

**Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen
Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland)**

Von

JÜRGEN A. BOY

Mainz

Mit 70 Abbildungen, 2 Tabellen und 2 Tafeln

Herausgabe und Vertrieb

Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Leberberg 9

Wiesbaden 1972

Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.	65	137 S.	70 Abb.	2 Tab.	2 Taf.	Wiesbaden 1972
--------------------------------	----	--------	---------	--------	--------	----------------

IN DIESER REIHE BISHER ERSCHIENEN :

- 1: JOHANNSEN, A.: Die geologischen Grundlagen der Wasserversorgung am Ostrand des Rheinischen Gebirges im Raume von Marburg-Frankenberg-Borken. 1950. 87 S., 8 Abb., 10 Taf., vergriffen.
- 2: SCHÖNHALS, E.: Die Böden Hessens und ihre Nutzung. Mit einer bodenkundlichen Übersichtskarte 1:300000. 1954. 288 S., 25 Abb., 60 Tab., 15 Taf., vergriffen.
- 3: KUBELLA, K.: Zum tektonischen Werdegang des südlichen Taunus. 1951. 81 S., 14 Abb., 2 Taf., DM 5,-.
- 4: GÖRGES, J.: Die Lamellibranchiaten und Gastropoden des oberoligozänen Meeressandes von Kassel. 1952. 134 S., 3 Taf., DM 7,50.
- 5: SOLLE, G.: Die Spiriferen der Gruppe *arduennensis-intermedius* im Rheinischen Devon. 1953. 156 S., 45 Abb., 7 Tab., 18 Taf., DM 20,-.
- 6: SIMON, K.: Schrittweises Kernn und Messen bodenphysikalischer Kennwerte des ungestörten Untergrundes. 1953. 63 S., 19 Abb., 3 Taf., DM 7,-.
- 7: KEGEL, W.: Das Paläozoikum der Lindener Mark bei Gießen. 1953. 55 S., 3 Abb., 3 Taf., DM 6,-.
- 8: MATTHES, S.: Die Para-Gneise im mittleren kristallinen Vor-Spessart und ihre Metamorphose. 1954. 86 S., 36 Abb., 8 Tab., DM 12,50.
- 9: RABIEN, A.: Zur Taxonomie und Chronologie der Oberdevonischen Ostracoden. 1954. 268 S., 7 Abb., 4 Tab., 5 Taf., DM 17,-.
- 10: SCHUBART, W.: Zur Stratigraphie, Tektonik und den Lagerstätten der Witzenhäuser Grauwacke. 1955. 67 S., 8 Abb., 4 Taf., DM 8,-.
- 11: STREMMER, H. E.: Bodenentstehung und Mineralbildung im Neckarschwemmlern der Rheinebene. 1955. 79 S., 35 Abb., 28 Tab., 3 Taf., DM 7,-.
- 12: v. STETTEN, O.: Vergleichende bodenkundliche und pflanzensoziologische Untersuchungen von Grünlandflächen im Hohen Vogelsberg (Hessen). 1955. 67 S., 4 Abb., 2 Tab., 1 Taf., DM 5,50.
- 13: SCHENK, E.: Die Mechanik der periglazialen Strukturböden. 1955. 92 S., 21 Abb., 13 Tab., 10 Taf., DM 12,-.
- 14: ENGELS, B.: Zur Tektonik und Stratigraphie des Unterdevons zwischen Loreley und Lorchhausen am Rhein (Rheinisches Schiefergebirge). 1955. 96 S., 31 Abb., 2 Tab., 15 Diagr., 5 Taf., DM 12,60.
- 15: WIEGEL, E.: Sedimentation und Tektonik im Westteil der Galgenberg-Mulde (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1956. 156 S., 41 Abb., 7 Tab., 7 Taf., DM 18,60.
- 16: RABIEN, A.: Zur Stratigraphie und Fazies des Ober-Devons in der Waldecker Hauptmulde. 1956. 83 S., 2 Abb., 2 Tab., 3 Taf., DM 7,-.
- 17: SOLLE, G.: Die Watt-Fauna der unteren Klerfer Schichten von Greimerath (Unterdevon, Südost-Eifel). Zugleich ein Beitrag zur unterdevonischen Mollusken-Fauna. 1956. 47 S., 7 Abb., 6 Taf., DM 5,-.
- 18: BEDERKE, E., u. a.: Beiträge zur Geologie des Vorspessarts. 1957. 167 S., 65 Abb., 18 Tab., DM 13,-.
- 19: BISCHOFF, G.: Die Conodonten-Stratigraphie des reno-herzynischen Unterkarbons mit Berücksichtigung der *Wocklumeria*-Stufe und der Devon/Karbon-Grenze. 1957. 64 S., 1 Abb., 2 Tab., 6 Taf., DM 8,-.
- 20: PILGER, A. & SCHMIDT, W.: Die Mullion-Strukturen in der Nord-Eifel. 1957. 53 S., 42 Abb., 1 Tab., 8 Taf., DM 9,80.
- 21: LEHMANN, W. M.: Die Asterozoen in den Dachschiefern des rheinischen Unterdevons. 1957. 160 S., 31 Abb., 55 Taf., DM 30,-.
- 22: BISCHOFF, G. & ZIEGLER, W.: Die Conodontenchronologie des Mitteldevons und des tiefsten Oberdevons. 1957. 136 S., 16 Abb., 5 Tab., 21 Taf., DM 20,-.
- 23: ZÜBELEIN, H. K.: Kritische Bemerkungen zur Stratigraphie der Subalpinen Molasse Oberbayerns. 1957. 91 S., 2 Abb., DM 8,-.
- 24: GUNZERT, G.: Die einheitliche Gliederung des deutschen Buntsandsteins in der südlichen Beckenfazies. 1958. 61 S., 14 Abb., 7 Tab., DM 14,-.
- 25: PAULY, E.: Das Devon der südwestlichen Lahnmulde und ihrer Randgebiete. 1958. 138 S., 41 Abb., 6 Taf., DM 20,-.
- 26: SPERLING, H.: Geologische Neuaufnahme des östlichen Teiles des Blattes Schaumburg. 1958. 72 S., 14 Abb., 5 Tab., 10 Taf., DM 10,-.
- 27: JUX, U. & PFLUG, H. D.: Alter und Entstehung der Triasablagerungen und ihrer Erzvorkommen am Rheinischen Schiefergebirge, neue Wirbeltierreste und das Chirotheriumproblem. 1958. 50 S., 11 Abb., 3 Taf., DM 5,60.
- 28: SCHMIDT, H.: Die Cornberger Fährten im Rahmen der Vierfüßler-Entwicklung. 1959. 137 S., 57 Abb., 9 Taf., DM 15,-.

Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung

Herausgegeben vom
Hessischen Landesamt für Bodenforschung

Heft 65

**Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen
Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland)**

Von

JÜRGEN A. BOY

Mainz

Mit 70 Abbildungen, 2 Tabellen und 2 Tafeln

Herausgabe und Vertrieb

Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden, Leberberg 9

Wiesbaden 1972

Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch.	65	137 S.	70 Abb.	2 Tab.	2 Taf.	Wiesbaden 1972
--------------------------------	----	--------	---------	--------	--------	----------------

Mit der Schriftleitung beauftragt:

Regierungsdirektor Dr. ARNOLD RABIEN, ALBERT KARSCHNY

Hessisches Landesamt für Bodenforschung

62 Wiesbaden, Leberberg 9

Kurzfassung: Basierend auf der Untersuchung eines sehr umfangreichen Fossilmaterials werden im saarpfälzischen Rotliegenden folgende Branchiosaurier-Arten nachgewiesen: *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD, *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY), *Branchiosaurus caducus* AMMON, *Branchiosaurus* sp. (vom Humberg).

Mit Hilfe zahlreicher, bisher meist unbekannter Merkmale werden die Branchiosaurier i.e.S. auf die beiden Familien Branchiosauridae (mit *Branchiosaurus* und *Leptorophus*) und Micromelerpetontidae nov. fam. (mit *Micromelerpeton*, *Limnerpeton* und *Branchierpeton* nov. gen.) eingeeengt. Sie werden der Überfamilie Dissorophoidea zugeordnet und werden als sekundär aquatile und mehr oder weniger neotenische Seitenzweige einer ansonsten noch unbekannteren Amphibiengruppe, die sich an eine \pm terrestrische, uferbewohnende Lebensweise angepaßt hatte, gedeutet.

Zusammen mit diesen Branchiosauriern kommen Larven des relativ großwüchsigen *Sclerocephalus*, eines typischen Vertreters der Überfamilie Eryopoidea, vor. Trotz einer ähnlichen Lebensweise unterscheiden sie sich in vielen Merkmalen deutlich von den Branchiosauriern.

Abstract: The following genera and species of branchiosaurs have been identified in the Rotliegende of the Saar-Pfalz area: *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD, *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY), *Branchiosaurus caducus* AMMON, *Branchiosaurus* sp. (vom Humberg).

The branchiosaurs strictly speaking, are restricted to the two families Branchiosauridae (with *Branchiosaurus* and *Leptorophus*) and Micromelerpetontidae nov. fam. (with *Micromelerpeton*, *Limnerpeton* and *Branchierpeton* nov. gen.). They are assigned to the superfamily Dissorophoidea and they are interpreted as secondarily aquatic and more or less neotenic side branches of an otherwise still unknown group of amphibians which rapidly adapted to a \pm terrestrial and riparian mode of life.

In association with the branchiosaurs there occur larvae of the considerably large genus *Sclerocephalus* which is a typical representative of the superfamily Eryopoidea. They differ very distinctly from the branchiosaurs in many characters.

Inhalt

1. Einleitung	6
1.1. Problemstellung	6
1.2. Material und Fundschichten	8
1.3. Verzeichnis der benutzten Abkürzungen	12
2. Beschreibender Teil	13
2.1. <i>Micromelerpeton</i>	14
2.1.1. <i>Micromelerpeton credneri</i> BULMAN & WHITTARD	14

2.2. <i>Branchiosaurus</i>	39
2.2.1. <i>Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei</i> (GAUDRY)	39
2.2.2. <i>Branchiosaurus caducus</i> AMMON	66
2.2.3. <i>Branchiosaurus</i> sp. vom Humberg	68
2.3. <i>Sclerocephalus</i>	71
2.3.1. <i>Sclerocephalus</i> sp.—Larven	71
2.3.2. „ <i>Pelosaurus longiscutatus</i> “ THEOBALD	78
2.4. „ <i>Pelosaurus</i> “ <i>gümbeli</i> REIS	78
3. Vergleichender Teil	79
3.1. Ontogenetische Entwicklung der Branchiosaurier	79
3.2. Intraspezifische Variabilität bei Branchiosauriern	93
3.3. Systematische Stellung der Branchiosaurier	96
3.3.1. Übersicht über die Branchiosaurier	96
3.3.2. Bedeutung des phyllospondylen Wirbelbaues	101
3.3.3. Vergleiche mit anderen rhachitomen Amphibien	103
3.3.3.1. Edopoidea	103
3.3.3.2. Dissorophoidea	105
3.3.4. Evolution der Branchiosaurier und ihrer nächsten Verwandten	111
4. Ergebnis	125
5. Nomenklatorische Neuerungen	126
6. Zusammenfassung, Summary	126
7. Schriftenverzeichnis	130

1. Einleitung

1.1. Problemstellung

Während des Jungpaläozoikum, besonders während des Unterperm, war in Europa eine Gruppe kleiner, salamanderähnlicher Labyrinthodontier sehr weit verbreitet, so daß in manchen Gesteinen dieses Zeitabschnittes ihre Überreste in großer Zahl gefunden werden können. Trotz ihres Massenvorkommens wurden sie aber erst relativ spät im Jahre 1875 der Öffentlichkeit bekanntgemacht, zu einer Zeit, als bereits umfangreiche Monographien über andere paläozoische Amphibien, etwa *Archeosaurus* (s. H. v. MEYER 1858), erschienen waren.

Am 19. März 1875 berichtete FRITSCH in einem Vortrag, der allerdings erst 1876 veröffentlicht wurde, über *Branchiosaurus salamandroides*. Eine ausführliche Beschreibung dieser Art mit guten Abbildungen lieferte er erst 1883. Gleichfalls im Jahre 1875, nur zehn Tage nach dem Vortrag von FRITSCH, beschrieb GAUDRY ein sehr ähnliches Amphib, *Protriton petrolei*. Dieser Bericht wurde bereits im selben Jahr mit Abbildungen veröffentlicht. Einige Jahre später erkannte CREDNER (1881: 304), daß beide Formen sehr nahe miteinander verwandt sind und zu einer Gattung, die er entgegen den heute verbindlichen Prioritätsregeln *Branchiosaurus* nannte, vereint werden müssen. Hierin folgten ihm bis auf THEVENIN (1906, 1910) alle späteren Bearbeiter, so auch HEYLER (1957, 1969) bei der jüngsten Beschreibung der französischen Labyrinthodontier. Entsprechend möchte auch ich diese einmal eingebürgerte Namensgebung in Anwendung der „50-Jahre-Regel“ laut den „Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur“ beibehalten.

In den Jahren nach 1875 wurden zahlreiche neue Taxa, darunter die Gattungen *Pelosaurus* CREDNER 1882, *Micromelerpeton* BULMAN & WHITTARD 1926 und *Leptorophus* BULMAN & WHITTARD 1926, aufgestellt, und sehr bald bürgerte sich für diese auffälligen, larval anmutenden Amphibien der wissenschaftlich undefinierte Sammelbegriff „Branchiosaurier“ ein.

Als man dann ähnliche, kleinwüchsige und schwach verknöcherte Labyrinthodontier aus dem Permokarbon der CSSR und der USA genauer kennenlernte, bezeichnete man, speziell im angloamerikanischen Schrifttum, auch diese als „branchiosaurs“. Außerdem vereinigte man all diese Formen auf Grund ihres ungewöhnlichen Wirbelbaues zu einer eigenen Ordnung, den Phyllospodyli.

Allerdings stellte sich sehr bald, insbesondere durch die Verdienste von ROMER (1939), heraus, daß viele Phyllospodyli lediglich larvale oder neotenische Vertreter bereits gut bekannter Familien der Rhachitomi und Seymouriamorpha sind. Die Ordnung Phyllospodyli wurde von vielen Autoren für invalide erklärt. Schließlich blieben nur wenige Gattungen als Branchiosaurier im eigentlichen Sinne übrig: *Branchiosaurus*, *Micromelerpeton*, *Pelosaurus*, *Melanerpeton* und *Leptorophus*. — Neueste Untersuchungen durch MILNER (schriftl. Mitt.) und meinerseits an *Pelosaurus* (S. 71) haben gezeigt, daß auch die Vertreter dieser Gattung entweder als Larven von *Onchiodon* und *Sclerocephalus* (Eryopidae, Rachitomi) oder als der Art *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD zugehörig gedeutet werden müssen. Weiterhin läßt sich *Melanerpeton* mit der einzigen Art *Melanerpeton pusillum* FRITSCH, soweit dies an den Originalstücken im Nationalmuseum Prag und an weiterem Material in der Karlsuniversität Prag festzustellen war, nicht von *Branchiosaurus* trennen. Zu den Branchiosauriern i.e.S. sind also nach unserem heutigen Kenntnisstand die Gattungen *Branchiosaurus*, *Leptorophus* und *Micromelerpeton* sowie eine dem letzteren sehr ähnliche, bisher bei verschiedenen Familien der Rhachitomi untergebrachte Gattung *Limnerpeton* (nach Untersuchungen des Originalmaterials im Nationalmuseum Prag) zu rechnen.

Trotz vieler neuer Erkenntnisse der letzten Jahrzehnte bleiben die Branchiosaurier in vielen Fragen weiterhin problematisch, was etwa sehr deutlich in ihrer systematischen Beurteilung in zusammenfassenden Werken und Lehrbüchern (HUENE 1956, LEHMAN in PIVETEAU 1955, ORLOV 1964, KUHN 1965, MÜLLER 1966, ROMER 1966, HEYLER 1969) zum Ausdruck kommt. Diesbezüglich herrscht große Unsicherheit, und z.T. stehen sich gegensätzliche Anschauungen gegenüber. So deutet z.B. ROMER (1966) die Branchiosaurier als larvale eryopide Rhachitomi, während LEHMAN (1955) und HEYLER (1957, 1969) sie lieber von den Rhachitomi als eigene Einheit vergleichbar den Phyllospodyli abtrennen möchten.

Die Ursachen für diese Problematik sind in folgenden Tatsachen zu suchen:

1. Bislang ist man sich trotz des sehr zahlreichen Untersuchungsmaterials noch nicht über den Umfang der individuellen, der geschlechtsbedingten und besonders der allometrischen Variabilität bei Branchiosauriern im klaren. Somit herrscht auch weitgehend Unklarheit darüber, ob die verschiedenen Arten der Branchiosaurier echte phylogenetisch definierbare, systematische Taxa oder lediglich „Form-Arten“ und „-Gattungen“ darstellen (MALZ 1967: 397, 1970: 430).

2. Die meisten Branchiosaurier weisen eindeutig larvale Merkmale auf. Folglich muß es sich bei diesen Tieren entweder um Larven größerer Labyrinthodontier oder um adulte neotenische Formen handeln. Leider ist aber eine Unterscheidung „echt larval-neotenisches“ ausgesprochen schwer; man kann sich nur auf zweifelhafte Analogiefälle bei rezenten Amphibien stützen (S. 93 u. BOY 1971 a).

3. Der Wirbelbau der Branchiosaurier ist bisher noch nicht zufriedenstellend geklärt (s. aber S. 31). Auch wird meiner Ansicht nach dem Wirbelbau oft zuviel Bedeutung für die Systematik der Labyrinthodontier beigemessen.

