

Paläobiologische Studien an Arthrodiren.

Von

Eugen Geuenich (Göttingen).

(Mit 4 Abbildungen.)

1. Vorbemerkungen.

Aus dem ganzen Fragenkomplex um die Arthrodiren hebt sich eine Frage besonders heraus: die nach der *biologischen Bedeutung und Funktion des Nackengelenkes*. Das Problem nimmt darum eine solch hervorragende Stellung ein, weil ihm ein Analogon in der rezenten Fischfauna fehlt. JAEKEL,²⁵ ADAMS⁴ und HEINTZ¹¹ haben sich schon mit der Lösung dieser Frage beschäftigt und eine Erklärung zu geben versucht. Befriedigend ist aber keine der bisherigen Erklärungen. Die vorliegende Arbeit soll einen weiteren Beitrag zur Lösung dieser Frage bringen.

Beim Studium der einschlägigen Literatur wird es klar, daß die Lösung am besten an Hand des Wildunger Arthrodirenmaterials gefunden werden kann. Gerade dieses Material läßt noch zwei weitere Eigentümlichkeiten erkennen: einmal die Reduktion der Sinneskanäle bei manchen Formen und zum anderen die wechselnde Augengröße im Zusammenhang mit der Körperform. Alle drei Probleme: biologische Bedeutung der Nackenlücke, Ausdehnung der Sinneskanäle und Augengröße scheinen im Zusammenhang zu stehen mit dem Lebensraum, den die einzelnen Arten innehatten. Es soll im folgenden versucht werden, diese Zusammenhänge klarzulegen. Da zum Studium dieser Frage möglichst genaue Kenntnis des vollständigen Kopfpanzers — mit Mundknochen — und des Rumpfpanzers nötig ist, so beschränkt sich diese Arbeit auf die Coccosteiden und die Homosteiden. Damit scheiden aus unserer Betrachtung aus die *Phlyctaenaspidae* (bei ihnen sind bisher keine Mund- und Kiefertile bekanntgeworden), die *Mylostomidae* (nur Kiefer bekannt), die *Macropetalichthyidae* (Rumpfpanzer und Mundpartie bisher noch unbekannt) und die *Ptyctodontidae*, von denen in der Hauptsache nur der Schultergürtel und die Kiefer bekannt sind.

Das Wildunger Material befindet sich zum Teil im Paläontologischen Institut der Universität Göttingen. Diese Stücke standen mir für meine Untersuchungen zur Verfügung. Morphologisch und systematisch ist

das Wildunger Material untersucht worden, so von v. KOENEN³³⁻³⁶ und JAEKEL.¹⁶⁻³¹ 1932 wurde es von GROSS neu bearbeitet.⁸ Auf diese Arbeit stützen sich im wesentlichen die vorliegenden Studien. Die dort angeschnittenen Fragen der Reduktion der Nackenlücke und Sinneskanäle habe ich der Klärung näherzubringen versucht.

Die Beobachtung an rezenten Fischen machte ich, was die einheimischen Süßwasserfische anlangt, an den von mir selbst gepflegten Aquarienfischen. Die anderen Beobachtungen stellte ich in den Zoologischen Gärten und Aquarien von Frankfurt a. M. und Berlin an.

2. Die Nackenlücke und ihre Bedeutung.

Beim Studium des Wildunger Materials fällt ohne weiteres auf, daß die Größe der Nackenlücke nicht bei allen Formen konstant ist. Auch die Körperform ist starken Schwankungen unterworfen. Die beiden Extreme sind: a) Formen, die flach und breit dem Boden aufliegen, die also als depressiform anzusprechen sind (benthonische Typen); b) Formen, die seitlich stark komprimiert sind und deren Ventralseite nicht abgeflacht ist, sondern in einer Kante verläuft (kompressiforme Typen). Beide Extreme sind durch alle Übergänge miteinander verbunden.

GROSS weist in seiner Neubearbeitung der Wildunger Arthrodiren⁸ darauf hin, daß bei den breiten dorsoventral abgeflachten Formen die Nackenlücken groß, tief und breit sind, während sie mit dem Hochrückigerwerden der Tiere mehr und mehr an Größe abnehmen und bei Formen wie *Synauchenia* ganz verschwinden. Wie früher bemerkt, haben sich mit der Bedeutung der Nackenlücke JAEKEL, ADAMS und HEINTZ beschäftigt. Alle drei stimmen darin überein, daß die Nackenlücke mit dem Öffnen des Mauls in Verbindung steht. HEINTZ gibt die Theorie des Fallbisses durch das Eigengewicht (ADAMS und JAEKEL) auf und meint, daß zum Schließen der Kiefer Muskelzug erforderlich ist; er sieht aber doch die Nackenlücke als einen Ersatz oder eine Ergänzung des Kiefergelenkes an. Auch mit der Atembewegung wird das Anheben des Kopfes im Nackengelenk in Zusammenhang gebracht.

Übersieht man die Wildunger Formen in ihrer Gesamtheit, dann kommt man zur Erkenntnis, daß es unmöglich ist, die Nackenlücke als nötiges Erfordernis für die Bewegung der Kiefer beim Fressen oder bei der Atmung anzusehen. Das geht daraus hervor, daß die schmalen, seitlich komprimierten Formen stark reduzierte bis geschlossene Nackenlücken aufweisen, die depressiformen Typen aber keine Reduktionserscheinungen der Nackenlücke zeigen.

Die Körperformen von *Leptosteus*, *Oxyosteus* und *Synauchenia* kennzeichnen diese Tiere als Schwimmformen und nicht als benthonische Fische. Von *Oxyosteus* darf man überdies behaupten, daß er nur im Stillwasser gelebt haben kann. Im Bewegtwasser ist ein Leben für Tiere von

diesem Typ schwer möglich. Seine Beilform ist zudem noch zum schnellen Schwimmen ungeeignet, ganz gleich, ob die Tiere nun eine funktionelle Caudalis gehabt haben oder ob das Abdomen in einen langen Peitschenschwanz ausgezogen war, was JAEKEL annahm und was von TRAQUAIR bestätigt wurde²⁴ (a. a. O. S. 172, Bilderklärung).

Setzen wir jetzt für das eine Extrem das Wort *Bodenfisch* und für das andere das Wort *Schwimmer*, dann entspricht einer Reihe vom Bodenfisch über alle Zwischenformen bis zum kompressiformen Schwimmtyp eine parallele Reihe, ausgehend von einer extrem breiten Nackenlücke, durch alle Übergänge bis zum völligen Verschwinden der Lücke. Daraus erhellt, daß die Nackenlücke eine bestimmte Beziehung zum Bodenleben gehabt haben muß. Es muß erforderlich gewesen sein, dem Kopf eine Bewegung zu ermöglichen, die ausgesprochene Schwimmer nicht mehr brauchten.

D. M. S. WATSON⁴¹ hat die Bewegung des Schädels und damit das Nackengelenk der Arthrodiren folgendermaßen erklärt. Er geht davon aus, daß die Nackenlücke und das Occipitalgelenk nichts mit der Kieferbewegung zu tun haben. Seiner Ansicht nach wird der Kopf als die starre Spitze von dem schlängelnden Körper vorwärtsgetrieben. Da aber das Occipitalgelenk nur eine orthale Bewegung zuläßt, und der bei einigen Formen relativ weit nach hinten ausgedehnte Körperpanzer eine seitliche Bewegung ausschließt, so ist die Körperbewegung zwar eine schlängelnde gewesen, aber ihre Bewegungsphasen verliefen nicht in der Horizontalebene, sondern in der Vertikalebene. Als eine Ansatzfläche für die Muskeln der verschiedenen Körpersegmente sieht er an (a. a. O. S. 462): „A very powerful membrane attached to the lateral border of the hinder surface of the visceral process of the dorso-median plate, and to the ridges which pass out laterally from this process on the visceral surface of the plate. This membrane would pass obliquely backward over the body-cavity, and might be anchored posteriorly to the median ventral bone which lies behind the pelvic fins.“ Diese auf und ab gehende Schlängelung des Schwanzes, die sich natürlich auch auf den Körper ausdehnte, soll durch das Nackengelenk kompensiert werden, damit der Kopf gerade durch das Wasser geschoben wird. Der Kopf ist bei den Schlängelungen immer der tiefste Punkt, da eine Bewegung des Rumpfes unter die Horizontale im Nackengelenk nicht möglich ist. Wenn der Kopf geradlinig durch das Wasser geschoben werden sollte, kann der Rumpfpfanz nur nach oben und vorne wieder zur Horizontalebene zurückgeführt werden. Die Wellenbewegung des Körpers verläuft somit bei der Fortbewegung in einer Vertikalebene. Aus dieser Stellung des Kopfes zur Rumpfbewegung resultiert eine Schwimmbewegung, die dadurch gekennzeichnet ist, daß sie die Vorderpartie des Tieres, also den Kopf, auf den Boden drückt. Warum darf denn eine Schlängelung in der Horizontalen oder, allgemein

