Bericht der Sektion für Paläozoologie.

Versammlung am 20. März 1907.

Vorsitzender: Herr Prof. Dr. O. Abel.

Herr Kustos A. Handlirsch sprach über:

Funktionswechsel einiger Organe bei Arthropoden.

An Beispielen für einen Funktionswechsel von Organen herrscht in der Zoologie kein Mangel: Aus Flossen der Wirbeltiere werden Schreitfüße, aus Füßen wieder Ruderorgane oder Flügel oder Kletterorgane, aus Haaren Stacheln, aus Talgdrüsen Milchdrüsen usw. Wenige Gebilde aber bieten uns eine solche Fülle interessanten Materiales zu diesem Thema, wie die Extremitäten der Arthropoden. Und darum möchte ich auf diese zunächst Ihre Aufmerksamkeit lenken, um so mehr, als gerade in bezug auf diese phylogenetisch hochbedeutenden Organe noch so manche Kontroverse besteht.

Man unterscheidet bekanntlich zwei wesentlich verschiedene Typen von Arthropodenextremitäten: Den Spaltfuß und das einfache Bein. Ersterer findet sich ganz allgemein in der Reihe der Crustaceen und wird dort mit Recht als Grundtypus betrachtet, während das einfache Bein als typisch für Insekten und Myriopoden, also für die sogenannten "Tracheaten" angesehen wird.

Ob nun das gespaltene Bein von dem einfachen abzuleiten ist oder umgekehrt, oder ob jeder Typus für sich selbständig entstand, darüber herrschen noch sehr geteilte Ansichten, die zwar meistens von den Forschern nicht deutlich ausgesprochen werden, aber ihren Ausdruck in den verschiedenen Stammbäumen und Systemen finden, denn jene Autoren, welche die Crustaceen oder ähnliche Formen zum Ausgangspunkte für die anderen Arthropoden wählen, denken natürlich an eine Ableitung des einfachen Beines vom Spaltfuß, während die Gegenpartei, welche die Tracheaten von Peripatus ableiten will, entweder gezwungen ist, das einfache Bein als gemeinsamen Grundtypus zu betrachten oder eine diphyletische Abstammung der Arthropoden anzunehmen. Denn eine

(154) Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

Ableitung des Peripatus von crustaceenähnlichen Vorfahren ist bekanntlich ein Ding der Unmöglichkeit.

Ich muß mich hier darauf beschränken, auf einige Momente hinzuweisen, welche dafür sprechen, daß die einfachen Extremitäten der Tracheaten von Spaltfüßen abzuleiten sind: Die wohl schon stark reduzierten und metamorphosierten abdominalen Extremitäten gewisser Tracheaten, wie z. B. Lepisma, entstehen aus einem gespaltenen embryonalen Extremitätenhöcker; bei manchen Myriopoden und Thysanuren kommen noch heute Hüftgriffel vor, welche als Rudimente eines zweiten Beinastes betrachtet werden können; die nach Heymons direkt aus embryonalen Extremitätenanlagen hervorgehenden "Tracheenkiemen" der Ephomeridenlarven sind noch häufig in zwei Äste gespalten; bei palaeozoischen Myriopoden werden Gebilde gefunden, welche lebhaft an Spaltfüße erinnern.

Wir werden also kaum irren, wenn wir den Spaltfuß als Grundtypus der Arthropodenextremitäten überhaupt betrachten und annehmen, daß die ursprünglichsten Arthropoden homonom segmentierte Tiere waren, die auf jedem Segmente mit Ausnahme des Akron, Antennensegmentes und Telson je ein Spaltfußpaar trugen. Und diese Ansicht fand durch die palaeontologische Forschung eine glänzende Bestätigung, indem in letzter Zeit der Nachweis erbracht werden konnte, daß die Trilobiten, die ältesten tatsächlich bekannten Arthropoden, den oben an eine Urform der Gliederfüßer gestellten Anforderungen entsprechen, denn die Beine dieser vom Kambrium bis zum Oberkarbon reich vertretenen Tiere hatten zwei Äste, von denen der eine offenbar zum Schreiten, der andere zum Rudern diente. Außerdem scheinen noch in manchen Fällen separate Anhänge der Atmung gedient zu haben.

Von dieser Basis ausgehend wird es uns nun leicht gelingen, die so enorm verschiedene Ausbildung der Arthropodenextremitäten durch Funktionswechsel, beziehungsweise funktionelle Anpassung an sehr verschiedenen Gebrauch zu erklären. Wir werden leicht begreifen, daß in jenen Fällen, in denen das Gehen zur Hauptaufgabe wurde, also vorwiegend bei den Landbewohnern, der eine Ruderast des Beines zur Reduktion gelangte, daß sich anderseits bei rein pelagischen Formen die ganze Extremität in ein Ruderorgan umwandelte. Es wird uns auch leicht verständlich sein, daß

jene Extremitätenpaare, welche in dem Bereiche des Mundes lagen, später ihre Funktion als lokomotorische Organe einbüßten und zu ganz verschieden gestalteten Freßwerkzeugen wurden, während sie noch bei Trilobiten den ursprünglichen Spaltfußtypus zeigen. Ähnlich erging es den in der Genitalregion gelegenen Extremitäten, denn auch sie verloren in den meisten Fällen ihren ursprünglichen Charakter gänzlich und wurden zu Tast- oder Haltorganen.

