

## Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere.

VON OTTO JAEKEL.

Ein neuer glücklicher Fund an der unerschöpflichen Fundgrube oberdevonischer Wirbeltiere auf der Ense bei Wildungen hat eine ganze Reihe von Fragen der Morphologie und Stammesgeschichte der ältesten Wirbeltiere ihrer Klärung näher gebracht.

Es handelt sich um einen an sich sehr unscheinbaren Fund, neue Reste von Rhynchodonten, jenes Fischtypus, von dem man bisher nur große messer- und beilartige Zahnplatten kannte, und die man nach deren Organisation zu den Holocephalen stellte<sup>1)</sup>.

Schon in einer früheren Mitteilung<sup>2)</sup> hatte ich ein zusammengehöriges Gebiß dieser Form beschrieben und Rhamphodus tetrodon benannt. Die Deutung, die ich dabei den vorhandenen Teilen als Zahnplatten im Ober- und Unterkiefer gab, hatte ich durch die hier wiederholten Figuren 1 und 2 anschaulich gemacht. R. EASTMAN glaubte dieser Auffassung widersprechen zu müssen, indem er das von mir als Praemaxilla gedeutete Stück in den Unterkiefer verlegte und die von mir dorthin gesetzte Zahnplatte als Maxille ansprach. Außerdem bezeichnete er die Aufstellung der Gattung Rhamphodus als unnötig und vereinigte sie mit Rhynchodus, dessen Zahnplatten in dem amerikanischen Devon mehrfach gefunden wurden.

Die neuen Funde bestätigen nun zunächst

1. die Richtigkeit meiner ersten Auffassung der Zahnplatten im Gebiß und begründen

2. die Zugehörigkeit der Rhynchodonten zu den Stören (*Leipenseroiden*, *Chondrostei*),

3. die Beziehung der *Chondrostei* zu den Placodermen, mit denen die devonischen Rhynchodonten noch viele Übereinstimmungen erkennen lassen.

Was zunächst das Gebiß der Rhynchodonten betrifft, so kann über die Lage der Teile nach den vorhandenen Stücken ein Zweifel wohl kaum mehr obwalten, und diese direkten Beobachtungen werden dadurch bestätigt, daß auch das Gebiß der lebenden Störe im ganzen ähnliche Formverhältnisse darbietet. Auf einen näheren Vergleich der Teile des Kieferapparates mit dem der

<sup>1)</sup> J. NEWBERRY, The Paleozoic Fishes of North America (U. S. Geol. Surv. Washington 1889, pag. 45). — CH. PANDER, Die Ctenodipterinen des devonischen Systems, St. Petersburg 1858, pag. 48, Taf. VIII, IX. — A. SMITH-WOODWARD, Catalogue of fossil Fishes (Brit. Museum).

<sup>2)</sup> Über Rhamphodus nov. gen., einen neuen devonischen Holocephalen von Wildungen (Diese Berichte 1903, No. 8).

lebenden Störe näher einzugehen, würde uns hier zu weit führen, da bekanntlich die Beurteilung des rudimentären Kieferapparates namentlich bei *Acipenser* recht verschiedene Auffassungen hervorgerufen hat.

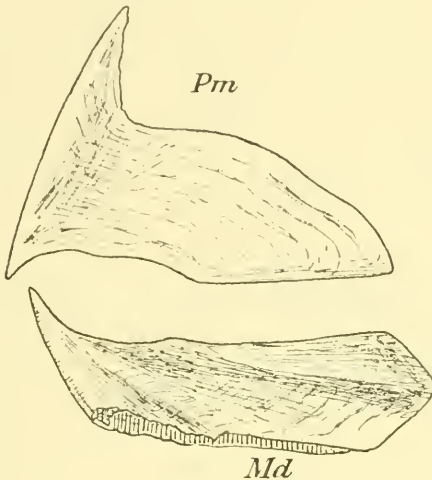


Fig. 1.

