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

der Bergenser Herren im Kurs oder auf der Station aus eigner Erfahrung kennen lernen.

Für ihr stets bewiesenes hilfreiches Interesse an dieser Arbeit sage ich den Herren Appellöf, Damas, Glimme, Hellaud-Hansen und Tyvold noch meinen herzlichsten Dank.

Ebenso bin ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig, dem ich die Anregung zu der Arbeit verdanke, und in dessen Institut ich sie ausführte, wobei ich mich der freundlichen Unterstützung des Herrn Dr. Poll erfreute, zu ganz besonderem Dank verpflichtet.

Über *Pholidosteus* nov. gen., die Mundbildung und die Körperform der Placodermen.

Von O. Jaekel-Greifswald.

Die Frage nach der Befestigung des Unterkiefers der Placodermen am Schädelskelett ist in neuerer Zeit mehrfach erörtert worden und gilt als Ausgangspunkt für die Beurteilung der Stellung, die man den Placodermen innerhalb des Wirbeltierstammes anweist. Bashford Dean[1]) und nach ihm Hussakow[2]) kamen zu der Überzeugung, daß der bisher allein bekannte dermale Unterkieferknochen der Placodermen ohne Beteiligung eines Meckelschen Knorpels am Schädel befestigt war. Sie beziehen also den bisher als Unterkiefer gedeuteten Knochen nicht auf den echten Unterkiefer und glauben daher, daß die Mundbildung der Placodermen auf ganz anderem Wege zustande gekommen sei, wie die der höheren Wirbeltiere. Das war wohl der wesentlichste ihrer Gründe dafür, daß sie die Placodermen allen anderen kiefertragenden Wirbeltieren auch im System als eine besondere Einheit gegenüberstellen wollten.

Ich habe, trotzdem ich von der Unwahrscheinlichkeit dieser Auffassung überzeugt war, zu dieser Frage bisher nicht Stellung genommen, da ich immer hoffte, durch genauere Präparation Wildunger Stücke, diese Kombinationen durch Tatsachen ersetzen zu können. Das ist jetzt der Fall und veranlaßt mich bei der Bedeutung der Frage, diesen Punkt meiner monographischen Beschreibung der Wildunger Placodermen vorweg zu nehmen. Einige andere Fragen lassen sich ebenfalls an der Hand des neuen Fundes ihrer Klärung näher führen.

---

[1]) Bashford Dean: Further Notes on the Relationships of the Arthrognathi. New York 1901. (New York Acad. of Science. Vol. II Part III pag. 110.

[2]) L. Hussakow: Studies on the Arthrodira. (Ebenda Vol. IX Part III pag. 105.)

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

Die Form, an der ich das Mundskelett vollständiger nachweisen konnte, steht den Coccosteiden nicht fern. Ein Vertreter dieses Formenkreises ist von Herrn v. Koenen[3]) als *Coccosteus (Brachydirus) bidorsatus* v. Koen. bereits im Jahre 1880 beschrieben worden, wobei allerdings irgend eine Klarstellung der Organisation nicht erzielt wurde, sondern nur ungefähre Anhaltspunkte zur Bestimmung einer Spezies gegeben waren. Wie alle von Herrn v. Koenen auseinandergehaltenen Arten läßt sich auch diese zum Typus einer besonderen Familie machen, die ich zunächst auf die Beschreibung der Gattung *Pholidosteus* basiere. Eine Seitenansicht der Gesamtform ihres Panzers (Fig. 2) mag die nachfolgende vorläufige Definition erläutern. Die hier zu besprechende Art benenne ich zu Ehren des Herrn Geheimen Regierungs- und Stadtrats Friedel in Berlin, dessen lebhaftem Interesse an den Wildunger Funden die Gewährung größerer Mittel aus der Jagorstiftung zu den Ausgrabungen in Wildungen in erster Linie zu verdanken ist.

Da ich in meiner späteren Monographie genötigt sein werde, eine durchgreifende Revision der Osteologie der Placodermen und verwandter Fischtypen vorzunehmen, so sehe ich hier von einer kritisch-terminologischen Bezeichnung der einzelnen Skelettelemente ab, und beschränke die Beschreibung auf eine allgemeine Charakteristik der Form gegenüber der allein genauer bekannten Gattung *Coccosteus* (Fig. 1) und auf Hinweise auf andere teilweise bekannt gemachte Gattungen.

Wie Fig. 2 erkennen läßt, ist der Kopf von *Pholidosteus* etwa ebenso hoch als lang, und auch seine größte Breite am Hinterende ist nicht viel geringer als diese Maße. Die Augenhöhlen sind etwa doppelt so groß als bei *Coccosteus*, die Nasenspitze ist stumpfer. Wenn wir von der oberen Occipitalplatte am Hinterrande des Schädels nach unten gehen, so ist die darunter liegende Platte, die durch ein Gelenk mit dem Halspanzer verbunden ist und zum Übertritt des Seitenkanals auf den Rumpf dient, wesentlich schmäler als bei *Coccosteus*. Die drei unter ihr liegenden Platten der Wangenregion zeigen ganz andere Umrisse und auch ein anderes Lageverhältnis als bei *Coccosteus*. Die beilförmige suborbitale Platte hängt tiefer nach unten herab und bildet die untere hintere Schädelecke. Die hintere Oberkiefer-Zahnplatte sowie der Unterkieferknochen zeigt keine stephanodonten Zahnspitzen wie bei *Coccosteus* und anderen Placodermen.

---

[3]) Zeitschr. d. deutsch. geol. Gesellschaft Band 32 pag. 674, ferner: Abh. d. Kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen 1883. Taf. 1 Fig. 4.

Vergl. auch: G. Gürich: Über Placodermen etc. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1891. Band 43 pag. 907 Fig. 3.

