| Paläont. Z. | 66 | 3/4 | 311-329 | 12 Abb. | Stuttgart, Dezember 1992 |
|-------------|----|-----|---------|---------|--------------------------|
|             |    |     |         |         | 1 0 1                    |

# Neue Informationen zu Menaspis armata EWALD

GÜNTHER SCHAUMBERG, Eschwege\*

Mit 12 Abbildungen

Abstract: Our knowledge of the anatomy of *Menaspis armata* EWALD has been extended by two newly found specimens of this holocephalian from the Upper Permian Kupferschiefer of Richelsdorf (Hessen) and Sangerhausen (Sachsen-Anhalt). New aspects concerning its body-form are discussed. Its classification as a holocephalian – repeatedly questioned in the past – is found to be correct.

Kurzfassung: Zwei Neufunde von Menaspis armata Ewald im oberpermischen Kupferschiefer von Richelsdorf (Hessen) und Sangerhausen (Sachsen-Anhalt) erweitern die Kenntnisse über die Anatomie dieses Holocephalen. Neue Gesichtspunkte, seine Körpergestalt betreffend, werden erörtert, und wiederholt erhobene Zweifel an der Richtigkeit seiner bisherigen systematischen Einordnung werden ausgeräumt

## Einleitung

Seit der Entdeckung der beiden bisher wichtigsten Belegstücke von Menaspis armata um die Mitte des vorigen Jahrhunderts (1848 und 1856) hat dieser »räthselhafte Fisch« (GIEBEL 1856) angesichts der Eigenwilligkeit seiner Körperform und wegen der Schwierigkeiten, diese gültig zu interpretieren, wenig von seiner Problematik eingebüßt. Innerhalb der letzten 20 Jahre sind mehrere bearbeitungsfähige Neufunde hinzugekommen, so daß das bekanntgewordene Material heute aus den nachfolgend aufgeführten Stücken besteht:

- Fund A: Schädel und Reste der vordersten Rumpfpartie von der Dorsalseite. Sichelförmige Stirnstacheln vorhanden, aber stark beschädigt. Zahnplatten des Oberkiefers und Panzerung der Dorsalseite bei der Fundbergung verlorengegangen. Holotyp, Ewald (1848). Fundort: Lonau (Westharz). Sammlung der Humboldt-Universität Berlin.
- Fund B: Schädel mit Stirnstacheln und Rumpf in Dorsallage. Mit Ausnahme der fehlenden Caudalzone vollständig. Erstbeschreibung durch Giebel (1856). Fundort: Martinschacht (Glückaufer Revier) bei Eisleben. Sammlung der Martin-Luther-Universität Halle (Abb. 5).
- Fund C: Rechte Seite des Schädels mit Stirnstacheln, unpräpariert. Finder: MALZAHN 1971. Fundort: Halde des ehemal. Wolfsbergschachtes bei Iba (Richelsdorfer Gebirge). Mineralogiske Museum Kopenhagen.
- Fund D: Isolierter Unterkiefer, vollständige UK- und OK-Bezahnung und Reste der dorsalen Panzerung. Finder: Schaumberg 1972. Fundort: Halde des ehemal. Wolfsbergschachtes bei Iba (Richelsdorfer Gebirge). Naturkundemuseum Kassel (Abb. 11).
- Fund E: Schädel ohne Stirnstacheln, Ventrallage. Finder: Munk 1975. Fundort: Halde des ehemal. Wolfsbergschachtes bei Iba (Richelsdorfer Gebirge). Naturkundemuseum Kassel; Gegenplatte: Sammlung Munk, Karlsruhe (Abb. 9, 10).

<sup>\*</sup> Anschrift des Autors: Günther Schaumberg, Lerchenweg 3, 3440 Eschwege.

Fund F: Mittlere Region des Rumpfes mit gut erhaltenen Placoidschuppen. Finder: GÜNTHER 1985. Fundort: Thomas-Müntzer-Schacht, Sangerhausen. Sammlung GÜNTHER, Bad Frankenhausen (Abb. 7, 8).

Fund G: Schädel (vorne beschnitten) und Rumpf ohne Caudalbereich, keine Stirnstacheln, vollständige rechte Pectoralflosse. Finder: Hesse 1988. Fundort: Halde des ehemal. Schachtes »Ruhe und Friede« bei Iba (Richelsdorfer Gebirge). Sammlung Hesse, Kassel (Abb. 1, 2, 3, 4, 6).

Außer den vorgenannten Stücken existieren mehrere kleine Fragmente, meist aus Zahnplatten und/oder Mandibularstacheln bestehend. Einige wurden durch WEIGELT (1930) beschrieben (Sammlungen PANGERT und SIEGERT, später übergegangen an Universität Halle und Heimatmuseum Eisleben). HOLZAPFEL & MALZAHN (1984) zeigen Mikroaufnahmen vermutlicher *Menaspis*-Placoidschuppen aus Schlämmrückständen bzw. Bohrkernen des Zechsteinkalks (Z 1).

Für die jetzigen Untersuchungen standen mir die Funde B, D, E, F und G im Original zur Verfügung.

### Abkürzungserklärungen

| bv. c d. occ. sp dorsaler Occipitalstachel f. hy Hypophysentasche fica Foramen für die Arteria carotica interna fr frontaler Abschnitt des Schädeldachs fr. sp Stirnstachel l. pect linke Pectoralflosse l. l. sc schuppen der Seitenlinie l. sca linkes Scapulocoracoid ma Artikulationsfacette der Mandibel md. sp Mandibularstachel md. t. p Unterkieferzahnplatte mpt Metapterygium n. sp Neuraldornen occ. syn Occipitalkondylus des Synarcuale orb Orbita pelv Beckengürtel po. p Postorbitalfortsatz ppt Propterygium prob Problematische Strukturen pro. p Präorbitalvorsprung r. cq Recessus cranio-quadrati r. pect rechte Pectoralflosse r. sca rechtes Scapulocoracoid | pelvic basipterygium basiventral cartilages dorsal occipital spine hypophysian fossa foramen of the internal carotid artery frontal zone of the cranial roof frontal spine left pectoral fin scales of the lateral line left scapulocoracoid articulation facette of the mandible mandibular spine mandibular tooth plate metapterygium neural spines occipital condyle of synarcual orbita pelvic girdle postorbital process propterygium problematic element praeorbital process cranio-quadrate recess right pectoral fin right scapulocoracoid |
|--|--|
|  |  |
|  |  |
| r. sca rechtes Scapulocoracoid   | right scapulocoracoid  |
|  | suborbital process   |
|  | suborbital shelve  |
|  | supraorbital ridge   |
|  | symphysial teeth   |
|  | symphysial cartilage   |
|  | synarcual  |
| u.t.p Oberkieferzahnplatte   | upper tooth plate  |



### Beschreibung von Fund G

Abb. 1-4, 6

Das zuletzt gefundene Exemplar von Menaspis armata (Fund G) (Abb. 1, 2) stammt von der Halde des ehemaligen Schachtes »Ruhe und Friede« im Richelsdorfer Bergbaurevier. Wie der Name vermuten läßt, wurde er wahrscheinlich bald nach Abschluß des 30jährigen Krieges abgeteuft. Die Fundstelle ist wenig mehr als 1 km Luftlinie von der Schachtanlage Wolfsberg entfernt, von der die Stücke C, D und E stammen. Diese wurden aus Haldenbeständen der letzten, 1955 abgeschlossenen Förderperiode aufgesammelt, und ihr Erhaltungszustand kann demzufolge fast als bergfrisch bezeichnet werden. Die fossile Substanz des Neufundes, der möglicherweise 200 Jahre lang oder sogar noch länger in dünnplattigem Schiefer der Verwitterung ausgesetzt war, ist dagegen stark angegriffen. Die Feinheit der Struktur, die wir auch an dem Halleschen Exemplar (Fund B) schätzen, läßt er leider an vielen Stellen vermissen. Da indessen die voluminöse fossile Masse in Schieferplatten von nur wenigen Millimetern Stärke eingebettet ist, werden wir durch wirkungsvolle Röntgenaufnahmen entschädigt (Abb. 3, 4).

