

Über die morphologische Deutung der Flossenstacheln einiger Haifische

Autor(en): **Peyer, Bernhard**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern**

Band (Jahr): **14 (1957)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-319485>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Über die morphologische Deutung der Flossenstacheln einiger Haifische

Mit 10 Tafeln und 7 Abbildungen im Text

Vor nunmehr 45 Jahren hatte ich die Freude, mich an der von HANS BLUNTSCHLI organisierten Forschungsreise nach Südamerika beteiligen zu können. Dabei konnte ich von dem älteren und erfahreneren Freunde vieles lernen. In dankbarer Erinnerung an die gemeinsam im Amazonas verbrachte Zeit erlaube ich mir, mich mit einem kleinen Beitrage zu dem zu seinen Ehren erscheinenden Festband einzufinden. Als Paläontologe habe ich dafür einen Fall ausgewählt, bei dessen Beurteilung vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse und paläontologische Befunde sich gegenseitig ergänzen.

Einige jetztlebende Haifische, wie zum Beispiel der «Port Jackson Shark» *Heterodontus* (= *Cestracion*), *Squalus acanthias* (= *Acanthias vulgaris*), siehe Abb. 1 und 3, und *Oxynotus centrina* (= *Centrina salviani*) besitzen zwei Rückenflossen, von denen jede an ihrem kranialen Ende mit einem kräftigen Stachel versehen ist. Diese Stacheln bestehen aus Dentin. Im Innern sind sie hohl. Die Höhlung wird im frei hervorragenden Teile des Stachels von einem Knorpelstab eingenommen. Die-

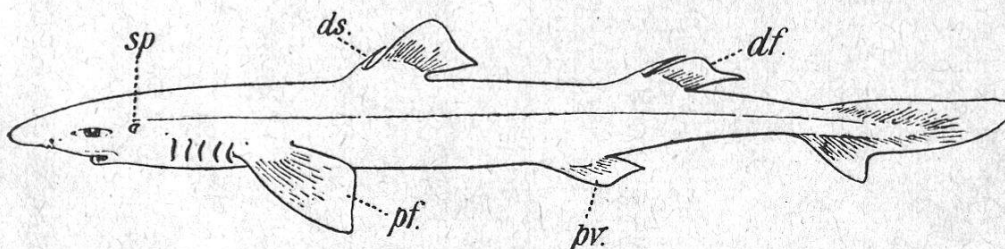


Abb. 1

Squalus acanthias, in seitlicher Ansicht. ds = hinterer Rückenstachel;
df = Rückenflosse; pf = Brustflosse; pv = Bauchflosse; sp = Spritzloch.

Aus E. S. GOODRICH (1909).

ser Stab hängt basal mit dem übrigen knorpeligen Stützskelett der Rückenflosse zusammen. An der im Fleische steckenden Basis des Stachels umgibt die Hartsubstanz nur die kraniale Partie des Knorpels, siehe Abbildung 2.

Querschnitte durch solche Stacheln zeigen einen Aufbau aus zwei verschiedenen Schichten. Die innere Schicht besteht aus einem Zahnbein, das von feinen, radiär verlaufenden Kanälchen durchsetzt ist. In der

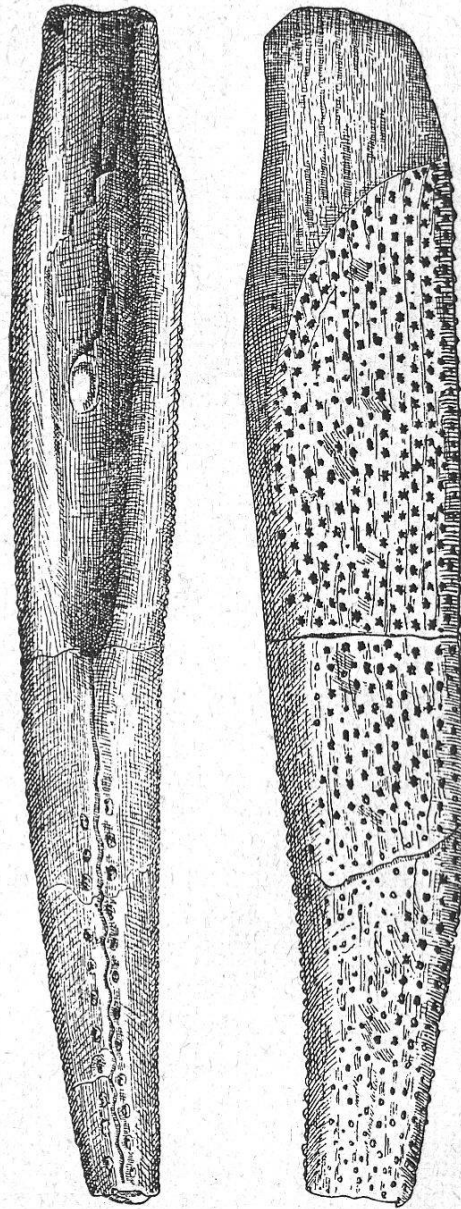


Abb. 2

Rückenflossenstachel des fossilen Haifisches *Asteracanthus ornatissimus* Ag., links in seitlicher, rechts in Rückansicht. Stark verkleinert. Aus K. A. v. ZITTEL, Grundzüge der Paläontologie (1923).

äußeren Schicht umschließen mehr oder weniger regellos angeordnete Bälkchen von Zahnbein größere und kleinere Hohlräume. Die äußere Schicht zeigt deshalb eine gewisse Ähnlichkeit mit dem sogenannten Bälkchenzahnbein oder Trabeculardentin, das sich im Innern vieler Zähne von Haifischen findet, während die innere Schicht in ihrem Bau mit dem normalen Zahnbein, dem Orthodentin von Haifischen, übereinstimmt; siehe Abb. 3 und 4 und Taf. I. Ein wesentlicher topographischer Unterschied besteht aber insofern, als das sogenannte Trabeculardentin, wo es an Gebißzähnen von Haifischen entwickelt ist, sich stets im Innern eines Mantels von Orthodentin vorfindet. Bei den beschriebenen Flossenstacheln dagegen liegt das Orthodentin innen. Es wird außen von einer dicht anliegenden, fest mit ihm verbundenen Hülle von trabeculardentin-ähnlicher Hartschubstanz umgeben.

Die ontogenetische Entwicklung der Rückenflossenstacheln von *Squalus acanthias* (= *Acanthias vulgaris*) ist von F. MARKERT, einem Schüler von W. SPENGLER, untersucht worden (MARKERT, F., 1896). Dabei zeigte sich, daß die beiden Hartschubstanzen, die im fertigen Flossenstachel fest und lückenlos miteinander verbunden sind, während der Entwicklung

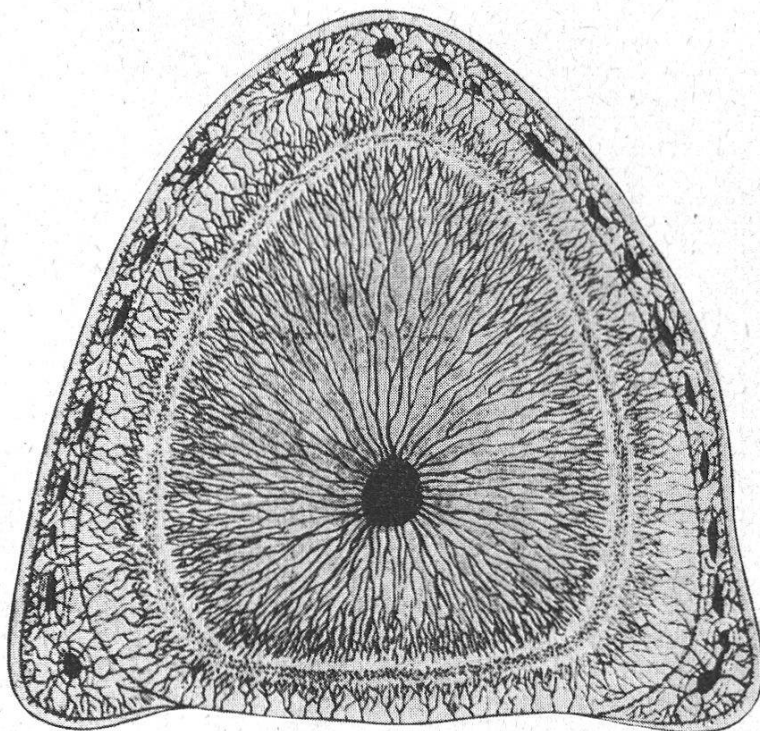


Abb. 3

Querschnitt durch einen Rückenflossenstachel von *Squalus acanthias*, etwas schematisiert. Vordere Kante des Stachels im Bilde oben. Nach F. MARKERT (1896) und P. RITTER (1900) aus STROMER v. REICHENBACH (1927).

durch einen weiten, von mesodermalem Gewebe erfüllten Zwischenraum voneinander getrennt sind; siehe Abb. 5. Trotz dieser komplizierten Ontogenese betrachtete F. MARKERT den Acanthias-Stachel als eine morphologisch einheitliche Bildung, als einen vergrößerten einfachen Hautzahn; siehe Abb. 6. C. BENDA (1882) und P. RITTER (1900) dagegen erblickten in ihm eine zusammengesetzte Bildung, «eine halbe kolossale Plakoidschuppe des HERTWIGSchen Schemas, in deren Pulpa der Flossenstachel liegt». Beobachtungen an fossilen Flossenstacheln aus der Trias

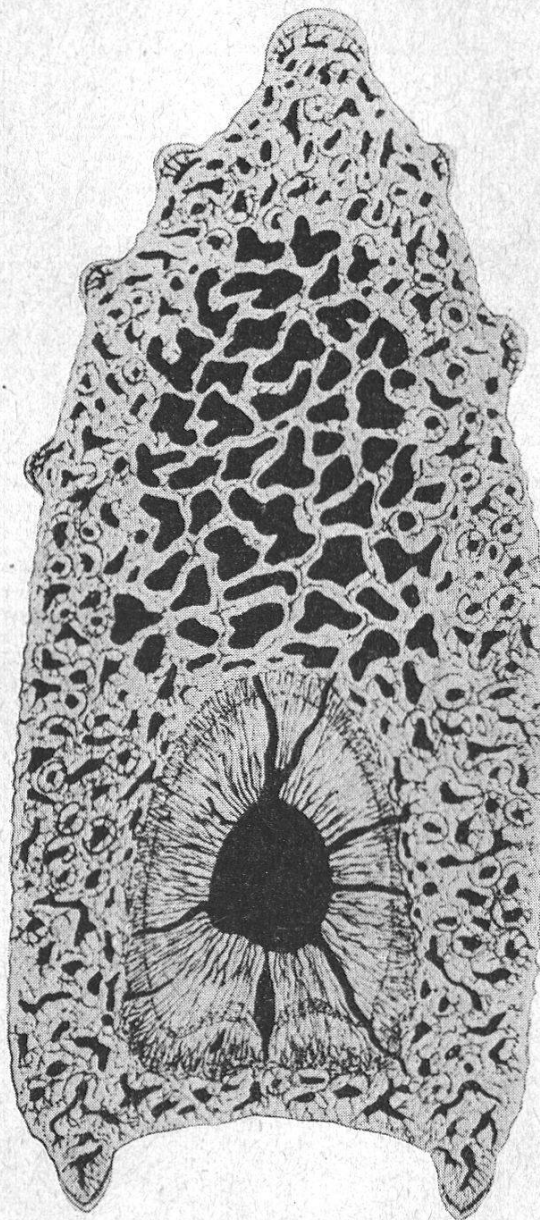


Abb. 4

Querschnitt durch einen Rückenflossenstachel des fossilen Haifisches *Nemacanthus monilifer*, etwa in halber Höhe des Stachels. Vordere Kante des Stachels im Bilde oben.

