Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.a

# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)

37

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B Nr. 70 31 S. Stuttgart, 20. 6. 1981

## Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces)

The skull roof of a ceratodontid lungfish from the Triassic of South Germany (Dipnoi, Pisces)

Von Hans-Peter Schultze, Lawrence/Kansas AY 1 4 1987

LIBRARIES

Mit 17 Abbildungen

### Summary

Skull roof, tooth plate bearing bones, and lower jaw of "*Ceratodus" serratus* are described from the Lower Keuper of Kupferzell-Bauersbach/Southern Germany. The genus *Ptychoceratodus* is valid for the two species *P. serratus* (AGASSIZ 1838) and *rectangulus* (LINCK 1936) based on the skull roof. *Ptychoceratodus* is related closest to *Arganodus* MARTIN 1979 from the Upper Triassic of Morocco. The analysis of the relationships of Triassic lungfishes based on known skull roofs results in the establishment of 3 separate lineages.

The new genus Beltanodus is proposed for Paraceratodus sp. (BELTAN 1968).

### Zusammenfassung

Schädeldach, Zahnplatten tragende Knochen und Unterkiefer der ceratodontiden Lungenfisch-Gattung *Ptychoceratodus* aus dem Unteren Keuper von Kupferzell-Bauersbach werden beschrieben. Die Gattung *Ptychoceratodus* mit den Arten *P. serratus* (AGASSIZ 1838) und *rectangulus* (LINCK 1936) steht *Arganodus* MARTIN 1979 aus der Oberen Trias von Marokko am nächsten. Eine Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen der bekannten Schädeldächer triassischer Lungenfische ergibt 3 voneinander getrennte Entwicklungsreihen.

Für Paraceratodus sp. (BELTAN 1968) wird die neue Gattung Beltanodus aufgestellt.

### Inhalt

1.	Einleitung	2
2.	Fundumstände	3
3.	Terminologie	3
4.	Beschreibung	5
	Gattung Ptychoceratodus JAEKEL	5
	Ptychoceratodus serratus (AGASSIZ 1838)	6
	Knochen des Schädeldaches	7
	Zahntragende Knochen und Bezahnung	15
	Unterkiefer	18
	Knochen unsicherer Identifikation	20

Vergleiche								20
Verwandtschaftsbeziehungen triassischer Ceratodontiden								23
Verwandtschaftsbeziehungen von Arganodus und Ptychoceratodus								24
Gattung Beltanodus n. g								24
Beltanodus ambilobensis n. sp								24
Verwandtschaftsbeziehungen von Tellerodus und C. formosus .								27
Verwandtschaftsbeziehungen von Neoceratodus								27
Literatur		•	•		•	•	•	29
	Vergleiche							

### 1. Einleitung

1838 beschrieb AGASSIZ zahlreiche Zahnplatten aus der Trias Englands und Süddeutschlands, die er der Lungenfischgattung *Ceratodus* zuwies; er unterschied dabei mehrere Arten. In der Folgezeit wurde der Gattungsname *Ceratodus* vielen Zahnplatten aus dem Mesozoikum und dem Tertiär zugeschrieben, ohne daß mehr als die Zahnplatten bekannt war.

Aufgrund sehr ähnlicher Zahnplatten wurde sogar der 1870 entdeckte rezente australische Lungenfisch derselben Gattung zugeordnet (KREFFT 1870; GÜNTHER 1871).

TELLER (1891) beschrieb erstmals ein fossiles Schädeldach aus der Obertrias Österreichs und rechnete es der Gattung *Ceratodus* zu (C. *sturii*). Wegen der offensichtlichen Unterschiede im Bau des Schädeldaches stellte er für den rezenten australischen Lungenfisch die Gattung *Epiceratodus* (Synonym von *Neoceratodus* CASTELNAU 1876) auf. Nach LEHMAN (1976) ist C. *sturii* TELLER 1891 generisch deutlich verschieden sowohl von *Ceratodus* als auch von *Neoceratodus*; er wies ihn deshalb einer neuen Gattung, *Tellerodus*, zu.

Weitere Schädel von triassischen Lungenfischen, zum Teil mit sehr ähnlichen Zahnplatten, sind jeweils neuen Gattungen zugeordnet worden (Gosfordia WOOD-WARD 1890, Microceratodus TEIXEIRA 1954, Paraceratodus LEHMAN, CHATEAU, LAURAIN & NAUCHE 1959, Asiatoceratodus VOROBYEVA 1967, Arganodus MARTIN 1979 a, b, mit einer Ausnahme: Ceratodus formosus WADE 1935. Das Schädeldach von C. formosus zeigt in der Anordnung eines kleinen medianen Knochens anterior zu einer breiten Knochenplatte, die die Hauptfläche des Schädeldaches bildet, große Ähnlichkeiten mit Tellerodus, nicht aber mit Neoceratodus.

Die meisten Ceratodus-Arten beschrieb AGASSIZ aufgrund von Zahnplatten aus dem Rhät von Aust Cliff bei Bristol, England, daneben einige Arten aus der süddeutschen Trias. PLIENINGER (1844), QUENSTEDT (1883) u. a. beschrieben weitere Arten aus der süddeutschen Trias aufgrund isolierter Zahnplatten. WOODWARD (1891) hat viele der Artnamen synonymisiert, und CHABAKOV (1932) versuchte der Namenflut Herr zu werden, indem er die Zahnplatten in 2 Typen untergliederte: massive, flache ("Ceratodi lati") und schneidende ("Ceratodi excisi"). Dem ersten Typ gehört C. latissimus, die Typusart der Gattung Ceratodus, an, während die Zahnplatten der Fundstelle Kupferzell-Bauersbach (geplante Beschreibung durch M. MARTIN, Ludwigsburg) dem zweiten Typ, und zwar der Art C. serratus AGASSIZ (= C. runcinatus PLIENINGER 1844) angehören. Zusammen mit Zahnplatten sind in der süddeutschen Trias nur ganz vereinzelte Schädelplatten gefunden worden (LINCK 1963: C. rectangulus aus dem Stubensandstein), die allerdings keine eindeutige Rekonstruktion des Schädeldaches ermöglichen. Letzteres ist nun erstmals anhand der neuen Funde von Kupferzell-Bauersbach möglich.

### Dank

Das vorliegende Material wurde mir von Dr. R. WILD, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt. Er und seine Frau haben das Material präpariert, und er gab mir alle Auskünfte über die Fundumstände. Dafür möchte ich vielmals danken. Prof. Dr. B. ZIEGLER, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, brachte den Hauptteil des Materials freundlicherweise nach Lawrence/Kansas anläßlich seines Besuches dort. Herrn Dr. M. MARTIN, ebenfalls Ludwigsburg, möchte ich für die Überlassung einer Kopie seiner unveröffentlichten Dissertation danken. Schriftliche Diskussionen mit ihm über andere triassische Dipnoer und deren Verwandtschaftsverhältnisse waren sehr befruchtend für die vorliegende Arbeit.

D. BENNETT, Museum of Natural History, Lawrence/Kansas, hat die ausgezeichneten Zeichnungen angefertigt. Die Photographien wurden vom Photographic Services der University of Kansas, Lawrence/Kansas, angefertigt.

Das beschriebene Material gehört dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, alle Nummern sind Nummern dieses Museums. In der Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen triassischer Ceratodontiden sind Informationen mitverwertet, die ich über Jahre für den Band Dipnoi des Handbook of Paleoichthyology zusammengetragen habe. Viele Rekonstruktionen in den Abbildungen 15—17 sind neu, begründet auf Material aus dem Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, und aus dem Paläontologischen Museum der Akademie der Wissenschaften, Moskau. Ich möchte Prof. Dr. J.-P. LEHMAN, M. D. GOUJET und Mlle. L. BELTAN, alle Paris, und Frau Dr. E. VOROBYEVA, Moskau, für ihr Entgegenkommen danken.

### 2. Fundumstände

Die hier beschriebenen Lungenfischreste wurden im Frühjahr 1977 zusammen mit Tetrapodenresten, Actinopterygierschuppen, Coelacanthidenresten, einigen Muscheln (Unionites = Anoplophora) und ganz vereinzelten Pflanzenresten beim Bau der Autobahn Heilbronn-Würzburg in der Nähe von Kupferzell-Bauersbach geborgen (WILD 1978). Fast 95% aller Funde sind Tetrapodenreste (WILD 1978); Lungenfischreste sind äußerst selten, wobei Zahnplatten häufiger als Knochenplatten sind. Die Knochenplatten waren isoliert, sie wurden z.T. in weitem Abstand voneinander und an verschiedenen Tagen gefunden. Dennoch war es möglich, Knochenplatten eines einzigen Exemplares (50939a-c, 50940a-d, 50942b) zu einem Schädeldach zusammenzufügen. Vomer 50939, "Angulare" 50941 und ein Knochen unsicherer Identifikation 50943 mögen nach den Fundumständen (Dr. R. WILD, briefliche Mitteilung) ebenfalls von demselben Exemplar stammen. Außerdem ist es eindeutig, daß die Schädelplatten 51127a, b und 51129 und möglicherweise 51128 zu einem zweiten Exemplar gehören. So verbleiben ein dritter AB-Knochen (51127), ein zweiter E-Knochen (50942a) und zwei Vomer (50937 und 50938, wobei 50937 aus einem 20 cm tieferen Niveau stammt) als Reste weiterer Exemplare. Es liegen also, abgesehen von weiteren Zahnplatten, Schädelreste von nur 4 oder 5 Exemplaren vor, eine sehr geringer Prozentsatz der Gesamtfauna.

WILD (1978) deutet die lokale Anhäufung von Wirbeltierresten als Ergebnis des Austrocknens eines Brackwassersees, der nach dem Austrocknen wieder überflutet worden ist.

### 3. Terminologie

Für die Knochen des Schädeldaches wird hier die Terminologie von FORSTER-COOPER (1937) benutzt, da jede Anwendung der Knochenbezeichnungen der Tetrapoden oder der übrigen Knochenfische Homologien vortäuscht, die nicht belegt werden können. Aber auch die Benutzung der FORSTER-COOPER-Terminologie garantiert nicht absolute Homologien von Knochen gleicher Bezeichnung bei verschiedenen Arten und Gattungen (siehe MILES 1977: 220—226). Ich benutze hier rein topographische Kriterien für die Bezeichnung der Knochenplatten, d. h.:

Ser. B, Nr. 70

1. Der mediane Knochen im hinteren Schädeldach wird als B-Knochen bezeichnet (Abb. 1A), wenn die hintere Kommissur durch einen dahinter liegenden Knochen A verläuft. Verläuft die hintere Kommissur (= Charakter des Knochens A) über/durch diesen Knochen, so wird er hier mit AB bezeichnet (Abb. 1B, D), ohne daß damit eine Verschmelzung von A und B postuliert sein soll, da dies nicht beweisbar ist (siehe MILES 1977: 220–226). Bei allen postdevonischen Dipnoern ist die Anzahl der Knochen des Schädeldaches reduziert, und ein einziger Knochen kann den Platz einnehmen (ABIJ in Abb. 1C), den bei devonischen Formen mehrere Knochen verschiedener Serien bedecken.



