

5. Über Gehirn und Sinnesorgane bei *Tremataspis*

von

C. Wiman.

Schon 1910 erhielt das Geologische Institut in Upsala einige Placodermenreste aus dem Old Red von Spitzbergen, die BERTIL HÖGBOM während seiner ersten Kohlenexpedition gesammelt hatte.

Letzten Sommer unternahm ERIK ANDERSSON STENSIÖ (12) seine fünfte paläontologische Expedition nach Spitzbergen und beschäftigte sich dabei einige Zeit mit stratigraphischen Untersuchungen innerhalb des Old-Red-Gebiets im Mimers Tal am Billen Bay. Bei dieser Gelegenheit wurde zugleich ein so bedeutendes Material an Panzerfischen zusammengebracht, dass es mir zweckmässig schien, unsere Sammlung mit solchen Typen zu ergänzen, die man wenig Aussicht hat, auf Spitzbergen anzutreffen.

So kam es, dass ich bei Dr. F. KRANTZ in Bonn einige Exemplare von *Tremataspis Schmidti* ROHON einkaufte.

Gehirn.

Eines dieser Exemplare, Fig 1, besteht aus einem Steinkern der Oberseite. An vertieften Stellen dieses inneren Abgusses sind aber hie und da braungelbe Knochenfetzen erhalten geblieben. Glücklicherweise gruppieren sich diese Knochenfragmente besonders um den mittleren skulptierten Teil des Steinkerns, dessen Relief auf das Gehirn zurückzuführen ist. Wenn man auch geneigt wäre anzunehmen, dass diese gehirnähnliche Form durch einen sonderbaren Zufall entstanden sei, so verbietet doch die teilweise Umrandung eben dieser Formen von Knochenfetzen eine solche Deutung.

Die Erhaltung des Gehirns ist nicht so zu verstehen, dass das Gehirn, wie auch der Fall sein kann (1, 8), wirklich fossilisiert geworden ist, sondern hier liegt nur der Abguss der wenigstens teilweise sehr eng anschmiegenden knöchernen Gehirnkapsel vor. Gehirnkapsel ist vielleicht auch nicht das richtige Wort, denn es entzieht sich der Beobachtung, ob das Gehirn ringsum oder nur oben und an den oberen Teilen der Seiten von

Knochen umgeben gewesen ist. Am wahrscheinlichsten scheint mir, dass das Gehirn nur an älteren Exemplaren einen tiefen Knochenabguss seiner Oberseite hat erzeugen können, denn an einem anderen Exemplar, bei dem ein Stückchen der Knochensubstanz in der Gehirngegend auch abgesprungen ist, sieht man nichts von einem Gehirn.

Ehe ich aber zu einer Beschreibung des Gehirns übergehe, will ich die Aufmerksamkeit auf eine andere neue Beobachtung an *Tremataspis* lenken. Wie aus den Figuren 1 und 2 hervorgeht, findet sich eine innere wenigstens partielle Querteilung des Rückenschildes etwa wie bei *Didymaspis*, Fig. 3. Am nächsten liegt ja die Deutung, dass diese Knochenleiste die Grenze zwischen Kopf- und Brustregion bezeichnet, aber dann ist es sehr befremdend, dass sich die Medulla oblongata so weit aus der Kopfregion hinausstreckt. Man könnte auch an eine Abgrenzung der Kiemenhöhle nach hinten denken.

Da sich nun diese Grenzlinie auch bei *Tremataspis* vorfindet, könnte in Frage gestellt werden, ob *Didymaspis* mit zur Familie *Tremataspidae* gehört, oder ob diese Familie einzuziehen ist und *Tremataspis* unter den Cephalaspiden untergebracht werden kann.

