

ÜBER DIE OBERSENONE GATTUNG RHOMBODUS EINEN DUROPHAGEN STACHELROCHEN

VON

J. H. F. UMBGROVE.

In der obersenenonischen Mastrichter Tuffkreide finden sich kleine Zähne, die durch ihre glatten Kauflächen und die Furchen an den Seiten des oberen Teiles an Kauplatten von *Myliobatis* erinnern, einen Rochentypus, der ein an durophage Lebensweise angepasstes Gebiss hat. Niemals findet man aber die für diese Familie so typische langgestreckte Form der Zahnplatten; die Zahnoberfläche hat immer rhombische Form.

DAMES hat eine ausführliche Beschreibung von diesen Zähnen gegeben, die er für Reste eines *Cestracion*-artigen Haies hielt, dem er den Namen *Rhombodus Binkhorsti* gab. Ich möchte hier nur noch einige kurze Bemerkungen hinzufügen. Die Abbildungen (fig. 1) zeigen den typischen rhombenförmigen Umriss der Kaufläche (*d*). Die durch eine in der Richtung der kurzen Diagonale verlaufende, tiefe Rinne in zwei Hälften geteilte Wurzel hat ebenfalls die Gestalt eines Rhombus (fig. 1, *b*, *e*). An der Grenze von Krone und Wurzel findet sich an der einen Seite eine Rinne, an der anderen Seite eine vorspringende Leiste (fig. 1 *c*).

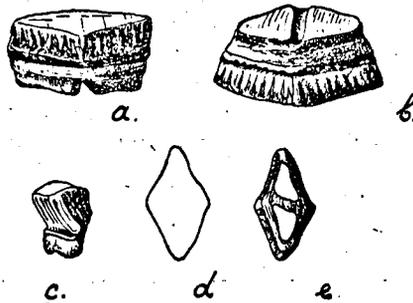


Fig. 1.

Zähne von *Rhombodus Binkhorsti* (DAMES). Natürl. Gröss.

Zusammen mit den verticalen Furchen, mit denen die Seiten versehen sind, hat diese Leiste zur Verbindung der Zähne untereinander zu einem Mahlpflaster gedient. Neben dieser regelmässigen Form, die besonders den grösseren Zähnen eigen ist, fanden sich aber Exemplare, die eine Abweichung zeigen, indem nämlich entweder zwei Seiten eines spitzen Winkels des Rhomboids länger sind wie die beiden anderen, oder das Rhomboid unsymmetrisch zusammengepresst ist. Es scheint mir, dass dies nicht eine zufällige Variation ist, sondern dass wir gerade durch diese Eigentümlichkeit etwas mehr über die ganze Zusammenstellung des Gebisses erfahren können. Wie ich unten noch näher auseinandersetzen werden, muss man nämlich *Rhombodus* zu den durophagen Stachelrochen stellen. Bei diesen findet man sehr oft gerade die grössten Zähne in der Mitte des Kiefers. Wenn man nun die Zahl der Zahnreihen, wie es gewöhnlich bei den grosszahnigen Rochen der Fall ist zu 7 bis 9 annimmt, so könnte man das Gebiss eines *Rhombodus*-Unterkiefers auf eine Weise rekonstruieren, wie es fig. 3 A zeigt, (wobei die verschiedenen obengenannten Formen vorkommen). Es wäre wohl ein grosser Zufall wenn man noch einige Zähne im ursprünglichen Verband finden würde. Wenn einmal die knorpeligen Kiefer aufgelöst sind, bieten die Seitenfurchen nicht genug Festigkeit und fallen die einzelnen Zähne auseinander.

Die Originale von DAMES sind von JAEKEL noch einmal untersucht worden (l. c. p. 125—127). Es finden sich unter den Exemplaren einige kleine unsymmetrische Zähnchen. Durch Vergleich mit dem Gebiss von *Hypolophus sephen* (MÜLL. u. HENLE) hat JAEKEL einige sehr wichtige Schlussfolgerungen über den Bau der Oberkiefer ziehen können: „Die hohen Wurzeln und die starke Vorbiegung der kleinen Zähne, welche man deshalb nur als Vorderzähne betrachten kann, deuten daraufhin, dass die Symphyse wenigstens eines Kiefers ziemlich stark vorgezogen war, die beiden Kieferäste also unter einem Winkel etwa wie bei dem Oberkiefer von *Hypolophus sephen* zusammenstiessen. Nur aus der Stellung in einer Symphysengrube wird die Form der kleineren Zähne verständlich.....“ „..... Ob beide oder nur ein Kiefer, wie bei *Hypolophus sephen*, eine derartige Form hatten, muss dahin gestellt bleiben, doch scheint mir der Umstand, dass neben den grossen, rhomboidischen, also schiefen Zähnen auch ebenso grosse rhombische, also symmetrische Zähne vorliegen, dafür zu sprechen, dass der andere, — nach Analogie von *Hypolophus* der Unterkiefer — jene Vorbiegung nicht zeigte und deshalb symmetrische Zähne wie alle *Myliobatiden* besass.“

