

Über die Vomerzähne von *Ceratodus parvus* und über die verschiedenen Altersstadien seiner Zahnplatten

Von

BERNHARD PEYER (Zürich)

(Mit 8 Abbildungen)

Es ist mir eine Freude, mich an der Festschrift für HANS STEINER mit einem kleinen Beitrage beteiligen zu dürfen und damit meine herzlichen Glückwünsche zum Ausdruck zu bringen. Sind wir doch durch mehr als drei Jahrzehnte eines niemals getrübbten freundschaftlichen kollegialen Zusammenwirkens verbunden.

Die vorliegende Untersuchung betrifft Zähne des bekannten Dipnoörs *Ceratodus* aus dem Rhät von Hallau, Kt. Schaffhausen. Das erste Untersuchungsmaterial wurde im Jahre 1915 durch eine von Bergrat FERDINAND SCHALCH veranstaltete Grabung gewonnen, an der ich mitwirken durfte. Anschliessend wurde mir die Bearbeitung des Wirbeltiermaterials übertragen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung wurden 1917 gemeinsam mit E. STROMER VON REICHENBACH und 1919 gemeinsam mit F. SCHALCH publiziert. Weil bei dieser ersten Grabung zwar wohl eine Anzahl von rhätischen Vertebraten, aber darunter keine Zähnchen von Säugetieren und säugetierähnlichen Reptilien gefunden worden waren, führten wir 1942 mit Unterstützung durch die Schaffhauser Regierung und durch die Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen eine zweite Grabung durch, in der auch dieses Ziel erreicht wurde; vgl. B. PEYER 1943 und 1956. Für das Auslesen des Materiales konnte dank jahrelanger Unterstützung durch die Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich eine Hilfskraft besoldet werden. Die gemachten Funde stellen ein Geschenk der Universität Zürich an die durch das Bombardement vom 1. April 1944 schwer heimgesuchte Stadt Schaffhausen dar. Spätere Aufsammlungen, die in die vorliegende Untersuchung einbezogen wurden, sind Herrn EMIL SCHUTZ, Neunkirch, zu verdanken.

Die interessantesten Stücke der Ausbeute der ersten Grabung waren die in der Publikation von 1917 beschriebenen Jugendstadien der Zahnplatten des Lungenfisches *Ceratodus parvus*. Die Gründe dafür, dieser Gattung und Art erneut eine Untersuchung zu widmen, sind folgende: Einerseits hat sich bei der Suche nach frühesten Säugetieren und säugetierähnlichen Reptilien gleichsam als Nebenprodukt ein sehr viel reicheres Material verschiedener Altersstadien von *Ceratodus*-Zähnen angesammelt, als mir für die erste Untersuchung zu Gebote stand; andererseits aber wurden von *Ceratodus parvus* auch Vomerzähne aufgefunden. Da solche bisher von keiner fossilen *Ceratodus*-Art bekannt geworden sind, erheischten diese Funde eine Beschreibung.

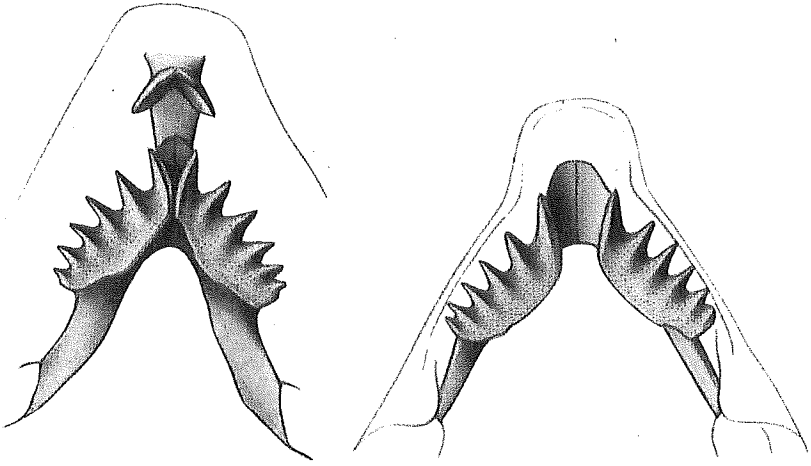


Abb. 1 *Ceratodus (Epiceratodus) forsteri*, Bezahnung. Links die oberen Zahnplatten und davor die Vomerzähne, rechts die Zahnplatten des Unterkiefers. Etwa natürliche Grösse.
Aus E. STROMER und B. PEYER (1917).

