

Sitzungsberichte

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen
Abteilung

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1929. Heft I

Januar-Märzsitzung

München 1929

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des Verlags R. Oldenbourg München

Über *Rhamphorhynchus* und sein Schwanzsegel.

Von **Ludwig Döderlein** in München.

Mit Tafel 1—3 und 10 Textfiguren.

Vorgetragen in der Sitzung am 15. Dezember 1928.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	1
Reste des Skelettes	3
Schwanzwirbelsäule mit Sehnenscheide	7
Das Schwanzsegel	17
Vergleich mit dem Yale-Exemplar	22
Stellung des Schwanzsegels	25
Abplattung des Schwanzes bei Wirbeltieren	26
Symmetrie des Schwanzsegels	30
Lage der Schwanzwirbel auf der Platte	32
Flughaut und Körperbedeckung	38
Nahrung, Lebensweise und Erwerbung des Flugvermögens	40
Tafelerklärung	46

In der einzigartigen Serie von Flugsauriern aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen und Eichstätt, die in der paläontologischen Staatssammlung von München aufbewahrt werden, befindet sich seit 1907 ein sehr beachtenswertes Exemplar von *Rhamphorhynchus Gemmingi* H. v. Meyer, das wohl mehrfach in der Literatur erwähnt ist, aber bisher noch nicht genauer beschrieben oder abgebildet wurde.

Was dieses Stück so besonders interessant macht, ist der Umstand, daß es das Schwanzsegel in ausgezeichnetem Zustand er-

halten zeigt, über dessen Einzelheiten bisher nur Marsh¹⁾ 1882 berichtet und Abbildung gegeben hat, und daß es ferner auf einzelnen Bruchstücken Andeutungen einer eigenartigen, in Flocken oder Büscheln auftretenden Bedeckung der Körperoberfläche erkennen läßt. Unglücklicherweise ist dies Exemplar nur in unzusammenhängenden größeren und kleineren Trümmern der Platte und Gegenplatte in die paläontologische Sammlung gekommen, nachdem die einzelnen Bruchstücke der Hauptplatte zu einem Schaustück zusammengesetzt waren, aber offenbar der Raumerparnis wegen gegenüber dem ursprünglichen Zustand mehr oder weniger stark verschoben sind. Die vorhandenen Lücken sind durch Gips ergänzt, auf dem einige fehlende Skelett- und Flügelteile in recht geschickter Weise naturgetreu nachgebildet wurden.

Es bestand kein Anlaß, das mit einem Rahmen versehene Schaustück zu zerstören, um die wahrscheinliche ursprüngliche Lage aller Teile wieder herzustellen, da für die Wissenschaft gar nichts damit gewonnen würde. Bei der photographischen Aufnahme der Hauptplatte (Tafel 1) wurden die Trümmer der Gegenplatte, soweit sie etwas Bemerkenswertes enthielten, gegenüber den entsprechenden Teilen der Hauptplatte auf diese gelegt. Gerade diese wenigen Bruchstücke der Gegenplatte zeigen aber die interessantesten Teile, die erhalten sind, besser noch als die Hauptplatte selbst, so den äußeren Teil eines Flügels, das Schwanzsegel und die büschelartige Körperbedeckung.

Dies Exemplar von *Rhamphorhynchus* ist offenbar in fast ungestörtem Zusammenhang und unter den günstigsten Umständen in dem Kalkschlamm zur Fossilisation gekommen, so daß sich in seltener Deutlichkeit die Abdrücke von Weichteilen des Flügels, des Schwanzsegels und der vermutlich teilweise behaarten Körperoberfläche erhalten konnten. Sowohl auf der Hauptplatte wie auf der Gegenplatte muß ursprünglich das vollständige Tier in wunderbarer Erhaltung vorhanden gewesen sein. Es ist unendlich zu bedauern, daß von diesem einzigartigen Stück, das vor allem über die rätselhafte Körperbedeckung der Flugsaurier den erwünschten Aufschluß hätte geben können, durch den Finder nur einzelne

¹⁾ O. C. Marsh, The Wings of *Pterodactyles*. Americ. Journ. of Science Vol. 23, p. 251—256, mit Tafel. 1882.

Bruchstücke, wie es der Zufall fügte, aufgelesen worden sind. Kein anderes bekanntes Exemplar der Pterosaurier zeigt nur annähernd eine derartig günstige Erhaltung der Verhältnisse der Körperoberfläche. Was aber nunmehr von dem Exemplar noch vorhanden ist, genügt leider nicht, sich ein befriedigendes Bild von diesen Verhältnissen zu machen.

Herrn Professor Broili, der mir in zuvorkommendster Weise die Gelegenheit gab, dieses Exemplar zu untersuchen und mit anderen in der Sammlung befindlichen zu vergleichen, spreche ich dafür meinen besten Dank aus, ebenso Herrn Professor v. Stromer, dem ich den größten Teil der benutzten Literatur verdanke.

Das vorliegende Exemplar stimmt in seinen Ausmessungen ziemlich gut mit dem von H. v. Meyer¹⁾ 1860, p. 81 beschriebenen und auf Taf. 9 Fig. 1 abgebildeten Exemplar überein. Es ist deshalb wie dieses als *Rh. Gemmingi* H. v. Meyer zu bezeichnen. Allerdings besitzt es vier Sakralwirbel, während H. v. M. bei seinem Exemplar nur drei angibt. Es stammt aus dem Nachlaß des Naturalienhändlers Kohl in München und kam 1907 in die paläontologische Staatssammlung von München. Als Fundort ist der lithographische Schiefer von Schernfeld bei Eichstätt angegeben.

Reste des Skelettes.

Die in einem Rahmen montierte Hauptplatte besteht aus vier einzelnen größeren Bruchstücken, die durch Gips miteinander verbunden und auf Tafel 1 mit Nr. 1—4 bezeichnet sind.

1. Das erste dieser Bruchstücke enthält den größten Teil des Rumpfes und den proximalen Teil des Schwanzes im Zusammenhang. Der Rumpf liegt mit dem Rücken nach oben. Deutlich lassen sich in fast ungestörter Anordnung und noch im Zusammenhang mit ihren Wirbeln auf der rechten Körperseite 7 Rippen bzw. deren Abdrücke erkennen. Deren erste ist 15.5 mm lang und fast gerade und zeigt ein verbreitertes (3.8 mm) Ende, während die fünfte dieser Rippen säbelförmig gebogen und 26 mm lang ist und in einem dünnen Ende ausläuft. Bei den übrigen Rippen ist die Länge nicht mit voller Sicherheit festzustellen. Die Ge-

¹⁾ H. v. Meyer, 1860, *Rhamphorhynchus Gemmingi* aus dem lithographischen Schiefer von Bayern. *Palaeontographica*, Bd. 7.

samtlänge der sieben dazu gehörigen Wirbel beträgt 40 mm. An den folgenden sechs noch vor dem Kreuzbein liegenden Wirbeln lassen sich Spuren von Rippen nicht mehr erkennen. Hier hat ein Präparator auf der rechten Seite die Gesteinsmasse entfernt, um den hier liegenden Humerus freizulegen. Die Länge dieser sechs Wirbel beträgt zusammen 35 mm. Die folgenden vier Kreuzbeinwirbel zeigen eine kielförmige dorsale Kante, die Neurapophysen. Ihre Gesamtlänge beträgt 18 mm. Die vier von ihnen ausgehenden flachen und breiten Querfortsätze, die das Becken tragen, sind auf der linken Körperseite deutlich zu erkennen. Der erste ist bei einer Länge von 8 mm am proximalen Ende 3.7 mm, am distalen Ende 6 mm breit; der letzte dieser Querfortsätze ist kaum 4 mm lang. Die distalen Enden der vier Querfortsätze berühren sich, ihre proximalen Enden sind weit voneinander getrennt.

Bei *Rhamphorhynchus Gemmingi* werden meist vier Kreuzbeinwirbel angegeben. Wo nur drei beobachtet wurden, dürfte es sich wohl um ungünstig erhaltene Exemplare handeln. Bei dem vorliegenden Exemplar sind zweifellos vier Wirbel vorhanden, deren Querfortsätze in ungestörtem Zusammenhang mit dem Ileum stehen. Der Zustand entspricht durchaus den Abbildungen, die Zittel¹⁾ 1882, p. 59, Taf. 12, Fig. 2 und Broili²⁾ für ein anderes Exemplar (1927, p. 36, Fig. 3) veröffentlicht haben, und die, wie ich mich überzeugen konnte, den Originalen durchaus entsprechen. Und doch führte Wagner³⁾ 1858, p. 94, Taf. 5, Fig. 1 gerade das letztere Exemplar als Beweis dafür an, daß *Rhamphorhynchus* nur drei Kreuzbeinwirbel besaß.

Am Becken ist das rechte Acetabulum sehr deutlich mit einem Längsdurchmesser von 5.3 mm. Von seinem Vorderrand bis zum Vorderrand des Ileum sind 20 mm.

Der erhaltene proximale Teil des Schwanzes mißt vom letzten Kreuzbeinwirbel ab 84 mm und besteht aus 9 Wirbeln, von denen die hinteren viel länger sind als die vorderen. Besonders auf der

¹⁾ K. A. Zittel, 1882. Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. Palaeontographica, Bd. 29, p. 49–80, Taf. 10–13 (1–4).

²⁾ F. Broili, 1927. Ein Exemplar von *Rhamphorhynchus* mit Resten von Schwimnhaut. Sitzgs.-Ber. Bayer. Akad. d. Wiss.

³⁾ A. Wagner, 1858. Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. Abhandl. Bayer. Akad. d. Wiss. Bd. 8, 2. Abt.

linken Seite längs der sechs hinteren Schwanzwirbel lassen sich sehr scharf die Eindrücke von 6—7 verknöcherten Sehnen erkennen, die nach vorn divergieren.

Vom übrigen Skelett liegen auf diesem Teil der Hauptplatte noch Bruchstücke der beiden Humeri, und zwar sind es ihre proximalen Teile, der eine in einer Länge von 36 mm, vom anderen nur das breite Gelenkende. Sie liegen beide neben der rechten Körperseite in der Lendengegend. Auf der linken Körperseite kommen unter dem linken Ileum die distalen Hälften von Radius und Ulna des linken Flügels hervor, in ihrer Fortsetzung der Carpus und der Metacarpus (22 m) des Flugfingers neben Rudimenten weiterer Metacarpalia, und wieder in der Fortsetzung das proximale Ende der ersten Phalange des Flugfingers, aber nur in einer Länge von 10 mm. Der Carpus zeigt eine Breite von 9 mm, ebenso das distale Ende von Radius und Ulna zusammen. Ihr Schaft in der Mitte mißt 3.3, bzw. 2.5 mm.

Vom rechten Acetabulum aus reckt sich in noch ursprünglichem Zusammenhang das rechte Femur fast rechtwinklig zur Längsachse des Körpers heraus. Es ist 35 mm lang, der Schaft in der Mitte 3.1 mm breit. Ebenso ist auf der anderen Seite in voller Länge vom Acetabulum ausgehend das linke Femur vorhanden mit 36 mm Länge. Sehr deutlich ist am proximalen Ende die scharfe Knickung erkennbar, die der Hals des Femur bei seiner Einlenkung in das Acetabulum erfährt. An der Knickung ist das Femur 5.3 mm breit, der Hals des Femur an seiner schmalsten Stelle 2.4 mm, der Kopf des Femur 4 mm. In der Mitte ist der Schaft 3.1 mm breit. Am rechten Femur sind die Verhältnisse am Hals nicht erkennbar. Zum linken Femur fast rechtwinklig gebeugt schließt sich hier die lange schlanke Tibia an, die die Schwanzwirbelsäule überkreuzt, und deren Eindruck in voller Länge zu beobachten ist, während sie selbst auf der Gegenplatte noch erhalten ist. Sie besitzt eine Länge von 56 mm; ihr Schaft ist in der Mitte 2.8 mm breit. Am distalen Ende wird sie 3.7 mm breit. Wo die Tibia die Schwanzwurzel kreuzt, ist sicher festzustellen, daß sie über ihr liegt, da die verknöcherten Sehnen des Schwanzes unter ihr liegen. Auf der Gegenplatte, wo die ganze Tibia und diese Sehnen vollständig erhalten sind, ist dies besonders deutlich zu erkennen.

2. Ein zweites Bruchstück der Hauptplatte, das bei der Zusammensetzung der Platte offenbar der Raumersparnis wegen um etwa 70 mm kaudalwärts angefügt wurde, zeigt das distale Ende des rechten Humerus mit einer Länge von 20 und einer Breite von 6.2 mm. Daran schließen sich die Eindrücke von Radius und Ulna fast in ihrer ganzen Länge. Ihr distales Ende fehlt, doch ist am Radius schon dessen Endverbreiterung sichtbar. Der vorhandene Teil des Radius ist 63 mm lang; an der Gesamtlänge dürften noch etwa 3 mm fehlen, so daß der ganze Radius etwa 66 mm lang gewesen sein mag. Am proximalen Ende ist die Gesamtbreite von Radius und Ulna 8.1 mm, in der Mitte des Schaftes ist der Radius 3.2, die Ulna 2.4 mm breit. Sie überkreuzen einen darunter liegenden breiten flachen Knochen, der offenbar der ersten Phalange des rechten Flugfingers angehörte.

Neben diesen Armteilen enthält dieses Bruchstück noch den vorderen Teil des Unterkiefers mit den charakteristischen langen schlanken Zähnen, die bis zur Spitze hohl sind (Fig. 10, S. 41). Von diesem Unterkieferstück ist auch die Gegenplatte vorhanden. Ebenso liegt auch der vorderste Teil des Zwischenkiefers vor als besonderes Bruchstück.

3. Ein drittes Bruchstück, aus dem die Hauptplatte besteht, nebst seiner Gegenplatte enthält die 50 mm lange distale Hälfte der ersten Phalange des linken Flugfingers nebst dem proximalen Ende der zweiten Phalange in natürlichem Zusammenhang. Auch dieses Bruchstück scheint aus Gründen der Raumersparnis nicht in der ursprünglichen Stellung zum ersten Bruchstück der Hauptplatte angefügt worden zu sein. Wenn es um den Winkel von etwa 19° gedreht und dadurch die Längsachsen der beiden Endstücke der ersten Phalange zur Deckung gebracht würden, dann würden diese beiden Endstücke die natürliche Stellung zueinander einnehmen, die sie auch offenbar ursprünglich auf der Hauptplatte gehabt hatten. Die Gesamtlänge der ersten Phalange dürfte wahrscheinlich etwa 108 mm betragen haben, die Breite in der Mitte ist 5 mm, am distalen Ende 10 mm.

4. Auf dem vierten Bruchstück der Hauptplatte, von dem auch die vollständige Gegenplatte vorliegt, findet sich das distale Ende der zweiten Phalange sowie die vollständige dritte und vierte Phalange des Flugfingers. Die ganze Länge der zweiten

Phalange dürfte 108 mm betragen haben. Die Breite der zweiten Phalange an ihrer schmalsten Stelle ist 4.7 mm, an ihrem distalen Gelenkende 7.3 mm. Ebenso viel beträgt die Breite am proximalen Gelenkende der dritten Phalange, die an ihrer schmalsten Stelle 3.8 mm mißt, an ihrem distalen Gelenkende 6.3 mm, ebensoviel wie das anstoßende Gelenkende der vierten Phalange, die allmählich gegen ihr Ende zu immer schmaler wird und in der Mitte ihrer Länge noch 2.2 mm breit ist. Die Länge der dritten Phalange ist 100 mm, die der Endphalange 98 mm. Gegenüber dem dritten Bruchstück der Hauptplatte befindet sich das vierte Bruchstück in seiner ursprünglichen Lage, ist aber ebenso wie jenes gegenüber dem ersten Bruchstück verdreht. Bei richtiger Orientierung müßte die Spitze der Endphalange auf den Rahmen des Schaustückes geraten und das auf dem vierten Bruchstück ebenfalls noch vorhandene Schwanzsegel sogar außerhalb des Rahmens zu liegen kommen.

Von knöchernen Skeletteilen zeigt dies vierte Bruchstück auch noch das 128 mm lange Ende der Schwanzwirbelsäule mit den 20 letzten Wirbeln, umgeben von seiner verknöcherten Sehnenscheide. Doch waren diese verschiedenen Bestandteile besonders im Bereich des 80 mm langen Schwanzsegels mit seinen 16 Wirbeln derart zerrissen und zerbrochen, daß es mir zuerst fast aussichtslos erschien, über die Einzelheiten nur einigermaßen Klarheit zu erhalten. Erst nach und nach gelang es mir schließlich, unter Zuhilfenahme anderer Exemplare und nach sorgfältiger Präparation auch daran bestimmte Feststellungen zu machen, und zuletzt war ich selbst ganz überrascht, was man doch alles in diesem wirren Trümmerhaufen noch unterscheiden konnte.