Das Gehirn von *Tremataspis* (Fig. 4.) ist das älteste bis jetzt bekannte Wirbeltiergehirn und erinnert in seiner primitiven Einfachheit am meisten an das Amphibiengehirn, welches neben dem der Petromyzonten das einfachste Gehirn ist, welches bis jetzt in der Vertebraten-Reihe vorkommt (13, S. 298). Der Bau des *Tremataspis*-Gehirns ist aber noch ursprünglicher als das der Amphibien, indem die besonderen Abschnitte im allgemeinen durch Einschnürungen von einander deutlich getrennt geblieben sind und nicht im geringsten über einander gewuchert haben. Dieses erklärt sich natürlich daraus, dass die reichere Entwicklung und Grössenzunahme der besonderen Teile, die anfangs geringeres Übergreifen der Elemente und schliesslich Biegungen der Achse und, damit zusammenhängende, grössere Überschiebungen hervorbringen, im Obersilur, oder wenigstens bei *Tremataspis*, noch nicht eingesetzt hatten.

Das Vorderhirn, das sonst bei den Fischen, inklusive den Cyclostomen, ausserordentlich kräftig entwickelt ist, zeigt bei *Tremataspis* sehr



Fig. 1. *Tremataspis Schmidtii*. Steinkern der Oberseite mit Abguss der Gehirnkapsel. Vergr. $\frac{2}{1}$. Die Photographie, die dieser Figur zu Grund liegt, ist nur insoweit retouchiert worden, als die noch vorhandenen Knochenfetzen durch dunkle Farbe etwas hervorgehoben worden sind.

geringe Ausbildung. Der vordere Teil ist schmal und dürfte den Riechnerven entsprechen, und der hintere Teil sitzt als eine Spitze dem Zwischenhirn auf. *Tremataspis* steht aber in dieser Beziehung nicht allein, denn die nächstältesten Fischgehirne aus dem unteren Karbon zeigen auch eine schwache Entwicklung des Lobus olfactorius. Das eine dieser Gehirne rührt von einem Paläonisciden, *Rhadinichthys Deani* EASTM., her, stammt aus den Waverly shales in Kentucky und ist von EASTMAN (I, S. 267, Pl. 13) beschrieben worden. Die begleitenden Figuren sind aber vollkommen zwecklos. Eine begriffliche Figur ist später von R. L. MOODIE (8, S. 167) geliefert worden. In derselben Arbeit MOODIE wird das andere Gehirn von einem nicht näher bestimmten Fisch aus dem Coal Measure von Kansas beschrieben. Im übrigen zeigen diese Gehirne eine etwas reichere Gliederung als bei *Tremataspis*,

was wohl teilweise damit zusammenhängt, dass in diesen Fällen das Gehirn selbst in Phosphorit umgewandelt ist.

Wir kehren zu *Tremataspis* zurück. Das Zwischenhirn ist auch klein, aber scharf vom Mittelhirn abgetrennt und bildet einen etwa rhombischen Körper, der oben die Epiphyse trägt. Es ist nicht von benachbarten Abschnitten verdeckt, wie sonst immer der Fall ist. Zu dem Zwischenhirn schliessen sich die Augen eng an, sie werden ja auch von diesem Abschnitt gebildet und innerviert. Der Durchgang vom Zwischenhirn zu den Augen dürfte etwas weiter sein als was dem Nervus opticus entspricht.

Das Mittelhirn ist ebenfalls klein, aber hat sonst sein gewöhnliches Aussehen, mit zwei deutlichen Hemisphären.

Nach einer Einschnürung kommt jetzt die Medulla oblongata. Der Vorderteil dieses Abschnittes scheint oben etwas verwittert zu sein, vielleicht ist dies die Ursache, dass ich kein besonderes Hinterhirn, Cerebellum, habe beobachten können. Es ist aber auch möglich, dass der aller vorderste Teil des hier als Medulla gedeuteten Abschnittes dem Hinterhirn entspricht.

