

Neues über *Hemispondyla*

Von O. JAEKEL

(Mit 1 Tafel und 8 Textfiguren)

Der Formenkreis der hemispondylen Stegocephalen hat in den letzten Jahren durch zahlreiche neue Funde, besonders aus dem Perm von Nordamerika und der Trias von Spitzbergen viele Bereicherungen erfahren.

Devonische Stegocephalen fehlen noch immer. Außer den im Devon der Catskill U. S. A. gefundenen Fußfährten beweist ihr Formenreichtum im Karbon, daß sie schon längere Zeit vorhanden sein mußten. Liegt ihr Fehlen im Devon daran, daß wir dort noch keine echten Sumpfgelände kennen, in denen jene Formen anscheinend zu Hause waren, oder entbehrten ihre Vorfahren des Kalkpanzers? Hatten sie nur ein horniges Epidermalskelett, unter dem erst im Karbon das dermale Kalkskelett entstand? Letzteres ist schwer anzunehmen, da uns bei devonischen Fischen doch schon die mannigfaltigsten knöchernen Hautskelette vorliegen. Ich gebe daher die Hoffnung nicht auf, daß auch aus älterer Zeit als dem Karbon noch Tetrapoden zum Vorschein kommen werden. Daß diese Stegocephalen sein würden, darüber kann kein Zweifel bestehen. Auch alle älteren Fische haben ein geschlossenes Schädeldach, das erst allmählich unter dem formenden Eingriff von Muskeln differente Gestaltung gewann. Dieser Prozeß, der bei den Fischen zwar eine große und fast regellose Mannigfaltigkeit der Schädelformen hervorrief, aber nur selten die primitive Form gründlich umgestaltete, hat bei den Tetrapoden unter gleichartigen Funktionen nur wenige Wege eingeschlagen, in diesen aber das einst geschlossene Schädeldach so durchgreifend umgeformt, daß in den Endformen der Urtypus der Stegocephalie kaum noch zu erkennen ist.

Der Anfang dieses Weges ist noch ziemlich einheitlich, so daß bei geringer Funktionsenergie, namentlich träger Sumpfformen, der stegale Kopftypus noch lange bis in die obere Trias erhalten bleibt. Aber andere Organe legen schon im Karbon Zeugnis dafür ab, daß sich unter diesen „Stegocephalen“ verschiedene Formen verbargen. Namentlich der

Bau der Wirbelsäule zeigt uns von Anfang an zwei deutlich geschiedene Typen, die mich veranlaßten, die „Stegocephalie“ nur mehr als ein Durchgangsstadium der Schädelbildung aller Tetrapoden anzusehen und ihre primitivsten Träger vorläufig in zwei Klassen zu ordnen: die „*Hemispondyla*“ mit den charakteristischen Halbwirbeln (*Phyllospondyli*, *Temnospondyli*, *Diplospondyli* und *Stereospondyli*) und die „*Miosauria*“ mit normalen „holospondylen“ Vollwirbeln. Einer mißverständlichen Auslegung von SAMUEL WILLISTON gegenüber möchte ich betonen, daß ich die hemispondyle Wirbelbildung stets als ein niederes Stadium der Wirbelbildung angesehen und ja auch direkt auf die Anlage der sogenannten „Urwirbel“ der Embryologie zurückgeführt habe. Fraglich war mir nur, ob die uns bekannten ältesten Vertreter der *Hemispondyla*, vor allem die Branchiosauriden, als Stammformen aller Tetrapoda anzusehen seien. Ich hielt und halte es für richtiger, diese zunächst als einen Anpassungstypus an das sehr bescheidene Leben im Sumpf anzusehen, zumal uns mit ihren ältesten Vertretern bereits hochentwickelte *Miosauria* im Karbon entgegentreten. Die Salamander und Frösche sind doch auch in vieler Hinsicht degenerierte und besonders im Schädelbau sehr modifizierte Formen, deren Ahnenreihe uns zunächst noch durchaus unklar ist. Während ihre ältere anatomische Bewertung als Urformen der Tetrapoden in der Palaeontologie dazu geführt hatte, sie ohne weiteres von den Branchiosauriden abzuleiten, schien mir in diesen wichtigen Fragen mehr Zurückhaltung dringend geboten. Ich habe auf diesem schwierigen Gebiete keineswegs meine Phantasie spielen lassen, sondern der meiner Kollegen Zügel anzulegen gesucht. So sind auch meine „*Hemispondyla*“ und „*Miosauria*“ nur der Ausdruck vorsichtigerer Bewertung unklarer Tatsachen.

Daß man aus der Wirbelbildung der „*Phyllospondylie*“ und deren höherem Stadium, der „*Temnospondylie*“, nicht ohne weiteres Vollwirbel ableiten kann, ergibt sich auch deutlich daraus, daß die höhere Entwicklung der *Hemispondylie* bei den Labyrinthodonten der Trias zu einem eigenen Typus geführt hat, den man als „*Stereospondylie*“ bezeichnete, der aber nichts anderes ist, als eine höhere Ossifikationsform der *Temnospondylie* und sich also meinem Typus der *Hemispondyla* durchaus unterordnet.

Wie ich in meinem System der Wirbeltiere näher ausführte, hat es auch gar keinen Sinn mehr, die *Hemispondyla* noch weiter den „*Amphibia*“ einzuordnen. Daß sie amphibisch lebende und atmende Wirbeltiere waren, ist allerdings wahrscheinlich, da nicht nur an ihren Jugendformen primitive Kiemenbögen beobachtet sind, sondern auch die jüngeren

Vertreter der Klasse dauernd an sumpfige Wohnplätze gebunden blieben. Aber „*Amphibia*“ sind eine Abteilung des Systems, und systematische Begriffe sind nicht physiologisch, sondern morphologisch gemeint, in diesem Falle also basiert auf die morphologischen Kennzeichen der Salamander und Anuren. Ehe deren genetischer Zusammenhang mit den *Hemispondyla* nicht mindestens wahrscheinlich gemacht ist — und viel wahrscheinlicher ist doch ihre Beziehung zu primitiven Miosauriern wie *Limnerpeton* oder *Lysorophus* — hat man kein Recht, die hemispondylen Stegocephalen den *Amphibia* unterzuordnen¹⁾. Zu diesem Mißverständnis hatte übrigens wohl der Irrtum viel beigetragen, daß man nach H. CREDNERS überall verbreiteten Rekonstruktionen des Dresdener *Branchiosaurus amblystomus* diese Formen für kurzgeschwänzte froschähnliche Wesen hielt. Nachdem ich am böhmischen *Branchiosaurus* ebenso wie bei *Archegosaurus Decheni* einen längeren Ruderschwanz nachgewiesen hatte, war auch jenes unbewußt wirkende Argument hinfällig geworden.

Zur Kenntnis der anatomisch zweifellos niedersten Gruppe der *Hemispondyla*, der *Branchiosauri*, sind in letzter Zeit wenig Beiträge geliefert worden.

G. SCHÖNFELD beschreibt als „*Branchiosaurus tener* SCHÖNFELD, ein neuer Stegocephale aus dem Rotliegenden des Nordwestlichen Sachsen“ (Abh. naturwiss. Ges. Isis. Dresden 1911, S. 19) recht sorgfältig einen stattlichen *Branchiosaurus*, den er in vielen Exemplaren in einem Porphyrtuff als Geschiebe bei Leisnig gefunden hat. Aus der Beschreibung ist hervorzuheben, daß die Art in ihrer Ontogenie eine steigende Anpassung an das Wasserleben erkennen läßt. Das prägt sich besonders aus in der Vergrößerung und Kräftigung der Kiemenbögen, die also perennierten, und der Fibula, die bei dem Schwimmen stärker angestrengt wird als die Tibia. Damit fällt die gelegentlich von v. AMMON geäußerte Vermutung, daß die Branchiosauren vielleicht nur Jugendstadien von größeren Stegocephalen seien. Berichtigen möchte ich den Irrtum CREDNERS, der auch hier wieder vortritt, daß sich innerhalb der Orbita der Branchiosauren ein „Scleralpflaster“, also ein Pflaster von Hautzahnplatten befände. SCHÖNFELD gibt es sogar innerhalb des Sclerotalringes an. Es ist natürlich völlig ausgeschlossen, daß der Augapfel mit rauhen Zahnplatten bedeckt war. Diese gehörten vielmehr der Gaumenfläche an, wie ich bei *Archegosaurus* und *Branchiosaurus* nachweisen konnte. Sie bedeckten hier vor allem

¹⁾ Diesen Standpunkt vertrat in neuerer Zeit besonders ROY L. MOODIE: The ancestry of the caudate *Amphibia*. (Amer. Naturalist Vol. XLII, No. 498. 1908.)

die Haut, die die Gaumenlücken schloß. Daher verschieben sie sich auch leicht bei der Fossilisation und werden in zusammengesunkenen Schädeln vorwiegend in den Augenlücken sichtbar.

A. RIABININ beschreibt in russischer Sprache mit französischem Resumé unter dem Titel „Débris de Stégocéphales, trouvées aux mines de Kargala (Gouv. d'Orenbourg)“ St. Petersburg 1911, Bull. Com. géol. XXX, p. 25, ein Skelett eines *Discosaurus Neeschajevi* n. sp., das er dem Horizont der sächsischen und böhmischen Branchiosauriden, also dem unteren Perm (mittl. Rotliegendes) einordnet.

Eine ganz neue Stegocephalenfauna hat uns C. WIMAN in Spitzbergen erschlossen. Dort waren schon bei früheren Expeditionen „Labyrinthodonten“ gefunden und einer derselben von A. SMITH WOODWARD kurz beschrieben worden. Nun haben WIMAN und seine Schüler mit echt schwedischer Gründlichkeit an den Fundstellen so lange sammeln lassen, bis eine stattliche Zahl von Formen herausgebracht werden konnte. Von 1908—1915 sind fast jedes Jahr Expeditionen ausgegangen, die einerseits neues Material sammelten, andererseits die Alters- und Ablagerungsverhältnisse dieser Fauna untersuchten. Bei diesen hat besonders ERIK ANDERSSON, der sich jetzt STENSIÖ nennt, unter Überwindung vieler Schwierigkeiten reiche Funde heimgebracht. Diese bestehen vor allem in Fischresten, aber schließlich ist doch auch von Stegocephalen ein stattliches Material zusammengekommen, das C. WIMAN in zwei Schriften beschreibt. („Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens“, Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. XIII, 1914, und „Neue Stegocephalenfunde aus dem *Posidonomya*-Schiefer Spitzbergens“, ebendort Vol. XIII, 2, 1916). Herr WIMAN hatte die Güte, mir auf meine Bitte die Stücke zu einigen der folgenden Abbildungen zur Verfügung zu stellen.

