

Herr OTTO JAEKEL sprach über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden.

Als Asterolepiden werden gegenwärtig die Gattungen *Asterolepis* EICHW. 1840; *Pterichthys* (MILL.) AG. 1846; *Bothriolepis* (EICHWALD) TRAQU. und *Microbrachius* TRAQUAIR zusammengefasst. Alle gehören der typischen Oldredfacies und aller Wahrscheinlichkeit nach nur dem mittleren und oberen Devon an. Ihr bekanntester und häufigster Vertreter ist *Pterichthys Milleri* AG. aus dem Old red sandstone von Lethen Bar und anderen Fundorten in Schottland. Von dort sind viele Hundert Exemplare in alle geologischen und paläontologischen Museen gelangt. Abbildungen dieses abenteuerlichsten aller Wirbeltiertypen haben in allen Handbüchern Aufnahme gefunden. Aus später erörterten Gründen habe ich *Pterichthys* AG. als Synonym von *Asterolepis* EICHW. betrachtet und durch letztere Bezeichnung ersetzt.

Nachdem EICHWALD (1) zuerst Asterolepidenreste aus Russland beschrieben und vorläufig benannt, und AGASSIZ (2) ihre systematische Stellung bei den Fischen mit Hilfe der schottischen Exemplare erkannt hatte, gab CH. PANDER (3) die erste klarere Beschreibung ihrer Organisation auf Grund sorgfältigen Vergleiches der russischen und schottischen Reste. Er gelangte sogar zu einer ziemlich richtigen Rekonstruktion, die man für jene Zeit als bewundernswert bezeichnen darf. R. H. TRAQUAIR (9, 12) hat dann, auf ein sehr reiches Sammlungsmaterial gestützt, sorgfältige Umrisszeichnungen der einzelnen Knochenstücke ihres Panzers gegeben und durch eine verbesserte Rekonstruktion erläutert, die in allen Lehrbüchern der Paläontologie aufgenommen ist.

Während PANDER die Asterolepiden als Placodermen mit den Coccosteiden zusammenstellte, und TRAQUAIR diese Auffassung nicht prinzipiell änderte, hat E. COPE die starke Abweichung der Asterolepiden von dem sonstigen Bau der Wirbeltiere schärfer betont und ihnen eine Stellung bei den niedersten Vertebraten, den kieferlosen *Agnatha* zugewiesen. Sie sind dadurch einerseits mit den lebenden Cyclostomen und den ältesten Wirbeltieren, den sog. *Heterostraci* (Pteraspiden) und *Osteostraci* (Tremataspiden), Cephalaspiden etc.) in engere Beziehung gebracht und andererseits von den kiefertragenden Coccosteiden und anderen Placodermen im engeren Sinne weit getrennt worden. Während die Mehrzahl der neueren Ichthyologen (A. SMITH WOODWARD, BASHFORD DEAN) im Anschluß an E. COPE die Coccosteiden mit den Dipnoern vereinigten, habe ich kürzlich (14) auf Grund neuer Untersuchung ihrer Organisation die Ansicht vertreten, daß die Coccosteiden und ihre anerkannten Verwandten in mancher Hinsicht eine degenerative Stellung zu dem Typus der Tetrapoden einnehmen und ancestrale Beziehungen namentlich zu den Holocephalen aufweisen. Ihre Verwandtschaft mit den Asterolepiden hatte ich betont, aber die näheren Belege dafür noch nicht erbracht. Das möchte ich nun mit den folgenden Darlegungen nachholen. So vorzüglich und mustergiltig die TRAQUAIR'sche Rekonstruktion der schottischen Asterolepiden ist, so konnte ich doch namentlich für den Bau des Rumpfpanzers zu einer anderen Auffassung gelangen, die gerade für ihre systematische Stellung gegenüber den Coccosteiden von einschneidender Bedeutung ist.

Das **dorsale Kopfschild** der Asterolepiden (Fig. 3, S. 11) hat bisher, abgesehen von den Augenhöhlen, keine nähere morphologische Deutung erfahren und ist meines Wissens auch mit dem Kopfskelet der Coccosteiden noch nicht in speziellen Vergleich gezogen worden. Und doch scheint mir ein solcher unschwer durchzuführen. Die hinterste mediane Platte (Os., m.occ. Medi-

occipitale TRAQUAIR) kann ohne weiteres der entsprechenden Platte der Coccosteiden homologisiert und den Occipitalia superiora der übrigen Vertebraten gleichgesetzt werden. Die median davor gelegene Platte stellt die Parietalia dar, die hier unter dem Druck der rückwärts zusammengedrückten Augen zu einem Stück verschmolzen sind. Bei dem jüngeren, oberdevonischen *Bothriolepis canadensis* ist dasselbe noch mehr reduziert zu einem rhombischen Stück, das größtenteils auf den Vorderrand des Occipitale superius aufgeschoben ist. Diese Platte bildet den Hinterrand der brillenförmigen Orbita, die durch ein quadratisches, etwas vertieft gelegenes Stück getrennt sind. Dieses nimmt dieselbe Lage ein wie bei *Tremataspis*. Während es bei dieser aber von einem medianen Loche der Epidyse¹⁾ ganz durchsetzt wird, bohrt es bei *Asterolepis* jenes Stück nur von innen an, ohne die Oberfläche zu erreichen. Dafs es gemäß der Lage der Epiphyse bzw. des Scheitel - Pineal - oder Parietalloches bei Fischen, als Frontalia aufzufassen ist, dürfte wohl als gesichert zu betrachten sein (a. a. O. S. 5). Es ist übrigens bei den Asterolepiden nur lose, also anscheinend mit knorpligen Grenzen eingefügt gewesen, sodaß man es meist herausgefallen findet. An der trichterförmigen, epiphysealen Einsenkung seiner Innenfläche ist es dann leicht kenntlich.

Die Stücke, welche links und rechts neben dem Occipitale superius liegen und durch einen ovalen Gelenkknopf und eine Gelenkleiste am Hinterrand zur Verbindung mit dem Rumpfpfanzern dienen, sind offenbar homolog den gleich gelagerten Platten bei den Coccosteiden (Fig. 1) und den rückwärts vorspringenden Stücken des Stegocephalenschädels, wo sie gewöhnlich als Epiotica (E) bezeichnet werden. Wie bei den Coccosteiden sind sie auch hier durch den Übertritt der sog. Seitenlinie vom Kopf auf den Rumpf ausgezeichnet.

Die länglichen Stücke, welche die Brille seitlich begrenzen und vor den Epiotica und Occipitalia gelegen waren, sind den Postfrontalia (Ptf.) der Coccosteiden (Fig. 1) gleichzustellen. Ihre Lage zu den obengenannten Stücken, der Verlauf ihrer Tremalkanäle und die Verteilung ihrer Spannleisten und Gruben auf der Innenseite bestätigen diese Homologie. Wenn diese Stücke die Postfrontalia sind, so wird man das median vorn gelegene Stück als Präfrontalia²⁾ ansprechen dürfen. Wie bei den Coccosteiden

¹⁾ O. JAEKEL: Ueber die Epiphyse und Hypophyse. Sitz.-Ber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde, Febr. 1903.