Sind die übrigen Gehirnabschnitte verhältnismässig klein, so ist im Gegenteil das Nachhirn ausserordentlich kräftig entwickelt und erstreckt sich nach hinten weit aus der wahrscheinlichen Kopfreion hinaus. Eine solche Lage der Medulla kommt ja sonst bei erwachsenen Tieren nicht vor, und ich erkläre mir die Sache folgendermassen. Oben wurde hervorgehoben, dass die reihenweise Anordnung der besonderen Hirnabschnitte

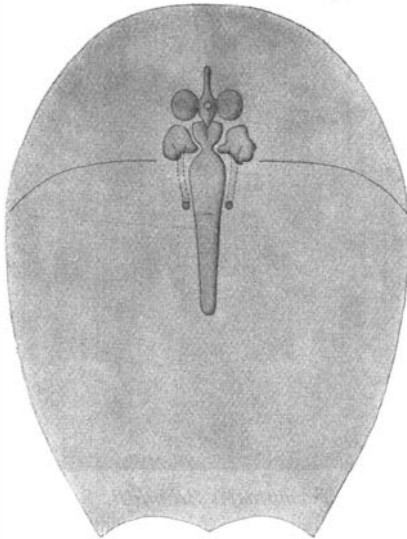


Fig. 2. *Tremataspis Schmidti*. Erklärende Zeichnung vom selben Exemplare wie Fig. 1. Vergr. $\frac{2}{1}$.

und die sie trennenden Einschnürungen ein primitives Merkmal ausmachen. Man kann aber auch sagen, dass in dieser Beziehung embryonale Verhältnisse vorliegen, und in embryonalen Stadien kann die Medulla z. B. über dem Herze liegen. Auch ist ja der Kopf überhaupt bei Fischen nicht so bestimmt von der Brustregion abgetrennt, und man kann sich deshalb gut vorstellen, dass diese Trennung bei *Tremataspis* noch ein wenig unvollständiger gewesen ist.

Schliesslich ist es auch möglich oder vielleicht sogar wahrscheinlich, dass die Medulla oblongata nur etwa die vordere Hälfte des postcephalen Teils vom zentralen Nervensystem umfasst, und dass also die hintere Hälfte zum Rückenmark gehört. Dieses ist ja bei einem Frosch ebenso breit oder breiter als das Nachhirn und zugleich sehr kurz. Letzteres steht natürlich mit der Reduktion der Wirbelsäule (*os coccygis*) in Verbindung, und etwas derartiges ist ja nicht bei dem sicher kräftig beschwänzten *Tremataspis* zu erwarten.

Der Medulla schliessen sich die Labyrinth an. Es handelt sich natürlich um Ausgüsse des Knochenlabyrinths. Das rechte Labyrinth ist an mehreren Stellen von Knochenfetzen begrenzt und tritt auch im Relief deutlich hervor, das Linke ist mehr diffus begrenzt. Indessen bleibt die Begrenzung der Labyrinth weniger zuverlässig als die der übrigen Teile; ich habe dies auch in meiner Zeichnung zum Ausdruck gebracht.

Die äusseren Mündungen der Ductus endolymphatici habe ich, wie erwähnt, nach einem anderen Exemplar möglichst genau an meiner Zeichnung eingetragen, und dann habe ich die Ductus schematisch eingezeichnet. Am rechten Labyrinth kommt hinten ein kleiner Vorsprung vor, und an diesem findet sich eine kleine Bruchfläche, die vielleicht den Anfang des Ductus bezeichnen könnte. Im übrigen kann dieser seinen Verlauf im Inneren des Knochendaches gehabt haben.

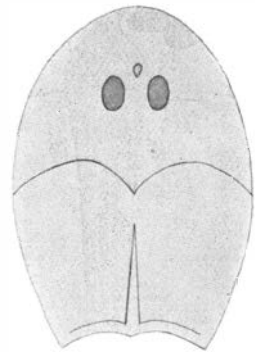


Fig. 3. *Didymaspis Grindrodi* LANKESTER. Natürl. Grösse. Nach LANKESTER (6 S. 59).

Sinnesorgane.

Die Organe am Rückenschilde von *Tremataspis* sind, mit Ausnahme für die brillenförmige Orbitalöffnung, Gegenstand sehr weit aus einander gehender Deutungen gewesen.

