

Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Klasse

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1920. Heft I

Januar- bis März-sitzung

München 1920

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth)



Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste.

Von Ernst Stromer.

Vorgetragen in der Sitzung am 10. Januar 1920.

Über die ursprünglichen Wirbeltiere sind sich völlig widersprechende Ansichten geäußert worden. Die herrschende ist, daß es marine, den Knorpelfischen ähnliche Tiere waren, wie es unter den Paläontologen z. B. Kemna 1904, Smith Woodward (1906) und Deecke (1913) annehmen. Im schroffsten Gegensatz dazu steht die Hypothese von Simroth (1891, S. 340 ff.), der sich der Paläontologe Jäkel zuerst (1896, S. 123—126) zwar noch nicht ganz, neuerdings (1911, S. 10/11 und 27/28) aber in allem Wesentlichen anschloß, daß es lungenatmende Landbewohner waren, aus welchen am Boden von Süßwasser- und Küstengewässern lebende Wasserbewohner sich entwickelten, so daß jedenfalls die frei schwimmenden Fische etwas Sekundäres wären. Gewissermaßen als Kuriosum ist auch die Ansicht Pattens (1902) und Steinmanns (1908) zu erwähnen, wonach die ältesten Wirbeltiere, die Placodermi, Übergangsformen von wasserbewohnenden Arthropoden (Merostomata oder Trilobita) zu Fischen seien. Diese merkwürdigen Formen, deren Bau und Stellung heute noch keineswegs klar ist, gaben aber auch noch zu weiteren sich völlig widersprechenden Ansichten Anlaß, indem z. B. Traquair (1898, S. 843 ff.) und Goodrich (1909, S. 66) der herrschenden Meinung entsprechend ihre Hautpanzerplatten durch Verschmelzung von Plakoidschüppchen entstanden sein lassen, während Jäkel (1911, S. 26) umgekehrt einen Zerfall solcher Platten in kleine Hautskelett-Teile annimmt.

Angesichts solcher Widersprüche und so gewagter Theorien lohnt es sich wohl, einmal kurz das Tatsachenmaterial zu prüfen. Ich kann mich dabei nicht nur auf Literatur stützen, sondern auch auf relativ gutes Material der hiesigen paläontologischen Sammlung, dessen Untersuchung mir in bereitwilligster Weise gestattet wurde.

Die ältesten Wirbeltier-Reste kennt man aus dem Untersilur und zwar in Europa aus dem Glaukonitsande von St. Petersburg. Von dort beschrieb nämlich Rohon (1889) winzige kegelförmige Zähnnchen aus gewöhnlichem Dentin mit Schmelz ohne Wurzeln (*Palaeodus* und *Archodus*), die ihrer Form nach nicht von Elasmobranchiern stammen. Aus Nordamerika beschrieb dann Walcott aus dem Harding-Sandstein von Canyon City in Colorado Bruchstücke von Hautpanzerplatten, in welchen Jäkel (in Walcott 1892) echtes Dentin, Vaillant (1902) unzweifelhafte Knochenkörperchen nachweisen konnte (*Astraspis* und *Eriptychius*) und welche zu Placodermi und *Crossopterygii* gerechnet wurden. Außerdem beschrieb Walcott von dort eigentümliche Gebilde (*Dictyorhabdus*), die er für Chorda-Scheiden von *Chimaeridae* erklärte. Ich konnte an hiesigem ausreichendem Materiale diese Befunde nachprüfen und kann daraufhin feststellen, daß es sich bei *Dictyorhabdus* sicher nicht um ein inneres Organ und einen Wirbeltier-Rest handelt, weil die dünne, aber unbiegsame Schale außen eine feine Gitterskulptur zeigt und nicht aus phosphorsaurem, sondern aus kohlensaurem Kalk besteht, an dem sich in Dünnschliffen außer deutlicher Schichtung keine feine Struktur nachweisen läßt. Bezüglich der andern Bruchstücke aber kann ich die Befunde von Walcott und Jäkel nur bestätigen und kann auch gegen die systematische Einreihung nichts Wesentliches einwenden, nur scheint sie mir auf Grund so kleiner Bruchstücke nicht gesichert.

