

S. 55), inzwischen neu interpretiert wurde (die gefundene Reproduktionseinheit ist ein Blütenstand und keine Einzelblüte), sodass die früher angenommene Sonderstellung entfällt. Die beliebte Vorstellung, ursprüngliche Blütenmerkmale bei den Magnoliengewächsen zu suchen, ist fraglich geworden, da diese nun als relativ abgeleitet gelten. Neuere Untersuchungen haben auch Licht auf die Frage geworfen, von welcher Gruppe der Nacktsamer sich die Bedecktsamer ableiten. Die Antwort ist, dass sie von keiner davon abstammen, sondern mit diesen eine gemeinsame und entsprechend weit zurückliegende Wurzel haben. Der Artikel schließt mit den Worten: „Wir hoffen fest, dass spektakuläre paläobotanische Entdeckungen die Ursprünge der Blüten klären werden, aber falls das nicht erfolgt, sind es Evo-Devo-Studien (entwicklungsbiologische Studien), die die wichtigsten neuen Daten liefern werden, sowohl durch Hinweise als auch durch Testen von Theorien über den Ursprung der Blüten.“

Herfried Kutzelnigg

Danksagung. Frau Dr. Judith FEHRER danke ich für wichtige Hinweise.

Literatur

- CHASE MW et al. (1993) Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Miss. Bot. Garden* 80, 528-580.
- FROHLICH MW & CHASE MW (2007) After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. *Nature* 450, 1184-1189.
- JANSEN RK et al. (2007) Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19369-19374.
- JUNKER R & SCHERER S (2006) Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. Gießen.
- KUTZELNIGG H (2000, 2001) Das „abscheuliche Geheimnis“. Woher kommen die Angiospermen? *Stud. Int. J.* 7, 51-58; 8, 10-15.
- MARTIN W, DEUTSCH D, STAWSKI N, GRÜNHEIT N & GOREMYKIN V (2005) Chloroplast genome phylogenetics: why we need independent approaches to plant molecular evolution. *Trends Plant Sci.* 10, 203-209.
- MARTY C (2007) Darwin überholt. *spektrumdirekt*. <http://www.wissenschaft-online.de/artikel/913106>.
- MOORE MJ, BELL CD, SOLTIS PM & SOLTIS DE (2007): Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19363-19368.
- ROKAS A & CARROLL SB (2006) Bushes in the tree of life. *PLoS Biol.* 4, 1899-1904.
- STRASBURGER E (Begr., 1998): *Lehrbuch der Botanik*. 34. Aufl. Stuttgart: Fischer.

Die Geburt der Geburt

Zusammenfassung: Ein aus der Gogo-Formation in Australien geborgenes Fossil der neu beschriebenen Panzerfisch-Art *Materpiscis attenboroughi* stellt den bisher ältesten Beleg für Viviparie (Lebendgeburt) innerhalb der Wirbeltiere dar. Es zeigt, dass damit schon 200 Millionen Jahre früher (nach herkömmlicher Datierung) als bisher bekannt Lebendgeburten stattgefunden haben. Der Fund wird kurz vorgestellt und seine Bedeutung für die Ursprungsfrage diskutiert. Er belegt aufs Neue die Existenz einer Vielfalt komplexer Problemlösungen schon zu einem frühen Zeitpunkt der Erdgeschichte. Daraus ergeben sich interessante Deutungsmöglichkeiten im Rahmen der teleologischen Ursprungssicht für das Paradigma der Grundtypenbiologie und das Konzept des „Frontloadings“.

Die Panzerfische

Die Panzerfische (Placodermi) stellen eine heute ausgestorbene Klasse der kiefertragenden Wirbeltiere (Gnathostomata) dar, die im Mittleren Erdaltertum (Paläozoikum) weit verbreitet war und in diesem Zeitraum die „dominante Gruppe der Wirbeltiere“¹ (LONG et al. 2008a, 650) darstellt. Die

stammesgeschichtliche Position der Placodermi innerhalb der Gnathostomata wird kontrovers diskutiert (GARDINER 1984; YOUNG 1986; GOUJET & YOUNG 2004; MILES & YOUNG 1977). Wie LONG et al. (2008a, 650) jedoch anmerken, ist diese zu erheblichen Teilen auf unterschiedliche Interpretationen der Fortpflanzungsbiologie der Placodermi zurückzuführen. Der hier vorgestellte neue Fossilfund aus dem Jahr 2005 aus der Familie der Ptyctodontida liefert wichtige Informationen zu diesem Aspekt und könnte daher aus evolutionsbiologischer Sicht Licht ins Dunkel der systematischen Debatten bringen. Fossile Funde von Vertretern der besagten Familie waren schon früher für die Forschung wichtig geworden, da sie die ältesten eindeutigen Hinweise auf Kopulation bei Wirbeltieren geliefert haben (MILES 1967).

