

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Herausgegeben vom
Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Serie B (Geologie und Paläontologie), Nr. 7

Stuttgart 1973

Konstruktions-Morphologie, Nr. 23*)

Ontogenese des Hautskelettes von *Heterodontus falcifer* (Selachii) aus dem Untertithon.

Vergleichende Morphologie der Hautzähnnchen der Haie.

Von Wolf-Ernst Reif, Tübingen

Mit 7 Abbildungen

Zusammenfassung

An Hand von 5 sehr gut erhaltenen Exemplaren von *H. falcifer* aus den Plattenkalken von Eichstätt und Nusplingen wird die Ontogenese des Hautskelettes verfolgt. Das Skelett differenziert sich auf ähnliche Weise wie bei den rezenten Arten. Die Hautzähnnchen der einzelnen Regionen weichen jedoch deutlich von den rezenten ab.

Die Morphologie der Hautzähnnchen aller modernen Haie leitet sich von einem einfachen 4-flügeligen Grundtyp ab. Die Form des Grundtyps wird durch die Internstruktur des Coriums bestimmt.

Summary

The ontogeny of the dermal denticle skeleton was traced in five well preserved specimens of *H. falcifer* from the lithographic limestones of Eichstätt and Nusplingen (South Germany). The skeleton differentiates in a similar way to the Recent species. The denticles of each region differ clearly from the Recent denticles.

The morphology of all denticles of the modern sharks can be derived from a 4-winged basic type. The morphology of this basic type is controlled by the internal structure of the corium.

Einleitung

Das Hautskelett der Haie hat nur ein sehr geringes Fossilisationspotential. Es zerfällt rasch nach dem Tode des Tieres in einzelne Zähnnchen, die sich dann häufig in mikropaläontologischen Proben finden, aber wegen ihrer auffälligen Formenmannigfaltigkeit nicht für taxonomische Zwecke herangezogen werden können. Einzelne fossile Hautzähnnchen wurden von DEAN (1894, 1909), HARRIS (1951), ZANGERL & RICHARDSON (1963), SCHWEIZER (1964) und WOODWARD (1889) von paläozoischen und mesozoischen Haien abgebildet.

Rezente Hautskelette wurden bisher ebenfalls nur in sehr wenigen Fällen und dann ohne Berücksichtigung der Ontogenese untersucht. Vor kurzem habe ich die Organisations-Prinzipien des Hautskelettes der Haie (Musterbildung, Zähnnchen-Austausch etc.) am Beispiel des rezenten Stierkopphaies *Heterodontus* untersucht und dabei auch die Ontogenese aufgeklärt. Von 8 rezenten Arten standen 6 zur Verfügung, wobei sich herausstellte, daß ihr Hautskelett weitgehend einheitlich ist. (Vgl. REIF, im Druck, darin weitere Literatur).

*) Konstruktionsmorphologie, Nr. 21, s. D. SCHUMANN, Paläontol. Z., 47, 77—103, 1973.

Von wenigen fossilen Haien liegen so viele vollständige Exemplare verschiedener Altersstadien vor wie von *Heterodontus falcifer* (WAGNER) aus den untertithonischen Plattenkalken von Nusplingen (Schwäbische Alb) und Solnhofen und Eichstätt (Fränkische Alb). Die Erhaltung in Kalken eignet sich natürlich vorzüglich zur Untersuchung des ganzen Hautskelettes, da von beliebigen Partien des Körpers kleine Stückchen mit Hautzähnen abgesplittert werden können. Diese Splitter werden in Essigsäure aufgelöst, wobei man isolierte Hautzähne zurückbehält.

Da fossile Hai-Skelette sehr seltene Museumsstücke darstellen, mußte die Zahl der entnommenen Proben sehr gering gehalten werden. Die Kenntnis des rezenten Hautskelettes erwies sich daher im Laufe der Untersuchung als notwendige Voraussetzung, aus den wenigen Proben das vollständige Skelett zu rekonstruieren. Durch Sackung und Fäulnis ist die Haut oft stark verschoben, so daß eine exakte Lokalisierung der Probe oft nur durch den Vergleich mit den rezenten Exemplaren möglich ist.

Neben *Heterodontus* gehören zur Familie Heterodontidae die sehr wenig bekannte Gattung *Strongyliscus* (Miozän) und die Gattung *Synechodus*, die bisher von der Unterkreide bis zum Eozän bekannt war und von SCHWEIZER (1964) in einem (*Synechodus jurensis* genannten) Exemplar aus Nusplingen für den Oberjura nachgewiesen wurde. Dieses Exemplar soll beim Vergleich rezenter und oberjurassischer Heterodontiden-Hautskelette mit herangezogen werden. Da die Basis der Hautzähne relativ merkmalsarm ist, wird die Krone im Vordergrund der Untersuchung stehen.

Herr Dr. P. WELLNHOFER, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, München, Herr Dr. G. VIOHL, Naturwissenschaftliche Sammlungen Eichstätt, Herr Dr. R. WILD, Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg, und Herr Prof. Dr. F. WESTPHAL, Institut für Geologie und Paläontologie, Tübingen, stellten bereitwillig Exemplare zur Verfügung und gestatteten, daß Hautproben entnommen wurden. Herrn Dr. G. v. WAHLERT, Staatliches Museum für Naturkunde, Ludwigsburg, verdanke ich Hautproben von *Chlamydoselachus*. Herr F. Springer half bei der Fertigstellung der Zeichnungen, Frau A. Haug und Herr W. Wetzel führten die Photoarbeiten durch. Hierfür sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

M a t e r i a l u n d M e t h o d e n

Eine Übersicht über 13 Exemplare von *Heterodontus falcifer*, die sich in deutschen und amerikanischen Museen befinden, gibt SCHWEIZER (1964). Von diesen wurden 5 Exemplare ausgewählt:

1) Vollständiges Skelett, Länge 125 mm, Nr. 3 bei SCHWEIZER (1964), Samml. München 1885 I 12, Fundort: Eichstätt.

2) Vollständiges Skelett, Länge 300 mm, Nr. 8 bei SCHWEIZER (1964), Original zu SCHWEIZER (1964), Samml. Tübingen Pi 1210/2, Fundort Nusplingen.

3) Vollständiges Skelett, Länge 300 mm, Nr. 9 bei SCHWEIZER (1964), Samml. Eichstätt, Fundort zwischen Wintershof und Workerszell, Fränk. Alb.

4) Fragment ohne Kopf, ursprüngliche Länge nach SCHWEIZER etwa 1000 mm, Nr. 13 bei SCHWEIZER, Samml. Eichstätt Nr. 40-1, Fundort Langenaltheim, Fränk. Alb.

5) Fragment ohne Kopf und Schwanz, Länge 600 mm, ursprüngliche Gesamtlänge etwa 1000 mm, Samml. Eichstätt, ohne Inventarnummer; das Exemplar hat SCHWEIZER noch nicht vorgelegen, es war bisher unbestimmt, kann aber auf Grund der Morphologie der Rückenflossenstacheln und der Hautzähne *Heterodontus falcifer* zugewiesen werden. Fundort Eichstätt.

6) *Synechodus jurensis* SCHWEIZER (1964), Holotyp, Vorderteil des Körpers mit größtem Teil des Kopfes, ursprüngliche Gesamtlänge 1200 bis 1500 mm, Samml. Tübingen Nr. 1210/1, Fundort Nusplingen.

Das kleinste bekannte Exemplar von *Heterodontus falcifer* ist 80 mm lang (Nr. 1 bei SCHWEIZER 1964, Samml. München). Es hat bereits gut mineralisierte Hautzähnen, liegt jedoch in einer so harten Platte, daß keine Hautproben entnommen werden konnten.

