STUDIEN ÜBER FLUGSAURIER AUF GRUND DER BEARBEITUNG DES WIENER EXEMPLARES VON DORYGNATHUS BANTHENSIS THEOD.SP.

VON

GUSTAV ARTHABER

PROFESSOR DER PALAEONTOLOGIE

MIT 57 TEXTFIGUREN UND 2 TAFELN

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 13. MÄRZ 1919

Einleitung.

Die ersten Funde unserer Art reichen bis in das Jahr 1830 zurück, weshalb einer monographischen Beschreibung auch die historischen Daten beizubringen obliegt.

Im Jahre 1830 wurden von K. Theodori zum ersten Male Pterodactylusknochen aus dem Lias von Banz erwähnt, welche er der Sömmering'schen Gruppe Ornithocephalus zuwies. Vieileicht ohne Kenntnis dieser Angaben beschrieb 1831 H. v. Meyer dieselben Flugsaurierknochen als zu Pterodactylus macronyx Buckl. gehörig; sie waren ihm in der Banzer Kreissammlung aufgefallen und wir finden seine Angaben in der Nova Acta, K. Leopold. Karol. Ak. d. Naturf. (Band XV, Abt. 2, p. 198, Taf. 60, Fig. 8—14). Er bildete das verwachsene Scapula-Coracoid, Humerus, Ulna, 2 Flugfingerknochen und 2 Metacarpalia ab. Im selben Jahre erwähnt Theodori nochmals die Banzer Knochen, die er ebenfalls mit der englischen Liasart Bucklands vergleicht, aber schon auf die vorhandenen Differenzen hinweist. Von hier an datiert der Unterschied in den Auffassungen zwischen H. v. Meyer, dem sich später auch Quenstedt anschloß, und K. Theodori, dessen Auffassung Oppel, A. Wagner und Andere zustimmten.

Erst 1852 sind diese Banzer Flugsaurierknochen von Theodori erschöptend als Rhamphorhynchus banthensis n. sp. in der Arbeit »Die Pterodactylusknochen im Lias von Banz« beschrieben und

¹ L. F. v. Forieps Notizen a. d. Gebiete d. Nat. u. Heilkde. Bd. XIX, Nr. 623, p. 101.

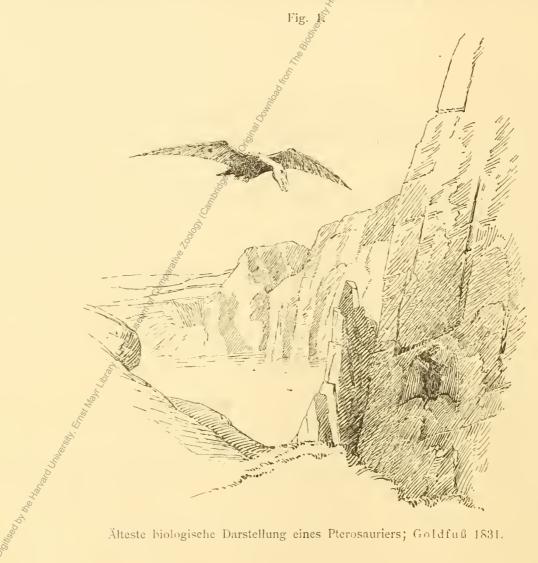
² Isis p. 276.

^{3 1.} Bericht d. Nat. forsch. Gesellsch. in Bamberg, p. 17, Taf. I, II.

abgebildet worden. Es handelte sich um den teilweise erhaltenen Unterkieter, um 2 Wirbel, 1 Rumpfrippe, das verwachsene Scapula-Coracoid, Humerus, Ulna und Radius, 1 Carpale, 2 Metacarpale, 3 Flugfingerglieder, 1 Femur, Tibia und Fibula, im Ganzen also um mehr Skelettelemente als H. v. Meyer zuerst abgebildet hatte.

Einen anderen, mit dieser Art identen Unterkiefer fand Opped 1856 im Oberlias von Boll, der heute der Münchner Palaeontologischen Sammlung gehört, und Gerst 1860 H. v. Meyer ² als *Pterodactylus macronyx*, später auch F. Plieninger ³ als *Dorygnatius Bantheusis* abgebildet hat; ersterer erwähnte ⁴ noch einen dritten Fund einer Unterkieferspitze aus dem Lias von Baireuth in der dortigen Kreissammlung.

Ende der Fünfzigerjahre wurden im Unterlias von Lyme Regis (Dorsetshire) 2 Schädelexemplare einer Art gefunden, welche 1830 Buckland 5 als »macgonyx« bezeichnet und deren Identität mit dem



Banzer Funde H. v. Meyer angenommen hatte. Owen 6 fixierte 1859 kurz die Identität des neuen mit den alten Funden von 1829 und stellte das Genus *Dimorphodon* für die englische Unterliasart auf, beschrieb aber erst in seinem großen »Monograph of the fossil Reptilia of the liassic formations« die

¹ Jahresh, Vaterl, Naturkd, Württemberg, Bd, XII, p. 326.

² Fauna d. Vorw. p. 88, Taf. VIII, Fig. 6-8.

^{3 1907,} Palaeontogr. Bd. LIII, p. 225, Fig. 5.

⁴ Ibid p. 88, Taf. VIII, Fig. 3-5.

⁵ On the discovery of a new species of Pterodactyl in the Lias at Lyme Regis. Geol. Transact. H. Ser. Vol. III, p. 217, 1829.

⁶ Edinbourgh New Philos. Journ. 1859, Vol. IX, p. 151; — Part III, London Palaeontogr. Soc. 1865—1881, p. 41—81, Taf. XVII—XX.

neuen Funde ausführlich. Auf Owens erste Angabe hin erkannte A. Wagner i sofort daß die Meyer'sche Identitätsannahme des Banzer Fundes mit der englischen Liasart nicht mehr aufrecht zu halten sei. Er stützte sich dabei vorwiegend auf den Bau des Unterkiefers, welcher bei beiden Funden ganz verschieden ist und schrieb: »Diese (Gattung Dimorphodou) unterscheidet sich durch ihren Zahnbau wie durch den Mangel eines zahnlosen Kinnfortsatzes wesentlich von Pterodactylus banthensis, und da bei letzterem der Kiefer nicht wie bei Rhamphorhynchus in eine einfache Spitze ausläuft, sondern an seiner Basis durch eine flügelartige Umsäumung erweitert ist, so darf man in diesem Pterodactylus banthensis ebenfalls den Typus einer besonderen Gattung erkennen, die ich als Doryguathus bezeichne,«

Seither also figuriert diese älteste, gut erhaltene Form des süddeutschen Oberlias als Dorygnathus banthensis Theod. sp. Allerdings kennen wir noch ältere Reste von Flugsauriern, die sowohl in der germanischen wie alpinen Trias gemacht worden sind, aber sie alle sind doch zu mangelhaft, als daß sie ernstlich mit der Form des deutschen Oberlias in Vergleich gesetzt werden könnten. In der Folgezeit ist, wie Plieninger (l. c., p. 228) mitteilte, von Quenstedt für die Geologisch-Palaeontologische Universitätssammlung von Tübingen eine kleine Platte mit verschiedenen Extremitäten-knochen von Ohmden bei Holzmaden u. T. erworben, aber nie publiziert worden; sie stammt aus dem oberliasischen Posidonienschiefer daselbst. Eine zweite Platte mit einigen Wirbeln und Extremitäten-knochen stammt aus demselben Niveau, aber von Holzmaden u. T. selbst, gehört heute ebenfalls Tübingen und wurde von Plieninger (l. c., p. 231, Taf. V) beschrieben und abgebildet. Erst aus neuester Zeit datieren die prächtigen Funde dreier weiterer Exemplare von Holzmaden, welche B. Hauff (Holzmaden) mit gewohnter Meisterschaft präpariert hat, deren Fundzeiten mir aber unbekannt sind.

Das erste Exemplar, von ausgezeichneter Völlständigkeit und Feinheit der Erhaltung ist das Material für die folgende Beschreibung und wurde vom Naturhistorischen Hofmuseum in Wien erworben; das zweite Exemplar scheint etwas später gefunden oder wenigstens fertigpräpariert worden zu sein und ist, wie mir 1918 Herr Geheimrat Pompeckj in Berlin mitteilte, für die Geologisch-Palaeontologische Abteilung des Museums für Naturkunde in Berlin erworben worden. Es ist von ähnlich tadelloser Erhaltung wie unser Wiener Exemplar und wird von Prof. F. Plieninger beschrieben werden. Das dritte Exemplar ist weniger vollständig und ist mir in einer anscheinend originalgroßen Photographie bekannt geworden, welche im k. k. Naturhistorischen Hofmuseum vorhanden war und die Angabe enthielt »Original in der Universität Löwen«. Ob dies richtig ist, weiß ich nicht. Diesem Exemplare fehlt der Kopf; gut erhalten sind Hals und Rumpf, beide Schultergelenke samt den Vorderextremitäten, Becken und Hinterextremität aber sind zerfallen; es ist noch unpubliziert. Ich bringe in Taf. II eine Reproduktion jener Photographie, weil es schade wäre, dieses Stück noch weiter der Wissenschaft vorzuenthalten und weil es infolge der Kriegsereignisse derzeit unmöglich ist, Fühlung mit den maßgebenden Faktoren der Universität Löwen zu nehmen.

Weitere Exemplare sind mir nicht bekannt geworden. Somit basiert unsere Kenntnis von Dorygnathus heute auf 8 Funden.

Bevor ich die Beschreibung des Wiener Exemplares beginne, will ich eine Dankesschuld an jene Herren Fachgenossen abtragen, welche mir die Bearbeitung dieses interessanten Stückes anvertraut oder mich dabei unterstützt haben.

¹ Bemerkungen über die Arten von Fischen und Sauriern, welche im unteren wie im oberen Lias vorkommen sollen; Sitzber, k. Bayr, Ak. d. Wiss, 1860, p. 36, Fußnote 5 zu p. 48.

² Vgl. Plieninger, l. c. p. 225.

³ Bassani: Sui fossili et sull'età degli schisti bithuminosi triasici di Besano in Lombardia; Alti spe. ital. Sp. nat. Vol. XXIX, 1886, p. 15; Tribelesodon longobardicum p. 25. — Siehe auch in unserer Arbeit p. 11, Fig. 4, 5.

In erster Linie bin ich dem verewigten Intendanten des Naturhistorischen Hofmuseums, Herrn Hofrat Dr. F. Steindachner zu Danke verpflichtet, welcher mir sogar die Entlehnung dieses kostbaren Musealstückes an die Universität freundlichst gestattete, dann aber meinem Freunde Herrn Kustos Prof. F. Schaffer, welcher mir die Bearbeitung dieser wertvollen Neuerwerbung seiner Geologisch-Palaentologischen Abteilung angetragen hatte; Herrn Kustos Regierungsrat F. Siebenrock bin ich ebenso aufrichtig dankbar für seine stets in liebenswürdiger Bereitwilligkeit gewährte Unterstützung bei osteologischen Detailfragen aus dem Gebiete der rezenten, wie Herrn Dr. F. Baron Nopcsa für viele Ratschläge und Hinweise im Hinblicke auf fossile Reptilien. Die Möglichkeit, rezentes Vergleichsmaterial der verschiedenen Tierklassen benützen zu können, verschafften mir in dankenswertester Weise Direktor Prof. L. Lorenz sowie Kustos Dr. K. Toldt der zoologischen Abteilung des Hofmuseums. Schließlich danke ich herzlichst Herrn Geheimrat J. F. Pempeckj für die mannigfache Unterstützung meiner Vergleichsarbeiten im Berliner Museum für Naturkunde.

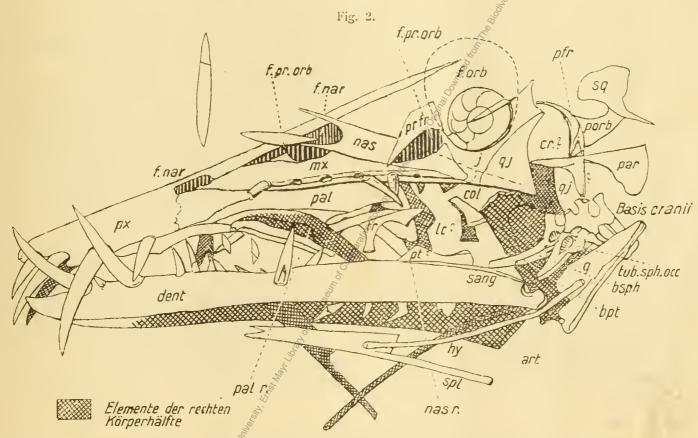
Wien, Oktober 1918.

I. Der Schädel.

Der Schädel ist ziemlich stark zerfallen und seine Teile sind gegeneinander verschwemmt; es fehlt die obere und rückwärtige Cranialpartie. Nach Bruch des vorderen Teiles des Maxillare ist dieses nach oben geschoben, sodaß man unter ihm Teile des Gaumens sieht, dessen Elemente ebenfalls außer Zusammenhang geraten sind; die Kiefergelenksregion ist nach abwärts gerutscht; die Unterkieferäste sind in normaler Verbindung und man sieht sie etwas von unten, sodaß der Symphysenbeginn unklar wird.*)

1. Die Knochen des Schädeldaches.

Vorhanden sind: **Praemaxille**, deren oberer Fortsatz, weicher das Frontale treffen soll, spießartig in die Orbital-Region gedrungen ist; er ist das kräftigste Facial ement, war beim Fluge und



Schädel von Dorygnathus banthensis (Wiener Exemplar in nat. Gr.); schraffiert sind die Elemente der rechten Körperseite;
Abkürzungen siehe unten.

Nahrungserwerb stark beansprucht, und bei den Exemplaren der verschiedenen Arten am häufigsten gut erhalten. Leider ist die vordere Nasenöffnung, die von der Px. zum Teil umgrenzt wird, zerdrückt und

*) Verwendete Abkürzungen:

Px =	Praemaxille (Praemaxillare)	Prorb	=	Praeorbit	ale	Col	=	Columella
Mx =	Maxille (Maxillare)	Port	=	Postorbit	ale	Tr	=	Transversum
Nas =	Nasale	Sorb	=	Supraorb	itale	Pat	=	Palatinum
J =	Jugale	Par	=	Parietale		vo	=	Vomer
Qu =	Quadratum	F. orb	=	Foramen	orbitale (orbita)	d, Dent	=	Dentale
Qj =	Quadratojugale	F. occ	=	>	occipitale	Cor	=	Coronoideum
Sq =	Squamosum	F. pro	=	>>	prooticum	Art	=	Articulare
Lc =	Lacrimale	F. tp. s.	==	>	temporale superius	Spt	=	Spleniale
Fr =	Frontale	F. tp. 1.	=	>	 inferius 	.lng	=	Angulare
Prfr =	Praefrontaic	Pt	=	Pterygoio	1	Sang		Supraangulare.
Pfr =	Postfrontale	Bpt	=	Basiptery	goid			
0rb =	Orbitale	Psph	=	Parasphe	noid			

sowohl Lage wie Umfang sind unscharf geworden. Das Mr. ist in der vorderen Partie, wie erwähnt, gebrochen; von der Bruchstelle nach rückwärts bis zum Anschlusse des Jugale ist das Mr. vollständig und bildet einen breiten und kräftigen Kieferrand längs der langen Pracorbital-Öffaung.

Das linke **Nasale** ist in der distalen Partie gut erhalten, während es proximal in der Richtung gegen das *Quadratojugale* unter verschiedene Deckknochen gerutscht ist; der Umriß ist dort noch zum Teil zu sehen. Der untere ovale Ausschnitt deutet auf ziemliche Größe der Nasenöffnung, während seine spitzen Randstücke die Form eines dornartigen Trennungsstückes zwischen *Mx.* und den *Nares-Praeorbital-*Öffnungen bedingt. Ein Teil des rechten *Nas.* liege in der Gaumenregion.

Das Jugale nimmt ein kurzes Stück teil am Kieferrand, bildet die ganze untere Umgrenzung des Orbitale und den größten Teil der Orbital-Praeorbital Brücke; es dürfte hier in eine Spitze auslaufen um den Einschub des Lacrimale zu gestatten und ist nach rückwärts in eine schmale Spange ausgezogen, welche das Postorbitale vom Quadratojugale trennt und in die Tiefe der unteren Temporal-Öffnung in unbekannter Form ausläuft.

Das *Quadratojugale* nimmt ebenfalls am Kreferrande teil; es ist ein relativ großer, dreieckiger Knochen mit verstärkten Rändern, abgerundeter vorderer *Jugal*- und abgestumpfter *Quadratum*-Spitze; es bildet fast die ganze vordere Umgrenzung der Schläfenöffnung.

Beide Quadrata sind bei unserem Exemplare gegeneinander gerutscht, sodaß vom linken der Außenrand und die temporale Innenseite, von rechts die Gaumenseite zu sehen ist. Der Außenrand ist kräftig verdickt; sein oberes Ende hat eine, nach außen gerichtete Gelenksläche für die Streptostylie, welche eine Bewegung am Unterrande des Squamosum, respektive eine begrenzte Bewegung des Quadratums unter das Squamosum gestattete. Das untere Gelenkende ist als Kiefergelenk kräftig verdickt mit anschließender Grube für den Angularrand des Unterkiefers. Der schalenförmige innere (Temporal) Teil des Qu. hat vielleicht keine natürliche Umgrenzung; hier sieht es aus, als wenn es sich gegen das Squ. stark verjüngen würde.

Squamosum und Postorbitale bilden den schmalen Schläfenbogen. Das Squ. ist jener breitgerundete Knochen, der auf der Platte ziemlich isoliert rechts auswärts liegt und dessen spitzer Fortsatz nach rückwärts zielt. Er schließt sich im Schädel an den temporalen P. orb.-Fortsatz an; das breitere, dem Augenrande anliegende Stück bildet zusammen mit dem sich nach oben anschließenden P. fr. ein einheitliches, nach rückwärts konvexes Stück. Dies wäre die Erklärung für die fast stets bei Rhamphorhynchen zur beobachtende Tatsache, daß nie ein, vom P. orb. abgetrenntes P. fr. auftritt

Im V angehenden wurde als Bezeichnung des, mit dem Squ. die Schläfenbrücke bildenden Knochens » Postorbitale « festgehalten. Ein eigentliches P. fr., durch Naht vom P. orb. abgetrennt, so wie wir es bei Hatteria am oberen Augenrande finden, und ähnlich bei vielen rezenten und fossilen Reptilien Chenso wie bei Stegocephalen, ist bei den Pterosauriern anscheinend nicht zu sehen. Ich Fermute aber, daß dies in erster Linie durch den Erhaltungszustand derselben bedingt ist; gerade de hintere Cranialpartie ist infolge der großen Temporal-Lücken besonders leicht gebaut gewesen und ein Herausfallen des vielleicht kleinen Postfrontal-Stückes ist leicht möglich. Der Fall aber, welcher beim Wiener Exemplare klar zu beobachten ist, daß P. fr. und P. orb. fast zu einem Stücke verschmelzen, dürfte bei Pterosauriern häufig auftreten, sodaß man im Zweifel ist, ob man jenes Stück Postorbitale oder Postfrontale nennen soll, es ist tatsächlich ein P. orb. + P. fr. (Altersmerkmal?). Ganz im Allgemeinen gesprochen ist es eine ziemlich offene Frage, ob jenes Schädelelement als P. fr. oder P. orb. zu deuten sei. Bei C. B. Brühl (Zootomie aller Tierklassen, 1886) findet sich (Taf. 148, 149) die Bezeichnung Pfr. 1 und Pfr. 2; bei Gegenbauer (Vergleichende Anatomie etc. 1898, p. 386) ist als der primäre Knochen das P. fr. bezeichnet, zu dem als Hautknochen das P. orb. tritt, welches mit dem Squ. die Schädelbrücke bildet. In Bronn (Klassen und Ordnungen etc.) bezeichnet Hoffmann (Reptilien, Bd. VI, 2, p. 570) den betreffenden Knochen als »P. fr. sive P. orb.«; Howes and Swinnerton 1901 (Taf. IV, Fig. 4, 5, 8) haben für ihn ebenso

wie Gaupp und Siebenrock¹ die Bezeichnung *P. orb.*, nur Osawa 1898 nennt ihn p. 500 *Jugale superius* und Günther 1867 ebenso wie schon Stannius *Quadrato jugale.*² Aus all dem resultiert, was seinerzeit schon Owen angegeben hatte, daß wir es mit zwei besonderen Schädelelementen zu tun haben, und jenes die Schläfenbrücke vorne beendende Stück als *P. orb.* zu bezeichnen ist.

2. Die Knochen der Unterseite.

Die Schädelbasis ist auffallend gut erhalten und liegt auf der Piatte zwischen den distal übereinanderliegenden Quadrata. Man sieht von oben in die Höhlung hinein und gewissermaßen durch das Foramen occipitale hindurch; die Streben der rechten Wandung stehen empor, die linken sind herabgedrückt durch das linke Quadratum. Vorne treten die kräftigen Basipterygoide (Gelenkabrundung, Streptostylie!) weit auseinander, das spießförmige Parasphenoid ist an das rechte Bpt. angelegt. Die beiden ersten Streben umschließen das Foramen prooticum, die zweiten und dritten den hinteren Ampullenraum. Die weiteren Details, speziell die Hypophysen-Grube und Carotis-Durchtrittslöcher lassen sich wohl ahnen, sind aber sonst verlegt und unsicher. In der Gaumenhöhlung liegen, aus dem normalen Verbande gelöst und durcheinander geworfen, die Flemente des, anscheinend sehr leicht gebauten Gaumens.

Vor dem oberen Gelenkkopfe des linken Qu. liegen die Columella von rechts und links; sie sind kräftig gebaut und leicht nach vorne gebogen. Vor ihnen liegt ein kräftiges, zirka 2 cm langes, geradegestrecktes Knochenstück, unter dem ein bogig begrenztes, gegen den Unterkiefer gerichtetes Stück hervorkommt und über dem ein ähnlich geformtes Stück gegen den Oberkieferrand gerichtet ist und bald unter einer größeren Platte verschwindet. Diese beiden Stücke sind als Transversa zu bezeichnen; die größere Knochenplatte ist das linke Palatinum, ein Stück des rechten liegt schräg unter demselben.

Eine größere Anzahl von Fragmenten schmaler Knochenbrücken liegt im Raume zwischen Oberund Unterkiefer, welche sich nicht weiter deuten lassen, bis auf zwei Stücke, die wegen ihrer Gestalt vielleicht als rechtes Nas. und rechtes Lc. aufzufassen sind; sie liegen unter und rechts von dem, oben als Tr. bezeichneten Knochen. Außerdem liegen hier noch 2 kleinere, aus dem Oberkiefer stammende und 2 etwas längere, dem Enterkiefer angehörende Zähne.

3. Die Knochen des Unterkiefers.

Die Länge desselben von der Spitze bis zum Gelenkkopfe beträgt 119 mm. Der Erhaltungszustand ist derart, daß man die beiden Unterkieferäste, welche in der Symphyse noch fest verbunden sind, etwas von unten sieht, sodaß von links die Außenseite, von rechts ein Teil der Innen- und der Unterseite frei liegt. Die allgemeine Form ist leicht geschwungen; der kahnförmige Vorderteil etwas nach abwärts gebogen, die Spitze liegt unter dem zweiten Px-Zahn und ihre untere Begrenzungslinie ist ziemlich geradlinig. Die Gelenksregion ist im Articular-Fortsatze gerundet und kräftig; dann folgt die kleine Gelenksgrube für das Quadratum mit seitlichen äußeren Verstärkungen und einer leichten Aufwölbung in der Supraangular-Partie; in der rückwärtigen Rachenpartie (ungefähr in der Höhe

¹ F. Siebenrock (Kopfskelett der Scincoiden. Ann. d. Nat. Hofm. Bd. VII, 1892) gibt hingegen an, daß bei jungen Scincoiden *Pfr.* und *Porb.* getrennt, bei alten Individuen verschmolzen sind.

² Boas behandelt in seiner interessanten Arbeit über die Schläfenüberdachung und das Palatoquadratum usw. bei Dipnoern und terrestren Wirbeltieren (Morph. Jahrb. Bd. 49, 1914, p. 229) nur Auftreten, Variation und Verschwinden des Temporalbogens bei den verschiedenen Tierklassen als Ganzes, nicht aber jene Knochenelemente, welche ihn primär oder sekundär zusammensetzen.

des Mx.-Endes im Oberkiefer) erreicht der Unterkiefer die größte Breite, verjüngt sich dann zusehends und verstärkt (oder verflacht?) sich erneut im letzten vorderen Dritter; das Vorderende ist schräg abgestutzt. Von den Elementen des Unterkiefers ist das große Dentale auch in seiner rückwärtigen Umgrenzung gut zu sehen; das Supraangulare bildet die Oberkante dort, wo sich der Rand von der dieksten Stelle gegen die Gelenkpfanne herabzieht; ein Coronoid scheint zu fehlen. Das Articulare ist eine relativ große Knochenplatte mit der Gelenkpfanne für das Que Unter ihm schiebt sich ein schmales Stück des Angulare auf die Außenseite vor, die untere Begrenzung des Unterkiefergelenkkopfes bildend. Die beiden Spleniale sind herausgefallen und liegen gekreuzt unterhalb des Kiefers; sie stellen eine dünne Knochenlamelle dar, mit einer langen unteren soliden, stabförmigen Kante. Inwieweit die Begrenzung des breiten Spl.-Teiles natürlich oder zufällig ist, läßt sich nicht ausnehmen. Sicher ist der Unterkiefer sehr leicht gebaut gewesen und deshalle durch Druck besonders im vorderen Drittel verändert.

4. Die Bezahnung.

Sie ist im Großen und Ganzen gut erhalten. Nur sind die starken vorderen Zähne im Unter- und Oberkiefer alle mehr oder weniger aus den Alveolen des leicht gebauten Kiefers herausgedrückt, sodaß sie auf den ersten Blick eine unnatürliche Länge besitzen. Sie haben einen querovalen Durchschnitt. Die Px. trägt, wie bei den meisten Rhamphorhinchen, 4 Px.-Zähne, von denen der erste und vierte fast gleich groß sind, während der dritte der stärkste Zahn des Gebisses ist. Die Px.-Zähne stehen im Kiefer hart randlich, welcher dann wulstige Verdickungen bekommt; der erste Mx.-Zahn hat noch eine ähnlich randliche Stellung, entspricht auch an Größe dem vierten Zahne und sitzt unterhalb der Nares-Öffnung; etwas kleiner ist der folgende sechste und wieder kleiner der siebente Zahn, der schon unter die Porb.-Öffnung zu stehen kommt; dann folgt eine Lücke und die, bedeutend kleineren, 4 weiteren Mx.-Zähne, deren fetzterer unter dem hinteren P. orb.-Rande herauskommt. Sie stehen gegen die Kiefermitte zu und prägen sich daher am Kieferaußenrande kaum mehr durch eine Verdickung aus; ihre Alveolen sind längs des Nervenkanales gereiht. Der Oberkiefer trägt also jederseits 4 Px.- und 8 Mx.-Zähne, im Ganzen 12 Zähne.

Im Unterkiefer fallen zwei außerordentlich lange Zähne auf; sie wurden ebenfalls aus den Alveolen herausgedräckt und sind in normaler Kieferstellung erheblich kürzer gewesen. Der erste war stark nach vor gerichtet und ließ eine zahnlose Spitze frei; dann folgen zwei ähnlich große, mehr nach aufwärts gerichtete Zähne (der rückwärtige ist ausgefallen). Diese drei vorderen Zähne besitzen ebenfalls Kieferrandwülste und dann folgen, kleiner werdend und in wechselnden Entfernungen gestellt, neun weitere, sodaß der Unterkiefer im ganzen 12 Zähne, so wie der Oberkiefer besaß.

Hier sist wohl der geeignete Platz, um jene Schädelreste von Dorygnathus zu besprechen, welche in der Literatur bisher Erwähnung gefunden haben und in der Einleitung kurz erwähnt wurden. Zuerst der Unterkiefer, den Theodori aus der Lokalsammlung von Banz beschrieben hat. Damals war nur aus dem englischen Unterlias, der durch Buckland (Geol. Transact. II. Ser. Vol. 3, 1829) beschriebene Pterodactylus macronyx bekannt gewesen, mit dem Theodori den Banzer Fund nicht identifizieren wollte, im Gegensatze zu H. v. Meyer und Quenstedt. Von letzterem rührt auch die Angabe her, der Banzer Unterkiefer stamme aus dem Oberlias von Kleinhereth bei Banz. Erst 1852 bildete Theodori jenen Unterkiefer ab (Taf. 1, Fig. 1—3). Er ist zum Teil verdrückt und der rechte Ast gebrochen. Die Symphysenregion ist

¹ Isis, 1831, p. 276; Frorieps »Notizen« Bd. X1X, Nr. 623, p. 101, 1830.

² Die Literaturzitate sind derart gegeben, daß im Text nur die Jahreszahl steht, nach welcher die Arbeit selbst im Literaturverzeichnis zu finden ist.

breit und nach vorne schwertförmig ausgezogen; der vordere Kieferteil ist zahnlos; dann fölgen drei Paare Alveolen für starke Zähne mit kräftigem Randwulste, deren erstes Paar schräg nach vorne außen stand, das zweite und dritte war mehr nach aufwärts gerichtet. Die weiteren (?) elf Paar Kieferzähne waren erheblich kleiner und untereinander an Größe verschieden.

Im Allgemeinen stimmt die Gestalt dieses Unterkiefers gut mit jenem des Wiener Exemplares überein, nur scheint nach Theodoris Abbildung, Fig. 3, die vordere Spitze breit und schrägmeißelförmig gewesen zu sein und sich dadurch von unserem Exemplare etwas zu unterscheiden. Weitere Unterschiede bietet die Anzahl der rückwärtigen Zähne. Auf diese möchte ich aber nur geringes Gewicht legen, denn es wäre möglich, daß auch beim Wiener Exemplare im rückwärtigen Unterkieferteile noch ein oder zwei Zähne standen, aber herausgefallen sind und deren Alveolarrand wegen der Seitenstellung nicht mehr sichtbar ist. Die Kieferlänge des Bauzer Exemplares ist erheblich größer (130 gegen 119 mm) und schließlich können ja auch Geschlechtsunterschiede hier maßgebend sein. Es macht auch ganz den Eindruck, als wenn das Bertiner Exemplar eine größere Anzahl rückwärtiger Unterkieferzähne besessen hätte als wir beim Wiener Exemplare finden oder zu finden vermeinen.

Im Jahre 1856 veröffentlichte Oppel (Württ. Jahresh, p. 326) eine kurze Mitteilung über den Fund eines Unterkiefers aus dem Posidonienschiefer von Boll (heute in der Münchener Staatssammlung), welchen er mit der Banzer Art identifizierte. Plieninger hat erst 1907 (Pterosaurier der Juraformation Schwabens, p. 226, Fig. 5 a — c) eine Abbildung von ihm gegeben und sich der Oppel'schen Auffassung angeschlossen. Dieses Boller Exemplar ähnelt dem Banzer Fragmente, ist aber größer als dieses, besitzt nach Oppel eine Länge von 172 mm (ich finde bestenfalls nur 162 mm); es hat ebenfalls eine breit-meißelförmige Kieferspitze, nach dem Spitzenfragmente zu schließen; wir finden eine breite Symphyse mit starken Kanten und Randwülsten an den mächtigen drei vorderen Zahnalveolen, denen nach rückwärts noch neun kleinere Alveolen folgen; die Zähne selbst sind auch hier ausgefallen.

Einen dritten Fund bildete H. v. Meyer (Fauna d. Vorw., p. 88, Taf. VIII, Fig. 3—5) aus dem wahrscheinlich ebenfalls Oberlias der Bayreuther Umgebung ab. Es handelt sich nur um die Unterkieferspitze samt Symphyse, welche ebenfalls nur die leeren Alveolen aufweist. Auch dieses Fragment besitzt den Typus der anderen beiden Stücke und unterscheidet sich weder durch die Meißelgestalt der Spitze von dem kahnförmigen Vorderende des Wiener Exemplares, welche auch das Berliner Exemplar nicht zu haben scheint.

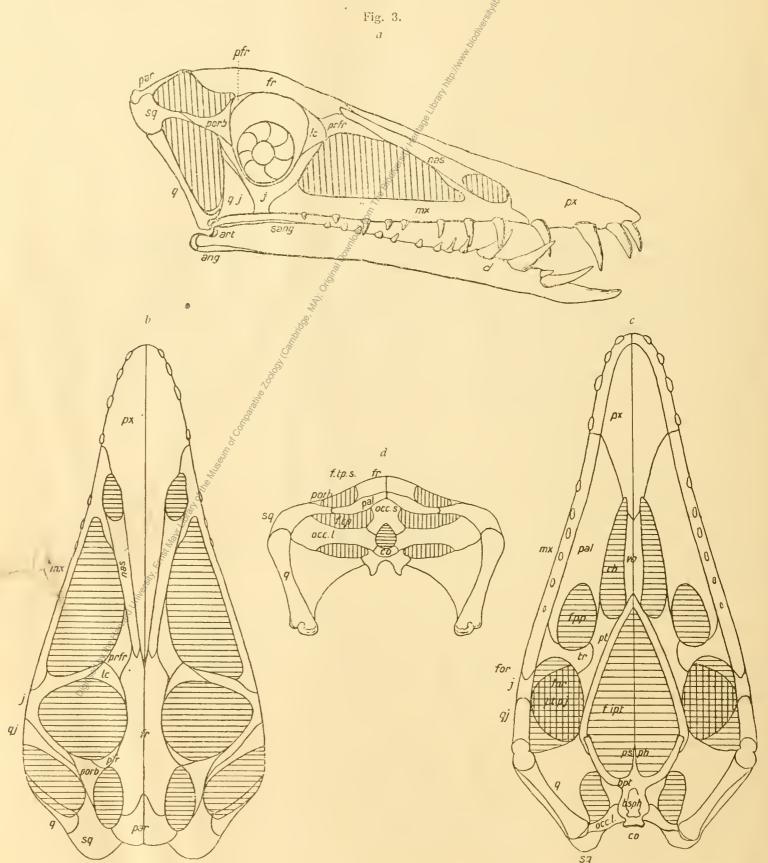
Wenn wir nun alle 5 Exemplare überblicken, von denen wir den Unterkiefer ganz oder fragmentarisch kennen gelernt haben, dann haben 4 davon den gleichen Typus durch die Form der Kieferspitze, der Symphysen, der großen drei vorderen Zähne mit groben Randwülsten und der enger gestellten rückwärtigen Zähne, während das Wiener Exemplar allein von diesem Typus durch die Form der Unterkieferspitze abweicht, hingegen in den anderen Merkmalen mit jenen Exemplaren übereinstimmt. Diese Abweichung gibt zu denken. Wir kennen bisher nur 2 Rhamphorhynchiden-Genera aus dem süddeutschen Oberlias: Doryguathus und Campylognathus. Letzterer kommt durch die andere Anordnung, besonders der Durchbrechungen u. A. für eine Identifikation gar nicht in Betracht, weshalb Dorygnathus allein verbleibt. Sollten wir nach der Kieferspitzenform allein eine andere Art vermuten müssen? Ich glaube, diese Frage verneinen und eher annehmen zu sollen, daß beim Wiener Exemplare durch eine leichte seitliche Drehung und darauf folgende Verdrückung das Merkmal der meißelförmigen Kieferspitze mehr verwischt worden sei, und daß alle 5 Exemplare nur einer einzigen Art angehören.

¹ Vgl. Einleitung p. 3.

5. Rekonstruktion des Dorygnathus-Schädels.

(Fig. 3.)

Der Vergleich des Wiener *Dorygnathus*-Schädels mit jenem des Berliner Exemplares und das Studium der einzelnen Schädelknochen gestatten eine Rekonstruktion, welche wir in Fig. 3 a-d bringen. Höchstwahrscheinlich wird auch sie, trotzdem sie mit größter Sorgfalt hergestellt



Rekonstruktion des *Dorygnathus*-Schädels. a von der Seite, b von oben, c Gaumenansicht, d Cranium von rückwärts.

Abkürzungen vgl. p. 5. Etwas verkleinert: (Arthaber 1917).

wurde, mit einem, vielleicht später auftauchenden unverdrückten Exemplare im Detail nicht übereinstimmen, denn die bekannte Klage von Eduard Suess: »Wie sonderbar doch die Natur unseren

Voraussetzungen widerspricht« gilt für jedes naturgeschichtliche Objekt. Unterschiede bestehen auch mit dem oben genannten Exemplare selbst, die vielleicht durch Alters- oder Geschlechtsdifferenzen oder auch durch verschiedenen Grad der Verdrückung bedingt sind. Da wir natürlich von diesem Stücke keine Abbildung bringen dürfen, wäre es müßig, die Unterschiede zu besprechen; es soll nur auf die anscheinend abweichende Bezahnung, auf die Form des Ober- und Unterkiefers sowie auf das, vielleicht andere Größenverhältnis einzelner Knochen der Cranialpartie hingewiesen werden.

Der allgemeine Umriß des Schädels dieses liasischen Rhamphorhynchiden ähnelt am ehesten noch dem liasischen Campylognathus Zitteli Plieninger (1894 l. c.), Fig. 8, wenngleich die Form des Hinterhauptes, Schwung des Oberkiefers in der Px.-Partie, Gestalt und Lage der Schädelöffnungen, des Unterkiefers und die Art der Bezahnung etc. deutlich verschieden ist. Charakteristisch ist die massive Px. des sonst schlanken Schädels von außerordentlich leichter Bauart mit großen Öffnungen und schmalen Knochenbrücken. Das Berliner Exemplar besitzt anscheinend breitere Knochenbrücken, eine sonderbare Spitze in der Frontalregion, ein auffallend abgestutztes Hinterhaupt, aber ähnlich geformte Durchbrechungen.

Unsere Fig. 3 b zeigt die Ansicht von oben. Die seitliche Schädelwölbung läßt sich aus keinem Kennzeichen folgern, weshalb die Größe der Schädelknochen allein für das Rekonstruktionsbild entscheidend ist. Dasselbe gilt für die Ansicht des Gaumens (Fig. 3 c). Wir fanden langgestreckte, mäßig breite Pal., kräftige Bpt. und Tr., sowie schlanke, als Pt. zur deutende Knochenspangen, aus denen wir nach dem gleichaltrigen Parapsicephalus (Scaphoguathus) Pourdoni N e w ton sp. (1889 siehe später) auf die hier angenommene Gaumengestalt schließen dürfen. Sie entspricht im leichten Bau gut jenem des Oberschädels. Hypothetisch ist auch die Ansicht des Schädels von rückwärts (Fig. 3 d), deren Vorbild ebenfalls das unverdrückte Exemplar aus dem englischen Lias gewesen ist.

Wir haben absichtlich, trotz der vorhandenen Unsicherheiten, diese Rekonstruktionsbilder des Dorygnathus-Schädels gegeben, um eine rätmliche Vorstellung vom Aussehen desselben zu erleichtern.

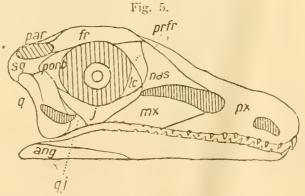
6. Rekonstruktionen der Schädel von Rhamphorhynchoideen und Pterodactyloideen.