Bei Larven tiefstehender Insekten (z. B. Ephemeriden) wurde eine Anzahl Extremitäten des Abdomen ausschließlich in den Dienst der Atmung gestellt und zu Kiemen umgewandelt. Allerdings hat man vielfach versucht, diese Gebilde, die man schlechtweg Tracheenkiemen nannte, als Neuerwerbungen hinzustellen und so die amphibiotischen Insekten für sekundär angepaßte, aus landbewohnenden Formen entstandene zu erklären und noch heute sind die Zoologen diesbezüglich in zwei Lager verteilt. Ich freue mich daher, einige palaeontologische Daten bieten zu können, welche dafür sprechen, daß diese Kiemen ererbte, durch Funktionswechsel beeinflußte und nicht neu erworbene Organe sind:

- 1. Bei rezenten Ephemeriden sind Kiemen höchstens auf den ersten 6—8 Segmenten entwickelt, bei permischen Formen dagegen auch noch auf Segment 9.
- 2. Sind die ältesten und ursprünglichsten Insekten, die Palaeodictyopteren, nach, allen Anzeichen auch amphibiotisch gewesen und es gibt unter den Karboninsekten noch Formen, bei denen die genannten abdominalen Atmungsorgane aus dem Larvenleben in das Geschlechtsstadium mit übernommen wurden, was, von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen, heute nicht mehr der Fall ist.
- 3. Lassen sich alle heute noch mit echten (primären) Extremitätenkiemen versehenen Insektenformen (Ephemeriden, Perliden, Odonaten, Sialiden, einige Neuropteren) nur auf jene amphibiotischen Ur-Insekten (Palaeodictyopteren) zurückführen, aber nicht auf landbewohnende Formen.

Die Extremitätenkiemen interessieren uns aber noch aus einem anderen Grunde, denn man hat versucht, die Flügel der Insekten von derartigen Organen abzuleiten und gewissermaßen ihre Entstehung auf einen Funktionswechsel zurückzuführen. Hauptsächlich war es Gegenbauer, welcher eine solche Ansicht vertrat; A. Lang

(156) Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

schloß sich ihm an und erst in allerjüngster Zeit erwärmte sich abermals ein Forscher, Woodworth, für diese Theorie, die für alle unannehmbar ist, welche an der Homologie der Extremitätenkiemen und Beine festhalten, denn die Flügel finden sich immer auf jenen Segmenten, welche wohlerhaltene Beine haben. Sind also die Kiemen und Beine homolog, so können erstere nicht mit Flügeln homolog sein. Dieser Schwierigkeit suchte man nun dadurch zu entgehen, daß man die flügeltragenden Thorakalsegmente aus zwei ursprünglichen Segmenten hervorgehen ließ und sich vorstellte, daß die Extremität des einen dieser zwei Segmente zum Flügel geworden sei, während jene des anderen Segmentes als Bein erhalten blieb. Es stellen sich aber einer solchen Betrachtungsweise schwerwiegende Bedenken entgegen, denn die Thorakalsegmente erweisen sich anatomisch (Muskeln und Nerven) ebenso wie ontogenetisch als einfache Segmente. Auch die Palaeontologie gibt uns keinerlei Anhaltspunkt für die Annahme von Doppelsegmenten, denn gerade bei den ältesten Insekten gleichen die höchst einfach gebauten Thoraxsegmente fast ganz den einfachen Abdominalsegmenten und zeigen keine Spur einer Teilung. Alles, was bei rezenten Insekten als Rudiment einer Segmentgrenze aufgefaßt werden könnte, ist sekundärer Natur und beruht auf mechanischen Ursachen.

Es können somit die Flügel nicht durch Funktionswechsel aus Kiemen, beziehungsweise Beinen entstanden sein. Müssen wir aber darum schon annehmen, daß sie Neubildungen sind? Müssen wir annehmen, daß sie durch das bloße Bedürfnis zu fliegen, also durch aktive oder direkte Anpassung im strengsten Sinne entstanden sind, daß sich durch dieses "Bedürfnis" die Seiten der betreffenden Segmente erweiterten und abflachten? Oder sollen vielleicht durch Variation oder Mutation kleine funktionslose Falten oder Erweiterungen der Thoraxseiten entstanden sein, aus denen dann die Selektion die Flügel schuf, oder soll gar ein "Flugreiz" die Seiten der Thoraxsegmente gekitzelt haben, worauf diese sofort zweckmäßig reagierten?