Das Fossil

Das genannte Fossil wurde in der devonischen Gogo-Formation in Australien entdeckt, die für spektakuläre (Fisch-)Fossilfunde und vor allem deren außergewöhnliche Erhaltung bekannt ist

(vgl. TRINAJSTIC et al. 2007 zur Erhaltung von Weichgewebe und LONG 2006 für eine allgemeine Einführung in die Reichhaltigkeit der fossilen Überlieferung). DENNIS (2008, 575) charakterisiert sie als „ein ehemaliges Korallenriff im Nordwesten Australiens, das für seine bemerkenswert gut erhaltenen Fische aus dem Devon bekannt ist“. Als Grund für die gute Erhaltung nennt sie die stabile tektonische Situation der Gegend. Des Weiteren zitiert sie den Leiter der hier vorgestellten Forschungsarbeit, John LONG: „Gogo-Fische sind dreidimensionale, unzerdrückte, perfekte Fundstücke – als wären sie erst gestern gestorben [...]“.

Der von LONG et al. (2008a) vergebene Artname *Materpiscis attenboroughi* (vgl. Abb. 1) stellt eine Hommage an den berühmten Natur-Filmer Sir David ATTENBOROUGH dar, der auf die Gogo-Formation als Fisch-Fossil-Lagerstätte 1979 in seiner Serie „Life on Earth“ aufmerksam gemacht hatte. Der Gattungsname stellt eine Übertragung des Wortes „Mutterfisch“ ins Lateinische dar. Er ist auf die Entdeckung spezieller Strukturen im Fossil zurückzuführen, welche nahelegen, dass dieses Tier lebend gebär. Damit stellt der Fund den bisher ältesten Beleg für vivipare (lebendgebärende) Organismen dar, wodurch die Geschichte der Viviparie um ganze 200 Millionen Jahre weiter zurückverfolgt werden kann, als das bisher möglich war (vgl. LUND 1980), nämlich bis ins späte Devon vor ca. 380 Millionen Jahren.

Das Fossil ist laut LONG et al. (2008a, 650) „in seiner Dreidimensionalität bemerkenswert erhalten“ und zeigt „Erhaltung von Weichgewebe, wie sie nie zuvor in irgend einem Fossil beobachtet wurde“. Außerdem seien die „embryonalen Knochen [...] außergewöhnlich dünn und zerbrechlich und dennoch perfekt erhalten“.

Dieser guten Erhaltung ist es zu verdanken, dass das im Bauchraum des erwachsenen Fisches identifizierte Fischfossil anhand morphologischer Kriterien als Vertreter derselben Art ausgewiesen werden konnte. Bei schlechterer Erhaltung wäre der überraschende Fund wohl als relativ triviales Fossil untergegangen – so wird LONG von DENNIS (2008, 575) zitiert: „Wenn man einen kleinen Fisch im Inneren eines großen Fisches findet, tendiert man dazu, zu denken, er war eine Mahlzeit [...]“. Dass es sich bei dem gefundenen Jungfisch um einen Embryo und nicht etwa um Beute handelt, lässt sich daraus ableiten, dass seine zierlichen Knochen keine Anzeichen einer Beschädigung zu Lebzeiten aufweisen, wie es im Falle eines Verzehr und der einsetzenden Verdauung durch das erwachsene Tier zu erwarten wäre. Weitere Indizien ergeben sich aus der Lage der Knochen des Jungtiers im Fossil des erwachsenen Fisches: Der Position nach zu urteilen sind diese im Uterus und nicht im Magen gelegen. Auch mineralisiertes Weichgewebe, welches eine Verbindung zwischen hypothetischem Muttertier und Embryo herstellt und als



Abb. 1: *Materpiscis* in künstlerischer Darstellung von Brian CHOO. (Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

Nabelschnur interpretiert wird, unterstützt diese These, ebenso wie eine als Dottersack zu interpretierende Struktur (Abb. 2).

