



# MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Fischhyperostosen – seit langem bekannt, weiterhin ein  
Rätsel“

verfasst von / submitted by

Julia Sara Klein, BSc BEd

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of  
Master of Education (MEd)

Wien, 2022 / Vienna 2022

Studienkennzahl lt. Studienblatt /  
degree programme code as it appears on  
the student record sheet:

UA 199 502 510 02

Studienrichtung lt. Studienblatt /  
degree programme as it appears on  
the student record sheet:

Masterstudium Lehramt Sek (AB) UF Biologie und Umweltkunde  
UF Geographie und Wirtschaft

Betreut von / Supervisor:

Univ.-Doz. Dr. Harald Ahnelt

**Inhaltsverzeichnis**

|                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------|----|
| Danksagung.....                                                  | 3  |
| Abstract.....                                                    | 4  |
| Zusammenfassung.....                                             | 6  |
| Einleitung.....                                                  | 8  |
| Knochen – Überblick .....                                        | 8  |
| Entstehung und grundlegende Struktur von Knochen.....            | 9  |
| Osteoblasten und Osteoklasten.....                               | 11 |
| Osteozyten.....                                                  | 11 |
| Osteozytischer (zellulärer) Knochen .....                        | 13 |
| Anosteozytischer (azellulärer) Knochen .....                     | 14 |
| Hyperostose.....                                                 | 16 |
| Hyperostosen im weiteren Sinn (i.w.S.).....                      | 17 |
| Teleostei.....                                                   | 18 |
| Verbreitung von Hyperostose.....                                 | 19 |
| Carangidae .....                                                 | 20 |
| Fischhyperostose: historischer Hintergrund.....                  | 21 |
| Hyperostose im engeren Sinn (i.e.S.) oder Fischhyperostose ..... | 22 |
| Material und Methoden .....                                      | 25 |
| Material .....                                                   | 25 |
| Methoden .....                                                   | 28 |
| Literaturrecherche .....                                         | 29 |
| Ergebnisse .....                                                 | 33 |
| Praktischer Teil .....                                           | 33 |
| Beschreibungen.....                                              | 33 |
| Literaturrecherche .....                                         | 64 |
| Funktionelle Einheiten .....                                     | 67 |
| Diskussion.....                                                  | 79 |
| Fazit .....                                                      | 83 |
| Literaturverzeichnis .....                                       | 84 |

## **Danksagung**

An dieser Stelle möchte ich mich herzlich bei meinem Betreuer Univ.-Doz. Dr. Harald Ahnelt bedanken. Mit viel Geduld, Engagement und Hilfsbereitschaft hat er mich die ganze Zeit über unterstützt. Wenn der Weg diffus wirkte, hat er mich auf die richtige Bahn zurückgeleitet. Durch kompetente Fragen und Hilfestellungen hat er meinen Fokus auf die wesentlichen Dinge gelenkt, damit ich das Ziel nicht aus den Augen verliere. Dank ihm habe ich viel über wissenschaftlich arbeiten und über mich selbst gelernt.

Ebenfalls zu großem Dank verpflichtet bin ich den Mitarbeiterinnen der Ichthyologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. Dank ihnen konnte ich Skelettpräparate für meine Arbeit nutzen, ungestört arbeiten und einen Einblick in die Museumsarbeit erlangen.

Schlussendlich danke ich meinem Lebensgefährten, der mich immer wieder daran erinnert hat, wie schön wissenschaftlich arbeiten sein kann und mir all die Zeit Zuversicht gegeben hat.

## Abstract

The phenomenon “hyperostosis” describes excessive bone growth that is common in all vertebrates, especially in fish. The first illustration of a hyperostotic bone was published in 1655, although the origin was unknown. That the “os wormianum” was an anal-fin pterygiophore of a fish skeleton was recognized already 1793. The term “Hyperostosis” describes hyperossification and is the periosteal formation of excess bone. Such hyperossifications lead to an increase of the bone volume and an external swollen appearance, an overgrowth of bone. Simultaneously to the forming of excess bone, bony tissue is resorbed resulting in the spongy nature of affected bones. Generally, the term hyperostosis is applied in the literature to enlarged and swollen bones which are often gall-like and globose. Nowadays scientists distinguish between hyperostosis in a broader sense and hyperostosis in a narrower sense, also termed fish hyperostosis (FH). Hyperostosis in a broader sense includes all kinds of hyperossification on bone, naturally or pathologically, e.g. exostosis, pachyostosis or osteoma. The term fish hyperostosis is less used in literature and is defined as a non-pathological, species-specific, excessive bone growth specifically in Acanthomorpha, the most advanced teleost fish characterized by anosteocytic bones. The goal of the study was to conduct an extensive review of fish taxa (database) with fish hyperostosis, firstly. Additionally, a compilation of all bones which are known to be affected by hyperostosis was prepared to test if functional units (e.g. the neurocranium or the oral jaws and the suspensory) were differently or equally affected by hyperostosis. Secondly, skeletons and single bones of hyperostotic fishes of Carangidae, Ephippidae, Sciaenidae, and Zeidae have been described in comparison with skeletons of unaffected conspecifics and the affected functional units have been captured. Additionally, a first detailed description of hyperostosis of *Zeus faber* (Zeidae) has been given. The study consists of two parts. First, the practical work includes an investigation of skeletons of hyperostotic fishes (Carangidae, Ephippidae, Sciaenidae, Drepaneidae and Zeidae). Second, an extensive review of fish taxa (families, genera and species) based on literature has been done. The practical part includes whole-mount and disarticulated skeletons and radiographs of ethanol preserved specimens provided by the Ichthyological Collection of the Natural History Museum in Vienna. Skeletons and bones were measured, photographed and selected bones have been drawn in detail. A correlation between the size of the specimen and the frequency and/or the length of hyperostotic bones has been observed. In some species of the family Carangidae and Sciaenidae, the length of the hyperostotic bone increases with body size, but not consequently in all specimens. In the family of Drepaneidae, the frequency of hyperostosis correlates with larger body size. *Chaetodipterus faber* (Ephippidae) shows no correlation between increased

body size and frequency or length of the hyperostotic bones. Generally, fish hyperostosis occurs with age and growth, therefore has been described just in adult specimens. Independent of the body size, some species (family Ehippidae, Drepaneidae and Sciaenidae) develop pronounced hyperostosis in the head region (Supraoccipitale). Sexual dimorphism and optic signals can be possible functions. In the extended review of fish taxa, literature of the last 220 years has been collected. Mentions and descriptions of osteological elements with hyperostosis and FH in Teleostei, especially in Acanthomorpha, in 80 publications have been found. The literature was searched for species with hyperostotic structures and a database was established. In this database, all single bone elements arranged by five functional skeleton units were listed. Hyperostosis was found in diverse fish taxa in overall 137 species, 83 genera, 33 families in 17 orders. Only marine species were affected. Hyperostosis was found in all groups of Actinopterygii, ranging from Elopomorpha to Acanthomorpha, although most of the species (92%) were found in the latter group. Hyperostosis appears often in species of the family Carangidae, where one-third of the species exhibit FH. Mostly fast-swimming species in tropical, shallow waters develop FH. Fish hyperostosis occurs in different families on different bones. In the whole study, only bones from the first and fifth functional skeleton unit of fish were affected with fish hyperostosis. These units are required for locomotion and visual signals, directly or indirectly. Only one specimen had a hyperostotic bone in the third unit (branchial apparatus). This unit is included in vital processes like respiration. All in all 328 bones were affected by hyperostosis. A detailed description of *Zeus faber* (Zeidae) showed, that spines of the first dorsal fin and bucklers of the second dorsal and anal fins exhibit FH. Also, bones of the cranial region and the pectoral girdle showed massive thickening. The hyperostotic pattern on the skeleton varies between genera and is mostly species-specific. Besides functional explanations as support in fin erection or buoyancy, also a reaction on high temperature or metabolic changes can be considered as possible origins for FH. A pathological origin is unlikely due to the predictable development and the absence of infections or ignitions. It is assumed that the differentiation in the degree of hyperostotic development is linked to genetic divergence in bone metabolism and is supposed to be a derived status although the function is unknown. Further studies are necessary to increase the knowledge and understanding of the mechanism behind the bone metabolism which leads to fish hyperostosis.

## Zusammenfassung

Das Phänomen Hyperostose – exzessives Knochenwachstum – tritt bei allen Wirbeltiergruppen auf. Besonders häufig ist es bei Fischen dokumentiert. Der erste, von Hyperostose betroffene Knochen wurde 1655 abgebildet. Bereits 1793 wurde erkannt, dass es sich bei diesem als „Os wormianum“ bezeichneten Knochen um einen Pterygiophor der Analflosse eines Fisches handelt. Hyperostotischer Knochen entsteht durch eine Verknöcherung der Knochenhaut, wodurch der Knochen stetig dicker wird. Anschließend wird durch aktive Resorption schwammartiges Knochengewebe gebildet. Die betroffenen Knochen erscheinen stark vergrößert und geschwollen. Es wird zwischen Hyperostose im weiteren Sinn (i.w.S.) und Hyperostose im engeren Sinn (i.e.S.) - auch Fischhyperostose (FH) genannt - unterschieden. Hyperostose i.w.S. umfasst alle Hyperossifikationen am Knochen, natürlichen oder pathologischen Ursprungs, z.B. Exostosen, Pachyostosen oder Osteoma. FH ist ein nicht-pathologisches, art-spezifisches, exzessives Knochenwachstum, eine osteologische Spezialisierung, bei Acanthomorpha (Teleostei) mit azellulärem (anosteozytischem) Skelett. Das Ziel der Arbeit war das Dokumentieren bei welchen Teleostei-Familien (insbesondere Acanthomorpha) Hyperostosen auftreten und welche Knochenstrukturen betroffen sind. Zusätzlich wurden hyperostotische mit den gleichen nicht-hyperostotischen Knochen ausgewählter Arten verglichen, betroffene funktionelle Skeletteinheiten erfasst und eine erste detaillierte Beschreibung von Fischhyperostose bei *Zeus faber* (Zeidae) erstellt. Die Studie wurde in zwei Teile gegliedert. Der praktische Teil basierte auf der Untersuchung von Fischskeletten mit Hyperostosen aus der Ichthyologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien (NMW). Ausgewählte Knochen von den Exemplaren wurden gemessen und Detailzeichnungen angefertigt. Es wurde untersucht, ob die Körpergröße des Individuums mit der Länge und/oder der Häufigkeit der hyperostotischen Knochen zusammenhängt. Bei einigen Arten nahm die Länge der hyperostotischen Knochen mit der Körpergröße zu, jedoch nicht konsequent bei allen Exemplaren. FH kommen vor allem bei älteren, größeren Individuen einheitlich vor. Einige untersuchte Arten hatten unabhängig von der Körpergröße markante Hyperostosen im Kopfbereich, die beim Sexualdimorphismus und als optisches Signal eine Rolle spielen könnten. Neben der praktischen Arbeit wurde eine umfangreiche Literaturrecherche durchgeführt. Es wurde Literatur der letzten 220 Jahre ausgewertet und in 80 Publikationen Nennungen und Beschreibungen von Hyperostose bei Teleostei allgemein und bei Acanthomorpha im Speziellen gefunden. In einer Datenbank wurden alle einzelnen Knochenelemente gelistet und nach fünf funktionellen Einheiten gegliedert. Hyperostosen wurde in den verschiedensten Fischtaxa, bei insgesamt 137 Arten, 83 Gattungen, 33 Familien

in 17 Ordnungen erfasst. Die meisten Arten mit FH (92%) wurden innerhalb der Acanthomorpha gefunden. Es handelte sich ausschließlich um marine Arten. In der gesamten Studie waren von den fünf funktionellen Skeletteinheiten Knochen der ersten (Neurocranium) und fünften (Wirbelsäule) Einheit betroffen. Diese Einheiten sind für den Bewegungsapparat und für optische Signale wichtig. Funktionelle Bedeutung wie Unterstützung beim Aufrichten der Rücken- und Analflossen, Vergrößerung der Muskelansatzstellen oder zum Unterstützen des Gleichgewichts werden als Ursachen für die Entstehung von FH vermutet. Auch Alterungserscheinung, eine Reaktion auf hohe Temperaturen oder Veränderungen des Stoffwechsels könnten Ursachen für exzessives Knochenwachstum sein. Weitere detaillierte Forschung ist notwendig, um ein besseres Verständnis für den Mechanismus des Knochenstoffwechsels zu erhalten der zum Phänomen Fischhyperostose führt.

## Einleitung

Biomechanische Umwelteinflüsse wirken auf die plastische Anpassung von bereits entwickelten als auch von sich noch entwickelnden Zellen von Wirbeltieren. Das kann sich z.B. in Deformationen zeigen wie Wirbelsäulenkrümmungen und Wirbelkomprimierungen. Externe Faktoren wie Schwerkraft oder hydrodynamische Bedingungen, auf die beispielsweise durch Schwimmbewegungen reagiert werden muss, wirken auf den Phänotyp ein. Diverse Gewebe sind betroffen, z.B. die kardiovaskulären und vor allem die des Skelettmuskelapparates wie Knochen. Bei reduzierter Aktivität baut sich z.B. Knochenmasse ab, wohingegen bei erhöhter Aktivität mehr Knochenmasse produziert wird. Bei Knochenfischen und hier vor allem bei Teleostei, ist das Verständnis über hydrodynamische Bedingungen und Schwimmmaktivitäten essenziell, denn beides wirkt sich auf die Qualität der Knochen und deren Form aus (CARDEIRA *et al.*, 2018).

## Knochen – Überblick

Da diese Arbeit sich eingehend mit spezifischen Knochenstrukturen von Osteichthyes (Knochenfischen), vor allem der Teleostei aus der Klasse der Actinopterygii (Strahlenflosser) beschäftigt, wird in diesem Abschnitt immer auf diese Fischgruppe und auf deren Knochenskelett Bezug genommen.

Eine große Innovation in der Wirbeltierevolution war die Entstehung von Kalzium Phosphat basiertem, mineralisiertem Gewebe. Dadurch entstanden verschiedene Schutzpanzerungen, Zähne und das interne Skelett (SEIDEL *et al.*, 2019). Das Endoskelett der Fische besteht ursprünglich aus Knorpel, es umfasst Schädel, Kiefer, Kiemenkorb, Chorda dorsalis und bei den kiefertragenden Wirbeltieren (Kiefermäuler oder Gnathostomata) die primären Elemente des Schulter- und Beckengürtels und die paarigen Extremitäten. Die ersten Wirbeltiere (kieferlose Fische, Agnatha) hatten zusätzlich, getrennt vom knorpeligen Innenskelett, ein knöchernes „Exoskelett“ (Hautknochen) (HALL, 2015).

Terminologisch unterscheidet man die Zellen, die das Skelett bilden, wie folgt (HALL, 2015):

- Osteoblasten und Osteozyten bilden Knochenzellen
- Chondroblasten und Chondrozyten bilden Knorpelzellen
- Odontoblasten bilden Dentinmatrix
- Ameloblasten (Zahnschmelz)
- Mono- und multinukleare Osteoklasten bauen Knochensubstanz ab und um.

Knochengewebe ist ausschließlich bei Vertebraten (Wirbeltieren) zu finden, nicht bei rezenten kieferlosen Wirbeltieren (Neunaugen, Schleimaale). Knochen besteht einerseits aus Zellen, andererseits aus mineralisierter extrazellulärer Matrix und ist ein vaskularisiertes, den Skelettapparat unterstützendes Gewebe, das auch ektopisch außerhalb des Skeletts auftreten kann. Die Ablagerung des Knochengewebes erfolgt über Knochen formende Zellen, den sogenannten Osteoblasten und Osteozyten, von denen die Mehrzahl Flimmerhärchen („Zilien“) aufweist. Osteoblasten wandeln sich zu Osteozyten um und verlieren damit ihre Teilungsfähigkeit. Knochen als aerobes Gewebe, hat einen hohen Sauerstoffverbrauch und der Flüssigkeitsgehalt ist niedrig (HALL, 2015).

Die Funktionen von Knochen umfassen einerseits die Unterstützung des Körpers und den Schutz von größeren Organen, wie z.B. Gehirn und Rückenmark, andererseits liefern sie Ansatzstellen für Ligamente und Muskeln. Zusätzlich speichern Knochen Kalzium und Phosphor und sind Hauptorte der Regulierung des Metabolismus‘ und mineralischer Homöostase (HALL, 2015).

Neben seiner mineralisierten extrazellulären Komponente ist Knochensubstanz ein lebendes und dynamisches Gebilde (HALL, 2015; DAVESNE *et al.*, 2019). Die Modellierung, Remodellierung oder der Abbau von Knochensubstanz wird von mononuklearen oder multinuklearen Osteoklasten vollzogen. Während des Wachstums ist die Aktivität der Osteoblasten und Osteoklasten hoch (HALL, 2015).

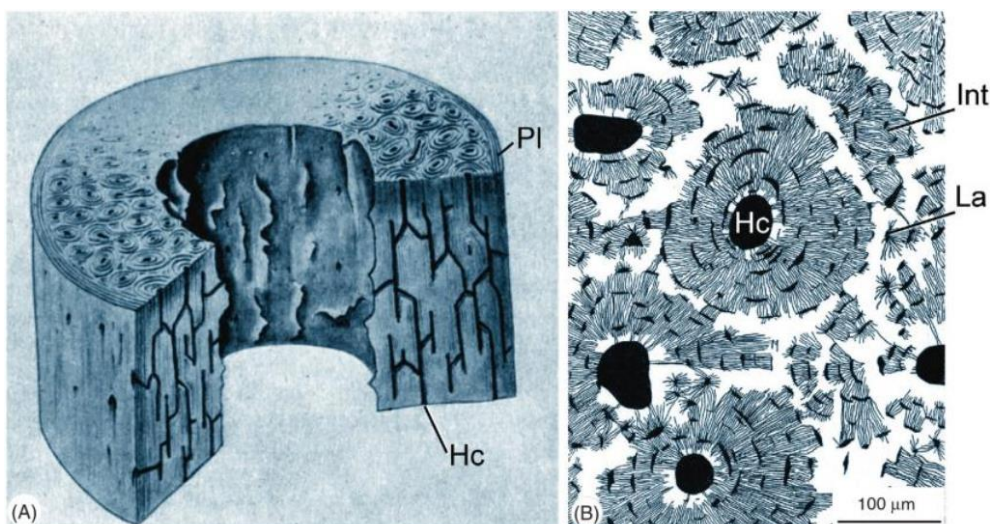
Knochen kann nur durch Hinzufügen (Apposition) von neuen Osteoiden auf bereits vorhandenen Oberflächen wachsen. Lange Zeit wurde angenommen, dass dieses Hinzufügen lediglich im äußeren Bereich erfolgt, an der Knochenhaut (Periosteum) (periostale Ossifikation). Zusätzliche Ossifikationen können aber auch an inneren Knochenschichten (Endosteum) stattfinden (endostale Ossifikation). Eine weitere Möglichkeit der Ablagerung besteht an der Oberfläche von Knorpel. Hier ossifiziert der Knorpel von außen nach innen. Dieser Vorgang wird perichondrale Ossifikation genannt. Knorpel kann auch von innen nach außen ossifizieren. Das wird enchondrale Ossifikation genannt (HALL, 2015).

### *Entstehung und grundlegende Struktur von Knochen*

Eine grundlegende Struktur von mineralisierten, kortikalen Knochenelementen sind die Osteone. Gruppen von Osteonen bilden ein Haver-System. Irreguläre Kanäle im pathologischen Knochen identifizierte der englische Chirurg John Howship (1781-1841) als Lakunen (Howship Lakunen) und belegte Prozesse der Knochenabsorption (Resorption). Einzelne

Lakunen dringen in die Knochenmatrix ein und stellen integrierte Einheiten von Knochenstrukturen dar, welche als Haver-Systeme (Osteone) bekannt sind (HALL, 2015). Im Zentrum des Osteons liegt der Haver-Kanal (Abb. 1 A). Um diesen Zentralkanal liegen konzentrische Schichten, sogenannte „Lamellae“. Im Kanal verlaufen Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven. Die Knochenmatrix ist durchzogen von solchen Kanälen. Zusätzlich verlaufen zwischen den Lamellae dünne Knochenkanälchen („Canaliculi“) mit Osteozyten, welche via *Gap Junctions* (Zell-Zell-Kanäle) mit anderen Osteozyten, Osteoblasten und osteogenen Zellen verbunden sind und ein Synzytium bilden (HALL, 2015) (Abb. 1 B). Ein primärer Osteon besitzt einen Zentralkanal, durch welchen zwei oder mehr Blutgefäße ziehen. Ein sekundärer Osteon hat einen größeren Kanal und ein außen verlaufendes Blutgefäß, welches von Knochenlamellen umgeben ist. Desto dichter der Knochen, desto mehr sekundäre Osteone sind zu finden (HALL, 2015).

Viele Teleostei besitzen keine Osteone oder haben lediglich primäre Osteone (DAVESNE *et al.*, 2019). Untersuchungen von Resorption und Bildung von Knochen zeigen, dass Knochensubstanz nicht nur über die Zeit ersetzt wird, sondern auch, dass die Anzahl der Ersatzraten während alter Knochen von neuem Knochen ersetzt wird, mit dem Alter geringer werden (HALL, 2015).



**Abb. 1.** Im Bild (A) ist ein Haver Kanal (Hc) zu sehen. Periphere Lamellae (PI) findet man an der periostalen Oberfläche. Im Bild (B) sieht man Haver Kanäle im Querschnitt und interstitielle Lamellae (Int) die zwischen vollständig entwickelten Haver-Systemen liegen. Ebenfalls zu sehen sind Lakunen (La), welche Osteozyten beinhalten (HALL, 2015).

### *Osteoblasten und Osteoklasten*

Die knochenformenden Zellen werden Osteoblasten, die knochenresorbierenden Osteoklasten genannt. Die erste abgelagerte, unmineralisierte Knochenmatrix, die von Osteoblasten gebildet wird, bezeichnet man als Osteoid. Schritt für Schritt wird diese mit Hydroxyapatit imprägniert, wodurch das bekannte mineralisierte Knochengewebe entsteht (HALL, 2015).

Die Knochenresorption (Knochenabbau) ist einerseits ein Prozess der Demineralisierung anorganischer, andererseits eine Degradierung organischer Komponenten. Während dem aktiven Prozess der Knochenresorption, besetzen Osteoklasten oberflächliche Vertiefungen (wie oben erwähnt „Howship Lakunen“). Für den Knochenabbau werden meist multinukleare Osteoklasten benötigt. Diese Zellen treten wie riesige Makrophagen-ähnliche Zellen auf, die mittels Spaltung der Knochenmatrixproteine, das Knochenmaterial auflösen. Solche Zelltypen besitzen meist eine Vielzahl an Zellkernen (Nuklei), einen Faltensaum (häufig gefaltete Membran) und Vertiefungen (Howship Lakunen). Lange Zeit herrschte die Annahme, dass ausschließlich diese gigantischen Osteoklasten in der Lage seien, Knochenmaterial aufzunehmen oder aufzulösen, doch nun weiß man, dass auch mononukleare (einen Zellkern) Osteoklasten dazu fähig sind. Dieser Zelltyp kommt bei Fischen vor allem in weitentwickelten Teleostei (Paracanthopterygii und Acanthopterygii) vor (WITTEN & HUYSEUNE, 2010).

Mit zunehmendem Alter reduzieren sich die Osteoklastenpopulationen und die Fähigkeit Frakturen zu reparieren sinkt (HALL, 2015). Osteoklasten sind bei höher entwickelten Teleostei meist kleine, mononukleare Zellen. Diese Fische nehmen Kalzium über ihre Kiemen auf. Das macht das Skelett als Quelle und Ablagerung von Kalzium überflüssig. Da Teleostei ihr Leben lang wachsen, muss auch das Skelett ständig umgeformt werden (WITTEN & HUYSEUNE, 2009).

### *Osteozyten*

Oberflächenbasierte Osteoblasten liegen in der extrazellulären Matrix und werden zu Osteozyten, wenn sie von unmineralisiertem Osteoid oder mineralisiertem Knochengewebe umgeben sind (HALL, 2015; CARDEIRA *et al.*, 2018). Osteozyten sind für die Synthese von spezialisierten Knochenproteinen (Osteocalcin, Osteonectin, Osteopontin) zuständig und lagern mineralisierte Matrix ab.

Osteozyten kommen nahezu in allen Stadien der Mineralisierung vor, zu deren Funktionen zählen (HALL, 2015):

- Die Ablagerung der Knochenmatrix
- Die Aktivierung der Osteoklasten zur Entfernung und Modellierung der Knochenmatrix
- Die Modulierung der Osteoklasten-Aktivierung und die Sekretion von Sclerostin
- Die Resorption der Lakunen nach der osteozytischen Osteolyse
- Die Regulierung der osteozytischen Apoptose.

Osteozyten können als mechanische Sensoren agieren, indem sie Belastungsänderungen am Knochen erfassen. Bei der Remodellierung des Knochens spielen sie eine lenkende Rolle, indem sie die mit ihnen in Verbindung stehenden Osteoklasten aktivieren oder deaktivieren. Zusätzlich helfen sie den Kalzium- und Phosphor-Stoffwechsel zu regulieren, indem sie Knochenmaterial um die Lakunen aufnehmen. Aufgrund dieser Funktionen würde man davon ausgehen, dass Osteozyten unabdingbar für das Funktionieren eines Knochens sind. Umso erstaunlicher, dass Osteozyten in den Knochen von weit evolvierten Teleostei nicht vorkommen (DAVESNE *et al.*, 2019).

Zusammengefasst, die Knochen-Remodellierung inkludiert das Entfernen von Knochen durch Osteoklasten (Knochen resorbierende Zellen) und die darauffolgende Bildung von neuem Knochen durch Osteoblasten (Knochen formende Zellen). In einem gesunden und funktionalen Knochen ist die Aktivität von Osteoblasten & -klasten adäquat abgestimmt. So fungieren sie als grundlegende multizelluläre Einheiten (*basic multicellular units, BMUs*) (WITTEN & HUYSEUNE, 2009). Bei Säugetieren aber auch basalen Teleostei, wie den Karpfenartigen (Cypriniformes) und Lachsartigen (Salmoniformes), befinden sich in Osteoklasten viele Zellkerne (multinuklear). Die Anzahl der Zellkerne in Osteoklasten divergiert jedoch unter den Wirbeltiergruppen. Bei Teleostei variiert die Zahl enorm. Zurückzuführen ist das auf die Artunterschiede, ontogenetischen Phasen, Skelettelementen und auf die physiologischen Zustände. Beim Menschen treten große Zahlen von Osteoklasten-Zellkernen nur unter pathologischen Bedingungen auf (WITTEN & HUYSEUNE, 2009).

### Osteozytischer (zellulärer) Knochen

Embryonal angelegtes Knochengewebe entsteht aus dem Mesoderm und der Neuralleiste. Knochen wird über zwei Prozesse gebildet, entweder durch den Austausch von knorpeligem Gewebe (endochondral oder perichondral) oder durch die Entwicklung in mesenchymalen Zellen (intramembranös). Welche Struktur wie entsteht, ist zusätzlich von den unterschiedlichen Wachstumsarten der diversen Knochen abhängig. Nicht jedes Skelettelement besteht aus dem gleichen Gewebe. So bestehen die Knochen z.B. der paarigen Flossen der zwei Lungenfischarten *Neoceratodus forsteri* und *Protopterus annectens* einerseits aus zellulärem und andererseits aus azellulärem Knochen (HALL, 2015). Der Unterschied liegt in der Ab- und Anwesenheit von Osteozyten, daher werden azelluläre Knochen auch als anosteozytisch und zelluläre als osteozytisch bezeichnet. Diese Bezeichnungen sind plausibler, da sie nicht das völlige Fehlen aller Zellen suggerieren, denn andere Zellen, wie Osteoblasten und Osteoklasten sind weiterhin vorhanden (DAVESNE *et al.*, 2019).

In mehreren Studien wurde publiziert, dass die Entstehung von Knochen eine Adaptierung sowohl auf mechanischen Stress als auch auf metabolische Bedürfnisse für Kalzium und Phosphor ist (zusammengefasst in HALL, 2015). Die Knochenhistologie ist abhängig vom Wachstum und dem generellen Metabolismus einzelner Arten. Zu den Funktionen der Knochenablagerung zählen Vaskularität, artspezifische Wachstumsraten, Mineralisierungsraten, Organisation der Matrixfasern und die Regelmäßigkeit der Ablagerung. Die zuletzt abgelagerte, unmineralisierte, metabolisch aktive Grundsubstanz (Matrix) von Knochen bezeichnet man als Osteoid. Diese wird von knochenbildenden (Osteoblasten), knochenresorbierenden (Osteoklasten) und Vorläufer-Zellen (Osteoprogenitorzellen) angelegt und befindet sich an der Knochenoberfläche, entweder außerhalb (periostal) oder innerhalb (endostal). Diese Knochenoberflächen spielen eine wichtige Rolle im Metabolismus, bei Vitamin- & Hormonreaktionen und bei der Hemmung pathologischer Veränderungen. Die Kommunikation unter den Knochenzellen ist erstaunlich. Nicht nur verläuft sie über Verbindungen benachbarter Osteozyten, sondern auch zwischen osteozytischen Fortsätzen in Canaliculi, zwischen Osteozyten und Osteoblasten und zwischen einzelnen Osteoblasten selbst. Das ermöglicht Knochen eine rasante Signalweiterleitung (HALL, 2015).

### Anosteozytischer (azellulärer) Knochen

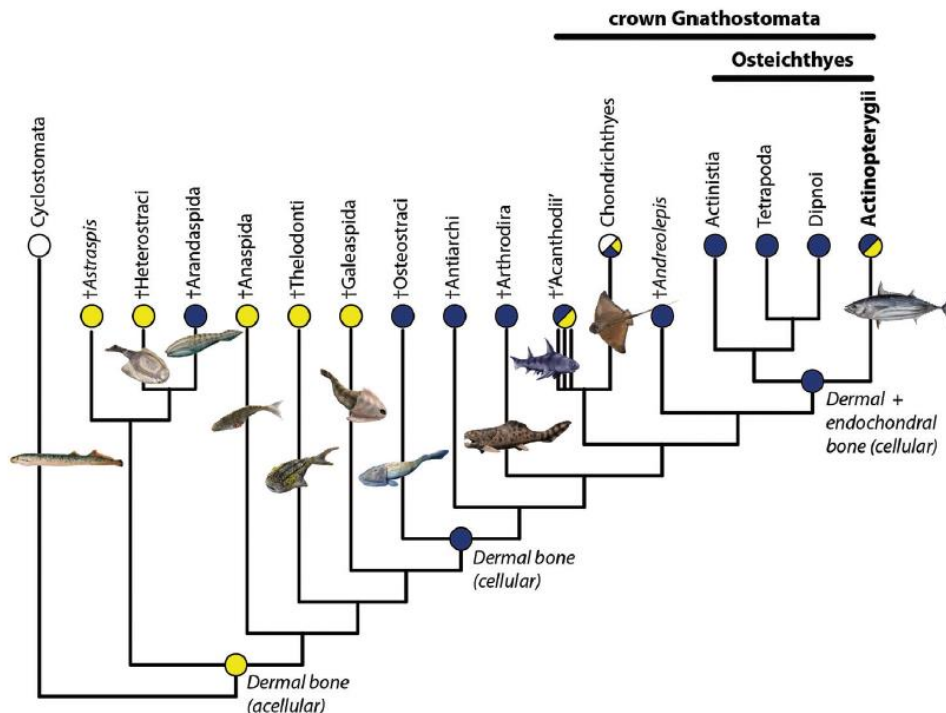
Zum ersten Mal wurde 1859 das Fehlen von Osteozyten in Knochen von Teleostei dokumentiert (KÖLLIKER, 1859). Dieser Zustand wurde als azellulärer Knochen (anosteozytisch) klassifiziert. Wie bereits erwähnt, kann die Entwicklung von Knochen einerseits direkt im Mesenchym (intramembranöse Ossifikation), andererseits indirekt - wobei die häufigste Form das Ersetzen von Knorpelgewebe (endochondrale Ossifikation) darstellt - ausgelöst werden. Beim Menschen wird das Phänomen der Azellularität in Knochen meist bei degenerierenden oder pathologischen Zusammenhängen erkannt. Azellularität kann aufgrund einer untypischen Entwicklung auftreten, wenn Osteoid sich räumlich in gegensätzliche Richtungen trennt und die Osteoblasten an der Knochenoberfläche haften bleiben. Der azelluläre Zustand kann zusätzlich eine Rolle in der Kalzium-Regulierung spielen, er kann jedoch auch resorbiert werden, Frakturen reparieren und ist im dermalen Skelett von Knorpelfischen zu finden. Derzeit liegen noch wenige Studien, die sich mit der Entwicklung von azellulären Knochen beschäftigen, vor (HALL, 2015).