Abb. 1 zeigt die Bezahnung des jetzt lebenden *Ceratodus (Epiceratodus) forsteri*. Die grossen oberen Zahnplatten, die dem sogenannten Pterygopalatinum aufsitzen und lateralwärts in sechs Zacken auslaufen, gelangen in der Medianebene mehr oder weniger zur Berührung. Die sehr viel kleineren, niedrigen, meisselförmigen Vomerzähne liegen vor den grossen Zahnplatten, von denen sie durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt sind. Die Vorderenden der schräg gestellten Vomerzähne berühren sich in der Mittellinie. Im Unterkiefer sind nur zwei ebenfalls lateralwärts in sechs Zacken ausgezogene Zahnplatten vorhanden. Die Knochen, denen sie aufsitzen, wurden bisher als Splenialia bezeichnet, während sie A. S. ROMER als Praearticularia auffasst. Die unteren Zahnplatten sind durch einen weiten Zwischenraum voneinander getrennt. Bei gewissen fossilen Formen können sich sowohl die oberen als auch die unteren Zahnplatten in mehr oder weniger ausgedehnten Kontaktflächen berühren.

Das Material für eine ganze Anzahl von Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte von *Ceratodus forsteri* ist RICHARD SEMON zu verdanken, dem es auf seiner grossen Forschungsreise während seines Aufenthaltes in Australien gelang, diesen Dipnoer zu züchten. Während die so gewonnenen Stadien für die Erfassung der wesentlichsten Entwicklungsvorgänge der meisten Organe ausreichten, war dies hinsichtlich der Zahnentwicklung leider nicht der Fall. Dafür bricht die Reihe der Stadien zu früh ab. Vermutlich ging die Entwicklung nicht mehr weiter, als das Dottermaterial erschöpft war, weil es offenbar nicht gelang, für die Jungfischchen eine zusagende Nahrung zu finden.

Immerhin ergab das älteste Entwicklungsstadium hinsichtlich der Bildungsweise der Zahnplatten einen Befund, dessen Bedeutung SEMON selber klar erkannte und in einer Arbeit (1901) hervorhob. Auch ohne Kenntnis der späteren Entwicklungsvorgänge – die übrigens meines Wissens bis heute noch nicht be-

obachtet und beschrieben worden sind – konnte nämlich SEMON zeigen, dass die Zahnplatten aus einer Verschmelzung von zahlreichen einzelnen Zahnindividuen hervorgehen müssen (siehe Abb. 2).

Im Anschluss an die Untersuchung des jetzt lebenden *Ceratodus forsteri* wies schon SEMON auf den devonischen Dipnoer *Dipterus* hin, dessen Zahnplatten, wie neuerdings W. Gross genau beschrieben hat (siehe Abb. 3), von diver-

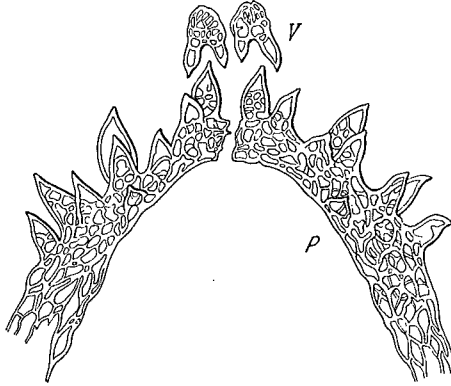


Abb. 2 *Ceratodus (Epiceratodus) forsteri*, Entwicklungsstadium der Bezaehlung.
P = Anlage der Pterygoide Zahnplatte V = Anlage des Vomerzahn
Nach R. SEMON (1901) aus B. PEYER (1937).