²⁾ Wie ich schon an anderer Stelle hervorhob, dürften die sog. Praefrontalia der Stegocephalen und Reptilien die Lacrymalia der Säugetiere repräsentieren, und die sog. Lacrymalia der niederen Tetrapoden neu zu benennen sein.

nehmen sie auch hier den suborbitalen Bogen der Tremalkanäle auf und zeigen wahrscheinlich in rudimentärem Zustande — als erhabene, nach den Augenhöhlen gerichtete Leisten — die intraorbitalen Tremalkanäle, die bei den Coccosteiden von den Parietalien direkt nach oben über die Präfrontalia verlaufen. Die hier davon abweichende Lage würde durch die Einschaltung der Orbita eine naheliegende Erklärung finden. Ob in dem vorderen Teil dieses trapezoidalen Stückes auch die Nasalia enthalten sind, oder diese, möglicherweise knorplig vor demselben persistierten, wird sich kaum entscheiden lassen. Die Annahme einer besonderen Nasalplatte vor jenem Stück, das PANDERS Rekonstruktion zeigt, ist schon von TRAQUAIR aufgegeben worden; auch mir ist bei genauer Präparation nichts derartiges zum Vorschein gekommen.

Von den zwei Seitenplatten jederseits ist die hintere kleinere eng mit den Epiotica verbunden und wohl der Platte homolog, die bei den oberdevonischen Coccosteiden sich in ähnlicher Ausdehnung und Lage an die Epiotica anschliesst und als Supratemporale (St) bezeichnet wurde. Dabei ist allerdings im Auge zu behalten, dass die Bezeichnungen Supratemporale und Squamosum oft in umgekehrtem Sinne verwendet werden; jedenfalls repräsentiert dieselbe ein dermales Element des Ohrbogens. Die gröfsere Seitenplatte vor diesem kleinen Element hat eine fast halbkreisförmige Gestalt und war offenbar den Postorbitalien nur sehr lose angefügt, sodass sie sich in der Regel isoliert und verschoben neben dem Schädel findet. TRAQUAIR bezeichnete sie als Extralaterale. Das scheint mir so lange zweckmäfsig, als sich nicht mit Bestimmtheit sagen lässt, welchem Element der Coccosteiden und anderer Vertebraten es homolog sein möchte. Wahrscheinlich repräsentiert es wohl das Stück, welches bei Coccosteiden als zweites neben und unter dem Epioticum liegt und wohl als zweites dermales Element des Ohrbogens dem Quadratojugale der niederen Tetrapoden gleichzustellen ist.

Dass die Lage der Augen auf dem Rücken eine Folge des Lebens auf dem Boden und somit sekundär ist, glaube ich als sicher annehmen zu dürfen, da die normale Lage der Augen die seitliche ist, und auch die ältesten Wirbeltiere, die Pteraspiden, diese Stellung zeigen. Dass die Augen bei Cephalaspiden und Tremataspiden auch auf der Oberseite liegen, steht mit deren Abplattung ebenfalls in leicht kenntlichem Zusammenhang. Dass der Prozess der dorsalen Verschiebung dabei ontogenetisch an diese phyletisch älteren Ausbildungsformen anknüpfte, ist dabei natürlich nicht ausgeschlossen und würde die morphologische Leichtigkeit dieser Verschiebung motivieren. Auch andere Placodermen bestätigen, dass die Schädelelemente jener drei Typen (Fig. 1—3) sich

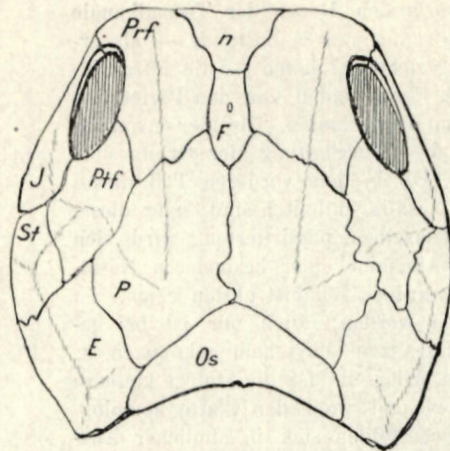


Fig. 1. Schäldach von *Pachyosteus bulla* JKL. Oberdevon von Wildungen.

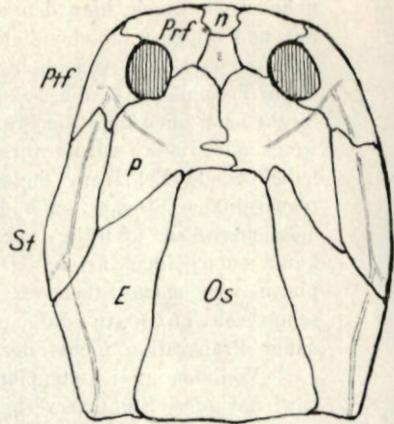


Fig. 2. Schäldach von *Heterosteus*, restauriert nach TRAQUAIR und eigenen Beobachtungen an der livländischen Form. Verkleinert.

homologisieren lassen, und die Verschiebung der Augen danach auf der Grenze der Praefrontalia und Postfrontalia vor sich gegangen sein muß. Auch die übrigen Elemente des Schädels, namentlich die Frontalia und Parietalia, sind dadurch erheblich modifiziert worden. Diesbezügliche Abweichungen im Verlauf der Tremalkanäle habe ich schon erwähnt und bemerke dazu noch, daß sich bei *Bothriolepis canadensis* die Kanäle zwischen dem Zentrum der Occipitalia und der Gelenckecke der Epiotica, sowie die schwachen Züge auf den Parietalia von *Asterolepis* rückgebildet und die Kanäle, die von dem Occipitale nach dem Knotenpunkt der Postfrontalia ziehen, erheblich verstärkt haben. Sie waren bei *Asterolepis* noch so schwach, daß sie bisher ganz übersehen worden sind.

Die Mundteile sind bei den Asterolepiden unverknöchert. Bei einem Exemplar des *Asterolepis oblongus* von Achanarras in Schottland glaube ich allerdings undeutliche Spuren unbezahnter, quergestreckter Kiefer und eine kurze Mundspalte bemerken zu können.

Der Kopf der Asterolepiden scheint deshalb verkürzt zu sein, weil er wohl so an den Rumpfpfanzern angezogen werden konnte, daß das dorsale Kopfschild wie der Deckel einer Büchse auf die vordere Öffnung des Rumpfpanzers passte. Der steile vordere Abfall des Rumpfpanzers namentlich bei *Asterolepis rhenanus* läßt eine andere Rekonstruktion des Kopfprofils kaum zu, als Fig. 4 zeigt. Auch die Beweglichkeit der seitlichen Platte (J

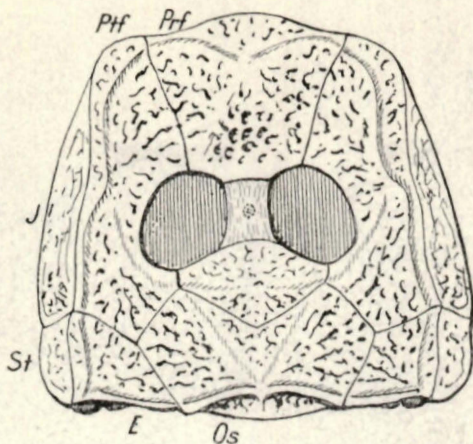


Fig. 3. Schädeldach von *Asterolepis Milleri* AG. sp. aus dem Mitteldevon von Schottland. Vergrößert.

Für alle drei Figuren bedeutet:

Os = Occipitale superius, P = Parietale, F = Frontale, N = Nasale, Prf = Praefrontale (wahrscheinlich das Lacrymale der Säugetiere), Ptf = Postfrontale, J = Jugale, St = Supratemporale, E = Epioticum.

der Fig. 3) am Kopfschilde stände damit im Einklang und würde wohl den Spielraum der Beweglichkeit des Kopfschildes decken. Die ganze Kopfform deutet darauf hin, dafs die Mundteile protraktil waren. Die Lebensweise von *Asterolepis* dürfte, wie ja auch seine Körperform andeutet, eine recht schwerfällige, wenig energische gewesen sein.