gesagt, ein Seitwärtsschlagen des Schwanzes nicht angenommen werden? Der Grund dafür ist nicht einzusehen. Hinter dem Rumpfpanzer ist noch so viel Bewegungsfreiheit für den Hinterleib, daß ein Schlängeln sowohl als auch eine richtige wellenförmige Seitwärtsbewegung des Schwanzes durchaus möglich war. WATSON nimmt eine Membran, also ein Sehnen- gewebe an, das vom Kiel der Mediodorsalen (MD) zur Analplatte führt. Wahrscheinlich ist es, daß wir es hier nicht mit einer Sehnenplatte, sondern mit einem Muskel zu tun haben. Dieser Muskel kann entweder durchlaufen vom Kiel der MD zur Analplatte, oder aber es handelt sich hier um zwei getrennte Muskeln, deren einer vom Kiel zu den verschiedenen oberen Wirbelfortsätzen zieht, während der andere, von der Analplatte ausgehend, von der Ventralseite her an den unteren Wirbelfortsätzen ansetzt. Wahrscheinlicher, weil auch günstiger, scheint allerdings ein einheitlich durchgehender Muskel zu sein. Vielleicht kamen beide Möglichkeiten nebeneinander vor. Die Muskeln der Körpersegmente müssen ganz normal an den Wirbeln und ihren Fortsätzen inseriert haben.

Während die Oxyosteiden mit einem Rostrum, also mit einer Stöber- schnauze ausgestattet sind, haben die Coccoosteiden ein terminal bis subterminal stehendes Maul. Bodenfische mit solchem Maul, dessen Kiefer sich nach unten öffnen (Bewegung orthal), können jedoch keine Nahrung aufnehmen, wenn sie auf dem Boden liegen und in dieser Lage das Maul öffnen. Eine solche Nahrungsaufnahme ist nur bei jenen Fischen möglich, deren Mundspalte sich durch seitliches Ausweichen der kulissen- artig sich überschiebenden Kieferstücke öffnet. Einen solchen Kiefer- mechanismus hat KIAER in seiner Arbeit über den Mundbau der Ptera- spiden und Cephalaspiden³² beschrieben. Um zu einem klaren Bild über die Haltung der Bodentiere mit orthaler Kieferbewegung bei der Nahrungs- aufnahme zu kommen, müssen wir rezente wasserbewohnende Bodentiere betrachten. Gewiß haben die Arthrodiren nichts mit den rezenten Fischen zu tun, aber die Art und Weise der Nahrungsaufnahme vom Boden und der Stellung dabei dürfte bei allen benthonischen Tieren gleich sein.

Ich hatte wiederholt Gelegenheit, unsere einheimischen Kaltwasser- fische und den von Nordamerika eingeführten Katzenwels, *Amiurus nebulosus*, sowie einheimische Molche beim Fressen zu beobachten. Alle guten Schwimmer stellen die Körperachse während des Fressens schräg zum Boden, und zwar bleibt sie dabei meist geradegestreckt. Bei typischen Bodenformen, wie *Cottus gobio*, *Gobio fluviatilis*, *Cobitis barbatula*, *Amiurus nebulosus* tritt zwar auch eine Schrägstellung des Tieres zum Boden ein, aber die Längsachse ist dabei nicht geradegestreckt, sondern bildet einen nach oben offenen Bogen. Das prägt sich natürlich nicht bei allen gleich stark aus. Ebenso wechselt der Grad der Krümmung mit dem Erregungszustand und der Freßgier der Tiere. Auch Molche stellen die Körperachse bei der Nahrungsaufnahme schräg zur Bodenfläche. Bei

ruhigem Fressen senken sie nur den Kopf zwischen die aufrecht gestellten Vorderbeine, bei großer Gier bilden sie dagegen genau wie die oben erwähnten Fische mit dem ganzen Körper einen Winkel zum Boden. Daraus erhellt, daß die Schrägstellung nicht eine den Fischen eigentümliche Erscheinung ist.

Die weiteren Beobachtungen in den Aquarien von Frankfurt a. M. und Berlin bestätigten meine Ansicht. Bei *Acipenser ruthenus* und *Mustelus vulgaris* kann man wieder dieselbe gebogene Körperhaltung beobachten. Beiden sowie auch *Myliobatis aquila* ist ferner die unterständige Stellung des Maules gemeinsam, letzterer Art noch eine besondere Haltung. Das Tier drückt beim Fressen die Afterpartie ebenfalls auf den Boden und

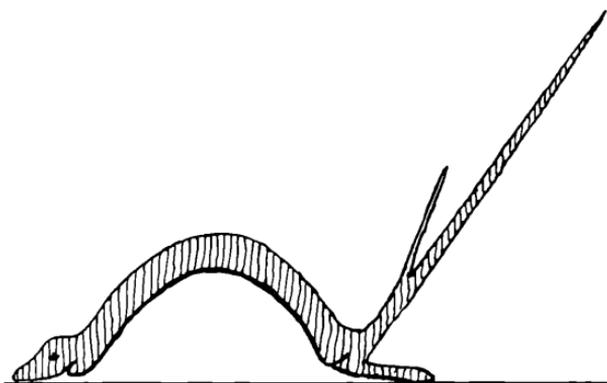


Abb. 1. Schematischer Längsschnitt durch einen fressenden Adlerrochen (*Myliobatis aquila*). (Originalzeichnung.)

den Schwanz streckt es parallel zur Nackenpartie in die Höhe. In Abb. 1 ist versucht worden, einen Längsschnitt durch einen fressenden Adlerrochen anzudeuten. Dieselbe Haltung wie *Mustelus* nehmen der Panzerwels *Corydoras paleatus* und der Spatelwels *Sorubium lima* ein.

Der Grund dafür, daß sich die besprochenen Tiere schräg zum Boden stellen, ist folgender. Der Kopf muß so weit vom Boden abgehoben werden, daß dadurch der freie Gebrauch des Unterkiefers gewährleistet wird. Der Unterkiefer hat dann sein günstigstes Wirkungsmoment, wenn er von rückwärts an die Nahrungsbrocken herangeschoben werden kann und von rückwärts unten angreift. Dazu muß aber der Körper vom Boden abgehoben sein und durch Flossen- oder Körperbewegung den Kopf weiterschieben. Schwimmen diese Tiere auf Nahrungssuche über den Grund, dann streift immer der Mund direkt über dem Boden und der Körper bewegt sich in schräger Haltung vorwärts, wobei die Körperachse parallel zu sich selbst verschoben wird. Ist ein Nahrungsstück zu fest im Boden verankert, als daß es leicht abgehoben werden könnte, dann ziehen die Tiere entweder daran, wobei der Körper geradegehalten und schräge nach oben und hinten bewegt wird, oder sie versuchen es, das Stück durch Hebelwirkung aus dem Boden herauszuheben. Zu diesem Zweck wird der Unterkiefer hinter das Objekt geschoben und versucht, es nun bei stärkster Biegung des Körpers aus dem Grund herauszudrücken. Soweit die Beobachtungen an rezenten Fischen.

Kehren wir zu den Arthrodiren zurück. Die benthonischen Arthrodiren

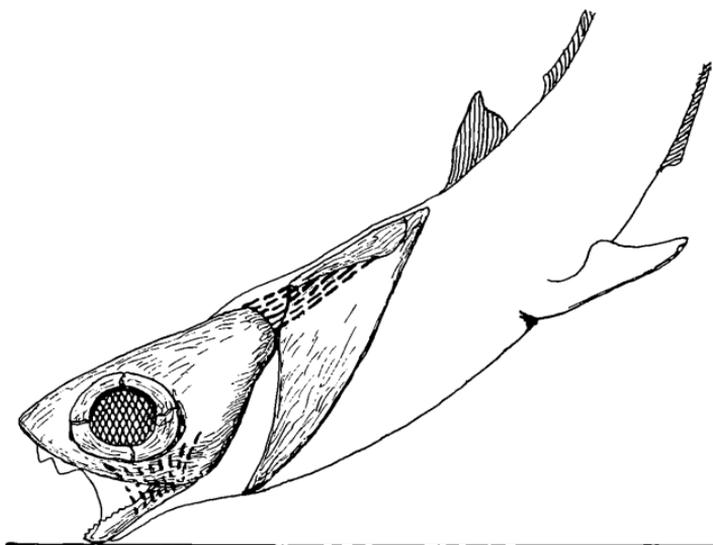


Abb. 2. *Rhinosteus parvulus* G. in Freßstellung. Nach einer Skelettzeichnung von W. GROSS, umgezeichnet. Unterbrochene Striche deuten die Lage der Kiefern- und Nackenmuskulatur an.