Die Terminologie der älteren Arbeiten besagt wenig über die Natur der Organe und wird deshalb hier übergangen. Die Diskussion beginnt erst 1903 mit Arbeiten von ROHON (11), PATTEN (9, 10) und JÄKEL (2, 3). Statt die verschiedenen Interpretationen weitläufig zu besprechen, verweise ich an beistehende Figur 5, an welcher sich die Deutungen der

genannten drei Verfasser vorfinden. An dieser Figur habe ich, links und mit vollen Strichen, die von mir akzeptierte oder gegebene Interpretation eingetragen.

Aus der Figurerklärung geht hervor, dass ich in einigen Beziehungen eine von den bisherigen Deutungen abweichende Auffassung habe, die ich im Folgenden versuchen werde, näher zu begründen.

Was denn zuerst den Ductus endolymphaticus betrifft, so schliesse ich mich der Deutung ROHON's an, und zwar aus dem Grunde, dass dieser Por in seiner Lage mit dem nunmehr lokalisierten Knochenlabyrinth und mit der Medulla in Beziehung steht. PATTEN gibt zwar an, dass die Pore nach innen abgeschlossen sei, aber es lässt sich gut denken, dass der Ductus in dem Knochen selbst nach vorne umbiegt und also nur scheinbar blind endigt. Leider muss ich davon abstehen, dieses näher zu untersuchen, da mein Material dazu nicht hinreichend gross ist. PATTEN selbst deutet 1915 (8, S. 165) ähnlich liegende Poren bei *Bothriolepis* als Ductus endolymphaticus. JÆKEL hat diese Löcher früher als Spiracula angesprochen, aber verzichtet, wie es scheint, eben wegen des angeblichen Verschlusses auf diese Deutung, 1911 schliesst er sich aber der Ansicht ROHON's an. Wären diese Löcher die Spiracula, müssten sie, meine ich, weiter nach vorne und mehr seitwärts liegen, aber ich halte es überhaupt für unbegründet, Spritzlöcher anzunehmen, da die Zahl der Kiemenlöcher hinreichend gross ist, um auch die Spalte des Spritzloches zu umfassen. Die Anordnung und Gestalt der Kiemenlöcher erinnert auch weniger an die Selachier als an die Cyclostomen, bei denen kein Spritzloch vorhanden ist.

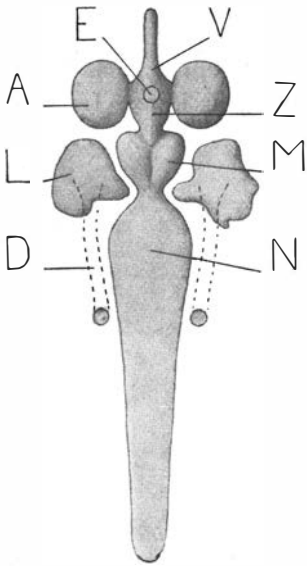


Fig. 4. *Tremataspis Schmidtii*. Das Gehirn. Vergr. 4,5. *V* Vorderhirn, Telencephalon; *Z* Zwischenhirn, Dinencephalon; *M* Mittelhirn, Mesencephalon; *N* Nachhirn, Myelencephalon, Medulla oblongata. *E* Epiphyse, *A* Auge, *L* Labyrinth, *D* Ductus endolymphaticus. Die äussere Mündung des Ductus ist nach einem anderen Exemplar eingetragen.

Die rautenförmige Grube JÆKEL's hat wirklich, wie JÆKEL annimmt, eine Lagebeziehung zur Fossa rhomboidalis in der Medulla oblongata; die Beziehung scheint mir aber deswegen von keiner Bedeutung zu sein, weil dieser Fleck mit seinem schwach lobierten Rand und seinem maschigen Boden offenbar von ganz derselben Natur ist wie die übrigen vier ähnlichen Flecke.