4. Die Branchiosaurier sind in manchen Merkmalen, wie Gaumen und Unterkiefer, noch viel zu wenig bekannt, so daß ein exakter Vergleich mit anderen Labyrinthodontiern erschwert ist.

Die in diesen vier Punkten umrissenen Fragenkomplexe sollen im folgenden mit Hilfe des teilweise hervorragend erhaltenen saarpfälzischen Branchiosaurier-Materials untersucht und nach Möglichkeit geklärt werden.

Die Untersuchung erfolgte im Rahmen einer Dissertation im Paläontologischen Institut der Universität Mainz. Sämtliche Zeichnungen und Photographien wurden vom Verf. angefertigt. Folgenden Personen, die mir bei der Durchführung dieser Arbeit behilflich waren, möchte ich herzlich danken: Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. TOBIEN, den Herren E. BAHLO, Prof. Dr. D. BERG, Dr. H. HEMMER, Prof. Dr. K. ROTHHAUSEN und K. SCHUCHMANN (alle Mainz), sowie meinem Vater O. BOY und meiner lieben Frau; schließlich auch folgenden Damen und Herren, die mich bei der Beschaffung von Material, bzw. Literatur freundlicherweise unterstützt haben: Dr. L. SPÜHLER (Bad Dürkheim), O. GUTHMANN (Bad Kreuznach), Prof. Dr. J. GREGORY (Berkeley, Calif.), Prof. Dr. A. S. ROMER' (Cambridge, Mass.), Dr. R. HEIL (Darmstadt), Dr. M. ANDREWS (Edinburgh), Dr. S. RIETSCHEL (Frankfurt), H. KRATH (Köln), Dr. A. J. CHARIG und C. WALKER (London), G. DREYER (Mainz), Dr. H. J. ANDERSON (Marburg), Dr. R. CARROLL (Montreal), Prof. Dr. R. DEHM und Dr. P. WELLNHOFER (München), Prof. Dr. A. PANCHEN (Newcastle upon Tyne), Prof. Dr. J. OSTROM (New Haven, Conn.), Prof. Dr. J. B. SCHAEFFER, Dr. G. GAFFNEY und E. DELSON (New York, N.Y.), A. STAPF (Nierstein), Dr. T. PARSONS (Toronto), Ms. MANOUROVA, Prof. Dr. Z. SPINAR und Dr. R. HORNÝ (Prag), Dr. D. BAIRD (Princeton, N.J.), Dr. G. KNEUPER und G. REHKOPF (Saarbrücken). Mein besonderer Dank gilt Herrn A. MILNER (Leeds) für die Überlassung zahlreicher, noch unveröffentlichter Daten und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für verschiedene Reisebeihilfen.

1.2. Material und Fundschichten

Das Unter-Rotliegende (= Autunien, Unter-Perm) des Saar-Nahe-Gebietes (SW-Deutschland) ist verhältnismäßig reich an Labyrinthodontier- und speziell an Branchiosaurier-Resten. Bereits 1844 erwähnte H. v. MEYER ein kleines, sehr schlecht erhaltenes Skelett von Münsterappel (*Apateon pedestris*), das unbestimmbar ist und wahrscheinlich einem Branchiosaurier zuzuordnen ist. Wenige Jahre später beschrieb 1847 GOLDFUSS die beiden Gattungen *Archegosaurus* von Lebach/Saar und *Sclerocephalus* von Heimkirchen/Pfalz. Es folgten detailliertere Untersuchungen von *Archegosaurus* und *Sclerocephalus* durch BURMEISTER (1850) und H. v. MEYER (1858). Erst 1889 wurden die ersten eindeutigen Branchiosaurier (*Branchiosaurus caducus* von Heimkirchen und *Branchiosaurus „amblystomus“* von Lauterecken) durch v. AMMON bekanntgemacht, und 1913 beschrieb REIS den bislang einzigen

Labyrinthodontier aus dem Ober-Rotliegenden, „*Pelosaurus*“ *gümbeli* von Jakobsweiler. Weiteres, nun schon umfangreicheres Material wurde nach Entdeckung der Fundstellen bei Odernheim/Glan durch BULMAN & WHITTARD (1926) sowie BULMAN (1928) und WHITTARD (1930) untersucht. Es umfaßte die Arten *Branchiosaurus „amblystomus“*, *Micromelerpeton credneri*, „*Pelosaurus laticeps*“ und *Leptorophus levis*. Später wurde im wesentlichen dasselbe Material von WATSON (1963) revidiert und den Arten *Branchiosaurus credneri* und *Branchiosaurus levis* zugeschrieben. Auf völlig neues Material von St. Wendel/Saar stützte sich dagegen THEOBALD (1958) bei seiner Beschreibung von *Branchiosaurus „amblystomus“* und „*Pelosaurus longiscutatus*“.

In den Jahren nach dem letzten Weltkrieg wurden infolge der geologischen Kartenaufnahme des Saar-Nahe-Gebietes durch das Geologische Institut Mainz (BOY 1965, HOLLINGER 1967, THEUERJAHR 1967, DREYER & LORENZ unveröffentlicht) und in Zusammenarbeit mit einigen Privatsammlern (A. STAFF, Nierstein und SCHULTHEISS, Langenbach b. Kusel) mehrere neue Fundhorizonte entdeckt und z.T. durch das Paläontologische Institut Mainz in verschiedenen Grabungskampagnen ausgebeutet.

Eine Übersicht über die z.Z. bekannten Fundstellen und ihre stratigraphische Stellung gibt Abb. 1.

Sämtliche Tetrapoden des saarpfälzischen Rotliegenden, besonders die Branchiosaurier, sind an ausgesprochen lakustrine Ablagerungen gebunden. Das erklärt ihre außerordentliche Seltenheit in den vorwiegend fluviatilen Serien des Ober-Rotliegenden und der Tholeyer Gruppe. Aus diesem Schichtenkomplex kennen wir lediglich eine Fundstelle: In der Nähe des Ortes Jakobsweiler ist ein hellgrauer, kaum geschichteter Mergelkalk aufgeschlossen, der zahlreiche glattschalige Ostracoden, aber nur sehr wenige andere Organismenreste (isolierte Elemente von *Acanthodes* sp. und ein etwas dislozierter Schädel von „*Pelosaurus*“ *gümbeli* REIS) enthält. Gesteinsausbildung und Faunenführung verraten, daß es sich hier um geringmächtige Absätze eines kurzlebigen Süßwassersees handelt.

Auffälligerweise häufen sich die Fundhorizonte in den Odernheimer Schichten (= Mittlere Lebacher Gruppe). Die möglicherweise schon in die Disibodenberger Schichten (= Obere Lebacher Gruppe) gehörigen Toneisensteingeoden von Lebach haben zwar viele, hervorragend erhaltene Labyrinthodontier, aber darunter keine Branchiosaurier geliefert. Im Gegensatz dazu ist der Odernheimer Fundhorizont, der auch in der Nähe der Dörfer Rehborn und Langenthal anzutreffen ist, ungewöhnlich reich an Branchiosauriern und sehr arm an weiteren Labyrinthodontiern. Die Hauptmasse des von mir untersuchten Materials stammt aus diesem Niveau, und zwar in erster Linie aus den Aufschlüssen am Nordrand von Odernheim und am Hasenkopf zwischen Odernheim und Rehborn. Neben *Amblypterus* sp. treten hier *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY), *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD und *Scerocephalus* sp. auf. Sämtliche Fossilreste sind auf zwei oder drei, zwischen vier bis zehn Zentimeter mächtige Bänke eines dunkelgrauen Kalkdolomites¹⁾ und deren wenige Zentimeter mächtige Tonsteinzwischenlagen beschränkt. „Kalk“ wie auch Tonstein weisen eine prägnante, feinlaminierte Schichtung auf. Wie ich an anderer Stelle ausführe (BOY 1972), dürften diese sehr charakteristischen Horizonte in einem flachen See oder einer Süßwasserlagune entstanden sein.

¹⁾ Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. K. STAFF, Mainz, baut sich dieses Gestein vorwiegend aus Dolomit und nicht, wie bisher in der Literatur angegeben, aus Kalk auf.

Lithostratigraphie		Fundorte
N a h e G r.		Jakobsweiler
Thol. G r.		
L e b a c h e r G r.	Ob. <i>Disiboden- berger Sch.</i>	Lebach Arthropoden-Horizont Heimkirchen Humberg Kappeln Odernheim - Langenthal
	Mittl. <i>Odernheimer Sch.</i>	Messersbacher Hof Albessen
	Unt. <i>Jeckenba- cher Sch.</i>	Jeckenbach Grumbach Windhof
K u s e l e r G r u p p e	Ob. <i>Lauterecke- ner Sch.</i>	? St.Wendel
	Mittl. <i>Quirnbacher Sch.</i>	Quirnbach
	<i>Wahnweger Sch.</i>	
	Unt. <i>Allenglaner Sch.</i>	Ohmbach
	<i>Remigius- berger Sch.</i>	

Abb. 1. Stratigraphische Stellung der unterpermischen Tetrapoden-Fundstellen des Saar-Nahe-Gebietes.

Den oben beschriebenen Tonsteinlagen vergleichbare Sedimente kommen in den Odernheimer Schichten auch stratigraphisch tiefer vor. Sie waren kurzfristig beim Straßenbau nordwestlich des Messersbacher Hofes/b. Gundersweiler aufgeschlossen. Faunenführung und Sedimentcharakter stimmen mit dem Odernheimer Vorkommen nahezu völlig überein.

Am Humberg bei Odernheim waren zeitweilig auch oberhalb des Odernheimer Niveaus hellgraue, feinlaminierte Tonsteine angeschnitten. Hieraus sammelte Herr Dr. FICKEIS (Odernheim) einige Exemplare von *Branchiosaurus* sp. (S. 68), die er freundlicherweise dem Paläontologischen Institut Mainz überließ.

Außer in diesen sehr reichen Vorkommen wurden Branchiosaurier auch als Seltenheit in fischführenden Papierschiefern, die möglicherweise einem Ablagerungsraum mit größerer Wassertiefe entstammen, gefunden; so etwa an der bekannten Fundstelle am Pfarrwald bei Heimkirchen, die das bisher einzige Exemplar von *Branchiosaurus caducus* hervorgebracht hat. Andere Papierschiefer-Horizonte, wie die von Kappeln und Münsterappel („*Apateon pedestris*“), enthalten lediglich schlecht erhaltene Branchiosaurier, deren exakte Bestimmung nicht möglich ist.

In den stratigraphisch älteren Serien der Kuseler und Unteren Lebacher Gruppe werden Branchiosaurier nur selten und meist in schlechter Erhaltung angetroffen, so bei Jeckenbach und Grumbach in Kalkkonkretionen (neben zahlreichen Fischen und einigen *Sclerocephalus*-Exemplaren) und am Windhof bei Lauterecken in Papierschiefern (auch hier zusammen mit Fischen und *Sclerocephalus häuseri*). Die Vergesellschaftung mit *Sclerocephalus* und Fischen, die zahlenmäßig bei weitem vorherrschen, ist weiterhin kennzeichnend für das Papierschiefer-Vorkommen von St. Wendel (von hier beschrieb THEOBALD 1958 „*Branchiosaurus amblystomus*“ und „*Pelosaurus longiscutatus*“). Das stratigraphische Niveau dieses Fundhorizontes ist noch nicht einwandfrei festgelegt; es dürfte im Bereich der Lautereckener Schichten (= Obere Kuseler Gruppe) einzuordnen sein.

Das bisher stratigraphisch älteste Vorkommen von Branchiosauriern im Saar-Nahe-Gebiet wurde beim Autobahnbau in der Nähe des Ortes Quirnbach durch Herrn Dr. ATZBACH (Mainz) entdeckt. Leider lieferte der hier anstehende Papierschiefer neben zahllosen Fischen nur wenige Exemplare von *Branchiosaurus*. Wegen Mangels an Material ist eine artliche Bestimmung dieser sehr interessanten Reste noch nicht möglich.

Das von mir untersuchte Material verteilt sich auf folgende Sammlungen:

- PIM Paläontologisches Institut der Universität Mainz:
ca. 1100 Stücke von Odernheim und Umgebung (*Branchiosaurus* cf. *petrolei*, *Micromelerpeton credneri*, *Sclerocephalus* sp.)
ca. 190 Stücke vom Messersbacher Hof (*Br.* cf. *petrolei*, *M. credneri*)
12 Stücke vom Humberg (*Branchiosaurus* sp.)
4 Stücke von Quirnbach (*Branchiosaurus* sp.)
7 Stücke von Grumbach (*Branchiosaurus* sp.)
3 Stücke von Kappeln (*Branchiosaurus* sp.)
- SPD Sammlung der „Pollichia“ in Bad Dürkheim:
17 Stücke von Odernheim (*Br.* cf. *petrolei*, *M. credneri*, *Sclerocephalus* sp.)
- SDM Sammlung des Herrn G. DREYER (Mainz):
16 Stücke von Odernheim (*Br.* cf. *petrolei*, *M. credneri*, *Sclerocephalus* sp.)
- SSN Sammlung des Herrn A. STAPF (Nierstein):
8 Stücke von Odernheim (*Br.* cf. *petrolei*, *M. credneri*)
5 Stücke von Jeckenbach (*Branchiosaurus* sp., *Sclerocephalus* sp.)
- SKK Sammlung der Herrn H. KRATH (Köln):
3 Stücke von Odernheim (*M. credneri*)
- SSL Sammlung des Herrn SCHULTHEISS (Langenbach b. Kusel):
1 Stück von Quirnbach (*Branchiosaurus* sp.)

- BSM Bayerische Staatssammlung f. Paläontologie u. historische Geologie in München:
1 Stück von Heimkirchen (*Br. caducus*)
2 Stücke von St. Wendel (*Sclerocephalus* sp.)
- GMBS Geologisches Museum der Bergingenieurschule Saarbrücken in Von der Heydt:
2 Stücke von St. Wendel (*Sclerocephalus* sp.)
- SMF Natur-Museum „Senckenberg“ in Frankfurt/Main:
2 Stücke von Odernheim (*M. credneri*)
- DMSWC D.M.S. Watson-Collection in Cambridge:
8 Stücke von Odernheim (*Br. cf. petrolei*, *M. credneri*, *Sclerocephalus* sp.)
- BMNH British Museum of Natural History in London:
3 Stücke von Odernheim (*Br. cf. petrolei*, *M. credneri*)

Des weiteren stand mir Vergleichsmaterial aus folgenden Museen zur Verfügung: American Museum of Natural History New York (*Br. gracilis*, *Br. amblystomus*), British Museum of Natural History London (*Br. brachyrhynchus*, *Br. gracilis*, *Br. amblystomus*, *Br. salamandroides*, *Br. flagrijer*, *Limnerpeton* sp.), D.M.S. Watson-Collection Cambridge (*Br. gracilis*, *Br. amblystomus*, *Br. flagrijer*, *Limnerpeton* sp.), Hessisches Landesmuseum Darmstadt (*Br. gracilis*, *Br. amblystomus*, *Br. flagrijer*), Museum of Comparative Zoology Cambridge, Mass. (*Br. darrahi*), Narodni-Museum Prag (*Br. salamandroides*, *Limnerpeton laticeps*, *Melanerpeton pusillum*), Natur-Museum „Senckenberg“ Frankfurt a.M. (*Br. gracilis*, *Br. salamandroides*, *Br. amblystomus*, *Br. flagrijer*), Sammlung der Karlsuniversität Prag (*Melanerpeton pusillum*), Sammlung des Geol.-Paläontol. Institutes Marburg (*Br. gracilis*, *Br. amblystomus*, *Br. flagrijer*, *Br. salamandroides*, *Limnerpeton* sp.).

Leider ist das Belegmaterial der REISSchen Fundstelle Jakobsweiler (mit „*Pelosaurus*“ *gümbeli*) und der AMMONSchen Fundstelle Windhof b. Lauterecken (mit „*Branchiosaurus amblystomus*“ und *Sclerocephalus häuseri*) nicht mehr auffindbar. Es dürfte während des Krieges vernichtet worden sein.

