

Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Klasse

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1923. Heft II

Mai- bis Dezembersitzung

München 1923

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth)



Anurognathus Ammoni, ein neuer Flugsaurier.

Von Ludwig Döderlein.

Vorgetragen in der Sitzung am 5. Mai 1923.

Einleitung.

Die mir vorliegende Platte von lithographischem Schiefer mit den Resten eines neuen Pterosauriers kam schon vor einer längeren Reihe von Jahren aus den Händen eines Steinbruchbesitzers in Eichstätt in den Besitz des kürzlich in München verstorbenen Oberbergdirektors Ludwig v. Ammon. Ein genauerer Fundort war nicht mehr zu ermitteln. Herr v. Ammon hatte die Absicht gehabt, das Exemplar selbst zu beschreiben, legte es aber nicht lange vor seinem Tode in meine Hände mit der Bestimmung, es nach der Bearbeitung der paläontologischen Staatssammlung in München zu übergeben. Das Fossil erschien ihm deswegen besonders bemerkenswert, weil es noch unverkennbare Reste der Flughaut zeigte, von der bisher nur bei einem der zahlreichen Exemplare von *Pterodactylus*, die man kannte, deutliche Spuren erwähnt worden waren (*Pt. elegans* im Haarlemer Museum, vgl. Zittel). Denn zu dieser Gattung, von der gerade aus dem lithographischen Schiefer bereits eine größere Anzahl von Arten bekannt ist, schien es seines rudimentären Schwanzes wegen zu gehören.

Die auffallende, mächtig entwickelte fünfte Zehe am Hinterfuß überzeugte mich aber sofort, daß es trotz seines Stummelschwanzes nicht zur Gattung *Pterodactylus* gehören könne, und der äußerst kurze Metacarpus, die kurzen Halswirbel, die vollkommene Trennung der beiden Präorbitallücken am Schädel entfernen es durchaus aus der ganzen Gruppe der Pterodactyloidea und verweisen es entschieden zur Gruppe der sonst langschwänzigen Rhamphorhynchoidea; unter diesen nimmt es schon wegen



Fig. 1. *Anurognathus Ammoni* nov. gen., nov. sp. aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt nach einer Photographie im ursprünglichen Zustande. Das Relief der Flughaut ist an einigen Stellen künstlich etwas verstärkt, doch in durchaus sachgemäßer Weise. Der Sakralteil und das rechte Kniegelenk sind eingeleimt, letzteres verkehrt. Natürliche Größe.

seines Stummelschwanzes eine ganz eigentümliche Stellung ein und stellt eine noch unbekannte, auch in anderer Beziehung höchst merkwürdige Form dar, der ich den Namen *Anurognathus Ammoni* nov. gen., nov. sp. beilege. Die Verkümmernng des Schwanzes ist bei dieser Form eingetreten ganz unabhängig von allen übrigen dadurch ausgezeichneten Formen, die eine natürliche geschlossene Gruppe der Pterosaurier darstellen, die Pterodactyloidea, die sich in ganz anderer Richtung als unser *Anurognathus* aus den ursprünglichen langgeschwänzten Rhamphorhynchoidea entwickelt haben.

Anurognathus besaß etwa die Größe einer Amsel (*Turdus merula*); was aber die Flugorgane anbelangt, so erinnert unter allen Vögeln, die ich zum Vergleich heranzog, die Nachtschwalbe (*Caprimulgus europaeus*) noch am meisten an unsern neuen Flugsaurier.

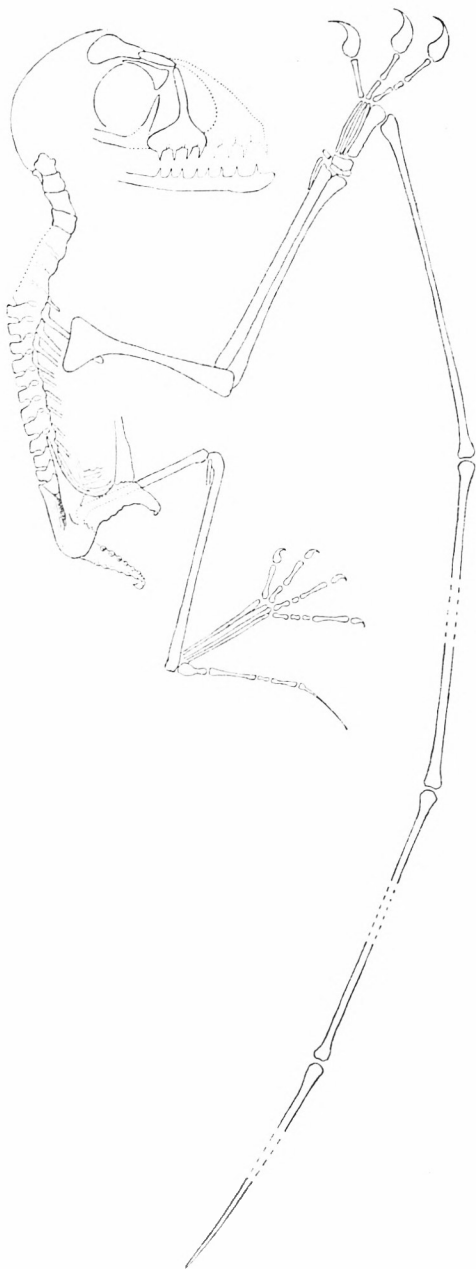


Fig. 2. *Anurognathus Ammoni*. Rekonstruktion des Skeletts. Schultergürtel, Rippenenden, Sternum, Bauchrippen sind absichtlich weggelassen. Ein Teil des Schädels und der Flugfinger ist ergänzt. $\frac{3}{4}$ natürliche Größe.

Bei den vielfachen Vergleichen mit den übrigen Pterosauriern und einer Auswahl von Vögeln und Chiropteren, die ich bei der Besprechung des Baues von *Anurognathus* anstellte, fühlte ich die Notwendigkeit, nicht die absoluten Größen der einzelnen Skeletteile zu vergleichen, sondern relative Werte zu verwenden. Da es praktisch durchführbar war und gute Resultate ergab, wählte ich als Einheit die Länge der Rumpfwirbelsäule vom 1. Rückenwirbel bis zum letzten Sakralwirbel (Rumpf = 1). Als relative Länge des Schädels z. B. bezeichne ich die Zahl, die angibt, wie oft die Rumpflänge in der Schädellänge enthalten ist. Auch in Fällen, da die Wirbelsäule nicht im Zusammenhang vorliegt, läßt sich die Rumpflänge aus der meist bekannten Zahl der Wirbel annähernd berechnen, so daß trotz der nicht abzuleugnenden Schwierigkeiten diese Größe in den meisten Fällen mit einer für unsere Zwecke genügenden Sicherheit festgestellt werden kann; auf absolut genaue Zahlen kommt es ja doch nicht an. Es war mir nahe gelegt worden, einen einheitlichen Knochen, am besten den Humerus, als Einheit zu benutzen, aber angesichts der Tatsache, daß bei zwei der vorzüglichsten Flieger unter den Vögeln in einem Falle (*Cypselus*) der Humerus nur 0.35 der Rumpflänge, im andern Falle (*Diomedea*) aber das 1.5 fache der Rumpflänge mißt, zog ich vor, eine konstantere Größe als Einheit zu suchen. Als 1. Rückenwirbel der Vögel nahm ich den ersten, dessen Rippe nahezu oder völlig das Sternum erreicht; bei Chiropteren, die mit stark gekrümmter Rumpfwirbelsäule fliegen, nahm ich die Sehne des dadurch entstandenen Bogens als Einheit.

Bei der Auswahl der Vögel suchte ich typische meist einheimische Vertreter der wichtigsten Gruppen aus, die sich zum Vergleich mit Pterosauriern eignen könnten, und schied vor allem extrem ausgebildete Formen aus, wie die langbeinigen und lang-schnäbligen oder die besonders kurzflüglichen Formen. Bei den Pterosauriern fand ich öfter die von mir gesuchten Größenangaben nicht im Text von den Autoren verzeichnet. Ich war dann darauf angewiesen, sie mir aus den Abbildungen, auch aus einzelnen guten Photographien, die ich benutzen konnte, selbst abzumessen. Aus solchen Messungen ließen sich nicht unschwer die relativen Größen feststellen, wenn auch in manchen Fällen die absoluten Größen unsicher blieben.

Für die Bereitstellung der Literatur sowie für die Erlaubnis, die wunderbare Sammlung von Pterosauriern in der Paläontologischen Staatssammlung in München benützen zu dürfen, bin ich den Herren Prof. Dr. Broili und Prof. Dr. v. Stromer-Reichenbach zu großem Danke verpflichtet.

1. Erhaltungszustand (Fig. 1).

Der vorliegende Flugsaurier geriet nach seinem Tode offenbar in nahezu unverletztem Zustande in den Kalkschlamm, aus dem sich der lithographische Schiefer bildete, und wurde rasch von ihm vollständig begraben, noch ehe die eintretende Fäulnis Zeit fand, den Zusammenhang der Skelettknochen zu lockern. Lediglich eine der Hinterzehen und vielleicht einige Schädelknochen scheinen noch vorher wohl durch Gewalt aus dem ursprünglichen Zusammenhang gerissen worden zu sein. Der linke Schultergürtel nebst der daran hängenden Gliedmaße ist etwas ventral- und kaudalwärts verschoben. Sonst scheint der ganze Körper in tadellosem natürlichem Zusammenhang zur Einbettung gekommen zu sein. Er liegt auf der linken Seite, die linken Extremitäten nach der rechten, die rechten nach der linken Hälfte der Platte ausgebreitet, der vordere Teil des Kopfes über dem linken Flugfinger, der rechte Hinterfuß über dem rechten Flugfinger liegend. Störende Überkreuzungen von Skeletteilen fanden fast nur insofern statt, daß die linke Mittelhand nebst einem Teil des Flugfingers den hinteren Teil der Halswirbelsäule verdeckt. Fast der ganze Teil der Platte, der von dem Skelett eingenommen ist, zeigt eine eigentümlich glatte, zum Teil mehr oder weniger deutliche Relieffiguren enthaltende Beschaffenheit, die ohne Zweifel durch die Weichteile, besonders durch die Flughaut veranlaßt ist. Deutliche Umrisse derselben, die ihre Formen darstellen, sind aber kaum mehr festzustellen.

An dem teilweise unbefriedigenden Zustand des Skeletts tragen zwei Umstände die Schuld. Erstens fehlt die Gegenplatte, in der nahezu der ganze Schädel stecken muß. Denn was von deutbaren Schädelspuren vorhanden ist, besteht fast nur aus Abdrücken einiger Knochen der linken Schädelseite. Auch ein großer Teil der Wirbelsäule, ein Teil des Beckens und der Gliedmaßen ist nur in Gestalt von Mulden erkennbar, die mehr oder weniger

deutliche Abdrücke der Skeletteile darstellen, die früher darin lagen. Der rechte und Teile des linken Schultergürtels und fast das ganze Sternum sowie die meisten Rippen fehlen ganz, ebenso beiderseits die drei äußeren Phalangen der Flugfinger. Ob die fehlenden Teile in der Gegenplatte blieben oder der ersten Präparation des Stückes zum Opfer fielen, die wohl hauptsächlich die Herstellung eines Schaustückes bezweckte, ist nicht zu entscheiden; nur der Sakralteil des Rumpfes war bei dieser ersten Präparation in die Mulde, aus der er sich gelöst hatte, wieder eingeleimt worden, ebenso das rechte Knie (verkehrt).

Ein zweiter Übelstand, der einen unbefriedigenden Zustand des Skeletts veranlaßte, besteht im Auftreten von kristallinischem Kalkspat an der Stelle oder in der Umgebung der Knochen. Dies geht gewöhnlich in der Weise vor sich, daß etwa in der Mitte eines Röhrenknochens nur dessen Lumen von Kalkspatkristallen erfüllt ist, während die umgebende Knochensubstanz noch völlig intakt geblieben ist. Näher den Gelenkenden ist auch ein Teil der inneren Knochenwand in Kalkspat verwandelt, und im Gelenkteil selbst ist statt des Knochens eine einheitliche Kristallmasse vorhanden, deren Oberfläche erst noch eine zarte äußere Knochenschicht zeigt, die weiterhin nur noch aus einzelnen Fetzen besteht und am Gelenkende selbst schließlich ganz verschwunden ist. Die Knochensubstanz erscheint nach und nach förmlich eingeschmolzen in den kristallinen Kalkspat. Diese durchsichtige Masse bewahrt oft noch in allen Einzelheiten die äußeren Formen des betreffenden Knochens.

Äußerst fatal wird es aber, wenn auch auf der äußeren Oberfläche sich Kalkspat knollenförmig ansetzt, mit dem dann der Knochen förmlich verschmilzt, so daß er sich nicht mehr davon trennen läßt. Der Knochen verliert dadurch seine natürliche Form und an seiner Stelle finden sich nur unförmliche Gebilde von kristallinischem Kalkspat. Derartigen Verunstaltungen sind die Gelenke vor allem ausgesetzt. So erscheinen bei dem vorliegenden Fossil die Zehen als rosenkranzförmige Bildungen, deren kuglige Verdickungen den unförmlich aufgetriebenen Gelenken zwischen den sonst unverändert dünn gebliebenen Mittelstücken der Phalangen entsprechen. Innerhalb solcher Kalkspatmassen lassen sich Knochengrenzen meist nicht mehr nachweisen.

Man glaubt mitunter in den zu Kalkspat umgewandelten Hand- oder Fußwurzeln noch die einzelnen Knöchelchen zu erkennen; doch sind es gewöhnlich einzelne Kalkspatkristalle, die eine solche Täuschung hervorrufen. Bei dem vorliegenden Stück ist u. a. die ganze Kreuzbeinregion mit den dazu gehörigen Teilen des Beckens in eine gleichmäßige kompakte Kalkspatmasse verwandelt, ebenso die beiden Fußwurzeln und die rechte Handwurzel nebst der Mittelhand. Auch innerhalb der Wirbelsäule lassen sich aus diesem Grunde nur wenig Einzelheiten mehr feststellen.

2. Pneumatische Knochen.

Soweit die Knochen des Skeletts selbst noch vorliegen, zeigen sie sämtlich auffallend weite Hohlräume in ihrem Innern, so daß alle Knochen äußerst dünnwandig sind. Durch jeden der langen Gliedmaßenknochen zieht sich ein ununterbrochener Kanal, selbst durch die sehr dünnen Phalangen, während die übrigen Knochen von einer weitmaschigen Spongiosa erfüllt sind. Solche pneumatischen Räume scheinen nur den Bauchrippen zu fehlen.

3. Schädel (Fig. 3).

Offenbar war der Kopf noch in natürlichem Zusammenhang mit den Halswirbeln erhalten gewesen, und zwar mit der linken Seite auf der ersten Phalange des linken Flugfingers liegend. Eine sonst unverständliche, hinten scharf umrandete Vertiefung auf der Kalkplatte im Anschluß an die Halswirbel muß als Umriß des Hinterkopfs angesehen werden; als Andeutung des Auges muß eine auffal-

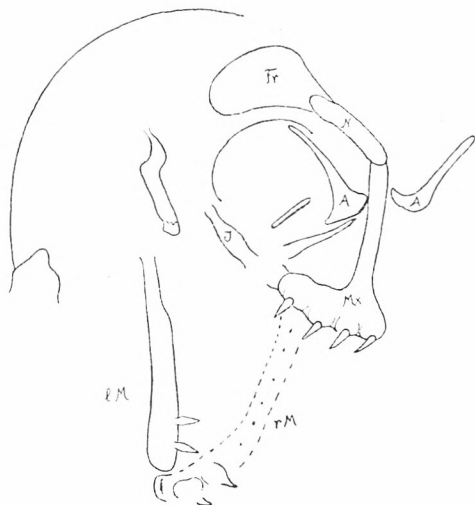


Fig. 3. Schädelknochen. *A* Adlacrymale. *Fr* Frontale. *J* Jugale. *lM* linker Unterkieferast von der Seite. *rM* rechter Unterkieferast von oben mit den Eindrücken von 8 Zähnen. *Mx* Maxillare mit 4 Zähnen. *N* Nasale.

lende runde Erhöhung gelten, die dorsal noch Spuren einiger Sklerotikalplatten zu zeigen scheint. Von Schädelknochen selbst sind nur ganz vereinzelt kleine Bruchstücke vorhanden, von denen zwei nach ihrer Lage als Teile des linken Jugale anzusehen sind, dazu zwei dreischenkligte Knochen, die die beiden Adlacrymalia (v. Huene) darstellen dürften. Von weiteren Schädelknochen sind nur Abdrücke vorhanden in Gestalt von scharf umgrenzten Mulden. Unter diesen sind mit aller Sicherheit Frontale, Nasale und Maxillare mit 4 Zähnen der linken Seite festzustellen, die noch zusammenhängend ihre natürliche Lage gegen die Orbita gewahrt haben. Sonst ist, etwas aus der ursprünglichen Lage verschoben, noch der Abdruck des linken Dentale mit den zwei vordersten Zähnen deutlich. Während dieser die Seitenansicht bietet, läßt sich, fast nur durch die Eindrücke der 8 Zahnspitzen kenntlich, der Bogen, den das rechte Dentale bildet, erkennen.