In rezenten höheren Teleostei entsteht azellulärer Knochen sekundär aus zellulärem Gewebe (DAVESNE *et al.*, 2019). Ansätze für die Entwicklung und Physiologie von Azellularität in Knochen können durch mechanische Eigenschaften, den Prozess der Resorption, dem Reparieren von Frakturen oder aufgrund der Kalziumregulation geliefert werden. Die mechanischen Eigenschaften von azellulärem Knochen und die durch mechanische Auswirkungen ausgelösten Prozesse der Knochenformation und -resorption wurden erst in geringem Maß untersucht. Man weiß, dass zelluläres Knochengewebe einen signifikant niedrigeren Mineralgehalt als azelluläres aufweist (HALL, 2015). Ein weiterer Unterschied zeigt sich in der Anzahl der Zellkerne, so sind Osteoklasten in azellulären Knochen mononuklear, wohingegen im zellulären Knochen multiple Zellkerne zu finden sind. Das liegt daran, dass in azellulärem Knochen aufgrund dem Abhanden sein von Osteozyten, das Wachstum von multinuklearen Osteoklasten nicht mehr gefördert werden kann (DAVESNE *et al.*, 2019).

Der azelluläre Knochenumbau kann anhand des Einflusses der Hohlräume im zellulären Knochen, wie den Lakunen, Canaliculi und Vaskularkanäle und dem Fehlen dieser im azellulären, beleuchtet werden. Teleostei können azelluläre Knochen resorbieren, dabei ziehen sich die Osteoblasten beim Mineralisierungsprozess des azellulären Knochens zurück. Bei diesem Vorgang wurden Typen von mononuklearen, resorptiven Zellen identifiziert, die keine zytoplasmatische Region aufweisen, über die multinukleare Osteoklasten am Knochen haften bleiben. Da azelluläre Knochen in der Lage sind Frakturen zu reparieren, könnten diese

Eigenschaften ein weiterer Zugang sein, die Entwicklung und Physiologie von Azellularität zu verstehen. Hierbei sind gebrochene Knochen in der Lage einen Callus von mineralisiertem Knorpel- und Knochengewebe zu bilden (HALL, 2015).

Bei drei großen Wirbeltiergruppen stellt Azellularität eher die Regel als die Ausnahme dar; bei den weit evolvierten Teleostei (Acanthomorpha), teilweise bei den Chondrichthyes (Knorpelfischen) und einigen Gruppen von ausgestorbenen kieferlosen Vertebraten, wie zum Beispiel den Heterostraci (HALL, 2015; DAVESNE *et al.*, 2019) (Abb. 2). So wird Azellularität als ein Merkmal der Neoteleostei gesehen, denn in den Gruppen von flossentragenden Fischtaxa wie den Cypriniformes, Clupeiformes und Salmoniformes ist die Knochenstruktur zellulär (CARDEIRA *et al.*, 2018). Zellulärer Knochen ist ein plesiomorphes Merkmal von Teleostei, Actinopterygii und Knochenfischen im Allgemeinen. Jedoch haben nicht alle Fische nur azelluläre oder nur zelluläre Knochen, wobei die Remodellierung von Knochen in beiden Typen erfolgen kann (DAVESNE *et al.*, 2019). So entwickeln sich beispielsweise hyperostotische Knochen (verknöcherte Exostosen), die aus zellulärem Knochengewebe bestehen, in Fischen mit sonst azellulärem Knochenbau (HALL, 2015). Für deren Bildung werden wichtige Umbauprozesse benötigt. Hierbei zeigt sich, dass in Abwesenheit von Osteozyten als Sensoren, der azelluläre Knochen trotzdem in der Lage ist, Belastung und Verletzungen zu erkennen. Man weiß jedoch noch nicht genau, wie das möglich ist. In ihren Funktionen sind sich die beiden Knochentypen sehr ähnlich, was darauf schließen lässt, dass auch ohne Osteozyten Knochengewebe voll funktionsfähig ist. Es besteht die Annahme, dass es eine Verbindung zwischen Azellularität und hyperostotischen Bildungen gibt (DAVESNE *et al.*, 2019).



**Abb. 2.** Die Verteilung von azellulärem und zellulärem Knochen in Vertebraten. Gelber Kreis: azellulär, blauer Kreis: zellulär, weißer Kreis: keine Knochen (DAVESNE *et al.*, 2019).

## Hyperostose

In Teleostei sind - aufgrund des Fehlens von multinuklearen Osteoklasten – mononukleare Osteoklasten die aktiven resorbierenden Zellen. Bei Teleostei mit zellulärem Knochen sind zusätzlich zu mononuklearen Osteoklasten auch Osteozyten in der Lage Knochen durch osteozytische Osteolyse zu resorbieren. Nachgewiesen wurde das in Lachsen (Salmonidae) und Karpfen (Cyprinidae), aber auch im europäischen Aal (*Anguilla anguilla*).

Die Remodellierung tritt bei Teleostei nicht nur bei der Resorption und der *de novo* Formierung auf, sondern auch durch eine Differenzierung (Metaplasie) von Skelettgewebe. Wenn Osteozyten nicht vorhanden sind, ist der dominierende Osteoklast-Typ mononuklear, wenn sie vorhanden sind, sind multinukleare Osteoklasten dominierend. Ein Hinweis für einen Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein von Osteozyten und multinuklearen Osteoklasten leitet sich von hyperostotischen Knochen in weit evolvierten marinen Teleostei mit azellulärem Knochenbau (z.B. Carangidae) ab. Heutzutage weiß man, dass Hyperostose als ein exzessives Knochenwachstum ausgehend von der Knochenhaut (periostale Formierung) eine normale, im voranschreitenden Alter auftretende Entwicklung sein kann. Ein faszinierendes Merkmal hyperostotischer Knochen ist die Neubildung von Osteozyten und

multinuklearen Osteoklasten, obwohl der hyperostotische Knochen selbst aus einem azellulären Knochen wächst (WITTEN & HUYSSEUNE, 2009).

Histologisch sind die hyperostotischen Strukturen zellulär aufgebaut und entstehen durch Osteogenese, wobei entweder direkt oder nach einer gekoppelten Remodellierung schwammartiges Knochengewebe gebildet wird. So entsteht Knochen, der zahlreiche Hohlräume, wie bei einem Schwamm, aufweist (TUNA, 2015; CHANET, 2018). Detailliert erklärt, besteht der hyperostotische Prozesse aus zwei Teilen. Am Anfang wird der Knochen aufgrund einer Verknöcherung der Knochenhaut (periostale Ossifikation) stetig dicker und entwickelt sich zu einer geschwollenen Struktur. Danach nimmt das Knochengewebe durch eine aktive Resorption die bereits erwähnte schwammartige Struktur an (GIARRATANA *et al.*, 2012). Die hyperostotische Schwellung entsteht durch das Füllen der entstandenen Hohlräume, entweder mit Kapillargefäßen, Fettzellen oder faserreichem Stroma aber nicht mit Knochenmark (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Knochen von Teleostei, die nicht von Hyperostose betroffen sind, sind wie bereits erwähnt azellulär (anosteozytisch). Ganz im Gegensatz zu hyperostotischen, osteozytischen Knochen; diese bestehen aus Osteoblasten, diejenigen Zellen, die Osteoid produzieren und Osteoklasten resorbieren. Diese Vorgänge der Produktion und Resorption sind typische Merkmale zellulären Knochengewebes. Das Phänomen der Knochenvolumenzunahme ist auch unter dem Namen „Tilly bones“ beschrieben. Tilly Edinger war eine Paläontologin von der Harvard Universität, die sich umfassend mit diesen neoplastischen Wüchsen beschäftigt hat (CAPASSO, 2005). Sie beschrieb, dass sonst dünne Knochen zu globusförmigen, galleartigen Strukturen umgebildet werden (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GIARRATANA *et al.*, 2012). Am Skelett der Teleostei sind diese Verdickungen häufig an den Pterygiophoren (Flossenträger), am Cleithrum, Schulter- und Beckengürtel, an den Neural- und Hämalbögen und am Schädelknochen, vor allem am Neurocranium zu finden (JAWAD, 2013; CHANET, 2018).

#### *Hyperostosen im weiteren Sinn (i.w.S.)*

Bei Hyperossifikationen oder Hyperostosen kommt es zu einem exzessiven Wachstum der betroffenen Knochenregion. Diese können am Knochen, Gelenksknorpel, an Wachstumsfugen oder an der Knochenhaut (Periost) entstehen. Ein hyperostotischer Knochen zeigt sich durch eine Schwellung. Dabei tritt Ossifikation überwiegend an der Knochenhaut auf. Übrig gebliebenes Zellgewebe wird resorbiert und zurück bleibt ein trabekel-artiges Knochengewebe (PAIG-TRAN *et al.*, 2016). Für dieses Phänomen gibt es mehrere Bezeichnungen: „Osteoma“, „Osteomata“, „Exostose“, „Pachyostose“, „hyperostotische Knochen“, „geschwollene

Knochen“ oder „Tilly Bones“, manchmal wird es auch „Hyperosteose“ geschrieben (e.g. BELL, 1793; CAPASSO, 2005; HOUSSAYE, 2009; CHANET, 2018).

Hyperostosen i.w.S. inkludieren alle Hyperossifikationen am Knochengewebe, die pathologischen und nicht-pathologischen Ursprungs sind.

Veränderungen von Knochenstrukturen sind in aquatischen Tieren gut zu beobachten. Dass die Bedingungen im Wasser einen Einfluss auf das Skelett haben, zeigt sich unter anderem bei Landlebewesen, die sich im Laufe der Evolution sekundär wieder an ein Leben im Wasser angepasst haben, wie bei den fossilen Walen (Cetacea) und der Gruppe der Seekühe (Sirenia). Hier treten sogenannte „Pachyostosen“ auf (HOUSSAYE, 2009). Auch in den Rippen zweier rezenter Walarten wurde diese Art von Hyperostose festgestellt. Ebenso wurden unüblich verdickte Knochen, sowie das Fehlen von freien, medullären Hohlräumen am Knochen, mineralisierte Knorpel und globuläre Ossifikationen gefunden. Diese Erscheinungen wurden als Anpassung an das Leben im Wasser gedeutet (HALL, 2015). Pachyostose ist eine nicht-pathologische Knochenhypertrophie, ein exzessives Knochenwachstum, welche zu Hyperostosen i. e. S. zählt (HOUSSAYE, 2009).

Beim Menschen treten Hyperostosen allgemein pathologisch auf, wie die Hyperostosis Frontalis Interna (HFI) (MAY *et al.*, 2011) oder die schmerzhafte, schwammartige Hyperostose am Kranium (LALLO *et al.*, 1977; VAN DER KRAAN & VAN DEN BERG, 2007) oder die Exostose (Spornbildung) (PAIG-TRAN *et al.*, 2016). Ursachen können diverse Anämien (e.g. Vitamin B<sub>12</sub> Mangel, erbliche hämolytische Anämie) (DOMINGUEZ-RODRIGO *et al.*, 2012) oder Störungen in der Nährstoffaufnahme (LALLO *et al.*, 1977) sein.

### *Teleostei*

Mit 25 000 Arten sind Teleostei die artenreichste und diverseste Wirbeltiergruppe, die alle aquatischen Lebensräume des Planeten besiedelt hat. Obwohl viele von ihnen eine ähnliche, stromlinienförmige Körperform aufweisen, sind sie dennoch eine äußerst diverse und erstaunlich evolvierte Wirbeltiergruppe (WITTEN & HUYSEUNE, 2009).

Das Skelett der Teleostei besteht aus zwei Großteils unabhängig voneinander entstandenen Einheiten: dem dermalen Skelett und dem Endoskelett. Abgesehen von Dentin, Zahnschmelz und Knochen - die auf das dermale Skelett beschränkt sind - kann man alle anderen Skelettgewebe und die dazugehörigen Zellen sowohl im dermalen Skelett als auch im Endoskelett finden. Bei basalen Teleostei beinhaltet der Knochen Osteozyten, wohingegen

jünger evolvierte Teleostei azelluläre (anosteozytische), also ohne eingeschlossene Osteozyten, Knochen aufweisen. Im Gegensatz zu Knochen mit Osteozyten, finden in azellulären Knochen sowohl keine Zellprozesse als auch keine Einbettung von Zellen in die Knochenmatrix statt (CARDEIRA *et al.*, 2018; WITTEN & HUYSSEUNE, 2009).

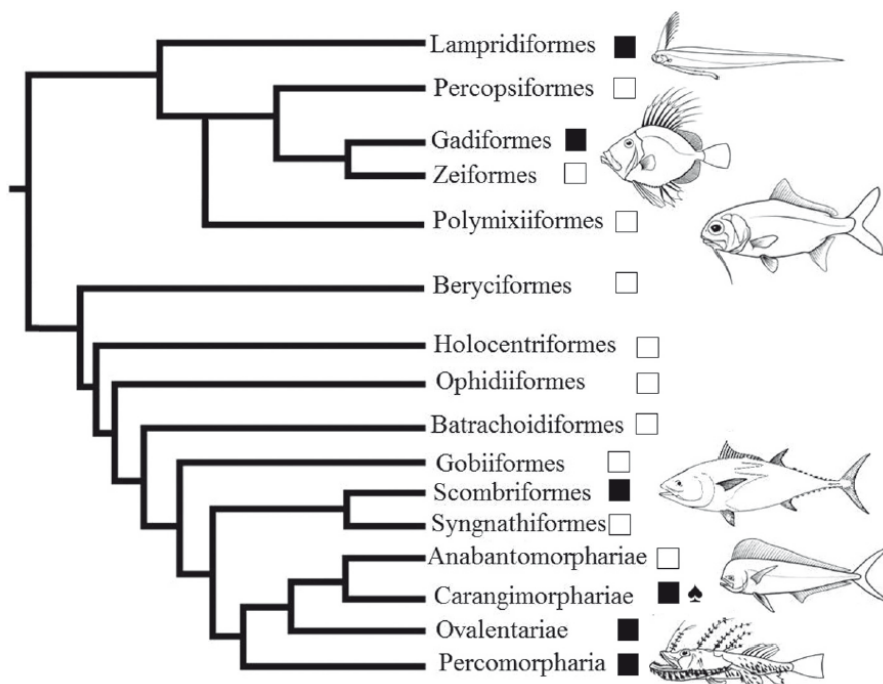
Für die Entwicklung, Reparatur, mechanische Anpassung, Mineralhomöostase und das Wachstum des Wirbeltierskeletts sind die Prozesse der Resorption und Remodellierung essenziell. Die harten Strukturen sind nicht permanent angelegt, sondern einer steten Umformung (Knorpel), Remodellierung (Knochen) und Ersatz (Zähne) unterzogen. Während der Ontogenese wird die Verformung von Knochen vorerst durch die Entwicklung und das Wachstum bestimmt, im späteren Verlauf ändert es sich aufgrund mechanischer Belastung. Bei Teleostei gibt es im Vergleich zu Säugetieren einige spezielle Unterschiede, beispielsweise, dass das Fischeskelett ein Leben lang wächst (WITTEN & HUYSSEUNE, 2009).

### *Verbreitung von Hyperostose*

Hyperostosen im weiteren Sinn (i.w.S.) sind weit verbreitet. Von Säugetieren inklusive des Menschen bis zu Reptilien und Amphibien tritt an verschiedenen Knochen exzessives Knochenwachstum auf. Oft ist diese Knochenveränderung pathologischen Ursprungs: durch Anämien, Infektionen (Pilzinfektionen) oder anderen krankheitsinduzierten Ereignissen (CAPASSO, 2005). In Acanthomorpha (Teleostei) findet man Fälle von Hyperostose bei Lampridiformes, Gadiformes, Scombriformes, Carangimorphariae (inklusive der Carangidae), Ovalentariae und Percomorphia (CHANET, 2018) (Abb. 3). In einer Studie von 92 Arten von 22 Familien der Teleostei fand man Hyperostosen in den Mitgliedern der Familien der Sparidae und Trichiuridae, die Hälfte der Fälle war jedoch in der Familie der Carangidae zu finden (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GIARRATANA *et al.*, 2012). Hierbei zeigten ein Drittel der Art Hyperostosen (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Die Eigenschaft ist in dieser Familie oft unabhängig in unterschiedlichen Linien entstanden. Unerklärlicherweise treten die hyperostotischen Knochen in Arten mit azellulärem Knochenbau - wie bei den Carangidae - als zelluläre Strukturen auf (HALL, 2015). Hier zeigen sich die hyperostotischen Strukturen als ein Mosaik an zellulären Strukturen am sonst azellulären Skelett. Dieses Merkmal macht Hyperostosen in Carangidae besonders. Hyperostosen treten jedoch auch in Trichiuridae auf, wo 80% der untersuchten Proben von Hyperostosen betroffen sind (CHANET, 2018). Bei den betroffenen Tieren konnte keine Verhaltensänderung, Minimierung der Lebensspanne oder jeglicher anderer Einfluss auf deren Gesundheit festgestellt werden (MEUNIER *et al.*, 2010; CHANET, 2018).

*Carangidae*

Obwohl manche Arten von *Caranx* (*C. hippos* und *C. caninus*) in unterschiedlichen Ozeanen vorkommen und ihre Phänotypen nahezu identisch wirken, unterscheiden sie sich aufgrund der hyperostotischen Muster an ihren Knochen. Basierend auf dieser Artspezifizierung helfen diese Muster die Taxonomie von Arten zu entschlüsseln. So finden sich beispielsweise gut entwickelte Hyperostosen bei *C. caninus* am ersten Pterygiophor der Analflosse, bei anderen Arten wie *C. fischeri* oder *C. hippos* sind sie dort nicht zu finden. Die Differenzierung in welchem Ausmaß Hyperostose ausgebildet wird, korreliert mit genetischen Divergenzen im Knochenstoffwechsel. Man nimmt an, dass es ein abgeleitetes Merkmal ist, obwohl dessen Funktion noch nicht bekannt ist (SMITH-VANIZ & CARPENTER, 2007).



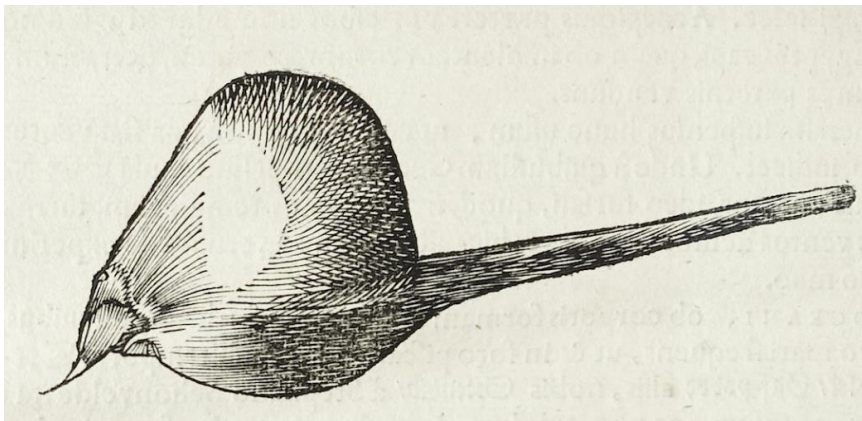
**Abb. 3.** Verbreitung der bekannten Fälle von Hyperostose bei Acanthomorpha. Die schwarzen Kästchen repräsentieren Gruppen, bei denen Hyperostose bekannt ist (CHANET, 2018).

Noch bis vor kurzem wurde die Annahme vertreten, dass hyperostotische Knochen abnormale Deformationen darstellen und somit zu den pathologischen Erscheinungen zählen (CAPASSO, 2005). Lange Zeit ging man davon aus, dass Hyperostosen, gutartige Knochentumore – Osteome – seien (GIARRATANA *et al.*, 2012). Dagegen schlussfolgern anderen Studien, dass aufgrund des häufigen Auftretens in Fischpopulationen, Hyperostosen natürliche Phänomene sind (BELL, 1793; STARKS, 1911; MURTY, 1967; GAULDIE & CZOCHANSKA, 1990; DRIESCH, 1994; BÉAREZ, 1997; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GUZMÁN & POLACO, 2002; MEUNIER *et al.*, 2008; JAWAD 2013; PAIG-TRAN *et al.*, 2016; CHANET, 2018; AZPELIQUETA *et al.*, 2019; LIDOUR *et al.*, 2019). Nicht-pathologische Knochenverdickungen sind auch als „Fischhyperostosen“ (FH) bekannt. So wird es zum Beispiel als ein gewöhnlicher Zustand beschrieben, wo genetische (bei Azellularität in Knochen der Teleostei), physiologische (zusätzlicher mechanische Begrenzung am Knochen) und externe (e.g. Temperatur und Salinität im Meer) Faktoren miteinander korrelieren (MEUNIER *et al.*, 2010; CHANET, 2018). In der Familie der Carangidae (Familie Stachelmakrelen) und auch anderen Acanthomorpha treten diese Strukturen mit voranschreitendem Alter und zunehmender Größe des Individuums auf. Die betroffenen Tiere zeigen keine Verhaltensänderung, was ebenfalls auf nicht-pathogenes Erscheinen schließen lässt (CHANET, 2018). Derzeit hat sich die Annahme durchgesetzt, dass Fischhyperostosen eine natürliche Variante des Skeletts repräsentieren und sogar manchmal unvermeidbar durch genetische und ökologische Prozesse entstehen (PAIG-TRAN *et al.*, 2016).

### *Fischhyperostose: historischer Hintergrund*

In Fischpopulationen sind Hyperostosen natürlich verbreitet, jedoch ausschließlich in marinen Teleostei und überwiegend in tropischen und subtropischen Arten zu finden (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GIARRATANA *et al.*, 2012). WORM (1655) war der erste, der einen mit Hyperostose betroffenen Knochen abgebildet hat, er konnte diesen Knochen aber keiner Fischart zuordnen. BELL (1793) war der Erste, der die korrekte Ursache des „Os wormianum“ und seinen Entstehungsort am Fischskelett als einen Pterygiophor der Analflosse erkannte (Abb. 4). Mehr als zweihundert Jahre später entdeckte VAN BENEDEN (1881) das Phänomen auf bestimmten Knochen und nannte jene Strukturen „corps énigmatiques“ und GRABDA (1982) beschrieb die Strukturen als “like cystic growths”. Sie alle kamen zu der Schlussfolgerung, dass die Hyperostosen durch genetische Faktoren, Anomalien im Stoffwechsel, Flossenformierungen,

Pilzinfektionen und als Reaktion auf Wasservergiftungen oder Temperaturerhöhungen gebildet werden (GIARRATANA *et al.*, 2012). Der Pterygiophor war nicht vollständig verdickt, sondern lediglich das ventrale Drittel. Schon damals wurde vermutet, dass diese Schwellung des Knochens keinen pathologischen Ursprung hatte, sondern eher ein Merkmal von bestimmten Arten repräsentierte. Ein Grund für die Annahme als natürliche Entstehung des Knochenwachstums war die vorhersehbare Entwicklung (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; JAWAD, 2013).



**Abb. 4.** Darstellung eines hyperostotischen Analis-Pterygiophors (WORM, 1655).

#### *Hyperostose im engeren Sinn (i.e.S.) oder Fischhyperostose*

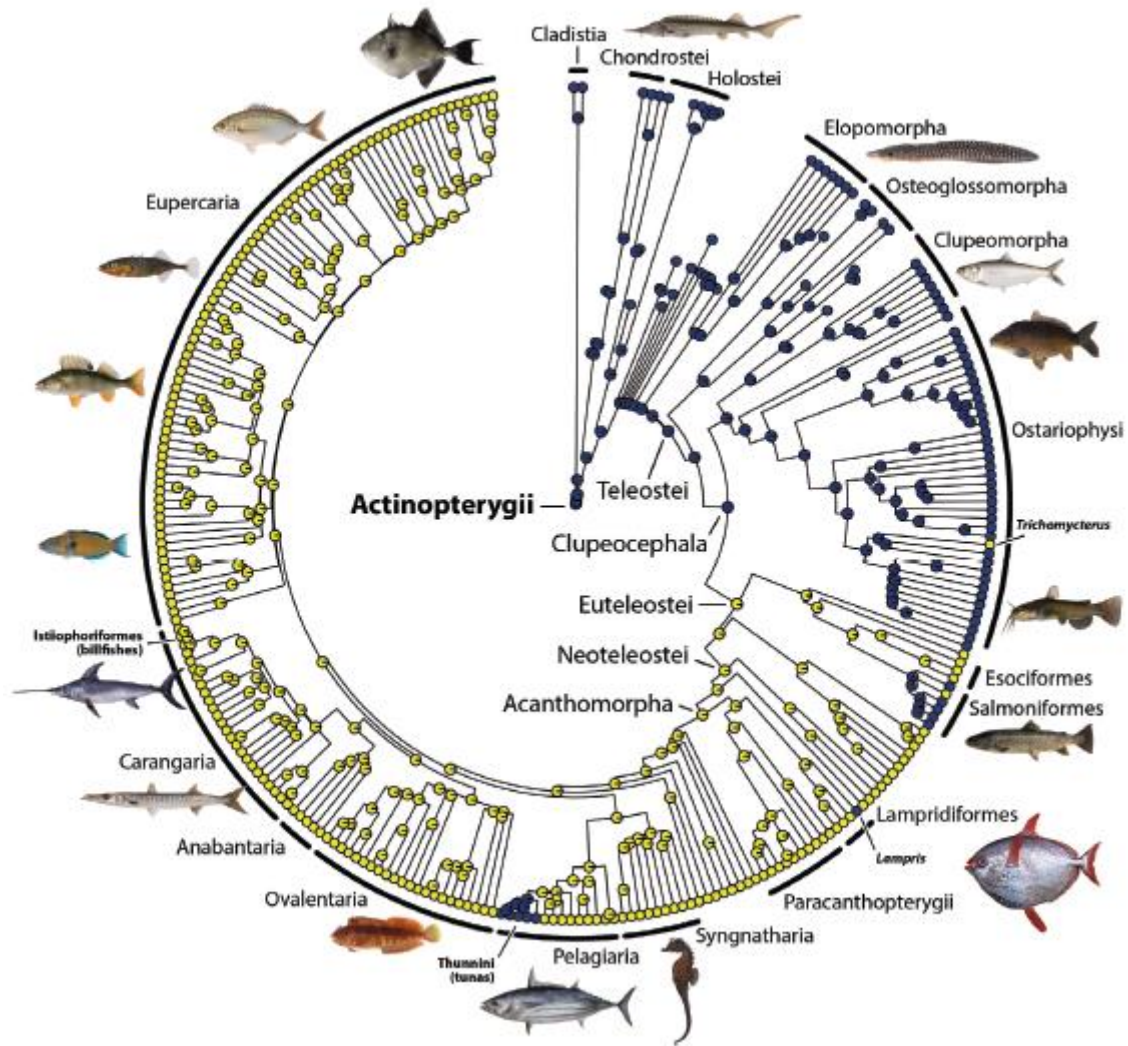
Bei Teleostei (Actinopterygii) tritt neben den (pathologischen) Hyperostosen noch ein anderes Phänomen auf, das häufig als „Fischhyperostose“ bezeichnet wird (GLOWACKI & KAUFMAN, 1992; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Diese Art von Hyperostose ist nicht pathologisch, sondern scheint einen natürlichen Ursprung zu haben (MEUNIER *et al.*, 2010; PAIG-TRAN *et al.*, 2016, AGUILERA *et al.*, 2017). Fischhyperostosen treten vor allem bei Acanthomorpha auf, eine sehr große und artenreiche Gruppe innerhalb der Teleostei die durch ein azelluläres (anosteozytisches) Skelett charakterisiert sind (DAVESNE *et al.*, 2019) (Abb. 5). Der Begriff Fischhyperostose wird erst von wenigen Autoren und Autorinnen verwendet und auch dessen Definition ist noch nicht vollständig geklärt. Primär orientiert man sich an der Definition, dass

*„Fischhyperostose“ oder Hyperostose i.e.S., ein nicht-pathologisches exzessives Knochenwachstum, eine osteologische Spezialisierung, bei Teleostei mit azellulärem (anosteozytischem) Skelett, beschreibt.*

Hyperostosen i.e.S. sind art-spezifisch. Daher sind selbst bei nah verwandten Arten unterschiedliche Knochen betroffen (TUNA *et al.*, 2021). In Teleostei ist Hyperostose i.e.S. überwiegend ein osteozytischer (zellulärer) Bereich am Knochen, auf einem sonst anosteozytischem (azellulärem) Skelett (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; PAIG-TRAN *et al.*, 2016). Diese hyperostotischen Strukturen sind geschwollene und gallenartige Erscheinungen, an einem sonst dünnen Knochen. Ihre Entstehung ist überwiegend mit Größe und Alter des Individuums korreliert (MATIĆ-SKOKO & FERRI, 2009). Das Phänomen ist eine natürliche Variation des Skeletts. Gründe dafür könnten in genetischen und ökologischen Ursachen zu finden sein (PAIG-TRAN *et al.*, 2016). Hyperostosen i.e.S. treten bei bestimmten Arten besonders häufig auf (z.B. Carangidae, Sparidae) und sind vorwiegend an bestimmten Skelettelementen zu finden (z.B. Supraoccipitale, Cleithrum, Pterygophoren der Dorsal- & Analflosse) (DRIESCH, 1994).

Der Begriff „Fischhyperostose“ (Hyperostose i.e.S.) wird in der Literatur nur selten explizit verwendet (GLOWACKI & KAUFMANN, 1992; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; MATIĆ-SKOKO & FERRI, 2009; AGUILERA *et al.*, 2017; FJELLDAL *et al.*, 2018; JAWAD & AKYOL, 2018 und FJELLDAL *et al.*, 2020).

Azellularität und das Auftreten von Fischhyperostose scheinen in einem engen Zusammenhang zu stehen (DAVESNE *et al.*, 2019). Eine Ausnahme sind die Thunfische (Scombridae), die, obwohl Acanthomorpha, ein osteozytisches Skelett besitzen. Das ist vermutlich durch das Schwimmverhalten (Langstreckenschwimmen) und durch Endothermie bedingt (DAVESNE *et al.*, 2019).



**Abb. 5.** Verteilung zellulärer (dunkelblau) und azellulärer (gelb) Knochen innerhalb der Actinopterygii (DAVESNE *et al.*, 2019).

Diese Arbeit beschäftigt sich mit Veränderungen von Knochen von Fischen, speziell bei Actinopterygii (Strahlenflosser), mit Hyperossifikationen allgemein (Hyperostosen i.w.S.) und mit Fischhyperostosen (Hyperostosen i.e.S.). Das Phänomen der Hyperossifikation wird genauer beleuchtet, welches unter mehreren Begriffen bekannt ist, von Exostose bis Hyperostose.

Das Phänomen Fischhyperostose (FH), das vor allem bei Teleostei auftritt, ist seit langem bekannt (GLOWACKI & KAUFMAN, 1992; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995), jedoch weiterhin rätselhaft. Das Ziel der Arbeit war das Dokumentieren (Erstellen einer Datenbank) bei welchen Teleostei-Familien Hyperostosen auftreten und welche Strukturen betroffen sind. Besonderes Augenmerk wurde den Acanthomorpha gewidmet, die Gruppe innerhalb der Teleostei mit einem azellulären (anosteozytischen) Skelett. Zusätzlich wurde eine Definition des Begriffs „Fischhyperostose“ bzw. „Hyperostose im engeren Sinn“ formuliert. Außerdem wurden hyperostotische mit den gleichen nicht-hyperostotischen Knochen ausgewählter Arten verglichen, betroffene funktionelle Skeletteinheiten erfasst und eine erste detaillierte Beschreibung von Fischhyperostosen bei *Zeus faber* (Zeidae) erstellt.

## Material und Methoden

Die Studie von Hyperostosen wurde in zwei Teile gegliedert. In einem ersten praktischen Teil wurden Skelettpräparate untersucht, der zweite Teil bestand aus einer umfassenden Literaturrecherche.

### Material

Der praktische Teil der Arbeit basiert auf der Untersuchung von Skeletten und von Röntgenbildern von Fischen mit Hyperostosen. Alle Photographien und Röntgenbilder wurden von der Ichthyologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien (NMW) für diese Studie zur Verfügung gestellt. Das zur Verfügung gestellte Material umfasste 19 Exemplare; acht Skelette und elf Individuen auf Röntgenbildaufnahmen. Von den Skeletten waren sieben vollständig, das achte Exemplar war ein postcraniales Skelett. Die Skelette umfassten fünf verschiedene Familien; jeweils eines aus der Familie der Carangidae, Ephippidae, Drepanidae und Sciaenidae und vier aus der Familie der Zeidae. Eines der Skelette der Zeidae war ein Exemplar ohne Hyperostosen. Es diente zum Vergleich der hyperostotischen mit nicht-hyperostotischen Knochen.