Jäkel (1895, I, S. 162) und Frech (1897, S. 82/83, 232 und 252) bezweifelten aber das untersilurische Alter des Sandsteines von Canyon City, betonten die Ähnlichkeit ihrer unzweifelhaften Wirbeltier-Reste mit devonischen und des Ge-

steines selbst mit devonischem Oldred-Sandstein, und sehr auffällig ist, daß weder Walcott seine angekündigte genaue Beschreibung der Reste erscheinen ließ noch einer der zahlreichen Wirbeltier-Paläontologen Nordamerikas diese doch schon durch ihr hohes Alter sehr wichtigen Fossilien genauer untersucht zu haben scheint. Daß es sich aber doch um Untersilur (Trentonstufe) handelt, dafür kann als Wahrscheinlichkeits-Beweis angeführt werden, daß Darton (1906, S. 29) in einem unzweifelhaft untersilurischen Sandstein an der Basis des Bighorn-Kalkes der Bighorn-Berge in Wyoming zahlreiche Reste fand, die Walcott mit den *Astraspis* und *Eriptychius*-Resten von Canyon City identifizierte, die allerdings noch nicht beschrieben zu sein scheinen; auch scheinen amerikanische Geologen an dem untersilurischen Alter beider Sandsteine nicht zu zweifeln.

Die nächst ältesten Reste von Wirbeltieren kennt man in weitem zeitlichen Abstände aus dem Obersilur, hier aber in viel größerer Vollständigkeit, in stärkerer Mannigfaltigkeit und von viel zahlreicheren Fundorten. *Ctenopleuron* F. Matthew (1907) von St. John in Neu-Braunschweig allerdings ist meiner Meinung nach ein nicht näher bestimmbares Fossil und die *Acanthodi* sind zwar schon sehr lange durch isolierte Flossenstacheln (*Onchus*) vor allem in Ludlow in England bekannt, aber leider immer noch nicht in Resten, mit denen sich etwas anfangen läßt. Dagegen sind einige *Osteostraci* und eine ziemliche Zahl von *Heterostraci*, also *Ostracodermi*, von Schottland und der Insel Ösel, letztere auch aus zahlreichen andern Fundorten Europas und Nordamerikas in verhältnismäßig guten Resten beschrieben¹⁾. Ich will mich auf Grund von Literaturstudien und Untersuchung der wenigen hiesigen Reste solcher Formen über diese schon so vielfach behandelten und so verschieden beurteilten Formen nicht weiter verbreiten, aber ich muß doch etwas über die *Anaspida* sagen, deren Reste man bisher nur aus dem Obersilur von Schottland und Kristiania kennt, von letzterem Fundorte leider nur in einer vorläufigen

¹⁾ Literatur darüber siehe besonders Traquair 1898, S. 860 -62.

Mitteilung (Traquair 1898, 1905 und Kiaer 1911). Im Gegensatz zu der gebräuchlichen Auffassung, die neuestens auch Abel (1919, S. 65 ff.) bringt, möchte ich wie Jäkel (1911, S. 37) oben und unten vertauschen, denn die vermutlichen Kiemenlöcher bei *Birkenia* und *Lasanius* liegen bei jener Auffassung dorsal und, was Abel bei *Birkenia* für eine Orbita hält, viel zu weit ventral¹⁾ und außerdem scheint mir auf Tafel 40 in Traquair 1905, Fig. 7 deutlich, Fig. 5 schwach die Reste von unteren und oberen wohl nur knorpeligen und verkohlt erhaltenen Wirbelbögen zu zeigen, während in Fig. 6 vielleicht Träger einer Analflosse angedeutet sind. Allerdings würde bei einer solchen Auffassung die Schwanzflosse im Gegensatz zu der aller Fische wie bei *Ichthyosaurus* eine ausgesprochen hypobatische sein. Die bei einem hiesigen Exemplar von *Lasanius* sehr scharf abgedrückten 8 Spangen hinter der Kopfregion würde ich für Kiemenspangen halten, die auffälliger Weise fest verknöchert waren.