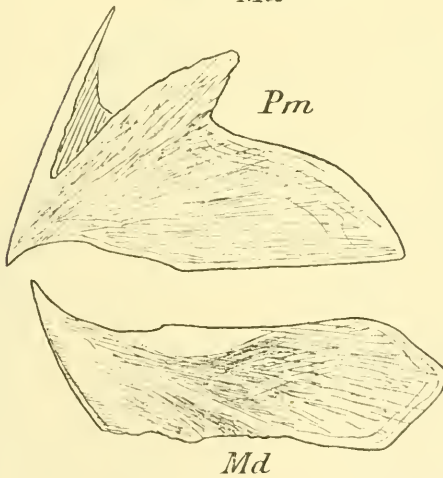


Fig. 2.

Das Gebiß von *Rhamphodus tetradon* JKL. aus dem Oberdevon der Ense bei Wildungen. Fig. 1 von außen, Fig. 2 von innen.

Bemerkt sei übrigens, daß mir drei verschiedene Gebißformen vorliegen, die in die Nähe von *Rhamphodus* gehören, für deren systematische Fixierung ich aber weitere Funde abwarten möchte. Zu einer Identifizierung des oben abgebildeten Typus *Rhamphodus* mit *Rhynchodus*, die EASTMAN anscheinend für selbstverständlich

hält. sehe ich keinen Grund, da die wenigen leidlich erhaltenen Zahnplatten der amerikanischen Formen schon in ihren bis jetzt bekannten Umrissen wesentliche Differenzen aufweisen. Eher könnte noch nach den Abbildungen von EASTMAN eine Synonymie von *Rhamphodus* mit *Ptyctodus* in Erwägung zu ziehen sein; solange aber von allen diesen anderen Formen nur so dürftige, in ihren Konturen so wenig klargestellte Fragmente vorliegen, wie sie EASTMAN zusammenstellt, würde die Einreihung unserer klaren Formen in so unklare Typen der Sache wenig nutzen. Vielleicht ermöglichen die hier gegebenen Daten aber Herrn EASTMAN, nunmehr eine bessere Beurteilung und Darstellung seiner Funde zu geben.

Bezüglich des übrigen Skeletes von *Rhamphodus* möchte ich zunächst nur insoweit Bericht erstatten, als die Teile durch Präparation klargestellt und für die allgemeine Beurteilung der Rhyn-

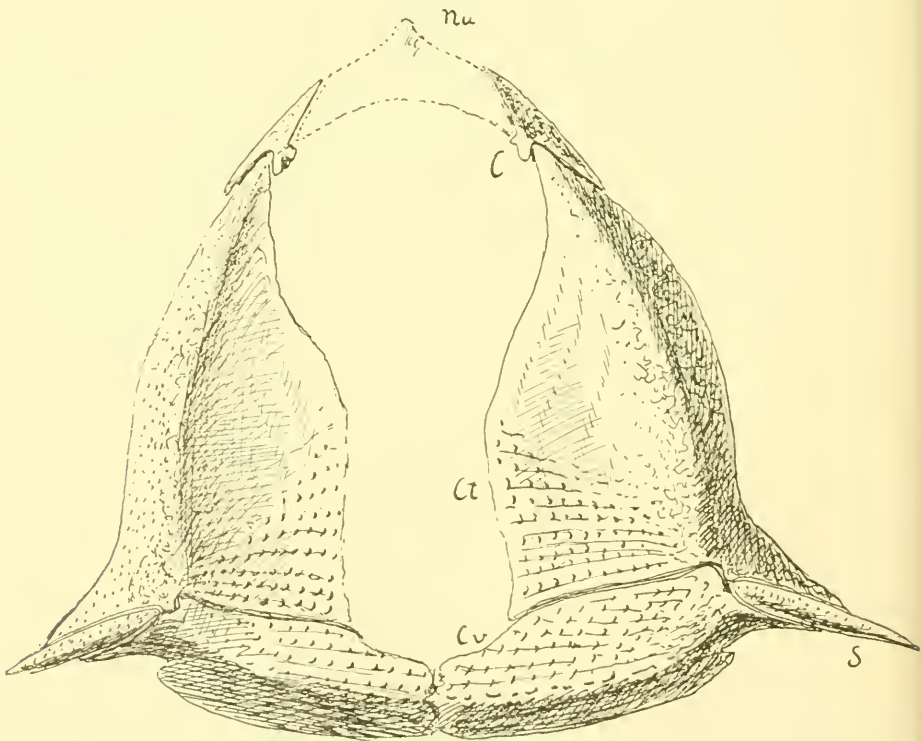


Fig. 3.