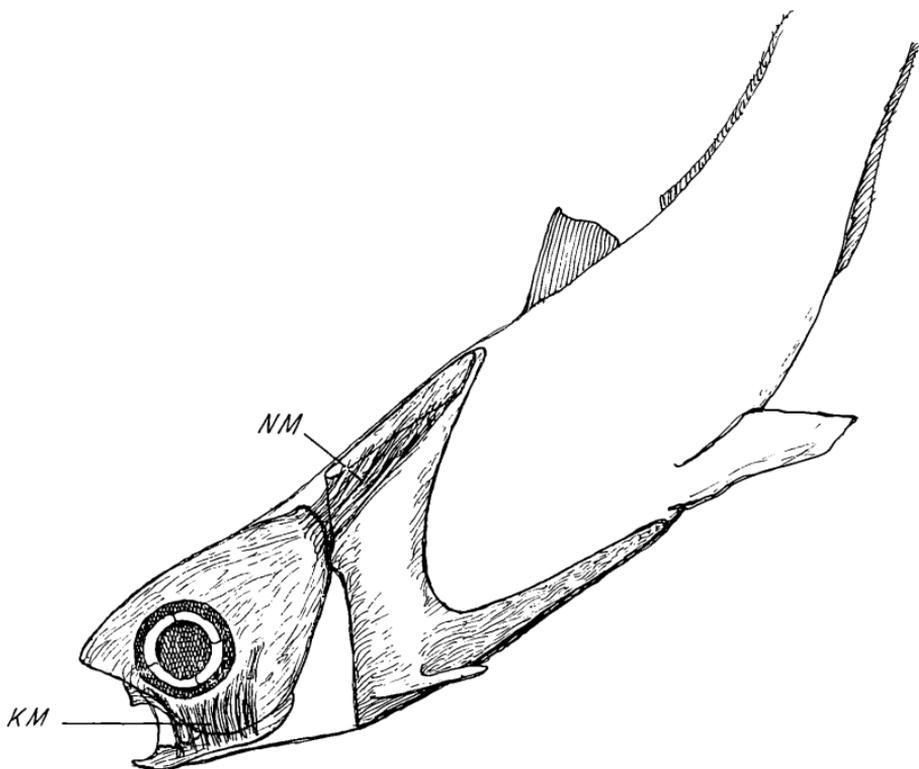


Abb. 3. *Pholidosteus friedeli* JAEKEL in Freßstellung. Nach einer Skelettzeichnung von W. GROSS, umgezeichnet.

KM Kaumuskulatur, NM Nackenmuskulatur.

von Wildungen werden wohl in gleicher Weise wie andere benthonische Fische ihre Nahrung aufgenommen haben. Abb. 2 und 3 zeigen die Rekonstruktion dieser Stellung. Die Körperformen sind nach Zeichnungen aus GROSS⁸ skizziert. Jetzt tritt die Bedeutung der Nackenlücke klar hervor. Ein dicht anschließender Rückenpanzer mit ganz kleiner Nackenlücke würde die Aufbiegung der Wirbelsäule hindern, die bei der Nahrungsaufnahme der Bodentiere eine große Rolle spielt. Durch das Nackengelenk aber und die große Nackenlücke kann der Körper steiler zum Boden gestellt werden, und dadurch bekommt der Kopf größere Bewegungsfreiheit zum Ergreifen der Nahrung. Hierin scheint die biologische Bedeutung der Nackenlücke und des Occipitalgelenkes bei den Arthrodiren zu liegen.

1931 gibt HEINTZ¹⁰ eine neue Rekonstruktion von *Coccosteus*. Von den älteren Rekonstruktionen von JAEKEL und TRAQUAIR unterscheidet sie sich vor allen Dingen darin, daß die Nackenlücke breiter ist und der Körperquerschnitt breiter und weniger hoch erscheint. Wenn wir auf Grund der Skelettrekonstruktion die hauptsächlichsten Muskeln und den Darmtraktus zu rekonstruieren versuchen, so sehen wir, daß die von mir angenommene Freßstellung möglich ist. Es kommt sogar noch folgendes hinzu. Bei *Coccosteus* sind zwei Knochenplatten gefunden worden, von denen die eine den Kiel der Mediodorsalen ergänzt und die andere an jener Stelle ihren Platz hat, wo die Analis zu erwarten wäre. Über die Bedeutung dieser Platten konnte man sich bisher noch nicht einigen. JAEKEL²⁹ glaubt, das obere Stück als „Entale“ anzusprechen zu müssen und „als basales Stützskelett einer unpaaren Nackenflosse“ definieren zu können. Seine Annahme basiert auf den Verhältnissen bei rezenten und fossilen Chimariden. Dort findet man hinter dem Wirbelstückfortsatz, der den Stachel trägt, „eine ovale mediale Platte, die ihrerseits an ihrem oberen hinteren Rand Basalstrahlen für die Nackenflosse trägt. Diese wird durch Anheben des Nackenstachels ausgespannt“ Dieser Hypothese steht der Nachweis von HEINTZ entgegen, daß die Stellung des Entale eine andere war, als JAEKEL annimmt. Es sitzt noch unter der Mediodorsalen als Fortsetzung ihres Kieles. Daher nennt HEINTZ auch dieses Plättchen Sub-Median-Dorsalplatte (SMD). Ebenso dürfte die Analplatte, das Gegenstück der SMD in der Analgegend, nicht die Stütze einer Analflosse gewesen sein. Bei anderen Coccosteiden fehlen diese Platten. Da aber bei allen Formen, deren Panzer an der Innenseite auspräpariert wurde, ein mehr oder weniger stark ausgebildeter Kiel vorhanden ist, dessen Verlängerung ja die SMD darstellte, so stellen diese perichondral verknöcherten Plättchen höchstwahrscheinlich Sehnenkoossifikationen dar, die bei den Coccosteiden verschieden ausgebildet waren. Schon der nach hinten vergrößerte Kiel auf der Unterseite der MD zeigt ganz deutlich, daß sich der größere Teil der hier ansetzenden Muskeln

nicht gegen den Kopf, sondern gegen den Rumpf erstreckte. Daß der Muskel, der von vorn oben nach hinten unten zog, bei der Schlingelung des Körpers zur Fortbewegung mitwirkte, soll nicht in Abrede gestellt werden. Seine Hauptfunktion dürfte aber auf einem anderen Gebiete zu suchen sein. Seine Kontraktion mußte den ungepanzerten Körperteil gegen den Schulterpanzer heben. Die Muskeln, die die Vorwärtsbewegung in Form der Schlingelung bewirken sollten, müssen unter den hinteren Seitenplatten des Brustpanzers inseriert haben, denn der Ansatz an der Mediodorsalen würde ein reichlich ungünstiges Wirkmoment ergeben haben.

Somit ergibt sich folgendes:

1. Die Nackenlücke ermöglichte den bodenbewohnenden Coccosteiden eine Haltung einzunehmen, die beim Fressen die größte Bewegungsfreiheit mit dem besten Wirkungsgrad der Kiefer vereinigte.

2. Je mehr die Tiere von der benthonischen Lebensweise zur nektonischen übergingen, d. h. je hochrückiger sie wurden und je weniger sie auf die Bodennahrung angewiesen waren, um so kleiner wurde die Nackenlücke.

3. Daher können wir aus dem Vorhandensein oder Fehlen der Nackenlücke Schlüsse ziehen auf die Region, aus der die Fische ihre Nahrung bezogen.

4. *Brachyosteus* wird ausschließlich auf Bodennahrung angewiesen gewesen sein.

5. *Pholidosteus* dürfte aber schon nicht mehr nur „gegründelt“ haben, sondern einen großen Prozentsatz seines Futters schwimmend ergriffen haben.

6. Von *Oxyosteus*, der seiner „Beilform“ entsprechend von Vorfahren stammen muß, die das Bodenleben ganz aufgegeben hatten, dürfen wir annehmen, daß er sein Futter in höheren Wasserschichten fand.

7. Dasselbe gilt für *Synauchenia* und ähnliche Formen. Diese Tiere können gelegentlich auch noch Futter vom Boden aufgenommen haben, genau so wie das heute reine Schwimmformen tun.

8. Eine Bestätigung dafür, daß zu hochkörperigen Arthrodiren gering ausgebildete Nackenlücken gehören, findet sich bei HEINTZ in dessen Beschreibung des *Grönlandaspis mirabilis* H.¹² Dieser Fisch hat eine ziemlich hohe Form und eine schmale Nackenlücke, obzwar die Gelenke noch kräftig ausgebildet waren.

