

## VI.

**Über die Fische im alten roten Sandstein.**

Von Werner Reetz, Greifswald.

Während des Silur und des beginnenden Devon wurde durch die kaledonische Aufzaltung das alte nordatlantische Festland mit dem skandinavischen Massiv zu einer einheitlichen Masse verschmolzen. Der auf diese Art entstandene neue Kontinent erstreckte sich etwa von Neu-Fundland über Labrador, die Hudsonbay zum nördlichen Ende von Grönland, umfaßte einen Teil der heutigen Arktis, die Grenze lief dann über Spitzbergen, Kola, Finnland, erreichte während bestimmter Zeiten die südrussischen Ströme, lief durch das Baltikum (bez. Polen), begriff noch einen Teil der norddeutschen Tiefebene ein, ging dann durch Süddengland nach Neu-Fundland zurück. Südlich dieses Kontinentes dehnte sich dann das große Mittelmeer aus, aus dem die alten Massen inselartig aufgeragt haben mögen. Das Nord-Festland (Eria, Palaeo-europa und Fennosarmatia) bleibt im allgemeinen von Transgressionen verschont, auf ihm lagert sich der alte rote Sandstein (old red sandstone) ab, der nur einige kümmerliche Pflanzenreste (*Archaeopteris*, *Lepidodendron*) birgt. Anders steht es mit den Teilen, wo gelegentliche Flachwasserüberschlüsse oder Lagunenbildungen vorliegen, oder die von der großen mitteldevonischen Transgression ergriffen wurden, hier wurden, teilweise in bone beds, die berühmten devonischen Fische eingelagert.

Wir müssen uns zunächst darüber klar sein, daß die devonische Fischfauna reich an Ordnungen, wenn auch arm an Familien ist, und daß eigentlich schon alle Typen vorhanden sind, die wir heute noch haben. Vorhanden sind die Heterostraci, die Goniaspidi, außer den Telodonten, die schon im Silur aussterben, die Pterichthysi, die Palaeospondyli, von den Hypostomata die Ptychostei, die Coccosteai, von den Selachiern sind die Palaeosquali im Devon schon vertreten. Von den Teleostomen, Proostea, Acanthodi gehören die Diplocanthi bereits ins Devon, während die Holostea als devonische Vertreter die Cyclolepidi, Holoptychii, Diplocerci, Dionoa, (darunter die Dipteri im Devon von Schottland, von den Ceratodonti die Phaneropleuridae, und noch andere wie die Osteolepidi, Heterocerci usf.) aufzuweisen haben. Die kurze Uebersicht zeigt, daß in der Tat eine recht mannigfache Fauna vorliegt und daß der Versuch einer Phylogenie der Pisces mittels des vorliegenden Materials immer recht schwierig sein wird. Wir haben mit der Tatsache zu rechnen, daß im mittleren Devon alle Formen mindestens in ihren hauptsächlichsten Unterschieden

spezialisiert waren, und da das ausgehende Silur auch schon eine Menge eigentümlich gebauter Fisch aufweist, deren unmittelbarer phylogenetischer Zusammenhang mit den devonischen Typen bei aller Wahrscheinlichkeit doch noch nicht so ganz unbedingt feststeht, rückt die Entstehung der Fische in graue Vorzeiten zurück, in die das Auge des Paläontologen nicht zu folgen vermag.

Fundstätten der devonischen Fische sind zunächst die Küstensäume des alten roten Festlandes, seine Lagunen und Küstensümpfe, so in England, wo im Süden allerdings das ganze mittlere Devon fehlt, im Norden das m. o. Devon nicht entwickelt ist, im Estland, im m. und o. Devon, im Timan, Russland, wo bone beds des m. o. Devon vorliegen, und in anderen Gebieten, die von Transgressionen betroffen wurden. Natürlich finden sich auch Reste im küstennahen Archipel der alten Massen, so in der Eifel, bei Lüdenscheid, Wildungen (hier konnte Jaekel 60 Arten Coccosteiden, die sich auf 5 Familien verteilen, herausbringen), in Böhmen, natürlich auch in Canada, im Strand Labrador, wo das Old-Red zeitweilig durch marine Ablagerungen unterbrochen wird. So verteilt sich die Fauna ziemlich gleichmäßig über die Küstensäume des alten roten Landes.