Die acht Skelettpräparate umfassten:

- Familie Carangidae; *Caranx hippos*, ein Exemplar, Inventarnummer NMW 93700, Totallänge (TL) 830 mm, Standardlänge (SL) 685 mm, Fundort Brasilien, Rio de Janeiro; neun hyperostotische und sechs nicht-hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 6) und eine Fotografie des gesamten Skeletts beschriftet (Abb. 7).
- Familie Ephippidae; *Chaetodipterus faber*, ein Exemplar, Inventarnummer NMW 93686, TL 230 mm, SL 165 mm, Fundort Surinam, Paramaribo; sechs hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 8) und eine Fotografie des gesamten Skeletts beschriftet (Abb. 9).
- Familie der Drepaneidae; *Drepane punctata*, ein Exemplar, Inventarnummer NMW 93893, TL 365 mm, SL 280 mm, Fundort Senegal, Dakar; vier hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 11) und eine Fotografie des gesamten Skeletts beschriftet (Abb. 12).
- Familie Sciaenidae; *Paralichthys peruanus*, ein Exemplar, Inventarnummer NMW 93753, TL 430 mm, SL 350 mm, Fundort Peru, Callaõ; sechs hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 14) und eine Fotografie des gesamten Skeletts beschriftet (Abb. 15).
- Familie Zeidae, vier Exemplare:
  - erstes Exemplar *Zeus faber*, Inventarnummer NMW 60029, TL 424 mm, SL 350 mm, Fundort Europa, sonst nicht näher bekannt; zehn hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 17, 20, 21) und eine Fotografie des gesamten Skeletts beschriftet (Abb. 18).
  - Zweites Exemplar *Zeus faber*, Inventarnummer NMW 93930, TL 210 mm, SL 160 mm, Fundort Europa, sonst nicht näher bekannt. Drei hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 20, 21).
  - Drittes Exemplar *Zeus faber*, Inventarnummer NMW 60033, TL 433 mm, SL 347 mm, Fundort Atlantik, sonst nicht näher bekannt; acht nicht-hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 17, 20, 21). Zusätzlich wurde eine Fotografie des gesamten Skeletts beschriftet (Abb. 19). Dieses Exemplar wurde als Vergleichsindividuum herangezogen, welches keine hyperostotischen Knochen aufwies.

- Viertes Exemplar *Zeus faber*, Inventarnummer NMW 60021, Länge der Wirbelsäule + Schwanzflosse = 324 mm, Fundort Italien, Triest; drei hyperostotische Knochen wurden gezeichnet (Abb. 20, 21). Bei diesem Exemplar handelte es sich um das postcraniale Skelett, es fehlten Kopf, Rippen, Schulter- und Beckengürtel.

Bei den Zeidae Exemplaren wurden die einzelnen Knochen mit nicht-hyperostotischen verglichen. Bei jedem hyperostotischen Knochenelement war es möglich ein nicht-hyperostotisches Gegenstück zu zeichnen und diese direkt miteinander zu vergleichen. Knochenelemente, die bei allen drei hyperostotischen Exemplaren betroffen waren (z.B. Bucklers (Knochenplättchen), Stacheln der zweiten Dorsalflosse) wurden in eigenen Abbildungen zusammengefügt, um den direkten Vergleich mit dem nicht-hyperostotischen Exemplar sichtbar zu machen. Somit konnten dieselben hyperostotischen Knochen von unterschiedlichen Individuen verglichen werden.

Zu den Skeletten kamen Röntgenbilder von elf Individuen aus drei Familien hinzu.

Diese umfassten:

- Familie Ehippidae, *Chaetodipterus faber*, ein Exemplar, NMW 52019, TL 232 mm, SL 174 mm, Fundort Brasilien, Maranhão (Abb. 10)
- Familie Drepaneidae, *Drepane longimana*, ein Exemplar, NMW 90900, TL 210 mm, SL 150 mm, Fundort unbekannt (Abb. 13)
- Familie Sciaenidae; *Paralonchurus peruanus*, neun Exemplare:
  - NMW 58138, zwei Exemplare, TL 307 mm, SL 270 mm (Abb. 16) und TL 310 mm, SL 250 mm, Fundort Peru, Callaõ
  - NMW 78571, zwei Exemplare, beide gleich lang, TL 292 mm, SL 230 mm, Fundort Peru, Callaõ
  - NMW 84795, TL 367 mm, SL 320 mm, Fundort Peru, Callaõ
  - NMW 15182, vier Exemplare, TL <175 mm, SL <150 mm, Fundort Peru, Callaõ; juvenile Exemplare, keine hyperostotischen Knochen.

## Methoden

Es wurden vollständige und einzelne Bestandteile von Skeletten von Carangidae, Ephippidae, Drepaneidae, Sciaenidae und Zeidae, sowie Röntgenbilder von in Ethanol konservierten Exemplaren untersucht. Bei *Zeus faber* (Zeidae) wurde eine erste detaillierte Erfassung und Beschreibung von Hyperossifikation durchgeführt. Da Hyperostosen meist erst mit dem Erreichen der Geschlechtsreife des Fisches deutlich erkennbar werden, wurden adulte Exemplare untersucht (AGUILERA *et al.*, 2017; GIARRATANA *et al.*, 2012). Dazu wurden die Standard- und die Totallänge gemessen und mit den entsprechenden Daten von Fishbase verglichen (Tab. 1). Die Standardlänge wurde von der Spitze des Unterkiefers bis zum posterioren Ende des Hypuralia gemessen, die Totallänge vom anteriorsten Punkt des Kopfes bis zum Ende der caudalen Flossenstrahlen (ANDERSON & GUTREUTER, 1983).

Um den direkten Vergleich mit nicht-hyperostotischen Knochen und den Größenunterschied sichtbar zu machen, wurden ausgewählte Knochen von den Exemplaren gemessen und eine Detailzeichnung angefertigt. Die einzelnen Knochen wurden vom anteriorsten bis zum posteriorsten Punkt gemessen. Bei Skeletten, wo von gleichen Knochelementen sowohl hyperostotische als auch nicht-hyperostotische Elemente vorhanden waren (seriell z.B. Pleuralrippen, Pterygophoren etc.), wurden beide Knochelemente gezeichnet und miteinander verglichen. Die ausgewählten Knochen wurden auf Erhebungsblätter übertragen, wo die Größe, der Fundort, die Inventarnummer, die Standard- und Totallänge, die Anzahl der betroffenen Elemente im Verhältnis zu der Gesamtstückzahl und die Beschreibung der Knochen vermerkt wurden. Die Skelette, Zeichnungen und Röntgenbilder dienten der Dokumentation der hyperostotischen Strukturen, sowie dem direkten Vergleich zwischen hyperostotischen und nicht-hyperostotischen Knochelementen.

Die osteologischen Strukturen der einzelnen Skelette wurden mit den Röntgenbildern verglichen. Anhand der Knochendichte können mittels Röntgen hyperostotische und nicht-hyperostotische Knochen unterschieden werden (AGUILERA *et al.*, 2017). Die Fotografien, Röntgenbilder und Zeichnungen der einzelnen Knochen wurden mit dem Standard Fotobearbeitungsprogramm von Windows 3D Paint beschriftet.

Die Nomenklatur und die Abkürzungen der osteologischen Strukturen orientierten sich an AHNELT & DUCHKOWITSCH (2004) und KINDERMANN *et al.* (2007).

Die Untersuchung galt dem Auffinden und Vergleichen von hyperostotischen und nicht-hyperostotischen Knochelementen. Bei der Erfassung der hyperostotischen Knochen wurde

vor allem verdickte („geschwollene“) Strukturen berücksichtigt. Bei den ausgewählten Elementen wurde darauf geachtet, ob die hyperostotische Struktur sich von einem nicht-hyperostotischen Vergleichsknochen in Form und Stärke unterschied. Für das Erkennen von hyperostotischen Strukturen wurde die Definition von SMITH-VANIZ *et al.* (1995) und MATIĆ-SKOKO & FERRI (2009) herangezogen, wo die Vergrößerungen als globuläre, gallenartige Strukturen beschrieben werden. Die Beschreibungen der Knochen folgt BELL (1793), SMITH-VANIZ *et al.* (1995), TYLER *et al.* (2003) und MEUNIER & BÉAREZ (2019). Bei den Begriffen wurde darauf geachtet einheitliche, sich wiederholende Begriffe zu verwenden. So wurden z.B. entsprechende Elemente des Neurocraniums als „compress“ oder „depress“ bezeichnet oder generell als verdickte Strukturen.

Zusätzlich wurde eine erste detaillierte Beschreibung von Fischhyperostosen bei *Zeus faber* (Zeidae) erstellt. Dazu wurden vier *Zeus faber* Exemplare, wovon drei hyperostotische Strukturen aufwiesen, untersucht. Vor allem die Bucklers an der zweiten Dorsalflosse und an der Analflosse waren betroffen. Bucklers sind modifizierte Knochenplättchen, die bei unpaaren Flossen auftreten und eine hydrodynamische Funktion besitzen könnten (COAD & MCALLISTER, 2013).

### Literaturrecherche

Neben der praktischen Arbeit wurde eine umfangreiche Literaturrecherche durchgeführt. Um das Auftreten von Fischhyperostosen bei Actinopterygii, speziell Acanthomorpha, zu erfassen, wurde Literatur der letzten 220 Jahre (erste publizierte Erwähnung BELL, 1793) ausgewertet. Die Literatur wurde via Internetrecherche (v. a. Google Scholar, ResearchGate, online Bibliothek Universität Wien) und Sekundärliteratur, aber auch in den Bibliotheken des Naturhistorischen Museums Wien gesammelt bzw. von H. Ahnelt zur Verfügung gestellt.

Die Zugehörigkeit der Arten zu den Familien und Ordnungen orientierte sich am „Eschmeyer's Catalog of Fishes“ von ESCHMEYER & FRICKE (2021).

In einem ersten Schritt wurden alle dokumentierten, hyperostotischen Strukturen in einer Datenbank erfasst, um einen Überblick über die verschiedenen Fischtaxa mit Hyperostosen und dann im weiteren Verlauf mit Fischhyperostosen zu erlangen. So wurde zu Beginn die Literatur auf Arten, die hyperostotische Strukturen aufweisen, durchsucht und diese in Tabellen

übertragen. In diesen Tabellen wurden alle einzelnen Knochenelemente gelistet und nach funktionellen Einheiten gruppiert (Tab. 2). Im weiteren Verlauf wurden die Arten nach Familien und Ordnungen gegliedert.

In einem zweiten Schritt wurde zwischen pathologischen und nicht-pathologischen, hyperostotischen Strukturen differenziert. Die Unterscheidung basierte auf den in der Literatur beschriebenen Merkmalen und Erklärungen (z.B. BELL, 1793; GLOWACKI & KAUFMAN, 1992; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Wenn explizit pathologische Ursachen für Hyperostosen (Frakturen, Infektionen etc.) erwähnt wurden (z.B.: YAMANOUE, 2016; JAWAD *et al.*, 2018a; 2018b), wurden diese Arten nicht für die weitere Arbeit berücksichtigt.

In einem dritten Schritt wurde explizit zwischen Hyperostosen i.w.S. (im weiteren Sinn) und Hyperostosen i.e.S. (im engeren Sinn) unterteilt. Hyperostosen i.e.S. wurde mit art-spezifischem, nicht pathologischem, zellulärem Knochen auf einem sonst azellulärem Grundskelett assoziiert (FJELLDAL *et al.*, 2018; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Ein azellulärer (anosteocytischer) Skelettyp ist charakteristisch für Acanthomorpha (DAVESNE *et al.*, 2019).

**Tab. 1.** Typische Länge der sechs untersuchten Fischarten aus fünf Familien (siehe [www.FishBase.se](http://www.FishBase.se): „common length“).

| <b>Familie</b> | <b>Art</b>                   | <b>Typische Länge (mm)</b> |
|----------------|------------------------------|----------------------------|
| Zeidae         | <i>Zeus faber</i>            | 400                        |
| Carangidae     | <i>Caranx hippos</i>         | 750                        |
| Drepaneidae    | <i>Drepane longimana</i>     | 230                        |
|                | <i>Drepane punctata</i>      | 250                        |
| Ephippidae     | <i>Chaetodipterus faber</i>  | 504                        |
| Sciaenidae     | <i>Paralichthys peruanus</i> | 300                        |

**Tab. 2.** Die fünf funktionellen Einheiten und ihre wichtigsten Knochenelemente des Skeletts der Teleostei (KINDERMANN *et al.*, 2007; OTT *et al.*, 2012; ROJO, 1991; WESTHEIDE & RIEGER, 2010).

| <b>Funktionelle Einheit</b>                                     | <b>Knochenelemente</b>                                                                                                                      |                                                                                                                                                                                                                                              |                                                                                       |
|-----------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Neurocranium &amp; Deckknochen</b>                           | Basioccipitale<br>Epitoticum<br>Exoccipitale<br>Frontale<br>Intercalare<br>Lacrimale                                                        | Infraorbitalia<br>Laterales Ethmoid<br>Medianes Ethmoid<br>Nasale<br>Parietale<br>Parasphenoid                                                                                                                                               | Prooticum<br>Pterosphenoid<br>Pteroticum<br>Sphenoticum<br>Supraoccipitale<br>Vomer   |
| <b>Kiefer, Suspensorium &amp; Opercularserie</b>                | <b>Kiefer</b><br>Anguloarticulare<br>Dentale<br>Maxillare<br>Praemaxillare<br>Retroarticulare                                               | <b>Suspensorium</b><br>Ectopterygoid<br>Endopterygoid<br>Hyomandibulare<br>Metapterygoid<br>Palatinum<br>Quadratum<br>Symplecticum                                                                                                           | <b>Opercularserie</b><br>Interoperculum<br>Operculum<br>Praeoperculum<br>Subopcerulum |
| <b>Hyoidbogen &amp; Kiemenkorb</b>                              | <b>Hyoidbogen</b><br>Antiores Ceratohyale<br>Dorsales Hypohyale<br>Interhyale<br>Posteriores Ceratohyale<br>Urohyale<br>Ventrales Hypohyale | <b>Kiemenkorb</b><br>Basibranchialia<br>Basihyale<br>Branchiostegalia<br>Ceratobranchialia<br>Epibranchialia<br>Hypobranchialia<br>Pharyngobranchialia                                                                                       |                                                                                       |
| <b>Schulter- &amp; Beckengürtel + paarige Flossen</b>           | <b>Schultergürtel</b><br>Cleithrum<br>Coracoid<br>Posttemporale<br>Scapula<br>Supracleithrum                                                | <b>Brustflossen</b><br>Radialia<br>Brustflossenstachel<br>Brustflossenstrahlen<br><b>Beckengürtel</b><br>Basipterygium                                                                                                                       | <b>Bauchflossen</b><br>Bauchflossenstachel<br>Bauchflossenstrahlen                    |
| <b>Wirbelsäule, mediane Flossen &amp; Schwanzflossenskelett</b> | <b>Wirbelsäule</b><br>Epipleuralrippen<br>Hämalfortsätze<br>Neuralfortsätze<br>Pleuralrippen<br>Urostyl<br>Wirbelkörper                     | <b>Schwanzflossenskelett</b><br>Schwanzflossenstrahlen<br>Epuralia<br>Hypuralia<br>Parhypurale<br>Urostyl<br><b>Dorsalflossen</b><br>Dorsalis Pterygophoren<br>Stacheln der 1. Dorsalflosse<br>Stacheln der 2. Dorsalflosse<br>Supraneuralia | <b>Anal-flosse</b><br>Analis<br>Pterygophoren<br>Analflossenstacheln                  |

## Ergebnisse

### Praktischer Teil

Es wurden Skelette von sechs Arten aus fünf Gattungen und fünf Familien auf hyperostotische Knochenelemente untersucht. Der Fokus lag auf den funktionellen Einheiten, ob ein Vorkommen von Hyperostose gegeben war und in welcher Form diese auftrat. Insgesamt wurden fünf funktionelle Einheiten unterschieden, und zwar „Neurocranium & Deckknochen“ (1. Einheit), „Kiefer, Suspensorium & Opercularserie“ (2. Einheit), „Hyoidbogen & Kiemenkorb“ (3. Einheit), „Schulter- & Beckengürtel + paarige Flossen“ (4. Einheit) und „Wirbelsäule, mediane Flossen & Schwanzflossenskelett“ (5. Einheit) (Tab. 2, siehe Material und Methode). Zusätzlich wurde die Anzahl der von Hyperostose betroffenen Knochenelemente erfasst. Insgesamt waren 259 Knochen von Hyperostose i. e. S. betroffen.

### *Beschreibungen*

#### Familie Carangidae

*Caranx hippos*, NMW 93700, ein Skelettpräparat, mit einer Standardlänge (SL) von 685 mm. Das Exemplar hatte insgesamt 24 Wirbel inklusive Urostyl; zehn präcaudale und 13 caudale Wirbel, sowie insgesamt 27 Pterygophoren (PT) der ersten (sieben PT) und zweiten (20 PT) Dorsalflosse und insgesamt neun Pleuralrippenpaare. Es war mit Abstand das größte untersuchte Exemplar. In zwei funktionellen Skeletteinheiten traten Hyperostosen auf: in der 4. Einheit wo das Basipterygium und in der 5. Einheit, wo Pleuralrippen, Pterygophoren der ersten und zweiten Dorsalflosse sowie der erste Pterygophor der Analflosse und Neural- und Hämalfortsätze betroffen waren. Insgesamt waren 29 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 6 und 7 dargestellt:

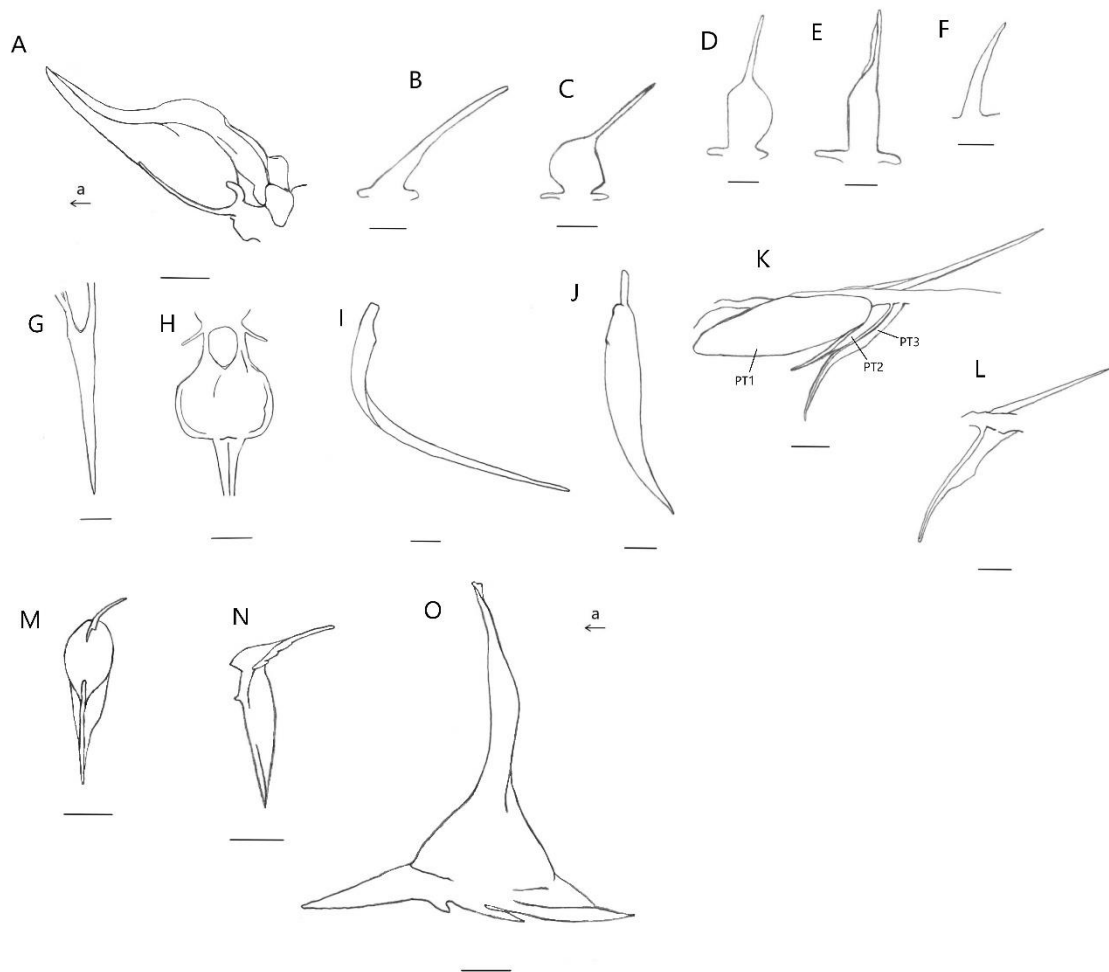
- Basipterygium: Länge 8,03% der SL; walzenförmig, anterior spitz zulaufend, posterior abgerundet.
- Pleuralrippenpaare: die ersten drei Paare waren nicht hyperostotisch. Von neun Rippenpaaren waren fünf (4.-7. Rippe der 4.-10. Wirbel) hyperostotisch; vierte bis sechste Pleuralrippe zylindrisch, am distalen Ende spitz zulaufend, im mittleren Bereich war die Verdickung gleichmäßig. Die siebente Rippe war deutlich kürzer und die Verdickung war geringer. In Abb. 6 J wird die sechste Pleuralrippe, am achten Wirbel (Länge 10,9% der SL), gezeigt.
- Pterygophoren, PT:

- erster Pterygophor des Stachels der ersten Dorsalflosse: Länge 10,9% der SL; einer von insgesamt sieben betroffen; zylindrisch, massive Verdickung (Abb. 6 K).
- Pterygophoren der zweiten Dorsalflosse: insgesamt zwei (10. & 12. PT) betroffen; distales Ende kugelig, nach proximal spitz zulaufend. In Abb. 6 M wird der 10. Pterygophor der zweiten Dorsalflosse (Länge 7,01% der SL) gezeigt.
- Erster Pterygophor der Analflosse, Länge 11,7% der SL; dreieckig (polsterförmig), hyperostotischer Teil anterior und posterior bauchig, das antero-laterale Profil konkav (Abb. 6 O).
- Neuralfortsätze, NF: sechs präcaudale und sechs caudale (5.-16. Wirbel) betroffen. Vor allem siebenter bis neunter Neuralfortsatz (präcaudale NF) sind besonders stark vergrößert:
  - Neuralfortsatz am neunten Wirbel, 8,03% der SL; kugelig, nach distal spitz zulaufend, anterior und posterior bauchig, präcaudale NF massiv verdickt (geschwollen) (Abb. 6 C).
  - Neuralfortsatz am elften Wirbel, 7,3% der SL; ventral deutlich verbreitert, keulenförmige Gestalt, obere Hälfte nur wenig verändert, compress, nur posterior bauchig (Abb. 6 D).
  - Neuralfortsatz am 13. Wirbel, 8,03% der SL; länglich zylindrisch und compress (Abb. 6 E).
- Hämalfortsätze, HF: zwei (4.-5. HF) von insgesamt neun betroffen. Beide wulstförmig, nach den Seiten flügelartig verbreiterte Anschwellungen. Vierter Hämalfortsatz am 14. Wirbel (= 4. Caudalwirbel, Länge 4,4% der SL) wird in Abb. 6 H gezeigt.

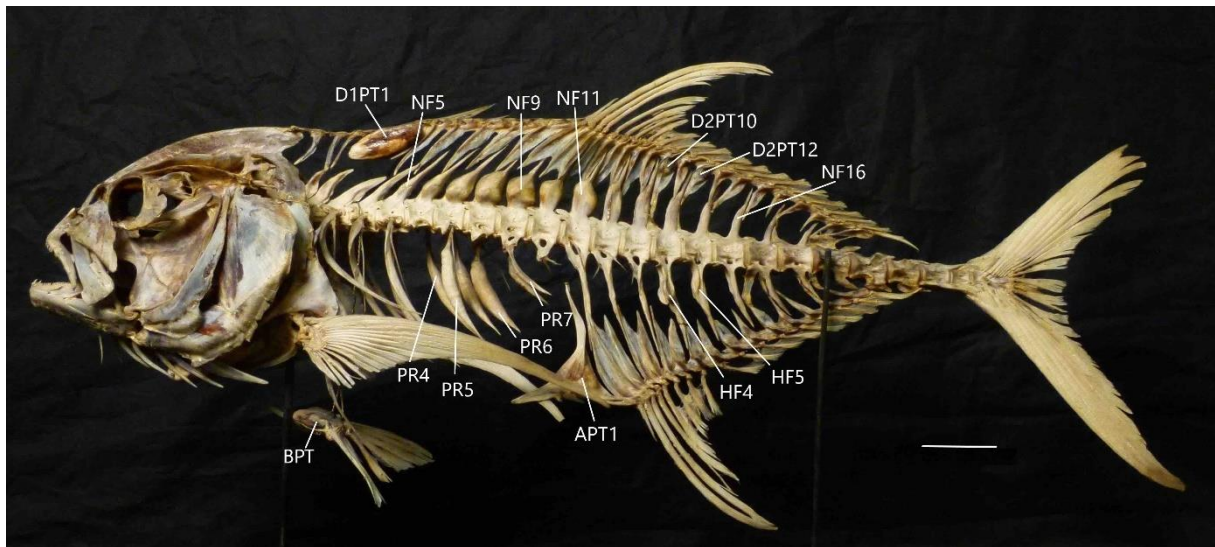
Es war deutlich zu erkennen, dass die hyperostotischen Strukturen primär im medianen Bereich des Körpers angeordnet waren. Bei seriell entwickelten Strukturen (z.B. Pleuralrippenpaare, Neural- & Hämalfortsätze), sind die in der Mitte liegenden mehr verdickt als die nach anterior oder posterior gelegenen. Zu jedem hyperostotischem Element wurde ein nicht-hyperostotisches Gegenstück desselben Knochens untersucht und direkt verglichen (Abb. 6).

Bezogen auf die Standardlänge des Individuums (685mm) (typische Länge Carangidae: 750mm; Tab. 1) kann davon ausgegangen werden, dass es sich um ein adultes Tier gehandelt hat und das Auftreten der Hyperostose mit Größe in Verbindung steht.

Die proximal verdickte Struktur bei den hyperostotischen Neuralfortsätzen (Abb. 6 C-E) ist im Vergleich zu den nicht-hyperostotischen, schlanken Neuralfortsätzen (Abb. 6 B, F) klar sichtbar. Die massive Verdickung beim ersten Pterygophor der ersten Dorsalflosse (Abb. 6 K) ist im Vergleich zum Nicht-hyperostotischen (Abb. 6 L) klar erkennbar. Ebenfalls prägnant ist die Veränderung bei den zwei hyperostotischen Hämalfortsätzen; hier treten flügelartige Verbreiterungen (Abb. 6 H) auf, die bei den nicht-hyperostotischen abhanden sind. In der ersten funktionellen Einheit traten bei diesem Exemplar keine Hyperostosen auf. Nur in der vierten und fünften waren welche zu finden.



**Abb. 6.** Hyperostotische und nicht hyperostotische Knochenelemente von *Caranx hippos*, laterale (A–F, I–O) und anteriore (G–H) Ansicht; NMW 93700, 685 mm SL. A, C–E, H, J, K, M, O = hyperostotisch, B, F, G, I, L, N = nicht hyperostotisch. Beckengürtel, A: Basipterygium. Wirbelsäule, B–F: Neuralfortsätze (NF), B–F; B: NF4, C: NF9, D: NF11, E: NF13, F: NF17, Hämalfortsätze (HF), G–H; G: HF1, H: HF4, Pleuralrippe (PR), I–J; I: PR1, J: PR6. Dorsalflossen, K–N: Pterygophoren (PT); K: PT1–PT3, L: PT3 der ersten Dorsalflosse, M: PT10 der zweiten Dorsalflosse, N: PT11 = PT1 der zweiten Dorsalflosse. Analflosse, O: PT1. PT2–PT3 = nicht hyperostotisch. a = anterior. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 7.** Skelett von *Caranx hippos*, laterale Ansicht; NMW 93700, 685 mm SL; hyperostotische Knochenelemente. Beckengürtel: BPT, Basipterygium. Wirbelsäule: PR, Pleuralrippe (PR4-PR7), NF, Neuralfortsätze (NF5-NF16), HF, Hämalfortsätze (HF4-HF5). Dorsalflosse: D1PT1, erster Pterygophor der ersten Dorsalflosse, D2PT10, D2PT12, zehnter und zwölfter Pterygophor der zweiten Dorsalflosse. Analflosse: APT1, erster Pterygophor der Analflosse. Maßstab: 50 mm. Foto Naturhistorisches Museum Wien.

Familie Ehippidae

*Chaetodipterus faber*, zwei Exemplare: ein Skelettpräparat; NMW 93686 mit einer Standardlänge (SL) von 165 mm und ein Individuum auf einem Röntgenbild, NMW 52019, mit einer SL von 174 mm.

*Chaetodipterus faber*, NMW 93686: das Exemplar hatte insgesamt 24 Wirbel (zehn präcaudale, 13 caudale Wirbel) inklusive Urostyl. Es besaß insgesamt 29 Pterygophoren (PT) der ersten (8 PT) und zweiten (21 PT) Dorsalflosse und acht Pleuralrippenpaare. Das Skelettpräparat war kleiner als das Individuum am Röntgenbild, dennoch waren drei Knochenelemente mehr von Hyperostose betroffen. Beim Skelettpräparat traten in drei funktionellen Einheiten Hyperostosen auf: in der 1. Einheit war das Supraoccipitale betroffen, in der 4. Einheit das Cleithrum und Posttemporale und in der 5. Einheit Pleuralrippenpaare, Pterygophoren der ersten Dorsalflosse und der Analflosse (Abb. 8). Insgesamt waren 18 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 8 und 9 dargestellt:

- Supraoccipitale, Länge 18,2% der SL; segelartig und compress vergrößert.
- Cleithrum (paarig), Länge 36,4% der SL, aus anteriorer Sicht; ventral stark verdickt, dorsal spitz zulaufend.
- Posttemporale (paarig), Länge 9,1% der SL; tropfenförmig (Spitze zeigt nach anterior, posterior kugelig).
- Pterygophoren, PT:
  - Pterygophoren der Stacheln der ersten Dorsalflosse, insgesamt zwei betroffen; erster Pterygophor, Länge 30,3% der SL, zweiter Pterygophor, Länge 27,3% der SL; beide zylindrisch, am proximalen Ende spitz zulaufend. Der Erste ist bauchiger als der Zweite. Erster und zweiter Pterygophor werden in Abb. 8 E gezeigt.
  - Erster Pterygophor des Stachels der Analflosse, einer von insgesamt 18 PT betroffen: Länge 42,4% der SL; anterior massiver bauchig als posterior, proximales Ende spitz zulaufend, ventral plump und keulenförmig (Abb. 8 F).
- Pleuralrippenpaare: insgesamt 5 Paare betroffen; zylindrisch, distal spitz zulaufend, im mittleren Bereich gleichmäßige Verdickung, verjüngt sich ventral wieder. Erstes Paar massiv verdickt, Schwellung nimmt bei den darauffolgenden ab. Erste Pleuralrippe (Länge 39,4% der SL) wird in Abb. 8 D gezeigt.

Das Exemplar ist in Abb. 4 dargestellt. Am deutlichsten ist das Supraoccipitale, mit seiner massiven, segelförmigen Verdickung und der erste Pterygophor der Analflosse (Abb. 9) mit

seiner massiven Schwellung Richtung anterior, zu erkennen. Aber auch die Pleuralrippenpaare sind mehrfach so dick wie die nicht-hyperostotischen.

