

SENCKENBERGIANA

Wissenschaftliche Mitteilungen

herausgegeben von der

Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
in Frankfurt a. M.

Selbstverlag der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Inhalt

F. DREVERMANN: Über einen Schädel von *Trematosaurus brauni* BURMEISTER, — W. WENZ: Landschnecken aus den marinen Sanden der tortonischen Stufe des Wiener Beckens von Vöslau und Soos, — O. H. SCHINDEWOLF: Neue Beiträge zur Kenntnis der Stratigraphie und Paläontologie des deutschen Oberdevons, — W. EITEL: Bemerkungen zu einer Untersuchung von K. LEW-KONJA über die von HORNSTEIN im Basalt des Bühl bei Kassel gefundenen Eisenknollen, — H. LEHMANN: *Scutellerinae*.

Eingegangen: 15. Februar 1920

Über einen Schädel von *Trematosaurus brauni* BURMEISTER Mit 3 Abbildungen von **Fr. Drevermann**

Diese Arbeit lag 1914 druckfertig als Beitrag zu einer geplanten Festschrift zum 70. Geburtstag E. KAYSER's vor, blieb unter dem Druck der Verhältnisse mit anderen Beiträgen unveröffentlicht (vorl. Notiz: Centralbl. f. Min., 1914, Nr. 20) und wurde nach den neueren Arbeiten vor allem von HAUGHTON und WIMAN ergänzt. Ich habe WIMAN auch hier zu danken, daß er mir diese neuen Publikationen zugänglich machte.

Der hier beschriebene Schädel wurde auf meine Bitte im Jahre 1912 durch den inzwischen leider verstorbenen Geheimrat L. EDINGER, den berühmten Gehirnforscher, von dem mittlerweile ebenfalls verstorbenen Steinbruchbesitzer O. MERKEL in Bernburg

erworben und dem Senckenbergischen Museum geschenkt. Bei vorsichtiger Präparation zeigte sich nicht nur die Oberseite prachtvoll erhalten, sondern der glückliche Umstand, daß der ganze Schädel in einer weichen Tonschicht lag, ermöglichte auch die Freilegung der Unterseite und des Hinterhauptes, die dem Präparator CHR. STRUNZ vorzüglich gelang. Nachher habe ich selbst mehrere Wochen mit der Präpariernadel unter starker Vergrößerung am Innern des Schädels gearbeitet, und so ist schließlich auch hier die Freilegung gelungen. Ich habe die Präparation zunächst nur unternommen, um selbst den Bau eines primitiven Tetrapoden-Schädels genau kennen zu lernen; da aber die Unterseite und das Hinterhaupt von *Trematosaurus brauni* bisher nur von BURMEISTER 1849 und H. v. MEYER 1856/58 abgebildet worden sind und die Zeichnungen von BURMEISTER der Wirklichkeit nicht übermäßig nahe kommen, während H. v. MEYER'S Material offenbar sehr ungenügend war, so glaubte ich meine Beobachtungen als einen Beitrag zur Kenntnis dieses häufigsten deutschen Trias-Stegocephalen niederschreiben zu sollen.

Mein dankbares Gedenken gilt in erster Linie dem freundlichen Geber, ferner Herrn O. MERKEL für die Mitteilung seiner Beobachtungen über die Größenverhältnisse des *Trematosaurus*, die er in jahrelanger Sammeltätigkeit anstellte und die heute kaum mehr möglich sind, da die Schätze in alle Welt zerstreut wurden.

Das Vorkommen von Bernburg faßt J. WALTHER als Ablagerung aus einem fischreichen See auf, wo sich die gewaltigen Lurche sammelten. Ich möchte eher glauben, daß es sich um eine allmählich durch Eintrocknen zusammenschrumpfende Wasserfläche handelte, und daß durch die Verkleinerung des Lebensbezirkes die Fauna zusammengedrängt wurde, ähnlich wie nach meiner Auffassung an dem berühmten Perm-Fundort Lebach. Die Leichen der Bernburger Stegocephalen trieben längere Zeit umher; Schädel, Unterkiefer und Brustplatten faulten ab und blieben am häufigsten erhalten, wenngleich auch durch nachträgliche Auslaugung des sandigen Gesteins fast stets nur als Hohldruck. Daß die übrigen Skelett-Teile unbekannt blieben, liegt wohl zum Teil am Steinbruchsbetrieb; vielleicht sind sie auch mit dem faulenden Kadaver länger umhergetrieben, gestrandet und von den Atmosphärien zerstört worden. Die schwäbischen Keuperformen wurden wohl schneller eingebettet,

vielleicht waren auch ihre Lebensbedingungen andere, denn bei ihnen ist der Unterkiefer häufig mit dem Schädel, gelegentlich sogar beide mit dem Skelett, in Zusammenhang gefunden worden. Der geologische Horizont von *Trematosaurus* ist oberer Buntsandstein.

Die Maße des Schädels von *Trematosaurus* wechseln während des Wachstums nicht so stark, wie bei *Archegosaurus*, dessen Vergleichung besonders durch H. v. MEYER's prachtvolle Monographie (Palaeontogr. 6) ermöglicht wird. Ich hatte nur den einen Schädel zur Verfügung und gebe daher die Maße in einer Tabelle unverändert wieder, die Herr O. MERKEL zusammenstellte. Besonders auffällige Maße sind durch Unterstreichen hervorgehoben; wieweit dabei Verdrückung und Erhaltung mitspricht, kann ich natürlich nicht mehr entscheiden.

Alle Maße in Millimetern

Nummer der Liste MERKEL'S	Länge des Schädels	Größte Breite des Schädels	Abstand vom For. parietale bis Vorderende	Abstand von den Augenhöhl. (Mitte) bis Vorderende	Abstand der Nasenöffnung bis Vorderende	Abstand der Augenhöhlen von Mitte zu Mitte
1	140	95	117,5	70	<u>30</u>	35
2	160	115	123,5	70	<u>20</u>	40
16	170	<u>100</u>	140	<u>90</u>	<u>15</u>	40
3	175	117,5	142,5	80	25	40
17	180	<u>110</u>	—	—	25	—
4	210	125	175	100	25	45
15	218	125	<u>188</u>	<u>120</u>	33	<u>40</u>
5	235	130	180	110	<u>30</u>	<u>40</u>
6	245	137	185	110	35	45
7	255	155	200	135	35	60
8	265	160	205	<u>130</u>	40	60
14	270	160	<u>200</u>	135	50	60
9	295	170	<u>245</u>	155	55	65
13	300	175	240	<u>150 ?</u>	<u>40</u>	70
10	340	185	295	165	70	70
11	350	190	—	180	—	72

Der Schädel wächst also stark in die Länge, so daß die Schädel junger Tiere wie bei *Archegosaurus* relativ breiter sind

als diejenigen erwachsener Individuen. Diese Verschiebung betrifft aber nicht, wie bei *Archegosaurus*, vor allem den Vorderschädel, sondern das Wachstum ist in allen Regionen ziemlich gleichmäßig. Der größte Schädel, den Herr MERKEL sammelte, besaß 490 mm Länge und 240 mm Breite, also Maße, die denen von *Capitosaurus* und *Cyclotosaurus* nicht mehr fern stehen.

An der Oberseite des Schädels beteiligen sich nur paarige Deckknochen und zwar: Praemaxillare, Nasale, Frontale, Parietale, Postparietale (= Dermosupraoccipitale), Adlacrymale (= Postnasale), Lacrymale, Maxillare, Postorbitale, Postfrontale, Squamosum (= Supratemporale aut.), Tabulare, Prosquamosum (= Squamosum aut.) und Quadratojugale. Alle Deckknochen weisen eine reiche, aus Gruben und Furchen bestehende Verzierung auf, die BURMEISTER beschrieben hat.

Abbildungen der Oberseite liegen vor von BURMEISTER 1849, H. v. MEYER 1856/58 und JAEKEL (Sitzungsber. naturf. Freunde Berlin 1903, S. 31, kopiert z. B. *Lethaea geognostica* II, 1, Texttafel 8); eine Seitenansicht gab JAEKEL (Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin 1905, S. 63).

Die ausführlichen Beschreibungen und z. T. sehr guten Abbildungen machen eine genaue Beschreibung der Oberseite überflüssig; Lage und Größe der Deckplatten und der Öffnungen des Schädeldaches (Nasenöffnungen, Augenhöhlen, Parietalloch) gehen klar daraus hervor. Die Schleimkanäle sind die üblichen, glatten, symmetrischen Furchensysteme, die, wie FRAAS schon 1889 hervorhob, alle Platten mit Ausnahme der Parietalia und Postparietalia überziehen. Sie sind von JAEKEL bei *Trematosaurus* beschrieben worden (*Lethaea* S. 14; vergl. auch die Abbildung von O. ABEL, Stämme der Wirbeltiere, Fig. 199, S. 270).

Die Änderungen, die besonders von BAUR und GAUPP in der Benennung der Schädelemente eingeführt worden sind, lassen sich am besten an Hand der sehr guten Zeichnung JAEKEL's vornehmen. Es sind daran folgende Bezeichnungen zu ändern:

- Für Quadratum: Quadratojugale,
- „ Epioticum: Tabulare,
- „ Supraoccipitale: Postparietale,
- „ Praefrontale: Lacrymale,
- „ Lacrymale: Adlacrymale,
- „ Squamosum: Prosquamosum,
- „ Supratemporale: Squamosum.