Gemeinsam mit dem Wolfsberger Fund E (Abb. 9, 10) repräsentiert das neue Stück den Menaspis-Typ, dem die drei sichelförmigen Stirnstacheln fehlen. Hinsichtlich seiner Größe bleibt er mit einer Spannweite der Mandibularstacheln von 110 mm nur wenig hinter Fund E zurück. Beide Exemplare setzen sich größenmäßig deutlich von den übrigen, kleineren Exemplaren ab. Die sonstigen Maße von Fund G: erhaltene Körperlänge: 188 mm; Breite des Schädels, gemessen über den beidseitigen Suborbitalfortsatz (so.p): 73 mm; Breite des Rumpfes am Ansatz des Schädels: 70 mm, am unteren Plattenrand: 40 mm.

Schädel: Die fossile Substanz des Schädels, dessen vorderes Drittel, einschließlich der Gebißregion und Teilen der Mandibularstacheln, durch den Plattenrand abgeschnitten ist, hat sich weit überwiegend auf der Platte a (Abb. 1) erhalten, während an der Gegenplatte b (Abb. 2, 6) nur ein schwacher Belag haften blieb. Bei grundsätzlich dorsoventraler Einbettungslage ist die dorsale Region des Neurocraniums leicht nach links verschoben (vgl. Abb. 6), so daß der Einblick in die rechte Orbita (orb) offen liegt, der in die linke aber verdeckt wird. Die Orbita erscheint als leicht gestrecktes, weitgehend substanzfreies Oval. Sie liegt unmittelbar neben dem Supraorbitalkamm (spo.r) und erstreckt sich bis knapp vor den Präorbitalvorsprung (pro.p). Gegen den rechten Schädelrand wird sie durch den Suborbitalsims (so.s) mit dem Suborbitalfortsatz (so.p) abgegrenzt. Den leichten Vorsprung in der Randlinie des Schädels nahe dem rückwärtigen Ende der Orbita darf man wohl als den Postorbitalfortsatz (po.p) der sonst nicht mehr ansprechbaren hinteren Orbitalwand auffassen. Die Einbettungsumstände entsprechen weitgehend denen des Fundes B (Abb. 5), wenn auch dort die Seitwärtsverschiebung des Schädeldachs etwas geringer ist.

Bei der dunklen Masse, die der Innenseite des rechten dorsalen Occipitalstachels (d.occ.sp) anhängt und deren Abdruck sich an der entsprechenden Stelle auf der Platte b befindet, kann es sich allein um den vorderen Teil des Synarcuale handeln, der den Occipitalkondylus trägt (bei Patterson 1968 und in Abb. 5: occ.syn).

Das plastische Erscheinungsbild des Schädels wird besonders anschaulich auf der Röntgenaufnahme der substanzarmen Gegenplatte b (Abb. 3). Die herausgelöste Masse des Schädels hinterließ in der überaus dünnen Schieferplatte tiefe Mulden. Die normalerweise im Röntgenpositiv als Substanzanreicherung dunkel erscheinenden Skelettelemente (vgl. dazu Abb. 4) werden hier wegen der eingetretenen Verdünnung der Matrix hell wiedergegeben. Man empfindet wirkungsvoll die tiefenräumliche Differenz zwischen dem in ein leicht gestrecktes Quadrat eingeschriebenen Knorpeldach des Neurocraniums, dessen Längsseiten konkav eingezogen sind, und der tiefer liegenden Orbita (orb). Die stärksten Aufhellungen verursachen die längs des Supraorbitalkammes (spo.r) massierten große Placoidschuppen. Im Original auf der Platte a erhalten, zeigen diese Schuppen wegen der Verwitterungseinwirkungen nur ein sehr unklares Bild. Der dunkle Fleck im hinteren Drittel der rechten Orbita bezeichnet vermutlich den Recessus cranio-quadrati (r.c-q) (pers. Inform. Dr. ZANGERL). Da es sich bei

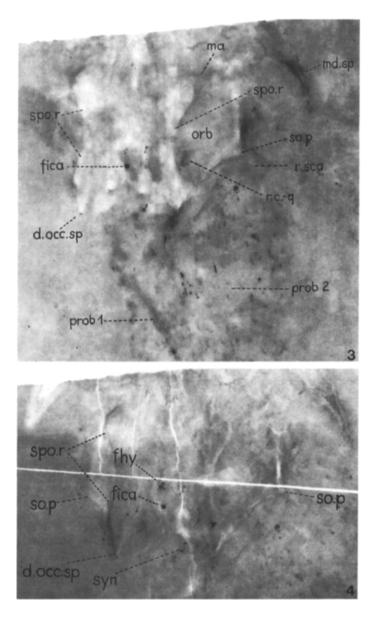


Abb. 3-4. Menaspis armata Ewald, Fund G. 3: Schädel und vordere Region des Rumpfes. Röntgenpositiv von Platte b. 4: Schädelregion, Röntgenpositiv von beiden Platten gemeinsam.

Figs. 3-4. Menaspis armata Ewald, find G. 3: Skull and anterior region of body; x-ray positive of slab b. 4: Skull region; x-ray positive of both slabs. ca. ×0.8.

dem Gestein um den metallhaltigen Kupferschiefer handelt und sich die Metalle bevorzugt in engen Kanälen konzentrieren, die die organische Substanz durchziehen, wäre ihr Auftreten am Rande einer solchen engen Öffnung erklärt, auch wenn die umgebende Substanz sich abgehoben hat. Ähnliche Erscheinungen zeigen sich am occipitalen Schädelrand: Die winzigen schwarzen Pünktchen, teilweise am Rande länglicher weißer Flecken, rühren von den metallgefüllten Spitzen der Pulpakanäle her, die weißen Fleckchen von den Einpressungen der dazugehörigen Dornen von großen Placoidschuppen und Occipitalstacheln. Die beiden größeren schwarzen Flecken, die auf dem gemeinsamen Röntgenbild beider Platten (Abb. 4) in der Mittellinie des Schädels erscheinen, lokalisieren wahrscheinlich die Hypophysentasche (f.hy) und die Öffnung für die Arteria carotica interna (fica) auf der Gaumenseite des Neurocraniums. Die letztgenannte ist auch auf Abb. 3 sichtbar.

Am Vorderende des Supraorbitalkammes wird das Schädeldach seitlich eingeschnürt und setzt sich in einem sich trapezförmig verjüngenden Stirnabschnitt (fr) fort. Auf gleicher Höhe zeigt sich, besonders deutlich auf der rechten Schädelseite, eine horizontal gerichtete, geschlängelte Linie, die zum äußeren Schädelrand hinführt: die Begrenzung zum Unterkiefer mit der Artikulationsfacette für den Meckelschen Knorpel (ma).

Rumpf: Um die Orientierung zu erleichtern und auch günstige Vergleichsmöglichkeiten mit der Zeichnung Pattersons zu Fund B (Abb. 5) zu gewinnen, werden die Abbildung der Platte a (Abb. 1), die Röntgenaufnahmen der Platte b (Abb. 3–4) und die nach der Platte b gefertigte Zeichnung (Abb. 6) gleichsinnig wiedergegeben, die letztgenannte also spiegelbildlich!

Die den Hauptteil der organischen Materie des Schädels enthaltende Platte a bildet den Rumpf und den proximalen Abschnitt der rechten Pectoralflosse lediglich silhouettenhaft ab; vermutlich hinterließ die Haut eine zarte Verfärbung des anliegenden Sediments. Der Rumpf verjüngt sich caudalwärts zunächst nur wenig, hinter der Beckenpartie aber sprunghaft.

