him. It was collected from Java, Sumatra, from Moluccans,*1P4 the Aroe Islands*2P4 and in Hong Kong, and consisted of the following species^{S1P4}:

Istigobius ornatus Rüpp,*3P4 a species, which was trapped in perfectly clear water on a sandy ground in Poeloe Barhalla (an island northeast in front of Belawan*4P4) and between corals in Ternate*5P4 (Moluccans).

Brachygobius xanthozonus BL.,*6P4 a freshwater species from a muddy stream bed in Poeloe Doerian (Sumatra), which breaks up into individual pools at ebb tide.

Gobius IX,^{S2P4} which was trapped in strongly salty pools remaining upon ebb tide, at a muddy beach near Belawan (Sumatra).

Gobius II and *V* from the mangrove bush (zone II,*7P4 see HARMS 1928) in Batavia*8P4; these two species stay in the leftover pools at ebb-tide and cannot live for a long time without water according to HARMS.

Gobius III and *IV*, two small species, which occur in a stream bed in Tjilatjap*9P4 (south coast Javas).

Acentrogobius caninus VAL.*2P1 from a mangrove coast in Batavia (on a muddy substratum).

Pseudapocryptes elongatus (CUV.)*3P1 from the same locality, particularly in the zone III*10P4 (see HARMS 1928), on a muddy substratum and never outside water.

Taenioides cirratus BLYTH*4P1 and *Trypauchen vagina* BLOCH and SCHN., two elongated, reddish-colored species with rudimentary eyes, which were trapped in dry decreasing mud of the zone II and III upon ebb-tide in Perbaeoengan*11P4 (Sumatra) to 0.5 m under the surface. The mud is oxygen-free in deeper layers, further above oxygen-poor (according to the investigations of Dr. DRAGENDORF).

Scartelaos histophorus (VAL.)*7P1 characteristic of the zone III in Batavia (see HARMS 1928), which is uncovered for about 3 hours daily only at ebb-tide and then "a strange muddy sea develops, in which the water retains finely dissolved mud particles and forms thick suspension" (HARMS 1928, p. 244). *Scartelaos histophorus* burrows, if it is chased, deeply into the mud.

Boleophthalmus boddarti (PALL.)*6P1 from a coast outside Batavia, particularly on dry decreasing mudflats of the zone II at ebb tide (see HARMS 1928). This zone is "flooded in each usual tide for about 3 hours within 24 hours" (HARMS

1928, p. 238). This species also burrows, if it is chased, into the mud. —In addition, some varieties of *B. boddarti*,*6P1 which have a similar lifestyle, were investigated, a variety from Tjilatjap, one from a mangrove bush in Belawan and peculiarly striped one from the internal mangrove zone in Belawan (nipa zone).

Periophthalmus kalolo^{S1P5} LESSON,*1P5 from a sand beach in Padang*2P5 (southwest coast of Sumatra), lives similarly as *P. chrysopilos*.

Periophthalmus argentilineatus VAL.*3P5 from a muddy beach of the Siberoet*4P5 Island (southwest from Sumatra).

Periophthalmus dipus BLK.*5P5 from a freshwater swamp in Laboan*6P5 (west coast of Java), lives together with frogs.

Periophthalmus vulgaris,*9P1 a species that was initially interpreted as *P. argentilineatus* by EGGERT (1928), but was proved to be as a new species group. *P. vulgaris**9P1 is the most land-adapted form in its lifestyle among *Periophthalmus* spp. according to the observations of HARMS (1928); it lives mainly in the mangrove bush (zone II) and also at the edge of brooks and channels. The following varieties were considered:

1. *P. vulg.* stem form, which lives together with *P. chrysopilos* in Batavia on mangrove coasts.
2. *P. vulg.* Var. D. (Bantam*7P5, sandy beach).
3. *P. vulg.* Var. E (Tjilatjap).
4. *P. vulg.* Var. G (Kindersee).
5. A variety from Tjerita (west coast of Java).

Furthermore, four different varieties from the neighborhood of Belawan and more from Dobo*8P5 (Aroe Islands).

Periophthalmus modestus CANTOR*9P5 from the Aberdeen Bay in Hong Kong, lives on a coarse-sand ground in a local crippled mangrove.*10P5

Periophthalmus chrysopilos BLK., a characteristic species in the zone II (HARMS 1928) of a mangrove beach in Batavia, and also living in a spraying zone of a sandy beach in Belawan.

Periophthalmodon schlosseri PALL.*8P1 of the border of the zones I*1P6 and II (HARMS 1928) in Batavia and in Belawan, and also from the edge of the brook Poeloe Doerian in Belawan.

Periophthalmodon schlosseri argentiventralis,*2P6 a variety from the Edam Island*3P6 (stony mangrove beach).

For live observation and physiological experiments, two specimens of *Periophthalmus dipus*,^{*5P5} two of *P. vulgaris*^{*9P1} and one *Pn. schlosseri*^{*8P1} were at my disposal.

Susa-fixed materials were used for morphological-histological purposes, and formalin-fixed animals were used for total preparation. Cross and longitudinal section series of 5-20 µm thickness were made through the head. For decalcification, I used 5% nitric acid for large objects, and trichloroacetic acid for smaller ones. In order to achieve a complete penetration of paraffin when embedding, larger heads were vented for about 10 minutes in the vacuum. Furthermore, individual organs, like the heart, gills, skin, the epithelium of the buccal, branchial and nasal cavities, were excised and cut separately. Sometimes the Azan staining after HEIDENHAIN proved to be particularly suitable, which is indispensable for the representation of connective tissue and basement membranes. In addition, Eisenhematoxylin, Hematoxylin after DELAFIELD or EHRlich, and Hemalaun as well as acid Fuchsin, Eosin and van Gieson as counterstaining were used. Mucicarmin after P. MAYER served for detecting mucus.^{*4P6}

III. Morphology and Histology of the Respiratory Organs

A. The Gills.

The gill apparatus of gobies^{*1P2} agrees with the ground plan of the teleostean gills. In all examined species, four gill arches are present, which carry gill rakers^{*5P6} along their concave edge and two rows of gill filaments^{*6P6} along the convex side.

The biserial symmetrical type (ZANDER 1906) represents the simplest and the most primitive of the gill raker in teleosts. The gill raker of *Gobius niger*^{*5P3} belongs to this type according to ZANDER. The same conditions apply to the *Gobius* species I investigated. Gill raker blades^{*7P6} are arranged in two rows and consist of simple, roundish to oblong humps of bulky shape. In larger species, like *G. auratus* and *A. caninus*,^{*2P1} gill rakers^{*8P6} carry one or several denticles. The epithelium covering gill rakers^{*8P6} is high and contains numerous sensory buds. A cartilaginous supporting mass is developed to strengthen the raker blades,^{*9P6} which contains many connective-tissue fibers and has no firm connection with the gill arch bone.

In *Boleophthalmus*, gill rakers^{*1P7} are developed as triangular lamellae, which lie close together and are thickened and less numerous on the first and second arches as well as on the anterior edge of the third arch^{*2P7}.

The gill raker^{*3P7} of *Periophthalmus* spp.^{*5P2} agrees in its formation with that of *Gobius* and is very homogeneously developed. Denticles^{*4P7} are always missing.

According to the morphological findings, sealing of the gills from the buccal cavity by the interlinking of gill rakers is equally as effective in *Periophthalmus* as in *Gobius*; in contrast, the occlusion might be more complete in *Boleophthalmus* at least between the third and fourth gill arches by the numerous, closely fixed raker blades.^{*5P7} It is questionable whether this can be related to the fact that *Boleophthalmus* spp. burrow into the mud when chased,^{*6P7} as a result of which the risk of polluting the gills becomes larger, particularly because the gill rakers in *Taenioides cirratus*^{*4P1} and *Trypauchen vagina*, two typical mud forms, are developed as blunt, roundish humps as in *Gobius*. WERNER (1906) observed a similar case: A well-developed gill-raker apparatus is present in the mud fish *Clarias*, while such is missing in *Xenomystis*,^{*7P7} also a mud-living form. It is therefore not acceptable without further investigations to regard the complexity of the gill rakers in these cases as a consequence of life in mud. —That the gill rakers in fishes that move over land serve for holding water (see BABÁK 1921) seems to be improbable or is only of subordinate importance, at least in *Periophthalmus*.

The supporting and motion apparatus of gill filaments was more closely examined in *Gobius auratus* (Fig. 1) and *Periophthalmus kalolo*^{*1P5} (Fig. 2), which exhibit no major differences. The saber-formed gill bone^{*8P7} (Figs. 1 and 2, *K.gr.*) runs through the length of a gill filament on the inside; it^{*9P7} is tapered at the distal end of the filament, on the other hand it^{*9P7} is bent outward into a hook-shaped endpiece at their basis, to which two cartilaginous articular heads^{*10P7} (Fig. 1, *G.O.*) connected only by connective tissue are mounted laterally. These^{*11P7} are directed outward and form a groove between themselves, in which the vein of the gill filament^{*12P7} runs. The gill bone^{*13P7} consists of a central strand of a series of

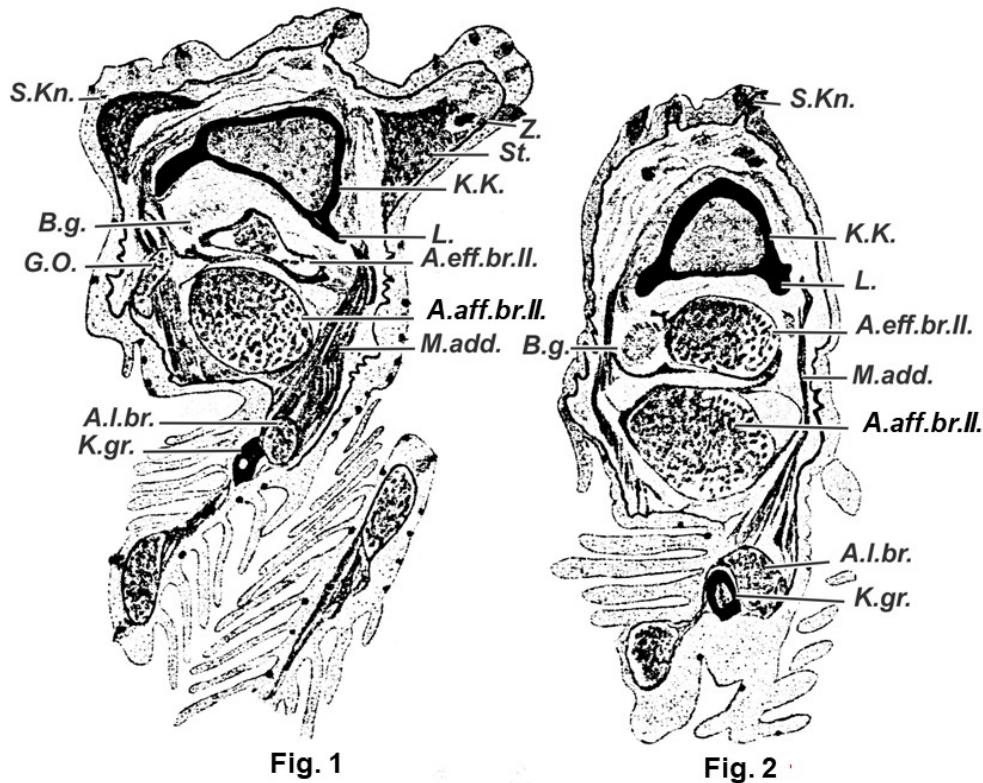


Fig. 1 Cross section through the left second branchial arch of a 4.9 cm long *Gobius auratus*. Susa fixative, Azan staining; LEITZ Objective 1, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 3/4. *A.aff.br.ii.* second afferent branchial artery, *A. eff.br.ii.* second efferent branchial artery, *A.l.br.* afferent filamental artery, *B.g.* bands of connective tissue, *G.O.* joint conduit, *K.gr.* gill bone (or gill rod, see *^{8P7}), *K.K.* gill arch bone, *L.* its (= gill arch bone) bracket, *M.add.* adductor muscle, *S.Kn.* sensory bud, *St.* cartilaginous supporting mass of gill raker, *Z.* denticle.

Fig. 2. Cross section through the left second gill arch of a 5.4 cm long *Periophthalmus kalolo*. *^{1P5} Staining, Magnification and labels are as in Fig. 1.

successively lying cartilage cells, which are stretched perpendicularly to the longitudinal direction of the bone and a bony sheath, which dwindles to the tip of the filament, so that only the cartilage rod is present here. The articular heads*^{1P8} of the gill bones*^{2P8} of a filament row are held together by tight connective-tissue extensions (Figs. 1 and 2, *B.g.*), which runs in the longitudinal direction of the gill arches. The gill bone*^{13P7} and the articular head*^{3P8} are attached by a loose connective tissue to the bony gill arches*^{4P8} (Figs. 1 and 2, *K.K.*). The gill bone*^{13P7} is encased by a connective tissue, which is in close contact with the afferent filamental artery*^{5P8} (Figs. 1 and 2, *A.l.br.*) on the inner edge of the gill filaments and continues directly in their wall.

The movement of the gill filaments takes place

in *Gobius auratus* and *Periophthalmus kalolo**^{1P5} according to the first type described by RIESS (1881) for pike and perch.

In these species, the axis of rotation of the gill filaments goes through the center of the basal extremities of the articular heads*^{1P9} and through the hooks at the basis of the gill bone*^{13P7} according to RIESS (1881). The adductor muscle brings the gill filaments closer to the opposite rows each other upon its contraction; the adductor muscle is fixed on the one side to the lower edge of articular heads of filaments belonging to one row of two adjacent rows, runs diagonally downward to the alternating gill filaments of the opposite row, and finds its second point of attachment in the connective tissue encasing the artery and the bone. The adductor muscles

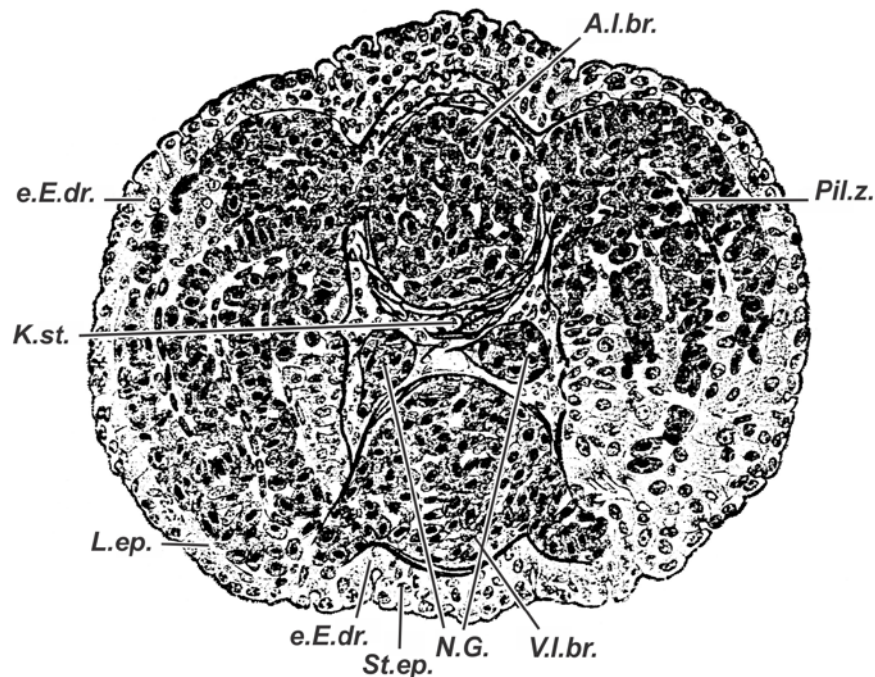


Fig. 3 Cross section through a gill filament of *Periophthalmodon schlosseri*.^{*8P1} Susa fixative, Azan staining; LEITZ Objective 7, Ocular 2, Tblg. 152, reduced to 4/5. *A.l.br.* afferent filamental artery, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *K.st.* cartilage rod, *L.ep.* lamellar epithelium, *N.G.* nutritional vessels, *Pil.z.* pillar cell, *St.ep.* stem epithelium, *V.l.br.* efferent filamental artery.

thus cross over. The abductor muscles detach the gill filaments of both rows from each other; they sit on the one side at the upper outside edge of the articular heads of the gill bone^{*2P8}, on the other side at the gill arch bones and are present only on the outer row of the gill filament of a gill arch. In addition, they are supported by a flexible ligament, which connects the two opposite filament rows.

In *Gobius auratus* (Fig. 1) and *Periophthalmus kalolo*^{*1P5} (Fig. 2) the conditions are somewhat modified in that the adductor muscle (Figs. 1 and 2, *M.add.*) attaches in its principal part onto the bony gill arch^{*4P8} (*K.K.*), and in fact to the outside edge of a longitudinal border (*L.*), in which the gill arch bone^{*2P9} extends laterally. A smaller part of the adductor muscle is fastened to the outside edge of the articular heads; both parts unite, extend diagonally downward, and find their distal point of attachment in the connective tissue, which encases the afferent filamental artery (*A.l.br.*)^{*5P8} and the gill bone (*K.Gr.*). The adductor muscles cross over in such a way that was specified by RIESS (1881). The abductor muscles are very poorly formed: they extend from the outside edge of the articular heads to the border of the gill arch bones. An elastic ligament connecting the opposite filament rows is

missing.

If one compares the adductor muscles (*M.add.*) of two individuals of *Gobius auratus* and *Periophthalmus kalolo*,^{*1P5} which do not differ much in their body length (Figs. 1 and 2), then the much weaker development is noticeable in the muscles in *Periophthalmus*. The muscles consist only of a few, narrow fiber extensions, while they have a much more massive and broader form in *Gobius*. *P. chrysospilos*, *P. vulgaris*^{*9P1} and *Pn. schlosseri*^{*3P9} give the same picture as *P. kalolo*^{*1P5}; on the other hand, *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} is similar to *G. auratus*, showing strong development of the adductor muscles.

The fanning movements of the gill filaments against each other, which are realized by cooperation of the adductor and abductor muscles, are to cause a constant renewal of the respiratory water between the gills. In land-living species, these movements might be strongly reduced, and arise only upon temporary stay in water. It would be conceivable that the weaker development of muscles could be associated with this reduction of functional demand.

The blood vessels of the gill arches and filaments show a disposition typical for teleosts

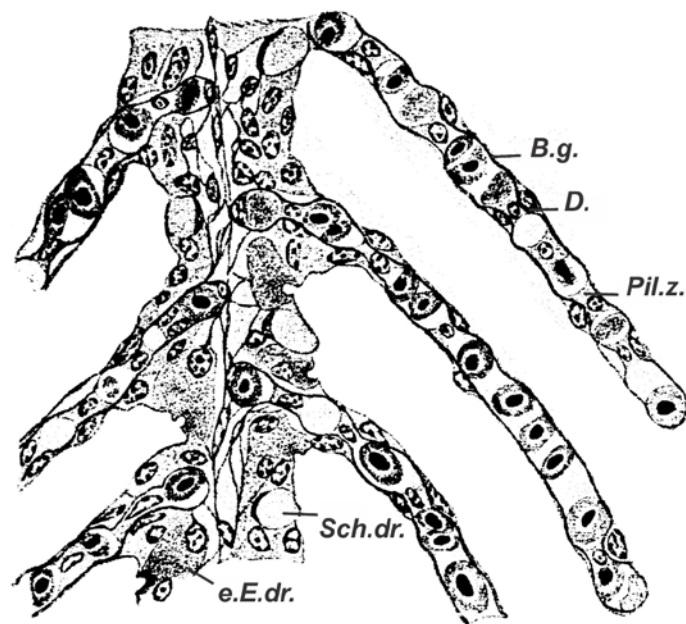


Fig. 4 Part of a longitudinal section through a gill filament of *Gobius II*. SUSA fixative. Eisenhematoxylin; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 3/4. *B.g.* connective tissue marked after section stained with Azan, *D.* cover cell, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *Pil.z.* pillar cell, *Sch.dr.* mucous cell.

(Figs. 1 and 2). The afferent branchial artery (Figs. 1 and 2, *A.aff.br. II*)*^{1P10} occurs at the convex edge of the gill arch, and the efferent branchial artery (Figs. 1 and 2, *A.eff.br. II*)*^{2P10} lies above it. The former gives off the afferent filamental artery (*A.l.br.*)*^{3P10} into each gill filament, which runs on the internal side of a gill filament up to its tip; at the basis of each gill lamella*^{4P10} (Fig. 3) a vessel emerges perpendicularly from the afferent filamental artery (Fig. 3, *A.l.br.*), which splits up into numerous, almost concentrically running bloodstreams within the lamella. These bloodstreams run on the horizontal section of a gill lamella (Fig. 3) parallel to the outside edge, and are separated from each other by a set of closely lying, narrow cells with an oblong nucleus, the palisade or pillar cells, (Figs. 3-7 and Plate 1, Fig. 1, *Pil.z.*). BIÉTRIX (1895) regards them*^{1P11} as modified endothelial cells, which deviated from each other and adopted a character of a reticular connective tissue. On the contrary, FAUSSEK (1902) regards the pillar cells as converted connective-tissue cells. There is, however, no large difference in principle between BIÉTRIX's and FAUSSEK's opinions, since the origin of endothelial walls is also from mesenchyme cells, as already FAUSSEK emphasized. According to

VIALLI (1929), the pillar cell corresponds to a reticular or an adventitial cell. The blood spaces of a gill lamella, of which the outermost is usually particularly well developed, drain into a short trunk, which flows into the efferent filamental artery*^{2P11} (Fig. 3, *V.l.br.*). This runs at the outer edge of each gill filament; it is surrounded by a somewhat weaker adventitia than the artery*^{3P11} and flows into the efferent branchial artery.

The epithelium, which covers the non-respiratory parts of the gill filament and is called the filament epithelium*^{4P11} (Fig. 3, *St.ep.*) in contrast to the lamellae, is quite similarly structured among the gobies*^{1P2} I examined: it consists of two to four layers of irregularly polygonal cells, between which intercellular spaces are present, but not to the extent as FAUSSEK (1902) illustrates for perch. RAUTHER (1925) also described these intercellular spaces for Syngnathidae,*^{5P11} and therefore they seem to be generally present. Apical flattening of the cells, which RIESS (1881) observed in pike and interpreted as incipient cornification, could not be proven in gobies.*^{1P2} Beside mucous cells (Figs. 4 and 6, *Sch.dr.*), there are two different serous gland cells*^{6P11}: 1. Large ones, which rest on a broad basis of the basement membrane and taper off

apically. A semicircular to long-oval invagination at its distal surface is typical for them (Fig. 3-7 and Plate 1, *e.E.dr.*)*7P11 Their nucleus is round and located in the lower part of the cell. The cytoplasm contains numerous fine-grained granulations, which aggregate around the apical surface of the cell and occur most densely in the vicinity of the invagination. The granules are stained with acidic coloring materials; with Eisenhematoxylin they color grey to black, with Azan reddish-violet. These serous gland cells*6P11 might have to be compared with the fine-grained protein cells*1P12 already described several times in the epidermis of teleosts. 2. Smaller, oval granular glands*2P12 (Figs. 5. and 6, *K.dr.*). They resemble the goblet cells in their outside form, but have a well-preserved, oval nucleus in the basal part of the cell. Their cytoplasm is densely filled with rough, strongly eosinophilic secretion granules, which stains black with Eisenhematoxylin and deeply magenta-red with Azan. Similar granular glands*2P12 are common in the epidermis of fish and are found in the epidermis and in the epithelium of the mouth, gills, and nasal cavity of gobies,*1P2 as well as the invaginated protein glands*3P12 mentioned above.

Mucous cells or the two acidophilic gland cells*4P12 do not always occur in all species in the stem epithelium of the filament; however, their distribution is characteristic for each species and particularly intrinsic also in comparison with the gland cells on the lamellas of some forms.

The epithelium that invests the respiratory lamellae is studied by RIESS (1881), BIÉTRIX (1895), PLEHN (1901), FAUSSEK (1902), OPPEL (1905) and RAUTHER (1925) for various teleosts. GRANEL (1927) briefly described the epithelium of the true gills in his review on the pseudobranch. RIESS, BIÉTRIX and FAUSSEK consistently observed a unilayered epithelium of very flat cells. Between these cells and the pillar cells, BIÉTRIX found "a glass membrane", which does not contain a nucleus and therefore he misinterpreted as ectoplasmic*1P13 elimination of the pillar cells*2P13. FAUSSEK cannot prove this membrane. On the other hand, PLEHN describes two rows of flat cells outside the pillar cells*2P13; the lamellae do not contain a trace of connective tissue according to PLEHN. OPPEL also differentiates two layers of nucleated cells in *Scorpaena*.*3P13 But he interprets the very flat layer (Membrana subepithelialis) lying on pillar cells as connective tissue. GRANEL proved this in *Cyprinus*, by showing that the cells in question consistently originate

from mesenchyme like the pillar cells. The subepithelial membrane can be very thin or not verifiable at all according to OPPEL. GRANEL postulates a common bauplan for the structure of the branchial and pseudobranchial lamellae. From inside to outside these lamellae comprise the following cell layers: pillar cell, so-called tangential layer, subepithelial layer, and surface epithelium. The first three layers are of mesenchymal origin. The acidophilic gland cells*4P12 belong to the tangential layer in the pseudobranch; on the other hand this layer is generally not formed in the true gills, only in certain cases, for example in Lophobranchiern,*4P13 whose branchial lamellae possess acidophilic gland cells*4P12 that GRANEL considered to be homologous with the pseudobranch. The subepithelial layer, which corresponds to "the basal membrane" of PLEHN'S and "the subepithelial membrane" of OPPEL'S, is present according to GRANEL in the majority of the branchial and pseudobranchial lamellae, but remains very insignificant in the true gills. He does not illustrate it*5P13 in *Hippocampus*.*6P13 however.

In gobies,*1P2 the lamellae of the true gills (Figs. 4 to 7 and Plate 1, Fig. 1) are composed of the following layers from inside to outside: 1. Pillar cell (Figs. 4-7 and Plate 1, Fig. 1, *Pil.z.*), 2. A thin connective tissue membrane (Figs. 4-7 and Plate 1, Fig. 1, *B.g.*), which appears on the cross section of a lamella as a thin fiber and is perfectly provable only by Azan staining. There are no nuclei attached to these fibers at all. 3. Surface epithelium.*7P13

All species of the genus *Gobius* (see Fig. 4) I examined, in addition to *Boleophthalmus boddarti*,*6P1 *Scartelaos histophorus**7P1 and *Pseudapocryptes elongatus*,*3P1 have a very flat surface epithelium of spindle-shaped cells (Fig. 4, *D.*)*8P13 which is somewhat widened at the point where the oval nucleus lies. The blood circulating in the areas between the pillar cells is separated from the external medium only by the narrow ridge of the pillar cells (Fig. 4, *Pil.z.*), the connective tissue membrane (*B.g.*) and the very thin surface layer (*D.*)*1P14 so that effective gas exchange is ensured through the delicate wall, which appears completely uniform by many stainings. Gland cells are not present in the lamellar epithelium, but occur in the epithelium of the trunk of the gill filaments; there are always mucous cells (Fig. 4, *Sch.dr.*) and invaginated mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)*3P12 in the

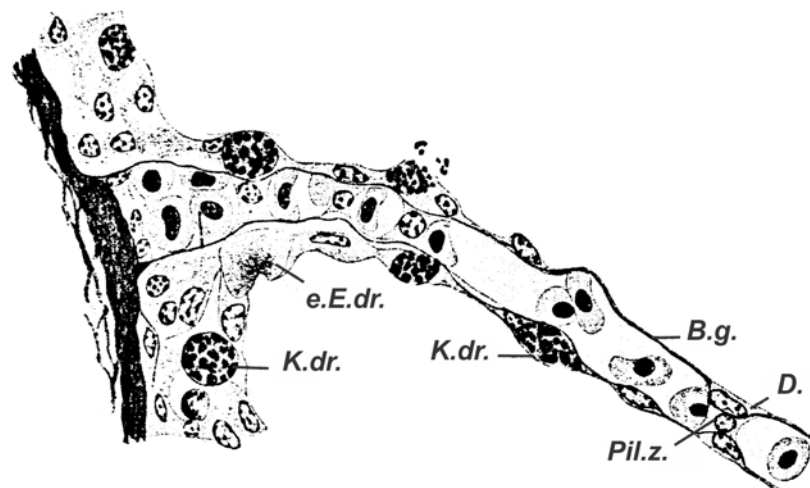


Fig. 5 Part of a longitudinal section through a gill filament of *Trypauchen vagina*. Susa fixative, DELAFIELD hematoxylin, eosin; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 3/4. *B.g.* connective tissue, *D.* cover cell, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *K.dr.* granular gland, *Pil.z.* pillar cell.

mentioned species; in *G. auratus* as well as in *B. boddarti**^{6P1} there are also granular glands.*^{2P12}

Compared with the lamellar epithelium of the gills of *Gobius*, it*^{2P14} is more complicatedly structured in *Taenioides cirratus**^{4P1} and *Trypauchen vagina*; secretory cells also always occur between flat cover cells. In *Tr. vagina* (Fig. 5), whose stem epithelium is rich in invaginated mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)*^{3P12} and granular cells (*K.dr.*), the lamellae carry only granular glands*^{2P12} (*K.dr.*) beside cover cells (*D.*)*^{3P14}; in contrast, granular cells are missing on the lamellae and in the epithelium of the gill filaments in *T. cirratus**^{4P1}. Mucous cells are present in the lamellae. Mucous cells are still missing on the lamellae in a young, 4.8 cm long *T. cirratus*, while they are numerous in the trunk of the gill filament. The time when the development of the secretory cells begins on the lamellae could not be determined from the lack of a contiguous developmental series.

The epithelium of gill lamellae is strongly modified in *Periophthalmus* species. The gills are typical water respiratory organs. Their functional incompetency in air results mainly from the fact that the very delicate gill lamellae stick together when they cannot freely float in water; thereby the respiratory surface is much reduced. Upon a longer sojourn on land a danger of dehydration of the lamellae may arise, if sufficient water is not retained in the gill cavity. During transition from water to land life, two different adaptations are

possible for the gills: Either the gills are reduced to a large extent, or mechanisms evolve that prevent gill lamellae from collapsing. In the latter case, the gills must be thickened and reinforced; furthermore, humidity must be provided either by the retention of water in the gill cavity or by glandular secretion.

The first way, for which the amphibians during the metamorphosis are a typical example, is adopted among others by the *Monopterus cuchia* (HAMILTON)*^{1P15} belonging to the Symbranchii.*^{2P15} HYRTL (1858) already found that gill lamellae are developed only on the second gill arch in this species. DAS (1928) showed that in the fry of *Monopterus*, which lives first in muddy burrows, no gill filaments are present on any of five gill arches. Later, when the young fish are in free water, filaments develop on the first, second and third gill arches, which are reduced with the exception of a few on the second gill arch, if the predominantly terrestrial way of life is adopted by the developed animals.*^{3P15}

We see that the second possibility is realized in *Periophthalmus* species.*^{5P2} All four gill arches carry gill filaments in the normal arrangement. With respect to the protection device of the gill lamellae, species of the genus *Periophthalmus* are widely differentiated. The surface epithelium is always highly glandular. Three epithelial types can be differentiated: In the first type (Fig. 6), the lamellar epithelium is composed of cover cells (*D.*), mucous gland (*Sch.dr.*) and serous glands with fine-grained

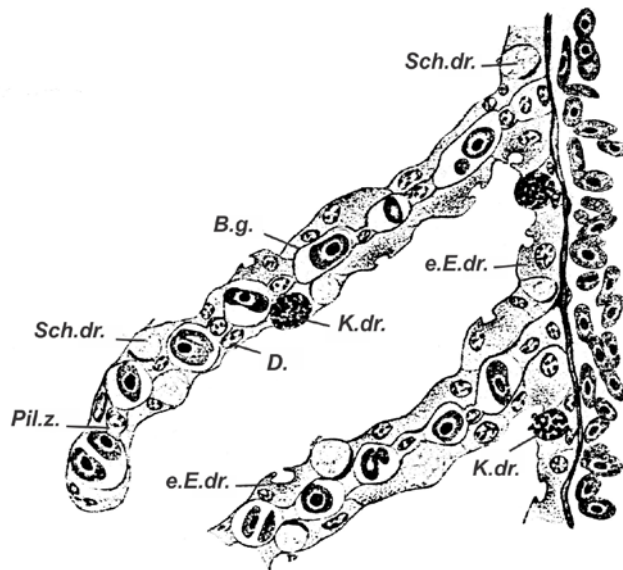


Fig. 6 Part of a longitudinal section through a gill filament of *Periophthalmus vulgaris*.^{*6P5} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 3/4. *B.g.* connective tissue, *D.* cover cell, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *K.dr.* granular gland, *Pil.z.* pillar cell, *Sch.dr.* mucous cell.

contents (*e.E.dr.* = mitochondria-rich cells, so judged by the present authors, see the annotation^{*7P11}). These mitochondria-rich cells are invaginated at their surface and correspond structurally to those in the filament epithelium. The invagination is either flat and simply oval (as in Fig. 6, *e.E.dr.*) or strongly embayed and indented and reach nearly to the cell base. In addition to mucous and invaginated mitochondria-rich cells,^{*3P12} granular glands^{*2P12} can also be present (Fig. 6, *K.dr.*), which however are less important compared with the former two. The same gland cells^{*1P16} as on the lamellae also always occur in the epithelium of the gill filament. *Periophthalmus kalolo*,^{*1P5} *P. argentineatus*,^{*3P5} *P. dipus*,^{*5P5} and most varieties^{*2P16} of *P. vulgaris*^{*9P1} belong to this first type. In *P. kalolo*^{*3P16} and *P. dipus*,^{*5P5} the gland cells are less numerous than in *P. vulgaris*^{*9P1}; on the contrary, there are places in sections where the spindle-shaped cover cells far dominate in the surface epithelium. The mitochondria-rich cells^{*4P16} are relatively flat and their invagination is not lobed. In some *P. vulgaris* varieties, these gland cells^{*5P16} are structured in this manner (Fig. 6, *e.E.dr.*) and the surface epithelium is much thicker than in *Gobius*, but flatter than in type 2; in the other *P. vulgaris* varieties, on the other hand, mitochondria-rich cells^{*4P16} are more cubic and usually possess strongly lobed depressions. The epithelium is much thicker, but still contains

numerous mucous cells in addition to acidophilic gland cells. These forms lead to the second type, in which mucous cells are always missing (Plate 1, Fig. 1); the lamellar epithelium consists of high, cubic mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*) with round upper lobed invaginations, which open out usually though a small pit. A flat cover cell (*D.*) is frequently inserted between two gland cells. The lamellae of *P. modestus*,^{*9P5} *P. chrysopilos* (Plate 1, Fig. 1) as well as two *P. vulgaris* varieties, which lives on the muddy sand beach or in the Mangrove of Dobo (Aroe islands), are formed according to this second type.^{*1P17} As in the lamellae, the epithelium of the gill filament carries no mucous cells but numerous invaginated mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)^{*3P12}.

The gills of *Pn. schlosseri*^{*3P9} belong to the third type.^{*2P17} Here the respiratory lamellae are the most specialized. They are no more free lamellae projecting into the surrounding medium, but individual lamellae are coalesced together. With preparations under a microscope, it is not possible to separate lamellae with an ophthalmic knife, whereas it is easily done in many smaller forms, such as *P. chrysopilos* and *P. vulgaris*.^{*9P1} The gill filament rather gives an impression of a compact organ and superficially resembles the pseudobranch of type 2 (GRANEL 1927), where the individual filament still freely projects into the opercular cavity, while the lamellae are fused. In

the compact gill filaments of *Pn. schlosseri*,^{*3P9} one recognizes, in a whole preparation, a region that corresponds to a lamella, only in a marginal blood space which is dimly visible under the surface epithelium.

A sagittal section of the gill filament of *Pn. schlosseri argentiventralis*^{*2P6} shows the finer structure of the gill lamellae of type 3 (Fig. 7). The epithelium, which occupies the stem of the gill filament at the base of the lamellae, is multi-

The most striking characteristic of the lamellae of *Pn. schlosseri*^{*3P9} is, however, their partial fusion both in external circumference of adjacent lamellae and in their contiguous areas. The epithelial cells of two lamellae, both cover cells and gland cells,^{*1P18} closely lie side by side, and build a uniform cell sheet. One cover cell can belong to both lamellae, as can a gland cell.^{*1P18} The lamellae are, however, not fused with one another in their whole circumference or not their

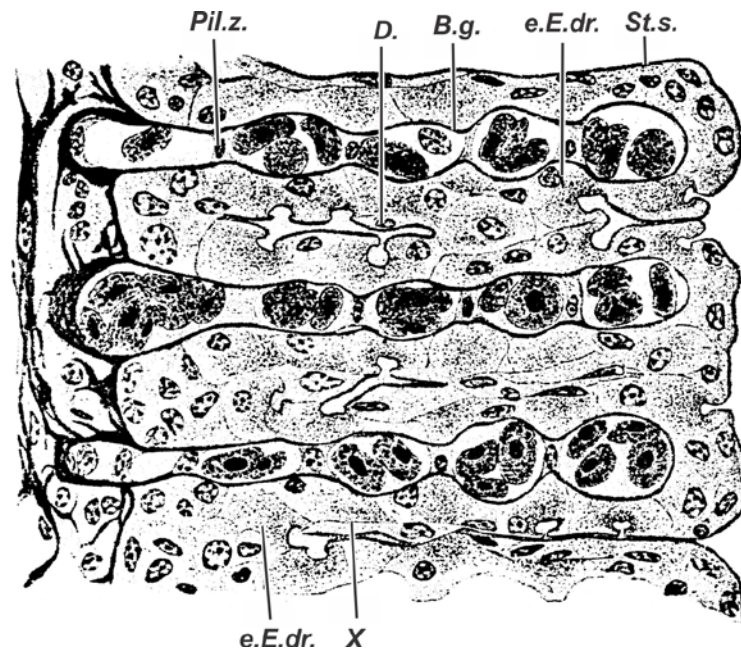


Fig. 7 Part of a longitudinal section through a gill filament of *Periophthalmodon schlosseri argentilineatus*.^{*2P6} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 3/4. *B.g.* connective tissue, *D.* cover cell, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *Pil.z.* pillar cell, *St.s.* brush border.

layered and contains mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)^{*7P11} at its outermost position; the lamellar epithelium itself is composed almost only of mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*), while the flat cover cells (*D.*)^{*3P14} are much diminished, and mucous cells are only rarely found. Where the epithelium gives an impression of two-layer structure, as for example at X, in many places of sections, it can be explained by the fact that the unicellular, very wide or long-stretched glands^{*3P17} do not come into contact with surface; their distal end, which contains the invagination with the small excretory duct, is usually much narrower than their base that enlarges below the cover cells and could give an impression of the second, deeper lying layer, especially because nuclei mainly lies in the basal part of the cells.

entire surface somewhat like the lamellae of the pseudobranch, but it has dilated gaps, which form a very extensive system and highlight the boundary between two lamellae. They open to the exterior through an aperture. To determine its^{*2P18} size in comparison to the fusion, two juxtaposed lamellae on longitudinal sections of the gill filaments are tracked in their entire extent. One example is quoted here: In two lamellae, which were cross-cut into 51 sections of 5 μm thickness, had fusions and openings toward exterior in the following manner: 4 sections, fusion; 4 sections, gap; 4 sections, fusion; 5 sections, gap; 3 sections, fusion; 10 sections, gap; 3 sections, fusion; 10 sections, gap; 4 sections, fusion; 4 sections, gap. In the symmetrical plane of the lamella, which lies in the direction of the stem, gaps are also wider than

fusion, whereas laterally both have approximately same width. On one median cross section through a series of lamellae, the number of unfused lamellae is accordingly larger than fused ones; as section goes more laterally through lamellae, the number is almost equal.

The epithelial cells carry a brush border on their outer surface (Fig. 7 *St.s.*). Such a brush border has not been observed on the lamellar epithelium of fish gills; among all gobies*^{1P2} I observed, it was found only in *Pn. schlosseri**^{3P9}. Even if this fact may have no special functional significance, one can still say, particularly on the basis of the above-mentioned findings, that the gills of *Pn. schlosseri**^{3P9} are the most specialized in comparison to those of the other gobies.*^{1P2}

Several authors attempted to determine the respiratory surface area of the fish gills and to examine if the respiratory surface area changes proportionally with weight or the outer surface area in individuals of the same species of different size. RIESS (1881) carried out a somewhat accurate determination of the gill surface area for the first time and found 125 mm² of the gill lamellae per gram body weight in pike. He stated that the gill surface area enlarged in the same proportion with an increase of the mass of an animal. This assumption appears to be little justified, especially because smaller animals show more active metabolism per unit weight than larger animals. Respiratory intensity is rather, as repeatedly determined in vertebrates, almost proportional to the body surface area. The data given by PÜTTER for oxygen consumption of larger and smaller fishes of the same species clearly show this proportionality with the body surface area, while the relationship of oxygen consumption to body weight in animals of different size is very different. PÜTTER also determined the gill surface area of several fishes; he could find no proportionality with the body weight, as determined by RIESS; but according to his data, the respiratory surface area increases approximately in the same proportion as the body surface area and, in absolute terms, comes very close to it*^{1P20} (in *Scorpaena**^{3P13}).

Therefore, on the basis of these data, the relationship of gill surface area to body surface area in fishes appears to be approximately constant for fish of similar shape but different size. One can

also assume that comparison of the data among different species of similar form is justified. —It should be determined whether the ratio of the gill surface area to the body surface area in terrestrial gobies*^{1P2} is different from aquatic species.

For the measurement of body surface area,^{S1P20} imagine that a half of the body is divided into several trapezia; As the base line of one such trapezium, for example, the half body circumference is measured in the cranial end of the caudal fin and the caudal edge of the first dorsal fin. The height of the trapezium is the distance between these two lines, and the area of the trapezium can then be easily calculated.

To measure the gill surface area, the number of gill filaments on each gill arch on one side is first determined. Because filaments of a gill arch are not of the same length, one longer (a) and one shorter (b) filaments are excised, and how many filaments are present in the size a and size b is counted. Then the number of lamellae on the filaments a and b is determined, and one lamella of average area, if there is a significant difference in size, also two lamellae, is dissected and sketched on graph paper with a drawing apparatus. The lamella must be cut off very closely to its attachment line in the gill filament with a sharp knife, by which a reasonably accurate value can result. Upon drawing, the surface of the lamella is determined by counting millimeter quadrates under a known magnification; the area is doubled and converted into the natural size, and then multiplied with the number of lamellae. This results in the surface area of a gill filament. By multiplying the area with the number of gill filaments of the size a and b, respectively, and adding these values, one obtains the respiratory surface area of one gill arch. This is carried out for all four gill arches. The largest error in the determination of gill surface area may be approximately $\pm 10\%$.

Table 1 gives an overview of the values determined. In *Gobius*, the gill surface area is approximately the same as the body surface area in one case, in the two other cases, it is somewhat larger than the body surface area. In *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*, in contrast, the gill surface area is always smaller than the body surface area. *B. boddarti**^{6P1} shows the ratio of the gill to body surface area of 1:1.2 to 1:1.46, while *S. histophorus**^{7P1} shows 1:1.38. These values are approximately in the middle between the values of *Gobius* and *Periophthalmus*. In *Periophthalmus*, the body surface area is always more than twice as

Table 1.

Species	Length (cm)	Body surface area (cm ²)	Gill surface area (cm ²)	Gill surface: body surface
<i>Gobius niger</i> *5P3	9.7	27.4	27.54	1:1
» <i>auratus</i>	5.4	8.14	9.5	1:0.86
<i>Acentrogobius caninus</i> *2P1	10.0	34.6	48.6	1:0.7
<i>Boleophthalmus boddarti</i> *6P1	12.6	40.0	33.6	1:1.2
» »	12.1	34.24	23.35	1:1.46
<i>Scartelaos histophorus</i> *7P1	6.8	9.16	6.62	1:1.38
<i>Periophthalmus kalolo</i> *1P5	10.7	46.6	21.55	1:2.16
» <i>dipus</i> *5P5	9.8	35.12	12.3	1:2.85
» <i>chrysozilos</i>	5.8	12.72	4.28	1:2.97
» »	8.8	24	8.66	1:2.8
» <i>vulgaris</i> *9P1	6.7	14.7	4.74	1:3.1
» »	8.4	25	6.72	1:3.7
<i>Taenioides cirratus</i> *4P1	22	71.2	36.5	1:1.95
<i>Trypauchen vagina</i>	14.9	46.46	55.6	1:0.84

large as the gill surface area; *P. kalolo**3P16 has the largest gill surface area, then followed by *P. dipus**5P5 and *P. chrysozilos*, and finally *P. vulgaris**9P1 where two measurements of the body surface area yielded more than three times the gill surface area. I would like to attach no special importance to the differences between individual species of *Periophthalmus*, since the values of *P. vulgaris**9P1 show how the values can vary widely within a species. The differences between the ratio of the gill to body surface area in two individuals of *P. chrysozilos* (1:2.8 and 1:2.97) and of *B. boddarti**6P1 (1:1.2 and 1:1.46) are smaller and lie within the error limit. In *Trypauchen vagina*, the ratio of gill to body surface area approximately corresponds to the ratio of *Gobius*, while *Taenioides cirratus**4P1 shows the ratio of 1:1.95, which is between *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*. However, it was already emphasized above that a comparison of these two species with the several gobies*1P2 is not permissible. *Gobius*, *Boleophthalmus* and *Periophthalmus* can be compared. Here the data clearly show that the relationship of the gill to body surface area shifts to lower gill surface area in these terrestrial forms. In *Boleophthalmus*, the process of reduction of respiratory gill surface area is not so

advanced as in *Periophthalmus* species.*5P2

The respiratory surface area alone is, however, not a unique measure for the efficiency of a respiratory organ; it depends on numerous other factors such as the mechanics of respiratory movement, blood supply, the velocity of blood movement through the organ, the thickness and the permeability of the respiratory epithelium. However, the last factor has the same significance in *Periophthalmus* as the reduction of the respiratory gill surface area.

It is clear that the rate of gas diffusion through a thickened epithelium such as, for example, that of *Periophthalmus* is strongly decreased. The layer of gland cells on each side often reaches the same or a larger height than the central blood space. Through thickening of the epithelium and even more through extensive fusion in *Pn. schlosseri**3P9 it is achieved that the lamellae are supported out of water and can withstand collapsing to a larger extent. The numerous glandular cells serve for protection against desiccation, wherein the fine-grained mitochondria-rich cells*1P12 provided with pores predominate. It would be conceivable that in their invaginations, particularly where they*1P22 are strongly lobed and reach almost to the base of a cell,

water is retained by capillary action to support humidity. It is unlikely that the invaginations could also help the blood space in closer contact with the external medium, because the facilitation of gaseous exchange is not very good through the narrow excretory duct of the opening of the invaginations. The fusion of the lamellae in *Pn. schlosseri**^{3P9} might primarily be of functional importance for support; furthermore, the intricate hollow space system between the lamellae together with the invaginations of mitochondria-rich cells likely fits very well for the retention of water by capillary action.

The glandular cells*^{2P22} on the gill lamellae was observed in species of Syngnathidae*^{3P22} by RAUTHER (1925). While a larger part of the lamellar surface is unilayered, the surface on certain sites appears to be strangely modified. "There are large cells embedded in it (the epithelium) with very finely alveolate plasma stained vividly with acidic staining materials; they contact the surface only in a small extent at a cup-formed recessed (pore-like) spot. ...All in all, these cells must be viewed as "glands"; where they occur, the epithelium of the gill fold*^{1P23} is judged probably as bilayered, where the glandular cells alone form the deeper layer" (RAUTHER 1925, p. 274/275). Similar serous glandular cells*^{6P11} with invaginations are described by FRANZ (1920) in the tubular glands of the epidermis of the mormyrid *Brienomyrus longianalis* (BOULENGER)*^{2P23} as "in some cases very large, weakly stainable and often hollowed out cup- or bottle-shaped cells". The occurrence of such cells as well as their occurrence in the gill filament epithelium and in the skin of *Gobius* makes it more questionable whether they have a special functional importance in *Periophthalmus*; however, in the cases cited it concerns more a matter of isolated occurrence, so that one may hypothesize that a special adaptation to modified medium is seen in the large numbers of these mitochondria-rich cells*^{4P16} and in the partly strong deepening of their invaginations in *Periophthalmus*. Only experiment can conclude whether the gills in this highly modified form fit to air respiration. Based on the histological finding, however, it is very likely that gaseous exchange can take place, though to a lesser extent, through the surface epithelium.

Appendix: Pseudobranch*^{3P23}

Although the pseudobranch in adult teleosts has

nothing to do with respiration – it could have an internal secretory function and further regulate blood flow to the eye (GRANEL 1926, VIALLI 1926 among others) – so it can be compared with true gills in morphological-histological respects.

GRANEL (1927) noted that *Gobius niger* L.*^{5P3} belongs to type I of pseudobranch structure, which is characterized by free lamellae. FERRARI (1927) regards *Gobius paganellus* L. also to type I and observes a unilayered epithelium. *Periophthalmus koelreuteri**^{4P2} (from southern Nigeria) is placed to type IV by FERRARI.

The pseudobranch in all *Gobius* species given on pages 3 and 4*^{4P23} is built according to type I (GRANEL 1927). The filaments have gill-like appearance and freely project into the branchial cavity. Lamellae are not fused; they are covered by three cell layers in *Gobius auratus* and *I. ornatus**^{3P4}: distal to pillar cells lie large pseudobranchial cells with a vesicular nucleus and granular, strongly acidophilic contents. A few, very flat nuclei surrounded by thin cytoplasm are positioned towards the outside, which are discriminated from the nuclei of flat cells of the surface epithelium only through their chromatin abundance of the nuclei and represent the nuclei of the subepithelial layer (GRANEL 1927). —*Scartelaos histophorus**^{7P1} and *B. boddarti**^{6P1} belong to type II (GRANEL 1927): the lamellae are fused but filaments are free. While the surface epithelium does not invade between lamellae, the subepithelial layer is inserted between the pseudobranchial cells of two lamellae and are in close contact with them.*^{1P24} —The pseudobranch of *Periophthalmus* species cited on pages 5 and 6 is built according to type IV (GRANEL). It lies as a compact organ, not protruding outward, under the epithelium of the branchial cavity. The subepithelial layer and pseudobranchial cells are built as in *Boleophthalmus*.

In many respects, the pseudobranchial cells resemble "the invaginated mitochondria-rich cells"*^{3P12} of gill lamellae of *Periophthalmus*. The granules in both cells have the same structure and stainability; on the other hand, those in the pseudobranchial cells are more numerous and especially occur on the surface facing blood space, while in acidophilic cells of the true gills the granulations accumulate outward, and indeed always around round or lobed invaginations.*^{1P24} In

addition, both gland cells differ in their origin: the invaginated mitochondria-rich cells^{*3P12} originate from the surface epithelium, while the pseudobranchial cells belong to a deeper-lying layer.

B. The Accessory Respiratory Organs^{S2P24}

Parallel with the reduction and reconstitution of the gills in transition to land life is an always stronger development of the accessory respiratory organs. RAUTHER (1910) found in *Periophthalmus koelreuteri*^{*4P2} that the "vascularized epithelium" serving for land life exists not only on the skin surface, but also on the ventral and dorsal surfaces of the buccal cavity, in the entire gill cavity, and further on the inner surface and the gill raker blades^{*1P25} of the gill arches. In addition, he suspects that the thin-skinned nasal cavity could also have respiratory importance. A comparative investigation on the accessory respiratory organs of gobies^{*1P2} must therefore include all these organs, and certainly not only in those forms in which they^{*2P25} are effective in respiration, but also in various *Gobius* species that show no signs of adaptation to life in mud or on land. It should therefore be first described on the skin, the epithelium of the buccal and opercular cavities, gill arches and nasal cavity in several characteristic *Gobius* species to obtain the basis for the comparison with mud- and land-forms.

1. Fine structure of the accessory respiratory organs

a) *Gobius auratus*.

The skin shows a typical structure for teleosts and on the trunk consists of the epidermis, the loose subepidermal layer of dermis,^{*3P25} the main layer of dermis, and the loose subcutaneous connective tissue. The main layer of dermis consists of numerous tiers of tight connective-tissue fibrils with isolated nuclei; the subepidermal connective tissue contains a few finer blood vessels that do not have close relationship with the epidermis.^{*4P25} The scale pockets,^{*5P25} lymphatic spaces in which the scales occur, are omitted in the subepidermal layer. They^{*6P25} overlap like roof tiles. The epidermis is folded lengthwise into a deep pocket under the scale over the caudally directed free end of each scale. On the free surface of the skin, the epidermis consists of 5 to 11 layers: the deepest is a tier of tall prismatic cells with large round nuclei and homogeneous

cytoplasm, over which 3 to 8 layers of polygonal, often diamond-shaped cells with fluid content extend parallel to the surface.^{*7P25} The elongated or round nucleus lies in the center or in the margin of the cell, and is surrounded by poor cytoplasm, which stretches to the margin in a few thin strands and forms a fine coating in the margin. These "vesicular" or "turgor cells"^{*8P25} were already repeatedly described in the skin of teleosts, in *Trachipterus trachipterus*^{*9P25} by KASCHKAROFF (1913), in *Trachurus trachurus*,^{*10P25} *Periophthalmus koelreuteri*^{*4P2} and *Lesueurigobius suerii*^{*11P25} by RAUTHER (1927) and in *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} by HARMS (1928). RAUTHER points out that vesicular distention of the cells in *L. suerii*^{*11P25} is not as eminent as in *P. koelreuteri*.^{*4P2} I cannot confirm this for the *Gobius* species I investigated.

The outer one to two cover layers^{*1P26} of the epidermis consist of flat cells with an elongated nucleus; on the outside they wear a fine brush border, the cell border is marked by tight junctions.

RAUTHER (1927) emphasizes that gland cells are completely lacking in the region of the vesicular epidermis in the fishes mentioned above. On the other hand, I was able to observe mucous glands between surface layers in *G. auratus* and in other gobies^{*1P2} (see also KAHN 1926). ANITSCHKOW and PAWLOWSKY (1923) described acidophilic gland cells in addition to goblet cells in *Proterorhinus marmoratus*^{*2P26} and *Mesogobius nigronotatus*,^{*3P26} which belong to the type of sac-shaped granular cells. However, they do not mention vesicular cells.

In *G. auratus*, two different kinds of acidophilic gland cells are found, which are particularly located in the part of epidermis folding back by the free end of scales: first, sac-shaped granular glands,^{*2P12} which are completely identical in their histological structure with those granular cells described above (page 12) for the gill filament epithelium; second, cuboidal mitochondria-rich cells with finely alveolated cytoplasm filled with granules, which penetrate the top three cell layers; its proximal end is widened, while its distal end is narrow and slightly invaginated between the surrounding cover cells.

On the head, scales occur only dorsally to the back of the orbit rim and ventrally only in a small caudal area. The epidermis stretches smoothly over the scales and is not indented in the posterior

border; it is higher than in the trunk: up to 14 layers of turgor cells follow on the germinative stratum^{*4P26} of cuboidal cells. These are polygonal in the bottom, are increasingly flatter upwards and can then no longer be clearly distinguished from two to three cover layers^{*1P26}.

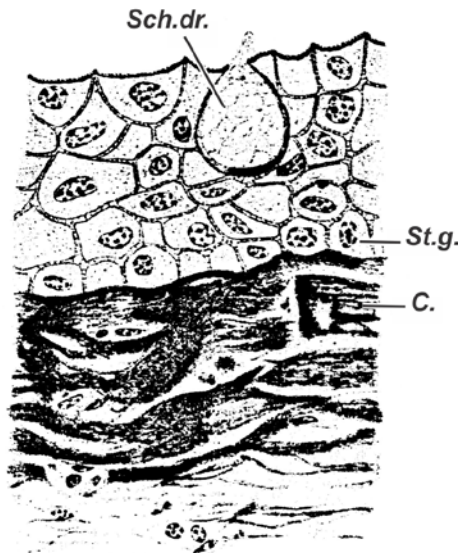


Fig. 8 Cross section through the epithelium of the buccal cavity of *Gobius auratus*. Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 2/3. C. dermis, Sch.dr. mucous gland, St.g. germinative stratum.

The epithelium of the buccal cavity (Fig. 8), which encompasses the space between the jaws and the anterior area of pharyngeal bones and gill arches, is structurally similar to the epidermis of the skin. Except the germinative stratum (Fig. 8, St.g.), there occur three to four cell layers on the roof and floor of the buccal cavity, and one to two cell layers on the sides. Brush border and tight junctions form the outer border. The surface view shows that “brushes” are cross sections of flat, concentrically arranged ridges, similar to what RAUTHER (1925) depicts for the epidermis of *Nerophis*.^{*1P27} Mucous glands (Sch.dr.) are common in the epithelium of the buccal cavity, while acidophilic granular cells are lacking. The tight fibrous part of the dermis (C.) has approximately the same thickness as epidermis, which consists of densely stacked fibrillar bundles with nuclei with poor cytoplasm among them. Blood vessels sparsely occur in the subcutaneous loose connective tissue; only lymphatic space was observed between tight fiber bundles of the dermis.

The wall of the branchial cavity is exactly

similarly built. On the inner surface of the operculum, the epithelium consists of four to five layers, it is somewhat lower on the outer body wall and can only consist of two flat cell layers.

Also, the epithelium of the gill arches between and on the sides of gill rakers shows no specialization; it agrees with the inner epithelial cover of the operculum.

The olfactory organ of *Gobius auratus* has the structure typical for acanthopterygii. The anterior nostril rests on a small papilla and extends as a duct,^{*2P27} which runs obliquely toward dorsally to the upper nostril. This^{*3P27} is located below the eye, somewhat more caudally than the anterior nostril. In its medial and ventral part the duct^{*4P27} is lined by a high sensory epithelium, which is composed of ciliated sensory cells and supporting cells, while the dorsal wall of the duct is formed by low, multilayered epithelium as is the small efferent duct,^{*5P27} which runs from the olfactory part to posterior nostril and from which nasal sac bulges medially and ventrally. In *G. auratus*, as in most acanthopterygii, it^{*6P27} shows subdivision into a dorsal ethmoidal region and a ventral lacrimal region. The latter is far more spacious, and lies more laterally, whereas the former is smaller in size and lies more medially. In comparison to *Periophthalmus* species^{*5P2} to be discussed below, the dorsoventral and the mediolateral dimensions of the nasal sacs is quite small. So small, for example, that the ethmoidal region never reaches to the midline. The nasal sac is lined by the four-layered epithelium, which contains numerous gland cells between the flat epithelial cells, above all mucous cells, smaller granular glands^{*2P12} and thinned, invaginated mitochondria-rich cells^{*3P12} with fine granular content, which extend from the surface to the basement membrane. The epithelium is followed by a thin layer of firm connective tissue fibers, under which loose connective tissue occurs, which contains fine vessels. —According to BURNE (1909), the functions of the nasal sac are; the dorsal and ventral sacs compress and enlarge through the motions of the premaxilla and the maxillary, respectively, and thereby water stream, which flows in through the anterior nasal opening and out through the posterior one, is supported. To investigate the function of the nasal sacs in aquatic gobies^{*1P28} is not within the scope of this work. Anyway, however, the epithelium of the nasal sac as well as the skin or the buccal and branchial

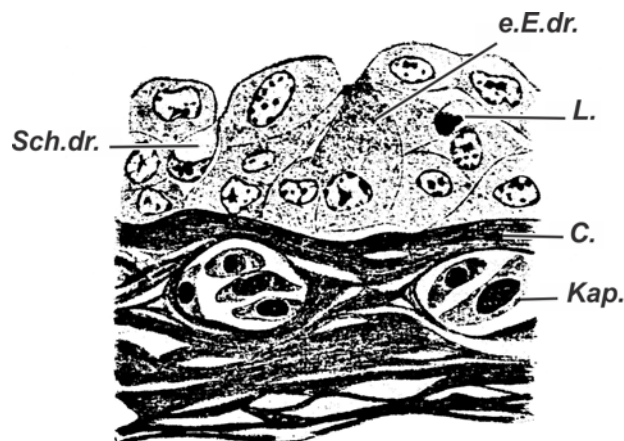


Fig. 9 Cross section through the epithelium of the buccal cavity of *Acentrogobius caninus*.^{*2P1} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 148, reduced to 2/3. C. dermis, e.E.dr. invaginated mitochondria-rich cell, Kap. capillary, L. lymphocyte, Sch.dr. mucous gland.

cavities in *G. auratus* has no respiratory significance.

The following *Gobius* species show a very similar epithelial structure: *G. niger*^{S1P28,*5P3}, *K. panizae*,^{*5P1} *I. ornatus*,^{*3P4} *B. xanthozonus*^{*6P4} and *G. IX*, apart from the unimportant fact that more cell layers are present in the larger *G. niger*^{*5P3} whereas fewer ones are present in the smaller species than in *G. auratus*. —The epithelium of the branchial cavity in *K. panizae*^{*5P1} is remarkable for the exceptionally strong formation of glandular cells. These are elongated vertically to the surface and mostly have an ellipsoidal shape. They lie close together and mount with their proximal part on the basement membrane; their distal end is usually somewhat narrow and opens to the outside, so that these cells occupy the entire height of the epithelium. Based on their whole structure, they are goblet cells; the crescent nucleus lies basally and densely filled with chromatin. The bulk of cytosol is filled with mucin-containing secretion that forms coarse meshes. Between the base of mucous glands, there are individual flat cells of the germinative stratum on the basement membrane; likewise, a few indifferent cover cells lie between the free ends of goblet cells, between which there are also small mucous cells of the same structure as in the buccal cavity epithelium, which can be closely attached to large glandular cells, but remain much smaller. —Possibly, mucus may protect the branchial cavity wall and the gills from damage through ingested sand grains.

b) *Acentrogobius caninus*,^{*2P1} *Gobius III*, *Gobius IV* and *Gobius V*.

Compared with *Gobius auratus*, the skin, the lining of the branchial and nasal cavities, and the epithelium of the gill arches show nothing new. In contrast, there is a stronger blood supply to the buccal cavity mucosa in these species.

As an example, the epithelium of the buccal cavity roof of *A. caninus*^{*2P1} is selected (Fig. 9). It^{*1P29} is much flatter and consists only of three layers, compared with that of the approximately similar-sized *G. niger*. In addition to goblet cells (Fig. 9, *Sch.dr.*), whose openings may be invaginated between the contour of adjacent cover cells, there are large mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)^{*7P11}, which rest on the basement membrane (in Fig. 9, somewhat raised) and have a small pore on the surface. They correspond to “invaginated protein glands.”^{*3P12,*7P11} There are numerous intercellular spaces between the epithelial cells, including lymphocytes (*L.*). The dermis (*C.*) consists of firm connective tissue fibrils as in *G. auratus*, but contains numerous capillaries (*Kap.*) facing the epithelium, which may lie somewhat below the basement membrane as in Fig. 9. However, the connective tissue layer between the capillaries and the epithelial base may be very thin; the capillaries lie closely under the basement membrane and may bulge to the outside. Gas exchange between the external medium and the blood may be very likely in this second modification of epithelium. In the first case (Fig. 9), the respiratory significance of the vessels is most

likely based on histological examinations. However, comparison with *G. niger**^{5P3}, whose epithelium is higher than in *A. caninus**^{2P1} shows that such a stronger blood supply is not needed for the nutrition of the epithelium. This question will be discussed in more detail later.

c) *Gobius II.*

In this species, a net of capillaries is also found just below the epidermis in addition to the dermis of the buccal cavity mucosa, which bulges the basement membrane and flattens the overlying epidermis cells, so that one can probably assume weak cutaneous respiration.

d) *Pseudapocryptes elongatus**^{3P1}

At the base of the epidermis, whose vesicular cells are much larger compared with *Gobius*, a dense capillary net is present. Furthermore, the epithelium of the buccal cavity and – in contrast to *A. caninus**^{2P1} and *G. II* – the epithelium of the branchial cavity is richly supplied with blood vessels. The epithelium consists only of two to three flat cell layers, and the capillary net is closely below the basement membrane.

Before proceeding to describe the accessory respiratory organs in the mud- and land-living gobies,*^{1P2} let me explain what we mean by “vascularized epithelium”. SCHAFFER (1927) follows the definition of JOSEPH (1898) in his summary description on the vessels in the epithelium, and emphasizes that intraepithelial vessels can only be used, when they show anastomosing loop formations that are surrounded all around by epithelial cells. Following SCHAFFER,

I will also use “vessels in the epithelium” or “vascularized epithelium in a narrower sense”,*^{1P30} only if they branch out between the epithelial cells, detached from their connective tissue baseplate. Excluded in this strict definition are all those cases where a capillary network only indents the epithelium from below, so that the epithelial cells are either flattened or that one or more cell layers are absent. In such a case, the capillary is actually surrounded by epithelial cells over most of its circumference and is supported on the connective tissue only with the narrow, inward-facing surface. Since the epithelium is also remodeled here by the capillaries, and since they are likely to be functionally similar to the true intraepithelial vessels, such an epithelium will be called “vascularized epithelium”*^{2P30} in the following (see also HINTZSCHE 1930 and RAUTHER 1910, Fig. 8). In contrast, intraepithelial vessels and vascularized epithelium in the narrower sense should only be used in the special case described above.

e) *Taenioides cirratus**^{4P1}

The skin (Fig. 10) lacks the scales; the vesicular cells (*ves.Z.*) are large and polygonal particularly in the deeper layers of the epidermis, while they are flatter upwards. The flat cells of the surface layer (*D.*), between which mucous glands (*Sch.dr.*) are scattered, seal off the epidermis to the outside. In the dermis (*C.*), a network of capillaries (*Kap.*) lies, which runs closely under the epidermis but do not indent.

In contrast, the epithelium of the buccal cavity is very heavily vascularized; vessels run upwards from the connective tissue perpendicularly to the

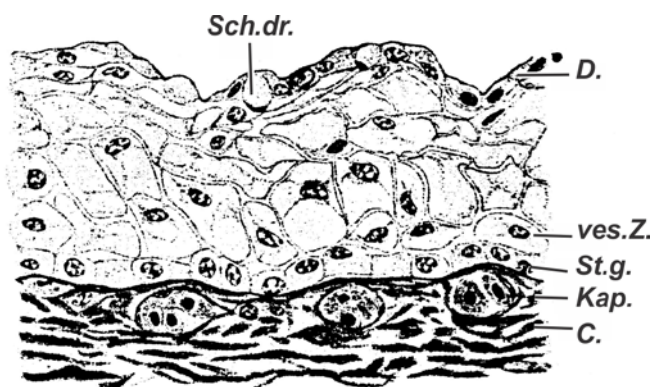


Fig. 10 Cross section through the skin of body surface of *Taenioides cirratus**^{4P1} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 2, Tblg. 152, reduced to 3/4. *C.* dermis, *D.* cover layer, *Kap.* capillary, *Sch.dr.* mucous gland, *St.g.* germinative stratum, *ves.Z.* vesicular cell.

surface and press the epithelial cells aside; in the outer layers of the epithelium closely under the surface the capillaries branch out in one plane so that they represent true intraepithelial capillaries, the conditions that are usually found only in *Periophthalmus chrysospilos* and *Periophthalmodon schlosseri**^{1P31} amongst gobies.*^{1P2} This heavily vascularized, four- to five-layered epithelium occurs only dorsally and ventrally in the buccal cavity, whereas the mucous membrane is very flat laterally. Here the vessels do not penetrate into the epithelium, but split up at the border against the dermis. —In a young, 4.8 cm long *Taenioides cirratus**^{4P1}, the dorsal mucous membrane of the mouth is four-layered, and capillaries occur only at its base. In contrast, the epithelium is very low ventrally, and the capillaries bulge the basement membrane outwards, so that only a thinner, usually anuclear part of a cover cell lie over them. The vessels, which richly branch out at the base of the epithelium, remain in contact with the dermis on their inward-facing side; It is only when the epithelium thickens during the growth of the animal that the capillaries must ascend perpendicularly into the epithelium in order to remain close to the surface, and branch out in the uppermost layers, without maintaining its direct connection with the dermis.

Similarly, the epithelium lining the branchial cavity is heavily vascularized. However, it*^{1P32} consists of only two or three layers, and the capillaries do not branch out intraepithelially but indent the epithelium strongly from below, leaving only a narrow, usually anuclear plasma margin between their wall and the external medium as in the buccal cavity.

The epithelium of the gill arches is not vascularized; it shows however much stronger blood supply than in *Gobius*, in that there is a network of capillaries in the uppermost layer of the dermis, which runs closely below the germinative stratum.

The nasal sac resembles that of *G. auratus* in dimension and wall.

f) *Trypauchen vagina*

While the structure of the skin at the trunk completely agrees with that of *Taenioides cirratus*,*^{4P1} very peculiar relations between epidermis and blood vessels are observed in the skin of the head (Fig. 11). From the capillary net in the

upper layers of the dermis (C), loops come off (*Kap.S.*) which, surrounded by connective tissue, penetrate toward the epidermis. The afferent and efferent vessels initially run parallel to each other almost perpendicularly to the surface of the epidermis. In the height of the upper third of the epidermis they are winding many times and anastomose directly with each other. Vessels can split (at ×) in the perpendicularly ascending part, which distally lead into loops. A thin connective-tissue membrane surrounds the capillaries, which do not penetrate between the epidermis cells; rather the papilla is covered on all sides, even distally, by the cells of the germinative stratum (*St.g.*). So, we are dealing with real, very peculiar connective-tissue papillae. —Particularly, the epidermis of the head is remarkable dorsally and ventrally due to its considerable thickness, which can be 250 μm or more. The vesicular cells (*ves.Z.*) occupy the main part, which are elongated in the lower layers and assume a more polygonal form apically. Apically, the epidermis is made up by two to three surface layers (*D.*) of cells with a uniform cytoplasm content, between which mucous cells may occur. In the epidermis of the trunk, particularly between the turgor cells, there are large, round gland cells with alveolate contents and a basally-lying, strongly pyknotic nucleus, the shape of which agrees with the “goblet cells”; however, their secretion is not stained by mucicarmine. Thus, here is a case similar to that described by RAUTHER (1925) for the species of Syngnathidae*^{3P22}; he provisionally terms these gland cells “bright glands”*^{1P33} and emphasizes that one could call them mucous glands on the basis of comparative-histological facts and that nonetheless their contents never completely correspond “with respect to both structure and staining characteristic” to the “true mucous glands”.

The blood supply of the head skin of *Trypauchen vagina* is much more differentiated compared with that of *Taenioides cirratus**^{4P1}; on the other hand, the mucous membrane of the buccal cavity in *Tr. vagina* is less intensively supplied with blood. The capillaries branch out only within the uppermost layer of the dermis and have no closer relationship to the epithelium. Mucous glands are common, but acidophilic gland cells are missing.

The branchial cavity epithelium and the mucous membrane of the nasal sac and the gill arches offer nothing significantly new compared with *T.*

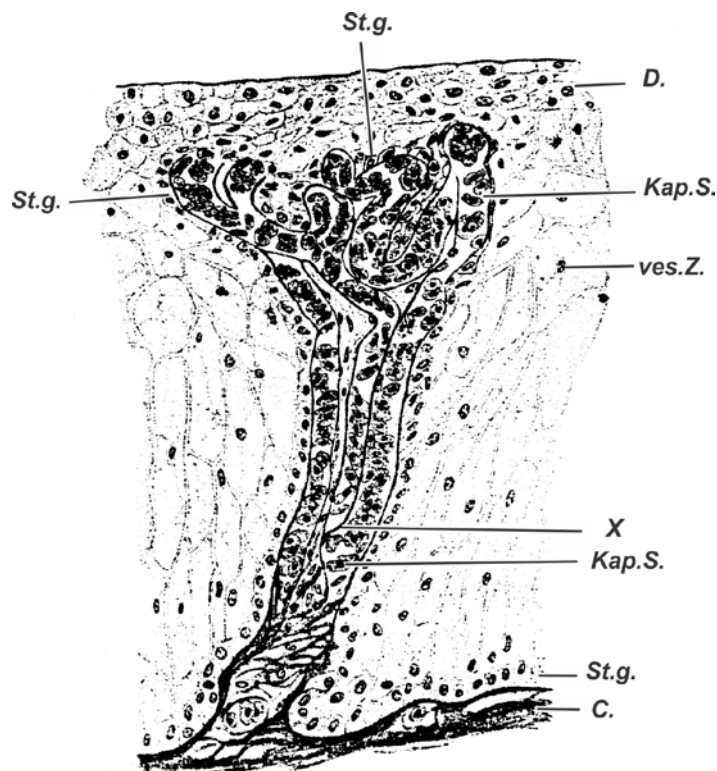


Fig. 11 Cross section through the skin of the head surface of *Trypauchen vagina*. Susa fixative, Azan staining; LEITZ Objective 7, Ocular 1, Tblg. 150, reduced to 4/5. C. dermis, D. cover layer, Kap.S. capillary loop, St.g. germinative stratum, ves.Z. vesicular cell.

cirratus.^{*4P1} In these epithelia, mucous cells are the only gland cells in *T. cirratus*,^{*4P1} whereas granular glands^{*2P12} and mitochondria-rich cells are present in *Tr. vagina* (see also the gland cells of the gill filament epithelium).

g) *Boleophthalmus*.^{*1P34}

The skin in *S. histophorus*^{*7P1} is also effective in respiration, but morphological-histological differentiation takes a different way from in *Trypauchen*. — *S. histophorus*^{*7P1} has no scales on the head and trunk; small scales occur only from the anus to caudal fin, which cannot be recognized with the naked eye.^{*2P34} The scale diameter is so small that they do not overlap imbricately, although otherwise they show the configuration typical for teleosts. The epidermis stretches superficially smoothly over the scale; the latter^{*3P34} protrudes toward the germinative stratum with the caudal edge, so that the epidermis is thinner in this position. While it^{*4P34} normally comprises three layers of polygonal vesicular cells and two layers of flat cover cells in addition to the germinative stratum, only one layer of very flat turgor cells lies here^{*5P34} between the basal layer and cover cells. In the flat

connective-tissue tuberosity,^{*6P34} the capillaries running under the epidermis form a loop, in which they lie close to the germinative stratum over the scale. Thus, here is a primitive, flat dermal papilla in connection with the scale, in which the vessels of the dermis are closer to the surface and probably enable a certainly primitive skin respiration. It is remarkable that the flat papillae are found only in connection with the scales. Where no scales occur, the epidermis has the same thickness everywhere, and the few capillaries lying in the uppermost dermal layer did not bulge into the epidermis.^{*7P34}

A further differentiation of the papillae can be found on the operculum (Fig. 12).^{*1P35} Here the epidermis is not only indented gently from below, but there exist knob-shaped papillae, which represent an extension of the dermis. The tight bundles of fibrils of the dermis (C.) loosen at the base of a papilla and deliver fibers to their periphery. In the center of the papilla, a more compact mass of connective tissue can also lie, from which supporting fibers radiate outward. The papilla is slightly narrowed at the base; here a vessel (Kap.S.) occurs from the dermis, which climbs diagonally outward and then runs in an arc along the

periphery of the papilla, without delivering side branches, and finally, perpendicularly descending, leaves the papilla again. (The section shown is somewhat oblique, so that the entire vessel in the papilla is seen.) Thus, a simple vessel loop is present here (*Kap.S.*). The dome of the papilla is formed by two layers of flat cells. It could not be determined with certainty whether the lower layer corresponds to the germinative stratum (*St.g.*), which clearly encompasses the papilla on the sides, or whether it^{*2P35} represents the lowest surface layer (*D.*). The first is more likely, but it could probably be ensured by observations of developmental history, as was possible with the more complex papilla of

the capillary. —Thus here, a more efficient skin respiratory organ has developed, especially in the area of the head that is in maximal contact with air than on the remaining parts of the body.