Aus E. STROMER v. REICHENBACH (1927).

und aus dem Jura führten mich zu einer Deutung, die sich sowohl von der Ansicht MARKERT's, als von der durch BENDA und durch RITTER vertretenen Anschauung wesentlich unterscheidet (PEYER, B., 1946).

Die erste eingehende Beschreibung zahlreicher fossiler Flossenstacheln von Haifischen findet sich in den *Recherches sur les poissons fossiles* (AGASSIZ, L., 1833—1843). Aus der späteren Literatur sei für unsere Untersuchung namentlich auf eine Arbeit von E. STROMER VON REICHENBACH (1927) hingewiesen. Bei Gelegenheit der Beschreibung von zum Teil riesigen Flossenstacheln aus dem Cenoman von Ägypten (*Hybodus* und *Asteracanthus*) untersuchte STROMER den Bau verschiedener jetztlebender und ausgestorbener Haifische an Hand von Querschnittsbildern. Er fand dabei, daß die untersuchten fossilen Stacheln den gleichen Aufbau aus einer orthodontinartigen Stammschicht und aus einer trabeculardentinartigen Mantelschicht aufweisen (siehe Abb. 3 und 4 und Taf. I). Neben dieser prinzipiellen Übereinstimmung im Aufbau besteht jedoch zwischen den Flossenstacheln mesozoischer Selachier und denjenigen von jetztlebenden Haifischen ein Unterschied, mit dem wir uns im Hinblick auf die morphologische Deutung des Baues der Stacheln zu befassen haben: Die Oberfläche der Rückenflossenstacheln der jetztlebenden Haie ist mehr oder weniger glatt. An den Stacheln fossiler Haie dagegen finden sich in wechselndem Maße Bildungen, die den Eindruck von Hautzähnnchen machen. Zum Teil nehmen sie, wie bei *Asteracanthus* (siehe Abb. 7), abgesehen von der im Fleische steckenden Basis, die ganze Oberfläche des Stachels ein, zum Teil sind sie auf den caudalen Rand des Stachels beschränkt. Nun erhebt sich die Frage: Sind diese Bildungen nur morphologisch belanglose Erhebungen im Relief der Stacheloberfläche oder handelt es sich um ursprünglich selbständige Hautzähnnchen? Im folgenden zu beschreibende Befunde an Flossenstacheln aus dem Mesozoicum und aus dem Karbon machen es überaus wahrscheinlich, daß es Hautzähnnchen sind. Dies führt mich hinsichtlich der Deutung des morphologischen Baues der Rückenflossenstacheln der genannten Haie zu folgender Auffassung:

Der innere Teil des Stachels dürfte aus einem einzigen, stark vergrößerten Hautzahn hervorgegangen sein, die äußere Schicht dagegen aus einer Vielheit von ursprünglich selbständigen Hautzähnnchen, deren Basen miteinander verschmolzen und so die Mantelschicht bildeten.

Die von F. MARKERT beschriebene Ontogenese der Flossenstacheln von *Squalus acanthias* spricht durchaus dafür, daß der innere Teil des Stachels ein ursprünglich selbständiges Hartgebilde darstellt; denn Stamm-

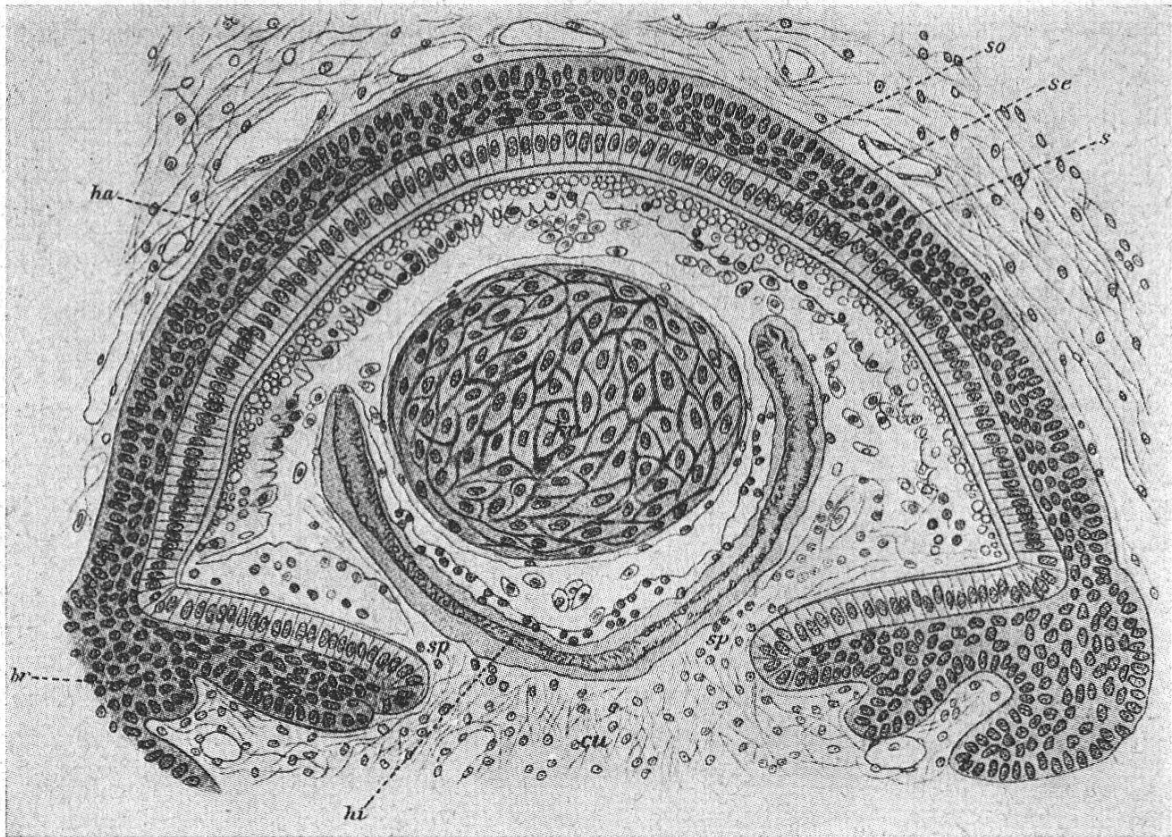


Abb. 5

Querschnitt durch ein Entwicklungsstadium eines Rückenflossenstachels von *Squalus acanthias*. kn = Knorpelstab; hi = hintere bzw. innere Hartschubstanz; ha = vordere bzw. äußere Hartschubstanz; s = Schmelz (nach anderen Vitrodentin); se = Schmelzepithel; br = Brücke, durch welche das Schmelzorgan mit der Epidermis zusammenhängt; sp = Spalte, durch welche die Pulpaöhle mit der Cutis der Flosse in Verbindung steht; cu = Corium. Nach F. MARKERT (1896).

teil und Mantelteil treten erst im Laufe der individuellen Entwicklung in enge Verbindung. Bei der Anlage sind sie durch einen weiten, von mesodermalem Gewebe erfüllten Zwischenraum voneinander getrennt. Ein Blick auf die jetztlebende Stachelroche *Raja clavata* zeigt, daß einzelne Hautzähne die Nachbarzähnen an Größe gewaltig übertreffen können. Ähnliche Größenunterschiede von morphologisch gleichwertigen Elementen bestehen auch zwischen den eigentlichen Gebißzähnen und den sogenannten Schleimhautzähnen vieler Elasmobranchier. Die Vorstellung, der Stammteil des Flossenstachels entspreche einem einzigen, gewaltig vergrößerten Placoidgebilde, erfährt dadurch eine Stütze, daß sich eine gleichartige Vergrößerung dermalen Hartgebilde in den oben genannten Beispielen tatsächlich feststellen läßt. Die Gebißzähne erlangen eine erhöhte funktionelle Bedeutung damit, daß sie an den

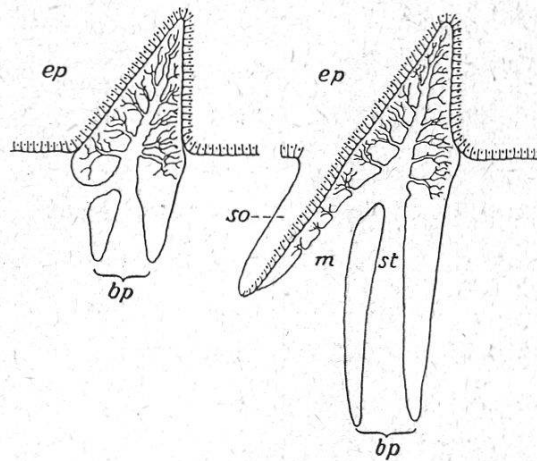


Abb. 6

F. MARKERT's morphologische Deutung des Rückenflossenstachels von *Squalus acanthias* als einer einzigen vergrößerten Placoidschuppe. Im Bilde links die Placoidschuppe, rechts der Flossenstachel. bp = Basalplatte; ep = Epidermis; m = Mantel; st = Stamm; so = Schmelzorgan. Aus F. MARKERT (1896).

unter ihnen liegenden knorpligen Teilen des Visceralskelettes Stützpunkte fanden. Auch bei der Genese des Flossenstachels dürfte die topographische Beziehung des dermalen Hartgebildes zum darunter liegenden knorpligen Stützskelett der Flosse die funktionelle Bedeutung erhöht haben. Für die Homologie des Stammteiles des Stachels mit einem einzigen vergrößerten Placoidgebilde spricht auch der histologische Charakter. Das Bild der radiär ausstrahlenden, sich nach der Peripherie hin verengenden Kanälchen entspricht dem Bilde eines vergrößerten Hautzahnnes.