Meine palaeontologischen Studien versetzten mich in die angenehme Lage, auch über die Entstehung der Flügel zu einer von den Traditionen abweichenden Ansicht zu gelangen, welche ich schon an anderer Stelle veröffentlicht habe. Es konnte gezeigt werden, daß die ältesten fossilen Insekten (Palaeodictyopteren) nicht nur im Imaginalzustande mit breiter Basis ansitzende und nur in vertikaler Richtung bewegliche Flügel besaßen, sondern, daß auch die Flügelanlagen ihrer Larven ähnlich beschaffen waren und einfach horizontal abstehende Erweiterungen der Segmente bildeten. Es hat sich ferner ergeben, daß außer an dem zweiten und dritten Thorakalsegmente auch oft noch an dem ersten rudimentäre Flügel vorhanden waren und daß selbst die Abdominalsegmente noch häufig laterale Fortsätze trugen, ähnlich wie wir sie noch heute bei manchen Insekten oder deren Larven finden. Man vergleiche z. B. eine Larve der Blattide Oniscosoma, die uns wohl in unzweideutiger Weise beweist, daß diese lateralen Segmenterweiterungen und die Flügel homolog sind.

Aus diesen Tatsachen darf man wohl schließen, daß bei den jedenfalls noch wasserbewohnenden Vorfahren der Ur-Insekten oder Palaeodictyopteren schon irgendwelche Organe an den Seiten aller Segmente vorhanden gewesen sein dürften, aus denen dann durch Funktionswechsel die Flügel entstanden. Und nichts liegt näher, als diese Organe in den "Pleuren" der Trilobiten zu suchen.

Welche Funktion diese Trilobitenpleuren besassen, ist mir nicht bekannt, doch läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß es noch keine Flugorgane waren. Vielleicht wirkten sie bei der Fortbewegung im Wasser als horizontales Steuer oder als schiefe Ebene. Es erscheint mir nun ganz gut möglich, daß gewisse Trilobiten zeitweise das Wasser verließen, auf steile Ufer oder Pflanzen kletterten und dann ihre erweiterten Pleuren als Aëroplan benützten, um bequemer und rascher in ihr Element zurückkehren zu können. Funktionelle Anpassung mag dann ihr Teil beigetragen haben, um die "Pleuren" einiger Segmente besonders zu vergrößern und in vertikaler Richtung beweglich zu machen, wodurch aus dem Aëroplan ein echter Flügel entstand.

Ob die "Pleuren" bei den Trilobiten selbst entstanden sind oder ob sie bereits bei den jedenfalls annelidenähnlichen Vorfahren dieser Ur-Arthropoden in irgend einer Weise vorgebildet waren, mag vorläufig hier unerörtert bleiben. Das ganz allgemeine Vorkommen der Organe bei den Trilobiten spricht wohl für ererbte Bildungen.

(158) Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

Die hier in Kürze besprochenen Beispiele zeigen uns recht deutlich, wie verschieden sich manche Frage in morphologischembryologischer und in palaeozoologischer Beleuchtung ausnimmt, sie zeigen aber auch, daß bei einigem guten Willen beide Richtungen leicht in Einklang zu bringen sind.

Herr Prof. Dr. O. Abel sprach über:

Die Lebensweise der altpalaeozoischen Fische.

- I. Anpassungstypen der lebenden halobiotischen Fische.
 - A. Plankton: 1. Aculeiform [= aiguilliforme¹) Dollo].

 Beispiel: Syngnathus.
 - 2. Compressiform symmetrisch. Beispiel: *Alectis*.
 - B. Benthos: 1. Macruriform.

Beispiel: Macrurus.

- 2. Depressiform.
 Beispiel: Raja.
- 3. Compressiform asymmetrisch. Beispiel: *Pleuronectes*.
- 4. Anguilliform.

Beispiel: Conger.

C. Nekton: 1. Fusiform.

Beispiel: Xiphias.

- II. Anpassungstypen der palaeozoischen Fische.
- 1. Macruriform.

Körper langgestreckt, hinter dem Schädel am höchsten, gegen hinten gleichmäßig verschmälert und spitz zulaufend, Caudalis (s. s.) rudimentär, Kopf groß.

<sup>¹) L. Dollo, Poissons de l'Expédition Antarctique Belge. (Résultats du Voyage du S. M. Yacht "Belgica" en 1897, 1898, 1899, p. 106. Anvers, 1904.)
— L. Dollo, Bathydraco Scotiae, Poisson abyssal nouveau recueilli par l'Expédition Antarctique Nationale Écossaise. (Proc. R. Soc. Edinburgh, XXVI, Part II, 1906, p. 70.)</sup>

(159)

- Beispiele: a) Coccosteus bickensis Koen. (Devon).1)
 - b) Pleuracanthus sessilis Jord. (unt. Perm).2)

2. Depressiform.

Körper dorsoventral abgeflacht und im Vorderteile schildartig verbreitert, Augen auf der Oberseite des Kopfes; Rückenflosse, wenn vorhanden, klein; Bauchflossen fehlen gänzlich, Brustflossen niemals deutlich getrennt, sondern entweder in den schildartig verbreiterten Vorderteil des Körpers einbezogen wie bei den Rochen (Thelodus, Lanarkia) oder gänzlich fehlend; Körper entweder mit einzelstehenden Hautzähnen bedeckt (Thelodus, Lanarkia) oder gepanzert; im letzteren Falle der vordere schildartig verbreiterte Teil mit großen polygonalen Panzerplatten bedeckt, der schlanke, bewegliche Schwanzteil aber beschuppt; Schwanzflosse heterocerk.