The respiratory papillae are still further differentiated in the skin of *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} (HARMS 1928, Fig. 27).^{*1P36} These can be found on the top of the head up to a line that connects the ventral starting point of the branchiostegal membrane with the corner of the mouth, furthermore in the skin of the basal part of the pectoral fins and on the sides of the trunk in a caudodorsally wedge-shaped tapering zone to under the center of the second dorsal fin. The diameter of

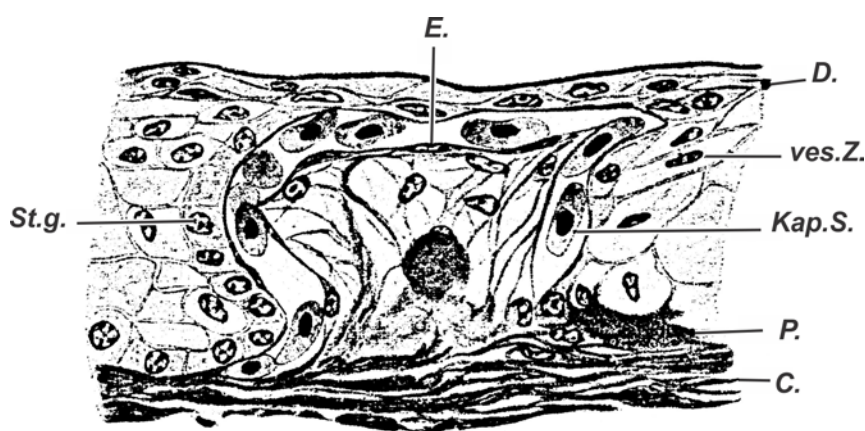


Fig. 12 Cross section through the skin of the operculum of *Scartelaos*

histophorus.^{*7P1} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 3/4. C. dermis, D. cover layer, E. endothelium, Kap.S. capillary loop, P. pigment, St.g. germinative stratum, ves.Z. vesicular cell.

Boleophthalmus boddarti^{*6P1} (cf. Figs. 43 and 44).

Dorsally on the head and in a narrow, subsequent zone on the trunk up to the anterior starting point of the second dorsal fin, the skin papillae show a still further specialization than on the exterior surface of the opercula. The outside diameter of a papilla is larger, and the ascending and descending vessels are invested by pigment and usually unbranched (only in a few cases splitting of the vessels could be observed). The afferent vessel is not connected with the efferent by a straight piece of a capillary, but between both a network of capillaries intervenes, which are invested by a delicate connective tissue membrane and would penetrate between two cover cell layers from below, which limit the papilla externally. Thus, over the capillaries, only a thin cytoplasm layer remains as part of one or two closely positioned cover cells of the top layer. Usually, this plate does not contain a nucleus over

the knob-like papillae is particularly large on the dorsal surface of the head and on the base of the first dorsal fin.

Scales occur in the whole body except the skin of the lower jaw. Where the skin does not contain papillae, it is largely similar to the skin of *Gobius*, as for example at the tail. The epidermis is here relatively thin; there are one or two layers of flat vesicular cells and a surface layer above the flat-cellular germinative stratum. At the border between two scale pockets,^{*5P25} the epidermis is infolded deeply and wedges in between the connective tissue of the scale pockets. This infolding is narrow and consists of two layers of the germinative stratum, between which a layer of turgor cell lies. It appears as if the scale pockets squeezed widely into the epidermis and only a narrow tongue of epidermis was left between them, thus forming a kind of a spacious papilla, where the

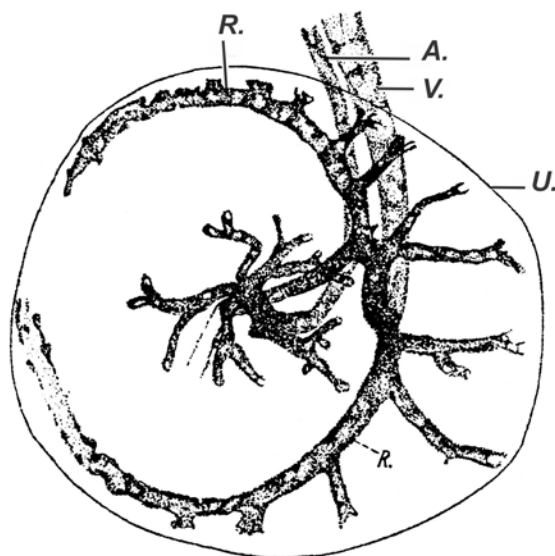


Fig. 13 Top view of the vessels of a papilla on the median head skin of *Boleophthalmus boddarti*.^{*6P1} Formol fixative, LEITZ Objective 3, ZEISS Composite Ocular 12, Tblg. 0, reduced to 2/3. A. artery, R. ring veins, U. upper circumference of papilla, V. vein.

inter-papillary epidermis is limited to a small area. Capillaries are scattered in the loose connective tissue of the scale pocket in the cross section, which often lie closely under the epidermis but do not bulge out.^{*2P36}

Ventrally on the head, the epidermis is folded less deeply between scales, and the form of the scale pocket advancing toward the epithelium resembles much more a true dermal papilla,^{*1P37} which is filled with loose connective tissue. The epidermis columns^{*2P37} between two papillae does not run obliquely, but perpendicularly to the surface; they are also much broader than the folds in between the true scale pockets, but narrower than the epidermal parts that separate two true respiratory papillae. The papillae ventrally on the head might be, if at all, of very small importance in respiration, because the blood supply agrees with that of the true scale pockets.

In the true respiratory papillae of *B. boddarti*^{*6P1} (Plate 1, Fig. 2), a constant relationship with the scales is also present: each scale always corresponds to only one papilla. The epidermis consists, in addition to the flat to cuboidal cells of the germinative stratum (*St.g.*), of four to ten layers of large vesicular cells (*ves.Z.*)^{*3P37} and one to two cover layers (*D.*)^{*4P37} between which mucous glands (*Sch.dr.*) are embedded. A papilla is narrowed at the base: here the scale protrudes their caudal edge toward the papilla, and this is where the

afferent and efferent vessels enter the papilla. From the free edge of the scale connective-tissue, supporting fibers (*St.f.*) radiate out, frequently branching out. They^{*5P37} belong to the loose, subepidermal layer of the dermis, which surrounds the scale on all sides and is rich in pigment cells (*P.*). The vascular supply of the papilla is far more complicated than in *S. histophorus*.^{*7P1} Since the afferent and efferent vessels are surrounded by a pigment sheath, their course is relatively easily and clearly observed in an unstained total preparation (Fig. 13). In the subcutaneous connective tissue, smaller vessels branch off from the larger arteries and veins, which come through the firm dermis (in Fig. 2 of Plate 1, only the passage point is shown) and enter the subepidermal connective tissue between the imbricated overlapping scales. Here two such vessels always run side by side and in parallel with the scale: the smaller is the artery (Fig. 13, A.) and the larger the vein (V.) of a papilla. At the rear edge of the scale both vessels bend at almost a right angle upward and penetrate the papilla, the vein closer to the lateral edge of the cavity, the artery quite in the center. While the artery splits up into several branches (in Fig. 13 e.g. into five), which radiate outward and upward, the vein always divides into two vessels (R.), which circularly abut the epidermis approximately in a half height. The ring is not completely closed, since the vessels dissipate into capillaries; side branches

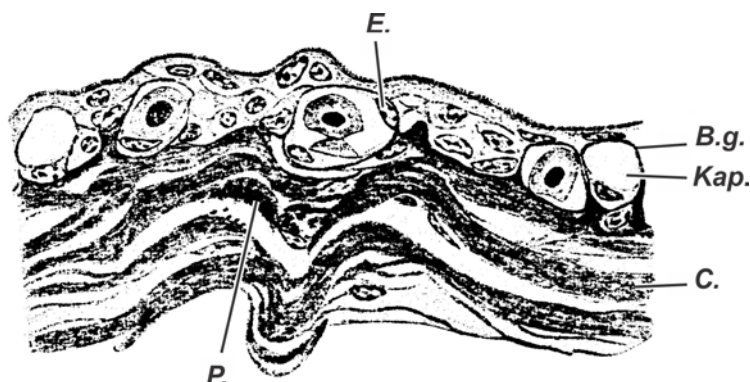


Fig. 14 Cross section through the buccal cavity mucosa of *Boleophthalmus boddarti*.^{*6P1} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 4/5. *B.g.* connective tissue, *C.* dermis, *E.* endothelium, *Kap.* capillary, *P.* pigment.

come off from the two ring vessels toward the lateral and upper periphery of the papilla. In Fig. 13, a branch leads to the center of the papilla, the remaining however radiates outward and upward. The capillary connection between the side branches of the artery and vein in Fig. 13 is not seen, since the capillaries do not have a pigment sheath. The vessels are pigmented, until they reach the basement membrane of the epidermis; then they split up into capillary nets (Plate 1, Fig. 2, *Kap.*), which bulge the epidermis of the dome from downside (Plate 1, Fig. 2). The vascularized epithelium in the skin papillae of *B. boddarti*^{*6P1} is built as in the dorsal papillae of *S. histophorus*^{*7P1}; however, in *B. boddarti*^{*6P1} the respiratory effective surface is larger and their blood supply is accordingly more complicated.

It should also be noted that the comparison between the skin on the tail, the simple papillae in the ventral side of the head and the true respiratory papillae can only be purely morphological and does not imply that this path must have been followed in phylogenesis. Rather, the ontogeny shows (see below pages 86-88^{*1P39}) that the respiratory papillae develop before scales are deposited, thus the papilla must not be identified as a remodeled scale pocket, although this comparison is so obvious. Furthermore, the true respiratory papillae can be present in adult animals where scales are missing, for example, in a narrow strip on the ventral edge of the operculum, laterally underneath the eyes, between the upper jaw and the eyes, as well as in the skin of the lower jaw.

The epithelium of the buccal and branchial cavities is conformably built in *S. histophorus*^{*7P1}

and *B. boddarti*^{*6P1} and also very similar to the epithelium of the branchial cavity of *Taenioides cirratus*^{*4P1} and *Trypauchen vagina*. Fig. 14 shows a cross section through the buccal cavity mucous membrane of *B. boddarti*^{*6P1}. The epithelium is flat, three-layered, the cells of the middle layer is polygonal, the upper layer is flat and provided with a brush border. The main layer of the dermis (*C.*) is very thick, while only a thin layer of tight connective tissue fibers is present under the epithelium of the branchial cavity. Incidentally, these differences in the formation of the dermis are found in all examined gobies.^{*1P2} The arteries and veins running in the subcutaneous loose connective tissue pass through the dermis. Their capillary-sized final branches (*Kap.*) form a close network in the surface of the dermis, which indents into the epithelium from the inside and is separated from the surrounding medium only through the outermost cell layer; the nucleus of the epithelial cell covering the capillary does not usually overlap, but is located beside the capillary. Gland cells are not frequent in these epithelia, but goblet cells and mitochondria-rich cells^{*3P12} occur regularly. Acidophilic granular glands^{*2P12} are also found in the epithelium of the branchial cavity of *B. boddarti*^{*6P1}.

The epithelium of the gill arches exhibits no characteristics compared to *Gobius*. The basic structure of the olfactory organ of *S. histophorus*^{*7P1} and *B. boddarti*^{*6P1} is also similar to that of *Gobius*.^{*1P40} Due to the dorsal position of the eyes and the stronger formation of the skin fold over the upper lip in *Boleophthalmus*, the anterior and posterior nares moved further apart. The latter is closely underneath the eye, the former on a

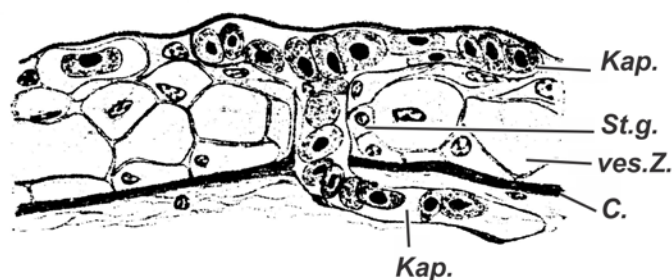


Fig. 15 Cross section through the dorsal trunk skin of 0.98 cm long *Periophthalmus vulgaris*.^{*6P5} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 2/3. C. dermis, Kap. capillary, St.g. germinative stratum, ves.Z. vesicular cell.

small tip in the lower edge of a skin fold. The olfactory part represents a duct, which is lined with a sensory epithelium partly in its entire circumference but partly only medially and ventrally; a separation into individual olfactory buds does not occur. The non-sensory part of the duct carries a four-layered squamous epithelium, which contains the invaginated mitochondria-rich cells^{*3P12} and, exceptionally, also contains granular cells in a specimen of *B. boddarti*.^{*6P1} The nasal sacs are very spacious and wider than in *G. auratus* in both its mediolateral and dorsoventral dimensions. In some individuals, its wall is strongly folded, and the sacs seem to be smaller in dimension than in other specimens, whose nasal sacs are inflated. For *S. histophorus*^{*7P1} and *B. boddarti*,^{*6P1} however, it can be regarded as the norm that the ethmoidal cavities of both sides come very close in the midline without their walls apposing to each other, and that the intermaxillary cavity protrudes ventrally far toward the roof of the anterior buccal cavity region. The epithelium of the nasal sac is very thin and consists of strongly flattened cells in two to three layers. Mucous cells and invaginated mitochondria-rich cells^{*3P12} occur regularly, granular glands^{*2P12} in most cases interposed between the indifferent epithelium cells. A very thin layer of tight connective-tissue fibers separates the epithelium from the underlying loose connective tissue; scattered capillaries run in it^{*2P40} in addition to the nasal artery and vein, which have however no closer relationship with the epithelium.

h) *Periophthalmus*^{*3P40}

RAUTHER (1910) and HARMS (1928) indicated the significant importance of skin respiration in *Periophthalmus*. — A comparative survey on *P. koelreuteri*,^{*4P2} *P. argentineatus*,^{*3P5} *P.*

dipus,^{*5P5} *P. vulgaris*,^{*9P1} *P. chrysospiros*, and *Pn. schlosseri*^{*3P9} established that rich vascularization of the skin is characteristic to all, and that basic structure of the skin and the extent of the vascularized epidermis are relatively constant.

The skin of the dorsal and anterior sides of the head and on the gill cover is the areas with the greatest blood supply, somewhat poorer in the trunk and the tail. In contrast, the epidermis of the ventral surfaces of the tail and the trunk lying on the ground is not vascularized; only isolated capillaries are present here in subepidermal connective tissue. However, capillaries are amply present under the epidermis of the ventral anterior head region to the lower jaw, where the epidermis can show real vascularization.^{*1P41} The anterior part of the head is also more or less raised above the substratum and is not so strongly exposed to friction. — Scales are present in the entire trunk and the tail and dorsally on the head down to the eyes, as well as on the operculum.^{*2P41} The epidermis between the eyes and the upper jaw is indeed strongly vascularized, but scales are absent. Likewise, the lower jaw down to the anterior flange of the branchiostegal membrane lacks the scales.

Finer structure of the skin is commented on for the two *Periophthalmus* species,^{*3P41} *P. vulgaris*^{*9P1} as a type for the smaller species and *Pn. schlosseri*^{*3P9} for the largest species.

In *P. vulgaris*^{*9P1} (Fig. 15), the epidermis consists of a basal layer of cuboidal or more flattened cells (*St.g.*); several layers of vesicular cells (*ves.Z.*) and two to three cover layers occur on top. The turgor cells^{*4P41} are present in the whole body; they are usually flattened parallel to the surface on the trunk and on the top of the head, while they appear most pronounced on the operculum.^{*5P41} The surface layers filled with

homogeneous cytoplasm consist of more cuboidal cells where the ventral skin is constantly in contact with the substrate, whereas they^{*6P41} are more or less flattened dorsally on the head and the trunk. A brush border with tight junction is always present, which is particularly clear ventrally. Glandular cells^{*1P42} are not common in the epidermis, but always detectable: in addition to invaginated mitochondria-rich cells^{*3P12} there are primarily mucous cells.^{*2P42} Between the scale pockets the epidermis is tucked as in *Gobius* in a fine wedge, which contains a thin layer of flat turgor cells between two layers of the germinative stratum. In the scale pockets, two larger vessels always run, which split under the epidermis. Capillaries (Fig.15, *Kap.*) climb perpendicularly to the surface of the epidermis; however, they do not

break through the basement membrane or the germinative stratum (*St.g.*), but they^{*3P42} are indented by the ascending vessel and enclose the vessel in the form of a cylindrical sheath. Thus, the capillary reach into the region of the epidermis, where the vesicular cells (*ves.Z.*) are detached from the cells of the surface layers. It must be emphasized that up to this point the vessel does not actually run intraepithelially, but in a kind of finger-shaped protrusion of the dermis, which does not contain any other connective-tissue elements than the vessel, apart from a membrane enveloping the capillary, which however is not differentiated with certainty from the adjoining basement membrane. The cells of the germinative stratum, which surround the invagination^{*4P42}, are even flatter apically; similarly, the neighboring vesicular cells flatten parallel to the

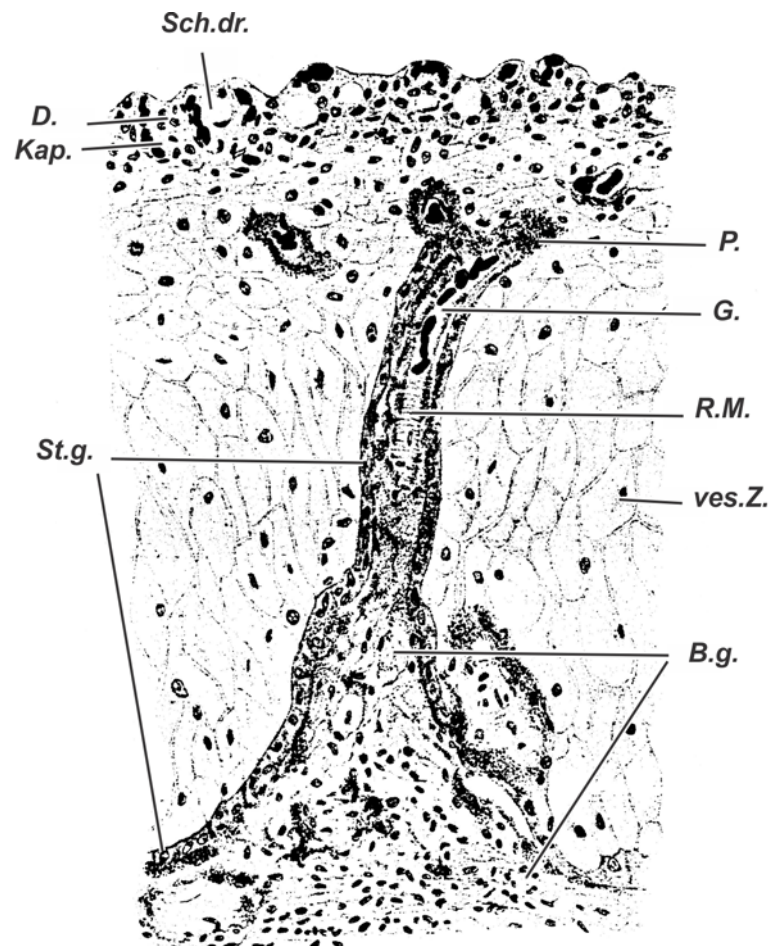


Fig. 16 Cross section through the epidermis of the median head skin of *Periophthalmodon schlosseri*.^{*8P1} Susa fixative, Eisenhematoxylin staining; LEITZ Objective 7, Ocular 1, Tblg. 150, reduced to 4/5. *B.g.* connective tissue, *D.* cover layer, *G.* vessel, *Kap.* capillary, *P.* pigment, *R.M.* ring muscle cells, *Sch.dr.* mucous gland, *St.g.* germinative stratum, *ves.Z.* vesicular cell.

direction of the ascending vessel. It*^{5P42} branches out, when it reaches the border between turgor cells and surface layers, in an umbrella-shape into several branches, which run now parallel to the surface (*Kap.*). While so far the vessel was always clearly enveloped by the germinative stratum, this is no longer to be proven around the side branches; the flattened cells of the germinative stratum resemble perfectly the cells of the surface layers in this height. It is therefore very improbable that the capillaries are enveloped by the basal layer until their last ramification, because the capillaries running closely under the surface are separated from the external medium only by a very thin, homogeneous plasma layer, usually without nuclei, which merges continuously into the adjacent cover cells and must be regarded as part of these cells. Nowhere a second layer between capillaries and outside medium could be detected. From the ramification site of the ascending vessel we are dealing with true intraepithelial capillaries, which form a widely branched network as connection between the skin arteries and skin veins.*^{6P42}

Completely homologous conditions as in *Periophthalmus vulgaris**^{9P1} occur in the skin of *P. dipus*,*^{5P5} *P. kalolo*,*^{1P5} *P. argentineatus**^{3P5} and *P. chrysospilos*. The epidermis is usually thicker in larger species than in smaller species; the wall of the vessels, which bulge the epidermis and enter the highest layers, is formed also only by a fine connective tissue membrane and by the endothelium. Pigment or loose connective tissue never enters the finger-shaped papilla with the vessels.

In *Pn. schlosseri**^{3P9} a complication of the blood supply also becomes necessary by the large height of the epidermis. Fig. 16 shows a cross section through the epidermis of the median head skin under the eyes. The epidermis consists of a layer

of cuboidal cells of the germinative stratum (*St.g.*), numerous layers of vesicular cells (*ves.Z.*), and four to six flat or cuboidal outer layers (*D.*), between which mucous glands (*Sch.dr.*) are inserted.*^{1P43} From subepidermal connective tissue, finger-formed papillae extend towards the epidermis, which begin with wider basis and taper upwards. In the lower part of the papilla, it*^{2P43} contains the connective tissue (*B.g.*) with pigment cells in addition to an afferent or efferent vessel, externally only a little connective tissue is retained around the vessel (*G.*); however, a pigment sheath (*P.*) always envelops the vessel, which is an arteriole or a small vein, because ring muscle cells (*R.M.*) participate in the formation of the wall in addition to the endothelium and a fine layer of connective tissue. In the upper quarter of the epidermis, where the polygonal turgor cells (*ves.Z.*) begin to flatten, the vertical vessel branches out to several horizontal branches, which soon lose the muscle layer, but still possess a pigment coat. These branches are intraepithelial, since they lie between the turgor cells and abandoned their connection with the dermis. They continue to ascend toward the surface, lose their pigment and branch out between the outermost surface layers (*D.*). In inspection one can state that these final branches (*Kap.*) connect the afferent and efferent vessels as a dense network. Where the capillaries run, the outer contour of the epidermis is somewhat bulged, probably with the pressure in the vessels. Fig. 16 shows that gas exchange between the surrounding medium and blood can take place very easily at these places. —At the trunk the epidermis is not as high as at the head: In addition to the germinative stratum and the surface layers, there are only three to four layers of elongated turgor cells and about two layers of flat turgor cells. The blood circulation to the uppermost

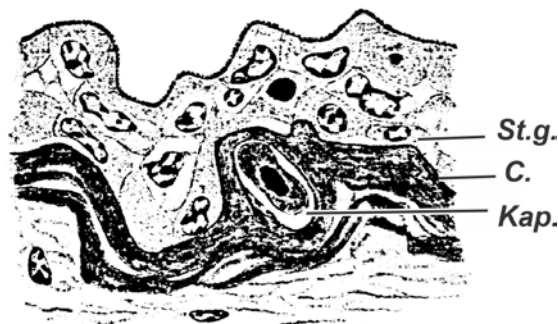


Fig. 17 Cross section through the epithelium of the buccal cavity of *Periophthalmus vulgaris*.*^{6P5} Susa fixative, Eisenhematoxylin staining; LEITZ immersion 1/12, ZEISS Composite Ocular 12, Tblg. 150, reduced to 2/3. *C.* dermis, *Kap.* capillary, *St.g.* germinative stratum.

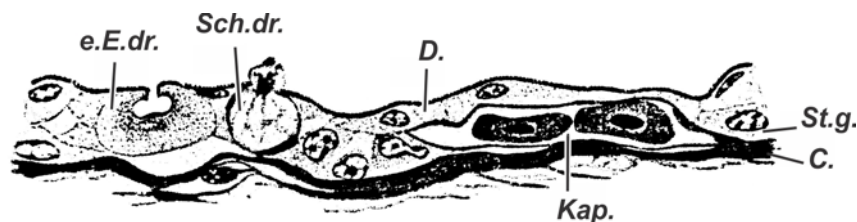


Fig. 18 Cross section through the epithelium of inner area of the operculum of *Periophthalmus vulgaris*.^{*6P5} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, ZEISS Composite Ocular 12, Tblg. 150, reduced to 2/3. C. dermis, D. cover layer, e.E.dr. invaginated mitochondria-rich cell, Kap. capillary, Sch.dr. mucous gland, St.g. germinative stratum.

surface layers is in principle the same as in Fig. 16, but does not reach this level. On the ventral surface of the body and the head, the epidermis has by comparison approximately the same height as on the top of the head. On these surfaces, which are heavily subjected to mechanical friction, the uppermost cell layers can be strongly flattened and partially eroded, which suggests a keratinization^{*1P44} process. According to HARMS (1928), the cystine test of fresh material failed to be positive.^{*2P44} In comparison, no keratinization is demonstrated histologically for the uppermost layers in other places of the ventral surface, and these do not differ from the surface layers of the dorsal and lateral skin. Tight junction and a brush border are always well developed. Blood supply of the ventral trunk skin is poor. Vessels rise perpendicularly upward from the dermis in connective-tissue, finger-shaped papillae, which bulge the germinative stratum. No vessels penetrate between the epithelial cells. On the ventral surface of the head the vertically ascending vessels hardly branch out between the uppermost layers of the vesicular cells.^{*1P45}

The epithelium of the buccal and branchial cavities as well as the gill arches is widely differentiated within the genus *Periophthalmus*. The individual species should therefore be treated

separately.

Contrary to most *Periophthalmus* species, the buccal cavity epithelium of *P. vulgaris*^{*9P1} (Fig. 17) and *P. modestus*^{*9P5} is not vascularized;^{*2P45} it agrees in its structure to *Gobius*, but has poorer blood supply than that of *Acentrogobius caninus*^{*2P1} or *G. IV*. Within the main layer of the dermis (C.), usually separated from the germinative stratum (St.g.) by a more or less thick layer of connective-tissue fibers, a capillary is occasionally encountered in cross section (Kap.). (An exception among the numerous varieties of *P. vulgaris*^{*9P1} examined, which all show the described conditions regarding the buccal cavity epithelium, is the "stem form", which lives in Batavia together with *P. chrysospilos*. Here a clear vascularization is observed, approximately to the same extent as in *Boleophthalmus*.)

The epithelium lining the branchial cavities (Fig. 18), contrary to the epithelium of the buccal cavity, is more strongly supplied with blood vessels in all examined *P. vulgaris*-varieties and in *P. modestus*,^{*9P5, *2P45} and is built according to the type of *B. boddarti*.^{*6P1} It is always very flat, two or three layered, and contains mucous cells (Sch.dr.) and invaginated mitochondria-rich cells (e.E.dr.).^{*3P12} Capillaries (Kap.) run under the surface layer (D.)

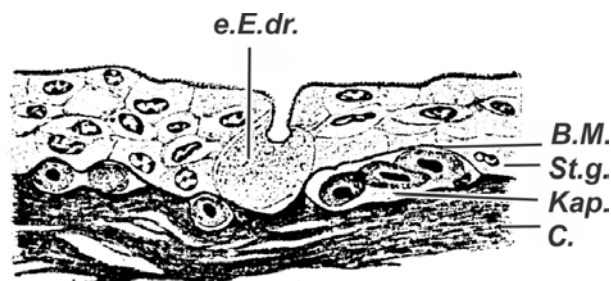


Fig. 19 Cross section through the epithelium of the buccal cavity of *Periophthalmus kalolo*.^{*1P5} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 2/3. B.M. basement membrane, C. dermis, e.E.dr. invaginated mitochondria-rich cell, Kap. capillary, St.g. germinative stratum.

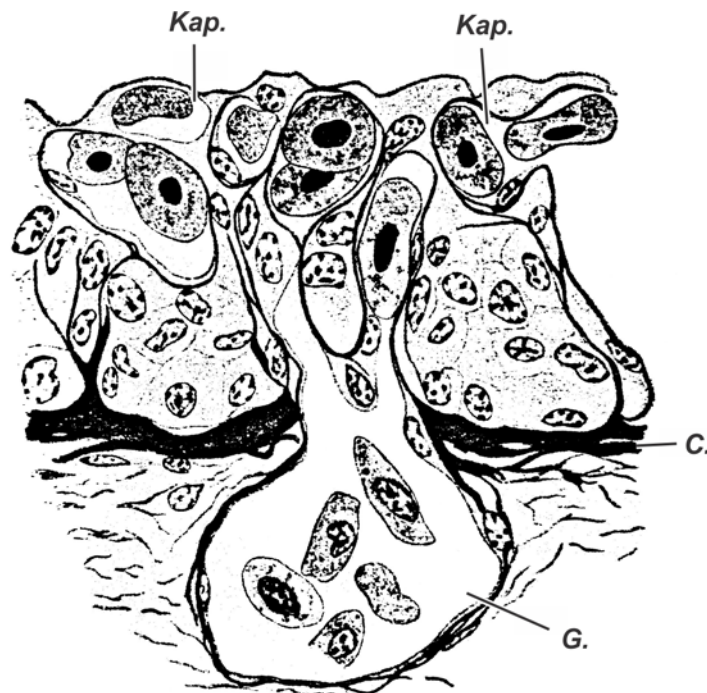


Fig. 20 Cross section through the epithelium of the branchial cavity of *Periophthalmodon schlosseri argentilineatus*.^{*2P6} Susa fixative, Azan staining; LEITZ immersion 1/12, ZEISS Composite Ocular 12, Tblg. 150, reduced to 2/3. C. dermis, G. vessel, Kap. capillary.

of the epithelium and displaced the germinative stratum (*St.g.*). —The branchial arches have no vascularized epithelium in *P. vulgaris*^{*9P1} and *P. modestus*^{*1P46} contrary to the wall of the branchial cavity, and also no capillary net is found within the tight dermal layer. Only in *P. vulgaris*^{*9P1} “stem form”, such^{*2P46} is present closely under the germinative stratum of the three-layered epithelium.

More intensive than in the two above species is the blood supply to the mucous membrane of the buccal cavity in *P. kalolo*^{*1P5} (Fig. 19). The epithelium, which structurally matches with that of *P. vulgaris*^{*9P1} is however not vascularized, since the capillaries (*Kap.*) remain within the dermis (*C.*) and the basal layer of the epithelium (*St.g.*) does not or only slightly bulge outward. An advance over *P. vulgaris*^{*9P1} is however present in that the vessels outwardly bulge directly on the basement membrane (*B.M.*). —On the contrary, the epithelium of the branchial cavities is strongly vascularized; the histological picture partly matches with that of *B. boddarti*^{*6P1}; the blood circulation is however more intensive, and true intraepithelial capillaries could also be observed in isolated areas.

P. argentilineatus^{*3P5} and *P. dipus*^{*5P5} are at the

same developmental level in relation to the epithelia concerned. Both the buccal and branchial cavities are lined by a low, two to four layered epithelium, which is bulged from below by a rich capillary net, as in *Boleophthalmus*. The number of the capillaries is however much larger than in *Boleophthalmus*. Vessels within the epithelium could not be detected with certainty. The relations between blood and external medium is nevertheless just as intimate as those in the branchial cavities of *P. kalolo*^{*1P5}

The branchial arches in *P. kalolo*^{*1P5}, *P. argentilineatus*^{*3P5} and *P. dipus*^{*5P5} have a mucous membrane, which agrees well with the mucous membrane of the buccal cavity of *P. kalolo*^{*1P5} shown in Fig. 19. Blood circulation was never as strong as in the wall of the branchial cavities.

In *Periophthalmus chrysopilos* and *Pn. schlosseri*^{*3P9} the accessory respiratory organs are the most differentiated. The epithelium of the buccal and branchial cavities and branchial arches is relatively high, especially in *Pn. schlosseri*^{*3P9} and the capillaries ramify in the uppermost epithelial layers in order to run closely under the surface. Fig. 20, which represents a section through the mucous membrane of the branchial cavities of *Pn. schlosseri argentiventralis*^{*2P6} shows it clearly. ^{*1P48}

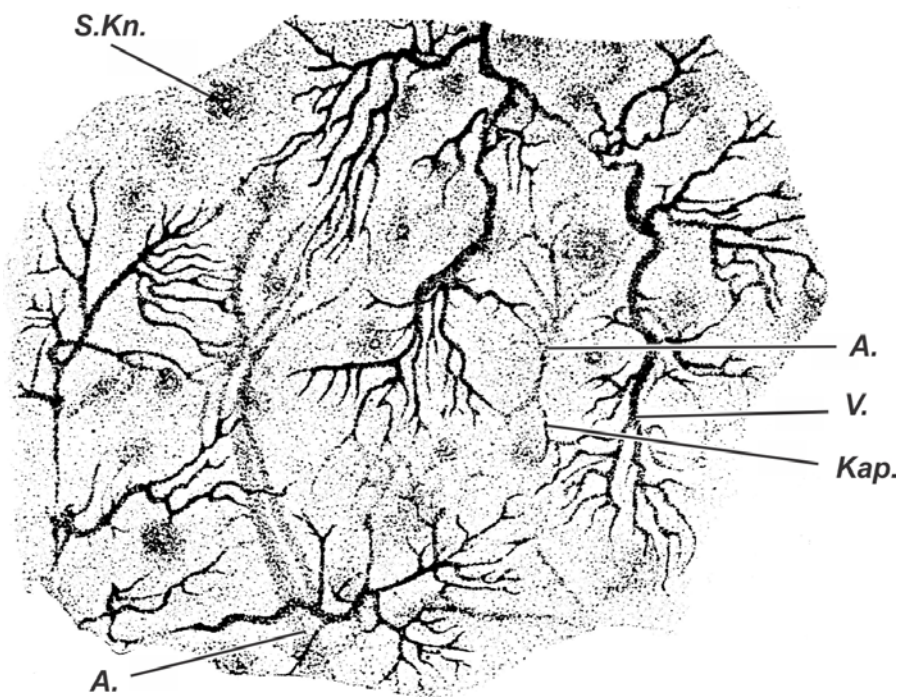


Fig. 21 Top view of the inner wall of the buccal cavity of *Periophthalmus chrysopilos*.
 Susa fixative, Hemalaun staining; LEITZ Objective 1, Ocular 1, Tblg. 152. A. artery, Kap. capillary, S.kn. sensory bud, V. vein.

The vessel (G.), ascending from the loose connective tissue, breaks through the tight dermis (C.) and divides into two parallel branches, which penetrate the epithelium vertically and then horizontally ramify within the uppermost layers. At the basis of the epithelium, vessels are far rarer, while the uppermost surface layers are completely interspersed by capillaries. This fact also suggests that the terminal ramification takes place within the epithelium. In Plate.1, Fig. 3, the same relations between capillaries and epithelium are observed in *P. chrysopilos* (mucous membrane of the buccal cavity). Despite the smaller height of the epithelium here, a true capillary net generally lies between the surface layers (D.). —Fig. 21 shows a surface view of the prepared mucous membrane of the dorsal buccal cavity of *P. chrysopilos*, and it is evident from this figure that it^{*2P48} is not the vascular diverticula in the sense of JOSEPHS (1898), which^{*3P48} bulge epithelium and appear to be encased on all sides by the epithelial cells only in an oblique section. The darker ones, i.e., more strongly filled with blood cells, represent the veins (V.), the brighter ones are the arteries (A.). The larger vessels ramify many times, and the terminal

ramification forms a capillary net (Kap.) between the afferent and efferent vessels. —The mentioned epithelia are rich with gland cells. In *P. chrysopilos*, the goblet cells are lacking, and small mitochondria-rich cells (Plate 1, Fig. 3, *e.E.dr.*) are numerous in the mucous membrane of the buccal cavity; in addition, the epithelium of the branchial cavity contains sac-formed granular glands,^{*2P12} which however do not rest on the basement membrane as the former,^{*1P49} but occur only in the uppermost layers. In the buccal cavity epithelium of *Pn. schlosseri*,^{*3P9} invaginated mitochondria-rich cells^{*3P12} and mucous cells were found, and in the branchial cavity epithelium also granular glands^{*2P12} (Fig.22, *e.E.dr.*, *K.dr.* and *Sch.dr.*). However, the gland cells are missing in the true vascularized epithelium, and are found only in certain mucous membrane regions that are not supplied with blood in this species; here they are however abundant and often occur closely together (Fig. 22).

All *Periophthalmus* species I examined are characteristic for strong magnification of the nasal sac in comparison with *Gobius* and *Boleophthalmus*. In cranio-caudal direction, its extent approximately

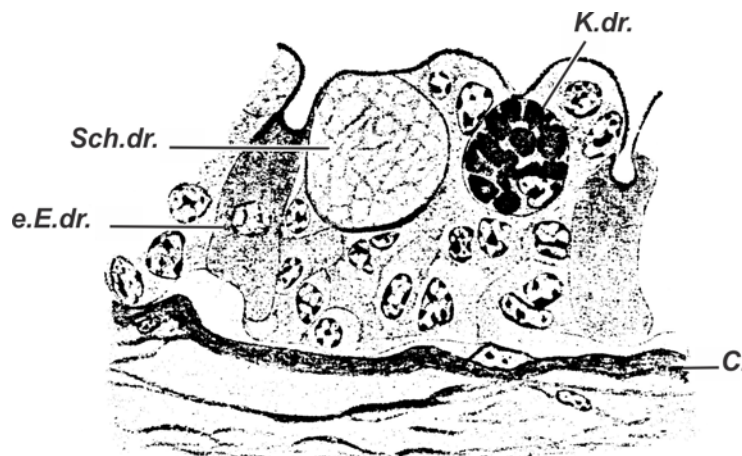


Fig. 22 Cross section through the epithelium of the branchial cavity of *Periophthalmodon schlosseri argentilineatus*.^{*2P6} Staining and magnification as Fig. 20. C. dermis, e.E.dr. invaginated mitochondria-rich cell, K.dr. granular gland, Sch.dr. mucus gland.

equals that of *Gobius*; however, the medio-lateral and dorso-ventral extent is larger. The anterior lower nostril rests on a lobe-shaped extension of a skin fold located above the upper lip, which after HARMS (1928) in *P. vulgaris s. argentilineatus* can occasionally be drawn into the oral cavity, so that a kind of internal nasal opening occurs. The posterior upper nostril by comparison is moved dorsally and lies directly under the eye. Between both openings, the olfactory part extends in the form of a duct, which is medially lined with the sensory epithelium exhibiting differentiation into individual sensory buds in *P. vulgaris s. argentilineatus* (HARMS 1928). I could confirm this condition of the sensory epithelium for *P. kalolo*,^{*1P5} *P. dipus*,^{*5P5} *P. argentilineatus*,^{*3P5} *P. chrysopilos* and *Pn. schlosseri*.^{*8P1} The non-sensory part of the duct is lined by a lower epithelium, often richly provided with mitochondria-rich cells and granular glands,^{*2P12} which^{*1P50} agrees with that^{*1P50} of the nasal sac. This^{*2P50} is very thin-skinned and folded repeatedly and extends in its^{*2P50} ethmoidal, more dorsally situated part to the midline. Here the walls of the nasal sacs of both sides lie close together, so that a thin diaphragm is formed that^{*3P50} consists of the epithelial cells with the underlying thin layer of tight-connective-tissue fibers and somewhat looser connective tissue. The maxillary part of the nasal sac expands laterally and ventrally from the upper nostril and is usually separated from the mouth roof only by a thin layer of loose connective tissue. The wall of the nasal sac is identically built in *P. vulgaris*,^{*9P1} *P. kalolo*,^{*1P5} *P. argentilineatus*^{*3P5} and *P. dipus*.^{*5P5} As an example,

P. kalolo^{*1P5} is described more closely: the epithelium is very thin and consists only of two, at the most three layers of flat cells, the uppermost of which carries brush border. The large abundance of unicellular glands, which span the whole thickness of the mucous membrane, is remarkable; the serous ones predominate among them (granular and flat mitochondria-rich cells). Mucous glands are also present, but they are less important than the former.^{*4P50} A thin layer of parallel connective-tissue fibers rests closely to the epithelium, underneath of which loose connective tissue follows. This^{*5P50} contains sparse capillaries, which however seldom run close to the tight layer and have no closer spatial relationship with the epithelium.

RAUTHER (1910) verified in *P. koelreuteri*^{*4P2} that in the nasal sac "capillaries closely running under the epithelium penetrate almost below the surface". I could not confirm such a condition of the subepithelial vessels in *P. kalolo*.^{*1P5} But it is very probable that given the large diversity of the variety group of the family *Periophthalmus* and with the uncertainty of the systematic classification, especially the forms so far described as "*kalolo*",^{*1P51} the *kalolo*^{*1P51} form I examined does not match the one examined by RAUTHER.

Also in *Pn. schlosseri*,^{*3P9} the wall of the nasal sac does not show characteristics regarding blood circulation. The epithelium is four- to five-layered and particularly rich in granular glands.^{*2P12} A capillary net supplying the nasal sac lies in the loose connective tissue.

On the other hand, in *P. chrysopilos*, there are

capillaries that are enveloped only by a connective-tissue fibers, and weakly bulge the basal layer at the basis of the three- to four-layered epithelium, particularly in the caudal part of the nasal sac. It somewhat resembles the mucous membrane of the buccal cavity of *P. kalolo**^{1P5} (see Fig. 19).

2. Morphology of the buccal and branchial cavities

The extent of the epithelium of the buccal and branchial cavities, which is particularly strongly provided with capillaries, is not uniform among various gobies.*^{1P2} In *Gobius III*, *Gobius IV* and *Gobius V*, the extent of the epithelial areas that have a capillary net at their basis, is relatively small; they are usually limited to the roof of the buccal cavity, while in *Gobius II* and *Acentrogobius caninus**^{2P1} the epithelium of the entire buccal cavity is provided with capillaries at the basis, generally the blood supply being stronger dorsally than ventrally and laterally. In *Taenioides cirratus**^{4P1} and *Trypauchen vagina*, by comparison, the vascularized epithelium covers not only the entire buccal cavity wall, but also the branchial cavity is lined with such an epithelium in its larger part, except a small, cranio-dorsal area laterally from the dorsal attachment points of the gill arches.

Vascularized epithelium is found in the buccopharyngeal cavity of *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*, dorsally, ventrally and laterally to the anterior edge of the upper and lower pharyngeal bones. Only within the caudal range a narrow median strip is covered both dorsally and ventrally with somewhat higher, non-vascularized epithelium. The distribution of the vascularized epithelium in the branchial cavity matches also for *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*. The entire inner surface of the operculum is covered with vascularized epithelium, which considerably increases the surface area by numerous longitudinal folds,*^{2P51} as RAUTHER (1910) already observed in *Periophthalmus koelreuteri**^{4P2}. These folds continue on the ventral inner surface of the branchial cavity, but are present only when the operculum is adducted*^{1P52} and the branchiostegal membrane lies parallel to the sagittal plane. If the branchial cavity is inflated and the branchiostegal membrane is positioned diagonally to the length of the animal, then the longitudinal folds become completely smooth. The epithelium of the medial wall of the branchial cavity is also vascularized,

although the blood circulation is generally not as strong as on the inner surface of the operculum. In the anterior dorsal section of the branchial cavity, where the pseudobranch is located, the epithelium can no longer be addressed as vascularized. It is indeed very thin, but the capillaries are limited to the loose connective tissue.

In *Periophthalmus*, this region shows a special morphological peculiarity, which RAUTHER (1910) also observed in *Periophthalmus koelreuteri**^{4P2}. He described on page 532: "After removal of the lower jaw and the ventral half of the gill basket, one sees the roof of the buccal and pharyngeal cavity, then it is immediately noticeable that shortly before the first gill arches, the pharyngeal cavity suddenly expands dorsally to the right and left of the skull basis." In *Periophthalmus* species mentioned on pages 5 and 6,*^{3P51} this "flat dorsal side room of the pharyngeal cavity" is in broad connection with the anterior part of the branchial cavity and can be regarded as belonging to the cavity. The connection with the buccopharyngeal cavity occurs through the first gill cleft between the hyoid and first gill arches. However, it*^{2P52} is not free along its entire length, but only in its dorsal part. Here the first gill arch runs diagonally to the rear like the three following arches; the middle part of the arch however stands almost vertically to the longitudinal axis of the animal (see also RAUTHER 1910), while in a short ventral piece the first gill arch runs again parallel to the following. Ventrally and in the middle part, the cranially directed edge of the first gill arch is closely attached with the pharyngeal wall through a skin fold, so that the first gill cleft is reduced to a relatively short carving*^{3P52} located dorsally. This fold is covered with vascularized epithelium on its surface facing the branchial cavity; in contrast, the side facing the buccopharyngeal cavity does not carry a vascularized mucous membrane. On the wall of the dorsal flat side room of the pharyngeal cavity, no closer relations of the capillaries with the epithelium could be determined, any more than in the remaining anterior part of the branchial cavity. So, this dorsal expansion is less likely to serve for the enlargement of the respiratory surface than the fold connecting the first gill arch to the pharyngeal wall. This fold delineates the dorsal anterior region of the branchial cavity more sharply from the pharyngeal cavity; it is possible that this area serves for holding water, in order to keep the gills and branchial cavity epithelium moist. Contrary to

Periophthalmus, there is neither a dorsal expansion of the branchial cavity nor another membrane connecting the first gill arch to the lateral pharyngeal wall in *Boleophthalmus* or *Gobius*. The first gill arch is free between its dorsal and ventral attachment points as the other gill arches.

RAUTHER (1910) describes in *Periophthalmus koelreuteri**4P2 “a strikingly arched fold of the mucous membrane lining the inner surface of the hyomandibular, which recedes into the pharyngeal cavity”; I observed this fold in all *Periophthalmus* species available to me in the same form and extent. It*1P53 is covered with a multilayered epithelium and carries sensory buds on the top, which correspond to those on the gill rakers. A fold of the mucous membrane protruding into the pharyngeal cavity over the hyomandibular is also observed in *Boleophthalmus*, but to a lesser extent compared with *Periophthalmus*. *Gobius* possesses a short, roundish projection into the lumen of the pharynx, in the corresponding site over the hyomandibular, which bears sensory buds as the fold of *Periophthalmus* and *Boleophthalmus*. It is conceivable that in *Periophthalmus* compared to *Boleophthalmus* and particularly to *Gobius* the enlarged fold could also serve for the better seal of the dorsal side cavity.*2P53

Ventrally the branchial cavity continues far forward under the wall of the floor of the pharyngeal and buccal cavities. HARMS (1928) describes this extension of the branchial cavities in

Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus as two forwardly directed blindly ending cavities*3P53 with corrugations,*4P53 which are ventrally located from the first gill arches, and he regards it as respiratory sacs. This region of the branchial cavity is lined with vascularized epithelium in all *Periophthalmus* species I examined. It*5P53 expands further forward in *Periophthalmus* compared with *Gobius auratus*. Some numbers may explain this (Table 2). The length **a** of the sac-shaped extension of the branchial cavity was measured from its anterior blind end to the attachment point of the first gill arch on the ventral pharyngeal wall. The ratio of this length to the distance **b** of the lower jaw from the ventral attachment point of the first gill arch is larger in *Periophthalmus chrysospilos*, *P. dipus**5P5 and *P. vulgaris**9P1 than the corresponding ratio in *Gobius auratus*. It might be partially be attributable to the more compact head structure of *Periophthalmus* (see the numbers of the penultimate column in lines 1 and 9, 2 and 14), which means that the denominator of the quotient becomes somewhat smaller in *Periophthalmus* than in approximately same sized *Gobius auratus* individuals. But the differences between *Periophthalmus* and *Gobius* in the ratio **a:b** should not only be due to these small differences, but above all to the fact that the ventral extension of the branchial cavity toward the anterior is more expanded in *Periophthalmus* than in *Gobius*.

3. Closure of the mouth and branchial cavities

Table 2.

	Species	Body length (cm)	a = Length of the ventral extension of the branchial cavity (cm)	b = Distance between the lower jaw and the ventral attachment point of the 1 st gill arch (cm)	a:b
1.	<i>Gobius auratus</i>	7.5	0.15	0.9	0.17
2.	» »	6.3	0.1	0.65	0.15
3.	» »	5.7	0.1	0.87	0.11
4.	» »	5.6	0.1	0.6	0.17
5.	<i>Periophthalmus dipus</i> *5P5	8.7	0.2	0.95	0.21
6.	<i>Periophthalmus chrysospilos</i>	8.1	0.2	0.7	0.29
7.	» »	8.0	0.25	0.75	0.33
8.	» »	7.8	0.3	0.8	0.38
9.	» »	7.7	0.25	0.7	0.36
10.	» »	8.3	0.3	0.7	0.43
11.	» »	8.9	0.25	0.8	0.31
12.	» »	8.6	0.25	0.75	0.33
13.	» »	8.7	0.3	0.8	0.38
14.	<i>Periophthalmus vulgaris</i> *9P1	6.7	0.2	0.6	0.33

In the bony fishes, the buccal cavity is closed by the upper and lower oral valves, ^{*1P54} the branchial cavity by the branchiostegal membrane. In teleosts living in water, the oral valves function as back pressure flaps; they appose tightly during expiration and withdraw during inspiration. On the other hand, the branchiostegal membrane fits closely to the body during inspiration, while it moves back during expiration. In *Gobius*, this breathing mechanism is completely typically developed, and the structure of the breathing valves offers nothing remarkable. The maxillary and mandibular valves ^{*2P54} (Fig. 23, *Max.K.* and *Mand.K.*) are well developed and approximately of the same size (Fig. 23). Behind the breathing valves, the mucous membrane of the buccal cavity stretches smoothly over the underlying tissue. If one compares this ^{*1P55} to a median section through the anterior head region of *Boleophthalmus boddarti* ^{*6P1} (Fig. 24), then the shortening of the maxillary and mandibular valves (*Max.K.* and *Mand.K.*) becomes clear. The buccal cavity expands dorsally behind the maxillary valve; this recess, which has the form of a groove running parallel to the upper jaw, possesses a weakly pleated epithelium (*F.d.*) and is delimited by a bulge (*W.*) to the rear. From here to the caudal, the epithelium lining the buccal cavity is vascularized. Ventrally the buccal cavity epithelium shows two small folds (*F.v.*) pointing anteriorly in the recess between mandibular valve (*Mand.K.*) and tongue bulge (*Z.*). —Also in *Scartelaos histophorus*, ^{*7P1} a dorsal expansion is present behind the maxillary valve, which contains small folds. On the other hand, there are no ventral accessory folds.

In *Periophthalmus chrysopilus* (Fig. 25) the dorsal and ventral oral valves (*Max.K.* and *Mand.K.*) are also very small, but the folds behind them (*F.d.* and *F.v.*) are more strongly pronounced than in *Boleophthalmus*. The dorsal expansion of the buccal cavity is divided into two grooves by a fold (*F.d.*), which ^{*2P55} run parallel to the upper jaw; farther back there is a small, caudally arranged fold. Ventrally the epithelium of the buccal cavity behind the mandibular valve is laid into several small folds (*F.v.*), which enclose channels between them. While the form of the maxillary and mandibular valves (*Max.K.* and *Mand.K.*) is constant, the number and shape of the folds vary among the different species of *Periophthalmus*, and also within a species. But such accessory folds of the buccal cavity can be observed in all *Periophthalmus* species, ^{*5P2}

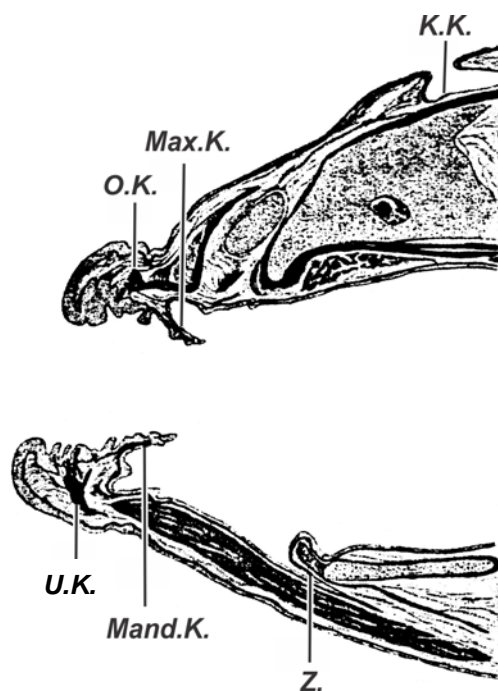


Fig. 23 Median section through the anterior part of the head of *Knipowitschia panizzae*. ^{*5P1} Susa fixative, Azan staining; LEITZ Objective 1, Ocular 2, Tblg. 152, reduced to 4/5. *K.K.* head canal, *Mand.K.* mandibular valve, *Max.K.* maxillary valve, *O.K.* upper jaw, *U.K.* lower jaw, *Z.*

regardless of the size of the individual. If one examines the lower or upper jaw of the buccal cavity side in a total preparation, then the folds behind the narrow breathing valves and the grooves lying between them are clearly visible; they run parallel with the edges of the jaws and stretch gradually on sides. In cross sections through the head, the grooves are often not in connection with the buccal cavity. If the sections are not made exactly transverse to the longitudinal axis of the body, but more parallel with the front surface of the head, then two successive grooves are often cut as overlapping and appear as blind sacs when the series of cuts is followed (HARMS 1928, pages 299-302). ^{*1P57} The folds can be again folded laterally in the region of the corner of the mouth ^{*2P57}, and then an image develops in the cross section, as if “blind sacs” were branching. —The lateral blind sac described by HARMS (1928) realizes through a longitudinal fold that starts from the corner of the mouth, and gradually fades toward the back.

HARMS (1928) suspects that the blind sacs in *Periophthalmus vulgaris* s. *argenteolineatus* serve

for the enlargement the respiratory surface. The epithelium that covers the folds and grooves is usually higher and more poorly supplied with blood vessels compared with that^{*3P57} of the remaining buccal cavity, in *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*. Therefore, the functional importance of the fold and groove formation should only be seen secondarily in an enlargement of the respiratory surface. It would be more conceivable that water could be held between the folds by capillary action. Furthermore, it is possible that when the mouth^{*4P57} is closed, the projection^{*5P57} behind dorsal recessing^{*6P57} (Figs. 24 and 25) lies in the concavity of the lower jaw, and together with the easily adjustable folds, brings about a tighter closure of the buccal cavity.

PAPE (1914) describes completely similar accessory

folds in the front part of the buccal cavity in *Heteropneustes*^{*7P57} *fossilis* BL. A recess^{*8P57} with concentric folds protruding toward the buccal cavity occurs between the dentary and the tongue. Possibly, the folds serve for the better closure of the buccopharyngeal cavity also in this species, which possesses an outgrowth of the branchial cavity directing posteriorly as the accessory respiratory organ.

The branchiostegal membrane shows no fundamental deviations in the mud and land gobies^{*9P57} from *Gobius*. It is traversed lengthwise by the striated *Musculus hyohyoideus superior* (DIETZ 1914). In those forms that have the respiratory branchial cavity, the inwardly facing surface of the membrane is covered with the vascularized epithelium. The free part of the membrane is shortened in *Taenioides cirratus*,^{*4P1}

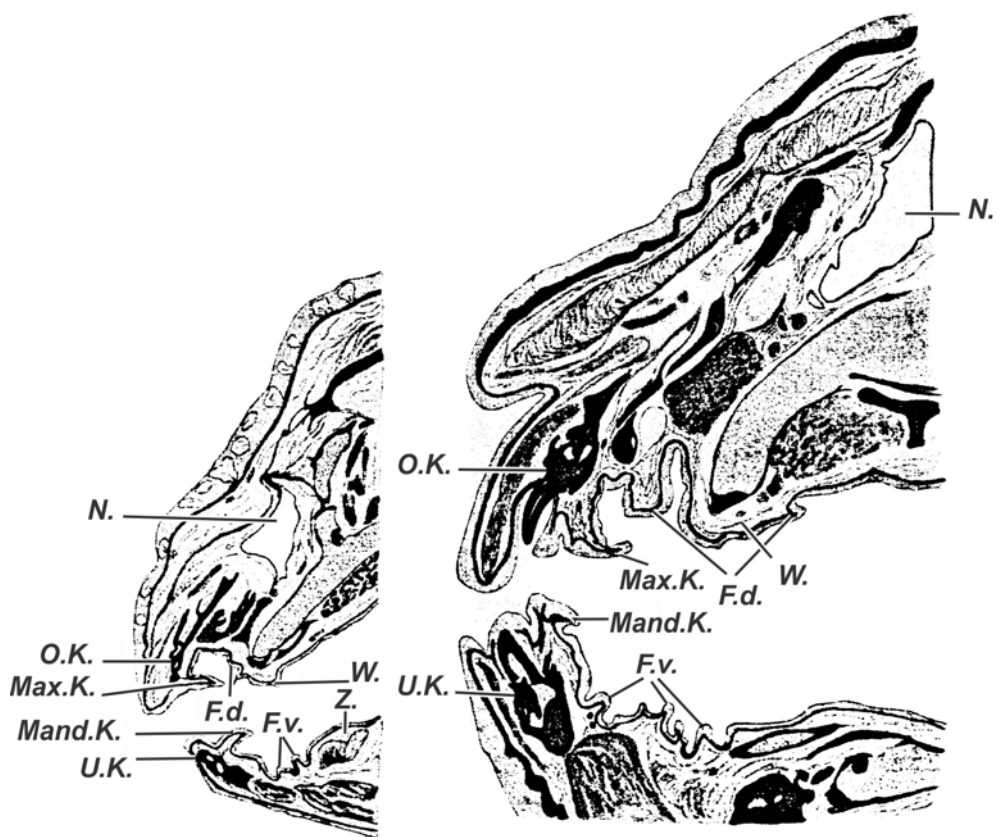


Fig. 24

Fig. 25

Fig. 24 Median section through the anterior part of the head of *Boleophthalmus boddarti*.^{*6P1} Staining and magnification as Fig. 23. *F.d.* dorsal fold, *F.v.* ventral fold, *Mand.K.* mandibular valve, *Max.K.* maxillary valve, *N.* nasal sac, *O.K.* upper jaw, *U.K.* lower jaw, *W.* bulge, *Z.* tongue bulge.

Fig. 25 Median section through the anterior part of the head of *Periophthalmus chrysopilos*. Explanation as Fig. 24.

Trypauchen vagina, *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*, since the opercular cleft is very narrow. Table 3 gives data on their size and on the relationship of opercular cleft:body length among different gobies.*^{1P2} This ratio varies in *Gobius* between 1:6.5 and 1:9.7, in *Periophthalmus* between 1:12.7 and 1:17.0, where the mean values predominate. *Boleophthalmus boddarti**^{6P1} shows the ratio from 1:10.2 to 1:12.6, between *Gobius* and *Periophthalmus*, while *Scartelaos histophorus**^{7P1} has an extremely smaller opercular cleft; this species also has a special ability to inflate the gill sacs. The situation is similar with the sexually mature *Taenioides cirratus*,*^{4P1} while in a young animal the ratio of the opercular cleft to body length gives an even larger value.*^{1P59}

The particularly good closure of the buccal and branchial cavities in the land forms cannot be linked with the fact that larger quantities of water are carried in these cavities, as some authors (CUVIER and VALENCIENNES 1837 and HAEMPEL 1913) assume. On the contrary, air is taken in such a way that the animals inspire air through the mouth by closing the gill sacs*^{2P59} with the branchiostegal membrane and expanding the branchial cavity. Then they close the mouth and retain the air for some time in the buccopharyngeal cavity and the gill sac. Normally, air is expired from the mouth by compression, but expelled from the gill slit only under water (HARMS 1928, p. 303). Due to this strange breathing mechanism, a positive pressure prevails in the mouth and particularly in the inflated branchial cavity between inspiration and expiration, and the closure apparatus of these cavities must be particularly modified, in order to withstand this pressure.

4. Evaluation of the histological findings

The question whether and to what extent the organs treated above are effective in respiration in different gobies*^{1P2} could be decided with certainty only by experiment. But histological findings permit, although to a limited extent, physiological interpretation.

Through vascularization of an epithelium, the tissue layer separating the blood from the external medium is so thin that respiratory importance of such an epithelium is not doubtful*^{1P59}. However, where the vessels run only at the base of the epithelium, as for example, in the buccal cavity mucous membrane of *Acentrogobius caninus**^{2P1} and *Periophthalmus*

*kalolo**^{1P5} (Fig.19) or in the skin of the *Taenioides cirratus**^{4P1} (Fig. 10), such a function cannot be easily accepted. RITTER (1893), who could identify a rich capillary net in the subepithelial connective tissue in *Typhlogobius californiensis*,*^{1P3} but no vascularization of the epidermis, accepts nevertheless a respiratory function of the skin, on the ground that the epidermis of the frog should probably offer no less resistance to gas exchange. Actually, the frog skin is no more favorably built for a respiratory function than, for instance, the skin of *Taenioides cirratus*.*^{4P1} However, because a considerable skin respiration is experimentally determined for the frog, we could also view the epithelia specified above as the accessory respiratory organs, on this analogy.

Still some words for the respiratory importance of the nasal sac. According to the histological findings, it appears very questionable whether the nasal sac is regarded as an accessory respiratory organ; it would be only possible for *P. chrysopilos*, but also in this species the blood supply is very poor. The enlargement of the nasal sac, in comparison with *Gobius*, might have its functional importance perhaps in the fact that a larger quantity of secretion can be produced to maintain humidity of the sensory part.

IV. Blood Supply of the Accessory Respiratory Organs

On the relationships of the vascularized epithelium to blood circulation in gobies,*^{1P2} there exists only limited information on *Periophthalmus koelreuteri* by RAUTHER (1910).*^{4P2} He states on page 537 "blood supply of the above-mentioned various and very extensive respiratory epithelial areas is difficult to determine without injection. It is safe to say that the epithelial areas return all the blood to the heart through the jugular vein; they receive the blood probably from the aorta or the carotids. The vessels of the gill arch show no essential deviation from the normal condition; all efferent branchial vessels participate in the formation of the aorta; the efferent vessel of the first arch gives off a few small branches onto the pharyngeal wall". I can basically confirm the observations by RAUTHER.

Table 3.

	Species	Body length (cm)	Opercular cleft of one side (cm)	Length of opercular cleft:body length
1.	<i>Knipowitschia panizzae</i> *5P1	4.1	0.5	1: 8.2
2.	<i>Gobius auratus</i>	6.3	0.7	1: 9
3.	» »	7.5	0.9	1: 8.3
4.	» <i>niger</i> *5P3	8	0.9	1: 8.9
5.	» »	9.7	1.0	1: 9.7
6.	<i>Acentrogobius caninus</i>	10	1.2	1: 8.3
7.	» »	7	1.0	1: 7
8.	<i>Gobius IX</i>	2.05	0.25	1: 8.2
9.	<i>Brachygobius xanthozonus</i> *6P4	1.95	0.3	1: 6.5
10.	<i>Gobius III</i>	1.4	0.2	1: 7
11.	» <i>IV</i>	2.5	0.38	1: 6.7
12.	<i>Pseudapocryptes elongatus</i> *3P1	12.7	0.9	1: 14.1
13.	<i>Trypauchen vagina</i>	1.9	1.15	1:13
14.	<i>Taenioides cirratus</i> *4P1	4.8	0.3	1:16
15.	» »	22	0.9	1:24.4
16.	<i>Scartelaos histophorus</i> *7P1	6.8	0.3	1:22.7
17.	» »	8.8	0.35	1:25.1
18.	<i>Boleophthalmus boddarti</i> *6P1	6.1	0.6	1:10.2
19.	» »	12.6	1	1:12.6
20.	<i>Periophthalmus vulgaris</i> *9P1	6.7	0.4	1:16.8
21.	» »	8.4	0.5	1:16.8
22.	» »	2.95	0.2	1:14.8
23.	» »	4.7	0.3	1:15.7
24.	<i>Periophthalmus kalolo</i> *1P5	5.6	0.4	1:14
25.	» »	10.1	0.65	1:15.5
26.	<i>Periophthalmus argentilineatus</i>	6.8	0.4	1:17.0
27.	» »	6.6	0.4	1:16.5
28.	<i>Periophthalmus modestus</i> *9P5	4.7	0.35	1:13.4
29.	<i>Periophthalmus dipus</i> *5P5	9.8	0.65	1:15.1
30.	» »	9.2	0.55	1:16.7
31.	» »	8.9	0.7	1:12.7
32.	» <i>chrysozilos</i>	8.3	0.6	1:13.8
33.	» »	7.7	0.6	1:12.8
34.	<i>Periophthalmodon schlosseri</i> *8P1	3.3	0.2	1:16.5

The blood supply of the accessory respiratory organs was investigated in *Boleophthalmus boddarti*,*6P1 *Scartelaos histophorus*,*7P1 in *Periophthalmus vulgaris*,*9P1 *Periophthalmodon schlosseri*,*8P1 *P. chrysozilos* and *P. kalolo*.*1P5 For this purpose, the major vessels of the head were reconstructed graphically according to cross section series, and projected onto an arbitrary assumed frontal plane; Figs. 26-35 are shown in the ventral view after such reconstructions and are somewhat schematic (the plastic description of the vessels was chosen for the sake of clarity). In addition to major vessels of the head, the branches to and from the respiratory epithelial areas are particularly

considered; on the contrary, many vessels to musculature, to the brain etc. were not shown in their entire extension and branching but only treated briefly.

1. *Knipowitschia panizzae*.*5P1

Before discussing blood supply of the accessory respiratory organs, the vessel disposition of the head of *K. panizzae* should be described.

The bulbus arteriosus (Fig. 26, B.) continues cranially into the truncus arteriosus*1P61 (*Tr.*), from which four afferent branchial arteries*2P61 (*A.aff.br. I-IV*) come off. The fourth branchial arteries (*A.aff.br. IV*) arise dorsally from the truncus,

whereas the first, second and third (*A.aff.br. I,II,III*) arise laterally. They run in the convex edge of the branchial arches and give off the afferent filamental arteries*^{3P61} to each gill filament, which extends on the inner edge to the tip of the filament. The efferent filamental arteries*^{4P61} collect blood from the respiratory lamellae; they run along the outer edge of the gill filament and pour into the first to fourth efferent branchial arteries (*A.aff.br. I-IV*), also called "the branchial veins"*^{5P61}, which pass through the gill arches between the afferent branchial arteries and the gill arch bones*^{6P61} (compare also Figs. 1 and 2, *A.aff.br. II*, *A.aff.br. II*

and *K.K.*). The first to fourth efferent branchial arteries (*A.aff.br. I-IV*) flow dorsally into the lateral aortae*^{7P61} on each side (Fig. 26, *A.w.*), which in turn unite to form the dorsal aorta (Fig. 26, *Ao.*). From the ventral beginning of the second efferent branchial artery (*A.aff.br. II*), a vessel branches out ventrally on each side; these two unite in the midline and form the hypobranchial artery (*A.hyp.br.*)*^{8P61}, which runs caudally below the truncus*^{9P61} and the heart. From the uniting point a small branch runs anteriorly to the musculature. The hypobranchial artery (*A.hyp.br.*) sends off numerous side branches to the pectoral musculature

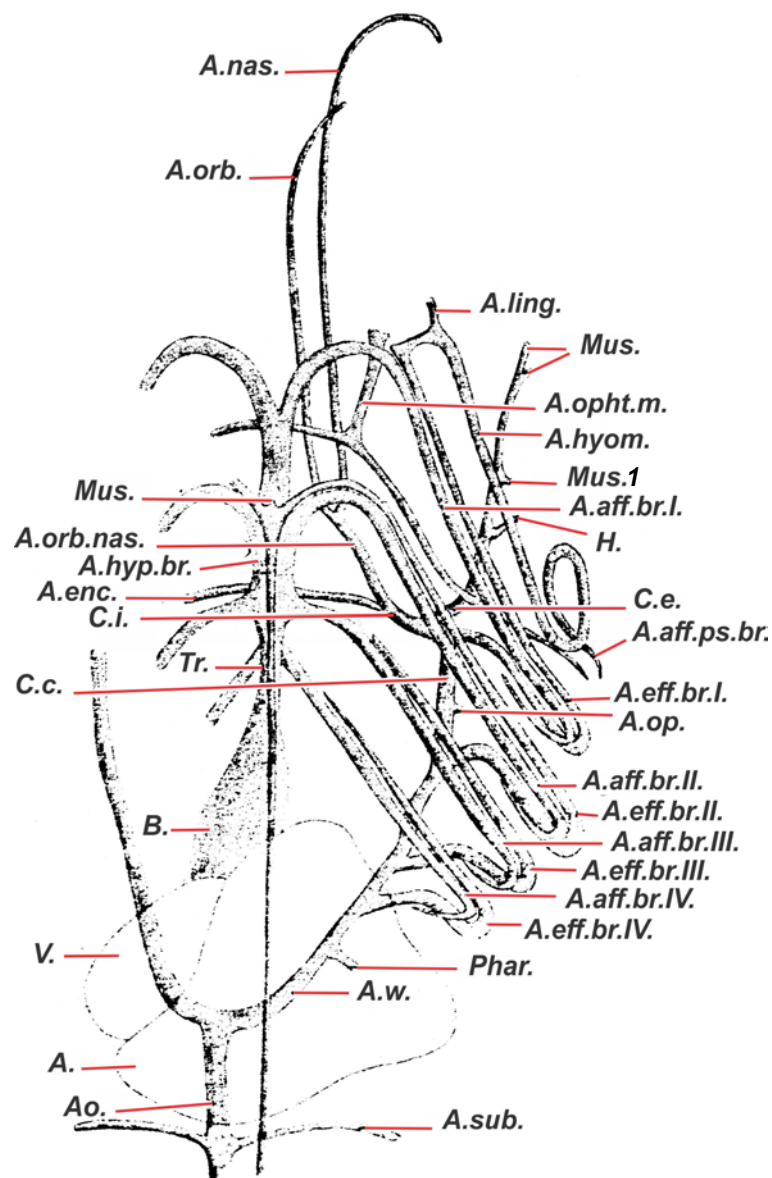


Fig. 26 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Knipowitschia panizzae*,*^{5P1} ventral view: arterial system.

and supplies the pelvic fins, which is why it is also referred to as the iliac artery. From the ventral beginning point of the first efferent branchial artery (*A. eff. br. I*), the hyomandibular artery (*A. hyom.*)*10P61 comes off, which initially runs parallel with the first efferent branchial artery obliquely toward the back, then turns dorsally and extends under the lateral pharyngeal wall. It gives off a small vessel anteriorly closely after its branching point from the efferent branchial artery, which supplies the ventral musculature of the lower pharyngeal wall and the tongue (lingual artery, *A. ling.*)*1P63. The hyomandibular artery constitutes the only afferent vessel of the pseudobranch (afferent pseudobranchial artery, *A. aff. ps. br.*)*2P63. From the pseudobranch, the blood is collected in the efferent pseudobranchial artery, which runs cranially, and merges into the choroidal gland of the eye without side branches coming off to other organs. It is also called as the ophthalmic artery (*A. oph. m.*)*3P63 and anastomoses with that of the other side through a transverse vessel.

Each lateral aorta continues anteriorly into the common carotid artery (*C. c.*)*4P63, which immediately bifurcate into the external carotid (*C. e.*)*5P63 and the internal carotid (*C. i.*)*6P63. The first (*C. e.*) curves outwards and dorsally, runs for a short distance closely under the jugular vein and supplies the lateral and anterior region of the skull with arterial blood. It branches off four branches, which go to the musculature (*Mus.* and *Mus. i.*) and to subcutaneous connective tissue (*H.*). The internal carotid artery (*C. i.*) splits shortly after its emergence from the common carotid artery into a branch running anteriorly and the other running medially. The first is the orbitonasal artery (*A. orb. nas.*)*7P63; the latter merges with the contralateral one in the midline and together forms the encephalic artery (*A. enc.*)*8P63. This closes the cephalic circle*9P63 typical for teleosts. Many branches go off from the encephalic artery, which supply the brain, but these have not been followed. The orbitonasal artery divides into the orbital artery (*A. orb.*)*10P63 for the eye muscle and into the nasal artery (*A. nas.*)*11P63 which runs along the nasal sac and extends to the anterior region of the upper jaw.

From the lateral aorta, a small vessel running outwards comes off between the junction of the first and second efferent branchial arteries, which extends to the muscle on the attachment of the operculum and is called the opercular artery

(*A. op.*)*12P63 by ALLEN (1905). Behind the junction of the fourth efferent branchial artery (*A. eff. br. IV*), still another artery arises, which supplies the musculature of the pharynx (*Phar.*). After the union of the both lateral aortae the dorsal aorta (*Ao.*)*13P63 extends somewhat on the right of the midline toward caudally. From it the right and left subclavian arteries (*A. sub.*)*14P63 arise, which break through the head kidney, run laterally and supply the pectoral fin.

