

O. JAEKEL:

### **Über die Organisation und Lebensweise der Asterolepiden**

Seit ihrer ersten Beschreibung durch HUGH MILLER haben die Asterolepiden den Anspruch gewahrt, der sonderbarste Typus aller Wirbeltiere zu sein. Daß sie trotz ihrer Eigenart und zeitlichen Beschränkung auf das Mittel- und Oberdevon eine nahezu weltweite Verbreitung auf der nördlichen und südlichen Hemisphäre erlangten, hat sie auch stratigraphisch zu einem wichtigen Typus gemacht.

Nachdem ihre Form durch CHR. PANDER und R. H. TRAQUAIR in den äußeren Verhältnissen geklärt war, blieb das Rätsel ihrer Organisation in physiologischer Hinsicht bestehen, und wenn mein Satz, daß die Form der Ausdruck ihrer Funktion ist, auch hier Geltung hat, dann müssen wir endlich die eigenartige Form ihres Kopfes, den umfassenden starren Panzer ihres Rumpfes und die unvergleichlichen Ruderorgane verstehen lernen, die bisher weit divergierende Auffassungen fanden und auch genetisch völlig rätselhaft blieben.

Der Kopfpanzer, der einen rundlichen Deckel auf dem Rumpfpanser bildet, verdankt seine Form vor allem der eigenartigen Bißart,

die auch für die *Arthrodira* charakteristisch ist und die ich kurz als „Fallbiß“ bezeichnet habe. Derselbe beruht darauf, daß das Kopfdach auf Rollgelenken am Schultergürtel durch die Rückenmuskeln emporgezogen wird und dabei unter Vorschub des Unterkiefers den Mund öffnet. Es ergab sich daraus die erstaunliche Folgerung, daß bei diesen alten Wirbeltieren der Unterkiefer noch nicht genügend muskuliert war, um selbständig an den Kopf angezogen zu werden. Die Bewegung in den beiderseitigen horizontalen Scharnieren des Schulderskelettes ermöglichte in jedem Falle nur eine genau vertikale bzw. sagittale Bewegung des Kopfes auf der Schulter.

Bemerkenswert ist, daß die Scharnierbildung bei den *Arthrodiren* und *Asterolepiden* in verschiedener Weise erfolgte, in dem die vortretende Rolle bei den *Arthrodiren* auf den oberen Seitenplatten (*Collaria* JKL.) des Schultergürtels, bei den *Asterolepiden* aber auf den entsprechenden Kopfplatten (*Paroccipitalia*) liegt. Der Rolle entspricht bei beiden Typen ein hohles Lager auf der korrespondierenden Platte, bei den *Asterolepiden* also auf den vorderen Seitenplatten des Rumpfskelettes. Diese Scharniere konnten bei ihrer paarigen Funktion natürlich nur in einer horizontalen bzw. transversalen Ebene liegen.

Mundteile fehlen den *Asterolepiden* nicht, wie EDW. COPE annahm, und ihrer Bezeichnung als „*Agnatha*“ zugrunde legte. Sie sind aber nur zart verknöchert. Die Teile des Unterkiefer-Apparates einschließlich des Hyoidbogens waren an dem Seitenrande des dorsalen Kopfpanzers angehängt. Nach der geringen Größe der Mundteile und der Enge des Mundes kann die Nahrung der *Asterolepiden* nur aus kleinen, wenig widerstandsfähigen Tieren, vermutlich aus weichen Würmern bestanden haben. Die Mundteile der *Asterolepiden* sind ganz eigenartig, wenn auch Beziehungen zu den *Arthrodira* und den *Chondrostea* vorhanden sein mochten.

Die Größe und Festigkeit des Rumpfskelettes beruht offenbar auf zwei Momenten: einerseits auf der geschilderten Gelenkbildung des Kopfes, für den der Rumpf das nötige Widerlager bildete, und andererseits auf der Spezialisierung der Ruderorgane, die vorn seitlich am Unterrand des Rumpfpanzers ihren Stützpunkt fanden. Die weite Ausdehnung des Rumpfpanzers in kaudaler Richtung dürfte darin ihre Erklärung finden, daß die *Asterolepiden* im allgemeinen fest im Sand lagen, sich mit ihrem Schwanz einbuddelten und ihren vorragenden Kopf und Rumpf rein defensiv gegen Angriffe sicherten. Die Gliederung ihres Rumpfskelettes steht dem der *Arthrodira* sehr nahe, ist aber wie in allen Gruppen der niederen Fische selbständig erfolgt und nicht in allen

Einzelheiten auf einen festgelegten Typus zurückzuführen. Da das ganze Rumpfskelett rein dermal ist, war es natürlich ganz verfehlt, daß GUIDO HOFFMANN seine Platten mit Namen wie Scapula, Coracoid und Procoracoid versah, da diese Elemente ausschließlich dem inneren primären Skelett angehören.

