©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Abteilung für Zoologie und Botanik am Landesmuseum Joanneum
Mitteilungsheft 22/1965

Zusammenfassung und Ergänzung der Kenntnisse über den Dipnoer-Schädel vom Typ Protopterus

Von Fritz Kincel (Bruck/Mur)

Mit 9 Abbildungen im Text

Vorliegende Arbeit soll nichts Neues bringen, sondern die bisherigen Kenntnisse über den *Dipnoer*-Schädel zusammenfassen und ergänzen, nicht zuletzt durch umfassende Abbildungen.

Vor allem in der Literatur der letzten vierzig Jahre sind die rezenten *Dipnoer* in osteologischer Hinsicht etwas stiefmütterlich behandelt. Da aber heute, wo *Protopterus* beispielsweise schon als Aquarienfisch angeboten wird, das Interesse an dieser Klasse wieder zunehmen dürfte, soll diese Arbeit eine störende Lücke schließen.

Genaue Beschreibungen von rezenten *Dipnoer*-Schädeln finden sich in Huxley 1858, Parker 1877, Gegenbauer 1898 mit guten Skizzen. In Brehm 1914 ist eine Fotografie eines Schädels von *Neoceratodus* frontal aufgenommen, kaum mehr als das Gebiß zeigend, in Kuhn 1949 eine Skizze des Schädels derselben Art in Norma verticalis, ebenfalls sehr wenig zeigend. In der modernen Literatur von Kuhn angefangen bis Romer und Grasse 1958 sind nur Abbildungen von fossilen *Dipnoern;* die rezenten dagegen, als von jenen abgeleitete Formen, nur in der Beschreibung und ziemlich kurz behandelt.

Die *Dipnoer* bilden rein äußerlich betrachtet mit ihren paddelförmigen Extremitäten, den Choanen, der Doppelatmung mit Kiemen und Lunge sowie dem autostylen Cranium einen gut in die Lücke zwischen Fischen und *Tetrapoden* passenden Übergangstyp. Jedoch treten schon in den ältesten Beschreibungen Schwierigkeiten in der Homologisierung bestimmter anatomischer Details auf, die es verbieten, diese Klasse als phylogenetische Übergangsform von den Fischen zu den *Tetrapoden* zu betrachten. Die abweichende Anordnung der Deckknochen des Schädels, die unter den *Vertebraten* einmalige Ausbildung von fächerförmigen Zahnplatten und der ebenfalls einmalige biseriale *Archipterygium*-Typ der Extremitäten kennzeichnen die *Dipnoer* als Seitenzweig der Entwicklung, als totes Geleise. Zusammen mit den *Selachiern* (heute *Chondrichthyes* genannt), *Actinopterygiern* und *Crossopterygiern,* die alle verschiedene Extremitätentypen aufweisen, dürften sie sich mehr oder weniger gleichzeitig aus *Aphetohyoideern* entwickelt haben. Ihre Stelle als Vorstufe der *Tetrapoden* nehmen heute als phylogenetische Übergangsform die *Crossopterygier,* rezent vertreten durch *Latimeria chalumnae,* ein.

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

HUXLEY 1858 beschreibt Schädel von *Neoceratodus* und *Protopterus,* ohne im allgemeinen einen Versuch einer Homologisierung zu machen. Er setzt sich bloß mit einer Beschreibung GÜNTHER's auseinander, wobei er den von GÜNTHER als Dentale bezeichneten Knochen als Spleniale berichtigt und das von GÜNTHER Articulare genannte als Angulare. Auch das Suboperculum GÜNTHER's berichtigt er als Interoperculum. Er hebt dabei auch die Übereinstimmung der splenialen Bezahnung zwischen *Neoceratodus* (damals *Ceratodus* genannt), *Siren* und den *Salamander*-Larven hervor und zieht einen Vergleich mit *Polypterus,* bei dem ein wahres Articulare, ein viel kleineres Angulare und ein viel größeres Dentale vorhanden sind als bei *Neoceratodus.* Mit Rücksicht auf diesen Vergleich zwischen *Dipnoer*-Schädel und *Siren* gebe ich hier auch eine Abbildung eines Schädels von *Siren lacertina* wieder (Abb. 1). Die rein äußerliche Ähnlichkeit zwischen diesen und dem hier wiedergegebenen Schädel von *Protopterus aethiopicus* ist allerdings auffallend, wenn auch keinerlei phylogenetische Zusammenhänge bestehen. HERRE ist auf Grund von Wirbeluntersuchungen der Ansicht, daß die *Urodelen* sich nicht von *Stegocephalen* ableiten, sondern von Fischen einer nicht näher feststellbaren Gruppe, also von den übrigen *Amphibien* eine getrennte phylogenetische Wurzel haben (persönliche Mitteilung des Inhaltes einer 1935 publizierten Arbeit). Auffallend ist in diesem Zusammenhang auch das Vorhandensein von äußeren Kiemen im Larvenstadium der rezenten *Dipnoer, Polypterini, Selachier, Amphibien* und niederen *Teleostier,* das auch auf eine gemeinsame Wurzel dieser Gruppen hinweist. Aber wo ist diese zu suchen? Da die *Amphibien*-Larven in diesem Stadium noch Hornzähnchen besitzen, müßte diese Wurzel bei den *Agnathi* zu suchen sein, deren rezente Formen Hornzähnchen als permanentes Gebiß besitzen.

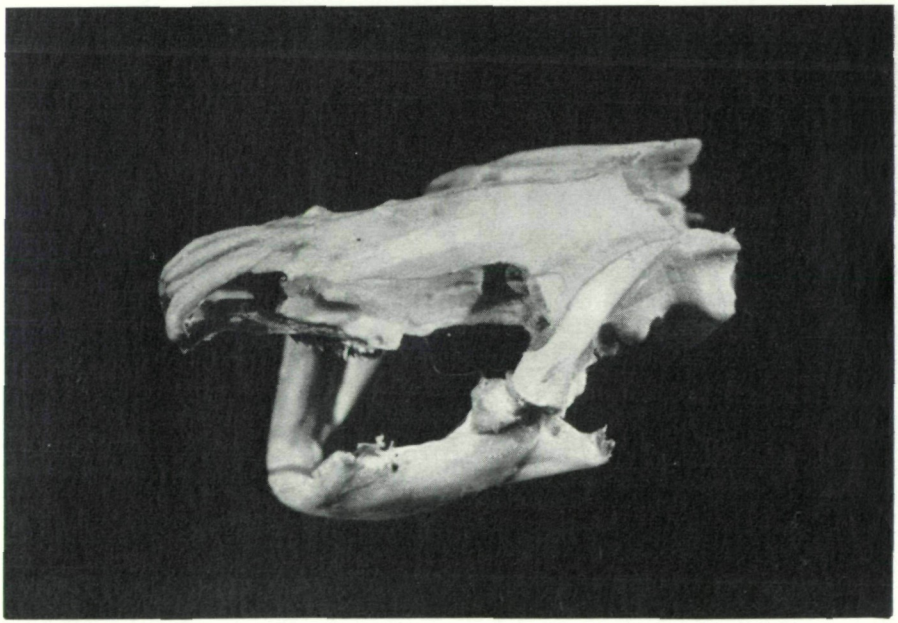

Abb. 1: Schädel von *Siren lacertina* L.