The major veins of the head (Fig. 27) are the anterior cardinal veins or the jugular veins (*V. card. a.*)*15P63. They form by the confluence of four larger branches, the encephalic vein,*16P63 the orbital vein,*17P63 the nasal vein*1P64 and the external jugular vein.*2P64. The first (*V. enc.*) contains the blood from the brain through two branches (anterior cerebral vein [*V. cer. a.*]*3P64 and posterior cerebral vein [*V. cer. p.*]*4P64). The orbital vein (*V. orb.*) is mainly fed by the choroidal gland and receives a side branch from the eye muscles. The nasal veins (*V. nas.*) run in their anterior part along the nasal sacs; then they anastomose each other medially for a short distance and receive a branch from the dorsal skin in their further course. The blood is drained by the external jugular vein (*V. jug. ext.*) (so called after ALLEN 1905) from the areas supplied by the external carotid artery. The anterior cardinal vein (*V. card. a.*)*5P64 lies on the skull basis over the dorsolateral wall of the buccopharyngeal cavity toward caudally. In its caudal course, it receives a vein, which obtains a branch from the subcutaneous connective tissue (*H.*) and a few from the opercular muscle (*Mus.*); it is called the opercular vein (*V. op.*)*1P65 after ALLEN. The anterior cardinal vein is covered thoroughly by the tissue of the head kidney in its*2P65 posterior part and receives many branches from it. It forms the duct of Cuvier (*D. C.*)*3P65 together with the posterior cardinal vein (*V. card. p.*)*4P65 which merges into the sinus venosus (*S. v.*) without a clear boundary. The hepatic vein (*V. hep.*)*5P65 empties into it*6P65 directly from caudally and the inferior jugular veins (*V. jug. inf.*)*7P65 from cranially. The hepatic vein is formed shortly before its opening*8P65 from three branches, which receive the blood from the three liver lobes. The iliac veins (*V. il.*)*9P65 open into the lateral branches. The inferior jugular veins (*V. jug. inf.*) are paired only in their cranial and caudal part; in between they constitute an unpaired, an almost medially running

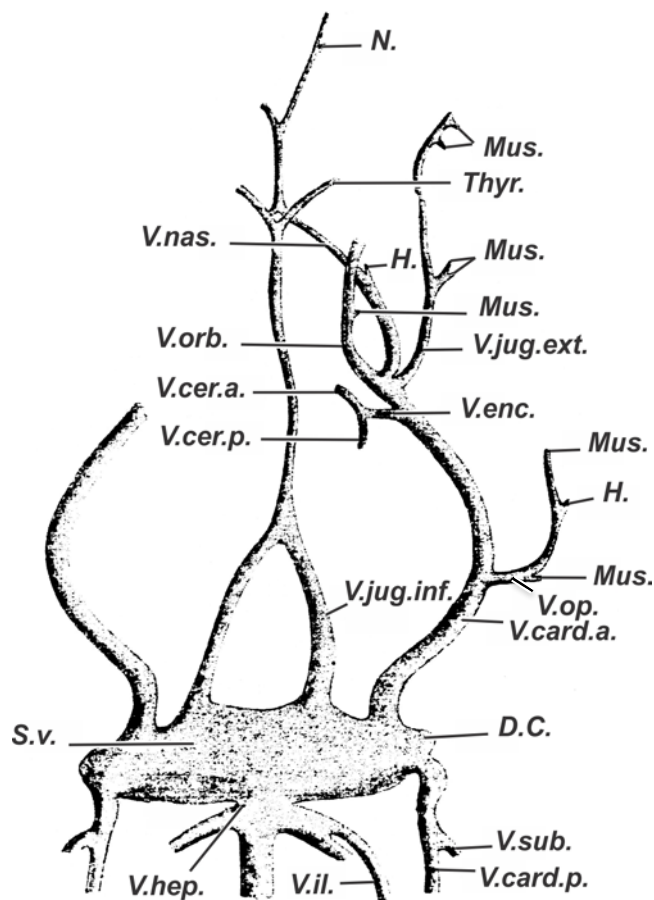


Fig. 27 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Knipowitschia panizzae*,^{*5P1} ventral view: venous system.

vessel trunk. The both anterior branches come from the tongue region and run along the thyroid (*Thyr.*). In its further course, the inferior jugular vein receives branches from the ventral head musculature.

2. *Boleophthalmus boddarti*,^{*6P1}

Due to the presence of the accessory respiratory organs, the blood vessel system of *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} exhibits a substantial complication compared to *Knipowitschia panizzae*.^{*5P1} The afferent and efferent branchial arteries show no characteristics compared with *K. panizzae*.^{*5P1} (Fig. 28), apart from the fact that the third and fourth efferent branchial arteries merge into a short common trunk before the junction with the lateral dorsal aorta (Fig. 28, *A.w.*). —From the connecting vessels of the paired hypobranchial artery (*A.hyp.br.*) with the second efferent branchial artery, a branch goes off anteriorly to the ventral head

musculature (*Mus.*₂); the hypobranchial artery itself gives off, in addition to chest muscles, several branches to the right and left respiratory epithelium of the medial and ventral wall of the branchial cavity of the medial and ventral wall of the branchial cavity (*K*₁).

The hyomandibular artery (*A.hyom.*) arises from the ventral beginning of the first efferent branchial artery as in *K. panizzae*,^{*5P1} which is responsible for a major part of the supply of the branchial cavity epithelium.^{S1P65} It initially runs ventral to the buccopharyngeal cavity and later bends laterally. Therefore, the vessels that emerge from the hyomandibular artery near its origin lie more ventrally than the branches that emerge from it in the further course. First, the hyomandibular artery (Fig. 28 and 28a, *A.hyom.*) gives off a vessel, which immediately divides into many branches running parallel to the posterior direction. The branches protract under the epithelium of the branchial cavity and are partly coursed to the

rear end of the branchiostegal membrane. They supply the ventral respiratory epithelium areas of the branchial cavity wall (Fig. 28a, K_2). The lingual artery (Fig. 28a, $A.ling.$) delivers a vessel to the vascularized epithelium of the anterior, blind-ended ventral region of the branchial cavity (K_3), in addition to the ventral head and tongue musculature. The main branch however runs laterally under the floor of the buccal cavity and supplies blood to the respiratory epithelium of this

region (M_1)^{S1P67}. Where the hyomandibular artery ($A.hyom.$) turns dorsally and anteriorly (in Fig. 28a at \times), it gives off a large vessel to the back, which sends a branch to the papillae on the lateral head skin (H_1), but otherwise represents the afferent vessel for the vascularized epithelium on the inside of the operculum (K_4); it^{*1P67} supplies the middle and dorsal regions of the mucous membrane. In its further course, the hyomandibular artery divides into the mandibular

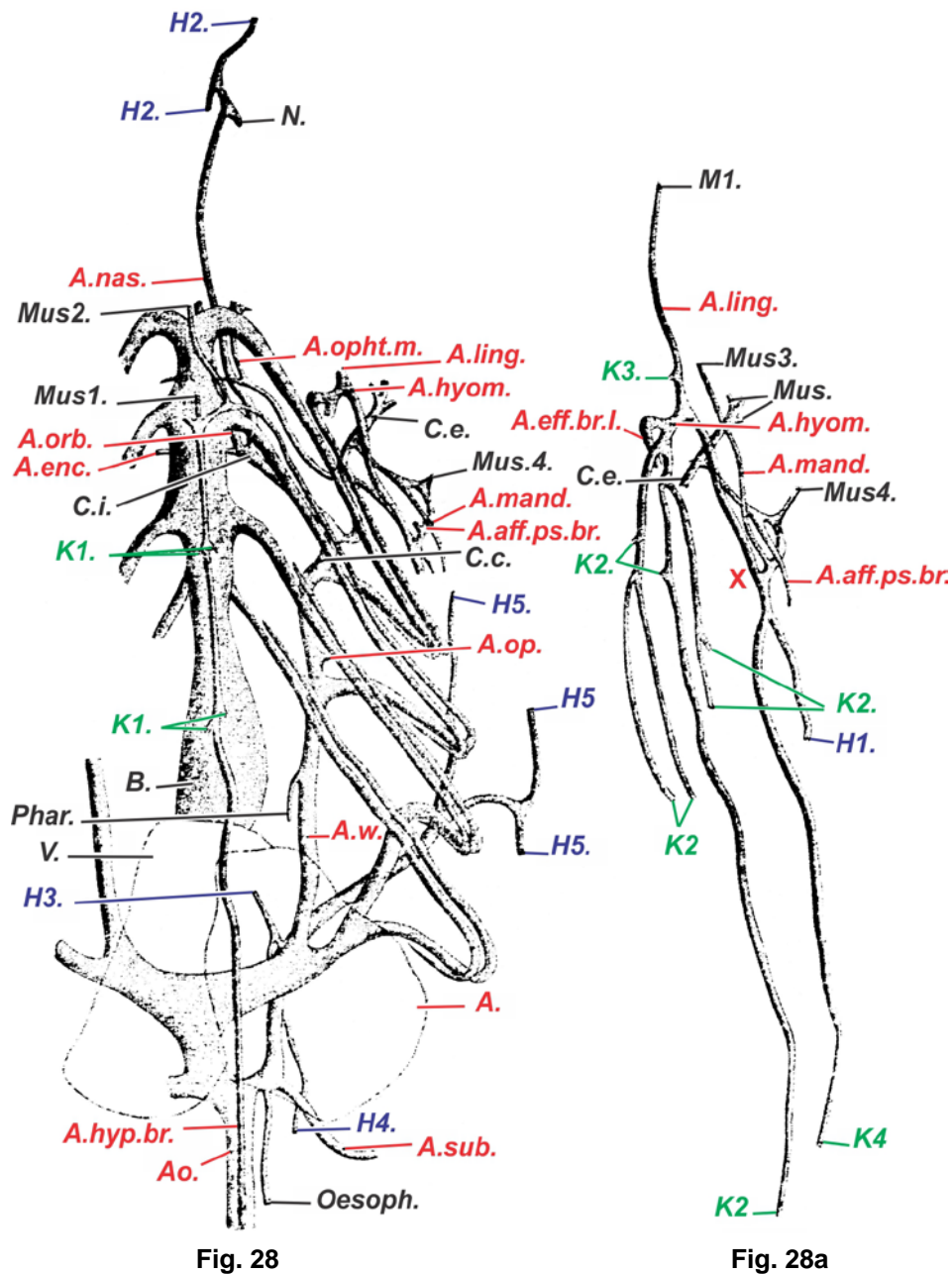


Fig. 28 and 28a Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Boleophthalmus boddarti*,^{*6P1} ventral view: arterial system.

artery (*A.mand.*)*^{2P67} and into the afferent pseudobranchial artery (*A.aff.ps.br.*)*^{S2P67, *3P67}. The former supplies muscles of the lower jaw (*Mus.*₃), while the latter gives off a small branch to the lateral head musculature (*Mus.*₄) and anastomoses with a side branch of the external carotid (Fig. 28 and 28a, *C.e.*), then bends backwards and sends a branch to each of the five filaments of the pseudobranch. The blood, which flows through the pseudobranch, has thus a double origin; on the one hand it comes ventrally from the hyomandibular artery (*A.hyom.*) and from the first efferent branchial artery (*A.aff.br.I*), and secondly dorsally from a branch of the cephalic circle. JOHANNES MÜLLER (1840) already described these conditions in some teleosts and ALLIS (1912) illustrated for *Gadus*. RAUTHER (1925) found a corresponding vascular supply of the pseudobranch in *Syngnathus*.*^{4P67} —The efferent pseudobranchial vessel*^{5P67} (= the ophthalmic artery [Fig. 28]) runs forward and medially and supplies only the choroidal gland of the eye as in *Knipowitschia panizzae*.*^{5P1} after the right and left vessels medially anastomose through a transverse branch.

The external carotid (Figs. 28 and 28a, *C.e.*) shows no special features except the anastomosis with the afferent pseudobranchial artery (*A.aff.ps.br.*). No branches to the accessory respiratory organs could be proven. In contrast, the nasal artery (Fig. 28, *A.nas.*) represents the most important supplying vessel for the skin papillae of the anteriormost region of the head. It runs along the nasal sac, gives off a branch to the loose connective tissue under the nasal sac epithelium (*N*) and branches out into several vessels (of those only two are shown in Fig. 28), which supply the papilla of the skin (*H*₂) between the upper lip and the eyes. Probably it gives off a vessel also to the dorsal wall of the buccal cavity; this could not be however determined with certainty. Behind the eyes, the lateral and dorsal respiratory skin portions are supplied by a large skin vessel, which splits off from the subclavian artery (Fig. 28, *A.sub.*). Near its point of origin from the dorsal aorta (*Ao.*), the subclavian artery gives off a branch caudally, which extends up to the esophagus (*Oesoph.*), and furthermore a large vessel, the mentioned skin vessel. This*^{1P68} initially runs forward fairly parallel to the median plane and delivers a branch that breaks through the dorsal musculature and

extends forward (*H*₃) and backward (*H*₄) in the subcutaneous connective tissue of the dorsal head skin. In Fig. 28, this dorsal vessel is not drawn in its whole course. The main branch of the skin vessels derived from the subclavian artery runs dorsally of the anterior cardinal vein to the exterior and supplies the papillae of the lateral head skin (*H*₅) by numerous collateral branches.

The draining vessels of the accessory respiratory organs drain directly or indirectly into the anterior cardinal vein (Fig. 29, *V.card.a.*), into the inferior jugular vein (*V.jug.inf.*) and into some other vessels that flow directly into the sine venosus (*S.v.*) or into the vessels of the head kidney. The nasal vein (*V.nas.*) receives vessels from the skin in front as well as between and behind the eyes (*H*₁). A branch running medially and ventrally of the nasal vein could not be reliably identified as an anastomosis to the corresponding vein on the other side. The external jugular vein (*V.jug.ext.*) receives numerous branches from the respiratory skin anterior to the eyes (*H*₂) and of the cheek region (*H*₃); in addition a vein runs in the anterior part from the dorsal epithelium of the buccal cavity (*M*₁), farther back a vein that splits up underneath the lateral mucosa of the buccal cavity (*M*₂) and several smaller vessels from the lateral head muscles supplied by the external carotid artery (*Mus.*). Furthermore, the external jugular vein (*V.jug.ext.*) receives a smaller branch of the nasal sac (*N*).

The vein that corresponds to the opercular vein (*V.op.*) of *Knipowitschia panizzae* receives the main vessels from the lateral head skin and from the inner surface of the operculum: four large veins run under the median wall of the operculum to the rear parallel with the corresponding arteries emanating from the hyomandibular artery and receives numerous side branches from the respiratory epithelium of the branchial cavity (*K*₁, *K*₂, *K*₃, *K*₄). The more medially and ventrally located branches (*K*₁, *K*₂) receive the blood from the ventral and ventrolateral walls of the branchial cavity, while the two outside vessels (*K*₃, *K*₄) receive branches from the middle and dorsal regions of the branchial cavity epithelium. A larger skin vessel (*H*₄) runs parallel with the branchial cavity veins under the lateral head skin backwards, and from the front several smaller skin vessels (*H*₅) also open into the opercular vein.

Several other veins of the lateral head skin

(*H*₆, *H*₇, *H*₈) unite with the vessels, which come from the lateral skin behind the operculum (*H*₉), to form a common, short trunk that opens into the duct of Cuvier (*D.C.*). Furthermore, the posterior cardinal vein (*V.card.p.*), which is coated by the tissue of the head kidney as the jugular vein, and a vein of the dorsal musculature (*Mus.*₂) drain into it*^{1P70}. A vessel running parallel with the posterior cardinal vein, which comes from the esophagus (*Oesoph.*), also opens into the duct of Cuvier (*D.C.*). From the dorsal side, it*^{2P70} receives a vein that ascends laterally from the spinal cord, then merges over a short distance with the

corresponding vessel of the other side to form a median vein lying above the spinal cord, then split again into two vessels, which receive the blood from the neck skin (*H*₁₀).

Veins that directly empty into the sinus venosus are: 1. the hepatic vein (*V.hep.*), which receives a vessel on either side that is confluent from three branches: the first branch comes as the iliac vein (*V.il.*) from the back of the pelvic fin; the second is the subclavian vein (*V.sub.*) and the third opening in front receives the blood from the chest muscle ventral from the heart (*Mus.*₃). This branch is strongly built particularly on the right; it extends

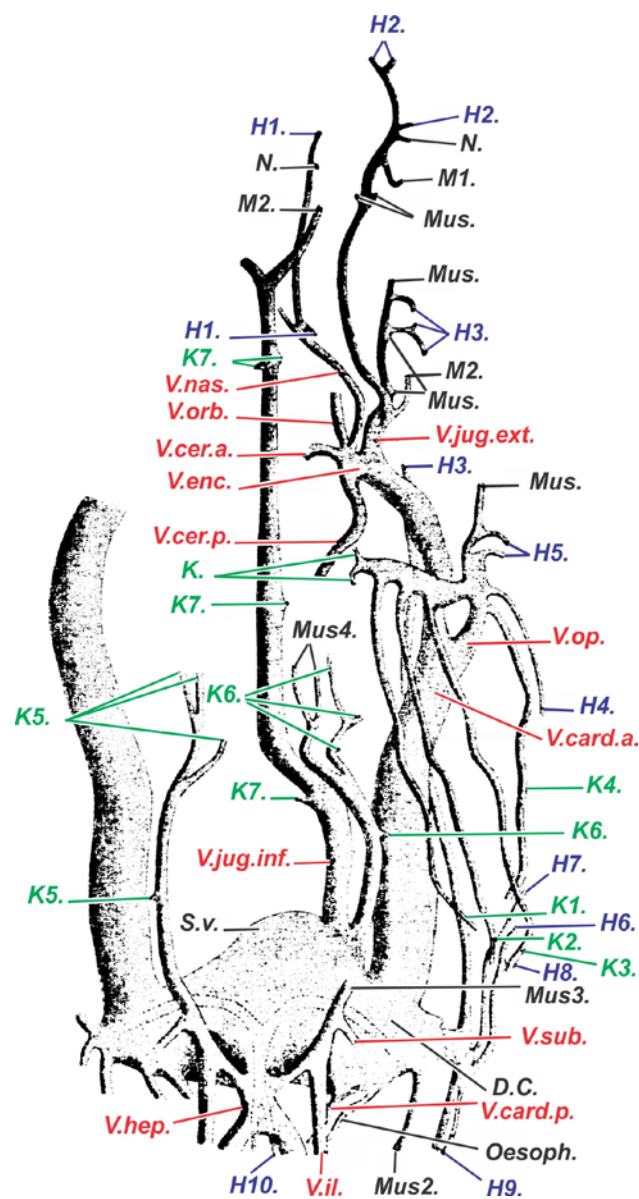


Fig. 29 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *B. boddarti*,*^{6P1} ventral view: venous system.

far forward and receives numerous vessels from the right medial wall of the branchial cavity on (K_5), while the left branch only receives inflow from the chest musculature ($Mus.3$). The blood flows from the corresponding left region of the branchial cavity epithelium (K_6) into a large side branch of the inferior jugular vein ($V.jug.inf.$), which also receives several smaller branches from the chest musculature ($Mus.4$). 2. The inferior jugular vein ($V.jug.inf.$), which is unpaired and runs in its caudal part to the left of the midline. It lies ventral from the pharynx between the truncus arteriosus^{*1P71} and the throat musculature and receives during its course numerous vessels from the chest musculature and from the medial wall of the branchial cavity (K_7). It bifurcates in the region of the thyroid gland, and each of the two branches runs anteriorly underneath the epithelium of the buccal cavity and receives numerous side branches from it (M_2). The vessel was not followed up to the musculature of the tongue.

3. *Scartelaos histophorus*.^{*7P1}

The reconstruction of the vessel course revealed the same conditions in the basic features as in the case of *Boleophthalmus boddarti*. A substantial difference, however, exists in the supply of the pseudobranch and in the origin of the hyomandibular artery. The afferent pseudobranchial artery^{*2P71} is formed alone by a lateral branch of the external carotid, and does

not anastomose with the hyomandibular artery. In contrast to *B. boddarti*,^{*6P1} this is the type of *Esox* (J. MÜLLER 1840, ALLIS 1912). A smaller artery arises from the afferent pseudobranchial artery in *Scartelaos histophorus*^{*7P1} whose anterior branch goes to the lateral epithelium of the buccal cavity and their posterior one to the lateral wall of the branchial cavity. The main supplying vessel for the vascularized epithelium of the buccal and branchial cavities, however, is the hyomandibular artery as in *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} (Fig. 30, *A.hyom.*). It has a double origin in *S. histophorus*^{*7P1}: one from the ventral end of the first efferent branchial vessel (*A. eff.br.I*) and second from the truncus arteriosus (*Tr.*)^{*1P71}. From this^{*3P71}, not only the afferent branchial arteries come off (*A. aff.br.I,II,III,IV*, the latter two in a common trunk), but the truncus^{*1P61} continues forward too and gives off still another vessel in front of the first branchial artery (*A. aff.br.I*), which together with a branch arising from the ventral point of origin of the first efferent branchial artery (*A. eff.br.I*), forms the hyomandibular artery (*A.hyom.*). There are conditions here that are normally only found embryonically in the selachians and in several teleosts.^{*4P71}

For example, GRASSI (1914) found in the larva of the *Murenoiden*^{*1P72} that two further arteries arise from the anterior end of the truncus^{*9P61} in addition to the afferent branchial artery I, i.e., laterally the afferent hyoidean artery and rostrally the afferent mandibular artery.

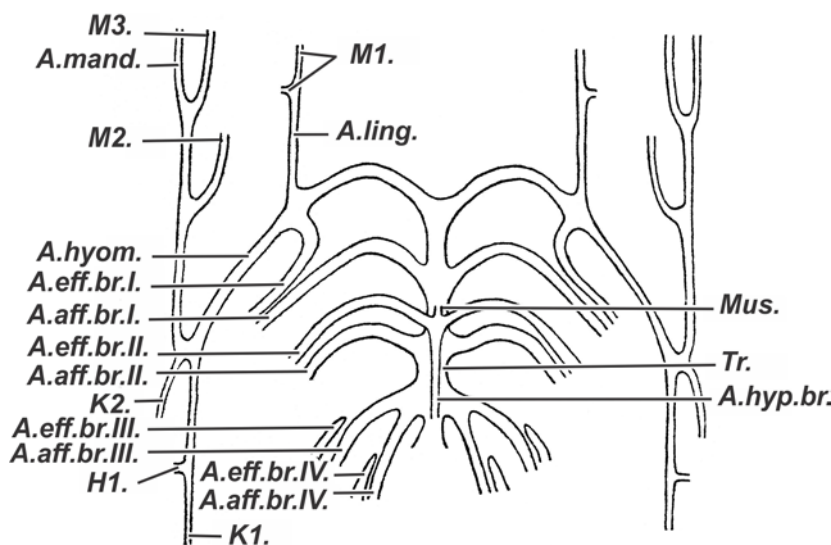


Fig. 30 Diagram of the truncus arteriosus and the vessels arising from it in *Scartelaos histophorus*.^{*7P1} By reconstruction, ventral view.

This anastomoses^{*2P72} with the afferent artery of the first gill arch: in their further course the hyoidean artery and mandibular artery join and form the afferent vessel of the Probranchie.^{*3P72} BERRILL (1925) showed completely similar conditions in the larva of *Solea*.^{*4P72} The investigations of MAURER (1888) and GOETTE (1901) already showed that the afferent vessel of the pseudobranch has a very complex origin, even if it does not anastomose with a branch of the external carotid; during ontogenesis the dorsal part of the hyoid arch and the ventral part of the mandibular arch vessels are reduced, and the remaining parts of vessels^{*5P72} come together and form the afferent vessel of the pseudobranch, which secondarily relates to the ventral section of the first efferent branchial artery.

It cannot be determined without studying ontogenesis whether in *Scartelaos histophorus*^{*7P1} the anteriormost vessel arising from the truncus^{*9P61} corresponds to the hyoidean artery or the mandibular artery.

The hyomandibular artery cranially gives off the lingual artery (Fig. 30, *A.ling.*) that supplies the respiratory epithelium of the oral cavity floor (M_1) in addition to the tongue musculature. Caudally, two larger vessels branch off from the hyomandibular artery for the internal lining of the operculum (K_1 and K_2), one of which gives off a branch to the skin on the operculum (H_1). The part of the hyomandibular artery that corresponds to the mandibular artery of *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} and *Periophthalmus* gives off two large branches to the lateral buccal cavity epithelium (M_2 and M_3). Because of the direct connection with the truncus^{*9P61} it is possible that the extensive areas of the respiratory epithelium supplied by the hyomandibular artery receive blood directly from the heart, which did not pass through the gill capillaries. So, there is a kind of circuit that bypasses branchial circulation.

4. *Periophthalmodon schlosseri*^{*8P1} and *Periophthalmus vulgaris*.^{*9P1}

The blood supply of the accessory respiratory organs of *Pn. schlosseri*^{*3P9} can be considered as typical for all *Periophthalmus* species examined.^{*1P73} In *Periophthalmus vulgaris*,^{*9P1} there are simpler conditions due to the poor blood circulation of the buccal cavity wall.

The branchial vessels of *Pn. schlosseri*^{*8P1} (Fig.

31) exhibit no characteristics compared to *Boleophthalmus boddarti*.^{*6P1} The afferent vessel of the pseudobranch (Fig. 31, *A.aff.ps.br.*) does not anastomose with the external carotid (*C.e.*) contrary to *B. boddarti*,^{*6P1} but is formed as in *Knipowitschia panizzae*^{*5P1} only through a branch of the hyomandibular artery (*A.hyom.*). It is remarkable that no vessels come off from this^{*2P73} to the wall of the branchial cavity or to the skin as in *B. boddarti*,^{*6P1} where these branches of the hyomandibular artery are of such great importance. The lingual artery (*A.ling.*) supplies among other things the ventral vascularized epithelium of the buccal cavity (M_1); parallel with it runs a smaller vessel that arises from the hyomandibular artery and branches off at the more lateral epithelium of the buccal cavity floor (M_2). The mandibular artery (*A.mand.*) mainly supplies the ventral and lateral buccal cavity epithelium (M_3) in addition to the musculature of the lower jaw (*Mus.*). From the paired sections of the hypobranchial artery (*A.hyp.br.*), a vessel comes off cranially on each side, which divides into a branch to the vascularized mucosa of the buccal cavity floor (M_4) caudal from the region supplied by the lingual artery and into a branch for the blindly ending anterior part of the branchial cavity (K_1). In its further, unpaired course, the hypobranchial artery gives off numerous branches to the pectoral musculature. Side branches to the medial branchial cavity epithelium could not be observed.

From the external carotid (*C.e.*), a vessel branches off to the lateral head skin (H_1), furthermore a branch that breaks through the musculature over the lateral palate and then splits up at the respiratory epithelium of this region (M_5). Branches of the nasal artery (*A.nas.*) supply the skin in front of the eyes (H_2), furthermore a vessel comes off from it^{*1P74} to the dorsal region of the buccal cavity (M_6).

In *Pn. schlosseri*,^{*3P9} a cranially running side branch of the subclavian artery (*A.sub.*) participates in the blood supply of the accessory respiratory organs to an even greater extent than in *B. boddarti*.^{*6P1} This vessel gives off a branch to the dorsal skin, which extends almost medially under the skin both anteriorly to the eyes (H_3) and far posteriorly (H_4) (in Fig. 31 not drawn to the entire extent). Furthermore, the lateral skin (H_5) and the entire vascularized epithelium on the inner surface of the operculum (K_2) are supplied by

side branches of this large skin vessel. The individual skin vessels largely correspond to those of *B. boddaerti*, while the branchial cavity epithelium of *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} and *Scartelaos histophorus*^{*7P1} is supplied by branches that arise from the hyomandibular artery, which are not developed in *Pn. schlosseri*.^{*3P9}

The blood is drained from the vascularized epidermis in front of the eyes (Fig. 32, *H*₁ and *H*₂),

partly by the nasal vein (*V.nas.*) and partly by a branch of the external jugular vein (*V.jug.ext.*). In addition, the latter receives a vessel from the dorsal mucosa of the buccal cavity (*M*₁) and from the branches of the lateral head skin (*H*₃) near their confluence with the nasal vein (*V.nas.*) and the orbital vein (*V.orb.*). The nasal veins of both sides unite over a short distance to form an unpaired median vessel and receive in its further course a

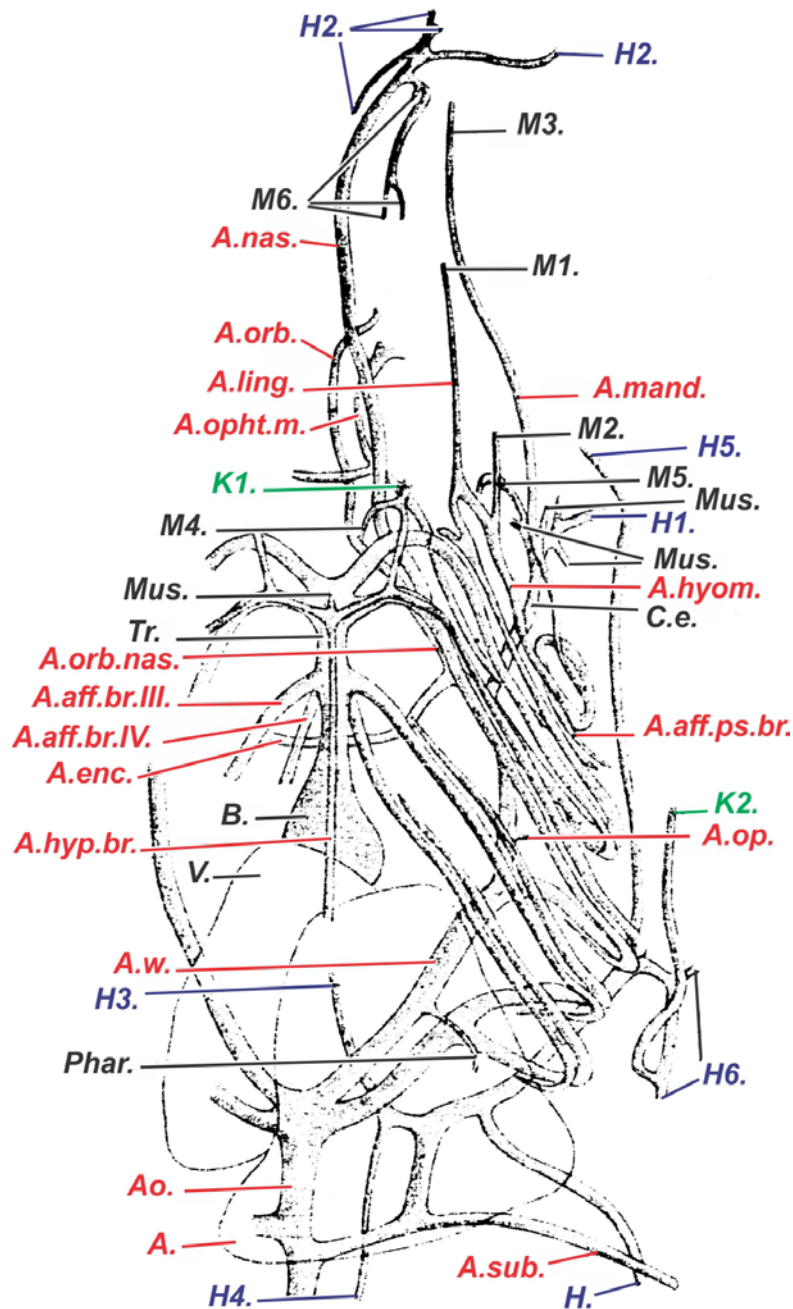


Fig. 31 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Periophthalmodon schlosseri*,^{*8P1} ventral view: arterial system.

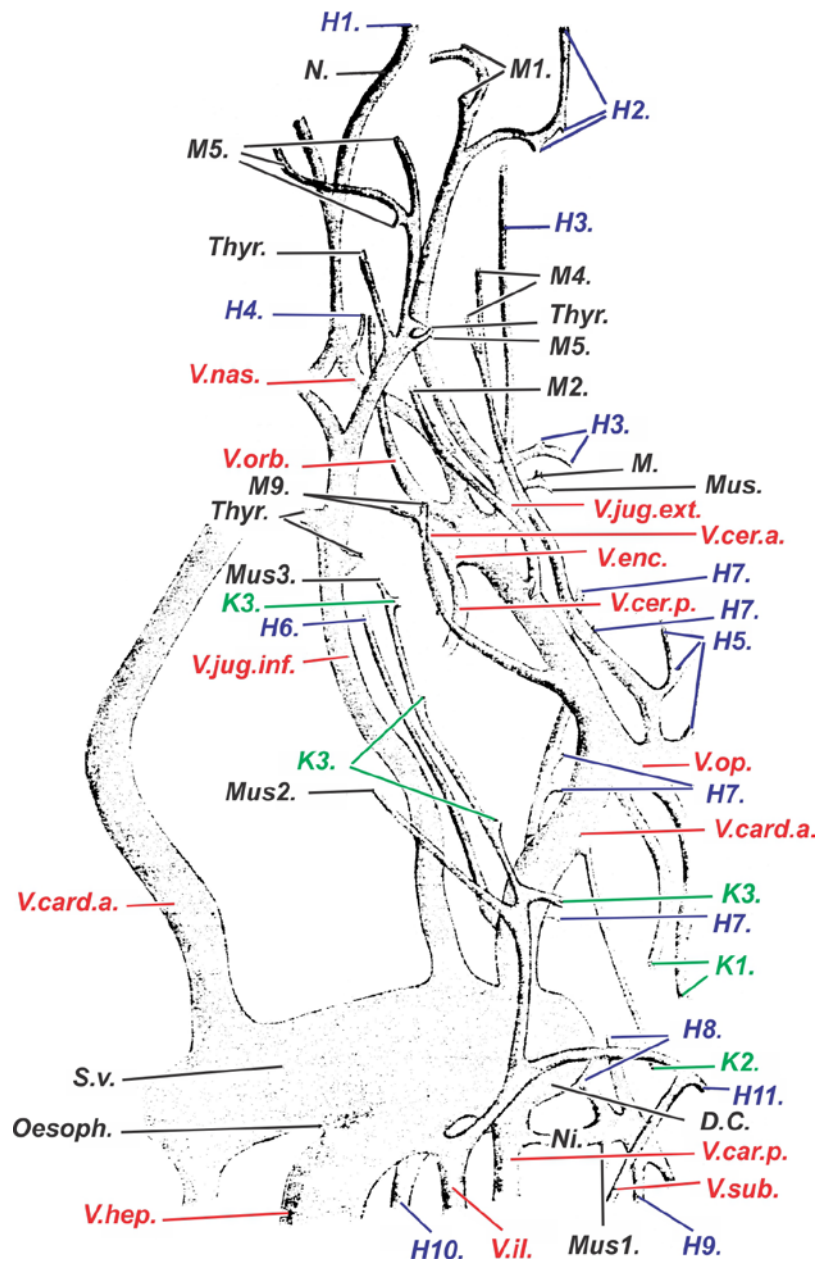


Fig. 32 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Periophthalmodon schlosseri*,^{*8P1} ventral view: venous system.

branch from the skin between the eyes (H_4). Two vessels from the buccal cavity mucosa open into the anterior cardinal vein ($V_{card.a.}$): the anterior one (M_2) is a vessel that occurs in the same way as in all *Periophthalmus* species, whose head vessels were reconstructed; it breaks through the musculature dorsal to the buccal cavity, runs

forward closely under the epithelium on the side of the parasphenoids, and receives numerous efferent branches from the epithelium of the dorsal buccal cavity. The blood from the lateral wall of the palate flows through a corresponding vessel (M_9) that leads further back into the anterior cardinal vein. As in *B. boddarti*,^{*6P1} the opercular vein ($V_{op.}$)

receives vessels from the lateral epithelium of the branchial cavity (K_1) and from the lateral skin (H_5); in addition however a larger side branch opens from the respiratory epithelium of the buccal cavity floor (M_4). Caudal of the confluence of the opercular vein ($V.op.$) into the anterior cardinal vein ($V.card.a.$), it^{*1P75} receives a smaller vessel (K_2) that receives a branch from the thymus, but is mainly supplied from the dorsal region of the branchial cavity epithelium.

The following was observed in vessels that empty into the portal vein system of the head kidney: First, a vein that runs dorsally from the anterior cardinal vein (in Fig. 32 hidden by it^{*1P77}) and that are formed from two branches of the dorsal (H_6) and lateral (H_7) head skin. A larger trunk arises further back into the vessels of the kidney, which is formed by several skin vessels (H_8 and H_9) as well as by a branch from the lateral musculature ($Mus.1$). Finally, a vessel empties into the portal vein system of the head kidney from the dorsal side, which is similar in design to *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} and drained from the neck skin (H_{10}).

The hepatic vein and the inferior jugular vein open directly into the sinus venosus ($S.v.$). The hepatic vein ($V.hep.$) receives the iliac vein ($V.il.$) and the subclavian vein ($V.sub.$) in a common trunk; a branch from the lateral skin (H_{11}), and a larger vessel that lies ventral from the heart, i.e., the vein of the pectoral musculature ($Mus.2$ and $Mus.3$) and particularly from the medial wall of the branchial cavity (K_3), empty into the latter.^{*2P77}

It^{*3P77} corresponds to the right vessel splitting from the hepatic vein in *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} (see. Fig. 29) and is present in all *Periophthalmus* species^{*1P41} on both sides.

The inferior jugular vein (Fig. 32, $V.jug.inf.$) is unpaired. It receives several branches of the thyroid ($Thyr.$) and anteriorly divides into many vessels, into which the blood drains from the ventral epithelium of the buccal cavity (M_5) and from the tongue musculature (latter branches are not shown in Fig. 32).

If one compares the head vessels of *Periophthalmodon schlosseri*^{*3P9} with those from *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} the main vessels generally agree. A substantial difference is above all that the lateral skin and the inner surface of the operculum in *Pn. schlosseri*^{*3P9} is supplied mainly by a branch of the subclavian artery, however in *B. boddarti*^{*6P1} it is supplied by the hyomandibular artery, and that furthermore the circulatory pattern of the pseudobranch is of the *Gadus* type^{*1P80} in *B. boddarti*^{*6P1} but of the *Salmo* type in *Pn. schlosseri*^{*3P9}, *P. vulgaris*^{*9P1} and *P. chrysopilos* show the same condition, while in *P. kalolo*^{*1P5} an anastomosis is present with the external carotid artery ($C.e.$ ^{*2P80}) (Fig. 33^{*3P80}). This species thus follows the *Gadus* type. Moreover, the vessels of the accessory respiratory organs in *P. kalolo*^{*1P5} and *P. chrysopilos* are identical with *Pn. schlosseri*^{*3P9} (for the arteries that come off from the external carotid artery [$C.e.$ ^{*4P80}] and from the

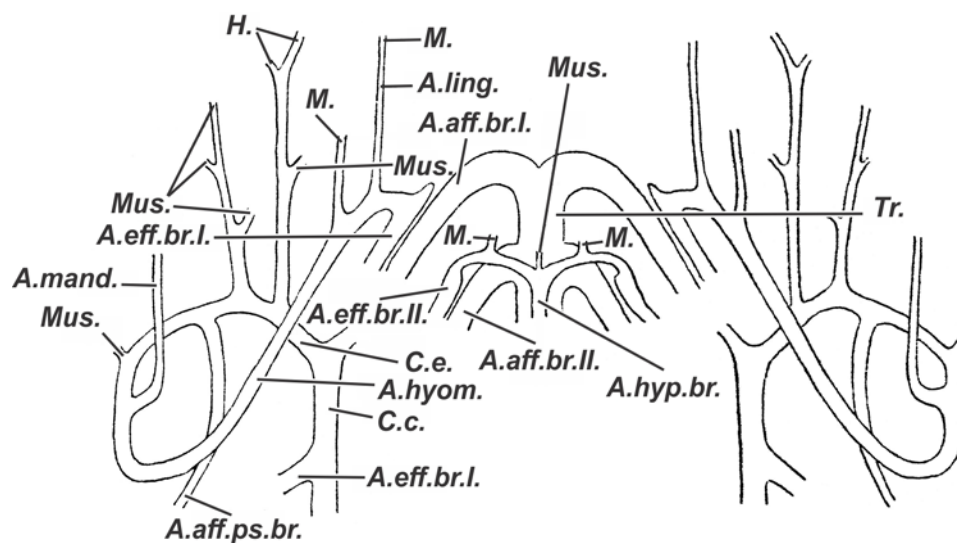


Fig. 33 Diagram of the disposition of the hyomandibular artery and the external carotid ($C.e.$ ^{*2P80}) in *Periophthalmus kalolo*^{*1P5} By reconstruction: ventral view.

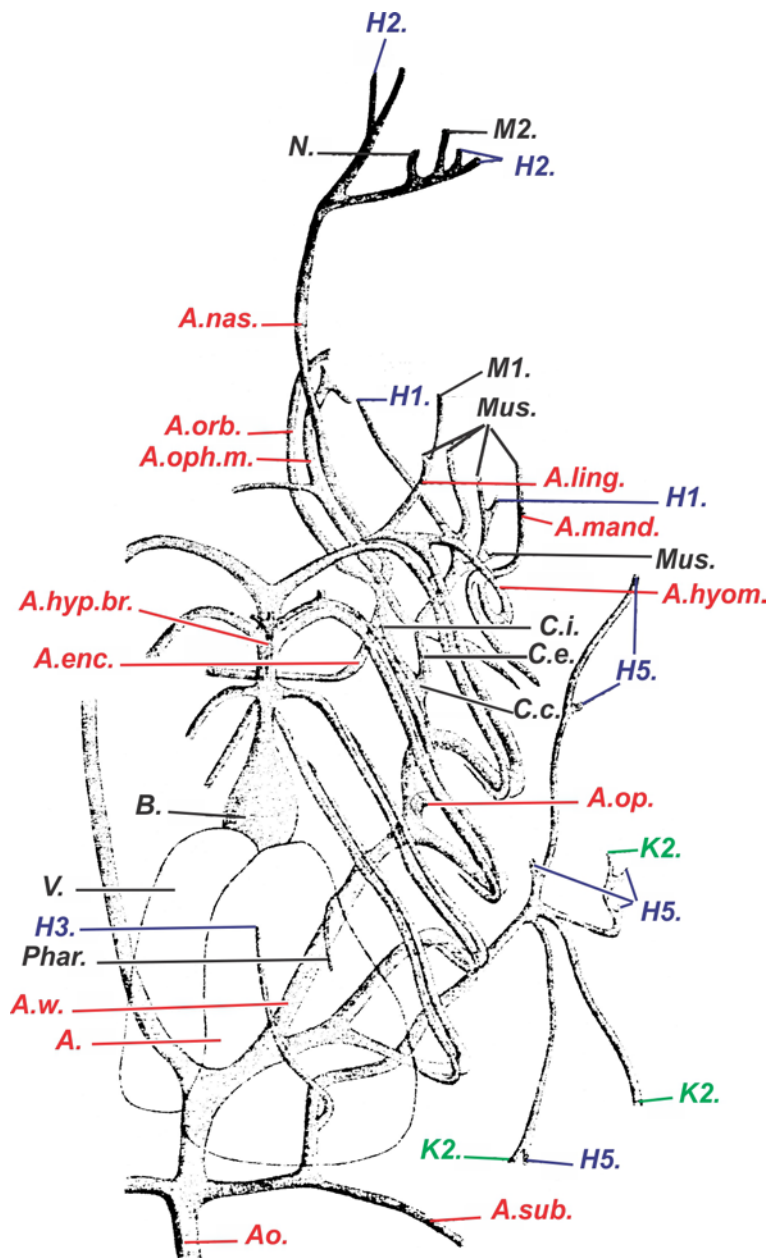


Fig. 34 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Periophthalmus vulgaris*,^{*6P5} ventral view: arterial system.

hyomandibular artery [*A.hyom.*], see. Fig. 33^{*3P80}). In addition, the epithelium of the gill arches is more strongly supplied with blood, while it was not yet the case in the young *Pn. schlosseri*^{*3P9} used for the reconstruction. In *P. kalolo*^{*1P5} it was found that side branches of the hypobranchial artery enter the gill arches from ventrally and ramify under the epithelium. The efferent vessels leave the gill arches at their dorsal ends and open into the anterior cardinal vein.

In comparison with *Pn. schlosseri*,^{*3P9} *P.*

chrysopilos, and *P. kalolo*,^{*1P5} we find a simplified system of the head vessels in those types of *Periophthalmus vulgaris*,^{*9P1} whose buccal cavity epithelium is not vascularized. As a comparison of Figs. 34 and 35 with Figs. 31 and 32 shows, the afferent and efferent vessels of the buccal cavity walls are much poorer or almost undetectable at all, while the skin and branchial cavity vessels largely agree with those described for *Pn. schlosseri*.^{*3P9}

In summary, it can be stated that the respiratory

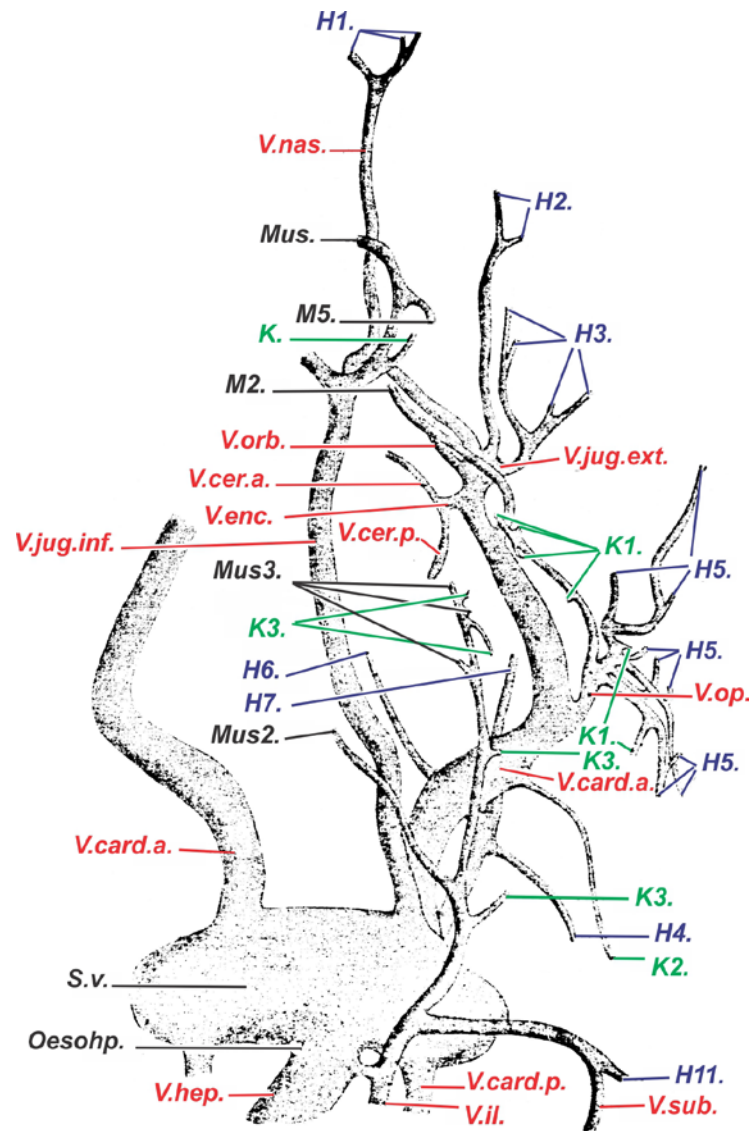


Fig. 35 Graphical reconstruction of the head vessels (left half) of *Periophthalmus vulgaris*,^{*6P5} ventral view: venous system. Except the posterior cardinal vein, no vessels of the renal portal system are shown.

organ areas in *B. boddarti*^{*6P1} and *S. histophorus*^{*7P1} as well as *Pn. schlosseri*,^{*8P1} *P. vulgaris*,^{*9P1} *P. chrysopilos* and *P. kalolo*^{*1P5} are engaged in the circulation as follows: They^{*5P80} receive the blood in the head from branches of the carotids, the hyomandibular, the hypobranchial and the subclavian arteries; the trunk skin is supplied by the segmental arteries given off from the aorta. The efferent vessels of the accessory respiratory organs open directly or indirectly into the anterior cardinal vein, the inferior jugular vein, the subclavian vein or directly into the sinus venosus or into the kidney vessels. From the trunk skin, the blood drains into the posterior cardinal

vein. These veins as well as the sinus venosus and the whole heart contain thus mixed blood, which is delivered to the gills by the truncus arteriosus^{*1P71} and the afferent branchial arteries. It^{*6P80} is partly arterialized; because this effect might not be significant during the sojourn out of water, the blood is similarly mixed in the efferent branchial arteries,^{*1P81} in the lateral dorsal aorta and in all arteries branching off from it. The vessels coming from the skin, the epithelia of the buccal and branchial cavity, on the other hand, contain highly-arterialized blood, which mixes however with purely venous blood coming from the other organs, so that mixed blood is supplied to the heart.

5. *Taenioides cirratus*.^{*4P1}

This species exhibits very strange conditions in the blood supply of the skin. In the subcutaneous connective tissue, numerous large veins run next to each other laterally on the head and the trunk, particularly however on the tail, in dorsal and ventral areas (Fig. 36, *s.c.V.*). If one reconstructs their course on the side view (Fig. 37), it can be seen that they anastomose often with one another and form a dense network under the skin (*s.c.V.*). They flow through relatively narrow vessels into the segmental veins (*Se.V.*), which receive the blood also from the musculature and the spinal cord (neural vein [Fig. 37, *V.neur*]). The anastomosis of the skin vein with the segmental vein does not occur in every segment. A few small branches open into the subcutaneous vein nets, which unite at the basis of the epidermal capillary as described above (page 31^{*1P82}); they are not shown in Fig. 37. The skin arteries are also very small and arise from the segmental arteries.

6. The heart and bulbus arteriosus of Gobiiforms

The heart of the gobies^{*1P2} has the structure typical of teleosts and shows no difference

among several genera. The opening of the sinus venosus into the ventrally located, triangular atrium is provided with two back pressure valves. The atrium, whose wall is provided with thin muscular septa protruding into the lumen, lies somewhat left of the midline and partly envelops the ventricle dorsally and ventrally, which is shifted more to the right; two semilunar atrioventricular valves prevent backflow of the blood. The muscular coat of the ventricle is more strongly developed than that of the atrium; numerous muscular trabeculae restrict the main lumen of the cardiac chamber and form a spongy frame, between which the blood circulates. The endocardial cells of the heart as well as the endothelium in the bulbus are cuboidal and filled with fine granules; they might agree with the "nephrophagocytes" described by CUÉNOT (1912) for several teleosts. The transition from the ventricle to the bulbus occurs through the short conus arteriosus,^{*1P83} which contains a pair of pocket valves as the most substantial component and does not appear externally isolated. As the atrioventricular valves, the conus valves consist only of a thin endothelium lining and of connective tissue, while muscular elements are missing.

The bulbus arteriosus does not have a muscular

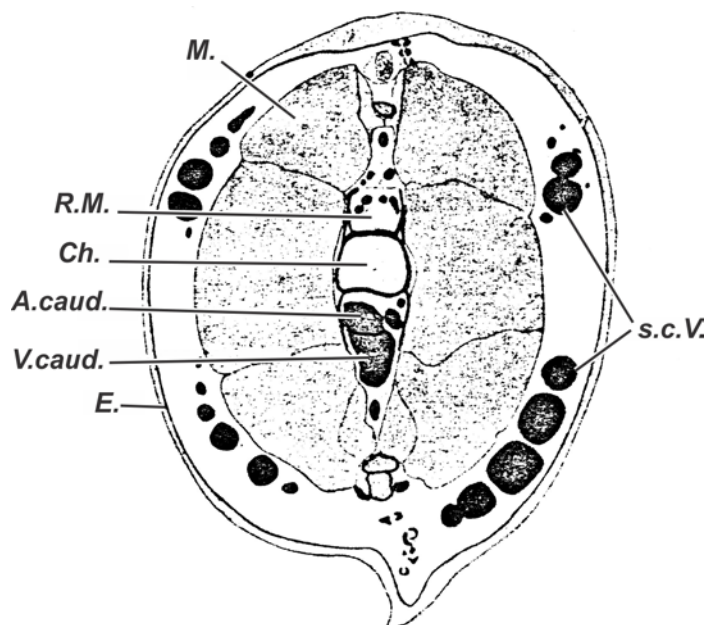


Fig. 36 Cross section through the tail of 4.8 cm long *Taenioides cirratus*.^{*4P1} Susa fixative, Azan staining; Leitz Objective 1, Ocular 3, Tblg. 152, reduced to 2/3. *A.caud.* caudal artery, *Ch.* notocord, *E.* epidermis, *M.* musculature, *R.M.* spinal cord, *s.c.V.* subcutaneous vein, *V.caud.* caudal vein.

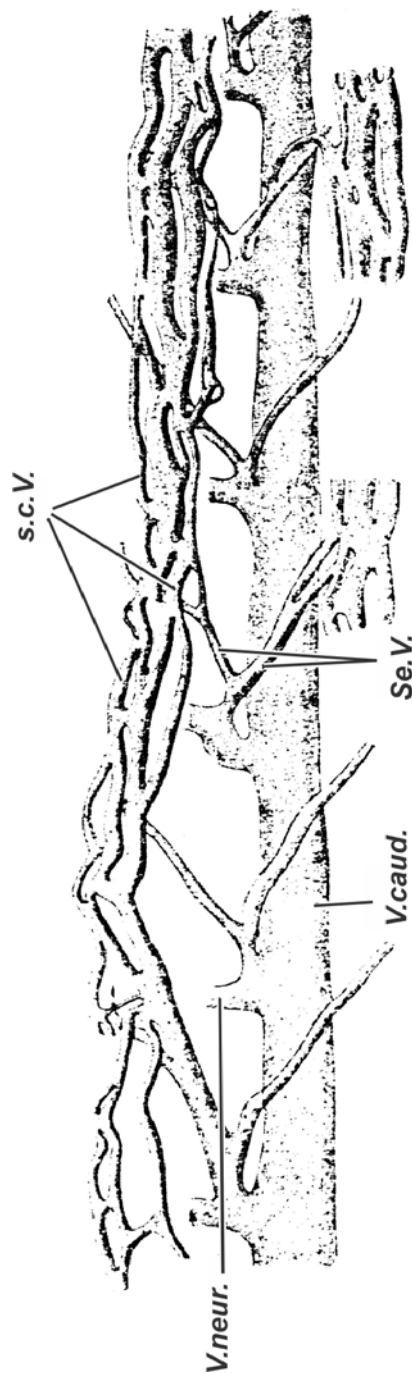


Fig. 37 Graphical reconstruction of the tail veins of 4.8 cm long *Taenioides cirratus*^{*4P1} (lateral view). The ventrally lying vein networks are only suggested.

wall, as PARSONS (1929) also found for other teleosts subsequent to GEGENBAUR (1891) and others. Therefore, the bulbus does not have the ability of the rhythmic contraction like the conus arteriosus^{*2P83} of the elasmobranchs, but it serves

as an elastic apparatus, which should have a similar function as the carotid gland of the amphibians according to PARSONS (1929), to serve as buffer for blood pressure and to maintain constant flow to the head. Among various^{*3P83} genera of teleosts, the thickness of the bulbus wall and the size of its lumen vary largely; after PARSONS (1929) the bulk of the wall is formed from the adventitia, which contains connective tissue fibers and isolated flat muscle fibers. This property can be confirmed for gobies.^{*1P2} The thickness of the wall and thus the size of the lumen are very variable within the group of gobies.^{*1P2}

In *Gobius auratus* (Fig. 38), the wall of the bulbus is thin, and radial septa, which are provided with a shoe-shaped thickening at the end, protrude towards the central line. These septa are relatively thin and become lower cranially. The ventral median septum is particularly well developed. — The same images are obtained in *Knipowitschia panizae*^{*5P1} and *G. niger*,^{*5P3} furthermore in *Brachygobius xanthozonus*,^{*6P4} *Istigobius ornatus*^{*3P4} and *G. IX*, all species that do not have intensified blood circulation of the buccal cavity mucosa. In adult individuals of the large species *G. niger*,^{*5P3} the septa are more numerous than in the smaller species,^{*1P84} though its form and the relative size of the lumen are the same as in them.^{*2P84} Those goby species, which show an incipient buccal cavity respiration, like *Acentrogobius caninus*,^{*2P1} *G. II*, *G. III*, *G. IV*, and *G. V*, have a thicker bulbus wall and broader septa, which arise closely side by side, but do not reach the center line (Fig. 39). In *Periophthalmus vulgaris*^{*9P1} (Fig. 40), *P. modestus*^{*9P5} and *P. kalolo*^{*1P5} as well as in *Taenioides cirratus*^{*4P1} and *Trypauchen vagina*, the septa are similarly built, but they extend further inward, and the central lumen is smaller. The ventral median septum is always the most prominent. The septa show a further differentiation in *Periophthalmus chrysospilos* (Fig. 41), *P. dipus*,^{*5P5} *P. argentilineatus*^{*3P5} and particularly in *Periophthalmodon schlosseri*^{*3P9} (Fig. 42) in that lateral bulges and secondary septa develop on the main septa. The main lumen is very narrow due to the septa almost touching in the midline. A comparison of equal sized individuals of *Periophthalmus vulgaris*^{*9P1} and *Periophthalmodon schlosseri*,^{*3P9} which can be



Fig. 38

Fig. 38 Cross section through the bulbus arteriosus of *Gobius auratus*, schematic representation. LEITZ Objective 3, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 1/2.

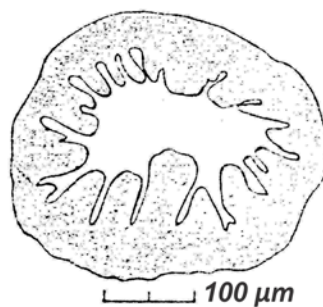


Fig. 39

Fig. 39 Cross section through the bulbus arteriosus of *Gobius IV*, schematic representation. LEITZ Objective 3, ZEISS Composite Ocular 12, Tblg. 152, reduced to 1/2.

easily differentiated by the different structure of the bulbus, shows that the complication of the septa is not a consequence of an increase in body size.

What is the functional significance of the widening of the septa? Since the higher differentiation of the bulbus in *Gobius* and *Periophthalmus* approximately goes parallel with the development of the accessory respiratory organs, it seems reasonable to relate it^{*1P85} to the complication of the circulation due to the presence of two respiratory capillary systems connected in series. However, an argument against such an interpretation is that the bulbus of *Scartelaos histophorus*^{*7P1} and *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1}

as well as of *Pseudapocryptes elongatus*^{*3P1} is formed in the same way as in *Gobius auratus*. It is not permissible therefore to interpret the thickening of the bulbus as a functional adaptation of the forms with the accessory respiratory organs, particularly because the thickness and form of the trabeculae are also very variable among other teleosts according to PARSONS (1929).

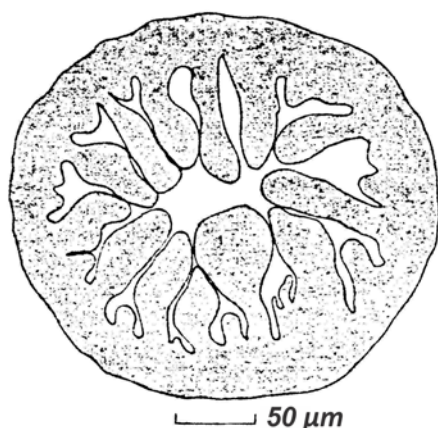


Fig. 40 Cross section through the bulbus arteriosus of *Periophthalmus vulgaris*,^{*6P5} schematic representation. LEITZ Objective 7, Ocular 1, Tblg. 152, reduced to 1/2.

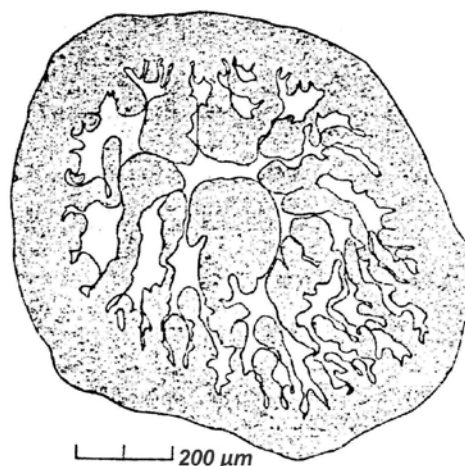


Fig. 41 Cross section through the bulbus arteriosus of *Periophthalmus chrysopilos*, schematic representation. LEITZ Objective 3, Ocular 3, Tblg. 152, reduced to 2/3.

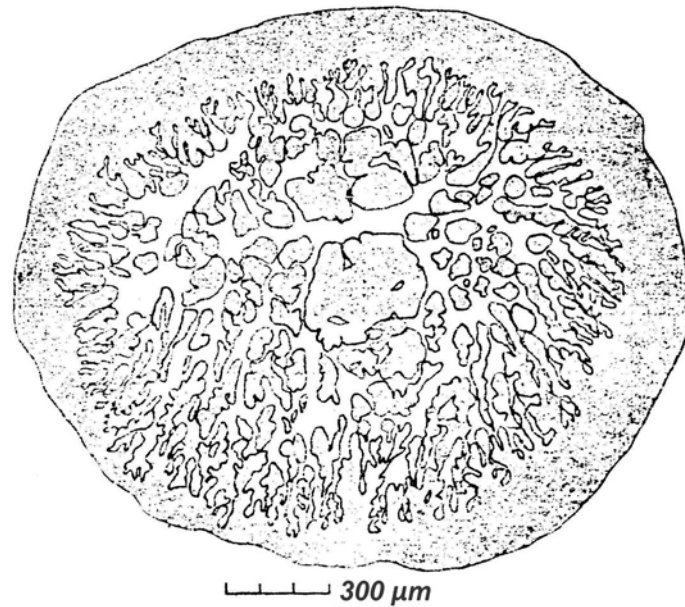


Fig. 42 Cross section through the bulbous arteriosus of *Periophthalmodon schlosseri*,^{*8P1} schematic representation. LEITZ Objective 3, Ocular 1, Tblg. 152, reduced to 2/3.

V. Development of the respiratory organs in young fish.

HARMS (1928) observed the early stages and the external transformation during the metamorphosis of *Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus*. He found that just hatched *Periophthalmus* species are hardly distinguishable from the larvae of *Gobius* and are still typical benthic fish, while animals in the metamorphosis (see HARMS 1928, Fig. 23b and c) inhabit riparian zones and already leave water for a short time. These later stages as well as the stages in which metamorphosis has not yet much advanced, and also animals after finishing metamorphosis could be investigated for the formation of the respiratory organs, in addition to young fish of *Boleophthalmus boddarti*,^{*6P1} which were

completely similar to the animals in the stationary phase in the outer body form^{*1P86}.

1. *Boleophthalmus boddarti*.^{*6P1}

In the youngest stages of 1.8 cm length, the gills are completely developed. The epithelium of the buccal and branchial cavities is bilayered and very thin; at its base there is already an extensive capillary net, which indents the epithelium from the inside. The distribution of the vascularized epithelium is already the same as in an adult animal. In contrast, the development of the skin papillae could be followed in the available material. First (Fig. 43), a network of capillaries (*Kap.*) appears in the uppermost layer of the dermis (*C.*), which vertically ascends in the dermis in several branches

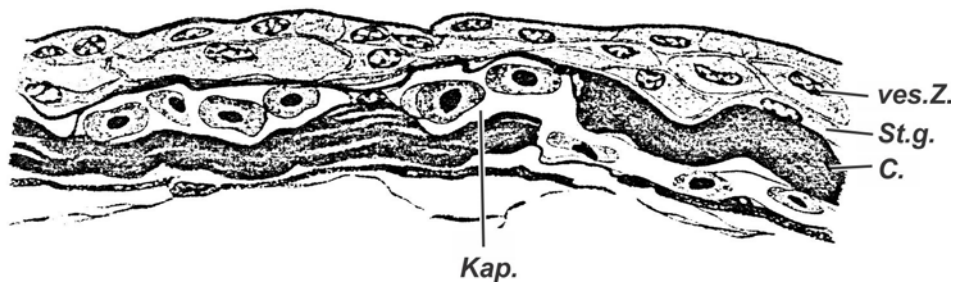


Fig. 43 Cross section through the dorsal trunk skin of 2 cm long *Boleophthalmus boddarti*,^{*6P1} (stage I of papillary development). For explanation see Fig. 44.

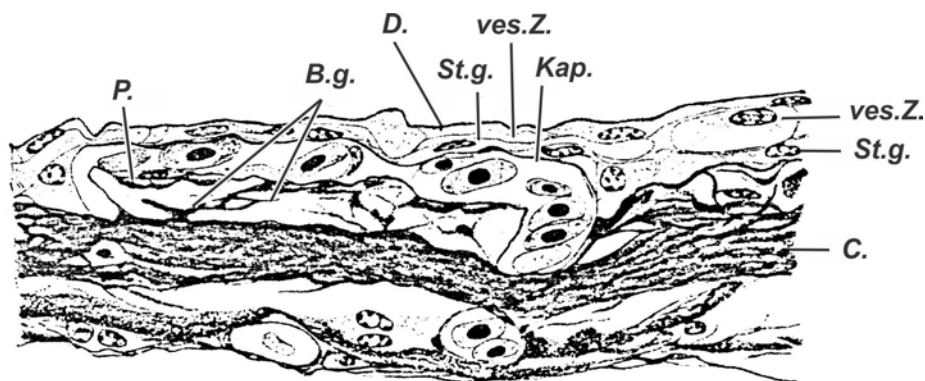


Fig. 44 Cross section through the dorsal skin of the posterior head region of 2 cm long *Boleophthalmus boddarti**^{6P1} (stage II of papillary development). Susa fixative, Azan staining; LEITZ Immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 152, reduced to 4/5. *B.g.* connective tissue fibers, *C.* dermis, *D.* cover layer, *Kap.* capillary, *P.* pigment, *St.g.* germinative stratum, *ves.Z.* vesicular cell.

and lie closely against the exterior surface (stage I). The germinative stratum (*St.g.*) is flattened where the capillaries run closely under it; however, the overall height of the epidermis has not yet decreased. Then, individual connective-tissue fibers split off from the tight dermis (Fig. 44, *B.g.*), which pushes the capillary loops (*Kap.*) outward, so that the epidermis is arched and pressed flat from downside at this site. In this stage II, it can be clearly seen that the epidermal cover of the papilla consists of the germinative stratum (*St.g.*), a layer of turgor cells (*ves.Z.*) and a cover layer (*D.*), all of which are strongly flattened. The capillary no longer lies close to the dermis, but is held in the periphery of the still flat dermal papilla*^{2P86} through more and more radially arranged supporting fibers. Pigment cells (*P.*) are also found between the connective tissues of the papilla anlage. In this developmental stage, the capillary still forms a simple loop, a condition which is continuously retained in the skin of the operculum in *Scartelaos histophorus**^{7P1}. In the next stage III, small side branches come off from the capillary loop, which insert between the basal epidermal cells over the papilla and therefore are covered only by the thin outermost layer. The dermal papilla*^{2P86} expands and becomes higher with the increase of the epidermal layers; the afferent and efferent vessels branch out, in order to be able to supply the increased papillary surface with sufficient blood. Thus, the final stage is reached. — Only when the papillae are almost completely developed, the scales are formed; in the stages I, II and III of papilla formation they are missing. The

scale formation proceeds in such a way that connective tissue cells in the loose connective tissue at the base of a papilla merge flat into two layers and then the scale substances deposit between the two layers. Even later, the scleroblasts of the scale lie on the outside at large intervals. The process of the formation of hard substance and the further development of the scales were not analyzed closely, but seem to agree with the conditions described for other teleosts (see. BIEDERMANN 1928).

The respiratory papillae develop first in the posterior region of the head: In a young fish of 1.8 cm length, the stage II is found in this area, while only the stage I is developed in the skin of the operculum and the anterior head region. Starting from the posterior region of the head, the papillary development first proceeds cranially, and to the sides, then also more and more caudally. In an animal of 2 cm length, the stage II was present up to the posterior edge of the eyes (Fig. 44), and also the stage II began to gradually develop laterally in the dorsal region of the operculum, while the stage I occurred dorsally in the trunk (Fig. 43). On the other hand, in young fish of 2.1 cm length, the stage II occurs in the dorsal skin of the trunk, on the entire top side of the head to the upper jaw and laterally on the operculum, while only the stage I is found in the cheek region and laterally at the trunk. With further growth the papillae are developed also here.

2. *Periophthalmus vulgaris**^{9P1}

The smallest individual available was 0.95 cm

long and was in the metamorphosis; the exophthalmos^{*1P88} was clear but still incomplete. The gills (Fig. 45) resemble completely those of *Gobius*, because the lamellae are covered by an epithelium of flat cover cells (Fig. 45, *D.*), and no gland cells occur on the lamellae, while in the epithelium of the gill filament trunk mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)^{*7P11} are abundant. In young fish of 0.98–1.1 cm length the gill lamellae begin to transform (Fig. 46). The epithelium contains gland cells, above all mitochondria-rich cells (*e.E.dr.*)^{*7P11} besides isolated mucous and granular

glands^{*2P12} (Fig. 46, *K.dr.*). Gland cells occur particularly at the base of the lamella, while they are missing on the outside and the epithelium here consists only of flat cover cells (*D.*). The thickening of the surface epithelium begins in the proximity of the gill filament trunk and increasingly proceeds to the outside. In completely metamorphosed young fish of 1.25 cm length and larger, the gland cells have spread over the whole lamellar surface up to the periphery; as in an adult animal, most flat cover cells alternate with mitochondria-rich cells, which are apposed underneath the cover cells and

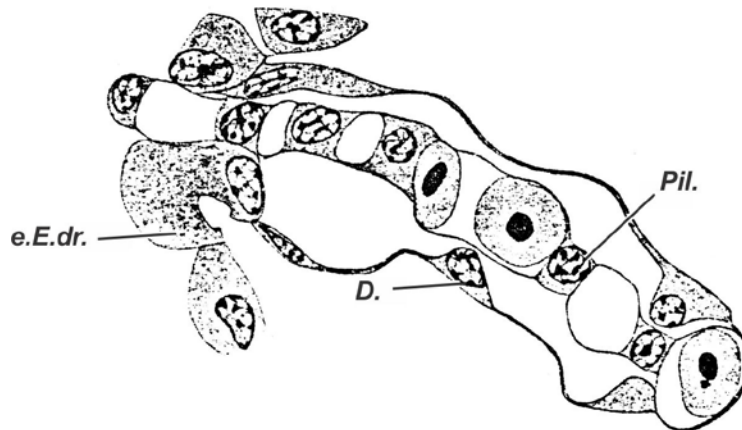


Fig. 45 Cross section through the gill lamella of 0.95 cm long *Periophthalmus vulgaris*.^{*6P5} Susa fixative, DELAFIELD Hematoxylin and eosin staining; LEITZ Immersion 1/12, ZEISS Composite Ocular 12, Tblg. 152, reduced to 4/5. Explanation as in Fig. 46.

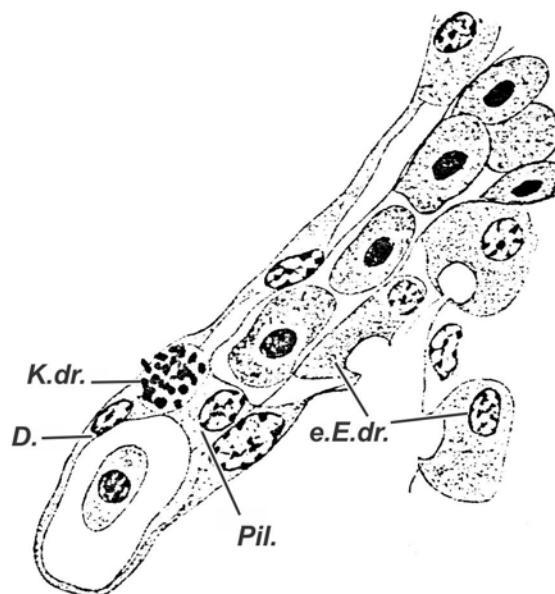


Fig. 46 Cross section through the gill lamella of 0.98 cm long *Periophthalmus vulgaris*.^{*6P5} Susa fixative, Azan staining; Magnification as Fig. 44. *D.* cover layer, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *K.dr.* granular gland, *Pil.* Pillar cell.



Fig. 47

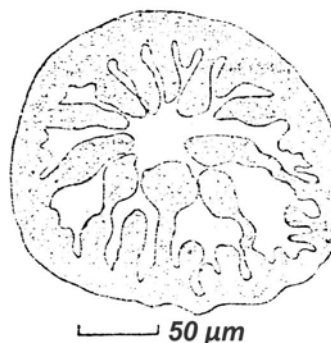


Fig. 48

Fig. 47 Cross section through the bulbus arteriosus of 1 cm long *Periophthalmus vulgaris*,^{*6P5} schematic representation. LEITZ Objective 7, Ocular 1, Tblg. 150, reduced to 1/2.

Fig. 48 Cross section through the bulbus arteriosus of 1.7 cm long *Periophthalmus vulgaris*,^{*6P5} schematic representation. LEITZ Objective 7, Ocular 1, Tblg. 152, reduced to 1/2.

apparently form the second layer.

In this stage, the epithelium of the branchial cavity is also completely differentiated: the capillaries run at the basis of the bilayered epithelium and reach closely under the surface, while in animals up to 1.2 cm body length, it^{*1P90} consists only of one cell sheet and is not particularly heavily supplied with blood.

It is remarkable that the skin is vascularized already in the youngest stages of 0.95 cm length. The skin capillaries that ascend vertically and branch out in the uppermost surface layers of the epidermis are typically formed (see also Fig. 15 of one individual of 0.98 cm length, *Kap.*), and in fact spreading dorsally in the entire body up to between the eyes but scarcely in the region of the operculum toward the side. In animals of 1.2 cm length, blood vessels in the epidermis appear for the first time also laterally underneath the eyes. In the further process of the development, the vascularization of the epidermis on the sides spreads to the entire head and trunk. Scales are formed only later, namely the scale development begins in animals of 1.25 cm length laterally on the tail and spreads subsequently more cranially and dorsally, until the normal scaling is reached in approximately 2.3 cm length.

The blood vessels of the head were reconstructed from a 0.98 cm long *Periophthalmus vulgaris*.^{*9P1} The large vessels of the head as well as principal arteries and veins of the skin and epithelium of the buccal and branchial cavities are present, but do not

branch out yet in the same extent as in sexually matured animals.

Also, the bulbus arteriosus shows a progressive complication during the developmental process: In young fish up to approximately 1.2 cm length only narrow longitudinal septa are present in the bulbus, which radiate inwardly and do not touch each other (Fig. 47). The bulbus is formed here very similarly to for example that of *Gobius auratus*. In animals of 1.25 cm length and larger, the bulbus wall gradually thickens, and the septa widen increasingly (Fig. 48), until the final condition is reached (see Fig. 40).

From the mentioned findings, it can be seen that the skin first functions as an accessory respiratory organ in *Periophthalmus vulgaris*.^{*9P1} Then, the vascular net develops under the epithelium of the branchial cavity. At the same time, gland cells emerge on the gill lamellae and finally occupy their whole surface. Only then the wall of the bulbus arteriosus thickens.