Aus dem Unterdevon kennt man endlich eine viel reichere und besser erhaltene Fauna von Osteostraci, Heterostraci, Antiarchi, Arthrodira, Acanthodi, Dipnoi und Crossopterygii. Unzweifelhafte Elasmobranchii (Cladoselachii) sind aber merkwürdiger Weise nur durch wenige Zähne von Campbellton in Neu-Braunschweig bekannt, die meisten Wirbeltier-Reste nur aus der Oldred-Fazies Europas und Nordamerikas und nur selten aus marinen Seichtwasserschichten Europas. Erst im Mitteldevon (Oldred) Europas findet sich ein ältester Angehöriger der Heterocerci und erst im oberen Devon eine reichere Marinfaua besonders von Arthrodira.

Was nun das Vorkommen der ältesten bekannten Wirbeltiere anlangt, so ergibt sich Folgendes. Der Stamm der Wirbeltiere ist uns zwar später bekannt als die andern

¹⁾ Befremdlicher Weise vermutet Abel (1919, S. 68/69) in einem Flecken vor dieser? Orbita ein Spiraculum wie bei Elasmobranchii; dieses müßte doch hinter ihr liegen. Es ist auch irrig, wenn Abel (1919, S. 67, 68) von ventralen Hautlappen spricht, denn nach den scharfen Abdrücken handelt es sich zweifellos bei *Birkenia* wie bei *Lasanius* um fest verkalkte Gebilde, also um Stachelschuppen.

größeren Tierstämme, aber es geht nicht an, wie Jäkel (1906) von oberdevonischen Resten als ältesten zu sprechen, denn im Unterdevon und Obersilur sind die Wirbeltiere schon sehr mannigfaltig und weit verbreitet und auch im Untersilur schon so vertreten, daß selbst diese ältesten bekannten sicher noch ältere Vorläufer haben mußten.

Aus dem Kambrium und Silur kennt man keine sicheren Binnenablagerungen und aus dem marinen Kambrium keine, aus dem so gut durchforschten marinen Silur und Unterdevon auffällig wenig Wirbeltier-Reste. Jäkel (1911, S. 26) und ausführlicher Pompeckj (1913, S. 1146) erklären diese Tatsache damit, daß die ältesten bekannten Wirbeltiere Süßwasserbewohner waren und nur gelegentlich in Küstenablagerungen eingeschwemmt wurden. In der Tat kann man die silurischen und unterdevonischen Schichten, in denen ihre Reste am besten erhalten und am häufigsten vorkommen, aus mehreren Gründen für Binnenablagerungen ansehen, während in zweifellos marinen Seichtwasser-Ablagerungen dieser Zeit nur Bruchstücke von Wirbeltieren bekannt sind. Diese Betrachtung gilt aber nur von den weitaus vorherrschenden Formen mit starkem Hautskelett, das wohl erhaltungsfähig und leicht zu finden ist. Das Innenskelett aller ältesten Wirbeltiere ist jedoch nicht oder nur sehr wenig verkalkt und allermeist sind Zähne nicht vorhanden. Gegenwärtig sind nun öfters nahe Verwandte stark gepanzerter Formen nackt, z. B. manche Welse gegenüber den Panzerwelsen; war es damals ebenso, so sind die Funde der äußerst dürftigen und kaum erhaltungsfähigen Reste solcher nackter und zahnloser Formen nur günstigem Zufall zu danken (Stromer 1912, S. 37). Nackte oder nur mit winzigen Plakoidschuppen versehene Wirbeltiere ohne Zähne oder nur mit sehr kleinen Zähnchen und mit unverkalktem Innenskelett, also *Thelodus* ähnliche oder *Palaeodus* artige Tiere könnten also im marinen Silur und Kambrium nur unserer Aufmerksamkeit entgangen sein, denn solche Reste, wie die winzigen von Rohon (1889) beschriebenen untersilurischen Zähne werden nur bei sehr sorgfältigem Suchen gefunden.