Hinsichtlich der Systematik ist zu sagen, daß die Einigung darüber wohl noch auf sich warten lassen wird. Die Einteilungen unterscheiden sich bei den einzelnen Forschern sehr bedeutend, je nach der Bedeutung, die den Merkmalen der einzelnen Formen beigegeben wird. So reiht Jaekel die Asterolepiden unter den Malakostomata ein, weil sie weiche protractile Mundapparate besessen haben, während Cope sie unter die Agnathen rechnet, weil sie seiner Meinung nach keine Kiefern besessen haben, andere rechnen sie zu den Arthrodiren, oder, wegen ihres starren Panzers zu den Placodermen.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die devonischen Fische zerfallen einmal in solche, von denen heute noch Nachkommen leben, wie die Dipteri, Ceratodonti oder die Palaeosquali usw., und solche, die noch im Devon oder doch in einer der nächsten Formationen aussterben. Diese letzte Gruppe kann in solche aufgeteilt werden, die schon im Silur vorhanden waren, und solche, die erst im Devon aufkamen. Die noch aus dem Silur stammenden Formen sterben im allgemeinen im beginnendem Devon aus, verschwinden jedenfalls nach dem mittleren Devon alsbald völlig. Die silurischen Fische zeichnen sich durch ein merkwürdiges Doppelschild aus, welches den Kopf und einen Teil des Rumpfes dorsal und ventral in zwei Klappen umfaßt, und lateral die Öffnungen für die Kiemen freiläßt. Der Schild ist verhältnismäßig ungegliedert, im Gegensatz zu den devonischen Fischen, deren Rumpf- und Kopfpanzer sehr

fein gegliedert ist und schon zahlreiche Knochenelemente aufweist, die dann bei den höher spezialisierten Fischen Regel sind; die schildlosen Anaspidi Tr. sind nur durch zwei Arten, *Lasanius* und *Birkenia* repräsentiert und auf das oberste Silur Schottlands beschränkt. Somit bleiben für die devonischen Fische, wenn wir von denen absehen, deren Vertreter noch heute leben, und von denen, die als Rest aus dem Silur in das Devon sich hinüberretteten, nur Formen übrig, die durch den Kopf- und Brustpanzer ihren besonderen Namen als Panzerfische erhielten.

Betrachten wir in Fig. 1 den bekannten *Coccosteus decipiens*

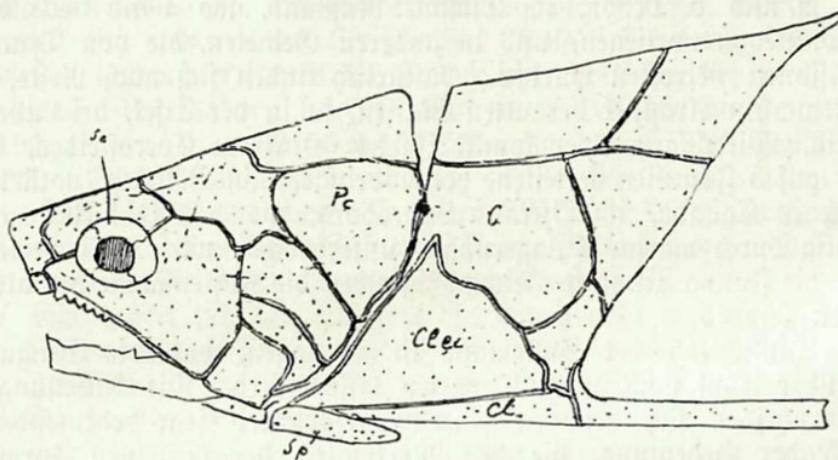


Fig. 1. *Coccosteus decipiens*, m. Devon.

Sc = Scleroticalring, C = Collare, Pc = Paroccipitale,  
Cl = Clavicula, Sp = Spinale, Clei = Cleithrum.

einen Placodermen aus dem m. Devon. Bei der besonderen Stellung der Placodermen, die zwischen den Malacostomen und den Sturii stehen und vielleicht sogar zwischen beiden vermitteln, andererseits aber die Abstammung von unbekannten Prätetrapoden nicht verleugnen, indem sie ein wohl ausgebildetes Beckengerüst besitzen, ist *Coccosteus* für den ganzen Habitus jener frühen Fische besonders bezeichnend. Wir sehen den starren Panzer ziemlich gleichmäßig in Kopf- und Rumpfpanzer getrennt. Der Kopf weist im Auge den sog. Scleroticalring auf, der sonst für die Acanthodier unter den Ganoiden (Schmelzschupper) typisch ist. Der Rumpfpanzer, der aus 2 mal je 4 Elementen eigentlich in völliger Analogie der Vierteilung der Bögen ausgebildet ist, trägt an der als Collare bezeichneten Platte die vortretende Nase, die in ein hohles Lager auf dem gegenüberliegenden Paroccipitale (Hinterhauptbein) eingreift und so die Gelenkung des Kopfes darstellt. Für alle Coccosteiden und überhaupt alle Formen, die Zittel in der Unterklasse der Arthrodiren zusammenfaßt, ist diese Gelenkung eigentümlich. An der Unterseite liegt der