9. Auch *Dinichthys*, *Titanichthys*, *Homostius* und *Heterostius* lassen sich in die vorgebrachte Theorie einbauen. *Titanichthys*, *Homostius* und *Heterostius* sind große, wenig hohe, dafür aber sehr breite Formen, die alle reine Bodentypen darstellen. Und bei allen dreien ist die Nackenlücke ziemlich breit.

Die mehr oder weniger starke Ausbildung des Kieles unter der Mediodorsalen scheint ebenso Hand in Hand zu gehen mit der breiteren Bodenform wie die Größe der Nackenlücke. Für alle depressiformen Typen wird ein kräftiger Mediankiel angegeben, so für *Dinichthys* usw. Die hochkörperigen Formen scheinen einen weniger ausgebildeten Kiel besessen zu haben, so *Grönlandaspis* H. und andere. Sicher hängen Größe und Stärke des Kieles auch mit der Ausbildung der Knochen im allgemeinen zusammen. Formen mit robusten Knochenplatten werden auch stärkere Kiele entwickelt haben als Formen mit zarteren Knochen. *Dinichthys* können wir, was den Grad seiner benthonischen Lebensweise anlangt, etwa mit *Pholidosteus* oder mit *Brachyosteus* vergleichen. Der Querschnitt zeigt eine Mittelstellung zwischen beiden Formen. In seiner großen Arbeit über *Dinichthys*¹³ vertritt HEINTZ die Ansicht, daß das Nackengelenk eine große Bedeutung für das Schwimmen gehabt habe. Er zeigt eine Spezialisationsreihe auf, die von *Acanthaspis* über *Phlyctaenaspis*, *Coccosteus* zu *Dinichthys* verläuft. In dieser Reihe zeigt sich ein Größerwerden der Nackenlücke und ein Stärkerwerden des Occipitalgelenkes. So konnte es kommen, daß HEINTZ glaubt, die größere Schwimffähigkeit hinge mit der größeren Nackenlücke zusammen. Es scheint jedoch, daß die Wildunger Formen gerade das Gegenteil beweisen. Die *Acanthaspiden* und die *Phlyctaenaspiden* sind bei diesen Untersuchungen nicht berücksichtigt worden.

3. Sinneslinien.

Die zweite Gruppe von Eigentümlichkeiten, die bei den Wildunger Arthrodiren mit dem Übergang vom Boden- zum Schwimmleben enge verknüpft erscheint, ist die Reduktion der Sinneslinien auf dem Kopfpanzer. GROSS⁸ (a. a. O. S. 57) schreibt darüber: „Mit der Erwerbung der Körperform stehen korrelativ andere Eigentümlichkeiten in Verbindung. So sehen wir bei den meisten dieser Formen eine bis zum völligen Verschwinden gehende Reduktion des Sinnesliniensystems auf den Knochen. Vielleicht besaßen Formen wie *Oxyosteus magnus* n. sp. überhaupt keine Sinneslinien mehr.“ Der Grad der Reduktion ist sehr schön zu verfolgen an den Abbildungen, die der Verfasser gibt. STENSJÖ⁴⁰ hat mit Erfolg die Sinneskanäle der Arthrodiren mit denen der anderen Fische verglichen.

Im Jahre 1908 hat HOFER¹⁵ die Frage der Sinneskanäle untersucht. Später haben sich andere Autoren (zusammengestellt bei DYKGRAAF) mit dem Problem beschäftigt, und in den letzten Jahren dürfte die Frage durch die Versuche von DYKGRAAF⁶ geklärt worden sein. Die Sinneslinien, früher Schleimkanäle genannt, mit denen wir es hier bei den Arthrodiren und den anderen Fischen zu tun haben, sind ein Teil des Seitenorgansystems. Das ganze System setzt sich zusammen aus den Sinneslinien am Kopf und der einfachen oder mehrfachen Seitenlinie sowie aus

freien Sinneszellen, die über die ganze Haut verteilt liegen⁶ (a. a. O. S. 182 und 197). Aus seinen Experimenten hat DYKGRAAF den Schluß gezogen, daß die Seitenorgane der Sitz eines „Ferntastsinnes“ seien. Seine biologische Bedeutung besteht darin, daß durch diese Fernwahrnehmung das Auffinden von Nahrungstieren ermöglicht bzw. erleichtert wird. Ferner spielt er eine große Rolle bei der Flucht vor Feinden, dem Ausweichen vor Hindernissen und den Beziehungen zwischen Artgenossen. Die Bedeutung dieses Sinnes, z. B. in der Nacht oder in einem lichtarmen Wohngebiet, liegt auf der Hand.

Betrachten wir jetzt unter dem Blickwinkel des „Ferntastsinnes“ die Reduktion der Sinneslinien bei den Wildunger Arthrodiren, so wird sie eher verständlich. Die Bodenform *Rhinosteus* und andere haben einen Empfänger für Fernwellenreize erheblich nötiger als Schwimmformen. Von dem Lebensraum dieser benthonischen Tiere dürfen wir annehmen, daß er der dysphotischen Region angehört hat (siehe S. 21). Daher kommt neben den Augen dem Tastsinn eine sehr große biologische Bedeutung zu. Eine Bestätigung dieser Ansicht findet sich bei DYKGRAAF⁶ (a. a. O. S. 206), der angibt, daß sich bei *Acerina*, *Corvina*, *Anguilla*, *Lota*, *Fierasfer* sowie bei den Macruriden und anderen Tiefseefischen eine Erweiterung der Kopfkanäle findet. Ebenso erwähnt er, daß *Pleuronectes cynoglossus* auf der augenlosen Seite stark erweiterte Sinneskanäle hat. Dazu kommt als weitere Bestätigung die extreme Ausbildung der Kopfsinneskanäle bei blinden Höhlenfischen (z. B. *Typhlichthys*, *Chologaster*, *Amblyopsis*), wie sie von C. H. EIGENMANN beschrieben worden sind (Cave Vertebrates of America. — Carnegie Inst., Washington, Publ. 104, Washington 1909).

Die große Bedeutung des Tastsinnes für unsere Formen wird sofort klar, wenn wir uns von der Lebensweise und der Umgebung der Tiere ein Bild zu machen versuchen. Außer den ungünstigen Lichtverhältnissen hatte der Lebensraum Ruhigwasser. Wie schon im ersten Teil gezeigt wurde (S. 12), konnten Formen wie *Oxyosteus* nur in Stillwasser leben. Ob der Boden eben war, auf dem die benthonischen Formen hausten, oder ob er Unebenheiten und Verstecke besaß, entzieht sich unserer Kenntnis. Eines läßt sich allerdings vermuten, nämlich daß dem Meeresboden eine Schicht tierischen und pflanzlichen Detritus auflagerte (siehe S. 21). Stark kann die Schicht nicht gewesen sein, da sie sonst ein Leben benthonischer Fische und anderer Tiere nicht zugelassen hätte. Lagen die Arthrodiren ruhig auf dem Boden, auf Beute lauernd, dann leuchtet es sofort ein, daß ihnen ein Tastsinn für die Vorgänge „in der Ferne“ — weniger in der unmittelbaren Umgebung — erst ermöglichte, über den Boden kriechende oder im Schlamm grabende Nahrungstiere wahrzunehmen. Ebenso gibt sich in diesen Jagdgründen ohne bedeutende Strömung die Annäherung eines Feindes schon auf große Entfernung dem Sinnesliniensystem zu erkennen. Ob wir in der

Wildunger Fauna außer größeren räuberischen Artgenossen sonst noch Feinde der Arthrodiren annehmen können, ist sehr fraglich. Die Vermeidung von Hindernissen dürfen wir auch im Wildunger Lebensraum nicht unterschätzen. Die Augen der Tiere stehen seitlich, wie sich aus dem Material und allen Rekonstruktionen ersehen läßt. Schwamm ein *Rhinosteus* geradeaus über den Boden, so fiel den Kopfkanälen die Hauptaufgabe zu, das Tier über im Wege liegende Hindernisse zu unterrichten.

Bei den Nektonten, als deren Vertreter wir *Oxyosteus* betrachten wollen, ist die Aufgabe der Sinneskanäle weit geringer. Die Tiere bewegten sich in den oberen Wasserschichten und durchfurchten mit der Stöberschnauze flottierenden Tang. Da die Lichtverhältnisse in diesen Regionen besser sind als auf dem Grunde, so wird ein sehr großer Teil der Sinneswahrnehmungen auf optischem Weg erfolgt sein. Es ist daher ganz einleuchtend, daß für diese Schwimmer die Seitenkanäle weit weniger Bedeutung hatten und daher verkümmerten oder, besser gesagt, nicht mehr voll ausgebildet wurden. Wenn ein Beutetier — in diesem Falle handelt es sich wohl um Crustaceen — in unmittelbarer Nähe des Fisches vorüberschwamm, dann nahm er es auch wahr und schnappte darnach, ohne daß ein Signal für den Ferntastsinn nötig war.

