10. Über einige postkraniale Skelettreste der triassischen Stegocephalen Spitzbergens.

Von

Tage Nilsson.

(Taf. I—IV.)

Einleitung.

In den letzten Jahren ist eine Reihe von Arbeiten ausgeführt worden, die das bisher eingesammelte Schädelmaterial der triassischen Stegocephalen nach neueren Gesichtspunkten behandeln (SÄVE-SÖDERBERGH 1936, 1937; NILSSON 1942, 1943). Im folgenden wird den postkranialen Überresten, die in den genannten Arbeiten gar nicht oder nur nebenbei berücksichtigt wurden, eine besondere Studie gewidmet. Die untersuchten Reste sind zwar nicht besonders reichlich, umfassen jedoch mehrere Stücke des Schultergürtels, der freien Extremitäten und der Wirbelsäule[1]. Sie stammen, soweit nicht anders angegeben wird, aus den obereotriassischen *Posidonomya*-Schichten (dem sog. »Fischhorizont») Spitzbergens. Die Stücke, welche den Buchstaben U. vor dem Inventarnummer haben, gehören dem Palaeontologischen Institut der Universität Uppsala, das mit B. bezeichnete Stück dem Naturhistorischen Reichsmuseum in Stockholm. Die mit ENS. und Feldnummer bezeichneten Stücke sind von der Englisch-norwegisch-schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1939 gesammelt worden und werden zur Zeit provisorisch im Stockholmer Reichsmuseum aufbewahrt. Sie machen etwa 40 % des ganzen bearbeiteten Materials aus. Für übrige Angaben über Material und Untersuchungsmethoden wird an NILSSON (1943, S. 3 f.) verwiesen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, den Behörden der genannten Institute meinen Dank auszusprechen. Danken möchte ich auch gerne Dr. J. BROUGH, Edinburgh, für seine grosszügige Überlassung des Bearbeitungsrechtes des obengenannten, von der Englisch-norwegisch-schwedischen Expedition eingesammelten Materiales.

[1] Ausserdem kommen (in der Nähe des dermalen Schultergürtels) auch spärliche Reste von kleinen rhombischen Hautschuppen vor (*S*, Taf. II, Fig. 1).

Dermaler Schultergürtel.

Allgemeine Bemerkungen. Die Anlagerungsverhältnisse der Claviculae innerhalb der Stegocephalen verdienen etwas erörtert zu werden. Nach der neuentdeckten Interclavicula der rhipidistiden Crossopterygier (*Glyptolepis,* GROSS 1936, Abb. 8 G) zu urteilen, waren die beiderseitigen Claviculae dieser den Vorfahren der Stegocephalen wohl nahestehenden Fischgruppe zum grössten Teil getrennt und stossen nur eine kurze Strecke am weitesten nach vorne in der Medianlinie zusammen. Diese Verhältnisse können als primitiv angenommen werden und stellen wahrscheinlich den Urzustand auch bei den Stegocephalen dar. Es ist aber nicht immer leicht durch Literaturstudien herauszufinden, wie die Anlagerungsverhältnisse bei den Stegocephalen wirklich gestaltet waren, da die verschiedenen Elemente des dermalen Schultergürtels meist isoliert angetroffen werden und dazu oft schlecht beschrieben und abgebildet sind.

Nur von einem unterkarbonischen, embolomeren Stegocephalen, *Pholidogaster pisciformis,* ist der dermale Schultergürtel bekannt. Von ihm sagt WATSON (1926 b, S. 231, Abb. 8; vgl. auch HUXLEY 1862, Taf. XI, Fig. 2, »*Loxomma allmanni*»): »When naturally articulated the clavicles seem to have met one another for a very short distance in front of the interclavicle.» Er könnte also primitiv sein, was gut mit seinem geologischen Alter übereinstimmt. Ähnliche Verhältnisse liegen wahrscheinlich auch vor bei dem oberkarbonischen *Colosteus* (COPE 1875, Taf. 36, Fig. 2), den unterpermischen *Trimerorhachis* (WILLISTON 1915, Abb. 4; CASE 1935, Taf. IX, Fig. 1—3) und *Sclerocephalus häuseri* (BROILI 1926, S. 207, Abb. 8, Taf. I, II) sowie bei den eotriassischen *Lydekkerina* (WATSON 1919, S. 15, Abb. 7; BROILI & SCHRÖDER 1937 b, Taf. V) und *Micropholis* (BROILI & SCHRÖDER 1937 a, Abb. 24, Taf. II; vgl. aber auch WATSON 1913, Abb. 3).

Bei einer Reihe oberkarbonischer bis triassischer Formen, die zu verschiedenen Entwicklungslinien gehören, sind die Claviculae beider Seiten auch an ihren Vorderenden ventral mehr oder weniger voneinander durch den vorderen Fortsatz (Processus anterior) der Interclavicula getrennt, so bei den meisten Phyllospondylen (nach den üblichen Rekonstruktionen; CREDNER 1890 b, Abb. 37, 38; WATSON 1941, Abb. 9), einigen Lepospondylen (*Diplocaulus,* DOUTHITT 1917, Abb. 6: 5), *Archegosaurus* (in der Regel; v. MEYER 1857, Tafel XVII, Fig. 1; Taf. XVIII, Fig. 1, 2; JAEKEL 1915, Abb. 12; vgl. aber auch v. MEYER l. c., Taf. XVII, Fig. 4!), *Actinodon* (THEVENIN 1910, Abb. 20 A), *Gondwanosaurus* (LYDEKKER 1885, Taf. IV, Fig. 1), *Dvinosaurus* (BYSTROW 1938, Abb. 21) und *Mastodonsaurus* (FRAAS 1889, Abb. 5).

Bei *Eryops* scheinen die Verhältnisse nicht klargelegt zu sein. Nach der Ansicht MINERS (1925, S. 159, Abb. 3) sind die ventro-medialen Enden

der Claviculae weit voneinander getrennt. Früher hatte aber CASE (1911, S. 99, Taf. IX, Fig. 2), ein bestimmtes Stück beschreibend, die Meinung geäussert, dass die Claviculae »of the two sides overlap in the specimen, and probably did so to some considerable extent in the living animal». Vielleicht sprechen die Verhältnisse bei der nahe verwandten europäischen Form *Onchiodon* (»*Sclerocephalus*») *labyrinthicus* (CREDNER 1893, Taf. XXXI, Fig. 10), wo die beiderseitigen Claviculae eine ziemlich lange Strecke direkt aneinander stiessen, zu Gunsten der Ansicht von CASE. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei *Dissorophus* und wohl auch bei *Cacops* (vgl. CASE 1911, S. 118, Taf. XIII, Fig. 2, bzw. S. 127). Noch längere direkte Kontakte haben die Claviculae einer grossen Anzahl meist triassischer Formen mit ventral verbreiterten Claviculae; am deutlichsten ist es bei den Metoposauriden (*Metoposaurus*, FRAAS 1889, Taf. XV; *Buettneria,* CASE 1932, Taf. VII, Fig. 4; *Anaschisma*, *Koskinonodon,* BRANSON & MEHL 1929, Taf. III, VII, VIII) und Plagiosauriden (*Plagiosuchus,* v. HUENE 1922, Abb. 28; vgl. auch NILSSON 1937, S. 27—31, Abb. 6, 8). Der dermale Schultergürtel der unten zu beschreibenden Trematosauriden war wohl ähnlich aufgebaut, ebenso wie derjenige der Gattung *Trematosaurus* selbst, nach dem Aussehen der Interclavicula zu urteilen (v. MEYER 1858, Taf. XXVII, Fig. 6).[1] Auch einige Capitosauriden dürften diese Anlagerungsverhältnisse besitzen, *Benthosuchus* (BYSTROW & EFREMOV 1940, Abb. 42, 48) und *Cyclotosaurus* (FRAAS 1913, Taf. XVIII, Fig. 1). Dasselbe gilt auch von einigen oberkarbonischen Lepospondylen mit stark verbreiterten Claviculae, z. B. *Diceratosaurus* (JAEKEL 1903, Taf. V).

Abschliessend kann über die Anlagerungsverhältnisse der Claviculae bei den Stegocephalen folgendes gesagt werden. Primitiv ist wohl der Zustand, wo die beiderseitigen Claviculae im ganzen getrennt sind und sich vorne nur eine kurze Strecke in der Medianlinie begegnen. Von diesem Zustand ausgehend kann die Entwicklung zwei Wege eingeschlagen haben. Die Claviculae können entweder gänzlich voneinander getrennt werden oder, wie es bei der Mehrzahl der Fälle zu sein scheint, in längere Verbindung miteinander treten. Beide Alternativen scheinen in verschiedenen Entwicklungslinien vorzukommen.

Die Gestalt des hinteren Fortsatzes der Interclavicula scheint für grosse Stegocephalengruppen bis zu einem gewissen Grade cha-

[1] Die durch v. MEYER abgebildete Interclavicula ist in verkehrter Stellung dargestellt. Das als »obere Spitze» angegebene Ende (v. MEYER 1858, S. 243) ist offenbar in Wirklichkeit das Hinterende, der lange, stielartige »untere Teil» der Processus anterior. In dieser Richtung äusserte sich schon BURMEISTER (1849, S. 49). Die in neuerer Zeit von WAGNER (1935, S. 8, 10, Abb. 1) gegebene Rekonstruktion des dermalen Schultergürtels von *Trematosaurus* muss als gänzlich verfehlt angesehen werden. Die Interclavicula (das Episternum) ist in verkehrter Stellung und die Anlagerung der Claviculae (Thoracalia) demgemäss fehlerhaft dargestellt; die angeblichen Cleithra können schliesslich gar keine Cleithra sein (vgl. NILSSON 1939, S. 16, Fussn.).

rakteristisch zu sein. Bei den triassischen Stegocephalen verhält er sich folgendermassen. Er ist kurz, meistens wohl abgesetzt und am Hinterende mehr oder weniger abgestutzt bei Trematosauriden (vgl. unten und vorige Seite, Fussn.; Ausnahme *Aphaneramma,* wo er zwar abgesetzt, aber stark verlängert erscheint) und Capitosauriden (*Heptasaurus*, WEPFER 1923, Fig 30; *Cyclotosaurus*, FRAAS 1913, Taf. XVIII, Fig. 1; *Mastodonsaurus,* vgl. S. 232; Ausnahme *Benthosuchus,* BYSTROW & EFREMOV 1940, Abb. 42—44, 48, wo der Hinterteil der Interclavicula zwar kurz aber nicht abgesetzt ist und keinen eigentlichen Fortsatz bildet). Bei den Metoposauriden dagegen ist der Hinterteil nicht abgesetzt sondern breit triangulär mit abgerundeter oder stumpfen Winkel bildender Spitze (*Metoposaurus*, FRAAS 1889, Taf. XV; 1913, Taf. XVII, Fig. 4; *Buettneriinae,* BRANSON & MEHL 1929, Taf. VII, VIII, XIII, XV; CASE 1932, Taf. IV, Fig. 5, 6; Taf. V, VII). Bei den Plagiosauriern schliesslich fehlt der hintere Abschnitt der Interclavicula hinter den beiden Claviculardfortsätzen fast ganz; die Interclavicula erscheint dort quer abgestutzt und durch einen langen, sehr stumpfwinklig ausgebuchteten, einen geraden oder sogar durch einen schwach eingebuchteten Hinterrand begrenzt (*Plagiosaurus, Gerrothorax*, *Plagiosternum* und wohl auch *Plagiosuchus,* NILSSON 1937, S. 26—31, Abb. 5—8, Taf. I; vgl. auch u. a. FRAAS 1913, Abb. 2, Taf. XVII, Fig. 1; v. HUENE 1922, Taf. II, Fig. 1, 2; KUHN 1932, Taf. V, Fig. 4; Orientierung der dermalen Schultergürtelelemente in den drei letzteren Arbeiten verkehrt, vgl. NILSSON l. c. und 1939, S. 5).

Aphaneramma rostratum WOODW. (Abb. 1, 2; Taf. II, Fig. 1).

Material: *B. 1.* Dickson Land, nahe der »Schwedischen Station». Claviculae und Interclavicula eines jungen Individuums (mit erhaltenem Schädel; Abb. 1; Taf. II, Fig. 1). Früher von WIMAN (1910, S. 39, Taf. II, Fig. 2, 2 a; *Lonchorhynchus öbergi*) und SÄVE-SÖDERBERGH (1936. S. 111 f., Abb. 48; Taf. 14, Fig. 2; Taf. 15, Fig. 2; *Aphaneramma* sp. 2) behandelt. — *U. 67,* Sticky Keep. Abdruck der Aussenseite einer isolierten, fragmentären Interclavicula (Abb. 2). Früher von WIMAN (1914, S. 25, Taf. IX, Fig. 3; »unbestimmte mittlere Kehlbrustplatte») behandelt. Die Bestimmung als *Aphaneramma rostratum* gründet sich auf der mit der B. 1-Interclavicula übereinstimmenden Gestalt sowie auf Skulptur und Grösse.

Die Interclavicula ist ein ungewöhnlich langgestreckter Knochen von subrhomboidaler Form. Die Ränder sind deutlich konkav. Die Vorder- und Hinterabschnitte verjüngen sich stark nach vorn bzw. nach hinten. Das Hinterende ist schmal und abgesetzt. Die Länge des Vorderabschnittes ist nicht sicher bekannt; er scheint einen ziemlich langen und annähernd gleich schmalen Fortsatz, Processus anterior, gebildet zu haben. Auf der Innenseite treten die gewöhnlichen drei Trabekel (vgl. BYSTROW & EFREMOV 1940, S. 130) deutlich hervor, die nach aussen sich verbreiternd vom Ossi-

fikationszentrum des Knochens ausstrahlen: 1) nach aussen und vorn zwei Trabeculae claviculares (*trab. cl*), die jederseits einen seitlichen Fortsatz, Processus clavicularis, bilden; 2) nach hinten eine Trabecula sternalis (*trab. st*). Zwischen den Trabekeln ist der Knochen ausgehöhlt. Dadurch wird der hintere Fortsatz relativ dick, der Processus anterior dünn. Die Aussenfläche zeigt die für die Gattung typische Skulptur, ziemlich schmale und regelmässige, nicht allzu hohe, radiäre Kämme sowie Waben im Ossifikationszentrum. Die Ansatzflächen für die Claviculae, die Areae claviculares (*a. cl*), befinden sich an den Rändern der vorderen Knochenhälfte; sie sind hinten viel breiter als vorne.

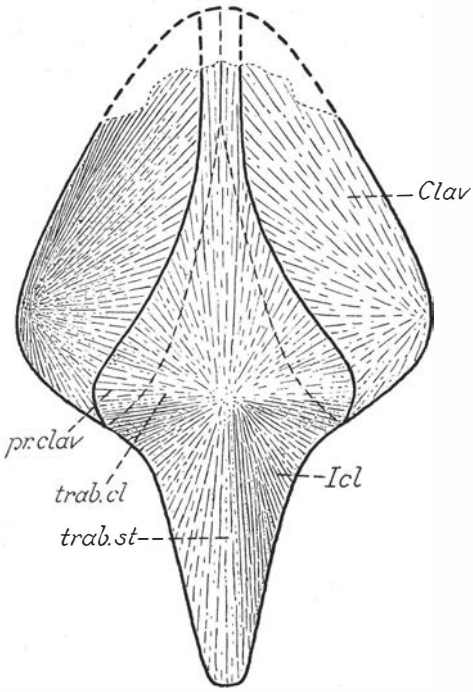


Abb. 1. *Aphaneramma rostratum.* Rekonstruktion des dermalen Schultergürtels eines jungen Individuums in Dorsalansicht. Nach Ex. B. 1. Cleithralfortsätze fortgelassen. Die feingezogene Linie gibt die ventralen Knochengrenzen an. × 1 ½ nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Von den Claviculae ist nur der horizontale Teil erhalten. Dieser ist langgestreckt subtriangulär mit schwach konvexen Rändern. Das postero-lateral gelegene Ossifikationszentrum lag im Leben ein Stück vor dem entsprechenden Zentrum der Interclavicula. Die Innenfläche ist deutlich konkav. Die Ansatzfläche für die Interclavicula, die Area interclavicularis, ist am jugendlichen Individuum B. 1 schwer zu unterscheiden. Am genannten Stück ist die am besten erhaltene, linke Clavicula etwas aus ihrer Lage gerückt. Wahrscheinlich begegneten sich die medialen Ränder der beiderseitigen Claviculae ventral eine lange Strecke vor der Interclavicula, wie Abb. 1 zeigt. Dafür spricht, dass die Aussenseite des Processus anterior der Interclavicula U. 67 in ihrer Gesamheit als Ansatzfläche ausgebildet ist. In der Rekonstruktion SÄVE-SÖDERBERGHs (1936, Abb. 48) sind die Claviculae als völlig voneinander getrennt gezeichnet.

Die Interclavicula von *Aphaneramma* zeigt ziemlich grosse Ähnlichkeit mit derjenigen von *Archegosaurus decheni* (v. MEYER 1857, Taf. XVII; Taf. XVIII, Fig. 1, 2; JAEKEL 1915, Abb. 12), was wohl auf ähnliche Körperform zurückzuführen ist. Erstere unterscheidet sich u. a. durch noch grössere Länge, schmäleren Hinterabschnitt und besonders durch schmäleren Processus anterior und ventral vorne eine lange Strecke aneinander

grenzende Claviculae. Überhaupt ist der Hinterabschnitt der Interclavicula bei den Stegocephalen (zum Unterschied von den Reptilien) selten so wohl entwickelt wie in diesen beiden Gattungen. Bei *Mastodonsaurus giganteus* ist er zwar von FRAAS (1889, Abb. 5) als ein ziemlich langer, aber sehr schmaler und nach hinten zugespitzter Knochenteil dargestellt. In der Rekonstruktion WATSONs (1919, Abb. 22) ist er kürzer, aber noch spitz gezeichnet. Die Abbildung und Beschreibung des Originalmaterials (PLIENINGER 1844, S. 62 f., Taf. III, Fig. 1; in verkehrter Stellung abgebildet, vgl. FRAAS l. c.) macht es aber wahrscheinlich, dass die Zuspitzung übertrieben worden ist; der hintere Fortsatz dürfte in Wirklichkeit ziemlich kurz und abgerundet spatelförmig gewesen und nicht allzuviel von den gewöhnlichen Typen abgewichen sein (vgl. z. B. *Cyclotosaurus* FRAAS 1913, Taf. XVIII, Fig. 1; *Heptasaurus* [»*Mastodonsaurus*»] *cappelensis* WEPFER 1923, Fig. 30). — Die folgenden Formen, *Dvinosaurus* (BYSTROW 1938, Abb. 21), *Cacops* (CASE 1911, Taf. 20, Fig. 1), *Melanerpeton* (STEEN 1838, S. 258, Abb. 41), *Hylonomus geinitzi* und *Discosauriscus permianus* (CREDNER 1890 a, Abb. 5; 1890 b, Abb. 39, 40) scheinen einen ausgesprochenen hinteren Fortsatz, Processus posterior (Processus parasternalis BYSTROW), zu haben. Er unterscheidet sich aber durch seine lange, gleich schmale Gestalt von dem entsprechenden bei *Aphaneramma* und erinnert zum Teil an die Verhältnisse bei den Reptilien.

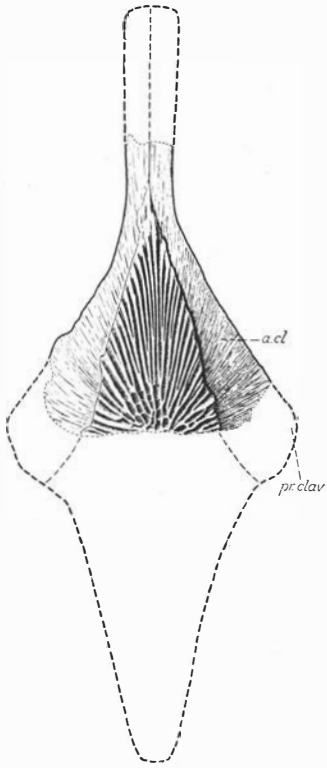


Abb. 2. *Aphaneramma rostratum.* Rekonstruktion der fragmentären Interclavicula U. 67. Ventralansicht. × 0,3 n. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Lyrocephalus euri WIM. (Abb. 3, ?4; Taf. I, Fig. 2—4).

Material: *ENS, ohne Feldnummer*, Mt. Heimen[1]. Fragmentäre Clavicula und Interclavicula. Liegen nur als Abdrücke der Aussen- bzw. Innenflächen (Taf. I, Fig. 2—4) vor, die die Grundlage für die Rekonstruktion Abb. 3 bilden. Die Bestimmung stützt sich auf Schädelreste von *Lyrocephalus euri* auf dem gleichen Stück. — ?*U. 68,* Mt. Andersson. Abdruck der Aussenseite einer etwas fragmentären Interclavicula (Abb. 4). Früher von WIMAN (1914, S. 4, Taf. IX, Fig. 4; »unbestimmte mittlere Kehlbrustplatte») behandelt. Die Skulptur und im wesentlichen auch die Gestalt stimmt mit *Lyrocephalus euri* überein; die dorsalen Umrisse sind jedoch weniger als am vorhergehenden Stück eingebuchtet. — ?*U. 69,* Middlehook. Abdruck der Aussenfläche einer fragmentären linken Clavicula mit Skulptur von *Lyrocephalus*-Typ.

[1] Neuer Fundort; vgl. NILSSON (1943, S. 3, Abb. 1).