Während an der Platte a nur zwei vergrößerte Placoidschuppen hängenblieben (Abb. 1), in normaler Aufsicht, befinden sich die übrige Beschuppung des Rumpfes und die postcranialen Skelettelemente auf Platte b (Abb. 2). Die Körperoberfläche des Fisches ist mit Placoidschuppen besetzt, die in aufgelockerten Reihen angeordnet sind. Die Größe der Schuppen ist unterschiedlich. Die Gestalt ihrer Basis entspricht am ehesten einem leicht gestreckten Fünfeck mit abgerundeten Ecken. In der weit überwiegenden Mehrzahl sind sie von ihrer Unterseite her sichtbar, die weite Pulpahöhle öffnet sich gleich einem flachen Trichter. Zum linken Rand des Rumpfes hin (auf Abb. 2 zum rechten!), wo eine zunehmende Verdichtung der Schuppen festzustellen ist, erkennt man auch solche, die ihre bedornte Oberfläche zeigen und damit beweisen, daß sie zur gegenüberliegenden Rumpfseite gehören. In unmittelbarer Randnähe befindet sich die Kette stark vergrößerter Schuppen. Die bis zu 11 mm Durchmesser erreichende Basis jeder Schuppe nähert sich der Kreisform und enthält in ihrer Mitte ebenfalls die trichterartige Vertiefung der Pulpahöhle. Die metallgefüllten Spitzen vieler Schuppen erscheinen im positiven Röntgenbild als schwarze Punkte.

Auf Grund einer isoliert neben der geschlossenen Kette liegenden großen Schuppe in Fund B hatte Patterson (1965, 1968: 189) angenommen, die Kette sei ursprünglich paarig ausgebildet gewesen, die fehlenden Glieder seien aber zusammen mit dem größeren Teil der Beschuppung der linken Körperseite verlorengegangen. Nach den beiden Neufunden, dem vorliegenden Exemplar G wie auch nach dem später zu behandelnden Exemplar F (Abb. 7) zu urteilen, besteht kein Zweifel mehr an der einreihigen Anordung der Großschuppen. Man sollte sie auch nicht als »Mittelreihe« an einem rochenartig flachausgebreiteten Fischkörper auffassen, sondern eher als »dorsale Firstschuppen« über einem vertikal gestreckten Rumpfquerschnitt. Das Erscheinungsbild des neuen Fundes und auch das des Halleschen Stückes (Fund B) widerspricht den Erwartungen, die man an die Einbettung eines Fisches von batoidem Typus stellen müßte. Dagegen sprechen: die starke Verlagerung der Reihe vergrö-

ßerter Placoidschuppen an den linken (dorsalen!) Rand des Rumpfes bei gleichzeitigem Verschwinden der Beschuppung der linken Rumpfseite (Flanken!); das Erscheinen nur einer voll ausgebreiteten Pectoralflosse am gegenüberliegenden (ventralen) Rand des Rumpfes; das Sichtbarwerden der Beckenelemente auf der gleichen Seite; die Auswirkungen der Tendenz des Rumpfes zur lateralen Einbettung auf den Schädel, der durch seine übermäßig breit angelegte Mandibularkonstruktion (und gegebenenfalls zusätzlich durch seine Stirnstacheln) in die dorsoventrale Lage gezwungen wurde. Der Grenzbereich Rumpf/Schädel muß starken Spannungen ausgesetzt gewesen sein. Die gegenläufig wirkenden Zugkräfte machen sich an beiden Exemplaren B und G bemerkbar: der lateral liegende Rumpf zog während der Einbettung die dorsale Zone des Schädels (Schädeldach und Orbitalbereich) nach links seitwärts, und umgekehrt verhinderte die überwiegend vertikal aufgebaute Masse des auf seiner Ventralseite liegenden Schädels, daß der Rumpf eine ideale Seitenlage einnehmen konnte. Unter diesen Umständen erreichte die Kette großer Placoidschuppen – die dorsale Firstlinie des Rumpfes - nicht ganz den Rand des Fossils. Eine Aufnahme der Platte b unter Alkohol offenbart einen breiten Riß linksseitig zwischen dem occipitalen Schädelrand und dem Rumpf. Die nachgiebigere Masse des Rumpfes war offenkundig während des Einbettungsvorganges in Gefahr, sich von dem sperrigen Schädel abzulösen.

Sinneskanäle am Schädel und am Rumpf: Während infolge mangelhafter Strukturerhaltung über die Sinneskanäle am Schädel des Neufundes keine Aussagen möglich sind, lassen sich die Seitenlinien des Rumpfes ausreichend deutlich erkennen, sowohl mit unbewaffnetem Auge wie auf dem Röntgenbild. Sie befinden sich in einer Lagebeziehung zueinander, wie wir sie von lateral eingebetteten Fischen von nichtbatoidem Typus gewohnt sind. Die modifizierten Schuppen des einen Kanals (l.l.sc) sind fast über den ganzen Rumpf hinweg zu verfolgen, die des anderen, der abgewandten Körperseite zugehörigen, über den Abschnitt von einigen Zentimetern. PATTERSON 1968: 189–191) behandelte die Führung der Sinneskanäle eingehend, er gewann daraus ja auch wichtige Argumente für die Lokalisierung der Orbitae. Seiner Vermutung, daß die Seitensinneslinien des Rumpfes an die infraorbitalen Kanäle des Craniums angeschlossen seien, während die supraorbitalen blind enden, steht von Seiten des Neufundes nichts entgegen.

Die Flossen: Unmittelbar an den Schädel anschließend, längs des Verbindungssteges zwischen dorsalem Occipitalstachel und Suborbitalfortsatz, liegt das schmale, 55 mm lange rechte Scapulocoracoid (r.sca). Schwache Spuren des linken (l.sca) erscheinen, seitlich etwas versetzt und mit seiner Spitze fast den dorsalen Rand dem Rumpfes erreichend, in dem schmalen Zwischenraum zum Occipitalstachel. Während sich die rechte Pectoralflosse in ihrer vollen Größe ausbreitet, liegt die linke (l.pect) verpreßt unter dem Rumpf. Ihre Flossenstrahlen hinterließen eine Parallelstreifung, teilweise mit abgeknickten Enden, in der Rumpfmitte unmittelbar hinter der Spitze des rechten Scapulocoracoids.

Der Fund G bietet uns zum ersten Mal eine vollständige Ansicht von Schultergürtel und Pectoralflosse. Mit dem Scapulocoracoid artikulieren ein kleines, ein hochstehendes, gekrümmtes Parallelogramm bildendes Propterygium und ein langgestrecktes, in seiner Grundform einem rechtwinkligen Dreieck ähnelndes Metapterygium. Der längeren »Kathete« sitzen 15 schmale basale Flossenstrahlen an. Die ersten 8 Basalia liegen dicht nebeneinander, vom 9. an spreizen sie sich radialstrahlig. Weitere 4 sehr kurze Basalia – die Gesamtzahl ist also 19 – umgreifen das distale Ende des Metapterygiums und artikulieren mit dem Endabschnitt der »Hypotenuse«. Den schmalen Basalia ist ein breites vorgesetzt, das an das Propterygium angrenzt. Der Befund entspricht in seinen wesentlichen Aussagen den Feststellungen PATTERSONS (1968) an Fund B. Da an dem letztgenannten Stück das Scapulocoracoid aber durch den Schädelrand teilweise verdeckt ist, blieben abweichende Interpretationen dieser Region durch andere Autoren nicht ausgeschlossen. Darauf soll später eingegangen werden. Eigenartigerweise hat sich allein der die proximalen Elemente einschließende Teil der Pectoralis als

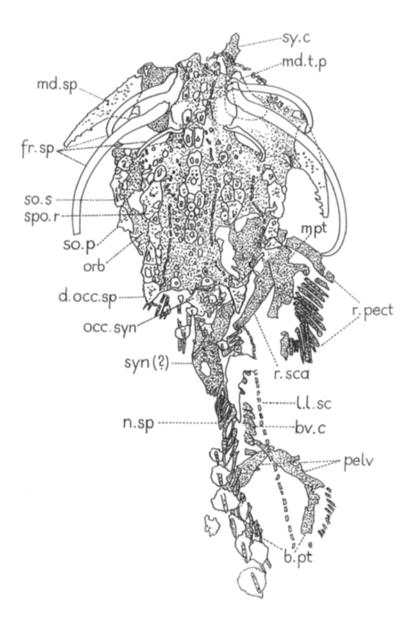


Abb. 5. Menaspis armata Ewald, Fund B, Hallesches Exemplar. Zeichnung nach Patterson (1968: Abb. 3, 8). (Die Bezeichnung bei Patterson: l.occ.sp wurde geändert in: so.p.)

