

Noyca Freuz 1922

A 5051

Neubeschreibung des Trias-Heroseuriers  
Tribelesodon

Aus: Palaeontologische Zeitschrift  
Bd. V.  
Berlin 1922.

# Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers *Tribelesodon*

Von Dr. FRANZ BARON NOPCSA

Mit 1 Tafel und 7 Textfiguren

Zu den palaeontologisch interessanteren, leider jedoch schlecht erhaltenen triassischen Reptilien gehört das von BASSANI im Jahre 1886 als *Tribelesodon longobardicus* beschriebene. Weitere Erwähnungen des Tieres finden sich in Arbeiten BOULENGERS und des Verfassers; dann wurde eine (allerdings nicht verkleinerte, sondern vergrößerte) Photographie des Stückes und eine verfehlte Rekonstruktion des Schädels von G. v. ARTHABER in dieser Zeitschrift 1921 veröffentlicht. Eine Kritik dieser Rekonstruktion habe ich in dieser Nummer selbst gegeben.

Ich erhielt zur Untersuchung des Stückes 1902 von der damals kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien eine Subvention von 200 Gulden; eine weitere Untersuchung nahm ich 1904 vor. Die beigegebenen Photographien stammen aus dem Jahre 1902. Der Rest ist auf Platte und Gegenplatte erhalten. Er zeigt einen mehr oder weniger entzwei gespaltenen Schädel, mehrere entzwei gespaltene Wirbel, zahlreiche Rippen und eine große Anzahl langer Röhrenknochen. Die gegenseitige Lage aller Knochen ist aus meiner, von ARTHABER veröffentlichten Photographie erkennbar; sie wurde durch das Kopieren der Negative von Platte und Gegenplatte auf ein Papier erzielt und deshalb wirkt sie wie ein Röntgenogramm.

Bei einem erheblichen Teile der Knochen wurde 1904 die Knochen- substanz entfernt, so daß sich jetzt deren Negativabdrücke zeigen; an diesen sieht man etwas mehr, als auf der Photographie, im übrigen wurde 1902, um das Stück photographieren zu können, die schwarze Matrix weiß bemalt. Die Photographien bringen daher nur subjektives und nicht objektives zum Ausdruck. Als Platte will ich in Folgendem das Stück bezeichnen, das den Ausguß der Hirnhöhle zeigt, als Gegenplatte das andere. Infolge der neuen Präparation sind viele von BASSANIS Angaben hinfällig geworden, es wird daher auf diese nicht weiter eingegangen.

1. Schädel. Der Schädel ist auf beiden Platten ziemlich schlecht erhalten, doch ergänzen sich die Reste wenigstens zum Teil; auf der Hauptplatte erkennt man außer der Hirnhöhle einen linken langen schlanken Unterkiefer, darüber ein linkes bezahntes Maxillare, hinter dem Maxillare einen Teil des rechten Unterkiefers, der unter dem rechten Maxillare verschwindet. Über dem rechten Maxillarfragment liegt ein Fragment des linken Maxillare und vor diesen ein bezahntes linkes Praemaxillare; vom rechten Praemaxillare sieht man nur wenig. Wie man sieht, sind die Schädelemente erheblich disloziert.

Auf der Gegenplatte kann man an dem auf der Platte erhaltenen Unterkiefer einige Einzelheiten erkennen, außerdem ist hier der rückwärtige Teil des linken Oberkiefers besser erhalten und aus der Kombination der auf beiden Platten erkennbar erhaltenen Resten ergibt sich das in der Fig. 1 gegebene Gesamtbild.

Das Praemaxillare ist etwas länger als hoch und trägt mehrere kegelförmige, an der Basis etwas verdickte, unten aber zugespitzte Zähne; es zeigt ferner, daß die Nasenöffnung weit vorn am Schädel lag und erinnert so an *Ornithosuchus*, ist aber vom Praemaxillare der Pterosaurier verschieden.

Das Maxillare ist ein hoher, dreieckiger Knochen, dessen Hinterrand darauf hinzuweisen scheint, daß eine ziemlich große Praeorbitalöffnung vorhanden war; hierdurch wird die Diaptosaurier-Natur des Restes fixiert. Vielleicht ist in der Rekonstruktion der praeorbitale Durchbruch zu groß gezeichnet. Die Augenöffnung glaube ich so wie bei den Pseudosuchiern und bei den primitiven Pterosauriern dreieckig annehmen zu dürfen, ihre Lage wird durch den Gehirnraum gegeben. Der Gehirnausguß zeigt sich als vorn etwas eingezogene Röhre, die gegen rückwärts kugelförmig anschwillt. Leider läßt sich über die Form des Gehirnes gar nichts sagen; doch war es offenbar relativ groß und hierin gibt sich eine entfernte Ähnlichkeit mit den Pterosauriern zu erkennen.

Recht wichtig scheint der allerdings negative Zug zu sein, daß bei der allgemeinen Zerdrückung des Schädels das keinesfalls besonders dicke Quadratbein nicht losgelöst wurde. Dies weist auf seine feste Verwachsung hin, wie solche namentlich den Pterosauriern, teilweise auch den Pseudosuchiern und in hohem Grade den Krokodiliern zukommt. Dieser Umstand trennt *Tribelesodon* gut von den Squamaten.

Der Unterkiefer erinnert an Pseudosuchier und Pterosaurier. Er hat eine lange schlanke Form und ist 31,5 mm lang. Seine Höhe nimmt gegen das rückwärtige Ende der Zahnreihe hin allmählich zu, erreicht

3 mm und nimmt dann ziemlich unvermittelt ab. Ein emporragerender Kronfortsatz fehlte sicher. Die mutmaßliche Länge des alveolentragenden Teiles betrug etwa 14 mm. Ein postartikularer Fortsatz, wie etwa bei den Krokodilen, war offenbar nicht vorhanden. Hierdurch erinnert der Rest an die Pseudosuchier oder Pterosaurier, und dadurch, daß das Angulare im rückwärtigen Drittel des Kiefers auch auf dessen Außenseite übertritt, wird die Ähnlichkeit mit diesen Gruppen noch erhöht. Ein Unterkieferdurchbruch wie bei den Krokodilen oder auch den Ornithosuchiern fehlt allerdings bei *Tribelesodon* und hierdurch erinnert der Kiefer wieder mehr an die Pterosaurier, bei denen dieser Durchbruch nicht immer auftritt oder, wenn vorhanden, wenigstens meist klein ist (Ausnahme: *Dimorphodon*). Bei den Pseudosuchiern ist dieser Durchbruch meist groß; klein ist er nur bei *Mesosuchus*.

Versucht man aus den bekannten spärlichen Resten unseres Tieres einen Schädel zu rekonstruieren, so gelangt man zu einem Typus, der stark an den der Pseudosuchier gemahnt, aber infolge der Kürze des Unterkiefers und infolge seines sonstigen Baues auch einige Pterosaurierzüge aufweist.