3. *Periophthalmodon schlosseri*.^{*8P1}

In a young fish of 1.5 cm length, shortly after the metamorphosis with completely developed exophthalmos, the gill lamellae are not yet coalesced; they are closely occupied with cuboidal, usually tubular^{*1P91} mitochondria-rich cells and resemble in this stage those of *Periophthalmus chrysopilos* or of those types of *P. vulgaris*,^{*9P1} whose gill lamellae are built according to the

second type (see page 17*^{2P91}).

Also the epidermis still shows a more primitive structure than in larger animals; due to the lower height, no arterioles with circular muscle cells advance toward the epidermis, but capillaries that ascend perpendicularly and are only accompanied by a thin connective tissue membrane advance toward the epidermis,*^{3P91} as in the other *Periophthalmus* species. On the top of the head, the terminal branches of the capillaries bulge the surface between the surface layers outward in a crest shape,*^{4P91} a peculiarity, which is also found in adult *Periophthalmodon schlosseri**^{8P1} (see. Fig. 16).

The epithelium of the branchial cavity resembles that of *Periophthalmus vulgaris**^{9P1}; at this stage, it is still very flat, has two layers and contains numerous, slightly invaginated mitochondria-rich cells.*^{3P12} The capillaries lying on basis of the epithelium bulge it*^{5P91} only slightly. The mucous membrane of the buccal cavity is built even more primitively; it also resembles that of *Periophthalmus vulgaris**^{9P1} and yet has no respiratory function, since capillaries are absent either in the epithelium basis or in the dermis.

The septa of the bulbus arteriosus are broad and partially touch each other near the center line; they do not carry secondary ridges, and therefore the bulbus completely resembles that of *Periophthalmus vulgaris*.*^{9P1}

Also, a young *Periophthalmodon schlosseri**^{8P1} of 3.5 cm length still has no fused gill lamellae. In contrast, the epithelium of the buccal and the branchial cavities was further differentiated; it is very heavily supplied with blood, and indeed the capillaries penetrate between the cells of the upper layers as in an adult animal. In the bulbus arteriosus the ventral septa carry small projections on the side, while the dorsal ones are still undivided.

These observations suggest that *Periophthalmodon schlosseri**^{3P9} passes through a stage similar to *Periophthalmus vulgaris**^{9P1} in the course of ontogenesis.

VI. Contribution to the physiology of the respiration of *Periophthalmus*

The major physiological significance of the

accessory respiratory organs in *Periophthalmus* is not equivocal from the described morphological-histological findings and from the structure of their blood supply. However, it seems appropriate also to carry out quantitative, comprehensive observations of the degree of functional efficiency of the air-breathing organs in order to obtain a basis for comparison with amphibians. A quantitative measurement of oxygen consumption and carbon dioxide excretion was especially suited.

Experimental methodology: I initially intended to use the "KESTNER'S respiration apparatus for small animals" described by COHNHEIM (1910) and improved by JOEL (1919) and GROEBBELS (1926), which is constructed after the principle of REGNAULT-REISET. The principle of the apparatus is as follows: In a closed system, in which a directed air stream circulates with the help of rubber balloons provided with valves, the CO₂ excreted by an animal is absorbed by soda lime and gravimetrically determined. The reduction of gas volumes, which corresponds to the consumed oxygen, is measured by a manometer, and at the end of an experiment an amount of O₂ is injected into the system from an oxygen bottle, which has a burette with distilled water, by allowing water to flow in until the negative pressure is balanced. Then, oxygen consumption is immediately read on the burette.

In the course of a preliminary experiment carried out after this principle, the following shortcomings arose: The major drawback is the gravimetric determination of CO₂: a weighed absorption capillary tube may only be inserted into the circuit after CO₂ present in the apparatus has been absorbed during a preliminary experiment. In replacement of the absorption vessel, it is possible that some humidity- and CO₂-containing air in the apparatus diffuses despite of all precautions; since the apparatus is under water, the absorption capillary tube must be carefully dried at the end of an experiment. —The manometric O₂ determination is inaccurate, because a part of the apparatus (rubber balloon with an attached hose and a manometer) is out of a thermostat; even if one leaves the apparatus for a long time for the purpose of temperature equalization before an experiment, temperature in this arrangement is not as constant as is essential for an exact manometric method. The open manometer used by the mentioned authors further has a large drawback that fluctuation of

barometric pressure is not ruled out.

The apparatus that I used for my experiments was built with the help from Herr Priv.-Doz. Dr. FISCHBECK, which I wish to thank in the best possible manner for it. The methodology is based on the principle to manometrically determine not only O_2 but also CO_2 (see also HELLER 1925, ULLRICH and RUHLAND 1928 among others).

Fig. 49 shows a scheme of the apparatus. In a closed system, an air stream circulates, which is produced by the changes in the volumes of the balloon *B*. This is achieved by an arm of a thick wooden pole, between which^{*1P93} the balloon is fastened, is connected to a cum, which in turn is driven by an electric motor. Two valves are inserted in front of and behind the balloon, which allows the air stream in one direction of the arrows. From the balloon, the stream reaches next into the experimental vessel *V*, which preferably consists of a glass cylinder that carries a fused glass tube at the end facing the balloon. At the other end, the vessel is sealed by a rubber stopper with three drilled-

through holes. With this arrangement, the air stream must sweep through the entire vessel, and it is avoided that CO_2 -rich air builds up in the bottom. The vessel should not be too large, but it must also not restrict the animal. Depending on the size of the experimental object, I used a tube of 4.2 (or 4.7) cm inside diameter and of 16 (or 28) cm length. From the experimental vessel *V*, which is humidified inside with a little distilled water, three tubes come out: to the absorption capillary tubes *A*₁-*A*₃, to the manometer *M*₁ and to the manometer *M*₂. The absorption vessels are filled with 50% KOH and in their entirety guarantee a complete absorption of CO_2 . Because of the small amount of produced CO_2 , KOH does not need to be renewed after every experiment. A washing bottle with distilled water is placed behind the absorption vessels *W*, which together with the humidity content in *V* ensures that the air in the apparatus is saturated with water vapor. The manometer *M*₁ consists of a U-tube, which contains petroleum colored with Sudan III as a manometer fluid. It^{*1P94} serves for a coarse

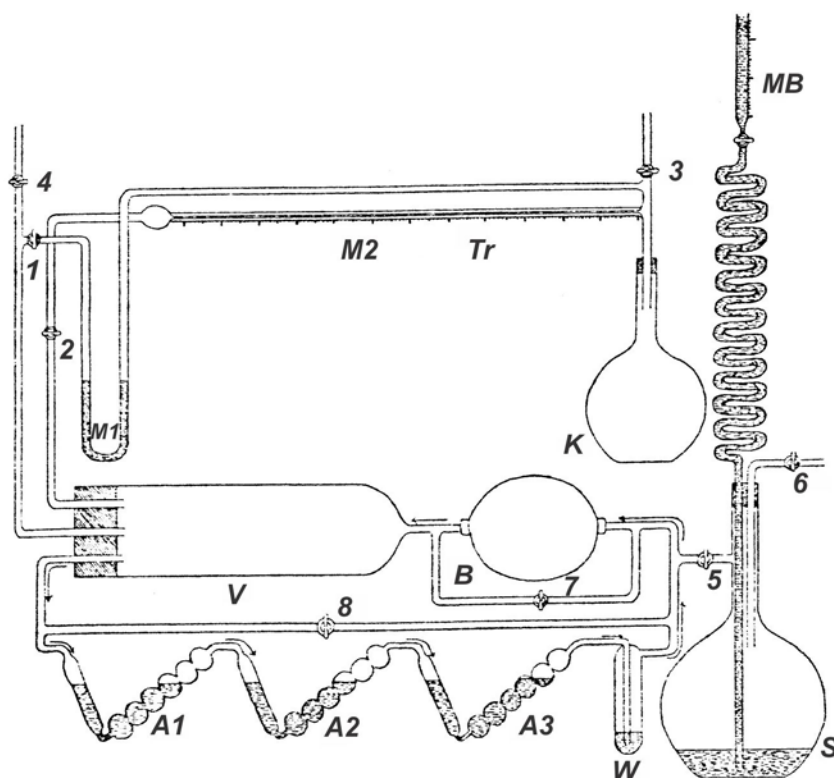


Fig. 49 Schematic representation of the apparatus for the measurement of gas exchange. The arrows indicate the direction of air flow during the preliminary experiment and during the oxygen measurement. *A*₁, *A*₂, *A*₃ absorption vials, *B* balloon, *K* compensation vessel, *M*₁, *M*₂ manometers, *MB* microburet, *S* oxygen supply bottle, *Tr* droplet, *V* experimental vessel, *W* washing bottle.

compensation of the negative pressure that appears during the determination of oxygen; the finer adjustment for the measurement of oxygen and the measurement of pressure difference O_2 - CO_2 is done by the manometer M_2 , which is closed off by the stopcock 2 during the coarser compensation. The manometer M_2 is represented by a horizontally placed capillary, which is graduated in millimeter. It contains a droplet of colored petroleum (Tr) and is empirically calibrated on cubic centimeters: if the droplet moves 1 mm, this corresponds to a gas removal or production of $1/50$ cm^3 . To eliminate fluctuation of barometric pressure, the two manometers are connected with a compensation vessel K , which can communicate with the outer air by the stopcock 3. It is also possible to connect with the air in the laboratory by the stopcock 4. The oxygen supply bottle S can be turned on by opening the stopcock 5 in the actual system. The stopcock 6 serves to fill the bottle from a gas cylinder and to establish the atmospheric pressure in the bottle. For balancing the pressure, the oxygen will be pressurized by an inflow of distilled water from the microburette MB into the system. Because this^{*1P95} is located outside of the thermostat, the water flows through an 18 cm long glass spiral for temperature equilibration, before it reaches the O_2 bottle. Upon reading the manometer, the same pressure must prevail in the entire system; for that purpose the stopcocks 7 and 8 are opened.

As is well known, the greatest level of constant temperature is very important in all manometric methods. The experiments were carried out in a thermostat, which was heated with gas and equipped with a toluol thermoregulator^{S1P95}. By a stirrer, the water was kept in constant motion, so that the temperature was constant within $1/50^\circ C$. All parts of the apparatus except the burette must be entirely under water.

The operation of an experiment is as follows: After an animal is placed in the experimental vessel, it^{*2P95} is carefully closed, and the apparatus, which is fixed on a stand, is submerged in the thermostat. Then the stopcocks 1 – 8 are closed and the pump is started. A preliminary run serves, which lasts $1/2$ to $3/4$ hours, for temperature stabilization and absorption of all CO_2 in the apparatus. After this time, some oxygen is added (approximately as much as the estimated amount that the animal would consume during a preliminary run), then the atmospheric pressure is

established in the entire system, in the compensation vessel and the oxygen bottle, and when the stopcocks 1–8 are closed again, the pump is started; the real experiment begins. The first part of the main experiment serves for oxygen measurement, in which the pump is running, and the absorption capillaries are put into operation. The direction of air stream is given in Fig. 49 by arrows. After 15–60 minutes, in most cases after 30 minutes, the pump is switched off, the stopcocks 7 and 8 are opened for pressure equalization, and the manometer M_1 is connected with the system by opening the stopcock 1. The manometer then shows negative pressure, which corresponds to the consumed oxygen. Now the stopcock 5 is opened, and enough water is added to the oxygen bottle from the microburette, until the zero point in M_1 is almost reached. For the very accurate adjustment, the stopcock 2 is opened to the manometer M_2 , and carefully titrated until the droplet Tr has returned to its zero point. The reading on the burette shows the oxygen consumption during the first part of the experiment. —In the second part of the experiment, which lasts 10–15 minutes, usually 15 minutes, the pressure difference $\Delta = O_2 - CO_2$ is measured. Carbon dioxide is not absorbed, because the pump is switched off, and the stopcocks are closed at the end of the first part of the experiment. If the respiratory quotient CO_2/O_2 is smaller than 1, a small negative pressure develops, which corresponds to pressure difference Δ , and is read on the manometer M_2 . Δ can be easily converted to cm^3 , because M_2 is empirically calibrated. It is now assumed that the O_2 consumption per unit time for both experimental parts is the same; under this assumption, one can use the value (per unit time) found in the first part of the experiment for O_2 in the equation $\Delta = O_2 - CO_2$ to calculate CO_2 per unit time. For the short duration of the experiment, this assumption might be accepted without further details, and if the ambient conditions remain unchanged, it is certainly true (see also HELLER 1925).

The experimental results on a *Periophthalmus vulgaris*,^{*9P1} two *P. dipus*^{*5P5} and a *Pn. schlosseri*^{*8P1} are compiled in Table 4. The temperature of the thermostat was between 24.5 and $24.92^\circ C$ and corresponded closely to the temperature of the room, in which these species

Table 4.

Date	Species	Weight (g)	O ₂ consumption (cm ³)		CO ₂ output (cm ³)		RQ	Temp. (°C)
			/ind./h	/kg/h	/ind./h	/kg/h		
1928								
26.IX	<i>Periophthalmus vulgaris</i> ^{*9P1}	7.21	1.52	210.82	1.26	174.9	0.83	
26.IX	»	7.21	1.2	166.45	0.92	130.6	0.76	24.7
27.IX	»	7.21	1.06	146.65	0.87	121.15	0.83	24.65
3.X	»	7.21	1.12	155.33	0.90	124.82	0.80	24.7
4.X	»	7.21	1.04	144.8	0.69	96.26	0.66	24.7
21.IX	<i>Periophthalmus dipnus</i> ^{*9P5}	16.4	1.69	103.38	1.28	77.75	0.75	24.7
22.IX	»	16.4	2.27	138.55	1.59	97.08	0.70	24.5
25.IX	»	16.4	1.69	104.05	1.29	78.66	0.76	24.6
3.X	»	16.4	2.10	128.06	1.55	94.34	0.77	24.7
5.X	»	16.4	1.67	101.9	1.24	75.56	0.74	24.75
26.IX	<i>Periophthalmus dipnus</i> ^{*9P5}	17.35	2.58	148.75	1.92	110.66	0.74	24.5
27.IX	»	17.35	2.19	126.0	2.07	119.1	0.94	24.7
27.IX	»	17.35	2.48	142.95	1.96	112.98	0.79	24.7
10.X	<i>Periophthalmodon schlosseri</i> ^{*9P1}	109.65	13.64	124.4	10.43	95.12	0.74	24.85
10.X	»	109.65	10.52	95.95	7.46	68.03	0.71	24.92
11.X	»	109.65	19.67	179.3	14.62	133.35	0.74	24.82
12.X	»	109.65	10.35	94.39	7.06	64.40	0.68	24.9
20.IX	<i>Rana esculenta</i>	30.85	3.6	116.7	2.56	82.9	0.71	24.8
21.IX	»	30.85	3.5	113.4	2.8	90.8	0.8	24.6

were held. In the experimental vessel, skin respiration could happen unhindered, and also the respiration through the buccal and branchial cavities was not inhibited either, because the

branchial cavity was inflated in a normal way.

The O₂ consumption per kilogram and hour ranges from 144.8 to 210.82 cm³ in *Periophthalmus vulgaris*,^{*9P1} 101.9 to 148.75 cm³

in *P. dipus*,^{*5P5} and 94.39 to 179.3 cm³ in *Pn. schlosseri*^{*3P9}; the CO₂ excretion from 96.26 to 174.9 cm³ in *P. vulgaris*,^{*9P1} 75.56 to 119.1 cm³ in *P. dipus*,^{*5P5} and 64.4 to 133.35 cm³ in *Pn. schlosseri*.^{*3P9} For comparison, measurements were also carried out on *Rana esculenta* at the same temperatures, of which two are listed in the table. The values for O₂ consumption and CO₂ excretion per kilogram and hour largely agree in the order of magnitude with those found for *Periophthalmus*. Of the numerous literature data on quantitative determination of gas exchange in *Rana*, only those by DOLK and POSTMA (1927) should be mentioned (measured for *R. temporaria* in November at 24.7 and 24.8°C and standardized to 0° and 760 mmHg pressure): O₂ consumption between 120.8 and 220.7 cm³/kg/h, CO₂ excretion between 88.1 and 161.0 cm³/kg/h (converted by myself from Table 2 to kilograms and hours).

The gaseous metabolism of teleosts, which have only branchial respiration, comes close to the value determined in air for *Periophthalmus*; The list by KESTNER and PLAUT (1924) is quoted for the following values of gas exchange in several acanthopterygians:

	O ₂ cm ³ per kg and h	RQ	Temperature (°C)
Perch	78.3	0.93	15.1
Gurnard	94.5	—	15
Gilthead	142.0	—	15

The respiratory quotient ranged from 0.66 to 0.83 in *P. vulgaris*,^{*9P1} 0.70 to 0.94 in *P. dipus*,^{*5P5} 0.68 and 0.74 in *Pn. schlosseri*.^{*3P9} These values indicate predominant fat and protein metabolism of *Periophthalmus* species.^{*5P2}

The experiment therefore showed that *Periophthalmus* in moist air has normal gas metabolism, which comes close to other teleosts and anurans in the order of magnitude.^{*1P98} This fact together with the relationship between the body surface and the gill surface, as stated above (pages 21 and 22^{*2P98}) and in Table 1, allows to mention something about whether branchial respiration alone is responsible for gas exchange or whether the accessory respiratory organs participate in gas metabolism.

The surface law by RUBNER states that under similar conditions, metabolism increases proportionally with body surface. Oxygen consumption can serve as a measure of the intensity of gas metabolism in aerobic animals according to PÜTTER (1909). The surface law therefore points out that O₂ consumption is approximately proportional with the body surface under otherwise similar conditions. On the other hand, however, the respiration magnitude is a function of the respiratory surface and this^{*1P99} is directly proportional, if one neglects somewhat variable intensity of respiratory movement, to blood flow and blood supply, and the structure of the respiratory epithelium.

Because the O₂ consumption of *Periophthalmus* species^{*5P2} is close to the values of other teleosts, but because the branchial surface of *Periophthalmus* constitutes only approximately 1/3 of the body surface, while in *Scorpaena*^{*3P13} and in *Gobius* these two^{*2P99} are similar in size, so the branchial respiration in *Periophthalmus* alone is not decisive for the supply of O₂ demand; a part of respiration must be attributed to the function of the accessory respiratory organs. However, it must

not be concluded that the gills manage approximately 1/3 and the accessory respiratory organs contribute to 2/3 of gas metabolism in *Periophthalmus*, according to the above-mentioned relationship of the gill surface and body surface. For one thing, it is not possible to compare branchial respiration of *Periophthalmus* and *Gobius* on the basis of the difference of histological structure of the gills, and in addition it is not clear whether the gills of *Periophthalmus* is suited for aerial respiration at all, the question raised by morphological-histological investigation alone cannot be answered with certainty. Here the experiment must begin; gas exchange of different respiratory organs would have to be separately measured. The problem of the separation of the

breathing areas in respiration analysis has been often addressed in amphibians (BOHR 1990, KROGH 1904, DOLK und POSTMA 1927). Because only a few live animals were at my disposal, unfortunately I was unable to conduct any such experiment. However, even without such experiments, the conclusion is justified on the basis of the suggested consideration that aerial respiration in *Periophthalmus* occurs to a large part through the accessory respiration organs.

The most important histological and morphological findings, which arose in the course of the investigation in different gobies,*^{1P2} are compiled in Table 5. On the basis of this overview, it should now be examined whether there is a certain dependent relationship between organization and lifestyle in these species, how the accessory respiratory organs of gobies*^{1P2} relate to similar adaptation phenomena in the vertebrate line, and whether transition between individual forms can be found with regard to their respiratory organs.

The gills are usually increasingly modified with increasing adaptation to land life. However, *Scartelaos histophorus**^{7P1} and *Boleophthalmus boddarti**^{6P1} show that the gills could also remain in their normal structure in mud- and land-living forms, of which the latter*^{1P102} has become a distinct humid air animal.*^{2P102} The gill lamellae of *Taenioides cirratus**^{4P1} and *Trypauchen vagina* exhibit incipient alteration. It is noteworthy that in these species, which have a similar lifestyle, the modification of the gills has achieved almost the same extent but in different direction. Within the genus *Periophthalmus*, the highest differentiation of the gills occurs only in *Pn. schlosseri**^{1P73} which belongs to the ecologically strongest land-adaptation forms. On the other hand, the gills of *P. vulgaris**^{9P1} a ring species*^{3P102}, which is the most widely adapted to land life according to HARMS (1928), are much less specialized. In this case, it is not possible to set the formation of the gills in parallel with the degree of adaptation in lifestyle, whereas when comparing *P. kalolo**^{1P5} *P. dipus**^{5P5} or *P. chrysozilios* with *Pn. schlosseri**^{3P9} both the gills and ecological adaptation also modify in the same sense.

While the gills are modified only in the most differentiated genera, the accessory respiratory organs are found in all those gobies,*^{1P2} which have become mud- or land-animals,*^{4P102} but also

in a few *Gobius* species and in *Pseudapocryptes elongatus**^{3P1} which never leave the water (Table 5, row 7–12). This fact appears strange at the first glance. However, if one recalls that these forms, which live in muddy water, sometimes left behind in small pools during ebb tide, exhibit incipient respiration through the buccal cavity or the skin, whereas other *Gobius* species, which live in clean water and on sandy ground, show no trace of it*^{5P102}, the conclusion suggests that we are dealing here with a special adaptation phenomenon.*^{1P102}

The question of how this is evolved in the course of phylogeny cannot be answered easily. It is acknowledged that many fishes come to the surface in poorly aerated water and gulp air. So it might thus be possible that following “emergency respiration”*^{6P102} (WINTERSTEIN 1921), in which air bubbles in the buccal cavity are initially ingested, and stronger blood supply of the mucosa of the buccal cavity develops. In a similar way, the skin, which participates in respiration, albeit to a small extent, can be more strongly supplied with blood (see *Gobius II* and *Pseudapocryptes elongatus**^{3P1} in this aspect). First, a capillary net develops at the base of the epithelium in all cases of incipient respiration through the skin or the buccal cavity. If such*^{1P103} once occurs, it is very likely that the extension of the capillary net will increase owing to an increasingly higher functional demand of this organ, and that the outward bulging of the epithelium eventually happens. In this case, a vessel loop in the dermal papilla can either penetrate toward the epidermis (as in the skin of *Boleophthalmus* and in somewhat different formation also in *Trypauchen vagina*), or a capillary net indents the epithelium from beneath, so that only a thin cell layer separates the vessel from the outer medium. This formation is referred to as “vascularized epithelium” in Table 5, and was independently acquired in the groups of gobies*^{1P2} of different species, such as in *Scartelaos histophorus**^{7P1} and *B. boddarti**^{6P1} in *Taenioides cirratus**^{4P1} and *Trypauchen vagina* and in several species of *Periophthalmus*. The highest differentiation is reached, when the capillaries branch between epithelial cells: this “vascularized epithelium i. e. S.”*^{2P103} can be found in the buccal cavity of *Taenioides cirratus**^{4P1} in the skin of entire *Periophthalmus* species,*^{1P41} but it can be found in the buccal and

Table 5.

	Species	Gills	Accessory respiratory organ				Morphology of the branchial cavity	Sealing of the buccal cavity	Afferent vessel of the pseudobranch	Arteries for the lateral skin of the head and the inner surface of the operculum	Bulbus	Remarks
			Skin	Buccal cavity	Branchial cavity	Gill arch						
1.	<i>Gobius auratus</i>											
2.	<i>Knipowitschia pantzuae</i> * ^{SP1}							Salmo type	none		in clean, O ₂ -rich water	
3.	<i>Gobius niger</i> * ^{SP3}											
4.	<i>Istigobius ornatus</i> * ^{SP4}	normal	normal	normal	normal	normal	normal			thin septa	in muddy, river bed	
5.	<i>Brachygobius xanthozonus</i> * ^{SP4}										muddy shore	
6.	» IX										on muddy ground	
7.	<i>Acentrogobius caninus</i> * ^{2P1}										river	
8.	<i>Gobius III</i>										during ebb	
9.	» IV										in	
10.	» V	normal	capillary net at the base of the epidermis	normal	normal	normal	normal			thick septa	remaining pools of mangrove bush	
11.	» II										on muddy ground always in water	
12.	<i>Pseudopocryptes elongatus</i> * ^{3P1}	normal	capillary net at the base of the epidermis	capillary net at the base of the epithelium	normal	capillary net at the base of the epithelium				thin septa		
13.	<i>Taenioides cirratus</i> * ^{4P1}	lamellae with mucus glands	capillary net at the base of the epidermis	vascularized epithelium i.e.S.	capillary net at the base of the epithelium	vascularized epithelium					strongly thickened septa	
14.	<i>Trypauchen vagina</i>	lamellae with granular glands	head skin with papillae	capillary net at the base of the epithelium								
15.	<i>Scarrelaos histophorus</i> * ^{7P1}	normal	Papillae partly covered with vascularized epithelium	vascularized epithelium	normal	vascularized epithelium	diminution of the maxillary and mandibular valves,	Esox type	originating from the hyomandibular artery and the subclavian artery	thin septa	Zone III, 3 hours daily not washed over, mud	

				Papillae always covered with vascularized epithelium							Gadus type								
16.	<i>Boleophthalmus boddarti</i> * ^{9P1}				capillary net at the base of the epithelium	vascularized epithelium partly i.e.S.	capillary net at the base of the epithelium												Zone II, 3 hours daily not washed over, mud
17.	<i>Periophthalmus kalolo</i> * ^{1P5}				vascularized epithelium	vascularized epithelium													sandy shore
18.	<i>Periophthalmus argenteileneatus</i> * ^{3P5}																		muddy shore
19.	<i>Periophthalmus dipus</i> * ^{3P5}																		freshwater, together with frogs
20.	<i>Periophthalmus vulgaris</i> (Stem form) * ^{9P1}																		
21.	<i>P. vulgaris</i> (most varieties) * ^{9P1}																		ecologically most strongly adapted to land life
22.	<i>P. vulgaris</i> (2 varieties from Dobo) * ^{9P1}																		
23.	<i>P. modestus</i> * ^{9P5}																		
24.	<i>P. chrysoptilos</i>																		
25.	<i>Periophthalmodon schlosseri</i> * ^{8P1}																		
26.	<i>Pn. schlosseri argenteiventralis</i> (from Edam Island)																		

Remarks: On the gill "type I, II and III" see pages 15-19*^{1P66}, on "vascularized epithelium" and "vascularized epithelium i. e. S." see pages 30 and 31. *^{1P30}, *^{2P30}

branchial cavities and on the gill arches only of *P. chrysoipilos* and *Pn. schlosseri*.^{*3P9}

On the other hand, the example of *P. vulgaris*^{*9P1} shows again that the degree of land adaptation in lifestyle does not have to go parallel with the formation of the accessory respiratory organs: the respiration through the buccal cavity is absent in this ring species^{*3P102} as well as in *P. modestus*^{*9P5.*3P103} in contrast to all the other *Periophthalmus* and *Boleophthalmus* species.^{S1P103} It is not easy to find an explanation for this. Most likely, it would be conceivable that in *P. vulgaris*,^{*9P1} which is consistently relatively small, the skin respiration can accomplish a greater part of gas exchange than in the other species, because the surface in relation to mass increases with a decrease in body size. Moreover, it should be borne in mind, however, that also *P. argentilineatus*,^{*3P5} a form which has the vascularized epithelium in the buccal cavity in addition to respiration through the skin and the branchial cavity, remains relatively small.^{*4P103}

The accessory respiratory organs of gobies^{*1P2} find some analogues in the vertebrate line both in teleosts and amphibians. Morphologically, the accessory respiratory organs in the buccopharyngeal cavity of gobies^{*1P2} can best be compared with those of *Channa*^{*1P104} (RAUTHER 1910). On the other hand, the accessory respiratory organs of *Heteropneustes*,^{*7P57} *Clarias*, *Anabas*, *Monopterus*^{*2P104} and those of the labyrinthine fishes are formed in a completely different way: they are understood either as extensively developed complexes of the gill lamellae or as "the branchial-cavity lungs"^{*3P104} or they are finally composed of the dorsal groups of the gill lamellae (see RAUTHER 1910 and DAS 1928). With respect to the interpolation of the accessory respiratory organs in the circulation, two different modes are found in teleosts: either the blood supply is analogous to the gills (as for example in *Clarias*^{*4P103} and *Heteropneustes*^{*7P57.*5P103}), or the arterial blood from the accessory respiratory organs is drained into veins, particularly into the jugular vein; the heart is mixed^{*6P104} (as in *Monopterus*^{*2P104} and *Monopterus*^{*7P104} [HYRTL 1858] and extensively in gobies^{*1P2}). HYRTL (1858) already pointed out the great similarity of the circulatory system of *Monopterus* with that of amphibians.^{*8P104} The analogy with amphibians is also present in gobies,^{*1P2} and in fact not only for the circulation but also with respect to the morphological-

histological organization of the respiratory organs. Respiration through the skin and buccopharyngeal cavity is guaranteed^{*9P104} for different urodeles and anurans. LEYDIG for example (1876 and 1879, summarized in 1898) observed a close relationship between blood capillaries and epidermis in *Menopoma giganteum*^{*10P104} and *Pleurodeles waltl*^{*11P104} as well as in *Salamandra maculosa*, and MAURER (1897 and 1898) discovered rich blood supply of the mucosa of the buccal cavity for several anurans and urodeles as well as vascularization of the epidermis in anurans at the time of metamorphosis. Respiration through the buccopharyngeal cavity and the skin, as well as through the esophagus is even more important in lungless salamanders (see especially BETHGE 1898 and SEELYE 1906). Here, the similarity with gobies^{*1P2} is especially remarkable: in both cases, gas exchange can be exclusively managed by skin respiration and the respiration through the buccal cavity, which^{*12P104} is not different in principle from it,^{*13P104} and these^{*14P104} are not only efficient in the specific medium but also effective in both water and air, in contrast to the more highly developed, but also more strongly specialized branchial and pulmonary respiration.

As a result, an important factor is obvious, which enabled the evolution of land forms from aquatic forms. It was shown above that purely aquatic forms could also have an incipient cutaneous or buccal-cavity respiration, and the possibility was considered how such initially emerged. As soon as the accessory respiratory organs, even if only in a primitive design, develop in aquatic species, it is possible, in the course of phylogeny, for them to live temporarily out of water and to adapt to amphibious life under the pressure of changing environmental conditions. According to HARMS (1928), this "consecutive adaptation"^{*1P105} is still common today in those regions where environmental influences are constantly changing. The question now arises if there are any indications on the basis of the respiratory organs as to whether there is a possibility of genetic continuity among the extant species of the family Gobiidae.^{*1P2} Obviously, it would also be necessary to include other organ systems for a reliable judgement of this question. For a phylogenetic succession, the same continuity of whole organ systems should then have to be required; the morphological adaptation would appear not only with respect to one organ as a

phylogenetic succession, but it would show no corresponding regularity for another organ.*^{2P105} In other words: no “specialization crossings”^{*3P105} should occur.

Even though only the respiratory organs and blood circulation can be compared here, nevertheless in many cases the following can be stated at least: either specialization crossings are present, therefore the consecutive adaptation^{*4P105} is excluded; or: the continuity exists in the morphological adaptation of these organs, consecutive adaptation is therefore rather possible but not proven. Only the existence of transitional forms and experimental inference could provide evidence here. If therefore the possibility of consecutive adaptation is demonstrated in the following for several cases, it happens only on the basis of already known facts. One must be conscious that other morphological or experimental findings can eliminate such a possibility.

It seems impossible that *Periophthalmus* evolved from *Boleophthalmus* through consecutive adaptation, although there are ecological transitions between these two genera. Because the skin of *Boleophthalmus* shows such peculiar differentiation, genetic connection with *Periophthalmus* species^{*5P2} is unlikely, whose skin is also highly specialized but in an entirely different direction. In addition, there are fundamental differences between *Boleophthalmus* and *Periophthalmus* in the blood supply of the pseudobranch and the accessory respiratory organs. So, there is only convergence and not descent^{*1P106} for the similarly developed organs. — The derivation of *B. boddarti*^{*6P1} from *S. histophorus*^{*7P1} would be possible on the basis of the development of skin papillae and also ecologically justified. However, *S. histophorus*^{*7P1} is different from *B. boddarti*^{*6P1} with respect to the hyomandibular artery and the vascular supply of the pseudobranch in the *Esox* type, and the assumption of a transition from *Gadus* type to *Esox* type^{*1P80} of the pseudobranchial vessels is not justified.

The derivation of *Periophthalmus* species from peculiarly specialized mud forms such as *Taenioides cirratus*^{*4P1} and *Trypauchen vagina* is not possible. In contrast, the connection of *Periophthalmus* and such *Gobius* species^{*2P106} that show incipient respiration through the buccal cavity or the skin is likely. It is not certain whether there is a genetic relationship between *Gobius* species^{*2P106}

living today. In any case, however, *Periophthalmus* species^{*5P2} are descended from *Gobius*-like forms, to which the ones mentioned in Table 5, rows 7-11 are the closest among the investigated *Gobius* species. Through further development of capillary net at the base of the epidermis and the epithelium of the buccal cavity, as well as through stronger thickening of the bulbus septa, a transition to *Periophthalmus*-like forms would be highly possible. Only *P. modestus*^{*9P5} and *P. vulgaris*^{*9P1} (with the exception of *P. vulgaris* “stem form”) could not probably be derived from such *Gobius* species, in which the blood supply of the mucosa of the buccal cavity is stronger than in those^{*3P106}; because one may hardly expect the backward evolution of the organ. *P. vulgaris*^{*9P1} and *P. modestus*^{*9P5} therefore fall out from such a series in the morphological respect. It must be assumed that these species are derived from *Gobius*-like forms that had incipient skin respiration but not respiration through the buccal cavity. On the basis of biogenetic principle and the ontogeny of *P. vulgaris*,^{*9P1} there would have been skin respiration in the primitive form; later the gills and the epithelium of the branchial cavity and finally the bulbus would have been modified.

Evolution from *Gobius*-like ancestors may also be assumed for *Boleophthalmus*. However, it is not possible to trace *S. histophorus*^{*7P1} and *B. boddarti*^{*6P1} to one of the recent *Gobius* species that I studied, because the bulbus septa are thickened in *Gobius* species with respiration through the skin or the buccal cavity, whereas the septa are much more primitively formed in *Boleophthalmus*. The evolution of the two organs in the same direction would therefore not be granted in this case. Rather, *Boleophthalmus* could be derived from an ancestor with primitive respiration through the skin and the buccal cavity and with non-thickened bulbus septa. Among the gobies^{*1P2} I studied, only *Pseudapocryptes elongatus*^{*3P1} is formed in this way with respect to these organs. However, to guarantee a genetic relationship to *Boleophthalmus*, the other organ systems would of course have to change in the same direction.

The fully specialized mud form *Taenioides cirratus*^{*4P1} and *Trypauchen vagina* could have evolved through the consecutive adaptation from *Gobius*-like stem forms, and in a convergent manner; because the morphological adaptations are very different (so for example in the gills, the skin

and the epithelium of the buccal cavity) in spite of the parallel adaptation in lifestyle, these two species could not be directly genetically linked.

It would be important to determine whether the highly adapted *Periophthalmus* species^{*1P41} could have derived from less fully land-adapted *Periophthalmus* species^{*5P2} through consecutive adaptation on the basis of the morphology of the respiratory organs. For *P. vulgaris*^{*9P1} and *P. modestus*^{*9P5} the genesis from one of the other studied *Periophthalmus* species is not necessary from the onset for the above-mentioned reasons. To derive the highly differentiated species as *P. chrysopilos* and *Pn. schlosseri*^{*8P1} from ecologically and morphologically less adapted species as, for example, *P. kalolo*^{*1P5} is also not possible, since external morphological differences are too large. Similarly, *P. kalolo*^{*1P5} would differ with regard to the afferent vessel of the pseudobranch, although transition from *Gadus* type to *Salmo* type^{*1P80} of the vascular supply of the pseudobranch is more likely than the other way around, because the carotid branch of the afferent pseudobranchial artery is weakly developed in any case.

The formation of the respiratory organs and their ontogeny could give no satisfactory explanation on the phylogenetic derivation of *Pn. schlosseri*^{*8P1}. The gills as well as the accessory respiratory organs and the bulbus are very similar to those of *P. vulgaris*^{*9P1} in the course of the development. However, *Pn. schlosseri*^{*3P9} with the morphological specialization shows no further land adaptation in comparison with *P. vulgaris*^{*9P1} so that the evolution of *Pn. schlosseri*^{*3P9} from *P. vulgaris*^{*9P1} varieties living today seems unlikely. However, on the basis of morphological comparison with ontogeny, it would be conceivable that various *P. vulgaris*-varieties and, on the other hand, *Pn. schlosseri*^{*3P9} could have evolved from a *P. vulgaris*-like stem form^{*1P108}. In the former case, probably owing to their relatively small size, there was no further morphological differentiation of the respiratory organs; however, a strong adaptation to land life followed. In the course leading to *Pn. schlosseri*^{*3P9} on the other hand, the respiratory organs were increasingly specialized owing to the growth in size and extensive, if not so strong, land adaptation was also achieved. However, the morphological differences between *Pn. schlosseri*^{*3P9} and *P. vulgaris*^{*9P1} are so large that

they^{*2P108} entirely contradict this ontogenetic consideration relating to only a few features.

Thus, not only are there convergence between the different genera of the gobies,^{*1P2} which have become humid-air animals^{*3P108} independently from one another, but also in the genus *Periophthalmus* itself, different species would have adapted to land life in a convergent way.

Summary

1. The abductor muscles of the gill filament are more poorly developed in *Periophthalmus kalolo*^{*1P5} than in *Gobius auratus*.

2. The gill lamellae of the gobies^{*1P2} consist, from the inside to the outside, of the following parts: the pillar cells, a thin connective tissue membrane and the always unilayered^{*4P108} surface epithelium.

3. While the lamellar epithelium consists of flat cover cells in *Gobius*, *Pseudapocryptes elongatus*^{*3P1} and *Boleophthalmus*, it also contains mucous cells or acidophilic granular glands^{*2P12} in *Taenioides cirratus*^{*4P1} and *Trypauchen vagina*.

4. The epithelium of the gill lamellae of *Periophthalmus* is strongly thickened by the presence of mucous cells, granular glands and mitochondria-rich cells; thereby the danger of dehydration and collapse of lamellae is reduced. In *Periophthalmodon schlosseri*^{*3P9} the lamellae are fused and the cleft between them ensures the retention of water by capillary action.

5. Gill surface is, compared with the body surface, smaller in mud and particularly in land living gobies^{*1P2} than those species that live in water.

6. The skin, the epithelium of the buccal and the branchial cavities and the gill arches may function as the accessory respiratory organs in several gobies.^{*1P2}

a) A subepidermal capillary net was found in *Gobius II*, *Pseudapocryptes elongatus*^{*3P1} and *Taenioides cirratus*^{*4P1}. Connective tissue papillae, which bulge the epidermis from below and are provided with capillary layers or nets, are found in the skin of *Trypauchen vagina*, *Scartelaos histophorus*^{*7P1} and *Boleophthalmus boddarti*^{*6P1} in varying organization. The epidermis of *Periophthalmus* contains a true intraepithelial capillary net between the cover layers.

b) The epithelia of the buccal and branchial

cavities and the gill arches show variously developed blood supply: Either a subepithelial capillary net is present in the uppermost dermal layers (e. g., in the wall of the buccal cavity of *Acentrogobius caninus**^{2P1} and *Periophthalmus kalolo**^{1P5}), or the capillaries indent the epithelium from below (e. g., in the wall of the buccal and branchial cavities of *Boleophthalmus*), or the vascular net runs between the epithelial cells, separated from the connective tissue base (e. g., *Periophthalmodon schlosseri**^{3P9}).

7. The nasal sac is enlarged in *Boleophthalmus* and in particular in *Periophthalmus* compared with *Gobius*. It does not have any respiratory importance.

8. The first gill arch is partly fused with the wall of the pharyngeal cavity through a skin fold in *Periophthalmus*, which serves for the enlargement of the respiratory surface.

9. The maxillary and mandibular oral valve is reduced in *Boleophthalmus* and in particular in *Periophthalmus* compared with *Gobius*. On the other hand, there are the accessory folds of the mucosa of the buccal cavity behind the oral valves, which probably serve for the retention of water by capillary action and for the better closure of the buccal cavity. The gill opening is narrower in mud- and land-living species than in aquatic ones.

10. The accessory respiratory organs of *Scartelaos histophorus**^{7P1} and *Boleophthalmus boddarti**^{6P1} and *Periophthalmodon schlosseri**^{8P1} *Periophthalmus vulgaris**^{9P1} *P. chrysozilios* and *P. kalolo**^{1P5} are supplied by the branches of the carotids, the hyomandibular, hypobranchial, subclavian arteries, and segmental arteries. The efferent vessels open into the cardinal veins, the subclavian vein or directly into the sinus venosus. The heart contains mixed blood.

11. In *Taenioides cirratus**^{4P1} there are subcutaneous venous nets in a dorsal and a ventral field on the sides of the body, into which the efferent vessels of the skin open.

12. The wall of the bulbus arteriosus shows various thickness and differentiation of the longitudinal septa in species of *Gobiidae**^{1P2}

13. The genesis of the skin papillae of *Boleophthalmus boddarti**^{6P1} was studied.

14. Young fish of *Periophthalmus vulgaris**^{9P1} in metamorphosis initially have gills like *Gobius*; only in the further course of metamorphosis the gland cells form in the lamellar

epithelium at the base of the lamellae; at the same time, the epithelium of the branchial cavity is vascularized, while the blood supply of the epidermis has already developed. The wall of the bulbus arteriosus and its septa thicken toward the end of metamorphosis.

15. *Periophthalmodon schlosseri**^{8P1} passes through a stage similar to *Periophthalmus vulgaris**^{9P1} in the ontogeny with regard to the respiratory organs.

16. The O₂ consumption and the CO₂ excretion in humid air were measured in *Periophthalmus vulgaris*, *^{9P1} *P. dipus**^{5P5} and *Pn. schlosseri**^{8P1}; it demonstrated the values of the same order of magnitude as in other teleosts and anurans.

References

- ABDERHALDEN, E.: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IV, Teil 10 (1926).
- ALLEN, W. F.: The blood-vascular system of the Loricati, the mail-cheeked fishes. *Proc. Wash. Acad. Sci.* **7**, 27–157 (1905).
- ALLIS, E. P.: The pseudobranchial and carotid arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus*, together with a description of the arteries in the adult *Amia*. *Anat. Anz.* **41**, 113–142 (1912).
- ANITSCHKOW, N. and PAWLOWSKY, E. N.: Über die Hautpapillome bei *Gobius* und ihre Beziehungen zur normalen Struktur der Fischhaut. *Zeitschr. f. Krebsforsch.* **20**, 128–147 (1923).
- ARCANGELI, A.: Capillari sanguigni in epitheli. *Mnit. zool. ital.* **39** (1928).
- BABAK, E.: Die Mechanik und Innervation der Atmung. In: WINTERSTEIS Handbuch der vergleichenden Physiologie. 1, 2. Jena (1921).
- BERRILL, N. J.: The development of the skull in the sole and the plaice. *Quart. J. micr. Sci.* **69**, 217–244 (1925).
- BETHGE, E.: Das Blutgefäßsystem von *Salamandra maculosa*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **63**, 680–707 (1898).
- BIEDERMANN, W.: Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. III. Teil. In: *Ergebnisse der Biologie* 3. Band, 345–541, Springer (1928).

- BIÉTRIX, E.: Etude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatoire à propos du réseau branchial des poissons. Thèse méd. Paris (1895).
- BOHR, C.: Über die Haut- und Lungenatmung der Frösche. *Skand. Arch. f. Physiol.* **10**, 74–90 (1900).
- BOZZA, G.: A proposito die così detti »epitheli vasolarizzati«. *Arch. ital. Anat.* **25** (1928).
- BOURNE, R. E.: The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London* **2**, 610–663 (1909).
- CATANIA, V.: Alcune condierazioni sui cosidetti vasi intraepitheliali e sui rapporti tra connettivo ed epithelia in tessuti normali e patologici. *Arch. ital. Anat.* **25** (1928).
- COHNHEIM, O.: Ein Respirationsapparat für isolierte Organe und kleine Tiere. *Zeitschr. physiol. Chem.* **69**, 89–95 (1910).
- CUÉNOT, L.: Les néphrophagocytes du cœur des poissons osseux. *Zool. Jahrb. Suppl.* **15**, Vol. **3**, 241–252 (1912).
- CUVIER, G. and VALENCIENNES, A.: Histoire naturelle des poissons. Vol. 12. Paris (1837).
- DAS, B. K.: The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of the development of their air-breathing organs. *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Bd.* **216**, 183–219 (1928).
- DIETZ, P. A.: Beiträge zur Kenninis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleosteer. I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. *Mitt. Zool. Stat. Neapel.* **22**, 99–162 (1914).
- DOLK, H. E. and POSTMA, N.: Über die Haut- und Lungenstmung von *Rana temporaria*. *Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol.* **5**, 417–444 (1927).
- EGGERT, B.: Bestimmungstabelle und Beschreibung der Arten der Familie Periophthalmus. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **133**, 398–409 (1928).
- EIGENMANN, C.: Cave vertebrates of America: a study in degenerative evolution. Vol. 104 Carnegie Institution of Washington (1909).
- FASUSSEK, V.: Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. *Arch. mikr. Anat.* **60**, 157–173 (1902).
- FERRARI, A.: Materiali per la conoscenza delle pseudobranchie nei teleostei. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **8**, 289f (1927).
- FRANZ, V.: Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. Tiere* **42**, 91–148 (1921).
- GEGENBAUR, C.: Über den Conus arteriosus der Fische. *Morph. Jahrb.* **17**, 596–610 (1891).
- GOETTE, A.: Über die Kiemen der Fische. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **69**, 533–577 (1901).
- GRANEL, F.: Significat morphologique et fonctionelle de la pseudobranchie des poissons. *C. R. Acad. Sc.* **182** (1926).
- GRANEL, F.: La pseudobranchie des poissons. *Arch. Anat. Microsc.* **23**, 175–317 (1927).
- GRASSI, G. B.: Funzione respiratoria delle cosidetta Pseudobranchie dei Teleostei ed altri particolari intorno ad esse. Bios. Vol. 2. Fasc. 1. (cited from GRANEL 1927.) (1914)
- GROEBBELS, F., 1926: s. ABDERHALDEN.
- HADDON, J.: Caudal Respiration in Periophthalmus. *Nature.* **39**, 285 (1889).
- HARMS, J. W.: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **133**, 211–397 (1928).
- HELLER, J.: Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten. II. Mitt. Ein Respirationsapparat zur Untersuchung des Gaswechsels kleiner Tiere. *Biochem. Zeitschr.* **165** (1925).
- HICKSON, S. J.: A naturalist in North Celebes. London, J. Murray (1889).
- HILZHEIMER M. and HAEMPEL, O.: Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart, Verlag von Ferdinand Enke (1913).
- HINTZSCHE, E.: Blutgefäße im Epithel der Fossa navicularis des Menschen. *Jahrb. f. Morph. 2. Abt. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch.* **19**, 271–276 (1929).
- HYRTL, J.: Über den Amphibienkreislauf von Amphipnous und Monopterus. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl.* **14**, 38–49 (1858).
- JOEL, A.: Über den Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere. *Zeitschr. f. physiol. Chem.* **107**, 231–263 (1919).
- JOSEPH, H.: Einige Bemerkungen zu F. MAURERS Abhandlung »Blutgefäße im Epithel«. *Arch. mikr. Anat.* **52**, 167–176 (1898).
- KANN, S.: Die Histologie der Fischhaut von biologischen Gesichtspunkten betrachtet. *Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. U. mikrosk. Anat.* **4**, 428–514

- (1926).
- KASCHKAROFF, D.: Über die Epidermis bei *Trachypterus taenia*. *Anat. Anz.* **44**, 214–218 (1913).
- KESTNER, O. and PLAUT, R.: Physiologie des Stoffwechsels. In: WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie. II, 2. Jena, Fischer (1924).
- KOLMER, W.: Kapillaren im Epithel des JAKOBSONSCHEN Organs und einige andere Beziehungen von Gefäßen zum Epithel. *Anat. Anz.* **65**, 321–327 (1928).
- KROGH, A.: On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. *Skand. Arch. f. Phys.* **15**, 328–419 (1904).
- LEYDIG, F.: Vascularisiertes Epithel. *Arch. mikr. Anat.* **52**, 152–155 (1898).
- MAURER, F.: Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleosteen. *Morph. Jahrb.* **14**, 175–222 (1888).
- MAURER, F.: Blutgefäße im Epithel. *Morph. Jahrb.* **25**, 190–201 (1897).
- MAURER, F.: Die Vaskularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. *Morph. Jahrb.* **26**, 330–336 (1898).
- MÜLLER, J.: Über Nebenkiemen und Wundernetze. Erläuterungen zu der Abhandlung über die Nebenkiemen. *Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med.* **1**, 101–142 (1840).
- OPPEL, A.: Lehrbuch der vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 6: Atmungsapparat. Jena, G. Fischer (1914).
- PAPE, C.: Beiträge zur Anatomie von *Saccobranchus fossilis* (Günther). *Jen. Zeitschr. f. Nat.* **45**, 445–520 (1914).
- PARSONS, C. W.: The conus arteriosus in Fishes. *Quart. Journ. micr. Sc.* **73**, 145–176 (1929).
- PATZELT, V.: Vascularisiertes Epithel im Tränennasengang und in der STENO'schen Drüse des Maulwurfs. *Anat. Anz.* **66**, 73 (1928).
- PLEHN, M.: Zum feineren Bau der Fischkiemen. *Zool. Anz.* **24**, 439–443 (1901).
- PÜTTER, A.: Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena, Fischer (1909).
- RAUTHER, M.: Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* **2**, 517–585 (1910).
- RAUTHER, M.: Die Sygnathiden des Golfs von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Monogr. 36a (1925).
- RAUTHER, M.: BRONNs Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, 1. Abt., 2. Buch: Echte Fische (1927).
- RIESS, J. A.: Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. *Arch. f. Naturgesch.* **47**, 518–550 (1881).
- RITTER, W. E.: On the eyes, the integumentary sense papillae and the integument of the San Diego blind fish (*Typhlogobius californiensis* STEINDACHNER). *Bull. Mus. Comp. Zool.* **24**, 51–102 (1893).
- SCHAFFER, J.: Das Epithelgewebe. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 2. Bd., 1. Teil. Berlin, Springer (1927).
- SEELYE, A. B.: Circulatory and respiratory system of *Desmognathus fusca*. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.* **32**, 335–357 (1906).
- ULLRICH, H. and RUHLAND, W.: Mikrorespiratorische Untersuchungen an höheren Pflanzen. I. *Zeitschr. f. wiss. Biol. Abt. E Planta* **5**, 360–380 (1928).
- VIALLI, M.: Le pseudobranchie bei pesci. *Arch. ital. anat.* **23**, 50–117 (1926).
- VIALLI, M.: Il connetivo della lamella branchiale. *Pubbl. Staz. zool. Napoli.* **9**, 389–404 (1929).
- WERNER, F.: Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft TREITL unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. F. WERNERS nach den ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. V. Beitr. z. Kenntnis d. Fischfauna des Nils. Sitz.-Ber. d. W. Akad. d. Wiss., math. Kl. 115 (1906).
- WINTERSTEIN, H.: Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. In: WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie. I, 2. Jena, Fischer (1921).
- ZANDER, E.: Das Kiemenfilter der Teleosteer. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **84**, 619–713 (1906).
- Abbreviations in Figures 26-37.** In Figs. 26-37 the following abbreviations are used.
- H.* vessel from or to the skin;
K. vessel from or to the epithelium of the branchial cavity;
M. vessel from or to the epithelium of the buccal

cavity
Mus. vessel from or to the musculature;
N. vessel from or to the nasal sac;
A. atrium;
A.aff.br. I-IV the first to the fourth afferent branchial artery;
A.aff.ps.br. afferent pseudobranchial artery;
A.caud. caudal artery;
A.eff.br. I-IV the first to the fourth efferent branchial artery;
A.enc. encephalic artery;
A.hyom. hyomandibular artery;
A.hyp.br. hypobranchial artery;
A.il. iliac artery;
A.ling. lingual artery;
A.mand. mandibular artery;
A.nas. nasal artery;
Ao. aorta;
A.op. opercular artery;
A.opht.m. main ophthalmic artery;
A.orb. orbital artery;
A.orb.nas. orbitonasal artery;
A.sub. subclavian artery;
A.w. lateral dorsal aorta;
B. bubus arteriosus;
C.c. common carotid;
C.e. external carotid;
C.i. internal carotid;
D.C. duct of Cuvieri;
Ni. kidney;
Oesoph. esophagus;
Phar. pharynx;
s.c.V. subcutaneous vein network;
Se.v. segmental vein;
S.v. sinus venosus;
Thyr. thyroid;
Tr. truncus arteriosus;
V. ventricle;
V.card.a. anterior cardinal vein;
V.card.p. posterior cardinal vein;
V.caud. caudal vein;
V.cer.a. anterior cerebral vein;
V.cer.p. posterior cerebral vein;
V.enc. encephalic vein;
V.hep. hepatic vein;
V.il. iliac vein;
V.jug.ext. external jugular vein;
V.jug.inf. inferior jugular vein;
V.neur. neural vein;
V.nas. nasal vein;
V.op. opercular vein;

V.orb. orbital vein;
V.sub. subclavian vein.

Legends of Figures on Plate 1.

Fig. 1 Part of longitudinal section through the gill filament of *Periophthalmus chrysospilos*. Susa fixative. Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 2, Tblg. 158, reduced to 4/5. *B.g.* connective tissue fibers, *D.* cover cell, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell, *Pil.z.* pillar cell.

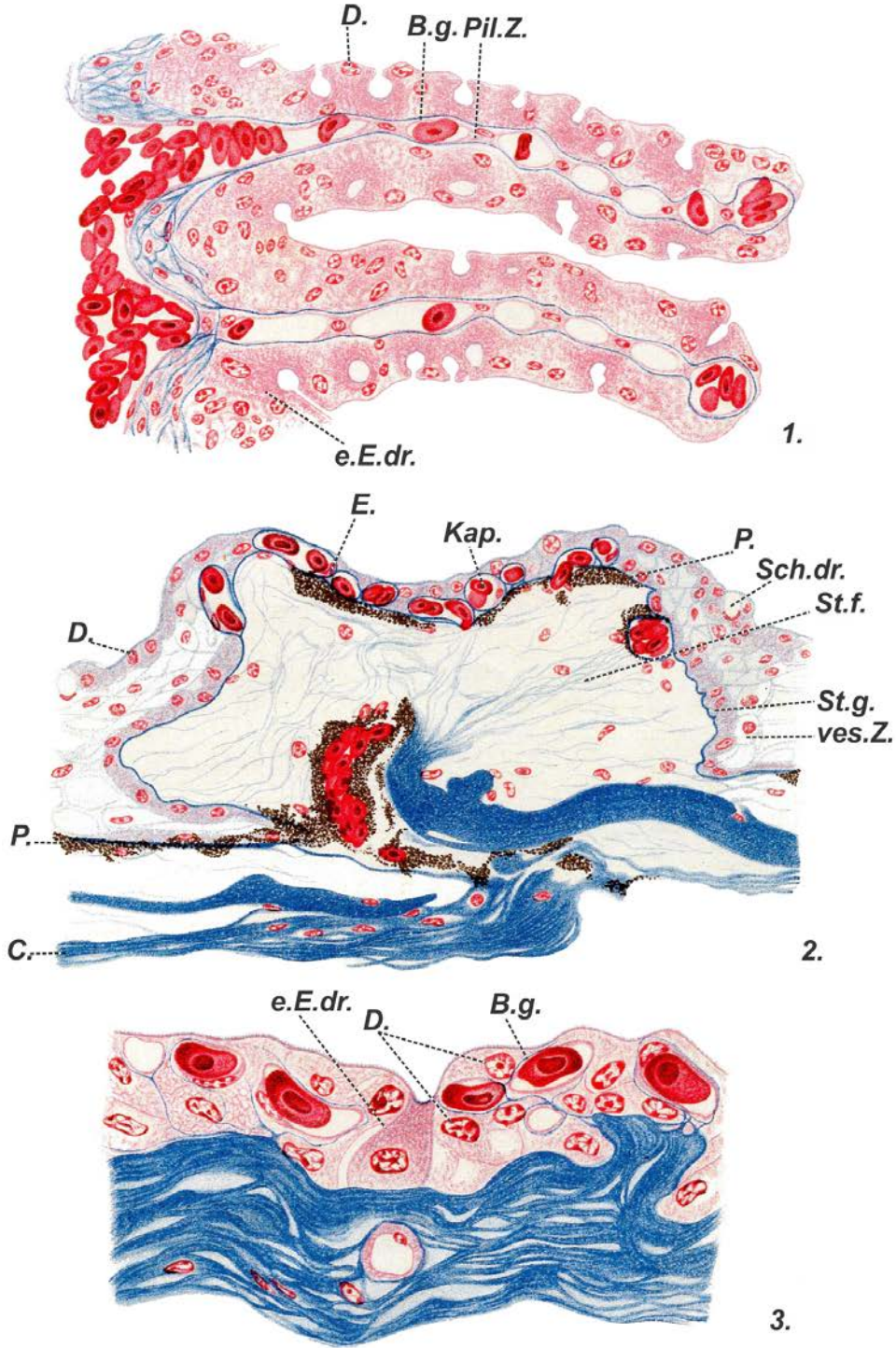
Fig. 2. Cross section through the top skin of the head of *Boleophthalmus boddarti*.^{*6P1} Susa fixative. Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 1, Tblg. 158, reduced to 4/5. *C.* dermis, *D.* cover layers, *E.* endothelium, *Kap.* capillary, *P.* pigment, *Sch.dr.* mucous gland, *St.f.* supporting fibers, *St.g.* germinative stratum, *ves.Z.* vesicular cell.

Fig. 3. Cross section through the epithelium of the buccal cavity of *Periophthalmus chrysospilos*. Susa fixative. Azan staining; LEITZ immersion 1/12, Ocular 4, Tblg. 165, reduced to 3/4. *B.g.* connective tissue fibers, *D.* cover layer, *e.E.dr.* invaginated mitochondria-rich cell.

Plate 1

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. 140.

Tafel 1.



Footnotes by Schöttle

SnP#, n denotes the number of footnotes by Schöttle on the page # in the original German paper.

Page 4

^{S1P4} The data on the occurrence and lifestyles of these species are obtained partly from the work by HARMS (1928), and partly from the Protocols of the Sundaexpedition of Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/1930.

^{S2P4} The *Gobius* species given with numbers await identification.

Page 5

^{S1P5} The nomenclature of *Periophthalmus* species is obtained from unpublished studies by Dr. EGGERT.

Page 20

^{S1P20} The paired and unpaired fins are not considered, because they are likely to have approximately the same surface area in comparison to total body surface area in *Gobius*, *Boleophthalmus* and *Periophthalmus*. Only in *Taenioides**^{4P1} and *Trypauchen*, whose fins are very small, the value for the body surface area is somewhat too large in comparison to other species; but the ratio of gill surface area to body surface area in these two species may not be compared with that of *G.*, *B.* or *P.*, since the body form is different.

Page 24

^{S1P24} In some cases of *Gobius auratus*, shallow depressions occur at the base of the pseudobranchial lamellae above the acidophilic cells. It could not be determined with certainty whether the surface epithelium is lacking or very thin at these sites.

^{S2P24} For the sake of brevity, the term, accessory respiratory organs, will always be used in the following, even in cases where they are no longer "accessory".

Page 28

^{S1P28} The olfactory organ of *G. niger**^{5P3} was not investigated.

Page 59

^{S1P59} However, it should be noted that vascularized epithelia could be developed also in other organs, in which such a function is out of question, for example in the crop of the dove (ARCANGELI 1928), in the nasal mucosa (CATANIA 1928) and the esophagus of humans (BOZZA 1928), in the nasoacrimonal tract of the mole (PATZELT 1928), in JACKBSON organ of the rat and the guinea pig (KOLMER 1928), in the epithelium of the navicular fossa of humans (HINTZSCHE 1930). (See SCHAFFER 1927 for the literature before 1927). SCHAFFER recognizes that the physiological importance of the endoepithelial vessels is usually for better nourishment of the epithelium.

Page 65

^{S1P65} In order not to obscure the overall structure, the hyomandibular artery is only briefly depicted in Fig. 28; it is drawn out in its entire ramification next to it (Fig. 28a).

Page 67

^{S1P67} The branches that lead to the musculature are not considered in Fig. 28a.

^{S2P67} This nomenclature was used following ALLEN (1905) (for *Ophiodon*) and GRANDEL (1927) (for *Cyprinus*). One must note that the afferent pseudobranchial artery is also a derivative of the first embryonic aortic arch, since the pseudobranch of teleosts does not belong to the hyoid but the mandibular arch.

Page 95

^{S1P95} For the loan of the thermostat and some other technical aids, I owe much to Herrn Priv.-Doz. Dr. FISCHBECK, and also Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER for permission to carry out the experiment in the Chemischen Institut.

Page 102

^{S1P102} Though not all goby species living in muddy water show respiration by the buccal cavity (as in *B. xanthozonus**^{6P4} and *G. IX*), it does not imply that such (= respiration by the buccal cavity) could have developed due to deteriorated respiratory conditions.

Page 103

^{S1P103} *P. vulgaris* “stem form” is an exception, which lives together with *P. chrysospilos* and has the vascularized epithelium in the buccal cavity.

Annotations by the present authors

<P#> refers to the page number of the original German paper.

*nP#, n denotes the number of annotations on the page # in the original German paper.

<P1>

^{*1P1} This is a translation of “Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes” by Elfriede Schöttle published in *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 140, 1-114 (1931). The affiliation of Elfriede Schöttle was Zoologisches Institut der Universität Tübingen. The paper is the results of a trip to Netherlands India 1926/1927 supported by the Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft and the “Sundaexpedition” of the Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/1930.

The Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft (Emergency Association of German Science) or NG was founded on 30 October 1920 on the initiative of leading members of the Preußische Akademie der Wissenschaften (Prussian Academy of Sciences, PAW) – Fritz Haber, Max Planck, and Ernst von Harnack – and former Prussian Minister of Culture Friedrich Schmidt-Ott. Physicist Heinrich Konen, involved in founding and building the organization due to his relationship with Schmidt-Ott, became a long-standing member of its executive committee (from Wikipedia, May 12, 2020).

^{*2P1} “*Gobius caninus*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*3P1} “*Apocryptes lanceolatus*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*4P1} “*Amblyopus brachygaster*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*5P1} “*Gobius panizae*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*6P1} “*Boleophthalmus boddaerti*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*7P1} “*Boleophthalmus viridis*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*8P1} “*Periophthalmus schlosseri schlosseri*” in the German text. See the list of scientific names.

^{*9P1} *Periophthalmus vulgaris* is not a valid scientific name, but is now regarded as a junior synonym of *P. argentilineatus*. However, the term *P. vulgaris* will be used in the subsequent part of this paper for the purpose of differentiating the material from the sampling sites stated below on page 7. See ^{*3P5} for Polgar’s view on *P. argentilineatus* and *P. vulgaris*. See also the list of scientific names.

<P2>

^{*1P2} *Gobiiformes* in the German text. Considering the usage of “der Familie *Gobiiformes*” on pages 105 and 110 in the original German text, “*Gobiiformes*” used in this paper is judged to correspond to the family Gobiidae of the order Gobiiformes in the current fish taxonomy. In this translation, a more general term “gobies” is used throughout the text except on the page 82 (page 52 in this translation paper) in the section title as “Heart and bulbus arteriosus of Gobiiformes” and on the pages 105 (Contribution to the respiratory physiology of *Periophthalmus*, page 66 in this paper) and 110 (Summary, page 69 in this paper).

^{*2P2} “Teleosteerfamilie” in the German text. In the current fish taxonomy, teleosts belong to one of the infraclasses in the class Actinopterygii. Teleosts are arranged into about 40 orders and 448 families. (modified from Wikipedia, Apr. 17, 2020).

^{*3P2} “Feuchtlufttieren” in the German text.

^{*4P2} The scientific name “*Periophthalmus koelreuteri*” was left as it is when Schöttle refers to the papers by other authors. Otherwise, *P. kalolo* is used in this paper (see List of scientific names on page 91 in this paper).

^{*5P2} “Periophthalmen” in the German text.

^{*6P2} “Goldsize” in the German text. An adhesive used to fix a gold leaf to a surface.

<https://www.collinsdictionary.com/dictionary/english/goldsize> (Apr. 13, 2020)

<P3>

*1P3 The blind goby (*Typhlogobius californiensis*) is the only species in the genus *Typhlogobius* of the goby family. It is native to the coastlines of southern California in the United States and Baja California in Mexico, where it commonly inhabits the burrows of shrimp of the genus *Callinassa*. (Wikipedia, Apr. 17, 2020).

*2P3 Point Loma is a seaside community within the city of San Diego, California. (Wikipedia Apr. 05, 2020)

*3P3 “Formen-kreise” in the German text. Definition of formenkreis: a polytypic species (as of birds) (Merriam-Webster, Apr. 2, 2020). cf. Stresemann (1936). See also *3P102.

*4P3 “Wasser- und Schlammformen” in the German text.

*5P3 “*Gobius joso* L.” in the German text. See also the list of scientific names.

*6P3 Dalmatia is one of the four historical regions of Croatia, alongside Croatia proper, Slavonia, and Istria. (Wikipedia Apr. 2, 2020).

<P4>

*1P4 The Maluku Islands or the Moluccas are an archipelago in eastern Indonesia. (Wikipedia, Apr. 2, 2020)

*2P4 = Aru Islands, group of about 95 low-lying islands, 3,306 sq mi (8,563 sq km), E Indonesia, in the Moluccas, in the Arafura Sea, SW of New Guinea (Wikipedia, Nov. 10, 2019).

*3P4 “*Gobius ornatus* RUPP” in the German text. See also the list of scientific names.

*4P4 Belawan is a harbor in Medan, Indonesia. Located on the northeast coast of Sumatra, Belawan is Indonesia's busiest seaport outside of Java (Wikipedia, Nov. 10, 2019). See Supplementary Figure S1.

*5P4 Ternate is the largest city in the Indonesian province of North Maluku and an island in the Maluku Islands (Wikipedia, Nov. 10, 2019). See Supplementary Figure S1.

*6P4 “*Gobius xanthozoma* BL.” in the German text. See also the list of scientific names.

*7P4 Zone II is subject to changing tides and therefore gives a completely different appearance at different times. It is exposed to the sun in contrast to Zone I, because the young bush mangrove, which only grows in places (Fig. 2), provides hardly any shade. Before the onset of the

tide, the brown-yellowish soil is firm and mostly dry except for the remaining puddles mentioned. But after the water has remained here for about 3 hours, the ground is so soft that you sink into the ground up to your knees. It is now gradually drying up again until the next flood (Harms 1928, page 243).

*8P4 Batavia, also called Batauia in the city's Malay vernacular, was the capital of the Dutch East Indies. The area corresponds to present-day Jakarta, Indonesia. Batavia can refer to the city proper or its suburbs and hinterland, the Ommelanden, which included the much-larger area of the Residency of Batavia in the present-day Indonesian provinces of Jakarta, Banten and West Java. (Wikipedia, Apr. 2, 2020). See Supplementary Figure S1.

*9P4 Tjilatjap (Cilacap; 109.000E 7.735S) was the only ocean port of any significance on the south coast of Java. (The Pacific War Online Encyclopedia, Apr. 16, 2020). See Supplementary Figure S1.

*10P4 Zone III also offers a very variable picture at different times of the day. Most of the time it is flooded. The fishermen then stand with their throwing nets and catch shrimp and crabs (Malay: udang), and occasionally also Silurids (*Plotosus*) and Gobiids. If the water recedes at low tide, the whole zone forms a peculiar muddy sea, in which the finely dissolved mud particles are retained in the water and form a thick suspension. The mud particles here are the finest in the entire zone, and they take the longest to settle (Harms 1928, page 244).

*11P4 Perbaeoengan (Perbaeoegan) is Perbaungan according to Clayton (1993, see page 545 “ECOLOGY”).

<P5>

*1P5 “*Periophthalmus koelreuteri fuscatus* BLYTH” in the German text. See also the list of scientific names.

*2P5 Padang is the capital and largest city of the Indonesian province of West Sumatra (Wikipedia, Apr. 2, 2020). See Supplementary Figure S1.

*3P5 “*Periophthalmus argentilineatus* CUV. and VAL.” in the German text. See also the list of scientific names. According to Polgar et al. (2014), *P. argentilineatus* sensu Murdy (1989) includes three molecularly distinct lineages, suggesting the presence of at least three cryptic or pseudocryptic species, within this morphospecies. In addition,

according to Polgar
(<http://www.mudskipper.it/SpeciesPages/arge.html>), these three are morphologically consistent with *P. sobrinus* Eggert (recorded from the Red Sea, southward to East Africa, therefore not relevant to the work by Schöttle), *P. vulgaris* Eggert (recorded from Sri Land eastward to west Sumatra, Sunda Islands, Sulawesi, Philippines, Moluccas, West Papua and northern Australia) and *P.*

argentineatus Valenciennes (recorded from west Sumatra, eastward to Sunda Islands, southeast Borneo and the Moluccas).

*4P5 = Siberut. Siberut is the largest and northernmost of the Mentawai Islands, lying 150 kilometres west of Sumatra in the Indian Ocean. (Wikipedia, Apr. 2, 2020). See Supplementary Figure S1.

*5P5 *Periophthalmus dipus* BLEEKER, 1854 is not a valid scientific name, and is now regarded as a junior synonym of *P. argentineatus*. However, the term *P. dipus* will be used in the subsequent part of this paper exclusively to differentiate the material from this sampling site. See also the list of scientific names.

*6P5 Laboran is Labuhan according to Clayton (1993, see page 545 "ECOLOGY").

*7P5 Bantam, former city and sultanate of Java, Indonesia. It lay near the site of the present-day city of Banten, on Banten Bay, at the extreme northwest of the island, just north of Serang (Encyclopædia Britannica, Apr. 16, 2020). See Supplementary Figure S1.

*8P5 Dobo, the chief port of the islands, is on Wamar, just off Tanahbesar, the largest island of Aru Islands (modified from Aru Islands Regency, Wikipedia, Apr. 16, 2020). See Supplementary Figure S1.

*9P5 "*Periophthalmus cantonensis cantonensis* OSBECK" in the German text. See also the list of scientific names.

*10P5 "Krüppelmangrove" in the German text.

<P6>

*1P6 Zone I represents the shady swamp area of the mangrove. The ground here is covered with aerial roots. The many small pools are almost exclusively populated by *Anopheles* larvae. The muddy ground is relatively solidified by the mangrove, already a few centimeters below the surface it becomes black, with a strong decaying smell. The aerial roots of the mangrove are also a sign of the lack of oxygen here (Harms 1928, page 242).

*2P6 According to Murdy (1989), this is a subspecies of *Periophthalmodon schlosseri* with a type locality at Jakarta, Indonesia.

*3P6 5°57'26"S 106°50'40"E. Named Edam during the colonial period, after a Dutch town. (Wikipedia, Thousand Islands (Indonesia); Apr. 2, 2020). See Supplementary Figure S1.

*4P6 Those paragraphs in blue background are printed in smaller fonts in the original German text.

*5P6 "Kiemenfilter" in the German text.

*6P6 "Kiemenblätter" in the German text.

*7P6 "Filterfortsätze" in the German text.

*8P6 "Reusen" in the German text.

*9P6 "Höcker" (pl) in the German text.

<P7>

*1P7 "Reusen" in the German text.

*2P7 For detailed anatomy of the gill rakers of *Boleophthalmus*, see Tran et al. (2020).

*3P7 "Filter" in the original German text.

*4P7 "Zähnen" in the original German text.

*5P7 "Reusenblättchen" in the German text.

*6P7 "bei Verfolgung" in the German text.

*7P7 This is a misspelling of *Xenomystus*. See page 1124 of Werner (1906).

*8P7 "säbelförmige Kiemengräte" in the German text. Cartilaginous rod/gill rod. see Dunel-Erb and Bailly (1987).

*9P7 = The saber-formed gill bone (Die säbelförmige Kiemengräte)

*10P7 "zwei knorpelige Gelenkrohre" in the German text. Bijtel (1951) stated on page 273: "The broadened basal extremities of the gill-rods, indicated as "Gelenkrohre" and "Gelenkköpfe" are mutually joined and connected with the visceral arch by fibrous tissue, according to RIESS. As there is no space separating the surface opposite one another, it is better not to speak of a "Gelenk" in this case". A "Gelenk" is articulation in German. See Figure 4 of Dunel-Erb and Bailly (1987) for a three-dimensional diagram of the structure. See also *1P8.

*11P7 Two cartilaginous articular heads (zwei knorpelige Gelenkrohre)

*12P7 This is the efferent filamental artery in the current terminology of fish vascular anatomy.

*13P7 "Kiemengräte" in the German text.

<P8>

*1P8 “Gelenkköpfe” in the German text.

Gelenkkopf: condyle. A condyle is the round prominence at the end of a bone, most often part of a joint - an articulation with another bone.

(Wikipedia, Apr. 19, 2020). But on the page 277, Bijtel (1951) stated “The connections between the gill-bar and the gill-rods lack a joint-cavity (plate XI fig. 2). For this reason, it is better to avoid here the word articulation (see RIESS (1881), p. 522 “Gelenkköpfe”, “Gelenkrohren”) and to speak of a syndesmosis. The joining connective tissue is continuous with that of the syndesmosis of every two successive gill-rods”.

*2P8 “Kiemengräten” in the German text.

*3P8 “Gelenkkopf” in the German text.

*4P8 “knöchernen Kiemenbogen” in the German text.

*5P8 “Arteria laminae branchialis” in the German text.

<P9>

*1P9 “Gelenkrohren” in the German text. See p.273 of Bijtel (1951).

*2P9 “Kiemenbogenknochen” in the German text.

*3P9 No subspecies name is given here.

<P10>

*1P10 “Arteria afferens branchialis” in the German text.

*2P10 “Arteria efferens branchialis” in the German text.

*3P10 “Arteria laminae branchialis” in the German text. Although the term “laminae” is used in the German text, this is actually the afferent filamental artery in the present vascular terminology.

*4P10 “Kiemenlamelle” in the German text.

<P11>

*1P11 = the pillar cells.

*2P11 “Vena laminae branchialis” in the German text.

*3P11 “the artery” here indicates the afferent filamental artery.

*4P11 “Stammepithel” in the German text. Laurent (1984) identified five major cell types in the filament epithelium; squamous cells, mucous (goblet) cells, mitochondria-rich cells (or chloride cells), neuroepithelial cells and nondifferentiated cells. See also Wilson and Laurent (2002).

*5P11 The Syngnathidae is a family of fish which includes seahorses, pipefishes, and seadragons (Wikipedia, Apr. 21, 2020).