Abb. 1. Bezeichnung der Knochen des Schädeldaches bei Dipnoern. — A: Dipterus valenciennesi, Mitteldevon. B: Sagenodus inaequalis, Oberkarbon. C: Tellerodus sturii, Obere Trias. D: Ptychoceratodus serratus, obere Mitteltrias. apl = vordere Grübchenlinie; com = hintere Kommissur; ioc = Infraorbitalkanal; mpl = mittlere Grübchenlinie; ppl = hintere Grübchenlinie; soc = Supraorbitalkanal.

4

5

2. Rostrad zu B folgt bei devonischen Dipnoern das Knochenpaar C und davor das Knochenpaar E (Abb. 1A). Die beiden E-Knochen verschmelzen bei einigen devonischen Gattungen (Jarvikia, Fleurantia, bei Exemplaren von Phaneropleuron), bei den karbonischen Gattungen Megapleuron und Gnathorhiza und bei allen postpaläozoischen Gattungen (hier z. T. der weiter rostral liegenden Q-Knochen einbezogen). Für das Knochenpaar C besteht die gleiche Tendenz zur Verschmelzung zu einem unpaaren medianen Knochen (Abb. IB, D; Conchopoma, Gnathorhiza und Sagenodus im späten Paläozoikum, Paraceratodus germaini und Microceratodus in der Trias). Der C-Knochen kann mit anderen unpaaren Knochen (AB oder E) eine Einheit bilden, so daß ein langgestreckter Knochen den Platz von AB und C bzw. C und E einnimmt (ABC bei Asiatoceratodus und Neoceratodus bzw. EC bei Tellerodus, Abb. 1C, und Arganodus).

3. Zwischen C und E ist bei einigen devonischen Dipnoern ein unpaarer, medianer Knochen eingeschaltet. Bei Dipnorhynchus, einem unterdevonischen Dipnoer, wird dieser Knochen von der Öffnung des Pinealorgans durchbohrt bzw. mehrere kleine D-Knochen umlagern die Pinealöffnung. Dipterus valenciennesi weist einen oder mehrere D-Knochen in derselben Position auf, ohne daß eine Pinealöffnung nachweisbar ist (Abb. 1A). Der D-Knochen ist daneben nur bei einigen anderen devonischen Formen (Chirodipterus australis MILES 1977, Holodipterus gogoensis MILES 1977 und Ctenodus) nachweisbar; besonders deutlich tritt er bei langschnauzigen Formen wie Rhinodipterus und Griphognathus hervor. Bei den meisten Dipnoer-Gattungen fehlt ein D-Knochen. Der verschmolzene unpaare C-Knochen ist von vielen Autoren als D-Knochen bezeichnet worden.

4. Der Hauptsinneskanal verläuft durch die Knochen Z mit der Abzweigung der hinteren Kommissur, Y2 und Y1 (Abb. 1A). In Y2 endet die mittlere Grübchenlinie (Abb. 1A, mpl). Y<sub>2</sub> und Y<sub>1</sub> können zu einem Knochen Y verschmelzen (Abb. 1B; Sagenodus, Tranodis, Megapleuron, Gnathorhiza, Paraceratodus) oder mit X einen Knochen XY (Conchopoma) oder mit Z einen Knochen YZ (Abb. 1C; Tellerodus, Arganodus MARTIN 1979) bilden.

5. In X gabelt der Hauptsinneskanal bei allen postunterdevonischen Dipnoern in Supraorbital-(soc) und Infraorbitalkanal (ioc) auf (Abb. 1A). Der Supraorbitalkanal setzt sich im K-Knochen rostrad fort. In diesem Knochen endet die vordere Grübchenlinie (apl), möglicherweise die letzte Andeutung des ursprünglichen Verlaufs des Supraorbitalkanals hinein in den J-Knochen (Dipnorhynchus, Uranolophus), was als Abzweigung noch bei manchen Dipterus-Exemplaren zu sehen ist (Abb. 1A; WESTOLL 1949, fig. 3A, B, E, H, I; WHITE 1965, fig. 6, 14, 15, 20). Benutzt man den Verlauf der vorderen Grübchenlinie als Charakter des K-Knochens, so besitzt der X-Knochen bei vielen Dipnoern ebenfalls dieses Merkmal und wird daher hier als XK bezeichnet (Abb. 1B).

6. Der Supraorbitalkanal (soc) setzt sich rostrad fort in den Knochen L (lateral zu C), M (lateral zu C und E), N (lateral zu E), P (soc biegt mediad um) und Q (soc biegt rostrad um). Nimmt ein Knochen den Platz mehrerer Knochen der Supraorbitalserie ein, so wird hier, wie bei den medianen Knochen, eine zusammengesetzte Bezeichnung wie LM (Abb. 1B), KLMN (Abb. 1D), XKLMN (Abb. 1C) usw. benutzt.

### 4. Beschreibung

### Gattung Ptychoceratodus JAEKEL 1926

Synonyma: Ceratodus AGASSIZ 1838 [partim], Hemictenodus JAEKEL 1890 [partim]. Typusart: Ceratodus serratus AGASSIZ 1838.

Vorkommen: Keuper (obere Mitteltrias und Obertrias).

Ser. B, Nr. 70

Diagnose: Ceratodontider Dipnoer mit Zahnplatten mit schneidenden Kämmen. Schädeldach mit 3 medianen Knochen (AB, C, E), breiten KLMN+3-Knochen, einem kleinen separaten oder mit KLMN+3 oder I verwachsenen I-Knochen und einem I-Knochen, der nahezu so groß ist wie AB.

Synonymie: Die Gattung Ceratodus AGASSIZ 1838 umfaßt Dipnoer des Mesozoikums und Känozoikums mit sehr verschiedenen Zahnplatten. Die Typusart C. latissimus hat breite Zahnplatten mit flachen Kämmen, während C. serratus Zahnplatten mit schneidenden Kämmen besitzt. Letztere sind hier als eigene Gattung ausgeschieden. Für die Gattung steht der Gattungsname Ptychoceratodus zur Verfügung, den JAEKEL (1926) unter einer Skizze der Ober- und Unterkieferzahnplatten der Art runcinatus aufführte. Die Art runcinatus wird hier als Synonym von C. serratus angesehen. Die Gattung Hemictenodus ist von JAEKEL (1890: 7) für Ctenodus obliquus HANCOCK & ATTHEY aufgestellt worden. Ctenodus obliquus ist ein Synonym von Sagenodus inaequalis OWEN, somit der Gattungsname Hemictenodus ein Synonym von Sagenodus. Und die zweite von JAEKEL (1890) zu Hemictenodus gestellte Art intermedius ist ein Synonym von Ceratodus serratus.

Ptychoceratodus serratus (AGASSIZ 1838)

### Abb. 1-12, 15, 17

\*1838 Ceratodus serratus AGASSIZ 1833-44, 3, S. 135-136, Taf. 19, Fig. 18.

- 1840 C. serratus AG. AGASSIZ 1833-44, 1, S. XXXVII.
- 1844 C. runcinatus PLIENINGER in: MEYER & PLIENINGER 1844, S. 86, Taf. 11, Fig. 8.
- 1850 C. serratus AG. BEYRICH 1850, S. 163, Taf. 6, Fig. 3, 4.
- 1851 C. runcinatus Plien. Bronn & Roemer 1850-56, S. 93-94, Taf. 12, Fig. 16a-b.
- 1852 C. serratus AG. QUENSTEDT 1852, S. 187.
- 1855 C. serratus AG. GIEBEL 1855, S. 115, Taf. 47, Fig. 2.
- 1864 C. serratus AG. ALBERTI 1864, S. 206, 249, Tab. 1 (S. 321).
- 1871 C. runcinatus PLIEN. GÜNTHER 1871, S. 513, 520, Taf. 31, Fig. 10, Taf. 33, Fig. 4-6.
- 1878 C. runcinatus PLIEN. MIALL 1878, S. 21, 28.
- 1878 C. serratus AG. MIALL 1878, S. 30, 31, Taf. 5, Fig. 15.
- 1886 C. runcinatus PLIEN. ZITTEL 1886, S. 255.
- 1887 C. runcinatus PLIEN. ZITTEL 1887, S. 132—133, Abb. 142. 1887 C. runcinatus PLIEN. Böklen 1887, S. 80.
- 1888 C. serratus AG. FRITSCH 1888, S. 66, 86, 87.
- 1890 C. serratus AG. JAEKEL 1890, S. 6.
- 1890 C. runcinatus PLIEN. JAEKEL 1890, S. 4, 6.
- 1890 Hemictenodus intermedius JAEKEL 1890, S. 6, Abb. 2.
- 1891 C. runcinatus PLIEN. WOODWARD 1891, p. 272.
- 1891 C. serratus AG. WOODWARD 1891, p. 274.
- 1891 C. runcinatus PLIEN. TELLER 1891, S. 23, Abb. 5—8. 1896 C. runcinatus PLIEN. VOLZ 1896, S. 979.
- 1896 C. intermedius JAEKEL VOLZ 1896, S. 977, 979.
- 1896 C. (Hemictenodus) intermedius JAEKEL VOLZ 1896, S. 978.
- 1901 C. runcinatus PLIEN. SEMON 1901, S. 127.
- 1901 C. serratus AG. SEMON 1901, S. 127.
- 1901 Hemictenodus intermedius JAEKEL SEMON 1901, S. 127.
- 1908 C. serratus. ENGEL 1908, S. 133, 142.
- 1908 C. runcinatus. ENGEL 1908, S. 133, Abb. auf S. 140, 142, 160.
- 1910 C. runcinatus. FRAAS 1910, S. 189, Taf. 58, Fig. 1.
- 1918 C. runcinatus Plien. Peyer 1918, S. 37-40, 44, 45, 48, 50, 53, 54, 61, 62, 70-72, Abb. 5, 6a+b, Tab. II.
- 1918 C. serratus AG. PEYER 1918, S. 20, 61-62.
- 1918 Hemictenodus intermedius JAEKEL PEYER 1918, S. 38, 39, 44, 59, 62, 72.
- 1925 C. runcinatus PLIEN. PEYER 1925, S. 9, 13, 16.
- 1926 C. runcinatus PLIEN. DEECKE 1926, S. 83.
- 1926 C. serratus AG. DEECKE 1926, S. 84.
- 1926 Ptychoceratodus runcinatus (PLIEN.) JAEKEL 1926, Abb. 42.

