

die in den nördlichen Teilen des in Bewegung befindlichen Alpengebietes ihren Ursprung nahmen und die damals noch flach oder nahezu flach gelegenen älteren Molasseschichten überdeckten. Aus diesen Überlegungen erklärt sich leicht das Fehlen oder nur ganz vereinzelte Auftreten aller weicherer Gesteinskomponenten.

Während der Faltenbewegungen im Alpengebiet und beim Vorbränden der ostalpinen Massen muß auch das von WEITHOFER angenommene, zwischen Helveticum und Oligocängebiet gelegene kristalline Land verschwunden sein, das für die tieferen Molasseablagerungen, wenn man diesen Gedankengängen folgt, den vorwiegenden kristallinen Detritus lieferte und an dessen Stelle nurmehr alpine Gesteine ins Vorland gefördert wurden. In geringem Maße nur wirkte die Erosion im Obermiocän auch auf Teile des älteren Tertiärs ein.

Erst nach der obermiocänen Konglomeratbildung wanderte die alpine Gebirgsbewegung in das Vorland hinaus, wodurch die oligocäne Molasse ihre eigenartige Falten tektonik erhielt und über das Miocän hinüberschoben wurde, dessen untere und mittlere Abteilung an der Überschiebung Steilstellung annahm, während das Obermiocän nur in seinen südlichsten Ausbissen noch aufgerichtet ist und sich gegen Norden entsprechend dem Ausklingen der Faltung allmählich flach legt.

München, März 1922.

Kurzer Überblick über die triassische Reptilordnung Thecodontia.

Von **Friedrich v. Huene** in Tübingen.

Mit 1 Tabelle.

Von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus soll hier kurz zusammengefaßt werden, was ich kürzlich und in den letzten Jahren an verschiedenen Orten (Literaturverzeichnis am Schluß No. 10—19) über Parasuchier, Pseudosuchier und Pelycosimier, die (als Unterordnungen) die Ordnung der Thecodontia (R. OWEN 1859) bilden, geschrieben habe zusammen mit dem, was sonst über dieses Gebiet bekannt ist (cf. BROOM, CASE, COPE, FRAAS, HAUGHTON, VAN HOEPEN, JAEKEL, MEHL, NEWTON, OWEN, WATSON, WOODWARD, ZITTEL etc.).

Die Unterordnungen sind äußerlich unter sich recht verschieden, aber der anatomische Bau verknüpft sie dennoch eng. Die Pseudosuchia bilden den lebendigen Stamm der Ordnung, der mit älteren Reptilien verbindet und dem neue Zweige (die sämtlichen Archosaurier) entspringen. Sterile und einander entgegengesetzt gestaltete Seitenzweige sind die Parasuchier und die Pelycosimier.

Die Pseudosuchia müssen in wenigstens 5, wahrscheinlich aber 7 Familien geteilt werden. Gegenüber meiner letzten Äußerung (16)

zur Systematik möchte ich *Sphenosuchus* jetzt als Vertreter einer eigenen Familie auffassen. Auch „*Stegomus*“ *longipes* (cf. 13) wird als selbständiger Familienvertreter aufgefaßt werden müssen, da Extremitäten und Panzerung von *Ornithosuchus* und *Aëtosaurus* stark abweichen. Die Art ist generisch mit *Stegomus arcuatus* identifiziert worden, aber das ist sicher nicht zulässig, da die Panzerung grundverschieden ist (cf. 13); die Gattung benenne ich daher *Stegomosuchus*. *Stegomus arcuatus* (aus viel älteren Schichten) halte ich nach nochmaliger Prüfung jetzt mit Wahrscheinlichkeit für einen Stagonolepiden, also Parasuchier.