Fig. 5. Menaspis armata Ewald, find B, Halle specimen. Drawing after PATTERSON (1968: figs. 3, 8). (PATTERSON's abbreviation l.occ.sp has been changed into so.p.)

»Schattenriß« auf der Platte a (Abb. 1) abgeprägt. Im gleichen Umfang blieb auch die rechte Pectoralis von Fund B erhalten (Abb. 5). Wie die Platte b des Neufundes (Abb. 2, 6) beweist, war die Flosse aber erheblich größer, denn den schmalen Basalia 1 bis 16 sind spitz zulaufende Radialia aufgesetzt. Ob auch der breite Strahl am Flossenanfang durch einen distalen Teil verlängert war, muß offenbleiben. Ein Vergleich mit Fund B, wo der erste, breite Strahl merklich länger zu sein scheint, möglicherweise aus zwei Teilen bestehend, legt eine positive Antwort nahe; auch wäre die Kontur der Flosse harmonischer mit Radialia ausgefüllt. Indessen haben die Präparationsarbeiten an beiden Stücken das Bild dieser Zone etwas verwischt. Auch der breite Spalt, der in Fund G die proximalen und die distalen Strahlenabschnitte trennt, rührt von einem zu kräftigen Gebrauch der Präpariernadel her beim Abtasten des fälschlicherweise dort vermuteten Flossenrandes. Die Notwendigkeit, die distalen Radialia durch Präparation freilegen zu müssen, erklärt auch die Tatsache des nur teilweisen Abdrucks der Flosse auf Platte a. Wahrscheinlich ragte der äußere Saum der Flosse durch seine größere Beweglichkeit in eine andere Schichtlage des Sediments als der proximale Flossenteil und der Rumpf.

Über die Gestalt der Beckenregion liefert der Neufund gegenüber dem Fund B und dessen Interpretation durch PATTERSON keine zusätzlichen Informationen.

Problematische Strukturen: Ungeklärt ist die Herkunft mehrerer kurzer, flossenstrahlenähnlicher Gebilde, die sich am linken, dorsalen Rand des Rumpfes befinden. Es könnte sich um Bestandteile der linken, verpreßten Pectoralflosse handeln oder um Neuralbögen, die allerdings auch aus ihrer Originallage, die sie in Fund B einnehmen, verlagert sein müßten. Da der Fisch mit einiger Wahrscheinlichkeit aber wohl eine Dorsalflosse besaß (oder sogar zwei), wäre die Möglichkeit, daß diese Reste von dorther stammten, einzubeziehen. Ungewiß bleibt fernerhin die Natur einer etwa 40 mm langen, stabartigen Verdunkelung im Röntgenbild (prob.l), die, unter spitzem Winkel zur dorsalen Randlinie hinführend, diese 20 mm hinter der Occipitalregion erreicht. Auf der Platte b hebt sich längs dieser Linie unter abdeckenden Placoidschuppen eine gratartige Erhöhung hervor. Ob eine Präparation von der Rückseite her Klarheit verschaffen könnte, bleibt vorläufig offen. Der Gedanke an das Vorhandensein eines Flossenstachels vor einer hypothetischen vorderen Dorsalflosse drängt sich auf.

Schließlich fällt auf der gleichen Platte, auf der zwischen den locker angeordneten Placoidschuppen und den Schuppen der Seitenlinien außer den erwähnten Bestandteilen des Schulter- und des Beckengürtels sonst nur freier Raum ohne organische Substanz erkennbar ist, wenige Zentimeter hinter dem Schultergürtel eine gagatartig mattglänzende, halbmondförmige Masse auf (prob. 2). Eigenartigerweise besitzt sie eine geringere Röntgendichte als ihre Umgebung, obwohl die Schieferplatte an dieser Stelle nicht dünner ist. Nach der Auffassung von Dr. ZANGERL sei es angesichts der weitreichenden Vergleichbarkeit von Menaspis mit den rezenten Chimären durchaus naheliegend, auf eine ähnliche Konstruktion der Dorsalflossen zu schließen. Das fragliche Element »prob 2« könnte demgemäß als knorpelige, möglicherweise nicht kalzifizierte Stützplatte für die Flossenstrahlen der Dorsalis angesehen werden. Unter diesen Umständen ist aber ein Synarcuale in der von PATTERSON in Fund B (Abb. 5) angenommenen Länge unwahrscheinlich. Zwischen dem rückwärtigen Ende des Synarcuale und dem Beginn der Reihe vergrößerter Placoidschuppen würde kein ausreichender Freiraum für die Dorsalflosse bleiben. Einer Lösung des Problems wäre man unter der Voraussetzung näher, daß das Synarcuale lediglich aus dem schädelnahen Abschnitt bestünde, der in der Zeichnung PATTERSONS (Abb. 5 und 1968: 185, fig. 8) als Träger des Occipitalkondylus (occ.syn) ausgewiesen wird und der in vergleichbarer Gestalt und Größe auch in Fund G auftritt (Abb. 1, 2, 6) (syn). Der in Fund B daran anschließende längere Knorpelabschnitt (Abb. 5: syn<?) aber müßte mit der mutmaßlichen Stützplatte der Dorsalis (Abb. 6: prob 2)

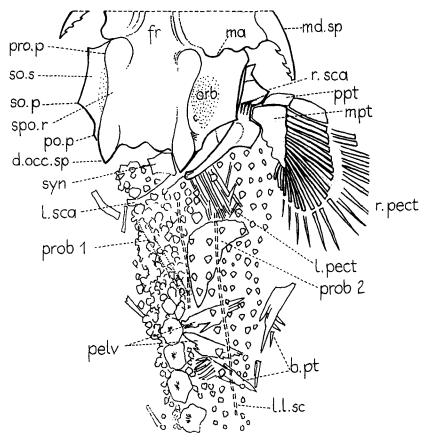


Abb. 6. Menaspis armata Ewald, Fund G. Spiegelbildliche Zeichnung nach Platte b unter Mitverwendung der Röntgenaufnahme von Platte b.

Fig. 6. Menaspis armata Ewald, find G. Mirror-inverted drawing of slab b, using also x-ray photograph of slab b.

gleichgesetzt werden. Angesichts seiner auch am Halleschen Exemplar B feststellbaren leicht gebogenen Gestalt und der Verjüngung an den Schmalseiten bietet sich eine solche Deutung dieses Knorpelstücks an.

# Beschreibung von Fund F

Abb. 7 und 8

Der Neufund F wurde 1985 auf der Halde des Thomas-Müntzer-Schachtes bei Sangerhausen aus frischgeschüttetem Material geborgen. Nach Angaben der Bergleute wurde es beim Stollenvortrieb in westlicher Richtung gebrochen. Das Fossil ist in erzreiches Gestein aus der Grenzzone »Feine Lette/ Grobe Lette« eingeschlossen; Spuren der sogenannten »Körnigen Naht« sind erkennbar (HAUBOLD & SCHAUMBERG 1985: 60). Die Schieferplatte zeigt allseitig frische Bruchkanten. Möglicherweise ist das Tier vollständig gewesen, aber trotz eifriger Nachsuche blieben die verlorenen Teile unauffindbar. Das übriggebliebene Fragment, den Mittelteil des Rumpfes enthaltend, hat eine größte Länge von 90 mm und eine größte Breite von 54 mm.