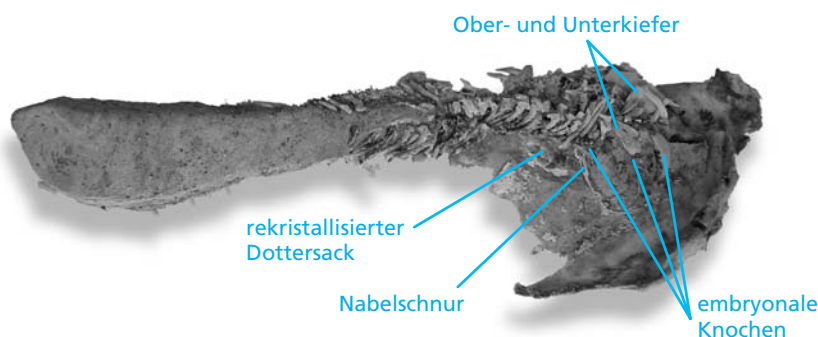
Unter dem Eindruck dieses spektakulären Fundes wurde dann ein von LONG bereits 1997 beschriebenes Fossil aus der Gogo-Formation neu analysiert, welches Überreste eines Individuums der auch zur Familie der Ptyctodontidae gehörenden Art *Austroptyctodus gardineri* zeigt. Dabei wurden drei Embryonen identifiziert, die in derselben Position angetroffen wurden wie im oben beschriebenen, neuen Fund. Früher waren diese nicht als solche erkannt worden. Der Paläontologe Philippe JANVIER erklärt dies nach DENNIS (2008, 575) folgendermaßen: „In früheren Studien über Panzerfische wurden auch schon Jungtiere im Inneren von erwachsenen Fischen beobachtet und es wurde angenommen, dass es sich dabei um Kannibalismus handelte. Jetzt werden wir aufmerksamer hinschauen müssen[...]“.

Bedeutung für die Ursprungsfrage

Zweifellos ist das entdeckte Fossil von großer Bedeutung – allein der Gedanke, das Fossil eines Fisches zu begutachten, der vor knapp 400 Millionen Jahren lebend gebär, habe LONG überwältigt, wie er laut CLARKE (2008) berichtet. Es sei einer dieser „wirklichen Heureka-Momente in der Wissenschaft“ gewesen, „die man nur einmal im Leben hat“.

Neben dieser mehr ästhetischen Komponente ist der Fund natürlich auch von Bedeutung für die

Abb. 2: Fossil von *Materpiscis attenboroughi* mit erstaunlicher Weichteilerhaltung (siehe Beschriftung) aus der devonischen Gogo-Formation (Australien). (J. LONG, Museum Victoria, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



Evolutionsbiologie. Er bestätigt, dass „einige Panzerfische eine bemerkenswert fortschrittliche Fortpflanzungsbiologie aufwiesen, die vergleichbar ist mit der einiger moderner Haie und Rochen“ (LONG et al. 2008a, 650). Dies relativiert die in der Vergangenheit oft postulierte Primitivität dieser frühen – auf uns archaisch wirkenden – Wirbeltiere erheblich, wie auch die in das Forschungsprojekt involvierte Kate TRINAJSTIC laut CLARKE (2008) betont: „[Der Fund] ist äußerst bedeutend, weil wir immer dachten, dass das Eierlegen der Ur-Zustand der Fische war.“ Und LONG ergänzt nach DENNIS (2008, 575): „Diese frühen, urtümlichen Fische, von denen man annahm, dass sie dick, langsam, träge und gepanzert waren, hatten wahrscheinlich ein beeindruckendes Balzritual.“

Das Fossil liefert interessante Deutungsmöglichkeiten im Rahmen einer teleologischen Ursprungssicht.