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

Der Halspanzer ist oben median durch eine breitere Nackenlücke von dem Schädel getrennt. Das oben gelegene Nuchale ist oval im Umriß und hinten nicht zugespitzt wie bei *Coccosteus*. Das unter dem Nuchale vorn gelegene Collare (C), das von Seiten des Halspanzers das erwähnte Gelenk bildet und ein Stück der

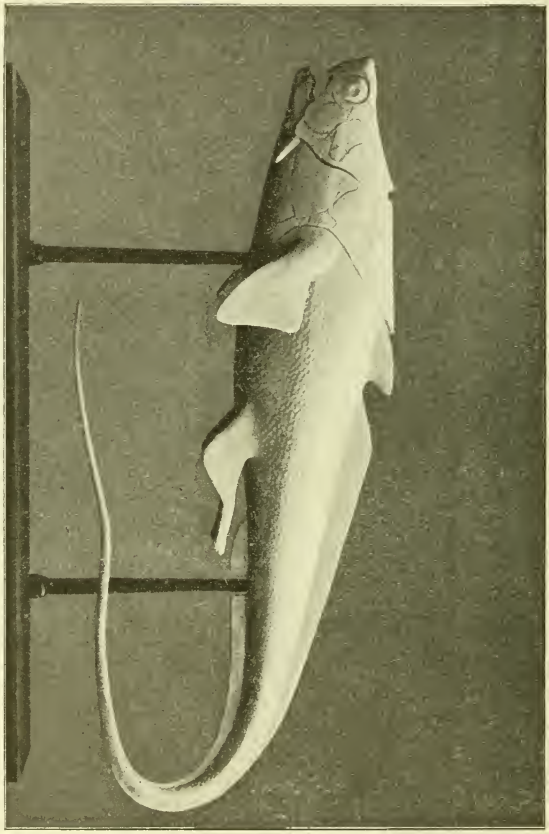

Fig. 1.
Modell der Gesamtform von *Coccosteus decipiens* Ag.; unter meiner Leitung modelliert von Herrn M. Rudloff in Berlin.[1]) Der von mir hypothetisch rekonstruierte peitschenförmige Schwanz ist inzwischen von Herrn R. Traquair beobachtet worden. Die hypothetischen Brustflossen sind am Ende dieses Aufsatzes besprochen. 1/3 der natürlichen, 1/9 der Modell-Größe.

[1]) Von genanntem Herrn (Berlin N. 4, Invalidenstr. 43) ist das Modell käuflich zu erwerben.

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

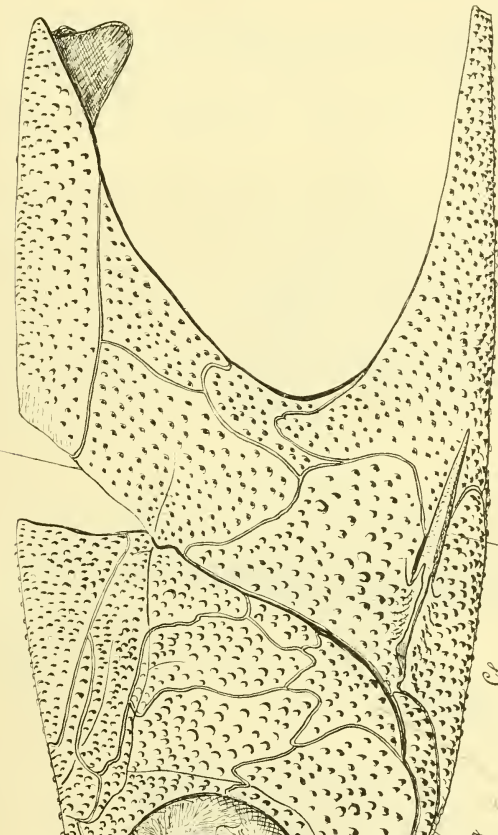

Fig. 2.

Pholidosteus Friedelii Jkl. Seitenansicht des Kopf- und Halspanzers nach dem Original im Berliner Museum. 2/4 nat. Größe. Der Halspanzer ist von dem des Kopfes dorsal durch eine breite Lücke getrennt. Etwas tiefer liegt vor der Halsgrenze die Kiemenregion des Kopfes, an einer unteren Seitenecke am Vorderrande des Halspanzers ist das Spinale (s) fest verwachsen zwischen dem darüber liegenden Cleithrum (Cl) und der darunter liegenden Clavicula (Cl). N das Nuchale mit seinem median gelegenen Stützzapfen. Ang das „Angulare". H das Coplare des Hyoidbogens. Spl das „Splenale". Pd die palatinale, Pvd die Praevomerzahnplatte. Y die glatte Stelle an dem Suborbitale, an der wahrscheinlich Lippenknorpel angefügt waren.

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

Seitenlinie aufnimmt, ist ebenso wie die hinter ihm gelegene Platte kürzer als bei *Coccosteus;* der hintere Ausschnitt des Halspanzers, der nach meiner Auffassung zur Aufnahme der Brustflosse diente, ist hier etwas tiefer als bei dem älteren *Coccosteus.* Die den unteren Rand dieses Ausschnittes begrenzenden Platten zeigen

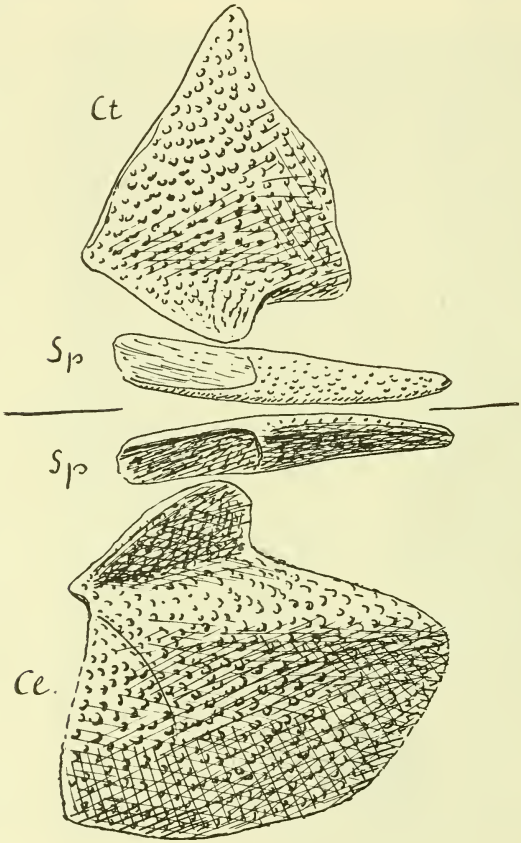

Fig. 3.
Die obere und untere stacheltragende Platte von *Pholidosteus Friedelii* etwa in natürlicher Größe. Über den horizontalen Strichen das Cleithrum (Ct) und die Oberseite des Stachels (S) darunter dessen Unterseite und die Clavicula (Cl).

