Neue Fortschritte und Probleme der Paläoherpetologie

Mit 20 Abbildungen im Text

Von Oskar Kuhn, München

Im Jahre 1968 habe ich einer kleinen Abhandlung (Neues Jb. Geol. Paläont., Mh., Stuttgart 1968) versucht, das System der Amphibien und Reptilien dadurch zu klären, daß ich eine Verteilung der Ordnungen auf eine größere Anzahl von Unterklassen, von denen verschiedene neu aufgestellt wurden, versuchte. Das lange anerkannte System von S. W. WILLISTON galt ja schon längst als künstlich, denn weder Diapsida noch Anapsida sind natürliche Einheiten. Ebensowenig die Parapsida.

Insbesondere scheint mir die Anerkennung der Lissamphibia, ein Begriff, unter dem man Salientia, Caecilia und Urodela zusammenfaßt, abwegig zu sein. Die drei genannten Ordnungen sind so sehr voneinander verschieden, daß man sie zu drei getrennten Unterklassen stellen muß.

Schließlich halte ich es für nicht richtig, daß man die Cotylosauria als einzige Ordnung auffaßt, obwohl gerade diese Formen höchst heterogen sind und zweifellos nicht aus einer einzigen Wurzel stammen. Bereits OLSON hat die heterogene Gruppe der Cotylosauria aufgelöst und den Captorhinomorpha den Rang einer Infraclassis zugebilligt (OLSON 1951). Später hat HALSTEAD (TARLO) eine völlige Aufteilung der Cotylosaurier vorgeschlagen, da diese teils zu den Theropsida, teils zu den Sauropsida hinführen.

Es ist auch nicht ratsam, kleine, nur durch eine einzige Gattung vertretene Gruppen, die jedoch eine morphologische Sonderstellung einnehmen und gegenüber allen anderen Unterklassen sehr deutlich abgegrenzt sind, anhangsweise an vermutete Ausgangsformen anzuschließen, anstatt ihnen den Rang einer Unterklasse zuzubilligen (z. Bolosauromorpha, Proganosauromorpha). Die Araeoscelidae sind, trotz der von VAUGHN vertretenen Abstammung von Cotylosauriern, von diesen schon so weit entfernt, daß man sie nicht mehr zu den Cotylosauriern selbst stellen kann. Andernfalls müßte man in die Definition der Cotylosaurier das gelegentliche Vorkommen einer Schläfengrube aufnehmen.

Ganz und gar künstlich sind die Lepospondylia, sie werden hier auf verschiedene Subklassen verteilt. Die Unterschiede zwischen diesen sind teilweise viel größer als die zwischen gewissen Rep-

tilien und Amphibien oder die zwischen Archosauria und Lepidosauria.

Schließlich scheint es mir ratsam, die warmblütigen Pterosauria und die in ihren Endgliedern ebenfalls behaarten und warmblütigen Synapsida als besondere Klassen der Vertebrata zu betrachten. Dasselbe dürfte auch für die Ichthyosauria gelten, die phylogenetisch völlig in der Luft hängen. Ein eingehender Gedankenaustausch mit Herrn Kollegen WURMBACH in Bonn unterstützt mich in der hier vorgetragenen Auffassung.

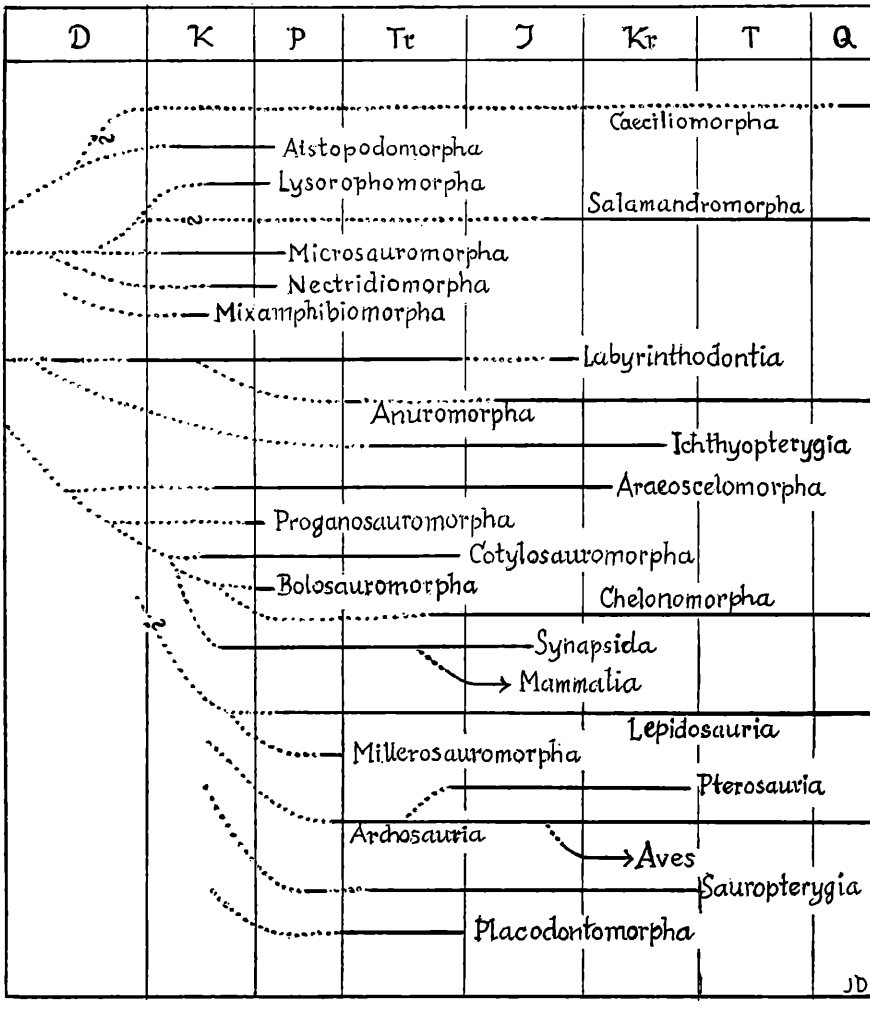


Abb. 1: Die Beziehungen der Subklassen der Amphibien und Reptilien zueinander. Original.

A. S. ROMER hat zwar unlängst (in Copeia) meine neuen Unterklassen als überflüssig abgetan, aber man muß das System konsequent durchführen und darf nicht bei den alten, in der Studentenzeit gelernten Gliederungen des Tierreichs stehen bleiben. Die Wissenschaft ist nicht, wie J. F. POMPECKJ einmal sagte, zur Bequemlichkeit ihrer Jünger da.

Bei den Fischartigen und Fischen ist man schon längst darüber einig, daß mindestens 9 selbständige Klassen zu unterscheiden sind und der Trend, weitere Klassen den schon unterschiedenen hinzuzufügen, ist unverkennbar. So erscheint es zweifellos nötig, die Cyclostomen in zwei Klassen aufzulösen, da die anatomischen Unterschiede im Bau des Kopfes und der Kiemenregion ganz außergewöhnliche sind.

Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien in Unterklassen

Auf den großen morphologischen Abstand der verschiedenen Gruppen der Lepospondylia wurde schon mehrfach hingewiesen. Aber noch niemand hat die Konsequenz daraus gezogen und diese sehr künstliche Gruppe aufgelöst. Ich schlage daher eine Reihe neuer Subklassen vor, deren Definition nicht notwendig ist, da jeweils nur eine einzige, gut definierte Ordnung die neuen Subklassen vertritt. Aus dieser Aufteilung und nach Einführung einiger weiterer neuer Subklassen ergibt sich folgende Großgliederung der Amphibien und Reptilien:

A. Classis Amphibia LINNAEUS 1758

1. Subclassis Caeciliomorpha KUHN 1968
   Ordo Caecilia DAUDIN 1805 (ex Cécilies, = Gymnophiona MÜLER 1831)
2. Subclassis Aistopodomorpha nov.
   Ordo Aistopoda MIALL 1875
3. Subclassis Lysorophomorpha nov.
   Ordo Lysorophia WILLISTON 1908
4. Subclassis Salamandromorpha KUHN 1971 (in Grzimeks Tierleben, 1971, Amphibien)
   Ordo Urodela DUMÉRIL 1805 (ex Urodèles)
5. Subclassis Microsauromorpha nov.
   Ordo Microsauria DAWSON 1863 (incl. Adelospondyli WATSON 1929)
6. Subclassis Nectrideomorpha nov.
   Ordo Nectridea MIALL 1875
7. Subclassis Mixamphibiomorpha nov.
   Ordo Mixamphibia nov. (für Fam. Acherontiscidae CARROLL 1969)
8. Subclassis Labyrinthodontia MEYER 1842 (ex Labyrinthodontes)

Ordo Ichthyostegalia SAEVE-SOEDERBERGH 1932
— Temnospondylia ZITTEL 1887—90 (ex Temnospondyli)
— Amphibiosauria KUHN 1967 (Batrachosauria EFREMOV 1946, präokk.)

9. Subclassis Anuromorpha KUHN 1959
Ordo Proanoura PIVETEAU 1937
— Salientia LAURENTI 1768

B. Classis Reptilia LAURENTI 1768

1. Subclassis Ichthyopterygia OWEN 1860
Ordo Ichthyosauria JAEGER 1824 (ex Ichthyosauri); eine selbständige Klasse!
2. Subclassis Cotylosauromorpha KUHN 1969
Ordo Captorhinomorpha WATSON 1917
— Procolophonomorpha ROMER 1964
— Promillerosauria KUHN 1969
— Diadectosauria CASE 1911
3. Subclassis Araeoscelomorpha KUHN 1968
Ordo Araeoscelidia WILLISTON 1913
— Trilophosauria ROMER 1956
— Weigeltisauria KUHN 1939
4. Subclassis Proganosauromorpha KUHN 1968
Ordo Proganosauria BAUR 1887 (Mesosauria Giebel 1847, präokk.)
5. Subclassis Bolosauromorpha KUHN 1968
Ordo Bolosauria KUHN 1959
6. Subclassis Synapsida OSBORN 1903, nun als selbständige Klasse aufzufassen!
Ordo Pelycosauria COPE 1878
— Therapsida BROOM 1905
7. Subclassis Lepidosauria DUMÉRIL & BIBRON 1839 (ex Lepidosaures)
Ordo Rhynchocephalia GUENTHER 1867 (incl. Eosuchia BROOM 1914)
— Squamata OPPEL 1811 (incl. Prolacertilia HUENE 1940, = Protorosauria GERVAIS 1867—69)
8. Subclassis Millerosauromorpha nov.
Ordo Millerosauria WATSON 1957
9. Subclassis Archosauria COPE 1891
Ordo Thecodontia OWEN 1842 (ex Thecodonts)
— Crocodylia GMELIN 1788 (ex Crocodili)
— Saurischia SEELEY 1888
— Ornithischia SEELEY 1888
— Pterosauria KAUP 1834 (ex Pterosauri), jetzt als eigene Klasse aufzufassen!
10. Subclassis Sauropterygiomorpha KUHN 1968
Ordo Sauropterygia OWEN 1860; wohl aufzuteilen!

11. Subclassis Chelonomorpha KUHN 1960
    Ordo Testudines BATSCH 1788 (die Eunotosauria sind einzuziehen!)
12. Subclassis Placodontomorpha KUHN 1968
    Ordo Placodontia OWEN 1859 (ex Placodi)

Die Herkunft der Amphibien

Sind die Amphibien ein- oder mehrstämmig? Dieses Problem scheint mir gelöst zu sein, die Amphibien sind mehrstämmig. Neuerdings hat HERRE die Möglichkeit erwogen, ob nicht die Froschlurche direkt aus Fischen herzuleiten wären. Schon lange wird die Auffassung vertreten, daß die Amphibien teils aus den Porolepiformes, teils aus den Osteolepiformes hervorgegangen seien. Wie dem auch sei, eine einheitliche Herkunft läßt sich nicht mehr vertreten. Man denke doch daran, daß im frühen Karbon neben den Ichthyostegalia schon die höchst spezialisierten Aistopoda, von Schlangenform, auftreten, deren Herkunft ein äußerst schwieriges Problem ist. Der morphologische Abstand zu den Labyrinthodontia ist größer, als der zwischen Cotylosauriern und Ichthyosauriern. Neuerdings hat sich SCHMALHAUSEN (1968) mit der Frage der Herkunft der Amphibien eingehend beschäftigt, ohne sichere Ergebnisse vorlegen zu können. Noch wichtiger erscheint mir die Stellungnahme von K. S. THOMSON (Nobel Sympos., Stockholm 1968), der feststellt, daß die modernen Amphibien (Froschlurche, Urodelen und Gymnophionen) mit oder ohne Einschaltung der Labyrinthodonten bzw. der übrigen Stegocephalen **nicht mit Sicherheit** von den Crossopterygiern, und zwar den Rhizodonten, abzuleiten sind. Er läßt deshalb das Problem der Mehrstämmigkeit bis auf weiteres offen.

Ordnung Microsauria DAWSON 1863

Sie gelten immer noch als die primitivsten Vertreter der Lepospondylia, die ZITTEL 1887—90 für die paläozoischen Amphibien mit Hülsenwirbeln aufstellte. Sie standen und stehen noch heute im Gegensatz zu den temnospondylen Labyrinthodontia. Ob die Lepospondylia ganz allgemein ohne Metamorphose waren, ist noch zu klären. Bei *Lysorophus* jedenfalls ist sie nachgewiesen (cf. BAIRD 1965).

Die Ordnung Microsauria wurde einst für das damals als Amphib interpretierte Reptil (Captorhinomorpha) *Hyloplesion* aufgestellt. CARROLL & BAIRD (1968) zeigten, daß die Microsauria keine Reptilahnen sind, da sie viele Spezialisationen (Sondermerkmale) aufweisen. Vor allem die Knochenverwachsung in der Temporalregion, wo stets Tabulare, Supratemporale und Intertemporale verschmolzen sind. Der Stapes ist sehr charakteristisch V-förmig. Der Condylus occipitalis hat konkave Gelenkflächen. Der Atlas besteht nur aus einem Stück. Die Ersatzknochen des Schul-

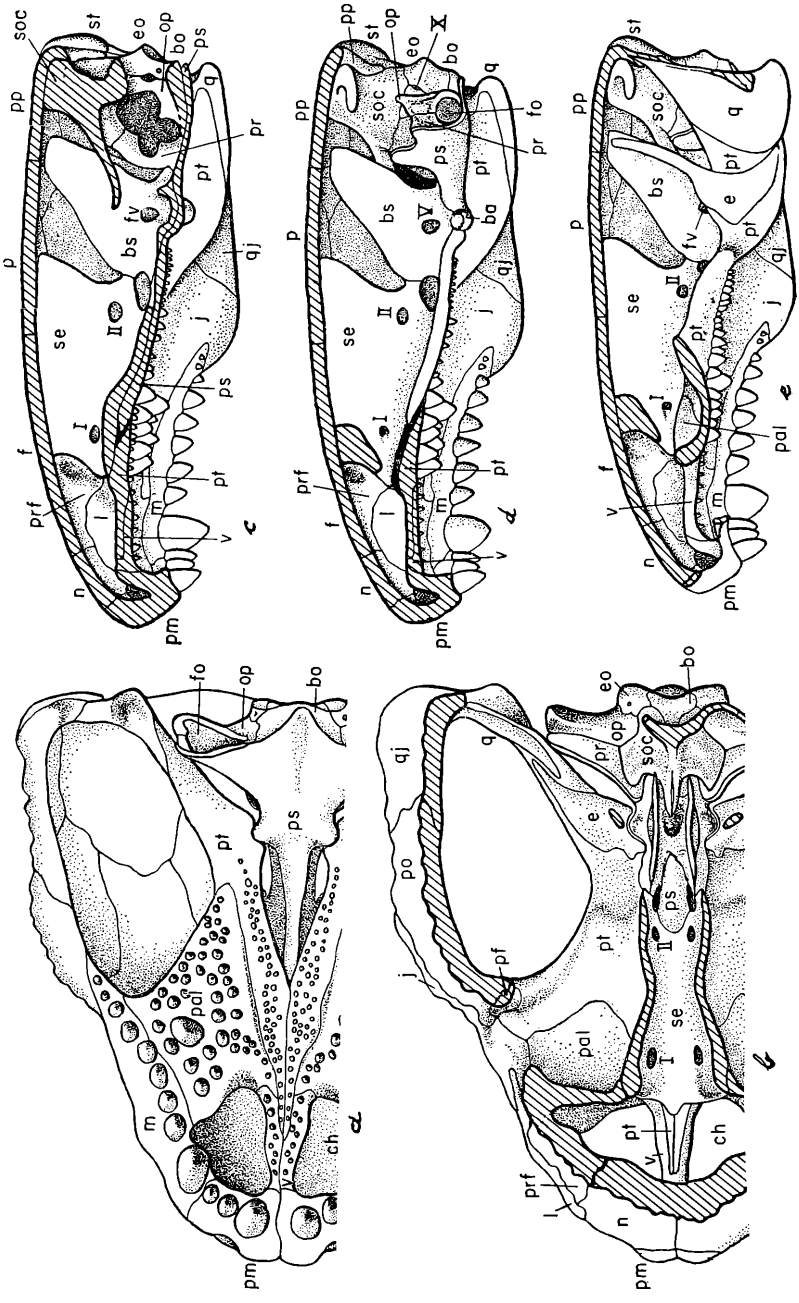


Abb. 2: Schädel des Microsauriers *Pantylus* in verschiedenen Längsschnitten, Gaumen teilweise abgedeckt (b). c Medianschnitt. Nach A. S. ROMER 1969.

tergürtels verknöchern nicht. Rumpfwirbel ohne Interzentra. Schuppenform sehr bezeichnend halbkreisförmig, ganz anders als bei den Captorhinomorphen.