Was den Bau der bekannten ältesten Wirbeltiere anlangt, so will ich nur einiges hier erörtern. Wie oben erwähnt, haben sie alle ein kaum oder nicht verkalktes Innenskelett und der Mangel von Funden dürfte kaum anders zu erklären sein als daß dies für sämtliche älteste Wirbeltiere gilt. Das sogenannte primäre Knochenskelett ist also jedenfalls phylogenetisch jünger als die Hautknochen. Die uns bekannten ältesten Wirbeltiere haben nämlich fast alle ein ungewöhnlich starkes, verkalktes Hautskelett mit großen Platten¹⁾ oder wie die Anaspida, Thelodus und die Acanthodi ein sehr dichtes oder doch einige stärkere verkalkte Hautskelett-Teile. Jäkel (1911, S. 26) nimmt nun an, daß die großen Hautskelett-Platten im Laufe der Entwicklung in kleine Teile zerfallen wären; er brachte aber keinerlei positiven Beweis für diese den herrschenden Anschauungen widersprechende Ansicht, denn von der Aufstellung von Stammbäumen ist noch kaum die Rede und die oben erörterte Wahrscheinlichkeit, daß die ältesten Formen mit schwachem Hautskelett nicht erhalten oder noch nicht gefunden sind, wurde von ihm nicht beachtet. Umgekehrt vermag ich aber auch die von Traquair (1898, S. 843 ff., 1900, S. 465 ff.), Goodrich (1909, S. 195/196) und Kiaer (1911, S. 16) besonders für Heterostraci aufgestellte Entwicklungsreihe von fein zu großplattig gepanzerten Formen nicht als streng beweisend anzuerkennen, denn es fehlt der Nachweis der geologischen Altersfolge. Jedenfalls ist ja zu betonen, daß schon im Obersilur Wirbeltiere mit so großen Panzerplatten wie Pteraspis und Tremataspis vorkommen und daß Panzerplatten auch in Schichten gefunden sind, die höchst wahrscheinlich untersilurisch sind. Vom Standpunkte des Paläontologen aus ist also diese Frage noch nicht einwandfrei zu lösen, denn für ihn genügt keineswegs der Nachweis von Formenreihen, sondern er muß als wesentlich die gesetzmäßige Altersfolge der Formen feststellen.

Sehr auffällig ist die Seltenheit normaler Zähne aus Pulpo-

¹⁾ Über deren Struktur siehe u. a. Gebhardt 1907.

dentin, obgleich Rohon (1889) solche schon im Untersilur nachgewiesen hat, und von Haihälsen (Revolvergebiß) im Silur (? Monopleurodus Pander) und Unterdevon. In letzterem sind zwar bezahnte Formen häufig (Crossopterygii, Dipnoi, Acanthodi, auch wenige Cladoselachii und Heterocerci), aber bei den Kegelzähnen der Crossopterygii herrscht die eigentümliche Labyrinthstruktur vor, die sich derartig erst wieder bei gewissen Stegocephali im Karbon bis zur Trias wiederfindet, und bei den Dipnoi sind sie zu fächerförmig gestellten Kämme verschmolzen¹⁾.

Andere Formen (Arthrodira) haben nur zahnartig gezackte Kiefernänder aus Knochensubstanz, die man nicht wie Jäkel (1919) mit echten Dentinzähnen von Sphenodon usw. gleichstellen darf.²⁾ Die vorherrschenden ältesten Wirbeltiere sind ganz zahnlos (Anaspida, Heterostraci, Osteostraci, Antiarchi), ja sogar kieferlos, so daß Jäkel (1919) für sie das Vorhandensein eines Saugmundes ähnlich dem der rezenten Cyclostomata und Amphibienlarven annimmt. Für Formen mit ausgesprochen quer gestreckter Mundspalte vorn im Panzer wie Drepanaspis, Pteraspis, Tremataspis und die Antiarchi erscheint aber eine derartige Annahme sehr gewagt. Jedenfalls spricht das sehr verschiedene Verhalten in der Ausbildung des Mundes, der Kiefer und der Bezahnung bei den unterdevonischen Wirbeltieren dafür, daß eine lange, mannigfaltige Entwicklung größtenteils gut erhaltungsfähiger Teile vorangegangen sein muß.

1) Daß es sich hier um eine Konkreszenz von Kegelzähnen aus Trabekulardentin handelt, dafür hat Peyer (1917, S. 35 ff.) neuerdings Wahrscheinlichkeitsgründe beigebracht.