Schulterapparat von *Rhamphodus tetradon* in Frontalansicht, nat. Größe. Nu Nuchale, C Collare, Ct Cleithrum, Cv Clavicula, S Spinale. (Vergl. auch die Seitenansicht Fig. 5).

chodonten von Bedeutung sind. Das gilt namentlich von dem Schulterapparat, während das Schädeldach, die primäre aus verkalktem Knorpel bestehende Schädelkapsel mit ihren zwei Condylis occipitales, die Kiemenbögen und der Bau der Flossen für eine spätere Darstellung vorbehalten bleiben.

Der Schultergürtel bietet sehr markante Verhältnisse; er liegt mir von mehreren Formen vor, am besten an einem auch die Zahnplatten und Flossen enthaltenden Stück, auf Grund dessen ich die Figuren 3 und 5 gezeichnet habe.

Aus dem Vergleich der Schulterknochen von Rhamphodus mit Acipenser wird ohne weiteres klar, daß das unterste der beiderseitigen Stücke (Cv) die Clavicula der Fische und das darüber liegende (Ct) das Cleithrum GEGENBAURS ist, während der seitlich an beiden anhaftende Stachel vermutlich der pectorale Flossenstachel der Störe ist, wenn der letztere auch bei der engeren Verbindung mit der Flosse seine starre Verbindung mit den Schulterknochen gelöst und eine gelenkige Verbindung an dem Cleithrum allein erlangt hat. Dieser Stachel nimmt auch bei den Placodermen eine wechselnde Stellung ein. Ursprünglich erscheint er als seitlicher Zipfel an dem flachen Kopfpanzer der Cephalaspiden, er individualisiert sich bei den Drepanaspiden und Menaspiden, kehrt dann als ganz isoliertes Element in dem dütenförmigen Seitenstachel der Coccosteiden wieder und erlangt seine höchste Spezialisierung in dem sogenannten Ruderorgan der Asterolepiden, wo er die physiologische Bedeutung eines Armes erlangte. Ursprünglich tief gelegen, befestigt er sich bei Asterolepiden an dem untersten der Schulterknochen (der „Clavicula“); später rückt er höher hinauf vor die Brustflosse, sodaß er bei Rhamphodus wie bei jüngeren Coccosteiden an der Grenze von Clavicula und Cleithrum liegt. Bei den Stören wäre er also noch ein Stück höher gerückt und am Cleithrum angeschlossen. Ich nenne dieses Stück „Spinale“.

Der Knochen, den ich in den Figuren 3 bis 7 mit C als „Collare“ bezeichnet habe, klärt sich nun endlich auch auf. Er ist schon mehrfach bemerkt, aber in seiner morphologischen Bedeutung bisher nicht erkannt worden. Seine sekundäre Beziehung zu dem Schultergürtel veranlaßte die Autoren, ihn als accessorisches Element zu diesem zu rechnen. Ein Vergleich der Fig. 5 mit Fig. 7 lehrt, daß das Collare von Rhamphodus ident ist mit dem gleichbenannten Knochen bei den Placodermen. Bei diesen hat er eine wichtige und allgemeine Bedeutung. Auf ihm tritt ausnahmslos die Seitenlinie vom Kopf auf den Rumpf über. Damit steht offenbar im Zusammenhang, daß sich an dieser Stelle zwischen Kopf und Rumpfpanser eine Gelenkverbindung herstellt, denn