In dem auf Tafel II abgebildeten Querschliff durch einen Stachel von *Ctenacanthus* läßt sich eine innere, orthodontinartige Schicht von Stammdentin nicht erkennen. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß der Schliff zu nahe an der Stachelbasis geführt werden mußte, die in manchen Fällen nur aus Manteldentin bestehen kann. Für den Nachweis von Stammdentin im *Ctenacanthus*-Stachel wäre die Anfertigung weiterer, näher an der Stachelspitze geführter Querschliffe erforderlich. Dafür stand mir kein geeignetes Material zur Verfügung.

Für die weitere Vermutung, die äußere Schicht des Flossenstachels, das Manteldentin, sei aus der Verschmelzung der Basen von zahlreichen ursprünglich selbständigen Hautzähnen hervorgegangen, liefern die adulten Rückenflossenstacheln jetztlebender Haifische keine Anhaltspunkte, denn die Oberfläche der Stacheln ist mehr oder weniger glatt.

Irgendwelche an Hautzähnchen erinnernde Bildungen habe ich nicht finden können. Trotzdem halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß die Vorfahren der genannten Formen ursprünglich Hautzähnchen besaßen, die im Laufe der Stammesgeschichte verloren gingen; denn die rezenten Formen ohne erkennbare Hautzähnchen auf der Stacheloberfläche und die mesozoischen Haie, die auf den Stacheln durchaus hautzahnartige, schmelzglänzende Hartgebilde besitzen, zeigen auf Querschnittsbildern den gleichen Aufbau aus Stammdentin und Manteldentin. Daß dieser Übereinstimmung große Bedeutung zukommt, zeigte die Untersuchung der Ontogenese der Stacheln von *Squalus acanthias* durch F. MARKERT.

Auf der freiliegenden Oberfläche der Rückenflossenstacheln des fossilen *Asteracanthus* sind zweierlei Bildungen vorhanden, die beide durchaus den Eindruck von Hautzähnchen machen. Fast die ganze freiliegende Oberfläche des Stachels wird von einzeln liegenden, mehr oder weniger regellos verteilten halbkugeligen Höckerchen eingenommen. Ihre Oberfläche zeigt schmelzartigen Glanz und eine radiäre Skulptur (siehe Abbildung 7 sowie die Tafelbilder bei E. STROMER v. REICHENBACH [1927] und bei B. PEYER [1946]). Auf den caudalen Rand des Stachels beschränkt sind zwei Reihen von durchaus zahnähnlichen, schmelzartig glänzenden Haken, deren gekrümmte Spitzen der Basis des Stachels zugekehrt sind.

Bei den im Mesozoicum weit verbreiteten Haifischgattungen *Hybodus* und *Acrodus* schienen an den Rückenflossenstacheln hautzahnartige Bildungen nur in Form der auf den caudalen Stachelrand beschränkten, schmelzartig glänzenden, hakenförmig gekrümmten Zähnchen vorhanden zu sein. Die Flanken des Stachels werden von vertikalen, von der Stachelspitze zur Basis ziehenden Rippen eingenommen, die durch Furchen voneinander getrennt sind.

Eine Beobachtung an einem prächtigen, ganz erhaltenen *Acrodus*-Stachel aus dem Lias von Lyme Regis, Dorsetshire, England, der mir in dankenswerter Weise vom British Museum (Natural History) zur Untersuchung anvertraut wurde, zeigt aber, daß diese vertikalen Rippen des *Acrodus*-Stachels aus der Verschmelzung von in geraden Reihen angeordneten dermalen Hartgebilden hervorgehen (siehe Taf. III und IV). Die Ähnlichkeit dieser Hartgebilde mit den «Sternchen» von *Asteracanthus*, die AGASSIZ zur Namengebung veranlaßten (aster, Stern; akanthos, Stachel) ist ganz unverkennbar. Die Zusammensetzung der vertikalen Rippen aus einzelnen dermalen Hartgebilden ist nur in der Wachstumszone des *Acrodus*-Stachels, d. h. an der Grenze zwischen dem frei vorragenden

Stachelteil und der Stachelbasis erkennbar; in der Stachelmitte und gegen die Spitze hin ist nichts mehr davon zu bemerken. Selbst in der Wachstumszone des Stachels ist die Zusammensetzung der Rippen aus einzelnen dermalen Elementen nur bei optimaler Erhaltung feststellbar. Möglicherweise wurde sie schon sehr bald nach der Anlage einer neuen Stachelpartie undeutlich. Ähnliche Verhältnisse dürften auch bei der mit *Acrodus* verwandten Gattung *Hybodus* vorliegen; denn sie weist an den Stachelflanken gleichartige vertikale Rippen auf. Beobachtungen dieser Art sind mir aber bisher nicht gelungen.

Der Befund am *Acrodus*-Stachel legte es nahe, auch Haifischflossenstacheln aus Schichten von geologisch höherem Alter zu untersuchen. Solche Stachelfunde liegen in besonders reicher Menge aus dem Karbon, insbesondere aus dem «carboniferous limestone», dem Kohlenkalke von England und von Irland vor, aber auch andere Karbongebiete haben Funde geliefert. Ein großer Teil dieser karbonischen Flossenstacheln wurde mit Gattungs- und mit Artnamen belegt; siehe die Zusammenstellung bei A. SMITH-WOODWARD (1891). Andere wurden einfach als Fischflossenstacheln, als Ichthyodorylithen, beschrieben; dies deswegen, weil man meist nur einzeln gefundene Flossenstacheln kennt. Das British Museum (Natural History) in London besitzt eine reichhaltige Kollektion von karbonischen Haifischflossenstacheln. Vor kurzem hatte ich Gelegenheit, dieses Material im Hinblick auf die uns hier beschäftigende Frage zu untersuchen. Dabei zeigte sich folgendes:

Bei allen untersuchten Formen war die Befestigung des Stachels die gleiche wie bei den mesozoischen und bei den rezenten Stacheln, d. h. es ist eine zentrale Höhlung vorhanden, in die ein (fossil nicht erhaltener) Knorpelstab hineingereicht haben muß. Diejenige Partie, in welcher die Hartschubstanz den Knorpel nicht allseitig umschloß, sondern ihn nur an seinem kranialen Rande umfaßte, scheint von wechselnder Länge zu sein. Wahrscheinlich dürfte es bei eingehender Untersuchung durch Vergleich mit mesozoischen Funden möglich werden, vordere und hintere Rückenflossenstacheln zu unterscheiden.

Nicht alle, aber die meisten Stacheln zeigen an ihrer Oberfläche jene vertikalen, durch Furchen voneinander getrennten Rippen, die von der Stachelspitze zur Basis ziehen. Für den Vergleich mit *Acrodus* ist nun sehr bedeutsam, daß diese vertikalen Rippen in sehr vielen Fällen eine Zusammensetzung aus einzelnen schmelzglänzenden dermalen Hartgebilden von der Stachelspitze bis zur Basis mit aller Deutlichkeit erkennen lassen (siehe Taf. V). Oft zeigen diese einzelnen Hartgebilde querge-

stellte, seitlich zugespitzte Verbreiterungen. Die Vertikalrippen erhielten dadurch ein kammartiges Aussehen. Darauf bezieht sich der Gattungsname *Ctenacanthus* (vom Wortstamm kten, Kamm, und akanthos, Stachel). Diese Zähnelung ist meist zu beiden Seiten einer Vertikalrippe vorhanden. Manchmal scheint sie nur einseitig entwickelt zu sein. Wahrscheinlich sind aber die zugespitzten lateralen Fortsätze auch auf der gegenüberliegenden Seite der Rippe vorhanden, aber deswegen nicht sichtbar, weil sie etwas schräg gegen die Fläche des Stachels gerichtet sind. Sie werden von der benachbarten, lediglich durch eine enge Furche getrennten Vertikalrippe wahrscheinlich nur verdeckt.

Die dermalen Hartgebilde, aus denen sich die vertikalen Rippen zusammensetzen, sind zuweilen quer verbreitert; siehe Taf. VI. Diese Eigentümlichkeit ließ sich nicht nur an dem abgebildeten, aus Nordamerika stammenden Funde, sondern auch an englischen *Ctenacanthus*-Stacheln feststellen. Sie ist im Hinblick auf den Vergleich mit Stacheln von *Gyracanthus* von Interesse.

Der in Taf. VII wiedergegebene Flossenstachel zeigt ebenfalls sehr deutlich, daß an der Bildung der vertikal verlaufenden Rippen einzelne Hautzähnnchen beteiligt sind, die sich von der matten Umgebung durch schmelzartigen Glanz abheben. Form und Anordnung dieser Zähnnchen lassen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Verhältnissen erkennen, wie sie in der Wachstumszone des *Acrodus*-Stachels vorliegen. Im Gegensatz zu *Acrodus* tritt diese Bauart nicht nur in der Wachstumszone hervor, sondern sie läßt sich über die ganze erhaltene Stachelpartie hin deutlich feststellen. Von denjenigen Zähnnchen, welche den caudalen Rand des Stachels einnehmen, wird später die Rede sein. Vorgreifend sei hier schon erwähnt, daß sie nicht, wie bei *Hybodus* und *Acrodus*, zu spitzen gekrümmten Haken ausgebildet sind, sondern daß sie sich in ihrer Form von den die vertikalen Rippen zusammensetzenden Zähnnchen nur wenig unterscheiden.

