Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B Nr. 53 53 S. Stuttgart, 15. 8. 1980

Fossile Raniden aus dem oberen Pliozän von Willershausen (Niedersachsen)

Von Zdeněk V. Špinar, Prag

Mit 9 Tafeln, 25 Abbildungen und 8 Tabellen

SEP 3 1981 LIBRARIES

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden die fossilen Raniden der bekannten Fundstelle Willershausen, Kreis Osterode im Harz, Niedersachsen, beschrieben. Ihre Skelettelemente werden mit jenen der rezenten europäischen Raniden verglichen. Die osteologische Analyse zeigt, daß die Raniden von Willershausen eine neue Art repräsentieren, die verwandtschaftliche Beziehung sowohl zu den rezenten braunen Grasfröschen, insbesondere zu Rana temporaria und R. arvalis, als auch zu manchen grünen Wasserfröschen, z.B. R. ridibunda aufweisen. Von fossilen Vertretern steht R. danubiana H. v. Meyer, 1858, der neuen Art R. strausi n. sp. nahe. Von R. strausi werden der Saccus endolymphaticus sowie dunkle Farbstreifen auf der Haut der Hintergliedmaßen beschrieben. Für die Diagnose der Gattung Rana führt der Verfasser das neue Merkmal Endokranialfigur ein. Die Stammesgeschichte der Raniden wird erörtert.

Abstract

The fossil ranids found at the well-known locality of Willershausen, district Osterode in the Harz Mountains, Niedersachsen, are described. Their skeletal elements are compared with those of the Recent European ranids. An osteological analysis has shown that the ranids from Willershausen represent a new species, being closely related to Recent brown grass frogs, particularly to Rana temporaria and R. arvalis, as well as to some green water frogs, e. g. R. ridibunda. Of fossil representatives R. danubiana H. v. Meyer, 1858, is close to the new species R. strausi n. sp. The Saccus endolymphaticus as well as the dark stripes on the hind legs of the fossil specimen of R. strausi are described. The author adds to the diagnosis of the genus Rana a new feature, the endocranial pattern. The phylogenetic history of the ranids is dealt with.

Inhalt

Ser. B, Nr. 53

| 1. | Einleitung | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 |
|----|----------------|-----|-----|----|-----|-----|-----|----|------------|-----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|-----|
| | Beschreibung | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 |
| | Körperform | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 |
| | Schädel | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 |
| | Neurocraniun | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 10 |
| | Unterkiefer | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 10 |
| | Wirbelsäule | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 11 |
| | Schultergürtel | l | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | i | 13 |
| | Beckengürtel | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | · | | | | | | i | i | i | į | i | 17 |
| | Vorderextrem | it | ät | | i | | i | i | · | i | · | | · | i | | | i | i | | i | Ĭ | i | i | i | | | Ċ | i | Ċ | i | Ċ | 19 |
| | Hinterextrem | ita | it | | | i | Ċ | | i | | | | Ċ | | Ĭ | | i | Ĭ | | Ĭ | į | į | į | į | Ů | Ů | Ċ | Ů | Ċ | i | · | 21 |
| | Weichteile | | | | i | Ů | Ċ | Ů | Ů | i | Ť | Ċ | Ť | Ĭ | · | Ť | Ť | • | · | · | • | · | • | · | • | • | • | • | • | • | • | 22 |
| | Biometrische | A 1 | 10 | sh | en. | • | • | · | • | · | · | • | • | • | · | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | • | 26 |
| 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3. | Vergleiche | • | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠, | | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | 27 |
| | 3.1. Beziehun | ge | n : | zu | re | eze | ent | er | 1 <i>P</i> | rt | en | | • | ٠ | ٠ | • | ٠ | • | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | ٠ | • | ٠ | ٠ | ٠ | • | ٠ | ٠ | 27 |
| | 3.2. Beziehun | ge | n : | zu | to | oss | ile | n | Αı | rte | n | | • | ٠ | • | • | • | • | • | ٠ | ٠ | ٠ | • | • | • | | | | | | | 30 |
| 4. | Phylogenie | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 33 |
| | T itamatum | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2.5 |

1. Einleitung

Im Jahre 1970 wurden mir von Herrn ADOLF STRAUS, Berlin, fossile Frösche aus den pliozänen Ablagerungen der bekannten Lokalität Willershausen am Harz zur Bestimmung übergeben. In den harten, grauen Kalkmergeln der ehemaligen Tongrube wurden häufig Reste von Pflanzen und Tieren, unter anderem auch Frösche, gefunden. Bei einigen dieser Exemplare sind außer dem Skelett noch kohlige Reste von Weichteilen, z.B. von Muskeln, Gefäßen, Pigmenten und Eiern, überliefert. Die Frösche sind auf den ersten Blick sehr gut und deutlich erhalten. Im Detailstudium erkennt man jedoch, daß die Knochen sehr unvollständig vorliegen und teilweise aufgelöst sind. Ein großer Teil von für die Bestimmung wichtigen Knochen fehlt, oder liegt nur bruchstückhaft im Abdruck vor, z. B. Parasphenoid, Vomer oder Unterkiefer. Auf Grund des Skelettbaues, insbesondere des Frontoparietale, des bezahnten Oberkiefers, der Wirbelsäule, der schmalen Sakralwirbel, die durch 2 Condylen mit dem Urostyl gelenkig verbunden sind, des firmisternen Schultergürtels und weiterer Merkmale gehören die Willershausener Frösche zur Familie Ranidae LAURENTI, 1768.

In zahlreichen Details erinnern sie an bekannte rezente Arten, in einigen Merkmalen unterscheiden sie sich aber auch von diesen. Da am Ende des Tertiärs in Europa sowohl noch einzelne Formen aus dem älteren Tertiär vorhanden sind, als auch bereits moderne Formen der Jetztzeit auftreten, war es unbedingt nötig, neben den fossilen auch die rezenten Arten zu berücksichtigen und z.T. zu revidieren.

Die Körperproportionen der Willershausener Raniden, besonders die Größe des Schädels, deuten darauf hin, daß es sich bei ihnen offensichtlich um Vertreter einer großwüchsigen Gruppe der braunen Grasfrösche handelt. Die rezenten Arten dieser Frösche sind nur schwer voneinander zu unterscheiden. Um so schwieriger war die Aufgabe, die fossile Art zu diagnostizieren, bei der wichtige Merkmale entweder überhaupt fehlen oder nur undeutlich zu erkennen sind. So mußte umfangreiches rezentes und fossiles Material studiert werden, um zu brauchbaren Ergebnissen zu gelangen. Die außereuropäischen Raniden konnten nicht berücksichtigt werden, denn ich hatte leider nicht die Möglichkeit, mir das nötige Studienmaterial zu besorgen.

Für die Anfertigung der zahlreichen Abbildungen bedanke ich mich bei Frau A. Benešová, Přírodovědecká fakulta U. K. Praha. Für die Anfertigung der Zeichnungen danke ich Herrn I. KOLEBABA, Praha.

Für die Ausleihe von Material sowie für zahlreiche Sonderdrucke bin ich Herrn Dr. A. STRAUS und den Kollegen aus dem Institut für Geologie und Paläontologie der Universität

Göttingen dankbar.

Besonders danke ich Herrn Dr. R. WILD, Ludwigsburg, für die Ausleihe von Fossilmaterial und vor allem für die Revision meines Manuskriptes sowie die Hilfe beim Publizieren dieser Arbeit.

2. Beschreibung

Familie Ranidae LAURENTI, 1768

Die firmisternen Frösche, deren Oberkiefer gewöhnlich bezahnt ist, haben procoele Wirbel. Rippen fehlen. Die Processus transversi sind schmal, zylindrisch, oder nur wenig verbreitert. Der Urostyl ist mit der Wirbelsäule durch zwei Condylen verbunden. Bei den meisten Gattungen sind Episternum und Sternum vorhanden. Deren Pars ossea weist eine charakteristische Form auf.

Die Ranidae sind eine umfangreiche Froschgruppe, die hunderte von Arten umfaßt. Die Biologie und auch die Osteologie eines großen Teiles dieser Froschfamilie ist bisher unbekannt. Fossile Belege sind selten. Die geologisch ältesten derartigen Funde wurden aus der Unterkreide Afrikas (C. VERGNAUD-GRAZZINI 1974) gemeldet. Die ältesten tertiären Funde sind im oberen Eozän gemacht worden. Weit mehr Funde sind aus dem Miozän der Bundesrepublik Deutschland, der Deutschen Demokratischen Republik und der Tschechoslowakei bekannt geworden. Im Pliozän und im Quartär sind Raniden reichlich vorhanden. Die fossilen Arten sind jedoch sehr unvollständig beschrieben. Die Ursache hierfür liegt darin, daß das Fossilmaterial meist sehr fragmentär ist. Nur einzelne Fundorte, z.B. in Spanien, lieferten besser erhaltene, ganze Skelette. Doch auch dieses gut erhaltene Fossilmaterial wurde noch nicht eingehend bearbeitet. Man muß indessen berücksichtigen, daß auch die Osteologie der meisten rezenten europäischen Arten noch nicht bekannt ist. Der Vergleich von fossilen Funden, bei denen sich nur Knochen unvollständig erhalten haben, mit rezenten Arten, deren Osteologie noch nicht hinreichend bekannt ist, macht Schwierigkeiten. Deshalb sind die taxonomischen und phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Arten und Gattungen der Raniden zueinander sowie zu den anderen Froschgruppen noch sehr unklar.

Im allgemeinen herrschte die Auffassung, daß die Raniden eine sehr moderne und progressive Gruppe sind. Der Autor ist jedoch der Meinung, daß einige Merkmale zwar ohne Zweifel sehr progressiv sind, andere hingegen auf einen früheren Ursprung der ganzen Gruppe hinweisen (Prinzip der Mosaik-Evolution). Obwohl hunderte von verschiedenen Arbeiten über die Raniden geschrieben wurden, bleibt die Phylogenie der Raniden bislang ungeklärt. Es wird noch viel Detailstudium nötig

Gattung Rana LINNAEUS, 1758

Typusart: Rana temporaria Linnaeus, 1758

sein, bevor diese Frage befriedigend beantwortet ist.

Diagnose: Oberkiefer bezahnt, Endokranialfigur aus einem unpaaren Rostralteil und einem paarigen Caudalteil bestehend. Frontoparietale ohne Fontanelle, aber stets deutlich an einer Sutur in zwei Hälften geteilt. Vomer bezahnt, Parasphenoid mit lateralen Flügeln. Wirbelsäule aus 9 Wirbeln bestehend, von denen die ersten 7 praesacralen procoel sind, der 8. amphicoel und der 9. Sacralwirbel opisthocoel ist.

Urostyl dicondylär. Processus transversi der Sacralwirbel schmal, zylindrisch. Schultergürtel firmistern. Scapula mit tiefem Einschnitt. Ossifizierter Teil des Sternums von charakteristischer Form. Vorderfuß aus 4 Fingern und Praepollex bestehend, ohne Schwimmhaut. Hinterfuß mit 5 Zehen, Praehallux und gut entwickelter Schwimmhaut. Im Adultstadium Carpus aus nur 5 Knöchelchen bestehend: 2 in der proximalen Reihe, 2 in der zentralen Zone und 1 selbständiges Carpale distale an der Basis des I. Metacarpus. Im Laufe der Ontogenese sind auch die übrigen Carpalelemente feststellbar: Intermedium, 4 Centralia und 4 Carpalia distalia.

Bemerkung: Gegenwärtig sind von der Familie Ranidae aus Europa 11 lebende und 32 fossile Arten bekannt. Die meisten fossilen Arten sind jedoch nomina nuda oder beruhen auf Stücken, die unbestimmbar sind.

Nur wenige Arten sind so hinreichend beschrieben und abgebildet, daß sie für die

Bestimmung der neuen Funde herangezogen werden können.

Rana strausi n. sp.

- 1954 Fast vollständig erhaltener Frosch. A. Straus, Geologie, 3: 530, Taf. 1, Fig. 6. (GPIG No. 4764)
- 1955 Fossiler Frosch. B. Damm, Unser Harz, 8: 6, Abb. auf S. 6.

1963 Rana sp. — O. Klages, Aufschluß, 14: 18, Abb. 3.

- 1967 Alytes sp. A. Straus, Umschau, 67: 455, Abb. auf S. 455. (GPIG No. 12523)
- 1968 Männliche Geburtshelferkröte oder weiblicher Froschlurch. A. STRAUS, Kosmos, 1968: 78, Abb. auf S. 78. (GPIG Nr. 12523)
- 1969 Rana sp. H. ROTHE, Kleine Versteinerungskunde: 60, Abb. 83. (SMNS No. 50377)
- 1971 Frosch samt Hautumriß. R. Mundlos, Profile, 15: 12, Abb. auf S. 12. (SMNS No. 50377)
- 1976 Rana. K. Mundlos, Wunderwelt im Stein: 191, Abb. auf S. 191. (SMNS No. 50377)

Holotypus: Abdruck und Gegenabdruck eines mittelgroßen Exemplares (No. 4764 a, b), die im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen (GPIG) aufbewahrt werden.

Paratypen: No. 12523a, b; No. 17190; No. 14136; ebenfalls in den Sammlungen des

oben genannten Instituts in Göttingen aufbewahrt.

Locus typicus: Willershausen, Kreis Osterode im Harz, Niedersachsen, Bundesrepublik Deutschland.

Stratum typicum: Oberpliozäne Süßwasser-Bändertone.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Dr. Adolf Straus, Berlin, der den Kenntnisstand der Willershausener Fossilien entscheidend erweitert hat.

