

documenta
naturae
No. 73

München 1992

E D E S T I D E N

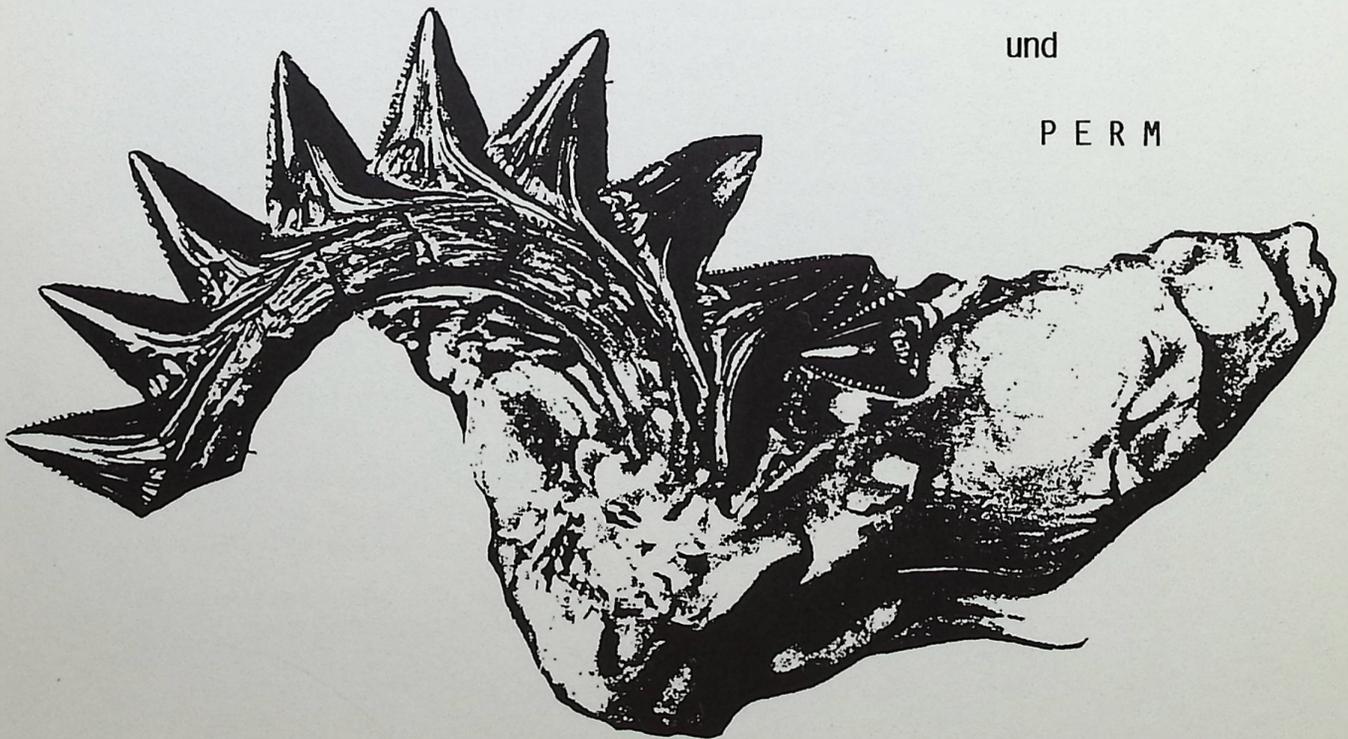
(CHONDRICHTHYES)

aus dem

K A R B O N

und

P E R M



Documenta naturae No. 73

München 1991

ISSN 0723-8428

Herausgeber

Dr. Hans-Joachim Gregor

Naturmuseum

Im Thäle 3

D-8900 Augsburg

und

Dr. Heinz J. Unger

Nußbaumstr. 13

D-8058 Altenerding

Bestellungen bei der Buchhandlung und den Herausgebern.

Die Schriftenreihe erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten Geologie, Paläontologie, Botanik, Anthropologie, Vor- und Frühgeschichte, Domestikationsforschung, Stratigraphie, Lagerstättenkunde usw.

Die Schriftenreihe ist auch Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen Arbeitsgruppe (PBA).

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich, für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

Da die Documenta naturae auf eigene Kosten gedruckt werden, bitten wir um Überweisung der Schutzgebühr auf das Konto 6410317280 bei der Bayerischen Hypotheken- und Wechselbank München (BLZ 700 200 01) - Inh. H.-J. Gregor.

Umschlagbild: H. Mader

Inhalt

Seite

Summary	1
Zusammenfassung	1
1. Einleitung	2
2. <i>Carcharopsis</i> und die Edestiden	2
3. Das Symmetrieproblem	6
4. Neue Interpretation	7
5. Systematische Bedeutung der Asymmetrie	12
6. Funktionale Bedeutung der Asymmetrie	14
7. Phylogenetische Folgerungen	15
8. Literatur	17
9. Abbildungen	21

Neue Überlegungen zur Abstammung der Permokarbonischen Edestiden (Chondrichthyes, Elasmobranchii)

New Reflections on the Origin of the Permocarboniferous Edestids

von

Hermann Mader, Neusäß

Mit 5 Abbildungen und 2 Tabellen im Text

Summary

One of the most enigmatic and spectacular groups of fishes ever existing were the Edestids from the Carboniferous and Permian of North America, Eurasia, Japan and Australia, known mainly from their tooth-whorls, which during several decades have been the object of disputes and of a large number of interpretations as to their position and functional significance in the animals to which they belonged. Although some of these questions have meanwhile been resolved, the origin and systematic affinities of the group as a whole and the evolutionary process leading to the famous and spectacular tooth-whorls remain unknown.

On the basis of new findings and interpretations - especially of typical and strong asymmetries not as yet taken into consideration in their morphological evidence and their systematic significance - a new theory has been developed which explains the evolutionary formation of the symphyisial tooth-whorls of Edestids in conformity with the stratigraphical and anatomical evidence.

The symphyisial tooth-whorls of edestids were hitherto considered to be strictly bilaterally symmetrical. Newly recognized asymmetries of different types are described and discussed. Based on these findings the tooth-whorls of Edestids are considered as the result of evolutionary changes in the originally alternating ontogenetical tooth formation of two symphyisial tooth families of a cladodont ancestor such as *Carcharopsis* AGASSIZ.

A detailed comparison and discussion of morphological features and of the aspects and problems of symmetry permit the conclusion that the ancestors of Edestids were cladodont sharks.

Zusammenfassung

An den bislang als bilateralsymmetrisch angesehenen symphyisialen Zahnspiralen der Edestiden werden in ihrer Bedeutung bislang nicht erkannte, charakteristische Asymmetrien verschiedener Art beschrieben und interpretiert. Eine daraus abzuleitende neue Theorie deutet die symphyisialen Zahnspiralen der Edestiden als Resultat einer ursprünglich alternierenden Zahnbildung zweier symphyisialer Zahnfamilien cladodontider Vorfahren.

Adresse des Autors:

Dr. H. Mader, Am Eichenwald 66, D-8902 Neusäß

1. Einleitung

Obwohl die Edestiden seit der Beschreibung von *Edestus vorax* LEIDY 1855 Gegenstand zahlreicher Untersuchungen und Veröffentlichungen waren, sind sie weiterhin hinsichtlich ihrer systematischen Zuordnung und Abstammung eine der rätselhaftesten Gruppen der Chondrichthyes.

Das für die Gruppe kennzeichnende Merkmal, ein bilateral-symmetrisches Gebilde aus hintereinanderliegenden Zähnen, wurde in einer über Jahrzehnte andauernden Kontroverse als Gebißorgan oder auch als Dorsalstachel interpretiert (historische Darstellung in OBRUCHEW 1953) und gab, besonders nach der Entdeckung vollständig eingerollter Spiralen (*Helicoprion* Karpinsky 1899), Anlaß zu Spekulationen hinsichtlich der Position und Funktion dieses Organs im Körper der Tiere und zu teilweise seltsam anmutenden Rekonstruktionen. Erst der Fund und die Beschreibung von *Edestus mirus* HAY 1909 ließen schließlich eine eindeutige Interpretation als Gebißorgan zu.

Da auch heute noch sehr wenig über den anatomischen Bau der Edestiden bekannt ist (vgl. ZANGERL 1981: 85), gehen die Ansichten über ihre systematische Einordnung und Gliederung und demzufolge auch über ihre phylogenetische Herleitung auseinander. Während sie früher (MOY-THOMAS & MILES 1971, BENDIX-ALMGREEN 1966) den Bradyodonti zugerechnet wurden, werden sie von ZANGERL 1981 unter Aufteilung in die Familien Agassizodontidae und Edestidae in die Ordnung Eugeneodontida einbezogen. Maßgeblich für die Zuordnung zu einer der beiden Familien ist hierbei die Richtung der Basenfortsätze nach labiad (Agassizodontidae) bzw. linguad (Edestidae).

2. *Carcharopsis* und die Edestiden

Im Zusammenhang mit einer Untersuchung über Elasmobranchier-Reste aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges und des Harzes gelangten auch einige Zähne und Gebißreste sowie vermutlich zugehörige Schuppen der Gattung *Carcharopsis* AG. aus mehreren Fundpunkten zur Untersuchung (MADER & SCHULTZE 1987).

Die Zahngattung *Carcharopsis* AG. 1843 ist aus dem Unterkarbon (Viseum) von England, Deutschland, der Sowjetunion sowie aus dem Unter- und Oberkarbon der USA bekannt. Aufgrund der allgemeinen Morphologie der Zähne (Form der Basis, Krone mit großer Haupt- und kleineren Seitenspitzen) gehören diese zum *Cladodus*-Typus. Jedoch unterscheiden sie sich von allen anderen bekannten, zur Formgattung '*Cladodus*' zu stellenden Zähnen durch eine charakteristische Ausbildung der Schneidkanten der Spitzen in Form einer deutlichen Zähnelung, die ansonsten nur bei den Zähnen von Edestiden im weiteren Sinne und bei Neoselachiern (z.B. Galeoidei: *Carcharodon*, Squaloidei: *Centrophorus*), auftritt. Bei näherer Betrachtung der Zähnen auf den Schneidkanten von *Carcharopsis*-Zähnen zeigt sich nun, daß diese noch ein weiteres Merkmal in Form einer ein- bis mehrfachen Kerbung der konvexen Außenkanten besitzen (Abb. 5b+c). Dies ist bei allen vorliegenden Zähnen (Schulenberg, Beddelhausen) besonders in Basisnähe festzustellen (MADER & SCHULTZE 1987, Abb. 6k) und wurde bereits durch ROMANOVSKY (1857: 294, Fig. 4) im Falle von *Carcharopsis*

(*Dicrenodus*) *okensis* hervorgehoben. EASTMAN (1917: 256) vermerkt das Auftreten einer ähnlichen Kerbung ("summits of the lateral crenulations secondarily notched") bei *Carcharopsis (Dicrenodus) texanus*. Leider findet sich bei LUND & MAPES (1984) keine Information über das Vorhandensein dieses Merkmals an dem von ihnen beschriebenen Material.