2) Ihre Unterkiefer sollen nach Jäkel (1919) im Wesentlichen den Splenialia der normalen niederen Wirbeltiere entsprechen. Das wäre insofern nichts ganz Besonderes, als auch bei den jetzt lebenden Lepidosirenidae der verknöcherte Unterkiefer fast nur aus den Splenialia besteht. Der von Jäkel (a. a. O., Fig. 9, S. 84—86) beschriebene Erromenosteus spricht aber eher dafür, daß es Dentalia sind, da hier zwischen und vor ihnen Stücke in anscheinend normaler Lage erhalten sind, die wohl den Splenialia und einem unpaaren Praedentale entsprechen, die allerdings Jäkel seltsamer Weise als Hyoidea deutet.

Da sie uns so gut wie unbekannt ist, liegt nahe, anzunehmen, daß sie mindestens in der Hauptsache in prädevonischen Binnengewässern statthatte, deren Ablagerungen wir noch nicht gefunden haben.

Bei den Arthrodira und Antiarchi ist der Panzer des Kopfes und Vorderrumpfes durch eigenartige seitliche Gelenke verbunden, die Jäkel (1919, S. 96 ff.) mit dem Akt des Mundöffnens in Beziehung bringt. Mir scheint aber erstlich der Umstand, daß man bei den Arthrodira fast niemals ein Unterkiefergelenk fand, nur zu beweisen, daß es wohl wie bei den jetzt lebenden Lepidosirenidae aus unverkalktem Knorpel bestand. Jene Panzergelenke aber ermöglichten den Boden bewohnenden Formen wohl nur ein Heben des Kopfes, ähnlich wie die Boden bewohnenden Rochen im Gegensatz zu den freischwimmenden Fischen ein bewegliches Hinterhauptsgelenk zu dem gleichen Zwecke besitzen.

Daß die uns bekannten ältesten Wirbeltiere schlechte Schwimmer und Bodenbewohner waren, wird fast allgemein hervorgehoben (Jäkel 1896, 1911, Dollo 1910, S. 390—400, Stromer 1912, S. 45/46, Pompeckj 1913, S. 1147). Ihre Gesamtform und die Lage und Ausbildung vieler Organe spricht ja entschieden dafür, wenn auch bei manchen Rekonstruktionen, z. B. von Drepanaspis, nicht beachtet ist, daß die Reste ganz platt gedrückt erhalten sind, also eine zu starke dorso-ventrale Abplattung vortäuschen. Dem gegenüber hebt aber Kemna (1904, S. 355) und Abel (1919, S. 83) mit Recht hervor, daß der obersilurische Pteraspis eine fusiforme Fischform und keine dorso-ventrale Abplattung zeigt, also wohl ein etwas besserer Schwimmer als die andern Formen war, wenn er sich auch am Boden aufhielt, und Abel (1919, S. 67) weist weiter darauf hin, daß die seitlich platten Anaspida, deren Hautskelett ja keineswegs stark ist, wohl frei schwimmende Tiere waren. Während wir nun leider die hintere Körperhälfte der Pteraspidae so gut wie nicht kennen, ist wichtig, für die Anaspida hervorzuheben, daß ihr Schwanz nach der oben erörterten Auffassung im Gegensatz zu dem fast aller präkarbonischen

Wirbeltiere nicht heterocerk oder ein Mittelding zwischen diphycerk und heterocerk, also nicht epibatisch war, sondern ausgesprochen hypobatisch. Bei diesen Formen müßte also die Schwanzbewegung dazu geführt haben, das vordere Körperende nach oben zu drehen, während bei den andern Formen, die ihre Nahrung am Boden suchten, das Umgekehrte der Fall war. Wie diese Tiere aber bei ihrem völligen Mangel paariger Extremitäten gesteuert haben sollen, ist kaum zu verstehen.