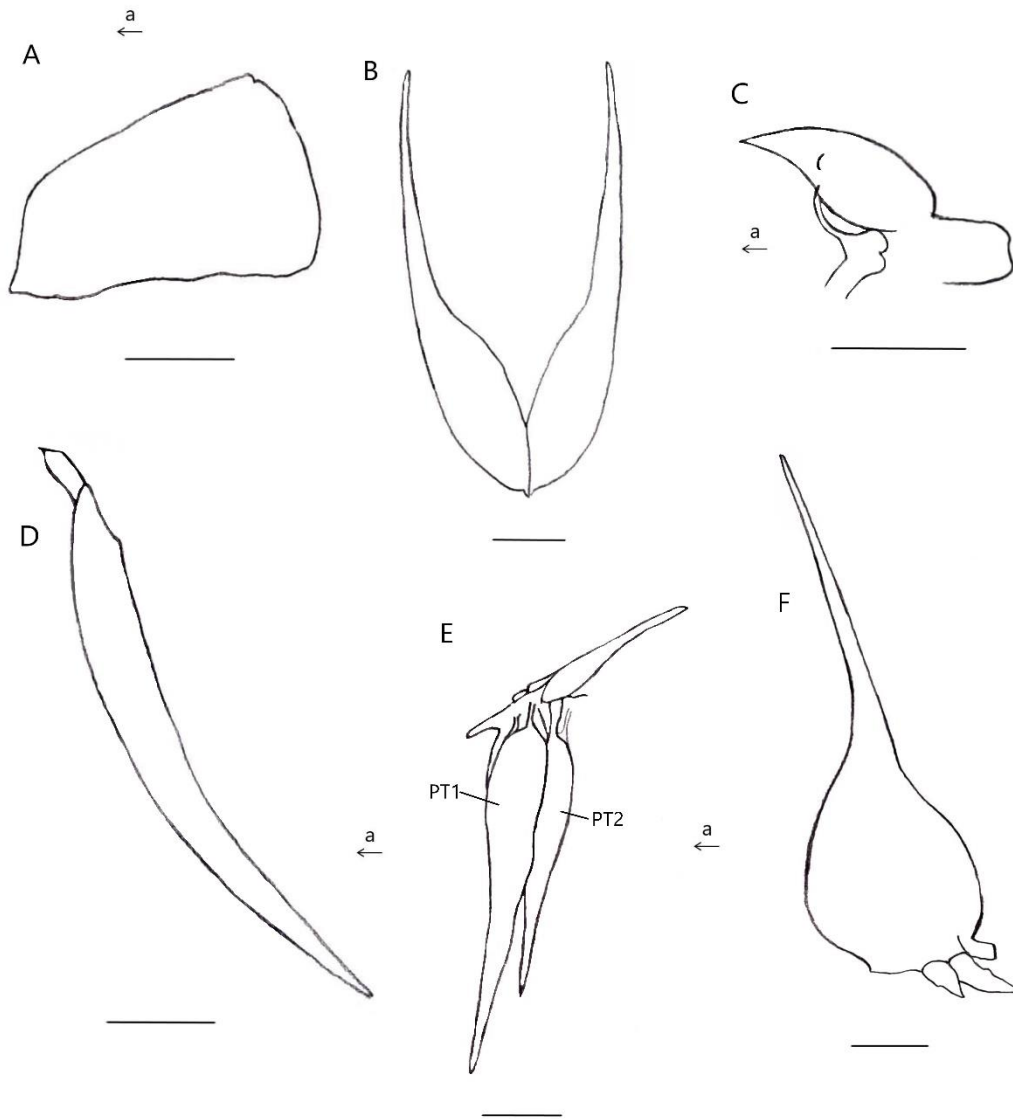
*Chaetodipterus faber*, NMW 52019: dieses Exemplar hatte insgesamt 24 Wirbel und 18 Pterygophoren der Analflosse. Ebenfalls in drei funktionellen Einheiten traten Hyperostosen auf, aber bei insgesamt weniger Knochenelementen (Abb. 5). Es waren die 1. Einheit mit dem Supraoccipitale, die 4. Einheit mit dem Cleithrum und die 5. Einheit mit dem ersten Pterygophor der Analflosse betroffen. Insgesamt waren vier Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen werden in Abb. 10 gezeigt:

- Supraoccipitale, Länge 16,1% der SL; segelartig, compress.
- Cleithrum (paarig), Länge 27% und Breite 4% der SL; die ventrale Hälfte ist verdickt, nach dorsal auslaufend verdünnt.
- Erster Pterygophor des Stachels der Analflosse, Länge 46% der SL, 10 mm breit; anterior massiver bauchig als posterior, Schwellung im ventralen Drittel, nach dorsal verdünnt spitz zulaufend.

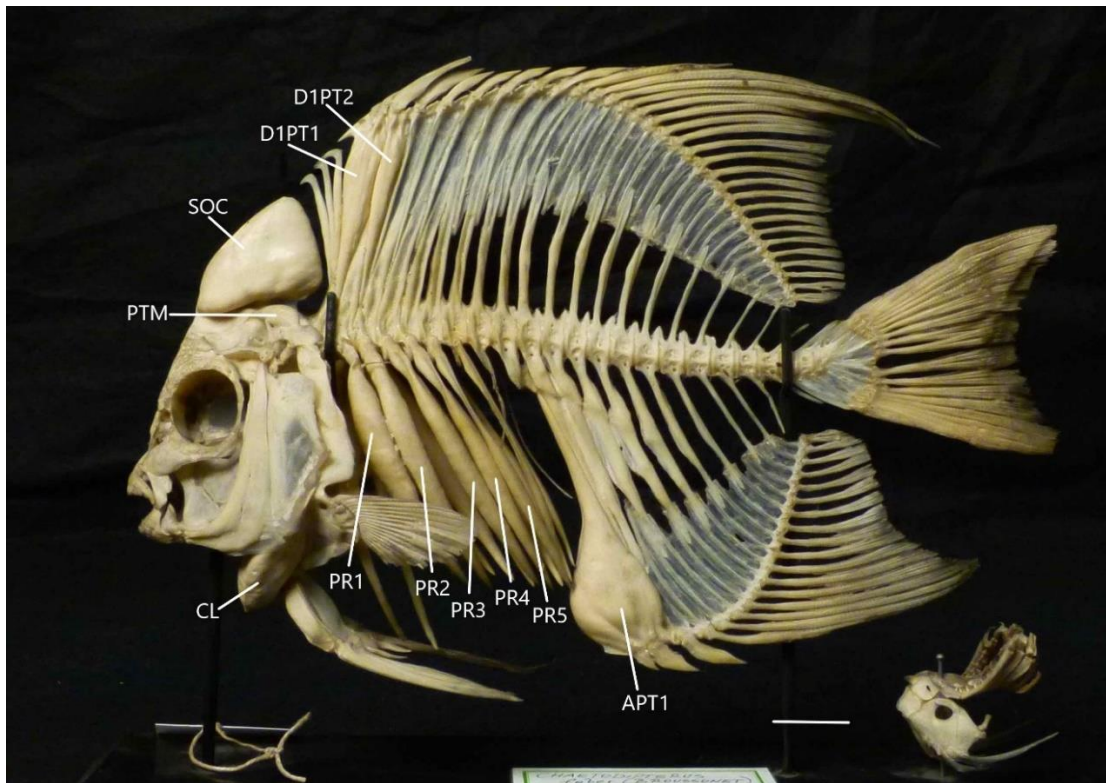
Die vier Knochen waren etwas weniger stark verdickt als die des Skelettpräparates, obwohl das Individuum am Röntgenbild größer war. Dennoch ähnelten sich die hyperostotischen Strukturen der beiden Exemplare in Form und Größe.

Das Posttemporale, die Pterygophoren der ersten Dorsalflosse und die Pleuralrippenpaare waren nicht betroffen.

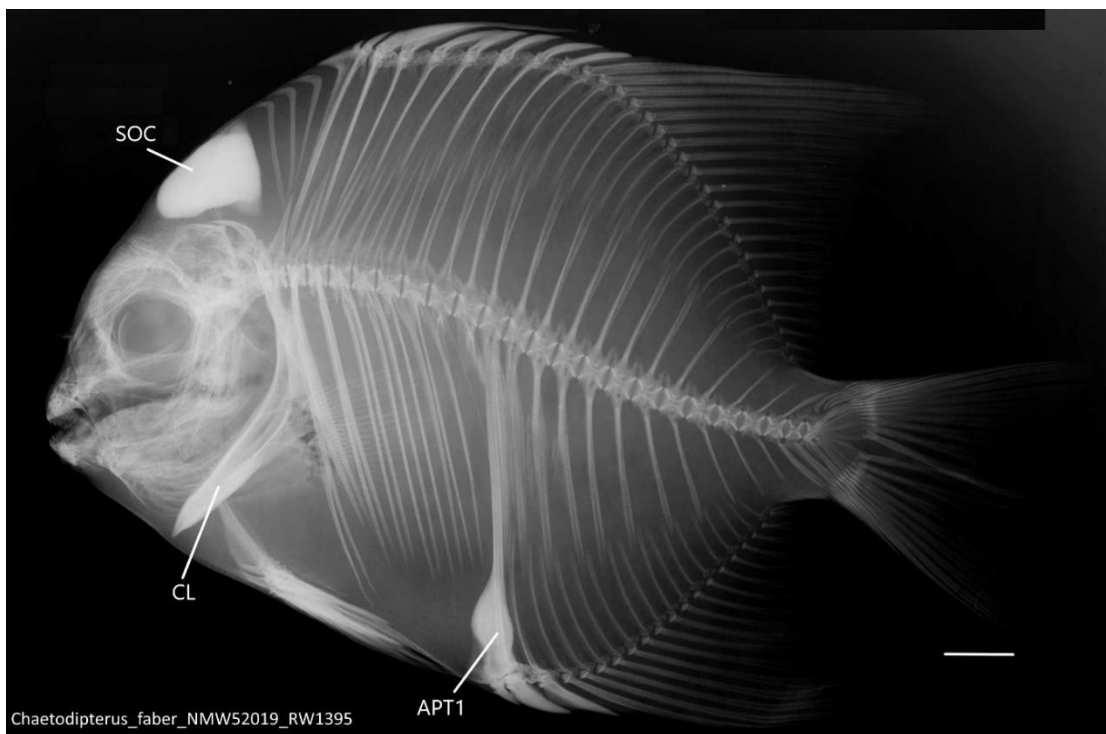
Bei der Untersuchung war in der Familie der Ehippidae bei beiden Exemplaren das Supraoccipitale segelförmig vergrößert. Das kleinere Individuum hatte mehr von Hyperostose betroffene Knochen als das größere. Auch waren die Strukturen stärker geschwollen als beim größeren. Beim kleineren Exemplar waren alle Strukturen (Supraoccipitale, Cleithrum, Pterygophoren der Anal- & Dorsalflossen, Rippen) vergrößert, dadurch wirkte das Individuum generell in der Breite und Länge vergrößert. Der Größenunterschied der beiden Exemplare war nur auf einige Zentimeter (165mm und 174mm) beschränkt, aufgrund dessen man annehmen könnte, dass die Körpergröße keinen Einfluss auf die Häufigkeit und Ausprägung von Hyperostose hat. Die typische Länge von Ehippidae (504mm, Tab. 1) überragt die Länge der untersuchten Individuen jedoch um mehr als das Doppelte, weshalb nicht sicher gesagt werden kann, dass es sich um adulte Tiere handelt hat.



**Abb. 8.** Hyperostotische Knochenlemente von *Chaetodipterus faber*, laterale (A, C-F) und anteriore (B) Ansicht; NMW 93686, 165 mm SL. Neurocranium, A: Supraoccipitale. Schultergürtel, B-C; B: Cleithrum, C: Posttemporale. Wirbelsäule, D: erste Pleuralrippe. Erste Dorsalflosse, E: erster und zweiter Pterygophor (PT1-PT2). Analflosse, F: erster Pterygophor. a = anterior. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 9.** Skelett von *Chaetodipterus faber*, laterale Ansicht; NMW 93686, 165 mm SL; hyperostotische Knochenelemente. Neurocranium: SOC, Supraoccipitale. Schultergürtel: CL, Cleithrum, PTM, Posttemporale. Wirbelsäule: PR, Pleuralrippe (PR1-PR5). Dorsalflosse: D1PT1, D1PT2, erster und zweiter Pterygophor der ersten Dorsalflosse. Analflosse: APT1, erster Pterygophor der Analflosse. Maßstab: 20 mm. Foto Naturhistorisches Museum Wien.



**Abb. 10.** Skelett von *Chaetodipterus faber*, laterale Ansicht; NMW 52019, 174 mm SL; hyperostotische Knochenelemente. Neurocranium: Supraoccipitale. Schultergürtel: Cleithrum. Analflosse: erster Pterygophor der Stacheln der Analflosse. Abkürzungen siehe Abb. 9. Maßstab: 20 mm. Röntgenbild Naturhistorisches Museum Wien.

Familie Drepaneidae

Zwei Exemplare: *Drepane punctata*, NMW 93893, ein Skelettpräparat mit einer SL von 280 mm und *Drepane longimana*, NMW 90900, ein Individuum auf einem Röntgenbild mit einer SL von 150 mm.

*Drepane punctata*, NMW 93893: das Exemplar hatte insgesamt 24 Wirbel, 27 Pterygophoren der ersten (8 PT) und zweiten (19 PT) Dorsalflosse und insgesamt 18 PT der Analflosse. Das Skelettpräparat besaß hyperostotische Knochenelemente in zwei funktionellen Einheiten: in der 1. Einheit waren das Frontale und das Supraoccipitale, in der 5. Einheit Pterygophoren der Stacheln der ersten Dorsalflosse und der Analflosse betroffen (Abb. 11). Insgesamt waren sieben Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 11 und 12 dargestellt:

- Frontale (paarig), Länge 10,7% der SL; massiv geschwollen, von dorsal betrachtet L-förmig (Abb. 11 A).
- Supraoccipitale, Breite 19,6% der SL; segelartig, compress, lateral beidseits geschwollen (Abb. 11 B).
- Pterygophoren, PT:
  - Pterygophoren der Stacheln der ersten Dorsalflosse: betroffen sind die ersten zwei (miteinander verschmolzen); der erste Stachel ist reduziert, Verdickung befindet sich in der oberen, dorsalen Hälfte, nach ventral spitz zulaufend. Der erste Pterygophor (Länge 28,6% der SL) mit dem verschmolzenem zweiten wird in Abb. 11 C veranschaulicht.
  - Erster Pterygophor der Analflosse, 42,9% der Länge der SL; massiv verdickt, anterior bauchig, im dorsalen Drittel compress, mittig schlank, am ventralen Ende wieder compress (Abb. 11 D).

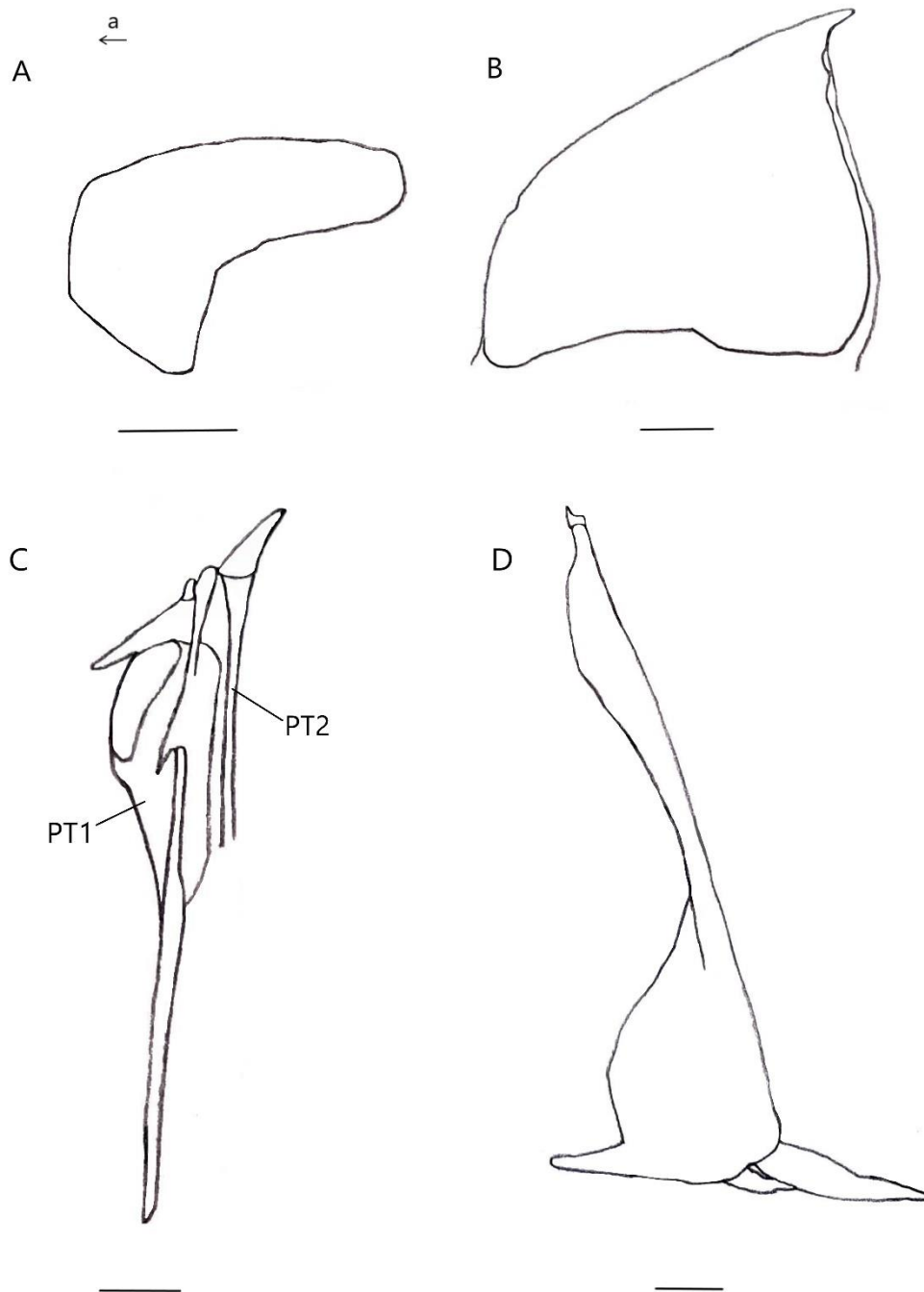
Vor allem das Supraoccipitale und der Pterygophor der Analflosse sind massiv vergrößert (Abb. 11 B D, 12). Auch die antero-dorsale Kante des Frontale ragt deutlich hervor (Abb. 11 A 12).

*Drepane longimana*, NMW 90900; bei dem Individuum am Röntgenbild war nur die erste funktionelle Einheit, spezifisch Frontale und Supraoccipitale, betroffen. Insgesamt waren drei Knochen betroffen. Die folgenden Knochen werden in Abb. 13 gezeigt:

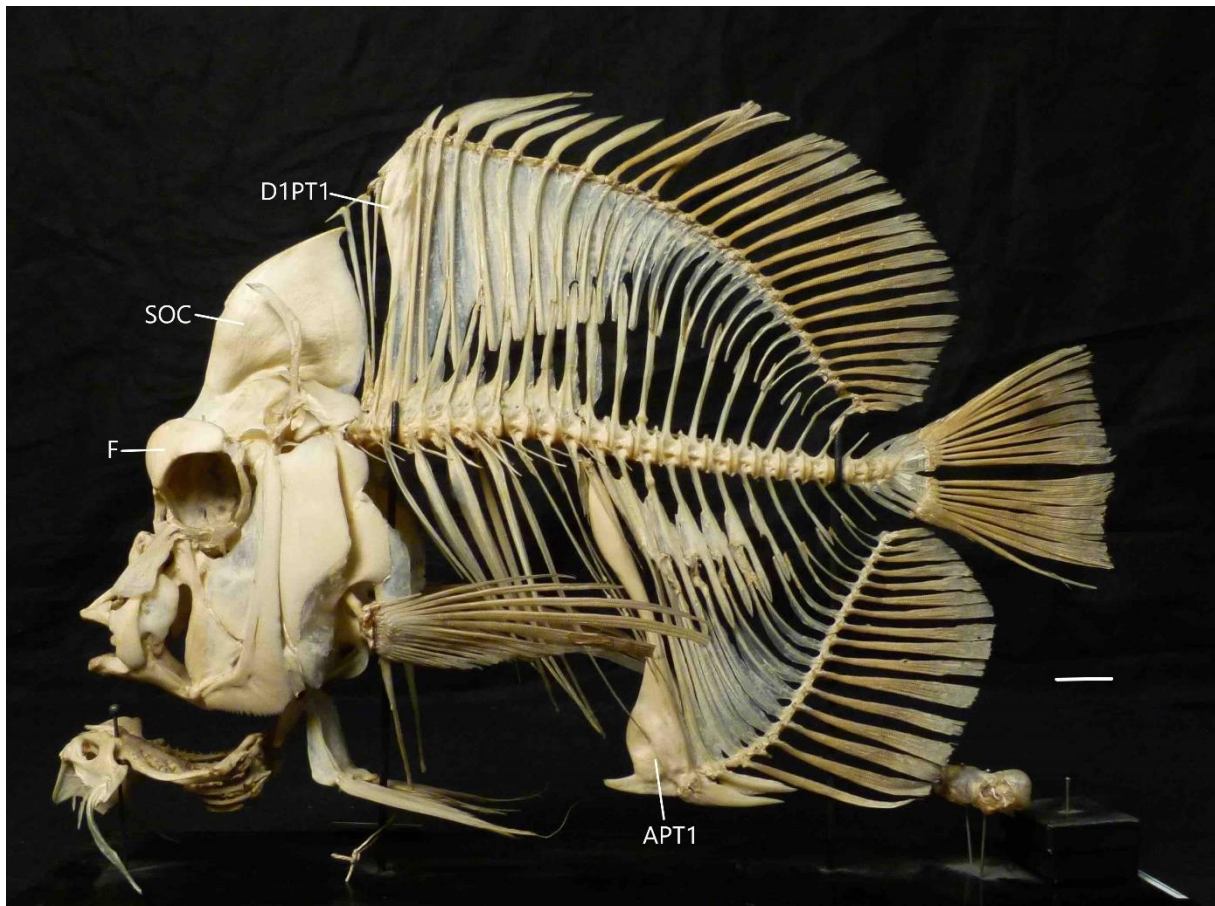
- Frontale (paarig), Höhe 11,3% der SL (Maß: anteriore Kante – von dorsal nach ventral gemessen); von dorsal betrachtet L-förmig, antero-dorsal verdickt.
- Supraoccipitale, Länge 26% der SL; segelförmig, dorsale Wölbung.

Das Frontale war deutlich hyperostotisch, beim Supraoccipitale war die Hyperossifikation am Röntgenbild (Abb. 13) lediglich durch die dorsale Wölbung zu erkennen. Kein Pterygophor der Dorsal- oder Analflosse war betroffen.

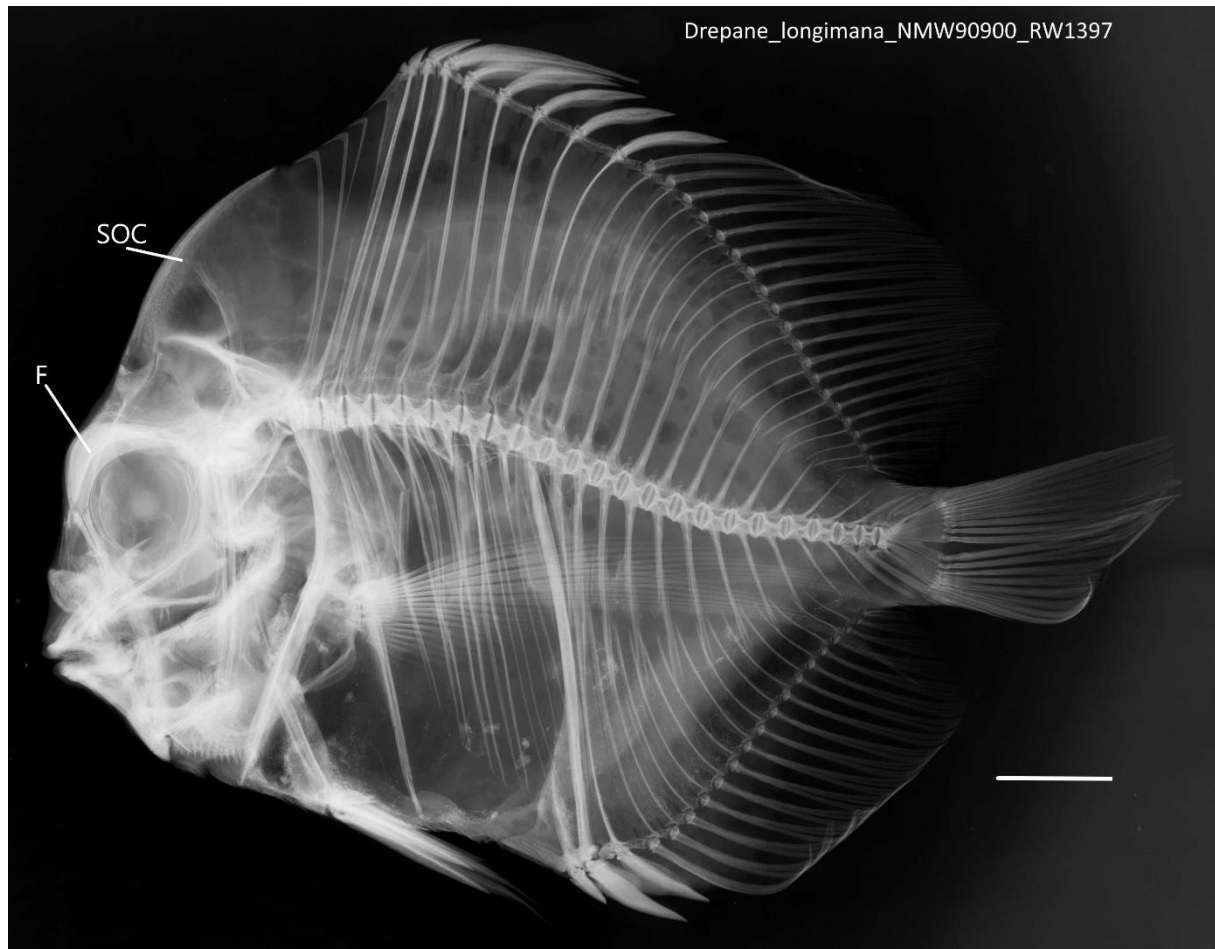
Die typische Körperlänge der zwei Arten aus der Familie Drepaneidae unterschied sich kaum voneinander (Tab. 1). Dafür unterschieden sich die zwei Exemplare deutlich in der Körpergröße. *D. punctata* war fast doppelt so groß wie *D. longimana*. Die zwei Arten der Familie Drepaneidae unterschieden sich auch in der Anzahl der von Hyperostose betroffenen Knochenelementen. Bei *Drepane longimana*, dem kleineren Exemplar, war nur eine funktionelle Einheit und generell weniger Knochen, insgesamt drei, betroffen. Die Häufigkeit der Hyperostosen korreliert mit der Körpergröße der Individuen.



**Abb. 11.** Hyperostotische und nicht hyperostotische Knochenelemente von *Drepane punctata*, laterale Ansicht; NMW 93893, 280 mm SL. Neurocranium, A-B; A: Frontale, B: Supraoccipitale. Erste Dorsalflosse, C: erster und zweiter Pterygophor (PT1-PT2). Analflosse, D: erster Pterygophor. PT2 = nicht hyperostotisch. a = anterior. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 12.** Skelett von *Drepane punctata*, laterale Ansicht; NMW 93893, 280 mm SL; hyperostotische Knochelemente. Neurocranium: F, Frontale, SOC, Supraoccipitale. Dorsalflosse: D1PT1, erster Pterygophor der Stacheln der ersten Dorsalflosse. Analflosse: APT1, erster Pterygophor der Stacheln der Analflosse. Maßstab: 20 mm. Foto Naturhistorisches Museum Wien.



**Abb. 13.** Skelett von *Drepane longimana*, laterale Ansicht; NMW 90900, 150 mm SL; hyperostotische Knochelemente. Neurocranium: Frontale und Supraoccipitale. Abkürzungen siehe Abb. 12. Maßstab: 20 mm. Röntgenbild Naturhistorisches Museum Wien.

Familie Sciaenidae

*Paralanchurus peruanus*, sieben Exemplare:

*Paralanchurus peruanus*, NMW 93753, mit einer SL von 350 mm; das Skelettpräparat hatte insgesamt 28 Wirbel (11 präcaudale, 16 caudale Wirbel) inklusive Urostyl, insgesamt neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Dieses Exemplar war das größte Individuum. Es traten in vier von fünf funktionellen Einheiten Hyperostosen auf: in der 1. Einheit war das mediane Ethmoid, Nasale und Frontale betroffen, in der 2. Einheit das Operculum, in der 4. Einheit das Cleithrum und in der 5. Einheit waren Supraneuralia, Pleuralrippenpaare und Wirbelkörper betroffen (Abb. 14). Insgesamt waren 32 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 14 und 15 dargestellt:

- Medianes Ethmoid (paarig), Länge 2,9% der SL, dorsale Ansicht; depress, nach antero-dorsal gewölbt (Abb. 14 B).
- Nasale (paarig), Länge 1,4% der SL, dorsale Ansicht; depress (Abb. 15).
- Frontale (paarig), Länge 5,7% der SL, 8 mm breit; depress (Abb. 14 A).
- Operculum (paarig), Länge 10,6% der SL; nach posterior und überwiegend dorsale Hälfte verdickt.
- Cleithrum (paarig), Länge 12,3% der SL; ventrales Drittel verdickt.
- Supraneuralia, insgesamt zwei von drei Supraneurale betroffen:
  - Zweite Supraneurale: Breite 5,1% der SL; keulenförmig, nach dorsal unregelmäßig breiter werdend, stielartiger Fortsatz nach ventral.
  - Dritte Supraneurale: Breite 7,1% der SL; dreieckig/konisch (von ventral nach dorsal zunehmend), dorsal gleichmäßig geschwollen, ventral abnehmend bis spitz zulaufend. Dritte Supraneurale am stärksten verdickt, zweite bereits reduzierter (keulenförmig), erste Supraneurale nicht-hyperostotisch (Abb. 14 F).
- Pleuralrippenpaare: dritte Pleuralrippe am fünften Wirbel, Länge 14,3% der SL; insgesamt fünf (2.-6. Paar, am 4.-8. Wirbel) betroffen. Nur distales Ende stark geschwollen (keulenförmig), das äußerste, distale Ende läuft spitz zu (Abb. 14 C).
- Wirbelkörper: insgesamt zehn betroffen (zwei präcaudale, acht caudale Wirbel);
  - Siebenter Wirbelkörper, Länge 3,7% und Breite 2,9% der SL; mittig horizontal geteilt, dadurch beidseits kugelig, wobei obere Teil geringer vergrößert war, andere Wirbel mit keiner Teilung oder nur horizontale und vertikale Teilung (Abb. 14 D).

- 12. Wirbelkörper: Länge 4,9% und Breite 4% der SL; massiv kugelig verdickt, keine horizontale Teilung. Dieser Wirbel war am stärksten betroffen und wird in Abb. 14 E gezeigt.

Die betroffenen Strukturen waren alle stark vergrößert, bei allen war Hyperostose klar zu erkennen. Die Wirbelkörper besaßen alle eine unterschiedliche Form; manche waren horizontal und vertikal, nur horizontal oder gar nicht unterteilt. Der 19.-21. & 23. Wirbel besaß eine Schwellung, die geviertelt war. Der 12. Wirbel war völlig rund und hatte keine Teilung. Bei den Supraneuralia war das dritte am massivsten vergrößert, das zweite bereits schwächer und das erste war nicht-hyperostotisch.

*Paralonchurus peruanus*, NMW 58138 (Syntypus 1), mit einer SL von 250 mm; dieses Exemplar besaß 28 Wirbel, neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Zwei funktionelle Einheiten waren von Hyperostose betroffen: die erste mit Frontale und medianem Ethmoid und die 5. Einheit mit Supraneuralia, Wirbelkörpern und eine minimale Hyperossifikationen an den Pleuralrippenpaaren. Insgesamt waren 19 Knochen betroffen:

- Medianes Ethmoid (paarig), Länge 5% der SL; minimale Verdickung mittig.
- Frontale (paarig), Länge 5,2% der SL; depress.
- Supraneuralia: alle drei betroffen; Länge der dritten Supraneurale 7,2% der SL, miteinander verschmolzen; massiv verdickt, ventrale Enden spitz, eine weitere Spitze zieht sich nach anterior.
- Pleuralrippenpaare: zwei (drittes und viertes Paar) minimal betroffen; minimale, distale keulenförmige Struktur.
- Wirbelkörper: insgesamt acht Wirbel (5., 7., 8., 12., 19., 21., 24. und 27. Wirbel) - sowohl präcaudale als auch caudale Wirbel - betroffen; fünfter, siebenter und 12. Wirbel (Länge 4,4% der SL) am stärksten betroffen.; manche massiv verdickt (präcaudale Wirbel), die caudalen Wirbel weniger. Massive Verdickung im medianen Körperbereich. Erster caudaler Wirbel massiv geschwollen.

*Paralonchurus peruanus*, NMW 58138 (Syntypus 2), mit einer SL von 270 mm; dieses Individuum besaß ebenfalls insgesamt 28 Wirbel, neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Es besaß Hyperostosen in drei funktionellen Einheiten: in der 1. Einheit waren das mediane Ethmoid und das Frontale, in der 4. Einheit das Cleithrum und in der 5. Einheit Supraneuralia, Pleuralrippenpaare und Wirbelkörper betroffen. Insgesamt waren 21 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in Abb. 16 dargestellt:

- Medianes Ethmoid (paarig), Länge 3,7% der SL, 5 mm breit; depress, nach antero-dorsal gewölbt.
- Frontale (paarig), Länge 6,3% der SL, 4 mm breit; depress.
- Cleithrum (paarig), Länge 15,2% der SL; ventrales Drittel verdickt, dorsal spitz zulaufend.
- Supraneuralia, alle drei betroffen (erste Supraneurale nur minimal):
  - Zweite Supraneurale: Länge 3,7% der SL
  - Dritte Supraneurale: Länge 6,3% der SL und 8 mm breit; alle drei verdickt, Vergrößerung nahm von der ersten bis zur dritten stark zu, dritte massiv konisch, zweite Supraneurale keulenförmig. Alle drei nach ventral spitz zulaufend und dorsal leicht abgeflacht.
- Pleuralrippenpaare: insgesamt vier (2.-5. Paar am 4.-7. Wirbel) betroffen; Länge der dritten Pleuralrippe am fünften Wirbel 14,4% der SL; distales Drittel keulenförmig, restliche Struktur unverdickt. Die Form der anderen gleicht der dritten Rippe.
- Wirbelkörper: vier caudale Wirbel betroffen, 12. Wirbelkörper: Länge 5,2% und Breite 4,1% der SL; massiv kugelig verdickt, wobei Schwellung über Begrenzung tritt.