Die Fundorte liegen in der untersten Trias des Eisfjord, vor allem an der Sassen Bay und dem Kap Thorodsen und verteilen sich auf drei Horizonte, die ca. 200 m auseinander liegen. Der untere ist das weit verbreitete „Fischniveau“, das am „Andersson-Berg“ den Hauptteil der Stegocephalen geliefert hat, 93 m darüber liegt das „untere Saurierniveau“, wieder etwa 110 m höher das „obere Saurierniveau“. Wesentlich höher liegt an einer andern Stelle, auf „Lundbohms Berg“, ein vierter Vertebraten-Horizont, in dem sich aber nur einige Wirbel-Hypocentren fanden, während der *Capitosaurus polaris* ebenfalls höher in einem losen Geröll vorkam. Diese Schichtenfolge liegt über Schichten, die früher zum Perm und neuerlich zum Buntsandstein gestellt werden. Über diesen folgen schwarze Schiefer, an

deren Basis „*Posidonomya*-Schiefer“ das Fischniveau enthalten; die beiden „Saurierniveaus“ liegen, wenn ich WIMANS Darstellung recht verstehe, ebenfalls in diesen schwarzen bituminösen, sapropelhaltigen Schiefen, das obere gehört dem „Daonellen-Niveau“ an. Weitere 50 m darüber liegt das „Pflanzenniveau“, dann folgen Sandsteine. Innerhalb der schwarzen Schiefer werden die Wirbeltierreste durch Kalkknollen zusammengehalten, die leicht auseinanderfallen und nur selten wieder ganz zusammengefügt werden können. Diese geologischen Verhältnisse sind besonders deshalb wichtig, weil sie nach WIMANS Auffassung darauf hindeuten, daß diese Stegocephalenfauna zum marinen Leben übergegangen war. Mir scheint dieser Schluß nicht ganz gesichert, denn einerseits bieten die faunistischen Verhältnisse dafür wohl keine genügenden Anhaltspunkte, und dann stört mich dabei auch folgende biologische Erwägung: Wäre der langschnauzige *Lonchorhynchus* ein Beweis für eine solche höhere Anpassung an marine Lebensweise, dann wäre schwer einzusehen, warum er sich nicht weiter entwickelt hätte, zumal einer solchen Erhaltung mariner Typen ja immer das freie Meer offen stand. Langschnauzige Typen sind aber nicht einmal ein Beweis für eine höhere Schwimmfähigkeit, geschweige denn für marine Lebensweise. Ich möchte also glauben, daß auch diese Hemispondylenfauna wie alle bisher bekannten eine Flußfauna war¹).

Die Präparation der Wirbeltierknochen erfolgte nach der JAEKELschen Methode durch Zerstörung der ohnehin sehr brüchigen Knochen-substanz und Anfertigung von Abdrücken aus den Hohlformen. So ergaben sich auch hier morphologisch klare Bilder.

Die Hemispondylen von Spitzbergen setzen sich nun aus folgenden Typen zusammen, die ich versuche, dem Rahmen der bisher bekannten Formen einzuordnen.

Die typischen *Sclerocephalidae* mit breitem kurzen Schädel, großen halblängs gelegenen Augen, breiten Jugalien und schwach entwickelten Tremalkanälen, die im Perm dominierten, scheinen hier bereits ausgestorben zu sein. Am ehesten wäre ihnen von Spitzbergen noch *Pellostega* n. g. WIMAN 1916 einzureihen.

Lyrocephalus n. g. WIMAN 1914 hat zwar auch noch einen breit dreieckigen Schädel und halblängs gelegene Augen, aber die Tremalkanäle sind hier schon sehr ausgeprägt und nähern sich durch die lyraförmige Verbreitung vor den Augen der Gattung *Metoposaurus* (*Metopias*) des Württembergischen Keupers, bei dem aber die postorbitale

¹) Vergl. hierzu auch W. D. MATTHEW: The Amphibians of the great Coal Swamps. (Am. Mus. Journ. XI, p. 197—200. New York 1911.)

Region sehr verlängert ist. In dieser Hinsicht zeigt wieder *Aphaneramma* SM. WOODWARD 1904 ähnliche Verhältnisse wie *Metoposaurus*, steht aber wie die folgenden Typen offenbar dem deutschen *Trematosaurus* näher. Dies gilt auch von *Platystega* WIMAN 1914.

Tertrema n. g. WIMAN 1914 hat vollkommen den Habitus von *Trematosaurus*, zeigt aber ganz analog wie *Cyclotosaurus* eine hintere Umwachsung des Ohreinschnittes¹⁾. Dasselbe scheint bei

Lonchorhynchus n. g. WIMAN 1909 der Fall zu sein, dessen Schnauze extrem verlängert ist, so daß er an Gaviale erinnert (nebenstehende Figur).

Auch *Capitosaurus* und *Cyclotosaurus* scheinen durch Schädelfragmente vertreten zu sein.

„*Stegocephalia* of Senecal O. F. S.“, also aus der Karroo-Formation des Orange Freistaats beschreibt VAN HOEPEN in den Annals of the Transvaal Museum (Vol. V 2, Pretoria 1915), in das auch die Originale des Autors gelangt sind. Es handelt sich um drei Individuen einer neuen Form, die der Autor 1911 und hier als *Myriodon senecalensis* beschrieb, die er aber dann in einer Zusatznote *Uranocentrodon senecalensis* benannte, da *Myriodon* schon 1847 für einen Fisch vergeben war. Teile desselben Fundes, die in das Johannesburg Museum gekommen waren, wurden übrigens von R. BROOM (Transact. Geol. Soc. South Africa Vol. XIV, p. 79, 1912) zu der Gattung *Rhinonchus* gestellt, von der sie aber nach VAN HOEPEN erheblich abweichen.

Die Form gehört zu den *Hemispondyla*, denn ihr Wirbelbau ist typisch hemispondyl oder temnospondyl. Der Schwanz ist lang und zeigt kräftigere Wirbel, als ich sie bei *Archegosaurus* beschrieb, aber von gleichem Bau wie bei diesem. Der Schädel ist breit dreieckig wie bei *Sclerocephalus*. Besonders gut ausgebildet ist das Pflaster von Zahnplättchen, das die Gaumenfläche besonders über den Pterygoidlücken bedeckt. Solche Pflaster sind nicht neu und auf diese Form beschränkt, sondern allgemein bei diesen Formen verbreitet. Sie sind nur, wie ich schon wiederholt betonte, von H. CREDNER und anderen zwischen den Orbita beobachtet und irrtümlich als Scleralpflaster gedeutet worden. Schultergürtel und vordere Gliedmaßen gleichen denen der *Sclerocephalidae*. Die Hände weisen nur vier Finger auf. Besonders gut erhalten sind die Hinterbeine, die bei schwacher Verknöcherung von Tarsalien die Zehenformel 22343 aufweisen, was wieder als normal gelten kann. Der dichtgefügte Bauchpanzer besteht aus spitzrhombschen Gastralien,

¹⁾ Hiernach erscheint *Tertrema* jünger als *Trematosaurus*, der dem mittleren Buntsandstein angehört. Das ist für die Altersbestimmung der Spitzbergerer Horizonte wichtig.

wie bei *Archegosaurus* und *Sclerocephalus*. Alles in allem schließt sich die südafrikanische Form also unseren unterpermischen *Sclerocephalidae* nahe an. Ich würde sie danach dem oberen Perm zuschreiben.

Einen neuen „*Trematosaurus Fuchsi*, ein Labyrinthodont aus dem thüringischen Buntsandstein“ von Kahla (Sachsen-Altenburg) beschrieb W. v. SEIDLITZ (Palaeontogr. LXIII, S. 87, 1920). Das Bruchstück, eine hintere Schädelhälfte, ist nicht größer als die größten Exemplare des *Tr. brauni* von Bernburg und dürfte also wohl ein extrem großes Individuum dieser Art sein. Den hinteren Teil des Unterkiefers scheint v. SEIDLITZ ganz übersehen und für Teile der Wangenregion gehalten zu haben. Klare Merkmale der neuen Art sind weder aus der Beschreibung noch aus den sehr undeutlichen Abbildungen zu entnehmen. Photographische Reproduktionen derartig schwer zu beurteilender Objekte haben wenig Zweck. Auch das Schema des Schädelbaues, in den das Bruchstück eingefügt ist, bedarf der Richtigstellung.

„Über *Capitosaurus arenaceus* MÜNST.“ gab F. BROILI 1915 (Centralbl. f. Min. Geol. Pal. Nr. 19) eine Notiz, die deshalb bemerkenswert ist, weil die Gattung *Capitosaurus* 1836 von Graf MÜNSTER auf das Unikum dieser Art in der Kreissammlung von Bayreuth begründet ist, während fast alle späteren Verwendungen des Gattungsbegriffes auf den bekannten und häufigen *C. nasutus* aus dem mittleren Buntsandstein von Bernburg Bezug nahmen. BROILI zeigt nun an der Hand neuer Abbildungen des Originals von *C. arenaceus* aus dem Gipskeuper von

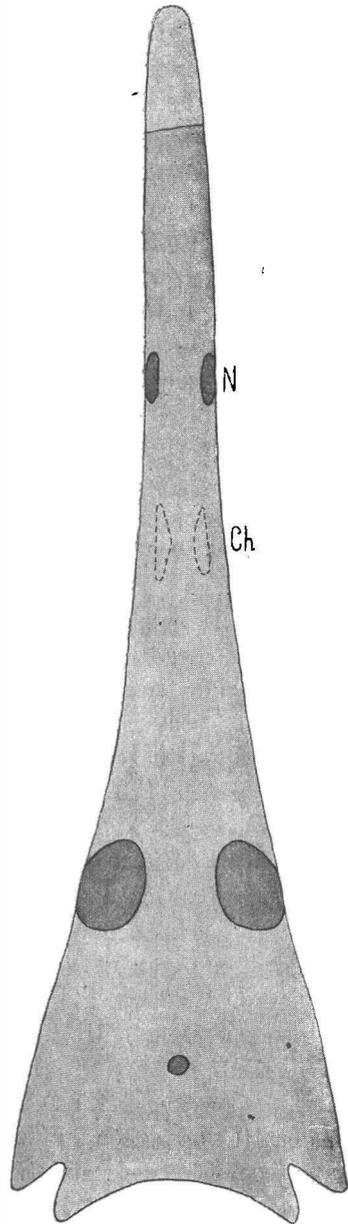


Fig. 1. *Lonchorhynchus Oebergi*.
Unt. Trias, Sassen-Bay, Spitzbergen.
Umrißzeichnung von C. WIMAN.
Nat. Größe. N Nasenlöcher,
Ch Position der inneren Choanen.