Die systematische Einteilung der Pseudosuchier sieht jetzt folgendermaßen aus:

| | | |
|---------------------------------|---|---------------------------------|
| Proterosuchidae | { | <i>Proterosuchus Fergusi</i> |
| | | <i>Dyoplux arenaceus</i> |
| | | <i>Erpetosuchus Granti</i> |
| Sphenosuchidae n. fam. | | <i>Sphenosuchus acutus</i> |
| | { | <i>Ornithosuchus Woodwardi</i> |
| | | „ <i>Taylori</i> |
| Ornithosuchidae | | <i>Saltoposuchus connectens</i> |
| | | „ <i>longipes</i> |
| | | <i>Pedeticosaurus Levisauri</i> |
| Scleromochlidae | | <i>Scleromochlus Taylori</i> |
| Euparkeriidae | { | <i>Euparkeria cupensis</i> |
| | | <i>Browniella africana</i> |
| Aëtosauridae | { | <i>Aëtosaurus ferratus</i> |
| | | „ <i>crassicauda</i> |
| Stegomosuchidae n. fam. | | <i>Stegomosuchus longipes</i> |

Hierzu ist zu bemerken, daß *Sphenosuchus* als späterer Nachkomme der Proterosuchiden anzusehen ist. Ebenso ist *Scleromochlus* durch Anpassung an wohl hüpfendes Baumleben aus dem Formenkreis von *Ornithosuchus* hervorgegangen. Nach ABEL ist *Otocryplis* unter lebenden Eidechsen biologisch vergleichbar. Des etwas verlängerten Unterarmes wegen halte ich aber doch richtiges Krallenklettern und vielleicht auch beginnende Hantsäume zum Fallschirmsprung nicht für ausgeschlossen. Aus den Ornithosuchiden, aus denen *Scleromochlus* hervorging, sind nach meiner Annahme auch die Flugsaurier entstanden (13). Den biologischen Weg, resp. die Reihenfolge der Anpassungen habe ich angedeutet. Auch die Euparkeriiden sowie *Stegomosuchus* dürfte dem gleichen Formenkreis nahe stehen und ihm entsprossen sein. Die Aëtosaurier halte ich für direkte Abkömmlinge der Proterosuchiden.

An den Pterosauriern nahe liegender Stelle denke ich mir (13) die Ornithischia, die Vögel und die Krokodile entsprungen. Auch für diese habe ich z. T. die Kette der dazu nötigen Anpassungen anderen Orts angegeben.

Aus ganz alten und primitiven Proterosuchiden denke ich mir die Saurischia hervorgegangen. Von den Proterosuchiden sind namentlich auch die Parasuchia und die Pelycosimia mit entgegengesetzter Anpassungsrichtung abgezweigt.

Die beifolgende Tabelle gibt die zeitliche und geographische Verbreitung der Parasuchier an. Dazu ist namentlich zu bemerken, daß ich die Fundhorizonte der amerikanischen Parasuchier (19) revidiert habe, woraus hervorging, daß die Funde des westlichen Nordamerika offenbar recht alt sind, jedoch mit zwei Ausnahmen, und daß auch die Parasuchierfunde am östlichen Appalachensaum nicht der oberen Trias angehören.

Zur systematischen Revision und Einteilung der Parasuchier wurde in erster Linie der Schädel verwendet. Eine neue deutsche und mehrere neue amerikanische Gattungen vervollständigen und erleichtern den Überblick, wie die Verbreitungstabelle zeigt. Besonders zu beachten ist das Längenverhältnis des Hinterschädels zum Schnauzenteil, die relative Ausdehnung der Schädelbasis, das Verhalten der oberen Schläfenöffnung und die Gestaltung des Gaumens. Im Zusammenhang mit der Lebensweise der Parasuchier als Wasserräuber macht sich ein Hinaufrücken der Nase und eine Verlängerung der Schnauze geltend, so daß der Hinterschädel (bis Vorderrand der Nasenöffnungen) bald weniger als die Hälfte und schließlich nur $\frac{1}{3}$ der Schädelänge ausmacht:

| | |
|-----------------------------------|--------|
| <i>Phytosaurus</i> | 48 % |
| <i>Machaeroprotopus</i> | 47 " |
| <i>Palaeorhinus</i> | 47 " |
| <i>Angistorhinus</i> | 40 " |
| <i>Angistorhinopsis</i> | 37,7 " |
| <i>Mystriosuchus</i> | 33,3 " |

Im Zusammenhang mit der Zusammendrängung des Hinterschädels geht das Zurückschieben der oberen Schläfenöffnung, die normalerweise hinten in der Ebene des Schädeldaches durch eine Knochenspanne geschlossen ist. Aber bei den jüngsten Formen der Parasuchier ist die obere Schläfenöffnung so an den hinteren Schädelrand gedrängt, daß ihr Hinterrand wesentlich tiefer schon an der hinteren Abdachung des Schädels zu liegen kommt. Hieran sind die Endstadien zu erkennen. *Phytosaurus* selbst ist bei Fixierung eines primitiven Zustandes zu einem Endstadium geworden.