Das **Rumpfskelett** weist dorsal zwei aufeinander folgende Dachplatten auf. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dafs die vordere derselben der einen Rückenplatte der Coccosteiden gleichzusetzen ist. Nur diese zeigt dasselbe Lageverhältnis zu den vorderen und hinteren Seitenplatten wie bei *Coccosteus*, während die hintere Platte ein Homologon in dem Hautskelett der Coccosteiden nicht findet. Dort konnte ich allerdings ein früher unbekanntes Skelettstück hinter der Nackenplatte nachweisen, aber dieses Stück gehörte dem Innenskelett an und entsprach der Stützplatte der Rückenflosse bei den Chimaeren. Ferner könnte man daran denken, dafs die hintere Rückenplatte der Asterolepiden dem Zapfen homolog sei, der bei Coccosteiden die Rückenplatte trägt und bei einigen Formen rückwärts weit über den Hinterrand der Platte hinausragt. Bei Chimaeren wenigstens hat sich dieser Zapfen ebenfalls von der Rückenplatte selbständig abgelöst, liegt aber unter ihr zur Verbindung mit der Wirbel-

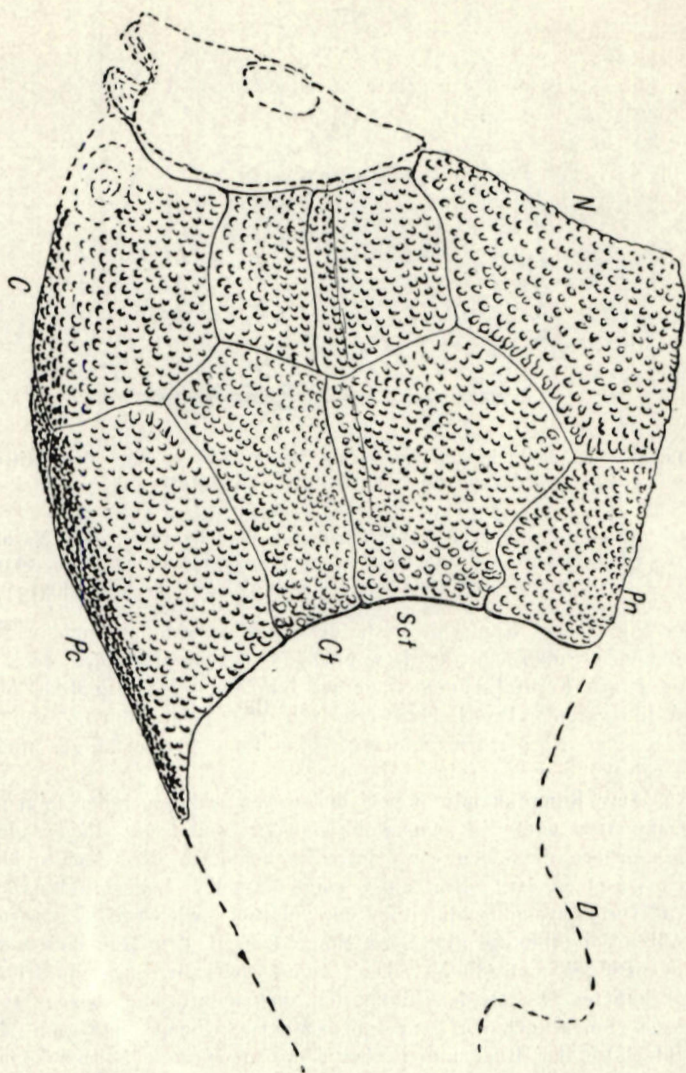


Fig 4. *Asterolepis rhenanus* BEYR. sp. Mitteldevon von Gerolstein, Eifel. Das am Original mit plastischer Wölbung erhaltene Rumpfskelett ist nach beiden Seiten ergänzt, der Umriss des Kopfes und hinteren Rumpfes restauriert. Vergrößerung $\frac{2}{1}$. N = Nuchale, Pn = Postnuchale, Sct = Supracleithrum, Ct = Cleithrum, C = Clavicula, Pc = Postclavicula, zwischen und unter beiden die kleine Interclavicula, D = Dorsalflosse.

säule. Andere Elemente kämen wohl zum Vergleich nicht in Betracht. Viel Bedeutung möchte ich aber dieser, den Asterolepiden eigentümlichen Platte überhaupt nicht beimessen, da „Iterationen“ dorsaler Dachstücke bei Fischen sehr gewöhnliche Erscheinungen sind.

Der strukturelle Aufbau dieser hinteren Dorsalplatte, die ich als Postnuchale bezeichnet habe, zeigte eine Besonderheit, die zu einer sehr phantastischen Deutung seitens J. V. ROHONS geführt hat. Derselbe beschrieb ein Exemplar von *Asterolepis rhenanus*, an dem die genannte Platte durch einen horizontalen Sprung die Existenz innerer Horizontalböden erkennen liefs und deutete die dadurch hervorgerufenen Kammern als Räume von Urwirbeln. Abgesehen davon, dafs ROHON an jenem Rumpffragment vorn und hinten verwechselte und den Schwanzausschnitt für die Halsgrenze hielt, die Bodenbildung also hier nicht das Nuchale sondern das Postnuchale betraf, ist die Auffassung der Lamellen als System von Urwirbeln wohl kaum zu begründen. Schon bei Coccosteiden führt die vertikale Verdickung der medianen Dorsalplatten am Hinterhaupt und Nacken zu einem lamellösen Aufbau, der nun bei dem dorsal hoch aufgerichteten Panzer dieses *Asterolepis* so utriert ist, dafs der ganze obere Teil jener Platte wie der mehrstöckige Boden eines hochgiebeligen Hauses von dessen Wohnraum abgeteilt wird. Das Neuralrohr und die Wirbelsäule müssen aber bei *Asterolepis* unter jenen Dorsalplatten gelegen haben, wie auch ein vergleichender Blick auf die Organisation der Coccosteiden erläutert. Bei einem neuen Coccosteiden aus dem Oberdevon von Wildungen habe ich jetzt nicht nur eine Wirbelsäule mit ossifizierten Zentren und oberen Bögen innerhalb der dorsalen Panzerstücke, sondern auch eine echte Schädelkapsel mit deutlichem Occiput und Foramen magnum gefunden. Auf der anderen Seite liegen mir aus der Morphogenie der Stegocephalen, Reptilien und Fische deutliche Belege vor, dafs die ersten Anlagen von Hartgebilden in den Urwirbeln direkt in die vorderen und hinteren Hälften (Hypocentra und Pleurocentra) des definitiven Wirbels übergehen. Aus diesen Gründen scheint es mir ganz ausgeschlossen, jene Lamellenbildung in den Nuchalien der Asterolepiden mit Urwirbelsegmenten in Beziehung zu bringen. Diese intraskelitären Hohlrumbildungen sind eine Folge des stark aufgetriebenen Knochenbaues ihres Rumpfskelettes.

Bei *Asterolepis* zeigen die medianen Dachplatten keine Tremalkanäle, doch erscheinen solche bei dem kanadischen *Bothriolepis*, wo rückwärts divergierende gerade Kanäle von dem höchsten Punkte des Nuchale ausgehen. Ihre Lage weicht von der der Coccosteiden ab, wo ihre Schenkel auf dem Nuchale einen vor-

wärts geöffneten Bogen beschreiben. Auch dieser Unterschied würde darin seine Erklärung finden, daß das Nuchale der *Asterolepiden* allein dem Nuchale der *Coccosteiden* entspricht, dessen Zentrum durch Anfügung des Postnuchale nach vorn verschoben wäre.