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Beschreibung HUXLEY's stimmt mit der späteren von GEGENBAUER im wesentlichen überein, weshalb ich auf diese bei GEGENBAUER eingehe.

PARKER 1877 beschreibt Schädel von *Neoceratodus* und *Lepidosiren*. *Lepidosiren* zeigt weitgehend Übereinstimmung mit *Protopterus*. PARKER beginnt bei *Neoceratodus* mit einer eingehenden Beschreibung des Knorpelcraniums, die ich hier in den wesentlichen Punkten wiedergebe, da sie die Homologisierung der Knochen erleichtert: Das massive Knorpelcranium geht lateral und ventral in einen großen Processus palatosuspensorius („palato-suspensorial process") über, der aboral mit der Ohrblase zusammenhängt. Von dieser letzteren setzt sich aboral eine dünne, breite Knochenplatte fort, die den Kiemenkorb überdacht. Der MEKEL'sche Knorpel ist mit dem Condylus an der vordersten äußersten Kontur des Suspensoriums eingelenkt. Ein kleiner, von HUXLEY als Hyomandibulare identifizierter Knorpel befindet sich an der aboralen Seite des Suspensoriums, mit demselben fest verbunden, wo es am Schädel angewachsen ist und unmittelbar vor dessen Vorderrand der Hinterast des Nervus facialis das Neurocranium verläßt. Ein Processus symplecticus liegt im starken Ligamentum hyosuspensorium, durch welches das eigentliche Hyoid befestigt ist. Knorpelige Radii branchiostegi sind vorhanden. Die ersten 4 Branchialbögen bestehen aus einem langen ventralen und einem kurzen dorsalen Teil; der 5. nur aus einem einzigen Stück. 2 Paar von kleinen Labialknorpeln umrahmen die Choanen.

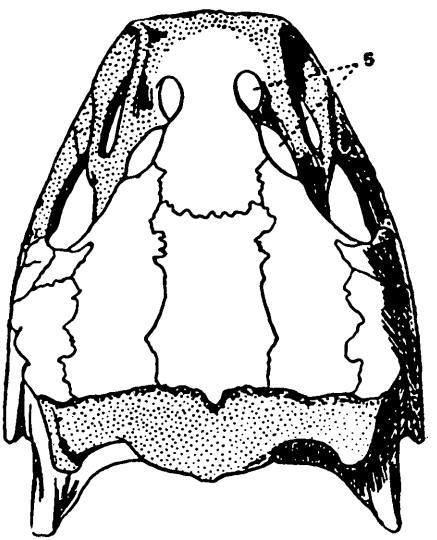

Abb. 2: Schädel des rezenten *Neoceratodus forsteri;* s = Nares — Choanen (Aus KUHN O. 1949. Lehrbuch der Palaeozoologie).

Das Schädeldach des Knochencraniums (Abb. 2) besteht aus 2 medianen hintereinander gelegenen, die ganze Schädellänge einnehmenden Knochen und 2 Paar lateralen Knochen, die auf den aboralen $^2/_3$ des Neurocraniums nebeneinander und hauptsächlich über der otischen Region liegen. Der aborale und größere Teil dieses Knochenschildes liegt auf dem mächtigen Musculus temporalis, welcher ganz über dem Knorpelcranium ausgebreitet ist. Der lateralste Knochen jederseits scheint dem Praeoperculum der *Teleosteer* und dem Squamosum der höheren *Vertebraten* homolog zu

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sein. Er hat einen verlängerten Processus, der sich bis nahe der Articulation des Quadratums herab erstreckt. Ein fibröses Band, das sich zwischen Processus antorbitalis und dem Ventralende des Suspensoriums erstreckt, enthält 3 Suborbitalknochen. Die Schädelbasis ist bedeckt von einem großen Parasphenoid, das sich aboral bis unter das 3. Rippenpaar erstreckt. Einige assimilierte Wirbel sind wie bei *Acipenser* und anderen *Ganoiden* mit dem Schädel verschmolzen, so daß die aborale Grenze des Schädels zwischen den Austritten des Nervus pneumogastricus und dem 1. Spinalnerv zu liegen kommt. Gerade an dieser Grenze greift tief in den Knorpel ein hohler Knochenkegel ein: das Exoccipitale. Das Parasphenoid ist aboral schmal und keilförmig, oral mit zwei basitemporalen Flügeln. An diesen ist es mit den zwei verlängerten Palatopterygoiden in Verbindung, die sich vom Kiefergelenk medial bis auf geringe Distanz vor dem Parasphenoid einander nähern. Im oralen Teil des Palatopterygoids ist demselben eine große Zahnplatte angegliedert. Vomeres sind durch die Basen von ein Paar „Schneidezähnen" vertreten, die im Ethmoidalknorpel derart eingewachsen sind, daß sie lateral und aboral in rechtem Winkel divergieren. Ein ventraler Processus des oralen und medialen Knochenpaares des Schädeldaches trifft mit dem oralen Teil des Palatopterygoides zusammen. Ein interorbitales Septum fehlt. Der MEKEL'sche Knorpel ist von Dentale, Spleniale und Angulare überwachsen. Auf dem Spleniale ist eine große Zahnplatte als Antagonist der auf dem Palatinum befindlichen. Der Opercularapparat besteht aus einem Operculum und einem kleinen Interoperculum. Sonst ist an Knochen nur noch ein großes Hyoid vorhanden.

Vom *Lepidosiren*-Schädel hebt PARKER weitgehende Übereinstimmung im Knorpelcranium mit *Neoceratodus* hervor, jedoch ohne eine Spur eines dem Hyomandibulare homologisierbaren Teiles. Sonst gibt er 2 Exoccipitalia, die aber viel größer sind als bei *Neoceratodus;* ein großes Parasphenoid, wie bei *Neoceratodus;* einen einzigen Deckknochen vom Occiput bis zur Ethmoidalregion („single roofing bone"); es ist identisch mit dem Parietofrontale von HUXLEY. Weiters 1 Paar Nasalia oder 1 medianes Supraethmoid und 1 großes paariges Supraorbitale, das sich aboral bis zum Ende des Schädels, in beträchtlicher Höhe über demselben erstreckt. Parietofrontale und Parasphenoid senden Processi gegeneinander, die sich unter der Wurzel des Nervus trigeminus vereinigen. Das Suspensorium ist durchlaufend und mit der Seitenwand des Craniums verbunden und trägt am oralen und lateralen Rand die Palatopterygoide, die sich median treffen und die Zahnplatten tragen. Die Vomerregion trägt Zähne, aber keine deutlichen Knochen an deren Basis. Er zitiert HUXLEY: Das Parasphenoid, die rudimentären Vomeres und die pterygopalatinen Zahnplatten korrespondieren in den 2 Genera *Lepidosiren* und *Ceratodus* (gemeint ist *Neoceratodus).* Der Processus descendens des praeopercularen Teiles des Squamosum ist sehr gut entwickelt, während das eigentliche Squamosum bei *Neoceratodus* größer ist. Operculum und Interoperculum sind wie bei *Neoceratodus.* Die Zahl der vollständigen Branchialbogen ist größer als bei *Neoceratodus.*

GEGENBAUER 1898 beschreibt den Schädel von *Protopterus:* Die Schädeldecke nehmen bedeutende Frontalia, Parietofrontalia, ein, an welche sich ein über der Orbita befindlicher Knochen anschließt, sich frei aboral fort-