Die natürliche Gruppierung der Parasuchier nach hauptsächlich Schädel-anatomischen Gesichtspunkten ergibt folgende Familien:

| | |
|---------------------------|--------------------------------|
| Desmotosuchidae | <i>Desmotosuchus</i>] |
| Stagonolepidae | { <i>Mesorhinus</i> |
| | { <i>Stagonolepis</i> |
| | { ? <i>Stegomus (arcuatus)</i> |

| | |
|---------------------------|-------------------------|
| Phytosauridae | <i>Phytosaurus</i> |
| | <i>Angistorhinus</i> |
| | <i>Palaeorhinus</i> |
| | <i>Machaeroprotopus</i> |
| | <i>Rutiodon</i> |
| Mystriosuchidae | ? <i>Episcoposaurus</i> |
| | ? <i>Parasuchus</i> |
| | ? <i>Rileya</i> |
| | <i>Angistorhinopsis</i> |
| | <i>Mystriosuchus</i> |

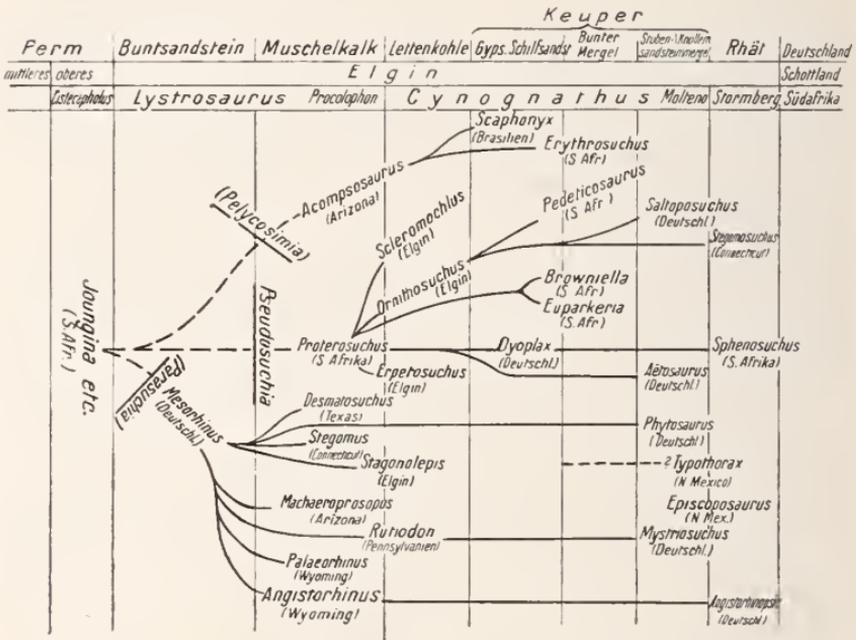
Es ist jedoch so gut wie sicher, daß bei einer vollständigeren Skelettkennntnis, namentlich des Fußes, die Mystriosuchiden-Familie in wenigstens zwei Gruppen zerfallen wird nach biologischen Rücksichten, denn bei einigen Formen ist der Fuß (Zehen) sehr schlank, bei anderen sehr plump gebaut. Aber es läßt sich infolge von lückenhaften Funden darüber noch nichts Abschließendes sagen, das liegt in der Zukunft.

Es ist interessant zu sehen, wie die Parasuchier einerseits als geschlossene Gruppe auftreten durch gemeinsame anatomische Merkmale und durch gemeinsame Krokodilgestalt verknüpft, aber wie sie doch andererseits in diesem gut geschlossenen Rahmen sich deutlich verzweigen (cf. Tabelle). Und besonders interessant ist es, wie bei diesen einzelnen Zweigen doch gleiche Entwicklungstendenz sich zeigt, die in gleichem Zeitmaß sich auswirkt. Dieses letztere ist eine höchst bemerkenswerte Tatsache von allgemeiner Bedeutung. Diese Beobachtung kann man in der Stammesgeschichte der Tiere immer wieder machen, wie ja schon mehrfach bemerkt worden ist. Gemeinsam ererbte latente Energien und Kraftmaße kommen oft ganz überraschend zur Geltung, und zwar nach Ausdruck und Zeitpunkt bei getrennten, aber verwandten Zweigen oft merkwürdig übereinstimmend, so daß man oft fast von einer gemeinsamen Tracht oder Mode zu gewissen Zeitperioden sprechen könnte.