Clavicula (Schlüsselbein), die in diesem Falle nur in Analogie zu Stellung und Funktion der Landtierclavicula so genannt ist, ein kurzes Glied als Spinale (Stachel) an. In Fig. 2 sehen wir dieses

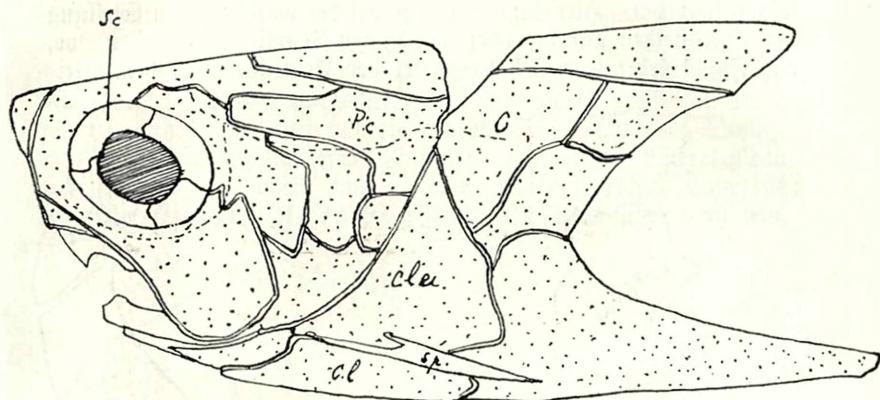


Fig. 2. *Pholidosteus Friedelii*.

Sc = Scleroticalring, C = Collare, Pc = Paroccipitale, Cl = Clavicula,  
Sp = Spinale, Clei = Cleithrum. (Nach Jaekel.)

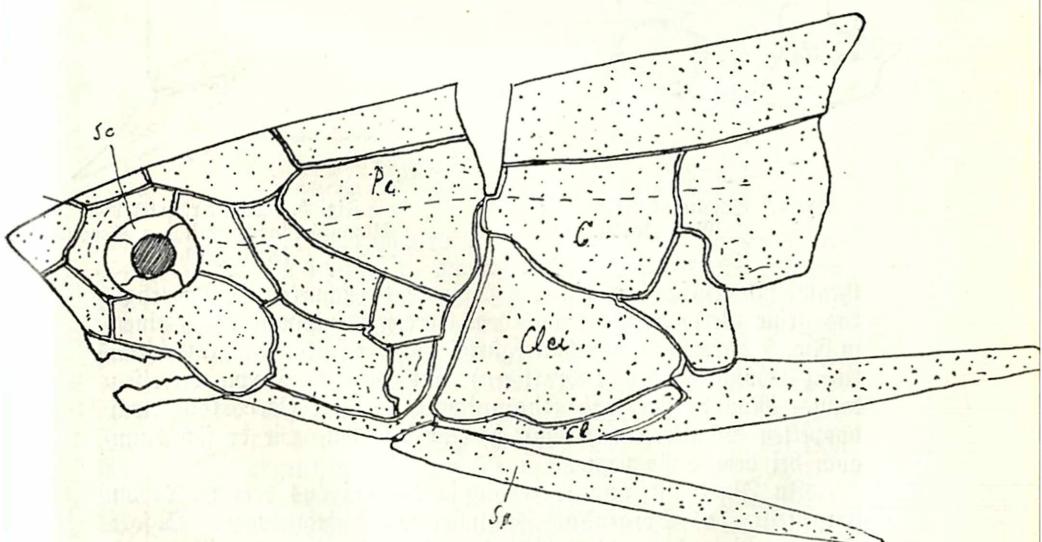


Fig. 3. *Coccosteus Bicensis*. Siehe Erläuterung Fig. 2. (Nach Jaekel.)

Spinale bei *Pholidosteus Friedelii* oberhalb der Clavicula in den Knochenverband unter Verlust der Selbständigkeit aufgenommen und verwachsen, während in Fig. 3 der *Coccosteus Bicensis* dieses Spinale stachelartig entwickelt und irgendwie extremitätenartig spezialisiert hat. Hier läßt sich nun bei der vermittelnden Stellung der Coccosteiden auf die oben erwähnten Sturii weitergreifen, wo, wie Fig. 4 lehrt, der Schultergürtel der Acipenser nach dem Gle-

