

Sitzungsbericht
der
Gesellschaft naturforschender Freunde
zu Berlin

vom 11. März 1919.

Ausgegeben am 21. August 1919.

Vorsitzender: Herr P. CLAUSSEN.

Herr JAHN sprach über die Polyangiden.

Die Mundbildung der Placodermen.

Von OTTO JAEKEL.

Von silurischen Fischen kennen wir bisher nichts, was sich mit Sicherheit als Reste des Mundskeletts deuten ließe. Wir müssen wohl den Grund, daß der Mund so zahlreicher Exemplare keine erhaltungsfähigen Teile hinterließ, darin erblicken, daß diese in knorpligem Zustande persistierten, und können aus einigen Erscheinungen den Schluß ziehen, daß die Mundteile bei den ältesten klar erkennbaren Formen (*Palaeaspiden*) vorgestreckt werden konnten, wie dies gegenwärtig etwa bei den *Anuren*-Larven der Fall ist. Zwischen dem größeren dorsalen Schild und dem ventralen ist in der Mundregion eine so kleine Lücke offengelassen, und deren Umwandlung so starr skelettiert, daß eben nur protraktiler Mundteile in der Lage gewesen wären, die Ernährung sicher zu stellen. Eine breite Rostralbildung bei ihren jüngeren Nachkommen, den *Pteraspiden*, gleicht derjenigen der lebenden *Acipenseriden*, *Spathulariden* und des *Scapanorhynchus*, deren Mund ebenfalls zur Nahrungsaufnahme vorgestülpt wird. Bei dem bekannten *Tremataspis* aus dem obersten Silur von Ösel wird der vordere Teil der vorher einheitlichen Bauchpanzerplatte in kleinere Stücke zerlegt. Ich sehe darin einen Beweis, daß der Unterkiefer hier bereits eine größere Bedeutung erlangt hatte, daß er beweglicher geworden war und formgebend auf das ihn beengende Hautskelett eingewirkt hatte (Fig. 1, A—E).

Erst im Mitteldevon treten uns Fische mit erhaltenen Mundteilen entgegen: deren Erhaltung war aber zunächst für ihre Deutung

wenig günstig, da sie sehr selten sind und meist isoliert und zerstreut zwischen den Kopfknochen gefunden wurden. Es ist daher begreiflich, daß sich niemand so recht an die morphologische Deutung dieser Teile heranwagte und die wenigen Versuche dieser Art ganz widersprechende Auffassungen ergaben. Ähnliches gilt übrigens

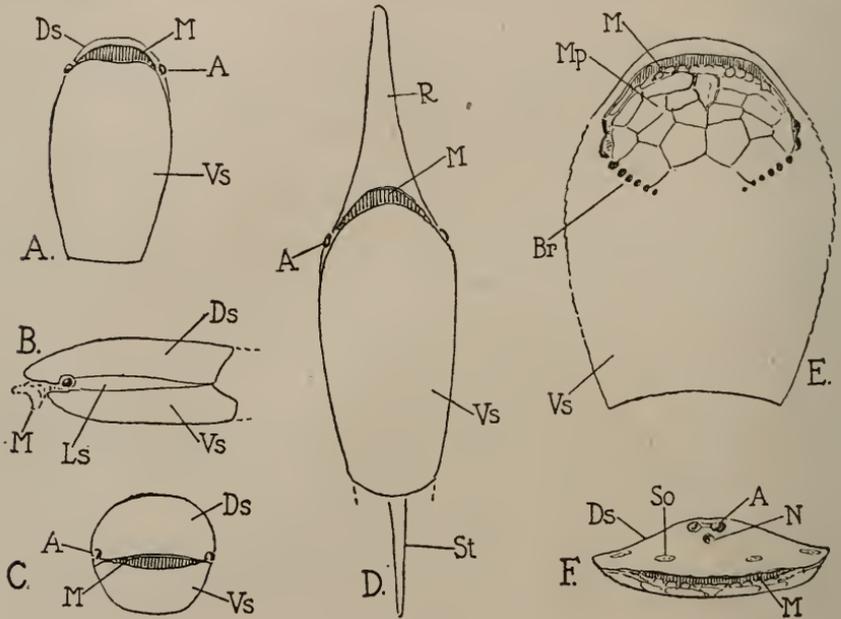


Fig. 1. Die futteralartigen Panzer des Vorderkörpers der primitivsten Fische aus Silur und Devon. Der Mund (M) gestrichelt. Ds Dorsalschild, Vs Ventralschild, Ls Seitenschild, A Auge.

Fig. A—C. *Palaeaspis integer* KUNTH. Mitt. Obersilur, Balticum. A Unterseite, B Seitenansicht mit dem restaurierten Saugmund, C Vorderansicht. $\frac{2}{3}$ nat. Größe (Orig.).

Fig. D. *Rhinopteraspis* n. g. *dunensis* F. RÖM. sp.¹⁾ Unterdevon Daun, Eifel. R Rostrum, St Dorsalstachel. $\frac{1}{4}$ nat. Größe (Orig.).

Fig. E. *Tremataspis Schrencki* FR. SCHMIDT. Oberstes Silur — Rootziküll, Ösel. Unterseite nach Rohon und Patten. F Vorderansicht, Br Kiemenlöcher, Mp Mundplatten, N Unpaares Frontalorgan, So Seitenorgane des Rückenschildes. Nat. Größe.

¹⁾ Diese zuerst als *Palaeoteuthis dunensis* von F. RÖMER als Schulp eines Tintenfisches gedeutete Art ist später von DREWERMANN neu beschrieben und zu *Pteraspis* gestellt worden (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 56, S. 275, 1904. Nicht nur durch ihr extrem zugespitztes Rostrum und ihren langen Rückenstachel, sondern besonders durch ihre langen schmalen Schuppen des Schwanzes sind diese sowie andere Arten von *Pteraspis* generisch zu scheiden.

auch von den Mundsketteilen ihrer lebenden Verwandten, der *Chondrostei*, *Holocephali* und *Dipnoi*, über deren Bezeichnung zwar eine gewisse Einigung bei den Zoologen und Anatomen Platz griff, deren morphologische Deutung aber kaum ernsthaft geprüft wurde. Unter diesen Umständen dürfte eine gewisse Klärung über das Mundskelett der typischen *Placodermen*, *Coccostei* und einiger anderer Typen devonischer Knorpelfische auf mehrseitiges Interesse Anspruch haben.

Das Mundskelett der *Arthrodira*²⁾.

Der Typus dieses Formenkreises ist der im „Old red“ Schottlands, in Schichten, die meines Erachtens dem Mitteldevon angehören, massenhaft gefundene *Coccosteus*. Als nahe Verwandte derselben erwiesen sich die nordamerikanischen Gattungen *Dinichthys* und *Titanichthys* sowie ein ganzes Heer neuer Formen aus dem Oberdevon von Wildungen bei Cassel, deren umfassende Beschreibung ich vorbereite. Etwas ferner stehen ihnen die Gattungen *Homostius*, *Phlyctaenapsis*, *Macropetalichthys* und noch weiter *Heterostius*. Ich stütze mich auf den schottischen *Coccosteus decipiens* AG. von Lethen Bar, Schottl. und vor allem auf mein neues Material aus dem unteren Oberdevon der Ense bei Wildungen.

Da die älteren Darstellungen dieser Formen viele Unrichtigkeiten aufweisen und kein anatomisch verständliches Bild ihrer Organisation liefern, habe ich zunächst ein Gesamtbild eines der bestbekannten Typen vorangestellt. Es ist dieselbe Form, die ich schon früher hier beschrieb (1907), und deren Darstellung ich nur in einigen unerheblichen Einzelheiten verbessert habe. Auch habe ich nun die von mir angenommenen Lippenknorpel eingetragen. Im übrigen sind alle Teile des Panzers nicht nur von dieser, sondern auch von andern Arten derselben Gattung vollständig bekannt.

Die einzigen, die sich eingehender mit dem Gebiß der *Arthrodira* befaßt haben, sind BASHFORD DEAN³⁾ und HUSSAKOF⁴⁾. Fußend

²⁾ Der Name stammt von A. SMITH WOODWARD und ist zutreffend auf die Gliederung des Rückenpanzers basiert. Seine Auffassung, daß dieser Formenkreis zu den *Dipnoern* zu stellen sei, kann ich nicht teilen, wie auch die folgenden Darlegungen bestätigen werden.

³⁾ BASHFORD DEAN: Palaeontological notes. III. Further Notes on the relationships of the Arthrognathi (Mem. New-York Acad. Sc. II. 1901. p. 123.)

⁴⁾ LOUIS HUSSAKOF: Studies of the Arthrodira. (Mem. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. IX. part. III. p. 105.

auf den von J. S. NEWBERRY 1875 beschriebenen⁵⁾ Kieferstücken von *Dinichthyiden* zog HUSSAKOF zu dem amerikanischen Material auch die übrigen ihm damals bekannten Formen hinzu und suchte über die Funktion der Teile Klarheit zu gewinnen. In ihrer Bezeichnung folgt er BASHFORD DEAN, der bei der Unsicherheit ihrer morphologischen Beurteilung indifferente Namen für die einzelnen Teile vorgeschlagen hatte.

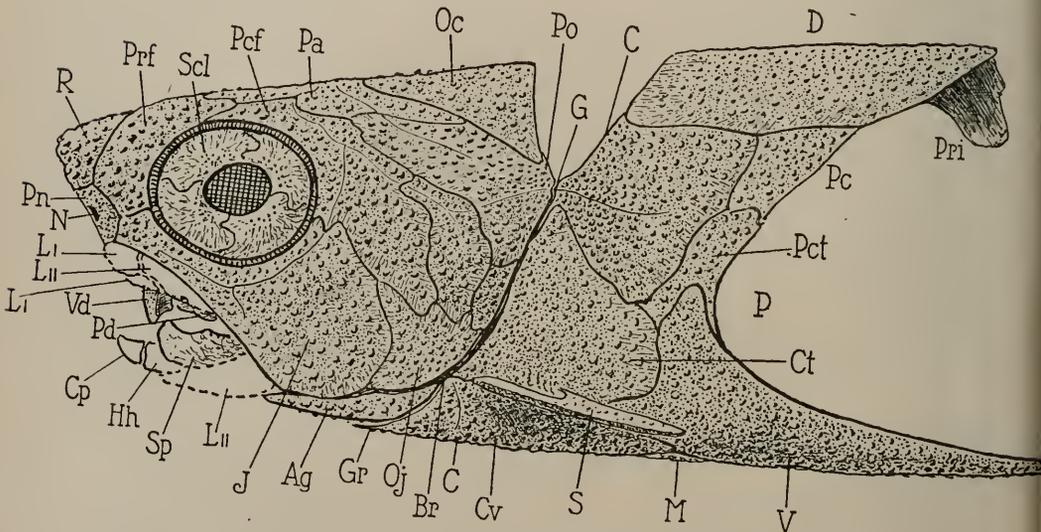


Fig. 2. Kopf und Halspanzer von *Pholidosteus Friedelii* JKL. aus dem Oberdevon von Wildungen. $\frac{3}{4}$ nat. Größe. Seitenansicht. R Nasale, Prf Praefrontalia, Pcf Postfrontalia, Pa Parietalia, O Occipitale, Po Paroccipitale, T Temporale, Pn Postnasale, N paarige Nasenöffnungen, Vd Palatinale (Palatinalzahn), Pd Pterygiale (Pterygialzahn), Cp Copula des Hyoidbogens, Sp Spleniale, Hh Hypohyale, Ag Angulare, J Jugale oder Suborbitale, Qj Quadratojugale, darüber am Hinterrand des Kopfes das kleine Operculum, Cv Clavicula, S Spinale, der Seitenstachel, V Ventrale, Ct Cleithrum, Pc Triangulare, D Dorsale (Nuchale), Pri dessen medialer Proc. internus, Scl Scleroticalplatten. Die Nasenlöcher sind nach *Rhinosteus Traquairi*, die Hyoidstücke (Copula und Hypohyalia) nach *Erromenosteus lucifer* ergänzt. Die Lippenknorpel sind frei rekonstruiert. Alles andere nach dem Holotyp im Berliner Museum.

Der die Stelle des Unterkiefers einnehmende Knochen, der von NEWBERRY „vorläufig“ als Mandibula, sonst auch als Mandibulare bezeichnet wurde, ist von DEAN zuerst 1901 als Gnathale, dann von

⁵⁾ JOHN STRONG NEWBERRY: The structure and Relations of *Dinichthys* with descriptions of some other new fossil fishes (Rep. Geol. Surv. Ohio Palaeont. II). 1875.

HUSSAKOF als Infero-Gnathale benannt und von mir⁶⁾ 1907 mit dem Spleniale (Operculare) der übrigen Wirbeltiere identifiziert worden.

Die beiden zahnartigen Stücke des Oberkiefers waren von NEWBERRY Praemaxilla und Maxilla benannt; doch wollte er damit nur ihrer Lage Rechnung tragen, nicht eine bestimmte Homologisierung vornehmen. DEAN nannte diese Stücke zuerst (1901) Rostro-Gnathale und Orbito-Gnathale, dann Antero-supero-Gnathale und Postero-supero-Gnathale, da er an eine Homologie der Mundteile der Placodermen mit denen der übrigen Wirbeltiere nicht glaubte. Ich habe aus später angeführten Gründen die Praemaxille als Palatinale und die Maxille als Pterygiale bezeichnet. Sie scheinen,

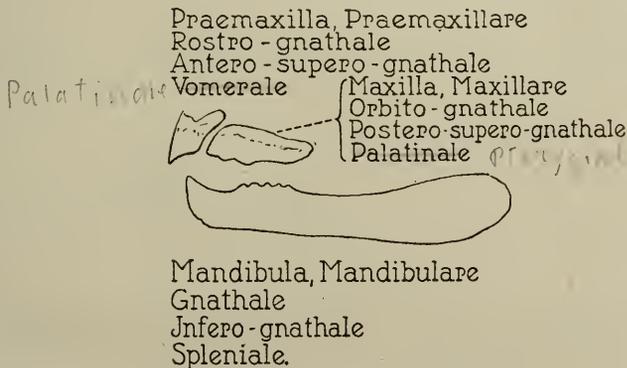


Fig. 3. Die Bezeichnungen der drei wichtigsten Mundteile der *Coccostei* in der Literatur.

wie ich schon hier hervorheben möchte, den entsprechenden Zahnplatten der *Holocephalen* und Störe homolog und nichts anderes zu sein als die bezahnten inneren Deckknochen der arktualen Kieferteile, die bei den Selachiern zu dem Palatoquadratum zusammengefaßt sind. Daß ich die Bezeichnungen Palatinum in Palatinale und Pterygoid in Pterygiale änderte, hat darin seinen Grund, daß bei den *Holocephalen* der Charakter dieser Teile als Deckknochen gänzlich verloren geht und die Elemente ganz den Charakter von breiten Zähnen angenommen haben.