Dieselben Gründe waren auch maßgebend für die im Folgenden teils reproduzierten, teils nach Abbildung und Textangaben angefertigten Rekonstruktionsbilder der wichtigsten Pterosauriertypen,





Photographische Reproduktion des Schädels von Tribelesodon longobardicus der oberen Mitteltrias; in nat. Gr.



Rekonstruktion desselben von Arthaber 1917. Abkürzungen vgl. p. 5.

soweit sie für einen Vergleich in Betracht kommen. Die Figuren wurden, um die Vorstellung zu unterstützen, alle auf gleiche Größe gebracht, trotz der Nachteile, welche dieser Vorgang in anderer Hinsicht bieten mag.

a) Tribelesodon Bassani (1886), Mitteltrias.

(Fig. 4 und 5).

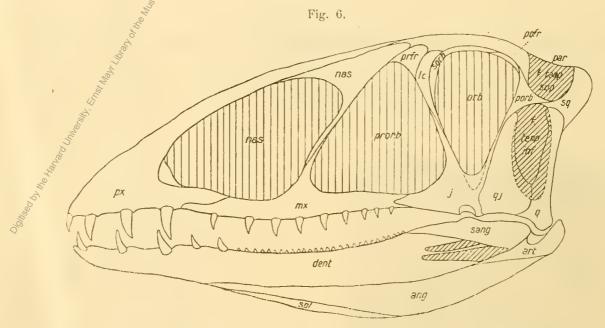
Der älteste bisher in größerer Vollständigkeit bekannte Flugsaurier stammt aus der lombardischen Mitteltrias, aus den Kalkschiefern von Besano, die auch als Perledoschiefer bezeichnet werden. Er ist weder abgebildet noch ausführlich beschrieben worden, nur Bassani (1886) hat diesen Fund (p. 25) als Tribelesoden longobardieum nov. gen nov. spec. mit einigen Worten kurz charakterisiert. Er befindet sich gegenwärtig im Museo Civico in Mailand. Es liegt eine von Franz Baron Nopesa mir übergebene Photographie von Leider ist das Stück selbst sehr schlecht erhalten und eine Rekonstruktion des Schädels infolgedessen ganz unsicher, weshalb ich in Fig. 5 diese neben die Originalphotographie in deren Größe stelle. Es handelt sich um ein kleines Exemplar mit der Schädellänge von zirka 60 mm, das sich durch auffallende Größe der Px., Kürze der Mx., welche auch bei Dimorphodon noch vorkommt, und durch Größe des Nas. sowie der Orbita auszuzeichnen scheint. Die Nares liegen weit vorne und ihre Öffnung ist sehr klein; das Hinterhaupt ist ganz zerstört.

Vergleichen wir damit die Rekonstruktion es Schädels von Anchisaurus colurus Marsh., welche v. Huene (1906, Fig. 2) gibt, so fallen, abgeschen von der fast doppelten Größe der nordamerikanischen Form, immerhin einige Ähnlichkeiten auf: E. B. die relative Größe der Orbita, tiefe Stellung des Le., die kleinen Nares, die plumpe Schnause, vielleicht auch die nur wenig differenzierte Bezahnung des Oberkiefers etc.; hingegen scheint der Unterkiefer des Tribelesodon ganz pterosaurierartig gewesen zu sein.

b) Dimorphodon Owen (1835), Englischer Oberlias.

(Fig. 6.)

Er tritt im unteren Las von Lyme Regis (Dorsetshire) auf. Im Gegensatz zu jener von Owen¹ (Taf. XX) gegebenen, wurde diese Rekonstruktion neu angefertigt. Im Schädel zeigt



Dimorphodon macronyx Buckld., Unterlias von Lyme Regis, Dorsetshire, verkleinert. Owens Rekonstruktion, verändert von Arthaber 1918.

Ober- sowie Unterkiefer die ovale, breitgewölbte Form primitiver Reptiltypen, deren Anpassungsmerkmale sich im Großen und Ganzen vorerst auf die Gewichtserleichterung durch die Anlage unverhältnismäßig großer Durchbrechungen sowie schmaler Knochenbrücken zwischen ihnen

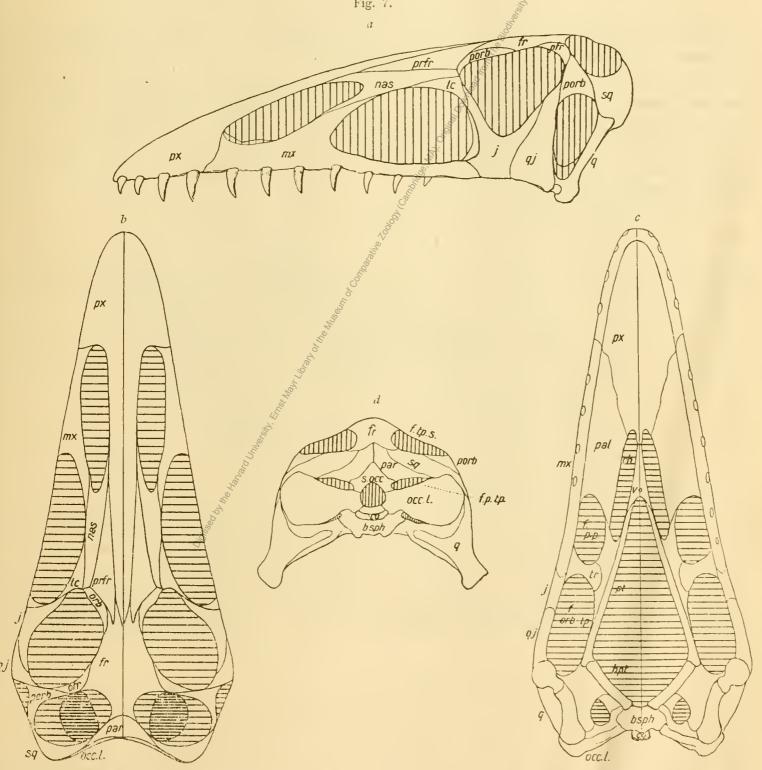
¹ Monograph of the fossil Reptilia of the liass, format.; Transact, London Pal. Soc. 1869, Part. III, p. 41.

beschränken. Wir müssen uns den Schädel in der Hinterhauptsregion deshalb etwas verengt, eingezogen vorstellen, weil wir die untere Schläfenöffnung und Parietalregion nur perspektivisch verkürzt sehen; die Zähne sind auf Px. und Mx. schon deutlich differenziert; der Unterkiefer ist in ganz primitiver Form noch breit und war, wie die Durchbrechungen für den Meckel'schen Knorpel anzeigen, leicht gebaut. Nach vorne verjüngt er sich stark und trägt drei weitgestellte größere, zwei kleinere Zähne und dann noch eine große Anzahl kleiner Zähnchen.

c) Parapsicephalus Arth. (1918), Englischer Oberlias.

(Fig. 7 a - d.)

Plieninger (1894, p. 220, hatte zuerst die Ansicht ausgesprochen, daß der oberliasische » Scaphognathus « Pourdoni Newton von dem Typus der Gattung Scaphognathus (crassirostris



Parapsicephalus Pourdoni Newton sp. (prius Scaphognathus) oberer Lias von Yorkshire; verkleinert. Newtons Rekonstruktion verändert von Arthaber 1916. a Profilansicht. b von oben, c Gaumenansicht, d Rückseile des Cranium; Abkürzungen vgl. p. 5.

Goldf. sp.!) sich in Einzelheiten unterscheide, ohne daß aber eine Abtremung tatsächlich durchgeführt worden wäre. Ich gebe daher obigen Gattungsnamen und werde im folgenden kurz diese Unterschiede kennzeichnen.

Goldfuß hatte (1831, p. 63) als Erster den Pterodactvlus crassirostris aus den Solnhofner Schiefern beschrieben; die Gesteinsplatte schnitt beim Becken ab, weshalb nicht bekanntgeworden war, ob diese Art einer kurz- oder längschwänzigen Form angeborte. H. v. Meyer hatte (1846, p. 1) für langschwänzige Flugsaurier mit Hornschnabelspitze die Gattungsbezeichnung Rhamphorhynchus gewählt und A. Wagner wies (1860, p. 505) die Goldfuß'sche Art dieser Gattung zu und nahm für sie sowohl einen langen Schwanz wie eine unbezahnte Schnabelspitze an. H. v. Mever hatte' unterdessen das schöne Bonner Exemplar einer Neubearbeitung unterzogen und gefunden (Fauna d. Vorw. p. 42), daß das Oberkieferende nicht Rhamphorhynchus-ähnlich in eine zahnlose Spitze auslaufe, sondern daß »die Zähne fast bis ans Ende reighen.« Deshalb trennte Wagner (1861, p. 518) im Jahre darauf diese Art von der Gattung Rhamphorhynchus ab und stellte für sie die Gattungsbezeichnung Scaphoguathus auf, deren Typus also Sc. crassivostris ist. Im Jahre 1888 beschrieb dann Newton (p. 513) den Fund eines Flugsaurierschädels aus dem oberen Lias von Yorkshire (Whitby). Der vordere Teil des Oberkiefers Sehlte zwar, allein Newton nahm ganz richtig eine ähnliche Gestalt und Bezahnung für dieselbe wie bei dem Solnhofner Exemplare an, glaubte aber, daß die tatsächlich vorhandenen Unterschiede nicht generischer sondern nur spezifischer Natur seien und nannte, trotz der großen Zeitdifferenz zwischen Oberlias und Tithon, seinen Fund Scaphognathus Pourdoni. Die bestehenden Unterschiede sind aber ganz anders zu bewerten als Newton dies getan hatte.

Der Schädelumriß ist flach gewölbt und noch recht ähnlich dem unterliasischen Dimorphodon, wenngleich er ihn an Länge übertrifft, während die Bauart des Scaphoguathus eine andere ist, bei der wir nach der Abbildung H. v. Meyers (l. c., Taf. 5, Fig. 1) vielleicht auch einen Hinterhauptskamm annehmen müssen. Bei »crassfrostris« ist die Orbitale die größte Durchbrechung, die Praeorbitale ist kurz, die Nares sind relativ Rlein und hochsitzend, bei »Pourdoni« ist hingegen die Praeorbitale die größte Durchbrechung, die Nares sind langgestreckt und recht groß, die Orbita stehen in bezug auf den Kieferrand und die Praeorbital-Öffnung erheblich höher als bei der Tithonform. Weitere Unterschiede: bei »Pourdout ist das Prfr. lang, fast bis an den Nares-Rand reichend und zwischen Schädelachse und Nasale, also einwärts desselben gelagert. Dadurch unterscheidet er sich von allen Rhamphorhynchen. Bei ihnen, ebenso wie bei »crassirostris«, liegt das Nas. zwischen Prfr. und der Schädelachse, bildet die obere Umgrenzung der Praeorbital-Öffnung und liegt somit auswärts des Prfr.; bei ersterem bildet das Supraorbitale z. T. den Orbital-Rand, das Lc. eine Strecke lang den Oberrand der Praeorbilal-Öffnung und liegt dem Nas. an; bei letzterem sind beide Knochen von anderen Dimensionen und grenzen direkt aneinander. Das Gaumendach des »Pourdoni« liegt, wenn auch z. Ts zerstört, vor; bei »crassirostris« läßt es sich bei der vorzüglichen Präparation und den verschiedenen Abbildungen unschwer rekonstruieren und zeigt dann, ebenso wie das Schädeldach, eine leichtere Bauart wie die liasische Form. Kurzum die osteologischen Beziehungen zwischen den beiden Formen aus dem englischen Lias Dimorphodon und Parapsicephalus sind entschieden engere als zwischen letzterem und dem Weißjura Scaphognathus, wenn man berücksichtigt, daß der Fazialschädel sich bei Parapsicephalus mehr streckt und infolge dieser Verlängerung auch die Knochenformen und Grenzen abändern.

Die Charakteristik von Parapsicephalus ist:

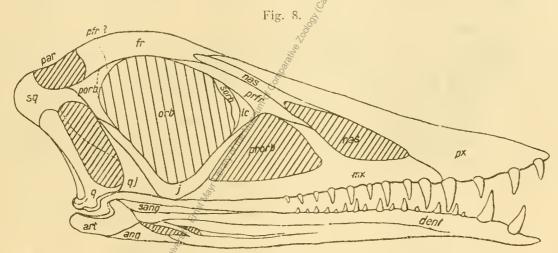
Flachgewölbter, gestreckter Schädel mit bezahnter, schlanker Schnauze. Orbitale von triangulärer Form, kleiner als das sehr tief sitzende Praeorbitale. Nares langgestreckt; Praefrontale lang, zwischen Nasale und Praemaxillare eingeschoben, Supraorbitale den Augenrand bildend, schließt an Nasale und Praefrontale an, Jugale und Quadratojugale breit und stark entwickelt, ähnlich Dimorphodon; nur 7 Maxillar-Zähne bekannt.

Die oben gegebene Rekonstruktion unterscheidet sich in einigen Punkten von der durch Huene (1914, p. 60) gegebenen Analyse. Er scheidet zwischen dem proximalen Nares-Ende und Lc. (Huene) = Prfr. (Autor.) ein Knochenstück aus, das er als Septomaxillare deutet. C. c. Fig. 2c). Dabei entsprechen sich diesbezüglich rechts und links der Schädelachse nicht, was für nach ein Beweis dafür ist, daß es sich nicht um Schädelknochen handelt, sondern nur um Zufälligkeiten der Erhaltung. Newton hatte dieselbe Platte als Nasale aufgefaßt und erhielt dadurch eine Gruppierung der Prfr., Nas. und Lc., die von der Anordnung dieser Elemente bei anderen Pterosauriern ganz abweicht. Für mich ist dieses Nas. (Newton) = Septomaxillare (Huene) nur das Distalende des Nas., das durch einen Sprung in der Knochenplatte abgetrennt, vielleicht auch von größerer Knochenstärke war, und deshalb anders abwitterte.

d) Campylognathus Plieninger (1894), Schwäbischer Oberlias.

(Fig. 8.)

Für diesen oberliasischen Typus aus Holzmaden, der sich neben anderen Eigentümlichkeiten des Skelettbaues betreffs des Schädels von den anderen Gattungen, Dimorphodon und Parapsicephalus, ebenso wie von den Weißjuragattungen Scaphognalhus und Rhamphorhynchus unterscheidet, hatte Plieninger (1894, p. 193) diese neue Gattungsbezeichnung aufgestellt. Die generischen Merkmale beziehen sich vorwiegend auf die Größenverhältnisse der Durchbrechungen und auf die Bezahnung. Plieninger faßte später (1907, p. 218) auch Quenstedts Pterodactylus liasicus aus dem Oberlias des Wittberges als Art dieses Genus auf. Leider ist der Schädel des Stuttgarter Originalexemplares stark verdrückt und daher eine Rekonstruktion nur unter Zuhilfe-



Campylognathus Zitteli Plien. Oberlias von Holzmaden, verkleinert; Abkürzungen vgl. p. 5.

nahme einer kleinen, von Huene (1914, p. 60, Fig. 3) gegebenen Abbildung des Pittsburger Exemplares vom gleichen Fundorte versuchbar, denn die von Plieninger selbst (1907, Fig. 2) gegebene Rekonstruktion ist für Vergleiche ungenügend.

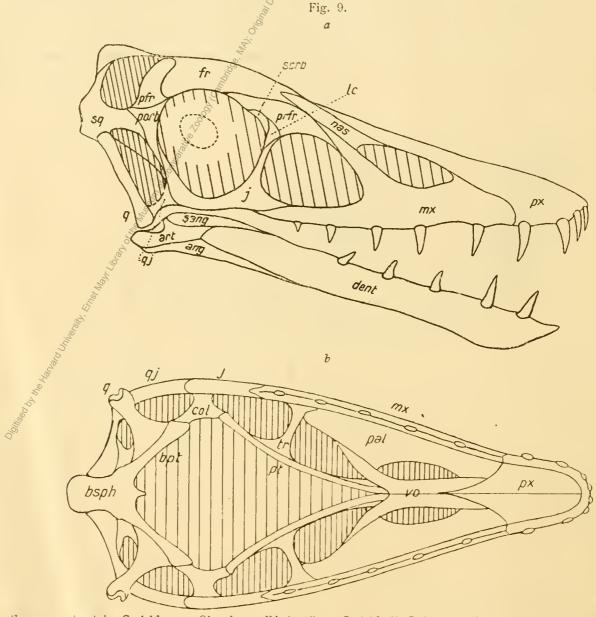
Die neue Rekonstruktion unterscheidet sich von letzterer in erster Linie durch den Schädelumriß, Verhältnis von Höhe zur Länge, der Durchbrechungen untereinander und die Gestalt des Unterkiefers. Das Stuttgarter Exemplar (vergl. Plieninger 1894, Fig. 1) hat die Px. etwa in der Höhe der Prorb-Öffnung etwas gegen unten gedrückt, was sich bis zu den Nares bemerkbar macht. Dies ergibt sich aus dem Vergleiche mit dem Pittsburger Stücke. Bestimmte Fixpunkte für die unverdrückte Gestalt des Schädels liefern ferner die Nares und die Augenbrücke, welche im unteren Teile vollständig erhalten sind, und gerade sie deuten eine erheblichere Größe der Praeorbital-Öffnung an, als sie einerseits Plieninger's Rekonstruktionsbild und Huene's Zeichnung des Pittsburger Stückes angeben. Die Orbital-Öffnung ist in ihrer Größe gegeben durch das vollständig erhaltene Ingale + Lacrimale und erscheint dann, falls der Schädelumriß auf Huene's Zeichnung richtig wäre, noch etwas größer als es Plieninger's Skizze annimmt. Die untere Begrenzung des Fr., von Nas. und Prfr., z. T. auch der Px., ist natürlich nur Annahme und ergibt sich aus der Anordnung derselben bei anderen Rhamphor-

hynchiden. Dasselbe gilt von den Knochenelementen des Hinterhauptes, dessen Umriß wieder Huene's Zeichnung liefert. Der zweifelhafteste Punkt ist die Länge des Unterkiefers. Auf Huene's Zeichnung hat er die normale, bei allen Rhamphorhynchiden bemerkbare Länge im Verhältnisse zum Oberkiefer: wenn Mx + Px = 2 angenommen werden, dann ist die Unterkieferlänge $= 2^{1}/_{2}$; wir finden dies Verhältnis auch auf Plieninger's Rekonstruktion (1907, Fig. 2). In der Originalabbildung desselben (1894, Fig. 1 und Tat. 19) ist das Verhältnis ein ganz anderes: das proximale Ende der Mr. sieht links von dem als »Mc. V.« bezeichneten Knochen hervor, wodurch der Kiefer eine große Länge bekommt. Diesem (= 2 angesetzt) entspricht eine Unterkieferlänge von nur 1½, d. h. der Unterkiefer wäre viel zu kurz, umsomehr, als Plieninger (p. 205) angibt daß ein Fortsatz für die Gelenkfläche an ihm fehlt. Somit wäre diesbezüglich mit abnormen, individuellen Eigentümlichkeiten gerade des Stuttgarter Exemplares zu rechnen, welche als generische Merkmale nicht in Betracht kommen.

e) Dorygnathus Wagner (1860). f) Scaphognathus Wagner (1861), Tithon.

Fig. 9.)

Wie oben schon auseinandergesetzt worden ist, hatte A. Wagner (1861) diese Gattungsbezeichnung aufgestellt, deren Typus »crassirostris & Goldf. aus dem Solnhofner Schiefer ist. (Bonner



Scaphognathus crassirostris Goldf. sp., Ob. Jura, Eichstätt, Goldfuß' Rekonstruktion, verändert von Arthaber 1918; nat. Gr.; Abkürzungen vgl. p. 5.

Exemplar von Eichstätt?). Von ihm existieren zwei sehr gute Abbildungen, die eine von Goldfuß (1831, p. 63, Taf. 7-9) zugleich mit einer ersten Rekonstruktion und einem (siehe p. 2) interessanten

biologischen Bilde dieses Flugsauriers, die andere von H. v. Meyer (1860 Fauna d. Vorw. p. 40, Taf. 5, Fig. 1—3) herrührend, welche an Genauigkeit die erstere noch übertrifft. Wir sind also imstande eine Rekonstruktion des Schädels durchzuführen, bei welcher das am Originale fehlende anschwer und mit großer Wahrscheinlichkeit nach Vergleich mit nahe verwandten Typen ergänzt werden kann. Zu erwähnen wäre noch die von Heilmann (1916, Fig. 190 A) gegebene Rekonstruktion, welche mir den Eindruck des Schematischen wegen des Schädelumrisses, des Jugale etc. mach

Die vordere Grenze des Fr. ist unklar. H. v. Meyer gibt nur an, daß sie den "Eindruck einer Naht" mache. Infolgedessen ist der Proximalteil von Pr., Nas. und Fr. nicht deutlich erkennbar. Ob das Prfr. jene gerundete Gestalt hat, wie nach Meyer, oder jene von Goldfuß gegebene, anzunehmen sei, ist ohne Besichtigung des Originales nicht zu entscheiden. Das fehlende Postorbitale ist sicher zu ergänzen und die Gestalt des Jugale, das abweichend von anderen hier nur den unteren und vorderen Orbital-Rand bildet, ist nach den übereinstimmenden Abbildungen H. v. Meyer's und Goldfuß, wohl ebenso sicher wie die hieraus sich ergebende des Quadratojngale, welches ebenfalls von anderen abweichend, hier den unteren Hinterrand der Orbita bildet. Es wäre denkbar, daß nach H. v. Meyer's Abbildung am Hinterhaupte ein kleiner, niederer Kamm anzunehmen sei.

Vom Unterkiefer ist sowohl der rechte als der linke Ast bekannt. Die bisherigen Rekonstruktionen verwenden stets den rechten gebrochenen und den linken vollständig erhaltenen, welchen Goldfuß (Taf. 9c) sowohl wie Meyer (Taf. 5, Fig. 3) abbilden, nicht Es sieht so aus, trotzdem H. v. Meyer dies in Frage stellt, als wenn der Unterkiefer einen hornigen Schuh auf der Unterkieferspitze getragen hätte; allerdings würde er am bezahnten Oberkiefer gefehrt haben und diese Beschränkung auf den Unterkiefer allein wäre ein Novum. Charakteristisch für Scaphognathus ist die spärliche Bezahnung: oben 9 zu 5 unten.

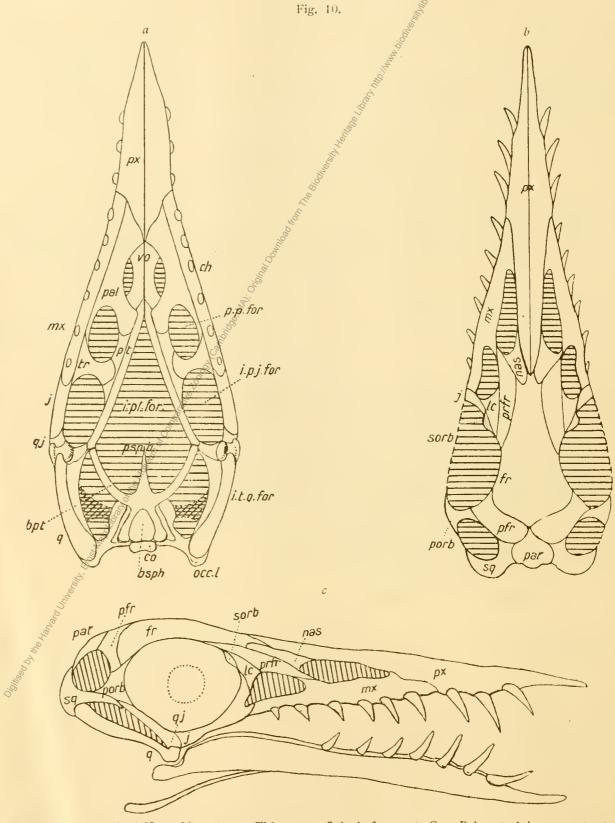
Die Gaumenpartie ist bisher noch nicht nach dem Stande unserer heutigen Kenntnis dargestellt worden. Seitdem aber das Gaumendach von Parapsicephalus (Newton, Taf. 77, Fig. 4) und von Rhamphorhynchus (A. Smith Woodward 1902, Taf. 1, Fig. 1) bekannt geworden ist, hat auch die Rekonstruktion jenes von Scaphognathus eine reale Basis bekommen. Nebenbei sei erwähnt, daß F. v. Huene (1914, Fig. 9 und 10) eine Abbildung des Gaumens vom Pittsburger Rhamphorhynchus Gemmingi-Exemplare und Heilmann (1916, Fig. 195) eine vorzüglich gelungene Gaumenrekonstruktion derselben Art gegeben haben. Annahme bleibt bei Scaphognathus natürlich der allgemeine Schädelumriß von unten gesehen und die Gaumenansicht des Hirnschädels, während die Anordnung der Knochenbrücken und Lücken im Fazialteile fast sicher ist.

g) Rhamphorhynchus H. v. Meyer (1864), Tithon.

(Fig. 10 und 11).

Der Gattungsname ist von Meyer (1846, p. 17) für die neue Art Gemmingie aus dem unteren Tithon des Solnhofnerschiefers gegeben worden (Taf. 5). Später fand sie (Taf. 9) zugleich mit einem neuen, ebenso gaten Stücke von Eichstätt (Heidelberger Exemplar) in der Fauna d. Vorw. (Taf. 10) erneut Abbildung und Beschreibung (p. 47). Beide Exemplare besitzen tadellos erhaltene Schädel. Weitere Exemplare wurden von K. v. Zittel (1882, p. 49—63, Taf. 10—12) beschrieben, darunter der berühmte Flügel mit der Flughaut und ein dritter Schädel von Eichstätt (Münchener Exemplar). Gaumenansichten bieten das Exemplar des Britischen Museums (A. Smith Woodward, 1902, Taf. 1) und jenes des Pittsburger Museums (F. v. Huene, 1914, p. 64), beide von Solnhofen. Für die Rekonstruktion habe ich die Größe des Münchener Exemplares von Eichstätt angenommen. Sonderbarerweise — wenigstens soweit mir bekannt geworden ist — hat erst E. v. Stromer (1913) eine Rekonstruktion dieses interessanten Fliegers gegeben (p. 49, Taf. 3—5). Ihm kam es jedoch auf die Rekonstruktion des ganzen Körpers und auf die Lösung des Flugproblemes an, weniger auf die Details der Schädelbildung; die Rekonstruktion des Gaumens hat erst Heilmann (1916, Fig. 194 und 195) versucht.

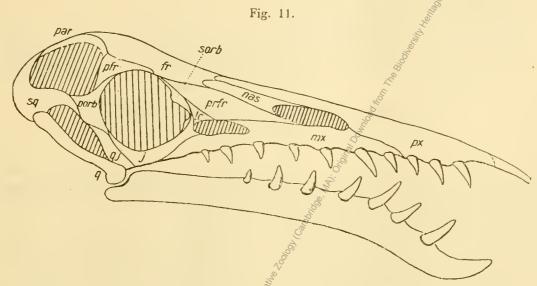
Ich erwähne besonders, daß O. C. Marsh ebenfalls 1882 ein Rhamphorhyuchus-Exemplar mit erhaltener Flughaut abgebildet hat (Taf. III) und daß im Jahr 1909 abermals zwei Exemplare mit besser oder schlechter erhaltener Flughaut veröffentlicht worden sind u. zw. von Wanderer (Taf. XXI) das Dresdener Exemplar, von L. v. Ammon (p. 227) ein sehr schönes des Münchner Oberbergamtes (?), dessen Gegendruck das Berliner Museum für Naturkunde besitzt.



Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M., unteres Tithon von Solenhofen; nat. Gr.; Rekonstruktion von Arthaber 1916 nach den besten Exemplaren; Abkürzungen vgl. p. 5. a Ansicht von unten, b von oben, c Profilansicht.

Durch den Vergleich jener drei verschiedenartig erhaltenen, oben genannten Schädelexemplare in ihren vorzüglichen Abbildungen, zu denen noch jene H. v. Meyers (l. c.) Taf. 3, Fig. 4) hinzuzufügen ist, sind wir heute in der Lage eine Rekonstruktion des Schädels zu bieten, welche Anspruch auf Richtigkeit der Knochengrenzen erheben kann. Allerdings darf nicht vergessen werden, daß alle Exemplare infolge

von Alters- und wohl auch Geschlechtsdifferenzen bis zu einem gewissen Grade von einander abweichen. Es zeigt z. B. das Heidelberger Exemplar (Fauna d. Vorw. Tat. 9, Fig. 1) ein auffallend starkes Supraorbitale; das Zittel'sche Exemplar weit weniger und beim Eichstätter Exemplare (Fauna d. Vorw. Taf. 10, Fig. 1) fehlt es überhaupt. Wir dürfen daher schließen, daß die Supraorbital-Grenze entlang des Augenrandes verlief. Das ebengenannte Exemplar, weniger jenes von Taf. 9, Fig. 1, bietet auch den Typus für die Schnauzenform und Bezahnung. Wir finden, daß bei den Weißjura-Arten durch die Verlängerung des Oberkiefers zur Spitze, die Zahl der Px-Zähne um eins reduziert wird und drei statt vier, wie bei den Liasformen, beträgt. Die beiden Darstellungen des Gaumens von Smith Woodward und Huene sind leider unvollständig infolge des Erhaltungszustandes der Originale. Auffallend ist die Gestalt der freien, bandartig erscheinenden Vomera bei Huene; Heilmann fühlte



Rhamphorhynchus Kokeni Plien. Nusplinger Plattenkalk (unteres Tithon); verkleinert; Tübinger Exemplar. Rekonstruktion von Arthaber 1956. Abkürzungen vgl. p. 5.

dies wohl auch und verband diese Darstellungsweise der Vomera mit jener der Pterygoide bei Smith Woodward und konnte dadurch die sonderbare mediane vordere Lücke schließen. So sehr ich ihm wohl hier beipflichte, so wenig kann ich der Annahme einer vogelähnlichen Entwicklung der Schädelbasis analog jener von Nyctodactylus (Willist on 1902, p. 520) aus der Kansaskreide beistimmen. Ich habe die Basis vielmehr als nach dem Typus des Reptilschädels gebaut angenommen (vgl. Sphenodon).

Einen zweiten interessanten Vertreter dieser Gattung hat Plieninger als Rhamphorhynchus Kokeni (Tübinger Exemplar) aus den untertithonischen Plattenkalken von Nusplingen beschrieben (1907, p. 238, Tafe 16) und in Fig. 6 eine Schädel-Rekonstruktion gegeben. Ich darf dieselbe doch wohl nur eine Skizze nennen, welche keinen Anspruch erheben kann, als mehr wie diese aufgefaßt zu werden. Das Stück ist etwas verdrückt und der rückwärtige Schädelteil durch die Halswirbel verdeckt; auch fehlt die vorderste Schnauzenspitze, und der Unterkiefer dürfte etwas aus dem Gelenke nach vor gerückt sein, wodurch eine auffallend prognathe Gebißform entstanden ist. Aber trotzdem ist der Schädel im Ganzen vorzüglich erhalten und seine Elemente lassen sich auf dem Wege des Vergleiches mit den anderen Exemplaren dieser Gattung sehr gut wiedererkennen, da ein Bruch oder eine Verrückung der einzelnen Knochen sehr oft an der Knochengrenze, als der geringsten ·Widerstandslinie, erfolgte. Ich sehe daher keineswegs die geradegestreckte, dreieckige Schädelform der Plieninger'schen Skizze; kann nicht finden, daß die Schnauzenspitze vorne bezahnt war; kann auch nicht die vollkommen überraschende Prognathie beobachten, sondern finde eine dem »Gemmingi« nahestehende Art mit gewissen, gut kenntlichen Artunterschieden im Schädelbaue, sodaß der Vorwurf, die Rekonstruktion (Fig. 11) zu schematisch nach ersterem Typus angefertigt zu haben, von vorneherein entkräftet ist. Natürlich ist die vollständige Form des Sq., Qu. und Quj. unbekannt und auch die vordere Px.-Naht ist nicht zu sehen.

Wieder einen anderen Typus besitzt der von Smith Woodward (1902, p. 1, Fig. 1) beschriebene Rhamphorhynchus longiceps, von dem ich keine Rekonstruktion wage. Er stammt ebenfalls von Eichstätt und ist durch ziemlich schwere Bauart ausgezeichnet, welche sich durch breitere Knochenbrücken zwischen den Durchbrechungen, durch breite Form der vorne ebenfalls unbezahnten Px., durch wenige starke Zähne und die massive, an Rhamphorhynchus Kokeni erinnernde Gestalt samt Bezahnung der Unterkiefer ausspricht. Der Schädel scheint etwas gedreht zu sein, wodurch die Nares bei der Abbildung in die Medianlinie zu stehen kamen. Ob ferner dieser Schädel tatsächlich die auffallend gestreckte Dreiecksgestalt besaß oder nur durch seine Erhaltungsweise später erlangte, ist noch unsicher.

Möglicherweise ist ein Repräsentant desselben Typus jene Form, welche H. G. Seeley (1880 p. 27) als Rhamphocephalus Prestwichi aus den Stones fields Slates (Oberer Dogger) von Kinneton beschrieben hat. Erhalten ist nur die mittlere Schädelregion, welche ähnliche Verteilung, Größe und Form der Foramina, besonders die schnäde Form der Orbita und breit-langgestreckte der oberen Temporal-Öffnung besitzt, wie sie bei Rhamphorhynchus longiceps zu beobachten war.

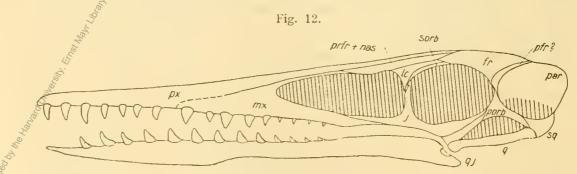
h) Pterodactylus Cuvier (1836) Tithon.

Fig. 12—15).

Auf A. Wagner (1860, p. 439) geht die Einteilung der »Flugechsen« in kurz- und langschwänzige zurück, welche später Plieninger nach der neueren systematischen Benennungsart als *Rhampho-rhynchidae* und *Pterodactylidae* bezeichnete (1901, p. 65).

Selbstverständlich zeigen die Formen der letzteren, welche sich durch Zusammensließen der Naseuund Praeorbital-Öffnung in eine einzige große Nasopraeorbital-Durchbrechung auszeichnen, nur in den
allgemeinsten Zügen verwandtschaftliche Beziehungen im Schädelbaue mit Dorygnathus und den anderen
Rhamphorhynchiden. Trotzdem sollen dem Schädelbaue der Pterodactyliden einige Worte gewidmet und
Rekonstruktionsbilder gebracht werden, weil — soweit mir bekannt — keine solchen existieren.

Es wird immer behauptet, daß dem Schädel der Pterodactyliden (von den Rhamphorhynchiden konnte der Ansicht oben schon widersprochen werden) eine derartige Verschmelzung der Knochen eigen

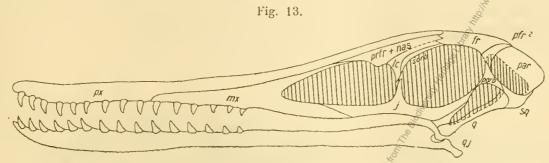


Plerodac Rochi Wagl. Tithon, Kehlheim, etwas verkleinert; Rekonstruktion von Arthaber 1916 nach H. v. Meyer,
O. Fraas und Plieninger; Abkürzungen vgl. p. 5.

sei, daß sie ähnlich dem Vogelschädel mehr weniger ein Ganzes bilden. Das ist im Allgemeinen ja richtig, wenn es sich gegebenenfalls um ein einzelnes Exemplar handelt. Wenn aber viele vorliegen, dann lassen sich durch Vergleiche der Schädel fast alle Teile wiedererkennen, welche den *Pterosaurier*-Kopf zusammensetzen.

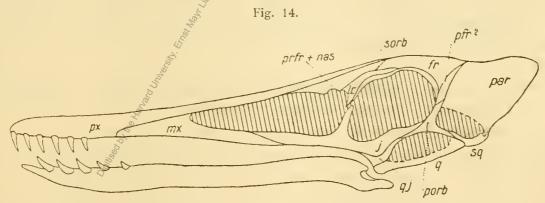
Eine häufige Art ist *Pterodactylus Kochi* Wagl. (Fig. 12). Von ihm sind zwei Exemplare in Druck und Gegendruck (Münchener Sammlung) beschrieben und abgebildet: A. Wagner beschrieb (1837, p. 163) eine, seither verschollene Platte von Kehlheim, deren Gegendruck H. v. Meyer (Fauna d. Vorw., Taf. 3, Fig. 1, Taf. 17, Fig. 1) abbildete; besonders die Elemente des *Cranial-*Teiles und des Kiefers sind gut zu sehen; nach den bekannt gewordenen anderen Schädeln läßt sich sowohl die Kieferlänge wie die Gestalt des Unterkiefers ergänzen. Von einem jüngeren Exemplare von Solnhofen

bildete H. v. Meyer (l. c., Taf. 3, Fig. 2) den Gegendruck, Karl v. Zittel (1882, Taf. 13, Fig. 1) das Original der Münchener Sammlung ab; es zeigt mannigfache Details, besonders gut den Umriß des Frontale, den Schädelhohlraum und die Länge sowie Bezahnungsart der Kiefer. Ein weiteres Exemplar von Pterodactylus Kochi (früher als Pt. scolopaciceps Meyer bezeichnet) wird im Berliner Museum für Naturkunde aufbewahrt; Plieninger (1901, p. 65, Taf. 4) beschrieb eine Neuerwerbung der Münchener Sammlung von Eichstätt, bei welcher noch eine zarte Knochenleiste am Schädeldache als Stütze eines Hautkammes erhalten ist, welchen Plieninger als Geschlechtsmerkmal deutete. Bei



Plerodactylus longicollum H. v. Meyer, oberer Jura, Plattenkalk von Nusplingen (Stuttgarter Exemplar), stark verkleinert; Rekonstruktion von Arthaber 1916. Abkürzungen vgl. p. 5.

diesem Exemplare überrascht die Kürze des Oberkiefers, dessen Spitze unbedingt noch im Gesteine stecken muß. falls sie nicht gebrochen sein sollte. Gebrochen ist auch der Unterkiefer und an der Bruchstelle sind mit ziemlichem Längenverluste die beiden Bruchstellen wieder zusammengefügt worden. Das geht aus den Verhältniszahlen der Länge zur Breite hervor, die stets zwischen 1:18 und 1:23 schwanken, hier nur 1:12 betragen. Ein vorzüglich erhaltenes Exemplar ist (Fig. 13) der neuerdings von Plieninger (1907, p. 278, Taf. 19) wieder beschriebene Pterodactylus longicollum H. v. Meyer aus den Nusplinger Plattenkalken (Stuttgarter Naturalienkabinett). Es ist dasselbe Exemplar, welches O. Fraas (1878, p. 163) als Pterodactylus stevicus beschrieben hatte; H. v. Meyer hatte erstere Artbezeichnung für zwei Funde, die in Eichstätt gemacht worden waren (Münchener Sammlung; Fauna d. Vorw., p. 45, Taf. 7, Fig. 1-4) aufgestellt. Das Stuttgarter Exemplar des Pt. longicollum ist das

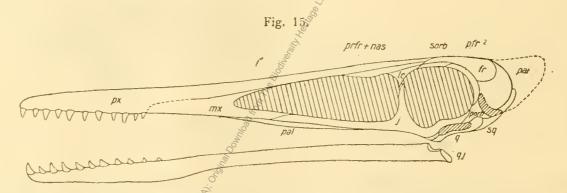


Pterodactylus suevicus Qu., oberer weißer Jura, Nusplingen; Tübinger Exemplar, verkleinert; Rekonstruktion von Arthaber 1916 nach Quenstedt und Plieninger; Abkürzungen vgl. p. 5.

größte Pterodactylus-Individuum; die Schnauze scheint vorne etwas verbreitert und aufgebogen, der Unterkiefer bis zum Ende bezahnt gewesen zu sein. Das obere Ende der Px. ist klar zu sehen, die Grenze zwischen Px. und Mx. zumeist undeutlich und am besten noch bei dem Exemplare Taf. 7, Fig. 1, 2 zu finden, woselbst auch die Beziehung zwischen Px. und dem Prfr. + Nas.-Knochen klar wird; dasselbe zeigt das Stuttgarter Exemplar. Allerdings kann ich mich mit der Deutung einzelner Elemente bei Plieninger, zum Beispiel Px. + Nas., Prfr. + Lc. als je ein Stück, Prfr. statt P. orb. nicht befreunden. Aus Vergleichen ergibt sich mir vielmehr, daß die Px. auch hier den Anschluß am Frontale hat; daß das Lc. auch hier ein gesonderter Knochen ist, an den sich einerseits das Sorb., andrerseits

eine Knochenplatte anschließt, welche nach ihrer Stellung zwischen Lc_{∞} und Px. nur das vereinigte Prfr. + Nas. sein kann.