Die Interclavicula ist wie der ganze dermale Schultergürtel relativ kurz und breit und von subrhomboidaler Form. Der skulptierte Teil der Aussenfläche läuft nach vorne mässig spitz aus. Die Länge des Processus anterior ist unbekannt; er scheint wie gewöhnlich relativ schmal und gleich breit zu sein. Der hintere Abschnitt war wohl kurz und abgestutzt mit abgerundeten Ecken (U. 68). Die antero-lateralen und postero-lateralen

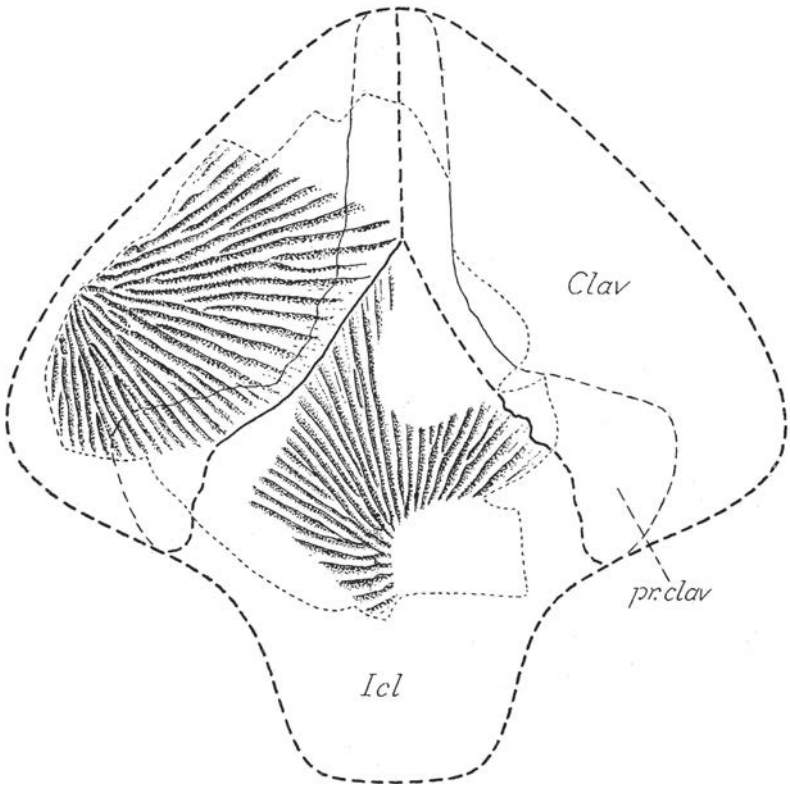


Abb. 3. *Lyrocephalus euri.* Rekonstruktion des dermalen Schultergürtels. Ventralansicht. Nach dem Exemplar Taf. I, Fig. 2—4 (ENS.). Cleithralfortsätze fortgelassen. Die feingezogene Linie gibt die dorsalen Knochengrenzen, die punktierte Linie die Ausdehnung des vorhandenen Materials an. × ²/₃ nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Ränder sind mehr oder weniger stark eingebuchtet. Etwa in der Mitte der Lateralränder ist jederseits ein ziemlich kräftiger, wohl abgerundeter, flügelförmiger Processus clavicularis (*pr. clav*) ausgebildet. Die Skulptur besteht wie an den Claviculae aus schmalen, hohen und scharfen Leisten. Die Areae claviculares (*a. cl*) sind wohl ausgebildet (besonders in U. 68); sie sind besonders breit im Bereich der Clavicularfortsätze und nehmen den grössten Teil des Processes anterior ein.

Von den Claviculae kann nicht viel gesagt werden. Sie sind relativ breiter als bei *Aphaneramma* und dürften in der Medianlinie eine lange

Strecke aneinander gelegen haben. Die restaurierte Breite des ganzen dermalen Schultergürtels beträgt etwa 15 ½ cm.

Durch ihre kurze gedrungene Gestalt und wohl kurzen Hinterfortsatz unterscheidet sich die Interclavicula der vorliegenden Gattung beträchtlich von *Aphaneramma*. Mit *Trematosaurus* (vgl. oben S. 229, Fussn.) stimmt sie besser überein, unterscheidet sich aber auch von diesem durch plumpere Gestalt, u. a. wie es scheint durch kürzeren und breiteren Hinterfortsatz.

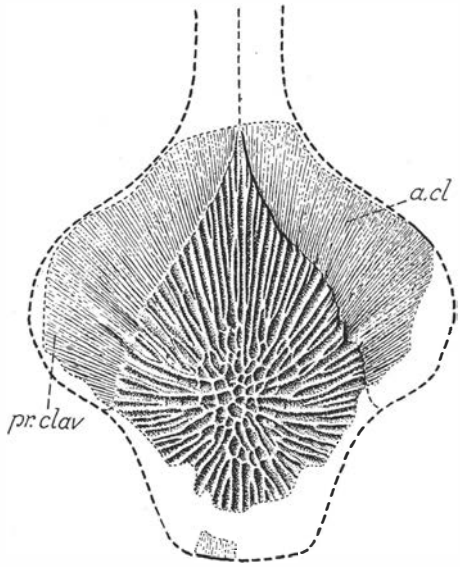


Abb. 4. ? *Lyrocephalus euri*. Interclavicula U. 68. Ventralansicht. × ½ nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Cf. **Platystega depressa** WIM. (Abb. 5, Taf. I, Fig. 1).

Material: *U. 55*, Mt. Milne Edwards. Abdruck der Aussenfläche des hinteren Teils des dermalen Schultergürtels.

Die vorliegenden Überreste stammen von einem ziemlich grossen Exemplar. Die grösste Breite des dermalen Schultergürtels beträgt etwa 18 cm und übertrifft somit diejenige von *Lyrocephalus*. Im grossen ganzen stimmt der dermale Schultergürtel mit der genannten Gattung überein, unterscheidet sich aber ausser durch die Grösse durch die folgenden Merkmale. Die Interclavicula ist deutlich schmäler und länglicher mit geraderen anterolateralen ventralen Rändern. Die Clavicula ist breiter im Verhältnis zur Interclavicula. Die Skulptur ist viel gröber und besteht — ausser dem ziemlich breiten, fast skulpturlosen Randsaum am Hinterteil der Interclavicula — aus sehr hohen und kräftigen Leisten.

Die Bestimmung der Gattungszugehörigkeit des vorliegenden Schultergürtels bereitet Schwierigkeiten und geschieht mit grossem Vorbehalt. Aus

Spitzbergen sind mehrere Stegocephalengattungen bekannt, zu denen er wegen seiner Grösse gerechnet werden könnte. Durch die Skulptur der Dermalknochen fällt aber die Mehrzahl dieser Gattungen für den weiteren Vergleich aus. Nur *Platystega depressa* bleibt übrig. Die Skulptur der Dermalknochen dieser Gattung ist leider unbekannt. Die mässig gestreckte

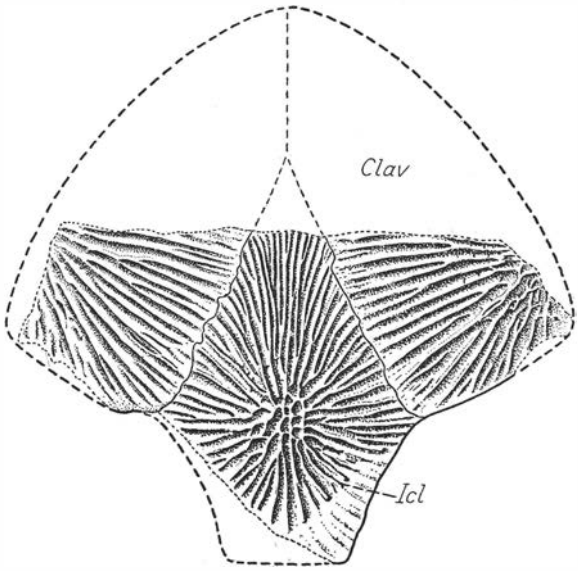


Abb. 5. Cf. *Platystega depressa*. Dermaler Schultergürtel U. 55. Ventralansicht. × 2/5 nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Form der vorliegenden Interclavicula würde wohl mit der gestreckten Schädelform der genannten Art übereinstimmen.

Species inc. sed. NILSSON (1943, S. 41; cf. **Tertrema acuta** WIM.).

Material: U. 100, 101, Mt. Andersson. Abdrücke der Ventralseite einer fragmentären Interclavicula und zweier Claviculafragmente.

Die vorliegenden Überreste gehören zu einen Tier von mittlerer Grösse. Von der Form der Elemente kann nichts Anderes gesagt werden, als dass die Proportionen der Interclavicula etwa denjenigen von cf. *Platystega depressa* ähnlich sind. Die Aussenskulptur der Knochen besteht aus mässig hohen Leisten, Rinnen und Waben, die mit unregelmässigen kleinen Warzen und Einsenkungen verziert sind. Sie erinnert an die Skulptur am Unterkiefer der unbestimmten Art aus Spitzbergen, die von mir mit *Tertrema* oder *Platystega* verglichen worden ist (NILSSON 1943, S. 41, Taf. VIII, Fig. 3). Wenn die oben mit *Platystega depressa* verglichenen Schultergürtelreste wirklich richtig bestimmt sind, würden die vorliegenden Reste eher zu *Tertrema acuta* gerechnet werden können. Die Bestimmung ist aber ziemlich

unsicher, weil die Skulptur nicht völlig mit derjenigen von *Tertrema* übereinstimmt. Die vorliegenden Reste gehören auch zu einem kleineren Tiere als der Typschädel von *Tertrema acuta* und der Unterkiefer der *Spec. inc. sed.* NILSSON (1943). Sie gehören vielleicht zu einem jungen Individuum.

Scapulocoracoid.

Aphaneramma rostratum WOODW. (Abb. 6; *Sc. cor*, Taf. II, Fig. 1).

Material: *B. 1* (vgl. oben S. 230), linker Scapulocoracoid, früher von SÄVE-SÖDERBERGH (1936, S. 112, Abb. 49, Taf. XV, Fig. 2, »probably left scapulocoracoid») kurz behandelt.

Das vorliegende Material besteht aus dem — völlig intakten — scapularen Teil (*p. scap*) des linken Scapulocoracoid eines jungen Individuums. Nur die Innenseite ist blossgelegt. Diese ist schwach gewölbt und mit einem sehr kräftigen Fortsatz, Processus supraglenoidalis (*pr. sgl*), versehen, der vom mittleren Teil des Hinterrandes ausgehend in ventro-medialer Richtung nach hinten vorspringt und mit einem geraden postero-ventralen Rand endigt. An dem eigentlichen, blattförmigen Scapularteil können vier Ränder unterschieden werden, ein ziemlich langer, konkaver Vorderrand, ein langer Hinterrand und kurze, konvexe dorsale bzw. antero-ventrale Ränder. Wahrscheinlich stand bei dem vorliegenden jungen Individuum die dorsale Randfläche in Verbindung mit einem knorpeligen, gewöhnlich als »Suprascapula» (*ssc*) bezeichneten Teil der Pars scapularis, ebenso wie die antero-ventrale Randfläche und die Endfläche des Processus supraglenoidalis mit einer knorpeligen Pars coracoidea (*p. cor*). Es lässt sich wohl auch denken, dass diese letztere ebenso wie der Scapularteil verknöchert und mit diesem durch Knorpel verbunden war. Die erstere Vermutung erscheint aber wahrscheinlicher in Anbetracht dessen, dass die angrenzenden knöchernen Teile, der dermale Schultergürtel und der Humerus, erhalten sind.

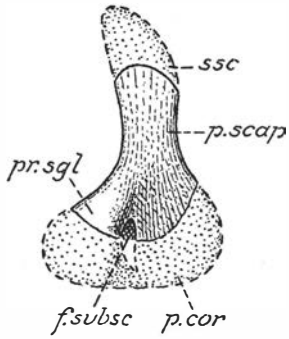


Abb. 6. *Aphaneramma rostratum.* Scapulocoracoid der linken Seite eines jungen Individuums (B. 1). Innenansicht. × 2 nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Auf der Aussenseite des knöchernen bzw. knorpeligen Supraglenoidalfortsatzes muss die Cavitas glenoidalis ihren Platz gehabt haben. Auf der Innenseite des Scapulocoracoid zwischen dem Scapularteil, dem Supraglenoidalfortsatz und dem hypothetischen Coracoidteil lässt sich eine tiefe Fossa subscapularis (*f. subsc*) beobachten, dessen Boden nicht freigelegt

werden konnte. Dadurch und durch das Fehlen des Coracoidteils lassen sich nicht die gewöhnlichen Foramina im ventralen Teil des Scapulocoracoid nachweisen (vgl. u. a. MINER 1925, S. 156).

Reste der freien Extremitäten.

Aphaneramma rostratum WOODW.

Material: *B. 1* (vgl. oben S. 230), linker und rechter Humerus eines jungen Individuums (*Hu*, Taf. II, Fig. 1); der erstere früher von SÄVE-SÖDERBERGH (1936, S. 112, Abb. 49, Taf. XV, Fig. 2, *Ra*; »left humerus, or else the left radius») kurz behandelt. — *ENS., ohne Feldnummer*, Mt. Heimen. Rechter, fast vollständig erhaltener Humerus (Abb. 7, Taf. I, Fig. 5—7) in demselben Stück wie ein Unterkiefer eines mittelgrossen Individuums von *Aphaneramma rostratum*. — *U. 53*, aus dem südlichen Teil des Mt. Congress. Radius, wahrscheinlich der rechten Körperseite, und ein Metacarpale(?), zusammen mit einem Unterkiefer von *Aphaneramma rostratum* (Abb. 8; Taf. II, Fig. 2—4, *Ra, Mc*). — *ENS., Feldnummer 346*, Mt. Congress. Wahrscheinlich rechte Ulna, in demselben Stück wie Schädelreste von *Aphaneramma rostratum* (Abb. 9; Taf. III, Fig. 6, *U*).

Vom Humerus (Abb. 7; Taf. I, Fig. 5—7; Taf. II, Fig. 1, *Hu*) soll hier nur das Exemplar aus Mt. Heimen beschrieben werden. Die beiden kleinen Humeri des ganz jungen Individuums B. 1 sind nicht so erhalten, dass sie den Befund des vorigen ergänzen können. Die nicht erhaltenen, knorpeligen Knochenenden sind in Abb. 7 versuchsweise restauriert. Für die Nomenklatur und vergleichende Morphologie des Humerus wird auf NILSSON (1939, S. 11—15, 24—32) verwiesen.

Der ganze Knochen ist nicht besonders plump. Die beiden erweiterten Knochenenden bilden einen Winkel von etwa 60° zueinander. Das distale

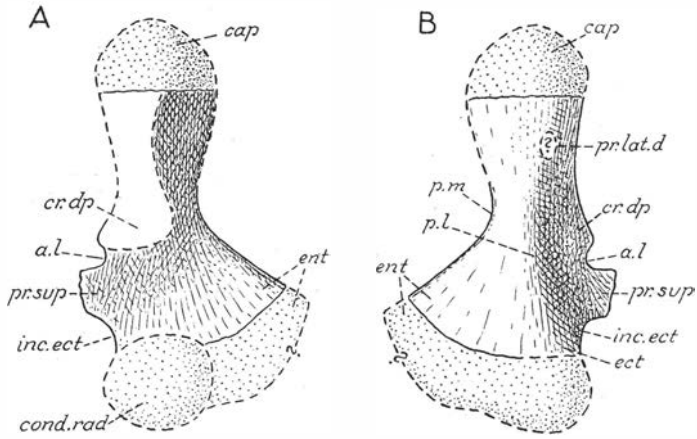


Abb. 7. *Aphaneramma rostratum*. Rechter Humerus. *A* Vorderansicht, *B* Hinteransicht. Nach dem Exemplar Taf. I, Fig. 5—7 (ENS.). Nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Ende ist bedeutend breiter als das proximale. Der Körper des Knochens ist kurz. Die Crista deltopectoralis (*cr. dp*) ist lang und ziemlich kräftig. Wegen Beschädigung des Knochens kann nicht beobachtet werden, ob ursprünglich ein Processus latissimi dorsi und ein Processus subcoracoscapularis vorhanden waren. Am Corpus humeri können wenigstens drei Kanten unterschieden werden, die beiden zugeschärften Linea antero-lateralis (*a. l*) und Linea postero-medialis (*p. m*) und die abgerundete Linea postero-lateralis (*p. l*). Der Entepicondylus (*ent*) ist wohl ausgebildet und blattförmig. Er hat einen geraden medio-proximalen Rand. In distaler Richtung springt er nicht weit vor. Der Ectepicondylus (*ect*) bildet einen abgerundeten Rücken an der Hinterfläche des Distalteils. Vielleicht war eine zusammenhängende Crista radialis humeri ausgebildet. Der laterale Abschnitt des distalen Knochenendes ist verhältnismässig schwach ausgebildet. Einen deutlichen, ziemlich breiten, aber nicht weit hervorragenden Supinatorprozess (*pr.sup*) gibt es dort ziemlich proximal nahe dem Unterende der Deltopectoralcrista. Die Incisura ectepicondyloidea (*inc. ect*) scheint eine nur flache Einbuchtung zu bilden. Der knorpelige Condylus radialis (*cond. rad*) muss ziemlich weit distal an der Vorderseite der Extremitas distalis seinen Platz gehabt haben.

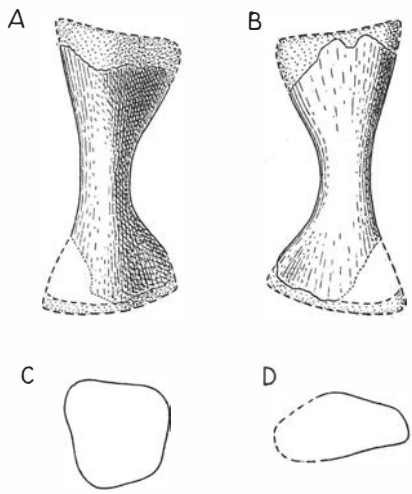


Abb. 8. *Aphaneramma rostratum.* Radius, wahrscheinlich der linken Körperseite. U. 53. Proximalende nach oben. *A* Vorderansicht, *B* Hinteransicht, *C* Querschnitt durch das proximale Ende, *D* durch das distale Ende. Die angenommene Vorderseite ist in *C* nach unten, in *D* nach oben gerichtet. × 1 ½ nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Der Humerus der übrigen Trematosauriden ist bis jetzt unbekannt. Der Humerus von *Aphaneramma* stimmt am besten mit dem von mir früher (NILSSON 1939, S. 28—30) unterschiedenen *Eryops*-Typus überein und stellt eine Variante von diesem dar. Er ist abweichend u. a. durch schmälere Extremitas proximalis, kleineren Winkel zwischen den beiden Knochenenden, längere Deltopectoralcrista, schwächeren Supinatorprozess (als wenigstens die Gattung *Eryops* selbst), weniger kräftigen Ectepicondylus und durch nicht so weit distalwärts vorspringenden knöchernen Teil des Entepicondylus. In der Tat scheint der vorliegende Humerus wenigstens in den drei erstgenannten Merkmalen sich demjenigen von *Mastodonsaurus* zu nähern, welcher in der zitierten Arbeit als eine Variante des *Eryops*-Typus aufgenommen worden ist. Der Supinatorprozess ist jedoch bei *Aphaneramma* viel besser ausgebildet und mehr proximal gelegen als bei *Mastodonsaurus*; der knöcherne Entepicondylus ist auch etwas schwächer und

die relative Länge des Knochens etwas kleiner. In denselben Punkten unterscheidet er sich auch von dem erst kürzlich bekannt gewordenen Humerus von *Benthosuchus* (BYSTROW & EFREMOV 1940, S. 131, Abb, 50, 51, 80). Dieser scheint überhaupt zu derselben Variante wie der *Mastodonsaurus*-Humerus zu gehören; er unterscheidet sich von diesem, wie es scheint, prinzipiell hauptsächlich durch die ein wenig mehr proximale Lage des schwach abgesetzten Supinatorprozesses und durch kräftigeren Entepicondylus.

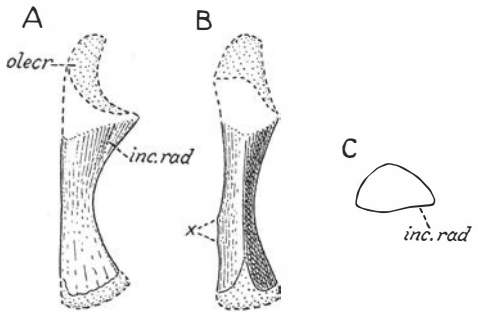


Abb. 9. *Aphaneramma rostratum.* Wahrscheinlich Ulna der rechten Körperseite, ENS., Feldn:r 346. *A* Vorderansicht, *B* Lateralansicht, *C* Querschnitt durch das proximale Ende unterhalb des Olecranon (die angenommene Vorderseite nach unten gerichtet). Nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Ausser dem Humerus liegen auch ein paar Knochen des Zeugopodiums vor, ein Radius und wahrscheinlich auch eine Ulna. Der Radius (Abb. 8; Taf. II, Fig. 2—4, *Ra*) ist beinahe intakt und stammt wahrscheinlich von der linken Körperseite. So orientiert kann er folgendermassen beschrieben werden. Er ist ein mässig plumper Knochen mit stark vergrösserten Enden, von denen das distale mehr abgeplattet ist. Die Hinterseite ist flach, die Vorderseite gewölbt. Die radiale Seite ist relativ schwach, die ulnare Seite stärker konkav. Beide Knochenenden müssen knorpelig gewesen sein.

Die vermutete Ulna (Abb. 9; Taf. III, Fig. 6, *U*) könnte möglicherweise ebenso gut eine Fibula sein. Die Dicke des vorliegenden Knochens dürfte aber dagegen sprechen. Wenn die Bestimmung als Ulna richtig ist, gehört sie wahrscheinlich zur rechten Körperseite. Der Knochen ist proximal abgebrochen. Das ebenso wie das distale Knochenende wohl grösstenteils knorpelige Olecranon fehlt demnach. Beide Knochenenden sind stark verbreitert. In Vorderansicht erscheint die ulnare Seite fast ganz gerade, die radiale Seite stark konkav. Beide Seiten sind in der Längsrichtung winklig zugeschärft. Die Vorderfläche ist abgeplattet, die Hinterfläche stark gewölbt. Es scheint als ob unterhalb des Olecranon Spuren einer anteromedialen Einbuchtung, einer Incisura radialis ulnae (*inc. rad*; BYSTROW & EFREMOV 1940, Abb. 52), vorhanden sind. Auf der ulnaren zugeschärften Kante kommen zwei kleine Tuberositäten (*x*) vor, die möglicherweise pathologischer Natur sind.

Hinter dem Radius des Exemplares U. 53 liegt ein kleiner Knochen mit verbreiterten Enden, der wahrscheinlich ein Metacarpale darstellt (Taf. II, Fig. 4, *Mc*).

Wirbelsäule und Rippen.

Nomenklatur- und Homologieverhältnisse. Es liegen drei nomenklatorische Systeme von grösserer Bedeutung für die Benennung der Wirbelelemente der Tetrapoden vor, diejenigen von COPE, GAUDRY und GADOW. Sie fussen zum Teil auf verschiedenartige Auffassung hinsichtlich der Morphogenie der Wirbelsäule.