Die Zähne sind in den Sammlungen ziemlich selten. Am Petersberge bei Maastricht und in der Nähe von Geulhem scheinen die besten Fundstellen zu sein.

Ein zweites nicht sehr oft vorkommendes Fossil ist in fig. 2 abgebildet. Es sind Reste von Stacheln wie sie am Schwanz von Stachelrochen, *Dasybatiden* und *Myliobatiden*, vorkommen und es scheint mir nicht gewagt anzunehmen, dass diese Stacheln und die hieroben besprochenen Zähne Reste von ein und derselben Tierart seien. Es ist in der Maastrichter Tuffkreide diese vor der Hand liegende Kombination eigentlich die einzig mögliche. Aus den drei in fig. 2 abgebildeten Bruchstücken

geht hervor, dass die Stacheln oft eine Länge von etwa 15—18 c.m. besaßen. An der Oberfläche finden sich eine Anzahl Längsfurchen und die Zähnelung fängt erst eine Strecke weit über der Basis an. An der Spitze (fig. 2 c) sind oft 5 Häkchen pro cm. vorhanden. Die Oberfläche ist gewölbt und an der Basis war der knöcherne Teil des Stachels dünn. In der Regel liegen die Stacheln mit der konkaven Seite dem Gestein auf.

PROBST hat aus der Molasse von Baltringen zahlreiche Zähne von Rochen, die er zu den *Myliobatiden* rechnet, beschrieben und in demselben Sediment fand er ebenfalls einige Typen von Myliobatiden-Schwanzstacheln; JAEKEL hat schon bei seiner Besprechung von *Rhombodus* (l. c. p. 127) bemerkt: „dass das naturhistorische Museum in Brüssel auch einen aus den gleichen Schichten stammenden typischen *Centrobatiden*-Stachel besitzt.“

Von den recenten Stachelrochen wissen wir, dass die Stacheln furchtbare Waffen sind, einmal durch ihre Form, vor allem aber dadurch, dass sie mit einem giftigen Schleim überzogen sind. Dann und wann wirft das Tier den Stachel ab und wächst ein neuer heran.

An der Hand der geschilderten Reste, von Zähnen und Stacheln können wir ein ungefähres Bild des ganzen Tieres rekonstruieren zumal wir in den recenten *Dasybatidae* ähnliche Formen haben (fig. 4). Zugleich mit der Formrekonstruktion wird uns auch einiges über die systematische Stellung von *Rhombodus* deutlich. Einige Betrachtungen über die Morphologie der seit dem Tertiär bekannten *Myliobatidae* können uns hierüber aber noch mehr Aufschluss geben.

Zuerst wollen wir die Zähne der *Myliobatiden* etwas näher betrachten. GARMAN gibt in seiner Abhandlung über die *Plagiostomia* eine ganze Serie Abbildungen von *Myliobatis*- und *Rhinoptera*-Gebissen von denen wir hier einige übernehmen (fig. 3 B—K). Primitive rhomboide Seitenzähne finden sich noch in einem sehr jugendlichem Gebiss von *Myliobatis* (fig. 3 B); in der Mitte des Kiefers sehen wir dagegen schon die mehr gestreckte sechseckige Form der Kauplatten und diese wird

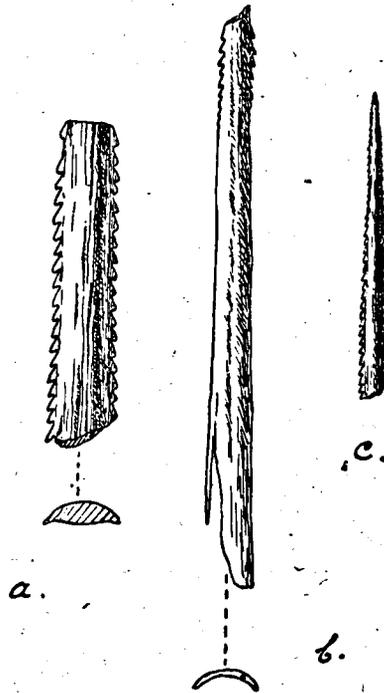


Fig. 2.