1.3. Verzeichnis der benutzten Abkürzungen

Ang	Angulare	Ju	Jugale
Art	Articulare	La	Lacrimale
Atl	Atlas	Max	Maxillare
Ax	Axis	N	Neuralbogen
Cl	Clavicula	Na	Nasale
Cop	Copula	Pal	Palatinum
Cor	Coronoid	Par	Parietale
Cth	Cleithrum	Part	Praearticulare
Dent	Dentale	Pc	Pleurocentrum
Ecpt	Ectopterygoid	Pmx	Praemaxillare
Fem	Femur	Po	Postorbitale
Fi	Fibula	Pospl	Postspleniale
Fr	Frontale	Ppar	Postparietale
Hb	Hypobranchiale	Prf	Praefrontale
Hh	Hypohyale od. Ceratohyale	Prspl	Praespleniale
Hum	Humerus	Psph	Parasphenoid
Ic	Intercentrum	Pt	Pterygoid
Icl	Interclavicula	Ptf	Postfrontale
Icor	Intercoronoid	Quj	Quadratojugale
Il	Ilium	Ra	Radius
Infr	Interfrontale	Sang	Supraangulare
Is	Ischium	Sc	Scapulocoracoid

Smx	Septomaxillare	ifc. sb	Suborbital-Teil der Infraorbital-Linie
Sq	Squamosum	l. desc	Lamina descendens des Squamosum
St	Supratemporale	mde	Mandibular-Linie
Stp	Stapes	occ. fl	Occipitalflansch des Postparietale
Tab	Tabulare	occ. fo	Occipitalfurche des Postparietale und Tabulare
Ti	Tibia	ore	Oral-Linie
Ul	Ulna	pi	Pinealforamen
Vo	Vomer	poc	Praeopercular-Linie
		poz	Postzygapophyse
ac	Acetabulum	prat	Proatlas
ch	Choane	pr. bpt	Processus basiptyergoideus des Parasphenoid
c. pq	Crista paraquadrata	pr. cor	Processus coronoideus
d. nlc	Ductus nasolacrimalis	pr. cult	Processus cultriformis
ex. tym	Excavatio tympanica	pr. ot	Otikalfortsatz des Pterygoid
f. car. int	Foramen f. die Arteria carotis interna	pr. pteo	Processus postcondyloideus des Unterkiefers
fen. ip	Interptyergoidfenster	pr. quj	Quadratojugalfortsatz
fen. st	Subtemporalfenster	pr. retr	Processus retroarticularis
fo. car. int	Furche f. die Arteria carotis interna	pr. spin	Dornfortsatz
fo. gl	Fossa glenoidalis des Unterkiefers	pr. tr	Transversalfortsatz des Neuralbogen
fo. pq	Furche f. den Palatoquadratknorpel	prz	Praezygapophyse
fpl	Fußplatte des Stapes	r	Rippe
f. pq	Foramen paraquadratum	r. bpt	Basiptyergoid-Ast des Pterygoid
f. pq. a	Foramen paraquadratum accessorium	r. pal	Palatin-Ast des Pterygoid
f. stap	Foramen f. die Arteria stapediale	r. qu	Quadrat-Ast des Pterygoid
glen	Fossa glenoidalis des Schultergürtels	soc	Supraorbital-Linie
ifc. ot	Otic-Teil der Infraorbital-Linie	tr. fl	Transversalfansch des Pterygoid
ifc. pt	Postorbital-Teil der Infraorbital-Linie	v. H. bpt	ventrale Aushöhlung des Basiptyergoid-Astes

2. Beschreibender Teil

Im folgenden werden nicht nur Branchiosaurier im engeren Sinne, sondern auch solche Formen, die früher zu den Branchiosauriern gestellt wurden, untersucht.

Größere Schwierigkeiten bereitet die ausschließlich zweidimensionale Erhaltung dieser Fossilien, die eine räumliche Vorstellung etwa über den Schädelbau sehr erschwert und oft unmöglich macht. Zudem sind häufig die Elemente des marginalen Schädeldaches (Quadratojugale, Jugale, Lacrimale etc.) durch die darüber oder halbwegs darunter liegenden Unterkieferäste verdeckt oder völlig zerbrochen, so daß die Umrisse dieser Knochen nur in seltenen Fällen eindeutig festgelegt werden können.

Weiterhin erweist sich als sehr lästig, daß die Knochen, speziell in den Kalken, gänzlich „asphaltiert“ erscheinen. Gewöhnlich sind zwei Elemente, die ohne trennende

Sedimentschicht übereinander liegen, so fest miteinander verbacken, daß sie nicht voneinander zu unterscheiden sind; es sei denn, sie heben sich durch ihr sehr unterschiedliches Profil deutlich voneinander ab. Diesen Effekt hatten beispielsweise BULMAN & WHITTARD bei der Rekonstruktion der Branchiosaurier-Wirbel (1926: Abb. 3A) nicht bedacht, so daß sie zu einer irrigen Auffassung über den Wirbelbau der Branchiosaurier gelangten.

2.1. *Micromelerpeton* BULMAN & WHITTARD 1926

Typus-Art: *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD 1926.

Diagnose (Neufassung): Kurzer Schädel mit kurzer Schnauze. Orbitae groß, liegen in vorderer Hälfte des Schädels. Quadrat-Condylen etwa auf gleicher Höhe mit Occipital-Condylen oder bei Jugendformen etwas davor. Ohrschlitz tief. Sinneslinien als schwache Furchen markiert. — Intertemporale normalerweise mit Supratemporale verschmolzen. Jugale kurz, erreicht vorne nicht das Lacrimale. Palatinum mit schmalem, hohem Fortsatz an der Augenumrandung beteiligt, liegt zwischen Jugale und Lacrimale. Lacrimale grenzt an die Orbita. Septomaxillare möglicherweise vorhanden. Quadratojugale bildet wenigstens teilweise den Quadrat-Condylus. Ectopterygoid vorhanden. Je ein Fangzahnpaar auf Ectopterygoid und Palatinum, zwei Paare auf Vomer. Parasphenoid ohne deutlichen Basipterygoid-Fortsatz. Mit Dentikeln besetztes Feld an der Basis des Processus cultriformis. Basipterygoid-Ast des Pterygoid ist von ventral her ausgehöhlt und artikuliert nicht direkt mit Parasphenoid. — Stapes mit großem Stapedialforamen. Kiemenbögen mit länglichen Knochenplättchen, die 3—5 feine Zähne tragen, besetzt und beiderseits in vier Reihen angeordnet. — Unterkiefer mit großem, aus Coronoid und Supraangulare aufgebautem „Coronoid-Fortsatz“ und kleinem Retroartikularfortsatz (nur bei adulten Exemplaren ausgebildet). Condylarfläche wenigstens teilweise vom Supraangulare geformt. — Wirbel protorhachitom (ROMER 1947: 64), Rippen kurz und gerade. Interclavicula groß und quadratisch. Pubis nicht verknöchert. Extremitäten relativ groß und kräftig.

2.1.1. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD 1926

(Abb. 2—10, 11 d, 12—22, 63—66, 69 C u. D, Taf. 1)

- 1926 *Micromelerpeton credneri* sp. n.— BULMAN & WHITTARD, On *Branchiosaurus*: 563 bis 570, Abb. 11—13, Taf. 3, 4: A + B.
- 1926 *Pelosaurus laticeps* CREDNER, partim! — BULMAN & WHITTARD, On *Branchiosaurus*: 571—575, Abb. 15, 14 partim!, Taf. 4: C.
- 1928 *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD.— BULMAN, Additional notes on some branchiosaurs: 250—251, Abb. 1, Taf. 12: 1 + 2.
- 1947 *Micromelerpeton credneri*.— ROMER, Review of the labyrinthodontia: 142—143, Abb. 24.
- 1963 *Branchiosaurus credneri* (BULMAN & WHITTARD) comb. nov., partim! — WATSON, Growth stages in branchiosaurs: 547—551, Abb. 3B, 3D, 3H, 3F.

- 1967 „*Micromelerpeton credneri*“ BULMAN & WHITTARD 1926.— MALZ, „*Branchiosaurus*“ ein problematisches Ur-Amphib: 404—406, Abb. 4, 7, 8.
 1970 *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD 1926.— MALZ, Zur Deutung permischer Ur-Amphibien: 430—434, Abb. 1, 2.
 1971 *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD.— BOY, Zur Problematik der Branchiosaurier: 110—112, Abb. 1B u. 2A.

Lectotypus: Das von WATSON (1963: 548, Abb. 3F) abgebildete Exemplar DMSWC - T 16. Hierauf beruhen z. T. die Originalrekonstruktionen von BULMAN & WHITTARD (1926: Abb. 11—13).

Locus typicus: Odernheim/Glan.

Stratum typicum: Odernheimer Schichten (= Mittlere Lebacher Gruppe), Unter-Rotliegendes, Unterperm.

Paralectotypus: Das von WATSON (1963: 548, Abb. 3B und 3D) dargestellte Stück DMSWC - T 15.

Bemerkungen: BULMAN & WHITTARD (1926: 570) gaben zwei Exemplare als Syntypen an: Nr. 15 und 16 der WATSON-Sammlung. Nach Umbenennung der Sammlung trugen diese Stücke zeitweilig die Nummern B39 und B40, und zur Zeit sind sie in Cambridge unter T15 und T16 inventarisiert. Hiervon wählte WATSON (1963: 548) T16 (B40) als Lectotypus aus. Somit wird T15 (B39) zum Paralectotypus. Weiterhin gehören hierzu die Stücke DMSWC - T 20 (B46) (WATSON 1963: Abb. 3D) und BMNH - R/5026 (BULMAN & WHITTARD 1926: Abb. 15), die von BULMAN & WHITTARD fälschlicherweise zu *Pelosaurus laticeps* CREDNER gestellt worden waren.

Diagnose (Neufassung): Eine *Micromelerpeton*-Art mit folgenden Besonderheiten:

Tabulare mit stumpfem Tabularhorn. Postparietale und Tabulare am Hinterrand mit deutlicher Occipitalfurche; beide etwa gleichlang, dadurch manchmal Kontakt Tabulare — Parietale. Parietale und Supratemporale lang und schmal. Postorbitale breiter als lang. Postfrontale von Praefrontale getrennt. Lacrimale mit offenem Nasolacrimalkanal. — Supraorbital- und Infraorbital-Linie nachweisbar. Praeopercular-Linie nur bei adulten Individuen ausgebildet, verläuft lateral vom Ossifikationszentrum des Squamosum. — Foramen paraquadratum und Foramen paraquadratum accessorium beide auf Quadratojugale. Quadratum und Epipterygoid unverknöchert. Pterygoid mit schwachem „transverse flange“. — Neurokranium knorpelig. — Kiemenzähne selbst bei ausgewachsenen Tieren vorhanden. — Wahrscheinlich zwei oder drei dentikelbesetzte Coronoiden, ein Symphysen-Fangzahnpaar auf dem Dentale. — Wirbelzentren nur bei den größten Individuen verknöchert. Interzentra paarig bis unpaarig (halbmondförmig), Pleurozentra paarig und sehr hoch. Neuralbögen ohne ausgeprägte Dornfortsätze und Transversalfortsätze. 27—29 Praesakralwirbel. Ilium im oberen Teil nach hinten abgeknickt. Carpus und Tarsus unverknöchert. Ventrale Schuppen vom Microsaurier-Typ (CARROLL & BAIRD 1968: 36—37, Abb. 20A, 20C).

Material: Außer den Typen folgende Stücke:

Fundortangabe „Odernheim“: PIM - N 34, N 137, N 151, N 159, N 164, N 200—N 203, N 205, N 208, N 210, N 211, N 216, N 218, N 219, N 226, N 228, N 232, N 233, N 238, N 239, N 242, N 247, N 252—N 254, N 258, N 263, N 266, N 267, N 280, N 281, N 283, N 288—N 290. — SDM - 1,8. — SPD - 10, 11. — SSN - 1—6. — SKK - 1—3. — SMF - A. 307a + b.

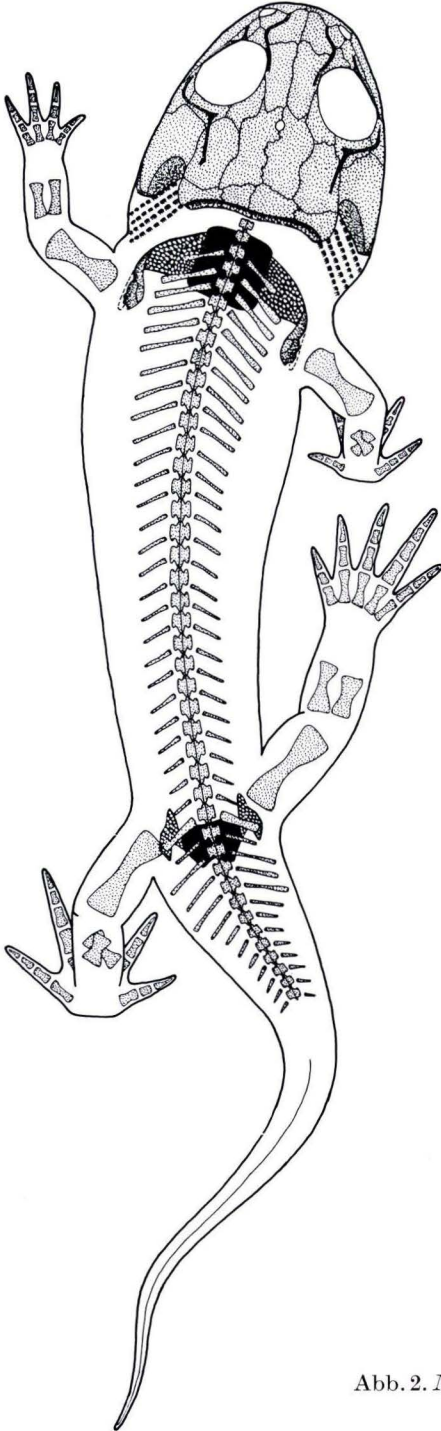


Abb. 2. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD.
Gesamtrekonstruktion. $\times 1,7$.

Fundort „Odernheim Glanufer“: PIM – N 416, N 417.

Fundort „Hellersberg bei Odernheim“: PIM – N 518, N 527.

Fundort „Hasenkopf bei Odernheim“: PIM – N 430, N 503, N 507, N 524, N 528, N 532, N 542, N 544.

Fundort „Maienberg bei Rehborn“: PIM – N 557.

Fundort „Messersbacher Hof“: PIM – N 700 – N 726, N 728, N 745, N 748, N 766 – N 775.

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Bisher nur mit Sicherheit bekannt aus den Odernheimer Schichten (Mittlere Lebacher Gruppe) des Saar-Nahe-Gebietes aus der Umgebung von Langenthal/Nahe, Odernheim/Glan, Rehborn/Glan und Gundersweiler. Möglicherweise auch im Autunien des Beckens von Autun vertreten (S. 38).

Beschreibung:

Der Schädel ist relativ kurz und hoch. Er erinnert in seiner äußeren Gestalt an *Eugyrinus* (WATSON 1940: Abb. 12, 14) und einige Dissorophidae, z. B. *Tersomius* (CARROLL 1964: Abb. 2). Die Augenöffnungen liegen in der vorderen Schädelhälfte, so daß die Schnauzenregion sehr verkürzt erscheint. Sie sind auffallend groß und werden von den Praefrontalia, Frontalia, Postfrontalia, Postorbitalia, Jugalia, Palatina und Lacrimalia eingerahmt. Ihr Medialrand ist auf den Praefrontalia, Frontalia, Postfrontalia und Postorbitalia merklich verdickt, so daß die Orbitae bei ausgewachsenen Individuen von einem deutlichen Knochenwulst umgeben sind. Derartige Wülste sind bei Labyrinthodontiern nicht ungewöhnlich.

Die äußeren Nasenöffnungen sind nur annäherungsweise rekonstruierbar. Sie werden begrenzt von den Nasalia, Praemaxillaria, Maxillaria und möglicherweise kleinen Septomaxillaria. Ob auch die Lacrimalia an dieser Umgrenzung teilhaben, kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Die Ohrschlitze sind relativ tief, tiefer als bei *Eugyrinus* (WATSON 1940: Abb. 12) und enger als bei *Branchiosaurus* (Abb. 3), aber nicht so groß wie bei *Amphibamus* und den Dissorophidae (CARROLL 1964). Sie werden umrandet von den Tabularia, Supratemporalia und Squamosa. Gelegentlich können die Supratemporalia durch eine schmale Verbindung der Squamosa mit den Tabularia vom Ohrschlitz getrennt sein.

Die Skulpturierung der Schädeldachknochen wurde in allen Entwicklungsstadien beobachtet. Bei den kleinsten Individuen erkennt man im zentralen Bereich der sonst glatten Knochenoberfläche relativ große Poren, die sich schräg zum Rande hin öffnen und sich in schmale Furchen fortsetzen. Diese Furchen verlaufen etwas unregelmäßig, z. T. sich verzweigend radialwärts zum Knochenrand, wo sie allmählich verflachen. — In einem nächsten Entwicklungsstadium (Schädellänge 15–25 mm) bilden sich zwischen den Furchen Leisten heraus, die im Laufe des Wachstums stärker und markanter werden. Zum Knochenzentrum hin lösen sie sich allerdings auf und gehen in schwache, zwischen den Poren gelegene Erhebungen über. — In einem letzten Stadium (Schädellänge 25–27 mm) entstehen im zentralen Knochenbereich dicke, warzenförmige Höcker, die die Poren verdecken und sich stellenweise gegenseitig überlappen. Sie setzen sich nach außen in die radialen Leisten, die breiter geworden sind und die dazwischenliegenden Rinnen stark einengen, fort. Verschiedentlich, so besonders auf dem Squamosum, sitzen diesen Leisten zusätzliche Knoten und Höcker auf (Taf. 1: 1).

Die während der Ontogenese neuerscheinenden Skulpturelemente treten nicht auf allen Schädeldachknochen gleichzeitig auf. Sie erscheinen zuerst auf den Parietalia, Postparietalia, Tabularia, Supratemporalia und Squamosa (bei letzteren nur im posteromedialen Abschnitt). Die Quadratojugalia, Maxillaria, Jugalia, Postorbitalia, Postfrontalia und der hintere Teil der Frontalia entwickeln sich langsamer, während die Praefrontalia, Lacrimalia, Nasalia und die vordere Partie der Frontalia sehr stark zurückbleiben. Letztere behalten die ursprüngliche Furchen-Ornamentierung auch dann noch bei, wenn sich auf den übrigen Knochen bereits Leisten und Höcker gebildet haben (Taf. 1: 1).