Die seitlichen dieser Flecke deutet JÆKEL als Ansatzstellen für Tentakeln mit basalen Längsfalten; vielleicht denkt er dabei an die proximal sehr dicken Tentakeln bei *Myxine*. Es dürfte aber ausser Zweifel sein, dass die betreffenden Seitenflecke bei *Tremataspis* den mit poly-

gonalen Knochenplatten bedeckten seitlichen Feldern bei den Cephalaspiden entsprechen, und diese können schon wegen ihrer Form jedenfalls keine Tentakeln getragen haben.

Auch die rautenförmige Grube JÆKEL's (postorbital valley auctorum) hat bei den Cephalaspiden eine ähnliche Bedeckung, und vielleicht deutet das Fehlen der äusseren Knochenschicht an den fünf Flecken bei *Tremataspis* auf eine ähnliche Bedeckung von Knochenplättchen, die aber dann immer vor der Einbettung haben abfallen müssen, ganz wie auch bei Cephalaspiden, z. B. *Thyestes* meistens der Fall ist. Eine Mittelstellung zwischen einerseits *Tremataspis* mit je zwei isolierten Seitenflecken und

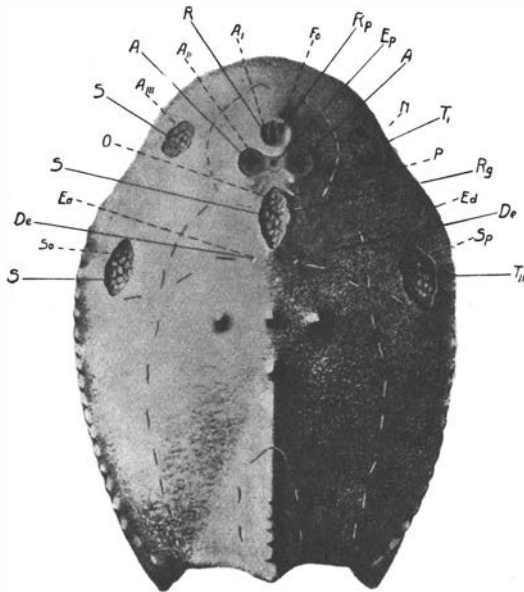


Fig. 5. *Tremataspis Schmidtii* ROHON. Rückenschild. Nach PATTEN (9) mit Ergänzungen nach JÆKEL (3).

Links mit unterbrochenen Strichen die PATTEN'sche Interpretation, mit vollen Strichen die meinige. *A*I unpaariges Mittelauge, *R* Riechorgan, *A*II paarige Mittelaugen, *A* Augen und Epiphysenloch, *A*III seitliche Augen, *S* Sinnesorgan, *O* Ohr, *S* Sinnesorgan, *Ea* Entapophysen, d. h. innere Stützlamellen eines Beinpaares, *Dc* Ductus endolymphaticus, *So* segmentales Sinnesorgan, vergleichbar dem embryonalen Dorsalorgan von *Limulus*, *S* Sinnesorgan.

Rechts mit unterbrochenen Strichen die Deutung von ROHON, mit vollen Strichen von JÆKEL. *Fo* Frontalorgan, *Rp* unpaare Riechgrube, *Ep* Epiphysenloch, *A* die echten Wirbeltieraugen, *N* Nase, *T*I vordere Tentakelgruben, *P* Parietalorgan, *Rg* rautenförmige Grube, *Ed* Ductus endolymphaticus, *Dc* fragliches Nervenloch, 1903, Ductus endolymphaticus 1911 (4, S. 34), *Sp* Spiracula, *T*II hintere Tentakelgrube.

z. B. *Thyestes* mit einem langen Seitenfleck nimmt *Eukeraspis* ein, bei welchem der lange Seitenfleck durch eine Reihe von sechs »marginal cavities» vertreten ist (6, S. 58).