*Paralonchurus peruanus*, NMW 78571 (Syntypus 1), mit einer SL von 230 mm; dieses Exemplar besaß 28 Wirbel, neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Deutlich war die fünfte funktionelle Einheit betroffen: Supraneuralia, Pleuralrippenpaare und Wirbelkörper. Weniger ausgeprägte bzw. kaum sichtbare Hyperostose in der 1. Einheit, am Frontale. Insgesamt waren 17 Knochen betroffen:

- Frontale (paarig), Länge 0,8% der SL; minimale Schwellung (Höhe max. 0,7% der SL).
- Supraneuralia, Länge 6,1% der SL, zwei von drei Supraneurale betroffen; zweite und dritte Supraneurale miteinander verschmolzen, erstes nicht betroffen. Vor allem dorsal verdickt, ventral spitz zulaufend.
- Pleuralrippenpaare: vier Rippen betroffen, Länge der vierten Rippe 15,7% der SL; zweite bis fünfte Rippe (am 4.-7. Wirbel) betroffen. Keulenförmige Verdickung am distalen Ende, vor allem das dritte bis fünfte Rippenpaar ist betroffen.
- Wirbelkörper: fünf Wirbel (17., 18., 21. (halb), 24. und 26. Wirbel) betroffen; 17. (Länge 2,6% der SL) und 18. Wirbel am stärksten geschwollen, am 24. Wirbel nur ventrales Viertel geschwollen.

*Paralonchurus peruanus*, NMW 78571 (Syntypus 2), mit einer SL von 230 mm; dieses Exemplar besaß 28 Wirbel, neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Bei diesem Exemplar waren die Hyperostosen im Vergleich zu Syntypus 1 (Röntgenbild: oberes Individuum) deutlich reduziert. Eindeutig betroffen war die fünfte funktionelle Einheit: Supraneuralia, Pleuralrippenpaare und Wirbelkörper. Eine minimale Hyperossifikation fand sich am Frontale (erste Einheit). Insgesamt waren 13 Knochen betroffen:

- Frontale (paarig), Länge 0,8% der SL; minimale Schwellung (Höhe max. 1,5% der SL).
- Supraneuralia: zwei von drei Supraneurale betroffen, miteinander verschmolzen, Trennlinie zwischen den zwei Supraneuralia noch sichtbar:
  - Zweite Supraneurale: Länge 2,6% der SL
  - Dritte Supraneurale: Länge 3,5% der SL
- Pleuralrippenpaare: drei (dritte bis fünftes Paar am fünften bis siebenten Wirbel) betroffen, Länge der dritten Rippe 14,4% der SL; ventrales Drittel keulenförmig geschwollen. Drittes Rippenpaar am stärksten betroffen, nach posterior abnehmend.
- Wirbelkörper: insgesamt drei Wirbel minimal betroffen, keine Veränderung in der Länge oder Breite, nur Veränderung an der Färbung (Erhellung) am Röntgenbild.

*Paralonchurus peruanus*, NMW 84795, mit einer SL von 320 mm; dieses Exemplar besaß 28 Wirbel, neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Dieses Exemplar war das zweitgrößte Individuum. Drei funktionelle Einheit waren betroffen: in der 1. Einheit waren das mediane Ethmoid und das Frontale betroffen, in der 4. Einheit das Cleithrum und in der 5. Einheit Supraneuralia, Pleuralrippenpaare und Wirbelkörper. Insgesamt waren 26 Knochen betroffen:

- Medianes Ethmoid (paarig), Länge 4,1% der SL; anterior bauchig geschwollen.
- Frontale (paarig), Länge 6% der SL; depress.
- Cleithrum (paarig), Länge 18,1% der SL; anterior konkav, ventrales Dritte bis Hälfte massiv verdickt.
- Supraneuralia: zweite und dritte betroffen und miteinander verschmolzen, Länge 8,1% und Breite 11% der SL; massiv dorsal verdickt, nach ventral hin leicht abnehmend, in Spitze endend (konisch). Erste Supraneurale nicht-hyperostotisch.
- Pleuralrippenpaare: Länge der dritten Rippe 15,3% der SL, insgesamt fünf (2.-6. Rippenpaar, am 4.-8. Wirbel) betroffen; vor allem zweite bis viertes Paar massiv geschwollen, distales Drittel bis Hälfte massiv keulenförmig verdickt.

- Wirbelkörper: sechs (6., 8.-10., 15. und 19. Wirbel, sowohl präcaudale als auch caudale Wirbel) betroffen, Länge des achten Wirbel 3,8% der SL; vor allem die präcaudalen Wirbel (6., 8.-10. Wirbel) deutlich geschwollen, aber auch die zwei caudalen Wirbel eindeutig hyperostotisch.

Bei diesem Exemplar sind alle betroffenen Strukturen massiv geschwollen, die hyperostotischen Knochen sind vor allem in ihrer Breite massiv vergrößert.

*Paralonchurus peruanus*, NMW 15182, vier Exemplare mit jeweils einer SL von unter 150 mm; diese Individuen wiesen keine Hyperostosen auf. Jedes Exemplar besaß 27 Wirbel inklusive Urostyl, neun Pleuralrippenpaare und drei Supraneuralia. Die nicht-hyperostotischen Knochen im Vergleich:

- Medianes Ethmoid (paarig), Länge 1,9% der SL; nicht geschwollen, am Röntgenbild kaum zu sehen.
- Frontale (paarig), Länge ca. 3,1% der SL; kaum zu sehen.
- Cleithrum (paarig), Länge 16% der SL; anterior konkav, keine ventrale Verdickung.
- Supraneuralia: Länge der dritten Supraneurale ca. 3,2% der SL; liegt lose allein, zweite und dritte verschmolzen, aber nicht verdickt, dazwischen liegt zweiter Neuralfortsatz des zweiten Wirbels.
- Pleuralrippenpaare: Länge durchschnittlich 16% der SL; sehr dünn, gleichbleibende, linienartige Struktur.
- Wirbelkörper: Länge durchschnittlich 1,9% der SL; 11 präcaudale und 16 caudale Wirbel inklusive Urostyl.

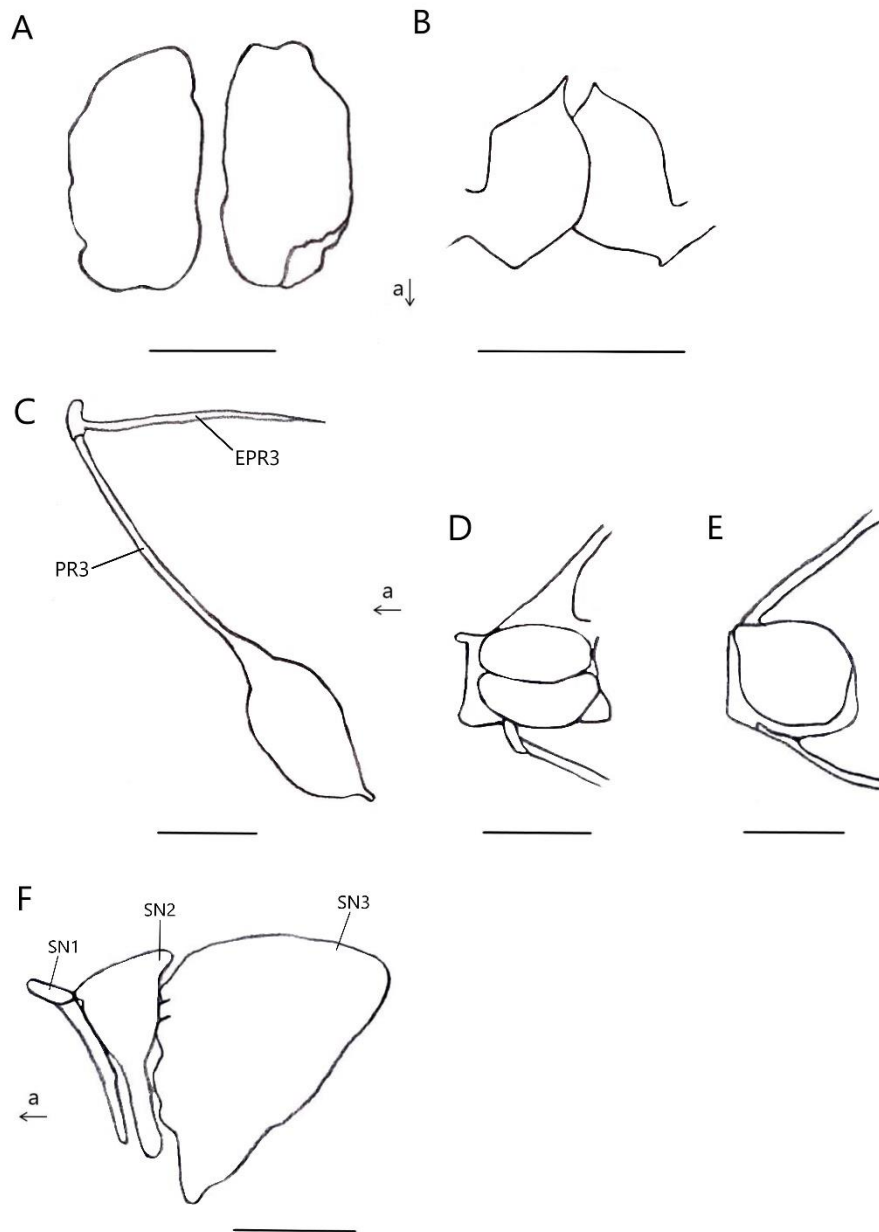
Beim Individuum NMW 58138 (Syntypus 2) waren alle hyperostotischen Strukturen deutlich zu erkennen. Wie schon beim Skelettpräparat war der 12. Wirbel am stärksten betroffen. Der 12. Wirbel ist der erste caudale Wirbel und leitet den Übergang vom präcaudalen zum caudalen Teil der Wirbelsäule ein. Im Unterschied zum anderen Exemplar waren alle drei Supraneuralia betroffen. Die Form der Wirbelkörper variierte nicht besonders stark, es waren nur leichte Veränderungen bei den Vergrößerungen zu sehen. Das Exemplar NMW 58138 (Syntypus 2) war kleiner als das Skelettpräparat NMW 93753 und wies weniger und in geringerem Ausmaß hyperostotische Knochen auf.

Beim Vergleich der Exemplare, vor allem in der Länge zeigt sich, dass die großen Individuen bei bestimmten Knochen (Pleuralrippen, Cleithrum) längere Maße aufwiesen, jedoch nicht konsequent. Das Cleithrum von NMW 84795 (18,1% der SL) war bei einer SL von 320 mm länger als beim Exemplar NMW 58138 (Syntypus 2), wo die Länge 15,2% der SL 270 mm betrug. Bei NMW 93753 (SL 350 mm) war das Cleithrum jedoch kürzer (12,3%). Auch bei den Pleuralrippen gab es keine konkrete Korrelation zwischen Körpergröße und Länge der hyperostotischen Knochen. So waren die Längen der Rippen von kleineren Exemplaren, wie NMW 58138 Syntypus 2 (14,4%) und NMW 78571 Syntypus 1 (15,7%) und 2 (14,4%), nicht deutlich kleiner, sondern sogar länger als bei größeren Individuen (z.B. NMW 93753, SL 350 mm; Länge Rippe 14,3% der SL). Das größte Exemplar NMW 93753 (SL 350 mm) hatte als einziges ein von Hyperostose betroffenes Operculum mit einer Länge von 10,6% der SL. Die Hyperostosen sind im Merkmal Länge nicht größenabhängig.

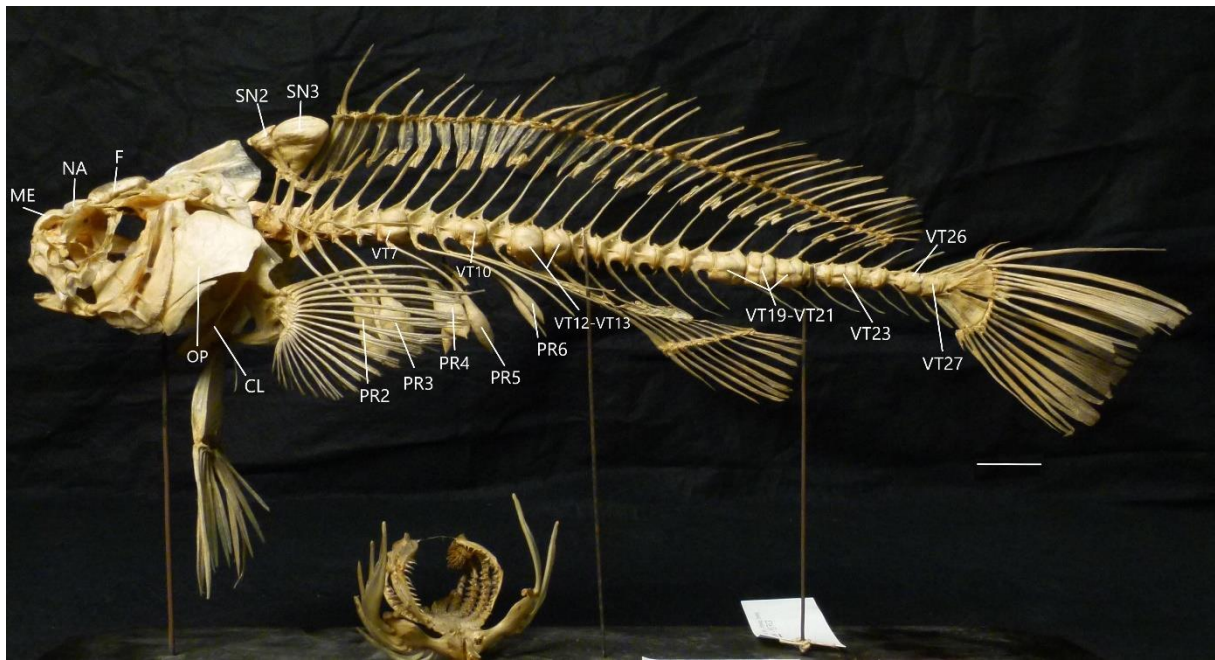
Bei NMW 84795 zeigte sich, dass wenn die Pleuralrippen massiv geschwollen waren, auch die präcaudalen Wirbelkörper eine starke Vergrößerung zeigten. Bei NMW 58138 (Syntypus 2) und NMW 78571 (Syntypus 1 und 2) waren die Pleuralrippen zwar betroffen, doch die dazugehörigen Wirbel nur vereinzelt oder nicht geschwollen. Bei NMW 58138 (Syntypus 1) waren präcaudale Wirbel betroffen, jedoch keine (bzw. wenn nur minimal) am Wirbel sitzenden Pleuralrippenpaare. Bei NMW 93753 und bei NMW 58138 (Syntypus 1 und 2) war jeweils der erste caudale Wirbelkörper (12. Wirbel) massiv geschwollen.

Im Vergleich der Größe im Verhältnis zur Häufigkeit der betroffenen Knochen zeigte sich, dass größere Individuen wie NMW 93753 (350 mm, n = 32) und NMW 84795 (320 mm, n = 26) eine höhere Anzahl betroffener, hyperostotischer Knochen aufwiesen. Die kleineren Exemplare, z.B. NMW 78571 Syntypus 1 (n = 17) und 2 (n = 13) hatten die geringste Anzahl betroffener Knochen. Die Hyperostosen sind im Merkmal Häufigkeit größenabhängig.

Es konnte kein eindeutiges hyperostotisches Muster am Skelett der Art *P. peruanus* gefunden werden. Auch bezogen auf das Merkmal der Körperlänge in Korrelation mit der Länge der hyperostotischen Knochen konnte kein eindeutiger Zusammenhang festgestellt werden. Bei manchen Exemplaren korrelierte die Größe des Individuums mit der Länge der Hyperostosen, bei anderen nicht.



**Abb. 14.** Hyperostotische und nicht hyperostotische Knochenelemente von *Paralanchurus peruanus*, laterale (C-F) und dorsale (A-B) Ansicht; NMW 93753, 350 mm SL. Neurocranium, A-B; A: Frontalia, B: Medianes Ethmoid. Wirbelsäule, C-E; C: Dritte Epipleural (EPR3)- und Pleuralrippe (PR3), D: Siebenter Wirbelkörper (VT7), E: VT12. Dorsalflosse, F: erste bis dritte Supraneurale (SN1-SN3). EPR3 und SN1 = nicht hyperostotisch. a = anterior. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 15.** Skelett von *Paralonchurus peruanus*, laterale Ansicht; NMW 93753, 350 mm SL; hyperostotische Knochenelemente. Neurocranium: ME, Medianes Ethmoid, NA, Nasale, F, Frontale. Opercularserie: Operculum, OP. Schultergürtel: CL, Cleithrum. Wirbelsäule: PR, Pleuralrippe (PR2-PR5), VT, Wirbelkörper (VT7, VT10, VT12-VT13, VT19-VT21, VT23, VT26, VT27). Dorsalflosse: SN, Supraneurale (SN2-SN3). Maßstab: 20 mm. Foto Naturhistorisches Museum Wien.



**Abb. 16.** Skelett von *Paralonchurus peruanus*, laterale Ansicht; NMW 58138, 270 mm SL; hyperostotische Knochenelemente. Neurocranium: Medianes Ethmoid und Frontale. Schultergürtel: Cleithrum. Wirbelsäule: Pleuralrippen (2-5), Wirbelkörper (12, 26, 25-26). Dorsalflosse: erstes bis drittes Supraneurale. Beschriftung siehe Abb. 15. Maßstab: 20 mm. Röntgenbild Naturhistorisches Museum Wien.

Familie Zeidae

*Zeus faber*; vier Exemplare:

*Zeus faber*, NMW 60029, mit einer SL von 350 mm; das Exemplar hatte insgesamt neun Stacheln der Dorsalflosse, insgesamt vier Bucklers (paarig) der zweiten Dorsalflosse und fünf Bucklers (paarig) der Analflosse. Auf den Bucklers (Knochenplättchen, siehe Material und Methode S. 29) saßen zwei kleine Dornen. In vier von fünf funktionellen Einheiten traten Hyperostosen auf: in der 1. Einheit das Frontale, Lacrimale und Parietale, in der 2. Einheit das Praeoperculum, in der 4. Einheit das Supracleithrum und Cleithrum und in der 5. Einheit Stacheln der ersten Dorsalflosse und Bucklers der zweiten Dorsalflosse und der Analflosse (Abb. 17). Insgesamt waren 36 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 17, 18, 20 und 21 dargestellt:

- Frontale (paarig), Länge 14,3% der SL (von der anteriorsten Spitze bis Flügelbasis am Parietale gemessen); dorsale Kamm geschwollen und beidseits auslaufend bzw. an den ventralen Kanten verdickt (Abb. 17 A).
- Lacrimale (paarig), Länge 12,9% der SL; compress (Abb. 17 C).
- Parietale (paarig), Länge des flügelartigen Auswuchses 3,7% der SL; auf Parietale sitzend.
- Praeoperculum (paarig), Länge 11,1% der SL; anterior konkav, im posteriorsten Bereich, distal gelegen, flügelartige Verbreiterung, Enden nach ventral und dorsal spitz zulaufend (Abb. 17 E).
- Supracleithrum (paarig), Länge 14,3% der SL; aus dorsaler Sicht L-förmig, nach ventral massiv verdickt (Abb. 17 I).
- Cleithrum (paarig), Länge 22,9% der SL; anterior konkav, im posteriorsten Bereich - in der Krümmung - stachelartiger Fortsatz (Abb. 17 G).
- Stacheln der ersten Dorsalflosse: insgesamt 6 Stacheln (3.-8. Stachel) betroffen; an der Basis flügelartige Fortsätze, Flügel laufen lateral spitz zu, die Stacheln sind massiv verdickt. Ab dem dritten Stachel massiv dicker, der vierte Stachel am stärksten betroffen, ersten Zwei und Neunter nicht-hyperostotisch. Der fünfte Stachel (Länge 19,4% der SL) wird in Abb. 20 A gezeigt.
- Bucklers (paarig):
  - Bucklers der zweiten Dorsalflosse: Breite des dritten Bucklers 8,6% der SL, alle vier Bucklers betroffen; massiv geschwollen.

- Bucklers der Analflosse: Länge des fünften Bucklers 4,3% der SL; alle fünf Bucklers betroffen; Basis und die zwei am Buckler sitzenden Dornen massiv vergrößert, ein Dorn größer als der andere. Der dritte Buckler sowohl von der zweiten Dorsalflosse als auch von der Analflosse werden in Abb. 21 B, F gezeigt.

Zu jedem hyperostotischem Element wurde ein nicht-hyperostotisches Gegenstück für den direkten Vergleich herangezogen (Abb. 17). Die nicht-hyperostotischen Knochenelemente stammten von *Zeus faber* NMW 60033, SL 347 mm (Abb. 19). Die Knochen unterschieden sich deutlich in Größe und Form. Vor allem das Supracleithrum (Abb. 17 I-J) war im direkten Vergleich massiv vergrößert. Ebenfalls auffällig waren die flügelartigen Aufsätze am Parietale, die beim nicht-hyperostotischen Exemplar nicht vorhanden waren (Abb. 17 A-B). Auch das hyperostotische Praeoperculum war durch die distale Verbreiterung deutlich verändert und das hyperostotische Cleithrum besaß an der posteriorsten Kante einen vergrößerten Dornfortsatz, welcher beim nicht-hyperostotischen Individuum nur ansatzweise vorhanden war (Abb. 17 E-H).

*Zeus faber*, NMW 93930, mit einer SL von 160 mm; das Exemplar hatte insgesamt zehn Stacheln der ersten und vier Bucklers der zweiten Dorsalflosse (paarig). Hier traten nur in der fünften funktionellen Einheit - bei den Stacheln der ersten Dorsalflosse und den Bucklers der zweiten Dorsalflosse - Hyperostosen auf. Frontale, Lacrimale, Praeoperculum, Supracleithrum und Cleithrum waren nicht-hyperostotisch. Insgesamt waren 12 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 20 und 21 dargestellt:

- Stacheln der ersten Dorsalflosse: aus anteriorer Sicht; insgesamt sechs (3.-8. Stachel) betroffen; breite Basis mit beidseits flügelartigen Fortsätzen, Stachel nimmt im Umfang von dorsal nach ventral zu. Der vierte Stachel (Länge 21,9% der SL) wird in Abb. 20 D gezeigt.
- Bucklers der zweiten Dorsalflosse (paarig): insgesamt drei (1.-3. Buckler) betroffen; Basis der Bucklers verbreitert und vergrößert, die zwei darauf sitzend Dornen verdickt. Länge des ersten Bucklers ist 6,3% der SL. Dritter Buckler (Länge 7,5% der SL) wird in Abb. 21 C gezeigt.

*Zeus faber*, NMW 60021, Länge der Wirbelsäule + Schwanzflosse ist 324 mm lang, dieses Exemplar war unvollständig; es fehlten Kopf, Rippen, sowie Schulter- und Beckengürtel. Es

hatte insgesamt zehn Stacheln der Dorsalflosse, insgesamt fünf Bucklers der zweiten Dorsalflosse (paarig) und sechs Bucklers der Analflosse (paarig). Hier traten in der fünften Einheit – Stacheln der ersten Dorsalflosse und Bucklers der zweiten Dorsalflosse und Analflosse – Hyperostosen auf. Insgesamt waren 23 Knochen betroffen. Die hyperostotischen Knochen sind in den Abb. 20 und 21 dargestellt:

- Stacheln der ersten Dorsalflosse: insgesamt sieben (2.-8. Stachel) betroffen; Basis der Stacheln beidseits flügelartig verdickt, Stachel verdickt. Fünfter Stachel (Länge 20,1% der gemessenen Länge aus anteriorer Sicht) wird in Abb. 20 C gezeigt.
- Bucklers der zweiten Dorsalflosse (paarig): insgesamt vier (2.-5.) betroffen; vor allem die Basis massiv vergrößert und wulstig auslaufend, die Dornen fast unbeeinflusst. Dritter Buckler (Länge 10,8% der gemessenen Länge) wird in Abb. 21 A gezeigt.
- Bucklers der Analflosse (paarig): insgesamt vier (3.-6.) betroffen; die Basis stark vergrößert, die zwei Dornen etwa gleich stark verdickt. Der vierte Buckler (Länge 6,2% der gemessenen Länge) wird in Abb. 21 G gezeigt.

Aufgrund der Länge der Dorsalstacheln wurde vermutet, dass dieses Exemplar größer als NMW 93930 war. Vor allem der prozentuelle Anteil der Bucklers der Analflosse an der Standardlänge ist deutlich.

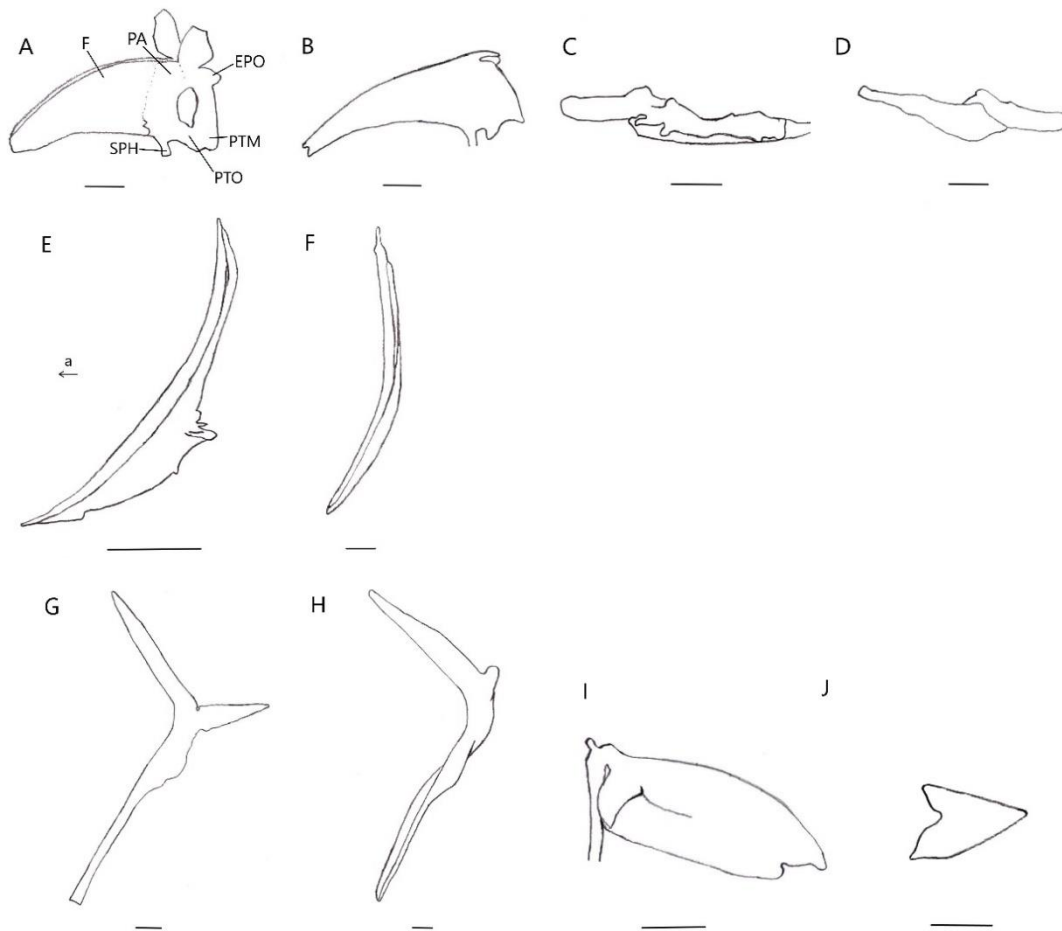
*Zeus faber*, NMW 60033, mit einer SL von 347 mm; das Präparat hatte insgesamt zehn Stacheln der ersten Dorsalflosse, neun Bucklers der zweiten Dorsalflosse (paarig) und acht Bucklers der Analflosse (paarig). Es war das Vergleichsindividuum ohne Hyperostosen (Abb. 14). Die nicht-hyperostotischen Knochen wurden zum direkten Vergleich verwendet und werden in den Abb. 17, 20 und 21 gezeigt:

- Frontale (paarig), 16,7% der SL; keine Verdickung am dorsalen Kamm oder an den Seiten (Abb. 17 B).
- Lacrimale (paarig), Länge 7,8% der SL; abgeplattet und dünn (Abb. 17 D).
- Parietale (paarig), Länge 1,7% der SL; keine flügelartigen Aufsätze.
- Praeoperculum (paarig), Länge 29,4% der SL, keine breite Erweiterung im medio-distalen Bereich (Abb. 17 F).
- Supracleithrum (paarig), Länge 20,2% der SL; keine Vergrößerung nach lateral und keine massive Schwellung in den postero-ventralen Bereich (Abb. 17 J).
- Cleithrum (paarig), Länge 20,2% der SL; nach anterior konkav, in der posteriorsten Kante nur ein kleiner, nicht massiver Dornansatz (Abb. 17 H).

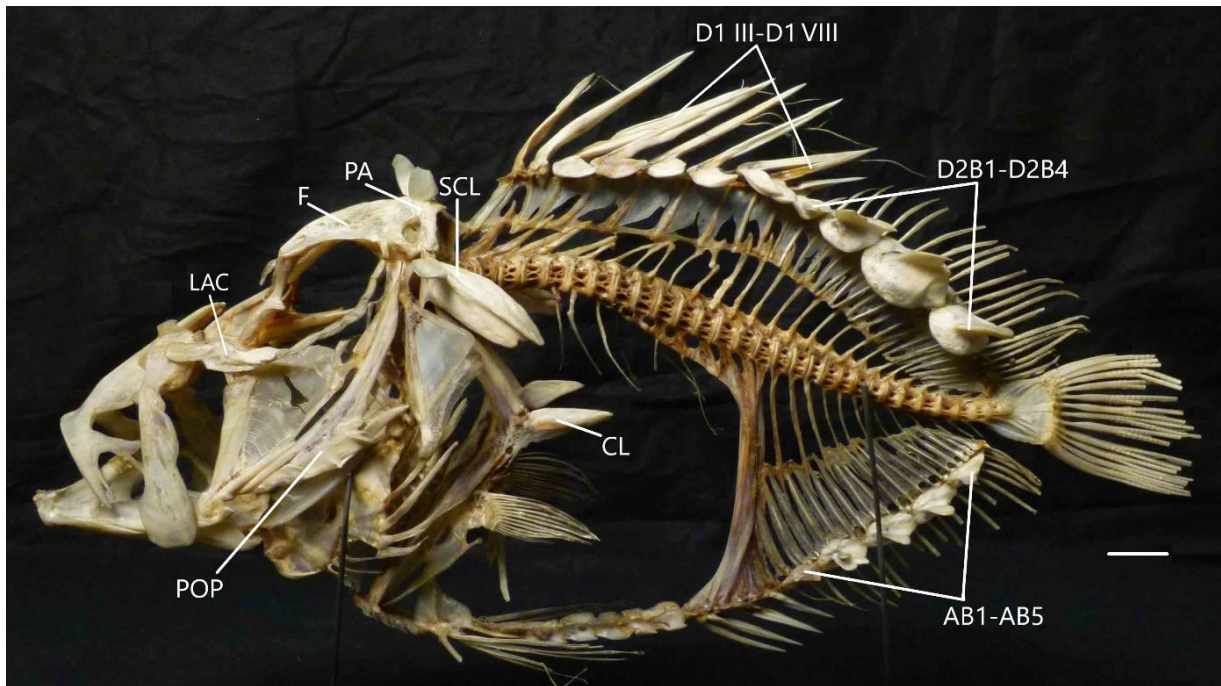
- Stacheln der ersten Dorsalflosse: dünne Basis, schlanker Stachel. Fünfter Stachel (Länge 18,7% der SL) wird in Abb. 20 B gezeigt.
- Bucklers der zweiten Dorsalflosse (paarig): abgeflachte Basis, die zwei Dornen dünn und klein (kaum sichtbar). Dritter (Länge 4,9% der SL) und siebenter Buckler werden in Abb. 21 D, E gezeigt.
- Bucklers der Analflosse (paarig): flache Basis, zwei kleine Dornen. Alle Bucklers ähnlich. Der zweite Buckler (Länge 3,5% der SL) wird in Abb. 21 H gezeigt.