Im Jahre 1878 führte COPE (1878 a, S. 328; 1878 b, S. 525, 530) die Benennung Interzentrum für das vordere Element des Wirbelkörpers bei embolomeren und rhachitomen Stegocephalen ein. Er hielt diesen Knochen für homolog dem bei einem Teil der Amnioten vorkommenden kleinen ventralen Intervertebralknochen bzw. dem Haemalbogen (»chevron-bone»). Das hintere Element der embolomeren Stegocephalen sei demnach dem Zentrum der Amnioten sowie den beiden seitlichen, hinteren Elementen der rhachitomen Stegocephalen homolog. Diese beiden Elemente nannte er (COPE 1880, S. 51) in Anschluss an GAUDRY (1878, S. 68) Pleurozentren[1]. Drei Jahre später erhob der letztere Einspruch gegen COPEs Homologisierungsversuch (GAUDRY 1883, S. 273). Nach GAUDRY entspricht der Amniotenwirbelkörper nicht nur den beiden Pleurozentren sondern auch dem Interzentrum COPE der rhachitomen Stegocephalen. Der letztere Knochen wurde daher in Hypozentrum umgetauft. Die beiden Bezeichnungen Interzentrum und Hypozentrum sind also Ausdrücke grundsätzlich verschiedener Auffassung hinsichtlich der Homologieverhältnisse des Wirbelkörpers bei beiden Verfassern[2]. Dieser ursprüngliche Unterschied ist seitdem verwischt worden. So verwenden nunmehr die meisten Verfasser die Begriffe Hypozentrum und Interzentrum als Synonyma, ohne damit eine bestimmte Ansicht über die Homologieverhältnisse ausdrücken zu wollen.

Ein noch weiter durchgreifender, alle Wirbelelemente und die ganze Wirbeltierserie umfassender Homologisierungsversuch ist von GADOW (1896, 1933; GADOW & ABBOT 1895) durchgeführt worden. Er geht von den Fischen, besonders dem Stör, aus. Alle sogen. Arcozentren, d. h. diejenigen Wirbel, bei deren Bildung kein Chordaknorpel teilnimmt, sind nach ihm

[1] In der Kaudalregion von *Archegosaurus* sollen ein dorsales und ein ventrales Paar von Pleurozentren vorkommen (JAEKEL 1896, S. 513; vgl. v. MEYER 1857, S. 104). Ähnliche Verhältnisse erwähnt VAN HOEPEN (1915, S. 138) bei *Rhinesuchus? senekalensis*. Bei *Chelydosaurus* soll nach FRITSCH (1885—1889, S. 24 f.) ausser dem gewöhnlichen dorsalen Pleurozentrumpaar ein ventrales unpaares sogen. Hypocentrum pleurale vorkommen (das GAUDRYsche Hypozentrum wird »Hypocentrum arcale» genannt).

[2] Der GAUDRYschen Auffassung haben sich GOETTE (1896), JAEKEL (1896, 1904), BROILI (1899, 1908) und ESKIN (1929) angeschlossen. Die Ansichten COPEs werden von einer grösseren Zahl von Autoren geteilt, u. a. von BAUR (1886), WILLISTON (1918), WATSON (1919), ROMER (1933), REMANE (1936) und v. BOCHMANN (1937). Es muss auch bemerkt werden, dass die GADOWsche Auffassung bis zu einem gewissen Grade mit der COPEschen vereinbar ist.

von vier paarigen Bogenelementen, Arcualia, aufgebaut, zwei vorderen Basidorsalia und Basiventralia, und zwei hinteren, Interdorsalia und Inter-, ventralia. Dazu kommen noch distale Bogenelemente, Supradorsalia, Supra-interdorsalia und Infraventralia. Die Arcualia nehmen nach GADOW am Aufbau der Labyrinthodonten-Amnioten-Wirbel folgendermassen teil. Der Neuralbogen wird bei allen vom Basidorsale, der Haemalbogen vom Basiventrale aufgebaut. Der quadripartite Schwanzwirbelkörper von *Archegosaurus* enthält alle vier arcualen Elemente, Basidorsale (Neuralbogen), Basiventrale (= Interzentrum), Interdorsale (= dorsales Pleurozentrum) und Interventrale (= ventrales Pleurozentrum). Bei den normalen rhachitomen Wirbeln ist das Interventrale unterdrückt worden. Die beiden Wirbelkörperhälften der diplospondylen embolomeren Stegocephalen bestehen je aus verwachsenen Basidorsale + Basiventrale bzw. Interdorsale + Interventrale. Der Amniotenwirbelkörper schliesslich besteht hauptsächlich aus dem Interventrale; das Basiventrale ist in der Intervertebralscheibe und eventuell im Intervertebralknochen (bzw. Haemalbogen) erhalten; das Interdorsale ist reduziert worden. Der GADOWschen Auffassung schliessen sich im wesentlichen u. a. SCHWARZ (1908), ABEL (1919), v. HUENE (1926 b, 1942) und zum Teil auch GOODRICH (1930) an.

Die grösste Schwäche der Theorie GADOWs liegt meiner Meinung nach darin, dass er alle Wirbelelemente der Arcozentren von den beim Stör vorkommenden Bogen ableitet. Aus dem sich immer häufenden embryologischen Beobachtungsmaterial scheint aber hervorzugehen, dass der Wirbelkörper u. a. bei den Tetrapoden im wesentlichen aus selbständigen, autozentralen Knorpel- bzw. Knochenanlagen in der bindegewebigen Perichordalscheide[1] hervorgeht (siehe vor allem REMANE 1936; vgl. auch WATSON 1926 b, S. 249—251). Daraus folgt, dass die GADOWsche Terminologie auf die peripheren, sicher aus Bogen entstehenden Elemente eingeschränkt werden muss. Die autozentralen (oder wesentlich autozentralen) Elemente müssen mit besonderen Bezeichnungen belegt werden, und als solche sind die schon früher von GAUDRY und COPE eingeführten Namen verwendbar. Die Frage entsteht dann, welche Bezeichnung für das vordere Element des embolomeren Wirbelkörpers vorzuziehen ist, COPEs Interzentrum oder GAUDRYs Hypozentrum. Ich verwende hier die erstere Bezeichnung, teils aus Prioritätsgründen, teils weil die COPEsche Auffassung über die Homo-

[1] Nach allen modernen Verfassern liegt die sogen. Perichordalscheide ausserhalb der Chordascheide. Eine genaue Verfolgung und Homologisierung der verschiedenen Schichten der Chordascheide und der umgebenden Bindegewebeanlagen könnte möglicherweise zeigen, dass die sogen. Perichordalscheide statt dessen ganz oder zum Teil der Chordascheide, die bei vielen Fischgruppen von den umgebenden Bindegewebezellen invadiert wird, entspricht. In diesem Falle müssten die aus der genannten Scheide entstehenden Skelettelemente nicht als autozentral sondern als chordazentral bezeichnet werden.

logieverhältnisse die richtige zu sein scheint[1]. Die Gründe dafür sind in erster Linie die zum Teil schon mehrmals von vergleichend-morphologischer Seite hervorgehobenen: 1) der Bau der beiden ersten Halswirbel bei den Amnioten (SCHAUINSLAND 1905, S. 538 f.; WILLISTON 1918, S. 78—82; REMANE 1936, S. 103—105, 116; EVANS 1939); 2) die beginnende Reduktion der Verknöcherung des vorderen Elements bei *Seymouria*, einer Gattung, die u. a. bezüglich des Wirbelbaus eine Zwischenstellung zwischen Embolomeren und primitiven Reptilien einnimmt (WILLISTON 1918, S. 76—78; WATSON 1918, S. 276—280; WHITE 1939, S. 349—357); 3) die Anlagerung des Neuralbogens auf der vorderen Hälfte des Wirbelkörpers z. B. bei *Ophiacodon,* ein primitives Reptil (WILLISTON 1925, Abb. 82[2]; ROMER & PRICE 1940, Abb. 45 I); 4) die intervertebrale Artikulation der Rippenköpfe[3] bei Säugetieren und primitiven Reptilien (REMANE 1936, S. 110).

Dass der Wirbelkörper der Amnioten den Pleurozentren, die Intervertebralscheibe (der Meniscus) dem Interzentrum homolog sind, scheint auch durch die ontogenetische Entwicklung gestützt zu werden. 1) Der primäre Wirbelkörperknorpel liegt in frühen Entwicklungsstadien von Amnioten gewöhnlich im Vergleich zu den Neuralbogenanlagen kaudal verschoben (vgl. u. a. FRORIEP 1883, S. 194 ff., Huhn; PIIPER 1928, Abb. 16, *Struthio*; ESKIN 1929, Abb. 28, *Emys*). 2) Der Wirbelkörperknorpel (oder -vorknorpel) der Amnioten wird in vielen Fällen bilateral paarig angelegt[4] (HOWES & SWINNERTON 1901, S. 13 f., Abb. 3, *Sphenodon*; ESKIN 1929, Abb. 27, *Emys*; WEISS 1901, S. 510, Ratte; BARDEEN 1905, S. 168, Mensch; DAWES 1930, S. 150, Epistropheus bei Maus; v. BOCHMANN 1937, S. 11, Maus; bei *Larus* besteht nach PIIPER 1928, S. 327, besonders in der Synsakralregion eine deutliche Tendenz der Wirbel in rechte und linke

---

[1] Wie hervorgehoben, hat jedoch die Bezeichnung Hypozentrum jetzt viel von ihrer ursprünglichen vergleichend-morphologischen Bedeutung verloren.

[2] Bemerkenswert ist ebenfalls der schräge, antero-ventral abfallende Verlauf der Neurozentralsutur in der zitierten Abbildung.

[3] Primitiv ist allem Anschein nach die Aufteilung der Artikulation der Rippenköpfe auf ein hinteres Zentrum (Pleurozentrum) und ein vorderes Interzentrum. Die Verhältnisse bei den Embolomeren und den rhachitomen Stegocephalen scheinen, obgleich etwas abwechselnd, am ehesten eine solche Schlussfolgerung zu stützen. Die Artikulation befindet sich bei den Embolomeren entweder zwischen Zentrum und Interzentrum (wohl primitiv; *Cricotus, Eogyrinus* zum Teil; BROOM 1913, Abb. 2; CASE 1911, Abb. 51 E; WATSON 1926 a, Abb. 21), ganz auf dem Interzentrum (*Eogyrinus,* WATSON l. c.) oder hauptsächlich auf dem Zentrum (*Cricotus* zum Teil, WILLISTON 1918, Abb. 1), bei den rhachitomen Stegocephalen meist ganz auf dem hinteren Teil der Interzentren, bei einigen primitiven Formen aber angeblich zwischen Interzentren und Pleurozentren (*Archegosaurus,* JAEKEL 1896, S, 512 f.; *Trimerorhachis,* CASE 1911, S. 109).

[4] In anderen Fällen wird die erste Anlage als U-förmig oder sogar ringförmig angegeben. Man kann jedoch vermuten, dass die kritischen Altersstadien von der Untersuchung nicht gefasst worden sind.

Hälften aufgeteilt zu werden); vgl. die paarigen Pleurozentren der rhachitomen Stegocephalen. 3) Die Intervertebralscheiben durchgehen wenigstens zum Teil und degenerativ verspätet knorpelige oder vorknorpelige Stadien, bevor sie die fibröse Natur bekommen, die für die erwachsenen Säugetiere typisch sind (SCHULZE 1896, S. 90 f., Mensch usw.; v. BOCHMANN 1937, S. 15, 35, *Mus*, *Talpa*) oder bevor sie in die pro- oder heterocoelen Wirbelkörper der Vögel und vieler Reptilien einverleibt werden (vgl. PIIPER 1928, S. 318, 324, *Larus*; GOETTE 1896, S. 349, Lacertilia); mehr oder weniger deutliche knorpelartige Bildungen treten auch bei den übrigen Reptilien im Intervertebralkörper auf (SCHAUINSLAND 1900, S. 760, *Sphenodon* [bei alten Tieren ist dieser im letzten Teil der Kaudalregion bisweilen verkalkt!]; GOETTE 1896, S. 363, 368, Gekkonen, Crocodilier; HIGGINS 1923, S. 386, *Alligator*). 4) Die vorknorpelige Intervertebralscheibe ist bei *Alligator* (l. c., S. 386, Fig. 19) vom ebenfalls knorpeligen oder vorknorpeligen Haemalbogen durch eine lose Bindegewebeschicht deutlich getrennt.

Es gilt auch darüber klar zu werden, welche Rolle die GADOWschen Arcualia und übrigen Bogenelemente am Aufbau des Tetrapodenwirbels spielen. Da die Ontogenie der Wirbel am besten bei den Amnioten bekannt ist, können wir diese zweckmässig als Ausgangspunkt nehmen.

Der Neuralbogen der Amnioten ist nach der GADOWschen Schule nur vom Basidorsale aufgebaut. Bei Lacertiliern und *Sphenodon* kennt man andererseits schon seit langem Doppelbildungen im Neuralbogen, die nach GOETTE (1896, S. 354—356), MÄNNER (1899, S. 63 f.) und SCHAUINSLAND (1905, S. 527 f.) auf doppelte paarige Bogenanlagen zurückzuführen sind. Diese Verhältnisse sind zwar nach der Ansicht GOODRICHs (1930, S. 62) und REMANEs (1936, S. 119 f.) kein Beweis für eine Ableitung dieser Neuralbogen aus ursprünglich doppelten dorsalen Bogen sondern als eine sekundäre Anpassung zu betrachten, die in Zusammenhang mit der bei diesen Tieren vorkommenden Autotomie des Schwanzes entstanden ist. Aber auch bei anderen Amnioten scheint der Neuralbogen aus zwei hintereinander liegenden Knorpelanlagen seinen Ursprung zu nehmen (vgl. PIIPER 1928, S. 306—309, 316—318, 332, *Larus, Struthio*; v. BOCHMANN 1937, S. 42, Maus; dazu werden doppelte Bindegewebeanlagen bei *Alligator*, HIGGINS 1923, S. 377 f., und *Emys*, ESKIN 1929, S. 329, 331, erwähnt). Die kraniale Anlage ist von PIIPER und ESKIN mit GADOWs Basidorsale, die kaudale mit dem Interdorsale des dahinterliegenden Segments verglichen. Der Hauptgrund für GOODRICH[1] und REMANE, eine solche Deutung abzulehnen, lag darin, dass keine fossilen Vorfahren mit doppelten Neuralbogen gefunden worden sind.[2] Aber das braucht nur zu besagen, dass das Ver-

[1] L. c., vgl. auch GOODRICH (1930, S. 71).

[2] Es scheint möglich, dass die bei devonischen Crossopterygiern (*Eusthenopteron*, GREGORY, ROCKWELL & EVANS 1939) vorkommenden kleinen Knochen, die von den genannten Autoren als Interdorsalia bezeichnet und mit Pleurozentren verglichen

wachsen der beiden Anlagen phylogenetisch sehr alt sein muss, was ja auch mit der Schwierigkeit sie ontogenetisch festzustellen in gutem Einklang steht.

Ausser den genannten Elementen scheint auch wenigstens noch ein besonderes Element dorsal vom Spinalganglion und vom Interdorsale im Neuralbogen vorzukommen. Es bildet den Ursprung der Zygapophysen und wird von PIIPER (1928, S. 301, *Larus, Struthio*) und DAWES (1930, S. 150 f., *Mus*) Dorsal-interdorsale genannt (ähnliche Verhältnisse bei *Tropidonotus*, MOOKERJEE & CHATTERJEE 1934, S. 435 f.). Vielleicht ist es mit GADOWs Suprainterdorsale[1] homolog (vgl. GADOW 1933, S. 26). — Nach einigen Verfassern kommt dazu noch ein besonderes dorsales unpaares Schlussstück des Neuralbogens vor, ein Supradorsale (DAWES 1930, S. 151, *Mus*; MOOKERJEE & CHATTERJEE 1934, S. 435 f., *Tropidonotus*; MOOKERJEE & MUKHERJEE 1934, S. 110 f., Chelonia). Diese Verhältnisse verlangen aber einer nochmaligen Prüfung.[2]

Die gewöhnlich als Interzentren bezeichneten Intervertebralknochen der rezenten Amnioten scheinen nach den ontogenetischen Befunden wenigstens hauptsächlich aus Bogenelementen zu bestehen und sind somit kaum den gleichbezeichneten Elementen bei den Stegocephalen völlig homolog. Es liegt nämlich kein Grund vor, einen wesentlich anderen Ursprung für die Interzentren der Stegocephalen als für die Zentren anzunehmen. In vielen Fällen wird der Intervertebralknochen als paarige Knorpelherde in der sogen. hypochordalen Spange angelegt. Auch wenn die erste Anlage anscheinend unpaarig ist, liegt sie im Vergleich zur Wirbelkörperanlage stark ventral verschoben (SCHAUINSLAND 1905, Abb. 309, *Sphenodon*; BRÜNAUER 1910, Taf. III, Fig. 10, *Tropidonotus*; ESKIN 1929, Abb. 28, *Emys*; PIIPER 1928, S. 299—301, 313—315, 319, Abb. 12, 15, 19, 20, 26, *Larus*, *Struthio*; FRORIEP 1886, Taf. III, Fig. 8, *Bos*; v. BOCHMANN 1937, S. 16, 26, 33—37, *Mus*, *Talpa*). Bei erwachsenen Vögeln bilden die Intervertebralknochen ventrale, unpaare Fortsätze auf dem vorderen Teil der Hals- und Brustwirbelkörper (ESKIN 1929, S. 317—319).

werden, wegen ihrer hohen Lage tatsächlich Interdorsalia sind, wie es in Abb. 10 A dargestellt worden ist. Sollte dies zutreffen, so können sie aber nicht Pleurozentren entsprechen. *Eusthenopteron* gehört zu derjenigen Gruppe von Crossopterygiern, Osteolepiformes, die nach JARVIK (1942, S. 648 f.) mit den Anuren und Labyrinthodonten am nächsten verwandt ist. Es ist dann interessant zu konstatieren, dass derjenige Teil des Wirbelkörpers, der dem Zentrum (bzw. den Pleurozentren) entsprechen muss, bei *Eusthenopteron* ganz oder jedenfalls grösstenteils knorpelig war, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den primitivsten Stegocephalen, bei denen die Wirbel bekannt sind, den Embolomeren.

[1] MACBRIDE (1932, S. 146) vergleicht das betreffende Element mit dem Supradorsale der Elasmobranchier. Bei den Urodelen scheinen aber sowohl echte Supradorsalia wie Suprainterdorsalia, die den obengenannten »Dorsal-interdorsalia» homolog sind, vorzukommen (vgl. unten S. 246, Fussn.).

[2] Das gilt auch die Rolle, die die sogen. vorderen und hinteren Bindegewebebogen (MOOKERJEE usw., l. c.) spielen.

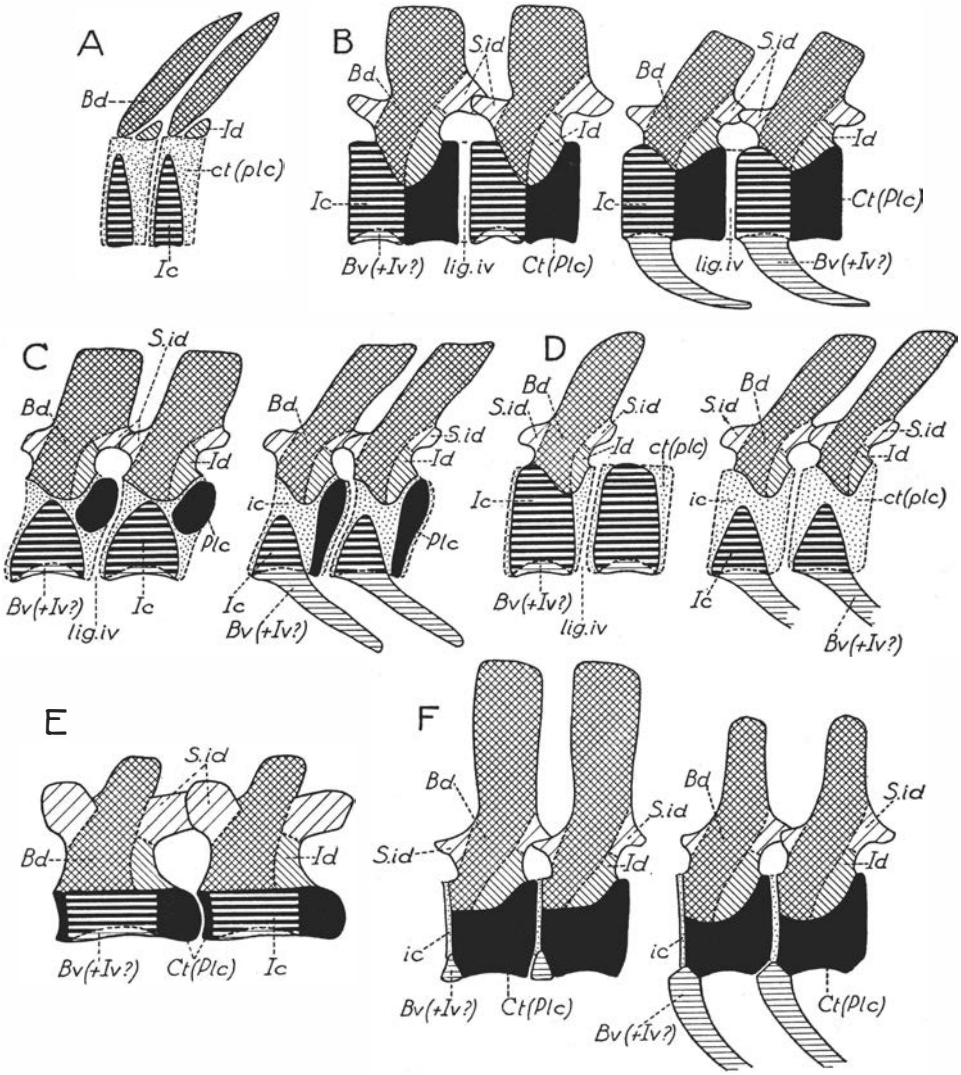


Abb. 10. Hypothetischer Aufbau der Wirbelsäule bei einigen Vertebratengruppen. Die Diapophysen sind der Übersichtlichkeit wegen fortgelassen. Ein Supradorsale ist in den Schemata nicht mitgenommen, da das Vorkommen dieses Elements noch nicht sicher festgestellt zu sein scheint. Die kraniale Richtung links. *A* Osteolepiformer Crossopterygier (*Eusthenopteron*, Rumpfwirbel; vgl. GREGORY, ROCKWELL & EVANS 1939, Abb. 4!); *B* embolomerer Stegocephale (*Cricotus*; Rumpfwirbel links, Kaudalwirbel rechts); *C* rhachitome Stegocephalen (links Rumpfwirbel *inc. sed. Typ II*, rechts Kaudalwirbel von *Archegosaurus*); *D* stereospondyler Stegocephale (links Rumpfwirbel von *Mastodonsaurus*, rechts Kaudalwirbel); *E* Anura (*Rana*, Rumpfwirbel); *F* primitive Reptilien (links Rumpfwirbel von *Ophiacodon*, rechts Kaudalwirbel von *Varanosaurus*). Zeichenerklärung S. 270.

Diese Verhältnisse machen es wahrscheinlich, dass die Intervertebralknochen wesentlich den bisweilen miteinander verschmolzenen Basen der Haemalbogen homolog sind. In den meisten Fällen bestehen sowohl diese Inter-

vertebralknochen wie die Haemalbogen angeblich aus Basiventralia; bei den Vögeln beteiligen sich vielleicht auch Interventralia (desselben Segments; PIIPER l. c.) in ihrer Bildung.

