

Sitzungsberichte

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen
Abteilung

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1930. Heft II

Mai-Julisitzung

München 1930

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des Verlags R. Oldenbourg München



Neues über die ältesten und primitivsten Wirbeltiere, besonders die *Anaspida*.

Von **E. Stromer**.

Mit einer Textabbildung.

Vorgetragen in der Sitzung am 10. Mai 1930.

Auf Grund des geringen, aber hochwertigen, in der Münchener paläontologischen Staats-Sammlung befindlichen Materiales und von Literaturstudien habe ich an dieser Stelle (1920 und 1926) Bemerkungen über die ältesten, bekannten Wirbeltierreste veröffentlicht. Sie sind von späteren Behandlern derselben teils völlig ignoriert worden, so von Raymond (1925), Simpson (1926) und Stetson (1927 und 1928) und vor allem von Jaekel (1929), obwohl letzterer sie kannte, teils kurz abgetan, so von Naef (1926, S. 413, Anm. 2) und Stensiö (1927, p. 313). Dabei haben sich die letzteren ihre Zurückweisung insofern leicht gemacht, als sie behaupteten, ich hätte die Spangen des Anaspiden *Lasanius* für Kiemenbogen erklärt, während ich sie zuletzt (1926, S. 92—95) klar und deutlich als wahrscheinliche Hautskelettgebilde bezeichnet habe, die hinter der Kiemenregion mit knorpeligen Visceralbögen, nicht aber mit Kiemen, in Verbindung waren.

Zur Klärung mancher Fragen sehe ich mich bei der großen Bedeutung, die gerade diesen Resten als besonders alten und eigenartigen zukommt, genötigt, hier nochmals einige Bemerkungen zu machen. Zunächst habe ich die Genugtuung, daß Jaekels (1911, S. 37) und meine Ansicht (1920, S. 12), die auf Grund dürftigen Materiales, aber doch mit genügender Begründung gegenüber von Traquair (1899 und 1905), Abel (1919, S. 65, 66), Woodward (1920, p. 27) und Schlosser (1923, S. 28) ausgesprochen war, über oben und unten bei *Anaspida* durch Kiaer (1924, p. 29, 30) auf Grund sorgfältigst untersuchten, reichen Materiales endgültig bestätigt worden ist. Der Schwanz der *Anaspida* ist demnach zweifellos

hypozerk, was bei so alten (obersilurischen) Wirbeltieren höchst bemerkenswert ist.

Was dann die Rekonstruktion der *Anaspida Birkenia* und *Lasanius* anlangt, so hat erstere gleichzeitig mit mir Simpson (1926) und wenig später mit neuem, reicherem Materiale die beider Gattungen Stetson (1927 und 1928) versucht. Ein Vergleich mit Abels (1919, Fig. 30, 31) von mir schon früher (1920, S. 12) als ganz verfehlt erkannten Rekonstruktionsbildern zeigt deutlich den großen Fortschritt; aber noch ist manches zu klären.

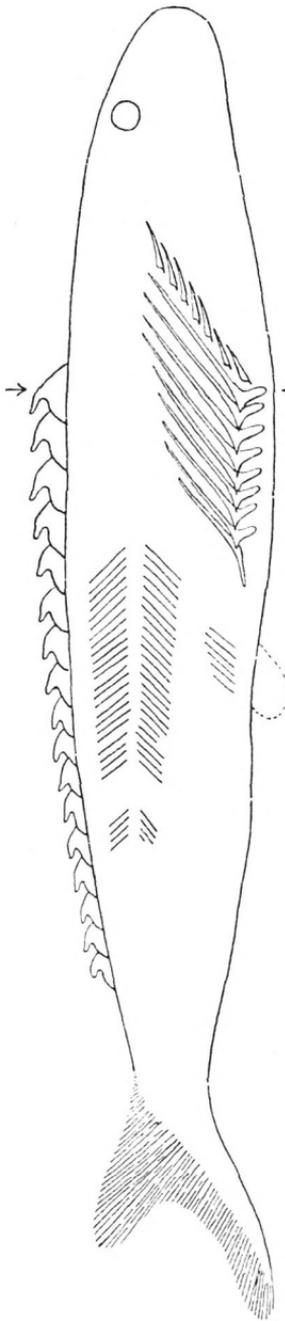
Bei *Birkenia* konnte Stetson (1928) mit seinem größeren Materiale Einzelheiten feststellen und eine Rekonstruktion geben (l. c., Fig. 4 und 7), die an Vollständigkeit kaum denen der norwegischen *Anaspida* in Kiaer (1924) nachsteht. Wichtig ist, daß das, was ich für einen verlagerten, vorderen Bruststachel ansah (1926, S. 84/5), die Spange hinter der Reihe von 8 Kiemenlöchern ist, und mein zweiter Stachel der normale erste der *Anaspida Barycnemata*. Die Afterflosse besitzt zwei Schuppenreihen; davor befinden sich eine halbkreisförmige Platte und zwei Stacheln. Am Kopfe, der an meinem Stücke ebenfalls unvollkommen erhalten war, konnte Stetson Reste eines Sclerotica-Ringes feststellen, den großen, längsgestreckten Knochen, den ich unter der Augenhöhle fand, als auffällig starkes Exorbitale deuten, darunter ein eigenartiges Feld mit sehr kleinen, senkrecht gestreckten Schuppen feststellen und die gestreckten Platten vorn als untere und obere Umgrenzung der Mundspalte erkennen. Besonders wertvoll ist endlich seine Aufklärung über das Schädeldach.