Da ich also einerseits fand, dass die Tentakeltheorie unhaltbar war, und andererseits zu der Auffassung kam, dass alle fünf Flecke bei *Tremataspis* gleicher Natur waren, so wurde eine andere Deutung nötig. Dass aber Hautsinnesorgane irgendeiner Art vorlagen, schien mir unzweifelhaft. PATTEN hat den hinteren der Seitenflecke als ein Sinnesorgan gedeutet und JÆKEL's Tentakeltheorie ging ja auch auf Sinnesorgane aus. Besonders aber scheint mir KOKEN (5, S. 35) der Wahrheit am nächsten zu kommen, indem er vermutet, dass alle fünf Flecke als Hautsinnesorgane zu deuten seien. In einer anderen Arbeit denkt sich auch PATTEN die Möglichkeit, dass sowohl der Mittelfleck wie die Seitenflecke bei *Tremataspis* und *Cephalaspis* auf Sinnesorgane zu beziehen seien.

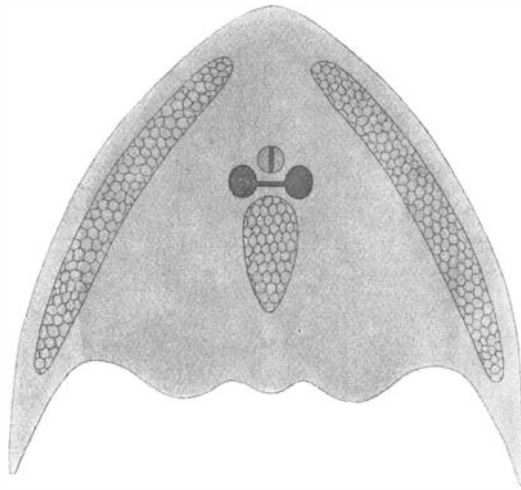


Fig. 6. Schema des Kopfes eines Cephalaspiden.

Es handelte sich aber hier um eine seltene Form von Sinnesorganen, grossen zusammenhängenden Flächen von drüsenartig lobierten Organen. Ich wandte mich deshalb an ERIK STENSIÖ, der über Fische reichere Erfahrung hat als ich, mit der Frage, ob er ein Sinnesorgan von dieser Art aufreiben könne. Er legte mir nach einigem Bedenken eine Abhandlung von A. LUTHER (7) vor, welche mir die Lösung der Frage zu enthalten scheint.

Bei den Stören kommen nämlich am Schädeldach Sinnesflächen vor, die in Grösse und Umrandung den betreffenden Flecken bei *Tremataspis* wenigstens sehr nahe kommen. Diese Nervensäckchen, wie sie LUTHER nennt, werden als Spürorgane angesprochen und stehen, nach den Abbildungen zu urteilen, wenigstens teilweise mit den Tremalkanälen in Verbindung, was auch bei *Tremataspis* der Fall zu sein scheint. Bei *Polyodon*, dem Löffelstör, sind diese Nervensäckchengruppen über die Durchbrüche im Schädeldach angehäuft, bei Stören aber mit zusammenhängendem Schädeldach liegen sie an Knochengrenzen. Jede Gruppe liegt