Zusammenfassend würde nach dem Obigen ein Amniotenwirbel[1] die folgende Zusammensetzung haben (Abb. 10 F). Der Wirbelkörper, das Zentrum, hat wesentlich autozentralen Ursprung; durch Verschmelzung mit den Basen der Neuralbogen kommen sekundär Teile der dorsalen Bogen hinzu. Die Intervertebralscheibe stellt ein degeneriertes, autozentrales Inter-

[1] Die vergleichend-morphologische Deutung der ontogenetischen Verhältnisse der rezenten Anuren, Urodelen und Gymnophionen (vgl. EMELIANOV 1925, MARCUS & BLUME 1926; MOOKERJEE 1930, 1931; MOOKERJEE & DAS 1935 a, b, 1939) stösst auf Schwierigkeiten. Am Aufbau des Neuralbogens nehmen bei diesen Gruppen wohl sicher die folgenden knorpeligen Elemente teil: paarige Basidorsalia und Supra-interdorsalia (Dorsointervertebralia MOOKERJEE; ?*Ob'* MARCUS & BLUME, Gymniophiona) und ein unpaares Supradorsale (Urodela, Gymnophiona, ?Anura); nach EMELIANOV kommen bei den Anuren auch Interdorsalia vor. — Die knorpelige Anlage des Haemalbogens der Urodelen, der vorderen unteren Fortsätze und der sogen. Parachordalia der Gymnophionen sowie der sogen. Hypochorda der Anuren scheint wenigstens teilweise aus Basiventralia zu bestehen. Der wesentliche Teil sowohl des Neuralbogens der Urodelen und Gymnophionen wie des Haemalbogens der Urodelen wird aber von knorpelig nicht präformiertem Bindegewebeknochen aufgebaut (MOOKERJEE unterscheidet bei den Urodelen besondere, wohl entwickelte, direkt verknöchernde Bindegewebebogen vor und hinter den Neural- bzw. Haemalbogen). Solcher Knochen scheint dagegen bei den Anuren eine ganz untergeordnete Rolle zu spielen.

Übereinstimmend wird auch der Hauptteil des Wirbelkörpers bei den Urodelen und Gymnophionen direkt (oder nur von einem sehr kurzen Knorpelstadium vorangegangen, ?Gymnophiona) und sehr früh als eine intersegmentale, perichordale Knochenhülse in der bindegewebigen Perichordalscheide angelegt (ausserdem kommt bei diesen Gruppen Chordaknorpel vor, d. h. die Chorda verknorpelt vertebral). — Bei den Anuren, denen Chordaknorpel fehlt, wird der Wirbelkörper wenigstens zum Teil knorpelig in der Perichordalscheide angelegt; infolge degenerativer Zurückbildung des Knorpels kann zwar bei einigen Anuren der Wirbelkörperknochen teilweise als Bindegewebeknochen bezeichnet werden. Die Verknöcherung des Wirbelkörpers der Anuren tritt normal, d. h. relativ spät ein. Das gelegentliche Auftreten eines gesonderten sogen. »ventralen hyalinen Knorpels» (MOOKERJEE) in der Perichordalscheide während der Entwicklung der Anuren spricht vielleicht dafür, dass ein autozentrales Interzentrum im Aufbau des Anurenwirbelkörpers teilnimmt. Die intervertebralen Knorpelmassen, die später im Zusammenhang mit der Gelenkbildung verknöchern und (in procölen Wirbeln) zum grössten Teil mit dem Hinterende des davorliegenden Wirbelkörpers verschmelzen, entsprechen möglicherweise dem Zentrum (bzw. den Pleurozentren). REMANE (1936, S. 98) spricht sich übereinstimmend aus. Wenn diese Deutung richtig ist, würden die Anurenwirbel ziemlich leicht auf die temnospondylen Stegocephalenwirbel zurückgeführt werden können (vgl. Abb. 10 E). — Die Wirbel der Urodelen und Gymnophionen dagegen sind mehr abweichend und schwieriger mit den Labyrinthodonten zn vergleichen. Ausser der autozentralen perichordalen Hülse aus Bindegewebeknochen kommt bei den Urodelen Intervertebralknorpel vor, der sich bei einigen Urodelen in der Gelenkbildung zwischen den Wirbelkörpern beteiligt. Die morphologische Bedeutung dieses Knorpels, der den Gymnophionen fehlt, scheint unsicher zu sein. Nach REMANE (1936, S. 94) ist er wahrscheinlich den Pleurozentren homolog.

zentrum dar; vermutlich kommen ventral auch dazu basale, degenerierte Teile der ventralen Arcualia (Basiventralia, ?Interventralia), die sonst die Intervertebralknochen und Haemalbogen, wenn vorhanden, aufbauen. Der Neuralbogen schliesslich besteht aus Basidorsale, Interdorsale und Supra-interdorsale.[1]

Da der embolomere Wirbeltyp allgemein als Ausgangspunkt für die Entwicklung des Amniotenwirbels angesehen wird, dürfte es berechtigt sein, aus der Zusammensetzung des letzteren Rückschlüsse auf den Bau der Embolomerenwirbel zu ziehen (Abb. 10 B). Der Neuralbogen dürfte bei diesen dementsprechend von Basidorsalia, Interdorsalia und Suprainterdorsalia gebildet sein, der Haemalbogen ebenso von Basiventralia (und möglicherweise Interventralia?). Die diplospondylen Wirbelkörperelemente Zentrum und Interzentrum sind wohl im wesentlichen autozentral. Wahrscheinlich beteiligen sich am Aufbau der Interzentren — auch der vorderen Körperregionen — ganz ventral zugleich Spuren der Haemalbogen, die intim mit dem autozentralen Element verbunden sind.

Nach WATSONs (1912, S. 12; 1926 b, S. 249) und WILLISTONs (1918, S. 77) Vorgang wird allgemein[2] der rhachitome Wirbeltypus aus dem embolomeren abgeleitet. Nunmehr kennt man eine ganze Reihe von Zwischenformen (WATSON 1926 b, S. 230 f.[3]; STEEN 1934, S. 473 f., 482—484, 489). Die rhachitomen Wirbel (Abb. 10 C) dürften demnach wahrscheinlich ähnlich gebaute, aus Bogenelementen bestehende Neural- und Haemalbogen und im wesentlichen autozentrale Pleurozentren und Interzentrum[4] haben; am Aufbau des letzteren Elements beteiligen sich wohl

[1] Die hier gegebene Deutung des Amniotenwirbels unterscheidet sich in wichtigen Punkten von derjenigen PIIPERS (1929, Abb. 32). Die Differenzen sind vor allem dadurch bedingt, dass PIIPER meiner Meinung nach unrichtig auch gewisse, bindegewebige Strukturen mit den GADOWschen Arcualia homologisiert (vgl. auch v. BOCHMANN 1937, S. 3). Ferner schätze ich die Rolle der autozentralen Teile höher ein als PIIPER.

[2] GOODRICH (1930, S. 49) und ROMER (1935, S. 1637, Fussn. 65) erklären sich jedoch von der Richtigkeit der genannten Ansicht nicht überzeugt.

[3] Der typisch anthracosauride Schädel, der oft als *Pholidogaster* zitiert wird (vgl. SÄVE-SÖDERBERGH 1935, S. 96 f., 198 f.) ist nur vermutungsweise durch WATSON (1926 b, S. 232 f.) mit den mit diesem Namen belegten Wirbeln zusammengeführt. Diese zeigen nach WATSON intermediäre embolomer-rhachitome Züge. Sie gehören wahrscheinlicher mit einem loxommiden Schädel zusammen.

[4] WATSON (1926 b, S. 249—251) ist im Gegensatz zu GADOW der Ansicht, dass die diplospondylen Elemente der Embolomeren, Zentrum und Interzentrum, hauptsächlich Verknöcherungen in der Perichordalscheide darstellen, also autozentral sind. Nach der Ansicht WATSONs schliessen sie ausserdem die Arcualia mit Ausnahme des Basidorsale ein. Infolge der allgemeinen Entwicklungsrichtung der Stegocephalen mit successiv abnehmendem Verknöcherungsgrad würde aber bei den rhachitomen Stegocephalen das autozentrale, verbindende Element nicht verknöchern. Die dadurch freigemachten Bogenelemente entsprechen nach WATSON einem quadripartiten rhachitomen Wirbel (vgl. auch PIIPER 1928, S. 342). — Gegen diese Deutung des rhachitomen Wirbels können die folgenden Argumente angeführt werden: 1) die Interdorsalia nehmen wahrscheinlich in

in allen Regionen der Wirbelsäule ventral auch Reste der Haemalbogen. — Was den stereospondylen Wirbeltypus betrifft, vgl. unten S. 249 ff.[1]

Ein wichtiges Problem hinsichtlich des Aufbaus der embolomeren, rhachitomen und überhaupt der temnospondylen Wirbel bleibt übrig. Wie war die Verbindung zwischen ihren verschiedenen Elementen beschaffen? Dies ist eine Frage, die gar nicht oder nur unvollständig erörtert worden ist. BROILI (1899, S. 80 f.; 1908, S. 235—240) ist der Ansicht, dass Interzentrum, Pleurozentrum und Neuralbogen »durch dazwischenliegenden Knorpel zu einem ringwirbelähnlichen Ganzen sich zusammenfügten». Nach BROOM (1913, S. 576) waren die Pleurozentren bei *Trimerorhachis* wahrscheinlich nur paarige Verknöcherungen in vollständigen Knorpelringen um die Chorda. Bei REMANE (1936, S. 83) findet man die folgende Äusserung: ». . . die einzelnen Knochenbezirke des Wirbelkörpers sind an den einander zugekehrten Flächen gerauht, waren also wohl durch Synchondrose miteinander verbunden». Die genannten rauhen Flächen waren zweifellos mit Knorpel überzogen. Dass die Knorpelflächen der aneinander grenzenden Elemente verschmolzen waren, ist nicht ohne Weiteres klar. Vielleicht können die Lagebeziehungen der Elemente im fossilen Zustande zur Lösung des Problems beitragen.

Eine Durchmusterung der bisher publizierten Abbildungen von temnospondylen Wirbeln gibt an die Hand, dass ein vorderes Interzentrum, ein hinteres Zentrum bzw. zwei hintere Pleurozentren und der dazwischenliegende Neuralbogen, also diejenigen Elemente, die man gewöhnlich zusammen einen »Wirbel» nennt, inniger miteinander verbunden sind als Elemente, die zu verschiedenen »Wirbeln» gehören. Die Abstände zwischen den Elementen desselben »Wirbels» sind im allgemeinen trotz Verzerrungen beim Fossilisationsprozess deutlich geringer als die Abstände zwischen verschiedenen »Wirbeln». Wenn isolierte Stücke der Wirbelsäule vorliegen, findet man, dass sehr oft gerade die zu demselben »Wirbel» gehörenden Elemente noch in Juxtaposition geblieben sind (v. MEYER 1857, Taf. XX, Fig. 1, 6; Taf. XXI, Fig. 3—5, *Archegosaurus*; FRITSCH 1885—89, Taf. 52, Fig. 2, *Diplovertebron*; BROILI 1899, Taf. IX, Fig. 1, 2; 1908, Fig. 6, 7, *Eryops*; CASE 1911, Abb. 34 C, 39, 51 B—E, *Acheloma*, *Trimerorhachis*, *Cricotus*; COPE 1915, Taf. XII, Fig. 3, 7, *Eryops*). Bei *Platyops* sollen die zu demselben Wirbel gehörigen Neuralbogen und Pleurozentren bisweilen mit-

der Bildung des Neuralbogens teil (vgl. oben) und können demnach nicht gerne Pleurozentren bilden; 2) Interventralia sind bei den Tetrapoden nicht sicher nachgewiesen (vielleicht kommen solche Elemente in den Haemalbogen vor); 3) das typisch rhachitome, noch ziemlich massive Interzentrum lag wahrscheinlich ebenso wie die Pleurozentren mit der Innenfläche dicht auf der Chordascheide und liess wohl nicht viel Raum für einen eventuellen autozentralen Knorpel übrig (vgl. Abb. 12, 15).

[1] Die Wirbel der übrigen Stegocephalengruppen, deren Verwandtschaftsverhältnisse noch unsicher und deren Wirbel daher schwieriger zu deuten sind, können hier nicht behandelt werden.

einander verschmolzen sein (BYSTROW & EFREMOV 1940, Abb. 88 B_2, S. 145). In den vordersten Wirbeln von *Dvinosaurus* können Neuralbogen, Interzentrum und Pleurozentren zu einem soliden verknöcherten Wirbelkörper verwachsen (BYSTROW 1938, S. 260, Abb. 26 B). Bei den unten zu beschreibenden Wirbeln *inc. sed. Typ II* besteht zum Teil Knochenverbindung zwischen einem Interzentrum und einem Pleurozentrum, die wahrscheinlich zu demselben Wirbel gehören (S. 261; man beachte auch das Verwachsen zweier Pleurozentren an demselben Exemplar). Die beiden aneinander grenzenden vorderen bzw. hinteren Flächen der Zentren und Interzentren sind bei dem embolomeren *Diplovertebron* ganz flach, die an die Intervertebralabschnitte grenzenden Flächen dagegen schwach konkav[1] (FRITSCH 1885—89, S. 12 f., Taf. 52, Fig. 2, Längsschliff!).

Alle diese Tatsachen zeigen, dass die Elemente derselben »Wirbel» inniger miteinander verbunden sind als die Elemente verschiedener »Wirbel». Wahrscheinlich waren ihre Knorpelflächen miteinander verwachsen. Sie bilden somit eine morphologische Einheit, wie auch BROILI (l. c.) ausdrücklich angenommen hat.[2] Die verschiedenen Wirbel waren loser miteinander verbunden, wahrscheinlich nicht durch eine Intervertebralscheibe, sondern wohl nur durch ein einfaches, die vermutlich intervertebral stark erweiterte Chorda umgebendes Intervertebralligament. Die Bezeichnung Wirbel für die so getrennten Einheiten erscheint also berechtigt (vgl. Abb. 12, 13, 15).

Der stereospondyle Wirbeltypus (vgl. Abb. 10 D). — Die Homologieverhältnisse dieses Wirbeltypus sind ohne Weiteres klar und allgemein anerkannt.[3] Es liegen von verknöcherten Elementen in jedem Wirbel ein Neuralbogen und ein (im Rumpfe) grosses Interzentrum vor, die wohl miteinander knorpelig verbunden waren. Die Interzentren der hinteren Körperabschnitte nehmen ständig an Grösse ab. In der hinteren Kaudalregion sind sie mit Haemalbogen versehen. Zwischen den Dorsalteilen der gewöhnlich mehr oder weniger nach oben verschmälernden Interzentren entstehen Lücken, die zweifellos im Leben von umgekehrt keilförmigen Knorpelmassen in inniger Verbindung mit den davorliegenden Knochenelementen

---

[1] Die betreffenden Elemente werden sonst gewöhnlich bei den Embolomeren als bikonkav angegeben. Nach REMANE (1936, S. 81) muss sich die Chorda zweimal im Segment erweitert haben. Diese Verhältnisse verdienen eine Überprüfung am Originalmaterial!

[2] BROILI schloss daraus auch, dass der Amniotenwirbelkörper nicht nur den Pleurozentren sondern auch dem Interzentrum (Hypozentrum) homolog ist. Eine solche Schlussfolgerung scheint aber unberechtigt zu sein. Seine Vorstellung über die Lagebeziehungen der verschiedenen Elemente eines Wirbels, wie sie in der zitierten Arbeit zum Ausdruck kommt, ist auch von meiner oben dargestellten Ansicht abweichend.

[3] Im Gegensatz zur Mehrzahl der Forscher ist jedoch v. AMMON (1889, S. 59) der Ansicht, dass die Wirbelkörper von *Mastodonsaurus* wahrscheinlich verwachsene Interzentren und Pleurozentren darstellen.

ausgefüllt waren. Diese Knorpelmassen müssen in der vorderen Rumpfregion Zentren (Pleurozentren; vgl. u. a. v. HUENE 1922, S. 401—403, 449 f.), weiter nach hinten auch dorsalen Teilen der Interzentren entsprechen.

Die stereospondylen Wirbel werden gewöhnlich aus den rhachitomen durch Vergrösserung des Interzentrum und Reduktion der Verknöcherung der Pleurozentren abgeleitet. Diese Ansicht ist wohl richtig und wird von den folgenden Umständen gestützt: 1) die umgekehrt keilförmige Gestalt des knorpeligen Zentrum (Pleurozentrum); 2) das rhachitome Aussehen der kaudalen Interzentren (die Kaudalregion verhält sich bekanntlich im allgemeinen primitiver als die Rumpfwirbelsäule); 3) das Vorkommen der unten näher zu besprechenden sogen. neorhachitomen Übergangsformen; 4) während die Chordaperforation bei den Embolomeren[1] und einigen Rhachitomen[2] genau oder annähernd zentral im Interzentrum liegt, befindet sie sich bei anderen Rhachitomen (Wirbel *inc. sed. Typ II*, Abb. 15) oder Neorhachitomen (Wirbel *inc. sed. Typ I*, Abb. 12) exzentrisch, deutlich dorsal verschoben; die letzteren bilden einen Übergang zu den stereospondylen Wirbeln, bei denen die Chordaperforation (bzw. der Chordaausschnitt oder die Chordavertiefung), wenn vorhanden, in den vorderen Rumpfwirbeln noch näher der Oberkante des Interzentrum liegt[3], was offenbar durch starken Zuwachs des Knochens besonders in ventraler Richtung bedingt ist[4]; 5) Spuren des Verschlusses der beiden lateralen Knochenränder des Interzentrum dorsal der Chorda finden sich zum Teil in der Form dorsoventral verlaufender Rinnen an den Endflächen des Knochens erhalten (CASE 1932, Taf. IV, Fig. 3).

In den letzten Jahren ist eine Reihe von Formen mit sogen. neorhachitomen Wirbeln entdeckt worden. Diese sind dadurch gekennzeichnet, dass das Interzentrum auch im vorderen Rumpfabschnitt noch typisch rhachitom, hufeisenförmig ist, während verknöcherte Pleurozentren fehlen. Solche Wirbel wurden zuerst von EFREMOV (1929, S. 769 f.) bei *Benthosuchus* gefunden und als progressiv rhachitom bezeichnet, später ausführlicher von BYSTROW & EFREMOV (1940, S. 129 f., 143—147, Abb. 39, 75) beschrieben und jetzt neorhachitom benannt. Wirbel derselben Natur sind auch bei *Wetlugosaurus* (RIABININ 1930, S. 73 f., Abb. 7; EFREMOV 1940, S. 97) und zum Teil bei *Sclerothorax* (v. HUENE 1932, S. 204 f., 217, 223, Taf. VII; die Halswirbel angeblich annähernd stereospondyl) gefunden. Die unten zu beschreibenden Wirbel *inc. sed. Typ I* (Abb. 12) und die Wirbel von *Aphaneramma rostratum* haben sich ausserdem als neorhachitom erwiesen.

[1] WATSON 1926 a, Abb. 23; CASE 1900, Taf. I, Fig. 12, 13, 15; 1911, Abb. 51; 1915, Taf. 22, Fig. 1; WILLISTON 1925, Abb. 76; FRITSCH 1885—89, Taf. 53, Fig. 9, 25, 26.

[2] BROILI 1908, Fig. 6; COPE 1915, Taf. XII, Fig. 7, *Eryops*.

[3] FRAAS 1889, Taf. III, Fig. 5; Taf. XI, Fig. 3, *Mastodonsaurus*, *Cyclotosaurus*; WEPFER 1923, Fig. 19 a, *Heptasaurus*; BRANSON 1905, Abb. 5, *Anaschisma*; CASE 1932, Taf. IV, Fig. 3, *Buettneria*.

[4] Vgl. die Schliffe von *Mastodonsaurus*-Interzentren (NILSSON 1937, Abb. 17).

Bisher sind die folgenden Familien der Stegocephalen als eine besondere Gruppe *Stereospondyli* (vgl. u. a. ZITTEL 1932, S. 213—218) zusammengefasst: Trematosauridae, Peltostegidae (SÄVE-SÖDERBERGH 1935), Capitosauridae, Mastodonsauridae, Metoposauridae, Brachyopidae und Rhytidosteidae (syst. Stellung unsicher). Die Gruppe Stereospondyli wird zwar nicht bei allen Verfassern als wirkliche systematische Einheit aufgefasst. Viele neuere Forscher nehmen sicher mit Recht eine polyphyletische Abstammung der Gruppe an. Diese ist demnach durch gleichartige allgemeine Entwicklungsrichtung (»evolutionary trend») mehrerer Stämme entstanden (WATSON 1919; v. HUENE 1932, S. 223; SÄVE-SÖDERBERGH 1935, S. 199 f.). Von den aufgezählten Familien wurden die Brachyopiden von mir (NILSSON 1939, S. 23 f.; vgl. 1937, S. 58—63) abgetrennt und als besondere Ordnung, Plagiosauria (mit zwei Familien, Brachyopidae und Plagiosauridae) aufgefasst, zum Teil wegen ihrer eigenartigen, wahrscheinlich nicht stereospondylen Wirbel. Eine Durchsicht der Literaturangaben über die Wirbel der übrigen sogen. Stereospondyli gibt aber ein zum Teil überraschendes Resultat (vgl. auch NILSSON 1937, S. 58—63).

Soweit ich habe finden können, waren die Wirbel der Trematosauriden (und Peltostegiden) bisher gänzlich unbekannt. Die von WOODWARD (1904, S. 175, Taf. XII, Fig. 8, 9) beschriebenen Wirbelkörper von *Aphaneramma* sind nach mündlicher Mitteilung von Prof. E. STENSIÖ, der Gelegenheit gehabt hat, die Originale in London zu sehen, Ichthyosaurierwirbel, die wegen des Gesteins aus dem etwas höher als der Fischhorizont gelegenen Saurierniveau stammen müssen. Die wirklich zu *Aphaneramma* gehörigen Wirbel sind, wie unten gezeigt wird (S. 254 ff.; vgl. auch S. 256 ff.), offenbar neorhachitom und nicht stereospondyl. Wenn die Vermutung richtig ist, dass die Wirbel *inc. sed. Typ II* zu *Lyrocephalus* gehören, würden bei den Trematosauriden sowohl neorhachitome als auch echt rhachitome Wirbel vorkommen. Nach unserer jetzigen Kenntnis kann die betreffende Familie demnach nicht als stereospondyl bezeichnet werden.