Material: 13 Fundstücke, die zu 10 Exemplaren gehören: No. 4764 a, b; No. 10666 a; No. 528469 b; No. 12523 a, b; No. 14136 a; No. 17190 a, b; No. 52—30002 a; No. 52—30003 a; 50170; 50377; No. 520002.

No. 520002a ist das Eigentum von W. Schad, Pforzheim. Der Gegenabdruck befindet sich im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen. Er wurde für diese Arbeit nicht herangezogen. Die No. 50170 und 50377 sind im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (SMNS) aufbewahrt. Alle anderen Exemplare gehören dem Institut

für Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen (GPIG).

Zum Vergleich wurde Material von rezenten und fossilen Fröschen des Instituts für Paläontologie der Karls-Universität Praha (DPCP) herangezogen: Rana lessonae (No. 19, 20-N-75/21), R. esculenta (No. 25, 75, 162, 20-N-75/20), R. ridibunda (No. 1/58, 73/58, 125/75, 5823), R. dalmatina (No. 27, 2/75, 5825), R. arvalis (No. 8, 46, 47, 155, 8/75, 46/75, 47/75), R. temporaria (No. 12, 7/75, 10/75), Bufo viridis (No. 146) und Pelobates fuscus fossilis (No. 20368).

Diagnose: Mittelgroßer bis großer Frosch (s. Tab. 5). Die Art ist durch folgende Merkmale charakterisiert:

1. Kleiner Schädel in Form eines gotischen Bogens. Seine Länge beträgt nicht ganz ½ der Körperlänge (bei der Art Rana temporaria fast ¼ der Körperlänge).

- 2. Ossa fronto-parietalia orocaudal gestreckt mit gleichlaufenden Kanten auf der Oberfläche des Knochens; gegenseitig trogförmig eingebogen und im Caudalteil verbreitert.
- 3. Pars medialis ossis nasalis breit, unregelmäßig dreieckig, Processus lateralis desselben Knochens lang.

4. Oberkiefer bis zu ²/₃ seiner Länge bezahnt.

5. Maxillarbogen vollständig; Processus frontalis des Maxillare kurz, breit, stumpf; Processus lateralis das Nasale nicht erreichend.

6. Quadratojugale lang.

- 7. Wirbelsäule lang, aus 9 langen, meist procoelen Wirbeln bestehend. Rippen fehlen. Sie sind mit den Processus transversi verschmolzen.
 - 8. Processus transversus des 3. Wirbels am stärksten lateralcaudal gerichtet.
- 9. Processus transversus des Sacralwirbels zylindrisch, schmal, mit der Transversalebene einen Winkel von 35—42° bildend.
- 10. Urostyl auffällig schmal, lang, stabförmig, mit 2 Gelenkgruben auf dem Proximalende.

11. Schultergürtel firmistern.

12. Cleithrum gut ossifiziert, breit; Margo scapularis und Margo caudalis bilden einen Winkel von ca. 31—32°.

13. Scapula breit, stark, zur Margo cleithralis noch breiter.

14. Ilium mit niedrigem, bohnenförmigem Tuber superius, sowie niedrigem,

langem Kamm (Crista ossis ischii).

15. Femur kürzer als Os cruris. Der Gesamtbetrag der Länge beider Knochen ist geringer als die Länge des Körpers — gemessen vom oralen Ende des Intermaxillare bis zum caudalen Ende des Ischiums.

16. Calcaneus auf der Tibialseite durchgebogen.

17. Schwimmhaut zwischen den Zehen des Hinterfußes gut entwickelt. Bei der 4. Zehe reicht sie bis zur Mitte des 3. Zehengliedes.

18. Die Hintergliedmaßen sind auffällig dunkel gestreift.

Körperform

Aus dem Material, das mir vorlag, konnte ich bei 6 Exemplaren (Tafel 1, 2 und Abb. 24) die Form des Körpers studieren. Sie erinnert einigermaßen an die Körperform des braunen Grasfrosches *R. temporaria* oder auch an jene des scharfnasigen Moorfrosches *R. arvalis*.

Die Länge des Körpers, gemessen in der Medialebene vom caudalen Ende seiner Weichteilkontur bis zum oralen Rand des Schädels, war nur bei No. 12523 a, b, mit 71 mm und bei No. 14136 mit 92 mm meßbar. (In Tab. 5 ist die Skelettlänge angegeben.)

Schädel

Der Schädel ist bedeutend breiter als lang und bildet die Form eines gotischen Bogens, der oralseitig abgerundet ist.

Tab. 1. Schädelmaße (in mm)

| Exemplar No. | Schädellänge | Schädelbreite | Breite/Länge |
|--------------|--------------|---------------|--------------|
| 12523 | 15,2 | 20,1 | 1,322 |
| 14136 | 19,0 | 25,0 | 1,315 |
| 52-30003 | 19,4 | 26,5 | 1,365 |

Die Orbitae sind groß. Ihre Form ist abgerundet rhombisch. Vom Ethmoid zum Quadratum ist der Abstand der Orbita am größten. Die Oralseite der Orbita wird vom Oralzweig des Pterygoids begrenzt, die Caudalseite der Orbita vom Prooticum zusammen mit dem Caudalteil des Frontoparietale. Die Medialseite wird vom Frontoparietale und zum Teil auch vom Ethmoid gebildet. Die Orbitae sind etwas schmäler und länger als die von *R. temporaria*. Bei drei Exemplaren, deren Schädel etwas besser erhalten ist, konnten Reste der Augenpigmentierung (No. 14136, Maße: 5 x 4 mm) festgestellt werden.

Tab. 2. Maße der Orbitae (in mm)

| Länge | Breite | Länge/Breite |
|-------|------------|-------------------|
| 8,5 | 6,0 | 1,416 |
| 9,2 | 6,1 | 1,508 |
| 9,0 | 6,5 | 1,384 |
| | 8,5 9,2 | 8,5 9,2 6,1 |

Der Maxillarbogen besteht aus Intermaxillare, Maxillare und Quadratomaxillare.

Intermaxillare (No. 12523 a, 14136 a, 52-30003): Seine Form ist unklar, man

kann jedoch die Bezahnung erkennen.

Maxillare (No. 52-3003, 12523a): Ein schmaler, bogenförmiger, oralwärts breiter Knochen, der sich caudalwärts verengt, und der am Ende des ersten Drittels einen kurzen, breiten Processus frontalis entsendet, ähnlich wie bei *R. temporaria* oder *R. arvalis*.

Der Processus frontalis ist ein wichtiges Kennzeichen für die Diagnostik der Raniden. Bei den grünen Wasserförschen, z.B. R. ridibunda, R. esculenta, R. lessonae, ist er ziemlich lang und schmal. In mediocaudaler Richtung ist er soweit verlängert, daß er an den Processus lateralis des Nasale ansetzt. Bei den braunen Grasfröschen ist dieser Fortsatz bedeutend kürzer und ziemlich breit. Er erreicht nicht den Processus lateralis des Nasale. Bei R. temporaria ist der Processus nur durch den verbreiterten Medialrand des Maxillare im Bereich des zweiten Drittels seiner Länge repräsentiert.

Quadratojugale oder Quadratomaxillare (No. 14136): Das Quadratojugale ist ein länglicher Knochen, der das Distalende des laterocaudalen Zweiges des

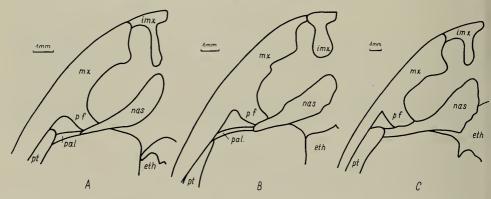


Abb. 1. Oralteil des Maxillare und des Nasale der grünen Wasserfrösche. Der Processus frontalis ist verlängert, so daß er bis zur Oralseite des Nasale reicht. A = Rana lessonae, DPCP No. 20-N-75/21; B = Rana esculenta, DPCP No. 20-N-75/20; C = Rana ridibunda, DPCP No. 1/58; eth = Ethmoid; frp = Frontoparietale; imx = Intermaxillare; mx = Maxillare; nas = Nasale; pal = Palatinum; pf = Processus frontalis; pt = Pterygoid; schematisch.

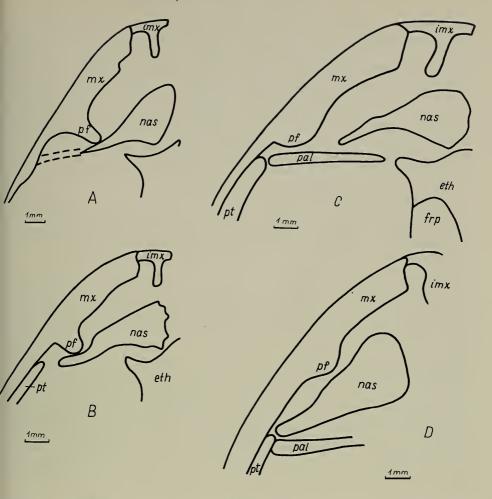


Abb. 2. Dorsalansicht von Maxillare und Nasale der braunen Grasfrösche. Processus frontalis kurz, jedoch das Nasale noch erreichend (A, B), oder kaum entwickelt und das Nasale nicht mehr erreichend (C, D). A = Rana dalmatina, DPCP No. 2/75; B = Rana arvalis, DPCP No. 8/75; C = Rana temporaria, DPCP No. 12; D = Rana strausi n. sp., GPIG No. 52-30003. Abkürzungen: siehe Legende Abb. 1.

Squamosums und das Distalende des Maxillare verbindet. In seiner Form ähnelt er dem entsprechenden Knochen der Art *R. temporaria* weitgehend. Hingegen ist das Quadratojugale bei *R. esculenta* und *R. ridibunda* bedeutend kürzer.

Zähne (No. 12523, No. 4764): Der Oberkiefer ist vom Intermaxillare bis knapp hinter die Hälfte der Orbitalänge bezahnt. Bei den grünen Wasserfröschen reichen

die Zähne weiter nach hinten, bis etwa zu 3/5 der Orbitalänge.

Nasale (No. 12523, No. 52-30003): Das Nasale ist ein flacher, unregelmäßig dreieckiger Knochen. Dieser weist eine breite Pars medialis auf, die seitwärts allmählich in eine enge, längliche Pars lateralis übergeht. Die Margo caudalis ist mäßig konkav, die Margo maxillaris mäßig konvex.

Bei den europäischen Raniden sind die Nasalia flache, glatte Knochen, die die Form eines unregelmäßigen Dreiecks haben. Dessen breiterer Medialrand, die Margo medialis, liegt auf der Nasenkapsel, der Capsula nasalis. Der schmale, längliche Teil,

Pars lateralis, läuft seitwärts zum Maxillare. Ein Fortsatz des Maxillare, der Processus frontalis, setzt an die mäßig konvexe Oralseite des länglichen Lateralteils des Nasale an. Bei R. esculenta grenzt der Processus frontalis maxillae an das äußerste Ende des lateralen Fortsatzes des Nasale. Bei R. ridibunda trifft dieser Fortsatz auf die Pars lateralis des Nasenbeines medialwärts. Bei R. temporaria ist der Processus frontalis nicht als Fortsatz ausgebildet, sondern nur durch den verbreiterten Medialrand des Maxillare repräsentiert. Er bildet einen niedrigen, länglichen Hökker. So ist das Maxillare mit dem Oralrand des Nasale nur locker verbunden. Bei der neuen Art, Rana strausi, ähnelt das Nasale im Proximalteil demjenigen bei den braunen Grasfröschen. Mit dem distalen, lateralwärts gerichteten, langen Fortsatz des Nasale erinnert R. strausi hingegen an die grünen Wasserfrösche. Das Nasale der neuen Art weist also Merkmale beider Gruppen auf.

Frontoparietale (No. 12523 b, No. 4764a, No. 14136): Bei R. strausi ist das Frontoparietale längs der Mediansutur mäßig konkav eingebogen, so wie bei den grünen Wasserfröschen, z.B. R. esculenta. Die länglichen dorsalen Kanten liegen, wie bei R. esculenta, parallel zueinander. Der Campus frontoparietalis ist, wie bei R. fusca, sehr klein und schmal. Der Lateralrand des Frontoparietale verbreitert sich

Das Frontoparietale der europäischen Raniden ist recht unterschiedlich gebaut. Mit Hilfe dieses Merkmals kann man die Raniden in zwei Gruppen einteilen, in die grünen Wasserfrösche und die braunen Grasfrösche. Bei den grünen Wasserfröschen (R. esculenta, R. ridibunda, R. lessonae) ist das Frontoparietale schmal. Längs der Sutura medialis ist es eingebogen, so daß es einen seichten Trog oder eine Furche bildet. Die Seitenkanten des Frontoparietale, längs dessen die Dorsalfläche in die abfallenden Seitenteile übergeht, sind viel deutlicher und auffallender gestaltet als bei R. temporaria. R. temporaria hat ein breites und flaches Frontoparietale. Bei R. arvalis ist es mäßig nach oben gewölbt. Bei R. temporaria sind beide Seitenkanten nur wenig ausgeprägt. Sie laufen caudalwärts aus. Am Caudalende ist das Frontoparietale der Raniden lateral beider Seitenkanten verbreitert. Diesen Teil, der proximalwärts eine auffallende Frontoparietalkante trägt und seitlich mit dem Prooticum suturverbunden ist, bezeichnet Bolkay (1919) als Dilatatio tectiformis. Bei R. temporaria ist

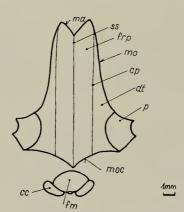


Abb. 3. Rana strausi n. sp., GPIG No. 14136. Median eingebogenes Frontoparietale, mit Prooticum, Condyli occipitales und Foramen magnum. Dilatatio tectiformis und Prooticum ähnlich wie bei R. temporaria. cc = Condylus occipitalis; cp = Canthus principalis; dt = Dilatatio tectiformis; fm = Foramen magnum; frp = Frontoparietale; ma = Margo anterior; mo = Margo orbitalis; moc = Margo occipitalis; p = Prooticum; ss = Sutura medialis.

