

Einblick in die verwendeten Sammlungen und Methoden bei der morphologischen Untersuchung zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Heringsartigen (Clupeiformes)

MATTHIAS MERTZEN

ABSTRACT

Im Rahmen des VW-Projektes „Hering, Lachs und Karpfen: Alte Bekannte mit unbekannter Verwandtschaft – Phylogenie der basalen Clupeocephala“ werden die Verwandtschaftsbeziehungen der „basalen Clupeocephala“ untersucht. Bisherige morphologische Hypothesen stehen teilweise im Widerspruch zueinander sowie zu molekulargenetischen Arbeiten. So wurden die tiefseebewohnenden Schwarzköpfe (Alepocephaloidei) im Stammbaum anders eingeordnet als molekular, wonach sie unaufgelöst – in einer Trichotomie – mit den Heringsartigen (Clupeiformes) und den Ostariophysen in den Otomorphen stehen. Um die Verwandtschaft der Clupeiformes zu den neu verorteten Alepocephaloidei und den übrigen Otomorphen zu klären, werden verschiedene Merkmalskomplexe untersucht.

Für die Untersuchungen werden Fische aus der Sammlung des Deutschen Meeresmuseums Stralsund aufgehellte und angefärbt, um die Skelettmorphologie besser untersuchen zu können. Zudem werden Schuppen von verschiedenen Körperregionen entnommen und nach anschließender Knochenfärbung morphologisch sowie morphometrisch untersucht. Zur Untersuchung der Epibranchialorgane wird der aufgehellte und angefärbte Kiemenkorb herauspräpariert und fotografiert, ebenso wie 3D-Mikro-CT-Scans dieses Organs angefertigt werden.

Folgende Ergebnisse sind bislang erzielt worden: Die Schuppen der Heringsartigen fallen nicht nur besonders leicht ab, sondern weisen zahlreiche Besonderheiten auf, wie etwa Furchungen und Ornamentierungen, die so bei keinen anderen Fischen zu finden sind. Bei verschiedenen Heringsartigen, aber auch an einem Individuum findet sich eine hohe Variabilität von Schuppenformen und -strukturen. Ein weiteres Merkmal sind nahrungskonzentrierende Epibranchialorgane als paarig angelegte akzessorische Kiemenorgane. Sie finden sich bei zahlreichen Vertretern der basalen Teleostei. Häufig wurden diese Epibranchialorgane als Autapomorphien für einzelne Taxa gewertet. Epibranchialorgane variieren in Größe und Ausprägung, scheinen jedoch auf einen oder wenige gemeinsame Vorfahren zurückzugehen.

1. Das VW-Projekt „Hering, Lachs und Karpfen: Alte Bekannte mit unbekannter Verwandtschaft – Phylogenie der basalen Clupeocephala“

Die Verwandtschaftsbeziehungen zahlreicher höherer Taxa der Wirbeltiere sind noch weithin unklar und in vielen phylogenetischen Untersuchungen schlecht unterstützt. Dies gilt auch innerhalb der Strahlenflosser (Actinopterygier), für die weiter abgeleiteten Barschartigen (Percomorpha) und die basaler im Stammbaum stehenden Clupeocephala. Zu der letzten Gruppe gehören u. a. so bekannte Vertreter wie die Heringsartigen (Clupeiformes), die Lachsverwandten (Salmoniformes) und die Karpfenfische (Cypriniformes), aber auch viele weniger bekannte Fischordnungen wie z. B. die Schwarzköpfe (Alepocephaliden; ISHIGURO, MIYA, NISHIDA 2003; BETANCUR, BROUGHTON, WILEY u. a. 2013). Die Sammlung der in Alkohol konservierten Fische des Deutschen Meeresmuseums ermöglicht ein gründliches Studium

dieser umfassenden Gruppe. Seit drei Jahren wird in diesem Projekt morphologisch und molekular die Phylogenie der basalen Clupeocephala untersucht. Dabei kommen moderne Methoden zum Einsatz: Morphologisch wird mit Aufhellpräparaten, Antikörperfärbungen und CT-Scans gearbeitet, molekular mit „Next Generation Sequencing“-Techniken.

Ein Schwerpunkt des Projektes bildet die morphologische Untersuchung der Ontogenese von Skelett- und Muskelsystem. Molekular liegt die Konzentration auf nukleären Genen, die nicht nur in großer Zahl, sondern vor allem in hoher Qualität sequenziert werden. Mit dem Projekt wird angestrebt, eine morphologisch und molekular begründete Verwandtschaftshypothese aufzustellen, das Alter der Taxa abzuschätzen und die Evolution dieses Stammbaumschnittes der Fische besser nachvollziehen und verstehen zu können.