Die Hautsplitter wurden in verdünnter Essigsäure aufgelöst, die isolierten Hautzähnen auf Aluminium-Träger aufgebracht, die mit dem doppelseitig klebenden „Tesaprint“ (Fa. Beiersdorf A.G., Hamburg) beklebt waren, und mit einem „Stereoscan“ der Cambridge Instrument Company raster-elektronenmikroskopisch untersucht. Die Zeichnungen wurden nach Stereoscan-Photos hergestellt. Wenn nicht anders angegeben, sind die Zähnen von oben oder von vorn oben gesehen.

R e s u l t a t e

Die Untersuchung der rezenten *Heterodontus*-Arten zeigte (REIF, im Druck), daß sich das Hautzähnen-Skelett im Laufe der Ontogenie in insgesamt 6 durch typische Hautzähnen charakterisierte Regionen gliedert, deren Entwicklungen unabhängig voneinander verlaufen. Sie sind jeweils durch Übergänge miteinander verbunden und können ihren Anteil an der Gesamthautfläche im Laufe der Ontogenie vergrößern oder verkleinern. Sie wurden folgendermaßen bezeichnet:

- 1) Flossenkanten, außer den Dorsales
- 2a) Vorderkante der Dorsalis-Stacheln
- 2b) Augenkämme
- 3) Körperoberfläche (d. h. die Fläche, die nicht zu 1, 2a, 2b und 4 gehört)
- 4) Schnauze
- 5) Mundhöhle

Bei *Heterodontus falcifer* konnten 5 Regionen nachgewiesen werden, es fehlt lediglich die Mundhöhlenregion. (Die Abb. 2 ist entsprechend der Abb. 2 bei REIF, im Druck, gegliedert). Bei den beiden großen Exemplaren ist der Kopf nicht erhalten, bei den übrigen 3 konnten im Mundbereich keine typischen Mundschleimhaut-Zähnen gefunden werden. Nur bei Ex. 2 treten Hautzähnen auf, die zur Augenkamm-Region gehören.

Die Maximallänge einzelner rezenter Tiere übersteigt 1000 mm. Das oben erwähnte Exemplar von *Heterodontus falcifer* mit 80 mm läßt keine Eischalen oder Dottersackreste erkennen, war also bereits geschlüpft. *H. falcifer* erreicht mit über 1000 mm die Maximallänge der größeren rezenten Arten, schlüpft aber offensichtlich wesentlich früher als alle rezenten Arten. Beim Vergleich der rezenten Arten mit der fossilen Art ist es daher sehr schwer, einander entsprechende Altersstadien festzulegen.

Die terminologischen Begriffe, die zur Beschreibung der rezenten *Heterodontus*-Hautzähnen dienen, lassen sich auch bei den fossilen Hautzähnen anwenden. (Zur Erläuterung vgl. Abb. 1.)

125 mm (Exemplar 1): An dem 125 mm langen Tier lassen sich bereits 3 Regionen nachweisen: Flossenkanten, Körperoberfläche und Schnauze. An der Proximalkante der Dorsalis-Stacheln sind äußerlich keine spezialisierten Hautzähnen zu erkennen; um das Stück nicht zu beschädigen, wurde dort keine Hautprobe entnommen. Für die Körperoberflächen-Region sind 2 Zähnen typisch, das eine hat eine sehr lange, nach hinten umgebogene Spitze und schmale Flügel (Abb. 2: 3,6; Abb. 3 a, b), beim anderen bilden Seitenflügel und Spitze eine lanzettartige Form, während der vordere Flügel Kielform hat (Abb. 2: 2,4). Die ersteren treten wahr-

scheinlich auf der Dorsalseite, die anderen auf der Ventralseite auf. Flossenkanten und Schnauze tragen stark abgerundete Zähnchen mit einer langen Spitze (Abb. 2: 1,7). Die von SCHWEIZER (1964) erwähnten großen Hautzähnchen wurden, um das Stück nicht zu beschädigen, nicht untersucht.

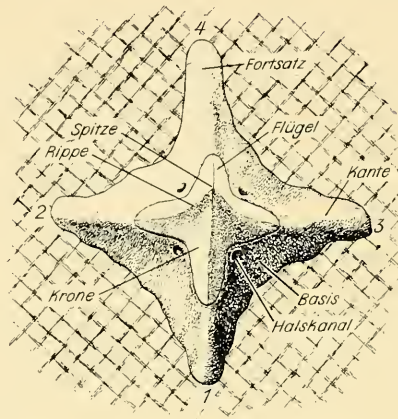


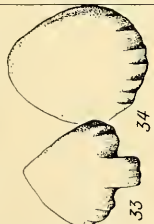

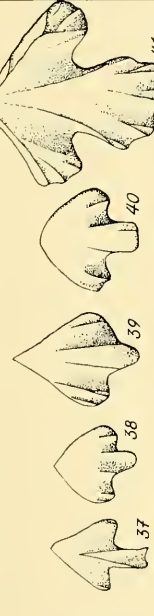
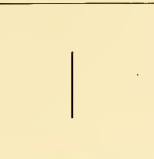
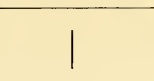

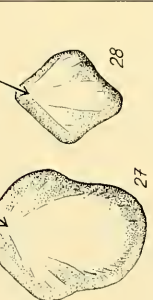
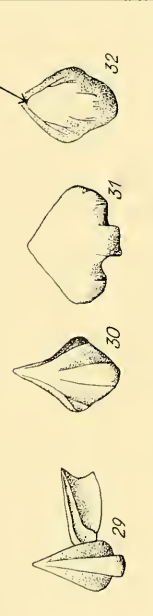
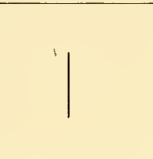
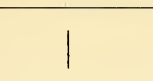




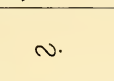




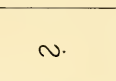




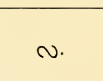
Abb. 1. Übersicht über die Termini zur Beschreibung der Hautzähnchen-Morphologie. Die Zeichnung stellt den Grundtyp der Hautzähnchen dar, von dem sich praktisch alle Hautzähnchen der Haie morphologisch ableiten lassen. Kreuzförmiges Muster: Verlauf der oberflächenparallelen Coriumfasern. Die Morphologie der Hautzähnchen-Grundform wird offensichtlich durch die Internstruktur des Coriums bestimmt.

Fig. 1. Explanation of the morphological terms for the description of the dermal denticles. The figures show the basic form of the denticles from which almost all denticles of the sharks can be derived by geometrical transformations. Cross-hatched pattern: Direction of the surface parallel fibers in the corium. The morphology of the basic form of the denticles is seemingly controlled by the internal structure of the corium.

Die ältesten Regionen bei den rezenten Arten sind die Flossenkanten- und die Körperoberflächen-Region. Nach dem Schlüpfen (180 – 200 mm) kommen die Mundhöhlenregion, ab einer Länge von 300 mm die Augenkamm- und die Dorsalisstachel-Region und ab 400 mm die Schnauzen-Region dazu. Auf der Körperoberfläche der rezenten Arten kommen ebenfalls lanzettförmige und lang-spitzige Zähnchen vor (Abb. 4a und REIF, im Druck, Abb. 11, i–r), die sich jedoch deutlich von denen bei *H. falcifer* unterscheiden. Vor allem aber fehlen bei *Heterodontus falcifer* die für die

Abb. 2. Ontogenie des Hautzähnchen-Skelettes von *Heterodontus falcifer*. Abhängigkeit der Hautzähnchen-Morphologie von der Größe des Tieres (vertikale Richtung) und der Lage im Hautskelett (horizontale Richtung). Felder mit horizontalen Strichen: Die entsprechende Region ist in diesem Tier nicht erhalten oder nicht präparierbar. Fragezeichen: Region nicht nachweisbar. Bei den Hautzähnchen, bei denen der 4. Flügel nicht von der Spitze überragt wird, ist die Spitze mit einem Pfeil gekennzeichnet; in allen anderen Fällen stellt die Spitze die obere Begrenzung der Zeichnungen dar. Die Zeichnungen geben nur die Krone der Zähnchen wieder.