Außerdem leitet sie aus den Ergebnissen des Projekts ab, „dass der grundlegende Körperbauplan, der uns Wirbeltiere ausmacht, bereits vor 380 Millionen Jahren existierte“. Dementsprechend wäre die Evolution, welche nach Auftreten dieser Fische folgte, nur noch „finetuning, und nicht die Generierung neuer Strukturen“. Bereits bestehende Strukturen hätten nur noch eine Art Feinschliff bekommen und seien ein wenig verbessert worden. Allerdings ist zu bezweifeln, dass die Stammesgeschichte der Fische von diesem Punkt an tatsächlich nur durch mikroevolutive Prozesse erklärt werden kann und im Laufe dieses Evolutionsweges keine Neukonstruktionen hätten entstehen müssen (vgl. JUNKER & SCHERER 2006, JUNKER 2006 und BEHE 2007 zur Abgrenzung von Mikro- und Makroevolution).²

In der Grundtypenbiologie werden die Lebewesen in deutlich voneinander abgrenzbare Gruppen eingeteilt, innerhalb derer die Arten indirekt durch Kreuzung oder gleichwertige morphologische Kriterien verbunden sind. Der vorliegende Befund liefert damit ein weiteres Indiz für die im Rahmen eines Schöpfungsparadigmas abgeleitete Erwartung, dass die früh in der geologischen Überlieferung auftretenden Grundtypen in ihrer Merkmalsverteilung nicht „primitiver“ sind als erst in höheren Schichten zum ersten Mal auftauchende Grundtypen (JUNKER & SCHERER 2006, 290 ff.; JUNKER 2005).³

Wird dagegen die gemeinsame Stammesgeschichte der höheren taxonomischen Kategorien (bzw. der verschiedenen Grundtypen, vgl. SCHERER 1993) als real-historisches Phänomen anerkannt, so ergibt sich im Rahmen eines teleologischen Deutungsmusters⁴ die Möglichkeit, dieses „hochentwickelte“ Merkmal in alten Tiergruppen, das in modernen Taxa von großer Bedeutung ist, als „Frontloading“ zu deuten. Dieses Konzept wurde

von GENE (2007) vorgestellt (vgl. die Rezension von JUNKER 2008). Danach soll bereits das erste einzelne Leben mit dem Potential (im wahrsten Sinne des Wortes) „ausgestattet“ gewesen sein, spezifische Lebensformen (etwa „mehrzellige“, „wirbeltierähnliche“, „säugetierähnliche“, „menschenähnliche“ Wesen oder noch präziser festgelegte Ergebnisse) hervorzubringen (vgl. GENE 2007, 148). Zwar soll diese Entwicklung nicht deterministisch programmiert gewesen, aber doch durch die präzise Wahl der Anfangsbedingungen wahrscheinlich gemacht worden sein.

In diesem Kontext ist auch interessant, was Kate TRINAJSTIC laut CLARKE (2008) weiter meint: Sie geht davon aus, dass der Fundplatz des Fossils noch weitere Entdeckungen bereit hält und erwartet „wundervolle Bindeglieder, welche uns helfen zu verstehen, wie die Fische vom Wasser ans Land gingen“. Dabei verweist sie auf „fossilisiertes Muskel-Gewebe von diesen Fischen“. Während diese Fische es zum Schwimmen verwendeten, sei es „dieselbe Sorte Muskelgewebe, die wir zum Rennen verwenden“. Abgesehen davon, dass eine solche grobe Betrachtungsweise zahlreiche komplexe Strukturen als bloße „Details“ abtut, kann man anmerken: Sollte GENE mit seiner Hypothese Recht behalten, so wäre auch TRINAJSTICs Einschätzung der weiteren Fisch-Evolution insofern korrekt, als erforderliche Konstruktionen nicht durch ateleologische Makroevolutionsmechanismen hätten hervorgebracht werden müssen, sondern lediglich eine mikroevolutive Verteilung bereits von Anfang an angelegter Merkmale darstellen würde.

Sowohl im Paradigma der Grundtypenbiologie und ihrer Interpretation im Rahmen einer Schöpfungslehre, als auch im Hinblick auf das Konzept des Frontloadings ist es interessant, dass LONG et al. (2008b, 1) in den zusätzlichen Hintergrundinformationen zum Artikel, in denen auf den Aspekt der Evolution der Lebendgeburt bei Fischen detaillierter eingegangen wird, Folgendes schreiben: „[D]ie komplexen morphologischen, physiologischen und das Verhalten betreffenden Mechanismen, die für erfolgreiche Kopulation und interne Befruchtung bei den Knorpelfischen [eine andere Klasse in der Überklasse der Kiefermäuler (Gnathostomata), s.o.; Anm. C. H.] nötig sind [...], müssen bei den Echten Knochenfischen 12 mal nicht-reversibel und unabhängig voneinander entstanden sein.“ Außerdem merken die Autoren dort an: „Die Lebendgeburt evolvierte aus dem Zustand des Eierlegens unabhängig in allen Klassen der Wirbeltiere mit Ausnahme der Vögel und außerdem in vielen Wirbellosen-Stämmen.“