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

setzt und den Musculus temporalis überlagert. Er entspricht dem Supraorbitale PARKER's, wird aber von GEGENBAUER als nicht näher bestimmbar bezeichnet. Die oral davon befindlichen Nasenkapseln werden vom Nasale teilweise bedeckt. Ein bedeutendes Parasphenoid überragt die assimilierten Wirbel ventral und aboral und erreicht oral den Vomer. Ein ansehnliches Quadratum mit Condylus grenzt an ein medial davon gelegenes Palatinum (Pterygopalatinum). Den MEKEL'schen Knorpel deckt ein mächtiges Dentale mit Processus temporalis, ein Articulare und ein Angulare (vergleiche die von HUXLEY vorgenommenen Korrekturen der GÜNTHER-schen Nomenklatur). An das Quadratum grenzt aboral ein Knochen, der als Operculum bezeichnet wird, dabei wird aber hervorgehoben, daß das Operculum niemals in Beziehung zum Quadratum steht. Ein dem Hyoid aboral und lateral ansitzender Knochen wird als „Spritzlochknorpel" bezeichnet, wobei er diesen als eher mit dem Operculum homologisierbar betrachtet. Die Deutung der Kopfrippe bezeichnet er als möglich. Hier erscheint die Unklarheit in der Homologisierung noch größer geworden zu sein.

KUHN 1938 zitiert eine Arbeit ROMER's aus jener Zeit, worin die Knochen des Schädeldaches der fossilen *Dipnoer* in Längsreihen mit Buchstaben, die einzelnen Knochen in jeder Reihe mit Ziffern bezeichnet werden, und zwar: Reihe A: Median unpaar; Reihe B: Medialste paarige Knochenreihe; Reihe C: Lateral von B gelegen, paarig; Reihe D: Circumorbital. Auf Homologisierung wird überhaupt verzichtet und auf die Reduktion des Knochenskelettes am Schädel der rezenten *Dipnoer* hingewiesen.

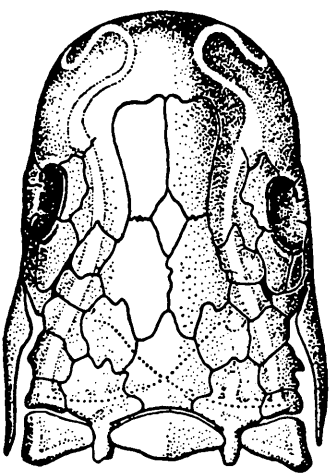

Abb. 3: Schädel des fossilen *Dipterus* (Aus KUHN O. 1949. Lehrbuch der Palaeozoologie).

GRASSE 1958 (Abb. 3) geht ebenfalls vom Schädel der fossilen *Dipnoer* aus. Die Knochen des Schädeldaches teilt er in drei Reihen: 1.) A—N: Mediane Reihe („Plaques de la serie mediane"); 2.) x—y: Supratemporale Reihe („Plaques de la serie supratemporale") und 3.) 1—7: Circumorbitale Reihe („Plaques de la serie circumorbitale").

Die Bedeckung des Schädeldaches besteht aus an 100 Knochen der Auffüllung („de remplissage"), die eine komplette Knochenkapsel bilden. Dieser ancestrale Typ geht durch progressive Reduktion der Knochen-

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

elemente, sei es durch Fusion oder totale Rückbildung der Knochen in den Typ der heutigen *Dipnoer* über, bei denen das Exoskelett auf 10 bei *Neoceratodus* und auf 6 Knochen bei *Lepidosiren* und *Protopterus* reduziert wurde, die denen der übrigen Fische entsprechen. Zur Bedeckung des Schädels aller Formen zählt auch noch ein Operculum. Drei Zahnplattenpaare sind vorhanden; ein pterygopalatines, ein spleniales und ein vomerines; sie tragen auf ihrer Oberfläche stachelige Spitzen und Höcker. Im allgemeinen sind die Kiefer unvollständig durch das Fehlen der Praemaxillaria, Maxillaria und die Reduktion der Dentalia. Phaneropleura besitzt auch Praemaxillaria und Maxillaria mit einer Reihe von Kegelzähnen. Auch auf den Abbildungen des *Dipterus*-Schädels in KUHN und GRASSE ist ein Praemaxillare mit kleinen Kegelzähnen gezeichnet (Abb. 4).

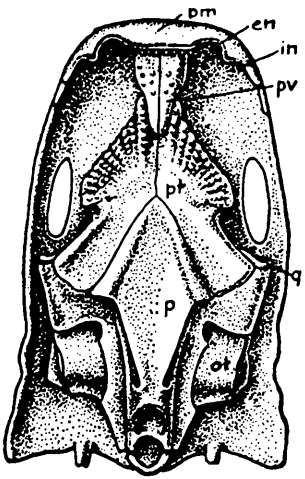

Abb. 4: Schädel des fossilen *Dipterus*, ventral (pm = Praemaxillare, en = Nares, in = Choanen, pv = Vomeres, pt = Pterygopalatina, p = Parasphenoid, q = Quadratum). (Aus KUHN O. 1949. Lehrbuch der Palaeozoologie.)

Soweit die vorliegenden Beschreibungen, denen ich nun meine eines *Protopterus*-Schädels folgen lasse.

Ich erhielt im Frühjahr dieses Jahres ein Exemplar von *Protopterus aethiopicus* mit einer Gesamtlänge von 495 mm, davon einer Kopflänge von 57 mm vom Apex bis zur Kiemenöffnung, einer Länge von 170 mm von der Kiemenöffnung bis zur Basis der Ventralis. Auf den Schwanzfaden entfielen 55 mm. Die Pectoralis hatte eine Länge von 160 mm, die Ventralis von 132 mm. Beide Flossen waren schnurförmig und besaßen nur die zentrale Längsreihe von Knorpelgliedern ohne Seitenverzweigungen. Der Rumpf enthielt 39 Rippenpaare. Der Schädel hatte eine Gesamtlänge von 53 mm, eine größte Breite von 28,7 mm in der Operculargegend und eine größte Höhe von 22,8 mm im Bereiche des Quadratum. Der Kopf war völlig von Haut überzogen, die Cycloidschuppen von 4 mm Durchmesser enthielt. Das Auge lag mit seiner Distalfläche völlig im selben Niveau der Oberfläche des Kopfes. Die Mundspalte war von ziemlich dicken Lippen umgeben, die Nares befanden sich in der Oberlippe innerhalb der Mundspalte. Von den Zahnplatten waren nur die Splenialen durch Herabbiegen der Unterlippe sichtbar zu machen, die palatalen lagen bis zur Schneide im Zahnfleisch verborgen und konnten

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nur sondiert werden. Nach Entfernung des Integumentes machte der Kopf den Eindruck eines Muskelpaketes, an dessen Dorsalfläche drei Knochen zu sehen waren: ein medianer oraler und zwei aboral anschließende schmale, die sich zu beiden Seiten der Mediane bis an das aborale Ende des Kopfes erstreckten und lateralwärts in eine breite fibröse Fascie übergingen, die den mächtigen Musculus temporalis überdeckte. Den Oralrand des Unterkiefers bildeten nun die blank zu Tage liegenden Zahnplatten.