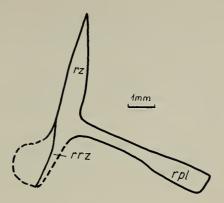


Abb. 4. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764a. Rechtes Squamosum. rz = Ramus zygomaticus; r rz = Ramus retrozygomaticus; r pl = Ramus posterolateralis; schematisch.

diese Dilatatio ziemlich klein und schmal, während sie bei R. esculenta und R. ridibunda breit und hoch ist.

Bei der neuen Art *R. strausi* stellt man fest, daß das Frontoparietale in Bau und Bildung dem entsprechenden Knochen der grünen Wasserfrösche ähnelt. Nur die kleine, schmale Dilatatio tectiformis bei *R. strausi* erinnert eher an die braunen Grasfrösche.

Quadratum: Es ist undeutlich überliefert.

Squamosum/Tympanicum (No. 12523, No. 4764a): Der Ramus zygomaticus des Squamosums ist offensichtlich länger als der Ramus retrozygomaticus. Der

Ramus posterolateralis oder Ramus laterocaudalis ist stark verlängert.

Bei den europäischen Raniden unterscheidet man 2 Formtypen des Squamosums. So ist der Ramus zygomaticus des Squamosums der grünen Wasserfrösche lang, hingegen bei den braunen Grasfröschen kurz. Der Ramus retrozygomaticus ist bei den beiden Gruppen ziemlich breit und nicht reduziert. Der Ramus posterolateralis ist bei den grünen Wasserfröschen ziemlich lang und am Lateralende schmal. Bei den braunen Grasfröschen hingegen ist dieser Zweig viel kürzer sowie am Lateralende bedeutend verbreitert. Das Squamosum von R. strausi deutet also auch auf Verwandtschaft der neuen Art mit den grünen Wasserfröschen.

Columella auris (No. 4764 a, b): Die Columella auris besteht aus 2 Abschnitten, die ineinander übergehen. Der längere, stabförmige Teil ist das Plectrum, der kürzere, keulenförmige ist das Operculum. Das Operculum ähnelt sehr dem Operculum der Art R. temporaria. Die Unterschiede in der Morphologie des

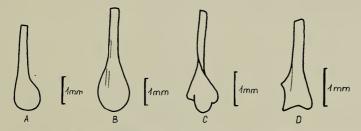


Abb. 5. Columella. A = Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764b; B = Rana temporaria, DPCP No. 12; C = Rana ridibunda, DPCP No. 125/75; D = Rana esculenta, DPCP No. 75; schematisch.

Operculums zwischen den grünen Wasserfröschen und braunen Grasfröschen sind auffallend; sie sind auf der Abb. 5 veranschaulicht.

Parasphenoid (No. 4764): Vom Parasphenoid ist nur ein kleiner, undeutlicher Abdruck eines Fragments erhalten.

Vomer: Der Vomer ist nicht überliefert.

Pterygoid (No. 14136, No. 52-30003): Das Pterygoid ist bei keinem Exemplar vollständig erhalten. Der Apex rami anteriori ist merklich eingebogen und berührt das Lateralende des Palatinums an dessen Ventralseite. Der Form nach erinnert das Pterygoid von *R. strausi* an jenes von *R. arvalis*.

Palatinum (No. 12523a): Beide Palatina sind nur als Fragmente erhalten. Es sind transversalwärts ausgedehnte, schmale, stabförmige Knochen, die mit dem Lateralende an der Innenfläche des Oberkiefers ansetzen. Das Palatinum liefert keine Informationen über die Verwandtschaftsverhältnisse von R. strausi mit anderen

bekannten Arten.

Neurocranium

Ethmoid (No. 4764): Die morphologischen Unterschiede zwischen dem Ethmoid der braunen Grasfrösche und dem der grünen Wasserfrösche sind wenig markant. Bei den braunen Grasfröschen ist das Ethmoid etwas breiter. Die Einziehung der Ethmoidplatte liegt meistens dicht hinter den beiden seitlichen Vorsprüngen der Processus lateralis dexter et sinister. Die grünen Wasserfrösche haben hingegen ein schmaleres, längliches Ethmoid, wie z. B. R. ridibunda. Die Einziehung der Ethmoidplatte liegt etwa in ihrer Mitte. Die Processus lateralis dexter et sinister sind deutlich hervorstehend ausgeprägt.

Bei der neuen Art ist das Ethmoid breit und nicht seitlich eingezogen. Die Processus lateralis dexter et sinister springen seitlich kaum vor. Das untersuchte

Ethmoid steht demjenigen der braunen Grasfrösche näher.

Prooticum (No. 12523, No. 14136): Das Prooticum hat die Form eines regelmäßigen Trapezes. An dessen kürzerer Seite schließt das Squamosum mit dem Processus retrozygomaticus an. An der gegenüberliegenden Madialseite verbindet sich das Prooticum mit dem Frontoparietale. Die freie Oralseite des Prooticums, welche die Caudalseite der Orbita begrenzt, verläuft gerade. Einen derartigen Verlauf nimmt auch die Caudalseite, die das Occipitale laterale berührt. Das Prooticum von R. strausi ähnelt demjenigen von R. arvalis.

Occipitale laterale (No. 12523a): Obwohl sich das Occipitale laterale bei einigen Exemplaren erhalten hat, ist seine Form nur sehr schwer und undeutlich zu

erkennen.

Unterkiefer

Unterkiefer (No. 4764a): Dieser Teil des Froschskelettes weist nur wenige Merkmale auf, die für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen



Abb. 6. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764b; Ethmoid.

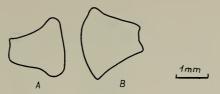


Abb. 7. Rana strausi n. sp., Prooticum; A = GPIG No. 12523; B = GPIG No. 14136.

werden können. So ist z.B. der Processus coronoideus bei den braunen Grasfröschen stärker ausgeprägt als bei den grünen Wasserfröschen.

Bei den vorliegenden Exemplaren von *R. strausi* ist der Unterkiefer sehr unvollständig erhalten. Die Form des Processus coronoideus nähert sich jener der Art *R. temporaria* (siehe Latexabdruck No. 4764a).

Wirbelsäule

Wirbelsäule (No. 14136, No. 12523, No. 4764, No. 52-30002, No. 52-30003): Die Wirbelsäule besteht aus 9 nicht imbrikaten Wirbeln. Die ersten 7 Wirbel sind procoel, der 9. sacrale ist opisthocoel. Im Vergleich mit den rezenten Arten R. temporaria und R. ridibunda ist die Wirbelsäule der studierten Raniden bedeutend länger. Der Processus transversus des 2., 3. und 4. Wirbels ist stärker als der Processus transversus der anderen Wirbel. Auffallend ist der Processus transversus des 3. Wirbels, der laterocaudal gerichtet ist, proximal schmal und am Lateralende wieder breiter ist. Der Processus transversus des 8. Wirbels verläuft gerade, so wie bei R. temporaria. Beim Exemplar No. 52-30002 beträgt die Breite zwischen den Lateralenden der Processus transversi:

| 3. | Wirbel | 3,6 mm |
|----|--------|------------|
| 4. | Wirbel | 4,1 mm |
| 5. | Wirbel | 3,2 mm |
| 6. | Wirbel | 3,6 mm |
| 7. | Wirbel | 3,6 mm |
| | | 3,6 mm |
| q | Wirhel | 11 0 mm |

Sacralwirbel: Bei den braunen Grasfröschen bildet der Sacralwirbel mit der Transversalebene einen Winkel von 25°—28°, bei *R. arvalis* einen solchen von 34°. Bei den grünen Wasserfröschen beträgt dieser Winkel nur 17°—27°. Die untersuchten Exemplare von *R. strausi* weisen einen Winkel von 35°—42° auf. Hierin besteht somit eine nähere Beziehung zu den braunen Grasfröschen.

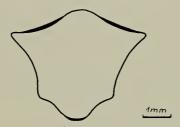


Abb. 8. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764b. Atlas von ventral. Articulationsflächen für Condyli occipitales dunkel hervorgehoben.

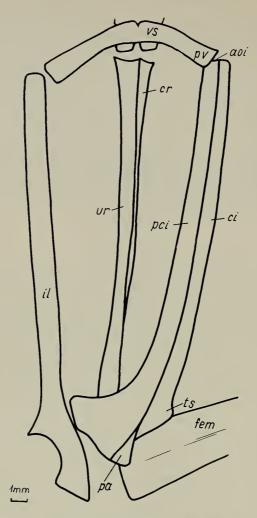


Abb. 9. Rana strausi n. sp., GPIG No. 12523a. Beckengürtel. Urostyl von lateral. aoi = Apex ossis ilii; ci = Crista ossis ilii; cr = Crista urostyli; fem = Femur; il = Ilium; is = Ischium; pa = Pars ascendens ossis ilii; pci = Pars cylindriformis ossis ilii; po = Processus transversus vertebrae sacralis; pv = Processus transversus; ts = Tuber superius; ur = Urostyl; vs = Sacralwirbel; schematisch.

Urostyl (No. 4764, No. 14136, No. 12523): R. strausi hat einen schmalen, langen Urostyl, der am verbreiterten Ende 2 Gelenkgruben aufweist. In diesen artikuliert der Doppelcondylus des Sacralwirbelkörpers. Man spricht von einer Articulatio dicondyloidea. Im mittleren Drittel ist der Urostyl schmal, im Caudaldrittel verbreitert er sich geringfügig. Mit dem verbreiterten Caudalende setzt der Urostyl an die Ilia an. Auf der Dorsalseite trägt der Urostyl bis nahezu ¾ seiner Länge einen Kamm, die Crista urostyli. Sie wird im letzten Drittel des Urostyls immer niedriger und läuft schließlich caudalwärts aus. Der Urostyl der Willershausener Frösche hat folgende Maße:

Länge des Urostyls bei No. 12523a 20 mm

No. 4764a 22 mm

No. 14136 30 mm

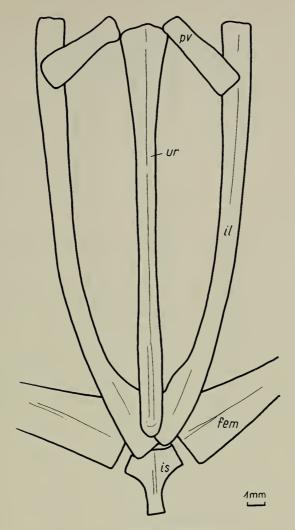


Abb. 10. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764 a. Beckengürtel. Erläuterungen: siehe Legende Abb. 9.

Schultergürtel

Die einzelnen Knochenelemente des Schultergürtels weisen genügend Merkmale auf, um nicht nur Gattungen, sondern auch Arten unterscheiden zu können. (J. B. Procter 1919; L. Trueb 1973; M. Maňourová, 1976). Für die Diagnostik sind folgende Knochen besonders wichtig: Cleithrum, Scapula, Coracoid und der ossifizierte Teil des Sternums.

Bei den europäischen Raniden kann man 2 Formtypen des Schultergürtels unterscheiden. Sie sind hauptsächlich durch die Form des Cleithrums und der Scapula charakterisiert. Bei *R. fusca* ist das Cleithrum auffallend breit. Auch die Scapula ist bei dieser Art, als Vertreter der einen Gruppe, am Dorsalrand auffallend verbreitert. Die Scapula ist stärker, jedoch kürzer als bei *R. esculenta*. Zudem ist die Scapula von *R. esculenta* am Dorsalrand ziemlich schmal. Das Cleithrum bei *R. esculenta* ist schmal und lang. Diese Unterschiede sind funktionell bedingt. Sie sind bei

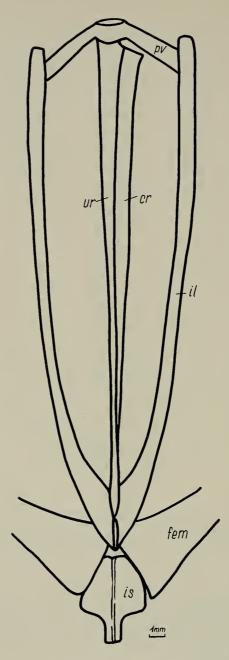


Abb. 11. Rana strausi n. sp., Beckengürtel des Exemplars GPIG No. 14136. Urostyl von ventro-lateral. Erläuterungen: siehe Legende Abb. 9.

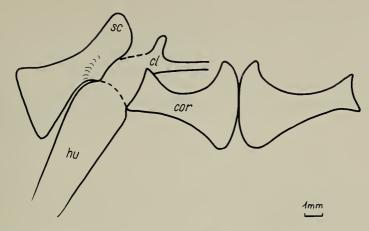


Abb. 12. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764b. Schultergürtel. cl = Clavicula; cor = Coracoid; hu = Humerus; sc = Scapula.

einem Vergleich der Arten R. temporaria, R. dalmatina, R. arvalis, R. ridibunda, R. esculenta und R. lessonae bemerkenswert.

Cleithrum (No. 14136, No. 12523a): Das Cleithrum von R. strausi ist auffallend breit und erinnert an das Cleithrum der Arten R. arvalis und R. temporaria. Vom Cleithrum der Arten R. ridibunda und R. esculenta unterscheidet es sich durch den geraden Cranialrand, die Margo cranialis cleithri (Abb. 13).