Die Seitenwände des Rumpfpanzers sollten nach R. H. TRAQUAIRS Rekonstruktion aus je einer vorderen und einer hinteren Seitenplatte (antero- und posterolateral-plate) zusammengesetzt sein. Nun ist allerdings unleugbar, daß sich an der Innenseite dieser Platten normaler Weise eine Grenze nicht nachweisen läßt, und auch die die Außenseite zeigenden Platten lassen gewöhnlich nur eine Furche erkennen, die TRAQUAIR demgemäß als Seitenkanal angesprochen hat. An einem Exemplar von *Asterolepis Milleri* der Göttinger Sammlung, das mir Herr Professor v. KOENEN gütigst zur Präparation überließ, zeigten sich nun diese Seitenplatten an der Stelle des vermeintlichen Kanales etwas auseinander gerückt, wie es Fig. 5 erkennen läßt. Dabei zeigte sich zwar eine enge Verbindung und anscheinende Verwachsung am Vorderrand der vorderen (Op, Sop) und am Hinterrand der hinteren (Sct, Ct), aber doch eine unverkennbare glatte Überschiebungsfläche, an der der obere und der untere Teil der Seitenplatten auseinander gewichen waren. Ja, am hinteren Ende des unteren Stückes (Sop) der vorderen Platte zeigte sich sogar eine schwache Granulation auf der Überschiebungsfläche. Diese schwach ausgebildeten Tuberkeln außerhalb des Randes der normal tuberkulierten Außenfläche lassen sich wohl nur so erklären, daß an dieser Stelle das obere und untere Plattenstück in der Regel klafften, so daß die vorn überschobene Grenzfläche hier unbedeckt blieb und als Oberfläche im Alter eine schwache sekundäre Skulpturierung erfahren konnte. Daß solche Skulpturierung sekundär eintreten konnte, beweist eine Stelle einer anderen Platte, wo der korrespondierende Rand der überschobenen Platte zu Lebzeiten des Tieres verletzt war und auf der Überschiebungsfläche der Nachbarplatte nun eine kleine Stelle frei ließ. Auch diese hat nun eine nachträgliche Granulierung erfahren.

Die Annahme, daß die Überschiebungsfläche, die sich in der vorderen und hinteren Seitenplatte TRAQUAIRS fand, einen Seitenkanal vorstelle, ist hiernach wohl kaum noch haltbar. So viel Tremalkanäle ich in den letzten Jahren bei Placodermen und Ganoiden auch präpariert habe, so habe ich doch stets entweder eine einfache Rinne gefunden oder einen cylindrischen Kanal im Knochen, der durch vertikale Poren oder Seitenzweige mit der Oberfläche des Knochens in Verbindung war, aber niemals Verhältnisse, wie sie hier vorliegen. Dazu kommt, daß die betreffende

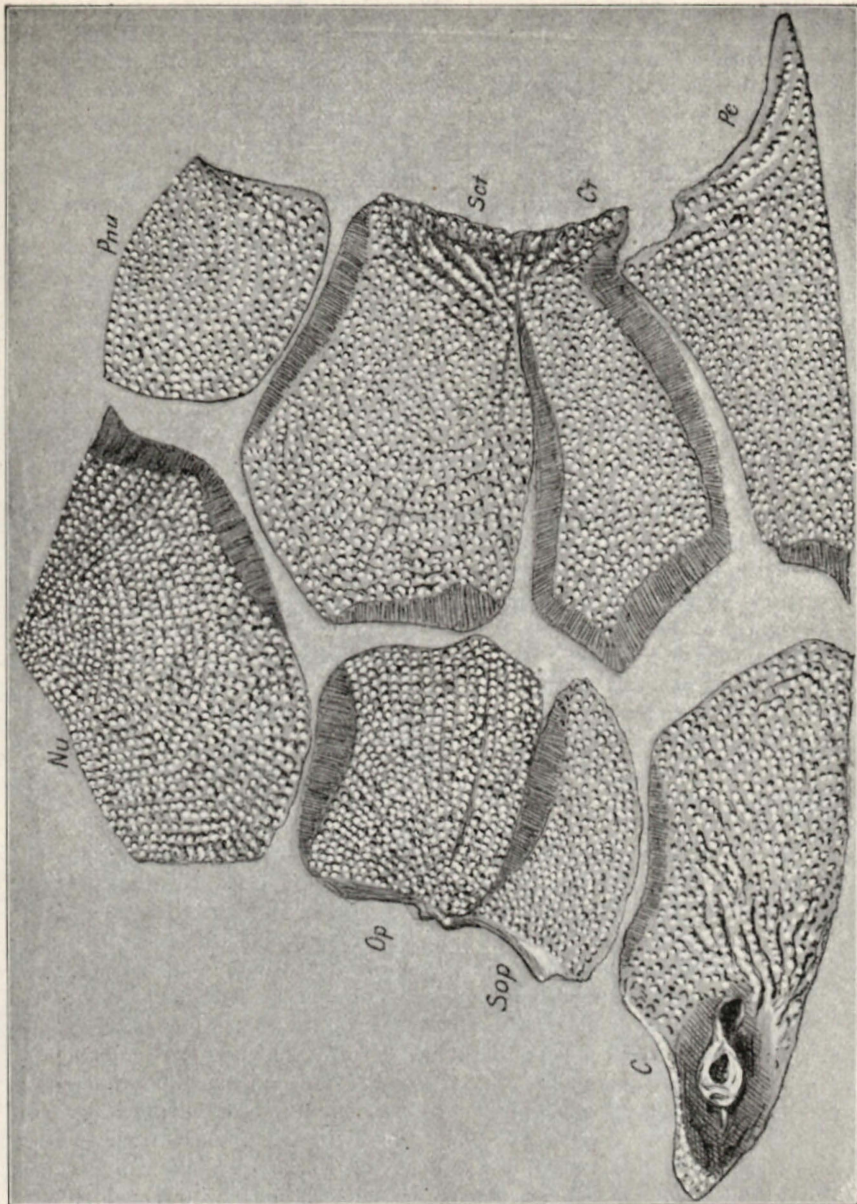


Fig. 5. Die linksseitigen Rumpfplatten von *Asterolepis Milleri* AG. sp. aus dem Mitteldevon von Schottland auseinander gelegt, um ihre gegenseitige Verbindung zu zeigen. Vergl. dazu Fig. 8 auf S. 21.
 Nu = Nuchale, Pnu = Postnuchale, Op = Operculum, Sop = Suboperculum, C = Clavicula, Pc = Postclavicula, Ct = Cleithrum, Sct = Supracleithrum.

Grenze bei *Asterolepis rhenanus* als deutliche Linie beide Seitenplatten in voller Länge durchzieht, und dafs sich bei *Asterolepis rhenanus* und *Milleri* eine Linie oberhalb jener Grenze findet, die sehr wohl als obliterierter Seitenkanal zu deuten ist. Sie ist bei *A. Milleri* noch eine Rinne, bei *A. rhenanus* aber eine vortretende Leiste, wie solche sich auch anderwärts bei Placodermen als Rest eines verkümmerten Tremalkanals finden.