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

keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Coccosteus*, dagegen ist die Ausbildung der Platten am unteren Vorderrande des Halspanzers wesentlich anders als bei Coccosteiden. Während bei diesen das Spinale (der Seitenstachel S) vor dem Halspanzer offenbar auf Knorpelskelett aufsitzt, ist es hier zwischen der Clavicula (Cl) und dem darüber gelegenen Cleithrum fest eingefügt, in der Art, daß dünne, flügelartige Fortsätze dieser Platten das basale Stück des Spinale oben und unten fest umfassen (Fig. 3). Dasselbe Lageverhältnis habe ich kürzlich bei devonischen Acipenseriden, und zwar einem Vertreter der früher zu den Holocephalen gestellten Rhynchodonten *Ramphodus* Jkl. beschrieben.

Ein ähnliches Lageverhältnis dieses Spinale zu dem Halsskelett muß auch, wie ich schon früher betonte[2]) und offenbar auch R. Traquair und neuerdings Hussakow[3]) annahmen, bei *Acanthaspis* bestanden haben. Immerhin muß dessen Panzer noch sehr erheblich verschieden gewesen sein von dem hier beschriebenen *Pholidosteus*.

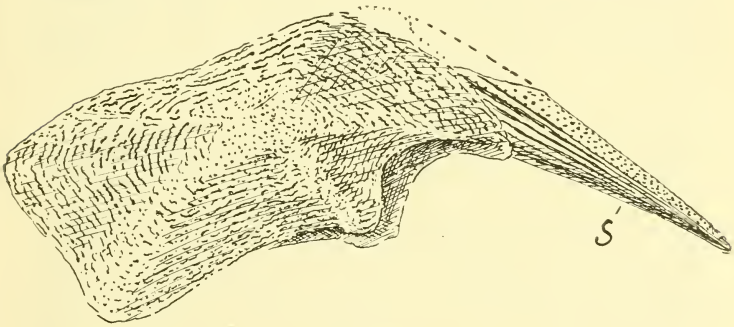

Fig. 4.
Acanthaspis armata Newb. aus dem Mitteldevon (*Corniferous limestone*) von Delaware, Ohio U. S. A. Orig. Mus. Berlin.

Um das zu erläutern, habe ich eine neue genauere Abbildung einer stacheltragenden Platte von *Acanthaspis armata* Newb. gegeben (Fig. 4), die ich 1891 bei meinem Besuch in Amerika von einem Händler erworben und nun sorgfältiger präpariert habe.

---

[1]) Diese Berichte 1906 No. 7 p. 182 Fig. 3. Einige Beiträge zur Morphogenie der ältesten Wirbeltiere.

[2]) Über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden.

[3]) l. c. pag. 132, wo allerdings die Form der Claviculae nach dem Schema von Asterolepis irrtümlich rekonstruiert ist. (Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. Bd. 55). Berlin 1903 p. 54.

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

Diese Platte kann weder mit der ventralen Clavicula noch mit dem seitlichen Cleithrum von *Pholidosteus* ganz in Einklang gebracht werden, obwohl dieser doch wohl dieselbe Anordnung und Lage der betreffenden Platten besaß und auch unter allen mir bekannten Coccostei *Acanthaspis* am nächsten stehen dürfte. Die genauere systematische Position von *Acanthaspis* läßt sich also auch hiernach noch nicht feststellen; sie dürfte eine Zwischenstellung zwischen Phlyctaenaspiden und den Pholidosteiden einnehmen, aber sehr wohl die Beibehaltung einer besonderen Familie, Acanthaspidae für ihre bisher bekannten Vertreter rechtfertigen. Über das Verhältnis ihres Spinale zu dem anderer *Coccostei* sowie dem seitlichen Horn der Cephalaspiden und dem Ruderorgan der Asterolepiden habe ich mich schon an anderer Stelle ausgesprochen.[1])

Von sonstigen Eigenschaften unseres Genus hebe ich die Tuberkulierung seines Hautskelettes hervor, die sich in ähnlicher Weise bei den *Coccosteidae* wiederfindet, aber verschiedenen Familien dieses Verwandtschaftskreises fehlt. In diesen zeigen sich dann auch in Einzelheiten des Kopf- und Halsskelettes weitgehende Unterschiede, auf die ich hier noch nicht näher einzugehen brauche.

Der Unterkiefer.

Der eine bisher als Unterkiefer bezeichnete Knochen der Placodermen ließ zwar sehr deutlich den beißenden stephanodonten[2]) Zahnrand erkennen, aber jede Gelenkfläche zum Ansatz am Schädel bezw. dem Quadratum vermissen, und deshalb auch nicht erkennen, wie der Unterkiefer der Placodermen überhaupt dem Mundskelett der Wirbeltiere morphologisch einzureihen war. Hierauf vor allem gründete Bashford Dean[3]) seine Auffassung, daß die Placodermen mit den übrigen Wirbeltieren überhaupt nicht in engere Beziehung zu bringen seien.

An dem hier besprochenen Exemplar von *Pholidosteus Friedelii* fand ich nun am Hinterende des fraglichen Unterkieferknochens, den Bashford Dean als Gnathale, Hussakow als Inferognathale bezeichnet hat, einen Knochen, der nicht wie die Hautknochen massiv verknöchert war, sondern nur eine schwach verkalkte

[1]) Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere. (Diese Berichte Jahrg. 1906, Nr. 7, p. 183.)