Benk bei Bayreuth, daß die Gaumenfläche einige Abweichungen von *C. nasutus* zeigt. Ich möchte hinzufügen, daß sie gerade darin mit *Cyclotosaurus* aus dem Keuper gut übereinstimmt. Obwohl nun leider bei *C. arenaceus* die charakteristische Umwandlung der Ohrschlitze nicht erhalten ist, scheint es doch, daß *C. arenaceus* ein *Cyclotosaurus* ist, d. h. aber daß *Cyclotosaurus* als jüngeres Synonym von *Capitosaurus* zu betrachten wäre. Ich stimme aber BROILI nicht zu, wenn er die Capitosaurier mit offenem Ohrschlitz nur als Jugendform der *Cyclotosaurus*-Arten mit umwachsenem Ohrschlitz ansieht. *C. nasutus* zeigt auch in den ältesten Individuen keine Tendenz zu dieser Umwachsung, sondern eine gerade Verlängerung der paroccipitalen Hörner. Dieses Merkmal läßt den Formenkreis um *nasutus* als primitivere Gattung selbständig erscheinen, die nun allerdings, wie früher schon EB. FAAS andeutete und H. SCHRÖDER bestätigte, einen neuen Gattungsnamen erhalten muß. Ich schlage dafür *Parotosaurus* vor.

Die **Morphologie** der *Hemispondyla* ist in mehrfacher Hinsicht bereichert worden. Zunächst kann konstatiert werden, daß auch die neuen Formen aus der Trias von Spitzbergen die auffallende Konstanz in der Zusammensetzung des Schädels bestätigt haben, die bisher alle primitiven Stegocephalen auszeichnete. Das Element, das sich als akzessorischer Deckknochen bei einigen karbonischen und permischen Formen Europas vor den Supratemporalien einschaltet und von mir als Praetemporale bezeichnet wurde, scheint auf jenen älteren Formenkreis beschränkt zu bleiben und jedenfalls für die Hemispondylen weitere Bedeutung nicht erlangt zu haben. Eine gewisse Variabilität scheint sich darin zu zeigen, daß die sogenannten Epitotica, die oberen Eckstücke der Occipitalregion und die Occipitalia superiora nicht immer als reine Deckknochen ausgebildet sind, sondern bisweilen einen gesonderten inneren Abschnitt aufweisen. F. v. HUENE hatte darauf besonderen Wert gelegt („The Skull Elements of the permian Tetrapoda in the Am. Mus. of Nat. Hist. New York“, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. XXXII, 1913, p. 315) und darum eine Änderung der bisherigen Terminologie dieser Elemente vorgeschlagen. Ich möchte demgegenüber an der HUXLEYSchen Auffassung festhalten, daß die primäre Zugehörigkeit dieser Elemente zum Hautskelett außer Zweifel steht, daß sie aber zu dem Innenskelett in engen Konnex treten können, und verweise dabei auf meine Beurteilung des Knorpelskelettes und deren zustimmende Aufnahme im Kreise der Anatomen. Wir werden danach wohl annehmen können, daß die ursprünglich ganz dermalen Elemente des stegalen Schädeldaches ganz oder mit einzelnen Fortsätzen in das

Innere des Körpers rücken können, daß sich dann solche Fortsätze knorpelig präformieren und dadurch eine ossifikatorische Selbständigkeit gegenüber dem dermalen Teil des Knochens erlangen können.

Bei Hemispondylen und anderen primitiven Tetrapoden findet sich medial zwischen den Prämaxillen in der Gaumenfläche eine Stelle schwächerer Verknöcherung, die ich auf das JACOBSONSche Organ bezog, während v. HUENE annahm, daß sie eine Drüse enthielt, die eine vor-schnellbare Zunge wie bei den Chamäleonten oder Dasypodiden mit Klebstoff versah. Man wird WIMAN beipflichten müssen, wenn er diese Deutung v. HUENES ablehnt, schon weil diese Urtetrapoden nicht Luft-, sondern Wasserbewohner waren und kaum eine solche Spezialisierung der Zunge besessen haben dürften. WIMAN nimmt nun an, daß jene

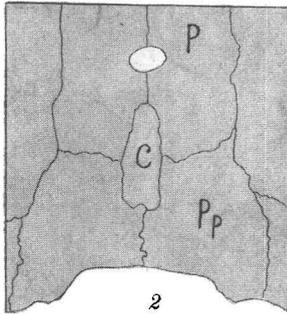


Fig. 2. *Aphaneramma rostratum* mit überzähligem Centrale (C).
Nach WIMAN.

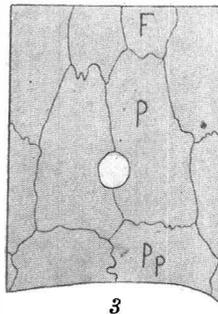
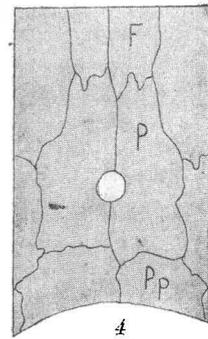


Fig. 3, 4. *Lyrocephalus euri* ebendaher, links ein „rechts“ und rechts ein „links“ ausgebildetes Exemplar. Nach WIMAN.



Lücke zwischen den Praemaxillen ebenso wie eine von mir bei *Acanthostoma*, von v. HUENE bei *Dasyceps* beschriebene Lücke in der dorsalen Ethmoidalwand mit einem knorpeligen Ethmoid erfüllt war. Mir scheint auch diese Deutung bedenklich. Für die Einlagerung eines Ethmoids ist die dorsale Lücke zu groß und vor allem durch eine ganz allmähliche Verdünnung der anstoßenden Hautknochen so unbestimmt umgrenzt, daß sie schwerlich durch ein selbständiges Skelettstück eingenommen wurde. Demgegenüber ist die sehr viel weiter verbreitete vordere Gaumenlücke scharf, bisweilen herzförmig begrenzt und mit einem maschigen Skelettboden versehen. So scheint mir die Auffassung, daß sie ein pränasales, ursprünglich wohl bilateral geteiltes Sinnesorgan oder eine daraus entstandene Drüse enthielt, noch immer wahrscheinlicher, während sich für die dorsale Ethmoidal-Lücke bei Selachiern und anderen Fischen Analoga finden.

Im Anschluß an eine Schrift von F. BROILI über „Unpaare Elemente im Schädel der Tetrapoden“ (Anat. Anz. Bd. 49, S. 561, Jena 1917) bildet WIMAN „Über die Stegocephalen *Tertrema* und *Lonchorhynchus*“ (Bull. Geol. Inst. Upsala Vol. XIV, 1917) einige Parietalregionen seiner Stegocephalen von Spitzbergen ab, deren Zinkstöcke mir Herr WIMAN freundlichst zur Verfügung stellt (Fig. 2—4).

Fig. 2 zeigt ein überzähliges Centrale zwischen Frontalium und Parietalia (P), Fig. 3 und 4 zeigen zwei Parietalregionen von *Lyrocephalus*, deren unsymmetrische Ausbildung WIMAN als „rechts“ und „links“ ausgebildete Individuen bezeichnet.

Wichtige morphologische Beiträge bringt eine Schrift von FR. DREVERMANN: „Über einen Schädel von *Trematosaurus brauni* BURMEISTER“ (Senckenbergiana, Bd. II, Heft 3/4, Juni 1920, S. 83—110). Dem Autor gelang es, einen ziemlich vollständigen Schädel frei herauszupräparieren und dadurch einzelne Teile des Schädelskelettes klar zu stellen, die bisher ganz unbekannt waren, so namentlich in der Ohrregion. Die Oberseite bot sachlich nichts Neues. Zu den Änderungen meiner Bezeichnungen der einzelnen Knochen möchte ich bemerken, daß die Änderung der älteren Bezeichnung Praefrontale in Lacrymale von mir ausging und von GAUPP nur nochmals festgestellt wurde. Meine Bezeichnung des Lacrymale als Postnasale hat die Priorität vor GAUPPs Adlacrymale, das auch formell kaum eine Verbesserung bedeutete. Für das frühere Epioticum ist GAUPPs Name Paroccipitale der neueren Bezeichnung Tabulare vorzuziehen. Die Supraoccipitalia waren ursprünglich Deckknochen und sind es noch bei den „Stegocephalen“. Es liegt also kein Grund vor, sie deshalb, weil sie dermal sind, hier neu zu benennen als Postparietalia. Das Squamosum meiner Darstellung ist morphologisch durch seine Beziehungen zum Quadratum und den Deckknochen der Temporalregion so fixiert, daß wir es doch wohl beibehalten müssen. Das Supratemporale ist ein Lückenknöchel, der bald verschwindet. Das Postnasale JKL. (Adlacrymale GAUPP) variiert, wie ich hinzufügen kann, selbst rechts und links an demselben Schädel so, daß es z. B. an einem Schädel links die Orbita erreicht, rechts 5 mm davon entfernt bleibt¹⁾.

Die Schädelunterseite zeigt nichts wesentlich Neues, die Abgrenzung des Parasphenoid von den Pterygoidea ist klarer und richtig dargestellt, die der Transversa und Palatina unklar geblieben. Sie liegt wohl vor dem größten Zahn des Transversum, weil bei letzterem das Ossifikations-

¹⁾ Ein vollständiges Modell eines *Trematosaurus*-Schädels ist nach meinen Angaben von Fr. ERFURT-Berlin hergestellt und von ihr zu beziehen.

zentrum des Transversum liegt. Über dem Parasphenoid konnte DREVERMANN basale Schädeleremente als innere Knochen nachweisen.