- 1928 C. runcinatus PLIEN. SCHMIDT 1928, S. 347-348, Fig. 973 (= ENGEL 1908, Abb. auf S. 140) u. 974 (= AGASSIZ 1833-1844, Taf. 19, Fig. 18).
- 1932 C. runcinatus PLIEN. CHABAKOV 1932, S. 47, 50, 52, 55. 1936 C. runcinatus PLIEN. LINCK 1936, S. 52, 53, 55, 60, 61, 65.
- 1938 C. runcinatus PLIEN. LINCK 1938, S. 13, 14.
- 1938 C. runcinatus PLIEN. SCHMIDT 1938, Tab. auf S. 116.
- 1939 C. runcinatus Plien. Stromer 1939, S. 250, 252.
- 1949 C. runcinatus PLIEN. DECHASEAUX 1949, S. 83.
- 1959 C. runcinatus PLIEN. PEYER 1959, S. 154.
- 1962 C. runcinatus PLIEN. LINCK 1962, S. 199, 202.
- 1962 C. serratus AG. LINCK 1962, S. 199.
- 1966 C. runcinatus PLIEN. LEHMAN 1966, S. 290.
- 1966 C. serratus AG. LEHMAN 1966, S. 290.

- 1967 C. runcinatus PLIEN. VOROBYEVA 1967, S. 110.
  1968 C. runcinatus PLIEN. PEYER 1968, S. 113, 118.
  1968 C. runcinatus PLIEN. VOROBYEVA & MINIKH 1968, S. 86.
- 1968 C. serratus PLIEN. VOROBYEVA & MINIKH 1968, S. 86. [ex errore pro C. serratus Ag.1
- 1978 Ceratodus WILD 1978, Abb. auf S. 4.

Holotypus: Zahnplatte des rechten Pterygoids (AGASSIZ 1833-44, 3, S. 135f., Taf. 19, Fig. 18). Sammlung und Verbleib der Zahnplatte unbekannt.

Stratum typicum: Grès Keupérien ("Keupersandstein")

Locus typicus: Aargau, Schweiz.

Vorliegendes Material: rechtes Präartikulare mit Zahnplatte (50940a, Abb. 9B, C, 10B), rechtes Pterygoid mit Zahnplatte (50940b, Abb. 9A, C, 10A), 3 Vomerzähne (50937, Abb. 11B; 50938; 50939, Abb. 11A), 3 AB-Knochen (50942, Abb. 2A, B; 51126, Abb. 2D; 51129, Abb. 2C, 8), 2 E-Knochen (50939c, Abb. 5A, 7; 50942a, Abb. 5B), 2 rechte I-Knochen (50939a, Abb. 3B, 7; 51127a, Abb. 7), 2 linke I-Knochen (50939b, Abb. 3A, 7; 51127b ohne posterolateralen Abschnitt, J verschmolzen mit diesem Knochen, Abb. 8), 1 rechter KLMN+3-Knochen verschmolzen mit J (50940c, Abb. 4B, 7), 2 linke KLMN+3-Knochen (50940d verschmolzen mit J, Abb. 4A, 7; 51128 Bruchstück), 1 Knochen unsicherer Identifikation (50943, Abb. 12B), 1 "Angulare" (50941, Abb. 12A). 50942b, 50939a+b, 50940c+d, 50939c und 50940a+b gehören zu ein und demselben Exemplar. 51129, 51127a+b gehören zusammen zu einem zweiten Exemplar.

Fundhorizont: Oberer Lettenkeuper, Untere graue Mergel (oberes Ladin, Mitteltrias). Fundort: Autobahnbau Heilbronn-Nürnberg, ungefähr 1 km südöstlich des Ortes Kupferzell-Bauersbach, 12 km nördlich von Schwäbisch-Hall, Württemberg, Süddeutschland.

Diagnose: Mediane Knochenreihe aus gleichbreiten Knochenplatten (AB, C, E) zusammengesetzt; Raum für C durch mediad gerichtete Vorsprünge der KLMN+3-Knochen nahezu in einen gleich langen vorderen und hinteren Abschnitt geteilt. Supraorbitalkanal verläuft über KLMN+3 in einem mediocaudad ausschwingenden Bogen. Zahnplatte des Pterygoids mit 5 scharfen und einem sechsten flachen Kamm, Zahnplatte des Präartikulare mit 5 scharfen Kämmen.

### Knochen des Schädeldaches

Die Oberfläche aller Knochen ist skulpturlos. Außen- und Innenseite sind von schmalen, radiär zum Zentrum angeordneten oder unregelmäßig verlaufenden Rillen überzogen, vermutlich der Verlauf von Blutgefäßen. Die Knochenplatten bestehen aus Knochensubstanz, sie erreichen 0,8-0,9 cm Dicke.

AB-Knochen (Abb. 2): 3 bilateral symmetrische AB-Knochen liegen vor. Sie besitzen eine typische V-förmige Einbuchtung am Vorderrand zur Aufnahme des C-Knochens, wobei eine Lamelle (od. C) den C-Knochen in dieser Einbuchtung bis zur

Ser. B, Nr. 70



Abb. 2. Ptychoceratodus serratus (AG.), AB-Knochen. — A, B: 50942b; C: 51129; D: 51126. A<sub>1</sub>—D<sub>1</sub>: Außenseite; A<sub>2</sub>—D<sub>2</sub>: Innenseite.
a. end = Vertiefung für Anheftung des Endocraniums; a. J = Anlagerungsfläche für J;
a. KLMN+3 = Anlagerungsfläche für KLMN+3; a. KLMN+3 u. J = Anlagerungsfläche für KLMN+3 und J; com = hintere Kommissur; od. C = von C überlagerte Fläche; od. I = von I überlagerte Fläche; ul. J = von J unterlagerte Fläche; ul. KLMN+3 = von KLMN+3 unterlagerte Fläche. Höhe des Vorderrandes des AB-Knochens unterlagert. Dicht hinter der Mitte des AB-Knochens verläuft quer die hintere Kommissur (com) als Furche, die über dem Wachstumszentrum des Knochens verflacht (Abb.  $2A_1$ ,  $B_1$ ,  $C_1$ ) oder abrostrad ausbiegt (Abb. 2  $D_1$ ). Hinter der hinteren Kommissur fällt die Knochenoberfläche steil zu dem etwa  $\frac{1}{3}$  der gesamten Länge einnehmenden hinteren Abschnitt ab. Die 3 AB-Knochen unterscheiden sich in der Ausbildung der Anlagerungskanten für die Nachbarknochen. Während 50942b (Abb. 2A, B) und 51129 (Abb. 2C) deutlich 3 Einbuchtungen für KLMN+3 (a. KLMN+3), J(a.J) und I(a.I) zeigen, ist bei 51126 (Abb. 2D) eine einheitliche Anlagerungsfläche für KLMN+3 und J (a. KLMN+3 u. J) ausgebildet, was darauf hinweisen mag, daß hier J mit KLMN+3 verschmolzen ist. Außerdem ist bei 51126 an der Begrenzung zwischen dem Hauptteil des Knochens und dem tiefer liegenden caudalen Abschnitt beidseitig ein lateraler Vorsprung ausgebildet.

Die Innenseite des AB-Knochens ist flach mit einer medianen Vertiefung für die Anheftung an das Endocranium (a.end). Lateral erscheinen deutlich die Flächen abgesetzt, die von Lamellen von KLMN+3 (ul. KLMN+3) und J (ul.J) unterlagert



Abb. 3. Ptychoceratodus serratus (AG.), I-Knochen. — A: 50939a, linkes l; B: 50939b, rechtes I. A<sub>1</sub>—B<sub>1</sub>: Außenseite; A<sub>2</sub>—B<sub>2</sub>: Innenseite. com = hintere Kommissur; od. Y = von Y überlagerte Fläche; ul. Y = von Y unterlagerte Fläche; ul. KLMN+3 = von KLMN+3 unterlagerte Fläche; ul. Z = von Z unterlagerte Fläche.

Ser. B, Nr. 70

werden. Sie erscheinen aufgrund kontinuierlichen Größenwachstums in 51126 (Abb. 2D<sub>2</sub>) breiter als die reale Unterlagerung ist.

I-Knochen (Abb. 3): 2 linke und 2 rechte I-Knochen liegen vor. Nahezu vollständig erhalten sind 50939a (Abb. 3B) + b (Abb. 3A). Bei 51127a (Abb. 8) fehlt der größte Teil des caudalen, überlagerten Abschnitts, 51127b (Abb. 8) ist nur z. T. erhalten und mit dem J-Knochen verwachsen. Der Umriß des I-Knochens ist gekennzeichnet durch die anteromediale Einbuchtung für den J-Knochen, so daß der Vorderrand des I-Knochens halb so breit ist wie die Mitte des Knochens in Höhe der quer über den Knochen verlaufenden hinteren Kommissur. In der Mitte des Knochens ist die Furche für die hintere Kommissur (com) tief, mediad flacht sie etwas ab und laterad klingt sie völlig aus. Eine ovale Vertiefung in dieser Furche ist jeweils medial zum Knochenzentrum bei 50939a+b ausgebildet (nicht aber bei 51127a+b); hier mag das Sinnespolster des Sinneskanals tiefer liegen, so daß es in den Knochen zu liegen kommt. Eine ebensolche Vertiefung ist im rechten Abschnitt der Furche der hinteren Kommissur auf dem AB-Knochen 50942b ausgebildet.

Anterolateral reicht eine schmale, vom Y-Knochen überlappte Fläche (od.Y) über den Umriß der Knochenoberfläche hinaus. Der Y-Knochen über- und unterlagert den I-Knochen. Die laterale Unterlagerungsfläche ist durch eine Grenze in einen vorderen Abschnitt für den Y-Knochen (ul.Y) und einen hinteren Abschnitt für den Z-Knochen (ul.Z) schwach geteilt, aber deutlich durch einen Grat von der weiter anterior liegenden, von KLMN+3 unterlagerten Fläche (ul. KLMN+3) getrennt. Der mittlere Bereich der Knocheninnenseite ist glatt, im hinteren Bereich gewellt entsprechend der Aufwölbung auf der dorsalen Seite des caudalen, tiefer liegenden Abschnittes.

KLMN+3-Knochen und J-Knochen (Abb. 4): 2 vollständige, ein linker und ein rechter KLMN+3-Knochen und der Teil eines linken liegen vor. Es sind langgestreckte Knochen, etwa doppelt so lang wie breit; nur in der Mitte sind diese Knochen etwas breiter mit laterad und mediad vorspringenden Ecken. Die Oberfläche des Knochens ist leicht wellig. Medial zum Knochenzentrum liegt eine schwache Vertiefung, die caudal von einer steil ansteigenden Erhebung begrenzt wird. Als schwache Furche verläuft der Supraorbitalkanal (soc) schräg mediad von kurz hinter der lateralen Ecke und biegt rostrad um, bevor er das Knochenzentrum überquert und sich laterorostrad fortsetzt.