Diese Änderungen gehen z. T. aus den Arbeiten von JÄBKEL 1905 und GAUPP 1910 hervor (Lacrymale und Adlacrymale), z. T. aus der Notwendigkeit, die als Deckknochen längst erkannten sog. Supraoccipitalia und Epiotica der Stegocephalen von den Ersatz-Knochen gleichen Namens zu trennen, wie dies neuerdings

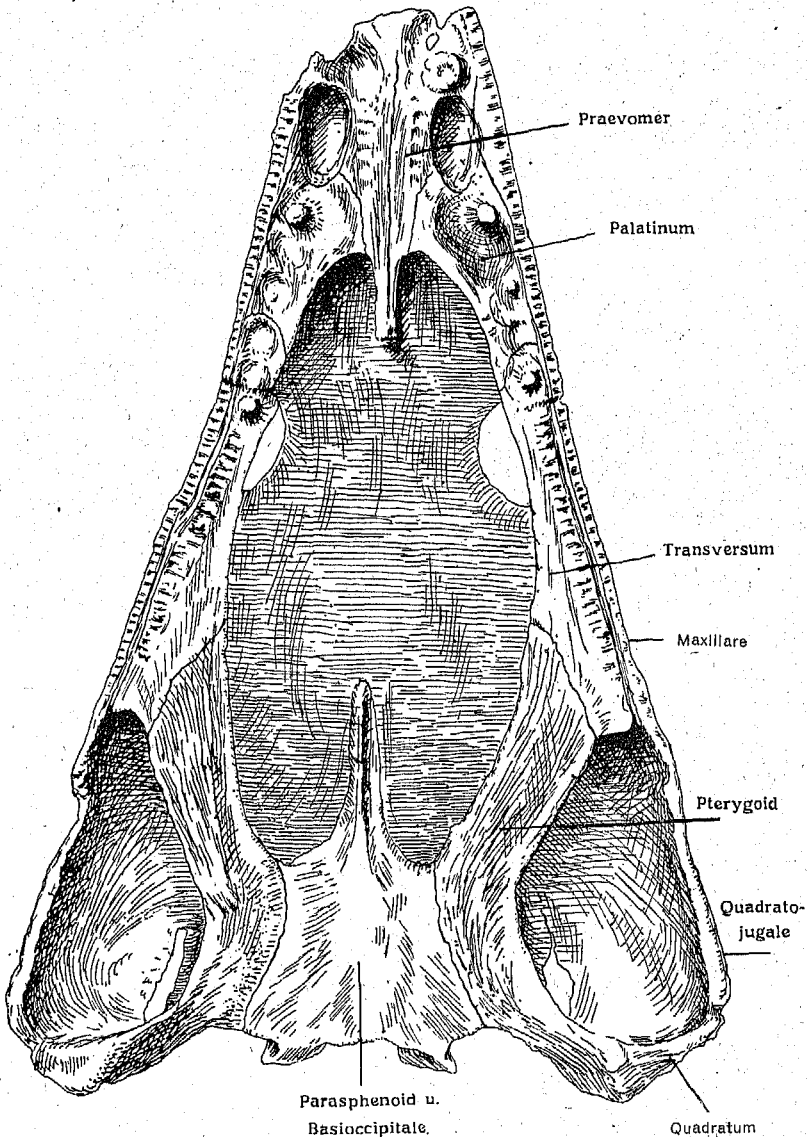


Fig. 1. Unterseite des Schädels von Trematosaurus. $\frac{2}{3}$ Natürl. Größe

alle Autoren tun. Der von BAUR 1895 (Anatom. Anzeiger 10) eingeführte Name *Prosquamosum* wird von den meisten neueren Arbeiten gebraucht (BRANSON, CASE, SCHRÖDER, WOODWARD; BROOM schreibt *Suprasquamosum*), und das *Quadratojugale* ist offenbar nur durch ein Versehen als *Quadratum* bezeichnet worden, da es 1905 (in der Seitenansicht) die richtige Bezeichnung trägt.

Nach H. v. MEYER reicht das *Adlacrymale* nicht bis zur Augenhöhle, nach BURMEISTER und JAEKEL schiebt es zwischen *Jugale* und *Lacrymale* einen schmalen Ast bis zum Vorderrand des Auges. Vielleicht kommen bei *Trematosaurus* beide Fälle vor; bei der großen Genauigkeit, mit der H. v. MEYER seine Objekte zeichnete, ist kaum anzunehmen, daß er sich geirrt hat, zumal er im Text ausdrücklich sagt, daß BURMEISTER's Beschreibung falsch sei. Das vorliegende Exemplar ist gerade hier etwas eingedrückt, daher ist die Frage nicht zu entscheiden.

Die Unterseite des Schädels (Fig. 1) wird fast ausschließlich aus Deckknochen gebildet, und zwar beteiligen sich folgende Knochenplatten: *Parasphenoid*, 2 *Pterygoide*, 2 *Transversa*, 2 *Palatina*, 2 *Praevomereres*, 2 *Praemaxillaria*, 2 *Maxillaria*. Von primären Knochen sind nur 2 *Quadrata* und ein mit dem *Parasphenoid* verschmolzenes *Basioccipitale* vorhanden. Abbildungen der Unterseite wurden von BURMEISTER 1849 und H. v. MEYER 1856/58 gegeben. Die erste ist, wie aus nachfolgender Beschreibung hervorgeht, in vielen Einzelheiten falsch, die zweite offenbar nach einem mäßig erhaltenen Stück entworfen.

Das *Parasphenoid* ist nur zum Teil erhalten, besonders fehlt der größte Teil des langen stabförmigen Fortsatzes, der vielleicht schon vor der Einbettung zerbrochen und verschleppt wurde. Immerhin ist so viel erhalten, daß man die nach unten gerichtete messerförmige Zuschärfung des *Processus cultriformis* gut erkennt, die BURMEISTER besonders hervorhebt. Das Vorderende ist nicht erhalten, jedoch kann hier nicht viel fehlen; man sieht, daß die Innenfläche des rechten *Praevomereres* schief abgestutzt ist, daß also wenig vor den Augenhöhlen das *Parasphenoid* sich zwischen die *Praevomereres* einschiebt. Die messerförmige Schneide verläuft nach hinten allmählich in die Fläche der großen, flach schaufelförmigen Verbreiterung, die bei der Präparation wegen ihrer außerordentlichen Dünne oft zerbrach. Genau am Hinterende der großen Gaumengruben ist jederseits deutlich die Zickzacknaht zu sehen, die *Parasphenoid* und *Ptery-*

goide verbindet; sie verläuft in einfachem, dem äußeren Rand der Pterygoide (an den Schläfengruben) fast genau parallelen Bogen zum Hinterrande des Schädels, wo sie an der tiefsten Stelle der von Parasphenoid und Pterygoiden begrenzten Bucht mündet. Die Gestalt des Parasphenoids ist also die eines Siebenecks mit kräftig eingebuchteten Seitenkanten, in dessen vorderer Spitze der processus cultriformis ansetzt. Von hier verläuft jederseits ein kurzer Bogen (der Hinterrand der Gaumengrube) zur Grenze gegen die Pterygoide, der nächste Bogen wird durch die Grenznaht zwischen Parasphenoid und Pterygoid gebildet, der dritte kurze beginnt in der Mitte der Bucht des Hinterrandes zwischen Parasphenoid und Pterygoid und endet an einem vorspringenden Zipfel, der auf der Oberseite die Exoccipitalia stützt, und der Hinterrand endlich wird durch die unpaare flachbogige Verbindung dieser beiden Hinterecken gebildet. Die Unterfläche des Parasphenoids ist in der hinteren Hälfte radial gestreift, und zwar ziehen die Streifen von runzeligen ganz schwach vertieften Feldern etwas hinter der Mitte der ganzen Fläche zu den Außenrändern. Von der Oberseite ist wenig zu sehen; man erkennt nur, daß die dickste Stelle der im allgemeinen sehr dünnen Platte da liegt, wo sich die Exoccipitalia aufsetzen, und in der Nähe der Pterygoide, besonders des processus adscendens derselben.

In der Mitte der Parasphenoidplatte, zwischen den Stellen, wo die Exoccipitalia aufsitzen, hebt sich auf der Unterseite eine glattere Partie mit blattförmigem Umriß ab. Sie bedeckt etwa den Raum zwischen den Exoccipitalia und reicht ziemlich weit nach vorn, schätzungsweise bis zur Mitte der ganzen Fläche (die vordere Grenze ist unsicher). Diese blattförmige Partie erhebt sich ganz schwach über die Unterfläche des Parasphenoids und ist durch eine unregelmäßig gewellte Linie, keine Naht abgegrenzt. Die beschriebene Skulptur des Parasphenoids geht nicht auf diesen Teil über. Im Innern erkennt man auf einer Seite eine tief verzahnte Naht, die vom Hinterende der Exoccipitalia bis nahe an die Basis des aufsteigenden Pterygoidastes verläuft. Das beschriebene blattförmige, mit dem Parasphenoid fest verschmolzene Stück ist offenbar das Basioccipitale, das v. HUENE bei *Eryops* und *Cyclotosaurus robustus* H. v. MEYER (1913, S. 377 etc.) nachwies und E. FRAAS auch bei *Cyclotosaurus posthumus* vermutet (1913, S. 290). Vielleicht ist auch die „basilare

Knochenplatte“ (E. FRAAS 1889, S. 70, H. SCHRÖDER 1913, S. 250 ff) von *Mastodonsaurus* und *Capitosaurus* hierherzurechnen: auch WOODWARD hat bei ? *Cyclotosaurus stantonensis* (1904, S. 171) ein Basioccipitale beobachtet. Dieser Knochen scheint daher bei den Labyrinthodonten allgemeiner verbreitet zu sein (v. HUENE 1913) und auch bei *Trematosaurus*, ähnlich wie bei *Eryops*, auf der Innenseite des Schädels eine größere Ausdehnung zu besitzen, als auf der Unterseite. Mit den Exoccipitalia, die allein die Gelenke bilden, hat das Basioccipitale keine Beziehungen, es sei denn, daß die im Innern des Schädels nachweisbare Naht (v. o.) die Grenze beider Knochen bildet. In diesem Falle würde das Basioccipitale sich wohl zwischen Parasphenoid und Exoccipitalia z. T. schieben und die Basis der Exoccipitalia bilden helfen. Ein Basisphenoid war sicher nicht vorhanden; auch bei *Eryops*, wo HUENE 1912 es gefunden zu haben glaubte, stellt BROOM 1913 seine Existenz in Abrede. Über die von WATSON beschriebenen Carbonformen mit ihrem höchst eigenartigen Hinterhaupt läßt sich einstweilen wenig sagen (BROILL, Ref. N. Jahrb. f. Min. 1913, I, S. 528), da hier anscheinend das Basioccipitale wie bei den Reptilien das Gelenk bildet und überhaupt die ganze Gaumenseite reptilienartig aussieht.