Eine ganz ähnliche, sekundäre Kerbung der Schneidkanten zahnchen findet sich auch bei zahlreichen Edestiden, beispielsweise im basalen Bereich der Schneidkanten von *Edestus triserratus* NEWTON (1904: 4, pl. I, fig. 3+7) aus dem Oberkarbon (Coal Measures) Englands, aber auch noch bei *Helicoprion bessonowi* KARPINSKY 1899 (in OBRUCHEV 1953: 66, fig. 41) aus dem Unteren Perm des Urals. Weitere Beispiele werden bereits von TRAUTSCHOLD (1883: 168) sowie KARPINSKYI (1899a: 5; 1899b: 5) angeführt und finden sich überdies öfter in der Literatur vermerkt bzw. abgebildet (s. Tabelle 1).

Weitere Übereinstimmungen sind:

a) die Morphologie der Zahnkronen, welche bei *Carcharopsis* im Gegensatz zu anderen 'Cladodus'-Zähnen dreieckförmig sind (Abb. 5a; MADER & SCHULTZE 1987: Abb. 6k, n).

b) ein Überzug der Zahnkrone mit schmelzartigem Durodentin, welches oft auf den seitlichen Flächen (Breitseiten der Zähne) von der Basis zum Apikalende rissig gestriemt ist (*Carcharopsis*: eig. Material; *Ed. giganteus* NEWBERRY 1889: pl. VI; *Ed. newtoni* WOODWARD 1916: 4, pl. I; *Ed. crenulatus* HAY 1910: 44, pl. 12, fig. 1).

c) die an *Carcharopsis*-Zähnen öfters festzustellende Verlängerung der Basis nach einer Seite (SCHMIDT 1929: Abb. 1).

Dagegen sind nach bisheriger Auffassung folgende Unterschiede zu stellen:

a) Edestidae: Zähne bilateralsymmetrisch, seitlich zusammengedrückt, Schneidkanten in Medianebene des Körpers liegend, mit symmetrischem, spitzovalem Querschnitt der Spitze, einspitzig (in *Edestus triserratus* NEWTON 1904 mit vergrößerten Zahnchen an den basalen Enden der Schneidkanten), Basis symmetrisch, trogförmig und stark linguad (Edestidae sensu ZANGERL 1981) verlängert.

b) *Carcharopsis* (excl. *Pristicladodus* - Typ): Zähne cladodontid, öfters asymmetrisch mit posterior geneigter Hauptspitze, einspitzig oder mit zwei (nach LUND & MAPES 1984 bis zu drei) sehr kleinen, stärkeren Spitzen an den Basalenden der Schneidkanten, Hauptspitze im Querschnitt halblinsenförmig, Basis in der Aufsicht halbkreisförmig (WOODWARD 1889: 28, St. JOHN & WORTHEN 1875: 254).

Die oben angeführten, auffälligen Übereinstimmungen, besonders in der zusätzlichen Kerbung der Schneidkanten-Zähnelung, gaben Anlaß, über die naheliegende Annahme einer Konvergenz hinaus weitere Überlegungen und Vergleiche vorzunehmen und die bisher allgemein abgelehnte Möglichkeit einer Herleitung der Edestiden von *Carcharopsis* erneut zu prüfen. Hierbei ist zu betonen, daß eine

Tabelle 1: Kerbung der Schneidkanten-Zähnelung bei *Carcharopsis* und verschiedenen Edestiden

<u>Taxon</u>	<u>Kerbung</u>	<u>Quelle</u>
<i>Carch. (Dicr.) okensis</i>	2x	ROMANOVSKY 1857: 294
<i>Carch. (Dicr.) texanus</i>	vorhanden	EASTMAN 1917: 256
<i>Carch. sp.</i>	1-mehrfach	Vorl. Arbeit, Abb. 14.
<i>Edestus vorax</i>	keine	LEIDY 1857: pl. 15. TRAUTSCHOLD 1883: 168.
<i>Ed. minor</i>	1x	NEWB. & WORTHEN 1870: pl. 1 NEWBERRY 1889: pl. V, fig. 1.
<i>Ed. heinrichi</i>	mehrfach	NEWBERRY 1889: pl. V, fig. 2.
<i>Ed. mirus</i>	1x	HAY 1912: pl. I.
<i>Ed. giganteus</i>	keine	NEWBERRY 1889: pl. VI.
<i>Ed. serratus</i>	keine	HAY 1910: pl. 12, fig. 4.
<i>Ed. crenulatus</i>	mehrfach	HAY 1910: pl. 12, fig. 1.
<i>Ed. protospirata</i>	mehrfach	KARPINSKY 1899: Fig. 6, 8.
<i>Ed. triserratus</i>	2x	NEWTON 1904: pl. 1
<i>Lestrodus newtoni</i>	keine	WOODWARD 1916: pl. 1
<i>Helicoprion bessonowi</i>	mehrfach	KARPINSKY 1899: pl. III, fig. 6. KARP. 1909 in OBRUCHEV 1953: 66, fig. 41
<i>Campyloprion ivanovi</i>	keine	KARP. 1909 in OBR. 1953: 66, fig. 41

solche Herleitung nicht unbedingt an die Gattung *Carcharopsis* zu binden ist, diese sich jedoch aufgrund der bekannten Merkmale am ehesten anbietet, da andere paläozoische Elasmobranchier-Zähne mit den geschilderten Merkmalen einer Zähnelung der Schneidkanten und einer sekundären Kerbung dieser Schneidkanten-Zähne trotz eines außerordentlich umfangreichen Materials nicht bekannt sind.

Eine nähere Beziehung zwischen *Carcharopsis* und den Edestiden i.w.S. wurde zwar öfters diskutiert, jedoch - auch durch SCHMIDT 1929 - trotz der deutlichen Übereinstimmungen nie ernsthaft in Erwägung gezogen. Die Gründe dafür sind unterschiedlicher Natur.

TRAUTSCHOLD (1879: 50) verweist im Zusammenhang mit der Beschreibung von *Ed. protospirata* auf den *Cladodus*-artigen Habitus von *Carcharopsis (Dicrenodus) okensis* (R.) und impliziert damit die Ablehnung einer näheren Verwandtschaft.

KARPINSKY 1899 nimmt erstmals direkt Stellung zur Frage der Beziehung, welche er aus stratigraphischen Gründen (1899: 11, 62; *Carcharopsis* im Unterkarbon, Edestiden im Oberkarbon) und aus Symmetriegründen (KARPINSKY 1899: 24) ablehnt, obgleich er ausdrücklich auf die morphologischen und auch histologischen Übereinstimmungen hinweist (KARPINSKY 1899: 63) Sein stratigraphisches Gegenargument ist wenig überzeugend, da es das mögliche evolutive Hervorgehen einer Form aus der anderen nicht berücksichtigt. Überdies ist *Carcharopsis* auch aus dem Oberkarbon von San Saba, Texas (Pennsylvanian, EASTMAN 1917: 256, 264; pl. 7, fig. 4) und von West Virginia (Westphal A, BAIRD 1957) bekannt.

Die am Schulenberg *Carcharopsis*-Gebiß ersichtlichen Übereinstimmungen in der allgemeinen Morphologie und in der Feinstruktur der Schneidkanten-Zähnelung lassen SCHMIDT (1929: 84) eine Beziehung zwischen *Carcharopsis (Dicrenodus)* und *Edestus* in Betracht ziehen. Seine Interpretation einer Anordnung der asymmetrischen Zähne in je zwei symmetrisch zueinander liegenden symphysialen Zahnspiralen des Ober- und Unterkiefers veranlaßt ihn jedoch, diesen Fund lediglich als eine parallel zu den Edestiden entwickelte Form zu deuten. Die für die Edestiden charakteristische, mediane Zahnspirale mit bilateralsymmetrischen Zähnen, in der Median- bzw. Sagittalebene liegenden Schneidkanten und stark verlängerter Basis wäre danach in *Carcharopsis* durch zwei symmetrisch zur Medianebene angeordnete Zahnfamilien vertreten, welche aus asymmetrischen Einzelzähnen mit querliegenden Schneidkanten und wenig verlängerter Basis bestehen.

Die Darstellung SCHMIDT's (1929a: Abb. 1) ist schwierig zu interpretieren und - da das betreffende Stück verschollen ist (ursprünglich Slg. Clausthal) - auch nicht zu überprüfen. Es scheint jedoch nach der Skizze (SCHMIDT 1929: Abb. 1), daß die von SCHMIDT als zu zwei parallel liegenden Zahnspiralen gehörend interpretierten Zähne (1-8) in Wirklichkeit den beiden Ästen eines Kiefers, vielleicht des Unterkiefers, angehören könnten. Die in der Skizze darüber angeordneten, etwas unregelmäßiger verteilten Zähne würden dann dem vielleicht nicht gleich vollständig eingebetteten, weil höher liegenden, anderen Kiefer zugehören und im Laufe der Verwesung willkürlich auf die Sedimentoberfläche gefallen sein. Die Zähne jeder Seite würden also nach dieser Interpretation jeweils einer (einzigen ?) Zahnreihe jeder Seite,

aber verschiedenen Zahnfamilien angehören. Nach SCHMIDT's Interpretation würden sie hingegen jeweils einer Zahnfamilie auf jeder Seite angehören, wogegen auch die geringen Größenunterschiede sprechen (die auf seiner Skizze lateral liegenden, kleineren, dem *Pristicladodus*-Typ entsprechenden Zähne werden von SCHMIDT zu Recht als Parasymphysial- und Lateralzähne gedeutet).

OBRUCHEV (1953: 55) widerspricht der Argumentation SCHMIDT's und verweist auf die Stellungnahme KARPINSKY's (s.o.) sowie auf die von ihm selbst postulierten histologischen Unterschiede, welche eine Zuordnung der Edestiden zu den Bradyodonti, von *Carcharopsis* zu den Elasmobranchii erzwingen würden. Diese Auffassung kommt bei ihm auch später zum Ausdruck (OBRUCHEV 1964: 333, 376 ff.). Andere Untersuchungen (RADINSKY 1961, ORVIG 1965), zeigten jedoch die Unzulässigkeit der Zuordnung nach histologischen Merkmalen (BENDIX-ALMGREEN 1966: 51, 1976: 557; ZANGERL 1981: 15, 74)

ZANGERL (1981: 104) lehnt eine Beziehung aus stratigraphisch - palökologischen Gründen mit der Feststellung ab, daß *Carcharopsis* in der Mecca-Fauna von Illinois (Westfal D) im Gegensatz zu *Edestus* nicht auftritt. Dieses Argument ist, wie bereits oben angemerkt, wegen der Möglichkeit evolutiver Entwicklung ebenfalls nicht stichhaltig. Selbst wenn *Carcharopsis* - was nach der gegenwärtig bekannten fossilen Überlieferung nicht der Fall war - zur Zeit der Mecca-Fauna noch existiert hätte, wäre sein dortiges Vorhandensein nicht zwingend zu erwarten, da gerade ZANGERL & RICHARDSON (1963, 1975), wie auch bereits NEWBERRY & WORTHEN (1870: 353) sowie NEWBERRY (1889: 114) - letztere mit besonderem Bezug auf die Edestiden - auf die starke Faziesabhängigkeit der oberkarbonischen Elasmobranchier hingewiesen haben.