Fig. 2. Ontogeny of the dermal denticle skeleton of *Heterodontus falcifer*. Morphology of the denticles as a factor of the size of the animal (vertical direction) and the position within the dermal skeleton (horizontal direction). Rectangles with horizontal lines: the according regions are either not preserved or cannot be prepared in these specimens. Question marks: Region which is not demonstrable. In those denticles in which the fourth wing is not overtopped by the cusp, the cusp is marked by an arrow; in all other cases the cusp is situated at the upper margin of the drawing. The drawings show only the crowns of the denticles.

Nr.	1 Flossenkannte (außer Rückenstacheln)	2 Vorderkannte der Dorsalstacheln	3 Körperoberfläche	4 Schnauze	5 Mund
5 mm >1000					
4 >1000					
3 >300					
2 300					
1 125					

1mm

gesamte Ontogenese der rezenten Arten typischen kreuzförmigen Zähnchen mit ungegabelten oder gegabelten Flügeln (Abb. 4 c, d, g und REIF, im Druck, Abb. 11, s—z).

300 mm (Exemplar 2 und 3): Bei den Exemplaren mittlerer Größe lassen sich 5 Regionen unterscheiden: es kommen die Augenkamm- und die Dorsalis-Stachel-Region dazu. Die Flossenkanten- und die Schnauzen-Region haben stark abgerundete Zähnchen, bei denen die Spitze angedeutet und auch Gabel- oder Schaltrippen vorhanden sein können (Abb. 2: 8, 9, 16). Die Basen sind sehr schlecht erhalten. Die Augenregion läßt sich nur bei Exemplar 2 durch große und verbreiterte, abgeriebene Zähnchen mit stark aufgegabelten Rippen nachweisen (Abb. 2: 12). Zähnchen von ähnlicher Komplexität treten bei rezenten Arten an den Augenkämmen erst ab 400 bis 500 mm Körperlänge auf, und sind dort nicht so sehr abgerundet und haben eine nicht so weit nach hinten verlängerte Spitze (Abb. 4 d). Die Rückenstachel-Region ist nur bei Exemplar 3 (mit stark abgerundeten Zähnchen) ausgeprägt (Abb. 2: 18, 19). Diese unterscheiden sich morphologisch nur unwesentlich von entsprechenden Zähnchen der rezenten Arten, treten aber bereits bei einer geringeren Körperlänge auf. Anstelle typischer Dorsalis-Stachel-Zähnchen sind bei Exemplar 2 eigentümliche schildförmige Zähnchen zu beobachten (Abb. 2: 10).

Für die Körperoberflächen-Region ist eine Zähnchen-Form typisch, bei der die Spitze nach hinten weit ausgezogen ist und bei der die Seitenflügel ebenfalls Spitzen tragen (Abb. 2: 13, 20). Daneben treten einfache Zähnchen ohne Seitenspitzen auf, die bereits bei Exemplar 1 zu beobachten waren (vgl. auf Abb. 2: 23 mit 5). Im Vergleich zu den rezenten Arten fehlen wiederum regelmäßige Kreuze mit einfach oder mehrfach gegabelten Flügeln (vgl. Abb. 4 b, c, g). Bei den rezenten Arten war zu beobachten, daß die Tendenz, abgerundete Zähnchen zu bilden, von bestimmten Zentren, Flossenkanten und Schnauze, ausgeht und sich allmählich auf weite Bereiche der Ventralseite erstreckt. Bei den Exemplaren 2 und 3 sind abgerundete Zähnchen mit Gabel- und Schaltrippen sehr häufig (Abb. 2: 14, 21, 22); soweit sie sich exakt lokalisieren lassen, entstammen sie der Ventralseite (Liegefläche des Tieres!).

1000 mm (Exemplar 4 und 5): Da bei diesen beiden Stücken die Köpfe nicht erhalten sind, treten nur 3 Regionen auf: Flossenkanten-, Rückenflossenstachel- und Körperoberflächen-Region.

Die Flossenkanten-Region hat große, stark abgerundete Zähnchen (Abb. 2: 25, 26, 34); die Spitze ist an der oberen Peripherie anzunehmen, die Rippen sind sehr stark aufgegabelt, durch die Abrundung aber weitgehend ausgeglättet und daher nur noch an der Peripherie seitlich und unten zu erkennen. Abb. 2: 33 zeigt ein Zähnchen, das morphologisch zwischen Flossenkanten und Körperoberfläche vermittelt. Die Dorsalisstachel-Zähnchen bei Exemplar 5 entsprechen etwa denen der rezenten Arten, wobei allerdings wiederum die Spitze stark nach hinten ausgezogen ist (vgl. Abb. 2: 35, 36 mit Abb. 4 e, f). Bei Ex. 4 weichen die Dorsalistachel-Zähnchen stark von denen der übrigen *H. falcifer*-Exemplare ab: Sie sind stark abgerundet und haben eine große, sehr dicke Basis (Abb. 2: 27, 28 und Abb. 5). Die Basis hat bis zu 50 Kanten und läßt eine sehr hohe Zahl von Halskanälchen erwarten, die nicht alle klar erkennbar sind und möglicherweise z. T. sekundär verschlossen wurden. Soweit erkennbar, befindet sich nicht immer ein Halskanal zwischen 2 Kanten. Die gleichen, stark abgerundeten Zähnchen mit großer Basis konnten nachgewiesen werden: Auf der übrigen Dorsalseite des Tieres, an der dorsalen Proximalkante der Schwanzflosse und am Ansatz der Analflosse. Sie fehlen auf der Bauchseite, an der ventralen Proximalkante der Schwanzflosse und auf den Flächen der Flossen.

Typisch für die Körperoberflächen-Region sind Zähnchen mit lang nach hinten gezogenen Spitzen, deren Seitenflügel ein Dreieck bilden (die Rippen der Seitenflügel

sind gegabelt, Abb. 2: 37), weiterhin Zähnnchen, deren Seitenflügel einen lanzettförmigen Umriß haben (Abb. 2: 29) und, wie in jüngeren Stadien, Zähnnchen mit Seitenspitzen (Abb. 3 c). Die Zähnnchen weiter Bereiche der Körperoberfläche sind abgerundet (Abb. 2: 30, 31, 32, 38, 39 und 40). Das Zähnnchen in Abb. 2: 40 stammt von der proximalen Hälfte der Brustflosse. Es ist nicht sicher, ob es ursprünglich dort war oder verschwemmt wurde.

Bei erwachsenen Exemplaren der rezenten Arten treten auf der Körperoberfläche wiederum regelmäßige Kreuze auf, mit relativ stark aufgegabelten Flügeln (vgl. REIF, im Druck).

Rückensstachel: Während die Dorsalisstacheln bei den rezenten *Heterodontus*-Arten glatt sind, treten bei *Heterodontus falcifer* ab einer Körperlänge von etwa 28 cm (SCHWEIZER 1964) zwischen Basis und der glatten Krone Tuberkeln auf (Abb. 6 a). Diese haben keine Pulpa, sondern sind aus kompaktem Dentin aufgebaut und wie die übrige Stachelkrone von einer Schicht aus schmelzartigem Gewebe bedeckt. An echte Hautzähnnchen erinnert, daß an der Basis Halskanäle zu beobachten sind (H in Abb. 6 b). Diese verlaufen in horizontaler Richtung durch den Tuberkel, ohne in die Krone aufzusteigen. Teilweise ist nur ein Kanal (mit 2 Mündungen) vorhanden, in anderen Tuberkeln verzweigt er sich und bildet ein Netzwerk, wobei jedes Ästchen seine eigene Mündung hat.