Ein Merkmal, wodurch *Tribelesodon* von den Pseudosuchiern ebenso abweicht wie von Pterosauriern, liegt im Bau der Zähne. Die Zwischenkieferzähne und die vorderen Zähne des Dentale sind, soweit

sie erhalten sind, alle spitz, gegen die Basis hin etwas gebläht und an der Basis wieder etwas verengt. Die Zähne des Maxillare und die gegenüberliegenden des Dentale zeigen noch zwei kleine Zinken unterhalb und vor und hinter ihrer Spitze. Ähnliche mehrzinkige Zähne finden sich bei den Orthopoden, z. B. *Echinodon Becklessi*; doch treten hier stets mehrere Zinken auf. Dreizinkige Zähne finden sich, worauf schon SEELEY hinwies, bei manchen Squamaten, so z. B. bei *Cnemidophorus*, *Amblyrhynchus* und *Ameiva*. Auch bei diesen Squamaten sind die vorderen Zähne relativ einfach. Die Ähnlichkeit der Zähne von *Tribelesodon* und den genannten Squamaten ist wohl als konvergente Anpassung an die gleiche Nahrung zu deuten. Ähnliche Maxillarzähne

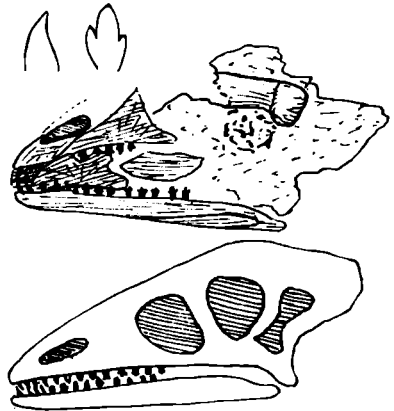


Fig. 1. Die Schädelreste von *Tribelesodon* und dessen Rekonstruktion (1/1), daneben stark vergrößert zwei Zähne.

sind bei den Pseudosuchiern noch nicht bekannt, entsprechend der karnivoren Natur dieser Tiere. Unter den Pterosauriern finden sich bei dem liassischen *Dimorphodon* im rückwärtigen Teile des Unterkiefers andere und zwar kleinere Zähne als weiter vorn, und diese Eigentümlichkeit weist darauf hin, daß es auch unter den Pterosauriern in dem Lias noch immer Formen gab, bei welchen an den Zähnen Arbeitsteilung auftrat. Aus dem Zahnbau weitreichende systematische Folgerungen ziehen zu wollen, scheint mir nicht am Platze; als generisches oder spezifisches Merkmal kommt er aber wohl in Betracht.

2. Wirbel. Nur wenige Wirbel von *Tribelesodon* sind gut erhalten, von mehreren kennen wir aber Fragmente. Man kann im ganzen 12 Wirbel zählen und auf die Existenz von 16 schließen, die im allgemeinen in einer wenig gestörten ungefähr S-förmigen 15 cm langen Linie liegen. Die am besten erhaltenen liegen in der Mitte, die vordersten sind am schlechtesten erhalten, die rückwärtigen wieder besser.

Als Reste der vordersten Wirbel haben drei Knochentrümmer zu gelten, die alle ungefähr viereckigen Umriß haben und auf der Hauptplatte einen Bogen bildend hintereinander unterhalb des Unterkiefers liegen. Diese Fragmente zeigen, daß die Wirbel dieser Region nicht verlängert waren; zu einer genaueren Beschreibung sind sie aber zu schlecht erhalten. Immerhin zeigen sie, daß die Wirbel ungefähr in natürlicher Lage liegen. Weitere besser erhaltene Wirbel, die ihrer Lage nach in der Fortsetzung der fragmentären gelegen sind, beginnen auf der Hauptplatte und der Gegenplatte dort, wo auf der Gegenplatte die Spitze des einen Maxillarknochens fehlt. Hier kann man sechs, die Mitte der beiden Platten einnehmende Wirbel zählen. Ihr Negativabdruck ist auf beiden Platten gut erhalten; es scheint sich um Lendenwirbel zu handeln. Eine Abbildung dieser Wirbel ist in Fig. 2 gegeben. Das 6 mm lange Zentrum dieser Wirbel ist an beiden Enden konkav, doch ist die Aushöhlung keine sehr tiefe; die Basis des Zentrums ist quer flach, längs schwach konkav. Beiderseits verlaufen an der Basis scharfe Kanten, welche die Basis gegen die Flanken begrenzen und gegen die beiden Enden des Zentrums in einem schwachen Bogen ausinandertreten. Die Flanken des Zentrums sind von oben nach unten unbedeutend konvex, längs schwach konkav und zeigen, daß das Zentrum seitlich stark komprimiert war. Eine neurozentrale Suture läßt sich nicht erkennen, auf der halben Höhe des Wirbels sieht man aber einen starken Processus transversus, der am Negativabdruck als tiefe Höhlung auftritt. Die Prae- und Postzygapophysen stehen nicht weit vor, sie sind eher klein und liegen horizontal. Der Wirbelbogen bedeckt fast

den ganzen Neuralkanal und trägt eine breite Neurapophyse, die etwas niedriger als lang ist und von dem einen Ende des Bogens fast bis an das andere reicht. Die Gesamthöhe eines Wirbels beträgt, das Zentrum mit einbegriffen, 7 mm. Foramina pneumatica waren nicht vorhanden und so liegt bei aller Ähnlichkeit darin und in der bikonkaven Natur ein erheblicher Unterschied von den ihnen sonst ähnlichen Wirbeln der Pterosaurier. Die niedrigen Neurapophysen sind von jenen der Pseudosuchier verschieden und deuten auf eine etwas andere Funktion der Wirbelsäule. Es scheint, als ob der antero-posteriore Zug an der Wirbelsäule von *Tribelesodon* weniger stark gewesen wäre, als bei den Pseudosuchiern, ein Charakter, der sich bei aus arborikolen Fallschirmtieren hervorgegangenen Flugtieren findet, wie bei den Fledermäusen und auch bei *Draco volans*.

Vom Sacrum ist bei *Tribelesodon* nur ein Wirbel und auch dieser nur im Querschnitt erhalten, außerdem liegt ein Knochen vor, den ich für eine Sacralrippe halte. Der auf der Gegenplatte liegende in Fig. 2 abgebildete Sacralwirbel zeichnet sich durch seinen großen Neuralkanal aus, der 2 mm Durchmesser erreicht, gegen 1 mm bei den Dorsalwirbeln. Rechts ist an ihm eine größere Sacralrippe befestigt, von der aber nicht feststeht, ob sie nicht beschädigt ist; außerdem ist dieser Wirbel durch die Dicke seines Bogens charakterisiert. Sein Zentrum ist unten abgeflacht, basale Kanten sind vorhanden. Auf der Dorsalseite bildet der

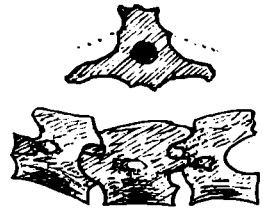


Fig. 2. Lendenwirbel und Querschnitt eines Sacralwirbels, unbedeutend vergrößert.

Bogen eine breite Fläche, aus der die Neurapophyse kaum herausragt; hier ist demnach wieder eine Neurapophysenreduktion bemerkbar. Die oberhalb des Sacralwirbels liegende, isolierte Sacralrippe hat etwa trapezoiden Umriß. An der einen Schmalseite ist sie viel stärker verbreitert, so daß Vorsprünge entstehen; hier trat sie offenbar mit den Sacralwirbeln in Kontakt; die andere Schmalseite ist kurz. Von den Längsseiten ist die eine, nämlich die obere, schwach konvex, die andere ziemlich stark konkav, und es scheint daher, als ob diese Sacralrippe nicht horizontal gelegen hätte, wie bei den Lepidosauriern, sondern vertikal, sonst müßte man zwei konkave Längsseiten erwarten.

Die drei erhaltenen vorderen Schwanzwirbel der Hauptplatte sind kräftig, 5 mm lang und haben einen relativ gut entwickelten, breiten Dornfortsatz, der aber nicht mehr so breit ist wie an den Rückenwirbeln und daher auf eine relativ größere Beweglichkeit des Schwanzes hin-

weist. Das Costoid war mit den Zentren noch nicht verwachsen, seine Ansatzstelle zeigt sich am Zentrum als tiefe rauhe Rinne. Das Zentrum selbst ist runder und lateral weniger komprimiert als an den Rückenwirbeln und macht daher einen viel robusteren Eindruck. Auch dies ist ein Merkmal, das bei Pterosauriern öfters vorkommt. Die Gesamthöhe eines Schwanzwirbels beträgt wie jene der Rückenwirbel 7 mm. Rücken- und Schwanzwirbel erinnern, wie aus der Beschreibung hervorgeht, stark an die entsprechenden Wirbel von *Rhabdopelix*, dessen Wirbel jedoch procoel sind.