Es ist somit gut zu verstehen, daß das Sinnesliniensystem bei jenen Formen stark ausgeprägt sein muß, die mehr auf Wahrnehmung der Wellenreize von bewegten Körpern angewiesen sind, weil entweder die Helligkeit zum Sehen nicht ausreicht, oder die Entfernung für den optischen Reiz zu groß ist. Dagegen verkümmert es bei Formen, deren Wahrnehmung durch die besseren Lichtverhältnisse nicht so unbedingt auf das Ferntastempfinden beschränkt ist. So ist der kontinuierliche Übergang verständlich, der bei den Wildunger Arthrodiren von breiten Bodentypen mit ausgeprägtem Sinnesliniensystem zu hochrückigen Ruhigwasser-Schwimmformen mit sehr stark reduziertem Kanalsystem führt. Darüber hinaus ist noch zu berücksichtigen, daß Fische frei aus der Haut liegende Sinneszellen besitzen, die auch zum Seitenkanalsystem gehören (siehe S. 18). Diese frei endigenden Rezeptoren des Ferntastsinnes hinterlassen auf den Knochen keinerlei Spuren; daher ist die Annahme berechtigt, daß Tiere, deren Sinneskanäle rudimentär werden, den Ausfall an Wellenrezeptoren, soweit das unumgänglich notwendig ist, durch weitere Ausbildung freier Tastzellen ersetzen, oder aber, daß keine weiteren Tastorgane gebildet werden, sondern daß die einmal vorhandenen bei der jetzt geringeren Bedeutung ausreichen.

4. Augenvergrößerung.

Die Größenveränderung der Augen bei den Arthrodiren weist insofern eine einheitliche Richtung auf, als der Sklerotikalring von einer breiten und robusten Form bei den Boden-Arthrodiren zu schmaler und zarter

Ausbildung bei den Schwimm-Arthrodiren gradlinig fortschreitet. Ebenso wird seine lichte Weite, also die Augenöffnung, kleiner. Die Größe der ganzen Orbita geht damit nicht konform. So besitzen beispielsweise *Oxyosteus* und *Synauchenia* große Orbitae und *Leptosteus* und *Brachyosteus* im Verhältnis dazu kleine Orbitae, dafür aber eine größere absolute Augenöffnung. Aus der Augengröße der Bodenformen, die verhältnismäßig größer ist als bei den Arthrodiren sonst, zog JAEKEL den Schluß, daß die Wildunger Arten Tiefseeformen gewesen seien. Schon 1902¹⁶ (a. a. O. S. 114) schreibt er: „Die landläufige Ansicht, daß die Placodermen Bewohner von Binnenseen gewesen seien, kann ich übrigens nach dem Vorkommen und der weiten Verbreitung der bisher bekannten Typen nicht teilen. Einige waren sogar entschieden Bewohner des tiefen Meeres.“ Und dann 1906²² (a. a. O. S. 84): „Gleichzeitig beweist aber die Vergrößerung der Augen, der geologische Habitus der Ablagerung und der Charakter der mitvorkommenden wirbellosen Tiere, daß die ganze Fauna in einer Meerestiefe gelebt hat, die etwa zwischen 200 und 500 m liegen mochte und jedenfalls der eigentlichen Küstenzone entrückt war.“ Und noch einmal 1928³⁰ (a. a. O. S. 336): „Daß sie der Tiefe angepaßt waren, ergab sich schon aus der starken Vergrößerung der Augen.“ Ähnliche Bemerkungen, von JAEKEL übernommen, finden sich bei anderen Autoren.

Entgegen dieser Ansicht kommt H. SCHMIDT³⁸ auf Grund der geologischen Befunde zu dem Ergebnis, daß in Wildungen keine Ablagerungen eines tiefen Beckens vorliegen, sondern daß es sich um eine Schwellenfacies handelt. Und 1928³⁹ (a. a. O. S. 7) heißt es: „Für den Lebensraum der vorher besuchten Fischfauna ergibt sich zu der Beschränkung ‚Kellwasserfacies‘ die Beschränkung solcher Bildungen auf die Schwellenfacies.“

Wie lassen sich diese gegensätzlichen Ansichten erklären? Ist zu der Augengröße unbedingt die Annahme der Tiefsee nötig? Man spricht vom Lichtmangel in der Tiefe und der dadurch hervorgerufenen Vergrößerung der Lichtsinnesorgane. Derselbe Zustand tritt aber auch ein, wenn Tiere dauernd in einer dysphotischen Region leben, die durchaus nicht immer Tiefsee zu sein braucht. Im vorliegenden Falle ist die Erklärung der Lichtarmut am Grunde leicht gegeben. H. SCHMIDT³⁹ (a. a. O. S. 6) sagt von der Wildunger Fischschicht: „Die schwarze Farbe läßt auf reichliche Vegetation an Tangen schließen. Innerhalb der schwarzen Schicht dürfte der Boden bald schlammig geworden sein... Wenn die Tang- und Algenflora in Wildungen in solchem Ausmaß vorhanden war, daß sie die abgelagerten Schichten schwarz färbte, dann sind wir berechtigt, uns den Sedimentationsraum als Sargasso-See vorzustellen, oder zumindest als stille Bucht, in die Tang- und Algenmassen hineingeschwemmt wurden. In einem so mit pflanzlichen Bestandteilen angereicherten Wasser beginnt die dysphotische Region schon in sehr ge-

ringer Tiefe. Ohne daher eine Bodentiefe zwischen 300 und 500 m annehmen zu müssen, ist die Augenvergrößerung der Bodenfische verständlich. Wir müssen von Augenvergrößerungen sprechen, denn die *Phlyctaenaspida* (*Acanthaspida* HEINTZ), die man als die Vorfahren der *Euarthrodira* (GROSS) ansieht, haben im Verhältnis zur Körpergröße normale Augen. Dieselbe normale Augengröße bzw. sogar relativ kleine Augen zeigen die *Dinichthyidae*, die *Homostiidae* und die *Heterostiidae*. Da es sich bei den beiden letzten um ausgesprochene Bodentypen handelt (ABEL,² HEINTZ,⁹ a. a. O. S. 11), und *Dinichthys* auch noch nicht ganz aus einem Bodentier zur reinen Schwimmform geworden ist, so muß es sich um einen besonderen Umweltfaktor handeln, der die Augenvergrößerungen der Bodenformen der Wildunger Arthrodiren-Fauna bedingte. Das Fundgebiet von *Heterostius* und *Homostius* ist nach ABEL² (a. a. O. S. 319) ein: „riesiges Inundationsgebiet im Bereiche stark mäandernder, sehr langsam dahinziehender Flüsse mit typischer Kreuzschichtung, in dem ein sehr feines, gleichmäßiges Sediment, bestehend aus feinen, weißen oder rötlichen Sanden zur Ablagerung gelangte.“ In einem solchen Gebiet mit langsam beweglichem Sandgrund kann sich keine Flora, nicht einmal Tang- und Algenflora halten. Eine Verschlechterung der Lichtverhältnisse durch pflanzliche Elemente ist also nicht anzunehmen. Daher rührt jedenfalls der Unterschied zwischen den Bodentypen von Arokülla bei Dorpat und im Gebiet von Wildungen.

Die Formen, die sich frühzeitig — beim Übergang vom küstennahen Ästuarleben³⁰ (Diskussionsbemerkungen) zum Meeresleben — vom Bodenleben frei machten, vergrößerten ihre Augen nicht, da die Zone, in der sie nunmehr ihre Nahrung suchten, keine außergewöhnlichen Ansprüche an den Gesichtssinn stellte. Dagegen wurden bei allen Schwimmformen die ursprünglich für die Vorfahren, die Phlyctaenaspiden,¹⁴ charakteristischen starken Sklerotikalplatten flacher und dünner. *Coccosteus*, *Dinycthyis* und andere Arthrodiren zeigen keine Reduktion des Sklerotikalringes. Die Sklerotikalringe dienen nach EDINGER⁷ dazu, dem inneren Augendruck bei starker Akkommodation Widerstand zu bieten. Ihr Dünnerwerden bei den hochkörperigen Arthrodiren deutet daher darauf, daß die Notwendigkeit, stärker zu akkommodieren, langsam abnimmt, je weiter die Anpassung an das Schwimmen in den oberen Wasserregionen zunimmt.