Umstehend ist der Versuch einer stammesgeschichtlichen graphischen Skizze der Thecodontia beigefügt, zu dem noch ein paar Bemerkungen zu machen sind. Als stratigraphische Norm ist Süddeutschland genommen. Das Alter des *Stagonolepis*-Sandsteins von Elgin ist früher von mir besprochen worden. Die südafrikanischen Triaszonon sind nach BROOM und WATSON eingesetzt, aber eine ganz genaue Parallelisierung kann natürlich nicht durchgeführt und auf die Goldwage gelegt werden. Über das Alter der Parasuchier führenden Schichten habe ich (19) eine spezielle Untersuchung angestellt, deren Wiederholung hier zu weit führen würde.

Ich habe 1920 (16) begründet, weshalb *Acomposaurus* (MEHL, 21) aus Arizona wahrscheinlich ein Pelycosimier ist (Zweizahl der

Sacralwirbel, geschlossenes Acetabulum, stark abwärts gewendetes breites Pubis, Form des Ischium, schwerer Knochenbau). Meine systematische und stammesgeschichtliche Auffassung von *Erythrosuchus* und *Scaphonyx* hat sich seit 1914 (13) nicht geändert. Die Pelycosimie sind entgegengesetzt entwickelt wie die krokodilförmigen Parasuchier, sie sind sehr groß, plump, hochbeinig, mit sehr großem kurzschnauzigem Kopf mit nur kleinem Präorbitaldurchbruch und mit nur leichter Rückenpanzerung (*Erythrosuchus*, cf. WATSON, 26).



Stammesgeschichtliches Schema der Thecodontia.

Die Thecodontia scheinen bis in permische Zeit zurückzureichen, denn Broom's *Youngina* (4) paßt nach bisheriger Kenntnis des Schädels als Ahnform der drei Thecodontier-Gruppen. Er hat für diese Form die Unterordnung Eosuchia errichtet. Der Gaumen schließt sich sehr nahe an den von *Proterosuchus* an. Ein Präorbitaldurchbruch ist entweder nicht oder nur sehr klein vorhanden. Eine nähere Vergleichung soll hier nicht durchgeführt werden.

Über den Anschluß der Thecodontia an ältere primitive Reptilien sind wir jetzt nicht mehr so vollkommen im Dunkeln, wie noch vor kurzer Zeit. WATSON'S Fund von *Broomia perplexa* aus der mittelpermischen *Pareiasaurus*-Zone Südafrikas (25) gibt neues Licht auch auf andere Formen. *Heleosaurus* (2) und *Heleophilus* aus dem gleichen Horizont Südafrikas scheinen ähnlich gebaut zu sein. Die vorhin

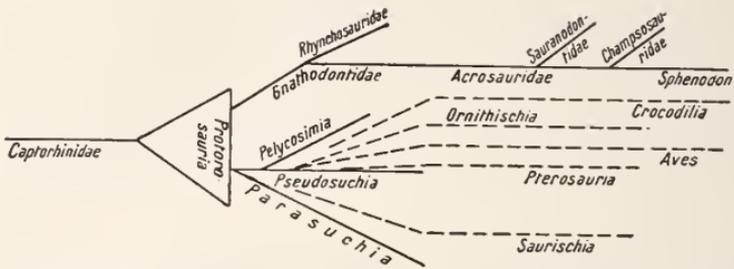
erwähnte *Youngina* aus der oberpermischen *Cistecephalus*-Zone Südafrikas scheint in die gleiche Gruppe zu gehören. Wahrscheinlich ist *Broomia* auch mit *Aphelosaurus* aus dem Oberperm von Autun, mit *Adelosaurus* aus dem englischen Oberperm und wohl auch mit dem höher spezialisierten *Protorosaurus* aus deutschem Oberperm nahe verwandt. *Broomia* ihrerseits bietet nach WATSON's Feststellungen die Möglichkeit einer Deszendenz von den altpermischen Captorhiniden, also Cotylosauriern. Eine eingehende Diskussion dieser Beziehungen, die manche höchst interessante und weitgehende Frage aufrollen müßte, kann an dieser Stelle nicht ausgeführt werden. Die Unterseiten der Schädel von *Broomia*, *Helcosaurus*, *Proterosuchus* sind einander überraschend ähnllich; das wenige, was man von *Protorosaurus* weiß (22), paßt auch gut dazu. Die Seitenansicht des Schädels von *Proterosuchus* und von *Youngina* ähneln einander auch stark (von den anderen ist die Seite unbekannt); *Protorosaurus* scheint sogar einen kleinen Präorbitaldurchbruch gehabt zu haben. Es ist also, kurz gesagt, wahrscheinlich, daß der Formenkreis (? Ordnung Protorosauria) zu dem *Broomia*, *Helcosaurus*, *Helcephilus*, *Aphelosaurus*, *Adelosaurus*, *Protorosaurus* und *Youngina* mit einigen anderen gehören, zwischen den Captorhiniden (Cotylosauriern) und den Thecodontiern, und somit den Archo-sauriern überhaupt, vermitteln.