[2]) O. Jaekel, Über *Coccosteus* und die Organisation der Placodermen. Diese Berichte. Näheres in Placochelys placodonta aus der Obertrias des Bakony. (Result. d. wiss. Erforsch. d. Balatonsees Bd. I 1. pal. Anhang.)

[3]) Palaeontological Notes. Further Notes on the Relationships of the Arthrognathi. (New York Acad. of Science. Mem. Vol. II Part. III 1901 p. 111.

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

Hülle eines ehedem vorhandenen Knorpelelementes bildete. Nachdem ich dieses auf Platte und Gegenplatte in allen Richtungen vollständig herauspräparieren konnte, zeigte es die Form eines Kissens mit einem rhombischen Umriß.

An seiner Außenfläche und zwar an der Oberkante besitzt es eine deutlich modellierte flach konkave von vorn nach hinten verbreiterte Gelenkfläche. Diese war als solche so typisch ausgebildet, daß ich sofort sicher war, hier eine der beiden Flächen des Kiefergelenkes gefunden zu haben. Fig. 5 läßt die Außenseite und die Gelenkfläche dieses Elementes mit Ausnahme des verdeckten Unterrandes klar erkennen. Daß dieses offenkundig dem Innenskelett angehörige Element nun dem Unterkiefer zuzurechnen war, ergab sich daraus, daß an seiner Innenfläche eine flache Grube vorhanden war, in die genau das Hinterende des bekannten, hier als Spleniale (Spl) bezeichneten Knochens paßte. Damit war das neue Kieferelement als „Articulare" erwiesen; das bisher allein bekannte Mandibulare (Gnathale oder Inferognathale), wurde zum inneren Deckknochen des Unterkiefers also etwa dem Spleniale (Spl) homolog, und die Frage nach der Befestigung des Unterkiefers und seiner Homologie mit dem der übrigen Wirbeltiere war damit im Prinzip gelöst.

Nun zeigte sich aber noch ein bisher verschieden gedeuteter Deckknochen, den ich Fig. 5c für sich allein von außen abgebildet habe, in engstem Connex mit den genannten beiden Elementen. Schon R. Traquair hatte denselben beobachtet, aber mit dem später von ihm scharf geleugneten Spinale zusammen als ein Stück aufgefaßt.[1]) Smith Woodward,[2]) der mit diesem Doppelstück auch dessen Namen Interlaterale von Traquair übernahm, rechnete mit der Möglichkeit, daß es die Clavicula repräsentiere. In einer Schrift über *Coccosteus*[3]) hatte ich eine Trennung der beiden Elemente vorgenommen, und in einer weiteren Schrift über Asterolepiden[4]) die hier in Rede stehenden ventral nach vorn gerichteten Stücke mit den Iugularia von Ganoiden verglichen, weil sie zwischen den bisher als Mandibeln aufgefaßten Unterkiefer-Elementen gelegen waren.

Dieses Stück nun umfaßt das hier beschriebene kissenförmige Articulare und das vorher genannte kauende Gnathale von hinten,

---

[1]) R. H. Traquair, On the structure of *Coccosteus decipiens* Ag. Ann. the Mag. Nat. Hist. (VI) Vol. V 1890 p. 125.

[2]) Smith Woodward, Cat. of Fossil Fishes Brit. Mus. Nat. Hist. part II. London 1891 p. 281.

[3]) Über *Coccosteus* und die Beurteilung der Placodermen. Diese Berichte 1902, Fig. zu p. 107.

[4]) Über die Organisation und systematische Stellung der Asterelopiden. Diese Berichte 1903 p. 52.

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

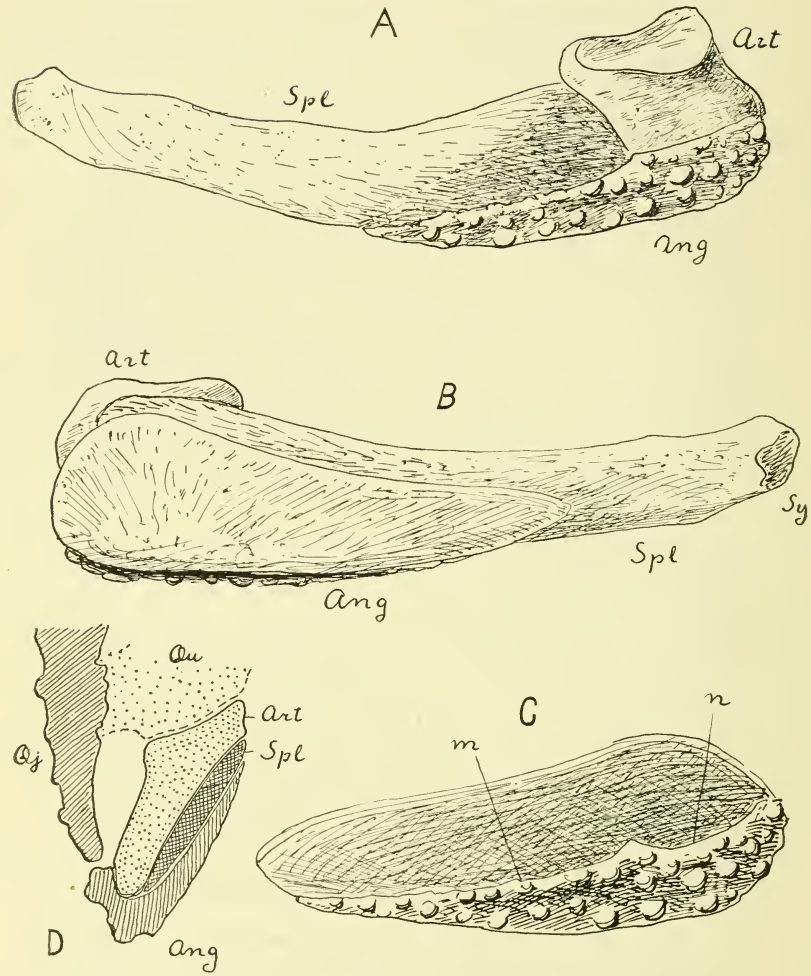

Fig. 5.