Scapula (No. 52-30003, No. 4764): Die Scapula ist bei keinem Exemplar von R. strausi gut erhalten. Beim Vergleich mit anderen Raniden-Arten konnte jedoch festgestellt werden, daß die Scapula der untersuchten Art etwa 1,3mal länger als das zugehörige Coracoid ist. Damit ähnelt sie sehr der Scapula von R. lessonae und R. esculenta. Sie unterscheidet sich auffallend von der Scapula der Art R. temporaria, die etwa die gleiche Länge wie das Coracoid aufweist. Von der Scapula der grünen Wasserfrösche unterscheidet sich die Scapula der neuen Art durch den spitzeren Winkel zwischen der Margo cleithralis und der Margo caudalis.

Die Scapula von *R. strausi* ist also länger als bei *R. temporaria*, wodurch sie eher mit der Scapula der grünen Wasserfrösche zu vergleichen ist. Der spitze Angulus caudalis der Scapula von *R. strausi* erinnert jedoch wiederum mehr an die braunen Grasfrösche.

Coracoid (No. 4764b, No. 12523a): Bei der neuen Art ähnelt das Coracoid demjenigen der grünen Wasserfrösche weitgehend, vor allem darin, daß seine Margo fenestralis oder oralis stärker konkav verläuft, und die durch den Medial- und Fenestralrand gebildete Ecke stark verlängert ist. Das Coracoid von *R. strausi* entspricht seiner Form nach fast genau dem Coracoid der Arten *R. esculenta* und *R. lessonae*.

Clavicula (No. 12523a): Die Clavicula ist bei keinem Exemplar vollständig erhalten. Überliefert hat sich nur ihr schmaler, stabförmiger Medialteil, die Extremitas medialis oder epicoracoidalis. Aus den erhaltenen Fragmenten kann man nur eine generelle Beziehung von *R. strausi* zu den sonstigen rezenten Arten der Raniden ableiten.

Sternum (No. 12523a): Der ossifizierte Teil des Sternums ähnelt dem entsprechenden Knochen der grünen Wasserfrösche (Abb. 16). Vom Sternum der Art R. temporaria unterscheidet sich jenes von R. strausi auffallend. Man stellt fest, daß der Schultergürtel der neuen Art — bei No. 12523 am besten erhalten — firmistern ist. Die Form des Cleithrums deutet auf die braunen Grasfrösche. Die Größe der

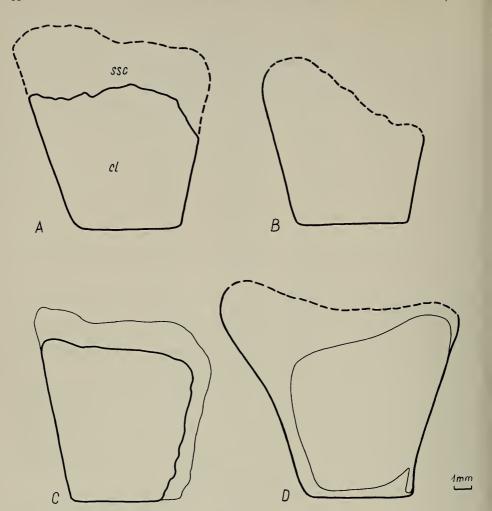


Abb. 13. Cleithrum und Suprascapula einiger europäischer Raniden. A = Rana strausi n. sp., GPIG No. 14136; B = Rana arvalis, DPCP No. 155; C = Rana temporaria, DPCP No. 10/75; D = Rana ridibunda, DPCP No. 1/58; cl = Cleithrum; ssc = Suprascapula.

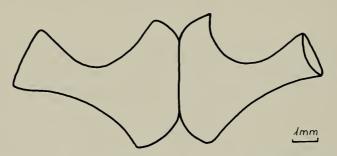


Abb. 14. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764b. Rechtes und linkes Coracoid.



Abb. 15. Rana strausi n. sp., GPIG No. 12523 a. Clavicula.

Scapula, des Coracoids sowie die Form des Sternums erinnern hingegen an die grünen Wasserfrösche.

Beckengürtel

Beckengürtel (No. 12523a. No. 4764b, No. 14136): So wie die anderen Skeletteile ist auch der Beckengürtel der Raniden in ausgeprägtem Maße der Funktion angepaßt. Das Becken der europäischen braunen Grasfrösche ist zumeist schmaler als das Becken der grünen Wasserfrösche. Dieser Unterschied ist am besten erkennbar beim Vergleich von R. temporaria mit R. ridibunda. Die Breite des Beckens hängt von der Größe des Winkels ab, den der seitliche Flügel des Sacralwirbels mit der Transversalebene bildet. Der Bau des Beckens steht somit in enger Beziehung zur Lebensweise der Raniden.

Die neue Art hat ein schmales, langes Becken von V-ähnlicher Form. Seinen Maßen im Verhältnis zur Körpergröße entsprechend weist das Becken von R. strausi auf einen mittelgroßen bis großen Frosch. R. strausi dürfte sich auf Grund seines Beckenbaues auch auf dem festen Land aufgehalten und fortbewegt haben. Hierauf

deutet übrigens auch der Bau der Gliedmaßen und des Schultergürtels.

Ilia (No. 4764a, b, No. 12523b): Die Flügel der Darmbeine, die Alae ossium ilii, sind länglich und schmal. Sie weisen einen niedrigen Kamm auf, die Crista ossis ilii. Dieser Kamm ragt kurz hinter dem Tuber superius ossis ilii auf und reicht, sich nur ganz gering verschmälernd, cranialwärts bis zum Apex ossis ilii. Nach unten setzt sich die Crista in die kräftige, rutenförmige Pars cylindriformis ossis ilii fort. Diese geht cranialwärts in das Tuber superius über. Ohne Verschmälerung folgt cranialwärts das Collum ossis ilii und die Pars ascendens ilii. Das Tuber superius ist kurz. Er hat die Form einer halbierten Bohne. Sein oral gewölbter Teil überragt die Crista

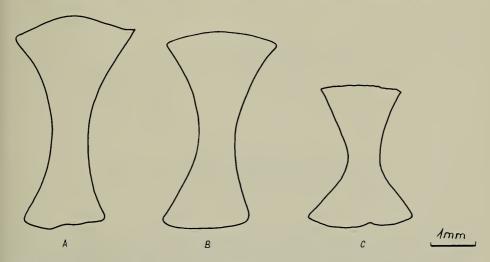


Abb. 16. Sternum. A, B = Rana strausi n. sp., GPIG No. 12523 a (A = nach Original, B = Latexabdruck); C = Rana arvalis, DPCP No. 46/75.

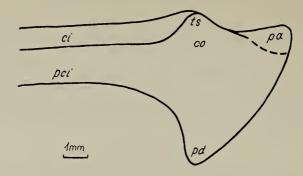


Abb. 17. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764 a. Ilium, proximaler Abschnitt. ci = Crista ossis ilii; co = Collum ossis ilii; pa = Pars ascendens ossis ilii; pci = Pars cylindriformis ossis ilii; pd = Pars descendens ossis ilii; ts = Tuber superius.

ossis illii geringfügig, ähnlich wie bei R. temporaria. Die Längsachse des Tuber ist schief-oralwärts gerichtet. Die Pars ascendens ist bei den Willershausener Fröschen großteils verdeckt.

Das Ilium von R. strausi ähnelt dem Darmbein von R. temporaria weitgehend. Doch ist die Ala ossis ilii bei der neuen Art länger und schlanker. Rechte und linke Ala schließen miteinander einen Winkel von ungefähr 24°—25° ein. Nur beim Exemplar No. 14136 beträgt dieser Winkel 14°, diese Beckenverengung ist postmortal durch Verdrückung im Sediment verursacht. Die Größe des Winkels, den beide Darmbeinflügel bilden, ist zweifellos vom Geschlecht abhängig. Das Becken der

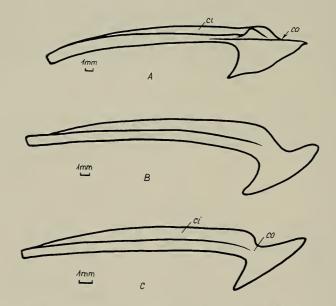


Abb. 18. Ilium rezenter Raniden von medial; schematisch. A = Rana temporaria: Crista niedrig, Tuber superius vorspringend, Collum ausgeprägt. B = Rana ridibunda: Crista hoch, Collum schmal. C = Rana esculenta: Crista hoch, Collum stark eingeschnürt. Erläuterungen: siehe Legende Ab. 17.

männlichen Tiere ist schmäler als das Becken der weiblichen. Auf die Ähnlichkeit des Beckens von *R. strausi* mit jenem von *R. temporaria* deuten:

1. Die Crista ossis ilii ist niedrig, lang und über die ganze Länge des Darmbein-

flügels annähernd gleich hoch.

2. Das Tuber superius ist niedrig, oval und überragt die Crista nur wenig.

3. Das Collum ossis ilii ist nicht verschmälert.

Ischium (No. 12523b): Die Pars acetabularis des Ischiums ist breit und kreisförmig. Die Symphysis pelvis ist caudalwärts verlängert. Das Corpus ossis ischii verschmälert sich transversalwärts. Sonst sind am Ischium von *R. strausi* keine besonderen Merkmale festzustellen.

Vorderextremität

Humerus (No. 4764b, No. 12523a, No. 14136, No. 52-30003): Der Humerus der neuen Art ist charakterisiert durch kräftige Muskelansatzstellen an der Medialund Ventralseite des Knochens. Er deutet auf ein männliches Tier. Bei den weiblichen Fröschen ist dieser Muskelkamm nur an der Ventralseite ausgebildet. Der Humerus ist proximalwärts verbreitert. Distalwärts, bis etwa ½, seiner Länge, verschmälert er sich. Am Distalende, zur auffallenden, kugelförmigen Eminentia capitata hin, ist er wieder verbreitert. Von der Eminentia capitata durch eine Kerbe getrennt erscheint medial der Epicondylus ulnaris (= medialis). Der Epicondylus radialis (= lateralis) ist nur angedeutet. Offenbar war er, ähnlich wie bei R. temporaria, nur schwach ausgebildet. Über der Eminentia capitata ist ein dreieckiges, tiefes Grübchen, die Fossa cubitalis ventralis. Bei Betrachtung des Humerus von der Medialseite kann man beobachten, daß der Humerusschaft dorsalwärts auffallend

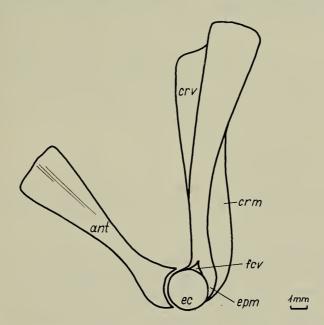


Abb. 19. Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764b; männliches Tier. Linker Humerus und Antebrachium von medio-lateral; ant = Antebrachium; crm = Crista medialis; crv = Crista ventralis; ec = Eminentia capitata; epm = Epicondylus medialis (= ulnaris); epl = Epicondylus lateralis (= radialis); fcv = Fossa cubitalis ventralis; os = Abdruck des Olecranons (Abkürzungen z.T. in Abb. 20).

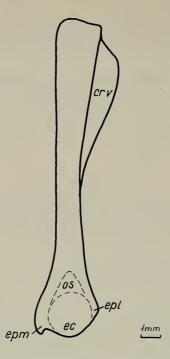


Abb. 20. Rana strausi n. sp., GPIG No. 12523 a. Humerus schräg von dorsal, so daß auch ein Teil der Crista ventralis sichtbar ist. Erläuterungen: siehe Legende Abb. 19.

durchgebogen ist. Die Crista ventralis erscheint breit und robust. Sie reicht distalwärts bis ins untere Drittel der Humeruslänge. Von der Medialseite fällt am Humerus der männlichen Tiere die vorspringende Crista medialis auf. Sie reicht vom Ende des ersten Drittels des Humerus bis zum Epicondylus ulnaris.

Am Humerus von R. strausi weisen folgende Merkmale auf die Verwandtschaft

mit Rana temporaria:

- 1. der minimal entwickelte Epicondylus radialis,
- 2. das schmale Distalende und
- 3. eine lange Crista ventralis.

Obwohl sich der Humerus durch zahlreiche Merkmale dem Humerus der Art R. temporaria nähert, stimmt er mit diesem nicht überein. Vielmehr unterscheidet er sich durch eine noch längere Crista ventralis, ein breites Proximalende und die

Abmessungen.

Ulna und Radius (No. 4764a, No. 14136, No. 52-30003): Der Unterarm besteht aus 2 zusammengewachsenen Knochen, Radius und Ulna. Bei den Willershausener Exemplaren ist die Ulna bedeutend stärker als der Radius. Im Proximalteil bildet sie ein nicht sehr auffallendes Olecranon. Das Collum antebrachii des Unterarms ist relativ schmal. Der Sulcus intermedius ist auffallend tief, hauptsächlich in der Distalhälfte beider Unterarmknochen. Ulna und Radius zeigen keine besonderen diagnostischen Merkmale.

Carpus: Der Carpus ist bei keinem Exemplar gut erhalten.

Metacarpus (No. 17190a, b): Wie bei den rezenten Raniden sind der I. und III. Metacarpus am längsten und am stärksten, während der II. und IV. Metacarpus deutlich kürzer sind. Die Abmessungen beim erwähnten Exemplar sind folgende:

Metacarpus I. II. III. IV. Länge in mm 6,5 5,0 6,1 4,8

Phalanges digitorum (No. 17190 a, b): Es haben sich nur Fragmente einiger Phalangen erhalten, die für eine genaue Bestimmung nicht ausreichen.