Es gibt auch Stacheln, an deren Vertikalrippen die Zusammensetzung aus einzelnen dermalen Hartgebilden kaum mehr erkennbar ist, und solche, bei denen die völlig glatten Vertikalrippen auch bei starker Lupe vergrößerung einen durchaus einheitlichen Eindruck machen. Auch in solchen Fällen ist jedoch, wie im Folgenden gezeigt werden wird, ein Aufbau aus ursprünglich getrennten dermalen Hartgebilden wahrscheinlich.

Die Anzahl der Vertikalrippen eines Stachels wechselt nicht nur nach Gattungen und Arten, sondern auch entsprechend dem individuellen

Alter des Stachels: Sie ist am kleinen, jungen Stachel geringer als an großen, alten Stacheln. Die Vermehrung der Anzahl der Rippen gegen die Stachelbasis hin erfolgt meist durch Bifurkation, in anderen Fällen dadurch, daß sich an eine vorhandene lange Rippe gegen die Stachelbasis hin weitere, kürzere Rippen in einer Art von einzeliger Fiederstellung anschließen. Die Stärke der Vertikalrippen ist in der Regel am kranialen Rande des Flossenstachels am größten; gegen den caudalen Rand hin nimmt sie mehr oder weniger ausgesprochen ab. Besondere Stärke erlangt oft eine die vordere Kante des Stachels einnehmende Rippe, die in der beschreibenden Literatur gelegentlich als Kiel bezeichnet wird. Sie ist jedoch nicht zugespitzt, sondern, abgesehen von der Verbindung mit der Unterlage, von kreisrundem Querschnitt. Wir werden einer solchen Bildung auch bei der Gattung *Nemacanthus* aus dem Rhaet begegnen. Selbst wenn die Vertikalrippen keine Zusammensetzung aus einzelnen dermalen Hartgebilden erkennen lassen, sondern völlig glatt erscheinen, unterscheiden sie sich durch schmelzähnlichen Glanz und wahrscheinlich auch durch stärkere Mineralisierung von der darunter liegenden Grundmasse des Manteldentins.

Von besonderem Interesse sind die als *Ctenacanthus heterogyrus* Ag. bezeichneten Stacheln aus dem Kohlenkalk von Armagh, Irland. Ihre wenig zahlreichen Vertikalrippen sind nahezu völlig glatt, aber gegen die Wachstumszone des Stachels hin erscheinen diese im übrigen einen einheitlichen Eindruck machenden Rippen in Reihen von einzelnen, deutlich voneinander gesonderten dermalen Hartgebilden aufgelöst. Es gibt aber auch Fälle, in denen die Vertikalrippen bis zur Stachelbasis als geschlossene einheitliche Bildungen auftreten.

Eine völlig andere Anordnung und dabei auch eine andere Form der die Stacheloberfläche einnehmenden dermalen Hartgebilde zeigen die als *Ctenacanthus brevis* Ag. bezeichneten Stacheln; siehe Taf. IX. Die Anordnung ist zum Teil regellos, zum Teil lassen sich Andeutungen von vertikal verlaufenden Reihen erkennen. Die einzelnen Erhebungen sind mehr oder weniger weit voneinander distanziert. Sie sind halbkugelförmig. Ihre Oberfläche ist glatt und oft glänzend. Eine radiäre Skulptierung, wie wir sie bei *Asteracanthus* antreffen, fehlt. Der Gegensatz zwischen solchen Flossenstacheln und den mit scharf ausgeprägten Vertikalrippen versehenen Formen scheint aber nicht sehr tiefgreifend zu sein. L. AGASSIZ, der ein sehr feines Gefühl für die systematische Wertung von Formunterschieden besaß, stellte beide in die gleiche Gattung *Ctenacanthus*.

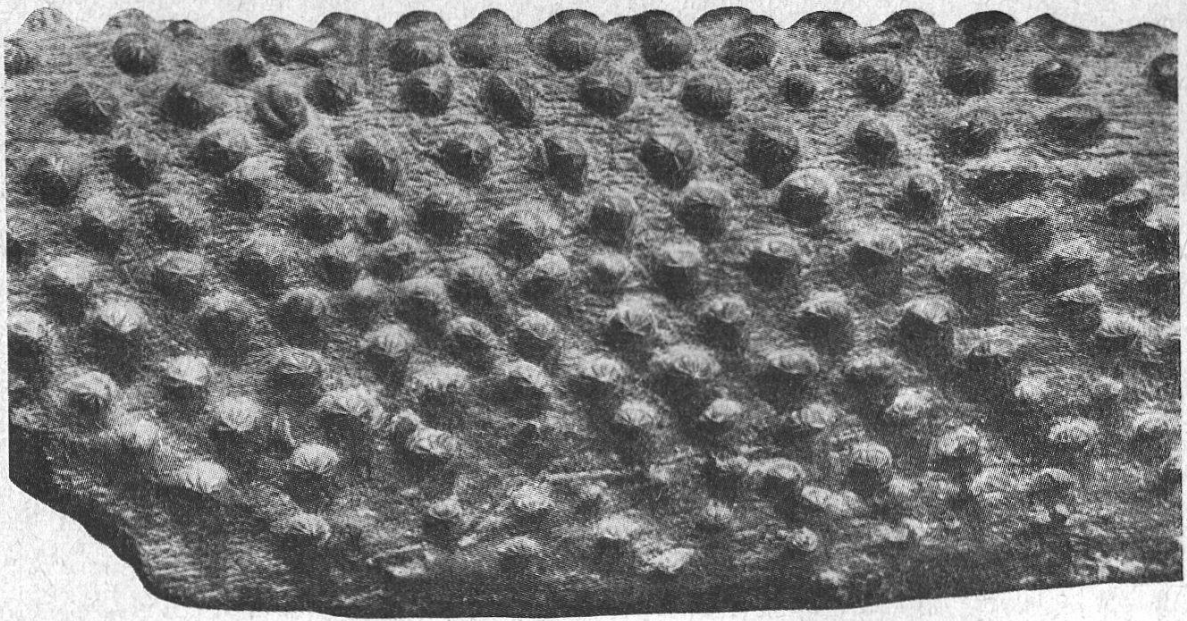


Abb. 7

Rückenflossenstachel eines fossilen Haifisches, *Asteracanthus* sp., aus dem weißen Jura von Solothurn. Seitliche Ansicht eines Teiles der frei hervorragenden Stachelpartie. Nach B. PEYER (1946).

Aus der Tessiner Trias liegen *Acrodus*-Funde vor, bei denen in mehreren Fällen Flossenstacheln und Gebißreste sich an einem und demselben Exemplar erhalten haben, so daß über die Zusammengehörigkeit beider kein Zweifel bestehen kann. Hier zeigte sich nun, daß die einen Flossenstacheln die von den Funden aus dem Lias bekannte, *Hybodus*-ähnliche Rippung aufweisen, andere Stacheln dagegen, ähnlich wie *Ctenacanthus brevis* Ag. aus dem Carbon, regellos über die Stacheloberfläche verteilte, weit voneinander distanzierte Höckerchen. Die Unterschiede in der Bezeichnung, auf die erst E. KUHN bei der Überprüfung der Beschreibung von *Acrodus*-Zähnen aus Besano in der Lombardei aufmerksam wurde, sind nicht sehr groß.

Die Rückenflossenstacheln von *Asteracanthus* sind, wie schon erwähnt, mit einzeln stehenden, mehr oder weniger regellos angeordneten Höckerchen besetzt; siehe Abb. 7. In einem Falle (vgl. B. PEYER, 1946, Tafel 10, Fig. 4) fanden sich aber daneben einige Vertikalrippen. Auch dieser Fall zeigt, daß die Unterschiede in der Anordnung der die Oberfläche der Flossenstacheln einnehmenden Hartgebilde nicht überwertet werden dürfen.

Bei der Beschreibung von *Ctenacanthus*-Stacheln aus dem Karbon wurde schon erwähnt, daß diejenige Vertikalrippe, die den kranialen

Rand des Stachels einnimmt, oft besonders kräftig entwickelt ist. Im Rhät — am häufigsten in Aust-Cliff bei Bristol, aber auch zum Beispiel an süddeutschen und schweizerischen Rhät-Fundstellen und selten im Hauptmuschelkalk von Württemberg — kommen Rückenflossenstacheln vor, an denen von vertikal verlaufenden Rippen nur gerade diese eine, den Vorderrand des Stachels einnehmende Rippe vorhanden ist. Diese Stacheln wurden deshalb unter dem Namen *Nemacanthus* — Fadenstachel, von nema, Faden. — beschrieben. Auf den Flanken des seitlich komprimierten Stachels finden sich, ähnlich wie bei *Asteracanthus*, meist regellos verteilte halbkugelige Höckerchen bald in Menge, bald weniger zahlreich. Die allein vorhandene Vertikalrippe stimmt mit der vordersten Rippe gewisser *Ctenacanthus*-Stacheln völlig überein. Die Höckerchen gleichen denen von *Ctenacanthus brevis* Ag.

Die Fläche, der die Höckerchen aufsitzen, weist eine feine vertikale Streifung auf. An gut erhaltenen Funden lassen sich oft ovale, der Größe von Höckerchen entsprechende Narben erkennen. Sie zeigen an, daß an solchen Stellen ursprünglich vorhandene Höckerchen verloren gegangen sind. Auch dieser Befund spricht dafür, daß die Höckerchen ursprünglich selbständige Hautzahnbildungen darstellen.

Wie schon erwähnt, ist die schmale, caudale Fläche der Rückenflossenstacheln bei *Hybodus* und bei *Acrodus* zu beiden Seiten der Mittellinie mit je einer Reihe von glänzenden hakenförmigen gekrümmten Zähnen besetzt, deren Spitzen basalwärts gerichtet sind. Schon bei *Ctenacanthus*stacheln aus dem Karbon liegen am caudalen Stachelrande besondere Verhältnisse vor; zum Teil in der Weise, daß hier statt durchgehender Vertikalrippen Reihen von einzelnen glänzenden Hartgebilden anzutreffen sind. Zum Teil sind es niedrige ovale Plättchen ohne ausgesprochene Spitzenbildung; siehe Taf. VII und VIII. In diesem Falle scheinen die am caudalen Rande des Flossenstachels gelegenen dermalen Hartgebilde keine weitgehende Differenzierung erfahren zu haben. Wahrscheinlich ist die spezielle Gestaltung der entsprechenden Stachelpartie, wie wir sie bei *Hybodus* und bei *Acrodus* antreffen, aus ähnlich ursprünglichen Verhältnissen hervorgegangen. Schon im Karbon finden sich aber auch Stacheln, deren caudaler Rand mit relativ großen, kegelförmigen Hautzähnen besetzt ist.