Schwanzwirbelsäule mit Sehnenscheide.

Der Schwanz von *Rhamphorhynchus* ist seiner ganzen Länge nach von einer zusammenhängenden, starren, ungegliederten Scheide umgeben, die aus verknöcherten, völlig geraden Sehnen besteht. Spuren von fadenförmigen Sehnen lassen sich schon an den ersten Schwanzwirbeln gleich hinter den Kreuzbeinwirbeln erkennen und ebenfalls noch an den letzten Wirbeln im hinteren Ende des Schwanzsegels.

Ich fand, daß diese knöcherne Sehnenscheide aus verschiedenartigen Elementen besteht (Fig. 3 u. 4), vor allem aus feinen fadenförmigen Fasern und aus breiteren, bandförmigen Platten, wie das schon H. v. Meyer¹⁾ angegeben hat. Letztere nehmen stets eine bestimmte Lage ein und sind besonders störend bei der Untersuchung der Wirbelkörper, die sie regelmäßig zum Teil verdecken. Gerade das vorliegende Exemplar gab mir Gelegenheit, diese Verhältnisse näher kennen zu lernen, wobei ich zu folgenden Feststellungen kam:

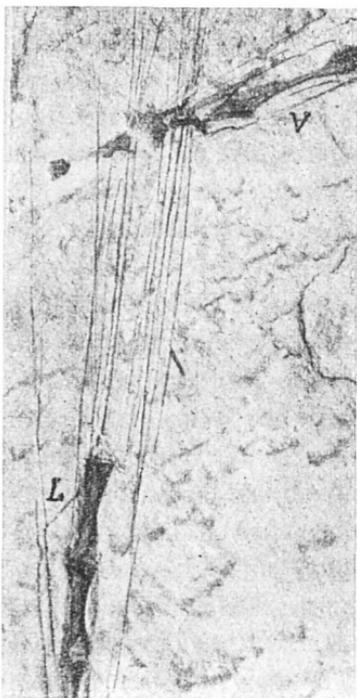


Fig. 1. *Rhamphorhynchus Gemmingi* (*Rh. curtimanus* Wagner). Schwanzwirbelsäule auseinandergebrochen, mit freien Sehnenfäden. L = Seitenansicht, V = Ventralansicht. Nat. Gr.

Wo die verknöcherten Sehnen bei *Rhamphorhynchus* noch in ihrer ursprünglichen Lage erhalten sind, umhüllen sie die Schwanzwirbelsäule so vollständig, daß die einzelnen Wirbel darunter nicht sichtbar sind. Diese knöcherne Sehnenscheide läßt die einzelnen dicht aneinanderschließenden und völlig parallel zu einander verlaufenden Längsfasern, aus denen sie besteht, deutlich erkennen. Die Fasern liegen wenigstens stellenweise in mehreren Schichten übereinander. In ihrem ursprünglichen Zustand zeigt das Äußere der Sehnenscheide keine Andeutung von der Gliederung der von ihr umhüllten Wirbelsäule. Nur wenn durch den Gesteinsdruck die knöchernen Fasern in der Mitte der einzelnen Wirbel etwas eingebogen

sind, können die verdickten Gelenkenden der Wirbel mehr oder weniger deutlich hervortreten und die Zahl der darunter liegenden Wirbel erkennen lassen.

¹⁾ H. v. Meyer 1860, Reptilien aus dem lithographischen Schiefer. Frankfurt a. M.

Das Lumen, das die Sehnenscheide umschließt, ist so geräumig, daß die eigentliche Wirbelsäule nur einen Teil davon in Anspruch nimmt und wesentlich in seiner dorsalen Hälfte liegt.

Die fadenförmigen Längsfasern, aus denen die Sehnenscheide besteht, entspringen in der Nähe der vorderen Gelenkenden der einzelnen Wirbel (Fig. 1). Wenn infolge von Mazeration vor dem Fossilisationsprozeß die einzelnen Sehnenfasern sich aus ihrem Gefüge gelöst haben und dann an ihrem Vorderende frei werden, divergieren sie strahlenförmig vom Rand der proximalen Gelenkenden aus, wie das schon Wagner¹⁾ beschrieben und abgebildet hat. Ich konnte an solchen Exemplaren bis zu 24 einzelne Sehnenfäden zählen, die an einer Stelle neben und übereinander gelegen und so die Sehnenscheide gebildet hatten. An einzelnen Stellen ließ sich als wahrscheinlich feststellen, daß auf jeder Seite eines Wirbels sechs bis acht parallel zu einander verlaufende Sehnenfäden längs seiner dorsalen Hälfte und ebensoviele Sehnenfäden längs seiner ventralen Hälfte die äußerste Schicht der knöchernen Sehnenscheide bilden.

Einzelne der durch Mazeration an ihrem proximalen Ende freigewordenen Sehnenfäden, die bei einem über 300 mm langen Schwanz etwas hinter dessen Mitte (18. Schwanzwirbel) entsprungen waren, erreichten eine Länge bis zu 150 mm und endeten vorn neben dem dritten Schwanzwirbel; Sehnenfäden vom fünften Segelwirbel erreichten noch eine Länge von 100 mm. Stets sind solche freigewordenen Fäden ganz gerade; nie konnte ich an ihnen wellenförmige Biegungen wahrnehmen, wie sie H. v. Meyer annimmt.

Neben diesen fadenförmigen Sehnenfasern bilden band- oder plattenförmige Sehnenverknöcherungen den tiefer liegenden Teil der knöchernen Sehnenscheide. Und zwar sind es vier derartige Längsbänder, ein Paar dorsal und ein Paar ventral liegend, die ebenfalls anscheinend ununterbrochen und ungegliedert die eigentliche Wirbelsäule umgeben. Die Dicke der einzelnen Bänder entspricht etwa der der Fäden, ihre Breite bleibt nicht weit hinter der der Wirbelkörper zurück. Längs der Sagittallinie liegen die dorsalen wie die ventralen Längsbänder nicht weit entfernt von-

¹⁾ A. Wagner 1858, l. c.



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4

- Fig. 2. Mittlere Schwanzwirbel von *Rhamphorhynchus longicaudus* in ihrer Sehnscheide. Ansicht der linken Seite. H. v. Meyers Exemplar (Taf. 9, Fig. 5). $\times 4$.
- Fig. 3. Schwanzwirbel von *Rhamphorhynchus Gemmingi*, Münchener Exemplar. Ansicht der linken Seite. 3. und 4. Wirbel vor dem Schwanzsegel. Wirbelkörper umgeben von Sehnenfäden (rechts) und Sehnenbändern (links). $\times 4$.
- Fig. 4. Ebenso. Letzter Wirbel vor dem Segel und 1. Segelwirbel (mit eingedrückter Sehnscheide). Dorsale (D) und ventrale (V) Sehnenbänder umgeben den Wirbelkörper (W). $\times 4$.

einander. Doch zwischen den dorsalen und ventralen Bändern ist seitlich ein größerer Zwischenraum. Die ventralen Längsbänder bleiben immer ziemlich weit entfernt von den Wirbelkörpern und scheinen sie nur an deren verdickten Gelenkenden zu berühren, wo sie sich nicht loslösen. Die dorsalen liegen aber in der Regel dicht auf ihnen und verdecken bei seitlicher Lage gewöhnlich einen großen Teil des Wirbels. Sie sind es vor allem, die es so schwierig machen, die Gestalt der von ihnen bedeckten Wirbelkörper festzustellen, selbst wenn der äußere, aus Fäden bestehende Teil der Sehnnenscheide entfernt ist, da ihre Umrisse von denen der Wirbelkörper oft kaum zu unterscheiden sind.

Diese Sehnenbänder entspringen jedenfalls auch von den Wirbelkörpern. Es ist mir aber nicht gelungen sicher festzustellen, an welcher Stelle sie ihren Ursprung nehmen. Denn im Gegensatz zu den Sehnenfäden lösten sich die Sehnenbänder auch bei Mazeration nicht von den Wirbelkörpern, auch nicht mit ihrem vorderen Ende.

Nicht zu erklären vermag ich die an einem Exemplar der Münchener Sammlung (Nr. 1885, *Rh. münsteri*, Leik'sche Sammlung) beobachtete Erscheinung, daß im vorderen Teil des Schwanzes die dort vorhandenen ventralen Sehnenbänder in regelmäßigen Abständen sehr auffallende kurze Längsspalten aufweisen. Diese Spalten finden sich jeweils neben den Gelenkstellen von fünf bis sechs aufeinanderfolgenden Wirbeln.

An einem anderen Exemplar (Wagner's *Rh. curtimanus*) konnte ich zwei dicht nebeneinander verlaufende Sehnenfäden beobachten, die sich völlig von einem daneben liegenden Wirbel losgelöst hatten und zweimal kurz nacheinander verschmolzen, um sich gleich wieder zu trennen, sodaß zwischen den beiden Berührungspunkten eine kurze Spalte entstand.

Was nun das Verhältnis der Sehnenbänder zu den Sehnenfäden betrifft, so glaube ich aus einigen Beobachtungen, die ich machte, den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Sehnenbänder sich an ihrem proximalen Ende in Sehnenfäden auflösen. Das beobachtete schon Plieninger 1894, p. 208¹⁾. Es scheint mir, daß die verknöcherten Sehnen zuerst bandförmig entstehen und in dieser Form sich nach vorn über die Länge von einem oder mehreren

¹⁾ F. Plieninger 1894, *Campylognathus Zitteli*, Stuttgart.

Wirbeln erstrecken; daß dann aber ihr proximales Ende sich in Fäden auflöst, die sich nachher noch dichotomisch verzweigen können. So erklärt es sich auch, daß der innerste Teil der knöchernen Sehnenscheide aus bandförmigen, der äußere Teil aus fadenförmigen Elementen besteht, und ferner erklärt sich so auch die Beobachtung, daß an einigen Stellen mehrere Sehnenscheiden übereinander zu liegen scheinen. Es ist überhaupt oft schwierig, Bänder und Fäden zu unterscheiden, da an einer Bruchstelle der Sehnenscheide mehrere übereinander liegende Bänder das Aussehen von Fäden annehmen.



Fig. 5. Querbruch des 10. Schwanzwirbels mit Teilen der Sehnenscheide von *Rhamphorhynchus Gemmingi*. Größtenteils von Gestein umgeben (rechts). B = Sehnensband, F = Sehnensfäden, L = dorsale Längsleiste mit pneumatischen Räumen, N = Neuralkanal, V = ventraler Teil der Sehnenscheide, W = Wirbelkörper. $\times 7$.

Ich habe überhaupt nirgends isolierte und von der Verbindung mit den Gelenkenden der Wirbel losgelöste Sehnenscheiden beobachten können. Diese befremdende Tatsache kann ich mir schließlich nicht anders erklären als durch die Annahme, daß die Sehnenscheiden bei ihrer Trennung vom Wirbelkörper in Sehnensfäden zerfallen. Es erklärt das auch die Beobachtung, daß sich mitunter ein vermeintliches Sehnensband bei genauerem Zusehen als ein System dicht aneinander gedrängter Sehnensfäden herausstellt. Danach wären die Fäden nichts anderes als zerfallene Bänder.

Über die Form der langen schlanken Wirbelkörper selbst vermochte ich erst nach längeren Bemühungen sichere Resultate zu gewinnen. Sie sind fast regelmäßig bedeckt von den breiten dorsalen Sehnenscheiden. Selbst unter günstigen Umständen ist gewöhnlich nur das konkave Profil ihres ventralen Randes deutlicher zu erkennen, selten das weniger konkave dorsale Profil. Daß diese konkave Seite der Wirbelkörper die ventrale ist, geht besonders aus der Beobachtung an einem Exemplar von *Rh. longicaudus* (H. v. Meyer 1860, Taf. 9, Fig. 5) hervor, bei dem auch der Rumpf ausnahmsweise ganz auf der

einen Seite liegt (Fig. 2). Bei dieser Art ist diese Konkavität an den Wirbelkörpern besonders stark ausgeprägt, was schon H. v. Meyer (1847¹), p.18) auffiel. Die Exemplare von *Rhamphorhynchus* liegen sonst meist auf dem Rücken oder auf dem Bauch, ihr Schwanz dagegen liegt gewöhnlich ganz auf der Seite.

Die Wirbelkörper selbst sind seitlich komprimiert, die hintersten am stärksten, sodaß sie zuletzt ganz platt werden. Das zeigte sich sehr deutlich schon an dem zehnten Schwanzwirbel unseres Exemplars, von dem ein Querbruch kurz vor seinem vorderen Ende beobachtet werden konnte (Fig. 5). An dieser Stelle, wo die Verdickung der Gelenkenden der Wirbelkörper sich schon deutlich geltend macht, ist der Wirbel selbst etwa doppelt so hoch als breit. Der auf dem Querschnitt fast kreisförmige Neuralkanal ist erfüllt von einem drehrunden Strang aus kristallinischem Kalk, der stellenweise wie ein runder Glasstab in der aufgebrochenen Schwanzwirbelsäule sichtbar wird und selbst noch innerhalb des Schwanzsegels da und dort zum Vorschein kommt. Auf dem Querschnitt des Wirbels werden zu beiden Seiten des Neuralbogens kurze, seitlich schräg nach oben aufsteigende Fortsätze sichtbar, die die Querschnitte von Längsleisten an den Wirbeln darstellen, die im Inneren pneumatische Räume zeigen. An diesem Querbruch des zehnten Schwanzwirbels ist ventral vom Wirbelkörper noch eine etwas seitlich gedrückte Masse wahrzunehmen, die fast die Größe des Wirbelkörpers selbst erreicht und den von Kalkspatkristallen erfüllten ventralen Teil der Sehnenscheide darstellt. Die verknöcherten Sehnenfäden und -Bänder umhüllen den ganzen Wirbel noch von allen Seiten und sind durch den Gesteinsdruck nur etwas aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben.

Die sonst flache Seitenfläche der Wirbel erscheint oft deutlich, manchmal sehr tief konkav infolge der dorsal gelegenen leistenartigen Erhebung, die jederseits längs des Neuralkanals verläuft und vor den verdickten Gelenkenden am stärksten wird. An einer Stelle schien es mir, als ob diese Seitenleiste nach vorn sich unmittelbar in ein dorsales Sehnenband fortsetzt.

¹) H. v. Meyer 1847, *Homoeosaurus Maximiliani* und *Rhamphorhynchus longicaudus*. Frankfurt a. M.

Welche Bedeutung diese Feststellungen haben, wird weiter unten bei der Besprechung des Schwanzsegels noch näher zu erörtern sein.

In Zusammenhang mit diesen Beobachtungen suchte ich auch an den mir zugänglichen Exemplaren über die Zahl und vor allem über die Größenverhältnisse der Schwanzwirbel von *Rhamphorhynchus Gemmingi* eine sichere Unterlage zu erhalten. Am geeignetsten in dieser Beziehung erwies sich unter den Exemplaren der Münchener Sammlung ein sehr schönes, bereits von Wagner 1858 (l. c., p. 49, Taf. 5, Fig. 1) beschriebenes und abgebildetes Exemplar von *Rh. Gemmingi (longimanus* Wagner), dem nur das allerletzte Schwanzende fehlt. Es ist sonst ein Exemplar, bei dem der Schädel und die ganze Wirbelsäule sich in verhältnismäßig ausgezeichnetem Zustand und in fast tadellosem Zusammenhang findet. Dieses Exemplar wurde seiner vorzüglichen Erhaltung wegen von dem ursprünglichen Besitzer Häberlein als „non plus ultra“ bezeichnet. Merkwürdigerweise fehlen ihm die Extremitäten vollständig. Ich gebe hier eine Zusammenstellung der Längenmaße sämtlicher vorhandener Wirbel dieses Exemplars:

Schädel	108 mm
1.—8. Halswirbel .	6, 9, 9, 10.5, 10.5, 12, 13, 10 mm
1.—2. Rückenwirbel	8, 7 mm
3.—12. „ „	je 6.5 mm
1.—2. Lendenwirbel	6.5, 5.5 mm
1.—4. Sakralwirbel	5, 5.5, 5.5, 5, 5 mm
1.—4. Schwanzwirbel	6, 6.5, 6.5, 6.5 mm
5.—9. „ „	8.5, 9, 9, 9, 9.5 mm
10.—14. „ „	12.5, 12.5, 12.5, 12.5, 13 mm
15.—18. „ „	13.5, 13.5, 13.5, 14.5 mm
19.—22. „ „	12, 12, 12, 11 mm
23.—27. „ „	11, 10, 9.5, 8.5, 7.5 mm
28.—32. „ „	6.5, 6, 5, 4, 4 mm; die letzten Wirbel fehlen.