*6P11 “seröse Drüsenzellen” in the German text.

*7P11 This cell type (*e.E.dr*) is most likely the mitochondria-rich cells, judged from the figures 3-7. For the histology and physiology of the mitochondria-rich cells (also called chloride cells), see Laurent (1984), Zadunaisky (1984), and Evans et al. (2005). For mitochondria-rich cells in mudskippers, see Wilson et al. (1999, 2000), Sakamoto et al. (2000, 2002), Itoki et al. (2012).

<P12>

*1P12 “feinkörnigen Eiweißzellen” in the German text.

*2P12 “Körnerdrüsen” in the German text. Similar granular cells have been reported in the fish epidermis and termed as “serous goblet cells” by Whitear (1986a) or “acidophilic granular cells” by Blackstock and Pickering (1980) and in the fish gills as “serous goblet cells” by Kumari et al (2009).

*3P12 “eingesenkten Eiweißdrüsen” in the German text. This most likely indicates the mitochondria-rich cells as stated at *7P11.

*4P12 = *e.E.dr.* (mitochondria-rich cell) and *K.dr.* (oval grain gland).

<P13>

*1P13 Relating to, or having the properties or appearance of, ectoplasm. (Wiktionary, Apr. 5, 2020).

*2P13 “Palisadenzellen” in the German text.

Palisade cells are plant cells located on the leaves, right below the epidermis and cuticle. (Wikipedia, Apr. 5, 2020), but in this case it indicates the pillar cells.

*3P13 *Scorpaena* is a widespread genus of marine fish of the family Scorpaenidae, the scorpionfishes. (Wikipedia, Apr. 23, 2020).

*4P13 Lophobranchii; an order of small teleost fishes that comprise the sea horses and pipefishes and are coextensive with the family Syngnathidae and that are sometimes considered a suborder of Thoracostei. (Merriam-Webster, Apr. 4, 2020).

*5P13 = the subepithelial layer.

*6P13 Seahorse (also written *sea-horse* and *sea horse*) is the name given to 45 species of small marine fish in the genus *Hippocampus*. (Wikipedia, Apr. 23, 2020).

*7P13 Morphology of the lamellar epithelium was summarized by Laurent (1984): Accordingly, from inside to outside across the lamellar epithelium, there are pillar cells, a thin fibrous basal lamina (or basement membrane), and two layers of cells separated by intracellular spaces. The outer layer consists of pavement cells and the internal layer is formed by nondifferentiated or poorly differentiated cells. Al-Kadhomy and Hughes (1988) stated that the outer epithelial layer outside basement membrane consists of several layers of cells in the secondary lamellae of *Boleophthalmus dussumieri* (the species was reported as *B. boddarti*, but the collection site, the Kuwait Bay, indicates it in fact was *B. dussumieri*). See also Highes and Morgan (1973) for fine structure of the fish gills.

*8P13 “spindelförmigen Zellen” in the German text.

<P14>

*1P14 “die sehr dünne Deckschicht” in the German text.

*2P14 = Lamellar epithelium.

*3P14 “Deckzellen” in the German text.

<P15>

*1P15 *Amphipnous cuchia* HAM. BUCH. in the German text. The currently valid scientific name is *Monopterus cuchia* (HAMILTON) (FishBase <https://www.fishbase.se/summary/Monopterus-cuchia.html>, May 13, 2020, see also Rosen and Greenwood 1976).

*2P15 = Order Synbranchiformes.

*3P15 “ausgebildeten Tieres” in the German text.

<P16>

*1P16 = mucous cells, mitochondria-rich cells and granular glands.

*2P16 “Rassen” in the German text.

*3P16 No subspecies name is given here. “*P. koelreuteri*” in the German text.

*4P16 “Eiweißzellen” in the German text.

*5P16 = mitochondria-rich cells.

<P17>

*1P17 Scanning electron micrographs reported by Graham et al. (2007) and Diana et al. (2014) show numerous pores on the lamellar surface in

Periophthalmus modestus and *P. chrysospilos*, respectively, which probably represent apical crypts of mitochondria-rich cells.

*2P17 Fine structure of the gills of

Periophthalmodon schlosseri was reported by Wilson et al. (1999).

*3P17 “die einzelligen, sehr breiten oder langgestreckten Drüsen” in the German text. = mitochondria-rich cells.

<P18>

*1P18 “Drüsenzellen” in the German text. = mitochondria-rich cells.

*2P18 = the aperture.

<P19>

<P20>

*1P20 = the body surface area “Körperoberfläche” in the German text.

<P21>

<P22>

*1P22 = invaginations.

*2P22 “Drüsenzellen” in the German text.

*3P22 “Syngnathiden” in the German text. See also *5P11.

<P23>

*1P23 “Kiemenfältchen” in the German text.

*2P23 *Marcusenius longianalis* BLGR. in the German text (FishBase, Nov. 21, 2019). This is no longer a valid scientific name.

*3P23 For more recent information, see Laurent and Dunel-Erb (1984), Bridges et al. (1998), and Mölich et al. (2009).

*4P23 Pages 4 and 5 in this paper.

<P24>

*1P24 = pseudobranchial cells of two lamellae, “Pseudobranchienzellen zweier Lamellen” in the German text.

<P25>

*1P25 “Siebfortsätzen” in the German text. See Steuer (1905).

*2P25 = the organs.

*3P25 “lockeren subepidermalen Schicht des Coriums” in the German text.

*4P25 For the structure of the dermis in fish, see Whitear (1986b).

*5P25 For the development of scales and the morphology of scale pockets, see Sire and Akimenko (2003) and Sire et al. (1997)

*6P25 = scales.

*7P25 For the structure of the epidermis in fish, see Whitear (1986a)

*8P25 “Vesicular” cells and “turgor cells” are the same cell type. »vesiculösen« oder »Turgorzellen« in the German text.

*9P25 “*Trachypterus taenia*” in the German text. = *Trachipterus trachipterus* Gmelin, 1789 (FishBase, Feb. 16, 2020).

*10P25 “*Caranx trachurus*” in the German text. = *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) (FishBase, Apr. 20, 2020).

*11P25 “*Gobius lesueurii*” in the German text. = *Lesueurigobius suerii* (Risso, 1910) (FishBase, Feb. 16, 2020).

<P26>

*1P26 “Deckschichten” in the German text.

*2P26 “*G. blennioides*” in the German text. = *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814)(FishBase, Apr. 20, 2020).

*3P26 “*nigrionatus*” in the German text. This is probably misspelling of *nigronotatus*. = *Mesogobius nigronotatus* (Kessler, 1877) (FishBase, Apr. 20, 2020).

*4P26 However, according to Whitear (1986a) “The basal layer cells are cuboidal or columnar, but do not constitute a germinal layer because mitotic activity is detectable throughout the epidermis although commonest in the deeper layer” (page 15).

<P27>

*1P27 *Nerophis* is a genus of pipefishes native to the eastern Atlantic Ocean. (Wikipedia, Feb. 21, 2020).

*2P27 “Kanal” in the German text.

*3P27 = upper nostril.

*4P27 “Röhre” in the German text.

*5P27 “Ausführgang” in the German text.

*6P27 = the nasal sac.

<P28>

*1P28 “Gobiiden” in the German text.

<P29>

*1P29 = the epithelium.

<P30>

*1P30 “vascularisiertem Epithel im engeren Sinne” in the German text. The term appears in Table 5 (pages 100 and 101 in the German text).

*2P30 “vascularisiertes Epithel” in the German text. The term appears in Table 5 (pages 100 and 101 in the German text).

<P31>

*1P31 “*schlosseri*” in the German text.

<P32>

*1P32 = the epithelium.

<P33>

*1P33 “helle Drüse” in the German text.

<P34>

*1P34 Because *Scartelaos histophorus* is classified as *Boleophthalmus viridis* in the German text, *S. histophorus* is included here. For the epidermal structure of *Boleophthalmus* spp. and *Scartelaos histophorus*, see Zhang et al. (2000). Beon et al. (2013) reported on the epidermal structure of *Scartelaos gigas*.

*2P34 Zhang et al. (2000) also stated “This species (= *Scartelaos histophorus*) has small scales only on the tail.”

*3P34 = the scale.

*4P34 = epidermis.

*5P34 “here” means where the epidermis protrudes toward the germinative stratum with the caudal edge, so that the epidermis is thinner.

*6P34 “flachen bindegewebigen Vorbuchtung” in the German text.

*7P34 The description by Schöttle here for *Scartelaos histophorus* does not agree with the that by Zhang et al. (2000) for the same species; “Dermal bulges, which are much smaller in size than those in *Boleophthalmus*, are distributed in all the areas examined (= top of head, operculum, dorso-lateral body near the first dorsal fin, posterior portion of abdomen, and lateral side of the caudal peduncle) except for the abdomen.” In comparison, Beon et al. (2013) stated for *S. gigas* “The dermal bulges were present in the epidermis of almost all body regions except for the operculum, but were not found in any appendages, including none of the fins or the sucking disc.” The

“dermal bulge” is the structure called “papilla” by Schöttle in this paper.

<P35>

*1P35 Zhang et al. (2000) did not show a micrograph of the operculum for *S. histophorus*. Beon et al. (2013) showed a micrograph of the transverse section of the operculum for *S. gigas*, which has no dermal bulge.

*2P35 = the lower layer.

<P36>

*1P36 Park et al. (2003) reported the histology of the skin for *Boleophthalmus pectinirostris*. Yokoya and Tamura (1992) reported the ultrastructure of the skin for *B. pectinirostris*. Zhang et al. (2000) briefly reported the histology of the skin of *B. boddarti* and *B. pectinirostris*. Zhang et al. (2000) also reported for *B. dussumieri*, but this must be misidentification since the materials were collected in Indonesia.

*2P36 Figure 2 of Zhang et al. (2000) compares the structure of the dermal bulge (= papilla) in different parts of the body in *B. boddarti*, *B. dussumieri* (but see above) and *B. pectinirostris*.

<P37>

*1P37 “echten Coriumpapille” in the German text. The “true dermal papilla” indicates the structure shown in Plate 1, Fig. 2 of this paper, also called the “true respiratory papilla”. Fig. 2a of Zhang et al. (2000) also shows the dermal papillae (= dermal bulges) in the skin of the parietal region of *B. boddarti*.

*2P37 “Epidermispfeiler” in the German text.

*3P37 Vacuolated cells in Yokoya and Tamura (1992).

*4P37 Superficial epithelial cells in Yokoya and Tamura (1992).

*5P37 = the fibers.

<P38>

<P39>

*1P39 Pages 54–55 of this paper.

<P40>

*1P40 See Kuciel et al. (2013), Kuciel et al. (2017) and Kim et al. (2019) for the anatomy and histology of the olfactory organs in mudskippers.

*2P40 = loose connective tissue.

*3P40 The histology of the skin in *Periophthalmus*

has been reported by Park (2002), Park et al. (2006), Suzuki (1992) and Yokoya and Tamura (1992). Zhang et al. (2003) studied the skin histology in three species of *Periophthalmus* (*Ps. argentilineatus*, *Ps. chrysospilos* and *Ps. modestus*) and two species of *Periophthalmodon* (*Pn. schlosseri* and *Pn. septemradiatus*).

<P41>

*1P41 Park et al. (2006) reported capillary densities in the epidermis of 14 body regions in *Periophthalmus magnuspinnatus*; the highest density was found in the dorsal surface of the head and the dorsal and lateral surfaces of the trunk.

*2P41 Zhang et al. (2003) showed that the scales are present in the skin of the operculum in *Periophthalmus chrysospilos* but they are absent in *Ps. argentilineatus* and *Ps. modestus*.

*3P41 “*Periophthalmus*-Arten” in the German text.

*4P41 Turgor cells are identical with vesicular cells. See *7P25.

*5P41 Park et al. (2006) showed micrographs of the cross sections of the epidermis in the 14 regions in *Periophthalmus magnuspinnatus* in Fig. 3. The turgor cells do not appear to be particularly pronounced in *Ps. magnuspinnatus*.

*6P41 = cells (in the surface layers).

<P42>

*1P42 “Drüsenzellen” in the German text.

*2P42 In contrast, Zhang et al. (2003) stated “mucous cells were not found in the epidermis of any *Periophthalmus* species” (*Ps. argentilineatus*, *Ps. chrysospilos* or *Ps. modestus*). Zhang et al. (2003) confirmed the mucous cells in the epidermis of *Periophthalmodon schlosseri* and *Pn. septemradiatus*. Yokoya and Tamura (1992) also found mucous cells in the epidermis in *Boleophthalmus pectinirostris* but not in *Periophthalmus modestus*.

*3P42 = the basement membrane and the germinative stratum.

*4P42 “Einstülpung” in the German text.

*5P42 = the ascending vessel.

*6P42 For the ultrastructure of the skin capillary of *Periophthalmus modestus*, see Suzuki (1992) and Yokoya and Tamura (1992).

<P43>

*1P43 According to Zhang et al. (2003), mucous cells are abundant on the epidermis surface in

Periophthalmodon schlosseri (but sparse in *Pn. septemradiatus*).

*2P43 = the papilla.

<P44>

*1P44 The process in which cells from beneath the skin are converted to hair and nails (made of keratin) (Wiktionary, Apr. 16, 2020).

*2P44 In addition to intra- and intermolecular hydrogen bonds, the distinguishing feature of keratins is the presence of large amounts of the sulfur-containing amino acid cysteine, required for the disulfide bridges that confer additional strength and rigidity by permanent, thermally stable crosslinking—in much the same way that non-protein sulfur bridges stabilize vulcanized rubber. (Wikipedia, Apr. 16, 2020).

<P45>

*1P45 Zhang et al. (2003) reported the diffusion distance of 146 μm for the abdominal skin anterior to the anus, in comparison to 3 and 5 μm for the parietal region and the dorsolateral body near the first dorsal fin, respectively, in *Periophthalmodon schlosseri*.

*2P45 Gonzales et al. (2008) reported for *Periophthalmus modestus* that capillary density within the 0-10 μm diffusion distance was 60 capillaries mm^{-1} on the inner surface of the operculum, but nearly zero on the palate and on the tongue.

<P46>

*1P46 “*cantonensis*” in the German text. No subspecies name is given here.

*2P46 = a capillary net.

<P47>

<P48>

*1P48 Gonzales et al. (2011) demonstrated three-dimensional structure of the vessels on the inner operculum by vascular casting in *Periophthalmodon schlosseri*.

*2P48 = a capillary net.

*3P48 = the vascular diverticula

<P49>

*1P49 = mitochondria-rich cells.

<P50>

*1P50 = epithelium. “das dem des Nasensackes

entspricht” in the German text. “das” and “dem” both indicate “Epithel” (das dem Epithel des Nasensackes entspricht).

*2P50 = the nasal sac.

*3P50 = diaphragm.

*4P50 = serous glands.

*5P50 = loose connective tissue.

<P51>

*1P51 “*koelreuteri*” in the German text. No subspecies name is given here.

*2P51 See Supplementary Figure S3c.

*3P51 Only on page 5 in this paper.

<P52>

*1P52 “angezogen” in the German text.

*2P52 = the first gill arch. “erstem Kiemenbogen” (sg.) in the German text.

*3P52 “Schlitz” in the German text.

<P53>

*1P53 = the fold.

*2P53 “Nebenhöhle” in the German text.

*3P53 “Hohlräume” in the German text.

*4P53 “Fältelung” in the German text.

*5P53 = the branchial artery.

<P54>

*1P54 “Mundsegel” in the German text.

*2P54 “Maxillar- und Mandibularklappen” in the German text.

<P55>

*1P55 “diesem Bild” in the German text. = the anatomy of the oral valves and the mucous membrane behind them.

*2P55 = two grooves (zwei Rinnen in the German text).

<P56>

<P57>

*1P57 See Supplementary Figure S2

*2P57 “Mundwinkel” in the German text.

*3P57 “dem” in the German text. = das Epithel.

*4P57 “Mundspalte” in the German text.

*5P57 “Vorsprung” in the German text.

*6P57 “Einbuchtung” in the German text.

*7P57 “*Saccobranchus*” in the German text.

Saccobranchus is an invalid synonym of *Heteropneustes*. (Eschmeyer’s Catalog of Fishes, <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>; FishBase,

<https://www.fishbase.de/Nomenclature/SynonymsList.php?ID=4885&SynCode=25364&GenusName=Heteropneustes&SpeciesName=fossilis>, May 26, 2020).

*8P57 “Vertiefung” in the German text.

*9P57 “Schlamm- und Landgobiiden” in the German text.

<P58>

<P59>

*1P59 Note that the smaller *Taenioides cirratus* (row 14) gives the ratio of 0.0625 (= 1/16), which is larger than the value (0.0410 = 1/24.4) for the larger individual (row 15).

*2P59 “Verschluß des Kiemensackes”

<P60>

<P61>

*1P61 The vessel from which afferent branchial arteries come off must be called the ventral aorta, not the truncus arteriosus. See Icardo (2006).

*2P61 “Arteriae afferents branchiales” in the German text.

*3P61 “Arteria laminae branchialis” in the German text.

*4P61 “Kiemenblattvenen” in the German text.

*5P61 This must not be confused with the branchial vein in more recent literature. See Laurent (1984) and Ishimatsu et al. (1988).

*6P61 “Kiemenbogenknochen” in the German text.

*7P61 “Aortenwurzeln” in the German text.

*8P61 “Arteria hypobranchialis” in the German text.

*9P61 “the truncus” must be called the ventral aorta in the current vascular terminology.

*10P61 “Arteria hyomandibularis” in the German text.

<P62>

<P63>

*1P63 “Arteria lingualis” in the German text.

*2P63 “Arteria afferens pseudobranchialis” in the German text.

*3P63 “Arteria ophthalmica magna” in the German text.

*4P63 “Carotis communis” in the German text.

*5P63 “Carotis externa” in the German text.

*6P63 “Carotis interna” in the German text.

*7P63 “Arteria orbitonasalis” in the German text.

*8P63 “Arteria encephalica” in the German text.

*9P63 “Circulus cephalicus” in the German text.

*10P63 “A. orbitalis” in the German text.

*11P63 “A. nasalis” in the German text.

*12P63 “Arteria opercularis” in the German text.

*13P63 “Aorta descendens” in the German text.

*14P63 “Arteria subclavia” in the German text.

*15P63 “Venae cardinales anteriores oder

Jugularvenen” in the German text.

*16P63 “Vena encephalica” in the German text.

*17P63 “Vena orbitalis” in the German text.

<P64>

*1P64 “Vena nasalis” in the German text.

*2P64 “Vena jugularis externa” in the German text.

*3P64 “V. cerebralis anterior” in the German text.

*4P64 “V. cerebralis posterior” in the German text.

*5P64 “V. cardinalis anterior” in the German text.

<P65>

*1P65 “Vena opercularis” in the German text.

*2P65 = the anterior cardinal vein.

*3P65 “Ductus Cuvieri” in the German text.

*4P65 “Vena cardinalis posterior” in the German

text.

*5P65 “Vena hepatica” in the German text.

*6P65 = the sinus venosus.

*7P65 “Venae jugulares inferiores” in the German

text.

*8P65 Into the sinus venosus.

*9P65 “Venae iliacae” in the German text.

<P66>

*1P66 See pages 11–14 in this paper.

<P67>

*1P67 = the afferent vessel (“das zuführende Gefäß” in the German text)

*2P67 “Arteria mandibularis” in the German text.

*3P67 “Arteria afferens pseudobranchialis” in the German text.

*4P67 *Syngnathus* is a genus of fish in the family Syngnathidae found in marine, brackish and sometimes fresh waters of the Atlantic, Indian and Pacific Ocean. (Wikipedia, Apr. 21, 2020).

*5P67 “Vas efferens pseudobranchialis” in the German text.

<P68>

*1P68 = the skin vessel (“das erwähnte Hautgefäß” in the German text)

<P69>

<P70>

*1P70 = the duct of Cuvier.

*2P70 = the duct of Cuvier.

<P71>

*1P71 “the truncus arteriosus” must be called the ventral aorta in the current vascular terminology.

*2P71 “Vas afferens pseudobranchialis” in the German text.

*3P71 = truncus arteriosus (but see *1P71).

*4P71 This needs verification with modern techniques such as vascular casting. See Ishimatsu (2017, page 122-123 on anomalous vascular architecture in mudskippers)

<P72>

*1P72 = moray eel, Muraenidae?

*2P72 “Diese anastomosiert” in the German text, so that “This” probably indicates “the afferent mandibular artery”.

*3P72 “Probranchie” in the German text. This possibly corresponds to the pseudobranch.

*4P72 *Solea* is a genus of soles from the Indo-Pacific and East Atlantic Oceans, and the Mediterranean Sea. (Wikipedia, Apr. 16, 2020).

*5P72 “übrigbleibenden Gefäßstücke” in the German text.

<P73>

*1P73 This statement is because *Periophthalmodon schlosseri* was classified in the genus *Periophthalmus* as *Periophthalmus schlosseri schlosseri*.

*2P73 = the hyomandibular artery.

<P74>

*1P74 = the nasal artery.

<P75>

*1P75 = the anterior cardinal vein.

<P76>

<P77>

*1P77 = the anterior cardinal vein.

*2P77 = the subclavian vein.

*3P77 = the large vessel.

<P78>

<P79>

<P80>

*1P80 The *Gadus* type has the arterial supply to the

pseudobranch both from the ventral continuation of the first efferent branchial artery and from the internal carotid (= anterior continuation of the lateral dorsal aorta after bifurcation into the internal and external carotids), whereas the *Salmo* type has the arterial supply to the pseudobranch only from the ventral continuation of the first efferent branchial artery (Supplementary Figure S4). See Allis (1912), Laurent and Dunel-Erb (1984), and Waser and Heisler (2004).

*2P80 In the German text, it is stated as *C.i.* here. This is incorrect and must be *C.e.*

*3P80 In the original figure, the label *C.i.* is given to the vessel *C.e.* This has been corrected in the figure of this English translation.

*4P80 In the German text, the description here is “die von der Carotis externa [*C.i.*]...” In this translation, [*C.i.*] is replaced with [*C.e.*].

*5P80 = the respiratory organ areas.

*6P80 = the mixed blood

<P81>

*1P81 “Kiemenvenen” in the German text.

<P82>

*1P82 Page 20 in this paper.

<P83>

*1P83 See Icardo (2006).

*2P83 “truncus” in the German text.

*3P83 “verschieden” in the German text, but this is probably a misspelling of “verschieden”.

<P84>

*1P84 “kleineren Arten” in the German text.

*2P84 = the smaller species (pl).

<P85>

*1P85 = the higher differentiation.

<P86>

*1P86 “äußeren Habitus” in the German text.

Habitus in English: the body build and constitution especially as related to predisposition to disease (Merriam-Webster).

*2P86 “Coriumpapille” in the German text.

<P87>

<P88>

*1P88 Exophthalmos (also called exophthalmus,

exophthalmia, proptosis, or exorbitism) is a bulging of the eye anteriorly out of the orbit. (Wikipedia, Apr. 10, 2020).

<P89>

<P90>

*1P90 = the epithelium.

<P91>

*1P91 "schlauchförmig" in the German text.

*2P91 Page 12 in this paper.

*3P91 "advance toward the epidermis" here was inserted by the authors to clarify the meaning.

*4P91 "leistenförmig" in the German text.

*5P91 = the epithelium of the branchial cavity.

<P92>

<P93>

*1P93 = wooden pole.

<P94>

*1P94 = the manometer M_1 .

<P95>

*1P95 = microburette.

*2P95 = the experimental vessel.

<P96>

<P97>

<P98>

*1P98 Gas exchange of mudskippers in air and water was reviewed by Clayton (1993), Graham (1976, 1997) and Ishimatsu and Gonzales (2011) among others.

*2P98 Pages 14-15 in this paper.

<P99>

*1P99 = the respiratory magnitude.

*2P99 = branchial surface and body surface.

<P100>

<P101>

<P102>

*1P102 = *Boleophthalmus boddarti*.

*2P102 "Feuchtlufttier" in the German text.

*3P102 "Rassenkreis" in the German text. In biology, a ring species is a connected series of neighbouring populations, each of which can interbreed with closely sited related populations, but for which there exist at least two "end"

populations in the series, which are too distantly related to interbreed, though there is a potential gene flow between each "linked" population. Such non-breeding, though genetically connected, "end" populations may co-exist in the same region (sympatry) thus closing a "ring". The German term *Rassenkreis*, meaning a ring of populations, is also used. (Wikipedia Apr 02, 2020).

*4P102 "Schlamm- oder Landtieren" in the German text.

*5P102 "davon" in the German text. = incipient respiration through the buccal cavity or the skin.

*6P102 "Notatmung" in the German text.

*7P102 = respiration by the buccal cavity.

<P103>

*1P103 = respiration through the skin or the buccal cavity.

*2P103 See the last paragraph on page 20 in this paper, d) *Pseudapoclyptes elangatus*.

*3P103 But the inner surface of the operculum of *Periophthalmus modestus* is highly vascularized. See *2P45.

*4P103 The statement "*P. argentilineatus*...remains relatively small (*P. argentilineatus*...verhältnismaßig klein bleibt)." is misleading, because this is not always the case (see Murdy 1989 for example).

<P104>

*1P104 "*Ophiocephalus*" in the German text.

Ophiocephalus is the misspelling of *Ophicephalus*, which is a nomen nudum of *Channa*. See Courtenay and Williams (2004).

*2P104 "*Amphipnous*" in the German text.

Amphipnous is placed in the synonymy of *Monopterus* (Rosen and Greenwood 1976).

*3P104 "Kiemenhöhlenlungen" in the German text.

*4P103 See Olson et al. (1995) for the vascular anatomy of *Clarias*.

*5P103 See Olson et al. (1990) for the vascular anatomy of *Heteropneustes*.

*6P104 "das Herz ist also gemischt" in the German text. This probably means that the heart receives the mixed blood.

*7P104 *Monopterus* in the German text. See Liem (1961) and Munshi et al. (1990) for the vascular anatomy of *Monopterus*.

*8P104 "Schon HYRTL (1858) weist auf die große Ähnlichkeit eines solchen Kreislaufes mit dem der

Amphibien hin” in the German text. Because Hyrtl (1958) studied the vascular system of *Monopterus*, we translated as it is.

*9P104 “sichergestellt” in the German text.

*10P104 This is probably *Cryptobranchus alleganiensis* (Sonnini de Manoncourt and Latreille, 1801) (American Museum of Natural History, Amphibian Species of the World 6.0, an Online Reference, Apr. 22, 2020).

<https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Caudata/Cryptobranchidae/Cryptobranchus/Cryptobranchus-alleganiensis>

*11P104 “*Pleurodeles Walilii*” in the German text, which is a misspelling according to American Museum of Natural History, Amphibian Species of the World 6.0, an Online Reference, Apr. 22, 2020. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Caudata/Salamandridae/Pleurodelinae/Pleurodeles/Pleurodeles-walilii>

*12P104 = the respiration through the buccal cavity.

*13P104 = the skin.

*14P104 = skin respiration and the respiration through the buccal cavity. “die Haut- und die von ihr nicht prinzipiell verschiedene Mundhöhlenatmung” in the German text.

<P105>

*1P105 “consecutive Adaption” in the German text.

*2P105 “die morphologische Anpassung dürfte nicht bloß in bezug auf ein Organ als phylogenetische Reihe erscheinen, für ein anderes Organ jedoch keine entsprechende Gesetzmäßigkeit aufweisen” in the German text.

*3P105 “Spezialisationskreuzungen” in the German text. See Rieppel (2020).

*4P105 “consecutive Adoption” in the German text. This is probably a misspelling of “consecutive Adaption”.

<P106>

*1P106 Convergenz und nicht Descendenz in the German text.

*2P106 “*Gobius*-Arten” in the German text.

*3P106 = *P. modestus**9P5 and *P. vulgaris**6P5 with the exception of *P. vulgaris* “stem form”.

<P107>

<P108>

*1P108 “*P. vulgaris*-ähnlichen Stammform” in the German text.

*2P108 = the morphological differences. “Doch sind

die morphologischen Unterschiede zwischen *P. schlosseri* und *P. vulgaris* so groß, daß sie ganz und gar gegen diese ontogenetische, sich nur auf einige Merkmale beziehende Überlegung sprechen” in the German text.

*3P108 “Feuchtlufttieren” in the German text.

*4P108 In fact, there are two layers of cells outside of the basement membrane in the secondary lamella. See *7P13.

References for annotations

- Al-Kadhomy, N. K., and Hughes, G. M.:
Histological study of different regions of the skin and gills in the mudskipper, *Boleophthalmus boddarti* with respect to their respiratory function. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **68**, 413–422 (1988).
- Allis, E. J.: The pseudobranchial and carotid arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus*, together with a description of the arteries in the adult *Amia*. *Anat. Anz.* **41**, 113–141 (1912).
- Beon, M. S., Oh, M. K., Lee, Y. J., Kim, C. H., and Park, J. Y.: A comparative study on vascularization and the structure of the epidermis of an amphibious mudskipper fish, *Scartelaos gigas* (Gobiidae, Teleostei), on different parts of the body and the appendages. *J. Appl. Ichthyol.* **29**, 410–415 (2013).
- Bijtel, J. H.: The structure and the mechanism of movement of the gill-filaments in Teleostei. *Arch. Néerland. Zool.* **8**, 267–288 (1951).
- Blackstock, N. and Pickering, A.: Acidophilic granular cells in the epidermis of the brown trout, *Salmo trutta* L. *Cell Tiss. Res.* **210**, 359–369 (1980).
- Bridges, C. R., Berenbrink, M., Müller, R. and Waser, W.: Physiology and biochemistry of the pseudobranch: an unanswered question? *Comp. Biochem. Physiol.* **119A**, 67–77 (1998).
- Clayton, D.: Feeding behavior: a review. In *Fishes Out of Water: Biology and Ecology of Mudskippers* (Jaafar, Z. and Murdy, E. eds), pp. 237–275, CRC Press (2017).
- Clayton, D. A.: Mudskippers. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **31**, 507–577 (1993).
- Courtenay, W. R. Jr., and Williams, J. D.: Snakeheads (Pisces, Channidae): —a

- biological synopsis and risk assessment, US Geological Survey Circular 1251 (2004).
- Diana, A. Z., Mazlan, A. G., Marina, H., Mastura, S. S., Zaidi, C. C., Rahim, M. S., and Simon, K. D.: Comparative study of the fine structures of gills among three co-existing mudskipper species. *Malay. Nature J.* **66**, 107–116 (2014).
- Dunel-Erb, S., and Bailly, Y.: Smooth muscles in relation to the gill skeleton of *Perca fluviatilis*: organization and innervation. *Cell Tiss. Res.* **247**, 339–350 (1987).
- Evans, D. H., Piermarini, P. M., and Choe, K. P.: The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol. Rev.* **85**, 97–177 (2005).
- Gonzales, T. T., Katoh, M., and Ishimatsu, A.: Respiratory vasculatures of the intertidal air-breathing eel goby, *Odontamblyopus lacepedii* (Gobiidae: Amblyopinae). *Environ. Biol. Fish.* **82**, 341–351 (2008).
- Gonzales, T. T., Katoh, M., Mazlan, G. A., and Ishimatsu, A.: Gross and fine anatomy of the respiratory vasculature of the mudskipper, *Periophthalmodon schlosseri* (Gobiidae: Oxudercinae). *J. Morphol.* **272**, 629–640 (2011).
- Graham, J. B.: Respiratory adaptations of marine air-breathing fishes. In *Respiration of Amphibious Vertebrates* (Hughes, G. M., ed), pp. 165–187, Academic Press (1976).
- Graham, J. B.: *Air-Breathing Fishes: Evolution, Diversity, and Adaptation*. Academic Press (1997).
- Graham, J. B., Lee, H. J., and Wegner, N. C.: Transition from water to land in an extant group of fishes: air breathing and the acquisition sequence of adaptations for amphibious life in Oxudercine gobies. In *Fish Respiration and Environment* (Fernandes, M. N., Rantin, F. T., Glass, M. L., and Kapoor, B. G. eds), pp. 255–288, Science Publisher (2007).
- Harms, J. W.: Der Realisation von Genen und die consecutive Adaption. I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **133**, 211–397 (1928).
- Hughes, G. and Morgan, M.: The structure of fish gills in relation to their respiratory function. *Biol. Rev.* **48**, 419–475 (1973).
- Hyrtl, J.: Über den Amphibienkreislauf von Amphipnous und Monopterus. *Denkschriften der Academie der Wissenschaften Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* **14**, 38–49 (1858).
- Icardo, J. M.: Conus arteriosus of the teleost heart: Dismissed, but not missed. *Anat. Rec. Part A* **288**, 900–908 (2006).
- Ishimatsu, A.: Respiratory and circulatory adaptations. In *Fishes Out of Water: Biology and Ecology of Mudskippers* (Jaafar, Z. and Murdy, E. eds), pp. 111–135, CRC Press (2017).
- Ishimatsu, A. and Gonzales, T. T.: Mudskippers: Front runners in the modern invasion of land. In *The Biology of Gobies* (Patzner, R., Van Tassell, J. L., Kovačić, M., and Kapoor, B. G., eds), pp. 609–638, Science Publishers (2011).
- Ishimatsu, A., Iwama, G. K. and Heisler, N.: *In vivo* analysis of partitioning of cardiac output between systemic and central venous sinus circuits in rainbow trout: a new approach using chronic cannulation of the branchial vein. *J. Exp. Biol.* **137**, 75–88 (1988).
- Itoki, N., Sakamoto, M., Hayashi, M., Takeda, T., and Ishimatsu, A.: Morphological responses of mitochondria-rich cells to hypersaline environments in the Australian mudskipper, *Periophthalmus minutus*. *Zool. Sci.* **29**, 444–449 (2012).
- Kim, H. T., Yun, S. W. and Park, J. Y.: Anatomy, histology, and histochemistry of the olfactory organ of the Korean shuttle mudskipper *Periophthalmus modestus*. *J. Morphol.* **280**, 1485–1491 (2019).
- Kuciel, M., Żuwała, K. and Satapoomin, U.: Comparative morphology (SEM) of the peripheral olfactory organ in the Oxudercinae subfamily (Gobiidae, Perciformes). *Zool. Anz.* **252**, 424–430 (2013).
- Kuciel, M., Żuwała, K., Lauriano, E. R., Polgar, G., Malavasi, S. and Zacccone, G.: Structure and function of sensory organs. In *Fishes Out of Water: Biology and Ecology of Mudskippers* (Jaafar, Z. and Murdy, E. eds), pp. 137–166, CRC Press (2017).
- Kumari, U., Yashpal, M., Mittal, S., and Mittal, A.

- K.: Histochemical analysis of glycoproteins in the secretory cells in the gill epithelium of a catfish, *Rita rita* (Siluriformes, Bagridae). *Tiss. Cell* **41**, 271–280 (2009).
- Laurent, P.: Gill internal morphology. In Fish Physiology Vol. X Gills Part A Anatomy, gas transfer, and acid-base regulation (Hoar, W. S., and Randall, D. J., eds), pp. 73–183, Academic Press (1984).
- Laurent, P. and Dunel-Erb, S.: The pseudobranch: morphology and function. In Fish Physiology Vol. X Gills Part B Ion and water transfer (Hoar, W. S., and Randall, D. J., eds), pp. 285–323, Academic Press (1984).
- Liem, K. F.: Tetrapod parallelisms and other features in the functional morphology of the blood vascular system of *Fluta alba* Zuiew (Pisces: Teleostei). *J. Morphol.* **108**, 131–143 (1961).
- Mölich, A., Waser, W. and Heisler, N.: The teleost pseudobranch: a role for preconditioning of ocular blood supply? *Fish Physiol. Biochem.* **35**, 273–286 (2009).
- Munshi, J. S. D., Olson, K. R., Ghosh, T. K., and Ojha, J.: Vasculature of the head and respiratory organs in an obligate air-breathing fish, the swamp eel *Monopterus (=Amphipnous)uchia*. *J. Morphol.* **203**, 181–201 (1990).
- Murdy, E. O.: A taxonomic revision and cladistic analysis of the oxudercine gobies (Gobiidae: Oxudercinae). *Rec. Aust. Mus. Suppl.* **11**, 1–93 (1989).
- Olson, K. R., Munshi, J. S. D., Ghosh, T. K., and Ojha, J.: Vascular organization of the head and respiratory organs of the air-breathing catfish, *Heteropneustes fossilis*. *J. Morphol.* **203**, 165–179 (1990).
- Olson, K. R., Ghosh, T. K., Roy, P. K., and Munshi, J. S. D.: Microcirculation of gills and accessory respiratory organs of the walking catfish *Clarias batrachus*. *Anat. Rec.* **242**, 383–399 (1995).
- Park, J. Y.: Structure of the skin of an air-breathing mudskipper, *Periophthalmus magnuspinnatus*. *J. Fish Biol.* **60**, 1543–1550 (2002).
- Park, J.-Y., Lee, Y.-J., Kim, I.-S., and Kim, S.-Y.: A comparative study of the regional epidermis of an amphibious mudskipper fish, *Boleophthalmus pectinirostris* (Gobiidae, Pisces). *Folia Zool.* **52**, 431–440 (2003).
- Park, J. Y., Kim, I. S., and Lee, Y. J.: A study on the vascularization and structure of the epidermis of the air-breathing mudskipper, *Periophthalmus magnuspinnatus* (Gobiidae, Teleostei), along different parts of the body. *J. Appl. Ichthyol.* **22**, 62–67 (2006).
- Polgar, G., Zane, L., Babbucci, M., Barbisan, F., Patarnello, T., Rüber, L., and Papetti, C.: Phylogeography and demographic history of two widespread Indo-Pacific mudskippers (Gobiidae: *Periophthalmus*). *Mol. Phylogenet. Evol.* **73**, 161–176 (2014).
- Rauther, M.: Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. *Ergeb. Fortschr. Zool.* **2**, 517–585 (1910).
- Riess, J.: Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. *Arch. f. Naturgesch.* **47**, 518–550 (1881).
- Rieppel, O.: Morphology and Phylogeny. *J. Hist. Biol.* **53**, 1–14 (2020).
- Rosen, D. E., and Greenwood, P. H.: A fourth neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematics of synbranchiform fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **157**, 1–70 (1976).
- Sakamoto, T., and Ando, M.: Calcium ion triggers rapid morphological oscillation of chloride cells in the mudskipper, *Periophthalmus modestus*. *J. Comp. Physiol.* **172B**, 435–439 (2002).
- Sakamoto, T., Yokota, S., and Ando, M.: Rapid morphological oscillation of mitochondrion-rich cell in estuarine mudskipper following salinity changes. *J. Exp. Zool.* **286**, 666–669 (2000).
- Sire, J. Y. and Akimenko, M. A.: Scale development in fish: a review, with description of *sonic hedgehog (shh)* expression in the zebrafish (*Danio rerio*). *Int. J. Dev. Biol.* **48**, 233–247 (2003).
- Sire, J. Y., Quilhac, A., Bourguignon, J. and Allizard, F.: Evidence for participation of the epidermis in the deposition of superficial layer of scales in zebrafish (*Danio rerio*): a SEM and TEM study. *J. Morphol.* **231**, 161–174 (1997).

- Steuer, A.: Über das Kiemenfilter und die Nahrung adriatischer Fische. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königliche Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Wien* **55**, 275–299 (1905).
- Stresemann, E.: The Formenkreis-theory. *The Auk* **53**, 150–158 (1936).
- Suzuki, N.: Fine structure of the epidermis of the mudskipper, *Periophthalmus modestus* (Gobiidae). *Japan. J. Ichthyol.* **38**, 379–397 (1992).
- Tran, L. X., Maekawa, Y., Soyano, K., and Ishimatsu, A.: Morphology of the feeding apparatus in the herbivorous mudskipper, *Boleophthalmus pectinirostris* (Linnaeus, 1758). *Zoomorphology* **139**, 231–243 (2020).
- Waser, W., and Heisler, N.: Oxygen delivery to the fish eye: blood flow in the pseudobranchial artery of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Fish Physiol. Biochem.* **30**, 77–85 (2004).
- Werner, F.: Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft TREITL unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr F. WERNERS nach den ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. V. Beiträge zur Kenntniss des Fischfauna des Nils. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* **115**, 1097–1158 (1906).
- Whitear, M.: Epidermis. In *Biology of the Integument* (Bereiter-Hahn, J., Matoltsy, A. G., and Richards, K. S., eds), pp. 8–38, Springer-Verlag (1986a).
- Whitear, M.: Dermis. In *Biology of the Integument* (Bereiter-Hahn, J., Matoltsy, A. G., and Richards, K. S., eds), pp. 39–64, Springer-Verlag (1986b).
- Wilson, J. M., and Laurent, P.: Fish gill morphology: inside out. *J. Exp. Zool.* **293**, 192–213 (2002).
- Wilson, J. M., Kok, T. W. K., Randall, D. J., and Wogl, W. A.: Fine structure of the gill epithelium of the terrestrial mudskipper, *Periophthalmodon schlosseri*. *Cell Tiss. Res.* **298**, 345–356 (1999).
- Wilson, J. M., Randall, D. J., Donowitz, M., Vogl, A. W., and Ip, A. K. Y.: Immunolocalization of ion-transport proteins to branchial epithelium mitochondria-rich cells in the mudskipper (*Periophthalmodon schlosseri*). *J. Exp. Biol.* **203**, 2297–2310 (2000).
- Yokoya, S. and Tamura, O. S.: Fine structure of the skin of the amphibious fishes, *Boleophthalmus pectinirostris* and *Periophthalmus cantonensis*, with special reference to the location of blood vessels. *J. Morphol.* **214**, 287–297 (1992).
- Zadunaisky, J.: The chloride cell: the active transport of chloride and the paracellular pathways. In *Fish Physiology Vol. X Gills Part B Ion and water transfer* (Hoar, W. S., and Randall, D. J., eds), pp. 129–176, Academic Press (1984).
- Zhang, J., Taniguchi, T., Takita, T., and Ali, A. B.: On the epidermal structure of *Boleophthalmus* and *Scartelaos* mudskippers with reference to their adaptation to terrestrial life. *Ichthyol. Res.* **47**, 359–366 (2000).
- Zhang, J., Taniguchi, T., Takita, T., and Ali, A. B.: A study on the epidermal structure of *Periophthalmodon* and *Periophthalmus* mudskippers with reference to their terrestrial adaptation. *Ichthyol. Res.* **50**, 310–317 (2003).

Acknowledgments

We are grateful to Mr. Tran Xuan Loi for his help in preparing the figures. We are indebted to many graduate and undergraduate students who helped in typing German text for translation. Because of the aging degradation of the original German text, it was necessary to type all the text for translation, which took us quite a long time to complete. Without the help from those students, this translation has never been done.

We also appreciate all the people, both in Japan and Germany, who helped us to obtain the copyright clearance. In particular, we would like to express our special thanks to Frau Gudrun Bock and Professor Helmut Bock, a daughter and a son of the late Elfriede Schöttle, who gave us an immediate permission of this publication upon request, and the information team at the university library in Tübingen that led us to Professor Bock.

All the errors that persist in this paper are attributable to AI.

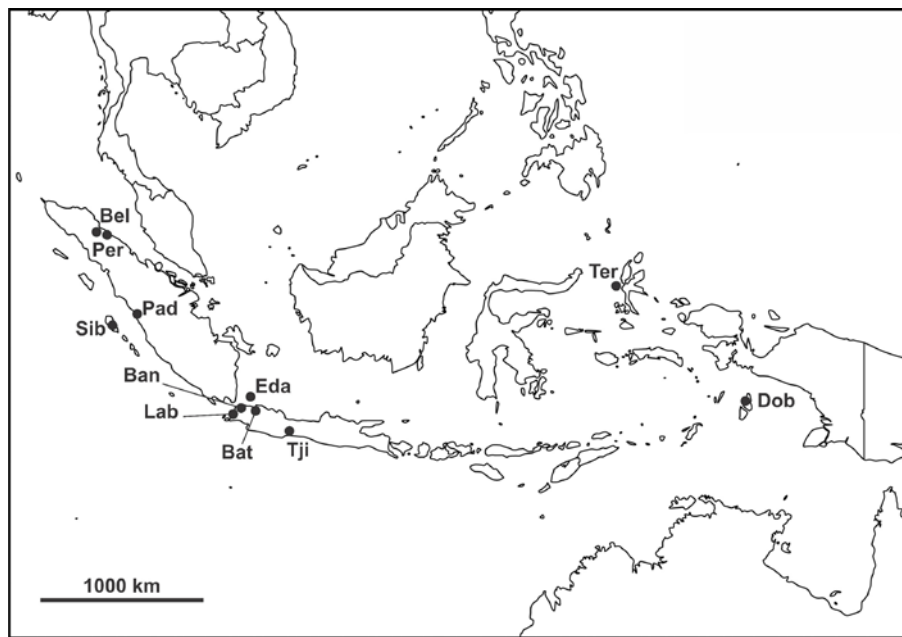
注釈付き翻訳「水生、泥生および陸生ハゼ類の呼吸に関する形態学および生理学」Elfriede Schöttle (1931)著

石松 惇・石松みずり

本論文は、表記のドイツ語論文を英訳し、注釈を付したものである。原著論文は1931年に発表されたにも拘らず、多くの貴重な情報を含んでいることから、より多くの研究者に本論文の内容を紹介することを目的として英訳を試みた。原著論文はPlateを除いて白黒印刷であるが、本論文ではFig.26~35を見やすくするため一部カラーを用いた。本文中で背景を青色に塗った部分は、原著では他の部分より小さなフォントが使われている。論文引用については、原著論文のスタイルを踏襲することとした。また、原著論文のReferencesの欄では、雑誌の巻数までしか記載がないが、可能な限りインターネット等で調査し、開始ページと終了ページを記入した。引用論文について誤記と判断された部分は、これを修正した。本論文は、原著者故Elfriede Schöttle博士の子女であるFrau Gudrun BockおよびHelmut Bock教授の許可を得て発表するものである。両氏に対してここに深謝したい。

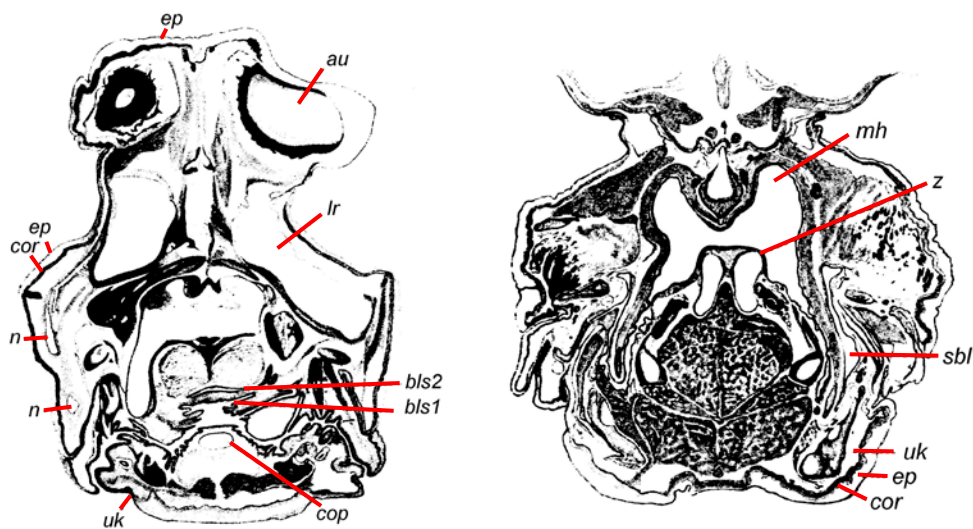
List of scientific names

Schöttle 1931	Valid name (2020)	Information source
<i>Apocryptes lanceolatus</i> BLOCH und SCHN.	<i>Pseudapocryptes elongatus</i> (Cuvier, 1816)	Eschmeyer's Catalog of Fishes World Register of Marine Species
<i>Amblyopus brachygaster</i> GTHR.	<i>Taenioides cirratus</i> (Blyth, 1860)	Eschmeyer's Catalog of Fishes FishBase
<i>Trypauchen vagina</i> BLOCH	<i>Trypauchen vagina</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Eschmeyer's Catalog of Fishes FishBase
<i>Boleophthalmus viridis</i> HAM. und BOOK.	<i>Scartelaos histophorus</i> (Valenciennes, 1837)	Eschmeyer's Catalog of Fishes World Register of Marine Species
<i>Boleophthalmus boddaerti</i> PALL.	<i>Boleophthalmus boddarti</i> (Pallas, 1770)	FishBase
<i>Periophthalmus koelreuteri fuscatus</i> BLYTH	<i>Periophthalmus kalolo</i> Lesson, 1830	FishBase Murdy (1989) p. 38 <i>P. koelreuteri</i> (Pallas, 1770), <i>P. koelreuteri koelreuteri</i> (Pallas, 1770), and <i>P. koelreuteri papilio</i> (Boch & Schneider, 1801) are regarded as being synonymous with <i>P. barbarus</i> (west African coast) in FishBase. From the collection site, the <i>P. koelreuteri fuscatus</i> used in this study was judged to be <i>P. kalolo</i> .
<i>Periophthalmus argentilineatus</i> CUV. and VAL.	<i>Periophthalmus argentilineatus</i> Valenciennes, 1837	FishBase
<i>Periophthalmus dipus</i> BLK.	<i>Periophthalmus argentilineatus</i> Valenciennes, 1837	FishBase Murdy (1989) p.32
<i>Periophthalmus vulgaris</i> EGGERT	<i>Periophthalmus argentilineatus</i> Valenciennes, 1837	FishBase Murdy (1989) p.32
<i>Periophthalmus chrysospilos</i> BLK.	<i>Periophthalmus chrysospilos</i> Bleeker, 1853	FishBase
<i>Periophthalmus schlosseri schlosseri</i> PALL.	<i>Periophthalmodon schlosseri</i> (Pallas, 1770)	Murdy (1989) p. 28
<i>Periophthalmus schlosseri argentiventralis</i>	<i>Periophthalmodon schlosseri</i> (Pallas, 1770)	Murdy (1989) p. 28
<i>Gobius auratus</i>	<i>Gobius auratus</i> Risso, 1810	FishBase
<i>Gobius panizzae</i>	<i>Knipowitschia panizzae</i> (Verga, 1841)	FishBase
<i>Gobius jozo</i>	<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1753	FishBase
<i>Gobius ornatus</i>	<i>Istigobius ornatus</i> (Rüppel, 1830)	FishBase
<i>Gobius xanthozoma</i>	<i>Brachygobius xanthozonus</i> (Bleeker, 1849)	FishBase
<i>Gobius caninus</i>	<i>Acentrogobius caninus</i> (Valenciennes, 1837)	FishBase



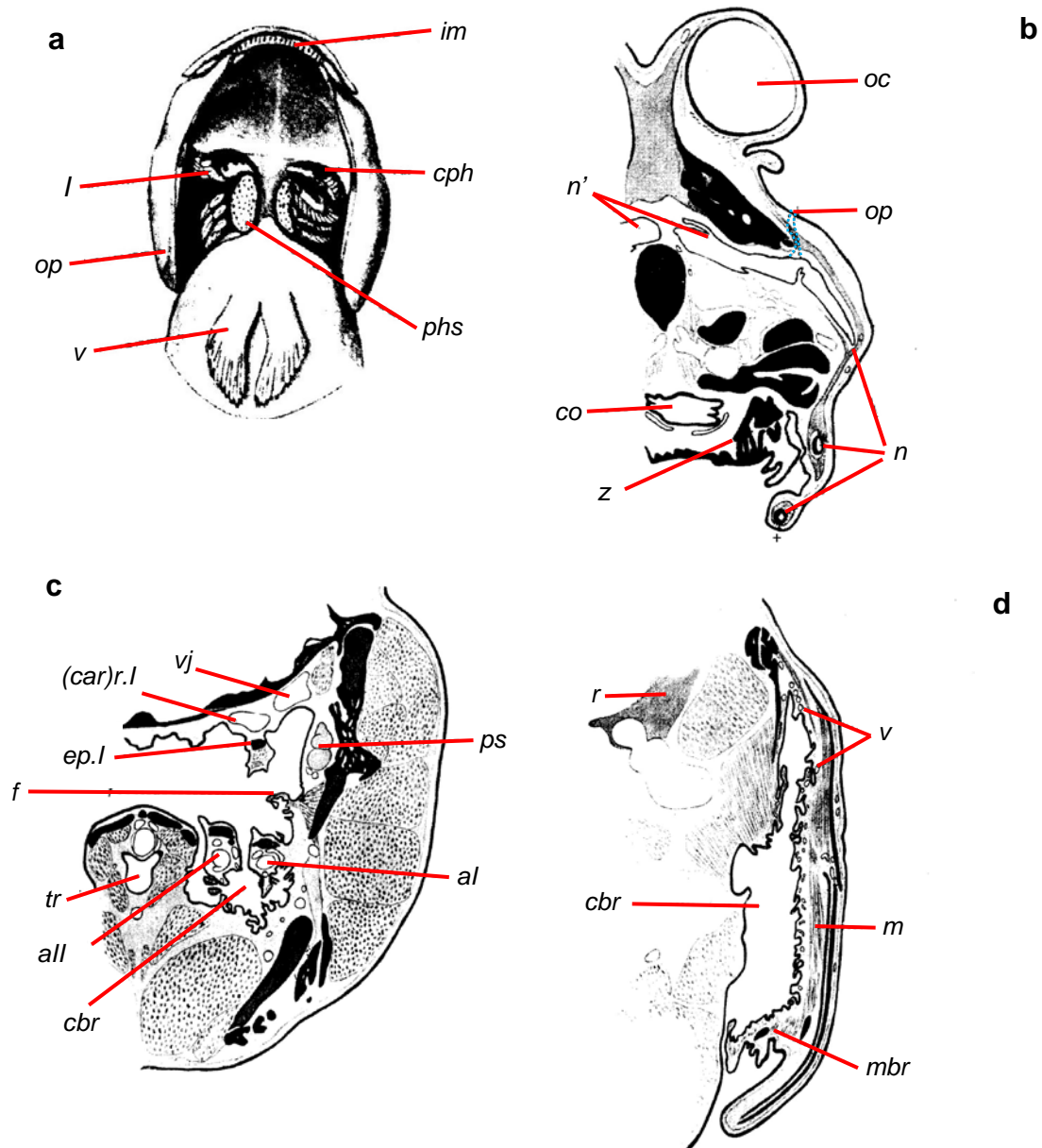
Supplementary Figure S1

Sampling sites of the mudskippers used in this study. Ban, Bantam*^{7P5}; Bat, Batavia*^{8P4}; Bel, Belawan*^{4P4}; Dob, Dobo*^{8P5}; Eda, Edam Island*^{3P6}; Lab, Laboeran*^{6P5}; Pad, Padang*^{2P5}; Per, Perbaeoengan*^{11P4}; Sib, Siberoet*^{4P5}; Ter, Ternate*^{5P4}; Tji, Tjilatjap*^{9P4}.



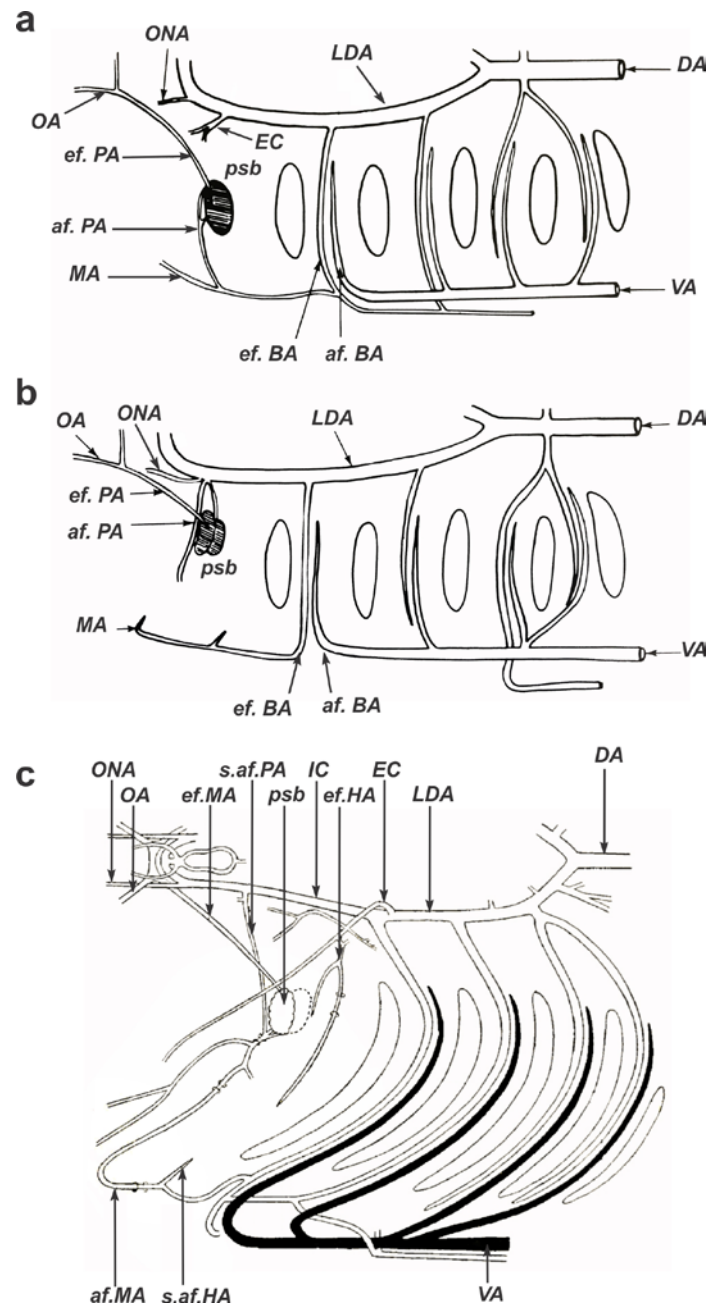
Supplementary Figure S2

Cross section through the head of *Periophthalmus argentilineatus* to show the buccal and pharyngeal cavities and the nasal sacs. Magnification $13.3 \times$. *au*, eye; *bls1*, ventral blind sac; *bls2*, dorsal blind sac; *cop*, copula; *cor*, dermis; *ep*, epidermis; *lr*, lymphatic space; *mh*, buccal cavity; *n*, nose; *sbl*, lateral blind sac; *uk*, lower jaw; *z*, tongue. The left and right figures are modified from Abb. 32a and 32b, respectively, of Harms (1928) on page 300.



Supplementary Figure S3

Periophthalmus koelreuteri, **a** ventral view of the head after removing the lower jaw and ventral half of the branchial basket. *l*, the first gill arch; *cph*, the pharyngeal cavity (the dorsal expansion, into which the epibranchial I projects); *im*, intermaxillary; *op*, operculum; *phs*, dorsal pharyngeal teeth; *v*, pelvic fin; **b–d** cross section through the buccal and branchial region (right half); bony parts are black, cartilaginous dark gray. **b** at the level of the anterior nasal tube, *co*, anterior blind sac of the buccal cavity; *n*, nasal tube; *n'*, medial expansion of the nasal cavity; *oc*, outline of the eye; *op*, posterior nostril (dotted line); *z*, teeth in the intermaxillary. **c**: at the level of the dorsal expansion of the pharynx; **d** through the posterior part of the branchial cavity. *al*, *all*, the 1st and 2nd afferent branchial arteries; *r.l* the 1st efferent branchial artery leading to the carotid; *cbr*, branchial cavity; *ep.l*, the epibranchial bone of the 1st gill arch; *f*, mucosal fold; *m*, musculature of the operculum; *mbr*, opercular membrane; *ps*, pseudobranch; *r*, kidney; *tr*, truncus arteriosus (with the roots of the 3rd and 4th afferent branchial arteries); *v*, venous vessels under the mucosa of the branchial cavity; *vj*, jugular vein. Modified from Rauther (1910).



Supplementary Figure S4

Diagrams of three types of the vascular connection of the pseudobranch. (a) Salmo type, (b) Esox type, (c) Gadus type. af. BA, afferent branchial artery; af. MA, afferent mandibular artery; af. PA, afferent pseudobranchial artery; DA, dorsal aorta; EC, external carotid; ef. BA, efferent branchial artery; ef. HA, efferent hyoidean artery; ef. MA, efferent mandibular artery (= efferent pseudobranchial artery); ef. PA, efferent pseudobranchial artery; IC, internal carotid; LDA, lateral dorsal aorta; MA, mandibular artery; OA, ophthalmic artery; ONA, orbitonasal artery; psb, pseudobranch; s.af. HA, secondary afferent hyoidean artery; s.af. PA, secondary afferent pseudobranchial artery; VA, ventral aorta. (a) and (b) are modified from Laurent (1984); (c) is from Allis (1912).

German Text

<PnL#> refers to the line # on the page n in the original paper by Schöttle.

The paragraphs in blue background are printed in smaller fonts in the original paper.

The sentences in red indicate footnotes by Schöttle.

This text does not include tables or figures.

Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes

von
Elfriede Schöttle

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

(Ergebnisse einer durch die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglichten Reise nach Niederländisch-Indien 1926/1927 und der Sundaexpedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/1930.)

Mit 49 Abbildungen im Text, 5 Tabellen und Tafel 1.

Inhaltsverzeichnis.	Seite
I. Einleitung	2
II. Material und Methode	3
III. Morphologie und Histologie der Atmungsorgane	6
A. Die Kiemen	6
Anhang: Die Pseudobranchie	23
B. Die akzessorischen Atmungsorgane	24
1. Feiner Bau der akzessorischen Atmungsorgane	25
a) <i>Gobius auratus</i>	25
b) <i>Acentrogobius caninus</i> , <i>Gobius III</i> , <i>Gobius IV</i> , <i>Gobius V</i>	29
c) <i>Gobius II</i>	30
d) <i>Apocryptes lanceolatus</i>	30
e) <i>Amblyopus brachygaster</i>	31
f) <i>Trypauchen vagina</i>	32
g) <i>Boleophthalmus</i>	34
h) <i>Periophthalmus</i>	40
2. Morphologie der Mund- und Kiemenhöhle	51
3. Verschuß der Mund- und Kiemenhöhle	54
4. Auswertung der histologischen Befunde	59
IV. Die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane	60
1. <i>Gobius panizzae</i>	61
2. <i>Boleophthalmus boddaerti</i>	65
3. <i>Boleophthalmus viridis</i>	71
4. <i>Periophthalmus schlosseri schlosseri</i> und <i>Periophthalmus vulgaris</i>	73
5. <i>Amblyopus brachygaster</i>	81
6. Herz und Bulbus arteriosus der <i>Gobiiformes</i>	82
V. Veränderungen der Atmungsorgane bei Jungfischen	86
1. <i>Boleophthalmus boddaerti</i>	86
2. <i>Periophthalmus vulgaris</i>	88
3. <i>Periophthalmus schlosseri schlosseri</i>	91
VI. Beitrag zur Physiologie der Atmung von <i>Periophthalmus</i>	92
Zusammenfassung	108
Literaturverzeichnis*	110
Erklärung der Abbildungen 26–37*	113
Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1*	114

*Not included in this text.

<P2L9>

I. Einleitung.

Die Atmungsorgane der *Gobiiformes* sind von besonderem Interesse, weil einige Arten dieser Teleosteerfamilie zu vollkommenen Feuchtlufttieren geworden sind. Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben müssen sich nun vor allem die Respirationsorgane ändern, denn die Kiemen sind, so vollkommene Wasseratmungsorgane sie auch darstellen, in dieser Form für Luftatmung untauglich.

Die Frage, ob die luftatmenden *Gobiiformes* irgendwelche Anpassung ihrer Atmungsorgane an das veränderte Medium zeigen, ist schon mehrfach erörtert worden. CUVIER und VALENCIENNES (1837) bemerken für *Periophthalmus koelreuteri* nur, daß die engen Öffnungen der Kiemendeckel ein amphibisches Leben ermöglichen, und denken wohl daran, daß dadurch die Gefahr der Austrocknung der Kiemen herabgesetzt wird. Auch HAEMPEL nimmt noch 1913 an, daß der Landaufenthalt den Periophthalmen so ermöglicht werde, »daß sie unter ihren festgeschlossenen Kiemendeckeln stets eine größere Menge Wasser mit sich führen und ihre Kiemen auf dem Trockenen ständig von Feuchtigkeit umspült sind«. — Durch HICKSON (1889) wurde zuerst eine sehr merkwürdige Angabe in die Literatur gebracht, daß nämlich der von ihm auf Celebes beobachtete *Periophthalmus* stets seinen Schwanz im Wasser untergetaucht lasse, während der übrige Körper sich außerhalb befinde, und daß daher der Schwanz zur Atmung dienen müsse. Dies suchte HADDON (1889) durch Experimente zu bestätigen. Er stellte fest, daß ein Exemplar von *Periophthalmus*, dessen Schwanzflosse mit »Goldsize« überzogen war, nur 12-18 Stunden in einem Gefäß mit Seewasser am Leben blieb (er gibt selbst zu, daß es möglicherweise länger gelebt hätte, wenn das Wasser erneuert worden wäre). Dagegen lebten normale, unter ähnlichen Bedingungen gehaltene Tiere 1 oder 2 Tage »anscheinend bei vollkommener Gesundheit«. Ein ganz in Seewasser untergetauchtes Individuum war noch nach 42 Stunden vollkommen wohl, und ein anderes Exemplar lebte noch nach 1½ Tagen in einem Gefäß, das nur soviel Wasser enthielt, daß die Schwanzflosse untergetaucht werden konnte.

<P3L1>

Auf Grund dieser Versuche und der Feststellung, daß die Blutcirculation in der Schwanzflosse besonders kräftig sei, glaubte HADDON eine Schwanzrespiration für *Periophthalmus* bewiesen zu haben. RAUTHER (1910) konnte keine wesentliche Abweichung der Schwanzflosse vom normalen Verhalten feststellen und spricht diesen rohen Versuchen jede Beweiskraft ab; auch hebt er mit Recht hervor, daß es sehr unwahrscheinlich sei, »daß ein Tier, dem atmosphärische Luft zur Verfügung steht, seinen O₂-Bedarf eigens aus dem Wasser, das doch der Atmung ungünstigere Bedingungen bietet, zu decken trachten soll«. Die erste Angabe über eine Hautatmung bei *Gobiiformes* findet sich bei RITTER (1893). Er untersuchte das Integument von *Typhlogobius californiensis* STEINDACHNER, einer stets im Wasser lebenden Art, die nach EIGENMANN (1909) in Krabbenhöhlen unter Felsen bei Point Loma vorkommt; sie soll nur selten ihre Verstecke verlassen und sich bisweilen in den Sand eingraben. RITTER (1893) fand bei dieser Form in der subepidermalen Bindegewebsschicht ein reiches Netzwerk von Blutgefäßen, denen er eine funktionelle Bedeutung bei der Hautatmung zuspricht. Eine ausgedehnte Hautrespiration zusammen mit Mund- und Kiemenhöhlenatmung stellte RAUTHER (1910) für *Periophthalmus koelreuteri* fest. HARMS (1928) erweiterte diese Angaben besonders für *Periophthalmus argentilineatus* s. *vulgaris*. Er betont jedoch, daß die verschieden weit angepaßten *Periophthalmus*-Formenkreise unter sich und mit den Wasser- und Schlammformen verglichen werden müssen, und daß ferner die Metamorphosestadien zu berücksichtigen seien, um ein Bild davon zu bekommen, in welchem Verhältnis Umweltbedingungen und

Organisation dieser Formen zueinander stehen.

Die vorliegende Arbeit soll unter diesen Gesichtspunkten die Morphologie und Physiologie der Atmung einiger Gobiiformes vergleichend behandeln.

II. Material und Methode.

Eine vergleichende Untersuchung über die Atmungsorgane der *Gobiiformes* mußte möglichst zahlreiche Wasser-, Schlamm- und Landformen aus den verschiedensten Umweltbedingungen berücksichtigen.

Aus der Adria wurden *Gobius auratus* RISSO, *Gobius panizzae* VERGA und *Gobius jozo* L. untersucht, die sämtlich in Krk (Dalmatien) gesammelt wurden. Während *Gobius panizzae* ausschließlich auf sandigem Untergrund vorkommt, lebt *Gobius jozo* mehr zwischen Steinen, unter die er sich oft verkriecht, und auf bewachsenem Grund. *Gobius auratus* wurde sowohl auf sandigem als auch auf steinigem Untergrund beobachtet. Diese drei Arten kommen nur in reinem, sauerstoffreichem Wasser vor.

<P4L1>

Ein sehr reichhaltiges tropisches Material wurde mir von meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor HARMS, zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte. Es wurde auf Java, Sumatra, auf Molukken, den Aroeinseln und bei Hongkong gesammelt und bestand aus folgenden Arten¹:

Gobius ornatus RUPP, eine Art, die in vollkommen klarem Wasser auf sandigem Grund bei Poeloe Barhalla (einer Belawan nordöstlich vorgelagerten Insel) und zwischen Korallen bei Ternate (Molukken) gefangen wurde.

Gobius xanthozoma BL., eine Süßwasserart aus einem schlammigen Bachbett bei Poeloe Doerian (Sumatra), das bei Ebbe in einzelne Pfützen zerfällt.

*Gobius IX*², der in stark salzigen, bei Ebbe zurückbleibenden Pfützen am schlammigen Strand in der Nähe von Belawan (Sumatra) gefangen wurde.

Gobius II und *V* aus der Buschmangrove (Zone II, siehe HARMS 1928) bei Batavia; diese beiden Arten halten sich bei Ebbe in den Resttümpeln auf und können nach HARMS nicht lange ohne Wasser existieren.

Gobius III und *IV*, zwei kleine Arten, die am Grund eines Baches bei Tjilatjap (Südküste Javas) vorkommen.

Gobius caninus CUV. und VAL. von der Mangroveküste bei Batavia (auf Schlammgrund).

Apocryptes lanceolatus BLOCH und SCHN. vom gleichen Fundort, besonders in Zone III (siehe HARMS 1928), auf schlammigem Untergrund und nie außerhalb des Wassers.

Amblyoptus brachygaster GTHR. und *Trypauchen vagina* BLOCH und SCHN., zwei langgestreckte, rötlich gefärbte Arten mit rudimentären Augen, die in dem bei Ebbe trocken fallenden Schlamm der Zone II und III bei Perbaeoengan (Sumatra) bis 1/2m unter der Oberfläche gefangen wurden. Der Schlamm ist in den tieferen Schichten sauerstofffrei, weiter oben sehr sauerstoffarm (nach Untersuchungen von Herrn Dr. DRAGENDORFF).

Boleophthalmus viridis HAM. und BUCH., charakteristisch für die Zone III bei Batavia (siehe HARMS 1928), die nur bei Ebbe etwa 3 Stunden täglich nicht überspült ist und dann »ein eigenartiges Schlammmeer bildet, in dem die fein aufgelösten Schlammteilchen das Wasser festhalten und eine dicke Suspension bilden« (HARMS 1928, S. 244).

¹ Die Angaben über Vorkommen und Lebensweise dieser Arten sind teils der Arbeit von HARMS (1928), teils den Protokollen der Sundaexpedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/1930 entnommen.

² Die mit Nummern versehenen *Gobius*-Arten harren noch der Bestimmung.

<P5L2>

Boleophthalmus viridis wühlt sich, wenn er verfolgt wird, tief in den Schlamm ein.

Boleophthalmus boddaerti PALL. von der Küste vor Batavia, besonders auf den bei Ebbe trocken fallenden Schlammflächen der Zone II (siehe HARMS 1928). Diese Zone ist »bei jeder gewöhnlichen Flut überspült, also innerhalb von 24 Stunden etwa 3 Stunden« (HARMS 1928. S. 238). Auch diese Art wühlt sich, wenn sie verfolgt wird, in den Schlamm ein. — Außerdem wurden einige Rassen von *B. boddaerti*, die eine ähnliche Lebensweise haben, untersucht, so eine Rasse von Tjilatjap, aus der Buschmangrove bei Belawan und eine eigentümlich gestreifte aus der innersten Mangrovezone bei Belawan (Nipazone).

*Periophthalmus koelreuteri fuscatus*¹ BLYTH, vom Sandstrand bei Padang (Südwestküste von Sumatra), lebt ähnlich wie *P. chrysospilos*.

Periophthalmus argentilineatus CUV. und VAL. von dem schlammigen Strand der Insel Siberoet (südwestlich von Sumatra).

Periophthalmus dipus BLK. aus einem Süßwassersumpf bei Laboean (Westküste von Java), lebt zusammen mit Fröschen.

Periophthalmus vulgaris, eine Art, die von EGGERT (1928) zunächst als *P. argentilineatus* aufgefaßt wurde, sich aber als ein neuer Artenkreis erwiesen hat. *P. vulgaris* ist nach den Beobachtungen von HARMS (1928) die in ihrer Lebensweise am weitesten landangepaßte Form der Periophthalmen; sie lebt hauptsächlich in der Buschmangrove (Zone II) und auch mit Vorliebe am Rand von Bächen und Kanälen. Folgende Rassen wurden berücksichtigt:

1. *P. vulg.* Stammform, die zusammen mit *P. chrysospilos* bei Batavia auf Mangrovestrand lebt.
2. *P. vulg.* Var. D. (Bantam, Sandstrand).
3. *P. vulg.* Var. E (Tjilatjap).
4. *P. vulg.* Var. G (Kindersee).
5. Eine Rasse von Tjerita (Westküste von Java).

Ferner vier verschiedene Rassen aus der Nähe von Belawan und mehrere von Dobo (Aroeinseln).

Periophthalmus cantonensis cantonensis OSBECK aus der Aberdeen Bai bei Hongkong, lebt auf grobsandigem Boden in der dortigen Krüppelmangrove.

¹ Die Nomenklatur der Periophthalmen ist noch unveröffentlichten Untersuchungen von Herrn Dr. EGGERT entnommen.

<P6L1>

Periophthalmus chrysospilos BLK., die für die Zone II (HARMS 1928) des Mangrovestrandes bei Batavia charakteristische Art, ferner eine bei Belawan in der Spritzzone auf Sandstrand lebende Form.

Periophthalmus schlosseri schlosseri PALL. von der Grenze der Zone I und II (HARMS 1928) bei Batavia und bei Belawan, ferner vom Rand des Baches Poeloe Doerian bei Belawan.

Periophthalmus schlosseri argentiventralis, eine Rasse von der Insel Edam (steiniger Mangrovestrand).

Zur Lebendbeobachtung und zu physiologischen Versuchen standen mir zwei Exemplare von *Periophthalmus dipus*, zwei von *P. vulgaris* und ein *P. schlosseri schlosseri* zur Verfügung.