3. Das Symmetrie-Problem

Angesichts der deutlichen Übereinstimmungen und der mangelnden Stichhaltigkeit der bislang gegen eine Herleitung vorgeführten stratigraphischen und histologischen Argumente reduziert sich also die Frage der Verwandtschaft zwischen *Carcharopsis* und den Edestidae auf ein Symmetrieproblem:

Wie könnte aus paarigen, symphysialen Zahnfamilien mit asymmetrischen Einzelzähnen, deren Schneidkanten quer zur Sagittalebene und zur Medianebene des Gebisses liegen, eine unpaarige, bilateralsymmetrische, symphysiale Zahnfamilie mit symmetrischen Zähnen entstehen, deren Schneidkanten nach Art von *Edestus* in der Sagittalebene und in der Medianebene liegen und deren Basen stark verlängert sind ?

Die bisher gültigen Anschauungen zur Entstehung der symmetrischen Zähne in den Zahnspiralen der Edestiden lassen sich wie folgt zusammenfassen: AGASSIZ (1855; cit. NEWBERRY 1889: 113) verglich sie mit der Säge von *Pristis* und deutete sie als Produkt der lateralen Verschmelzung zweier Zahnreihen, wogegen NEWBERRY & WORTHEN (1870: 352) begründete Einwände erhoben. Die nun seit mehr als hundert Jahren gültige Auffassung (TRAUTSCHOLD 1885: 95; HAY 1910: 59; WOODWARD 1916: 4; NIELSEN 1952: 23; ZANGERL 1981: 85; u. a.) über die Bildungsweise der Zahnkronen in den Zahnspiralen

der Edestiden ist die einer fortschreitenden seitlichen Zusammen-
drückung (lateral compression) von ursprünglichen Seitenzähnen des
Orodus-Campodus-Typs. Als mögliche Ausgangsformen dienen entweder
Agassizodus variabilis (NEWBERRY & WORTHEN 1870), dessen
Symphysialzähne danach wiederum durch laterale Kompression von
Seitenzähnen dieser Art entstanden sein sollen (Abb. 1a-d, nach
WOODWARD 1916: 4, Fig. A-D) oder Seitenzähne des *Agassizodus-*
Fadenia-Erikodus-Campodus-Typs (Abb. 2a-c, nach NIELSEN 1952:
23, fig. 9).

Bei dieser bisher üblichen Annahme einer lateralen Kompression
müßten - auch im Falle einer Herleitung von Seitenzähnen des
Orodus-Campodus-Typs - die quer zur Sagittal- bzw. Medianebene
liegenden Schneidkanten gänzlich verschwinden, um im Zuge weiterer
Kompression auf der Labial- und Lingualseite der Krone in der
Sagittal- bzw. Medianebene neu zu entstehen. Unabhängig davon, ob
als Ausgangsform ein Seitenzahn vom *Orodus* - Typ i.w.S. (= *Agassizodus-Fadenia-Erikodus-Campodus* - Typ sensu NIELSEN 1952:
23) oder - wie hier - ein *Carcharopsis*-Zahn angenommen wird, wäre
ein solcher Vorgang in evolutiver Hinsicht als sehr aufwendig zu
betrachten; im Falle von *Carcharopsis* müßte sogar zusätzlich die
dort bereits vorhandene Zähnelung der Schneidkanten mit der
weitgehend identischen Kerbung der Einzelzähnen aufgegeben
werden und in der neuen Symmetrieebene in genau entsprechender
Form neu entstehen. Dafür käme allenfalls die sehr problematische
Form *Chilodus tuberosus* GIEBEL (1848: 352) mit ihrer vierseitigen
Hauptspitze als Übergangsform in Betracht. Die dort an zwei
gegenüberliegenden, wohl der Lingual- und Labialseite des Zahns
entsprechenden Kanten auftretende Feinzähnelung entspricht jedoch
nach den Beschreibungen GIEBELS (1848: 352; 1849: Taf. XXIX, Fig.
1a, b - *Chilodus carbonarius*) und ROMANOVSKYS (1857: 294) ebenso
wie die Basis in keiner Weise jener der Edestiden bzw. jener von
Carcharopsis.

Ebenso schwierig ist eine Verschmelzung der Zähne zweier
benachbarter Zahnfamilien zu einer bilateralsymmetrischen,
symphysialen Zahnfamilie nachzuvollziehen, wie sie von AGASSIZ
1855 und MÜLLER (1966: 129) angenommen wird. Auch in diesem Falle
wären das Verschwinden und die Neubildung gezählter und
gekerbter Schneidkanten in unterschiedlichen Symmetrie-Ebenen
erforderlich.

4. Neue Interpretation

Eine eingehende Untersuchung des Symmetrieproblems förderte nun
eine neue Lösung zutage, welche die vorgenannten Schwierigkeiten
vermeidet und vom fossilen Material bestätigt wird.

Als Ausgangspunkt dient die Tatsache, daß die Zähne von
Carcharopsis weitgehende Übereinstimmung mit den Zahnkronen der
Einzelzähne von Edestiden aufweisen, sowie weiterhin die Annahme,
daß *Carcharopsis* in jedem Kiefer zwei mediane Zahnfamilien besaß.
Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Neoselachiern (BIGELOW
& SCHROEDER 1957: Fig. 9F (*Centrophorus squamosus*; p. 103, *Deania*;
Fig. 15F, *Heteroscymnoides marleyi*; pl. 3, *Somniosus*
microcephalus).

Bei einer solchen Disposition der medianen Zahnfamilien von *Carcharopsis* könnten die gezähnelten Schneidkanten bereits etwas schräg zur Medianebene gestellt sein (Abb. 3a-b). Um aus dieser Situation eine mediane, unpaarige Zahnfamilie nach Art von *Edestus* zu erzeugen, müßten die Zähne beider Zahnfamilien verschmolzen werden oder eine davon entfallen (wieder mit dem Problem der Zahnsymmetrie in der verbleibenden Zahnfamilie); beide Möglichkeiten sind schwer vorstellbar.

Eine dritte, hier erstmals zur Diskussion gestellte Möglichkeit stellt sich folgendermaßen dar:

Die beiden Zahnfamilien nähern sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bei gleichzeitiger Drehung der Schneidkanten zur Medianebene weiter einander an und gehen, sobald der Kontakt erfolgt ist, zu einer alternierenden Zahnbildung über (Abb. 3b-d).

Dies könnte - physiologisch verhältnismäßig einfach - durch entsprechende Koordination der Zahnbildung in den beiden nun dicht benachbarten bzw. ineinander übergehenden Zahnfamilien geschehen. Eine leichte Asymmetrie sollte dabei weiterhin zu erwarten und nachweisbar sein. Bezüglich der nun fast in der Medianebene liegenden Schneidkanten wäre man damit also der bei *Edestus* vorzufindenden Situation bereits sehr nahe gekommen, ohne bedeutende Umwandlungen der Zähne voraussetzen zu müssen. Hinsichtlich der ursprünglich cladodontiden Basis der Zähne wäre nun die allmähliche Herausbildung einer (scheinbaren) Symmetrie durch eine linguad (bei den Agassizodontidae labiad) gerichtete Verlängerung in der Medianebene erforderlich, welche schließlich - in funktionaler Hinsicht optimal - in den bekannten trogförmig ineinanderliegenden Zahnbasen der Edestidae münden würde, wobei ebenfalls noch einige Zeit Asymmetrien auftreten müßten (Abb. 3d). Die erforderliche Umgestaltung der Zahnkronen beschränkt sich auf die Auswölbung der manchmal erkennbaren Konkavität im unteren Teil der Hauptspitze von *Carcharopsis*-Zähnen sowie auf die weitere Orientierung der Zahnkrone mit den Schneidkanten in die Medianebene. Auf eine einseitige Verlängerung der Zahnbasis von *Carcharopsis* weist bereits SCHMIDT (1929: 84, Abb. 1) hin..

Bei Annahme eines Überganges von zwei medianen Zahnfamilien mit asymmetrischen Zähnen (*Carcharopsis*) zu einer unpaarigen, medianen, bilateralsymmetrischen Zahnfamilie (*Edestus*) durch alternierende Zahnbildung wären also zunächst folgende Asymmetrien zu erwarten und nachzuweisen:

- a) Form der Basis
- b) Form der Zahnkronen (wenig problematisch, da *Carcharopsis* s.str. bereits eine weitgehend glatte Labialseite aufweist).
- c) Stellung der Zahnkronen bzw. der Schneidkanten bezüglich der Medianebene.

Tatsächlich ergab eine Überprüfung zahlreicher Beschreibungen von Edestiden Nachweise von deutlichen Asymmetrien in diesen drei Kategorien, besonders zahlreich hinsichtlich Kategorie C.

Beispiele für Asymmetrien an den symphysialen Zahnspiralen von Edestiden:

a) Basis:

1. *Edestus triserratus* NEWTON (1904: 4; figs. 2, 4). Asymmetrie der Basis, besonders ihres Endes in der Aufsicht; evtl. leichte Schrägstellung der Zahnkrone zur Basislängsachse (fig. 4).
2. *Edestus giganteus* NEWB. - EASTMAN 1902: 76, fig. 6C.
3. *Edestus serratus* HAY 1910: fig. 3.