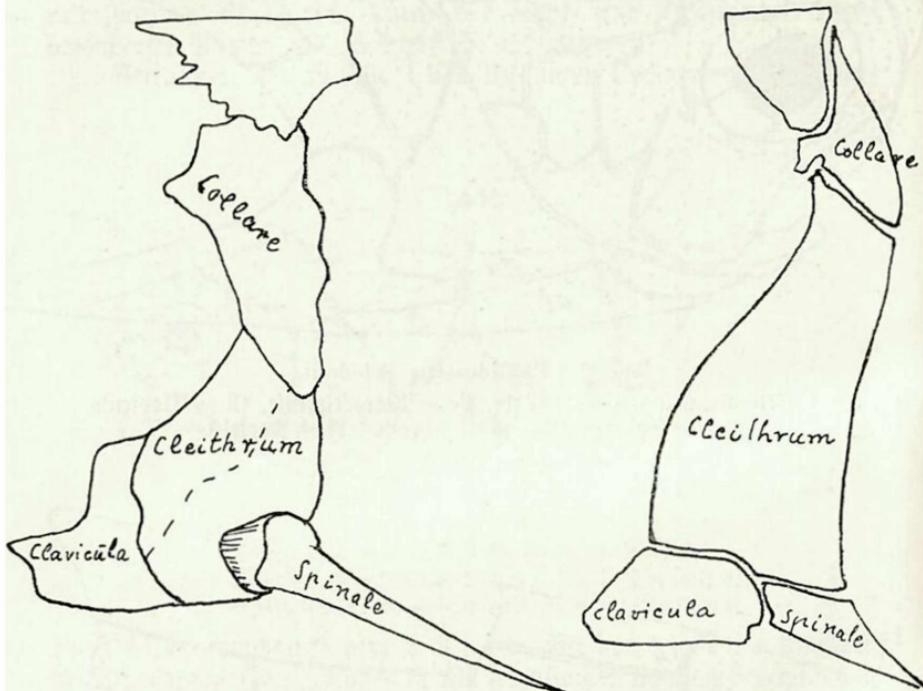


Fig. 4. Schultergürtel der Acipenser.  
(Nach Jaekel.)

Fig. 5. Schultergürtel von  
*Rhamphodus tetrodon*, v. Devon.  
(Nach Jaekel.)

thrum hin verschoben ein als Spinale bezeichnetes Organ trägt, das seine Verwandtschaft mit dem Coccosteidenspinale durch einen in Fig. 5 dargestellten Schultergürtel von *Rhamphodus tetrodon*, einen Chondrosteiden (Störartigen) aus dem v. Devon beweisen kann. Man beachte, daß *Rhamphodus* den bei *Coccosteus* noch doppelten Schulterpanzer einfach reduziert hat, wie er sich dann auch bei dem Stör zeigt.

In Fig. 6 ist nun *Asterolepis Milleri* aus dem m. Devon dargestellt, das Sorgenkind sämtlicher Paläoichthyologen. Sofort fällt bei Betrachtung des Bildes das eigenartig ausgebildete als Ruderorgan bezeichnete Glied auf, das, seitdem es entdeckt hat, nicht

aufhörte, Gegenstand lebhafter Debatten zu sein und welches, um es gleich zu sagen, bis heute noch nicht recht erklärt ist. Der Rumpfpanzer auf unserer Figur besteht aus 2mal je 3 Stücken, welches dem Befunde von Traquair entspricht. Die äußere Beschaffenheit konnte den Asterolepiden vielleicht einen Platz unter den Arthrodiren sichern, aber die Genickgelenkung, die oben als für alle Arthrodiren gemeinsam beschrieben ist, ist bei den Asterolepiden gerade umgekehrt. Bei *Asterolepis* greift die Rolle vom Hinterhauptsknochen auf die vordere Seitenplatte des Rumpfpanzers in eine Pfanne ein. Mundteile scheinen die Asterolepiden nicht besessen zu haben, und so haben einige Forscher (Cope) sie unter die Agnathen (Kieferlose) gestellt. Es kann aber auch sein,