Eine dritte, hervorragend gut erhaltene Art ist der zuerst von Quenstedt beschriebene Pterodactylus suevicus aus den Nusplinger Plattenkalken der Fübinger Sammlung (Fig. 14), von
dem Plieninger (1907, p. 261, Taf. 18) eine neue Abbildung gegeben hat. Der Schädel ist mehr in
der Schnauzen-, weniger in der Medianregion des Oberschädels aus der Bildfläche herausgedreht,
sodaß anscheinend ein schwanenähnlicher Schnabel entstanden ist, dessen Form schon Seeley
getäuscht hat. Lassen wir diese zufällige Erhaltungsweise in unserer Rekonstruktion fort, dann
bekommen wir einen Schädel, welcher in der Schnauzenregion den anderen Arten ähnelt, sich aber
durch die reduzierte Bezahnung und stark verlängerte Prounterscheidet.



Plerodaclylus longirostris Cuv., Tithon, Eichsgätt; Münchener Exemplar, verkleinert; Rekonstruktion von Arthaber 1917;
Abkürzungen vgl. p. 5.

Dasselbe gilt von dem berühmten Collini'schen Exemplare (Fig. 15) des 1837 von Cuvier zuerst beschriebenen *Pterodactylus longirostris*, welcher *Pt. Kochi* in der Streckung der Kiefer, in der Bezahnung dem *Pt. suevicus* ähnelt und bei welchem wir wohl auch eine diesem ähnelnde, kammartige Parietalverlängerung annehmen müssen.

Überblick über die Flugsaurier.

Ein Überblick über die Flugsaurier, deren Reihe uns von der Trias bis in die Kreide hinaufführt, läßt deutlich die Vervollständigung in der Anpassung an das Leben in der Luft erkennen, welches sich recht klar im Schädelbaue ausspricht. Wir betrachten dabei in erster Linie die Rhamphorhynchiden allein

Der (ich betone nochmals, in seiner Rekonstruktion fragliche) triadische *Tribelesodon* ebenso wie der unterliasische *Dimorphodon* besitzen in etwas abweichender Weise noch die Schädelform nicht oder nur wenig spezialisierter Reptilien. Ersterer zeigt zum Teil den Flugsauriertypus, mit noch geringen Durchbrechungen und breiten Knochenbrücken dazwischen, die Nasenöffnung liegt weit vorne; letzterer besitzt die allseitig, in Ober- und Unterkiefer gewölbte, im Umrisse ganz primitiv anmutende Schädelform der einfach gebauten Reptilien, hingegen exorbitante Schädellücken. Trotzdem macht sich schon eine Streckung des Schädels in die Länge geltend, und im Gegensatze zum ziemlich massiven Hinterhaupte ist der vordere Schädelabschnitt bis auf die starke Schnauze auffallend leicht gebaut und zwischen den Durchbrechungen sind die Knochenbrücken so auffallend zart, daß diese Entwicklungsrichtung später wieder verlassen wird.

Bei den oberliasischen Formen Parapsicephalus, Campylognathus, Doryguathus wird die Streckung des Schädels nach vorne, so wie es die Schädelhaltung beim Fluge und die Art des Nahrungserwerbes fordert, immer stärker. Die Durchbrechungen sind etwas kleiner geworden, die Knochenbrücken solider, nur ein Beharren in den relativen Größendimensionen der Öffnungen fehlt, weil bald die Orbita (Campylognathus), bald die Praeorbitale (Parapsicephalus, Doryguathus) die größte Schädellücke ist, und auch Größe sowie Lage der Nares schwankend bleiben: groß und lang bei Parapsicephalus, klein

bei Dorygnalhus, hochsitzend und ziemlich ausgedehnt bei Campylognathus. Die Schnauze scheint sich von Campylognathus über Parapsicephalus zu Dorygnathus allmählich zuzuspitzen. Der Unterkiefer bleibt gleichartig, anscheinend massiv, vielleicht deshalb, weil er beim Fluge herabhängend, d. h. halbgeöffnet getragen wurde, und biegt sich vorne immer mehr herab. Die Gehirnkapazität hat erheblich zugenommen, wenn man Campylognathus mit Parapsicephalus und Dimorphodon vergleicht.

Die Weißjura-Formen sind in ihrem Habitus etwas verschieden. Scaphognathus ähnelt noch dem liasischen Campylognathus durch die große Orbita, die breitgerundete Praerbitale und etwas zusammengedrückte, hochsitzende Nares-Lücke; die Schnauze ist noch immer gerundet, auch die Spitze bezahnt, und der Unterkiefer in der äußeren Form noch massiv und schwer Den fortgeschrittensten Typus im Schädelbaue unter den Rhamphorhynchen überhaupt stellt Rhamphorhynchus selbst dar. Der Schädel verlängert sich, die Schnauze bekommt eine zahnlose Spitze, die vorderen Durchbrechungen scheinen dadurch mehr nach hinten gerückt und werden kleiner, es entsteht ein vogelähnlicher Schnabel. Der Unterkiefer, welcher bei Rhamphorhynchus Kokeni noch anscheinend massiv ist, wird bei Rhamphorhynchus Gemmingi ebenfalls schlank und spitz. Möglicherweise müssen wir einen hornigen Kieferschutz an der Spitze annehmen; zugleich überbaut sich der Schädel aus Gründen des Gleichgewichtes nach rückwärts.

Wenn wir nun noch die Pterodactyliden in den Kreis unserer Betrachtungen einbeziehen, dann schließen die bestbekannten Arten Pterodactylus Kochi Wagle und Pt. longicollum v. Meyer an den gleichaltrigen tithonischen Scaphognathus im Kieferbau gewissermaßen an, weil Ober- sowie Unterkiefer bis weit nach rückwärts bezahnt sind. Pterodactylus sueviens Quenst. und Pt. longirostris Cuv. sind ähnlich, doch ist fast nur mehr das Kieferende allein bekahnt, aber allen vier Arten ist die bedeutende Streckung des Kiefers gegen vorne gemeinsam, sodaß sich Höhe zur Breite bei Dimorphodon wie 1:3, nun fast wie 1:6 verhalten. Oben ist schon das relative Zurücktreten der praeorbitalen Durchbrechungen erwähnt worden; wir finden es bei den Pterodactyliden, wenn auch in anderer Form wieder, indem Nares und Praeorbital-Lücke zusammensließen. Es ergibt sich nur eine Öffnung, die entweder (im Vergleiche zum Auge) groß, Ez. B. Pterodactylus Kochi und suevicus oder schon kleiner wird, Pt. longicollum. Die Ausladung des oberen Hinterhauptes, begonnen bei Rhamphorhynchus, wird nun stärker, das Parietale dehnt sich Sach oben-aufwärts immer mehr aus, z. B. Pt. suevicus, bis es die lange hornförmige Gestalt bei Pteranodon ingens Marsh aus der Kansaskreide erlangt. Die Knochenelemente des Schädels trennen sich undeutlicher bei den Pterodactyliden als bei den Rhamphorhynchen ab und nur genaue Vergleiche der vielen Exemplare untereinander lassen sie wieder erkennen. Dies wird aber immer unsicherer und bei den Ornithocheiriden der Kreide fast zur Unmöglichkeit; dann erst herrschen Verhältnisse wie beim Vogelschädel.

Vergleich des Schädels von Dorygnathus mit anderen Pterosaurierschädeln.

Wenn wir Vergleiche ziehen, können sich diese selbstverständlich nur auf die Rhamphorhynchoidea erstrecken, weil die Pterodaclyloidea hiefür gar nicht in Betracht kommen. Unter ersteren
fallen aus ähnlichen Gründen Rhamphorhynchus selbst und Dimorphodon fort. Und auch Scaphognathus
kann wohl ebenfalls nicht mehr herangezogen werden, denn die Längenerstreckung des Schädels ist
auffallend gering, die Orbita die größte Durchbrechung, die Bezahnung sehr spärlich und auch der
Unterkiefer anders gebaut.

Als vergleichbar verbleiben dann nur mehr die beiden oberliasischen Typen Parapsicephalus und Campylognathus. Von vorneherein war anzunehmen, daß die erstere Form aus dem englischen Lias erst in weiterer Linie Beziehungen aufweisen würde. Dies ist allerdings zutreffend, weil der Schädelumriß bei ihm noch dem primitiven unterliasischen Dimorphodon recht nahe steht, aber immerhin ist die praeorbitale Öffnung am größten, die orbitale kleiner; die Größenverhältnisse ähneln also Dorygnathus. Am nächsten steht unbestreitbar der gleichalte Campylognathus; dies drückt sich im Schädelumrisse

aus, trotzdem hier die Orbitale die größte Schädellücke bildet, während sie bei Dorygnathus zugunsten der Praeorbitalen bedeutend reduziert ist. Dasselbe gilt von den Nasalen welche bei Campylognathus auf Kosten der praeorbitalen ausgedehnt sind. Während infolgedessen das Auge bei Dorygnathus weiter zurück liegt, erscheint die Schnauze stärker verlängert, mehr als dies bei anderer Form hervortritt. Abweichend bei beiden ist das Praefrontale entwickelt, hier kurz, wodurch das Frontale vorne breiter erscheint, dort schmal zum Teil den Orbital-Rand bildend; bei ihm ist auch die Bezahnung etwas reicher im Ober- sowie Unterkiefer, aber der allgemeine Bau desselben ühnelt dennoch jenem des Dorygnathus. Kurz, trotz deutlicher Unterschiede steht dieser dem Campylognathus am nächsten.

II. Die Wirbelsäule.

1. Halsabschnitt.

(Fig. 76—19.)

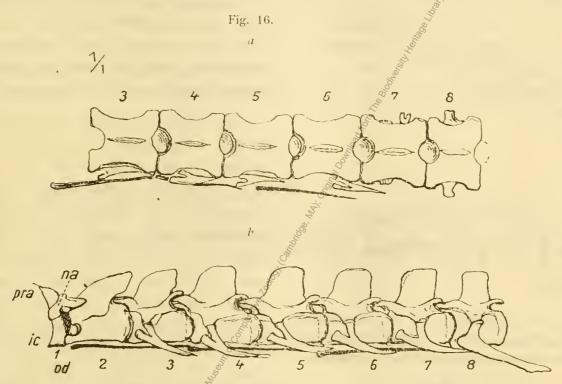
Beim Wiener Exemplare ist der Hals nicht vollständig erhalten, da Atlas und Axis fehlen; sie sind anscheinend bei der rechtwinkligen Steflung des Kopfes gegen die Wirbelsäule, welche beim Vorgange der Einbettung zustande kam und der natürlichen Haltung widersprach, ausgebrochen. Unter dem rechten Qu. sehen wir einen Körper liegen, der möglicherweise der Axis entspricht. Bei dem mehrfach erwähnten Berliner Exemplare, können wir denselben Vorgang beobachten, nur sind Atlas und Axis, wenn auch zum Teil zerfallen und verlagert, dennoch erhalten geblieben. Wir müssen daher in Übereinstimmung mit Willeston, Fürbringer u. A. für den Halsabschnitt acht Wirbeleinheiten annehmen.

Bei unserem Exemplare ist Halswirbel 3-8 erhalten. Sie liegen mit dem Dornfortsatze nach oben, sodaß wir sie in der Draufsicht sehen. Wirbel 3-6 sind von gleicher Größe, 7 etwas kürzer, der 8. am kürzesten, so wie bei allen Rhamphorhynchen. Alle Wirbel dürften durch den Gesteinsdruck etwas flachgepreßt worden sein und daher etwas breiter erscheinen, als sie tatsächlich waren. Alle sind mehr weniger von gleicher Gestalt, ungefähr von rechteckigem Umriß, der 8. fast quadratisch; die oberen Bogen sind seitlich nicht unbedeutend eingeschnürt; die Zygapophysen waren recht breit und ermöglichten eine gesicherte breite Gelenkung; die Bogen sind frontal breit gerundet ausgeschnitten, um dem großen Gelenkkopfe des vorangehenden Wirbels Platz zu lassen, caudal hingegen nur wenig eingezogen; die oberen Bogen treten frontal sowie lateral ziemlich weit über das Wirbelzentrum vor. Der Dornfortsatze ist kurz im Vergleiche zur Wirbellänge, steigt von vorne allmählich an und fällt rückwärts rasch ab. Links neben den Wirbeln liegen kleine Halsrippen sowie außerhalb derselben noch drei zarte, geradegestreckte Stäbchen, welche wohl nur als Sehnenverknöcherungen zu deuten sind, die allerdings hier - meines Wissens - zum ersten Male erhalten geblieben sind. Zeichnen wir uns dieselben in die restaurierte Halswirbelserie so ein (Fig. 16) wie sie auf der Platte liegen, dann beginnen sie hinter dem Vorderrande des Wirbels und schließen so aneinander an, daß sie die Wirbelfolge bis zum Hinterrande des 7. Wirbels begleiten. Die Länge eines Stäbchens entspricht stets der Länge zweier Wirbel. Auf dem Berliner Exemplare ist nur eine einzige Halssehne, vermutlich die 3. erhalten.

Die Halsrippen sind zweiköpfig, zart und klein, ihre Länge etwas geringer als jene des dazugehörigen Wirbels; jene des 3. liegt mit dem Tubercularteile nach außen gedreht, jene des 4. normal und ist fast im Profile zu sehen, die 5. hat wieder eine ähnliche Länge wie die 3.; rechts vom 7. Wirbel erscheint der Gelenkkopf einer kleinen Rippe. Nach der 4. Rippe zu schließen, waren sie nach außen leicht gekrümmt und liefen distal in eine Spitze aus; der Proximalteil ist gespalten und zerfällt in einen kräftigeren Capitular- und etwas zarteren oberen Tubercular-Teil. Beide schließen an eine ovale, schrägstehende, 'knapp hinter dem Vorderrande und tief am Wirbelzentrum sitzende

Diapophyse an (vergl. Wirbel 6 links), während die Parapophyse etwas weiter abgerückt sist (vergl. Wirbel 4 links) und tief herabreicht, weil der Tubercular-Ast nur kurz ist. Erst beim 7. Wirbel ist die Parapophyse länger geworden, hat aber ihren Platz anscheinend beibehalten; beim 8. Wirbel rückt sie abermals weiter gegen rückwärts und wird zum kräftigen Querfortsatze für eine erheblich länger und stärker gewordene 8. Rippe, welche wir unter dem 8. Wirbel (?) liegen sehen. Dieser bildet ebenso wie seine Rippe durch seine, von den anderen Halswirbeln abweichende Gestalt, den Übergang vom Hals zum Rumpfabschnitte.

Wir müssen nun einen Blick auf den Halsabschnitt anderer Rhamphorhynchen werfen, um das Fehlende des Wiener Exemplares ergänzen und Vergleichsmomente gewinnen zu können.



Halswirbel von Dorygnalhus; a 3.—8. Wirbel des Wiener Originales von oben; b Rekonstruktion der ganzen Serie. Allas und Axis nach Rh. Kokeni Plieninger (1907 Taf. XVI, Fig. 7—10) — Pra Proallus, in Neurale, ic Intercentrum od Odonloid.

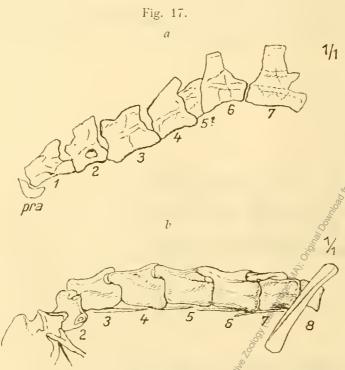
Beim Exemplar des *Dimorphodon macronyx* Buckl. sp., welches Owen in Foss. Rept. Lias. Format. pt. III, p. 45, Taf. 18 c aus dem unteren Lias beschrieb, ist eine Serie von 4 Halswirbeln und ein 5., abgetrennt liegender Wirbel erhalten. Die Folge beginnt bei *Atlas* und *Axis*, welche Owen als einen Wirbel zählte, weshalb eigentlich 6 Wirbel erhalten sind. Sie liegen mit der Unterseite nach oben; ich gestehe aber, daß ich weder den Text noch die Abbildung vollkommen verstehe. Immerhin ist mir so viel klar, daß kurze massive Halsrippen auftreten, die am Wirbel ziemlich weit vorne sitzen, deren genaue Form aber, insbesondere die rückwärtige Endigung unbekannt geblieben ist. Besser orientiert Owens, zum Teil stark schematisierte Rekonstruktion (Taf. 20). Er zählt (p. 66) 7 Halswirbel inklusive *Atlas*; wir müssen aber den ersten Rumpfwirbel mit der kurzen Rippe eben deshalb noch als letzten (8.) Halswirbel auffassen. Rippen finden sich an allen Halswirbeln als kurze, nach rückwärts zugespitzte, schwach zweiköpfige Stücke; die 8. besitzt ein *Capitulum* ähnlich den vorangehenden, der *Tubercular*-Teil aber endet in einer, das Sternum nicht erreichenden Rippe.

Vom Pittsburger Exemplare des Campylognathus Zitteli erwähnt Plieninger (1907, p. 222) das Auftreten von Halsrippen an den Wirbeln.

Von anderen Liasarten fehlt uns die Kenntnis des Halsabschnittes und erst bei den Weißjura-Formen lernen wir ihn bei mehreren Typen gut kennen.

Das Tübinger Exemplar des Rhamphorhynchus Kokeni Plien. (l. c. Textfig. 7—10 und Taf. 16) ist auch diesbezüglich trefflich erhalten. Wir sehen sowohl Atlas, Axis als 3 Halswirbel von

der Seite, der 4.—6. zeigen die Unterseite und oberen Bogen, der 7. und 8. sind weniger gut erhalten; Halsrippen fehlen. Pliening er gibt vom 1.—3. Wirbel eine Textfigur in natürlicher Größe; Atlas und Axis sind in den wesentlichsten Teilen nach dem Krokodiltypus gebaut, doch ist der Proatlas hier unklar und gut erst an einem anderen Exemplare (vergl. unten) zu sehen. Beim dritten Halswirbel ist gut die Hypapophyse = Dornfortsatz = Medianleiste zu sehen, wie beim Wiener Doryguathus. Auch Halswirbel 4.—6. zeigen in ähnlicher Weise wie dort ein breites Seitliches Vortreten der oberen Bogen



Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. A., Halswirbelserie a von Rh. longimanus (prius) Wagn Nünchener Exemplar; b Heidelberger Exemplar, Halswirbel 2-8 samt Halsrippen; pra Proatlas. Nach H. v. Meyer.

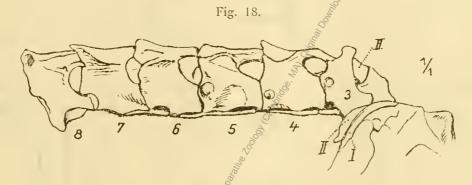
über den Wirbelkörper im Gegensatze zum Krokodiltypus sowie die, auch bei *Dorygnathus* beobachtete Tatsache, daß die oberen Bogen über den Wirbelkörper gewissermaßen weit nach vor geschoben sind. Da'Halsrippen fehlen, sind Plieninger die Ansatzstellen für dieselben, die *Diapophyseu*, am Wirbelkörper entgangen, weiche seine Textfigur 10 mit genügender Deutlichkeit im vorderen Drittel beim 4., 5., weniger klar am 6. Wirbel zeigt.

Die einzelnen Details der Halsregion lernen wir an den verschiedenen Exemplaren von Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. Meyer (Fig. 17) kennen. In der Münchener Sammlung liegt das alte Exemplar, welches A. Wagner als Rhamphorhynchus longimanus (1860, p. 463, Taf. 16, Fig. 1) beschrieben, später K. v. Zittel dem Gemmingi-Typus zugewiesen hatte. Es besitzt in tadelloser Weise den Proatlas, welcher etwas gedreht und nach abwärts gerutscht ist, und nun seine ganze Breite zeigt. Wie Plieninger schon erwähnte (I. c., p. 241), bezieht sich die Zittel'sche Angabe im Lehrbuch d. Palaeont. (III., p. 776) vom Auftreten eines krokodilähnlichen Proatlas auf dieses

Exemplar, welches sonst keine nennenswerten Details im Halsabschnitte bietet. Dagegen zeichnet sich diesbezüglich das Heidelberger Exemplar aus, welches H. v. Meyer (Fauna d. Vorw., p. 67, Taf. 9, Fig. 1) als Typus seiner Art beschrieben hatte. Es zeigt die Serie der Halswirbel mit Ausnahme des Atlas und hat die 3.—7. Halsrippe erhalten; die Wirbel dürften etwas gedreht und auch deshalb etwas verzeichnet sein, weil Dornfortsätze ganz fehlen und zuhöchst die Zygapophyseu liegen. Die Halsrippen sieht man von der Seite; sie erscheinen leicht gebogen, dick fadenförmig, distal zugeschärft und sind von etwas größerer Länge wie die Wirbel, also auch größer wie jene von Dorygnathus; verknöcherte Halssehnen fehlen. H. v. Meyer spricht von 6 Halswirbeln und bezeichnet den ihnen folgenden als den Grenzwirbel zwischen Hals- und Rumpfregion. Zweifelsohne fehlt der Atlas und der erste sichtbare Wirbel ist somit der 2. (Axis); der Grenzwirbel hat daher als 8. Wirbel ebenso wie bei allen anderen Rhamphorhynchen zu gelten und zeichnet sich durch das Fehlen von ähnlichen Halsrippen aus, wie sie die vorderen Wirbel tragen. Der Erhaltungszustand verhindert die Beobachtung der Querfortsätze und Rippen. Wie bei allen Rhamphorhynchen ist auch hier der 6. Halswirbel der längste.

Auch des schönen Regensburger Exemplares, der kleinen Art Rhamphorhynchus longicaudus Mstr., welches später L. v. Ammon (1884, p. 129, Taf. 1, 2) in Rh. longicaudatus abgeündert hatte, ist zu gedenken. Die Abbildung ist zu schwarz geraten um Vergleiche anstellen zu können. Ammon beschreibt die vollkommene, aus 8 Wirbeln bestehende Halsserie, deren Wirbel »wohl entwickelte Halsrippen, ähnlich wie bei Krokodilen, besitzen« (p. 155). Leider sind sie auf der Abbildung nicht ersichtlich.

Schließlich ist die Halswirbelserie gut bei Scaphognathus crassirostris Goldf. (Fig. 18) zu sehen. Besonders beim prächtigen Bonner Exemplare, welches zuerst Goldfuß (1831, p. 63. Taf. 7–9) später H. v. Meyer (l. c., p. 40, Taf. 5, Fig. 1, 3) behandelt haben, dessen Abbildung nach einem Gipsabgusse hergestellt worden war. Der Atlas (l) liegt (Goldfuß VIII A) enge dem Squ. und Qu. an, ist unverhältnismäßig groß und macht mir den Eindruck, als wenn er der Rand des Squ. wäre. Ganz anders sicht er auf der »Ergänzung der Hauptplatte« (l, bei Goldfuß, Taf. IXC) aus; hier sieht man einzelne Knöchelchen, die mit gutem Willen als oberer Bogen und Hypozentrum des Atlas zu deuten wären, dessen Odontoid fest mit dem Epistrophens (ll bei Goldfuß) verbunden geblieben ist. Es wäre möglich, daß — nach den Abbildungen läßt sich dies nicht entscheiden — wenn meine obige Deutung von I auf Taf. VII, A als Squ. richtig ist, das schmale, bogige, dahnterliegende Stück mit der Bezeichnung II als Proatlas aufzufassen wäre. Die Teile des Atlas wären dann auf der Hauptplatte verdeckt und wir sähen nur 7 Halswirbel (2—8). Die Praezygapophysen treten vorne ebenfalls weit über den Wirbelkörper vor, die Postzygapophysen sind bei Halswirbel 2—6 von den folgenden Praezygapophysen nicht gedeckt und auf der Gegenplatte VII, B, haften geblieben. Zwischen beiden tritt ein »Querfortsatz kurz, breit vor, an den sich ähnlich Krokogil und Vögeln an beiden Enden



Scaphognathus crassirostris Goldf. sp. Halswirbelserie, und zwar I nach Goldfuß Atlas, besser als Squamosum zu deuten. II als Axis (oben), II (unten) gehört nach Goldfuß zur Axis, besser als Proatlas anzusehen; nat. Gr.

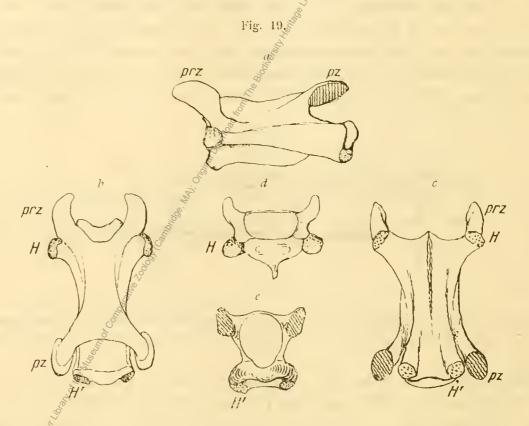
zugespitzte Griffel ansetzen.« Es dürfte sich, nachdem die oberen Bogen etwas nach abwärts gedrückt sind, um die Parapophyse für den Tubercular-Teil der Halsrippe handeln. Auf der Platte VIII, A sehen wir aber dick-fadenförmige Gebilde, die vorne etwas verdickt sind, hinten stumpf enden, den verknöcherten Sehnen bei Dorygnathus deshalb ähneln, sich aber ähnlich den Halsrippen beim Heidelberger Rhamphorhynchus Gemmingi in der Biegung den Wirbeln anschmiegen. Von all dem liest man bei H. v. Me yer nicht viel; er steht (nach Gipsabguß und Abbildung) allen diesen Details skeptisch gegenüber, nimmt aber schon im Gegensatze zu der herrschenden Ansicht 8 Halswirbel an.

Die Pterodactyliden scheinen sich im Halsbaue von den Rhamphorhynchiden durch grundlegende Differenzen zu unterscheiden. Plieninger (l. c. p. 296) hat sie dahin zusammengefaßt, daß bei ihnen im Atlas der obere Bogen mit dem Zentrum verschmolzen sei, also ein Stück bilde (vergl. Pt. longicollum H. v. M. bei Plieninger l. c. Taf. 19) und daß Halsrippen fehlen. Ich füge noch hinzu, daß pneumatische Foramina vorkommen, bei Rhamphorhynchus aber anscheinend fehlen. Daß ferner die Atlas-Elemente immer verschmelzen, möchte ich in dieser Allgemeinheit bezweifeln. Sicher ist es als Alterserscheinung zu werten, ebenso wie die Verschmelzung von Atlas und Aris (vergl. Williston 1903, p. 130, Taf. 41, Fig. 5). Erst beim 8. Halswirbel erscheint eine kurze, das Sternum nicht erreichende Rippe.

Für die *Plerodactyliden* dürfte die gleiche Anzahl 8 als Norm der Halswirbelserie gelten, doch kommen anscheinend Ausnahmen vor: Bei *Pt. Kochi* Wgl. (Meyer F. d. Vorw., p. 35, Taf. III, Fig. 1) scheint es, ohne das Original selber untersucht zu haben, ziemlich sicher zu sein, daß nur 7 Halswirbel vorkommen, und Eaton (1910. p. 15) gibt bei *Pteranodon* 9 Halswirbel an, im Gegensatze zu

Williston, welcher (1897, p. 39) zuerst 7 angenommen hatte, sich aber unter dem Einflusse Fürbringer's später der Annahme von 8 Halswirbeln zugewandt hatte (1903, p. 129). Diesen Unterschied vermag ich nicht aufzuklären und bei Eatons *Pteranodou sp.* scheint wirklich der 9. Halswirbel eine kräftige, aber das *Sternum* nicht erreichende Rippe zu besitzen, während die folgenden *Dorsal*-Wirbel zum *Notarium* vereinigt sind.

Auf Williston (1897, p. 40) geht auch die Bezeichnung Exapophyse zurück, nachdem schon Owen bei Kreidepterosauriern auf das Vorkommen einer zweiten articularen Bewegungssicherung hingewiesen hatte; Eaton hat treffliche Abbildungen solcher Exapophyseu gegeben. Williston verstand darunter eine zweite Gelenksverbindung der Hals und ersten Rumpfwirbel, welche unterhalb der Zygapophyseu, und zwar beiderseits am Vorder- sowie Hinterrande des Wirbelzentrums liegend,



Ortitsia borneensis Gray; 5. Cervicalwirbel. a Seitenansicht, b von oben, c von unten, d Vorder-, e Hinteransicht. prz = Pac-, pz = Postzygapophyse, H ist die vordere, H' die hintere Hypapophyse; nat. Gr.

vorne konvex, binten konkav gestaltet sind. Die Exapophysen-Verbindung ist sicher der Zygosphen-Zygaulrum-Verbindung einiger Lacertilier und der Schlangen analog. Während aber diese Bewegungskorrektur nur im oberen Bogen lag, ist sie hier, am Wirbelzentrum liegend, der Zygapophysen-Verbindung entgegengesetzt und wirkt also bewegungshemmend. Folglich ist eine annähernd S-förmige Biegung des Halses nicht denkbar (vergl. das Habitusbild »Pteranodon im Fluge« bei F. A. Lukas, 1901, Taf. VI) und die Funktion der beiden Gelenkungen gestattete wohl nur eine leichte Krümmung. Ähnlich dürfte die Halshaltung wohl auch bei den Ramphorhynchen gewesen sein, da bei ihnen der Hals durch die verknöcherten Sehnen (vergl. Dorygnathus) in der freien Beweglichkeit beschränkt war.

Die oben erwähnten Abbildungen Eatons der Halswirbel von Pteranodou (Taf. VI) zeigen Atlas und Axis verschmolzen (Fig. 1, 11, 12). Wir vermissen aber bei Fig. 1 jede Spur des Atlas, der doch vor der Axis liegend die Pfanne für das Hinterhauptsgelenk bildet und sehen keine Spur der Neurapophyseu, welche mindestens verändernd auf die Axis wirken müßten. Ich vermag daher nur diese allein zu erkennen; nur bei Fig. 12 mit zwei Durchbrechungen allein wäre ein Atlasfragment erkennbar, nicht aber bei der rekonstruierten Fig. 1. Meine Deutung steht auch im Einklange mit den Details, welche Williston von dem nahe verwandten und gleichalten Nyctosaurus gegeben hatte (1. c., 1903, p. 130, Taf. 41, Fig. 3—5). Dieser zeigt ebenfails eine Verschmelzung von Atlas und Axis,

welche die Normalform der letzteren verändert. Am Hinterrande der Axis tritt die erste (Post-) Exapophyse auf; die folgenden 5 Halswirbel (3—7) sind von gleicher langgestreckter Form und haben je zwei Exapophyseu; Halsrippen fehlen; der 8. und 9. Wirbel sind von ganz abweichender Gestalt und ähneln schon den Rumpfwirbeln mit kurzgedrungenem Zentrum und langem, oben abgestutztem Dornfortsatze. Der 8. Wirbel hat noch beide, der 9. nur mehr deutlich die konvexe vordere Exapophyse; von da ab fehlen sie. Zugleich tritt am 8. Wirbel eine verkürzte, mit Zentrum und oberem Bogen verschmolzene, zweiköpfige, stiellose Rippe auf und erst der 9. Halswirbel besitzt eine bewegliche Rippe mit kurzem, flachem Stiele; die folgenden vier ersten Rumpfwirbel werden immer kürzer, die Dornfortsätze schmäler, nur die Diapophyseu im oberen Bogen sind auffallend iang und trugen eine Rumpfrippe, deren Capitulum deshalb wohl nur mehr in ligamentöser Verbindung mit dem Wirbelzentrum stand, weil Parapophyseu scheinbar fehlen; die folgenden 8 Wirbel samt Rippen sind zum Notarium verschmolzen. Es liegt also bei Pleranodou zwischen diesem und dem in seiner freien Bewegung durch die Exapophyseu ähnlich eingeschränktem Halse höchstens ein freier Wirbel, welcher durch seine Kleinheit den Mangel an Bewegungsfähigkeit von Hals und Rumpfabschnitt ausgleicht.

Bei Williston (l. c., p. 132) finde ich die Angabe, daß die Exapophysen von Pteranodon die Stelle der zweiten seitlichen Articulation der errptodiren Testudinaten einnehmen. Diese Auffassung war mir vollkommen neuartig, weshalb ich mir bei dem vorzüglichen Kenner der Testudinaten, bei Kustos F. Siebenrock des Wiener Hofmuseums Rats erholte. Bei Wasserschildkröten, z. B. bei Orlitsia borneensis Gray (Fig. 19) kommt allerdings eine Ausbildung sowohl am vorderen wie rückwärtigen Wirbelzentrumsrande vor, welche unter den Zygapophysen liegend an derselben Steile auftritt wie die Exapophysen bei Pteranodon, nur mit dem Unterschiede, daß beide konvex sind und nicht der Gelenkung, sondern lediglich dem Muskelansatze für die Halsmuskulatur dienen. Bei den distalen Ansatzstellen, also dort wo bei Pteranodon die konkave Evapophyse auftritt, finden wir ligamentös verbundene kleine Hypapophysen-Stücke, also Sesambeine, welche gewissermaßen als Spannstege für die Halsmuskulatur wirken. Sie verwachsen im vorderen Halsabschnitte mit dem Wirbelzentrum, sind im rückwärtigen zumeist verschwunden und nur gut im mittleren Halsteile erhalten. Mit erheblich mehr Berechtigung betreffs Auftretens von »Exapophyseu« als der Hinweis auf die Wasserschildkröten wäre ein solcher auf einzelne Gruppen von Vögeln gewesen. Bei Anatiniden, den Entenvögeln, treten außer den Zygapophysen noch starke Rollgelenke am Wirbelkörper auf, welche am vorderen Rande konvex, am hinteren konkav gestaltet sind und der Bewegungskorrektur und Sicherung dienen.

Im alten Banzer Materiale das Theodori im ersten Bericht des Bamberger Naturt. Ver. 1852 beschrieben und abgebildet hatte fanden sich auch zwei »Wirbelbeine« (Taf. 1, Fig. 4 und 5), welche Theodori möglicherweise als Halswirbel des Dorygnathus aufgefaßt wissen möchte. Sie sind sehr klein, länger als hoch haben eine vorne konkave, hinten konvexe Gelenkfläche, ziemlich hohe obere Bögen aber keine Querfortsätze. Alle Banzer Knochen sind aus der Knochenbreccie frei herauspräpariert, sodaß jeder Zusammenhang mit anderen Skelettelementen fehlt. Weil aber in dieser sonst nur Fischreste, Wirbel von Ichthyosaurus, Plesiosaurus, Mystriosaurus und Nothosaurus vorkommen, Dorygnathus das kleinste dieser Tiere war, und alle anderen eine längst bekannte, typische Wirbelgestalt besitzen, deshalb faßte Theodori diese zwei Wirbel als solche von Dorygnathus auf. Verglichen mit der Halsregion des Wiener Exemplares ergibt sich allerdings die Unrichtigkeit dieser Auffassung, doch ist es naheliegend, daß es sich um freie Wirbel der Becken- oder Schwanzregion handelt.

2. Rumpf und Beckenabschnitt.

Die Frage nach der Anzahl der Rumpfwirbel bei den Rhamphorhynchen und Plerodactylen hängt innigst mit der Beantwortung jener zusammen, wie viele Wirbel als in die Halsregion gehörend auf-

gefaßt werden müssen. Wir haben im Vorangehenden gesehen, daß, wenn Atlas und Axis als die zwei ersten und jener Halswirbel als der letzte gezählt wird, dessen Rippen das Steruum noch nicht erreichen, dann treten einheitlich bei allen Rhamphorhynchen 8 Halswirbel auf. Dieselbe Zahl herrscht auch im allgemeinen bei den Pterodactylen vor, doch scheinen Ausnahmen vorzukommen, indem beim gut erhaltenen Münchener Exemplare des Pterodactylus Kahi nach H. v. Meyer nur 7, bei Pteranodon sp. nach Eaton hingegen 9 Halswirbel auftreten. Wenn dies Tatsache ist, was für mich noch immer nicht ganz feststeht, dann wäre die schwankende Lahl der Elemente der Halsregion bei dem jüngeren Pterosaurier-Zweige ein vogelähnliches Merkmal desselben, während der ältere Zweig rein reptilartigen Charakter besäße.

Sicher ist, daß außerordentlich viel auf den Erhaltungszustand ankommt, welcher die Zählweise und Deutung des Wirbelsäulenabschnittes beeinflußt. Unter den Liasformen ist weder die Erhaltungsweise von Dimorphodon noch Campylognathus noch Parapsicephatus (Scaphognathus Pourdoni) derart, daß sie für die Zählweise bei Dorygnathus in Betracht käme. Nur das Regensburger Exemplar des Rhamphorhynchus longicandatus Ammon und das Bonner des Scaphognathus crassirostris Gldf. gestatten direkte Beobachtungen. Auffallenderweise — bei gleicher Halswirbelzahl — besitzen beide 18 oder 19 praecaudale Wirbel nach den Beschreibungen von Goldfuß, Meyer und v. Ammon.