Was im Übrigen die Frage der ältesten paarigen Extremitäten anlangt, so kann ich dazu nichts Neues bringen und muß nur die Tatsache erwähnen, daß keinerlei Übergang zwischen Flossen und Gehfüßen gefunden ist, daß man die ältesten sehr dürftigen Spuren von letzteren erst aus dem Oberdevon kennt, (Broili 1913, S. 51/52) die ältesten gewöhnlichen brust- und bauchständigen Fischflossen erst aus dem Mitteldevon (Heterocerci) und daß im Devon Archipterygien weitaus vorherrschen. Daneben und zum Teil im Obersilur finden sich Formen mit anormalen paarigen Fischflossen, die Acanthodi, mit gar nicht vergleichbaren vorderen gelenkigen Organen, die Antiarchi, solche ohne paarige Extremitäten (Ostracodermi), endlich die Arthrodira, bei welchen das Becken im Gegensatz zu dem aller Fische wie bei den Tetrapoda mit der Wirbelsäule in Verbindung steht (Jäkel 1906, S. 111, Stromer 1912, S. 36)¹⁾. Dieser Tatsachenbefund scheint mir zwar eine Stütze dafür, daß die gewöhnlichen paarigen Fischflossen etwas sekundäres sind d. h. daß sie wohl aus Archipterygien hervorgingen wie vielfach angenommen wird, aber kaum eine genügende Basis für die Annahme Jäkels (1911,

¹⁾ Es ist allerdings zu berücksichtigen, daß von paarigen Flossen mit nackter Haut, Hornstrahlen und unverkalktem Innenskelett sich nur unter besonders günstigen Umständen Abdrücke erhalten können. Es ist speziell bei Arthrodira sehr wahrscheinlich, daß sie paarige Flossen besaßen, bei Anaspida keineswegs ausgeschlossen und nur bei Antiarchi und gewissen Heterostraci und Osteostraci infolge geschlossener Panzerung nicht möglich, daß Brustflossen vorhanden waren.

S. 11 und 28), daß die ältesten Wirbeltiere von ursprünglichen Landtieren stammen. Denn wäre das der Fall, so ist kaum verständlich, warum gerade bei den ältesten bekannten Wirbeltieren die paarigen Extremitäten so schwach verkalkt und noch häufiger überhaupt sehr schwach oder gar nicht ausgebildet sind.

Diese Frage führt schließlich zu der Erörterung der Frage nach den Atmungsorganen der ältesten Wirbeltiere. Jäkel (1911, S. 27) geht ja so weit, alle ältesten Fische für Lungenfische zu halten, während Deecke (1913, S. 73 und 87/88) im schroffsten Gegensatze dazu meint, daß sogar die ältesten Dipnoi keine Lungenatmung hatten, und Kemna (1904, S. 355 ff.) für viele Placodermi das Vorhandensein von Kiementaschen annimmt. Exakte Beweise fehlen natürlich in Bezug auf die Organe selbst, bei vielen Formen sind aber Reste erhalten, die man für Kiemenöffnungen (*Birkenia*, *Tremataspis*) oder Spuren von Kiemenspangen (*Lasanius*, *Thelodus*, *Tremataspis*, *Cyathaspis*, *Acanthodi*) halten kann oder muß, und sind normale Kiemendeckel vorhanden (*Crossopterygii*, *Dipnoi*). Aber es ist immerhin auffällig, daß im Unterdevon Verwandte jetziger Lungenfische (*Dipnoi*) oder doch Darmatmer (*Crossopterygii*) so häufig sind. Daß erstere schon wirkliche Lungenfische waren, dafür möchte ich als Wahrscheinlichkeitsbeweis anführen, daß der unterdevonische *Dipterus* nach Traquair (1878 S. 9, Taf. 3, Fig. 1) Nasengänge wie der rezente *Epiceratodus* hatte, was bei reinen Kiemenatmern nicht vorkommt. Es scheint mir dieser Befund aber nur ein weiterer Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür, daß diese Form wie ihre Begleiter im Oldred-Sandstein ein Bewohner von Binnengewässern war, während mir für die eingangs erwähnte kühne Hypothese Simroths, die Jäkel übernahm, nichts eindeutig zu sprechen scheint, und sehr viel dagegen.

Literatur-Verzeichnis.