Die konvergente (d.h. unabhängige) Entstehung derselben Konstruktion stellt nochmals gesteigerte Anforderungen an mit ihrer Aufgabe der Generierung qualitativ neuer Strukturen ohnehin überforderte Makroevolutionsmechanismen. Im Rahmen des Schöpfungsparadigmas

hingegen ist eine freie, nicht an eine Stammesgeschichte gebundene Merkmalsverteilung und die mehrmalige Wiederverwendung bestimmter Konstruktionselemente zu erwarten. Für weitere Informationen zu diesem Ansatz siehe JUNKER & SCHERER (2006, 169ff.) und JUNKER (2002), sowie für einen kurzen Überblick HALLER & HEILIG (2008).

Auch im Rahmen einer teleologischen Evolution mit Frontloading, in der bestimmte Konstruktionen durch das Setzen präzise gewählter Anfangsbedingungen bevorzugt entstehen, ist mit dem mehrmaligen Auftreten komplexer Organe und Organsysteme zu rechnen. Auch CONWAY-MORRIS (2008) leitet aus dem Auftreten solcher Konvergenzen einen Plan hinter der Evolution ab.

Auch wenn das Fossil von *Materpiscis attenboroughi* interessante Deutungsmöglichkeiten im Rahmen einer teleologischen Ursprungssicht bietet, ist es doch nicht korrekt, wenn etwa wie bei „ZEIT online“ von DORNACH (2008) behauptet wird, der Fund „stell[e] gängige Evolutionstheorien infrage“. So hebt DENNIS (2008, 575) hervor: „Paläontologen werden angesichts der Befunde zwar begeistert, nicht aber total überrascht sein, weil viele vermutet haben, dass einige Placodermi den Weg der internen Befruchtung gingen.“

Christoph Heilig

Anmerkungen

- ¹ Zitate im Folgenden alle ins Deutsche übersetzt.
- ² Wird davon ausgegangen, dass die damals existierenden Fischgruppen bereits ein verborgenes genetisches Potential aufwiesen, das die Ausprägung der im weiteren Verlauf des Fossilberichts neu auftauchenden Konstruktionen durch mikroevolutionäre Prozesse ermöglichte, gilt diese Einschränkung jedoch nicht, siehe dazu weiter unten zum Stichwort „Frontloading“.
- ³ Zu einem Fall, in dem genau diese Situation vorliegt, siehe HEILIG (2009).
- ⁴ Teleologie bedeutet soviel wie „Zielgerichtetheit“. Die von der Wissenschaftsgemeinschaft akzeptierten Evolutionsprozesse sind ateleologisch, sie beziehen sich auf Gene, Individuen, Populationen, Arten in der jeweiligen Gegenwart, ohne die weitere Entwicklung im Auge zu haben. Dementsprechend werden auch nur neu entstandene Eigenschaften selektiert und fixiert, die zum *momentanen Zeitpunkt* einen Fitnessvorteil mit sich bringen. Ob eine Struktur in der Zukunft von Vorteil sein könnte, kann dabei nicht berücksichtigt werden – ateleologische Prozesse sind blind für solche Parameter. Im Paradigma eines intelligenten Designs (= ID; zu diesem Begriff vgl. HALLER & HEILIG 2008) der Lebewesen gilt diese Beschränkung nicht, da intelligente Agenten noch in der Zukunft liegende Erfordernisse antizipieren können und gegenwärtige Entscheidungen unter Berücksichtigung eines angepeilten Ziels treffen können. Ein erst unter bestimmten zukünftigen Bedingungen nützliches, aber schon zuvor angelegtes genetisches Potential gehört beispielsweise in diesen Bereich (vgl. JUNKER & RAMMERSTORFER 2005). Das Postulat teleologischer Evolutions-Prozesse ist ein notwendiger Bestandteil der Theorie-Bildung im Rahmen von „ID“, die zu sogenannten „SD-Modellen“ führen soll (SD = „spezifisches Design“), also zu wissenschaftlichen Erklärungen, die je nach Designer (also je nach spezifischem Design) unterschiedliche Randbedingungen und daraus resultierende prüfbare Voraussagen aufstellen (vgl. HEILIG 2008).