An dem von Wagner 1858, l. c., p. 62 beschriebenen Exemplar seines *Rh. longimanus* (Femur größer als 35 mm) fand ich folgende Werte:

1.—5.?	Schwanzwirbel	zusammen	35 mm (undeutlich)
6.—9.	„	„	12.5, 12.5, 14, 14.5 mm
10.—14.	„	„	15, 15, 15, 14.5, 14.5 mm
15.—18.	„	„	14.5, 14.5, 14, 14 mm
19.—22.	„	„	13.5, 13.5, 13, 12 mm
23.—31.	„	„	11, 8, 8, 7, 6, 6, 6, 3.5, 3.5 mm
32.—38.?	„	„	zusammen 19 mm (undeutlich).

Bei einem anderen, von Wagner 1858, l. c., p. 69, beschriebenen und von ihm als *Rh. curtimanus* bezeichneten Exemplar (Humerus = 36 mm) erhielt ich folgende Werte:

8	präsakrale Wirbel	.	38 mm
1.—4.	Sakralwirbel		4, 4, 4, 4 mm
1.—4.	Schwanzwirbel		6, 6.5, 6.5, 7.5 mm (unsicher)
5.—9.	Schwanzwirbel		8, 10, 12, 12.5, 12.5 mm
10.—14.	„	„	13.5, 13.5, 14, 14, 13.5 mm
15.—18.	„	„	12.5, 12.5, 12.5, 12.5 mm
19.—24.	„	„	12, 12, 11, 10, 9.5, 9.5 mm
			hier fehlen vielleicht drei Wirbel
28.—33.	„	„	6, 5.5, 5.5, 5.5, 4 mm
34.—40.	„	„	3.5, 3.5, 3, 2.5, 2.5, 2, 1.7 mm

An unserem hier beschriebenen Exemplar von *Rh. Gemmingi* mit Schwanzsegel (Femur = 36 mm) ergaben sich folgende Werte:

1.—4.	Sakralwirbel		4.3, 4.3, 4.3, 4.8 mm
1.—4.	Schwanzwirbel		6, 6, 7, 7.5 mm
5.—9.	„	„	9, 11, 11, 13, 14.5 mm
			hier fehlen vielleicht elf Wirbel
21.—24.	„	„	13, 12, 11, 11 mm
			hier beginnt das Schwanzsegel
25.—33.	„	„	10, 8.5, 7.5, 6.5, 6.2, 5.8, 5, 4.5, 4 mm
34.—40.	„	„	4, 3.4, 3.2, 3.2, 3, 2.2, 1.8 mm.

An dem von Zittel 1882, l. c., p. 59 als *Rh. Gemmingi* beschriebenen und auf Taf. 12, Fig. 2 abgebildeten Exemplar (Fe-

mur = 35 mm), an dem sämtliche Wirbelgrenzen sehr deutlich sind, fand ich folgende Werte:

4 präsakrale Wirbel ¹⁾	6, 5, 5, 5 mm
1.—4. Sakralwirbel	4.5, 4.5, 4.5, 4.5 mm
1.—4. Schwanzwirbel	5.5, 5.5, 7, 8 mm
5.—9. " "	8.5, 9.5, 10, 12, 12 mm
10.—14. " "	12, 12, 12.5, 12.5, 12.5 mm
15.—18. " "	12, 12, 12, 12 mm
19.—22. " "	11.5, 11, 11, 11 mm
	die weiteren Wirbel fehlen.

Die Länge der ersten Schwanzwirbel beträgt durchgehends etwa 5.5—6.5 mm. Die doppelte Länge von etwa 12 mm wird vom 8.—10. Wirbel an erreicht. Die größte Länge der Wirbel von 14 bis höchstens 15 mm findet sich zuerst zwischen dem 9. und 18. Wirbel. Doch ist die Erreichung dieser Maximalzahl sehr verschieden bei den einzelnen Exemplaren. Kleinere und jüngere Exemplare wie das von Zittel und das von Kremmling haben diese Maximallänge noch nicht erreicht. Vom 15.—19. Wirbel ab geht die Länge der Wirbel wieder zurück. Am 27.—28. Wirbel etwa ist die Länge wieder auf die der ersten Schwanzwirbel (6 mm) zurückgegangen und nimmt von da bis zum Schwanzende immer mehr ab. Die letzten Schwanzwirbel sind kürzer als 2 mm.

Ich vermute, daß beim Längenwachstum des Schwanzes es hauptsächlich die mittleren Schwanzwirbel sind, die sich daran beteiligen, indem eine immer größere Anzahl von ihnen die Maximallänge von 14—15 mm erreicht. Die vordersten und hintersten Wirbel scheinen weniger davon betroffen zu werden.

Bei keinem meiner Exemplare ist der Schwanz vollständig genug erhalten, daß die Zahl der Wirbel mit voller Sicherheit

¹⁾ Hier zeigt auch der vorletzte präsakrale Wirbel eine Rippe, die in Zittel's Abbildung fehlt, sodaß dieses Exemplar von *Rhamphorhynchus* nur einen Lendenwirbel besitzt. Denn an diesem Exemplar läßt sich noch mit großer Deutlichkeit erkennen, daß von der Grenznaht zwischen dem 2. und 3. dieser Wirbel vor dem Kreuzbein auf der rechten Körperseite eine nicht sehr lange, aber wohlentwickelte Rippe ihren Ursprung nimmt. Es lassen sich hier auch sehr gut lange Rippen mit ihrem gezackten distalen Endteil und einige Reste von Bauchrippen unterscheiden.

festgestellt werden könnte. Doch dürften ca. 40 Schwanzwirbel angenommen werden. Kremmling¹⁾ gibt bei seinem *Rh. Gemmingi* 41 an. Aber ich bin überzeugt, daß diese Zahl individuell etwas schwankt und keineswegs ganz konstant ist. Abgesehen davon glaube ich auch, daß die als *Rh. Gemmingi* bezeichneten Exemplare nicht alle dieser Art zugehören, daß sie aber bisher noch nicht sicher spezifisch getrennt werden können. Manche Unstimmigkeiten in den Angaben der verschiedenen Autoren, besonders bezüglich der Größenverhältnisse, dürften darin ihre Erklärung finden. Immerhin scheint, wie aus Wiman's²⁾ interessanten Kurven (1925, p. 8) hervorgeht, die größere Anzahl der bekannten Exemplare trotz ihrer verschiedenen Größe eine einzige Art zu bilden. Doch finden sich tatsächlich auch Unterschiede in der Gestalt von einzelnen Knochen. So machte v. Stromer³⁾ 1913, p. 55 auf einen dreieckigen spitzen Fortsatz am proximalen Humerusgelenk aufmerksam, der am Zittel'schen Flügel sehr deutlich zu erkennen ist, der aber an anderen Exemplaren von *Rh. Gemmingi* ganz fehlt, während er bei *Rh. longicaudus* deutlich vorhanden ist.

Einstweilen dürfte es daher zwecklos sein, über die Bedeutung der verschiedenen Längenverhältnisse an den Schwanzwirbeln, die ja z. T. sehr auffallend sind, Vermutungen zu äußern, ehe die Artfrage nicht gelöst ist. Auf jeden Fall aber muß auch hier mit größeren individuellen Schwankungen gerechnet werden, wie das ja auch bei den Längenverhältnissen der Flugfingerphalangen der Fall zu sein scheint.

Das Schwanzsegel.

Das Bruchstück Nr. 4 mit seiner Gegenplatte ist aus dem Grund noch von ganz besonders großem Interesse, weil es in tadellosem Zustande auch noch das Ende der Flughaut sowie das

¹⁾ W. Kremmling, 1912, Beitrag zur Kenntnis von *Ramphorhynchus Gemmingi* H. v. Meyer. Abh. Kaiserl. Leop. Carol. D. Akad. d. Naturf., Bd. 96, Nr. 3.

²⁾ C. Wiman, 1925, Über *Pterodactylus Westmani* und andere Flugsaurier. Bull. of the Geol. Inst. of Upsala, Vol. 20.

³⁾ E. Stromer, 1913, Rekonstruktionen des Flugsauriers *Ramphorhynchus Gemmingi* H. v. M. Neues Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Pal., Jahrg. 1913, Bd. 2.

vollständige Schwanzsegel zeigt. Die Gegenplatte enthält zwar nur den Abdruck der Oberfläche beider Teile, aber vor allem das Schwanzsegel ist darauf in ganz besonders schöner Ausbildung

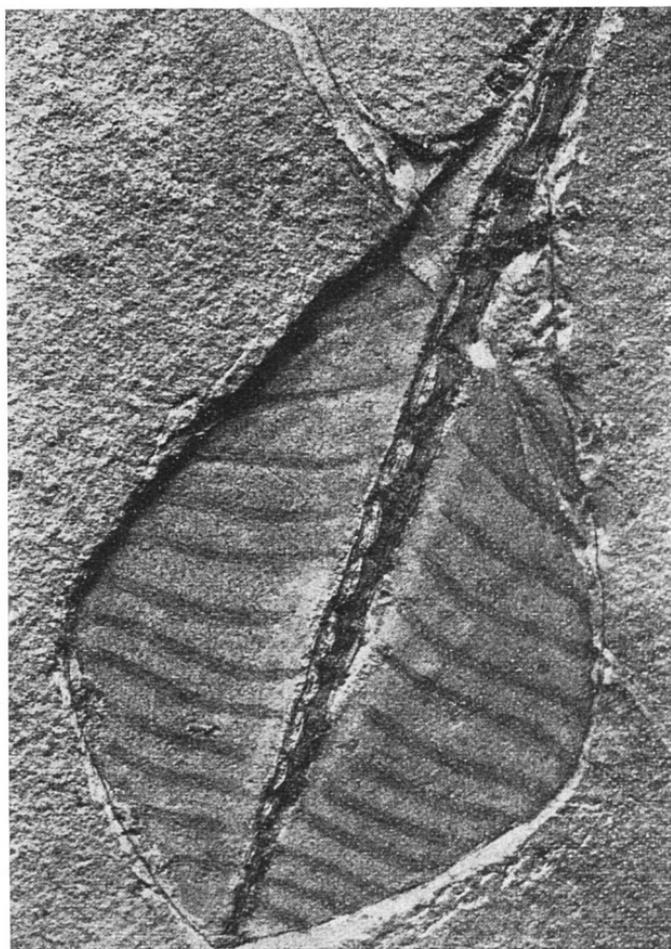


Fig. 6. Schwanzsegel von *Ehamphorhynchus Gemmingi*, Münchener Exemplar.
Gegenplatte mit rekonstruierten Wirbeln und Apophysen. $\times 14$.

erhalten. Die Hauptplatte zeigt aber nicht den Abdruck, sondern die Substanz dieser Weichteile selbst sowohl bei der Flughaut wie bei dem Schwanzsegel in Form einer Schicht von einer durchschnittlichen Dicke von 1 mm. Diese äußerst feinkörnige und sehr harte besondere Kalkschicht liegt zwischen der Haupt- und Gegenplatte und ist auf der Hauptplatte haften geblieben. Sie

ist nur an der äußersten Flughautspitze und von etwa dem 4. Teil des Schwanzsegels abgesprungen. Während aber auf der Gegenplatte ein vorzüglicher Abdruck der Oberfläche sowohl der Flughaut wie des Schwanzsegels sich findet, hat da, wo die Schicht auf der Hauptplatte sich abgelöst hat, sich keine Spur eines solchen Abdruckes von der anderen Seite des Segels erhalten. Während die Oberfläche der vorhandenen Schicht auf der Hauptplatte wie deren Abdruck auf der Gegenplatte sich durch ganz auffallende Glätte auszeichnet, zeigt die Hauptplatte da, wo diese Schicht abgesprungen ist, die gleiche rauhe Beschaffenheit wie der übrige von den Resten des Sauriers nicht in Anspruch genommene Teil der Platte, sodaß kaum zu erkennen ist, daß auf dieser Stelle etwas besonderes lag. Dieses verschiedene Verhalten von Platte und Gegenplatte gegenüber den Weichteilen ist etwas sehr auffallendes.

Das Schwanzsegel (Tafel 2 und Fig. 6), das eine annähernd rhombische Form mit ganz schwach konvexen Seiten und auf beiden Seiten abgerundete Ecken zeigt, besitzt eine Länge von 80 mm und eine größte Breite von 46 mm. Die größte Breite befindet sich am Beginn des letzten Drittels der Länge. Durch die ganz gerade Wirbelsäule wird das Schwanzsegel in zwei fast völlig symmetrische Hälften geteilt.

Auf der einen Seite (Gegenplatte links) scheint das Schwanzsegel am vorderen Ende des 1. an ihm beteiligten Wirbels zu beginnen, auf der anderen Seite erst am Vorderende des 2. Wirbels. Das Vorderende des ganzen Segels erscheint spitzwinklig, das hintere Ende ungefähr rechtwinklig.

Die Zahl der am Schwanzsegel beteiligten Wirbel läßt sich nach ihren vorhandenen Resten selbst nur schwer mit voller Sicherheit feststellen, aber leichter nach der Zahl ihrer das Segel stützenden Fortsätze. Diese Fortsätze scheinen paarweise an jedem Wirbel aufzutreten, sind aber äußerst zart und nur stellenweise deutlich zu erkennen. Sie heben sich nur als schwache Eindrücke auf der Oberfläche des Segels ab. Sie sind offenbar nicht verkalkt gewesen ganz im Gegensatz zu den Wirbelkörpern selbst und den verknöcherten Sehnen, die die Wirbelsäule fast vollständig umgeben; diese waren kräftig verkalkt. Mit Sicherheit festzustellen sind danach 16 Wirbel innerhalb des Schwanzsegels. Doch ist es nicht sicher, ob nicht hinter dem letzten Wirbel, der noch

deutlich zu erkennen ist, doch noch ein winziger Endwirbel in der Gesteinsmasse verborgen ist. Es ist daher auch nicht sicher, ob die Wirbelsäule noch etwas über das Ende des Segels sich fortsetzt; doch ist das unwahrscheinlich.

Die Länge des 1. am Schwanzsegel beteiligten Wirbels beträgt 10 mm. Diese Länge verringert sich allmählich nach hinten, sodaß der vorletzte erkennbare Wirbel nur noch 2.2 mm lang ist. Die Breite des von der Wirbelsäule im vordersten Teil des Segels eingenommenen Raumes beträgt 3.5 mm und verringert sich ebenfalls allmählich bis auf 2 mm am letzten Wirbel.

Über die Gestalt der Wirbelkörper des Schwanzsegels ließ sich nur mit Schwierigkeit etwas genaues feststellen. Sie sind z. T. weggebrochen, z. T. durch Kristallisation undeutlich geworden, z. T. sind ihre Formen verdeckt durch die stark verknöcherten Sehnen, die, wie in der ganzen Schwanzwirbelsäule, so auch in dem Teil, der das Schwanzsegel trägt, eine hervorragende Rolle spielen und die Wirbelkörper bis zum letzten wie eine Scheide umgeben. Es ist eine förmliche feste Röhre, in denen die eigentlichen Wirbelkörper liegen, die nur da, wo die Sehnumhüllung verletzt ist, teilweise zur Beobachtung kommen können. Nur der 1. Wirbelkörper des Schwanzsegels ist seiner ganzen Länge nach deutlich zu erkennen, sodaß sich sein Vorder- und Hinterende sicher feststellen läßt. Sonst lassen sich nur an einigen Stellen die Grenzen zwischen zwei aufeinander folgenden Wirbelkörpern mit voller Sicherheit erkennen. So viel steht aber fest, daß die Wirbelkörper verhältnismäßig schlank sind, ihr Vorder- und Hinterende aber ziemlich stark verbreitert ist. Sie füllen den nur scheinbar von der Wirbelsäule selbst eingenommenen Kanal innerhalb des Segels kaum zur Hälfte aus. Seine Grenze wird vielmehr durch die verknöcherten Sehnen bestimmt, die die Wirbelkörper umgeben. In diesem Kanal liegen die Wirbelkörper selbst fast ganz auf die rechte Seite (Gegenplatte) beschränkt. Auf keinen Fall liegen sie symmetrisch in der Mitte des Kanals, und ihre auf der Gegenplatte nach links gerichtete Seite ist stärker konkav als die andere.