Eine derartige, regional abgestufte Skulptur-Entwicklung wurde bereits von BYSTROW (1935) an Schädeln von *Benthosuchus* und *Cochleosaurus* nachgewiesen. Zudem stellte BYSTROW fest, daß bei nichtneotenischen Labyrinthodontiern das larvale, radiale Furchen-Muster etwa zur Zeit der Metamorphose durch ein andersartiges, netzartiges Leisten-Muster abgelöst wird. Neotenische Labyrinthodontier behalten dagegen die larvale Anordnung bei und entwickeln zur Verstärkung des Knochens zwischen den radialen Furchen kräftige Leisten, die bei den von BYSTROW untersuchten Exemplaren von *Dvinosaurus* und *Stegops* sehr regelmäßig und streng radial angeordnet sind²⁾. Das Fehlen der netzartigen Elemente und die Ausbildung \pm radialer Leisten hat *Micromelerpeton* mit diesen neotenischen Formen gemeinsam; allerdings verlaufen bei ihm die Leisten wesentlich unregelmäßiger, und zudem werden sie von einer zusätzlichen Höckerbildung überprägt.

Auf ein weiteres Merkmal am Schädeldach ist noch hinzuweisen: Postparietalia und Tabularia besitzen an ihrem Hinterrand eine randparallele Furche (Abb. 3). Diese reicht bis zur Medialkante der Tabularhörner, wo sie schmaler wird und verschwindet. Wie bei vielen anderen Labyrinthodontiern dient sie wahrscheinlich zum Ansatz dorsaler Nackenmuskeln.

Das Sinneslinien-System des Kopfes ist durch deutliche, enge Rinnen (Nasalia, Jugalia), flache Furchen (Praefrontalia, Postorbitalia) oder durch Unterbrechung der Skulpturierung (Frontalia, Supratemporalia) dokumentiert (Taf. 1: 1). An manchen Stellen, so besonders auf den Nasalia, treten solche Furchen ontogenetisch schon früh auf der nur schwach gefurchten Knochenoberfläche auf. Dieser Befund widerspricht der von BYSTROW (1935) vertretenen Ansicht, daß sich die Sinneslinien erst nach der Metamorphose oder bei neotenischen Formen nach Bildung der Skulpturleisten abzeichnen.

Im folgenden werden die Sinneslinien-Elemente in ihrer Gesamtheit, soweit sie bei *Micromelerpeton* zu belegen sind, beschrieben, obwohl sie nur äußerst selten komplett bei einem einzelnen Exemplar auftreten.

Supraorbital-Linie (Sulcus supraorbitalis, Abb. 3: soc): Beginnt am Vorderende des Nasale, verläuft in s-förmigem Bogen über das Ossifikationszentrum des Nasale und entlang der Medialkante des Praefrontale, Frontale und Postfrontale zum Postorbitale,

²⁾ Entgegen der Meinung von BYSTROW (1938) besitzt *Saurerpeton* (= *Branchiosauravus*) nicht die typisch neotenische Ornamentierung. BYSTROW kannte nur die Abbildung eines jugendlichen Exemplares (AMNH - 6837), das, wie ich mich am Original überzeugen konnte, neben larvalen Furchen bereits netzartige Leisten auf den Postparietalia, Tabularia und Supratemporalia aufweist.

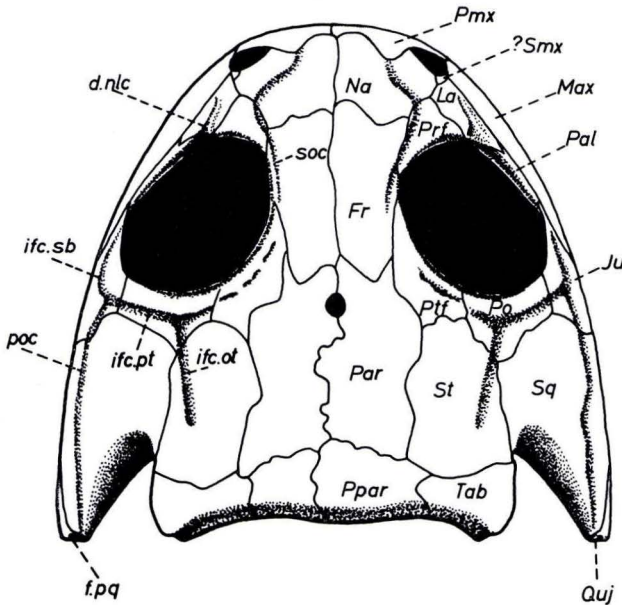


Abb.3. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Rekonstruktion des Schädeldaches in Dorsalansicht. $\times 4,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

wo sie etwa in dessen Ossifikationszentrum auf die Infraorbital-Linie trifft. Nur auf Nasale und Postorbitale deutlich ausgeprägt.

Infraorbital-Linie (Sulcus infraorbitalis, Abb.3: ifc): Nach STENSIÖ (1947: 92ff.) in Otikalteil, Postorbitalteil und Suborbitalteil aufzugliedern. Otikalteil (Abb.3: ifc. ot) reicht vom Postorbitale zum Ossifikationszentrum des Supratemporale (Sulcus temporalis bei BYSTROW 1935: 94). Postorbitalteil (Abb.3: ifc. pt) vom Postorbitale, parallel zum Orbitarand, zum Jugale bis zur Abzweigung der Praeopercular-Linie. Suborbitalteil (Abb.3: ifc. sb) von dieser Abzweigung über eine Umbiegung im Bereich des Ossifikationszentrums des Jugale (= Flexura jugalis bei BYSTROW 1935: 94) nach vorne; auf Lacrimale oder Maxillare nicht mehr nachweisbar.

Praeopercular-Linie (= Sulcus jugalis bei BYSTROW 1935: 94; Abb.3: poc) nur bei voll erwachsenen Individuen ausgebildet. Vom Treffpunkt Postorbital-/Suborbitalteil der Infraorbitallinie auf dem Jugale nach hinten, stellenweise entlang der Suture Jugale-Squamosum über die laterale Hälfte des Squamosum bis in dessen hinterste Spitze, ohne das Ossifikationszentrum zu berühren.

Der Verlauf der Sinneslinien weist alle typischen Labyrinthodontier-Merkmale auf. Dabei ist interessant, daß die Praeopercular-Linie nicht wie bei primitiveren Temnospondylen über das Ossifikationszentrum des Squamosum zieht, sondern wie bei höheren Temnospondylen lateral davon verläuft. Außerdem zeigt sich hier sehr deutlich, daß die von BYSTROW (1935, 1938) und STENSIÖ (1947) vertretene Theorie, die Sinneslinien würden stets über die Verknöcherungszentren gehen, keine allgemeine Gültigkeit haben kann. Sie mag für die etwas andersartigen, in geschlossenen Kanälen angeordneten Sinneslinien der Fische zutreffen. Bei den Amphibien jedoch

ist die Position dieser Sinnesorgane, die auf der Knochenoberfläche in der Haut liegen, zu den unterlagernden Knochen variabler.

Beschreibung der Schädeldachelemente (Abb. 3, 4, 69C + D, Taf. 1: 1): Nasale (Na; Abb. 3) bei kleinsten Exemplaren breiter als lang, zeigt im Laufe der Ontogenese ein bemerkenswertes Längenwachstum, bei erwachsenen Tieren länglich rechteckig. Anterolaterale Einbuchtung für die äußere Nasenöffnung, dicht neben Mediannaht wechselnd starke Eintiefung für den Dorsalvorsprung des Praemaxillare.

Frontale (Fr; Abb. 3, 4a) in der Jugend meist kürzer als das Parietale, im Alter dagegen etwas länger. — Parietale (Par; Abb. 3, 4b) auffallend groß und schlank, anterolateral merklich durch das überlappende Praefrontale verschmälert. Pineal-Foramen länglich oval, von Knochenwulst umgeben; liegt bei Jugendformen auf Höhe des Orbita-Hinterandes, bei Erwachsenen etwas dahinter.

Postparietale (Ppar; Abb. 3) relativ kurz und breit. — Tabulare (Tab; Abb. 3, 4c) etwa gleich lang und gleich breit wie Postparietale³⁾, mit stumpfem Tabularhorn, das ähnlich gestaltet ist wie bei *Branchierpeton amblystomus* (CREDNER) und nicht, wie WATSON (1963: 550) angibt, nach außen gerichtet ist.

Supratemporale (St; Abb. 3, 4e) groß und schmal. Normale Verzahnung mit Squamosum, wobei Supratemporale über Squamosum wächst (Abb. 4f + g). Spezieller Artikulationsfortsatz des Squamosum (wie etwa bei *Eugyrinus*, *Dendrepeton*, *Tersomius* etc.) fehlt also. — Squamosum (Sq; Abb. 3, 4g) mit ausgeprägtem Ohrschlitz. Letzterer vorne und lateral von ventralwärts gerichteter Knochenlamelle des Squamosum begrenzt. Übergang vom dermalen Schädeldachanteil zur Ventrallamelle bei kleineren Individuen gleitend über eine gerundete Kante, an der die dermale Schädeldachskulpturierung aufhört. An dieser Kante liegt bei ausgewachsenen Formen ein zugespitzter Skulpturkamm (Taf. 1: 1), medial begleitet von einer scharfen Rinne (zur Artikulation des Trommelfelles?). Ventrallamelle normalerweise glatt, nur bei Exemplar SDM - 1 mit diagonal von anterodorsal nach posteroventral verlaufender schmaler Furche, deren Bedeutung noch ungeklärt.

Jugale (Ju; Abb. 3, 4i) im vorderen Teil kurz und spitz, legt sich hier auf Dorsalfortsatz des Palatinum. Wächst mit zunehmendem Alter stärker nach hinten über das Squamosum. — Quadratojugale (Quj; Abb. 3, 6a) siehe S. 25. — Postorbitale (Po; Abb. 3, 4j) auffallend kurz und breit. — Postfrontale (Ptf; Abb. 3, 4k) im vorderen Abschnitt sehr schmal, ohne Kontakt zum Praefrontale. Dadurch relativ schmaler Interorbitalbereich. — Praefrontale (Prf; Abb. 3, 4l) im tieferen Teil des Orbitalrand-Wulstes unter dem Lacrimale möglicherweise in Verbindung mit dem Palatinum. — Lacrimale (La; Abb. 3, 4m) an der Orbita-Umrandung beteiligt, liegt hier dem Praefrontale und Palatinum auf; erreicht nie das Jugale. Vorne möglicherweise an Begrenzung der äußeren Nasenöffnung beteiligt. Nasolacrimalkanal (d. nlc; Abb. 3) als schmale, scharf abgesetzte Furche vorhanden. Gabelt sich oder erweitert sich trompetenförmig am Orbitalrand, vorne verschwindet er vor Erreichen der Nasenöffnung — tritt in ähnlicher Anordnung bei *Branchierpeton*

³⁾ Infolgedessen verläuft die Sutura zwischen Tabulare + Postparietale und Supratemporale + Parietale ungefähr auf gleicher Höhe und buchtet nicht im Bereich der Postparietalia weit nach vorne vor (letzteres ist bei dem größten Teil der Temnospondyli und bei *Branchiosaurus* der Fall). Das hat zur Folge, daß das Tabulare, wenn es stärker über das Postparietale hinwegwächst, leicht mit dem Parietale in Berührung kommen kann. Es finden sich deshalb in unserem Material Exemplare, die den latitabularen Zustand (Tabulare und Parietale getrennt) repräsentieren, wie auch solche mit angustitabularen Verhältnissen (Tabulare und Parietale im Kontakt). Es gibt sogar Individuen, die auf der einen Seite latitabular und auf der anderen angustitabular sind.

Also ist es nicht gerechtfertigt, dem Gegensatz zwischen latitabular und angustitabular eine stärkere phylogenetische Bedeutung beizumessen. Insbesondere sollte man ihn nicht zur Unterscheidung zwischen Batrachomorpha und Reptilomorpha (HUENE 1956: 46; JARVIK 1967: 205) benutzen.

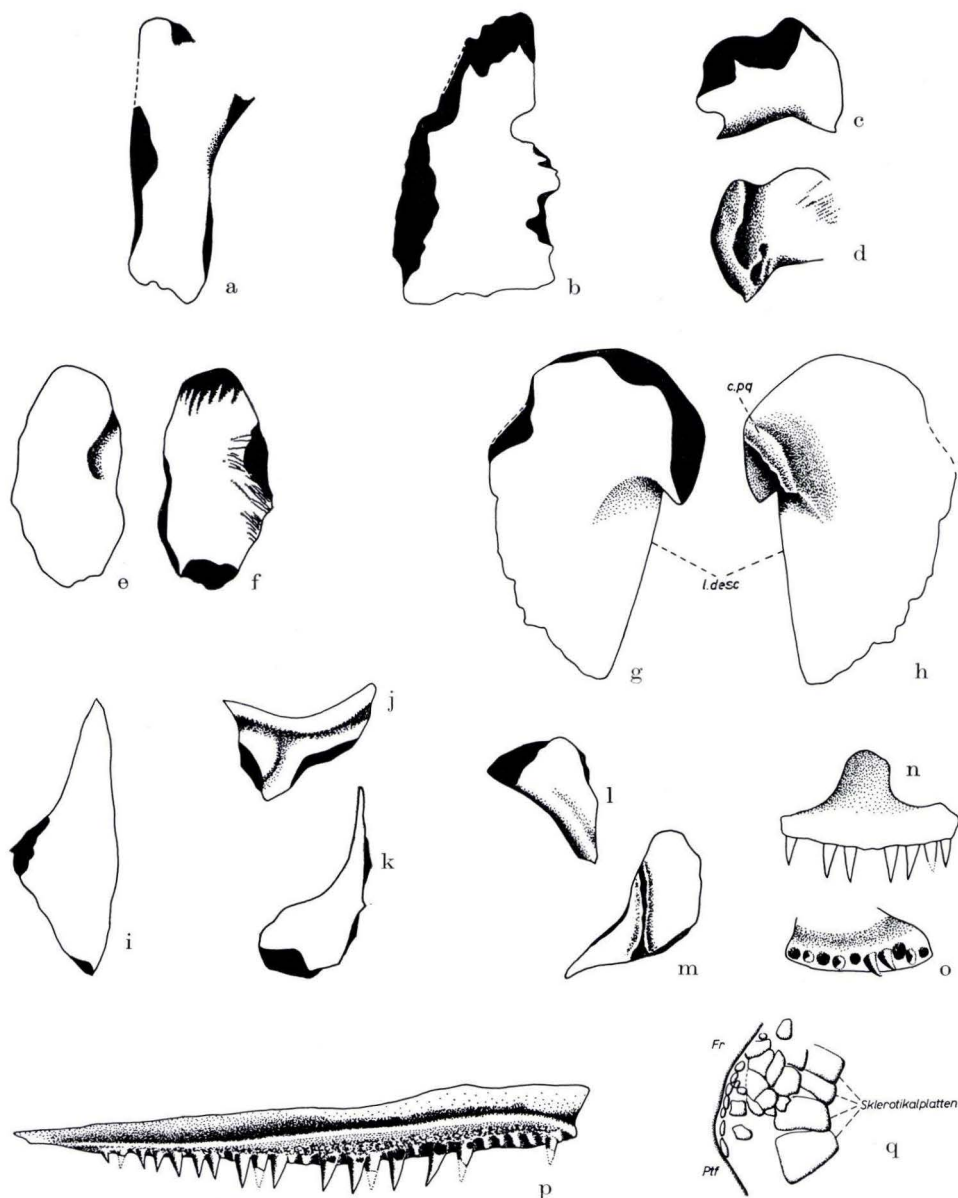


Abb. 4. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Isolierte Schädeldachelemente. — a) Frontale von dorsal; b) Parietale von dorsal; c) Tabulare von dorsal; d) Tabulare von ventral; e) Supratemporale von dorsal; f) Supratemporale von ventral; g) Squamosum von dorsal; h) Squamosum von ventral; i) Jugale von dorsal; j) Postorbitale von dorsal; k) Postfrontale von dorsal; l) Praefrontale von dorsal; m) Lacrimale von dorsal; n) Praemaxillare von anterior; o) Praemaxillare von ventral; p) Maxillare von lingual; q) „Sklerotikalpflaster“. Fig. a–f, i–k, m, p = PIM - N 714. Fig. g + f = PIM - N 715. Fig. l = PIM - N 417. Fig. n + o = PIM - N 700. Alle Fig. $\times 4,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

amblystomus (WATSON 1940: Abb.22) und Jugendexemplaren von *Onchiodon* (WATSON 1963: Abb.1C) auf.

Palatinum (Pal; Abb.3) mit schmalem, hohem Dorsalfortsatz, der als dünne Knochen-
spange am dermalen Schädeldach Anteil hat und das Jugale mit dem Lacrimale ver-
bindet. — Maxillare (Mx; Abb.3, 4p) sehr lang, bereits bei kleinsten Exemplaren hinter
die Orbita zurückreichend (im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Branchiosaurus*).
Auf Bezahnung wird weiter unten eingegangen. — Praemaxillare (Pmx; Abb.3, 4n)
relativ klein, mit breitem, weit posterodorsalwärts über das Nasale hinwegreichendem
Fortsatz. — Septomaxillare (? Smx; Abb.3) möglicherweise vorhanden. Nur bei einem
Exemplar (PIM – N725) als kleiner, etwa halbmondförmiger Knochen nahe Hinterrand
der äußeren Nasenöffnungen vorhanden.

Das Bemerkenswerte am Schädeldach von *Micromelerpeton* ist neben der Propor-
tionierung einzelner Elemente der fehlende Kontakt zwischen Praefrontale und
Postfrontale, sowie die Ausbildung eines Palatinalfortsatzes, der das verkürzte
Jugale von dem relativ weit nach hinten reichenden Lacrimale trennt.

Weiterhin ist sehr ungewöhnlich, daß der Bereich des Supratemporale und seiner
angrenzenden Knochen in den von mir untersuchten „Populationen“ (in einem sehr
weit gefaßten Sinne) häufig abweichende Knochenstrukturen und abnorme Bildungen
aufweist.