Während für Beispiel 1 die Möglichkeit einer äußeren Einwirkung als Ursache der Basis-Asymmetrie durch NEWTON (1904: 5) abgelehnt wird, kann dies bei den Beispielen 2 und 3 nicht ausgeschlossen werden.

b) Form der Zahnkrone:

Edestus (Protospirata) karpinskyi (MISSUNA); Abb. 5h-k in vorliegender Arbeit), OBRUCHEV (1953: Taf. 5, figs. 2a+b). Geknotete Rippe auf der linken Zahnseite (i), glatte Gegenseite (h).

c) Stellung der Zahnkronen zur Medianebene (Abb. 4a-f, 5d-g, Tab. 2):

Überraschenderweise zeigen nicht wenige Arten bzw. Gattungen der Edestoidea sensu ZANGERL 1981 (*Edestus*, *Lestroodus*, *Toxoprion*, *Campyloprion*) eine Asymmetrie der Stellung der Zahnkronen. Schon bei der Betrachtung der üblichen Seitenansichten von Edestiden-Zahnspiralen erkennt man fast immer eine deutliche Schrägstellung der Zahnkronen bezüglich der Medianebene in der Weise, daß die einzelnen Zahnkronen in einer durch die apikale Spitze laufenden senkrechten Achse aus der Medianebene um einen mehr oder weniger großen, positiven oder negativen Drehwinkel herausgedreht erscheinen und die Schneidkanten zweier aufeinanderfolgender Zähne sich seitlich überlappen (wobei dies nicht mit der Überlappung der Kronenfortsätze zu verwechseln ist). Besonders deutlich wird dies am Beispiel von *Edestus giganteus* NEWBERRY (1889: 121, pl. VI; ferner Abb. 4f sowie Abb. 5d in vorliegender Arbeit), wo die Schrägstellung der Zahnkronen auch in der Seitenansicht sofort zu erkennen ist. Auch in mehreren anderen Fällen (s. Tab. 2 und Abb. 4) ist eine Bestimmung der Schrägstellung aus der Seitenansicht möglich. Es ist zu betonen, daß diese Bestimmung unabhängig von der Betrachtungsrichtung das gleiche Ergebnis haben wird, wie das Beispiel von *Edestus protospirata* TRAUTSCHOLD zeigt (in OBRUCHEV 1953: Taf. I, figs. 1a+b; Kontrolle durch Taf. IV, fig. 2 - gleiches Exemplar!). Die inverse Lage (z.B. NW/SE aus SW/NE) kann nur durch seitenverkehrte Darstellung, beispielsweise durch das Umdrehen einer transparenten Vorlage, erzeugt werden. Da es sich hier um ein Merkmal mit zwei eindeutig unterscheidbaren spiegelbildlichen Varianten handelt, liegt eine eindeutige Asymmetrie bezüglich der Medianebene vor!

Es scheint erstaunlich, daß diese Asymmetrie der Zahnkronenlage bislang faktisch unerkannt blieb bzw. ihr keine weitere Bedeutung beigemessen oder sogar trotzdem eine angebliche strenge Bilateral-symmetrie postuliert wurde (NEWBERRY & WORTHEN 1870: 352; NEWBERRY 1889: 117; KARPINSKY 1899: 24; HAY 1912: 34;).

In der Literatur finden sich lediglich vier Hinweise auf die Schrägstellung der Zahnkronen. NEWBERRY & WORTHEN (1870: 353) vermerken - unzutreffend - bei der Beschreibung von *Edestus heinrichi* (*E. minor?*): "...denticles are broader, not so high, and are not set obliquely on the spine as in *E. vorax* ...". KARPINSKY 1909 (in OBRUCHEV 1953: 65, fig. 40;) schreibt bezüglich *Campyloprion* (*Helicoprion*) *ivanovi*: "... Bei *H. n.sp.* (= *Helicoprion ivanovi* KARPINSKY 1924; Anm. d. Autors) gehen die Kanten der Zähne dachziegelartig aneinander vorbei, ...". In KARPINSKY (1924: 372, fig. 1a+b, 2A, 2C, 2E) findet sich dieser Hinweis erneut. Ein weiterer Hinweis findet sich in KARPINSKYI (1912: 93; siehe unten). OBRUCHEV (1953: fig. 34; 1964: fig. 39) bildet hingegen *Edestus (Protospirata) protospirata* als vollkommen symmetrische Zahnspirale ab, obwohl in den Photographien eindeutig die asymmetrische Anordnung der einzelnen Zahnkronen zu erkennen ist (OBRUCHEV 1953: Taf. I, fig. 1a+b; Taf. IV, fig. 2; vgl. Abb. 5f-g in vorliegender Arbeit).

Der Grund für die mangelnde Beachtung der an sich offensichtlichen Asymmetrie der Zahnkronenstellung dürfte in der vermeintlichen Notwendigkeit einer bilateralen Symmetrie der Zahnspiralen (die ja bis zur Beschreibung von *Edestus mirus* HAY 1912 vorwiegend als mediane Dorsalstacheln interpretiert wurden; weitere Angaben in OBRUCHEV 1953: 6) begründet sein, wie bereits NEWTON (1904: 5) hinsichtlich der Asymmetrie der Zahnbasis bei *Edestus triserratus* vermerkt:

"... But this want of equality must not be lost sight of, for if such specimens be not practically equilateral, we lose the chief evidence for the median position of these ichthyoduroloites in the fish to which they belonged ...".

Desgleichen stellt auch KARPINSKYI (1912: 93) fest:

"... Again, with some Edestidae teeth of successive segments are in their basal part in a scale-like apposition to those of the segments in front, and the whole organ loses consequently its bilateral symmetry. It might be suggested, that such specimens do not belong to a median series, but to a lateral one (...). On the other hand, in all cases of such assymetrical scale-like contact observed up to the present time, teeth of the ensheathing segment adhere to those of the one in front always only on the right side...."

Auffallend ist, wie von Karpinskyi vorstehend bereits angedeutet, die Bevorzugung eines bestimmten Sinnes der Schrägstellung. Definiert man mit Blick auf die Zahnspitzen die Längsrichtung der Zahnbögen als NS-Richtung, so kann die Schrägstellung der einzelnen Zahnspitzen anschaulich als SW/NE- oder NW/SE-Lage angegeben werden. Bei Überprüfung der Originalabbildungen von Edestiden-Zahnspiralen stellt sich dann heraus, daß in der Mehrzahl der Fälle eine SW/NE-Lage vorhanden ist (Tab. 2). Ausnahmen hiervon sind zum Teil auf absichtliche seitenverkehrte Darstellung zurückzuführen mit dem Ziel, die Richtung der Kronensporne bzw. der Basisfortsätze mit anderen Darstellungen in

TABELLE 2: Beispiele für die Asymmetrie der Zahnkronen-Lage bei verschiedenen Edestiden (i.w.S.)

1. <i>Edestus vorax</i> LEIDY 1855	*	LEIDY 1856: pl. 15, figs. 1+2	SW/NE
	(*)	NEWBERRY 1889: pl. IV, fig. 2	SW/NE
2. <i>Edestus heinrichi</i>	*	NEWBERRY & WORTHEN 1870: pl. I	SW/NE
	(*)	NEWBERRY 1889: pl. V, fig. 2	SW/NE
	(*) M	DEAN 1896: pl. V, fig. 2	NW/SE !
	(*)	EASTMAN 1917: pl. 6, fig. 1	SW/NE
	(*)	ZANGERL 1981: fig. 100 G	SW/NE
3. <i>Edestus giganteus</i>	*	NEWBERRY 1889: pl. VI	SW/NE
	(*)	DEAN 1896: pl. V, fig. 3	SW/NE
	(*)	KARPINSKY 1899: figs. 12+13	SW/NE
4. <i>Edestus minor</i>	*	NEWBERRY 1866: pl. IV, fig. 24	-
	(1)	NEWBERRY & WORTHEN 1870: pl. I, fig. 2	NW/SE
	(1)	NEWBERRY 1889: pl. V, fig. 1	NW/SE
	(1)	DEAN 1896: pl. V, fig. 4	NW/SE
	(2)	ZANGERL 1981: fig. 100 F	NW/SE
5. <i>Edestus protospirata</i>	*	TRAUTSCHOLD 1879: Taf. VI, fig. 8	-
	(1)	OBRUCHEV 1953: pl. IV, fig. 2 (auch pl. I, fig. 1a+b)	NW/SE (SW/NE)
7. <i>Edestus crenulatus</i>	*	HAY 1910: pl. 12, fig. 1	SW/NE
8. <i>Edestus serratus</i>	*	HAY 1910: pl. 12, fig. 4	SW/NE
6. <i>Edestus mirus</i>	*	HAY 1912: pl. 1	SW/NE
9. <i>Lestrodus newtoni</i> (WOODWARD)	*	WOODWARD 1916: pl. I, fig. 1	SW/NE (NW/SE)
10. <i>Toxoprion lecontei</i> (DEAN)	*	DEAN 1896: pl. IV; pl V, fig. 6	SW/NE (ält. Zähne)
	(*) M	ZANGERL 1981: fig. 98 G	NW/SE !
11. <i>Campyloprion ivanovi</i> (KARPINSKY)	*	KARPINSKY 1922A: figs. 1a+b, figs. 2A+D	SW/NE
	(*)	K. 1922A in OBRUCHEV 1953: fig. 21	SW/NE
	(*)	KARPINSKY 1909 in OBRUCHEV 1953: 66, fig. 40	SW/NE

Zeichenerläuterung:

- * Originalabbildung
- (*) Reproduktion des Originals oder der Originalabbildung
- (1) Abbildung eines anderen Exemplars
- M spiegelbildliche Darstellung
- (NW/SE) Lage untergeordnet vorhanden

Einklang zu bringen, so bei DEAN (1896: pl. V, fig. 1 - *Edestus heinrichi*, vgl. Originalabbildung in NEWBERRY & WORTHEN 1870: pl. I, fig. 1, sowie NEWBERRY 1889: pl. V, fig. 2), sowie bei ZANGERL (1981: fig. 98 G- *Toxoprion lecontei*, vgl. Originalabbildung bei DEAN 1896: pl. IV, fig. 1, pl. V, fig. 6). Hierbei ergibt sich im Gegensatz zu der Lage der Zahnkronen in den Originalabbildungen (SW/NE) durch die spiegelbildliche Darstellung eine scheinbare NW/SE-Lage, welche am Original auch durch Drehung der Zahnspirale um 180° in einer vertikalen Achse nicht hergestellt werden kann.

Deutliche Hinweise auf eine tatsächliche NW/SE-Lage sind nur bei folgenden Arten vorhanden:

Ed. minor N. 1866 (N. & W. 1870: pl. I, fig. 2 - fälschlich als *Ed. vorax* bezeichnet; s. NEWBERRY 1889: 122) Ausschließliche (?) NW/SE-Lage, besser in NEWBERRY 1889: pl. V, fig. 1, erkennbar; ferner in DEAN 1896: pl. V, fig. 4)

Lestrodus (Edestus) newtoni (WOODWARD 1916: pl. I, fig. 1). Von den acht miteinander in einem Zahnbogen verbundenen Zähnen zeigen die Zähne 6 und 7 - evtl. auch Zahn 5, s. OBRUCHEV 1953: fig. 19 - eine aus der Überlappung der Schneidkanten erkenntliche NW/SE-Lage, während die übrigen offensichtlich in SW/NE-Stellung vorliegen.