Während die Wirbelkörper und die sie begleitenden Sehnen kräftig verkalkt waren, sind die von ihnen ausgehenden stabförmigen Fortsätze offenbar völlig unverkalkt. Marsh 1882, l. c., p. 253 bezeichnet sie als „knorpelig und biegsam, aber kräftig

genug gebaut, um die Membran des Segels aufrecht zu erhalten“. An unserem Exemplar sind sie nur durch zarte Wülste und Furchen auf der sonst fast ganz ebenen und glatten Oberfläche des Segels angedeutet, und ihre Substanz ist kaum durch die Färbung von ihrer Umgebung unterschieden. Trotzdem bin ich überzeugt, daß es sich nicht nur um oberflächliche Hautversteifungen, sondern tatsächlich um rückgebildete, nicht mehr verkalkte Apophysen der Wirbel handelt.

Die genaue Ansatzstelle der Fortsätze an den Wirbelkörpern ist bei unserem Exemplar nirgends mit voller Sicherheit festzustellen. Sie findet sich auf der linken Seite (Gegenplatte) etwa an der Grenze von je zwei aufeinanderfolgenden Wirbeln. Ob sie aber an dem vorderen oder an dem hinteren Wirbel befestigt sind, ist ganz zweifelhaft. Auf der rechten Seite treffen sie mehr auf die Mitte der Wirbel, rücken aber auf der hinteren Hälfte des Segels immer näher an das Vorderende der Wirbel, sodaß sie zuletzt denen der anderen Seite fast genau gegenüber stehen.

Diese beiden an jedem Wirbel auftretenden Fortsätze erstrecken sich vom Wirbelkörper bis zum äußersten Rand der Segelhaut, als deren Stützen sie dienen. Es sind schlanke Spangen, auf beiden Seiten der Wirbelsäule ganz ähnlich entwickelt, die vorderen anscheinend der Länge nach schwach gefurcht, wenigstens in ihrer proximalen Hälfte (vielleicht nur die der rechten Seite). Die hinteren sind fast gerade und stehen fast senkrecht zur Wirbelsäule. Je weiter nach vorn, um so spitzer wird der Winkel, den sie mit der Wirbelsäule bilden. Der vorderste, der links deutlich zu erkennen ist, verläuft in gerader Richtung nach vorn vom Rande des Segels aus unter spitzem Winkel bis zur Grenze zwischen 2. und 3. Wirbel. Die folgenden sieben Fortsätze jederseits bilden etwas geschwungene Stäbe, die in ihrem proximalen Teil eine nach vorn gerichtete, nahe dem Außenrande aber eine nach hinten gerichtete schwache Konkavität zeigen, die etwa beim 7. Wirbel am stärksten auftritt.

Im vorderen Teil des Segels sind der verschiedenen Länge der Wirbel entsprechend die Fortsätze viel weiter voneinander entfernt als im hinteren Teil, wo sie nahe aneinander gerückt sind. Man bemerkt auf der photographischen Aufnahme des Segels zu beiden Seiten der Wirbelsäule eine breite etwas hellere Zone,

unter der der proximale Teil der Fortsätze meist ganz verschwindet. Vermutlich entspricht diese Zone einer fast selbstverständlichen Verdickung der Segelmembran längs der Wirbelsäule, wodurch es sich auch erklärt, daß hier die zarten Fortsätze undeutlich werden.

Vergleich mit dem Yale-Exemplar.

Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Professor Lull in New-Haven, Conn. kam ich in den Besitz einiger sehr guter Photographien des einzigen bisher genauer abgebildeten Schwanzsegels eines *Rhamphorhynchus*, das zu dem von Marsh beschriebenen, im Peabody-Museum der Yale-University (Nr. 1778) befindlichen Exemplar von *Rh. phyllurus* Marsh gehört. Für die Herstellung und Zusendung bin ich Herrn Prof. Lull und Herrn G. G. Simpson zu großem Dank verpflichtet. Es ist mir dadurch ein Vergleich des Schwanzsegels der beiden Exemplare ermöglicht.

Dabei erhält man zunächst den Eindruck, daß trotz vielfacher Übereinstimmung immerhin nicht unbeträchtliche Unterschiede zwischen beiden vorhanden sind. Zunächst ist das Yale-Exemplar beträchtlich kleiner. Und was die allgemeine Gestalt und die Umrisse anbelangt, so erscheint das Schwanzsegel bei dem Yale-Exemplar schlanker als bei unserem Münchner Exemplar. Es ist ziemlich genau doppelt so lang als breit, 58:28 mm, während es bei dem M. Ex. nicht unbedeutend breiter ist, 80:46 mm. Während ferner die Seiten des rhombischen Segels bei dem M. Ex. schwach konvex sind, sind sie bei dem Y. Ex. eher etwas konkav. Dazu kommt, daß das hintere Ende, das bei dem M. Ex. mindestens einen rechten Winkel bildet, beim Y. Ex. einen spitzen Winkel darstellt. Die größte Breite des Segels entspricht bei dem Y. Ex. rechts dem 7., links dem 8. Fortsatz, bei dem M. Ex. rechts dem 8., links dem 9. Fortsatz.

Dabei ist es auffallend, daß das Schwanzsegel beim M. Ex. fast ganz symmetrisch erscheint und die Hälften zu beiden Seiten der Wirbelsäule fast genau gleich breit sind. Dagegen ist die rechte Hälfte bei dem Y. Ex. wesentlich schmaler als die linke, sodaß es dadurch auffallend unsymmetrisch wird. Würde bei dem Y. Ex. die rechte Hälfte ebenso breit sein wie die linke, dann würde auch das Verhältnis der Länge zur Breite dem des M. Ex.

fast entsprechen und ferner das hintere Ende einen ungefähr rechten Winkel bilden wie bei dem M. Ex. Das erweckt den Verdacht, daß die überraschend scharfen Umrisse, die das Schwanz-

segel des Y. Ex. auf den Photographien zeigt, vielleicht doch nicht ganz natürlich, sondern künstlich hervorgehoben sind. Eine genauere Untersuchung

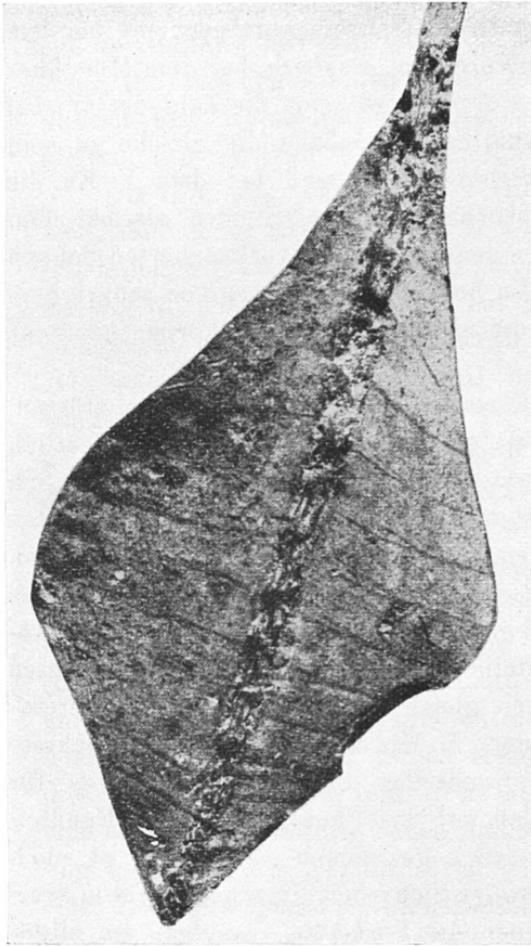


Fig. 7

Fig. 7. Schwanzsegel von *Rhamphorhynchus phyllurus* Marsh, Yale-Exemplar. Nach einer Photographie. $\times 2$.

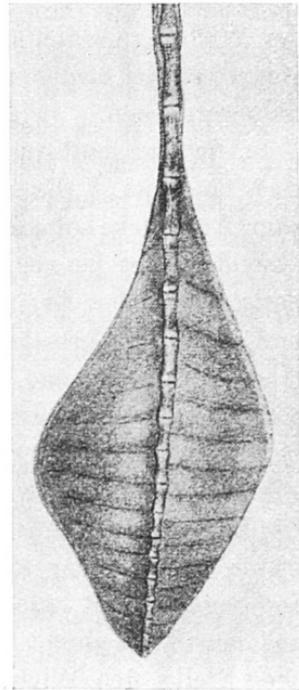


Fig. 8

Fig. 8. Schwanzsegel von *Rhamphorhynchus phyllurus* Marsh. Nach Marsh's Abbildung. Nat. Gr.

des Originals müßte darüber Aufschluß geben, ob diese Unterschiede von dem M. Ex. in Wirklichkeit bestehen. Vielleicht aber erklären sich die Unterschiede daraus, daß bei dem M. Ex. alle Teile des Segels völlig in der gleichen Ebene liegen, was bei dem Y. Ex. jedenfalls nicht der Fall ist, ein Umstand, der auch nach

Mitteilung von Herrn Simpson bei Herstellung der Photographien erhebliche Schwierigkeiten machte. Der rechte Rand des Y. Ex. ist vielleicht umgebogen und erscheint daher auf der Photographie verkürzt.

Die Wirbelsäule innerhalb des Schwanzsegels scheint bei dem Y. Ex. durchaus dem zu entsprechen, was sich bei dem Münchner Exemplar feststellen ließ. Vor allem scheint die Zahl der Wirbel (16) und deren Längenverhältnisse durchaus die gleiche zu sein bei beiden Exemplaren. Streckenweise sind bei dem Y. Ex. die einzelnen Wirbel viel deutlicher zu unterscheiden als bei dem M. Ex. Sehr schön sind bei dem Y. Ex. die verknöcherten Sehnen der Wirbel zu erkennen, die bei dem M. Ex. weniger scharf hervortreten, bei beiden aber die eigentlichen Wirbelkörper größtenteils verdecken.

Die spangenförmigen Fortsätze, die das Schwanzsegel stützen, sind bei dem Y. Ex., soweit sie auf der Photographie deutlich zum Ausdruck kommen, sehr ähnlich dem M. Ex. Das zeigt sich besonders gut bei dem ersten der Fortsätze, die auf der rechten Seite bei beiden Exemplaren in voller Deutlichkeit erhalten sind, und die den Fortsätzen des 4. Schwanzsegelwirbels entsprechen. Hier ist vollkommene Übereinstimmung vorhanden. Auch die Fortsätze an der breitesten Stelle des Segels sind auf der rechten Seite bei beiden Exemplaren gleich deutlich und völlig übereinstimmend, nur fehlt bei dem Y. Ex. die nach hinten gerichtete Konkavität des äußersten Randteiles dieser Fortsätze, was für meine Annahme spricht, daß auf der Photographie der Randteil des Segels nicht zum Ausdruck gekommen ist. Leider ist auch bei dem Y. Ex. nicht mit voller Sicherheit zu erkennen, von welcher Stelle der Wirbelkörper die Fortsätze ausgehen. Im allgemeinen sind die Fortsätze bei dem Y. Ex. dünner, mehr gerade und weniger geschwungen als bei dem M. Ex. Am hintersten Ende des Schwanzsegels erhält man bei dem Y. Ex. den Eindruck, daß die Fortsätze nicht senkrecht zur Wirbelsäule stehen wie bei dem M. Ex., sondern etwas nach vorn gerichtet sind. Endlich sieht es so aus, als ob die Fortsätze der rechten Seite in ihrer proximalen Hälfte gegabelt sind bei dem Y. Ex., während sie hier bei dem M. E. nur gefurcht erscheinen. Sowohl Neurapophysen wie Hämaphysen können ja an ihrer Basis gegabelt sein.

Stellung des Schwanzsegels.

Nun aber erhebt sich die Frage, ob diese beiden Exemplare von *Rhamphorhynchus* mit wohlerhaltenem Schwanzsegel es gestatten zu entscheiden, ob das Schwanzsegel ein vertikales oder ein horizontales gewesen ist, d. h., ob die spangenförmigen Fortsätze, die das Segel stützen, als Neurapophysen und Haemapophysen (bzw. Hypapophysen) anzusehen sind, oder ob es Pleurapophysen, also seitliche Fortsätze irgend einer Art sind.

Die Hoffnung, das an dem vorliegenden, noch nicht beschriebenen Münchner Exemplar von *Rhamphorhynchus* vielleicht sicher feststellen zu können, war für mich ja die eigentliche Veranlassung, dies interessante Stück zur genaueren Untersuchung vorzunehmen. Bekanntlich hat Marsh, der das Schwanzsegel von *Rhamphorhynchus* zum erstenmal beschrieb, es als vertikal stehendes Steuer betrachtet, eine Ansicht, die heute noch vielfach geteilt wird und neuerdings von Reck¹⁾ wieder bestätigt wird. Marsh stützte diese seine Ansicht auf seine Beobachtung, daß die Fortsätze auf der einen Seite von der Mitte der Wirbel ausgehen und daher offenbar als Neurapophysen zu betrachten sind, während die Fortsätze der anderen Seite nahe der Grenze zwischen je zwei Wirbeln entspringen und daher Haemapophysen sind (chevron bones). Auch Herr Simpson, der die Photographien anfertigte, bekennt sich aufs entschiedenste zu dieser Ansicht. Von anderer Seite wird jedoch theoretisch geltend gemacht, daß dies Schwanzsegel nur ein Höhensteuer sein kann und deshalb eine horizontale Stellung haben mußte. Auf Grund dieser Anschauung konstruierte v. Stromer²⁾ u. ³⁾ sein bewundernswertes Modell eines *Rhamphorhynchus* mit horizontalem Steuer. Wirklich einwandfreie Beweise für oder gegen die eine oder andere Meinung sind aber bisher noch nicht gebracht worden.

Fliegende Tiere brauchen eine Steuereinrichtung sowohl für Auf- und Abwärtsbewegung wie für Rechts- und Linksbewegung,

¹⁾ H. Reck, 1926, Diskussion bei der Versammlung der Palaeont. Gesellsch. in Wien 1923. Palaeont. Zeitschr., Vol. 7. p. 21.

²⁾ E. Stromer, Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurier-Skelettes, Monatsber. D. geol. Ges. Bd. 62, Jahrg. 1910, p. 85—91, Taf.

³⁾ E. Stromer, Rekonstruktion des Flugsauriers *Rhamphorhynchus Gemmingi* H. v. M. N. Jahrb. f. Min., Geol. u. Pal., Jahrg. 1913, Bd. 2, p. 49—68, Taf. 3—5.

ein Höhensteuer so nötig wie ein Seitensteuer. Nachdem *Rhamphorhynchus* am Ende seines sehr langen, durch verknöcherte Sehnen versteiften Schwanzes ein Steuer besitzt, war das jedenfalls sowohl als Höhen- wie als Seitensteuer zu benutzen. Zwischen diesem Endsteuer und dem Rumpf befand sich ein langer Schwanzteil, der aus etwa 24 Wirbeln bestand. Von diesen sind die ersten 5—6 von kräftigen Muskeln umgeben und besitzen wie die entsprechenden ersten 4—6 Schwanzwirbel der Vögel eine nicht unbeträchtliche Beweglichkeit gegen einander. Auch die folgenden ca. 18 Schwanzwirbel, obwohl von einer förmlichen Scheide verknöchertes Sehnen umgeben und dadurch versteift, sind nicht mit einander verwachsen und behalten immerhin noch eine gewisse Beweglichkeit. Befindet sich nun das Steuer am Schwanzende in vertikaler Stellung, so genügt eine Drehung von 90° , um es in horizontale Lage zu bringen und ebenso umgekehrt. Diese Leistung verteilt sich auf etwa 24 Wirbel. Besaß nun *Rhamphorhynchus* ein vertikales Seitensteuer, so wird er es mit Sicherheit auch als Höhensteuer benutzt haben. Besaß er aber ein horizontales Höhensteuer, so wird es von ihm auch als Seitensteuer gebraucht worden sein, wie das beim horizontalen Schwanzsteuer der Vögel auch geschieht, die dazu nur 4—6 bewegliche Schwanzwirbel benützen. Die Steuerung geschieht ja ohnedies bei beiden in erheblichem Maße mit den Flügeln.