Im Zuge dieses von der VolkswagenStiftung geförderten Projektes erarbeite ich meine Dissertation über die Verwandtschaftsverhältnisse der Heringsartigen (Clupeiformes).

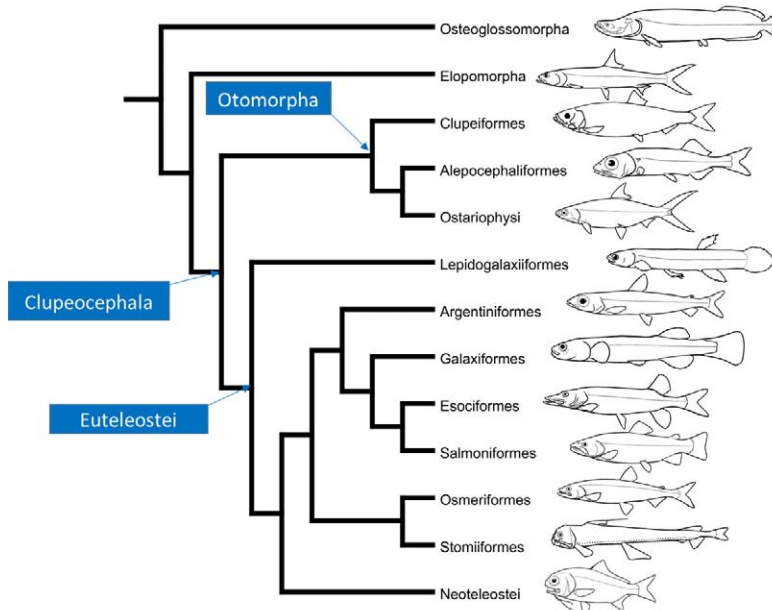


Abb. 1: Die Arbeitshypothese, verändert nach BETANCUR, BROUGHTON, WILEY u.a. 2013; der Stammbaum der Clupeocephala.

In diesem Zusammenhang sollen die morphologischen Unterschiede innerhalb der Heringsartigen herausgearbeitet werden, wie z. B. die Charakteristika und die evolutionäre Entstehung der Schuppen der Heringsartigen (Clupeiformes). Ferner sollen die Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Ordnungen geklärt werden. Dazu wird beispielsweise analysiert, ob die Epibranchialorgane, welche mehrmals in einem unterschiedlich komplexen Aufbau im Stammbaum der Teleostei auftreten, konvergent oder homolog entstanden sind. Mithilfe der Aufhellungs- und Färbetechnik werden die Osteologie (Knorpel- und Knochenbau) der Heringsartigen (Clupeiformes) sowie die Verwandtschaftsbeziehungen mit anderen Otomorphen und basaleren Teleostei untersucht.

Ein wichtiger Aspekt dieser Arbeit soll die Betrachtung der morphologischen Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Schwarzköpfe (Alepocephalidae) im Vergleich zu den Heringsartigen sein. Die Alepocephaliden wurden früher den Argentiniformen zugeordnet. Molekular wurden sie aber in die Otomorphen eingruppiert und sollen die Schwestergruppe der Ostariophysen darstellen (Abb. 1; LAVOUÉ, MIYA, INOUE u.a. 2005; LAVOUÉ, MIYA, POULSEN u.a. 2008; BETANCUR, BROUGHTON, WILEY u.a. 2013).

2. Wissenschaftliche Fischsammlungen des Deutschen Meeresmuseums

Die Flüssigkeitssammlung der Ichthyologie am Deutschen Meeresmuseum Stralsund umfasst Arten aus aller Welt, hauptsächlich marine, aber auch viele Süßwasserarten, letztere vor allem aus Afrika. Die Sammlung besteht seit 1964

und umfasst 1.750 Arten mit insgesamt rund 5.500 Einheiten. Die Sammlung möchte einen großen Bereich der Systematik der Fische widerspiegeln und sie für Studien zugänglich machen. Besonders in den letzten zehn Jahren ist die Sammlung durch Sammelreisen wie nach Taiwan, Grönland, Norwegen, Frankreich, Benin und Sudan, aber auch durch die Zusammenarbeit mit Fischereieinrichtungen und anderen Museen stark angewachsen. Außerdem werden verschiedene Fischarten in einem Aquarienraum nachgezogen, um die Anlage der Knochen und Knorpel studieren zu können. Auch die so entstandenen Entwicklungsserien werden in die Sammlung eingefügt.