In einem Falle (PIM – N430) sind das rechte Parietale und der vordere Teil des
rechten Supratemporale fest miteinander verwachsen, wie an der Lage des Ossifika-
tionszentrums und am Verlauf der Skulpturelemente eindeutig festgestellt werden
kann. Der hintere Teil des rechten Supratemporale bleibt als eigenständiger Knochen
bestehen. Als weitere Möglichkeit (PIM – N233, N219, N725) kann im vorderen
Bereich des Supratemporale ein selbständiger Knochen auftreten, der seiner Lage
nach ein Intertemporale darstellen müßte (Abb.69C: PIM – N219). Dieses „Inter-
temporale“ ist jeweils auf eine Schädelhälfte beschränkt. Der von ihm eingenommene
Platz wird auf der spiegelbildlichen Seite von einem normalen Supratemporale aus-
gefüllt.

Daraus ließe sich folgern, daß das Intertemporale unter den Vorfahren des
Micromelerpeton langsam reduziert wurde, wobei der ehemals von ihm beanspruchte
Platz kontinuierlich von den benachbarten Knochen, besonders aber dem Supra-
temporale, eingenommen wurde. Schließlich verschmolz entweder der Rest des
Intertemporale mit dem Supratemporale, oder das Intertemporale verschwand
gänzlich zugunsten des Supratemporale. Daß es nicht zu einer Verwachsung des
Intertemporale mit dem Postfrontale kam, wie dies ROMER (1947) für manche
Labyrinthodontier nachweisen konnte, geht u.a. daraus hervor, daß der Otikalteil
der Infraorbital-Linie, der bei Intertemporale-tragenden Formen wie *Eugyrinus*
unter Umgehung des Intertemporale das Supratemporale an dessen Vorderkante
trifft, diesen Knochen bei *Micromelerpeton* weiter hinten an seinem Anterolateral-
rand erreicht.

Manchmal kann der ehemalige Intertemporal-Raum teilweise von Vorsprüngen
des Parietale eingenommen werden (PIM – N430, N725). Bei dem Exemplar
PIM – N725, das auf der linken Seite ein kleines „Intertemporale“ und auf der
rechten Seite einen Parietalvorsprung besitzt, ist noch zusätzlich der laterale Ab-
schnitt des Postfrontale als isolierter Knochen abgetrennt.

Der vordere Temporalbereich bildet also eine wenig stabilisierte Zone, die für modifikatorische, pathologische oder genetische Veränderungen besonders anfällig zu sein scheint (s. vergleichbare Erscheinungen bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*, S. 46).

Die Ventralseite des Schädeldaches läßt nur wenige Strukturen erkennen. Bemerkenswert ist neben einer feinen Streifung auf den Medianpartien der Parietalia und Postparietalia (Ansatzstellen des knorpeligen Neurokranium) die Region des Paroccipital-Fortsatzes auf dem Tabulare und ein Ventralfortsatz des Squamosum.

Die Ventralseite des Tabulare ist bei kleinen Exemplaren von *Micromelerpeton* bis auf einen flachen Wulst, der von der hintersten Spitze des Tabularhornes nach vorne zieht, völlig glatt. Bei etwas größeren Individuen ist dieser Wulst markanter und spaltet einen Seitenast, der entlang dem Hinterrand des Tabulare verläuft, ab. Zwischen beiden Ästen liegt eine Vertiefung, die medialwärts in eine weite, flache, transversal angeordnete Rinne übergeht. Bei adulten Exemplaren hat sich das Bild geändert (Abb.4d). Die Transversalrinne ist verschwunden. Der nach vorne gerichtete Wulst hat sich zu einem hohen Kamm entwickelt, während der Seitenast, nun ebenfalls kammartig, nicht mehr medialwärts, sondern anteromedialwärts gerichtet ist. Zwischen beiden Ästen liegt eine tiefe, fast v-förmige Furche mit unregelmäßiger, rauher Oberfläche, in der wahrscheinlich der knorpelige Paroccipitalfortsatz des Neurokranium inseriert. — Auf dem Tabulare ist also noch kein eigentlicher Paroccipitalfortsatz entwickelt. Allerdings zeigen sich bereits deutliche Ansätze hierzu, wie sie in vergleichbarer, wenn auch etwas anders gestalteter Weise bei *Dendrerpeton* (WATSON 1956: 378; nicht aber CARROLL 1967: 119) oder *Neldasaurus* (CHASE 1965: 165) anzutreffen sind.

Auf der Ventralfläche des Squamosum ist nur bei völlig erwachsenen Exemplaren neben der den Ohrschlitz begrenzenden Ventrallamelle (S. 20) ein zusätzlicher kurzer Ventralfortsatz in der Region vor dem Ohrschlitz zu beobachten (Abb.4h). Er dient wahrscheinlich zur Artikulation des Oticalprocesses des Pterygoid (möglicherweise begleitet von einem Oticalprocess des knorpeligen Epipterygoid).

An Knochenbildungen aus dem Bereich des Auges ist einmal der meist gut erhaltene Sklerotikalring zu nennen. Er besteht aus ca. 25—30 länglich rechteckigen Knochenplatten, die dicht aneinanderstoßen und sich nicht wie bei den Reptilien überdecken. Gelegentlich ist eine von ihnen keilförmig gestaltet, in der Regel hat dann die benachbarte Platte eine entsprechend umgekehrt keilförmige Gestalt (Taf.1: 1). Selten kann auch eine Platte in zwei ungleiche Teile aufgespalten sein (Abb.69C: PIM — N219).

Zwischen dem Sklerotikalring und dem medialen Orbitalrand sind verschiedentlich kleine, unregelmäßige Knochenscheibchen überliefert, die manchmal etwas über die Sklerotikalplatten hinwegreichen. In der Nähe des Augenrandes sind sie am kleinsten und von länglich ovaler Gestalt (Abb.4q). Ähnliche Knochenelemente beschreibt CREDNER (1881: 587) bei *Branchierpeton amblystomus* als „Sklerotikalpflaster“. Da sie deutlich parallel zum Orbitalrand ausgerichtet sind, dürften sie als Knochenschuppen des oberen Augenlides gedeutet werden.

Der Gaumen des *Micromelerpeton* war bisher nur sehr unzureichend bekannt. So wußte man nicht, daß neben den Elementen Praemaxillare, Maxillare, Quadrato-

Die marginalen Praemaxillaria und Maxillaria sind mit kräftigen, spitzkonischen Zähnen, die weder an ihrer Außenfläche noch im Bruch eine labyrinthodonte Zahnstruktur erkennen lassen, bestückt. Nur ein Teil dieser Zähne, nämlich diejenigen, die schon mit der unterlagernden Zahnleiste fest verwachsen sind und deren Basis noch nicht zu sehr resorbiert worden ist, ist überliefert. Die Leerstellen sind durch flache, rundliche Gruben markiert. Auf Grund dieser lückenhaften Überlieferung können keine definitiven Aussagen über Zahnwechsel oder Zahnfolge gemacht werden. Die mir vorliegenden Befunde (Abb. 4p) sprechen immerhin nicht gegen die von EDMUND (1960) vertretene Theorie eines in alternierenden Wellen von hinten nach vorne fortschreitenden Zahnwechsels. Differenzierungen in der Zahnreihe nach Höhe oder Stärke der Zähne sind nicht zu beobachten. Hinsichtlich der Zahl der Marginalzähne repräsentiert *Micromelerpeton* den primitiven Rhachitomen-Zustand (9—12 im Praemaxillare, 30—34 im Maxillare; CHASE 1963: 3). Auch die Existenz je eines Fangzahn-Paares auf Vomer, Palatinum und Ectopterygoid deutet einen ursprünglichen Zustand an, während die beiden zusätzlichen, kleineren Zahnpaare auf dem Vomer erste fortschrittlichere Spezialisierungen erkennen lassen (CHASE 1963: 6).

Beschreibung der Einzelemente (Abb. 5—9): Praemaxillare (Pmx; Abb. 4o) mit relativ breiter Zahnleiste, die nach labial durch schwachen Wall begrenzt wird. — Maxillare (Mx; Abb. 5) in Ventralansicht vergleichbar dem Praemaxillare. Besitzt im Knochen dicht unter Zahnleiste längs verlaufenden Kanal mit weitem Durchmesser, der nach hinten mit entsprechendem Kanal im Quadratojugale Verbindung aufnimmt und vorne in Höhe des Palatinum durch zwei Foramina medialwärts austritt (in ähnlicher Anordnung bei *Edops* und *Eryops* beschrieben, soll nach ROMER & WITTER 1942: 936 für Maxillarnerv und Maxillararterie bestimmt sein). — Ventralrand des Quadratojugale (Qj; Abb. 5, 6b) stellt Fortsetzung der Maxillar-Zahnleiste dar, ist aber gerundet und glatt. Hinten deutlich verdickt, mit medialem Vorsprung, der dorsal vom Squamosum überlagert wird und ventral größtenteils die konkave Quadratartikulationsfläche formt. Auf der Medialseite des Quadratojugale vor der Verdickung zwei eng beieinander liegende, kleine Foramina (f. pq. a; Abb. 5, 6b), entsprechen dem Foramen paraquadratum accessorium, das bei *Edops* (ROMER & WITTER 1942: 936) in gleicher Position auftritt. Foramen paraquadratum (f. pq; Abb. 6a) ebenfalls auf dem Quadratojugale am Hinterrand der Verdickung (ähnlich bei *Dvinosaurus*, bei *Edops* dagegen auf Quadratum und bei *Dendrerpeton* auf Sutura Quadratum-Quadratojugale). Verbindung mit Maxillarkanal wegen schlechter Erhaltung nicht nachweisbar. — Quadratum gewöhnlich knorpelig. Lediglich bei Exemplar PIM - N 200 tritt eine kleine, ovale Knochenplatte auf, die möglicherweise einen verknöcherten Teil des Quadratum darstellt.

Vomer (Vo; Abb. 5) relativ klein, hinten geringfügig vom Parasphenoid überlagert und seitlich in fester Verbindung mit Palatinum. Im vorderen Teil sehr dünn, hier möglicherweise mit kleinem medianen Gaumenfenster (da symphysiale Fangzähne im Unterkiefer); randlich in Nachbarschaft der Choane auffallend verdickt. Kräftiges Fangzahn-Paar dicht neben der Choane, je ein weiteres kleines Zahnpaar (durch Knochenwulst mit den Fangzähnen verbunden) fast im Zentrum des Vomer und nahe der Verbindungstelle mit dem Palatinum. — Palatinum (Pal; Abb. 5) bildet in Ventralansicht breite, vorne schwach gegabelte Leiste, die lateral merkwürdigerweise ausdünnert. Trägt dicht hinter der Choane besonders kräftiges Fangzahn-Paar.

Ectopterygoid (Ept; Abb. 5) ähnlich dem Palatinum gebaut, aber mit relativ kleinem Fangzahn-Paar, etwa von der Größe der Marginalzähne. — Pterygoid (Pt; Abb. 5, 7) aus drei verhältnismäßig schlanken Ästen zusammengesetzt: Palatinal-Ast reicht nach vorne bis zum Hinterrand des Palatinum. Besitzt schwachen „transverse flange“ (tr. fl; Abb. 5, 8)

und am Lateralrand eine seichte unskulpturierte Längsfurche mit randlich begrenzendem Wulst. Nach hinten abgehender Quadrat-Ast besteht aus nahezu senkrecht stehender Knochenlamelle, die hinten mit dem knorpeligen Quadratum artikuliert und dorsal mit der Ventrallamelle des Squamosum in Verbindung tritt. Ob direkter Kontakt Pterygoid — Squamosum oder Zwischenschaltung eines knorpeligen Ausläufers des Quadratum, ist nicht feststellbar. — Basipterygoid-Ast hebt sich deutlich von dem stark skulpturierten Zentralteil des Pterygoid ab, besitzt am Hinterrand, auf Quadrat-Ast übergehend, eine dorsalwärts gerichtete Knochenlamelle, den Otical-Fortsatz. Eine an dessen Basis vorhandene „excavatio tympanica“ kann wegen mangelnder Erhaltung nicht nachgewiesen

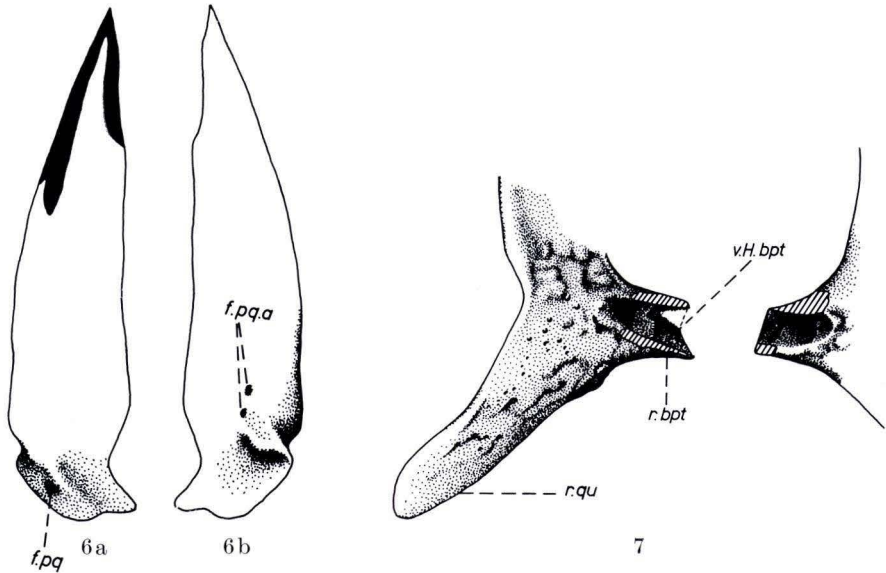


Abb. 6. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Quadratojugale. — a) Dorsalansicht; b) Ventralansicht. PIM - N 714. $\times 6,2$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 7. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Pterygoide in Ventralansicht. PIM - N 416. $\times 6,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

werden. Typische Gelenkfläche für Basipterygoid-Artikulation fehlt. Stattdessen auf Ventralseite des Basipterygoid-Astes tiefe, medialwärts offene Aushöhlung mit rauher Oberfläche, die sicher mit Knorpel ausgefüllt war (v.H.bpt; Abb. 7). Dorsalfäche des Pterygoid größtenteils glatt, mit deutlich umrissener, schmaler Furche für den Palatoquadratknorpel auf Palatin-, Basipterygoid- und vorderem Quadrat-Ast (Abb. 8).

Parasphenoid (PspH; Abb. 5, 9) mit kräftigem, stabförmigem Processus cultriformis und breiter, gerundet rechteckiger Basalplatte (= pars basalis). Processus cultriformis im Vorderteil mit breiter, flacher Längsrinne, die nach hinten von scharf abgesetzter, keilförmiger Leiste ausgefüllt wird. Letztere geht in erhabenes, stark skulpturiertes und denticelbesetztes, dreieckiges Feld über, das noch etwas auf den Vorderteil der Basalplatte übergreift. Basalplatte ansonsten glatt. Furchen und Foramina für die paarige Arteria carotis interna sind nicht erkennbar. Basalplatte am Lateralrand etwas dorsalwärts umgebogen, erreicht hier möglicherweise den Ventralraum der Fenestra ovalis. Dorsalseite des Parasphenoid nicht bekannt.

Der Gaumen des *Micromelerpeton credneri* weist mehrere markante Merkmale auf und ist deshalb für eine systematische Beurteilung dieser Art von besonderer Bedeutung. Sehr charakteristisch ist neben der Anordnung der Gaumenzähne die Existenz eines Ectopterygoid, der relativ kurze, mit einem schwachen Transversalfansch versehene Palatin-Ast des Pterygoid, sowie die Gestalt und Skulpturierung des Parasphenoid. Auf den ersten Blick ungewöhnlich erscheint der Bereich der Basispterygoid-Artikulation. Das Parasphenoid bildet hier keine, von der übrigen

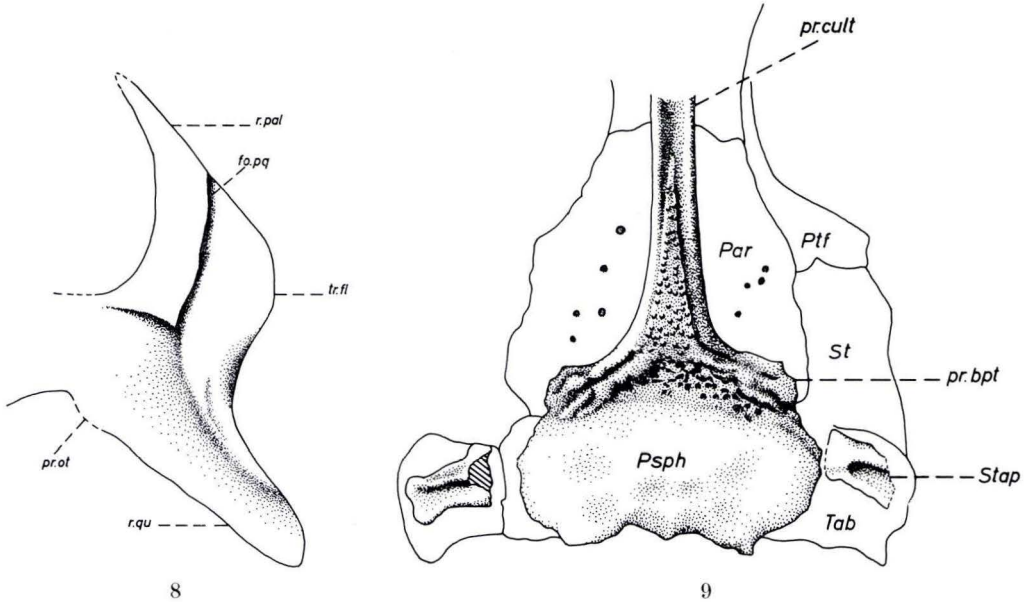


Abb. 8. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Pterygoid in Dorsalansicht. SMF - A. 307b. $\times 4,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 9. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Parasphenoid und Stapes in Ventralansicht. PIM - N 532. $\times 6$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Basalplatte abgesetzte Knochenmanschette zur ventralen Ummantelung des Basispterygoid-Fortsatzes des Basisphenoid aus. Es ist vielmehr in diesem Bereich relativ schmal. Auch besitzt es keine eigene Gelenkfläche zur Artikulation mit dem Pterygoid. Eine vergleichbare Gelenkfläche fehlt ebenfalls dem Pterygoid, so daß anzunehmen ist, daß Parasphenoid und Pterygoid nicht direkt Kontakt miteinander aufnehmen, sondern daß die Gelenkung ausschließlich zwischen dem knorpeligen Basisphenoid und einem Teil des Palatoquadratknorpels stattfindet. Das Ungewöhnliche daran ist, daß der Palatoquadratknorpel nicht auf der Dorsalseite des Pterygoid in einem speziellen „conical recess“ (SÄVE-SÖDERBERGH 1936: Abb. 4: r. c), sondern auf der Ventralseite in einer tiefen Aushöhlung (S. 26, Abb. 7) eingebettet ist. Auf der Dorsalseite ist er in diesem Bereich auf eine verhältnismäßig schmale transversale Furche beschränkt (Abb. 8).