Edestus protospirata TRAUTSCHOLD 1879 (OBRUCHEV 1953: Taf. I, figs 1a+b; Taf. IV, fig. 2; Abb. 4a+b, 5f+g in vorliegender Arbeit). Von sechs vorhandenen Zahnkronen zeigen die fünf älteren die NW/SE-Lage und nur die jüngste die übliche SW/NE-Lage. Taf. IV, Fig. 2 (Abbildung 5g in vorliegender Arbeit) zeigt ferner, daß Zahn 6 noch das Wachstum von Zahn 5 in Form einer seitlichen Verbiegung der hinteren Schneidkante des letzteren beeinflusste, woraus geschlossen werden kann, daß die Koordination der alternierenden Zahnbildung nicht vollständig war. Hier wird auch die Unabhängigkeit der zu erkennenden Zahnkronen-lage von der Betrachtungsrichtung besonders deutlich (*Edestus protospirata* TRAUTSCHOLD 1879 (OBRUCHEV 1953: Taf. I, Fig. 1a+b; Abb. 4a+b in vorliegender Arbeit), da beide Seitenansichten abgebildet sind und die vorwiegende NW/SE-Lage zeigen (Abb. 4a+b, 5f+g in vorliegender Arbeit).

Lestrodus newtoni ist aus dem oberen Millstone Grit (Namur) Englands bekannt und stellt somit eine frühe Form dar. Die im Vergleich zu anderen Edestidae kurzen seitlichen Kronenfortsätze und Zahnbasen sowie der bei dieser Form feststellbare Wechsel zwischen Links- und Rechtslage wären daher im Lichte der hier vorgeschlagenen Entstehungsweise der Edestiden-Zahnspiralen nicht überraschend.

5. Systematische Bedeutung der Asymmetrie

In allen diesen Fällen der Bevorzugung einer Schrägstellung liegt also offensichtlich eine Rechts- oder Linksprävalenz vor, welche jedoch vorläufig in keine der von LUDWIG (1932: 4 ff) aufgestellten Asymmetrie-Kategorien zufriedenstellend eingeordnet werden kann, solange die Häufigkeitsverteilungen der beiden möglichen Zahnlagen sowohl für die Zahnspiralen verschiedener Edestiden-Gattungen und -Arten als auch für die einzelnen Zähne

dieser Zahnspiralen unbekannt sind. Die große Zahl der im nordamerikanischen Oberkarbon gefundenen Edestiden-Zahnspiralen würde sicher eine sehr geeignete Grundlage für Untersuchungen über den statistischen Charakter der Asymmetrie (fluktuierende oder kollektive Asymmetrie, monostrophe oder amphidrome Verteilung, sensu LUDWIG 1932) und damit über die systematisch-taxonomische Bedeutung des neuen Merkmals (intraspezifische und intragenerische Verteilung) bieten. Mit den amphidromen Arten *Edestus protospirata* und *Lestrodus newtoni* einerseits und den anscheinend monostrophen (hier bezogen auf die einzelnen Zähne einer Zahnspirale) Arten *Edestus giganteus*, *E. heinrichi*, *E. minor*) deuten sich unterschiedliche, wahrscheinlich vom evolutiven Niveau abhängige Verhältnisse bereits an.

Dies würde bedeuten, daß für die Edestiden eine ähnliche Situation anzunehmen wäre wie bei den Pleuronectiformes, welche ebenfalls gemischte sowie links- und rechtsseitige Asymmetrie zeigen.

Die künftige taxonomische Verwertbarkeit des Merkmals offenbart sich besonders bei *Edestus heinrichi* und *Edestus minor*, welche in drei bzw. zwei Exemplaren eine jeweils übereinstimmende Kronenlage aufweisen (s. Tab. 2). Es ist auch darauf hinzuweisen, daß in *Toxoprion* (*Ed.*) *lecontei* (DEAN 1896: pl. IV, pl. V, fig. 6; Abb. 4h in vorliegender Arbeit) nur die älteren, abgerundeten Zähne eine SW/NE-Lage zeigen, während die jüngeren Einzelzähne - nach den Abbildungen zu urteilen - nach Art von *Helicoprion* symmetrisch hintereinander liegen.

In der Ausbildung der SW/NE-Lage stellt diese Asymmetrie jedenfalls ein sehr stabiles Merkmal dar, das bei der Mehrzahl der Edestidae sensu ZANGERL 1981 (soweit nach den unter diesem Aspekt oft schwierig zu interpretierenden Abbildungen erkennbar) und überdies auch bei entfernter verwandten Formen wie *Campyloprion* (*Helicoprion*) *ivanovi* (KARPINSKY) aus dem Oberkarbon der UdSSR vorzufinden ist (KARPINSKY 1924: 370, Figs. 1a+b, 2A, C, D; OBRUCHEV 1953: 65-66, fig. 40). Da diese Art ebenso wie *Toxoprion lecontei* (DEAN) nach ZANGERL (1981: 86) aufgrund der labiad gerichteten Basis zu den Agassizodontidae zu stellen ist, muß die Asymmetrie der Zahnkronenlage - wie nach der hier vorgestellten Theorie zu erwarten - als plesiomorphes Merkmal beider Familien interpretiert werden. Ebenfalls mit der Theorie in Einklang zu bringen ist die nachfolgende Verlängerung der Basis nach labiad (Agassizodontidae) oder linguad (Edestidae).

Vielleicht gibt die hier vorgestellte These Anlaß zu Nachprüfungen bei beschriebenen Formen, bei welchen die Frage der Asymmetrie nach den vorliegenden Abbildungen nicht beantwortet werden kann.

Die vorherrschende SW/NE-Lage widerlegt auch den möglichen Einwand, daß die Schrägstellung und teilweise Verbiegung der Zähne am Kontakt (s. *Edestus protospirata*) ausschließlich auf Zufallseinflüsse oder gegenseitige Beeinflussung im ontogenetischen Wachstum zurückzuführen sei. In diesem Fall sollten die beiden Lagen eine weitgehend zufällige Verteilung aufweisen. Andererseits würde eine - theoretisch ebenfalls mögliche - Herleitung der Zahnspiralen aus nur einer medianen Zahnfamilie abgesehen von den damit verbundenen funktionellen Problemen eine frühe Dichotomie in der Entwicklung der Edestidae s.str. bedeuten, wofür keine Anhaltspunkte vorliegen.

In funktionaler und physiologischer Hinsicht wäre die Bevorzugung einer Richtung sehr einfach durch allmähliche Rhythmusverschiebung der alternierenden Zahnbildung zugunsten einer von zwei dicht benachbarten bzw. ineinander übergelenden Zahnfamilien zu erzielen.

Entsprechend würde dies zur Obliteration der anderen Zahnfamilie führen, ohne daß jedoch eine Hypertrophie bzw. Dystrophie vorläge, da keine rudimentären Zähne vorliegen.

Die hier behandelte Asymmetrie wird also nicht durch Hyper- oder Dystrophie, sondern durch zeitliche Variation erzeugt, sodaß es sich um eine raumzeitliche Asymmetrie sensu LUDWIG (1932: 2) handelt.

6. Funktionale Bedeutung der Asymmetrie

Der funktionale Vorteil der Obliteration und damit einer einheitlichen Asymmetriebestand wohl darin, daß bei gleichzeitigem Vorhandensein beider Lagen (SW/NE bzw. NW/SE) eine genaue zeitliche Koordination der Zahnbildung in beiden Kiefern erforderlich gewesen wäre, deren Fehlen eine Verkeilung der dann ungeordnet ineinander greifenden Zähne des Ober- und Unterkiefers und damit erhebliche Funktionseinbußen zur Folge gehabt hätte. Da nun die SW/NE-Lage in den bekannten Funden von Edestiden-Zahnspiralen bei weitem vorherrschend ist, kann davon ausgegangen werden, daß allgemein in beiden Kiefern eines Individuums eine gleichsinnige Asymmetrie vorlag. Demnach nahmen die ventrad gerichteten Zahnkronen des Oberkiefers in dorso-ventraler Blickrichtung eine scheinbare NW/SE-Lage ein, d.h. daß die Schneidkanten der Zähne der oberen Zahnspirale in einem mehr oder weniger spitzen Winkel auf die Seitenflächen der Zähne der unteren Spirale trafen. In *Edestus giganteus* dürfte dieser Winkel besonders groß gewesen sein. Diese Situation stellt sicher eine ideale Voraussetzung für das Zerbrechen beispielsweise der Schalen der ebenfalls im marinen pelagischen Lebensraum anzutreffenden Goniatiten dar, da den (zur punktuellen Druckerhöhung gezähnelten) Schneidkanten einer Spirale so die Zahnflächen der anderen Spirale als Widerlager zur Verfügung standen. Auch für *Carcharopsis* können schalentragende Mollusken als Hauptnahrungsquelle angenommen werden. Mit dem dafür erforderlichen Knacken der Schalen durch Aufpressen der Schneidkanten könnte auch erklärt werden, daß auf einem stark abgenutzten *Carcharopsis*-Zahn von Beddelhausen deutliche Kratzspuren nicht wie zu erwarten von der Spitze zur Basis, sondern horizontal über den Zahn von einer Schneidkante zur anderen verlaufen. Ein Teil der Kaubewegungen dürfte also durch labiolinguale Verschiebung der beiden Kiefer gegeneinander erfolgt sein.

Welche der beiden Zahnfamilien wurde im Falle der SW/NE-Lage obliteriert? Da in der angenommenen ursprünglichen Situation eines aus cladodontiden Zähnen bestehenden Gebisses (z.B. von *Carcharopsis*) die halb elliptischen Basen mediad zeigten und nach lingual verlängert wurden (die Lingualrichtung der Basen ergibt sich für die Edestidae sensu ZANGERL 1981 aus der Situation bei *Edestus mirus* HAY 1912 und aus der ontogenetischen Größenentwicklung der Einzelzähne in den Zahnspiralen), folgt für die vorherrschende SW/NE-Lage, daß es sich bei ihr um die

ursprünglich links liegende Zahnfamilie des Unterkiefers (oder die rechte Zahnfamilie des Oberkiefers) handelt und demnach in jedem Kiefer die jeweils andere Zahnfamilie obliteriert wurde.

Ein dieser Asymmetrie der Zahnspiralen im Erscheinungsbild ähnliches Phänomen stellen die Hintereinanderlagerung von Nieren und Gonaden bei Schlangen (Asymmetrie infolge schlangenähnlicher Gestalt) und vielleicht auch die alternierende Anordnung der links- und rechtsseitigen Gonaden und Myomere bei *Branchiostoma* dar. Für die Edestiden i.w.S. (Eugeneodontida ZANGERL 1981) ist ein vergleichbares auslösendes Moment durch die starke Verlängerung und Verschmälerung des Neurocraniums vorgezeichnet, wie sie beispielsweise bei *Helicoprion ferrieri* HAY 1907 (BENDIX-ALMGREEN 1966: 14 ff, fig. 5) und *Ornithoprion hertwigi* (ZANGERL 1981: 79, figs. 84a-c, 93, 94, 95a) sowie auch bei anderen Mitgliedern dieser Gruppe festzustellen ist.