Schwanzstacheln von *Rhombodus*
Binkhorsti (DAMES). Natürl.
Grösse.

bei älteren Individuen noch deutlicher (fig. 3 c). Ebenso haben bei

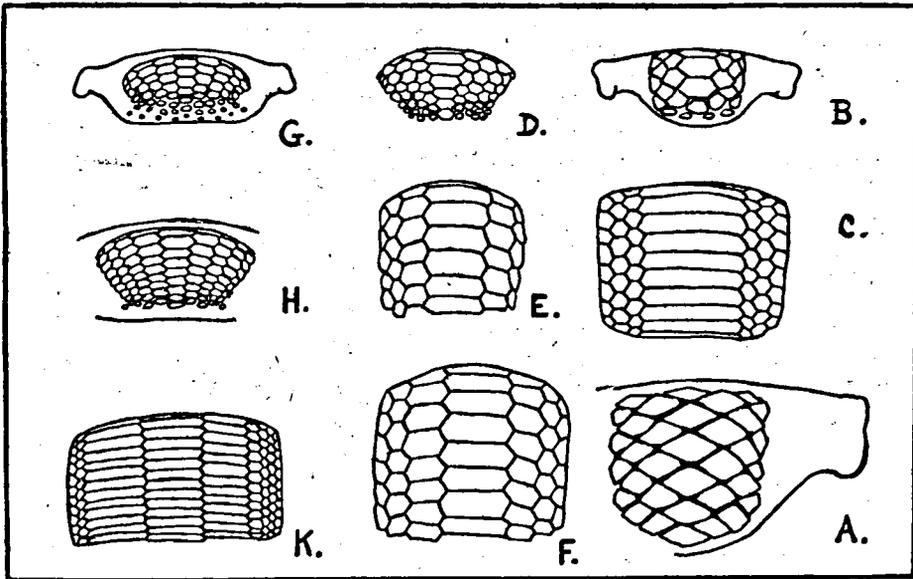


Fig. 3.

A. Reconstruction eines *Rhombodus*-Unterkiefers; B. *Myliobatis californicus* GILL. junges; C. älteres Exemplar; D. *Rhinoptera marginata* GEOFFR.; E. *Rhinoptera lalandi* MULL. u. HENLE, junges; F. älteres Exemplar; G. *Rhinoptera Jussieni* CUV., sehr junges; H. älteres; K. noch älteres Exemplar.

(Fig. B.—K. nach GARMAN).

Rhinoptera die Jugendformen ein wenig differenziertes Gebiss, während sich hier später drei Reihen langgestreckter Zähne entwickeln (fig. 3 D—K). Wenn wir diese individuelle Zahnentwicklung betrachten, so zeigt sich eine deutliche Übereinstimmung in den Anfangsstadia der beiden Genera *Myliobatis* und *Rhinoptera* (vergl. fig. 3 B, D und G) die sogar darauf hinaus zu laufen scheint, dass die Formen in einem ontogenetisch oder auch phylogenetisch frühen Stadium ein Gebiss hatten, das dem aus uniformen rhomboïden Zähnen bestehenden Gebiss der *Dasybatiden* ganz ähnlich ist. GARMAN sagt: „small round primary teeth in front of the pavement suggest derivation from ancestral forms with dentition resembling that of some *Dasybatidae*“. Die *Rhombodus*-Zähne scheinen gerade solch einen primitiven Typus zu repräsentieren. Von grosser Wichtigkeit scheint es mir zu sein, dass es in der Ontogenie, wie aus den GARMAN-schen Figuren gut ersichtlich ist, keine Verminderung der Anzahl gibt, sondern nur eine Differenzierung der Form, insbesondere bei den Mittel-Zähnen. Die Zahl der Zahnreihen ist bisweilen 9, meistens aber 7 und diese Zahl bleibt constant bei der Ausbildung zu grossen Kauplatten. Diese Umstände scheinen stark der s.g. Conereszenztheorie,