Abgesehen davon, daß auch dieser Fund – ebenso wie der oben behandelte Fund G – den eindeutigen Nachweis erbringt, daß Menaspis armata nur eine dorsale Mittellinie mit vergrößerten Schuppen besaß, ließen sich aus ihm keine Informationen von größerer Bedeutung gewinnen. Dank seines bergfrischen Zustandes zeichnet sich das Stück aber durch die Erhaltungsqualität seiner Hautpanzerung aus. Lediglich die dorsalen Ränder der bis zu 9 mm langen Kiele an den vergrößerten Mittelschuppen sind etwas angebrochen, da ein wenig von ihrer Substanz an der Gegenplatte haften blieb (Abb. 8).

Hinsichtlich des Aufbaus der Schuppen wird auf die Beschreibung durch PATTERSON (1965: Abb. 35; 1968: 178, 188–189, Abb. 10) verwiesen. Die Innenstruktur wird dort an abgeriebenen Schuppen des Exemplars B erläutert. Der Autor stellte dabei eine völlige Übereinstimmung mit den Placoidschuppen von *Deltoptychius* fest. Auf den Dünnschliff einer der Ventralseite des Schädels von Fund E entnommenen Schuppe bei ORTLAM (1985: 21, Taf. 7) wird in einem späteren Zusammenhang noch einzugehen sein.

Die neuen Abbildungen sollen in erster Linie der Anschaulichkeit dienen. Die Schuppe vergrößerte sich offensichtlich durch Bildung eines neuen Pulpakanals und Überschieben einer weiteren Spitze vom schädelgerichteten Basisteil des Mittelkiels her. An kleineren bis mittelgroßen Schuppen mit 3 bis 4 Pulpahöhlen läßt sich dieser Vorgang besser ablesen (Abb. 7) als an den stark vergrößerten Schuppen der Mittelachse (Abb. 8). Auf die letztgenannten trifft zwar die von Patterson erwähnte Radialstreifigkeit der nahezu kreisrunden Basis zu; doch das Zusammenwirken zwischen dem Wachstum des spitzentragenden Kiels und der Vergrößerung der Basis wird an den kleineren Schuppen mit ihrer leicht längsgestreckten, fünfseitigen Basis deutlicher. Dort zeigt sich eine völlig koordinierte, gratartige Streifung, die über die Basis und schräg aufwärts über die Flanken des Kiels zur Spitze jedes Einzeldorns führt.

Ob die Ventralseite des Rumpfes von Menaspis armata – die nach den neuen Erkenntnissen einen erheblich kleineren Raum beansprucht haben muß, als unter der bisherigen Einschätzung des Fisches als Vertreter eines batoiden Typus vermutet werden mußte – überhaupt mit Placoidschuppen besetzt war, ist zweifelhaft. Jedenfalls konnten an beiden Neufunden F und G weder bei der Röntgendurchleuchtung noch bei der Präparation Spuren von ihnen wahrgenommen werden.

### Diskussion

Als ihr wichtigstes Ergebnis bestätigt die vorliegende Untersuchung der Funde F und G die Richtigkeit der Aussagen Pattersons (1968) zur Anatomie von *Menaspis armata* in ihren wesentlichen Teilen. Die geringfügigen Korrekturen sind vor dem Hintergrund des hier zur Erörterung stehenden Kernproblems von untergeordneter Bedeutung. Das gleiche gilt für die Auswirkungen der Erweiterung unserer Kenntnisse aus Neufunden, die nach 1968 eintraten.

Indem Patterson (1968: 200–203) die Menaspoiden – Menaspis und dessen nächsten Verwandten, den unterkarbonischen Deltoptychius – mit den übrigen »Bradyodonten« und den Chimaeroiden in der Klasse der Holocephali vereinigte, schloß er sich prinzipiell der herrschenden Lehrmeinung an. Ihm folgten die späteren Bearbeiter Zangerl (1981) und Lund (1986). Wenn auch zwischen ihnen stellenweise Auffassungsunterschiede über die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der gesamten Formengruppe herrschen, so überwiegt doch ihre Übereinstimmung im Grundsätzlichen.

Welche Spannweite an Interpretationsmöglichkeiten fossile Reste indessen zulassen, beweisen die von Bendix-Almgreen (1971) und Ortlam (1985) unternommenen Vorstöße. Beide Autoren versuchten zu belegen, daß die von den bisherigen Bearbeitern von

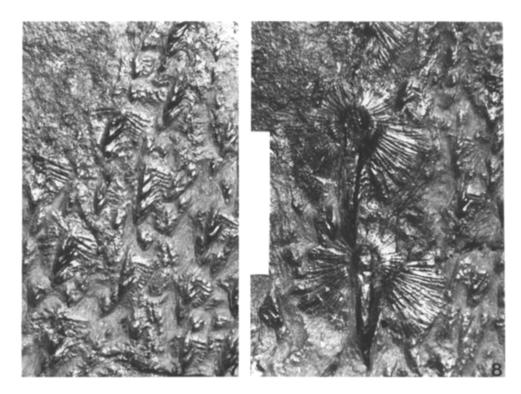


Abb. 7–8. *Menaspis armata* Ewald, Fund F. 7: Placoidschuppen der mittleren Region des Rumpfes. 8: Vergrößerte Placoidschuppen der rückwärtigen Dorsalregion. Länge des Maßstabes: 10 mm. Figs. 7–8. *Menaspis armata* Ewald, find F. 7: Placoid scales of the middle body region. 8: Enlarged placoid scales of the posterior dorsal region. Scale: 10 mm.

Menaspis diagnostizierte verwandtschaftliche Nähe zu den Chimaeriformes auf Fehlinterpretationen anatomischer Merkmale beruhe, BENDIX-ALMGREEN konstatierte weitgehende strukturelle Übereinstimmungen mit den Rhenaniden. Er übersah zwar nicht die bestehenden Unterschiede, beispielsweise in der Gebisbildung - kleine, dornige Tessarae bei Gemuendina, große cochliodonte Zahnplatten bei Menaspis (vgl. Abb. 10) - und plädierte auch nicht für eine unmittelbare Vorfahrenschaft der Rhenaniden. Doch dies schloß nicht sein Urteil aus: »that the menaspids (and probably the cochliodontids too) are more closely related to the rhenanids than to any other group of Palaeozoic elasmobranchiomorphs« (BENDIX-AMGREEN 1971: 45). ORTLAM (1985) ging noch weiter, indem er Menaspis einschränkungslos als Euarthrodiren einstufte. Seine Argumentführung wich erheblich von der BENDIX-ALMGREENS (1971) ab, und die Problematik der unterschiedlichen Gebißbildung von Placodermen und Holocephalen umging er mittels der Annahme, daß den fossil überlieferten Menaspis-Exemplaren der Schädel fehle bzw. nur fragmentarisch erhalten sei, Als Bestätigung der Richtigkeit seiner Theorie der Arthrodiren-Zugehörigkeit wertete er den Befund der Dünnschliffuntersuchung einer Placoidschuppe. Die unklare Struktur des Präparates (ORTLAM 1985: 21, Abb. 9, Taf. 7, Fig. 1) legt indessen die Vermutung nahe, daß mit der Diagnose von Semidentin eine Fehlbestimmung vorliegt. Jenes Ergebnis stünde auch im Gegensatz zu den Feststellungen PATTERSONS (1968: 178) an Fund B.

Das bis in jüngste Zeit verfügbare Belegmaterial zu *Menaspis armata* reichte aber nicht aus, um die erhobenen Einwendungen in allen Teilen überzeugend zu entkräften, und *Menaspis* trat auch in der nachfolgenden Literatur stellenweise als Arthrodire in Erscheinung.