Für morphologisch-histologische Zwecke benutzte ich in Susa fixiertes Material, für Totalpräparate wurden daneben auch Formoltiere verwendet. Es wurden Quer- und Längsschnittserien von 5-20 µ Dicke durch die Köpfe angefertigt. Zum Entkalken benutzte ich bei großen Objekten 5%ige Salpetersäure, bei kleineren Trichloressigsäure. Um ein vollständiges Eindringen von Paraffin beim Einbetten zu erreichen, wurden größere Köpfe etwa 10 Minuten im Vakuum entlüftet. Ferner wurden einzelne Organe, wie Herz, Kiemen, Haut, Epithel der Mund, Kiemen- und Nasenhöhle, herauspräpariert und gesondert geschnitten. Als

besonders geeignet erwies sich die Azanfärbung nach HEIDENHAIN, die für die Darstellung von Bindegewebe und Basalmembranen unerlässlich ist. Außerdem wurden Eisenhämatoxylin, Hämatoxylin nach DELAFIELD oder EHRlich und Hämalau und als Gegenfärbungen Säurefuchsin, Eosin und van Gieson verwendet. Zum Nachweis von Schleim diente Mucikarmin nach P. MAYER.

III. Morphologie und Histologie der Atmungsorgane.

A. Die Kiemen

Der Kiemenapparat der *Gobiiformes* fügt sich dem Grundbauplan der Teleosteerkiemen ein. Bei allen untersuchten Arten sind vier Kiemenbögen vorhanden, die an ihrem konkaven Rand das Kiemenfilter und an der konvexen Seite in zwei Reihen die Kiemenblätter tragen.

Die einfachste und ursprünglichste Form des Kiemenfilters der Teleosteer stellt der biserial-symmetrische Typ (ZANDER 1906) dar. Diesem gehört nach ZANDER auch das Filter von *Gobius niger* an. Für die von mir untersuchten *Gobius*-Arten gelten dieselben Verhältnisse. Die Filterfortsätze sind in zwei Reihen angeordnet und bestehen aus einfachen, rundlichen bis länglichen Höckern von plumper Gestalt. Bei größeren Arten, wie *G. auratus* und *G. caninus*, tragen die Reusen ein oder mehrere Zähne. Das die Filterfortsätze bedeckende Epithel ist hoch und enthält zahlreiche Sinnesknospen. Zur Festigung der Höcker ist eine knorpelige Stützmasse ausgebildet, die viele Bindegewebsfasern enthält und in keinem festen Zusammenhang mit dem Kiemenbogenknochen steht.

<P7L3>

Bei *Boleophthalmus* sind die Reusen als dreieckige Blättchen ausgebildet, die sich dicht aneinander legen und auf dem ersten und zweiten Bogen sowie auf der vordersten Kante des dritten Bogens verdickt und weniger zahlreich sind.

Das Filter der Periophthalmen stimmt in seiner Ausbildung mit dem von *Gobius* überein und ist sehr gleichförmig entwickelt. Zähne fehlen stets.

Der Abschluß der Kiemen von der Mundhöhle durch die ineinandergreifenden Reusen ist bei *Periophthalmus* dem morphologischen Befunde nach ebenso wirksam wie bei *Gobius*; bei *Boleophthalmus* dagegen dürfte der Verschuß wenigstens zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen durch die zahlreichen, eng stehenden Reusenblättchen vollständiger sein. Es ist fraglich, ob dies damit in Zusammenhang gebracht werden kann, daß die Boleophthalmen sich bei Verfolgung in den Schlamm einwühlen, wodurch die Gefahr einer Verunreinigung der Kiemen größer wird, zumal bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina*, zwei typischen Schlammformen, die Reusen ähnlich wie bei *Gobius* als stumpfe, rundliche Höcker ausgebildet sind. Einen ähnlichen Fall stellte WERNER (1906) fest: Bei dem Schlammfisch *Clarias* ist ein wohlentwickelter Reusenapparat vorhanden, während ein solcher bei *Xenomystis*, ebenfalls einer Schlammform, fehlt. Es ist deshalb ohne weitere Untersuchungen nicht zulässig, eine Komplizierung des Kiemenfilters in diesen Fällen als Folge eines Lebens im Schlamm anzusehen. — Daß die Reusen bei Fischen, die über Land wandern, zum Festhalten von Wasser dienen (siehe BABAK 1921), scheint, wenigstens für *Periophthalmus*, unwahrscheinlich oder doch nur von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Der Stütz- und Bewegungsapparat der Kiemenblätter wurde bei *Gobius auratus* (Abb.1) und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* (Abb.2) näher untersucht und weist bei diesen Arten keine prinzipiellen Unterschiede auf. Die säbelförmige Kiemengräte (Abb.1 und 2, *K.Gr.*) durchzieht das Kiemenblatt an seiner Innenseite der Länge nach; am distalen Ende des Blattes ist sie zugespitzt, an ihrer Basis dagegen nach außen in ein hakenförmiges Endstück umgebogen, dem seitlich, nur durch Bindegewebe verbunden, zwei knorpelige Gelenknochen (Abb.1, *G.O.*) aufsitzen. Diese sind nach außen gerichtet und bilden zwischen sich eine Rinne,

in der die Vene des Kiemenblattes verläuft. Die Kiemengräte besteht aus einem zentralen Strang von in einer Reihe hintereinander liegenden Knorpelzellen, die senkrecht zur Längsrichtung der Gräte gestreckt sind, und einer knöchernen Scheide, die nach der Spitze des Blattes zu auskeilt, so daß hier nur der Knorpelstab vorhanden ist.

<P8L4>

Die Gelenkköpfe der Kiemengräten einer Blättchenreihe werden durch straffe Bindegewebszüge zusammengehalten (Abb.1 und 2, *B.g.*), die in der Längsrichtung des Kiemenbogens verlaufen. Kiemengräte und Gelenkkopf sind durch lockeres Bindegewebe an den knöchernen Kiemenbogen (Abb.1 und 2, *K.K.*) angeheftet. Die Kiemengräte wird von Bindegewebe umhüllt, das sich am inneren Rande des Kiemenblattes der *Arteria laminae branchialis* (Abb.1 und 2, *A.l.br.*) dicht anlegt und sich direkt in deren Wand fortsetzt.

<P9L3>

Die Bewegung der Kiemenblätter erfolgt bei *Gobius auratus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* nach dem von RIESS (1881) für den Hecht und den Barsch beschriebenen ersten Typ.

Bei diesen Arten geht nach RIESS (1881) die Drehungsachse der Kiemenblätter durch die Mitte der Gelenkköhren und durch die Haken an der Basis der Kiemengräte. Der *Musculus adductor* nähert bei seiner Kontraktion die Kiemenblätter der gegenüberliegenden Reihen einander; er ist einerseits an der unteren Kante der Gelenkköhren zweier benachbarter, einer Reihe angehörender Blätter befestigt, zieht schräg nach unten zu dem alternierenden Kiemenblättchen der gegenüberliegenden Reihe und findet seinen zweiten Ansatzpunkt in dem die Arterie und die Gräte umhüllenden Bindegewebe. Die *Musculi adductores* überkreuzen sich also. Die *Musculi abductores* entfernen die Kiemenblätter beider Reihen voneinander; sie sitzen einerseits am oberen äußeren Rand der Gelenkköhren der Kiemengräten, andererseits am Kiemenbogenknochen an und sind nur an der äußeren Kiemenblattreihe eines Bogens vorhanden. Außerdem werden sie durch ein elastisches Band unterstützt, welches die beiden gegenüberliegenden Blattr Reihen verbindet.

Bei *Gobius auratus* (Abb.1) und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* (Abb.2) sind die Verhältnisse dadurch etwas abgeändert, daß der *Musculus adductor* (Abb.1 und 2 *M.add.*) sich in seinem Hauptanteil an den knöchernen Kiemenbogen (*K.K.*) ansetzt, und zwar an den äußeren Rand einer Längsleiste (*L.*), in die sich der Kiemenbogenknochen seitlich auszieht. Ein kleinerer Teil des *Musculus adductor* ist am äußeren Rand der Gelenkköhren befestigt; beide Teile vereinigen sich dann, ziehen schräg nach unten und finden ihren distalen Ansatzpunkt im Bindegewebe, das die *Arteria laminae branchialis* (*A.l.br.*) und die Kiemengräte (*K.Gr.*) umhüllt. Die *Musculi adductores* überkreuzen sich so, wie es von RIESS (1881) angegeben wurde. Sehr schwach sind die *Musculi abductores* ausgebildet: sie ziehen vom äußeren Rand der Gelenkköhren zur Leiste des Kiemenbogenknochens. Ein die gegenüberliegenden Blattr Reihen verbindendes elastisches Band fehlt.

Vergleicht man die *Musculi adductores* (*M.add.*) zweier Individuen von *Gobius auratus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*, die in ihrer Körperlänge nicht sehr differieren (Abb.1 und 2), so fällt die viel schwächere Ausbildung der Muskeln bei *Periophthalmus* auf. Sie bestehen hier nur aus wenigen, schmalen Faserzügen, während sie bei *Gobius* eine viel massigere und breitere Form besitzen. *P. chrysospilos*, *P. vulgaris* und *P. Schlosseri* ergeben dasselbe Bild wie *P. koelreuteri fuscatus*; *Boleophthalmus boddaerti* dagegen schließt sich in der kräftigen Ausbildung seiner *Musculi adductores* an *G. auratus* an.

<P10 L1>

Die fächernden Bewegungen der Kiemenblätter gegeneinander, die durch das Zusammenwirken der *Musculi adductores* und *abductores* zustande kommen, sollen eine

ständige Erneuerung des Atemwassers zwischen den Kiemen bewirken. Bei landlebenden Arten dürften diese Bewegungen stark herabgesetzt sein und nur bei vorübergehendem Aufenthalt im Wasser auftreten. Es wäre denkbar, daß die schwächere Ausbildung der Muskeln mit dieser Verminderung der funktionellen Inanspruchnahme in Zusammenhang stehen könnte.

Die Gefäße der Kiemenbogen und Kiemenblätter zeigen einen für Teleosteer typischen Verlauf (Abb.1 und 2). Am konvexen Rand des Kiemenbogens befindet sich die Arteria afferens branchialis (Abb.1 und 2, *A.aff.br.II.*), oberhalb von ihr die Arteria efferens branchialis (Abb.1 und 2, *A.effbr. II.*). Erstere gibt an jedes Kiemenblatt eine Arteria laminae branchialis (*A.l.br.*) ab, die an der inneren Seite des Kiemenblattes bis zu dessen Spitze zieht; an der Basis jeder Kiemenlamelle (Abb. 3) tritt senkrecht zur Kiemenblattarterie (Abb.3, *A.l.br.*) ein Gefäß aus, das sich innerhalb der Lamelle in zahlreiche, nahezu konzentrisch verlaufende Blutbahnen aufspaltet.

<P11 L1>

Diese ziehen auf dem Flachschnitt einer Kiemenlamelle (Abb. 3) parallel zu deren äußerem Rand und sind voneinander durch je eine Reihe von dicht aneinander liegenden, schmalen Zellen mit länglichem Kern getrennt, den Palisaden- oder Pilasterzellen (Abb. 3-7 und Taf. 1, Abb. 1, *Pil. z.*). Diese sieht BIÉTRIX (1895) als modifizierte Endothelzellen an, welche sich voneinander entfernten und den Charakter eines reticulären Bindegewebes annehmen. FAUSSEK (1902) dagegen hält die Pilasterzellen für umgewandelte Bindegewebszellen. Es besteht allerdings kein großer prinzipieller Unterschied zwischen BIÉTRIX und FAUSSEK Ansicht, da ja die Endothelwände ihrer Entstehung nach auch Zellen des Mesenchyms sind, wie schon FAUSSEK betont. Nach VIALLI (1929) entspricht die Pilasterzelle einer Reticulum- oder Adventitiazelle. Die Bluträume der Kiemenlamelle, von denen meistens der äußerste besonders kräftig ausgebildet ist, sammeln sich in einem kurzen Stamm, der in die Vena laminae branchialis (Abb. 3, *V.l.br.*) mündet. Diese verläuft am äußeren Rand jedes Kiemenblattes; sie ist von einer etwas schwächeren Adventitia als die Arterie umgeben und mündet in die *A. efferens branchialis*.

Das Epithel, das die nicht respiratorischen Teile des Kiemenblattes bedeckt und das im Gegensatz zu dem der Lamellen Stammepithel (Abb.3, *St.ep.*) genannt werden soll, ist bei den von mir untersuchten *Gobiiformes* ziemlich gleichförmig ausgebildet: es besteht aus zwei bis vier Schichten von unregelmäßig polygonalen Zellen, zwischen denen Interzellularräume vorhanden sind, aber nicht in dem Ausmaß, wie es FAUSSEK (1902) für den Barsch abbildet. Diese Interzellularräume beschreibt auch RAUTHER (1925) für die Syngnathiden, und sie scheinen demnach allgemeiner verbreitet zu sein. Eine Abplattung der Zellen nach außen, die RIESS (1881) beim Hecht beobachtete und als beginnende Verhornung deutete, konnte bei den *Gobiiformes* nicht nachgewiesen werden. In der obersten Schicht des Stammepithels liegen zahlreiche Drüsenzellen, welche die anderen Zellen an Größe übertreffen und sich meist durch das ganze Epithel bis zur Basismembran ausdehnen. Neben Schleimzellen (Abb. 4 und 6, *Sch.dr.*) kommen zweierlei seröse Drüsenzellen vor: 1. große, die mit breiter Basis der Basalmembran aufsitzen und sich nach außen zu verjüngen. Typisch für sie ist eine halbkreisförmige bis langovale Einsenkung an ihrer distalen Fläche (Abb. 3-7 und Taf. 1, *e.E.dr.*). Ihr Kern ist rund und liegt im unteren Teil der Zelle. Das Plasma enthält zahlreiche feinkörnige Granulationen, die sich gegen die Außenfläche der Zelle anhäufen und am dichtesten in der Umgebung der Einsenkung liegen.

<P12L1>

Die Granula färben sich mit sauren Farbstoffen; mit Eisenhämatoxylin tingieren sie sich grau bis schwarz, mit Azan rötlich-violett. Diese serösen Drüsenzellen dürften zu vergleichen sein mit den in der Epidermis von Teleostern schon mehrfach beschriebenen feinkörnigen Eiweißzellen. 2. kleinere, ovale Körnerdrüsen (Abb. 5. und 6, *K.dr.*). Sie ähneln in ihrer äußeren Form den Becherzellen, haben aber einen wohl erhaltenen, ovalen Kern im basalen Teil der

Zelle. Ihr Plasma ist dicht mit groben, stark eosinophilen Sekretklumpen erfüllt, die mit Eisenhämatoxyline eine schwarze und mit Azan eine tief purpurrote Färbung annehmen. Ähnliche Körnerdrüsen sind in der Epidermis der Fische weit verbreitet und finden sich auch bei den *Gobiiformes* in der Epidermis und im Epithel der Mund-, Kiemen- und Nasenhöhle, ebenso wie die oben erwähnten eingesenkten Eiweißdrüsen.

Die Schleimzellen und die beiden verschiedenartigen acidophilen Drüsenzellen sind nicht bei allen Arten nebeneinander im Epithel des Kiemenblattstammes vorhanden; ihre Verteilung ist aber typisch für jede Art und wesentlich besonders auch im Vergleich mit den Drüsenzellen auf den Lamellen einiger Formen.

<P13L3>

Das Epithel, das die respiratorischen Lamellen bekleidet, ist von RIESS (1881), BIÉTRIX (1895), PLEHN (1901), FAUSSEK (1902), OPPEL (1905) und RAUTHER (1925) für verschiedene Teleostee untersucht worden. GRANEL (1927) kommt in seiner zusammenfassenden Arbeit über die Pseudobranchie auch auf das Epithel der wahren Kiemen kurz zu sprechen. RIESS, BIÉTRIX und FAUSSEK beobachten übereinstimmend ein einschichtiges Epithel aus sehr flachen Zellen. Zwischen diesen und den Pilasterzellen sieht BIÉTRIX ein »membrane vitrée«, die keine Zellkerne enthält und die er als ectoplasmatische Ausscheidung der Palisadenzellen auffaßt. FAUSSEK kann diese Membran nicht nachweisen. PLEHN dagegen beschreibt außerhalb der Palisadenzellen zwei Reihen von flachen Zellen; die Lamellen enthalten nach PLEHN keine Spur von Bindegewebe. OPPEL unterscheidet bei *Scorpaena* ebenfalls zwei Schichten von kernhaltigen Zellen. Er deutet aber die den Pilasterzellen aufliegende, sehr flache Schicht (Membrana subepithelialis) als bindegewebig. Dies konnte GRANEL bei *Cyprinus* beweisen, indem er zeigte, daß die betreffenden Zellen ebenso wie die Pilasterzellen ursprünglich einheitlich aus dem Mesenchym entstehen. Die subepitheliale Membran kann nach OPPEL ganz dünn oder überhaupt nicht nachweisbar sein. GRANEL stellt für den Aufbau der Kiemen- und Pseudobranchienlamellen einen gemeinsamen Bauplan auf. Von innen nach außen umfassen diese Lamellen folgende Zellschichten: Die pilasterzellen, die sogenannte tangentielle Schicht, die subepitheliale Schicht und das Oberflächenepithel. Die ersten drei Schichten sind mesenchymalen Ursprungs. Der tangentialen Schicht gehören in der Pseudobranchie die acidophilen Drüsenzellen an; dagegen ist diese Schicht in den wahren Kiemen im allgemeinen nicht ausgebildet, nur in gewissen Fällen, z. B. bei den Lophobranchiern, deren Kiemenlamellen acidophile Drüsenzellen besitzen, welche GRANEL mit denen der Pseudobranchien homologisiert. Die subepitheliale Schicht, die der »Basalmembrane« PLEHNS und der »subepithelialen Membran« OPPELS entspricht, ist nach GRANEL in der Mehrzahl der Kiemen- und Pseudobranchienlamellen vorhanden, bleibt aber in den wahren Kiemen sehr klein. Er bildet sie bei *Hippocampus* jedoch nicht ab.

Bei den Gobiiformes sind die Lamellen der wahren Kiemen (Abb. 4 bis 7 und Taf. 1, Abb. 1) von innen nach außen aus folgenden Schichten zusammengesetzt: 1. Die Pilasterzellen (Abb. 4-7 und Taf. 1, Abb. 1, *Pil.z.*), 2. Eine feine Bindegewebsmembran (Abb. 4-7 und Taf. 5, Abb. 1, *B.g.*), die auf einem Lamellenquerschnitt als dünne Faser erscheint und nur durch Azanfärbung einwandfrei nachweisbar ist. Diesen Fasern sind keinerlei Kerne angelagert. 3. Das Oberflächenepithel.

Alle von mir untersuchten Arten der Gattung *Gobius* (vgl. Abb. 4), ferner *Boleophthalmus boddaerti*, *B. viridis* und *Apocryptes lanceolatus* haben ein sehr flaches Oberflächenepithel aus spindelförmigen Zellen (Abb. 4, *D.*), die an der Stelle, wo der ovale Kern liegt, etwas verbreitert sind. Das in den Räumen zwischen den Pilasterzellen circulierende Blut ist vom Außenmedium nur getrennt durch die schmalen Ausläufer der Palisadenzellen (Abb. 4, *Pil.z.*), die Bindegewebsmembran (*B.g.*) und die sehr dünne Deckschicht (*D.*), so daß ein wirksamer Gasaustausch durch diese zarte, bei manchen Färbungen vollkommen einheitlich erscheinende Wand gewährleistet ist.

<P14 L5>

Drüsenzellen sind im Lamellenepithel nicht vorhanden, wohl aber im Epithel des Stammes der Kiemenblätter; hier kommen bei den erwähnten Arten stets Schleimzellen (Abb. 4, *Sch.dr.*) und eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*) vor; bei *G. auratus* sowie bei *B. boddaerti* außerdem Körnerdrüsen.

Im Vergleich zu dem Lamellenepithel der Kiemen von *Gobius* ist dasjenige von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* komplizierter gebaut; es sind nämlich zwischen den flachen Deckzellen auch Drüsenzellen vorhanden. Bei *Tr. vagina* (Abb. 5), dessen Stammepithel reich an eingesenkten Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*) und Körnerzellen (*K.dr.*) ist, tragen die Lamellen neben Deckzellen (*D.*) nur Körnerdrüsen (*K.dr.*); bei *A. brachygaster* dagegen fehlen die Körnerzellen auf den Lamellen und im Epithel des Kiemenblattstammes. An ihrer Stelle sind Schleimzellen vorhanden. Einem jungen, 4,8 cm langen *A. brachygaster* fehlen die Schleimzellen noch auf den Lamellen, während sie auf dem Kiemenblattstamm zahlreich vertreten sind. Wann die Ausbildung der Drüsenzellen auf den Lamellen beginnt, konnte aus Mangel an zusammenhängenden Entwicklungsreihen nicht festgestellt werden.

<P15 L1>

Stark abgeändert ist das Epithel der Kiemenlamellen bei den Periophthalmen. Die Kiemen sind ja typische Wasseratmungsorgane. Ihre Funktionsuntüchtigkeit in Luft kommt hauptsächlich dadurch zustande, daß die sehr zarten Kiemenlamellen, wenn sie nicht mehr frei im Wasser flottieren können, zusammenkleben; so wird die respiratorische Oberfläche stark verringert. Bei längerem Aufenthalt an Land kommt dazu die Gefahr der Austrocknung der Lamellen, wenn nicht in der Kiemenhöhle genügend Wasser zurückgehalten wird. Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben sind in bezug auf die Kiemen zweierlei Anpassungen möglich: Entweder die Kiemen werden weitgehend rückgebildet, oder es müssen Einrichtungen getroffen werden, die ein Zusammenfallen der Kiemenlamellen verhindern. In letzterem Fall müssen sie verdickt und versteift werden; außerdem muß für Feuchthaltung gesorgt werden entweder dadurch, daß in der Kiemenhöhle Wasser zurückbehalten wird, oder aber durch Drüsensecrete.

Der erste Weg, für den die Amphibien während der Metamorphose ein typisches Beispiel sind, wird u. a. auch von dem zu den Symbranchii gehörenden *Amphipnous cuchia* HAM. BUCH. eingeschlagen. Schon HYRTL (1858) stellte fest, daß bei dieser Art nur auf dem zweiten Kiemenbogen Kiemenblättchen ausgebildet sind. DAS (1928) zeigte, daß bei der Brut von *Amphipnous*, die zuerst in schlammigen Gruben lebt, auf keinem der fünf Kiemenbögen Kiemenblätter vorhanden sind. Später, wenn die Jungfische sich im freien Wasser aufhalten, bilden sich auf dem ersten, zweiten und dritten Kiemenbogen Filamente aus, die aber, abgesehen von wenigen auf dem zweiten Kiemenbogen, reduziert werden, wenn die vorwiegend terrestrische Lebensweise des ausgebildeten Tieres angenommen wird.

Die zweite Möglichkeit sehen wir bei den Periophthalmen verwirklicht. Alle vier Kiemenbögen tragen Kiemenblätter in normaler Anordnung. In bezug auf Schutzeinrichtungen der Kiemenlamellen haben sich die Arten der Gattung *Periophthalmus* verschieden weit differenziert. Stets ist das Oberflächenepithel stark drüsig ausgebildet. Es lassen sich drei Epitheltypen unterscheiden: Beim ersten Typ (Abb. 6) setzt sich das Lamellenepithel aus Deckzellen (*D.*), Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) und serösen Drüsen mit feinkörnigem Inhalt (*e.E.dr.*) zusammen. Diese Eiweißdrüsen sind an ihrer Oberfläche eingesenkt und entsprechen in ihrem Bau denjenigen im Stammepithel des Kiemenblattes. Entweder sind die Einsenkungen flach und einfach oval (so in Abb. 6, *e.E.dr.*) oder stark zerlappt und buchtig und reichen dann fast bis an die Zellbasis. Außer Schleim- und eingesenkten Eiweißzellen können auch Körnerdrüsen vorhanden sein (Abb. 6, *K.dr.*), die jedoch gegenüber den ersteren zurücktreten. Dieselben Drüsenzellen wie auf den Lamellen finden sich stets auch im Epithel des Kiemenblattstammes.

<P16 L3>

Diesem ersten Typ gehören an: *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*, *P. argentilineatus*, *P. dipus* und die meisten Rassen von *P. vulgaris*. Bei *P. koelreuteri* und *P. dipus* treten die Drüsenzellen nicht so massenhaft auf wie bei *P. vulgaris*; es finden sich vielmehr Stellen in den Schnitten, wo die spindelförmigen Deckzellen im Oberflächenepithel weitaus überwiegen. Die Eiweißzellen sind relativ flach und ihre Einsenkungen nicht gelappt. Bei einigen *P. vulgaris*-Rassen sind diese Drüsenzellen ebenso ausgebildet (Abb. 6, *e.E.dr.*), und das Oberflächenepithel ist wohl im Vergleich zu *Gobius* verdickt, aber flacher als bei Typ 2; bei anderen *P. vulgaris*-Formen dagegen haben die Eiweißzellen eine mehr kubische Form angenommen und besitzen meist stark gelappte Einsenkungen. Das Epithel ist stärker verdickt, enthält jedoch noch reichlich Schleimzellen neben den acidophilen Drüsenzellen. Diese Formen führen über zu dem zweiten Typ, bei dem Schleimzellen stets fehlen (Taf. 1, Abb. 1); das Lamellenepithel besteht aus hohen, kubischen Eiweißzellen (*e.E.dr.*) mit runden ober gelappten Einsenkungen, die meist durch einen kleinen Ausführgang ausmünden.

<P17 L4>

Zwischen zwei Drüsenzellen schiebt sich häufig eine flache Deckzelle (*D.*) ein. Nach diesem zweiten Typ sind die Lamellen von *P. cantonensis cantonensis*, *P. chrysoopilos* (Taf. 1, Abb. 1) sowie von zwei *P. vulgaris*-Rassen, die auf dem schlammigen Sandstrand bzw. in der Mangrove von Dobo (Aroe-Inseln) leben, gebaut. Ebenso wie die Lamellen trägt das Epithel des Kiemenblattstammes keine Schleimzellen, sondern zahlreiche eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*).

Dem dritten Typ gehören die Kiemen von *P. schlosseri* an. Hier sind die respiratorischen Lamellen am weitesten spezialisiert. Sie sind nicht mehr freie, ins umgebende Medium hinausragende Blättchen, sondern die einzelnen Lamellen sind miteinander verwachsen. Beim Präparieren unter dem Binocular ist es nicht möglich, die Lamellen mit einem Starmesser zu trennen, während das bei vielen kleineren Formen, wie *P. chrysoopilos* und *P. vulgaris*, leicht gelingt. Das Kiemenblatt macht vielmehr den Eindruck eines kompakten Organs und hat äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der Pseudobranchie vom Typ 2 (GRANEL 1927), bei der die einzelnen Blätter noch frei in die Kiemenhöhlen hereinragen, während die Lamellen verwachsen sind. Bei den kompakten Kiemenblättern von *P. schlosseri* erkennt man im Totalpräparat die Region, die einer Lamelle entspricht, nur an deren randlichem Blutraum, der unter dem Oberflächenepithel durchschimmert.

Den feineren Bau der Kiemenlamellen von Typ 3 zeigt ein Längsschnitt durch das Kiemenblatt von *P. schlosseri argentiventralis* (Abb. 7). Das Epithel, das am Grund der Lamellen den Stamm des Kiemenblattes bekleidet, ist mehrschichtig und enthält in der obersten Lage eingesenkte Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*); das Lamellenepithel selbst setzt sich fast nur aus diesen Drüsenzellen (*e.E.dr.*) zusammen, während die flachen Deckzellen (*D.*) sehr zurücktreten und Schleimzellen nur ausnahmsweise beobachtet wurden. Wenn an manchen Stellen der Schnitte das Epithel den Eindruck von Zweischichtigkeit erweckt, wie z. B. bei \times , so ist dies darauf zurückzuführen, daß die einzelligen, sehr breiten oder langgestreckten Drüsen nicht in Verbindung mit der Oberfläche getroffen sind; ihr distales Ende, das die Einsenkung mit dem kleinen Ausführgang enthält, ist meist sehr viel schmaler als ihre Basis, die sich unterhalb der Deckzellen verbreitert und den Eindruck einer zweiten, tiefer liegenden Schicht erwecken kann, zumal die Kerne in der Hauptsache in diesem basalen Teil der Zelle liegen.

<P18 L3>

Das auffallendste Charakteristikum der Lamellen von *P. schlosseri* ist jedoch ihre teilweise Verwachsung sowohl am äußeren Umfang der benachbarten Lamellen als auch an ihren sich berührenden Flächen. Die Epithelzellen zweier Lamellen, sowohl Deck- als auch Drüsenzellen, liegen dicht aneinander und bilden eine einheitliche Zellage. Es kann so eine Deckzelle beiden Lamellen zugleich angehören, ebenso eine Drüsenzelle. Die Lamellen sind jedoch nicht in

ihrem ganzen Umfang und nicht auf ihrer gesamten Fläche miteinander verwachsen wie etwa die der Pseudobranchien, sondern es sind ausgedehnte Spalträume vorhanden, die ein weitverzweigtes System bilden und die Grenze zwischen zwei Lamellen betonen. Sie öffnen sich nach außen durch eine Spalte. Um deren Größe im Vergleich zu den Verwachsungen festzustellen, wurden zwei nebeneinanderliegende Lamellen auf Kiemenblattlängsschnitten in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgt. Ein Beispiel sei hier angeführt: Bei zwei Lamellen, welche in 51 Schnitten von 5 μ Dicke quer getroffen waren, verhielten sich die Verwachsungen und Öffnungen nach außen folgendermaßen: vier Schnitte: Verwachsung, vier Schnitt: Spalte, vier Schnitte: Verwachsung, fünf Schnitte: Spalte, drei Schnitte: Verwachsung, zehn Schnitte: Spalte, drei Schnitte: Verwachsung, zehn Schnitte: Spaltung, vier Schnitte: Verwachsung, vier Schnitte: Spalte.

<P19L5>

In derjenigen Symmetrieebene der Lamelle, welche in Richtung des Stammes liegt, sind also die Spalten breiter als die Verwachsungen, während seitlich beide ungefähr dieselbe Breite besitzen. Auf einem medianen Querschnitt durch eine Reihe von Lamellen ist daher die Zahl der unverwachsenen Lamellen größer als die der verwachsenen; geht der Schnitt mehr seitlich durch Lamellen, so ist sie nahezu gleich groß.

Die Epithelzellen tragen an ihrer Außenfläche einen Stäbchensaum (Abb. 7, *St.s.*). Ein solcher ist auf dem Lamellenepithel der Fischkiemen noch nicht beobachtet worden; unter allen von mir untersuchten Gobiiformes konnte er auch nur bei *P. schlosseri* festgestellt werden. Wenn dieser Tatsache auch keine besondere funktionelle Bedeutung zukommen dürfte, so kann man, vor allem auf Grund der obigen Befunde, doch sagen, daß die Kiemen von *P. schlosseri* im Vergleich zu denen anderer Gobiiformes am weitesten spezialisiert sind.

Es wurde von mehreren Autoren versucht, die respiratorische Oberfläche der Fischkiemen zu ermitteln, und zwar meist um festzustellen, ob bei verschiedenen großen Individuen derselben Art die respiratorische Oberfläche proportional dem Gewicht oder der Außenfläche des Tieres sich ändert. RIESS (1881) hat als erster eine einigermaßen genaue Bestimmung der Kiemenoberfläche vorgenommen und fand bei einem Hecht 125 qmm respiratorische Oberfläche der Kiemenlamellen pro Gramm Körpergewicht. Er behauptet, daß bei Zunahme der Masse des Tieres auch die Kiemenfläche sich im selben Verhältnis vergrößere. Diese Annahme scheint aber wenig berechtigt zu sein, zumal kleinere Tiere einen regeren Stoffwechsel pro Gewichtseinheit aufweisen als größere. Die Atmungsintensität ist vielmehr, wie seitdem mehrfach bei Wirbeltieren festgestellt wurde, nahezu proportional der Körperoberfläche. Die von PÜTTER (1909) angegebenen Zahlen für den Sauerstoffverbrauch großer und kleiner Fische derselben Art zeigen sehr deutlich diese Proportionalität mit der Körperoberfläche, während das Verhältnis von Sauerstoffverbrauch zu Körpermasse bei verschiedenen großen Tieren ganz verschieden ausfällt. PÜTTER hat auch die Kiemenoberfläche bei einigen Fischen bestimmt; er konnte keine Proportionalität mit dem Gewicht feststellen, wie sie von RIESS angenommen wurde; wohl aber wächst seinen Zahlen nach die respiratorische Oberfläche ungefähr im gleichen Verhältnis wie die Körperoberfläche und kommt auch absolut genommen dieser sehr nahe (bei *Scorpaena*).

<P20 L4>

Auf Grund dieser Angaben scheint daher das Verhältnis Kiemenoberfläche zu Körperoberfläche bei Fischen von ähnlicher Gestalt, aber verschiedener Größe ungefähr konstant zu sein. Man kann also annehmen, daß der Vergleich dieser Zahl auch bei verschiedenen Arten von ähnlicher Form berechtigt ist. —Es soll nun festgestellt werden, ob bei den terrestrischen Gobiiformes sich die Kiemenoberfläche zur Körperoberfläche anders verhält als bei den im Wasser lebenden Arten.

Zur Messung der Körperoberfläche¹ denke man sich die Fläche der einen Körperhälfte in

mehrere Trapeze zerlegt; als Grundlinien eines solchen Trapezes wird z. B. der halbe Körperumfang am cranialen Ende der Schwanzflosse und am caudalen Rand der ersten Rückenflosse gemessen. Die Höhe des Trapezes ist der Abstand zwischen diesen beiden Linien, und der Inhalt des Trapezes kann dann leicht berechnet werden.

Um die Kiemenoberfläche zu messen, wird zunächst die Zahl der Kiemenblätter auf jedem Kiemenbogen einer Körperseite festgestellt. Da nicht alle Blätter eines Kiemenbogens gleich groß sind, so werden ein größeres (*a*) und ein kleineres (*b*) Blatt herausgenommen und gezählt, wieviel Blätter von Größe *a* und wieviel von Größe *b* vorhanden sind. Dann wird die Zahl der Lamellen auf Blatt *a* und *b* festgestellt und eine Lamelle von mittlerer Fläche, bei bedeutenderem Größenunterschied auch zwei Lamellen, herauspräpariert und mit dem Zeichenapparat auf Millimeterpapier skizziert. Die Lamelle muß mit einem scharfen Messer ganz dicht an ihrer Ansatzlinie am Kiemenblatt abgetrennt werden, damit ein einigermaßen genauer Wert resultiert. Auf der Zeichnung wird die Oberfläche der Lamelle bei der bekannten Vergrößerung durch Auszählen der Quadratmillimeter bestimmt; diese Fläche wird verdoppelt und auf natürliche Größe umgerechnet, dann mit der Zahl der Lamellen multipliziert. Dies ergibt die respiratorische Oberfläche eines Kiemenblattes. Durch Multiplikation dieser Fläche mit der Zahl der Kiemenblätter von der Größe *a* bzw. *b* und Addition dieser Werte erhält man die respiratorische Oberfläche eines Kiemenbogens. Dies wird für alle vier Kiemenbögen durchgeführt. Der größte Fehler bei der Berechnung der Kiemenoberfläche dürfte schätzungsweise $\pm 10\%$ betragen.

¹ Die paarigen und unpaaren Flossen wurden nicht berücksichtigt, da sie bei *Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* ungefähr denselben Flächeninhalt im Vergleich zur Gesamtkörperoberfläche haben dürften. Nur bei *Amblyopus* und *Trypauchen*, deren Flossen sehr klein sind, ist dadurch die Zahl für die Körperoberfläche im Vergleich zu der bei den übrigen Arten etwas zu groß; aber auch das Verhältnis Kiemenoberfläche: Körperoberfläche darf bei diesen beiden Arten nicht ohne weiteres mit dem von *G.*, *B.* und *P.* verglichen werden, da die Körperform eine andere ist.

Tabelle I gibt eine Übersicht über die gefundenen Werte. Bei *Gobius* ist die Kiemenoberfläche in einem Fall ungefähr gleich der Körperoberfläche, in zwei anderen Fällen etwas größer als diese.

<P21L1>

Bei *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* dagegen bleibt die Kiemenoberfläche stets hinter der Körperoberfläche zurück. *B. boddaerti* zeigt ein Verhältnis von Kiemen- zu Körperoberfläche von 1:1,2 bzw. 1:1,46, *B. viridis* von 1:1,38. Diese Zahlen stehen ungefähr in der Mitte zwischen denjenigen von *Gobius* und *Periophthalmus*. Bei *Periophthalmus* ist die Körperoberfläche stets mehr als doppelt so groß wie die Kiemenoberfläche; dabei hat *P. koelreuteri* die relativ größte Kiemenoberfläche, dann folgen *P. dipus* und *P. chrysospilos* und schließlich *P. vulgaris*, bei dem zwei Messungen eine mehr als dreifache Körperoberfläche verglichen mit der Kiemenfläche ergaben. Den Unterschieden zwischen den einzelnen *Periophthalmus*-Arten möchte ich aber keinen besonderen Wert beilegen, zeigen doch gerade die Zahlen von *P. vulgaris*, wie sehr sie innerhalb einer Art schwanken können. Die Differenzen zwischen dem Verhältnis Kiemenoberfläche: Körperoberfläche bei zwei Individuen von *P. chrysospilos* (1:2,8 und 1:2,97) und von *B. boddaerti* (1:1,2 und 1:1,46) sind weniger groß und liegen innerhalb der Fehlergrenze. Bei *Trypauchen vagina* entspricht das Verhältnis der Kiemen- zu Körperoberfläche ungefähr dem von *Gobius*, während *Amblyopus brachygaster* mit dem Quotient 1:1,95 zwischen *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* steht. Es wurde aber schon oben betont, daß ein Vergleich dieser beiden Arten mit den übrigen *Gobiiformes* nicht zulässig ist. Wohl aber können *Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* miteinander verglichen werden.

<P22L1>

Und hierbei zeigen die Zahlen deutlich, daß die Beziehung Kiemenoberfläche zu Körperoberfläche sich bei den terrestrischen Formen zu Ungunsten der Kiemenoberfläche verschiebt. Bei *Boleophthalmus* ist dieser Vorgang der Reduktion der respiratorischen Kiemenoberfläche nicht so weit fortgeschritten wie bei den Periophthalmen.

Die respiratorische Oberfläche allein ist allerdings kein eindeutiger Maßstab für die Funktionsfähigkeit eines Atmungsorganes; diese hängt noch von zahlreichen anderen Faktoren ab, z. B. von der Mechanik der Atembewegungen, der Blutversorgung, der Schnelligkeit der Blutbewegung durch das Organ, der Höhe und Durchlässigkeit des respiratorischen Epithels. Gerade dieser letzte Faktor aber wirkt bei *Periophthalmus* im gleichen Sinn wie die Verkleinerung der respiratorischen Kiemenoberfläche.

Es ist klar, daß die Größe der Gasdiffusion durch ein verdicktes Epithel, wie z. B. das von *Periophthalmus*, stark herabgesetzt wird. Die Schicht der Drüsenzellen auf jeder Seite erreicht oft dieselbe oder eine größere Höhe wie der zentrale Blutraum. Durch die Verdickung des Epithels und noch mehr durch die weitgehende Verwachsung bei *P. schlosseri* wird jedoch erreicht, daß die Lamellen außerhalb des Wassers gestützt werden und weniger stark zusammenfallen können. Als Schutz vor Austrocknung dienen die zahlreichen Drüsenzellen, wobei die mit Poren versehenen feinkörnigen Eiweißzellen überwiegen. Es wäre, daß in ihren Einsenkungen, besonders wenn sie stark gelappt sind und bis fast an die Zellbasis reichen, Wasser kapillar festgehalten wird, um die Feuchterhaltung zu unterstützen. Unwahrscheinlich ist, daß die Vertiefungen auch dazu dienen könnten, den Blutraum in nähere Berührung mit dem Außenmedium zu bringen, da eine Erleichterung des Gasaustausches durch die oft mit einem engen Ausführgang mündenden Einsenkungen nicht gut denkbar ist. Die Verwachsung der Lamellen bei *P. schlosseri* dürfte in erster Linie funktionell bedeutsam sein zur Stütze; ferner sind jedoch die weitverzweigten Hohlraumssysteme zwischen den Lamellen zusammen mit den Einsenkungen der Eiweißdrüsen wahrscheinlich sehr gut dazu befähigt, Wasser kapillar festzuhalten.

Drüsenzellen auf den Kiemenlamellen wurden von RAUTHER (1925) bei den Syngnathiden beobachtet. Während ein großer Teil der Fiederoberfläche einschichtig ist, erscheint diese an gewissen Stellen eigenartig modifiziert. »Es sind ihm (dem Epithel) dort nämlich große Zellen eingelagert mit sehr feinwabigem, saure Farbstoffe lebhaft annehmendem Plasma; sie berühren die Oberfläche nur in geringer Ausdehnung an einer napfartig vertieften (porusartigen) Stelle.

<P23L3>

... Alles in allem müssen diese Zellen wohl als ‚Drüsen‘ betrachtet werden; wo sie vorhanden, ist das Epithel der Kiemenfältchen wohl als zweischichtig zu bewerten, wobei allein die drüsigen Zellen die tiefere Schicht bilden« (RAUTHER 1925, S. 274/275). Ähnliche seröse Drüsenzellen mit Vertiefungen beschreibt FRANZ (1920) in den tubulösen Drüsen der Epidermis des Mormyriden *Marcusenius longianalis* BLGR. als »zum Teil sehr große, schwach färbare und nicht selten becher- oder flaschenförmig ausgehöhlte Zellen«. Das Vorkommen solcher Zellen und auch das Vorhandensein derselben im Kiemenblattepithel und in der Haut von *Gobius* läßt es wieder fraglich erscheinen, ob ihnen bei *Periophthalmus* eine besondere funktionelle Bedeutung zukommt; aber bei den angeführten Fällen handelt es sich doch mehr um vereinzelte Vorkommnisse, so daß man wohl annehmen darf, daß in dem massenhaften Auftreten dieser Eiweißzellen und in der teilweise starken Vertiefung ihrer Einsenkungen bei *Periophthalmus* eine besondere Anpassung an das veränderte Milieu zu sehen ist. Ob die Kiemen in dieser stark abgewandelten Form auch zur Luftatmung befähigt sind, könnte nur das Experiment entscheiden. Nach den histologischen Befunden aber halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß ein Gasaustausch, wenn auch in geringem Maße, durch das Oberflächenepithel hindurch stattfinden kann.

Anhang: Die Pseudobranchie.

Obwohl die Pseudobranchie bei den erwachsenen Teleostern funktionell nichts mit der Atmung zu tun hat — sie soll eine innersecretorische Funktion haben und ferner den Blutstrom zum Auge regeln (GRANEL 1926, VIALLI 1926 u. a.) — so kann sie doch in morphologisch-histologischer Hinsicht mit den wahren Kiemen verglichen werden.

GRANEL (1927) stellt für *Gobius joso* L. die Zugehörigkeit zum Typ I der Pseudobranchienausbildung fest, der durch freie Lamellen gekennzeichnet ist. FERRARI (1927) rechnet *Gobius pahacllus* L. ebenfalls zu Typ I und beobachtet ein einschichtiges Epithel. *Periophthalmus koelreuteri* (aus dem südlichen Nigeria) wird von FERRARI zu Typ IV gestellt.

Bei sämtlichen, S. 3 und 4 genannten *Gobius*-Arten ist die Pseudobranchie nach dem Typ I (GRANEL 1927) gebaut. Die Blätter haben ein kiemenförmiges Aussehen und ragen frei in die Kiemenhöhle hinein. Die Lamellen sind nicht verwachsen; sie werden bei *Gobius auratus* und *G. ornatus* von drei Zellschichten bedeckt: Distal von den Pilasterzellen liegen die großen Pseudobranchienzellen mit bläschenförmigem Kern und granuliertem, stark acidophilem Inhalt.

<P24L2>

Ihnen legen sich nach außen wenige, sehr flache, von spärlichem Plasma umgebene Kerne an, die sich nur durch ihren Chromatinreichtum von den Kernen der platten Zellen des Oberflächenepithels unterscheiden und Kerne der subepithelialen Schicht (GRANEL 1927) darstellen. — *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti* gehören dem Typ II (GRANEL 1927) an: die Kiemenlamellen sind verwachsen, die Kiemenblätter jedoch frei. Während das Oberflächenepithel nicht zwischen die Lamellen eindringt, schiebt sich die subepitheliale Schicht zwischen die Pseudobranchienzellen zweier Lamellen ein und liegt ihnen dicht an. — Bei den S. 5 und 6 angeführten *Periophthalmus*-Arten ist die Pseudobranchie nach dem Typ IV (GRANEL) gebaut. Sie liegt als ein kompaktes, nach außen nicht hervortretendes Organ unter dem Epithel der Kiemenhöhle. Die subepitheliale Schicht und die Pseudobranchienzellen sind wie bei *Boleophthalmus* gebaut.

In mancher Hinsicht ähneln die Pseudobranchienzellen den »eingesenkten Eiweißzellen« der Kiemenlamellen von *Periophthalmus*. Die Granula haben in beiden Zellen dieselbe Struktur und Färbbarkeit; dagegen sind sie in der Pseudobranchienzelle meist zahlreicher vorhanden und finden sich besonders an der den Bluträumen zugekehrten Fläche, während in den acidophilen Zellen der wahren Kiemen die Granulationen nach außen angehäuft sind, und zwar um die stets vorhandenen runden oder gelappten Einsenkungen herum¹. Außerdem unterscheiden sich die beiderlei Drüsenzellen durch ihre Herkunft: die eingesenkten Eiweißzellen stammen aus dem Oberflächenepithel, während die Pseudobranchienzellen einer tiefer liegenden Schicht angehören.

B. Die akzessorischen Atmungsorgane².

Parallel mit der Reduktion und Umbildung der Kiemen beim Übergang zum Landleben geht eine immer stärkere Ausbildung von akzessorischen Atmungsorganen. RAUTHER (1910) stellte bei *Periophthalmus koelreuteri* fest, daß ein zur Luftatmung dienendes »vascularisiertes Epithel« nicht nur auf der Hautoberfläche, sondern auch am Boden und Dach der Mundhöhle, in der gesamten Kiemenhöhle, ferner an der Innenfläche und auf den Siebfortsätzen der Kiemenbögen vorkommt.

¹Bei *Gobius auratus* kommen in einzelnen Fällen an der Basis der Pseudobranchienlamellen über den acidophilen Zellen seichte Einsenkungen vor. Ob das Oberflächenepithel an dieser Stelle fehlt oder sehr dünn ist, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

²Der Kürze halber wird im folgenden immer von akzessorischen Atmungsorganen gesprochen werden, auch in den Fällen, wo diese nicht mehr bloß »akzessorisch« wirksam sind.

<P25L3>

Außerdem vermutet er, daß auch der dünnhäutige Nasensack respiratorische Bedeutung haben könnte. Eine vergleichende Untersuchung über die akzessorischen Atmungsorgane der *Gobiiformes* muß daher alle diese Organe umfassen, und zwar nicht bloß bei denjenigen Formen, bei denen sie respiratorisch wirksam sind, sondern auch bei den verschiedenen *Gobius*-Arten, die z. T. noch keine Anpassungserscheinungen an das Leben im Schlamm oder auf dem Land zeigen. Es soll daher zuerst die Haut, das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle, der Kiemenbögen und des Nasensackes bei einigen charakteristischen *Gobius*-Arten beschrieben werden, um eine Grundlage zu gewinnen für den Vergleich mit den Schlamm- und Landformen.

1. Feinerer Bau der akzessorischen Atmungsorgane.

a) *Gobius auratus*.

Die Haut weist einen für Teleosteer typischen Bau auf und setzt sich am Rumpf aus der Epidermis, der lockeren subepidermalen Schicht des Coriums, der Hauptschicht des Coriums und dem lockeren subcutanen Bindegewebe zusammen. Die Hauptschicht des Coriums besteht aus zahlreichen Lagen von straffen Bindegewebsfibrillen mit vereinzelt Kernen; das subepidermale Bindegewebe enthält wenige kleinere Gefäße, die in keine nähere Beziehung zur Epidermis treten. In der subepidermalen Schicht sind die Schuppentaschen ausgespart, lymphatische Räume, in denen die Schuppen liegen. Diese überdecken sich dachziegelartig. Durch das nach caudal gerichtete freie Ende jeder Schuppe wird die Epidermis in eine tiefe Tasche unter die Schuppe eingefaltet. An der freien Oberfläche der Haut besteht die Epidermis aus fünf bis elf Schichten: zu unterst eine Lage von hohen prismatischen Zellen mit großen runden Kernen und homogenem Protoplasma, darüber folgen drei bis acht Schichten von polygonalen, oft auch rautenförmig parallel zur Oberfläche gestreckten Zellen mit flüssigem Inhalt. Der langgestreckte oder rundliche Kern liegt in der Mitte oder am Rand der Zelle und ist von spärlichem Plasma umgeben, das in wenigen dünnen Strängen zum Rand zieht und dort einen feinen Belag bildet. Diese »vesiculösen« oder »Turgorzellen« wurden schon mehrfach in der Haut von Teleosteen beschrieben, so bei *Trachypterus taenia* von KASCHKAROFF (1913), bei *Caranx trachurus*, *Periophthalmus koelreuteri* und *Gobius lesueuri* von RAUTHER (1927) und bei *Boleophthalmus boddarti* von HARMS (1928). RAUTHER weist darauf hin, daß die blasige Auftreibung der Zellen bei *G. lesueuri* nicht so bedeutend ist wie bei *P. koelreuteri*. Für die von mir untersuchten *Gobius*-Arten kann ich dieses Verhalten bestätigen.

<P26L4>

Die äußeren ein bis zwei Deckschichten der Epidermis bestehen aus flachen Zellen mit langgestrecktem Kern; nach außen tragen sie einen feinen Stäbchensaum, die Zellgrenzen sind durch Schlußleisten hervorgehoben.

RAUTHER (1927) betont, daß im Bereich der vesiculösen Epidermis bei den oben genannten Fischen völliger Drüsenzellmangel bestehe. Bei *G. auratus* sowie bei den anderen untersuchten *Gobiiformes* konnte ich dagegen zwischen den Deckschichten Schleimdrüsen beobachten (siehe auch KANH 1926). ANTTSCHKOW und PAWLOWSKY (1923) haben außer

Becherzellen bei *G. blennioides* und *nigronatus* auch acidophile Drüsenzellen beschrieben, die dem Typ der sackförmigen Körnerzellen angehören. Von vesiculösen Zellen erwähnen sie jedoch nichts.

Bei *G. auratus* konnten zweierlei acidophile Drüsenzellen festgestellt werden, die sich besonders an dem durch das freie Ende der Schuppen nach hinten geschobenen Teil der Epidermis befinden: einmal sackförmige Körnerdrüsen, die in ihrer histologischen Struktur vollkommen identisch sind mit den oben (S. 12) für das Kiemenblattepithel beschriebenen Körnerzellen; ferner kubische Eiweißzellen mit feinwabigem, mit Granula erfülltem Plasma, welche die obersten drei Zellschichten durchsetzen; ihr proximales Ende ist verbreitert, ihr distales schmal und wenig zwischen die umgebenden Deckzellen eingesenkt.

Am Kopf sind nur dorsal bis zum hinteren Augenrand und ventral bloß in einem kleinen caudalen Bezirk Schuppen vorhanden. Die Epidermis zieht glatt über die Schuppen hinweg und ist an deren Hinterrand nicht eingekerbt; sie ist höher als am Rumpf: auf ein Stratum germinativum von kubischen Zellen folgen bis zu 14 Schichten Turgorzellen. Diese sind unten polygonal, flachen sich nach oben immer mehr ab und lassen sich dann nicht mehr scharf von den zwei bis drei Deckschichten unterscheiden.

Das Epithel der Mundhöhle (Abb. 8), die den Raum zwischen den Kiefern und dem vorderen Rand der Pharyngealknochen und Kiemenbögen umfaßt, schließt sich in seiner Ausbildung an die Epidermis der Haut an. Es besteht außer dem Stratum germinativum (Abb. 8, *St.g.*) am Dach und Boden der Mundhöhle aus drei bis vier, seitlich aus ein bis zwei Zellschichten. Den äußeren Abschluß bilden Stäbchensaum und Schlußleisten. In der Flächenansicht zeigt es sich, daß die »Stäbchen« Querschnitte von flachen, konzentrisch angeordneten Leisten sind, ähnlich, wie es RAUTHER (1925) für die Epidermis von *Nerophis* abbildet.

<P27L3>

Häufig sind Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) im Mundhöhlenepithel, während acidophile Drüsenzellen fehlen. Ungefähr dieselbe Dicke wie die Epidermis hat der straffaserige Teil des Coriums (*C.*), der aus dicht zusammengelagerten Fibrillenbündeln besteht, zwischen denen flache Kerne mit wenig Plasma liegen. Im subcutanen lockeren Bindegewebe sind Blutgefäße spärlich vorhanden; zwischen den straffen Faserbündeln des Coriums wurden nur Lymphspalten beobachtet.

Ganz ähnlich gebaut ist die Wandung der Kiemenhöhle. Auf der Innenfläche des Operculums setzt sich das Epithel aus vier bis fünf Schichten zusammen, an der äußeren Körperwand ist es etwas niedriger und kann nur aus zwei flachen Zellagen bestehen.

Auch das Epithel der Kiemenbögen zwischen den Reusen und seitlich zeigt keine Besonderheiten; es stimmt mit der inneren epithelialen Bekleidung des Operculums überein.

Das Geruchsorgan von *Gobius auratus* hat den für die *Acanthopteri* typischen Bau. Die vordere Nasenöffnung sitzt auf einer kleinen Papille und führt in einen Kanal, der schräg nach dorsal bis zur oberen Nasenöffnung verläuft. Diese sitzt, etwas mehr caudal als die vordere, unterhalb des Auges. In ihrem medialen und ventralen Teil ist die Röhre von hohem sensorischem Epithel bekleidet, das aus bewimperten Sinneszellen und aus Stützzellen besteht, während die nach dorsal gerichtete Wand der Röhre von niedrigem, mehrschichtigem Epithel gebildet wird ebenso wie der kleine Ausführgang, der vom olfactorischen Teil zur hinteren Nasenöffnung führt und von dem aus sich der Nasensack medial und ventral ausstülpt. Dieser läßt bei *G. auratus* wie bei den meisten *Acanthopteri* eine Sonderung in eine dorsale ethmoidale und eine ventrale lacrimale Region erkennen.

<P28L1>

Letztere ist weit geräumiger und liegt mehr lateral, erstere dagegen ist von geringen Ausmaßen und mehr medial gelegen. Im Vergleich zu den unten zu besprechenden

Periophthalmen ist die dorsoventrale und die mediolaterale Ausdehnung des Nasensackes recht gering. So reicht z. B. die ethmoidale Region nie bis zur Medianlinie. Der Nasensack ist von einem vierschichtigen Epithel ausgekleidet, das zwischen den flachen Epithelzellen zahlreiche Drüsenzellen enthält, vor allem Schleimzellen, ferner Körnerdrüsen und vereinzelte eingesenkte Eiweißdrüsen mit feinkörnigem Inhalt, die von der Oberfläche bis zur Basalmembran reichen. Auf das Epithel folgt eine dünne Schicht von straffen Bindegewebsfasern, darunter lockeres Bindegewebe, das vereinzelte Gefäße enthält. — Nach BURNE (1909) soll die Funktion des Nasensacks darin bestehen, daß durch Bewegungen des Praemaxillare und des Maxillare der dorsale bzw. ventrale Sack zusammengedrückt und erweitert wird, und daß dadurch der Wasserstrom, der durch die vordere Nasenöffnung ein- und durch die hintere austritt, unterstützt wird. Die Funktion der Nasensäcke bei wasserlebenden Gobiiden zu untersuchen, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Jedenfalls aber hat das Epithel des Nasensackes ebenso wie das der Haut und der Mund- und Kiemenhöhle bei *G. auratus* keine respiratorische Bedeutung.

Einen ganz entsprechenden Bau dieser Epithelien weisen folgende *Gobius*-Arten auf: *G. jazo*¹, *G. panizzae*, *G. ornatus*, *G. xanthozoma* und *G. IX*, abgesehen von der unwesentlichen Tatsache, daß bei dem größeren *G. jazo* mehr und bei den kleineren Arten weniger Zellschichten vorhanden sind als bei *G. auratus*. — Das Epithel der Kiemenhöhle von *G. panizzae* ist durch eine außergewöhnlich starke Ausbildung von Drüsenzellen bemerkenswert. Diese sind senkrecht zur Oberfläche langgestreckt und meist von ellipsoidartiger Gestalt. Sie liegen dicht nebeneinander und sitzen mit ihrem proximalen Teil der Basalmembran auf; ihr distales Ende ist meist etwas verschmälert und mündet nach außen, so daß diese Zellen also die gesamte Höhe des Epithels einnehmen. Ihrem ganzen Bau nach sind es Becherzellen; der sichelförmige Kern liegt basal und ist dicht mit Chromatin erfüllt. Die Hauptmasse des Zellkörpers nimmt das mucinhaltige Secret ein, das grobe Maschen bildet. Zwischen der Basis der Schleimdrüsen sitzen der Basalmembran einzelne flache Zellen des Stratum germinativum auf; ebenso liegen zwischen den freien Enden der Becherzellen wenige indifferente Deckzellen, zwischen denen sich auch kleine Schleimzellen von der gleichen Ausbildung wie im Mundhöhlenepithel finden, die den großen Drüsenzellen dicht angelagert sein können, aber sehr viel kleiner bleiben.

¹ Das Geruchsorgan von *G. jazo* wurde nicht untersucht.

<P29L2>

— Möglicherweise schützt der Schleim die Kiemenhöhlenwand und die Kiemen vor Beschädigung durch eindringende Sandkörnchen.

b) *Gobius caninus*, *Gobius III*, *Gobius IV* und *Gobius V*.

Im Vergleich zu *Gobius auratus* bieten die Haut, die Auskleidung der Kiemen- und Nasenhöhle und das Epithel der Kiemenbögen nichts Neues. Dagegen ist bei diesen Arten eine stärkere Blutversorgung der Mundschleimhaut vorhanden.

Als Beispiel sei das Epithel des Mundhöhlendaches von *G. caninus* herausgegriffen (Abb. 9). Es ist, verglichen mit dem eines ungefähr gleich großen *G. jazo* sehr viel flacher und besteht nur aus drei Schichten. Außer Becherzellen (Abb. 9, *Sch.dr.*), deren Öffnungen zwischen den Konturen der anliegenden Deckzellen eingesenkt sein können, finden sich große Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*), die der Basalmembran aufsitzen (in Abb. 9 etwas abgehoben) und an der Oberfläche einen kleinen Porus besitzen. Sie entsprechen den »eingesenkten Eiweißdrüsen«. Zwischen den Epithelzellen finden sich zahlreiche Interzellularräume, auch Lymphocyten (*L.*). Das Corium (*C.*) besteht wie bei *G. auratus* aus straffen Bindegewebsfibrillen, enthält aber, dem Epithel zugewendet, zahlreiche Kapillaren (*Kap.*), die etwas unterhalb der Basalmembran liegen können wie in Abb. 9. Die Bindegewebsschicht

zwischen Kapillare und Epithelbasis kann jedoch sehr dünn sein; dann liegen die Kapillaren dicht unter der Basalmembran und können diese nach außen vorbuchten. Ein Gasaustausch zwischen Außenmedium und Blut dürfte in dieser zweiten Modifikation des Epithels sehr wahrscheinlich sein. Im ersten Fall (Abb. 9) ist eine respiratorische Bedeutung der Gefäße auf Grund von nur histologischen Untersuchungen zum mindesten zweifelhaft.

<P30L1>

Doch zeigt ja ein Vergleich mit *G. jozo*, dessen Epithel zudem höher ist als bei *G. caninus*, daß zur Ernährung des Epithels eine solche stärkere Blutversorgung nicht benötigt wird. Auf diese Frage soll später noch näher eingegangen werden.

c) *Gobius II.*

Bei dieser Art findet sich außer im Corium der Mundhöhlenwand auch dicht unter der Epidermis ein Netz von Kapillaren, welche die Basalmembran vorwölben und die darüberliegenden Epidermiszellen plattdrücken, so daß man wohl berechtigt ist, eine schwache Hautatmung anzunehmen.

d) *Apocryptes lanceolatus*

An der Basis der Epidermis, deren vesiculöse Zellen im Vergleich zu *Grobius* sehr viel größer sind, ist ein dichtes Kapillarnetz vorhanden. Ferner ist das Epithel der Mundhöhle und – im Gegensatz zu *G. caninus* und *G. II* – auch das der Kiemenhöhle sehr mit Blutgefäßen versorgt. Es setzt sich nur aus zwei bis drei flachen Zellschichten zusammen, und das Kapillarnetz befindet sich dicht unterhalb der Basalmembran.

Ehe ich dazu übergehe, die akzessorischen Atmungsorgane bei den schlamm- und landlebenden *Gobiiformes* zu beschreiben, sei erläutert, was im folgenden unter »vascularisiertem Epithel« verstanden werden soll. SCHAFFER (1927) hat in seiner zusammenfassenden Darstellung über Gefäße im Epithel sich der Definition von JOSEPH (1898) angeschlossen und betont, daß nur dann von intraepithelialen Gefäßen gesprochen werden könne, wenn sie anastomosierende Schlingenbildungen zeigen, die rings von Epithelzellen umgeben sind. Im Anschluß an SCHAFFER werde auch ich nur dann von »Gefäßen im Epithel« oder »vascularisiertem Epithel im engeren Sinne« sprechen, wenn diese, gelöst von ihrer bindegewebigen Unterlage, sich zwischen den Epithelzellen verzweigen. Ausgeschlossen werden bei dieser strengen Definition alle diejenigen Fälle, wo das Kapillarnetz nur das Epithel von unten her einbuchtet, so daß die Epithelzellen entweder sehr flachgedrückt werden oder daß eine oder mehrere Zellschichten überhaupt ausfallen. In einem solchen Fall ist die Kapillare tatsächlich auf den größten Teil ihres Umfanges von Epithelzellen umgeben und nur mit der schmalen, nach innen gekehrten Fläche dem Bindegewebe aufgelagert. Da auch hierbei das Epithel durch die Kapillaren umgestaltet wird, und da diese funktionell ähnlich wirksam sein dürften wie die echten intraepithelialen Gefäße, so wird im folgenden auch ein derartiges Epithel »vascularisiertes Epithel« genannt werden (siehe auch HINTZSCHE 1930 und RAUTHER 1910, Fig.8).

<P31L2>

Von intraepithelialen Gefäßen und vascularisiertem Epithel im engeren Sinne soll dagegen nur in dem oben beschriebenen Spezialfall gesprochen werden.

e) *Amblyopus brachygaster.*

Die Haut (Abb.10) entbehrt der Schuppen; besonders in den tieferen Schichten der Epidermis sind die vesiculösen Zellen (*ves.Z.*) groß und polygonal, während sie sich nach oben mehr abplatten. Die flachen Zellen der Deckschicht (*D.*), zwischen denen Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) eingestreut sind, schließen die Epidermis nach außen ab. Im Corium (*C.*) liegt ein

Netzwerk von Kapillaren (*Kap.*), das dicht unter der Epidermis verläuft, diese aber nicht einbuchtet.

Im Gegensatz dazu ist das Epithel der Mundhöhle sehr stark vascularisiert; es steigen Gefäße aus dem Bindegewebe senkrecht zur Oberfläche empor und drängen die Epithelzellen beiseite; in den äußeren Schichten des Epithels dicht unter der Oberfläche verzweigen sich die Kapillaren in einer Ebene, so daß sie also echte intraepitheliale Kapillaren darstellen, Verhältnisse, wie sie sich unter den Gobiiformes sonst nur bei *Periophthalmus chrysospilos* und *schlosseri* vorfinden. Dieses stark vascularisierte, vier- bis fünfschichtige Epithel findet sich in der Mundhöhle nur dorsal und ventral, seitlich dagegen ist die Schleimhaut sehr flach. Hier dringen die Gefäße nicht in das Epithel ein, sondern spalten sich an der Grenze gegen das Corium kapillar auf. – Bei einem jungen, 4,8 cm langen *Amblyopus brachygaster* ist die dorsale Mundschleimhaut vierschichtig, und nur an ihrer Basis sind Kapillaren vorhanden. Im Gegensatz dazu ist ventral das Epithel sehr niedrig, und die Kapillaren wölben die Basalmembran nach außen vor, so daß über ihnen nur ein dünner, meist kernloser Teil einer Deckzelle liegt.

<P32L3>

Stets bleiben die Gefäße, die sich an der Epithelbasis reich verzweigen, mit ihrer nach innen gekehrten Seite in Verbindung mit dem Corium; erst bei der Verdickung des Epithels während der Größenzunahme des Tieres müssen die Kapillaren, um dicht unter der Oberfläche bleiben zu können, senkrecht ins Epithel aufsteigen und sich in den obersten Schichten aufspalten, ohne ihre direkte Verbindung mit dem Corium beizubehalten.

Ebenfalls stark vascularisiert ist das die Kiemenhöhle auskleidende Epithel. Da jedoch dieses nur aus zwei oder drei Schichten besteht, so verzweigen sich die Kapillaren nicht intraepithelial, sondern sie buchten das Epithel von unten her stark ein, lassen aber wie in der Mundhöhle nur einen schmalen, meist kernlosen Plasmasaum zwischen ihrer Wandung und dem Außenmedium bestehen.

Nicht vascularisiert ist das Epithel der Kiemenbögen; es zeigt aber im Vergleich zu dem von *Gobius* insofern eine stärkere Blutversorgung, als in den obersten Lagen des Coriums ein Netz von Kapillaren vorhanden ist, das dicht unter dem Stratum germinativum verläuft. Der Nasensack gleicht in Ausdehnung und Wandung dem von *G. auratus*.

f) *Trypauchen vagina*

Während die Haut am Rumpf in ihrem Bau vollständig mit der von *Amblyopus brachygaster* übereinstimmt, sind in der Haut des Kopfes sehr eigenartige Beziehungen zwischen Epidermis und Blutgefäßen zu beobachten (Abb. 11). Von dem in den oberen Coriumschichten (*C.*) befindlichen Kapillarnetz gehen Schlingen (*Kap.S.*) ab, die, umgeben von Bindegewebe, gegen die Epidermis vordringen. Das zu- und das ab-führende Gefäß verlaufen zunächst einander parallel nahezu senkrecht zur Epidermisoberfläche. In der Höhe des oberen Drittels der Epidermis sind sie vielfach verschlungen und anastomosieren auch direkt miteinander. Es können schon im senkrecht aufsteigenden Teil Gefäße sich abspalten (bei \times), die distal wieder in die Schlingen einmünden. Eine dünne Bindegewebsmembran umgibt die Kapillaren, die nicht zwischen die Epidermiszellen eindringen; die Papille ist vielmehr allseitig, auch distal, von den Zellen des Stratum germinativum (*St.g.*) überzogen. Wir haben es hier also mit echten, sehr eigenartigen Bindegewebspapillen zu tun. — Besonders dorsal und ventral fällt die Epidermis des Kopfes durch ihre bedeutende Dicke auf, die 250 μ und mehr betragen kann. Den Hauptteil nehmen die vesiculösen Zellen (*ves.Z.*) ein, die in den unteren Schichten langgestreckt sind und distalwärts eine mehr polygonale Form annehmen.

<P33L2>

Nach außen wird die Epidermis durch zwei bis drei Deckschichten (*D.*) von Zellen mit gleichmäßigem Plasmahalt abgeschlossen, zwischen denen Schleimzellen auftreten können. In

der Epidermis des Rumpfes kommen daneben, besonders zwischen die Turgorzellen eingeschaltet, große, runde Drüsenzellen vor mit wabigem Inhalt und basalliegender, stark pyknotischem Kern, die in ihrer Form ganz mit den »Becherzellen« übereinstimmen; ihr Secret aber wird durch Mucikarmin nicht gefärbt. Es liegt also hier vielleicht ein ähnlicher Fall vor, wie ihn RAUTHER (1925) bei den Syngnathiden beschreibt; er nennt diese Drüsenzellen vorläufig »helle Drüsen« und hebt hervor, daß man sie auf Grund vergleichend-histologischer Tatsachen als Schleimdrüsen bezeichnen könnte, daß aber ihr Inhalt »strukturell und färberisch« niemals den »echten Schleimdrüsen« völlig entspreche.

<P34L3>

Die Blutversorgung der Kopfhaut von *Trypauchen vagina* hat sich im Vergleich zu der von *Amblyopus brachygaster* viel weiter differenziert; dagegen ist die Mundhöhlenschleimhaut bei *Tr. vagina* weniger intensiv durchblutet. Die Kapillaren verzweigen sich nämlich nur innerhalb der obersten Coriumschichten und treten in keine näheren Beziehungen zum Epithel. Schleimdrüsen sind häufig, dagegen fehlen acidophile Drüsenzellen.

Nichts wesentlich Neues im Vergleich zu *A. brachygaster* bieten das Kiemenhöhlenepithel und die Schleimhaut des Nasensackes und der Kiemenbögen. In diesen Epithelien sind an Drüsenzellen bei *A. brachygaster* nur Schleimzellen, bei *Tr. vagina* dagegen Körnerdrüsen und eingesenkte Eiweißzellen vorhanden (siehe auch die Drüsenzellen des Kiemenblattepithels).

g) *Boleophthalmus*.

Die Haut bei *B. viridis* ist ebenfalls respiratorisch wirksam, die morphologisch-histologisch Differenzierung ist jedoch einen anderen Weg gegangen wie bei *Trypauchen*. — *B. viridis* hat am Kopf und Rumpf keine Schuppen; nur von After an bis zur Schwanzflosse sind kleine, mit bloßem Auge nicht erkennbare Schuppen vorhanden. Ihr Durchmesser ist so gering, daß sie sich nicht dachziegelartig überdecken, im übrigen zeigen sie aber die für die Teleosteer typische Anordnung. Die Epidermis zieht oberflächlich glatt über die Schuppe hinweg; letztere stößt mit der caudalen Kante gegen das Stratum germinativum vor, so daß die Epidermis an dieser Stelle dünner ist. Während sie normal außer dem Stratum germinativum drei Schichten polygonale vesiculöse Zellen und zwei Lagen flache Deckzellen umfaßt, liegt hier zwischen Basalschicht und Deckzellen nur eine Lage von sehr flachen Turgorzellen. In der flachen bindegewebigen Vorbuchtung bilden die unter der Epidermis verlaufenden Kapillaren eine Schlinge, indem sie sich über der Schuppe dicht dem Stratum germinativum anlegen. Es ist also hier im Anschluß an die Schuppe eine primitive, flache Coriumpapille vorhanden, in der die Gefäße des Coriums näher an der Oberfläche liegen und wahrscheinlich eine allerdings noch primitive Hautatmung ermöglichen. Bemerkenswert ist, daß die flachen Papillen nur im Anschluß an die Schuppen sich finden. Da, wo keine Schuppen vorkommen, ist die Epidermis überall gleich dick, und die wenigen, in den obersten Coriumschichten liegenden Kapillaren buchten die Epidermis nicht vor.

<P35L1>

Eine weitere Differenzierung der Papillen findet sich auf dem Operculum (Abb. 12). Hier ist die Epidermis nicht bloß flach von unten her eingedellt, sondern es sind knopfförmige Papillen vorhanden, die eine Erweiterung des Coriums darstellen. Die straffen Fibrillenzüge des Coriums (C.) lockern sich am Grund der Papille auf und geben Fasern zu ihrer Peripherie ab. Im Mittelpunkt der Papille kann auch eine kompaktere Masse von Bindegewebe liegen, von der aus Stützfasern nach außen strahlen. Am Grund ist die Papille leicht verengt; hier tritt aus dem Corium ein Gefäß ein (*Kap.S.*), das schräg nach außen emporsteigt und dann in einem Bogen an der Peripherie der Papille entlangzieht, ohne Seitenäste abzugeben, und schließlich, senkrecht absteigend, die Papille wieder verläßt. (Der abgebildete Schnitt ist etwas schräg geführt, so daß das Gefäß in der Papille in seinem ganzen Verlauf getroffen ist.) Es liegt hier also eine einfache Gefäßschlinge vor (*Kap.S.*). Die Kuppel der Papille wird von zwei Lagen flacher Zellen

gebildet. Es konnte nicht sicher festgestellt werden, ob die untere Schicht dem Stratum germinativum entspricht, das an den Seiten die Papille deutlich umfaßt (*St.g.*), oder ob sie die unterste Deckschicht (*D.*) darstellt. Das erstere ist wahrscheinlicher, könnte aber wohl nur durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen sichergestellt werden, wie dies bei den komplizierter gebauten Papillen von *Boleophthalmus boddaerti* möglich war (vgl. Abb. 43 und 44).

Dorsal am Kopf und in einer schmalen, daran anschließenden Zone am Rumpf bis zum vorderen Ansatzpunkt der zweiten Rückenflosse zeigen die Hautpapillen eine noch weitere Spezialisierung als an der Außenfläche des Operculums.

<P36L2>

Der äußere Durchmesser der Papille ist größer, und das aufsteigende und das absteigende Gefäß sind von Pigment umhüllt und meist unverzweigt (nur in wenigen Fällen konnte eine Aufspaltung eines der Gefäße beobachtet werden). Das zuführende Gefäß wird mit dem abführenden nicht durch ein gerades Kapillarstück verbunden, sondern zwischen beiden schaltet sich ein Netzwerk von Kapillaren ein, die von einer zarten Bindegewebsmembran umhüllt sind und sich von unten her zwischen die beiden Deckzellagen, welche die Papille nach außen begrenzen, eindrängen. So bleibt über den Kapillaren nur eine dünne Plasmaschicht als Teil einer oder zweier aneinanderliegender Deckzellen der obersten Lage übrig. Meist enthält diese Platte über der Kapillare keinen Kern. —Es haben sich also hier, gerade an den Stellen des Kopfes, die am meisten mit der Luft in Berührung kommen, leistungsfähigere Hautatmungsorgane herausgebildet als an den übrigen Körperteilen.

Noch weiter differenziert sind die respiratorischen Papillen in der Haut von *Boleophthalmus boddaerti* (HARMS 1928, Abb.27). Diese finden sich auf der Oberseite des Kopfes bis zu einer Linie, die den ventralen Ansatzpunkt der Branchiostegalmembran mit dem Mundwinkel verbindet, ferner in der Haut des Basalstückes der Brustflossen und an den Seiten des Rumpfes in einer sich caudodorsal keilförmig zuspitzenden Zone bis unter die Mitte der zweiten Rückenflosse. Besonders groß ist der Durchmesser der knopfförmigen Papillen auf der dorsalen Fläche des Kopfes und seitlich vom Ansatz der ersten Rückenflosse.