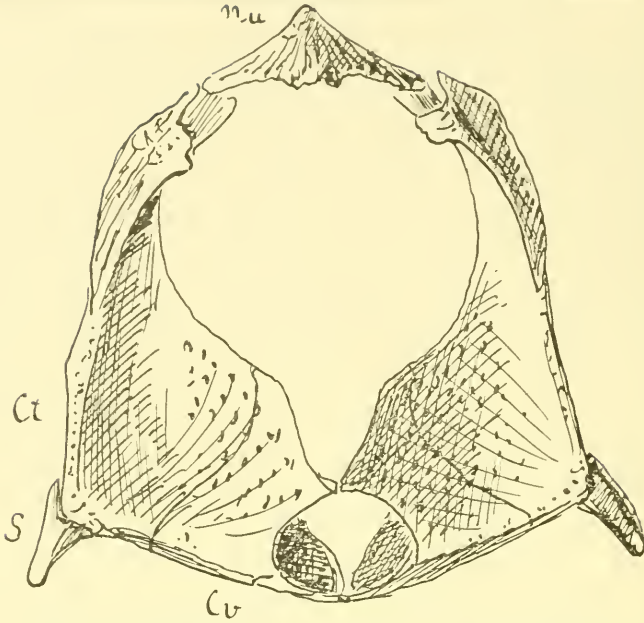


Fig. 4. Schultergürtel von *Acipenser* in Frontalansicht.

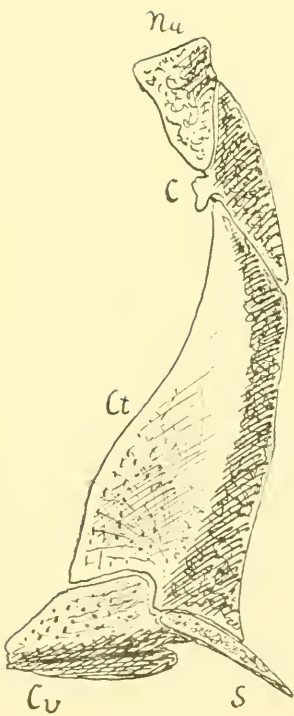


Fig. 5.  
*Rhamphodus tetradon* JKL., linker  
Schultergürtel, Seitenansicht  
der Außenseite.



Fig. 6.  
*Acipenser*, linker Schultergürtel, Seitenansicht der Außenseite.

gegenüber der sehr ausgeprägten Beweglichkeit des Kopfes ist eine Brücke für jenes wichtige Sinnesorgan erforderlich. Durch diesen Übertritt der Seitenlinie wird dieses Element nun auch bei Ganoïden klargestellt. Es findet sich ferner gleichgelagert bei den meisten Teleostomen wieder. Es ist hier gelegentlich als Supraclavicula bezeichnet worden, hat aber zu dem Schultergürtel nur eine sekundäre Beziehung erlangt. Wegen seiner ganz eigenartigen morphologischen Bedeutung verdient es eine besondere Bezeichnung, für die ich „Collare“ vorschlage, um damit die Lage des Stückes am Hals zum Ausdruck zu bringen. Am Schädel ist das Collare dem Epitoticum angeschlossen. Bei Tetrapoden ist kein derartiges Element zu beobachten.