Die Annahme einer Verwandtschaft mit den Captorhinomorphen ist völlig abwegig, denn das Supratemporale (bzw. Tabulare) wird bei den Reptilien reduziert und geht bald ganz verloren (außer Squamata z. B.); bei den Microsauriern hingegen wird es vergrößert. Also umgekehrte Tendenz! Bei den Microsauriern ist der Condylus occipitalis tripartit, zudem konkav am Hinterende, bei den primitiven Reptilien hingegen ist der Condylus einfach, wie bei ihren Amphibien-Ahnen.

Wie ROMER (Breviora, **314**, 1969, S. 34) ausführte, ist der hintere Teil der Gehirnkapsel der Microsaurier, speziell bei *Pantylus*, den ROMER so eingehend untersuchte (Abb. 2—3), ganz anders gebaut, als bei Captorhinomorpha.

Hingegen haben im Bau des Schädeldaches Microsaurier und Labyrinthodonten ziemliche Ähnlichkeit. Unterschiede sind besonders in der Temporalgegend vorhanden und in der Überdachung des Occiputs. Auch im Gaumen gibt es manche Übereinstimmung, dazu kommt die Verbreiterung des Condylus. Sehr abweichend sind beide Gruppen aber im dorsalen Sphenoid, im oralen Fortsatz des Supraoccipitale und der lateralen Erweiterung der Oticalregion. Ferner haben die Microsaurier stets holospondyle Wirbel, was entscheidend ist. Die sehr tiefe, aberrante Lage der Fenestra ovalis der Microsaurier erinnert etwas an *Seymouria*. Von *Pantylus* hat ROMER (1969) auch Branchialia beschrieben, also hierdurch die Amphibiennatur bestätigt.

Der V-förmige Stapes ist in dieser Form bei *Pantylus* bekannt, aber wohl auch von *Ostodolepis* und einem Gymnarthriden (noch unbeschrieben, aus Oklahoma). Da viele moderne Amphibien (die sogenannten Lissamphibien) zwei stapediale Elemente haben, kommen die Microsaurier als deren Ahnen nicht in Frage, wie auch andere Merkmale bestätigen (ROMER 1969).

Das System der eigentlichen Microsauria soll hier nicht erörtert werden, ich verweise auf die Bearbeitung durch CARROLL für das Handbuch der Paläoherpetologie (BOSSY und CARROLL, Pars 1).

Eine sehr schwierige Frage ist die nach den Beziehungen der Adelospondyli WATSONs sowie der Genera *Lysorophus* und *Molgophis* zu den Microsauria vera GREGORY 1948. Durch neuere Untersuchungen wird diese lange vertretene Verwandtschaft der genannten Gruppen nicht bekräftigt.

Bei den Adelogyriniden des frühen Unterkarbons fand auch schon starke Rückbildund der Wangenregion statt, kein Hinweis auf Verwandtschaft, sondern Parallelbildung. Diese frühen Adelogyriniden haben sich, vom lepospondylen Wirbelbau ganz zu

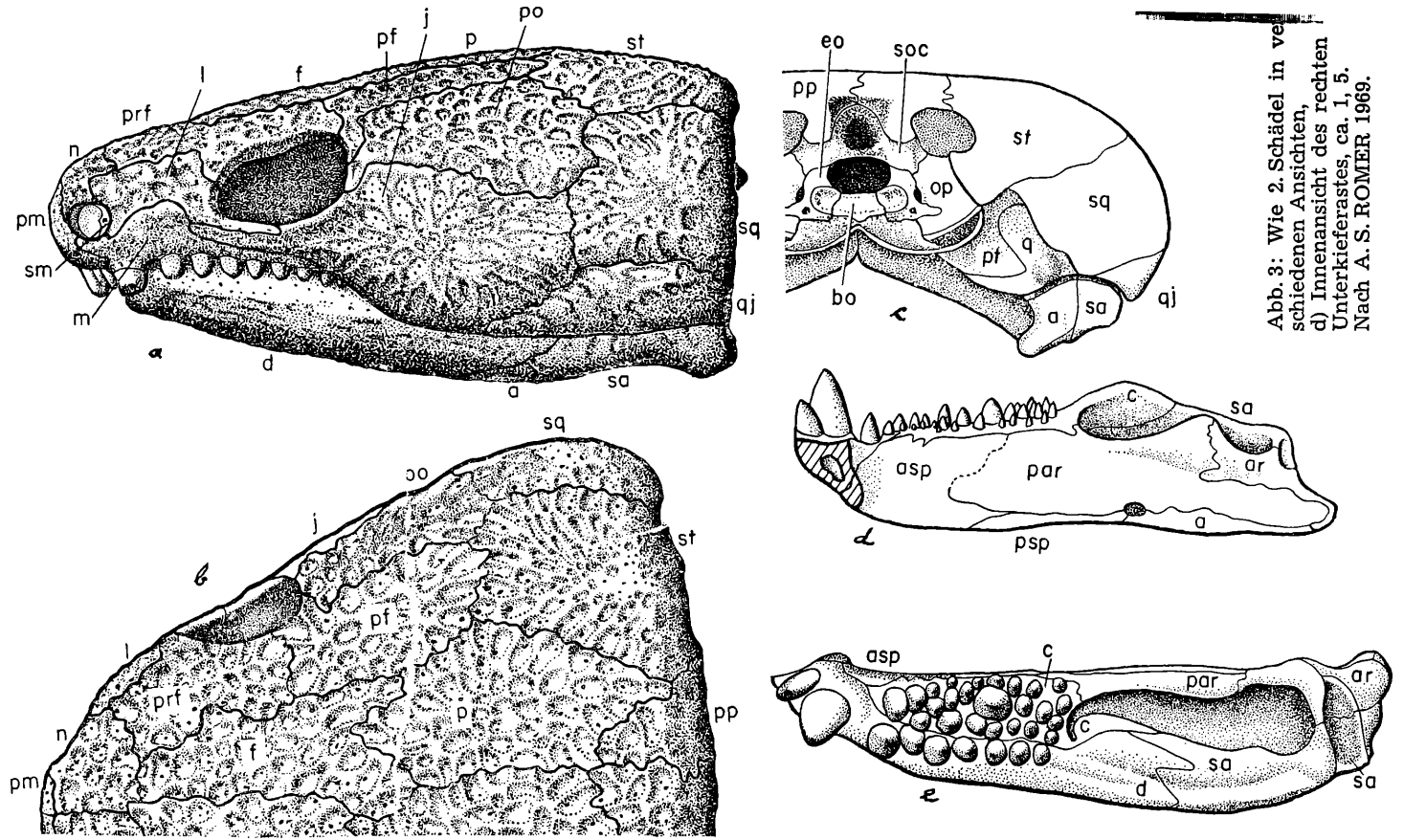


Abb. 3: Wie 2. Schädel in verschiedenen Ansichten, d) Innenansicht des rechten Unterkieferastes, ca. 1, 5. Nach A. S. ROMER 1969.

schweigen, auch im Schädelbau schon sehr früh höchst different zu den Temnospondylia entwickelt.

BROUGH & BROUGH (Philos. Trans., 1967) haben die Adelogyriniden neu untersucht und kamen zu der Auffassung, daß *Adelogyrinus* und *Dolichopareias* aus dem Unt. Karbon Microsaurier sind. Sie gliederten diese, ohne alle Familien, die hierher gehören, zu berücksichtigen, in:

1. Fam. Adelogyrinidae, mit *Adelogyrinus, Dolichopareias,* Unt. Karbon; von WATSON 1929 zur Ordo Adelospondyli erhoben.
2. Fam. Molgophidae, mit *Molgophis, Palaeomolgophis, Pleuroptyx, Megamolgophis,* Unt. Karbon — Unt. Perm. *Palaeomolgophis* aus Unt. Karbon hat Kiemenbogen, Schädel wenig bekannt.
3. Fam. Lysorophidae, mit *Lysorophus, Cocytinus,* Ob. Karbon — Unt. Perm; Dermalknochen des Schädeldaches stark reduziert, daher auch als Urodelenahnen betrachtet (Palaeurodeloidea HERRE 1950). Parasphenoid plattenförmig, ohne Processus basipterygoideus. Randzähne einfache Kegel mit scharfer Spitze. Rippen ohne flügelartige Verbreiterung, zweiköpfig. Oberfläche der Pleurozentra mit Gruben bedeckt.

Alle diese drei Familien sind rein aquatil; kein Ohrschlitz, nur **ein** Wirbelzentrum vorhanden, das als Pleurozentrum aufgefaßt wird.

Die genannten drei Familien sind keine typischen Microsauria mehr. Ich halte es zum mindesten für geboten, bei Aufrechterhaltung der Microsauria in diesem von BROUGH & BROUGH und anderen Autoren vertretenen Umfang, die echten Microsauria als Subordo den Lysorophia und den Adelospondylia gegenüberzustellen.

Die Microsauria teilt man am besten in die zwei Unterordnungen Microsaurida (Microsauria vera GREGORY) und Adelospondylida ein.

Die Microsauria enden steril, sie sind keine Reptilahnen, doch könnten wohl gemeinsame Ahnen im Devon angenommen werden.

Ordnung Aistopoda MIALL 1875

MC GINNIS (1967) hat diese Gruppe revidiert und verschiedene hochspezialisierte, überraschend modern anmutende Merkmale neben altertümlichen erkannt. Diese Gruppe reicht wohl weit in das Devon zurück. Bis 230 Wirbel bedingen ein schlangenähnliches Aussehen. Die Beine und Gürtel fehlen bereits (cf. BAIRD, Breviora 1964). So bilden diese Tiere ein großes Rätsel wegen ihres so frühen Auftreten im tiefen Karbon! Die Aistopoden sind mit

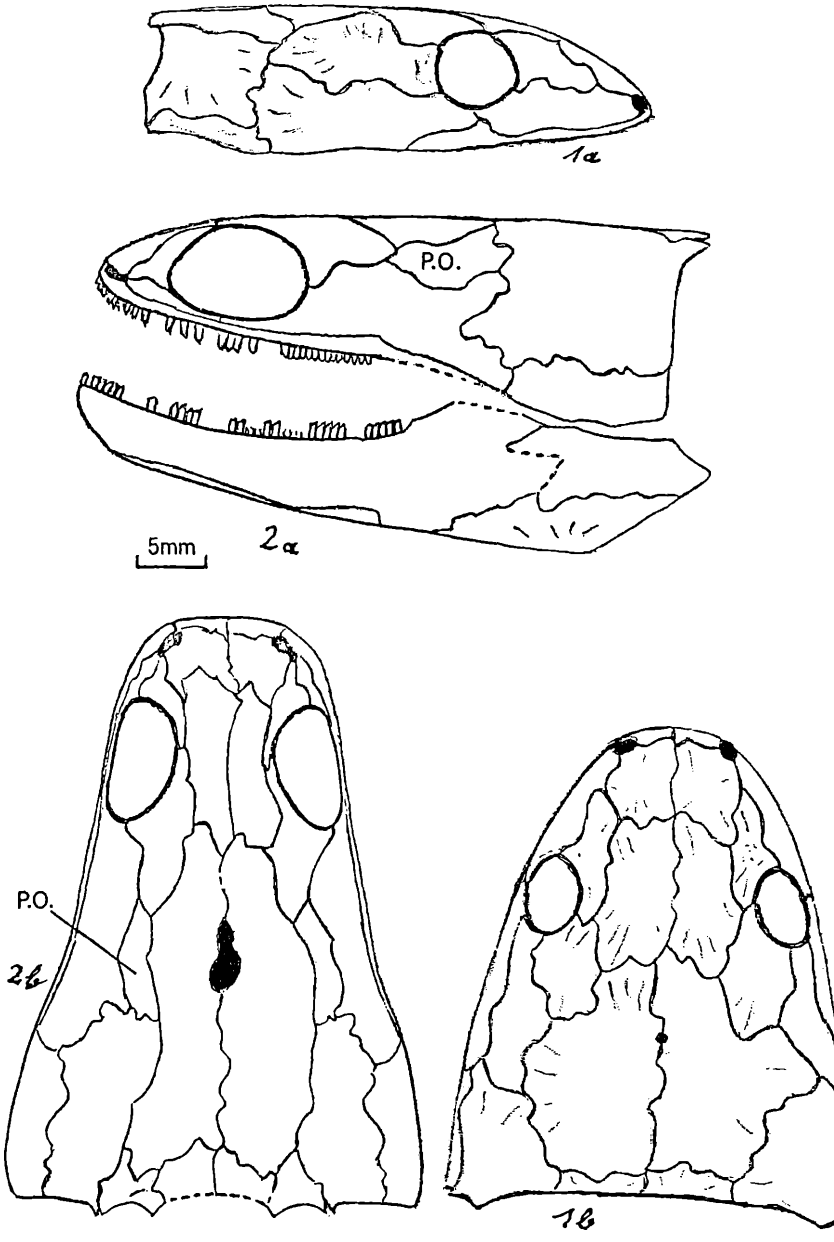


Abb. 4: 1. Schädel von *Microbrachis pelicani* FRITSCH 1899, ein Micro
saurier. 2. *Adelogyrinus simnorhynchus* WATSON, Unt. Karbo
Nach BROUGH & BROUGH 1967.

keiner anderen Gruppe der Amphibien näher verwandt; auch ein Grund, die Lepospondyli in verschiedene Subklassen aufzulösen. Im Unterkiefer haben die Aistopoden nur noch zwei Elemente, was sehr fortschrittlich ist. Unt. Karbon — tiefes Perm.

VAUGHN hat neuerdings (1969) das Genus *Coloraderpeton* aus dem Ob. Karbon der USA beschrieben, ESTES zeigte, daß *Paleaosiren* aus dem böhmischen Rotliegenden eine anorganische Bildung ist.

Ordo Mixamphibia nov.