Festhalten muß ich aber daran, daß eine Reihe von etwa 10 spindelförmigen, größeren, nach vorn unten gerichteten Schuppen zwischen der Augenhöhle und den Kiemenlöchern liegt, während Stetson nur drei zeichnete (l. c., Fig. 7). Auch hat er übersehen, daß die Basen der Rückenschuppen, unter welchen er das Vorkommen der eigenartigen, mittleren Doppelstachelschuppe bestätigt, etwas aufeinander reiten. Endlich hat er zwar meine Angaben über den Schwanz bestätigt und ihn richtig gezeichnet, aber nicht erkannt, daß eigentliche Fulcra am Vorderrande der Schwanzflosse fehlen. Jedenfalls erhärten seine Befunde meine Annahme (1926, S. 93), daß *Birkenia* sich eng an die norwegischen Formen anschließt, welche ich als *Barycnemata* zusammen-

gefaßt habe, daß sie aber in manchem höher spezialisiert ist als diese (1926, S. 87), in manchem aber tiefer, was schon Kiaer (1924, p. 127) festgestellt hat.

Bei *Lasanius* dürfte Simpson (1926, p. 399) und Stetson (1927, p. 248/49) meiner Rekonstruktion (1926, Fig. 1a, b) gegenüber Recht haben, daß die ventrale Vorwölbung der Spangenregion nur auf deren Plattdrückung, also lediglich auf dem Erhaltungszustande beruht. Über die Kopfregion bringt leider auch er nur die Bestätigung des als Orbita gedeuteten Fleckes, in dem er gegenüber Simpson (1926, Fig. 1) keine Sclerotica finden kann. *Lasanius* unterscheidet sich also im Mangel verkalkter Kopfknochen, darunter auch von Sclerotica von den *Barycnemata*, wo letztere in geringer Zahl durch Kiaer (1924, pp. 53—56) und Stetson (1928, p. 464) nachgewiesen sind, was zwar Sewertzoff (1928, S. 113), nicht aber Edinger (1929) in ihrer sonst so sorgfältigen und wertvollen Arbeit über diesen Knochenring erwähnt hat. Von Spangen scheint er nur acht beobachtet zu haben (1927, p. 250) und anzunehmen, daß die Stacheln an knopfartigen Vorsprüngen derselben gelenken und etwas länger sind als man bisher annahm (l. c., p. 249), ebenso, daß die Kiemenlochstäbchen nur in Sechszahl vorhanden sind und nicht sehr klein. Sonst bestätigt er aber nur bisherige Befunde. Simpson (1926, p. 400) behauptete übrigens, die vorderste Spange weiche von den folgenden ab und besitze keinen Stachel, sie entspräche der postbranchialen Spange der *Barycnemata*. Er dürfte sich hier wohl auf eine Abbildung in Traquair (1899, Taf. 39, Fig. 8) stützen, wonach in der Tat die erste Spange des *Lasanius* der postbranchialen besonders der *Birkenia* (Stetson 1927, Fig. 7) ganz ähnlich ist. Nach meinem Originale jedoch (1926, Taf. 2, Fig. 2) ist Traquairs Abbildung unrichtig und die vorderste Spange den folgenden gleich und wie sie mit einem Stachel versehen.

Ich muß auch nach Traquairs Abbildungen (1899, Taf. 39, Fig. 5—8; 1905, Taf. 40, Fig. 4—8) und meinem Stück (1926, Taf. 2, Fig. 2) gegen Stetson (1927) und Simpson (1926, p. 400) daran festhalten, daß nur 17 dorsale Stachelschuppen, bis 7 Kiemenlochstäbchen und bis 9 Spangen vorhanden sind, und daß nichts von einer Stachelgelenkung zu sehen ist, sondern wenigstens an der von den anderen etwas abweichenden, letzten Spange eine



ununterbrochene Fortsetzung des Spangeneckes in den nach hinten gerichteten Stachel.

Was Stetsons Rekonstruktionsabbildung (l. c., Fig. 5) anlangt, so ist sie bezüglich des Vorderendes der Rückenstachelschuppen, die doch in der Mediane liegen, verzeichnet und darin falsch, daß sie zu weit vorn enden, nämlich wie bei den *Barycnemata* ober dem

Vorderende der Kiemenlochreihe, während sie bei *Lasanius* schon erheblich weiter hinten enden, was ich als eines

der Merkmale der *Oligocnemata* hervorgehoben habe (1926, S. 92). Ich finde die Seitenstacheln auch nie so lang oder etwas nach vorn gerichtet, sondern halte sie für wesentlich unbeweglich nach hinten außen gerichtet. Zu den von mir (1926) aufgeworfenen Fragen des Vorhandenseins innerer Träger einer Afterflosse und von Achsen skelett-Teilen wird überhaupt keine Stellung genommen.

Ich gebe deshalb hier nochmals eine Rekonstruktions-Abbildung nach meiner Auffassung, die ich Obigem entsprechend in einigen, untergeordneten Punkten gegenüber meiner früheren geändert habe. Sicher können die neueren Befunde nur dazu dienen, meine Gegenüberstellung von *Lasanius* als Vertreter der *Oligocnemata* und den übrigen *Anaspida* als *Barycnemata* zu rechtfertigen.