Eine Mulde von 20 mm Länge und 2.2 mm Höhe stellt den Abdruck der Außenwand des linken Unterkieferastes dar; es dürfte der größte Teil des Dentale sein, dessen hinteres Ende unvollständig ist; sein vorderster Teil zeigt sich ganz leicht abwärts gebogen, zugleich gegen die Symphyse zu stark einwärts gebogen. Die scharfen Eindrücke der Kronen von den zwei vordersten Zähnen sind erhalten, die als spitze, fast gerade Kegel von 0.4 mm Dicke an der Basis sich zu einer Höhe von 2.6 mm fast senkrecht aus dem Knochen erheben. Vor den Zähnen verlängert sich der Unterkiefer noch zu einem etwa 2 mm langen Symphysenteil. Wie stark die Einbiegung des Unterkiefers gegen die Symphyse zu ist, erkennt man sehr gut an den Spuren, die der rechte Unterkiefer auf der Platte hinterlassen hat. In unmittelbarem Zusammenhang mit dem Vorderende des linken Unterkiefers findet sich ein tiefer Eindruck, der den Symphysenrand des rechten Unterkiefers darstellt, daneben in entsprechender Entfernung als Spuren der zwei vordersten Zähne die tiefen Eindrücke ihrer Spitzen und neben diesen fast ebenso tiefe Grübchen, die einer Aufblähung um die Alveolen dieser beiden Zähne auf der lingualen Seite der Mandibel entsprechen dürften. Als Fortsetzung der Zahnreihe lassen sich noch 6 in etwa gleicher Entfernung voneinander befindliche nadelstichartige Eindrücke zum Teil von äußerster Feinheit bemerken, die eine nahezu gerade Reihe bilden,

die zwischen den zwei hinteren Zähnen des Maxillare endet. Es sind das zweifellos die Eindrücke der übrigen Zahnspitzen des rechten Unterkiefers, die in etwas verschiedener Höhe gelegen sein mußten. Von diesen 6 hinteren Zähnen ist am linken Unterkiefer keine Spur mehr nachzuweisen, auch ist nichts von einer Aufblähung ihrer Alveolen zu bemerken, die im Unterkiefer aber auch nicht auf der labialen Seite, die allein vorliegt, zu erwarten wäre. Die Symphyse des Unterkiefers ist etwa 5 mm von der geraden Linie entfernt, die durch die Spitzen der 6 hinteren Zähne festgelegt ist. Die beiden Unterkieferäste bilden daher vorn einen ziemlich breiten Bogen miteinander und sind nur in einer ganz kurzen Symphyse miteinander vereinigt, die vor dem ersten Zahn deutlich vorspringt. Es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß auch die beiden Zwischenkiefer eine breite abgerundete Schnauze miteinander bilden dürften. Von den bestimmbaren Knochen des Schädels ist der wichtigste und am deutlichsten erhaltene das linke Maxillare in einem sehr wahrscheinlich ganz vollständigen Abdruck seiner Außenseite. Es erscheint als eine ungefähr dreieckige, stark gewölbte Platte von 10 mm Länge, die dorsal in einen 9.5 mm hohen, 1—1.5 mm breiten, zungenförmigen, fast senkrecht stehenden Fortsatz ausläuft, der den Flugfinger überkreuzt. Die Entfernung seines Unterrandes bis zum Ende des Fortsatzes beträgt 15 mm. Senkrecht oder kaum merklich nach hinten geneigt stehen auf dem Unterrand in annähernd gleichen Abständen 4 schlanke, spitze, fast gerade Zähne von durchschnittlich 2 mm Höhe, die beiden mittleren unmerklich kräftiger als die äußeren. Ihre Alveolen bilden auf der Außenwand des Knochens kräftige Aufblähungen. Der vor dem aufsteigenden Fortsatz liegende Teil des Maxillare ist kürzer als der hintere, infolgedessen ist die am Hinterrand entstandene Einbuchtung des Maxillare, die den vorderen Teil der Präorbitallücke bildet, beträchtlich tiefer als die Einbuchtung des Vorderrandes, die die Nasenöffnung hinten begrenzt.

An das oberste Ende des Maxillarfortsatzes stößt ein von hinten her sich erstreckender schmaler zungenförmiger Abdruck eines Knochens von 10 mm Länge, des Nasale, der oberhalb der Orbita in einen ebenfalls etwa 10 mm langen, aber viel breiteren Abdruck eines Knochens übergeht, der eine große und sehr tiefe

Mulde in der Platte veranlaßt, und den ich für das kräftige, über die Orbita ragende Frontale ansehe. Ein dreischenkiger, tatsächlich vorhandener Knochen am oberen Vorderrand der Orbita ist wohl als Adlacrymale zu deuten; seinem unteren Schenkel kommt ein Knochen entgegen, der als der aufsteigende Ast des Jugale anzusehen ist, dessen Körper vielleicht durch das Bruchstück eines kräftigen Knochens am Unterrand der Orbita dargestellt wird. Ist die Deutung dieser Knochen richtig, dann sind sie sämtlich aus ihrer natürlichen Lage zueinander gar nicht oder nur ganz unbedeutend verschoben.

Der merkwürdigste unter diesen Schädelknochen ist das Maxillare, das auffallend kurz ist, nur 4 Zähne trägt und einen fast senkrecht aufsteigenden Fortsatz besitzt. Daß es sich nicht um ein Prämaxillare handeln kann, geht abgesehen von seiner Lage zu den anderen Knochen besonders daraus hervor, daß der Vorderrand eine deutliche Einbuchtung zeigt, die bei einem Prämaxillare nicht erklärlich wäre. Die übrigen Rhamphorhynchoidea, deren Schädelbau bekannt ist, zeigen sämtlich ein sehr viel längeres Maxillare mit 5—9 Zähnen und einen verhältnismäßig kurzen aufsteigenden Fortsatz, der in ausgesprochener Weise schräg nach hinten gerichtet ist. Diese Formen besitzen aber auch sämtlich eine bemerkenswert lange Schnauze und eine Präorbitallücke, die mindestens so lang, meist aber beträchtlich länger als hoch ist. Unser *Anurognathus* kann aber nur eine kurze, dabei aber verhältnismäßig hohe Präorbitallücke besessen haben, und auch die Nasenöffnung muß kurz und hoch gewesen sein. Es dürfte eine ausgesprochen kurz- und hochschnauzige Form gewesen sein, die nur 4 Zähne im Maxillare und wahrscheinlich wie die sämtlichen bekannten Rhamphorhynchoidea ebenfalls 4 Zähne im Prämaxillare gehabt hatte. Am nächsten von diesen steht dem *Anurognathus* wohl *Scaphognathus crassirostris* in dieser Beziehung mit nur 5 Maxillarzähnen, der ebenfalls nur aufrecht stehende Zähne in der breit abgerundeten Schnauze zeigt, was auch bei *Dimorphodon* der Fall ist. Doch ist auch bei diesen Formen die Verlängerung der Schnauze außerordentlich viel größer als bei *Anurognathus*. Bei den anderen Rhamphorhynchoidea endet die Schnauze spitz, und bei *Rhamphorhynchus* und *Dorygnathus* sind die vorderen Zähne mit der Spitze nach vorn gerichtet.

Der präorbitale Teil des Schädels, also die Schnauze von *Anurognathus* dürfte kaum die Länge des hinteren Schädels gehabt haben im Gegensatz zu allen anderen Pterosauriern, deren Schnauze den hinteren Schädel weit an Länge übertrifft, meist um das Doppelte (bei Pterodactyloidea oft noch länger). Nur bei *Scaphognathus* und *Campylognathus* (auch *Criorhynchus*) erreicht sie nicht die doppelte Länge (Arthaber 1919, Studien über Flugsaurier in Denkschr. Ak. Wiss. Wien Bd. 97 und Arthaber 1921, Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier in Paläont. Zeitschr. Bd. 4).

Alle die Annahmen, die ich mit der Gestalt des Maxillare bei *Anurognathus* glaube begründen zu können, werden nun durchaus bestätigt durch das, was über die Gestalt des Unterkiefers festgestellt werden kann. Auch die Ausmessungen des Unterkiefers und dessen Bezahnung lassen eine kurz-, aber breitschnauzige Form annehmen, die nicht mehr als 8 Zähne jederseits im Ober- und Unterkiefer besaß, die alle aufrecht in ungefähr gleicher Entfernung voneinander standen. Die vorderen Zähne waren nicht stärker als die hinteren im Gegensatz zu allen anderen Rhamphorhynchoidea. Zu den bekannteren Pterodactyloidea ergaben sich gar keine näheren Beziehungen.

So erscheint der Kopf von *Anurognathus* (Fig. 2) durchaus fremdartig unter den Pterosauriern, speziell auch unter den Rhamphorhynchoidea (*Ptenodracos* halte ich für jugendliche Exemplare mit noch nicht entwickelter Schnauze). Trotz seiner kurzen Schnauze erscheint der Schädel von *Anurognathus* aber doch verhältnismäßig sehr groß, besonders auch wegen seiner bedeutenden Höhe. Er ist so lang wie der Rumpf (bzw. Rumpfwirbelsäule), seine relative Länge ist also gleich 1 zu setzen, ein Verhältnis, das bei den meisten Rhamphorhynchoidea ungefähr das gleiche ist (1 bis 1.2); bei *Rhamph. longicaudus* beträgt sie 0.9, bei *Dimorphodon* 1.4; letzterer besitzt den relativ längsten Schädel unter allen Rhamphorhynchoidea. Bei *Pterodactylus* ist die relative Schädellänge 1.5—1.6 (*Pt. elegans* 1.1, *micronyx* 1.3, *longirostris* 1.9), bei *Pteranodon ingens* beträgt sie 2 (ohne den Hinterhauptskamm).

Eine relative Schädellänge, die der von *Anurognathus* ungefähr entspricht, besitzt von Vögeln u. a. die Lachmöve, Amsel,

Rabenkrähe, Schwarzspecht, Turmsegler. Auch unter den Chiropteren, die im allgemeinen einen relativ kurzen Schädel haben (0.4—0.7) gibt es Formen, die darin dem *Anurognathus* ähnlich werden, wie *Phyllostoma perspicillatum* mit einer Schädellänge von 0.9. Der Schädel dieser Art hat übrigens eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem des *Anurognathus*, was bei der Frage nach der Ernährungsweise dieser Form nicht übersehen werden darf.

4. Wirbelsäule (Fig. 4 und 5).

Die Wirbelsäule war ursprünglich in ungestörtem Zusammenhang vollständig erhalten gewesen, aber jetzt größtenteils nur als Abdruck in Form einer tiefen Rinne erkennbar; wo darin noch Reste der Wirbel vorhanden sind, bestehen sie aus kristallinischem Kalkspat; nur selten lassen sich noch einige Einzelheiten erkennen. Sie bestand vermutlich aus 36 Wirbeln, und zwar wahrscheinlich 8 Halswirbeln, deren letzter eine rudimentäre Rippe trägt, 10 Rückenwirbeln mit wohl entwickelten Rippen, 2 Lendenwirbeln mit kräftigen Querfortsätzen, wahrscheinlich 5 Sakralwirbeln und 11 Schwanzwirbeln.

Die Zahl der Halswirbel scheint bei den Pterosauria in der Regel 8 zu sein, mitunter werden 7 angegeben, bei *Pteranodon* 9. *Dimorphodon* und *Scaphognathus* besitzen 12, *Dorygnathus* und *Rhamphorhynchus* 13 Rückenwirbel, dazu 2 Lendenwirbel und 4 Sakralwirbel (*Rh. longicaudus* 3 oder 4). Während also *Anurognathus* vermutlich nur 17 Rumpfwirbel besitzt, haben die übrigen Rhamphorhynchoidea deren 18—19. Diese Anzahl scheint auch die Regel bei *Pterodactylus* zu sein, während *Nyctodactylus* nur 16, *Pteranodon* dagegen 22 Rumpfwirbel zeigen soll.

Die Halswirbel sind wie bei allen Pterosauria beträchtlich größer als die Rumpfwirbel, im Gegensatz zu diesen ohne erkennbaren oberen Dornfortsatz, die vorderen 5 mm hoch. Wie bei allen Rhamphorhynchoidea sind sie nicht länger als hoch im Gegensatz zu den Pterodactyloidea. Der Atlas war wohl dem der Krokodile ähnlich, wenigstens läßt sich dorsal der Abdruck einer den zweiten Halswirbel überdeckenden Spange erkennen, die eine der Postzygapophysen des oberen Bogens darstellen könnte. Ein schmaler ventraler Fortsatz am Atlas ist vielleicht als Hypapophyse zu deuten. Weitere Einzelheiten waren nicht zu ermitteln.

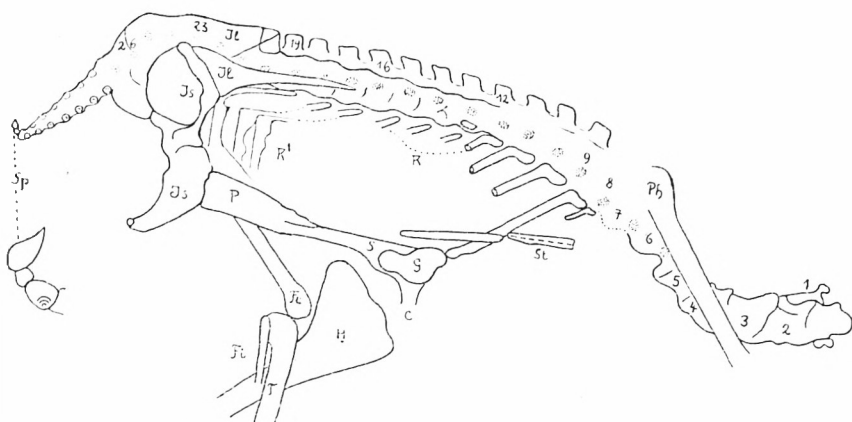


Fig. 4. Wirbelsäule und Rumpf. *C* Coracoid. *Fe* Femur. *Fi* Fibula. *G* Schultergelenk. *H* Humerus. *Il* Ilium. *Is* Ischium. *P* Pubis (Epipubis). *Ph* 1. Phalange des Flugfingers. *R* Rippen, proximal. *R'* Rippen, distale Verbreiterung. *S* Scapula. *Sp* Schwanzspitze, daneben vergrößert. *St* Sternum. *T* Tibia.

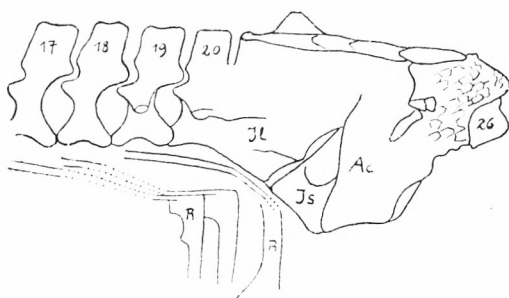


Fig. 5. Sakraler Teil des Rumpfes von der linken Seite (war in der Platte eingeleimt) nebst letzten Rippen. 17, 18 letzte Rückenwirbel. 19, 20 2 Lendenwirbel. 26 erster Schwanzwirbel. *Ac* Acetabulum. *Il* Ilium, acetabularer Teil. *Is* Ischium, ebenso. *R* Verbreiteter Teil der letzten 3 Rippen.