Die Frage nach der Stellung des Schwanzsegels muß demnach lauten: Besaß *Rhamphorhynchus* in seinem Schwanzsegel ein vertikales Seitensteuer, das auch als horizontales Höhensteuer zu benutzen war, oder war es ein horizontales Höhensteuer, das er auch als vertikales Seitensteuer benutzen konnte?

Abplattung des Schwanzes bei Wirbeltieren.

Aus dem Vergleich mit anderen Wirbeltieren läßt sich diese Frage, selbst nur mit einiger Wahrscheinlichkeit, zunächst nicht beantworten. Doch ist es immerhin von Interesse, die entsprechenden Fälle, wenn auch nur in aller Kürze, zu überblicken. Es sind bei den Wirbeltieren die beiden Möglichkeiten einer Abplattung des Schwanzes zu beobachten, die aber nur in extremen Fällen zu einer stärkeren Verbreiterung des Schwanzendes und zur Aus-

bildung einer endständigen Schwanzflosse geführt haben. Eine Abplattung des Schwanzes, die ausschließlich oder hauptsächlich nur das Schwanzende betrifft und damit dem Schwanz den Charakter eines Steuerorgans verleiht, läßt sich in allen Klassen der Wirbeltiere beobachten. Sie ist aber, wenn wir von den Schuppentieren, den Manidae absehen, ganz auf schwimmende, kletternde (zugleich Springer) und fliegende Formen beschränkt. Die Abplattung ist bald in vertikalem, bald in horizontalem Sinn eingetreten. Hauptsächlich sind es Hautfalten und Hautbildungen (Haare und Federn), die die Abplattung hervorbringen; die Wirbelsäule nimmt vielfach gar nicht daran Teil.

Wenn eine Abplattung des Schwanzendes eintritt, so erfolgt sie bei den wasserlebenden Fischen, Amphibien und Reptilien ausschließlich in vertikalem Sinn. Bei Vögeln ist sie stets horizontal. Von wasserlebenden Säugetieren besitzen *Ornithorhynchus*, *Castor*, die *Cetaceen* und *Sirenen* horizontal abgeplattete, dagegen die *Insectivoren* *Potamogale*, *Limnogale*, *Neomys*, *Myogale*, ferner *Fiber* vertikal abgeplattete Schwänze. Bei den meisten wasserlebenden Säugetieren dienen aber die abgeplatteten Schwänze wesentlich der Lokomotion als Propeller und keineswegs in erster Linie zur Steuerung.

Bei Landwirbeltieren sind dagegen abgeplattete Schwänze stets horizontal, so bei den *Geckonidae* (vergl. Wiman¹⁾, p. 27), *Muscardinus*, *Sciuropterus*, *Ptilocercus*, *Acrobates*, dienen aber bei den kletternden Formen wohl hauptsächlich zur Verbreiterung der Gleitfläche beim Springen und Fallen, nur nebensächlich zur Steuerung. Allein bei den fliegenden Vögeln ist der horizontal abgeplattete Schwanz in erster Linie ein Steuerorgan. Es gibt zwar Landwirbeltiere mit vertikal abgeplattetem Schwanz wie *Lophura amboinensis*, *Chamaeleo montium* und *cristatus*, doch ist das nur die Fortsetzung eines vertikal ausgebildeten Rückenkamms, der auf den proximalen Teil des Schwanzes übergreift, während das Schwanzende nicht abgeplattet ist. Bei allen anderen ist es aber gerade das Schwanzende, das die Abplattung am ausgesprochensten zeigt.

¹⁾ C. Wiman, Über *Dorygnathus* und andere Flugsaurier. Bull. of the Geol. Instit. of Upsala, Vol. 19, p. 23—54, Taf. 1—2.

Nur bei wenigen ganz bestimmten Tiergruppen ist das Schwanzende nicht nur abgeplattet, sondern zeigt eine auffallende Verbreiterung in Form einer Schwanzflosse. Das kommt aber sonst nur bei ausgesprochenen Wassertieren vor, den Fischen, Ichthyosauriern, Cetaceen und Sirenen. Als einziges „Landtier“ besaß nun auch *Rhamphorhynchus* diese Verbreiterung des Schwanzendes als Schwanzsegel!

Es ist sehr bemerkenswert, daß nur schwimmende Wirbeltiere es sind, bei denen die Wirbelkörper und ihre Apophysen von der Abplattung des Schwanzendes stärker beeinflußt werden, indem sie in gleichem Sinn abgeplattet sind, während ihre Apophysen sich entsprechend verlängern. Das ist in ganz besonderem Maße bei den Fischen der Fall, bei denen das Ende der Wirbelsäule, bzw. ihre Apophysen in so innige Verbindung mit den Hautgebilden der Schwanzflosse treten, daß deren starre Teile, die als Flossenträger dienen und die Schwanzflosse bis zu ihrem äußersten Rand durchziehen, Anhänge der Wirbelsäule selbst wenigstens zu sein scheinen.

Solch innigen Anteil an der Bildung des abgeplatteten Schwanzendes nimmt die Wirbelsäule bei keinem luftatmenden Wirbeltier mehr. Im Gegenteil gerade bei den mit stark verbreiteter endständiger Schwanzflosse versehenen Ichthyosauriern, Cetaceen und Sirenen nehmen die Wirbelkörper am Schwanzende nur in ganz unbedeutendem Maße an der Abplattung teil, ihre Apophysen aber überhaupt nicht und zeigen auffällender Weise auch keine Spur einer Verlängerung. Wo aber bei Wassertieren eine stark verbreiterte Endflosse nicht zur Ausbildung kommt, zeigen die Wirbelkörper am abgeplatteten Schwanzende eine gleichsinnige Abplattung und die Apophysen eine mehr oder weniger große Verlängerung. Doch geht diese nirgends so weit, daß die Apophysen auch nur annähernd die Ränder des abgeplatteten Schwanzteiles erreichen (*Urodeli*, *Mosasauria*, *Hydrophidae*, *Crocodilia*, *Ornithorhynchus*, *Potamogale*, *Limnogale*, *Myogale*, *Fiber*, *Castor*.) Bei der Ausbildung der horizontal abgeplatteten Schwänze von Landwirbeltieren spielen Apophysen der Schwanzwirbel überhaupt keine Rolle.

Nun sind aber bei *Rhamphorhynchus* gerade die Apophysen der Wirbel außerordentlich verlängert im Bereich des Schwanz-

segels, da sie bis zu dessen äußerstem Rand sichtbar sind, wenn sie auch von großer Zartheit und in offenbar unverkalktem und rückgebildetem Zustand sind. Diese Entwicklung von langen Apophysen im stark verbreiterten Schwanzende, überhaupt die Entwicklung eines von Skeletteilen gestützten Schwanzsegels bei einem Landtier ist aber etwas geradezu unerhörtes, sodaß man ernstlich fragen kann: Ist *Rhamphorhynchus* wirklich als ein Landbewohner anzusehen und nicht vielmehr in hervorragendem Maße als ein Wasserbewohner? Ist sein Schwanzsegel nicht ein Steuer, das mehr beim Schwimmen im Wasser als beim Fliegen in der Luft nötig ist? Sein Gebiß, die Längenverhältnisse seiner hinteren Extremitäten und Stellung seiner Metatarsalia (Döderlein¹⁾ 1923, p. 148), der Nachweis von Schwimmhäuten daran (Broili²⁾ 1927 trotz der Ablehnung von Schwimmhäuten durch Wiman³⁾ 1928, p. 365) sprechen auch für ein Tier, das sich hauptsächlich im Wasser aufhielt und hier den langen steifen Schwanz mit dem Steuerapparat am Ende zu benutzen in der Lage war. Im Wasser aber ist eine vertikale Schwanzflosse ebenso vorteilhaft zu gebrauchen wie eine horizontale. Die Cetaceen sind sicher ebenso gute Schwimmer und Taucher mit ihrer horizontalen Schwanzflosse, wie es die Fische und Ichthyosaurier mit ihrer vertikalen Schwanzflosse sind und waren.

Auf jeden Fall stellt das Schwanzsegel des *Rhamphorhynchus* ein unter Landwirbeltieren einzig dastehendes Organ vor, zu dessen Deutung und Homologisierung die übrigen uns bekannten Wirbeltiere keinerlei zuverlässige Fingerzeige geben.

Aus der vermuteten Funktion des Schwanzsegels von *Rhamphorhynchus* läßt sich ebensowenig wie aus dem Vergleich mit anderen Wirbeltieren etwas entnehmen, was entscheidend für die Annahme einer vertikalen oder einer horizontalen Stellung des

¹⁾ L. Döderlein, *Anurognathus Ammoni*, ein neuer Flugsaurier. Sitzber. d. Bayer. Ak. d. Wiss. Jahrg. 1923, p. 117—164.

²⁾ F. Broili, Ein Exemplar von *Rhamphorhynchus* mit Resten von Schwimmhäuten. Sitzber. d. Bayer. Ak. d. Wiss., Jahrg. 1927, p. 29—48, Taf. 1—3, 7, Fig. 2.

³⁾ C. Wiman, Einige Beobachtungen an Flugsauriern. *Palaeobiologica*. Bd. 1, p. 363—370.

Schwanzsegels spricht. Aufschluß darüber kann nur die genaue Untersuchung des Schwanzsegels selbst bringen.

Der Zustand, in dem bei dem Münchner Exemplar das Schwanzsegel vorliegt, ist nicht derartig, daß die Art der Verbindung der Apophysen mit den Wirbelkörpern auch nur mit einiger Sicherheit festgestellt werden könnte. Man kann eben nur an einigen Wirbeln ohne jeden Zweifel beurteilen, an welcher Stelle auf der einen oder anderen Seite eine Apophyse den Wirbelkörper trifft. Mehr ist auch an den Photographien des Yale-Exemplars, die mir zur Verfügung stehen, nicht zu ersehen.

Symmetrie des Schwanzsegels.

Eine Lösung der Frage wäre zu erwarten, wenn sich mit Sicherheit beantworten läßt, ob eine vollständige Symmetrie zwischen den beiden Hälften des Schwanzsegels in allen seinen Teilen vorliegt oder nicht. Im ersteren Fall dürfte es sich sehr wahrscheinlich um ein horizontales Schwanzsegel handeln. Sind aber die beiden Hälften zweifellos nicht symmetrisch, dann ist es sehr wahrscheinlich ein vertikales Segel. Zu dieser Frage läßt sich folgendes feststellen:

1. Bei dem Yale-Exemplar sind die beiden Hälften des Schwanzsegels sehr verschieden an Breite. Wie ich aber oben schon ausgeführt habe, sind vielleicht die Umrisse der schmäleren Hälfte des Schwanzsegels nicht ganz natürliche. Bei dem Münchener Exemplar sind beide Hälften gleich breit, und ich glaube annehmen zu dürfen, daß die hier erkennbaren Umrisse ziemlich genau den natürlichen entsprechen. Auch liegt das ganze Segel selbst so tadellos in einer Ebene ausgebreitet, daß zu vermuten ist, daß bei diesem Exemplar eine Verschiebung der einzelnen Teile gegen einander nicht stattgefunden hat.

Doch fand ich die breiteste Stelle bei dem Münchner Exemplar auf der rechten Seite des Segels da, wo die Apophyse des 8. Segelwirbels den Rand erreicht, während sie auf der linken Seite am Ende der 9. Apophyse zu liegen scheint. Diese Assymetrie erscheint ja sehr belanglos. Sie erhält aber doch eine gewisse Bedeutung dadurch, daß auch das Yale-Exemplar einen ähnlichen Unterschied und zwar in noch ausgesprochenerem Maße aufweist.

2. Bei unserem Münchner Exemplar ist es ferner sehr auffallend, daß auf der linken Seite, wie es die Abbildung (Fig. 6) sehr deutlich zeigt, das Schwanzsegel beträchtlich weiter vorn beginnt als auf der rechten Seite. Die Stelle, wo das Segel beginnt, ist auf keiner der beiden Seiten mit voller Sicherheit zu erkennen. Man kann eben nur aus der Fortsetzung der Umrisslinien schließen, daß es links am proximalen Ende eines verlängerten Wirbels sich ansetzt, rechts nicht vor dem distalen Ende desselben Wirbels. Doch ist es nicht völlig auszuschließen, daß auf der rechten Seite der Anfang des Segels nicht vollständig aus dem Gestein ausgearbeitet ist. An dem Yale-Exemplar ist eine solche Ungleichheit am Beginn des Segels nicht zu beobachten.

3. Sodann ist es an dem Münchner Exemplar ganz zweifellos, daß die Stellen, an denen beiderseits die Apophysen mit einem Wirbelkörper zusammentreffen, einander nicht genau entsprechen (Fig. 6). Die der linken Seite (Gegenplatte) befinden sich vor der Ansatzstelle der rechten Seite. Das ist sehr auffallend in der vorderen Hälfte des Segels, wo die Apophyse der rechten Seite mehr auf die Mitte eines Wirbelkörpers trifft, die der linken Seite etwa auf die Grenze zwischen zwei Wirbelkörpern. Marsh l. c. p. 253 hat schon gerade auf diesen Punkt aufmerksam gemacht, und seine Ansicht, daß es sich um ein Vertikalsegel handelt, stützt sich wesentlich auf diese Beobachtung. Seine Abbildung des Schwanzsegels in seinem Text, p. 253, und auf seiner Tafel stimmen in dieser Beziehung fast genau mit dem überein, was ich selbst an dem Münchner Exemplar sicher feststellen konnte, aber nur, soweit es die vordere Hälfte des Schwanzsegels betrifft (Fig. 8). In der hinteren Hälfte ist dieser Unterschied viel geringer ausgeprägt, und im letzten Drittel des Schwanzsegels zeigt unser Münchner Exemplar auf beiden Seiten der Wirbelsäule fast genau den gleichen Zustand, indem die Ansatzstelle der beiderseitigen Apophysen einander fast gegenüber liegt. Auf den Marsh'schen Abbildungen aber ist der gleiche Unterschied bis zum Ende des Schwanzsegels zu sehen. Um so mehr überraschte es mich, daß ich auf den sehr guten Photographien des Yale-Exemplars (Fig. 7) diesen Unterschied in der Ansatzstelle der Apophysen auch in der vorderen Hälfte des Segels sogar weniger ausgeprägt fand als bei dem Münchner Exemplar.

Er ist zwar zweifellos auch durchaus deutlich vorhanden; die Ansatzstelle der rechtsseitigen Apophyse scheint aber nicht weit hinter dem Vorderende der Wirbelkörper zu liegen, jedenfalls vor ihrer Mitte, wo nach der Angabe von Marsh und nach seinen Abbildungen die Ansatzstelle sich doch befinden soll. Ein Blick auf die beistehende Textfigur wird das bestätigen. Aber im hintersten Teil des Segels liegen die Ansatzstellen der Apophysen bei dem Yale-Exemplar einander fast gegenüber wie bei dem Münchner Exemplar.

Diese Feststellungen am Schwanzsegel selbst scheinen ja zweifellos für die Annahme einer vertikalen Stellung zu sprechen, aber für wirklich beweiskräftig kann ich sie nicht halten. Es ist doch immerhin möglich, daß es sich bei den beobachteten Asymmetrien um Deformationen handelt, die erst nach dem Tode während des Fossilisationsprozesses und durch den Gesteinsdruck oder durch ungenügende Präparation eingetreten sind.

Lage der Schwanzwirbel auf der Platte.

Um die Frage wirklich befriedigend zu lösen, blieb schließlich nichts anderes übrig, als zu versuchen, ob es möglich ist, die Lage der Schwanzwirbel innerhalb des Schwanzsegels festzustellen, obwohl mich die verschiedentlich schon hervorgehobenen Schwierigkeiten dieses Unterfangens zuerst davon abgeschreckt hatten. Denn der Zustand der Wirbelsäule innerhalb des Schwanzsegels bei unserem Münchner Exemplar ließ dies Vorhaben als fast aussichtslos erscheinen. Erst als ich durch die Untersuchungen an den Schwanzwirbeln anderer Exemplare von *Rhamphorhynchus* in der Münchner Sammlung mir genügenden Einblick in die Einzelheiten des ganzen Baues des Schwanzes bei diesen merkwürdigen Reptilien verschafft hatte (vgl. o. S. 12), hatte ich die nötigen Unterlagen gefunden, die mir erlaubten, zu sicheren Schlüssen zu kommen. Das Yale-Exemplar kommt dabei nicht in Betracht, da die Umrisse seiner Wirbel auf der Photographie nicht erkennbar sind.