7. Phylogenetische Folgerungen

Die hier vorgeschlagene Erklärung der Entstehung der sympysialen Zahnspiralen der Edestiden ermöglicht in einfachster Weise die Herleitung dieser bisher problematischen Gruppe von cladodontiden Vorfahren, z.B. von *Carcharopsis* AG. Andererseits ermöglicht sie es, für die bisher systematisch isolierte und mangels anderer verwertbarer Merkmale nur mit den modernen Carchariiden und Lamniden in Zusammenhang gebrachten Gattung *Carcharopsis* (KARPINSKY 1899: 11) in den Kontext der bekannten karbonischen Elasmobranchier einzufügen. Sie erfordert im Gegensatz zu bisherigen Herleitungen von *Campodus*- oder *Agassizodus*-ähnlichen Formen keine völlige Umgestaltung der Zahnsymmetrie, für die es keine fossilen Belege durch Übergangsformen gibt. Darüberhinaus wird sie durch mehrere gemeinsame Merkmale - besonders durch die Schneidkanten-Zähnelung und deren charakteristische Kerbung gestützt. Eine weitere, wesentliche Stützung erfährt sie durch die bisher nicht beachtete Asymmetrie der Edestiden-Zahnspiralen.

Aufgrund der cladodontiden Zahnform von *Carcharopsis*, welche in den zugehörigen Zähnen des *Pristicladodus*-Typs noch klarer zum Ausdruck kommt, können *Carcharopsis* und damit nun auch zumindest ein Teil der Edestiden aus dem Formenkreis der anacanthen Haie (Cladodontida bzw. Symmoriida) hergeleitet werden. Grundsätzlich kommen zwar auch die stacheltragenden Haie ("phalacanthous sharks"), z.B. *Ctenacanthoidea* oder *Hybodontoida*, in Betracht.

Dagegen sprechen jedoch die gänzlich verschieden gestalteten Schuppen, die bei *Ctenacanthus* bereits zu den Placoidschuppen modernerer Selachier überleiten (MADER 1986), während die Schuppen von *Carcharopsis* und auch vieler Edestiden deutliche Ähnlichkeit mit den Schuppen von mittel- und oberdevonischen Cladodontida (*Cladolepis*, *Maplemillia*, *Protacrodus*; s. GROSS 1973) zeigen, was hinsichtlich der Schuppen von *Protacrodus* auch bereits von ZANGERL (1966: 39) vermerkt wurde. Die Übereinstimmung betrifft sogar morphologische Details wie die senkrechten Rippen am Vorderrand der Schuppenkronen (vgl. GROSS 1973: Taf. 32, fig. 8). Ein weiterer, interessanter Aspekt ergibt sich in diesem Zusammenhang aus dem Hinweis von GROSS (1973: 93, 142-143) auf die in Schuppen von *Maplemillia* und permischen Edestiden Grönlands anzutreffende sog. Spiralfaser, die allerdings auch bereits im basalen Unterdevon Spaniens in den Schuppen der Gattung *Iberolepis* anzutreffen ist (MADER 1986).

Für eine nähere Beziehung der Edestiden zu echten Cladodontida (Symmoriida) sprechen auch gewichtige anatomische Gründe, welche sich aus dem vor allem durch ZANGERL geschaffenen Kenntnisstand über die Skelettanatomie oberkarbonischer Elasmobranchier Nordamerikas ergeben. So stützt - abgesehen vom zusätzlichen Fehlen der Pelvis - die Übereinstimmung mehrerer anatomischer Merkmale der Eugeneodontida (Edestida im weiteren Sinne sensu ZANGERL 1981) wie der Bau der Brustflossen, das Fehlen einer Analis und das Vorhandensein nur einer - stachellosen - Dorsalis, die Annahme einer solchen Beziehung.

Die hier vertretene Ableitung der Edestidae von cladodontiden Elasmobranchii steht in Gegensatz zu der von LUND (1977) vertretenen Anschauung einer Abfolge Iniopterygia - Petalodontida (in part) - Edestiformes innerhalb der sog. Bradyodonti, welche heute nicht mehr als systematisch fundierte Gruppe betrachtet werden können (BENDIX-ALMGREEN 1968, 1975; ZANGERL 1981).

Eine Klärung der phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Edestiden erscheint weiterhin schwierig. Allerdings scheinen der hier postulierte Trend zur Vereinheitlichung und Abnahme der Zahnkronen-Asymmetrie und die daraus zu folgernde phylogenetische Abfolge gut mit den stratigraphischen Gegebenheiten und der fossilen Überlieferung übereinzustimmen. Jedoch ergeben sich hierbei einige Widersprüche zu dem von ZANGERL (1981: Fig. 102) vorgestellten phylogenetischen Schema, in welchem beispielsweise *Lestrodus*, *Edestus* und *Toxoprion* Endglieder der Entwicklung bilden, während sie nach der hier vorgeschlagenen Theorie und in Übereinstimmung mit dem stratigraphischen Befund primitive Formen darstellen. Hierbei ist anzumerken, daß Formen wie *Helicoprion* und *Campyloprion* noch relativ problemlos an die *Edestus*-Reihe angeschlossen werden können, während dies für andere Formen wie *Agassizodus* und *Helicampodus* mit Schwierigkeiten verbunden ist. Jedoch ist auch auf eine Asymmetrie in den Symphysialzähnen von *Agassizodus variabilis* hinzuweisen (ZANGERL 1981, Fig. 85B). Es ist wahrscheinlich, daß ebenso wie hinsichtlich der Richtung der Zahnbasen (ZANGERL 1981: 88) auch in Bezug auf die Bildung der symphysialen Zahnspiralen mehrere früh aufspaltende Entwicklungslinien vorhanden sind, von denen eine - ebenfalls ohne Umgestaltung der Zahnsymmetrie! - von *Campodus*-ähnlichen Zähnen zu *Caseodus*, *Fadenia* und *Erikodus* führt, während eine andere in der vorstehend beschriebenen Weise, ausgehend von cladodontiden Formen wie z.B. *Carcharopsis* über *Edestus* und verwandte Formen zu *Campyloprion*, *Helicoprion* und *Helicampodus* führt. Eine Neuordnung der von ZANGERL (1981: Fig. 102) in die Edestidae und Agassizodontidae gestellten Gattungen wäre dann vorzunehmen. Eine unter dem neuen Aspekt erfolgende genaue Analyse (Kerbung der Schneidkanten-Zähnelung, Asymmetrie) der hier in einer kontroversen Diskussion (BENDIX-ALMGREEN 1976, ZANGERL 1981) befindlichen Taxa könnte weitere Erkenntnisse über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser hochinteressanten Gruppe der Elasmobranchii erbringen.

8. Literatur

- AGASSIZ, L. (1837-1844): Recherches sur les Poissons Fossiles. Teil 3. -VIII + 390 pp., Taf. A-S und 1-47; Neuchatel.
- (1855): Über die Zähne von *Edestus*. - Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., 9th meet., Providence 1855: 230; Cambridge 1856.
- BAIRD, D. (1957): A *Physonemus* spine from the Pennsylvanian of West Virginia. - J. Paleont., 31: 1010-1018.
- BENDIX-ALMGREEN, S.E. (1966): New investigations on *Helicoprion* from the Phosphoria Formation of South-east Idaho, USA. - Biol. Skr. Dansk. Vidsk. Selsk., 14: 1-54; Kopenhagen.
- (1968): The bradyodont elasmobranchs and their affinities: a discussion. - In: T. ORVIG (ed.): Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny. - Proc. Fourth Nobel Symp.: 153-170; Stockholm.
- (1976): Paleovertebrate faunas of Greenland. - In: ESCHER & WATT (eds.): Geology of Greenland. - Geol. Surv. Greenland: 551-573.
- BIGELOW, H.B. & SCHROEDER, W.C. (1957): A study of the sharks of the suborder Squaloidea. - Bull. Mus. Comp. Zool., 117: 1-150.
- DEAN, B. (1896): On a new species of *Edestus*, *E. lecontei*, from Nevada. - Trans. New York Acad. Sci., 16: 61-69; New York.
- EASTMAN, C.R. (1902): Some Carboniferous Cestraciant and Acanthodian Sharks. - Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll., 39(3): 53-99; Cambridge, Mass.
- (1917): Fossil Fishes in the collections of the United States National Museum. - Proc. US. Nat. Mus., 52: 235-304; Washington D.C.
- GIEBEL, C. (1848): Die Fauna der Vorwelt, mit steter Berücksichtigung der lebenden Tiere. 1. Band: Wirbelthiere. 3. Abth. Fische. - XII+467p.; Leipzig.
- (1849): In: GERMAR, E.F. (1844-1853): Die Versteinerungen des Steinkohlengebirges von Wettin und Löbejün im Saalkreise. Halle. - H. 7: IV + 116 pp.; Halle.
- HAY, O.P. (1910): On the nature of *Edestus* and related genera, with descriptions of one new genus and three new species. - Proc. U.S. Natl. Mus., 37: 43-61; pls. 12-15; Washington.
- (1912): On an important species of *Edestus*, with description of a new species, *Edestus mirus*. - Proc. U.S. Nat. Mus., 42: 31-38; pls. 1+2; Washington.

- KARPINSKY, A. (1899a): Über die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*. - Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersburg, Ser. VIII, 8(7): 1-67; Leningrad (in Russisch).
- (1899a): Über die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*. - Verhandl. d. Kais. Miner. Gesellsch. zu St. Petersburg, Ser. II, 26(2): 1-111; Leningrad.
- (1909): Brief an A. P. Iwanow. - In: OBRUCHEV, D. (1953): Studien über Edestiden und die Arbeiten A. KARPINSKY's. - Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR, 45: 86 S.; 6 Taf., 41 Abb.; Moskau (in Russisch).
- (1912): *Helicoprion* and other Edestidae. - Verhandl. d. Kais. Miner. Gesellsch. zu St. Petersburg, Ser. XI, 9: 69-94; Leningrad.
- (1924): *Helicoprion ivanovi* n. sp. - Bull. Acad. Sci. St Akad. Nauk., (6), 16 (1922): 369-378; 4 Figs.
- LEIDY, J. (1855): Indications of five species, with two new genera of extinct fishes. - Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 7 (1854, 1855): 395-397; Philadelphia.
- LUDWIG, L. (1932): Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. - 496p., 143 Abb.; (Springer Verlag); Berlin, 1932, Nachdruck 1970.
- LUND, R. (1977): New Information on the Evolution of the Bradyodont Chondrichthyes. - Fieldiana, Geol., 33(28): 521-539; Chicago.
- LUND, R. & MAPES, R.H. (1984): *Carcharopsis wortheni* from the Fayetteville Formation (Mississippian) of Arkansas. - J. Paleont., 58 (3): 709-717.
- MADER, H. (1986): Schuppen und Zähne von Acanthodiern und Elasmobranchiern aus dem Unterdevon Spaniens (Pisces). - Göttinger Arb. Geol. Paläont., 28: 59 S.; Göttingen.
- MADER, H. & SCHULTZE, H.-P. (1987): Elasmobranchier-Reste aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges und des Harzes (W-Deutschland). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 175 (3): 317-346; Stuttgart.
- MISSUNA, A.B. (1907): Über eine neue *Edestus*-Art aus den Karbon-Ablagerungen der Umgebungen von Kolomna. - Bull. Soc. Natur. Moscou, (n.s.), 21(4): 529-535; 4 figs; Moscou.
- MOY-THOMAS, J.A. (1939): The early evolution and relationships of the elasmobranchs. - Biol. Rev., 14: 1-26; Cambridge.
- MOY-THOMAS, J.A. & MILES, R.S. (1971): Paleozoic Fishes. 2nd ed., Chapman and Hall Ltd.,: 1-259; London.
- MÜLLER, A.H. (1966): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. III. Vertebraten. -638p., 698 Abb.; (VEB Gustav Fischer Verlag); Jena.