Bisher einziger Vertreter ist die Gattung *Acherontiscus* CARROLL 1969, aus dem Karbon Schottlands (Visé oder Namur). CARROLL (Palaeontology, 12, 1969, S. 538) gibt als Diagnose der Acherontiscidae CARROLL 1969 an: Kleine Stegocephalen (Amphibien), Pleurozentra und Interzentra bilden gut entwickelte Zylinder. Schädel mit Seitenlinien (Lateralis)-System. Orbita weit vorne. Kein Ohrschlitz. Zähne ohne labyrinthische Einfaltung des Zahnschmelzes. Dermaler Schultergürtel gut ausgebildet. Lange Rumpfregion. Der Schädel erinnert sehr an den der Lepospondylia, der Wirbelbau hingegen an den der Anthracosaurida (Labyrinthodontia), also eine Mischform, die entstanden sein muß, bevor die Trennung in Lepospondylia und Labyrinthodontia erfolgt ist. Die Beine waren offenbar sehr klein, sonst würde mehr davon erhalten sein.

Es ist denkbar, daß die Acherontiscidae zu den Microsauria in ancestralem Verhältnis stehen; dann ginge dem holospondylen Wirbel der Microsauria ein embolomerer Zustand voraus. Aber ein Beweis für diese Ansicht läßt sich nicht erbringen, wenn auch manches dafür zu sprechen scheint. Die Frage freier Hämapophysen bei Microsauriern bedarf noch weiterer Untersuchung, ihr Vorkommen wurde wiederholt behauptet, wie jetzt aber festzustehen scheint, zu Unrecht.

Subclassis Labyrinthodontia MEYER 1842 (ex Labyrinthodontes MEYER 1842)

Da die Anthracosaurida und Seymourida trotz ihrer reptilomorphen Tendenzen keine eigene Unterklasse sind, müssen sie hierher gestellt werden. Man unterscheidet zur Zeit folgende Ordnungen der Labyrinthodontia:

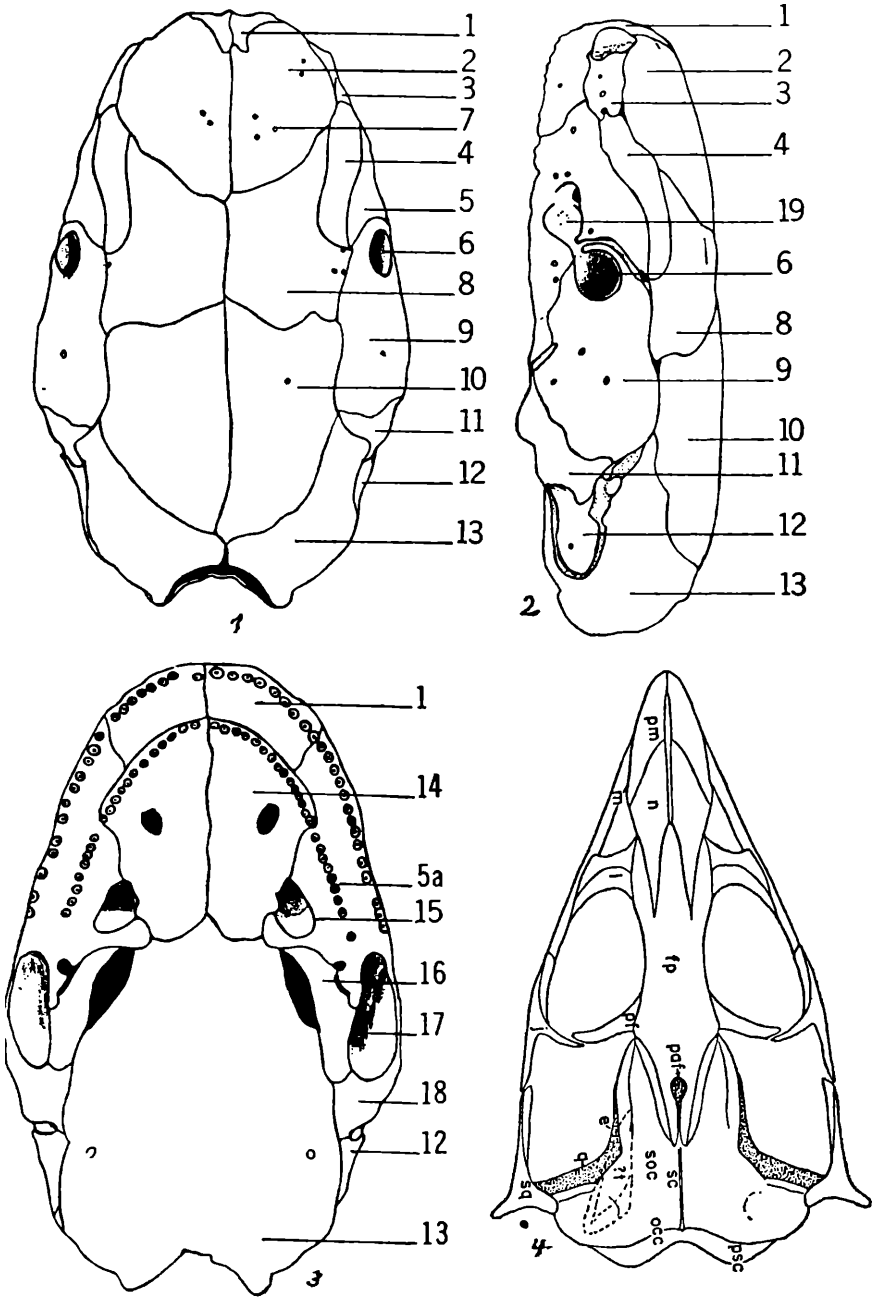
1. Ordnung Ichthyostegalia SAEVE-SOEDERBERGH 1932
2. — Temnospondylia ZITTEL 1887—90 (ex Temnospondyli)
3. — Amphibiosauria KUHN 1967 (Batrachosauria EFREMOV 1946, präokk.),
   Anthracosauria bei ROMER 1966.

Ordo Temnospondylia ZITTEL 1887—90

Der Anfang dieser Ordnung ist immer noch weiterer Klärung bedürftig, denn die heute bekannten Ichthyostegalia sind bereits zu spezialisiert, um die Ahnen der Temnospondylia zu sein. Im Unt. Karbon sind erste Temnospondylia nchgewiesen, aber das Material ist immer noch äußerst dürftig. Neuerdings hat ROMER (1969) den Colosteiden *Greererpeton* (Abb. 7) aus dem Unt. Karbon der USA beschrieben. Nach ROMER zeigen die kleinen Beine, daß ein Wasserbewohner vorliegt. Das Lateralis-System war gut ausgebildet, wie die Grübchenreihen zeigen.

Vor *Greererpeton* kannte man keine sicheren Temnospondylia aus dem Unt. Karbon, außer den sehr aberranten Loxommiden, die die Superfamilie Loxommoidea WATSON 1917 bilden. Daneben gab es nun also noch eine **zweite** Superfamilia der Temnospondylia im Unt. Karbon, die Colosteoidea TATARINOV 1964 (Otocratioidea TATARINOV 1964, Otocratiidea LEHMAN 1955), wie nun ROMER (1969) zeigen konnte. Bis dahin kannte man Colosteidae erst ab Ob. Karbon. Die Orbita der Colosteiden ist normal gegenüber der stark verlängerten der Loxommiden. Es könnte also wirklich eine anzestrale Form zu den jüngeren Temnospondylia aus Oberkarbon - Trias vorliegen. Doch ist das nicht der Fall, denn typische jüngere Rhachitomen haben Augenöffnungen, die hinter der Schädelmitte liegen (Ausnahmen bilden die kurzschnäuzigen Brachyopoidea und Verwandte), bei *Greererpeton* jedoch liegen die Orbitae vor der Schädelmitte. Die Postorbitalregion ist sehr lang, die Schnauzenpartie sehr kurz. Zu den Trimerorhachoidea, mit ähnlichem Schädel, bestehen keine näheren Beziehungen. Diese führen ihrerseits phylogenetisch nicht weiter, sie haben schwache Beine und lange Postorbitalregion. *Erpetosaurus* und *Colosteus* aus dem Ob. Karbon sind Abkömmlinge von *Creererpeton*. Ob der Gaumen bei *Greererpeton* weit offen war wie bei den Colosteiden, ist noch kaum zu entscheiden, aber als sehr wahrscheinlich anzunehmen; ebenso bewegliche Basalartikulation. Nahe der Schnauzenspitze stehen die bezeichnenden Hauerpaare, sonst in dieser Position bei Temnospondylia unbekannt. Die Colosteiden kann man nicht von den Ichthyostegiden ableiten, die Otocratiiden stehen ihnen viel näher, wie gemeinsame Besonderheiten im Ohrbau zeigen (JARVIK 1952).

Abb. 5: Schädel eines typischen Gymnophionen (Caeciliers), *Caudacaecilia weberi* TAYLOR. Nach TAYLOR 1969. Neben den selbstverständlichen Abkürzungen bedeuten 3 Septomaxillare, 4 Präfrontale, 5 Maxillare, ebenso 5a, 6 Orbita, 9 Squamosum, 11 Quadratum, 12 Stapes, 13 Basisphenoid, 14 Prävomer, 15 Choane, 16 Pterygoid, 18 Quadratum, 19 Tentakulargrube. Nach TAYLOR 1969. 4. *Phlegethontia* sp., ein Aistopode, Schädel, 22,5 mm lang, Ob. Karbon. Nach MC GINNIS.



Text für Abbildung 5 siehe Seite 12.

So ist leider auch die neue Form *Greererpeton* keine Ahnenform für die späteren Temnospondylia, sondern stellt nur ein Glied der schon sehr früh einsetzenden Radiation dieser Ordnung dar.

Was die Branchiosauridae angeht, so erscheint es mir richtig, sie als selbständige Familie, mit verschiedenen Sondermerkmalen, zu führen, die teilweise perennibranchiate Gattungen enthält. Man reiht sie am besten im System hinter den Eryopidae ein.

Cyrtura aus dem Ob. Jura ist ein letzter Ausläufer der Temnospondylia.

Abb. 6: *Acherontiscus caledoniae* CARROLL 1969. Schädel und Teile des postkranialen Skeletts. Nach CARROLL 1969.

Die Plesiopoda sind eine noch zu klärende Gruppe, die wahrscheinlich keine selbständige 4. Ordnung innerhalb der Labyrinthodontia darstellen; sie sind eher mit den Seymourida verwandt.

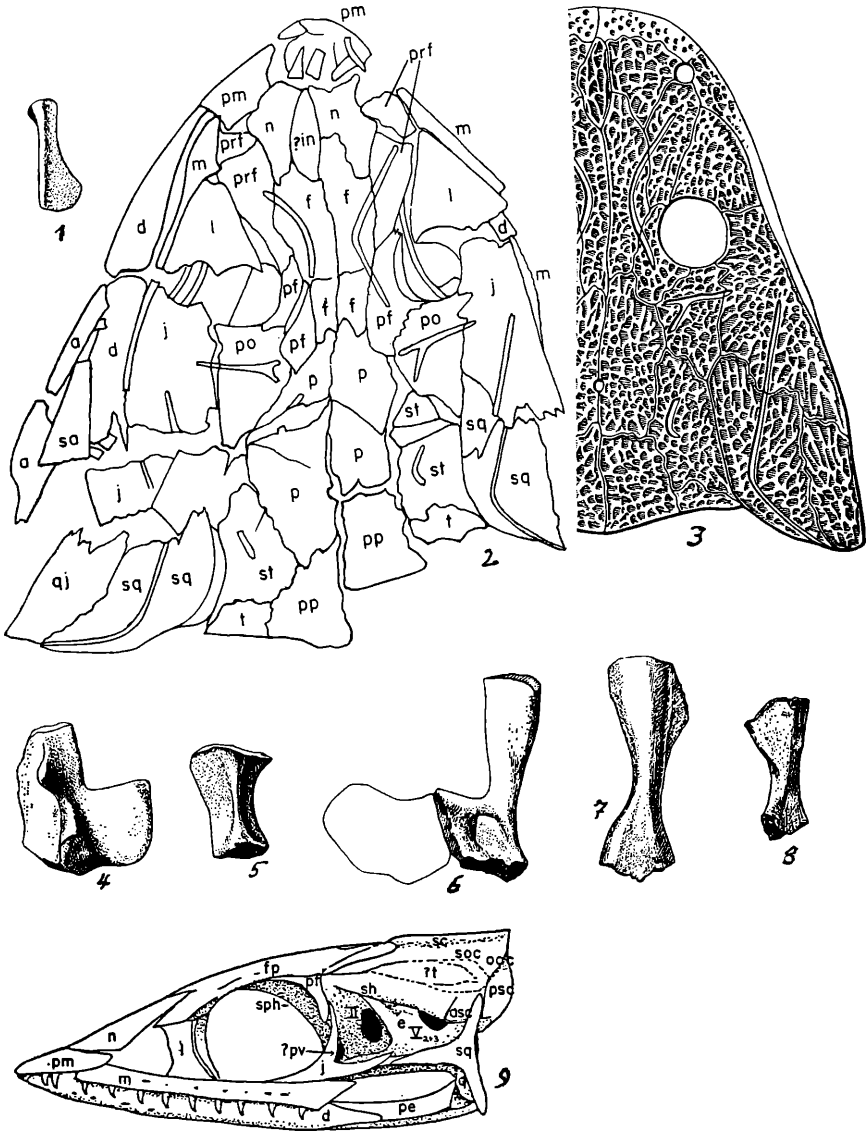
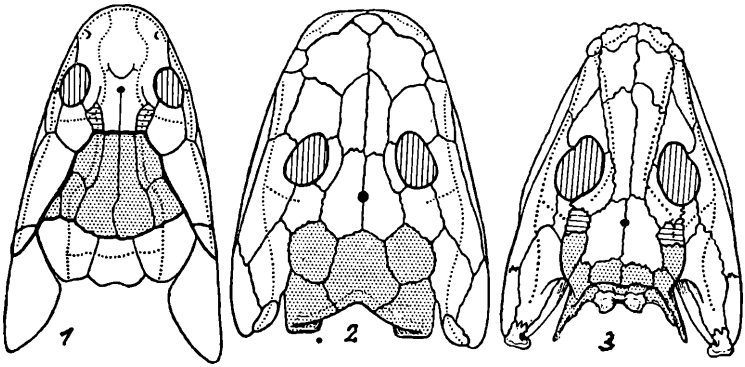
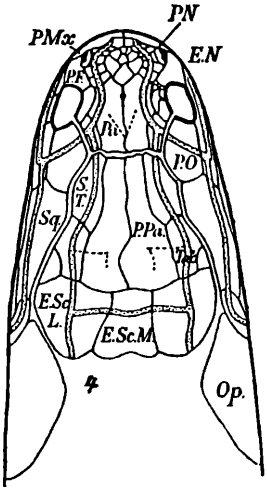
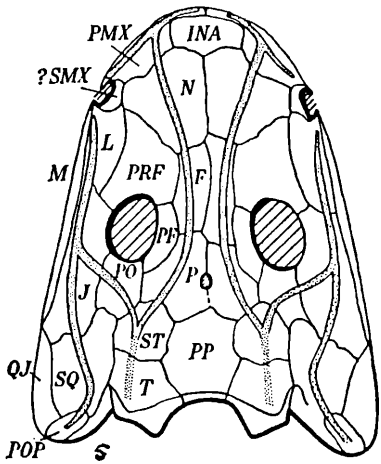
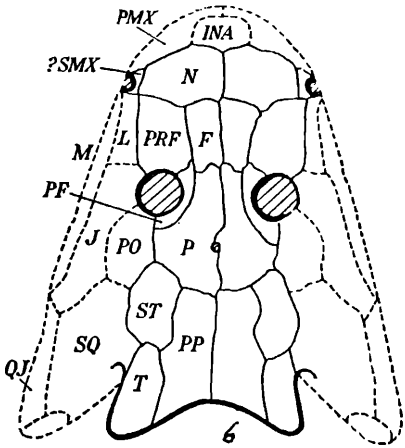


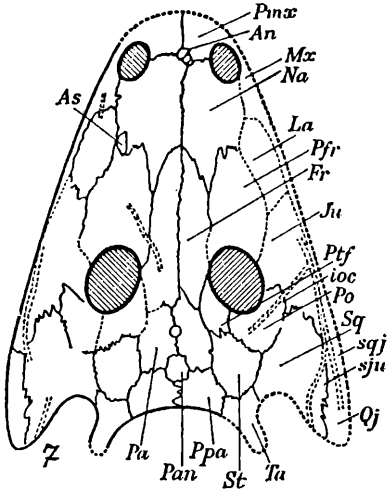
Abb. 7: Der Colosteide (Temnospondyle) *Greererpeton burkemorani* ROMER, Schädel und andere Teile. 1 linke Fibula, Extensorseite, 1/1. 4 linkes Scapulocoracoid von innen. 5 rechter Radius, Flexoransicht. 6 Rechtes Becken, 7 rechtes Femur, dorsal. 8 linke Fibula, Extensoransicht. 9 wie Ab. 5, 4. Nach A. S. ROMER 1969.