welche eine Entstehung von grösseren langgestreckten Zahnplatten durch Verschmelzung von kleineren Zähnen annimmt, zu widersprechen¹⁾. Ausserdem muss noch daran erinnert werden, dass FREUDENBERG bei einer anatomischen Untersuchung von *Myliobatis*-Embryonen nichts gefunden hat, was einer Conerescenz entsprechen könnte. Die jugendlichen Stadia im Gebiss von *Rhinoptera* und *Myliobatis* gleichen einander sehr; erst bei älteren Individuen tritt eine Differenzierung ein, welche entweder zum *Myliobatis*- oder zum *Rhinoptera*-Typus leitet. Mit diesen Umständen scheint mir folgende Auffassung JAEKEL's nicht gut in Ubereinstimmung (l. c. s. 135): „Das Gebiss von *Myliobatis* durchläuft ontogenetisch zuerst das Stadium von *Trygon*²⁾, dann das von *Rhinoptera* (*Zygobatis*); *Aëtobatis* durchläuft als die weiter differenzierte Form zuerst das Stadium von *Rhinoptera* und danach von *Myliobatis*.“

Betrachten wir nun die allgemeine Körperform der besprochenen Rochen so lässt diese die folgenden Typen erkennen (fig. 4). Bei *Dasybatus* schliessen die Pectoralflossen vorne vor den Augen zusammen, so dass sie einen ununterbrochenen Saum bilden. Bei *Myliobatis* ist der Flossensaum aber bei den Augen unterbrochen und eine besondere Rostralflosse entstanden; bei *Rhinoptera* fehlt der Saum am Kopfe fast ganz³⁾. Ausserdem sehen wir dass in der Reihe *Dasybatis*, *Myliobatis*, *Rhinoptera* der Schwanzstachel mehr nach dem Körper zu heranrückt und der Schwanz mehr peitschenförmig ausgebildet wird. Diese Formenreihe zeigt uns wahrscheinlich ein Bild von der phylogenetischen Entwicklung der *Myloidei* aus *Dasybatoïden* Körpertypen, aber *Rhinoptera* und *Myliobatis* gehören zwei verschiedenen phylogenetischen Reihen an wie die hieroben besprochene und abgebildete differente Entwicklung des Gebisses wohl deutlich zeigt. Wir können also kurz die Schlussfolgerung ziehen, dass aus einer *Dasybatoïden* Stammform, einerseits *Myliobatidae*, anderseits *Rhinopteridae* sich entwickelt haben; die Körperform von *Rhinoptera* ist mehr specialisiert als die von *Myliobatis*; das Gebiss von *Myliobatis* ist nicht mehr, sondern auf eine andere Weise specialisiert und nicht auf ein *Rhinoptera*, sondern auf ein *Dasybatus*-ähnliches Gebiss zurückzuführen. Das Gebiss von *Rhombodus* repräsentiert solch eine Stammform; das Tier wird eine Körperform gehabt haben wie der Typus von fig. 4 D. (Die zweiteilige Zahnwurzel von *Rhombodus* ist kennzeichnend für *Dasybatiden*; die Zähne zeigen aber in ihrer glatten Oberfläche und der Furchung der Seiten schon Ubereinstimmung mit *Myliobatiden*-Zähnen).

¹⁾ Siehe O. JAEKEL Sitzungsber. Ger. Naturforsch. Freunde Berlin 1894.

²⁾ *Dasybatus*; KLEIN. 1742 (= *Trygon*; CUVIER. 1817.). Siehe GARMAN l. c.

³⁾ In seiner Verhandlung über die eocänen *Selachiër* von Monte Bolca hat JAEKEL die Morphologie und Phylogenie der *Centrobatiden* auseinandergesetzt und u. m. eine ähnliche Serie der Flossenentwicklung gezeichnet. Besonders interessant ist der von ihm beschriebene *Promyliobatis* „indem der Flossenumriss seitlich nur wenig ausgezogen ist und der Verlauf der Gliederungslinien ziemlich genau in der Mitte steht zwischen dem Verhalten der *Trygoniden* und der *Myliobatiden*. Wir sind somit durch diese eocäne *Myliobatide* in den Stand gesetzt die Differenzierung der Brustflossen der *Myliobatiden* von der der *Trygoniden* phylogenetisch abzuleiten“ (l. c. c. 119).