Hinterextremität

Femur (No. 14136, No. 4764a): Das Femur ist ein S-förmig gekrümmter, langer Knochen. Bei den untersuchten Exemplaren ist es kürzer als das Crus. Am Proximalende ist das Femur schmaler als am Distalende. Insgesamt weist es keine besonderen Merkmale auf. Die Länge des Femurs ist in Tab. 5 angegeben.

Crus (No. 14136, No. 4764a): Das aus Tibia und Fibula hervorgegangene Crus ist ein sehr langer, dünner Knochen. Er ist länger als das Femur. Das Proximalende des Crus ist breiter als das Distalende. Der Sulcus intermedius ist nur beim Exemplar No. 14136 am proximalen und distalen Drittel erkennbar. In der Mitte des Knochens kann man eine kleine Öffnung, das Foramen pro Arteria tibiale beobachten. Die

Maßangaben über die Länge dieses Knochens finden sich in Tab. 5.

Tarsus: (No. 10666, No. 17190, No. 12523, No. 14136): Vom Tarsus haben sich nur die Knochen der proximalen und tarsalen Reihe — Astragalus (= Tibiale) und Calcaneus (= Fibulare) — erhalten. Der Astragalus liegt auf der Tibialseite des Tarsus. Von den beiden erhaltenen Tarsalknochen ist er der kleinere. Auf der Außenseite des Tarsus verläuft er relativ gerade, auf der Innenseite mäßig gebogen. Proximalwärts und distalwärts weist er die gleiche Breite auf.

Der Calcaneus liegt an der Fibularseite des Tarsus. Er ist stärker als der Astragalus. Auf der Außenseite des Tarsus ist er leicht gebogen. Seine Innenseite in der Richtung zum Astragalus verläuft stark konkav eingemuldet. Das Distalende ist breiter als das Proximalende. Das zwischen beiden Knochen eingeschlossene Spa-

tium hat die Form einer unsymmetrischen Linse.

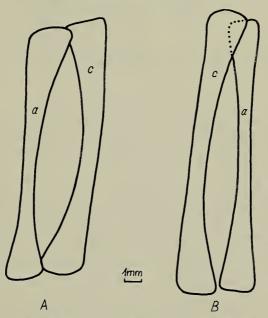


Abb. 21. Rana strausi n. sp. A = GPIG No. 12523 a; Ventralseite der proximalen Reihe des rechten Tarsus; Latexabdruck. B = GPIG No. 17190 a; Ventralseite der proximalen Reihe des rechten Tarsus; a = Astragalus; c = Calcaneus.

Die distale Tarsalreihe ist nicht überliefert.

Metatarsus: Der Metatarsus besteht aus langgestreckten Knochen, deren Maße aus Tab. 3 zu entnehmen sind.

Tab. 3. Längenmaße der Metatarsalia (in mm)

| Exemplar No. | mt | I | II | III | IV | V |
|--------------|----|-----|------|------|------|------|
| 4764 | | | 9,2 | 11,1 | 11,9 | 10,9 |
| 17190 | | 5,0 | 8,1 | 10,5 | 11,2 | 10,0 |
| 10666 | | 5,1 | 9,2 | 12,0 | 14,0 | 12,5 |
| 52-30002 | | 5,2 | 10,2 | 12,9 | 14,5 | 13,0 |

Phalanges digitorum (No. 17190): Die Zehenglieder sind gut erhalten. Ihre Abmessungen gehen aus Tab. 4 hervor.

Tab. 4. Längenmaße der Zehenglieder (in mm)

| | Ph. 1 | Ph. 2 | Ph. 3 | Ph. 4 |
|------|--|--|--|---|
| I. | 2,6 | 1,1 | | |
| II. | 4,2 | 1,8 | | |
| III. | 6,0 | 3,2 | 1,8 | |
| IV. | 7,8 | 5,8 | 3,8 | 1,7 |
| V. | 5,0 | 4,5 | 1,7 | |
| I. | Fragment | | | |
| II. | 4,0 | | | |
| III. | 5,8 | 3,5 | 2,1 | |
| IV. | 8,1 | 5,8 | 3,7 | ca. 2,5 |
| V. | 6,2 | 3,2 | 2,1 | |
| I. | Fragment | | | |
| II. | 4,2 | | | |
| III. | 6,2 | 4,1 | Fragment | |
| IV. | 8,0 | 6,0 | 4,8 | |
| V. | 6,0 | 3,3 | 2,1 | |
| | II. III. IV. V. I. III. IV. V. III. IV. IV | I. 2,6 II. 4,2 III. 6,0 IV. 7,8 V. 5,0 I. Fragment II. 4,0 III. 5,8 IV. 8,1 V. 6,2 I. Fragment II. 4,2 III. 6,2 IV. 8,0 | I. 2,6 1,1 II. 4,2 1,8 III. 6,0 3,2 IV. 7,8 5,8 V. 5,0 4,5 I. Fragment II. 4,0 III. 5,8 3,5 IV. 8,1 5,8 V. 6,2 3,2 I. Fragment II. 4,2 III. 6,2 4,1 IV. 8,0 6,0 | I. 2,6 1,1 II. 4,2 1,8 III. 6,0 3,2 1,8 IV. 7,8 5,8 3,8 V. 5,0 4,5 1,7 I. Fragment II. 4,0 III. 5,8 3,5 2,1 IV. 8,1 5,8 3,7 V. 6,2 3,2 2,1 I. Fragment II. 4,2 III. 6,2 4,1 Fragment IV. 8,0 6,0 4,8 |

Praehallux (No. 17190): Der Praehallux ist 1,1 mm lang. Unter ihm hat sich auch ein sehr kleines Tarsale praehallucis erhalten.

Weichteile

Bei einigen Exemplaren haben sich die Konturen von Weichteilen, insbesondere von Muskeln, Schwimmhäuten, Gefäßen (No. 12523) und auch verschiedenen Pigmentierungen erhalten. Beim Exemplar No. 17190 sind dunkle Querstreifen an den Schenkeln und der Wade sichtbar.

Saccus endolymphaticus: Dank der besonderen Fossilisationsbedingungen hat sich der endolymphatische Beutel zusammen mit seiner Kalkmasse (calcareous matter), besonders deutlich bei No. 4764, No. 12523, No. 50170 und No. 50377, erhalten. Dieser Beutel ist eine Bildung des Membranlabyrinthes des Innenohres. Er kann bei Amphibien beträchtliche Größendimensionen erreichen. Er beteiligt sich an der Gestaltung der Endocranialfigur. Dieser Saccus breitet sich nicht nur in den extraduralen Räumen des Gehirns aus, sondern zieht im Rückenmarkskanal der Wirbelsäule bis zum Urostyl. Bei fossilen Exemplaren wurde der Saccus endolymphaticus bislang weder beschrieben noch abgebildet.

Muskeln (No. 14136, No. 12523, No. 4764, No. 17190): Bei diesen Exemplaren haben sich die Konturen der Hals-, Rumpf- und Gliedmaßenmuskeln erhalten.

Ovarium (No. 12523): Beim Exemplar No. 12523 ist der Eierstock ziemlich gut erhalten (siehe Taf. 4, unten).

Lunge (No. 4764 a, b; No. 12523): Die Lungenkonturen haben die Form eines kurzen, wenig deutlichen Ovals.

Schwimmhäute (No. 17190, No. 528469, No. 50377): Die Schwimmhäute zwischen den Zehen sind als Konturen sichtbar. Die Schwimmhaut geht vom Praehallux aus, umsäumt die ganze erste Phalanx der I. Zehe, geht auf das Distalende der ersten Phalanx der II. Zehe über, reicht bis in die Mitte der II. Phalanx der III. Zehe und zieht etwa zur Mitte der dritten Phalanx der IV. Zehe. Dann verläuft sie wieder zurück zur Basis der dritten Phalanx der V. Zehe.

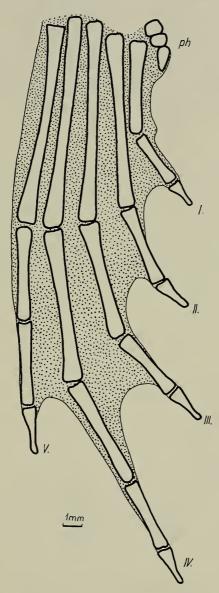


Abb. 22. Rana strausi n. sp., GPIG No. 17190 a. Gegenabdruck des rechten Hinterfußes. ph = Praehallux; I—V = Metatarsalia und Digiti des I. bis V. Strahles; punktiert: Schwimmhaut; schematisch.

Pigmentierung: Ausnahmsweise haben sich bei den fossilen Amphibien von Willershausen Reste der Hautfarbe erhalten, die als helle oder dunkle Streifen gut sichtbar ist. Derartige in der Fossildokumentation große Seltenheiten kann man bei den Exemplaren No. 17190 b, No. 50377 und teilweise auch bei No. 50170 beobachten (Taf. 9). Bei diesen Fröschen sind auf der Wade dunkle, ursprünglich wahrscheinlich farbige Streifen sichtbar (Tafel 6, unten). Auf dem Schenkel haben sich 5, auf der Wade 4 solcher Streifen erhalten.

Maße der Farbstreifen am Oberschenkel (von proximal nach distal):

| 1. Streifen | Breite: | 2,5 mm |
|-------------|---------|--------|
| 2. Streifen | Breite: | 2,6 mm |
| 3. Streifen | Breite: | 1,8 mm |
| 4. Streifen | Breite: | 1,1 mm |
| 5. Streifen | Breite: | 2,0 mm |

Maße der Farbstreifen am Unterschenkel (von proximal nach distal):

| 1. Streifen | Breite: | 2,0 mm |
|-------------|---------|--------|
| 2. Streifen | Breite: | 3,0 mm |
| 3. Streifen | Breite: | 2,1 mm |
| 4. Streifen | Breite: | 3,0 mm |

Beim Exemplar No. 10666 konnte festgestellt werden, daß die Haut an der Ventralseite des Schenkels fleckig war. Auch auf dem Körper (No. 4764 b) sind winzige Körnchen der Hautpigmentierung erkennbar. An den Exemplaren No. 4764, No. 50170 und No. 50377 ist auch die Augenpigmentierung in Form ovaler Flecke sichtbar (Taf. 9).

Eier: Froscheier erhalten sich nur bei außergewöhnlich günstigen Fossilisationsbedingungen und sind deshalb fossil sehr selten. Bis jetzt wurden sie nur bei den Palaeobatrachiden von der Lokalität Bechlejovice u Dečína, Tschechoslowakei, beschrieben (Špinar 1972). Von den fossilen Froschfunden aus Willershausen wurde

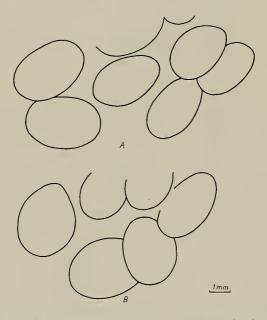


Abb. 23. Rana strausi n. sp., GPIG No. 12523 a; A, B = verschiedene Gruppen von Eiern desselben Exemplars.

durch A. STRAUS (1967) das Exemplar No. 12523 beschrieben, bei dem die Eier ziemlich gut überliefert sind. Dieses weibliche Exemplar ist sehr wahrscheinlich während der Laichzeit umgekommen und fossilisiert worden, denn der größte Teil der Eier befindet sich noch im Ovarium. Nur wenige freiliegende Eier haben sich auch hinter dem Hinterrand des Körpers erhalten (Tafel 4, Abb. 23). Die Eier im Körper des Weibchens sind nicht sehr deutlich erkennbar. Einige sind groß, andere klein; es sind wahrscheinlich noch unreife Eier. Die Eier, die sich außerhalb des Körpers befinden, sind randlich durch die Vitellinmembran, die Membrana vitellina, scharf begrenzt. Sie sind stark pigmentiert und erscheinen aufgequollen. Ihre Form ist oval bis länglich oval. Ihre Maße betragen 3,0 x 1,8 mm bis 3,1 x 2,1 mm. Zum Vergleich seien die Eier der Art R. temporaria herangezogen. Diese sind rund, ihr Durchmesser beträgt 2 mm. Die längliche Form der Eier von R. strausi ist wahrscheinlich durch nachträgliche Deformation verursacht. Die Eier liegen in einer Anhäufung, die für die Familie Ranidae charakteristisch ist.

Man kann beobachten, daß die Eier entweder auf der ganzen Fläche dunkel gefärbt sind, oder daß ihre dunkle Färbung auf etwa ¾ ihrer Länge beschränkt ist. Wie Ecker & Wiedersheim (1904:328) anführen, sind die Eier der Art R. tempora-

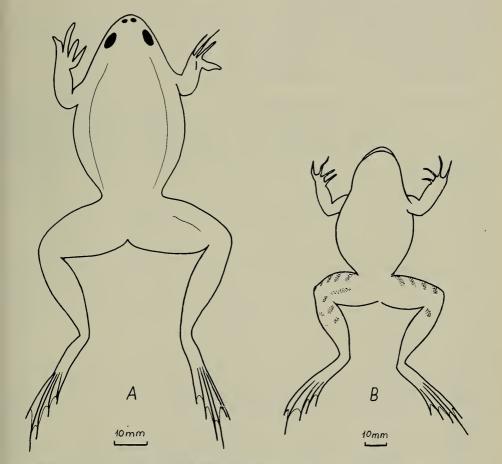


Abb. 24. Rana strausi n. sp. A = schematische Rekonstruktion des Exemplars GPIG No. 4764 a (Holotypus); B = schematische Rekonstruktion des Exemplars GPIG No. 17190.

ria entweder im Ganzen dunkel pigmentiert oder nur bis zu ²/₃ ihrer Länge; das restliche, helle Drittel kennzeichnet den vegetativen Pol. Bei der Art R. esculenta dagegen nimmt der helle Abschnitt mehr als die Hälfte des Eies ein. Bei manchen gut erhaltenen Eiern von R. strausi, die sich außerhalb des weiblichen Tieres befinden, erreicht der helle Abschnitt kaum ¹/₃ der Länge der Eier oder fehlt gänzlich, so daß sie dunkel erscheinen. Auch diese Beobachtungen sprechen dafür, daß R. strausi näher mit den braunen Grasfröschen verwandt ist als mit den grünen Wasserfröschen.