Nach alledem mufs ich die Ueberzeugung vertreten, dafs bei den Asterolepiden jederseits nicht zwei, sondern je vier Seitenplatten existierten, die allerdings zur Verschmelzung neigten und bei *Asterolepis Milleri* auch an der Hals- und Schwanzgrenze des Rumpfpanzers bereits verwachsen zu sein scheinen. Dieser Befund ist nun insofern von grossem Interesse, als damit der wesentlichste Unterschied fortfällt, der bisher zwischen dem Rumpfskelett der Asterolepiden und Coccoosteiden vorhanden zu sein schien. Im Anschlufs an meine Beschreibung und Abbildung von *Coccosteus decipiens* (14) möchte ich dazu bemerken, dafs es mir inzwischen gelungen ist, bei zahlreichen neuen Coccoosteidenformen dieselbe Anordnung der Hals- bzw. Rumpfseitenplatten zu finden, wie sie bei *Coccosteus* und nun auch bei Asterolepiden vorliegt. Es handelt sich hier also offenbar um ein für den ganzen Verwandtschaftskreis sehr wesentliches Lagerungsverhältnis, dafs ich keinen Anstand nehme, mit dem anderer Vertebraten und speziell dem der Ganoiden und Stegocephalen in Konnex zu bringen. Demgemäfs erblicke ich in den vorderen Seitenplatten Opercularplatten und in den hinteren Deckknochen der oberen Elemente des Schultergürtels. Während sich die letzteren ohne jeden Zwang auf bekannte Stücke zurückführen lassen und deshalb wohl unbedenklich als Cleithrum und Supracleithrum bezeichnet werden konnten, ist die Deutung der vorderen zwei Opercularplatten nicht ganz so klar. Die obere scheint allerdings dem eigentlichen Operculum, dem grosen Kiemendeckel von Ganoiden, Dipnoern, Teleostiern und vielleicht auch Holocephalen homolog zu sein, obwohl sie hier nicht mehr an der gleichen Stelle des Schädels, nämlich den Epitoticalücken zu artikulieren scheint. Bezüglich der Bezeichnung der unteren als Suboperculum folge ich nur einer oberflächlichen Ähnlichkeit in der Lagebezeichnung dieser Platte mit dem Suboperculum der Teleostomen. Vermutlich sind auch die dermalen flächigen Strahlenverknöcherungen der Radian des Ohrbogens innerhalb der Fische nicht konsolidiert genug, um eine einwandfreie Homologisierung durch den ganzen Unterstamm der Fische zu rechtfertigen. Aber zunächst kann wohl diese untere Platte den nächstliegenden Namen Suboperculum (Sop) tragen.

Der ventrale Rumpfpanzer der Asterolepiden ist dem der Coccosteiden so ähnlich, daß man aus einem Vergleich der Figuren 6 und 7 ohne weiteres die Homologie der Teile erkennen kann. Von den vier großen paarigen Platten habe ich die vorderen als Claviculae und somit als Deckknochen der Procoracoidea angesprochen (C), die hinteren als Deckknochen der Coracoidea und als Postclaviculae (Pc) bezeichnet. Zwischen diesen vier Platten liegt die rhombische Centralplatte, die ich nach der Analogie des Brustpanzers der Stegocephalen als Interclavicula (Episternum aut.) gedeutet habe. Bei diesen fünf Elementen erstreckt sich die Übereinstimmung der Asterolepiden und Coccosteiden auf fast alle Einzelheiten der Form und des gegenseitigen Lageverhältnisses, sodaß an ihrer Homologie wohl nicht zu zweifeln ist.

Eine Differenz ergibt sich nur insofern, als bei *Asterolepis* vor den genannten Platten keine mediane unpaare Platte gelegen ist, die man der Praeclavicula (Prc) der Coccosteiden gleichsetzen könnte. Dagegen finden sich zwei längliche symmetrische Stücke bei Coccosteiden und bei *Asterolepis*, aber es fragt sich, ob beide einander homolog sind. Bei *Asterolepis* scheint jedenfalls, wie dies auch TRAQUAIR angiebt, nur dieses eine Paar schmaler Plättchen (Jg) vorhanden gewesen zu sein, die TRAQUAIR als Semilunaria bezeichnet hat. Bei *Bothriolepis* findet sich dagegen an ihrem Platze eine unpaare Platte. Ob diese nun den Praeclaviculae der Coccosteiden oder den hier als Jugularia bezeichneten Elementen von *Asterolepis* homolog sei, muß ich dahingestellt sein lassen, glaube aber diesen Differenzen keinen großen Wert beilegen zu dürfen, weil diese Elemente nicht nur bei den Asterolepiden, sondern anscheinend auch bei den Coccosteiden erheblichen Schwankungen unterliegen.

Es ist jedenfalls die Übereinstimmung im Bau, der Lage und den gegenseitigen Beziehungen der ventralen Hauptplatten des Rumpfpanzers bei den Asterolepiden und Coccosteiden eine so große, daß man sich der Überzeugung nicht länger wird verschließen können, daß beide Typen auf das engste mit einander verwandt sind. Schon HUXLEY hatte dies scharf betont, aber da gerade die fruchtbarsten Ichthyologen unserer Zeit, A. SMITH WOODWARD und BASHFORD DEAN, die gegenteilige Ansicht COPE'S in ihren Handbüchern vertreten haben, so schien es mir angebracht, jene ältere Anschauung eingehend zu begründen und durch Gegenüberstellung der Fig. 6 und 7 jedem anschaulich zu machen.

Die „Ruderorgane“ der Asterolepiden haben ebenfalls ihr Homologon bei Coccosteiden. Bei *Coccosteus* selbst (Fig. 6) sind

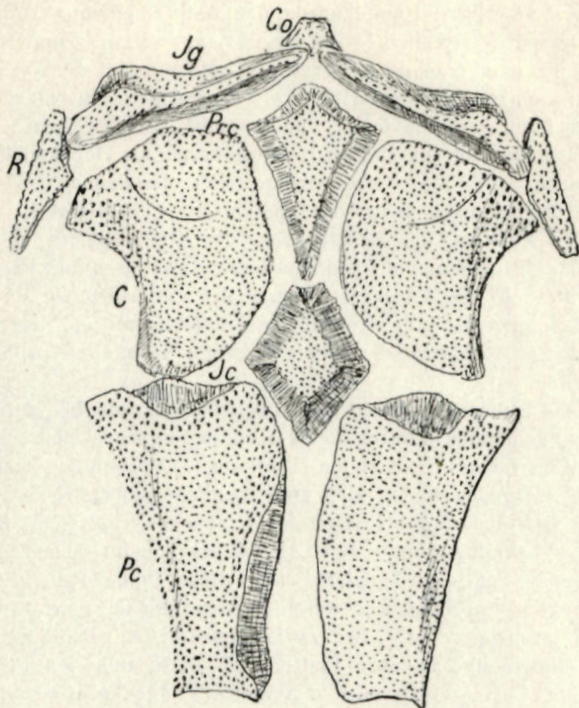


Fig. 6. Ventralstücke des Rumpfschutzes von *Coccosteus decipiens* aus dem Mitteldevon von Schottland.

C = Claviculae, Jc = Interclavicula, Pc = Postclaviculae, Prc = Praeclaviculae, Jg = Jugularia, Co = Copula, R = Ruderorgan, hier als wenig beweglicher Seitenstachel ausgebildet.

dieselben allerdings klein, aber bei *Leptosteus (Brachydirus v. KOEN.) bickensis v. KOEN. sp.* erreichen sie fast dieselbe Länge wie der Rumpfschutz. Es scheint mir, daß diese eigentümlichen Seitenstacheln zurückzuführen sind auf die Seitenhörner der Cephalaspiden und Drepanaspiden, die auch in den sog. Kopfseitenstacheln der Trachyacanthiden wiederkehren. Noch innerhalb der Coccosteiden im weitesten Sinne scheinen sie bei *Phlyctenaspis* aus dem Unterdevon eine Ausbildung zu besitzen, die an diejenige der Cephalaspiden erinnert. Ist also das Ruderorgan der Asterolepiden an sich nichts fremdartiges, so überrascht doch zweierlei an ihnen, erstens ihre Gelenkung an den Claviculae und ihre Quergliederung an dem sog. Ellenbogengelenk.