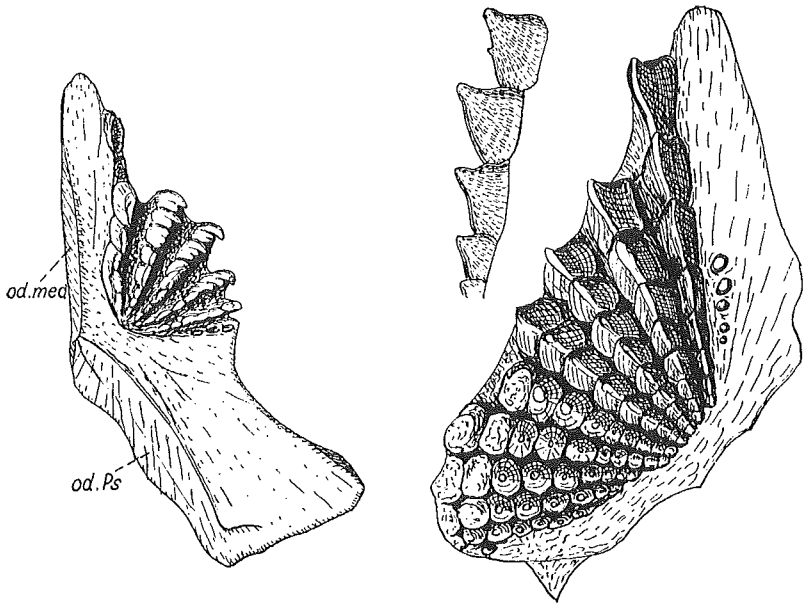


Abb. 3 *Rhinodipterus secans* (Gross), linkes Pterygoid und linkes Präartikulare mit Zahnplatte. 4,5mal natürliche Grösse.
od. med. = Mediannaht od. Ps = Nahtfläche für das Parasphenoid
Aus W. Gross (1956).

gierenden Reihen nicht miteinander verschmolzener einzelner Zähnchen gebildet werden. Die Zahnplatten des karbonischen Dipnoërs *Ctenodus* zeigen ähnliche Formverhältnisse, aber mit dem Unterschiede, dass die Zähnchen der fächerartig angeordneten Radialkämme untereinander verschmolzen sind; siehe Abb. 4. Ein weiterer Dipnoër aus dem Karbon, *Sagenodus*, besitzt Zahnplatten, die denen von *Ceratodus* schon ziemlich ähnlich sind.

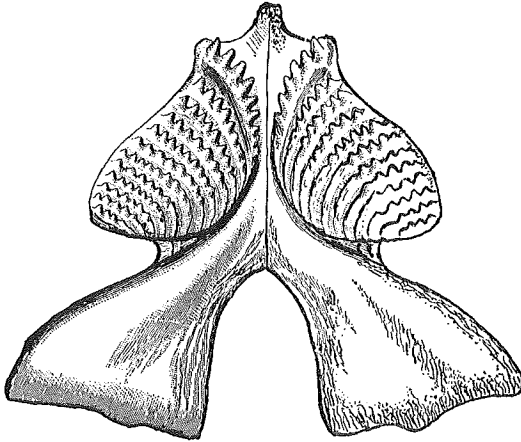


Abb. 4 *Ctenodus cristatus* Ag. aus dem Carbon von Newsham, England. Die beiden Pterygoide mit ihren Zahnplatten. Halbe natürliche Grösse.

Nach ATTHEY und HANCOCK aus ZITTEL'S Grundzügen (1922).

Unter den *Ceratodus*-Funden der Grabung von 1915 kamen zahlreiche kleine, offensichtliche Jugendstadien von *Ceratodus parvus* zum Vorschein, die nach ihrem Aussehen durchaus den Eindruck von karbonischen Dipnoërn machten (siehe Abb. 5).