Eine Diskussion der Beurteilung der Ohrknochen würde nur an der Hand klarer Abbildungen möglich sein und hier zu weit führen. Ich will darauf an anderer Stelle zurückkommen. Jedenfalls hat sich DREVERMANN durch die schwierige Präparation gerade dieser Teile ein besonderes Verdienst erworben.

In der Besprechung des Hinterhauptes sind die Bilder, die WIMAN gab, eingehend diskutiert, und die beiden aufsteigenden Processus des Exoccipitale klar besprochen. Die Vertiefung zwischen ihnen, das post-temporale Fenster DREVERMANN'S, wird man wohl als Fossa jugularis deuten müssen (vergl. meine Fig. 5).

Als „*Gonioglyptus*“, ein altriassischer Stegocephale aus Indien“ beschreibt F. v. HUENE ein großes Schädelfragment aus den *Prionolobus*-Schichten von Chideru in der Salt Range, das dem *Gonioglyptus longirostris* HUXL. aus den mittleren, kontinentalen Triasschichten Zentral-Indiens nahesteht. Sie sind unseren europäischen *Trematosaurus* und *Aphaneramma* nahe verwandt, nur daß ihr Ohrschlitz hinten geschlossen ist wie bei unserem *Cyclotosaurus*, über dessen Synonymie mit „*Capitosaurus*“ hier schon gesprochen wurde. Bei dem Vergleiche seiner neuen Form mit anderen Hemispondylen erhebt v. HUENE *Metoposaurus* zum Typus einer neuen Familie, *Metoposauridae*, was ich durchaus bestätigen kann, und in die v. HUENE auch *Anaschisma Browni* und *brachynatha* BRANSON, sowie *Dictyocephalus elegans* LEIDY einreicht. Ob Hemispondylen, die wie *Gonioglyptus* in marinen Schichten gefunden sind, deshalb selbst als marin anzusehen sind, erscheint mir fraglich. Ein Einschwemmung von Flußmündungen aus erscheint mir möglich.

DREVERMANN zitiert noch eine neuere Arbeit von S. H. HAUGHTON: „On a new species of *Trematosaurus* (*T. Sobeyi*)“, Ann. South Afr. Mus. XII 1915, die mir leider nicht zugegangen ist. DREVERMANN hebt hervor, daß sich die afrikanische Art von unseren durch ein interfrontales Septomaxillare unterscheidet. Das letztere wäre nicht unerheblich.

Die neuen *Hemispondyla*, die C. WIMAN in der Trias von Spitzbergen gefunden hat, veranlaßten ihn, auch dem Hinterhaupt dieser gewöhnlich noch als Stegocephalen oder Labyrinthodonten bezeichneten Formen eine kleine Studie zu widmen: „Über das Hinterhaupt der Labyrinthodonten“, Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. XII, 1913. Dieser Teil des stegalen Schädels ist bisher wenig beachtet, aber sein anatomischer Bau von EB. FRAAS, E. B. BRANSON, A. SMITH WOODWARD,

F. v. HUENE und H. SCHRÖDER neuerdings mehrfach in Beschreibungen gestreift worden. WIMAN versucht nun den Grundtypus, der in allen hervortritt, durch Vergleich der besterhaltenen Formen festzulegen, und stellt Abbildungen von *Lyrocephalus euri*, *Cyclotosaurus robustus*, *Metopias diagnosticus*, *Mastodonsaurus giganteus*, *Capitosaurus? stantonensis*, *Anaschisma Browni* und *Eryops megalcephalus* übersichtlich zusammen. Ich möchte dieses Material noch durch die Abbildung eines *Trematosaurus* bereichern, die auch einige bisher noch unklare Punkte klarer stellt.

Voranschicken möchte ich folgendes. Gewöhnlich bezeichnet man als „Hinterhaupt“ die ganze Hinterseite des Schädels. Das ist unrichtig, denn an ihrer Bildung nimmt nicht nur die Occipitalregion, das eigentliche Hinterhaupt teil, sondern auch die Hyoid- und Quadrat-Region, die bei allen Formen, die ihr Maul weit öffnen, rückwärts verlängert sind und seitlich über die Occipitalregion hinausragen. Die eigentliche Occipitalregion des Schädels besteht aus dessen postotocalem branchialen Teil, der in den älteren Ansichten über die metamere Zusammensetzung des Schädels für einen einzigen „Wirbel“ gehalten wurde, der aber sicher ein Verschmelzungsprodukt von fünf Urwirbeln ist, zu denen die primären Kiemenbögen gehören. Sicher scheint mir jetzt, daß die hintere Schädelgrenze ursprünglich bei allen Wirbeltieren konstant ist, daß also eine höhere Zahl von Kopfsegmenten in allen Fällen einen sekundären Zuwachs von seiten der Wirbelsäule bedeutet. C. FRORIEP, der früher andere Anschauungen vertrat, hat sich auch noch zu dieser Auffassung bekehrt, und die Untersuchungen von C. FÜRBRINGER, JAEKEL, BRAUS u. a. haben die ältere Ansicht von C. GEGENBAUR darin durchaus bestätigt. Bei dieser Sachlage ist die Klarstellung der Hinterwand dieser Occipitalregion in den ältesten uns erhaltenen Tetrapoden gewiß von großer Bedeutung¹⁾.

Bei den wasserbewohnenden *Temnospondyla* (*Branchiosauri*, *Scle-rocephali*, *Trematocephali*) ist das Skelett infolge schwacher Anspannung wie bei den Amphibien z. T. knorplig geblieben, und da knorplige Teile restlos der Verwesung anheimfallen, so erscheint das Skelett an allen den Stellen, die knorplig persistierten, unvollständig. Das macht sich am Hinterhaupt besonders bei älteren Formen geltend, so daß erst die oberpermischen und triadischen Typen (*Eryops* und die sogenannten Labyrinthodonten) ein leidlich vollständiges Bild des Hinterhauptes bieten. Auch hier bleiben aber die Condyli occipitales, das Basioccipitale und Teile der Supraoccipitalia in der Regel unverknöchert, so daß auch dort Lücken in dem Knochengerüst entstehen.

¹⁾ OTTO JAEKEL, Schädelprobleme. Diese Zeitschrift III, p. 217.

Ein besonders klares und relativ einfaches Bild bot ein Schädel von *Trematosaurus Brauni* aus dem mittleren Buntsandstein von Bernburg, den ich mit Salzsäure und Schwefelsäure aus dem Sandstein herausätzte und der ein vollständig plastisches Bild des ganzen Schädels lieferte. Er wurde ergänzt durch einen kleinen positiv erhaltenen Schädel der Greifswalder Sammlung, der namentlich die Nervenlöcher der Vagusgruppe klar erkennen ließ. Fig. 5 zeigt das Hinterhaupt des größeren Schädels in $\frac{2}{3}$ Größe. Man erkennt daran folgende Teile:

Oben median liegen die Supraoccipitalia, die oben dermale Skulptur zeigen und sich dadurch hier noch als echte Hautknochen er-

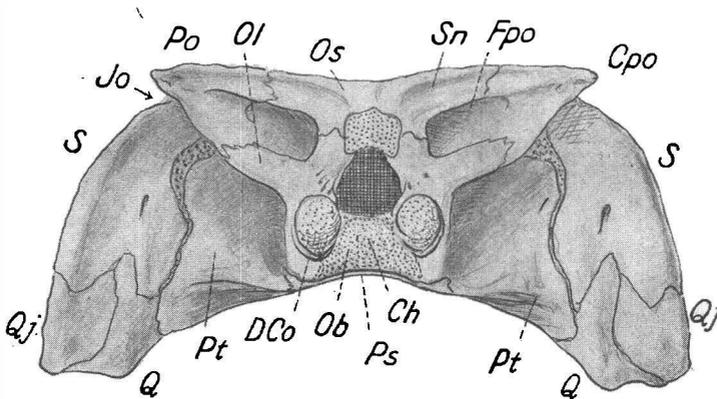


Fig. 5. Hintere Schädelwand von *Trematosaurus Brauni* BURM. Mittl. Buntsandstein. Bernburg. $\frac{2}{3}$ nat. Gr. Os Occipitalia superiora, Ol O. lateralia, Po Paroccipitalia, Cpo Cornua paroccipitalia, Ob Occip. basilare, Ch Chorda dorsalis, Ps Parasphenoid, DCo Condylus occipitalis, Pt Pterygoidea, Q Quadrata, Qj Quadratojugalia, S Squamosa, Jo Incisura paroccipitalis, Fpo Fossa jugularis, Sn Sulcus nuchalis.

weisen. Sie senden aber Fortsätze nach unten, die als Stützpunkte von Muskeln wahrscheinlich knorplig präformiert wurden. Sie verbinden sich ventral mit den medianen oberen Fortsätzen der Exoccipitalia, seitlich mit den Knochen, die die hinteren Seitenecken des Schädels bilden. Auch diese sind oben dermal skulpturiert und senden einen Fortsatz zu den oberen Seitenfortsätzen der Exoccipitalia (Ol). Ihre Bezeichnung war immer unsicher: sie sind bald als Epiotica, bald als Supratemporalia, von GAUPP als Paroccipitalia und in neuerer Zeit von HUENE als Tabularia bezeichnet worden. Es würde zu weit führen, hier auf die Grundlagen dieser Bezeichnungen näher einzugehen. Ich will für sie ERNST GAUPPS sachlich einwandfreien Namen Paroccipitalia übernehmen. Zu dem Ohr stehen sie jedenfalls in keinem direkten

Konnex. Bei den jüngeren Tetrapoden, bei denen die Occipitalregion des Schädels ganz zu dessen Hinterwand umgebildet ist, haben sie vielfache Veränderungen erfahren, die die Unsicherheit ihrer anatomischen Benennung erklären. Sie nehmen ursprünglich an der Bildung der Schädel-Oberfläche Anteil und erhalten sich nur bei einigen höheren Typen wie Nothosauriern, Krokodilen, Schildkröten noch als besondere Elemente über und seitwärts der Exoccipitalia.