Beispiele: a) Thelodus scoticus Traq. (Obersilur).3)

- b) Lanarkia spinosa Traq. (Obersilur).4)
- c) Ateleaspis tesselata Trag. (Obersilur).5)
- d) Cephalaspis Lyelli Ag. (Unterdevon).6)

¹⁾ R. H. Traquair, On the Structure of Coccosteus decipiens Ag. (Proc. R. Soc. Edinburgh, X, 1889—1890, p. 211, Pl. XI [Rekonstruktion].) — O. Jaekel, Neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1906, S. 73—85.) — L. Dollo, Sur quelques Points d'Éthologie paléontologique relatifs aux Poissons. (Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydr., XX, p. 136. Bruxelles, 1906.)

²) O. Jaekel, Neue Rekonstruktionen von *Pleuracanthus sessilis* und von *Polyacrodus (Hybodus) Hauffianus*. (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1906, S. 155—159, 1 Tafel.)

⁸) R. H. Traquair, Report on Fossil Fishes, collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian Rocks of the South of Scotland. (Transactions R. Soc. Edinburgh, XXXIX, Part III, Nr. 32, 1899, p. 829, Pl. I, Fig. 1—10.) — Supplementary Report. (Ibidem, XL, Part IV, Nr. 33, 1905, p. 880, Pl. I, Fig. 1—8, Textfigur p. 881 [Rekonstruktion].)

⁴⁾ R. H. Traquair, ibidem, XXXIX, 1899, p. 832, Pl. III, Fig. 7-12, Pl. IV, Fig. 1-2; XL, 1905, Textfigur p. 881 (Rekonstruktion).

⁵⁾ R. H. Traquair, ibidem, XXXIX, 1899, p. 834, Pl. IV, Fig. 6-12; XL, 1905, p. 883, Textfigur p. 884 (Rekonstruktion).

⁶⁾ E. R. Lankester, The Cephalaspidae of the Old Red Sandstone of Britain. (Palaeont. Soc., XXI, 1868; XXIII, 1870.) — A. Smith-Woodward, Outlines of Vertebrate Palaeontology, p. 8. Cambridge, 1898.

(160)

Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

- e) Drepanaspis Gemündenensis Schlüt. (Unterdevon). 1)
- f) Gemündina Stürtzi Traq. (Unterdevon).2) U. s. f.

3. Asterolepiform.

Ein Typus, der sich nur im älteren Palaeozoicum findet. Vordere Körperhälfte mit kräftigen, großen Panzerplatten bedeckt, die sich schräge an- und übereinander legen. Ventralseite abgeflacht, Dorsalseite vom Vorderende des Schädels an pyramidenartig zu einem hohen Höcker aufsteigend, der nach allen Seiten hin gleichmäßig abdacht. Augen auf der Oberseite des Schädels. Vorderer Teil des Körpers mit großen Panzerplatten bedeckt, hintere Körperhälfte beschuppt. Rückenflosse klein, in der hinteren Körperhälfte liegend, Schwanzflosse heterocerk. Brust- und Bauchflossen fehlen; das sogenannte "Ruderorgan" ist kein Homologon der Brustflosse.

Beispiele: a) Pterichthys Milleri Ag. (Mitteldevon).3)

- b) Bothriolepis Canadensis Whit. (Oberdevon).4)
- 4. Fusiform.
 - A. Paarige Flossen fehlen. Beispiele:
 - a) Lasanius problematicus Traq. (Obersilur.) 5)

Körper nackt, Schwanzflosse heterocerk, tief ausgeschnitten. Körper hinter dem Kopf stark aufgetrieben. Rücken-, After-, Brust-

¹⁾ R. H. Traquair, The Lower Devonian Fishes of Gemünden. (Transactions R. Soc. Edinburgh, XL, Part IV, Nr. 30, 1903, p. 725, Pl. I, Fig. 1—3, Pl. II—IV.) — Supplement. (Ibidem, XLI, Part II, Nr. 20, 1905, p. 469, Pl. I—III.)

²⁾ R. H. Traquair, ibidem, XL, 1903, p. 734, Pl. VII.

³⁾ R. H. Traquair, Extinct Vertebrata of the Moray Firth Area. In: Harvie-Brown and Buckleys "Vertebrate Fauna of the Moray Basin", Vol. II, p. 235—285, Pl. I. Edinburgh, D. Douglas, 1896. — R. H. Traquair, A Monograph of the Fishes of the Old Red Sandstone of Britain. The Asterolepidae. (Monogr. Palaeont. Soc., London, 1894, 1904, 1906. Textfiguren 34, 35, 36, 51, 52 [Rekonstruktionen].) — O. Jaekel, Über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. (Zeitschrift der Deutschen Geolog. Ges., Bd. 55, 1903, S. 41, Textfigur 8 [Rekonstruktion].)