Von Halsrippen ist nichts zu sehen mit Ausnahme des letzten Halswirbels, der unverkennbar eine feine 3 mm lange doppelköpfige Rippe zeigt. Die gesamte Länge der 8 Halswirbel beträgt 28 mm, ihre relative Länge (Rumpf = 1) beträgt 0.62, bei den anderen Rhamphorhynchoidea 0.56—0.86, bei den Pterodactyloidea 0.9—1.9, bei den verglichenen Vögeln 0.9—1.5, bei Chiropteren 0.23—0.4.

Die darauf folgenden 12 Wirbel sind beträchtlich kleiner, sämtlich von ungefähr gleicher Größe und Gestalt, und nehmen von vorn nach hinten nur ganz unmerklich etwas an Größe ab; ihre Gesamtlänge beträgt 33 mm, von denen 5 mm auf die zwei Lendenwirbel kommen, ihre Höhe einschließlich des 1.9 mm hohen oberen Dornfortsatzes 5 mm. Dieser Dornfortsatz ist bei allen Rumpfwirbeln gleich hoch, bei den drei letzten quadratisch, bei den übrigen etwas nach hinten geneigt, stets etwa so lang als hoch. Die Wirbelkörper selbst sind offenbar sehr niedrig, so daß die Wirbel wesentlich aus den oberen Bogen bestehen. Das läßt sich aus den sehr weiten Intervertebrallücken schließen, die man an den Lendenwirbeln beobachten kann, bei denen noch die äußerste Knochenschicht vorhanden und noch nicht in Kalkspat verwandelt ist. Bei sämtlichen 10 Rückenwirbeln sind wenigstens proximale Teile von freien Rippen festzustellen, die sich bis zum ventralen Rand ihrer Wirbel verfolgen lassen. An den beiden Lendenwirbeln ist sehr deutlich ein kräftiger Querfortsatz zu beobachten.

Von Sakralwirbeln möchte ich 5 annehmen; sie sind aber sämtlich in der Masse reinen Kalkspats aufgelöst, die die Stelle der Beckenregion einnimmt. Von den einzelnen Wirbeln ist keine sichere Spur mehr aufzufinden, nur einige schwache narbenartige Eindrücke in der Mulde, die das Becken aufnahm, lassen sich vielleicht als Andeutungen von Querfortsätzen der Sakralwirbel ansehen und ihre Zahl auf 5 festsetzen. Sie nehmen zusammen eine Länge von 12 mm ein, so daß die gesamte Rumpflänge vom 1. Rückenwirbel bis zum letzten Sakralwirbel 45 mm mißt. Der dorsale Rand der oberen Dornfortsätze der Sakralwirbel liegt im gleichen Niveau wie der der Rücken- und Lendenwirbel.

Eine der auffallendsten Erscheinungen, die *Anurognathus* zeigt, ist der kurze, nur aus 11 Wirbeln bestehende Schwanz von

nur 14 mm Länge, während alle anderen Rhamphorhynchoidea sich gerade durch ihren langen wohlentwickelten Schwanz gegenüber den stummelschwänzigen Pterodactyloidea auszeichnen. Während aber bei diesen der Schwanzstummel stets sehr dünn und verhältnismäßig zart ist, zeichnet er sich bei *Anurognathus* durch seine kräftige kegelförmige Gestalt aus mit deutlichen oberen und unteren Apophysen. Es ist wohl als sicher anzunehmen, daß die Verkümmernng des Schwanzes bei *Anurognathus* unabhängig von den Pterodactyloidea eingetreten ist.

In der Kalkspatmasse, die an Stelle der Beckenregion noch vorhanden ist, ist der erste Schwanzwirbel noch zu erkennen als formloses Stückchen, das hinten an der Ventralseite des Kreuzbeins befestigt ist; hier ist der Schwanz unter einem Winkel von etwa 45° ventralwärts von der Rumpfwirbelsäule abgelenkt. Während dieser und der zweite Schwanzwirbel keine bemerkenswerten Eindrücke von Fortsätzen auf der Platte hinterlassen haben, ist von den darauf folgenden 7 Schwanzwirbeln jeder einzelne gekennzeichnet durch einen stärkeren ventralen und einen schwächeren dorsalen, warzenförmigen Fortsatz, die einen deutlichen Eindruck hinterlassen haben in Form von tieferen und seichter Grübchen in regelmäßigen Abständen. Die Gesamtlänge dieser 7 Schwanzwirbel beträgt 9.5 mm; dieser Teil des Schwanzes verjüngt sich nach hinten zu gleichmäßig. Beim ersten dieser 7 Wirbel beträgt seine Dicke noch 3 mm, beim letzten nur noch 1 mm. Die Reihen der dorsalen und ventralen Grübchen konvergieren nach hinten in ausgesprochener Weise, so daß sie sich zuletzt fast berühren. Dieser Schwanzstummel ist konisch, endet aber in einem kleinen aufwärts gekrümmten Häkchen, in welchem ich zwei weitere Wirbel zu erkennen glaube. Der vorletzte Wirbel ist von winziger Größe, der letzte aber wieder vergrößert, von herzförmiger Gestalt mit aufwärts gerichteter Spitze. So erinnert er etwas an das Pygostyl der Vögel, das aber als wohl entwickelter wichtiger Träger der Steuerfedern bei den Vögeln eine ganz andere Rolle spielt als der winzige einfache letzte Schwanzwirbel des *Anurognathus*, dem eine besondere Bedeutung nicht zugesprochen werden kann.

5. Rippen (Fig. 4 und 5).

Nur am letzten Halswirbel kann eine Rippe nachgewiesen werden von nur 3 mm Länge, sehr fein und deutlich doppelköpfig. An den sämtlichen 10 Brustwirbeln lassen sich Rippen oder deren Eindrücke wenigstens in Bruchstücken erkennen. Von ihnen ist nur die erste Rippe vollständig erkennbar; sie ist groß und kräftig, 15 mm lang, 1.3 mm breit, flach und nahezu gerade. Die folgenden nehmen allmählich an Stärke ab. Von ihnen sind nur proximale Teile zu beobachten. Die 4 ersten Brustwirbel besaßen, wie sich deutlich feststellen läßt, zweiköpfige Rippen; bei der ersten ist der Hals des Capitulum kurz und kräftig, bei den folgenden wird er länger und schlanker; an der 3. Rippe ist er 2.5 mm lang. Es scheint, daß auch noch einige der folgenden Rippen doppelköpfig waren; deutlich nachzuweisen sind bei ihnen nur proximale Teile des Rippenkörpers, die sich bei den 3 letzten Rippen bis zum unteren Hinterrande der Wirbel verfolgen lassen.

Die 10. Rippe bildet einen schlanken, zuerst geraden, hinten etwas gebogenen Stab von 7 mm Länge, der bis zum Beginn des Ischium sich erstreckt und dort plötzlich in eine ventralwärts verlaufende breite, äußerst dünne Platte von etwa 5 mm Länge übergeht, die unten breiter, aber undeutlich wird und sich im Gestein verliert. Ähnlich scheinen sich auch die beiden vorhergehenden Brustrippen zu verhalten. Denn parallel zu der breiten Platte der 10. Rippe finden sich vor ihr noch zwei weitere ähnliche Platten, deren oberer Rand einen sehr schlanken nach vorn gerichteten Stab entsendet, der, wie ich vermute, als das distale Ende des schlanken Teils der 8. und 9. Rippe anzusehen ist, deren ebenfalls vorhandener proximaler Teil die Richtung nach diesen merkwürdigen Platten nimmt. Diese sind in ihrem obersten Teile so breit (2 mm), daß sie aneinander stoßen, nach unten werden sie nur halb so breit und zeigen, besonders die vorderste, an ihrem Vorderrande einige Einbuchtungen. Sie liegen fast senkrecht zur Wirbelsäule; ihre ventrale Fortsetzung ist unbekannt. Ich vermute, daß es sich um die distalen Abschnitte der Rippen handelt, die hier plattenförmige Ausbildung erlangen, wie es in etwas weniger ausgesprochenem Grade bei der lebenden *Hatteria* zu beobachten ist. So werden ja auch, und wie ich mich überzeugt

habe, mit Recht die merkwürdigen zackigen Gebilde bei Rhamphorhynchus gedeutet.

Zwei Knochenbruchstücke, über die nichts bemerkenswertes zu sagen ist, dürften die einzigen Reste sein, die vom Sternum zu beobachten sind.

6. Schultergürtel (Fig. 4).

Vom Schultergürtel ist sehr deutlich das linke Schultergelenk festzustellen, das mit der daran hängenden Vorderextremität etwa 20 mm ventral- und kaudalwärts sich verschoben hat. Die Gelenkfläche selbst war durch Kalkspat deformiert; ihre Ränder sind aber unverändert und an den Wänden ist noch spongiöser Knochen sichtbar. Das Gelenk selbst ist 5 mm lang und 4.5 mm hoch. Vom Gelenk aus erstreckt sich ein kräftiger, tadellos erhaltener Knochen mit weiter pneumatischer Höhle nach hinten; er stellt offenbar die Scapula dar, deren deutlich konkave innere Seite jetzt auf der Platte frei gelegt ist. Aber vergebens bemühte ich mich, das hintere freie Ende dieser Scapula festzustellen. Anscheinend ohne jede Grenze geht dieser Knochen in einen ihm vom Becken her entgegen kommenden, ebenso starken Knochen über, der nur als Pubis (Epipubis) angesehen werden kann. Der ganze balkenförmige Knochenzug weist ja verschiedene Verletzungen auf, aber überall ist doch der Zusammenhang deutlich zu übersehen, und nirgends ist eine Stelle zu bemerken, die als Grenzmarke zwischen den von beiden Seiten her übereinander geschobenen Knochen angesehen werden könnte. Die Scapula ist auf keinen Fall kürzer als 13 mm. Sie besitzt am Rande des Gelenks eine Breite von 3 mm, weiter außen von $1\frac{1}{2}$ mm. Das Coracoid, dessen Beginn am Gelenk sichtbar ist, ist mit der Gegenplatte verloren gegangen, in der sich auch der rechte Schultergürtel befinden muß. So weit der Schultergürtel von *Anurognathus* sich beurteilen läßt, stimmt er mit dem der anderen Rhamphorhynchoidea überein.

7. Becken (Fig. 4 und 5).

Vom Becken ist der sakrale und acetabulare Teil zu einer kompakten durchscheinenden Masse von Kalkspat umgewandelt, der nur an einigen Stellen noch Reste von Knochen erkennen läßt.

Doch scheint die Oberfläche der linken Seite, die in die Mulde auf der Platte paßt, mit Ausnahme des ganz unkenntlichen Acetabulum die ursprüngliche Gestalt behalten zu haben.

Vom Acetabulum aus erstreckt sich das Ilium in der Höhe der Wirbelkörper gerade nach vorn in einen dreieckigen Fortsatz, der mit seiner spießartig verlängerten Spitze etwa bis zur Mitte des 9. Rückenwirbels reicht. Ein zweiter, kürzerer dorsaler Fortsatz des Ilium reicht bis zum Vorderrand des oberen Dornfortsatzes des zweiten Lendenwirbels, während der einspringende Winkel zwischen diesen beiden Fortsätzen des Vorderrandes bis etwa zum Hinterrand des 1. Sakralwirbels zu reichen scheint. Das Ilium scheint die sämtlichen Sakralwirbel und den Dornfortsatz des 2. Lendenwirbels von der Seite mantelförmig bis zum Dorsalrand ihrer oberen Dornfortsätze umhüllt zu haben. Den Dornfortsätzen schmiegte er sich eng an, so daß der dorsale Teil des Beckens ein kielförmiges Aussehen erhielt. Nur der Dorsalrand der oberen Dornfortsätze trennt noch die beiderseitigen Ilia voneinander. Der Mantel, den die beiden Ilia bildeten, scheint bis zum 1. Schwanzwirbel gereicht zu haben. Nur der präacetabulare untere Teil mit dem spießförmigen Fortsatz ist noch als Knochen vorhanden, sowie kleine Bruchstücke längs des Dorsalrandes der oberen Dornfortsätze und der fast gürtelförmige Mantel um die letzten Sakralwirbel. Dieser Teil der Oberfläche des Ilium bietet ein mosaikartiges Aussehen, das aber vielleicht der Umwandlung in Kalkspat zuzuschreiben ist. Eine derartige mantelartige Umhüllung des ganzen Sakrums bis zum Rand der Dornfortsätze findet sich in ganz ähnlicher Weise auch bei gewissen Vögeln, am auffallendsten etwa bei *Apteryx*. Unter den Pterosauria zeigt nur *Pteranodon* ein Ilium, das in seinem präacetabularen Teil einige Ähnlichkeit mit dem von *Anurognathus* besitzt, da auch hier zwei nach vorn gerichtete Fortsätze vorhanden sind; doch ist bei *Pteranodon* der obere ebenso lang wie der untere.

Nur die präacetabulare Naht zwischen Ilium und Ischium ist deutlich zu beobachten, und hier läßt sich auch beim Ischium noch der Knochen erkennen. Die ventralen Teile des Ischium sind nur in Abdrücken vorhanden, die zeigen, daß es sich als flache, ungefähr dreieckige Platte mit konkavem Hinterrand nach unten und rückwärts erstreckte, ohne daß die Symphyse beobachtet

werden konnte. Dieser flache Teil des Ischium hatte eine Länge von 8.5 mm bei einer Breite von 3 mm in seiner proximalen Hälfte. An den Vorderrand des flachen Teils des Ischium stößt mit einer in nicht sehr deutlichen Spuren sichtbaren Naht ein flacher, gerade nach vorn gerichteter Knochen, der stellenweise noch vorhanden ist und dann eine weitmaschige Spongiosa zeigt. Er entspricht dem Pubis (Epipubis) der Krokodile. Bei seinem Ansatz am Ischium 2.5 mm breit verjüngt er sich allmählich auf 1.5 mm und geht, wie oben erwähnt, unmerklich über in die ihm von vorn entgegenkommende Scapula; er muß mindestens eine Länge von 10 mm haben; sein vorderes Ende ist aber nicht festzustellen.

Das Ischium läßt sich auf das anderer Pterosaurier zurückführen, nur ist sein dorsaler Teil unterhalb des Acetabulum auffallend schmal und hoch; auch das Epipubis scheint noch in den Rahmen der bei Pterosauriern vorhandenen Ausbildungen zu fallen.

8. Bauchrippen (Fig. 1).

Ventral von Ischium und Pubis sind, regellos durcheinander geschoben, eine Anzahl von Bauchrippen zu erkennen. Jede bestand wie gewöhnlich nur aus dem winkelförmig geknickten Mittelstück und jederseits einer seitlichen Spange. Aus ihrer spärlichen Zahl läßt sich schließen, daß jedenfalls nicht mehr als 6 solcher Gastralia vorhanden waren. Sie sind wie der Schultergürtel ein Stück nach rückwärts verschoben. Diese Knochen sind ganz solid, und ihnen fehlt jede Spur einer Spongiosa bzw. pneumatische Räume, die sonst in fast allen Knochen sich finden.

Ich muß übrigens darauf aufmerksam machen, daß nicht nur in älteren Schriften über Pterosauria, sondern auch in allerneuesten Schriften die Bauchrippen (Gastralia, Parasternum) nicht genügend scharf von den wahren Rippen unterschieden werden. Letztere sind einschließlich des Sternum Anhangsgebilde der Wirbel, gehören daher zum Innenskelett und werden knorpelig angelegt. Die Bauchrippen sind dagegen reine Hautverknöcherungen, an denen niemals Knorpel auftritt, und die auch niemals mit den wahren Rippen des Innenskeletts in engere Verbindung treten, sondern nur oberflächlich ihnen aufliegen (Voeltzkow u. Döderlein 1901, Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen. Abhandl. Senckenberg. nat. Ges. Bd. 26, p. 315 u. 329). Die Homologie der Bauchrippen

und des Bauchpanzers der Stegocephalen habe ich an der Hand des in obiger Abhandlung abgebildeten Materials besonders von *Archegosaurus* und *Hatteria* (l. c. 1901, Taf. 31) zuerst festgestellt und Dezember 1889 veröffentlicht (Steinmann u. Döderlein 1890, Elemente der Paläontologie, p. 600, 618, 620, Fig. 759). G. Baur hatte noch vor dem Erscheinen dieses Lehrbuchs unter anderem auch diese Tatsache, die ich ihm bei seinem Besuche in Straßburg unter Vorlegung meines Materials mitgeteilt hatte, veröffentlicht (1889, Amer. Journ. Sc. and Arts, Vol. 37, p. 312).