Text für Abbildung 8 siehe nächste Seite.

Ordo Amphibiosauria KUHN 1967

(Batrachosauria EFREMOV 1946 präokk.,
Anthracosauria ROMER 1966)

Sie sind ein Zweig der Labyrinthodontia; sie können trotz ihrer „reptilomorphen" Tendenzen keinen höheren systematischen Rang erhalten. TATARINOV hat eine weitgehende Aufgliederung vorgeschlagen (Handbuch der Paläoherpetol. 5 b, Stuttgart 1971). Danach ergibt sich folgendes System der Amphibiosauria:

1. Subordo Anthracosaurida SAEVE-SOEDERBERGH 1934 (ordo)
2. — Gephyrostegida JAEKEL 1911 (ex Gephyrostegi), emend. CARROLL 1969 (Gephyrostegoidea CARROLL 1969)
3. — Seymourida TATARINOV 1971 (Seymouriamorpha WATSON 1917, ordo, part.), mit den Kotlassioidea und Seymourioidea TATARINOV 1971
4. — Waggonerida TATARINOV 1971
5. — Lanthanosuchida TATARINOV 1971
6. — Chroniosuchida TATARINOV 1971 (Chroniosuchoidea KUHN, in PANCHEN 1970)
7. — Nycteroleterida TATARINOV 1971 (inc. sed.).

Eine ausgezeichnete, umfassende Darstellung der Anthracosaurida gab PANCHEN (Handbuch der Paläoherpetologie, 5 a, 1970). Er unterscheidet die folgenden drei Familien:

1. Familie Anthracosauridae COPE 1875
2. — Eogyrinidae WATSON 1929
3. — Archeriidae KUHN 1960.

Pholidogaster, von ROMER (Breviora, 87, 1958) eingehend beschrieben und rekonstruiert, gilt jetzt als Vertreter der Temnospondylia.

BAIRD (1957) beschrieb rhachitome Wirbel von *Megalocephalus,* der lange als Anthracosaurier gilt, nun aber zu den Loxommoidea gestellt werden muß. Auch *Spathicephalus* aus dem Unt. Karbon der USA ist ein aberanter Loxommide.

Die Anthracosaurida und Seymourida sind sterile Zweige, aus denen keine Reptilien hervorgegangen sind. Hingegen gelten die Gephyrostegida nunmehr als eine Gruppe, die den Ahnen der Reptilien bzw. Cotylosauromorpha sehr nahe steht, wenn sie nicht selbst deren direkte Ahnen sein sollte. Aber leider gilt für sie derselbe Einwand, wie gegen die stammesgeschichtliche Stellung

---

Abb. 8: Schädel eines Crossopterygiers (1,4) und früher Tetrapoden. 1. *Osteolepis,* Crossopterygier des Devons. 2. *Ichthyostega,* Labyrinthodonte des Devons. 3. *Palaeogyrinus,* Anthracosaurier des Karbons. 4. wie 1; 5. wie 2; 6. *Elpistostege,* der älteste Tetrapodenrest, Mittl. Devon oder etwas jünger, noch problematisch. 7. *Benthosuchus,* ein triassischer Temnospondyle. Nach PANCHEN, ROMER, u. a. A.

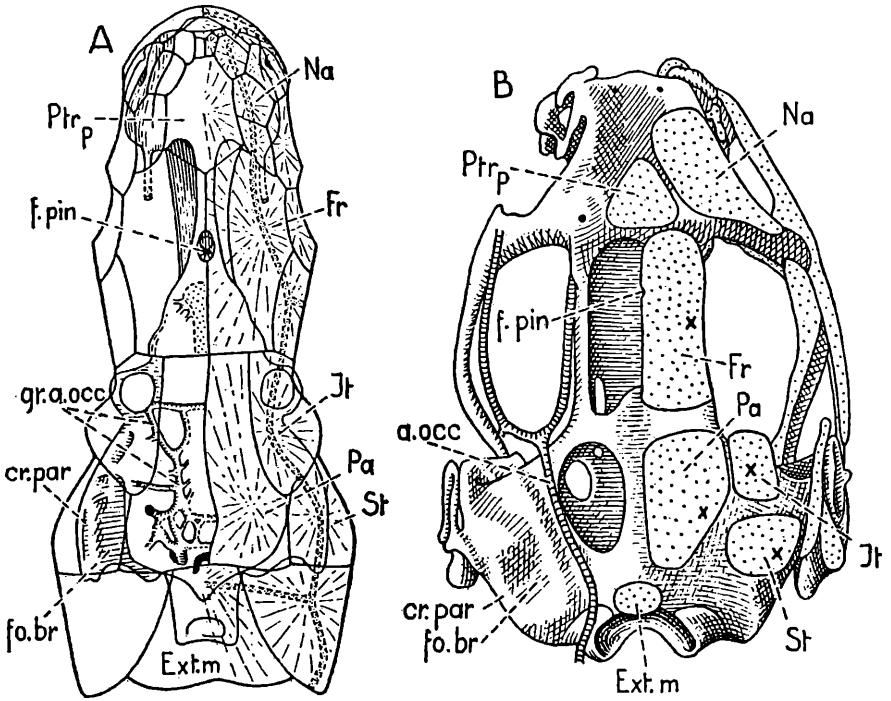


Abb. 9: Vergleich des Schädels eines Crossopterygiers aus dem Devon *(Eustenopteron foordi)* mit dem eines rezenten Anuren. Nach JARVIK 1968. Vgl. dazu Abb. 8!

der Seymourida, sie sind schon viel zu jung, um direkte Ahnen der Reptilien sein zu können. Diese treten nämlich schon im frühen Oberkarbon auf *(Romeriscus)* und im Mittl. Oberkarbon sind schon zahlreiche Pelycosaurier als Zeitgenossen der Gattung *Gephyrostegus* vorhanden.

Die „Lissamphibien"

Unter diesem Namen hat E. HAECKEL (1866) die drei rezenten Ordnungen der Amphibien zusammengefaßt und seltsamerweise folgt ihm hierin die Mehrzahl der Paläontologen, obwohl noch vor 30 Jahren die Unterschiede zwischen den genannten Ordnungen als „unüberbrückbar" galten und zur Annahme diphyletischen Ursprungs der „Lissamphibien" Veranlassung waren.

ROMER hat zuletzt in seiner bekannten „Vertebrate Paleontology" die Gemeinsamkeiten der Lissamphibia auseinandergesetzt. COX (1967) wies darauf hin, daß nur die Lissamphibien Hautatmung haben (was nur bedingt richtig ist), anderen Amphibien fehlt sie. Daher sind die rezenten Amphibien auch (bis auf die Knochenkörperchen der Apoden) nackthäutig, d. h. ohne Schuppen.

Die Hautatmung kommt zu der vom Hyoidapparat betriebenen Lungenatmung hinzu! Ganz anders die Labyrinthodonten, sie atmen nach dem Prinzip der Saugpumpe, angetrieben durch Bewegungen des Rippenkorbs. Daher haben die Labyrinthodonten auch im Gegensatz zu den Lissamphibien mit ihren stummelförmigen Rippen sehr lange Rippen. Stummelförmige Rippen haben aber auch die Branchiosauriden und in der Ontogenie einiger Labyrinthodonten sind solche bekannt geworden.

Ihre Herkunft ist Gegenstand konträrer Auffassungen. ROMER (1969, *Pantylus)* hält es immer noch für möglich, die modernen Amphibien bei den Microsauriern abzuleiten, wenigstens einen Teil von ihnen. PARSONS & WILLIAMS (1963) bestritten diese von ROMER (1950) schon früher ausgesprochene Meinung, indem sie den langen, schlanken Körper der Microsauria und ihre schwachen Beine hervorhoben. Freilich haben *Pantylus* und *Tuditanus* nicht die schwachen Beine wie andere Microsaurier (CARROLL & BAIRD, 1968), auf diese Formen träfe also der gemachte Einwand nicht zu.

ESTES (1965) sah in den rhachitomen Dissorophiden die Ahnen der „Lissamphibien" oder doch eines Teiles dieser.

Erinnern wir uns früherer Jahrzehnte, als HERRE die *Lysorophus* aus dem Perm direkt zu den Urodelen stellte, MARCUS die Aistopoden als Ahnen der Gymnophionen betrachtete und WATSON bzw. ROMER gewisse Rhachitomen *(Amphibamus)* als Ahnen der Anuren (ROMER sprach 1945 geradezu von Eoanura, die aber noch echte Rhachitomen sind), dann gewinnen wir die Überzeugung, daß hier noch ganz erhebliche Unsicherheit besteht. HERRE hat neuerdings sogar die Frösche direkt aus Fischen (ohne bekannte Zwischenstadien angeben zu können) herzuleiten versucht.

SCHMALHAUSEN (1968) leitete die Urodelen und Gymnophionen von Labyrinthodonten ab, erwägt aber die Microsaurier als Zwischenstadium, was ganz unmöglich ist.

HOLMGREEN, SAEVE-SOEDERBERGH und JARVIK haben auf den getrennten Ursprung der Tetrapoden hingewiesen, die Urodelen werden im Gegensatz zum Rest der Tetrapoden von den Porolepiformes abgeleitet, heute eine fast allgemein abgelehnte Ansicht (auch von SCHMALHAUSEN 1968).

Subclassis Salamandromorpha KUHN 1971 (Urodelomorpha HUENE 1948 s. str.)

Der Umfang dieser Unterklasse ist einzuschränken, es gehört nur die Ordnung Urodela hierher.

Ihre Herkunft ist ungeklärt, doch wohl bei den Lysorophia bzw. den Microsauria zu suchen. ESTES hat noch 1965 die Urodelen von den Rhachitomen, besonders von *Platystegos* oder *Amphibamus* abzuleiten versucht. HERRE gar dachte an die Dipnoer

als Ahnen. Es ist ja bekannt, daß man lange für die Urodelen und die paläozoischen Lepospondylia einen von den übrigen Tetrapoden getrennten Ursprung suchte, und zwar nicht bei den Osteolepiformes, sondern bei den Porolepiformes. Aber das sind alles noch ungeklärte Probleme. *Amphibamus* wurde schon einmal von WATSON als Froschahne in Anspruch genommen und ROMER begründete für diesen normalen Rhachitomen die Ordo Eoanura.

Der älteste echte Urodele stammt aus dem mittleren Dogger (cf. SEIFFERT 1969), und zwar dem obersten Bajocium von Frankreich. Es liegt nur ein Atlas vor. *Vaughniella* aus dem Perm ist ungeklärt, wohl ein Rest von *Diplocaulus*.

TATARINOV (1968) begründete auf einen bezahnten Kieferrest aus dem Perm der UdSSR die Gattung *Permotriturus*, Fam. Permotrituridae; doch halte ich die Angelegenheit, obein echter Urodele vorliegt, noch nicht für definitiv geklärt.

Neue Funde aus der frühen Unterkreide Israels (13 Skelette) harren noch der Bearbeitung (E. NEVO 1964).

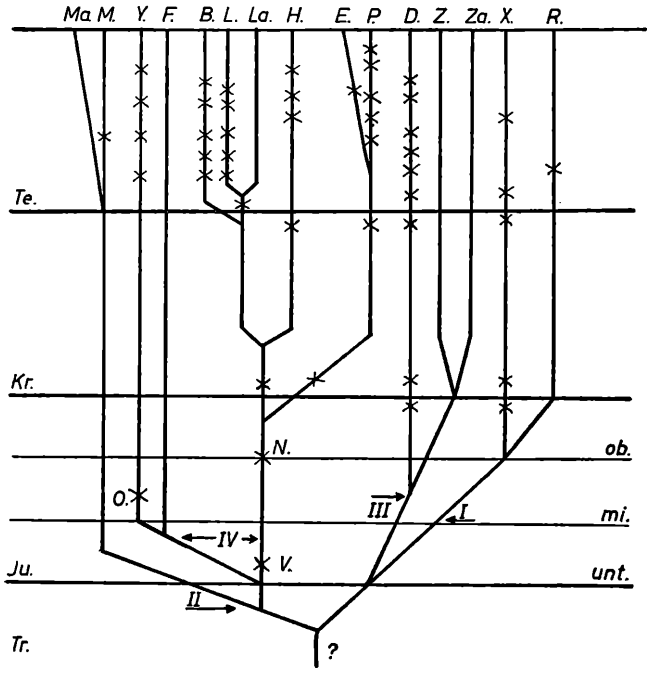
Viele kleinere Publikationen sind in den letzten Jahren den fossilen Uurodelen gewidmet worden, die ein teilweise sehr hohes Alter verschiedener Familien festgestellt haben. Die Vaughniellidae KUHN 1964 sind unsichere Formen. Die Cryptobranchiadae kennt man wohl schon aus Eocän, obwohl Piceoerpeton nicht hierher gehört (teste ESTES), Scapherpetontidae kennt man von der Oberkreide bis Unt. Eocän, hierher wohl *Piceoerpeton*. Amphiumidae kennt man schon aus der obersten Kreide der USA, Batrachosauroididae aus der Oberkreide bis Mittl. Miocän. *Comonecturoides* aus Ob. Jura ist eine noch nicht sicher einzureihende Form. Sirenidae kennt man schon seit der Unt. Kreide.

Subclassis Anuromorpha KUHN 1959

Die Salientia haben innerhalb einiger Familien eine sehr umfangreiche geologische Reichweite. Das kommt in dem Stammbaum von SEIFFERT (Abb. 10) zum Ausdruck, der allerdings die Palaeobatrachidae nicht als Familie anerkennt, im Gegensatz zu SPINAR, dem wir eine klassische Studie über die fossilen Frösche der CSSR verdanken.

Die Protobatrachidae aus der Unt. Trias, mit *Triadobatrachus* (*Protobatrachus* präokk.), haben noch 15 freie Rippenpaare. Der nächstjüngere Vertreter ist wohl *Notobatrachus* aus Dogger Südamerikas; das Alter von *Shelania* ist nicht gesichert, aber sicher auch Jura (fraglich, ob Lias).

Die primitivsten noch lebenden Frösche sind die Leiopelmatidae, die mit den Ascaphidae zu vereinigen sind, obwohl geographisch weit getrennt; anatomische Unterschiede nicht für Trennung in Familien ausreichend. Sie haben höchstens noch 4 freie Rippenpaare, dazu noch 9 Präsacralwirbel.



		Wirbeltyp	Brustgürtel	Larventyp
R	Rhinophrynidae	opisthocoel	arciferal	I
X	Pipidae (incl. *Xenopus*)	opisthocoel	arciferal[1]	I
Z	Ascaphidae	amphicoel	arciferal	III
Za	Liopelmidae	amphicoel	arciferal	–
D	Discoglossidae	opisthocoel	arciferal	III
P	Pelobatidae	anomocoel	arciferal[1]	IV
E	Pelodytidae	anomocoel	arciferal	IV
H	Hylidae	procoel	arciferal	IV
La	Brachycephalidae			
	(incl. Dendrobatidae)	procoel	firmisternal	IV
	(*Sminthillus* ist als Ausnahme arciferal)			
L	Leptodactylidae	procoel	arciferal	IV
	Pseudidae	procoel	arciferal	IV
	Atelopidae	procoel	firmisternal[1]	IV
	Rhinodermatidae	procoel	firmisternal	IV
B	Bufonidae	procoel	arciferal	IV
F	Hyperolidae			
	(= Rhacophoridae)	diplasicoel	firmisternal	IV
Y	Ranidae	diplasicoel	firmisternal	IV
M	Microhylidae	diplasicoel	firmisternal	II
Ma	Phrynomeridae	diplasicoel	firmisternal	II

[1] bzw. „transitional", nach INGER (1967).