Da es hier in erster Linie darum geht, Fehlverständnisse im Bereich der Anatomie des Fisches zu korrigieren, erübrigt es sich, auf beide gegnerische Einwürfe in gleichem Umfang einzugehen. Wiederholungen in der Beweisführung wären anderenfalls unvermeidbar. Ich beschränke mich also darauf, in erster Linie die Auffassung BENDIX-ALMGREENS (1971) zu berücksichtigen.

Der Neufund F entzieht mit seinem klar erkennbaren, schlanken, elasmobranchiomorphen Scapulocoracoid dem Kernstück der Umdeutung der Menaspis-Anatomie durch BENDIX-ALMGREEN den Boden. Da in Fund B das ventrale Ende des rechten Scapulocoracoids und der distale Teil der Flossenbasis durch den Suborbitalfortsatz verdeckt werden, sah BENDIX-ALMGREEN im ersten, breiten Flossenstrahl ein Propterygium, im Metapterygium ein Mesopterygium und in der Scapula ein Metapterygium, alle drei an der Artikulationsfacette eines Schultergürtels rhenanider Bauart befestigt. Entsprechend dieser Ausdeutung beanspruchte der Schultergürtel beträchtliche Anteile der Substanz, die Patterson (1968) dem Schädel zugerechnet hatte: er solle vom dorsalen Occipitalstachel (der als dermaler Scapularstachel gesehen wird) schräg abwärts verlaufen, um anteroventral über einen breiten coracoiden Abschnitt die Verbindung zur gegenüberliegenden Körperseite herzustellen. Die nach Pattersons Überzeugung fest mit dem Unterkiefer verbundenen Mandibularstacheln wären unter diesen Umständen als Praepectoralstacheln und damit als Bestandteile des Schultergürtels anzusehen. Die Mandibel wäre sehr kurz und das Maul des Fisches leicht schräg aufwärts gerichtet. Das Neurocranium wäre nach Bendix-Almgreens (1971) Ansicht in seiner Längenerstreckung beträchtlich vermindert, und sein Anschluß an die Wirbelsäule ergäbe sich über ein zwischengeschaltetes, zweites Synarcuale (vgl. Bendix-ALMGREEN 1971: Abb. 6).

Den Gegenbeweis, der für die Zusammengehörigkeit von Mandibel und Mandibularstacheln plädiert, lieferte Zangerl (1981: 48, Abb. 46-48). Die entsprechenden Unterlagen boten die inzwischen bekanntgewordenen Funde D und E (Abb. 9-11). Nach dem isolierten Unterkiefer D rekonstruierte er die Form und die Lage der Artikulationsfacette zwischen Mandibel und palatinaler Region des Neurocraniums (Abb. 11c). Das Röntgenbild von E bestätigte diesen Befund, denn auch dort zeichnen sich beide Kondylen unverwechselbar ab. Ein entsprechendes Bild gewinnt man aus der oben behandelten Röntgenaufnahme des Neufundes G, Platte b. Seinen abweichenden Eindruck, daß nämlich die in der Umgebung der Zahnplatten des Unterkiefers liegende Knorpelmasse als »coracoider Teil« des Schultergürtels fugenlos in dessen »scapularen Teil« übergehe und daß die breiten Stacheln dazugehörten, entnahm BENDIX-ALMGREEN (1971: 33-35, Abb. 2) dem Berliner Exemplar (Fund A). Eine nochmalige Überprüfung dieses Stückes (die mir zwar nur auf der Grundlage eines detailtreuen Fotos möglich war), läßt mich vermuten, daß der in der fraglichen Zone sehr zerstückelte Zustand des Fossils und die äußerst zarte Substanz eine dünne Lage verkalkter Knorpelprismen - Mehrdeutigkeiten zuläßt. Mehrdeutigkeiten mag auf den ersten Blick auch die Beschaffenheit des Fundes D (Abb. 11a, b) nicht ausschließen. Die Zahnplatten des Unterkiefers wurden in diesem Fall beim Spalten der Platte aus ihrer Verbindung mit den überwiegend auf der Gegenplatte verbliebenen Mandibularstacheln herausgesprengt. Aber die wechselseitigen Bruchkanten beweisen mit Sicherheit die Zusammengehörigkeit des Unterkiefergebisses mit den Mandibularstacheln. Ein noch nicht ausreichend gewürdigtes Argument für deren starre Einheit liefert außerdem die abgekippte Lage des Unterkiefers in Fund B (Abb. 5). Auf der linken Körperseite hat sich die Gelenkverbindung zum Neurocranium gelöst, und der linke Stachel ist angehoben.

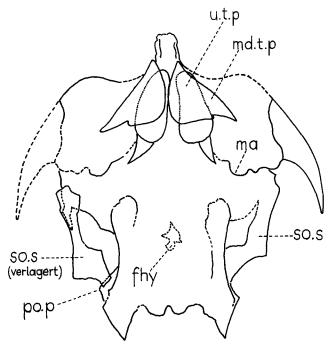


Abb. 9. Menaspis armata EWALD, Fund E, Neurocranium. Zeichnung nach gemeinsamer Röntgenaufnahme beider Platten mit Ergänzungen (gestrichelt). Gesamthöhe: 125 mm.

Fig. 9. Menaspis armata EWALD, find E, neurocranium. Drawing based on combined x-ray photograph of both slabs with additions (dashed line). Total height: 125 mm.

Entsprechend senkte sich der rechte, und in seiner Richtung folgten die Unterkieferzahnplatten und der vorstehende Symphysenknorpel (sy.c), während die Oberkieferzahnplatten in Richtung der Mittelachse des Schädels stehenblieben.

Weitere Auffassungsunterschiede betrafen die Lage der Orbitae und der Kiemen. Während Patterson (1968) unter Orientierung an Helodus und an den Chimaeriformes annahm, daß sich die an allen fossilen Belegstücken von Menaspis unsichtbar gebliebene Branchialregion unter dem Schädel befinde, verlegte sie Bendix-Almgreen (1971) in den Raum, den Patterson der Orbita zugewiesen hatte. Unter diesen Umständen wären die Kiemenöffnungen dorsolateral gerichtet und das Kiemenskelett hinter dem Neurocranium angeordnet gewesen. In folgerichtiger Anpassung an die Organisationsform der Rhenaniden lokalisierte Bendix-Almgreen die Augen in dorsaler Lage. Ihren Ort vermutete er unmittelbar vor der Insertion des dritten Stirnstachelpaares.

Ungeachtet seiner grundsätzlichen Ablehnung der »Rhenaniden-Theorie« des vorgenannten Autors zeigte Zangerl (1981: 48) eine gewisse Neigung, einer dorsalen Lage der Augen, die am Schädel weiter vorne zu suchen wäre, den Vorzug zu geben. Bei der von Patterson (1968) angenommenen lateralen Lage nahe am rückwärtigen Schädelrand bliebe die oticale und die occipitale Zone des Neurocraniums auf einen äußerst knapp bemessenen Raum beschränkt. Gegen die von Patterson (1968) bevorzugte Orbitalzone schienen auch die im Röntgenbild des damaligen Neufundes E vorgefundenen Verhältnisse zu sprechen (Zangerl 1981: Abb. 46, 47A). Dort vermißte Zangerl den Suborbitalsims (so.s) in der zu erwartenden Position. Eine jetzige Überprüfung der fraglichen Region, zu welchem Zweck der Fund E



Abb. 10. Menaspis armata EWALD, Fund E, Zahnplatten des Unterkiefers, Abdruck der Zahnplatten des Oberkiefers und Symphysenknorpel. Länge des Maßstabes: 30 mm.