Biometrische Angaben

Die in der Tab. 5 zusammengestellten Zahlenangaben sind nicht ganz exakt. Eine gewisse Ungenauigkeit ist durch den verdrückten Zustand des Materials verursacht. Manche Maße wurden aus Latexabdrücken gewonnen, andere sind aus Abdruck und Gegendruck ermittelt worden. Trotz einer gewissen Ungenauigkeit stellen die gemessenen Werte und die berechneten Maßverhältnisse eine brauchbare biometrische Basis dar, auf der die Willershausener Exemplare mit adulten fossilen und rezenten Fröschen verglichen werden konnten.

Tab. 5. Maße und Skelettproportionen aller untersuchten Exemplare von Rana strausi n. sp. (in mm).

Rana strausi n.sp.

| Exemplarnummer | Kõrperlänge | Schädellänge | Körperlänge Schädel länge | Schädelbreite | Femur- und Cruslänge | Länge der Wirbelsäule | Urastyllänge | Wirbelsäulen-u. Urostyllänge | Sacralwirbel- breite | Proc.transk-Win- kelderSacralwirb. | Humeruslänge | Ulnalänge | Femurlänge | Cruslänge | Femuriange Crustange | Calcanevslänge | Länge des 4.Metatarsus | lliumlänge +lschiumlänge | lliumlänge | Sternumlänge | Crustänge Calcaneus länge | Humerus lange Ulnalange | Calcaneuslange Lange a. 4 Metat. | langed Wirbelsaule Urostyllange | Humeruslange + Ulnalänge | Cruslänge länd 4. Metatars | Körperlänge bis |
|-----------------------------------|--------------|--------------|------------------------------|---------------|-------------------------|--------------------------|--------------|---------------------------------|-------------------------|---------------------------------------|--------------|-----------|------------|-----------|-------------------------|----------------|---------------------------|-----------------------------|------------|--------------|------------------------------|----------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-----------------|
| Rana strausi n sp. 9 52-30 002 | | | | | 76,5 | | 29,2 | | 11,3 | 45,5° | 22,5 | 15,0 | 36,5 | 40,02 | 0,91 | 18,0 | 14,3 | | 31,8 | | 2,163 | | | | 37,5 | 2,79 | |
| 10 666 a 52 8469 b | | | | | | | | | | | | | | 37,5 | | 17,0 | 14,5 | | | | 2,20 | | 1,17 | | 36,5 | 2,58 | |
| o* 14 136 | 88,9 | 18,0 | 4,88 | 22,5 | 76,6 | 33,0 32,0 | 28,6 | 61, 2 | | 45° | 22,3 | 14,2 | 34,0 | 36,6 | 0,92 | 16,5 | 14,2 | 37,5 | 30,6 | | 2,21 | 1,57 | 1,16 | 1,12 | | 2,57 | 85, |
| o" 50 170 | | | | | | | 23,0 | 47,0 | | | 22,2 | | 34,0 | | | | | 30,0 | 24,0 | | | | | | | | |
| o" 52-30 003 | 70,0 | 16,0 | 4,37 | 23,0 2 | | 28,5 | | | 11,0 | 46° | 22,2 | 14,0 | | | | 15,8 | 14,0 | 27,8 | 25,2 | | | 1,57 | 1,12 | | 36,2 | | |
| 50 377 | - | | | | 70,8 | | 22,7 | | 11,0 | 45° | 21,6 | 14,1 | 34,0 | 37,0 | 0,91 | 16,5 | 13,6 | 28,0 | 25,0 | | 2,24 | 1,53 | 1,10 | | 35,7 | 2,72 | |
| o* 4 764 | ca. 68-63 | | | 20,5 | 65,2 | 26,0 | 21,0 | 45,5 | 9,5 | 45° | 20,2 | 12,8 | 31,0 | 34,2 | 0,90 | | 11,5 | 28,0 | 24,6 | | 2,12 | 1,57 | | 1,23 | 33,0 | 2,97 | |
| 0 12 523 | 67,7 | 15,5 | 4,36 | 21,0 | 65,2 | 24,5 | 20,0 | 37,6 | 9,0 | 44,5° | 18,0 | 10,6 | 31,2 | 34,0 | 0,84 | 15,0 | 12,0 | 28,6 | 22,6 | 5,0 | 2,26 | 1,25 | 1,18 | 1,22 | 29,2 | 2,83 | 64, |
| 0 17 190 | | | | | 57, 2 | | | | | | | | 24,5 | 33,2 | 0,73 | 13,0 | 11,2 | | | | 2,03 | | 1,16 | | | 2,96 | |
| D. garratia | | | | | | _ | | | | | | , | | | | | | | | | | | | | | | |
| R arvalis | 45,0 | 15,8 | | | | | 16,5 | 34,0 | | | 16,0 | 10,0 | 14,5 | 21,6 | | 13,1 | 11,0 | | | | | | | | | | 420 |
| R.arvalis 46 | 49,0 | 13,6 | | | | | 14,0 | | | | 14,5 | 9,0 | 24,0 | 26,0 | | 11,0 | 10,0 | | | | | | | | | | 46, |
| R.arvalis 47 | 59,0 | 16,0 | | | | | 17,0 | | _ | | 14,0 | 8,3 | 20,5 | 23,8 | | 11,2 | 11, 2 | | | | | | | | | | 56, |
| R. dalmatina 5825 | | 20,0 | | | | | 21,8 | 43,5 | | | 17,6 | 11,0 | 30,5 | 33,6 | | 15,2 | 14,8 | | | | | | | | | | |
| R.dalmatina 27 | 67,0 | 20,0 | | | | | 21,0 | 60,5 | | | 17,5 | 11,0 | 35,0 | 39,0 | | 17,2 | 19,0 | | | | | | | | | | 63, |
| R esculenta 20-N-75/20 | | 18,0 | | | | | 20,0 | 37,0 | | | 16,0 | 10,0 | 24,0 | 24,1 | | 13,2 | 12,0 | | | | | | | | | | |
| R esculenta 25 | 68,0 | 20,0 | | | | | 22,0 | | | | 17,2 | 10,8 | 30,0 | 34,0 | | 16,5 | 9,5 | | | | | | | | | | 64, |
| R lessonae | | 17,5 | | | | | 17,0 | 34,0 | | | 15,0 | 9,2 | 24,0 | 23,0 | | 12,4 | 10,5 | | | | | | | | | | |
| R lessonae 20-N-75/21 | 63,1 | 18,3 | | | | | 19,2 | | | | 15,0 | 10,0 | 24,8 | 25,8 | | 13,1 | 11,0 | | | | | | | | | | 60, |
| R.ridibunda 73/58 | 90,0 | 27,1 | | | | | 27,5 | | | | 23,2 | 15,5 | 37,2 | 38,3 | | 19,0 | | | | | | | | | | | 85, |
| R.ridibunda 5823 | | 27,2 | | | | | 28,0 | 61,0 | | | 26,5 | 15,5 | 44,0 | 48,0 | | 23,0 | 19,5 | | | | | | | | | | |
| R. temporaria | 76,0 | 20,0 | | | | | 28,0 | 54,0 | | | 20,5 | 14,0 | 32,0 | 36,0 | | 18,0 | 15,1 | | | | | | | | | | |
| R. temporaria 7/75 | 66,0 | 17.8 | | | | | | | | - | 20,5 | - | 34,0 | | | | 17 | | - | | | | | | | | 63, |

3. Vergleiche

Die mir zum Studium vorgelegten Exemplare aus Willershausen gehören sehr wahrscheinlich alle zu ein und derselben Art, hier als *R. strausi* n. sp. beschrieben. Es war zunächst nötig festzustellen, ob diese Art identisch mit einer rezenten europäischen Art ist, ober ob sie nicht mit einer fossilen, schon beschriebenen Art übereinstimmt.

3.1. Beziehungen zu rezenten Arten

Wie aus dem nachstehenden Verzeichnis des Vergleichsmaterials hervorgeht, hatte ich alle rezenten europäischen Raniden-Arten außer R. latastei zum Studium vorliegen. Es zeigte sich, daß sich diese Arten von der fossilen Willershausener Art durchweg unterscheiden. Die abweichenden Merkmale sind nachstehend zusammengestellt.

1. Rana ridibunda PALLAS, 1771

a) *R. ridibunda* hat einen längeren Schädel. Die Schädellänge mal 3,3 ergibt die Körperlänge. Bei der Willershausener Art entspricht die Körperlänge 4,3—4,8mal der Schädellänge.

b) Der Winkel zwischen den Sacralflügeln und der Transversalebene (fortan als Sacralwinkel bezeichnet) beträgt 32°, bei den Willershausener Fröschen 42°—45°.

c) Die Länge des Körpers beträgt 120—170 mm. Sie ist also beträchtlich größer als die Länge der Willershausener Frösche.

d) Der Processus frontalis ist schmal und lang, während er bei den Willershausener Fröschen kurz und breit ist.

2. Rana esculenta LINNAEUS, 1758

a) Das Verhältnis Körperlänge zu Schädellänge von R. esulenta beträgt 3,1-3,5 zu 1.

b) Der Sacralwinkel beträgt 25°-27°.

c) Der Processus frontalis maxillae ist schmal und lang.

3. Rana lessonae CAMERANO, 1882

a) Das Verhältnis Körperlänge zu Schädellänge von R. lessonae beträgt 3,4—3,8 zu 1.

b) Der Sacralwinkel beträgt 36°-38°.

c) R. lessonae hat einen auffallend kurzen Körper.

4. Rana temporaria Linnaeus, 1758

a) Das Verhältnis Körperlänge zu Schädellänge beträgt 3,6-3,8 zu 1.

b) Der Sacralwinkel ist 25°.

c) Die Tibia ist nur ein wenig länger als das Femur. Die Willershausener Frösche haben eine im Verhältnis zum Femur wesentlich längere Tibia.

5. Rana dalmatina Bonaparte, 1840

a) Das Verhältnis Körperlänge zu Schädellänge beträgt 3,7-4,3 zu 1.

b) Der Sacralwinkel beträgt 30°-36°.

c) Die Hintergliedmaßen sind lang, das tibiotarsale Gelenk überragt bei vorgestreckten Beinen das orale Ende des Intermaxillare beträchtlich. Bei den Willers-

hausener Fröschen ist die Hintergliedmaße kürzer und reicht mit dem tibiotarsalen Gelenk nicht bis zum Intermaxillare.

6. Rana arvalis NILSSON, 1842

Von allen rezenten Formen ähnelt diese Art den Willershausener Fröschen am meisten. R. arvalis unterscheidet sich von R. strausi jedoch in folgenden Merkmalen:

a) Der Schädel ist länger als bei *R. strausi*. Das Verhältnis Körperlänge zu Schädellänge beträgt 3,45—3,7 zu 1.

b) Der Sacralwinkel beträgt 34°-38°.

c) Der Astragalus ist stark durchgebogen, während er bei den Willershausener Fröschen nahezu gerade verläuft.

d) Die Form des Sternums ist verschieden (Abb. 16).

e) Das Crus ist länger als der Calcaneus.

f) Crus und Tarsus von R. arvalis sind gleich lang, bei den Willershausener Fröschen ist das Crus länger als der Tarsus.

7. Rana camerani Boulenger, 1886

Diese Art ist bedeutend kleiner als die Willershausener Frösche.

8. Rana graeca Boulenger, 1891

R. graeca unterscheidet sich von R. strausi durch nachstehende Merkmale:

a) Einen kürzeren Körper.

b) Das tibiotarsale Gelenk erreicht oder überragt das Oralende des Intermaxillare bei vorgestreckten Beinen. Bei den Willershausener Fröschen erreicht es das Intermaxillare nicht.

9. Rana iberica Boulenger, 1879

Rana iberica unterscheidet sich von R. strausi durch:

a) Kleinere Maße.

b) Das tibiotarsale Gelenk überragt das Oralende des Intermaxillare bei vorgestreckten Beinen.

10. Rana latastei Boulenger, 1879

R. latastei unterscheidet sich von R. strausi durch:

a) Geringe Größe.

b) Das tibiotarsale Gelenk überragt das Oralende des Intermaxillare bei vorgestreckten Beinen.

11. Rana macrocnemis Boulenger, 1885

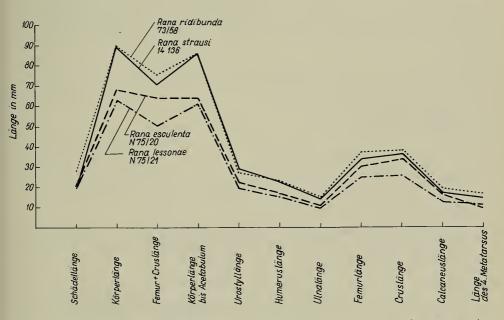
R. macrocnemis interscheidet sich von R. strausi durch:

Das Tibiotarsal-Gelenk überragt das Oralende des Intermaxillare bei vorgestreckten Beinen.