Die Exoccipitalia oder Occipitalia lateralia umfassen als knorplig präformierte typische Knochen des Innenskelettes das Foramen magnum und bilden die Condyli occipitales. Sie stehen durch einen Proc. supraoccipitalis mit den Supraoccipitalien und einen oberen seitlichen mit den Paroccipitalien (*Po*) in festem Zusammenhang. Zwischen diesen beiden oberen seitlichen Fortsätzen zeigt sich fast allgemein bei Stegocephalen eine große Grube, eine Fossa jugularis (*Fjo*), die vor allem die Hauptblutgefäße des Kopfes aufnahm. Die beiden Condyli sind nur mit ihrer Basis verknöchert, die eigentliche gewölbte Gelenkfläche ist knorplig geblieben. Über den Condyli liegen die Nervenaustritte der Vagusgruppe. Ich finde bei den mir vorliegenden Exemplaren von *Trematosaurus brauni* nicht eine Öffnung, wie WIMAN bei *Lyrocephalus*, FRAAS bei *Cyclotosaurus* und BRANSON bei *Anaschisma* angeben, sondern drei bzw. vier. Dieses Verhalten dürfte auch viel wahrscheinlicher sein, weil es nicht nur für ältere Tetrapoden, sondern auch für niedere Fische gilt, und weil sich darin die primitive Zusammensetzung der Occipitalregion aus vermutlich fünf Metameren deutlich ausprägt. Daß die Zahl dieser Austritte schwankt und bei mangelhafter Erhaltung oder Präparation nur eine Öffnung vorhanden zu sein schien, erklärt sich wohl aus der Zusammendrängung, der gelegentlichen Verwachsung und sogar Reduktion der dorsalen Wurzeln der Nerven an dieser Stelle.

Das Basioccipitale ist nur schwach ausgebildet und ossifikatorisch nach keiner Seite scharf abgegrenzt. Es wird ventral und ventrolateral bedeckt von dem Parasphenoid, an das sich seitlich die Pterygoidea anschließen. Es enthält in seinem Kern in seiner Längsachse die Chorda dorsalis, deren Umgrenzung auch in SMITH WOODWARDS Darstellung von *Capitosaurus? stantonensis* deutlich markiert ist. Dort scheint die Chorda lateral komprimiert, während ich nach dem Verhalten von *Trematosaurus* und der allgemeinen Depression des Basioccipitale bei diesen Temnospondylen eher auf eine dorsoventrale Depression des Querschnittes rechnen würde. EB. FRAAS gab an, daß sein *Cyclotosaurus* überhaupt kein Basioccipitale besaß. Das kann in dieser Form nicht richtig sein, da dieser Knochen ohne Frage angelegt

sein mußte. Es kann sich also nur darum handeln, inwieweit er knorplig war bzw. als Chorda persistierte, oder ob sein Ossifikationszentrum entsprechend dem Hypozentrum des temnospondylen Wirbels durch die starke Entwicklung der pleurozentralen Exoccipitalia weiter als sonst nach vorn geschoben war.

Das Foramen magnum bietet keine auffallenden Eigentümlichkeiten, nur ist es gewöhnlich bei der Fossilisation deprimiert und also queroval, weil die Schädel dieser breitköpfigen Tiere in der Regel bei der Fossilisation vertikal zusammengesunken sind. Bei unserem unverdrückten Schädel von *Trematosaurus* zeigt es einen ganz normalen Umriß, der etwas höher als breit ist.

Besonderes Interesse verdient die obere Lücke der Hinterwand, die bei allen diesen Formen über dem Foramen magnum liegt und von den medialen Fortsätzen der Exoccipitalia und der Supraoccipitalia umfaßt wird. WIMAN hat in diese Lücke einen knorpligen Teil der Supraoccipitalia verlegt. Diese naheliegende Auffassung erschien mir schon bei *Trematosaurus* fraglich, weil die Umrandung dieser Lücke ziemlich scharf und glattrandig ist, während ein knorpliges Supraoccipitale mit den dermalen Teilen dieses Knochens histologisch in so engem Konnex stehen müßte, daß eine scharfe Abgrenzung von Knorpel und Knochen wie anderwärts in analogen Fällen auch hier kaum anzunehmen wäre.

Nun hatte ich kürzlich die dankenswerte Gelegenheit, in der Sammlung der geologischen Landesanstalt in Berlin das vortrefflich erhaltene Original des *Parotosaurus (Capitosaurus) Helgolandiae* H. SCHRÖDER sp. zu sehen und die fragliche Stelle des Schädels zu zeichnen. Die sorgfältige Präparation dieser Lücke durch Herrn H. SCHRÖDER zeigt, daß die obere Umrandung derselben durch die Supraoccipitalia ganz glatte Flächen bildet. Hier können also unmöglich knorplig persistierte Teile desselben Knochens angesessen haben. Auch die oberen Fortsätze der Exoccipitalia zeigen hier ein anderes Bild als bei den anderen bisher bekannten Temnospondylen. Während sie sonst nur einen kurzen Fortsatz an die Grenze zwischen dem Foramen magnum und der oberen Lücke aussenden, stoßen diese Fortsätze hier median zusammen, und ihre Oberfläche bildet einen glatten parabolischen Ausschnitt, der sich lateral und dorsal verbreitert. Dadurch erhält diese Lücke eine feste Umrandung, während sie selbst sich vorn kegelförmig verjüngt und dann plötzlich zu zwei Gruben vertieft, die zusammen brillenartig umgrenzt sind.

Bei der morphologischen Bedeutung, die diese eigenartige Vertiefung in der Hinterwand des Hemispondylen-Schädels erlangt hat,

habe ich auf der Tafel I in Fig. 1 die Hinterwand des Hallenser Exemplares von *Parotosaurus nasutus* und in Fig. 2 die des Helgoländer *P. Helgolandiae* umgezeichnet und in Fig. 3 eine Rekonstruktion der letzteren gegeben. Leider ist mein erster Versuch in einer neuen Technik der Reproduktion (Neographik) gerade in der Darstellung dieser Teile bei Fig. 1 und 2 nicht ganz geglückt. Fig. 3 gibt aber davon ein klares Bild.

Damit hat diese Lücke eine feste Form angenommen, die mit einem Übergang des supraoccipitalen Knochens in Knorpel unvereinbar ist. Wie die Dinge nun liegen, muß jetzt eine andere Deutung platzgreifen und diese kann nur darin gesucht werden, daß in diese Lücke die paarigen, mehr oder minder verschmolzenen Stücke der vordersten Neuralia beweglich eingefügt waren. Eine solche festere Verbindung der Wirbelsäule mit dem Schädeldach ist bei der Breite und Schwere dieser ungemein stark verknöcherten Schädel physiologisch wohl begründet. Sie erhielten freilich einen sonst nicht vorkommenden Rückhalt durch den kräftigen Brustpanzer, der sich weit unter die Kehlregion vorschob, aber bei der schwachen Verknöcherung der Wirbelsäule war offenbar auch im Nacken ein möglichst fester Verband zwischen Rumpf und Schädel nötig. Diesem Bedürfnis konnte eine Einschiebung der Neuralia unter den Oberrand des Schädels sehr zweckmäßig dienen.

Nun ist es fraglich, ob sich daran nur die Neuralia des vordersten Wirbels, also des Proatlas beteiligten, oder ob die Neuralia mehrerer Wirbel, ähnlich wie bei den Placodermen, bei *Jagorina* unter den Stören und bei Holocephalen zu einem „Proneurale“ verschmolzen waren. Letzteres scheint mir weniger wahrscheinlich, weil ich bei *Archegosaurus Decheni* die vordersten Halswirbel getrennt fand. Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, daß die fragliche Lücke nur zur Einschiebung des Proatlas diene. Die Differenzen in der Form der „Proatlas-Grube“, wie wir sie nun nennen können, erklären sich daraus, daß der Proatlas bei dem morphologisch tieferstehenden *Parotosaurus Helgolandiae* H. SCHRÖD. noch weniger fest verschmolzen war und zwei Zapfen nach vorn sandte, während er bei *Trematosaurus* (Fig. 5) nur mit einem vereinfachten Knorpelstück in die vierseitige Grube eingriff.

Auch sonst bietet das Hinterhaupt von *Parotosaurus Helgolandiae* bemerkenswerte Eigenheiten. Vor allem scheinen die Condyli ossifikatorisch abgeschlossen und auffallend flach. Sie zeigen sogar eine Rinne, die an dem äußeren Rande entlang läuft und ebenso wie die

Flachheit der Wölbung auf eine geringe Beweglichkeit dieser Gelenke hinweist.

Schließlich ist auch (Fig. 2) die Einfaltung der Unterfläche der Chorda dorsalis auffallend. Es ist schwer, dafür eine morphologische Erklärung zu finden, und ich möchte mit der Möglichkeit rechnen, daß die Exoccipitalia bei der Einbettung des Schädels eine Biegung erfahren, derart, daß sie ihre Innenkanten medial näherten und aufwärts drängten. Dadurch könnte auch die auffallende Annäherung der Condyli ihre Aufklärung finden, und diese Bewegung würde sich in gleicher Weise auch auf die Unterwand der Chorda übertragen haben. Auch der dreieckige Umriß des Foramen magnum und die dorsale Aufbiegung der Proc. medialis darüber könnte darauf zurückgeführt werden.

Die Möglichkeiten, wie die Formen des Hinterhauptes bei den verschiedenen Temnospondylen unter einen Hut zu bringen sein könnten, sind von C. WIMAN im einzelnen erörtert worden. Ich möchte nach dem hier Gesagten nur noch folgendes betonen. Von F. v. HUENE, SMITH WOODWARD, BRANSON und WIMAN wurde besonderer Wert darauf gelegt, ob die oberen Knochen des Hinterhauptes sich durch oberflächliche Skulptur als dermale Knochen erweisen, oder ob sie das nicht tun. Nun kann jeder Hautknochen Fortsätze nach innen senden, wie das z. B. für das Squamosum durch H. FUCHS gezeigt wurde, und dadurch engste Beziehungen zum Innenskelett gewinnen. Dasselbe gilt in noch stärkerem Maße von der Clavicula und ebenso von den Neuralien der Wirbelsäule. Letztere tragen im Palaeozoikum noch vielfach den Charakter skulpturierter Hautknochen und legen sich dort ontogenetisch als typische Schuppen an. Ihre Fortsätze, die das Neuralrohr seitlich umfassen, sind sekundäre Neubildungen, die aber schließlich allein übrig bleiben und dann auch knorplig vorgebildet werden, oder bei starker Miogenese zeitlebens knorplig persistieren. Einen grundsätzlichen Unterschied zwischen Innen- und Hautknochen kann ich also nicht mehr anerkennen, wie ich auch die knorplige Präformation des Knochens schon 1901 als ontogenetisches Hilfsmittel der Skelettbildung gedeutet hatte¹⁾.