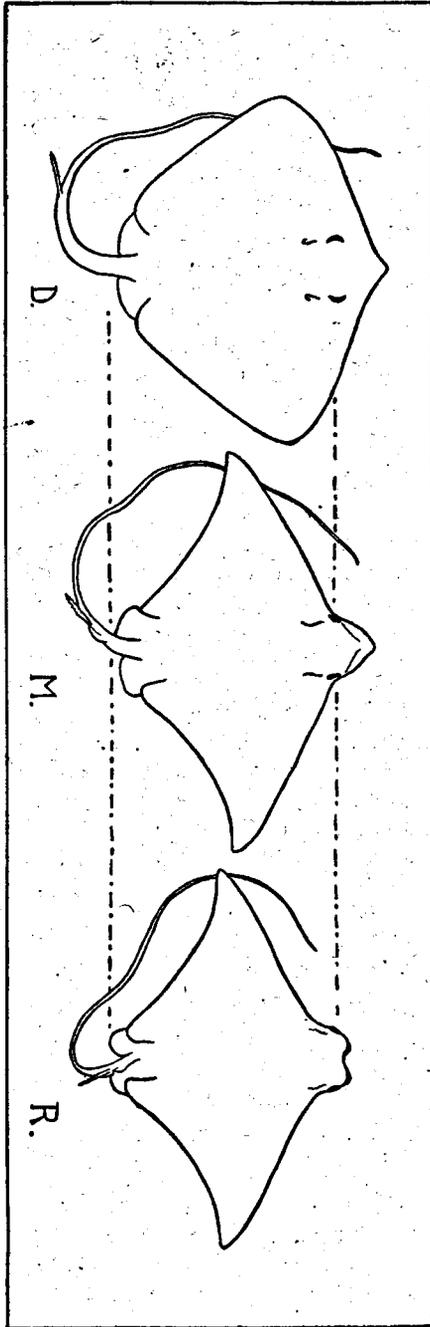


Fig. 4.

Vergleich einiger Rochkentyphen mit Benützung von Abbildungen GARMAN's:
Dasybatus latus GARMAN (D.); *Mykobatis fremovillei* LESUEUR (M.) und
Rhinoptera quadriloba LESUEUR (R.)

Die Tendenz zur Entstehung von grossen Kauplatten äussert sich bei den *Myliobatiden* aber nicht nur in einer Differenzierung, sondern es sind auch Fälle einer Concrescenz der kleinen Seitenzähne mit den mittleren Kauplatten bekannt. STROMER hat ein Gebiss von *Myliobatis bovina* (GEOFFR. ST. HIL.) abgebildet, an dem die Verschmelzung einer ganzen Seitenreihe mit den Mittelzähnen durch eine die ursprüngliche Grenze anweisende Furche angedeutet ist (fig. 5 a). GARMAN (fig. 5 c)

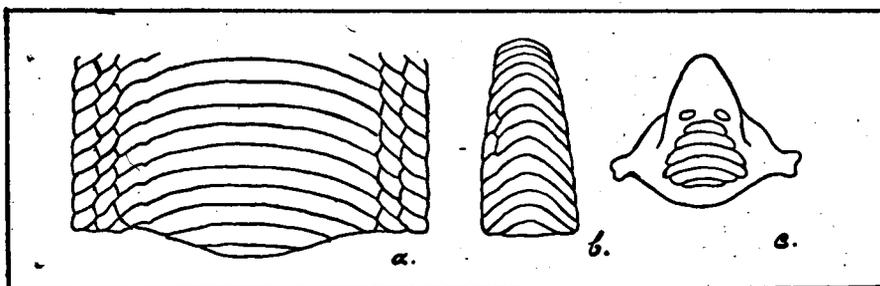


Fig. 5.

a. *Myliobatis bovina* GEOFFR. (nach STROMER); b. *Aëtobatis narinari* EUPHR. (nach STROMER); c. *Aëtobatis narinari* EUPHR. (nach GARMAN).

und JAEKEL (l. c. p. 131, fig. 26) geben einige Jugendstadien von *Aëtobatis*, die auf eine Entstehung dieser Kauplatten durch Concrescenz aus kleineren Zähnen zu deuten scheinen; ebenso weist eine von STROMER beobachtete Abweichung (Atavismus) an einem Gebiss eines jungen *Aëtobatis* (fig. 5 b) darauf hin. So scheint es wohl wahrscheinlich, dass *Aëtobatis* ein stark spezialisierter *Myliobatide* ist, dessen Kauplatten durch Concrescenz aus einem *Myliobatis*-Gebiss entstanden sind. Das obengenannte merkwürdige Gebiss von *Myl. bovina* (fig. 5 a) stellt eine Übergangsform dar.