Der skelettierte Schädel läßt noch deutlich das Primordialcranium erkennen, doch ist es an allen Konturen von Knochen eingerahmt. Rein knorpelig sind nur die Branchialbogen vom 1. Basibranchiale an; sie entsprechen der Beschreibung PARKER's für *Neoceratodus,* also 4 Paar aus längeren ventralen (Epi-keratobranchialia) und kürzeren dorsalen (Pharyngobranchialia) Teilen, das 5. Paar nur aus dem epi-keratobranchialen Teil bestehend. Den oralen Teil des Schädeldaches dorsal der Nasenkapseln bis zum Apex nimmt ein unpaarer, flacher, dreieckiger Knochen mit der Dreieckspitze oralwärts ein, der in der Literatur als Supraethmoid oder

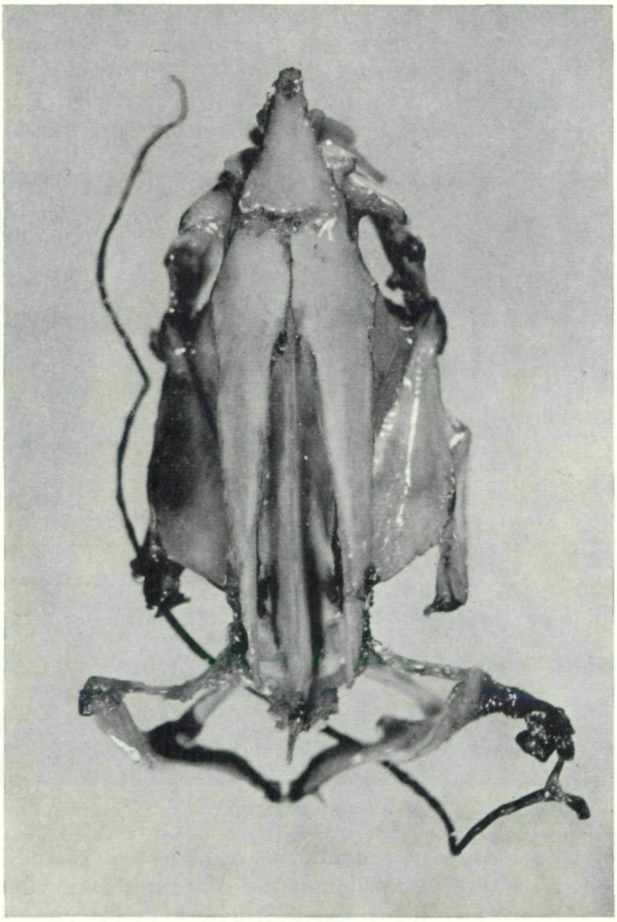

Abb. 5: Schädel von *Protopterus aethiopicus* in Norma verticalis.

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Nasale bezeichnet wird. Nachdem bei *Lepidosiren* nach PARKER zwei Nasalia oder ein Supraethmoid vorkommen können, könnte dieser Knochen aus der Verschmelzung der beiden Nasalia entstanden sein. Da aber der primitivste rezente *Dipnoer,* nämlich *Neoceratodus,* diesen Knochen unpaar hat, erscheint es mir eher wahrscheinlich, daß es sich hier um eine phylogenetisch alte Ossifikation handelt, die einem Knochen aus der A-Reihe nach ROMER (A—N — Reihe nach GRASSE) der fossilen Dipnoer entstammt und auch bei anderen ancestralen Fischen des Devons vorkommt (Postrostrale I und II bei *Cheirolepis* und Rostrale und Postrostrale bei ancestralen *Crossopterygiern).* Deshalb erscheint mir die Bezeichnung Supraethmoid passender zu sein. An die aborale Basisseite dieses Knochendreieckes schließen im selben Niveau die beiden Supraorbitalia an, die sich über den Musculus temporalis lateralwärts wölben, am skelettierten Schädel baldachinartig über das eigentliche Schädeldach ausladen und mit ihren aboralen schwalbenschwanzartig ausgezogenen Enden bis zum Occiput frei in die Luft ragen (siehe Abb. 5). Das eigentliche Schädeldach bildet ein langgestreckter Knochen mit Sagittalcrista, der sich mit seinem oralen Ende ventral der Supraorbitalia an die Nasenkapsel anschließt und aboral bis zum Occiput erstreckt; in der Literatur als Parietofrontalia bezeichnet. Beim vorliegenden, jedenfalls noch immaturen Exemplar ist eine deutliche transversale, aboralwärts halbkreisförmige Knochengrenze (ich möchte sie jedoch nicht als Sutur bezeichnen) etwa auf der Höhe

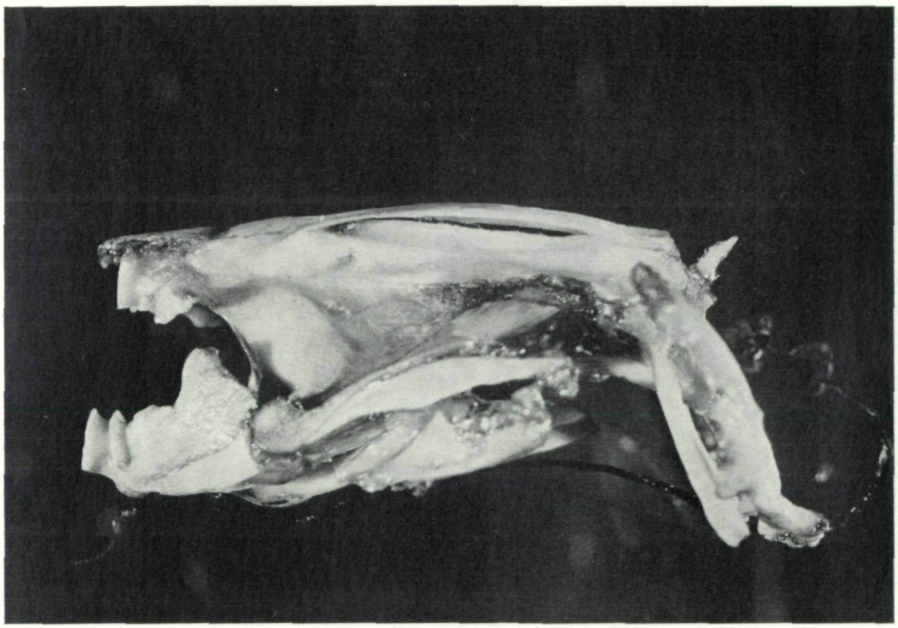

Abb. 6: Schädel von *Protopterus aethiopicus* in Norma lateralis.

des aboralen Randes der Pterygopalatina zu bemerken (siehe Abb. 6). Die Andeutung einer weiteren Knochengrenze mit einer transversalen Bucht, im aboralen Fünftel beginnend, verläuft von dort als undeutliche Linie keilförmig oral-medialwärts bis zur Crista sagittalis (Abb. 5, 6, 8). Wenn

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

diese Linien tatsächlich Knochengrenzen bedeuten, müßten die Parietofrontalia aus der Verschmelzung von Frontalia, Parietalia und Supraoccipitale (oder Interparietale?) entstanden sein. Ventral vom aboralen Ende der Parietofrontalia sind die beiden scheibenförmigen Exoccipitalia zu erkennen; aboralwärts davon 1 Processus spinosus, die beiden Hälften des Neuralbogens eines assimilierten Wirbels. Die Schädelbasis bildet das in der Literatur eindeutig homologisierte Parasphenoid, dessen aboral weit über den assimilierten Wirbel hinaus ausladender Teil durch Furchen, eine mediane und eine transversale, aboral keilförmig verlaufend gegliedert ist. Soweit es sich hier nicht um bloße Modellierungen der Oberfläche handelt, sondern um mehr oder wenig oblitterierte Knochengrenzen, könnten es vielleicht die ventralen Elemente des assimilierten Wirbels sein. Ich persönlich neige mehr zur Ansicht, daß es Modellierun-