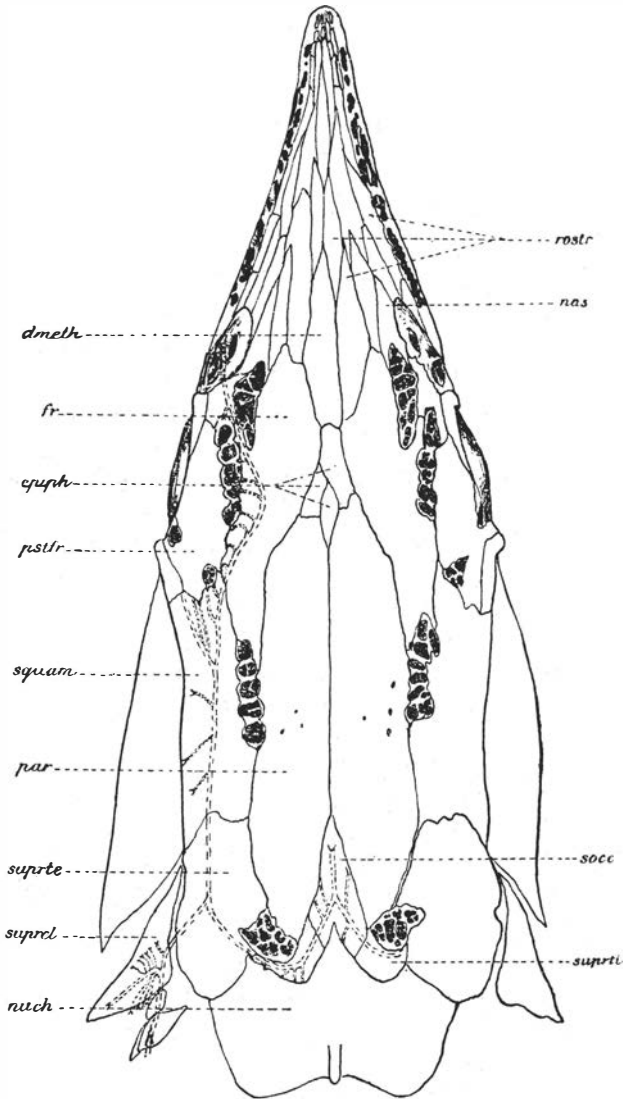


Fig. 7. *Acipenser ruthenus* L. Dorsalansicht des Kopfes mit den Nervensäckchen (schwarz). Etwa $\frac{2}{3}$ der nat. Gr. Nach A. LUTHER.

rostr. Rostralia, *nas* Nasale, *dmeth* Dermomesethmoid, *fr* Frontale, *epiph* Epiphysalia, *squam* Squamosum, *par* Parietale. *suprte* Supratemporale externum, *suprti* Supratemporale internum, *socc* Supraoccipitale, *nuch* Nuchale, *suprcl* Supraclaviculare.

in einer Vertiefung des Knochenpanzers, der eben an dieser Stelle sehr verdünnt ist. An Trockenpräparaten von Störschädeln treten die Sinnesflecke als vertiefte, unskulpturierte Flächen deutlich hervor, und an mehreren Stellen habe ich dieselben schwach lobierten Ränder beobachten können, die bei *Tremataspis* diesen Flecken ein so charakteristisches Aus-

sehen verleihen. Auch an der beigelegten Figur von *Acipenser ruthenus* tritt diese Lobierung der Ränder sehr deutlich hervor. Die Loben am Rande der Sinnesflecke bei *Tremataspis* könnten die Zahl der besonderen Nervensäckchen bezeichnen, welche zusammen die betreffende Gruppe bildeten.

Wenn nun diese Deutung richtig ist, wie verhalten sich denn die obenerwähnten, zweifellos homologen Bildungen bei den Cephalaspiden zu den Sinnesflecken an *Tremataspis*? Auch diese Frage erhält durch die Untersuchung LUTHER's eine plausible Antwort. An *Acipenser Güldenstädti* ist die hintere parietale Gruppe von Nervensäckchen reduziert, und die dadurch entstandene Lücke in der Knochenoberfläche ist durch eine Gruppe kleiner Hautknochen ausgefüllt. Hier liegt also ein Beispiel vor, dass Gruppen von Nervensäckchen zu Gruppen von kleinen Knochenplättchen in Beziehung stehen. Ich bin aber nicht geneigt aus den Verhältnissen bei *Acipenser Güldenstädti* die Konsequenz zu ziehen, dass die Sinnesflecke bei den Cephalaspiden in Reduktion begriffen seien, eher könnte man sich denken, dass die Knochenplättchen zum Schutze der Nervensäckchen entstanden seien. Dass die Plättchen meistens abfallen, zeigt, dass sie nur Weichteilen auflagen und macht es auch wahrscheinlich, dass ihr Gefüge so locker war, dass die Funktion der Sinnesäckchen nicht nennenswert hat beeinträchtigt werden müssen.