5. Gebißformen und Nahrung.

Seitdem JAEKEL 1907²⁴ (a. a. O. S. 177) und vor ihm EASTMAN 1906 (nach HEINTZ¹³ [a. a. O. S. 151]) dargetan haben, daß der Unterkiefer der Arthrodiren durch ein besonderes Element, das Articulare, mit dem Schädel beweglich verbunden ist, haben andere Forscher diese Gelenkverbindung auch bestätigt.^{4, 8, 11, 13} Von einem echten Gelenk wollen HEINTZ^{11, 13} und WATSON⁴¹ aber nicht sprechen, sondern nur von einer Verbindung des Mandi-

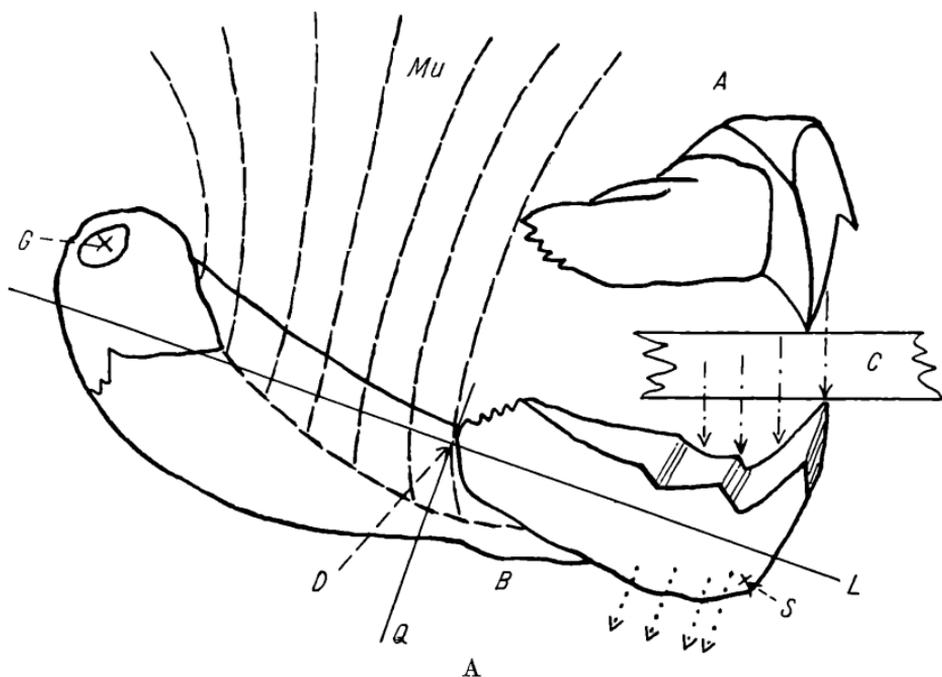


Abb. 4. *Dinichthys*-Kiefer: A zeigt die Seitenansicht von den Ober- und Unterkiefer außen und B den Durchschnitt (nach HEINTZ).

In den Figuren bedeuten *A* Oberkiefer (als funktionelle Einheit aufgefaßt), *B* Unterkiefer, *C* Nahrungsstück, das zerbissen werden soll, *D* Drehpunkt des Unterkiefers um seine Längsachse *L* (festgelegt durch den Muskelansatz am „Blatt“ und die Stellung der „Schneide“), *G* Druckpunkt des Articulare gegen das Cuspidale, *Mu* Muskel, *S* Druckpunkt der Kiefer in der Symphyse gegeneinander. Durch das Zusammenbeißen der Kiefer über einem Nahrungsbrocken wird auf den Unterkiefer ein Druck ausgeübt, der durch die $\cdots\rightarrow$ Pfeile angedeutet ist. Normalerweise würde er diesem Druck ausweichen in der Richtung der $\cdots\rightarrow$ Pfeile. Da er aber an einem Muskel aufgehängt ist, der seinen Ursprung am Schädel hat und als Ansatzfläche das „Blatt“ des Mandibulare benutzt, so ergibt sich ein Drehpunkt *D*, an dem sich einmal der Unterkiefer um seine Längsachse *L* und zum andern um eine Querachse *Q* dreht, die senkrecht zur Längsachse hinter der Schneide von oben nach unten durch das „Blatt“ geht. Durch die schiefe Stellung der Kieferhälften und durch den vom Muskelansatz bedingten Drehpunkt, wirkt sich jetzt die Kraft, die durch die $\cdots\rightarrow$ Pfeile angedeutet ist, so aus, daß sie die beiden Kieferhälften im vorderen Abschnitt gegeneinanderpreßt und im hinteren Abschnitt auseinanderdrückt. Dadurch kommen die „Symphysenzähne“ frei zu stehen und das Articulare wird gegen das Cuspidale gedrückt. In der Seitenansicht springt der Punkt *G* aus der Bildebene gegen den Beschauer zu, während Punkt *S* aus der Bildebene vom Beschauer wegrückt. Auf diese Weise bekommt die Symphyse durch die Arbeit des Beißens schon allein eine große Festigkeit. Wenn dazu noch das normale Ligament kommt, dann ist die Starrheit gewährleistet, die zur Bewältigung großer Brocken nötig ist. Ebenso wird durch die Kraft, die das Articulare gegen das Cuspidale preßt, ein Ausgleiten bzw. Abgleiten verhindert. Zur weiteren Befestigung sind dann keine übermäßigen Knorpelmassen nötig, sondern das normale Ligamentgefüge genügt. Denn, wenn die Kiefer zum Beißen gebraucht werden und der Unterkiefer mit dem Ventralpanzer nicht mehr oder weniger verbunden war, dann ist es gar nicht möglich, „daß das Kiefergelenk bei den Arthropoden durch ein anderes kräftigeres Gelenk ersetzt worden ist“¹¹ (a. a. O. S. 228). Die Funktion des Zubeißens bleibt immer den Kiefern, und von deren Starrheit hängt es ab, ob die Beißflächen aufeinanderpassen oder nicht.

bulare mit dem Schädel. Der Grund dafür ist die Tatsache, daß die Gelenkgrube auf dem Artikulare und der Zapfen auf dem Cuspidale nicht sehr stark ausgebildet sind, und die Verbindung zwischen Schädel und Unterkiefer in der Hauptsache durch Knorpel, Bänder und Muskel hergestellt gewesen sein muß.^{11, 13, 41} Eine Übersicht über die Ansicht der verschiedenen Autoren, ob die beiden Unterkieferäste miteinander in einer Symphyse verbunden waren oder nicht, bringt HEINTZ.¹³ WATSON⁴¹ zieht zum Vergleich für die Gelenkfläche und die Muskelstärke Katzen heran (*F. leo*, *F. onca*, *F. domestica*). Ferner meint er, daß die symphyseale Verbindung, z. B. bei *Dinichthys*, eine sehr feste gewesen sein muß, da eine Vorwärts-Rückwärts-Bewegung ausgeschlossen war, wie aus den Schleifspuren auf den Kiefern hervorgeht. Dasselbe hebt auch A. SMITH WOODWARD⁴² hervor. Weil aber die Verbindung zwischen Articulare und Cuspidale nicht so streng geführt war, daß die Führung allein alle anderen Bewegungen außer der Auf-und-Ab-Bewegung ausgeschlossen hätte (wie bei den Katzen), sondern die Masseterkräfte sogar ein Scheren der Kiefer bewirkt haben würden, so postuliert WATSON speziell für *Dinichthys* eine starke Knorpelmasse an der Verbindung Unterkiefer—Schädel und sehr starke Symphysealverbindungen. Dagegen möchte ich folgendes geltend machen.

Geben wir dem funktionellen Teil des Mandibulare die Stellung, die HEINTZ^{10, 11, 13} als die einzig mögliche angibt, dann zeigt sich ein merkwürdiger Mechanismus, der einerseits beim Zubeißen die Symphysenpartie der Kiefer gegeneinanderpreßt und sie sich gegenseitig stützen läßt, und der andererseits das dem „Blatt“ aufsitzende Articulare an das Cuspidale herandrückt und auch hier die Gelenkführung sichert, ohne eine zu starke Verbindung durch Ligamente zu benötigen. HEINTZ¹¹ (a. a. O. S. 231) bringt zwei Zeichnungen, die bei den folgenden Konstruktionen als Unterlage dienen.