Problematisch ist das Wachstum dieser tuberkulierten Stacheln. Der Zuwachs erfolgt unten, der Stachel wird also in apikaler Richtung verschoben, das bedeutet, daß die Stachelzone, die zu einem bestimmten Zeitpunkt mit Tuberkeln besetzt ist, zu einem späteren Zeitpunkt mit einer glatten „Schmelz“-Schicht bedeckt ist. SCHWEIZER nimmt an, daß die Lücken zwischen den Tuberkeln aufgefüllt werden und so die glatte Oberfläche entsteht. Dies konnte bisher nicht durch Zwischenstadien belegt werden. Eine andere Möglichkeit ist, daß die Tuberkeln, die mit einem sehr dünnen Sockel am Stachel angewachsen sind, abgeworfen werden, bevor die kontinuierliche Oberflächenschicht aufgelagert wird. Leider steht z. Zt. noch kein Material zur Verfügung, an dem man mit Hilfe von Dünnschliffen versuchen könnte, die beiden Hypothesen zu prüfen.

PEYER (1946) nimmt an, daß die Tuberkeln auf den Dorsalisstacheln (von *Asteracanthus* u. a.) normalen Hautzähnnchen homolog sind und vergleicht sie mit großen Hautzähnnchen der Augenkamm- und Dorsalisstachel-Region bei *Cestracion philippi* (= *Heterodontus portusjacksoni*). Im Gegensatz zu echten Hautzähnnchen haben die Tuberkeln aber keine Pulpa.

Bei rezenten *Heterodontus*-Arten ist der Stachel bis in den Bereich der Krone von einer mit Zähnnchen besetzten Haut bedeckt (vgl. PEYER 1946, Fig. 32). Im Ge-

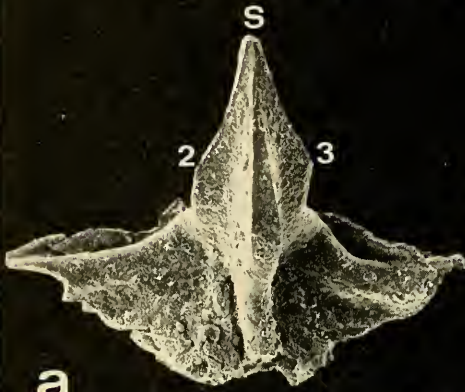
Abb. 3. Hautzähnnchen von *H. falcifer* von oben und von der Seite:

- a, b: Exemplar 1 (125 mm lang), Rumpf vorn, 145 x (Negativnummern: 35102-3, 2775 b);
 c, d: Exemplar 4 (mehr als 1000 mm lang), Kopf lateral, 145 x (Neg.-Nr. 30899-900, 2586 a);
 e, f: Exemplar 4, Haut auf dem Dorsalisstachel, 75 x (Neg.-Nr. 34924-25, 2766);
 g, h: Exemplar 4, Kopf lateral (Augenkamm?), 55 x (Neg.-Nr. 30879-80, 2586 a).
 Signaturen: 1, 2, 3, 4 = Flügelnummern; S = Spitze, SS = Seitenspitze, H = Halskanal.

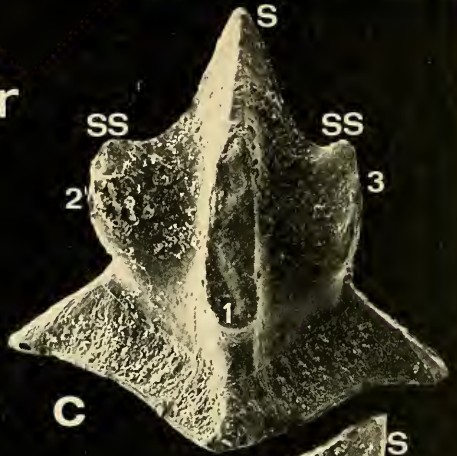
Fig. 3. Denticles of *H. falcifer* viewed from above and from the side:

- a, b: Specimen no. 1 (125 mm body length), anterior part of the body, 145 x.
 c, d: Specimen no. 4 (body length more than 1000 mm), denticle from the lateral part of the head, 145 x.
 e, f: Specimen no. 4, denticle from the skin of the dorsalis spine, 75 x.
 g, h: Specimen no. 4, head lateral (eye ridge), 55 x.
 Signatures: 1, 2, 3, 4 = numbers of the wings; S = cusp; SS = side cusp; H = neck canal.

Heterodontus falcifer



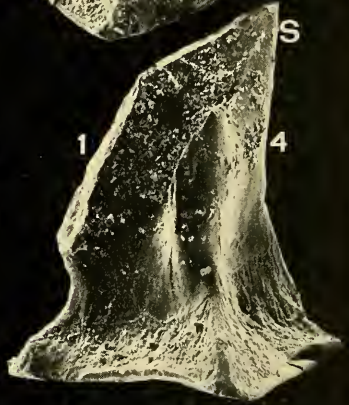
a



c



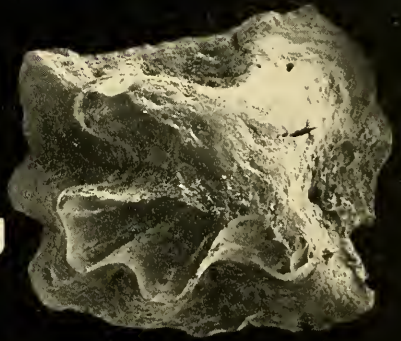
b



d



e



g



f



h

gensatz dazu ist der Stachel von *H. falcifer* wohl ebenfalls bis in den Bereich der Krone mit Haut bedeckt, diese kann aber nur bis an die Tuberkelzone mit Hautzähnnchen besetzt gewesen sein, da die Tuberkeln die Haut durchbrachen. Sorgfältige Säurepräparation des Ex. 5 zeigte, daß zwischen den großen Hautzähnnchen der Dorsalisstachel-Region und den Tuberkeln des Dorsalisstachels kein Übergang besteht. Die Annahme PEYERS von Homologie zwischen Tuberkeln und Hautzähnnchen kann also bisher nicht durch die direkte Evidenz des Überganges zwischen beiden bewiesen werden.

Synecdus: Die Hautzähnnchen lassen keinerlei Ähnlichkeit zu denen von *Heterodontus* erkennen. Die Krone ist schildförmig flach und mit zahlreichen kräftigen Rippen versehen, die von vorne nach hinten verlaufen (Abb. 7 e—k). Der hintere Teil der Krone wird in der Regel von der Spitze gebildet, die den weitgehend reduzierten hinteren Flügel überragt. Von der Spitze läuft eine Rippe, die mehrmals gegabelt sein kann, zum vorderen Flügel. Über die seitlichen Flügel verlaufen 1—4 Gabelrippen, die ebenfalls von der Spitze ausgehen.

Die Differenzierung des Hautskelettes ist sehr gering. Ein Zusammenhang zwischen Morphologie der Hautzähnnchen und ihrer Herkunft von einem bestimmten Teil des Integuments ist nicht erkennbar.

D i s k u s s i o n

Heterodontus falcifer wurde sehr gründlich von SCHWEIZER (1964) untersucht. Seine Ergebnisse zeigen, daß die Ontogenese des Gebisses nicht vollständig aufzuklären ist. Ähnlichkeiten zu den rezenten Arten sind unverkennbar, jedoch ist eine klare Gegenüberstellung nicht möglich.

Ein wichtiger Unterschied ist die Ornamentierung der Dorsalis-Schachtel, die im Laufe der Ontogenese bei *H. falcifer* auftritt, während die Stacheln der rezenten Arten glatt bleiben.

Eine detaillierte Gegenüberstellung einzelner anatomischer Merkmale bei rezenten und bei der fossilen Gattung ist gegenwärtig nicht möglich, da die abgeschlossene Bearbeitung der rezenten Arten durch L. TAYLOR, Scripps Inst., La Jolla, Calif., noch nicht publiziert vorliegt.