Was die Natur der Spangen anlangt, so erklärte sie Stetson (1927, p. 250/51) für sicher subdermale, wohl aus nur etwas verkalktem Knorpel bestehende Gebilde, vor allem, weil sie im Gegensatze zu feinen Schuppen, die er fand, und zu den Kiemen-

lochstäbchen (1927, p. 252) skulpturlos sind. Er übersah aber dabei, daß auch die herausragenden Seitenstacheln und die dorsalen Stachelschuppen, deren dermale Natur ich betont habe (1926, S. 88) und die er doch nicht bezweifelt, ganz skulpturlos sind (im Gegensatze zu denen der *Barycnemata*) und daß ihre Abdrücke ebenso scharf wie diese sind, was gegen nicht ganz fest verkalkten Zustand spricht.

Ganz abwegig ist die Annahme Raymonds (1925, pp. 434 bis 436), die Stetson (1927, p. 254/55 und 259; 1928, p. 466 und 470) merkwürdigerweise für womöglich richtig hält, obwohl sie Simpson (1926, p. 401) schon zurückwies, daß die *Anaspida* noch nicht einmal eine Chorda dorsalis besessen hätten, weil nichts davon erhalten ist. Abgesehen davon, daß gar nicht zu erwarten ist, daß unter dem dichten Schienenschuppenkleid der *Barycnemata* etwas von dem Innenskelett zu sehen ist, und daß die Chorda sowie umgebendes Bindegewebe und unverkalkter Knorpel selbst bei ungewöhnlich günstigen Erhaltungsbedingungen keinerlei Fossilspuren hinterlassen, wie z. B. die Nacktwirbel gewisser *Ganoidei* der Solnhofener Schiefer und die *Hybodus*-Skelette mit erhaltenen Körperabdrücken im oberen Lias von Holzmaden erweisen, bestehen genug positive Anhaltspunkte, bei den *Anaspida* das Vorhandensein eines Achsenskelettes und zum mindesten einer Chorda dorsalis anzunehmen. Denn erstlich ist mit der von mir (1920, S. 12; 1926, S. 89) betonten Möglichkeit zu rechnen, daß bei *Lasanius* manchmal Spuren oberer und unterer Wirbelbögen erhalten sind. Dabei ist zu beachten, daß Woodward (1920, p. 29 und 31) solche Reste auch bei *Thelodus* und *Phyllolepis* beobachtet hat, Formen, die nach neueren Ansichten mit den *Anaspida* verwandt und ungefähr gleichalterig sind. Weiterhin ist die von Kiaer (1924, p. 121) und Stensiö (1927, p. 309 ff.) angenommene, von Sewertzoff (1928, S. 121 ff.) allerdings bezweifelte Verwandtschaft der *Anaspida* mit *Cyclostomata* zu erwägen, die doch hoch über *Tunicata* und *Amphioxus* stehen, welche schon eine Chorda dorsalis besitzen. Ferner hat Stensiö (1927 p. 47 ff.) in seinen bewundernswert genauen Untersuchungen nachgewiesen, daß die *Cephalaspidae* sogar ein mehr oder weniger stark verkalktes Endocranium besitzen und mit *Cyclostomata* wie mit *Anaspida* verwandt sind. Vor allem aber hat Kiaer (1924, p. 95) in seiner

ebenso sorgfältigen wie gründlich durchdachten Arbeit über die *Anaspida* auf die Anordnung der Seitenschienen entsprechend den Muskelsegmenten hingewiesen. Wenn aber die Muskelsegmente des Körpers der *Anaspida* ganz wie bei rezenten, primitiven Wirbeltieren angeordnet waren, so besteht wirklich kein Grund, an dem Vorhandensein eines entsprechenden Achsenskelettes, also zum mindesten einer *Chorda dorsalis* zu zweifeln.

Daß die ganz oben auf dem Rücken befindlichen Stachel-schuppen, die für die *Anaspida* so bezeichnend sind, etwas mit Neuralbögen zu tun haben, wie Jaekel (1929, S. 119) meint, bedarf wohl keiner ernstesten Widerlegung. Überhaupt ist gegen Stetson (1927) und besonders Jaekel (1929) zu betonen, daß zwar erwiesen ist, daß Hautknochen in die Tiefe wandern können, und daß ihr Unterschied von Knorpelknochen erheblich abgeschwächt worden ist, daß man aber noch lange nicht berechtigt ist, es zu einer Regel zu erheben, daß Hautknochen zu Knorpelknochen wurden.

Was die Mundöffnung anlangt, die leider bei *Lasanius* noch völlig unbekannt ist, so hat Kiaer (1928) neuerdings den sehr wichtigen Nachweis erbracht, daß sie bei verschiedenen, sehr alten Wirbeltieren (*Aceraspis*, *Pteraspis*, *Micraspis* und wohl auch *Drepanaspis*) z. T. von eigenartigen, kleineren Platten umgrenzt und bezahnt war. Allerdings kann ich bei dem hiesigen, schönen Materiale des unterdevonischen *Drepanaspis* keine einwandfreien Zähne finden, aber es ist doch damit, wie mit den Befunden bei den *Barycnemata* nun erwiesen, wie recht ich (1920, S. 15) einerseits hatte, als ich mich gegen Jaekels Annahme eines Saugmundes bei solchen alten Formen aussprach¹⁾, daß aber andererseits meine damaligen Ausführungen über vorherrschende Zahnlosigkeit der ältesten, besser bekannten Wirbeltiere nicht zutreffen, da unterdessen auch bei *Arthrodira* echte Zähne nachgewiesen sind.