Einleitend wurde erwähnt, daß fast alle Flossenstacheln aus dem Karbon einzeln gefunden wurden. Die zahlreichen Gattungs- und Artnamen, die dafür errichtet worden sind, könnten den Anschein eines beträchtlichen Wissens erwecken. In Wirklichkeit sind unsere Kenntnisse noch

sehr mangelhaft, die Diagnosen meist unzulänglich. Die Jugendformen großer, alter Stacheln sind in der Regel nicht bekannt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie in manchen Fällen als besondere Gattungen und Arten beschrieben worden sind. Andererseits mögen morphologisch einigermaßen bedeutsame Unterschiede taxonomisch zu wenig beachtet worden sein. Eine sichere Erfassung der Gesamtform der Stacheln wird nicht selten dadurch erschwert, daß oft sichtlich bedeutende postmortale Deformierungen stattgefunden haben. Hinsichtlich der Zusammengehörigkeit von gewissen Stacheltypen mit gleichaltrigen Funden von Selachierzähnen sind wir, so lange keine vollständigeren Funde vorliegen, auf bloße Vermutungen angewiesen.

Auf all diese Unsicherheiten in der systematischen Gruppierung und dementsprechend in der Benennung der karbonischen Elasmobranchier-Flossenstacheln sei nur kurz hingewiesen. Die vorliegende kleine Untersuchung hatte sich nicht damit zu befassen. Sie galt lediglich der morphologischen Deutung des Baues der Rückenflossenstacheln einiger jetztlebender Haifische.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Befunde an mesozoischen und an spät-paläozoischen Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern werden zur Begründung einer morphologischen Deutung des Baues von Flossenstacheln jetztlebender Haifische, wie zum Beispiel von *Heterodontus* und von *Squalus acanthias*, herangezogen. Es wird gezeigt, daß die vertikalen Rippen der Flossenstacheln von *Acrodus* in der Wachstumszone des Stachels eine Zusammensetzung aus einzelnen Hartgebilden aufweisen, die als ursprünglich selbständige Hautzähnnchen aufzufassen sind. An vielen Flossenstacheln der Gattung *Ctenacanthus* zeigen die vertikalen Rippen in ganzer Ausdehnung mit aller Deutlichkeit eine gleichartige Zusammensetzung. Bei anderen Arten der gleichen Gattung lassen die im übrigen einheitlich erscheinenden Vertikalrippen nur im Gebiete der Wachstumszone des Stachels voneinander distanzierte Hartgebilde erkennen. Schließlich finden sich schon im Karbon Flossenstacheln, an deren Vertikalrippen sich keinerlei Spuren einer Zusammensetzung aus ursprünglich selbständigen dermalen Hartgebilden feststellen lassen. An andern Stacheln aus dem Karbon, die bisher ebenfalls zur Gattung *Ctenacanthus* gestellt wurden, ist die Stacheloberfläche mit regellos angeordneten halbkugeligen dermalen

Hartgebilden besetzt, wie sie auch bei der aus dem Jura bekannten Gattung *Asteracanthus* in ähnlicher Weise ausgebildet sind. Die hakenförmig gekrümmten Zähnnchen auf der schmalen caudalen Fläche der Stacheln von *Hybodus* und von *Acrodus* dürften aus weniger differenzierten dermalen Hartgebilden hervorgegangen sein, wie sie sich bei gewissen *Ctenacanthus*-Stacheln vorfinden. Die Gattung *Nemacanthus* aus dem Rhaet zeigt eine Kombination einer einzigen, den Vorderrand des Stachels einnehmenden Vertikalrippe mit regellos verteilten halbkugeligen dermalen Hartgebilden auf den Flanken.

Die Fülle von verschiedenartigen Stachelformen, die uns schon im unteren Karbon entgegentritt, spricht dafür, daß die stammesgeschichtliche Entfaltung der Elasmobranchier schon bedeutend früher einsetzte. Es ist zu vermuten, daß die genannten Flossenstacheln zu Formen gehören, die den *Euselachii* näher standen, als bisher angenommen wurde; vgl. hierzu auch W. GROSS (1937).

Unsere Übersicht über eine Anzahl von fossilen Elasmobranchier-Flossenstacheln zeigt, daß sie an ihrer Oberfläche in mannigfaltiger Weise ausgebildete, schmelzartig glänzende, oft weit voneinander distanzierte Hartgebilde aufweisen, die durchaus den Eindruck von Hautzähnnchen machen. Den Stacheln der erwähnten jetztlebenden Haie fehlen entsprechende Bildungen. Daß sie aber auch bei diesen ursprünglich vorhanden waren und daß sie erst im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung verloren gingen, ist deswegen wahrscheinlich, weil die rezenten und die fossilen Stacheln in ihrem Bauplan eine bedeutsame Übereinstimmung aufweisen: Beide bestehen aus einem innern Stammteil und aus einer diesen umhüllenden Schicht von Manteldentin. Die Untersuchung der Ontogenese der Stacheln von *Squalus acanthias* durch F. MARKERT hat gezeigt, daß die beiden Teile während ihrer Bildung durch einen weiten, von mesodermalem Gewebe erfüllten Zwischenraum getrennt sind. Querschnitte durch den Stammteil lassen erkennen, daß er in seinem Bau große Übereinstimmung mit dem Bau eines einfachen Hautzahnes aufweist. Weil sodann Fälle von sehr bedeutender Vergrößerung einzelner Hautzähne tatsächlich existieren, so hat die Vermutung, der Stammteil des Stachels entspreche morphologisch einem einzigen, stark vergrößerten Plakoidgebilde, vieles für sich. Die oben aufgeführten Befunde an fossilen Flossenstacheln dürften dafür sprechen, daß die sogenannte Mantelschicht der Stacheln einer Vielheit von einzelnen Hautzähnnchen entspricht, deren Basen miteinander verschmolzen und so die Mantelschicht bildeten.

Zum Schluß bleibt mir übrig, dem British Museum (National History), insbesondere Dr. Errol Ivor White, für die gewährte Hilfe meinen besten Dank zum Ausdruck zu bringen, ebenso Herrn Präparator Julius Aichinger für die Ausführung der photographischen Arbeiten. Die Drucklegung in der vorliegenden Form wurde durch einen Zuschuß von seiten der Georges- und Antoine-Claraz-Schenkung ermöglicht. Auch ihr gilt mein herzlicher Dank.

Verzeichnis der zitierten Literatur

- AGASSIZ, L. (1833—1843): Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel.
- BENDA, C. (1882): Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier. Arch. mikr. Anat. Bd. 20.
- GROSS, W. (1937): Das Kopfskelett von *Cladodus wildungensis* JAEKEL. Senckenbergiana, Bd. 19.
- MARKERT, F. (1896): Die Flossenstrahlen von *Acanthias*. Zool. Jahrbuch, Abt. I Anat. Bd. 9.
- PEYER, B. (1946): Die schweizerischen Funde von *Asteracanthus* (*Strophodus*) Schweiz. Pal. Abh. Bd. 64.
- RITTER, P. (1900): Beiträge zur Kenntnis der Stacheln von *Trygon* und *Acanthias*. Diss. Rostock, Berlin.
- SMITH-WOODWARD, A. (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum, Part II.
- STROMER v. REICHENBACH, E. (1927): Die Plagiostomen, mit einem Anhang über käno- und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern. In Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. STROMERS in den Wüsten Ägyptens II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-nat. Abt., Bd. 31.

Tafel I

Querschliff durch einen Rückenflossenstachel des fossilen Haifisches *Hybodus ascher-soni*. Vordere Kante des Stachels im Bilde oben. Aus E. STROMER v. REICHENBACH (1927).

Tafel II

Querschliff durch die basale Partie eines Rückenflossenstachels von *Ctenacanthus*. Aus dem Kohlenkalk von Oreton, England (British Museum, Nat. Hist., P 34434). Vordere Kante des Stachels im Bilde oben. Die innere Höhlung von Resten von Wirbellosen erfüllt. Im Bilde rechts die quer getroffenen Vertikalrippen. Vergr. etwa 6 ×.

Tafel III

Rückenflossenstachel des fossilen Haifisches *Acrodus anningiae* aus dem Lias von Lyme Regis, Dorsetshire, England (London, British Museum, Natural History, P. 2734). Abgebildet ist ein Teil des ganz erhaltenen Stachels in seitlicher Ansicht. Im Bilde oben ein Teil der frei hervorragenden, mit vertikalen Rippen versehenen Stachelpartie, im Bilde unten ein Teil der nicht berippten, im Fleische steckenden Stachelbasis. Die Grenze zwischen beripptem und glattem Teil entspricht der Wachstumszone des Stachels. Im Bilde rechts lassen einige Rippen im Gebiete der Wachstumszone eine Zusammensetzung aus einzelnen Hartgebilden erkennen.

Tafel IV

Stärker vergrößerte Partie des auf Tafel III wiedergegebenen Stachels. Die in einigen der vertikalen Rippen erkennbaren Hartgebilde zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit denjenigen der *Asteracanthus*stacheln; vgl. Abbildung 7.

Tafel V

Teil eines Rückenflossenstachels eines fossilen Haifisches, *Ctenacanthus* sp., aus dem Kohlenkalke von England (London, British Museum, Natural History, P. 34430). Seitliche Ansicht. Der Hinterrand des Stachels liegt etwas außerhalb des linken Bildrandes. Die Zusammensetzung der vertikalen Rippen aus einzelnen dermalen Hartgebilden ist nicht, wie bei *Acrodus*, nur in der Wachstumszone, sondern im ganzen erhaltenen Teile des Stachels deutlich sichtbar.

Tafel VI

Teil eines Rückenflossenstachels eines fossilen Haifisches, *Ctenacanthus* sp., aus dem Kohlenkalke von Chester, Illinois, USA (London, British Museum, Natural History, P. 12735). Die dermalen Hartgebilde, welche die vertikalen Rippen zusammensetzen, sind quer verbreitert. Eine der Vertikalrippen läßt nahe der Wachstumszone den Anfang einer Bifurkation erkennen. Im Bilde unten ein Teil der nicht berippten Stachelbasis. Der linke Bildrand entspricht dem Vorderrande des Stachels.