Seit diesem Jahr gibt es eine Aufhellungssammlung mit einer stetig wachsenden Anzahl an Aufhellpräparaten; derzeit sind 181 Arten aus 92 Familien in 301 Sammlungseinheiten vorhanden. Die Objekte dienen Ausstellungszwecken, als Vorlage für Modelle und Abgüsse sowie der Präparation und dem Vergleich von knöchernen und knorpeligen Strukturen der verschiedenen Taxa. Dabei werden sie in Glycerin mit geringen Mengen Thymol als Konservierungsmittel aufbewahrt.

Beide Sammlungen sind systematisch nach NELSON (2006) sortiert. Die Inventarnummer für jede Sammlungseinheit steht meistens für alle Fische einer Art, die am gleichen Ort zur gleichen Zeit gefangen wurden. In der Datenbank und teilweise auf den Etiketten werden die Namen von Sammler und Bestimmendem ebenso festgehalten wie zum Beispiel eine Information darüber, ob eine DNA-Probe genommen wurde.

3. Methodik: Aufhellung und Färbung

Die Methodik folgt der Herstellung von Aufhellpräparaten, abgewandelt durch DINGERKUS & UHLER (1977) und TAYLOR & VAN DYKE (1985).

Zu Beginn muss das Objekt von 70 Prozent Ethanol in 98 Prozent Ethanol hochgeführt werden. Nach zwei Stunden wird das Individuum bis zu 48 Stunden lang in einer – im Verhältnis 1:4 bestehenden – Lösung aus 99 Prozent Essigsäure und 98 Prozent Ethanol mit einer Spatelspitze des pulverigen Farbstoffes Alican-Blau eingelegt. In dieser Lösung färben sich die Knorpelstrukturen blau. Anschließend folgt eine absteigende Alkoholreihe für je zwei Stunden mit den Schritten 70 %–50 %–30 %. Danach wird das Individuum in 700 Milliliter Verdau überführt, welcher aus Borax und destilliertem Wasser im Verhältnis 6:4 besteht und in dem 0,225 Gramm Trypsin gelöst werden. In dieser Lösung werden durch das Pankreasenzym Trypsin Muskulatur und Organe teilweise verdaut, um das Präparat aufzuhellen. Die Lösung muss mindestens alle zehn Tage oder bei Geruchsbildung sowie bei Eintrübung gewechselt werden. Um die natürlichen Farbpartikel, z. B. der Haut, zu

entfernen, wird das Individuum in Bleiche überführt, welche aus ca. 300–500 Milliliter einer einprozentigen Kalium-Hydroxid-Lösung und 1–2 Tropfen Wasserstoffperoxid besteht. Wenn das Objekt noch nicht durchsichtig ist, wird es wieder in den Verdau überführt. Dieser Schritt kann je nach Größe und Dicke des Objekts ein bis vier Monate dauern. Wenn das Individuum keine Pigmente mehr besitzt und fast durchsichtig ist, wird es maximal 48 Stunden lang in Rotfärbung, bestehend aus einprozentiger Kalium-Hydroxid-Lösung (KOH) mit einer Spatelspitze des pulverigen Farbstoffs Alizarin-Rot, gelegt, um die knöchernen Strukturen zu färben. Um den Brechungsindex zu verbessern, damit der Fisch noch durchsichtiger erscheint und die Rotfärbung nicht wieder aus dem Individuum gewaschen wird, erfolgt eine Überführung in jeweils zweistündigen Abständen über 1:2 Glycerin zu einprozentiger KOH, 1:1 Glycerin zu einprozentiger KOH und 2:1 Glycerin zu einprozentiger KOH. Um Schimmel sowie Pilzbefall zu vermeiden, wird dem Glycerin in geringen Mengen Thymol beigemischt. In diesem Gemisch werden die Objekte auch in der Aufhellsammlung aufbewahrt.

Aus den in Glycerin aufbewahrten Objekten werden einzelne Strukturen herauspräpariert oder Bereiche, die nah an der Körperoberfläche liegen und sich nur in geringer Weise überlagern, fotografiert (Abb. 2).