Hier bei dem Supraoccipitale und Paroccipitale liegt die Sache offenbar ebenso, und die Selbständigkeit der inneren Fortsätze gegenüber dem skulpturierten Außenteil dürfte wohl auf zufällige Bruchflächen zurückzuführen sein. Sie verlaufen auch ganz verschieden und bilden glatte Bruchflächen und nicht natürliche Nähte. Ich habe sie

¹⁾ Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung (Verhandl. V. internat. Zool. Kongreß, Berlin 1901, p. 1088). Sep. bei G. Fischer, Jena 1902, p. 31.

auch weder an meinem ganz klar präparierten *Trematosaurus*-Schädel noch bei anderen Stücken finden können, und glaube also nicht, daß sie existieren. Das ganze Supraoccipitale erscheint hier also noch größtenteils als Hautknochen wie bei fast allen paläozoischen Tetrapoden. Das Paroccipitale hat zwar seinen dermalen Charakter nie ganz verloren, es ist aber schon in der Trias so reduziert, daß es nur noch als Buckel auf den seitlichen Fortsätzen des Exoccipitale erscheint und dann gänzlich verschwindet. Mit dem Ohr selbst hat dieser Knochen nichts zu tun. Er nimmt nur an der hinteren Umgrenzung des Ohrspaltes teil, der ja sonderbarerweise bei *Cyclotosaurus* und *Tertrema* zu einer geschlossenen Öffnung seitlich umwachsen wird. Hieran mag wohl die Ausbreitung der Nackenmuskulatur schuld sein, die feste Ansätze brauchte.

Es ist sehr zu beachten, daß sich im Gegensatz zu den genannten bei den texanischen Cacopsiden und Trematopsiden ein richtiges Cavum tympani bildet, aber auf die Seite des Kopfes rückt und den Habitus einer Fossa temporalis annimmt.

Der normale Entwicklungsgang des Hinterhauptes führt dazu, daß diese hinterste Region des Schädels den Charakter eines metameren Abschnittes verliert und zur Hinterwand des Schädels heruntergedrückt wird. Das mag einerseits mit der Reduktion der Kiemen zusammenhängen, andererseits mit der Zunahme der Beweglichkeit des Kopfes. Dieser dienen die Muskeln, die sich an der hinteren Region ansetzen und zu deren Festigung und Vereinfachung führen.

Der dicondyle Typus des Hinterhauptes ist offenbar als primitiv anzusehen. Ich hebe das besonders hervor, weil er sich auch sekundär wieder aus dem monocondylen entwickeln kann, wie das für die Mammalia von H. F. OSBORN, GAUPP u. a. angenommen wird, und wohl auch richtig ist, auch wenn man, wie ich es tue, die *Mammalia* nicht von Reptilien, sondern von primitiven *Paratheria* ableitet. Daß die Dicondylie der ältesten Tetrapoden aber primitiv ist, schließe ich aus folgenden Umständen. Erstens hatten die älteren Wirbeltiere noch keinen „Hals“, ihr Schädel war also nur am Rumpf, d. h. der Schulterregion befestigt und dort nur einer Vertikalbewegung fähig, die durch die bilaterale Rückenmuskulatur besorgt wurde und bei den niedersten Formen zum Aufklappen des Mundes diente. Für die Placodermen und ältesten Störe gilt das noch in vollem Umfange, da hier der Kopf noch in seitlichen Gelenken am Schulter skelett (Collare) artikulierte¹⁾. Auch bei einem störrartigen Fischtypus *Jagorina pandora* im Devon fand ich

¹⁾ O. JAEKEL, Die Mundbildung der Placodermen. Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1909, p. 100.

noch zwei Condyli occipitales, die auch bei Selachiern wieder vorkommen. Unter den Tetrapoden haben die drei niedersten Klassen, die *Temnospondyla*, *Miosauria* und *Amphibia* diese Condyli ausnahmslos bewahrt.

Über dem Kiefergelenk findet sich in der Regel ein größeres Gefäßloch, meist im Quadratojugale, das bei *Stantosaurus* und *Anaschisma* besonders große Dimensionen erreicht. Es mochte wohl in erster Linie zum Durchtritt der Chorda tympani dienen, die bei diesen

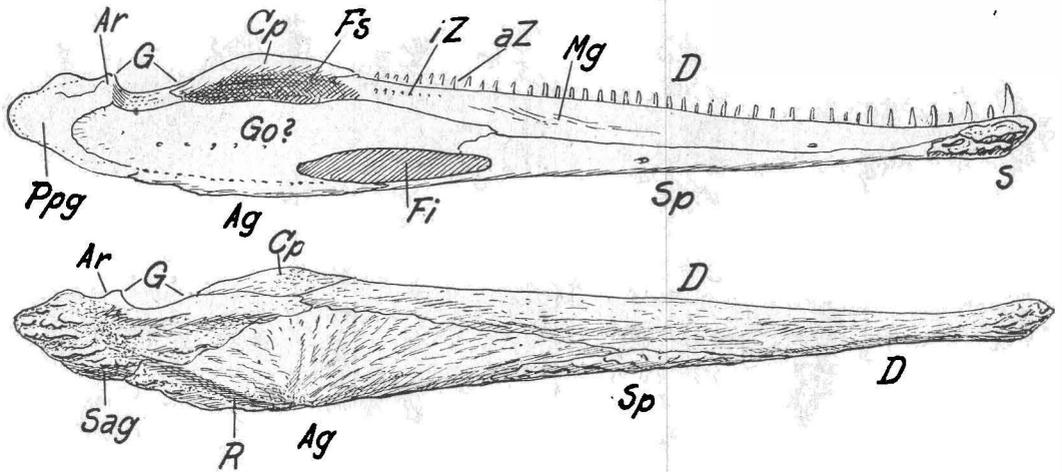


Fig. 6 (oben). *Trematosaurus Brauni* BURM. Innenfläche des Unterkiefer nach drei Exemplaren restauriert. D Dentale, Sp Spleniale, Ag Angulare, Ar Articulare, Sag Supraangulare, Ppg Processus postglenoidalis, Cp Complementare, G Gelenk, Go? Goniale, Fs Fossa superior, Fi Fossa inferior, aZ, iZ äußere und innere Zahnreihe, Mg Muskelansatz, S Symphyse, R Rinne. Die punktierten Grenzen sind unsicher.

Fig. 7 (unten). Dieselbe Form, Außenseite nach unten. Unterkiefer des Berliner Museums, an dem die Zähne nicht sichtbar sind. $\frac{1}{2}$ natürliche Größe. Bezeichnungen wie oben.

Tieren zur Schleimabsonderung am Unterkiefer besonders wichtig war. Daneben können auch Nerven und Blutgefäße hier ausgetreten sein.

Von der Unterseite des Schädels sind zwar eine Anzahl neuer Darstellungen gegeben, aber diese scheinen über einige wesentliche Punkte noch nicht ins klare gekommen zu sein. Das Grundschema des Baues bleibt auch hier anscheinend bei allen Hemispondylen gleich.

Wesentlich scheint mir zu sein, daß man die inneren Deckknochen der Oberkieferteile (Vomera, Palatina, Transversa) als solche zusammenfaßt und klarzustellen sucht, ob noch überall ein Transversum vorhanden ist, das ja bei den jüngeren Tetrapoden meistens verloren ging. Auch

da, wo seine Abgrenzung nicht festzustellen ist, scheint mir ihr Ossifikationszentrum und damit ihre ursprüngliche Anlage daran erkennbar, daß zwischen Pterygoidea und Maxillaria, also seitlich hinter den Palatina noch ein verstärkter Zahnbesatz hervortritt. Die drei Knochen, Vomera, Palatina und Transversa, sind eben als innere Deckknochen der Kieferbogenstücke ursprünglich gleichsinnig bezahnt und so, daß ihr Ossifikationszentrum vorn liegt und die größten Zähne trägt. In der vollen Erhaltung dieser primitiven inneren Zahnreihe, die vorn auf dem Vomer eine selbständige mediale Verbindung sucht, hinten seitlich aber immer enger an die äußere Zahnreihe heranrückt, liegt ein bedeutsames Kennzeichen primitiver Organisation der Tetrapoden. An der Bildung der äußeren Zahnreihe sind auch bei ihnen nur mehr die Prämaxillaria und Maxillaria beteiligt, während die außen den Transversa entsprechenden Knochen des dritten Paares, die Quadratojugalia im Mundwinkel, unbezahnt bleiben. Besonders bemerkenswert ist aber, daß bei einigen Hemispondylen wie *Capitosaurus* und auch bei einigen Miosauriern wie bei *Plagiosaurus* von Halberstadt der Unterkiefer ebenfalls noch eine innere Zahnreihe trägt (vergl. auch Fig. 6, *iZ*).

Sehr wenig geklärt war bisher der Unterkiefer der Hemispondylen, von dem nur selten Stücke abgebildet wurden, und dessen Zusammensetzung meist unklar blieb. Ich möchte deshalb hier zwei Unterkiefer, von *Trematosaurus* abbilden, einen (Fig. 6 und 7) von normaler Größe von innen und außen und einer Riesenform von *Trematosaurus* aus dem Buntsandstein von Bernburg (Fig. 8), dessen Größe mit *T. Fuchsi* v. SEIDLITZ ungefähr übereinstimmt und wie dieser auch ein großes Individuum von *T. Brauni* sein dürfte. Das in der Geol. Landesanstalt in Berlin befindliche Original zeigt den linken Unterkieferast von außen und den linken Schädelrand. Ersterer ist 44 mm lang, vorn dünn und auf allen Deckknochen kräftig skulpturiert. Das Dentale weist ca. 50 kleine ziemlich gleichartige spitze Zähne auf. Entsprechend sind auch die der Maxille und Praemaxille. Innere größere Zähne sind von außen nicht sichtbar. Das Complementare ist durch das Quadratojugale verdeckt. Bemerkenswert sind die rückwärtige Verlängerung des Supraangulare zur Bildung eines postglenoidalen Fortsatzes, eine tiefe anscheinend tremale Rinne, die hinter dem Gelenk einsetzt und schräg nach vorne und unten bis in das Angulare verläuft, und eine horizontale Rinne in halber Höhe des Dentale, die ich an mehreren Unterkiefern beobachtete und nicht auf Verdrückung zurückführen möchte. Diese Form stammt aus dem bekannten Saurier-Niveau von Bernburg, das den oberen Lagen des Mittl. Buntsandsteins angehört.