In meinen beiden oben erwähnten Schriften gab ich Abbildungen der Bauchrippen eines schönen Exemplars von *Pterodactylus spectabilis* aus der Beneckeschen Sammlung in Straßburg (1890, l. c., Fig. 796; 1901, l. c., Taf. 26, Fig. 5). Die Bauchrippen der Pterosaurier sind stets spangenförmig mit spitzen Enden. Die bei verschiedenen Pterosauriern beobachteten platten gezackten oder gezähnten Gebilde sind die distalen Teile der wahren Rippen wie bei *Hatteria*, die zum Teil noch aus Knorpel bestanden haben dürften und nur gering verkalkt waren, und haben mit Bauchrippen (parasternale Elemente) nichts zu tun.

9. Vorderextremität (Fig. 6).

Das Skelett beider Vorderextremitäten ist ziemlich vollständig und im Zusammenhang erhalten, und nur die äußeren Flugfingerphalangen fehlen. Doch sind die Gelenke vielfach durch Kalkspat so zerstört, daß hier oft die Umrisse der Knochen nicht mehr kenntlich sind.

Der linke Humerus ist fast vollständig erhalten; er ist 31 mm lang, sein proximales Ende ist etwa 10 mm breit, sein distales 6 mm; der Schaft ist in der Mitte 2 mm dick. Es ist der kräftigste Knochen des ganzen Skeletts. Der Humerus ist bei *Anurognathus* verhältnismäßig viel länger als bei irgend einem der übrigen Pterosaurier. Seine relative Länge beträgt 0.69 (Rumpf = 1), während sie bei den übrigen Rhamphorhynchoidea zwischen 0.4 (*Rhamphorhynchus* und *Dorygnathus*) und 0.54 (*Dimorphodon*) schwankt. Bei Pterodactyloidea beträgt sie 0.5—0.62, bei den meisten Vögeln und Chiroptera 0.6—1.2. Aber zwei der vorzüglichsten Flieger zeigen Extreme, *Cypselus* 0.35 und *Diomedea* 1.5.

Die Breite des Humerus bei *Anurognathus* nahe dem Schultergelenk ist kaum der dritte Teil seiner Länge, wie das nur bei *Dimorphodon* und einigen Arten von *Pterodactylus* der Fall ist, während sie bei allen übrigen Pterosauria mehr als $\frac{2}{5}$ der Länge beträgt infolge mächtiger Entfaltung der Muskelleisten, bei den Arten von *Rhamphorhynchus* sogar über die Hälfte der Länge des Humerus.

Radius und Ulna erscheinen gleich lang und gleich dick, in ihrer ganzen Länge nahe aneinander geschmiegt. Der Radius ist 46 mm lang, am proximalen Ende sind beide zusammen 5.5 mm breit, am distalen 6.5 mm, in der Mitte ihrer Länge erreichen sie eine Breite von 2.5 mm, jeder von ihnen ist hier 1.1 mm breit; das distale Ende des Radius ist verbreitert, das der Ulna kugelförmig. Die Länge des Radius übertrifft die des Humerus um die Hälfte, ungefähr wie bei den meisten anderen Pterosauriern, bei *Scaphognathus* mißt der Unterarm fast das Doppelte des Humerus, während er bei *Dimorphodon*, *Campylognathus* und *Pterodactylus scolopaciceps* nur wenig länger ist als dieser. Bei den Vögeln ist er meist ein wenig länger, manchmal etwas kürzer als der Humerus, bei *Cypselus* und den Chiropteren ungefähr um die Hälfte länger. *Anurognathus* hat unter allen Pterosauriern den relativ längsten Radius; er ist so lang wie der Rumpf, bei den übrigen Pterosauriern mißt er 0.6—0.9 (Rumpf = 1).

Der Carpus von *Anurognathus* ist 5 mm breit, auf der radialen Seite 3 mm lang, auf der ulnaren 4 mm. Nach den Eindrücken zu schließen, die die auf der rechten Hand fehlenden Carpalia hinterlassen haben, war ein großes distales Carpale vorhanden, das allein sämtliche 4 Metacarpalia trägt, und das von Radius und Ulna durch zwei niedere, nebeneinander liegende proximale Carpalia getrennt ist. Auf der radialen Seite des großen distalen

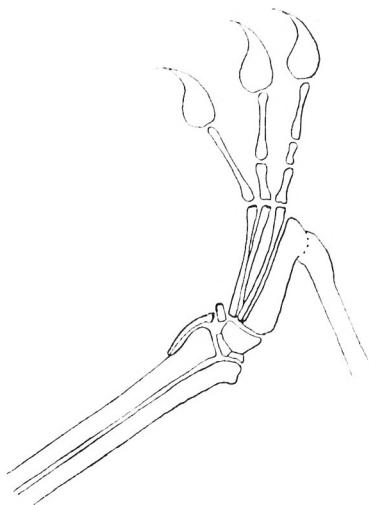


Fig. 6. Linke Hand.

Carpale ist ein kleines, frei vorstehendes Carpale vorhanden, an das der dünne, am freien Ende abgestutzte und etwas gebogene Spannknochen sich stützt, der sich in seiner ganzen Länge von 6.7 mm dem Ende des Radius anlegt.

Der Carpus von *Anurognathus* hat daher etwa den gleichen Bau, wie ihn für *Dorygnathus* Stieler (1922, Naturwiss. Wochenschrift, p. 276, Fig. 3) darstellt. Der Spannknochen ist wie bei allen Rhamphorhynchoidea sehr kurz und stumpf, während er bei allen Pterodactyloidea viel länger wird und spitz endet. Bei einigen Arten (z. B. *Pterodactylus suevicus*) soll er aus zwei getrennten Knochen bestehen, von denen der proximale kurz, der distale lang und spitz ist, der damit dem einfachen Spannknochen anderer Pterodactyloidea gleicht. Sollte nun dieser proximale Spannknochen nicht vielleicht das Carpale darstellen, das bei unserem *Anurognathus* an der linken Hand deutlich aus der Reihe der übrigen Carpalia herausragt und als Träger des wahren Spannknochens dient? Diese Ansicht könnte eine Unterstützung erfahren durch das Verhalten des Spannknochens an der rechten Hand von *Anurognathus*, dessen Carpus hier durch Kalkspat völlig unkenntlich ist. Neben dieser Kalkspatmasse liegt nun deutlich an der Stelle, wo der Spannknochen zu erwarten ist, ein stabförmiger Knochen von 3.5 mm Länge, und an seinem Ende ist der Abdruck des wahren Spannknochens zu sehen, der dem der linken Hand völlig gleicht. Dieser Spannknochen hat sich mit dem ihn tragenden Knochen offenbar aus dem Verband des übrigen Carpus gelöst und wurde etwas zur Seite geschoben. Ob nun dieser Knochenstab, der hier den Spannknochen trägt, dem Carpale der linken Hand entspricht, das dort als dessen Träger auftritt, ist nur deshalb zweifelhaft, weil er beträchtlich länger ist. Um aber zu einer sicheren Aufklärung zu kommen, dazu ist das Exemplar nicht geeignet.

Von verschiedenen Autoren wird heute noch der Spannknochen der Pterosaurier als der 1. Finger angesehen und folglich der Flugfinger als der 5. Finger betrachtet, eine Ansicht, die ich früher selbst vertreten hatte. Ich bin aber heute überzeugt, daß der Spannknochen als eine Neuerwerbung zu betrachten ist, und daß der Flugfinger als der 4. Finger anzusehen ist. Ich habe selbst (1890, Steinmann und Döderlein, Elemente der Paläont.,

p. 599) darauf hingewiesen, wie charakteristisch die Phalangenzahl für die verschiedenen Gruppen der Tetrapoda ist. Sie ist auch sehr konstant, und ich habe die Überzeugung, daß die sämtlichen Formen, deren Phalangenzahl auf die Formel 2, 3, 4, 5, 3 (4) zurückzuführen ist, eine geschlossene natürliche Gruppe bilden, und daß die Feststellung der Phalangenzahl unter den sogenannten Theromorpha z. B. von außerordentlicher systematischer Bedeutung sein würde. Abweichungen von der typischen Phalangenzahl treten nur unter ganz besonderen Umständen ein: Hyperphalangie wohl nur bei ausgesprochenen Wassertieren zur Ausbildung von Schwimmfüßen; Reduktion der Phalangenzahl bei Verkümmerung der Füße oder Zehen.

Für die Rhynchocephalia, Lacertilia und Archosauria incl. Aves ist die Formel 2, 3, 4, 5, 3 (4) typisch. Unter den Archosauria herrscht große Neigung zur Verkümmerung der 5., oft auch der 4. Zehe, wobei zunächst die Ausbildung der Hornkralle aufhört. Bei Crocodilia soll die 4. Zehe vorn und hinten nur noch 4 statt 5 Phalangen zeigen. Die Angabe ist unrichtig; es ist das nur bei Museums-Skeletten der Fall. Ich habe bisher aber noch bei jedem Krokodil, das ich daraufhin untersuchte, gleichgiltig von welcher Größe, sowohl an Vorder- wie an Hinterfüßen die sämtlichen 5 Phalangen der 4. Zehe nachweisen können, die letzte Phalange allerdings nicht mehr verknöchert, sondern in knorpeligem Zustand.

Es würde mir nach dem vorhergehenden ganz unverständlich sein, anzunehmen, daß bei der Pterosaurierhand an den 3 wohl entwickelten, noch mit kräftigen Krallen versehenen Fingern je eine Phalange spurlos verschwunden sei, was angenommen werden müßte, wenn diese den 2., 3. und 4. Finger darstellen, und daß dazu obendrein am 5. Finger, nachdem er als erstes Zeichen einer Verkümmerung die Hornkralle eingebüßt hat, eine überzählige Phalange sich eingestellt habe. Und das müßte alles geschehen, nur um den rätselhaften Spannknochen für ein Homologon des Daumens halten zu können.

Die dicht aneinander gedrängten Metacarpalia von *Anurognathus* sind 10.5 mm lang; die drei ersten sind sehr schlank und nehmen in ihrer Mitte zusammen nur eine Breite von 2.6 mm ein, an ihrem distalen Ende, das bei allen verbreitert ist, eine

solche von 4 mm. Das Metacarpale des Flugfingers ist am proximalen Ende 3 mm breit und verschmälert sich etwas in der Mitte, die Umrisse des distalen Endes sind nicht festzustellen. Die Mittelhand ist bei der neuen Art kürzer als bei irgend einer anderen Art der Pterosaurier. Der Radius ist 4.4 mal so lang, während er bei den übrigen Rhamphorhynchoidea nur 2.3—3.5 mal so lang ist wie die Mittelhand. Bei den Arten von *Pterodactylus* ist das Verhältnis gar nur 0.8—1.4 und bei *Pteranodon ingens* nur 0.6.

Die erste Phalange des ersten Fingers ist 8 mm lang, die zwei ersten Phalangen des zweiten Fingers haben 3 und 6 mm, die drei ersten Phalangen des dritten Fingers haben 3, 2, 6 mm. Die Endphalange wahrscheinlich an allen 3 Fingern ist 7 mm lang, stark gekrümmt mit langer feiner Spitze, an der Basis 3 mm hoch und stark komprimiert. Die letzte Phalange, abgesehen von der Endphalange, ist stets die längste, was wohl bei allen Pterosauriern der Fall sein dürfte.

Bei *Anurognathus* sind die sämtlichen Krallenfinger beträchtlich länger als die Metacarpalia, der dritte von ihnen übertrifft sie um $\frac{3}{4}$ ihrer Länge. Bei den übrigen Rhamphorhynchoidea ist nur dieser dritte Krallenfinger etwas länger als die Metacarpalia, der erste ist stets beträchtlich kürzer. Bei allen Pterodactyloidea sind sie ja alle viel kürzer als die verlängerten Metacarpalia. Ausnehmend mächtig sind die drei Krallenphalangen bei *Anurognathus* und zwar sehr viel größer im Verhältnis als bei irgend einem anderen Pterosaurier, was auf Hornkrallen von ganz ungewöhnlicher Mächtigkeit schließen läßt. Spuren der Hornkrallen habe ich übrigens noch bei keinem Pterosaurier beobachten können, auch nicht bei dem bekannten Zittelschen Flügel von *Rhamphorhynchus*.

10. Flugfinger (Fig. 1 und 2, vgl. Tabelle).

Die erste Phalange des Flugfingers ist bei *Anurognathus* auf beiden Seiten sehr schön erhalten als schlanker, kaum merklich gebogener Knochen von 59 mm Länge, in seiner Mitte 1.4 mm dick. Sie ist der ganzen Länge nach hohl, die Enden verbreitert, deren Umrisse aber undeutlich. Ihre relative Länge beträgt 1.3 (Rumpf = 1) ähnlich wie bei *Campylognathus Zitteli*, *Rhampho-*

rhynchus kokeni und *Pteranodon ingens*, während sie bei den übrigen Pterosauria geringer ist (0.5—1.1).

Von der zweiten Phalange ist nur links ein 12 mm langes Stückchen erhalten, von dem übrigen Teil des Flugfingers fehlt jede Spur. Ich habe nun versucht, ob sich nicht durch Vergleich mit den anderen Arten eine Regel ergibt, nach der die Gesamtlänge des Flugfingers von *Anurognathus* mit einiger Wahrscheinlichkeit sich berechnen läßt, und glaube, daß es mir gelungen ist.

Danach lassen sich unter den Rhamphorhynchoidea zwei Gruppen annehmen, bei deren erster, aus den kurzflügeligen Gattungen *Dimorphodon*, *Dorygnathus* und *Scaphognathus* bestehend, die erste Phalange des Flugfingers kürzer ist als zwei Dritteile des Rumpfes (relative Länge 0.5—0.6); bei ihnen ist der ganze Flugfinger 4.4—4.7 mal so lang als seine erste Phalange, seine zweite und seine dritte Phalange sind beträchtlich länger (mindestens 15 %) als die erste, und auch die Endphalange ist länger oder fast so lang wie die erste.

Zur zweiten Gruppe, die die Langflügler umfaßt, gehören die Arten von *Rhamphorhynchus* und *Campylognathus*, deren 1. Phalange länger ist als zwei Dritteile der Rumpflänge (0.9—1.4). Bei ihnen erreicht der ganze Flugfinger nur das 3.5—3.8 fache seiner 1. Phalange; die 2. kann ein wenig länger sein, die dritte und vierte ist stets kürzer. Hieher gehört jedenfalls auch *Anurognathus*, und sein Flugfinger dürfte daher etwa 3.7 mal so lang gewesen sein wie seine 1. Phalange, also etwa 218 mm.

Dieser zweiten Gruppe, den langflügeligen Rhamphorhynchoidea ähnlich verhalten sich auch sämtliche Pterodactyloidea, deren erste Phalange stets eine relative Länge von wenigstens 0.7 hat. Diejenigen Arten von *Pterodactylus*, deren 1. Phalange kürzer ist als der Rumpf (*Pt. elegans*, *spectabilis*, *scolopaciceps*, *longirostris*, *kochi*), besitzen einen Flugfinger, der das 3.2—3.4 fache der ersten Phalange, und dessen Endphalange davon das 0.6 bis 0.7 fache mißt; bei anderen Arten, deren 1. Phalange so lang oder länger ist als der Rumpf (*Pt. micronyx*, *longicollum*), beträgt die Länge des ganzen Flugfingers das 2.4—2.6 fache seiner 1. Phalange, und seine Endphalange mißt nur das 0.4 fache von dieser. Ähnlich diesen letzteren verhält sich auch *Pteranodon ingens*, dessen Flugfinger das 2.8 fache der ersten Phalange mißt.