- Abel: Die Lebensweise der altpaläozoischen Fische. Verh. k. k. zool.-botan. Ges. 1907, S. 158—168, Wien 1907.
- Die Stämme der Wirbeltiere, S. 65—104, Wien 1919.
- Broili: Unser Wissen über die ältesten Tetrapoden. Fortschr. naturwiss. Forschung, Bd. 8, S. 51—93, Berlin 1913.
- Darton: Geology of the Bighorn mountains. U. St. geol. Survey profess. paper 51, S. 29, Washington 1906.
- Fish remains in Ordovician rocks in Bighorn mountains, Wyoming, etc. Bull. geol. Soc. America, Vol. 17, S. 550—552 und 563, Rochester 1906.
- Deecke: Paläontologische Betrachtungen, IV. Fische. Neues Jahrb. f. Mineral., 1913 II, S. 86—92, Stuttgart 1913.
- Dollo: La Paléontologie éthologique. Bull. Soc. belge de Géol. Mém. T. 23, S. 390—400, Brüssel 1910.
- Frech: Lethaea palaeozoica, Bd. II, S. 82—83 und 232, 252, Stuttgart 1897.
- Gebhardt: Über das älteste geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe (Placodermen). Verhandl. anat. Ges., 21. Versamml., S. 72—90, 1907.
- Goodrich: Fishes. Lankaster: A Treatise on Zoology IX, S. 184—209, London 1909.
- Jaekel: Referat über Walcott: Preliminary notes etc. 1892 in Neues Jahrb. f. Mineral. 1895 II, S. 162, Stuttgart 1895.
- Über die Stammform der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, S. 107—129, Berlin 1896.
- Über Coccosteus und die Beurteilung der Placodermen. Ebenda 1902, S. 103—115.
- Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbeltiere. Ebenda 1906, S. 180—189.
- Die Wirbeltiere, S. 29—38, Berlin 1911.
- Die Mundbildung der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde 1919, S. 73—110, Berlin 1919.
- Kemna: Les recents découvertes de poissons fossiles primitifs. Bull. Soc. belge de Géologie etc., T. 17, Mém. S. 339—382, Brüssel 1904.

- Kiaer: A new downtonian fauna in the sandstone series of the Kristiania area. A preliminary report. Vidensk. Skrifter I, Nr. 7, S. 13—22, Kristiania 1911.
- Matthew: New genus and new species of silurian fish. Trans. R. Soc. Canada, Ser. 3, Vol. 1, Sect. 4, S. 7—12, Ottawa 1907.
- Patten: On the origin of Vertebrates. Verhandl. V. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901, S. 180—192, Jena 1902.
- Peyer und Stromer: Über rezente und triassische Gebisse von Ceratodontidae. Zeitschr. d. D. geol. Ges., Bd. 69, Abh., S. 18—80, Berlin 1917.
- Pompeckj: Fische, Paläontologie. Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. 3, S. 1110—1147, Jena 1913.
- Rohon: Über untersilurische Fische. Bull. Acad. imp. sci. 1889 Mai, 10 S., St. Petersburg 1889.
- Schlosser: Fische. Zittel, Broili: Grundzüge der Paläontologie, 3. Aufl. II., S. 26—44, 156—157, München 1918.
- Simroth: Die Entstehung der Landtiere, S. 342—351, Leipzig 1891.
- Steinmann: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. S. 203—205, Leipzig 1908.
- Stromer: Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 2, S. 35—39, 45, Leipzig 1912.
- Traquair: On the genera Dipterus, Palaeodaphus etc. Ann. Magaz. natur. hist., Ser. 5, Vol. 2, S. 1—12, London 1878.
- Report on fossil fishes collected by the geological Survey of Scotland in the silurian rocks of the South of Scotland. Trans. R. Soc., Vol. 39, S. 827—864 und Vol. 40, S. 879—888, Edinburgh 1898 und 1905.
- The bearings of fossil Ichthyology on the problem of evolution. Geolog. Magaz., Dec. 4, Vol. 7, S. 463—470, 516—524, London 1900.
- Vaillant: Sur la presence du tissu osseux chez certains poissons des terrains paléozoïques de Canyon city (Colorado). Comptes rend. Acad. Sci., T. 134, S. 1321—1322, Paris 1902.
- Walcott: Preliminary notes on the discovery of a Vertebrate fauna in silurian (ordovician) strata. Bull. geol. Soc. U. St. America, Vol. 3, S. 153—172, Rochester 1892.
- Woodward: The study of fossil fishes. Proc. geol. Assoc., Vol. 19, S. 266—282, 1906.
-