Ich kam bald zu der Überzeugung, daß es zur Beurteilung der Stellung des Schwanzsegels von *Rhamphorhynchus* gar nicht notwendig ist, die Wirbelsäule eines Exemplars zu untersuchen, bei dem das Schwanzsegel selbst noch deutlich sichtbar vorhanden

ist, was meines Wissens bisher nur von vier Exemplaren (New Haven, Washington, München, Greifswald) bekannt geworden ist. Die Beobachtung, wie leicht jede Spur des Vorhandenseins eines Schwanzsegels verloren geht, wenn die Kalkschicht, die die Substanz des Schwanzsegels darstellt, abbröckelt, konnte ich ja an der Hauptplatte unseres Exemplars machen. Es muß angenommen werden, daß überall, wo der Schwanz in ungestörtem Zusammenhang auf einer Platte vorhanden ist, er noch die Lage einnimmt, die ihm durch das Vorhandensein des Schwanzsegels aufgezwungen ist, also eine seitliche, wenn das Schwanzsegel wirklich vertikal war.

Da war es mir nun sehr interessant, die Beobachtung machen zu können, daß alle Exemplare von *Rhamphorhynchus*, bei denen der lange Schwanz noch in natürlichem Zusammenhang erhalten ist, deutlich eine seitliche Lage der Schwanzwirbelsäule auf der Gesteinsplatte erkennen lassen, sofern sie sich überhaupt zu einer solchen Beobachtung eignen. Das war auffallenderweise auch der Fall bei solchen Exemplaren, bei denen der Rumpf auf dem Bauch oder dem Rücken liegt und so mit dem Schwanz noch in Verbindung steht, was ja gerade bei *Rhamphorhynchus* das gewöhnliche Vorkommen ist.

Die seitliche Lage des Schwanzes ist eben eine fast notwendige Folge des Vorhandenseins eines vertikalen Schwanzsegels, das sich nach dem Tode des Tieres mit einer Seitenfläche auf den Boden legen mußte, gleichgültig wie die Lage des Rumpfes war. Bei unserem Exemplar, dessen Kreuzbeingegend noch eine ausgesprochen horizontale Lage einnahm mit dem Rücken nach oben, lag der Schwanz mindestens vom 9. Schwanzwirbel an in fast vollkommen seitlicher Lage. Die Drehung um etwa 90° , die dazu nötig war, muß innerhalb der dazwischenliegenden neun Wirbelgelenke stattgefunden haben. Die gleiche Beobachtung machte schon Kremmling (l. c., p. 355) an seinem Exemplar von *Rh. Gemmingi*, der „die Torsion in der Gegend des 10. Wirbels“ beobachtete, „sodaß von hier ab die Wirbel von der linken Seite entblößt sind, während der erste Teil des Schwanzes die Unterseite darbietet“. Das zeigt sich auch an anderen Exemplaren, die ich daraufhin untersuchte, auch bei Exemplaren des kleinen *Rh. longicaudus*. Die ungefähren Umrisse des Schwanzsegels dieser

Art lassen sich übrigens noch ganz deutlich erkennen an dem von Zittel 1882, l. c., p. 54 beschriebenen und auf Taf. 11 abgebildeten Exemplar der Münchner Sammlung (Fig. 9).

Eine dorsale oder ventrale Ansicht bot mir eine Schwanzwirbelsäule von *Rhamphorhynchus* nur dann, wenn sie in getrennte Stücke auseinander gebrochen war. In diesem Fall hatten einzelne der Bruchstücke, die nicht mehr unter dem Einfluß der vertikalen Schwanzflosse standen, eine andere als die seitliche Lage auf der Gesteinsplatte einnehmen können.

So findet sich an einem Exemplar in der Münchner Sammlung die Schwanzwirbelsäule in mehrere getrennte Abschnitte gebrochen. Von diesen zeigt ein Abschnitt (V) eine ventrale Ansicht

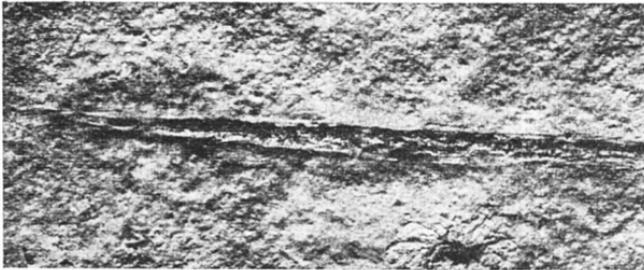


Fig. 9. Schwanzende von *Rhamphorhynchus longicaudus* mit Spuren des Schwanzsegels. Zittel's Exemplar (Taf. 11). $\times 1.5$.

(Fig. 1, S. 8). Die Wirbelkörper erscheinen z. T. völlig symmetrisch und in der Mitte sehr schmal mit verdickten Gelenkenden. Der anstoßende Abschnitt (L) liegt in seitlicher Lage vor und zeigt die Wirbelkörper von viel bedeutenderer Breite bzw. Höhe. Sie sind offenbar stark komprimiert. Es ist das von Wagner 1858, l. c., p. 69 erwähnte Exemplar seines *Rh. curtimanus*, dem ich schon oben (S. 15) die Längenmaße seiner Schwanzwirbel entnommen hatte.

Daß es aber wirklich eine seitliche Lage ist, die die Schwanzwirbelsäule von *Rhamphorhynchus* in der Regel einnimmt, und speziell auch bei unserem Münchner Exemplar mit wohlerhaltenem Schwanzsegel, geht aus folgenden Feststellungen hervor:

1. Was die Wirbelkörper des Schwanzsegels selbst anbelangt, so bieten die wenigen, die an dem Münchener Exemplar gut genug sichtbar sind, mit aller Deutlichkeit einen asymmetrischen Anblick. Bei dem ersten Wirbel am Anfang des Segels ist der Wirbel-

körper auf seiner linken Seite ganz offenbar stärker konkav als rechts (Fig. 4, S. 10). Das kann nur so gedeutet werden, daß dieser Wirbel mehr oder weniger vollständig auf der Seite liegt, und genau dasselbe ließ sich dann auch bei einigen der folgenden Wirbelkörper beobachten, recht gut sogar noch an den beiden letzten Wirbeln des Segels. Freilich ist eine Unterscheidung der Wirbelkörper von den sie z. T. überdeckenden Sehnen oft recht schwierig, so daß immer mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß dadurch die Umrisse der Wirbelkörper selbst falsch gedeutet werden. Nur an wenigen Segelwirbeln unseres Exemplars ist diese Täuschung ganz ausgeschlossen.

Ich untersuchte nun die verschiedenen Exemplare von *Rhamphorhynchus* in der Münchener Sammlung auf dieses Verhalten und konnte feststellen, daß, wo überhaupt Schwanzwirbelkörper deutlich zu erkennen sind, in der Regel ihre eine Längsseite nur wenig, die andere aber auffallend stärker konkav ist, so daß sie offenbar eine seitliche Ansicht darbieten. Besonders schön zeigte sich das bei einem Exemplar des kleinen *Rh. longicaudus* (Fig. 2, S. 10). Und zwar zeigt sich diese unsymmetrische Gestalt der Wirbelkörper, die nur auf ihre Seitenlage zurückzuführen ist, in der Regel auch schon im vorderen Teil der Schwanzwirbelsäule. Für die hintersten im Bereich des Schwanzsegels liegenden Wirbelkörper fand ich in der Sammlung allerdings keine weiteren wirklich überzeugenden Beweise dieser seitlichen Lage. In den wenigen Fällen, wo überhaupt das Schwanzende noch vorhanden war, konnte man kein befriedigendes Urteil über die Gestalt der Wirbelkörper gewinnen. Aber gerade an unserem Exemplar mit Schwanzsegel läßt sich die auffallend unsymmetrische Gestalt der hintersten Wirbelkörper ganz unzweideutig feststellen. An einem kleinen Bruchstück der Gegenplatte unseres Exemplars läßt sich diese unsymmetrische Gestalt eines Wirbelkörpers schon im vorderen Teil des Schwanzes, am 9. Schwanzwirbel sehr klar beobachten. Hier lag also schon der vordere Teil des Schwanzes auf der Seite, obwohl der in vollständigem Zusammenhang damit stehende Rumpf ganz auf dem Bauch lag. Auch einige der unmittelbar vor dem Segel befindlichen Wirbel, die verhältnismäßig gut erhalten sind, zeigen sich unzweideutig in seitlicher Lage (Fig. 3 u. 4, S. 10).

2. Ganz besonders auffallend ist ferner die asymmetrische Lage der Wirbelkörper innerhalb des durch die verknöcherten Sehnen begrenzten Kanals für die Wirbelsäule nicht nur im Bereich des Schwanzsegels, sondern auch vor diesem (Fig. 3 u. 4). Die Wirbelkörper sind durchgehends überall, wo es an dem Münchner Exemplar sich feststellen läßt, auf die rechte Hälfte dieses Kanals beschränkt, was nicht zu erklären wäre, wenn die Lage des Schwanzsegels auf der Gesteinsplatte die horizontale wäre. Nur wenn das Schwanzsegel ein vertikales ist und es mit seiner Seitenfläche auf der Gesteinsplatte liegt, kann diese unsymmetrische Lage eine zwanglose Erklärung finden. Diese Wirbelkörper liegen zweifellos alle in fester Verbindung mit einander noch in ihrer ursprünglichen Lage, und haben durch den Fossilisationsprozeß und die Verwesung keine Verschiebung gegen einander erlitten. Auch diese unsymmetrische Lage der Wirbelkörper in ihrer Sehnenscheide ließ sich bei den meisten Exemplaren von *Rhamphorhynchus*, die eine derartige Beobachtung erlaubten, ebenfalls mit größter Sicherheit feststellen, und zwar auch schon im vorderen Teil des Schwanzes.

Damit ist meines Erachtens die seitliche Lage nicht nur des Schwanzsegels, sondern auch des größten Teils des Schwanzes auf der Gesteinsplatte bei unserem Exemplar sicher festgestellt.

3. Aber noch etwas weiteres stellte sich bei meinen Untersuchungen der Wirbelkörper an unserem Exemplar heraus. Die Wirbelkörper sind seitlich komprimiert, und zwar innerhalb des Schwanzsegels sehr stark, sodaß sie ganz platt erscheinen. Aber auch schon im vorderen Teil des Schwanzes kommt das zur Geltung. Das oben erwähnte kleine Bruchstück, das einen der vorderen (9.) Schwanzwirbel schon in völlig seitlicher Lage zeigt, läßt auf seiner Bruchfläche den größten Teil des Querbruchs vom 10. Schwanzwirbel erkennen (Fig. 5, S. 12). Er ist noch in fast ursprünglicher Weise von der aus verknöcherten Sehnen gebildeten Scheide allseitig umgeben. Obwohl der Querbruch nahe dem Vorderende des Wirbels erfolgt ist, wo sich schon eine Verdickung des Wirbelkörpers geltend macht, zeigt dieser sich auch hier deutlich komprimiert. Er ist hier etwa doppelt so hoch als breit. Diese Kompression ist nicht durch den Gesteinsdruck erfolgt, denn die verknöcherten Sehnen rings herum behielten einigermaßen

ihre natürliche Lage, und der Querbruch des Wirbelkörpers selbst ist, soweit er vorliegt, fast ganz symmetrisch und auf keinen Fall gequetscht. Nur der ventrale Teil der Sebnenscheide ist etwas auf die Seite gebogen. Ebenso wenig vermag ich die platte Form der im Schwanzsegel befindlichen Wirbelkörper für die Folge von Gesteinsdruck zu halten. Es ist die natürliche Gestalt der stark komprimierten hintersten Schwanzwirbelkörper von *Rhamphorhynchus*.

An dieser Stelle darf auch nicht unerwähnt bleiben, daß schon H. v. Meyer 1860, l. c., p. 69 mit aller Bestimmtheit festgestellt hat, daß der Schwanz von *Rhamphorhynchus* „weder rund noch platt (d. h. deprimiert), sondern flach, höher als breit war.“

Ich wenigstens halte nun die Beobachtungen an den Wirbelkörpern selbst für so überzeugend und wichtig und so einwandfrei zu übersehen, daß jede dieser 3 Feststellungen allein schon die Frage nach der Stellung des Segels entscheiden müßte:

1. Die Wirbelkörper sind seitlich komprimiert und zwar um so stärker, je weiter nach hinten sie liegen.

2. Die Wirbelkörper liegen in der Regel auf der Seite und zeigen daher ein unsymmetrisches Aussehen, auf ihrer ventralen Seite viel stärker konkav als auf der dorsalen.

3. Die Wirbelkörper zeigen infolge ihrer seitlichen Lage auch eine unsymmetrische Lage innerhalb der sie umgebenden Scheide aus verknöcherten Sehnen.

Das alles lassen schon die Wirbelkörper innerhalb des Schwanzsegels unseres Münchner Exemplars unzweideutig erkennen.

Dazu kommt nun auch noch die jedenfalls unsymmetrische Lage der Apophysen im vorderen Teil des Schwanzsegels.

Nach meiner Ansicht darf auf Grund der hier mitgeteilten Beobachtungen mit aller Bestimmtheit angenommen werden, daß die ursprünglich von Marsh vertretene Ansicht, daß *Rhamphorhynchus* ein vertikales Schwanzsegel besaß, tatsächlich auch der Wirklichkeit entspricht.

Alle Erscheinungen sprechen dafür, daß sowohl auf der Abbildung des Münchner Exemplars wie des Yale-Exemplars (Fig. 6 u. 7) die rechte Hälfte der Figuren als der dorsale, die linke

Hälfte als der ventrale Teil des Schwanzsegels anzusprechen ist. Mit Marsh muß ich die Apophysen als Neurapophysen und Haemapophysen betrachten.

Wenn zu Gunsten der Ansicht, daß es ein Horizontalsegel sein soll, auf die auffallende Symmetrie beider Hälften in ihren Gesamtumrissen hingewiesen wird, und besonders darauf, daß die Apophysen beider Seiten so große Ähnlichkeit in ihrem ganzen Verlauf zeigen, wie man es nur bei paarweise zusammengehörigen Organen der rechten und linken Körperhälfte erwarten kann, so sei auf die Gestalt der vertikalen Schwanzflossen der modernen Knochenfische hingewiesen, die oft eine ganz verblüffende Symmetrie ihrer dorsalen und ventralen Hälften zeigen. Ähnlich ist das Schwanzsegel von *Rhamphorhynchus* zu verstehen.

Flughaut und Körperbedeckung.

Auf dem 4. Bruchstück der Hauptplatte ist neben dem Schwanzsegel auch der äußere Teil des linken Flügels mit sehr schön erhaltener Flughaut zu sehen. Diese Flughaut zeigt bei Beginn der 3. Phalange eine Breite von 43 mm. Ihr freier Rand verläuft fast geradlinig (sehr schwach konkav) bis zum Ende der Endphalange. Bei Beginn der Endphalange zeigt sie noch eine Breite von 27 mm. Über die Form der Flughautspitze selbst geben die vorhandenen Reste keinen ganz sicheren Aufschluß. Doch scheint sie etwas abgerundet, nicht mit einem spitzen Eck geendet zu haben.

Auffallend auf der Oberfläche der Flughaut sind mehrere sehr ausgesprochene Längsfurchen, die etwa geradlinig und fast parallel zu einander unter sehr spitzem Winkel mit der Längsrichtung der Phalangen nach außen verlaufen, aber den Rand der Flughaut nicht erreichen. Drei von diesen Furchen beginnen offenbar ungefähr am proximalen Ende von je einer der 3 äußeren Phalangen, während längs der Endphalange noch einige weitere dazukommen, vielleicht aus dem Grund, weil die Endphalange im Gelenk gegenüber der vorletzten Phalange etwas eingeknickt ist und nicht mehr vollständig die geradlinige Fortsetzung von dieser bildet.

Jedenfalls ist aus dem deutlichen Hervortreten dieser Längsfalten zu schließen, daß die Flughaut mehr oder weniger im

Ruhestand sich befand. Einige Stellen der sonst auffallend glatten Oberfläche der Flughaut lassen eine sehr feine parallele Längsstreifung erkennen, die von der Gegenwart der elastischen Längsfasern herrührt, die die Flughaut der Pterosaurier durchziehen.