II. Flugfertigkeit (vgl. Tabelle).

Um die Leistungsfähigkeit der Flügel von *Anurognathus* zu beurteilen, kann man die relative Länge des ganzen ausgestreckten Flügels vom Schultergelenk bis zur Spitze des Flugfingers, die 6.8 beträgt (Rumpf = 1), in Vergleich mit anderen Fliegern bringen. Fast die gleiche relative Länge (6.7) kann für *Campylognathus Zitteli* angenommen werden, der bisher unter allen Pterosauriern die längsten Flügel besaß. Bei *Rhamphorhynchus kokeni* ergibt sich 5.9 als Flügellänge, für *Rhamph. gemmingi* und *Campylognathus liasicus* etwa 5, bei den übrigen Rhamphorhynchoidea (*Rhamph. longicaudus*, *Dimorphodon*, *Dorygnathus* und *Scaphognathus*) 4.2—4.5, nur für das Wiener Exemplar von *Dorygnathus* 3.6. Bei den verschiedenen Arten von *Pterodactylus* beträgt die relative Flügellänge 4.2—5, bei *Pteranodon ingens* 6.2.

Unter den Chiropteren findet sich bei *Pteropus edwardsi* und *Phyllostoma perspicillatum* eine relative Flügellänge von 5.3, *Vespertilio murinus* 4.2, *Vesperugo noctula* 4.3. Unter einer Anzahl von Vögeln stellte ich die größte Flügellänge (Schultergelenk bis Spitze der Schwungfedern) fest bei *Caprimulgus* mit 7.2, *Sterna hirundo* 6.7, *Larus ridibundus* und *Sarcorhamphus gryphus* 6.4, *Falco subbuteo* und *Cypselus* 6, *Haliaetus*, *Astur*, *Diomedea* 5.4—5.7, *Corvus corone* 5, *Columba palumbus*, *Dryocopus martius*, *Scolopax* 4.4—4.7, *Turdus merula*, *Tetrao urogallus* und *Cormoranus carbo* 3.7—3.9, *Anas boschas* und *Mergus merganser* 3—3.1. Für *Archaeopteryx* fand ich ebenfalls 3.

Über die Breite der Flügel bei den Pterosauria, die für die Beurteilung der Flugfertigkeit doch eine hervorragende Rolle spielt, wissen wir nur, daß die von *Rhamphorhynchus gemmingi* (inkl. *Rh. phyllurus*) schmal sind wie bei *Cypselus*. Über die sämtlichen anderen Arten mangelt es an jeder sicheren Kenntnis. Wir müssen daher die Beurteilung lediglich auf die Flügellänge stützen.

Es ist nun interessant, festzustellen, daß, wenn nur die relative Flügellänge in Betracht gezogen wird, kein Anlaß vorliegt, die Arten der Gattung *Pterodactylus* als ungeschicktere Flieger aufzufassen wie die der Gattung *Rhamphorhynchus* (*Rh. kokeni* ausgenommen). Wir treffen in beiden Gattungen die Flügellänge 4—5. Dieselbe relative Flügellänge besitzt überhaupt die große

Menge der Pterosaurier und ebenso eine große Anzahl gutfliegender Vögel und wohl auch die große Menge der Chiroptera. *Pteranodon* erreicht die Flügellänge von Seglern, Falken, Kondor, Möven, während *Campylognathus Zitteli* und *Anurognathus* die größte Flügellänge unter den Pterosauria besitzen, damit den Seeschwalben gleichkommen und nur wenig hinter den Nachtschwalben zurückbleiben.

Ein etwas anderes, vielleicht noch treffenderes Bild erhält man, wenn man nicht die ganze Flügellänge, sondern nur den äußeren Abschnitt der Flügel zum Vergleich herbeizieht, der in der Ruhe gegen den Unterarm eingeklappt und bei den Vögeln als „Fittich“ bezeichnet wird. Er umfaßt bei Vögeln und Chiroptera die ganze Hand einschließlich des Metacarpus, bei den Pterosauriern besteht er nur aus dem Flugfinger, da hier der Metacarpus praktisch nur zur geradlinigen Verlängerung des Unterarms dient, gegen den er sich auch nur unbedeutend bewegen kann. Die Annahme, daß der Metacarpus fast in einen rechten Winkel zum Unterarm sich stellt, wie sie in neuesten Darstellungen von Pterosauriern sich findet, muß ich für unnatürlich halten.

Berücksichtigt man also nur die relative Länge des Flugfingers bzw. des Fittichs (Rumpf = 1), so erhält man wieder für *Anurognathus* und *Campylognathus Zitteli* die höchsten Werte (5.1—5.3) unter den Pterosauriern, die der Fittichlänge von *Cypselus* und *Caprimulgus* (5) entsprechen. *Rhamphorhynchus kokeni* nähert sich *Sterna* (4.6); *Rhamph. gemmingi*, *Camp. liasicus* und *Pteranodon* mit 3.8—3.9 nähern sich *Falco subbuteo* und *Larus ridibundus* (4.1), hinter denen die sämtlichen übrigen Raubvögel, Rabenkrähen und Schwarzspecht mit 3.3—3.8 etwas zurückbleiben. *Dimorphodon*, *Scaphognathus* und *Rhamph. longicaudus* sowie sämtliche Arten von *Pterodactylus* mit 2.4—2.9 kommen den Tauben und Schnepfen nahe (3), sowie den Chiropteren *Pteropus* und *Phyllostoma*. Eine geringere Flugfingerlänge findet sich bei Pterosauriern nicht mehr. Die übrigen Vögel und Chiropteren zeigen 2.2—2.4, die Entenvögel 1.8—1.9, *Archaeopteryx* 1.7. Hier kommt also die Überlegenheit von *Rhamphorhynchus gemmingi* über sämtliche Arten von *Pterodactylus* zum Ausdruck; dagegen kommt *Diomedea* nicht zu ihrem Recht. Dies ist aber auch die einzige

von allen hier berücksichtigten Formen, deren Fittichlänge kürzer ist als der proximale Teil des Flügels.

Es ist interessant, auch dies Verhältnis zu beleuchten. Nimmt man hier als Einheit den proximalen Teil des Flügels, so ergibt sich als relative Länge des Fittichs beim Albatros 0.8, für alle übrigen Vögel 1.4—2.4, nur *Cypselus* zeigt 5.7; *Archaeopteryx* 1.4, alle Chiroptera 1—1.2; sämtliche Pterodactyloidea einschließlich Pteranodon 1.2—1.6; alle Rhamphorhynchoidea ergeben höhere Zahlen, nämlich *Dimorphodon*, *Dorygnathus* und *Scaphognathus* 1.7—2; die übrigen Rhamphorhynchoidea 2.3—2.9, nur *Rhamph. gemmingi* 3.2 und *Camp. Zitteli* 3.7.

12. Hinterextremität (Fig. 7).

Auch das Skelett der Hinterextremitäten von *Anurognathus* läßt sich fast vollständig im Zusammenhang feststellen; doch sind auch hier die Gelenke mehr oder weniger zerstört.

Das Femur dürfte etwa 27 mm lang gewesen sein; auf beiden Seiten ist die proximale Hälfte nicht mehr zu beobachten; in der Mitte war es 1.5 mm dick, am distalen Ende 4 mm. Es ist verhältnismäßig lang unter den Pterosauriern mit 0.6 relativer Länge (Rumpf = 1). Die meisten Arten von *Pterodactylus* nähern sich dieser Größe, eine einzige *Pt. longicollum* hat ein längeres Femur von 0.7; bei sämtlichen Rhamphorhynchoidea ist es wesentlich kürzer; bei *Dorygnathus* und bei allen Arten von *Rhamphorhynchus* ist es besonders kurz (0.3—0.36). Unter den in Betracht gezogenen Vögeln finden sich derartige kurze Femora, wie sie *Rhamphorhynchus* hat, nur bei Schwimmvögeln (Enten, Albatros, Kormoran, Seeschwalbe), während sie bei Landvögeln meist dem von *Anurognathus* und *Pterodactylus* nahe kommen (0.5—0.8). Dasselbe gilt auch von den Chiroptera.

Die Tibia von *Anurognathus* war 39 mm lang, in der Mitte ist sie 1.3 mm dick; ihrem proximalen Ende angeschmiegt ist auf eine Länge von 7.7 mm der Abdruck einer sehr dünnen Fibula zu erkennen. Bei sämtlichen Pterosauriern ist die Tibia länger als das Femur im Verhältnis von 1.2—1.6; bei *Anurognathus* ist dies Verhältnis 1.4. Auch bei den Vögeln ist die Tibia stets länger, aber bei den Schwimmvögeln um mehr als die Hälfte, bei

den anderen meist um weniger. Bei den Chiroptera ist sie so lang oder unbedeutend länger als das Femur.

Über die Zahl und Anordnung der Tarsalia ist nichts mehr festzustellen; die erkennbaren Umrisse scheinen die von Kalkspatkrystallen, nicht die der Tarsalia zu sein.

Anurognathus besitzt 5 wohlentwickelte Zehen. Die Metatarsalia der vier ersten Zehen sind lange, sehr schlanke hohle Röhrrchen mit etwas verbreiterten Enden, die mittleren 18 mm lang, die äußeren etwas kürzer; sie liegen anscheinend in einer Ebene (bildeten aber wahrscheinlich einen flachen Bogen), ihrer ganzen Länge nach dicht zu einem Bündel aneinander gedrängt und nehmen in ihrer Mitte zusammen eine Breite von 2.7 mm ein, am distalen Ende, wo sie sich etwas auseinander spreizen, eine solche von 5.5 mm. Das 5. Metatarsale ist von seiner Basis an von den anderen abgespreizt; es ist kurz und sehr dick, 4.5 mm lang, am proximalen Ende 2 mm breit, in der Mitte 0.8 mm, am distalen Ende 1.5 mm breit.

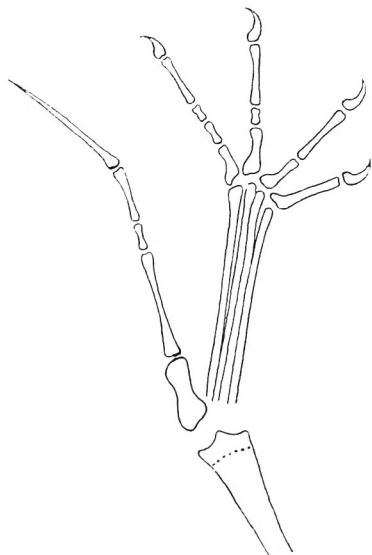


Fig. 7. Rechter Hinterfuß. Die proximalen Tarsalia sind wahrscheinlich mit der Tibia vereinigt, die distalen waren unkenntlich.

Die Länge des Metatarsus ist bei allen Pterosauriern beträchtlich geringer als die des Femur, bei den meisten Formen 0.4–0.6 (Femur = 1), bei *Pter. micronyx* und *longicollum* noch kürzer (0.3). Nur die Arten von *Rhamphorhynchus* besitzen einen verhältnismäßig langen Metatarsus (0.74–0.8). Ihnen nähert sich in dieser Beziehung *Anurognathus* mit 0.67. Bei den Vögeln ist der Lauf fast durchgehends länger als bei den Pterosauria der Metatarsus, meist 0.7–1.3; bei *Tetrao* ist er nur 0.6. Bei Chiroptera ist der Metatarsus sehr kurz (0.2).

Während die 4 Metatarsalia an beiden Füßen von *Anurognathus* eng aneinander gedrängt sind, sind die Zehen selbst weit

voneinander gespreizt, mit 2, 3, 4, 5, 4 Phalangen. Die Krallenphalangen sind etwa 3 mm lang; die vorletzte Phalange ist an allen bekrallten Zehen weitaus die längste wie an den Vorderextremitäten. Die 1. Zehe hat eine Länge von 9 mm, die anderen nehmen an Länge gleichmäßig zu, so daß die 4. etwa 14 mm mißt. Diese ist also kürzer als der Metatarsus, was bei Pterosauria die Regel zu sein scheint; bei Pteranodon ist sie gleich lang. Unter den Vögeln ist fast nur bei Schwimmvögeln die längste Zehe beträchtlich länger als der Lauf.

Die Länge der Phalangen an den einzelnen Zehen ist folgende in mm:

1. Zehe 6, 3 = 9 mm,
2. Zehe 3, 5.5, 3 = 11.5 mm,
3. Zehe 3, 2, 5.5, 3 = 13.5 mm,
4. Zehe 3.5, 2, 1.5, 4.5, 3 = 14.5 mm,
5. Zehe 9, 2.5, 4.5, 12 = 28 mm.

Die 5. Zehe ist mit ihrem Metatarsale weit abgespreizt von den übrigen Zehen. Ihre Endphalange ist krallenlos und läuft in einen lang ausgezogenen, leicht gebogenen, äußerst dünnen Stachel aus. Diese Endphalange ist etwas abgebogen von dem sonst gerade verlaufenden Finger. Die 2. kurze Phalange überkreuzt auf der Platte den Flugfinger und ist weggebrochen. Es könnte bestritten werden, ob eine solche wirklich vorhanden war, oder ob an dieser Stelle das Gelenk zwischen der 1. und 2. Phalange besonders ausgedehnt war. Doch läßt sich deutlich in diesem anscheinend verlängerten Gelenk eine Einschnürung beobachten, die es höchst wahrscheinlich macht, daß tatsächlich hier eine besondere kurze Phalange, wie sie auch an den anderen Zehen vorkommt, vorhanden gewesen war. Am linken Fuß fehlt diese 5. Zehe; es war davon nur das Metatarsale in situ und einzelne Trümmer der langen Phalangen zu beobachten.

Anurognathus ist unter allen Pterosauriern ausgezeichnet durch die ungewöhnliche Länge seiner 5. Zehe, die (ohne Metatarsale) doppelt so lang wird wie die längste der anderen Zehen. Dazu kommt noch die interessante Tatsache, daß sie noch die ursprünglichen 4 Phalangen besitzt wie bei den Rhynchocephalen und Lacertiliern. Die übrigen Rhamphorhynchoidea besitzen gleichfalls eine verhältnismäßig gut entwickelte 5. Zehe, die aber bei

keiner Art mehr als 2 Phalangen besitzt. Auch keine erreicht annähernd die relative Länge dieser Zehe bei *Anurognathus*. Sehr gut entwickelt ist sie bei *Dimorphodon* und *Dorygnathus*; recht kurz ist sie bei *Campylognathus*. Bei den Pterodactyloidea ist sie stets verkümmert und zeigt nur noch eine winzige Phalange.

Sehr bezeichnend für den Fuß von *Anurognathus* ist es, daß die 4 ersten, besonders langen und dünnen Metatarsalia der ganzen Länge nach zu einem Bündel dicht aneinander gedrängt sind und so einen kompakten, schmalen, wahrscheinlich etwas gewölbten Mittelfuß bilden, dessen einzelne Komponenten gegeneinander kaum beweglich waren; die Zehen dagegen sind auffallend gespreizt. Dieser Teil des Hinterfußes erweckt den Eindruck eines digitigraden Fußes, der infolge der Länge und Schmalheit des Metatarsus sich schon einigermaßen zum Springen, bzw. Abschnellen vom festen Boden eignet, um so mehr, als Femur und Tibia auch verhältnismäßig lang sind. Ganz ähnlich gebaut, besonders auch in den Längenverhältnissen auffallend übereinstimmend, ist u. a. das Hinterbein von *Dipodomys kolticus*, einem Springmaus-ähnlichen Nagetier aus der Familie der Geomyidae. Die relativen Längen der einzelnen Beinabschnitte (Femur = 1) sind die folgenden:

Anurognathus: Fem. 1 (27 mm), Tib. 1.44, Metat. 0.63, 4. Zehe 0.5,
Dipodomys: „ 1 (30 mm), „ 1.3, „ 0.63, 4. „ 0.4.

Auch bei Springrüsslern, den *Macroscelididae* findet sich ein ähnlicher Fußbau. Gestört wird aber dieser Eindruck durch die eigentümliche Entwicklung der 5. Zehe bei *Anurognathus*, die bereits vom Tarsus an gegen die anderen Zehen abgespreizt ist, wodurch doch wieder der Charakter eines plantigraden Fußes entsteht. Zwischen allen Zehen bis zu deren Spitze war aber eine Schwimmhaut, oder wohl richtiger Flughaut ausgespannt, deren Spuren deutlich zu erkennen sind.