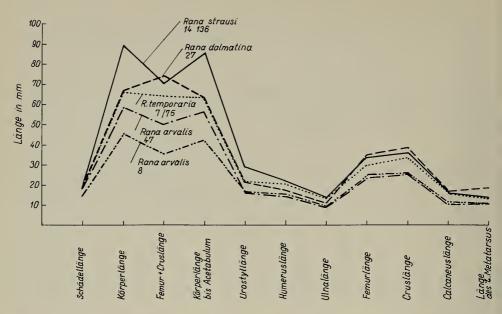
Wie aus diesen Vergleichen hervorgeht, ist die Willershausener Raniden-Art mit keiner rezenten europäischen Art identisch (Tab. 6, 7, 8).



Tab. 6. Graphische Darstellung einiger wichtiger Maße von 2 unterschiedlich großen Exemplaren von Rana strausi n. sp. (Exemplare 12523 und 14136).



Tab. 7. Vergleich einiger wichtiger Maße von Rana strausi n. sp. (Exemplar 14136) mit jenen von grünen Wasserfröschen der Arten R. ridibunda Pallas (Exemplar 73/58), R. esculenta L. (Exemplar N75/20) und R. lessonae Camerano (Exemplar N75/21).



Tab. 8. Vergleich einiger wichtiger Maße von Rana strausi n. sp. (Exemplar 14136) mit jenen von braunen Grasfröschen der Arten R. dalmatina BONAPARTE (Exemplar 27), R. temporaria L. (Exemplar 7/75) und R. arvalis NILSSON (Exemplare 8, 47).

3.2. Beziehungen zu fossilen Arten

Die neue Art R. strausi wurde mit 32 fossilen Arten, die bei O. Kuhn (1938: 16—20; 1941) aufgeführt sind, verglichen. Hierbei stellte sich heraus, daß sich die beschriebenen fossilen Arten von der neuen Art in folgenden Merkmalen unterscheiden:

- 1. Asphaerion reussi H. v. Meyer, 1847
 - a) Starker, kurzer Urostyl;
 - b) großer Schädel;
 - c) großer Sacralwinkel.
- 2. Rana antiqua v. MÜNSTER, 1835 Nomen nudum.
- 3. Rana aquensis Coquand, 1845
 - a) Großer Schädel, kurzer Hals; Verhältnis Körperlänge zu Schädellänge = 3,3;
 - b) kurzer, starker, caudalwärts auffallend schmal werdender Urostyl;
 - c) hohe Crista ossis ilii.
- 4. Rana asiatica BEDRIAGA, 1889

Femur und Crus gleich lang, bei R. strausi ist das Crus viel länger.

- 5. Rana basaltica Young, 1936
 - a) Kleiner Frosch von 6 cm Länge;
 - b) unterschiedliche Form des Frontoparietale, des Urostyls und der Ilia.

6. Rana batthyanyi Bolkay, 1913

Die Form der Ilia unterscheidet sich von jener bei R. strausi auffallend (BOLKAY 1913: Tafel 11, Fig. 6; Tafel 7 vorliegender Arbeit).

- 7. Rana carbicola O. Kuhn, 1941 = Discoglossus (nach Vergnaud-Grazzini & Wenz 1975)
- 8. Rana danubiana H. v. MEYER, 1858
- a) Kleiner Sacralwinkel von etwa 15°, wohingegen der Winkel bei der neuen Art 45° beträgt;
 - b) längere Querfortsätze der einzelnen Wirbel.
- R. danubiana ist der neuen Art R. strausi sehr ähnlich. Leider ist von R. danubiana nur das Hinterende des Froschkörpers erhalten.
- 9. Rana fossilis POMEL, 1853

Unbestimmbare Reste, die für die Artdiagnose nicht ausreichen.

- 10. Rana gigantea Lartet, 1851 = Latonia gigantea (Lartet, 1851) (nach Lydekker 1890).
- 11. Rana hauffiana E. Fraas, 1909 = Palaeobatrachus hauffianus (E. Fraas, 1909) (nach Vergnaud-Grazzini & Hoffstetter 1972)
- 12. Rana hipparionum Schlosser, 1924
 - a) Querfortsatz des Sacralwirbels gebogen;
 - b) großer Schädel.
- 13. Rana jaegeri H. v. Meyer, 1851

Nicht exakt bestimmbar, da der schlecht erhaltene, zerfallene Skelettrest für die Diagnose nicht ausreicht.

- 14. Rana kissatibensis RIABININ, 1928
 - a) Großer Schädel;
 - b) kurze Wirbelsäule;
 - c) Urostyl kurz, stark;
 - d) breites Becken, von R. strausi abweichender Sacralwinkel.
- 15. Rana laevis LARTET, 1851

Diagnose dieser Art völlig ungenügend.

- 16. Rana luschitzana H. v. MEYER, 1847
 - a) Längerer Schädel;
 - b) Processus transversi viel länger als bei R. strausi.
- 17. Rana mehelyi Bolkay, 1911 = Rana temporaria Linnaeus, 1758 (nach Rage 1972).

- 18. Rana meriani H. v. MEYER, 1853
 - a) Großer Schädel;
 - b) starker Urostyl;
 - c) hoher Kamm am Ilium.
- 19. Rana nigromaculata HALLOWELL, 1861 (in BIEN 1934).

 Ilium mit hoher Crista ossis ilii erinnert eher an die Art R. esculenta.
- 20. Rana noeggerathi H. v. MEYER, 1852
 - a) Großer Schädel;
 - b) breite Wirbelsäule;
 - c) breites Becken;
 - d) Femur gleich lang wie Crus;
 - e) kleiner Sacralwinkel.
- 21. Rana plicata Filhol, 1877 Originaldiagnose ungenügend.
- 22. Rana pueyoi NAVÁS, 1922 Großer Schädel.
- 23. Rana pygmaea LARTET, 1851 Diagnose völlig ungenügend.
- 24. Rana quellenbergi NAVÁS, 1922 Sehr großer Schädel neben anderen unterschiedlichen Merkmalen.
- 25. Rana rugosa Lartet, 1851 = Latonia rugosa (Lartet, 1851) (nach Cope 1865).
- Rana salzhausensis H. v. Meyer, 1852
 Stark abgerundeter, ziemlich großer Schädel.
- 27. Rana sansaniensis LARTET, 1851

Oberfläche der Schädelknochen gekörnelt, weshalb es sich eher um einen Angehörigen der Superfamilie Bombinoidea handelt.

- 28. Rana sieblosensis H. v. MEYER, 1863 Diagnose ungenügend.
- 29. Rana troschelli H. v. Meyer, 1852 = Discoglossus troschelli (H. v. Meyer, 1852) (nach Boulenger 1891).
- 30. Rana volhynica Eichwald, 1835

 Die Art basiert auf einem Tibiofibulare ohne besondere diagnostische Merkmale.
- 31. Rana sp. Brown, 1908
 Sacralwirbel mit dem 8. Wirbel verwachsen.

32. Rana cf. esculenta Depéret, 1890

Großer Schädel deutet auf R. esculenta.

Wie aus dem Vergleich der untersuchten Exemplare von R. strausi mit den rezenten europäischen Raniden und auch mit den bislang bekannten fossilen Arten hervorgeht, ist die neu beschriebene Art mit keiner rezenten europäischen Raniden-Art und mit keiner fossilen Art identisch. Die Aufstellung einer neuen Art für die Willershausener Frösche erscheint deshalb gerechtfertigt.

4. Phylogenie

Obwohl die Willershausener Frösche unterschiedlich groß sind, gehören sie doch zu einer Art, *R. strausi.* Dies beweist die osteologische Analyse. Auf Grund des Vergleiches mit den rezenten europäischen Raniden-Arten und mit den bislang bekannten fossilen Vertretern kann man folgende Feststellung treffen: Von den rezenten Arten ähnelt die neubeschriebene Art am meisten *R. ridibunda*, *R. temporaria* und *R. arvalis.* Unter den fossilen Arten kann man zahlreiche übereinstimmende Kennzeichen bei *R. danubiana* H. v. MEYER, 1858 beobachten. Aus den Tabellen ist ersichtlich, daß man die neue Art *R. strausi* zwischen die grünen Wasserfrösche, repräsentiert durch die Art *R. ridibunda*, einerseits und die braunen Grasfrösche, repräsentiert durch die Arten *R. temporaria* und *R. arvalis*, andererseits stellen muß. Von diesen zwei Gruppen unterscheidet sich *R. strausi* durch verschiedene Merkmale, z. B. im Verhältnis Schädel zu Körperlänge, durch die Größe des Winkels der Sacralflügel u. a.

Enge verwandtschaftliche Beziehungen bestehen wahrscheinlich zu der obermiozänen Art *R. danubiana*. Dies beweisen die übereinstimmenden Körperproportionen von *R. danubiana* mit jenen der Willershausener Art. Die Merkmale, die für die systematische Zuordnung der Willershausener Frösche entscheidend sind, wie Länge des Schädels und der Wirbelsäule, sind leider bei *R. danubiana* nicht feststellbar, weil der Holotyp dieser Art sehr unvollständig erhalten ist. Gegenüber den Willershausener Raniden lassen sich bei *R. danubiana* folgende Unterschiede bemerken (s. S. 31):

1. Die Flügel des Sacralwirbels bilden mit der Transversalebene einen kleineren Winkel.

2. Die Länge der Querfortsätze und die Stellung der Sacralwirbelflügel sind unterschiedlich.

Aufgrund dieser Unterschiede kann man die Willershausener Exemplare nicht zur Art *R. danubiana* stellen. Doch ist nicht auszuschließen, daß die Unterschiede zwischen *R. danubiana* und den Willershausener Fröschen sich insgesamt als relativ gering erweisen würden, wenn zum Vergleich ein gut erhaltenes, vollständiges Skelett von *R. danubiana* vorläge.

Nach meiner Meinung liegen die Arten R. danubiana und R. strausi n. sp. sehr nahe der Ursprungsgruppe jener europäischen Tertiär-Raniden, aus denen sich im Laufe des Tertiärs und Quartärs die rezenten braunen Grasfrösche einerseits und die

grünen Wasserfrösche andererseits entwickelt haben.

Die Phylogenie der erwähnten tertiären Ranidengruppe, wie auch die Phylogenie der Raniden überhaupt, ist noch wenig bekannt. Das Vorkommen von Raniden in Australien zeigt, daß die Superfamilie schon in der Kreide weit verbreitet war. Das hohe geologische Alter dieser Gruppe wurde in letzter Zeit auch durch Raniden-Funde in der Oberkreide Zentralafrikas (C. VERGNAUD-GRAZZINI 1974) bestätigt. Auch J. M. SAVAGE (1973) nimmt in seiner umfangreichen Arbeit über die Paläobiogeographie der Frösche an, daß die Raniden in Afrika ihren Ursprung haben. Von

diesem Kontinent hätten sie sich dann bald — wahrscheinlich schon während des Jura — nach Eurasien ausgebreitet. In Europa sind die ersten Ranidenreste mit Rana plicata (Filhol, 1877) allerdings erst aus dem unteren Eozän bekannt geworden. Im Miozän ist die Zahl der Fossilfunde in Europa bedeutend größer als im Alttertiär und vermehrt sich bis in die Jetztzeit ständig.

Die Ranoidea sind also keineswegs eine geologisch so junge Gruppe, wie allgemein angenommen wird. Dies bestätigt sich übrigens auch in der osteologischen Analyse und durch embryologische Untersuchungen des Carpus (J. Jarošová 1973). Die embryologische Entwicklung des Carpus hat nämlich gezeigt, daß in der ontogenetischen Entwicklung des Carpus der Familie Ranidae bestimmte Stadien festgestellt werden können, die an den Carpus der primitiven jurassischen Gattung Notobatrachus, besonders in der Ausbildung der Elemente der proximalen Reihe, erinnern. Die Übereinstimmungen in der Anordnung der Carpalelemente bei der rezenten Gattung Rana und der jurassischen Gattung Notobatrachus, die geographisch und zeitlich getrennt sind, zeigen, daß die Vorfahren der Raniden enge Beziehungen zu den primitiven Ascaphiden aus dem Jura aufweisen oder auch einer Gruppe nahestehen, die von den Ascaphiden abzuleiten ist (Leptodactylidae?). Eine solche Gruppe von Fröschen war im Jura offenbar in allen Gondwana-Kontinenten verbreitet.

Die Verwandtschaft der altertümlichen Bombinoid-Frösche mit den Raniden wird auch durch die Morphologie der Endokranialfigur bestätigt. Die Endokranialfigur, auf deren Bedeutung ich schon 1976 hingewiesen habe, ist der verstärkte, meist gut abgrenzbare Teil des Frontoparietale, der eine oder auch mehrere Öffnungen in der Dorsalwand des Chondrocraniums bedeckt und so die fehlenden Wandteile ersetzt)

Die Endokranialfigur ist nur wenig variabel. Auch im Laufe der Ontogenese und Phylogenese ändert sie sich nur geringfügig. Dies kann z. B. bei der Gegenüberstellung der Endokranialfigur der miozänen und rezenten Discoglossiden und jener der Pelobatiden gezeigt werden. Die Endokranialfigur kennzeichnet jedoch nicht nur höhere Taxa, sondern auch Gattungen.

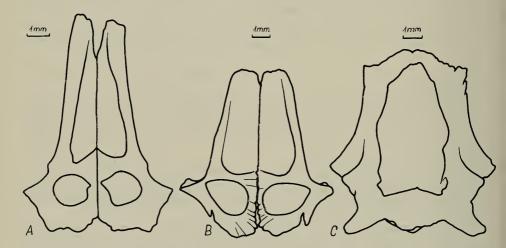


Abb. 25. Endokranialfigur. A = Rana esculenta Linnaeus, 1758, DPCP No. 162; B = Bufo viridis Laurenti, 1768, DPCP No. 146; C = Pelobates fuscus fossilis Špinar, 1976, DPCP No. 20368.