⁴⁾ R. H. Traquair, The Asterolepidae. (Ibidem, 1904, p. 112, Text-figuren 57 und 58 [Rekonstruktionen].)

⁵) R. H. Traquair, Transactions R. Soc. Edinburgh, XXXIX, 1899, p. 841, Pl. V, Fig. 5—11, Textfig. 4 (Rekonstruktion); ibidem, XL, 1905, p. 886, Textfig. 4 (Rekonstruktion), Pl. II, Fig. 4—8.

und Bauchflossen fehlen. Hinter dem Kopf acht schräg von oben hinten nach unten vorne verlaufende, am Oberende hakenartig umgebogene Knochenspangen, vor der ersten Spange mehrere pfeilspitzenförmige kleine Knöchelchen. Morphologische Bedeutung dieser Spangen und Knöchelchen durchaus rätselhaft. Auf der Ventralseite in der Medianlinie eine Reihe dicht aneinanderschließender Schuppen, deren gekrümmte Spitze nach unten und hinten sieht.

b) Birkenia elegans Traq. (Obersilur).1)

Körper mit langen Schienenschuppen gepanzert; Schwanzflosse heterocerk, tief ausgeschnitten. Rückenflosse sehr klein, in der hinteren Körperhälfte. Alle paarigen Flossen fehlen. Hinter dem Kopf acht kleine, in einer von oben hinten nach unten vorne laufenden Reihe stehende runde Öffnungen (Branchialöffnungen?). Mediane Ventralschuppen ähnlich wie bei *Lasanius*, aber unregelmäßig geformt.

c) Pteraspis Crouchi Lank. (Unterdevon).2)

Vorderer Teil des Körpers von großen Panzerplatten eingeschlossen, hinterer (zum Teile) beschuppt. An der Grenze zwischen gepanzertem und beschupptem Körperabschnitt ein sehr schräge nach hinten gerichteter Rückenstachel. Kopf am Vorderende in ein langes, spitzes Rostrum verlängert. Schwanzflosse heterocerk, schwach ausgeschnitten. Alle übrigen Flossen fehlen.

B. Paarige Flossen vorhanden. - Beispiele:

a) Climatius scutiger Egert. (Unterdevon).3)

Körper mit kleinen, dicken, rhombischen Schuppen gepanzert. Zwei fast gleich große dreieckige Rückenflossen, eine ebenso große dreieckige Afterflosse und eine seicht ausgeschnittene heterocerke

¹⁾ R. H. Traquair, ibidem, XXXIX, 1899, p. 837, Pl. V, Fig. 1-4, p. 838, Textfig. 3 (Rekonstruktion).

²) M. Leriche, Le *Pteraspis* de Liévin (Pas de Calais) (*Pteraspis Crouchi* Lankester). (Annales Soc. géol. du Nord, Lille, Vol. XXXII, p. 161, Pl. V—VI. Textfig. 1, p. 169: Neue Rekonstruktion auf Basis der Rekonstruktionen der *Pteraspis rostrata* von A. Smith-Woodward [Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum, Vol. II, 1891, p. 161] und R. H. Traquair [Transactions R. Soc. Edinburgh, XXXIX, 1899, p. 851].)

³⁾ A. Smith-Woodward, Outlines of Vertebrate Palaeontology, Cambridge, 1898, Textfig. 28, p. 36.

(162)

Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

Schwanzflosse vorhanden. Zu beiden Seiten des Körpers sind in der vorderen Körperhälfte je sechs Stacheln vorhanden, von welchen der vorderste Stachel der Brustflosse, der hinterste der Bauchflosse Diese kontinuierliche Stachelreihe zwischen Brust- und Bauchflosse ist von außerordentlicher Bedeutung, weil dadurch die Lateralfaltentheorie oder Ptychopterygiumtheorie eine wichtige Stütze erhält.

- b) Dipterus Valenciennesii Sedgw. et Murch. (Mitteldevon).1) Körper mit großen runden Ganoidschuppen bedeckt. Brustund Bauchflossen, eine Afterflosse, eine heterocerke Schwanzflosse und zwei Rückenflossen vorhanden.
 - c) Cheirolepis Traillii Ag. (Mitteldevon).2)

Körper mit sehr kleinen rhombischen Ganoidschuppen bedeckt. Brust- und Bauchflossen, eine Afterflosse, eine weit nach hinten gerückte Rückenflosse und eine heterocerke Schwanzflosse vorhanden.

d) Cladoselache Fyleri Newb. (Oberdevon).3)

Körper mit sehr kleinen Hautzähnchen (ohne Schmelz) bedeckt. Eine kleine, weit hinten stehende Rückenflosse, große dreieckige Brustflossen, kleine Bauchflossen mit sehr breiter Basis und eine hohe, senkrecht stehende, fast gleichlappige, aber heterocerke Schwanzflosse. Der Bau der paarigen Flossen ist eine wichtige Stütze der Ptychoptervgiumtheorie.