Von den Rippen von *Tribelesodon* sind sehr zahlreiche Fragmente vorhanden, das längste mißt 25 mm; leider ist aber keine einzige Rippe ganz erhalten und nicht einmal das läßt sich entscheiden, ob die Rippen ein- oder zweiköpfig waren. Ob Bauchrippen vorhanden waren, läßt sich gleichfalls nicht entscheiden; einige der vielen rippenförmigen Fragmente könnten von Bauchrippen herkommen. Es scheint, als ob knorpelige, parasternale Elemente vorhanden gewesen wären, einige flache, gezähnelte, hautartige Gebilde in der Mitte der Hauptplatte lassen sich wenigstens so deuten, doch sind sie sehr schlecht erhalten.

3. Hinterextremität. Auf der Hauptplatte sind beide Hinterextremitäten von *Tribelesodon* erhalten, auf der Gegenplatte sieht man nur die linke. Die langen Knochen dieser Extremitäten sind hohl, doch ist ihre Wand nicht übermäßig dünn.

Das Femur, die Tibia, die Fibula, die Zehen und Teile des Mittelfußes sind am linken Fuße besser erkennbar, die Fußwurzelknochen und der Rest des Mittelfußes am rechten.

Das obere Ende des 43,5 mm langen Femur ist an der Hauptplatte erkennbar; es ist wie abgeschnitten. Seitlich zeigt es oben eine kleine schwach konkave Fläche, dann folgt eine etwas dünnere, etwa halsartige Stelle und an diese stößt dann in einem sehr offenen, fast unmerklichen, stumpfen Winkel ein langer und fast gerader im Querschnitt runder Schaft, der distal eine schwache Krümmung aufweist. Vergleicht man diesen Knochen mit dem Femur der Pseudosuchia, so sieht man, daß er viel schlanker, gleichzeitig aber auch gerader gebaut ist. Seine Dimensionen erinnern stark an *Aracoscelis*, dessen Femur gleichfalls gerade, schlank und hohl ist. Mit *Dimorphodon* besteht gleichfalls Ähnlichkeit, doch müßte dann die proximale Konkavität des Femur als Bruchfläche gedeutet werden, längs der das Caput femoris vom Femur abbrach. Eine solche Annahme ist freilich statthaft.

Als Tibia und als Fibula sind zwei 37 mm lange Knochen zu deuten, die etwas kürzer sind als das Femur und nebeneinander liegen,

dabei oben divergieren, was allerdings nur infolge ihrer Dislokation eintrat. Ursprünglich lagen sie wohl so, daß sie in der Mitte des Unterschenkels divergierten, wodurch der Bau dieses Teiles, um die schlankfüßigen Formen zu erwähnen, an die Pseudosuchier, die Varaniden, *Araeoscelis* und die Proterosaurier erinnert, aber vom Bau des Pterosaurierfußes abweicht.

Auf diesen langen und schlanken Unterschenkel folgte ein gut ossifizierter Tarsus, der am rechtsseitigen Fuße recht gut erhalten ist. Im Gegensatze zu *Araeoscelis*, wo die Tarsalia zwei markante Reihen bilden, deren proximale Elemente groß sind, erinnern die Tarsalia von *Tribelesodon* wegen ihrer gleich großen Stücke eher an den Tarsus der Pseudosuchier und im allgemeinen noch mehr an den der Pterosaurier, wobei ich namentlich auf *Dimorphodon* weise. Einzelheiten sind allerdings nicht festzustellen. Dieser Hinweis ist besonders deshalb wichtig, weil er trotz der Verschiedenheit der Tibia auf ähnliche Funktion des Fußes hinweist.

An die kleinen Tarsalia schließen sich fünf lange schlanke Metatarsalia von ungefähr gleicher Größe und scheinbar gleicher Länge an: das letzte steht aber keineswegs fest, denn an beiden Füßen sind nur schlechte Abdrücke der Knochen sichtbar und am linken Fuße scheinen die einzelnen Metatarsalia verschiedene Dicke zu haben; sie zeigen allerdings dieselbe Anzahl. Namentlich ist hier ein Metatarsale dicker und kürzer als der Rest; es hat 2 mm Dicke, wogegen die Dicke der übrigen unter 1 mm bleibt. An diese Metatarsalia, die auf einen jedenfalls langen Mittelfuß weisen, schließen sich links mehrere Phalangen an. Jene der ersten Reihe haben 8 mm Länge.

Versuchen wir uns die Metatarsalia und überhaupt den ganzen Fuß auf Grund der linken Extremität zu rekonstruieren, so gelangen wir zu einem Fuß, der wegen der gleichen Länge der ersten Phalangenreihe der 2.—4. Zehe an den *Scleromochlus*-Fuß unter den Pseudosuchiern und an den *Dimorphodon*-Fuß unter den Pterosauriern gemahnt. Dies verstärkt die schon gewonnene Ansicht einer gleichen Funktion der Füße beider Tiere und steht auch mit dem Wirbelbau in Einklang.

Mit der Schilderung des Fußes von *Tribelesodon* sind jene Teile erschöpft, über die sich Sicheres aussagen läßt und man muß wenigstens teilweise zu Hypothesen greifen, um die folgenden Elemente zu identifizieren.

4. Schulter- und Beckengürtel. Zum Schultergürtel und zum Becken gehören offenbar jene sechs flachen Knochen, die zerstreut um



die Sacralwirbel liegen. Man kann vier Arten von Knochen unterscheiden, zwei Knochentypen sind paarig, zwei Typen sind unpaar, von letzteren ist einer symmetrisch.

Zuerst sei der symmetrische Knochen der Gegenplatte besprochen, da er in die Mittellinie des Körpers gehört. Ich halte ihn für ein Sternum. Er ist längs etwas konvex, quer stark konvex, dabei in der Mitte gerundet und seitlich beiderseits abfallend, also dachförmig, etwa wie das Sternum eines Casuar, zeigt aber herzförmigen Umriß. An der Spitze ist die Abdachung stärker, am stark konkaven gegenüberliegenden Rande schwächer. Hier fehlt ein Stück des Knochens. Unter den Pseudosuchiern und den mit ihnen verwandten Reptilien suchen wir ein solches Sternum vergebens und auch unter den Pterosauriern kommt nichts ganz gleiches vor; bedenkt man aber, daß unter den Pterosauriern das Sternum auffallend breit ist, ferner, daß das Sternum des kleinflügeligen *Pterodactylus spectabilis* eine Wölbung aufweist, daß ihm aber noch der vorspringende Kiel fehlt, der das *Cycnorhamphus*-Sternum, das Sternum von *Pteranodon* und endlich das von *Rhamphorhynchus* charakterisiert, und schließt man endlich daraus, daß auch die primitiven Pterosaurier gewiß noch kein gekieltes Sternum hatten, dann kann man auch in dem Sternum von *Tribelesodon* einen Knochen sehen, der sich dem Pterosauriersternum anschließt, aber auf schlechtes Flugvermögen hinweist (Fig. 3). Auch mit dem breiten flachen Sternum der Lepidosaurier kann man unser Sternum vergleichen; daß aber trotz dieser Ähnlichkeit *Tribelesodon* kein Lepidosaurier ist, geht sowohl aus dem Bau des von dem Schädel nicht losgelösten Quadratoms, als auch aus der Struktur der noch zu besprechenden Beckenelemente hervor. So treten ganz allmählich immer mehr und mehr Eigenschaften auf, die *Tribelesodon* mit den Pterosauriern verbinden.