1. Der Unterkiefer.

Über die Deutung des Stückes, das wir gewöhnlich als Unterkiefer der Placodermen bezeichneten, sind schon mehrfach (BASHFORD

⁶⁾ OTTO JAEKEL: Über *Pholidostens* nov. gen., Die Mundbildung und Körperform der Placodermen. (Sitz.-Ber. Gesellsch. naturforsch. Freunde, Berlin 1907. pag. 3.)

DEAN, HUSSAKOF) Bedenken geäußert worden. BASHFORD DEAN hat schließlich die Bedeutung dieses Stückes als Unterkiefer ganz bestritten und die Placodermen wegen des Mangels eines solchen nicht mehr als echte Wirbeltiere anerkennen wollen. Seine Bedenken gründeten sich wesentlich darauf, daß das Knochenstück, welches wir als Mandibula betrachteten, ein Deckknochen war, der jedes Gelenk vermissen ließ und also nicht dem MECKEL'schen Knorpel homolog sein könne.

HUSSAKOF bestärkte diese Bedenken durch den Hinweis, daß die vermeintlichen Mandibularia keine mediane Symphyse zeigten, sondern zahnartige Gebilde an Stelle der sonstigen Verwachsungsnaher erkennen ließen.

In einer Schrift über *Pholidosteus Friedelii* und das Mundskelett der Placodermen konnte ich 1907 zunächst die Frage klären,

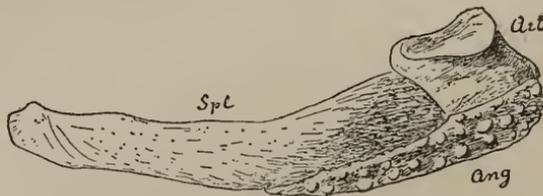


Fig. 4. Linker Unterkiefer von *Pholidosteus Friedelii* mit dem vorn abgekauten Spleniale (Mandibulare) Spl, dem Artikulare Art und dem kahnförmigen Angulare Ang.

wie die Befestigung des fraglichen Mandibulare am Schädel gestaltet war. CHARLES EASTMAN⁷⁾ hatte zwar kurz vorher (1906) ein Fragment eines Unterkiefers von *Dinomylostoma* abgebildet, an dem er Reste eines Knorpels zu erkennen glaubte; aber seine photographische Abbildung dieses Stückes war so undeutlich, daß an derselben nichts zu erkennen war. Auch HUSSAKOF ging in seiner zitierten Schrift über diese Beobachtung EASTMAN's hinweg (HUSSAKOF: *Studies on the Arthrodira*, Seite 223) und hielt daran fest: „There is no trace of a Meckelian Cartilage“ und sagte zusammenfassend: „These points indicate that the dental mechanism of the *Arthrodira* is not homologous with the jaws of other Vertebrates.“

Der Befund an *Pholidosteus Friedelii* hob alle Zweifel in dieser Richtung, da er ein knorpeliges Artikulare mit seiner Gelenk-

⁷⁾ C. R. EASTMAN: Structure and Relations of *Mylostoma*. (Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. L. Nr. 1. Cambridge Mass. May. 1906. pag. 26. Fig. G.)

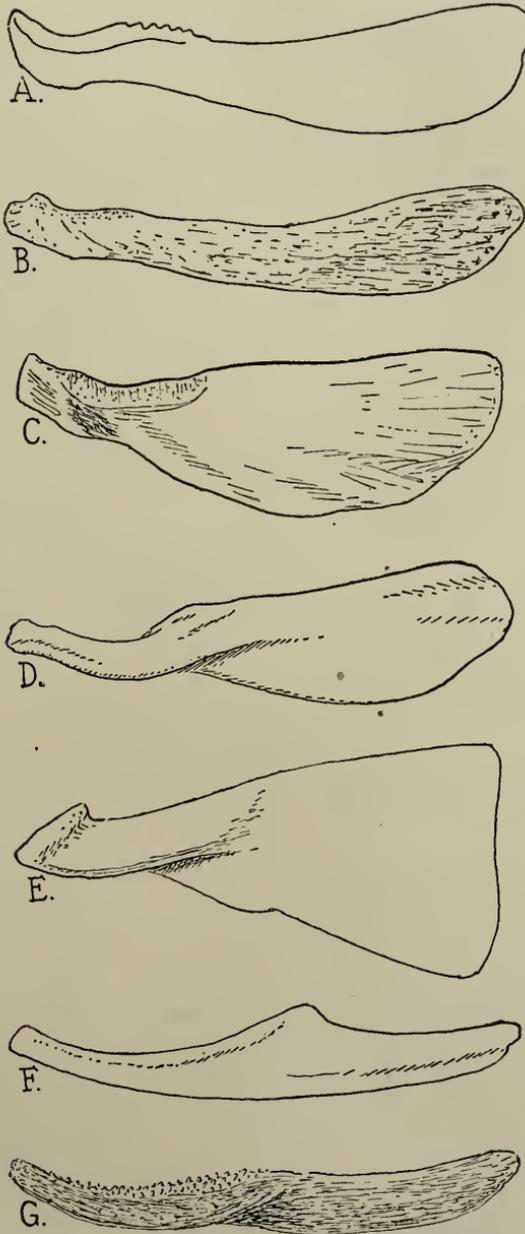


Fig. 5. Splenialia Wildunger Arthrodira. Außenansicht. A *Pholidosteus*, B *Enseosteus*, C *Leptosteus*, D *Pachyosteus*, E *Platyosteus*, F *Brachyosteus*, G *Rinosteus*.

fläche und dessen Lageverhältnis zu dem genannten „Mandibulare“ (Spleniale) und einem Angulare klarlegte. Dieser Befund ist nun durch eine Anzahl weiterer Funde bei andern Arten bestätigt; ferner aber wurde an dem Schädel einer neuen Gattung (*Erroneosteus lucifer* n. g. n. sp.) auch das Rätsel der Symphyse jener Mandibularia in einer allerdings sehr überraschenden Weise gelöst. Ich will zunächst auf die Teile des eigentlichen Unterkiefers eingehen.

Spleniale. Das, was wir gewöhnlich als Mandibula oder Mandibulare bei *Coccosteiden* bezeichneten, ist ein länglicher, plattiger Hautknochen, der hinten blattartig verbreitert, vorn mit einer nach außen verdickten, öfters gezähnten Kaufläche versehen ist. Zuerst

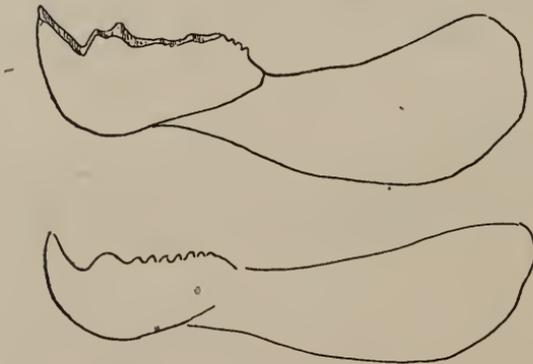


Fig. 6. Splenialia (Mandibularia) von *Dinichthys*, oben *D. intermedius* NEWB. (nach NEWBERRY), unten *D. herzeri* NEWB. (nach HUSSAKOF). Außenfläche. An den oberen die Pars dentoidea größtenteils abgekaut.

hat ihn J. S. NEWBERRY von mehreren Arten der nordamerikanischen Gattung *Dinichthys* beschrieben. Fig. 5 A—G zeigt uns verschiedene Typen dieses Knochens von Wildunger *Coccosteiden*, ohne daß dadurch deren Mannigfaltigkeit erschöpft wäre. Fig. 6 zeigt denselben Knochen von zwei Arten der Gattung *Dinichthys*, Fig. 7 von *Diplognathus mirabilis*. Aus allen diesen gleich orientierten Abbildungen des linken Unterkieferastes ist ersichtlich, daß das hintere „Blatt“, wie ich es kurz bezeichnen möchte, von dem vorderen kauenden Teile, dem „Kaustück“, in der Regel scharf geschieden ist.

Das Blatt oder die Lamella ist ein breitflächiger, nach hinten allmählich verdünnter Fortsatz, der keinerlei Skulptur, höchstens schwache Andeutungen flacher, rückwärts verlaufender Rillen erkennen läßt (Fig. 5, C, D, F). Es ist in der Regel rückwärts verbreitert am stärksten in der Familie der *Platyosteiden* (Fig. 3 E),

seltener verschmälert wie bei den *Rinosteiden* (Fig. 3, F und G), immer aber am Hinterrand scharf verdünnt und zugleich glattrandig abgeschlossen.

Der vordere Teil, das Kaustück, die Pars dentoidea ist verdickt und dicht skelettiert, sein beißender Oberrand in der Regel stark abgekant, so daß seine ursprüngliche Form nur ausnahmsweise erkannt werden kann. Bei verschiedenen Formen ist der Oberrand in seinem vordersten Abschnitt eckzahnartig zugespitzt und sein hinterer Abschnitt gekerbt (Fig. 5 A, G, Fig. 6, 7). Das gilt vor allen Dingen von den *Cocosteiden* im engeren Sinne, den *Pholidosteiden* und *Dinichthyiden*. Eine derartige Bezahnung habe ich als stephanodont bezeichnet⁸⁾; sie kehrt bei den *Sphenodonten*

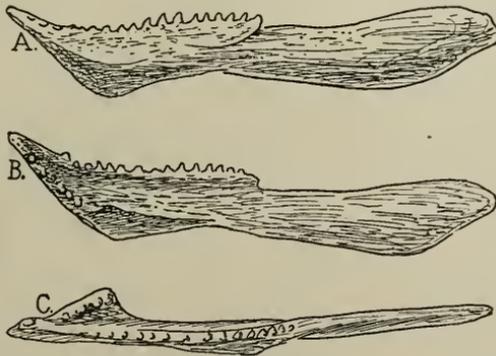


Fig. 7. Splenialia von *Diplognathus mirabilis* NEWB. Oberdevon. Cleveland Shales. A Außenfläche, B Innenseite, C Oberseite (nach NEWBURY).

und *Chamaeleonten*, unter den Fischen bei *Acanthodopsis* wieder und unterscheidet sich von der Bildung echter Zähne dadurch, daß die vorspringenden Zacken wie Zinnen einer Mauer Teile des Ganzen bleiben und sich nicht zu besonderen histologischen Einheiten von dem Knochengewebe absondern. Das prägt sich vor allem auch darin aus, daß die typischen Knochenzellen, Osteoblasten, in diesen Zacken vorhanden sind, während sie in jeder echten Zahns substanz zu Dentinzellen umgebildet sind, deren zentraler Hauptteil als Odontoblast und deren auswärts gerichteter baumartiger Ausläufer als Dentinfaser oder Dentinröhrchen bezeichnet wird. Diese fehlen also den zackenartigen Vorsprüngen der stephanodonten Zähne. Auf die Beziehung dieser stephanodonten Zahnbildung zu der der Holocephalen und Deltodonten komme ich

⁸⁾ *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. (Result. wissenschaftl. Erforsch. d. Balatonsees, Bd. I. 1. Teil. Palaeont. Anhang. pag. 33.

später zurück, bemerke aber schon hier, daß sich die charakteristische Zahnstruktur der Chimaeren, die „Zahnpolster“, wie ich sie kurz nenne, bei den Placodermen noch nicht finden.

Die Abkantung schrägt die Außenseite des Oberrandes ab, wie schon von NEWBERRY, DEAN und HUSSAKOF an den großen Mandibularstücken des amerikanischen *Dinichthys* erläutert wurde (Fig. 6). Der Unterkiefer liegt also bei geschlossenem Munde innerhalb des Oberkiefers.

Weiter ist bemerkenswert, daß die Innenseite der Splenialia an der Mittellinie keine Symphysenfläche, sondern bei verschiedenen Formen geradezu Zahnschmelz aufweist. So finde ich bei *Coccosteus decipiens* und einem *Pholidosteus* von Wildungen drei Zahnschmelzspitzen, die seitlich gegen die Mittellinie gerichtet sind und nach unten an Größe abnehmen. Ein Extrem in dieser Hinsicht scheint der ameri-

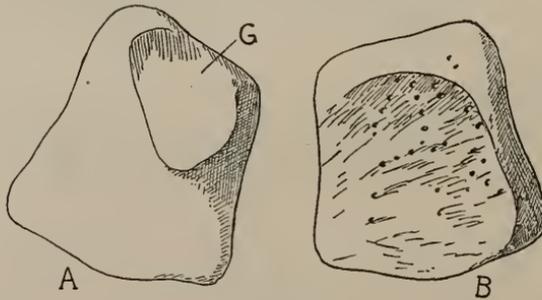


Fig. 8. Artikulare von *Pholidosteus Friedelii* JKL. Oberdevon, Wildungen. A Außenseite mit der Gelenkfläche G, B Innenseite mit der breiten Ansatzfläche des Spleniale und Gefäßlöchern.

kanische *Diplognathus* zu bilden (Fig. 7), der schon NEWBERRY sehr auffällig erschien und die Benennung der darauf gegründeten Gattung veranlaßte. Wir werden später sehen, daß diese Eigenart darin ihre Erklärung findet, daß die beiden Unterkieferäste überhaupt keine Symphyse bilden, sondern durch die vorderen Stücke des Hyoidbogens getrennt wurden (Fig. 9).