Das vordere Drittel der lateralen Begrenzung des KLMN+3-Knochens ist glatt und allmählich nach lateral abgeschrägt; dies ist die dorsale Begrenzung der Orbita (ob). Dahinter springt die laterale Begrenzung medial ein; sie bildet eine Bucht für die Anlagerung des X-Knochens (a.X). Caudad biegt die Begrenzung etwas mediad um; dieser Bereich wird als Anlagerungsbereich eines Y-Knochens (a.Y) gedeutet. — Die vorderen 2/5 der medialen Begrenzung des Knochens (von der Vorderkante bis zum ersten medialen Vorsprung) nimmt der E-Knochen (a.E) ein (Abb. 7). Der E-Knochen wird rostral vom KLMN+3-Knochen überlagert, während er über die längste Erstreckung KLMN+3 überlagert und im hintersten Abschnitt anlagert. Die caudal hinter dem ersten Vorsprung folgenden 3/10 der medialen Kante von KLMN+3 werden von C überlagert (a.C). Die Kante in der vorderen Hälfte dieses

Abb. 4. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), KLMN+3-Knochen mit J-Knochen verwachsen. — A: 50940d, linkes KLMN+3; B: 50940c, rechtes KLMN+3. A<sub>1</sub>—B<sub>1</sub>: Außenseite; A— B: Innenseite.

a. C = Anlagerungsfläche für C; a. E = Anlagerungsfläche für E; a. X = Anlagerungsfläche für X; a. Y = Anlagerungsfläche für Y; ob = dorsale Begrenzung der Orbita; od. A (recte: od. AB) = von AB überlagerte Fläche; od. I = von I überlagerte Fläche; pr. Pt. = Fortsatz zum Pterygoid; soc = Supraorbitalkanal.

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.al SCHULTZE, LUNGENFISCH AUS DER TRIAS SÜDDEUTSCHLANDS



Ser. B, Nr. 70

Abschnitts fällt wie die Kante zur Orbita allmählich ab. Es mag sein, daß diese Region nicht von einer Knochenplatte überdeckt ist, und daß der C-Knochen nicht so weit rostrad reicht, sondern nur den hinteren Abschnitt zwischen dem zweiten und dritten medialen Vorsprung einnimmt (vergleiche *Paraceratodus germaini* in Abb. 14). Da ein C-Knochen nicht gefunden wurde, ist die Frage nicht zu klären.

Der caudale Abschnitt des KLMN+3-Knochens bildet weitere Überlagerungsflächen für AB (mediocaudaler Saum vor od. A), J- und I-Knochen (od. I lateral von J). Der J-Knochen ist auf der Überlagerungsfläche mit den KLMN+3-Knochen 50940d (Abb. 4A) und 50940c (Abb. 4B) verwachsen; die Sutur zwischen beiden Knochen ist aber deutlich sichtbar. Der dritte KLMNJ+3-Knochen zeigt nur 2 breite caudale Überlagerungsflächen, eine mediocaudale für AB und eine laterocaudale für I. Dazwischen springt der Knochen caudad in der Form des J-Knochens auf den beiden



Abb. 5. Ptychoceratodus serratus (AG.), E-Knochen. — A: 50939c; B: 50942a. A<sub>1</sub>—B<sub>1</sub>: Außenseite; A<sub>2</sub>—B<sub>2</sub>: Innenseite.

anderen KLMN+3-Knochen vor, so daß anzunehmen ist, daß hier J mit KLMN+3 zu KLMNJ+3 verwachsen ist. In einem anderen Fall (51127b, Abb. 8) ist J mit I verwachsen, die Sutur zwischen beiden Knochen ist auf der Außen- und Innenseite sichtbar.

Die Innenseite des KLMN+3-Knochens ist durch einen ventral gerichteten, anteromedial zum Knochenzentrum liegenden Fortsatz (pr.Pt.) gekennzeichnet. Ein Grat, der eine medial steile und unregelmäßige Begrenzung hat, fällt von der Einbuchtung für den C-Knochen allmählich rostrad zu dem Fortsatz ab. Rostrad steigt der Grat steil auf und setzt sich in rechtem Winkel über die Breite des Knochens bis zur anterolateralen Ecke fort. Anterior und medial dieses Grates ist die Knochens neseite des hier nur 4—5 mm dicken Knochens sehr rauh; ein enger Kontakt mit dem Endocranium und der knorpligen Schnauze ist anzunehmen. Für einen engen Kontakt mit der knorpligen Schnauze spricht auch die unregelmäßige Begrenzung des Vorderrandes des KLMN+3-Knochens. Der ventral gerichtete Fortsatz selbst ist sehr verschieden ausgebildet. Während er auf dem rechten KLMN+3 (Abb. 4B) am ventralen Ende eine flache Einbuchtung zeigt, ist das Endstück des Fortsatzes des linken KLMN+3 (Abb. 4A) sehr unregelmäßig in 2 Stufen ausgebildet. Das weist darauf hin, daß dieser Fortsatz nicht direkt mit dem des Pterygoids in Verbindung steht, sondern über eine knorplige Verbindung. Die



Abb. 6. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), E-Knochen. — A: 50939c; B: 50942a. A<sub>1</sub>—B<sub>1</sub>: Außenseite; A<sub>2</sub>—B<sub>2</sub>: Innenseite. ul. KLMN+3 = von KLMN+3 unterlagerte Fläche.

Ser. B, Nr. 70

Innenfläche des Knochens lateral und caudal zu dem beschriebenen Grat ist glatt, vor allem im hinteren Abschnitt. Von der hinteren Ecke der Orbitabegrenzung greift in allen 3 KLMN+3-Knochen eine etwa 2 cm tiefe, breit V-förmige Vertiefung ein.

E-Knochen (Abb. 5+6): Neben den AB-Knochen liegen zwei weitere unpaare mediane Knochen vor, die auf den ersten Blick sehr unterschiedlich aussehen. 50939c (Abb. 5A+6A) ist eine nahezu quadratische Knochenplatte, 50942a (Abb. 5B+6B) dagegen ein länglicher Knochen (größte Breite etwa 2/5 der Gesamtlänge). Diese beiden Knochen sind nur halb so dick (4 mm) wie die anderen Knochen des Schädeldaches, mit Ausnahme des rostralen Abschnitts von KLMN+3, wo dieser Knochen dem Endocranium aufliegt. Letzteres muß ebenfalls für die beiden E-Knochen gelten, da die Innenfläche hier auch so rauh ist wie die rostrale Innenfläche von KLMN+3. Rostrad vom Knochenzentrum von E verläuft auf der Innenseite eine



Abb. 7. Ptychoceratodus serratus (AG.), Schädeldach zusammengesetzt aus 50940d (linkes KLMN+3 mit J), 50939c (E), 50940c (rechtes KLMN+3 mit J), 50939a (linkes I), 50942b (AB) und 50939b (rechtes I).

14

Erhebung, die in eine Vertiefung des Endocranium bzw. der knorpligen Schnauze eingreifen dürfte. Die schräg nach hinten innen abfallende vordere Kante von 50939 (Abb. 6A<sub>2</sub>) muß sich der knorpligen Schnauze direkt angelagert haben, während 50942a weiter rostrad verknöchert ist. Beide Knochen haben entlang beider Lateralbegrenzungen eine glatte Überlagerungsfläche (ul. KLMN+3), mit der der Knochen die vorderen 2/5 der medialen Begrenzung von KLMN+3 überlagert.

Zusammengesetztes Schädeldach (Abb. 7+8): Von den beschriebenen Knochen sind mehrere aufgrund genauester Übereinstimmung der Anlagerungs- und Überlagerungsflächen zu einem nahezu vollständigen Schädeldach (Abb. 7) und einem hinteren Abschnitt eines zweiten Schädeldaches (Abb. 8) zusammensetzbar.

6 Knochen passen zusammen zu einem nahezu vollständigen Schädeldach. Der E-Knochen 50939c verzahnt sich lateral sowohl mit dem rechten KLMN+3-Knochen 50940d als auch mit dem linken 50940c. Dasselbe gilt für die hinteren Knochen AB, rechtes und linkes I in Beziehung zu den KLMN+3-Knochen. Die im Vergleich zu den hinteren Knochen und zu E relativ großen KLMN+3-Knochen dominieren am Schädeldach. Ein C-Knochen, der den gesamten freien Raum zwischen E und AB oder nur die hintere Hälfte einnimmt, ist nicht erhalten. Der E-Knochen 50939c schließt mit dem Rostralrand der KLMN+3-Knochen ab, der zweite E-Knochen reicht in gleicher Position weiter rostrad (siehe Rekonstruktion *P. serratus* in Abb. 15).

Die 3 Knochen 51127a, b und 51129 bilden zusammen den hinteren Abschnitt eines zweiten Schädeldaches. Eindeutig ist die Verzahnung von 51127b mit 51129; J verwachsen mit I greift in die mittlere laterale Einbuchtung von AB. Dagegen berühren 51127a und 51129 einander nur an einer sehr begrenzten Strecke. Auf diesem Schädeldach verläuft die hintere Kommissur gerade und nicht in einem Bogen nach vorne wie auf dem anderen Schädeldach.



Abb. 8. Ptychoceratodus serratus (AG.), hinterer Abschnitt eines zweiten Schädeldaches aus 51127b (linkes I mit J), 51129 (AB) und 51127a (rechtes I).

### Zahntragende Knochen und Bezahnung

Hier sollen nur die Knochen eingehend beschrieben werden, die Zahnplatten tragen. Die Zahnplatten selbst werden von M. MARTIN behandelt.

Pterygoid (Abb. 9A, 10A): Das rechte Pterygoid 50940a gehört zu dem nahezu vollständig rekonstruierbaren Schädeldach. Das Pterygoid stützt die dorsale Zahnplatte gegen das Schädeldach ab. Ein kräftiger Fortsatz (pr. KLMN+3) reicht dorsad



a.im

Abb. 9. Ptychoceratodus serratus (AG.), Bezahnung. — A: 50940a, rechtes Pterygoid; A<sub>1</sub>: von lateral, A<sub>2</sub>: von lingual. B: 50940b, rechtes Präartikulare; B<sub>1</sub>: von lateral, B<sub>2</sub>: von lingual. C: rechtes Pterygoid und rechtes Präartikulare in Okklusion, von lingual. a. add = Anheftungsfläche des Adduktormuskels; a. im = Anheftungsfläche des Intermandibularmuskels; a. ps = Anlagerungskante des Parasphenoids; KLMN+3 (recte: pr. KLMN+3) = Fortsatz zum KLMN+3; sy = Symphyse der Pterygoide.

zu dem ihm entsprechenden Fortsatz des KLMN+3-Knochens. Die posterolaterale Fläche des Pterygoidfortsatzes ist über die gesamte Erstreckung des Fortsatzes rauh und tief gefurcht. Da der Fortsatz des KLMN+3-Knochens keine Kontaktfläche hat, die so lang ist wie die Kontaktfläche des Pterygoidfortsatzes, ist eine knorplige Verbindung zwischen beiden Fortsätzen anzunehmen, so daß eine gewisse "Federung" der Pterygoidzahnplatte gegeben ist, d.h. keine starre Verbindung zum Schädeldach.