Die Angliederung an die Claviculae ist aus ihrem Lageverhältnis bei *Coccosteus* leicht abzuleiten (Fig. 6 und 7). Zudem

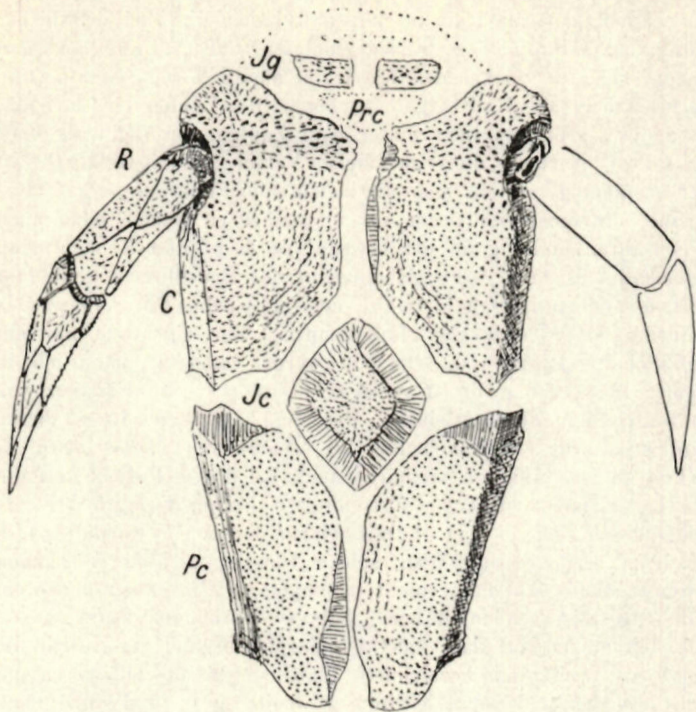


Fig. 7. Ventralstücke des Rumpfpanzers von *Asterolepis Milleri* aus dem Mitteldevon von Schottland.

C = Claviculae, Jc = Interclavica, Pc = Postclavicae, R = Ruderorgan, an einem Seitenzapfen der Claviculae articulierend. Jg = fragliche Repräsentanten der Jugularia; bei dieser Deutung würde Prc die Lage der hier nicht vorhandenen Praeclavica andeuten.

zeigt *Acanthaspis* eine Ausbildung, die zwar nach anderer Richtung abweicht, aber doch den Anschluß der Seitenstachel an die Claviculae zeigt. Hier ist der Stachel grösser als bei *Cocosteus*, einem dorsalen Flossenstachel nicht unähnlich, und an einer grossen quadratischen Platte seitlich angewachsen, die man nun als Clavicula ansprechen kann. Bei *Asterolepis* ist aber das ganze Organ bei gesteigerter Funktion beweglich geworden, indem es erstens in einzelne Platten zerlegt wurde, zweitens in halber Länge eine ausgeprägte gelenkige Quergliederung erfuhr und schliesslich an seinem proximalen Ansatz an der Clavicula ein ganz absonderliches Zapfengelenk bildete, wie es in der ganzen Wirbeltierreihe nie wieder vorgekommen ist. Das proximale dorsale und ventrale Stück des Ruderorgans greifen um einen vorspringen-

den Zapfen der Clavicula herum und haben ihn bei den bisher bekannten Asterolepiden so fest umfaßt, daß er nur noch auf einem schmalen Sockel den Claviculis ansitzt. Ein Gefäß- und Nervenloch für das Ruderorgan durchbohrt den Zapfen der Clavicula, ein anderes größeres liegt hinter dem Zapfen, ein kleineres über demselben. Auch aus dieser dreifachen Versorgung mit Gefäß- bzw. Nervenstämmen ergibt sich die bedeutende Funktion jener Ruderorgane, die einerseits wegen ihres spezifischen Baues, dann auch wegen ihrer Stellung an der Grenze von Kopf und Kiemenregion keinesfalls als Arme bzw. Homologon der Brustflossen betrachtet werden können. Daß letztere *ceteris paribus* bei *Cocosteus* vielmehr hinter dem sog. Rumpfpanzer, der eigentlich nur ein Hals-Schulter-Panzer ist, erwartet werden müssen, habe ich in meiner Besprechung des *Cocosteus* erläutert. Die Existenz von konzentrischen Skulpturleisten, die dem ausgeschweiften oberen Hinterrand der Postclaviculae bei *Asterolepis Milleri* (Fig. 5 und 8) folgen, könnten vielleicht auch bei diesen Formen auf die einstige Existenz paariger Extremitäten hinweisen etwa an dem Platze, den ich in Fig. 8 mit einem Kreuz in einem Kreise bezeichnet habe. Daß aber solche Flossen wirklich vorhanden waren, möchte ich damit nicht behaupten, vielmehr nur andeuten, wo sie gesessen haben müßten, falls sie vorhanden waren.

Ich nehme an, daß die Opercularplatten und namentlich die obere als Operculum bezeichnete Platte gegen das Suboperculum, das Cleithrum und Supracleithrum beweglich war, und stütze mich dabei einerseits auf die häufig eingetretenen Verschiebungen dieser Platten gegen die Schulterplatten und auf die vorher besprochene sekundäre Skulpturierung auf dem überdeckten Oberrand des Suboperculums (Fig. 5). Demgemäß möchte ich die Existenz von Kiemenöffnungen unter das Operculum verlegen.

Zu der Form und Schuppenbedeckung der Schwanzregion habe ich der Darstellung R. H. TRAQUAIR's nicht neues hinzuzufügen.

Der **generischen Einteilung** der Asterolepiden stehen verschiedene Schwierigkeiten im Wege. Zuerst beschrieben wurden 1840 von EICHWALD (1) Reste von *Asterolepis* und *Bothriolepis*. Einige Jahre später 1846 beschrieb AGASSIZ die bekannte schottische Form als *Pterichthys Milleri*. Dieser Name hat sich nun überall eingebürgert, nachdem PH. G. EGERTON (3) geglaubt hatte, wesentliche Unterschiede zwischen dem russischen *Asterolepis* und dem schottischen *Pterichthys* finden zu können. Diese angeblichen Unterschiede wurden dann von R. H. TRAQUAIR als irrtümlich festgestellt, und von ihm, als einziger wesentlicher Unterschied zwischen beiden erkannt, daß das Nuchale bei