Das Ossifikationszentrum des Spleniale liegt an seinem vorderen Ende, der Oberkante genähert. Von dort strahlen die Knochenleisten aus und strecken sich vor allem nach hinten. Das ist insofern wichtig, als wir daraus ersehen, daß das Spleniale ein Deckknochen ist, der primär dem vorderen Abschnitt des Unterkiefers angehörte und sich ähnlich wie das Dendale der höheren Wirbeltiere erst sekundär nach hinten ausgedehnt hat.

Artikulare. Aus dem Befunde bei *Pholidosteus Friedelii* (Fig. 4) und bei andern inzwischen von mir präparierten Placo-

dermen von Wildungen wird nun ganz klar, welche morphologische Bedeutung unser Spleniale im Rahmen des ganzen Unterkiefers einnahm. Seinem hinteren Ende saß ein kissenförmiger Knorpelknochen auf, der bei verschiedenen Formen eine unverkennbare ovale Gelenkfläche aufweist, die nach außen geneigt ist und nach ihrer Lage am Schädel nur das echte Kiefergelenk sein kann (Fig. 8). Dies Stück ist demnach ein echtes Artikulare und stellt den hinteren Teil des MECKEL'schen Knorpels dar, der als knorpelige, dem Innenskelett angehörige Anlage des ganzen Unterkiefers anzusehen ist. Die wechselnde Form seines Umrisses und seiner Gelenkfläche ändert an ihrem Wesen nichts. Fig. 8 B zeigt die Anlagerungsfläche des Mandibulare, die fast die ganze Innenfläche des Artikulare einnimmt und in unregelmäßigen Reihen zahlreiche Poren zum Durchtritt von feinen Gefäßen erkennen läßt.

Angulare. Als drittes Element tritt zu diesen Teilen des Unterkiefers ein dreieckiger Hautknochen, der durchaus die Lage eines Angulare einnimmt. Er liegt an dem hinteren unteren Ende des Spleniale und umfaßt dieses und das Artikulare mit einem glatten, inneren Blatt, greift außen mit einer skulpturierten Fläche um das Artikulare herum und umfaßt den Unterrand des Mandibulare in dessen hinteren Hälfte. Seine beiden Flächen, die innere und äußere, divergieren bei *Pholidosteus* etwa in einem Winkel von 40° . Die Unterkante zeigt eine Furche, die auf die Vorderkante der vorderen großen Bauchplatten paßt und wohl als Führungsrinne für die Bewegung des Unterkiefers gegenüber dem starren Bauchpanzer anzusehen ist (Fig. 4).

Dieses Angulare ist freilich äußerst variabel; schon innerhalb der Gattung *Pholidosteus* wird es erheblich kleiner; bei andern Gattungen ist es rudimentär und bei andern ganz verschwunden. Es scheint mir insofern ein besonderes Interesse zu verdienen, als es hier anscheinend dem Bauchpanzer entnommen und erst sekundär in den Verband des Unterkiefers gezogen ist. Bei *Cocosteus* scheint es noch ähnlich wie ein homologes Stück der *Asterolepiden* mehr als Teil des Bauchpanzers wie als Teil des Unterkiefers. Ich verweise dabei auf ähnliche Verhältnisse der vorderen Teile des Ventralskelettes bei *Cephalaspiden* (Fig. 1 E).

Nach diesem Lageverhältnis der Teile, das sich, wie gesagt, bei verschiedenen Formen wiederfand, kann es aber nicht mehr zweifelhaft sein, daß der Unterkiefer der Placodermen ein echter Unterkiefer ist, der sich von dem der höheren Wirbeltiere grundsätzlich nur darin unterscheidet, daß von seinen vorderen Deckknochen nicht der äußere das

Dentale, sondern der innere, also das Spleniale (Operculare Cuvier) zu großer Ausbildung gelangt ist.

Wenn wir diese Homologie der Teile anerkennen, entsteht nun die weitere Frage, warum hier nur ein Teil der Deckknochen zur Ausbildung gelangt ist, und ob außerdem noch Reste der übrigen sonst entwickelten Teile vorhanden gewesen sein könnten. Für die beiden sonst an der Außenseite des primitiven Unterkiefers liegenden Hautknochen, das Dentale und das Supraangulare, kann eine solche Annahme nicht gemacht werden, da tatsächlich keine Spur von Knochen vorhanden ist, die für den Vergleich mit den genannten Knochen in Betracht kommen könnten und wenigstens die Existenz eines dort etwa noch zu suchenden Dentale durch die äußere Abkannungsfläche an dem Spleniale ausgeschlossen wird. Andererseits ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß außer dem Artikulare noch ein vorderes Element des Innenskelettes vorhanden war. So besteht ja allerdings der MECKEL'sche Knorpel als Grundlage des Unterkiefers bei fast allen Wirbeltieren nur aus einem Stück; aber bei den sehr niedrig organisierten *Acanthodes* waren unzweifelhaft zwei Skelettstücke mit knorpeliger Grundlage vorhanden⁹⁾, deren vorderes ich als Präartikulare bezeichnete, auch bei *Rana* und *Pelobates* ist nach A. LUTHER ein vorderes Stück durch Knorpel von dem hinteren Hauptteil der Mandibularanlage abgegrenzt. Die Existenz eines solchen besonderen vorderen Präartikulare, die schon durch die primär vierteilige Anlage aller Visceralbögen wahrscheinlich war, würde also auch für die Placodermen annehmbar sein. Dieses Stück müßte dann vor dem kissenförmigen Artikulare in der oben offenen Rinne des Angulare gelegen haben und würde nach vorn verjüngt wohl bis an den Vorderrand des dreieckigen Feldes gereicht haben, das bei *Pholidosteus Friedelii* deutlich abgegrenzt erscheint (Fig. 4).

Von größtem Interesse ist die mediane Trennung der beiden Unterkieferäste durch den Hyoidbogen. Daß sich die beiden Äste niemals in einer Symphyse verbunden fanden, sprach schon für ihre Selbständigkeit, und die Existenz der medialen Zahnhöcker an Stelle einer Symphysenfläche (Fig. 7) wurde von HUSSAKOF mit vollem Recht gegen ihre mediane Verbindung ins Feld geführt. Eine Klarheit über dieses bisher rätselhafte Verhalten bekommen wir aber erst durch den Schädel eines neuen Placodermen von Wildungen aus der Familie der *Rinosteiden*,

⁹⁾ Vgl. JAEKEL: Die Wirbeltiere, eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. Gebr. Bornträger, Berlin. 1911. Fig. 75. Seite 71.

Erromenosteus lucifer n. g. n. sp. An diesem Schädel sind im Gegensatz zu der sonstigen Erhaltung der Placodermen die Mundteile in ungestörter Lage erhalten. Die beiden Unterkieferäste

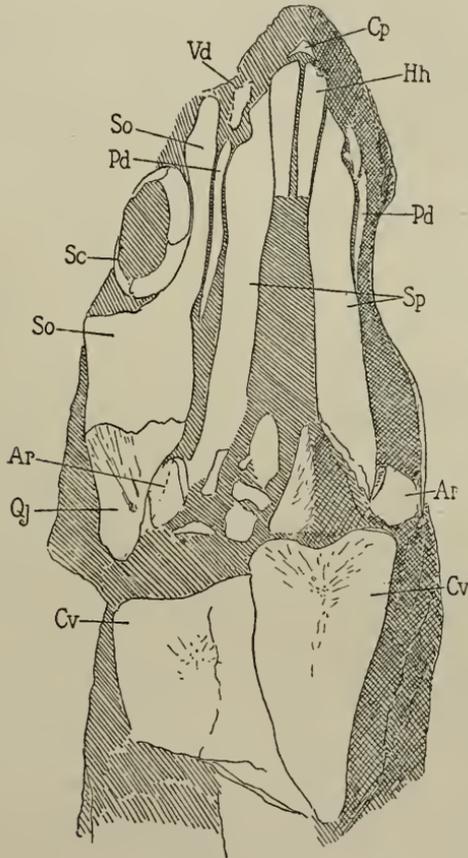


Fig. 9. Skizze der Unterseite des *Erromenosteus lucifer* n. g. n. sp. Oberdevon von Wildungen. Cp Copula des Hyoidbogens, Hh Hypohyalia, Vd Palatinalia, Pd Pterygoid-Zahnplatte, Sp Splenialia (Mandibularia), Ar Artikulare, Qj Quadratojugale, Innenfläche mit der Narbe des Ansatzes des Quadratum, So Suborbitale (Jugale), Sc Scleroticalplatten, Cv Claviculare. Vor diesen unbestimmbare Knochenreste.

sind mit ihren Splenialia und Artikularia beiderseits in ganz normaler Lage unter dem Schädel gelegen, und hier zeigt sich nun, daß die Mandibularäste (Splenialia) durch einen Zwischenraum getrennt sind, der vorn an der Symphyse von zwei zylindrischen Stücken des Hyoidbogens und median davor

von einer unpaaren kegelförmigen Copula in vollständig regelmäßiger symmetrischer Lage ausgefüllt wird.

Trotz der großen Bedeutung dieses Fundes mußte ich hier zunächst von einer photographischen Reproduktion des Stückes absehen und mich auf eine skizzenhafte Umrißzeichnung beschränken, die nur das Deckblatt für die Tafel bilden sollte. Ich betone aber ausdrücklich, daß von einer nachträglichen Verschiebung der genannten Teile keine Rede sein kann. Die Stücke liegen so symmetrisch und regelmäßig, daß wir ihre Lage als durchaus normal ansehen müssen.

Sowohl die kegelförmige Copula wie auch die paarig hinter ihr liegenden zylindrischen Knochen sind nur periphere Verkalkungen eines knorpeligen Kerns, der fossil ja niemals erhalten ist. Die knöchernen Hülsen sind 30 mm lang und enden hinten durchaus symmetrisch unter allmählicher Verdünnung. Ihr knorpeliger Kern mochte noch einige Millimeter darüber hinausragen. Der Raum für hintere ventrale Stücke des Hyoidbogens weist keine größeren Knochenstücke auf, wohl aber kleine, längliche Stückchen in unregelmäßiger Lage, die wohl z. T. als Radii branchiostegi gedeutet werden können. Die sie tragenden Knorpelstäbe blieben dann gänzlich unverknöchert. Der ventrale Abschnitt des Hyoidbogens zerfiel sonach jederseits in zwei Stücke, wie das für die Visceralbögen typisch ist, und wie es auch bei den paläozoischen *Acanthodien* und *Pleuracanthiden* noch zu beobachten ist.

Wir können nach diesem Befunde nicht mehr im Zweifel sein, daß hier der eigentliche Unterkiefer median nicht zum Schluß kam, sondern seine beiden Äste zeitlebens getrennt blieben. Ein solches Verhältnis hätten wir kaum erwarten können; denn alle mit normaler Mundbildung versehenen Wirbeltiere zeigten uns einen geschlossenen Unterkieferbogen, so daß wir als gesichert ansehen konnten, daß die Heranziehung der Visceralbogen zur Mundbildung in dem Mandibularbogen ihren festen ventral geschlossenen Stützpunkt gefunden hatte. Nun sehen wir also, daß sich die ventrale Zerreißung der vorderen Bogen bei diesen alten Formen auch noch auf den Augen- oder Mandibularbogen erstreckte, und daß hier erst der Hyoidbogen im ventralen Umfang geschlossen blieb. Der hier beobachtete Zustand steht aber nicht allein. Bei *Acanthodes* sind die vorderen Stücke des Unterkiefers vorn so zugespitzt, daß auch sie wohl getrennt blieben und nicht in einer Symphyse verbunden waren. Bei den *Cocosteien* dürfte die beschriebene Trennung der Mandibularäste allgemein üblich gewesen sein; wenn ich auch die Teile des Hyoidbogens sonst nur vereinzelt in der oben

beschriebenen Lage beobachtete, so erklärt sich das aus dem überall bei der Verwesung eingetretenen Zerfall dieser Skeletteile, und für obige Auffassung spricht jedenfalls außer den medialen „Zähnen“ (Fig. 7) auch die Tatsache, daß die beiden Unterkieferäste bisher niemals in medianem Zusammenhang gefunden sind.

2. Die oberen Mundteile der *Coccostei*.

An der Bildung des Oberkiefers beteiligen sich typische Hautknochen, die dem skulpturierten Außenpanzer angehören wie das Quadratojugale und Jugale, typische innere Skelettstücke wie das Quadratum und zahntragende Stücke, die der Gaumenfläche angehörten und jedenfalls dermalen Herkunft sind, das Palatinum und das Pterygoid, vielleicht auch anfangs noch ein Transversum.

Quadratojugale. Über dem Kiefergelenk liegt eine gerundet dreieckige Platte von mäßiger Größe, deren Ossifikationszentrum dem unteren hinteren Ende genähert ist, und die mehrere Fortsätze nach oben aussendet. Sie stößt vorn an die meist vertikale Hinterseite des großen, beilförmigen Jugale und wird oben überlagert von einem kleinen Deckknochen des Hyoidbogens und einem „Temporale“, über dessen Homologie ich aber noch kein abschließendes Urteil fällen möchte. Diesem Lageverhältnis nach bezeichne ich die in Rede stehende Platte als Quadratojugale, da sie diesem Element des stegalen Schädeldaches durchaus gleichwertig erscheint. Bei *Coccosteus decipiens* beobachtete ich regelmäßig auf seiner Außenfläche einen großen Porus, der wohl einer Schleim absondernden Drüse zur Ausmündung diente. Die Innenfläche dieses Knochens zeigt eine Narbe, die durch ihren ganzen Habitus den einstigen Ansatz von Knorpel verrät. Nun fand ich kürzlich bei mehreren Wildungen *Coccosteiden* auf jener Stelle innen anliegend einen kleinen, kolbenförmigen Knochen, dessen verdicktes unteres Ende auf der Gelenkfläche des Articulare aufsaß und mit seinem oberen stabförmigen Abschnitt gegen die Postorbitalecke des Schädels gerichtet war. Bemerkenswert ist, daß bei einigen Formen das genannte Gelenk seitens des Quadratum derart gebildet wird, daß sich das untere Ende des dünnen Stäbchens hufeisenförmig umbiegt. Hiernach konnte es nicht zweifelhaft sein, daß der neu gefundene Knochen, der innen hohl war, nur eine schwache perichondrale Knochenhülle aufwies und sonach dem Innenskelett angehörte, das echte Quadratum der Wirbeltiere vorstellte. Damit war ein fester Boden für die volle Homologie des Unterkiefers der Placodermen mit den übrigen Vertebraten gewonnen. Schon im Hinblick auf die Deutung der Teile des Unter-

kiefers ist obiger Nachweis des Quadratum über dem Kiefergelenk nicht unerheblich. Damit war auch die Deutung des dem Quadratum aufliegenden äußeren Deckknochens als Quadratojugale bestätigt.