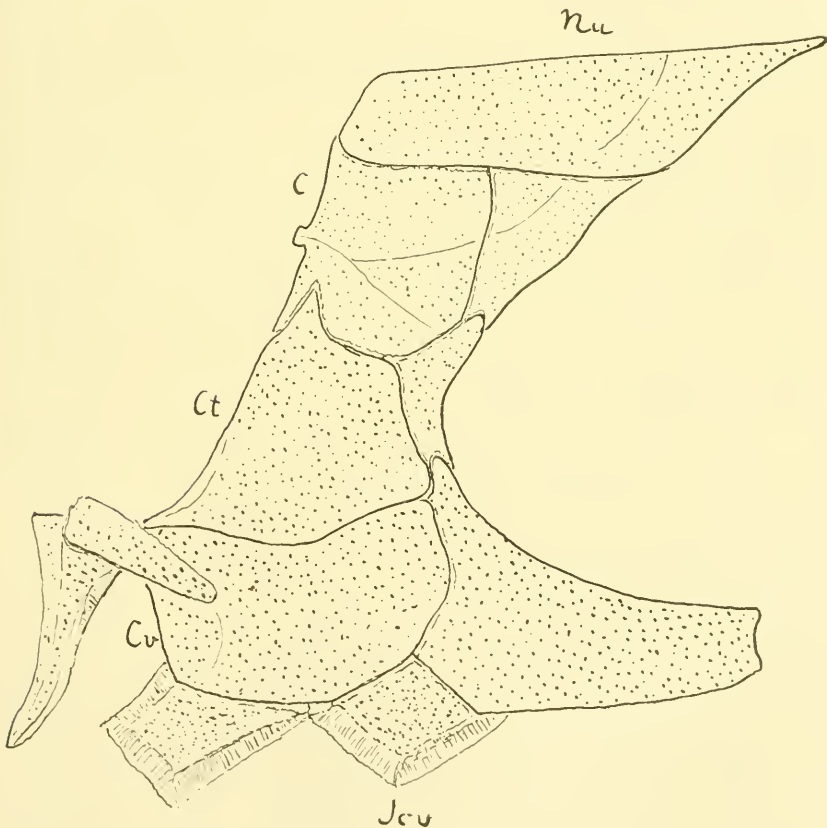


Fig. 7.

Der linksseitige Halspanzer von *Coccosteus decipiens*. Seitenansicht von außen: links vorn, rechts hinten. Die unteren Platten sind in die Fläche der seitlichen gerückt. N Nuchale, C Collare, Ct Cloithrum, S Spinale, Cv Clavicula, Jcv Interclavicula, dahinter rechts die Postclavicula.

Dadurch, daß wir dieses Collare nun zweifellos identifizieren können mit demjenigen der Placodermen (siehe Fig. 7), gewinnen wir endlich eine feste Grundlage für die Beurteilung ihres Rumpfskeletes. Das ventralwärts von dem Collare gelegene und dieses spitzwinklig überrandende Stück, das wir bei den Stören und Rhamphodus als Cleithrum bezeichnen mußten, findet sich entsprechend auch bei den Coccostea und Asterolepida, nur daß es bei diesen vorn nicht so weit einwärts gebogen ist. Wenn dieses aber das Cleithrum ist, dann ist das unter ihm ventral ausge dehnte Stück der „Clavicula“ der Fische im Sinne GEGENBAURS gleichzusetzen, umso mehr als bei verschiedenen Coccosteus ähnlichen Typen wie Pholidosteus und Acanthaspis ebenfalls zwischen Clavicula und Cleithrum ein stachelförmiges „Spinale“ eingefügt ist.

Aus dieser Feststellung der für die Fische typischen Elemente des Schultergürtels ergibt sich nun weiter, daß die hinter diesen gelegenen, ebenfalls dem Hautskelet zugehörigen Stücke mit den bisher bekannten Elementen des Schultergürtels nicht zu identifizieren sind. Ohne auf die diesbezüglichen Fragen hier näher einzugehen, möchte ich nur hervorheben, daß der vordere Rumpfpanzer der älteren und ältesten Fischtypen, der diese Region einnimmt, ganz ungliedert ist und offenbar erst später eine der ange deuteten entsprechende Gliederung erhält. Daß dabei die vorderen Extremitäten, die bei den ältesten Fischtypen (Pteraspiden, Tremataspiden) ganz unterdrückt waren, einen formenden Einfluß auf dieses Schulderskelet ausübten, scheint mir auch durch die tiefe, an dieser Stelle sich bildende Einbuchtung des Hinterrandes des Rumpfpanzers bestätigt zu werden.

Noch wichtiger erschien mir die andere Konsequenz, daß durch die Fixierung der Schulterelemente nun auch für die Placodermen die Lage der Kiemen sichergestellt war. Dieselben liegen bei den Stören vor den einwärts gebogenen Cleithren; an dieser Stelle fand ich die Bögen auch bei einem Rhynchodonten von Wildungen und soeben auch, als ich bei Placodermen nachsuchte, bei einer Form, die ich vorläufig als *Rhinosteus major* bezeichne. Damit wird das Collare der Placodermen, das dem Operculum der Teleostomen ähnlich und auch ähnlich gelagert ist, endgültig von dem Verdachte befreit, dem Kiemenapparat anzugehören. Als Kiemendeckel wären bei Placodermen höchstens die Elemente anzusprechen, die vor dem als Cleithrum bezeichneten Element in den hinteren unteren Teilen der Wangenregion gefunden werden. Dieselben sind bei den älteren Coccosteiden noch recht klein, werden aber bei jüngeren, spezialisierteren Wildunger Formen

größer. Aber diese Elemente sind eigentlich typische Elemente der Wangenregion und durchaus nicht im einzelnen zu homologisieren mit dem Opercularapparat der Ganoiden. Die Teile des letzteren sind Neubildungen innerhalb der Teleostomen. Zwischen dem Cleithrum und den hinteren Elementen der Wangenregion liegt aber immer ein tiefer Einschnitt, der offenbar seinerseits in die Kiemen führte, von deren Bögen ich, wie gesagt, bei jenem Rhinosteiden 4—5 zählen konnte.