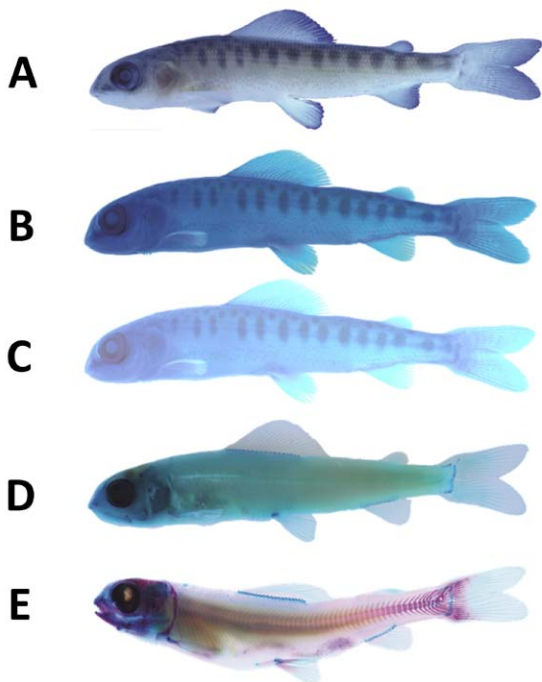


Abb. 2: Aufhellungsschritte und Färbungsschritte an der europäischen Äsche (*Thymallus thymallus*), übernommen von Buchert 2016: A. in Ethanol, B. nach der Blaufärbung. C. im Verdau, D. nach den Bleichen, E. nach Rotfärbung und Überführung in Glycerin.

a) Präparation und Dokumentation

Die Objekte werden unter einem Binokular betrachtet und präpariert. Zur Dokumentation der Ergebnisse wurde ein Leica-Binokular MZ75 mit Digitalkamera verwendet, die mit einem PC verbunden ist. Zum Fotografieren wird die Software „Leica Application Suite“ genutzt. Mithilfe der Funktion der Tiefenschärfenerweiterung werden mehrere Bilder vom gleichen Objekt mit verschiedenen Tiefenschärfen aufgenommen und zu einem einzigen, durchgängig scharfen Bild verrechnet. Dadurch entstehen Aufnahmen, die verschiedene Tiefenebenen zeigen, welche alle scharf fokussiert sind. Große Objekte werden mit einer Spiegelreflexkamera fotografiert. Die Kamera wird an einem Stativ befestigt und kann mithilfe der dazu gehörigen Software „EOS Utility“ über einen Computer bedient werden.

b) Micro-Computertomografie

Mikro-CT-Aufnahmen werden mit einem Xradia MicroX-CT-200 von Zeiss (Jena) der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald gescannt. Dabei ist es wichtig, nicht den ganzen Fisch scannen zu lassen, sondern sich auf jene Körperbereiche zu beschränken, die untersucht werden sollen, um eine maximale Auflösung zu bekommen. Es wird ein mehr als 100 Aufnahmen umfassender Bildstapel angelegt. Dieser wird in einem 3D-Animationsprogramm (Amira 6.0) zu einem 3D-Modell verrechnet. An diesem 3D-Modell können bestimmte Strukturen angefärbt und animiert werden.

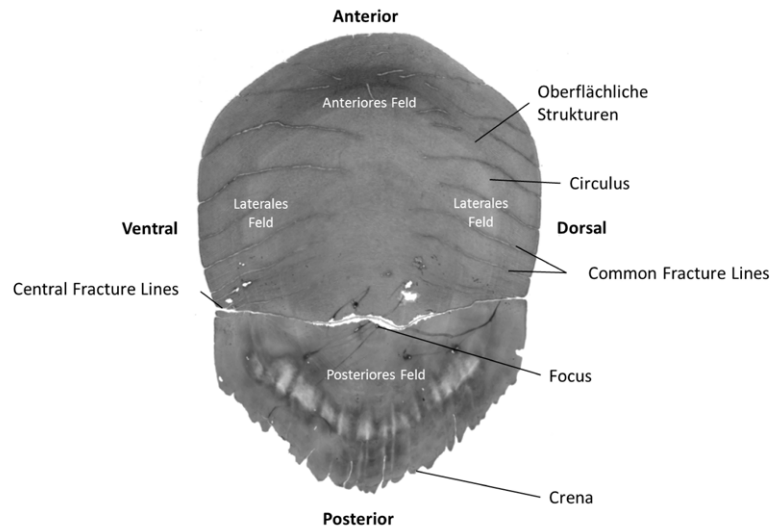


Abb. 3: Die Schuppenmerkmale einer klassischen Schuppe der Heringsartigen anhand einer Heringsschuppe (*Clupea harengus*)