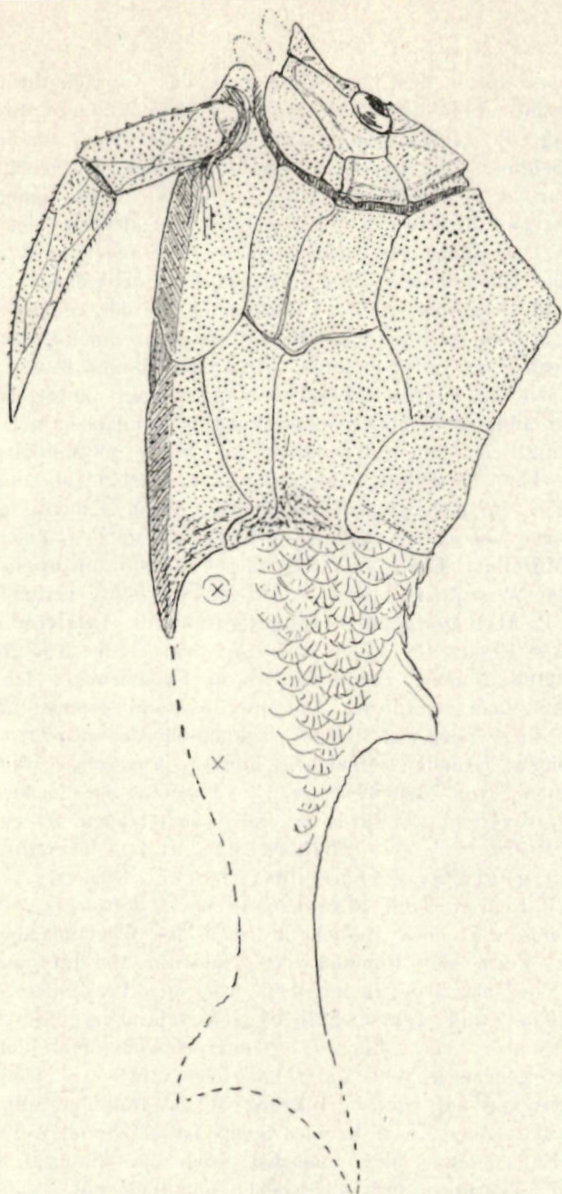


Fig. 8. Rekonstruierte Seitenansicht von *Asterolepis Milleri* aus dem Mitteldevon von Schottland in natürlicher Gröfse. Nach persönlicher Angabe von Herrn Dr. R. H. TRAQUAIR zeigt die Schwanzflosse namentlich an einem Exemplar des Museums in Manchester eine weniger konkave Ausbiegung des Hinterrandes, als es meine Zeichnung darstellt.

Asterolepis aufser dem Operculum auch das Supracleithrum überrande, während es bei *Pterichthys* von dem letzteren überrandet wird (Fig. 5). Indem TRAQUAIR dieses Merkmal zur ferneren Unterscheidung von *Asterolepis* und *Pterichthys* als genügend ansah, war er genötigt, für eine schottische Form einen neuen Gattungstypus *Microbrachius* aufzustellen, bei dem nur der vordere Teil des Operculum von dem Nuchale überrandet wird. Schon allgemeine Erwägungen müssen meines Erachtens davon abhalten, auf Grund so unwesentlicher Differenzen, wie der randlichen Verbindungsart zweier Rumpflattens, Gattungen auseinander zu halten, umso mehr als alle anderen Organisationsverhältnisse dieser drei Typen die engste Übereinstimmung zeigen und gelegentlich auch bei anderen Placodermen ähnliche Änderungen in der Plattenverbindung eintreten. Irgend welche tiefere physiologische Bedeutung kann jedenfalls dieser Verfalzungsart nicht zukommen. Diejenigen, die trotzdem auf den eingebürgerten Namen *Pterichthys* nicht gerne verzichten möchten, erlaube ich mir — einer mündlichen Mitteilung TRAQUAIRS folgend — darauf hinzuweisen, dafs der Name *Pterichthys* bereits 1839 von SWAINSON vergriffen war, wie O. P. HAY gelegentlich festgestellt hat.¹⁾ Letzterer brachte daher als Ersatz für *Pterichthys* AG. den 1859 von BLEEKER aufgestellten Namen *Pterichthyodes* in Erinnerung. Ich glaube nun, dafs man von dieser Änderung Abstand nehmen und auch den allerdings noch unvollständig bekannten *Microbrachius* TRAQU. aus obigen Gründen einziehen kann. Abgesehen von älteren Synonymen, von denen schon CH. PANDER 18 Namen unter *Asterolepis* vereinigte, würde ich also vorschlagen *Pterichthys* AG. (*Pterichthyodes* BLEEKER) und *Microbrachius* TRAQUAIR als Synonyma des älteren Namens *Asterolepis* zu betrachten. Der kanadische *Bothriolepis canadensis* WHIT. und wohl noch ähnliche Formen aus England sind durch niedrige Form des Rumpfskeletes, anderen Verlauf der Axialkanäle, ein unpaares Skelettstück vor den Claviculae, längere Ruderorgane und wahrscheinlich auch schwächere Beschuppung des Schwanzes von *Asterolepis* unterschieden und demgemäfs wohl als generisch selbständig anzusehen. Ob sie freilich den von EICHWALD auf isolierte Plattenreste aus Russland aufgestellten Namen *Bothriolepis* mit Recht tragen, ist eine andere Frage, zu deren Entscheidung mir zunächst noch das Material mangelt. Herr Dr. TRAQUAIR teilt mir soeben mündlich mit, dafs er im

¹⁾ Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America by O. P. HAY. (Bull. U. S. geological Survey, No. 179. Washington 1902. S. 343.

Breslauer Museum russische *Bothriolepis*-Platten studiert habe, und daß diese wesentliche Differenzen gegenüber den kanadischen und den englischen „*Bothriolepis*“ Formen nicht zu bieten scheinen. So kann der von PANDER schon eingezogene Name *Bothriolepis* mit dem neuen Typus des *B. canadensis* WHIT. vorläufig fortbestehen.

Die **phyletische Stellung** der Asterolepiden genau zu präzisieren, ist zur Zeit leider noch nicht möglich. In keinem Gebiet der Wirbeltierkunde gehen die Meinungen über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gruppen so weit auseinander wie hier. Nachdem ZITTEL den Begriff der Placodermen auf die Asterolepiden und Coccosteiden beschränkt, aber diese Formen in enger Nachbarschaft mit den Pteraspiden und Cephalaspiden belassen hatte, haben namentlich zwei Vorschläge von EDW. COPE vielfach Anklang gefunden. Der eine ging dahin, die Coccosteiden mit den Dipnoern zu vereinigen. Sie werden namentlich in den englischen und amerikanischen Handbüchern gewöhnlich als *Arthrodira* den Sirenoidea, den echten Dipnoern gegenübergestellt.¹⁾ Andererseits waren bereits von COPE 1885 die Asterolepiden als „*Antiarcha*“ zu höherem Range erhoben und in der Folge mit den Pteraspiden, Cephalaspiden und deren Verwandten in Beziehung gebracht. BASHFORD DEAN hat in seiner neuesten Arbeit über Placodermen (3) den *Arthrodira* die *Anarthrodira* (*Macropetalichthys*) gegenübergestellt und beide als *Arthrognathi* zu einer „Klasse“ vereinigt, die er von den Fischen trennte. Von A. WOODWARD waren die Ostracodermi in die Ordnungen der *Heterostraci* (*Pteraspidae*), *Osteostraci* (*Cephalaspidae* und *Tremataspidae*) und *Antiarcha* (*Asterolepidae*) geschieden worden.

Es schiene mir vermessen, schon jetzt bei unserer mangelhaften Kenntnis der meisten dieser Formen eine morphogenetische oder gar phylogenetische Gliederung dieses ganzen Formenkreises vorzunehmen. Je größer das Interesse ist, das sich naturgemäß an diese ältesten Wirbeltierreste knüpft, um so vorsichtiger sollte man in morphologischen Fragen ihnen gegenüber sein; umso weniger ist man allerdings auch berechtigt, Ansichten, die anderwärts für richtig gehalten werden, ohne weiteres auf diese Typen zu übertragen, deren Organisation sich zweifellos weit von denjenigen der später gefestigten Typen des Wirbeltierstammes entfernte. Nur soviel scheint mir schon jetzt annehmbar, daß man wie früher zusammenhalten kann

¹⁾ K. v. ZITTEL: Handbuch II, S. 151. — A. SMITH WOODWARD: Cat. foss. Fishes. British. Mus. II, S. 276.