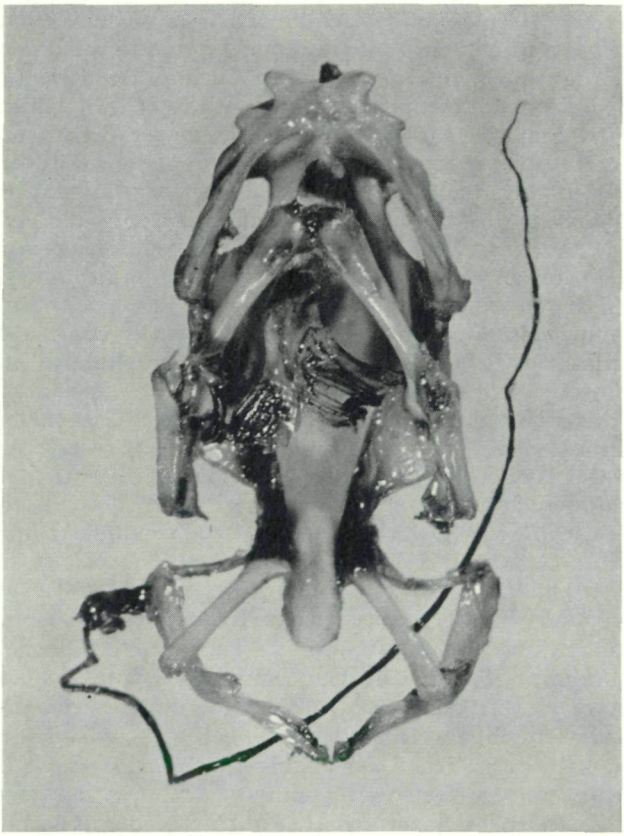

Abb. 7: Schädel von *Protopterus aethiopicus* in Norma ventralis. Linke Choane auf dem Bild rechts als deutliches helles Oval zu erkennen.

gen der Oberfläche des Parasphenoides sind (Abb. 7), da dieser abgegrenzte Teil noch immer die Natur eines oberflächlich aufliegenden Deckknochens zeigt. Die Kopfrippe inseriert dorsal der Mitte dieses abgegrenzten Teiles und ventral der Exoccipitalia. Genau am dorsalen proximalen Ende

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der Kopfrippe inseriert ein sehniges Band, das den Schultergürtel mit dessen dorsalem Ende am Schädel aufhängt. Oralwärts vom Parasphenoid durch eine deutliche Transversalsutur abgegrenzt, liegt median ein breiter Knochen, der dem Vomer nach der GEGENBAUER'schen Nomenklatur entsprechen muß. Nun sind aber bei den fossilen *Dipnoern,* bei *Neoceratodus* und *Lepidosiren* überall 2 Vomeres vorhanden, bei den rezenten nur noch durch die Bezahnung zu erkennen, die bedeutend weiter oralwärts liegen. Wenn die GEGENBAUER'sche Nomenklatur stimmt, so liegt dieser Vomer aber bedeutend weiter aboral, was bei *Protopterus* übrigens auch für die Lage der Choanen im Vergleich mit den anderen beiden rezenten Arten zutrifft. Der Lage nach sowie seiner Beschaffenheit entsprechend, die die Deckknochennatur nicht so deutlich ausgeprägt zeigt wie das Parasphenoid, könnte es auch ein Praesphenoid sein, doch wäre dieser Fall doch zu abweichend für *Dipnoer,* so daß ich mich lieber der GEGENBAUER'schen Bezeichnung anschließe. An der oralen Seite dieses Knochens münden die Choanen in die Mundhöhle ein. Sie werden oral-ventral begrenzt von den in Form eines 3teiligen Fächers liegenden Zahnplatten der Pterygopalatina, die median in einer deutlichen Naht zusammenschließen (Abb. 7). Dorsal dieser Zahnplatten durchbohren die Nares die Nasenkapsel. Jede Hälfte dieser Zahnplatten ist aus einem Guß ohne irgendwelche auch nur angedeutete transversale Grenze und sitzt am Oralende der Pterygopalatina auf, die in aboral convexen Bogen die ventrilaterale-orale Kontur des Craniums bilden. Vomeres, wie sie bei den fossilen *Dipnoern* deutlich zu erkennen oder bei *Neoceratodus* und *Lepidosiren* durch Zähne angedeutet sind, lassen sich bei *Protopterus* nirgends auch nur andeutungsweise erkennen. Die ventrilaterale aborale Kontur des Schädels nimmt das Quadratum ein. Der ihm ventrilateral angegliederte Knochen, dessen Identität mit dem Operculum GEGENBAUER anzweifelt, weil dieses mit dem Quadratum keine Beziehung hat, ist meiner Meinung seiner topographischen Lage nach eher das Praeoperculum. An ihm inseriert medial das Hyale, dessen rechte und linke Hälfte aus je einem Stück bestehen und median knorpelig zusammenschließen. Ventrilateral schließt sich an das Praeoperculum das schon von HUXLEY eindeutig homologisierte Interoperculum (Abb. 6 und 7). Am MEKEL'schen Knorpel ist das Angulare deutlich zu erkennen, dorsal davon liegt im proximalen Teil der Knorpel blank zutage und wird erst distalwärts von Knochensubstanz überkleidet, die lateralwärts übergreift und die ganze Lateralfläche dorsal des Angulare einnimmt. Dieser Knochen, der von GEGENBAUER als mächtiges Dentale mit Processus temporalis bezeichnet wird, ist meiner Meinung nach auch tatsächlich ein Dentale, das aber nur in seiner proximalen Hälfte entwickelt ist, während der distale knöcherne Teil des Unterkiefers bis zur Symphysis vom Spleniale gebildet wird. Auf der Medialseite ist in der Tat eine deutliche Sutur zwischen diesen beiden Knochen zu erkennen, die vom Angulare oral ansteigt und unter der Basis der aboralsten Schneide der Zahnplatte endigt (Abb. 6 und 8). Auf der Lateralseite ist nur mit äußerster Anstrengung eine verschwommene Linie auf der linken Schädelseite an derselben Stelle zu erkennen, die aber oral absteigt. Möglicherweise eine auf dieser Altersstufe schon weitgehend oblitterierte Sutur zwischen den beiden Knochen. Die dorsalen Ränder der größeren distalen Teile der Mandibula nimmt jederseits die Zahnplatte ein, die