Bei den Capitosauriden (sensu NILSSON 1942, S. 96) kennt man stereospondyle Wirbel nur bei dem geologisch jungen *Cyclotosaurus* (FRAAS 1889, S. 136, Taf. XI, Fig. 3—4); diese scheinen aber hochentwickelt zu sein, da keine so typisch keilförmige Interzentren wie bei *Mastodonsaurus* zum Vorschein gekommen sind. Bei dem wesentlich eotriassischen *Capitosaurus* scheinen die Wirbel unbekannt zu sein. *Benthosuchus* und *Wetlugosaurus* schliesslich haben neorhachitome Wirbel. Innerhalb der allem Anschein nach sehr natürlichen Familie kennt man demnach neorhachitome und avanziert stereospondyle Wirbel.

Bei den Mastodonsauriden sind die Wirbel gut bekannt. Die Gattung *Mastodonsaurus* selbst hat bekanntlich typisch stereospondyle Wirbel (vgl. u. a. NILSSON 1937, S. 59—62). Die Wirbel der geologisch älteren Gattung *Heptasaurus* sind auch stereospondyl, aber von deutlich primiti-

verem Gepräge (WEPFER 1923, S. 77—83, Abb. 19—23). Ein deutlicher Chordaeinschnitt kommt nämlich schon bei den vordersten Wirbeln vor, während bei *Mastodonsaurus* die Interzentren der vorderen Rumpfregion völlig geschlossen sind, höchstens Vertiefungen für die Chorda an den Endflächen zeigend.

Bei den Metoposauriden scheinen die Interzentren der Gattung *Metoposaurus* wenigstens zum Teil von rhachitomem Typus zu sein (FRAAS 1889, S. 152 f., Taf. XI, Fig. 7, 8); da knöcherne Pleurozentren nicht vorkommen, dürfte diese Gattung am ehesten neorhachitom sein. Die Verhältnisse sind aber zu unvollständig bekannt, als dass man ein sicheres Urteil abgeben könnte. Bei den nordamerikanischen Metoposauriden (Unterfam. *Buettneriinae*) kommen echt stereospondyle Wirbel vor, die ziemlich avanziert zu sein scheinen (BRANSON 1905, Abb. 5; v. HUENE 1926 a, Abb. 7, 8; BRANSON & MEHL 1929, Taf. I; CASE 1932, Taf. IV, Fig. 3). Ausgeprägt keilförmige Interzentren sind angeblich relativ selten.

Die nebenstehende Tabelle ist ein Versuch, die Wirbelentwicklung der triassischen Labyrinthodonten zu veranschaulichen. Aus der Tabelle geht hervor, dass wenigstens die Capitosauriden und Mastodonsauriden eine deutlich progressive Entwicklung durchlaufen. Wenn wir die beiden Familien sowie die Rhinesuchiden, die zweifellos näher als die übrigen miteinander verwandt sind, zu einer Gruppe vereinigen (vgl. SÄVE-SÖDERBERGH 1935), wird die genannte Entwicklung noch klarer. Sie beginnt mit dem rhachitomen *Rhinesuchus? senekalensis*, wohl aus der untersten Eotrias, setzt mit den neorhachitomen, alteotriassischen *Benthosuchus* und *Wetlugosaurus* über den primitiv stereospondylen, jungeotriassischen *Heptasaurus* fort und schliesst mit dem typisch stereospondylen *Mastodonsaurus* aus der älteren Neotrias und dem avanziert stereospondylen, im grossen und ganzen etwas jüngeren *Cyclotosaurus*.

Aus der Tabelle geht ferner hervor, dass im oberen Perm nur rhachitome Formen, in der Eotrias mehrere rhachitome und neorhachitome Formen aber nur eine einzige (primitiv) stereospondyle Gattung angetroffen sind. Erst in der Meso- und Neotrias treten zahlreichere stereospondyle Formen auf; nur eine möglicherweise neorhachitome[1] aber keine echt rhachitome[2] Gattung kommt dort vor. Die vertikale Verbreitung der stereospondylen Formen erfährt demnach eine wesentliche Einschränkung. Die Eotrias ist die Zeit der Umbildung der rhachitomen Wirbelsäule in die stereospondyle. Dieser Prozess hat sich polyphyletisch abgespielt.

---

[1] Vgl. auch die unten zu beschreibenden Wirbel *inc. sed. Typ. III.*

[2] Dies gilt unter der Voraussetzung, dass der südafrikanische *Micropholis* wirklich eotriassischen Alters ist. Die genannte Form gehört zur *Procolophon*-Zone, die von den meisten Autoren zur Eotrias, von BROILI & SCHRÖDER (1937 a, S. 19) aber zur Eo- oder Mesotrias (»unt./mittl. Trias») gerechnet wird.

Tabelle zur Veranschaulichung der Wirbelentwicklung innerhalb der triassischen Labyrinthodonten[1].

	Trematosauridae	Capitosauridae	Mastodonsauridae	Metoposauridae	Andere Formen
Neotrias[2]		*Cyclotosaurus* (av. st.)	*Mastodonsaurus*[3] (st.)	*Metoposaurus* (? n.) *Buettneriinae* (av. st.)	
Mesotrias[2]					
Eotrias[2]	*Aphaneramma* (n.) *Lyrocephalus* (?rh.) (*Trematosaurus*)	(*Capitosaurus*) *Wetlugosaurus* (n.) *Benthosuchus* (n.)	*Heptasaurus* (pr. st.)		*Micropholis* (rh.) *Sclerothorax* (n.) *Lydekkerina* (rh.) *Rhinesuchus? senekalensis* (rh.)
Ob. Perm					*Dvinosaurus* (rh.[4]) *Platyops* (rh.[5])

[1] Mit ein paar Ausnahmen, die innerhalb Klammern gesetzt sind, sind nur solche Formen aufgenommen, deren Wirbelbau bekannt ist, Die horizontalen gestrichelten Linien geben die vertikale Hauptverbreitung der betreffenden Gattungen an. — rh. = rhachitom; n. = neorhachitom; pr. st. = primitiv stereospondyl; st. = typisch stereospondyl; av. st. = avanziert stereospondyl.

[2] Die Bezeichnungen Neotrias (= Obertrias), Mesotrias (= Mitteltrias) und Eotrias (= Untertrias) nach SPATH (1934, S. 20).

[3] Der von WAGNER (1935, S. 60—66, Abb. 35, Taf. I, Fig. 3) abgebildete *Mastodonsaurus weigelti* aus dem mittleren Buntsandstein von Bernburg ist ein typischer Vertreter der Gattung *Capitosaurus*.

[4] BYSTROW & EFREMOV (1940, S. 145, Abb. 88 A) geben an, dass die vordersten Wirbel von *Dvinosaurus* stereospondyl sind. Diese Verfasser verwenden aber die Bezeichnung stereospondyl in einer vom gewöhnlichem Gebrauch abweichender und erweiterter Bedeutung. Aus ihrer Beschreibung (vgl. auch BYSTROW 1938, S. 260, Abb. 26) geht hervor, dass die betreffenden soliden Wirbel (vielleicht mit Ausnahme des ersten Wirbels) aus der Verschmelzung von Pleurozentren, Interzentren und Neuralbogen entstanden sind.

[5] Betr. *Platyops* vgl. S. 248 f..

Aphaneramma rostratum WOODW. (Abb. 11; Taf. II, Fig. 1, 4; Taf. III, Fig, 6).

Material: *B. 1* (vgl. oben S. 230), mehrere Rippen (*C*) und Neuralbogenhälften (*Neu*; Taf. II, Fig. 1) eines jungen Individuums. Die Rippen sind früher von SÄVE-SÖDERBERGH (1936, S. 112, Abb. 49, Taf. XV, Fig. 2, *C*) kurz behandelt. — *U. 53* (vgl. oben S. 237), drei Interzentren (*Ic*), zwei Neuralbogen (*Neu*) und zwei Rippen (*C*; Taf. II, Fig. 4), alle wahrscheinlich aus dem Vorderteil des Rumpfes (sie liegen zwischen die beiden Schenkeln des Unterkiefers zusammen mit Resten der Vorderextremität eingeschwemmt; die eine Rippe ist mit einem typischen Proc. uncinatus versehen; die andere Rippe hat ein typisch zweigegabeltes Proximalende und ist daher möglicherweise eine Halsrippe). — *ENS., Feldnummer 346* (vgl. oben S. 237), ein Interzentrum (*Ic*), ein Neuralbogen (*Neu*) und drei Rippen (*C*; Taf. III, Fig. 6). Der Neuralbogen ist mit starker Diapophyse versehen und stammt wahrscheinlich aus dem vorderen Rumpfabschnitt. Zwei Rippen sind vollständig erhalten; sie sind kurz mit angedeutetem Proc. uncinatus und stammen wahrscheinlich aus dem hinteren Rumpfabschnitt. — *ENS, ohne Feldnummer,* Mt. Heimen (vgl. oben S. 237), 9 cm lange fragmentarische, gleichförmig gekrümmte Rippe, wahrscheinlich aus dem vorderen Rumpfabschnitt.

Die aufgezählten postkranialen Reste werden auf Grund folgender Tatsachen zu *Aphaneramma rostratum* gerechnet: 1) sie kommen in sämtlichen Fällen mit sicher bestimmbaren Schädelresten vor (in B. 1 sind sie nur wenig aus ihrer Lage verschoben); 2) sie stammen zum grössten Teil aus dem vorderen oder vordersten Teil des Körpers, wie auch zu erwarten ist, im Falle sie zu demselben Individuum wie die Schädelreste gehören; 3) die Wirbelreste sind alle von demgleichen Typus.

Von erwachsenen Exemplaren dieser Art liegen insgesamt vier Interzentren, drei Neuralbogen und sechs mehr oder weniger fragmentarische Rippen (die meisten dieser Reste wahrscheinlich aus dem Vorderteil des Rumpfes), aber kein einziges Pleurozentrum vor.

Die Interzentren (*Ic*) sind alle von »rhachitomer» Form, stellen also dicke, ventrale Halbringe dar, die unten breit sind, nach oben keilförmig verjüngt werden. Die Parapophysen (*par*), die auf dem hinteren Abschnitt der Lateralseite etwas oberhalb der Mitte gelegen sind, sind nur wenig vorstehend. Die Tiefe und Breite des dorsalen Chordaausschnitts (*ch*) ist bedeutend, aber von etwas wechselnder Grösse. Die ventrale Begrenzungsfläche der vorliegenden Interzentren ist regelmässig abgerundet, median nicht wulstförmig zugeschärft. Ventrale Länge eines relativ kleinen Exemplares 12 mm (Abb. 11 E, F), Breite etwa 22—34 mm, Höhe 18—21 mm. Die ventrale Fläche ist glatt, die vordere, hintere und dorsale Fläche sowie die Parapophysen sind rauh und waren ursprünglich mit Knorpel bedeckt.

Knöcherne Pleurozentren sind nicht erhalten und waren wahrscheinlich wenigstens im vorderen Rumpfabschnitt nie vorhanden.

Einer der Neuralbogen (*Neu*; Abb. 11 B, C) hat einen ungewöhnlich kurzen und dicken, distalwärts etwas angeschwollenen Neuralfortsatz (*neup*) und stammt vielleicht aus der Halsregion. Seine distale und vordere Be-

grenzungsfläche ist rauh und mit einer medianen und zwei seitlichen, längs verlaufenden Furchen versehen. Die Fläche war offenbar ursprünglich mit Knorpel bedeckt. Prae- und Postzygapophysen (*prz, ptz*) sind erhalten. Die übrigen beiden Neuralbogen haben einen schmäleren und längeren, distalwärts nicht angeschwollenen Neuralfortsatz. Sie haben wohlentwickelte Diapophysen mit rauhen Endflächen (*diap*; Breite kranio-kaudal 12 mm). Die ventrale Fläche der Parachordalfortsätze (*pch*) ist rauh und war offenbar

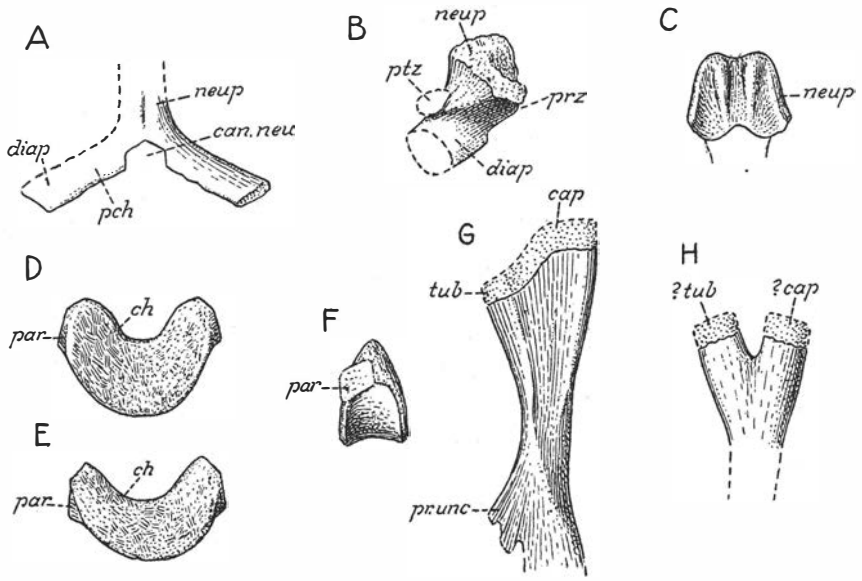


Abb. 11. *Aphaneramma rostratum.* Rekonstruktion von Wirbelelementen und Rippen, wahrscheinlich aus dem vorderen Teil des Rumpfes oder der Halsregion. *A* Neuralbogen in Hinteransicht, *B* in Lateralansicht (kraniale Richtung rechts). *C* Neuralfortsatz in Vorderansicht. *D, E* zwei Interzentren in Vorderansicht, *F* Interzentrum in Lateralansicht (dasselbe Exemplar wie in E; kraniale Richtung rechts). *G* rechte Rippe in antero-dorsaler Ansicht. *H* Proximalteil einer Halsrippe(?). × 3/4 nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

ebenso ursprünglich mit Knorpel bedeckt. Der Neuralkanal (*can. neu*) ist eng (Breite 7 mm, Höhe 5 mm) Die beiden Neuralbogenhälften sind nur dorsal vom Neuralkanal miteinander durch Knochen verbunden und zwar nur durch dünne Brücken; im übrigen war die Verbindung dort nur schwach verknöchert oder vielleicht nur knorpelig. Die Breite zwischen den lateralen Enden der Diapophysen an einem Exemplar 44 mm.

Die Rippen (*C*) des vorderen Rumpfabschnittes (Abb, 11 G, H; Taf. II, Fig. 1, 4) sind zum Teil ziemlich lang (mehr als 9 cm) und gleichförmig geschweift. Das Proximalende ist verbreitert; bei einem Exemplar (Abb. 11 G) ist die Endfläche in Tubercular- und Capitularflächen aufgeteilt (*tub, cap*). Die Tubercularfläche bildet einen gesonderten Absatz, der nicht so weit proximal wie die Capitularfläche reicht. Beide Abschnitte müssen durch Knorpel mehr oder weniger verlängert gewesen sein. Dasselbe gilt

auch von einem anderen Exemplar, das vielleicht eine Halsrippe darstellt (Abb. 11 H). Dieses Exemplar ist ausgeprägt zweiköpfig mit gegabeltem Proximalende (vgl. *Benthosuchus*, BYSTROW & EFREMOV 1940, Abb. 40 A, B). Die antero-dorsale Fläche zeigt einen starken Wulst, der vom Tuberculum schräg lateral gegen die Vorderkante verläuft. Die Rippen des jugendlichen Individuums B. 1 (Taf. II, Fig. 1) waren an beiden Enden offenbar unverknöchert, weshalb gesonderte Tubercular- und Capitularpartien nicht unterschieden werden können. Beide Enden sind jedoch deutlich verbreitert, am meisten das Proximalende. Diese unentwickelten Rippen haben schon, ebenso wie das Exemplar Abb. 11 G und die kurzen Rippen (aus dem hinteren Rumpfabschnitt?) Taf. III, Fig. 6, etwa in ihrer Mitte charakteristische Processus uncinati (*pr. unc*) am postero-dorsalen Rande. Die Fortsätze haben die Form eines Dreieckes mit der Basis lateral mehr oder weniger senkrecht zur Längsrichtung der Rippe. Bei Ex. B. 1 ist diese Basis etwa gerade, bei Ex. Abb. 11 G erscheint sie aufgeschlitzt.

Bei SÄVE-SÖDERBERGH (1936, S. 112, Abb. 49 C, D) sind die Rippen des Exemplares B. 1 offenbar unrichtig orientiert worden, wodurch der am meisten verbreiterte Teil das laterale Ende wird und der Processus uncinatus Ähnlichkeit mit demjenigen von *Eryops* (CASE 1911, Taf. IX, Fig. 1) gewinnt. Die Lage der Mehrzahl der betreffenden Rippen am Ex. B. 1 und ein Vergleich mit dem Ex. Abb. 11 G scheint aber die Richtigkeit der hier vorgeführten Orientierung klar zu zeigen.

Processus uncinati von ähnlichem Aussehen wie bei *Aphaneramma* besitzen die Rippen des unten zu beschreibenden *Types I*, weiter *Archegosaurus* (zum Teil; JAEKEL 1896, Abb. 10), *Sclerothorax* (v. HUENE 1932, Abb. 3), *Metoposaurus* (noch mehr distalwärts ausgezogen; FRAAS 1913, Abb. 4), schliesslich eine von SCHRÖDER (1914, Abb. 1) abgebildete unbestimmte Rippe. Bei anderen Formen (oder in anderen Körperregionen) scheint der Processus uncinatus im Grunde gleich gebaut zu sein, nur ist sein äusserstes Ende proximalwärts umgebogen (*Eryops* l. c., *Archegosaurus* zum Teil, l. c.; *Actinodon* [*Euchirosaurus*], GAUDRY 1888, Taf. IX, Fig. 1—5). Bei *Mastodonsaurus* (FRAAS 1889, Taf. IV, Fig. 1) und *Heptasaurus* (WEPFER 1923, Fig. 26) ist die Kontur des betreffenden Fortsatzes gleichmässig abgerundet.

Wirbel und Rippen inc. sed. Typ I (Abb. 12—14; Taf. II, Fig. 5—8; Taf. III, Fig. 1—3; ? Taf. IV, Fig. 1, *cf. Typ. I*).

Material: *U. 43*, Mt. Milne Edwards, zusammenhängendes Stück der Wirbelsäule (Taf. II, Fig. 5—8; Taf. III, Fig. 1—3), wahrscheinlich aus der Thorakalregion (Rippen gross mit wohlentwickelten Processus uncinati). — *ENS., Feldnummer 337* (*cf. Typ I*), Mt. Congress, 10 lose Neuralbogenhälften und 5 Interzentren eines offenbar jugendlichen Individuums (Taf. IV, Fig. 1). Wurde mit Typ I verglichen wegen der Form der Neuralbogen und der Interzentren (und wegen der Abwesenheit von knöchernen Pleurozentren).

Die folgende Beschreibung bezieht sich nur auf Ex. U. 43, da Ex. ENS. 337 nichts Wesentliches darüber hinaus ergibt. Das Exemplar U. 43 ist besonders wichtig, weil es sämtliche Teile eines Stückes der Rumpfwirbelsäule (wahrscheinlich aus der Thorakalregion) in nahezu ursprünglichem Zusammenhang zeigt; nur haben sich die verschiedenen Elemente durch den Gebirgsdruck etwas um ihre Achsen gedreht. Die Neuralbogen sind dazu etwas seitwärts gedrängt und zwischen angrenzende Interzentren hinuntergedrückt worden.

Die Interzentren (*Ic*) sind von gewöhnlichem »rhachitomem» Typus und stimmen im ganzen mit denjenigen von *Aphaneramma* überein; nur

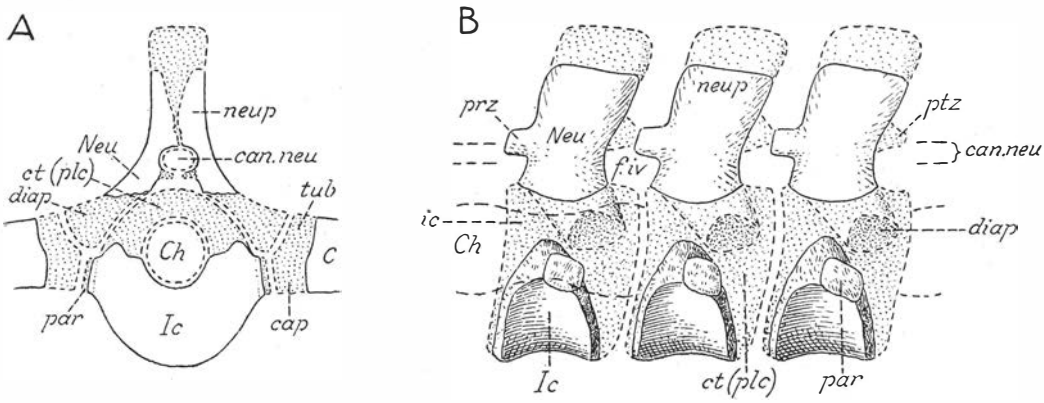


Abb. 12. Wirbel *inc. sed. Typ I.* Rekonstruktion eines Stückes der Wirbelsäule, wahrscheinlich der Thorakalregion. Nach Ex. U. 43. *A* in Hinteransicht, *B* in Lateralansicht (kraniale Richtung links). In *A* ist der hypothetische Knorpelbelag auf dem Interzentrum nicht zur Anschauung gebracht. × 3/4 nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

ist ihre ventrale Fläche seitlich mehr zusammengedrückt, so dass ein medioventraler Kiel entsteht, der aber an den Endflächen nicht merkbar ist. Sie sind von mittlerer Grösse: ventrale Länge 18 mm, transversale Breite 32 mm, Höhe etwa 21 mm. Die ventrale Länge der Intervertebralräume lässt sich auf durchschnittlich 5 1/2 mm berechnen. Wie der Schliff Taf. III, Fig. 3 zeigt, sind die Interzentren wohl verknöchert. Sie bestehen zum grössten Teil aus spongiösem enchondralem Knochen (*ench*), der gut abgegrenzt ist an den nach innen gerichteten Flächen, die makroskopisch rauh erscheinen und ursprünglich sicher mit Knorpel bedeckt waren. Die ventrale glatte Fläche wird aus perichondralem Knochen (*perich*) gebildet, der vom enchondralen scharf abgegrenzt ist; nach aussen ist er mehr kompakt, lamellär, nach innen grobspongiös.[1]

[1] In ähnlicher Weise bestehen die stereospondylen Interzentren von *Mastodonsaurus* aus 1) einem grossen Ventralsegment und kleineren lateralen Partien in der Gegend der Parapophysen aus perichondralem Knochen und 2) dem übrigen, grösseren Teil des Wirbelkörpers aus enchondralem Knochen (vgl. NILSSON 1937. Abb. 17).