5. Literatur

BIEN, M. N. (1934): On the fossil pisces, amphibia, and reptilia from Choukoutien. — Palaeont. Sinica, C, 10/1, 12-13; Peking.

BOLKAY, S. J. (1913): Additions to the fossil herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial period. — Mitt. Jb. kgl. ung. geol. Reichs-Anst., 21/7, 217—230; Budapest. (1919): Elements of the comparative osteology of the tailles Batrachians. — Glasnik

zemal. Muz. Bosni Herceg., 31, 278-356; Sarajevo.

BOULENGER, G. A. (1891): On the occurrence of Discoglossus in the Lower Miocene of Germany. — Ann. Mag. nat. Hist. (6) 8, 83—85, London.

COPE, E. D. (1865): Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. — Nat. hist. Rev. 5,

97-120; Philadelphia.

DAMM, B. (1955): Die geologisch-paläontologischen Sammlungen der Bergakademie. — Unser Harz, 8, 5-7; Clausthal-Zellerfeld.

ECKER, A. & WIEDERSHEIM, R. (1904): Anatomie des Frosches. 2. Aufl., neu bearbeitet von E. GAUPP, 3 + 961 S.; Braunschweig (Vieweg).

FILHOL, H. (1877): Recherches sur les phosphorites du Quercy. — Ann. Sci. géol., 8, 493— 494; Paris.

JAROŠOVÁ, J. (1973): The components of the carpus in Palaeobatrachus and their development in two related Recent species. — Čas. Nár. mus., odd. přír., 142, 89—106; Praha.

KLAGES, O. (1963): Das Oberpliozän von Willershausen. — Der Aufschluß, 14/1, 16—19; Heidelberg.

KUHN, O. (1938): Anura. — Fossilium Catalogus I. Animalia, Pars 84, 1—26; s.'Gravenhage. (1941): Die eozänen Anura aus dem Geiseltale nebst einer Übersicht über die fossilen Gattungen. - Nova Acta Leopoldina, (N.F.) 10 (71), 345-376; Halle.

LYDEKKER, R. (1890): The orders Anomodontia, Ecaudata, and Labyrinthodontia, and Supplement. — In: Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part 4, 23 + 295 S.; London (British Museum).

Manourová, M. (1976): A morphological study of the shoulder girdle of Palaeobatrachids

(Anura). — Acta Univ. Carol. Geol., no. 3, 241—293; Praha.

Mundlos, R. (1971): Versteinerungen. — Profile, 15/1971, 2—13; Kassel. — (1976): Wunderwelt im Stein. — 280 S., zahlr. Abb.; Gütersloh (Bertelsmann).

PROCTER, J. B. (1919): On the skull and affinities of Rana subsigillata A. Duméril. — Proc. zool. Soc. London, 1919, 21-27; London.

RAGE, J. C. (1972): Les Amphibiens et les Reptiles du gisement des Abimes de La Fage. — Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 10, 79-90; Lyon.

ROTHE, H.-W. (1969): Kleine Versteinerungskunde. — 64 S., 87 Abb.; Bern und Stuttgart (Hallwag).

SAVAGE, J. M. (1973): The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. — In: J. L. VIAL (Hrsg.): Evolutionary Biology of the Anurans, S. 351-445; Kansas City (Univ. Missouri Press Columbia).

ŠPINAR, Z. V. (1972): Tertiary frogs from Central Europe. — 286 S., 184 Taf., 95 Abb.; Praha (Academia).

(1976): Endolymphatic sacs and dorsal endocranial pattern: their significance for systematics and phylogeny of frogs. — Věst. ÚÚG, 51, 285—290; Praha.

STRAUS, A. (1954): Beobachtungen an der Pliozänflora von Willershausen. — Geologie, 3/5, 526-535, 1 Taf.; Berlin.

— (1967): Erhaltung des Laichs eines Froschlurches aus dem Pliozän. — Umschau, 67/14, S. 455; Frankfurt a. M.

— (1968): Versteinertes Paradies. Seltene Fossilfunde aus dem Pliozän des Westharzes. — Kosmos 1968/2, 78-81; Stuttgart.

Trueb, L. (1973): Bones, frogs, and evolution. — In: J. L. Vial (Hrsg.): Evolutionary Biology of the Anurans. S. 65-132; Kansas City (Univ. Missouri Press Columbia).

Vergnaud-Grazzini, C. (1974): La faune de vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). — C. R. Acad. Sci., sér. D, 279, 469—472; Paris.

VERGNAUD-GRAZZINI, C. & HOFFSTETTER, R. (1972): Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires françaises. — Palaeovertebrata, 5/4, 157—177; Paris.

VERGNAUD-GRAZZINI, & WENZ, S. (1975): Les Discoglossidés du Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne). — Ann. Paléont., Vertébrés, 61/1, 17—36; Paris.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Z. V. Špinar, Department of Paleontology, Charles University, Albertov 6, Praha 2, Czechoslovakia.

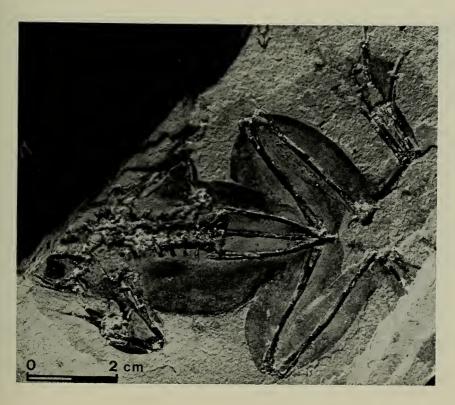
Tafel 1

Rana strausi n. sp., GPIG No. 4764 a (Holotypus); erwachsenes, männliches Exemplar von dorsal.

Oben: helle Fläche im Bereich der Wirbelsäule: mit weißem Karbonat erfüllter Saccus endolymphaticus.

Unten: wie oben; Karbonat des Saccus endolymphaticus mit Hilfe schwacher Salzsäure weggelöst, so daß Reste des Saccus erkennbar werden. Man beachte die Konturen der Muskeln, die Augenpigmentierung und Schwimmhäute. Photo: Z. V. Špinar.



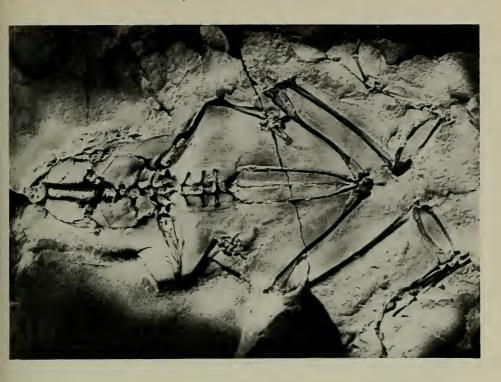


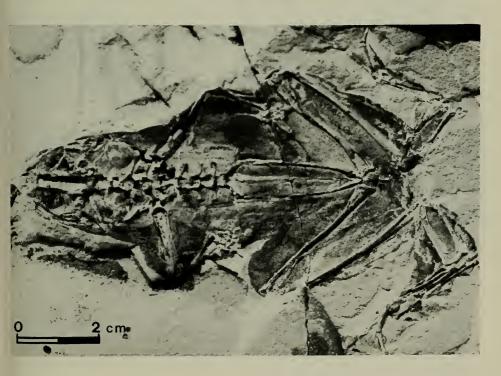
Rana strausi n. sp. GPIG No. 14136; Skelett eines großen Exemplars.

Oben: mit gut erkennbarem Cleithrum. Becken infolge Deformation sekundär verschmälert.

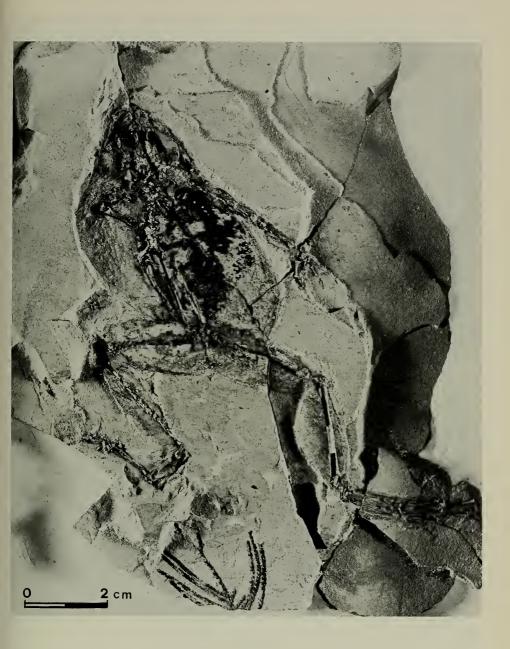
Skelett weiß bedampft.

Unten: wie oben; mit deutlichen Muskel-Konturen und Augenpigmentierung. Photo: Z. V. ŠPINAR.





Rana strausi n. sp., GPIG No. 52—30002. Etwas deformiertes, fast vollständiges Exemplar mit deutlichen Muskel-Konturen, erhaltenen inneren Weichteilresten und Resten des Mageninhaltes. Photo: W. SCHAD, Pforzheim.



Rana strausi n. sp., GPIG No. 12523 a; weibliches Exemplar mit Eiern.

Oben: Gesamtansicht.

Unten: Eier, vergrößerter Ausschnitt vom rechten Rand des oberen Bildes. Photo: Z. V. Špinar.

ŠPINAR, RANIDEN VON WILLERSHAUSEN





Rana strausi n. sp., GPIG No. 17190 a. Oben: distales Ende der rechten Hinterextremität mit deutlich erhaltener Schwimmhaut. Unten: distales Ende der linken Hinterextremität mit deutlich erhaltener Schwimmhaut; weiß bedampft. Photo: Z. V. ŠPINAR.

ŠPINAR, RANIDEN VON WILLERSHAUSEN

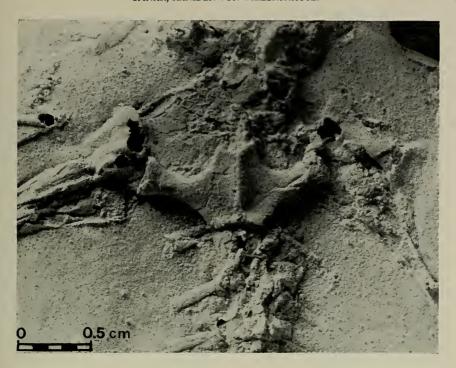




Rana strausi n. sp. Oben: Exemplar GPIG No. 4764b (Holotypus). Weiß bedampfter Latexabdruck des Schultergürtels; Coracoide deutlich erkennbar. Unten: Exemplar GPIG No. 17190 b. Auf dem Schenkel sind dunkle Streifen sichtbar. Photo:

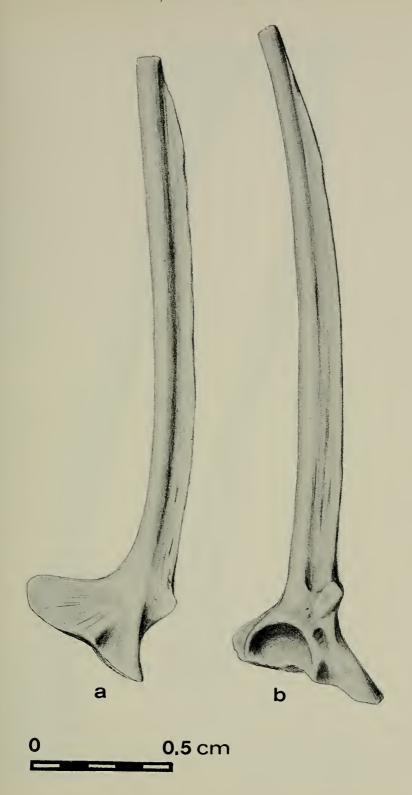
Z. V. ŠPINAR.

ŠPINAR, RANIDEN VON WILLERSHAUSEN



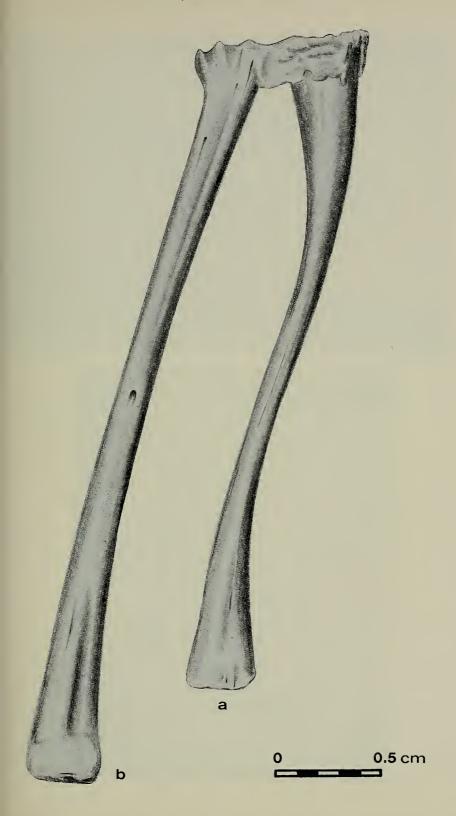


Rana strausi n. sp. Ilium. a = GPIG No. 12523 von medial. b = GPIG No. 4764 von dorsolateral. Zeichnungen: I. KOLEBABA.



Rana strausi n. sp., GPIG No. 14136. Knochen der Hinterextremität. a = Femur;

b = Crus. Zeichnung: I. KOLEBABA.



Ser. B, Nr. 53