Schuppen finden sich am ganzen Körper außer an der Haut des Unterkiefers. Da, wo die Haut keine Papillen enthält, hat sie große Ähnlichkeit mit der von *Gobius*, so z. B. am Schwanz. Die Epidermis ist hier relativ dünn; auf ein flachzelliges Stratum germinativum folgen ein oder zwei Schichten platter vesiculöser Zellen und eine Deckschicht. An der Grenze zwischen zwei Schuppentaschen ist die Epidermis tief eingefaltet und schiebt sich keilförmig zwischen das Bindegewebe der Schuppentaschen ein. Diese Einfaltung ist schmal und besteht aus zwei Lagen von Stratum germinativum, zwischen denen eine Schicht von Turgorzellen liegt. Es entsteht so ein Bild, als ob die Schuppentaschen sich weit gegen die Epidermis hineindrängten und zwischen sich bloß eine schmale Zunge von Epidermis bestehen ließen, also eine Art von großräumiger Papillenbildung, wobei die interpapilläre Epidermis auf einen kleinen Raum beschränkt wird. Im lockeren Bindegewebe der Schuppentasche liegen auf den Querschnitten zerstreut Kapillaren, die sich oft dicht unter die Epidermis legen, diese aber nicht vorwölben.

<P37L3>

Ventral am Kopf ist die Epidermis weniger tief zwischen die Schuppen eingefaltet, und die Form der gegen das Epithel vorstoßenden Schuppentasche ähnelt schon viel mehr einer echten Coriumpapille, die von lockerem Bindegewebe erfüllt ist. Die Epidermispfeiler zwischen zwei Papillen ziehen nicht schräg, sondern senkrecht zur Oberfläche nach innen; auch sind sie viel breiter als die Einfaltungen zwischen den wahren Schuppentaschen, aber schmaler als die Epidermisteile, die zwei echte respiratorische Papillen voneinander trennen. Respiratorisch dürften die Papillen ventral am Kopf, wenn überhaupt, so doch von sehr geringer Bedeutung sein, denn die Blutversorgung stimmt mit der der echten Schuppentaschen überein.

Bei den echten respiratorischen Papillen von *B. boddaerti* (Taf. 1, Abb. 2) ist ebenfalls eine

konstante Beziehung zu den Schuppen vorhanden: jeder Schuppe entspricht stets nur eine Papille. Die Epidermis setzt sich außer den flachen bis kubischen Zellen des Stratum germinativum (*St.g.*) aus vier bis zehn Lagen großer vesiculöser Zellen (*ves.Z.*) und ein bis zwei Deckschichten (*D.*) zusammen, zwischen die Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) eingelagert sind. Die Papille ist am Grund verengt: hier schiebt sich die Schuppe mit ihrer caudalen Kante gegen die Papille vor, und an dieser Stelle treten auch das zu- und das abführende Gefäß in die Papille ein. Vom freien Rand der Schuppe strahlen bindegewebige Stützfasern (*St.f.*) aus, sich häufig verästelnd. Sie gehören der lockeren, subepidermalen Schicht des Coriums an, welche die Schuppe allseitig umgibt und reich an Pigmentzellen (*P.*) ist. Die Gefäßversorgung der Papille ist weit komplizierter als bei *B. viridis*. Da die zu- und abführenden Gefäße von einem Pigmentmantel umgeben sind, ist ihr Verlauf in einem ungefärbten Totalpräparat verhältnismäßig einfach und übersichtlich wahrzunehmen (Abb. 13). Im subcutanen Bindegewebe zweigen von den größeren Arterien und Venen kleinere Gefäße ab, die das straffe Corium durchbrechen (in Taf. 1, Abb. 2 ist die Durchtrittsstelle nur angeschnitten) und zwischen den sich dachziegelartig überdeckenden Schuppen ins subepidermale Bindegewebe eintreten. Hier verlaufen stets zwei solche Gefäße dicht nebeneinander und parallel mit der Schuppe: das kleinere ist die Arterie (Abb. 13, A.) und das größer die Vene (*V.*) einer Papille. Am hinteren Rand der Schuppe biegen beide Gefäße nahezu rechtwinklig nach oben und dringen in die Papille ein, die Vene dem seitlichen Rand der Blase näher, die Arterie ziemlich in der Mitte. Während die Arterie sich in mehrere Äste aufspaltet (in Abb. 13 z. B. in fünf), die radial nach außen und oben strahlen, teilt sich die Vene stets in zwei Gefäße (*R.*) welche sich ungefähr in halber Höhe ringförmig der Epidermis anlegen.

<P38L3>

Der Ring ist nicht ganz geschlossen, da sich die Gefäße vorher kapillar zerteilen; von den beiden Ringgefäßen gehen nach der seitlichen und oberen Peripherie der Papille Seitenzweige ab. In Abb. 13 führt ein Ast auch nach der Mitte der Papille zu, die übrigen aber strahlen nach außen und oben. Die kapillare Verbindung zwischen den Seitenzweigen der Arterie und Vene ist auf Abb. 13 nicht zu sehen, da die Kapillaren keinen Pigmentmantel besitzen. Die Gefäße sind pigmentiert, bis sie die Basalmembran der Epidermis erreichen; dann spalten sie sich in Kapillarnetze (Taf. 1, Abb. 2, *Kap.*) auf, welche die Epidermis der Kuppel von unten her vorwölben (Taf. 1, Abb. 2). Das vascularisierte Epithel ist also in den Hautpapillen von *B. boddaerti* ebenso gebaut wie in den dorsalen Papillen von *B. viridis*; jedoch ist bei *B. boddaerti* die respiratorisch wirksame Fläche größer und ihre Blutversorgung entsprechend komplizierter.

Es sei noch bemerkt, daß der Vergleich zwischen der Haut am Schwanz, den einfachen Papillen ventral am Kopf und den echten respiratorischen Papillen nur ein rein morphologischer sein kann und nicht etwa besagen soll, daß dieser Weg in der Phylogenese besritten worden sein muß.

<P39L1>

Die Ontogenie zeigt vielmehr (siehe unten S. 86-88), daß die respiratorischen Papillen sich bilden, bevor sich Schuppen anlegen, daß also die Papille nicht etwa als eine umgebildete Schuppentasche angesprochen werden muß, so naheliegend dieser Vergleich auch ist. Ferner können beim ausgewachsenen Tier echte respiratorische Papillen vorhanden sein da, wo Schuppen fehlen, so in einem schmalen Streifen am ventralen Rand des Operculums, seitlich unterhalb der Augen, zwischen Oberkiefer und Augen sowie in der Haut des Unterkiefers.

Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle ist bei *B. viridis* und *boddaerti* übereinstimmend gebaut und ähnelt außerdem sehr stark dem Kiemenhöhlenepithel von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina*. Abb. 14 stellt einen Querschnitt durch die Mundhöhlenschleimhaut von *B. boddaerti* dar. Das Epithel ist flach dreischichtig, die Zellen der mittleren Lagen sind polygonal, die der oberen platt und mit einem Stäbchensaum versehen. Die Hauptschicht des Coriums (*C.*) ist sehr breit, während unter dem Epithel der Kiemenhöhle nur eine dünne Lage

von straffen Bindegewebsfasern vorhanden ist. Diese Unterschiede in der Ausbildung des Coriums finden sich übrigens bei allen untersuchten *Gobiiformes* vor. Die im subcutanen lockeren Bindegewebe verlaufenden Arterien und Venen durchbrechen das Corium. Ihre kapillaren Endverzweigungen (*Kap.*) bilden an der Außenfläche des Coriums ein dichtes Netzwerk, das von innen her in das Epithel eingesenkt und vom umgebenden Medium nur durch die äußerste Zellschicht getrennt ist, wobei der Kern der die Kapillare deckenden Epithelzelle sich meist nicht über, sondern neben der Kapillare befindet. Drüsenzellen sind in diesen Epithelien nicht häufig, doch kommen regelmäßig Becherzellen und eingesenkte Eiweißdrüsen vor.

<P40L2>

Im Epithel der Kiemenhöhle von *B. boddaerti* finden sich außerdem acidophile Körnerdrüsen.

Das Epithel der Kiemenbogen weist gegenüber dem von *Gobius* keine Besonderheiten auf. Ebenso ist das Geruchsorgan von *B. viridis* und *B. boddaerti* in seinen Grundzügen ähnlich gebaut wie bei *Grobius*. Durch die dorsale Lage der Augen und die stärkere Ausbildung der Hautfalte über der Oberlippe bei *Boleophthalmus* sind die vordere und die hintere Nasenöffnung weiter auseinander gerückt. Letztere liegt dicht unterhalb des Auges, erstere auf einem kleinen Zipfel am unteren Rand der Hautfalte. Der olfactorische Teil stellt eine Röhre dar, die teils in ihrem ganzen Umfang, teils nur medial und ventral mit Sinnesepithel ausgekleidet ist; eine Sonderung in einzelne Geruchsknospen ist nicht eingetreten. Der nicht sensible Teil der Röhre trägt ein vierschichtiges Plattenepithel, das eingesenkte Eiweißdrüsen und bei einem Exemplar von *B. boddaerti* ausnahmsweise auch Körnerzellen enthält. Der Nasensack ist sehr geräumig und sowohl in seiner mediolateralen als auch in seiner dorsoventralen Ausdehnung bedeutend umfangreicher als der von *G. auratus*. Bei manchen Individuen ist seine Wand stark gefaltet, und die Säcke scheinen dann von geringerem Umfang zu sein als bei anderen Exemplaren, deren Nasensäcke aufgebläht sind. Als Norm aber kann für *B. viridis* und *B. boddaerti* das gelten, daß die Ethmoidalhöhlen beider Seiten sich in der Medianlinie sehr nahe kommen, ohne daß sich jedoch ihre Wände dichter aneinanderlegen, und daß die Intermaxillarhöhle weit nach ventral gegen das Dach der vorderen Mundhöhlenregion vorspringt. Das Epithel des Nasensackes ist sehr dünn und besteht aus stark abgeflachten Zellen in zwei bis drei Lagen. Schleimzellen und eingesenkte Eiweißdrüsen finden sich regelmäßig, Körnerdrüsen in den meisten Fällen zwischen die indifferenten Epithelzellen eingeschaltet. Eine sehr dünne Lage von straffen Bindegewebsfasern grenzt das Epithel ab gegen das darunterliegende lockere Bindegewebe; in diesem verlaufen außer der Arteria und Vena nasalis zerstreute Kapillaren, die jedoch keine nähere Beziehung zum Epithel erlangen.

h) *Periophthalmus*.

RAUTHER (1910) und HARMS (1928) haben auf die große Bedeutung hingewiesen, die bei *Periophthalmus* der Hautatmung zukommt. — Eine vergleichende Untersuchung von *P. koelreuteri*, *argentineatus*, *dipus*, *vulgaris*, *chrysohilos*, und *schlosseri* ergab, daß allen eine starke Vascularisation der Haut eigen ist und daß der Grundbauplan der Haut und die Ausdehnung der vascularisierten Epidermis relative konstant ist.

<P41L3>

Am stärksten durchblutet ist die Haut an der Ober- und Vorderseite des Kopfes und auf dem Kiemendeckeln, etwas schwächer an Rumpf und Schwanz. Nicht vascularisiert ist dagegen die Epidermis der ventralen Fläche des Schwanzes und Rumpfes, die dem Boden aufliegt; hier sind nur vereinzelte Kapillaren im subepidermalen Bindegewebe vorhanden. Jedoch finden sich diese reichlicher unter der Epidermis der ventralen vorderen Kopfregion bis zum Unterkiefer, ja es kann hier die Epidermis echte Vascularisation zeigen. Der vordere Teil des Kopfes erhebt sich ja auch mehr oder weniger über die Unterlage und ist nicht so starker Reibung ausgesetzt.

—Schuppen finden sich am ganzen Rumpf und Schwanz und dorsal am Kopf bis zu den Augen, sowie auf dem Operculum. Zwischen den Augen und dem Oberkiefer ist wohl die Epidermis stark vascularisiert, aber Schuppen fehlen. Ebenso ist der Unterkiefer bis zum vorderen Ansatz der Membrana branchiostegi frei von Schuppen.

Der feinere Bau der Haut sei an zwei *Periophthalmus*-Arten erläutert, an *P. vulgaris* als Typ für eine kleinere Art und an der größten Art *P. schlosseri*.

Die Epidermis besteht bei *P. vulgaris* (Abb. 15) aus einer Basalschicht von kubischen oder mehr flachgedrückten Zellen (*St.g.*); darauf legen sich mehrere Lagen vesikulöser Zellen (*ves.Z.*) und nach außen zwei bis drei Deckschichten. Die Turgorzellen sind am ganzen Körper vorhanden; am Rumpf und an der Oberseite des Kopfes sind sie meist parallel zur Oberfläche flachgedrückt, während sie auf dem Operculum am typischsten ausgeprägt erscheinen. Die mit homogenem Plasma erfüllten Deckschichten setzen sich da, wo die Haut ventral ständig in Berührung mit der Unterlage ist, aus mehr kubischen Zellen zusammen, dorsal am Kopf und Rumpf sind sie mehr oder weniger abgeflacht.

<P42L1>

Stets ist ein Stäbchensaum mit Schlußleisten vorhanden, der ventral besonders deutlich ist. Drüsenzellen sind in der Epidermis nicht häufig, aber immer nachweisbar: neben eingesenkten Eiweißdrüsen kommen vor allem Schleimzellen vor. Zwischen die Schuppentaschen senkt sich die Epidermis ebenso wie bei *Gobius* in einem feinen Keil ein, der zwischen zwei Schichten von Stratum germinativum eine dünne Lage von flachen Turgorzellen enthält. In den Schuppentaschen verlaufen stets zwei größere Gefäße, die sich unter der Epidermis aufspalten. Nun steigen die Kapillaren (Abb. 15, *Kap.*) senkrecht zur Oberfläche der Epidermis empor; sie durchbrechen jedoch nicht die Basalmembran und das Stratum germinativum (*St.g.*), sondern diese werden durch das aufsteigende Gefäß vorgewölbt und umschließen es in Form eines Cylindermantels. So gelangt die Kapillare bis in die Region der Epidermis, wo die vesiculösen Zellen (*ves.Z.*) von den Zellen der Deckschichten abgelöst werden. Es muß hervorgehoben werden, daß bis hierhin das Gefäß nicht eigentlich intraepithelial verläuft, sondern in einer Art fingerförmiger Vorstülpung des Coriums, die allerdings außer dem Gefäß keine weiteren bindegewebigen Elemente enthält, abgesehen von einer die Kapillare umhüllenden Membran, die jedoch nicht mit Sicherheit von der anliegenden Basalmembran zu unterscheiden ist. Distalwärts werden die Zellen des Stratum germinativum, die diese Einstülpung umgeben, immer flacher; ebenso platten sich die benachbarten vesiculösen Zellen parallel zur Richtung des aufsteigenden Gefäßes ab. Dieses verzweigt sich, wenn es an der Greze zwischen Turgorzellen und Deckschichten angelangt ist, schirmförmig in mehrere Äste, die nunmehr parallel zur Oberfläche verlaufen (*Kap.*). Während bisher das Gefäß stets deutlich vom Stratum germinativum umhüllt war, ist dieses um die Seitenäste nicht mehr nachzuweisen; die abgeflachten Zellen des Stratum germinativum gleichen nämlich in dieser Höhe vollkommen den Zellen der Deckschichten. Daß die Kapillaren bis in ihre letzten Verzweigungen von der Basalschicht umhüllt sind, ist aber auch schon deshalb sehr unwahrscheinlich, weil die dicht unter der Oberfläche verlaufenden Kapillaren von dem Außenmedium nur durch eine sehr dünne, homogene Plasmalage, meist ohne Kerne, getrennt sind, die kontinuierlich in die daneben liegenden Deckzellen übergeht und als Teil dieser Zellen betrachtet werden muß. Nirgends konnte eine zweite Schicht zwischen Kapillaren und äußerem Medium festgestellt werden. Von der Verzweigungsstelle des aufsteigenden Gefäßes ab haben wir es also mit echten intraepithelialen Kapillaren zu tun, die ein weitverzweigtes Netzwerk bilden als Verbindung zwischen den Hautarterien und -venen.

<P43L1>

Ganz entsprechende Verhältnisse wie bei *Periophthalmus vulgaris* finden sich in der Haut von *P. dipus*, *P. koelreuteri fuscatus*, *P. argentilineatus* und *P. chrysospilos*. Bei den größeren Arten ist die Epidermis meist dicker als bei den kleineren; die Wand der Gefäße, welche die Epidermis vorwölben und in ihre obersten Schichten eintreten, wird jedoch auch hier nur von

einer feinen Bindegewebsmembran und vom Endothel gebildet. Nie tritt Pigment oder lockeres Bindegewebe mit den Gefäßen in die fingerförmige Papille ein.

Bei *P. schlosseri* wird durch die große Höhe der Epidermis auch eine Komplizierung der Blutversorgung nötig. Abb. 16 zeigt einen Querschnitt durch die Epidermis der medianen Kopfhaut hinter den Augen. Die Epidermis besteht aus einer Lage von kubischen Zellen des Stratum germinativum (*St.g.*), zahlreichen Schichten von vesikulösen Zellen (*ves.Z.*) und vier bis sechs flachen oder kubischen Deckschichten (*D.*), zwischen die Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) eingeschaltet sind. Vom subepidermalen Bindegewebe (*B.g.*) strecken sich fingerförmige Papillen gegen die Epidermis vor, die mit breiter Basis beginnen und nach oben zu sich verschmälern. Im unteren Teil der Papille enthält diese außer dem zu- oder abführenden Gefäß Bindegewebe (*B.g.*) mit Pigmentzellen, nach außen zu ist um das Gefäß (*G.*) nur wenig Bindegewebe erhalten; stets jedoch umhüllt ein Pigmentmantel (*P.*) das Gefäß, das eine Arteriole bzw. eine kleine Vene ist, denn an der Bildung der Wand nehmen außer dem Endothel und einer feinen Schicht von Bindegewebe Ringmuskelzellen (*R.M.*) teil. Im oberen Viertel der Epidermis, da, wo die polygonalen Turgorzellen (*ves.Z.*) sich abzuflachen beginnen, verzweigt sich das senkrecht verlaufende Gefäß in mehrere horizontale Äste, die bald ihre Muskelschicht verlieren, aber noch einen Pigmentmantel besitzen. Diese Zweige sind intraepithelial, da sie zwischen den Turgorzellen liegen und ihre Verbindung mit dem Corium aufgegeben haben. Sie steigen weiter gegen die Oberfläche auf, verlieren ihr Pigment und verästeln sich zwischen den äußersten Deckschichten (*D.*). In der Aufsicht kann man feststellen, daß diese Endverzweigungen (*Kap.*) als ein dichtes Netzwerk die zu- und abführenden Gefäße verbinden. Da, wo die Kapillaren verlaufen, ist die äußere Kontur der Epidermis, wohl durch den Druck in den Gefäßen, etwas vorgebuchtet. Daß ein Gasaustausch zwischen umgebendem Medium und Blut an diesen Stellen sehr leicht vonstatten gehen kann, geht wohl aus Abb.16 ohne weiteres hervor. –Am Rumpf ist die Epidermis nicht so hoch wie am Kopf: Außer dem Stratum germinativum und den Deckschichten sind nur drei bis vier Schichten langgestreckter und etwa zwei Schichten flacher Turgorzellen vorhanden.

<P44L1>

Die Durchblutung der obersten Deckschichten ist prinzipiell dieselbe wie in Abb.16, erreicht jedoch nicht dieses Ausmaß. An der Ventralfläche des Körpers und des Kopfes hat die Epidermis dagegen ungefähr dieselbe Höhe wie auf der Oberseite des Kopfes. An diesen der mechanischen Reibung stark ausgesetzten Flächen können die obersten Zellschichten stark abgeplattet und zum Teil abgeschilfert sein, was auf einen Verhornungsprozeß schließen läßt. Nach HARMS (1928) fiel die Cystinprobe an frischem Material positiv aus. An anderen Stellen der Ventralfläche dagegen ist histologisch eine Verhornung der obersten Lagen nicht nachweisbar, und diese unterscheiden sich nicht von den Deckschichten der dorsalen und seitlichen Haut.

<P45L2>

Stets sind sehr deutlich Schlußeisten und ein Stäbchensaum ausgeprägt. Die Blutversorgung der ventralen Rumpfhaut ist spärlich. Aus dem Corium steigen Gefäße in bindegewebigen, fingerförmigen Papillen, die das Stratum germinativum vorwölben, senkrecht nach oben. Zwischen die Epithelzellen selbst dringen keine Gefäße ein. An der Ventralfläche des Kopfes verzweigen sich die senkrecht aufsteigenden Gefäße wenig zwischen den obersten Lagen der vesikulösen Zellen.

Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle sowie der Kiemenbögen ist innerhalb der Gattung *Periophthalmus* verschieden weit differenziert. Die einzelnen Arten sollen daher gesondert gesondert behandelt werden. Im Gegensatz zu den meisten *Periophthalmus*-Arten ist das Mundhöhlenepithel von *P. vulgaris* (Abb.17) und *P. cantonensis cantonensis* nicht vascularisiert; es schließt sich in seiner Ausbildung an *Gobius* an, weist jedoch eine schwächere Blutversorgung auf als das von *G. caninus* oder *G. IV*. Innerhalb der Hauptschicht des Coriums

(C.), meist von dem Stratum germinativum (*St.g.*) durch eine mehr oder weniger dicke Lage von Bindegewebsfasern getrennt, trifft man im Querschnitt vereinzelt eine angeschnittene Kapillare (*Kap.*). (Eine Ausnahme gegenüber den zahlreichen daraufhin untersuchten Rassen von *P. vulgaris*, die alle in bezug auf das Mundhöhlenepithel die beschriebenen Verhältnisse zeigen, macht nur die »Stammform«, die bei Batavia zusammen mit *P. chrysospilos* lebt. Hier ist eine deutliche Vascularisation zu beobachten, ungefähr im selben Ausmaße wie bei *Boleophthalmus*.)

Das die Kiemenhöhle auskleidende Epithel (Abb. 18) ist entgegen dem der Mundhöhle bei allen untersuchten *P. vulgaris*-Rassen sowie bei *P. cantonensis cantonensis* stärker mit Blutgefäßen versorgt und nach dem Typ von *B. boddaerti* gebaut. Stets ist es sehr flach, zwei- oder dreischichtig und enthält Schleimzellen (*Sch.dr.*) und eingesenkte Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*). Die Kapillaren (*Kap.*) verlaufen unter der Deckschicht (*D.*) des Epithels und haben das Stratum germinativum (*St.g.*) verdrängt.

<P46L2>

—Die Kiemenbögen haben bei *P. vulgaris* und *cantonensis* im Gegensatz zur Wand der Kiemenhöhle kein vascularisiertes Epithel, auch findet sich kein Kapillarnetz innerhalb der straffen Coriumsschicht. Nur bei *P. vulgaris* »Stammform« ist ein solches dicht unter dem Stratum germinativum des dreischichtigen Epithels vorhanden.

Intensiver als bei den beiden obigen Arten ist die Blutversorgung der Mundhöhlenschleimhaut von *P. koelreuteri fuscatus* (Abb. 19). Das Epithel, das in seinem Bau mit dem von *P. vulgaris* übereinstimmt, ist allerdings nicht vascularisiert, da die Kapillaren (*Kap.*) innerhalb des Coriums (C.) verbleiben und die Basalschicht des Epithels (*St.g.*) nicht oder nur wenig nach außen drängen. Ein Fortschritt gegenüber *P. vulgaris* ist jedoch insofern vorhanden, als die Gefäße nach außen zu direkt an die Basalmembran (*B.M.*) stoßen. —Das Epithel der Kiemenhöhle ist dagegen stark vascularisiert; teilweise stimmt das histologische Bild mit dem von *B. boddaerti* überein; die Durchblutung ist jedoch intensiver, und an vereinzelt Stellen konnten auch echte intraepitheliale Capillaren beobachtet werden.

P. argentilineatus und *P. dipus* stehen in bezug auf die betreffenden Epithelien auf der gleichen Entwicklungshöhe. Sowohl die Mund- als auch die Kiemenhöhle werden von einem niedrigen, zwei- bis vierschichtigen Epithel ausgekleidet, das wie bei *Boleophthalmus* von unten her durch ein reiches Kapillarnetz ausgebuchtet wird.

<P47L2>

Die Zahl der Kapillaren ist jedoch im Vergleich zu *Boleophthalmus* viel größer. Gefäße innerhalb des Epithels konnten mit Sicherheit nicht festgestellt werden. Die Beziehungen zwischen Blut und Außenmedium sind aber trotzdem ebenso innige wie etwa in der Kiemenhöhle von *P. koelreuteri fuscatus*.

Die Kiemenbögen besitzen bei *P. koelreuteri fuscatus*, *P. argentilineatus* und *P. dipus* eine Schleimhaut, die mit der in Abb. 19 abgebildeten Mundhöhlenschleimhaut von *P. koelreuteri fuscatus* ziemlich übereinstimmt. Nie konnte eine so starke Durchblutung wie in der Wand der Kiemenhöhle beobachtet werden.

Bei *Periophthalmus chrysospilos* und *schlosseri* sind die akzessorischen Atmungsorgane am weitesten differenziert. Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle sowie der Kiemenbögen ist besonders bei *P. schlosseri* relativ hoch, und die Kapillaren müssen daher, um dicht unter der Oberfläche verlaufen zu können, sich in den obersten Epithelschichten verzweigen. Abb. 20, die einen Schnitt durch die Schleimhaut der Kiemenhöhle eines *P. schlosseri argentiventralis* darstellt, zeigt dies sehr deutlich.

<P48L2>

Das aus dem lockeren Bindegewebe aufsteigende Gefäß (*G.*) durchbricht das straffe Corium (C.) und teilt sich in zwei parallele Äste, die das Epithel senkrecht durchsetzen und sich dann innerhalb der obersten Schichten horizontal verästeln. An der Basis des Epithels sind

angeschnittene Gefäße weit seltener, während die obersten Deckschichten ganz von Kapillaren durchsetzt sind. Diese Tatsache deutet ebenfalls darauf hin, daß die letzten Endverzweigungen innerhalb des Epithels vor sich gehen. Auf Taf. 1, Abb. 3 sind dieselben Beziehungen zwischen Kapillaren und Epithel bei *P. chrysozilos* (Mundhöhlenschleimhaut) zu beobachten. Trotz der geringeren Höhe des Epithels liegt auch hier das eigentliche Kapillarnetz meist zwischen den Deckschichten (*D.*). — Daß es sich nicht um Gefäßdivertikel im Sinne JOSEPHS (1898) handelt, die das Epithel vorbuchten und nur auf Schrägschnitten als allseitig von den Epithelzellen umhüllt scheinen, geht aus Abb. 21 hervor, welche die herauspräparierte dorsale Mundhöhlenschleimhaut von *P. chrysozilos* in der Aufsicht wiedergibt.

<P49L1>

Die dunkler erscheinenden, d. h. stärker mit Blutkörperchen gefüllten Gefäße stellen die Venen (*V.*) dar, die helleren die Arterien (*A.*). Die größeren Gefäße verästeln sich vielmals, und die letzten Endverzweigungen bilden ein Kapillarnetz (*Kap.*) zwischen den zu- und den abführenden Gefäßen. — Die genannten Epithelien sind reich an Drüsenzellen. Bei *P. chrysozilos* fehlen die Becherzellen, und in der Mundhöhlenschleimhaut finden sich zahlreiche, schwach eingesenkte Eiweißzellen (Taf. 1, Abb. 3, *e.E.dr.*); das Kiemenhöhlenepithel enthält außerdem sackförmige Körnerdrüsen, die aber nicht wie die ersteren der Basalmembran aufsitzen, sondern nur in den obersten Schichten vorkommen. Im Mundhöhlenepithel von *P. schlosseri* wurden eingesenkte Eiweißdrüsen und Schleimzellen festgestellt, im Kiemenhöhlenepithel außerdem Körnerdrüsen (Abb. 22, *e.E.dr.*, *K.dr.* und *Sch.dr.*). Jedoch fehlen bei dieser Art die Drüsenzellen im eigentlichen vascularisierten Epithel und kommen nur in gewissen, nicht durchbluteten Schleimhautbezirken vor; hier sind sie aber sehr reichlich vertreten und oft dicht nebeneinander gelagert (Abb. 22).

Allen von mir untersuchten *Periophthalmus*-Arten ist im Vergleich zu *Gobius* und auch zu *Boleophthalmus* eine starke Vergrößerung des Nasensackes eigen. In cranio-caudaler Richtung kommt seine Ausdehnung der von *Gobius* ungefähr gleich; die mediolaterale und dorsoventrale Erstreckung jedoch ist größer. Die vordere untere Nasenöffnung sitzt auf einem zipfelförmigen Fortsatz der über der Oberlippe gelegenen Hautfalte, der nach HARMS (1928) bei *P. vulgaris s. argentilineatus* zeitweise in die Mundhöhle hereingezogen werden kann, so daß eine Art innere Nasenöffnung zustande kommt.

<P50L3>

Die hintere obere Nasenöffnung dagegen ist nach dorsal gerückt und liegt direkt unter dem Auge. Zwischen beiden Öffnungen erstreckt sich der olfactorische Teil in Form einer Röhre, die medial mit Sinnesepithel ausgekleidet ist, das bei *P. vulgaris s. argentilineatus* eine Differenzierung in einzelne Sinnesknospen aufweist (HARMS 1928). Für *P. koelreuteri fuscatus*, *dispus*, *argentilineatus*, *chrysozilos* und *schlosseri schlosseri* konnte ich dieses Verhalten des Sinnesepithels bestätigen. Der nicht sensible Teil des Rohres ist von einem niedrigeren, oft reich mit eingesenkten Eiweißzellen und Körnerdrüsen versehenen Epithel ausgekleidet, das dem des Nasensackes entspricht. Dieser ist sehr dünnhäutig und vielfach gefaltet und erstreckt sich in seinem ethmoidalen, mehr dorsal gelegenen Teil bis zur Medianlinie. Hier legen sich die Wände der Nasensäcke beider Seiten dicht aneinander, so daß eine dünne Membran gebildet wird, die sich aus den Epithelzellen mit der darunterliegenden dünnen Schicht von straffen Bindegewebsfasern und wenig lockerem Bindegewebe zusammensetzt. Der maxillare Teil des Nasensackes dehnt sich von der oberen Nasenöffnung nach lateral und ventral aus und ist meist vom Munddach nur durch eine dünne Lage von lockerem Bindegewebe getrennt. Die Wand des Nasensackes ist bei *P. vulgaris*, *koelreuteri fuscatus*, *argentilineatus* und *dipus* übereinstimmend gebaut. Als Beispiel sei *P. koelreuteri fuscatus* näher beschrieben: das Epithel ist sehr dünn und setzt sich nur aus zwei, höchstens drei Schichten flacher Zellen zusammen, deren oberste einen Stäbchensaum tragen. Auffallend ist der große Reichtum an einzelligen Drüsen, welche die ganze Dicke der Schleimhaut durchsetzen; unter ihnen überwiegen die

serösen (Körner- und flach eingesenkte Eiweißzellen). Schleimdrüsen sind ebenfalls vorhanden, doch treten sie gegenüber ersteren mehr zurück. Dem Epithel liegt dicht eine dünne Schicht aus parallelen Bindegewebsfasern an, darunter folgt lockeres Bindegewebe. Dieses enthält spärliche Kapillaren, die jedoch nur selten dicht unter der straffen Lage verlaufen und keine nähere räumliche Beziehung zum Epithel erlangen.

RAUTHER (1910) konstatierte bei *P. koelreuteri*, daß im Nasensack »dicht unter dem Epithel verlaufende Kapillaren bis nahe unter die Oberfläche vordringen«. Ein solches Verhalten der subepithelialen Gefäße konnte ich bei *P. koelreuteri fuscatus* nicht feststellen. Doch ist es sehr wohl möglich, daß bei der großen Mannigfaltigkeit der Rassenkreise der Familie *Periophthalmus* und bei der Unsicherheit der systematischen Einordnung besonders der bisher als »*koelreuteri*« beschriebenen Formen die von mir untersuchte *koelreuteri*-Form nicht mit der von RAUTHER untersuchten übereinstimmt.

<P51L4>

Auch bei *P. schlosseri* zeigt die Wand des Nasensackes in bezug auf Durchblutung keine Besonderheiten. Das Epithel ist vier- bis fünfschichtig und ist besonders reich an Körnerdrüsen. Das den Nasensack versorgende Kapillarnetz liegt im lockeren Bindegewebe.

Dagegen finden sich bei *P. chrysospilos* an der Basis des drei- bis vierschichtigen Epithels, besonders im caudalen Teil des Nasensackes, Kapillaren, die, nur von einer Bindegewebsfaser umhüllt, die Basalschicht teilweise schwach vorbuchten. Es entsteht so ein Bild wie etwa in der Mundhöhlenschleimhaut von *P. koelreuteri fuscatus* (vgl. Abb. 19).

2. Morphologie der Mund- und Kiemenhöhle.

Die Ausdehnung des mit Kapillaren besonders stark versehenen Epithels der Mund- und Kiemenhöhle ist für die verschiedenen *Gobiiformes* nicht einheitlich. Bei *Gobius III*, *Gobius IV* und *Gobius V* ist die Verbreitung der Epithelbezirke, die an ihrer Basis ein Kapillarnetz haben, relativ gering; sie sind meist auf das Dach der Mundhöhle beschränkt, während bei *Gobius II* und *Gobius caninus* das Epithel der gesamten Mundhöhle an der Basis mit Kapillaren versehen ist, wobei im allgemeinen die Gefäßversorgung dorsal stärker ist als ventral und seitlich. Bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* dagegen bedeckt das vascularisierte Epithel nicht nur die ganzen Mundhöhlenwand, sondern auch die Kiemenhöhle ist in ihrem weitaus größten Teil mit einem solchen Epithel ausgekleidet, ausgenommen einen kleinen, cranio-dorsalen Bezirk lateral von den dorsalen Ansatzstellen der Kiemenbögen.

Vascularisiertes Epithel findet sich in der Mund-Rachenhöhle von *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* dorsal, ventral und seitlich bis zum vorderen Rand der oberen und unteren Schlundknochen. Nur im caudalen Bereich ist ein schmaler Medianstreifen sowohl dorsal als auch ventral mit etwas höherem, nicht vascularisiertem Epithel bedeckt. Die Verteilung des vascularisierten Epithels in der Kiemenhöhle ist bei *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* ebenfalls übereinstimmend. Auf seiner ganzen Innenfläche ist das Operculum mit vascularisiertem Epithel bedeckt, das, wie schon RAUTHER (1910) bei *Periophthalmus koelreuteri* beobachtete, durch zahlreiche Längsfalten eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung erfährt. Diese Falten setzen sich auf die ventrale Innenfläche der Kiemenhöhle fort, sind aber nur dann vorhanden, wenn der Kiemendeckel angezogen ist und die Branchiostegalmembran parallel zur Sagittalebene liegt.

<P52L2>

Wird die Kiemenhöhle aufgebläht, wobei sich die Membrana branchiostegi quer zur Längserstreckung des Tieres einstellt, dann glätten sich die Längsfalten vollkommen. Das Epithel der medialen Wand der Kiemenhöhle ist ebenfalls vascularisiert, wenngleich die Durchblutung hier im allgemeinen nicht so stark ist wie an der Innenfläche des Operculums. Im

vorderen dorsalen Abschnitt der Kiemenhöhle, in der Region, wo die Pseudobranchie liegt, kann das Epithel nicht mehr als vascularisiert angesprochen werden. Es ist wohl sehr dünn, aber die Kapillaren beschränken sich auf das lockere Bindegewebe.

Bei *Periophthalmus* zeigt gerade diese Region eine besondere morphologische Eigentümlichkeit, die auch RAUTHER (1910) bei *Periophthalmus koelreuteri* beobachtete. Er schreibt S. 532: »Betrachtet man nach Entfernung des Unterkiefers und der ventralen Hälfte des Kiemenkorbes das Dach der Mund- und Rachenhöhle, so fällt sogleich auf, daß kurz vor dem ersten Kiemenbogen die Rachenhöhle rechts und links von der Schädelbasis sich plötzlich dorsalwärts ausweitet.« Dieser »flache dorsale Nebenraum der Rachenhöhle« ist bei den S. 5 und 6 genannten *Periophthalmus*-Arten in breiter Verbindung mit dem vorderen Teil der Kiemenhöhle und kann als zu dieser gehörig angesehen werden. Die Verbindung mit der Mund-Rachenhöhle geschieht durch die erste Kiemenspalte zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen. Dieser ist jedoch nicht auf seiner ganzen Länge frei, sondern nur in seinem dorsalen Teil. Hier verläuft der erste Kiemenbogen wie die drei folgenden schräg nach hinten; der mittlere Teil des Bogens aber steht fast senkrecht zur Längsachse des Tieres (siehe auch RAUTHER 1910), während in einem kurzen ventralen Stück der erste Kiemenbogen wiederum parallel mit den folgenden zieht. Ventral und im mittleren Teil ist die cranialwärts gerichtete Kante des ersten Kiemenbogen durch eine Hautfalte mit der Rachenwand verwachsen, so daß die erste Kiemenspalte auf einen relativ kurzen, dorsal gelegenen Schlitz reduziert ist. Diese Falte ist auf ihrer der Kiemenhöhle zugekehrten Fläche mit vascularisiertem Epithel bedeckt; die zur Mund-Rachenhöhle gewendete Seite trägt dagegen eine nicht vascularisierte Schleimhaut. In der Wand des dorsalen flachen Nebenraumes der Rachenhöhle konnten keine näheren Beziehungen der Kapillaren zum Epithel festgestellt werden, ebensowenig wie im übrigen vorderen Teil der Kiemenhöhle. So dürfte wohl weniger diese dorsale Ausweitung als vielmehr die den ersten Kiemenbogen mit der Rachenwand verbindende Falte zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche dienen.

<P53L1>

Durch diese Falte wird die dorsale vordere Region der Kiemenhöhle schärfer gegen die Rachenhöhe abgegrenzt; es ist möglich, daß dieser Raum zum Festhalten von Wasser dient, um Kiemen und Kiemenhöhlenepithel feucht zu erhalten. Im Gegensatz zu *Periophthalmus* ist bei *Boleophthalmus* und *Gobius* weder eine dorsale Ausweitung der Rachenhöhle noch eine den ersten Kiemenbogen mit der lateralen Rachenwand verbindende Membran vorhanden. Der erste Kiemenbogen ist ebenso wie die übrigen Kiemenbögen zwischen seinem dorsalen und ventralen Ansatzpunkt frei.

RAUTHER (1910) beschreibt bei *Periophthalmus koelreuteri* »eine auffallend gekrümmte, in den Rachenraum einspringende Falte der die Innenfläche des Hyomandibulare bekleidenden Schleimhaut«; diese Falte beobachtete ich bei allen mir zur Verfügung stehenden *Periophthalmus*-Arten in derselben Form und Ausdehnung. Sie ist von einem mehrschichtigen Epithel bedeckt und trägt an der Spitze Sinnesknospen, die denen auf den Siebfortsätzen entsprechen. Bei *Boleophthalmus* ist ebenfalls eine in die Rachenhöhle vorspringende Falte der Schleimhaut über dem Hyomandibulare zu beobachten, jedoch im Vergleich zu *Periophthalmus* in geringerem Ausmaß. *Gobius* besitzt an der entsprechenden Stelle über dem Hyomandibulare einen kurzen, rundlichen Vorsprung in das Lumen der Rachenhöhle, der wie die Falte von *Periophthalmus* und *Boleophthalmus* Sinnesknospen trägt. Es ist denkbar, daß die bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Boleophthalmus* und besonders zu *Gobius* vergrößerte Falte ebenfalls zum besseren Abschluß der dorsalen Nebenhöhle dienen könnte.

Ventral setzt sich die Kiemenhöhle ziemlich weit nach vorn unter die Wand des Rachen- und Mundhöhlenbodens fort. HARMS (1928) beschreibt diese Verlängerung der Kiemenhöhlen bei *Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus* als zwei ventral von den ersten Kiemenbögen gelegene, nach vorn zu blind endigende Hohlräume mit Fältelung und sieht sie als respiratorische Säcke an. Diese Region der Kiemenhöhle ist bei allen von mir untersuchten

Periophthalmus-Arten mit vascularisiertem Epithel ausgekleidet. Sie ist bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Gobius auratus* weiter nach vorn ausgedehnt. Einige Zahlen mögen dies erläutern (Tabelle 2). Die Länge **a** der sackförmigen Verlängerung der Kiemenhöhle wurde gemessen von ihrem vorderen blinden Ende bis zum Ansatzpunkt des ersten Kiemenbogens an die ventrale Rachenwand. Das Verhältnis dieser Länge zum Abstand **b** des Unterkiefers vom ventralen Ansatzpunkt des ersten Kiemenbogens ist bei *Periophthalmus chrzospilos*, *dipus* und *vulgaris* größer als die entsprechende Verhältniszahl bei *Gobius auratus*.

<P54L1>

Es dürfte dies zum Teil auf den gedrungenen Kopfbau von *Periophthalmus* zurückzuführen sein (vgl. die Zahlen der vorletzten Kolonne in Zeile 1 und 9, 2 und 14), wodurch der Nenner des Quotienten bei *Periophthalmus* etwas kleiner wird als bei ungefähr gleich großen *Gobius auratus*-Individuen. Aber die Differenzen zwischen *Periophthalmus* und *Gobius* in dem Verhältnis a:b dürften doch nicht bloß auf diese geringen Unterschiede zurückzuführen sein, sondern vor allem darauf, daß die ventrale Verlängerung der Kiemenhöhle nach vorn bei *Periophthalmus* ausgedehnter ist als bei *Gobius*.

3. Der Verschuß der Mund- und Kiemenhöhle.

Die Mundhöhle wird bei den Knochenfischen durch die oberen und unteren Mundsegel, die Kiemenhöhle durch die Branchiostegalmembran verschlossen. Bei den im Wasser lebenden Teleostern wirken die Mundsegel als Rückstauklappen; sie legen sich bei der Expiration eng aneinander und entfernen sich bei der Inspiration. Die Membrana branchiostegi dagegen liegt während der Inspiration dem Körper dicht an, während sie bei der Expiration zurückgezogen wird. Bei *Gobius* ist dieser Atemmechanismus ganz typisch ausgebildet, und der Bau der Atemklappen bietet nichts Bemerkenswertes. Die Maxillar- und Mandibularklappen (Abb. 23, *Max.K.* und *Mand.K.*) sind wohl ausgebildet und ungefähr von derselben Größe (Abb. 23).

<P55L2>

Hinter den Atemklappen zieht die Schleimhaut der Mundhöhle glatt über die darunterliegenden Gewebe hinweg. Vergleicht man mit diesem Bild einen Medianschnitt durch die vordere Kopfregeion eines *Boleophthalmus boddaerti* (Abb. 24), so fällt die Verkürzung der Maxillar- und Mandibularklappen (*Max.K.* und *Mand.K.*) auf. Hinter der Maxillarklappe weitet sich die Mundhöhle dorsal aus; diese Vertiefung, welche die Form einer parallel zum Oberkiefer verlaufenden Rinne hat, besitzt ein schwach gefälteltes Epithel (*F.d.*) und wird nach hinten durch einen Wulst (*W.*) begrenzt. Von hier ab nach caudal ist das die Mundhöhle auskleidende Epithel vascularisiert. Ventral zeigt das Mundhöhlenepithel in der Vertiefung zwischen Mandibularklappe (*Mand.K.*) und Zungenwulst (*Z.*) zwei nach vorn gerichtete kleine Falten (*F.v.*). Bei *Boleophthalmus viridis* ist ebenfalls eine dorsale Ausweitung hinter der Maxillarklappe vorhanden, die kleine Falten enthält. Dagegen sind ventral keine akzessorischen Falten vorhanden.

Bei *Periophthalmus chrysospilos* (Abb. 25) sind die dorsalen und ventralen Mundsegel (*Max.K.* und *Mand.K.*) ebenfalls sehr klein, die dahinter liegenden Falten (*F.d.* und *F.v.*) aber stärker ausgeprägt als bei *Boleophthalmus*. Die dorsale Ausweitung der Mundhöhle ist durch eine Falte (*F.d.*) in zwei Rinnen geteilt, die parallel zum Oberkiefer verlaufen; weiter hinten findet sich eine kleine, caudalwärts gerichtete Falte. Ventral ist das Epithel der Mundhöhle hinter der Mandibularklappe in mehrere kleine Falten (*F.v.*) gelegt, die zwischen sich Rinnen einschließen.

<P56L1>

Während die Form der Maxillar- und Mandibularklappen (*Max.K.* und *Mand.K.*) konstant ist, wechselt die Zahl und Gestalt der Falten bei den verschiedenen *Periophthalmus*-Arten und auch innerhalb einer Species. Doch sind bei allen Periophthalmen, unabhängig von der Größe des Individuums, solche akzessorischen Mundhöhlenfalten zu beobachten.

Betrachtet man den Unter- oder Oberkiefer von der Mundhöhlenseite her im Totalpräparat, so sind die Falten hinter den schmalen Atemklappen und die dazwischen liegenden Rinnen sehr deutlich sichtbar; sie verlaufen parallel den Kieferrändern und verstreichen an den Seiten allmählich. Auf Querschnitten durch den Kopf sind die Rinnen oft nicht in Verbindung mit der Mundhöhle getroffen. Gehen die Schnitte nicht genau quer zur Längsachse des Körpers, sondern mehr parallel der Vorderfläche des Kopfes, dann sind häufig zwei aufeinander folgende Rinnen als übereinander liegend angeschnitten und erscheinen beim Verfolgen der Schnittserie als Blindsäcke (HARMS 1928, S. 299-302).

<P57L3>

Seitlich in der Region der Mundwinkel können die Falten in sich wieder gefaltet sein, und dann entsteht auf dem Querschnitt ein Bild, als verzweigten sich die »Blindsäcke«. —Der von HARMS (1928) beschriebene seitliche Blindsack kommt durch eine von den Mundwinkeln ausgehende, nach hinten allmählich verstreichende Längsfalte zustande.

HARMS (1928) vermutet, daß die Blindsäcke bei *Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus* zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche dienen. Das Epithel, das die Falten und Rinnen bedeckt, ist bei *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* im Vergleich zu dem der übrigen Mundhöhle meist höher und schwächer mit Blutgefäßen versorgt. Daher dürfte die funktionelle Bedeutung der Falten- und Rinnenbildung erst in zweiter Linie in einer Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche zu sehen sein. Es wäre eher denkbar, daß zwischen den Falten Wasser kapillar festgehalten werden könnte. Ferner ist es möglich, daß bei geschlossener Mundspalte der hinter der dorsalen Einbuchtung gelegene Vorsprung (Abb. 24 und 25) sich in die Höhlung des Unterkiefers legt und zusammen mit den leicht verschiebbaren Falten einen dichteren Verschuß der Mundhöhle bewerkstelligt.

Ganz ähnliche akzessorische Falten im vorderen Teil der Mundhöhle beschreibt PAPE (1914) bei *Saccobranchnus fossilis* BL. Es findet sich hier zwischen Dentale und Zunge eine Vertiefung mit konzentrischen, gegen die Mundhöhle vorspringenden Falten. Möglicherweise dienen auch bei dieser Art, die als akzessorisches Atmungsorgan eine nach hinten gerichtete Aussackung der Kiemenhöhle besitzt, die Falten zum besseren Verschuß der Mund-Rachenhöhle.

Die Branchiostegalmembran zeigt bei den Schlamm- und Landgobiiden keine prinzipiellen Abweichungen gegenüber *Gobius*. Sie wird längs durchzogen von dem quergestreiften *Musculus hyohyoideus superior* (DIETZ 1914). Bei denjenigen Formen, die Kiemenhöhlenatmung haben, ist die nach innen gekehrte Fläche der Membran mit vascularisiertem Epithel bedeckt. Der freie Teil der Membran ist bei *Amblyopus brachygaster*, *Trypauchen vagina*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* verkürzt, da die Opercularspalte sehr eng ist. Tabelle 3 gibt einige Zahlen für deren Größe und für das Verhältnis Opercularspalte: Körperlänge bei verschiedenen *Gobiiiformes* an. Dieser Quotient schwankt bei *Gobius* zwischen 1:6,5 und 1:9,7, bei *Periophthalmus* zwischen 1:12,7 und 1:17,0, wobei die mittleren Werte überwiegen. *Boleophthalmus boddaerti* steht mit einem Verhältnis von 1:10,2 bis 1:12,6 zwischen *Gobius* und *Periophthalmus*, während *Boleophthalmus viridis* eine extrem verkleinerte Opercularspalte besitzt; dieser Art kommt ja auch in besonderem Maße die Fähigkeit zu, die Kiemensäcke aufzublähen.

<P59L3>

Ähnlich verhält es sich mit einem geschlechtsreifen *Amblyopus brachygaster*, während bei einem jungen Tier die Kiemendeckelspalte im Verhältnis zur Körperlänge noch einen größeren Wert ergibt.

Der besonders gute Verschuß der Mund- und der Kiemenhöhle bei den Landformen kann nicht damit in Zusammenhang gebracht werden, daß größere Mengen von Wasser in diesen Hohlräumen mitgeführt werden, wie es manche Autoren (CUVIER und VALENCIENNES 1837 und HAEMPEL 1913) annehmen. Es wird vielmehr Luft aufgenommen, und zwar so, daß die Tiere »durch den Verschuß des Kiemensackes mit der Branchiostegalmembran und Erweiterung der Kiemenhöhle Luft durch den Mund einziehen lassen. Sie schließen dann den Mund und lassen die Luft geraume Zeit in der Mund-Rachenhöhle und dem Kiemensack. Normalerweise wird die Luft wieder durch Kompression aus dem Mund ausgestoßen, nur unter Wasser lassen sie sie aus den Kiemenspalten austreten« (HARMS 1928, S. 303). Durch diese eigenartige Atemmechanik herrscht in der Mund- und besonders in der aufgeblähten Kiemenhöhle zwischen Inspiration und Expiration ein Überdruck, und die Verschußeinrichtungen dieser Hohlräume müssen besonders abgewandelt werden, um diesem Druck standzuhalten.

4. Auswertung der histologischen Befunde.

Die Frage, ob und inwieweit bei den verschiedenen *Gobiiformes* die oben behandelten Organe respiratorisch wirksam sind, könnte mit Sicherheit nur das Experiment entscheiden. Aber die histologischen Befunde gestatten doch, wenn auch in beschränktem Maße, eine physiologische Deutung.

Durch die Vascularisation eines Epithels ist die das Blut vom Außenmedium trennende Gewebslage so dünn, daß eine respiratorische Bedeutung eines solchen Epithels nicht zweifelhaft ist¹. Wo aber, wie z. B. in der Mundhöhlenschleimhaut von *Gobius caninus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* (Abb. 19) oder in der Haut vom *Amblyopus brachygaster* (Abb. 10) die Gefäße nur an der Basis des Epithels verlaufen, kann eine solche Funktion nicht ohne weiteres angenommen werden.

¹Es ist dabei allerdings zu bedenken, daß auch in anderen Organen, wo eine solche Funktion gar nicht in Frage kommt, vascularisierte Epithelien ausgebildet sein können, so z. B. im Kropf der Taube (ARCANGELI 1928), in der Nasenschleimhaut (CATANIA 1928) und im Oesophagus des Menschen (BOZZA 1928), im Tränennasengang des Maulwurfs (PATZELT 1928), im JAKOBSONSchen Organ der Ratte und des Meerschweinchens (KOLMER 1928), im Epithel der Fossa navicularis des Menschen (HINTZSCHE 1930). (Die Literatur bis 1927 siehe bei SCHAFFER 1927). Die physiologische Bedeutung der endoepithelialen Gefäße sieht SCHAFFER zumeist in einer besseren Ernährung des Epithels.

IV. Blutversorgung der accessorischen Atmungsorgane.

Über die Beziehungen den vascularisierten Epithelien zum Blutkreislauf existiert bei den *Gobiiformes* nur für *Periophthalmus koelreuteri* eine kurze Angabe RAUTHERS (1910). Er schreibt S. 537: »Die Blutversorgung der genannten verschiedenartigen und sehr ausgedehnten respirierenden Epithelbezirke ist ohne Injektionen schwer festzustellen. Als sicher darf wohl gelten, daß sie alle ihr Blut durch die Jugularvenen zum Herzen senden; sie empfangen es wahrscheinlich aus der Aorta bzw. den Carotiden. Die Gefäße der Kiemenbogen bieten keine wesentlichen Abweichungen vom normalen Befund; alle abführenden Kiemengefäße beteiligen sich an der Bildung der Aorta; das abführende Gefäß des ersten Bogens gibt einige kleine Zweige an die Rachenwand ab.« Diese Beobachtungen RAUTHERS

kann ich im wesentlichen bestätigen.

Die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane wurde bei *Boleophthalmus boddaerti*, *B. viridis*, bei *Periophthalmus vulgaris*, *schlosseri schlosseri*, *chrysospilos* und *koelreuteri fuscatus* verfolgt. Dazu wurden die Hauptgefäße des Kopfes nach Querschnittserien graphisch rekonstruiert und auf eine beliebig angenommene Frontalebene projiziert; die Abb. 26-35 sind in der Ventralansicht nach solchen Rekonstruktionen gezeichnet und etwas schematisch gehalten (die plastische Darstellung der Gefäße wurde der besseren Übersichtlichkeit halber gewählt).

<P61L6>

Berücksichtigt sind außer den Hauptgefäßen des Kopfes besonders die von und zu den respirierenden Epithelbezirken führenden Äste; dagegen wurden vielfach Gefäße zur Muskulatur, zum Gehirn usw. nicht in ihrer gesamten Erstreckung und Verzweigung gezeichnet, sondern nur angedeutet.

1. *Gobius panizzae*.

Ehe auf die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane eingegangen wird, soll der Gefäßverlauf im Kopf eines *G. panizzae* beschrieben werden.

Der Bulbus arteriosus (Abb. 26, B.) setzt sich nach cranial fort in den Truncus arteriosus (Tr.), von dem die vier zuführenden Kiemenarterien (Arteriae afferentes branchiales I–IV, *A.aff.br. I–IV*) abgehen. Die vierten Kiemenarterien (*A.aff.br. IV*) entspringen dorsal vom Truncus, während die ersten, zweiten und dritten (*A.aff.br. I, II, III*) seitlich abgehen. Sie verlaufen am konvexen Rand der Kiemenbögen und geben an jedes Kiemenblatt eine Arteria laminae branchialis ab, die am inneren Rand bis zur Spitze des Blattes hinzieht. Aus den respiratorischen Lamellen sammeln die Kiemenblattvenen das Blut; sie verlaufen am äußeren Rand der Kiemenblätter und ergießen sich in die Arteriae efferentes branchiales I–IV (*A. eff.br. I–IV*), auch »Kiemenvenen« genannt, welche die Kiemenbögen zwischen den A. afferentes branchiales und dem Kiemenbogenknochen durchziehen (vgl. auch Abb. 1 und 2, *A.aff.br. II*, *A. eff.br. II* und *K.K.*). Die Arteriae efferentes branchiales I–IV (*A. eff.br. I–IV*) münden dorsal jederseits in die Aortenwurzeln (Abb. 26, A.w.), welche sich ihrerseits zur Aorta (Abb. 26, A.o.) vereinigen. Vom ventralen Beginn der zweiten Kiemenvene (*A. eff.br. II*) geht auf jeder Seite ein Gefäß nach ventral ab; diese beiden vereinigen sich in der Mediane und bilden die Arteria hypobranchialis (*A. hyp.br.*), die ventral vom Truncus und vom Herzen nach hinten zieht. Von der Vereinigungsstelle geht nach vorn ein kleiner Ast zur Muskulatur ab. Die A. hypobranchialis (*A. hyp.br.*) selbst gibt in ihrem Verlauf zahlreiche Seitenzweige zur Brustmuskulatur ab und versorgt die Bauchflossen, weshalb sie auch als A. iliaca bezeichnet wird. Vom ventralen Anfangspunkt der ersten Kiemenvene (*A. eff.br. I*) entspringt die Arteria hyomandibularis (*A. hyom.*), die zunächst parallel mit der ersten Kiemenvene schräg nach hinten verläuft, dann nach dorsal umbiegt und unter der seitlichen Rachenwand hinzieht.

<P62L2>

Dicht hinter ihrer Abzweigungsstelle von der A. efferens branchialis I gibt sie ein kleines Gefäß nach vorn ab, das die Muskulatur ventral von der unteren Rachenwand und die Zunge versorgt (Arteria lingualis, *A. ling.*).

<P63L1>

Die A. hyomandibularis stellt das einzige zuführende Gefäß der Pseudobranchie dar (Arteria afferens pseudobranchialis, *A. aff.ps.br.*). Aus der Pseudobranchie wird das Blut gesammelt in die Arteria efferens pseudobranchialis, welche cranial verläuft und, ohne Seitenzweige zu anderen Organen abzugeben, in der Chorioidealdrüse des Auges aufgeht. Sie wird auch als Arteria ophthalmica magna (*A. oph.m.*) bezeichnet und anastomosiert mit derjenigen der anderen Seite durch ein Quergefäß.

Jede Aortenwurzel setzt sich nach vorn in die Carotis communis (*C.c.*) fort, die sich bald in die Carotis externa (*C.e.*) und die Carotis interna (*C.i.*) gabelt. Erstere (*C.e.*) zieht in einem Bogen nach außen und dorsal, verläuft auf eine kurze Strecke dicht unterhalb der Jugularvenen und versorgt die seitliche und vordere Region des Schädels mit arteriellem Blut. Es wurden vier Äste verfolgt, die zur Muskulatur (*Mus.* und *Mus.1*) und zum subcutanen Bindegewebe (*H.*) führen. Die Carotis interna (*C.i.*) spaltet sich kurz nach ihrer Abzweigung von der Carotis communis in einen nach vorn und in einen zur Mitte verlaufenden Ast. Ersterer ist die Arteria orbitonasalis (*A.orb.nas.*), letzterer vereinigt sich in der Medianlinie mit dem entsprechenden Ast der anderen Seite und bildet mit ihm zusammen die Arteria encephalica (*A.enc.*). Damit ist der für die Teleostee typische Circulus cephalicus geschlossen. Von der Arteria encephalica gehen mehrere Äste ab, die das Gehirn versorgen und die nicht näher verfolgt wurden. Die *A. orbitonasalis* teilt sich in die *A. orbitalis* (*A.orb.*) für die Augenmuskeln und in die *A. nasalis* (*A.nas.*), die entlang dem Nasensack verläuft und bis in die vordere Region des Oberkiefers verfolgt wurde.

Von der Aortenwurzel entspringt zwischen der Einmündung der ersten und zweiten Kiemenvene ein kleines, nach außen verlaufendes Gefäß, das zu den Muskeln am Ansatz des Operculums zieht und im Anschluß an ALLEN (1905) Arteria opercularis (*A.op.*) genannt sei. Hinter der Einmündung der Arteria efferens branchialis IV (*A.eff.br. IV*) zweigt außerdem eine Arterie ab, welche die Muskulatur des Pharynx (*Phar.*) versorgt. Nach der Vereinigung der beiden Aortenwurzeln zieht die Aorta descendens (*Ao.*) etwas rechts von der Mediane nach hinten. Von ihr entspringen die rechte und die linke Arteria subclavia (*A.sub.*), die die Kopfnieren durchbrechend, nach lateral verläuft und die Brustflosse versorgt.

Die Hauptvenen des Kopfes (Abb. 27) sind die Venae cardinales anteriores oder Jugularvenen (*V.card.a.*). Sie entstehen durch Zusammenfluß von vier größeren Ästen, der Vena encephalica, orbitalis, nasalis und jugularis externa.

<P64L1>

Erstere (*V.enc.*) erhält durch zwei Äste (*V. cerebralis anterior* [*V.cer.a.*] und posterior [*V.cer.p.*]) das Blut vom Gehirn. Die Vena orbitalis (*V.orb.*) wird hauptsächlich von Chorioidealdrüse gespeist und nimmt einen Nebenast von den Augenmuskeln auf. Die Venae nasals (*V.nas.*) laufen in ihrem vorderen Teil entlang den Nasensäcken; dann anastomosieren sie median eine kurze Strecke miteinander und empfangen in ihrem weiteren Verlauf einen Ast von der dorsalen Haut. Aus den von der Carotis externa versorgten Bezirken wird das Blut durch die Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) (so genannt im Anschluß an ALLEN 1905) abgeführt. Die *V. cardinalis anterior* (*V.card.a.*) zieht an der Schädelbasis über der dorsolateralen Wand der Mundrachenhöhle nach hinten. In ihrem Verlauf nach caudal nimmt sie eine Vene auf, die einen Ast von dem subcutanen Bindegewebe (*H.*) und einige von der Kiemendeckelmuskulatur (*Mus.*) erhält; sie sei deshalb im Anschluß an ALLEN Vena opercularis (*V.op.*) genannt.

<P65L4>

Die *V. cardinalis anterior* wird in ihrem hinteren Teil ganz vom Gewebe der Kopfnieren umhüllt und erhält aus ihr zahlreiche Äste. Sie bildet zusammen mit der Vena cardinalis posterior (*V.card.p.*) den Ductus Cuvieri (*D.C.*), der ohne scharfe Grenze in den Sinus Venosus (*S.v.*) übergeht. In diesen direkt ergießen sich von caudal her die Vena hepatica (*V.hep.*) und von cranial die Venae jugulars inferiors (*V.jug.inf.*). Die Vena hepatica wird dicht vor ihrer Einmündungsstelle aus drei Ästen gebildet, die das Blut aus den drei Leberlappen erhalten. In die seitlichen Äste münden die Venae iliacae (*V.il.*). Die Venae jugulars inferiors (*V.jug.inf.*) sind nur in ihrem cranialen und caudalen Teil paarig; dazwischen stellen sie einen unpaaren, nahezu median verlaufenden Gefäßstamm dar. Die beiden vorderen Äste kommen aus der Zungenregion und laufen entlang der Thyreoidea (*Thyr.*). In ihrem weiteren Verlauf nehmen die Venae jugulars inferiors Äste von der ventralen Kopfmuskulatur auf.

2. *Boleophthalmus boddaerti*.

Durch das Vorhandensein von akzessorischen Atmungsorganen weist das Blutgefäßsystem von *Boleophthalmus boddaerti* eine erhebliche Komplizierung im Vergleich zu *Gobius panizzae* auf. Keine Besonderheiten gegenüber *G. panizzae* zeigen die Arterae afferentes und efferentes branchiales (Abb. 28), abgesehen davon, daß die dritte und vierte Kiemenvene sich vor der Einmündung in die Aortenwurzel (Abb. 28, A.w.) zu einem kurzen gemeinsamen Stamm vereinigen. — Von den paarigen Verbindungsgefäßen der Arteria hypobranchialis (*A.hyp.br.*) mit den zweiten Kiemenvenen geht nach vorn ein Ast ab zur ventralen Kopfmuskulatur (*Mus.*₂); die A. hypobranchialis selbst gibt außer an die Brustmuskeln einige Äste nach rechts und links an das respiratorische Epithel der medialen und ventralen Kiemenhöhlenwand (*K*₁) ab.

Vom ventralen Beginn der ersten Kiemenvene entspringt wie bei *G. panizzae* die Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*), der ein Hauptanteil an der Versorgung des Kiemenhöhlenepithels zukommt¹. Sie verläuft zunächst ventral von der Mundrachenhöhle und biegt später nach lateral um. Deshalb liegen die nahe der Ursprungsstelle der A. hyomandibularis von ihr abgehenden Gefäße mehr ventral als die im weiteren Verlauf aus ihr entspringenden Äste.

¹Um das Übersichtsbild nicht undeutlich zu machen, wurde in Abb. 28 die A. hyomandibularis nur angedeutet; sie ist in ihrer gesamten Verzweigung daneben (Abb.28a) herausgezeichnet.

<P67L2>

Zunächst gibt die A. hyomandibularis (Abb. 28 und 28a, *A.hyom.*) ein Gefäß ab, das sich sofort in mehrere parallel nach hinten verlaufende Äste teilt, die unter dem Kiemenhöhlenepithel hinziehen und teilweise bis zum hinteren Ende der Membrana branchiostegi verfolgt wurden. Sie versorgen die ventralen respirierenden Epithelbezirke der Kiemenhöhlenwand (Abb. 28a, *K*₂). Die Arteria lingualis (Abb. 28a, *A.ling.*) gibt außer an die ventrale Kopf- und Zungenmuskulatur ein Gefäß zum vascularisierten Epithel der vorderen, blindgeschlossenen ventralen Region der Kiemenhöhle (*K*₃) ab. Ihr Hauptast jedoch zieht seitlich unter dem Boden der Mundhöhle entlang und ist das zuführende Gefäß zum respiratorischen Epithel dieses Bezirkes (*M*₁)¹. Da, wo die Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*) nach dorsal und vorn umbiegt (in Abb. 28a bei ×), gibt sie nach hinten ein starkes Gefäß ab, das einen Ast zu den Papillen an der seitlichen Kopfhaut entsendet (*H*₁), im übrigen aber das zuführende Gefäß für das vascularisierte Epithel auf der Innenseite des Operclums darstellt (*K*₄); es versorgt die mittleren und dorsalen Regionen der Schleimhaut. In ihrem weiteren Verlauf teilt sich die Arteria hyomandibularis in die Arteria mandibularis (*A.mand.*) und in die Arteria afferens pseudobranchialis (*A.aff.ps.br.*)². Erstere versorgt die Muskeln des Unterkiefers (*Mus.*₃), letztere gibt einen kleinen Ast ab zur seitlichen Kopfmuskulatur (*Mus.*₄) und anastomosiert mit einem Seitenzweig der Carotis externa (Abb. 28 und 28a, *C.e.*), biegt dann nach hinten um und gibt zu den fünf Blättern der Pseudobranchie je einen Ast ab. Das Blut, das die Pseudobranchie durchströmt, hat also einen doppelten Ursprung; einmal kommt es von ventral her aus der Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*) und damit von der ersten Kiemenvene (*A.aff.br.I.*), und zweitens von dorsal aus einem Zweig des Circulus cephalicus. Diese Verhältnisse hat schon JOHANNES MÜLLER (1840) bei einigen Teleosteen beschrieben und ALLIS (1912) für *Gadus* abgebildet. RAUTHER (1925) fand für *Syngnathus* eine entsprechende Gefäßversorgung der Pseudobranchie. — Das Vas efferens pseudobranchialis (=Arteria ophthalmica magna [Abb. 28, *A.opht.m.*]) zieht nach vorn und medial und versorgt wie bei *Gobius panizzae* nur die Chorioidealdrüse des Auges, nachdem das rechte und linke Gefäß durch einen Transversalzweig median anastomosiert haben.

¹Die Äste, die zur Muskulatur führen, sind auf Abb. 28a nicht berücksichtigt.

²Diese Nomenklatur wurde im Anschluß an ALLEN (1905) (bei *Ophiodon*) und GRANEL (1927) (bei *Cyprinus*) gewählt. Man muß sich dabei bewußt sein, daß die A. afferens pseudobranchialis

ebenfalls ein Abkömmling des ersten embryonalen Gefäßbogens ist, da ja die Pseudobranchie der Teleosteer nicht dem Hyoid-, sondern dem Mandibularbogen angehört.

<P68L5>

Die Carotis externa (Abb. 28 und 28a, *C.e.*) zeigt außer der Anastomose mit der Arteria afferens pseudobranchialis (*A.aff.ps.br.*) keine Besonderheiten. Es konnten keine Äste zu den akzessorischen Atmungsorganen nachgewiesen werden. Dagegen stellt die Arteria nasalis (Abb. 28, *A.nas.*) das wichtigste zuführende Gefäß für die Hautpapillen der vordersten Kopfregion dar. Sie zieht entlang dem Nasensack, gibt an das lockere Bindegewebe unter dem Nasensackepithel einen Ast ab (*N*) und verzweigt sich in mehrere Gefäße (von denen in Abb. 28 nur zwei gezeichnet sind), welche die Papillen der Haut (*H₂*) zwischen Oberlippe und Augen versorgen. Möglicherweise gibt sie auch ein Gefäß zur dorsalen Mundhöhlenwand ab; dieses konnte jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Hinter den Augen werden die seitlichen und dorsalen respirierenden Hautpartien von einem großen Hautgefäß versorgt, das sich von der Arteria subclavia (Abb. 28, *A.sub.*) abspaltet. Nahe ihrem Ursprungspunkt von der Aorta descendens (*Ao.*) gibt die A. subclavia einmal einen Zweig nach hinten ab, der bis zum Oesophagus (*Oesoph.*) verfolgt wurde, und ferner ein starkes Gefäß, das erwähnte Hautgefäß. Dieses verläuft zunächst ziemlich parallel der Medianebene nach vorn und gibt einen Ast ab, der die dorsale Muskulatur durchbricht und im subcutanen Bindegewebe der dorsalen Kopfhaut nach vorn (*H₃*) und hinten (*H₄*) zieht. In Abb. 28 ist dieses dorsale Gefäß nicht in seinem ganzen Verlauf gezeichnet. Der Hauptast des von der Arteria subclavia entspringenden Hautgefäßes zieht dorsal von der Vena cardinalis anterior nach außen und versorgt in zahlreichen Seitenzweigen die Papillen der seitlichen Kopfhaut (*H₅*).

Die abführenden Gefäße der akzessorischen Atmungsorgane ergießen sich direkt oder indirekt in die Vena cardinalis anterior (Abb. 29, *V.card.a.*), in die Vena jugularis inferior (*V.jug.inf.*) und in einige andere Gefäße, die direkt in den Sinus venosus (*S.v.*) oder in die Gefäße der Kopfniere münden. Die Vena nasalis (*V.nas.*) nimmt Gefäße auf von der Haut vor sowie zwischen und hinter den Augen (*H₁*). Ein nach medial und ventral verlaufener Ast der Vena nasalis konnte nicht sicher als Anastomose zu der entsprechenden Vene der anderen Seite erkannt werden. Die Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) empfängt zahlreiche Äste von der stark respiratorischen Haut vor den Augen (*H₂*) und von der Wangenregion (*H₃*); außerdem mündet in ihren vorderen Teil eine Vene vom dorsalen Mundhöhlenepithel (*M₁*), weiter hinten eine Vene, die sich unterhalb der seitlichen Mundhöhlenschleimhaut aufspaltet (*M₂*) und einige kleinere Gefäße aus den von der Carotis externa versorgten seitlichen Kopfmuskeln (*Mus.*).

<P70L4>

Ferner nimmt die Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) einen kleineren Ast vom Nasensack (*N*) auf.

Diejenige Vene, die der Vena opercularis (*V.op.*) von *Gobius panizzae* entspricht, nimmt die Hauptgefäße von der seitlichen Kopfhaut und von der Innenfläche des Operculums auf: vier große Venen verlaufen unter der medialen Wand des Kiemendeckels nach hinten parallel mit den entsprechenden, von der Arteria hyomandibularis abgehenden Arterien und nehmen zahlreiche Seitenzweige von dem respiratorischen Epithel der Kiemenhöhle auf (*K₁*, *K₂*, *K₃*, *K₄*). Die mehr medial- und ventral gelegenen Äste (*K₁*, *K₂*) erhalten ihr Blut von der ventralen und ventrolateralen Wand der Kiemenhöhle, während die beiden äußeren Gefäße (*K₃*, *K₄*) Äste aus den mittleren und dorsalen Regionen des Kiemenhöhlenepithels aufnehmen. Ein größeres Hautgefäß (*H₄*) zieht parallel mit den Kiemenhöhlenvenen unter der seitlichen Kopfhaut nach hinten, und von vorn her münden ebenfalls einige kleinere Hautgefäße (*H₅*) in die V. opercularis.

Mehrere weitere Venen von der seitlichen Kopfhaut (*H₆*, *H₇*, *H₈*) vereinigen sich mit den Gefäßen, die von der seitlichen Haut hinter dem Operculum (*H₉*) kommen, zu einem gemeinsamen, kurzen Stamm, welcher in den Ductus Cuvieri (*D.C.*) mündet. In diesen ergießt sich ferner die Vena cardinalis posterior (*V.card.p.*), die ebenso wie die Jugularvene von

Kopfnierengewebe umhüllt ist, und eine Vene von der dorsalen Muskulatur (*Mus.*₂). Parallel mit der *V. cardinalis posterior* verläuft ein Gefäß, das, vom Oesophagus kommend (*Oesoph.*), ebenfalls in den Ductus Cuvieri (*D.C*) mündet. Von dorsal her erhält dieser außerdem eine Vene, die seitlich vom Rückenmark aufsteigt, sich dann auf eine kurze Erstreckung mit dem entsprechenden Gefäß der anderen Seite zu einer median über dem Rückenmark gelegenen Vene vereint, um sich weiter in zwei Gefäße, die das Blut von der Nackenhaut empfangen (*H*₁₀), zu spalten.

Venen, die in den Sinus venosus direkt einmünden, sind: 1. die Vena hepatica (*V.hep.*), die jederseits ein Gefäß aufnimmt, das aus drei Ästen konfluiert: der erste Ast kommt als Vena iliaca (*V.il.*) von hinten von der Bauchflosse; der zweite ist die Vena subclavia (*V.sub.*) und der dritte, von vornher einmündende, erhält das Blut aus den Brustmuskeln ventral vom Herzen (*Mus.*₃). Dieser Ast ist rechts besonders stark ausgebildet; er zieht weit nach vorn und nimmt zahlreiche Gefäße von der rechten medialen Wand der Kiemenhöhle auf (*K*₅), während der linke Ast nur Zufluß aus der Brustmuskulatur erhält (*Mus.*₃).

<P71L2>

Aus der entsprechenden linken Region des Kiemenhöhlenepithels (*K*₆) fließt das Blut in einen starken Seitenzweig der Vena jugularis inferior (*V.jug.inf.*), der außerdem einige kleinere Äste von der Brustmuskulatur (*Mus.*₄) erhält. 2. Die Vena jugularis inferior (*V.jug.inf.*), die unpaar ist und in ihrem caudalen Teil links von der Mediane verläuft. Sie liegt ventral vom Pharynx zwischen dem Truncus arteriosus und der Schlundmuskulatur und nimmt während ihres Verlaufs zahlreiche Gefäße von der Brustmuskulatur und von der medialen Wand der Kiemenhöhle (*K*₇) auf. In der Region der Schilddrüse gabelt sie sich, und jeder der beiden Äste zieht nach vorn unterhalb des Epithels der Mundhöhle und erhält von ihm zahlreiche Seitenzweige (*M*₂). Bis zur Muskulatur der Zunge wurde das Gefäß nicht verfolgt.

3. *Boleophthalmus viridis*.