III. Die Lebensweise der altpalaeozoischen Fische.

- 1. Wir haben unter den Fischen des älteren Palaeozoicums vier verschiedene Körpertypen kennen gelernt:
 - a) Macruriformer

d) Fusiformer

a) Macruriformer
 b) Depressiformer
 c) Asterolepiformer

Anpassungstypus.

¹⁾ R. H. Traquair, Extinct Vertebrata of the Moray Firth Area. (Ibidem, Pl. II, Fig. 3.)

²⁾ R. H. Traquair, ibidem, Pl. III, Fig. 4.

³⁾ B. Dean, Contributions to the Morphology of Cladoselache (Cladodus). (Journ. Morphol., IX, 1894, p. 87-114, Pl. VII.) - Derselbe, Trans-

2. Unter den fusiformen Fischen besitzen die ältesten bis jetzt bekannten aus dem Obersilur Schottlands (Lasanius und Birkenia) keine paarigen Flossen.

Ebenso fehlen die paarigen Flossen den asterolepiformen Typen gänzlich.

Bei den depressiformen Fischen des älteren Palaeozoicums fehlen die Bauchflossen und die Brustflossen sind, wenn überhaupt vorhanden, in den vorderen schildartig verbreiterten Teil des Körpers einbezogen (Thelodus, Lanarkia).

3. Während die relativ wenigen fusiformen Fische des älteren Palaeozoicums dem Nekton angehörten, sind alle übrigen Fischtypen dieser Epoche zweifellos Bodenbewohner gewesen. Daß auch die asterolepiformen Panzerfische eine benthonische Lebensweise führten, geht aus der ventralen Abplattung und der Augenstellung hervor.

Unter den fusiformen Fischen des älteren Palaeozoicums ist die Gruppe der Pteraspiden von besonderem Interesse, da sie in ausgesprochener Weise den fusiformen Typus repräsentieren, aber im vorderen Teile des Körpers mit einem kräftigen Panzer versehen sind. Dies scheint darauf hinzuweisen, daß diese Gruppe der altpalaeozoischen Fische von gepanzerten Bodenbewohnern abstammt und eine freischwimmende Lebensweise angenommen hat.

Die eingehenden Untersuchungen von O. Jaekel über die Panzerfische aus dem Oberdevon von Wildungen sind für unsere Kenntnis von der Lebensweise dieser Fische von größter Bedeutung. Aus den vorläufigen Mitteilungen Jaekels¹) ist zu entnehmen, daß die Wildunger Panzerfische durchwegs sehr große Augen besitzen, die an Umfang jene von Coccosteus, Homosteus und Heterosteus zum Teile um das Zwei- bis Fünffache übertreffen. Dies spricht ohne Zweifel dafür, daß die Wildunger Typen in einer größeren Tiefe lebten als dies bei den Panzer-

actions N.-York Acad. Science, XIII, 1894, p. 115—119, Pl. 1. — Derselbe, Fishes, Living and Fossil, p. 79, Fig. 86. New-York, 1895. — Derselbe, The Fin-Fold Origin of the Paired Limbs, in the Light of the *Ptychopterygia* of Palaeozoic Sharks. (Anat. Anzeiger, XI, 1896, S. 673.)

¹⁾ O. Jackel, Septemberprotokoll d. Deutsch. Geol. Ges., 56, 1904, S. 162.

— Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 1906, S. 80.

fischen der typischen Oldredfacies der meisten Panzerfischfaunen der Fall ist. Ferner ist hervorzuheben, daß die Wildunger Panzerfische sowohl Formen umfassen, welche stark dorsoventral deprimiert sind, während daneben und durch zahlreiche Zwischenformen mit der ersten Gruppe verbunden lateral komprimierte Typen auftreten. Diese letzteren sind nach Jackel an das freie Schwimmen angepaßt und haben die Lebensweise ihrer Vorfahren aufgegeben.

Diese Fauna scheint sonach in einer Tiefe gelebt zu haben, "die etwa zwischen 200—500 m liegen mochte und jedenfalls der eigentlichen Küstenzone entrückt war".

Während also die Panzerfische des schottischen Old Red in geringer Tiefe lebten, sind die Panzerfische aus dem Oberdevon von Wildungen in größere Tiefen hinabgegangen, wobei sie verschiedene Umformungen erfuhren. Von diesen ist neben der beträchtlichen Augenvergrößerung und Veränderung der Körperform noch eine weitgehende Verdünnung und Flächenreduktion des Hautpanzers zu nennen, während die schwerfälligen, auf die Defensive eingerichteten Panzerfische des Old Red einen kräftigen Panzer besaßen.

4. Die depressiformen Panzerfische besitzen keine freien Extremitäten und keine Organe, welche mit solchen vergliehen werden könnten. Dagegen treten bei Coccosteiden (z. B. bei Coccosteus bickensis Koen.) an der Grenze zwischen dem Kopfpanzer und Halspanzer lange, spitze Seitenstacheln auf, welche bei den Asterolepiden eine Spezialisation erfahren und bei dieser Gruppe durch eine Teilung in zwei Abschnitte ausgezeichnet sind.