Wenn jedoch Kiaer (1928, p. 131) in Übereinstimmung mit Stensiö (1927, p. 167) und Stetson (1927, p. 258) betonte, daß diese zahntragenden Platten und überhaupt der Mund noch in keiner Beziehung zum Visceralskelett standen, so ist zunächst einzuwenden, daß schwer zu verstehen ist, wie die zahntragenden Platten oder Mundspangen bei dem Biß bewegt werden konnten,

¹⁾ Sewertzoff (1928, p. 61 ff.) nimmt für die Verwandten und Vorfahren der *Cyclostomata* einen Saugmund an.

wenn nicht knorpelige, gelenkig verbundene Bögen als Unterlage vorhanden waren. Besonders möchte ich dies für die *Barycnemata* annehmen, wo nun auch bei *Birkenia* als Umgrenzung der Mundspalte längsgestreckte Hautknochen nachgewiesen sind. Sie lassen doch, wie auch Kiaer (1928, p. 132) meinte, auf unterlagernde Knorpelspannen schließen, obwohl sie wie die Schädeldachknochen nicht mit bestimmten Knochen anderer Wirbeltiere homologisiert werden können¹⁾.

Bezüglich der Spannen des *Lasanius* habe ich eingangs schon Einwände gegen meine Auffassung erwähnt. Meistens werden ihre Stacheln mit dem Bruststachel der *Barycnemata* homologisiert und dieser wieder mit den ähnlich gelagerten anderer, alter Wirbeltiere, wie *Arthrodira*, *Acanthaspida* usw., und mit einer

¹⁾ Darin kann ich den sonst großenteils geradezu phantastischen Ausführungen in Jaekels inhaltsreichem und vielfach anregendem letzten Werke (1929, S. 9 ff.) zustimmen, daß die Schädelknochen devonischer und älterer Wirbeltiere sich kaum mit denjenigen der *Tetrapoda* homologisieren lassen. Sie sind großenteils zahlreich und sehr variabel. Wie so oft, nimmt die Zahl und Variabilität dann im Laufe der Stammesentwicklung ab, teils durch völlige Rückbildung, teils durch Verschmelzung bald mit diesem, bald mit jenem Nachbarknochen und in verschiedenen Stammreihen in anderer Weise.

Daß diese Hautknochen oder gar Zähne ursprünglich aus dem Zerfall großer Platten hervorgegangen sein sollen, wie Jaekel im Gegensatz zu den Ontogenetikern annimmt, scheint aber nicht erwiesen. Allerdings brachten Stensiö (1927, p. 40) und Heintz (1929, p. 20) Wahrscheinlichkeitsbeweise für diese Ansicht betreffs der Knochenplatten bei, vor allem letzterer, indem er zeigte, daß bei den devonischen *Acanthaspida* der Panzer zuerst nur aus zwei festen Teilen besteht, bei geologisch jüngeren aus mehreren und bei den jüngsten aus zahlreichen Platten. Meine von Jaekel ignorierten Bedenken und Einwände dagegen (1920, S. 13, 14) scheinen mir jedoch noch nicht widerlegt. Jaekel, der unter dem irreführenden Titel „älteste“ statt primitivste Wirbeltiere hauptsächlich von devonischen oder noch viel jüngeren Wirbeltieren ausgeht und dabei gar nichts über die ältesten, untersilurischen bemerkt, übergeht dabei (z. B. S. 59, 60) einfach mit Stillschweigen, daß schon aus Untersilur normale Kegelzähnen aus Pulpadentin (Rohon 1889) und aus Unterdevon elasmobranchierartige, wie *Protodus* (Woodward 1915) beschrieben sind, und daß Peyer (in Stromer und Peyer 1917, S. 44 ff.) die Entstehung der *Ceratodus*-, also von Dipnoer-Zahnplatten aus Verschmelzung von Einzelzähnen ontogenetisch und phylogenetisch begründen konnte.

Die merkwürdige Ansicht Jaekels (1929, S. 11, 46, 129), daß die *Arthrodira* durch Kopf-, nicht durch Unterkieferbewegungen gebissen hätten, habe ich schon widerlegt (1920, S. 16 und 1926, S. 99).

Art Brustflosse in Verbindung gebracht. Wenn Sewertzoff (1928, S. 114) dagegen den berechtigten Einwand erhebt, daß solche Stacheln den knorpeligen Flossenstrahlen der Brustflossen nicht homolog sein könnten, so dürfte hier ein Mißverständnis vorliegen. Denn die wesentlich unbeweglichen und wohl meistens dentinösen Stacheln sind natürlich nur vergleichbar mit denjenigen alter Wirbeltiere, speziell der *Acanthodi*, aber sie konnten doch als Versteifung (Wellenbrecher) am Vorderrande einer Art Brustflosse funktionieren, deren knorpelige und hornige Strahlen als fossil nicht erhaltungsfähig uns einfach unbekannt sind.