Fig. 10. Menaspis armata EWALD, find E. Mandibular tooth plates, imprint of the upper tooth plates, and symphysial cartilage. Scale: 30 mm.

nochmals komplett durchleuchtet wurde (Abb. 9), brachte eine befriedigende Erklärung. Offensichtlich ist die Knorpelsubstanz des Suborbitalsimses an den beiden großen Exemplaren E und G nur schwach und vor allem zonar unterschiedlich verkalkt, was sich auf die Röntgendichte auswirkt. Da dieser Bezirk zusätzlich an Fund E postmortal zerbrochen ist und die Bruchstücke sich verlagerten (auf Abb. 9 linksseitig besonders deutlich), erklärt sich die scheinbar mangelnde Übereinstimmung zwischen der damaligen stereoskopischen, nur einen Plattenteil enthaltenden Aufnahme (ZANGERL 1981: Abb. 46) und der jetzigen Aufnahme des kompletten Fossils (Abb. 9). Es besteht heute kein Grund mehr, allein wegen der starken Verkürzung des postorbitalen Hirnschädels Bedenken gegen die von Patterson vermutete Lage der Orbitae anzumelden. Während JAEKEL (1891), der als Präparator des Fundes B auch dessen erste eingehende Beschreibung verfaßte, hinsichtlich der Gliederung des Schädels noch weitestgehend im dunklen tappte, leitete PATTERSON (1968) als nächstfolgender Bearbeiter des Stückes seine Diagnose der Orbitae aus dem Verlauf der cranialen Sinneskanäle ab und zusätzlich aus dem Vergleich mit dem Schädelbau der rezenten Chimären. Nachdrücklich bestätigt wurde seine Auffassung durch die kürzliche Entdeckung mehrerer Cochliodonten-Arten in der Oberen Mississippi Formation von Montana (LUND 1986: 99, Abb. 2-3), deren Schädelgestalt Menaspis außerordentlich ähnlich ist.

Auf der Basis der bereits als gesichert angesehenen anatomischen Merkmale baute Lund (1986: 102) die Gattung *Menaspis* in ein Verwandtschaftscladogramm der Holocephalen ein. Unberücksichtigt blieb dabei die Struktur der Flossen, die der Autor summarisch als »unbekannt« einstufte (Lund 1986: 100). Der Neufund G schließt nun eine Lücke in bezug auf die Pectoralis: Patterson (1968) hatte die Frage, ob die Flosse dibasal angelegt sei, nur als Mutmaßung positiv beantworten können; die Bestätigung erfolgte jetzt.

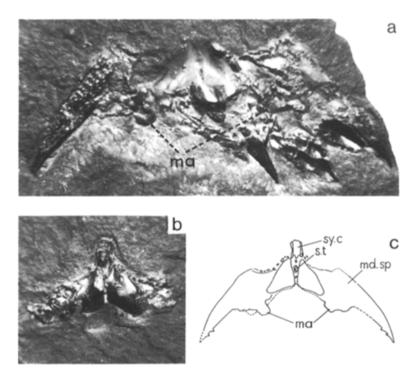


Abb. 11. Menaspis armata EWALD, Fund D. a: Isolierter Unterkiefer mit anhängenden Zahnplatten des Oberkiefers und Placoidschuppen der dorsalen Schädelregion. b: Gegenplatte; herausgebrochene Zahnplatten des Unterkiefers und Symphysenknorpel. c: Rekonstruktion des Unterkiefers (Aus: ZANGERL 1981: Abb. 47B). a, b: × 1,25.

Fig. 11. Menaspis armata EWALD, find D. a: Isolated lower jaw with attached upper tooth plates and placoid scales of the dorsal scull region. b: Complementary slab: Mandibular tooth plates and symphysial cartilage. c: Reconstruction of the lower jaw. (From ZANGERL 1981: Abb. 47B) a, b: × 1.25.

Wenn Lund (1986: 100) weiterhin grundsätzlich erklärte, daß die Ausrüstung von Menaspis mit sichelförmigen Stirnstacheln geschlechtsunabhängig sei, so erheben sich nach der Auffindung von zwei Schädeln ohne diese Stacheln, denen drei nachgewiesene Exemplare mit Stacheln gegenüberstehen (vermutlich gehört der isolierte Unterkiefer, Fund D, als vierter dazu), Zweifel an der einschränkungslosen Gültigkeit dieser Feststellung. Die stachellosen Exemplare zeigen keine Beschädigung; ein postmortaler Verlust ist insofern nicht sehr wahrscheinlich, als noch niemals Funde isolierter sichelförmiger Stacheln bekanntgeworden sind. Vielleicht ist es auch kein Zufall, daß die beiden stachellosen Exemplare erheblich größer sind als die stacheltragenden. Es gibt aber auch Proportionsunterschiede zwischen ihnen: Das Dach des Neurocraniums ist am stacheltragenden Fund B stärker längsgestreckt als an den stachellosen Exemplaren E und G; das Größenverhältnis zwischen Gebiß und Mandibularstacheln ist an Fund E – gegenüber Fund B und D – deutlich zugunsten größerer Zahnplatten verschoben, und die Stacheln sind außerdem stärker gekrümmt. Geschlechtsorientierte Größenunterschiede und unterschiedliche Armierung des Schädels (Stirnhaken männlicher Tiere) sind von den rezenten Chimären bekannt. Das wichtigste Beweismittel: Die Pterygopodien des Beckengürtels der Männchen fehlt allerdings an Menaspis-Funden bis heute noch,

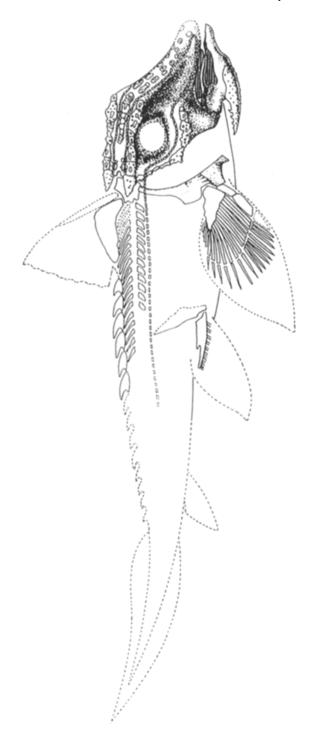


Abb. 12. Rekonstruktionsversuch eines vermutlich weiblichen Exemplars von Menaspis armata. Skelett und Körperumrißlinie in Lateralansicht (Schwimmposition). Von der Hautpanzerung des Rumpfes erscheinen wegen der besseren Übersichtlichkeit lediglich die vergrößerten, dorsalen Placoidschupen und die modifizierten Schuppen der Seitenlinie.

Fig. 12. Reconstruction of a presumably female individual of Menaspis armata. Skeleton and body outline in lateral view (swimming position). Of the mail, only the enlarged dorsal placoid scales and the modified scales of the lateral line are shown.

vielleicht nur aus Gründen unzureichender Erhaltung. Da sie nur an den kleineren, mit Stirnstachelpaaren ausgerüsteten Exemplaren zu suchen wären, beträfe dieser Mangel (bzw. die enttäuschte Erwartung) allein das Hallesche Exemplar B. Selbstverständlich kann aber auch die Existenz zweier unterschiedlich ausgebildeter Arten nicht ausgeschlossen werden.