1. Die Coccosteiden, Dinichthyiden, Mylostomatiden und deren Verwandte.
2. Die Plyctenaspiden und Heterosteiden.
3. Die Homosteiden.
4. Die Macropetalichthyiden.¹⁾
5. Die Asterolepiden.

Alle diese wird man vielleicht, weil ihr Kopf und Rumpf von ihrem Rückenskelett scharf geschieden sind, als „*Temnauchenia*“ bezeichnen können und sie dadurch in Gegensatz bringen zu den sehr divergent organisierten „*Holauchenia*“, die die Pteraspiden, Tremataspiden, Cephalaspiden, Birkeniiden, Drepanaspiden und Coelolepiden umfassen würden. Für die Beurteilung der genetischen Beziehungen dieser Gruppen zu einander und den *Temnauchenia* wird man meines Erachtens mit einigen Vorurteilen brechen müssen, wozu ich namentlich folgende Ansichten rechnen möchte.

1. Dafs gröfsere dermale Skelettanlagen auch phylogenetisch immer aus vielen kleinen Skelettanlagen hervorgegangen sein müßten, wird allgemein angenommen. Nach dieser Auffassung müßten die Formen mit der ausgedehntesten Plattenbildung zuletzt aufgetreten sein. Es ist aber nach allen geologischen Funden gerade umgekehrt, die Pteraspiden-Gattung *Cyathaspis*, deren Kopf und Rumpf durch ein dorsales und ein ventrales einheitliches Skelettstück futteralartig umhüllt werden, ist der älteste dieser Typen. Sie stammt aus der Wenlock-Stufe des Obersilur, während erst an dessen Grenze gegen das Devon Formen mit kleineren Skelettplatten auftreten. Es scheint also vielmehr, dafs stammesgeschichtlich eine Zerlegung oder Auflösung der anfangs zusammenhängenden Körperbedeckung eingetreten ist.

2. Ein anderes Vorurteil ist, dafs die knorpelige Ausbildung der Skeletteile immer deren knöchernem Zustand vorangegangen sein müsse. Auch das trifft sicher nicht in allen Fällen zu. Wie einige Ganoiden des Devons, zeigt auch ein Coccosteide von Wildungen bereits verknöcherte Wirbelkörper und eine deutlich abgegrenzte, verknöcherte Schädelkapsel. Innerhalb der historischen Entwicklung der Cyclostomen zeigt sich eine schrittweise Reduktion der Verknöcherung, derart dafs bei *Palaeospondylus* noch dichte Verkalkungen vorliegen, bei einem neuen Cyclostomen aus dem unteren Perm zellige Inkrustationen wie bei Selachiern auftreten, und im oberen Perm die Kalksalzablagerung im Innenskelett bereits bis auf geringe Spuren verschwunden ist. Es scheint mir deshalb auch nicht richtig, dafs man die heut

¹⁾ Gegenüber BASHFORD DEAN muß ich die Ueberzeugung festhalten, dafs der Rückenpanzer dieser Formen nur das Kopfschild bis zur Halsgrenze enthält.

lebenden Knorpelfische eben wegen ihrer unvollkommenen Skelettbildung für primitiver ansieht als jene ältesten Repräsentanten des Fischtypus, die meines Erachtens eine ancestrale Stellung gegenüber Holocephalen und Selachiern einnehmen.

3. Der gewöhnlich als sehr scharf angenommene Unterschied zwischen inneren und dermalen Skelettgebilden scheint wenigstens bei den jüngeren Placodermen kaum durchführbar. Einerseits nehmen Innenskelettstücke wie der Unterkiefer einen durchaus dermalen Charakter an, und andererseits scheinen dermale Elemente in der Regel innere Skelettelemente zur Grundlage und darum gröfsere morphologische Bedeutung zu haben, als man ihnen gewöhnlich zuschreibt.

4. Es scheint mir auch durchaus unberechtigt, in Formenreihen der Regel nach mit aufsteigenden Entwicklungstendenzen zu rechnen, da absteigende, die zu Degenerationen führen, wohl nahezu ebenso zahlreich sind wie jene. Das aber sind, wie gesagt, nur Hinweise darauf, dafs mit den üblichen Anschauungen über stammesgeschichtliche Prozesse diesen ältesten Fischtypen gegenüber kaum auszukommen ist. Dafs wir bei *Coccosteus* eine hochentwickelte Beckenbildung antreffen, ist jedenfalls auch ein Moment, welches sich mit der bisherigen Beurteilung der Fische als Stammformen der Tetrapoden kaum in Einklang bringen liefse. Die Klärung dieser Fragen dürfte uns noch manche Ueberraschung für die Stammesgeschichte der Wirbeltiere bringen. Zu einer Verteilung des Placodermata im weitesten Sinne in getrennte Klassen liegt meines Erachtens noch kein zwingender Grund vor, ebenso scheint mir auch ihre fernere Zurechnung zu dem Unterstamm der Fische durchaus gerechtfertigt, wogegen ihre Einreihung in die Ganoiden wohl ihrer ancestralen Stellung zu verschiedenen Fischtypen nicht genügend Rechnung trug.

Die wichtigsten Arbeiten über Asterolepiden:

1. E. v. EICHWALD: Die Thier- und Pflanzenreste des alten rothen Sandsteins und Bergkalks im Nowgorodschen Gouvernement. (Bull. Scient. de l'Academie Impér. de St. Pétersbourg 1840.)
2. L. AGASSIZ: Monographie des poissons fossiles du vieux grès rouge. Neuchâtel 1846.
3. PH. EGERTON: Palichthyologic notes. (Quart. Journ. geol. Soc. IV, S. 302. London 1848.)
4. CH. PANDER: Ueber die Placodermen des devonischen Systems. St. Petersburg 1857.
5. E. BEYRICH: Ueber einen *Pterichthys* von Gerolstein. (Diese Zeitschr. 1877, S. 751.)
6. EDW. COPE: The position of *Pterichthys* in the system. (Am. Naturalist XIX, S. 289. 1885.)
7. J. F. WHITEAVES: Illustrations of the fossil Fishes of the devonian Rocks of Canada. Part. I. (Transact. Roy. Soc. Canada, Sect. IV, 1886.) 1887.

8. K. V. ZITTEL: Handbuch der Palaeontologie III, S. 151.
 9. R. H. TRAQUAIR: On the structure and Classification of the *Asterolepidae*. (Ann. Mag. Nat. Hist. (6) II, S. 485.) 1888.
 10. J. V. ROHON: Ueber *Pterichthys*. (Verhandl. d. Russ. k. mineralog. Ges. zu St. Petersburg XXVIII, 1891.)
 11. A. SMITH WOODWARD: Catalogue of the fossil Fishes of the British Museum. Part. II. London 1891. S. 203.
 12. R. H. TRAQUAIR: A monograph of the fishes of the Old Red Sandstone of Britain. Part. II, 1. The *Asterolepidae*. London 1894. (Palaeontographical Society.)
 13. BASHFORD DEAN: Palaeontological Notes III, Further Notes on the Relationships of the Artrognaithi. (New York Acad. Scienc. Memoires vol. II, part. III.) New York 1901.
 14. O. JAEKEL: Ueber *Cocosteus* und die Organisation der Placodermen. (Sitz.-Ber. der Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin. Februar 1902.)
-