Die Unterseite der Pterygoide besitzt etwa die Gestalt eines Bumerangs. Die bereits erwähnte Naht verbindet sie mit dem Parasphenoid, von hier aus geht nach vorn ein breiterer flacher und ziemlich dünner Ast mit nahezu parallelen, nur nach vorn divergierenden Seiten bis zur tief verzackten Naht mit dem Transversum. Nach hinten verläuft ein schmalerer Ast bis zur Hinterecke des Schädels, wo er mit Prosquamosum und Quadratum zusammenstößt. Dieser Ast ist etwa von der Mitte an um 45° gedreht, so daß die Pterygoide auf der Unterseite des Schädels zwar völlig horizontal liegen, mit ihrem hinteren Teil aber auch an der Bildung des Hinterhauptes teilnehmen. Neben der Verbindungsnaht zum Parasphenoid verläuft jederseits eine vorn etwa 5 mm breite, nach hinten sich allmählich verschmälernde und undeutlich werdende glatte Zone, die nach außen durch eine schwache Leiste begrenzt wird. Diese glatte Zone und die Grenzleiste gehen nach vorn noch über den Hinterrand der Gaumengruben hinaus und verlaufen hier ebenso allmählich wie nach hinten; ihr Aussehen erinnert an das der Schleimkanäle auf der Oberseite des Schädels. Außen neben

der Leiste tragen die Pterygoide vom Hinterende bis fast zu den Gaumengruben etwa in halber Breite kleine halbkugelige Zähnchen, die besonders rechts deutlich zu sehen sind (vergl. auch WOODWARD S. 175, Anm. u. SCHRÖDER, S. 247, Anm. 1.) Die übrige Unterfläche der Pterygoide ist unregelmäßig, aber im allgemeinen glatt; auf dem vorderen Arm nahe der Naht gegen die Transversa wird sie leicht runzelig, auf dem hinteren Arm zeigt sie leichte Streifen, die dem Außenrand parallel laufen.

Parasphenoid und Pterygoide sind also fest und unbeweglich durch Naht verbunden; Basipterygoidgelenke fehlen. Da von triassischen (*Micropholis* WATSON 1913), permischen (*Trimerorhachis* BROOM 1913¹⁾ und carbonischen²⁾ Stegocephalen (*Batrachiderpedon* WATSON 1913) neuerdings ein solches Gelenk bekannt geworden ist, so ist das Fehlen bei den jüngsten und massivsten Formen sicher ein sekundärer Zustand, wie VERSLUYS (1912, S. 566) feststellt, der durch die enorm feste Panzerung des Schädels der großen Labyrinthodonten bedingt wird. Metakinetische oder irgend welche andere Bewegungen in den Schädeln

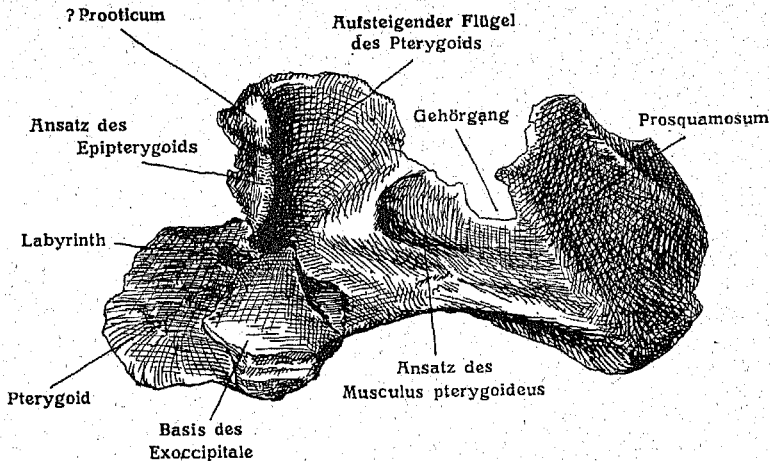


Fig. 2. Ohrregion von Trematosaurus. Natürl. Größe.

¹⁾ Eryops wird von CASE 1911 und v. HUENE 1912 ein Basipterygoidgelenk zugeschrieben, während BROOM 1913 jede Bewegung für unmöglich erklärt, da sie durch die eigentümliche Verzahnung von Parasphenoid und Pterygoid ausgeschlossen sei. Vgl. auch die Deutung des Hinterhaupts.

²⁾ Loxomma und Pteroplax (WATSON 1912/13) beweisen gleichfalls das hohe Alter des Basipterygoidgelenks, wie auch ihre Stellung im System sein mag.

dieser extremsten Ausläufer der Stegocephalen halte ich im Gegensatz zu v. HUENE (1913, S. 380) mit VERSLUYS (1912, S. 575, Anm. 1) für ausgeschlossen.

Die Innenfläche des vorderen Pterygoid-Armes ist eben und flach; auf dem Mittelteile jedoch und auf dem hinteren Arme erhebt sich eine hohe, nahezu senkrecht stehende Scheidewand (Fig. 2). Diese beginnt vorn in etwa 10 mm Abstand von den Gaumengruben und erreicht die Innenseite des Schädeldachs nicht, sondern bleibt durch eine 3—4 mm breite Spalte davon getrennt. Ebenso stößt der senkrechte Flügel des Pterygoids mit dem breiten, nach hinten und unten gerichteten glatten Fortsatz des Prosquamosum nicht gleich zusammen, vielmehr werden beide durch den erwähnten Spalt auch hier getrennt, so daß zwischen Pterygoid und Prosquamosum eine Lücke von 4—7 mm Breite offen bleibt, an deren Rändern beide Knochen ungleichmäßig dünn werden und bei der Präparation leicht ausbrechen. Das Vorhandensein dieser Spalte ist auf beiden Seiten gleich deutlich, und erst in etwa 15 mm Abstand von der Ecke des aufsteigenden Pterygoidflügels, der in einer scharfen Kante an den gedrehten Hinterflügel des Pterygoids stößt, grenzen Prosquamosum und senkrechter Pterygoidflügel zusammen. Ein starker Kiel läuft auf der Hinterfläche des senkrechten Pterygoidflügels von der Mitte der „hinteren Temporalgrube“ in großen halbkreisförmigen, nach hinten offenen Bögen bis nahe zur Unterkante, endet aber vorher in allmählichem Auslaufen. Die Innenseite dieses Kiels fällt steil ab, die Außenseite ist gleichmäßig abgedacht, so daß ein Bild nicht unähnlich dem einer Bogendüne entsteht. Dahinter liegt die dünnste Stelle des aufsteigenden Pterygoidflügels; weiter nach vorn verdickt er sich stark, biegt in ganzer Höhe nach innen zu um und endet in breiter gerundeter, nach hinten zurückspringender Kante, die an ihrem oberen, dem Schädeldach genäherten Ende noch eine eigentümliche, ziemlich große, flach knopfförmige, kräftig gestreifte Anschwellung trägt.

An der Basis wird die verdickte Endleiste des Pterygoidflügels durch eine kurze, schräg nach hinten verlaufende, in blinder Zuspitzung endigende Grube geteilt. Der innere Ast findet mit der oben erwähnten zurückspringenden Kante sein Ende; der äußere dagegen setzt sich noch als niedrige Rippe fort, tritt sogar auf das Parasphenoid über und endet ungefähr im

hinteren Winkel der Gaumengrube. Eine Erklärung des Zwecks dieser Grube vermag ich nicht zu geben.

Das Pterygoid trägt also eine über 20 mm hohe, mit verbreiteter Basis sich nahezu senkrecht erhebende, vorn kräftig nach innen umgebogene und verstärkte Wand, die zwar mit dem Prosquamosum nahe dem Hinterende des Schädels zusammenstößt, das Innere des Schädeldachs dagegen nicht erreicht. Eine Naht gegen das Pterygoid ist nirgends zu sehen, vielmehr ist das ganze als ein Knochen aufzufassen.

Während der Präparation zerbrachen Parasphenoid und Pterygoide mehrere Male, darunter einmal in sehr glücklicher Weise so, daß der Bruch gerade durch die Ansatzstelle des senkrechten Flügels ging. Da zeigte sich die Tatsache besonders klar: nirgends war eine Grenze zwischen Pterygoid und senkrechtem Flügel zu sehen, vielmehr waren beide durchaus einheitlich. Es handelt sich also bei dem aufsteigenden Flügel um einen Deckknochen, wie bei dem Pterygoid selbst.