Da auch die größten, z.Z. bekannten Exemplare von *Micromelerpeton credneri* entweder neotenisch oder zumindest larval sind, ist vermutlich in einem hypothetischen Altersstadium der Basipterygoid-Ast des Pterygoid stärker verknöchert. Dabei ist wahrscheinlich die ventrale Höhlung durch die medialwärts weiter fortgeschrittene Verknöcherung geschlossen, und in demselben Maße, wie das Pterygoid mit dem Parasphenoid in direkte Berührung kommt, wird der Palatoquadratknorpel auf die Dorsalseite des Pterygoid in einen „conical recess“ zurückgedrängt.

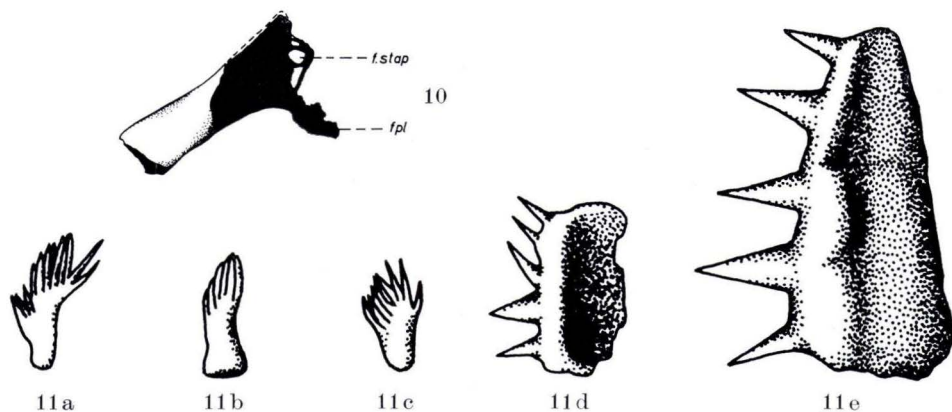


Abb. 10. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Linker Stapes in Dorsalansicht. PIM - N 205. $\times 9$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 11. Kiemenzähne. — a) *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER. BSM - 1960 XVI 11; b) *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). PIM - N 227; c) *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). SPD - 3; d) *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. PIM - N 226; e) *Sclerocephalus* sp. SDM - 3. Alle Fig. $\times 50$.

Über die Gesamtanordnung des Palatoquadratknorpels kann nur sehr wenig ausgesagt werden, weil die Dorsalansicht des Ectopterygoid und des Palatinum kaum bekannt ist (das gleiche gilt übrigens auch für das Parasphenoid). Lediglich auf dem Pterygoid ist der ventrale Anteil des Palatoquadratknorpels in Form von schmalen Furchen auf Palatin-, Basipterygoid- und Quadrat-Ast abgezeichnet (S. 26, Abb. 8).

Das Neurokranium ist bei *Micromelerpeton credneri* wie auch bei *Branchiosaurus* völlig unverknöchert. Relativ gut überliefert ist dagegen der Stapes (Abb. 10). Er besitzt einen schlanken, etwas abgeplatteten Schaft mit geradem Vorder- und etwas konkavem Hinterrand. Proximal geht er in die sich zwar stark verbreiternde, aber nur an der Basis verknöcherte Fußplatte über (fpl; Abb. 10). Diese wird von dem weiten Kanal der Arteria stapediale (f.stap; Abb. 10) durchbohrt. Gestaltlich gleicht er weitgehend dem Stapes des *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (S. 53).

Das Hyobranchialskelett ist bis auf kleine zahntragende Elemente nicht erhalten. Letztere sitzen den knorpeligen Ceratobranchialia auf. Sie wurden in maximal vier

Reihen auf jeder Körperseite beobachtet (pro Reihe max. 11 Elemente) und bestehen aus dünnen, länglich rechteckigen Knochenplättchen mit medialem Wulst, aus dem drei bis fünf schlanke, spitze Zähnchen hervorragen (Abb. 11 d). Die am weitesten distalen Elemente sind kleiner als die übrigen und weisen weniger Zähne auf. Ähnlich zahnbewehrte Knochelemente wurden schon durch H. v. MEYER (1858: Taf. 6: 13, 14: 1 + 2) bei Larven von *Archegosaurus decheni* nachgewiesen und auch bei juvenilen *Sclerocephalus*-Exemplaren aufgefunden (S. 74). *Micromelerpeton* unterscheidet sich hierin also nicht wesentlich von der Hauptzahl der Rhachitomen, aber sehr deutlich von *Branchiosaurus* (S. 54).

Der Unterkiefer der Branchiosaurier war bislang nur seinem ungefähren Umriß nach bekannt. Glücklicherweise erlauben es mir einige gut erhaltene Fundstücke, wenigstens die Lateralseite des *Micromelerpeton*-Unterkiefers fast vollständig zu rekonstruieren. Die Medialseite bleibt jedoch noch in vielen Einzelheiten problematisch.

Im Umriß erinnert der Unterkiefer weitgehend an *Benthosuchus* (BYSTROW & EFREMOV 1940: Abb. 28), in Einzelheiten der Lateralfäche sehr an *Eugyrinus* (WATSON 1940: Abb. 15). Er ist für eine kurzschnauzige Form, wie *Micromelerpeton*, verhältnismäßig schlank.

Die Skulpturierung entspricht der des Schädeldaches. Bei jüngeren Individuen besteht sie lediglich aus Poren und Furchen, bei Erwachsenen aus kräftigen Wülsten mit aufgesetzten Höckern (Taf. 1: 2). Sie beschränkt sich auf die Lateralseite des Kiefers und ist, wie bei Labyrinthodontiern üblich, am stärksten auf dem Angulare und der hinteren Partie des Supraangulare ausgeprägt. Auf dem Dentale weist sie, etwas abweichend von den übrigen Knochen, langgezogene, mehr oder weniger parallele Leisten und Rinnen auf. Die Sinneslinien sind weniger deutlich entwickelt als auf dem Schädeldach. Sie lassen sich selten nur als seichte Furchen und ansonsten durch Unterbrechung der Skulpturelemente nachweisen.

Sulcus mandibularis (mde; Taf. 1: 2) beginnt auf dem Supraangulare im Einschnitt hinter Processus postcondyloideus und vor Processus retroarticularis. Verläuft anteroventralwärts am Hinterrand des Supraangulare und Angulare bis zum Ossifikationszentrum des Angulare, wo er endet. Sulcus oralis (ore; Taf. 1: 2) zweigt an der Posteroventralecke des Supraangulare ab. Zieht dicht oberhalb Supraangular-Angular-Sutur und auf dem Dentale parallel zum Zahnrand nach vorne bis zur Symphysial-Region. Sulcus accessorius nicht nachweisbar.

Der Retroarticular-Fortsatz fehlt bei jüngeren Individuen. Bei adulten Exemplaren ist er schmal, skulpturlos und deutlich vom Supraangulare abgesetzt (pr. retr; Taf. 1: 2 + 3). Form und Größe erinnern sehr an *Eugyrinus* (WATSON 1940: Abb. 15).

Der auffällige „Coronoid-Fortsatz“ (pr. cor; Taf. 1: 2 + 3) setzt sich aus einem Coronoid- und einem Supraangular-Anteil zusammen. Einen derartigen Aufbau trifft man nach NILSSON (1944: 5) nur noch bei *Eugyrinus* und *Seymouria* an. Dies belegt die große Ähnlichkeit in den Unterkiefern zwischen *Micromelerpeton* und *Eugyrinus*.

Die Fenster und Foramina des Unterkiefers können auf Grund der schlechten Erhaltung der Medialseite nur z.T. bestimmt werden. Die Adductor-Grube dürfte

wie bei *Eugyrinus* groß und tief sein. Sie wird außen durch das Coronoid und Supraangulare, hinten wahrscheinlich durch das Supraangulare, innen durch das Praearticulare und vorne durch das Coronoid begrenzt.

Das hintere Meckel'sche Fenster liegt bei *Eugyrinus* zwischen Praearticulare und Angulare und stößt vorne etwas an das Postspleniale (Watson 1940: Abb.15). Bei *Micromelerpeton credneri* tritt es möglicherweise in ähnlicher Position auf; denn bei einem isolierten Praearticulare (PIM – N417) beobachtet man an dessen Anteroventralrand eine deutliche Einkerbung, von der aus eine schwache Furche auf der Medialseite des Knochens nach hinten verläuft. Das vordere Meckel'sche Fenster ist nicht auffindbar. Es scheint auch bei *Eugyrinus* zu fehlen.

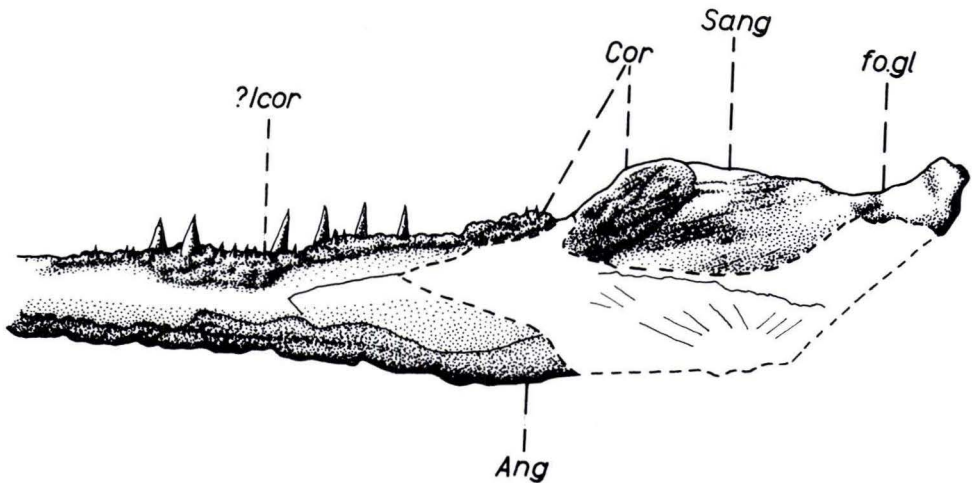


Abb.12. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Unterkiefer in Lingualansicht. PIM – N417. $\times 5,1$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Das Foramen chordae tympani befindet sich bei den meisten Rhachitomen auf dem hinteren Praearticulare, bei *Eugyrinus* jedoch auf der Grenze zwischen Praearticulare und Supraangulare. Bei *Micromelerpeton credneri* liegt es wahrscheinlich zwischen Praearticulare und Supraangulare; denn am Hinterrand zweier isolierter Praearticularia ist eine kleine Eindellung zu beobachten, die jedoch auch durch Bruch vorgetäuscht sein kann, zumal der Knochen an dieser Stelle sehr dünn ist.

Die Art der Bezahnung und des Zahnwechsels unterscheidet sich nicht von den Verhältnissen im Oberkiefer.

Beschreibung der Einzelknochen (Abb.12, Taf. 1: 2+3): Dentale (Dent; Taf. 1: 2) entspricht in Aufbau, Skulpturierung und Größe dem Praemaxillare und Maxillare. Überlappt hinten sehr weit das Supraangulare bis zum Vorderrand der Gelenkfläche (= Fossa glenoidalis, Abb.12: fo.gl). In Symphysialregion verdickt, mit kräftigem Fangzahnpaar (lingual der vordersten Marginalzähne) bestückt. Bei ausgewachsenen Individuen etwa 47 Marginalzähne, ohne merkliche Differenzierung in Kronenhöhe oder -stärke. — Praespleniale und Postspleniale (Pospl; Taf. 1: 2) lang, stabförmig.

Angulare (Ang; Taf. 1: 2 + 3): Nur geringfügig an Medialfläche des Unterkiefers beteiligt. Ventralrand im hinteren Drittel deutlich dorsalwärts abgelenkt. — Supraangulare (Sang; Taf. 1: 2 + 3) verhältnismäßig niedrig. Bildet auf Dorsalseite durch medialwärtige Verbreiterung größtenteils, wenn nicht völlig, die Unterkiefer-Gelenkfläche (= Fossa glenoidalis; Abb. 12: fo. gl). Letztere wird vorne durch den „Coronoid-Fortsatz“ (ohne besonderen Processus praecondyloideus) und hinten durch den deutlichen Processus postcondyloideus (pr. pteo; Taf. 1: 2) begrenzt. Der Processus retroarticularis stellt hinteren Anhang des Supraangulare (S. 29) dar. — Articulare vermutlich unverknöchert, übernimmt wohl in knorpeliger Form einen gewissen Anteil der Gelenkung.

Praearticulare auffallend groß und relativ hoch. Dorsalkante medial verdickt, wird ventral von einer Furche begleitet, die horizontal nach hinten zieht und kurz vor Hinterende des Praearticulare abrupt endet. Ihre Bedeutung ist noch unklar. Möglicherweise sind alle drei Coronoiden vertreten (? Icor, Cor; Abb. 12). Besitzen rauhe, höckerige Oberfläche und sind mit Dentikeln besetzt. Auf Prae- oder Intercoronoid zusätzlicher Fangzahn (Abb. 12).

Neben der großen Ähnlichkeit mit *Eugyrinus* in der Gestaltung des Retroarticular-Fortsatzes, des „Coronoid-Fortsatzes“ und der Gelenkfläche ist die Bezahnung besonders interessant. Das symphysiale Fangzahn-Paar und die Dentikel auf den Coronoiden sind nicht ungewöhnlich, deuten aber auf einen relativ „primitiven“ Zustand hin. Geradezu „archaisch“ mutet aber der Fangzahn auf einem der Coronoiden an; denn derartige Zähne kennt man meines Wissens von keinem Labyrinthodontier, sondern nur von deren Vorfahren, den Rhipidistiern.

Der Wirbelbau der Branchiosaurier hat schon des öfteren Anlaß zu verschiedenen Kontroversen gegeben. Die einen sehen in den Branchiosaurierwirbeln den Prototyp eines phyllospodylen Wirbels (CREDNER 1881, 1886; THEVENIN 1906, 1910; neuerdings mit gewissen Einschränkungen vertreten durch LEHMAN 1955 und HEYLER 1957, 1969), während die anderen sie als larvale Rhachitomenwirbel auffassen (ROMER 1939, 1947, 1968). An einigen Exemplaren von *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD lassen sich nun erstmals echte rhachitome Wirbelkörper nachweisen. Da alle bisher bekannten Exemplare von *Micromelerpeton* als neotenisch oder zumindest larval zu gelten haben, ist mit einer geringen Verknöcherung ihrer Wirbel zu rechnen. Der Verknöcherungsprozeß setzt relativ früh bei den Neuralbögen ein, greift aber erst verhältnismäßig spät (bei den allergrößten Individuen von *Micromelerpeton credneri*) auf die Wirbelzentren über. Dabei ist das Interzentrum anfänglich noch paarig entwickelt (nur bei einem meiner Exemplare wurde es auch in der für die Rhachitomen typischen unpaarigen, halbmondförmigen Gestalt aufgefunden). Das Pleurozentrum bleibt, soweit feststellbar, unpaarig und ist ungewöhnlich hoch (Abb. 13).

Die derart verknöcherten Wirbelzentren wurden ausschließlich im hinteren Abschnitt der praesakralen Wirbelsäule beobachtet. Dieser Bereich, der in seiner Trage-Funktion nicht durch kräftige Rippen mitsamt ihrer Längsmuskulatur unterstützt wird, nimmt also in der Wirbelentwicklung eine vorrangige Stellung ein. Bisher wußte man über die Ontogenese der Wirbel nur durch Untersuchungen an *Archeosaurus* und *Acanthostoma* (STEEN 1937), daß die Neuralbögen zuerst verknöchern und daß die Schwanzwirbelsäule in der Gesamtentwicklung am stärksten zurückbleibt.