Tafel VII

Teil eines Rückenflossenstachels eines fossilen Haifisches aus dem Kohlenkalke von Bundoran, Donegal, England (London, British Museum, Natural History, P. 9675). Seitliche Ansicht. Der linke Bildrand entspricht dem Hinterrande des Stachels. Die nicht erhaltene Stachelbasis würde sich im Bilde unten anschließen.

Tafel VIII

Rückenflossenstachel des fossilen Haifisches *Ctenacanthus heterogyrus* Ag. aus dem Kohlenkalke von Armagh, Irland (London, British Museum, Natural History, P. 2228). Seitliche Ansicht. Der linke Bildrand entspricht dem Hinterrande des Stachels. Spitze abgebrochen. Vorderrand der oberen Stachelpartie weggescheuert. Die Vertikalrippen nehmen vom Vorder- zum Hinterrande des Stachels an Stärke ab. Ihre Zusammensetzung aus einzelnen dermalen Hartgebilden ist in der hier besonders deutlich hervortretenden Wachstumszone des Stachels gut erkennbar, nicht dagegen in der oberen Stachelpartie. Auf der schmalen caudalen Fläche des Stachels zwei Reihen von halbkugeligen, schmelzartig glänzenden, voneinander distanzierten Hartgebilden.

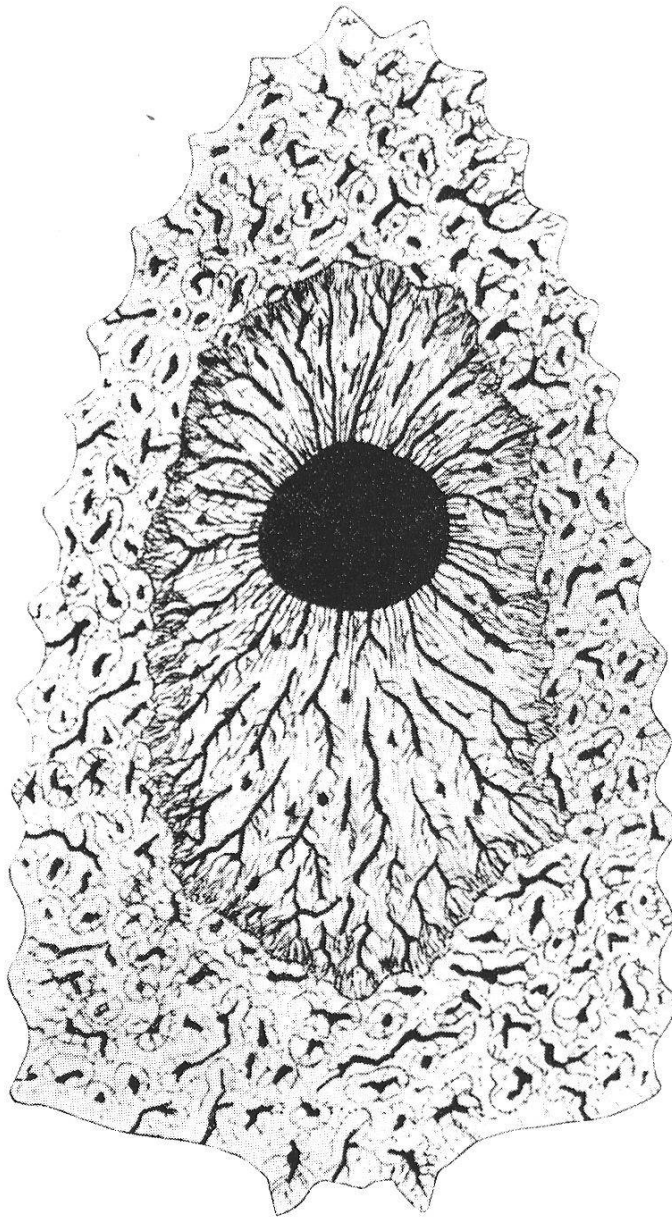
Tafel IX

Teil eines Rückenflossenstachels des fossilen Haifisches *Ctenacanthus brevis* Ag. Aus dem unteren Kohlenkalke von Bristol, England (London, British Museum, Natural History, P. 6231). Seitliche Ansicht. Der linke Bildrand entspricht dem Vorderrande des Stachels.

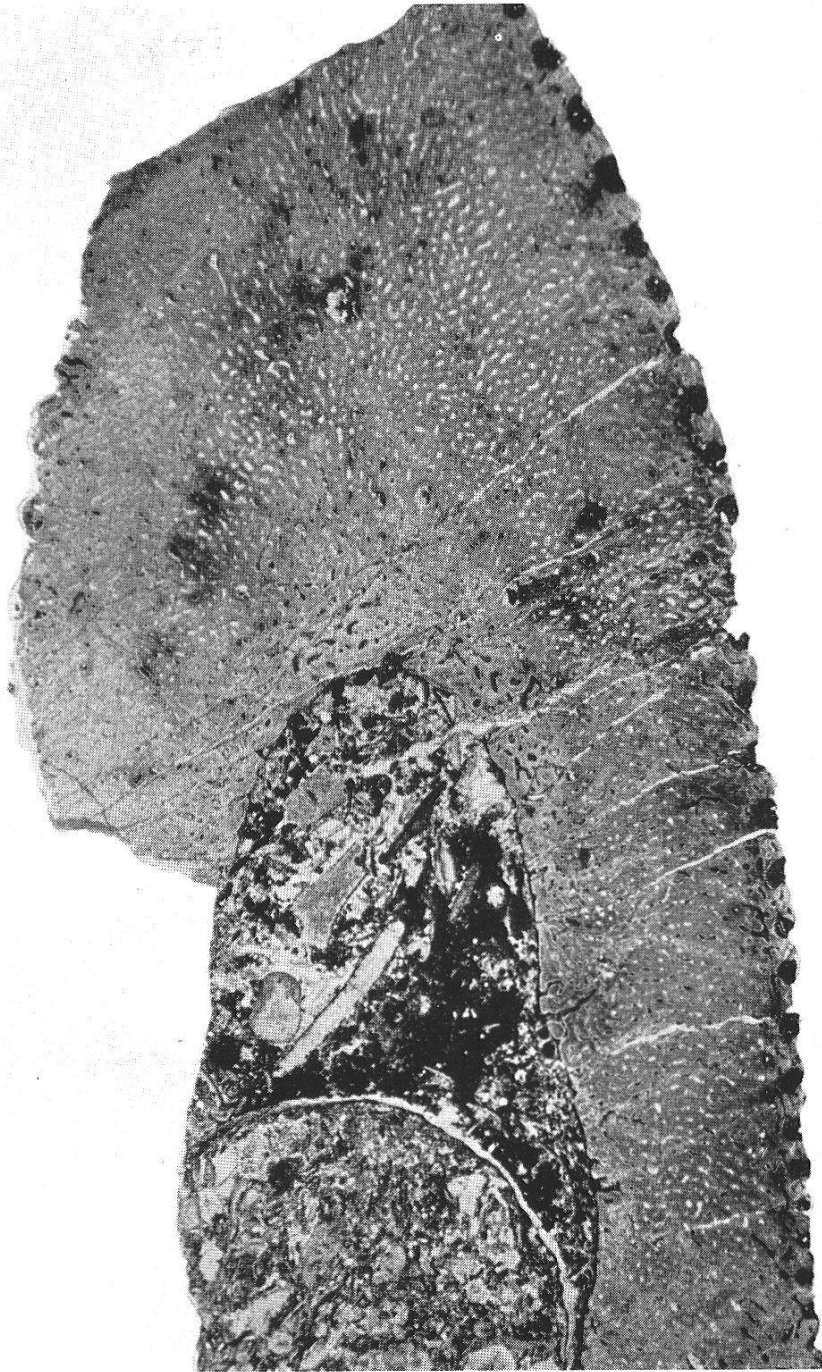
Tafel X

Rückenflossenstachel des fossilen Haifisches *Nemacanthus monilifer* Ag. aus dem Rhät von Aust Cliff bei Bristol, England (London, British Museum, Natural History, P. 34436). Der rechte Bildrand entspricht dem Vorderrande des Stachels. Seine Seitenfläche ist mit halbkugeligen oder ovalen, schmelzartig glänzenden, weit voneinander distanzierten dermalen Hartgebilden besetzt. Die Fläche, der sie aufsitzen, weist eine feine vertikale Streifung auf. An einigen Stellen zeigen zirkuläre Narben an, daß einzelne Hartgebilde verloren gegangen sind. Der Vorderrand des Stachels wird von einer einzigen, kräftigen Vertikalrippe eingenommen. Sie stimmt in ihrer Form mit der bei *Ctenacanthus*stacheln an der entsprechenden Stelle befindlichen Rippe durchaus überein.