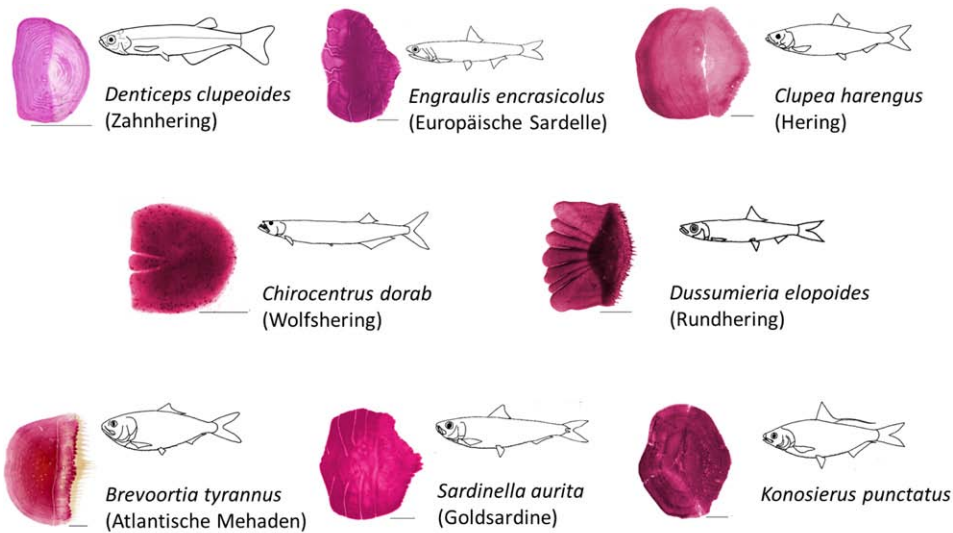


Abb. 4: Die Schuppendifferenzierung der Heringsartigen (Clupeiformes). Der Maßstab beträgt je 1 Millimeter.

4. Erste Ergebnisse

4.1 Schuppen

Es wurden die Schuppen sowie deren Strukturen bei den Heringsartigen (Clupeiformes) untersucht. Sie wurden auch mit Alizarin-Rot gefärbt, was jedoch in 70-prozentigem Ethanol und nicht in einprozentiger KOH geschah. Die Schuppen der Heringsartigen zeigen eine große Variabilität und weisen meist Bruchlinien, sogenannte „Fracture lines“, auf, die in alle Richtungen über die Schuppe laufen können (Abb. 3). Diese „Fracture lines“ finden sich nur innerhalb der Clupeiformes. In anderen Ordnungen treten dafür verstärkt Radii auf, die nur bei zwei Gattungen der untersuchten Heringsartigen (Clupeiformes) auftreten: *Dussumieria* und *Chirocentrus*.

Zurzeit wird untersucht, ob sich beim Vergleich zwischen dem auf der Schuppenmerkmalsverteilung (Abb. 4) basierenden Dendrogramm und der molekular gestützten Phylogenie der Clupeiformes von LAVOUÉ, MIYA, MUSIKASINTHORN u. a. (2013) Gemeinsamkeiten zeigen. Dabei soll erforscht werden, ob verschiedene Merkmalsausprägungen der Schuppe für phylogenetische Untersuchungen auf unterschiedlichen Ebenen im Stammbaum benutzt werden können. So lassen sich manche Schuppenmerkmale heranziehen, um Gattungen oder sogar Populationen zu unterscheiden (BRÄGER, MORITZ, TSIKLIRAS u. a. 2016)

4.2 Epibranchialorgane

Bei vielen Vertretern der basalen Teleostei wie z. B. den Clupeiformes, Alepocephaliformes, Gonorynchiformes, Characi-