Beschreibung der Einzelemente (Abb. 2, 13, 14): Neuralbogen paarig, mit kräftigen Prae- und Postzygapophysen (prz, poz; Abb. 13). Dornfortsatz (pr. spin; Abb. 13) fehlt meistens, zeichnet sich lediglich bei den größten Individuen als niedrige Erhebung zwischen den Zygapophysen ab. Basaler Teil lang und schlank, ohne Transversal-Fortsatz — darin ähnlich *Erpetosaurus* (WATSON 1956: 376) und *Neldasaurus* (CHASE 1965: 193) —, umgibt den dorsalen Abschnitt der Chorda. — Interzentrum (Ic; Abb. 13) meistens aus dünner Knochenlamelle, die in Medianlinie nicht verschmolzen ist. Sehr groß, in Seitenansicht gerundet fünfeckig mit verschmälelter Basis. Außenfläche enthält große, unregelmäßige Gruben, die keine konstante Anordnung haben; sie dienen wahrscheinlich nicht zur bindegewebigen Befestigung der Rippen (s. aber *Dendrerpeton*,

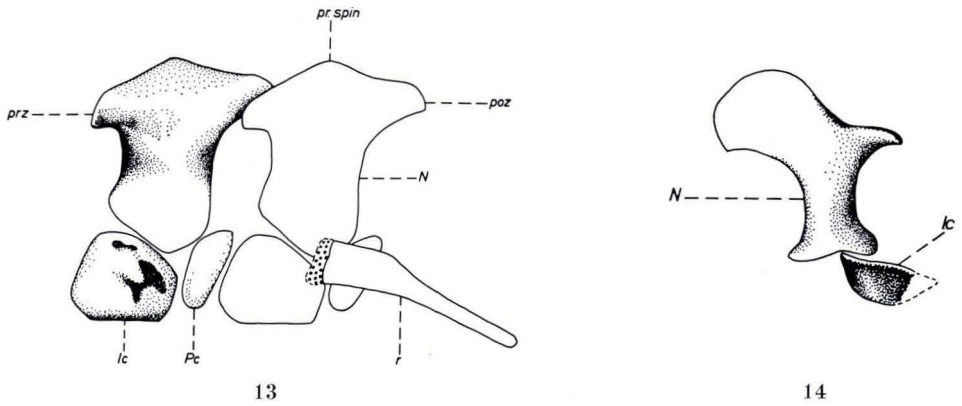


Abb. 13. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Wirbelrekonstruktion in Seitenansicht. $\times 8$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 14. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Neuralbogen und Interzentrum eines besonders großen Exemplares. PIM—N 703. $\times 6,5$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

CARROLL 1967: 122). Nur bei einem Exemplar ist das Interzentrum paarig und halbmondförmig (PIM—N 703; Abb. 14). — Pleurozentrum paarig, sehr hoch, schlankoval, dorsal etwas breiter als ventral, außen glatt. — Rippen (Abb. 13) kurz und gerade. Nur im vorderen Körperabschnitt etwas nach ventral abgeknickt, sowie proximal und im geringeren Maße auch distal verbreitert. Da proximale Fortsetzung knorpelig ist, ist nicht sicher, ob die Rippen ein- oder doppelköpfig sind.

27—29 Praesakralwirbel (Zahl unabhängig vom individuellen Alter des jeweiligen Tieres). In Größe und Form einander sehr ähnlich, in mittlerer Körperregion am größten, nach hinten kleiner werdend. Atlas und Axis nicht genau bekannt, wahrscheinlich ähnlich wie bei *Branchiosaurus* (S. 58), ohne Rippen. — Zweite Rippe (am vierten Wirbel) ist am größten und kräftigsten. Vorderste Rippe (am 3. Wirbel) ist um ein Drittel kürzer. Alle folgenden Rippen nehmen an Länge kontinuierlich ab (Abb. 2)⁴). Sakralwirbel nicht von benachbarten Wirbeln zu unterscheiden. Sakralrippe hebt sich dagegen sehr deutlich ab, etwa so lang wie eine Thorakalrippe, nur doppelt so breit; bei adulten

⁴) BULMAN & WHITTARD geben für *Micromelerpeton credneri* einen sehr ungewöhnlichen Berippungsplan mit jeweils langen Rippen im vorderen und hinteren Praesakralbereich (1926; Abb. 13) an. Dieser beruht wahrscheinlich auf der etwas „unglücklichen“ Kombination zweier verschiedener Exemplare.

Individuen etwas nach hinten durchgebogen, mit verdicktem, keulenförmigem, distalem Ende.

Caudale Wirbelsäule lediglich im vorderen Teil des Schwanzes verknöchert (max. 12 Wirbel). Erste Caudalrippe merklich kürzer und schmaler als Sakralrippe. Zweite Caudalrippe länger, aber schmaler als Sakralrippe. Dritte Caudalrippe wiederum kürzer, während vierte von der Länge der zweiten. Alle folgenden nehmen sehr schnell an Länge ab (Abb. 2). Hämalbögen nicht ausgebildet.

Der Schultergürtel weist als Hauptkennzeichen eine relativ große, quadratische Interclavicula und eine im Ventralteil unverknöcherte Scapulocoracoid-Platte auf.

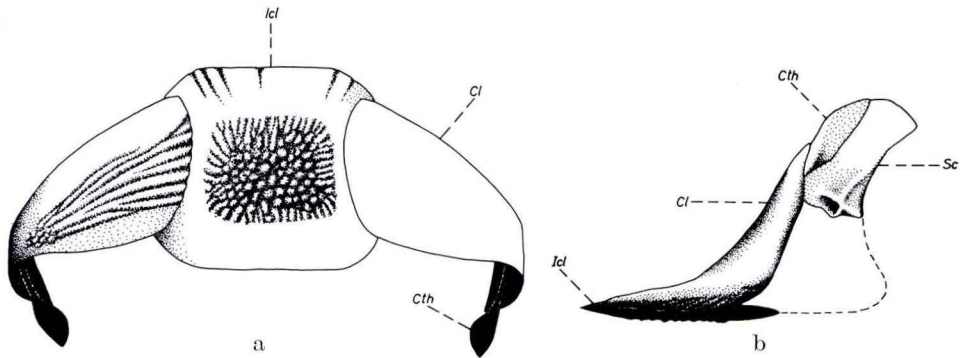


Abb. 15. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Rekonstruktion des Schultergürtels. $\times 3,5$. — a) Ventralansicht; b) Seitenansicht. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Ersteres Merkmal ist gattungsspezifisch, letzteres tritt dagegen bei vielen kleinwüchsigen, primitiven Rhachitomen auf. Insgesamt ist der Schultergürtel relativ schlank, jedoch im Vergleich zu den übrigen Branchiosauriern verhältnismäßig breit und massig.

Beschreibung der Einzelelemente (Abb. 15–17): Interclavicula (Icl; Abb. 15, 16a) bereits bei jungen Individuen verhältnismäßig groß und gerundet rechteckig (Abb. 16a). Dorsalfäche bis auf einige Foramina im zentralen Bereich, von denen kurze radiale Furchen ausgehen, glatt. Ventralfläche bei kleinsten Formen mit ähnlichen zentralen Poren und radialen Rinnen. Im Laufe des Wachstums sehr bald Entstehung von Skulpturwülsten und -höckern, vergleichbar der Ornamentierung des Schädeldaches. Randliche Zonen bleiben stets frei von Skulpturelementen, lediglich am Vorderrand gelegentlich radiale Einkerbungen (Abb. 15a).

Clavicula (Cl; Abb. 15, 16) mit breiter Basalplatte und dorsalwärts gerichtetem, schmalen Processus praescapularis. Erinnert in Ventralansicht sehr an *Eryops* (MINER 1925; Abb. 15). Basalplatte überlappt Interclavicula nur geringfügig; trägt auf ihrer Ventralfläche ein breites, mit Längswülsten und -furchen versehenes Feld, das sich lateralwärts etwas heraushebt und an der Umbiegungsstelle zum Processus praescapularis in eine markante Leiste übergeht. Praescapularfortsatz bis auf diese Längsleiste glatt, enthält aber auf der Innen-(=Medial-)Seite eine breite Furche mit davorgelegenem Wulst, der am Anterolateralrand der Basalplatte aufspaltet und ausläuft (Abb. 16b).

Cleithrum (Cth; Abb. 15b, 17c) greift von dorsal mit seinem langen, schlanken Stiel in die Furche der Clavicula, so daß nur sein dorsaler, blattförmiger Anteil über die

Clavicula hinausragt. — Scapulocoracoid (Sc; Abb. 17a + b) lediglich im dorsalen Abschnitt verknöchert. Am Vorderrand sehr dünn und wahrscheinlich teilweise durch Knorpel ersetzt. Hinterkante dagegen verstärkt, wobei sich ventral zwei schwach divergierende Leisten herausbilden, die in einer starken Erhebung münden. Letztere stützt vermutlich den Dorsalrand der Fossa glenoidalis, ohne an der Umrandung dieser Grube direkt beteiligt zu sein. Foramen supraglenoidalis wurde nicht beobachtet.

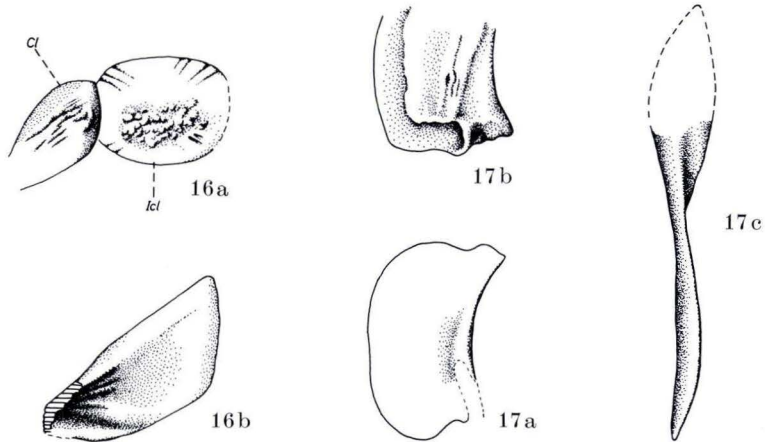


Abb. 16. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. a) Interclavicula und Clavicula eines juvenilen Tieres in Ventralansicht. PIM - N 247; b) Clavicula in Dorsalansicht. PIM - N 283. Beide Fig. $\times 4,3$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 17. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. a) Scapulocoracoid in Medialansicht. PIM - N 159. $\times 4,5$; b) Scapulocoracoid in Lateralansicht. SDM - 1. $\times 9$; c) Cleithrum. SDM - 1. $\times 9$.

Der Beckengürtel ist, wie bei primitiven Rhachitomen allgemein üblich, relativ leicht gebaut und unvollständig verknöchert. Große Teile des Ischium und das gesamte Pubis sind knorpelig.

Beschreibung der Einzelknochen (Abb. 18, 19): Ilium (Il; Abb. 18, 19) bis auf Dorsal- und Ventralrand weitgehend verknöchert. Besteht aus einem schlanken, nach hinten geneigten Ast, der schon bei jungen Individuen eine Abknickung nach hinten erkennen läßt, und einer ventral verbreiterten, dreieckigen Platte. Letztere grenzt an knorpelige Teile des Pubis und Ischium; enthält dorsale Partien des Acetabulum (ac; Abb. 18). Eigentliche Gelenkpfanne ist knorpelig, ihr Dorsalrand wird von einer hohen, deutlich abgesetzten Leiste geformt. Aus dieser entwickelt sich ein dorsalwärts gerichteter, breiter Wulst. — Ischium (Is; Abb. 2, 18) lediglich bei einigen ausgewachsenen Exemplaren als ovale, dünne Knochenplatte erkennbar. Diese stellt nur einen Teil der „puboischiadial-plate“ dar.

Das einzige markante Merkmal dieses sehr generalisierten Beckens liefert der dorsale Ilium-Ast. Diese Region scheint innerhalb der Labyrinthodontier einige interessante Umwandlungen zu erfahren. Bei *Ichthyostega* (JARVIK 1952: Abb. 5) und bei den in manchen Merkmalen noch sehr primitiven Anthracosauriern

(PANCHEN 1970: Abb.8) ist das Ilium in seinem dorsalen Abschnitt in zwei Äste aufgespalten, von denen der vordere der kürzere und stärkere und der hintere der längere und schwächere ist. Innerhalb der Rhachitomen erinnert nur noch das Ilium des *Dendrerpeton* (CARROLL 1967: Abb.16 + 17) an diesen ursprünglichen Bauplan; denn bei dieser Gattung ist der hintere Ast fast unverändert geblieben, während der vordere Ast bis auf eine niedrige Erhebung reduziert worden ist. *Micromelerpeton* repräsentiert einen nächsten Schritt in dieser Entwicklung. Der hintere Ast ist im Verhältnis zu *Dendrerpeton* verstärkt worden, und nur noch die leichte Abknickung im Dorsalteil des Ilium weist auf die ehemalige Gabelung hin. Bei den meisten

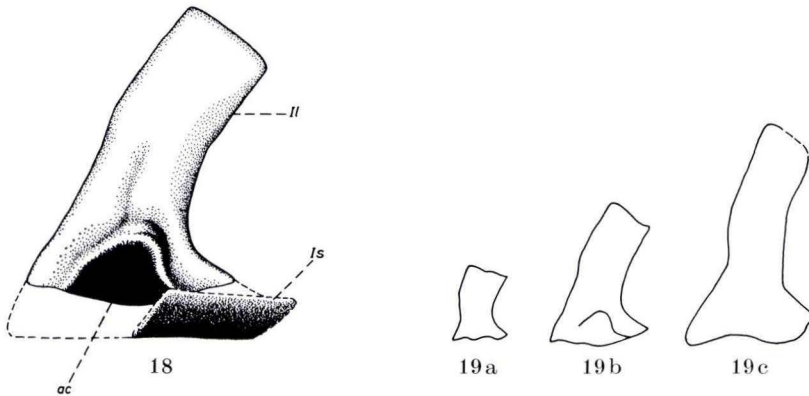


Abb.18. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Rekonstruktion des Beckens in Seitenansicht. $\times 9$. — Erklärung der Abkürzungen S.12.

Abb.19. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Ontogenetische Entwicklung des Ilium. — a) PIM - N 151; b) PIM - N 542; c) SPD - 11. — Alle Fig. $\times 4,2$.

Rhachitomen ist der Dorsalast schließlich vollständig gerade und wie bei *Branchiosaurus* (Abb.49) stärker aufgerichtet. In der von den Batrachosauriern zu den primitiven Reptilien verlaufenden Entwicklungsbahn scheint dagegen der vordere Ast verstärkt zu werden und schließlich mit dem hinteren, schwächeren Ast zu verschmelzen.

Den Extremitäten kommt nur geringe systematische Bedeutung zu. Als Ursache läßt sich zum einen die schwache Verknöcherung — weitgehend hohle Knochenmanschetten mit knorpeligen Gelenkenden sind ausgebildet — und zum anderen die für kleine Labyrinthontier typische, wenig differenzierte Gestalt — Processi und Rauigkeiten zum Ansatz von Muskeln sind kaum entwickelt — anführen. Bis auf wenige Einzelheiten sind die Extremitäten bereits von BULMAN & WHITTARD (1926) genügend beschrieben worden. Sie werden deshalb im folgenden kurz behandelt.

Vorderextremität wesentlich kürzer als Hinterextremität. Humerus (Hum; Abb.20) verhältnismäßig kurz, jedoch verglichen mit größeren Rhachitomen schlank. An beiden Enden deutlich verbreitert und abgeflacht. Flächen stehen in einem Winkel von ca. 45°

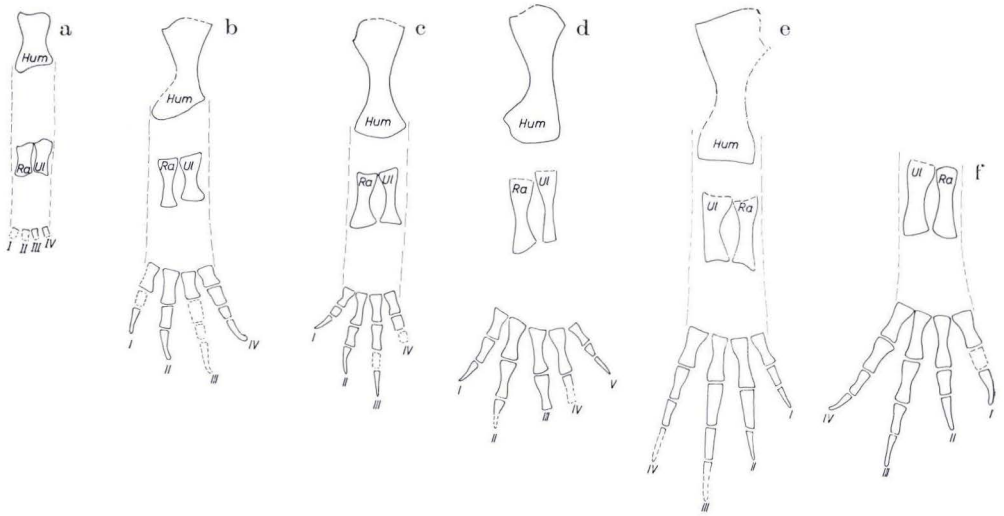


Abb. 20. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Vorderextremität. — a) PIM – N 288; b) PIM – N 209; c) PIM – N 263; d) PIM – N 289; e) PIM – N 216; f) PIM – N 290. Alle Fig. $\times 2,2$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

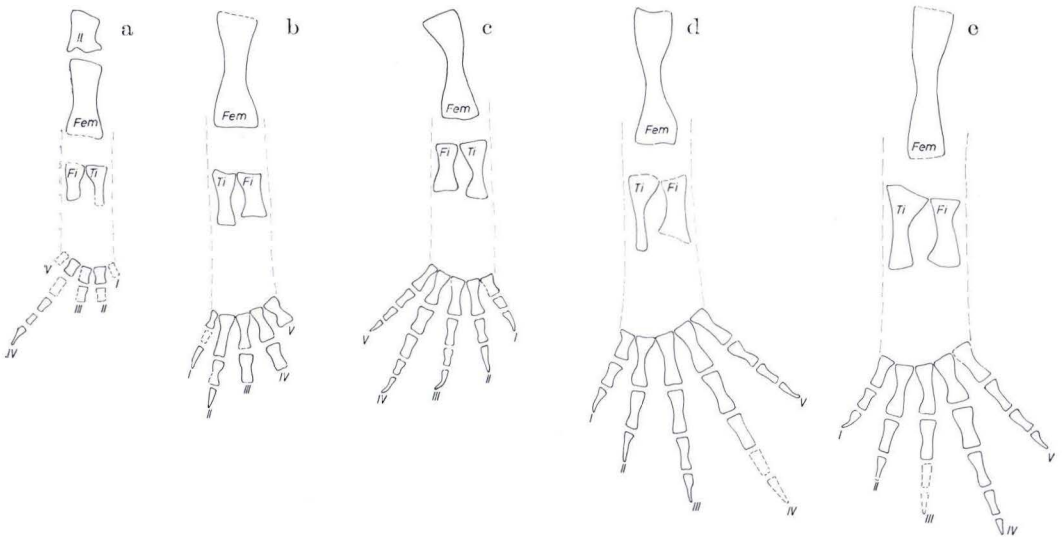


Abb. 21. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Hinterextremität. — a) PIM – N 288; b) PIM – N 151; c) PIM – N 210; d) PIM – N 34; e) PIM – N 544. Alle Fig. $\times 1,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

zueinander. An der Proximalfläche befindet sich eine anteroventralwärts gerichtete, deutlich abgesetzte Crista deltopectoralis, die auch bei dem ähnlich gebauten Humerus der Urodelen als einzig sichtbarer Vorsprung auftritt (MINER 1925, NAUCK 1938). Entepicondylus und Ectepicondylus sind unverknöchert. — Radius und Ulna einander recht ähnlich, fast gleich lang, da das Olecranon der Ulna nicht verknöchert ist. Beide proximal wie distal verbreitert. Die einander zugekehrten Seiten stärker konkav als die einander abgewandten Flächen (Abb. 20).