Den asymmetrischen unpaaren Knochen, der glücklicherweise intakt ist, möchte ich für ein eusuchier- oder pterosaurierartiges Praepubis halten. Dieser Knochen ist an dem einen Ende schaufelartig, breit, mißt hier transversal 10,5 mm und ist dabei flach, am anderen Ende ist er dünner, bloß 3,5 mm breit und deutlich gestielt. Am Ende ist der Stiel etwas verdickt, als ob hier eine gelenkige Verbindung stattgefunden hätte. Von dem Stiele verläuft eine Vertiefung gegen vorn, die sich in der asymmetrischen Schaufel verliert. Da nur eine einzige Kontaktfläche am Knochen auftritt, kann man ihn wohl für nichts anderes als für ein Praepubis halten; an ein pseudosuchierartiges Pubis oder ähnliches zu denken, wozu die Vertiefung verlockt, scheint wegen der Form nicht möglich. Die Länge dieses Knochens beträgt 12 mm.

Das Praepubis von *Rhabdopelix* ist viel schlanker, ferner ist es auffallend klein, immerhin aber ähnlich.

Das Vorhandensein des Praepubis ist nicht nur für *Tribelesodon* selbst, sondern auch für die Herkunft der Pterosaurier wichtig. Vergleicht man das Praepubis von *Tribelesodon* mit dem der Pterosaurier, so sieht man, daß es bei *Tribelesodon* relativ am breitesten ist und daß sich dann später allmählich dies *Tribelesodon* ähnliche, schaufelförmige Praepubis aller älteren Pterosaurier (*Dimorphodon*, *Pterodactylus*), und zwar sowohl der langschwänzigen als auch der kurzschwänzigen Formen, in einen bandförmigen Knochen verändert (*Rhamphorhynchus*, *Nyctosaurus*). Die schaufelförmige stärkere Form ist also die primitive, und da sich nun ein schaufelförmiges Praepubis auch bei den Krokodilen findet, halte ich dies, im Einvernehmen mit VON HUENE,

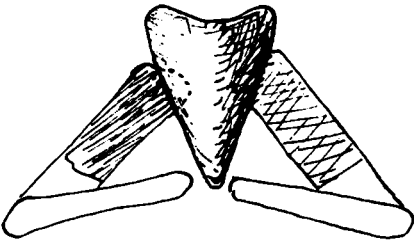


Fig. 3. Rekonstruktion des Schultergürtels (8/5 der natürl. Größe).

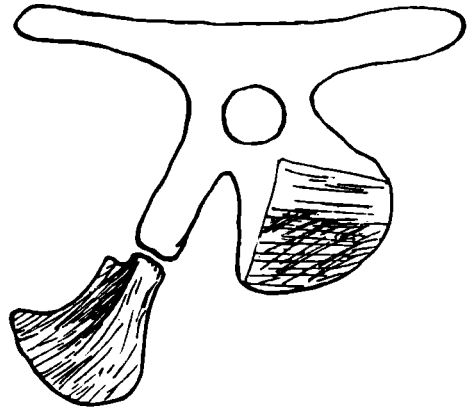


Fig. 4. Rekonstruktion des Beckens (8/5 der natürl. Größe).

für denselben Knochen wie bei den Pterosauriern, allerdings nicht, wie VON HUENE meint, für eine Neuerwerbung dieser Tiere, sondern, wie ABEL annimmt, für altes Erbgut. Die Wichtigkeit dieses Zuges für die Stammesgeschichte der Pterosaurier wird am Schlusse besprochen werden.

Weniger als über die bisher besprochenen Elemente von Schulter und Becken läßt sich über die paarigen Stücke sagen. Das eine Paar ist im allgemeinen flach und, wie ein Stück der Hauptplatte zeigt, von vermutlich rechteckiger Form, aber recht schlecht erhalten. Dieses Paar könnte distalen Scapulafragmenten entsprechen, wie sich solche bei den Pseudosuchiern finden; man kann aber auch an pseudosuchierartige Ischia denken, denn distal rechteckige Ischia kennt man bei *Euparkeria* und *Browniella*, wogegen die Pterosaurier im allgemeinen

schmalere Schulterblätter und andere Ischia haben. Ilia sind diese Knochen kaum.

Die beiden anderen Stücke sind z. T. noch schlechter erhalten als die besprochenen, sie sind aber relativ große, flache, scheibenförmige Knochen, von denen der eine, auf der Gegenplatte liegende in seiner jetzigen Erhaltung von zwei geraden, sich rechtwinklig treffenden Bruchrändern und einem vielleicht natürlichen viertelkreisförmigen Rande begrenzt wird. Bei diesen beiden Stücken kann man nur an Ischia oder Pubes denken. Durch die erste dieser Annahmen wird die Deutung der rechteckigen Stücke als Ischia unmöglich, sie dürften Scapulae sein. Bei der weiteren Frage, ob die scheibenförmigen Stücke Ischia oder Pubes sind, fällt hauptsächlich ins Gewicht, daß die langgestielten Praepubes scheibenförmige Pubes unwahrscheinlich machen. Vergleicht man nun nach dieser etwas komplizierten Überlegung die Scheiben mit den Ischia der Pterosaurier, dann sieht man, daß sie sich ganz gut als Fragmente pterosaurierartig gebauter Ischia bestimmen lassen. Versucht man auf Grund des so gewonnenen Befundes das *Tribelesodon*-Becken zu rekonstruieren, so gelangt man ganz ungezwungen zu einem Gesamtbilde des Beckens, das Pterosauriercharakter (Fig. 4) hat.

5. Vorderextremität. Nach den bisher aufgefundenen Zügen kann es nicht wundernehmen, wenn *Tribelesodon* Flügel aufweist, und daher kann man nun an die Bestimmung jener problematischen langen Knochen treten, die das Skelett im Kreise umrahmen. Im ganzen handelt es sich um nicht weniger als neun Knochen, von denen der eine (Nr. 9) sich in der Nähe der Halswirbel befindet und aus zwei Bruchstücken besteht, die möglicherweise zueinander gehören. Die übrigen Stücke bilden eine Serie von acht scheinbar zusammengehörigen Knochen, von denen aber unter den Phalangen des linken Fußes zwei übereinander liegen. Bei der Deutung dieser Knochen ist nach der Identifizierung der meisten Teile des Skelettes entweder die Deutung als abnorm lange Halswirbel (*Doratorhynchus*) möglich, oder es liegen abnorm lange Caudalwirbel vor (*Tanystrophaeus*), oder es handelt sich um Extremitäten. Gegen die Deutung als Wirbel spricht in erster Linie der Umstand, daß an einer Stelle zwei Stücke genau aufeinander und zueinander parallel liegen, ohne daß der lineare Zusammenhang der übrigen Knochen gestört wäre, dann widerspricht dieser Deutung aber namentlich das Auftreten verknöchelter Sehnen. Sehnen an und für sich widersprechen zwar nicht der Deutung der Stücke als stark verlängerte Wirbel, wohl aber widerspricht dieser Deutung das Auftreten

von Sehnen, die zwei symmetrische Gruppen bilden. Auf der Hauptplatte kann man einen Ausstrahlungspunkt für die Sehnen in der Nähe des rechten Metatarsus erkennen, auf der Nebenplatte einen Ausstrahlungspunkt in der Nähe des Ischiums.

Wenn wir die neun langen Knochen von dort, wo ihr kleinster an das Hinterhaupt herantritt, laufend nummerieren und diesen Nr. 1 nennen, so liegt das zweitgenannte Ausstrahlungszentrum zwischen den Knochen Nr. 4 und 5, dann folgt noch ein weiterer Knochen Nr. 6, unter diesen liegt der Knochen Nr. 7 und letzterem schließt sich dann der Knochen Nr. 8 an. Zwischen Nr. 7 und 8 liegt das zweite Ausstrahlungszentrum der Sehnen. Im übrigen artikulieren 1 bis 6 untereinander und Nr. 7 mit Nr. 8. Aus dem ersten Ausstrahlungszentrum erstrecken sich mehrere lange Sehnen gegen den Knochen Nr. 1, von dem zweiten aus ziehen mehrere gleichfalls lange und dünne Sehnen gegen das freie Ende von Nr. 8. In beiden Fällen verdünnen sich die Sehnen vom Ausstrahlungszentrum aus bedeutend, außerdem divergieren sie gegen die freien Enden. Diese gegenseitig symmetrische Anordnung der Ausstrahlung der Sehnen und die Artikulationsverhältnisse zeigen klar, daß es sich nicht um eine Serie von langen Wirbeln, sondern um paarige Organe handelt und zwar um entgegengesetzt orientierte. Eine gegenseitige Orientierung neun langer und röhrenförmiger Knochen kann ausschließlich dann erfolgen, wenn sich pterosaurierartige Flügel am Bauche eines Tieres so quer übereinander legen, daß sie teilweise parallel zu liegen kommen. Daß eine derartige postmortale Lage bei einem schlechten Flieger gar nicht unmöglich ist, läßt sich daraus entnehmen, daß sie, allerdings nur schwach markiert, auch bei manchem kleinen *Pterodactylus* auftritt. So muß man trotz aller schweren Bedenken (Mangel eines Carpus und weiterer (?) Phalangen) in den neun langen Knochen unseres Tieres Vorderextremitäten erkennen.