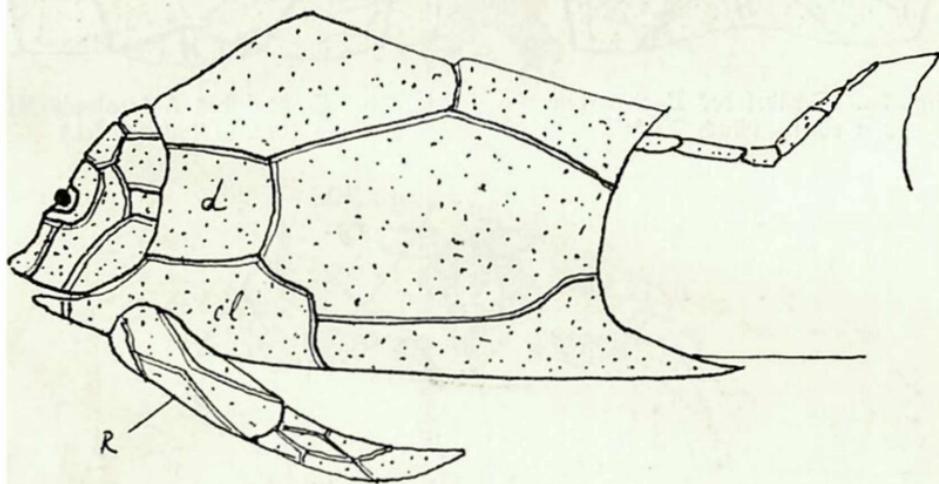


Fig. 6. *Asterolepis Milleri*, m. Devon.

d = Dorso-lateral anterior plate = Collare + Cleithrum,  
cl = Clavicular, R = Ruderorgan. (Nach Traquair.)

dass gewisse schwach verknöcherte Teile, die Zäckel bei einigen Exemplaren nachweisen konnte, zu Kauwerkzeugen und Kiefern gehören. Für die Kopfform und die am Schädelbau beteiligten Elemente mag Fig. 7a und b dienen, Fig. 7a zeigt den Schädel von *Pachysteus*, einem Coccosteiden, Fig. 7b den *Asterolepis Milleri*, beide von oben. In Anlehnung an Zäckel sind hier vielleicht einander entsprechende Elemente mit gleichen Buchstaben gekennzeichnet. Immerhin wirkt die Gleichsetzung im großen und ganzen nicht recht überzeugend, abgesehen von dem Tremalfanal system (Schleimkanalsystem), das bei beiden doch erheblich verschieden ist. Eine größere Übereinstimmung zeigt die Gegenüberstellung der ventralen Panzer-teile und ihre Anordnung. Hier ist auch von Zäckel versucht worden, den Ruderstachel des *Asterolepis* mit dem Spinale des *Coccosteus*

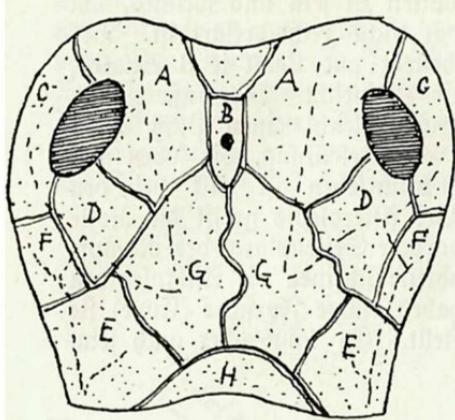


Fig. 7a. Schädel des *Pachyosteus* von oben. (Nach Jaekel.)

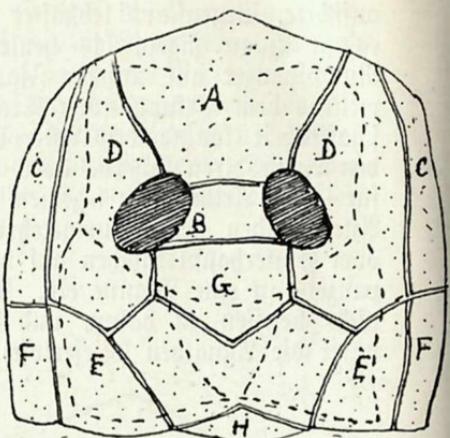


Fig. 7b. Schädel des *Asterolepis Milleri* von oben. (Nach Jaekel.)

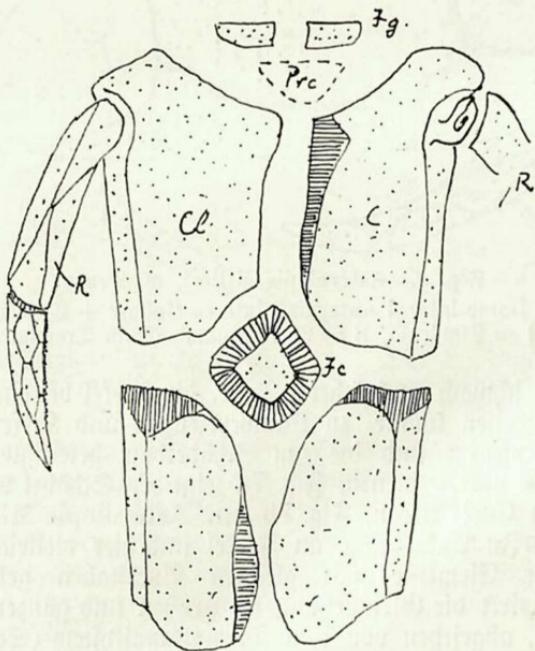


Fig. 8a. Ventralstücke des Rumpfpanzers von *Asterolepis Milleri*.  
R = Ruderorgan, Cl = Clavicula, Pre = Praeclavicula (nicht vorhanden),  
Jg = Fragliche Repräsentanten der Jugularia, Ic = Interclavicula.  
(Nach Jaekel.)