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

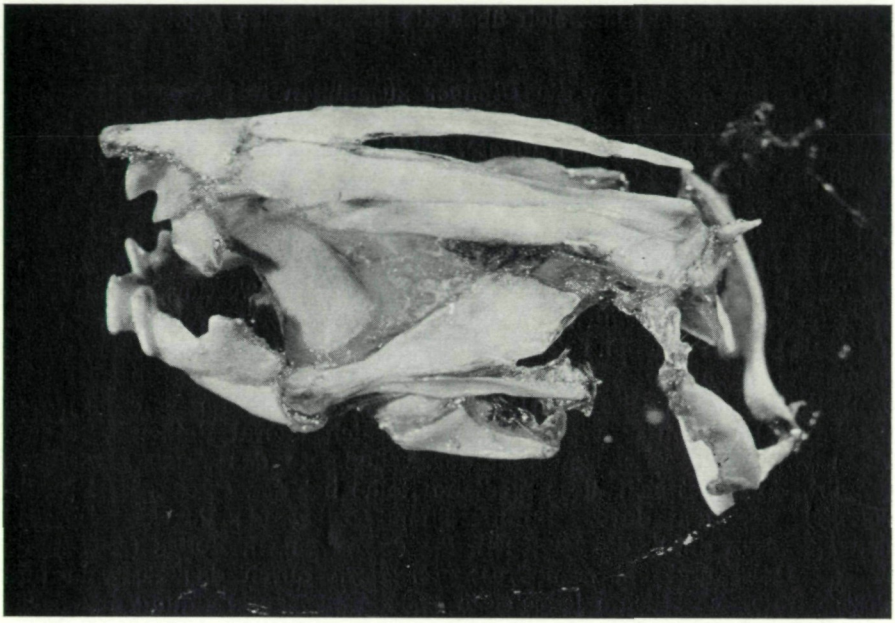

Abb. 8: Schädel von *Protopterus aethiopicus* schräg dorsolateral.

auch hier einen 3teiligen Fächer und median eine deutliche Symphysis bildet (Abb. 9). Auf die Reduktion des Dentale wurde auch schon in der Beschreibung von GRASSE hingewiesen.

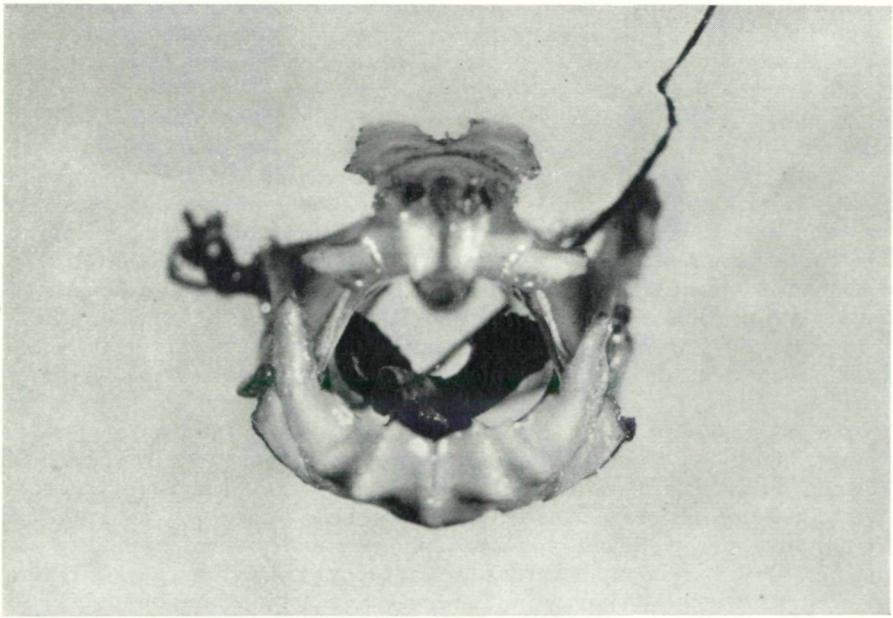

Abb. 9: Schädel von *Protopterus aethiopicus* in Norma frontalis. Nares beiderseits als schwarze Punkte zu erkennen.

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassend läßt sich über die Stellung der *Dipnoer* folgender Überblick geben:

Im Devon erscheinen die *Dipnoer* zusammen mit *Crossopterygiern Actinopterygiern* (vertreten durch *Chondrostei)* und *Chondrichthyes.* Alle haben sich ohne Zweifel aus *Aphetohyoideern* entwickelt, die schon vorher einen großen Formenreichtum aufweisen. Das läßt darauf schließen, daß die primitiven Formen der *Aphetohyoideer* schon früher erschienen sein müssen. (Man vergleiche das 1. Auftreten der *Reptilien* im Karbon mit ihrem größten Formenreichtum im Jura, das 1. Auftreten der *Mammalia* im Trias mit ihrem größten Formenreichtum im Tertiär, das 1. Auftreten der Aves im Jura mit deren größten Formenreichtum in der Jetztzeit.) Mit Ausnahme der *Chondrichthyes,* die kein Knochengewebe besitzen, haben die 3 übrigen einen stegalen, zur Panzerkapsel entwickelten Schädel, dessen Dach sämtlich eine Reihe von unpaaren medianen Knochen aufweist, an welche sich lateral Reihen von paarigen Knochen anschließen und deren äußerste das Auge gürtelartig umgibt. So findet sich diese mediane Reihe bei den *Chondrostei (Cheirolepis),* vertreten durch 2 hintereinander liegende Postrostralia, bei den *Dipnoern durch* die Knochen der A-Reihe nach Romer (A-N-Reihe nach Grasse) und bei den *Crossopterygiern* durch das Rostrale und Postrostrale. Ich möchte jedoch die knöcherne Kapselbildung der Schädel dieser 3 Klassen nicht als von schon gepanzerten Ahnenformen aus der Klasse der *Aphetohyoidea* übernommen betrachten, ebensowenig wie ich die als *Placodermen* zusammengefaßten Gruppen dieser Klasse mir als aus *Ostracodermen (Agnathi)* entstanden denken kann. Sind doch die Knochenelemente des *Ostracodermen*-Panzers nicht homologisierbar mit denen des *Placodermen*-Panzers und jene des ersteren nicht homologisierbar mit denen der *Dipnoer, Crossopterygier* und *Actinopterygier.* Ich bin vielmehr der Ansicht, daß unter den *Agnathi* neben gepanzerten Formen auch solche mit wenig oder gar keinen Ossifikationen existiert haben müssen, die an Fossilien nichts hinterlassen haben. Die *Thelodontiden* und *Conodontophoridea* weisen darauf hin. Von *Thelodontiden* existieren ja nur auf einer Fläche mit der Kontur eines Fisches regelmäßig verstreute Hautzähnchen; von den *Conodontophoridea* nur verschieden gestaltete Zähnchen, die, wie in der Literatur richtig bemerkt von räuberischen *Anneliden, Agnathen* oder *gnathostomen Vertebraten* herrühren können. Man vergleiche nur damit die Ausbeute aus dem Detritus eines Aquariums, dessen *Rotatorien-F*auna man hatte eingehen lassen. Man wird nur Panzer von z. B. *Noteus* und anderen gepanzerten Arten finden; von den übrigen aber nicht einmal ein sicher identifizierbares Stück Kauapparat. Ich betrachte daher diese gepanzerten *Agnathi (Ostracodermen)* und *Aphetohyoidea (Placodermen)* als spezialisierte Seitenzweige der Entwicklung, die jedesmal ihren Ausgangspunkt von weicheren Formen mit vielleicht nur Chorda, Bindegewebe und höchstens knorpeligen Skeletten genommen haben, die knöcherne Panzerung jedesmal als Neubildung, die vielleicht von vorhandenen, ganz unbedeutenden knöchernen Gewebselementen ihren Ausgangspunkt genommen hat. Treten doch verschiedene Merkmale im Lauf der Entwicklung unabhängig voneinander immer wieder auf: Panzerformen bei rezenten *Ostraciontiden Agoniden, Loricariiden, Polypterini, Lepidosteiden, Scinciden, Anguiden*