Durch die Fixierung der Kiemenregion bei den Placodermen wird die Tatsache klargestellt, daß bei diesen sehr alten Fischtypen die Kiemenregion nicht wie bei Amphioxus, den Cyclostomen und den Selachiern räumlich der Halsregion angehörte, sondern durchaus dem Schädel untergeordnet war. Der prinzipielle Ausgang der die Kiemen innervierenden Vagusgruppe von der Occipitalregion legte ja eigentlich diese Auffassung schon immer nahe, aber wir waren doch offenbar mehr geneigt, die bei den niedersten Fischtypen sich in dieser Beziehung darbietenden Verhältnisse für primitiv zu halten. Nun zeigt sich hier der Anschluß an den Kopf schon ganz scharf ausgeprägt, und daraus ergibt sich die Konsequenz, daß die Angliederung der Kiemenregion an die posteraniale Halsregion bei den niederst organisierten Fischtypen nicht primär sein dürfte, sondern durch eine epistatische Rückkehr zu einem einfacher und weniger gegliederten Tierkörper zu erklären ist. Es kann sich dabei nur um eine nachträgliche Auflösung vorher gefestigter Funktionsverbände handeln.

Noch mehr mit unseren bisherigen Vorstellungen kontrastiert ein anderes an sich wohl nun einwandfreies Faktum, daß die ältesten Fische eine gänzlich ungegliederte Panzerung des Vorderkörpers aufweisen und daß bei ihren jüngeren Nachkommen die für den Wirbeltierkörper charakteristischen Gliederungsformen in verschiedener Weise im Panzer zum Ausdruck gelangen. Man braucht nur das ungegliederte Skelet eines silurischen Cyathaspiden mit den im Devon eintretenden Gliederungen des Schädels eines Coccoosteiden, eines Asterolepiden, eines Störs, eines Dipnoers oder eines Ganoiden zu vergleichen, um sich dieser Gegensätze bewußt zu werden. Da kann man sich Jahrzehnte abquälen, um die Homologien der einzelnen Elemente zu ermitteln, es bleibt doch verlorene Liebesmüh zugunsten der alten Vorstellung, daß wir in den Typen der älteren Fische aufsteigende Entwicklungsreihen vor uns hätten, die zu den Tetrapoden überführen. Den jetzt bekannten Tatsachen tragen wir sicher viel besser Rechnung wenn wir von folgenden Annahmen ausgehen:

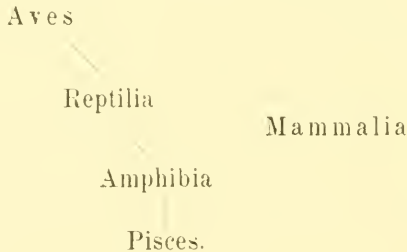


1. Die typische Gliederung, die in dem Schädel und dem Hautskelet der Tetrapoden trotz mannigfaltiger Differenzierungen überall als Grundplan hervortritt, ist bei den ältesten Fischen äußerlich fast ganz unterdrückt, innerlich aber offenbar vorhanden gewesen.

2. Die bei den im Devon folgenden Fischtypen äußerlich hervortretende Gliederung erfolgt in sehr verschiedener Weise, doch so, daß die höchststehenden und zu energischer Entwicklung vordringenden Typen wie die echten Ganoiden die nächste Annäherung an den normalen Typus der Wirbeltiergliederung erkennen lassen.

3. Diese beiden Tatsachen legen den Schluß nahe, daß die Organisation der Wirbeltiere in sich vollkommen gefestigt sein mochte, als die ersten Fische erschienen, daß sie in diesen zwar äußerlich durch Anpassung an besondere Verhältnisse unterdrückt wurde, aber später bei höherer Leistungsentfaltung überall wieder, wenn auch verschieden in den Einzelheiten zum Ausdruck kam.