Die Frage nach der Form der Kiefer ist für die Beurteilung der Nahrung von ausschlaggebender Bedeutung. Da niemals Nahrungsreste zwischen den Arthrodirenkiefern gefunden worden sind, so ist eine Aussage über die Nahrung nur zu machen, wenn wir das Gebiß daraufhin analysieren. JAEKEL gibt 1919²⁵ (a. a. O. S. 79) eine Zusammenstellung der Unterkiefer der verschiedenen von ihm gefundenen Arthrodiren in einer Zeichnung. 1931 stellt HEINTZ¹¹ (a. a. O. S. 227) verschieden geformte Arthrodirenkiefer zusammen. GROSS⁸ bildet 1932 die von JAEKEL 1919 beschriebenen Kiefer mit den zugehörigen Schädeln zusammen ab und außerdem noch neue Typen. Betrachten wir alle diese Abbildungen, so fällt auf den ersten Blick die Formenmannigfaltigkeit auf, die diese Kiefer zeigen. Dazu kommt noch, daß A. SMITH WOODWARD⁴² und WATSON⁴¹ angeben, die Bezahnung bzw. Kieferausbildung von jungen Individuen von *Coccosteus* sei wesentlich von der der alten Individuen verschieden. Angefangen von *Dinichthys*-

Kiefern, die einen Vergleich mit einem Raubtiergebiß geradezu aufzwingen, gibt es alle Übergänge bis zum breiten Kauplattengebiß der Mylostomiden. ABEL¹ stellt die Arthrodirengebisse zu den Knackgebissen und die Arthrodiren selbst zu den Durophagen. Bei einer so großen Verschiedenheit der äußeren Gestalt der Kauflächen könnte das befremden. Sehen wir uns daraufhin die Abbildungen an, die DEAN 1906 von den Chimaerenunterkiefern* gibt⁵ (a. a. O. S. 18/19), so fällt die große individuelle Variation innerhalb derselben Art auf. Da gibt es Kiefer mit glattem Kaurand, mit caninähnlicher Ecke, mit mehreren bis vielen Ecken und einige mit richtig ausgebildeten Zacken auf der Kauleiste. DEAN gibt an, in der Jugend hätten die Tiere alle gerade und dünne Zahnplatten, erst mit zunehmendem Alter bildeten sich die Zacken aus. Außerdem treten in Größe und Form der Kieferstücke erhebliche sexuelle Differenzen auf. Entsprechend diesen Schwankungen der Kieferform zeigt aber die Nahrung keine große individuelle Schwankung. Als Mageninhalt geben DEAN⁵ und LUTHER³⁷ für Chimaeren an: Chaetopoden, Amphipoden, Echinodermen, Polypen, Molluskenschalen, Sand, Kies, Cephalopoden, Kiefer und Borsten von Anneliden, Bruchstücke von Crustaceen und Bivalven. Auch Fische und Tang sind in Einzelfällen als Nahrung beobachtet worden. Hervorgehoben wird noch, daß die Chimaeren die Schalen aller Schalentiere zerbeißen, ehe sie den Inhalt der Schalen fressen. Niemals schlucken sie die Schalen ganz. Im wesentlichen fressen die Chimaeren beschaltete Bodentiere oder Tiere mit einem Chitinpanzer, wie aus ihrem Mageninhalt hervorgeht. Wenn wir analog der Kiefer- und Körperform für die Arthrodiren eine ähnliche Lebensweise annehmen, dann besteht ABELS Ansicht über die Durophagie der Arthrodiren zu vollem Recht.

Eine Form, die GROSS⁸ (a. a. O. S. 26/27) als *Hadrosteus rapax* beschreibt, soll nach ihm durch ihren Unterkiefer als Fischräuber gekennzeichnet sein. „Gewaltig groß ist das Mandibulare, das mächtige, bis 7 mm lange und schräg nach vorn gerichtete Knochenzacken trägt. Nach vorn zu werden die Zacken immer kürzer. Das Mandibulare endet ähnlich wie bei *Dinichthys herzeri* NEWB. mit einem großen spitzen Haken.“ Bei einem Fanggebiß würde aber nicht ein großer Haken vorn allein stehen und dann ganz kleine Zacken, die nach rückwärts größer werden, sondern umgekehrt. Vorn würden gleichmäßig große Zacken stehen und sich nach hinten in den Mundraum hinein verkleinern. Man vergleiche damit die Schnauzen der Krokodile, Ichthyosaurier, Mosasaurier u. a. Der von GROSS geforderte Antagonist im Oberkiefer würde auch für ein Fanggebiß nicht genügen. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesem Gebißtyp

Die Chimaerenkiefer haben mit den Arthrodirenkiefern eine große funktionelle Ähnlichkeit.

um eine besondere Anpassung an das Ausheben von Mollusken aus dem Boden. Mit dem großen, nach oben gerichteten Haken konnte das Tier Muscheln, Brachiopoden, Schnecken und grabende Cephalopoden ausheben. Die hinteren größeren Kieferzacken zerbrachen dann im Maul die Schalen der Tiere, ähnlich wie die Schlundzähne der Cypriniden. Gegen seine Natur als Fischräuber spricht auch die Gestaltung des Panzers. GROSS beschreibt ihn als mächtig, plump, hoch und breit. Auch die ziemlich große Nackenlücke weist auf einen Bodenbewohner und vermittelt uns zusammen mit der Panzerform das Bild eines schwerfälligen plumpen Tieres. So dürfte *Hadrosteus rapax* G. eine Form gewesen sein, die in besonderer Weise an das Fressen von Schalentieren angepaßt war, die im Boden oder im Schlamm eingegraben lebten.

Bei den Großformen unter den Arthrodiren, die gerne als Raubfische bezeichnet und dargestellt werden,^{13, 15} dürfen wir nicht vergessen, daß es ebenfalls plumpe Tiere waren, wenigstens im Verhältnis zu den gleichzeitig mit ihnen lebenden Fischen. Wenn auch *Dinichthys* und *Titanichthys* Kiefer besitzen, die an Raubtiere erinnern, kann ihre Beweglichkeit und Schnelligkeit doch nicht ausgereicht haben, um andere Fische zu erjagen. Zumal wenn die Tiere einen lang ausgezogenen Peitschenschwanz gehabt haben, wie JAEKEL und TRAQUAIR für *Cocosteus* angeben (siehe S. 12). DEAN⁵ sagt nämlich von den Chimaeren, die ja ebenfalls einen peitschenartigen Schwanz haben, daß ihre Bewegungen langsam sind. Die Tiere stellen ihre Rückenflosse nicht ganz auf und brauchen zur langsamen Fortbewegung anscheinend nur die Brustflossen. Beim relativ schnellen Schwimmen spielt die Bewegung der Rückenflosse dagegen eine große Rolle, weil der Schwanz als Lokomotionsorgan nicht brauchbar ist.

Als Nahrungstiere standen den Dinichthyiden aber noch die Gigantostraken zur Verfügung. Diese großen *Arachnomorpha* werden jedenfalls einen großen Teil der Nahrung ausgemacht haben. Wenn wir weiter Größe, Raubgebiß und Plumpheit in Betracht ziehen, dann drängt sich uns der Vergleich mit dem großen Dinosaurier *Tyrannosaurus rex* auf. ABEL³ hat gezeigt, daß dieser riesige Theropode sich vorwiegend von Aas genährt haben muß. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch die Dinichthyiden einen nicht unerheblichen Teil ihres Unterhalts durch Leichenfressen bestritten haben. Die Möglichkeit, daß die Fische sich in den Sand eingruben und nach der Art wie *Lophius piscatorius* auf Beute lauerten, um im gegebenen Augenblick hervorzuschießen und zuzuschnappen, muß natürlich auch erwogen werden.

6. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studien über die Arthrodiren lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Das Nackengelenk diente nicht der Öffnung des Maules und der Atmung. Es war ein Ersatz für die Beweglichkeit des Vorderendes der Wirbelsäule. Seine Aufgabe bestand darin, dem Tier eine Stellung des Kopfes zum Rumpf zu ermöglichen, die es befähigte, seine Nahrung vom Boden aufzunehmen. Die Kieferbewegung ist unabhängig von der Bewegung des Kopf-Rumpf-Gelenkes.

2. Die Reduktion der Sinneslinien bei den reinen Schwimmformen unter den Wildunger Arthrodiren zeigt, daß bei ihnen der Ferntastsinn keine lebenswichtige Rolle mehr spielte. Die günstigeren Lichtverhältnisse ihres Lebensraumes gegenüber dem der Bodenformen dürften der Grund der Rückbildung des Ferntastsinnes gewesen sein.

3. Die Augengröße der Bodenarthrodiren berechtigt nicht, ihren Lebensraum in der Tiefsee zu suchen, sondern zeigt nur, daß sie in einer dysphotischen Region lebten. Eine solche dürfte der Boden einer Sargassosee oder einer sehr vegetationsreichen stillen Bucht gewesen sein. Die Stärkenabnahme der Sklerotikalringe von den Bodenformen zu den Schwimmformen deutet auf eine Abnahme der Akkommodationsfähigkeit der Augen.