Suborbitale. Vor dem Quadratojugale unter den Orbita liegt der große, beilförmige Hautknochen, der hinten verbreitert ist, vorn unter dem Auge herumgreift und diesen vorderen stielförmigen Fortsatz bis zum Nasale vorschiebt. Er ist gewöhnlich als Suborbitale bezeichnet worden. Er schließt sich oben an die Postorbitalecke des Schädels an und begrenzt die Orbita hinten und unten. An der Postorbitalecke nimmt er einen Tremalkanal auf, der den Orbitalrand begleitet, aber hinten und unten einen rückwärts gewendeten Seitenkanal abzweigt (Fig. 2). Der vordere Stiel ist längsgefaltet, wobei er an seinem Unterrand eine nicht skulpturierte Rinne bildet, die allem Anschein nach zur Aufnahme eines Lippenknorpels diene, auf den ich später zurückkomme. Seiner ganzen Form, Lage und Struktur nach entspricht das Suborbitale durchaus dem Jugale der übrigen Wirbeltiere, wenn es auch anscheinend aus einem vorher indifferenten Kopfpanzer hervorging, scheint mir seine Homologie mit dem Jugale der übrigen Vertebraten doch nicht von der Hand zu weisen.

Pterygiale. Dem vorderen Innenrand des Suborbitale liegt ein länglicher Knochen an, der bei einigen Formen bei intakter Erhaltung stephanodonte Zähne aufweist und offenbar richtig als Zahnstück aufgefaßt wurde. Es ist das Maxillare NEWBERRY'S, das Orbito-gnathale und Postero-supero-gnathale BASHFORD DEAN'S und HUSSAKOF'S. Seine Lage innerhalb der Deckknochen des Schädels, seine breite Ausbildung in der Gaumenfläche bei verschiedenen Familien, seine Befestigung an inneren Schädelpartien spricht deutlich dafür, daß er nur inneren zahntragenden Kieferknochen, nicht also der Maxilla homolog sein kann. Es kann sich hier nach offenbar nur um das Palatinum oder Pterygoid handeln. Wenn ich es im Sinne des letzteren als „Pterygiale“ bezeichne, so begründe ich diese Auffassung damit, daß dieses Element bei primitiven Fischen anscheinend dem Pterygoid entspricht, aber hier durch seine Spezialisierung eine Sonderbenennung rechtfertigt.

Seine Ausbildung ist sehr mannigfaltig. Bei einem von mir präparierten Exemplar von *Coccosteus decipiens* von Lethen Bar, Schottland, finde ich das Pterygiale beider Seiten als kleines, gerundet-dreieckiges Stück, dessen flach konvexe Unterfläche zwei gesonderte Zahnreihen trägt, eine innere im vorderen Teil, die drei nach vorn schnell an Größe ansteigende Spitzen aufweist, und deren erster den größten Zahnhöcker des ganzen Knochens bildet (Fig. 10 A).

Die andere kleinere Zahnreihe ist etwas auswärts gerückt, und divergiert anscheinend etwas gegen die innere. Sie beginnt einwärts

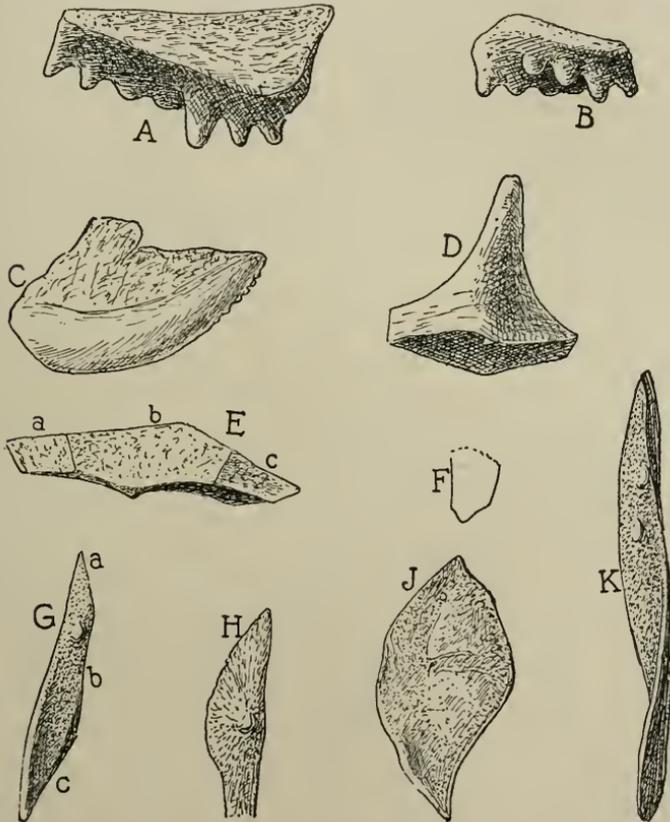


Fig. 10. Gaumenzahnplatten verschiedener *Arthrodira*. A Pterygiäle von *Coccoosteus decipiens* Ag. Seitenansicht. B Transversum derselben Art, Seitenansicht. C Pterygiäle von *Dinichthys intermedius* NEWB. linkes Pterygiäle, Außenseite (nach NEWBERRY). D rechtes Pterygiäle von *Pholidosteus defectus* n. sp.¹⁰) von Wildungen, Innenseite. Unten die abgekaute Fläche. E, F, G rechtes Pterygiäle eines neuen *Platyosteiden* von Wildungen. E Innenseite, unten die Kaufläche mit einem Höcker, G Gaumenfläche, a, b, c die vordere, mittlere und hintere Innenfläche, die vermutlich drei verschiedenen Knochen anlag, vgl. dieselben Flächen in Fig. E. H linkes Pterygiäle von *Leptosteus bickensis* v. KOENEN sp. Kaufläche. J Pterygiäle von *Oxyosteus elegans* von Wildungen, Kaufläche. K. linkes Pterygiäle eines neuen *Platyosteiden* von Wildungen.

des großen und ersten Zahnes der inneren Reihe und ihre Zahnspitzen wachsen ebenfalls nach vorn an, ohne aber dem Haupt-

¹⁰) Diese Art steht *Ph. Friedelii* nahe, aber ihr Stachel ist größer und der Tremalkanal auf der Clavikula verläuft nahe an deren Vorderkante.

zahn der inneren Reihe an Größe gleich zu kommen. Bei der Bedeutung dieses bisher noch unbekanntes Elementes von *Coccosteus* habe ich selbstverständlich die Präparation des Negativs mit allergrößter Sorgfalt unter 20facher Vergrößerung durchgeführt und in der Zeichnung der beiden Skelettstücke von jeder Korrektur und Ergänzung abgesehen. Man wird nun nicht leugnen können, daß dieses Zahnstück von *Coccosteus* stark an die Zahnplatten devonischer Dipnoer erinnert, vor allem auch in der Entwicklung und Divergenz mehrerer nach vorn ansteigender Zahnspitzen. Daß diese mit der hinteren Zahnreihe des Mandibulare kooperierten, unterliegt keinem Zweifel; daraus ergibt sich aber, daß dessen Zahnreihe von den beiden des Pterygiale offenbar außen und innen umfaßt wurde. Das scheint mir primitiver als der Zustand bei den jüngeren *Coccosteiden*, bei denen höchstens eine Zahnreihe auf dem Pterygiale vorhanden war. Bei den meisten spezialisierteren *Coccostei* fallen auch diese Zahnspitzen auf dem Pterygiale fort, so daß seine Oberfläche nur flache Wölbungen und einen oder zwei stumpfe Höcker aufweist (Fig. 10 G—K).

Ob diesem Verlust der Zahnspitzen erhebliche Änderungen in der Nahrungsweise zugrunde lagen, oder ob der Verlust der Zahnhöcker, wie er namentlich in der Familie der *Leiosteiden* vorkommt (Fig. 10 J), wesentlich auf einer Anpassung an dieselbe Nahrung beruht, bleibt fraglich. Bei den *Dipnoern* finden wir jedenfalls in den verschiedenen Formenreihen einen schrittweisen Verlust der Zahnspitzen, ohne daß wir Anhaltspunkte für eine wesentliche Änderung ihrer Nahrungsweise haben.

Bemerkenswert ist weiter, daß der kauende Teil des Pterygiale bei *Platyosteus* noch mit einem rückwärts verlängerten, blattförmigen Ausläufer versehen ist, der an die Lamella des Spleniale erinnert (Fig. 10 k). Mit diesem äußeren „Proc. jugalis“ lag das Pterygiale an der untersten inneren Kante des Jugale an. Die Korrespondenz der Berührungsflächen konnte ich bei verschiedenen Formen durch sorgfältige Präparation dieser Teile nachweisen.

Bei *Coccosteus decipiens* und zwar bei dem genannten Exemplar (Fig. 10 A, B), das die Pterygialia so deutlich erkennen ließ, liegt auf dem einen der letzteren ein kleiner Knochen, der den gleichartigen Habitus und dieselben Zahnhöcker aufweist wie die Pterygialia und also offenbar ein zahntragendes Element der Mundhöhle sein muß. Da nun weder der Hyoidbogen noch die Kiemenbogen anderer *Coccostei* irgend welche Spuren von Zahnbildungen aufweisen, so muß man annehmen, daß dieses kleine Element ein rudimentärer Kieferknochen war. Da nun hier aber von solchen nur die inneren

Deckknochen erhalten sind, so käme von den normalen Mundknochen der Wirbeltiere nur das Transversum oder Ectopterygoid in Betracht. Da nun bei den *Cocosteii* vor den Pterygialia, bei den *Holocephala* und ebenso bei den störrartigen *Rhynchodonten* vor den entsprechenden Gaumenzähnen unmittelbar Zahnplatten liegen, die nur dem vorderen Teil des Palatoquadratum zugehören konnten, so scheint mir für das besprochene kleine Element nur die Deutung als Transversum oder Ectopterygoid möglich. Auch dieses Element der Gaumenfläche, das bei lebenden Tetrapoden nur noch selten gefunden wird (*Crocodili* u. a.) und dann meist unbezahlt bleibt, ist bei älteren und niederen Tetrapoden (Fig. 19, 20) oft noch bezahnt. Bei den Knochenfischen ist das homologe Ectopterygoid auch vielfach bezahnt. Bei den jüngeren *Cocosteii* scheint dieses Transversum verkümmert zu sein, da ich bei meinen Wildunger Formen keine Spur mehr davon gefunden habe. Dagegen möchte ich darauf hinweisen, daß A. SMITH WOODWARD (Catal. foss. Fishes Brit. Mus. II pag.) bemerkt, daß bei einem *Cocosteus* aus Schottland mindestens zwei Paare von Gaumenzähnen zu beobachten seien. Eine Abbildung des vermutlich sehr unklaren Befundes hat er nicht gegeben. Ferner möchte ich erwähnen, daß EB. FRAAS. bei seiner *Acanthorhina* (Fig. 18) aus dem Lias von Württemberg kleinere hintere Gaumenzähne hinter den typischen Pterygialzähnen fand. Ihre Bezeichnung mit der Signatur Spl. läßt dort allerdings auf *Splentialia* schließen, aber die Rekonstruktion des Gebisses, die FRAAS l. c. Taf. III, Fig. 4 gibt, weist diesen Elementen die typische Lage der Transversa an. Ob die Orientierung der Pterygialia dabei ganz zutreffend ist, möchte ich hier nicht näher erörtern.

In seinem ganzen Habitus erinnert dieses fragliche Transversum ebenso wie das vorher besprochene Pterygiale von *Cocosteus* recht auffallend an die entsprechenden ebenfalls stephanodont bezahnten Kieferknochen des lebenden *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctatum* und noch mehr an den von mir gefundenen *Polysphenodon Mülleri* aus der oberen Trias von Hannover¹¹⁾.

Palatinalia. Die sogenannten Praemaxillen oder Praemaxillaria (Rostro-gnathalia DEAN oder Antero-supero-gnathalia DEAN, HUSSAKOF) schließen sich nicht wie die echten Praemaxillaria an die vordersten Teile des Schädeldaches (Nasalia, Postnasalia, Septomaxillaria) an,

¹¹⁾ Vgl. meine Abbildung von *Acanthostoma* „Die Wirbeltiere, Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen“. Seite 113. Fig. 127. Auch bei den Hemispondylen (*Eryops*, *Capitosaurus*) weist es mindestens noch einen größeren Zahn auf.

Vgl. ferner ebenda Fig. 159 die Abbildung von *Polysphenodon Mülleri* JKL.

sondern liegen innerhalb des äußeren Schädelrandes. Es sind dütenförmige Platten, die ganz zur Bißfunktion eingerichtet sind und den Habitus der vorderen Chimären-Zähne angenommen haben.

Ihre Form scheint gleichartiger als die der andern Zahnplatten; sie zeigt bei dreikantigem Querschnitt glatte Seitenflächen, eine scharfe untere Kante, die gewöhnlich in einer mittleren Spitze kulminiert (Fig. 11). Oben ist das Stück schwach verknöchert, besaß also einen knorpiligen Ansatz und ist, soweit ich sehe, in einen kurzen rückwärts gewendeten Zapfen verlängert, der offenbar zur Befestigung am Palatoquadratum diente (Fig. 11 Ps).