Der Unterkiefer von *Pholidosteus Friedeli* Jkl. von außen A und innen B gesehen. Spl. Spleniale, Art. Articulare, Ang. Angulare, Sy Symphyse.
C. Das „Angulare" isoliert von außen; m die Anlagerungskante des Jugale (Suborbitale), n die des Quadratojugale.
D. Restaurierter Querschnitt durch den Unterkiefer und die anliegenden Teile des Oberkiefers Qu. Quadratum Qj. Quadratojugale.

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

unten und innen. Sein Lageverhältnis zu den genannten Stücken ist aus den Fig. 5A und B zu ersehen. Seine äußere skulpturierte Fläche ist an Fig. 5c kenntlich. Dieses Bild, das sich während der Präparation der Teile ergab und durch Guttapercha-Abdrücke konserviert ist, zeigt besonders den inneren Flügel von der Externseite und die tiefe Furche, in die sich das Articulare und Mandibulare einfügten. Dieses Lageverhältnis habe ich noch durch einen rekonstruierten Querschnitt veranschaulicht (Fig. 5D) in dem ich das knorplige Articulare zum Unterschiede von den schraffierten Deckknochen (Ang. und Spl.) innerhalb seiner verkalkten und scharf erhaltenen Kontur punktiert habe. Den Teilen des Unterkiefers habe ich hier auch die anliegenden Teile des Oberkieferapparates angefügt. Der schraffierte außen tuberkulierte Deckknochen ist der kleine dreieckige mit 3 Zacken nach oben vorspringende Knochen, der auch in Fig. 2 p. 173 an der unteren Hinterecke des Kopfskelettes gelegen ist und etwa dem Quadratojugale der Stegocephalen und Reptilien entspricht. An seiner Innenfläche fand ich in der Höhe des Unterkiefergelenkes eine sehr rauhe Stelle, die offenbar zum Ansatz von Knorpel diente. Wir werden unter diesen Umständen nicht fehl gehen, wenn wir hier das Quadratum suchen, zumal das obere Stück des Kiefergelenkes an dieser Stelle gesucht werden muß. Ich habe daher diesen Teil des Quadratums an der rauhen Stelle des „Quadratojugale“ ansitzend mit Punkten rekonstruiert.

Wenn es mir nun auch bei *Pholidosteus* nicht fraglich erscheint, daß der beschriebene Deckknochen in festen Verband mit dem Unterkiefer getreten ist, so möchte ich doch darauf Wert legen, daß dieses Verhältnis sekundär erworben sein dürfte. Ursprünglich dürfte jener Deckknochen den Vorderrand eines einheitlichen Bauchschildes gebildet haben und erst mit der Kräftigung des Unterkiefers an diesen herangezogen sein. Infolge dieser Wahrscheinlichkeit glaube ich auch, daß diese Verbindung bei älteren *Coccosteï* lockerer war, und das spätere „Spleniale“ bei diesen Formen noch eine indifferente Leiste bildete, an der der Unterkiefer den nächstliegenden Stützpunkt fand.

Nach allem kann wohl aber darüber kein Zweifel mehr obwalten, daß der Unterkiefer der Placodermen dem der übrigen Vertebraten in toto homolog ist, und also eine darauf basierte Gegenstellung der Placodermen gegenüber allen anderen Wirbeltieren, wie sie Bashford Dean und Hussakow vornahmen, nicht mehr statthaft ist.

Andererseits erscheinen die einzelnen Elemente ihres Unter-

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

kiefers nicht ohne weiteres denen anderer Wirbeltiere homolog, wenn wir auch vorläufig die Namen ihrer Deckknochen noch auf diese Typen übertragen.

Man muß sich bei der Frage nach der Auffassung des Unterkiefers vor allem klar machen, was man unter dem Worte Unterkiefer versteht. Gebraucht ist das Wort offenbar zunächst für den menschlichen Unterkiefer, und von diesem auf die verschiedenen Formen des Unterkiefers bei den Wirbeltieren übertragen worden. Schon bei dieser Übertragung auf die Reptilien ergaben sich weitgehende Meinungsverschiedenheiten. Die meisten Autoren nahmen bis vor kurzem an, daß der Unterkiefer des Menschen und der Säugetiere nur durch einen Deckknochen gebildet wurde. Als Homologon desselben erkannte man bei den Reptilien das sogenannte Dentale, das bei ihnen vorn und außen dem Unterkiefer aufgelagert ist. Hiergegen haben in neuerer Zeit Drüner, Jaekel, v. Bardeleben u. a. Front gemacht und den Unterkiefer des Menschen und der Säugetiere der Gesamtheit äußerer und innerer Knochen am Unterkiefer der Reptilien gleichgesetzt.

Eine weitere Differenz der Auffassung ergab sich bei Berücksichtigung der Embryologie, die als erste primäre Anlage des Unterkiefers den Meckelschen Knorpel nachwies. Diesen konnten die Embryologen aber um so weniger dem menschlichen Unterkiefer gleichsetzen, als sie annahmen, daß dieser Meckelsche Knorpel im erwachsenen Zustand der Säugetiere, deren Unterkiefer überhaupt nicht mehr angehöre, sondern in den Verband der inneren Ohrknochen übergegangen sei. Bashford Dean hatte also von diesem landläufigen Standpunkte aus ganz recht, wenn er den an der Stelle des Unterkiefers vorhandenen kauenden Hautknochen der Placodermen nicht als Äquivalent des Meckelschen Knorpels gelten ließ, denn ein einfacher Deckknochen wird nicht knorplig präformiert und kann also auch keine primären Knorpelknochen in sich einschließen. Irrtümlich war dagegen die von ihm und namentlich Hussakow daran geknüpfte Idee, daß der Unterkiefer der Placodermen überhaupt keinen Meckelschen Knorpel enthielte. Diese Annahme ist wohl durch den vorstehenden Befund endgültig widerlegt.