QUENSTEDT S. 13 hat den Befund bei *Cyclotosaurus* anders gedeutet und Taf. 3, Fig. 16 u. 18 abgebildet. Da ich seine Deutung nicht mit meiner Auffassung in Einklang bringen konnte, bat ich Herrn Prof. POMPECKJ (damals in Tübingen) um die wertvollen Stücke, und er sandte sie mir in freundlichster Weise zu. Nach QUENSTEDT bildet „der hintere Arm der Flügelbeine in Verbindung mit dem Felsenbeine und dem Paukenbeine eine feste Knochenwand, die vor den Ohrlöchern senkrecht hinabsteigt“. (Dazu kommt noch, wie aus seiner Beschreibung und den Abbildungen hervorgeht, der „senkrechte Keilbeinflügel“). FRAAS 1889, S. 132 deutet die Felsenbeine als Prooticum, also als Ersatzknochen, sagt aber schon, daß diese Knochenschuppe scheinbar vom Pterygoid aus nach oben biegt. Nach meinen Beobachtungen kann kein Zweifel sein, daß dies sog. Prooticum (Epioticum FRAAS 1913) mit dem senkrechten Flügel des Pterygoids ident ist, ein einheitliches Ganze bildet und also, wie das Pterygoid, als Deckknochen aufzufassen ist. Der lange schmale Schlitz zwischen „Pterygoid und Prooticum“ durchbricht die Wand nicht (QUENSTEDT S. 14), kann daher auch kein Trigeminus-Durchbruch sein (FRAAS 1889). Der Pterygoidflügel stößt oben unter das Dach. Zum gleichen Flügel gehören die „zelligen Keilbeinflügel“ (QUENSTEDT Taf. 2, Fig. 1, p. 1), wie der *Trematosaurus*-Schädel mit voller Sicherheit erweist. Ist doch auch bei diesem (auf

beiden Seiten) der „schmale Sack k 1“ zu sehen, die erwähnte an der Basis der Endleiste des Pterygoidflügels gelegene, nach hinten blind endigende kurze Vertiefung. Auch bei *Trematosaurus* läuft, wie oben erwähnt, eine schmale kantige Erhebung ungefähr zum Ende der Gaumengruben, genau wie bei *Cyclotosaurus* und tritt hier wie dort auf das Parasphenoid über; aber der Hauptteil liegt sicher auf dem Pterygoid. Auffällig würde das sog. Paukenbein QUENSTEDT'S sein, das durch deutliche Naht und abweichende Knochenstruktur von den aufsteigenden Knochen getrennt ist. FRAAS vermutete aber schon 1889, daß diese von oben nach unten gehende Knochenschuppe als Squamosum (Prosq.) aufgefaßt werden darf, und ich glaube in der Tat, daß hier das Prosquamosum, also eine der äußeren Deckplatten des Schädels, eine Knochenschuppe nach unten sendet, die mit dem aufsteigenden Pterygoidflügel ein ganzes bildet (vergl. E. FRAAS 1913, Taf. XVIII, Fig. 1). Bei *Cyclotosaurus posthumus* schaltet sich allerdings nach FRAAS ein Epioticum zwischen aufsteigendem Pterygoidflügel und absteigendem Prosquamosum ein; wie er mir aber mitteilte, ist nicht ganz sicher zu entscheiden, ob es sich um einen Fortsatz des Pterygoids oder ein besonderes Epioticum handelt, besonders wegen der zahllosen Sprünge und Risse, die den Knochen durchziehen. Rechts sei der Übergang ganz allmählich und ließe wohl die Deutung zu, daß es sich um einen Fortsatz des Pterygoids handelt, während links die Grenze sehr scharf sei.

Leider ist KOKENS Beschreibung von *Metopias sanctae crucis* recht kurz (die Arbeit: Abh. K. K. Geol. Reichsanst. XVI, 1913 ist durch den frühen Tod des Autors unvollständig geblieben) und auch die Abbildung: Taf. II, Fig. 3 nicht sehr klar. Wenn ich Worte und Bild richtig deute, so könnte seine „vom Squamosum (Prosq.) bis zum hinteren Pterygoidflügel glatt heruntersetzende Wand“ sich wohl mit dem senkrechten Pterygoidflügel decken. Wenn aber KOKEN das von Quadratum, Pterygoid und Squamosum (Prosq.) gebildete Loch für den Ohrgang und darin liegende Knochenreste für den Stapes hält, so ist das sicher irrig. Hier ist offenbar das sog. „posttemporale Fenster“ WOODWARD'S erhalten, das er 1904 von *Cyclotosaurus (?) stantonensis* gut abbildet und das VERSLUYS 1912 mit dem Quadratloch so vieler Reptilien verglich.

Die halbkreisförmige kräftige Leiste auf dem senkrechten

* Flügel kann nur als Ansatzstelle für einen nach hinten ziehenden Muskel gedeutet werden. Es handelt sich offenbar um den *M. pterygoideus* (v. TEUTLEBEN, Archiv f. Naturgeschichte, Bd. 40, 1874, S. 78—111, VERSLUYS 1898, S. 120 ff), der bei der starken Bezahnung der Labyrinthodonten wohl in ähnlicher Stärke entwickelt war, wie bei den Krokodilen. Er mag wohl, wie hier, ein Hauptschließmuskel des Unterkiefers gewesen sein; jedenfalls spricht die oben beschriebene Lage des Muskelansatzes für einen kräftigen Muskel, der schräg nach hinten, etwa zum Kieferwinkel zieht und der den Unterkiefer durch seine Kontraktion besonders im Gelenk gegen den Oberkiefer preßt.

Als diese Arbeit bereits zum Druck eingesandt war (1915), erhielt ich WIMAN's schöne Stegocephalen-Studie (Bull. Geol. Inst. Upsala XIII) mit der eingehenden Beschreibung der eigenartigen Formen aus der Trias Spitzbergens, die später durch Nachträge ergänzt worden ist. Erfreulicher Weise bildet WIMAN Taf. II, Fig. 4, 5, 6 ein Pterygoid vom *Lyrocephalus* ab, das in auffälligster Weise mit dem hier beschriebenen Befund übereinstimmt und ihn wesentlich ergänzt. Vor allem ist das Epipterygoid erhalten, das bei *Trematosaurus brauni* sicher ähnlich aussah und an der gleichen Stelle saß — der bogenförmige kräftige Kiel unter der „knopfartigen Verdickung“ ist offenbar die Ansatzstelle, die bei beiden Formen ganz gleich liegt. Auch der Stapes ist in natürlicher Lage erhalten und saß bei *Trematosaurus* zweifellos gleichfalls wie bei der Spitzbergener Form. Die Verantwortung der Deutung des „Knopfes“ als Prooticum muß ich WIMAN überlassen; die Lage ist richtig, nur das völlige Fehlen einer Naht mit dem Pterygoid (bei *Lyrocephalus* und *Trematosaurus*) stört mich. Auch der bogenförmige Kiel, den ich als Ansatzstelle des *M. pterygoideus* deute, ist auf der Abbildung WIMAN's (Fig. 5) deutlich zu sehen.

Über die Maxillaria ist wenig zu sagen. BURMBISTER's Abbildung gibt sie klar wieder und läßt auch ihre Verbreiterung an den inneren Nasenöffnungen gut erkennen. Die Zähne besaßen wohl auf der ganzen Erstreckung gleiche Stärke; über ihren inneren Bau ist nichts bekannt. Bei dem vorliegenden Stück sind sie nicht erhalten.

Die Grenze der Pterygoide gegen die Transversa ist eine deutliche, tief verzahnte Naht, die schräg über die breite Knochenbrücke läuft, die Gaumen und Gaumenschläfengruben

trennt. Das Transversum schiebt sich jederseits zwischen Pterygoid und Maxillare ein, die sich nirgends berühren. Die nächste deutliche weit nach vorn gelegene Naht verläuft quer über die plattigen Knochen der Unterseite etwa 25 mm hinter dem vorderen Ende der Gaumengruben. Ich fasse daher das ganze Stück zwischen der oben genannten und dieser Naht als Transversum auf. Es ist beiderseits nicht gut erhalten, scheint aber eine im wesentlichen glatte Unterfläche zu haben. Beide Transversa tragen Zahnreihen und zwar beginnen diese in jederseits 12 mm Abstand vom Vorderende der Gaumen-Schläfengrube und laufen in ungefähr gleichbleibender Stärke, vielleicht ganz unwesentlich an Stärke nach vorn zunehmend parallel zur maxillaren Zahnreihe. Die Zähne selbst sind nicht erhalten; ich schätze ihre Zahl auf etwa 20 jederseits. Als Endglied dieser Reihe steht jederseits ein (oder zwei?) kräftiger Fangzahn mit deutlicher Labyrinthstruktur, der den Beginn der starken Schnauzenbeziehung bildet. Es besteht eine gewisse, wohl im Zahnersatz begründete Unregelmäßigkeit; auf der rechten Seite liegt vor dem starken Transversum-Zahn eine Grube für den Ersatzzahn, auf der linken Seite dahinter (vergl. H. v. MBYER 1856/58, Taf. XXVII, Fig. 2).

Die nächste Naht läuft von den inneren Nasenöffnungen schräg nach hinten zum Vorderrand der großen Gaumengruben und beginnt wenige Millimeter vor dem hinteren Ende der Nasenöffnungen. Sie trennt die Palatina von den Praevomeris. Die Palatina helfen also die hintere Grenze der inneren Nasengruben mit bilden. Sie tragen jederseits 3 starke Zähne mit Labyrinthstruktur, deren vorderer am kräftigsten ist. Dieser allein ist auf beiden Seiten erhalten; auf die Zahl der übrigen Zähne schließe ich nur nach den schlecht erhaltenen Gruben. Das Palatinum begrenzt jederseits von außen die große Gaumengrube und liegt also zwischen Transversum, Maxillare und Praevomeris als breite kräftige Knochenplatte.