Bei den Exemplaren von *Zeus faber* waren vor allem die proximal gelegenen Knochen betroffen, wohingegen Knochen, die nahe an der Wirbelsäule lagen, nicht betroffen waren. Bei den Stacheln der ersten Dorsalflosse im Vergleich erkannte man beidseits der Basis flügelartige Vergrößerungen und auch der Stachel war dicker (Abb. 20). Bei den Bucklers waren vor allem jene der zweiten Dorsalflosse massiv betroffen, hier war der Größenunterschied klar zu erkennen (Abb. 21). Meist war einer der dornartigen Aufsätze auf den Bucklers stärker verdickt als der andere. Auch war die Basis der Bucklers deutlich erweitert. Die Bucklers der zweiten Dorsalflosse waren stärker vergrößert als die der Analflosse, auch waren sie untereinander unregelmäßig vergrößert als im Vergleich zu denen der Analflosse. Dort ähnelte sich das Erscheinungsbild der einzelnen Bucklers.

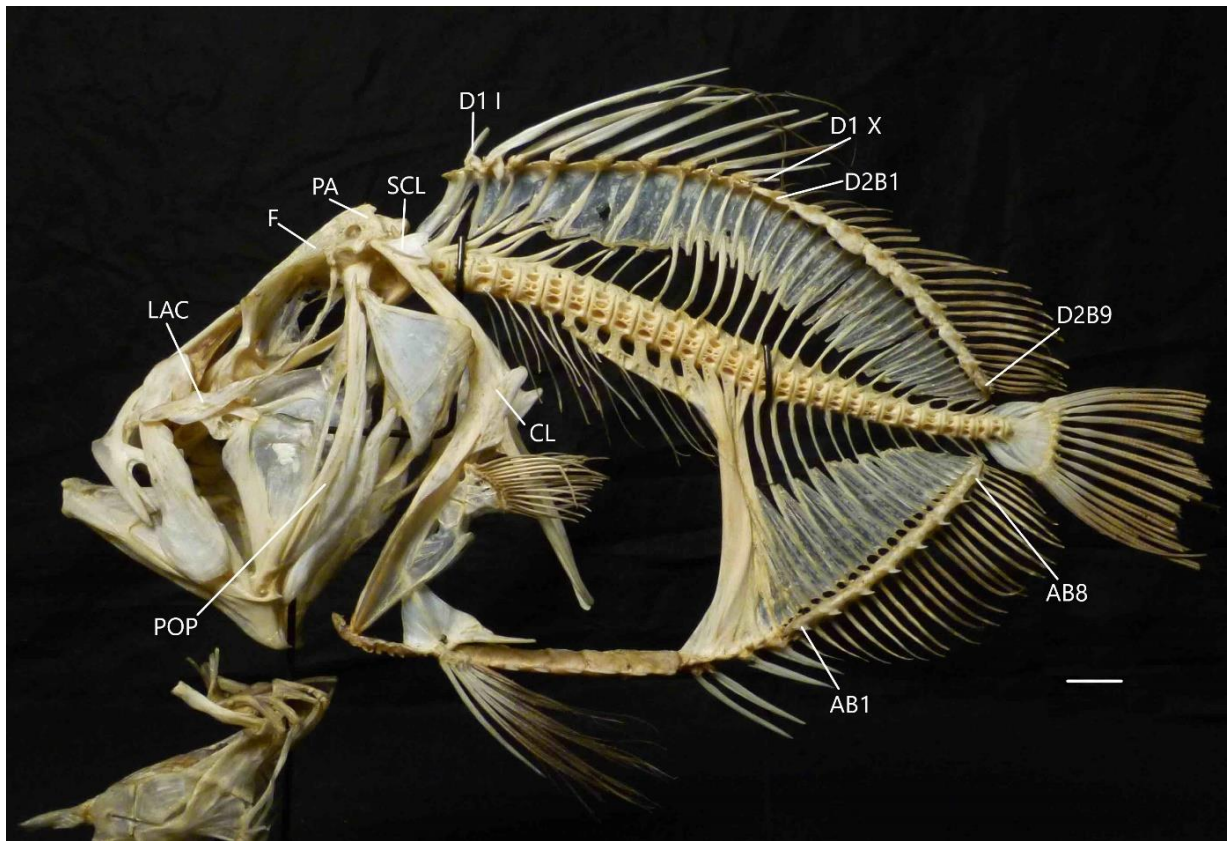
Das nicht-hyperostotische Individuum NMW 60033 war etwas größer als das hyperostotische NMW 60029, aufgrund dessen manche nicht-hyperostotische Knochenelemente (z.B. das Praeoperculum, Supracleithrum, Cleithrum) von der Größe her länger waren als die hyperostotischen. Dennoch waren die hyperostotischen Veränderungen in ihrer Breite und den Auswüchsen klar sichtbar. Bei Frontale, Praeoperculum, Cleithrum und Supracleithrum waren zusätzliche, hyperostotische Verbreiterungen oder Fortsätze am Knochen. Vor allem die hyperostotischen Bucklers der zweiten Dorsalflosse waren deutlich vergrößert, prozentuell auf die Standardlänge bezogen waren sie fast doppelt so groß. Bei NMW 60029 waren die hyperostotischen Strukturen auf die Peripherie (proximale Bereiche) konzentriert, weiter innen liegende (Zentrum, distalen Bereiche) Knochen waren nicht betroffen.



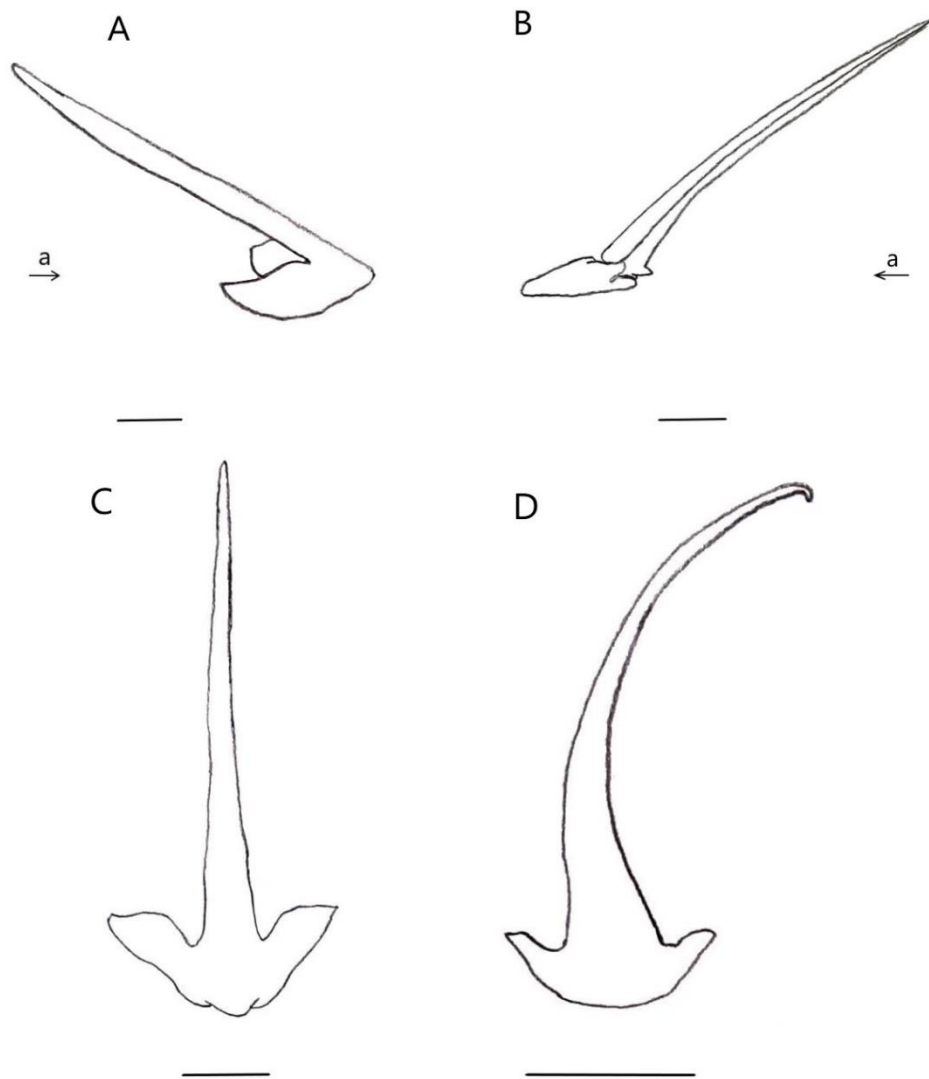
**Abb. 17.** Hyperostotische und nicht hyperostotische Knochenelemente von *Zeus faber*, laterale Ansicht; A, C, E, G, I: NMW 60029, 334 mm SL, hyperostotisch. B, D, F, H, J: NMW 60033, 347 mm SL, nicht hyperostotisch. Neurocranium, A-D; A-B: Frontale, C-D: Lacrimale. Kiemendeckel, E-F: Praeoperculum. Schultergürtel, G-J; G-H: Cleithrum, I-J: Supracleithrum. F = Frontale, EPO = Epitoticum, PA = Parietale, PTM = Posttemporale, PTO = Pteroticum, SPH = Sphenoticum. a = anterior. Maßstab: 10 mm.



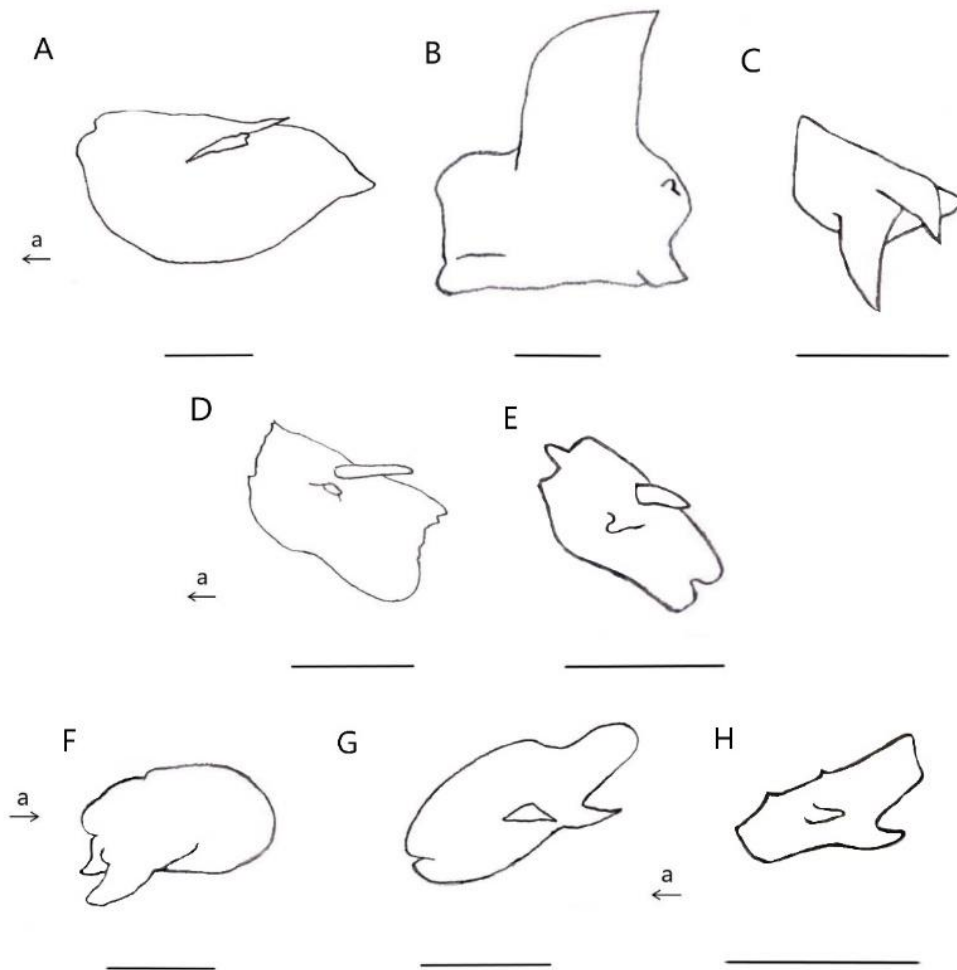
**Abb. 18.** Skelett von *Zeus faber*, laterale Ansicht; NMW 60029, 350 mm SL; hyperostotische Knochenelemente. Neurocranium: F, Frontale, LAC, Lakrimale, PA, Parietale. Opercularserie: POP, Praeoperculum. Schultergürtel: CL, Cleithrum, SCL, Supracleithrum. Dorsalflosse: D1 III – D1 VIII, dritter bis achter Stachel der ersten Dorsalflosse, D2B1 – D2B4, zweiter bis vierter Buckler der zweiten Dorsalflosse. Analflosse: AB1 – AB5, erster bis fünfter Buckler der Analflosse. Maßstab: 20 mm. Foto Naturhistorisches Museum Wien.



**Abb. 19.** Skelettelemente von *Zeus faber*, laterale Ansicht; NMW 60033, 347 mm SL; Neurocranium: F, Frontale, LAC, Lakrimale, PA, Parietale. Opercularserie: POP, Präoperculum. Schultergürtel: CL, Cleithrum, SCL, Supracleithrum. Dorsalflosse: D1 1 – D1 X, erster bis zehnter Stachel der ersten Dorsalflosse, D2B1 – D2B9, zweiter bis neunter Buckler der zweiten Dorsalflosse. Analflosse: AB1 – AB8, erster bis achter Buckler der Analflosse. Maßstab: 20 mm. Foto Naturhistorisches Museum Wien.



**Abb. 20.** Hyperostotische und nicht hyperostotische Stacheln der ersten Dorsalflosse (D1) von *Zeus faber*, laterale (A-B) und anteriore (C-D) Ansicht; A: NMW 60029, 344 mm SL, hyperostotisch. C: NMW 60021, 324 mm SL, hyperostotisch. D: NMW 93930, 165 mm SL, hyperostotisch. B: NMW 60033, 347 mm SL, nicht hyperostotisch. A-C: D1 V, D: D1 IV. a = anterior. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 21.** Hyperostotische und nicht hyperostotische Bucklers von *Zeus faber*, laterale Ansicht; A, G: NMW 60021, 324 mm SL, hyperostotisch. B, F: NMW 60029, 344 mm SL, hyperostotisch. C: NMW 93930, 165 mm SL, hyperostotisch. D-E, H: NMW 60033, 347 mm SL, nicht hyperostotisch. Zweite Dorsalflosse, A-E; A-D: Dritter Buckler, E: Siebenter Buckler. Analflosse, F-H; F: Fünfter Buckler, G: Vierter Buckler, H: Zweiter Buckler. a = anterior. Maßstab: 10 mm.

Bei den untersuchten Exemplaren fanden sich 14,2% (n = 37) der Hyperostosen in den ersten (Neurocranium & Deckknochen) und 77% (n= 201) in den fünften (Wirbelsäule, mediane Flossen & Schwanzflossenskelett) funktionellen Einheiten. In der vierten Einheit wurden 17 Hyperostosen (6,5%) dokumentiert (von insgesamt 259 betroffenen Knochen). In der zweiten Einheit (Kiefer, Suspensorium & Opercularserie) waren sehr selten Knochen (1,5%; n = 4) betroffen. Nur bei *Paralanchurus peruanus* war das Operculum (n = 2) und bei *Zeus faber* das Praeoperculum (n = 2) betroffen. In der ersten Einheit war am häufigsten das Frontale (n = 18) und Supraoccipitale (n = 5) und in der fünften Einheit die Pleuralrippen (n = 66), Wirbelkörper (n= 36) und Supraneuralia (n = 14) betroffen. Insgesamt sieben Pterygophoren der Dorsal- und vier der Analflosse waren betroffen. Generell waren bei vielen Individuen dieselben Knochen betroffen. In der dritten funktionellen Einheit (Hyoidbogen & Kiemenkorb) wurden bei keinem Exemplar hyperostotische Knochen gefunden.

Von Hyperostose betroffene Stacheln der ersten Dorsalflosse (n = 19) oder Bucklers der zweiten Dorsalflosse (n= 22) und der Analflosse (n = 18) waren nur bei *Zeus faber*.

### Literaturrecherche

In 80 Publikationen (Tab. 3) wurden Nennungen und Beschreibungen von osteologischen Elementen mit Hyperostose im weiteren Sinn (i. w. S.) (73 Publikationen) und im engeren Sinn (i. e. S.) (7 Publikationen) bei Teleostei allgemein und bei Acanthomorpha im Speziellen gefunden. In sechs Publikationen (STARKS, 1911; KONNERTH, 1966; JAMES, 1967; MAWDESLEY-THOMAS, 1974; DRIESCH, 1994; MEUNIER *et al.*, 1997) wurden bei 14 Arten nur allgemeine Hinweise, dass Hyperostosen auftreten, erwähnt, jedoch keine einzelnen Knochen genannt. DRIESCH (1994) listete die Arten *Decapterus russellii* und *Selene dorsalis* aus der Familie der Carangidae, *Argyrops filamentosus* (Sparidae) und *Eupleurogrammus muticus* (Trichiuridae) ohne spezifische Knochen anzugeben. STARKS (1911) erwähnte die Gattungen *Decapterus* sp., *Chloroscombrus* sp., *Megalaspis* sp., *Naucrates* sp., *Trachurops* sp. und *Trachurus* sp. (Carangidae) jedoch ohne Vermerk einzelner Knochen. Bei *Alectis ciliaris* (Carangidae) wurden betroffene Pterygophoren erwähnt, jedoch ohne genaue Angabe der Verortung am Skelett. Diese Art wurde dennoch berücksichtigt, da zumindest die Annahme getroffen werden konnte, dass sich die Hyperostosen in der fünften funktionellen Einheit befanden. *Pagrus panamaensis* (Ariidae), *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) und

*Cynoponticus coniceps* (Muraenesocidae) wurden von MEUNIER *et al.* (1997) beschrieben, jedoch ohne eine Angabe eines betroffenen Knochenelements.

Hyperostosen wurde in den verschiedensten Fischtaxa, bei insgesamt 137 Arten, 83 Gattungen, 33 Familien in 17 Ordnungen erfasst (Tab. 4). Dabei handelte es sich überwiegend um marine Arten (Ausnahme z.B. *Cyprinus carpio*). Hyperostosen wurden bei allen Großgruppen der Actinopterygii gefunden, von den Elopomorpha bis zu den Acanthomorpha. Bei den folgenden Taxa wurden sie beschrieben:

- Elopomorpha: drei Arten, zwei Gattungen, eine Familie, Ordnung Anguilliformes
- Ostariophysi:
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Cypriniformes
  - Vier Arten, drei Gattungen, eine Familie, Ordnung Siluriformes
- Protacanthopterygii:
  - Eine Art, eine Gattung, Ordnung Esociformes
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Salmoniformes
- Acanthomorpha:
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Lampriformes
  - Drei Arten, drei Gattungen, zwei Familien, Ordnung Zeiformes
  - Neun Arten, sechs Gattungen, vier Familien, Ordnung Gadiformes
  - Sechs Arten, fünf Gattungen, zwei Familien, Ordnung Scombriformes
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Syngnathiformes
  - 53 Arten, 20 Gattungen, vier Familien, Ordnung Carangiformes
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Cichliformes
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Cyprinodontiformes
  - Acht Arten, sechs Gattungen, drei Familien, Ordnung Acanthuriformes
  - Vier Arten, drei Gattungen, zwei Familien, Ordnung Tetradontiformes
  - Eine Art, eine Gattung, eine Familie, Ordnung Acropomatiformes
  - 39 Arten, 27 Gattungen, sechs Familien, Ordnung der Perciformes

Innerhalb der Acanthomorpha waren von insgesamt 127 Arten, etwas weniger als die Hälfte (41,7%, n = 53) aus der Ordnung Carangiformes. Die Ordnung der Perciformes war mit 39 betroffenen Arten ebenfalls stark vertreten. Aus den anderen Ordnungen (von den Lampriformes bis zu den Acropomatiformes) waren insgesamt 35 Arten (27,6%) betroffen. In dieser Studie kamen viele Hyperostosen in Carangiformes und Perciformes vor. Innerhalb der

Perciformes waren innerhalb der Familien Sciaenidae und Sparidae viele Arten von Hyperostose betroffen. Bei CHANET (2018) werden ebenfalls aus den Familien Carangidae und Sciaenidae viele Arten mit Hyperostose beschrieben. Bei manchen anderen Ordnungen wie den Lampriformes (Regalecidae) oder Acanthuriformes (Drepaneidae, Ephippidae, Scatophagidae) traten nur in vereinzelt Arten (meist 1-4 Arten) Hyperostosen auf, was sich mit Aussagen aus der Literatur deckt (CHANET, 2018).

Nach der Datenaufnahme wurde zwischen pathologischen (Frakturen, Infektionen, Tumore etc.) und natürlichen Hyperostosen (Fischhyperostosen) unterschieden. Hyperostosen i. w. S. inkludierten pathologische Hyperossifikationen. In acht Publikationen (SCHLUMBERGER & LUCKÉ, 1948; SELVARAJ *et al.*, 1973; COUCH *et al.*, 1979; STARNES & MOCHIZUKI, 1982; JAWAD, 2013; YAMANOUE, 2016; FJELLDAL *et al.*, 2018; JAWAD *et al.*, 2018a;) schrieben die Autorinnen und Autoren bei gewissen Arten explizit von pathologisch entstandenen Hyperostosen. In SCHLUMBERGER & LUCKÉ (1948) waren die Hyperostosen bei den Arten *Paralichthys olivaceus* (Paralichthyidae), *Hemichromis bimaculatus* (Cichlidae), *Cyprinus carpio* (Cyprinidae), *Esox lucius* (Esocidae), *Pollachius virens* (Gadidae), *Pogonias cromis* (Sciaenidae) und *Salvelinus fontinalis* (Salmonidae) auf Läsionen, Tumore oder Metaplasien zurückzuführen. Wenn die Strukturen als exzessive, einseitige Wucherungen beschrieben wurden, wurden sie ebenfalls als pathologisch erachtet. Für die Hyperostosen der folgenden Ordnungen Cypriniformes, Esociformes, Salmoniformes, Cichliformes, Cyprinodontiformes und Acropomatiformes wurden pathologische Ursachen angegeben und für den weiteren Verlauf der Studie nicht berücksichtigt, da sie keinen natürlichen Ursprung aufwiesen und sich diese Studie mit natürlich auftretenden Hyperostosen – Fischhyperostosen – beschäftigt.

Insgesamt waren 328 Knochenelemente aus den fünf funktionellen Einheiten betroffen. Ohne den Arten mit pathologisch induzierten Hyperostosen waren aus der ersten funktionellen Einheit am häufigsten das Supraoccipitale (n = 40) und das Frontale (n = 28) betroffen. Weiters waren die Knochenelemente laterales Ethmoid (n = 9), Lacrimale (n = 7), Epitoticum (n = 5), Nasale (n = 5), Parietale (n = 5), medianes Ethmoid (n = 4), Exoccipitale (n = 3), Infraorbitale (n = 3), Mesethmoid (n = 2), Basioccipitale (n = 1), Basisphenoid (n = 1), Prooticum (1), Pterosphenoticum (n = 1) und das Sphenoticum (n = 1) betroffen.

Aus der zweiten Einheit waren das Praeoperculum (n = 2) und das Dentale (n = 1) und am häufigsten das Operculum (n = 6) betroffen.

Aus der dritten Einheit war nur das Branchiostegale bei *Otholithoides biauritus* (Sciaenidae) betroffen.

In der vierten Einheit trat am Cleithrum ( $n = 18$ ) am häufigsten Hyperostose auf. Ebenso waren aus dieser Einheit die Knochenelemente Posttemporale ( $n = 9$ ), Basipterygium ( $n = 4$ ), Coracoid ( $n = 4$ ), Postcleithrum ( $n = 2$ ), Supracleithrum ( $n = 2$ ) und die Bauchflossenstacheln ( $n = 1$ ) betroffen.

Aus der fünften Einheit waren am häufigsten die Hämalfortsätze ( $n = 24$ ), die Wirbelkörper ( $n = 21$ ), Neuralfortsätze ( $n = 20$ ) und die Pleuralrippen ( $n = 19$ ) betroffen. Ebenfalls wurden auf den folgenden Knochenelementen Hyperostosen dokumentiert: erster Pterygophor der Dorsalflosse ( $n = 11$ ), andere Pterygophoren der Dorsalflosse ( $n = 15$ ), Stacheln der ersten Dorsalflosse ( $n = 8$ ), Stacheln der zweiten Dorsalflosse ( $n = 2$ ), Supraneuralia ( $n = 9$ ), erster Pterygophor der Analflosse ( $n = 10$ ), andere Pterygophoren der Analflosse ( $n = 8$ ) und auf Stacheln der Analflosse ( $n = 8$ ).

Hyperostosen i. e. S. inkludierten natürliche Hyperostosen oder auch Fischhyperostosen (FH). Für die Hyperostosen von insgesamt 11 Ordnungen, 27 Familien, 74 Gattungen und 126 Arten wurden natürliche Ursachen angegeben. Alle bis auf Anguilliformes und Siluriformes gehören zu den Acanthomorpha.

#### *Funktionelle Einheiten*

##### *Hyperostosen i. e. S. (ohne pathologische Hyperostosen)*

Bei 25 Familien waren von den fünf funktionellen Einheiten die erste (Neurocranium & Deckknochen) und fünfte (Wirbelsäule, mediane Flossen & Schwanzflossenskelett) Einheit (Abb. 22) deutlich häufiger von Hyperostose i. e. S. betroffen als die anderen Einheiten. Von den 328 betroffenen Knochen stammten 48,5% ( $n = 159$ ) aus der fünften und 35,4% ( $n = 116$ ) aus der ersten funktionellen Einheit. In der vierten Einheit (Schulter- & Beckengürtel + paarige Flossen) waren 13% ( $n = 43$ ) Knochen betroffen. Am seltensten war die dritte Einheit (Hyoidbogen & Kiemenkorb) mit nicht einmal einem Prozent (0,3%,  $n = 1$ ) betroffen. In der zweiten Einheit (Kiefer, Suspensorium & Opercularserie) fand man ebenfalls wenig betroffene Knochen (2,7%;  $n = 9$ , Abb. 22). Die Hyperostosen i. e. S. befanden sich entweder im Kopfbereich oder am Stütz- und Bewegungsapparat.

Bei Anguilliformes (Muraenesocidae) wurden in der Literatur nur in der ersten und fünften Einheit hyperostotische Knochenelemente gefunden.

Bei den Arten innerhalb der Siluriformes kamen Hyperostosen in drei funktionellen Einheiten vor: in der ersten, dritten und vierten Einheit. In der Familie Ariidae (2 Arten) kamen keine Hyperostosen in der fünften Einheit, dafür in der ersten, zweiten und vierten Einheit vor. Keine Art hatte Hyperostosen in der fünften Einheit.

Die eine Art der Familie Regalecidae (Ordnung Lampriformes) hatte Hyperostosen in der fünften Einheit.

Innerhalb der Ordnung Zeiformes traten Hyperostosen in drei funktionellen Einheiten auf: in der ersten, vierten und fünften Einheit. In der Familie der Zeidae waren ausschließlich Bucklers betroffen: Bucklers der Bauchflosse (vierte Einheit) und Bucklers der Dorsal- und Analflosse (fünfte Einheit).

In der Ordnung der Gadiformes wurden sechs Arten aus drei Familien gefunden, wobei in der Familie der Gadidae drei funktionelle Einheiten (zweite, vierte und fünfte Einheit), bei der einen Art der Lotidae eine (die fünfte) und bei den zwei Arten der Merluccidae zwei Einheiten (vierte und fünfte Einheit) betroffen waren.

In der Ordnung der Scombriformes waren bis auf eine Ausnahme (Trichiuridae; *Trichiurus lepturus*: zusätzlich die erste Einheit) ausschließlich die fünften Einheiten betroffen.

Die eine in der Literatur erwähnte Art innerhalb der Syngnathiformes hatte Hyperostosen innerhalb der fünften Einheit.

Innerhalb der Carangiformes in der Familie der Carangidae traten bei 21 Arten in der ersten Einheit, bei 16 in der vierten und bei 20 Arten in der fünften Einheit Hyperostosen auf. Insgesamt waren in dieser Familie drei funktionelle Einheiten betroffen. Bei den drei Arten der Familie der Centropomidae traten Hyperostosen i.e.S. ausschließlich in der ersten Einheit auf. Die einzige erwähnte Art der Scophthalmidae hatte hyperostische Knochenelemente nur in der fünften Einheit. Bei keiner Art waren die zweite und dritte Einheit betroffen. Die Daten aus der Familie der Carangidae werden im weiteren Verlauf der Ergebnisse detailliert dargestellt (siehe Absatz *Familie Carangidae*, S. 70).

Innerhalb der Ordnung der Acanthuriformes (Drepaneidae, Ephippidae, Scatophagidae) waren Knochen aus drei funktionellen Einheiten (erste, vierte, fünfte) betroffen. In den zweiten und dritten Einheiten wurden keine Knochenelemente angegeben.

Innerhalb der Ordnung der Tetradontiformes (insgesamt vier Arten) kamen Hyperostosen in vier Einheiten vor: in der ersten, zweiten, vierten und fünften Einheit.

Innerhalb der Ordnung Perciformes war bei den Familien Haemulidae, Platycephalidae und Serranidae ausschließlich die erste funktionelle Einheit betroffen. In der Familie der Sciaenidae waren alle funktionellen Einheiten zumindest einmal betroffen, am meisten die fünfte Einheit. Innerhalb dieser Familie waren häufig Stacheln von Dorsal- oder Analflossen betroffen.

Von allen Arten wurde lediglich bei *Otholithoides biauritus* (Sciaenidae) in der dritten Einheit ein betroffener Knochen gefunden. Ansonst war bei keiner anderen Ordnung, Familie, Gattung oder Art die dritte funktionelle Einheit von Hyperostose betroffen.

In den Familien Sparidae und Triglidae waren die erste und die fünfte Einheit am meisten betroffen, bei jeweils einer Art auch die vierte Einheit und bei zwei Arten der Familie der Triglidae (*Prionotus stephanophrys* und *Pterygotrigla hemisticta*) zusätzlich auch die zweite Einheit. Bei *Pterygotrigla hemisticta* (Triglidae) waren bis auf die dritte alle fünf Einheiten betroffen. Bei *Pagrus major* (Sparidae) war aus der zweiten Einheit das Dentale betroffen. Insgesamt waren innerhalb der Perciformes alle funktionellen Einheiten betroffen.

Ausschließlich bei *Gadus chalcogrammus* (Gadidae), *Paralichthys peruanus* (Sciaenidae) und *Prionotus stephanophrys* (Triglidae) war das Operculum aus der zweiten Einheit betroffen.

Die drei Familien mit den am meisten betroffenen Arten waren Carangidae (19 Gattungen, 48 Arten) (Tab. 4) aus der Ordnung der Carangiformes und Sparidae (9 Gattungen, 13 Arten) und Sciaenidae (10 Gattungen, 13 Arten) aus der Ordnung der Perciformes. Bei den anderen Familien wiesen nur einige Gattungen – meist einzelne Arten – Hyperostosen auf. In der Familie der Carangidae ist *Caranx hippos* die am häufigsten erwähnte Art und wird in zwölf Publikationen (GERVAIS, 1875; KÖSTLER, 1882; STARKS, 1911; KORSCHOLT, 1938; KONNERTH, 1966; DRIESCH, 1994; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GUZMÁN & POLACO, 2002; SMITH-VANIZ & CARPENTER, 2007; MEUNIER *et al.*, 2008; AGUILERA *et al.*, 2017; CHANET, 2018) beschrieben. In dieser Familie trat häufig und in fast allen funktionellen Einheiten Hyperostose auf (Tab. 5). Die meisten betroffenen Arten waren wie in Tab. 5 zu sehen, in den Gattungen *Caranx*, *Selene* und *Trachinotus*. Bei zwei Gattungen (*Pseudocaranx*, *Seriola*) war jeweils nur ein Knochenelement betroffen (Tab. 5). Bei fünf Gattungen (*Chloroscombrus*, *Decapterus*, *Megalaspis*, *Naucratus*, *Trachurus*) wurden in der Literatur allgemein hyperostotische

Strukturen beschrieben, jedoch wurde nicht angegeben welche Knochen betroffen waren. Aufgrund dessen wurden diese Gattungen in der Tabelle 5 nicht berücksichtigt.

Familie Carangidae im Vergleich mit SMITH-VANIZ et al. (1995)

SMITH-VANIZ et al. (1995) haben Hyperostosen bei Carangidae detailliert erfasst. Das ermöglicht einen Vergleich der Daten dieser Autoren mit denen der vorliegenden Literaturrecherche (Tab. 5). Es wurde überprüft, ob die Anzahl der betroffenen Arten und die Anzahl der betroffenen Knochen übereinstimmen.