Nur eine schmale Kante ( $\frac{1}{5}$  der Gesamthöhe Pterygoid + Zahnplatte) parallel zum Vorderrand der Zahnplatte bildet den symphysealen Kontakt (sy) zum gegenüberliegenden Pterygoid. Dahinter folgt eine  $1\frac{1}{2}$  mal so lange Kante für die Anlagerung des Parasphenoids.

Die Zahnplatte des Pterygoids besitzt 5 scharfe, hohe Kämme und einen flacheren letzten Kamm. Der erste Kamm greift vor den ersten der Präartikularzahnplatte und der letzte hinter den letzten der Präartikularplatte; die dazwischenliegenden greifen in die Furchen der Präartikularzahnplatte. Die posterolinguale Begrenzung weist eine lange Okklusionsfläche auf, die bei Okklusion der Zahnplatte nicht bedeckt ist. Die Bildung dieser Okklusionsfläche ist unklar.

Präartikulare (Abb. 9B, 10B): In engem Okklusionskontakt mit dem rechten Pterygoid 50940a steht das rechte Präartikulare 50940b; es gehört ebenfalls zum Exemplar des zusammengesetzten Schädeldaches. Das Präartikulare ist eine vertikale Knochenplatte, die, in der Mitte verbreitert, die Zahnplatte trägt. Es besitzt einen niedrigen Abschnitt vor der Zahnplatte und einen hinteren, doppelt so hohen Abschnitt. Direkt unter der Mitte der Zahnplatte ist der Ventralrand nach dorsal eingebuchtet, und vor dieser Einbuchtung erhebt sich auf der lingualen Seite ein schwacher vertikaler Steg (Abb. 9B<sub>2</sub>), der die Ansatzfläche der Adductormuskulatur (a.add) in der oberen Hälfte des hinteren Abschnitts von der Ansatzfläche der Intermandibularmuskulatur (a. im) im vorderen Abschnitt trennt. — Die labiale Seite des Präartikulare (Abb. 9B<sub>1</sub>) zeigt eine schwache, von der Zahnplatte überdachte Vertiefung, die bis vor die Zahnplatte reicht. Es ist die Anlagerungsregion des Meckelschen Knorpels; der vordere Abschnitt liegt vermutlich dem Angulare direkt an.



Abb. 10. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), Bezahnung. — A: 50940a, rechtes Pterygoid, von ventral; B. 50940b, rechtes Präartikulare, von dorsal.

Die Zahnplatte besitzt 4 scharfe Kämme und einen letzten flacheren Kamm, die durch tiefe Furchen getrennt sind. An der dorsalen Vorderkante des ersten Kammes sind 2 gegeneinander abgewinkelte Okklusionsflächen ausgebildet. Die laterale entsteht durch Kontakt mit der Innenseite des ersten Kammes der Pterygoidzahnplatte, während für die mediale bei Okklusion der beiden Zahnplatten kein Kontakt mit der Pterygoidzahnplatte besteht. Bei *Neoceratodus* zeigt der erste Kamm der Präartikularzahnplatte nur eine lange Abnutzungsfläche als Kontaktfläche mit dem ersten Kamm der Pterygoidzahnplatte.

Vomer (Abb. 11): 3 Vomeres liegen vor; 50939 (Abb. 11A) kann nach den Fundumständen zu dem zusammensetzbaren Schädeldach gehören, 50938 stammt aus derselben Schicht, ist aber kleiner, und 50937 (Abb. 11B) wurde in einem tieferen Niveau gefunden. Obwohl *Ceratodus*-Zahnplatten relativ häufig gefunden wurden, waren Vomeres sehr selten (das gilt nicht nur für Kupferzell-Bauersbach, sondern ganz allgemein für die Trias). Das mag in vielen Fällen an Verwechslungen liegen, da die Form des Zahnes entfernt einer *Megalodon*-ähnlichen Muschel gleicht. Von einem medialen "Wirbel" steigt der Zahnkamm in einem Halbbogen auf. Anwachsstreifen ziehen vom medialen "Wirbel" zum Zahnkamm, die älteren vertikal bis schräg, die jüngsten horizontal, parallel zur Vomerbasis. Der Zahn sitzt einer Knochenbasis auf, die medial anteriad und lateral posteriad verbreitert ist. — 50939 und 50938 sind im Vergleich zu 50937 niedrig. 50937 ähnelt einer "Zipfelmütze"; die Pulpahöhle ist offen, da die Knochenbasis fehlt.



Abb. 11. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), rechte Vomeres. — A: 50939; B: 50937. A<sub>1</sub>—B<sub>1</sub>: von anterior; A<sub>2</sub>—B<sub>2</sub>: von posterior.

### Unterkiefer

Neben dem Präartikulare liegt der langgestreckte äußere Deckknochen des Unterkiefers vor (50941), das sogenannte "Angulare", das die Position verschiedener Knochen (Artikularfortsatz + hinteres Dentale + hinteres Infradentale nach SCHULT-ZE 1969 oder "external dermal bone of jaw composed of membraneous portions of middle and posterior oral and posterior mandibular canal bones" = MDE nach JARVIK 1967) im Unterkiefer devonischer Lungenfische einnimmt. Nach den Fundumständen gehört das "Angulare" zu demselben Exemplar wie das zusammengesetzte Schädeldach.

"Angulare" (Abb. 12A): Das "Angulare" ist ein plattiger Knochen mit einem caudalen Abschnitt doppelt so hoch wie der rostrale Abschnitt. Von der caudalen Spitze steigt der Dorsalrand unter 45° rostrad an. An der dorsalen Ecke (Abb. 12A<sub>1</sub>), wo der rostrad ansteigende hintere Abschnitt und der horizontal verlaufende Abschnitt des Dorsalrandes zusammentreffen, ist ein dreieckiges Feld von der übrigen Knochenoberfläche tiefer abgesetzt. Dies dreieckige Feld mit seinen dorsocaudad verlaufenden Riefen ist ein Teil der Ansatzfläche des Adduktormuskels (add). Ventral ist das dreieckige Feld durch den caudad verlängerten horizontalen



Abb. 12. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), A: 50941, rechtes "Angulare", A<sub>1</sub>: Außenseite, A<sub>2</sub>: Innenseite; B: 50943, Knochen unsicherer Identifikation, B<sub>1</sub>: Außenseite, B<sub>2</sub>: Innenseite.

add = Ansatzfläche des Adduktormuskels; c. R = Passage für Lymphgefäße (Rugescher Kanal); n. V, VII = Furche für die Passage vermutlich der beiden Nervenäste Ramus mandibularis V + Ramus mentalis externus VII; s. Da = Anlagerungsgrenze des knorpligen vorderen Dentale; s. Ida = Sutur mit dem vorderen Infradentale; ul. Mka = vom vorderen Abschnitt des Meckelschen Knorpels unterlagerte Fläche; ul. Mkp = vom hinteren Abschnitt des Meckelschen Knorpels unterlagerte Fläche.

Ser. B, Nr. 70

Dorsalrand begrenzt. Hinter diesem Rand verläuft eine Furche, die sich auf die Innenseite (Abb. 12A2: n. V, VII) verlängert. Dies mag der gemeinsame Kanal für die beiden Nervenäste Ramus mandibularis V und Ramus mentalis externus VII sein. Mit einer leichten Neigung fällt der horizontale Abschnitt des Dorsalrandes rostrad ab, um dann rostral zur Schnauze hin wieder kurz anzusteigen. Der rostrale Abschnitt läuft aber nicht in eine Spitze aus, wie es in vorliegendem Exemplar mit hellerer Masse rekonstruiert worden ist. Die erhaltene unregelmäßige Begrenzung (s. Da) ist oder ist nahezu die Begrenzung zum vorderen knorpeligen Abschnitt (= vorderes Dentale nach SCHULTZE 1969 oder dentary nach MILES 1977) des Unterkiefers. Die vordere gezähnelte, venterocaudad verlaufende Begrenzung (s. Ida) ist die Sutur zum vorderen Infradentale (SCHULTZE 1969 = postsplenial nach MILES 1977). Entlang des leicht konkaven Ventralrandes verläuft eine Rinne, die dort endet, wo der Ventralrand zur caudalen Spitze des "Angulare" aufsteigt. Auf der Innenseite (Abb. 12A<sub>2</sub>) begrenzen schräg nach rostral konvergierende Kanten ein Dreieck; hier legt sich der hintere Teil des Meckelschen Knorpels (ul. Mkp) der Innenseite des "Ångulare" an. Der rostrale Abschnitt des Meckelschen Knorpels liegt der quadratischen rauhen Fläche (ul. Mka) hinter der Sutur zum vorderen Infradentale an. Zwischen den beiden rauhen Anlagerungsflächen des Meckelschen Knorpels liegt ein glatter Abschnitt, eine Passage für Lymphgefäße (Rugescher Kanal: c.R).

### Knochen unsicherer Identifikation

Ein weiterer, nur unvollständig erhaltener Knochen (50943) gehört nach den Fundumständen ebenfalls zu demselben Exemplar wie das zusammengesetzte Schädeldach. Die Außenseite (Abb.  $12B_1$ ) dieses Knochens ist ein wenig konvex gewölbt, entsprechend ist die Innenseite (Abb.  $12B_2$ ) konkav mit einem hochragenden unteren Rand. Nur in dem schmalen linken Abschnitt (Abb.  $12B_2$ ) sind die obere und untere Begrenzung erhalten, alle anderen Begrenzungen sind Bruchkanten. Die Erhaltung ist zu unvollständig, als daß eine Identifikation des Knochens möglich erscheint.

### 5. Vergleiche

Die Gattung Ceratodus wurde von AGASSIZ (1833-44) auf Zahnplatten begründet. Die Typusart C. latissimus besitzt breite, flache Zahnplatten (CHABAKOV's "Ceratodi lati"), während das vorliegende Exemplar schmale Zahnplatten mit schneidenden Kämmen besitzt, die nahezu bis zum inneren Winkel als scharfe Kämme getrennt sind (CHABAKOV's "Ceratodi excisi"). In Gestalt der Pterygoidund Präartikularzahnplatten und in der Ausbildung der Kämme stimmt die vorliegende Form völlig mit Ceratodus serratus AGASSIZ 1838 (= C. runcinatus PLIENINGER 1844) überein. C. serratus ist als C. runcinatus zusammen mit C. kaupi aus dem Lettenkeuper Württembergs bekannt (SCHMIDT 1928, 1938), also aus demselben stratigraphischen Bereich wie die Fundstelle bei Kupferzell-Bauersbach. Von C. kaupi unterscheidet sich die vorliegende Form in der Anzahl der Kämme und deren Ausbildung nahe des inneren Winkels der Zahnplatten. Das vorliegende Material hat, wie C. serratus, auf der Pterygoidzahnplatte 5 scharfe und einen sechsten flachen Kamm gegenüber 5 bei C. kaupi, und wie C. serratus auf der Präartikularzahnplatte 5 Kämme gegenüber 4 bei C. kaupi. Die Kämme sind wie bei C. serratus nahezu bis zum inneren Winkel durch tiefe Furchen getrennt, während dies bei C. kaupi nur über etwas mehr als die halbe Distanz der Fall ist. Die artliche Zuordnung des vorliegenden Materials ist also eindeutig. Zu diskutieren ist die Gattungszuordnung.