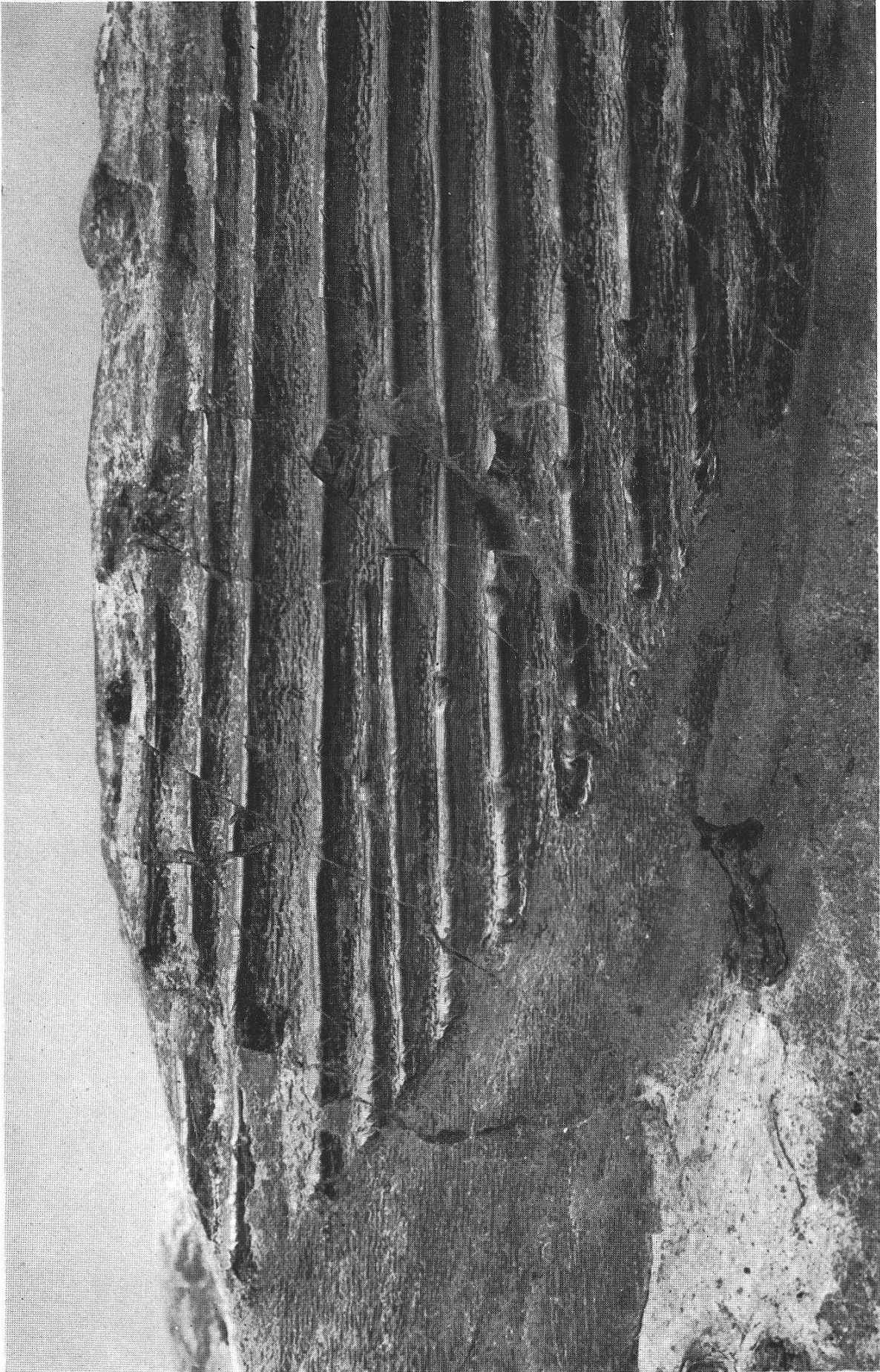
Tafel I



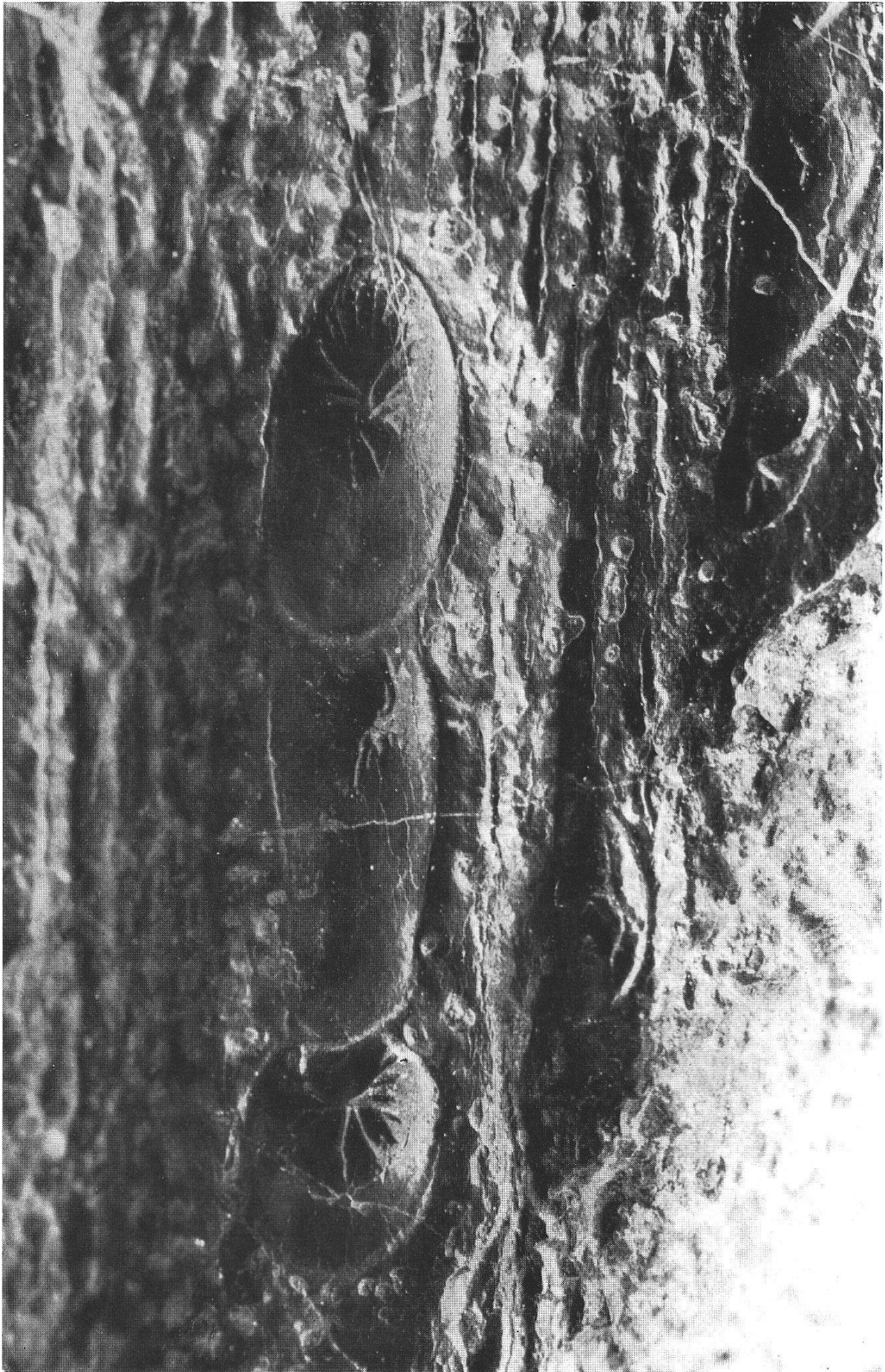
Tafel II



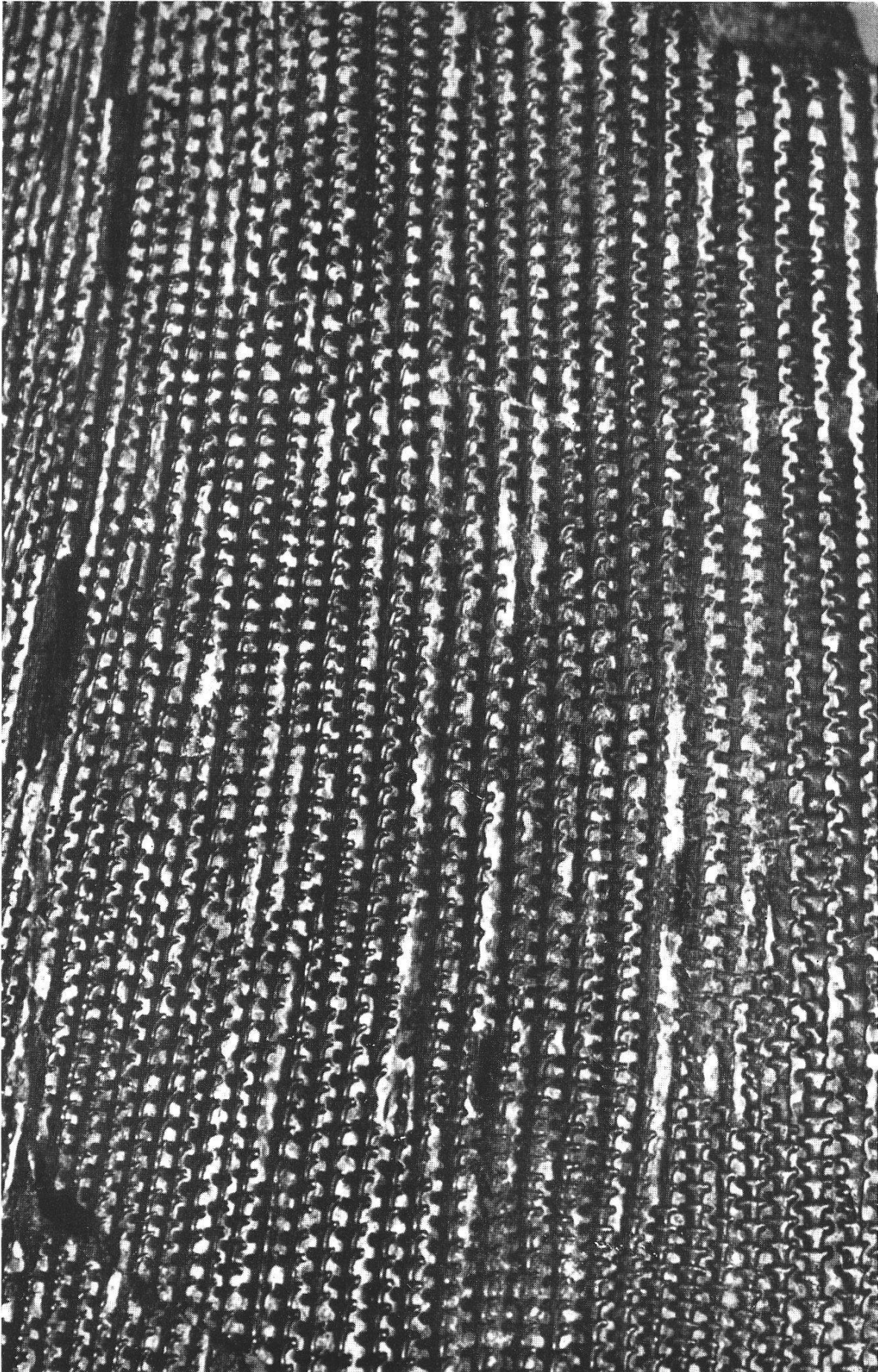
Tafel III