Zwischen den Cheanen liegen die schlanken, nach hinten verschmälerten, in der Mitte an gerader Naht zusammenstoßenden Praevomeris (= Vomeris früherer Autoren; vergl. auch O. ABEL, Stämme der Wirbeltiere, 1919, S. 239 etc.) Sie schieben sich noch ein kurzes Stück zwischen die großen Gaumengruben ein, die sie in der Mitte teilen und sind weiter hinten zerstört. So ist die Entscheidung über BURMEISTERS Angabe nicht mög-

lich, daß die beiden Praevomeres hier das Parasphenoid umfassen; sie scheint aber richtig zu sein (vergl. oben bei der Beschreibung des Parasphenoids). Über die Höhe dieser stabförmigen Fortsätze der Praevomeres läßt sich nichts Bestimmtes sagen; bei der Fossilisation sind sie innen zerrissen, und Sandkörner erfüllen den Riß. Die Oberfläche der Praevomeres ist im wesentlichen glatt. Zwischen den Choanen sieht man ganz deutlich am Innenrand der Gruben jederseits eine Reihe (ca 8—10?) schwache Zähnchen, etwa ebenso stark wie die Zähne auf dem Palatinum. Ferner stehen auf jeder Seite vor den Choanengruben zwei starke Zähne mit Labyrinthstruktur hintereinander. Auch hier ist auf der linken Seite der hintere Zahn erhalten, auf den vorderen dagegen weist die Grube für den Ersatzzahn hin — auf der rechten Seite ist es gerade umgekehrt, wenigstens scheint die Erhaltung diesen Schluß zu erlauben. Weitere Beobachtungen läßt die Erhaltung nicht zu; es mag auf BURMEISTER's Taf. II hingewiesen werden, wo zwei Praemaxillargruben auf das Vorhandensein starker Fangzähne im Unterkiefer hindeuten. Die Praemaxillaria sind nicht erhalten; schon die vordere Naht der Praevomeres ist der Zerstörung anheimgefallen.

Das Quadratum ist nur auf der rechten Seite erhalten und durch eine rauhere Oberfläche leicht von den glatten Deckknochen der Unterseite zu unterscheiden. Es bildet eine flache, leicht gebogene dreieckige Knochenschuppe, die sich unter den Zusammenschluß von Pterygoid und Prosquamosum schiebt. Das Prosquamosum ist hier leicht aufgebogen und greift etwa 10 mm über dem Quadratum mit einem zahnartigen Vorsprung über das Pterygoid (offenbar zur Verfestigung des Gelenks). Es verdickt sich außerdem gegen das Ende hin, besonders auf der Innenseite sehr stark, wodurch eine breite Ansatzfläche für das Quadratum geschaffen wird. Dies erhält so die Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks mit dem rechten Winkel an der Hinterecke des Schädels, wo Pterygoid und Prosquamosum zusammenstossen. Die gegenüberliegende längste und die nach hinten gerichtete kürzeste Seite liegen ganz auf dem Prosquamosum. Schräg zur Längsrichtung des Schädels läuft eine leichte Einsenkung über das Quadratum.

Ich habe die Nähte der Unterseite so genau beschrieben, weil BURMEISTER's Abbildung ein völlig falsches Bild gibt (vergl. auch QUENSTEDT's Zweifel S. 13). Bei dem vorliegenden Stück kann nirgends ein Zweifel entstehen, außer da, wo ich ihn her-

vorgehoben habe. Die richtige Beobachtung BURMEISTER's (S. 31, Anm. 2), daß gerade die Nähte sehr oft mit Quarzkörnchen besetzt sind — es ist wohl zweifellos, daß hier am längsten verwesende organische Materie vorhanden war und zur festen Ver kittung der Quarzkörner beitrug — hat mir bei dem Studium und der Präparation gute Dienste geleistet. Hier sitzen tatsächlich die Quarzkörner wesentlich fester, als am übrigen Schädel, so daß ihre Entfernung erhebliche Schwierigkeiten darbot und nur durch vorsichtiges Arbeiten mit der Nadel unter starker Vergrößerung gelang.

Über die Schädeldurchbrüche der Unterseite ist nichts zu sagen; ihre Form geht aus der Abbildung 1 hervor.

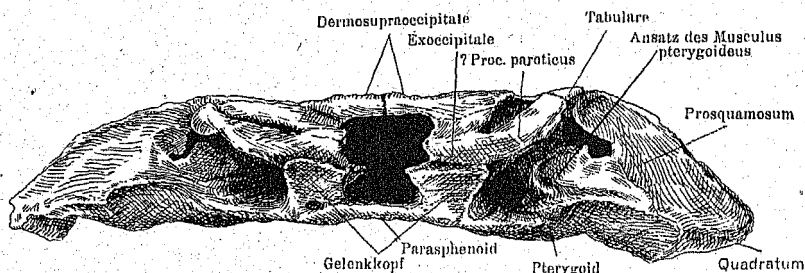


Fig. 3. Hinterhaupt von Trematosaurus. $\frac{2}{3}$ Natürl. Größe.

Das Hinterhaupt (Fig. 3) springt ziemlich weit über den Hinterrand des Schädeldachs vor, bildet also mit dem Schädeldach einen stumpfen Winkel und wird aus folgenden Knochen gebildet:

a) Ersatz-Knochen: 2 Exoccipitalia, 2 Supraoccipitalia, 2 Processus parotici (?) (Basioccipitale vgl. Beschreibung der Unterseite),

b) Deckknochen: (2 Pterygoide, 2 Prosquamosa, 2 Tabularia, 2 Postparietalia vgl. Oberseite) (Parasphenoid vgl. Unterseite).

Abbildungen des Hinterhauptes liegen bisher von BURMEISTER 1849 und H. v. MEYER 1856/58 vor. Die erste ist reine Phantasie, die zweite nach einem sehr schlechten Stück gezeichnet.

Die Exoccipitalia sitzen direkt auf dem Parasphenoid auf, das sich als dünne Platte unter sie schiebt (vgl. die Bemerkungen bei der Beschreibung des Basioccipitale). Sie bilden die beiden Condyli, rauhe, schräg ovale Flächen mit unregelmäßiger, im ganzen ebener Oberfläche. Über den Condylen treten die

Exoccipitalia kräftig nach vorn zurück, steigen in der Richtung des Schädeldachs empor und gabeln sich in etwa 15 mm Entfernung vom Condylus in zwei Äste. Der innere breitere Ast findet sofort durch eine Zickzacknaht sein Ende, die zwar nicht übermäßig deutlich, trotzdem aber auf beiden Seiten sicher zu sehen ist. Der äußere schmalere Ast steigt noch ein kurzes Stück empor, bis auch hier eine ungewöhnlich klare Zickzacknaht seine Grenze bildet. Über dieser Naht verschmälert sich der Ast wesentlich, springt aber an der Außenkante noch einmal in einer kurzen flügel förmigen Kante nach außen vor. Eine schräg von innen und unten kommende flache Furche bezeichnet die untere Grenze dieser Kante. Beide Äste haben ovalen Querschnitt bei einer maximalen Dicke von 4 mm. Die Hauptmasse der Exoccipitalia geht in den schmaleren Ast über, an dessen Basis der Knochen sehr viel dicker ist und einen dreieckigen Querschnitt besitzt, so daß die Hinterkante des Exoccipitale weit nach innen zu vorspringt. Diese Hinterkante geht mit leichter Drehung in die oben erwähnte kurz-flügel förmige Kante über, dreht sich also von der Mitte der Hinterseite des äußeren Exoccipitalastes nach außen hin und bildet die Seitenkante des processus paroticus. Vom Schädelinnern aus gesehen ist der schmalere Ast des Exoccipitale der weitaus vorwiegende, und der breitere Innenast erscheint mehr wie eine flügelartige Abspaltung davon; zwischen beiden liegt hier eine breit gerundete Hohlkehle ohne irgend eine Unregelmäßigkeit.

Auf der inneren Seitenfläche der Exoccipitalia, direkt über dem Condylus und schützend überdacht von dem inneren breiteren Ast, liegen 2 Gruben, eine hintere größere und eine kleinere vordere, beide offenbar zusammengehörig und nicht durch eine stärkere Knochenwand getrennt. Von der hinteren Grube gehen 2 Kanäle in das Basalstück des Exoccipitale hinein, die vordere Grube setzt sich, soweit das erkenntlich ist, tief in den Knochen hinein fort, wobei sie sich verengert (und wohl einen Kanal bildet). Auf der anderen Seite der Exoccipitalia, unter dem äußeren Ast, wenige mm über dem Condylus, sind zwei Austrittsöffnungen dicht nebeneinander zu sehen, die ebenfalls zusammenzugehören scheinen, da die Wand zwischen ihnen nicht die volle Höhe erreicht. Eine sehr kleine Öffnung liegt auf der Außenfläche der Exoccipitalia, genau in der Mitte der ganzen Fläche zwischen dem Condylus und der Teilungsstelle in 2 Äste. In der Umgegend

dieser Öffnung sieht die Oberfläche aus, als ob kleine wurmförmige Kanälchen von der Öffnung ausgingen, die aber alle an der Oberfläche bleiben. Vielleicht handelt es sich um die Austrittsstelle eines Blutgefäßes. Alle diese Verhältnisse sind nur auf der rechten Seite zu sehen; links ist das Hinterhaupt etwas gedrückt und daher nicht zum Studium solcher Einzelheiten geeignet. Man kann die Kanäle ziemlich gut von zufälligen Ausplitterungen an Bruchstellen unterscheiden, da bei der Präparation ein braunes Gesteinspulver herausfällt, das sich nur in den tiefen Höhlungen des Schädels fand.