Denselben Charakter wie *Anurognathus* hatte vermutlich der Fuß aller Rhamphorhynchoidea mit Ausnahme von *Rhamphorhynchus* selbst. Denn bei *Dimorphodon* wie bei den zwei Arten von *Campylognathus*, bei denen der Metatarsus genügend gut erhalten ist, sind die 4 Metatarsalia dicht aneinander gepreßt, aber verhältnismäßig noch kürzer wie bei *Anurognathus*. Auch für *Dorygnathus* muß ich dies annehmen auf Grund der Abbil-

dung von Stieler (1922, Naturwiss. Wochenschrift, p. 275), die eine überraschende Ähnlichkeit mit *Anurognathus* zeigt, obwohl der Verfasser die Metatarsalia gespreizt wiedergibt, vermutlich in Nachahmung der Verhältnisse von *Rhamphorhynchus*. Überraschend ähnlich mit der des *Anurognathus* ist auch die 5. Zehe in dieser Stieler'schen Abbildung. Ich möchte vermuten, daß die Knickung innerhalb der Endphalange bei *Dorygnathus* richtiger als eine Knickung zwischen zwei äußeren Phalangen wie bei *Anurognathus* anzusehen ist, wodurch auch die Phalangenzahl der 5. Zehe mit *Anurognathus* besser übereinstimmen würde.

Der Fuß von *Rhamphorhynchus* selbst hat aber einen ganz anderen Charakter, und darin stimmen alle Exemplare dieser Gattung überein. Hier sind alle im Verhältnis zu dem verkürzten Femur besonders lang erscheinenden 4 Metatarsalia mit ihren Zehen von ihrer Basis an etwas gespreizt und die Zehen bilden ihre geradlinige Fortsetzung; auch die krallenlose 5. Zehe schließt sich ihnen an. Dies ist ein typisch plantigrader Fuß, dessen Zehen wohl auch durch Haut verbunden gewesen sein mögen, und der sich durchaus zum Schwimmfuß eignen würde. Für diese Auffassung spricht die auffallende Verkürzung der Femora, wie sie Schwimmvögeln eigentümlich ist. *Anurognathus* mit seinem langen Femur zeigt durchaus keine Anlage zu einem Schwimmfuß. Aus demselben Grund, dem langen Femur, muß ich auch den meisten Arten von *Pterodactylus* die Eignung zu Schwimmfüßen absprechen, obwohl ihr Fuß einigermaßen an den von *Rhamphorhynchus* erinnert. Denn auch bei ihnen sind die Metatarsalia von ihrer Basis an etwas gespreizt und die Zehen bilden ihre geradlinigen Fortsetzungen, so daß der Fuß ausgesprochen plantigrad ist. Die Metatarsalia nebst den Zehen sind auch in keiner Weise verlängert.

13. Weichteile (Fig. 1).

Der Teil der Platte, der von dem Skelett eingenommen ist, zeigt einschließlich eines Saumes von etwa 10 mm außerhalb der Skeletteile eine eigentümlich geglättete Oberfläche, die sich auffällig von der übrigen rauen Oberfläche der Platte abhebt, ohne aber irgendwo scharfe Umrisse zu bilden. Der Gedanke, daß diese Glätte künstlich durch Ätzung erzeugt sei, war unhaltbar, da sich auf der glatten Oberfläche schon mit bloßem Auge, besonders

aber unter der Doppellupe fast überall bald schärfer, bald schwächer angedeutet ein Relief von charakteristischen Figuren und Streifen erkennen ließ. Besonders deutlich traten auf der rechten Hälfte der Platte zwischen Unterarm und Fuß Figuren hervor, die im ersten Augenblick für Andeutungen eines Gefäßnetzes gehalten werden konnten, und die sich an der entsprechenden Stelle auf der linken Seite der Platte ebenfalls, aber viel undeutlicher wiederfanden. An anderen Stellen ließen sich Systeme von parallelen Streifen erkennen, ja der größte Teil der Fläche außerhalb des scheinbaren Gefäßnetzes zeigte eine verwaschene, etwas wellige Streifung, die fast den Eindruck einer wolligen Behaarung machte. In Verbindung mit der Erkenntnis, daß das scheinbare Gefäßnetz tatsächlich ein Gewirre von stärkeren und feineren Streifen war, die sich vielfach kreuzten, war ich eine Zeit lang geneigt, eine haarartige Körperbedeckung für diesen Pterosaurier anzunehmen, was ja als sicherer Beweis für eine Warmblütigkeit der Pterosaurier sehr interessant gewesen wäre.

Jedenfalls aber ist die glatte Beschaffenheit auf der Oberfläche der Platte von Weichteilen des Tieres hervorgerufen. Im Bereich der vorderen Extremitäten wird es sich hauptsächlich um die Flughaut handeln, wenn auch über deren Gestalt nichts zu entnehmen ist. Am rechten Fuß endet die glatte Oberfläche ziemlich genau mit den Spitzen der 5 weit auseinander gespreizten Zehen und macht das Vorhandensein einer Schwimnhaut zwischen den Zehen fast zur Gewißheit, um so mehr, als zwischen den ebenfalls weit gespreizten 3 Fingern der rechten Hand die glatte Oberfläche nicht ausgebildet ist. Es ist anzunehmen, daß sie frei waren. Auch zwischen dem rechten Unterarm und dem Hinterhaupt und Hals ist die Oberfläche der Platte rauh geblieben. An dieser Stelle haben Weichteile keine Spuren hinterlassen; ein Halspatagium war offenbar nicht vorhanden.

Über dem Scheitel aber breitet sich eine umfangreiche glatte Fläche in Höhe von etwa 20 mm aus, die mit einiger Phantasie als ein hahnenkammartiger Auswuchs auf dem Kopfe des Tieres angesehen werden könnte. Auch das Becken und der Stummelschwanz liegen noch innerhalb der glatten Oberfläche. Doch geht diese allmählich in die rauhe Fläche über und zeigt nirgends eine scharfe Grenze, die bestimmte Umrisse erkennen ließe.

14. Flughaut.

Um nun über die Natur der Gebilde klar zu werden, die diejenigen Stellen zeigen, die höchst wahrscheinlich auf die Flughaut zu beziehen sind, untersuchte ich den berühmten von Zittel (1882, Palaeontographica, Bd. 22, p. 51, Taf. 10) beschriebenen und vorzüglich abgebildeten Flügel von *Rhamphorhynchus gemmingi*, der eine der hervorragendsten Zierden der Münchner paläontologischen Staatssammlung darstellt. Es ist übrigens der rechte, nicht der linke Flügel, wie irrtümlich gedruckt ist. Hier zeigt nun die ganze Flughaut an allen Teilen, die gut genug erhalten sind, ein System von feinen, parallel dicht nebeneinander verlaufenden Längsstreifen, die überall geradlinig bis zum Rand der Flughaut sich erstrecken. Mit bloßem Auge noch deutlich sichtbar ragen diese Streifen an den besterhaltenen Stellen wie die scharfen Rippen einer Feile hervor, durch scharfe Zwischenräume voneinander getrennt, die kaum die Breite der Rippen zeigen. Im Innern der Flughaut zählt man unter der 2. Phalange 40—60 solcher Streifen auf die Breite von 1 cm, am Rande sinkt die Zahl stellenweise auf 25 für 1 cm. Sie verlaufen nahezu parallel oder in einem sehr spitzen Winkel zu den Phalangen des Flugfingers über die ganze Flughaut. Neben der Ulna sind sie undeutlicher, doch läßt sich sicher erkennen, daß sie sehr steil auf sie gerichtet sind und einen Winkel von über 45° mit ihr bilden. Auf dem Humerus stehen die Streifen fast senkrecht. Auch auf der anderen Seite der Armknochen findet man einzelne Spuren solcher Streifung, und zwar neben dem Spannknochen, zu dem sie senkrecht stehen, und neben dem Carpus, zu dem sie parallel verlaufen. Neben dem Metacarpus konnte ich solche Streifen nicht entdecken. An vielen Stellen werden die Streifen undeutlicher; dann springen sie nicht mehr so scharf hervor, sie erscheinen flacher und breiter und die Zwischenräume enger, bis sie auf längere oder kürzere Strecken ganz miteinander verschmelzen. Kommt eine Vereinigung zweier Streifen nur auf einer sehr kurzen Strecke zustande, so entsteht das Bild eines Knotens zwischen beiden Streifen. Doch ist das alles nur der Ausdruck eines weniger günstigen Erhaltungszustandes, d. h. die Platte hat sich an solchen Stellen weniger sauber von der Gegenplatte gelöst.

Einen einzelnen Streifen kann man, wo ein sehr guter Erhaltungszustand vorliegt, mitunter auf eine weite Strecke verfolgen, bis er plötzlich aufhört und die beiden Nachbarstreifen in kurzer Entfernung davon so weit sich nähern, daß sie wieder in normalem Abstand voneinander verlaufen. Umgekehrt schiebt sich auch oft zwischen zwei Streifen plötzlich ein neuer ein.

Auf eine längere Strecke als vielleicht 6 cm ist es aber kaum möglich, einen bestimmten Streifen ununterbrochen zu verfolgen. Nach einer längeren oder kürzeren Strecke folgt immer einmal eine Stelle, wo infolge einer Unebenheit oder einer anderen Störung der Streifen undeutlich wird und mit einem benachbarten mehr oder weniger lange verschmilzt, um sich weiterhin aber wieder von ihm zu trennen, ohne daß Sicherheit besteht, daß es immer noch der gleiche Streifen ist. Auf diese Weise hat man oft den Eindruck, daß ein Streifen sich gabelt, was aber bestimmt nicht der Fall ist.

Unter dem Gelenk zwischen 2. und 3. Phalange biegen in der Nähe des Flughautrandes eine Anzahl Streifen plötzlich von ihrer geraden Richtung ab und streben dem Rande zu.

Ich möchte diesen Befund mir dadurch erklären, daß ich in Übereinstimmung mit Zittel annehme, daß diese Längsstreifen tatsächlich starre elastische Fasern sind, die in der Flughaut eingebettet liegen zu ihrer Stütze, und daß sie resistenzfähiger sind als andere Weichteile der Flughaut, durch die sie aber in ihrer Lage festgehalten werden. Sobald nun aber nach dem Tode des Tieres durch Fäulnis das Gefüge der Flughaut sich lockert, gerät allmählich das System der elastischen Fasern, die bisher streng parallel nebeneinander in gerader Richtung verliefen, in Unordnung. Hier sehen wir nun den Beginn solcher Unordnung, indem sich die Enden einiger dieser Fasern frei gemacht haben und sich aus irgend einer Ursache gegen den Rand zu gebogen haben, wobei sie andere Streifen kreuzen.

An einer anderen Stelle, unter dem Gelenk zwischen 1. und 2. Phalange scheinen sich einige Streifen sehr deutlich zu gabeln. An einigen dieser Gabelungsstellen konnte ich mit Sicherheit beobachten, daß hier tatsächlich zwei Streifen sich kreuzen. An anderen Gabelungsstellen war das nicht mehr festzustellen, doch ist es mir sehr wahrscheinlich, daß hinter dem Kreuzungspunkt

zweier Fasern die eine von ihnen unkenntlich geworden ist. Jedenfalls lassen sich alle Übergänge zwischen sehr deutlichen Kreuzungen und scheinbaren Gabelungen nachweisen. Es liegt auch hier beginnende Mazeration vor. Ich kenne keinen unzweifelhaften Fall einer Gabelung der Fasern.

Nach diesen Beobachtungen an dem Zittelschen *Rhamphorhynchus*-Flügel vermag ich mir nun alle die rätselhaften Erscheinungen auf der Flughaut des vorliegenden Exemplars von *Anurognathus* zu erklären. Nur an ganz wenigen vereinzelt Stellen sind noch kleine Reste der ursprünglichen Parallelstreifung ganz unverändert und scharf, an einer Stelle sogar mit bloßem Auge zu erkennen. Es kommen 30—50 Streifen auf 1 cm. Die scheinbare Gefäßverzweigung wird durch scharf hervortretende Bruchstücke von Fasern vorgetäuscht, die zum Teil noch die gleiche Richtung bewahrt haben, aber von anderen gekreuzt werden, wodurch Gabelungserscheinungen entstehen. Eine Anzahl der Fasern sind noch gerade, andere bogenförmig gekrümmt, vielfach offenbar gebrochen und in kurzen Stücken wirr durcheinander liegend. Die wollhaarartigen Erscheinungen endlich lassen sich mit Sicherheit zurückführen auf sehr undeutlich gewordene, zum Teil scheinbar unter Bildung von Knoten miteinander verschmolzene Fasern, die ihre gegenseitige Lage noch ziemlich bewahrt haben, aber in ganzen Partien streckenweise etwas gebogen sind.

Die Aufgabe der Längsfasern, die bei den Flugsauriern dichtgedrängt die ganze Flughaut durchsetzen, war offenbar die, der Flughaut eine gewisse Starrheit zu verleihen. Es waren steife Spangen, die jedoch eine gewisse Biegsamkeit besaßen, die es aber zu verhindern hatten, daß eine Knickung der Flughaut quer zur Längsrichtung eintrat. So ist bei dem Zittelschen Exemplar ein ununterbrochenes System gerader Fasern zu erkennen, das sich längs der 4 Phalangen von einer Beugungsstelle des Flügels aus, die zwischen Unterarm und 1. Phalange liegt, bis zum Flügelende erstreckt. Es ist ausgeschlossen, daß dieser Fingerteil des Flügels zu einer Querfaltung oder -knickung befähigt ist. Dieser Fingerflügel mußte auch im Ruhezustand stets gerade ausgestreckt bleiben. Es muß auch ausgeschlossen gewesen sein, daß die 4 Phalangen gegeneinander in ihren Gelenken eine nennenswerte Beweglichkeit besessen haben. Bei den in gutem Zusammenhang

erhaltenen Exemplaren der Pterosaurier bilden auch in der Tat die 4 Phalangen miteinander in der Regel einen ungefähr geraden Stab.

Nur bei der Gattung *Pterodactylus* beobachtet man zwischen der 1. und 2. Phalange in der Regel eine unbedeutende Knickung von etwa 140° . Ob diese dauernd oder nur vorübergehend auftrat, ist nicht sicher zu entscheiden. Dieser Knickung des Fingers entspricht aber eine ebensolche Knickung am Karpalgelenk zwischen Unterarm und Metacarpus. Diese beiden Knickungen fügen sich bei eingeklapptem Flügel in der Ruhestellung völlig ineinander, wie bei einer Anzahl von Exemplaren aus dieser Gattung deutlich zu erkennen ist. Diese Knickung des sonst steifen Unterarms mit Metacarpus und die des Fingers kommt zu regelmäßig vor, als daß sie einen nur zufällig eingetretenen Zustand darstellen sollte. Sehr deutlich ist dieser Zustand z. B. auf der Abbildung von *Pterodactylus longirostris* zu sehen, die J. Hofker kürzlich veröffentlicht hat (K. Akad. Wetensch. Amsterdam. Wis- en Natuurk. Afdeel., Bd. 30, Nro. 6 und 7). Eine stärkere Knickung der Phalangen gegeneinander oder eine Faltung der Flughaut an solchen Stellen halte ich auch bei *Pterodactylus* für völlig ausgeschlossen. Und wo sonst zwei Flugfingerglieder bei den Skeletten der Pterosaurier einen nennenswerten Winkel miteinander bilden, ist fast sicher anzunehmen, daß der Zusammenhang des Gelenks gelöst ist.

Wie die Fasern an der Hauptbeugungsstelle der Flughaut zwischen Ulna und 1. Phalange sich verhalten, ist aus dem Zittelschen Flügel nicht ersichtlich. Hier muß die Möglichkeit einer Knickung der Längsfasern vorhanden gewesen sein, die der des Gelenkes zwischen Metacarpus und 1. Phalange entspricht, die ja ebenso ausgiebig war wie die eines Taschenmessers. In ausgespanntem Zustand, wenn der Flugfinger die fast gerade Fortsetzung des Unterarms bildete, müssen die vom Unterarm und Metacarpus ausgehenden Fasern sich geradlinig in die Fasern des Fingerflügels fortsetzen; im Ruhezustand müssen die ziemlich steil auf der Ulna stehenden Fasern einen sehr spitzen Winkel mit denen des Fingerflügels bilden.