Die physiologische Funktion dieser Organe ist bisher, wie es scheint, nicht befriedigend gedeutet worden. Während einige die Vermutung aussprachen, daß es sich in diesen Seitenstacheln mit einfacher Querteilung um Ruderorgane handle, vertraten andere die Meinung, daß diese Apparate als Stütz- oder Bewegungsapparate funktionierten. Jedenfalls besteht aber darüber keine Meinungsverschiedenheit mehr, daß die Seitenorgane den Brustflossen der Fische nicht homolog sind.

Gegen die Deutung dieser Seitenorgane als Stützapparate spricht zunächst ihre Form.

Bei den Asterolepiden endet der distale Teil des Seitenorgans in eine scharfe Spitze. Da die Tiere auf einem feinen, weichen, tonigen Sandboden lebten, so wäre die Spitze des vermeintlichen Stützorgans jedenfalls tief eingedrungen und hätte dann nicht so sehr als Stütze wie als Anker funktioniert. Bei dieser Annahme bliebe ferner die Querteilung der Seitenorgane und die Ausbildung eines "Schultergelenkes" mit weitem Drehraum unerklärt. Die vorderen Pektoralstrahlen, mit deren Hilfe sich Trigla auf dem Meeresboden aufstützt und fortbewegt, zeigen nicht die geringste Ähnlichkeit mit den Seitenorganen der Asterolepiden.

A. Kemna¹) hat die Seitenorgane der Asterolepiden mit den Brustflossen von *Periophthalmus* verglichen und die Vermutung ausgesprochen, daß die Asterolepiden in sehr seichtem Wasser lebten, sich auf die Seitenorgane aufstützten und die Augen über die Wasseroberfläche erhoben.

Wir müssen jedoch vor allen Dingen in Erwägung ziehen, daß die Seitenorgane quergeteilt sind, und zwar wird durch diese Querteilung in der Regel ein proximaler längerer und kräftiger Abschnitt von einem distalen kürzeren und schlankeren getrennt.

Das Längenverhältnis beider Abschnitte unterliegt bei den einzelnen Gattungen und Arten der Asterolepiden ziemlichen Schwankungen. Sehr groß sind die Formverschiedenheiten des distalen Abschnittes bei den verschiedenen Arten, wie dies z.B. aus dem Vergleiche von Pterichthys Milleri Ag., Bothriolepis hydrophila Ag., Both. Canadensis Whit. und Pterichthys productus Ag. hervorgeht.

Wenn man von diesen Form- und Längendifferenzen absieht, so erscheint das Seitenorgan doch in allen Fällen nach einem gleichartigen Prinzip gebaut.

Betrachten wir die Seitenorgane in jener Körperlage, in welcher sie in der Regel gefunden werden, so erscheint das obere oder proximale Segment, der "Oberarm", als ein dreikantiges langgestrecktes Gebilde; seine dorsale Fläche ist schwach konvex, die ventrale Fläche flach und die innere Fläche etwas konkav.

¹⁾ A. Kemna, Les récentes découvertes de Poissons fossiles primitifs, Part II. (Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydrol., XVIII, p. 59-61. Bruxelles, 1904.)

(166) Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

Das untere oder distale Segment ist flacher als das obere und ist nicht dreikantig, sondern im Querschnitt linsenförmig, da beide Ränder zugeschärft sind.

Die Ränder des oberen und unteren Segmentes sind in der Regel mit scharfen Zähnen besetzt. Hier sind zwischen *Pterichthys* und *Bothriolepis* folgende Unterschiede zu beachten:

1. Seitenorgane länger als der Körperpanzer. — Bothriolepis.

Bothriolepis Canadensis Whit. Konvexer Außenrand des oberen Segmentes mit dichtstehenden kräftigen Zähnen besetzt, konkaver Innenrand mit unregelmäßigeren Zähnen von gleicher oder geringerer Größe wie jene des Außenrandes; Innen- und Außenrand des unteren Segmentes mit großen und kräftigen, unregelmäßigen, widerhakenartigen Zähnen besetzt. Die Achsen der Zähnchen stehen auf dem oberen Segment senkrecht zu der Achse derselben, auf dem unteren Segment sind sie dagegen zu der Achse des Segmentes schräge gestellt.

2. Seitenorgane kürzer als der Körperpanzer. — Pterichthys, Asterolepis, Microbrachius.

Pterichthys Milleri Ag. Zähne auf dem distalen Segment kräftiger ausgebildet, und zwar auf dem konvexen scharfen Außenrand dicht nebeneinanderstehend, auf dem konkaven Hinterrand sehr schwach und nur gegen die Spitze zu kräftiger, ohne aber die Stärke der Zähne auf der äußeren Kante zu erreichen.

Sehr beachtenswert ist die verschiedene Knickung des "Ellbogengelenks", also der Winkel, den die beiden Segmente miteinander einschließen.

Bei Pterichthys ist stets das distale Segment ein wenig nach hinten gegen das proximale Segment abgebogen, so daß der offene Winkel des "Ellbogengelenks" gegen den Körper gerichtet ist.