Die Deutung dieser Kanäle, denn solche sind es zweifellos, ist nicht einfach. Vergleicht man die Stegocephalen mit den Amphibien der Gegenwart, so wird man die große Grube an der Innenseite als den Eintritt der Vagusgruppe mit der Vena jugularis betrachten und die Löcher auf der Außenseite als Austrittsstelle deuten. Eine Verschmelzung zweier Nervenzweige gerade hinter dem Eintritt in den Knochen und eine gemeinsame Austrittsöffnung ist nichts ungewöhnliches, und da die drei beschriebenen Löcher der Innenseite in einer großen gemeinsamen Senke liegen, ebenso wie die beiden Löcher der Außenseite, so hat diese Deutung recht viel Wahrscheinlichkeit. In der Tat haben alle Forscher, die meist nur eine Öffnung an der Innen- oder Außenseite beobachteten, diese so gedeutet (E. FRAAS 1889 /Die Bezeichnung des posttemporalen Fensters als Vagus-Öffnung 1913, Taf. XVIII, Fig. 2 ist wohl ein Versehen/, WOODWARD 1904, BRANSON 1905, WIMAN 1913). Weitere Durchbohrungen der Schädelkapsel hat bisher nur v. HUENE 1912 nach schwieriger Präparation bei *Eryops* beschrieben und betont, daß das Exoccipitale nur eine Durchbohrung aufweist, die der Vagusgruppe angehören müsse.¹⁾ Da also kein Platz für einen Hypoglossus-Durchbruch bleibt, so schloß seine Beobachtung die Kette der Beweise, daß die Stegocephalen zu den Amphibien gehören. Nun hat aber SCHRÖDER 1913 bei *Capitosaurus* zwei Durchbohrungen der Exoccipitalia nachgewiesen, die auch anders gedeutet werden können, und auch mein Befund läßt Zweifel aufkommen. Vor allem aber treten bei einer Reptilgruppe und zwar bei

¹⁾ BROOM (Bull. American Mus. Nat. Hist. 1913, 5. 584) faßt allerdings die Foramina bei *Eryops* anders auf. Nach ihm tritt der Hypoglossus durch ein besonderes Loch hinter den Foramen jugulare (für den IX, X und XI Nerv) durch das Exoccipitale.

den Amphisbaeniden Glossopharyngeus, Vagus und Hypoglossus durch ein gemeinsames Loch aus der Schädelwand (VERSLUYS 1898, S. 180, 182), und diese merkwürdige Reptilgruppe mit ihrem auffälligen Schädelbau (vergl. besonders die Unterseite bei VERSLUYS 1898, Taf. 6, Fig. 69 und z. B. die Abbildung bei BÜTSCHLI, Vorlesungen über vergl. Anatomie S. 264 Fig. 149) bringt sicher diesen Beweis der Amphibiennatur der Stegocephalen ins Wanken. Überhaupt gestalten sich die Verwandtschaftsverhältnisse der in der Gegenwart gut getrennten Reptilien und Amphibien immer schwieriger, besonders wenn man an so merkwürdige Formen wie *Lysorophus* und die Carbonformen „*Loxomma*“ und *Pteroplaux* (WATSON 1912/13) denkt. BROOMS Worte (WILLISTON, American Permian Vertebrates, S. 2), daß wir in den meisten Reptilgruppen heute weniger sicher sind, als vor einem Dutzend Jahren, gelten auch für die Stegocephalen, ganz besonders aber für ihr Verhältnis zu den Reptilien. Eins geht aus von HUENE's und BROOM's Arbeiten mit Sicherheit hervor: daß die eigentliche Gehirnkapsel bei *Eryops*, *Trimerorhachis* und anderen amerikanischen Stegocephalen stärker verknöchert war, als bei *Trematosaurus* (und wohl auch den übrigen Triaslabrynthodonten). Bei diesem waren jedenfalls die Seitenwände der Gehirnkapsel knorpelig entwickelt und daher nicht erhaltungsfähig, sonst wären sie bei der vorzüglichen Erhaltung gerade des Hinterhaupts sicher vorhanden. Ein Vergleich beider Typen in dieser Richtung ist daher unmöglich. Es ist wohl sicher, daß die starre und unbewegliche Panzerung der Deckplatten bei den großen Triasformen das Gehirn besser schützte, als die an manchen Stellen gelockerten Deckknochen bei den streptostylen Permstegocephalen, daß daher bei diesen die Hirnkapsel zum Schutze stärker verknöchern mußte. (*Eryops* hatte nach BROOM 1913 einen akinetischen Schädel, mir scheint aber schon das Vorhandensein der Parasphenoid- und Pterygoid-Fortsätze dafür zu sprechen, daß dieser akinetische Zustand aus einem kinetischen hervorgegangen sein muß. Vielleicht haben CASE und v. HUENE jugendliche Individuen untersucht und gerade bei diesen ihre Beobachtungen gemacht, die ja bei dem Erhaltungszustand der Permffossilien aus Texas überhaupt nur in ganz seltenen Fällen möglich sind).

Die breite ungeteilte Basis der Exoccipitalia springt nach innen weit in den Schädel hinein vor. Sie geht sogar über die

zurückgebogene Abschlußkante des senkrechten Pterygoid-Flügels noch hinaus und berührt diese fast, bleibt aber durch eine schmale, etwa 1 mm breite Lücke davon getrennt. In die unregelmäßige Oberfläche dieses niedrigen Teils der Exoccipitalia (er ist nur wenige mm hoch) ist eine breite Grube eingesenkt, mit wulstigem und tief gefurchtem Grunde. Sie liegt direkt hinter dem Condylus und der innere Ast der Exoccipitalia legt sich schräg darüber; ihre Form ist rundlich und sie wird allerseits von flach gerundeten Wülsten umgeben, nur an der inneren Seite, also nach dem Hirn zu, fehlt die Umwallung fast gänzlich. Da dieser Teil der Exoccipitalia offenbar mit dem Ohr in Beziehung steht, so soll erst bei der Besprechung des Schädelinnern auf seine Bedeutung eingegangen werden.

Der innere Ast der Exoccipitalia trägt, durch Zickzacknaht verbunden, jederseits ein Supraoccipitale, das sich zunächst in gleichbleibender Stärke weiter der Schädeldecke nähert, sich dann nach innen und außen stark verbreitert und sich unter die Deckplatten des Schädeldachs legt. Glückliche Brüche während der Präparation erlauben es, hier die Einzelheiten zu verfolgen. Man sieht auf der Innenseite des Schädels, daß die Supraoccipitalia nichts mit dem Schädeldach zu tun haben, daß dieses vielmehr in gleichbleibender Stärke völlig eben darüber liegt, und daß die Knochen des Hinterhaupts in ganz dünnem Auslaufen darunter endigen. Die Vereinigung der Dachplatten mit den Supraoccipitalia ist eine sehr innige; trotzdem aber zeigen auch hier wieder die festgebackenen Sandkörnchen deutlich die Grenzlinie. In der Mitte senden sich die Supraoccipitalia unter den Postparietalia ganz dünne und schmale Ausläufer entgegen, die sich als feine dicht an die Innenseite des Schädels geschmiegte Spitzen einander nähern und sich vielleicht auch berühren. In der Mitte verdicken sich die Postparietalia kräftig, und dieser Teil ist gegen den dünneren Seitenteil durch eine Kante abgesetzt, unter dem die Supraoccipitalia sich nischenförmig zurückziehen. Es handelt sich wohl um eine Ansatzstelle für Nackenmuskeln.

Weniger klar ist das Ende des äußeren Astes der Exoccipitalia, da auf der rechten und linken Seite das Schädeldach hier leider ausgebrochen ist. Der (?) Processus paroticus (= Opisthoticum) bleibt bis dicht unter dem Schädeldach ganz schmal, dann verbreitert er sich plötzlich und schiebt sich neben

den breiten Enden der Supraoccipitalia unter das Schädeldach. Die Zickzacknaht zwischen den Supraoccipitalia und diesem äußeren Ast ist links sehr deutlich sichtbar. Vielleicht liegen die Tabularia als selbständige Deckknochen darüber; sicher ist das nicht. Dafür spricht der Umstand, daß hier wieder eine dünne Sandkornlage da liegt, wo etwa die Grenze sein müßte, und daß ich diese nicht gut anders erklären kann, dafür spricht weiter die große Dicke des Schädeldachs an dieser Stelle. Auf der andern Seite aber läuft die Naht zwischen Supraoccipitale und ? Processus paroticus so genau in der Richtung der Naht zwischen Postparietale und Tabulare und setzt sich so gleichmäßig bis zum Schädeldach fort, daß sie durchaus einheitlich aussieht, und dadurch den Eindruck erweckt, als gehöre der ? Processus paroticus als absteigender Ast zum Tabulare (vgl. auch WOODWARD S. 172).

WIMAN hat 1912 die Hinterseite der bisher gut bekannten Stegocephalenschädel zusammengestellt. Ich beziehe mich daher direkt auf seine Arbeit und trage noch die neueren Funde von E. FRAAS 1913, WATSON 1912/13, SCHRÖDER 1913 und BROOM 1913 nach. In der Deutung der inneren Fortsätze als Supraoccipitalia stimme ich durchaus mit v. HUENE (1910 und 1912) und WIMAN überein. Es kann kein Zweifel sein, daß bei *Lyrocephalus*, *Cyclotosaurus* (?) *stantonensis* WOODWARD, *Capitosaurus helgolandiae* SCHRÖDER und *Trematosaurus* die Supraoccipitalia wenigstens zum Teil verknöchert waren, wengleich der mittlere Teil über dem Foramen magnum noch knorpelig blieb und daher die große Lücke hinterließ. Bei *Eryops* ist die Verknöcherung des Supraoccipitale anders gestaltet und viel stärker, wenn überhaupt ein solches vorhanden war, was BROOM (1913, S. 583) in Abrede stellt, indem er die v. HUENE als Supraoccipitale gedeuteten Teile für die herabgeschlagenen Flügel der Postparietalia erklärt. Bei den übrigen Labyrinthodonten sind einstweilen noch keine sicheren Schlüsse möglich, obwohl auch bei den schwächeren Triasformen der innere Ast vielleicht als teilweise verknöchertes Supraoccipitale gedeutet werden könnte.