Zur Befestigung des Palatoquadratum mögen knorpelige Elemente des Schädelskeletts gedient haben, die aber wie alle hyalinen Knorpel fossil nur selten erhalten blieben. Nur wo solche

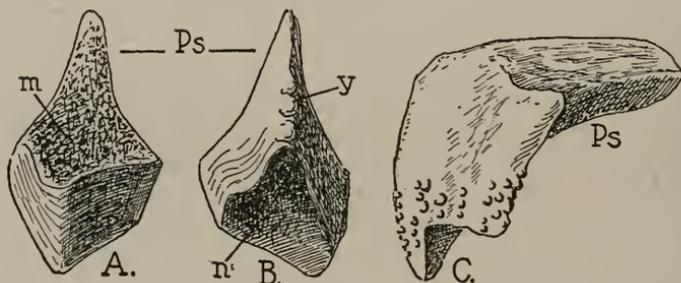


Fig. 11. Palatinalia (Palatinal-Zahn) A u. B von *Pholidosteus defectus* JKL. A Ansicht von vorn und oben, B von innen und hinten, m Knorpelgrenze, n Abkautungsfläche, y Höckerreihe, Ps *Processus superior*. C *Dinichthys Lincolnii* Claypole, Mitt. Devon-New York (nach EASTMAN).

Knorpel eine perichondrale Verkalkung oder Verknöcherung erfahren, können wir bei ausnahmsweise günstiger Erhaltung Reste derselben nachweisen. Ich habe bisher nur ein derartiges Stück bei zwei *Rhinosteiden* beobachtet. Es liegt zwischen dem Pterygiale und dem Schädeldach, und zwar an der Innenseite des Praeorbitale an der inneren Kante, die von den Augenhöhlen aus ziemlich gradlinig nach vorn verläuft. Die regelmäßige Existenz dieser knöchernen Leiste beiderseits einer schmalen inneren Rinne im Schädeldach läßt darauf schließen, daß hier normal vertikale Wände vorhanden wären, die zur Stützung des Palatoquadratum dienten. Das hier beobachtete Knorpel-Element ist vertikal gestellt, ziemlich unregelmäßig komprimiert und bei unregelmäßig dreieckiger Form nach allen Seiten ossifikatorisch abgegrenzt. Wir können es vorläufig mit dem Ethmoidale laterale der Knochenfische vergleichen; dem einzigen inneren Knochen, der sich bei den höheren Fischen

von dem Primordialkranium absoudert. Näher auf seine Beurteilung einzugehen, ist hier nicht der Ort, da die Lösung dieser Frage mit den schwierigsten Problemen der ganzen Schädelbildung zusammenhängt.

3. Lippenknorpel.

Seitdem ALEX. LUTHER¹²⁾ den Zusammenhang des Labialskeletts und der Lippenmuskulatur der *Selachier* und *Holocephalen* genau beschrieben hat, ist mir erst die große physiologische Bedeutung dieser Teile für den Kauvorgang verständlich geworden. Die Labialia sind nicht nur morphologisch interessant als Reste vorderer Kopfbögen, sondern da, wo sie vorhanden sind, auch noch voll physiologisch gerechtfertigt. Sie sind allem Anschein nach dazu da, primitive Bißfunktionen zu unterstützen, die auf einer Bewältigung kleiner, nur passiv widerstehender Nahrung, ihrer Zerkleinerung und Aussaugung beruhen. Dazu bedarf es eines die Beute umschlingenden und knetenden, also in sich beweglichen Kauapparates. Lippenknorpel fehlen daher den Formen, die ihr Maul weit aufreißen, um eine flüchtige Beute schnell zu schnappen. Die Bedingungen für ihre Erhaltung sind gegeben vor allem bei den *Holocephalen*, dann bei einzelnen bodenbewohnenden, weniger räuberischen *Selachiern* und sollten erfüllt sein auch bei *Dipnoern*, die eine den *Holocephalen* ähnliche Lebensweise haben. Daß bei *Dipnoern* nur fragliche Reste dieser Teile vorkommen, mag damit erklärlich sein, daß jene wohl von höheren Typen abstammen, bei denen die Schädelbildung vor allem durch stärkere Verknöcherung bereits auf höherer Stufe stand und die Lippenbögen in den vordersten dermalen Kieferrand aufgenommen waren.

Labialia kennen wir bisher nur in knorpeligem Zustande. Auch Deckknochen kommen auf ihnen nicht vor. Das mag vor allem mit ihrer notwendigen Plastizität im Zusammenhang stehen, und nicht ausschließlich auf Erhaltung primitiver Zustände zurückgeführt werden. Wir finden aber immer häufiger, daß Skeletteile, die gegenwärtig nur mehr knorpelig vorkommen, bei älteren fossilen Formen noch perichondrale Verknöcherung aufwiesen und also histogenetisch auf höherer Stufe standen und in anderen Fällen auch Deckknochen aufwiesen, die ihren jüngeren Nachkommen fehlen.

Die Placodermen, bei denen nach ihrer ganzen Bezahnung und Kieferbildung die oben genannten Bedingungen für ihre Existenz, bzw. Erhaltung gegeben waren, müssen offenbar ein umfangreiches Labialskelett besessen haben. Bei dem normalen Knorpelzustand

¹²⁾ Muskulatur und Skelett von *Stegostoma* und *Holocephalen* 1909 l. c. 34.

des letzteren können wir freilich eine fossile Erhaltung von Labialien nicht erwarten, aber aus der Form ihrer erhaltenen Mundteile läßt sich ihre Existenz wenigstens bei den *Coccostei* mit Sicherheit folgern. In zwei Fällen glaube ich übrigens perichondral verkalkte Skelettreste als Labialia anzusprechen zu dürfen.

Das Suborbitale (Jugale) der *Coccostei* zeigt allgemein unter der deutlich abgegrenzten und meist skulpturierten Außenfläche eine horizontale Rinne, die dem Oberkieferrand entlang läuft und von der Nasalregion bis hinter die Orbita, vermutlich bis zum Mundwinkel reichte Fig. 2. Diese Rinne ist stark vertieft, innen glatt und entspricht keiner Kante des Unterkiefers; denn dieser liegt innerhalb der Suborbitalia und wird selbst von den Pterygialia, die an deren Innenkante liegen, nach außen abgekaut. Da nun irgendwelche Teile die Existenz dieser typischen tiefen glatten Rinne motiviert haben müssen, so können wir nur die Existenz eines „suborbitalen“ Labiale annehmen, das damit dem weichen Lippenbogen zugehörte. Besondere Bezeichnungen haben diese gegenwärtig sehr variablen Gebilde meines Wissens noch nicht erhalten; LUTHER spricht von einem maxillären Labialbogen, aber benennt dessen Stücke nicht einzeln. Da jenes suborbitale Element aber anscheinend für alle *Coccostei* typisch war, so scheint mir bei diesen seine besondere Benennung als Labiale suborbitale gerechtfertigt.

Bei einem neuen *Belosteus elegans* von Wildungen liegt unterhalb dieser Rinne, also etwas verschoben, ein länglicher, stabförmiger Knorpel, der schwach perichondral verkalkt ist und genau in die Rinne des Suborbitale paßt. Für seine Bedeutung käme sonst, falls es nicht ein Labialknorpel war, allein das Hypohyale in Betracht. Dieses aber müßte meines Erachtens entsprechend dem Habitus anderer Hypohyalia eine andere Form gehabt haben, um die Verbindung zwischen den Splenalia herzustellen. So möchte ich also dieses Element als ein an dem ungewöhnlich dick verknöcherten Skelett ausnahmsweise erhaltenes Labiale suborbitale deuten. Die Möglichkeit, daß es doch eine Hypohyale wäre, ist aber natürlich nicht ausgeschlossen, da diese Stücke an dem betreffenden Skelett fehlen. Grundsätzliche Bedeutung kommt dieser Deutung nicht zu, da die genannte Rinne allein schon die Existenz des labialen Stückes begründet.

Bei vielen *Coccostei* (vgl. Fig. 5) sahen wir das Kaustück des Spleniale außen weit vortreten. Diese offenbar der Verbreiterung der Kaufäche dienende Ausladung des Unterkiefers würde ohne Stütze hohl liegen und wäre gerade für ein starkem Druck aus-

gesetztes Stück kaum verständlich. Die Form dieser Ausladung und die Verdünnung des sie tragenden Teiles der Lamella werden aber sofort begründet, wenn ein unterer großer Lippenknorpel das Kaustück hinten und unten umfaßte und also auch den vorderen Teil der Lamella des Spleniale bedeckte (Fig. 2).

Damit findet auch die vollständige Beschränkung des Kaustückes mit seiner hinteren gekerbten oder glatten Zahnkante auf den vorderen Teil der Mandibula ihre einfachste Erklärung. Der Mund der *Coccostei* war eben relativ klein gegenüber der Länge des Spleniale. So waren die räumlichen Bedingungen für die Labialia durchaus ähnlich denen der *Holocephalen*. Wie bei diesen und namentlich bei *Callorhynchus* mochten die ventralen Labialia der *Coccostei* unten in der Symphyse geschlossen sein und vermutlich eine feste breite Platte gebildet haben. Durch diese wäre dann der ganze Mandibular-Apparat einschließlich der vorderen hyalen Skeletteile kräftig zusammen gehalten worden. Nur bei dieser Annahme wird die mangelnde Symphyse des Unterkiefers verständlich und dieser trotz des lockeren Gefüges seiner Teile zum Aufknacken hartschaliger Weichtiere wie der *Goniatiten* und *Bivalven* geeignet.

Die Nahrungsweise der Placodermen.

Die Nahrungsweise der *Coccostei* dürfte sich am meisten der der *Chimaeriden* genähert haben. Bei diesen hat man, wie A. LUTHER¹³⁾ kürzlich zusammenstellte, am häufigsten Mollusken als Nahrung im Darm vorgefunden. Vor allem sind es Lamellibranchiaten, die von ihnen bevorzugt werden. Dazu kamen *Chiton*, *Crustaceen* und *Echiniden*. Auch kleinere Fische verschmähten sie nicht; aber ihr Gebiß ist offenbar in erster Linie auf das Brechen und Zermalmen von Schalen eingerichtet. Aus dieser Nahrung ergibt sich zugleich, daß die *Chimaeren* Bodenbewohner sind. Ich glaube, daß alles dies auch für die *Coccostei* anzunehmen ist, nur daß die Schaltiere, die ihnen als Nahrung dienten, je nach ihrem Standort verschieden waren. In Wildungen kommen offenbar in erster Linie kleine *Cephalopoden* in Betracht, die hier als *Goniatiten* den Hauptbestandteil der Schaltierfauna bilden. Daneben finden sich namentlich von Lamellibranchiaten die kleine *Buchiola* und vereinzelt Trilobiten als Vertreter der *Crustaceen*. Der schottische *Coccosteus decipiens* mag in den flachen Wasserbecken der Oldred-Facies wohl vorwiegend von

¹³⁾ ALEXANDER LUTHER: Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies *Stegostoma trigrum* GEN. und der *Holocephalen* mit einem Anhang über die Nasenrinne. (Act. Soc. Scit. fenicae Tom. XXXVII 6: Helsingfors 1909 p. 42.)

Crustaceen gelebt haben, da sich Mollusken-Schalen dort wohl noch leichter erhalten haben würden als die Reste dünnschaliger Krebse, die eher einer vollständigen Verwesung anheimfallen konnten.

Die große Mannigfaltigkeit der Wildunger Placodermen mag vielleicht in erster Linie darauf zurückzuführen sein, daß sie sich verschiedenen Nahrungsformen anpaßten. Weiter mag dann, wie ich früher schon hervorhob¹⁴⁾, die Anpassung an das tiefere Wasser und teilweise die Erhebung über den Boden zu freierer Schwimmbewegung für ihre mannigfaltige Spezialisierung und explosive¹⁵⁾ Entwicklung maßgebend geworden sein. Die Differenzierung ihres Gebisses dürfte jedenfalls in erster Linie durch die Anpassung an bestimmte Nährformen bedingt worden sein. Vermutlich streiften sie ziemlich stumpf und träge über den Boden, wie es auch unter den Haien z. B. die Scyllien tun, und öffneten ihren Rachen, sobald sie auf Nahrung stießen. Bei deren Aufnahme werden sie ähnlich, wie es von *Ceratodus* berichtet wird, die Schaltiere aufgeknackt und dann die Weichteile aus den Bruchstücken der Schale herausgesaugt haben. Es scheint mir nicht nötig, daß solche Tiere vielfressende Raubtiere waren. Im Aquarium in Brighton an der Südküste Englands sah ich 1889 eine recht große *Rhina squatina*, die schon lange dort war und sich dem Leben in der Gefangenschaft offenbar sehr gut angepaßt hatte. Sie lag gewöhnlich wochenlang regungslos an derselben Stelle, und es bedurfte meist energischer Stöße, um sie monatlich zum Fressen von Nahrung zu veranlassen. So könnte sich erklären, daß auch einem solchen Reichtum von Individuen, wie er in Wildungen und in Schottland vorlag, die Nahrung nicht ausging, und die Placodermen dabei vorzüglich gediehen.

Die Bißbewegung der Placodermen.

Die Gelenke, die seitlich zwischen dem Hinterhaupt und Schultergürtel der Placodermen ausgebildet sind, wurden bisher wenig beachtet. CHRISTIAN PANDER, der ja nicht nur ein vortrefflicher Paläontologe, sondern auch ein bahnbrechender Embryologe war, hatte dieses eigenartige Organisationsverhältnis allerdings 1857 an seinen baltischen Placodermen (*Coccosteus*, *Homostius*, *Heterostius* und *Asterolepis*) klar erkannt und deutlich abgebildet; aber er vermochte damals noch nicht den Sinn dieser Bewegungs-Möglichkeit

¹⁴⁾ JAEKEL: Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1904, Bd. 56, p. 164, wo auch der Begriff der explosiven Entwicklung aufgestellt ist.