Viel häufiger als mehr oder weniger vollständig erhaltene Zahnplatten sind Bruchstücke, namentlich Funde von einzelnen Radialkämmen. Ohne Kenntnis der überaus verschiedenen, aber durch sichere Übergänge als zu *Ceratodus parvus* gehörig erwiesenen Formen würde man kaum auf die Idee kommen, derartig scharfe, sägeartig gezackte Schneiden einer bestimmten *Ceratodus*-Art zuzuweisen. Das vorliegende reiche Fundmaterial ermöglichte die Zusammenstellung einer lückenlosen Formenreihe von jungen, noch völlig *Ctenodus*-artigen Zähnen bis zu durch Usur glattgeriebenen Zahnplatten alter Individuen. Eine ausreichende Dokumentierung der ganzen Formenfülle würde Tafelbilder erfordert haben. Da solche im Rahmen der vorliegenden kleinen Publikation nicht in Frage kommen konnten, begnügen wir uns mit der Wiedergabe eines Beispiels.

Weil die Ontogenese der Zahnplatten von *Ceratodus forsteri*, so weit sie bisher bekannt geworden ist, auf eine prinzipielle Übereinstimmung mit dem devonischen *Dipterus* hinweist, lag es nahe, Dünnschliffe durch möglichst junge

Zahnstadien von *Ceratodus parvus* daraufhin zu untersuchen, ob die mikroskopische Struktur für eine ursprünglich ausgesprochenere Individualität der einzelnen Zacken eines Radialkammes spricht. Bis zu einem gewissen Grade scheint dies der Fall zu sein, wenn auch das Dentin der Zahnbasis ein zusammenhängendes Ganzes bildet (siehe Abb. 6).

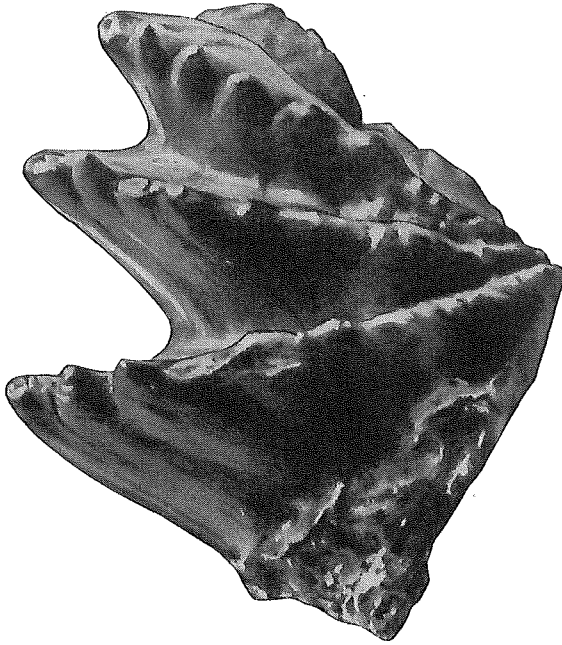


Abb. 5 *Ceratodus parvus* Ag. Aus dem rhätischen Bonebed von Hallau, Kt. Schaffhausen. Jugendstadium einer Zahnplatte, vergrößert. Original.