Mit der Bezeichnung Protorosauria verbindet man leicht die überwiegende Vorstellung des sehr spezialisierten *Protorosaurus* selbst. Das ist aber irreleitend, *Broomia*, *Aphelosaurus*, vielleicht auch *Youngina* und „*Eosuchus*“ (WATSON; jetzt *Notcosuchus* BROOM) sind viel allgemeinere Typen. *Protorosaurus* liegt mehr an der Peripherie.

Aber noch ein weiterer Gesichtspunkt muß hier kurz erwähnt werden, nämlich die Beziehungen der Rhynchocephalen zu den Thecodontiern und deren Vorfahren; 1920 (16) habe ich dies berührt. Einige Autoren haben Vertreter der Gnathodontia und der Thecodontia zu sehr vereinigt. Obwohl viele nahe Verwandtschaftszüge da sind, scheint mir dies doch falsch. Die triassischen Rhynchocephalen lassen sich in gleicher Weise auf den permischen Formenkreis zurückführen wie die Thecodontia. Wenn sie von gleichen Vorfahren abstammen, ist es leicht erklärlich, daß sie unter sich viele gemeinsame Merkmale aufweisen.

Die Familie der Gnathodontidae mit *Howesia*, *Mesosuchus*, *Brachyrhinodon* und *Polysphenodon* ist die primitivste. Wenig spezialisierter ist die gleichzeitige Familie der Rhynchosauriden mit *Rhynchosaurus*, *Hyperodapedon* und *Stenomelopon*. Die Hauptentwicklungslinie der Rhynchocephalen läuft wohl von den Gnathodontiden durch die oberjurassischen Acrosauriden zu den jetzigen Sphenodontiden, während die Rhynchosauriden (Trias) und die Champsosauriden (Kreide-Tertiär-Grenze) jeweils sterile Seitenzweige bilden.

Das nebenstehende Schema möge zur Veranschaulichung dieser allgemeinen hier berührten genetischen Beziehungen dienen.



Allgemeine genetische Beziehungen der Thecodontia und Rhynchocephalen.

Wichtigste und neueste Literatur.

(Die Literatur der Vor-Kriegszeit ist zumeist in der angeführten enthalten.)