¹⁵⁾ CHRISTIAN PANDER: Über die *Placodermen* des devonischen Systems, St. Petersburg 1857. pag. 31. Taf. 2—6 Taf.

zu erkennen. Er sagte l. c. Seite 33 im allgemeinen darüber nur „Die soeben beschriebene Gelenkbildung zwischen dem Kopfe und dem Körper der Placodermen steht wohl wie die ganze Familie ganz isoliert da, und ich glaube nicht, daß in der lebenden Natur etwas Analoges aufzufinden ist.“ Er verwahrt sich dann noch dagegen, daß dieses Gelenk irgendwie mit den eigentlichen Occipitalgelenken der Wirbeltiere verglichen werden könne. SMITH WOODWARD hatte auf Grund dieser Gelenkung der ganzen Gruppe der *Cocco-steiden* und ihrer nächsten Verwandten den Namen *Arthrodira* gegeben, sich aber meines Wissens über die Bedeutung dieser Gelenkung auch nicht näher geäußert.

Um zunächst klar zu stellen, daß dieses Gelenk in der Tat nichts zu tun hat mit dem occipitalen Kopfgelenk der Vertebraten, sei betont, daß es ganz im Bereich des Hautpanzers an der Seite des Hinterkopfes gelegen und von dem vertebrealen Hinterhauptgelenk zwischen dem Cranium und dem vordersten Wirbelkomplex ziemlich weit entfernt ist. Da das dermale Kopfskelett ebenso wie der vordere Teil des Rumpfpanzers in sich einheitlich und fest ist und beide ringsum scharf von einander gesondert sind, so bedeutet die Gelenkbildung an der einzigen Berührungsstelle beider Panzerteile offenbar einen äußerst wichtigen Punkt in der Gesamtorganisation dieser Tiere. Sie erscheint hier physiologisch ebenso wichtig, wie das Occipitalgelenk bei höheren Wirbeltieren, da ohne diese Gelenkung beide Teile unbeweglich gegen einander gewesen wären.

Die Hautknochen, die das Gelenk bilden, sind folgende: Am Kopf sind es die dreieckigen Knochen, die beiderseits neben dem verdickten Occipitale liegen, und dessen seitliche Enden fest umfassen. Dieses Element wurde von ASSMUS, der den Körper dieser Placodermen anatomisch und terminologisch zu gliedern suchte, allerdings bei seinem fremdartigen *Heterostius* Kopf und Rumpfpanzer verwechselte, als *Os multifixum* bezeichnet. Es hat dann mehrfach neue Benennungen erfahren, die teils an innere Schädelelemente anknüpften, teils indifferenter Art waren. Ich möchte hier nur gegen die bei den englischen Autoren übliche Bezeichnung *Exooccipitalia* (Eo der Figuren) protestieren, nicht nur weil sie den Namen eines inneren Knochens auf einen Hautknochen überträgt, sondern vor allem weil sie damit die Vorstellung erweckt, daß unser Hautgelenk mit dem exoccipitalen Gelenk der höheren Wirbeltiere homolog sei. Jenes *Os multifixum* von ASSMUS könnte ein Deckknochen über dem *Exooccipitale* sein. Es würde dann am besten mit dem Namen *Parooccipitale* belegt werden, den GAUPP für den Deckknochen gab, der bei einigen Reptilien (Nothosauriern und

ändern) dem Exoccipitale seitlich aufsitzt. Er ist identisch mit dem sehr konstanten Hautknochen, der am stegalen Schädel der Temnospondylen und vieler Miosaurier rückwärts über den Hinterrand des Schädeldaches vorspringt und die Ohreinschnitte begrenzt. Er ist bei diesen sogenannten Stegocephalen gewöhnlich als Epitoticum, neuerdings auch als Tabulare bezeichnet worden. Ich nenne ihn nun also „Paroccipitale“.

Der Hautknochen, der sich von Seiten des Rumpfpanzers, an der Gelenkbildung beteiligt, wurde von ASSMUS bei *Heterostius* als Seitenstütze, Adminiculum laterale, von TRAQUAIR und den meisten Autoren dann provisorisch als „Anterior dorso-laterale bezeichnet. Da es aber offenbar gleichgelagerten und noch nicht näher charakterisierten Knochen anderer Fische homolog ist, auf die obige, überdies sehr komplizierte Bezeichnungen nicht passen würden, so habe ich dieses Element als Collare bezeichnet.

Das Gelenk selbst wird in folgender Weise gebildet: Bei allen *Arthrodira* (*Cocosteii*, *Homostii*, *Heterostii*) bildet das Paroccipitale (vgl. Fig. 12) eine Gelenkrinne, eine Fossa glenoidalis, in die vom Collare ein daumenförmiger Zapfen, Condylus glenoidalis, eingreift. Diese beiden Teile bilden das eigentliche Gelenk, das genau

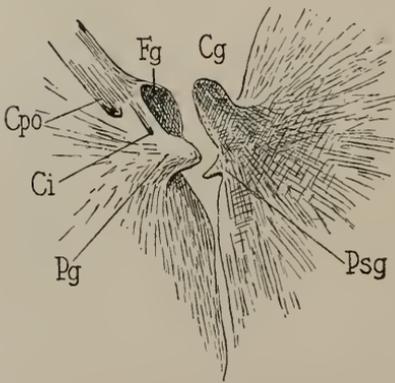


Fig. 12. Innenansicht des rechten Halsgelenkes eines *Rinosteus*, links das Paroccipitale, rechts das Collare. Buchstaben siehe Fig. 13.

horizontal gestellt ist, da ja das Kopfschild so wie so infolge seiner beiderseitigen Anlage nur eine Vertikalbewegung des Kopfes am Rumpfe ermöglicht. Die übrigen Teile am Gelenk bilden Stütz- und Sperrvorrichtungen (Fig. 12, 13). Einerseits wird vom Paroccipitale unter der Fossa glenoidalis noch ein Zapfen vorgeschickt, den ich als Processus glenoidalis bezeichne, und andererseits vom Collare noch ein kleinerer Processus subglenoidalis, der wieder dem Proc. glenoidalis unten anliegt (Fig. 12). Diese Fortsätze verfestigen natürlich diese knöcherne Verbindung zwischen dem Kopf und Rumpf und dienen wohl gleichzeitig als Sperrvorrichtung für die Drehbewegung im Gelenk, obwohl diese auch in der Ausdehnung der Nackenlücke eine natürliche Begrenzung findet (Fig. 2). Diese unterliegt bei den einzelnen Gattungen erheblichen Unterschieden. Am weitesten klafft sie wohl bei Formen wie *Menosteus*, bei denen der Hinter-

rand des Schädeldaches einen tief einspringenden Winkel bildet, dem in der Regel eine schwächere Einbuchtung am Dorsale (Nuchale) des Rückenpanzers entspricht. Bei anderen Formen, vor allem bei den *Platyosteiden*, wird diese Nackenlücke kleiner, und bei einem Typus *Synauchenia* JKL., von dem mir jetzt mehrere Arten vorliegen, ist sie ganz geschlossen. Der obere Kopfpanzer ist hier bei sonst gleicher Anlage aller beteiligten Platten unbeweglich mit dem Rumpfpanzer verwachsen. Hier hat also jede Bewegung des Kopfes gegen den Rumpf aufgehört.

Was bedeutet nun dieses Gelenk? Da es, wie gesagt, nur eine Vertikalbewegung ermöglichte, so konnte dadurch der Kopf gegen-

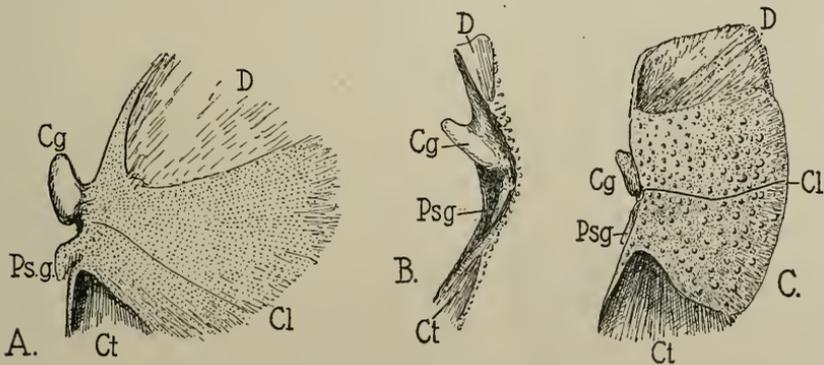


Fig. 13. A. Außenseite des linken Collare eines *Rinosteiden*. B. Vorderansicht und C. Außenseite eines linken Collare von *Pholidosteus* sp. Alle von Wildungen. Fg Fossa glenoidalis, Cg Condylus glenoidalis, Pg Processus glenoidalis, Psg Proc. subglenoidalis, Cpo Canalis paroccipitalis, Ci Can. interior, D Dorsale, Ct Cleithrum, Cl Canalis lateralis.

über dem Rumpf angehoben werden. PANDER hat sich durch die ganz befremdliche Form des Collare bei *Heterostius* zu der Annahme verleiten lassen, daß dieses Stück vom Kopf aus bewegt wurde; aber das ist ganz gewiß nicht zutreffend. Der Rumpfpanzer der *Arthrodira*, den man auch als umfangreiches dermales Schulter skelett auffassen kann, ist fest mit dem Rumpf verwachsen und bildet nur dessen verstärkten Vorderrand. Wir können also, da der Kopf gegenüber dem Rumpf den wesentlich kleineren Teil bildet, nur von einer Bewegung des Kopfes am Rumpfe sprechen. Es kann weiter keinem Zweifel unterliegen, daß diese Bewegung bewirkt wurde durch Muskeln, die am verdickten Hinterrand des Occipitale ihre Ansatzstellen hinterlassen haben und offenbar als Derivate der großen dorsalen Längsmuskeln des Wirbeltierkörpers aufzufassen sind. Sie lagen unterhalb der großen Rückenplatte, deren medianer

Innenkiel als Scheidewand die beiderseitigen Anlagen voneinander trennte und über dem „Synneurale“ einem Verschmelzungsstück der Neuralia der vordersten Halswirbel. Der Vorderrand des Dorsale ist, abgesehen von *Synauchenia*, rauh skelettiert. Hier mochte die Haut ansitzen, die unter dem Einfluß der dorsalen Zugmuskeln starker Spannung unterlag und daher eines festen Ansatzes bedurfte. Stellt man sich nun die Bewegung des Kopfes an dem „Halsgelenk“ wie ich es kurz nennen will, praktisch vor; wie dies Fig. 14 anschaulich machen soll, so sieht man, daß die Aufwärtsbewegung des

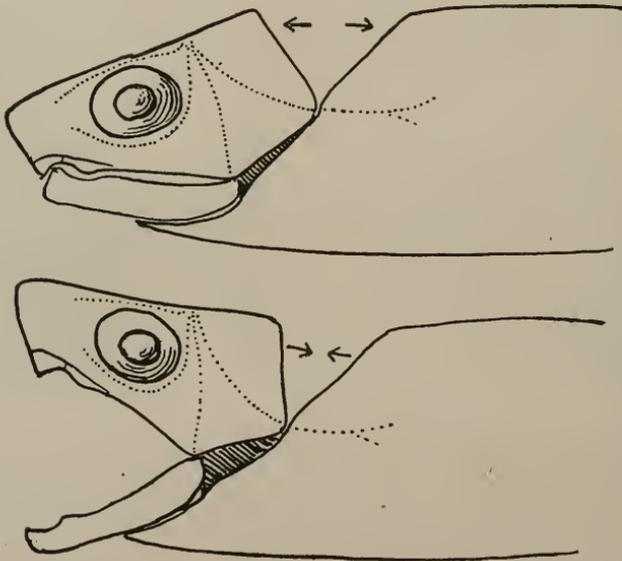


Fig. 14. Schematisches Bild der Kopfbewegung eines *Coccosteiden*. Die punktierten Linien bedeuten Sinneskanäle, die schraffierte Stelle die Kiemenspalte.

Oberkopfes zugleich das Unterkiefergelenk anhebt und vorschiebt. Da nun andererseits das Angulare des Unterkiefers, mit einer Rinne der Vorderkante der vorderen Ventralplatte, der Clavicula aufgepaßt ist, und in dieser glatten Rinne allem Anschein eine Gleitbewegung ausführte, so scheint es mir nicht zweifelhaft, daß das Anheben des Oberkopfes den Mund öffnete, indem es zugleich den Unterkiefer vorschob und vorn senkte, und daß darin seine eigentliche Bedeutung zu erblicken ist.

Die Gelenkbildung reguliert also nur die Bewegung. Auch das spricht dafür, daß es sich nicht um willkürliche Kopfdrehungen, sondern eben nur um diese eine Bewegung und diesen Hauptzweck handelte. Daß dabei das Anheben des Kopfes auch eine gewisse

„Schreckstellung“ bildete, mag als erfolgreiche Wirkung auf andere Tiere auch noch den Placodermen zugute gekommen sein. Es ist auch nicht unwahrscheinlich, daß durch das Vorziehen der unteren Schädelhälfte der Kiemenspalt erweitert wurde, und daß dabei Wasser in die geöffneten Kiemen einströmte, während das Zuklappen des Kopfes die Kiemen durch den Spalt entleerte.

Bei dem baltischen *Heterostius* ist die Gelenkbildung durchaus ähnlich wie bei den *Coccostei*. Das hat schon PANDER bemerkt und mit den zugehörigen Knochen auch das Gelenk im Gegensatz zu ASSMUS richtig orientiert¹⁴). Da Zeichnungen der besterhaltenen Reste dieser fremdartigen Form, die ich vor 20 Jahren in Dorpat anfertigte, durch die Entführung dieser Reste durch die Russen und ihren vermutlichen Verlust inzwischen einen besonderen Originalwert bekommen haben, so werde ich diese Reste, die eine leidliche Rekonstruktion dieses Typus ermöglichen, demnächst besonders beschreiben.

Der große *Homostius* aus der Dorpater Gegend zeigt in mehrfacher Hinsicht abweichende Verhältnisse. Da ich zu ihrer Erläuterung aber eine größere Anzahl von Abbildungen benötigen würde und noch nicht alle Organisationsverhältnisse dieser Form erkennen kann, möchte ich hier nur auf die Abbildungen derselben bei PANDER l. c. Taf. 8 Fig. 2 und Taf. 7 Fig. 5 verweisen, die freilich noch kein verständliches Bild geben.