Die Rekonstruktion des Gefäßverlaufes ergab in den Grundzügen dieselben Verhältnisse wie bei *Boleophthalmus boddaerti*. Ein wesentlicher Unterschied jedoch besteht in der Versorgung des Pseudobranchie und in dem Ursprung der Arteria hyomandibularis. Das Vas afferens pseudobranchialis wird allein von einem Seitenast der Carotis externa gebildet, der nicht mit der Arteria hyomandibularis anastomosiert. Es liegt hier also im Gegensatz zu *B. boddaerti* der Typ von *Esox* vor (J. MÜLLER 1840, ALLIS 1912). Von der Arteria afferens pseudobranchialis spaltet sich bei *Boleophthalmus viridis* eine kleinere Arterie ab, deren vorderer Ast zum seitlichen Mundhöhlenepithel und deren hinterer zur lateralen Wand der Kiemenhöhle führt. Das hauptsächlichste zuführende Gefäß für das vascularisierte Epithel der Mund- und Kiemenhöhle aber ist wie *Boleophthalmus boddaerti* die Arteria hyomandibularis (Abb. 30, *A.hyom.*). Sie hat bei *B. viridis* einen doppelten Ursprung: Einmal aus dem ventralen Ende des ersten abführenden Kiemengefäßes (*A.aff.br.I*) und zweitens aus dem Truncus arteriosus (*Tr.*). Von diesem gehen nicht bloß die Arteriae afferents branchiales (*A.aff.br.I,II,III,IV*, die beiden letzteren in einem gemeinsamen Stamm) ab, sondern der Truncus setzt sich nach vorn zu fort und gibt vor der ersten Kiemenarterie (*A.aff.br.I*) noch ein Gefäß ab, das zusammen mit dem vom ventralen Anfangspunkt der ersten Kiemenvene (*A.aff.br.I*) entspringenden Ast die Arterie hyomandibularis (*A.hyom.*) bildet. Es liegen hier also Verhältnisse vor, wie sie sonst nur embryonal bei den Selachiern und bei einigen Teleostern nachgewiesen sind.

<P72L1>

So hat GRASSI (1914) bei der Larve der Murenoiden festgestellt, daß vom vorderen Ende des Truncus außer der Arteria afferens branchialis I zwei weitere Arterien abgehen, nämlich eine laterale Arteria hyoidea afferens und eine rostrale Arteria mandibularis afferens. Diese anastomosiert mit der Arteria afferens des ersten Kiemenbogens: in ihrem weiteren Verlauf

vereinigen sich auch die A. hyoidea und A. mandibularis und bilden das zuführende Gefäß der Probranchie. BERRILL (1925) hat für die Larve von *Solea* ganz ähnliche Verhältnisse nachgewiesen. Die Untersuchungen von MAURER (1888) und GOETTE (1901) zeigten schon vorher, daß das zuführende Gefäß der Pseudobranchie, auch wenn es nicht mit einem Ast der Carotis externa anastomosiert, einen sehr komplexen Ursprung hat; in der Ontogenese werden nämlich der dorsal Teil des Hyoidbogen- und der ventral des Mandibularbogengefäßes reduziert, und die übrigbleibenden Gefäßstücke legen sich aneinander und bilden das zuführende Gefäß der Pseudobranchie, das sekundär mit dem ventralen Abschnitt der ersten Kiemenvene in Beziehung tritt.

Ob bei *Boleophthalmus viridis* das vorderste, aus dem Truncus entspringende Gefäß der Arteria hyoidea oder der Arteria mandibularis entspricht, ist ohne das Studium der Ontogenie nicht feststellbar.

Nach cranial gibt die Arteria hyomandibularis die Arteria lingualis (Abb. 30, *A.ling.*) ab, die außer der Zungenmuskulatur das respiratorische Epithel des Mundhöhlenbodens (M_1) versorgt. Nach caudal zweigen von der Arteria hyomandibularis zwei größere Gefäße für die innere Auskleidung des Kiemendeckels (K_1 und K_2) ab, von denen das eine einen Ast zur Haut auf dem Operculum (H_1) abgibt. Derjenige Teil der Arteria hyomandibularis, welcher der Arteria mandibularis von *Boleophthalmus boddaerti* und von *Periophthalmus* entspricht, gibt zwei stärkere Äste zum seitlichen Mundhöhlenepithel (M_2 und M_3) ab.

<P73L3>

Durch die direkte Verbindung mit dem Truncus ist es möglich, daß die von der Arteria hyomandibularis versorgten, ausgedehnten respirierenden Epithelbezirke direkt Blut aus dem Herzen erhalten, das die Kiemenkapillaren nicht passiert hat. Es existiert also hier eine Art Kurzschluß, der den Kiemenkreislauf umgeht.

4. *Periophthalmus schlosseri schlosseri* und *Periophthalmus vulgaris*.

Die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane von *P. schlosseri* kann als typisch gelten für alle daraufhin untersuchten *Periophthalmus*-Arten. Bei *Periophthalmus vulgaris* liegen infolge der schwachen Durchblutung der Mundhöhlenwand einfachere Verhältnisse vor.

Die Kiemengefäße von *P. schlosseri schlosseri* (Abb. 31) weisen, verglichen mit *Boleophthalmus boddaerti*, keine Besonderheiten auf. Das zuführende Gefäß der Pseudobranchie (Abb. 31, *A.aff.ps.br.*) anastomosiert im Gegensatz zu *B. boddaerti* nicht mit der Carotis externa (*C.e.*), sondern wird wie bei *Gobius panizzae* nur durch einen Ast der Arteria hyomandibularis (*A. hyom.*) gebildet. Auffallend ist, daß von dieser keine Gefäße zur Kiemenhöhlenwand und zur Haut abgehen wie bei *B. boddaerti*, wo diese Äste der A. hyomandibularis eine so große Bedeutung erlangen. Die Arteria lingualis (*A.ling.*) versorgt unter anderem das ventrale vascularisierte Epithel der Mundhöhle (M_1); parallel mit ihr zieht ein kleineres Gefäß, das aus der A. hyomandibularis entspringt und sich an dem mehr lateralen Epithel des Mundhöhlenbodens verzweigt (M_2). Auch die Arteria mandibularis (*A.mand.*) versorgt außer der Muskulatur des Unterkiefers (*Mus.*) in der Hauptsache das ventrale und laterale Mundhöhlenepithel (M_3). Von den paarigen Abschnitten der Arteria hypobranchialis (*A.Hyp.br.*) geht jederseits ein Gefäß cranialwärts ab, das sich teilt in einen Ast zur vascularisierten Schleimhaut des Mundhöhlenbodens (M_4) caudal vom Versorgungsgebiet der A. lingualis und einen Ast zum blind endenden vorderen Teil der Kiemenhöhle (K_1). In ihrem weiteren, unpaaren Verlauf gibt die A. hypobranchialis zahlreiche Äste zur Brustmuskulatur ab. Seitenzweige zum medialen Kiemenhöhlenepithel konnten nicht beobachtet werden.

Von der Carotis externa (*C.e.*) geht ein Gefäß zur lateralen Kopfhaut (H_1) ab, ferner ein Ast, der die Muskulatur über dem seitlichen Mundhöhlendach durchbricht und dann sich am respiratorischen Epithel dieser Region aufspaltet (M_5).

<P74L1>

Äste der Arteria nasalis (*A.nas.*) versorgen die Haut vor den Augen (H_2), ferner geht von ihr ein Gefäß zur dorsalen Region der Mundhöhle (M_6) ab.

<P75L1>

In noch stärkerem Maße als bei *B. boddaerti* nimmt bei *P. schlosseri* ein cranial verlaufender Seitenzweig der Arteria subclavia (*A.sub.*) an der Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane teil. Dieses Gefäß gibt einen Ast zur dorsalen Haut ab, der sowohl nach vorn bis zu den Augen (H_3) als auch weit nach hinten (H_4) nahezu median unter der Haut hinzieht (in Abb. 31 nicht in der ganzen Ausdehnung gezeichnet). Ferner wird die seitliche Haut (H_5) und das gesamte vascularisierte Epithel auf der Innenfläche des Operculums (K_2) von Seitenzweigen dieses großen Hautgefäßes versorgt. Die einzelnen Hautgefäße stimmen weitgehend mit denen von *B. boddaerti* überein, während das Kiemenhöhlenepithel von *Boleophthalmus boddaerti* und *B. viridis* durch Äste, welche von der *A. hyomandibularis* entspringen, versorgt wird, die bei *P. schlosseri* nicht ausgebildet sind.

Von der vascularisierten Epidermis vor den Augen (Abb. 32, H_1 und H_2) wird das Blut teils durch die Vena nasalis (*V.nas.*), teils durch einen Ast der Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) abgeführt. Letztere erhält außerdem ein Gefäß von der dorsalen Schleimhaut der Mundhöhle (M_1) und nahe ihrem Zusammenfluß mit der Vena nasalis (*V.nas.*) und *V. orbitalis* (*V.orb.*) Äste von der seitlichen Kopfhaut (H_3). Die Venae nasales beider Seiten vereinigen sich auf einer kurzen Strecke zu einem unpaaren Mediangefäß und nehmen in ihrem weiteren Verlauf einen Ast von der Haut zwischen den Augen auf (H_4). In die Vena cardinalis anterior (*V.card.a.*) münden zwei Gefäße von der Mundhöhlenschleimhaut: das vordere (M_2) derselben ist ein bei allen Periophthalmen, deren Kopfgefäße rekonstruiert wurden, in gleicher Weise vorkommendes Gefäß; es durchbricht die Muskulatur dorsal von der Mundhöhle, zieht dicht unter dem Epithel an der Seite des Parasphenoids nach vorn und erhält zahlreiche abführende Äste aus dem dorsalen Mundhöhlenepithel. Von den lateralen Wand des Mundhöhlendachs fließt das Blut durch ein entsprechendes, weiter hinten in die Vena cardinalis anterior mündendes Gefäß (M_9). Ebenso wie bei *B. boddaerti* erhält die Vena opercularis (*V.op.*) Gefäße vom lateralen Kiemenhöhlenepithel (K_1) und von der seitlichen Haut (H_5); außerdem jedoch mündet ein größerer Seitzweig vom respiratorischen Epithel des Mundhöhlenbodens (M_4) ein. Caudal von der Einmündung der Vena opercularis (*V.op.*) in die *V. cardinalis anterior* (*V.card.a.*) erhält diese ein kleineres Gefäß (K_2), das einen Ast von der Thymus aufnimmt, im übrigen aber hauptsächlich von der dorsalen Region des Kiemenhöhlenepithels gespeist wird.

An Gefäßen, die sich in das Pfortadersystem der Kopfniere ergießen, wurden folgende beobachtet: Einmal eine Vene, die dorsal von die *V. cardinalis anterior* verläuft (in Abb. 32 durch diese verdeckt) und die aus zwei Ästen von der dorsalen (H_6) und der seitlichen (H_7) Kopfhaut gebildet wird.

<P77L3>

Weiter hinten geht in den Gefäßen der Niere ein größerer Stamm auf, der von mehreren Hautgefäßen (H_8 und H_9) sowie von einem Ast aus der seitlichen Muskulatur (*Mus.₁*) gebildet wird. Schließlich ergießt sich in das Pfortadersystem der Kopfniere von dorsal her ein Gefäß, das bei *Boleophthalmus boddaerti* ähnlich ausgebildet ist und von der Nackenhaut (H_{10}) stammt.

In den Sinus venosus (*S.v.*) direkt mündet die Vena hepatica und die Vena jugularis inferior. Die Vena hepatica (*V.hep.*) erhält in einem gemeinsamen Stamm die Vena iliaca (*V.il.*) und die Vena subclavia (*V.sub.*); in letztere ergießt sich ein Ast von der lateralen Haut (H_{11}) und ein größeres Gefäß, das ventral vom Herzen liegt, die Vene von der Brustmuskulatur (*Mus.₂* und *Mus.₃*) und vor allem von der medialen Kiemenhöhlenwand (K_3). Es entspricht dem von der Lebervene sich abspaltenden rechten Gefäß bei *Boleophthalmus boddaerti* (vgl. Abb. 29) und ist bei allen *Periophthalmus*-Arten auf beiden Seiten vorhanden.

Die Vena jugularis inferior (Abb. 32, *V.jug.inf.*) ist unpaar. Sie nimmt einige Äste von der Thyreoidea (*Thyr.*) auf und gabelt sich vorn in mehrere Gefäße, die das Blut aus dem ventralen Mundhöhlenepithel (*M₅*) und von der Zungenmuskulatur abführen (letztere Äste sind in Abb. 32 nicht berücksichtigt).

<P78L1>

Vergleicht man die Kopfgefäße von *Periophthalmus schlosseri* mit denen von *Boleophthalmus boddarti*, so ergibt sich im allgemeinen eine Übereinstimmung der Hauptgefäße.

<P79L1>

Ein wesentlicher Unterschied ist vor allem der, daß die laterale Haut und die Innenfläche des Operculums bei *P. schlosseri* in der Hauptsache von einem Ast der Arteria subclavia, bei *B. boddarti* aber durch die Arteria hyomandibularis versorgt wird, daß ferner die Pseudobranchie bei *B. boddarti* nach dem Gadustyp, bei *P. schlosseri* dagegen nach dem Salmtyp in den Kreislauf eingeschaltet ist.

<P80L5>

P. vulgaris und *P. chrysopilos* verhalten sich hierin entsprechend, während bei *P. koelreuteri fuscatus* eine Anastomose mit der Carotis externa (*C.i.*, this should be *C.e.*, Ishimatsu) vorhanden ist (Abb. 33, *C.i* in this figure should be *C.e.*, Ishimatsu). Diese Art folgt also hierin dem Gadustyp. Im übrigen sind bei *P. koelreuteri fuscatus* und *P. chrysopilos* die Gefäße der akzessorischen Atmungsorgane dieselben wie bei *P. schlosseri* (für die Arterien, die von der Carotis externa [*C.i.*, this should be *C.e.*, Ishimatsu] und von der A. hyomandibularis [*A.hyom.*] ausgehen, vgl. Abb. 33, *C.i* in this figure should be *C.e.*, Ishimatsu). Es kommt noch hinzu, daß das Epithel der Kiemenbögen stärker mit Blut versorgt ist, während dies bei dem zur Rekonstruktion verwendeten jungen *P. schlosseri* noch nicht der Fall war. Bei *P. koelreuteri fuscatus* konnte festgestellt werden, daß Seitenzweige der A. hypobranchialis von ventral her in die Kiemenbögen eintreten und sich unter dem Epithel aufspalten. Die abführenden Gefäße verlassen die Kiemenbögen an ihren dorsalen Enden und münden in die Vena cardinalis anterior.

Ein gegenüber *P. schlosseri*, *chrysopilos*, und *koelreuteri fuscatus* vereinfachtes System der Kopfgefäße finden wir bei denjenigen Rassen von *Periophthalmus vulgaris*, deren Mundhöhlenepithel nicht vascularisiert ist. Dann sind, wie ein Vergleich von Abb. 34 und 35 mit Abb. 31 und 32 zeigt, die zu- und abführenden Gefäße der Mundhöhlenwandung viel schwächer ausgebildet oder überhaupt nicht nachweisbar, während die Haut- und Kiemenhöhlengefäße mit den für *P. schlosseri* beschriebenden weitgehend übereinstimmen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die respirierenden Organbezirke bei *B. boddarti* und *B. viridis* sowie *P. schlosseri schlosseri*, *P. vulgaris*, *P. chrysopilos* und *P. koelreuteri fuscatus* folgendermaßen in den Kreislauf eingeschaltet sind: Sie erhalten im Kopf ihr Blut von Ästen der Carotiden, der Arteria hyomandibularis, hypobranchialis und subclavia; die Rumpfhaut wird von den segmental von der Aorta abgehenden Arterien versorgt. Die abführenden Gefäße der akzessorischen Atmungsorgane münden direkt oder indirekt in die Vena cardinalis anterior, V. jugularis inferior, V. subclavia oder direkt in den Sinus venosus oder in die Nierengefäße. Von der Rumpfhaut ergießt sich das Blut in die Vena cardinalis posterior. Diese Venen sowie der Sinus venosus und das ganze Herz enthalten also gemischtes Blut, das durch den Truncus arteriosus und die Arteriae afferentes branchiales den Kiemen zugeführt wird. Dort wird es teilweise arterialisiert; da dieser Effekt beim Aufenthalt außerhalb des Wassers nicht bedeutend sein dürfte, so ist das Blut in den Kiemenvenen, in den Aortenwurzeln und in allen davon abzweigenden Arterien ebenfalls gemischt.

<P81L3>

Die von der Haut, dem Mund- und Kiemenhöhlenepithel kommenden Gefäße dagegen enthalten hocharterielles Blut, das sich jedoch mit dem von den anderen Organen stammenden, rein venösen Blut vereint, so daß dem Herzen gemischtes Blut zugeführt wird.

5. *Amblyopus branchygaster*.

Diese Art weist in der Blutversorgung der Haut sehr eigenartige Verhältnisse auf. Im subcutanen Bindegewebe verlaufen seitlich am Kopf und am Rumpf, besonders aber am Schwanz, in einem dorsalen und einem ventralen Feld mehrere starke Venen nebeneinander (Abb. 36, *s.c.V.*). Rekonstruiert man deren Verlauf in der Seitenansicht (Abb. 37), so ergibt sich, daß sie vielfach miteinander anastomosieren und ein dichtes Netzwerk unter der Haut bilden (*s.e.V.*). Sie münden durch relativ enge Gefäße in die Segmentalvenen (*Se.V.*) ein, die ihr Blut außerdem von der Muskulatur und dem Rückenmark (Venae neurales [Abb. 37, *V.neur.*]) erhalten. Nicht in jedem Segment ist eine Anastomose der Hautvenen mit der Segmentalvene vorhanden.

<P82L1>

In die subcutanen Venennetze ergießen sich wenige kleine Zweige, die sich in der oben (S. 31) beschriebenen Weise an der Basis der Epidermis kapillar auflösen; sie wurden in Abb. 37 nicht berücksichtigt. Die Hautarterien sind ebenfalls sehr klein und entspringen von den Segmentalarterien.

6. Herz und Bulbus arteriosus der *Gobiiformes*.

Das Herz der *Gobiiformes* hat einen für Teleosteer typischen Bau und zeigt bei den einzelnen Gattungen keine Unterschiede. Die Öffnung des Sinus venosus in das ventral von ihm gelegene, dreieckige Atrium ist mit zwei Rückstauklappen besetzt. Der Vorhof, dessen Wand mit dünnen, gegen das Lumen vorspringenden muskulösen Septen versehen ist, liegt etwas links von der Medianlinie und umhüllt dorsal und ventral den mehr nach rechts verschobenen Ventrikel teilweise; zwei halbmondförmige Atrioventricularklappen verhindern ein Zurückströmen des Blutes in die Vorkammer. Die Muscularis des Ventrikels ist stärker entwickelt als die des Vorhofs; zahlreiche Muskelbalken engen das Hauptlumen der Herzkammer ein und bilden ein schwammiges Gerüst, zwischen dem das Blut zirkuliert. Die Endocardzellen des Herzens sowie das Endothel im Bulbus sind kubisch und mit feinen Granula erfüllt; sie dürften übereinstimmen mit den von CUÉNOT (1912) für einige Teleosteer beschriebenen »Nephrophagocyten«.

<P83L2>

Der Übergang vom Ventrikel zum Bulbus geschieht durch den kurzen Conus arteriosus, der als wesentlichsten Bestandteil ein Paar Taschenklappen enthält und äußerlich nicht abge sondert erscheint. Ebenso wie die Atrioventricularklappen bestehen die Conusklappen nur aus einer dünnen Endothelbekleidung und aus Bindegewebe, während muskulöse Elemente fehlen.

Der Bulbus arteriosus hat keine muskulöse Wand, wie dies auch PARSONS (1929) für andere Teleosteer im Anschluß an GEGENBAUR (1891) u.a. feststellte. Daher kommt dem Bulbus auch nicht die Fähigkeit der rhythmischen Kontraktion zu wie dem Truncus der Elasmobranchier, sondern er ist zu einem elastischen Apparat geworden, der nach PARSONS (1929) ähnlich wie die Carotidendrüse der Amphibien die Funktion haben soll, als Puffer für den Blutdruck zu dienen und einen stetigen Strom zum Kopf zu erhalten. Unter den verschiedenen Genera der Teleosteer variieren die Dicke der Bulbuswand und die Größe seines Lumens sehr stark; nach PARSONS (1929) wird die Wand in der Hauptmasse aus der Adventitia gebildet, die Bindegewebsfasern und vereinzelte flache Muskelfibrillen enthält. Dieses Verhalten kann für die *Gobiiformes* bestätigt werden. Die Dicke der Wand und damit die Größe des Lumens ist innerhalb der Gruppe der *Gobiiformes* sehr verschieden.

Bei *Gobius auratus* (Abb. 38) ist die Wand des Bulbus dünn, und radiale Septen, die am

Ende mit einer leistenförmigen Verdickung versehen sind, springen gegen die Mittellinie vor. Diese Septen sind relativ dünn und werden cranialwärts immer niedriger. Besonders gut ist das ventrale Medianseptum ausgebildet. —Dieselben Bilder erhält man bei *Gobius panizae* und *G. jozo*, ferner bei *G. xanthozoma*, *G. ornatus* und *G. IX*, sämtlich Arten, die keine verstärkte Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut haben.

<P84L3>

Bei erwachsenen Individuen der großen Species *G. jozo* sind die Septen zahlreicher als bei den kleineren Arten, ihre Form und die relative Größe des Lumens ist jedoch gleich wie bei diesen.

Diejenigen *Gobius*-Arten, die eine beginnende Mundhöhlenatmung zeigen, wie *G. caninus*, *G. II*, *G. III*, *G. IV*, und *G. V*, haben eine dickere Bulbuswand und breitere Septen, die dicht nebeneinander entspringen, aber nicht bis zur Mittellinie reichen (Abb. 39). Bei *Periophthalmus vulgaris* (Abb. 40), *P. cantonensis cantonensis* und *P. koelreuteri fuscatus* sowie bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* sind die Septen ähnlich gebaut, sie reichen jedoch weiter nach innen, und das zentrale Lumen ist kleiner. Stets ist das ventrale Medianseptum bevorzugt.

<P85L1>

Eine weitere Differenzierung erfahren die Septen bei *Periophthalmus chrysopilos* (Abb. 41), *P. dipus*, *P. argentineatus* und besonders bei *P. schlosseri* (Abb. 42) dadurch, daß auf den Hauptsepten seitliche Wülste und sekundäre Septen entstehen. Durch die in der Mittellinie sich nahezu berührenden Septen ist das Hauptlumen sehr eng. Daß die Komplizierung der Septen nicht eine Folge der Zunahme der von Körpergröße ist, ergibt ein Vergleich von gleich großen Individuen von *Periophthalmus vulgaris* und *P. schlosseri*, die ohne weiteres an der verschiedenen Ausbildung der Bulbi unterschieden werden können.

Welches ist nun die funktionelle Bedeutung der Verbreiterung der Septen? Da die höhere Differenzierung des Bulbus bei *Gobius* und *Periophthalmus* annähernd parallel geht mit der Ausbildung von akzessorische Atmungsorganen, so liegt es nahe, sie in Zusammenhang zu bringen mit der Komplizierung des Kreislaufs durch das Vorhandensein von zwei hintereinandergeschalteten respiratorischen Kapillarsystemen. Gegen eine solche Deutung spricht jedoch, daß der Bulbus von *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti* sowie von *Apocryptes lanceolatus* gleich gebaut ist wie der von *Gobius auratus*. Es ist deshalb nicht zulässig, die Verdickung des Bulbus als eine funktionelle Anpassung der Fomen mit akzessorischen Atmungsorganen zu deuten, zumal bei anderen Teleosteen nach PARSONS (1929) die Dicke und Form der Trabekel ebenfalls sehr wechselnd ist.

<P86L4>

V. Veränderungen der Atmungsorgane bei Jungfischen.

HARMS (1928) hat die Jugendstadien und die äußeren Veränderungen während der Metamorphose bei *Periophthalmus vulgaris s. argentineatus* beobachtet. Er stellte fest, daß junggeschlüpften Periophthalmen sich kaum von *Gobius*-Larven unterscheiden und noch typische Grundfische sind, während Tiere in der Metamorphose (siehe HARMS 1928, Abb. 23b und c) an der Uferzone leben und schon auf kurze Zeit das Wasser verlassen. Diese letzteren Stadien sowie solche, deren Metamorphose noch nicht so weit fortgeschritten war, ferner Tiere nach beendeter Metamorphose konnten auf die Ausbildung ihrer Atmungsorgane untersucht werden, außerdem Jungfische von *Boleophthalmus boddaerti*, die im äußeren Habitus den Tieren in der stationären Phase vollständig glichen.

1. *Boleophthalmus boddaerti*.

Bei den jüngsten Stadien von 1,8 cm Länge sind die Kiemen fertig ausgebildet. Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle ist zweischichtig und sehr dünn; an seiner Basis findet sich bereits ein ausgedehntes Kapillarnetz, welches das Epithel von innen her einbuchtet. Auch die

Verteilung des vascularisierten Epithels ist schon dieselbe wie beim ausgewachsenen Tier. Dagegen konnte die Entstehung der Hautpapillen an dem vorhandenen Material verfolgt werden. Zunächst (Abb. 43) befindet sich in den obersten Lagen des Coriums (*C.*) ein Netz von Kapillaren (*Kap.*), die im Corium senkrecht in mehreren Ästen aufsteigen und dessen Außenfläche dicht anliegen (Stadium I). Das Stratum germinativum (*St.g.*) ist da, wo die Kapillaren dicht unter ihm verlaufen, flachgedrückt; die Gesamthöhe der Epidermis dagegen ist noch nicht vermindert. Nun spalten sich vom straffen Corium einzelne Bindegewebsfasern (Abb. 44, *B.g.*) ab, welche die Kapillarschlinge (*Kap.*) nach außen drängen, so daß die Epidermis an dieser Stelle von unten her eingewölbt und plattgedrückt wird. In diesem Stadium II ist deutlich zu erkennen, daß die epidermale Decke der Papille aus Stratum germinativum (*St.g.*), einer Lage Turgorzellen (*ves.Z.*) und einer Deckschicht (*D.*) besteht, die alle stark abgeflacht sind. Die Kapillare liegt dem Corium nicht mehr dicht auf, sondern wird durch die immer mehr radial sich anordnenden Stützfasern an der Peripherie der noch flachen Coriumpapille gehalten. Auch Pigmentzellen (*P.*) finden sich zwischen dem Bindegewebe der Papillenanlage.

<P87L2>

In diesem Entwicklungsstadium bildet die Kapillare noch eine einfache Schlinge, ein Zustand, wie er bei *Boleophthalmus viridis* in der Haut des Operculum dauernd erhalten bleibt. Im nächsten Stadium III gehen von der Kapillarschlinge kleine Seitenzweige aus, die sich zwischen die basalen Epidermiszellen über der Papille einschieben und so nur von der dünnen obersten Schicht bedeckt sind. Die Coriumpapille weitet sich nun immer mehr aus und wird mit der Zunahme der Epidermisschichten höher; die zu- und abführenden Gefäße verzweigen sich, um der vergrößerten Papillenoberfläche genügend Blut zuführen zu können. Damit ist das endgültige Stadium erreicht. —Erst wenn die Papillen beinahe fertig ausgebildet sind, legen sich die Schuppen an; im Stadium I, II und III der Papillenbildung fehlen sie noch. Die Schuppenbildung geht so vor sich, daß sich im lockeren Bindegewebe am Grund der Papille Bindegewebszellen in zwei Lagen flach zusammenlegen und dann zwischen den beiden Schichten die Schuppensubstanz ausscheiden.

<P88L1>

Auch noch später liegen diese Scleroblasten der Schuppe außen in weiten Abständen an. Der Vorgang der Bildung von Hartschubbe und die weitere Entwicklung der Schuppen wurden nicht näher analysiert, scheinen aber mit den bei anderen Teleostern beschriebenen Verhältnissen übereinzustimmen (vgl. BIEDERMANN 1928).

Die respiratorischen Papillen bilden sich zuerst in der hinteren Kopffregion aus: Bei einem Jungfisch von 1,8 cm Länge findet sich in dieser Gegend das Stadium II, während in der Haut des Operculum und der vorderen Kopffregion erst das Stadium I ausgebildet ist. Von der hinteren Kopffregion ausgehend, schreitet die Papillenbildung zunächst cranial und nach den Seiten, dann auch caudal immer mehr fort. Bei einem Tier von 2 cm Länge ist das Stadium II bis gegen den hinteren Rand der Augen vorhanden (Abb. 44), und auch seitlich beginnt in der dorsalen Region des Operculums sich das Stadium II allmählich herauszubilden, während sich dorsal am Rumpf das Stadium I findet (Abb. 43). Dagegen läßt sich bei Jungfischen von 2,1 cm Länge das Stadium II in der dorsalen Haut des Rumpfes, an der ganzen Kopfoberseite bis zum Oberkiefer und seitlich auf dem Operculum nachweisen, während in der Wangenregion und seitlich am Rumpf nur das Stadium I vorkommt. Beim weiteren Wachstum werden auch hier die Papillen ausgebildet.

2. *Periophthalmus vulgaris*.

Das kleinste Individuum, das zur Verfügung stand, war 0.95 cm lang und stand in der Metamorphose; der Exophthalmus war deutlich, aber noch unvollständig ausgeprägt. Die Kiemen (Abb. 45) gleichen vollständig denen von *Gobius*, denn die Lamellen werden von

einem Epithel von flachen Deckzellen (Abb. 45, *D.*) bekleidet, und Drüsenzellen sind auf den Lamellen nicht vorhanden, während im Epithel des Kiemenblattstammes eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*) reichlich vertreten sind. Bei Jungfischen zwischen 0,98 und 1,1 cm Länge beginnen sich die Kiemenlamellen zu verändern (Abb. 46). Das Epithel enthält Drüsenzellen, vor allem eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*), daneben auch vereinzelte Schleim- und Körnerdrüsen (Abb. 46, *K.dr.*). Besonders am Grund der Lamelle finden sich Drüsenzellen, während sie außen fehlen und das Epithel hier nur aus flachen Deckzellen (*D.*) besteht. Die Verdickung des Oberflächenepithels beginnt also in der Nähe des Kiemenblattstammes und schreitet immer mehr nach außen fort. Bei vollständig metamorphosierten Jungfischen von 1,25 cm Länge und mehr haben sich die Drüsenzellen auf der ganzen Lamellenfläche bis zur Peripherie ausgebreitet; wie beim erwachsenen Tier wechseln meist flache Deckzellen ab mit eingesenkten Eiweißdrüsen, die sich unterhalb der Deckzellen aneinanderlegen und scheinbar eine zweite Schicht bilden.

<P89L3>

In diesem Stadium ist auch das Kiemenhöhlenepithel vollkommen ausdifferenziert: die Kapillaren verlaufen an der Basis des zweischichtigen Epithels und reichen bis dicht unter die Oberfläche, während bei Tieren bis zu 1,2 cm Körperlänge es nur aus einer Zellage besteht und nicht besonders stark mit Blut versorgt ist.

<P90L4>

Bemerkenswert ist, daß die Haut schon bei den jüngsten Stadien von 0,95 cm Länge vascularisiert ist. Die senkrecht aufsteigenden und sich in den obersten Deckschichten der Epidermis verzweigenden Hautkapillaren sind typisch ausgebildet (siehe auch Abb. 15 von einem 0,98 cm langen Individuum, *Kap.*), und zwar dorsal am ganzen Körper bis zwischen die Augen und in der Region des Operculums wenig nach lateral übergreifend. Bei Tieren von 1,2 cm Länge treten zum erstenmal auch seitlich unterhalb der Augen Blutgefäße in der Epidermis auf. Im weiteren Verlauf der Entwicklung breitet sich am gesamten Kopf und Rumpf die Vascularisation der Epidermis auf die Seiten aus. Erst später bilden sich die Schuppen aus, und zwar beginnt die Schuppenbildung bei Tieren von 1,25 cm Länge seitlich am Schwanz und greift immer mehr nach cranial und dorsal über, bis bei ungefähr 2,3 cm Länge die normale Beschuppung erreicht ist.

Die Blutgefäße des Kopfes wurden bei einem 0,98 cm langen *Periophthalmus vulgaris* rekonstruiert. Die großen Kopfgefäße sowie die hauptsächlichsten Arterien und Venen der Haut und des Mund- und Kiemenhöhlenepithels sind vorhanden, verzweigen sich jedoch noch nicht im selben Ausmaß wie beim geschlechtsreifen Tier.

Auch der Bulbus arteriosus zeigt im Verlauf der Entwicklung eine fortschreitende Komplizierung: Bei Jungfischen bis zu ungefähr 1,2 cm Länge sind im Bulbus nur schmale Längssepten vorhanden, die radial nach innen strahlen und sich nicht berühren (Abb. 47). Der Bulbus ist hier noch ganz ähnlich gebaut wie z. B. der von *Gobius auratus*.

<P91L1>

Bei Tieren von 1,25 cm Länge ab wird die Bulbuswand allmählich dicker, und die Septen verbreitern sich immer mehr (Abb. 48), bis der endgültige Zustand erreicht ist (vgl. Abb. 40).

Aus den erwähnten Befunden geht hervor, daß bei *Periophthalmus vulagris* zunächst die Haut als akzessorisches Atmungsorgan in Funktion tritt. Dann bildet sich das Gefäßnetz unter dem Kiemenhöhlenepithel aus. Gleichzeitig treten Drüsenzellen auf den Kiemenlamellen aus und nehmen schließlich deren ganze Fläche ein. Erst dann verdickt sich die Wand des Bulbus arteriosus.

3. *Periophthalmus schlosseri schlosseri*.

Bei einem Jungfisch von 1.5 cm Länge kurz nach der Metamorphose, mit vollkommen

ausgebildetem Exophtalmus, sind die Kiemenlamellen noch nicht verwachsen; sie sind dicht besetzt mit kubischen, meist schlauchförmig eingesenkten Eiweißzellen und gleichen in diesem Stadium sehr denen von *Periophthalmus chrysospilos* oder von denjenigen Rassen von *P. vulgaris*, deren Kiemenlamellen nach dem zweiten Typ gebaut sind (siehe S. 17).

Auch die Epidermis hat noch einen primitiveren Bau als bei größeren Tieren; infolge der geringeren Höhe dringen keine Arteriolen mit Ringmuskelzellen gegen die Epidermis vor, sondern wie bei den übrigen *Periophthalmus*-Arten Kapillaren, die senkrecht aufsteigen und nur von einer dünnen Bindegewebsmembran begleitet sind. Auf der Oberseite des Kopfes wölben die Endverzweigungen der Kapillaren zwischen den Deckschichten die Oberfläche nach außen leistenförmig vor, eine Eigentümlichkeit, die auch beim erwachsenen *Periophthalmus schlosseri schlosseri* vorkommt (vgl. Abb. 16).

Das Epithel der Kiemenhöhle gleicht dem von *Periophthalmus vulgaris*; es ist in diesem Stadium noch sehr flach, zweischichtig und enthält zahlreiche, wenig eingesenkte Eiweißzellen. Die an der Basis des Epithels liegenden Kapillaren buchten dieses nur wenig vor. Noch primitiver ist die Mundhöhlenschleimhaut gebaut; sie ähnelt ebenfalls der von *Periophthalmus vulgaris* und hat noch keine respiratorische Funktion, da Kapillaren weder an der Epithelbasis noch im Corium vorhanden sind.

Die Septen des Bulbus arteriosus sind breit und berühren sich teilweise nahe der Mittellinie; sie tragen keine sekundären Leisten, und der Bulbus gleicht daher vollständig dem eines *Periophthalmus vulgaris*.

<P92L1>

Auch ein junger *Periophthalmus schlosseri schlosseri* von 3,5 cm Länge hat noch keine verwachsenen Kiemenlamellen. Das Mund- und das Kiemenhöhlenepithel dagegen hat sich weiter differenziert; es ist sehr stark durchblutet, und zwar dringen die Kapillaren zwischen die Zellen der oberen Schichten ein wie beim ausgewachsenen Tier. Im Bulbus arteriosus tragen die ventralen Septen seitlich kleine Wülste, während die dorsalen noch ungeteilt sind.

Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, das *Periophthalmus schlosseri* im Verlauf der Ontogenese ein *Periophthalmus vulgaris* ähnliches Stadium durchläuft.

VI. Beitrag zur Physiologie der Atmung von *Periophthalmus*.

Die große physiologische Bedeutung der akzessorischen Atmungsorgane von *Periophthalmus* ist nach den mitgeteilten morphologisch-histologischen Befunden und nach der Ausbildung ihrer Blutversorgung nicht zweifelhaft. Es schien aber angezeigt, auch zahlenmäßig faßbare Beobachtungen über das Maß der Leistungsfähigkeit der Luftrespirationsorgane anzustellen, vor allem auch, um für einen Vergleich mit den Amphibien eine Grundlage zu gewinnen. Dazu war eine quantitative Messung des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäureabgabe besonders geeignet.

Versuchsmethodik: Ursprünglich gedachte ich den von COHNHEIM (1910) beschriebenen und von JOEL (1919) und GROEBBELS (1926) verbesserten »KESTNERSchen Respirationsapparat für kleine Tiere«, der nach dem Prinzip von REGNAULT-REISET konstruiert ist, zu benutzen. Das Prinzip der Apparatur ist folgendes: In einem geschlossenen System, in dem mit Hilfe eines mit Ventilen versehenen Gummiballons ein gerichteter Luftstrom zirkuliert, wird die von dem Tier ausgeatmete CO₂ durch Natronkalk absorbiert und gravimetrisch bestimmt. Die Verminderung des Gasvolumens, die dem verbrauchten Sauerstoff entspricht, wird durch ein Manometer gemessen, und am Schluß des Versuchs wird aus einer Sauerstoffflasche, der eine Bürette mit destilliertem Wasser aufgesetzt ist, durch Zufließenlassen von Wasser so viel O₂ in das System gedrückt, bis der Unterdruck ausgeglichen ist. Dann läßt sich der Sauerstoffverbrauch unmittelbar an der Bürette ablesen.

Im Verlauf der nach diesem Prinzip ausgeführten Vorversuche ergaben sich folgende

Mängel: Große Nachteile hat die gravimetrische Bestimmung der CO_2 : die gewogenen Absorptionsröhrchen dürfen erst in den Kreislauf eingefügt werden, nachdem während eines Vorversuchs die im Apparat vorhandene CO_2 absorbiert worden ist.

<P93L1>

Beim Auswechseln der Absorptionsgefäße ist es trotz aller Vorsicht denkbar, daß etwas wasserdampf- und kohlen säurehaltige Luft in die Apparatur eindringt; da der Apparat unter Wasser ist, müssen am Schluß des Versuches die Absorptionsröhrchen sorgfältig getrocknet werden. — Die manometrische O_2 -Bestimmung wird deshalb ungenau, weil ein Teil des Apparates (Gummiballon mit anschließenden Schläuchen und Manometer) außerhalb des Thermostaten sich befindet; auch dadurch, daß man den Apparat vor dem Versuch zwecks Temperatenausgleichs längere Zeit laufen läßt, wird die Temperatur bei dieser Anordnung doch nie so konstant, wie es zu einer exakten manometrischen Methode erforderlich ist. Das von den genannten Autoren benutzte offene Manometer hat ferner den großen Nachteil, daß Barometerschwankungen nicht ausgeschaltet werden.

Der Apparat, den ich zu meinen Versuchen verwendete, wurde mit Hilfe von Herrn Priv - Doz. Dr. FISCHBECK gebaut, dem ich hierfür auch an dieser Stelle bestens danken möchte. Die Methodik beruht auf dem Prinzip, nicht nur O_2 sondern auch CO_2 manometrisch zu bestimmen (siehe auch HELLER 1925, ULLRICH und RUHLAND 1928 u.a.).

Abb. 49 gibt ein Schema des Apparates. In einem geschlossenen System circulierte ein Luftstrom, der dadurch erzeugt wird, daß das Volumen des Ballons *B* sich ändert. Dies wird so erreicht, daß der eine Schenkel einer starken Holzstange, zwischen welcher der Ballon befestigt ist, mit einem Exzenter verbunden ist, der seinerseits durch einen Elektromotor getrieben wird. Vor und hinter dem Ballon sind zwei Ventile eingeschaltet, die nur einen Luftstrom in der Richtung der Pfeile zulassen. Von dem Ballon gelangt der Strom zunächst in das Versuchsgefäß *V*, das zweckmäßigerweise aus einem Glaszylinder besteht, der an seinem dem Ballon zugekehrten Ende eine angeschmolzene Glasröhre trägt. Am anderen Ende ist das Gefäß durch einen dreimal durchbohrten Gummistopfen verschlossen. Der Luftstrom muß bei dieser Anordnung durch das ganze Rohr streichen, und es wird vermieden, daß sich CO_2 -reiche Luft am Boden ansammelt. Das Gefäß soll nicht zu groß sein, doch darf es das Tier auch nicht beengen. Je nach der Größe des Versuchsobjektes verwendete ich ein Rohr von 4,2 (bzw. 4,7) cm Lichtweite und von 16 (bzw. 28) cm Länge. Vom Versuchsgefäß *V*, das innen mit wenig destilliertem Wasser angefeuchtet wird, gehen drei Röhren ab: zu den Absorptionsröhrchen A_1 - A_3 , zum Manometer M_1 und zum Manometer M_2 . Absorptionsgefäße sind mit 50% iger KOH gefüllt und garantieren in ihrer Gesamtheit eine restlose Absorption der CO_2 .

<P94L1>

Wegen der geringen Menge der erzeugten CO_2 braucht die KOH nicht nach jedem Versuch erneuert zu werden. Hinter den Absorptionsgefäßen ist die Waschflasche *W* mit destilliertem Wasser eingeschaltet, die zusammen mit dem Feuchtigkeitsgehalt in *V* dafür sorgt, daß die Luft im Apparat wasserdampfgesättigt ist. Das Manometer M_1 besteht aus einem U-Rohr, welches als Manometerflüssigkeit mit Sudan III gefärbtes Petroleum enthält. Es dient zum groben Ausgleich des bei der Sauerstoffbestimmung auftretenden Unterdruckes; die feinere Einstellung bei der Sauerstoffmessung und die Messung der Druckdifferenz O_2 - CO_2 geschieht durch das Manometer M_2 , das während des größeren Ausgleiches durch den Hahn 2 abgesperrt ist. Das Manometer M_2 wird dargestellt durch eine waagrecht liegende Kapillare, die in Millimeter eingeteilt ist. Es enthält einen Tropfen von gefärbtem Petroleum (*T*) und ist empirisch auf Kubikzentimeter geeicht: wandert der Tropfen 1 mm, so entspricht dies einer Gasab- bzw. -zunahme von 1/50 ccm.

<P95L3>

Um Barometerschwankungen auszuschalten, sind beide Manometer mit dem

Kompensationsgefäß *K* verbunden, das durch Hahn 3 mit der Außenluft kommunizieren kann. Ebenso ist es möglich, den Versuchsraum durch Hahn 4 mit der Luft zu verbinden. Die Sauerstoffvorratsflasche *S* kann durch Öffnen des Hahnes 5 in das eigentliche System eingeschaltet werden. Hahn 6 dient zur Füllung der Flasche aus der Bombe und zur Herstellung von Atmosphärendruck in der Flasche. Beim Druckausgleich wird der Sauerstoff durch Zufließenlassen von destilliertem Wasser aus der Mikrobürette *MB* in das System gedrückt. Da diese außerhalb des Thermostaten angebracht ist, fließt das Wasser zum Temperatureausgleich durch eine 18 cm lange Glasspirale, ehe es in die O₂-Flasche gelangt. Bei der Ableseung des Manometers muß im ganzen System gleicher Druck hergestellt sein; dazu werden Hahn 7 und 8 geöffnet.

Bekanntlich ist bei allen manometrischen Methoden weitgehendste Temperaturkonstanz sehr wesentlich. Die Versuche wurden in einem Thermostaten ausgeführt, der mit Gas geheizt war und einen Toluolthermoregulator besaß¹. Durch ein Rührwerk wurde das Wasser in ständiger Bewegung gehalten, so daß die Temperatur auf 1/50 ° konstant war. Alle Teile des Apparates mit Ausnahme der Bürette müssen ganz unter Wasser sein.

Der Gang eines Versuches ist folgender: Nachdem das Tier in das Versuchsgefäß gesetzt ist, wird dieses sorgfältig verschlossen und der Apparat, der an einem Stativ befestigt ist, in den Thermostaten versenkt. Dann schließt man Hahn 1 – 8 und setzt die Pumpe in Gang. Zum Temperatureausgleich und zur Absorption aller CO₂ im Apparat dient der Vorversuch, der 1/2 – 3/4 Stunden dauert. Nach dieser Zeit gibt man etwas Sauerstoff zu (ungefähr so viel, wie erfahrungsgemäß das Tier in der Zeit des Vorversuches verbraucht), dann wird im ganzen System, im Kompensationsgefäß und in der Sauerstoffflasche Atmosphärendruck hergestellt und, nachdem Hahn 1 – 8 wieder geschlossen sind, die Pumpe in Gang gesetzt; der eigentliche Versuch beginnt. Der erste Teil des Hauptversuchs dient zur Sauerstoffbestimmung, die Pumpe ist in Gang, und die Absorptionsröhrchen sind eingeschaltet.

¹Für die leihweise Überlassung des Thermostaten und einiger anderer technischer Hilfsmittel bin ich Herrn Priv. -Doz. Dr. FISCHBECK zu großem Dank verpflichtet, ebenso Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER für die Erlaubnis, die Versuche im Chemischen Institut ausführen zu dürfen.

<P96L1>

Die Richtung des Luftstroms ist in Abb. 49 durch Pfeile angegeben. Nach 15–60 Minuten, in den meisten Fällen nach 30 Minuten, wird die Pumpe abgestellt, Hahn 7 und 8 werden zum Druckausgleich geöffnet, und das Manometer *M*₁ wird durch Öffnen von Hahn 1 mit dem System in Verbindung gesetzt. Das Manometer zeigt dann Unterdruck an, der dem verbrauchten Sauerstoff entspricht. Jetzt öffnet man Hahn 5 und gibt so viel Wasser aus der Mikrobürette in die Sauerstoffflasche zu, bis in *M*₁ der Nullpunkt fast erreicht ist. Zur ganz genauen Einstellung wird Hahn 2 zum Manometer *M*₂ geöffnet und dann vorsichtig weiter titriert, bis der Tropfen *Tr* wieder an seinem Nullpunkt angekommen ist. Die Ableseung an der Bürette ergibt den O₂-Verbrauch während des ersten Teiles des Versuchs. —Im zweiten Versuchsteil, der 10 – 15 Minuten, meist 15 Minuten dauert, wird die Druckdifferenz $\Delta = O_2 - CO_2$ gemessen. Die Kohlensäure wird nicht absorbiert, da die Pumpe in Ruhe ist, und die Hähne stehen wie zu Ende des ersten Teiles des Versuchs. Ist der respiratorische Quotient CO₂/O₂ kleiner als 1, so entsteht ein geringer Unterdruck, welcher der Druckdifferenz Δ entspricht und am Manometer *M*₂ abgelesen wird. Δ kann, da *M*₂ empirisch geeicht ist, leicht in Kubikzentimeter umgerechnet werden. Es wird nun angenommen, daß der O₂ – Verbrauch in der Zeiteinheit für beide Versuchsteile gleich ist; unter dieser Voraussetzung kann man zur Berechnung von CO₂ pro Zeiteinheit in die Gleichung $\Delta = O_2 - CO_2$ für O₂ den im ersten Versuchsteil gefundenen Wert (pro Zeiteinheit) einsetzen. Für die kurze Dauer der Versuche mag diese Annahme ohne weiteres gestattet sein und bei unveränderten Außenbedingungen sicher den Tatsachen entsprechen (siehe auch HELLER 1925).

Die Versuchsergebnisse an einem *Periophthalmus vulgaris*, zwei *P. dipus* und einem *P. schlosseri schlosseri* sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Temperatur des Thermostaten war zwischen 24,5 und 24,92° und entsprach ungefähr der Temperatur des Raumes, in dem die Periophthalmen gehalten wurden. In dem Versuchsgefäß konnte die Hautatmung ungehindert vor sich gehen, und auch die Mund- und Kiemenhöhlenatmung war nicht gehemmt, denn die Kiemenhöhle wurde in normaler Weise aufgebläht.

Der O₂ – Verbrauch pro Kilogramm und Stunde schwankt bei *Periophthalmus vulgaris* zwischen 144,8 und 210,82 ccm, bei *P. dipus* zwischen 101,9 und 148,75 ccm und bei *P. schlosseri* zwischen 94,39 und 179,3 ccm; die Kohlensäureabgabe bei *P. vulgaris* zwischen 96,26 und 174,9 ccm, bei *P. dipus* zwischen 75,56 und 119,1 ccm und bei *P. schlosseri* zwischen 64,4 und 133,35 ccm. Zum Vergleich wurden auch bei denselben Temperaturen Messungen an *Rana esculenta* vorgenommen, von denen zwei in der Tabelle angeführt sind.

<P98L2>

Die Zahlen für O₂ – Verbrauch und CO₂ – Abgabe pro Kilogramm und Stunde stimmen in ihrer Größenordnung mit den bei *Periophthalmus* gefundenen weitgehend überein. Von den zahlreichen Literaturangaben über quantitative Bestimmung des Gaswechsels bei *Rana* seien zum Vergleich nur die von DOLK und POSTMA (1927) angeführt (für *R. temporaria* im November bei 24,7 und 24,8° gemessen und auf 0° und 760 mm Druck reduziert): O₂ – Verbrauch zwischen 120,8 und 220,7 ccm/kg Std., CO₂ – Abgabe zwischen 88,1 und 161,0 ccm/kg Std. (von mir aus Tabelle 2 auf Kilogramm und Stunde umgerechnet).

Der Gasumsatz von Teleostern, die nur Kiemenatmung haben, kommt ebenfalls dem bei *Periophthalmus* in Luft gemessenen nahe; der Zusammenstellung von KESTNER und PLAUT (1924) sind folgende Zahlen für den Gaswechsel einiger Acanthopterygier entnommen:

Der respiratorische Quotient liegt bei *P. vulgaris* zwischen 0,66 und 0,83, bei *P. dipus* zwischen 0,70 und 0,94, bei *P. schlosseri* zwischen 0,68 und 0,74. Diese Werte weisen auf einen überwiegenden Fett- und Eiweißstoffwechsel der Periophthalmen hin.

Die Versuche ergaben also, daß *Periophthalmus* in feuchter Luft einen normalen Gasumsatz hat, der in seiner Größenordnung dem anderer Teleosteer und der Anuren nahekommt. Diese Tatsache zusammen mit den oben (S. 21 und 22) und in Tabelle 1 festgestellten Beziehungen zwischen Körperoberfläche und Kiemenoberfläche ermöglicht es, etwas auszusagen darüber, ob die Kiemenatmung allein den Gaswechsel bewerkstelligt oder ob akzessorische Atmungsorgane an dem Gasumsatz teilhaben.

Das Oberflächengesetz von RUBNER besagt, daß unter gleichen Bedingungen der Stoffwechsel proportional der Körperoberfläche wächst. Als Maß für die Intensität des Gasumsatzes kann nach PÜTTER (1909) bei aeroben Tieren der Sauerstoffverbrauch dienen. Das Oberflächengesetz drückt daher auch aus, daß der O₂ – Verbrauch ungefähr proportional der Körperoberfläche ist, unter sonst ähnlichen Bedingungen.

<P99L1>

Andererseits ist jedoch die Atmungsgröße eine Funktion der respiratorischen Oberfläche und dieser direkt proportional, wenn man die etwas verschiedene Intensität der Atembewegungen, des Blutstromes und der Blutversorgung und den Bau des respiratorischen Epithels vernachlässigt.

Da der O₂ – Verbrauch der Periophthalmen den Werten bei anderen Teleostern nahekommt, da jedoch ferner die Kiemenoberfläche von *Periophthalmus* nur ungefähr 1/3 der Körperoberfläche ausmacht, während bei *Scorpaena* und bei *Gobius* diese beiden Größen nahezu gleich sind, so kann die Kiemenatmung bei *Periophthalmus* nicht allein maßgebend sein für die Deckung des O₂ – Bedarfs; ein Teil der Atmung muß auf die Tätigkeit der akzessorischen Atmungsorgane zurückzuführen sein. Es darf jedoch nicht der Schluß gezogen werden, daß entsprechend dem obengenannten Verhältnis von Kiemen- und Körperoberfläche die Kiemen bei *Periophthalmus* ungefähr 1/3, die akzessorischen Atmungsorgane 2/3 des Gasumsatzes bewerkstelligen. Denn einmal ist auf Grund der Verschiedenheit des

histologischen Baues der Kiemen ein Vergleich der Kiemenatmung von *Periophthalmus* und *Gobius* nicht möglich, und außerdem ist es nicht sicher, ob die Kiemen von *Periophthalmus* überhaupt für Luftatmung tauglich sind, eine Frage, die durch morphologisch-histologische Untersuchungen allein nicht sicher beantwortet werden kann. Hier müßte das Experiment einsetzen; es müßte der Gaswechsel der verschiedenen Atmungsorgane gesondert gemessen werden. Dieses Problem der Trennung der Atmungsbezirke im Respirationsversuch ist bei Amphibien öfters bearbeitet worden (BOHR 1900, KROGH 1904, DOLK und POSTMA 1927). Da mir nur wenige lebende Tiere zur Verfügung standen, konnte ich leider keine derartigen Versuche anstellen. Jedoch ist auch ohne solche Experimente auf Grund der angedeuteten Überlegungen der Schluß gerechtfertigt, daß die Luftatmung bei *Periophthalmus* zum größten Teil durch die akzessorischen Atmungsorgane erfolgt.

Die wichtigsten histologischen und morphologischen Befunde, die sich im Verlauf der Untersuchung bei den verschiedenen *Gobiiformes* ergaben, sind in Tabelle 5 zusammengestellt. An Hand dieser Übersicht soll nun geprüft werden, ob bei diesen Arten Organisation und Lebensweise in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis stehen, wie sich die akzessorischen Atmungsorgane der *Gobiiformes* zu ähnlichen Anpassungserscheinungen in der Wirbeltierreihe verhalten und ob Übergänge zwischen den einzelnen Formen in bezug auf ihre Atmungsorgane festzustellen sind.

<P102L1>

Die Kiemen werden meist mit steigender Anpassung ans Landleben immer stärker modifiziert. Daß jedoch bei schlamm- und landlebenden Formen die Kiemen auch in ihrer normalen Ausbildung bestehen bleiben können, zeigen *Boleophthalmus viridis* und *Boleophthalmus boddaerti*, von denen besonders der letztere zu einem ausgesprochenen Feuchtlufttier geworden ist. Beginnende Abwandlung weisen die Kiemenlamellen von *Amblyopus brachyhaster* und *Trypauchen vagina* auf. Es ist bemerkenswert, daß bei diesen Arten, die eine ähnliche Lebensweise haben, die Modifikation der Kiemen etwa dasselbe Ausmaß erlangt hat, wenn auch in verschiedener Richtung. Innerhalb der Gattung *Periophthalmus* findet sich die höchste Differenzierung der Kiemen nur bei *P. schlosseri*, der zu den ökologisch am stärksten landangepaßten Formen gehört. Dagegen sind die Kiemen von *P. vulgaris*, einem Rassenkreis, der nach KARMS (1928) am weitesten ans Landleben angepaßt ist, viel weniger spezialisiert. Es ist also in diesem Fall nicht möglich, die Ausbildung der Kiemen in Parallele zu setzen mit dem Grad der Anpassung in der Lebensweise, während dagegen bei einem Vergleich von *P. koelreuteri*, *P. dipus* oder *P. chrysospilos* mit *P. schlosseri* sowohl Kiemen als auch ökologische Anpassung sich im gleichen Sinn verändern.

Während die Kiemen nur bei den höchst differenzierten Gattungen abgeändert werden, treten akzessorische Atmungsorgane bei allen denjenigen *Gobiiformes* auf, die zu Schlamm- oder Landtieren geworden sind, außerdem jedoch schon bei einigen *Gobius*-Arten und bei *Apocryptes lanceolatus*, die nie das Wasser verlassen (Tabelle 5, Zeile 7–12). Diese Tatsache erscheint auf den ersten Blick merkwürdig. Wenn man sich jedoch vergegenwärtigt, daß gerade diejenigen Formen, die in schlammigem Wasser, zum Teil in kleinen, bei Ebbe zurückbleibenden Tümpeln leben, eine beginnende Mundhöhlen- oder Hautatmung aufweisen, während andere *Gobius*-Arten, die in klarem Wasser und auf sandigem Grund leben, keine Spur davon zeigen, so liegt der Schluß nahe, daß wir es hier mit einer besonderen Anpassungserscheinung zu tun haben¹.

Die Frage, wie diese im Lauf der Phylogenese entstanden ist, ist nicht ohne weiteres zu beantworten. Es ist ja bekannt, daß viele Fische in schlecht durchlüftetem Wasser an die Oberfläche kommen und Luft schnappen. So wäre es möglich, daß sich im Anschluß an diese »Notatmung« (WINTERSTEIN 1921), wobei zunächst Luftblasen in die Mundhöhle aufgenommen werden, eine stärkere Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut herausbildet.

¹Allerdings zeigen nicht alle in schlammigem Wasser lebenden *Gobius*-Arten eine

Mundhöhlenatmung (so *G. xanthozoma* und *G.IX*), das besagt nichts dagegen, daß sich eine solche auf Grund der verschlechterten Atmungsbedingungen herausgebildet haben könnte.

<P103L2>

In ähnlicher Weise kann die Haut, die ja stets, wenn auch in geringem Maße, an der Atmung beteiligt ist, stärker durchblutet werden (siehe dafür *Gobius* II und *Apocryptes lanceolatus*). Zuerst bildet sich bei beginnender Haut- oder Mundhöhlenatmung in allen Fällen ein Kapillarnetz an der Basis des Epithels aus. Wenn ein solches einmal besteht, dann ist es sehr wohl denkbar, daß infolge von immer stärkerer funktioneller Beanspruchung dieses Organs die Ausdehnung des Kapillarnetzes mehr und mehr zunimmt und daß schließlich eine Vorwölbung des Epithels eintritt. Hierbei kann entweder die Gefäßschlinge in einer Coriumpapille gegen die Epidermis vordringen (so in der Haut von *Boleophthalmus* und in etwas anderer Ausbildung auch bei *Trypauchen vagina*), oder das Kapillarnetz buchtet das Epithel von unten her ein, so daß nur eine dünne Zellige das Gefäß vom Außenmedium trennt. Diese Ausbildung ist in Tabelle 5 als »vascularisiertes Epithel« bezeichnet und wurde in der Gruppe der *Gobiiiformes* von verschiedenen Arten unabhängig erworben, so von *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti*, von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* und von mehreren *Periophthalmus*-Arten. Die höchste Differenzierung ist dann erreicht, wenn die Kapillaren sich zwischen den Epithelzellen verzweigen: dieses »vascularisiertes Epithel i. e. S.« findet sich in der Mundhöhle von *Amblyopus brachygaster*, in der Haut bei sämtlichen *Periophthalmus*-Arten, in der Mund- und Kiemenhöhle und auf den Kiemenbögen jedoch nur bei *P. chrysospilos* und *P. schlosseri*.

Daß auch mit der Ausbildung der akzessorischen Atmungsorgane der Grad der Landanpassung in der Lebensweise nicht parallel gehen muß, zeigt wiederum das Beispiel von *P. vulgaris*: Diesem Rassenkreis sowie *P. cantonensis cantonensis* fehlt im Gegensatz zu allen anderen *Periophthalmus*- und *Boleophthalmus*-Arten die Mundhöhlenatmung¹. Eine Erklärung hierfür ist nicht ohne weiteres zu finden. Am ehesten wäre noch denkbar, daß bei *P. vulgaris*, der durchweg relativ klein ist, die Hautatmung einen größeren Teil des Gaswechsels bewältigen kann als bei den übrigen Arten, da mit Verringerung der Körpergröße die Oberfläche im Verhältnis zur Masse wächst. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß auch *P. argentilineatus*, eine Form, die neben Haut- und Kiemenhöhlenatmung ein vascularisiertes Mundhöhlenepithel besitzt, verhältnismaßig klein bleibt.

¹Eine Ausnahme macht nur *P. vulgaris* »Stammform«, die zusammen mit *P. chrysospilos* lebt und auch in der Mundhöhle ein vascularisiertes Epithel besitzt.

<P104L1>

Die akzessorischen Atmungsorgane der *Gobiiiformes* finden in der Wirbeltierreihe manches Analoge, sowohl bei den Teleostern als auch bei den Amphibien. Morphologisch lassen sich die akzessorischen Atmungsorgane in der Mundrachenhöhle der *Gobiiiformes* am ehesten vergleichen mit denen von *Ophiocephalus* (RAUTHER 1910). Dagegen sind die akzessorischen Atmungsorgane von *Saccobranchus*, *Clarias*, *Anabas*, *Amphipnous* sowie diejenigen der Labyrinthfische auf ganz andere Weise entstanden: sie sind entweder als flächenhaft ausgebildete Komplexe von Kiemenblättchen aufzufassen oder als »Kiemenhöhlenlungen«, oder endlich sind sie aus dorsalen Gruppen von Kiemenblättchen zusammengesetzt (siehe dafür besonders RAUTHER 1910 und ferner DAS 1928). In bezug auf die Einschaltung der akzessorischen Atmungsorgane in den Kreislauf kommen bei den Teleostern zweierlei Mode vor: entweder ist die Blutversorgung analog der der Kiemen (so z. B. bei *Clarias* und *Saccobranchus*), oder aber das arterielle Blut von den akzessorischen Atmungsorganen ergießt sich in Venen, besonders in die Jugularvenen; das Herz ist also gemischt (so bei *Amphipnous* und *Monopterus* [HYRTL 1858] und in ausgedehntem Maße bei *Gobiiiformes*). Schon HYRTL (1858) weist auf die große Ähnlichkeit eines solchen Kreislaufes mit dem der Amphibien hin.

Außerdem sind wesentliche Unterschiede zwischen *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* in der Blutversorgung der Pseudobranchie und der akzessorischen Atmungsorgane vorhanden. Es liegt hier also für die ähnlich ausgebildeten Organe nur Convergenz und nicht Descendenz vor. — Eine Herleitung von *B. boddaerti* aus *B. viridis* wäre auf Grund der Ausbildung der Hautpapillen wohl möglich und auch ökologisch begründet. Jedoch ist *B. viridis* in bezug auf die Arteria hyomandibularis und die Gefäßversorgung der Pseudobranchie nach dem Esoxtyp verschieden von *B. boddaerti*, und die Annahme eines Überganges vom Gadustyp zum Esoxtyp der Pseudobranchiengefäße ist nicht berechtigt.

Eine Ableitung der Periophthalmen von so eigenartig spezialisierten Schlammformen wie *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* kommt überhaupt nicht in Frage. Dagegen ist ein Zusammenhang von *Periophthalmus* und solchen *Gobius*-Arten, die eine beginnende Mundhöhlen- oder Hautatmung besitzen, wahrscheinlich. Ob zu heute lebenden *Gobius*-Arten eine genetische Beziehung besteht, ist nicht sicher festzustellen. Jedenfalls aber stammen die Periophthalmen von *Gobius*-artigen Formen her, denen von den untersuchten *Gobius*-Arten die in Tabelle 5, Zeile 7 – 11 genannten am nächsten stehen dürften. Durch weitere Ausbildung des Kapillarnetzes an der Basis der Epidermis und des Mundhöhlenepithels sowie durch stärkere Verdickung der Bulbussepten wäre sehr wohl ein Übergang zu einer *Periophthalmus*-ähnlichen Form möglich. Nur *P. cantonensis cantonensis* und *P. vulgaris* (mit Ausnahme von *P. vulgaris* »Stammform«) können sich wahrscheinlich nicht von solchen *Gobius*-Arten ableiten, bei denen die Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut stärker ist als bei jenen; denn mit einer rückläufigen Entwicklung dieses Organs darf man wohl schwerlich rechnen. *P. vulgaris* und *P. cantonensis cantonensis* fallen daher in morphologischer Hinsicht aus einer solchen Reihe heraus. Man muß annehmen, daß diese Arten sich von solchen *Gobius*-ähnlichen Formen abgeleitet haben, die wohl eine beginnende Hautatmung, jedoch keine Mundhöhlenatmung besaßen. Auf Grund des biogenetischen Gesetzes und der Ontogenie von *P. vulgaris* hätte bei der Urform zunächst eine Hautatmung bestanden; später wären die Kiemen und das Kiemenhöhlenepithel und zuletzt der Bulbus modifiziert worden.

Auch für *Boleophthalmus* kann eine Entstehung aus *Gobius*-ähnlichen Vorfahren angenommen werden. Jedoch ist es nicht angängig, *B. viridis* und *B. boddaerti* auf einen der von mir untersuchten recenten *Gobius*-Arten zurückzuführen, da bei den *Gobius*-Arten mit Haut- oder Mundhöhlenatmung die Bulbussepten verdickt sind, während sie bei *Boleophthalmus* noch viel primitiver gebaut sind.

<P107L2>

Es wäre daher in diesem Fall die gleichsinnige Entwicklung zweier Organe nicht gewahrt. *Boleophthalmus* muß vielmehr von einer Urform mit primitiver Haut- und Mundhöhlenatmung und mit unverdickten Bulbussepten abgeleitet werden. Unter den von mir untersuchten *Gobiiformes* ist in bezug auf diese Organe nur *Apocryptes lanceolatus* so gebaut. Um jedoch eine genetische Beziehung zu *Boleophthalmus* sicherzustellen, müßten selbstverständlich auch die anderen Organsysteme sich gleichsinnig ändern.

Die weit spezialisierten Schlammformen *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* könnten ebenfalls durch consecutive Adaption aus *Gobius*-artigen Stammformen entstanden sein, und zwar in konvergenter Weise; denn trotz der gleichgerichteten Anpassung in der Lebensweise sind die morphologischen Anpassungen sehr verschiedenartig (so z. B. bei den Kiemen, der Haut und dem Mundhöhlenepithel), so daß diese beiden Arten nicht direkt genetisch zusammenhängen können.

Wichtig wäre es festzustellen, ob sich auf Grund der Morphologie der Atmungsorgane die stark angepaßten *Periophthalmus*-Arten aus weniger weit landangepaßten Periophthalmen durch consecutive Adaption entwickelt haben könnten. Für *P. vulgaris* und *P. cantonensis cantonensis* fällt eine Genese aus einer der anderen untersuchten *Periophthalmus*-Arten aus den obengenannten Gründen von vornherein weg. Auch die hochdifferenzierten Arten wie *P. chrysopilos* und *P. schlosseri* aus ökologisch und morphologisch weniger angepaßten Arten, wie z. B. *P. koelreuteri*, abzuleiten, ist nicht möglich, da die äußeren morphologischen

Unterschiede zu groß sind. Ebenso würde dabei *P. koelreuteri fuscatus* in bezug auf das zuführende Pseudobranchiengefäß aus dem Rahmen fallen, wenn auch ein Übergang vom Gadustyp zum Salmotyp der Pseudobranchienversorgung eher anzunehmen ist als umgekehrt, da der Carotisast der Arteria afferens pseudobranchialis ohnehin schwach ausgebildet ist.

Über die phylogenetische Ableitung von *P. schlosseri schlosseri* können ebenfalls die Ausbildung der Atmungsorgane und auch ihre Ontogenie keinen genügenden Aufschluß geben. Zwar sind sowohl die Kiemen wie die akzessorischen Atmungsorgane und der Bulbus im Verlauf der Entwicklung sehr denen von *P. vulgaris* ähnlich. Es geht jedoch bei *P. schlosseri* mit der morphologischen Spezialisierung keine weitere Landanpassung im Vergleich zu *P. vulgaris* parallel, so daß eine Entstehung von *P. schlosseri* aus heute lebenden *P. vulgaris*-Rassen nicht möglich erscheint. Wohl aber wäre auf Grund des morphologischen Vergleiches mit der Ontogenie denkbar, daß sich aus einer *P. vulgaris*-ähnlichen Stammform einmal die verschiedenen *P. vulgaris*-Rassen und andererseits *P. schlosseri* entwickelt haben könnte.

<P108L3>

Bei den ersteren unterblieb, wohl infolge ihrer relativen Kleinheit, eine größere morphologische Weiterdifferenzierung der Atmungsorgane; es folgte jedoch eine starke Anpassung ans Landleben. Bei der zu *P. schlosseri* führenden Reihe wurden dagegen infolge des Größenwachstums die Atmungsorgane immer mehr spezialisiert, und es wurde ebenfalls eine weitgehende, wenn auch nicht so starke Landanpassung erreicht. Doch sind die morphologischen Unterschiede zwischen *P. schlosseri* und *P. vulgaris* so groß, daß sie ganz und gar gegen diese ontogenetische, sich nur auf einige Merkmale beziehende Überlegung sprechen.

So sind nicht nur zwischen den verschiedenen Gattungen der *Gobiiformes*, die unabhängig voneinander zu Feuchtlufttieren geworden sind, Convergenzen zu beobachten, sondern auch in der Gattung *Periophthalmus* selbst dürften sich verschiedene Arten in convergenter Weise ans Landleben angepaßt haben.

Zusammenfassung.

1. Die Musculi adductores der Kiemenblätter sind bei *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* schwächer entwickelt als bei *Gobius auratus*.
2. Die Kiemenlamellen der *Gobiiformes* setzten sich von innen nach außen aus folgenden Anteilen zusammen: den Pilasterzellen, einer feinen Bindegewebsmembran und dem stets einschichtigen Oberflächenepithel.
3. Während bei *Gobius*, *Apocryptes lanceolatus* und *Boleophthalmus* das Lamellenepithel aus flachen Deckzellen besteht, enthält es bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* außerdem Schleimzellen bzw acidophile Körnerdrüsen.
4. Das Epithel der Kiemenlamellen von *Periophthalmus* ist durch das Vorhandensein von Schleimzellen, Körner- und eingesenkten Eiweißdrüsen stark verdickt; dadurch wird die Gefahr der Austrocknung und des Zusammenfallens der Lamellen herabgesetzt. Bei *Periophthalmus schlosseri* sind die Lamellen verwachsen und Spalträume zwischen ihnen ermöglichen ein kapillares Festhalten von Wasser.
5. Die Kiemenoberfläche ist, verglichen mit der Körperoberfläche, bei schlamm- und besonders bei landlebenden *Gobiiformes* kleiner als bei denjenigen Arten, die im Wasser leben.
6. Haut, Epithel der Mund- und Keimenhöhle und der Kiemenbögen können bei einigen *Gobiiformes* als akzessorische Atmungsorgane funktionieren.

<P109L1>

- a) Ein subepidermales Kapillarnetz wurde nachgewiesen bei *Gobius II*, *Apocryptes lanceolatus* und *Amblyopus brachygaster*. Bindegewebspapillen, welche die Epidermis von unten her einwölben und die mit Kapillarschlingen oder -netzen

versehen sind, kommen in der Haut von *Trypauchen vagina*, *Boleophthalmus viridis* und *Boleophthalmus boddaerti* in wechselnder Ausgestaltung vor. Die Epidermis von *Periophthalmus* enthält zwischen den Deckschichten ein echtes intraepitheliales Kapillarnetz.

- b) Die Epithelien der Mund- und Kiemenhöhle und der Kiemenbögen zeigen eine verschieden stark ausgebildete Blutversorgung: Entweder ist ein subepitheliales Kapillarnetz in den obersten Coriumschichten vorhanden (z. B. in der Mundhöhlenwand von *Gobius caninus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*), oder die Kapillaren buchten das Epithel von unten her ein (z. B. Mund- und Kiemenhöhlenwand von *Boleophthalmus*), oder das Gefäßnetz verläuft zwischen den Epithelzellen, losgelöst von der bindegewebigen Grundlage (z. B. *Periophthalmus schlosseri*).
7. Der Nasensack ist bei *Boleophthalmus* und besonders bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Gobius* vergrößert. Eine respiratorische Bedeutung dürfte ihm nicht zukommen.
 8. Bei *Periophthalmus* ist der erste Kiemenbogen teilweise durch eine Hautfalte, die zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche dient, mit der Rachenwand verwachsen.
 9. Das maxillare und das mandibulare Mundsegel ist bei *Boleophthalmus* und besonders bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Gobius* verkleinert. Dagegen sind akzessorische Falten der Mundhöhlenschleimhaut hinter den Mundsegeln vorhanden, die möglicherweise zum kapillaren Festhalten von Wasser und zum besseren Verschluss der Mundhöhle dienen. Die Opercularspalte ist bei schlamm- und landlebenden Arten enger als bei wasserlebenden.
 10. Die akzessorischen Atmungsorgane von *Boleophthalmus viridis* und *boddaerti* und *Periophthalmus schlosseri schlosseri*, *vulgaris*, *chrysohilos* und *koelreuteri fuscatus* werden durch Äste der Carotiden, der Arteria hyomandibularis, hypobranchialis, subclavia und der Segmentarterien mit Blut versorgt. Die abführenden Gefäße münden in die Cardinalvenen, in die Vena subclavia oder direkt in den Sinus venosus. Das Herz enthält gemischtes Blut.
 11. Bei *Amblyopus brachygaster* sind an den Seiten des Körpers in je einem dorsalen und einem ventralen Feld subcutane Venennetze vorhanden, in welche die abführenden Gefäße der Haut einmünden.

<P110L1>

12. Die Wand des Bullbus arteriosus zeigt bei den Arten der Familie *Gobiiformes* wechselnde Dicke und verschiedene Differenzierung der Längssepten.
13. Die Genese der Hautpapillen von *Boleophthalmus boddaerti* wurde verfolgt.
14. Jungfische von *Periophthalmus vulgaris* in der Metamorphose haben zunächst Kiemen wie *Gobius*; erst im weiteren Verlauf der Metamorphose bilden sich Drüsenzellen im Lamellenepithel, zuerst an der Basis der Lamellen aus; gleichzeitig wird das Kiemenhöhlenepithel vascularisiert, während die Durchblutung der Epidermis sich schon vorher herausgebildet hat. Die Wand des Bullbus arteriosus und dessen Septen verdicken sich gegen Ende der Metamorphose.
15. *Periophthalmus schlosseri schlosseri* durchläuft in der Ontogenese in bezug auf die Atmungsorgane ein *Periophthalmus vulgaris* ähnliches Stadium.
16. Der O₂-Verbrauch und die CO₂-Abgabe in feuchter Luft wurde bei *Periophthalmus vulgaris*, *dipus* und *schlosseri schlosseri* gemessen; es ergaben sich dabei Werte von derselben Größenordnung wie bei anderen Teleostern und bei den Anuren.