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Cheloniern, Dasypodiden (wenn man von den vielen gepanzerten Fossilformen aller Zeiten und Klassen absehen will). Wie viele Fische der verschiedensten Klassen und Ordnungen zeigen Aalform *(Clamydoselache, Lepidosiren, Calamoichthys, Misgurnus, Belone, Symbranchus, Cepola, Anguilla, Muraena, Lepidopus, Lota, Gymnotus* etc., um nur einige herauszugreifen). Autostylie bei *Holocephalen, Dipnoern* und *Tetrapoden.* Choanen bei *Myxinoidea, Dipnoern* und *Tetrapoden.* Differenziertes Gebiß bei *Anarhichas, Chrysophris, Theromorphen, Agamen* und *Mammalia.* Schnabelbildungen bei *Cheloniern, Aves* und *Ornithorhynchiden; Pteranodon* besonders interessant als Flugsaurier mit Schnabel, der doch in keiner Beziehung zu den *Aves* steht! Paddelflossen bei *Dipnoern, Crossopterygiern* und *Polypterini* mit jedesmal anderem anatomischen Bau. Augen von *Alsiope (Anneliden), Cephalopoden* und *Vertebraten.* Placenta bei *Mustelus laevis — Placentalia.*

Die Entstehung der knochentragenden *Agnathi, Aphetohyoidea, Dipnoi, Crossopterygia* und *Actinopterygia* von jeweils knochenlosen weichen Formen der jeweils primitiveren Klasse würde auch dem biogenetischen Grundgesetz von HAECKEL entsprechen. ROMER nennt dieses Gesetz (er schreibt es unter Anführungszeichen!) zwar eine „halbe Wahrheit" (Vergleichende Anatomie, S. 116), zitiert es aber falsch, wenn er HAECKEL die Aussage in den Mund legt, daß z. B. ein Säugetierembryo einem adulten Fisch ähnlich sei. HAECKEL schreibt in seiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" 1875 ausdrücklich, daß sich Embryonen der verschiedenen Vertebraten nur „durch ganz unwesentliche Formdifferenzen sowie durch die Bildung der Eihüllen" unterscheiden (S. 268) oder „Gewisse, sehr frühe und tief stehende Entwicklungsstadien des Menschen und der höheren Wirbeltiere überhaupt entsprechen durchaus gewissen Bildungen, welche zeitlebens bei niederen Fischen fortdauern" (S. 277). Eben das wird auf S. 116 von ROMER als Korrektur HAECKELS ausgedrückt. Obige Erläuterungen HAECKELS aber sagen daher ausdrücklich, daß die ontogenetischen Entwicklungsstadien nicht als z. B. adulte Fische aufgefaßt werden sollen und unwesentliche Formdifferenzen, wie die Bildung des Dottersackes und der Eihüllen, nicht als phylogenetische Entwicklungsstadien aufzufassen sind. Übrigens stützt sich ROMER selbst auf das von ihm angezweifelte biogenetische Grundgesetz, wenn er auf S. 28 die Ontogenie (Mesodermbildung) als Beweis heranzieht, daß die *Vertebraten* nicht von *Anneliden* abzuleiten seien.

Von den im Devon auftretenden 3 Klassen „echter *Pisces*" sind besonders die beiden: *Dipnoer* und *Crossopterygier* interessant, weil sie Merkmale aufweisen, die später zu den wesentlichen Merkmalen der *Tetrapoden* gehören und, wenn sie sich weiterentwickeln und mit andern neu auftretenden Merkmalen koppeln, zur Bildung der *Tetrapoden* führen können. Es sind dies die Paddelflossen (wenn auch bei beiden in verschiedenen Skelett-Typen), der autostyle Schädel (nur bei *Dipnoern),* die Choanen, welche auf Heranziehung der Schwimmblase zur Luftatmung schließen lassen. Es ist vor allem das Zusammentreffen dieser Merkmale, welches auf diesen Entwicklungsweg hinweist. Jedes dieser Merkmale allein und für sich sagt noch gar nichts. Choanen finden sich bei *Myxinoiden,* ohne dort eine Bedeutung für die Weiterentwicklung zu haben, ein autostyler Schädel bei den *Holocephalen* und Paddelflossen (im weitesten Sinn)

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bei *Polypterus, Periophtalmus* und den *Pediculaten,* bei jeder dieser Formen mit anderem Skelettbau. Während aber vieles darauf hindeutet, daß sich aus den ancestralen *Crossopterygiern* die *Stegocephalen* entwickelt haben (dichotome Anordnung der Skelettelemente in den paarigen Flossen der *Crossopterygier* und der pentadactylen Extremität der *Tetrapoden;* weitgehende Übereinstimmung des Knochenmusters am Schädel der beiden Klassen [siehe den Vergleich der Schädel von *Osteolepis* mit *Palaeogyrinus* und *Eustenopteron* mit *Baphetes* in KUHN, Phylogenie der Wirbeltiere, 1938]), ging die Entwicklung der *Dipnoer* und der rezenten *Coelacanthiden* an diesem Weg vorbei und führte bildlich gesprochen in einer Kurve wieder in das Fischdasein zurück. Wenn KUHN 1949 den hyostylen *Crossopterygier*-Schädel als Hindernis der Weiterentwicklung zu den *Stegocephalen* ansieht, kann ich mich dieser Meinung nicht anschließen; zeigt doch das Beispiel der *Holocephalen,* die als Gruppe der *Chondrichthyes* plötzlich autostyl geworden sind, oder der *Elasmobranchier,* deren meist hyostyler Schädel durch Amphistylie zur Autostylie überleitet (wie KUHN selbst es in seiner Palaeozoologie 1949 auf S. 213 bemerkt), wie leicht bei Fischen der Übergang von Hyostylie zu Autostylie erfolgt. Von dieser Warte aus betrachtet wirkt das Beispiel der *Dipnoer* beinahe tragisch, da sie demselben Ziel durch ihre Autostylie näher waren als die *Crossopterygier.* Die Übereinstimmung des Knochenmusters am Schädel der ancestralen *Crossopterygier* und der *Stegocephalen* deutet auch darauf hin, daß der stegale Schädel der *Stegocephalen* sich direkt aus dem stegalen Schädel der ancestralen *Crossopterygier* entwickelt hat und nicht als Neubildung zu betrachten ist; also in diesem Falle eine Panzerform in die andere übergegangen ist.