Isolierte ceratodontide Zahnplatten aus dem Mesozoikum und dem Tertiär sind bisher immer der Gattung *Ceratodus* zugeordnet worden. Aufgrund der Zahnplatten allein ist es schwierig, verschiedene Gattungen zu begründen (siehe z.B. PEYER 1918:

### SCHULTZE, LUNGENFISCH AUS DER TRIAS SÜDDEUTSCHLANDS

72). Die gefundenen Schädeldächer haben indessen gezeigt, daß die Zahnplatten nicht oder nur beschränkt die Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen widerspiegeln. Die Unterschiede in der Zusammensetzung der Schädeldächer haben alle Autoren als ausreichend befunden, neue Gattungen zu begründen. Die bisher beschriebenen Schädeldächer sind mit Zahnplatten mit schneidenden Kämmen zusammen gefunden worden, während die Gattung *Ceratodus* auf breiten, flachen Zahnplatten (*C. latissimus*) begründet ist. Auch das vorliegende Schädeldach ist mit schneidenden Zahnplatten assoziiert und unterscheidet sich von allen bisher beschriebenen Schädeldächern. Es wird hierfür in vorliegender Arbeit der von JAEKEL (1926) für *C. runcinatus* vorgeschlagene Gattungsname *Ptychoceratodus* benutzt (Diagnose siehe S. 6). Der Gattungsname *Ceratodus* bleibt beschränkt auf Vertreter der Ceratodontiden mit breiten, flachen Zahnplatten (Typusart *Ceratodus latissimus* AGASSIZ 1838). Es mag sich später ergeben, daß auch unter den Formen mit flachen Zahnplatten — ebenso wie bei denen mit schneidenden Kämmen — mehrere Gattungen verborgen sind.

Der Gattung *Ptychoceratodus* am nächsten steht *Arganodus* MARTIN 1979 (Abb. 15). Deutliche Unterschiede bestehen darin, daß C und J bei *Ptychoceratodus* zumeist separate Knochen sind, primitive Merkmale gegenüber *Arganodus*. Bei *Arganodus* hingegen ist C mit E (oder mit AB?) verschmolzen und J mit KLMN+3. *Arganodus* hat eine höhere Anzahl an Zahnkämmen (8 auf der Pterygoidzahnplatte und 7 auf der des Präartikulare) gegenüber 5–6 bei *Ptychoceratodus*, worin letztere Gattung weiterentwickelt ist vom primitiven Zustand mit mehr Zahnkämmen.

Aus dem mittleren Stubensandstein (mittlerer Keuper, Obertrias) des Strombergs (Steinbruch im "Mutzig", NW von Ochsenbach, Württemberg) beschrieb LINCK (1963) 5 Knochenplatten eines Schädeldaches, von denen eine (Taf. 20, Fig. 3) bei der Präparation zerstört wurde. Er stellte sie zur Art C. rectangulus LINCK 1936. Es liegen vor<sup>1</sup>): 2 KLMN+3-Platten, eine linke (Taf. 20, Fig. 1: anterior = unterer Bildrand, lateral = Begrenzung der Orbita am rechten Bildrand) und eine rechte (Taf. 20, Fig. 2: anterior = untere linke Bildecke, lateral = linker Bildrand), eine rechte I-Platte (Abb. 1: anterior = untere rechte Bildecke, lateral = linke, untere Bildecke), ein Knochen unbestimmbarer Postition (Taf. 20, Fig. 1) und die zerstörte E-Platte (Taf. 20, Fig. 3: anterior = oberer Bildrand). Die Deutung der zerstörten medianen Platte als E-Knochen beruht vor allem auf der gelappten Ausbildung der posterolateralen Begrenzung, die der rostrolateralen Begrenzung des KLMN+3-Knochens entspricht, so daß beide Knochen miteinander eine gezackte Naht bilden. Der E-Knochen und der KLMN+3-Knochen 19705 scheinen von Exemplaren etwa gleicher Größe zu stammen. Der rechte KLMN+3-Knochen 19706 ist in Abb. 13 verkleinert worden, um E angepaßt werden zu können. Unklar ist die Lage von I in Bezug zu KLMN+3. Wenn I so dicht an KLMN+3 heranreicht wie bei Arganodus und P. serratus, dann fehlt der Platz für einen J-Knochen oder dieser ist sehr klein. Aus dem Verlauf der medialen Begrenzung des linken KLMN+3-Knochens ist auf einen C-Knochen ähnlicher Gestalt wie bei P. serratus zu schließen (Abb. 15). In der Rekonstruktion (Abb. 13) ist I an KLMN+3 herangeführt worden; dadurch erhält man einen schmalen AB-Knochen mit rostraler Verbreiterung, wobei dieser Raum vom J-Knochen eingenommen sein kann. C. rectangulus besitzt nach der Rekonstruktion wie P. serratus 3 mediane Knochen (AB, C, E), im Unterschied zu Arganodus. J mag als isolierter Knochen auftreten oder mit I oder KLMN+3 verschmolzen sein. C. rectangulus gehört demnach zur Gattung Ptychoceratodus. Die Anzahl der Zahnkämme ist gegenüber P. serratus weiter reduziert (4 auf der Zahnplatte des Präartikulare

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Abgüsse der 2 KLMN+3-Platten und der rechten I-Platte hat mir Dr. WILD, Ludwigsburg, freundlicherweise zugeschickt.

und 5 auf der des Pterygoids). Im Schädeldach unterscheidet sich *P. rectangulus* von *P. serratus* durch den großen und breiten E-Knochen und den rechtwinkligen Verlauf des Supraorbitalkanals auf KLMN+3.



Abb. 13. Ptychoceratodus rectangulus (LINCK); Rekonstruktion des Schädeldaches nach Abgüssen von 19705 (linkes KLMN+3), 19706 (rechtes KLMN+3) und 19707 (rechtes I) und LINCK 1963, Taf. 20, Fig. 3 (E).

In der Stuttgarter Sammlung in Ludwigsburg liegt der Innenabdruck (Nr. 50944) eines weiteren Schädeldachknochens eines triassischen Dipnoers aus den Lehrbergschichten (Bunte Mergel, Mittlerer Keuper, Obere Trias) von Stuttgart-Sonnenberg. Dieser AB-Knochen (Abb. 14) ist viel schlanker als die AB-Knochen von *P. serratus*; die größte Breite des Knochens entspricht etwa dem Abstand vom Wachstumszentrum zum vorderen Knochenrand, d. h., daß das Wachstumszentrum weit caudal liegt. Die Gestalt dieses AB-Knochens ist so verschieden von *P. serratus*, daß ich die Form nicht als derselben Gattung zugehörig ansehe. Falls dieser Knochen den Zahnplatten von *C. concinnus* PLIENINGER 1844 zuzuordnen ist, dann ist *C. concinnus* nicht zur Gattung *Ptychoceratodus* zu rechnen. Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.al SCHULTZE, LUNGENFISCH AUS DER TRIAS SÜDDEUTSCHLANDS

![](_page_22_Picture_1.jpeg)

Abb. 14. Ceratodus ?concinnus PLIENINGER; AB-Knochen aus den Lehrbergschichten (Mittlerer Keuper, Obere Trias) der Roten Wand, Stuttgart-Sonnenberg. Abguß der als Abdruck erhaltenen Innenseite von 50944.

### 6. Verwandtschaftsbeziehungen triassischer Ceratodontiden

Mit immer neuen Schädelfunden triassischer ceratodontider Dipnoer wird die verschiedentlich geäußerte Annahme bestätigt, daß die *Ceratodus*-Zahnplatten nicht die Gattungsmannigfaltigkeit der Ceratodontiden wiedergeben (LINCK 1963, VORO-BYEVA 1967). Im Gegensatz dazu kann angenommen werden, daß die auf Zahnplatten begründete Artenzahl zu hoch ist. Es ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß die meisten Ceratodontiden der Trias nicht direkte Vorfahren von *Neoceratodus* sind (PEYER 1918, LINCK 1963). Vielmehr gibt es innerhalb der Ceratodontiden verschiedene Entwicklungsreihen (BERTMAR 1968). Es mag sein, daß die Lepidosirenidae *Neoceratodus* näher stehen als irgendeinem anderen triassischen Ceratodontiden der Gnathorhiza (MILES 1977). Auf diese Problematik wird hier nicht näher eingegangen. Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Formen mit *Ceratodus*-Zahnplatten, deren Schädeldächer bekannt sind. Ähnliche Untersuchungen hat MARTIN (1979a) angestellt.

Die triassischen Ceratodontiden setzen die Tendenz der jungpaläozoischen Formen fort, die Anzahl der Schädelknochen zu reduzieren. A und Z sind nicht mehr als Einzelknochen ausgebildet (Z noch bei *Paraceratodus* und *Beltanodus*, den stratigraphisch ältesten Ceratodontiden). C ist unpaar (Ausnahme: *Beltanodus*) oder der Platz von C ist von anterior oder posterior gelegenen Knochen eingenommen. Die Sinneskanalknochen verschmelzen zu einem Knochen YZ, der den Hauptsinneskanal trägt, und zu einem Knochen KLMN, der den Supraorbitalkanal trägt. In den Verschmelzungstendenzen kann man 3 Richtungen unterscheiden:

1. Bildung breiter Knochenserien, einer medianen und zweier lateraler, unter Einschluß von K in einen großen Knochen zwischen Orbita und medianer Knochenreihe (*Ptychoceratodus Arganodus*).

2. Verbreiterung des hinteren medianen Knochens (Ceratodus formosus, Tellerodus).

3. Bildung eines langgestreckten hinteren medianen Knochens und langgestreckter schmaler lateraler Knochen ohne Einschluß von K (*Neoceratodus*).

Anordnung und "Verschmelzung" der Schädeldachknochen werden hier als Ausdruck näherer Verwandtschaft der genannten Gattungen aufgefaßt. Aber schwierig ist es, die Beziehungen dieser 3 Gruppen zueinander oder zu anderen triassischen oder jungpaläozoischen Formen zu klären, da das Knochenplattenmu-

Ser. B, Nr. 70

ster nicht genügend Merkmale hergibt, um die Verwandtschaftsbeziehungen aller Gattungen durch Synapomorphien zu charakterisieren. Auch ist bei dem jetzigen Kenntnisstand einiger weniger Schädeldächer nicht sicher, ob die Anordnung der Knochenplatten einer so geringen Variabilität unterliegt wie bei *Neoceratodus*.