Bei den *Asterolepiden* liegt das Halsgelenk an der gleichen Stelle und wird seitens des Kopfes auch hier von den Platten gebildet, die neben dem Occipitale gelegen sind und wegen ihres gleichen Lageverhältnisses zum Kopfskelett wie bei den *Arthrodira* als Paroccipitalia bezeichnet werden können. Seitens des Rumpfpanzers, der hier einen viel größeren Raum einnimmt und den ganzen Rumpf umfaßt, liegen die Verhältnisse allerdings etwas anders. Während bei den *Arthrodira* zwei Seitenplatten am Vorder- und am Hinterende des Halspanzers liegen, oben das Collare, darunter das Cleithrum, scheint hier nur eine Platte vorhanden zu sein, vorausgesetzt allerdings, daß die höchst sonderbare Furche, die mit den Seitenlinien in Zusammenhang steht, wirklich nur ein Tremalkanal und nicht doch eine Verwachsungsgrenze zweier Platten ist, die dem Collare und Cleithrum entsprechen würden. Der scheinbare Kanal bildet wenigstens bei dem schottischen „*Pterichthys*“ einen so flachen nach oben gerichteten Einschnitt zwischen dem breiteren oberen und dem schmaleren unteren Teil der Seitenplatte, daß er einer

¹⁴) CHRIST. PANDER: Die *Placodermen* des devonischen Systems. St. Petersburg 1857. Taf. 8. Fig. 1.

Plattengrenze viel ähnlicher sieht als einem Tremalkanal. Es ist auch auffallend, daß bei einem neuen mir vorliegenden *Asterolepis radiatus* von Pleskau, den Herr Dr. BURRE dort kürzlich fand, die radiale Skulptur von einem dorsal gelegenen Ossifikationszentrum ausgeht und diesem Kanal entgegengläuft. — Sonst ist immer zu beobachten, daß die Tremalkanäle, die ontogenetisch sehr früh angelegt werden, von dem Ossifikationszentrum umfaßt werden, und daß von ihnen die Skulptur divergiert. Zudem liegt mir von Pleskau dreimal dieses obere Plattenstück allein vor; das untere

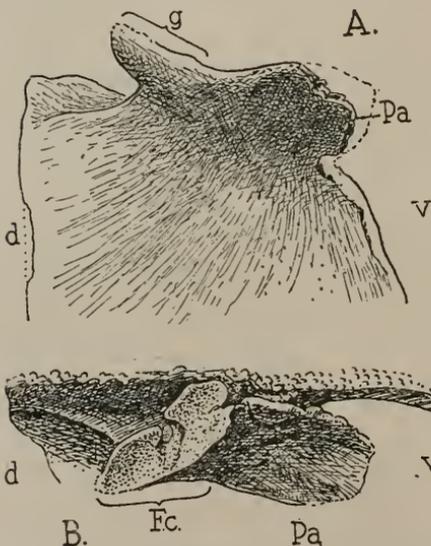


Fig. 15. *Asterolepis radiatus* n. sp. Halsgelenk der linken Seitenplatte, A. von innen, B. von vorn, d dorsaler, v ventraler Seitenrand, g Gelenk, Fc Fossa condyloidea, Pa Proc. alatus.

wäre also jedesmal an dem Kanal abgebrochen. Auch das wäre sehr ungewöhnlich, da der Tremalkanal immer die dickste und widerstandsfähigste Stelle der Platte einnimmt und diese also fast niemals an dieser Stelle zerbricht¹⁵⁾.

Das Gelenk selbst wird bei den *Asterolepiden* in ganz anderer Weise gebildet als bei den *Cocosteien*, da hier der vortretende Kondylus am Paroccipitale sitzt, und die Fossa condyloidea an dem kollaren Teil der Seitenplatte liegt. PANDER hat das auch schon bemerkt; aber da er weder eine klare Beschreibung noch Abbildung dieser Teile gibt und dieses *Asterolepiden*-Gelenk

auch sonst nicht mehr abgebildet wurde, so möchte ich wenigstens den kollaren Teil desselben hier genauer darstellen. Ich konnte ihn an einer der genannten Platten von *Asterolepis radiatus* fast unverletzt herauspräparieren (Fig. 15). Man sieht in der Vorderansicht sehr deutlich die flache, hohle, rauhe Gelenkpfanne und daneben ventral gerichtet einen glatten, löffelförmigen Vorsprung (Pa), der

¹⁵⁾ Ich führe diese Punkte auch deshalb an, weil Herr GUIDO HOFFMANN mich wegen der ersten Beurteilung dieses fraglichen Kanals als Plattengrenze in einer wohl beispiellosen Weise herunterzusetzen suchte und Herr BRANCA in seinem Angriffe gegen mich diese HOFFMANN'SCHE Kritik noch zu verstärken suchte.

offenbar zum Ansatz von Muskeln oder Ligamenten des Gelenkes gedient hat. Die trogformige Gelenkpfanne zeigt eine dorsale Rinne, die sich in der Gelenkpfanne gabelt und offenbar zur Einführung von Schleim diente, um das mit Knorpel übergekleidete Gelenk feucht zu erhalten (Fig. 15 B, über Fc).

Bemerkenswert ist auch, daß der umfangreiche Gelenkzapfen ausschließlich von dem oberen kollaren Teil der Seitenplatte der *Asterolepiden* gebildet wird. Auch das spricht für eine volle Homologie dieses Plattenteils mit dem Kollare der *Arthrodira*.

Der kleine, flache Kopf der *Asterolepiden* wird nun auch verständlicher. Seine Anziehung an den Rumpfpfanzler macht ihn zum Deckel auf diesem. So ist er auch von mir dargestellt worden. Aber diese Stellung kann ebensowenig die Normalstellung sein wie seine Einrollung bei Gürteltieren. Sie ist offenbar nur ein vorübergehendes Schutzmittel gegen Angriffe. Normalerweise mußte der Kopf hochgezogen sein, so daß die Mundteile vorn frei waren; vermutlich nahm er dabei eine Mittelstellung ein, die leicht zum vollen Aufklappen des Mundes gesteigert werden konnte oder zu dessen schnellem Schluß führte.

Was bisher als Mundteile von *Asterolepiden* angesprochen und als Mandibel und Maxillen bezeichnet wurde, ist noch sehr fragwürdig. Die beiden als Mandibeln benannten schmalen Knochen liegen in einem Ausschnitt des Vorderrandes der großen vorderen Ventralplatten, die man ebenso wie bei den *Coccostei* auch hier als Claviculae¹⁶⁾ ansprechen kann. Der nach innen einspringende Vorderrand dieser Claviculae ist glatt und offenbar also nicht verwachsen oder unbeweglich verbunden mit den vor ihnen liegenden Stücken, die auch ihrerseits eine glatte Hinterwand aufweisen. Diese letzteren dermalen Stücke stimmen nun in allen wesentlichen Punkten ihrer Form und Lage mit den Angularia der *Coccosteiden* überein (Fig. 4) und dürften also wie diese auch bei den *Asterolepiden* den Hinterrand eines Unterkiefers gestützt haben.

Ob die als Maxillen bezeichneten Stücke demgemäß den Splenialia der *Coccostei* entsprechen, wage ich noch nicht zu entscheiden, da ich davon leider trotz der sorgfältigen Präparation

¹⁶⁾ GUIDO HOFFMANN hat diese Platten, die auch die Ruderorgane tragen, als Coracoide bezeichnet. Da bekanntlich Coracoide Teile des Innenskeletts sind, so ist die Übertragung ihres Namens auf typische unverkennbare Hautknochen natürlich unstatthaft.

Meine Bezeichnung derselben als Clavicula stützt sich vor allem auf die volle Homologie dieser Knochen mit den dermalen Teilen des Schultergürtels der *Chondrostea*, von denen GEGENBAUR, bei seiner Erklärung des dermalen Schultergürtels der Fische ausging (vgl. diese Sitz. Berichte 1906 pag. 111.)

mehrerer Exemplare von Lethen Bar noch keine klare Vorstellung gewinnen konnte. Wenn diese Stücke aber dem Mundskelett angehörten, so ist es immerhin wahrscheinlicher, daß sie den Splenialia als einem Knochen der Gaumenfläche entsprachen, da jene wie gewöhnlich auch bei den *Cocosteiden* das stärkst verknöcherte Element der Mundregion bildeten.

Außer den genannten zwei Knochen findet man gelegentlich noch zwei kleine schmale, doppelt gebogene Stücke, die auch PANDER l. c. Tafel 5 Fig. 9, 1 Tafel 6 Fig. 1, 1 schon undeutlich abbildete, und auch in der Rekonstruktion l. c. Taf. 5 Fig. 11 als Mundteile eintrug. Ich finde keine Ähnlichkeit dieser Stücke mit andern mir bekannten Elementen und glaube daher auch ihrer Beurteilung mit einer Bezeichnung wenig nützen zu können.

Trotz dieser Unsicherheit über die Mundbildung der *Asterolepiden* scheint mir doch schon eine wesentliche Klärung ihrer Organisation dadurch gegeben, daß sie höchst wahrscheinlich einen, den *Cocosteiden* ähnlichen Unterkiefer besaßen, da sonst eben die auffallende Übereinstimmung der Form und des Lageverhältnisses ihrer Angularia und Claviculae mit denen der *Cocosteiden* unverständlich bliebe. Da EDWARD COPE den *Asterolepiden* den Besitz eines Unterkiefers ganz absprach und diese Fische deshalb als Agnatha im Gegensatz zu allen typischen Wirbeltieren brachte, so mahnt obiger Befund mindestens vor dieser zu weitgehenden Annahme. Wir werden jedenfalls den Tatsachen besser gerecht, wenn wir wie den *Arthrodira* auch den *Asterolepida* einen Unterkiefer zuschreiben, wenn derselbe auch hier in weiterem Umfange knorpelig blieb als bei den *Cocosteiden*.

Die *Chondrostea*, die heute nur noch die beiden Familien der Störe, die *Acipenseriden* und die *Spathulariden* umfassen, sind im Devon durch eine Gruppe von Fischen vertreten, über deren Organisation und systematische Stellung uns erst die Wildunger Fauna aufgeklärt hat. Während wir bisher von ihnen nur dürftige Fragmente von Zahnplatten aus dem Mitteldevon Livlands (*Ptyctodus*), der Eifel und Nordamerikas (*Rhynchodus*) kannten, und Teile des Schultergürtels solcher Formen keine richtige Deutung erfahren hatten, liegen mir jetzt von Wildungen mindestens 6 verschiedene Typen (*Rhamphodus* u. a.) vor, die außer vollständigen Gebissen auch den Primordialschädel, Schädeldach, Schultergürtel und Brustflossen in ausgezeichnet klarer Erhaltung bieten. Ihr Schultergürtel zeigt nun alle typischen Kennzeichen des äußerst spezialisierten und ganz eigenartigen Schultergürtels der *Acipenseriden*. Ein wunderbar erhaltenes Chondrocranium steht ebenfalls dem der Störe sehr nahe, ebenso ein Schädeldach, und die Schwierigkeit

ihrer Beurteilung liegt nur noch darin, daß diese Reste systematisch noch nicht alle gegeneinander abzugrenzen sind, da von den einzelnen Formen verschiedene Körperteile überliefert sind. Sicher scheint, daß sie zu den Stören gehören, daß aber, ihre Bezahnung nicht unerheblich von der der heutigen *Acipenseriden* abweicht. Fig. 16 gibt ein Bild ihrer oberen Zahnplatten im Zustand ihrer natürlichen Lage und Erhaltung. Es zeigt in der Fläche untereinander oben die vorderen Zahnplatten, die bei dütenförmiger Anlage zu scharfer Schneide komprimiert sind (Vd), und zwar

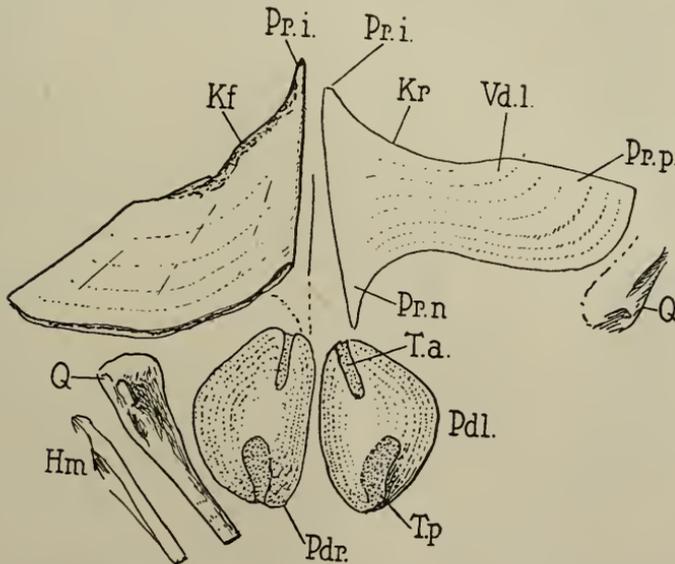


Fig. 16. *Rhynchodontus eximius* n. g. n. sp. Oberdevon-Wildungen. Vd.l Außenblatt des linken, Kf abgekauter Innenrand des rechten oberen Schneidezahnes. Pr Proc. incisivus. Pdr, Pdl rechter und linker Gaumenzahn, Ta und Tp vorderer und hinterer Tritor.

rechts das Außenblatt, links das abgekaute Innenblatt, unter dem die Vorderkante seines Außenblattes sichtbar wird. Unterhalb dieser Zahnplatten liegen die beiden rundlich ovalen Gaumenplatten, die innerhalb ihrer flach gewölbten Oberseite zwei leistenartige Kaupolster (Tritoral areas) erkennen lassen. Aus diesem und anderen vollständigen Gebissen ist klar ersichtlich, daß meine frühere Deutung dieser Teile durchaus zutreffend war und nicht wie CH. EASTMAN¹⁷⁾ meinte, mein „oberer Schneidezahn“ dem

¹⁷⁾ CH. EASTMAN: Devonian Fishes of the New York Formations. (New York State Mus. Mem. 10. 1907. Albany. pag. 69.)