Das Hautskelett von *H. falcifer* differenziert sich auf ähnliche Weise wie das der rezenten Arten; die Phasen der Differenzierung sind jedoch völlig verschoben. Die Form der Hautzähnnchen weicht so stark ab, daß sich selbst isolierte Hautzähnnchen den rezenten Arten oder *H. falcifer* zuweisen ließen.

Vergleichende Morphologie der Selachier-Hautzähnnchen

Bei der Untersuchung der rezenten Arten (REIF, im Druck) wurde ein sehr einfacher Hautzähnnchen-Typ ausgewählt (hier in Abb. 1 wiedergegeben), von dem sich alle im Laufe der Ontogenie der Tiere auftretenden komplizierter gebauten Formen ableiten ließen. Die Ableitung geschieht durch relativ einfache, auch kombiniert vorkommende geometrische Transformationen.

Weitere Beobachtungen (an *H. falcifer*, *Synediodus jurensis* und den rezenten Arten *Chlamydoselachus anguineus*, Abb. 7 a—d, *Squalus acanthias*, Abb. 7 l—m, *Scyliorhinus caniculus* und *Oxynotus* sp.) und Abbildungen in der Literatur zeigen, daß praktisch alle Hautzähnnchen von diesem Grundtyp abgeleitet werden können, auch wenn bei den entsprechenden Tieren kein Zähnnchen auftritt, das selbst die Form dieses Grundtyps hat. Dies ergibt die Möglichkeit einer Homologisierung der morphologischen Elemente verschiedener Hautzähnnchen und ihrer Bezeichnung mit einer einheitlichen Terminologie.

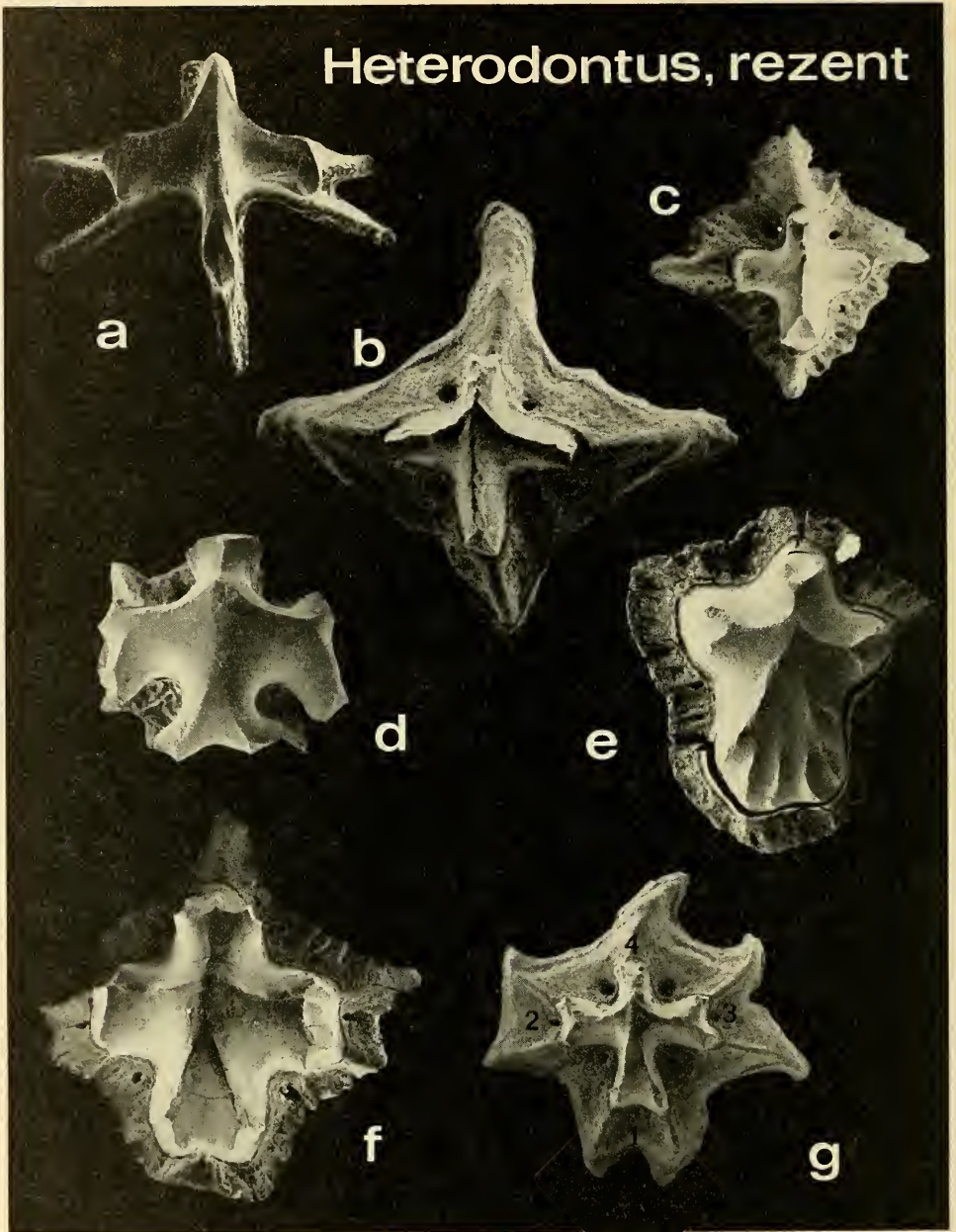


Abb. 4. Hautzähnhchen von *Heterodontus portusjacksoni*, Sydney, Australien.
 a: Körper-Länge 198 mm, Kante der Brustflosse, 70 x (Neg.-Nr. 24781, 2298 a);
 b: K.—L. 225 mm, Rücken vorn, 70 x (Neg.-Nr. 24510, 288a);
 c, g: K.—L. 410 mm, Rücken vorn, 35 x (Neg.-Nr. 24539/24537, 2290b),
 d: K.—L. 620 mm, Augenkamm, 35 x (Neg.-Nr. 24825, 2379); e, f: K.—L. 610 mm Dorsalis-
 stachel, 35 x (Neg.-Nr. 24548/24554, 2291 a).

Fig. 4. Dermal denticles of *Heterodontus portusjacksoni*, Sydney, Australien.
 a: body length 198 mm, rim of the pectoral fin, 70 x;
 b: body length 225 mm, anterior part of the dorsal side 70 x;
 c, g: body length 410 mm, anterior part of dorsal side, 35 x;
 d: body length 620 mm, eye ridge, 35 x; e, f: body length 610 mm, dorsalis spine, 35 x.