Wie aus obiger Darstellung und aus der Fig. 5 hervorgeht, betrachte ich also bei *Tremataspis* auch den unpaarigen Mittelfleck zwischen den Augen und den Ductus endolymphatici als ein mit den vier übrigen analoges Sinnesorgan. Dabei hat es mich aber etwas befremdet, dass bei den Stören keine mediane Sinnesäckchengruppe vorkommt. Anstatt dessen findet sich etwa zwischen den Augen eine Gruppe von kleinen Hautknochen, die LUTHER als Epiphysalia bezeichnet, und welche das Epiphysenfenster zudecken. An der hier wiedergegebenen Figur von *Acipenser ruthenus* sind diese Epiphysalia nur drei und sind auch noch verhältnismässig gross, aber bei einem Exemplar von *Acipenser Güldenstädti*? sind diese Epiphysalia sieben an Zahl, viel kleiner und bilden eine geschlossene Gruppe, die an den Mittelfleck (rautenförmige Grube JÆKEL's) bei den Cephalaspiden erinnert. Wenn nun diese Ähnlichkeit wirklich etwas zu sagen hätte, so wäre man gezwungen etwa anzunehmen, dass das bei den Panzerfischen allgemein als Pinealauge gedeutete Organ nicht diesem sondern dem weiter nach vorne liegenden Parietalorgan entspräche; es könnte dann der Mittelfleck dem von einer Gruppe kleiner Epiphysalia zugedeckten Epiphysenfenster entsprechen. Letzteres scheint mir aber sehr unwahrscheinlich, hauptsächlich weil der betreffende Fleck weder bei *Tremataspis* noch bei den Cephalaspiden einen Durchbruch im Schädeldach bedeutet, es ermangelt ja diesen Flecken nur der äussersten Knochenschicht.

Literatur.

1. EASTMAN, CH. R. Devonian Fishes of Iowa. Iowa Geol. Surv. Vol. 18. Des Moines 1908.
2. JÄKEL, O. Über die Epiphyse und Hypophyse. Sitzungsber. der Ges. Naturf. Freunde. Jahrg. 1903. S. 27. Berlin 1903.
3. ——— Tremataspis und Patten's Ableitung der Wirbeltiere von Arthropoden. Zeitschr. d. Deutschen Geol. Ges. Bd. 55. Verh. S. 84. Berlin 1903.
4. ——— Die Wirbeltiere. Berlin 1911.
5. KOKEN, E., in ZITTEL: Grundzüge der Paläontologie. Vertebrata. 2:te Aufl. München u. Berlin 1911.
6. LANKESTER, E. RAY. The Fishes of the Old Red Sandstone of Britain by POWRIE and E. RAY LANKESTER. Part 1 (concl.) — The Cephalaspidae. Paläontogr. Soc. Vol. 23. London 1870.
7. LUTHER, A. Beiträge zur Kenntniss des Kopfskeletts der Knorpelganoïden. Acta Soc. Sc. Fennicæ Tom 41. N:o 8. Helsingfors 1913.
8. MOODIE, R. L. A new Fish Brain from the Coal Measures of Kansas, with a Review of other fossil Brains. Journ. of Comp. Neurology. Vol. 25. 1915. Philadelphia P. A.
9. PATTEN, W. On the Structure and Classification of the Tremataspidae. Mém. Acad. Imp. St. Pétersb. Tom 13. St Pétersburg 1903.
10. ——— On the Structure of Pteraspidae. Amer. Naturalist. Vol. 37. 1903. S. 827.
11. ROHON, J. V. Zur Kenntnis der Tremataspiden. Bull. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg. Tom 1. S. 177. St. Pétersb. 1893.
12. STENSIÖ, E. A:SON. Zur Kenntnis des Devons und des Kulms an der Klaas Billenbay, Spitzbergen. Bull. Geol. Inst. Upsala. Vol. 16. S. 65. Upsala 1918.
13. WIEDERSHEIM, R. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7 Aufl. Jena 1909.

Gedruckt 7/5 1918.