Auf drei unzusammenhängenden kleineren Bruchstücken der Gegenplatte (Taf. 3, Fig. 1), die aus der Gegend der Schwanzwurzel stammen, erregten noch einige eigentümliche Spuren, die nicht zum verknöcherten Skelett gehören, mein besonderes Interesse. Auch die Hauptplatte zeigt an diesen Stellen ähnliche Spuren. Sie sind aber besser auf den Bruchstücken der Gegenplatte erhalten. Zunächst fällt ein System feinsten, parallel zueinander verlaufender Streifen auf, von denen ca. 25—35 auf die Breite von 10 mm kommen. Sie erwiesen sich zweifellos als Teile der Flughaut und zwar aus derjenigen Gegend, die sich zwischen Unterarm und 1. Flugfingerphalange befindet. Es sind die ungestört nebeneinander liegenden Fasern, die die Flughaut überall durchziehen. Offenbar lag das Tier, als seine Leiche in dem Kalkschlamm zur Ablagerung kam, so, daß die Flughaut seines linken Flügels unter das Becken und die Schwanzwurzel zu liegen kam. Quer über die Schwanzwurzel legte sich dann noch die linke Tibia. Auf den kleinen Bruchstücken der Gegenplatte haben sich nun die Fasern der Flughaut in ganz vortrefflicher Weise erhalten, fast besser noch als auf anderen Exemplaren, die ich kenne. Leider sind es nur einzelne Bruchstücke, die aufbewahrt sind, die sich aber einigermaßen ergänzen, sodaß verschiedene Stellen der Flughaut vorliegen, auf denen die Fasern verschiedene Richtung und verschiedene Dichtigkeit aufweisen.

Auf den gleichen Bruchstücken besonders der Gegenplatte, die diese Fasersysteme der Flughaut erkennen lassen, finden sich neben ihnen, z. T. in sie übergehend, rätselhafte büschelartige Gebilde. Sie zeigen sich ziemlich auffallend auf der Flughaut unmittelbar neben dem distalen Ende der 1. Flugfingerphalange, und zwar sowohl auf der Hauptplatte wie auf der Gegenplatte, in viel schwächerem Grade auch neben dem Gelenk zwischen 2. und 3. Flugfingerphalange. Besonders deutlich aber zeigen sich solche Büschel zu beiden Seiten der Tibia an der Stelle, wo sie die Schwanzwirbelsäule überkreuzt. Hier machen sie den Eindruck, als ob sie von der Schwanzwirbelsäule ausgehen. Eine weitere

Partie solcher Büschel befindet sich am distalen Ende der Tibia, als ob sie an dieser Stelle befestigt wären. Doch ist keineswegs sicher, daß sie mit der Schwanzwurzel oder der Tibia wirklich in Beziehung stehen. Denn an diesen Stellen der Platte liegt Flughaut, Schwanzwurzel und Unterschenkel übereinander, und jeder dieser Körperteile kann als Träger dieser Büschel in Betracht kommen. Daß sie an anderen Stellen der Flughaut dicht neben den Phalangen vorkommen, ist schon erwähnt.

Es ist schwer zu einer richtigen Deutung dieser merkwürdigen Bildungen zu kommen. Mit einiger Phantasie könnte man an Haarbüschel denken, die sich in Gestalt solcher Flocken erhalten haben und zwar an der Schwanzwurzel, am distalen Gelenk der Tibia und auf einigen Stellen der Flughaut. Diese Büschel erinnern durchaus an die Art, wie gerne von Malern und Bildhauern das Haupt- und Barthaar dargestellt wird, ohne daß die einzelnen Haare sichtbar werden. Auch auf Gipsabgüssen, die von einem Kopf mit eingefetteten Haaren genommen werden, wie z. B. bei Totenmasken, zeigt sich das Haar in dieser charakteristischen Büschelform.

Seitdem Broili 1927, l. c., den Nachweis vom Vorkommen tatsächlicher haarartiger Bildungen bei *Rhamphorhynchus* geführt hat, kann mit der Möglichkeit des Auftretens auch von längeren Haaren gerechnet werden, die in Form von Flocken oder Büscheln sich erhalten haben, ohne daß die einzelnen Haare noch sichtbar sind.

Hier muß nochmals dem Bedauern Ausdruck gegeben werden, daß ein Exemplar von *Rhamphorhynchus* in so wunderbarer Erhaltung, daß Schwanzsegel, Flughaut mit ihren Fasern und haarartige Epidermisbildungen sich noch nachweisen lassen, nur in einzelnen unzusammenhängenden Bruchstücken gesichert und einer Sammlung zugeführt wurde.

Nahrung, Lebensweise und Erwerbung des Flugvermögens.

Broili¹⁾ 1927, p. 64 hat darauf hingewiesen, daß merkwürdigerweise „weder bei den zahlreichen *Rhamphorhynchoidea* noch bei den *Pterodactyloidea* der Münchner Sammlung vom Mageninhalt keinerlei Reste sich zeigen, der doch sonst gelegentlich bei

¹⁾ Broili, Ein *Rhamphorhynchus* mit Spuren von Haarbedeckung. Sitzb. d. Bayer. Akad. d. Wiss., Jahrg. 1927, p. 49—67, Taf. 4—6, Taf. 7, Fig. 1.

Reptilien aus diesen Schichten (*Compsognathus*, *Homoeosaurus*) sich erhielt“. Es wäre das ja sehr interessant aus dem Grund, da man dadurch auf die Art der Nahrung Schlüsse ziehen könnte. Das hier behandelte Exemplar zeichnet sich nun auch in dieser Beziehung vor anderen aus. Zum Teil noch zwischen den vordersten Zähnen des Unterkiefers, zum größten Teil aber vor der Mundöffnung dieses Exemplars (Taf. 1 bei Nr. 2, und Fig. 10) liegt eine eigentümliche Masse von gelblicher Farbe auf dem Gestein, die

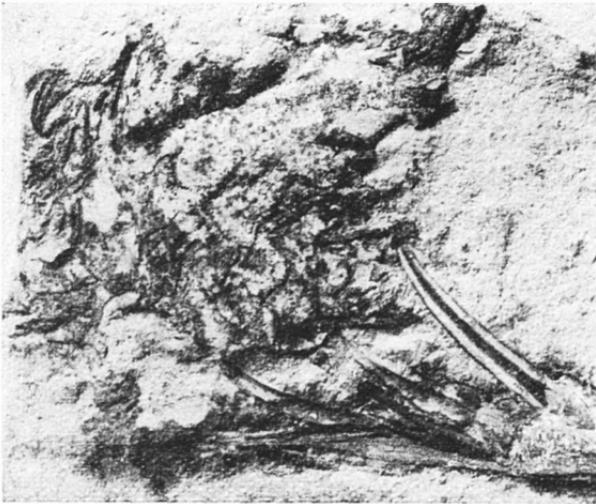


Fig. 10. *Rhamphorhynchus Gemmingi* (Münchener Exemplar mit Segel).
Vorderende des Unterkiefers mit ausgespieenem Mageninhalt. $\times 1.8$.

ich für den ausgespieenen Inhalt des Magens halten möchte. Vermutlich hat das Tier in seinem Todeskampf die letzte Mahlzeit wieder von sich gegeben, wie das ja verschiedene Tiere in diesem Zustand gerne tun. Zweifellos sind es tierische Reste, die hier in schon etwas zersetztem Zustand vor uns liegen. Leider ist es nicht möglich, mit aller Bestimmtheit diese letzte Mahlzeit eines *Rhamphorhynchus* zu analysieren. Wirr durcheinander finden sich strahlige Gebilde z. T. deutlich gegliedert und z. T. parallel zueinander angeordnet, daß man an Flossenstrahlen von Fischen erinnert wird; auch an Crustaceen ist dabei zu denken. Da und dort liegen auch Gebilde, die vielleicht auf Schuppen gedeutet werden können. Einige zyklische Bildungen lassen an den Crinoiden *Saccocoma* denken, der ja im lithographischen Schiefer einen hervorragenden

Bestandteil des Plankton bildete. Und gerade zum Planktonfang würde sich das reusenartige Gebiß von *Rhamphorhynchus* mit den langen, schlanken, schräg nach vorn und außen gerichteten Zähnen ganz vorzüglich eignen. Aber in keinem Fall sind die Reste so deutlich, auch nicht in ultraviolettem Licht, daß man die Verantwortung übernehmen könnte, sie zweifellos als Fisch- oder Crinoidenreste zu bezeichnen.

Jedenfalls aber möchte ich den Schluß ziehen, daß es sich um keine großen Beutetiere handelte, die in diesem Fall dem *Rhamphorhynchus* als Nahrung gedient hatten. Sollten tatsächlich Fische darunter gewesen sein, so konnten es nur sehr kleine Exemplare sein, sonst müßten ihre Spuren deutlicher sein. Es dürften nur zartere Tierformen gewesen sein, die als Nahrung in Betracht kamen, wie sie aber für das Plankton charakteristisch sind.

Die Annahme eines besonders engen Beckens bei den Pterosauriern, wie sie von einigen Autoren gefordert wird, das nur sehr kleinen Eiern oder Jungen den Durchgang gestatten würde, wird von den mir vorliegenden Skeletten in keiner Weise gestützt. Speziell bei *Rhamphorhynchus* zeigt gerade das schöne Exemplar von Zittel (l. c., Taf. 12, Fig. 2) die ventrale Ansicht des Beckens in fast ungestörtem Zustand. Es ist hier nicht anzunehmen, daß die Lage der einzelnen Teile gegeneinander durch den Gesteinsdruck eine wesentliche Verschiebung erlitten hat. Dies Becken läßt auf eine weite Lücke zwischen den ventralen Rändern der beiden Ischia bzw. Ischio-pubes schließen. Es spricht gar nichts dafür, daß hier eine feste Symphyse, sei es auch nur eine aus Knorpel bestehende, dazwischen gewesen ist. Nur die weit vorn gelegenen bandförmigen Praepubes sind median vereinigt, umspannen aber, wenn man sich ihren querliegenden medianen Teil halbkreisförmig gebogen denkt, einen sehr weiten Beckenraum. Bei *Pterodactylus* scheinen mir diese Verhältnisse nicht wesentlich anders zu liegen. Bei ihnen fehlt sogar jede Andeutung einer Symphyse zwischen den schaufelförmigen Praepubes. Auch bei *Anurognathus* finde ich keinen Anlaß, eine Sitz- oder Schambeinsymphyse anzunehmen. Ich kenne keine Tatsache, die dazu zwingen würde, bei einer dieser Formen eine derartige feste Umgrenzung des Beckenausgangs zu fordern. Nach meiner Ansicht steht nichts

im Wege, sich bei ihnen das Vorhandensein eines offenen Beckens wie bei den carinaten Vögeln vorzustellen, das ihnen ermöglicht, sehr große Eier zu legen oder weit entwickelte Junge zur Welt zu bringen. Auch v. Stromer 1913 äußert sich ähnlich.

Mit Ausnahme der ersten Autoren, die sich über Pterosaurier äußerten (Collini u. a.), wurden bisher allgemein die Flugsaurier sämtlich als ausgesprochene Land- und Lufttiere betrachtet wie die Fledermäuse und die große Masse der Vögel, deren ganzer Bau völlig auf ihre fliegende Lebensweise abgestimmt war. Von verschiedenen Seiten war deshalb auch angenommen worden, daß *Rhamphorhynchus* als „Segler der Lüfte“ ein horizontales Schwanzsegel als Steuer erworben haben mußte. Tatsächlich ist ja bei allen Landtieren, deren Schwanz abgeplattet ist, um als Steuer beim Fliegen oder Springen zu dienen, die Abplattung in horizontaler Richtung erfolgt. Mit diesem Landleben war es auch durchaus vereinbar, daß *Rhamphorhynchus* seine Nahrung aus dem Wasser bezog, und Abel¹⁾ läßt ihn, ähnlich wie es der Scheerenschnabel (*Rhynchops*) tut, während des Fluges Fische fangen und in ausgestreckter Lage auf dem Sandstrand ausruhen.

Nachdem nunmehr aber feststeht, daß *Rhamphorhynchus* ein vertikales Schwanzsegel besaß, müssen wir unsere Anschauungen über seine Lebensweise dieser Tatsache anpassen. Jetzt ist die Frage berechtigt, ob das sogenannte Schwanzsegel von *Rhamphorhynchus* nicht besser als vertikale Schwanzflosse eines Wasserbewohners zu betrachten ist, denn nur bei echten Wassertieren ist die vertikale Abplattung des Schwanzendes bekannt und sehr verbreitet, die bei echten Landtieren niemals eintritt. Die Schwimmhaut an den Hinterfüßen und das zum Planktonfang vorzüglich geeignete Reusengebiß weisen *Rhamphorhynchus* ebenfalls ins Wasser. Zum Schwimmen standen die Flügel, die Hinterfüße und die Schwanzflosse zur Verfügung. Ich könnte mir *Rhamphorhynchus* recht gut als gewandten Schwimmer und Taucher vorstellen, der sich mit kräftigem Schwanzschlag auch aus dem Wasser heraus zu schnellen verstand, um sich im Segelflug in der Luft zu tummeln. Auch zahlreiche Vögel, die als gute Flieger

O. Abel 1919, Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. Die Naturwissenschaften. 7. Jahrg. p. 661—665.

bekannt sind, schwimmen und tauchen vortrefflich, während sie im Wasser ihre Nahrung suchen.

Ich kann mir nicht gut denken, wie die Vorfahren der Pterosaurier, als sich ihre Vorderfüße zu Flügeln entwickelten, zu der vertikalen Hautausbreitung am Schwanzende gekommen sein sollen, wenn sie wirklich kletternde Landtiere gewesen waren. Dagegen könnte ich mir viel eher vorstellen, daß sich bei einer den Vorfahren der Krokodile und Pseudosuchia verwandten wasserlebenden Form mit langem, seitlich in seiner ganzen Länge stark komprimiertem Ruderschwanz die vorderen Extremitäten flügelartig verlängerten. Das ist bei Meerestieren gar nichts erstaunliches, denn wir sehen das bei den fliegenden Fischen wie *Dactylopterus* und *Exocoetus* und anderen, auch fossilen Formen, bei denen dieser Vorgang unabhängig von einander in oft außerordentlichem Maße eingetreten ist. Mittels des kräftigen Schwanzes, der als Propeller dient, vermögen sie sich aus dem Wasser zu schnellen und mit den ausgespannten Vorderextremitäten einen mehr oder weniger weiten Segelflug zu unternehmen. Soweit sind unsere fliegenden Fische schon gekommen, und wenn sie zu längerem Aufenthalt in der Luft geeignet wären, würden sicher auch wirkliche Flieger aus den Fischen schon hervorgegangen sein. Bei den kiemenatmenden Fischen konnte aber diese Entwicklungsrichtung nicht mit Erfolg durchgeführt werden. Bei lungenatmenden Reptilien dagegen, wie es die Propterosaurier waren, stand aber dieser Entwicklung nichts im Wege, und sie wurden in der Folge auch wirkliche Flieger.

Nachdem einmal von den Vorfahren der Pterosaurier der Zustand der fliegenden Fische erreicht worden war, war die Weiterentwicklung zum wirklichen Flug geradezu eine Notwendigkeit. Ein Hindernis auf diesem Weg war eigentlich nur der schwerfällige lange Ruderschwanz. Zunächst wurde er den Bedürfnissen des Fluges nach Möglichkeit angepaßt und noch beibehalten. Aber die Hautverbreiterung, die ursprünglich wohl längs des ganzen Schwanzes wie bei Tritonen vorhanden war, wurde auf das Schwanzende beschränkt und im übrigen der Schwanz soweit reduziert, daß er nur noch als dünner steifer elastischer Stiel dieser Schwanzflosse diente, die in dieser Form im Wasser

noch als Propeller brauchbar war, in der Luft aber als Stabilisierungsorgan beim Flug. Als Steuer beim Flug dienten wohl vornehmlich die Hinterfüße mit ihrer ausgedehnten Schwimmhaut, die aber völlig frei waren und nicht mit der Flügelhaut in Verbindung standen, ebenso wenig wie das bei Vögeln der Fall ist. Diesen Zustand zeigt nun noch *Rhamphorhynchus* bis zum Malm als letzter der langschwänzigen Pterosaurier. Aber wie auch bei den Vögeln erwies sich auf die Dauer der lange Schwanz als unpraktisch und verschwand bei ihnen. Noch im Malm finden wir neben den letzten langschwänzigen Pterosauriern bereits zwei unabhängig von einander entstandene Gruppen von Formen mit ganz verkümmertem Schwanz, durch *Anurognathus* und *Pterodactylus* vertreten. Derartige Formen erhielten sich noch durch die ganze Kreidezeit und erreichten hier gigantische Größen, wie sie bei fliegenden Tieren nie wieder vorkamen.