in Zusammenhang zu bringen (Fig. 8a, b). Er versucht dies, indem er für die Jugularia (Kehlbeine) analoge Stücke im Kopfe der Asterolepiden sucht, deren Existenz vielleicht auch als gesichert gelten kann. Ich habe die Möglichkeit dieser Entstehung noch im vorigen Jahre mit Herrn Dr. Heinze-Oslo diskutiert, doch wird es immer wahrscheinlicher, daß der Ausgangspunkt der Remigia in den seitlichen Fortsätzen der Kopfschilder der Cephalaspiden und Verwandten zu suchen ist (Faekel). Die den Cornua der Trilobiten

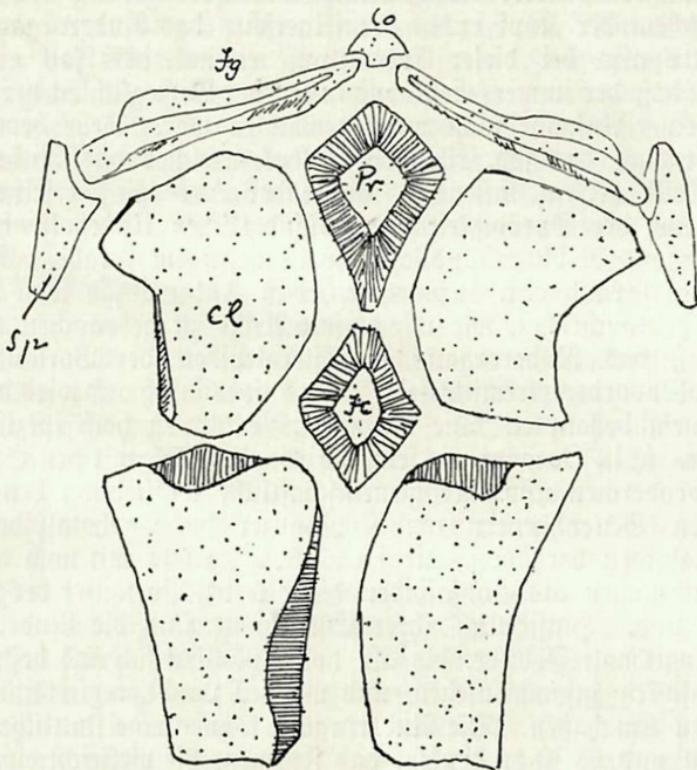


Fig. 8b. Ventralstück des Rumpfpanzers von *Coccosteus decipiens*.

Sp = Spinale, Jg = Jugularia, Co = Copula, Pr = Praecolavicularia,  
Ic = Interclavicularia, Cl = Clavicula. (Nach Faekel.)

ähnlichen Seitenstacheln der Cephalaspiden verhalfen diesen zu einem unbeholfenen Wendelgang und führten schließlich bei immer höherer Differenzierung zur Bildung der Remigia nach Art der Pterichthyiden. Dann könnte man annehmen, daß das Spinale sich der Clavicula anlegt und sich so hineingepreßt habe, daß schließlich der höchst absonderliche Helm, ein Kuriosum in der Anatomie der Wirbeltiere und die einzige Gelenkung dieser Art im ganzen Stamm der Vertebraten entstand. Sie stellt