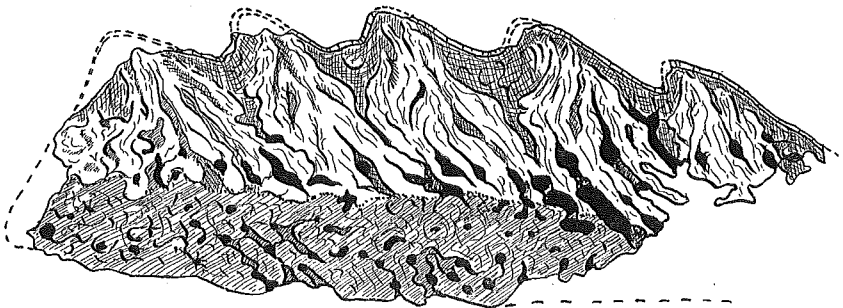
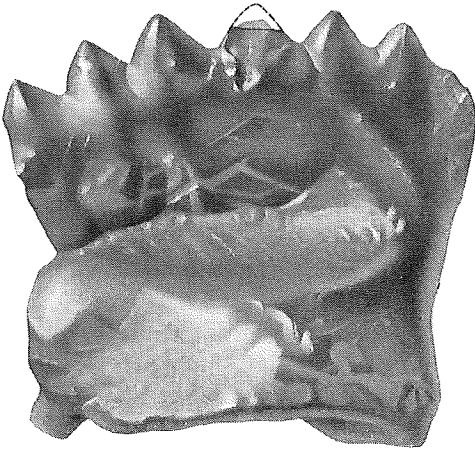
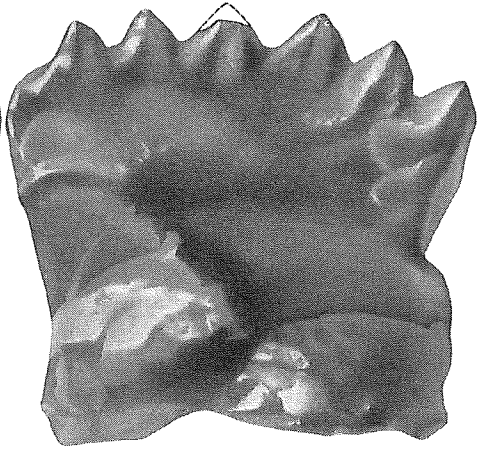


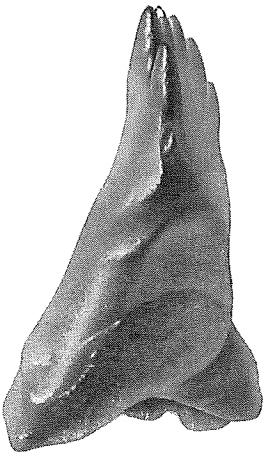
Abb. 6 *Ceratodus parvus* Ag. Aus dem rhätischen Bonebed von Hallau, Kt. Schaffhausen. Vertikaler Längsschliff durch einen gezackten Radialkamm einer jugendlichen Zahnplatte und durch deren knöcherne Unterlage. Vergrößert. Die einzelnen Zacken sind noch weniger vollständig zu einer einheitlichen Zahnplatte verschmolzen als auf älteren Stadien. Oberflächlich hat sich eine Schmelzbedeckung erhalten, die später bald durch Usur verloren geht. Original.



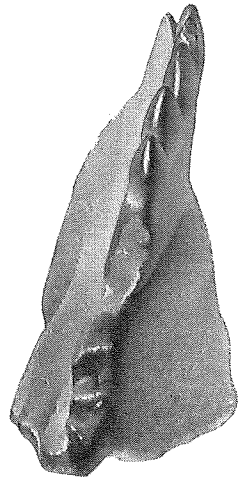
A Ansicht der labialen (vorderen-äusseren) Fläche.



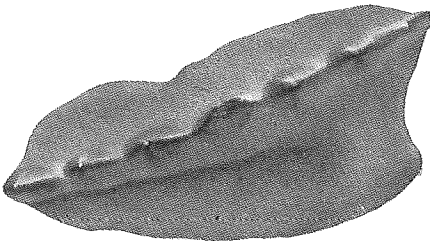
B Ansicht der lingualen (hinteren-inneren) Fläche.



C Ansicht von vorn.



D Ansicht von hinten.



E Ansicht der Kronenfläche.



F Ansicht der Zahnbasis.

Abb. 7 *Ceratodus parvus* Ag. Aus dem rhätischen Bonebed von Hallau, Kt. Schaffhausen. Jugendstadium eines linken Vomerzahnes. Etwa 33 : 1. Original.