Weniger sicher bin ich mit der Deutung des ? Processus paroticus. Bei *Cyclotosaurus* (?) *stantonensis* WOODWARD, *Anaschisma browni* BRANSON und *Cyclotosaurus posthumus* FRAAS ist zwischen ihm und dem Schädeldach keine Naht zu sehen; FRAAS sagt 1913 nur, daß das Opisthoticum „der Träger des Tabulare“

sei. Bei *Cyclotosaurus robustus* (H. v. MEYER) bleibt die Sache fraglich, FRAAS sagt 1889 „ob wir diesen Knochen als Gehörknochen, etwa Opisthoticum bezeichnen dürfen, muß dahin gestellt bleiben“. Da ich das Tübinger Exemplar selbst untersuchen konnte, so kann ich FRAAS Ansicht vollauf bestätigen; es läßt sich nicht entscheiden, ob QUENSTEDT's Meinung richtig ist, daß sich hier eine vom Schädeldach unabhängige Knochenleiste herabschlägt, oder ob das Schädeldach selbst eine Leiste herabschickt.¹⁾ Die gleichen Zweifel gelten für *Metopias*; nirgends ist die entscheidende Naht zwischen Deckplatte und Processus paroticus zu sehen. Bei *Mastodonsaurus* ist zwar die Naht von Processus paroticus und Tabulare klar, dagegen fehlt die Naht vom Exoccipitale zum Processus paroticus; man kann also auch hier zweifeln (E. FRAAS 1889 S. 71) und die Annahme für durchaus gerechtfertigt erklären, daß der äußere Exoccipitalflügel bis unter das Schädeldach reicht und dort an den Deckknochen stößt. Auch bei *Lyrocephalus* WIMAN und *Capitosaurus helgolandiae* SCHROEDER sagen beide Autoren im Text nichts von einer Naht an dieser Stelle. So bleiben hier die beiden Ansichten einander gegenüber:

1) der äußere Fortsatz der Exoccipitalia trägt einen echten Processus paroticus: dann muß der auffällige Umstand des absoluten Zusammenfallens der Naht zwischen Postparietale-Tabulare und Supraoccipitale-Processus paroticus erklärt werden, sowie die Naht gegen das Tabulare (resp. beim *Mastodonsaurus* gegen das Exoccipitale) gefunden werden.

2) Die Exoccipitalia schicken einen äußeren Fortsatz zum Tabulare, der dieses entweder direkt erreicht (*Mastodonsaurus*) oder dem ein vom Tabulare ausgehender Ast, also ein Deckknochen entgegenkommt: dann ist die Dicke des Schädeldachs an dieser Stelle auffällig, obwohl man diese wohl als Schutz der Ohrschlitze auffassen könnte.

Bei allen den genannten Formen aber ist ein Umstand sicher zu sehen: Schädeldach und Hinterhaupt sind durch diesen Knochen fest und unbeweglich verbunden. Bei allen Abbildungen tritt das deutlich hervor. Diesen Labyrinthodonten stehen manche älteren Formen gegenüber. *Eryops* wird von HUENE 1912 und

¹⁾ Eine Neupräparation, die allerdings das Schädeldach auf der einen Seite opfern müßte, würde wohl bei dieser Art die Entscheidung bringen.

BROOM 1913 ganz verschieden aufgefaßt; nach dem ersten Forscher endet der Processus paroticus „in einer Nische unter dem Tabulare“, nach dem zweiten schiebt das Tabulare einen langen Fortsatz nach unten, der dem relativ kurzen Processus paroticus entgegenkommt. Nach v. HUENE würde also, zumal er auch ein Basispterygoidgelenk angibt, der Schädel von *Eryops* kinetisch, nach BROOM bestimmt akinetisch sein. Bei *Trimerorhachis* scheint nach BROOM (1913) eine gewisse Beweglichkeit vorhanden gewesen zu sein; da die Verbindung der Exoccipitalia mit dem Schädeldach „ganz lose“ war, so ist das gleiche wohl für den Processus paroticus anzunehmen. Von *Pteroplax* beschreibt WATSON 1912/13 „a short paroccipital process, which articulates with a very distinct facet on the under side of the tabulare“. Von *Batrachiderpedon* erklärt der gleiche Forscher 1913 dies Gelenk sogar als das übliche! Gerade diese Formen aber aus dem Carbon und Perm haben auch ein deutliches Basispterygoidgelenk, also einen kinetischen Schädeltypus, und sie teilen mit zahlreichen Reptilien, die das gleiche Gelenk besitzen, auch die lose Verbindung des Processus paroticus mit dem Schädeldach. Diese Tatsache gibt der Ansicht von VERSLUYS (1912, besonders die beiden letzten Absätze) von dem hohen Alter der Schädelbewegungen eine kräftige Stütze.

Über das Schädelinnere der deutschen Triasstegocephalen ist alles, was bisher bekannt geworden ist, in den Arbeiten von QUENSTEDT und FRAAS enthalten. Es gelang mir, durch Verfolgen einiger Sprünge, glückliches Zerbrechen des Schädels, und dadurch ermöglichte intensive Präparation einiges hinzuzufügen. Das Meiste ist schon bei der Besprechung der einzelnen Knochen der Schädelunterseite und des Hinterhaupts gesagt worden, und über die Nervenöffnungen ist nichts weiter hinzuzufügen. Dagegen mögen die Durchbrüche des Hinterhaupts noch im Zusammenhang beschrieben und auch, soweit möglich, erklärt werden.

Das Foramen magnum ist wie bei *Cyclotosaurus robustus* und *Capitosaurus* deutlich dreiteilig, d. h. es zerfällt in einen basioccipitalen, einen supraoccipitalen und einen mittleren Teil. Seitliche kurze Spitzen, die von dem Exoccipitale nach innen reichen, aber sich nicht berühren, bringen die Teilung zustande. Der untere und der obere Teil sind wohl nur Lücken, entstanden durch die unvollkommene Verknöcherung von Basisoccipitale und

Supraoccipitale; der mittlere Teil ist wohl das eigentliche Foramen magnum, wie WJMAN 1913 feststellte. Jedenfalls erhalten bei dieser Deutung die beschriebenen Nervenlöcher der Exoccipitalia die günstigste Lage.

Die posttemporalen Fenster liegen wie üblich in der Gabel zwischen den Fortsätzen der Exoccipitalia und münden nach innen vollkommen frei in den Hohlraum zwischen Hinterhaupt und senkrechtem Pterygoidflügel. Man sieht gerade vor diesem Durchbruch die umgebogene Endkante der Pterygoide mit dem eigentümlichen gestreiften Knopf, sodaß ich eine zeitlang geglaubt habe, hier irgendwelche Beziehungen annehmen zu sollen.

Die dritte Öffnung des Hinterhaupts führt in den Gehörgang. Dieser ist völlig frei präpariert und geht schief nach innen und vorn in das Schädelinnere. Vorn und seitlich begrenzt ihn der senkrechte Pterygoidflügel, hinten legen sich Exoccipitalia und Processus paroticus schräg darüber — das posttemporale Fenster durchbricht diese Wand —, oben wird er vom Tabulare überdacht, und seine Basis bildet das Pterygoid und ein unregelmäßiger vom Exoccipitale an seiner Außenseite nach dem Gang zu vorgeschobener, nur wenige mm hoher Wulst. Dieser Wulst wird außen und innen von einer Furche begrenzt. Die äußere ist glatt, breit ausgehöhlt und endet nach vorn als verbreiterte Sackgasse an dem aufsteigenden Pterygoidflügel; die innere Furche ist schmal, schmiegt sich dicht an die aufsteigenden Exoccipitalia und verschmälert sich nach vorn stark. Ihr Ende ist nicht sicher zu sehen, aber es ist nicht unmöglich, daß hier noch ein Nervenloch oder eine andere Öffnung sitzt, die unter dem flachen Basalwulst des Exoccipitale hindurch in die breit eingesenkte, innen gelegene Grube im vorderen Teil des Exoccipitale führt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß dieser Wulst im Gehörgang zum Teil auch vom Pterygoid gebildet wird; daher habe ich ihn bei der Einzelbeschreibung der Knochen weggelassen.

Der Ohrausschnitt liegt ganz im Gebiet des Prosquamosum, dessen glatte Hinterfläche gegen den aufsteigenden Flügel des Pterygoids in stumpfem Winkel abgelenkt ist. Da überdies der aufsteigende Flügel erst wenig vor dem Quadratum mit dem Prosquamosum zusammenstößt, so bleibt hier eine auffällig breite Lücke in der Seitenwand des Gehörganges.