Die Unbeweglichkeit und Struktur dieser seitlichen Bruststacheln im Gegensatze etwa zu Brustflossenstacheln vieler Welse (Peyer 1922) hat übrigens ihr vollkommenes Analogon an der Rückenflosse. Auch hier ist nämlich als niederes Stadium ein wesentlich unbeweglicher Dentinstachel mit der stets aufgespannten Flosse dahinter bei vielen *Plagiostomi*, z. B. *Hybodontidae*, *Cestracionidae*, *Spinacidae* (Stromer 1927, S. 34 ff.) vorhanden; bei zahlreichen *Teleostei* aber, z. B. *Cyprinus* und sehr vielen *Acanthopterygii*, ein knöcherner, gelenkig befestigter und daher mit der Flosse umlegbarer, vorderster Flossenstachel¹⁾.

Daß derartige, unbewegliche, seitliche Stacheln aber bei der Fortbewegung auf dem Boden eine Rolle spielten, wie Jaekel (1927, S. 169; 1929, S. 139, 176) bezüglich der *Cephalaspida*, *Drepanaspida*, *Acanthaspida* usw. annahm, und Heintz (1929, p. 75), dem sich Broili (1929, S. 162) anschloß, bezüglich der *Acanthaspida*, vermag ich nicht zu glauben. Denn die Fortbewegungsart, die Jaekel „wendeln“ nannte, ist mechanisch unmöglich, weil dazu mindestens gelenkig eingefügte Stacheln gehören, und bei den *Acanthaspida* müßten die Stacheln doch wenigstens etwas nach unten gerichtet sein, wenn sie so funktionieren sollten, wie Heintz annahm. Die Zähnchen oder Häkchen

¹⁾ Jaekels Ansicht (1929, S. 176), daß unter der knöchernen Rückenplatte der *Arthrodira* sich eine Flosse befunden habe, die bei der von ihm angenommenen Lage unter und hinter der breiten Platte gar nicht hätte funktionieren können, ist natürlich ebenso abzuweisen, wie deren Homologisieren mit dorsalen Dentinstacheln der *Elasmobranchii* (Stromer 1927, S. 34 ff.), obwohl er (S. 177) behauptet, diese Entwicklung zu solchen Stacheln lasse sich „historisch genau“ kontrollieren.

am Vorder- und Hinterrande solcher Stacheln haben übrigens ihr völliges Analogon an vielen der oben erwähnten Dentinstacheln der *Plagiostomi* und Knochenstacheln von Welsen. Daß keine Spur einer dahinterliegenden Flosse erhalten ist, erscheint entgegen der Meinung Broilils als kein Beweis, daß nicht doch eine Art Brustflosse vorhanden war. Denn knorpelige und hornige Strahlen sind, wie erwähnt, nicht erhaltungsfähig, und auch bei *Acanthodi* und *Cephalaspis* sind nur äußerst selten Reste der Brustflosse selbst überliefert. Hiezu wäre schließlich nachzuprüfen, daß Claypole (1892, p. 53—55, Textfig. 6, 7) bei *Palaeaspis* derartige Reste gefunden haben will. Die abspreitzbaren Stacheln der Welse usw. dienen übrigens nach meiner Ansicht wie die stündig abgespreitzten der alten Wirbeltiere (*Anaspida*, *Acanthaspida* usw.) nicht so als Versteifung von Flossenvorderrändern (Wellenbrecher) wie als Schutzwaffen. Sie verhindern nämlich oder erschweren doch sehr ein Verschlingen der wenig flüchtigen Tiere durch Raubtiere (Raubfische, große *Cephalopoda*). Die so oft daran befindlichen, scharfen Häkchen mögen ein Abbeißen solcher Stacheln erschweren.

Jedenfalls widerspricht es völlig den Tatsachen, die er übrigens (a. a. O. S. 152) selbst z. T. erwähnte, daß Jaekel (1929, S. 150) sagte: „Alle älteren Fischtypen haben noch zwei Paare von Gliedmaßen, die normal ausgebildet sind“ und ist im Gegenteil wesentlich richtig, was ich (1920, S. 17, 18)¹⁾ darüber und über den daraus zu ziehenden Schluß gegen Jaekels Theorie von der Abstammung der ältesten fischartigen Tiere von landbewohnenden *Tetrapoda* bemerkt habe.

Bei *Lasanius* ist nun aber nicht, wie gewöhnlich, je ein seitlicher Stachel vorhanden, sondern eine Reihe von 8—9 hintereinander und der vorderste nicht besonders groß und stark gegen-

¹⁾ Hier habe ich übrigens Jaekels Erstbefund der Befestigung des Beckens des *Cocosteus* an der Wirbelsäule, allerdings mit einem Druckfehler „1906“ statt 1902, zitiert und später (1926, S. 102) auch darauf hingewiesen, allerdings auch auf mich. Letzteres tat ich deshalb, weil ich an einem hier befindlichen *Cocosteus* jene Angabe bestätigt finden konnte, was mir bei der Unzuverlässigkeit von Jaekels Angaben und wegen der Einzigartigkeit dieses Verhaltens des Beckens bei einem Fisch und seiner theoretischen Bedeutung sehr nötig erschien. Jaekels diesbezügliche, ohne Zitate gemachte Bemerkung (1929, S. 153, Anm.) erledigt sich damit wohl.