Untersuchung der Schlicke im polarisierten Lichte zeigt, dass die Radialkämme von einer dünnen Schmelzschicht bedeckt sind, die jedoch sehr bald durch Usur verlorengelht (siehe Abb. 6). Reste einer Schmelzbedeckung zeigt übrigens auch *Ceratodus forsteri*, aber nur an den steil abfallenden Seitenflächen der Zahnplatten; vgl. SCHALCH und PEYER (1917).

An einer pterygopalatinen oder splenialen Zahnplatte wird diejenige medial gelegene Partie zuerst gebildet, von der die divergierenden Radialkämme ausgehen.

Junge Entwicklungsstadien zeigen, dass die Zacken eines Radialkammes in gleicher Weise an Grösse zunehmen, wie die einzelnen Zähne einer Zahnplatte von *Dipterus*. Offenbar wird die am weitesten lateral gelegene grösste Zacke zuletzt gebildet. Unterhalb des diese Zacke von der Nachbarzacke trennenden Einschnittes verläuft eine seichte Furche ungefähr parallel zum unteren Rande des betreffenden Radialkammes. Dies erweckt den Eindruck, dass die dieser Furche entsprechende Linie vor der Bildung der letzten Zacke die untere Begrenzung des Radialkammes darstellte und dass jeweils im Zusammenhange mit der Anlage einer weiteren Zacke gleichzeitig unter dem ganzen Radialkamm eine ihn verstärkende Dentinschicht gebildet wird, mit anderen Worten, dass die wachsende Zahnplatte auf diese Weise nicht nur an Breite, sondern gleichzeitig auch an Dicke zunimmt.¹⁾

Aus der Ähnlichkeit der Formverhältnisse und aus den bisherigen Ausführungen geht hervor, dass auch die in den Abb. 7 und 8 wiedergegebenen, eine gezackte Schneide bildenden Stücke zu den Jugendstadien von *Ceratodus parvus* gehören. Bei flüchtiger Betrachtung könnte man, namentlich bei unvollständiger Erhaltung der Funde, vermuten, es handle sich einfach um einzeln erhaltene Radialkämme, wie sie sehr häufig gefunden werden. Würde diese Deutung zutreffen, so müsste die Basis, von unten gesehen, einen dreieckigen Umriss aufweisen und müssten deutliche Bruchränder erkennbar sein. Dies ist nicht der Fall. Bruchränder sind keine vorhanden. Vielmehr hat sich an einer Anzahl von Exemplaren der Zahn in seinem ganzen Umfang unversehrt erhalten. Dies lässt sich am deutlichsten in dem Niveau feststellen, in dem die verbreiterte Basis in die Schneide übergeht. Von unten gesehen, weist die Zahnbasis nicht, wie diejenige eines einzelnen Radialkammes, einen dreieckigen, sondern einen ungefähr ovalen Umriss auf. Alle diese Formverhältnisse sind bei Vomerzähnen ohne weiteres möglich. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass es sich um solche handelt. Mit meiner Deutung stimmt auch die Tatsache überein, dass die schneidende Kante nicht gerade, sondern in einem flachen Bogen verläuft. Der konvexen Seite dieses Bogens entspricht basal eine stärkere Ausladung (siehe Abb. 7). Die stärker gewölbte Fläche entspricht der labialen Seite. Eine weitere Präzisierung der Stellung der Vomerzähne ergibt sich daraus, dass die kleinsten Zacken mesial liegen müssen.

¹⁾ Dass diese aus der Untersuchung junger Stadien abgeleitete Vorstellung über die Wachstumsweise auch für ältere Stadien zutreffen dürfte, zeigt ein Blick auf die grossen Zahnplatten von *Ceratodus runcinatus*.

Dass auch die Vomerzähne, wie die Radialkämme der grossen Zahnplatten, auf frühen Entwicklungsstadien eine gezackte Schneide aufweisen, ist bei der gleichartigen Bildungsweise beider durchaus verständlich.