Als primitivste Form des Meckelschen Knorpels, d. h. also der knorpeligen Anlage des Unterkiefers hatte ich schon vor einer Reihe von Jahren eine Form beschrieben, die ich bei dem paläozoischen Fischtypus *Acanthodes* in allen Teilen klarlegen konnte. (Fig. 6.) Die knorplig präformierte später peripherisch verkalkte

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

Anlage besteht hier jederseits aus zwei Elementen, die ich als Articulare und Interdentale bezeichnet habe.[1]) (Fig. 6.)

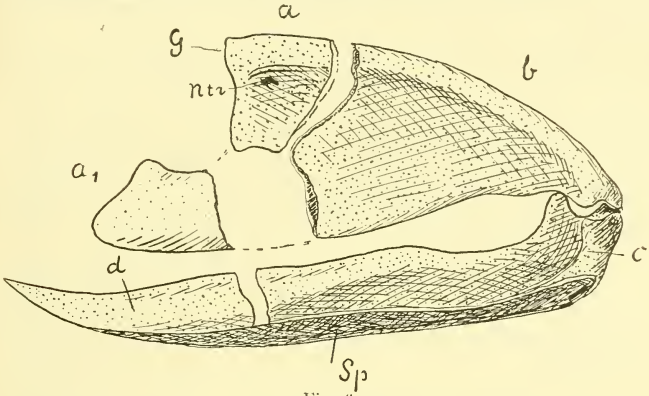

Fig. 6.

Das primäre Mundskelett von *Acanthodes Bronni* Ag. mit den beiden ursprünglichen Visceralstücken des Meckelschen Knorpels als Grundlage des Unterkiefers (c und d). a_1 die Unterlage der Maxille, a—d die 4 Stücke des primären Mundbogens. g dessen Postorbitalgelenk, ntr das Loch des *N. trigeminus*

Von den beiden primären Stücken des knorplig präformierten Unterkiefers war also bei unserem Placodermen zunächst nur das hintere, das Articulare, nachweisbar. Es scheint fraglich, ob wir noch die Existenz eines vorderen bei ihnen annehmen dürfen. Der Vorderrand des Articulare, Fig. 5a, ist vollständig abgeschlossen; dieses Stück konnte also nicht weiter nach vorn ausgedehnt sein. Andererseits findet sich aber bei den meisten *Coccosteï* der kauende Teil des Gnathale von einer Kante begrenzt, unter und hinter welcher dieses Unterkieferstück sehr verdünnt erscheint. Hier bei unserem *Pholidosteus* ist diese Kante ausnahmsweise schwach ausgebildet. Ihre normale Existenz läßt aber darauf schließen, daß sich unter und hinter ihr ein Knorpelstück befand, das den vorderen Teil des Gnathale tragen half. Es wäre sonst auch nicht leicht verständlich, daß sich das „Angulare" in diesem Teil des Unterkiefers ebenso weit als Kante vorwölbte, wie im hinteren, wo das Articulare auf ihr aufruhte. Zieht man z. B. eine Form des Spleniale wie bei *Dinichthys* in Betracht, so würde der stützende Knorpel

[1]) Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft 1899, p. 249. Ferner: Über die primäre Gliederung des Unterkiefers (Diese Berichte Jahrg. 1905 No. 4, p. 136.)

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

eine ziemlich bedeutende Größe gehabt haben müssen. Bei den Mylostomiden macht das äußere Überragen des vordersten zahntragenden Abschnittes die Ausdehnung des Knorpels sogar bis an das Vorderende des Unterkiefers wahrscheinlich. Würde nun dieses den vorderen Teil des Spleniale stützende Knorpelelement dem Stück d der Fig. 6 entsprochen und also dem primären Mundbogen angehört haben, so wäre es wahrscheinlich, daß das Articulare unserer Form vorn nicht ossifikatorisch abgeschlossen war, sondern mit dem ihm zugehörigen Stück d knorplig verbunden war. Da das nicht der Fall ist, muß man wohl mit der Möglichkeit rechnen, daß ein unteres Labiale unter den vortretenden Teil des Spleniale herumgriff und zur Stützung desselben beitrug.

Die glatte Fläche (y der Fig. 2) des sogenannten Suborbitale, des unter dem Auge gelegenen beilförmigen Hautknochens macht es wahrscheinlich, daß auch an dieser Stelle wie bei den Chimären Lippenknorpel vorhanden waren. Aber das sind zunächst hypothetische Ergänzungen, zu denen die tatsächlichen Befunde nur nebenbei Veranlassung boten. Wie dem auch sei, jedenfalls ist durch diese letzteren der Kieferapparat der Placodermen seiner vermeintlichen Fremdartigkeit entkleidet. Das bisher bekannte dermale Knochenstück ist ein innerer Belegknochen des primären Unterkiefers. Man könnte ihn ohne weiteres dem Spleniale anderer Wirbeltiere gleichsetzen, wenn nicht eben das Hautskelett dieser Placodermen von ganz anderen Urzuständen ausginge. Homolog erscheint dagegen dieses „Spleniale", wie ich es provisorisch nennen muß, mit dem zahntragenden Stück des Unterkiefers von Dipnoern, ferner dem sogenannten Unterkieferzahn der Holocephalen und dem Unterkieferknochen der Acipenseroidea.

Indem wir es aber dem Unterkieferzahn der Holocephalen gleichsetzen, müssen wir es konsequenterweise auch den entsprechenden Zahnplatten der Cochliodonten und Deltodonten homolog erachten. Damit bestätigt sich nun aber auch die Auffassung, die ich über die Bezahnung der Selachier aussprach.[1]) Ihre von mir als hyperodont bezeichneten Zahnformen sind nicht, wie Gegenbaur annahm, in dem Zustande, in dem sie uns jetzt vorliegen, die von außen über den Kieferrand gewachsene Schuppenhaut, sondern sie sind hervorgegangen aus einer funktionellen Zerlegung einheitlicher Cochliodontenplatten in einzelne Zahnreihen und später in einzelne

[1]) Über Janassa u. d. Organisation der Petalodonten, (Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1899 Bd. LI pag. 294, ferner: Über jurassische Zähne u. Eier von Chimaeriden. (N. Jahrb. f. Min. etc.) Beilage Band XIV 1901 pag. 557.
Placochelys Placodonta. Budapest 1907 pag. 34.