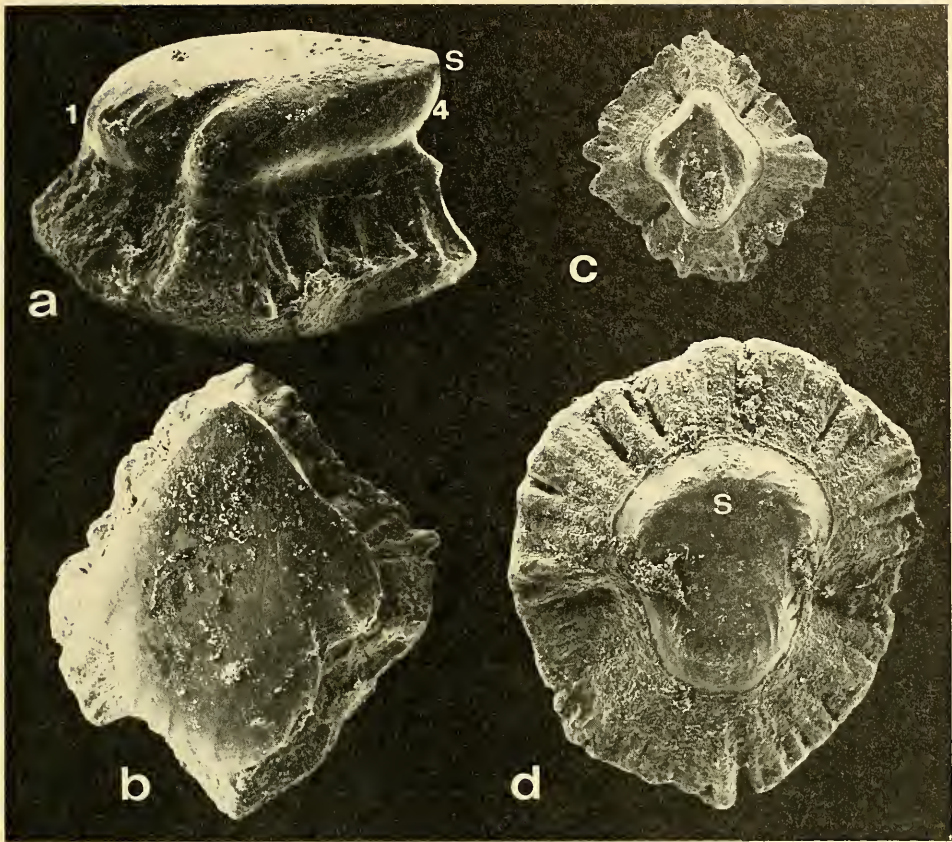


Abb. 5. Hautzähnen mit stark vergrößerter Basis von *H. falcifer* (Exemplar 4, Körperlänge mehr als 1000 mm);
 a, b: Schwanzflosse, Proximalkante, dorsal, 130 x (Neg.-Nr. 31198—99, 2626 c);
 c: Dorsalisstachel, proximal, 65 x (Neg.-Nr. 31281 a, 2629 b);
 d: Dorsalseite vor der 2. Rückenflosse, 65 x (Neg.-Nr. 31242, 2628 b).

Fig. 5. Denticles with enlarged basis from a specimen of *H. falcifer* (no. 4, body length more than 1000 mm);
 a, b: tail fin, upper part of proximal rim, 130 x;
 c: dorsalis spine, proximal, 65 x;
 d: dorsal side in front of second dorsal fin, 65 x.

Die nicht wachsenden Hautzähnen der Haie (Placoid-Schuppen) lassen sich bis ins Perm zurückverfolgen. (Die Schuppen der übrigen paläozoischen Haie wuchsen durch Ablagerung neuer Schichten oder neuer Elemente, GROSS 1938, 1966). Die vergleichende Morphologie der Hautzähnen läßt sich nach den bisherigen Beobachtungen folgendermaßen darstellen (Abb. 1):

Der Grundbauplan besteht aus einer quadratischen oder 4-lappigen Basis, auf der in den Diagonalrichtungen Kanten verlaufen. Die Unterseite der Basis wird zentral von der Pulpaöffnung durchbohrt. Zwischen den Diagonalen münden auf der Oberseite 4 Halskanäle. Die Grenze zwischen Basis und Krone wird als Hals bezeichnet. (Sie stellt beim Grundtyp keine Einschnürung dar). Die Krone besteht aus 4 Flügeln, die in der Diagonalen-Richtung verlaufen. Die Kanten der Basis setzen sich auf den Flügeln als Rippen fort. An ihrer Kreuzungsstelle in der Mitte der Krone ist eine

Spitze ausgebildet, die leicht nach hinten zeigt. (Die Hautzähnnchen werden so orientiert, wie sie am Rumpf des Tieres angeordnet sind, d. h. der Flügel der cephalad zeigt, wird als vorderer oder Nr. 1, der gegenüberliegende als hinterer oder Nr. 4 bezeichnet).

Folgende morphologische Transformationen wurden bisher beobachtet (sie können im Einzelfall unterschiedlich ausgeprägt sein und damit zu art- oder gattungsspezifischen Morphologien führen):

1) **Gabelung der Flügel**; sie ist oft in der Morphologie der Flügel nur schwach ausgeprägt, wird aber deutlich in der Gabelung der Rippen. Im Regelfall setzt sich die Gabelung der Rippen in eine Gabelung der Kanten auf der Basis fort, so daß die Basis 5- oder mehrstrahlig wird. Zwischen den gegabelten Kanten wird in der Regel je ein weiterer Halskanal gebildet (Abb. 4 g). (Es ist aber häufig zu beobachten, daß zwischen 2 Kanten mehr als ein Halskanal sitzt).

Bei *Chlamydoselachus* können benachbarte Rippen zusammenlaufen, so daß zwischen den Rippen polygonale Gruben entstehen (Abb. 7 b—d).

2) **Abrundung der Krone**; die Krone wird praktisch „aufgeblasen“ bis die Winkel zwischen den Flügeln verschwinden und die Rippen weitgehend oder vollständig ausgeglättet sind. Oft deuten sie sich noch an der Peripherie der Krone an. Es ist in der Regel nicht mehr möglich, den Bau der Krone zu analysieren; die Zahl der Ausläufer oder der Kanten der Basis und die Zahl der Halskanäle gibt jedoch Aufschluß über die Komplexität des Zähnnchens (Abb. 5 d, Abb. 2: 25). Bei abgerundeten Zähnnchen ist der Hals oft sehr eng.

3) **Verlängerung der Spitze und Umbiegen nach hinten**; hierbei überragt die Spitze oft den hinteren Flügel. Dieser kann dabei reduziert werden (in den meisten bisher beobachteten Fällen; vgl. hierzu Abb. 7 h, wo ein Zähnnchen von schräg unten gesehen ist), oder sogar selbst eine Spitze bekommen (bei *Oxynotus* sp.).

4) **Reduktion eines oder mehrerer Flügel**. Wird ein Flügel völlig zurückgebildet, so ist auch die Basis 3-strahlig (häufig bei Mundschleimhautzähnnchen von *Heterodontus* und *Squalus*). Werden alle Flügel reduziert, so daß nur noch ein kegelförmiges Zähnnchen überbleibt, das der Spitze entspricht, so bleibt die Basis mehrstrahlig (bei bestimmten Hautzähnnchen auf der Schnauze von *Heterodontus portusjacksoni*, rezent, 3-strahlig).

5) **Bildung weiterer Spitzen**. Neben der Hauptspitze können an den Seitenflügeln (Abb. 3 c, Abb. 7 a) und am hinteren Flügel (*Oxynotus*) weitere Spitzen auftreten. Bei den Carcharhinidae und Sphyrnidae treten je 2 Spitzen auf den Seitenflügeln auf (vgl. BIGELOW & SCHROEDER, 1948).

6) **Größenzunahme**: Reine Größenzunahme, d. h. Ersatz kleiner Zähnnchen durch morphologisch gleichartige, aber größere Zähnnchen ist relativ selten. Meist gehen Größenzunahme und Komplizierung Hand in Hand.

Obwohl morphologisch völlig unzureichend untersucht, wurden die Elasmobranchier-Hautzähnnchen zweimal zur Grundlage umfassender, viel beachteter Hypothesen gemacht: HERTWIG (1874) sah die Hautzähnnchen als sehr einfache Hautbildungen an, die bereits alle 3 Gewebe des Exoskelettes haben (Schmelz, Dentin, Knochen). Er betrachtete das Hautskelett der Elasmobranchier als eine phylogenetisch ursprüngliche Bildung, von der alle anderen endoskelettalen Bildungen (Hautknochen, Schuppen und Zähne) abgeleitet werden können.