Die Mannigfaltigkeit des stegocephalen Schädelbaues hält sich also bei den *Sclerocephali* in sehr engen Grenzen. Sie beschränkt sich auf einen Wechsel in der Länge der Schnauze, wobei der paläozoische *Sclerocephalus* und seine breitköpfigen Verwandten den Urtypus, Formen wie *Archegosaurus* und *Lonchorhynchus* das Extrem bilden, ferner in der Stellung der Augen, die ursprünglich die Mitte der Schädelänge einnehmen, dann aber in der Trias entweder nach hinten (*Capitosauridae*) oder nach vorn rücken (*Anaschisma*, *Metopias*).

Weniger auffällige Modifikationen werden hervorgerufen durch eine ungleichmäßige Ausbildung der einzelnen Teile der Schleimkanäle, worüber ja eine besondere Arbeit von ROY L. MOODIE veröffentlicht wurde und durch einzelne Spezialisierungen an der hinteren Grenze des Schädeldaches. Hier entstehen einerseits bei *Cochleosaurus* löffelfartige Fortsätze (vgl. dazu

die Beschreibung böhmischer Exemplare durch F. BROILI („Beobachtungen an *Cochleosaurus bohemicus* FRITSCH“, *Palaeontographica* LII, 1, 1905).

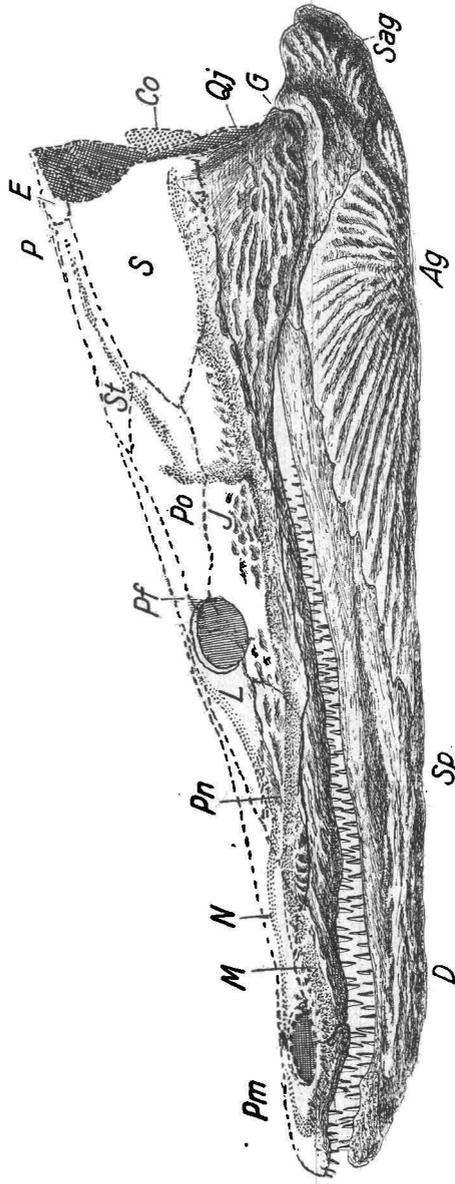


Fig. 8. Unterkiefer und Schädelrest eines sehr großen *Trematosaurus brauni* BURM. Mittl. Buntsandstein, Bernburg (Orig. Geol. Landesanstalt Berlin). *D* Dentale, *Sp* Spleniale, *Ag* Angulare, *Sag* Suprasquamale, *G* Kiefergelenk, *Qj* Quadratojugale, *Co* Condylus occipitalis, *S* Squamosum (Suprasquamosum), *E* Epioticum, *Tab* Tabulare, *Parietale*, *St* Supratemporale, *P* Parietale, *Po* Postorbitale, *Pf* Postfrontale, *L* Lacrymale, *Pn* Postnasale, *N* Nasale, *M* Maxillare, *Pm* Praemaxillare.

Bei *Capitosaurus* (*Gonioglyptus* v. HUENE) und *Tertrema* WIMAN schließen sich die für die *Hemispondyla* sehr charakteristischen oberen Ohreinschnitte durch eine Knochenbrücke zwischen den Epiotica und Squamosa gänzlich ab, so daß hier ein oberes Ohrloch entsteht. Da es bei den sehr niedrig organisierten Sumpfbewohnern vorkommt, nehme ich an, daß es mit deren Lebensweise im Wasser zusammenhängt und auf primitive Ohrverhältnisse zurückgeht, wie wir sie auch bei den merkwürdigen Panzerfischen im Silur von Oesel antreffen. Bei diesen ist noch das primitivste Ohr in Gestalt einer dorsalen trompetenartigen Ausmündung der Ductus endolymphatici erhalten. Andererseits finden wir eine viel umfangreichere Ohrgruben-Bildung bei *Cacops* und *Trematops*, die aber ganz andere Wege gefunden hat.

An der von mir 1911 vorgeschlagenen Einteilung der *Hemispondyla* glaube ich zwei Punkte ändern zu müssen. Einerseits konnte ich selbst durch Auffindung und Untersuchung eines neuen Vertreters der Plagiosterniden in der Trias von Halberstadt den Nachweis erbringen, daß dieser Formenkreis nicht, wie man aus der FRAASSchen Darstellung des schwäbischen Typus folgern konnte, in die Nähe der Branchiosauriden gehörte, sondern daß er mit voll verknöcherten Wirbeln zu den Miosauriern zu stellen ist.

Andererseits scheinen sich die *Sclerocephali* mit den *Branchiosauri* so eng zusammen zu schließen, daß sie mit ihrem typisch geschlossenen, also echt stegalen Schädeldach den neuen *Trematocephali* des west-amerikanischen Perms schärfer gegenüberzustellen sind. Ich möchte daher vorschlagen, nunmehr die Klasse der *Hemispondyla* JKL. in zwei Unterklassen zu zerlegen, die erste primitivere als *Holostega*, die andere durch die Bildung einer eigenartigen Schläfengrube spezialisierte als *Trematostega* zu bezeichnen. Die einzelnen Typen würden sich diesen Abteilungen etwa in folgender Weise unterordnen lassen:

Klasse *Hemispondyla* JKL. 1909

Unt. Kl. A. *Holostega* JKL. n. n. mit ganz geschlossener Schläfenregion und dermalen Ausbildung der oberen Knochen der Occipitalregion.

1. Ordnung: *Branchiosauri* mit der Familie der Branchiosauriden.
2. Ordnung: *Acanthostomi*, zu denen wohl außer *Acanthostoma* auch amerikanische Formen aus dem Karbon von Ohio gehören.
3. Ordnung: *Sclerocephali*. Hierhin die primitiven *Sclerocephalidae* mit breit dreieckigen Schädeln im unteren Perm und der neue *Lyrocephalus* aus der Trias von Spitzbergen, ferner die *Archegosauridae* mit dem permischen *Archegosaurus*, den triadischen *Trematosauridae* (*Trematosaurus* von Bernburg, mit *Tertrema*, *Platy-*

stega und *Aphaneramma* von Spitzbergen), die *Micropholidae*, *Cochleosauridae*, *Eryopidae*, *Metoposauridae*, die *Mastodontosauridae* (einschließlich *Anaschisma*), *Capitosauridae* (einschl. *Cyclotosaurus*, *Parotosaurus* n. g.).

Unt. Kl. B. *Trematostega* n. nom. Hierher die nordamerikanischen Formen *Trematops* und *Cacops* mit eigenartigem Cavum tympani in der Schläfenregion. Bei diesen Formen scheinen auch die oberen Knochen der Occipitalregion bereits zur Bildung der muskulierten Hinterwand des Schädels umgebildet zu sein.

Letztere Typen kennzeichnen sich durch den Mangel an Tremal- oder Schleimkanälen als Landbewohner oder wenigstens als Tiere, die gewöhnlich außerhalb des Wassers lebten. Damit steht im Einklang die Vergrößerung ihres schalleitenden Apparates durch Ausbildung eines Cavum Tympani bei den *Cacopsiden* und *Trematopsiden* zwischen dem Kiefer- und Ohrbogen, also an der typischen Stelle, wo sich bei allen höheren Tetrapoden der Gehörapparat ausbildet. Dieser tritt zwar mit dem primären Ohr in Verbindung, indem die Schallwellen in die primäre Ohrblase geleitet werden, aber ursprünglich ist offenbar im Wasser nur ein Ohr vorhanden, das auf die Funktionen reagierte, die wir heute bei den höheren Formen als Nebenfunktionen des Ohres ansehen. Im typischen stegalen Schädel der Fische und ältesten Tetrapoden scheinen nur diese primitiven Ohrfunktionen vorhanden gewesen zu sein, die dorsal im Ohreinschnitt mündeten. Charakteristisch ist, daß bei *Cacops* die erste schalleitende Ohrbildung sehr umfangreich ist. Erst der innere Ausbau dieser Organe ermöglichte, das bei *Cacops* noch riesengroße Trommelfell so zu konzentrieren und zu spezialisieren, daß es bei den Säugetieren ganz klein geworden ist. Bei *Trematops* tritt mit diesen Veränderungen zugleich eine starke Reduktion des Gewichtes des Schädels dadurch ein, daß hinter der Nase eine Art Präorbitallücke und hinter der Orbita eine Schläfenlücke entsteht. Auch die Panzerung der Rückenlinie steht wohl mit dem Landleben im Einklang.

Die eigenartige Spezialisierung dieser Formen in der Schädelbildung und der großen „Trias-Labyrinthodonten“ in der Entwicklung ihrer Wirbel kennzeichnet noch besonders deutlich die Selbständigkeit der Klasse gegenüber den holospondylen Stegocephalen, die ich als Klasse der *Miosauria* zusammenfaßte.