Pleurozentren wurden durch Präparation und Durchsägen der Intervertebralpartien an mehreren Stellen vergeblich gesucht. Sie waren offenbar nicht verknöchert sondern müssen ursprünglich knorpelig gewesen sein, etwa wie die Rekonstruktion Abb. 12 (*ct*[*plc*]) zeigt.

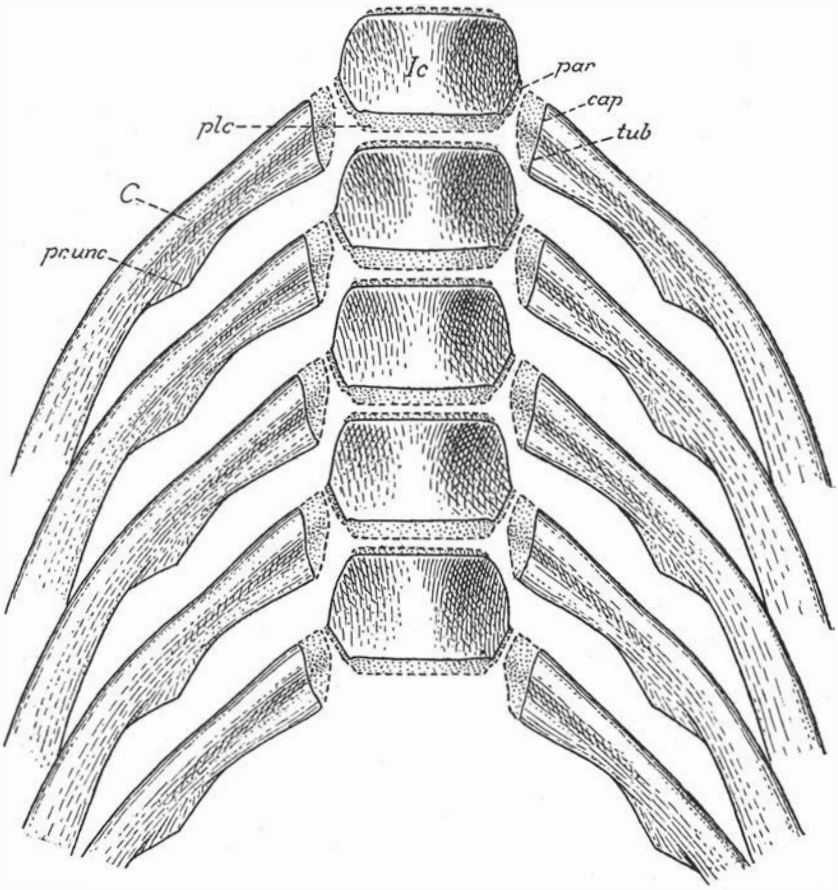


Abb. 13. Wirbel und Rippen *inc. sed. Typ I.* Rekonstruktion eines Stückes der Wirbelsäule mit Rippen, wahrscheinlich der Thorakalregion. Nach Ex. U. 43. Ventralansicht. × 3/4 nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Die beiden Hälften der Neuralbogen (*Neu*) waren ursprünglich dorsal vom Neuralkanal hauptsächlich durch Knorpel verbunden. Sie wurden nur durch eine ganz dünne perichondrale Knochenspange zusammengehalten, die während der Fossilisation abgebrochen wurde, so dass die beiden Bogenhälften etwas aus ihrer gegenseitigen Lage gedrückt worden sind (Taf. III, Fig. 2). Auch im übrigen müssen grosse Partien knorpelig gewesen sein, so die Diapophysen (*diap*) und vielleicht auch die Postzygapophysen (*ptz*) und die dorsalen Teile der Neuralfortsätze (*neup*). Die verknöcherten basalen Teile der Neuralfortsätze sind niedrig. Die Praezygapophysen (*prz*)

ragten ziemlich weit hervor. Der Neuralkanal (*can. neu*) ist eng (7 mm breit, 4 mm hoch); sein Boden wurde wenigstens zum Teil durch Knorpel gebildet. Unmittelbar darunter gibt es einen eigentümlichen, seitlich von perichondralem Knochen begrenzten Raum, der wohl ursprünglich vom Neuralkanal abgesondert war. Er kann nicht gerne in den Bezirk des Wirbelkörperknorpels eingesenkt gelegen haben, sondern lag wohl, wie Abb. 12 A zeigt, zwischen dem Neuralkanal und dem Wirbelkörperknorpel (*ct*[*plc*]). Was die allgemeine Lage der Neuralbogen im Leben betrifft, müssen sie, mit Rücksicht auf die gegenseitige Lage der Parapophysen

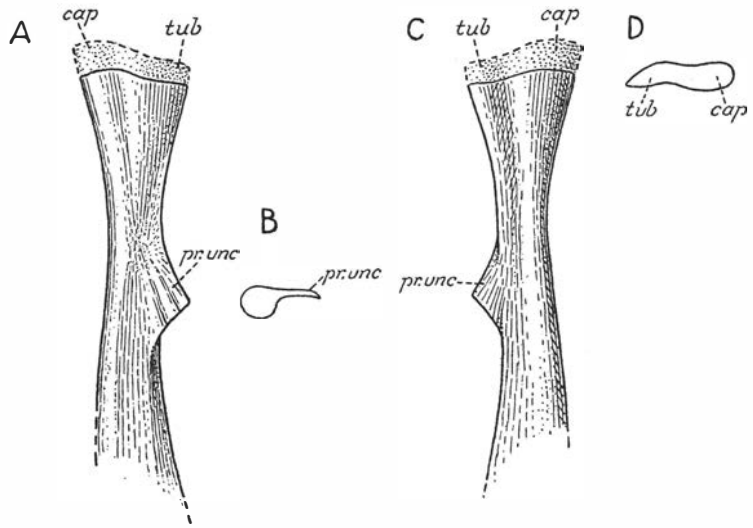


Abb. 14. Linke Rippe *inc. sed. Typ I.* Rekonstruktion nach Ex. U. 43. *A* antero-dorsale Ansicht. *B* Querschnitt durch den Processus uncinatus (antero-dorsale Fläche nach oben). *C* postero-ventrale Ansicht. *D* Proximales Ende in Endansicht (antero-dorsale Fläche nach oben). × 3/4 nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

und Diapophysen, dorsal und etwas kaudal vom entsprechenden Interzentrum ihren Platz haben.

Die Rippen (*C*) sind wohl entwickelt. Sie sind von mittlerer Länge (mehr als 8 cm) und regelmässig geschweift. Etwa in der Mitte des erhaltenen Teiles tragen sie auf ihrem postero-dorsalen Rand gut ausgebildete, flügelartige, dreieckförmige Processus uncinati, die deutlich distalwärts gerichtet sind. Beide Enden, besonders aber das proximale, sind verbreitert. Am Proximalende sind die Tubercular- und Capitularflächen nicht deutlich voneinander abgesondert; es ist jedoch zu bemerken, dass im Leben Knorpelmassen von etwa 4—5 mm Dicke beide Flächen bedeckt haben müssen. Wenigstens am proximalen Teil der Rippen verlaufen seichte Vertiefungen längs den beiden breiten Flächen. Die Lage im Leben muss so gewesen sein, dass das Proximalende beinahe senkrecht zu stehen kommt, mit der dorsalen Kante, die etwas schärfer als die ventrale, abgerundete

Kante ist, etwas nach hinten gedreht. Das Ossifikationszentrum, von dem radiäre Strahlen auch in den Processus uncinatus gehen, liegt unmittelbar proximal von diesem.

Die Bestimmung der systematischen Stellung der vorliegenden Reste ist nicht leicht. Es ist natürlich am wahrscheinlichsten, dass sie einer der Stegocephalenfamilien angehören, die vorher aus Spitzbergen bekannt sind (Trematosauridae, Peltostegidae, Capitosauridae, Dvinosauridae [oder Brachyopidae?]; NILSSON 1942, S. 91 ff.; 1943). Die Gleichförmigkeit besonders der erhaltenen Rippen spricht vielleicht dafür, dass die vorliegenden Reste zu einem langen und schmalen Tiere gehörten, und man würde dann in erster Linie an *Aphaneramma*, die in Spitzbergen am reichsten vertretene Stegocephalengattung, denken. Die abweichende Form der Interzentren und wohl auch der Neuralbogen spricht gegenwärtig gegen eine Bestimmung als *Aphaneramma*, ist aber in Anbetracht unserer mangelhaften Kenntnis der Wirbelausbildung in verschiedenen Körperregionen wohl nicht ausschlaggebend.

Wirbel und Rippen inc. sed. Typ II (Abb. 15, 16; Taf. IV, Fig. 2—6; ?Taf. III, Fig. 4—5, *cf. Typ II*).

Material: *Ex. 1, ENS., ohne Feldnummer,* Mt. Heimen, zwei vermutlich zu demselben Individuum gehörende Stücke der Rumpfwirbelsäule mit Rippenfragmenten (Taf. IV, Fig. 2—6). — ?*Ex. 2, ENS, ohne Feldnummer (cf. Typ II),* Mt. Heimen, mehrere Interzentren und Pleurozentren (Taf. III, Fig. 4—5), die auf einer begrenzten Fläche zusammengeballt sind und vor der Präparation von einer schwarzen bituminösen Masse von der Form einer rundlichen Scheibe umgeben waren. Die ganze Masse stellt wahrscheinlich versteinerten Mageninhalt dar. Weicht vom eigentlichen Typ II durch andere Form der Pleurozentren und durch kleinere Grösse der Wirbelelemente ab.

Beide vorliegenden Exemplare zeigen Wirbel von typisch rhachitomem Bau mit Interzentren und verknöcherten Pleurozentren. Bei Ex. 1 sind die Elemente in Juxtaposition eingebettet worden, wenn sie auch durch den Gebirgsdruck mehr oder weniger aus ihrer Lage gedrückt worden sind. Ex. 2 ist zwar etwas abweichend, aber wegen einiger unten zu beschreibenden Eigentümlichkeiten aus allgemeinem Gesichtspunkt wichtig.

Die Interzentren (*Ic*) stimmen mit den oben behandelten Typen im Wesentlichen überein. Die Form des Ventralumrisses im Querschnitt lässt sich am Ex. 1 nicht sicher ermitteln, am Ex. 2 ist er abgerundet winklig. Ventrale Länge 15 mm (Ex. 1; Ex. 2: 8 mm), Breite etwa 19 mm (Ex. 1; Ex. 2: 20 mm), Höhe 16 mm (Ex. 1; Ex. 2: 11 mm). Die ventrale Länge der Intervertebralräume kann auf etwa 4 mm berechnet werden. Die Interzentren des Ex. 1 sind also etwas kleiner, die des Ex. 2 bedeutend kleiner als die oben beschriebenen Typen. Ex. 2 weicht auch durch grössere relative Breite und umfangreicheren Chordaausschnitt (*ch*) ab; das letztere Merkmal spricht möglicherweise dafür, dass sie aus einem hinteren Körper-

abschnitt stammen (jedoch nicht aus der hinteren Kaudalregion, da Haemapophysen fehlen).

Die Pleurozentren (*Plc*) des Exemplares 1 (Abb. 16 A—D) sind paarige, in Aussen- und Innenansicht rhombische, mässig dicke Knochen mit abgerundeten Ecken; sie liegen dorsolateral zwischen zwei aufeinander folgenden Interzentren eingekeilt. Sie haben vier Kanten, die antero-dorsal, antero-ventral, postero-ventral und postero-dorsal gerichtet sind. Die Aussenfläche, die dorsolateral orientiert werden muss, ist wie der ganze Knochen in Vorder- und Hinteransicht stark gewölbt. Die Innenfläche, die offenbar auf der Chorda lag, ist von zwei tiefen dorsoventralen Furchen durchzogen. Kranio-kaudale Länge 9 mm, Höhe 14 mm, Dicke 5 mm.

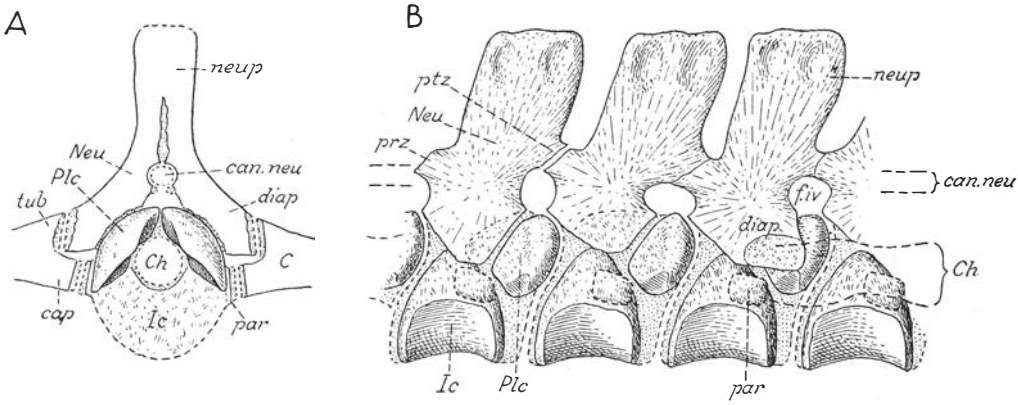


Abb. 15. Wirbel und Rippen *inc. sed. Typ II.* Rekonstruktion eines Stückes der Rumpfwirbelsäule nach dem Exemplar Taf. IV, Fig. 2—6 (ENS.). *A* in Hinteransicht, *B* in Lateralansicht (kraniale Richtung links). In *A* ist der hypothetische Knorpelbelag auf dem Interzentrum und den Pleurozentren nicht zur Anschauung gebracht. Nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Mit Ausnahme einer kleinen ventro-lateralen, glatten Fläche (*perich*) sind alle Flächen rauh und waren demgemäss im Leben mit Knorpel bedeckt. Die freie, nicht überknorpelte Fläche war viel kleiner als z. B. bei *Eryops* (BROILI 1899, Taf. IX) und *Dvinosaurus* (BYSTROW 1938, Abb. 26).

Die Form der Pleurozentren des Ex. 2 (Taf. III, Fig. 4) lässt sich nicht so vollständig beschreiben, da nur Durchschnitte bekannt sind. Sie scheinen aber wesentlich dicker als die oben beschriebenen zu sein. In der Regel liegen die beiden Elemente eines Pleurozentrumpaares lose, zwar nahe beieinander. Bei einem Paar (*Plc'*) sind ihre dorsomedialen Ränder aber miteinander verwachsen, eine deutliche Naht bildend. Ein ähnliches Zusammenwachsen von einem anderen Pleurozentrum (*Plc''*) mit einem Interzentrum, das wahrscheinlich zu demselben Wirbel gehört, ist auch beobachtet. Nach den Abbildungen in COPE (1915, Taf. XII, Fig. 6, ?7) zu urteilen, scheint das Zusammenwachsen rhachitomer Pleurozentren bisweilen auch bei *Eryops* vorkommen zu können.

Diese Verhältnisse zeigen, dass die Dorsalränder der beiderseitigen Pleurozentren im Leben wenigstens unmittelbar aneinander grenzten, wie es die Rekonstruktion (Abb. 15 A) zeigt. Ein Studium von Ex. 1 scheint auch zu zeigen, dass die Pleurozentren dem davorliegenden Neuralbogen etwas näher liegen als dem dahinterliegenden. Der Neuralbogen, das Interzentrum und die Pleurozentren eines »Wirbels» wurden wahrscheinlich durch Knorpel miteinander zu einer Einheit verbunden (Abb. 15 B; vgl. oben S. 248 f.).

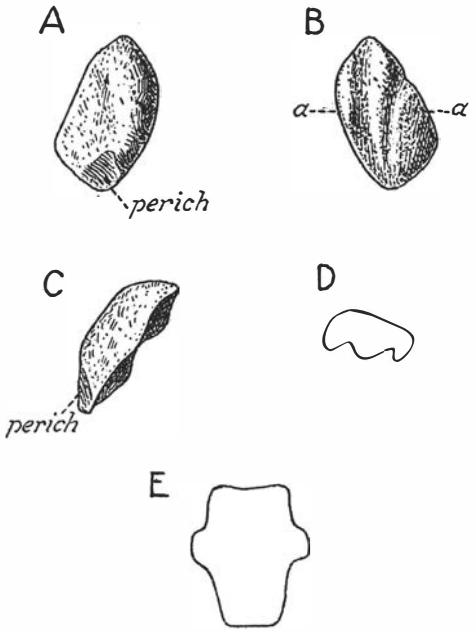


Abb. 16. Wirbel *inc. sed. Typ II.* Nach demselben Exemplar wie Abb. 15. *A—D* linkes Pleurozentrum (nach einem Plastolinabguss des negativpräparierten Knochens). *A* dorsolaterale, *B* ventromediale Ansicht, *C* Hinteransicht. *D* Querschnitt durch die Mitte des Knochens (durch *a—a* in *B*). *E* Rekonstruktion des distalen Endes des Neuralfortsatzes in Endansicht. × 1 ½ nat. Gr. Zeichenerklärung S. 270.

Die Neuralbogen (*Neu*) sind nur am Ex. 1 bekannt. Sie sind mit wohl entwickelten, verknöcherten Neuralfortsätzen (*neup*), Diapophysen (*diap*) und Zygapophysen (*prz*, *ptz*) versehen. Die beiden Bogenhälften waren dorsal vom Neuralkanal teils durch Knochen, teils durch Knorpel miteinander verbunden. Die schwach nach hinten gerichteten Neuralfortsätze sind ziemlich hoch (18 mm), annähernd gleich breit (kranio-kaudal; 13 mm). Ihre dorsalen Ränder sind fast gerade. Auf dem distalen Teil der lateralen Seite besitzen die Neuralfortsätze kurze, dorsoventral verlaufende Wülste (Abb. 15 B, 16 E). Der Neuralkanal ist eng (6 mm breit, 4 mm hoch), Ventral von ihm findet sich ein ähnlicher Raum wie bei Typ I (S. 259). Die Neuralbogen müssen dorsal und etwas kaudal vom entsprechenden Interzentrum liegen.

Von den Rippen (*C*) sind nur die proximalen Enden erhalten. Sie sind verbreitert und mit zwei Stufen an der Endfläche versehen, die eine, niedrigere, für die Tubercularfläche (*tub*), die andere, höhere, für die Capitularfläche (*cap*).

Die vorliegenden Reste, die von einem erwachsenen Tiere herrühren, müssen einer ziemlich kleinwüchsigen Art angehören. Die kleinsten bisher aus Spitzbergen bekannten Arten sind *Lyrocephalus euri* und *Aphaneramma rostratum*. Bei den Wirbeln der betreffenden Körperregion von *Aphaneramma* waren wahrscheinlich knöcherne Pleurozentren nicht ausge-

bildet. Bei unserer jetzigen Kenntnis würde man daher die vorliegenden Reste gerne zu *Lyrocephalus* rechnen wollen.

Wirbel inc. sed. Typ III (WIMAN 1914, S. 25, Taf. VI, Fig. 1—4).

Material: U. 84—87, ein intaktes und drei fragmentarische Interzentren aus einem neotriassischen Bone-bed[1] in grünlich grauem Sandstein auf dem Gipfel von Mt. Lundbohm; früher von WIMAN (l. c.) beschrieben.

Die vorliegenden Interzentren sind von »rhachitomem» Typus. Sie sind bedeutend grösser als diejenigen der oben beschriebenen Typen. Ventrale Länge 29 mm, transversale Breite 57 mm, Höhe 41 mm. Die ventrale Fläche ist gleichmässig abgerundet ohne ventralen Kiel. Die auf der Höhe des Chordaausschnittes gelegenen Parapophysen sind deutlich erhalten. Während die vorher beschriebenen Wirbelreste alle eotriassisch sind, sind die vorliegenden Reste bedeutend jünger, neotriassisch. Aus dieser Zeit kennt man keine rhachitomen Stegocephalen mehr. Trotz dem »rhachitomen» Typus der vorliegenden Interzentren, kann man nicht ohne Weiteres schliessen, dass sie einer rhachitomen, auch nicht einer »neorhachitomen» Stegocephalenart angehören. Denn auch bei typisch stereospondylen Wirbeln gehen ja die Interzentren der hinteren Körperregionen allmählich in ventrale, nach oben offene Halbringe über. Ein deutlicher Unterschied liegt aber dadurch vor, dass die Parapophysen der hinteren Interzentren bei den typisch stereospondylen Formen nicht dorsolateral wie an den vorliegenden Wirbelresten, sondern ventrolateral liegen (*Mastodonsaurus*, FRAAS 1889, Taf. III, Fig. 7; v. HUENE 1922, Abb. 2; *Hercynosaurus*, JAEKEL 1913, Abb. 32: 2; *Metoposaurus*, FRAAS 1889, Taf. XI, Fig. 7; *Buettneria*, CASE 1932, Taf. IV, Fig. 3).

Zusammenfassung.

1) Es werden der dermale Schultergürtel von *Aphaneramma rostratum*, *Lyrocephalus euri*, cf. *Platystega depressa* und *Species inc. sed.* NILSSON (S. 230—236), Scapulocoracoid, Humerus, Radius, (?)Ulna usw. von *Aphaneramma rostratum* (S. 236—239), Wirbel und zum Teil Rippen von *Aphaneramma rostratum*, *inc. sed. Typ I*, *II* (?*Lyrocephalus*) und *III* (S. 254—263) beschrieben. Alle Formen stammen aus der oberen Eotrias von Spitzbergen, mit Ausnahme der Wirbelreste *inc. sed. Typ III*, die neotriassisch sind.

2) Es werden die Anlagerungsverhältnisse der Claviculae und die Gestalt des Hinterabschnitts der Interclavicula innerhalb der Stegocephalen erörtert (S. 228—230).

[1] Das neotriassische Alter der betreffenden Schichten scheint festgestellt zu sein, vgl. WIMAN (1914, S. 6—8), STENSIÖ (1921, S. XX—XXII, XXVI) und FREBOLD (1935 S. 73).

3) Der Humerus von *Aphaneramma* gehört zum sogen. *Eryops*-Typus, nähert sich aber zum Teil der *Mastodonsaurus*-Variante des genannten Typus (S. 238).

4) Bemerkungen über den dermalen Schultergürtel bei *Trematosaurus* (S. 229, Fussn.) und *Mastodonsaurus* (S. 232) sowie über den Humerus von *Benthosuchus* (S. 239).

5) Die Wirbel von *Aphaneramma* und *inc. sed. Typ I* sind neorhachitom, diejenigen *inc. sed. Typ II* (? *Lyrocephalus*) rhachitom.

6) Die Nomenklatur- und Homologieverhältnisse der Wirbel der temnospondylen Stegocephalen und der Amnioten (sowie der rezenten Amphibien) werden ausführlich diskutiert (S. 240—250).