Bei Bothriolepis ist stets das distale Segment in entgegengesetztem Sinne wie bei Asterolepis, also nach vorne abgebogen, so daß der offene Winkel des "Ellbogengelenks" nach außen gerichtet ist.

Schon daraus läßt sich mit Sicherheit entnehmen, daß die Funktion der Seitenorgane bei Asterolepis und Pterichtlys nicht gleichartig gewesen sein kann.

Der hervorragende Palaeoichthyologe Dr. R. H. Traquair ist bei seinen außerordentlich eingehenden Untersuchungen über die Anatomie der Seitenorgane der Asterolepiden zu dem Ergebnis gekommen, daß "the movement to one of flexion and extension in a plane which is nearly horizontal, and the extent of which is from a position parallel and close to the side of the body to one at right angles to it".

"The elbow-joint is somewhat complicated... It is hard to say how much movement could have been here allowed, but from the form of the joint I should fancy it was limited to a slight flexion and extension, and possibly only in the horizontal plane, as in the case of the shoulder." (The Asterolepidae, l. c., 1894, p. 68—69.)

Sehr wichtig für die Beurteilung der Funktion dieser Seitenorgane ist die Art der Einlenkung derselben am Körper. Das proximale Ende des oberen Segmentes liegt zum kleineren Teile auf der Außenseite, zum größeren Teile aber auf der Unterseite des Körpers, wie dies aus der klaren Darstellung von R. H. Traquair hervorgeht.

Daß es sich in diesen Apparaten weder um Stütz- noch um Lokomotionsorgane handelt, geht schon aus der von Traquair festgestellten Bewegungsebene dieser Organe hervor. Beachten wir nun die charakteristische Quergliederung, die eigentümliche Gestalt des distalen Segmentes und die Ausbildung scharfer Schneiden an demselben, die häufig mit spitzen Zacken besetzt sind, so werden wir nicht lange im Zweifel darüber sein können, daß es sich in diesen Seitenorganen nur um Fangapparate handelt, welche in ähnlicher Weise wie bei den Krebsen oder vielleicht wie bei den Mantiden funktionierten.

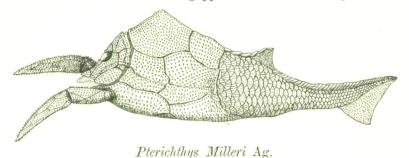
Wenn wir es versuchen, uns die Funktion dieser Organe zu vergegenwärtigen, so müssen wir uns vor Augen halten, daß die Abknickungsrichtung des distalen Segmentes bei Bothriolepis und bei Pterichthys entgegengesetzt ist; der Fangapparat von Bothriolepis muß daher in anderer Weise als bei Pterichthys funktioniert haben. Die scharfen, mit Zähnen besetzten Schneiden der unteren

(168)

Versammlung der Sektion für Paläozoologie.

Segmente waren jedenfalls vorzüglich geeignet, die Beute zu ergreifen und festzuhalten.

Die Haltung der Fangapparate während ihrer Tätigkeit kann natürlich nicht dieselbe gewesen sein wie in den bisher zur Darstellung gebrachten Rekonstruktionen von R. H. Traquair und O. Jaekel. Wenn auch die Fangapparate bei den Exemplaren aus



Old Red Sandstone (Mitteldevon), Schottland.
(Halbe Naturgröße.)

Rekonstruktion auf Grundlage der Rekonstruktionen von R. H. Traquair (1896, 1904) und O. Jaekel (1903). Für das Längenverhältnis zwischen oberem und unterem Segment des Fangorgans dient die Jaekelsche Rekonstruktion und die Abbildung des Exemplares von Lethen Bar in Schottland zur Grundlage, welches R. H. Traquair 1904 abgebildet hat (The Asterolepidae. — Palaeontogr. Soc. London, Monographs, Volume for 1904, Pl. XX, Fig. 1).

dem Old Red in der Regel ungefähr unter einem rechten Winkel vom Körper abstehen, so müssen wir doch bedenken, daß auch die Scheren fossiler Crustaceen sehr häufig eine Stellung einnehmen, wie sie nur bei toten, nicht aber bei lebenden Krebsen zu beobachten ist. Am ehesten werden wir wohl an eine Haltung der Fangapparate der Asterolepiden denken dürfen, wie wir sie von den Gespenstheuschrecken kennen.

Daß diese Seitenorgane der Asterolepiden keine Ruderorgane darstellen, erhellt aus der Krümmungsart der proximalen Segmente. Die dem Körper zugewendete Seite ist konkav und schmiegt sich, wie aus einigen Exemplaren hervorgeht, der Krümmung des Körpers vollkommen an. Dies deutet darauf hin, daß die Seitenorgane beim Schwimmen enge an den Körper angelegt wurden und nicht als weit abstehende Balanzierorgane dienten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen</u> Gesellschaft in Wien. Frueher: <u>Verh.des Zoologisch-Botanischen</u> Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: <u>57</u>

Autor(en)/Author(s): Anonymus

Artikel/Article: Bericht der Sektion für Paläozoologie. Versammlung am

20. März 1907. 153-168