Text für Abbildung 10 siehe nächste Seite.

Lasalia VAUGHN 1965, aus Unt. Perm, hat amphicöle Hülsenwirbel, die sehr an die der Anuren erinnern. Aber nach BAIRD liegt in *Lasalia* eine noch durchaus ungesicherte Gattung vor.

Classis Reptilia LAURENTI 1768

Ganz allgemein kann festgestellt werden, daß die Reptilien eine höchst polyphyletische Gruppe sind, deren Ursprung man noch nicht kennt. *Seymouria* scheidet aus, da dieses Genus viel zu jung ist (Unt. Perm), im Ob. Karbon aber schon mehrere Ordnungen der Reptilien, so die Pelycosauria und Araeoscelomorpha, vorhanden sind. Zudem scheinen mir die Seymourida wie auch die Anthracosaurida zu sehr embolomere Tendenz zu haben. Eine Rückbildung des Interzentrums, wie es die Reptilien aufweisen, findet hier noch nicht statt; bei *Seymouria* verknöchert das Interzentrum zwar nur ventral, ist aber sonst wohl knorpelig erhalten. PARRINGTON (1959) lehnte daher die Anthacosauria und Seymouriamorpha als Ahnen der Reptilien ab und dachte eher an den Temnospondylen *Dendrereton,* wegen gewisser Übereinstimmung im Ohrbau.

Der Schädel der Reptilien ist primär kinetisch, das Basikranialgelenk ist ausgebildet. Je nach Ernährungsweise (Durophagie, usw.) wird der Schädel starr oder weitgehend kinetisch (z. B. Squamata).

Das hakenförmige Metatarsale 5 hat nicht die Bedeutung, wie sie ihm lange beigelegt wurde; die Haken-Form fehlt bei den Synapsiden und allen primitiven Reptilien.

Eine Gliederung der Reptilien in zwei große Gruppen, wie zuletzt noch WATSON im Anschluß an GOODRICH wollte, ist undurchführbar, da sich verschiedene Ordnungen wie die Sauropterygia nicht in dieses zu sehr vereinfachende Schema (Theropsida und Sauropsida) passen.

Ich habe daher eine größere Anzahl von Unterklassen errichtet, wie Proganosauromorpha KUHN 1968, Bolososauromorphia KUHN 1968, Placodontomorpha KUHN 19?8, Araeoscelomorpha KUHN 1968 und Cotylosauromorpha KUHN 1969, die zu den bisherigen, wie Lepidosauria, Archosauria, Synapsida, Sauropterygia, Ichthyoptergia hinzukommen.

Subclassis Cotylosauromorpha KUHN 1969

Sie umfassen nicht nur die in der letzten Zeit teils als Amphibien, teils als Reptilien gedeuteten Diadectidae, auf die allein COPE (1880) zunächst die Cotylosauria begründete, sondern noch andere, sehr verschiedene Ordnungen, so daß der neue Name

---

Abb. 10: Oben der Stammbaum der Froschfamilien, nach SEIFFERT 1969. Die Palaeobatrachidae, Heleophrynidae und Centrolenidae sind hier jedoch nicht berücksichtigt. O Omosternum aus dem Bajocium. Te Tertiär, Kr. Kreide, usw. Weitere Erläuterungen unterhalb der Stammbaumzeichnung.

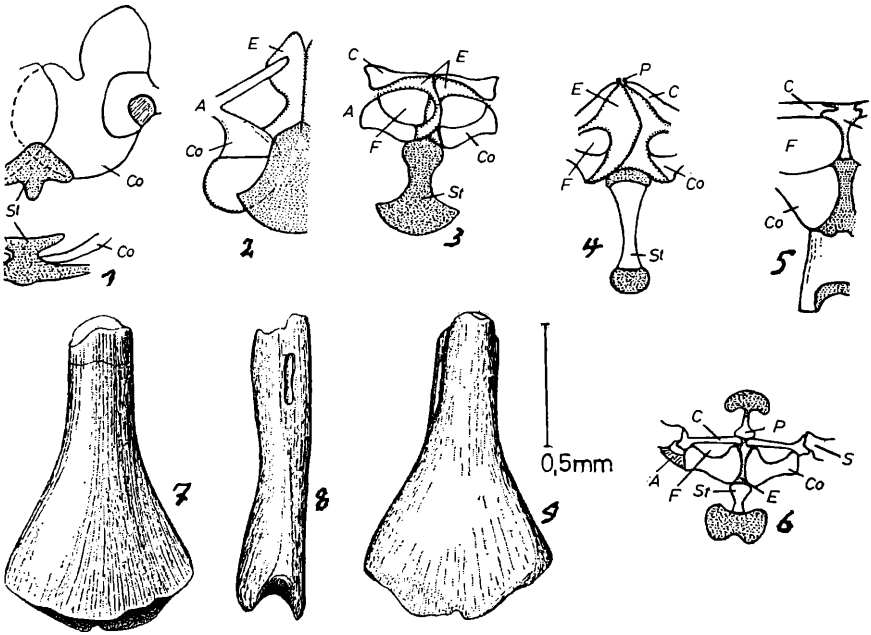


Abb. 11: 1. *Salamandra atra*, Schultergürtel. 2. *Pipa americana*, ein Aglosse. 3. *Bufo biporcatus*, arcifer. 4. *Pelobates fuscus*, arcifer. 5. *Atelopus laevis*, firmistern. 6. *Rana esculenta*, firmistern. O Omosternum. 7—9. Omosternum aus einem firmisternalen Brustgürtel, Bajocium Frankreichs. 7. ventral, 8. lateral, 9. dorsal. Nach SEIFFERT 1969.

Cotylosauromorpha für die ganze Subclassis angebracht ist. HALSTEAD hat die Cotylosauria ganz aufgelöst und auf die theropside und sauropside Linie verteilt, was meines Erachtens nicht ganz zutreffend ist. Auch OLSON hat den Cotylosauriern sehr hohen Rang eingeräumt und die Captorhina als Infraclassis aufgefaßt (OLSON 1951).

Demnach sind folgende vier Ordnungen der Cotylosauromorpha zu unterscheiden:

1. Ordo Captorhinomorpha WATSON 1917
2. — Procolophonomorpha ROMER 1964
3. — Diadectosauria CASE 1911
4. — Promillerosauria KUHN 1969

Nur die Captorhinomorpha sind „Stammreptilien", allerdings in sehr beschränktem Umfang, denn von ihnen kann man nur Synapsida und Araeoscelomorpha ableiten. Von den Diadectosauria allenfalls die Bolosauria. Dagegen sind keine Beweise für eine Abstammung der Schildkröten von den Procolophonomorpha vorhanden. Die Herkunft der „Diapsida" ist noch völlig ungeklärt.

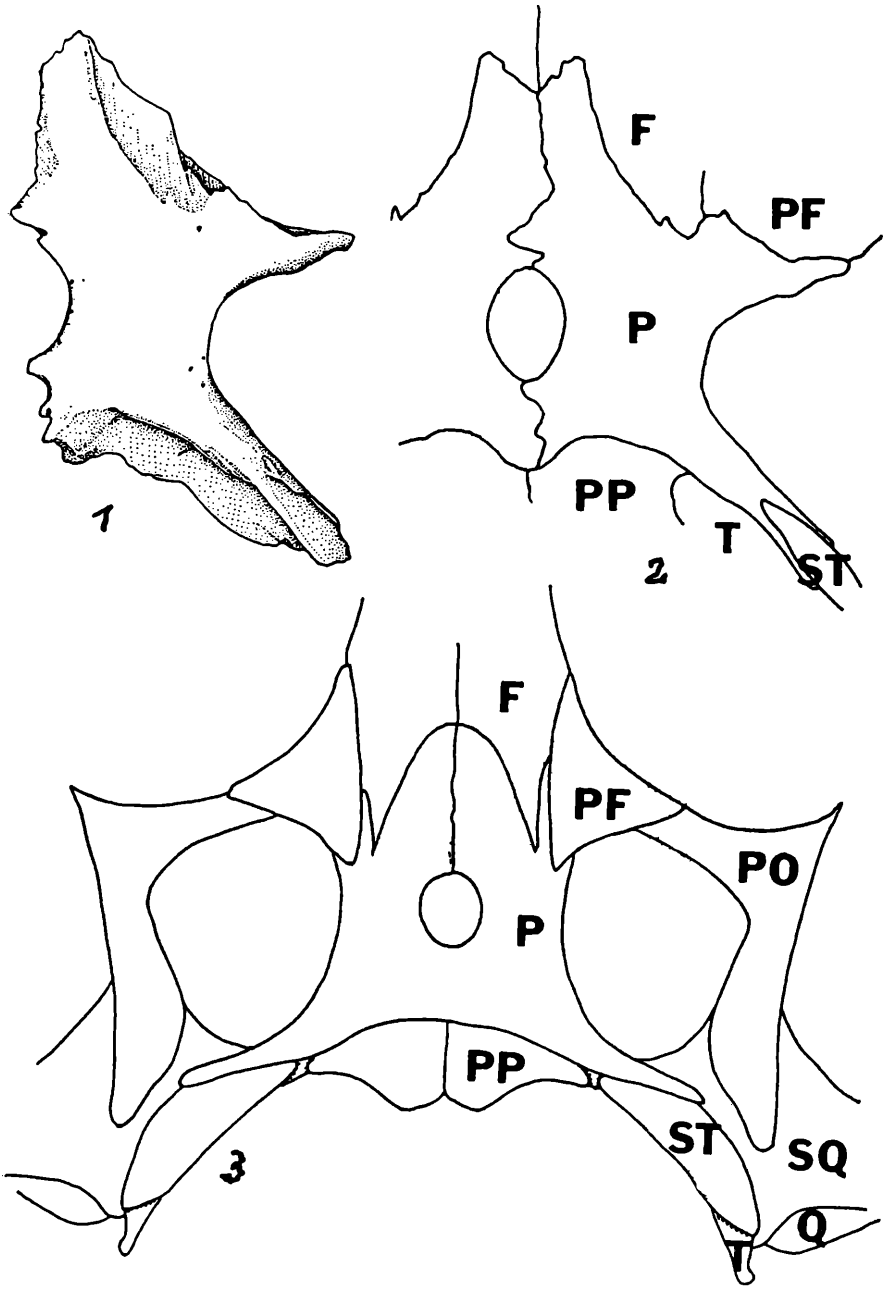


Abb. 12: 1. Isoliertes Parietale eines diapsiden Reptiles, wohl eines Eosuchiers. 2. Rekonstruierte Umgebung, 4/1. 3. Schädeldach des Eosuchiers *Youngopsis*. Nach R. L. CARROLL 1968.

Nach den Untersuchungen von C. B. COX (Bull. Brit. Mus. Natur. Hist., Geol., 18 (5), London 1969, S. 167—196) ist *Eunotosaurus* ein Cotylosaurier. Vom Schädel ist wenig erhalten, Kiefer und Gaumen sind bezahnt. Wirbel amphicöl und notochordal, mit kleinen Neuraldornen und horizontalen Zygapophysen. Kleine Interzentra vorhanden, 10 Dorsalwirbel nachweisbar. Dorsalrippen stark blattförmig verbreitert. Rumpf kurz, nicht stark flexibel. Keine Dermalossifikationen. Humerus ziemlich schlank, Enden verbreitert. Foramen ent- und ectepicondyloideum vorhanden. Die Wirbel zeigen, daß ein Cotylosaurier vorliegt, aber nähere Beziehungen zu einer Familie der Captorhinomorpha sind nicht erkennbar. Da separate Rippen am letzten Doralwirbel fehlen, kann *Eunotosaurus* kein Ahne der Schildkröten sein. Die verbreiterten Rippen, die eine Art Carapax bilden, der kurze Rumpf und die verlängerten Dorsalwirbel sind nur konvergente Bildungen zu den Schildkröten.

Wichtige Formen, die in der letzten Zeit neu beschrieben wurden, sind vor allem *Palaeothyris* CARROLL 1969 (Journ. Paleontol.), sowie *Acleistorhinus*, der bisher primitivste Procolophonomorphe (DALY, 1969, Journ. Paleont., 43, S. 676). In meiner Bearbeitung der Cotylosauria für das Handbuch der Paläoherpetologie (Pars 6, 1969) sind die Diadectosauria nachzutragen, die man sicher als Reptilien, nicht als Amphibien zu deuten hat. Vgl. Handbuch der Paläoherpetologie, Pars 5 b, 1971, wo alle Familien der Cotylosaurier genannt sind.

Subclassis Chelonomorpha KUHN 1960

Sie umfassen nur die einzige Ordnung Testudines BATSCH 1788, die Eunotosauria sind normale Captorhinomorpha, die nicht die Ahnen der Schildkröten darstellen.

Eine gute Übersicht über die fossilen Schildkröten hat *MLYNARSKI* (Neue Brehmbücherei, Band 396, 1969) gegeben. Seine Bearbeitung der Testudines für das Handbuch der Paläoherpetologie ist im Gange.

ZANGERL (in GANS 1969, S. 336) hat ein neues System der Testudines aufgestellt (nämlich 4 Unterordnungen, Amphichelydia, Mesochelydia, Metachelydia und Neochelydia), das sich sehr wahrscheinlich durchsetzen wird.

Die neue Familie Chelycarapookidae hat WARREN (1969) aufgestellt.

Subclassis Araeoscelomorpha KUHN 1968

Hierher gehören neben die Araeoscelidia und den nur locker mit diesen verbundenen Trilophosauria auch die Weigeltisauria; sie stehen offenbar den Araeoscelidia viel näher, als den Lepidosauria, zu denen ich sie früher gestellt habe. Bisher demnach 3 Ordines bekannt.

Subclassis Lepidosauria DUMÉRIL & BIBRON 1839

Es ist von Bedeutung, daß ein dürftiger Rest aus dieser Gruppe bereits im Unt. Perm nachgewiesen werden konnte, CARROLL beschrieb ein isoliertes Frontale, das sehr dem der Eosuchier ähnelt.

Von den Archosauria sind die Lepidosauria offenbar weit entfernt, vor allem auch wegen des Unterschieds in der Anatomie der Weichteile, worauf KUHN-SCHNYDER mit Nachdruck hingewiesen hat. Die Gruppe der Diapsida ist demnach eine künstliche, die aufzugeben sein wird.

Da die Eosuchia, die Prolacertilia u. a. keinen Ordnungsrang mehr haben, sind innerhalb der Lepidosauria nur noch die

1. Ordnung Rhynchocephalia GUENTHER 1867
2. — Squamata OPPEL 1811

zu unterscheiden. Möglicherweise kann man die Schlangen als gesonderte Ordnung ausscheiden, wie das schon mehrfach geschah, zumal nun die Sauria (Lacertilia) stark durch die vorjurassischen Prolacertilier (Protorosaurier) erweitert sind.

Ordo Rhynchocephalia GUENTHER 1867

Sie umfassen folgende 8 Unterordnungen:

1. Subordo Eosuchida BROOM 1914 (Ordo Eosuchia BROOM 1914)
2. — Sphenodontida LYDEKKER 1888
3. — Sapheosaurida KUHN 1969 (Sapheosauroidea KUHN — 1969)
4. — Pleurosaurida FITZINGER 1843
5. — Rhynchosaurida GERVAIS 1859
6. — Clarazisaurida HOFFSTETTER 1955
7. — Thalattosaurida MERRIAM 1904
8. — Choristoderida COPE 1876

ROMER hat an diesem System bemängelt, daß die Eosuchia zu den Rhynchocephalia gestellt werden. Das ist aber völlig in Ordnung (vgl. Osnovy Paleontologji 1964).