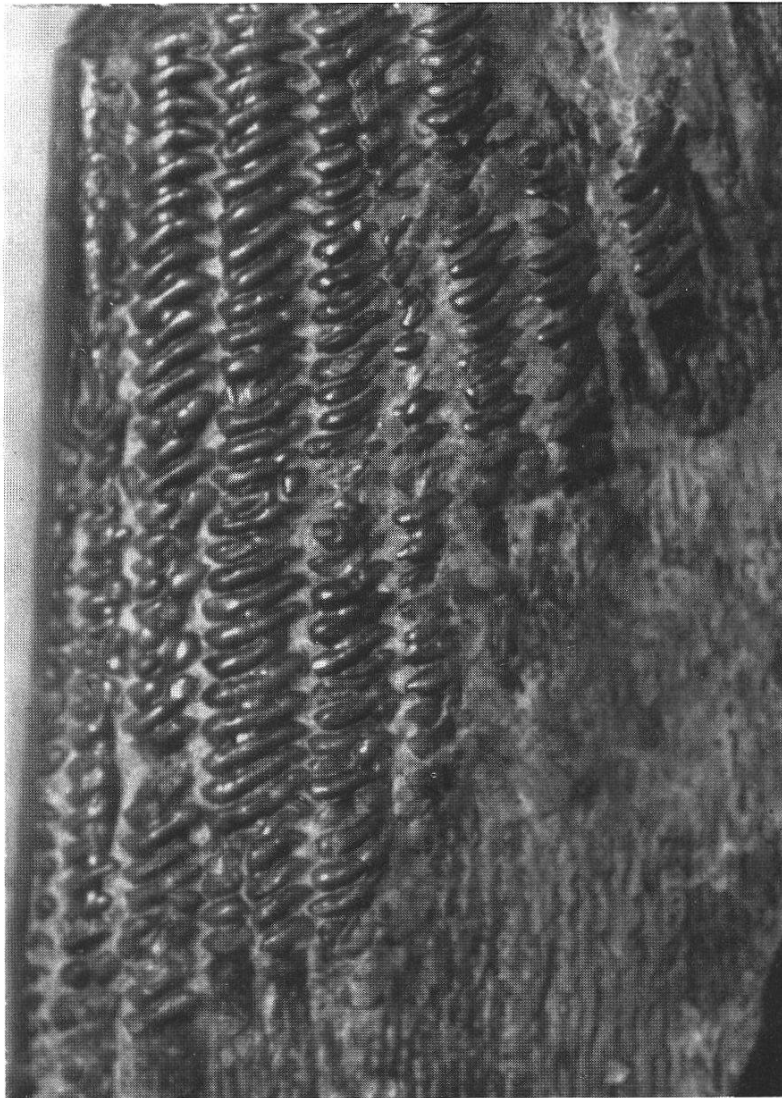
Tafel IV



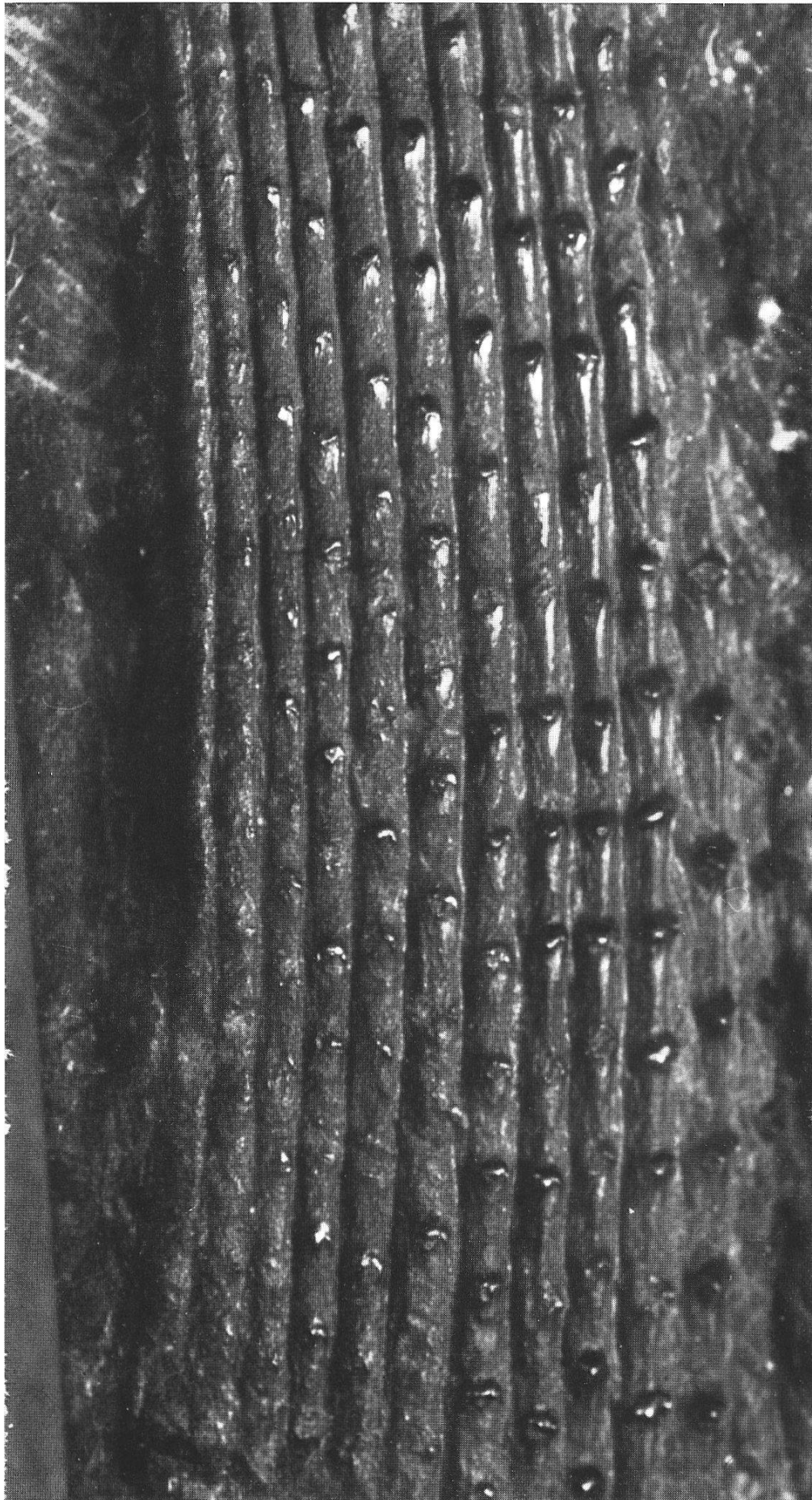
Tafel V



Tafel VI

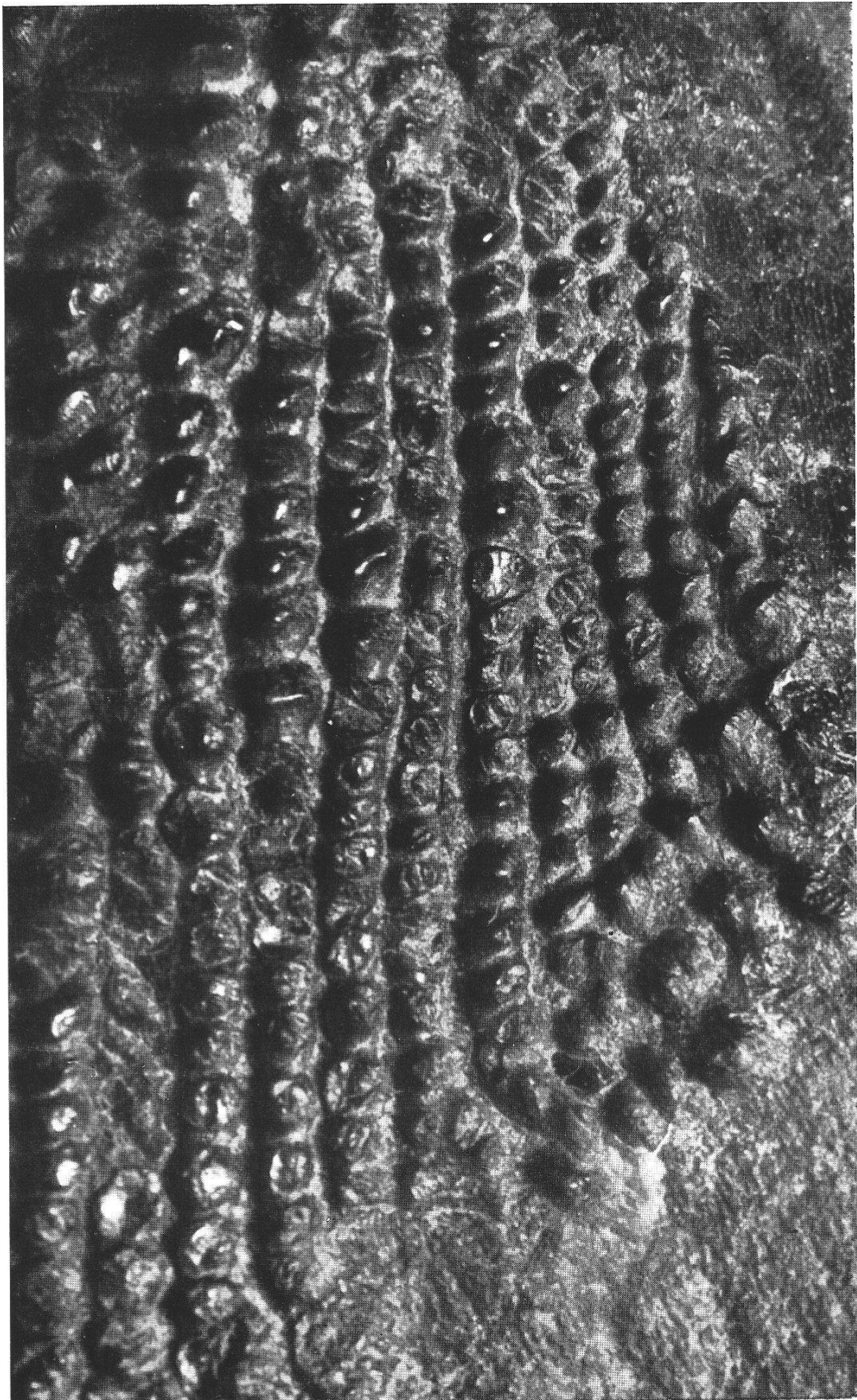


Tafel VII





Tafel IX



Tafel X