Nun handelt es sich noch um die Bestimmung der einzelnen Knochen. Die maßgebenden Knochen, die eine Bestimmung der Flügelknochen in zusammenhängenden Skeletten von Flugsauriern erleichtern, sind außer dem Humerus natürlich Radius und Ulna, denn diese liegen nebeneinander; es muß sich daher an dieser Stelle auch unsere Knochenreihe verdoppeln. Daß jene Verdoppelung, wo der sechste und siebente Knochen aufeinander liegen, nicht als diese Verdoppelung aufgefaßt werden kann, wird aus der Sehnenanordnung erkennbar. Nun liegt eine zweite, allerdings undeutliche Verdoppelung innerhalb der Knochenreihe 1—6 auch an dem fünften Knochen vor, indem hier ein Längsspalt,

allerdings nur undeutlich, zwei nahe beieinander liegende Knochen trennt. So kommen wir auf diese Weise zu dem Ergebnis, daß der doppelte Knochen Nr. 5 dem Radius und der Ulna und daher Nr. 6 dem Humerus entspricht. Der vierte Knochen ist dann natürlich ein Metacarpale und drei, zwei und eins sind Phalangen. Da das Ausstrahlungszentrum der Sehnen zwischen den Knochen Nr. 4 und 5 liegt, entsprangen die Sehnen in der Gegend des Carpus.

Aus dieser Erkenntnis folgt aus der Länge der Knochen, daß der Knochen Nr. 8 gleichfalls einer ersten Phalange entspricht und 7 ein Metacarpale darstellt. Da der abseits liegende Knochen, den wir Nr. 9 nannten, so lang ist wie die dritten Phalange, dürfte er der dritten Phalange der anderen Hand entsprechen und zu der zweiten gehört vielleicht jenes kleine, im übrigen unbestimmbare Fragment am Plattenrande, das in der Fortsetzung der ersten Phalange liegt.

Der als Humerus bestimmte Knochen zeigt auf den ersten Blick eine für Reptilien recht ungewöhnliche Form. Es ist 28 mm lang und proximal 5 mm dick. Sein proximales Ende, das leider etwas flachgedrückt ist und dem Beschauer wohl die Dorsalansicht zeigt, hat eine vorspringende Gelenkrolle in der Mitte. Außen liegt eine außergewöhnlich kleine Crista deltoidea, die hoch oben ansetzt. Auf der Außenseite selbst erhebt sich eine Crista, die wegen der Flachdrückung des Knochens jetzt stark hervortritt und offenbar dem teres major zum Ansatz diente. Auch der Musculus subscapularis und Musc. scapulo-humeralis waren scheinbar relativ stark entwickelt. Im allgemeinen ist der Humerus unseres Tieres viel dünner als bei den meisten Pseudosuchiern der Trias, aber immerhin stärker als bei *Scleromochlus*. Vom Humerus der Pterosaurier unterscheidet er sich gut durch seinen schwachen Deltoidfortsatz. Sein distales Ende ist nicht erhalten, die schwache Entwicklung des proximalen Endes ist aber an und für sich schon äußerst wichtig, denn sie zeigt mit Bestimmtheit, daß *Tribelesodon* eines noch so geringen aktiven Fluges vollkommen unfähig war. Hierdurch unterscheidet sich *Tribelesodon* stark von allen Pterosauriern und verhält sich daher biologisch zu ihnen ebenso, wie *Galeopithecus* zu den Chiropteren. Eine Ähnlichkeit mit dem Humerus von *Struthiomimus* ist unverkennbar.

Von Ulna und Radius läßt sich leider viel weniger als vom Humerus sagen, denn diese Knochen sind stark aufeinander gepreßt, so daß sie sich nicht einmal gut trennen lassen. Ihre Länge dürfte ungefähr 24 mm betragen haben. Carpalia sind nicht unterscheidbar.

Der als Flugfingermetacarpale zu deutende 21 mm lange Knochen ist kürzer als Ulna und Radius, die Phalangen sind wieder länger und stets ist eine Gelenkfläche konvex, die andere flach konkav. Ihre Dimensionen gehen im allgemeinen aus der von ARTHABER gegebenen Figur hervor. Die Länge der ersten Phalange beträgt 26, die der zweiten 22 mm, die dritte war offenbar noch länger. Ob jene schwachen dünnen Knochen, die auf der Nebenplatte neben Ulna und Radius liegen, weiteren kleinen Extremitäten-Phalangen entsprechen und auf eine Pterosaurierhand weisen oder ob dies nur Sehnen sind, die längs des Armes hinziehen, muß vorläufig fraglich bleiben. Als Gegenstücke zu diesen Resten sind auf der Hauptplatte einige spärliche Reste erhalten, die in dem Dreieck liegen, das durch Radius und Ulna des rechten Flügels, durch die Tarsalia des rechten Fußes und die Phalangen des linken Fußes begrenzt wird. Hier handelt es sich allerdings nur um ganz kleine Stücke. Andere Reste der kleineren Phalangen sind auf den Platten nicht bekannt.

Sehr wichtig sind die verknöcherten Sehnen, die sich längs der Flügel von *Tribelesodon* hinziehen. Bei rezenten Vögeln treten schwache Sehnenverknöcherungen mehrfach auf; bald findet man solche längs der Wirbel, bald aber längs des Fußes. Das Vorkommen von verknöcherten Sehnen an einem Körperteil, der dringend der Versteifung bedarf, ist physiologisch nicht unmöglich. Bei *Tribelesodon* ziehen die Sehnen, wie sich dies am linken Flügel schön zeigt, vom Metacarpale zu den Phalangen und dabei krümmen sich ihre distalen freien Enden und wenden sich von den Knochen ab. Die längste meßbare Sehne erreicht 82 mm Länge. Da die Sehnen alle beim Metacarpale beginnen, zeigen sie, daß der Flugfinger steif war, seine Bewegungsmöglichkeit lag also im Carpus, und da nun beim Gleitfluge bei *Tribelesodon* das erhebliche Gewicht des Körpers von einem einzigen Finger getragen werden mußte, dessen Gelenke aber keine Anpassung an eine Versteifung zeigen, so ist die Sehnenentwicklung des Flügels als eine Versteifung eines noch unbeholfenen Flugfingers erklärlich.

Rekonstruktion und Vergleiche. Da von *Tribelesodon*, wie aus der Beschreibung hervorgeht, ziemlich viele Knochen bekannt sind, die, wenn auch mit Vorbehalt, gedeutet werden konnten, so kann man seine Rekonstruktion versuchen. Bei der Annahme eines mäßig langen Halses ließ ich mich von der Tatsache leiten, daß die meisten eidechsenartigen Reptilien einen mäßig langen Hals haben, ferner davon, daß dies die Halsform der meisten primitiven Diaptosaurier ist. Die Annahme eines langen Schwanzes wird bei der Rekonstruktion des Tieres durch die Dicke und Länge der vordersten Schwanzwirbel bedingt.