Die Choanen treten bei den ancestralen *Dipnoern* und *Crossopterygiern* gleich hinter dem Praemaxillare bzw. Maxillare lateral der Vomeres in die Mundhöhle ein. Dieselbe Lage haben sie auch bei den *Stegocephalen.* Bei den *Ichthyostegalia* durchdringen sie sogar das Maxillare in Form einer Furche, die gegen die Mundspalte zu offen ist. Nares und Choanen liegen dort in nächster Nähe der Mundspalte. In diesem Zusammenhang sei auch die interessante Tatsache erwähnt, daß es unter den rezenten *Scylliiden* (jetzt *Scyllorhiniden)* Formen gibt, bei denen von den Nares eine tiefe Hautfalte bis zum Mundwinkel und von dort manchmal bis zur Symphyse der Mandibula zieht, z. B. bei *Scyllium maculatum* (alter Name!). Aber auch die übrigen *Scyllorhiniden* haben an der Medialseite der Nares einen Hautlappen, der oft weit gegen die Mundspalte verlängert ist und ähnlich aussieht wie jener Knochenlappen des Maxillare, der bei den *Ichthyostegalia* die Choanenfurche lateral begrenzt und teilweise abdeckt. Nachdem nun der Kieferrand bei den *Chondrichthyes* durch das Palatoquadrat gebildet wird und Labialknorpelderivate fehlen, so würden hier beim Vorhandensein von solchen genau solche Choanen vorliegen wie bei den *Dipnoern* und *Crossopterygiern* des Devons bzw. den späteren *Stegocephalen.* Umgekehrt würden die *Dipnoer Dipterus* und *Phaneropleura* ihre Labialknorpelderivate verlieren, würden bei ihnen dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei *Scyllium maculatum.* Dort, wo bei rezenten *Selachiern* echte Labialknorpel vorhanden sind, liegen sie gewöhnlich so weit lateral, daß sie einer eventuell vorhandenen Choanenfurche nicht im Wege sind. Im Laufe der *Tetrapoden*-Entwicklung werden die Choanen

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

immer weiter aboral abgedrängt. Bei den rezenten *Amphibien* münden sie bereits aboral der Vomeres in die Mundhöhle, aber noch oral der Palatina, desgleichen bei den *Rhynchocephalia* und meisten *Cheloniern (Chelidae, Chelydridae, Testudinidae, Emydidae, Pelomedusidae).* Bei den *Trionychiden* sind sie bereits durch medianen Zusammenschluß der Maxillaria weit aboral abgedrängt, doch ist im oralen Teil noch ein Foramen incisivum offen geblieben. Bei den *Cheloniden* münden sie bereits aboral der Palatina ein. Bei den *Squamaten* werden sie von den Palatina, die oral nicht zusammenschließen, flankiert, ebenso bei den *Aves.* Bei den *Krokodilen* und *Mammalia* werden sie durch medianen Zusammenschluß der Maxillaria und Palatina aboral der letzteren, also am weitesten aboral, abgedrängt. Ein Foramen incisivum bleibt aber mindestens im Knochenbau noch offen.

Beim rezenten *Protopterus,* der seine Labialknorpelderivate verloren hat, münden die Choanen, wie schon oben bemerkt, aboral der pterygopalatinen Zahnplatten. Nachdem diese aber am oralen Zusammenschluß der Palatina liegen und dieser schon bei *Dipterus* vorhanden war, können die Choanen nicht durch mediale Vereinigung der Palatina aboral abgedrängt worden sein, sondern sind auf einem neuen Weg in die Mundhöhle durchgebrochen, also eine Neubildung gegenüber den fossilen *Dipnoern.* Ich habe keine Schädel von *Neoceratodus* und *Lepidosiren* untersuchen können. Nach den Beschreibungen in der Literatur dürften sie dort aboral der Vomerzähne, also oral der palatalen Zahnplatten, münden, doch geht dies nicht eindeutig aus den Beschreibungen hervor, und ich kann daher nichts Sicheres darüber aussagen. *Dipterus* und *Phaneropleura* besitzen an Vomer und Labialknorpelderivaten noch kleine, kegelförmige Zähne, deuten also darauf hin, daß die großen, fächerförmigen Zahnplatten erst später erworben wurden, doch waren sie bereits da, als die Choanen schon zwischen ihnen und den damals noch vorhandenen Labialknorpelderivaten mündeten. Eine Abdrängung der Choanen durch medianen Zusammenschluß wie bei den *Tetrapoden* kam also hier nicht in Frage.

Die übrige Weiterentwicklung kann man an den rezenten Formen erkennen: *Neoceratodus,* die primitivste derselben hat noch den stegalen Schädel, bei dem der Musculus temporalis vom knöchernen Schädeldach völlig überdeckt wird. Zwei schneidezahnartige Vomerzähne sind außer den Zahnplatten noch vorhanden, ebenso Rudimente von Labialknorpeln und ein knorpeliges Hyomandibulare. Die paarigen Flossen sind noch gut entwickelt, im Skelett mit deutlichen biserial angeordneten Nebenreihen zu beiden Seiten der Hauptreihe. Im stagnierenden Wasser wird vorwiegend auf Lungenatmung umgeschaltet. *Protopterus* und *Lepidosiren* haben sich durch weitgehende Reduktionen zu aalartigen Schlammtypen umgewandelt. Das geschlossene knöcherne Schädeldach wurde größtenteils zu einer Fascie reduziert, an Knochen blieben nur medial die beiden baldachinartigen Supraethmoidalia übrig, darunter die Parietofrontalia. Von den beiden Knochen der medianen A-Reihe blieb nur mehr das apical gelegene Supraethmoid (dabei soll aber noch immer die Möglichkeit offen gelassen werden, daß es sich hier um ein aus der Verschmelzung zweier Elemente hervorgegangenes unpaares Nasale — siehe Beschreibung von *Lepidosiren* von PARKER — handelt. Dieses wäre dann eine Neubildung wie

©Landesmuseum Joanneum Graz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

die Choanen bei *Protopterus).* Hyomandibulare und Labialknorpel verschwanden ebenso wie bei *Protopterus* die Vomerzähne. Die bei *Neoceratodus* noch gedrungene Gestalt streckte sich aalartig in die Länge, die paarigen Flossen wurden zu schnurförmigen Rudimenten, die nur mehr die zentrale Hauptgliederreihe besitzen; von einem biserialen Typ ist nichts mehr zu erkennen. Möglicherweise stellen sie bei *Protopterus,* wo sie auffallend lang sind, Tastorgane dar, wie die Ventralia beim *Osphromeniden Trichogaster;* dies wäre dann ein Funktionswechsel. Die Schuppen wurden klein. Während der Trockenzeit wühlen sich die Tiere in den Schlamm und verfallen in Erstarrung mit bis aufs Äußerste reduzierten Lebensvorgängen. Die geringe Formenzahl und die weitgehende Spezialisierung der beiden weiterentwickelten Gattungen, von denen *Protopterus* die lebenstüchtigere zu sein scheint, sowie die geringe Lebenstüchtigkeit der primitiven Art lassen eine Weiterentwicklung dieser Klasse nicht wahrscheinlich erscheinen.

Literaturverzeichnis

Brehms Tierleben. 1914. IV. Auflage, Band 3.

Gegenbauer C. 1898. Anatomie der Wirbeltiere.

Grassé P. 1958. Traité de Zoologie. T. XIII, Fasc. III.

Günther A. 1864. Catalog of Fishes of British Museum.

Haeckel E. 1875. Natürliche Schöpfungsgeschichte.

Huxley Th. H. 1858. On the theorie of the vertebrate skull.

Kuhn O. 1938. Phylogenie der Wirbeltiere auf palaeontologischer Grundlage. — 1949. Lehrbuch der Palaeozoologie.

Parker W. K. & Bettany G. T. 1877. The Morphologie of the Skull.

Romer A. S. 1959. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Abteilung für Zoologie und Botanik am Landesmuseum Joanneum Graz

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: H22_1965

Autor(en)/Author(s): Kincel Friedrich [Fritz]

Artikel/Article: Zusammenfassung und Ergänzung der Kenntnisse über den Dipnoer-Schädel vom Typ Protopterus 5-20