Das von Marsh beschriebene Exemplar seines *Rhamphorhynchus phyllurus* zeigt auf der Flughaut des einen unvollständig

erhaltenen Flügels jedoch gerade an dieser Stelle eigentümliche an einen Wirbel erinnernde Unregelmäßigkeiten, die es sehr wahrscheinlich machen, daß hier bestimmte kreisartige Falten vorhanden sind, die innerhalb der Flughaut selbst eine Art von Gelenk darstellen ähnlich, wie in den Hinterflügeln der Käfer und Wanzen, die ebenfalls quer eingeschlagen werden können, auch solche gelenkartige Stellen sich finden. Eine mir vorliegende Photographie des Marshschen Exemplares zeigt dies Flügelhautgelenk sehr deutlich, während auf der veröffentlichten lithographischen Tafel diese Erscheinung wenig glücklich dargestellt ist.

Aus allem scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß der von den 4 Phalangen getragene Teil der Flughaut wohl einer Längsfaltung fähig war, die den Längsfasern entsprechend verläuft, wie es das Zittelsche Exemplar tatsächlich auch schön erkennen läßt. Auch scheint mir die Flughaut einer beschränkten Verschmälerung und Verbreiterung fähig gewesen zu sein, wobei die Längsfasern sich einander näherten oder voneinander entfernten. Von einer Querfaltung kann aber keine Rede gewesen sein mit Ausnahme zwischen Unterarm und 1. Phalange. In dieser Beziehung ist ein Vergleich der Flughaut der Pterosaurier mit der der Chiropteren ausgeschlossen. Bei den Chiropteren ist sie in mehrere dreieckige Felder eingeteilt, deren jedes auf zwei Seiten einen festen Rahmen besitzt, durch den es gespannt werden kann. Diese Rahmen bestehen aus dem Unterarm und den 4 Metacarpalia mit ihren Fingern, deren Auseinanderspreizen allein genügt, die Flughaut straff zu spannen. Steife elastische Fasern in der Flughaut, um sie beim Fluge straff zu halten wie bei den Pterosauriern, sind völlig überflüssig. Die von Zittel erwähnten elastischen Fasern im Fledermausflügel sind feinste mikroskopische Gebilde, die mit den groben Fasern der Pterosaurier gar nicht zu vergleichen sind. Sie dürften wohl nur dazu dienen, die Flughaut widerstandsfähiger zu machen. Dadurch, daß bei Fledermäusen die Finger aneinander gelegt werden können, und daß auch die Beugefähigkeit ihrer Phalangen wohl erhalten ist, kann die Flughaut in verschiedenen Richtungen in Falten gelegt werden, so daß sich die Tiere in der Ruhe darin wie in einen Mantel einwickeln können. Sie kräuselt sich dabei förmlich zusammen, und längere steife Fasern würden dabei entschieden nur hinderlich sein.

Dagegen läßt sich der Fingerflügel der Pterosaurier sehr wohl mit dem Handfittich der Vögel vergleichen, der aus den großen Handschwingen besteht, deren steife Schäfte die Funktionen sowohl der Längsfasern wie der Phalangen im Pterosaurier-Flügel vereinigen. Auch bei den Vögeln kann dieser Handfittich wohl der Länge nach zusammengeschoben, aber ebensowenig wie der Fingerflügel der Pterosaurier der Quere nach gefaltet werden und bleibt ebenso im Ruhestand gestreckt. Ja, wenn man die Längsfasern der Pterosaurier auf Schuppen zurückführen könnte, wozu aber nicht der geringste Anhaltspunkt vorliegt, könnte man sie mit einiger Phantasie sogar als Vorläufer der Schwungfedern ansehen, die unter Reduktion ihrer Zahl auch die Funktion der allmählich verkümmern den Phalangen übernommen haben. Natürlich kann eine solche Ansicht aus anderen Gründen gar nicht im Ernst erwogen werden.

Unter den Insekten findet man das Prinzip des Fingerflügels der Pterosaurier in verschiedenen Gruppen, am einfachsten und deutlichsten vielleicht bei den *Phasmidae* verwirklicht. Hier ist der Vorderrand des Hinterflügels stark chitinisiert und fest, dem knöchernen Flugfinger entsprechend, während die Flughaut selbst dünnhäutig ist und von einer Anzahl steifer gerader Längsnerven gestützt wird, die parallel zueinander bis zu dem Rand verlaufen. Sie gestatten, den Flügel im Ruhezustande in Längsfalten zusammen zu legen. Geht der starre Vorderrand in die Flugstellung über, so wird die Flughaut auch der Breite nach völlig ausgespannt, geht er aber in Ruhestellung über und wird eingeklappt, so legt sie sich mechanisch in Längsfalten zusammen.

15. Systematische Stellung.

Die systematische Stellung des *Anurognathus* als Mitglied der Rhamphorhynchoidea ist dadurch erwiesen, daß er mit Ausnahme des rudimentären Schwanzes in allen Merkmalen, durch die sich diese Gruppe von den Pterodactyloidea unterscheidet, nicht nur mit ihnen in ausgesprochenster Weise übereinstimmt, wie in der vollständigen Trennung der beiden Präorbitallücken, in der Kürze der Halswirbel, der Kürze des Spannknochens; sondern er entfernt sich gerade in der Ausbildung solcher Merkmale noch weiter von den Pterodactyloidea als irgend einer der übrigen

Rhamphorhynchoidea, so in der Kürze des Metacarpus und in der mächtigen Ausbildung der 5. Hinterzehe. Nichts wäre daher unrichtiger, als etwa anzunehmen, daß *Anurognathus* wegen seines Stummelschwanzes eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden Gruppen einnimmt. Er entfernt sich im Gegenteil mehr als irgend eine der andern Formen von der Gruppe der Pterydactyloidea.

Vor allen übrigen Arten der Rhamphorhynchoidea zeichnet er sich aus durch Verkürzung der Schnauze, die geringe Zahl von Zähnen, durch das kurze Maxillare mit dem fast senkrecht aufsteigenden Fortsatz, durch die Länge von Oberarm und Unterarm sowie der 3 Krallenfinger mit ihren ungewöhnlich großen Krallen, durch die Kürze des Metacarpus, durch die Länge von Femur, Metatarsus und 5. Zehe, sowie durch deren große Phalangenzahl, vor allem aber durch seinen Stummelschwanz.

Neben *Campylognathus Zitteli* besitzt er weitaus den längsten Flügel und Flugfinger nicht nur in seiner Gruppe, sondern unter allen Pterosauriern.

In der Ausbildung eines zum Abspringen geeigneten Hinterbeines steht er mit vermutlich allen übrigen Rhamphorhynchoidea der Gattung *Rhamphorhynchus* gegenüber. Den Besitz von ausschließlich aufrecht stehenden Zähnen hat er mit allen anderen Rhamphorhynchoidea gemeinsam den Gattungen *Dorygnathus* und *Rhamphorhynchus* gegenüber.

Anurognathus besitzt wie *Dimorphodon* und *Scaphognathus* eine breit abgerundete Schnauze mit kurzer Unterkiefersymphyse, während bei *Dorygnathus*, *Campylognathus* und *Rhamphorhynchus* die Schnauze vorn spitz zuläuft mit einer langen Unterkiefersymphyse.

Die abgerundete Schnauze mit kurzer Symphyse und aufrechte Zähne sind primitive Merkmale, durch die *Anurognathus* mit *Dimorphodon* und *Scaphognathus* als eine ursprünglichere Formengruppe unter den Rhamphorhynchoidea ausgezeichnet ist. Von diesen beiden anderen in dieser Beziehung primitiveren Gattungen hat sich aber *Anurognathus* durch die enorme Steigerung seines Flugvermögens weit entfernt; durch diese wird auch die eigentümliche Ausbildung der Hinterbeine und der Verlust des Schwanzes verständlich. Die beiden anderen Gattungen bewahrten die ursprünglichen kurzen Flügel.

Anurognathus kann jedoch nicht von *Dimorphodon* abgeleitet werden, da der Besitz der ursprünglichen 4 Phalangen an der 5. Hinterzehe ihn in dieser Beziehung noch primitiver als diesen, der nur noch 2 Phalangen besitzt, erscheinen läßt. *Dimorphodon* hat bereits die Reduktion der Phalangenzahl erlitten, die auch alle übrigen Pterosaurier zeigen (dabei ist vorausgesetzt, daß die Angabe, es besitzen alle Rhamphorhynchoidea nur 2 Phalangen an der 5. Hinterzehe, auch wohl begründet ist). *Anurodactylus* hat sich bereits vom Stamm der Rhamphorhynchoidea getrennt zu einer Zeit, als diese noch im Besitz der vollen Phalangenzahl waren, wohl schon ehe sich die Pterodactyloidea davon getrennt hatten.

16. Schlussbetrachtungen (Fig. 2).

Bei der von mir versuchten Darstellung des Skeletts von *Anurognathus* habe ich nur ergänzt, was ich glaubte, vollständig verantworten zu können, und habe absichtlich den Schultergürtel mit dem Sternum und die äußeren Teile der meisten Rippen sowie die Bauchrippen weggelassen, da keine genügenden Anhaltspunkte zu deren einwandfreier Wiederherstellung vorlagen; auch würde ihre Einzeichnung zum Teil wenigstens sicher beobachtete Teile des Skeletts unübersichtlich gemacht haben.

Der kurze katzenartige Schädel gibt der neuen Form ein höchst fremdartiges Aussehen unter den Pterosauriern. Diese Eigentümlichkeit im Verein mit dem Auftreten von überaus mächtigen Krallen an den Vorderfüßen, worin alle übrigen Pterosaurier weit hinter ihr zurückstehen, läßt sich vielleicht in der gleichen Weise erklären wie die auffallende Verkürzung der Schnauze bei einer Reihe von Säugetieren und Vögeln, wie z. B. der Katzen, Affen und Halbaffen, der Elefanten, der Papageien, Eulen und vieler Tagraubvögel. Eine weit vorgezogene Schnauze bzw. Schnabel, wie sie den ursprünglicheren Formen zukommt, ist angezeigt bei solchen Formen, die sich ihrer Nahrung noch in der ursprünglicheren Weise bemächtigen, daß sie sie direkt mit dem Gebiß oder Schnabel erschnappen. Wird aber diese Aufgabe von anderen Organen übernommen, wie das bei Raubvögeln durch die scharf bewehrten Fänge, bei Katzen durch die Vorderpranken geschieht, bei den Affen und Papageien durch die Greifhände und -füße, beim Elefanten durch den Rüssel, so daß die Nahrung durch

deren Vermittlung erst dem Munde zugeführt wird, dann ist eine verlängerte Schnauze zwecklos, und es genügen dann die verkürzten Kiefer vollständig, um die von den Hilfsorganen erbeutete Nahrung aufzunehmen und zu verarbeiten. Daß dieses Prinzip nicht alle derartigen Fälle erklärt, spielt dabei keine Rolle, doch kann ich bei der Betrachtung der kurzschnauzigen Fledermäuse die Vermutung nicht ganz unterdrücken, ob hier die besonders kräftige Bewaffnung des Daumens bei Erbeutung der Nahrung nicht doch auch manchmal eine gewisse Rolle spielt. Bei *Anurognathus* aber muß ich es für recht wahrscheinlich halten, daß die ungewöhnlich großen und spitzen Krallen nicht ausschließlich den Zweck haben, den Tieren beim Klettern und Festhalten an Felsen oder Baumstämmen zu dienen. Ich vermute vielmehr, daß sie auch beim Erhaschen der hauptsächlich wohl aus fliegenden Insekten bestehenden Nahrung eine gewisse Rolle spielen. Vielleicht hingen sie sich mit den Hinterkrallen fest und fingen mit den Vorderkrallen vorüberfliegende Tiere, wie das manche Insekten tun (*Bittacus* mit den Hinterbeinen).

Die kurze Schnauze von *Anurognathus* läßt sich übrigens auch unter einen anderen Gesichtspunkt bringen, der zur Erklärung der Kurzschnauzigkeit bei den Fledermäusen zu berücksichtigen ist. Es scheint, daß diese eine Eigentümlichkeit aller Wirbeltiere ist, die gewohnt sind, im Fluge ihre fliegenden Beutetiere zu jagen und mit dem Maule zu fangen. Dazu gehört die große Mehrzahl der Microchiroptera, aber nur verhältnismäßig wenige Vögel sind dazu imstande, wie besonders die *Hirundinidae*, *Cypselidae*, *Caprimulgidae* und *Podargidae*. Es sind das aber gerade die Vögel, die sich durch einen besonders kurzen und schwachen Schnabel, dabei aber durch eine ungewöhnlich weite Mundspalte auszeichnen. Kein langschnäbliger Vogel jagt auf diese Weise, und es scheint, daß bei solcher Art des Nahrungserwerbs, die nur von äußerst gewandten Fliegern ausgeübt werden kann, die kurze Schnauze bzw. Schnabel unbedingtes Erfordernis ist. Daß die Fledermäuse zu solcher Jagd so vorzüglich befähigt sind, beweist übrigens, daß sie an Fluggewandtheit die meisten Vögel übertreffen und nicht die unbeholfenen Flieger sind, als welche sie mitunter in Gegensatz zu den Vögeln gestellt werden.

Anurognathus muß, der Länge der Flügel nach zu urteilen, ein ungewöhnlich gutes Flugvermögen besessen haben, wie es unter den Pterosauriern nur noch bei *Campylognathus Zitteli* in annähernd gleichem Maße der Fall sein mochte. Aber nicht nur unter den Flugechsen war *Anurognathus* der beste Flieger, auch unter den Vögeln wetteifert er mit den vorzüglichsten Fliegern wie Seeschwalben, Seglern und Nachtschwalben, wenn man die Flügel- oder auch die Fittichlänge verglichen mit der Rumpflänge als Wertmesser nehmen darf.

Bemerkenswert ist noch, daß unter allen Pterosauriern *Anurognathus* weitaus den relativ längsten Ober- und Unterarm besitzt, und daß auch die Länge der ersten Phalange des Flugfingers von keiner anderen Art merklich übertroffen wird. Dagegen kommt in der Kürze der Mittelhand kein anderer Pterosaurier dem *Anurognathus* auch nur annähernd gleich.

Die Hinterbeine des *Anurognathus* dürften, wie ich oben bereits ausgeführt habe, in beschränktem Maße zum Springen geeignet gewesen sein, und ich möchte mir vorstellen, daß das Tier vor dem Abspringen zum Flug etwa die Haltung eines Frosches eingenommen haben mag mit erhobenem Vorderkörper, der sich auf das Ende des Metacarpus stützte, während das Becken auf den Boden gedrückt war. Die wie bei den Fledermäusen fast senkrecht von der Körperachse abstehenden Oberschenkel machen es mir wahrscheinlich, daß das die Ruhestellung auf fester Unterlage gewesen sein mag. Dabei ist es gleichgültig, ob sie dabei auf der Erde auf etwa wagrechtem Boden sich befanden oder an mehr oder weniger senkrechten Felsen oder Baumstämmen mit den Krallen sich festhielten. Die Fähigkeit, sich wie Fledermäuse frei anzuhängen, spreche ich ihnen dabei keineswegs ab.