Literatur

- BEHE MJ (2007) *The Edge of Evolution: The Search for the Limits of Darwinism*. New York.
- CLARKE S (2008) Aussie scientists find world's oldest fossil mum. ABC news, <http://www.abc.net.au/news/stories/2008/05/29/2258708.htm>.
- CONWAY-MORRIS S (2008) *Jenseits des Zufalls. Wir Menschen im einsamen Universum*. Berlin.
- DENNIS C (2008) The oldest pregnant mum. *Nature* 453, 575.
- DORNACH B (2008) Die Ur-Mutter. ZEIT online, <http://www.zeit.de/online/2008/22/fisch-lebendgeburt-fossil>.
- GARDINER BG (1984) The relationships of placoderms. *J. Vertebrate Paleont.* 4, 379-395.
- GENE M (2007) *The Design Matrix. A Consilience of Clues*. Arbor Vitae Press.
- GOUJET D & YOUNG GC (2004) Placoderm anatomy and phylogeny: new insights. In: ARRATIA G, WILSON M & CLOUTIER R (eds, 2004) *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. München, 109-126.
- HALLER T & HEILIG C (2008) Spinnen-Design oder Spinnen-„Design“? Essay zu einem vieldiskutierten Begriff. *Studium Integrale Journal* 15, 43-45.
- HEILIG C (2008) Das Analogieargument. Kritik und Gegenkritik. *Sokrates* 2, 18-39.
- HEILIG C (2009) Krebstiere (Crustacea) und nicht überlieferte Lebensräume. *Stud. Int. J.* 16, in Vorbereitung. Für einen kurzen Überblick siehe: <http://evolution-schoepfung.blogspot.com/2008/03/krebstiere-und-nichtberlieferte.html>.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. Design-Fehler oder Design-Signale? *Holzgerlingen*.
- JUNKER R (2005) Wissenschaft im Rahmen des Schöpfungsparadigmas. <http://www.wort-und-wissen.de/artikel/a02/a02.html>
- JUNKER R (2006) Zur Abgrenzung von Mikroevolution und Makroevolution. *Stud. Int. J.* 13, 59-67.
- JUNKER R (2008) Rezension: *The Design Matrix* (M. GENE). *Stud. Int. J.* 15, 56-57.
- JUNKER R & RAMMERSTORFER M (2005) Potentielle Komplexität als ID-Forschungsprogramm Ursprünge der Variabilität. rammerstorfer.ra.ohost.de/POCnetV.pdf
- JUNKER R & SCHERER S (2006) *Evolution – ein kritisches Lehrbuch*. 6. Auflage. Gießen.
- LONG JA (1997) Ptyctodontid fishes (Vertebrata, Placodermi) from the Late Devonian Gogo Formation, Western Australia, with a revision of the European genus *Ctenurella* Ørvig, 1960. *Geodiversitas* 19, 515-555.
- LONG JA (2006) *Swimming in Stone. The Amazing Gogo Fossils of the Kimberley*. Perth.
- LONG JA, TRINAJSTIC K, YOUNG GC & SENDEN T (2008a) Live birth in the Devonian period. *Nature* 453, 650-652.
- LONG JA, TRINAJSTIC K, YOUNG GC & SENDEN T (2008b) Supplementary Information for „Live birth in the Devonian“. <http://www.nature.com/nature/journal/v453/n7195/supinfo/nature06966.html>
- LUND R (1980) Viviparity and interuterine feeding in a new holocephalan fish from the Lower Carboniferous of Montana. *Science* 209, 697-699.
- MILES RS (1967) Observations on the ptyctodont fish, *Rhamphodopsis* Watson. *Zool. J. Linn. Soc.* 47, 99-120.
- MILES RS & YOUNG GC (1977) Placoderm interrelationships reconsidered in the light of new ptyctodontids from Gogo, Western Australia. In: ANDREWS SM, MILES RS & WALKER AD (1977) *Problems in Vertebrate Evolution*. London, 123-198.
- SCHERER S (Hg, 1993) *Typen des Lebens*. Berlin.
- TRINAJSTIC K, MARSHALL C, LONG J & BIFIELD K (2007) Exceptional preservation of nerve and muscle tissues in Devonian placoderm fish and their phylogenetic implications. *Biol. Lett.* 3, 197-200.
- YOUNG GC (1986) The relationships of placoderm fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* 88, 1-57.