Dieser Hypothese stellt die sog. „Lepidomorial-Theorie“ von STENSIÖ und ØRVIG (STENSIÖ 1961) folgendes gegenüber: Die Schuppen der paläozoischen Haie wuchsen, hatten also eine Ontogenie. STENSIÖ und ØRVIG fanden nun bei permischen edestiden

Haien wachsende Schuppen und nicht wachsende Hautzähnnchen und nehmen an, daß die Hautzähnnchen von den Schuppen durch eine Verkürzung der Ontogenie bis zu einem einmaligen Bildungsprozeß abzuleiten sind. Die Hautzähnnchen sind also nicht einfache, sondern äußerst komplizierte Bildungen.

Aus der HERTWIGSchen Hypothese ergeben sich keine Aussagen über die Morphologie der Hautzähnnchen. In der „Lepidomorial-Theorie“ dagegen stellt STENSJÖ fest, daß die ursprünglichen Einzelelemente der Elasmobranchier-Schuppen auch im Placoid-Zähnnchen-Stadium noch eine gewisse Individualität behalten und sich gegeneinander verschieben können, wodurch an Stelle eines glatten Zähnnchens ein mehrspitziges Zähnnchen entsteht.

Exoskelettale Bildungen mit mehreren Spitzen oder Höckern (Haizähne, Hai-Hautzähnnchen, Säugetierzähne) werden von allen Autoren als abgeleitet betrachtet. Die Ableitung von 1-spitzigen Elementen ist stets auf 2 Weisen denkbar: entweder durch Verschmelzung mehrerer 1-spitziger Elemente oder durch Differenzierung einer Anlage. Entsprechend stehen sich jeweils eine Konkreszenz- und eine Differenzierungs-Hypothese gegenüber (vgl. PEYER 1968 und REIF 1973). Die „Lepidomorial-Theorie“ stellt praktisch die Konkreszenz-Hypothese für die Hautzähnnchen dar, PEYER (1968) dagegen hält wie HERTWIG die Hautzähnnchen für einfache Bildungen und nimmt wohl eine Differenzierung an, ohne dies klar zu formulieren.

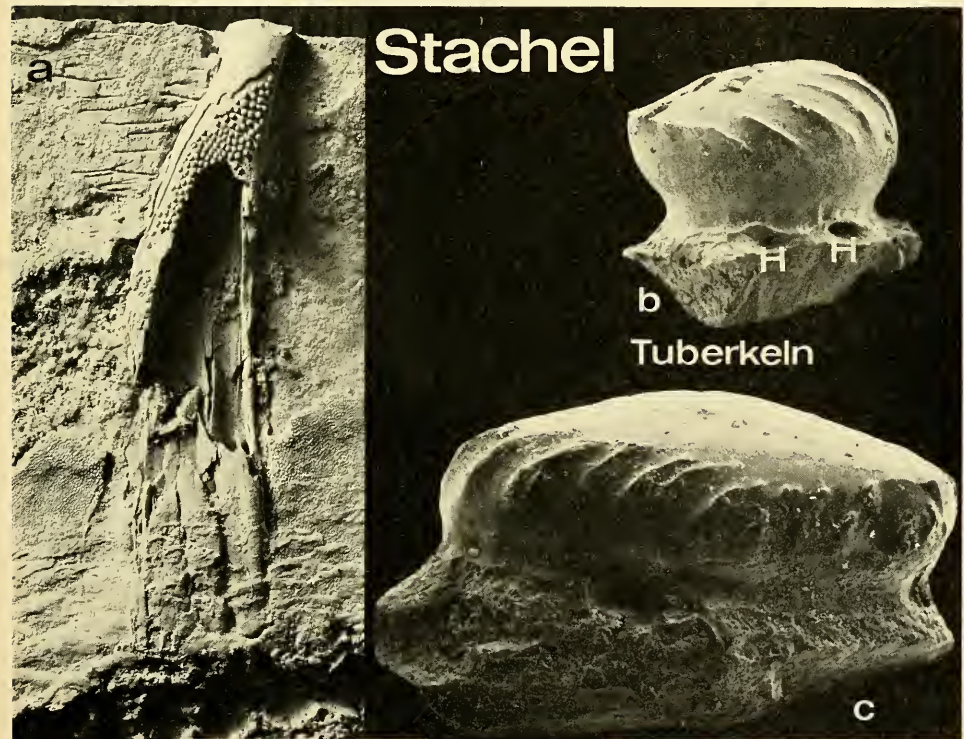
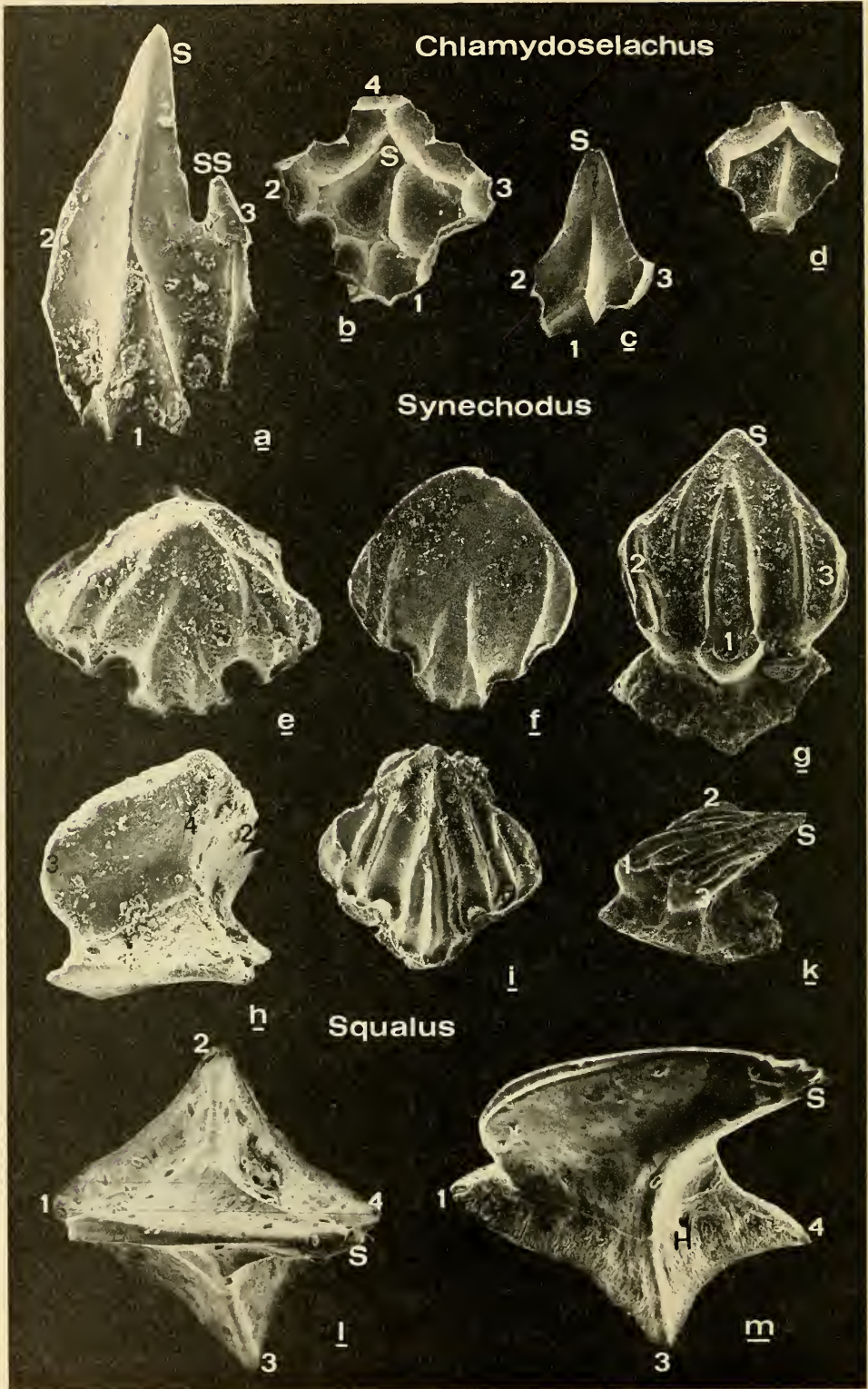


Abb. 6. *H. falcifer*, (Exemplar 5),
a: 2. Dorsalisstachel, nat. Gr.;
b, c: Tuberkeln vom Dorsalisstachel, H = Halskanal, 85 x (Neg.-Nr. 35074-75).