Daß diese hockende Stellung mit mehr oder weniger hochgehaltenem Vorderkörper auch von den Arten von *Pterodactylus* eingenommen wurde, möchte ich aus der eigentümlichen Knickung zwischen Unterarm und dem verlängerten Metacarpus annehmen, die man bei vielen der besser erhaltenen Skelette von *Pterodactylus* beobachten kann. Diese beiden Armtteile bilden miteinander einen stumpfen, nach hinten offenen Winkel. Diese geringe Knickung ermöglicht eine freiere Haltung des Oberkörpers in der Ruhe und einen festeren Auftritt auf das Ende des Metacarpus,

als wenn dieser die geradlinige Verlängerung des Unterarms auch im Zustand der Ruhe bliebe. Vielleicht wird obendrein ein kräftigeres Abschnellen des Körpers beim Abflug durch diese Knickung begünstigt, wenn man annimmt, daß die beiden Armteile dabei plötzlich in die gestreckte Lage übergehen. Da der im übrigen stets ganz gerade bleibende Flugfinger in der Ruhelage eng gegen den Unterarm und Metacarpus eingeklappt wird, zeigt sich dabei eine ganz entsprechende Knickung auch zwischen der ersten und zweiten Phalange des Flugfingers, die auf die Knickung zwischen Unterarm und Metacarpus paßt. Von einem Zusammenlegen der Phalangen des Flugfingers wie bei den Fledermäusen kann auch bei *Pterodactylus* meines Erachtens gar keine Rede sein. Diese Knickung des Flugfingers ist bei den Rhamphorhynchoidea nur aus dem Grunde nicht vorhanden, weil ihre Veranlassung, eine Knickung am Unterarm wegen der Kürze des Metacarpus keine Rolle spielt. Deshalb wird bei ihnen der Flugfinger auch stets völlig gestreckt getragen. Dafür wird bei den meisten Rhamphorhynchoidea das Abschnellen des Körpers für den Abflug durch den oben besprochenen eigentümlichen Bau des Metatarsus erleichtert, der sich bei *Pterodactylus* kaum dafür eignet, ebenso wenig wie der von *Rhamphorhynchus*.

Daß die Funktion der Hinterextremitäten bei allen Pterosauriern doch eine ganz andere gewesen sein muß wie bei den Chiropteren, möchte ich schon daraus schließen, daß bei letzteren Femur und Tibia stets ungefähr gleich lang sind, während bei den Pterosauriern die Tibia stets beträchtlich verlängert ist wie bei den Vögeln. Auch die auffallende Kürze des ganzen Hinterfußes der Chiropteren gegenüber dem aller Pterosaurier bestätigt dies.

Was die Beteiligung der Hinterextremität an der Flugtätigkeit betrifft, so scheint sie mir bei *Anurognathus* ganz erheblich gewesen zu sein. Zweifellos waren sämtliche Zehen bis zu ihrer Spitze durch eine Flughaut miteinander verbunden, die bei ausgespreizten Zehen, wie das bei unserem Original an beiden Füßen der Fall ist, einen beträchtlichen Umfang gehabt hat. Vermutlich stand diese Flughaut der Hinterfüße mit der der Vorderextremitäten in Zusammenhang. Dagegen ist es höchst unwahrscheinlich, daß die beiden Hinterextremitäten durch ein Uropatagium miteinander in Verbindung waren. Sonst wäre es wohl un-

möglich gewesen, daß bei dem vorliegenden Individuum, das kaum irgend eine Andeutung von Zerrungen oder Zerreißen nach dem Tode erkennen läßt, die beiden Hinterfüße sich so weit voneinander entfernen konnten, wie es auf der vorliegenden Platte zu sehen ist. Nimmt man an, daß beim Fluge die Hinterfüße in der Weise wie bei Fledermäusen gehalten wurden, so vergrößerten sie nicht nur die Tragfläche der Flügel ganz erheblich, sondern mußten vor allem als ganz vorzügliche mächtige Steuer dienen können. In jede Lage verstellbar, durch das Spiel der Zehen bald breit bald schmal werdend, dienten sie ebensogut als Horizontal- wie als Vertikalsteuer und ermöglichten blitzschnelle Wendungen und wohl auch fast augenblickliches Stillhalten mitten im rasendsten Fluge. Ein langer Schwanz wäre bei diesen vorzüglichen Flug- und Steuereinrichtungen nur ein Hindernis gewesen. *Anurognathus* muß ein Flugkünstler ersten Ranges gewesen sein, und was die vereinte Leistungsfähigkeit seiner Flug- und Steuerorgane betrifft, dürfte unter den bisher bekannten rezenten wie fossilen Wirbeltieren seinesgleichen nicht wieder anzutreffen sein.

Beim Flug wird die Haltung der Hinterfüße bei allen Pterosauriern dieselbe gewesen sein wie bei den Chiropteren, die Oberschenkel fast senkrecht zur Körperachse, die Tibia fast rechtwinklig dazu, die Zehenspitzen nach hinten und außen gerichtet, die 1. Zehe nach außen, die 5. Zehe dem Körper zugewendet, also die Plantarseite nach unten, nicht umgekehrt, wie es oft, selbst unter den neuesten Publikationen dargestellt wird. Die 5. Zehe könnte allenfalls ein Uropatagium spannen wie der Sporn der Fledermäuse, der auf der gleichen Seite liegt, falls ein solches überhaupt vorhanden war, aber niemals dem zwischen den Hinterfüßen und dem Flugfinger befindlichen Teil der Flughaut zur Stütze dienen. Bei den Vögeln, die im Fluge die ganzen Beine gerade nach hinten strecken, ist die Haltung der Füße gerade umgekehrt, die Plantarseite nach oben, die 5. Zehe auf der äußeren Seite.

Die Literatur ist von Arthaber 1919 (Denkschriften der Akad. Wiss. Wien, Bd. 97) und 1921 (Paläontol. Zeitschr. Bd. 4) erschöpfend angegeben. Darin nicht berücksichtigte oder seither neu erschienene Schriften sind im Text genauer bezeichnet.

	Rumpf	Hals	Schädel	Schwanz	Humerus	Radius	Metacarp.	1.-3. Finger
1. Pterosauria								
Dimorphodon macrorynx	160	110	222 - 1.4	530	87 - 0.54	96 - 0.6	41 r 2.3	27, 36, 50
Dorygnathus banthensis	157	112	149 - 1	300	63 - 0.4	103 - 0.6	31 r 3.3	22, 31, 40
Scaphognathus crassirostris	105	90	115 - 1.1		50 - 0.47	94 - 0.9	27 r 3.5	23, 27, 33
Rhamphorhynchus longicaudus	39	22	34 - 0.8	110	15 - 0.39	24 - 0.6	10 r 2.4	6, 8, 11.5
„ Gemmingi	100	65	123 - 1.2	291	39 - 0.39	62 - 0.6	19 r 3.2	15, 17, 19
„ Kokeni	125	125	150 - 1.2		58 - 0.46	95 - 0.8	34 r 2.8	26, 34, 42
Campylognathus liasicus	80	40	80 - 1	260	42 - 0.5	50 - 0.6	18 r 2.8	16
„ Zitteli	128	72	130 - 1	580	68 - 0.53	82 - 0.6	32 r 2.6	
Anurognathus Ammoni	45	28	45 - 1	14	31 - 0.69	46 - 1	10.5 r 4.4	15, 16, 18
Pterodaactylus elegans	29	27	33 - 1.1	7	14 - 0.48	20 - 0.7	16 r 1.3	4.5, 7, 9
„ spectabilis	28	27	44 - 1.6	7	15 - 0.5	19 - 0.7	14 r 1.4	
„ scolopaciceps	45	54	71 - 1.6	20	28 - 0.62	32 - 0.7	22 r 1.4	
„ longirostris	57	97	107 - 1.9	21	31 - 0.54	47 - 0.8	33 r 1.4	14, 17, 23
„ Kochi	49	45	80 - 1.6	21	28 - 0.57	43 - 0.9	30 r 1.4	11.5, 16, 19
„ microrynx	46	42	59 - 1.3	17	25 - 0.54	31 - 0.7	35 r 0.9	4, 6.5, 10
„ longicollum	150	250	215 - 1.4		78 - 0.52	104 - 0.7	130 r 0.8	
Pteranodon ingens	400	400	800 - 2	16	202 - 0.5	290 - 0.7	455 r 0.6	
2. Aves								
Phalacrocorax carbo	201	280	135 - 0.7	180	168 - 0.8	171		
Anas boschas	159	250	114 - 0.7	90	102 - 0.6	88		
Mergus merganser	165	240	124 - 0.7	80	101 - 0.6	85		
Larus ridibundus	75	112	82 - 1.1	130	75 - 1	93		
Sterna hirundo	58	79	69 - 1.2	140	56 - 1	65		
Diomedea exulans	290	360	265 - 0.9	230	430 - 1.5	430		
Scolopax rusticola	72	88	113 - 1.6	90	55 - 0.8	61		
Tetrao urogallus	176	240	120 - 0.7	360	125 - 0.7	115		
Columba palumbus	81	101	56 - 0.7	170	47 - 0.6	57		
Falco subbuteo	65	46	50 - 0.7	160	55 - 0.8	62		
Astur palumbarius	99	90	71 - 0.7	230	83 - 0.9	99		
Haliaetus albicilla	185	200	118 - 0.7	320	210 - 1.1	240		
Sarcorhamphus gryphus	221	300	160 - 0.7	420	270 - 1.2	310		
Cypselus apus	34	31	32 - 1	80	12 - 0.35	18		
Caprimulgus europaeus	38	43	42 - 1.1	120	37 - 1	47		
Dryocopus martius	77	84	79 - 1	175	52 - 0.7	63		
Corvus corone	91	99	91 - 1	200	69 - 0.8	82		
Turdus merula	47	50	48 - 1.1	120	30 - 0.6	35		
Archaeopteryx Siemensi	96	63	45 - 0.5	170	63 - 0.7	54		
3. Chiroptera								
Pteropus Edwardsi	112	45	74 - 0.7	0	116 - 1	166		
Phyllostoma perspicillatum	39	9	35 - 0.9		36 - 0.9	58		
Vesperugo noctula	41	10	19 - 0.5	40	30 - 0.7	50		
Vespertilio murinus	39	12	24 - 0.6	53	35 - 0.9	58		

1.—4. Phalange des Flug- fingers	Flug- finger	Flügel	Femur	Tibia	Metatars.	Längste Zehe	5. Zehe, Meta- tarsus u. Phal.
103 -0.6, 117, 133, 94	450 p 4.4	677 -4.2	86 -0.54	132	35 f 0.4	32	14; 29, 27
78 -0.5, 101, 102, 83	365 p 4.7	565 -3.6	52 -0.33	69	31 f 0.6	36	7; 26, 27
65 -0.6, 74	300 p 4.6	473 -4.5	53 -0.5				
33 -0.9, 28, 26, 28	114 p 3.5	164 -4.2	12 -0.3	15	8.5 f 0.7	5	2.3; 4.4
103 -1, 100, 90, 94	387 p 3.8	510 -5.1	28 -0.3	42	23 f 0.8	18	3.5; 9.9
149 -1.2,	550 p 3.7	739 -5.9	45 -0.36	64	34 f 0.8		
74 -0.9, 80, 70, 60	284 p 3.8	398 -5	32 -0.4	38	19 f 0.6	16	; 5.3
185 -1.4, 209, 165, 121	680 p 3.7	862 -6.7	69 -0.54	88	41 f 0.6	38	10; 10.6
59 -1.3,	218 p 3.7	305 -6.8	27 -0.6	39	18 f 0.67	14	4.5; 9, 2.5, 4.5, 12
21 -0.7, 20, 16, 14	71 p 3.3	121 -4.2	12 -0.4	18	8 f 0.66	6	1; 0.5
20 -0.7, 18, 16, 15	69 p 3.4	117 -4.2	15 -0.5	20	f 0.5		
32 -0.7, 29, 27, 20	108 p 3.4	189 -4.2	22 -0.5	31	12 f 0.5	9	2; 1
47 -0.8, 45, 36, 29	157 p 3.4	269 -4.7	34 -0.6	47	20 f 0.6	12	3; 1.5
43 -0.9, 36, 32, 25	136 p 3.2	238 -4.8	30 -0.6	41	16 f 0.5	14	4; 1.5
45 -1, 27, 20, 19	111 p 2.4	203 -4.4	28 -0.6	39	8 f 0.3	7	
160 -1.1, 109, 77, 65	411 p 2.6	725 -5	99 -0.7	149	30 f 0.3		
550 -1.4, 470, 322, 193	1535 p 2.8	2487 -6.2	192 -0.5	290	77 f 0.4	78	
	Fittich				Lauf		
	450 -2.2	789 -3.9	62 -0.3	110	65 f 1	105	
	300 -1.9	490 -3.1	56 -0.3	95	45 f 0.8	60	
	300 -1.8	486 -3	57 -0.3	95	52 f 0.9	75	
	310 -4.1	473 -6.4	38 -0.5	77	50 f 1.3	41	
	270 -4.6	391 -6.7	25 -0.4	42	21 f 0.8	21	
	700 -2.4	1560 -5.4	110 -0.4	215	118 f 1.1	175	
	210 -3	326 -4.5	46 -0.6	67	37 f 0.8	40	
	430 -2.4	640 -3.7	116 -0.6	140	70 f 0.6	70	
	250 -3.1	354 -4.4	45 -0.6	65	36 f 0.8	30	
	275 -4.2	392 -6	34 -0.5	63	42 f 1.2	31	
	360 -3.7	547 -5.5	75 -0.8	94	80 f 1.1	58	
	610 -3.3	1060 -5.7	111 -0.6	154	93 f 0.8	93	
	840 -3.8	1420 -6.4	145 -0.7	220	120 f 0.8	135	
	170 -5	200 -5.9	18 -0.5	27	12 f 0.7	12	
	190 -5	274 -7.2	23 -0.6	34	19 f 0.8	20	
	250 -3.3	365 -4.7	41 -0.5	52	34 f 0.8	35	
	300 -3.3	451 -5	56 -0.6	88	58 f 1	49	
	110 -2.4	175 -3.7	31 -0.7	48	34 f 1.1	29	
	163 -1.7	280 -3	51 -0.5	70	34 f 0.7	30	
					Metat.		
	316 -2.8	598 -5.3	64 -0.6	77	13 f 0.2	37	
	113 -2.9	207 -5.3	22 -0.6	23	5 f 0.2	9	
	96 -2.3	176 -4.3	18 -0.4	18	3 f 0.2	7	
	92 -2.3	163 -4.2	21 -0.5	22	3 f 0.15	7	

17. Bemerkungen zu den Tabellen (vgl. pag. 120).

Die an erster oder einziger Stelle aufgeführten Zahlen sind absolute Werte in mm, die an zweiter Stelle mit einem Vorzeichen versehenen sind relative Werte, und zwar ist bei allen mit - versehenen Zahlen die Rumpflänge (1. Rückenwirbel bis letzter Sakralwirbel) als Einheit genommen ($R: M = 1$).

Die mit r versehenen Werte des Metakarpus bezeichnen das Verhältnis von Radius zum Metakarpus ($R: M$).

Die mit f versehenen Werte des Metatarsus beziehen sich auf das Femur als Einheit ($M: F$).

Die mit p versehenen Werte des Flugfingers beziehen sich auf seine 1. Phalange als Einheit ($F: P$).

Die absoluten Werte für Pterosaurier und Archaeopteryx sind bekannten Autoren entnommen, soweit sie solche Werte angaben, wie H. v. Meyer, Zittel, Plieninger, Broili, Eaton, Dames, mitunter nach Münchener Originalen etwas abgeändert.

Die Maße für *Dimorphodon* sind an Owens Rekonstruktion gemessen, die für *Dorygnathus* an der Arthaberschen Abbildung des Wiener Exemplars, die für *Campylognathus liasicus* an einer Originalphotographie des Pittsburger Exemplars (das auf keinen Fall *C. Zitteli* ist). Die Maße von *Dimorphodon* dürften sehr unzuverlässig sein, die von *Dorygnathus* und *C. liasicus* sind nur relativ genau. Auch einzelne Maße der anderen Arten mußten erst ergänzt werden. Die Maße der kleineren Phalangen sind vielfach nur annähernd.

Die Maße für Vögel und Chiroptera wurden an Skeletten der Münchener Zoologischen Sammlung gewonnen, die Fittichlänge der Vögel jedoch an anderen Exemplaren oder aus der Literatur, was bei Vögeln meist nur unbedeutende Abweichungen ergeben kann.

Trotz mancherlei Fehlerquellen und Ungenauigkeiten dürften die erhaltenen absoluten und relativen Werte den damit beabsichtigten Zwecken genügen, doch fand ich, wie wünschenswert es wäre, wenn solche Maße einmal in möglichster Vollständigkeit kritisch zusammengestellt würden. Zur Unterscheidung der Arten sind sie unentbehrlich.

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: 1923

Band/Volume: [1923](#)

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

Artikel/Article: [Anurognathus Ammoni, ein neuer Flugsaurier 117-164](#)