Ich hatte selbst früher die Entstehung des Flugvermögens bei Wirbeltieren, den Vögeln, Pterosauriern und Fledertieren dadurch erklärt, daß in allen drei Gruppen das Stadium von kletternden Landtieren bei der Stammesentwicklung durchlaufen werden mußte. Jetzt aber scheint es mir für die Flugsaurier möglich, eine Entwicklung aus schwimmenden Formen zu fliegenden anzunehmen. Ich würde diese Ableitung der Pterosaurier von wasserbewohnenden Propterosauriern für ganz überzeugend halten, die mit allen bekannten Tatsachen in Einklang zu bringen ist, wenn mich nicht ein Punkt doch noch etwas bedenklich machen würde. Es ist das Vorhandensein der großen Krallen an den drei Krallenfingern, also gerade der Organe, die es mir seiner Zeit wahrscheinlich machten, daß auch die Pterosaurier von kletternden Landtieren abstammen müßten. Denn wozu besitzt ein wasserlebendes Tier derartige scharfe und gewaltige Krallen, wie sie schon die altertümlichste¹⁾ Form *Dimorphodon macronyx* trägt, denen sie ihren Namen verdankt. Daß derartige Krallen sich nicht zu dem Zwecke so mächtig entwickelt hatten, damit die Tiere, wenn sie das Wasser verlassen, auf Felsen oder Bäumen

¹⁾ Daß der triassische *Tribelesodon* wirklich ein Pterosaurier ist, das muß meiner Meinung nach erst noch bewiesen werden. Der geistreiche Versuch dieses Beweises von Baron Nopcsa 1922 (Neubeschreibung des

herumklettern oder sich zur Ruhe damit anhängen können, das liegt doch auf der Hand. Es ist nun auffallend, daß sie bei *Rhamphorhynchus* mit seinem Reusengebiß verhältnismäßig schwach und klein sind. Auch die schwächer bezahnten Arten von *Pterodactylus* haben nur kleine Krallenfinger, und bei dem zahnlosen Pteranodon sind sie ganz unbedeutend. Dem gegenüber scheinen mir die Krallen um so größer und die Krallenfinger um so länger zu sein, je mehr das Gebiß darauf hindeutet, daß sein Besitzer verhältnismäßig große und kräftige Beutetiere damit zu fangen und festzuhalten hat. So ist es bei *Dimorphodon*, *Scaphognathus*, bei *Pterodactylus Kochi* und Verwandten mit ihren langen oder sehr kräftigen Fangzähnen, die auf eine räuberische Lebensweise deuten. Ganz besonders auffallend ist das bei dem vom Wasser ganz unabhängigen *Anurognathus* der Fall, der wohl verhältnismäßig die gewaltigsten Krallen unter den Pterosauriern besitzt. Es sind das in Wirklichkeit gefährliche und wirkungsvolle Greiforgane, die weit über das Bedürfnis von bloßen Kletterorganen hinausgehen. Ich halte sie in der Tat für Waffen zum Ergreifen und Festhalten der Beute.

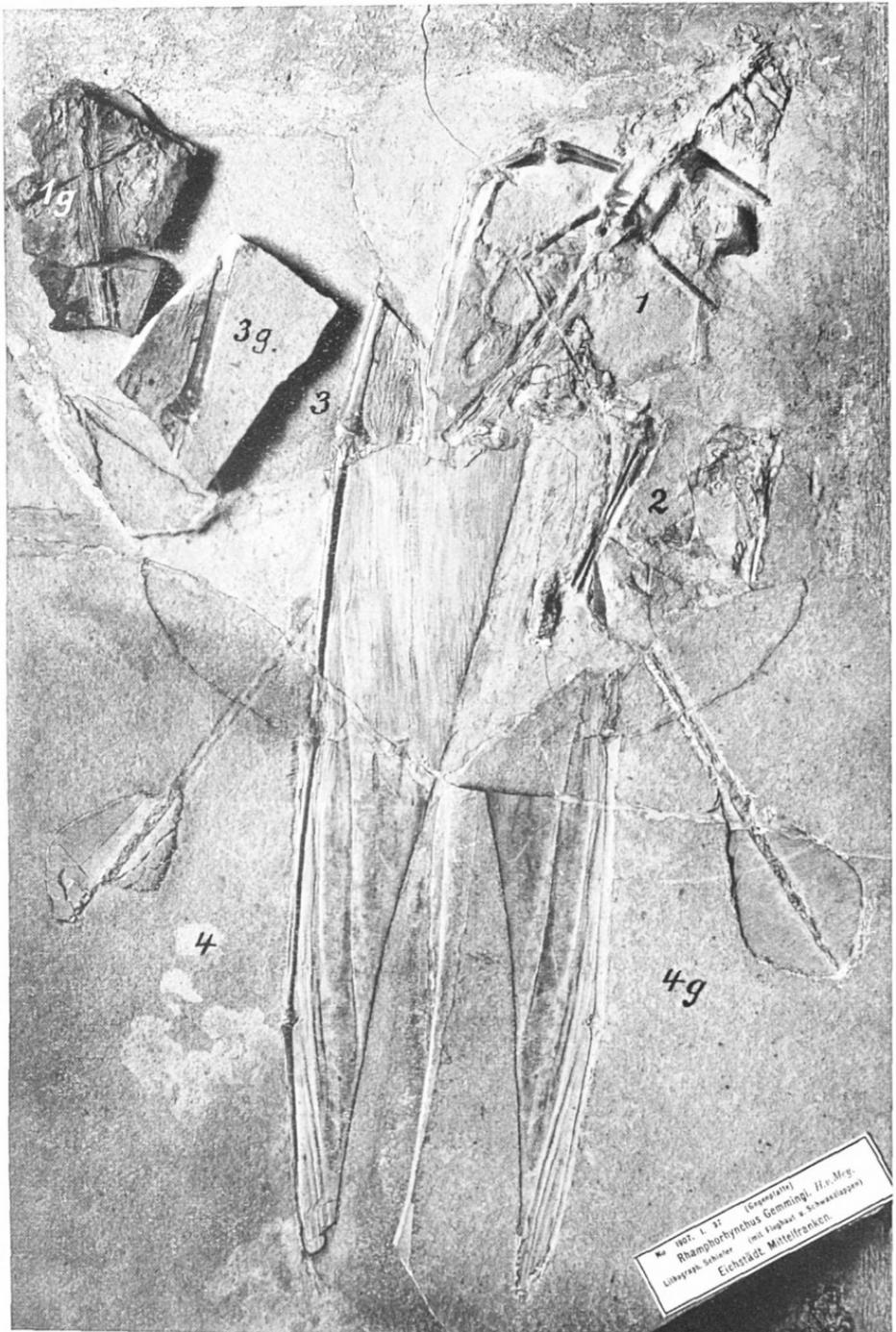
Tafelerklärung.

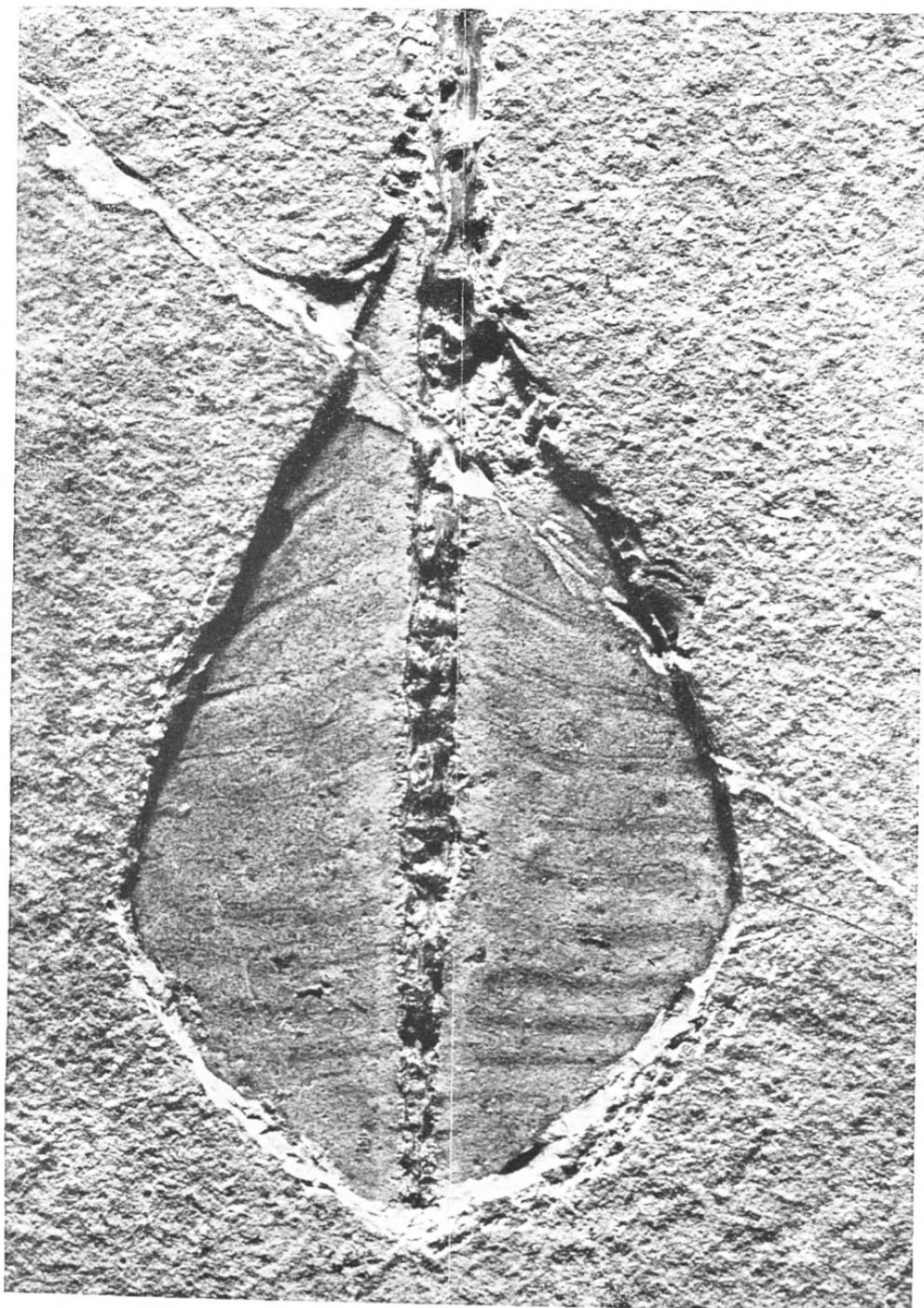
Tafel 1. *Rhamphorhynchus Gemmingi*, aus dem lith. Schiefer von Schernfeld bei Eichstätt. Exemplar mit wohlerhaltenem Schwanzsegel. Nr. 1, 2, 3, 4 sind 4 größere unzusammenhängende Bruchstücke, durch Gips verbunden. Das Mittelfeld besteht aus Gips. Nr. 1g, 3g, 4g sind Bruchstücke der Gegenplatten von Nr. 1, 3, 4. $\times 0.37$.

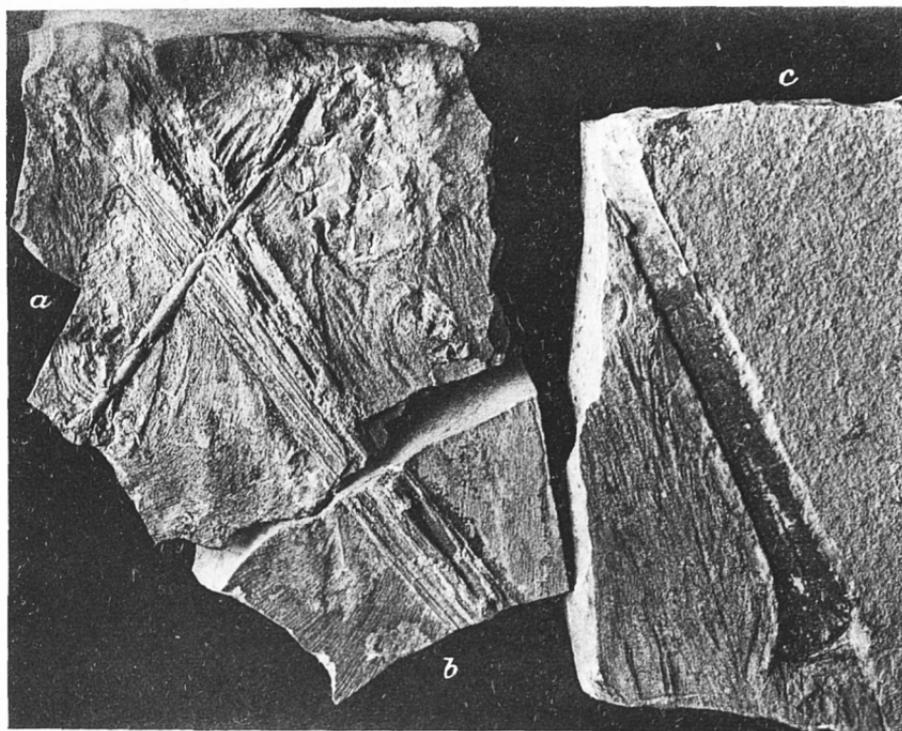
Tafel 2. Schwanzsegel von *Rhamphorhynchus Gemmingi*. Abdruck der Oberfläche auf der Gegenplatte. $\times 1.6$.

Tafel 3, oben. *Rhamphorhynchus Gemmingi*, 3 Bruchstücke der Gegenplatte von Nr. 1 und 3 in natürlicher Stellung zu einander. Fast überall sind die parallelen Fasern der Flügelhaut sichtbar. a und b zeigen den Anfang der Schwanzwirbelsäule, daneben die frei gewordenen verknöcherten Sehnenfasern, quer darunter die linke Tibia, zu beiden Seiten davon büschelförmige Gebilde, ebenso auf c. Nat. Gr.

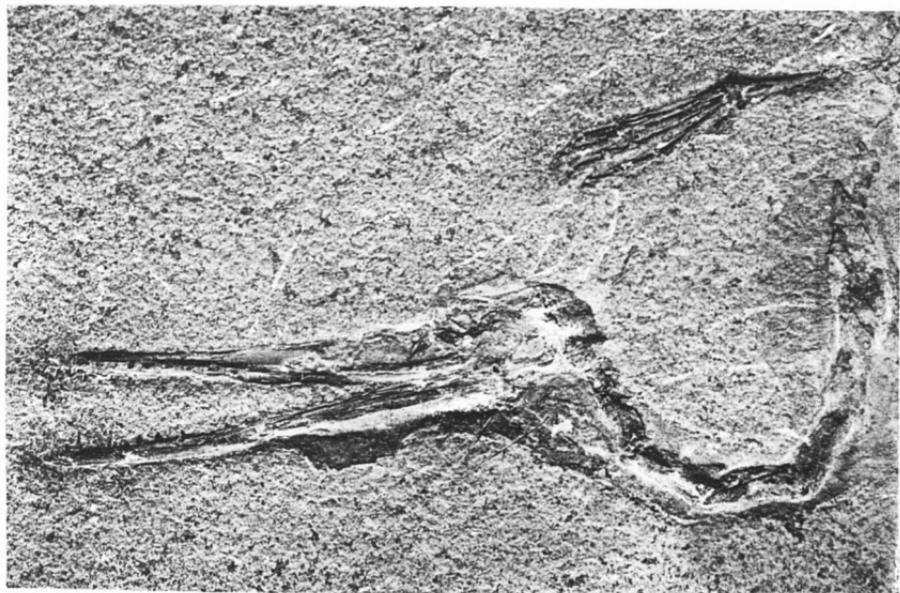
triassischen Pterosauriers *Tribelesodon*. Palaeont. Zeitsch. 5. Bd.) kann mich nicht überzeugen. Und gerade das, was ich auf Grund der Abbildungen für das einzige Merkmal gehalten hätte, das wirklich für die Zugehörigkeit zu den Pterosauriern sprach, nämlich eine Reihe von Schwanzwirbeln mit ihren für diese Gruppe so charakteristischen verknöcherten Sehnen, deutet *Nopcsa* als die verschiedenen Teile der vorderen Extremität.







Ein Pterodactylus mit Kehlsack.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Bayerischen Akademie der Wissenschaften München](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [1929](#)

Autor(en)/Author(s): Döderlein Ludwig Heinrich Philipp

Artikel/Article: [Über Rhamphorhynchus und sein Schwanzsegel 1-46](#)