Wenn die Beckenregion gut erhalten ist, finden sich 4 Wirbel im Sacrum vereinigt, weshalb die Wahrscheinlichkeit sehr groß ist, daß auch beim Regensburger longicaudatus 4 Sacralwirbel vorhanden waren, deren Vorhandensein die Kleinheit des Exemplares und der Erhaltungszustand gerade dieses Abschnittes nicht genügend klag erkennen läßt; dann aber sind 15 praesacrale und 4 sacrale zu zählen; da bei diesem Exemplare ferner die 13 vorderen Wirbel gut sichtbare Rippen tragen, und sich dadurch als Rumpfwirbel von den zwei folgenden, rippenlosen Lendenwirbeln unterscheiden, scheint unzweideutig die Zusammensetzung der Rumpfpartie mit 19 Wirbeln fixiert zu sein. Ähnlich vortrefflich ist der Bonner Scaph. crassifostris genau bis zum Beckenende erhalten, und wird von 18 Wirbeln gebildet. Goldfuß (1831, p. 79) zählte irrtümlich nur 2 Sacralwirbel, vor denen 2 Lenden- und 15 Rumpfwirbel liegen. Bei Richtigstellung dieser Zählweise durch Abgabe eines Wirbels an die Halsregion (8 Wirbel!) verbleiben 16 Rumpf- und Lendenwirbel; von diesen fallen aber die angeblichen 2 Lendenwirbel noch dem Becken zu, sodaß bei Annahme der stets vorhandenen 2 Lendenwirbel 12 als eigentliche Brustwirbel verbleiben. Zur gleichen Zählweise ist auch H. v. Meyer (Fauna d. Vorw., p. 43) gelange. Somit wäre zwischen beiden vortreftlich erhaltenen Exemplaren eine Differenz von einem Wirbel in der Rumpfregion. Plieninger (1907, p. 255) zählte beim Stuttgarter Exemplare des Rhamph. Gemmingi 12 Rumpf-, 1 Lenden- und 4 Beckenwirbel, also 17 Wirbel; allerdings ist gerade bei diesem Exemplare die Wirbelsäule in der Lendenregion unterbrochen, und E. v. Stronger nimmt in seiner zweiten Rekonstruktion des Rhamph. Gemmingi (1913, Bd. II, p. 52) 14 Rumpf- 2 Lenden-, 4 Beckenwirbel, also im Ganzen 20 Wirbel an. Hier ist daher ein Mehr von 2 Wirbeld gegen Scaphognathus, respektive 1 gegen Rh. longicaudalus vorhanden.

Man kommt aus den Widersprüchen nicht heraus!

Ähnlich verhält sich die Sache bei den *Pterodactyleu*, von denen sicherlich prächtige Exemplare in den Sammlungen liegen und ihren Platz in der Literatur gefunden haben. Will man aber Details des Körperbaues, wie z. B. die Gliederung von Rumpf und Becken kennen lernen, dann versagt unsere Kenntnis derselben.

Als geeignet, für die Beantwortung dieser Frage, erhalten kann nach der Literatur nur bezeichnet werden: *Pterodactylus dubius* Mstr. (Meyer, Fauna d. Vorw., p. 52, Taf. VI, Fig. 1, A. Wagner, Abh. Münchener Akad., Bd. VI, Teil 1, p. 148, Taf. 2, Fig. 1). das Münchener Exemplar mit vollständig erhaltenem Rumpf und Becken; das Münchener Exemplar des *Pt. elegans* Wagn. (Zittel 1882, p. 73, Taf. 13. Fig. 2 und 3); in weiterer Linie kommt *Nyctodactylus* nach Williston (1903) und *Pteranodon* nach der neuen Monographie von Eaton (1910) in Betracht.

Vorausgeschickt muß werden, daß die Beckenbildung der Pterodactylen von jener der Rhamphorhynchen insoferne abweicht, als die Ilia bei ersteren erheblich länger sind wie dort, wodurch die Anzahl
der im Sacrum vereinigten Wirbel sich im Vergleiche zu den Rhamphorhynchen erhöht.

18—19 Wirbel setzen auch bei den *Pterodactylen* im allgemeinen den Rumpf und Beckenabschnitt zusammen, doch gibt es verschiedene Abweichungen. Der Rumpf von *Pt. dubius* wird nach Wagner aus 10 Rumpf-, 3 Lenden- und 5—6 *Sacral*-Wirbeln gebildet (18—19). H. v. Meyer nimmt an, daß der erste Rumpfwirbel fehle, dann folgen 13 rippentragende und *Sacrale* Wirbel (20). Es ist aber überflüssig, einen fehlenden ersten Rumpfwirbel anzunehmen vielmehr folgen in geschlossener Reihe 12 Wirbel mit Rippen — also Rumpfwirbel — ein Wirbel ohne diese, also ein Lendenwirbel, und 6 Wirbel, welche durch ihre Verwachsung sich als *Sacral*-Wirbel anzeigen. Es setzen daher 19 Wirbel den Rumpf-Beckenabschnitt zusammen. Die gleiche Wirbelzahl finden wir auch im Becken des *Pt. grandipelvis* Meyer (Fauna d. Vorw., p. 53, Tat. 6, Fig. 2, Taf. 8, Fig. 1). Ist es jedoch nur aus 5 Wirbeln gebildet, dann bleibt die Zahl 13 für Rumpf- und Lendenwirbel konstant: z. B. *Pt. suevicus* Quenst., *longicollum* Meyer, *longirostris* Cuy, *Kochi* Wagl, *elegans* Wagn, was nach dem Eimerschen Kompensationsgesetze als Beweis dafür zu gelten hat, daß im früheren Falle ein Wirbel aus der *Caudal*-Reihe in das Becken aufgenommen worden ist.

Ganz anders verhalten sich angeblich oder tatsächlich die oberkretazischen *Pterosaurier*: im Rumpfabschnitte verschmelzen die 3–8 ersten Rumpfwirbel zum *Notarium*, dem 4 oder 5 freie Wirbel folgen, und an welche sich 6—10 zum *Synsacrum* vereinigte Beckenwirbel anschließen. Nach E at on setzen bei *Pteranodon* 22 Wirbel den Rumpf-Beckenabschnitt zusammen, und zwar: 8 synostosierte, 4 freie Rumpf- und 10 synostosierte Beckenwirbel (22), während Williston (1903, p. 127, Taf. 40—44) von *Nyctodactylus* angibt: 1 freier, 3 synostosierte, dann 5 freie Rumpfwirbel sowie 7 verschmolzene *Sacral*-Wirbel (16). Wir beobachten daher bei beiden nahe verwandten und gleich alten *Pterosauriern* die enorme Differenz von 6 Wirbeln im gleichen Körperabschnitte, was — die richtige Beobachtung vorausgesetzt — nur durch ganz bedeutende Unterschiede im Flugvermögen erklärbar wäre, wenn nicht beide Gruppen, *Pteranodon* und *Nyctodactylus* hochentwickelte Segler gewesen wären. Und dennoch zeigt *Pteranodon* gegen *Nyctodactylus* ein Mohr von 3 Wirbeln im vorderen Rumpfabschnitte!

A. Rumpfabschnitt des Wiener Dorygnathus-Exemplares.

(Fig. 20.)

Nach den vorangegangenen Ausführungen ist uns der Rumpfbeckenabschnit der Wirbelsäule bei den liasischen Rhamphorhynchen derzeit in seinen Details noch ungenügend bekannt, dagegen sehr gut bei den oberjurasischen Formen, und zwar setzt er sich bei Rhamphorhynchus selbst aus 19 Wirbeln (13 Rumpf-, 2 Lenden-, 4 Beckenwirbel), bei Scaphognathus nur aus 18 Wirbeln (12 Brust-, 2 Lenden-, 4 Beckenwirbel) zusammen.

Die Untersuchung unseres *Dorygnathus* ergab, daß er ebensoviele Wirbel in diesem Abschnitte enthält, wie der oberjurasische *Rhamphorhyuchus*. Leider steht die Rumpfwirbelsäule deshalb im unangenehmen Gegensatze zum fast in geschlossener Serie erhaltenen Halsabschnitte, weil sie bis zum ersten Lendenwirbel zerfallen und erst von da ab wieder als zusammenhängende Folge erhalten geblieben ist.

Auch hier ist der Größenunterschied zwischen Hals- und Rumpfwirbel in die Augen springend und setzt sofort beim ersten Rumpfwirbel ein. Die Wirbel sind in den verschiedensten Lagen auf der Platte erhalten und verteilen sich nicht nur auf den, anscheinend in der Größe unveränderten Brustraum zwischen Schulter und Beckengürtel, sondern 3 Wirbel sind aus ihm herausgeschwemmt und liegen rechts neben dem 8. Halswirbel; es dürfte der 4., 5. und 6. Wirbel sein. Ich sage mit Absicht »dürfte« denn, weil die Wirbel teils von oben, teils von der Seite zu sehen sind, teils stehen sie gerade oder schräg empor, deshalb ist es unmöglich, Messungen vorzunehmen und sich nach ihnen zu richten. Es



Wirbelsäule, Rippen, Sternal- und Parasternalgebilde von Dorygnathus; Wiener Exemplar in natürlieher Lage; nat. Gr.

8. cw = 8. Halswirbel.

1-13 = 13 Rumpfwirbel.

14, 15 = 2 Lendenwirbel.

1-4 s. II. = 4 Sacralwirbel.

1-5 c. = 5 Caudalwirbel.

h 2-6 = 6 Haemapophysen derselben.

c + -13 = 15 Rumpfrippen von links in angenommener Folge.

s t = Sternum mit 7 Ansatzstellen für Rippen.

cp = Parasternalrippen.

il = 11ium.

fe = Femur.

hat den Anschein, als wenn die Rumpfwirbel nicht allmählich vom 1. zum 13. kleißer würden. Sie nehmen wohl in der Breite sukzessive ab, nicht aber an Länge. Der erste ist naturgemäß der größte, der 2. und 3., also jene, welche ventral gesehen unter dem Sternum liegen, sind bedeutend kleiner, der 4.—8. sind wieder länger, und dann erst nehmen der 9.—13. allmählich an Länge ab.

Der 1. Wirbel liegt knapp unter der linken Scapula und ist von oben zu sehen; der 2. Wirbel liegt links unter ihm, ist ebenfalls von oben entblößt und zeigt die vorgeschobenen Praezygapophysen und weitausladenden Querfortsätze; der Dornfortsatz ist zerdrückt, hingegen das Vorragen des Wirbelzentrums caudalwärts über den oberen Bogen ebenso wie die kurzen Postzigapophysen desselben zu sehen. Als 3. Wirbel ist jener anzunehmen, der rechts vom 1. liegt; er stækt schräg im Gesteine die caudale Convexseite des Wirbelkörpers nach oben, besitzt einen kurzen Dornfortsatz, unter dem das Neuralrohr sichtbar wird und ziemlich weit ausladende Querfortsätze. Der 4. Wirbel liegt mit den zwei folgenden rechts vom 8. Halswirbel und ist von unten und von der Seite zu sehen; sein Querfortsatz ist nach oben verschoben und Prae- sowie Postzygapophysen liegen frei; ersterg ragen nach aufwärts, letztere liegen dem Zentrum fest an. Der 5. ist nur zum Teile sichtbar, der 6. von unten entblößt und läßt die, nach rückwärts über den Wirbelkörper etwas vorragende Apophyse frei. Der 7. Wirbel liegt rechts unter dem 2.; man sieht ihn von unten, daher die Unterseite der Querfortsätze; der 8. Wirbel liegt auf der Seite, das konvexe Ende des Körpers nach rechts abwärts gerichtet; auffallend ist seine verhältnismäßige Länge; der Querfortsatz zeigt gut die Ansatzstelle für die Rippenartikulation, während die Zugapophysen unscharf sind. Der 9. liegt rechts abwärts, von dem vorangehenden und ebenfalls auf der Seite; er ist erheblich kürzer als jener, zeigt die Höhe der oberen Bogen mit deutlichen Zygapophysen und einem recht hohen, oben gerundeten Dornfortsatze, während der Querfortsatz fehlt. Der 10. liegt links unterhalb, wendet die Unterseite nach oben und läßt die anscheinend auseinandergedrückten Querfortsätze samt der Praezygapophyse sehen. Der 11. Wirbelast wieder von links unten zu sehen und liegt der rechten Ulna an; die Postzygapophyse ragt ziemlich weit über den Wirbelkörper vor. Der 12. und 13. Wirbel liegen nebeneinander. Gut sichtbargist ersterer mit zarten, vorspringenden Praezygapophysen und stark nach rückwärts gewendetem, festem Dornfortsatze. Der letzte Rumpfwirbel steckt schräg im Gestein, mit der Rückseite nach oben und Szeigt die Dorn- und Querfortsätze von rückwärts, darunter das Neuralrohr.

B Lenden- und Beckenregion.

Die Serie der Lenden- und Beckenwirhel beim Wiener Exemplare ist vollkommen erhalten, liegt im Gegensatze zu den Rumpfwirheln normal, ist also von oben zu sehen, und war in ihrem Zusammenhalte besonders durch die langen Ilia geschützt. Es treten zwei Lendenwirhel auf; beide sind kurz, kräftig gebaut und von oben zu sehen; Querfortsätze sind (z. B. am 1. Wirbel) kurz und etwas nach rückwärts gewendet, die Dornfortsätze kurz und hinter ihnen ist der obere Bogen tief eingekerbt; die Praezygapophyse ist schlank, ziemlich weit vorragend (vergl. 2. Wirbel), die Postzygapophyse kürzer und breiter (vergl. die rechten Seiten dieser Wirbel).

Der 1. Beckenwirbel zeichnet sich durch eine breite und lange, stark nach rückwärts gewendete Sacral-Rippe aus, deren Verwachsungsstelle mit dem Wirbel infolge Kleinheit des Objektes nicht gut sichtbar ist. Die Größe des Wirbels entspricht annähernd jener des 2. Lendenwirbels; der Dornfortsatz ist breit, massiv, etwas auf die rechte Seite hinüber gedrückt und läßt die Prae- und Postzygapophysen der linken Seite gut sehen, welche sich durch auffallende Länge und Stärke auszeichnen. Der 2. Wirbel ähnelt dem 1., ist aber etwas kürzer, ebenso seine Sacral-Rippe und umschiießt mit jener des vorangehenden Wirbels eine relativ große Öffnung. Der 3. und 4. Wirbel werden allmählich kleiner, die Sacral-Rippen kürzer und auch die Lücken zwischen ihnen werden kleiner; trotz Verdrückung ist die 4. eben noch sichtbar. Der Dornfortsatz ist schon recht klein geworden.

C. Caudalregion.

Dieser Abschnitt der Wirbelsäule ist anscheinend fast vollständig erkalten. Die ersten Wirbel (1—3) liegen normal wie die Beckenwirbel, und der erste Candale ist etwas unter die letzten Sacralen geschoben. Der 4. Wirbel, ist etwas mehr gedreht und von der Seite zu sehen, während der 5. mit all den folgenden wieder mit der Unterseite nach außen liegt.

Vollkommen klar sind die drei vorderen nicht zu sehen; sie sind etwas länger als der letzte Sacrale, scheinen einen niederen langgestreckten Dornfortsatz zu haben, während auch kleine Querfortsätze fehlen, hingegen ist die Verbindung der Wirbel untereinander durch längere Prae- und kürzere Postzygapophysen eine sehr gute gewesen (vergl. Wirbel 4), wodurch eine gesicherte Bewegung des Schwanzes in der Vertikalen als Höhensteuer garantiert war. Der 4. Wirbel ist etwas kleiner als der 3., dagegen der 5. wieder etwas größer als der 4.; wie gesagt, ist nur sein Wirbelkörper zu sehen. Der 6. und 7. werden sukzessive länger; noch länger ist der 8. und nun bleiben die Wirbel bis zum 15 gleich lang und nehmen erst dann wieder an Länge ab; der letzte erhaltene (17.) ist gewiß nicht der letzte gewesen und mindestens sind noch 3 weitere gefolgt. Der Schwanz ist in gleicher Weise, wie es schon oft beschrieben worden ist, in eine massive Hülle von verknöcherten Sehnen eingebettet. Sie beginnt allmählich beim 4. Wirbel, wird massiger etwa bis zum 13. und nimmt dann rasch an Stärke ab. Wir sehen im Bereiche der drei letzten Firbel nur mehr einzelne Knochenfäden sie begleiten. Der Schwanz war also relativ kurz und schwergund sein Gewicht scheint auch die Ursache der Abknickung beim Mazerationsprozeß im bewegten Wasser gewesen zu sein. Spuren einer Verbreiterung oberhalb des Schwanzendes fanden sich nicht, sind jene zwischen dem 11. und 14. Wirbel ist wohl nur als zufällig aufzufassen.

Chevron bones, wie sie Phieninger von Campylognathus (1894, p. 208, Fig. 2) angeführt hat, sind hier unter dem 3.—6. Wirbel liegend und von keilförmiger Gestalt, am besten unter dem 4. Wirbel zu sehen; dann verschwinden sie in der Hüllmasse der verknöcherten Sehnen.

Die oben angeführten Defails der Schwanzbildung unterscheiden Dorygnathus von Campylognathus und Rhamphorhynchus, welche sich beide durch einen auffallend langen Schwanz auszeichnen. Während bei Campylognathus sich die Rumpf- zur Schwanzlänge ungefähr wie 1:4, bei Rh. longicandatus nach v. Ammon sogar wie 1:5, nach v. Zittels Exemplar nur wie 1:3 verhält, ist das Verhältnis hier kleiner wie 1:3, ja bem oft besprochenen Berliner Exemplare nur wie 1:1½. Es kommen also im Lias nebeneinander länger und kürzer geschwänzte Rhamphorhynchen vor.

D. Rippen, sternale und parasternale Bildungen.

Wir haben oben gesehen, daß wir 13 Rumpfwirbel anzunehmen haben und müssen daher 13 Rippenpaare erwarten. Von der linken Körperhälfte sind sie so ziemlich vollständig erhalten; wir zählen 13 mehr weniger mit dem Kopfe gegen die Wirbelsäule und mit dem spitzen Ende gegen links außen gesichtete Rippen, während von der rechten Seite nur 8 Rippen vorliegen. Übereinstimmend sind an beiden Seiten 6 Paar zweiköpfige Rippen erhalten; die folgenden (7—13) sind sicher alle einköpfig gewesen. Sie sind an Länge und Stärke untereinander verschieden; die vorderen, zweiköpfigen sind mit kurzem, kräftigen Capitular- und längerem, schlanken Tubercular-Teile; caudalwärts verkürzt sich der letztere mehr und mehr, wir können aber nicht genau angeben, von welchem Wirbel angefangen die Rippe aut den oberen Bogen allein übergegangen ist; vielleicht vom 4. ab.

Kurz, kräftig, wenig gebogen sind die beiden ersten Rippenpaare; das nächstfolgende (3.) ist schon erheblich größer und bedeutend schlanker; vom 4. Paare liegt die linke Rippe quer über dem Sternum und ist namhaft länger als die dritte, ja sie ist die längste Rippe, denn die 5. ist wieder kleiner und besitzt ungefähr die Länge der 3.; die 6. ähnelt an Länge der 5. Zwischen dieser und der 4. liegt eine einköpfige Rippe, deren Länge ungefähr jener der 4. entspricht. Ich kann mir nicht

vorstellen, daß 2 lange Rippen durch mehrere kurze getrennt waren, weshalb ich jene lange einköpfige Rippe als Sternocostale eben jener 4. Rippe auffasse.

Von der rechten Seite liegen außer den oben erwähnten vier noch zwei weitere zweiköpfige Rippen vor, deren Länge deshalb nicht klar zu beobachten ist, weil die distalen Enden eng aneinander liegen; weitere einköpfige Rippen der rechten Seite fehlen, und scheinen also entweder noch im Gesteine zu liegen oder verschwemmt zu sein. Die einköpfigen Rippen (7—43) lassen sich im allgemeinen schwer in eine Folge bringen, auch läßt sich nicht genau feststellen wie viele von ihnen vorhanden sind oder fehlen; zum Beispiele die 8. und 9., an dem 12. Wirbel und links unterhalb liegend, scheinen vorhanden zu sein; ferner sieht man auf der Platte noch kürzere Rippenstücke, z. B. links vor dem Sternum, quer über dieses gelegt, zwischen dem 4. Sternocostale und der 5. Rippe, links und rechts von dieser etc., die wir alle als Sternocostalia auffassen möchten.

Parasternalia (Bauchrippen) liegen ebenfalls vor; die größte (wohl die erste von links) neben Wirbel 13, drei weitere zwischen diesem und dem ersten Lendenwirbel. Höchstwahrscheinlich sind 6 Paare vorhanden gewesen, wie bei anderen Rhamphorhynchen, und werden direkt Anschluß an die oben erwähnten 6 Paare freier Rippen der hinteren Rumpfpartie gefunden haben. Sie besitzen ähnliche Gestalt wie sie von Campylognathus durch Pliening er vom Pittsburger Exemplare beschrieben wurde (1907, p. 222, Fig. 1). Hier aber scheiden sich kein Median- und keine lateralen Stücke aus, sondern die lateral spitz endenden Stücke legen sich median, einen stumpfen Winkel bildend, eine kurze Strecke weit übereinander; das mediane Kniestück ist natürlich verbreitert und verdickt. Auffallend ist die geringe Anzahl der weit voneinander abstehenden parasternalen Rippen, von denen je ein Paar auf jede Rippe, respektive jeden Wirbel entfällt. Zwischenbildungen fehlen aber und waren vielleicht nur knorpelig in der Bauchachse vorhanden. In ähnlicher Gestalt scheinen die Bauchrippen bei allen Rhamphorhynchen gewesen zei sein, gewisse Abweichungen, natürlich in engen Grenzen als Gattungsmerkmale zugegeben. Bei den Pterodactylen fehlt das winkelige Mittelstück und die Rippen stoßen mit verdickten Enden in der Medianlinie zusammen (vergl. Zittel, Palaeontogr., Bd. 29, Taf. 13, Fig. 1). Processus uncinatus der Bauchrippen kommen bei Sphenodon in abgerundet rhombischer Gestalt vor, und zwar sind je zevei Paar Bauchrippen durch ein Stück verbunden (vergl. Günther, 1867, Taf. 2, Fig. 20). Bei Rhamphorhynchus s. s. sind es wohl schräge gestellte, längere, Zahnstangen ähnlich ausgeschnittene Stücke gewesen, welche in der Flanke gelagert mehrere Parasternalrippen verbanden und, sich aneinander anschließend, in der Zwei- bis Dreizahl jederseits auftraten. Sie sind besonders bei den verschiedenen Exemplaren des Rh. Gemmingi erhalten geblieben (vergl. Meyer, Fauna d. Vorw., Taf. 9, 10, oder A. Wagner, Abh. Bayr. Ak., Bd. 8, Taf. 16), weshalb sie v. Stromer in seine Rekonstruktion dieser Art aufgenommen hatte. Ob diese länglichen, parasternalen Verbindungsstücke auch bei anderen Rhamphorhynchen-Genera vorkommen, entzieht sich meiner Kenntnis; abgebildet finden war sie nicht und Dorngnathus speziell fehlen sie sicher; auch den Pterodaclylen scheinen sie zu fehlen.

Pterosaurier ab. Übereinstimmend ist vorerst nur jenes von Tribelesodon — nach einer freundlichen Mitteilung von F. Baron Nopesa. Das Sternum liegt auf der Platte links von der Körperachse, zwischen dem Coracoid und den Knochen des Unterarmes und dürfte die Außenseite nach oben kehren. Es ist ein auffallend kleines, anscheinend kräftiges Stück von triangulärer Gestalt. Die untere Spitze ist breiter abgerundet, die oberen Ecken etwas abgeschrägt und die obere Begrenzungslinie in der Mitte leicht eingebuchtet. Eine Crista, wie sie bei Campylognathus (Plieninger 1. c., Fig. 1), Rhamphorhynchus (ib. Fig. 11, Taf. 17 oder v. Stromer 1913, Taf. 3) oder auch bei Pterodactylen (H. v. Meyer 1. c., Taf. VII, Fig. 3, Plieninger 1. c., Fig. 21 u. A.) bekannt geworden ist, finden wir also nicht. Ähnlich diesbezüglich verhält sich nur Tribelesodon und vielleicht auch Scaphognathus, welchem nach H. v. Meyer's trefflicher Abbildung die Crista ebenfalls fehlt; die Gestalt ist hier nicht triangulär, sonderntrapezförmig mit gerundeten Unterseiten und einer proximal und median leicht aus-

gebauchten oberen Begrenzungslinie. Die Möglichkeit, daß die Crista abgebröchen sei, ist ja vorhanden, scheint aber für das Wiener Exemplar nicht gegeben zu sein, ebensowenig wie für das mehrfach erwähnte Berliner Exemplar.

Sieht man genauer zu, dann findet man an den oberen abgestutzten Ecken je eine Einkerbung; links ist die Verbindung mit dem Coracoid noch fast intakt und daher dient die Einkerbung rechts ebenfalls für die Einfügung des distalen Coracoid-Endes der anderen Seite. Die Coracoide fügten sich bei Dorygnathus, also nicht seitlich eines anzunehmenden Episternums ein, wie es die Stromer'sche Rekonstruktion bei Rhamphorhynchus annimmt (1913, Bd. 2, Taf. 3), sondern ihrer größeren Länge und dem kleineren, anders geformten Sternum entsprechend an die oberen Ecken desselben an. Das ist eine Beziehung zwischen Sternum und Coracoid, wie wir es bei den Vögeln finden. Dieser Anschluß der Coracoide, wie wir glauben auf der Oberfläche des Sternums, ist auch bedingend für die Annahme gewesen, daß es mit der Außenfläche nach oben liegt. Natürlich ist auch der Ansatz der oberen parasternalen Rippen ganz anders als er von Stromer nach dem Muster von Sphenodon angenommen wurde.

Von den sechs Paar zweiköpfigen Rippen sind drei Paare mit dem Sternum mittels knorpeliger Steruocostal-Spangen in Berührung gestanders denen sicher knöcherne Rippenstücke eingelagert waren, welche wir in wechselnder Länge und Stärke auf der Platte verstreut finden. Die Annahme, daß nur die drei ersten Rippenpaare mit dem Sternum in Verbindung standen, geht aus dem Vorkommen von drei verdickten Stellen am Sternal-Rande hervor: knapp unter der Coracoid-Kerbe, knapp unter dem aufliegenden Radius und in der Mitte zwischen beiden, was besonders gut an der linken Kante zu sehen ist.

Wegen der Kürze des Sternuns und der Länge der Rippenbogen ist wohl eine knorpelige Verlängerung desselben nach abwärts anzunehmen, welche die Medianteile vielleicht der drei folgenden Rippen untereinander in festere, wenn auch flexible Verbindung gebracht hat, ähnlich wie wir dies bei den Krokodilen finden.

Im alten Banzer Materiale Theodoris sind (l. c., p. 24, Taf. 1, Fig. 4 und 5) zwei »Wirbelbeine« abgebildet, welche als Halswirbel aufgefaßt waren. Ich habe oben schon die Vermutung ausgesprochen, daß diese Annahme irrig sei. Ein Vergleich der Fig. 4 mit den Wirbeln unseres Doryguathus-Exemplares ergibt, daß es sich höchstwahrscheinlich um einen Lendenwirbel handelte, dessen breite Querfortsätze abgebrochen sind. Der kleinere Wirbel (Fig. 5) dürfte dem 4. Caudalwirbel entsprechen, welcher einen größeren Grad von Beweglichkeit besessen haben muß; außerdem ist eine zweiköpfige Rippe (Fig. 6) abgebildet, die wegen des weiten Spannraumes der Gelenkköpfe dem vorderen Rumpfaßschnitte angehört haben muß.

Die Rekonstruktion des Brustkorbes ist infolge des kleinen Sternums und der langen mittleren Rippen schwierig. Seine Wölbung ist sicher ganz bedeutend gewesen, um Platz für die Lungen und Luftsäcke, sowie Ansatz für die kräftige Muskulatur zu bieten. Und da die ersten zwei Rippen im Vergleiche zur 3. und 4. kurz sind, muß die Sternal-Platte ziemlich schräge gestanden oder gekrümmt gewesen sein, denn sie bietet der 3. Sternocostal-Rippe noch eine Ansatzstelle; die 5. und 6. Rippe nehmen an Länge ab und entsprechen ungefähr jener der 3.; die 3.—13. Rippen sind auffallend zart, ebenso wie die zugehörigen Sternocostalien und müssen daher einen besonderen Elastizitätsgrad besessen haben. Wir gehen sicher nicht fehl, wenn wir eine knorpelige Sternal-Verlängerung in der Bauchachse für 3 Paare zweiköpfiger Rippen annehmen. Ob die auffallend kurzen parasternalen Rippen lose in der Bauchmuskulatur eingelagert oder ebenfalls in knorpeliger Verbindung untereinander oder mit den Rippen standen, ist vollkommen zweifelhaft.

Die merkwürdige Länge der 3.—6. Rippe scheint eine Analogie in den osteologischen Details beim unterkretazischen Nyctosaurus zu finden. Williston (1903, p. 137) beschreibt, daß von den 4 ersten Rumpfrippen mindestens die drei ersten beim erwachsenen Individuum mit dem Wirbelzentrum verwachsen waren; von der 5. Rippe ab waren sie nur mehr einköpfig, schlank und lang

und die längste war die 5. selbst, die folgenden aber allmählich kürzer werdend. Eben die Länge und Zartheit derselben brachten Williston auf die Vermutung, daß sie keineswegs die Bauchhöhle umschlossen haben, sondern zum Teile frei in die Flughaut einsprangen und beim Spannen derselben eine bestimmte Funktion hatten, ähnlich wie bei *Draco*. Was hier Williston in die Form einer Vermutung kleidete, hat im »Handbuche der Biologie« Hilzheimer (1913, p. 321) schon als feststehende Tatsache angenommen!

Ich kann mich dieser Annahme nicht anschließen, weil die Rippenlänge für die Mitfunktion bei Spannung der Flughaut denn doch zu gering ist. Bei *Draco* ist die Länge dieser Rippen, welche beim Ausbreiten des Fallschirmes funktionierten, annähernd der ganzen Rückenlänge entsprechend, hier sicher kaum halb so lang; es hätten daher nur kurze Rippenspitzen in das *Palagium* hineingereicht, welche die Faltung desselben in der Ruhelage mehr behindert, als das Aufspannen erleichtert hätten.

Je nach Gattung, eventuell auch nach Art verschieden, ist bald die 4., bald die 5. Rippe die längste. Das gilt für die *Rhamphorhynchen* ebenso wie für die *Pterodaclylen*. Bei Plieninger (1907, p. 298) finde ich aber die Angabe, daß bei ersteren vielleicht alle Rippen zweiköpfig waren, bei letzteren sicher die meisten. Aus obigem ist die Annahme für *Rhamphorhynchus* widerlegt und ähnlich sind die Verhältnisse auch bei den *Pterodactylen* gewesen.

III. Schultergürtel.

(Fig. 21.)

Beim Wiener Exemplare sind die Elemente beider Schultergelenke erhalten; von links ist Scapula und Coracoid in normalem Zusammenhange vorhanden, die Scapula quer über der Wirbelsäule liegend, das Coracoid im Anschlusse an das Sternum. Von rechts sind beide Teile zerfallen, der distale Teil der Scapula liegt parallel zur Wirbelsäule, der proximale wird vom Humerus verdeckt, während das Coracoid auf der linken Körperseite liegt, sein proximaler Teil unter der linken Scapula, der distale unter dem 8. Halswirbel und dem Haufwerk zusammengeschwemmter Rumpfwirbel rechts von ihm.

Scapula und Coracoid besitzen jone Form, die schon Theodori (p. 25) beschrieben und (Taf. I, Fig. 2, B, 7—10) abgebildet hatte. Ersterer ist ein schlanker, säbelförmiger, distal verbreiterter Knochen, letzterer kürzer, distal etwas weniger, proximal dagegen stärker verbreitert und von leichter Biegung. Die Fossa glenoidalis, begrenzt von den beiden Labren (glen. scap. und glen. cor.) wird von der Scapula allein gebildet, was nicht bei allen Flugsauriern der Fall ist. Die Stellung der Scapula in bezug auf die Wirbelsäule ist, soweit mir bekannt, nur selten in ungestörter Lage erhalten geblieben. Die Vorderextremität wurde mitsamt der Flughaut im bewegten Wasser beim Mazerationsprozeß sicher aus dem Gelenk herausgelöst und damit auch der Schulterbogen von der Wirbelsäule abgetrennt.

Die Normalstellung ist wohl vogelähnlich gewesen, distal an die Körperachse angelegt, proximal ziemlich weit für die Kapazität des Brustkorbes auseinander tretend. Scapula und Coracoid sind bald ständig synostosiert, bald weniger fest verwachsen oder vollkommen getrennt. Da bei der gleichen Art sowohl das eine wie das andere beobachtet wird, scheint die Synostose ein Altersmerkmal zu sein. Stärker gekrümmt ist immer der längere Knochen, die Scapula, und zwar in der Gelenkgegend, weniger das kürzere Coracoid; beide zeigen auf der inneren, der Körperseite, eine gerundete Umrißlinie, die je nach der Lage der Schulterbogenstücke besser oder schlechter hervortritt. Besonders gut bei Dimorphodon macronyx Buckland (1829, Taf. 27), Rhamphorhynchus Gemmingi Wagner (= longimanus Wagner 1860, Taf. 17, Münchener Exemplar). bei Plieninger (1907, Taf. 17, Stuttgarter Exemplar), H. v. Meyer, Faun. d. Vorw. (Taf. 10, Fig. 1, Haarlemer Exemplar). Noch

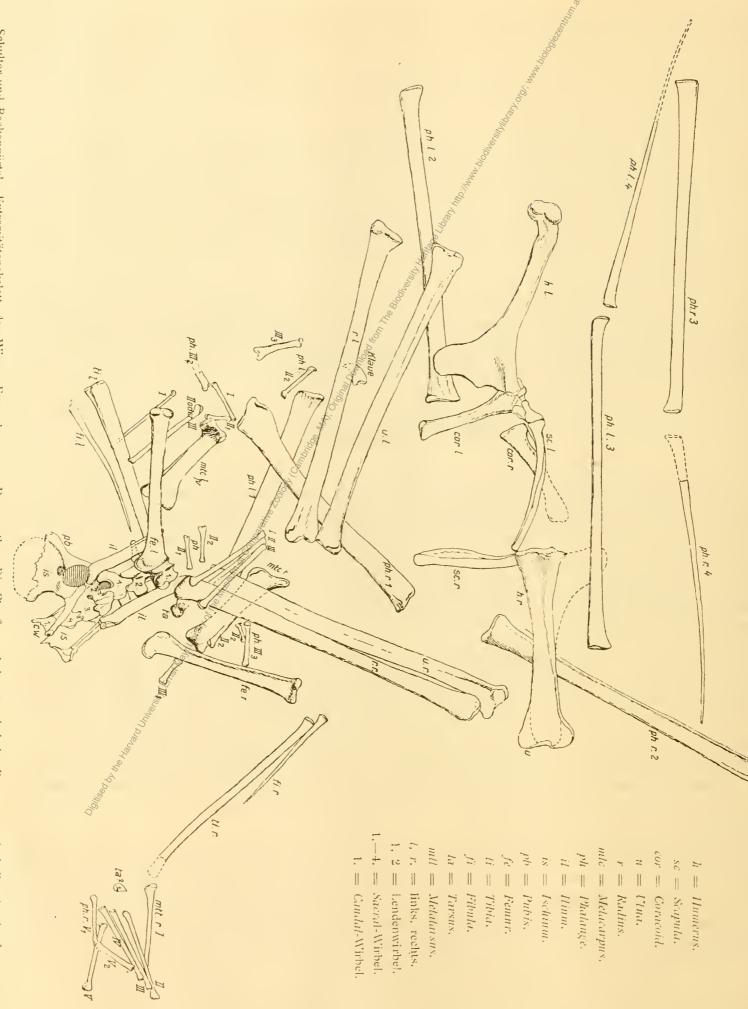


Fig. 21.

Schulter und Beckengürtel. Extremitätenskelett des Wiener Exemplares von Dorygnathus. Die Flugfingerphalangen sind der Raumersparnis halber in der Lage etwas verändert. Um weniger als 1/3 der nat. Gr. verkleinert.

breiter gerundet, nur im inneren Gelenkteile etwas geradlinig abgeändert, ist dieser Verlauf bei den Pterodactylen, u. zw. besonders gut zu sehen bei Pt. suevicus Quenst. (Plieninger, 1907, Fig. 22, 23), Pt. longicollum H. v. M. (ibid. Fig. 31) Nyctosaurus gracilis Williston (1903, Taf. 43, Fig. 6) oder Pteranodon ingens Eaton (1910, Taf. 17, Fig. 1), auch bei Ornitocheirus Sedgwickii Owen (Monogr. Suppl. 1, Taf. 3, Fig. 1).

Die humerale Gelenkpfanne wird sicher bei allen älteren Rhamphorhynchiden von der Scapula allein getragen und auch das Labr. glen. cor. liegt auf ihr allein. Erst bei Rh. Gemmingi des Tithon (Münchener Exemplar 1. c., Stuttgarter Exemplar 1. c.) rückt es nach abwärts, mehr auf die coracoidale Seite, deren Labrum nun vom Coracoid bestritten wird. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Pterodactyliden; bei ihnen wird die Gelenkpfanne für den Humerus von beiden Schulterknochen gebildet und die beiderseitigen Randwülste liegen auf der Scapula und dem Coracoid, wie wir sowohl bei den Tithonformen Pt. longicollum und suevicus als bei jenen der Unter- und Oberkreide Ornithocheirus Sedgwickii, Pteranodon ingens und Nyctosaurus gracilis sehen.

Zuweilen tritt hier noch eine Art Verstärkung der Gelenkpfanne in Form einer inneren Leiste auf, welche den Scapula-Covacoid-Bogen verstärkt und auch durch ein Foramen perforiert sein kann, wie wir bei Pteranodon ingens oder Nyclosaurus gracilis beobachten können.

So wie die Größe des Winkels schwankt, unter welchem Scapula und Coracoid zu einander gestellt sind, ebenso schwankt auch die Spannweite des Schulterbogens betreffs Höhe und Weite sowie ihr Verhältnis zum Humerus, was besser bei Besprechung desselben vorgebracht werden wird. Auffallender Weise sind in der Knochenbreccie von Banz, aus welcher das alte Theodorische Material stammte, die Schulterblätter von »mehreren Exemplaren« (p. 25) erhalten geblieben. Auf Theodoris, Taf. 1, gehört sicher Fig. 2B dem einen, Fig. 7, 8, 9 dem zweiten Exemplare, Fig. 10 möglicherweise wieder dem ersteren an, wie die erheblichen Größenunterschiede zwischen ihnen verraten.

IV. Vorderextremität.

Erhalten sind der Humerus von links und rechts, je auf ihren Körperseiten, ungefähr in der normalen Schulterhöhe liegend; ferner Ulna-Radius, ebenfalls von beiden Seiten und so ziemlich auf diesen auch gelagert; der Carpus beider Seiten ist zerfallen und nur einzelne Elemente desselben sind im Knochenhaufwerk (oberhalb des Beckens) erkennbar; je 2 Metacarpalia liegen neben dem Flugfinger-Metacarpus, dessen rechter z. T. aus dem Haufwerk hervorsieht. Vom linken Flugfinger liegt Phalange 1 mit dem Metacarpalgelenk ebenfalls in der Knochenanhäufung, ziemlich rechtwinkelig unter dem rechten Unterarm, Ph. 2-4 (letzterem fehlt die Spitze) sind vorhanden und reihen sich, auf der linken Körperseite liegend, so ziemlich aneinander; vom rechten Flugfinger liegt das 1. Phalangen-Glied mit der proximalen Gelenkpfanne links von der Körperachse und gegen aufwärts gerichtet; ihm folgen sodann Ph. 2-4 über den Kopf hinaus ebenfalls nach aufwärts gewendet. Im Großen und Ganzen sind also die Vorderextremitäten gut erhalten und bis auf Carpus, Metacarpus und Krallenfinger mit Sicherheit rekonstruierbar.