1. BROOM, R.: On a new Reptile (*Proterosuchus Fergusi*) from the Karroo beds of Tarkastad. Ann. S. Afr. Mus. IV. 1903. 159—163. Taf. 19.
2. — On some new Reptiles from the Karroo beds of Victoria West, South Africa. Transact. S. Afr. Philos. Soc. 18, 1. 1907. 31—41. Taf. 3—4. (*Heleosaurus*.)
3. — On the South African Pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera. Proceed. Zool. Soc. London. 1913. 619—633. Taf. 75—79.
4. — A new Thecodont reptile (*Youngina*). Proceed. Zool. Soc. London. 1914. 1072—1077. 3 Fig.
5. CASE, E. C.: Preliminary description of a new suborder of Phytosaurian reptiles, with a description of a new species of Phytosaurs. Journ. of Geol. 28, 6. 1920. 524—535. 6 Fig.
6. HEILMANN, G.: Fuglenes afstamning. Dansk. ornitholog. Foren. tidskrift. Kopenhagen. 398 p. 215 Fig.
7. HAUGHTON, S. H.: A new Thecodont from the Stormberg beds (*Sphenosuchus*). Ann. S. Afr. Mus. 12. 1915. 98—105. 3 Fig.
8. — On the reptilian genera *Euparkeria* BROOM and *Mesosuchus* WATSON. Transact. R. Soc. S. Afr. X, 2. 1921. 81—88. Taf. 2—3.
9. HOEPEN, E. C. N. VAN: A new Pseudosuchian from the Oranje Free State. Ann. Transvaal Mus. V. 1915. 83—87. Taf. 13—14.
10. HUENE, F. v.: Die Dinosaurier der europäischen Trias-Formation. Geol. u. Pal. Abh. Suppl.-Bd. I. 1907—1908.
11. — Über *Erythrosuchus*. Vertreter der neuen Reptil-Ordnung *Pelycosimia*. Geol. u. Pal. Abh. X, 1. 1911. 1—60. 60 Fig. 11 Taf.
12. — Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. Geol. u. Pal. Abh. X, 1. 1911. 61—122. 36 Fig. Taf. 12—17.

13. HUENE, F. v.: Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Pal. Abh. XIII, 1. 1914. 1—53. 61 Fig. 7 Taf.
14. — On reptiles of the New Mexican Trias in the COPE collection. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 34. 1915. 485—507. 64 Fig.
15. — Stammesgeschichtliche Ergebnisse einiger Untersuchungen an Trias-Reptilien. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. 24, 2. 1920. 159—163. 1 Fig. Taf. 7.
16. — Die Osteologie von *Aëtosaurus ferratus* O. FR. Acta Zoologica. I. 1920. 465—491. 51 Fig.
17. — Ein Parasuchier im oberen Muschelkalk von Bayreuth. Senckenbergiana. II, 5. 1920. 143—145. 2 Fig.
18. — Neue Pseudosuchier und Coelurosaurier aus dem württembergischen Keuper. Acta Zoologica. II. 1921. 329—403. 35 Fig. 4 Taf.
19. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Parasuchier. Abh. Preuß. Geol. Landesanst. (Im Druck.)
20. MEHL, M. G.: The Phytosauria of the Trias. Journ. of Geol. 23. 1915. 129—165. 20 Fig.
21. — New or little known reptiles from the Trias of Arizona (*Acompsosaurus*). Bull. Univ. Oklahoma, Studies. 5. 1916. 1—44. 16 Fig. 1 Taf.
22. SEELEY, H. G.: On *Protosaurus Speneri*. Phil. Trans. R. Soc. London. 187. B. 1887. 187—213. Taf. 14—16.
23. SINCLAIR, W. J.: A large Parasuchian from the triassic of Pennsylvania. Amer. Journ. Sci. 45. June 1918. 457—462. 10 Fig.
24. WATSON, D. M. S.: The Beaufort beds of the Karroo System of South Africa. Geol. Mag. Sept. 1913. 388—393.
25. — *Broomia perplexa*, gen. et sp. n., a fossil reptile from South Africa. Proceed. Zool. Soc. London. 1914. 995—1010. 5 Fig. Taf. 6.
26. — A sketch classification of the pre-jurassic tetrapod Vertebrates. Proceed. Zool. Soc. London. 1917. 167—186.

Tübingen, 7. Januar 1922.

Besprechungen.

W. M. Davis und G. Braun: Grundzüge der Physiogeographie. 2. Aufl. 2 Bde. XI + 209 und X + 226 p. Mit 89 resp. 94 Fig. u. 2 Taf. Leipzig 1915/17.

Während die erste Auflage sich nur verhältnismäßig wenig von DAVIS' „Physical Geography“ entfernte, hat die neue Ausgabe in Anordnung und Inhalt beträchtliche Veränderungen erfahren. Das gilt namentlich von dem ersten Teil, der ursprünglich allzu knapp gehalten war und jetzt zu einer allgemeinen Einführung in

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [1922](#)

Autor(en)/Author(s): Huene Friedrich Freiherr von

Artikel/Article: [Kurzer Überblick über die triassische Reptilordnung Thecodontia. 408-415](#)