sich dar als eine Höhlung der Clavicula, in welcher auf einem stielartigen Gebilde, der Crista, ein fugelförmiger Kopf aussicht, der von dem Ruderorgan umklammert wird. Diese Art der Artikulation machte das Ruderorgan zu einem schwefälligen Apparat mit sehr beengtem Aktionsradius, man kann sich nicht recht denken, was Asterolepis mit seinen beiden Pseudo-Vorderextremitäten eigentlich gemacht hat, denn eine Steigerung ihrer Verwendungsmöglichkeit durch Erhöhung der Gelenkigkeit würde nur angängig gewesen sein unter immer weiterer Abschnürung und Verengerung des Stiels, auf welchem der Kopf ruht, der seinerseits das Ruderorgan trägt. Es hätte also bei dieser Entwicklung einmal der Fall eintreten können, daß der immer mehr zugunsten der Beweglichkeit verfeinerte Helm seiner Aufgabe nicht mehr gewachsen war. Sehr bemerkenswert ist auch das sog. Ellenbogengelenk, welches das Ruderorgan in 2 Teile zerlegt, offenbar konnte der Asterolepis seine Arme biegen, bei der Sprödigkeit und absonderlichen Unbeholfenheit des Ruderorgans selbstverständlich nur in geringem Grade. Es liegt wohl kein Grund vor, anzunehmen, daß Asterolepis seine Ruderorgane gebraucht hat, wie wir unsere Arme zu gebrauchen pflegen, bzw. daß das Ruderorgan der Asterolepiden der Vorläufer der Tetrapodenvorderextremität sei. Beides ist nämlich und wird dauernd von neuem behauptet. Die Ruderorgane können hoch spezialisierte Spinales à la Coccosteus sein, sie können auch mit den Spinales der Placodermen usw. ihre gemeinschaftliche Entstehung den eigen-tümlichen Seitenhörnern am Kopfpanzer der Cephalaspiden und Drepanaspiden verdanken, die im System Jaekels mit noch anderen Unterordnungen als Goniaspiden die direkten Vorläufer der Asterolepiden sind. Hinsichtlich ihrer Entstehung sind die Ruderorgane rein ektodermale Gebilde, die als hohle Röhren sich aus bestimmten Panzerstücken zusammensezten, und mit den Landtierextremitäten gar nichts zu tun haben. Die Ruderorgane können eine stattliche Größe erreichen und es ist zu denken, daß Formen, die vielleicht eine große Beweglichkeit wünschten, die Ruderorgane zurückbildeten, und so hat Gerdalepis Rhenanus, ein Asterolepide aus dem Devon der Eifel, überhaupt keine solchen Appendices mehr, sein Körper ist dagegen schmal und hoch und es ist vielleicht ein guter Schwimmer gewesen. Bothriolepis Canadensis aber ist eher wie eine Flunder gestaltet und seine spitzen feinen Ruderorgane übertreffen die Länge des gesamten Rumpfpanzers nicht unbeträchtlich.

Hinsichtlich des Verhältnisses von Asterolepis zu Coccosteus ist mit Jaekel anzunehmen, daß die Coccosteiden hinter die Asterolepiden zu setzen sind, mithin die Coccosteiden aus den Asterolepiden hervorgehen, nicht umgekehrt, wie Hoffmann dies sich vorstellt. Sehr verschieden sind auch die Auffassungen, wie es mit der gegen-

seitigen Stellung der einzelnen Familien innerhalb der Asterolepiden auszieht. Traquair gibt zunächst die einfache Reihenfolge *Asterolepis maxima* o. Dev. → *Pterichthys m.* Dev. → *Bothriolepis major* o. Dev. Zwischen *Asterolepis* und *Pterichthys* fügt Hoffmann seinen *Gerdalepis Rhenanus* ein, und zwischen *Pterichthys* und *Bothriolepis* schiebt Traquair dann noch *Mikrobrachius*, den Frech ins m. Dev., Hoffmann auch ins o. Dev. setzt, so daß die endgültige Reihenfolge nach diesen Forschern dann vielleicht so aussehen dürfte: *Bothriolepis* ← *Microbrachius* *Pterichthys* ← *Gerdalepis* ← *Asterolepis*; die Uneinigkeit in der Aufteilung der Familien der Asterolepiden hat wohl ihren Hauptgrund in der Schwierigkeit, die Horizonte der Fundstellen genau zu bestimmen, da diese nicht selten bone beds sind, die unter Umständen aufgearbeitetes Material aus allen möglichen Schichten beherbergen.

Für die Fische im allgemeinen kann gerade wegen der Unzahl der Formen im Devon nichts Rechtes gewonnen werden; ein großer Teil der rezenten Typen hat damals schon seine Vertreter (es sei hier auf Stensiö's neue Arbeiten über die Cephalaspiden hingewiesen, in welcher die Verwandtschaft der Petromyzonten mit den Anaspida und Osteostraci einerseits, die Verwandtschaft der Myrinoiden mit den Palaeosponylili und Heterostraci andererseits durch glänzende Rekonstruktionen des Gehirns bewiesen wird), soweit das nicht der Fall ist, lassen sich die rezenten Fische auf nach-silurische Formen zurückführen, die natürlich ihrerseits möglicherweise im Devon schon heute noch nicht bekannte Vorläufer besitzen mögen. Da das Devon Sedimente von verschiedenen 1000 m Mächtigkeit besitzt und seine Zeitdauer vielleicht der gesamten Zeitdauer des Mesozoikums gleichkommt, läßt sich freilich für die devonischen Fische die Möglichkeit weitgehender Spezialisierung und Sonderausbildung, wie sie *Asterolepis* so schön zeigt, annehmen, aber dahinter dehnt sich das ebenfalls sehr lange Silur, und dahinter erst mögen die heute noch unbekannten Pro- und Eotetrapoden folgen. Die devonischen Fische sind altertümlich und teilweise recht primitiv, aber älteste oder auch nur Ausgangsformen im eigentlichen Sinne sind sie nicht.