über den folgenden, und sind endlich die Spangen, die nach hinten zu kleiner werden und von welchen die Stacheln ausgehen, im Verhältnis zu ihnen sehr groß und in der Symphyse unten verbunden. Auch *Pterolepsis* mit winzigen Stacheln hinter seinem stattlichen, aber mit kleiner Basis versehenen Bruststachel (Kiaer 1924, Fig. 31b) läßt sich damit nicht vergleichen. Man kann demnach bei *Lasanius* weder von einem besonderen Wellenbrecher am Flossenvorderrande sprechen noch gut annehmen, daß die Spangen nur als eine Art Gürtel zu einem Vorläufer einer Extremität dienen oder gar nur als Basen postbranchialer Stacheln, wie bei manchen Knochenfischen, z. B. *Uranoscopus*, worauf Sewertzoff (1928, S. 115) hingewiesen hat. Stetson (1927, p. 257) hat deshalb angenommen, daß die Spangen auch zur Umspannung des Visceralraumes dienen, was mit meiner Vermutung (1926, S. 95) übereinstimmt, nur daß ich knorpelige Visceralbögen unter diesen Dermalgebilden annehme, jener aber sie für in die Tiefe gerückte Vorstadien innerer Visceralbögen hielt. Seine Theorie, daß diese dann vor die Kiemenregion vorrücken und sekundär zu Kiefer- und Zungenbeinbögen werden konnten, halte ich für völlig verfehlt. Ich nehme dagegen an, daß schon bei *Lasanius* und den *Barycnemata* knorpelige Visceralbögen bis ganz vorn vorhanden waren, ja daß der vorderste bereits mit den Hautknochen der Mundspalte in Verbindung war, wie ich oben ausgeführt habe. Daß damit eine sehr große Zahl solcher Bögen angenommen werden muß, steht mit der oben (S. 113, Anm. 1) schon erwähnten, bei vielen Tiergruppen festgestellten Regel in Einklang, daß gewisse, besonders metamere Organe zuerst in sehr großer und wechselnder Zahl auftreten und im Laufe der Stammesentwicklung dann an Zahl und Variabilität zurückgehen (Stromer 1926a, S. 318). Stensiö (1927, p. 144 ff.) fand ja, daß die *Cephalaspidae* (wie die *Anaspida*) am meisten Beziehungen zu den rezenten *Cyclostomata* zeigen, aber bis ganz vorn durch feste Scheidewände getrennte Kiemenkammern besitzen. Auch Sewertzoff, der sich wesentlich auf die Vergleiche der Ontogenie rezenter niederer Wirbeltiere stützt, nimmt bei diesen viele Kiemenbögen bis weit vorn an (1929, S. 61 ff.). Dies spricht doch dafür, daß auch bei den *Anaspida* entsprechende Gebilde bis ganz vorn bestanden. Es ist nicht nötig, daß sich das am Hautskelett deutlich kennbar macht, denn auch

bei *Cephalaspis* und *Tremataspis* ist äußerlich von dieser Metamerie nichts zu sehen.

Wenn die Spangen bei *Lasanius* ungegliedert sind, also auch wohl die zugehörigen Knorpelbögen, so ist daran zu erinnern, daß bei *Selachii* sich die Kiemenbögen ontogenetisch zunächst ungegliedert anlegen, und daß Sewertzoff (1929, S. 62) dementsprechend auch für seine *Protocraniata* zunächst einheitliche Bögen annimmt¹⁾.

Ich habe also keinen Grund, von meiner Auffassung der *Lasanius*-Spangen abzugehen, obwohl auch eine Autorität wie Sewertzoff (1928, S. 114) dagegen auftritt.

Er wendet sich aber auch gegen die Annahme, daß hier Vorläufer paariger Extremitäten vorliegen. Da demnächst gründliche Aufklärungen über die Vorderextremitäten der *Cephalaspidae* und *Antiarchi* zu erwarten sind, welche die ganze schwierige Frage wesentlich besser als bisher beurteilen lassen werden, will ich nicht näher darauf eingehen, sondern nur einen schwerwiegenden Einwand, den man machen kann, zu widerlegen suchen. Bei der Annahme nämlich, daß bei *Lasanius* ein Vorstadium der paarigen Extremitäten vorhanden ist, muß man ein starkes Rückwandern der hinteren Extremitäten für möglich halten. Als Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür ist nun zunächst deren sehr starke Verschiebbarkeit nach vorn bei rezenten höheren *Teleostei* anzuführen, wodurch wenigstens eine Instabilität ihrer Lage erwiesen wird. Ferner ist auf die von Naef (1926, S. 414) erwähnten Befunde zu verweisen, daß sie nicht nur bei *Urodela*, sondern auch bei primitiven, rezenten *Teleostomi* (*Ceratodus*, *Polypterus*, mehrere *Ganoidei*) ontogenetisch später entstehen als die Vorderextremitäten, endlich auf eine Tatsache, die Jaekel (1896, S. 113) mit Recht hervorgehoben hat. Bei wesentlich mit Hilfe der Schwanzflosse schwimmenden Tieren erweisen sich hinten liegende paarige Extremitäten als