Ordo Squamata OPPEL 1811

Das System lautet zur Zeit:

I. Subordo Sauria MACARTNEY 1802

1. Infraordo Protorosaurida HUXLEY 1871
2. — Prolacertida HOFFSTETTER 1955 (Prolacertoidea HOFFSTETTER)
3. — Trachelosaurida BROILI 1918 (ordo)
4. — Tanysitrachelida PEYER 1931 (Tanysitrachelia)
5. — Eolacertida ROMER 1966 (Eolacertilia ROMER 1966)
6. — Gekkkota OPPEL 1811 (CUVIER 1817)
7. — Iguania CUVIER 1817

8. — Chamaeleontia FITZINGER 1826 (Rhiptoglossa WIEGMANN 1834)
9. — Scincomorpha FITZINGER 1826
10. — Anguimorpha FÜRBRINGER 1900
11. — Pythonomorpha COPE 1869

II. Subordo Serpentes LINNÉ 1758
(Gliederung siehe bei AUFFENBERG, UNDERWOOD und SMITH)

III. Subordo Amphisbaenia GRAY 1844 (Annulati WIEGMANN 1834)

IV. Subordo Typhlopoidea GRAY 1825.

Wie weit man innerhalb der Sauria (Lacertilia) die zahlreichen Infraordines noch zu Einheiten zusammenfassen kann, ist zur Zeit nicht zu klären.

In höchstem Grade auffallend sind die Spezialisationen einiger aus der Ob. Trias stammenden Formen, wie *Kuehneosaurus* (Abb. 13), die ROMER 1966 als Eolacertilia zusammengefaßt hat. Es handelt sich um Gleitflugtiere mit sehr weit abstehenden, horizontalen Rippen, zwischen denen eine Flughaut ausgespannt war. Ein Hinweis auf die lange Vorgeschichte der Sauria, die schon in der frühen Mitteltrias so aberrante Formen wie *Tanystropheus* und im Mitelperm *Protorosaurus* hervorgebracht haben.

Auffallend ist das hohe geologische Alter der verschiedenen Infraordines moderner Eidechsen. Gekkota, Iguania, Scincomorpha und Anguimorpha kennt man schon aus dem Jura.

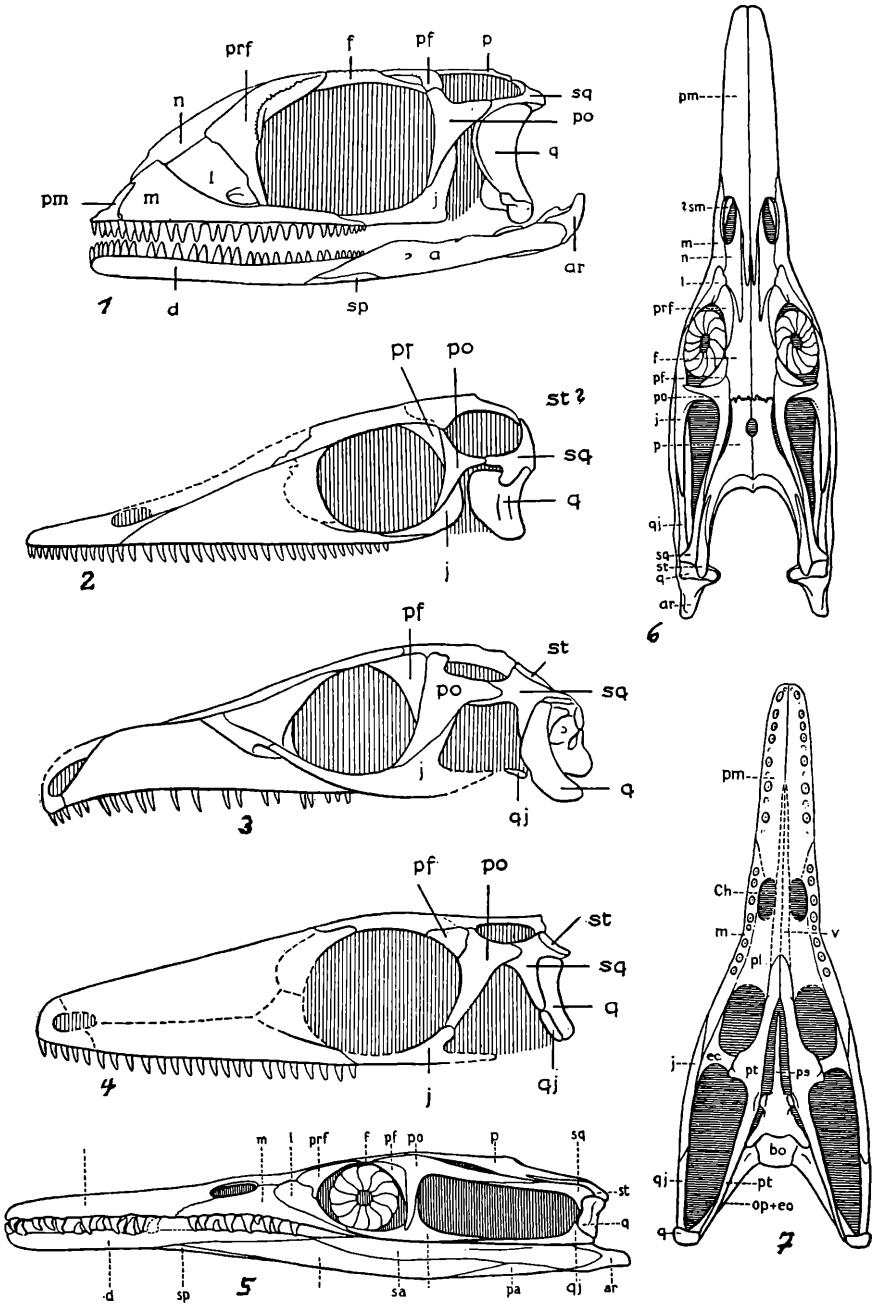
Das System der fossilen Schlangen ist immer noch voller Unsicherheiten. Das liegt an den wenigen und ungenügenden Funden aus der frühen Kreide (Vgl. zur Nomenklatur H. M. SMITH, in Journ. Herpetol., 3, 1969, S. 19—25, sowie G. UNDERWOOD, 1967, Brit Mus. Natur. Hist., 179 S.). Zunächst sind wohl 3 große Schlangengruppen anzunehmen, nämlich Cholophidia, Booidea und Colubroidea, während die oft noch als Schlangen gedeuteten Typhlopoidea eine eigene Subordo darstellen.

Ob die Abtrennung der Serpentes als Ordo von den Sauria durchzuführen ist (cf. HOFFSTETTER, in Piveteau 1955, sowie ORLOV, Osnoy Paleontol., Moskau 1964), ist noch fraglich.

Ordnung Theocodontia OWEN 1842 (ex Thecodonts)

B. KREBS (Eologae Geol. Helvet., 62, 1969) hält die Thecodontia für einen eigentlich überflüssigen Sammelbegriff, für sehr unterschiedliche Gruppen, die abgesehen von primitiven Archosaurier-Merkmalen als einziges gemeinsam haben, daß sie auf die Trias beschränkt sind. Zu den Thecodontia gehören drei Unterordnungen:

1. Proterosuchia, mit den Chasmatosauridae und Erythrosuchidae. In vieler Hinsicht archaisch, in einigen Punkten einseitig spe-



Text für Abbildung 13 siehe nächste Seite.

zialisiert. Nach KREBS eher Überlebende von Archosaurier-Vorfahren, als selbst Ahnen späterer Archosaurier. Halswirbel noch mit Interzentra.

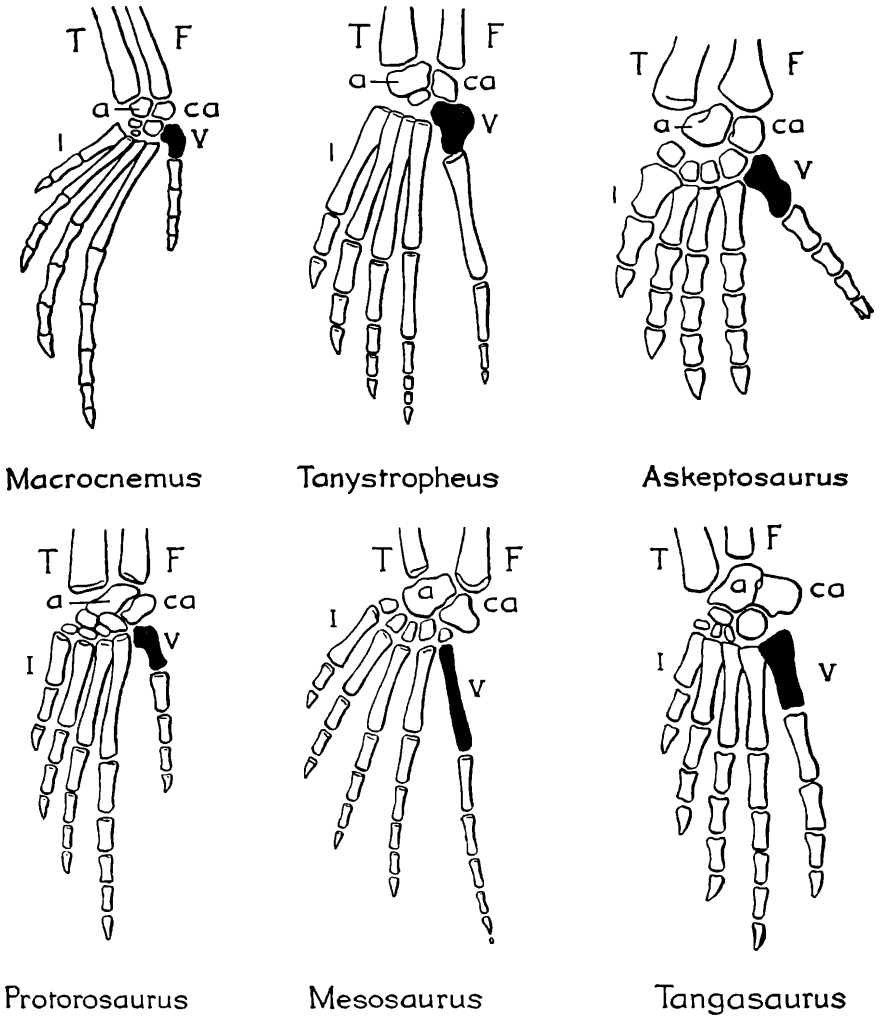


Abb. 14: Die Fußbildung von primitiven Lepidosauriern, einem Proganosaurier *(Mesosaurus)* und Eosuchier *(Tangasaurus)*. Nach KUHN-SCHNYDER 1967.

Abb. 13: Primitive, fossile Rhynchocephalia bzw. Squamata. 1. *Kuehneosaurus,* ein Gleitflieger der Ob. Trias. 2. *Macrocnemus,* Mittl. Trias. 3. *Pricea,* Unt. Trias. 4. *Prolacerta,* Unt. Trias. 5—7. *Askeptosaurus italicus.* Nach KUHN-SCHNYDER 1967.

2. Phytosauria, sehr einheitlich und scharf abgegrenzt. Äußere Nasenöffnungen nach hinten verlagert. Schon früh aquatisch lebend.

3. Pseudosuchia, im einzelnen recht vielfältige Formenkreise. Alle haben folgende Merkmale gemeinsam: hoher Schädel, kurze Schnauze, endständige äußere Nasenöffnungen, gut ausgebildete Präorbitalöffnungen, amphicöle Wirbel, Coracoid rundlich (bei Crocodylia jedoch ventral-caudalwärts verlängert), von einem Foramen coracoideum durchbohrt (bei Phytosauria hingegen mit tiefem Einschnitt); Acetabulum femoris geschlossen (bei Crocodylia und Dinosauria durchbohrt), Pubis im Gegensatz zu Crocodylia an der Bildung des Acetabulums beteiligt. Hand und Fuß 5strahlig; meist mit dorsalem Panzer, aus 1—2 Reihen paariger Platten bestehend, Astragalus solidarisch mit Unterschenkel, Calcaneus mit kräftigem Tuber und solidarisch mit Fuß. Astragalus mit lateralem Gelenkkopf, der sich in entsprechender Gelenkpfanne des Calcaneus dreht. Jedes Element besitzt einen Fortsatz, der sich über eine Gleitfläche des anderen bewegt. Mit dieser strengen Führung funktioniert das Tarsalgelenk wie ein Scharnier. Nach KREBS (1969) ist dieses Gelenk zu kompliziert, um mehrfach entstanden zu sein.Dieses Merkmal bezeugt, daß die Pseudosuchia eine einheitliche, monophyletische Gruppe bilden. Da dieses Merkmal auch den Crocodylia zukommt, berechtigt es, diese und die Pseudosuchia in einer höheren systematischen Einheit zusammenzufassen.

Das Mesotarsalgelenk, in dem die Gelenklinie zwischen Astragalus und Calcaneus einerseits und den distalen Tarsalia andererseits verläuft, kann man nicht vom Zustand der Pseudosuchier ableiten. Also sind theropode Saurischier und Ornithischier nicht von diesen ableitbar. Näheres bei KREBS 1969, S. 707.

a. Fam. Euparkeriidae, kleine, der Wurzel der Pseudosuchia nahesthende Formen, mit primitiven Zügen wie Postparietalia, Gaumenzähne, Interzentra. Tarsus dem der späteren Pseudosuchia funktionell entsprechend, wenn auch morphologisch noch nicht auf diesem Stand stehend, der erst ab Mitteltrias verwirklicht ist. Unt. Trias.

b. Fam. Ornithosuchidae, mit *Ornithosuchus, Saltoposuchus, Hesperosuchus.* Mittelgroß, leicht gebaut, rein biped spezialisiert. *Ornithosuchus,* von WALKER (1964) als Carnosaurier interpretiert, hat einen Pseudosuchier-Tarsus, ist also auch (nach KREBS) ein Pseudosuchier.

c. Fam. Rauisuchidae (Prestosuchidae, Chirotheriidae part.), mit *Ticinosuchus, Rauisuchus, Stagonosuchus, Mandasuchus, Procerosuchus, Saurosuchus, Prestosuchus.* Alle großwüchsig, quadrupedes Schreiten mit vom Boden abgehobenem Körper auf parallel zur Rumpfachse pendelnden Gliedmaßen. Vorderbeine in Bezug auf Hinterbeine relativ lang, vor allem Unterarm gleich lang oder länger als Oberarm. Es besteht keinerlei Grund, diese quadru-

peden Fomen als sekundär quadruped zu deuten, wie das bisher allgemein geschah. Erzeuger vieler *Chirotherium*-Fährten.

d. Fam. Stagonolepididae, mit *Aetosaurus, Desmatosuchus, Stegomus, Typothorax,* u. a.; relativ große, schwer gepanzerte, quadrupede Tiere, nur Ob. Trias.

e. Fam. Scleromochlidae; sie werden von WALKER neu bearbeitet.

f. Fam. Teleocrateridae CHARIG 1967; Bearbeitung im Gange.

g. Fam. Sphenosuchidae; liegen im Übergangsfeld zu den Crocodylia.

h. Fam. Ctenosauriscidae KUHN 1964, mit *Ctenosauriscus* und wohl auch *Hypselorhachis;* früher als Pelycosaurier aufgefaßt. Mit enorm verlängerten Dornfortsätzen. Keine Interzentra, also auch keine Pelycosauria!

i. Fam. Longisquamidae SHAROV 1970, sehr aberrant, den Scleromchlidae offenbar sehr nahestehend; Trias der UdSSR.

Der älteste Rest der Thecodontia ist aus der obersten Perm der UdSSR beschrieben worden. *Elachistosuchus* (Abb. 1) ist ein Rhynchocephale.

Ordnung Crocodylia GMELIN 1788

Diese Ordnung habe ich kürzlich (KUHN 1968, Die vorzeitlichen Krokodile, 124 S., 481 Abb.) dargestellt und mich an die alte Gruppierung in Archaeosuchia, Protosuchia, Mesosuchia, Thalattosuchia, Sebecosuchia und Eusuchia gehalten. Alle bis dahin bekannten Genera wurden definiert und sehr viele davon abgebildet.