7) Die Hypothese wird gebracht, dass bei den temnospondylen Stegocephalen ein vorderes Interzentrum, ein hinteres Zentrum (bzw. zwei hintere Pleurozentren) und der dazwischenliegende Neuralbogen miteinander knorpelig verbunden waren und so eine morphologische Einheit, einen Wirbel, bildeten (vgl. auch BROILI 1908). Die verschiedenen Wirbel waren vermutlich durch einfache Intervertebralligamente miteinander verbunden (S. 248 f.).

8) Die bis jetzt bekanntgewordenen sicheren Trematosauridenwirbel sind nicht stereospondyl, sondern neorhachitom. Vielleicht kommen auch echt rhachitome Wirbel innerhalb der Familie vor (S. 251).

9) Unter den Capitosauriden kommen sowohl neorhachitome als avanziert stereospondyle Wirbel, unter den Mastodonsauriden primitiv stereospondyle und typisch stereospondyle Wirbel vor. Die beiden Familien zeigen zusammen mit ihren nächsten Verwandten eine schöne progressive Wirbelentwicklung (S. 251—253).

10) Die Wirbel der Metoposauriden sind im allgemeinen avanziert stereospondyl; diejenigen der Gattung *Metoposaurus* sind jedoch möglicherweise neorhachitom (S. 252).

11) Die Hauptverbreitung der stereospondylen Stegocephalen fällt in die Meso- und Neotrias. In der Eotrias ist bis jetzt nur eine einzige (primitiv) stereospondyle Gattung gefunden (in der oberen Eotrias). (S. 252 f.).

12) Die Eotrias ist die Zeit der Umbildung der rhachitomen Wirbelsäule in die stereospondyle. Dieser Prozess hat sich polyphyletisch abgespielt (S. 252).

Literaturverzeichnis.

ABEL, O. 1919. Die Stämme der Wirbeltiere. — Berlin & Leipzig.

v. AMMON, L. 1889. Die permischen Amphibien der Rheinpfalz. — München.

BARDEEN, CH. R. 1905. The Development of the Thoracic Vertebrae in Man. — Amer. Journ. Anat. 4. Baltimore.

BAUR, G. 1886. Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. — Biol. Centralbl. 6. Erlangen.

v. BOCHMANN, G. 1937. Die Entwicklung der Säugetierwirbel der hinteren Körperregionen. — Morph. Jahrb. 79. Leipzig.

BRANSON, E. B. 1905. Structure and Relationship of American Labyrinthodontidae. — Journ. Geol. 13. Chicago.

—— & MEHL, M. G. 1929. Triassic Amphibians from the Rocky Mountain Region. — Columbia, Univ. Missouri, Studies. 4.

BROILI, F. 1899. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Eryops megacephalus* (COPE). — Palaeontogr. 46. Stuttgart.

—— 1908. Über die rhachitomen Wirbel der Stegocephalen. — Deutsch. geol. Ges., Zschr. 60. Berlin.

—— 1926. Über *Sclerocephalus Häuseri* GOLDFUSS. — München, Bayer. Akad. Wiss., Sitz.-ber., Mat.-phys. Abt.

—— & SCHRÖDER, J. 1937 a. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. XXV. Über *Micropholis* HUXLEY. — Ibid.

—— & —— 1937 b. Ibid. XXVI. Über *Lydekkerina* BROOM. — Ibid.

BROOM, R. 1913. Studies of the Permian Temnospondylous Stegocephalians of North America. — New York, Amer. Mus. N. Hist., Bull. 32.

BRÜNAUER, ERNA. 1910. Die Entwicklung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter. — Arb. Zool. Inst. Wien. 18. Wien.

BURMEISTER, H. 1849. Die Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. — Berlin.

BYSTROW, A. P. 1938. *Dvinosaurus* als neotenische Form der Stegocephalen. — Acta zool. 19. Stockholm.

—— & EFREMOV, J. A. 1940. *Benthosuchus sushkini* — a Labyrinthodont from the Eotriassic of Sharzhenga River. — Moscou-Leningrad, Acad. Sci. URSS., Trav. Inst. Paléont. 10.

CASE, E. C. 1900. The Vertebrates from the Permian Bone Bed of Vermilion County, Illinois. — Journ. Geol. 8. Chicago.

—— 1911. Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. — Washington, Carneg. Inst., Publ. 146.

—— 1915. The Permo-Carboniferous Red Beds of North America and their Vertebrate Fauna. — Ibid. 207.

—— 1932. A Collection of Stegocephalians from Scurry County, Texas. — Ann Arbor, Univ. Michigan, Mus. Paleont., Contr. 4.

—— 1935. Description of a Collection of Associated Skeletons of *Trimerorhachis*. — Ibid.

COPE, E. D. 1875. Synopsis of the Extinct Batrachia from the Coal-Measures. — Ohio, Geol. Survey, Rep. 2, Part 2 (Paleontology).

—— 1878 a. A New Fauna. — Amer. Naturalist. Philadelphia.

—— 1878 b. Descriptions of Extinct Batrachia and Reptilia from the Permian Formation of Texas. — Amer. Philos. Soc., Proceed., 17. Philadelphia.

COPE, E. D. 1880. Second Contribution to the History of the Vertebrata of the Permian Formation of Texas. — Ibid. 19.

—— 1915. Hitherto Unpublished Plates of Tertiary Vertebrata, prepared under the Direction of E. D. COPE with Descriptions of Plates by W. D. MATTHEW. — New York, Amer. Mus. N. Hist., Monogr., Ser. 2.

CREDNER, H. 1890 a, 1893. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. — Deutsch. geol. Ges., Zschr. Teil IX (1890), X (1893). Berlin.

—— 1890 b. Die Urvierfüssler (Eotetrapoda) des Sächsischen Rothliegenden. — Naturw. Wochenschr. 5. Berlin.

DAWES, B. 1930. The Development of the Vertebral Column in Mammals, as illustrated by its Development in *Mus musculus*. London, Roy. Soc., Phil. Trans. Ser. B. 218.

DOUTHITT, H. 1917. The Structure and Relationships of *Diplocaulus*. — Chicago, Walker Mus., Contr. 2.

EFREMOV, J. 1929. *Benthosaurus sushkini*, ein neuer Labyrinthodont der permotriassischen Ablagerungen des Scharschengaflusses, Nord-Düna Gouvernement. — Acad. Sci. URSS., Bull., Ser. 7. Leningrad.

—— 1940. Preliminary Description of the New Permian and Triassic Tetrapoda from USSR. — Moscou-Leningrad, Acad. Sci. URSS., Trav. Inst. Paléont. 10.

EMELIANOV, S. V. 1925. Zur Frage über die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung). Revue zool. russe. 5. Moskva.

ESKIN, J. A. 1929. Zur Entwicklung der Wirbelsäule der Sauropsida. I. Zur Entwicklung der Wirbelsäule der Vögel. II. Zur Entwicklung der Wirbelsäule der *Emys lutaria*. — Moscou, Soc. Natural., Bull., Sect. Biol. N. S. 38.

EVANS, G. E. 1939. The Morphology and Functional Evolution of the Atlas-Axis Complex from Fish to Mammals. — New York, Acad. Sci., Annals. 39.

FRAAS, E. 1889. Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. — Palaeontogr. 36. Stuttgart.

—— 1913. Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. — Ibid. 60.

FREBOLD, H. 1935. Geologie von Spitzbergen, der Bäreninsel, des König Karl- und Franz-Joseph-Landes. — Geol. d. Erde, herausgeg. v. E. KRENKEL. Berlin.

FRITSCH, A. 1885—1889. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. 2. — Prag.

FRORIEP, A. 1883. Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. — Arch. Anat. Entw.-gesch. Leipzig.

—— 1886. Ibid. II. Beobachtung an Säugethierembryonen. — Ibid.

GADOW, H. F. 1896. On the Evolution of the Vertebral Column of Amphibia and Amniota. — London, Roy. Soc., Phil. Trans., Ser. B. 187.

—— 1933. The Evolution of the Vertebral Column. A Contribution to the Study of Vertebrate Phylogeny. Ed. by J. F. GASKELL and H. L. H. L. GREEN. — Cambridge.

—— & ABBOT, E. C. 1895. On the Evolution of the Vertebral Column of Fishes. — London, Roy. Soc., Phil. Trans., Ser. B. 186.

GAUDRY, A. 1878. Les Reptiles de l'époque permienne aux environs d'Autun. — Paris, Soc. géol. France, Bull., 3. Sér., T. 7.

GAUDRY, A. 1883. Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles primaires. — Paris.

—— 1888. Les Vertébrés fossiles des environs d'Autun. — Autun, Soc. d'Hist. Nat., Mém.

GOETTE, A. 1896. Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. — Zschr. wiss. Zool. 63. Leipzig.

GOODRICH, E. S. 1930. Studies on the Structure and Development of Vertebrates. — London.

GREGORY, W. K., ROCKWELL, H. & EVANS, F. G. 1939. Structure of the Vertebral Column in *Eusthenopteron foordi* WHITEAVES. — Journ. Paleont. 13. Tulsa, Okl.

GROSS, W. 1936. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier. — Palaeont. Zschr. 18. Berlin.

HIGGINS, G. M. 1923. Development of the Primitive Reptilian Vertebral Column, as Shown by a Study of *Alligator mississippiensis*. — Amer. Journ. Anat. 31. Philadelphia.

VAN HOEPEN, E. C. N. 1915. Stegocephalia of Senekal, O. F. S. — Pretoria, Transvaal Mus., Annals (Mededelingen). 5.

HOWES, G. B. & SWINNERTON, H. H. 1901. On the Development of the Skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with Remarks on the Egg, on the Hatching, and the Hatched Young. — London, Zool. Soc., Trans. 16.

v. HUENE, F. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. — Acta zool. 3. Stockholm.

—— 1926 a. Notes on the Age of the Continental Triassic Beds in North America, with Remarks on some Fossil Vertebrates. — Washington, U. S. Nat. Mus., Proceed. 69.

—— 1926 b. Zur Frage der phylogenetischen Bedeutung des Wirbelbaues der Tetrapoden. — Palaeont. Zschr. 7. Berlin.

—— 1932. Ein neuartiger Stegocephalen-Fund aus dem oberhessischen Buntsandstein. — Ibid. 14.

—— 1942. Die Wirbelstrukturen der Tetrapoden und ihre stammesgeschichtliche Wichtigkeit. — Ibid. 23.

HUXLEY, T. H. 1862. Note respecting the Discovery of a New and Large Labyrinthodont (*Loxomma Allmanni* HUXLEY) in the Gilmerton Ironstone. — London, Geol. Soc., Quart. Journ. 18.

JAEKEL, O. 1896. Die Organisation von *Archegosaurus*. — Berlin, Deutsch. geol. Ges., Zschr. 48.

—— 1903. Über *Ceraterpeton, Diceratosaurus* und *Diplocaulus*. — N. Jahrb. Min. etc. 74: 1. Stuttgart.

—— 1904. Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im Allgemeinen. — Berlin, Deutsch. geol. Ges., Zschr. 56.

—— 1913. Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. — Palaeont. Zschr. 1. Berlin.

—— 1915. Über die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. — Ibid. 2.

JARVIK, E. 1942. On the Structure of the Snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in general. — Zool. Bidrag fr. Uppsala. 21. Uppsala.

KUHN, O. 1932. Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Ebrach in Oberfranken. — N. Jahrb. Min. etc. Abt. B. Beil.-bd. 69. Stuttgart.

LYDEKKER, R. 1885. The Labyrinthodont from the Bijori Group. — Pal. Indica. Ser. 4. Vol. 1. Calcutta.

MACBRIDE, E. W. 1932. Recent Work on the Development of the Vertebral Column. — Cambridge, Phil. Soc., Biol. Reviews. 7.

MÄNNER, H. 1899. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte bei Reptilien. — Zschr. wiss. Zool. 66. Leipzig.

MARCUS, H. & BLUME, W. 1926. Über Wirbel und Rippen bei *Hypogeophis* nebst Bemerkungen über *Torpedo*. Beitrag zur Kenntnis der Gymnophionen. VII. — Zschr. Anat. Entw.-gesch. 80. München & Berlin.

v. MEYER, H. 1857. Reptilien aus der Steinkohlenformation in Deutschland. — Palaeontogr. 6. Cassel.

—— 1858. Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. — Ibid.

MINER, R. W. 1925. The Pectoral Limb of *Eryops* and other Primitive Tetrapods. — New York, Amer. Mus. N. Hist., Bull. 51.

MOOKERJEE, H. K. 1930. On the Development of the Vertebral Column of Urodela. — London, Roy. Soc., Phil. Trans., Ser. B. 218.

—— 1931. On the Development of the Vertebral Column of Anura. — Ibid. 219.

—— & CHATTERJEE, B. K. 1934. On the Development of the Dorsal Arcualia, Zygosphene and Zygantrum in the Vertebral Column of Snakes. — Curr. Sci. 2. Bangalore City.

—— & DAS, S. K. 1935 a. The Existence of the Intervertebral Ligament in the Vertebral Column of a Perennibranchiata (*Necturus maculatus*). — Ibid. 3.

—— & —— 1935 b. On the Development of the Neural Arch, Rib-bearing Process, and the Rib of the Trunk Vertebrae of a Perennibranchiata, *Necturus maculatus*. — Ibid.

—— & —— 1939. Further Investigation on the Development of the Vertebral Column in Salientia (Anura). — Journ. Morph. 64. Philadelphia.

—— & MUKHERJEE, A. K. 1934. On the Development of the Dorsal Arcualia in the Cervical Vertebra in Chelonia. — Curr. Sci. 3. Bangalore City.

NILSSON, T. 1937. Ein Plagiosauride aus dem Rhät Schonens. Beiträge zur Kenntnis der Stegocephalengruppe Brachyopoidei. — Lunds Univ., Årsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 34. Nr. 2. Lund & Leipzig.

—— 1939. Cleithrum und Humerus der Stegocephalen und rezenten Amphibien auf Grund neuer Funde von *Plagiosaurus depressus* JAEKEL. — Ibid. Bd. 35. Nr. 10.

—— 1942. *Sassenisaurus*, a New Genus of Eotriassic Stegocephalians from Spitsbergen. — Uppsala, Geol. Inst., Bull. 30.

—— 1943. On the Morphology of the Lower Jaw of Stegocephalia with Special Reference to Eotriassic Stegocephalians from Spitsbergen. I. Descriptive Part. — Stockholm, K. Sv. Vet.-Akad., Handl. (3) 20.

PIIPER, J. 1928. On the Evolution of the Vertebral Column in Birds, illustrated by its Development in *Larus* and *Struthio*. — London, Roy. Soc., Phil. Trans., Ser. B. 216.

PLIENINGER, TH. 1844. In v. MEYER, H. & PLIENINGER, TH., Beiträge zur Paläontologie Württembergs. — Stuttgart.

REMANE, A. 1936. Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. — Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbelt., herausgeg. v. BOLK, GÖPPERT, KALLIUS & LUBOSCH. Bd. 4. Berlin & Wien.

RIABININ, A. N. 1930. A Labyrinthodont Stegocephalian *Wetlugasaurus angustifrons* nov. gen., nov. sp. from the Lower Triassic of Vetluga-Land in Northern Russia. — Leningrad, Soc. Paléont. Russie, Ann. 7.

ROMER, A. S. 1933. Vertebrate Paleontology. Chicago.

—— 1935. Early History of Texas Redbeds Vertebrates. — New York, Geol. Soc. Amer., Bull. 46.

ROMER, A. S. & PRICE, L. W. 1940. Review of the Pelycosauria. — Ibid., Spec. Pap. 28.

SÄVE-SÖDERBERGH, G. 1935. On the Dermal Bones of the Head in Labyrinthodont Stegocephalians and Primitive Reptilia. — Meddel. om Grönland, Bd. 98. Nr. 3. Köbenhavn.

—— 1936. On the Morphology of Triassic Stegocephalians from Spitsbergen, and the Interpretation of the Endocranium in the Labyrinthodontia. — Stockholm, K. Sv. Vet.-Akad., Handl. (3) 16.

—— 1937. On the Dermal Skulls of *Lyrocephalus*, *Aphaneramma*, and *Benthosaurus*, Labyrinthodonts from the Triassic of Spitsbergen and N. Russia. — Uppsala, Geol. Inst., Bull. 27.

SCHAUINSLAND, H. 1900. Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. — Arch. Mikr. Anat. Entw.-gesch. 56. Bonn.

—— 1905. Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. — Handb. d. vergl. u. exp. Entw.-lehre d. Wirbelt., herausgeg. v. O. HERTWIG. Bd. 3, Teil 2. Jena.

SCHRÖDER, H. 1914. Ein Stegocephalen-Schädel von Helgoland. — Berlin, Preuss. Geol. Landesanst., Jahrb. 33: 2. Jahrg. 1912.

SCHULZE, O. 1896. Über embryonale und bleibende Segmentierung. — Anat. Ges., 10. Vers. in Berlin. Jena.

SCHWARZ, H. 1908. Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Lepospondyli ZITT.). — Beitr. Paläont. Geol. Öst.-Ung. Orient. 21. Wien & Leipzig.

SPATH, L. F. 1934. Catalogue of the Fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Part IV. The Ammonoidea of the Trias. — London, Brit. Mus.

STEEN, M. 1934. The Amphibian Fauna from the South Joggins, Nova Scotia. — London, Zool. Soc., Proceed.

—— 1938. On the Fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other Deposits in Czechoslovakia. — Ibid.

STENSIÖ, E. A:SON. 1921. Triassic Fishes from Spitzbergen. Part I. — Vienna.

THEVENIN, A. 1910. Les plus anciens quadrupèdes de France. — Ann. Paléont. 5. Paris.

WAGNER, H. 1935. Das individuelle Wachstum von *Trematosaurus Brauni* und der Nachweis von *Mastodonsaurus* im Bernburger Buntsandstein. — Diss. Halle.

WATSON, D. M. S. 1912. The Larger Coal-Measure Amphibia. — Manchester, Lit. Phil. Soc., Mem. and Proceed. 57.

—— 1913. *Micropholis Stowi* HUXLEY, a Temnospondylous Amphibian from South Africa. — Geol. Mag. (5) 10. London.

—— 1918. On *Seymouria*, the most Primitive Known Reptile. — London, Zool. Soc., Proceed.

—— 1919. The Structure, Evolution and Origin of the Amphibia. — The »Orders» Rachitomi nnd Stereospondyli. — London, Roy. Soc., Phil. Trans., Ser. B. 209.

—— 1926 a. The Evolution and Origin of the Amphibia. — Ibid. 214.

—— 1926 b. The Carboniferous Amphibia of Scotland. — Palaeont. Hungarica. 1. Budapest.

—— 1941. The Origin of Frogs. — Edinburgh, Roy. Soc., Trans. 60: 1.

WEISS, A. 1901. Die Entwicklung der Wirbelsäule der Weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. — Zschr. wiss. Zool. 69. Leipzig.
WEPFER, E. 1923. Der Buntsandstein des badischen Schwarzwalds und seine Labyrinthodonten. — Monogr. Geol. Palaeont. Ser. II. H. 1. Berlin.
WHITE, T. E. 1939. Osteology of *Seymouria baylorensis* BROILI. — Cambridge, Mass., Mus. Comp. Zool. Harvard, Bull. 85.
WILLISTON, S. W. 1915. *Trimerorhachis*, a Permian Temnospondylous Amphibian. — Journ. Geol. 23. Chicago.
—— 1918. The Evolution of Vertebrae. — Chicago, Walker Mus., Contr. II: 4.
—— 1925. The Osteology of the Reptiles. Ed. by W. K. GREGORY. — Cambridge, Mass.
WIMAN, C. 1910. Ein paar Labyrinthodontenreste aus der Trias Spitzbergens. — Uppsala, Geol. Inst., Bull. 9.
—— 1914. Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. — Ibid. 13.
v. ZITTEL, K. A. 1932. Textbook of Palaeontology. Transl. and ed. by CH. R. EASTMAN. Vol. II. 2nd Engl. Ed. by A. SMITH WOODWARD. London.

Zeichenerklärung der Tafeln und Textabbildungen.

Knorpel überall punktiert.

Schultergürtel und Extremitäten: *Clav*, Clavicula; *Hu*, Humerus; *Icl*, Interclavicula; *Mc*, Metacarpale; *Ra*, Radius; *S*, Hautschuppe; *Sc.cor*, Scapulocoracoid; *U*, Ulna; *a.cl*, Area clavicularis, Ansatzfläche der Interclavicula für die Clavicula; *a.l*, Linea antero-lateralis; *cap*, Caput humeri; *cap'*, Ansatzfläche für den knorpeligen Caput humeri; *cond.rad*, Condylus radialis; *cr.dp*, Crista deltopectoralis; *ect*, Ectepicondylus; *ent*, Entepicondylus; *f.subsc*, Fossa subscapularis; *inc.ect*, Incisura ectepicondyloidea; *inc.rad*, Incisura radialis ulnae; *olecr*, Olecranon; *p.cor*, Pars coracoidea des Scapulocoracoid; *p.l*, Linea postero-lateralis; *p.m*, Linea postero-medialis; *pr.clav*, Processus clavicularis der Interclavicula; *pr.lat.d*, Processus latissimi dorsi; *pr.sgl*, Processus supraglenoidalis; *pr.sup*, Processus supinatoris; *p.scap*, scapularer Teil des Scapulocoracoid; *ssc*, knorpeliger Teil (»Suprascapula») der Pars scapularis des Scapulocoracoid; *trab.cl*, Trabecula clavicularis; *trab.st*, Trabecula sternalis; *x*, Tuberositäten, möglicherweise pathologischer Natur.

Wirbelsäule und Rippen: *Bd*, Basidorsale; *Bv*(+*Iv*?), Basiventrale und möglicherweise Interventrale; *C*, Rippe; *Ch*, Chorda dorsalis; *Ct*, Zentrum; *Ic*, Interzentrum; *Id*, Interdorsale; *Neu*, Neuralbogen; *Plc*, Pleurozentrum; *S.id*, Suprainterdorsale; *X*, unbestimmtes Knochenfragment; *can.neu*, Neuralkanal; *cap*, Capitulum costae; *ch*, Chordaausschnitt am Interzentrum; *ct*, dem Zentrum entsprechender, unverknöcherter Knorpel; *diap*, Diapophyse; *ench*, enchondrale Verknöcherung; *f.iv*, Foramen intervertebrale; *ic*, unverknöcherter Teil des Interzentrum; *lig.iv*, Intervertebralligament; *neup*, Neuralfortsatz; *par*, Parapophyse; *pch*, Processus parachordalis; *perich*, perichondrale Verknöcherung; *plc*, den Pleurozentren entsprechender, unverknöcherter Knorpel; *pr.unc*, Processus uncinatus; *prz*, Praezygapophyse; *ptz*, Postzygapophyse; *tub*, Tuberculum costae.

Tafeln.