### Verwandtschaftsbeziehungen von Arganodus und Ptychoceratodus Abb. 15

Arganodus und Ptychoceratodus besitzen als gemeinsames abgeleitetes Merkmal den KLMN+3-Knochen, der J immer (Arganodus) oder nur individuell (P. serratus) einschließt. Arganodus ist in der Knochenreduktion weiter fortgeschritten als Ptychoceratodus mit 2 medianen Knochen gegenüber 3. Ein KLMN+3-Knochen ohne Einschluß von X tritt auch bei der triassischen Gattung Microceratodus, ein KLM-Knochen bei dem triassischen Paraceratodus sp. (BELTAN 1968) auf. Microceratodus ist gegenüber Ptychoceratodus ursprünglicher in der Ausbildung gleichgroßer Knochen I und J. Auf dem rostralen Knochen biegt der Supraorbitalkanal rostrad um. Dieses letztere Merkmal besitzt Microceratodus gemeinsam mit oder parallel (so angenommen in Abb. 15, da die weiter rostral reichende Verknöcherung des rostralen Knochens bei den verschiedensten paläozoischen und jüngeren Dipnoern auftritt) zu Paraceratodus sp. (BELTAN 1968).

Das von BELTAN (1968) *Paraceratodus* zugeordnete Exemplar unterscheidet sich in mehreren Merkmalen sehr deutlich von *Paraceratodus* LEHMAN, CHATEAU, LAURAIN & NAUCHE 1959. Begründet auf diesen Unterschieden wird hier eine neue Gattung für dieses Exemplar aufgestellt:

### Gattung Beltanodus n. g.

(Paraceratodus. - BELTAN 1968, S. 119-121)

Typusart: Beltanodus ambilobensis n. sp.

Vorkommen: Eotrias, Madagaskar.

Derivatio nominis: zu Ehren von Mlle. L. BELTAN, Paris, der Erstbeschreiberin des Exemplars.

Diagnose: Triassischer Dipnoer mit paarigen C-Knochen und breiten AB- und EQ-Knochen. I und J etwa gleich groß; ein KLM-Knochen; Y und Z als Einzelknochen ausgebildet.

Beltanodus ambilobensis n. sp.

1968 Paraceratodus sp. — BELTAN 1968, S. 119—121, Abb. 44, Taf. 50.

Holotypus: Schädeldach; Institut de Paléontologie Paris, Inv. Nr. 221.

Diagnose: siehe Gattungsdiagnose.

Stratum typicum: Eotrias.

Locus typicus: Lokalität in der Nähe von Ambilobe in N-Madagaskar.

Derivatio nominis: nach Ambilobe, Ort in N-Madagaskar nahe der Fundstelle.

Abb. 15. Verwandtschaftsbeziehungen postpaläozoischer Dipnoer, I: Tendenz zur Verbreiterung der Knochenregion lateral zu C und E: Arganodus atlantis, Obere Trias, nach MARTIN 1979, Abb. 1; Ptychoceratodus rectangulus, Obere Trias, nach Abb. 13; Ptychoceratodus serratus, obere Mittlere Trias, nach Abb. 17, aber hier mit E-Knochen 50942a; Microceratodus angolensis, Untere Trias, nach LEHMAN 1966, Abb. 21 und TEIXEIRA 1954, Taf. 3, Fig. 2; Beltanodus ambilobensis n. g. n. sp., Untere Trias, nach Holotypus in der Sammlung des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Megapleuron zangerli, Oberkarbon, nach SCHULTZE 1977, Abb. 4A. Alle Schädeldächer auf gleiche rostro-caudale Länge gebracht. □ plesiomorph,

24

![](_page_24_Figure_1.jpeg)

25

Ser. B, Nr. 70

Vergleiche: Beltanodus unterscheidet sich von allen triassischen und einigen jungpaläozoischen Dipnoern (Sagenodus, Conchopoma) durch das primitive Merkmal paariger C-Knochen. I und J sind gleich groß, ein weiterer Unterschied zu allen anderen triassischen Dipnoern mit Ausnahme von Paraceratodus, bei dem jedoch I nicht von der hinteren Kommissur überquert wird. Gegenüber Paraceratodus istaußerdem Z durch I von AB getrennt, KLM grenzt an C, ein normaler Kontakt zwischen AB, C und EQ ist ausgebildet, und EQ ist sehr breit. Falls die Schwanzflosse "Ceratodus sp." aus der Untertrias von N-Madagaskar (DECHASEAUX 1949) zur gleichen Gattung gehört, unterscheidet sich Beltanodus von Paraceratodus auch in der Länge des unpaaren Flossensaumes. Er reicht bei Paraceratodus viel weiter

![](_page_25_Figure_3.jpeg)

Abb. 16. Verwandtschaftsbeziehungen postpaläozoischer Dipnoer, II: Tendenz zur Verbreiterung des hinteren medianen Knochens: *Tellerodus sturii*, Obere Trias, nach einem freundlicherweise von Dr. M. MARTIN, Ludwigsburg, zur Verfügung gestellten Abguß; *C. formosus*, Mittlere Trias, nach WHITE 1965, Abb. 39; *Paraceratodus germaini*, Untere Trias, nach Holotypus und weiteren Exemplaren in der Sammlung des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Alle Schädeldächer auf gleiche rostro-caudale Länge gebracht. □ plesiomorph, ■ apomorph.

### SCHULTZE, LUNGENFISCH AUS DER TRIAS SÜDDEUTSCHLANDS

27

anteriad, sowohl dorsal als auch ventral. Der breite AB-Knochen von *Beltanodus* ähnelt dem von *Paraceratodus* und unterscheidet *Beltanodus* auf der anderen Seite von allen anderen triassischen Ceratodontiden.

Als Synapomorphie von Beltanodus mit den anderen Formen in der Entwicklungsreihe zu Arganodus ist hier die Ausbildung von KLM (N noch nicht mit eingeschlossen) unter Ausschluß von X angenommen. Beltanodus hat mit den paarigen C-Knochen, gleich großen I- und J-Knochen und separatem Z eine ursprünglichere Schädeldachkonfiguration als die paläozoische Gattung Sagenodus. Der breite AB-Knochen, paarige C-Knochen und ein unpaarer E-Knochen sind im Karbon bei Megapleuron wiederzufinden, so daß diese Gattung dem Schädeldach nach von allen jungpaläozoischen Dipnoern der Entwicklungslinie zu Arganodus am nächsten steht. Auch das Schädeldach von Tranodis mit KLM-Knochen und separatem X-Knochen paßt in diese Reihe; ursprünglicher gegenüber Megapleuron ist bei dieser Gattung die Ausbildung paariger E-Knochen.

### Verwandtschaftsbeziehungen von *Tellerodus* und *C. formosus* Abb. 16

Die auffallende Ähnlichkeit zwischen *Tellerodus* und *C. formosus* WADE wurde von WHITE (1965: 30-31) hervorgehoben. Beide Dipnoer stammen aus der Obertrias. Sie besitzen einen breiten hinteren medianen Knochen (ABIJ). *Tellerodus* ist weiter fortgeschritten in der Knochenreduktion (EC, KLMN) als *C. formosus*. Ein breiter hinterer medianer Knochen (AB ohne Einschluß von I und J) tritt bei den triassischen Dipnoern *Paraceratodus* und *Beltanodus* auf. *Beltanodus* entspricht mit der Ausbildung von KLM ohne Einschluß von X der Gruppe um *Arganodus* und *Ptychoceratodus* während *Paraceratodus* mit dem breiten hinteren bis mittleren Schädeldach, aufgebaut aus isolierten Knochen, mehr an *C. formosus* und *Tellerodus* erinnert. Bei *Tellerodus* und *C. formosus* ist im Gegensatz zu *Paraceratodus* X von K und L getrennt. Noch weniger als zur frühtriassischen Gattung *Paraceratodus* bestehen nähere Beziehungen zu paläozoischen Dipnoern. *Tellerodus* und *C. formosus* stehen sehr isoliert da.

### Verwandtschaftsbeziehungen von Neoceratodus Abb. 17

Die Zusammensetzung des Schädeldaches von Neoceratodus mit seinen langgestreckten Knochenplatten unterscheidet sich von allen triassischen Formen, von denen das Schädeldach bekannt ist. Dies bestätigt PEYER's (1918: 73) Ergebnis, gewonnen aus dem Studium der Zahnplatten, "daß die Ceratodontiden der europäischen Trias nicht die direkten Vorfahren der noch jetzt lebenden Gattung *Epiceratodus* sind, ..." Ein gewisser Grad an Übereinstimmung besteht mit Asiatoceratodus, einer Gattung mit langgestreckten ABC-Knochen und einem XK-Knochen. Letzteres Merkmal läßt diese Schädelknochenanordnung an die jungpaläozoische Gattung Sagenodus anschließen.

Schwierigkeiten bei der Ableitung von Neoceratodus von Asiatoceratodus bilden die Zahnplatten. Asiatoceratodus hat schneidende Kämme, während Neoceratodus flache Zahnplatten hat. Ich stimme hier allerdings VOROBYEVA (1967) zu, daß man bei der Ableitung der Verwandtschaftsbeziehungen der Ceratodontiden nach Zahnplatten vorsichtig sein sollte, da nicht klar ist, ob sie sich adaptiv leicht verändern oder sich konservativ verhalten. Leider sind bei den vorliegenden Schädeldächerm meist die Zahnplatten nicht bekannt, so daß Schädeldach- und Zahnplatten-Phylogenie einander nicht direkt gegenübergestellt werden können.

Ser. B, Nr. 70

![](_page_27_Figure_3.jpeg)

Die Ceratodontiden haben im frühen Mesozoikum eine große Blüte erlebt. Selbst wenn man alle Unsicherheiten in der Ableitung der Verwandschaftsbeziehungen der triassischen Ceratodontiden berücksichtigt, zeigt sich, daß verschiedene Entwicklungslinien vorliegen, deren Zusammenhang hier allerdings nicht hergestellt werden konnte. Der Pterygoidfortsatz, der von MILES (1977) als Synapomorpie für alle postpaläozoischen Dipnoer angesehen wird, tritt parallel bei *Gnathorhiza* (BERMAN 1976; Fußnote MILES 1977: 305) aus dem Unterperm auf und muß auch in den hier postulierten Entwicklungslinien parallel auftreten, da er bei *Sagenodus, Megapleuron* und *Tranodis* nicht vorhanden ist. Charakteristisch für alle drei ausgeschiedenen Entwicklungslinien ist die Bildung des Schädeldaches aus wenigen großen Knochenplatten. Die Bildung dieser Knochenplatten ist verschieden, nur der Knochen YZ tritt parallel in allen 3 Reihen auf.