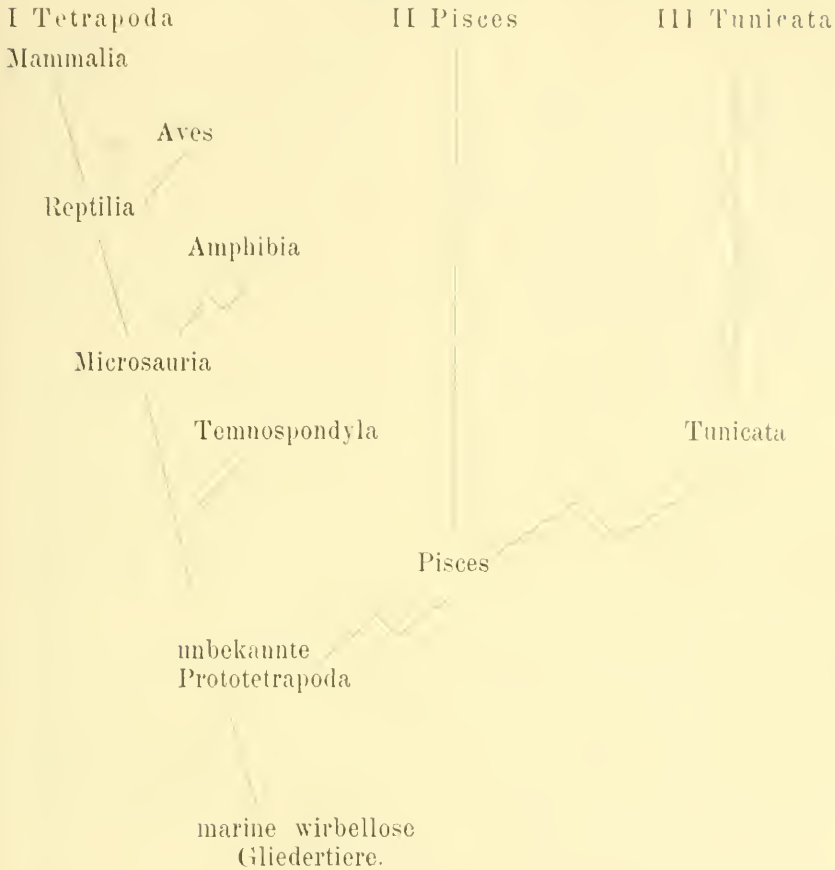
4. Die Fische erscheinen durch die vielfachen gegenseitigen Beziehungen ihrer Organisation als Einheit wenigstens gegenüber den uns bekannten Tetrapoden. Wir sind daher wohl nicht mehr berechtigt, den Stammbaum der Wirbeltiere wie bisher zu skizzieren:



Ob die dafür im Folgenden vorgeschlagene Entwicklungsreihe das Richtige trifft, mag die Zukunft lehren. Daß sie uns von Abwegen der Vorstellung auf gangbareres Terrain führt, glaube ich mit jedem Jahre bestimmter annehmen zu dürfen.

Der nebenstehende Stammbaum soll selbstverständlich auch nicht mehr bedeuten als einen Versuch, meine Ansichten über die Beziehungen der einzelnen Gruppen graphisch darzustellen. Ein Novum habe ich in diese Darstellung durch die gebrochenen Linien zwischen

## Die Unterstämme der Wirbeltiere.



einzelnen Gruppen eingefügt. Dieselben sollen bedeuten, daß sich die Abstammung der jüngeren Gruppe unter einer epistatischen Erniedrigung ihrer Organisation vollzog. Für das System würden sich demnach 3 Unterstämme der Wirbeltiere auseinanderhalten lassen. Als Hauptstamm die Tetrapoda, als erster Nebenzweig die Fische, als zweiter die Tunicaten.

Nachschrift. Infolge meiner Übersiedelung nach Greifswald war mir während des Druckes dieser Arbeit meine Bibliothek unzugänglich und dadurch die Einfügung einiger wünschenswerter Zitate unmöglich.

JAEKEL.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [1906](#)

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: [Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere 180-189](#)