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

Zähne. Die komplizierten Durchgangsstadien seiner phyletischen Veränderung sind in ihrer ontogenetischen Entwicklung vollständig überschlagen. Wie so unendlich oft ließ auch hier die Einfachheit der embryonalen Ausbildung nicht entfernt die Schwierigkeiten ahnen, die der Formulierung der Stammesgeschichte zugrunde liegen.

Bashford Dean und nach ihm Hussakow l. c. pag. 115 rechneten mit der Sicherheit, daß die beiden Unterkieferäste wenigstens bei einem Teil der Placodermen in der Symphyse nicht verbunden waren, weil sie einen stephanodonten als Diplognathus beschriebenen Knochen als Spleniale des Unterkiefers ansahen. Ich habe schon früher gelegentlich eines Referates[1]) darauf hingewiesen, daß dieser Knochen wohl sein Homologon in einem Gaumenzahnstück von *Coccosteus* fand, und überhaupt nicht dem Unterkiefer angehörte. Indem man es in die Gaumenbezahnung von Dinichthys oder Titanichthys einfügt, fiel also jeder Anlaß zu der sonderbaren Idee fort, daß die Unterkieferhälften bei den Placodermen vorn frei endeten. Überdies fand ich schon bei *Coccosteus* die feste Verbindungsnaht der Symphyse und kann auch durch Hinweise auf andere *Coccosteen* diese Tatsache bestätigen.

Nur darin scheinen mir diese Placodermen eine bemerkenswerte Sonderstellung unter den Wirbeltieren einzunehmen, daß ihr Schädel anscheinend beweglicher war als ihr Unterkiefer. Der Halspanzer, der den vorderen Teil des Rumpfes umschließt, ist ja offenbar mit diesem einheitlich und fest verbunden. An den oberen Seitenecken, an denen sich ein typisches Gelenk bei allen *Coccosteen* ausgebildet hat, besitzt der Schädel offenbar gegenüber dem Rumpf einen ziemlich hohen Grad von Beweglichkeit. Die zwischen dem Kopf- und Rumpfpanzer dorsal klaffende Nackenlücke bringt den Grad dieser Beweglichkeit zum Ausdruck. Durch eine solche Aufwärtsbewegung des Kopfes an den hochgelegenen Gelenken wird der untere Teil des Kopfes nach vorn und aufwärts gezogen. Dadurch muß das Unterkiefergelenk angehoben, der vordere Teil des Unterkiefers aber gesenkt und dadurch das Maul geöffnet worden sein. Andererseits ist der Unterkiefer mit seinem hinteren Teil relativ wenig beweglich eingefalzt zwischen den Knochen der Wangenregion und den gänzlich starren Claviculae. Wenn dem Unterkiefer auch eine gewisse Beweglichkeit zukommen mochte, so muß doch meines Erachtens an dem Öffnen des Maules die Bewegung des Kopfes einen relativ großen Anteil gehabt haben. Die Bewegungen des Unterkiefers mochten mehr in kauenden Verschiebungen als in vertikalen Bewegungen beruhen. Wenn wir an

[1]) Neues Jahrbuch f. Mineralogie etc. 1903 I 340.

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

die Wahrscheinlichkeit denken, daß die ältesten Ostracodermen noch einen vorstülpbaren Saugmund besaßen, könnte auch die dermale Umhüllung des primären Unterkiefers und dessen Beweglichkeit erst allmählich erworbene Eigenschaften ihrer Nachkommen sein.

Daß die **Kiemen** unterhalb der Platten der Wangenregion untergebracht waren, habe ich durch den Hinweis auf die Organisation der Rhynchodonten begründet und später durch die Auffindung der Kiemenbögen bei einem Wildunger Verwandten der Coccosteiden bestätigen können. Als äußere Kiemenspalte fungierte also der Schlitz zwischen der Wangenregion des Schädels und dem Vorderrand des Halspanzers, der in den Figuren 1 und 2 durch einen breiteren schwarzen Strich markiert ist.

Der **Hinterleib** der *Coccostei* war mit rundlichen dünnen, wenig sculpturierten Schuppen bedeckt; wenigstens habe ich solche bei einer Wildunger Form beobachtet.

Daß der Hinterleib nicht, wie Traquair, Smith Woodward u. a. annahmen, kurz war und mit einer heterocerken Flosse endete, hatte ich schon früher behauptet.[1]) Steinmann, der in seinem Lehrbuch[2]) Fig. 68 offenbar meine Figur des Kopf- und Halspanzers kopiert hatte, hat diesem, trotz meines Hinweises auf die Unrichtigkeit der bisherigen Darstellung des Schwanzendes, dieses in der älteren Rekonstruktion angefügt. Inzwischen hatte sich meine Vorstellung von dem chimäraartigen, peitschenförmigen Schwanz der Coccosteiden so gefestigt, daß ich das Tier in der Fig. 1 wiedergegebenen Form rekonstruierte. Diese Figur sah Herr Dr. R. Traquair bei mir und bestätigte mir zu meiner großen Freude, daß er ein Exemplar von *Coccosteus* mit einem derartigen Schwanzende besäße.

Zum Schluß möchte ich noch einen Punkt in der Organisation der Placodermen kurz berühren, nämlich die Frage, ob die Placodermen **paarige Extremitäten** besaßen. Betrachten wir zunächst die Ordnung der *Coccostei*.

Bei Coccosteiden und Pholidosteiden ist die Existenz hinterer Paarflossen oder Beckenflossen unzweifelhaft sichergestellt durch das Basalskelett der Flosse, das bei *Coccosteus* mehrere zylindrische Knorpelknochen und bei *Pholidosteus* außer derartigen Stäbchen auch ein breiteres mediales Metapterygium aufweist. Außer diesem Flossenskelett, finden sich bei beiden Gattungen paarige Beckenhälften, die bei *Coccosteus* ventral zu einer breiten

[1]) Über *Coccosteus* und die Beurteilung der Placodermen. Diese Berichte 1902 pag. 112.