### Literatur.

*Agassiz*, Monographie des poissons fossiles de vieux gres rouge. 1846.

*Beyrich*, Ueber einen *Pterichthys* von Gerolstein. 1877.

*Cope*, The position of *Pterichthys* in the system. 1885.

*Dean*, Palaeontological notes III, further notes on the relationship of the Arthrognathi. New York 1901.

- Dollo, Le Pteraspis dans l'Ardenne. 1903.  
 — Les Ptyctodontes sont des Arthrodires. 1907.
- Drewermann, Ueber Pteraspis dunensis F. Roe. sp. 1904.
- Egerton, Palichthyologic notes. London 1848.
- Eichwald, Die Tier- und Pflanzenreste des alten roten Sandsteines und Bergkalkes im Nowgorodischen Gouvernement. Petersburg 1840.
- Ueber silurische und devonische Schichten im Petersburger Gouvernement und auf den Inseln der Ostsee. 1844.
- Ueber fossile Fische des devonischen Systems in der Umgebung von Pawlowsk bei Petersburg. Berlin 1845.
- Hoffmann, Die Ruderorgane der Asterolepiden. 1911.  
 — Gerdalepis rhenanus. 1916.
- Jaeckel, Die Ruderorgane der Placodermen. Berlin 1893.  
 — Ueber einen Dipterus aus dem rheinischen Devon. Berlin 1899.  
 — Ueber Coccosteus und die Beurteilung der Placodermen. Berlin 1902.  
 — Ueber die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. Berlin 1903.  
 — Neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. Berlin 1906.  
 — Ueber Pholidosteus nov. gen., die Mundbildung und Körperform der Placodermen. Berlin 1907.  
 — Die Wirbeltiere, eine Uebersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin 1911.  
 — Die Mundbildung der Placodermen. Berlin 1919.  
 — Ueber die Phylogenie der Störe. 1926.
- Kiaer, A new downtownian fauna in the sandstoneseries of the Christiania area. Kristiania 1911.  
 — The downtownian Fauna of Norway. Kristiania 1924.
- v. Koenen, Beiträge zur Kenntnis der Placodermen-Fische. Göttingen 1883.
- Langaster, Ray and Powrie T. A monograph of the fishes of the old red sandstones. Palaeont. Soc. 1868.
- Miller, Fishes of the old red. Edinburgh 1840.  
 — The Old red sandstone. Edinburgh 1852.
- Pander, Ueber die Placodermen des devonischen Systems. Petersburg 1857.  
 — Ueber die Ectenodipterinen des devonischen Systems. Petersburg 1858.
- Patten, On the structure and classification of the Tremataspidae. Petersburg 1901.
- Powrie, On the earliest known vestiges of vertebrate life. Edinburgh 1869.

- P reobrajenski, Ueber einige Vertreter Psammofsteiden. Dorpat 1910.
- R öh n, Die Dendrodonen des devonischen Systems. Petersburg 1889.
- Ueber Pterichthys. Petersburg 1891.
- S ten siö, Ueber Coelacanthiden aus dem o. Devon von Wilsungen. 1922.
- On the head of the Macropetalichthyids. Chicago 1925.
- The downtownian and devonian Vertebrates of Spitzbergen. Det norske Videnskap Akademi Oslo. Nr. 12. 1927.
- S tr ömer, Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltierreste. München 1920.
- T raquair, On the structur and classification of the Asterolepididae. 1888.
- On the structure of Coccosteus decipiens. 1890.
- A monograph of the fishes of the old red sandstones of Britain. London 1894.
- On Telodus Pagei Powrie sp. from the old red sandstones of Forfarshire. Edinburgh 1899.
- The lower Devonian fishes of Gemünden. 1905.
- W hiteaves, Illustrations of the fossil fishes of the devonian rockes of Canada. 1887.
- W oodward, Catalogue of the fossil fishes of the British museum. London 1891.
- Z ittel, Handbuch der Palaeontologie. Vertebraten.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen und Berichte der Pommerschen Naturforschenden Gesellschaft Stettin = Dohrniana](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Reetz Werner

Artikel/Article: [Ueber die Fische im alten roten Sandstein 146-157](#)