Nicht nur unter den grossen Zahnplatten des Hallauer Materials, sondern auch unter den Vomerzähnen lassen sich Jugendstadien von ausgebildeten Zähnen sicher unterscheiden. Einmal ist es nach der Grösse möglich, ferner nach der Zahl und Grösse der Zacken und sodann am Vorhandensein oder Fehlen von Usuren. Abb. 8 gibt ein älteres Stadium mit entsprechend vielen Zacken wieder.

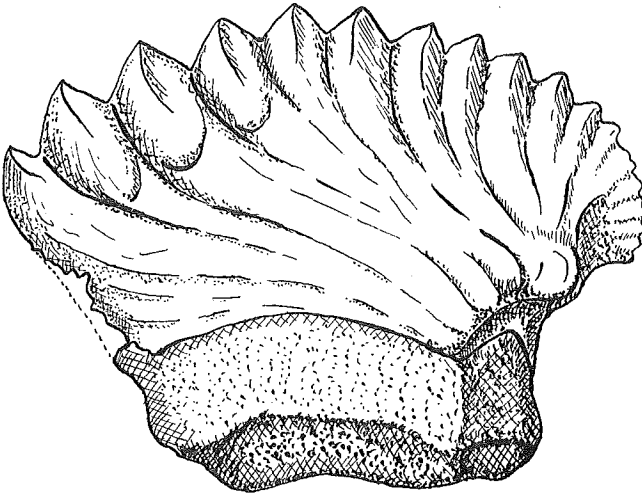


Abb. 8 *Ceratodus parvus* Ag. Aus dem rhätischen Bonebed von Hallau, Kt. Schaffhausen. Jugendstadium eines rechten Vomerzahnes. Ansicht der lingualen Fläche. Etwa 20 : 1. Original.

Die Abb. 7 A, B, C, D sind reine Aussen- und Innen-, Vorder- und Rückansichten. Die nicht genauer bekannte, aber jedenfalls in bezug auf die Medianebene etwas schräge Orientierung der Vomerzähne (vgl. Abb. 1) ist nicht berücksichtigt. Für Abb. 8 gilt das gleiche.

Ein Zufall hat es so gefügt, dass gewisse bisher nicht bekannte Stadien der Zahnentwicklung von *Ceratodus* zunächst durch Fossilfunde erfasst werden konnten. Damit hat die Kenntnislücke zwischen dem ältesten der von RICHARD SEMON beschriebenen Entwicklungsstadien und jungen Fischen mit schon ausgebildeten Zahnplatten eine teilweise Überbrückung erfahren. Es bleibt jedoch zu hoffen, dass weitere Untersuchungen uns ein noch vollständigeres Bild der Zahnentwicklung von *Ceratodus forsteri* vermitteln werden.

Literaturverzeichnis

- GROSS, W. (1956): Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang mit einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystemes paläozoischer Agnathen und Fische. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Fjärde Ser., Bd. 5, Nr. 6.
- PEYER, B. (1943): Beiträge zur Kenntnis von Rhät und Lias. 1. Über Rhät und Lias von Hallau (Kt. Schaffhausen). Eclog. geol. Helv., Bd. 36, Nr. 2.
- (1956): Über Zähne von Haramiyden, von Triconodonten und von wahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rhät von Hallau. Schweiz. Pal. Abh., Bd. 72.
- SCHALCH, F., und PEYER, B. (1919): Über ein neues Rhätvorkommen im Keuper des Donau-Rheinzuges. Mitt. Bad. geol. Landesanst., 8, 2. Heft.
- SEMON, R. (1901): Die Zahnentwicklung des *Ceratodus Forsteri*. Denk. Med. Nat. Ges. Jena, Bd. IV.
- STROMER, E., und PEYER, B. (1917): Über rezente und triassische Gebisse von Ceratodontidae. Zeitschr. deutsche geol. Ges., 69, Abh. Nr. 1.