Nach Abschluß dieses Berichtes (1918) ist O. ABEL: „Die Stämme der Wirbeltiere“ erschienen (Berlin-Leipzig 1919), worin auch den Hemispondylen ein breiter Raum gewidmet ist. ABEL hält darin an der Ein-

heit der Stegocephalen und an ihrer Zugehörigkeit zu den Amphibien fest, Punkte, zu denen ich im vorhergehenden mehrfach Stellung genommen habe. Eine eingehende Besprechung erfuhr zunächst die Wirbelsäule, die ABEL wesentlich im Anschluß an H. GADOW und H. SCHWARZ in 6 Typen sondert: 1. den rhachitomen, 2. den stereospondylen, 3. den embolomeren, 4. den pseudozentralen, 5. den notozentralen, 6. den gastrozentralen. Ich muß demgegenüber daran festhalten, daß die ersten 3 Typen nur verschiedene, teils ontogenetische, teils phylogenetische Phasen des hemispondylen Typus bilden und ihnen alle übrigen Typen gegenüberstehen, bei denen ich wesentliche Unterschiede in der Skelettanlage nicht als erwiesen ansehe, und die ich daher als holospondyl zusammenfaßte. Sehr ausführlich ist ferner der Schädelbau der „Stegocephalen“ besprochen pag. 233—253, bei dem ABEL der v. HUENESchen Auffassung der Deckknochen folgt. Die inneren Knorpelknochen und der Unterkiefer sind im Anschluß an v. HUENE und BROOM namentlich auf Grund von Beobachtungen an *Eryops* besprochen und die Öffnungen (Durchbrüche) des Stegocephalenschädels sind zum ersten Mal zusammenfassend dargelegt. Abgesehen von den Nares, Orbitae, dem Foramen parietale und dem F. magnum unterscheidet ABEL eine Fenestra internasalis oder Fazialgrube, die aber wohl nur eine Lücke in der Verknöcherung bildete und wie bei Selachiern durch eine Membran geschlossen war, eine Fen. praeorbitalis oder Wangengrube (bei *Trematops*, *Loxomma*), eine Fen. palatinalis oder Gaumengrube, eine Fen. basitemporalis, Gaumenschläfengrube an Stelle der unteren Schläfengrube von BOAS, eine Fen. posttemporalis oder hintere Schläfenöffnung, die ich wesentlich als Fossa jugularis deutete, eine Fen. pteroccipitalis, die meines Erachtens nicht, wie ABEL annimmt, von hinten in die Schläfengrube führt, sondern den Einschnitt darstellt, der zwischen der primären Occipitalregion und der rückwärts vorgezogenen Quadratregion des Kiefergelenkes entstand. In ihr liegt oben bei *Cyclotosaurus* und anderen die dorsale Ohröffnung, die ABEL mit der seitlichen bei *Cacops* und *Trematops* als Cavum oticale zusammenfaßt. Auch die Bezahnung, Schulter und Beckengerüst, Gliedmaßen und Rippen, Panzerung und Körperform der Stegocephalen sind hier zum erstenmal durchgreifend besprochen und wie alles in diesem Werke ABELS mit morphologisch klar rekonstruierten Abbildungen verständlich gemacht. Es ist aber zu beachten, daß der Kreis von ABELS Stegocephalen wie gesagt wesentlich weiter gefaßt ist, als unsere Hemispondylen, und daß sich viele hier herangezogenen Spezialisierungen gerade auf die höher stehenden Holospondylen beziehen. Betreffs der kurzschwänzig rekonstruierten Typen möchte ich daran er-

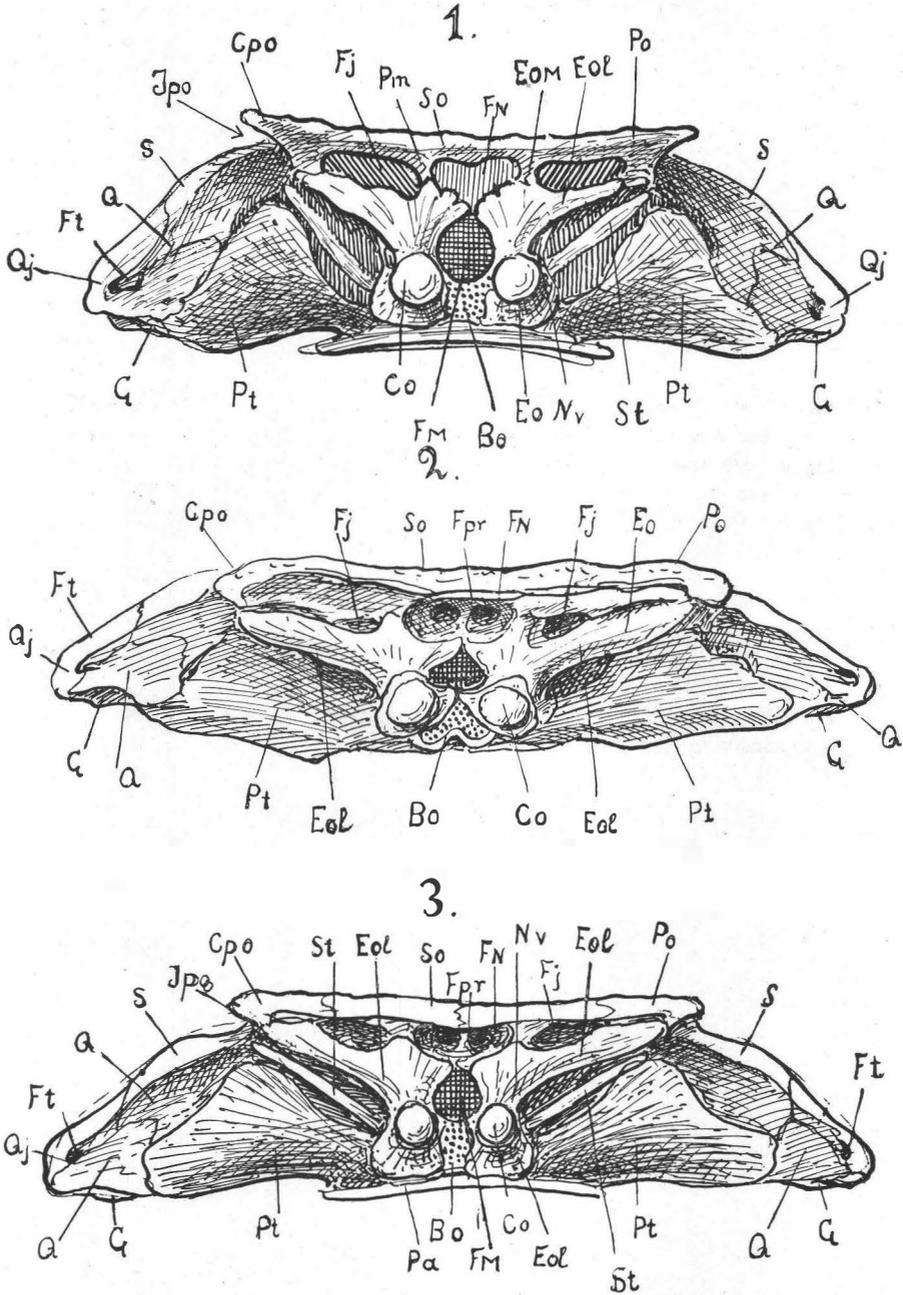
innern, daß das Aufhören der Ossificationen im Schwanz kein Beweis für dessen Kürze zu sein braucht, daß vielmehr die Schwanzwirbel größtenteils knorplig persistierten und deshalb keine Reste hinterließen. Ich habe das seinerzeit an *Archegosaurus* und Branchiosauriden nachweisen können und nehme es als sicher auch für die großen „Labyrinthodonten“ der Trias an, mindestens soweit sie sich durch Schleimkanäle als Wassertiere erweisen. Die neue Rekonstruktion von *Mastodonsaurus* Fig. 220 scheint deshalb und auch aus allgemeinen physiologischen Gründen nicht haltbar.

ABELS System beginnt mit den *Rhachitomi* — als ersten Ordnung mit den Familien der *Archegosauridae*, *Trimerorhachidae*, *Eryopidae*, *Trematopsidae*, *Dissorophidae* (*Cacopsidae*), *Aspidosauridae*, *Zatrachyidae*, *Micropholidae*, *Labyrinthodontidae* und *Plagiosauridae*. Als weitere Ordnung folgen die *Embolomeri* mit den *Cricotidae* und die *Phyllospondyli* mit den *Branchiosauridae* und *Acanthostomatidae*. In dieser Anordnung möchte ich vor allem darauf hinweisen, daß *Plagiosaurus* entgegen der Annahme ABELS sicher keine stereospondylen, sondern holospondyle Wirbel besitzt, und also aus diesem Kreise ganz ausscheiden muß. Die embolomere Wirbelverknöcherung steht in keinerlei Gegensatz zu den älteren Ossifikationsformen der Archegosauriden, so daß auch ihr Typus *Cricotus* wohl bei diesen belassen werden kann. Schließlich scheinen mir die texanischen Formen um *Cacops*, *Dissorophus*, *Trematops* und *Aspidosaurus* mit ihrer eigenartigen Ohrbildung einen so weit abseits stehenden Typus von Land- oder mindestens Sumpfbewohnern zu bilden, daß ihre Familien nicht gleichwertig den Familien der typisch stegalen Hemispondylen eingereiht werden dürfen. Alles in allem bietet aber natürlich die vortrefflich illustrierte Bearbeitung ABELS die beste derzeitige Übersicht über die Mitglieder aller dieser Formenkreise.

Erklärung zur Tafel I

- Fig. 1. Hinterseite des Schädels von *Parotosaurus (Capitosaurus) nasutus* H. v. MEYER aus dem mittl. Buntsandstein von Bernburg. Orig. Univ. Sammlg. Halle.
- Fig. 2. Dieselbe Ansicht von *Parotosaurus (Capitosaurus) Helgolandiae* H. SCHRÖDER aus dem unteren Buntsandstein von Helgoland in ihrem fossilen Zustande.
- Fig. 3. Dieselbe, Rückseite restauriert.

Bo Basioccipitale, *Co* Condyli occipitales, *Cpo* Cornu postotiale, *Eo* Exoccipitale, *Eom* dessen Processus dorsalis, *Eol* dessen Proc. lateralis, *Fj* Foramen jugulare, *Fm* Foramen magnum, *Fn* Fossa nuchalis, *Fpr* Fossa proatlantica, Proatlas-Grube, *Ft* Foramen Tympani, *G* Mandibular-Gelenk des Quadratum, *Ipo* Incisura parotica, *Pa* Parasphenoid, *Po* Paroccipitale, *Pt* Pterygoid, *Q* Quadratum, *Qj* Quadratojugale, *S* Squamosum, *So* Supraoccipitale, *St* Stapes.



JAEKEL, Hemispondylen