Die in den Tafeln wiedergegebenen photographischen Aufnahmen sind leicht retuschiert. Die Präparation der Stücke und die Abgüsse sind zum Teil von Fräulein A. BRASCH, zum anderen Teil von mir selbst, die photographischen Aufnahmen von Präparator G. AHL und die Retuschierung derselben von Herrn S. EKBLOM ausgeführt worden.

Tafel I.

Cf. *Platystega depressa* WIM.

Fig. 1. Abdruck der Aussenseite des hinteren Teils des dermalen Schultergürtels. U. 55. $\times 0{,}53$ nat. Gr.

Lyrocephalus euri WIM.

Fragmentärer dermaler Schultergürtel. ENS., ohne Feldnummer. $\times$ $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 2. Abdruck der Innenseite. Ventralansicht.

Fig. 3. Abdruck der Aussenseite. Dorsalansicht.

Fig. 4. Abdruck der Innenseite. Lateralansicht.

Aphaneramma rostratum WOODW.

Rechter Humerus. ENS., ohne Feldnummer. Nat. Gr.

Fig. 5. Hinteransicht.

Fig. 6. Vorderansicht.

Fig. 7. Medialansicht.

Zeichenerklärung S. 270.

Tafel II.

Aphaneramma rostratum WOODW.

Fig. 1. Dermaler Schultergürtel und Scapulocoracoid (in Innenansicht), Rippen, Humeri, Hautschuppen und Wirbelreste eines jungen Individuums. B. 1. In Xylol photographiert. $\times$ $1\,^1/_3$ nat. Gr.

Fig. 2. Radius, wahrscheinlich der linken Körperseite, in Vorderansicht. Proximalende nach oben. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 4. $\times$ 2 nat. Gr.

Fig. 3. Derselbe Radius in Hinteransicht. $\times$ 2 nat. Gr.

Fig. 4. Unterkiefer (in Ventralansicht) und verschiedene postkraniale Skelettreste, alle wahrscheinlich aus dem Vorderteil des Rumpfes (Radius, Metacarpale[?], Rippen, Interzentren und Neuralbogen). U. 53. $\times$ $^2/_3$ nat. Gr. Bezeichnungen am Unterkiefer (vgl. NILSSON 1943): *Ang,* Angulare; *Art,* Articulare; *Cor,* Coronoid; *Dent,* Dentale; *Gon,* Goniale (= Praearticulare); *Icor.* Intercoronoid; *Pospl,* Postspleniale; *d,* Hauptreihe der Dentalzähne; *f.meck.p,* Foramen meckelianum posterius; *sp.meck,* Spatium meckelii.

Wirbelreste inc. sed. Typ I.

U. 43. $\times$ $^2/_3$ nat. Gr.

Fig. 5. Interzentrum in Vorderansicht (Bruchfläche).

Fig. 6. Interzentren und Neuralbogen in lateraler Ansicht. Kraniale Richtung rechts.

Fig. 7. Neuralbogen in lateraler und Interzentren in dorsolateraler Ansicht. Kraniale Richtung links.

Fig. 8. Linke Neuralbogenhälfte in medialer Ansicht. Kraniale Richtung rechts.

Zeichenerklärung S. 270.

Tafel III.

Wirbel und Rippen inc. sed. Typ I.

U. 43.

Fig. 1. Zusammenhängendes Stück der Wirbelsäule, wahrscheinlich der Thorakalregion, mit Interzentren und Rippen in Ventralansicht. Die Rippen zeigen zum Teil Abdrücke der antero-dorsalen Seite. × 2/3 nat. Gr.

Fig. 2. Transversalschnitt durch die Mitte eines Neuralbogens. Der Schnitt trifft nicht den Hauptteil des Neuralfortsatzes. In Alkohol photographiert. × 2 2/3 nat. Gr.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Interzentrum. In Alkohol photographiert. × 2 2/3 nat. Gr.

Wirbelreste inc. sed. cf. Typ II.

Fig. 4—5. Interzentren und Pleurozentren, vor der Präparation von einer zusammenhängenden bituminösen Masse umgeben (wahrscheinlich versteinerter Mageninhalt). Fig. 5 stellt die rechte Seitenfläche des Stückes Fig. 4 dar. ENS., ohne Feldnummer. *Plc'*, *Plc''*, siehe S. 261. × 2/3 nat. Gr.

Aphaneramma rostratum WOODW.

Fig. 6. Neuralbogen (wahrscheinlich von der vorderen Rumpfregion), Interzentrum und Rippen (wahrscheinlich von der hinteren Rumpfregion) sowie ein Extremitätenrest (Ulna). ENS., Feldnummer 346. Nat. Gr.

Zeichenerklärung S. 270.

Tafel IV.

Wirbel inc. sed. cf. Typ I.

Fig. 1. Neuralbogen (hauptsächlich Abdrücke ihrer lateralen Seite) und fragmentarische Interzentren. ENS., Feldnummer 337. × 1 2/3 nat. Gr.

Wirbel und Rippen inc. sed. Typ II.

Fig. 2—4. Zusammenhängendes Stück der Rumpfwirbelsäule mit Neuralbogen, Interzentren, Pleurozentren und Rippenfragmenten. ENS., ohne Feldnummer. Nat. Gr.

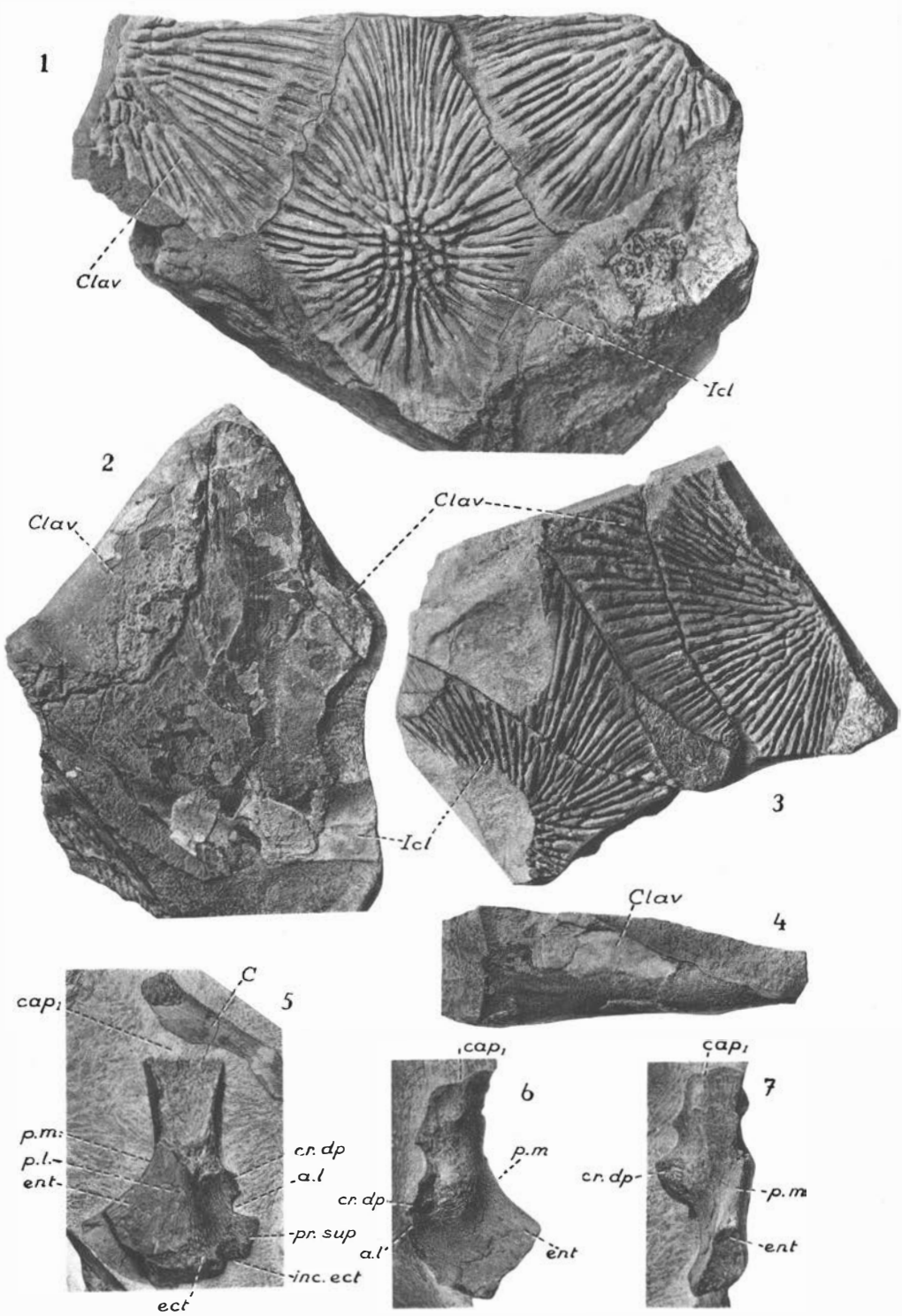
Fig. 2. Neuralbogen hauptsächlich als Abdrücke der lateralen Seite. Kraniale Richtung rechts.

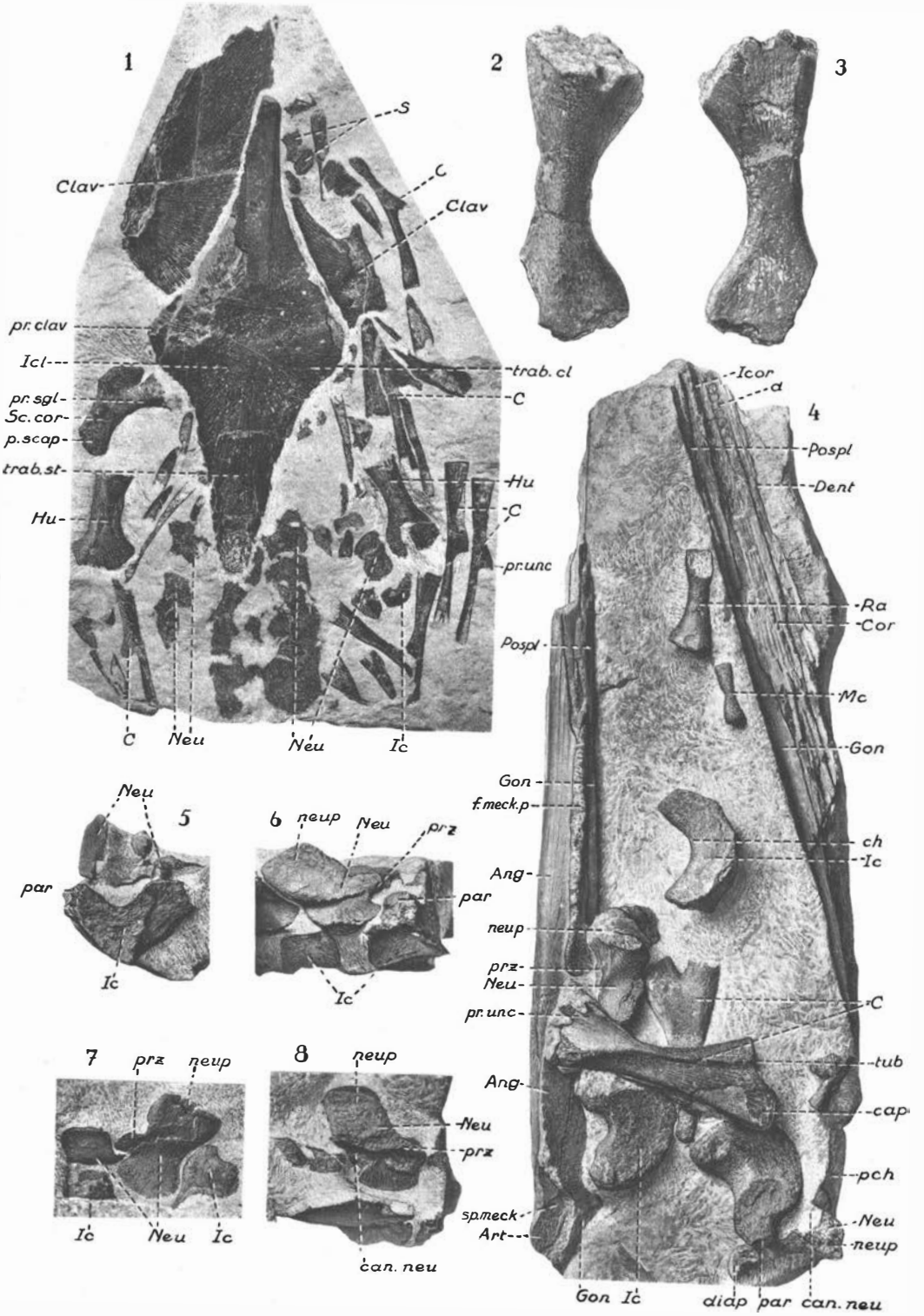
Fig. 3. Transversal durchbrochener Neuralbogen und Interzentrum (auf dem Stück Fig. 4).

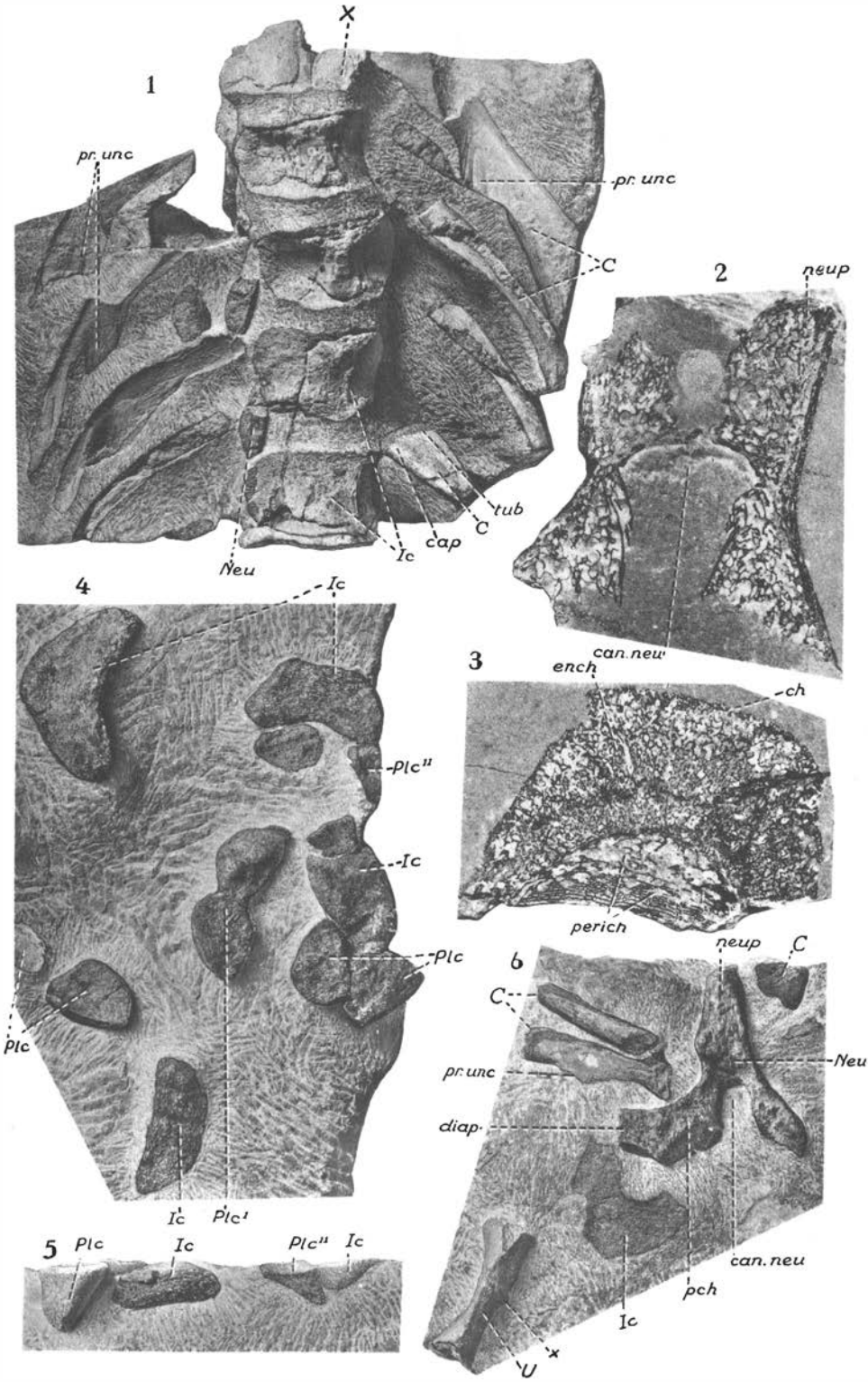
Fig. 4. Lateralansicht vom Gegenstück zum Stück Fig. 2. Kraniale Richtung links.

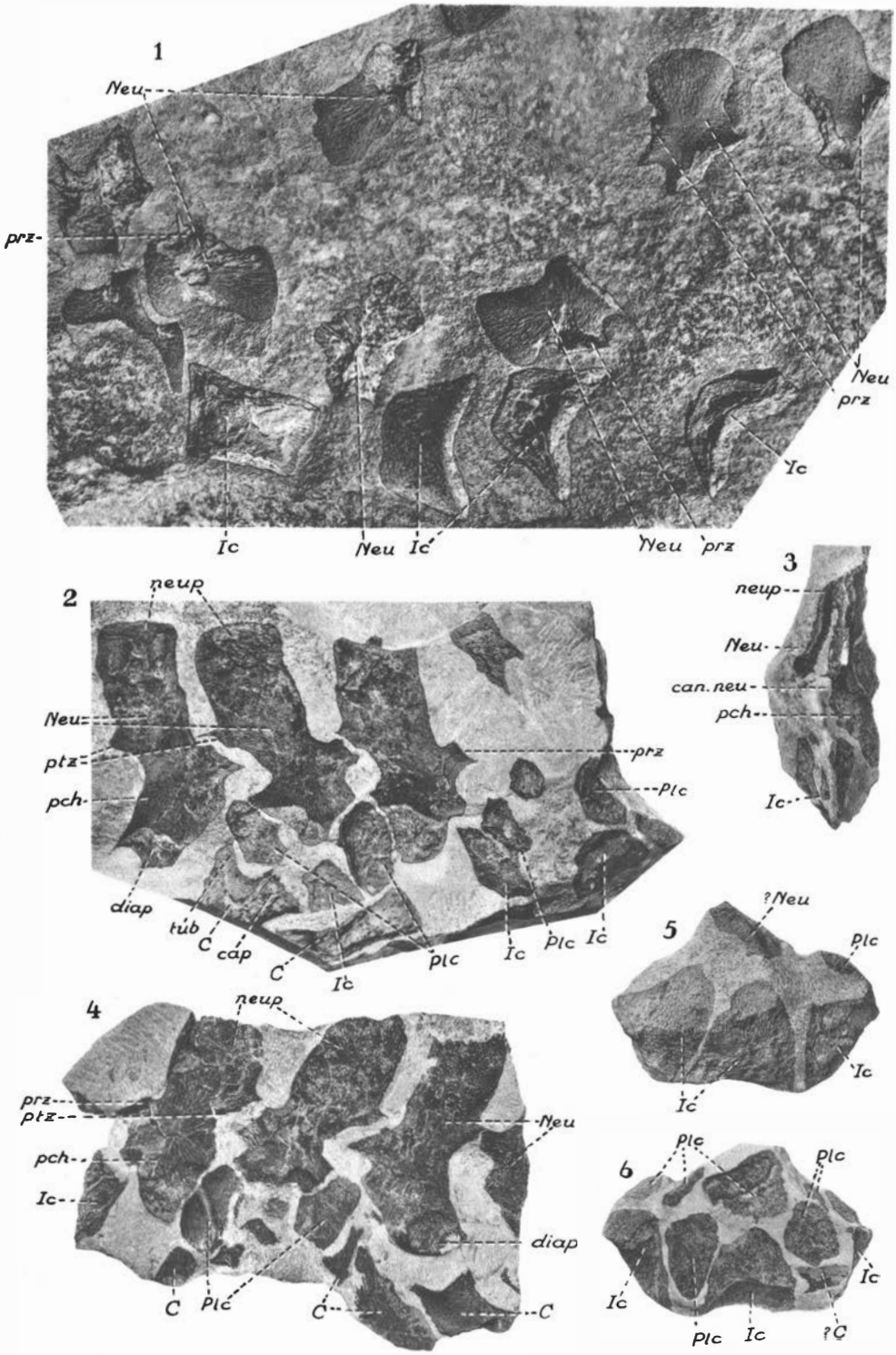
Fig. 5—6. Lateralansicht der rechten (Fig. 5) und linken Seite (Fig. 6) eines kleineren, eigentümlich zusammengeballten Stückes, wahrscheinlich der Rumpfwirbelsäule, mit Interzentren und Pleurozentren. Gehört wahrscheinlich zu demselben Individuum wie das Stück Fig. 2—4. ENS., ohne Feldnummer. Nat. Gr.

Zeichenerklärung S. 270.


1
Clav
Icl
2
Clav
Clav
Icl
3
Clav
4
C
5
cap₁
p.m.
p.l.
ent
cr. dp
a.l
pr. sup
inc. ect
ect
cap₁
6
p.m
cr. dp
a.l
ent
cap₁
7
cr. dp
p.m
ent


1
2
3
4
5
6
7
8
S
Clav
C
Clav
pr. clav
Icl
trab. cl
pr. sgl
C
Sc. cor
p. scap
trab. st
Hu
Hu
C
pr. unc
C
Neu
Neu
Ic
Icor
a
Pospl
Dent
Ra
Cor
Pospl
Mc
Gon
Gon
f. meck. p
ch
Ic
Ang
neup
prz
Neu
pr. unc
C
tub
Ang
cap
pch
sp. meck
Art
Neu
neup
Gon
Ic
diap
par
can. neu
Neu
par
Ic
neup
Neu
prz
par
Ic
7
prz
neup
Ic
Neu
Ic
8
neup
Neu
prz
can. neu


1
X
pr. unc
pr. unc
C
tub
C
cap
Ic
Neu
2
neup
can. neu
3
ench
ch
perich
4
Ic
Plc''
Ic
Plc
Plc
Ic
Plc'
5
Plc
Ic
Plc''
Ic
6
neup
C
C
Neu
pr. unc
diap.
can. neu
pch
Ic
U
x


1
Neu
prz
Neu
prz
Ic
Ic
Neu
Ic
Neu
prz
2
neup
Neu
ptz
pch
prz
Plc
diap
tub
C
cap
C
Ic
Plc
Ic
Plc
Ic
3
neup
Neu
can. neu
pch
Ic
4
neup
prz
ptz
pch
Ic
Neu
diap
C
Plc
C
C
5
?Neu
Plc
Ic
Ic
6
Plc
Plc
Ic
Ic
Plc
Ic
?C