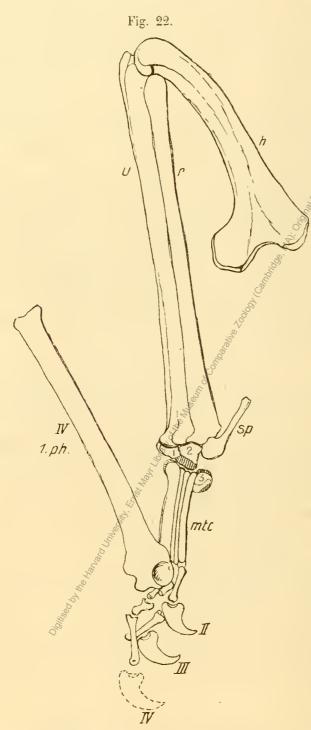
1. Humerus.

(Fig. 22.)

Der Humerus ist ein im Vergleich zum Unterarme kurz gedrungener Knochen, proximal breitflügelig mit leicht geschwungenem Schafte und gut entwickelten distalen Gelenkköpfen für Ulna und Radius. Zur richtigen Auffassung der Lage des Humerus im Skelette unseres Exemplares geht man vom linken Coracoid aus. Es liegt in Bezug auf das Sternum so ziemlich in natürlicher Lage und ist, um richtig zu stehen, nur um weniges distal nach rechts zu verschieben. Da wir das Schultergelenk

von oben sehen, ist die Scapula fast um 90° herab in der Richtung der Körperachse zu drehen; ähnlich auch der Humerus, aber um 180° nach aufwärts, weil wir auf der Platte seinen Processus lateralis nach abwärts gerichtet und die Gelenkrollen dorsal liegend sehen, während sie in Normalstellung ventral gerichtet liegen und der Proc. later. nach aufwärts stehen muß. Dementsprechend liegt der rechte Humerus richtig, mit der Außenseite nach außen, nur ist er verquetscht, weshalb sein distales Gelenk zu breit erscheint und sein Proc. later. anscheinend weggebrochen ist.

Die Form des *Humerus* hat dieselbe Gestalt, welche wir am *Dorygnathus-Humerus* bei Theodori (l. c., Taf. I, Fig. 11) schon kennen gelernt haben, charakterisiert durch eine ziemlich



Rechte Vorderextremität des Dorygnathus-Exemplares der Universität Löwen; nat. Gr.

einseitige Gestalt, im Vergleiche zum *Proc. medial.* mit weitausladendem *Proc. later.*, schlankem Schaft und kleinem kugelgelenk. Angenommen, daß der Schulterbogen (Fig. 9) zum gleichen Exemplare gehöre, wie der eben genannte *Humerus*, dann besteht zwischen diesem und dem neuen Wiener Exemplare ungefähr das gleiche Verhältnis zwischen der Länge des *Humerus* und der Höhe des Schulterbogens.

Vergleichen wir in derselben Weise die anderen Flugsaurier, dann finden wir, daß sich dies Verhältnis entweder durch Verkürzung des Humerus oder durch Verlängerung der Knochen des Schulterbogens verändert. Unter den Rhamphorhvuchen hat der unterliassische Dimorphodon¹ den längsten Humerus, welcher sich bei ähnlichem Größenverhältnisse der Schulter schon beim oberliassischen Dorvguathus etwas verkürzt. Unter den oberjurassischen Formen ist er bei Rh. Gemmingi noch stärker reduziert, am stärksten bei Rh. Kokeni, bei dem zugleich die Schulterelemte verlängert zu sein scheinen. Die oberjurassischen und oberkretazischen Pterodactylen zeigen ähnliche Maßverhältnisse wie die unterjurassischen Rhamphorhynchen: einen langen Oberarm und verhältnismäßig kurzen Schulterbogen, z. B. bei Pt. suevicus Quenst., longicollum Meyer, Nyct. gracilis Will, und erst bei Pteranodon ingens Marsh finden wir eine relative Vergrößerung der Schulter neben einer Verkürzung des Oberarmes. Der jüngste Plerodactvlide erreicht also die gleichen Verhältnisse erst in der Oberkreide, welche die Rhamphorhynchiden schon im Oberjura ausgebildet hatten. Daß dies mit der Flug- oder Segelfähigkeit im Zusammenhange stand, erscheint naheliegend.

Im Banzer Materiale Theodori's waren 2 *Humeri* vorhanden, von denen einer (Taf. 1, Fig. 11A-F) abgebildet worden ist, welcher einem erheblich größeren

Exemplare angehörte, als es das Wiener ist, was auch aus den Dimensionen seines Schulterbogens hervorgeht. Außerdem befinden sich in der Tübinger Universitätssammlung noch zwei Holzmadener Platten (Plieninger 1907, p. 228, Taf. 15), welche lediglich Extremitätenknochen aufweisen. Auf der abgebildeten sind beide *Humeri* erhalten, die einem etwas kleineren als dem Wiener Exemplare angehören.

¹ Für hier und im folgenden gelten die früheren Literaturangaben.

2. Ulna und Radius.

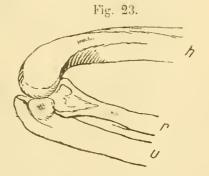
Beim Wiener Exemplare sind die Knochen beider Unterarme erhalten. Sie liegen rechts und links von der Körperachse paarweise beisammen und reichen bis in die Rumpfwirbel-Lage.

Vom linken Unterarme liegt das Distalende nach auf- und auswärts, das Proximate nach einwärts in die Wirbelregion; er ist daher in das Oberarmgelenk nur dann richtig einzulenken, wenn er aus der Ebene heraus um das Distalende und um zirka 180° gedreht wird; dann niegen die jetzt die Innenseite zeigenden Ulna und Radius richtig, die Ulna aus- und der Radius einwärts und zeigen die Oberseite. Beide sind annähernd von gleicher Stärke, doch die Ulna der etwas stärkere Knochen besonders in der Proximalregion. Da beide aber in einem stumpfen Winker zueinander stehen, wird je nach der zufälligen Lage der Einbettung mitunter sogar der Radius als der stärkere Knochen erscheinen können. Auf jeden Fall ist die Ulna etwas länger und ragt wegen des Oberarmgelenkes distal etwas über den Radius vor, während dieser wieder im Carpalgelenke, allerdings nur um weniges, vorragt.

Vom rechten Unterarme liegen die Knochen in normaler Skelettlage nebeneinander und zeigen die Innenseite. Da der Radius außen, die Ulua innen liegt, sind sie et en zirka 180° um die Ulua-

Achse herumzudrehen. Von beiden Armen sind, wahrscheinlich durch den Druck der emporragenden Flügelflächen bei der Mazeration zuerst die Muskeln und die Verbindung im Ellenbogengelenk gerissen.

Ein Olecranon ist nirgends recht nachzuweisen, war höchstens als kleines Sesambein vorhanden und vielleicht auch deshalb nicht einmal nötig, weil die Ulua zur Aufnahme des ulnaren Humerus-Condylus entsprechend schräg gestellt und ausgeschnicken war. Das ist schön zu sehen am rechten Arme des Dorygnathus-Exemplares der Universität Löwen (Fig. 22), von dem wir auch eine photographische Reproduktion auf Taf. II bringen, und am Campolognathus-Exemplare des Berliner Museums für Naturkunde (Fig. 23).



Rechtes Oberarmgelenk von Campylognathus Zitteli Plien., Berliner Exemplar; nat. Gr.

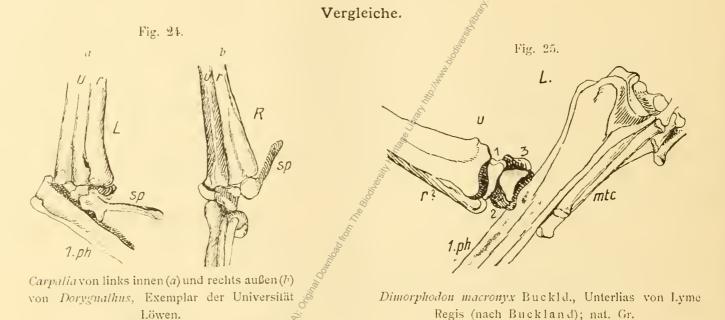
Vom alten Banzer Materiale wird durch Theodori Ulna und Radius von beiden Körperseiten abgebildet (Taf. II, Fig. 8—10). Das Verhältnis zwischen Humerus und Ulna—Radius ist hier wie 1:1:3; beim Wiener Exemplare wie 1:1:4, beim Löwener Exemplare wie 1:1:4 und beim Berliner Exemplare wie 1:2. Diese merkbaren Unterschiede sind wohl kaum als spezifische, sondern vielmehr nur als individuelle, vielleicht sogar als sexuelle zu deuten, wenn sie nicht zum Teil auf Zufälligkeiten der Einbettung zurückzuführen sind. Auch auf der früher erwähnten Tübinger Dorggnathus-Platte sind beide Unterarmknochen von beiden Seiten erhalten.

\$3. Carpus und Spannknoehen (Pteroid).

Die Carpalknochen sind im Zusammenhange beim Wiener Exemplare nicht erhalten; sie dürften verstreut unter dem aus Wirbeln, Rippen, Phalangen und Metatarsen gebildeten Haufwerke rechts oberhalb des Beckens zu finden sein. Theodori lag ein gerundet-trapezförmiges Carpale vor (l. c. Taf. II, Fig. 1, A-G), das nach der Gestalt und den deutlichen Articulationsflächen für Ulna und Radius (Fig. 1, C) zu schließen, das große Element der proximalen Reihe gewesen sein muß. Dasselbe ist nach Plieninger (1907, p. 232) auch auf der einen Tübinger Dorygnathus-Platte erhalten.

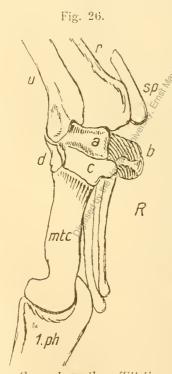
Beim Löwener Exemplar sind die Carpalia beider Seiten vollständig vorhanden. Die Photographie zeigt sie aber nicht mit genügender Klarheit. Ich glaube, so wie es die Skizze (Fig. 24) andeutet, 3 Carpalknochen zu sehen, von denen 1 und 2 unter *Ulna* und *Radius* liegen, deren Beweglichkeit im Carpalgelenke sie ermöglichen. Sie sind aber anscheinend etwas aufeinander geschoben, weil ihre Längenerstreckung erheblich kleiner als jene von *Ulna* + *Radius* ist. Unter dem inneren Metacarpale

liegt rechts ein mehr weniger gerundeter Knochen, welcher wohl dass 3. Carpalelement vorstellt. Zwischen 2 und 3 liegt der sogenannte »Spannknochen« für das Halspatagium, welcher von Einzelnen als Schnenverknöcherung gedeutet wird und distal nicht, so wie zumeist, kurz gerundet ist, sondern eine nach außen gewölbte und nach innen abgeflachte, etwas konkave, verbreiterte Gestalt besitzt,



welche so aussieht, als wenn der Spanaknochen mit einem 4. Carpalelemente verwachsen wäre. Von links ist er und sein Basalstück von finen zu sehen (Fig. 24 a), jedoch fehlt, oder ist durch die erste Phalange des Flugfingers verdeckt, der rechts vorhanden gewesene 3. Carpalknochen.

Das Carpalgelenk der Pterosaurier ist bisher in oft stark abweichender Form dargestellt worden, weshalb in der Folge über den heutigen Stand unserer Kenntnis diesbezüglich berichtet werden soll. Wir beginnen mit den Rhamphorhynchiden: bei (Fig. 25) Dimorphodon macronyx Buck-

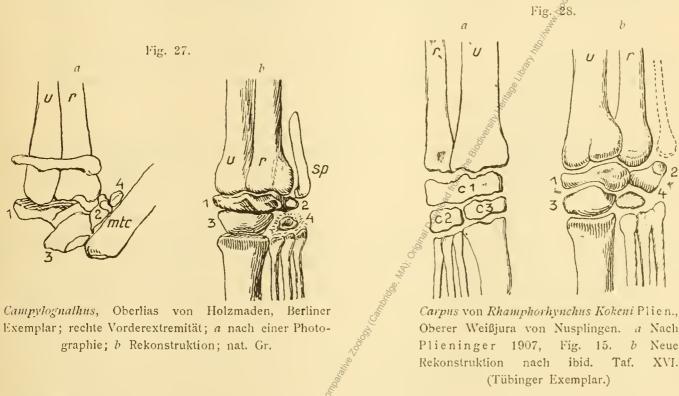


Campylognathus Zilteli Plien., Oberlias, Holzmaden, Plieninger).

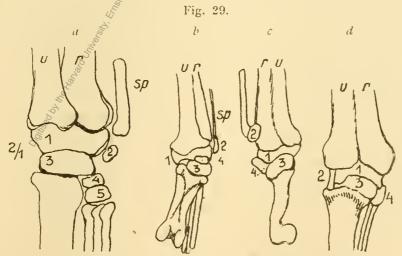
lang (1835) werden im Texte (p. 221, Taf. 27, Fig. f-i) 4 Carpalia beschrieben, von denen 3 beisammen liegen, ein 4. Carpale-ähnliches Stück (1 bei Buckland) aber abseits gelangte. Deshalb vermute ich, daß es kein Carpale, sondern die distale Gelenkrolle des Metacarpus 4 ist; 1 dürste das Ulnare, 3 das herausgedrängte und verschobene Radiale, 2 das große distale Carpal-Stück sein. Owen (Lias-Format. III, p. 76, Taf. 19) gibt ebenfalls an, daß der Carpus proximal sowie distal aus je einem großen und kleinen Stücke bestehe. Daß jener Knochen, der neben und unter der Ulna auf Owen's Abbildung hervorkommt, nicht als Pteroid, sondern als Radius anzusehen ist, erscheint mir zweifellos, denn sonst säße das Pteroid an der Ulna! Auffallend ist in Owen's Rekonstruktion (Taf. XX), daß im rechten Carpus 4, im linken nur 3 Carpalia angenommen werden und radial liegt beiderseits ein zweigliedriger Spannknochen. Von Campyloguathus Zitteli (Fig. 26) ist von Plieninger (1907, p. 212, Fig. 4) ein anscheinend guter Carpus abgebildet worden, welcher aus 4 Stücken a-d besteht, und zwar proximal sowohl wie distal aus je einem größeren und kleineren Stücke: a ist das größere Element und liegt unter Ulna und Radius, an das sich aus- und abwärts, b das kleinere Proximalstück, das nur etwas kürzer als a, aber bedeutend höher ist, anschließt und radial hervortritt, somit wahrscheinlich in Stuttgarter Exemplar (nach Beziehung zum Spannknochen stand. In der Distalreihe liegt d ein kleines, aufgestelltes Stück zwischen Ulna und dem Oberrand des Flugfinger Metacarpus,

rechts neben ihm c das größere Distalstück, welches also über dem Flugfinger und den drei weiteren Metacarpalien eingesetzt war.

Ich muß gestehen, daß ich diese Ansicht deshalb nicht teilen kann, weil es sonst nicht wieder vorkommt, daß der Flugfinger-Melacarpus mit seiner enormen Beanspruchung durch die Flügel statt wie sonst an einem größeren Stücke, hier halb an einem kleinen, auf der Schmalseite stehenden Carpalknochen und halb an einem andern artikuliert, welcher noch die Gelenkfläche von den drei weiteren Metacarpalien zu bilden hat. Es muß daher unbedingt ein Beobachtungsfelster vorliegen, der desto plausibier wird, wenn man bedenkt, daß dieser Knochen direkt bewegungshindernd wirken müßte.



Im Berliner Museum für Naturkunde liegt ein recht gutes, derzeit noch nicht abgebildetes Campylognathus-Exemplar, dessen Carpus (Fig. 27 a, b) hier abgebildet wird. Rekonstruieren wir denselben, dann liegt wie bei Dimorphodon ulnar je ein größeres Carpalstück in der Proximal- und Distalreihe (1, 3), an welch letzterem der Flugfinger-Metacarpus artikuliert, während radial ein kleinerer Knochen sich z. T. unter 1 einschiebt und eine knopfartige Artikulationsstelle für den Spannknochen hat, während 4,



Carpus von Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. Meyer; a nach H. v. Meyer (Palacontogr. Bd. VII, Taf. XII, $\frac{2}{1}$ der nat. Gr.); b rechte und c linke Extremität des Heidelberger Exemplares nach H. v. Meyer (Fauna d. Vorw., Taf. IX); d Münchener Exemplar nach Plieninger (Palacontogr. Bd. 48, p. 72).

vielleicht von einer größeren Knorpelmasse umhüllt, als Artikulationsstück für den Metacarpus 3-1 funktionierte. Das aufgestellte Stück d (bei Plieninger) fehlt.

Von den Rhamphorhynchiden des Tithon sind ebenfalls bei einzelnen die Mittelhandknochen gut erhalten. Plieninger (1907) beschrieb sie von Rh. Kokeni (p. 250, Fig. 15, Taf. 16). Er fand nur

3 Carpalia: ein großes proximales für Ulua und Radius, wobei zu Bedenken ist, daß jegliche Einlenkungsmöglichkeit für den Spannknochen dann fehlen würde und distal ein kleineres und größeres Carpale für die Metacarpalia; alle sind mehr weniger kubisch geformt. Vergleicht man aber damit die Carpalia, von Taf. XVI, dann kommt man zu einem wesentlich anderen Resultate. Es hat den Anschein, als wenn links 4 Carpalia zu finden wären, die aber fast alle von oben zu sehen sind, und zwar ein großes Carpale unter der Ulua liegend, ein kleineres unger dem Humerus, von diesem durch einen Metacarpus getrennt, liegen zwischen ihm und dem Flugfinger-Metacarpale ein großes und ein kleines. Diese beiden dürften die distalen Carpalia sein, die ersteren demnach die proximalen und am kleinen proximalen glaubt man an dem ziemlich spitz zulanfenden Ende eine knopfartige Verdickung zu sehen. Ich habe auf Fig. 28 Plieninger's und meine Rekonstruktion nebeneinander dargestellt Da die Knochen, wie gesagt, von oben zu sehen sind und hier von der Seite dargestellt werden mußten, bleibt natürlich die Umrißform problematisch.

Vom häufigen Rh. Gemmingi H. v. M. sind ebenfalls mehrere Exemplare derart erhalten, daß eine direkte Beobachtung möglich ist, jedoch ist erstaunisch, daß es Niemand bisher aufgefallen ist, daß alle Handwurzeln derselben nicht unbedeutend in Stellung und Anzahl der Carpal-Elemente differieren (Fig. $29 \, a - d$).

Nach H. v. Meyer (Palaeontogr. Bd. VIE p. 85, Taf. 12) besteht der Carpus (Fig. 29 a) aus einem großen, unten konkaven proximalen Stücke (1), nächst dem ein kleiner Knochen für die Spannknochenartikulation liegt (2); unter dem großen liegt ein linsenförmiger (3) in der Distalreihe, neben und unter welchem zwei kleinere Knochen (4, 5) für die Gelenkung der dünnen Metacarpalia liegen. Sie drücken in ungewöhnlicher Weise diese Megacarpalia nach abwärts, und deshalb erscheint diese Auffassung fraglich.

Das Heidelberger Exemplar Ast von H. v. Meyer (Fauna d. Vorw., p. 70, Taf. 9) beschrieben worden (Fig. 29 b). Es liegt ein großes Proximalstück (1) unter Radius und Ulua längs ihrer ganzen Breite, welches auf der Unterselle wieder konkav für das große Element der Distalreihe (3) gestaltet ist. Oben ist ein kleiner Knoches (2) für die Artikulation des Spannknochens vorhanden und am linken Arme auf den Radius gerutscht, unten kommt ein etwas größerer Knochen (4) für die Gelenkung der 3 Metacarpalia in Betracht.

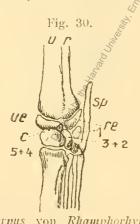
Das wäre also eine ganz normale Ausbildung des Carpus. Plieninger (Palaeontogr., Bd. XLVIII, p. 72) bildete den Carpus eines neuen Münchener Exemplares ab (Fig. 29c), welcher dadurch auffällt, daß er dasselbe, auf die Schmalseite gestellte Carpalstück enthält, das

> Plieninger schon 1894 von Campylognathus Zitteli angenommen hatte. Wieder fehlt jede Möglichkeit der Einlenkung des Spannknochens, während die Größen-

verhältnisse der Carpalia als normale zu bezeichnen sind.

Die Abbildung des v. Zitte ischen Flügelexemplares aus der Münchener Sammlung (Palaeontogr., Bd. XXIX, Taf. 10) ist in den Schatten zu schwarz, um den Carpus beobachten zu können. E. v. Stromer hat ihn (1913, II, p. 57) beschrieben, doch kann ich mir keine rechte Vorstellung davon machen. Es heißt dort: »An die Ulna und einen Teil des Radius sehe ich ein breites und kurzes Carpale angeschlossen und an seine konkave Distalfläche ein ebenso breites aber ein wenig längeres, an dessen ebener Distaltläche das Metacarpale des Flugfingers gelenkt. Zwischen dem schmaleren Ende des Radius und den Basen der drei dünneren Metacarpalia erkenne ich, aber nur undeutlich, ein kleines distales Carpale und ein langgestrecktes, nicht breiteres proximales, an dessen Radialseite der Spannknochen gelenkt.«

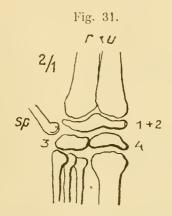
Dies heißt, daß proximal ein großes Element liegt und unter diesem ein größeres distales; also eine auffallende Umkehrung der gewohnten Größenverhältnisse! Außerdem kommen im Carpus noch



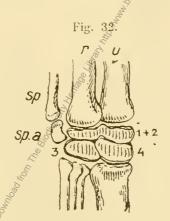
Carpus von Rhamphorhynchus longicandatus v. Amm. (= longicandus Mstr.) Münchener Exemplar in 3, der nat. Gr. (nach K. v. Zittel, Palaeonlogr. Bd. 29, Taf. XI).

zwei kleinere Elemente vor, von denen das proximale größer als das distale ist, an welch ersterem der Spannknochen artikuliert, während der kleinere der Gelenkung der drei Melacarpalia dient Auf jeden Fall haben wir wieder 4 Carpalia.

Fassen wir die Resultate dieser Beobachtungen bei den Rhamphorhynchiden kurz zusammen, dann ergibt sich, daß ihr Carpus aus 4 Elementen besteht: auf der Außenseite liegen 2 größere übereinander: das proximale, welches an der Ulna, zum Teil auch am Radius geienkt, farunter das distale für die Gelenkung des Flugfinger-Melacarpale; auf der Innenseite liegt ein kleineres Stück in der

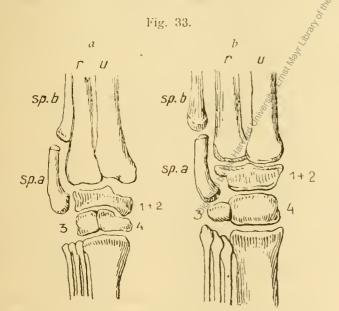


Carpus von Pterodactylus Kochi Wagl. Rekonstruktion nach der Abbildung H. v. Meyer's (Fauna d. Vorw., Taf. III, Fig. 1); 2, der nat. Gr.

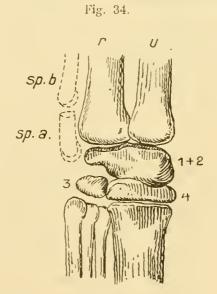


Dasselbe nich der Abbildung des Münchener Exemplares bei Plieninger (Palaeontogr. Bd. 48, Taf. IV); $\frac{2}{1}$ der nat. Gr. — & sp Spannknochen, sp. a Basalstück desselben.

Proximalreihe, an dessen Seite der Spannknochen herantritt, und unter jenem ein etwas größeres Stück in der Distalreihe für die Gelenkung der drei dünnen Metacarpalien. Größenverhältnisse und Umrißformen der Carpal-Stücke variieren und bei alter Individuen kann es ebenso zur Synostose der Elemente der beiden Reihen kommen, wie sich bei jungen noch diskrete Elemente finden können. So wenigstens möchte ich die fraglichen 6 Elemente im Carpus des Rh. longicandalus Ammon (Zittel, Palaeontogr., Bd. XXIX, Taf. XI) deuten, den wir in dreifacher Vergrößerung auf Fig. 30 bringen. Wir



Carpus von Plerodactylus sucvicus Quenst. a nach Plieninger (1907, Fig. 25), b neue Rekonstruktion nach ibid. Taf. XVIII (Tübinger Exemplar); nat. Gr.



Carpus von Plerodaclylus longicollum II. v. M. Neue Rekonstruktion nach dem Stuttgarter Exemplare (Plieninger I. c., Taf. XIX). sp.a Basalstück, sp.b Spannknochen.

sehen deutlich in der Proximalreihe ein *Uluare* und *Radiale*, in der distalen ein größeres äußeres Stück, das wohl aus 5 + 4, daneben ein ebensolches inneres aus 3 + 2 entstandenes; zwischen beiden Reihen liegt in der Mitte ein kleines Zentrale und auf der Innenseite ein kleines als 1 zu deutendes Stück der Distalreihe, an welchem der Spannknochen gelenkt.

Werfen wir noch einen Blick auf die *Pterodactyliden*. Sie sind gleichzeitig mit den jüngeren *Rhamphorliynchiden* im oberen Weißjura aufgetreten, zeigen aber ebense wie im allgemeinen Skelettbaue auch im Detail des *Carpal-*Gelenkes deutliche Unterschiede.

Schon beim Pt. longirostris Cuvier's ist auf der Darstellung H. v. Meyer's (Fauna d. Vorw., Taf. II, Fig. 1, p. 28) eine kleine Anzahl von Knöchelchen in der Händwurzel zu sehen, die aber nicht im Detail wahrnehmbar sind. Besser ist dies an Pt. Kochi Wag l. (Münchner Exemplar?) in H. v. Meyer's Darstellung (l. c., p. 37, Taf. III, Fig. 1) zu sehen. Hier sind deutlich ein großes proximales und zwei kleinere distale Stücke erkennbar (Fig. 31), an deren innerem der Spannknochen einlenkt. Noch besser ist dies am neuen Münchener Exemplare zu sehen, welches Plieninger (1901, Taf. IV), beschrieben hat. Er gibt (p. 72) ebenfalls 3 Carpalia and oben ein großes, unten 2 kieinere Stücke, welche auf der Platte vollkommen geschlossen, von der Fechten Seite vorhanden sind. Ich finde aber daselbst (siehe Fig. 32) noch ein viertes, ein wenig zugespitztes Stück, der Ulua anliegend und fasse es als Basalstück des Spannknochens auf, das wir Besonders schön an Quenstedt's Pt. suevicus (Plieninger 1907, Taf. XVIII) erhalten finden Plieninger hat vom linken Handgelenk eine Rekonstruktion (p. 271, Fig. 25) gegeben (siehe sunsere Textfigur 33, a), die nach meiner Auffassung deshalb nicht vollkommen entsprechend ist, weif die angenommene Form der Carpalia nicht jener von Taf. XVIII entspricht. Ich habe daher (Fig. 33, b) eine andere Zusammenstellung der Carpal-Elemente versucht. Bei diesem Exemplare ist, wie gesigt, der Spannknochen ausgezeichnet zu sehen. Er besteht aus einem langen, dem Radius verkehrt angelegten Knochen mit deutlichem Gelenkkopf an der Basis. Im Carpus liegt aber noch ein kurzer, kräftiger Knochen mit zwei Gelenkköpfen (oben und unten), den Quenstedt mit »k« bezeichnet, nicht orientieren konnte und den Plieninger der zweiten Carpal-Reihe zuwies, aber Aann die Frage offen läßt, ob er als Carpale oder Metacarpale

Fig. 35.



Carpus und Basalstück des Pteroids von Ornithocheirus sp. des Upper Greensand von Cambridge (Cenomar), nach Seeley Dragons of the Air, p. 134.

aufzufassen sei. Dieser Knochen hat weder mit dem einen noch mit dem anderen etwas zu tun, sondern ist der abgegliederte Gelenkteil des Spannknochens, welcher am Innenrande des Carpus einlenkt. Daß er nur so gedeutet werden kann, ergibt sich klar aus seinem Auftreten bei den Pterodactylen der Kreide. Auch bei Pt. longicollum H. v. M. i finden wir ebenfalls 3 Carpalstücke, doch ist leider das Basale des Spannknochens nicht zu sehen und letzterer selbst nur zum Teil erhalten. Ich habe auch von diesem Carpus (Fig. 34) eine Rekonstruktionsskizze gegeben.

Eine bedeutsame Weiterbildung vollzieht sich bei den Kreideformen, bei denen in der Distalreihe die zwei Stücke zu einem einzigen verschmelzen, so daß bei ihnen der *Carpus* nur mehr aus zwei Platten besteht.

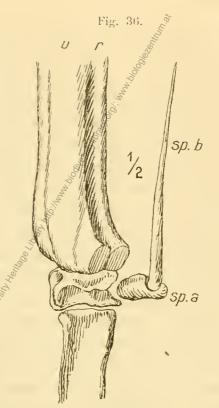
Seele 1 (Fig. 35) hat von Oruithocheirus aus dem Cambridge Upper Greensand das Carpal-Gelenk in skazzenhafter Form abgebildet; beide Carpal-Stücke kommen gut zur Geltung. In einem Falle fand Seele y zwei Suturen in dem distalen Stücke, das somit aus drei Elementen entstanden ist. Links vom Carpus liegt aber noch ein dritter Knochen, den schon Cope als Basalstück des Pteroids gedeutet hatte, Seele y (p. 123) aber dennoch als drittes Carpale ansah. Wir finden ihn auch bei Nyctodactylus aus der amerikanischen Nyobrara Group (zwischen Turon und Senon) wieder. Seele y fand eine Analogie zwischen der Stellung der Metacarpalien der Flugsaurier und den Metatarsalien des Känguruh heraus und kam auf diesem Wege zu den sonderbaren Rekonstruktionsbildern der springenden Flugsaurier, von denen er mehrere (l. c.) rekonstruierte, welche wir auch noch auf späteren Habitusbildern anderer Autoren finden. Ganz ähnlich wie beim englischen Oruithocheirus ist auch die Ausbildung des Carpal-Gelenkes bei den jüngsten Pterosauriern, zum Beispiel dem genannten Nyctodactylus gracilis Marsh (Williston 1903); auch hier (Fig. 36) schließen die beiden Carpalia eng zusammen,

¹ Plieninger, I. c., Taf. XIX.

² Dragons of the Air, p. 124.

bilden gewissermaßen ein Ganzes und scheinen besonders an der proximalen Artikulationsfläche Bewegungsfähigkeit besessen zu haben, was sich durch die enormen Gelenkflächen an Ulua und Radius ausdrückt; erheblich geringer scheint sie an der distalen ausgebildet gewesen zu sein. Auch bei diesen Formen tritt ein Basalstück des Pteroids auf, das seitlich zwischen den beiden Carpal-Platten einlenkt, einen gelenkartigen Ausschnitt für das peitschenförmige lange Pteroid besaß, das an der Basis abgerundet und für die Artikulation geeignet verdickt war (vergl. Williston, 1. c., Taf. LXII, Fig. 5).

Die Tendenz der Umwandlung des Carpal-Gelenkes vom Lias bis in die Oberkreide scheint mir also dahin zu zielen, die leichte Beweglichkeit in ihm allmählich zu verringern, sodaß die Abbiegung des Flügels nicht mehr an diesem, sondern einerseits am Unterrande (Nyctodactylus) andrerseits am Metacarpal-Ende (alle anderen Pterosaurier?) erfolgte; dies scheint im Zusammenhange mit dem Leben als Segler gestanden zu sein. Andere, z. B. v. Stromer (1913, p. 58) sind zur entgegengesetzten Auffassung gekommen, daß die Bewegungsfähigkeit im Carpal-Gelenke, respektive an der Unterarmgrenze gering war und zwischen distalem Humerus- und proximalem Flugfingergelenke keine nennenswerte Artikulation mehr erfolgte. Stromer hatte allerdings Rhamphorhynchus im Auge, für den diese Ansicht gewiß



Carpus von Nyclodaclylus gracilis Marsh. Niobrara Group (Turon). Neue Rekonstruktion nach Williston, (1903, Taf. 25. p. 45) in ½ der nat. Gr.

zutrifft, während ich die Abänderungen vom Lias bis in die Oberkreide betrachte und speziell das Endglied dieser Reihe für meine Auffassung maßgebend war.

Der Spannknochen (Pteroid).

Im Anschlusse an die Elemente der Mittelhand ist wohl am besten auch jenes Knochenstück oder Knochenpaar zu besprechen, welches als pannknochen« oder Pteroid bezeichnet wird. Die beiden Ansichten, daß er der, dem Halse zugewendete, also zurückgebogene fünfte Eingerstrahl, oder eine Neubildung, d. h. eine verknöcherte Sehne sei, widersprechen sich diametral. Schon Goldfuß hat vor 80 Jahren das Auftreten eines » Kalsfittigs« angenommen, der uns aber meines Wissens nirgends so gut erhalten geblieben ist wie die Flughaut. 1

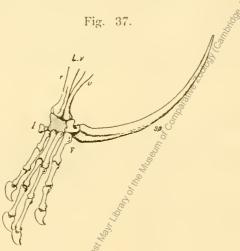
Später, nach Beschreibung der Phalangen, soll auch die Frage, ob wir fünf oder nur vier Fingerstrahlen anzunehmen haben, Besprechung finden, während wir hier die Annahme diskutieren, der Spannknochen sei eine Neubildung.

Das Auftreten derselben in der Handregion ist eine häufige Erscheinung bei den verschiedenen Tiergruppen und wird als Sesambein oder Pisiforme und nur ausnahmsweise als »Sehnenverknöcherung« bezeichnet. Diese Neubildung tritt dann ein, wenn die Hand für irgend einen funktionellen Zweck ausoder umgestaltet, oder wenn die Handfläche vergrößert werden soil, wie wir das am reichsten wohl bei den *Ichlhyosaurieru* oder bei anderen, an das Wasserleben angepaßten Formen finden. Sesambeine können entweder in der Einzahl und dann meist ulnar allein oder ulnar und radial teils in der Einzahl, teils serial untereinander angeordnet sein. Sie sind an die proximale *Carpal*-Reihe angeschlossen, oder stellen sich zwischen dieser und der distalen ein, und im extremsten Falle kann sich Hyperdactylie ausbilden.

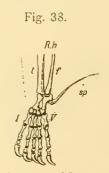
¹ Die einzige Ausnahme scheint der sogenannte → Münchener Flügel « zu bilden, denn K. v. Zittel (Palaeontographica, Bd. XXIX, Taf. X, p. 51) erwähnte Reste des Hals- oder Propatagiums, welches an die drei feinen Metacarpatien angehestet sei. So vorzüglich die Abbildung auch ist, gerade diese Partie läßt sich nicht mit wünschenswerter Deutlichkeit untersuchen, und zwar insbesondere, wie die Beziehung des Spannknochens zum Patagiahrande, wie seine Verbindung mit dem Carpus, und wie die Anhestung des Halspatagiums an die Melacarpatia war.

Genau so ist der »Spannknochen« zu bewerten. Im Handabschnitte ist eine bestimmte Funktion zu erfüllen, das Spannen des Halspatagiums, das von der funktionell voll beanspruchten Hand nicht mehr besorgt werden kann. Deshalb wird eine Neubildung angelegt, und zwar auf der radialen Seite. Bei den älteren Flugsauriern, den Rhamphorhynchiden, ist sie — besonders bei den geologisch ältesten Formen — klein, kurz und vergrößert sich auch bei den jüngsten auf um weniges (Fig. 24—28). Das obere Ende ist abgerundet, anscheinend auch etwas abgeflacht und der sehnige Rand des Halspatagiums war hier angeheftet. Erst bei dem jüngeren Pterosanrier-Zweige, den Pterodactyliden, erlangt der Spannknochen bedeutendere Länge, wird fast gleich lang wie der Unterarm und verlängert sich noch dadurch, daß ein Basalstück angelegt wird, welches überdies die Artikulation mit dem Carpus vermittelt (Fig. 32—36). Am vollkommensten zeigt sich die Funktion dieser Neubildungen bei den »Spannknochen« von Ornithocheirus, Pteranodon und Nectodactylns.

Wir sehen also, daß der Spannknochen morphologisch sehr wohl als Neubildung aufgefaßt werden kann, ja daß diese Deutung nach Analogien bei fast allen Tiergruppen als die einzig richtige erscheint. Ähnliche Neubildungen finden wir auch bei unseren lebenden Fallschirm- und Flattertieren. Bei Anomalurus und Idinrus wird die Flughaut durch einen vom Olecranon ausgehenden Knorpelstab gestützt (nach Hilzheimer), beim Flugeichhörnchen (Pteromys nitidus) finden wir an der ulnaren Seite der Hand einen langen Sporn (Fig. 37) und bei einzelnen Fledermäusen, z. B. Molossus tritt an der fibialen Seite der Hinterextremität zum Spannen der Flughaut zwischen Fuß und Schwanz ein langer, gerader oder gebogener Sporn auf, der zum Unterrande des Patagiums reicht (Fig. 38).



Linke Vorderextremität von Pteromys nitidus (Flughörnchen) nach einem Skelett im naturhistorischen Hofmuseum; nat. Gr.



Rechte Hinterextremität von Molossus rufus nach einer Röntgenaufnahme von Dr. K. Toldt; nat. Gr.

Im Gegensatze hierzu steht aber jene Auffassung, welche in ihm keine Neubildung, sondern eine Adaption des ersten Fingerstrahles erblickt. Außer H. v. Me yer, welcher nur vier Strahlen annahm, huldigen fast alle späteren Autoren der anderen Auffassung, während in jüngster Zeit nur Williston (1911), Abel' (1912) und Jaekel (1915) in der Hand eine Reduktion eben des ersten Fingerstrahles annehmen, für welche das Auftreten einer nach oben wirkenden Sehnenverknöcherung besseren Ersatz biete.

4. Metacarpus.

Ähnlich wie der Carpus ist auch der Metacarpus des Wiener Exemplares zerfallen, aber im Zusammenhalt mit den anderen Dorggnathus-Exemplaren so ziemlich rekonstruierbar.

Der Metacarpus des Flugfingers der linken Seite liegt links oberhalb des Beckens, zum Teil unter dem linken Femur und mit der Unterseite nach oben. Die proximale Gelenkfläche ist verdrückt, war aber sicher breit und etwas vertieft für den großen unteren Carpal-Knochen (vgl. 3 in Fig. 27—29); distal liegen die Gelenkrollen für die erste Flugfingerphalange und sind durch eine breite Furche in der gewöhnlichen Weise getrennt. Links auswärts desselben liegen zwei lange, schmale Metacarpal-Knochen

von verschiedener Stärke aber fast gleicher Länge, und zwar dürfte der schlankere, auswäges liegende Knochen als jener des I. Fingerstrahles, der kräftigere, mittlere als jener des II. oder III. Strahles zu deuten sein. Somit würde ein Metacarpal-Knochen fehlen.