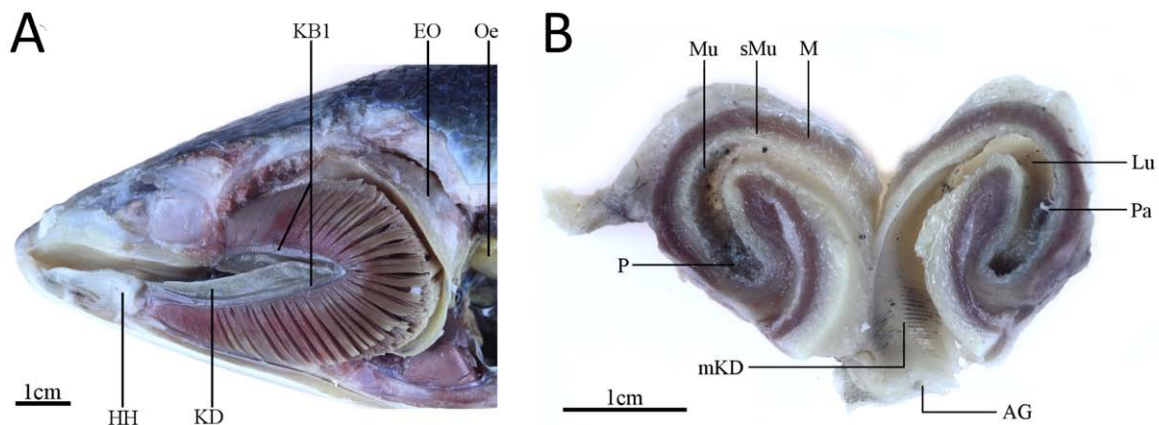


Abb. 5: Das Epibranchialorgan von Milchfisch (*Chanos chanos*), übernommen von VATER 2015. (A) Laterale Ansicht des Kopfes von *C. chanos*. Die Circumorbitalia, Operkularserie, Suspensorium, Ceratohyale, Schultergürtel, Ober- und Unterkiefer wurden entfernt. (B) Das rechte Epibranchialorgan von *C. chanos* wurde transversal durchgeschnitten und aufgeklappt, sodass das Innere sichtbar wird. Abkürzungen: [EO] Epibranchialorgan, [HH] Hypohyale, [AG] Ausführgang, [KB] Kiembogen, [KD] Kiemreusendornen, [Lu] Lumen, [M] Muscularis, [Mu] Mucosa, [Oe] Oesophagus, [P] Partikel, [Pa] Papillae.

formes, Salmoniformes, Argentinoidei und Osmeroidei wurden akzessorische Kiemenorgane beschrieben. Diese paarig angelegten Epibranchialorgane sind mit dem vierten und fünften Kiemenbogen assoziiert. Sie dienen der Konzentration von Nahrungspartikeln. Diese können als nur gering ausgeprägt in Form einer sackartigen Struktur, wie etwa bei der Europäischen Sardelle (*Engraulis encrasicolus*), auftreten. Epibranchialorgane können aber auch markant, z. B. schneckenartig aufgewickelt und mit Ausführgang wie beim Milchfisch (*Chanos chanos*) (Abb. 5), vorliegen. Epibranchialorgane werden in der Literatur oft auch anders bezeichnet, beispielsweise als „accessorische Kiemenorgane“ (z. B. HYRTL 1855; SAGEMEHL 1886), „Kiemenschnecken“ (HYRTL 1862; HANSEN, GHOSAL & CAPRIO 2014), „Rachensäcke“ (HEIM 1934; D’AUBENTON 1961) oder „Crumenalorgane“ (GREENWOOD & ROSEN 1971). Die Untersuchung ist noch nicht abgeschlossen und zurzeit wird geprüft, inwiefern Epibranchialorgane mehrfach konvergent entstanden sind oder eher auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen.

5. Diskussion möglicher Anwendungs- und Forschungsszenarien

Durch die Aufhellung und das Anfärben der Knorpel- und Knochenstrukturen ist es möglich, ohne Präparation filigrane Strukturen zu untersuchen. Dadurch können zum Beispiel Ontogenese-, Osteologie- und Homologiefragen geklärt werden, indem die Aufhellpräparate fotografiert und die einzelnen Skelettelemente direkt am Bild beschriftet werden. Jedoch wird bei sich überlagernden Strukturen neben dem Bild noch eine Zeichnung angefertigt, um Knorpelgrenzen und Tiefenunterschiede deutlich zu machen, da durch die erweiterte Tiefenschärfe alle Strukturen in den

einzelnen Ebenen auf dem Bild fokussiert sind (MORITZ & BRITZ 2005; KONSTANTINIDIS & JOHNSON 2016). Die Aufhellungsmethodik erlaubt es auch, die Skelettelemente sehr kleiner Ontogenesestadien zu untersuchen und darzustellen, was durch Präparation an unbehandelten Fischen nicht gelänge.

So konnte beispielsweise die Entwicklung der Rückenflosse bei den Ährenfischverwandten untersucht werden (RICHTER & MORITZ 2017). Auch haben durch die Veröffentlichung der Originalaufnahmen andere Wissenschaftler die Gelegenheit, eine eigene Interpretation der Skelettelemente und auch der Knochengrenzen vorzunehmen, was bei einer ausschließlichen Abbildung der Zeichnungen der Strukturen nicht möglich wäre. Zudem werden bei älteren Veröffentlichungen, etwa bei den Zeichnungen der Schwanzflossen der Alepocephaliden, oft nur Knochen abgebildet, nicht aber die Knorpel (GREENWOOD & ROSEN 1971), oder Skelettstrukturen nicht vollständig dargestellt, wie bei den Schultergürteln der Alepocephaliformes (MARKLE 1976).