Für einen näheren Vergleich mit unserem langfüßigen Reptil kommen vorerst natürlich nur nackthäutige Reptilien in Betracht, es entfällt also der bepanzerte Teil der Pseudosuchier (*Aetosaurus*, *Stegomus*), dann entfallen alle tridactylen Formen, mithin die Coelurosaurier, und so bleiben zum Vergleich außer den Pterosauriern nur die schwach bepanzerten Ornithosuchier und der kleine *Scleromochlus* übrig.

Da sich bei Flughauttieren natürlich in erster Linie die distalen Extremitätenabschnitte verändern, weil sie die Flughaut zu tragen haben, so lassen sich Untersuchungen über die Flügelentwicklung solcher Formen am besten dadurch anstellen, daß man die Humeruslänge als konstant ansieht, denn dieser Knochen wird beim Fliegen zwar ganz erheblich verstärkt, aber keineswegs gedehnt, und er wahrt daher auch seine Länge im Verhältnis zum Rumpfe. Deshalb ist er als Maßeinheit besser verwendbar als etwa das von ARTHABER verwendete Metacarpale.

Das Verhältnis des Oberarmknochens zum Vorderarm ist in abgerundeten Zahlen:

	bei <i>Tribelesodon</i>	10 : 10	
	„ <i>Scleromochlus</i> . . .	10 : 9	
bei <i>Dimorphodon</i> . . .	10 : 9	bei <i>Pterodactylus</i> . . .	10 : 13
„ <i>Rhamphorhynchus</i> . . .	10 : 16	„ <i>Pteranodon</i> . . .	10 : 15

Eine Gesetzmäßigkeit des Verhältnisses ist innerhalb der beiden Gruppen der Pterosaurier in der Zunahme der Länge des Vorderarmes erkennbar und ferner sieht man auch, daß sich in diesem Punkte *Dimorphodon*, *Scleromochlus* und *Tribelesodon* ähneln.

Das Femur verhält sich zur Tibia

	bei <i>Tribelesodon</i> .	wie 10 : 9	
	„ <i>Scleromochlus</i> .	„ 10 : 11	
bei <i>Dimorphodon</i> . . .	wie 10 : 16	bei <i>Pterodactylus</i> . . .	wie 10 : 16
„ <i>Rhamphorhynchus</i> „	10 : 12	„ <i>Pteranodon</i> . . .	„ 10 : 16

Auch in diesem Punkte zeigt *Tribelesodon* recht primitive Proportionen, die an *Scleromochlus* erinnern.

Das Verhältnis von Femur zu Metatarsus ist bei den Pterosauriern, bei *Scleromochlus* und *Tribelesodon* ungefähr das gleiche, es beträgt nämlich

	bei <i>Tribelesodon</i> . . .	10 : 4	
	„ <i>Scleromochlus</i> . . .	10 : 5	
bei <i>Dimorphodon</i> . . .	10 : 4	bei <i>Pterodactylus</i> . . .	10 : 4
„ <i>Rhamphorhynchus</i> . . .	10 : 6	„ <i>Pteranodon</i> . . .	10 : 4

Auch das Verhältnis der Tibia und des Metatarsus schwankt nur wenig, es ist nämlich

	bei <i>Tribelesodon</i> . . . . .	10 : 5		
	„ <i>Scleromochlus</i> . . . . .	10 : 5		
bei <i>Dimorphodon</i> . . . . .	10 : 3		bei <i>Pterodactylus</i> . . . . .	10 : 3
„ <i>Rhamphorhynchus</i> . . . . .	10 : 5		„ <i>Pteranodon</i> . . . . .	10 : 3

Was endlich das Verhältnis von Humerus + Vorderarm zu Femur + Unterschenkel + Metatarsalknochen betrifft, so zeigt sich auch hier, daß *Tribelesodon* eher an *Scleromochlus*, als an die Pterosaurier erinnert. Es beträgt dieses Verhältnis

	bei <i>Tribelesodon</i> . . . . .	10 : 27 -		
	„ <i>Scleromochlus</i> . . . . .	10 : 21		
bei <i>Dimorphodon</i> . . . . .	10 : 14		bei <i>Pterodactylus</i> . . . . .	10 : 12
„ <i>Rhamphorhynchus</i> . . . . .	10 : 10		„ <i>Pteranodon</i> . . . . .	10 : 11

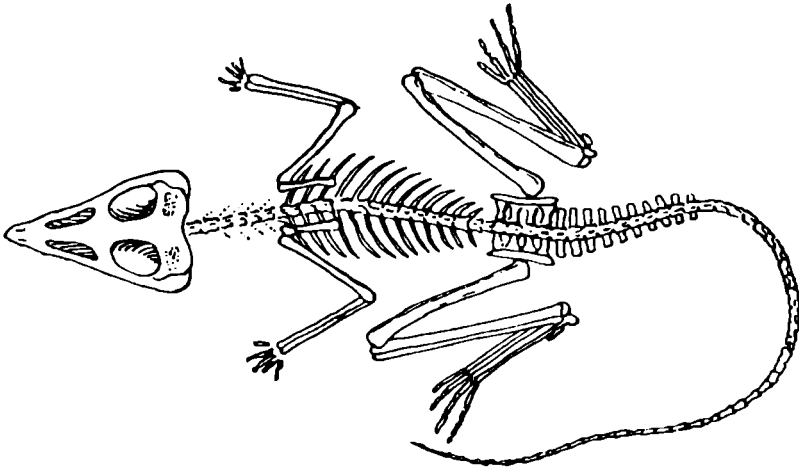


Fig. 5. Rekonstruktion von *Scleromochlus* (nach A. S. WOODWARD).

Man erkennt aus diesen Vergleichen, daß *Tribelesodon* in vielem an *Scleromochlus* erinnert, sich aber von ihm durch seine Flugfinger unterscheidet; betrachtet man *Tribelesodon* als eine den Ahnen der Pterosaurier nahestehende Form, so zeigt sich, daß er nicht von *Scleromochlus* stammen kann, denn dieser ist in seinen Proportionen, obzwar ihm ein Flugfinger fehlt, pterosaurierartiger als das italienische Fossil und infolgedessen muß *Tribelesodon* von einer Form stammen, die etwas andere Proportionen aufwies.

Die Flugfingerproportionen sind, wie zu erwarten ist, bei *Tribelesodon*, bei den Pterodactylen und bei den Rhamphorhynchiden verschieden. Es liegen mir Diagramme der Flügel von *Dimorphodon*, *Scaphognathus*,



*Dorygnathus*, *Campylognathus*, *Rhamphorhynchus longicaudus*; *R. Münsteri*; *R. Gemmingi*; *R. curtimanus*, *Pterodactylus scolopaciceps*; *P. pulchellus*; *P. scolopaciformis*; *P. longirostris*, *P. antiquus*; *P. Winkleri*; *P. micronyx*<sup>1)</sup>; *Ornithodesmus*, *Cycnorhamphus*, *Pteranodon* und *Nyctosaurus* vor, die so konstruiert wurden, daß auf einer Abszisse sieben, dem Humerus, dem Unterarm, dem Metacarpus und den vier Phalangen