1) Wenn Jaekel (1929, S. 40 ff.) wiederum die primäre Vierteiligkeit des Mundbogens auf Grund paläontologischer, nicht wie Sewertzoff (1929, p. 68) embryologischer Befunde behauptet, so bleiben meine von ihm ignorierten Einwände dagegen (1926, S. 99, 100) völlig bestehen. Sie gelten natürlich auch gegen seine Behauptung (1929, S. 120) von der primären Vierteiligkeit des Schultergürtels auf Grund von Beobachtungen bei permischen, also nicht sehr alten Fischen.

unwichtig, wie ihr Vorrücken bei den erwähnten, höheren *Teleostei* bis unter oder sogar vor die Brustflossen, ihre schwächere Ausbildung und ihre z. T. völlige Rückbildung bei *Ichthyosauria*, *Cetacea* und *Sirenia* beweist. Man kann sich demnach wohl vorstellen, daß bei den mit einer wohl ausgebildeten Schwanzflosse ausgestatteten *Anaspida* primär Bauchflossen von Brustflossen noch nicht abgetrennt waren. Es scheint mir deshalb doch nicht unwahrscheinlich, daß entgegen der Annahme Abels (1919, S. 67), die Sewertzoff (1929, S. 71) übernommen hat, zwischen den seitlichen Stacheln des *Lasanius* eine häutige Seitenfalte ausgespannt war, die als Stabilisierungsfläche dienen konnte. Daß darin ein phylogenetischer Vorläufer echter Brust- und Bauchflossen vorlag, und gar ein Beweis für die Seitenfaltentheorie Balfours, die Jaekel (1929, S. 140) mit Recht als schlecht begründet bezeichnet hat, möchte ich aber nicht behaupten.

Was die Bedeutung der unpaaren Nasenöffnung anlangt, die allerdings nicht bei *Lasanius*, aber bei allen *Barycnemata* nachgewiesen erscheint, und ihre Beziehung zu der der *Cyclostomata*, so habe ich die Genugtuung, daß nicht nur Stetson (1927, S. 260) wie ich (1926, S. 96) deren primitive Natur bei letzteren ablehnte, sondern daß dies von dem besten Kenner rezenter, primitiver Wirbeltiere, Sewertzoff (1928, S. 116–122) mit wesentlich denselben Gründen wie meinen, aber eingehend begründet wird. Auf die Urmundtheorie Jaekels (1929, S. 111 ff.), die sich wesentlich eben auf den Zustand bei den rezenten *Cyclostomata* stützt, erübrigt sich deshalb einzugehen, denn es genügt ein Hinweis auf Sewertzoffs Ausführungen.

Nun nahm aber Stetson (l. c.) doch eine primäre Monorhinie bei *Anaspida* usw. an und verwies dabei auf das unpaare Vorderende des Hirnhöhlenraumes bei dem obersilurischen *Tremataspis* und die geringe mediane Trennung desselben bei karbonischen und devonischen Fischen¹⁾. Dazu würde passen, daß Stensiö (1927) bei den untersuchten *Cephalaspidae* *Cephalaspis* und besonders *Kiacraspis* (Textfig. 23 B und 27 B) den Vorderhirnraum kaum zweigeteilt fand. Aber man kann dies auch damit erklären, daß eben nur eine unverkalkte knorpelige oder gar nur häutige, mediane

¹⁾ Siehe die Abbildungen in Edinger (1929, Fig. 64, 68 und 69a!)

Scheidewand vorhanden war, die fossil kaum Spuren hinterlassen konnte, und dementsprechend rekonstruierte Stensiö (Textfig. 32 B) das Gehirn mit wohl getrennten *Lobi olfactorii*, wie er es auch bei dem devonischen Arthrodiren *Macropetalichthys* getan hatte (Edinger 1929 a, Fig. 66).

Bezüglich der systematischen Stellung der *Anaspida* habe ich mich (1926, S. 27) vorsichtig ausgedrückt und Sewertzoff (1928, S. 123, 124) hat dann erhebliche Bedenken gegen ihre Anreihung an *Cyclostomata* geäußert. Aber Kiaer (1924) und Stensiö (1926 und 1927) haben so zahlreiche und überzeugende Beweise dafür vorgebracht, daß die Mehrzahl der uns bekannten Wirbeltiergruppen des Obersilurs und Unterdevons und auch die *Anaspida* gerade mit rezenten *Cyclostomata* in näherer Beziehung stehen, daß ich bis auf weiteres die Zusammenfassung all dieser Gruppen als *Marsipobranchii*, nicht als *Monorhini* oder gar *Cyclostomata*, für so gut gerechtfertigt halten muß, als es eben bei nur fossil bekannten Formen der Fall sein kann. Ob darunter gerade die *Anaspida* mit ihrer Afterflosse, die den *Cyclostomata* fehlt, und speziell *Lasanius* mit seinen Spangen, dem schwachen Hautskelett und seiner schlanken Schwimmform den Ausgangspunkt der Entwicklung der Fische geben konnten, worauf Stetson (1927, S. 263; 1928, S. 470) hinwies, muß ich allerdings dahingestellt sein lassen, denn die Gestaltung ihrer Schwanzflosse und vor allem ihr spezialisiertes Hautskelett (Rückenstachelschuppen) spricht dagegen.