Das rechte Flugfinger-Metacavpale liegt verdeckt in dem Haufwerke von Rippen-, Wirbel- und Extremitätenknochen rechts oberhalb des Beckens. Seine Distalpartie ragt zwischen Unterarmknochen und Femur heraus, die proximale ist nur stückweise zu sehen. Links von Metacarpus IV liegen drei, annähernd gleich lange und gleich dicke Knochen mit verdickten Gelenkenden, die Metacarpalia I—III; die auffallende Schlankheit des linken äußeren Metacarpale (I) ist daher nur durch die Seitenlage bedingt.

Theodori beschrieb (p. 31) und bildete von seinem Banzer Materiale den Knochen des Metacarpale IV von beiden Körperseiten ab (Taf. II, Fig. 2, 3) und ein mager Knochen (ibid. Fig. 4) ist wohl nur als Metacarpale des I., II. oder III. Fingerstrahles zu deuten. Das Aussehen des charakteristischen Flugfinger-Metacarpales ist, abgesehen von seiner kräftigeren Gestalt, entsprechend den größeren Extremitätenknochen, genau dasselbe wie dasjenige des Wiener Exemplares.

Dasselbe gilt von den, an Größe untereinander verschiedenen Exemplaren der Universitäten Löwen und Tübingen sowie vom Berliner Exemplare. Bei allen sind die Metacarpalia I—III auffallend schlank und zart. Nur wenn man jene der Rhamphorhynchiden insgesamt vergleicht und ihre Länge mit jener der Unterarmknochen, dann allerdings ergeben sich Unterschiede; die Länge des Unterarmes ist bei

```
Dimorphodon.... = \dots 2^{1/2} mal der Länge des Metc. IV Campylognathus ... kleiner als 2^{1/2} » * » * » * » * » * Dorygnathus.... = größer als 3 * » * » * »
```

Im Großen und Ganzen bleiben also bei allen Einsformen die Längenverhältnisse zwischen Unterarm und Melacarpus ungefähr dieselben, sie verändern sich aber bei den Tithonformen

unter denen wir solche mit gedrungenerem Armbaue: Rh. Kokeni, Rh. longicandatus, Scaphognathus, von jenen mit längerem Unterarme, respektive verkürzter Mittelhand zu unterscheiden haben, bei denen die Länge desseiben bis auf das Vierfache der Metacarpal-Länge ansteigt, was bei einzelnen Exemplaren des Rh. Gemmingi-Typus der Fall ist. Wie sich die Länge des Armes in den einzelnen Abschnitten zu jener der Mittelhand und mindestens des ersten Flugfingergliedes verhalten, soll die umstehende Tabelle zeigen, in welcher das Flugfinger-Metacarpale = 1 gesetzt ist.

5. Phalangen und Flügel.

Wir haben zu unterscheiden zwischen den drei Krallenfingern und dem Flugfinger, welche betreffs Zahl und Gestalt der Glieder differieren. Wenn wir jenen Fingerstrahl mit I bezeichnen, welcher auswärts liegt und dessen einziges Fingerglied eine Kralle trägt — die Berechtigung dieser Auffassung werden wir später untersuchen —, dann ist die Phalangenformel der Fingerstrahlen I—IV diejenige der Normalhand der Reptilien 2, 3, 4, 4.

Bei den Krallenfingern ist das letzte Glied jenes, welches die Kralle trägt; die ersten Fingerglieder bei II und III sind fast gleich lang und zwischen das untere und obere schaltet sich bei III ein kurzes Zwischenglied ein. Für den Flugfinger scheint keine Regel zu existieren, weil er in seiner Längen-

¹ Münchener Exemplar (= longimanus Wagn.)

² Heidelberger Exemplar.

Vergleichstabelle.

	L i a s							Ober-Jura						
	Dimorphodon тасконук	Wiener Exemplar	Löwener Exemplar	Tübinger Exemplar	Berliner Exemplar	Banzer Exemplar	Campylognathus Zitleli	Rhambelgorhymchus Kokenteren	Rhamphorhynchus Iongicandalus	Palaeontogr. Bd. VII	ffeidelberger Exemplar	Münchener Exemplar	Scaphognathus crassirostris	
Humerus	2.2	2.6	3	3	3	from The	W. (26/17 = 0.6)(1/3)	2.5		3	3	2	3	
Ulna-Radius	2.8	4.8	2 Mosling Compagness 2	Sambnido	1.5 4·5		44	4 · 2	4	4	4.5	3.4	5	
Mlc = 1 ctm		Frinst May Library												
Flugfinger 1. Phalange	University		3	4	4	4		6.5	6	6.1	7.5	5.7	-1	

ausdehnung, wohl durch den Grad der Flugfähigkeit alteriert, vielleicht auch sexuell beeinflußt wird. Es ist z. B. bei Dimorphodon das 3. Glied das längste so wie bei Dorgguathus, bei dem exentuell auch 2 und 3 gleich lang sein können (Berliner Exemplar). Bei den verschiedenen Individuen von Rh. Gemmingi ist das 1. oder 2. Glied, bei Pt. lougicollum das 1., bei Pt. micronyx das 2., aber bei Pteranodon stets das 1. Glied das längste.

Beim Wiener Exemplare (Fig. 21) sind die Phalangen vom I.—III. Strahl auf der Gesteinsplatte verstreut, und zwar liegen zwei größere links vom ersten linken Flugfingerglied, drei kleinere links vom linken Flugfingermetacarpus und ein sechstes Glied unter dem linken Ilium. Von der rechten Körperhälfte liegen zwei größere und ein kleineres rechts vom rechten Flugfingermetacarpale zwei ähnlich große links von den drei Metacarpalien I—III und ein 6. unterhalb des Femur. Auffallenderweise sind die Krallen auf unserer Wiener Platte durchwegs verloren gegangen und besten Falles ist nur eine einzige zu sehen, die zum Teile von der linken Ulua verdeckt liegt. Die vier Eugfingerglieder sind von links und rechts vorhanden, nur ist die linke erste Phalange zum Teile unter dem oft erwähnten Knochenhaufwerke versteckt, die letzte Phalange der rechten und der linken Seite etwas beschädigt, aber in der Länge leicht ergänzbar.

Im Banzer Materiale *Theodoris* sind vorhanden: 2 Phalangenglieder der Krallenfinger (Taf. II, Fig. 5, 6), vom Flugfinger das 1., 2. und 3. Glied (Taf. II, Fig. 7, 13, 14), wenn auch beschädigt, und zwar dürfte Fig. 14 dem 3. längsten Gliede entsprechen. Im Gegensatze zu Theodori habe ich Fig. 8—10 nicht als Flugfingerglieder, sondern als Unterarmknochen aufgefaßt. Gut erhalten sind Krallen und Flugfinger beim Löwener Exemplare, wenn auch etwas verworfen, ebenso beim Berliner Exemplare, bei welchem der Zusammenhang ganz gewahrt ist, während das Tübinger Exemplar (Plieninger 1907, Taf. XV) nur einzelne Fingerglieder ohne Zusammenhalt aufweist.

Im Ganzen sind wir also über die Hand von Borygnathus gut unterrichtet.

a) Kralkenfinger.

Beim Wiener Exemplare dürften die Fingerglieder so zusammenzufügen sein: der links am meisten auswärts liegende und zugleich größte Knochen dürfte das obere Fingerglied von III sein; das obere konvexe Ende gehört für die Kerbe der Kralle, das untere ist konkav für das Oberende des schräg unterhalb liegenden mittleren, dessen Basis wieder konkav ist für die Aufnahme des Gelenkendes des unteren Fingergliedes, das wir in dem unter dem linken Ilium liegenden kräftigen Stücke zu sehen haben. Zu II gehört als oberes Glied das seitlich des oben genannten, zu oberst liegende und diesem ähnliche Stück, dessen unteres Glied wohl jenes ist, welches dem Flugfinger-Metacarpus anliegt. Dann aber ist als einziges Glied von I jenes aufzufassen, welches zum letzteren im Winkel gelegen ist. Die Elemente der rechten Hand dürften so zusammengehören wie sie auf der Platte zusammen liegen (Fig. 21), wobei aber zu bemerken ist, daß die Form der Knochen deshalb nicht ganz mit jener der linken Seite übereinstimmt, weil sie in verschiedenen Stellungen auf der Platte fixiert sind.

b) Flugfinger.

Von ihnen sind, wie erwähnt, alle Glieder vorhanden. Die erste Phalange ist am besten von rechts erhalten, die linke liegt zum Teile unter dem oft erwähnten Knochenhaufwerk. Es fällt auf, daß der proximale Gelenkteil nur flach konkav geformt ist und auch der olecranonartige Fortsatz, der als Sperrvorrichtung der Flügelbewegung diente und in der Furche des Metacarpus IV artikulierte, ebenfalls ziemlich kurz entwickelt ist. Beides, Gelenkpfanne und Sperrhaken, ist meist gut ausgebildet, zuweilen außerordentlich tief und lang, was einen Rückschluß auf die Flugfähigkeit gestattet. Vergleicht man diese Gelenkung mit jener von Dimorphodon (Buckland, Taf. XXVII, und Owen, Taf. XVIII) oder Campylognathus (Plieninger 1894, Taf. XIX, 1907, Taf. XIV) sowie Dorygnathus selbst (Theodori, Taf. II, Fig. 7, Plieninger 1907, Taf. XV), dann finden wir, daß bei diesen ältesten Rhamphorhynchen dies Gelenk noch nicht jene Vollendung in der Ausbildung erreicht hat, die wir bei den jüngeren Typen im Malm oder den Pterodactylen in Malm und Kreide finden. Bei ersteren vertieft

und verbreitert sich entweder die Gelenkspfanne oder es verstärkt sich der Sperrhaken; bei den Kreideformen ist beides der Fall und bei *Pteranodon* (Eaton 1910, Tat. 19, 24, 25) finden wir eine von unten gestützte Verbreiterung und Vertiefung der Pfanne sowie eine nach auswärts stark vortretende Verstärkung des kräftigen und langen Sperrhakens. Daß die Fortbildung des veranlagten Gelenkes nur mit der Fortbildung des Flugvermögens zusammenhängt, ist ohne weiteres klar.

Der erste Flugfinger hat eine nach abwärts leicht ausgebauchte Form, welche gegen das Distalgelenk erst aufwärts, dann nach abwärts gebogen ist, wodurch das Gelenkende wenig nach aufwärts, vorwiegend aber nach abwärts verbreitert wird. Diese Biegung diente der Versteifung des Flügels in der nächsten Nähe der Bewegungsachse; die untere Schweifung an allen Gelenkenden, welche oben fast rechtwinkelig geformt, unten aber breiter gerundet erscheint, dient einerseits der Versteifung gegen Druck, andrerseits zum Ansatze der Bewegungsmuskulatur auf der Unterseite, sowie der Bewegungshemmung auf der Oberseite. Diese verschiedene Ausbildung von Ober- und Unterseite in der Profilansicht läßt daher leicht erkennen, nach welcher Seite die Flügelknochen gelegt sind. Beim Wiener Exemplare liegt zum Beispiel der rechte Flügel mit der Unterseite nach auswärts 1, der linke mit ihr nach aufwärts gerichtet, was bei der Mazeration wohl deshalb geschehen ist, weil dem Knochen noch Fetzen der Flughaut anhafteten, welche bei der Wasserbewegung die Flügelknochen umlegten. Die Knochen waren pneumatisch und von außerogdentlich leichter Bauart, daher beim Versteinerungsprozesse leicht zerdrückbar — was wir beim 1. un 2. Gliede sehen —, während die beiden letzten Glieder fester gebaut waren und sicher auch einen gewissen Grad von Elastizität besaßen; sie sind auf der Platte ganz unverdrückt. Auffallend ist die Stellung des vierten Flugfingergliedes: erst nach aufwärts gerichtet und das rutenförmige Ende Jann nach abwärts gebogen.

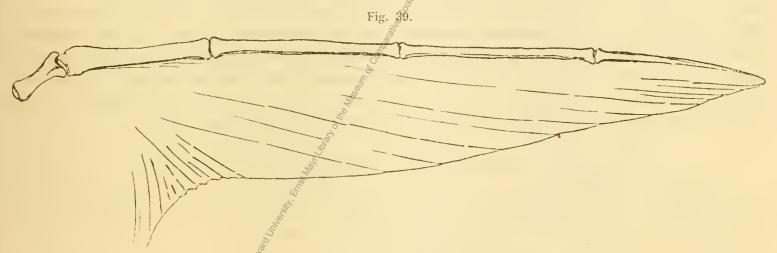
Aus der Gestalt und Aneinangerlage der Flugfingerglieder bei Rhamphorlyuchus, welche mit jener bei Dimorphodon, Dorygnathus etc. übereinstimmt, ergibt sich, daß diese Biegung der Flügelspitze nach abwärts, respektive in der Flugstellung nach rückwärts, bald mehr bald weniger deutlich, oder auch ins Gegenteil verkehrt auftritt. Bei allen Exemplaren von Dorygnathus tritt diese Biegung in gleichem Sinne und gleich stark auf. Die verschiedenen Flughautexemplare des Rh. Gemmingi zeigen keine gleichartige Ausbildung: eine schwache Spannung nach abwärts (recte nach rückwärts) finden wir bei dem von Marsh beschriebenen Rhamporhynchus phyllnrus (1882); es ist dieselbe Biegung, welche sowohl das Exemplar des bayrischen Oberbergamtes 2 zeigt, dessen Gegenplatte das Museum für Naturkunde in Berlin besitzt, wie auch das von Wanderer (1908) beschriebene des mineralogischen Museums zu Dresden. Im entgegengesetzten Sinne, nach oben (recte nach vorwärts), wenn auch nur flach konkas gebogen, ist das v. Zittel'sche Original der Münchener Sammlung (1882), das wohl E. v. Stromer als Vorbild für seine Rekonstruktion (1913, Taf. III) gedient hatte, sowie das Wagner'sche Original (1860, Taf. XVI) derselben Sammlung. Bei Pterodactylus ist das letzte Flugfingerglied ziemlich geradegestreckt oder nur sehr wenig nach abwärts gebogen; dasselbe ist bei Nyctodactyfus (Williston 1903, Taf. 44) der Fall, hingegen ist dieses letzte Fingerglied bei Pteranodon (Eaton 1910, Taf. 25, 26), das nebenbei bemerkt deshalb sehr verkürzt ist, weil die anderen Glieder, besonders das 1. und 2., sehr verlängert sind, auffallend stark nach unten, respektive nach rückwärts gebogen. Aus diesem verschiedenen Verhalten des letzten Flugfingergliedes möchte ich keine weitgehenden Schlüsse wie Stromer (1913, p. 59) oder Abel (1916, Fig. 4) ziehen, vielmehr macht es mir den Eindruck, als wenn das, sicher bis zu einem gewissen Grade als elastisch biegsam anzunehmende Endglied, je nach der Spannung der Flügel des toten Tieres bei der Fixierung im weichen Schlamme, bald mehr bald weniger stark angespannt und dadurch verschieden stark gebogen erhalten geblieben ist.

¹ Denkt man sich das Individuum im Fluge, dann ist es die caudalwärts gerichtete rückwärtige Seite.

² v. Ammon, 1900, p. 227.

Aus der übereinstimmenden Gestalt und Aneinanderlage der Flugfingerglieder in den Gelenksregionen bei allen *Rhamphorhynchen* ließ sich der Schluß ziehen, daß bei ihnen höchstens eine schwache Beugung der einzelnen Flugfinger gegeneinander, also nur eine leichte Krümmung des Flügels nach rückwärts, nie aber eine Faltung stattfinden konnte; denn für sie fehlen die Fingergelenke. Für die Beugung sind Beuge- und Strecksehnen an den Fingergliedern anzunehmen, von denen wir mindestens erstere beim Münchener *Rhamphorhynchus*-Flügel angedeutet finden.

O. Abel hat aber für die *Pterodactyliden* einen höheren Grad von Beweglichkeit der Flugfingerglieder gegeneinander angenommen (1912, p. 321—324), welche nicht nur winkelig gegeneinander abgebogen«, sondern sogar »zusammengelegt« werden konnten. Aus dieser Annahme folgerte er für diese kürzer- und breitflügeligere *Pterosaurier*-Gruppe die Existenz eines Flatterfluges, im Gegensatze zum Drachenfluge der lang- und schmalflügeligen *Rhamphorhynchen*. Meine Beobachtungen und Vergleiche decken sich nicht mit diesen Ansichten. Bei kleineren *Pterodactylus*-Formen sind tatsächlich die Fingergelenke der Flugfinger (in der Abbildung!) mehr gerundet als wir dies bei den zumeist erheblich größeren Individuen der abgebildeten *Rhamphorhynchus*-Exemplare finden. Bei größeren *Pterodactylen* ändert sich dies, indem nur einzelne Glieder, andere nicht mehr gerundete Gelenksenden besitzen: vergl. *Pt. scolopaciceps, longirostris, Kochii* (H. v. Meyer, Fauna d. Vorw., Taf. I, Fig. 2, Taf. II, Fig. 1, Taf. III, Fig. 1) und schließlich finden wir gar keine Abweichung mehr von der Ausbildung bei den *Rhamphorhynchen*: vergl. *Pt. suevicus* Quenst (Plieninger 1907, Taf. XVIII) oder *Pteranodon* (Eaton 1910, Taf. 26). Man erhält unwillkürlich den Eindruck, daß die abgerundete Zeichnung der Fingerglieder bei den kleinen Exemplaren ebenso wie das Fehlen des proximalen *Olecranon* am 1. Fingergliede entweder auf das Alter des Individuums oder, was wahrscheinlicher sein



Rekonstruktion des Flügels von Dorygnathus; 1/2 der natürlichen Größe.

dürfte, auf die Zufälligkeiten der zeichnerischen Wiedergabe zurückzuführen seien. Leider lassen sich in der jetzigen Zeit keine Studien an den in den verschiedenen Museen liegenden Originalstücken machen. Was schließlich die Lage der Flugfingerglieder in der fixierten Todesstellung der Tiere betrifft, ob sie straff in einer geraden oder in einer geknickten Linie liegen, aus welcher Tatsache Abel den Schluß auf eine Faltung des *Pterodactylus*-Flügels zog, kann diese Tatsache allein wohl nicht beweisend hierfür sein. Der möglichen Ursachen für Zerfall oder Zusammenhalt des Flügels nach dem Tode des Tieres und der Fixierungsmöglichkeiten in einer zufälligen Stellung gibt es so viele, daß man auf keinen Fall aus ihr allein einseitige Schlüsse ziehen darf.

Untersuchen wir noch, inwieweit die Ansicht über die Kurz- und Breitflügeligkeit der *Pterodactylen* und jene über die Länge und Schmalheit derselben bei den *Rhamphorhynchen* begründet ist. Unsere Grundlagen bilden die von den Originalabbildungen abgenommenen oder bei mangelhaftem Erhaltungszustande errechneten Maße. Daß in letzterem Falle Irrtümer in gewissen Grenzen vorkommen können, soll vorweg zugegeben werden.

Unter den Rhamphorhynchen verhält sich die Rumpflänge zur Arm- und Flugfingerlänge

Das ist so zu verstehen, daß im Allgemeinen das Verhältnis zwischen Rumpf und Arm respektive Flugfingerlänge so ziemlich dasselbe bleibt, daß aber bei den liasischen Formen der Rumpf verhältnismäßig größer, d. h. schwerer ist, bei den vervollkommneten Formen des Malm hingegen kleiner und leichter. Weit bei ihnen die Armlänge größer war, sowie auch relativ die Flugfingerlänge, deshalb war der Flügel länger und hatte die bekannte, Mövenflügel ähnsiche Form. Umgekehrt muß der Flügel der *Lias-Rhamphorhynchen* weniger lang, dagegen wohl etwas breiter angenommen werden, wie wir auf Fig. 39 darstellen.

Unter den Pterodactylen verhält sich die Rumpflänge zur Länge des Armes respektive Flugfingers

Die Pterodactylen des Tithon ähnem in der Ausbildung des Flugfingers den gleichalterigen Rhamphorhynchen, die Entwicklung des Armes ist im Gegenteile größer als dort; bei jenen der Kreide ist der Rumpf im Verhältnisse zum Rügel hingegen erheblich kleiner geworden. Wir haben daher kein Recht, die Pterodactylen ganz allgemein als kurz- und breitflügelige, die Rhamphorhynchen als besonders lang- und spitzflügelige Pterosaurier aufzufassen, wie Abel es getan hat. Die Flügelform dürfte ungefähr hier wie dort dieselbe gewesen sein, und wenn die einen Drachenflieger waren, dann waren es die anderen auch. Dies gift natürlich ganz besonders von den Pterodactylen der Kreide. Freilich kennen wir vorerst nur die Flüghautform bei Rhamphorhynchus Gemmingi und der einzige Pterodactylide mit Flughaut ist der Kleine Pt. elegans des Harlemer Museums, mit einer Rumpflänge von nur 3 cm, der aber nur mangelhaft abgebildet worden ist (Winkler 1873, Tafel VIII).

Die Zählweise der Strahlen der Pterosaurierhand (Fig. 24-36).

Wir haben schön früher, p. 47, angedeutet, daß die Auffassung des Spannknochens als Sehnenverknöcherung, d. h. als Neubildung, oder als zurückgelegter I. Fingerstrahl, d. h. als Adaptation eines vorhandenen Strahles der Hand in innigster Verbindung mit der Frage stehe, ob wir in der *Pterosaurier*-Hand IV oder V Fingerstrahlen zu sehen haben.

Ich bin nicht in der Lage, neue Beobachtungen diesbezüglich beibringen zu können und beschränke mich darauf über die bis 1915 reichenden und völlig genügenden Darstellungen möglichst kurz zu referieren, und hierauf meine eigene Auffassung zu begründen.

Betrachten wir die Hand von Rhamphorhynchus, deren Elemente wegen verschiedenartigen Zusammenhaltes meist zerfallen, aber zuweißen doch noch gut geschlossen uns erhalten geblieben sind. Letzteres ist besonders der Fall bei Campylognathus Zitteli Plien. (1894) und dem Löwener Skelett des Dorygnathus (Fig. 26, 27 u. 40). Wir sehen auf der radialen Seite den kürzesten, auf der ulnaren den längsten Fingerstrahl, der als Flugfinger hervorragende Bedeutung erlangt und bezeichnen sie dementsprechend als I—IV, woraus sich ergeben würde, daß V verloren gegangen ist. Diese Auffassung vertraten Cuvier, H. v. Meyer (nach 1860), in neuester Zeit Williston, Eaton, Abel, Jaekel.

Alle anderen Autoren von Goldfuß bis Stromer deuteten die Verhältnisse anders; sie sahen im Flugfinger den V. Strahl, in den kurzen Krallenfingern den IV.—II. und mußten im radialliegenden *Spannknochen« dann ein Rudiment des I. Strahles annehmen.

¹ K. v. Zittels Münchner Flügel und H. v. Meyers Heidelberger Exemplar (Fauna d. Vorw., Taf. IX, Fig. 1).

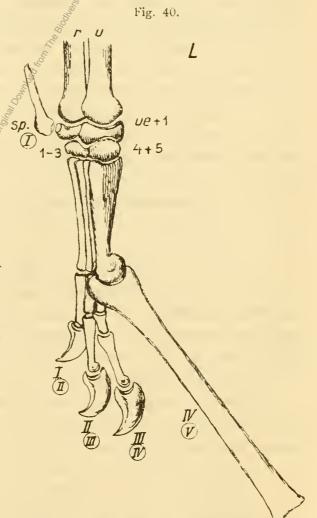
Wie verschiedenartige Deutung die Entwicklung der Flughand zuläßt ergibt sich also daraus, daß der Schwund eines Strahles bald auf der Innen- bald Außenseite angenommen und der »Spannknochen« bald als Daumenrudiment, bald als Sesambein, Pisiforme oder Sehnenverknöcherung erklärt wird. Alle diese Deutungen sind durch verschiedenartigste Beweisführung gestützt worden.

Die Auffassung, fünf Strahlen seien ausgebildet, lehnte sich an die Entwicklung der Lacertilier an. Am prägnantesten hat v. Zittel (1882, p. 54) die Deutung des »Spannknochens« als Daumenrudiment begründet: »er tritt über dem Radiale in die Handwurzel ein, und hat mit dem eigentlichen Patagium nichts zu tun; er lenkt im Carpus dort ein, wo bei Lacerten das Metacarpale des Daumens einlenkt«; überhaupt ähnle ihr Carpus sehr jenem der Pterosaurier und so erschiene diese Deutung des »Spannknochens« als Daumen-Metacarpus kaum zweifelhaft.

Dagegen ist zu bemerken, daß der Spannknochen gar nicht in die Handwurzel eintritt, sondern diskret bleibt. Er artikuliert entweder direkt (ältere Rhamphorhynchiden Fig. 24—27) mit ihm oder

indirekt durch ein Zwischenstück, und zwar teils mit ihm allein, teils noch mit der distalen Carpal-Reihe (jurassische und cretazische Pterodactylen, Fig. 28-36). Je nach der Beanspruchung wird also Gestalt, Stellung und Articulationsmöglichkeit variiert. Jaekel (1915, p. 6, Fig. 2) faßte dagegen das abgegliederte Pteroidstück, das erst bei der jüngeren Pterosaurier-Gruppe auftritt und bei der älteren noch fehlt, schematisch als Radiale auf und dies aus der Erwägung, daß der Flugapparat sich auf die ulnare Linie stütze, weshalb sich das Ulnare durch ein Intermedium vergrößert habe, das Radiale dagegenswerde hinausgedrängt. Faßt man nun den Spannknochen als radialstehende Neubildung auf, dann stehen dem die Beobachtungen entgegen, daß solche wohl auf der ulnaren, nicht aber auf der radialen Seite vorkommen (v. Stromer 1913, p. 60), höchstens bei grabenden Nagern. Wir haben aber oben p. 47 gesehen, daß dort wo die Hand vergrößert wird, sowohl ulnar wie radial Neubildungen auftreten können. Hier liegt die Beanspruchung im ulnaren Strahle, zu dessen Unterstützung der Radiale herangezogen wird, und folglich ist eine Neubildung auf der radialen Seite möglich.

Nach Gegenbauer (Studien am Carpus und Tarsus) gilt als ziemlich allgemein, daß bei Reduktion von Fingerstrahlen zuerst der ulnare schwinde. Nach neueren embryologischen Untersuchungen (vergl. Plieninger 1907, p. 302) scheinen Ausnahmen jener Regel vorzukommen. Gehen wir, da uns triadische Pterosaurier in guter Erhaltung noch fehlen, in der — man darf sie in der vollen Bedeutung des Wortes sicher nicht so nennen —



Löwener Exemplar des Dorygnathus banthenis. Linke Vorderextremität mit den Angaben der verschiedenen Zählweise.

Ahnenreihe der Flugsaurier weiter zurück, dann finden wir in der von Jaekel (l. c., p. 7, Fig. 3) mitgeteilten Hand des triadischen theropoden Dinosauriers *Plateosaurus* eine Form, bei welcher der IV. Phalangenstrahl, so wie bei den Flugsauriern, vier Glieder ohne Endklaue besitzt, der V. ganz abgespreizt wird und aus drei kurzen kleinen Gliedern ohne Klauen besteht. Die auffallende seitliche Stellung und Kleinheit der Elemente drängen die Deutung dieses Fingers als eines im Schwinden befindlichen Strahles auf. Der triadische *Tribelesodon* von Besano (Fig. 4, 5), von dem eine Abbildung und Beschreibung in der Literatur noch fehlt, ist mit *Plateosaurus* ungefähr gleich alt; der eine ist ein Flugsaurier, der andere ein terrestrer Raubdinosaurier und zwischen beiden Reihen kann es sich nicht um Abstammung handeln. Wohl aber können beide von der gleichen Wurzel abstammen und daher gewisse Familieneigentümlichkeiten besitzen. Beiden fehlt am

IV. Strahl die zur Klaue abgeänderte Endphalange der anderen Finger und bei beiden ist ulnar völlige, oder wenigstens stark fortgeschrittene Reduktion zu finden. Die Phalangenformel ist daher beim Flugsaurier 2, 3, 4, 4, 0, bei *Plateosaurus* 2, 3, 4, 4, 3; die vom Palaezoikum an bei Reptilien vielfach wiederkehrende und oft als Normalform bezeichnete Phalangengliederzahl ist 2, 3, 4, 5, 4—3. Aus dem Vergleiche dieser drei ergibt sich Art und Umfang des obigen Gliederschwundes. Nähme man hingegen auf der Grundlage dieser Formel einen Schwund des I. Strahles an, sodalb der Flugfinger zum V. wird, dann müßte man beim II.—IV., wo normal ein + von je einem Glied vorhanden ist, unterhalb der Kralle den Schwund je eines Fingergliedes, hingegen beim V. Strahl erst den Verlust der Kralle und dann das Zuwachsen eines neuen Fingergliedes annehmen. Auf diese komplizierte und abstammungstheoretisch unmögliche Annahme hat Williston (1911, p. 702) hingewiesen.

Man hat die Entwicklung des Flügels bei Archaeopteryx und den Vögeln zur Klärung der Phalangenfrage der Flugsaurier herangezogen und ging dabei vom gemeinsamen Ausgangspunkte der Flugfähigkeit aus. Ich glaube mit Unrecht. Es gibt sicher eine Fülle von Analogien, aber da wie dort wird die Flugfähigkeit auf verschiedenen Wegen erreicht und die Ahnen der cretazischen und tertiären Vögel inklusive des oberjurassischen Archaeopteryx sind gewiß nicht triadische Pterosaurier gewesen, sondern haben sich, wo und wann wissen wir nicht, aus dem Reptilstamme abgespalten. Daß Archaeopteryx gleichzeitig mit Rhamphorhynchus und Pterodactylus auftritt, beweist dies. Daß ferner bei jenem die Hand nur mehr aus III, bei diesen noch aus IV Strahlen besteht, bei cretazischen Formen durch Schwund der Proximalteile der Metacarpatien I—III hingegen die Reduktion auf den Flugfinger allein angestrebt wird beweist, daß die Abänderung der Hand zum Fluginstrumente hier wie dort selbständig erfolgt ist.

Aus den auseinandergesetzten Gründen fasse ich die Finger der Flughand als I.—IV., den Flugfinger daher als IV. Strahl und den Spannknochen als Neubildung auf.

Abstammung der Flugsaurier.

So alt wie die Kenntnis der Flugsaurier sind auch die Versuche und Studien, um die Verwandten derselben aufzufinden, die Hypothesen über Erwerb des Flugvermögens und Art des Flugtypus. Interessant ist die erste biologische Darstellung (siehe Fig. 1), welche uns Goldfuß 1831 schon geboten hat und viel weiter sind wir bisher auch nicht gekommen, nur technisch vollendetere Bilder wollen heute die Auffassung von Gestalt und Lebensweise vertiefen (z. B. Lucas 1902, Taf. VI).

Meines Wissens hat zum ersten Male Doederlein (1901) den Erwerb des Flugvermögens bei den Wirbeltieren im Allgemeinen untersucht und ist zum Resultate gekommen, daß die Vorstufe des Fluges das Baumklettern war, vorwiegend basiert auf die Vorderextremität; auch das Springen von Ast zu Ast sowie jenes von oben nach abwärts für den Nahrungserwerb bildet sich aus, unterstützt nur bei einzelnen Formen innerhalb einer Gruppe durch das Entstehen einer Fallschirmausbildung, die wir zwischen den Zehen (Rhacophorus), einzelnen Rippen (Draco), längs der Körperseite zwischen den Extremitäten (Flugbeufler, Flughörnchen) finden oder am vollkommensten bei Galeopithecus, bei welchem vom Halse bis zum Schwanze eine Flughaut die Körperseiten begleitet. Zu diesen »Fallschirmtieren«, die nur die Gabe des passiven Fluges von oben nach abwärts besitzen, treten die aktiven Flieger, deren Flügelbau ihnen ermöglichte, den Körper von unten nach oben zu heben und die sowohl »Hautflieger« 1 (Pterosanrier, Fledermäuse) wie »Federflieger« (Vögel) waren. Letztere sind die vollendetste Form der fliegenden Wirbeltiere, wenn auch nicht der Flieger überhaupt, weil sie den Erwerb des Flugvermögens mit dem Verluste eines Extremitätenpaares bezahlen mußten, was bei den fliegenden Insekten nicht der Fall war. Bei ihnen blieb die Extremitätenzahl unverändert und das Flugvermögen wurde neu hinzu erworben.

Verschieden sind, wie die geologische Zeit des Auftretens der zwei Hautsliegertypen, auch ihre Flugausbildung: die *Pterosaurier* mit langem, schmalem, zwischen einem Finger und der Hinter-

¹ Branca, 1908, p. 14.

extremität, eventuell noch ähnlich Galeopithecus mit Pro- und Uropatagium; die Chiropteren bis zu einem gewissen Grade ähnlich Rhacophorus, außerdem aber noch mit einer Flughautfortsetzung längs der Körperseiten, sodaß eine Tragfläche ähnlich jener bei den Pterosauriern resultiert. Sie unterscheidet sich bei beiden Typen nur durch die Art der Befestigung und die dort schmale und lange, hier kürzer und breitere Flächenausbildung.

Waren die Ahnen Baumkletterer, dann mußten sie Krallen zum Anhaken besitzen; bei den Chiropteren finden wir, abgesehen von der Hinterextremität, bestenfalls an zwei Fingern Krallen, an den andern sind sie wegen der Flughaut funktionslos geworden und geschwänden. Bei den Pterosaurieru tragen von den vier Fingern der Vorderextremität die drei an der Flughautbefestigung nicht beteiligten Finger kräftige Krallen. Bei den Vögeln endlich, deren Entwicklungsreihe vielleicht auf die gleiche Wurzel wie die Pterosaurier zurückgeht, finden wir beim Urvogel Archaeopteryx im erwachsenen Zustande noch Krallen an den drei Fingern, welche bei den echten Vögeln nur im Jugendstadium noch auftreten und später schwinden, eventuell als kutaner Neuerwerb auftreten. Während die kletternden Vögel mit den Hinterfüßen klettern und Schnabel (Papagei) oder Schwanz (Specht) zur Hilfe benützen, ist der junge Hoazin (Opisthocomus cristatus) noch ein ausgesprochener Baumkletterer mit Verwendung der drei Krallen an der Vorderextremität. Er ist auch noch, wie Abel (1911, p. 170 und 171) nach F. Headley zitiert, infolge seines mangelhaften Flugvermögens und seiner Flattersprünge weit eher ein Fallschirmtier als ein Flieger.

Wenn aber diese fliegenden Wirbeltiere Baumkletterer und Fallschirmtiere waren, wie Abel dies sehr ausführlich für die Vögel nachgewiesen hat, dann Jebten wiederum deren Vorfahren auf dem Boden, den sie erst im Kampfe ums Dasein mit dem arborealen Leben vertauschten. Das ist der Grund, warum Zwischenformen fossil nur schwer erhaltungsfähig waren und uns bis heute fehlen, denn die *Pterosaurier* treten schon als fast fertiger Flugtypus unter der Basis der Obertrias auf.

Zu dieser Hypothese steht eine andere im Widerspruch, die von Dr. F. Baron Nopcsa (1907) aufgestellt, als Vorfahren der fliegenden Vögel einen laufenden »Proavis« annimmt. Der Normalfuß der Reptilien ist fünfzehig und wird bei den Läufern auf drei Zehen reduziert, also eine hochgradige Anpassung, die wir bei Reptilien sowie bei Wogeln finden und welche bei letzteren eben eine frühere »Normalform« voraussetzt. Läufer waren biped, was sich im Becken und Schwanz wegen der Balanzierung ausdrückt. Der Arm in Nopcsas Rekonstruktion (l. c. Fig. 82) ist ziemlich kurz mit drei Fingern angegeben, und zwar wird als Vorstufe des Flügels die Ausbildung eines beschuppten Hautsaumes am Hinterrande des Oberarmes angenommen. Durch Lauf und Sprung, verbunden mit einer, Flügelschlag ähnlichen Bewegung der Vorderextremität, soll die Flugmöglichkeit ähnlich den Flattertieren vorbereitet worden sein. G. Heilmann (1916, Fig. 213, 215) hat in einem Rekonstruktionsbilde den Proavis viele Stufen aufwärts in der Entwicklungsreihe schon mit Schwungfedern ausgestattet.

Es gibt kein Wirbeltier und hat wahrscheinlich auch nie ein solches gegeben, das ähnlich der Heuschrecke vom Boden aufwärts während des Absprunges zu fliegen vermag, und zwar deshalb, weil der Flügel nicht groß sein Rann, um nicht die Bewegung im Lauf und Sprung zu behindern; ist er aber klein, dann vermag er die Körperlast nicht zu heben. Wohl kennen wir *Dinosaurier* mit pneumatischen Knochen, doch sie waren keineswegs gleichalterig mit dem hypothetischen *Proavis*, sondern viel jünger.

Aus verschiedenen Gründen ist diese Proavis-Hypothese daher abgelehnt worden.

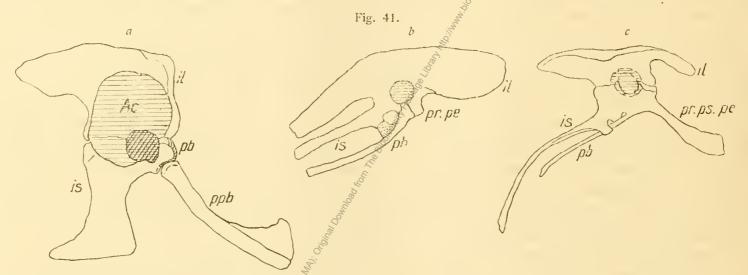
V. Becken.

(Fig. 41—47.)

Bevor wir das Becken von *Dorygnathus* beschreiben, müssen wir einige allgemeine Bemerkungen vorausschicken, um die Bezeichnungsweise der Beckenelemente festzulegen, welche in der Literatur total verschieden ist. Oben, bei Beschreibung der Wirbelsäule, ist (p. 29) nachgewiesen worden, daß

bei den Rhamphorhynchen einheitlich vier Sacralwirbel vorkommen, während bei den Pterodactylen vom Oberjura bis in die Oberkreide die Anzahl bis auf zehn ansteigt (Pterodactylus dubins Meyer, Pteranodon). Damit geht eine Umbildung des Beckens in bestimmter Richtung einher das schließlich zu einem fixen, vogelähnlichen Synsacrum wird.

Der Beckenkomplex ist aus den drei diskreten Elementen Ilium. Ischium und Pubis aufgebaut, welche normal an der Bildung des Acetabulum Anteil haben. Sind diese drei Stücke aber nicht diskret, sondern zwei davon, Ischium und Pubis, verschmolzen, dann deutet ein Spalt, eine Kerbe oder eine



Beckenbildung bei: a Alligalor (z. T. nach Brühl), b Dromacus (nach Pycraft), c Iguanodon (nach Dollo).
b, c mit Benützung von G. Heilmann.

il Ilium.
is Ischium.