[2]) G. Steinmann: Einführung in die Palaeontologie. Leipzig 1903 pag. 379.

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

Platte ausgedehnt sind und dorsal in einen schlanken Stiel übergehen, der bis zur Höhe der Wirbelsäule heraufreicht. Das ventral ausgebreitete Stück dieser, wie gesagt, paarigen Beckenanlage wird als solche auch noch dadurch bestätigt, daß sie an der Ansatzstelle der Flossenknorpel von mehreren Gefäßlöchern durchbohrt ist.

Bei *Pholidosteus* sind diese Anlagen kleiner, es fehlt ihnen der dorsale Stiel und also wahrscheinlich auch die Beziehung zur Wirbelsäule, die das Becken von *Coccosteus* besonders bemerkenswert macht. Alle diese Skeletteile sind von mir von allen Seiten durch Präparation klargelegt und erübrigen mir deshalb wohl auch oberflächliche Einwürfe anderer Autoren näher zu erörtern.

Die supponierte Existenz von Pterygopodien stützt sich nicht nur darauf, daß die nächstverwandten Holocephalen und Selachier solche besitzen, sondern daß die für Fische ganz exzeptionelle Größe der Beckenanlage noch eine besondere außerhalb des Schwimmens gelegene Funktion der hinteren Extremität voraussetzen läßt. Ich finde für die Pterygopodien der Selachier und Holocephalen keine andere Erklärung, als daß sie die Hinterbeine ehemaliger Tetrapoden bilden, die bei der Begattung in Funktion blieben und für diese umgebildet wurden. Auch die große Beckenanlage der Coccosteiden fand nur als Rudiment eines echten Tetrapoden-Beckens eine naturgemäße Erklärung.

Von Brustflossen der *Coccostea* liegen mir bisher keine einwandfreien Reste vor. Trotzdem halte ich ihre Annahme für unerläßlich aus folgenden Gründen:

1. Die tiefe rostral gerichtete Einbuchtung am Hinterrande des Halspanzers wäre in ihrer Konstanz unverständlich, wenn sie nicht durch ein hier beweglich vorragendes Organ verursacht wäre. Als solches kann aber nur die hier zu erwartende Brustflosse in Betracht kommen.

2. Der Innenrand dieser präpectoralen Einbuchtung ist nicht verdünnt gegen den nachfolgenden Schuppenpanzer, wie das sonst zu erwarten wäre, sondern sehr kräftig verdickt, derart daß eine wulstartige Verdickung den eingebuchteten Hinterrand begleitet und am vordersten Punkt ihre größte Stärke erreicht. Diese Verdickung setzt voraus, daß hier Stützpunkte für besondere Zug- und Spannungsmomente benötigt wurden. Dafür ist aber nur das dort zu erwartende Schulterskelett und die Muskulatur zur Bewegung der freien Extremität als Ursache heranzuziehen.

3. Die Cephalaspiden, die durch Typen wie *Phlyctaenaspis* und *Acanthaspis* mit Coccosteiden verknüpft sein dürften und jedenfalls von allen bisher bekannten älteren Fischtypen in erster Linie als

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

Vorfahren der *Coccostea* in Betracht zu ziehen sind, besitzen paddelartige Anhänge, die zwar sehr verschieden beurteilt worden sind, aber, wie ich schon früher betonte, nur als Axenteil einer Flosse vom Typus der Crossopterygier gedeutet werden können. Sie liegen bei diesen Formen genau da, wo ich sie auch bei den *Coccostea* supponiere, nämlich hinter den sogenannten Cornua (= Spinalia Jkl.) in dem Ausschnitt des Hinterrandes des Halspanzers.

Andererseits glaube ich nicht, daß die Cyathaspiden, ihre jüngeren Verwandten Pteraspiden und Tremataspiden schon Brustflossen besessen haben; sicher aber ist mir, daß deren Vorfahren vordere Extremitäten besessen haben müssen, da sonst zu deren Ausbildung innerhalb der Placodermen kaum zwingende Veranlassung vorgelegen hätte, und überdies auch der sonstige Grundbau des Wirbeltierkörpers unter dem futteralartigen Panzer verborgen gewesen sein muß. Jene ältesten Fischformen verhielten sich also wie eine Froschlarve, deren Extremitäten noch nicht durchgebrochen sind. Bei ihren Nachkommen erfolgte aber deren Wiederherstellung, natürlich nicht wie in der Ontogenie durch plötzlichen Durchbruch an ihrer definitiven Stelle, sondern durch allmähliche Vordrängung des starren Rumpfpanzers, bis sie schließlich an der normalen Stelle saßen, das vorher breitere Halsskelett zu einem dermalen Schulterskelett zusammengeschoben hatten und die Cornua der älteren, das Spinale der jüngeren Formen in einzelnen Fällen zu einem pectoralen Flossenstachel modifiziert hatten.

Die *Coccostea* und *Rhynchodonta* kennzeichnen Etappen dieses Prozesses in der verschiedenartigen Verkürzung ihres Halspanzers, während bei Typen, wie den Asterolepiden das ältere Verhältnis der unterdrückten Pectoralia bestehen blieb, und deren Ruderfunktion durch das extrem spezialisierte Spinale ersetzt wurde.

Alles in allem klärt sich also die Organisation der Placodermen in dem Sinne, daß sie echte Fische waren, und neben ancestralen Landtiercharakteren immer klarere Beziehungen zu den Holocephala, Selachia, Chondrostea und wohl auch zu den Dipnoa erkennen lassen. Alle diese rücken dadurch als Knorpelfische wieder in eine Einheit unter den Fischen zusammen, für deren Bezeichnung sich wohl im Gegensatz zu den „*Teleostomata*“ Copes der Name „*Hypostomata*“ als zweckmäßig erweisen dürfte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 1907

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

Artikel/Article: Über Pholidoseus nov.gen. die Mundbildung und die Körperform der Placodermen 170-186