Literaturliste.

- 1919 Abel, O.: Die Stämme der Wirbeltiere, Berlin.
- 1929 Broili, F.: Acanthaspida aus dem rheinischen Unterdevon. Diese Sitz.-Ber., S. 143 ff.
- 1892 Claypole, E. W.: On the structure of the american Pteraspidian Palaeaspis; with remarks on the family. Quart. Journ. geol. Soc., London, Vol. 48, p. 542 ff.
- 1929 Edinger, T.: Über knöchernerne Scleralringe. Zool. Jahrb., Abt. für Anat., etc., Bd. 51, S. 163 ff., Jena.
- 1929a — Die fossilen Gehirne. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 28, Berlin.
- 1929 Heintz, A.: Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitzbergen, II. Acanthaspida. Skrifter om Svalbard og Ishavet, Nr. 22, Oslo.
- 1929a — III. Acanthaspida Nachtrag. Ebenda, Nr. 23.
- 1896 Jaekel, O.: Über die Stammform der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, S. 107 ff.
- 1911 — Die Wirbeltiere. Berlin.
- 1925 — Das Mundskelett der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. 55, S. 402 ff. Leipzig.
- 1927 — Über die Organisation und Lebensweise der Asterolepiden. Paläont. Zeitschr., Bd. 7, S. 166—169, Berlin.
- 1929 — Die Morphogonie der ältesten Wirbeltiere. Monogr. z. Geol. u. Paläont., Ser. 1, Hft. 3. Berlin.
- 1924 Kiaer, J.: The downtonian Fauna of Norway. I. Anaspida. Kristiania.
- 1928 — The structure of the mouth of the oldest known Vertebrates, Pteraspids and Cephalaspids. Palaeobiol., Bd. 1, S. 117 ff., Wien.
- 1926 Naef, A.: Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere, 13. Die systematisch-morphologischen Vorstufen der Tetrapodenhand. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. etc., Bd. 48, S. 405 ff., Jena.
- 1922 Peyer, B.: Über die Flossenstacheln der Welse und Panzerwelse, sowie des Karpfens. Morphol. Jahrb., Bd. 51, S. 493 ff., Leipzig.
- 1925 Raymond, P. E.: The Anaspida and the problem of the origin of the Vertebrata. Amer. Journ. Sci., Ser. 5, Vol. 10, pp. 433—436, New Haven, Conn.
- 1889 Rohon, F.: Über untersilurische Fische. Bull. Acad. I. Sci., St. Petersburg.
- 1923 Schlosser, M. in Zittel, K. A. v.: Grundzüge der Paläontologie, II. Vertebrata, 4. Aufl., München.

- 1928 Sewertzoff, A. N.: Einige Bemerkungen über die systematischen Beziehungen der Anaspida zu den Cyclostomen und Fischen. *Paläontol. Zeitschr.*, Bd. 10, S. 111 ff. Berlin.
- 1929 — Directions of Evolution. *Acta zoolog.*, Bd. 10, S. 59 ff. Stockholm.
- 1926 Simpson, G. G.: New reconstruction of *Lasanius*. *Bull. geol. Soc. America*, Vol. 37, pp. 397—402, New York.
- 1926 Stensiö, E. A.: On the sensory canals of *Pteraspis* and *Palaeaspis*. *Arkiv för Zool.*, Bd. 18A, p. 1—14, Stockholm.
- 1927 — The downtonian and devonian Vertebrates of Spitzbergen. I. Family *Cephalaspidae*. *Skrifter om Svalbard og Nordishavet*. Nr. 12, Oslo.
- 1927 Stetson, H. C.: *Lasanius* and the problem of Vertebrate origin. *Journ. of Geol.*, Vol. 35, pp. 247—263, Chicago.
- 1928 — A restoration of the Anaspid *Birkenia elegans* Traquair. *Ebenda*, Vol. 36, pp. 458—470.
- 1917 Stromer, E. und Peyer, B.: Über rezente und triassische Gebisse von *Ceratodontidae*. *Zeitschr. D. geol. Ges.*. Bd. 69, S. 1 ff., Berlin.
- 1920 Stromer, E.: Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste. *Diese Sitz-Ber.*, S. 9—20.
- 1926 — Weitere Bemerkungen über die ältesten bekannten Wirbeltier-Reste, besonders über die Anaspida. *Ebenda*, S. 83—101.
- 1926a — Die Entwicklung der Tierwelt. *Natur und Mensch*, Bd. 2, S. 247—320, Berlin.
- 1927 — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II., 9. Die Plagiostomen, mit einem Anhang über käno- und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern. *Abh. bayer. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Abt.*, Bd. 31, Abh. 5, München.
- 1899 Traquair, R.: Report on fossil fishes . . . in the silurian rocks of the south of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh*. Vol. 39, Pt. 3, p. 827 ff.
- 1905 — Supplementary report on fossil fishes . . . in the upper silurian rocks of Scotland. *Ebenda*, Vol. 40, pp. 879—888.
- 1915 Woodward, A. Smith: The use of fossil fishes in stratigraphical geology. *Quart. Journ. geol. Soc. London*, Vol. 71, p. LXII ff.
- 1920 — On certain groups of fossil fishes. *Proc. linn. Soc. London*, session 132, pp. 25—34.