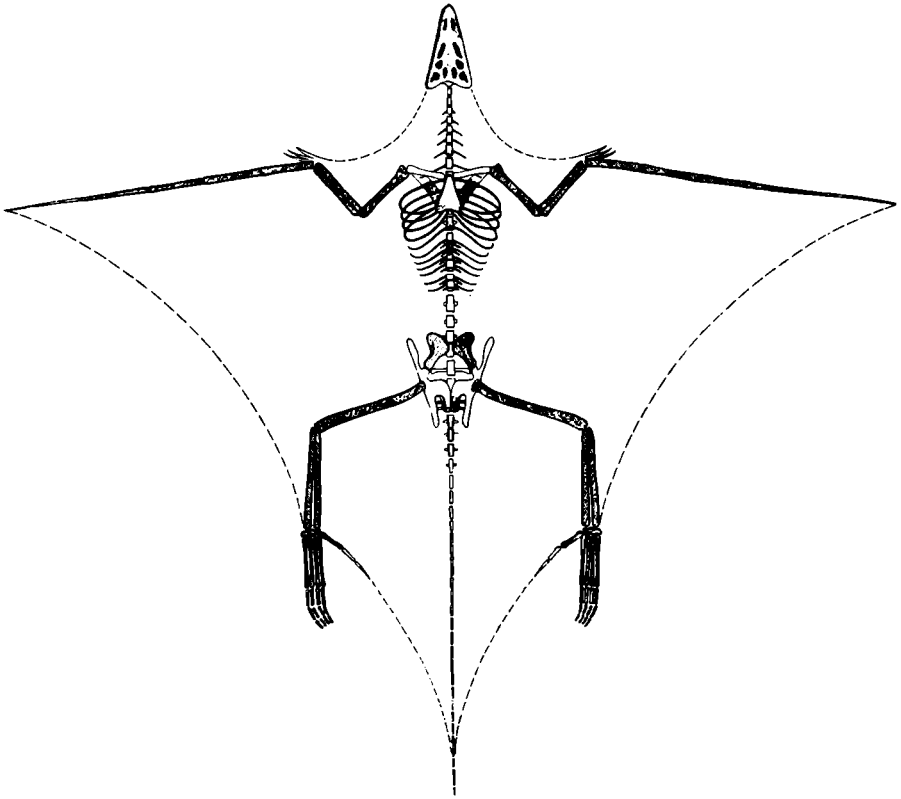


Fig. 6. Rekonstruktion von *Tribesodon* (Schädel von oben, hypothetisch).

entsprechende, gleich weit (etwa 30 mm weit) voneinander liegende Punkte markiert und auf deren Ordinaten die Verhältniszahlen dieser Knochen zur Humeruslänge in Millimetern aufgetragen wurden. Die Humeruslänge galt hierbei als 10 mm. Nach diesen Auftragungen wurden die Endpunkte der Ordinaten miteinander verbunden und dies ergibt dann

<sup>1)</sup> Ich benutze absichtlich die in den Originalbeschreibungen verwendeten Speziesnamen, um ein Nachprüfen zu erleichtern.

für jedes einzelne Tier eine mehrfach gebrochene, aber sehr instruktive Kurve.

Die primitiven *Rhamphorhynchidae* charakterisieren sich, wie diese Kurven zeigen, alle dadurch, daß sich das Längenverhältnis von Humerus und Metacarpus fast nicht ändert, ferner dadurch, daß das Flügelwachstum bei den Lias-Rhamphorhynchiden hauptsächlich als eine

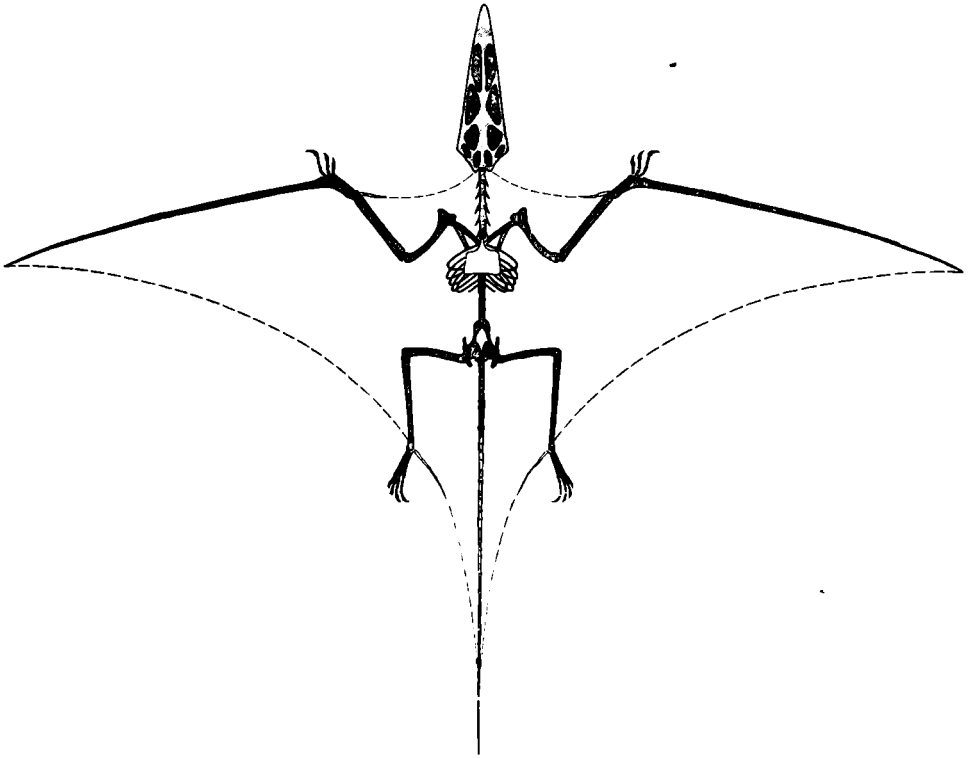


Fig. 7. Rekonstruktion von *Dimorphodon* (Schädel von oben, Sternum hypothetisch).

Verlängerung der zweiten bis dritten Phalange auftritt (*Dimorphodon*, *Dorygnathus*, *Campylognathus*, *Scaphognathus*), daß aber Radius und Ulna etwas verlängert werden (*Campylognathus*) und die vierte Phalange stets relativ kurz bleibt. Bei den oberjurassischen Rhamphorhynchiden tritt zu dem noch mehr verstärkten Wachstum der schon bei den primitiven Formen wachsenden Elemente noch eine Verlängerung der vierten Phalange, so daß diese die dritte bald an Länge übertrifft (*Rhamphorhynchus*). Bei den Pterodactyliden kann man im

allgemeinen erkennen, daß anfänglich das Wachstum am Vorderarme schwach, an der ersten Phalange stark auftritt (*Pterodactylus scolopaceiceps*, *P. pulchellus*, *P. antiquus*, *P. longirostris*) und daß es später den Metacarpus beeinflußt (*Cycnorhamphus*, *Ornithodesmus*, *Pteranodon*); die vierte Phalange wird vom Wachstum bei diesen Tieren wenig berührt. Ob die kleinen Pterodactylen, wie ARTHABER meint, junge Formen der großen sind und wie sich die kleinen Spezies eventuell auf die großen verteilen, braucht hier nicht erörtert zu werden, denn es ist für Wachstumsvorgänge nicht wichtig, da sich diese phylogenetisch und ontogenetisch mehr oder weniger decken dürften, es sei denn, daß eine Änderung der Lebensart vorliegen würde, die Veränderungen nach sich zieht. Vielleicht ergibt sich eine Gelegenheit, alle Pterosaurier von diesem Gesichtspunkte aus einmal zu revidieren. Derzeit weist jedenfalls die Gesamtheit der Veränderungen der Flügelglieder darauf, daß das Wachstum des Pterosaurierflügels bei allen Formen zuerst das vorletzte Glied betraf, dann stark die zweite Phalange, wenig der Unterarm herangezogen wurden, noch später das starke Wachsen des Flügels durch die Streckung der ersten Phalange erfolgte und der Metacarpus zuletzt an die Reihe kam. So sehen wir, wie das Längenwachstum im Flügel die einzelnen Knochen nicht gleichzeitig betrifft, sondern nacheinander. Wir werden hierdurch zu der allgemein wichtigen Annahme genötigt, daß das besonders rapide Wachstum eines dieser Knochen aufhörte, wenn die bei gleichem Materialaufwande höchste zulässige Schlankheit des Knochens erreicht war, und daß in diesem Stadium ein anderer Knochen für ihn eintrat, bei dem ein gleiches Längenwachstum noch möglich war, ohne größeren Materialaufwand zu fordern.