Wir können also die phylogenetische Entwicklung der *Myloidei*¹⁾ ziemlich gut verfolgen, und es ist besonders interessant zu sehen, wie die Natur auf verschiedene Weise ihr Ziel zu erreichen gesucht hat. Der erste Versuch um das uniforme *Rhombodus*-ähnliche Gebiss noch besser an eine durophage Funktion an zu passen bestand in einer Differenzierung; hierbei sind, wie wir gesehen, zwei verschiedene Richtungen eingeschlagen worden. Bei *Rhinoptera* entwickelten sich mehrere Zahnreihen zu langgestreckten Kauplatten. Eine andere zweckmässige Anpassung zeigt das *Myliobatis*-Gebiss. Nicht drei, sondern eine, die mittelste Zahnreihe entwickelt sich so stark als dies nur möglich ist und nimmt die grösste Oberfläche des Gebisses ein. Nachdem diese Differenzierungsmöglichkeit ihre äusserste Grenze erreicht hat, wird die Anpassung auf einem anderen Wege versucht und so entsteht durch Concrescenz aus dem *Myliobatis*-Typus als Entglied das nur aus ge-

¹⁾ GARMAN hat *Rhinoptera* und *Myliobatis* als „*Myloidei*“ zusammengefasst.

bogenen Kauplatten aufgebaute *Aëtobatis*-gebiss. *Rhombodus* ist nur aus dem Obersenen bekannt. Die *Myloidei* erscheinen im Eocän. Die *Aëtobatiden* zeigen meistens eine in der Längsrichtung gestreckte Gebissform; *Aëtobatis giganteus* aus dem Mittel-Eocän von Kressenberg¹⁾ hat ein Gebiss, das sich mehr an die *Myliobatis*-Form anschliesst.

Fassen wir zum Schlusse die Ergebnisse noch einmal kurz zusammen:

1. Von *Rhombodus* sind nicht nur die Zähne, sondern auch der Schwanzstachel bekannt.

2. *Rhombodus* hatte den Habitus eines *Dasybatus*.

3. Durch Differenzierung der Zahngrösse entstand aus einem *Rhombodus*-ähnlichen Gebiss ein *Myliobatis*-Typus und aus diesem durch Conerescenz ein *Aëtobatis*-Typus.

4. Eine zweite Differenzierungsart des primitiven *Rhombodus*-Typus leitet zum *Rhinoptera*-Gebiss.

5. Indem diese beide Differenzierungstypen gewissermassen phylogenetische Reihen repräsentieren, deutet die morphologische Reihe: *Dasybatus*; *Myliobatis*, *Rhinoptera* die durchlaufene Aenderung des ganzen Körperbaues an.

LITTERATURVERZEICHNIS.

- DAMES, W., Über Zähne von *Rhombodus* aus der obersenenen Tuffkreide von Maastricht. — Sitzungsber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde. Berlin. 1881.
- GARMAN, S., The Plagiostomia — Mem. Museum of Comparat. Zoölogy of Harvard College. vol. 36. 1913.
- JAEKEL, O., Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Berlin, J. Springer. 1894.
- PROBST, J., Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen. — Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, Bd. 33. 1877.
- STROMER, E. Ein Beitrag zur Kenntniss des Myliobatiden Gebisses. Monatsber. Deutsch. Geolog. Gesellsch. p. 204—207. 1904.
- TREUENFELS, P. Die Zähne von *Myliobatis aquila*. Inaug. Diss. Breslau. 1896.

An dieser Stelle möchte ich Fräulein Dr. J. POPTA in Leiden und den Herren Professor Dr. J. H. BONNEMA in Groningen und Dr. W. O. DIETRICH in Berlin, die mir bei Beschaffung der Literatur behilflich waren, meinen besten Dank sagen.

¹⁾ E. STROMER. Myliobatiden aus dem Mitteleocän der bayerischen Alpen. Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Gesellsch. Bd. 56. Jahrg. 1904.