Die Färbetechnik lässt auch Oberflächenstrukturen auf den Schuppen sichtbar werden (Abb. 3 und 4; BRÄGER & MORITZ 2016; MERTZEN, BRÄGER, STASZNY u. a., in Vorbereitung), welche ohne die Färbung kaum oder überhaupt nicht auszumachen sind (PATTERSON, WRIGHT, CHANG u. a. 2002). Solche Oberflächenstrukturen können für die Bestimmung und phylogenetische Eingruppierung z. B. der Heringsartigen verwendet werden. Allgemein haben angefärbte Aufhellpräparate den Vorteil, schnell als Vergleichsmaterial dienen zu können, etwa beim Betrachten unterschiedlicher Skelettstrukturen in der Schwanzflosse ohne vorherige Präparation. So kann z. B. untersucht werden, ob und in welcher Ausprägung kleine knorpelige Strukturen in bestimmten Familien auftreten (BUCHERT 2016) und ob ein Pleurostyl (Knochenverschmelzung im Schwanzflossens-

kelett) vorliegt. Durch Aufhellpräparate von Entwicklungsreihen könnte auch die Entstehung des Pleurostyl erforscht werden (WARTH 2012).

Mikro-CT-Scans haben zum einen den Vorteil, dass sich mit ihnen wertvolle Exemplare erfassen lassen, ohne dass diese beschädigt werden. Zudem können Weichstrukturen sichtbar gemacht werden, die von Knochenstrukturen gestützt bzw. aufgespannt werden, wie es beim Epibranchialorgan der Fall ist (VATER 2015). Dies ist mit der Aufhelltechnik nur eingeschränkt möglich, da die meisten Weichstrukturen unverdaut oder verdaut werden. Zudem kann mit einer 3D-Rekonstruktion der sehr komplexe Aufbau von Epibranchialorganen dargestellt werden. Gerade mit heutiger Technik, die eine Einbettung von Simulationen in PDFs erlaubt, können diese 3D-Rekonstruktionen komplexe Strukturen besser darstellen als mehrere Abbildungen. Die Untersuchung der Alepocephaliden mit beiden Methoden könnte Aufschluss über die Anpassung dieser Ordnung an die Lebensbedingungen der Tiefsee geben.

Zusammenfassend versetzen uns diese Methoden in die Lage, Arten besser und klarer darzustellen, wodurch Raum zur Interpretation durch andere Wissenschaftler entsteht und der Vergleich verschiedener Arten vereinfacht wird.

Danksagung

Ein großer Dank gebührt der VolkswagenStiftung, die u. a. meine Doktorandenstelle finanziert und es so überhaupt erst ermöglicht, dass ich diese Forschungsarbeiten durchführen kann. Mein besonderer Dank gilt Dr. Timo Moritz, der mich immer unterstützt und fördert, sowie Dr. Suzanna Bräger, die bei der Analyse der Schuppen der Heringsartigen (Clupeiformes) u. a. die morphometrischen Untersuchungen durchgeführt hat.

Des Weiteren bedanke ich mich recht herzlich bei Josefine Vater für die konstruktive und gute Zusammenarbeit bei der Entwicklung und Weiterführung ihrer Masterarbeit (über die phylogenetischen Bedeutungen der Epibranchialorgane) sowie bei dem Team des Deutschen Meeresmuseums in Stralsund, mit dem es eine Freude ist, zusammen zu arbeiten.