Vergleichen wir nun die Flügelentwicklungskurve von *Tribelesodon* mit jener aller genannten Formen, so sehen wir vor allem, daß namentlich Ulna und Metacarpus bei *Tribelesodon* im Verhältnis zum Humerus kurz sind und dann, daß die Phalangenstreckung am dritten Gliede auftritt, also so wie bei den langschwänzigen Formen des Lias. So steht der *Tribelesodon*-Fallschirm am Anfang einer Reihe, die von *Dimorphodon* zu *Dorygnathus* hinführt.

Auch in bezug auf sein Sternum unterscheidet sich *Tribelesodon* von allen Pterosauriern, endlich ist auch die Praepubis durch die Dicke ihres proximalen Endes und ihre breite schaufelförmige Gestalt auffallend primitiv.

Die hier durchgeführten Vergleiche zeigen, daß *Tribelesodon* eine Form ist, die eher noch mit den langschwänzigen Rhamphorhynchiden verwandt ist, als mit den wohl aus langschwänzigen Formen entstandenen

kurzschwänzigen Pterodactylen, aber man kann ihn doch nicht zu den Rhamphorhynchiden stellen.

Die Proportionen seiner Flügel und seine großen Füße erinnern, wie ich schon 1907 erwähnte, an die Galeopitheciden unter den Mammaliern, und er unterscheidet sich also in bezug auf sein gewiß noch nicht entwickeltes Flugvermögen gut von allen Pterosauriern. Er war ein des aktiven Fluges noch unfähiges Fallschirmtier. Dies bringt *Tribelesodon* den Ahnen der Pterosaurier nahe und nötigt, für ihn eine eigene Familie aufzustellen. Diese Familie muß *Tribelesodontidae* heißen, und die Definition dieser Familie muß demnach lauten: „Kleine Fallschirmtiere mit diapsid gebautem Schädel mit praeorbitaler Öffnung (?), Quadratum unbeweglich (?), Unterkiefer ohne Durchbruch; Hals-, Rücken- oder Schwanzwirbel nicht verlängert; Sternum gewölbt; Praepubis gestielt und schaufelförmig, Ischium groß und flach; Vorderextremität mit einem kurzen Flugfinger, Humerus schlank, Crista deltoidea unbedeutend; Hinterextremität lang, Femur etwas länger als Tibia und Fibula, vier sehr gestreckte und gleich lange Metatarsalia“.

Als wahrscheinlich muß gelten, daß auch das Genus *Rhabdopelix* trotz seiner procoelen Wirbel zu den Tribelesodontiden gehört und so ergibt sich, daß die Familie *Tribelesodontidae* zwei Genera umfaßt:

1. Genus *Tribelesodon*, Wirbel bikonkav, Praepubis breit, einzige bekannte Spezies *Tr. longobardicus* mit dreizinkigen rückwärtigen Zähnen; mittlere Trias, Besano.
2. Genus *Rhabdopelix*, Zähne konisch, Wirbel procoel, Praepubis schlank, Spezies *Rhabdopelix longispinus*: Trias, Gwynedd (Pa), Nordamerika.

Für die Auffassung der Phylogenie der Pterosaurier ist *Tribelesodon* wichtig, denn er zeigt, daß die Pterosaurier zwar von *Scleromochlus*-artigen Formen stammen dürften, aber kaum vom *Scleromochlus* selbst. Die Lage des Quadratoms und der gleiche Bau des Praepubis der Krokodile und der primitiven Pterosaurier weist auf nahe Verwandtschaft dieser Gruppen, sonst sind sie allerdings in Schädelbau und Körperform scheinbar recht verschieden.

So sehr die genannten, durch Panzer, Sumpfleben und Raubtiernatur einerseits, Arborikolie und Flug andererseits bedingten Differenzen auf den ersten Blick auffallend groß zu sein scheinen, kann ich sie doch nicht für sehr wichtig halten. Wenn man die typischen Pseudosuchier und die Parasuchier miteinander vergleicht, so sieht man, daß sich die äußerlich Krokodilgestalt aufweisenden Parasuchier

zu *Ornithosuchus* etwa so verhalten, wie sich auch alle bepanzerten Krokodile zu ihrer zwar noch unbekanntem, aber gewiß panzerlosen primitiven Form verhalten haben müssen. Abstrahieren wir einmal das, was bei den krokodilähnlichen Parasuchiern als Abweichung von den Pseudosuchiern und als Anpassung an das karnivore Sumpfleben erscheint, vom Bau der jetzigen Krokodile, so können wir als den Ahnen der Krokodile eine Triasform rekonstruieren, die, weil von Pseudosuchiern stammend, eventuell noch einen praeorbitalen Durchbruch, aber sicher schon ein Praepubis hatte, nur schwach bepanzert und von lacertoider Gestalt war. Diese Form müßte „Prokrokodil“ heißen.

Außer diesen allgemeinen phylogenetischen Überlegungen ist noch zu betonen, daß sich unter allen Reptilien nur bei den Pterosauriern und bei den Krokodilen die Trennung der beiden Herzhälften anbahnt. Bei den Krokodilen kann diese partielle Trennung tatsächlich beobachtet werden und außerdem kann man erkennen, daß hier nur jene eigentümliche Funktion den völligen Verschluß des Foramen Panizzae hindert, die es beim später erworbenen Tauchvermögen der Eusuchier, also phylogenetisch relativ spät annahm. Bei den Pterosauriern läßt sich zwar der feinere Bau des Herzens nur erschließen, doch weist ihre Hirnform und ihre Fähigkeit, während des Fluges andauernd Energie zu entfalten (zuerst von WATSON betont), auf relativ hohe Temperatur und auf rein arterielles Blut hin. Da ich die Ursachen, weshalb ich die Pterosaurier für warmblütig halte, an anderer Stelle ausführlich gegeben habe, genügt hier dieser Hinweis. So zeigen sich in dem Bau der Krokodile und Pterosaurier tiefliegende, durch Verwandtschaft bedingte Parallelismen.

Ein lacertoides, primitives, arborikoles „Prokrokodil“, das sich also zu der Landform so verhielt, wie *Scleromochlus* zu *Ornithosuchus*, kann ebenso gut der Vorfahre der Pterosaurier, wie ein naher Verwandter der Sumpfkrokodile gewesen sein, und hierdurch ist nun auch die Erklärung dafür gefunden, weshalb *Scleromochlus* in seinen Dimensionen zwar an *Tribelesodon* erinnert, von ihm aber etwas abweicht. Er ist nämlich ein arborikol gewordener Pseudosuchier und kein arborikol gewordenes „Prokrokodil“. Ein direkter Anschluß der Pterosaurier an die leicht gebauten Pseudosuchier, wie er bisher angenommen wird, scheint mir übrigens auch deshalb unmöglich, weil der Bau des Pubis die beiden Gruppen trennt, und außerdem spricht für die Existenz einer Form von nicht lacertoidem Bau in der Ahnenreihe der Krokodile und der Pterosaurier die Reduktion des Schultergürtels selbst. Daß diese in ihrer Ursache noch nicht erkannte Reduktion nicht durch das Krokodilleben bedingt wird, zeigt ihr Fehlen bei den Parasuchiern.

## Neubeschreibung d. Trias-Pterosauriers Tr.

Dass auch bei den sehr primitiven "Prokrokodiliern" die Knochen relativ dünn waren, ist sehr wahrscheinlich; pneumatisch waren sie aber wohl kaum, und so ist denn die Pneumatizität bei Dinosauriern, bei Vögeln und Pterosauriern wohl dreimal erworben haben; bei Vögeln (Moa) und vielen Dinosauriern geriet sie übrigens wieder in Verlust. Ein ganz sicherer Anschluss der Pterosaurier an die übrigen fossilen Reptilien wird trotz dieser Erörterungen natürlich erst dann möglich werden, wenn man die Ahnen der Krokodile kennt.



Platte und Gegenplatte von *Tribelesodon longobardicus* Bassani aus der oberen Mitteltrias von Besano (Lombardei). Nat. Grösse.