Fig. 6. *H. falcifer*, (specimen no. 5).
a: second dorsal spine, natural size;
b, c: tubercles of the dorsal spine, H = neck canal, 85 x.



Die hier beschriebenen Beobachtungen zeigen, daß alle Hautzähnnchen der Haie morphologisch von einem einfachen Grundtyp abgeleitet werden können, wobei häufig die Übergangsformen lückenlos zu belegen sind. Es stellt sich nun die Frage, ob dieser vierflügelige Grundtyp als ursprünglich (also einem 1-spitzigen Kieferzahn entsprechend) oder als abgeleitet zu betrachten ist. Die bisherigen Beobachtungen deuten auf einen sehr engen Zusammenhang zwischen der Morphologie der Krone und der Morphologie der Basis. Selbst auf 1-spitzigen, kegelförmigen Zähnkronen deuten sich die eingeschmolzenen Flügel noch als Rippen an, außerdem sind die Basen mehrstrahlig (BIGELOW & SCHROEDER 1948, Fig. 23 u. 91). Diese Hautzähnnchen können also sicher nicht als Ausgangsform betrachtet werden.

Einen sehr wichtigen Hinweis gibt dagegen die Internstruktur des Coriums, in dem die Hautzähnnchen verankert sind: Es enthält oberflächenparallele, sich rechtwinkelig kreuzende Fasern (SCHNAKENBECK 1962). Die 4-kantige Basis ist mit ihren Seitenkanten parallel zur Faserrichtung angeordnet. In den resultierenden Richtungen des Faserzuges, also in den Diagonalen, ist die Basis ausgelappt. Die Form der Basis läßt sich also zwanglos aus der vorgegebenen Internstruktur des Coriums ableiten und legt damit den Schluß sehr nahe, daß das in Abb. 1 dargestellte Hautzähnnchen tatsächlich als ursprüngliche und nicht als abgeleitete Form zu betrachten ist. Wenn sich die Placoid-Zähnnchen tatsächlich von den wachsenden paläozoischen Schuppen ableiten, so ist dies nur durch sekundäre Vereinfachung zu erklären.

Literaturverzeichnis:

- APPLEGATE, Sh. P. (1967): A survey of shark hard parts. — In: GILBERT, P. W., MATHEWSON, R. F. & RALL, D. P. (Hrsg.): Sharks, Skates and Rays, 37—67, Baltimore (Maryland).
- BIGELOW, H. B. & SCHROEDER, W. C. (1948): Fishes of the Western North Atlantic., Bd. 1: Sharks. — 546 S., New Haven (Yale University Press).
- DEAN, B. (1894): Contributions to the morphology of *Cladoseleadie* (*Cladodus*). — J. Morphol., 9, 85—115, Philadelphia.
- (1909): Studies on fossil fishes (sharks, chimaeroids and arthroires). — Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., 9, 211—287, New York.
- GROSS, W. (1938): Das Kopfskelett von *Cladodus wildungensis* JAEKEL. 2. Teil: Der Kieferbogen. Anhang: *Protacrodus vetustus* JAEKEL. — Senckenbergiana, 20, 123—145, Frankfurt.
- (1966): Kleine Schuppenkunde. — N. Jb. Geol. Pal. Abh., 125, 29—48, Stuttgart.
- HARRIS, J. E. (1951): *Diademodus hydei*, a new fossil shark from the Cleveland Shale. — Proc. Zool. Soc. London, 120, 683—697, London.

Abb. 7. a—d: *Chlamydoseleachus anguineus*, rezent, 75 x, a: Mundrand (Neg.-Nr. 20363, 2059 b), b: Rücken oberhalb der Kiemen (Neg.-Nr. 28031, 2499 d), c: Schwanzflosse, Mitte (Neg.-Nr. 28026, 2499 c), d: Rücken oberhalb der Bauchflosse (Neg.-Nr. 28022, 2499 b).

e—k: *Synechodus jurensis* SCHWEIZER 1964, Holotyp, Malm Zeta, Nusplingen; e, h: Brustflossen, 145 x (Neg.-Nr. 30272—73, 2558 b); f, g: Mundbereich, 145 x (Neg.-Nr. 30265, 2555 b und 30382, 2555 b); i, k: Bauch hinter der Brustflosse, 175 x und 120 x (Neg.-Nr. 30838—39, 2587 a).

l, m: *Squalus acanthias*, rezent, Nordsee, Körperlänge 505 mm, Schwanz dorsal, 145 x (Neg.-Nr. 34869—70, 2772 c).

Erklärung der Abkürzungen vgl. Abb. 3.

Fig. 7: a—d: *Chlamydoseleachus anguineus*, Recent 75 x, a: corner of the mouth, b: dorsal side, above the gills, c: centre of the tail fin, d: dorsal side above the pelvic fin;

e—k: *Synechodus jurensis* SCHWEIZER 1964, holotype, Malm Zeta, Nusplingen. e, h: pectoral fin, 145 x; f, g: near the mouth, 145 x; i, k: belly behind the pectoral fin, 175 x and 120 x;

l, m: *Squalus acanthias*, Recent, North Sea, 505 mm body length, dorsal part of the tail fin, 145 x.

For explanation of the abbreviations see Fig. 3.

- HERTWIG, O. (1874): Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. — Jen. Ztschr. Nat. Wiss., 8, 331—404, Jena.
- PEYER, B. (1946): Die schweizerischen Funde von *Asteracanthus* (*Strophodus*). — Schweiz. Palaeontol. Abh., 64, 101 S., Basel.
- (1968): Comparative odontology. — Ed. R. ZANGERL, 347 S., Chicago und London (Chicago University Press).
- REIF, W.-E. (1973): Morphologie und Skulptur der Haifisch-Zahnkronen (Konstruktions-Morphologie, Nr. 17). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 143, 39—55, Stuttgart.
- (im Druck): Morphogenese und Musterbildung im Hautzähnen-Skelett von *Heterodontus* (Selachii) (Konstruktions-Morphologie, Nr. 14). — Lethaia, Oslo.
- ROMER, A. S. (1966): Vertebrate paleontology. — 3. Aufl., 468 S., Chicago und London (Chicago University Press).
- SCHNAKENBECK, W. (1962): Pisces. — In: HELMCKE, J. G., LENGKEREN, H. v. & STARCK, D. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie, Band 6, 1. Hälfte, 1. Teil, 551—1115, Berlin (de Gruiter).
- SCHWEIZER, R. (1964): Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken. — Palaeontographica, A, 123, 58—110, Stuttgart.
- STENSIÖ, E. (1961): Permian Vertebrates. — In: Geology of the Arctic, 231—247, Toronto (University of Toronto Press).
- WOODWARD, A. S. (1889): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum, Part 1, The Elasmobranchii. — 474 S., London (Brit. Mus. Nat. Hist.).
- ZANGERL, R. & RICHARDSON, E. S. (1963): The paleoecological history of two Pennsylvanian black shales. — Fieldiana. Geol. Mem. 4, 352 S., Chicago.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolf-Ernst Reif, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität,
D-7400 Tübingen, Sigwartstraße 10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B \[Paläontologie\]](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [7_B](#)

Autor(en)/Author(s): Reif Wolf-Ernst

Artikel/Article: [Ontogenese des Hautskelettes von Heterodontus falcifer \(Selachii\) aus dem Untertithon 1-16](#)