- NEWBERRY (1889a): On the Structure and Relations of *Edestus*, with a Description of a gigantic new Species. - Ann. New York Acad. Sci, 4, 1887-1889: 113-122; New York.
- (1889b): The Paleozoic fishes of North America. - U.S. Geol. Surv. Monogr., 16: 1-340; Washington, D.C.
- NEWBERRY, J.S. & WORTHEN, A.H. (1866): Descriptions of Vertebrates. - Geol. Surv. Illinois, II: 11-141; Springfield, Illinois.
- NEWBERRY, J.S. & WORTHEN, A.H. (1870): Descriptions of fossil Vertebrates. - Geol. Surv. Illinois, IV: Geol. and Paleont. Sect. I: 343- 374; Springfield, Illinois.
- NEWTON, E.T. (1904): On the Occurrence of *Edestus* in the Coal-Measures of Britain. - Quart. J. Geol. Soc. London, IX: 1-8; pl. I; London.
- NIELSEN, E. (1932): Permo-Carboniferous Fishes from East Greenland. - Medd. Gronland, 86: 1-63.
- (1952): On new or little known Edestidae from the Permian and Triassic of East Greenland. - Medd. Gronland, 144(5): 1-55; Copenhagen.
- OBRUCHEV, D. (1953): Studien über Edestiden und die Arbeiten A. KARPINSKYs. - Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR, 45: 86 S.; 6 Taf., 41 Abb.; Moskau (in Russisch).
- OBRUCHEV, D. (1967): Agnatha, Pisces. - In: Y.A. ORLOV (ed.): Fundamentals of Paleontology. - Israel Program for Scientific Translations, 825 p.; Jerusalem.
- ORVIG, T. (1965): Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates. - In: A.E. MILES & R.C. GREULICH (eds.): Structural and chemical organization of teeth. - 1: 45-110; (Academic Press), New York, London.
- RADINSKY, L. (1961): Tooth histology as a taxonomic criterion for cartilaginous fishes. - J. Morph., 109(1): 73-92; Philadelphia.
- ROMANOVSKY, G. (1853): Über eine neue Gattung versteinerner Fischzähne. - Bull. Soc. imp. Natur. Moscou, 26: 405-408; Moscou.
- (1857): Über die Verschiedenheit der beiden Arten: *Chilodus tuberosus* GIEBEL und *Dicrenodus okensis* ROM. - Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 30(10): 290- 95; Moscou.
- SCHMIDT, H. (1929): Ein den Edestiden ähnliches Haigebiß aus dem Kulm des Harzes, *Dicrenodus cf. major* (AG.). (Vert., Pisc.). - Paleont. Z., 2: 82-85; Berlin.
- ST.JOHN, O. & WORTHEN, A.H. (1875): Descriptions of fossil fishes. - Illinois Geol. Surv., Paleont., 6: 245-488; Springfield, Illinois.

- TRAUTSCHOLD, H. (1879): Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Schluß. - *Nouv. Mem. Soc. Imp. Natur. Moscou*, 4(1): 1-82; Moscou.
- (1883): Über *Edestus* und einige andere Fischreste des Moskauer Bergkalks. - *Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou*, 55(1) (1880): 160-174; Moscou.
 - (1885): Über das Genus *Edestus*. - *Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou*, 61(3-4): 94-99; Moscou.
 - (1888): Über *Edestus protospirata* TRD. - *Z. dtsh. Geol. Ges.*, 40: 556-559; Berlin.
- WOODWARD, A.S. (1916): On a new species of *Edestus* from the Upper Carboniferous of Yorkshire. - *Quart. J. Geol. Soc. London*, 72(285): 1-6; London.
- ZANGERL, R. (1966): A new shark of the family Edestidae, *Ornithoprion hertwigi*. - *Fieldiana Geol. Mem.*, 16(1): 1-43; Chicago.
- (1968): The morphology and the developmental history of the scales of the paleozoic sharks *Holmesella* ? sp. and *Orodus*. - In: ORVIG, T. (ed.): *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. - *Proc. Fourth Nobel Symp.*: 399-412; Stockholm.
 - (1973): Interrelationships of early chondrichthyans. - In: GREENWOOD, P. H., MILES, R. S. & PATTERSON, C. (eds.): *Interrelationships of fishes*. - *Zool. J. Linn. Soc.*, 53: Suppl. No. 1: 1-14; London.
 - (1981): CHONDRICHTHYES I - Paleozoic Elasmobranchii - In: H.-P. SCHULTZE (ed.): *Handbook of Paleoichthyology*, 3A: 1-106; (Fischer Verlag), Stuttgart, New York.
- ZANGERL, R. & RICHARDSON, E.S. jr. (1963): The paleoecological History of two Pennsylvanian Black Shales. - *Fieldiana Geol. Mem.*, 4: IX + 352 p.; 51 figs., 56 pls., 12 tab.; Chicago.
- (1975): Die paläökologische Bedeutung der Mazon Creek und Mecca-Faunen im zentralen Nordamerika. - *Compt. rendu 7th Internat. Congr. Stratigr. Geol. Carboniferous 1971*, 4: 385-391; Krefeld.

9. Abbildungen

Abb. 1: Entstehung der *Edestus*-Zähne aus *Agassizodus variabilis* durch fortschreitende laterale Kompression (nach WOODWARD 1916: 4, Fig. A-D).

Fig. 1: Formation of the teeth of *Edestus* starting from *Agassizodus variabilis* by progressing lateral compression (after WOODWARD 1916: 4, Fig. A-D).

Abb. 2: Entstehung der *Edestus*-Zähne aus Seitenzähnen des *Agassizodus-Fadenia-Erikodus-Campodus*-Typs durch laterale Kompression (nach NIELSEN 1952: 23, fig. 9).

Fig. 2: Formation of the teeth of *Edestus* by lateral compression of lateral teeth of the type *Agassizodus-Fadenia-Erikodus-Campodus* (after NIELSEN 1952: 23, fig. 9).

Abb. 3: Hier vorgeschlagener Entwicklungsweg, ausgehend von zwei symphysialen Zahnfamilien cladodontider Zähne, welche einander angenähert werden und schließlich zu einer alternierenden Anordnung übergehen.

Fig. 3: Evolutionary lineage proposed in this paper, starting from two symphysial tooth families of cladodont teeth, which are approximating each other and finally pass to an alternating arrangement.

Abb. 4: Symphysiale Zahnspiralen verschiedener Edestiden.

- a, b: *Edestus protospirata* TRAUTSCHOLD 1879, nach OBRUCHEW 1953, Taf. I, fig. 1; a: rechte Ansicht, b: linke Ansicht.
 c: *Edestus serratus* HAY 1910: pl. 12, fig. 4.
 d: *Edestus crenulatus* HAY 1910: pl. 12, fig. 1.
 e: *Edestus heinrichi* NEWBERRY & WORTHEN 1870: pl. I, fig. 1.
 f: *Edestus giganteus* NEWBERRY 1889a: pl. VI, fig. 1.
 g: *Lestrodus (Edestus) newtoni* (WOODWARD), nach WOODWARD 1916: pl. I, fig. 1.
 h: *Toxoprion lecontei* (DEAN), nach DEAN 1896, pl. V, fig. 6.
 i: *Edestus vorax* LEIDY, nach NEWBERRY 1889a: pl. IV, fig. 2.

Fig. 4: Symphysial tooth whorls of different edestids.

- a, b: *Edestus protospirata* TRAUTSCHOLD 1879, after OBRUCHEW 1953, pl. I, fig. 1; a: right view, b: left view.
 c: *Edestus serratus* HAY 1910: pl. 12, fig. 4.
 d: *Edestus crenulatus* HAY 1910: pl. 12, fig. 1.
 e: *Edestus heinrichi* NEWBERRY & WORTHEN 1870: pl. I, fig. 1.
 f: *Edestus giganteus* NEWBERRY 1889a: pl. VI, fig. 1.
 g: *Lestrodus (Edestus) newtoni* (WOODWARD), after WOODWARD 1916: pl. I, fig. 1.
 h: *Toxoprion lecontei* (DEAN), after DEAN 1896, pl. V, fig. 6.
 i: *Edestus vorax* LEIDY, after NEWBERRY 1889a: pl. IV, fig. 2.

Abb. 5:

- a: *Carcharopsis* sp., CZ 238, Unterkarbon IIIB?, Oberschulenberg bei Clausthal-Zellerfeld/Harz. Maßstab = 1mm
- b: *Carcharopsis* sp., NMA/962, Unterkarbon IIIB3, Tuffbank Beddelhausen (Mtbl. Laasphe), östliches Rheinisches Schiefergebirge. Schneidkante mit einfach gekerbten Zähnchen. Maßstab = 1mm
- c: *Carcharopsis* sp., NMA/962, Unterkarbon IIIB3, Tuffbank Beddelhausen (Mtbl. Laasphe), östliches Rheinisches Schiefergebirge. Schneidkante mit mehrfach gekerbten Zähnchen. Maßstab = 1mm
- d: *Edestus giganteus* NEWBERRY 1889b: pl. XL.
- e: *Lestrodus (Edestus) newtoni* (WOODWARD), nach WOODWARD 1916: pl. I, fig. 1.
- f: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), nach OBRUCHEW 1953, pl. I, fig. 1; rechte, linke und posteriore Ansicht.
- g: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), nach OBRUCHEW 1953, pl. IV, fig. 2; dorsale Ansicht.
- h: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), nach OBRUCHEW 1953, pl. II, fig. 1; linke Ansicht.
- i: *Edestus karpinskyi* (MISSUNA), nach OBRUCHEW 1953, pl. II, fig. 2; linke Ansicht.
- k: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), nach OBRUCHEW 1953, pl. V, fig. 2a+b; rechte und linke Ansicht.