Nun hat A. D. WALKER (Phil. Trans. roy. Soc. London, B, 257, 1970) eine neue Gruppierung der geologisch älteren Formen vorgeschlagen:

Ordo Crocodylomorpha HAY 1930

1. Subordo Crocodylia GMELIN 1788
   a. Infraordo Protosuchia MOOK 1934, mit der Fam. Stegomosuchidae (*Stegomosuchus, Notochampsa, Erythrochampsa, Protosuchus, Orthosuchus).*
2. Suboro Paracrocodylia WALKER 1968
   a. Infraordo Pedeticosauria WALKER 1968, mit der Fam. Pedeticosauridae *(Pedeticosaurus, Sphenosuchus, Saltoposuchus, Platyognathus, Hesperosuchus*).
   b. Infraordo Baurusuchia WALKER 1968
   c. Infraordo Hallopoda MARSH 1881, mit Fa. Hallopodidae (bisher als Saurischier geltend!).

Proterochampsa SILL 1967, aus der Mitteltrias Argentiniens, der schon als echter Crocodylier galt, soll nach WALKER ein sehr primitiver Parasuchier (Phytosaurier) sein, deshalb entfallen die *Archaeosuchia* als Gruppe der Krokodile.

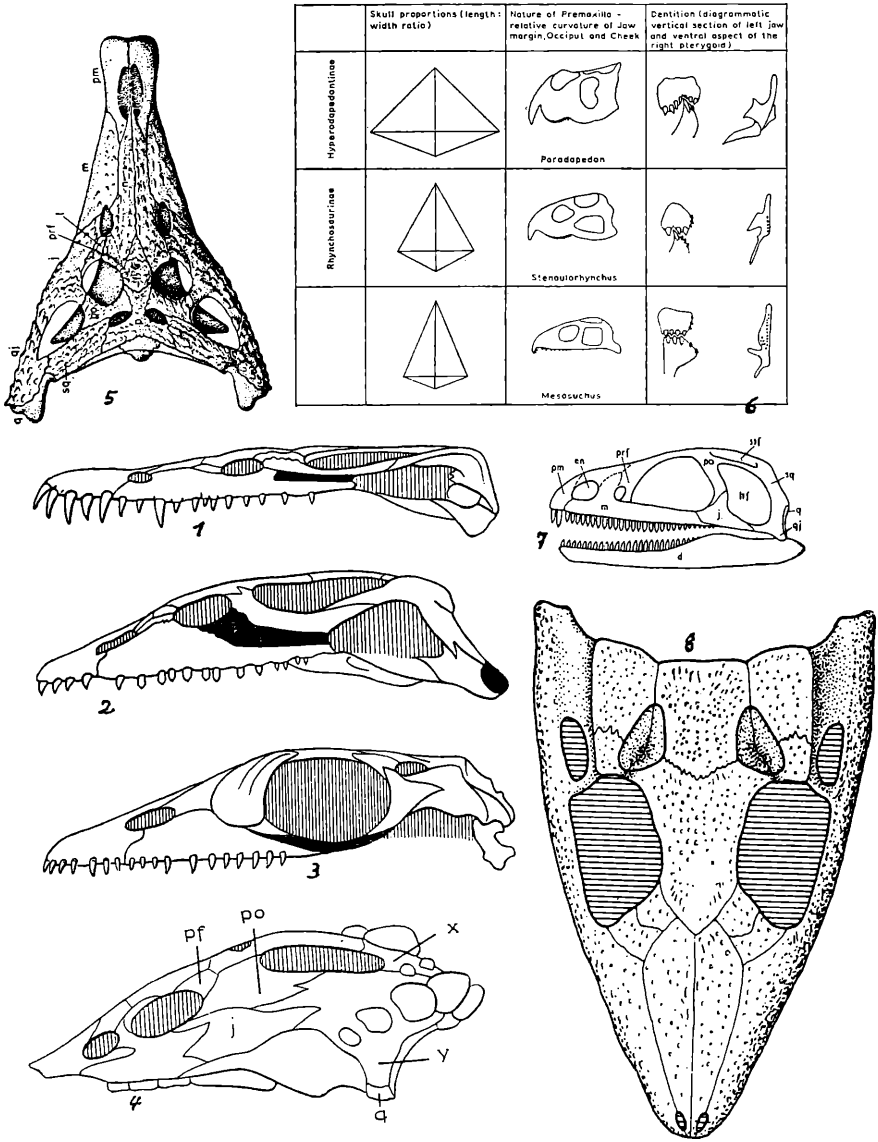


Abb. 15: 1. *Nothosaurus*. 2. *Simosaurus*. 3. *Pachypleurosaurus*, J. und Qu. J. schwarz. 4. *Placochelys*, x Squ. oder ST., y Qu. J. oder Squ. Nach KUHN-SCHNYDER 1967. 5. Das Urkrokodil *Proterochampsa*, Mittl. Trias nach SILL, vielleicht ein Phytosaurier (Parasuchier). 6. Evolution der Schädelcharaktere der Rhynchosaurier, nach S. CHATTERJEE 1969. 7. *Elachistosuchus*, ein Rhynchocephale, kein Pseudosuchier, Rät von Halberstadt. Nach WALKER. 8. *Alligatorellus beaumonti* GERVAIS, Länge 4,5 cm, Eichstätt. Ein Atoposauride. Nach P. WELLNHOFER (Original), 1971.

Proterochampsa hat nach *SILL* 1967 schon echte Krokodilmerkmale, doch ist noch die Präorbita da und ein großes laterales Quadratojugale. Das sekundäre Gaumendach beginnt sich herauszuformen. Auf dem Pterygoid stehen noch kleine Zähne. Interpterygoidlücken vorhanden. Unter dem Squamosum liegt ein rinnenförmiger Gehörgang, der bis zum Exoccipitale reicht, er ist ein Vorläufer der späteren typischen Form. Wirbel amphizöl.

Ordines Saurischia SEELEY 1888 und Ornithischia SEELEY 1888

Über diese beiden vielfach noch als Dinosauria zusammengefaßten Ordnungen ist wenig neues zu berichten, ihre Bearbeitung für das Handbuch der Paläoherpetologie durch R. Steel liegt vor. H. KREBS (1969) hat in Hinblick auf das den Bau des Tarsus festgestellt, daß die Gattungen *Hallopus*, *Segisaurus* und *Ornithosuchus* keine Saurischier sein können. Für *Hallopus* hat nun auch Walker gezeigt, daß ein Krokodylier vorliegt (siehe bei Crocodylia).

Eine ausgezeichnete Kurzdarstellung der Dinosaurier, reich illustriert, verdanken wir STEEL (Neue Brehmbücherei, Wittenberg-Lutherstadt 1970).

Classis („Ordo") Pterosauria KAUP 1834

P. WELLNHOFER (Abb. Bayer. Acad. Wiss., Math. Naturwiss. Kl., N.F., 141, 133 S., 28 Abb., 14 Taf., München 1970) hält die Pterosauria für Archosauria, ich habe sie früher (KUHN 1967, Die fossile Wirbeltierordnung Pterosauria) als besondere Klasse betrachtet, da Warmblütigkeit und Behaarung Zugehörigkeit zu den Reptilien eigentlich ausschließen.

Als besonderer Fortschritt muß WELLNHOFERs Nachweis gelten, daß der bisher als Crocodylier gedeutete *Gnathosaurus* H. v. MEYER 1834 ein Ctenochasmatide ist. Der Schädel wird rekonstruiert, auch die Gaumenseite ist jetzt vollständig bekannt.

Eine Revision der englischen Kreide-Pterosaurier ist im Gange, von *Dsungaripterus* liegt jetzt das Skelett in allen Teilen vor, die Beschreibung durch C. C. YOUNG ist noch im Gange, ebenso die Bearbeitung der Pterosauria für das Handbuch der Paläoherpetologie durch P. WELLNHOFER (München) sowie dessen Monographie der U.O. Ramphorhynchida.

Subclassis Sauropterygiomorpha KUHN 1968

Nur die Ordo Sauropterygia, die PERSSON (1963) in die Unterordnungen Pistosauroidea (sic), Pliosauroidea und Plesiosauroidea (mit *Cimoliosaurus* und *Elasmosaurus*) gliedert. Die richtigen Namen für die Unterordnungen lauten nun Pliosaurida, Plesiosaurida und Pistosaurida!

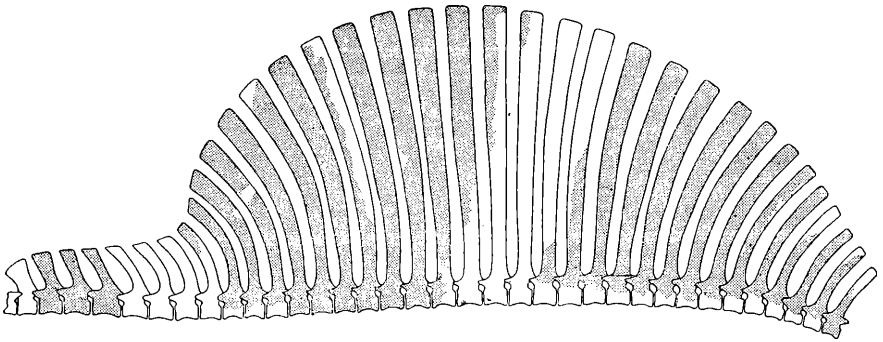


Abb. 16: *Ctenosauriscus koeneni* (HUENE), Ob. Mittelbuntsandstein, Göttingen, 1/10. Nach KREBS 1969.

KUHN-SCHNYDER (1962 und später) hat gezeigt, daß *Simosaurus* vom diapside Zustand abzuleiten ist. Das gilt dann natürlich für alle Sauropterygia. Postparietale und Tabulare liegen bei *Simosaurus* ganz am Occiput. Zwischen Postparietale und Tabulare liegt eine Vertiefung, die als Ohrschlitz gedeutet wird. Demnach ist eine Ableitung nicht von Cotylosauriern, sondern nur von Labyrinthodonten möglich. Nun sind allerdings die Diadectiden mit großem Oorschlitz auch Cotylosaurier und bei dem sehr primitiven *Romeriscus,* einem Captorhinomorphen aus tiefem Oberkarbon, ist noch ein kleiner Ohrschlitz da. Demnach könnten die Sauropterygier zwar von Cotylosauriern abgeleitet werden, aber aus anderen Gründen geht das nicht. HÖLDER vermutete in diesem Zusammenhang einen Atavismus bei *Simosaurus,* der sekundär hervortrat. Das Problem der Herkunft der Diapsida, zu denen außer Lepidosauriern und Archosauriern auch die Sauropterygier gehören, ist noch ungelöst. KUHN-SCHNYDER vermutet, daß zuerst die untere, dann die obere Schläfengrube auftrat, und daß aus dem primär kinetischen Schädel der Urreptilien ein starrer oder streptostyler Schädel wurde. Aber man kennt noch keine Formen mit unterer Schläfengrube, bei denen die obere sich anbahnen würde. Beide sind stets zugleich schon ausgebildet.

Ungelöst ist die Frage nach der Stellung von *Nanchangosaurus* aus angeblichem Perm bzw. Trias von China.

Subclassis Ichthyopterygia OWEN 1860

Die einzige Ordnung Ichthyosauria hat viele primitive Merkmale, vor allem labyrinthisch gefaltete Zähne, die Herkunft aus Labyrinthodonten andeutet. Aber Zwischenglieder kennt man nicht. Größere Fortschritte in der Kenntnis der Ichthyosauria sind in den letzten Jahren außer ROMERs Arbeit über einen Schädel von *Myopterygius* nicht zu verzeichnen. APPLEBYs ausgezeichnete Arbeit liegt schon 10 Jahre zurück. Er wird die Ichthyosauria

für das Handbuch der Paläoherpetologie bearbeiten, außerdem hat KUHN-SCHNYDER eine umfassende Darstellung der Trias-Ichthyosaurier angekündigt. Eine Arbeit über einen wichtigen Fund aus dem Solnhofener Schiefer, mit Schädel, ist im Gange.

Subclassis Synapsida OSBORN 1903

Sie besteht aus den Ordnungen Pelycosaurier und Therapsida und schlägt eine direkte Brücke von den Cotylosauromorpha, und zwar den Captorhinomorpha, zu den Mammalia. Hier liegt eine der wenigen Evolutionsreihen vor, die sich mit Sicherheit nachweisen lassen.

BRINK hat sich schon 1962 dafür eingesetzt, die Synapsida deswegen, weil ihre höheren Vertreter behaart und warmblütig

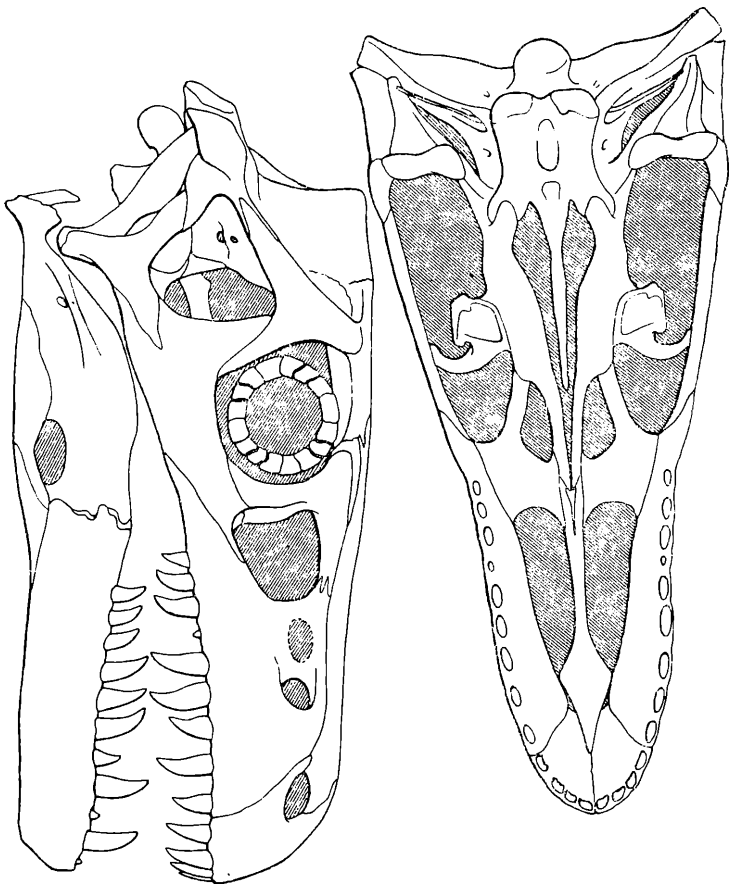


Abb. 17: *Dromaeosaurus albertensis* MATTHEW & BROWN, Schädel, 2/3. Nach COLBERT & RUSSELL 1969.

waren, als besondere Klasse von den Reptilien abzutrennen. Auch CRUSSAFONT PAIRO ist ihm darin gefolgt und bezeichnet die Therapsida als Ambulatilia (CRUSSAFONT PAIRO 1962).

Die Pelycosauria bearbeitet H. HAUBOLD-Halle für das Handbuch der Paläoherpetologie.

ROMER & PRICE unterschieden in ihrer klassischen Monographie folgende drei Unterordnungen der Pelycosauria:

1. Subordo Ophiacodontida ROMER & PRICE -940 (Ophiacodontia)
2. Subordo Sphenacodontida ROMER & PRICE 1940 (Sphenacodontia)
3. Subordo Edaphosaurida ROMER & PRICE 1940 (Edaphosauria).

Dazu kommt als 4. Gruppe die der Caseasaurida WILLISTON 1912 (J. Morphol., 23, S. 649, ohne die Edaphosaurida). Die Edaphosauria, ohne die Caseasauria, hat auch CASE (Publ. Carneg. Inst. Washington, 207, S. 98—99, 1915) anerkannt.

Von Bedeutung ist die Abtrennung der Ctenosauriscidae von den Pelycosauria, die jetzt durch KREBS als Theocodontia erkannt sind. KREBS (Paläont. Z., 1969) hat gezeigt, das *Ctenosauriscus* KUHN (*Ctenosaurus* HUENE präokk.) ein Pseudosuchier ist (Abb. 16). *Anningia,* nach BROOM Vertreter einer besonderen Gruppe Anningiamorpha (BROOM 1927), ist ein Vertreter der Varanopsidae, wie BOONSTRA 1969 gezeigt hat (BOONSTRA gibt eine neue Schädelkonstruktion).