Was das Lebensbild von Menaspis armata anbelangt, so gründen sich gewiß mancherlei Fehlinterpretationen auf die Voraussetzung, es handele sich um einen batoiden Fisch. Wenn dies auch in der Literatur kaum einmal direkt ausgesprochen wurde, so wird unsere Vorstellung doch durch eine ganze Reihe von Merkmalen immer wieder in diese Richtung gelenkt: das breite Gebiß, die weit ausladende Armierung des Schädels, die starke Panzerung der dorsalen Körperseite. BENDIX-ALMGREEN (1971: 45) machte sich zum Sprecher dieser allgemein existierenden Auffassung, indem er die angeblich bestehende Übereinstimmung mit den Rhenaniden u.a. mit der »depressed body-form« begründete. Eine Orientierung an den heutigen Chimären mit ihrem schweren, aber gar nicht so niedrigen Schädel und mit einem seitlich leicht abgeflachten, schmal und spitz auslaufenden Rumpf würde unsere Auffassung vom Aussehen einer lebenden Menaspis in günstiger Weise korrigieren. Um diese Umgewöhnung zu fördern, sollte man Fundstücke und Abbildungen von Menaspis armata weniger in der bisher bevorzugten vertikalen Position des Fischkörpers betrachten, die der Darstellung von Rochen und vieler Arthrodiren angemessen ist, sondern in horizontal gerichteter Schwimmposition. In diesem Sinne wird mit der beigegebenen Rekonstruktionszeichnung (Abb. 12) der Versuch gewagt, die bekannten Skelettelemente eines vermutlich weiblichen Exemplars von Menaspis armata in ein hypothetisches Gesamtbild einzufügen.

Um Mißverständnisse vorzubeugen, scheint der Hinweis erforderlich, daß die Ausrichtung der Rekonstruktion am Vorbild der rezenten Chimären nicht die Folgerung einschließt, daß beide Formen in einer engeren verwandtschaftlichen Nähe zueinander stünden, als bisher angenommen wurde (Eingebundensein in die Klasse der Holocephali als Glieder getrennter Ordnungen). Gegen eine engere Beziehung zwischen den »bradvodonten« Menaspiden und Cochliodontiden einerseits und den Chimaeroiden andererseits spricht die jeweils einmalige Art ihrer Gebißbildung und der Wachstumsrichtung der Zahnplatten (REIF 1982: 340, 341), was auch eine unmittelbare Abstammungsbeziehung zwischen beiden Gruppen unwahrscheinlich erscheinen läßt.

#### Zusammenfassung

Die Untersuchung von zwei Neufunden von Menaspis armata führte unter Einbeziehung des bisher

bekannten Materials zur Klärung mehrerer schwieriger Aspekt der Anatomie des Fisches.
Ein in seiner vollständigen Ausdehnung sichtbares elasmobranchiomorphes Scapulocoracoid, dem eine dibasale Pectoralflosse angeschlossen ist, widerlegt alle Mutmaßungen über eine Zugehörigkeit oder eine verwandtschaftliche Nähe von Menaspis armata zu den Arthrodiren. Das gleiche gilt für den eindeutigen Nachweis einer starren Verwachsung von Unterkiefer und Mandibularstacheln.

Die Lage der Orbitae ist lateral, nahe am occipitalen Schädelrand. Dies und die erkennbare Tendenz des Rumpfes, im Sediment lateral zur Einbettung zu gelangen, widerspricht der bisher verbreiteten Auffassung, der Fisch habe eine batoide Gestalt besessen. Sein Erscheinungsbild ähnelte in Wirklichkeit vermutlich dem der rezenten Chimären.

Problematische Knorpelstücke im anterodorsalen Bereich des Rumpfes werden als Stützelemente einer Dorsalflosse gedeutet.

Die Kette vergrößerter dorsaler Placoidschuppen des Rumpfes ist einreihig angelegt.

Für einen Sexualdimorphismus spricht das Fehlen der sichelförmigen Stirnstacheln an zwei Exemplaren sowie der dort ebenfalls feststellbare Proportionsunterschied in den Maßen des Schädeldachs, des Gebisses und der Mandibularstacheln.

Die Argumente für die Zugehörigkeit von Menaspis armata zu den Holocephali erhalten durch die vorliegende Untersuchung weiteres Gewicht.

#### Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Dr. H. HAUBOLD, Geiseltalmuseum Halle, Herrn Dr. J. FICHTER, Naturkundemuseum Kassel, Herrn H. GÜNTHER, Bad Frankenhausen, und Herrn N. Hesse, Kassel, für die Ausleihe ihrer Sammlungsstücke. Herrn Dr. J. MEHL, Erlangen, und Frau Dr. I. HARTH, Eschwege, danke ich für die Herstellung von Röntgenaufnahmen. Meine besondere Verbundenheit bekunde ich gegenüber Herrn Dr. R. ZANGERL, Rockville (Indiana), der mich zu dieser Arbeit ermunterte und mir mit freundschaftlichen Ratschlägen zur Seite stand.

#### Literatur

- BEER, G.R., DE & MOY-THOMAS, J.A. 1935 On the skull of Holocephali. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 224: 287–312, London.
- Bendix-Almgreen, S. E. 1971. The anatomy of *Menaspis armata* and the phyletic affinities of the menaspid bradyodonts. Lethaia 4: 21–49, Oslo.
- EWALD, J. 1848. Über *Menaspis*, eine neue fossile Fischgattung. Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich Preußischen Academie der Wissenschaften zu Berlin: 33–35, Berlin.
- 33-35, Berlin.

  Giebel, C.G. 1856. Räthselhafter Fisch aus dem Mansfelder Kupferschiefer. Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften 7: 367-372, Berlin.
- HAUBOLD, H. & SCHAUMBERG, G. 1985. Die Fossilien des Kupferschiefers. Die Neue Brehm-Bücherei 333: 223 S., Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt.
- HOLZAPFEL, H.W. & MALZAHN, E. 1984. Die Fischreste der küstennahen Sedimente des unteren Zechstein 1 Westdeutschlands. Geologica et Palaeontologica 18: 81–99, Marburg.
- Jaekel, O. 1891. Ueber *Menaspis* nebst allgemeinen Bemerkungen über die systematische Stellung der Elasmobranchii. Sitzungsbericht der Gesellschaft der naturforschenden Freunde zu Berlin 7: 115–131, Berlin.
- Lund, R. 1986 The diversity and relationship of the Holocephali. [In:] UYENO, T. et al. (eds.) Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes: 97–106, Tokyo.
- MOY-THOMAS, J.A. 1936. On the structure and affinities of the Carboniferous cochliodont *Helodus simplex*. Geological Magazine 73: 488–503, London.
- Ortlam, D. 1985. Neue Aspekte zur Deutung von Menaspis armata Ewald. Geologisches Jahrbuch Reihe A 81: 3-57, Hannover.
- Patterson, C. 1965. The phylogeny of the chimaeroids. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 249: 101–219, London.
  - 1968. Menaspis and the bradyodonts. [In:] ØRVIG, R. (ed.) Current Problems of the Lower Vertebrate Phylogeny. – Proceedings of the 4th Nobel Symposium: 171–205, Almquist & Wiksel, Stockholm.
- Reif, W.-E. 1982. Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. The odontode regulation theory. Evolutionary Biology 15: 287–368, Amsterdam.
- Schauinsland, H. 1903. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Callorhynchus, Chamäleo. Zoologica 16: 1–98, Stuttgart.
- Schaumberg, G. 1977. Der Richelsdorfer Kupferschiefer und seine Fossilien. III. Die tierischen Fossilien des Kupferschiefers. 2. Vertebraten. Aufschluß 28: 297–352, Heidelberg.
  - 1981. Bemerkungen zu den permischen bradyodonten Elasmobranchiern Menaspis armate Ewald und Janassa bituminosa (Schlotheim). Vortrag vor der Paläontologischen Gesellschaft, Jahrestagung 1981, Tübingen. [Unveröffentlichtes Manuskript]
- WEIGELT, J. 1930. Wichtige Fischreste aus dem Mansfelder Kupferschiefer. Leopoldina 6, WALTHER-Festschrift: 601–624, Leipzig.
- ZANGERL, R. 1981. Chondrichthyes J. Paleozoic Elasmobranchii. [In:] SCHULTZE, H.-P. (ed.) Handbook of Paleoichthyology 3A: 115 S., Fischer, Stuttgart/New York.

Annahme des Manuskriptes durch die Schriftleitung am 28. 2. 1992.