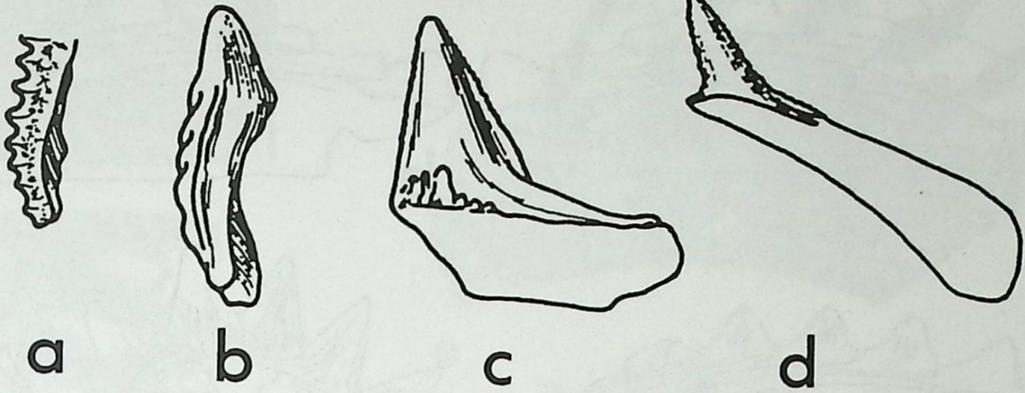
Fig. 5:

- a: *Carcharopsis* sp., CZ 238, Lower Carboniferous IIIB?, Oberschulenberg near Clausthal-Zellerfeld/Harz. Scale = 1mm.
- b: *Carcharopsis* sp., NMA/962, Lower Carboniferous IIIB3, Tuffbank Beddelhausen (Mtbl. Laasphe), Eastern Rheinisches Schiefergebirge. Cutting edge with simply crenulated secondary teeth. Scale = 1mm.
- c: *Carcharopsis* sp., NMA/962, Lower Carboniferous IIIB3, Tuffbank Beddelhausen (Mtbl. Laasphe), Eastern Rheinisches Schiefergebirge. Cutting edge with multiply crenulated secondary teeth. Scale = 1mm.
- d: *Edestus giganteus* NEWBERRY 1889b: pl. XL.
- e: *Lestrodus (Edestus) newtoni* (WOODWARD), after WOODWARD 1916: pl. I, fig. 1.
- f: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), after OBRUCHEW 1953, pl. I, fig. 1; right, left and posterior view.
- g: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), after OBRUCHEW 1953, pl. IV, fig. 2; dorsal view.
- h: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), after OBRUCHEW 1953, pl. II, fig. 1; left view.
- i: *Edestus karpinskyi* (MISSUNA), after OBRUCHEW 1953, pl. II, fig. 2; left view.
- k: *Edestus protospirata* (TRAUTSCHOLD), after OBRUCHEW 1953, pl. V, fig. 2a+b; right and left view.

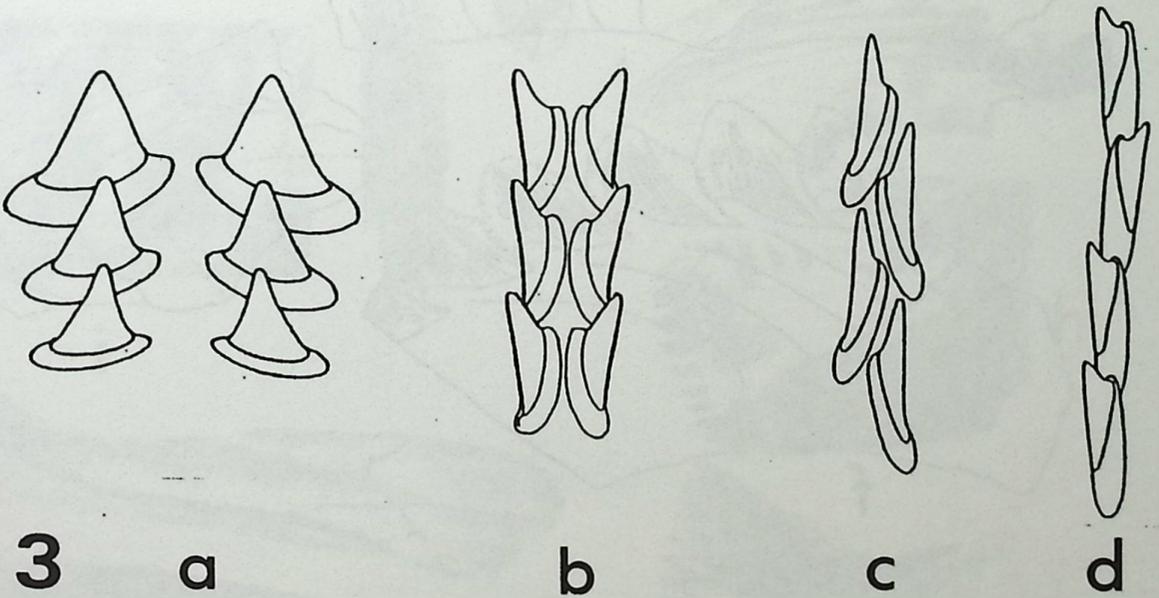
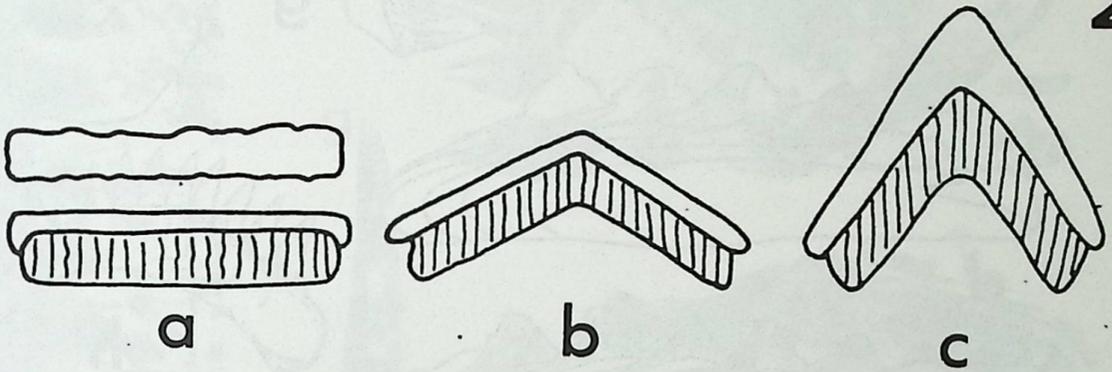
Benutzte Abkürzungen:

- CZ Geologisches Institut, Technische Universität
Clausthal, Clausthal-Zellerfeld.
- NMA Naturmuseum Augsburg, Augsburg.

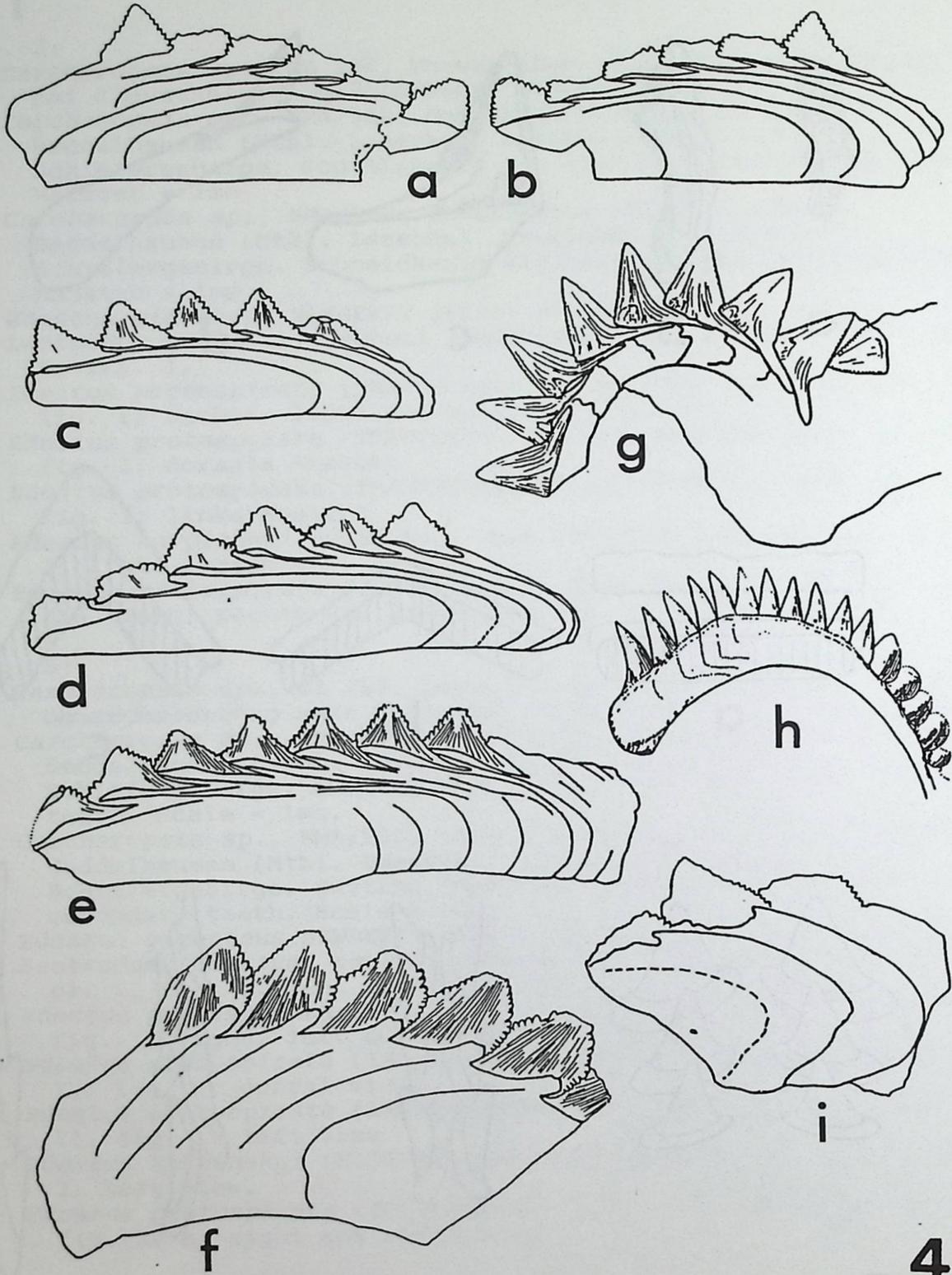
1



2



3



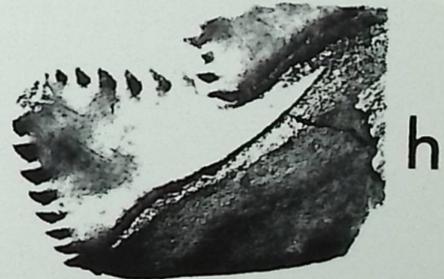
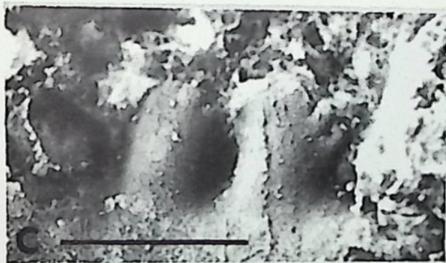


ABB.5 - FIG.5