Im Vergleich mit SMITH-VANIZ et al. (1995, Tab. 2) wurde für die Gattung *Alectis* drei statt zwei Arten mit Hyperostosen erfasst. Neu hinzugekommen sind außerdem die Gattungen *Alepes*, *Pseudocaranx* und *Seriola*, dafür konnte kein Nachweis für die Gattung *Selar* gefunden werden. Bei *Decapterus* wurde von SMITH-VANIZ et al. (1995) bei einer Art ein Knochen, das Supraoccipitale, als hyperostotisch beschrieben. Bei dieser Literaturrecherche konnte aber für diesen Knochen keine Hyperostose nachgewiesen werden. STARKS (1911) erwähnt zwar für die Gattung *Decapterus* Hyperostosen, vermerkte jedoch keinen spezifischen Knochen. Die Knochenelementen der ersten funktionellen Einheit wurden um Epitoticum, Exoccipitale und Lacrimale ergänzt (Tab. 5). Von SMITH-VANIZ et al. (1995) wurde das Lacrimale („erster infraorbitaler Knochen“) bei *Trachinotus* gelistet sowie die Flossenstrahlen der Dorsal- und Analflosse. Ansonst waren die gleichen Knochenelemente von Hyperostose betroffen.

In beiden Arbeiten wurden Hyperostosen am häufigsten bei *Caranx* gefunden (n = 9). In dieser Gattung waren auch zahlreiche unterschiedliche Knochen (n = 30) aus drei (erste, vierte, fünfte Einheit) von fünf Einheiten hyperostotisch verändert (Tab. 5). Auch bei *Trachinotus* waren ähnlich viele Arten betroffen (n = 8), aber die Anzahl der Knochen war geringer (beschränkte sich überwiegend auf erste und fünfte Einheit) (n = 22). In der Gattung *Trachurus* waren nur zwei Knochen (Supraoccipitale, Cleithrum) betroffen. Bei *Selene* und *Trachinotus* waren zahlreiche unterschiedliche Knochen betroffen. Unter anderem bei *Selene* das Frontale, Supraoccipitale, Coracoid, Cleithrum, Postcleithrum, die Neural- & Hämalfortsätze, die Pleuralrippen, die Wirbelkörper, die Pterygophoren der Dorsalflosse und die Supraneuralia. Bei *Trachinotus* zusätzlich die Knochen laterales Ethmoid, Lacrimale und der erste Pterygophor der Analflosse. Wenige, spezifische Erwähnungen wurden von SMITH-VANIZ et al. (1995) für *Gnathanodon*, *Decapterus* und *Selar* gemacht. Bei *Gnathanodon* wurden an den dorsalen und analen Flossenstrahlen Hyperostosen gefunden, in dieser Literaturrecherche (Tab. 5) wurden sie ausschließlich an den Pterygophoren der Dorsalflosse gefunden. Bei SMITH-VANIZ et al.

(1995) war bei fast jeder Gattung (außer bei *Scomberoides* und *Gnathanodon*) das Supraoccipitale betroffen.

*Trachinotus*, *Scomberoides Alectis* und *Selene* waren in dieser Literaturrecherche mit einer Art mehr vertreten, die hyperostotische Strukturen aufwies als SMITH-VANIZ *et al.* (1995) erwähnen. Bei *Oligoplites* und *Trachurus* wurde in dieser Literaturrecherche weniger betroffene Arten gefunden als von SMITH-VANIZ *et al.* (1995).

**Tab. 3.** 80 Publikationen mit Nennungen und Beschreibungen von osteologischen Elementen mit Hyperostose im weiteren Sinn (i.w.S.) und im engeren Sinn (i.e.S.), in chronologischer Reihenfolge.

| Hyperostose i.w.S.            | Hyperostose i.e.S.               |
|-------------------------------|----------------------------------|
| BELL, W. (1793)               | GLOWACKI & KAUFMANN (1992)       |
| GERVAIS (1875)                | SMITH-VANIZ <i>et al.</i> (1995) |
| STEINDACHNER, F. (1875)       | MATÍĆ-SKOKO <i>et al.</i> (2009) |
| KÖSTLER, M. (1882)            | AGUILERA <i>et al.</i> (2017)    |
| STARKS (1911)                 | FJELLDAL <i>et al.</i> (2018)    |
| CHABANAUD (1926)              | JAWAD <i>et al.</i> (2018b)      |
| GREGORY (1933)                | FJELLDAL <i>et al.</i> (2020)    |
| KORSCHOLT (1938)              |                                  |
| BARNARD (1948)                |                                  |
| SCHLUMBERGER & LUCKÉ (1948)   |                                  |
| BERTULLO & TRAIBAL (1955)     |                                  |
| ABE (1960)                    |                                  |
| JAMES (1960)                  |                                  |
| KONNERTH (1966)               |                                  |
| JAMES (1967)                  |                                  |
| MURTY (1967)                  |                                  |
| FIESTINE (1968)               |                                  |
| YASUDA & MIZUGUCHI (1969)     |                                  |
| OLSEN (1971)                  |                                  |
| JOHNSON (1973)                |                                  |
| SELVARAJ <i>et al.</i> (1973) |                                  |
| MAWDESLEY-THOMAS (1974)       |                                  |
| NAMMALWAR (1976)              |                                  |
| BORTONE (1977)                |                                  |
| COUCH <i>et al.</i> (1979)    |                                  |
| GRABDA (1982)                 |                                  |
| STARNES & MOCHIZUKI (1982)    |                                  |
| KHAN (1983)                   |                                  |
| RAO & LAKSHMI (1986)          |                                  |
| GAULDIE & CZOCHANSKA (1990)   |                                  |
| SASAKI (1992)                 |                                  |
| DRIESCH (1994)                |                                  |
| MEUNIER & DESSE (1994)        |                                  |
| SASAKI (1995)                 |                                  |
| SUDA (1996)                   |                                  |
| BÉAREZ (1997)                 |                                  |
| MEUNIER <i>et al.</i> (1997)  |                                  |
| CAVALLUZZI (2000)             |                                  |
| SCHWARTZ (2000)               |                                  |
| HEEMSTRA (2001)               |                                  |
| GUZMÁN & POLACO (2002)        |                                  |
| LIMA <i>et al.</i> (2002)     |                                  |
| SMITH-VANIZ (2002)            |                                  |
| RICHARDS <i>et al.</i> (2003) |                                  |

|                                  |  |
|----------------------------------|--|
| TYLER <i>et al.</i> (2003)       |  |
| BÉAREZ <i>et al.</i> (2005)      |  |
| SMITH-VANIZ & JELKS (2006)       |  |
| SMITH-VANIZ & CARPENETER (2007)  |  |
| MEUNIER <i>et al.</i> (2008)     |  |
| RAPISARDA <i>et al.</i> (2008)   |  |
| GIARRATANA <i>et al.</i> (2012)  |  |
| CERÓN-CARRASCO (2013)            |  |
| JAWAD (2013)                     |  |
| JAWAD & BANNAI (2014)            |  |
| JAWAD & WALLACE (2015)           |  |
| TUNA (2015)                      |  |
| AL NAHDI <i>et al.</i> (2016)    |  |
| CUYAS VERA (2016)                |  |
| PAIG-TRAN <i>et al.</i> (2016)   |  |
| SMITH-VANIZ (2016)               |  |
| YAMANQUE (2016)                  |  |
| JAWAD & IBRAHIM (2017)           |  |
| CHANET (2018)                    |  |
| GRANDE <i>et al.</i> (2018)      |  |
| JAWAD & AKYOL (2018)             |  |
| JAWAD <i>et al.</i> (2018a)      |  |
| SCHOEMAKER (2018)                |  |
| AZPELICUETA <i>et al.</i> (2019) |  |
| LIDOUR <i>et al.</i> (2019)      |  |
| MEUNIER & BÉAREZ (2019)          |  |
| SMITH-VANIZ & WALSH (2019)       |  |
| TUN (2021)                       |  |
| TUNA <i>et al.</i> (2021)        |  |

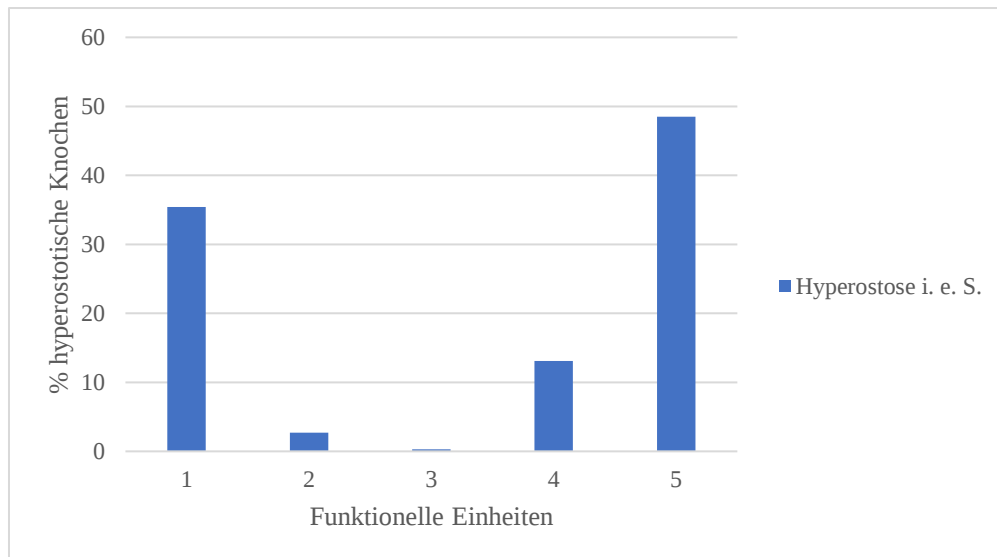
**Tab. 4. Vorkommen von Hyperostose** bei 137 Arten, 83 Gattungen, 33 Familien, 17 Ordnungen der Teleostei, basierend auf 80 Publikationen (siehe Literaturverzeichnis, Jahreszahl mit \*). Die Systematik folgt „Eschmeyer’s Catalog of Fishes“ von ESCHMEYER & FRICKE (2021) (Zugriff am 10.11.2021). Grau unterlegt sind die Taxa, die nicht den Acanthomorpha zugeordnet werden.

| Ordnung         | Familie         | Gattung                | Art                      |
|-----------------|-----------------|------------------------|--------------------------|
| Anguilliformes  | Muraenesocidae  | <i>Congresox</i>       | <i>C. talabon</i>        |
|                 |                 |                        | <i>C. talabonoides</i>   |
|                 |                 | <i>Cynoponticus</i>    | <i>C. coniceps</i>       |
| Cypriniformes   | Cyprinidae      | <i>Cyprinus</i>        | <i>C. carpio</i>         |
| Siluriformes    | Ariidae         | <i>Arius</i>           | <i>A. jella</i>          |
|                 |                 | <i>Bagre</i>           | <i>B. panamensis</i>     |
|                 |                 |                        | <i>B. pinnimaculatus</i> |
|                 |                 | <i>Plicofollis</i>     | <i>P. layardi</i>        |
| Esociformes     | Esocidae        | <i>Esox</i>            | <i>E. lucius</i>         |
| Salmoniformes   | Salmonidae      | <i>Salvelinus</i>      | <i>S. fontinalis</i>     |
| Lampriformes    | Regalecidae     | <i>Regalecus</i>       | <i>R. russellii</i>      |
| Zeiformes       | Cyttidae        | <i>Cyttus</i>          | <i>C. australis</i>      |
|                 | Zeidae          | <i>Zenopsis</i>        | <i>Z. conchifer</i>      |
|                 |                 | <i>Zeus</i>            | <i>Z. faber</i>          |
| Gadiformes      | Gaidropsaridae  | <i>Ciliata</i>         | <i>C. mustela</i>        |
|                 | Gadidae         | <i>Gadus</i>           | <i>G. chalcogrammus</i>  |
|                 |                 |                        | <i>G. morhua</i>         |
|                 |                 |                        | <i>G. sp.</i>            |
|                 |                 | <i>Melanogrammus</i>   | <i>M. aeglefinus</i>     |
|                 |                 | <i>Pollachius</i>      | <i>P. virens</i>         |
|                 | Lotidae         | <i>Molva</i>           | <i>M. molva</i>          |
| Scombriformes   | Merluccidae     | <i>Merluccius</i>      | <i>M. merluccius</i>     |
|                 |                 |                        | <i>M. productus</i>      |
|                 |                 |                        |                          |
|                 |                 |                        |                          |
|                 |                 |                        |                          |
|                 |                 |                        |                          |
|                 | Scombridae      | <i>Euthynnus</i>       | <i>E. lineatus</i>       |
| Syngnathiformes | Trichiuridae    | <i>Aphanopus</i>       | <i>A. carbo</i>          |
|                 |                 | <i>Eupleurogrammus</i> | <i>E. muticus</i>        |
|                 |                 | <i>Lepidopus</i>       | <i>L. caudatus</i>       |
|                 |                 |                        | <i>L. sp.</i>            |
|                 |                 | <i>Trichiurus</i>      | <i>T. lepturus</i>       |
| Carangiformes   | Mullidae        | <i>Mullus</i>          | <i>M. barbatus</i>       |
| Carangiformes   | Centropomidae   | <i>Centropomus</i>     | <i>C. ensiferus</i>      |
|                 |                 |                        | <i>C. mexicanus</i>      |
|                 |                 |                        | <i>C. parallelus</i>     |
|                 | Scophthalmidae  | <i>Scophthalmus</i>    | <i>S. maeoticus</i>      |
|                 | Paralichthyidae | <i>Paralichthys</i>    | <i>P. olivaceus</i>      |
|                 | Carangidae      | <i>Alectis</i>         | <i>A. alexandrina</i>    |
|                 |                 |                        | <i>A. ciliaris</i>       |
|                 |                 |                        | <i>A. indica</i>         |
|                 |                 | <i>Alepes</i>          | <i>A. vari</i>           |
|                 |                 | <i>Carangoides</i>     | <i>C. chrysophrys</i>    |
|                 |                 |                        | <i>C. equula</i>         |

|                    |                 |                       |                           |
|--------------------|-----------------|-----------------------|---------------------------|
|                    |                 |                       | <i>C. orthogrammus</i>    |
|                    |                 |                       | <i>C. otrynter</i>        |
|                    |                 | <i>Caranx</i>         | <i>C. bartholomei</i>     |
|                    |                 |                       | <i>C. caballus</i>        |
|                    |                 |                       | <i>C. caninus</i>         |
|                    |                 |                       | <i>C. crysos</i>          |
|                    |                 |                       | <i>C. fischeri</i>        |
|                    |                 |                       | <i>C. hippos</i>          |
|                    |                 |                       | <i>C. latus</i>           |
|                    |                 |                       | <i>C. senegallus</i>      |
|                    |                 |                       | <i>C. sexfasciatus</i>    |
|                    |                 | <i>Chloroscombrus</i> | <i>C. sp.</i>             |
|                    |                 | <i>Decapterus</i>     | <i>D. russelli</i>        |
|                    |                 |                       | <i>D. sp.</i>             |
|                    |                 | <i>Gnathanodon</i>    | <i>G. speciosus</i>       |
|                    |                 | <i>Megalaspis</i>     | <i>M. sp.</i>             |
|                    |                 | <i>Naucrates</i>      | <i>N. sp.</i>             |
|                    |                 | <i>Oligoplites</i>    | <i>O. altus</i>           |
|                    |                 | <i>Pseudocaranx</i>   | <i>P. dentex</i>          |
|                    |                 | <i>Scomberoides</i>   | <i>S. commersonnianus</i> |
|                    |                 |                       | <i>S. lysan</i>           |
|                    |                 | <i>Selene</i>         | <i>S. brevoortii</i>      |
|                    |                 |                       | <i>S. brownii</i>         |
|                    |                 |                       | <i>S. dorsalis</i>        |
|                    |                 |                       | <i>S. orstedii</i>        |
|                    |                 |                       | <i>S. setapinnis</i>      |
|                    |                 |                       | <i>S. vomer</i>           |
|                    |                 | <i>Seriola</i>        | <i>S. dumerili</i>        |
|                    |                 | <i>Trachinotus</i>    | <i>T. anak</i>            |
|                    |                 |                       | <i>T. blochii</i>         |
|                    |                 |                       | <i>T. carolinus</i>       |
|                    |                 |                       | <i>T. falcatus</i>        |
|                    |                 |                       | <i>T. goodei</i>          |
|                    |                 |                       | <i>T. kennedyi</i>        |
|                    |                 |                       | <i>T. maxillosus</i>      |
|                    |                 |                       | <i>T. mookalee</i>        |
|                    |                 | <i>Trachurops</i>     | <i>T. sp.</i>             |
|                    |                 | <i>Trachurus</i>      | <i>T. japonicus</i>       |
|                    |                 |                       | <i>T. mediterraneus</i>   |
|                    |                 |                       | <i>T. murphyi</i>         |
|                    |                 |                       | <i>T. sp.</i>             |
|                    |                 |                       | <i>T. trachurus</i>       |
| Cichliiformes      | Cichlidae       | <i>Hemichromis</i>    | <i>H. bimaculatus</i>     |
| Cyprinodontiformes | Cyprinodontidae | <i>Cyprinodon</i>     | <i>C. variegatus</i>      |
| Acanthuriformes    | Drepaneidae     | <i>Drepane</i>        | <i>D. longimana</i>       |
|                    |                 |                       | <i>D. punctata</i>        |
|                    | Ephippidae      | <i>Chaetodipterus</i> | <i>C. faber</i>           |
|                    |                 | <i>Platax</i>         | <i>P. pinnatus</i>        |
|                    |                 |                       | <i>P. teira</i>           |

|                  |                 |                       |                         |
|------------------|-----------------|-----------------------|-------------------------|
|                  |                 | <i>Proteracanthus</i> | <i>P. sarissophorus</i> |
|                  | Scatophagidae   | <i>Scatophagus</i>    | <i>S. argus</i>         |
|                  |                 | <i>Selenotoca</i>     | <i>S. multifasciata</i> |
| Tetradontiformes | Monacanthidae   | <i>Alutera</i>        | <i>A. schoepfi</i>      |
|                  |                 | <i>Aluterus</i>       | <i>A. monoceros</i>     |
|                  | Tetradontidae   | <i>Lagocephalus</i>   | <i>L. lunaris</i>       |
|                  |                 |                       | <i>L. spadiceus</i>     |
| Acropomatiformes | Malakichthyidae | <i>Verilus</i>        | <i>V. pacificus</i>     |
| Perciformes      | Serranidae      | <i>Centropristis</i>  | <i>C. striata</i>       |
|                  |                 | <i>Serranus</i>       | <i>S. sp.</i>           |
|                  | Haemulidae      | <i>Conodon</i>        | <i>C. nobilis</i>       |
|                  |                 | <i>Pomadasys</i>      | <i>P. argentus</i>      |
|                  |                 |                       | <i>P. argyreus</i>      |
|                  |                 |                       | <i>P. stridens</i>      |
|                  | Sparidae        | <i>Argyrops</i>       | <i>A. filamentosus</i>  |
|                  |                 |                       | <i>A. spinifer</i>      |
|                  |                 | <i>Calamus</i>        | <i>C. brachysomus</i>   |
|                  |                 |                       | <i>C. nodosus</i>       |
|                  |                 | <i>Chrysoblephus</i>  | <i>C. gibbiceps</i>     |
|                  |                 | <i>Chrysophrys</i>    | <i>C. sp.</i>           |
|                  |                 | <i>Dentex</i>         | <i>D. dentex</i>        |
|                  |                 | <i>Evynnis</i>        | <i>E. cardinalis</i>    |
|                  |                 | <i>Lagodon</i>        | <i>L. rhomboides</i>    |
|                  |                 | <i>Lithognathus</i>   | <i>L. lithognathus</i>  |
|                  |                 | <i>Pagrus</i>         | <i>P. auratus</i>       |
|                  |                 |                       | <i>P. major</i>         |
|                  |                 |                       | <i>P. pagrus</i>        |
|                  | Sciaenidae      | <i>Corvina</i>        | <i>C. sp.</i>           |
|                  |                 | <i>Cynoscion</i>      | <i>C. striatus</i>      |
|                  |                 | <i>Johnius</i>        | <i>J. coitor</i>        |
|                  |                 | <i>Micropogonias</i>  | <i>M. furnieri</i>      |
|                  |                 | <i>Nibea</i>          | <i>N. soldado</i>       |
|                  |                 |                       | <i>N. squamosa</i>      |
|                  |                 | <i>Otholithoides</i>  | <i>O. biauritus</i>     |
|                  |                 | <i>Panna</i>          | <i>P. perarmatus</i>    |
|                  |                 | <i>Paralanchurus</i>  | <i>P. peruanus</i>      |
|                  |                 | <i>Pogonias</i>       | <i>P. courbina</i>      |
|                  |                 |                       | <i>P. cromis</i>        |
|                  |                 | <i>Pseudolithus</i>   | <i>P. elongatus</i>     |
|                  |                 | <i>Sciaena</i>        | <i>S. spp.</i>          |
|                  |                 |                       | <i>S. umbra</i>         |
|                  | Triglidae       | <i>Prionotus</i>      | <i>P. stephanophrys</i> |
|                  |                 | <i>Pterygotrigla</i>  | <i>P. draiggoch</i>     |
|                  |                 |                       | <i>P. hemisticta</i>    |
|                  |                 |                       | <i>P. ryukyuensis</i>   |
|                  | Platycephalidae | <i>Platycephalus</i>  | <i>P. fuscus</i>        |
|                  |                 |                       | <i>P. indicus</i>       |

## Fischhyperostosen



**Abb. 22.** Auftreten von Hyperostose (i. e. S.) in den fünf funktionellen Skeletteinheiten von 110 Arten, 1 = Neurocranium & Deckknochen, 2 = Kiefer, Suspensorium & Opercularserie, 3 = Hyoidbogen & Kiemenkorb, 4 = Schulter- & Beckengürtel + paarige Flossen, 5 = Wirbelsäule, mediane Flossen & Schwanzflossenskelett.

**Tab. 5.** Familie Carangidae. Auftreten von Hyperostose (FH) in 38 Arten, zugehörig zu 12 Gattungen. In der Tabelle sind ausschließlich die Arten aus der Literaturrecherche enthalten. Die Zahlen in den einzelnen Zeilen geben an, wie oft bei den Arten innerhalb der Gattungen die jeweiligen Knochenelemente betroffen sind. Die Gesamtzahl der gültigen Arten pro Gattung wurde bei FishBase erhoben (siehe <https://fishbase.se>, Zugriff am 15.09.2021).

|                                    | Gattung        |               |                    |               |                    |                    |                     |                     |               |                |                    |                  |
|------------------------------------|----------------|---------------|--------------------|---------------|--------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------|----------------|--------------------|------------------|
|                                    | <i>Alectis</i> | <i>Alepes</i> | <i>Carangoides</i> | <i>Caranx</i> | <i>Gnathanodon</i> | <i>Oligoplites</i> | <i>Pseudocaranx</i> | <i>Scomberoides</i> | <i>Selene</i> | <i>Seriola</i> | <i>Trachinotus</i> | <i>Trachurus</i> |
| Gesamtzahl der Arten               | 3              | 5             | 19                 | 19            | 1                  | 5                  | 4                   | 4                   | 8             | 9              | 21                 | 14               |
| Arten mit FH                       | 3              | 1             | 4                  | 9             | 1                  | 1                  | 1                   | 2                   | 6             | 1              | 8                  | 5                |
| <b>Auftreten am Skelett</b>        |                |               |                    |               |                    |                    |                     |                     |               |                |                    |                  |
| Epioticum                          |                |               | 1                  |               |                    |                    |                     |                     |               |                |                    |                  |
| Exoccipitale                       |                |               | 1                  |               |                    |                    |                     |                     |               |                |                    |                  |
| Frontale                           |                |               |                    |               |                    | 1                  |                     |                     | 2             |                | 2                  |                  |
| Lacrimale                          |                |               |                    |               |                    |                    |                     |                     |               |                | 1                  |                  |
| Laterales Ethmoid                  |                |               |                    | 1             |                    |                    |                     |                     |               |                | 3                  |                  |
| Nasale                             |                |               |                    |               |                    |                    |                     |                     |               |                | 2                  |                  |
| Supraoccipitale                    | 2              |               | 4                  | 3             |                    |                    | 1                   |                     | 3             |                | 2                  | 2                |
| Cleithrum                          | 1              |               |                    | 3             |                    | 1                  |                     | 2                   | 2             |                |                    | 2                |
| Coracoid                           |                |               |                    |               |                    |                    |                     |                     | 3             |                |                    |                  |
| Postcleithrum                      |                |               |                    |               |                    |                    |                     |                     | 1             |                |                    |                  |
| Posttemporale                      |                |               | 1                  | 4             |                    |                    |                     | 1                   |               |                |                    |                  |
| Supracleithrum                     |                |               |                    | 1             |                    |                    |                     |                     |               |                |                    |                  |
| Basipterygium                      |                |               |                    | 2             |                    |                    |                     |                     |               |                |                    |                  |
| Hämalfortsätze                     | 1              |               |                    | 1             |                    |                    |                     | 2                   | 1             | 1              |                    |                  |
| Neuralfortsätze                    | 1              | 1             |                    | 2             |                    |                    |                     | 2                   | 1             |                |                    |                  |
| Pleuralrippen                      | 1              | 1             | 1                  | 3             |                    |                    |                     | 2                   | 1             |                | 5                  |                  |
| Wirbelkörper                       |                | 1             |                    | 3             |                    |                    |                     |                     | 1             |                |                    |                  |
| 1. Pterygophor der 1. Dorsalflosse | 1              |               | 1                  | 2             |                    |                    |                     |                     |               |                | 1                  |                  |
| Pterygophoren der Dorsalflosse     | 1              |               |                    | 2             | 1                  | 1                  |                     |                     | 2             |                | 2                  |                  |
| Supraneuralia                      | 1              |               | 1                  |               |                    |                    |                     |                     | 1             |                | 3                  |                  |
| 1. Pterygophor der Analflosse      | 1              |               | 1                  | 2             |                    |                    |                     |                     |               |                | 1                  |                  |
| Anal Pterygophoren                 | 1              |               |                    | 1             | 1                  | 1                  |                     | 1                   |               |                |                    |                  |

## Diskussion

Das Phänomen Hyperostose – exzessives Knochenwachstum – tritt bei allen Wirbeltiergruppen auf. Besonders häufig ist es bei Fischen dokumentiert (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; PAIG-TRAN *et al.*, 2016). Es wird zwischen Hyperostose im weiteren Sinn (i.w.S.) und Hyperostose im engeren Sinn (i.e.S.) - auch Fischhyperostose (FH) genannt - unterschieden. Hyperostose i.w.S. umfasst alle Hyperossifikationen am Knochen, natürlichen oder pathologischen Ursprungs, z.B. Exostosen, Pachyostosen oder Osteoma (CAPASSO, 2005; HOUSSAYE, 2009; GIARRATANA *et al.*, 2012; CHANET, 2018). Hyperostose i.e.S. hingegen beschreibt nicht-pathologisches, art-spezifisches, exzessives Wachstum bei Acanthomorpha (GLOWACKI & KAUFMAN, 1992; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Diese Gruppe ist die am weitesten evolvierte Gruppe der Teleostei und durch ein azelluläres (anosteozytisches) Skelett charakterisiert (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995).

In dieser Studie wurde dokumentiert, dass 137 Arten von Teleostei aus 83 Gattungen, 33 Familien und 17 Ordnungen von Hyperostose i.w.S. betroffen sind (Tab. 4). Nur 8 % (n = 11) der Arten davon sind keine Neoteleostei, sondern ursprünglicher Teleostei. Der bei weitem überwiegende Teil der Arten, 92 % (n = 126) sind Acanthomorpha mit Hyperostosen i.e.S. Diese Fischhyperostosen haben einen natürlichen Ursprung, eine genetische Basis (KÖSTLER, 1882; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; MEUNIER *et al.*, 2010; AGUILERA *et al.*, 2017; CHANET, 2018; TUNA *et al.*, 2021). BELL (1793), SCHLUMBERGER & LUCKÉ (1948) und BERTULLO & TRAIBEL (1955) sahen sämtliche Hyperostosen noch als pathologische Strukturen.

Innerhalb der Acanthomorpha sind die Carangiformes die Gruppe mit den meisten Arten die FH aufweisen (42%), gefolgt von den Perciformes mit 31%. Dass die Acanthomorpha die am häufigsten von FH betroffene Gruppe ist, ist bereits bei KÖSTLER (1882) und DRIESCH (1994) erwähnt. Eine sehr umfangreiche Zusammenfassung von Fischen mit Hyperostosen wurde von SMITH-VANIZ *et al.* (1995) durchgeführt, wobei sich zeigte, dass alle Acanthomorpha mit FH marin sind (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; PAIG-TRAN *et al.*, 2016; CHANET, 2018).

Mehr als ein Drittel aller Arten, die von FH betroffen sind, gehören zur Familie Carangidae (Tab. 5). Das stimmt mit den Daten von SMITH-VANIZ *et al.* (1995) überein. Die meisten dieser Arten leben in flachen, tropischen Gewässern und haben ausgeprägtes Schwimmverhalten (PAIG-TRAN *et al.* 2016). Die in dieser Studie erhobenen Daten wurden mit den Ergebnissen von SMITH-VANIZ *et al.* (1995) verglichen. Obwohl zwischen beiden Studien 25 Jahre liegen, sind die Ergebnisse sehr ähnlich. Unterschiede, z.B. in dieser Studie wurden in manchen

Gattungen der Familie Carangidae mehr von FH betroffene Arten gefunden als von SMITH-VANIZ *et al.* (1995), könnten darauf zurückzuführen sein, dass SMITH-VANIZ *et al.* (1995) Museumsexemplare untersucht haben, die nicht im Detail publiziert wurden. Diese Autoren listen nur Ordnungen, Familien und Gattungen mit FH auf, die einzelnen Arten werden aber namentlich nicht erwähnt. Allerdings wurden in dieser Studie zwei neue Knochen (Epioticum und Exoccipitale) gefunden, die FH ausbilden.

Beim Vergleich unterscheiden sich hyperostotische von den nicht-hyperostotischen Knochen in Größe und Form; sowohl die Länge als auch die Breite nehmen deutlich zu (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GUZMÁN & POLACO, 2002; SMITH-VANIZ & WALSH, 2019). Die FH an den Knochen sind bei den Individuen der verschiedenen Taxa ähnlich ausgeprägt. Unter anderen haben Neuralfortsätze, Pterygophoren, Pleuralrippen und Bucklers trotz unterschiedlichen Verwandtschaftsgrades der betroffenen Arten ein gleiches Erscheinungsbild, z.B. ist bei den Neuralfortsätzen ausschließlich die proximale Hälfte verdickt, während die distale Spitze ihre schlanke Form behält. Diese Ähnlichkeit von FH bei unterschiedlichen Familien deutet wieder auf genetisch bedingte Ursachen dieser Knochenverdickungen hin, wie bereits von KÖSTLER (1882) vermutet und in zahlreichen Studien erwähnt (MURTY, 1967; GLOWACKI & KAUFMAN, 1992; SMITH-VANIZ & CARPENTER, 2007; SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; PAIG-TRAN *et al.*, 2016; JAWAD *et al.*, 2018; LIDOUR *et al.*, 2019).

Es wird vermutet, dass FH vor allem bei älteren und damit größeren Individuen auftritt und daher zur Altersbestimmung genutzt werden könnte (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; GUZMÁN & POLACO, 2002; PAIG-TRAN *et al.* 2016; SMITH-VANIZ, 2016; AGUILERA *et al.*, 2017; CHANET, 2018). Um einen möglichen Zusammenhang der Körpergröße des Individuums mit der Länge und/oder der Häufigkeit der hyperostotischen Knochen zu erkennen, wurden hyperostotische Knochen mit entsprechenden nicht-hyperostotischen verglichen. Bei einigen Arten (z.B. Carangidae, Sciaenidae) nahm die Länge der hyperostotischen Knochen mit der Körpergröße zu, jedoch nicht konsequent bei allen Exemplaren. Offenbar wachsen hyperostotische Knochen zwar mit der Körpergröße des Fisches, aber die Korrelation mit Größe und Alter des Fisches ist nicht immer gegeben, wie bereits GAULDIE & CZOCHANSKA (1990) festgestellt haben. Dies könnte auch damit in Zusammenhang stehen, dass während der Entwicklung des Skelettes FH nicht gleichzeitig, sondern eher nacheinander entstehen (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995).