Literatur

- BETANCUR, R. R.; BROUGHTON, R. E.; WILEY, E. O. u. a. 2013. The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS currents Tree of Life* 5: 1145.
- BRÄGER, ZS.; MORITZ, T. 2016. A scale atlas for common Mediterranean teleost fishes. *Vertebrate Zoology* 66, 3: 275–386.
- BRÄGER, ZS.; MORITZ, T.; TSIKLIRAS, A. C. u. a. 2016. Scale morphometry allows discrimination of European sardine *Sardina pilchardus* and round sardinella *Sardinella aurita* and among their local populations. *Journal of Fish Biology* 88, 3: 1273–1281.
- BUCHERT, J. 2016. *Distal medial Cartilages. Kleine Knorpel im Schwanzflossenskelett als Verwandtschaftsmerkmal. Unveröffentlichte Masterarbeit*, Universität Rostock.
- D'AUBENTON, F. 1961. Morphologie du crâne de *Cromeria nilotica occidentalis* Daget 1954. *Bulletin de l'Institut Francais d'Afrique Noire* 23, A: 187–249.
- DINGERKUS, G.; UHLER, L. D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52, 4: 229–232.
- GREENWOOD, P. H.; ROSEN, D. E. 1971. Notes on the structure and relationships of the alepocephaloid fishes. *American Museum novitates* 2473, 1: 1–42.
- HANSEN, A.; GHOSAL, R.; CAPRIO, J. u. a. 2014. Anatomical and physiological studies of bigheaded carps demonstrate that the epibranchial organ functions as a pharyngeal taste organ. *The Journal of Experimental Biology* 217, 21: 3945–3954.
- HEIM, W. 1934. *Über die Rachensäcke der Characiniden und über verwandte akzessorische Organe bei anderen Teleostern*. Dissertation Universität Stuttgart.
- HYRTL, J. 1855. Über die accessorischen Kiemenorgane der Clupeaceen, nebst Bemerkungen über den Darmcanal derselben. *Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*. Wien: H. und St. Druck.
- HYRTL, J. 1862. Über besondere Eigentümlichkeiten der Kiemen u. des Skelettes, und über das epigonale Kiemenorgan von *Lutodeira Chanos*. *Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*. Wien: 1–10.
- ISHIGURO, N. B.; MIYA, M.; NISHIDA, M. 2003. Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the „Protacanthopterygii“. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27, 3: 476–488.
- KONSTANTINIDIS, P.; JOHNSON, G. D. 2016. Osteology of the teleostefishes of the genus *Giganura* (Brauer, 1901) Teleostei: Aulopiformes. *Zoological Journal of Linnean Society*: 1–16.
- LAVOUÉ, S.; MIYA, M.; INOUE, J. G. u. a. 2005. Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: implications for higher-level relationships within the Otocephala. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 1: 165–177.
- LAVOUÉ, S.; MIYA, M.; MUSIKASINTHORN, P. u. a. 2013. Mitogenomic evidence for an indo-west Pacific origin of the clupeoidei (Teleostei: Clupeiformes). *PLoS one* 8, 2: e56485.
- LAVOUÉ, S.; MIYA, M.; POULSEN, J. Y. u. a. 2008. Monophyly, phylogenetic position and inter-familial relationships of Alepocephaliformes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 1111–1121.
- MARKLE, D. F. 1976. Preliminary studies on the systematics of Deep-Sea Alepocephaloidea (Pisces: Salmoniformes). Doktorarbeit, College of William and Mary.

MERTZEN, M.; BRÄGER, Zs.; STASZNY, Á. u. a. (in Vorbereitung). Phylogenetic informative characters in fish scales – a case study from clupeiform fishes. *Vertebrate Zoology*.

MORITZ, T.; BRITZ, R. 2005. Ontogeny and homology of the basipterygoid articulation in *Pantodon buchholzi* (Teleostei: Osteoglossomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 144, 1: 1–13.

NELSON, J. S. (Hg.) 2006. *Fishes of the world*. 4. Auflage. New Jersey: John Wiley and Sons.

PATTERSON, R. T.; WRIGHT, C.; CHANG, A. S. u. a. 2002. Atlas of common squamatological (fish scale) material in coastal British Columbia and an assessment of the utility of various scale types in paleofisheries reconstruction. *Palaeontologia Electronica* 4, 1: 1–88.

RICHTER, P.; MORITZ, M. 2017. Lessons from the first dorsal fin in atheriniformes – a new mode of dorsal fin development and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology*: 278, 8: 848–864.

SAGEMEHL, M. 1886. Die accessorischen Branchialorgane von *Citharinus*. *Morphologisches Jahrbuch* 12: 307–323.

TAYLOR, W. R.; VAN DYKE, C. V. D. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *National Museum of Natural History* 9, 2: 107–119.

VATER, J. 2015. *Das Epibranchialorgan des Milchfisches Chanos chanos (Gonorynchiformes) – Morphologie und phylogenetische Bedeutung*. Unveröffentlichte Masterarbeit, Freie Universität Berlin.

WARTH, P. 2012. *Convergent evolution of complex character sets in sister taxa? An ontogenetic view on the caudal skeleton of Ostariophysi and Clupeomorpha and the formation of the pleurostyle*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Eberhard-Karls-Universität Tübingen.

Zum Autor

Matthias Mertzen studierte Biologie in Kiel und Marine Ökosystem- und Fischereiwissenschaften in Hamburg. Im Rahmen des VW-Projekts „Hering, Lachs und Karpfen: Alte Bekannte mit unbekannter Verwandtschaft – Phylogenie der basalen Clupeocephala“ am Deutschen Meeresmuseum Stralsund promovierte er zum Thema „Phylogenetische Systematik der Otomorpha“ an der Friedrich-Schiller-Universität Jena.

Kontakt
Matthias Mertzen M.Sc.
Deutsches Meeresmuseum
Katharinenberg 14–20, 18439 Stralsund
Universität Jena
Institut für Systematische Zoologie und Evolutionsbiologie
Erbertstr. 1, 07743 Jena
Matthias.mertzen[at]meeresmuseum.de