Durch den Ohrausschnitt ging, wie die Verhältnisse bei *Mastodonsaurus*, *Lyrocephalus* und *Lonchorhynchus* zeigen, der bei *Trematosaurus* nicht erhaltene Stapes von dem über der Öffnung aufgespannten Trommelfell schräg nach hinten. Ventral und seitlich vom Trommelfell zog der *Musculus pterygoideus* nach hinten. Die ganze große Höhlung bis zu der hoch ovalen Verengung zwischen dem aufsteigenden Pterygoidflügel und der Innenkante des äußeren Exoccipitalastes ist die Paukenhöhle und die seitlich davon gelegene, bei der Beschreibung der Exoccipitalia ausführlich behandelte Einsenkung in die hintere Oberfläche desselben ist der Eindruck des Labyrinthes. Die oben genannte Verengung der Paukenhöhle ist nicht bedeutend; sie liegt schräg zur Längsrichtung des Schädels und durch sie kommunizieren Paukenhöhle und Rachenhöhle. Alle übrigen Teile der Hirnkapsel und des Ohres waren knorpelig; nirgends deutet eine Bruchstelle das Vorhandensein weiterer Knochen an. Nur kurz hinter dem Parietalloch beginnen auf der Innenseite des Schädeldachs zwei niedrige Kanten, die dieses Loch zwischen sich einschließen und zuerst schwach konvergieren, dann divergieren, wieder konvergieren, später parallel laufen und sich immer mehr abgeschwächt bis in die Gegend der Augen ziehen, nochmals divergieren und verschwinden. Am stärksten sind sie dicht vor dem Foramen parietale, dahinter verschwinden sie, aber man sieht in ihrer Fortsetzung zwei zarte Linien, die nach den Seiten hin divergieren und auf die innere Endkante der aufsteigenden Pterygoidflügel zulaufen, dann wieder nach innen im Bogen umbiegen und verschwinden. Es kann wohl kaum eine Frage sein, daß hier die knorpeligen Seitenwände der Hirnkapsel ihre Spuren hinterlassen haben, jedoch unendlich schwach und nur bei guter Beleuchtung sichtbar. Die Linien laufen am Ende genau auf die Stelle zu, wo sich die Supraoccipitalia zu berühren scheinen.

Die beiden als „bony pedicles“ bezeichneten Knochen von *Gondwanosaurus* LYDEKKER (Pal. Indica, Ser. 4 Bd. 1 T. 4, Taf. 1 1885) liegen genau an der gleichen Stelle wie die Verstärkungen der geschilderten zarten Linien. An dieser Stelle, seitlich vor der Parietalöffnung, müßte die Ansatzstelle für das von FRAAS (1913) beschriebene und abgebildete Alisphenoid liegen, das BROOM 1913 als Sphenethmoid von *Eryops* vorzüglich abbildet und beschreibt und WATSON (Proc. Zool. Soc. London I, 1914,

S. 167) unter dem gleichen Namen von *Cacops*, *Aspidosaurus* und anderen Stegocephalen erwähnt und von *Pariasaurus* abbildet. Auch dieser Knochen blieb bei *Trematosaurus* knorpelig wie die ganze Hirnwandung.

Über die Beziehungen von *Trematosaurus* zu anderen Stegocephalen hat JAEKEL (Lethaea S. 14) die Ansicht geäußert, daß er mit *Archegosaurus* nahe verwandt sei. Die Ähnlichkeit ist in der Tat recht groß und macht es wahrscheinlich, daß hier stammesgeschichtliche Beziehungen vorliegen. Jedenfalls gehören die beiden genannten Formen näher zusammen, als dies im gebräuchlichen System zum Ausdruck kommt, wo *Archegosaurus* zur „Unterordnung“ Temnospondyli, *Trematosaurus* aber zu den Stereospondyli gestellt wird.

Ob die Formen der südafrikanischen Trias (?) hierher gehören, ist nicht sicher. Das beste Stück, der von HAUGHTON 1915 abgebildete Schädel von *Trematosaurus sobeyi*, ist der deutschen Form außerordentlich ähnlich, unterscheidet sich aber durch das Vorhandensein eines „Interfrontale“ (wöhl besser mit WIMAN als Mesethmoid zu bezeichnen) und zweier Septomaxillaria auf der Oberseite, die bei *Trematosaurus brauni* fehlen, ferner durch kleinere weiter nach vorn gerückte Augen. Auf der Unterseite fällt namentlich die Pterygoid-Transversum-Naht durch ihren abweichenden Verlauf auf, ebenso die Kleinheit der Choanen. Ob das mehr als spezifische Unterschiede sind, wage ich nicht zu sagen, jedenfalls scheint Vorsicht am Platze, zumal HAUGHTON nichts über die Fundschicht des interessanten Stückes sagt.

Resultate.

Die Präparation des Schädels ergibt, daß die primäre Schädelkapsel nur am Hinterhaupt stärker verknöchert, während sie im Innern des Schädels knorpelig bleibt. Dagegen bauen die Deckknochen im Gegensatz zu anderen, besonders carbonischen und permischen Stegocephalen eine starre und unbewegliche, schützende, äußere Hülle. Der Schädel von *Trematosaurus* ist nach dem akinetischen Typ gebaut; jedoch bildet der kinetische Schädeltyp der älteren Stegocephalen bei gleichzeitig stärkerer Verknöcherung der primären Schädelkapsel die Grundlage, aus der sekundär durch Verschmelzung das starre Schutzdach der Labyrinthodonten hervorgeht. Die Arbeit ergibt, daß

Trematosaurus sich auch im Bau der ganzen Schädelunterseite und des Hinterhaupts durchaus den übrigen Triaslabrynthodonten anschließt, was aus den früheren Beschreibungen nicht hervorging.

Literatur.

Ich zähle nur solche Arbeiten auf, die für meine Studie Bedeutung besaßen. Es sei auf die ausgezeichnete Bearbeitung der Stegocephalen in O. ABEL's Stämmen der Wirbeltiere hingewiesen.

- BRANSON, E. B.: Structure and Relationship of American Labyrinthodontidae. Journal of Geology XIII, 7, 1905.
- BROOM, R. : On the Mammalian and Reptilian Vomerine Bones. Proc. Linn. Soc. New South Wales 27, 1902.
- — — — : Studies on the Permian Temnospondylous Stegocephalians of North America. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXXII, 1913.
- BURMEISTER H.: Die Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. I. Abt. Trematosaurus. Berlin 1849.
- CASE, E. C. : Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Carnegie Inst. Publ. 146; Washington 1911.
- FRAAS, E. : Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. Palaeontographica 36, 1889.
- — — — : Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. Palaeontographica 60, 1913.
- GAUPP, E. : Das Lacrymale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung. Anatom. Anzeiger 36, 1910.
- HAUGHTON, S. H.: On a new species of *Trematosaurus* (*T. sobeyi*) Ann. South African Museum XII, 1915.
- v. HUENE, F. : Neubeschreibung des permischen Stegocephalen *Dasyceps bucklandi* (LLOYD) aus Kenilworth. Geol. pal. Abh. N. F. VIII, 6, 1910.
- — — — : Beiträge zur Kenntnis des Schädels von *Eryops*. Anatom. Anz. 41, 1912.
- — — — : The Skull Elements of the Permian Tetrapoda in the Am. Mus. of Nat. Hist. New York. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXXII, 1913.
- v. MEYER, H. : Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. Palaeontographica 6, 1856—58.
- QUENSTEDT, F. A. : Die Mastodonsaurier im grünen Keupersandsteine Württembergs sind Batrachier. Tübingen 1850.
- SCHRÖDER, H. : Ein Stegocephalenschädel von Helgoland. Jahrbuch Preuß. Geol. Landesanst. XXXIII, II, 2, 1912 (1913).

- VERSLUYS, J. : Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhy-
chocephalia. Zoolog. Jahrbücher XII; 1898.
- — — — : Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel
bei Saurospiden. Zool. Jahrb. Suppl. XV, 2, 1912.
- WATSON, D. M. S. : The larger Coal Measure Amphibia. Mem. Proc. Manchester
Lit. and Phil. Soc., 57, 1, 1912/13.
- — — — : *Batrachiderpedon lineatum* HANCOCK and ATTHEY, a Coal Measure
Stegocephalian. Proc. Zoolog. Soc. London 1913.
- — — — : *Micropholis stowi* HUXLEY, a Temnospondylous Amphibian from
South Africa. Geol. Mag. N. S. V, 10, 1913.
- WIMAN, C. : Über das Hinterhaupt der Labyrinthodonten. Bull. Geol. Inst.
Upsala XII, 1912.
- — — — : Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. L. c. XIII,
1914.
- — — — : Neue Stegocephalenfunde aus dem Posidonomyaschiefer Spitz-
bergens. L. c. XIII, 2, 1916.
- — — — : Über die Stegocephalen *Tertrema* und *Lonchorhynchus*. L. c.
XIV, 1917.
- WOODWARD, A. S. : On two new Labyrinthodont Skulls of the Genera *Capito-
saurus* and *Aphaneramma*. Proc. Zoolog. Soc. London 1904, II.

Eingegangen : 25. Februar 1920

Landschnecken aus den marinen Sanden der tortonischen Stufe des Wiener Beckens von Vöslau und Soos

Mit 2 Abbildungen

von W. Wenig

Land- und Süßwassermollusken aus den marinen Schichten des Wiener Beckens gehören naturgemäß zu den größten Seltenheiten, da sie stets nur zufällig eingeschwemmt sind und dadurch erhalten wurden. Da nun auch im übrigen unsere Kenntnis der obermiozänen Land- und Süßwassermollusken Osteuropas nur auf wenige Vorkommen begründet ist, so muß jede Erweiterung unserer Kenntnis hierüber besonders dankbar begrüßt werden. Neuerdings ist es nun Herrn AEM. EDLAUER in Weidling bei Klosterneuburg in der Folge seiner langjährigen Aufsammlungen der marinen Fauna des Wiener Beckens gelungen, wiederum zwei für diese Schichten neue Landschnecken aufzufinden, die er mir freundlichst zur Bearbeitung anvertraut hat. Zugleich nehme ich