Die Knochen, die beim Auftreten von FH beschrieben werden, variieren zwischen Arten innerhalb derselben Gattung (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; CUYAS VERA, 2016; CHANET, 2018; LIDOUR *et al.*, 2019; TUNA *et al.*, 2021). Obwohl in der Literatur oft ähnliche Knochen und

Bereiche am Skelett beschrieben werden, die von FH betroffen sind, z.B. Neurocranium, Pterygophoren, Wirbel oder Elemente des Schwanzflossenskelettes (GUZMÁN & POLACO, 2002; AGUILERA *et al.* 2017; CHANET, 2018) gibt es auch art-spezifische Unterschiede (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995).

In dieser Studie wurde nicht nur erfasst welche Knochen hyperostotisch sind, sondern erstmals auch zu welcher funktionellen Einheit sie gehören. Es zeigt sich, dass vor allem Knochen aus der ersten (Neurocranium) und fünften (Wirbelsäule) funktionellen Skeletteinheit (Tab. 2) von FH betroffen waren.

Fast 40% der betroffenen Knochen sind in der ersten Einheit, also im Kopfbereich gefunden worden (Abb. 22). Auffällig ist, dass oft das Supraoccipitale vergrößert war, ein unpaarer Knochen im posterior-dorsalen Teil des Neurocraniums. Bei den Männchen mancher Arten, z.B. der Sparidae (*Pagrus auratus*) zeigt sich bei diesem Knochen ein Sexualdimorphismus und damit ein optisches Signal für Weibchen bzw. für mögliche Konkurrenten (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995). Das Supraoccipitale fungiert aber auch oft als Ansatzstelle der epaxonen Rumpfmuskulatur (WESTHEIDE & RIEGER, 2010; GIRARD *et al.*, 2020). Vergrößert könnte es einen besseren Ansatz dieser Muskeln am Neurocranium ermöglichen.

Die meisten (50%) von FH betroffenen Knochen finden sich in der fünften funktionellen Einheit. Diese beinhaltet Knochenelemente, die direkt (z.B. posteriore Caudalwirbel) oder indirekt (Rippen) für das Schwimmen wichtig sind. So fungieren die Rippen beidseits als Stütze für die Rumpfmuskulatur (WESTHEIDE & RIEGER, 2010). Die zahlreichen Vorkommen in der fünften Einheit (Abb. 22) deuten darauf hin, dass FH möglicherweise das Skelett beim Schwimmen unterstützt. Einerseits durch eine Verstärkung einzelner Knochen, beispielsweise des 12. Wirbels, der den Übergang vom präcaudalen zum caudalen Skelettbereich überleitet. Andererseits durch eine größere Oberfläche der Knochen für die Muskulatur (KÖSTLER, 1882; DRIESCH, 1994; MEUNIER *et al.*, 1997).

In den beiden funktionellen Einheiten die direkt mit der Nahrungsaufnahme (Kiefer, Suspensorium, Kiemendeckel) und dem Atmen (Hyoidbogen, Kiemenkorb) in Verbindung stehen, wurden nur selten hyperostotische Veränderungen gefunden. In der gesamten Studie wurde nur bei einem Exemplar FH in der dritten Skeletteinheit gefunden, einem Branchiostegalstrahl. Grund dafür könnte die Involvierung dieser Einheit bei lebensnotwendigen Prozessen, wie der Atmung, sein. Die Branchiostegalradialien beispielsweise spannen die Kiemendeckelmembran auf (WESTHEIDE & RIEGER, 2010). Auch in der zweiten

Einheit wurden weniger als 3% von FH betroffene Knochen gefunden. Auch diese Einheit ist für lebensnotwendige Prozesse (Nahrungsaufnahme, Atmung) entscheidend.

Aus der vierten Einheit waren nur bei vereinzelt Arten aus unterschiedlichen Familien Knochen von FH betroffen (13%). Nur innerhalb der Carangidae sind häufig von FH betroffene Knochen in dieser Einheit gefunden worden. Dies könnte mit dem ausdauernden Schwimmverhalten in Verbindung stehen, da die paarigen Flossen sowie der Schulter- und Beckengürtel ebenso das Schwimmen unterstützen (SMITH-VANIZ *et al.*, 1995; WESTHEIDE & RIEGER, 2010).

Vergleiche von Daten der Skelette der untersuchten Arten der Drepaneidae, Ephippidae und Sciaenidae deckten sich weitgehend mit den publizierten Daten dieser Arten (KORSCHOLT, 1938; MURTY, 1967; HEEMSTRA, 2001; JAWAD, 2013; CHANET, 2018; AZPELICUETA *et al.*, 2019). Unterschiede zeigten sich jedoch bei *Zeus faber* (Zeidae). Für diese Art gab es bisher nur für die sogenannten Bucklers, Knochenplatten entlang der Basen der zweiten Rückenflosse und der Analflosse, genauere Informationen (KÖSTLER, 1882; MEUNIER & BÉAREZ, 2019). Bei der detaillierten Beschreibung dieser Art waren neben den Bucklers vor allem die Stacheln der ersten Dorsalflosse von FH betroffen. Die dorsalen Bucklers (Abb. 21) waren stärker geschwollen als die analen. Die Bucklers der Dorsalflosse sind auch im nicht-hyperostotischen Zustand größer als die der Analflosse (KÖSTLER, 1882). Die Bucklers sind anosteozytisch und keine modifizierten Schuppen, sondern dermale Neubildungen (MEUNIER & BEAREZ, 2019). Sie wurden bis jetzt histologisch kaum untersucht, weshalb deren Entstehung und Funktion weiterhin ungeklärt ist (TYLER *et al.*, 2003; MEUNIER & BÉAREZ, 2019). Wie das gesamte Skelett von *Zeus faber*, ein acanthomorpher Fisch, sind auch die Bucklers azellulär. Jedoch waren auch andere Knochen, Frontale, Supracleithrum und Cleithrum auffällig verändert. Bei diesen Knochen des Kopf- und Schultergürtelbereiches (Abb. 17, 18) und bei den Stacheln der ersten Dorsalflosse (Abb. 20) ist aufgrund der massiven Vergrößerung und den prägnanten Auswüchsen FH deutlich erkennbar.

Funktionelle Bedeutung wie Unterstützung beim Aufrichten der Rücken- und Analflossen, Vergrößerung der Muskelansatzstellen (KÖSTLER, 1882; DRIESCH, 1994; MEUNIER *et al.*, 1997) oder zum Unterstützen des Gleichgewichts werden als Ursachen für die Entstehung von FH vermutet. Auch Alterungserscheinung, eine Reaktion auf hohe Temperaturen oder Veränderungen des Stoffwechsels könnten Ursachen für exzessives Knochenwachstum sein (MEUNIER *et al.*, 2010; AGUILERA *et al.*, 2017; CHANET, 2018; TUNA *et al.*, 2021).

Veränderungen der Lebensbedingungen durch anthropogene Einflüsse werden als Ursachen für FH allerdings ausgeschlossen (MEUNIER *et al.*, 2010).

## **Fazit**

Innerhalb der Acanthomorpha treten Fischhyperostosen (FH) in unterschiedlichsten Ordnungen und Familien auf. Die Größe und Häufigkeit der FH und die Körpergröße der betroffenen Individuen korrelieren miteinander. Hyperostotische Knochen sind in Form und Größe deutlich von nicht-hyperostotischen Knochen unterscheidbar. Welche Knochen von FH betroffen sind, hängt anscheinend mit der Lage im Skelett – mit den funktionellen Einheiten – zusammen. Es sind überwiegend die erste und fünfte Einheit betroffen. Etwa 84% aller von FH betroffenen Knochen sind in diesen beiden funktionellen Einheiten, dem Neurocranium und der Wirbelsäule, zu finden. Einige dieser Knochen verändern die äußere Form des Schädels (Sexualdimorphismus, Signalwirkung) oder können direkt (Schwanzflossenskelett) oder indirekt (Pterygophoren) mit dem Schwimmverhalten in Verbindung gebracht werden. Trotz 140 Jahre Forschung, seit der ersten umfangreichen Arbeit zu exzessivem Knochenwachstum bei Fischen (KÖSTLER, 1882) sind die Bedeutung und die Ursache(n) von natürlich auftretenden Hyperostosen im Allgemeinen und von Fischhyperostose im Speziellen nicht geklärt und bleiben weiterhin rätselhaft. Es bedarf weiterer detaillierter- vor allem histologischer und physiologischer - Studien mit einer großen Stichprobenzahl von Arten unterschiedlichster Familien, um ein besseres Verständnis für den Mechanismus des Knochenstoffwechsels zu erhalten der zum Phänomen Fischhyperostose führt.

## Literaturverzeichnis

Mit dem \* Symbol hinter der Jahreszahl sind die Publikationen gekennzeichnet, in denen Hyperostosen i. w. S. beschrieben und daher für die Literaturrecherche verwendet wurden.

ABE, T. (1960)\*. Taxonomic studies on the puffers from Japan and Adjacent Regions - Corrigenda and Addenda. Part II. *Japanese Journal of Ichthyology*, **8**, 3-6.

AGUILERA, O., ROCHA, I., LOPES, M. S., LIMA, I., LOPES, R. T., MACHADO, A. S., GUIMARÃES, R. B., CRAPEZ, M. A. C., TENÓRIO, M. C., & NEPOMUCENO, A. (2017)\*. The bone degenerative processes in senile fishes from Holocene Brazilian shell mounds. *Journal of Fish Diseases*, **40**, 1869-1881.

AHNELT, H., & DUCHKOWITSCH, M. (2004). The postcranial skeleton of *Proterorhinus marmoratus* with remarks on the relationships of the genus *Proterorhinus* (Teleostei: Gobiidae). *Journal of Natural History*, **38**, 913-924.

AL NAHDI, A., DE LEANIZ, C. G., & KING, A. J. (2016)\*. Two distinct hyperostosis shapes in ribbonfish, *Trichiurus lepturus* Linnaeus 1758. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, **36**, 133.

ANDERSON, R., & GUTREUTER, S. (1983). Length, weight, and associated structural indices. In: NIELSON, N., & JOHNSON, D. (Eds.). *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, 283-300. Link: [www.fsl.orst.edu/geowater/FX3/help/9\\_Fish\\_Performance/Measures\\_of\\_Fish\\_Length.htm](http://www.fsl.orst.edu/geowater/FX3/help/9_Fish_Performance/Measures_of_Fish_Length.htm)

AZPELICUETA, M. D. L. M., DELPIANI, S. M., CIONE, A. L., OLIVEIRA, C., MARCENIUK, A. P., & DÍAZ DE ASTARLOA, J. M. (2019)\*. Morphology and molecular evidence support the validity of *Pogonias courbina* (Lacepède, 1803) (Teleostei: Sciaenidae), with a redescription and neotype designation. *PloS ONE*, **14**, 1-24.

BARNARD, K. H. (1948)\*. Further notes on South African marine fishes. *Annals of the South African Museum*, **36**, 341-406.

BÉAREZ, P. (1997)\*. Las piezas esqueléticas diagnósticas en arqueoictiología del litoral ecuatoriano. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*, **26**, 11-20.

BÉAREZ, P., MEUNIER, F. J., & KACEM, A. (2005)\*. Description morphologique et histologique de l'hyperostose vertébrale chez la thonine noire, *Euthynnus lineatus* (Teleostei: Perciformes: Scombridae). *CBM-Cahiers de Biologie Marine*, **46**, 21-28.

BELL, W. (1793)\*. Description of a species of *Chaetodon*, called, by the Malays, Ecan bonna. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London*, **83**, 7-9.

BERTULLO, V. H., & TRAIBEL, R. M. (1955)\*. Neoplasma de los peces de las costas uruguayas. *Anales de la Facultad de Veterinaria del Uruguay*, **6**, 55-59.

- BORTONE, S. A. (1977)\*. Osteological notes on the genus *Centropristis* (Pisces: Serranidae). *Gulf of Mexico Science*, **1**, 1-11.
- CAPASSO, L.L. (2005). Antiquity of cancer. *International Journal of Cancer*, **113**, 2-13.
- CARDEIRA, J., LAIZÉ, V., MARTINS, G., CANCELA, M. L., & GAVAIA, P. J. (2018). An overview on the teleost bone mechanophysiology. *Journal of Applied Ichthyology*, **34**, 440-448.
- CAVALLUZZI, M. R. (2000)\*. Osteology, phylogeny, and biogeography of the marine fish family Ehippidae (Perciformes, Acanthuroidei), with comments on sister group relationships. Dissertation, College of William and Mary – *Virginia Institute of Marine Science*. 1-213.
- CERÓN-CARRASCO, R. (2013)\*. The fish remains from the excavations at Castle Hill, Banff. *Unpublished report for Headland Archaeology Ltd, NMRS*, 1-7.
- CHABANAUD M.P. (1926)\*. Fréquence, symétrie et constance spécifique d'hyperostoses externes chez divers Poissons de la famille Sciénidés. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **182**, 1647–1649.
- CHANET, B. (2018)\*. Swollen bones in jacks and relatives (Teleostei: Acanthomorphata: Carangidae). *Cybium*, **42**, 99-103.
- COAD, B. W., & MCALLISTER, D. E. (2015). Dictionary of Ichthyology. Link: [https://www.researchgate.net/publication/265822525\\_Dictionary\\_of\\_Ichthyology](https://www.researchgate.net/publication/265822525_Dictionary_of_Ichthyology)
- COUCH, J. A., WINSTEAD, J. T., HANSEN, D. J., & GOODMAN, L. R. (1979)\*. Vertebral dysplasia in young fish exposed to the herbicide trifluralin. *Journal of Fish Diseases*, **2**, 35-42.
- CUYAS VERA, O. D. (2016)\*. Osteología de *Paralonchurus peruanus* “suco” proveniente de la caleta de Huanchaco, La Libertad. Tesis para optar el título profesional de biólogo pesquero. *Biblioteca Digital, Universidad Nacional de Trujillo, Peru*, 1-45.
- DAVESNE, D., MEUNIER, F. J., SCHMITT, A. D., FRIEDMAN, M., OTERO, O., & BENSON, R. B. (2019). The phylogenetic origin and evolution of acellular bone in teleost fishes: insights into osteocyte function in bone metabolism. *Biological Reviews*, **94**, 1338-1363.
- DOMINGUEZ-RODRIGO, M., PICKERING, T. R., DIEZ-MARTIN, F., MABULLA, A., MUSIBA, C., TRANCHO, G., BAQUEDANO, E., BUNN, G. T., BARBONI, D., SANTONJA, M., URIBELARREA, D., ASHLEY, G. M., MARTINEZ-AVILA, MDS., BARBA, R., GIDNA, A., YRAVEDRA, J. & ARRIAZA, C. (2012). Earliest porotic hyperostosis on a 1,5-Million-year-old Hominin, Olduvai Gorge, Tanzania. *PLoS ONE*, **7**.
- DRIESCH, A. (1994)\*. Hyperostosis in fish. Fish Exploitation in the Past, Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. VAN NEER, W. (Ed.). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **274**, 37-45.

- ESCHMEYER W. N., & FRICKE R. (2021). Eschmeyer's Catalog of Fishes. World Wide Web electronic publication. Online Version, 10 Nov. 2021. Link: <http://www.research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Also at <https://www.calacademy.org/eschmeyers-catalog-of-fishes-classification>.
- FIERSTINE, H. L. (1968)\*. Swollen dorsal fin elements in living and fossil *Caranx* (Teleostei: Carangidae). *Contributions in Science Los Angeles County Museum of Natural History*, **137**, 1-10.
- FJELLDAL, P. G., MADARO, A., HVAS, M., STIEN, L. H., OPPEDAL, F., & FRASER, T. W. (2020)\*. Skeletal deformities in wild and farmed cleaner fish species used in Atlantic salmon *Salmo salar* aquaculture. *Journal of Fish Biology*, **98**, 1049–1058.
- FJELLDAL, P. G., VAN DER MEEREN, T., FRASER, T. W., SAMBRAUS, F., JAWAD, L., & HANSEN, T. J. (2018)\*. Radiological changes during fracture and repair in neural and haemal spines of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Journal of Fish Diseases*, **41**, 1871-1875.
- GAULDIE, R. W., & CZOCHANSKA, Z. (1990)\*. Hyperostotic bones from the New Zealand snapper *Chrysophrys auratus* (Sparidae). *Fishery Bulletin*, **88**, 201-206.
- GERVAIS, P. (1875)\*. De l'hyperostose chez l'homme et chez les animaux (2: poissons). *Journal de Zoologie*, **4**, 445-462.
- GIARRATANA, F., RUOLO, A., MUSCOLINO, D., MARINO, F., GALLO, M., & PANEBIANCO, A. (2012)\*. Occurrence of hyperostotic pterygiophores in the silver scabbardfish, *Lepidopus caudatus* (Actinopterygii: Perciformes: Trichiuridae). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, **42**, 233–237.
- GIRARD, M. G., DAVIS, M. P., & SMITH, W. L. (2020). The phylogeny of carangiform fishes: morphological and genomic investigations of a new fish clade. *Copeia*, **108**, 265-298.
- GLOWACKI, J., & KAUFMAN, L. (1992)\*. The development of fish hyperostosis and modulation with testosterone. *Bone and Mineral*, **17**, 189.
- GRABDA, E. (1982)\*. Fungi-related outgrowths on pterygiophores of single fins of *Lepidopus caudatus* (Euphrasen, 1788) (Pisces: Trichiuridae). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, **12**, 87–103.
- GRANDE, T. C., BORDEN, W. C., WILSON, M. V., & SCARPITTA, L. (2018)\*. Phylogenetic relationships among fishes in the order Zeiformes based on molecular and morphological data. *Copeia*, **106**, 20-48.
- GREGORY, W. K. (1933)\*. Fish skulls - A study of the evolution of natural mechanisms. *Transactions of the American Philosophical Society*, **23**, 75–481.
- GUZMÁN, A. F., & POLACO, O. J. (2002)\*. Hiperostosis en peces mexicanos. *Archaeofauna*, **11**, 45-62.

- HALL, B. K. (2015). Bones and cartilage: developmental and evolutionary skeletal biology. *Academic Press, Elsevier*.
- HEEMSTRA, P.C. (2001)\*. Drepanidae. Sicklefishes. In: CARPENTER, K.E. & NIEM, V.H. (Eds.), Species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the western central Pacific. Bony fishes part 3 (Menidae to Pomacentridae). *FAO, Rome*, 5, 3221–3223.
- HOUSSAYE, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4, 325-340.
- JAMES, P. S. B. R. (1960)\*. Instances of excessive thickening of certain bones in the ribbon fish, *Trichiurus lepturus* Linnaeus. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 2, 253-258.
- JAMES, P. S. B. R. (1967)\*. Comments on the four new species of ribbon-fishes (family Trichiuridae) recently reported from India. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 9, 327-338.
- JAWAD, L. A. (2013)\*. Hyperostosis in three fish species collected from the sea of Oman. *The Anatomical Record*, 296, 1145-1147.
- JAWAD, L. A., & AKYOL, O. (2018)\*. Vertebral anomalies in *Mullus barbatus* (Actinopterygiidae: Osteichthyes: Mullidae), collected from Izmir Bay, North-eastern Aegean Sea, Turkey. *International Journal of Marine Science*, 8, 59-65.
- JAWAD, L. A., & BANNAI, M. (2014)\*. Characterization of hyperostosis in *Platax teira* (Forsskal, 1775) collected from marine water of Iraq, North West Arabian Gulf. *Sky Journal of Agricultural Research*, 3, 109-111.
- JAWAD, L. A., FJELLDAL, P. G., & HANSEN, T. (2018a)\*. First report on vertebral abnormality in the fivebeard rockling *Ciliata mustela* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Lotidae) from Masfjorden, Western Norway. *Marine Biodiversity*, 48, 957-961.
- JAWAD, L. A., HANSEN, T. J., MEIER, S., SKJÆRAASEN, J. E., & FJELLDAL, P. G. (2018b)\*. Vertebral column deformity in adult wild haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *Journal of Fish Diseases*, 41, 1909-1915.
- JAWAD, L. A., & IBRAHIM, M. (2017)\*. On some cases of fish anomalies in fishes from the Port of Jubail, Saudi Arabia, Arabian Gulf. *International Journal of Marine Science*, 7, 188-199.
- JAWAD, L., WALLACE, A., & DYCK, W. (2015)\*. Documentation of the case of hyperostosis in the silver bream, *Pagrus auratus* (Forster, 1801) sampled from waters around New Zealand. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 41, 1043-1047.

JOHNSON, C. R. (1973)\*. Hyperostosis in fishes of the genus *Platycephalus* (Platycephalidae). *Japanese Journal of Ichthyology*, **20**, 178-178.

KHAN, M. Z. (1983)\*. Hyperostosis in *Muraenesox talabonoides* (Bleeker). *Indian Journal of Fisheries*, **30**, 333-334.

KINDERMANN, G., MILJKOVIĆ, N., AHNELT, H., & STEVENSON, D. E. (2006). The osteology of *Eucyclogobius newberryi* and *Quietula guaymasiae* (Teleostei: Gobiidae), two closely related Gobionellines from the East Pacific. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie*, **108**, 13-56.

KÖSTLER, M. (1882)\*. Über Knochenverdickungen am Skelette von Knochenfischen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **37**, 430-456.

KONNERTH, A. (1966)\*. Curious swollen bones found in fossil deposits and in kitchen middens appear in the skeleton of some fishes. *Oceanus*, **12**, 6-9.

KORSCHOLT, E. (1938)\*. Über die Konstanz im Auftreten von Knochenverdickungen am Fischskelett. *Marburger Sitzungsbericht*, **73**, 2-14.

LALLO, J. W., ARMELAGOS, G. J., & MENSFORTH, R. P. (1977). The role of diet, disease, and physiology in the origin of porotic hyperostosis. *Human Biology*, **49**, 471-483.

LIDOUR, K., BÉAREZ, P., CHARPENTIER, V., & MÉRY, S. (2019)\*. The prehistoric fisheries of Akab Island (United Arab Emirates): New insights into coastal subsistence during Neolithic in eastern Arabia. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, **15**, 80-103.

LIMA, F. C., SOUZA, A. P. M., MESQUITA, E. F. M., SOUZA, G. N., & CHINELLI, V. C. J. (2002)\*. Osteomas in cutlass fish, *Trichiurus lepturus* L., from Niteroi, Rio de Janeiro state, Brazil. *Journal of Fish Diseases*, **25**, 57-61.

MATIĆ-SKOKO, S., & FERRI, J. (2009)\*. First record of hyperostotic bones in a common dentex, *Dentex dentex* (Sparidae) from the Adriatic. *Cybium*, **33**, 341-342.

MAWDESLEY-THOMAS, L. E. (1974)\*. Some aspects of neoplasia in marine animals. *Advances in Marine Biology*, **12**, 151-231.

MAY, H., PELED, N., DAR, G., ABBAS, J., & HERSHKOVITZ, I. (2011). Hyperostosis Frontalis Interna: What does it tell us about our health? *American Journal of Human Biology*, **23**, 392-397.

MEUNIER, F. J., BÉAREZ, P., & FRANCILLON-VIEILLOT, H. (1997)\*. Some morphological and histological aspects of hyperostosis in the Equatorial marine fish *Prionotus stephanophrys* (Teleostei, Triglidae). In *Proceedings 5th Indo-Pacific Fish Conference*, 125-133.

MEUNIER, F. J., DESCHAMPS, M. H., LECOMTE, F., & KACEM, A. (2008)\*. Le squelette des poissons téléostéens: structure, développement, physiologie, pathologie. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **133**, 9.

- MEUNIER, F., & DESSE, J. (1994)\*. Histological structure of hyperostotic cranial remains of *Pomadasys hasta* (Osteichthyes, Perciformes, Haemulidae) from archaeological sites of the Arabian Gulf and the Indian Ocean. Fish exploitation in the past. Proceedings of the 7<sup>th</sup> meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. VAN NEER, W. (Ed.). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **274**, 47-53.
- MEUNIER, F. J., GAUDANT, J., & BONELLI, E. (2010). Morphological and histological study of the hyperostosis of *Lepidopus albyi* (Sauvage, 1870), a fossil Trichiuridae from the Tortonian (Upper Miocene) of Piedmont (Italy). *Cybium*, **34**, 293-301.
- MEUNIER, F., & BEAREZ, P. (2019)\*. Histological study of the cutaneous bony scutes in the John dory, *Zeus faber* Linnaeus, 1758 (Teleostei: Zeiformes: Zeidae). *Cahiers de Biologie Marine*, **60**, 195-199.
- MURTY, V. S. (1967)\*. Notes on hyperostosis in the fish *Drepane punctata* (Linnaeus). *Journal of the Marine Biological Association of India*, **9**, 323-326.
- NAMMALWAR, P. (1976)\*. A note on hyperostosis in the perch *Pomadasys hasta* (Bloch). *Indian Journal of Fisheries*, **23**, 247-248.
- OLSEN, S. J. (1971)\*. Swollen bones in the Atlantic Cutlassfish, *Trichiurus lepturus* Linnaeus. *Copeia*, **1971**, 174-175.
- OTT, A., LÖFFLER, J., AHNELT, H., & KECKEIS, H. (2012). Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. *Journal of Morphology*, **273**, 894-908.
- PAIG-TRAN, M., BARRIOS, A. S., & FERRY, L. A. (2016)\*. Presence of repeating hyperostotic bones in dorsal pterygiophores of the oarfish, *Regalecus russellii*. *Journal of Anatomy*, **229**, 560-567.
- RAO, K. S., & LAKSHMI, K. (1986)\*. Case-study of nodular excrescences in *Arius tenuispinis*, hitherto considered as osteoma. *Diseases of Aquatic Organisms*, **1**, 123-130.
- RAPISARDA, G., MACRÍ, F., MANGANARO, M., MARIONA, F., MAZZULLO, G. & QUAGLIO, F. (2008)\*. Iperostosi in ricciola (*Seriola dumerilii*) e pagro (*Pagrus pagrus*). [Hyperostosis in greater amberjack (*Seriola dumerilii*) and common seabream (*Pagrus pagrus*).] *Ittiopatologia*, **5**, 195-200.
- RICHARDS, W. J., YATO, T., & LAST, P. R. (2003)\*. Revision of the gurnard fish subgenus *Otohime* (Triglidae: *Pterygotrigla*). *South African Institute for Aquatic Biodiversity*, **2**, 1-18.
- ROJO, A.L. (1991). Dictionary of Evolutionary Fish Osteology. Boca Raton: CRC Press.
- SASAKI, K. (1992)\*. Two new species of *Nibea* (Sciaenidae) from northern Australia and Papua New Guinea. *Japanese Journal of Ichthyology*, **39**, 1-7.
- SASAKI, K. (1995)\*. A review of the Indo-West Pacific sciaenid genus *Panna* (Teleostei, Perciformes). *Japanese Journal of Ichthyology*, **42**, 27-37.

SCHWARTZ, F. J. (2000)\*. Odyssey of a Whitemouth Croaker (*Micropogonias Furneiri*; Family Sciaenidae) possessing hyperostotic bones, Uruguay to North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, **116**, 262-264.

SEIDEL, R., JAYASANKAR, A. K., SHAHAR, R., & DEAN, M. N. (2019). The multiscale architectures of fish bone and tessellated cartilage and their relation to function. In: ESTRIN, Y., BRÉCHET, Y., DUNLOP, J., FRATZL, P. (Eds.). *In Architected Materials in Nature and Engineering*. Springer Series in Materials Science, **282**, 329-353.

SELVARAJ, G. S. D., GOPAKUMAR, K., & RAJAGOPALAN, M. (1973)\*. On the occurrence of osteochondroma and osteoma in the marine cat-fish *Tachysurus jella* (Day). *Journal of the Marine biological Association of India*, **15**, 571-576.

SCHLUMBERGER, H. G. & B. LUCKÉ (1948)\*. Tumors of fishes, amphibians, and reptiles. *Cancer Research* **8**, 657-753.

SCHOEMAKER, M. (2018)\*. De Tilly bones van het Eurogeulgebied. Door hyperostose vervormde wervels van *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758). *Afzettingen WTKG*, **39**, 40-45.

SMITH-VANIZ, W. F. (2002)\*. Carangidae. Jacks and scads (bumpers, pompanos, leatherjacks, amberjacks, pilotfishes, rudderfishes). In: CARPENTER, K.E. (Ed.), *Species identification guide for fishery purpose. The living marine resources of the western central Atlantic. Vol. 3. Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals*. FAO, Rome, 1426-1468.

SMITH-VANIZ, W. F. (2016)\*. Carangidae. Jacks, crevalles, scads, bumpers, runners, pompanos, leerfish, vadigo, amber jacks, pilot fishes. In: CARPENTER, K.E. & DE ANGELIS, N. (Eds.), *Species identification guide for fishery purpose. The living marine resources of the eastern central Atlantic. Vol. 4. Bony fishes part 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and Sea turtles*. FAO, Rome, 2454-2482.

SMITH-VANIZ, W. F., KAUFMAN, L. S., & GLOWACKI, J. (1995)\*. Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. *Marine Biology*, **121**, 573-580.

SMITH-VANIZ, W. F., & CARPENTER, K. E. (2007)\*. Review of the crevalle jacks, *Caranx hippos* complex (Teleostei: Carangidae), with a description of a new species from West Africa. *Fishery Bulletin*, **105**, 207-233.

SMITH-VANIZ, W. F., & JELKS, H. L. (2006)\*. Australian trevallies of the genus *Pseudocaranx* (Teleostei: Carangidae), with description of a new species from Western Australia. *Memoirs of Museum Victoria*, **63**, 97-106.

SMITH-VANIZ, W. F., & WALSH, S. J. (2019)\*. Indo-West Pacific species of *Trachinotus* with spots on their sides as adults, with description of a new species endemic to the Marquesas Islands (Teleostei: Carangidae). *Zootaxa*, **4651**, 1-37.

STARKS, E. C. (1911)\*. Osteology of certain Scombroid Fishes. *Leland Stanford Junior University Press*, **5**, 5-49.

- STARNES, W. C., & MOCHIZUKI, K. (1982)\*. Occurrence of the percichthyid fish *Neoscombrops pacificus* near Samoa. *Japanese Journal of Ichthyology*, **29**, 295-297.
- STEINDACHNER, F. (1875)\*. Ichthyologische Beiträge (II) I. Die Fische von Juan Fernandez in den Sammlungen des Wiener Museums. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **71**, 443-480.
- SUDA, Y. (1996)\*. Osteology and muscular attachments of the Japanese jack mackerel, *Trachurus japonicus*. *Bulletin of Marine Science*, **58**, 438-493.
- TUN, M. M. (2021)\*. A study on some commercial fishes of Nyaw-byin coastal water, Launglone Township, Tanintharyi region, Myanmar. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, **9**, 42-46.
- TUNA, F. A. P. (2015)\*. Comparative characterization of hyperostosis in two different species of family Ehippidae Bleeker, 1859. *Sky Journal of Agricultural Research*, **4**, 109-113.
- TUNA, F. A. P., CALIXTO, F. A. A., SALOMÃO, M. C., COUTINHO, C. E. R., ESTANEK, K. R., & MESQUITA, E. F. M. (2021)\*. The presence of hyperostosis in Atlantic moonfish, *Selene setapinnis* (Mitchill, 1815) in the Brazilian Coast - case report. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, **73**, 179-183.
- TYLER, J. C., O'TOOLE, B., & WINTERBOTTOM, R. (2003)\*. Phylogeny of the genera and families of zeiform fishes, with comments on their relationships with tetraodontiforms and caproids. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **618**, 1-110.
- VAN BENEDEN, P. J. (1881). Sur un poisson fossile nouveau des environs de Bruxelles et sur certains corps énigmatiques du crag d'Anvers. *Bulletins de l'Academie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, (3<sup>me</sup> série)*, **1**, 116-126.
- VAN DER KRAAN, P. M., & VAN DEN BERG, W. B. (2007). Osteophytes: relevance and biology. *Osteoarthritis and Cartilage*, **15**, 237-244.
- WESTHEIDE, W., & RIEGER, R. (2010). Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. 2. Auflage. *Spektrum Verlag*.
- WITTEN, P. E., & HUYSEUNE, A. (2009). A comparative view on mechanisms and functions of skeletal remodelling in teleost fish, with special emphasis on osteoclasts and their function. *Biological Reviews*, **84**, 315-346.
- WITTEN, P. E., & HUYSEUNE, A. (2010). The unobtrusive majority: mononucleated bone resorbing cells in teleost fish and mammals. *Journal of Applied Ichthyology*, **26**, 225-229.
- WORM, O. (1655). Museum Wormianum, seu, Historia rerum rariorum: tam naturalium, quam artificialium, tam domesticarum, quam exoticarum, quae Hafniae Danorum in aedibus authoris servantur, 389 p. Amsterdam: Ludovicum & Danielelem Elzevirios.

YAMANOUE, Y. (2016)\*. Revision of the genus *Verilus* (Perciformes: Acropomatidae) with a description of a new species. *Journal of Fish Biology*, **89**, 2375-2398.

YASUDA, F., & MIZUGUCHI, K. (1969)\*. Specific characters of three sparid fishes referred to the genus *Chrysophrys* in the Indo-Pacific. *Japanese Journal of Ichthyology*, **16**, 24-30.