Ordnung Therapsida Broom 1905

Aus Gründen bloßer Tradition werden die säugerähnlichen Reptilien hier noch abgehandelt, obwohl BRINK schon im Jahre 1962 betonte, daß es sich um eine besondere Wirbeltierklasse handle, genau wie bei den Vögeln und Flugsauriern auch. TATARINOV faßte die Theriodontia, also die karnivore Hälfte der Therapsida, als Superordo auf, zusammen mit der Superordo Anomodontia bilden sie logischerweise eine Classis oder doch Subclassis.

Nachdem CROMPTON bei *Diarthrognathus* wahrscheinlich machen konnte, daß hier zwei Unterkiefergelenke, wie schon der Genusnamen besagt, nebeneinander existieren, konnte neuerdings ROMER (1969) zeigen, daß eine den Chiniquodontiden (Subordo Cynodontia) sehr nahestehende Gattung, *Probainognathus* aus der Mittl. Trias Argentiniens, neben dem alten Reptil-Unterkiefergelenk Quadratum-Articulare bereits das neue für die Säugetiere bezeichnende Unterkiefergelenk aus Squamosum-Dentale besitzt. Damit ist, wie ROMER sagt, zum ersten Male bei einem Reptil in definitiver Weise ein zusätzliches Unterkiefergelenk neben dem noch existierenden primären Gelenk aus Quadratum und Articu-

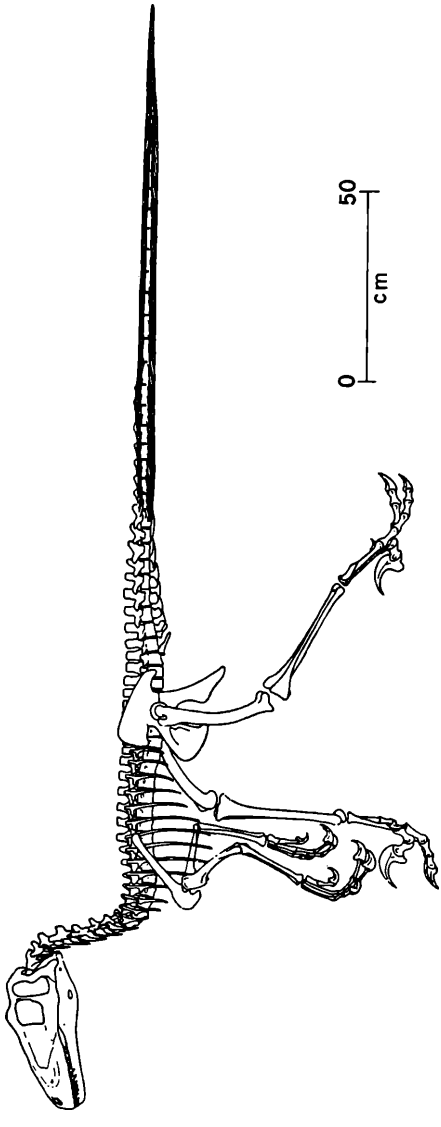


Abb. 18: Der Dromaeosauride *Deinonychus* OSTROM 1969, Unt. Kreide, Montana. Nach OSTROM 1969.

lare bewiesen (Abb. 20). CROMPTON (1958, 1963) hat an *Diarthrognathus* aus der Karrooformation (Cave Sandstone, wohl oberste Trias, also Rät) nachweisen können, daß zusätzlich zum Quadratum-Articulare-Gelenk das Dentale noch in Kontakt mit dem Squamosum war. Diese Gattung ist nun zwar eine Übergangsform

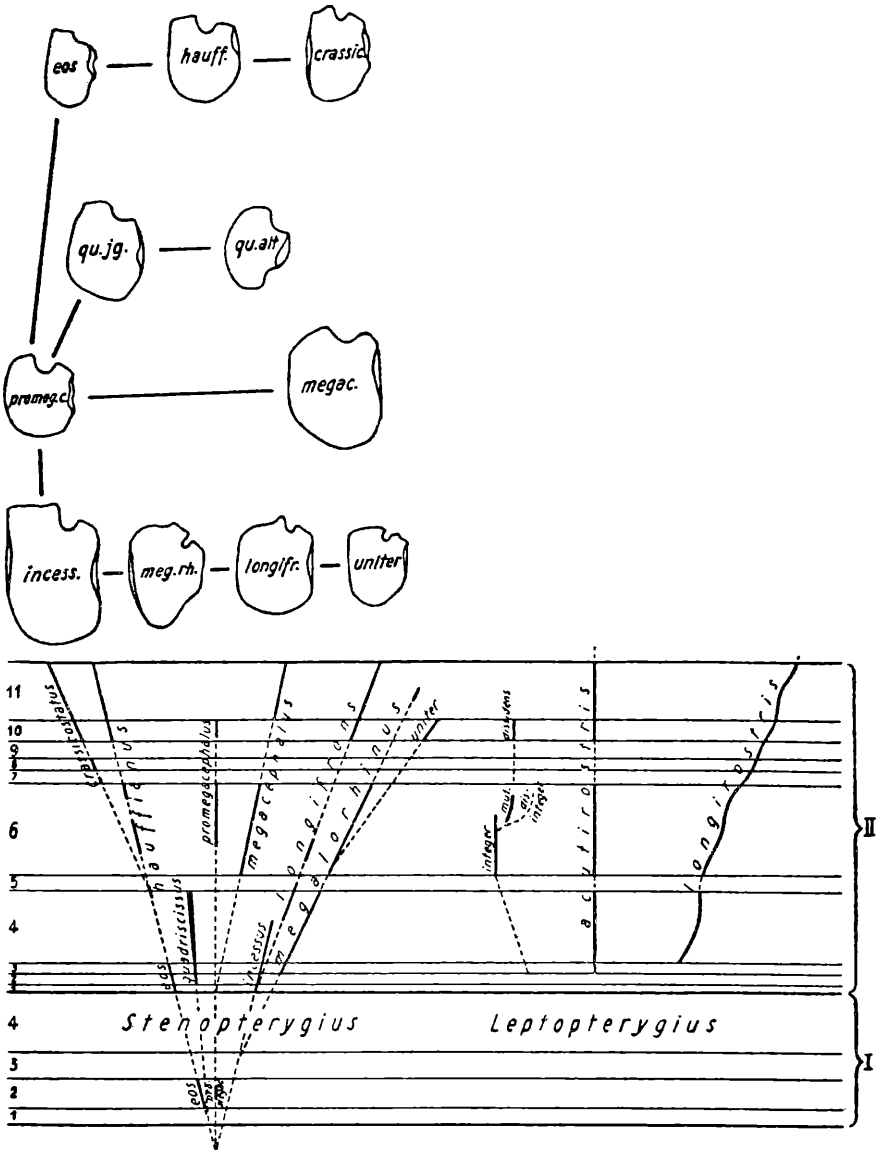


Abb. 19: Die Beziehungen der Coracoid-Formen bei Ichthyosauriern aus dem Ob. Lias von Holzmaden, *Stenopterygius* und *Leptopterygius*. Nach F. v. HUENE 1952. Unten die Phylogenie der Arten aus dem Lias epsilon von Holzmaden. Nach F. v. HUENE 1952.

in morphologischer Hinsicht, aber nicht in phylogenetischer, denn im Rät gab es schon mehrere Ordnungen der Mammalia. *Diarthrognathus* ist nicht näher mit den Cynodontia verwandt, es handelt sich um einen sterilen Ast, der nicht weiter führte, wie mehrere Merkmale des Schädels zeigen. *Probainognathus* hingegen paßt zeitlich als Ahne der Mammalia, die in der Obertrias erstmals nachgewiesen sind. Wie aber ROMER selbst sagt, ist ein Übergang nur in puncto Kiefergelenk gegeben, sonst ist *Probainognathus* ganz wie die übrigen Chiniquodontiden sehr spezialisiert und kann nicht die Wurzel der Mammalia bilden, die im übrigen eine sehr polyphyletische Klasse bilden dürften, denn in der Obertrias treten sie uns in 3 — 4 Ordnungen entgegen.

L. P. TATARINOV (Moskau), der beste Kenner der Theriodontia, gliedert diese Gruppe (Brief vom 13. 8. 1969) folgendermaßen:

Superordo Theriodontia

1. Ordo Eotheriodontia OLSON 1962 (= Phthinosuchia ROMER 1961)
2. — Gorgonopsia
3. — Eutheriodontia
   - a. Subordo Rubidginia
   - b. — Therocephalia (mit 2 Superfamilien)
   - c. — Scaloposauria
     - Infraordo Ictidosuchia
     - — Bauriamorpha
     - — Scalopocynodontia
   - d. — Cynodontia
     - Infraordo Procynosuchia
     - — Cynognathia
     - — Tritylodontia
   - e. — Diarthrognathia (Ictidosauria aut.)

Literatur:

Hier wird nur eine gewisse Auswahl geboten. ROMERs zitiertes Werk von 1968 bringt umfangreiche Literaturnachweise. Im übrigen sei auf die bereits erschienenen Partes des Handbuchs der Paläoherpetologie (Pars 5a Anthracosauria, 6 Cotylosauria, 9 Placodontomorpha u. a., 14 Saurischia, 15 Ornithischia, 18 Ichnia) hingewiesen.

BAIRD, D.: Paleozoic lepospondyl amphibians. — Americ. Zoologist, 5, S. 287 bis 294, 1965.

BROUGH, M. C. & BROUGH, J.: Studies on early tetrapods. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sci., 252, S. 107—165, 1967.

CARROLL, R. L.: A ? Diapsid (Reptilia) parietal from the lower permian of Oklahoma. — Postilla, 117, 1968.

— A new Family on carboniferous amphibians. — Palaeontology, 12, S. 537—548, London 1969.

— The ancestry of Reptiles. — Phil. Trans. roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sci., 257, N. 814, S. 267—308, 1970.

CARROLL, R. L. & BAIRD, D.: The carboniferous amphibian Tuditanus (Eosauravus) and the distinction between microsaurs and reptiles. — Amer. Mus. Novit., 2337, S. 1—50, 1968.

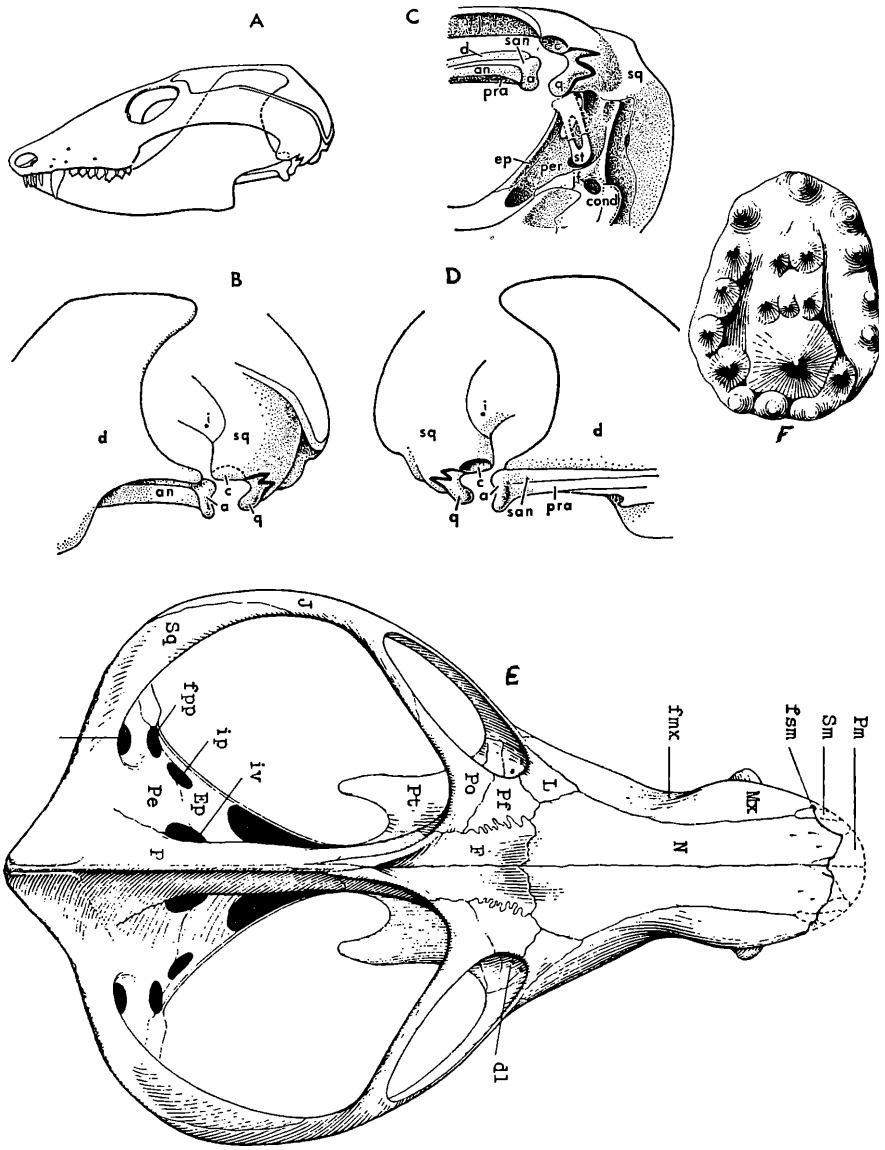


Abb. 20: A—D. *Probainognathus*, ein Therapside aus der Trias Südamerikas. Er zeigt wie *Diarthrognathus* das doppelte Unterkiefergelenk. Nach A. S. ROMER;E—F. *Dvinia prima* AMALITZKY, Schädel dorsal, ca. 1,8; F unterer Postkanin, ca. 15/1. Nach TATARINOV 1968.

ESTES, R.: Fossil salamanders and salamander origin. — Amer. Zool., 5, S. 319—334, 1965.
GANS, C.: Biology of the reptiles. Vol. 1, 373 S., London & New York 1969. Zahlreiche Mitarbeiter wie CARROLL, ZANGERL, u. a.
GINSBURG, L.: Les reptiles fossiles. — Traité Zool. **14**, 3, Paris 1970.
GUIBÉ, J.: La systematique des reptiles actuels. — Ibid. **14**, 3, 1970.
KUHN-SCHNYDER, E.: Wege der Reptiliensystematik. — Paläont. Z., **37**, S. 61—87, Stuttgart 1963.
— Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. — In: HEBERER, G.: Die Evolution der Organismen, 3. Aufl., Band 1, S. 238 bis 419, 128 Abb., Stutgart (G. Fischer) 1967.
ROMER, A. S.: Notes and comments on Vertebrate Paleontology. 304 S., Chicago 1968.
— The cranial anatomy of the permian amphibian Pantylus. — Breviora Mus. Comp. Zool., 314, S. 1—37, 1969.
— Cynodont reptile with incipient mammalian jaw articulation. — Science, **166**, S. 881—882, 1969.
— A temnospondylous labyrinthodont from the lower Carboniferous. — Kirtlandia, Cleveland Mus. Natur. Hist., 6, S. 1—20, Cleveland, Ohio 1969.
SCHMALHAUSEN, J. J.: The origin of terrestral vertebrates. 314 S., 165 Abb., New York - London 1968.
SEIFFERT,J.: Urodelen-Atlas aus dem obersten Bajocien von SE-Aveyron (Südfrankreich). — Paläont. Z., 43, S. 32—36, 1969.
WALKER, A. D.: *Protosuchus, Proterochampsa,* and the origin of phytosaurs and crocodiles. — Geol. Magaz., 105, S. 1—14, 1968.

Anschrift: Prof. Dr. Oskar Kuhn, 8 München 19, Winthirstraße 31/IV

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht der naturforschenden Gesellschaft Bamberg

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: 45

Autor(en)/Author(s): Kuhn Oskar

Artikel/Article: Neue Fortschritte und Probleme der Paläoherpetologie 1-41