Unterkiefer angehörte. Ebenso dürfte nun L. DOLLO seine Bedenken¹⁸⁾ gegen die Existenz der Gaumenzahnplatten fallen lassen. Die letzteren sind ungemein wichtig, weil sie das Gebiß der *Rhynchodonten* an das der *Coccostei* speziell an das der *Leiosteidae* anschließen, und weil im besonderen die Mandibularplatten und die Tritoral areas der Gaumenzähne einen überzeugenden Kontakt mit den Holocephalen herstellen. Ganz befremdlich war übrigens der Nachweis dieser Gaumenzähne nicht, da auch bei der lebenden *Spathularia*, dem Löffelstör, eine ovale Verknöcherung der Gaumenfläche vorkommt, wo sie als fragliches „Palatinum“ gedeutet wurde. Die übrigen Deckknochen im Gebiß der Störe werden wir nun freilich neu beurteilen müssen, denn ihre untere Zahnplatte wird nun aller Wahrscheinlichkeit nach dem Spleniale, ihre obere vordere dem Palatinale der *Coccostei*, *Holocephali*, ihre hintere dem Pterygiale gleichzustellen sein.



Fig. 17.

Linkes Collare eines
Ramphodonten.
Außenseite. Unt. Ober-
devon-Wildungen.
1 : 1.

An den zahlreichen mir jetzt vorliegenden Schulterskeletten dieser „Tennognathen“ sind die oberen Seitenplatten sehr hoch und schmal, zeigen aber genau dieselben Lagebeziehungen zu dem Dorsale oben und dem Cleithrum unten wie bei allen *Coccostei*, außerdem auch denselben Verlauf der Seitenlinie. Über die volle Homologie mit dem Collare der *Coccostei* kann also, wie ich schon früher darlegte¹⁹⁾, kein Zweifel bestehen. Das Collare der Rhamphodonten, von dem Fig. 17 eine relativ kleine und weniger hohe Form darstellt, ist nun regelmäßig mit einem Zapfen versehen, der ohne Frage dem Gelenkzapfen des Halsgelenkes der *Arthrodira*

homolog ist. Er ist freilich sehr vereinfacht, da er nur noch einen einfachen rechtwinklig zum vorderen Plattenrand vorspringenden Zapfen bildet. Dieser kann auch kein typischer Gelenkzapfen mehr gewesen sein, da er nach vorn verjüngt ist. Er macht nur noch den Eindruck einer Muskelstütze, wie sie bei den *Asterolepiden* unter der Gelenkpfanne lag (Fig. 15, Pa). Das Gelenk der Rhampho-

¹⁸⁾ L. DOLLO: Les *Ptyctodontes* sont des *Arthrodirés*. (Bull. Soc. belg. Geol. Paleont. Hydrolog. T. XXI. 1907. Mém.

¹⁹⁾ Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere. Dies. Sitz.-Ber. 1906, Nr. 7, Seite 180.

donten war also stark rückgebildet und nur mehr eine Verbindungsstelle zwischen dem Kopf und Schulter skelett zum Übertritt der Seitenlinie. Es ist aber doch sehr bemerkenswert, daß die ältesten *Chondrostea* auch in dieser Hinsicht noch einen unverkennbaren Anschluß an die *Arthrodira* zeigen und also auch in ihrer Mundbildung von einem ähnlichen Typus ausgingen.

Die Bezaehlung der heutigen *Holocephalen* darf ich als bekannt voraussetzen. Während bei ihnen und ihren mesozoischen und tertiären Vorfahren zwei paarige obere und eine untere Zahnplatte vorhanden sind, zeigen ältere mesozoische Typen zum Teil andere Verhältnisse. So beschreibt EB. FRAAS bei *Acanthorhina Jaekeli* aus dem Lias von Württemberg drei Paare oberer Zahnplatten, und bei den *Chimaeropsidae* (*Prognathodus*, *Myriacanthus*, *Chimaeropsis*) liegen ebenfalls drei aber wieder ganz anders geformte Zahnplatten vor, die mit denen von *Acanthorhina* in keinen direkten Vergleich gestellt werden können, trotzdem beides typische Holocephalen sind. Der Vergleich mit den verwandten Gebißformen nötigt zu der Annahme, daß die Zahnplatten der Mandibel spleniale Gebilde, die hinteren größeren des Gaumens pterygial sind und schwankt nur darin, ob die oberen Vorderzähne als Palatina oder als Maxillen aufzufassen seien. Bei den meisten Holocephalen sind die Mandibeln fest in der Symphyse verwachsen, die Splenialia wie bei den *Cocosteii* getrennt. Das Labialskelett ist bei ihnen noch am stärksten unter allen lebenden Fischen erhalten.

Zwischen den Holocephalen und den Selachiern steht eine Gruppe paläozoischer Knorpelfische, die große Zahnplatten besaßen, die aber in wechselnder Zahl vorhanden sind und eine Zahnstruktur besitzen, die derjenigen der Cestracionten und Myriacanthiden nahesteht. Ich habe diese Typen seinerzeit als Trachyacanthiden zusammengefaßt²⁰⁾, weil sie durch den Besitz plattiger Stachelbildungen besonders auch am Kopf ausgezeichnet sind. Ein Teil dieser Formen, die Cochliodonten, steht in seiner Gebißbildung der Gattung *Prognathodus* unter den *Chimaeropsiden* so nahe, daß an ihrer genetischen Beziehung wohl kaum noch zu zweifeln ist. Andere zeigen aber oben wie unten nur je eine Zahnplatte jederseits. Während man hier die des Unterkiefers unbedenklich als Spleniale ansprechen möchte, sind die drei oberen Paare der Cochliodonten schwerer zu deuten. Ihre hinten gelegene größte Platte möchte

²⁰⁾ O. JAEKEL: Über fossile Ichthyodorulithen (diese Berichte 1890, pag. 180). Über *Menaspis armata* Ew. (ebendort 1891, pag. 115).

ich auch hier als Pterygiale ansehen, die zwei vorderen aber als eine Zerlegung bzw. Verdoppelung der Palatinal-Zähne.

Die innere Bezahnung der Hypostomata.

Bei allen besprochenen Gruppen von Knorpelfischen liegen uns also Hautknochen vor, die mehr oder weniger vollständig zur Kaufunktion aptiert sind, darüber z. T. den Charakter von Hautknochen verloren und als breite Zähne erscheinen. Sie sitzen immer unmittelbar dem Knorpel auf; das unterscheidet sie auch von den echten Zähnen, die stets auf dem Rande von Hautknochen entstanden und aus deren Substanz hervorgingen. Ihre Spezialisierung zur Bißfunktion ging ganz andere Wege als bei den Teleostomen und den Tetrapoden, die echten Zahnbildungen besitzen.

Wie ich schon anfangs betonte, ist bei den Hypostomata das Palatoquadratum die gemeinsame Unterlage des Oberkiefers. Deren palatinaler vorderer Teil besteht bei *Acanthodes* nur aus einem einfachen inneren Element, das noch die gemeinsame knorpelige Unterlage der äußeren Maxille und des inneren Palatinum bildet und keine weiteren vorderen Elemente des Visceralskeletts enthalten kann. Demnach fehlt den Hypostomata im Rahmen des Oberkiefers das labiale vordere Element, das sonst außen die Prämaxille, innen den Vomer trägt. Die knorpelige Unterlage dieser Teile ist bei den Hypostomen außerhalb des Palatoquadratum in der Form von Labialien enthalten, die dagegen allen Teleostomen fehlen. Bei letzteren ist also das labiale vordere Stück in den Oberkiefer-Verband aufgenommen, bei den Hypostomen aber nicht, und so können bei letzteren die vordersten Kiefertteile auch nicht mit der Praemaxille oder dem Vomer sondern nur mit den Maxillen, bezw. dem Palatinum in Beziehung gebracht werden.

Die zur Bißfunktion umgebildeten Deckknochen scheinen nun ausnahmslos die inneren Belegknochen der Kieferstücke zu sein. Bei den älteren Tetrapoden und Teleostomen sind sowohl die äußeren wie die inneren Belegknochen der Kieferstücke bezahnt. Besonders klar sind diese Verhältnisse bei permischen Tetrapoden, wie *Acanthostoma vorax*, sie sind aber übereinstimmend auch bei andern Hemispondylen, Miosauriern und Sphenodonten nachweisbar. Ähnlich liegen diese Verhältnisse bei rezenten Gymnophionen.

Während nun bei den Tetrapoden und den meisten Teleostomen der äußere Kieferrand in erster Linie zum Erfassen der Nahrung benutzt und verstärkt wird, so daß sich die Zahnreihen der äußeren Kieferknochen (Praemaxilla, Maxilla, Dentale) stark entwickeln, sind es bei den genannten Knorpelfischen die inneren Deckknochen,

die zum Kauen benutzt werden, während die äußeren gänzlich fehlen. Man könnte also den Tetrapoden und Teleostomen als Außenzähnern die Knorpelfische als Innenzähler gegenüberstellen, wenn auch bei einzelnen Tetrapoden und Teleostomen bei kauender Gebißfunktion die Gaumenzähne wieder zu Ehren kommen (z. B. *Placodonten*, *Sphenodonten*, *Plectognathi*).

Nun scheint mir aber die allgemeine Ausbildung der Innenbezaehlung, das triturale Gebiß, bei den ältesten Fischtypen nicht schlechtweg als sekundäre Anpassung an eine durophage Lebensweise deutbar zu sein. Wenn die Bezaehlung und Gebißfunktion bei den niedersten Formen mit derartigen Innenzähnen anfängt, so mag sie wohl die einfachste und nächstliegende Etappe in der Mundbildung der wasserbewohnenden Wirbeltiere gewesen sein. Sie mögen zunächst als älteste Fische mit bescheidener, leicht zu bewältigender Beute zufrieden gewesen sein und bei geringer eigener Kraftentfaltung weiche Tiere mit den Lippen erfaßt und im engen Munde zermalmt haben. Damit würde im Einklang stehen, daß die ältesten uns überlieferten Fische keinerlei feste Mundteile hinterlassen haben, und daß unsere gegenwärtigen niedersten Fische noch Lippen-saugfische sind (*Cyclostomata*, *Leptoecardia*).

Aus solcher Lebensweise wäre nun das Verhalten der ältesten zahntragenden Fische verständlich, die wir vorher betrachteten. Es sind ausnahmslos Grundbewohner, die offenbar wie die heutigen Chimaeren dünnschalige Weichtiere und Krebse fraßen und zum Zerschneiden ihrer Schale eine Kräftigung ihres Gaumens und ihrer kooperierenden Splenialia brauchten. Es scheint, daß sie nach dem Zerschneiden der Schale deren fleischigen Inhalt aussaugten. Dabei hätte sich dann die ursprüngliche saugende Funktion des Mundes erhalten, und diese würde auch verständlich machen, daß sich die Zahnteile der *Cocosteii*, *Holocephali*, *Trachyacanthi* und *Dipnoi* so eng auf der Mitte des Mundes zusammendrängen. Ebenso verständlich wäre es, daß bei dieser bescheidenen Lebensweise überhaupt noch keine äußere Zahnreihe benötigt wurde.

Zur Ausbildung einer solchen lag bei Fischen erst dann Veranlassung vor, wenn sie im Wasser beweglicher, sozusagen heimisch geworden waren und zu offensiver Verfolgung freischwimmender Tiere übergehen konnten. Als Leckerbissen mögen solche gewiß auch von jenen Grundfischen nicht verschmäht²¹⁾ worden sein, wie

²¹⁾ Das würde auch erklären, daß man keine Spuren dieser Nahrung in ihrem Darm vorfindet und dort Fischschuppen überwiegen, die von einem Köder herrühren können.

man nach A. LUTHER²²⁾, der derartige Angaben zusammenstellte, auch die heutigen Chimaeren mit Heringen ködert; aber zu einem regelrechten freien Fang wird jedenfalls eine kräftige Formentfaltung, vor allem eine schärfere Spezialisierung des Schwanzes gehört haben, als sie jene älteren Knorpelfische besaßen. Bei den Teleostomen geht denn auch mit einer muskulösen Zerlegung des Hautskelettes in elastische Schuppen, einer Kräftigung des Inneuskelettes und der Bildung einer kräftigen, kurz gestutzten Schwanzflosse, die Ausbildung echter spitzer Zahnreihen auf dem äußeren Kieferknochen Hand in Hand. Die ältesten Dipnoer, die sich in den ersten Merkmalen den typischen Teleostomen anschließen, dürften wohl nachträglich wieder zu der bescheidenen Lebensweise der Weichtierfresser zurückgekehrt sein. Ähnlich scheint der Fall auch bei den sehr alten Acanthodiern zu liegen, die im Laufe ihrer Entwicklung so degenerierten, daß ihre letzten Vertreter im Perm sich Selachiern nähern, während ihre älteren unterdevonischen Formen den Ganoiden nahe standen und z. T. wohl entwickelte spitze Zähne auf den äußeren Kiefernändern aufweisen.

Diese phylogenetischen Verhältnisse liegen offenbar in dem Auf und Ab der Entwicklung viel komplizierter, als wir uns das bisher träumen ließen. Wir waren immer geneigt, die Morphologie auf die einfachste Formel zu bringen und haben solchen Schablonen zu Liebe gar vieles übersehen. Die Paläontologie, die auf Grund ihrer historischen Dokumente am meisten Anlaß hat, zoologische und anatomische Annahmen kritisch zu betrachten, ist aber infolge ungenügender Einarbeitung in theoretische Grundvorstellungen meist zu ängstlich gewesen, an solchen allgemeinen Voraussetzungen zu rütteln. Wo sie es tat, blieb sie auch gewöhnlich unbeachtet. Möchten diese Darlegungen gerade auf diesem schwierigen Gebiet zu schärferer Kritik Anlaß geben. Die größten Schwierigkeiten der Forschung liegen nicht in den Tatsachen, sondern in unsern Vorurteilen.

²²⁾ ALEX. LUTHER: Beiträge zur Kenntnis von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies *Stegostoma trigrinum* GEM. und der Holocephalen usw. (act. Soc. Scient. Fennicae) Helsingfors 1909. pag. 43.

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: 1919

Band/Volume: [1919](#)

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

Artikel/Article: [Die Mundbildung der Placodermen. 73-110](#)