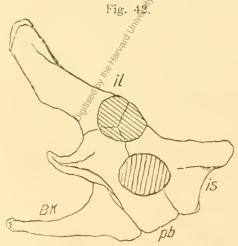
pb Pubis.

pp Pracpubis.

pr pe Processus peclincalis.
pr ps pe Processus pseudopectionealis.

Durchbrechung (Foramen obturatorium) das Entstehen der Platte aus zwei Teilen an. Tritt ferner (Fig. 46) außer dem Pubis noch ein abgegliedertes, cranial gelagertes Element hinzu, dann ist dies eine Neubildung, welche je nach dem Einzelfalle verschieden gedeutet wird, und als Praepubis, Processus pectinealis oder Processus lateralis des Pubis bezeichnet wird. Vergleichsweise sei hinzugefügt, daß im Marsupialierbecken eine ähnliche Neubildung in Gestalt jener Knochen auftritt, welche den Beutel stützen. (Fig. 42.)

Im Krocodilierbecken (Fig. 41 a) ist das Ischium relativ schmal; das Acetabulum zeigt in der Tiefe eine Durchbrechung, die vorne durch ein knopfartiges Stück begrenzt wird, welches unten-innen mit dem



Becken des Marsupialier Ornilhorhynchus (nach Boas). il Ilium, is Ischium, ph Pubis, Bk Beutelknochen.

Ilium zusammenschließt. Wird dieses als reduziertes Pubis oder als vorderes Ende des Ilium aufgefaßt, dann wird das vor dem Becken liegende Knochenpaar entweder als echtes Pubis oder als Praepubis gedeutet werden müssen. Ich schließe mich deshalb der Ansicht Jener an, die es als Praepubis auffassen, weil es abgegliedert ist und am Acetabulum nicht Anteil hat.

Bei Laufvögeln (Fig. 41b) ist die Beckenbildung derart, daß das Pubis ähnlich dem Ischium nach rückwärts gerichtet ist, hingegen am Ilium in der Acetabularachse ein nach vorne und außen gerichteter Fortsatz auftritt, welcher als Processus pectinealis bezeichnet wird. Nach Nopesa (1917, pag. 340) ist er gegen die letzten Rippen gerichtet, mit denen er durch intercostoidales Gewebe verbunden ist und darüber läuft die Gruppe des Musculus ambiens, welcher bei der Körperbalance mitzuwirken hat.

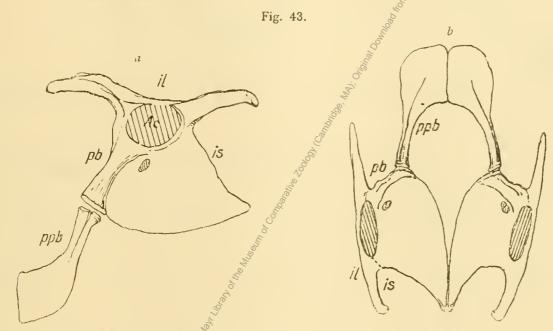
Bei den orthopoden Dinosauriern (Fig. 41 c) hingegen besteht das Pubis aus zwei Teilen: dem vogelähnlich nach rückwärts gewendeten Pubis und einem vorderen Stücke, welches vielfach als Praepubis bezeichnet wird. Dem Sinne nach (vergl. das Krokodilbecken) ist es jedoch kein Praepubis,

denn es ist aus dem *Pubis* selbst hervorgegangen und von diesem nicht abgegliedert. Es sist genau wie der *Proc. pectinealis* nach außen gerichtet und hat wohl dieselbe Funktion wie dieser bei der Körperbalance der *bipcdeu Dinosaurier* zu erfüllen. Da er aber vom *Pubis* und nicht wie jener vom *Ilium* ausgeht, ist er ihm nur funktionell gleich, weshalb Nopcsa für ihn die Bezeichnung *Proc. pseudopectinealis* vorgeschlagen hat.

Die in der Körperachse gelegene, zum Teil auch median ausgedehnte Knorpelmasse, welche zuweilen Verknöcherungszentren enthält, wird als *Epipubis* bezeichnet. Diese allgemeinen Bemerkungen vorauszuschicken war deshalb nötig, weil durch sie der Sinn der im Folgenden gebrauchten osteologischen Bezeichnungen fixiert wird.

Das Becken bei Dorygnathus und bei anderen Pterssauriern.

Das Isehinm von Dimorphodon (Fig. 43) zeigt eine deutliche Durchbrechung, die aber sowohl Buckland wie Owen entgangen war und auf welche zuerst hingewiesen zu haben, das Verdienst Seeleys ist (1870, p. 145, 1891, p. 249). Nachdem wir nun das Vorkommen derselben kennen,



Becken von Dimorphodon macrony (Buckld. nach H. G. Seeley). Bezeiehnungen wie in Fig. 41.

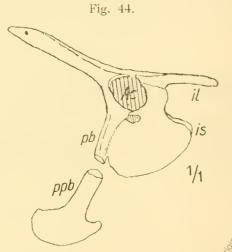
finden wir sie auch auf der Abbildung des Exemplares vom britischen Museum durch den Zeichner angedeutet. Sie tritt auch auf der von Huene 1914 gebrachten Photographie hervor. Seeley zog aus der Tatsache ihres Vorkommens den richtigen Schluß, daß als Pubis der verdickte Vorderrand des Sitzbeines anzusehen sei, welches somit de facto eine Ischio-Pubis-Platte ist, während die früher als Pubis gedeuteten Stücke nun zum Praepubis werden. Seeley stützte sich im Gegensatze zur Autorität Owens auf jene Huxleys, der die Richtigkeit der Beobachtung voll anerkannte. Die Beckenkonstruktion Owens (l. c., Taf. 20) ist ganz verfehlt. Entschieden richtiger ist jene Seeleys, die wir oben reproduziert haben; Fig. 43 b zeigt die ventrale Ansicht. Man sieht das Zusammenschließen des Ischium-, Pubis- und Praepubis-Knochens, doch ist allerdings auf das Auftreten einer medianen Knorpelmasse, die gewiß auch hier vorkam, nicht genügend Rücksicht genommen.

Im Becken vom anderen Liaspterosaurier Campylognalhus finde ich bei Plieninger (1894, p. 214, Fig. 5) keine Andeutung über Vorhandensein oder Fehlen eines Foramens im Ischium; vielleicht ist der Erhaltungszustand zu ungünstig gewesen. Möglich wäre es aber immerhin, daß bei erneuter Untersuchung des Stuttgarter Exemplares sich ebenfalls das Auftreten desselben nachweisen läßt; denn warum sollte es gerade hier fehlen?

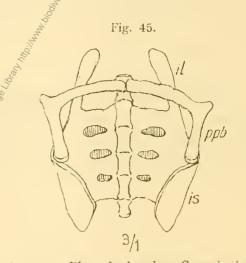
Das Becken von *Dorygnathus* können wir heute nach den verschiedenen Exemplaren vollkommen rekonstruieren (Fig. 44). Im alten Banzer Materiale fehlte das Becken; dagegen ist die linke Beckenseite

beim Wiener Exemplare fast vollständig erhalten, doch fehlen die *Praepublis*-Knochen, die wieder das Löwener Exemplar beiderseitig enthält; das Berliner Exemplar besitzt beide Beckenhälften und, wie mir scheint, die eine *Praepubis*-Platte.

Auffallend ist das lange, ziemlich geradlinig begrenzte *Ilium* mit langem cranialen und kürzerem caudalen Teile; zwischen ihnen das hochsitzende große *Acetabuluut*, an welches ein kurzes, ziemlich kräftiges *Pubis* (Wiener Exemplar) und ein unten flach gerundetes Berliner Exemplar), an der caudalen



Becken des Wiener Exemplares von *Dorygnathus* nach den anderen ergänzt; Bezeichnung wie in Fig. 41.



Becken von Rhamphorhynchus Gemmingi (nach E. v. Stromer) 3/1 der nat. Gr.; Bezeichnung wie in Fig. 41.

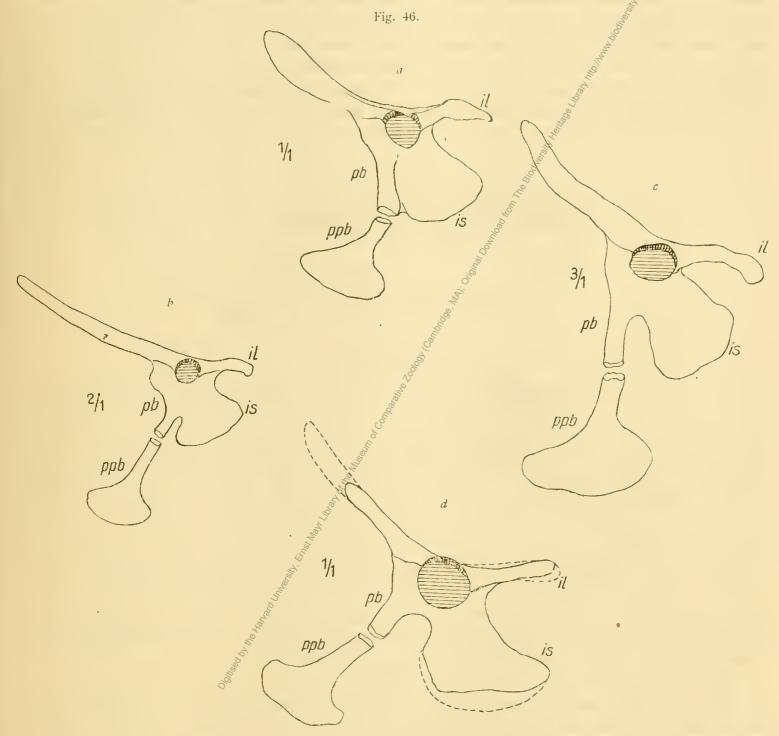
Kante ebenfalls verstärktes (Wiener Exemplar) Ischium grenzt. Beide sind durch ein deutliches Foramen getrennt. Die Praepubis-Stücke sind wie gesagt, beim Löwener Exemplar am besten zu sehen: es sind einseitig verzogene, schaufelförmige Stücke mit kurzem, kräftigem Stiele. Wir haben sie uns vermittelst eines Knorpelansatzes an das Prois angeschlossen und untereinander ebenfalls knorpelig in der Mittelachse vereinigt zu denken. Dadurch bekommen sie eine, nur wenig lateral nach außen, hingegen vorwiegend ventral nach außen gerichtete Lage, welche sicher mit den Parasternalien in Verbindung stand, beziehungsweise in die Bauchmuskulatur einbezogen war und sowohl zu Schutz und Halt für die Gedärme als zur ventralen Balance beim Auf- und Abstiege im Fluge zu dienen hatte.

Bei Huene (1914, p. 45) finde ich ähnliche Angaben betreffs des *Praepubis* bei *Doryguathus*, welches als »beilförnig« bezeichnet wird. Auf welche Exemplare sich diese Angaben beziehen, weiß ich nicht; sicher ist auch Huene eine *Ischio-Pubis-*Platte bekannt gewesen, die aber beim Tübinger Exemplare nicht erhalten ist. Vielleicht hatte Huene einige der erst später in den Handel gekommenen Exemplare bei Hauff in Holzmaden gesehen, denn publiziert ist von diesen damals noch keine gewesen.

Bei den Rhamphorhynchen des Oberjura verändern sich die Verhältnisse insoferne, als nun die Ischia anscheinend ventral nicht mehr zusammenstießen, sondern nur mittels Knorpelspange verbunden sind, sowie daß die Praepubes nicht mehr als schaufelförmige Stücke sondern als verschiedengestaltige, im Vergleiche zum Becken schmale Spangen entwickelt sind, deren Teile median in einer Symphyse zusammenstießen. Ersteres läßt sich bei Rh. Kokeni Plieninger (1907, p. 251), ferner bei einzelnen Rh. Gemmingi-Exemplaren der Münchener Sammlung (Zittel 1882, Taf. III, Fig. 2, Wagner 1860, Taf. XVI, Fig. 1 = Rh. longimanus etc.), letzteres sowohl bei ebendenselben Stücken wie bei den von Plieninger (1907, Fig. 17) abgebildeten Exemplaren beobachten. Allerdings sieht man die Symphysennaht der Praepubis-Spange nicht auf allen Abbildungen.

E. v. Stromer hat exakte Angaben darüber gemacht (1910, p. 89), daß im *Ischium* von *Rhamphorhynchus* unter dem Hüftgelenke ein *Foramen obturatorium* aufträte, wodurch die Auffassung der sogenannten *Pubis*-Spange verändert wird, und hat angeführt, daß es besonders beim schönen, von Zittel (l. c.) beschriebenen Becken zu sehen sei (Fig. 45). Man hat diese Angaben nur zweifelnd

und speziell Plieninger mit Unglauben hingenommen, trotzdem sie Stromer wiederholt festgehalten hat (1913, p. 62). Es liegt gar kein Grund vor, an diesen Angaben zu zweifeln, um so mehr, als sie keine Hypothese, sondern tatsächliche Beobachtung sind. Wenn bei Lias-Rhamphorhyuchen ebenso wie bei den Plerodactylen des Oberjura und der Kreide Foramina auftreten, dann können sie auch bei Rhamphorhyuchen des Oberjura vorkommen. Ich bringe keine Seitenansicht der Beekenelemente wie



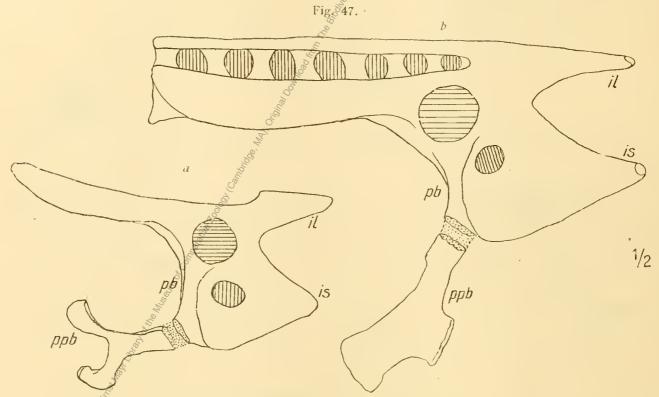
Becken verschiedener Pterotactytier des Oberjura: a Pt. suevicus (nach Quenstedt); b Pt. tongirostris Cuv. (nach fl. v. Meyer); c Pt. dubius Mstr. (nach H. v. Meyer); d Pt. longicollum H. v. M. (z. T. nach Plieninger). Bezeichnung wie Fig. 41.

bei der Liasform (Fig. 44), weil auf der einzigen Wagner'schen Abbildung (l. c.) von der Seite das Foramen nicht angedeutet ist, weshalb ich (Fig. 45) eine Vergrößerung der Stromer'schen Rekonstruktion mit nur kleinen Abweichungen gebe.

Überblicken wir die Beckenausbildung der *Rhamphorhynchen* vom Lias bis in den Oberjura, dann bemerken wir, daß die ursprünglich große *Ischio-Pubis-*Platte allmählich kleiner wird, daß der mediane Zusammenhang sich löst und die im Lias schaufelförmige Gestalt des *Praepubis* zur schmalen

Spange wird, die lateral und ventral mit der Bauchmuskulatur in engen Kontakt tritt. Im Ganzen finden wir die Tendenz, den Beckenbau zu erleichtern.

Betrachten wir in gleicher Weise den Beckenbau der Pterodactylen. Im Vergleiche zu den Rhamphorhynchen streckt sich das Becken in die Länge, was durch die größere Zahl der einbezogenen Wirbel angedeutet, durch Verlängerung der Ilia und durch stärkeres Zurücktreten der Ischio-Pubis-Platte erreicht wird, was wieder eine erhebliche Aufrichtung des Körpers andeutet. Trotzdem gibt es auch hier Ausnahmen, wie z. B. die langen Ilia bei Dorgnathus (Fig. 44) oder relativ kurzen bei Pt. suevicus (Fig. 46 a). Durch die Bewegung des Ischium trennt sich das Pubis mehr und mehr ab, wie ein Blick auf unsere Fig. 46 lehrt. Meine Darstellung des Beckens von Pt. longicollum (Fig. 46 d) weicht von der durch Plieninger (1907, Fig. 33) gegebenen insoferne etwas ab, als bei dieser der Spalt zwischen Praepubis und Ischium fast ausgefüllt, bei der meinen offen erscheint. Auf l. c. Taf. XIX sieht man, daß nicht nur zwischen Pubis und Ischium, sondern auch zwischen



Becken von Plerosaurieen der Oberkreide: a Nyclodactytus gracitis Marsh, Rekonstruktion (nach Williston) 1/2 der nat. Gr.; b Pleranodon ingens Marsh (nach Eaton) 1/2 der nat. Gr. Bezeichnung wie Fig. 41.

Ischium und candalem Iliumast anscheinend eine derartige Platte zu sehen ist, die mir deshalb unwahrscheinlich ist, weil sie in keinem anderen Pterodactylier-Becken vorkommt. Deshalb habe ich sie weggelassen; sie dürfte in der Beckenplatte der anderen Seite ihre Erklärung finden.

Etwas abweichend von Plieninger's Darstellung (i. c., Fig. 27) ist auch jene von *Pt. suevicus* (Fig. 46a), auf welcher der *Proc. pectinealis*-artige Fortsatz am *Pubis* fehlt. Diese Figur wurde nach Quenstedts Abbildung der präparierten Innenseite (ibid. Fig. H) gezeichnet, welcher jener Fortsatz fehlt. Auf diese Weise lassen sich die ganzen Beckenformen unschwer als gleichartig erkennen. Das *Acetabulum*, das bei den *Rhamphorhynchen* schon hoch hinaufgerückt war, sitzt nun fast am Rande des *Iliums*, was von Bedeutung für die Articulation des Beines war, dem hierdurch die, zum Spannen der Flughaut notwendige Drehung erst ermöglicht war.

Während die *Rhamphorhynchen* ein breites *Praepubis* besaßen, das bei den oberjurassischen Formen wie gesagt zur Spange wurde, finden wir auffallenderweise bei den gleich alten, also bei den älteren *Pterodactylen* wieder das schaufelförmige *Pubis*, welches sich bei den Kreideformen nun nicht mehr zur Spange umbildet, sondern verkürzt, z. B. bei *Pteranodon* (Fig. 47 b), oder gabelförmig spaltet, z. B. bei *Nyctodactylus* (Fig. 47 a), trotzdem das frühere Längenverhältnis zwischen *Pubis*

und Ilium eigentlich nicht viel verändert wird, wenn auch der erste Blick dies vermuten ließe Bei den Pterodactylen der Kreide macht die Praepubis-Apparatur den Eindruck, als wenn sie weit auseinandergetreten und dadurch sowohl mit der lateralen als ventralen Muskulatur in Berührung geständen wäre. Auch scheint der nach auswärts gerichtete Fortsatz des Praepubis bei Nyctodactylus 1, welcher infolge der perspektivischen Wiedergabe etwas verkürzt erscheint, eine analoge Bildung wie der ohengenannte Proc. pseudopectinealis zu sein. Ganz besonders ist noch bei den Pterodactylen der Kreide darauf hinzuweisen, daß das Pubis vom Ischium distal nur durch eine Kerbe getrennt wird, weshalb ein breites, großes Foramen obluratorium erscheint. Die Ischia verschmelzen ventral in ihrer ganzen Länge und unterscheiden sich dadurch vom Vogel-Ischium; auch die, bis zur Länge von zehn Wirbeln verlängerten Ilia verschmelzen caudal zu einem festen Stücke, in dem sich eine mediane Batte ausscheidet, welche dorsomedian verlängert wird und die Dornfortsätze zum Verschmelzen bringt, ähnlich wie wir es in der Schulterregion beim Notarium kennen gelernt haben. Da auch die Sacrafrippen seitwärts in breite Verbindung mit dem Ilium treten, ergibt sich für die höchstentwickelte Form, Pterauodon, ein festes Synsacrum, welches dasjenige der Vögel noch an Ausbildung übertrifft, wie dies Eaton (1910, Taf. IX—XIII) in schönster Weise nachgewiesen hat. Hiermit ist das Maximum der Spezialisierung erreicht, und auf die Erlangung der Riesengröße folgt rasch das Absterben der ganzen sonderbaren Gruppe.

VI. Hinterextremität.

Fig. 48—57.

Dorygnathus.

Beim Wiener Exemplare sind folgende Teile der Hinterextremität erhalten: Femur, Tibia und Fibula von beiden Seiten; vom linken Tarsus ist anscheinend das Tibiale (Astragalus) auf die rechte Körperseite zu liegen gekommen und wird hier im oft genannten Haufwerke zum Teil vom rechten Radius verdeckt, während vom rechten Tarsus nur ein einziges, vielleicht der Distalreihe angehörendes Knöchelchen erhalten geblieben ist, welches anterhalb des Schwanzes in der Linie der Tibia liegt; die fünf Metatarsen der rechten Seite sind vorhanden und liegen unterhalb von Schwanz und Tibia beisammen, außerdem noch die zwei Phalangen der fünften Zehe; eventuell ist der eine oder andere, von Extremitätenknochen halb verdeckte Knochen der linken Seite als Metatarsale anzusprechen; ich habe besonders die beiden auswärts des vierten Metacarpale liegenden längeren Knochen als Metatarsalia aufgefaßt.

Das Fenur ist ein starker, nur wenig gebogener Knochen mit kräftigem Gelenkkopfe; unterhalb des Trochanter verjüngt sich der Schaft etwas und verbreitert sich allmählich in distaler Richtung; hier besitzt die Gelenkfläche zwei kräftige Condylen, dazwischen eine Grube, in welche der Fortsatz der Tibia eingreift.

Die linke *Tibia* liegt mit der Breitseite nach oben; ihr Distalende ist von den ersten Wirbeln des Sacrum verdeckt und reicht bis zum rechten *Ilium*. Die *Fibula* ist, falls meine Auffassung richtig ist, in jenem schlanken Knochen zu sehen, welcher knapp unterhalb der *Tibia* liegt; sie würde dann die Schmalseite nach oben kehren. Die rechte *Tibia* liegt spitzwinkelig gegen das *Femur* ebenfalls auf der Schmalseite, die rechte *Fibula* knapp daneben. Die proximalen Gelenkköpfe beider *Tibiae* sind kräftig geformt, doch zeigt nur die linke ein wenig den Vorsprung für die *Humerus*-Gelenkung und daneben die Vertiefungen für die seitlichen Condylen. Auch von rechts ist das Distalende verdeckt, sodaß wir über seinen Zustand keine genaue Angabe machen können. Die *Fibula*, wie wir sie rechts beobachten können, ist ein schlanker, proximal im Gelenke abgeflachter und axial verbreiterter Knochen, welcher sich von außen an das *Femur*-Gelenk anlegte (vergl. *Campylognalhus* bei Plieninger, 1894, p. 215,

¹ Würde ich wagen, auch das flachliegende Praepubis bei Pleranodon perspektivisch zu zeichnen, dann würde es noch schmaler erscheinen und die Analogie mit Nyclodactylus noch mehr hervortreten.

Fig. 6). Die Fibula hat eine Länge von mehr als der halben Tibia-Länges und läuft spitz aus, doch glaube ich nicht, daß uns ihre Normallänge vorliegt, wie wir im Folgenden sehen werden. Vorläufig halten wir fest, daß beide Knochen, Tibia und Fibula, nicht verschmolzen sind.

Vom alten Banzer Materiale Theodoris wird auf Taf. II, Fig. 15 und 17 sowohl ein Femur wie Tibia und Fibula abgebildet. Beide Knochen sind erheblich größer als unser Exemplar; der Gelenkkopf deutlich abgesetzt, der Schenkelhals hingegen viel länger und der Trochanter majus breiter und plumper. Die Tibia liegt ebenfalls auf der Seite und rechts von ihr sieht die Fibula hervor, das Gelenk ist an jenes der Tibia angelegt, dann aber wölbt sich der Schaft bogig vor; distal legt er sich wieder fester an; man kann aber auch hier nicht beobachten, ob die Fibula gebrochen oder verschmolzen und wie ihre exakte Länge war.

Betreffs Gestalt des Femur-Gelenkes halten das Löwener und Berliner Exemplar ungefähr die Mitte zwischen unserem und dem Banzer Exemplare, sodaß man auf den Gedanken kommt, daß die besondere Größe des Schenkelhalses bei letzterem als Alterserscheinung aufzufassen sei. Hingegen zeigt das Berliner Exemplar sehr schön die Länge der Fibula, die gleich groß jener der Tibia ist; die Fibula ist mit ihr nicht verschmolzen, sie scheint aber distal kein besonders entwickeltes Gelenk mehr zu besitzen.

Der Tarsus des Wiener Exemplares ist nicht vollständig. Als Tarsale ist zu deuten ein größerer Knochen, randlich verdickt, zwischen den Rändern eine Grube; er liegt im Knochenhaufwerke knapp neben dem Distalende des rechten Radius und ware eventuell als Tibiale (Astragalus) anzusehen. Ein zweites Tarsalelement liegt auf der rechten Seite in der Verlängerung der Tibia und unterhalb des Schwanzes. Wir können in diesem keilförmigen Stücke, das am Oberrande gerundet ist, ein Fibiale (Calcaneus) erblicken, oder eventuell ein Element der Distalreihe, etwa das Cuboid.

Das Banzer Exemplar (Taf. A, Fig. 16 A) zeigt vielleicht 'denselben Knochen; nur am Berliner Exemplare scheint der eine Tarsas besser erhalten zu sein; wir finden dort anscheinend denselben Knochen wie »unseren « Astragalus und darunter liegend einen Knochenstab, welcher eventuell aus drei zusammenliegenden Elementen der zweiten Reihe entstanden sein könnte.

Ähnlich unvollständig ist unsere Kenntnis des Metatarsale und der Zehen des Wiener Exemplares. Mit Sicherheit lassen sich nur jene des rechten Fußes erkennen, und zwar liegen fünf Metatarsalia in der Verlängerung der Tibia. Es sind 3·5 bis 3·8 cm lange, schlanke Knochen mit proximal verbreiterten, distal kugelig geformten Gelenksenden. Der eine ist proximal am stärksten (I); der längste ist nach Analogie zu schließen der III., knapp unter ihm liegt dann II und IV; am kürzesten ist das nur 1·2 cm messende V. Metatarsale mit sehr kräftigen proximalen sowie distalen Gelenksenden. Von den Zehen ist nur jene dieses V. Strahles erhalten; die Glieder liegen stumpfwinkelig gegeneinander, also ähnlich, wie es z. B. bei Plieninger's Campylognathus (1894, p. 217, Fig. 8) zu sehen ist, oder beim Rhamphorhyuchs Gemmingi-Exemplare der Münchener Sammlung (H. v. Meyer, Palaeontographica Bd. VII., Taf. 12) und ich glaube nicht, daß hier Zweifel obwalten können.

Auch beim Löwener Exemplare scheinen von rechts die Metatarsen einzelner Zehenglieder und vielleicht ebenfalls der Astragalus erhalten zu sein; hier sind auch einzelne Klauen noch vorhanden, welche mangels der Zehen beim Wiener Exemplare fehlen, aber besonders schön am Berliner Exemplare zu sehen sind.

Entsprechend dem bisher festgehaltenen Vorgange bei Besprechung der einzelnen Körperabschnitte betrachten wir nun die

Ausbildung der Hinterextremität bei den Pterosauriern.

Längenverhältnis zwischen Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel, Arm und Bein sowie Tibia zu Metatarsus.

*	Verhält	nis von	WALL + UR	Tib.	Tibia zu
	Hu: UR	Fe: Tib.	+ mpgg	F.e.	Metarsus
Dimorphodon macronyx Buckl	1:1-1	1:1.4 6	16	18	
,, ,, (bei Owen)		1:1:5		21	1:3.2
Campylognathus Zitteli Plien		1:1:38		16.1	1:2.4
Dorygnathus banthensis (Wiener Exemplar)	1:1.8	1 : 3 3	16	11.5	
',, (Berliner Exemplar)	1:1.7	1 €. 1·5			• • • • • • • • •
" " " (Banzer ")	1:1:4	&1:1·2	18	12.5	
Rhamphorhynchus Kokeni Plien	1:1.6	1:1:4	14.3	10.3	1:2:4
" Gemmingi (Harlemer Exemplar)	1:1.6	1:1:4	10.6	8.5	1:1.8
" " (Heidelberger Exemplar)	1:1.8	1:1.6	9.3	6.7	1:2
Plerodactylus longicollum Meyer (bei Plieninger)	1:1:3	1:1.5	18	24.2	1:4:7
" rhamphastinus Wagn		1:1.5		16.5	
" Kochi Wagl	12.1.7	1:1.6	7.3	7:1	1:3.6
" suevicus Quenst. (bei Plieninger)	ž ³ 1:1·3	1:1.6	14.7	19:3	1:4.8
Nyctodactylus gracilis Marsh	ع 1 : 1·7	1:1.6	23.1	21.4	
Pteranodon ingens Marsh	1:1:4	1:1:3	58.4	152.2	1:3.4

a) Femur, Tibia, Fibula.

Wenn wir in erster Linie Arm und Bein miteinander vergleichen, dann finden wir, daß bei den Rhamphorhynchen, mit einziger Ausnahme des Dimorphodon, die Armlänge jene des Beines bald um mehr, bald um weniger übertrifft, daß aber bei den Pterodactylen dieses Verhältnis sich umkehrt und schließlich bei Pteranodon ingens das Bein fast die doppelte Länge der Armes erreicht (152:58), das heißt mit anderen Worten, die Länge des Flügels wird hier fast ausschließlich von Mittelhand und Flugfinger bestritten, während bei den Rhamphorhynchen auch der Unterarm, der in gleicher Weise wie bei den Pterodactylen den Oberarm an Länge übertrifft, Anteil an der Spannweite des Flügels hat. Im Beine selbst übertrifft der Unter- den Oberschenkel an Länge, doch schwankt (Femur = 1) die Tibia-Länge bei den Rhamphorhynchen von 1·2 (Banzer Dorygnathus-Exemplar) bis 1·6 (Heidelberger Rhamphorhynchus Gemmingt), während bei den Pterodactylen die Verhältniszahlen von 1·3 (Pteranodon ingens) bis 1·6 (Pt. Kochi, suevicus und Nyctodactylus) ansteigen. Im Ganzen liegen also die Verhältnisse bei beiden Gruppen so ziemlich gleich; wir müssen aber besonders hervorheben, daß beim jüngsten Flugsaurier das Bein im Vergleiche zum riesigen Flügel außerordentlich verkürzt ist, während es sich beim Dorygnathus von Banz nur um lose Knochen handelte, die gewiß nicht auf dieselbe Vergleichsstufe wie die ganzen Skelette von Pteranodon gestellt werden können.

Dies Resultat widerspricht also jener Angabe, die Plieninger (1907, p. 310) gemacht hat, daß bei den *Pterodactylen* die Beine länger und kräftiger waren wie bei den *Rhamphorhynchen*, weil sie in gewissem Sinne an Stelle des Schwanzes eine Steuerfunktion auszuüben hatten.

Das Vorhandensein einer Fibula ist oben betont worden, nur ändert sich das Längenverhältnis zur Tibia ganz erheblich bei den einzelnen Typen vom Lias bis in die Oberkreide. Beim ältesten Flieger Dimorphodon ist die Fibula verdeckt und überhaupt nicht zu sehen; bei der zweiten Liasform Campylognathus (Plieninger 1894, Fig. 6), hat sie fast noch die Länge der Tibia und einen wohlausgebildeten proximalen Gelenkkopf, scheint aber distal im Schwinden zu sein, trotzdem sie noch

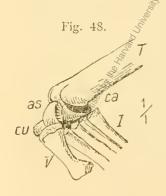
eine distale. Gelenkkopf ähnliche, flache Verbeiterung besitzt. Oben haben wir auf die Entwicklung der Tibia beim Berliner und Banzer Exemplare von Dorygnathus hingewiesen, wo wir ähnliche Verhältnisse wie bei Campylognathus fanden. Nur beim Heidelberger Rt. Gemmingi (Fauna d. Vorw. Taf. IX, Fig. 1) ist eine Fibula in ähnlicher Länge und Gestalt zu finden, während sie bei Rh. Kokeni (Plieninger 1907, Taf. 16) schon sehr stark, fast bis auf ein Drittel der Tibia-Länge, reduziert ist. Bei den gleich alten Pterodactylen: Pt. suevicus Qu. (l. c., Taf. VIII) und Pt. rhamphastinus Wagn. (1852, Taf. V) liegen die Verhältnisse ähnlich; bei den Kreideformen scheinen Tibia und Fibula schon verschmolzen zu sein, und zwar bei Nyclodactylus weniger, bei Pteranodon fast vollständig. Ich schließe dies daraus, weil wir weder bei Williston (1903, p. 151) noch bei Eaton (1910, p. 35) hierüber die mindeste Angabe finden, trotzdem die Abbildungen (Tat. 44 und 27) deutlich die fortgeschrittene Verschmelzung dieser beiden Knochen erkennen lassen. Sie kam derart zustande, daß die Gelenkenden in den Gelenkköpfen aufgegangen sind, diese vielleicht verstärkend, wie es am Proximalgelenke aussieht, während die Längenerstreckung des Schaftes noch kenntlich geblieben ist. Deshalb ist vielleicht auch der Schluß gestattet, daß bei den jurassischen Formen die Fibula, wenn auch nur in grätenähnlicher Form, noch größere Länge besessen hatte, als sie uns der Zufall der Einbettung überliefert hat.

Ganz besonders sei hervorgehoben, daß nirgends eine Patella im Kniegelenke erhalten geblieben ist und also überhaupt gefehlt hat.

b) Tarsus.

Mit der Entwicklung des distalen Unterschenkelgelenkes hängt die Ausbildung des Tarsus innigst zusammen. Wenn außer der Tibia — wenngleich mehr weniger verändert — noch eine Fibula vorhanden war, dann mußte im Fußgelenke entweder ein gesonderter Calcaneus oder, falls die Elemente der Proximalreihe verwuchsen, in diesem Tarsalstücke der ersten Reihe eventuell eine kennbare Gelenkungsmöglichkeit für die Fibula noch vorhanden sein. Geschah dies aber nicht, dann konnte es im äußersten Falle zur Ausbildung eines Tibiotarsus, also einer verschieden weit gediehenen Verwachsung von Unterschenkel und proximaler Tarsus-Reihe, wie bei den Vögeln, kommen.

Plieninger bemerkte nur ganz allgemein (1907, p. 310), daß bei beiden Flugsauriergruppen beide Tarsalreihen teils erhalten geblieben sind, teils mit der Tibia verwuchsen, führte aber sowohl von Campylognathus als von einem Rh. Gemmingi-Exemplare der Münchener Sammlung an, daß Fibula und proximale Tarsus Reihe zu einem vogelähnlichen Tibiotarsus verwachsen seien (1894, p. 216). Diese ältere präzise Angabe erscheint aber durch spätere Bemerkungen wesentlich eingeschränkt. Wenn



Linker Tarsus von Dimorphodon macronyx; Lias von Lyme Regis (nach Owen).

wir darauf hin die *Pterosaurier* untersuchen, dann ergibt sich aus Text und Abbildung, daß sowohl zwei Reihen Tarsalknochen als nur eine allein entwickelt sein kann. Letzterer Fall kommt bei den Kreideformen vor. ersterer bei den jurassischen und findet sich sowohl bei *Rhamphorhynchen* wie bei *Pterodactylen*. Wir machen also die keineswegs überraschende Beobachtung, daß die Reduktion des Tarsalgelenkes mit der Fortbildung und Spezialisation der Flugsaurier in engstem Zusammenhange steht.

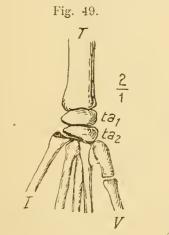
Bei *Dimorphodon* (Fig. 48) sehen wir in der Abbildung des Exemplares des Britischen Museums von Owen (Liass. Format., Taf. XVIII., p. 53) drei deutlich sichtbare *Tarsalia*, von denen zwei als proximale Elemente (*Tibiale* und *Fibiale*) aufzufassen sind, welche allerdings durch die Lage des Fußes etwas verschoben wurden; unter ihnen liegt ein kieiner Knochen, der als *Cuboid* zu deuten

ist. Weitere 1—2 Stücke der Distalreihe fehlen. Auch vom rechten Fuße sind drei *Tarsalia* erhalten, während die Owen'sche Rekonstruktion vier *Tarsalia* zeigt (Taf. XX). Auf jeden Fall sind also zwei Reihen *Tarsalia* vorhanden und es liegt keine Verschmelzung der proximalen mit der *Tibia* vor. Bei der anderen Liasform *Campylognathus* (Plieninger 1894, p. 216, Taf. XIX) sind beide Fußgelenke gebrochen und liegen abgerückt vom Unterschenkel. Die Möglichkeit ist daher vorhanden, daß die

proximalen Tarsalien abgeschwemmt sind; allerdings wird eine undeutliche Verwachsungsnaht zwischen Tibia—Fibula und proximaler Tarsus-Reihe angegeben. Wenn sie unklar ist, könnte es sich hier ja auch nur um einen Sprung im Tibia-Knochen handeln; von der Distalreihe liegen zwei Stücke den Metatarsen an (1. c., Fig. 6).

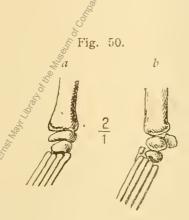
Die dritte Liasform — Dorggnathus — hat in den verschiedenen, heute bekannt gewordenen Exempiaren, sicher Elemente der ersten Tarsus-Reihe erhalten, die wir beim Wiener, Berliner und Löwener Exemplare vorfinden. Vom alten Banzer Materiale wird (Taf. II, Fig. 16) durch The odori ein »kleines freies Oberschenkelbein« abgebildet, das vollkommen wie ein Metatarsus I mit anhaftendem Astragalus aussieht. Bei all diesen Exemplaren kommen immer wieder dieselben, ähnlich geformten Knochen vor. Es ist ja auch naheliegend, daß die größeren proximalen Tarsus-Knöchelchen erhalten geblieben sind und die kleineren distalen verloren gingen oder tiefer in den Schlamm gedrückt, eventuell bei der Präparation übersehen worden sind.

Unter den Tithonformen hat keine die Fußwurzel ganz klar erhalten. Von Rh. Gemmingi erwähnt Stromer (1913, p. 63), wenn ich ihn recht verstehe, daß zwei Reihen Tarsalia vorkommen, welche zu zwei Stücken verschmolzen sind. Das berühmte Beckenexemplar der Münchener Sammlung, Original Karl v. Zittels (1882, p. 115, Taf. XII) besitzt eine größere Anzahl wohl erhaltener Tarsalien, welche in zwei, z. T. sogar in drei Reihen übereinander stehen. Proximal liegt ein größerer Knochen (Astralagus), distal ein gerundetes Stück oberhalb des IV. Metalarsus (Cuboid) und zwischen beiden ebenfalls ein größeres Stück (Calcaneus?); neben dem Guboid liegt noch mindestens ein kleineres Knöchelchen (Distale 1—3?). Die Verhältnisse dieses Tarsus sind jedenfalls unklar trotz der vorhandenen Details, was auch Zittel schon hervorgehoben hatte. Beim Exemplare, das H. v. Meyer (Palaeontographica, Bd. VII., Taf. XII) beschrieb, stimmt die Zeichnung mit dem Texte insoferne nicht ganz überein: letzterer erwähnt nur eine Tarsalreihe, während erstere am linken Fuße mindestens drei Knöchelchen



Linker Tarsus von Rhamphorshynchus Meyeri, Tithon von Pappenheim (nach Owen);

2'1 der nat. Gr.