Die „Arme“ der Asterolepiden, denen schon PANDER offenbar aus Vorsicht den unverfänglicheren Namen „Ruderorgane“ gab, sind rein dermal verknöcherte, hohle Stacheln, die sich mit ihren proximalen Stücken so fest in den seitlichen Vorderrand des Rumpfpanzers eindrängten, daß sie an diesem schließlich einen halbkugeligen Zapfen zwischen sich herausmodellierten, der nun von ihnen wie ein umgekehrtes Kugelgelenk umfaßt wird. Die Stellung dieses Gelenkzapfens entspricht der neueren Darstellung G. HOFFMANNS nicht; er ist fast ganz nach hinten gerichtet und die Drehungsmöglichkeit der Ruderorgane lag ungefähr in einem rechten Winkel zwischen der transversalen und der kaudalen Richtung. Man findet auch keine Exemplare, an denen die Ruderorgane, ohne daß ein Bruch vorliegt, weiter vorwärts gebogen sind als in die transversale Seitenrichtung. Da den rilligen Rändern der löffelartigen Gelenkstücke der Ruderorgane noch eine dicke Knorpelschicht auflag, konnten die Ruderorgane auch keine nennenswerte Drehung von oben nach unten erfahren. Sie waren ganz auf horizontale Drehbewegungen beschränkt. Es kann also gar keine Rede davon sein, daß sie nach vorn gebogen oder gar zum Stechen benutzt werden konnten, wie G. HOFFMANN dies dargestellt hat und leider auch neuere Handbücher reproduzierten. Ganz verfehlt war auch die Annahme von H. SIMROTH, daß der „Arm“ der Asterolepiden den Ausgangspunkt des Tetrapoden-Armes gebildet habe. Das Ruderorgan hatte genetisch nicht das geringste mit den vorderen Gliedmaßen der Wirbeltiere zu tun. Es stellt, wie ich schon vor Dezennien begründete, nur eine Spezialisierung der Seitenstacheln dar, die wir bei Arthrodiren, Acanthaspiden und in primitiver Form bei Cephalaspiden, Psammosteiden und anderen Goniasspiden antreffen. Sie sind vor allem höher spezialisiert als bei den letztgenannten älteren Formenkreisen, indem sie von der Wangenregion des Kopfes auf die Schulterregion rückten, an dieser beweglich wurden und in ihrer Längsachse eine Quergliederung erfuhren („Ellbogengelenk“ SIMROTHS).

Daß an Stelle der vorderen Gliedmaßen hier so eigenartige Ruderorgane entstanden, ist natürlich nur verständlich aus einer entsprechenden Funktion ihrer Vorgänger, d. h. also den seitlichen Kopfstacheln der Goniasspiden. Die letzteren müssen sich dadurch fortbewegt haben, daß

sie durch alternierende Kontraktionen ihrer dorsalen Längsmuskeln ihren Kopf abwechselnd links und rechts wendeten, dabei ihre Seitenschwanzstacheln seitlich in den Boden stießen, sie dann anzogen und so einen höchst merkwürdigen Gang zuwege brachten, den ich als „Wendelgang“ bezeichnen möchte. Diese Gangart, dieses „Wendeln“ ermöglichte diesen Formen eine gewisse, natürlich äußerst schwerfällige und langsame Vorwärtsbewegung ihres Rumpfes, ohne daß sie ihren Schwanz in Bewegung zu setzen brauchten und dabei den Sand aufwühlten. Ich habe vor vielen Jahren (Selachier von Bolca, Berlin, J. Springer 1894 S. 87) auf eine physiologisch vergleichbare Bewegungsart der Rajiden aufmerksam gemacht, die bei ihnen durch den „Finger“ der Bauchflossen unterhalb der großen Brustflossen erfolgt, also ohne daß diese ihre übliche Wellenbewegung ausführen.

Bei den Asterolepiden ist dieser sonderbare Wendelgang nun zu einer stakenden Ruderbewegung ausgebildet, wobei die distalen, außen stets geglätteten Endstücke in den Boden gestoßen wurden und der Rumpf alternierend rechts und links etwas angehoben wurde. Das „Ellbogengelenk“ entspricht dabei ebenso dem Bedürfnis einer passiven Nachgiebigkeit wie einer aktiven Bewegungssteigerung. Diese Bewegung ist aber bei den Asterolepiden immerhin so vervollkommenet, daß sie die vorderen Gliedmaßen, die bei den Cephalaspiden noch vorhanden waren, gänzlich entbehren konnten. Beachtenswert ist, daß diese Ersatzorgane für die vorderen Gliedmaßen, genau wie in der Phylogenie der Tetrapoden, bei fortschreitender Organisation nach hinten rückten, um dem vordersten Teil des Körpers, vor allem dem Munde, einen größeren Aktionsradius zu schaffen, und daß sie ebenfalls eine Quergliederung erfuhren, die aber natürlich nur ein Analogon zu dem Ellbogengelenk der Tetrapoden darstellt.

Alles in allem sind die Asterolepiden also tatsächlich der sonderbarste, im höchsten Grade spezialisierte und durchaus aberrante Typus der Wirbeltiere. Neben den Arthrodira bilden sie einen selbständigen Typus meiner Hypostomata, der aber durch aberrante Spezialisierung in mancher Hinsicht auf das Niveau der Malacostomata zurücksank, denen ich sie 1911 in meinem System der Wirbeltiere noch provisorisch angehängt hatte.

---