### 7. Literatur

- AGASSIZ, L. (1833-44): Recherches sur les Poissons Fossiles. 1-5, mit Taf.; Neuchâtel (Petitpierre).
- ALBERTI, F. v. (1864): Ueberblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. XX + 353 S.; Stuttgart (Cotta).
- BELTAN, L. (1968): La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar: le neurocrâne. — Cahiers Paléont., 1968, 135 S.; Paris (C.N.R.S.).
- BERMAN, D. S. (1976): Cranial morphology of the Lower Permian lungfish Gnathorhiza (Osteichthyes: Dipnoi). — J. Paleont., 50: 1020—33, Lawrence/Kansas.
- BERTMAR, G. (1968): Phylogeny and Evolution in Lungfishes. Acta Zoologica, 49: 189–201; Lund.
- BEYRICH, E. (1850): Ueber einige organische Reste der Lettenkohlenbildung in Thüringen. Z. deutsch. geol Ges., 2: 153—168; Berlin.
- BÖKLEN, H. (1887): Die Gattung Ceratodus. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 43: 76—81; Stuttgart.
- BRONN, H. G. & ROEMER, F. (1850—56): Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. 3. Aufl., 3 Bde.; Stuttgart (Schweizerbart).
- CASTELNAU, F. L. (1876): Mémoire sur les poissons appelés barramundi par les aborigènes du nord-est de l'Australie. J. Zool. (Gervais), 5: 129—136; Paris.
- DECHASEAUX, C. (1949): Paléontologie de Madagascar XXVII. Contribution à l'étude du genre Ceratodus. Les Ceratodus de Madagascar. Ann. Paléont., 35: 75—86; Paris.
- DEECKE, W. (1926): Pisces triadici. Fossilium Čatalogus, I: Animalia. Pars 33, 201 S.; Berlin (Junk).
- CHABAKOV, A. V. (1932): Description des restes de Ceratodontidae, trouvés dans les calcaires triasiques du Mont Bogdo. — Trav. Inst. Paléont., Acad. Sci. USSR, 1: 45—55; Moskau.
- ENGEL, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. Anleitung zum Erkennen der Schichten und zum Sammeln der Petrefakten. 3. Aufl., 670 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FORSTER-COOPER, C. (1937): The Middle Devonian Fish Fauna of Achanarras. Trans. roy. Soc. Edinburgh, 59: 223—239; Edinburgh.
- FRAAS, E (1910): Der Petrefaktensammler. Ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands. IV + 276 S.; Stuttgart (Lutz).
- FRITSCH, A. (1888): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 2,
  H. 3: Die Lurchfische, Dipnoi. Nebst Bemerkungen über silurische und devonische Lungenfische, 65—92; Prag.
- GIEBEL, C. G. (1855): Odontographie. Vergleichende Darstellung des Zahnsystems der lebenden und fossilen Wirbelthiere. XX + 129 S.; Leipzig (Abel).
- GOODRICH, E. S. (1930): Studies on the structure and development of Vertebrates. XXX + 837 S.; London (MacMillan).
- GÜNTHER, A. (1871): Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. — Philos. Trans., roy. Soc. London, 161: 511—571; London.
- HOLMGREN, N. & STENSIÖ, E. (1936): Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. In: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 4: 233—500; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).
- JAEKEL, O. (1890): *Phaneropleuron* und *Hemictenodus* n. g. Sitz. Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1890/1: 1—8; Berlin.
  - (1926): Zur Morphogenie der Gebisse und Zähne. Vjschr. Zahnheilkde., 1926: 217–242; Berlin.
- JARVIK, E. (1967): On the structure of the lower jaw in dipnoans: with a description of an early Devonian dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et sp. nov. — J. Linn. Soc. (Zool.), 47: 155—183; London.
- KISSELEWA, Z. N. (1929): Zur vergleichend-anatomischen Kenntniss des Skeletts der Dipnoi. — Trav. zool. Inst. Univ. Moscou, 3: 36—44; Moskau.

- KREFFT, G. (1870): Description of a gigantic amphibian allied to the genus Lepidosiren from the Wide Bay district, Queensland. — Proc. zool. Soc. London, 1870: 221—224; London.
- LEHMAN, J.-P. (1966): Dipnoi. In: PIVETEAU, J. (Hrsg.): Traité de Paléontologie, 4/3: 243— 300; Paris (Masson).
  - (1976): A propos de *Ceratodus sturii* Teller, 1891. Bull. Mus. nation. d'Hist. natur., 3 sér., 375 (1975): 241—246; Paris.
- LEHMAN, J.-P., CHATEAU, C., LAURAIN, M. & NAUCHE, M. (1959): Paléontologie de Madagascar. XXVII: Les Poissons de la Sakamena moyenne. — Ann. Paléont., 45: 175—219; Paris.
- LINCK, O. (1936): Ein Lebensraum von *Ceratodus* im Stubensandstein des Strombergs mit *Ceratodus rectangulus* n. sp. und anderen Arten. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 92: 45—68; Stuttgart.
  - (1938): Nachtrag zu: Ein Lebensraum von *Ceratodus* im Stubensandstein des Stromberges usw. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 94: 4–14; Stuttgart.
  - (1962): Neuer Beitrag zur Kenntnis der Ceratodontiden der germanischen Trias mit Ceratodus planasper n. sp. aus dem Oberen Muschelkalk, Ceratodus bovisrivi n. sp. und anderen Arten aus dem Mittleren Keuper. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 117: 195—209; Stuttgart.
  - (1963): Schädelknochen von Ceratodus AGASSIZ aus dem Stubensandstein (Trias, Mittl. Keuper 4) Württembergs und ihre Bedeutung. – Paläont. Z., 37: 268–276; Stuttgart.
- MARTIN, M. (1979): Actinoptérygiens, Dipneustes et Crossoptérygiens du Trias continental Supérieur Marocain. I und II. — 121 S., 6 Taf., 75 Abb.; Diss. Univ. Paris. — [Mskr.] [1979a].
  - (1979): Arganodus atlantis et Ceratodus arganensis, deux nouveaux Dipneustes du Trias supériur continental marocain. — C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D., 289: 98—92; Paris. — [1979b].
- MIALL, L. C. (1878): Monograph of the Sirenoid and Crossopterygian Ganoids. Palaeontogr. Soc., 32, 32 S.; London.
- MILES, R. S. (1977): Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the groups: a study based on new species from the Devonian of Australia. Zool. J. Linn. Soc., 61: 1—328; London.
- PEYER, B. (1918): Das Gebiß von Ceratodus parvus AG. nebst Beiträgen zur Kenntnis triassischer Ceratodontiden. — Z. deutsch. geol. Ges., 69 (1917): 18—73; Berlin.
  - (1925): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens.
     II. Wirbeltier-Reste der Baharíje-Stufe (unterstes Cenoman). 6. Die Ceratodus-Funde.
     Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 30, 23 S.; München.
  - (1959): Ueber die Vomerzähne von Ceratodus parvus und über die verschiedenen Altersstadien seiner Zahnplatten. – Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, 1959: 148– 156; Zürich.
  - (1968): Comparative Odontology. XIV + 347 S.; Chicago & London (Univ. Chicago Press).
- PLIENINGER, T. (1844). In: MEYER, H. V. & PLIENINGER, T. (1844): Beiträge zur Paläontologie Württemberg's enthaltend die fossilen Wirbelthierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 132 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- QUENSTEDT, F. A. (1852): Handbuch der Petrefactenkunde. 792 S.; Tübingen (Laupp).
- (1883): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., VIII + 1239 S.; Tübingen (Laupp). SCHMIDT, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 S.; Öhringen (Rau).
- (1938): Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag. 143 S.; Öhringen (Rau).
- SCHULTZE, H.-P. (1977): Megapleuron zangerli. A new dipnoan from the Pennsylvanian, Illinois. — Fieldiana, Geol., 33: 375—396; Chicago.
- SEMON, R. (1901): Die Zahnentwicklung des Ceratodus forsteri. Jen. Denkschr., 4 (Semon zool. Forschgsreisen, 1): 115—135; Jena.
- STROMER, E. v. (1939): Der Wüstenfisch Ceratodus AG. 1838 und seine meso- und känozoischen Verwandten. – N. Jb. Miner., Geol., Paläont., B, 80: 248–263; Stuttgart.

30

- TEIXEIRA, C. (1954): Sur un Ceratodontidé du Karroo de l'Angola. Mem. Acad. Ciênc. Lisboa, Cl. Ciênc., 7: 55—60; Lisboa.
- TELLER, Fr. (1891): Ueber den Schädel eines fossilen Dipnoërs, Ceratodus Sturii, nov. spec., aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., 15/3: 1—39; Wien.
- VOLZ, W. (1896): Neue Funde aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. Z. deutsch. geol. Ges., 48: 976—982; Berlin.
- VOROBYEVA, E. I. (1967): Triasovbii ceratod iz južnoi fergany i nekotorye zamecanija o sisteme i filogenii ceratodontid (Triassic Ceratods from South Ferghana and remarks on the systematics and phylogeny of Ceratodontids). — Paleont. Zh., 1967/4: 102— 111; Moskau. — [Russisch]
- VOROBYEVA, E. I. & MINIKH, M. G. (1968): Opyt primeneniya biometrii k izucheniya zubnykh plastinok ceratodontid (Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates). — Paleont. Zh., 1968/2: 76—87; Moskau.
- WADE, R. T. (1935): The Triassic fishes of Brookvale, New South Wales. XIV + 89 S.; London (Brit. Mus., Natural Hist.).
- WATSON, D. M. S. & GILL, E. L. (1923): The structure of certain Palaeozoic dipnoi. Zool. J. Linn. Soc. 35: 163—216, London.
- WHITE, E. J. (1965): The head of *Dipterus valenciennesi* Sedgwick & Murchison. Bull brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., 11/1, 45 S.; London.
- WESTOLL, T. S. (1949): On the evolution of the dipnoi. In: JEPSEN, G. K., SIMPSON, G. G. & MAYR, E. (Hrsg.): Genetics, Paleontology and Evolution, S. 121—184; Princeton/N. J. (Princeton Univ. Press).
- WILD, R. (1978): Die Saurier von Kupferzell-Bauersbach. Vorläufige Ergebnisse der Fossilgrabung beim Autobahnbau. — Württembergisch Franken, 62: 1—16; Schwäbisch Hall.
- WOODWARD, A. S. (1890): The Fossil Fishes of the Hawkesbury Series at Gosford. Mem. geol. Surv. N. S. Wales, Palaeont., No. 4, XIII + 57 S.; Sydney.
- (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part II. XLIV + 576 S.; London (Brit. Mus., Natur. Hist.).
- ZITTEL, K. A. (1886): Ueber Ceratodus. Sitzber. kgl. bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., 1886/2: 253—261; München.
  - (1887—1890): Handbuch der Paläontologie. I. Abth. Palaeozoologie. III. Bd. Vertebrata. XII + 900 S.; München & Leipzig (Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Hans-Peter Schultze, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence/Kansas 66045, USA.

## **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B [Paläontologie]

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 70\_B

Autor(en)/Author(s): Schultze Hans-Peter

Artikel/Article: <u>Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus</u> <u>der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces) 1-31</u>