Tarsus von Pterodactylus longirostris Cuv. (nach H. v. Meyer); ² 1 der nat. Gr.



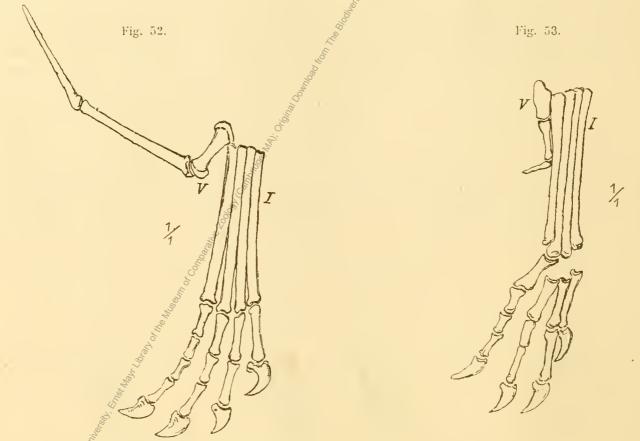
Linker Tarsus von Pterodactytus Kochi Wagl. (nach H. v. Meyer); 21 der nat. Gr.

in zwei Reihen zeigt. Besser diesbezüglich scheint der Rh. Meyeri Owens des Britischen Museums erhalten zu sein (Liass. Format, Taf. XIX). Hier sehen wir beim linken Fuße (Fig. 49) ganz klar zwei größere Tarsalia, die übereinander liegen; das Proximale endet in eine, Calcaneus ähnliche Spitze für die Strecksehne und zwischen dem oberen Tarsale und den Metatarsen liegt ein größerer Knochen, welcher die distale Tarsus-Reihe verkörpert. Die Art der Zeichnung läßt darauf schließen, daß die Knochen nicht flach, sondern kräftig gewölbt waren. Im Distalknochen liegt die größte Dicke ober dem IV. Metatarsus, also dort wo sonst das Cuboid liegen würde, an dem auch der V. Metatarsus einlenkt. Leider gibt der Text keine Detailbeschreibung.

Bei den Rhamphorhynchen reduziert sich somit vom Lias bis ins Tithon die Zahl der Tarsalia, die getrennten Tarsalelemente einer Reihe synostosieren, die proximalen bleiben von den distalen gut getrennt und es kommt weder zur Ausbildung eines Tibiotarsus noch Tarso-Metatarsus.

Die Pterodactylen scheinen hingegen auf einer etwas tieferen Stufe betreffs der Tarsalia zu beginnen, wie sie die gleichaltrigen Langschwänze allmählich erreicht haben. Eine gleichartige Beobachtung konnten wir auch früher schon, das Becken betreffend, machen. Nur wenige Formen eignen sich durch ihren Erhaltungszustand zum Studium des Tarsus.

Die beiden Exemplare des *Pt. longirostris* (Fauna d. Vorw., p. 29, Taf. I, Fig. 2, Taf. II, Fig. 1) zeigen verschiedene Entwicklung: der erstere (Fig. 50 a) hat je ein klar sichtbares *Tarsale* in jeder Reihe, der letztere (Fig. 50 b) anscheinend vier; wenigstens gibt H. v. Meyer vier getrennte Knöchelchen an, Cuvier sogar fünf. Beim *Pt. Kochi* Wagl. beschrieb H. v. Meyer (l. c., p. 38, Taf. III, Fig. 2) zwei größere proximale *Tarsalia*, also *Astragalus* und *Calcaneus* getrennt, und zwei kleinere *Distalia*, an deren größerem der *Metatarsus* V einlenkt und somit die Lage des *Cuboids* einnimmt (Fig. 51). Alle anderen *Pterodactylen* zeigen nur zerfallene Fußwurzeln bei denen wohl, die gleiche oder ähnliche Knochenform wiederkehrt, aus denen aber kein Schluß auf den Tarsusbau gezogen werden kann.



Rechter Fuß von Dinorphodon macronyx Buckld. aus dem englischen Unterlias (nach Owen); nat. Gr.

Ders. von Campylognathus Zillelii Plien, aus dem süddeutschen Oberlias (nach Plieninger); nat. Gr.

Mit großer Sicherheit können wir nur folgern, daß die Fußwurzel bei ihnen aus zwei größeren Stücken bestanden hat, einem Proximalen und Distalen. Die einzigen Plerodactyliden, bei denen einwandfrei nur eine Tarsus-Reihe beschrieben ist, sind Nyctodactylus und Pteranodon aus der Oberkreide. Leider gestattete auch im riesigen Materiale, das Williston und Eaton zur Verfügung stand, der Erhaltungszustand des Tarsus keine Originalabbildung und wir müssen mit schematisierten Skizzen das Auslangen finden, die uns Williston (1896, p. 49) und Eaton (1910, Taf. 16, Fig. 1) gegeben haben. Von der Tibia wird die Tarsus-Reihe aufgenommen und geht im Rollgelenke als »pulley like mass« auf; sie bildet also einen ausgesprochenen Tibiotarsus. Die Distalreihe besteht aus zwei vertieften Knochenplatten, die nebeneinander liegen und an denen Tibiotarsus und Metatarsus artikulieren.

c) Metatarsus und Fuß.

Aus der obigen Tabelle (p. 65) ergibt sich, daß die Melalarsen im Vergleiche zur Tibia eine recht wechselnde Länge besitzen, daß aber im Allgemeinen bei den Rhamphorhynchen sich Tibia zu Melalarsus wie 2:1 verhält und nur bei dem langbeinigen Dimorphodon dies Verhältnis auf 3:2:1

ansteigt. Bei den *Pterodactylen* hingegen, die sich alle durch eine relativ große Länge des Unterschenkels auszeichnen, finden wir die Verhältniszahlen von 3·4:1 bis 4·8:1. Nicht die Melatarsen verkürzen, sondern die *Tibia* verlängert sich.

Unter ersteren ist der V. Zehenstrahl im Vergleiche zu I-IV auffallend verändert, weil sein Metalarsus verkürzt, zum Teil auch abweichend gestaltet und die Zehe klauenlos geworden ist. Wie es Owen schon ausgesprochen, hatte diese besonders adaptierte Zehe die Funktion einer Spannung der Flughaut bei den langschwänzigen Rhamphorhyuchen zu erfüllen, bildete daher ein Analogon zum Spannknochen am Handgelenke und gestattete infolge seiner Gliederung eine beschränkte Faltung der Flughaut. Die Zehen I-IV waren frei und klauentragend, im Gegensatz zum klauenlosen V, und waren nur für sehr geringe Lokomotion auf festem Grunde und, vermöge der Klauen, Zum Anhaken an Felsen, Bäumen oder freistehenden Objekten geeignet. Es ist interessant, die Veränderung des V. Zehenstrahles bei Rhamphorhyuchen und Pterodactylen zu verfolgen.

Bei Ersteren finden wir im unteren Lias bei *Dimorphodon* (Fig. 52) einen stark verkürzten *Metatarsus* mit breiten Gelenkenden, verlängerter 1. und etwas kürzerer, klauenloser 2. Phalange. Im oberen Lias ist, bei *Campylognathus* wenigstens (Fig. 53), die Bewegungsmöglichkeit des *Metatarsus*



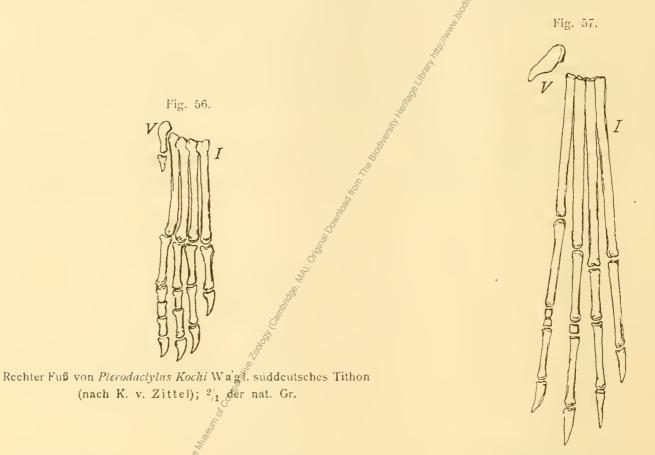
Rechter Fuß von Rhamphorhynchus Gemming: H. & M., süddeutsches Tithon (nach H. v. Meyer); nat. Gr.

Ders. von Rhamphorhynchus Meyeri Owen, ebendaher (nach Owen); nat. Gr.

eingeschränkt und die Phalangen sind merklich kürzer; im oberen Jura verkürzt sich der Metatarsus weiter, hat bald eine normale, bald eine verbreiterte Form (Fig. 54, 55), aber die Phalangenglieder sind auffallend lang. Bei den Pterodactylen hingegen ist der Metatarsus V ähnlich verkürzt, wie wir es von den Rhamphorhynchen kennen und besitzt im Oberjura nur mehr eine Phalange (Fig. 56), z. B. Pterodactylus Kochi, während in der Oberkreide auch sie verloren gegangen ist, sodaß nur mehr 1 distal verjüngter Metatarsen-Stummel übrig geblieben ist, z. B. Pteranodon (Fig. 57). Man sieht also deutlich die Tendenz einer Reduktion des V. Strahles. Etwas Ähnliches finden wir bei den anderen Strahlen in der Folge vom Lias bis in die Oberkreide. Die Zehenformel bleibt zwar überall gleich 2, 3, 4, 5 auch die Zehenlänge ändert nur wenig insoferne ab, als im Lias die III. und IV. Zehe ziemlich gleich lang sind, später dagegen die III. zur längsten wird. Aber wir bemerken, daß schon bei Campyloguathus in III das 2. und 3: Zehenglied eine Art von Verkürzung und Verschmelzung verraten (Fig. 53), die bei Rh. Gemmingi kaum sichtbar ist (Fig. 54), doch ist das 2. Glied stark verkürzt. Bei Rh. Meyeri (Fig. 55) ist bei III dasselbe der Fall und außerdem scheinen sich einzelne Glieder des IV. Strahles stärker aneinander zu schließen, was man besonders an der Lagerung sieht. Bei Pt. Kochi (Fig. 56) ist ebenfalls der III. und besonders der IV. Strahl durch die kurzen 2., 3. und 4. Phalangenglieder kenntlich; bei Pteranodon (Fig. 57) ist die Verkürzung des 2. Gliedes von III besonders weit vorgeschritten, ebenso die des 2. und 3. Gliedes von IV.

Wir sehen also eine Verkürzung von nicht weniger als drei Zehenstrahlen einen verschieden starken Effekt erreichen, höchstwahrscheinlich weil die Flugfähigkeit, oder besser die »Segelfähigkeit« größer wird, hingegen an den Fuß als Lokomotionsorgan immer kleinere Anforderungen gestellt werden.

Bei den langschwänzigen Rhamphorhynchen hatte natürlich der Schwanz die Funktion der Steuerung auszuüben, weshalb ein Hautsaum zwischen ihm und der Hinterextremität anzunehmen ist, sodaß die ganze Fläche vom Schwanz über die Hinterextremität zur Flugfingerspitze und vom



Ders. von Pteranodon, amerikanisches Turon (nach Eaton);

Handgelenk zum Hase eine Flughaut trug. Freilich, wie weit sie hier und am Schwanze entwickelt war, wissen wir noch nicht. Bei den kurzschwänzigen *Pterodactylen* hingegen trat an Stelle des Schwanzes die ganze Hinterextremität als Steuer in Funktion, wie Plieninger schon ausgesprochen (1907, p. 210) und Abel in einem leider mangelhaft reproduzierten Habitusbild (1916, Fig. 4) dargestellt hatte Natürlich mußte sich bei ihnen der Hautsaum zwischen den Hinterextremitäten noch weiter verringern, um das Schließen derselben zu ermöglichen.

Verzeichnis

der im Texte nur mit Jahreszahlen zitierten Arbeiten.

- 1911 Abel O: Die Vorfahren der Vögel; Verhandl. Zool.-Bot. Ges., Bd. £1, p. 193, Wien.
- 1912 Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart.
- 1916 Die Lösung des Flugproblems bei den Tieren der Vorzeit; Urania. Wochenschrift, Bd. 1X, p. 309—312, Wien.
- 1884 Ammon L. v.: Über das in der Sammlung des Regensburger naturwissenschaftlichen Vereines aufbewahrte Skelett einer langschwänzigen Flugeidechse (Rhamphorhynchus longicandatus); Correspondenzblatt des Naturw. Ver. Regensburg, 38. Jahrg., p. 129 (2 Tafeln).
- 1909 Über ein schönes Flughautexemplar von Rhamphorhynchus; Geogn. Jahresh. München, Bd. 21, p. 226.
- 1886 Bassani F.: Sui fossili et sull'età degli schisti bithuminosi triasici di Besano in Lombardia; Atti Soc. ital. Sc. nat. Vol. 29, p. 15.
- 1915 Boas J. E.: Die Schläfenüberdachung und das Palatoquadratum in ihrem Verhältnis zum übrigen Schädel bei den Dipnoern und den terrestren Wirbeltieren; Gegenbauers Morph. Jahrb., Bd. 49, p. 229, Leipzig.
- 1908 Branca W: Fossile Flugtiere und Erwert des Flugvermögens; Abhdl. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss., phys. math. Kl., p. 1—49.
- 1912 Broili F.: Über *Pterodactylus micronyx* H. v. Meyer; Zeitschr. Deutsche Geol. Ges. Bd. 46, Abhdl. p. 492 (1 Tafel).
- 1890 Bronn H. G. Klassen und Ordnungen des Tierreiches, fortges. von C. K. Hoffmann; Bd. 6, Abt. 3 (Reptilien), Leipzig.
- 1913 Broom, R.: On the South African Pseudosuchian Euparkeria and allied Genera; Proceed. London Zool. Soc., p. 619, T. 75-79.
- 1886 Brühl C. B.: Zootomie aller Wirbeltierklassen, Liefg. 37, 38 (Hatteria), Wien.
- 1829 Buckland W.: On the discovery of an new species of Pterodactyle in the Lias at Lyme Regis; Transact. Scol. Soc. London, Vol. III, 2. Ser., p. 217, T. 27.
- 1881 Credner H.: Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden (9 Teile); Zeitschrift Deutsch. Geol. Ges., Bd. 33-42 (1881-1890).
- 1901 Döderlein L.: Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren; Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik, Bd. 14, p. 49.
- 1910 Eaton G. E.: Osteology of *Pteranodon*; Memoirs Connecticut Acad. Arts and Sc. Vol. II (31 Tafeln), New Haven.
- 1855 Fraas O.: Beitrag zum obersten weißen Jura in Schwaben; Württemberg, Jahrh., Bd. 11, p. 77 (1 Tafel).
- 1878 Über Pterodactylus suevicus von Nuspfingen; Palaeontogr., Bd. 25.
- 1900 Fürbringer Max: Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln; Jena, Zeitschr. f. Naturwiss., N. F., Bd. XXVII, p. 215.

- 2 1896 Gaupp E.: Beiträge zur Morphologie des Schädels, III. Zur Fergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel; Schwalbes » Morphol. Arbeiten «, Bd. IV, Heft 1.
- 1898 Gegenhauer C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere (2 Bde.), Leipzig (Engelmann).
- 1906 Gilmore Ch. W.: Skeleton of Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M. (2 Tafeln), Proceed. U. St. Nation. Mus., Vol. 30, p. 607.
- 1831 Goldfuß A.: Beiträge zur Kenntnis der Reptilien der Norwelt; 1. Reptilien aus dem litho graphischen Schiefer; Nova Acta, Phys. Med. Acad. Caesar. Leop. Carol., Bd. XV, Abt. 1, p. 62, Taf. VII—X.
- 1867 Günther A.: Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus Owen); Philos. Transact., Part. II, London.
- 1916 Heilmann G.: Unser gegenwärtiges Wissen über die Abstammung der Vögel (dänisch); Sep. aus Zeitschr, dän. ornithol. Ges. Kopenhagen.
- 1911 Harlé E. et A.: Le vol des grands Reptiles et Insectes disparus semble indiquer une pression athmosphèrique plus elevée: Bullet Soc Géol. de France, IV. Ser., Taf. XI, p. 118.
- 1900 Howes G. B. and Swinnerton H. H.: On the development of the skeleton of the Tuatara, Spheuodon punctatus, with remarks on the egg, on the hatshing and on the hatshed young. Transact. London Zool. Soc., Vol. XVI, p. 1.
- 1906 Huene F. v.: Über die Dinosaurie der außereuropäischen Trias: Palaeont. Abhdl. N. F., Bd. XII, Heft 2.
- 1910 1. Ein ganzes Tylosaurus-Skelett, 2. Ein primitiver Dinosaurier aus Elgin, 3. Neubeschreibung von Dasyceps Bucklandi; ibid. N. F., Bd. XII, Heft 6.
- 1911 1. Über Erylhrosuchus, Fertreter der neuen Reptilordnung Pelycosima, 2. Beitrag zur Kenntnis und Beschreibung der Parasuchier; ibid. Bd. 10, Heft 1.
- 1914 1. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier, 2. Beiträge zur Kenntnis des Schädels einiger Pterosaurier, 3. Nachräge zu meinen früheren Beschreibungen triadischer Saurischier; ibid. Bd. XIII, Heft 1.
- 1859 Huxley Th.: On Rhumphorhynchus Bucklandi, a Pterosaurian of the Stonesfield Slates; Quart. Journ. London Geol. Soc., Vol. XV, p. 658, Taf. 24.
- 1873 Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere (deutsche Ausgabe), Breslau 1873.
- 1913 Hooley R. W. On the skeleton of *Ornithodesnus latideus* from the Wealden of Atherfield (Isle of Wight); Quart. Journ. London, Geol. Soc., Vol. 69, p. 373,
- 1914 On the ornithosaurian genus *Ornithocheirus*, with a review of the specimens of the Cambridge Greensand in the Sedgwick Museum; Annals and Magazin of Nat. Hist., London, Ser 8, Vol. XIII, p. 529.
- 1915 Jaeke O.: Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel; Anatom. Anzeiger, Bd. 48, p. 1.
- 1912 Krennfling W.: Beitrag zur Kenntnis von Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M. (Halle'sches Exemplar); Nova Acta der K. Leop. Carol. Akad. Deutsch. Naturf., Bd. 96, p. 349, Halle.
- 1913 Lebedinsky H. G.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens; Jena, Zeitschr. f. Naturw., N. F., Bd. 43, p. 647 (4 Tafeln).
- 1902 Lucas F. A.: The greatest flying creature, the great Pterodactyl *Ornithostoma*; Ann. Rep. Smithson. Inst. for 1901, p. 654, Washington.
- 1882 Marsh O. C.: The wings of Pterodactylus; Americ. Journ. of Science, Vol. 23, p. 251 (1 Tafel).
- 1830 Münster Graf zu: Bemerkungen über das Vorkommen von *Pterodactylus*: Leonhardt und Bronns Jahrb. f. Mineral. etc., Bd. 1, p. 442.
- 1831 Über eine neue Art der Gattung *Pterodactylus* Cuv. (*Ornithocephalus* Sömm.); Nova Acta Phys. Medic. Acad. Caes. Leopold. Carol., Bd. XV, Abt. 1, p. 49, Taf. 6.
- 1831 Meyer H. v.: Pterodactylus macronyx. Buckl. aus dem Lias von Banz; ibid., Abt. 2, p. 198, Taf. 60, Fig. 8 14.
- 1851 Rhamphorhynchus Gemmingi aus dem Kalkschiefer von Solenhofen: Palaeontogr., Bd. 1, Taf. 5,

- 1860 Meyer H. v.: Rhamphorhynchus Gemmingi aus dem lithographischen Schiefer von Bayern; ibid., Bd. VII, p. 79, Taf. 12.
- 1860 Fauna der Vorwelt; Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich, Frankfurt a. M.
- 1861 Pterodactylus spectabilis aus dem lithographischen Schiefer von Eichstäft; Pelaeontogr., Bd. X, p. 1, Taf. 1.
- 1862 Pterodactylus micronyx aus dem lithographischen Schiefer von Solenhoten libid., p. 471, Taf. 8.
- 1888 Newton E. T.: On the skull, brain and organisation of a new species of Pterosaurian Scaphognathus Purdoni; Philos. Transact. London Royal Soc. B., Vol. 179, p. 503.
- 1907 Nopcsa F., Baron: Ideas on the origin of flight, Proceed. London, Zoolog. Soc., p. 223.
- 1916 Zur Körpertemperatur der Dinosaurier; Zentralblatt f. Mineral. etc., p. 418.
- 1917 Über Dinosaurier, 3. Die Pubes der Orthopoden; ibid., p. 348.
- 1856 Oppel A.: Die Juraformation Englands, Frankreichs und Deutschlands; Jahresh. Ver. t. vaterl. Naturkd. Württembergs, Bd. XII, p. 326.
- 1858 Geognostische Verbreitung der *Pterodactylen* und über einen Unterkiefer von *Pterodactylus banthensis* Theod. aus dem Posidonienschiefer von Boll; ibid., Bd. XIV, p. 55.
- 1898 Osawa G.: Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*; Archiv für mikrosk. Anatomie und Entwicklg. Gesch., Bd. 51, p. 481.
- 1851—70 Owen R.: Monograph of the fossil Reptilia of the Liassic tormations, Part III, p. 41, Taf. 17—20. Cretaceous formations, Part. I, p. 80, Taf. 27—32; Supplem. No. 1, p. 1 Taf. 1—4.
- 1895: Plieninger F.: Campylognathus Zitteli, ein neuer Flugsaurier aus dem obersten Lias Schwabens; Palaeontogr., Bd. 41, p. 193.
- 1901 Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier; ibid., Bd. 48, p. 65.
- 1906 Notizen über Flugsaurier aus dem Lias Schwabens; Centralblatt f. Min. etc., p. 290.
- 1907 Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens; Palaeontogr., Bd. 53, p. 209 (6 Tafeln).
- 1855 Quenstedt F. A.: Pterodactylus suevicus im lithographischen Schiefer Württembergs (Universitätsprogramm).
- 1858 Über *Pterodactylus liasicus* Que Jahresh. Verf. f. Vaterl. Naturkunde Württembergs, Bd. XIV, p. 299.
- 1870 Seeley H. G.: Remarks on Prof. Owens Monograph on Dimorphodon; Annals and Magazin of Nat. Hist. Vol. IV, Ser. IV, p. 129—152, London.
- 1870 Ornithosauria, an elementary Study of the bones of Pterodactyles; London (Deighton, Bell & Co.).
- 1880 On Rhamphocephalus Prestwichi Seeley, an Ornithosaurian from the Stonesfield Slates of Kineton; Quart. Journ. London Geol. Soc., Vol. 36, p. 27.
- 1891 The Ornithosaurian Pelvis; Annals and Magazin, Nat. hist., Vol. 7, Ser. VI, p. 237—25 London.
- 1891 On the shoulder-girdle in cretaceous Ornithosauria; ibid., Vol. 7, Ser. 6, p. 438, London.
- 1901 Dragons of the Air, on account of extinct flying Reptiles; London (Methuen & Co.).
- 1893 Siebenrock F.: Zur Osteologie des *Hatteria*-Kopfes; Sitzber. K. Akad. d. Wissensch., Math. Nat. Kl., Bd. 102, Abt. 1.
- 1910 Stromer v. Reichenbach E.: Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurier-Skelettes; Zeitschr. deutsch. Geol. Gesellsch. (Monatsberichte).
- 1913 Rekonstruktion des Flugsauriers Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M.; Neues Jahrb. f. Min. etc., Bd. II, p. 49.
- 1830 Theodori K.: Knochen vom *Pterodactylus* aus der Liasformation von Banz; L. F. v. Frorieps Notizen für Natur und Heilkunde, Bd. 19, Nr. 623, p. 101.

- 1831 Theodori K.: Über die Knochen vom Genus *Pterodactylus* aus der Liasformation der Gegend von Banz; Okens »Isis« 276.
- 1852 Über die Pterodactylusknochen im Lias von Banz; Über d. Bestehen u. Wirken d. Naturf. Ver. zu Bamberg, 1. Bericht, p. 17—44 (2 Tafeln).
- 1837 Wagner A.: Beschreibung eines neuentdeckten *Ornithocephalus* nebst allgemeinen Bemerkungen über die Organisation dieser Gattung; Abhdl. K. Bayr. Akad. d. Wiss. math. phys. Kl., Bd. II, p. 165.
- 1852 Beschreibung einer neuen Art von Ornithocepharus (Pt. rhamphastimus Wagn.) nebst kritischer Vergleichung der in der k. palaeontologischen Sammlung zu München aufgestellten Arten aus dieser Gattung; ibid., Bd. VI, p. 127 (2 Tafeln).
- 1852 Neu aufgefundene Saurierüberreste aus dem lithographischen Schiefer und dem oberen Jurakalke; ibid., Bd. VI, p. 683 (Taf. 19).
- 1860 Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers, 1. Abt.; ibid., Bd. VIII, p. 439, Taf. 15—17.
- 1908 Wanderer K.: Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M., Exemplar mit teilweise erhaltener Flughaut (Dresdener Exemplar); Palaeontogr., Bd. 55, p. 195, Taf. 21.
- 1897 Williston S. W.: Restoration of *Ornithostoma (Pteranodon)*; Kansas Univers. Quart. Vol. VI. p. 35 (1 Tafel).
- 1901 On the skull of Nyctodactylus, with Restoration; Americ. Journ. of Anatomy, Voe. I, p. 297.
- 1901 On the skull of *Nyctodactylus*, an upper cretaceous Pterodactylus (Fortsetzung der früheren Arbeit); Journ. of Geol. Bd. 1, p. 521 (2 Tafeln).
- 1903 On the osteology of *Nyctosaurus (Nyctodactylus)* with notes on american Pterosaurs; Field Columbian Mus. Public. 78, Geol. Ser., Vol. II, No. 3 (5 Tafeln).
- 1904 The fingers of Pterodactyls; Geol. Magaz. New. Ser. Dekade V., Vol. 1, p. 59.
- 1911 The wing fingers of Pterodactyls with Restoration of Nyctosaurus; Journ. of Geology Vol. XIX, p. 696, Chicago.
- 1873 Winkler T. C.: Le *Ptérodactylus Kochi* Wagn. du Musée Teyler (p. 377, Taf. 8) (von K. v. Zittel mit *Pt. elegans* vereinigt). Archives du Musée Teyler, Vol. III, 1874, Harlem.
- 1874 Description d'un nouvel exemplaire de *Pterodactylus micronyx* du Musée Teyler ibid. (p. 84 Taf. III)
- 1902 Smith-Woodward A.: On two skulls of Ornithosaurian Rhamphorhymchus; Annals and Magazin Nat. hist. Ser. VII, Vol. IX, p. 1 (1 Tafel).
- 1882 Zittel K. S.: Über Flugsaurier, Palaeontogr., Bd. XXIX, p. 47, Taf. 10-13.

Tafel

Tafel I.

Dovygnathus banthensis Theod. sp. aus dem oberliassischen Posidonien Schiefer von Holzmaden u./T. Württemberg;

1 2 der nat. Gr. 1 Das Original befindet sich im Naturhistorischen (Hof-) Museum in Wien. Präparation von Herrn B. Hauff,

Holzmaden.

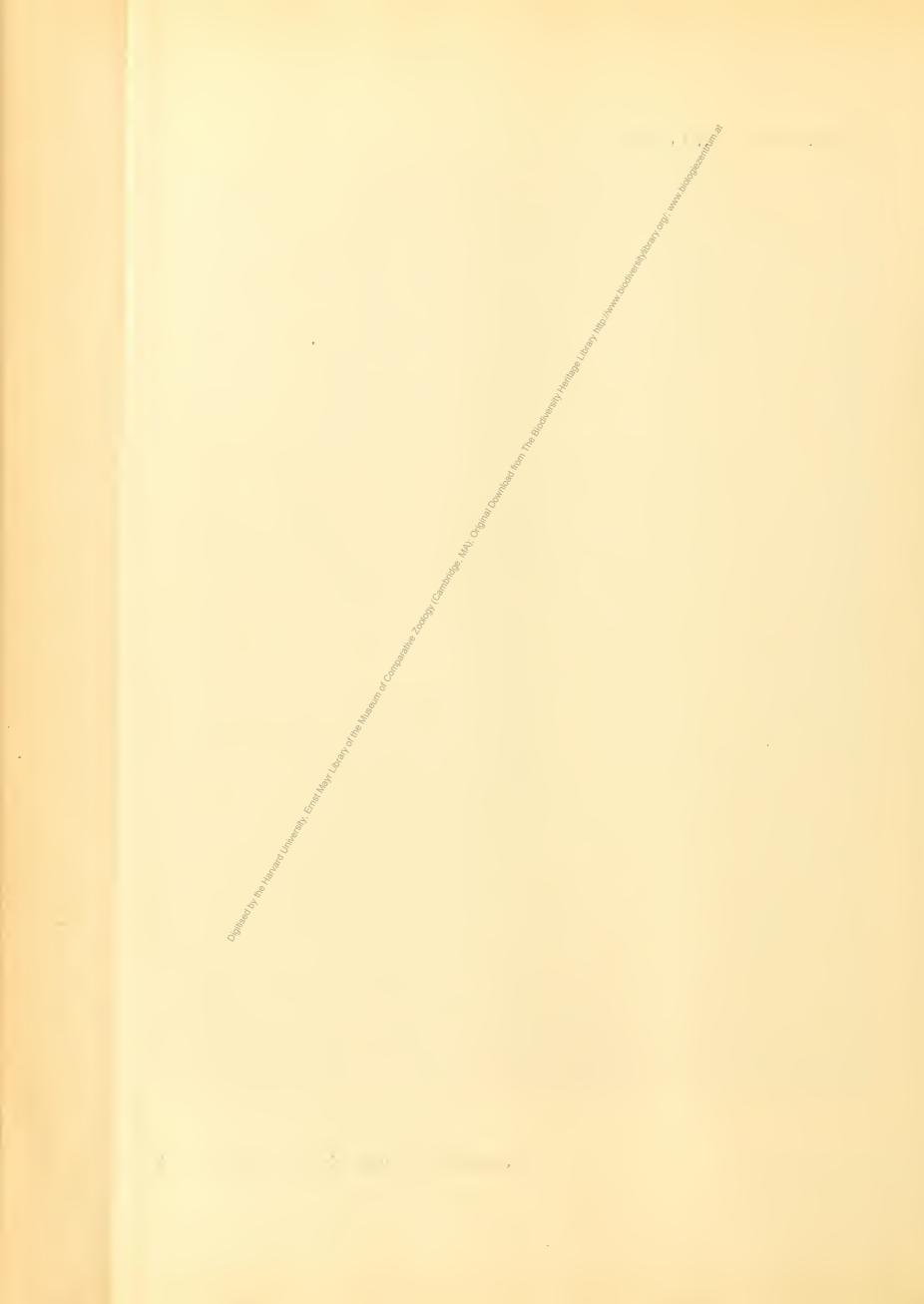
¹ Entgegen sonstiger Gepflogenheit wurde die Tafelgröße auf die Hälfte reduziert, um die Tafel nicht zweimal falten zu müssen.







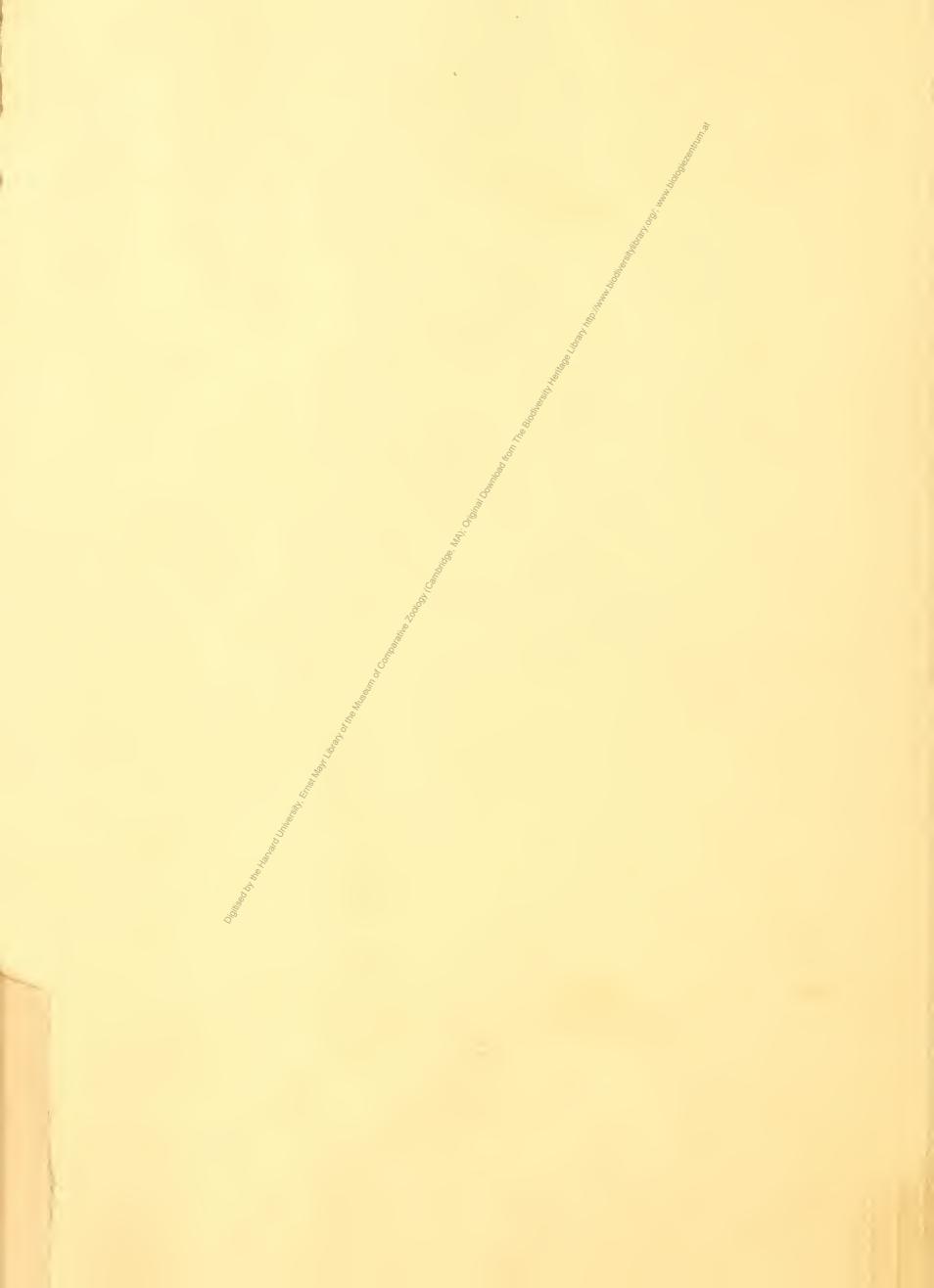
Denkschriften d. Akad. d. Wiss. math, naturw. Klasse, 97. Bd

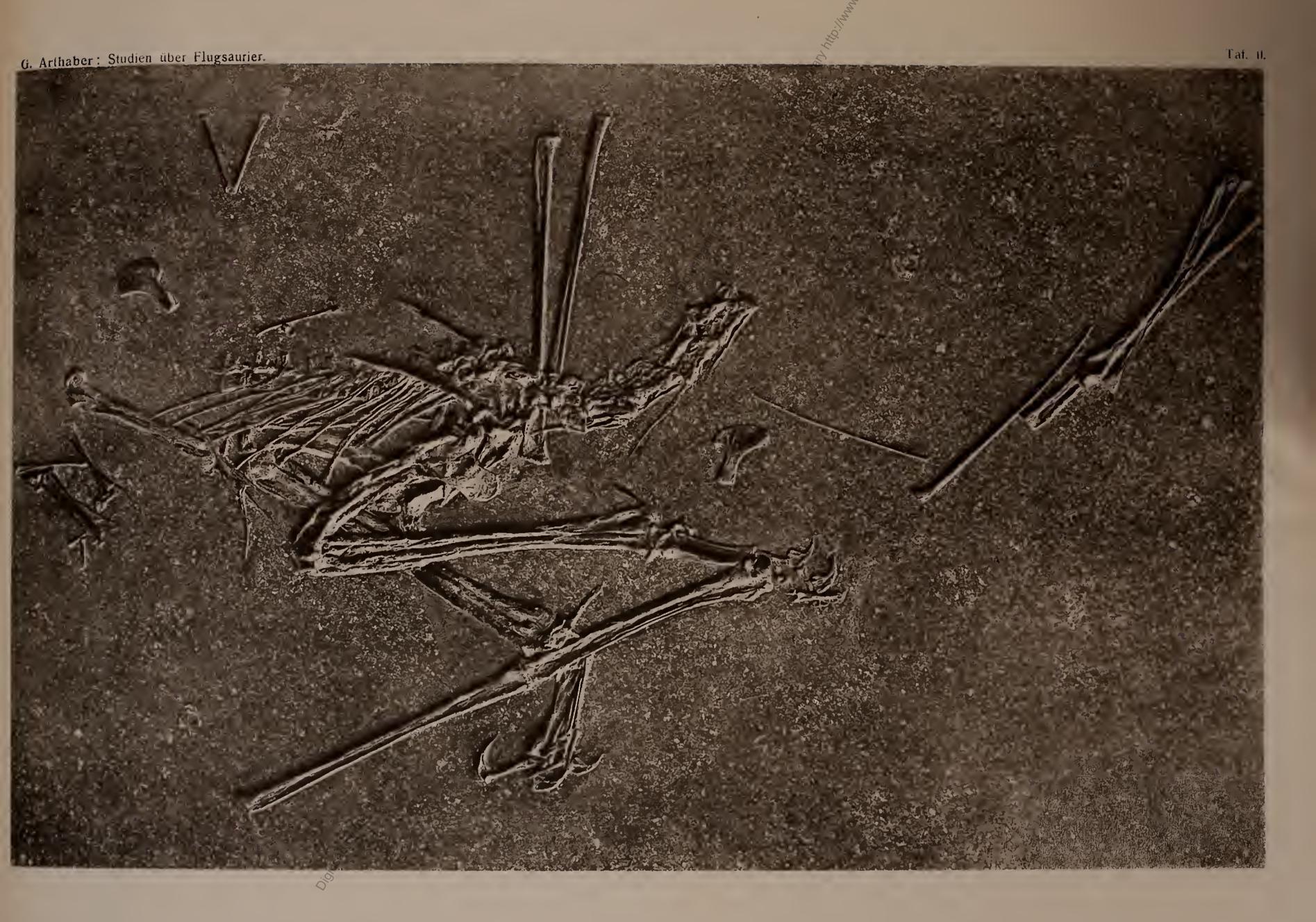


Tafel II.

Tafel II.

Dorygnathus bautheusis Theod. sp. aus dem oberliassischen Posidonien Schiefer von Holzmaden u. T. Württemberg; nat. Gr. (?) Kopie einer Photographie aus dem Besitze des Naturhistorischen (Hof-) Museums in Wien mit der Angabe: Original in der Universität Löwen.





Denkschriften d. Akad. d. Wiss, math.-naturw. Klasse, 97. Bd,