4. Die Befestigung der Unterkieferäste erforderte keinen über das Normalmaß hinausgehenden Knorpel- und Bandapparat. Die eigentümliche Form und Stellung der Kieferäste gewährleistete allein schon die nötige Festigkeit und sichere Führung.

5. Die Nahrung der Arthrodiren bestand aus hartschaligen Tieren wie bei den rezenten Chimaeren. *Hadrosteus rapax* GROSS zeigt eine besondere Spezialisierung an das Ausheben grabender Nahrungstiere. Die Morphologie der Großformen legt den Gedanken nahe, daß ihnen neben großen Merostomen in der Hauptsache Aas als Nahrung diene.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Dr. O. ABEL. Es ist mir ein herzliches Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle zu danken für all die Förderungen und Unterstützungen meines Studiums und meiner Arbeit. Ferner gilt mein Dank Herrn Dozenten Dr. SICKENBERG für die freundliche Überlassung schwer zugänglicher Literatur und wertvolle Hinweise. Die ADOLF-VON-KOENEN-Stiftung ermöglichte mir die Studien in Frankfurt a. M. und Berlin. Die Herren Direktoren der Zoologischen Gärten Berlin und Frankfurt a. M., Herr Dr. HECK und Herr Dr. PRIEMEL, haben meine Arbeiten in freundlichster Weise unterstützt, wofür ich ihnen an dieser Stelle gleichfalls meinen wärmsten Dank ausspreche.

Literaturverzeichnis.

- ¹ ABEL, O.: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912. — ² ABEL, O.: Ein Beitrag zur Kenntnis von *Heterostius convexus*

- Asmuss aus dem Alten Roten Sandstein von Arokälla bei Dorpat: Die Gelenkverbindung zwischen dem Schädeldach und dem Rumpfpanzer. *Paläont. Z.* **9**, 314—319. Berlin 1928. — ³ ABEL, O.: Plastische Rekonstruktion des Lebensbildes von *Tyrannosaurus rex* Osborn. *Palaeobiologica* **3**, 103—130 (1930). — ⁴ ADAMS, L. A.: A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. *Ann. New York Acad. Sci.* **28**, 120—127. — ⁵ DEAN, B.: Chimaeroid fishes and their development. Publ. by the Carnegie Inst. of Washington Nr. 32 (1906). — ⁶ DYKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 162—214. Berlin 1934. — ⁷ EDINGER, T.: Über knöcherne Skleralringe. *Zool. Jahrb.* 1929, Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere **51**, H. 2. — ⁸ GROSS, W.: Die Arthrodira Wildungens. *Geol. u. Pal. Abh., N. F.* **19**, H. 1. Jena 1932. — ⁹ HEINTZ, A.: Einige Bemerkungen über den Panzerbau bei *Homostius* und *Heterostius*. *Skrift. Norsk. Vidensk. Akad. Oslo, Mat. Nat. Vid. Kl. No. 1* (1928). — ¹⁰ HEINTZ, A.: Revision of the structure of *Coccosteus decipiens* Ag. *Norsk. Geologisk Tidsskrift* **12**, 291—314. Oslo 1931. — ¹¹ HEINTZ, A.: Untersuchungen über den Bau der Arthrodira. *Acta Zool.* **12**, 225—240. Stockholm 1931. — ¹² HEINTZ, A.: Beitrag zur Kenntnis der devonischen Fischfauna Ost-Grönlands. *Skrift. Svalbard Ishavet No. 42*. Oslo 1932. — ¹³ HEINTZ, A.: The structure of *Dinichthys*. A contribution to our knowledge of the Arthrodira. *Americ. Mus. of Nat. Hist. The Bashford Dean Memorial Volume. Archaic Fishs. Article 4.* p. 116—224. New York 1932. — ¹⁴ HEINTZ, A.: Some remarks about the structure of *Phlyctaenaspis acadica* Whiteaves. *Norsk Geologisk Tidsskrift* **14** (Argang 1934), 127—144. Oslo 1935. — ¹⁵ HOFER, B.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Teil: Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. *Berichte Kgl. Bayer. Biol. Vers.-Stat. München* **1**, 115—164. Stuttgart 1908. — ¹⁶ JAEKEL, O.: Über *Coccosteus* und die Beurteilung der Placodermen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde* 103—115. Berlin 1902. — ¹⁷ JAEKEL, O.: Über *Ramphodus n. g.*, ein neuer devonischer Holocephale aus Wildungen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde.* Berlin 1903. — ¹⁸ JAEKEL, O.: Über Placodermen aus dem Devon. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* **55**, 12/13 (1903). — ¹⁹ JAEKEL, O.: Über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* **55**, 41—60 (1903). — ²⁰ JAEKEL, O.: Über neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* **56**, 159 (1904). — ²¹ JAEKEL, O.: Über die Mundbildung der Wirbeltiere. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde* 7—32. Berlin 1906. — ²² JAEKEL, O.: Neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde* 73—85. Berlin 1906. — ²³ JAEKEL, O.: Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde* 180—189. Berlin 1906. — ²⁴ JAEKEL, O.: Über *Pholidosteus n. g.*, die Mundbildung und die Körperform der Placodermen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde* 170—186. Berlin 1907. — ²⁵ JAEKEL, O.: Die Mundbildung der Placodermen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde* 73—110. Berlin 1919. — ²⁶ JAEKEL, O.: Die Stellung der Palaeontologie zu einigen Problemen der Biologie und Phylogenie. *Paläont. Z.* **3**, 213—239 (1921). — ²⁷ JAEKEL, O.: Das Mundskelett der Wirbeltiere. *Jahrb. f. Morph. u. mikr. Anat.* **55**, 402—484. Leipzig 1926. — ²⁸ JAEKEL, O.: Der Kopf der Wirbeltiere. *Z. f. d. ges. Anat., 3. Abt. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte* **27**, 815—974. München-Berlin 1927. — ²⁹ JAEKEL, O.: Neue Forschungen über das Primordialeranium und Gehirn palaeozoischer Fische. *Paläont. Z.* **8**, 161—184. Berlin 1927. — ³⁰ JAEKEL, O.: Über die Atemorgane der Wirbeltiere. *Paläont. Z.* **9**, 250—279. Berlin 1928. Unter-

suchungen über die Fischfauna von Wildungen. *Paläont. Z.* **9**, 329—342. Berlin 1928. — ³¹ JAEKEL, O.: Die Morphogenie der ältesten Wirbeltiere. Monogr. z. Geol. u. Palaeont., Serie I, H. 3. Berlin 1919. — ³² KIAER, J.: The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, Pteraspids and Cephalaspids. *Palaeobiologica* **1**, 117—134. Wien u. Leipzig 1928. — ³³ KOENEN, A. v.: Über *Cocosteus* (*Brachydirus*) *bickensis*. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* **28**, 667/68 (1876). — ³⁴ KOENEN, A. v.: Über *Cocosteus*-Arten aus dem Devon von Bicken. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* **32**, 673—675 (1880). — ³⁵ KOENEN, A. v.: Beitrag zur Kenntnis der Placodermen des norddeutschen Oberdevons. *Abh. Ges. Wiss. Göttingen* **30**, 1—41 (1883). — ³⁶ KOENEN, A. v.: Über einige Fischreste des norddeutschen und böhmischen Devons. *Abh. Ges. Wiss. Göttingen* **40**, 1—37 (1895). — ³⁷ LUTHER, A.: Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies *Stegosoma tigrinum* Gm. und der Holocephalen. *Acta societatis scientiarum Fennicae*, Tom. 37, No. 6. Helsingfors 1910. — ³⁸ SCHMIDT, H.: Schwellen und Beckenfazies im ostrheinischen Palaeozoikum. *Z. Dtsch. Geol. Ges.* 1925, B. Monatsberichte Nr. 1/2, 226—234. — ³⁹ SCHMIDT, H.: Exkursionsbericht über die Exkursionen bei Wildungen. *Paläont. Z.* **9**, 5—8 (1928). — ⁴⁰ STENSIÖ, E. A.: On the head of the *Macropetalichthyids* with certain remarks on the head of the other *Arthrodires*. *Field Mus. of Nat. Hist. Publ.* 232. Geol. Ser. Vol. IV, No. 4. Chicago USA. October 1925. — ⁴¹ WATSON, D. M. S.: The interpretation of *Arthrodires*. *Proc. of the Zool. Soc. of London*, Part 3, Publ. September 14th, 437—464 (1934). — ⁴² SMITH WOODWARD, A.: Observations on *Cossopterygian* and *Arthrodiran* fishes. *Proc. of the Linn. Soc. of London* 134th Session, p. 27—36 (1922).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Geuenich Eugen

Artikel/Article: [Paläobiologische Studien an Arthrodiren. 10-29](#)