Im Normalfalle vier Finger mit der Phalangenzahl 2-2-3-3. Der dritte Finger ist am längsten, das zweite Metacarpale am größten. Endphalangen schlank, am distalen Ende etwas verdickt (Abb. 20).

Femur (Fem; Abb. 21) relativ lang und schlank, mit verbreiterten, größtenteils knorpeligen Gelenkenden. Leichte, nach hinten gerichtete Abknickung des proximalen Abschnittes. — Tibia länger und schlanker als Fibula, proximal bei weitem stärker verbreitert als distal. Fibula in der Regel distal etwas breiter als proximal. — Fünf Zehen mit der Phalangenformel 2-2-3-4-3, wobei erste Zehe am kürzesten und vierte am längsten, während zweites Metatarsale am größten (Abb. 21).



Abb. 22. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Ventrale Schuppen. — a) SPD – 10; b) SKK – 2. Beide Fig. $\times 16$.

In der Phalangenzahl wurden einige Ausnahmen, die aber stets an die Vorderextremitäten gebunden sind, beobachtet. Erstmals wies MALZ (1967: 405) auf dieses Phänomen hin und berichtete von einem fünffingerigen Exemplar, dessen Phalangenformel mit 2-2-3-3-2 angegeben wurde (s. hierzu BOY 1971: 117). Auch unter meinen Stücken befindet sich ein solches Exemplar mit der Phalangenformel 2-2-?3-?3-2 (Abb. 20d). MALZ konnte wenige Jahre später noch ein zweites Exemplar ausfindig machen (1970: 434), das zwar im Grunde vierfingerig ist, dessen zweiter Finger aber aufgespalten ist. Es handelt sich hierbei also eindeutig um eine Mißbildung. — Freundlicherweise wies mich Herr MILNER (z. Z. Leeds) darauf hin, daß sich im Geologischen Institut der Universität Newcastle upon Tyne ein neotenischer Axolotl befindet, an dessen Vorderextremität gleichfalls einer der Finger aufgespalten ist, so daß scheinbar fünf Finger vorhanden sind. Vielleicht sind neotenische Amphibien für derartige Abnormitäten besonders anfällig. Über weitere abnorme Bildungen s. S. 22.

Ähnlich wie bei *Branchierpeton amblystomus* (CREDNER) ist auch bei *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD ein dichtes ventrales Schuppenkleid vorhanden. Dorsale Schuppen fehlen möglicherweise. Der Bau der Ventralschuppen stimmt überraschenderweise völlig mit dem der Microsaurier (Lepospondyli) überein: breit-ovaler Umriß, feine Längsstreifen, die an dem knotenartig verdickten Hinterrand

zusammenlaufen (Abb. 22). Dieser Schuppentyp darf also entgegen der Ansicht mancher Autoren (CARROLL & BAIRD 1968: 36) nicht zu den diagnostisch wesentlichen Kennzeichen der Microsaurier gerechnet werden.

Beziehungen:

Micromelerpeton credneri ist bislang die einzige Art dieser Gattung und ist nur aus dem Rotliegenden des Saar-Nahe-Gebietes bekannt. Möglicherweise ist sie auch im Unterperm von Autun vertreten. Von hier beschreibt nämlich HEYLER (1957: 81–82, Taf. 43: 1 + 2) einen kleinen Stegocephalen, den er keiner bestimmten Gattung oder Art zuordnet. Aus seinen Beschreibungen und Abbildungen ist völlige Übereinstimmung mit *Micromelerpeton credneri* zu entnehmen, so etwa in der Form und der Skulpturierung des Parasphenoid, der Bezahnung von Vomer und Palatinum, der Ausbildung eines „Sklerotikalpflasters“, sowie der vermutlichen Gestalt der Interclavicula, des Ilium und der Schuppen.

Da sich anhand der Beschreibung und der beigegebenen Photographien bei HEYLER kein Merkmal finden läßt, das nicht auch bei *Micromelerpeton credneri* vorkommt, und da andererseits die beiden einzigen Exemplare dieser Form in manchen Regionen (so besonders im Schädeldach) kaum untersucht sind, möchte ich sie vorerst ohne Artangabe der Gattung *Micromelerpeton* zuordnen. Eine exakte Bestimmung kann erst nach detailliertem Studium des Originalmaterials erfolgen.

Am nächsten mit *Micromelerpeton* verwandt ist *Limnerpeton laticeps* FRITSCH, eine bisher wenig bekannte Form aus dem obersten Westfalium von Nürschan (Nyraný). Nach flüchtigem Studium des Belegmaterials im Nationalmuseum Prag, sowie weiterer Stücke aus den Sammlungen in Frankfurt a. M., Marburg, London und Edinburgh — eine ausführliche Beschreibung wird durch A. MILNER erfolgen — konnte ich weitgehende Übereinstimmungen im Bau des Schädeldaches (bis auf den Kontakt Praefrontale – Postfrontale, die Gestalt des Postorbitale, die Zahl der Maxillarzähne), im Schuppenbau, in der Zahl der Praesakralwirbel und in bestimmten Einzelheiten des Gaumens feststellen. Leider ist der Gaumen nicht komplett überliefert. Gestalt und Skulpturierung des Parasphenoid und des Pterygoid stimmen mit *Micromelerpeton* überein. Auch das Palatinum zeigt einen ähnlichen Umriß (vermutlich besitzt es sogar einen Dorsalfortsatz wie bei *Micromelerpeton*). Unterschiede treten möglicherweise in der Bezahnung des Vomer und des Palatinum und sicher im Verlauf der Arteria carotis interna auf. Letztere durchbohrt nämlich bei *Limnerpeton*, wie bei *Branchierpeton*, *Branchiosaurus* und vielen anderen Gattungen, die Basalplatte des Parasphenoid von ventral, während sie bei *Micromelerpeton* wahrscheinlich bereits am Lateralrand in das Parasphenoid eintritt. An weiteren Unterschieden sind zu nennen: die vordere Verbreiterung und tiefe Einschlitzung des Processus cultriformis bei *Limnerpeton* (FRITSCH 1883: Taf. 34: 1) sowie die Form der Interclavicula und des Ilium.

Außerdem hat *Micromelerpeton* vieles mit *Branchierpeton amblystomus* (CREDNER) gemeinsam. Dem Schädeldach nach könnte der letztere sogar eine Art des ersteren sein, denn lediglich die fehlenden Sinneslinien und die etwas kürzere Postorbitalregion weichen ab. Weitere Übereinstimmungen zeigen sich im Schuppenbau. — Dagegen bestehen im Gaumen, der leider nur teilweise bekannt ist, deutlichere

Unterschiede. Das Parasphenoid ist bei *Branchierpeton amblystomus* größtenteils glatt und enthält anstelle des Dentikelfeldes wenige schwache Skulpturelemente sowie die Furchen und Foramina für die Arteria carotis interna. Vomer und Palatinum, besonders aber das Pterygoid, erinnern in ihrem Umriß stärker an *Branchiosaurus* als an *Micromelerpeton*. Des weiteren differieren die Interclavicula, das Ilium, die Zahl der Praesakralwirbel und vielleicht auch der Bau der Kiemenzähne.

Alle weiteren Branchiosaurier (*Leptorophus*, *Branchiosaurus*) stehen *Micromelerpeton* bereits recht ferne, wohl in erster Linie auf Grund ihres spezialisierten Gaumens.

2.2. *Branchiosaurus* FRITSCH 1876

Typus-Art: *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* FRITSCH 1876

Diagnose (Neufassung): Schädel niedrig, halbrund. Orbita ungewöhnlich groß, oval. Ohrschlitz sehr weit. Postorbitalregion verhältnismäßig kurz. — Sinneslinien-Furchen fehlen. Offener Nasolacrimalkanal kann vorhanden sein. — Jugale kurz, dreieckig, erreicht nicht das Lacrimale. Maxillare und Lacrimale an der Orbita-Umrandung beteiligt. Kein Dorsalfortsatz des Palatinum. Tabulare deutlich vom Parietale getrennt. — Interpterygoidfenster sehr groß. Palatinum berührt Maxillare nur mit seinem vorderen Abschnitt. Ectopterygoid weitgehend reduziert, ohne Kontakt zum Maxillare. Pterygoid mit sehr schlanken Ästen, ohne Transversalfansch. Keine direkte Verbindung zwischen Parasphenoid und Pterygoid. Parasphenoid weitgehend unskulpturiert, mit deutlichen Furchen und Foramina für die Arteria carotis interna. — Stapes kurz, stabförmig, mit großem Foramen. Endokranium unverknöchert. Kiemenzähne \pm kegelförmig. — Wirbel ohne verknöcherte Zentren, mit kräftigen Zygapophysen und fehlendem oder nur angedeutetem Dornfortsatz. — Schultergürtel sehr schlank. Interclavicula klein. — Pubis knorpelig.

2.2.1. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY 1875)

(Abb. 11 b u. c, 23—33, 35—53, 67, 68, 69 A u. B, Taf. 2: 1)

- 1926 *Branchiosaurus amblystomus* CREDNER 1881. — BULMAN & WHITTARD, On *Branchiosaurus* . . . : 537—549, Abb. 1—4, Taf. 1: A + B, 2: A + B.
- 1930 *Branchiosaurus amblystomus* CREDNER 1881. — WHITTARD, The structure . . . : 511—515, Abb. 5, Taf. 20: A—C.
- 1963 *Branchiosaurus credneri* (BULMAN & WHITTARD) comb. nov. partim! — WATSON, Growth stages in branchiosaurs: 547—550, Abb. 3A, 3G, 4.
- 1967 „*Branchiosaurus amblystomus*“ CREDNER 1881. — MALZ, „*Branchiosaurus*“ ein problematisches Ur-Amphib: 399—400, Abb. 3, 5.
- 1971 *Branchiosaurus cf. petrolei* (GAUDRY). — BOY, Zur Problematik der Branchiosaurier: 110—112, Abb. 1A, 2B.

Charakteristika: Eine Art der Gattung *Branchiosaurus* mit folgenden Merkmalen:

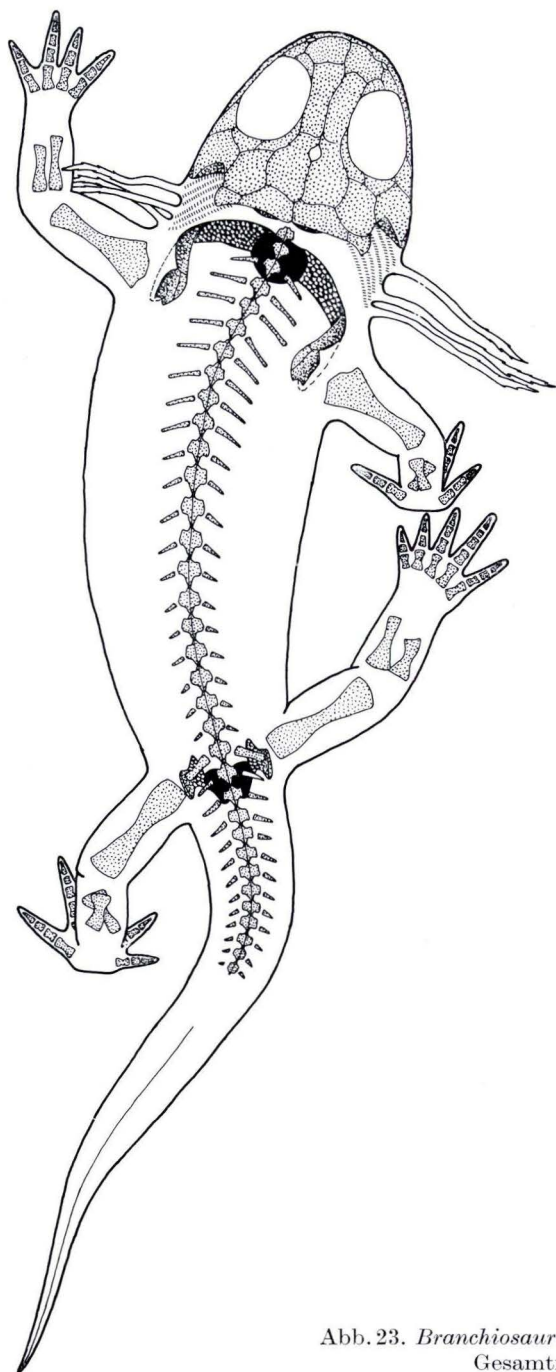


Abb. 23. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY).
Gesamtrekonstruktion. $\times 2,2$.

Praefrontale und Postfrontale getrennt. Postorbitale sehr kurz und breit. Supratemporale meist etwas breiter als lang. Parietale relativ kurz und breit. Postparietale fast doppelt so lang wie Tabulare, mit Occipitalflansch. Lacrimale mit offenem Nasolacrimalkanal. Maxillare sehr kurz, erreicht nie das Niveau des hinteren Orbitarandes. Zähne lang, stiftförmig. — Vomer sehr klein, mit einem deutlichen Zahnpaar und zusätzlichen Dentikeln. Weiteres Zahnpaar auf dem Palatinum. Ectopterygoid sehr klein, mit einer Reihe von Dentikeln besetzt. Parasphenoid völlig glatt, basal stark verbreitert. — Folgende Hyobranchialelemente sind verknöchert: eine lange einheitliche Copula, Hypophyalia, Hypobranchialia 1 und 2. Kiemenzähne büschelförmig aufgespalten. Äußere Kiemen selbst bei ausgewachsenen Exemplaren vorhanden. — 20—21 Praesakralwirbel. Interclavicula rundlich, vorne nicht zerschlitzt. Ilium nur schwach nach hinten geneigt, dorsal verbreitert. Carpus und Tarsus unverknöchert. Runde Ventralschuppen mit wenigen kräftigen konzentrischen Ringen und sehr feinen Längsstreifen.

Bemerkungen: Obwohl diese Form von allen *Branchiosaurus*-Arten z.Z. am besten untersucht ist, kann sie doch keiner der bereits bekannten Arten mit Sicherheit zugeordnet werden. Sie stimmt vermutlich völlig mit *Branchiosaurus flagrifer* WHITTARD aus dem thüringischen Rotliegenden überein (nach noch unveröffentlichten Studien von MILNER) und unterscheidet sich nicht im geringsten von vielen der im Becken von Autun auftretenden Formen, die wahrscheinlich größtenteils zu *Branchiosaurus (Protritron) petrolei* (GAUDRY) zu rechnen sind. Leider ist aber das Typus-Material des *Br. petrolei* noch zu ungenügend bekannt, als daß eine sichere Zuordnung der saarpfälzischen und thüringischen Formen möglich wäre.

Material: Fundortangabe „Odernheim“: PIM — N 99, N 122, N 212—N 214, N 220, N 222, N 225, N 227, N 229, N 231, N 235, N 241, N 243—N 245, N 256, N 257, N 261, N 264, N 268, N 269, N 275—N 280, N 282, N 284—N 287, N 291—N 296. — SDM — 5, 6. — SPD — 1, 3—8.

Fundort „Hasenkopf bei Odernheim“: PIM — N 402, N 404—N 407, N 434, N 435, N 437—N 440, N 500—N 502, N 505, N 513—N 515, N 517, N 521—N 523, N 529, N 530, N 533—N 536, N 538—N 541, N 543, N 545—N 551, N 553—N 556.

Fundort „Odernheim-Glanufer“: PIM — N 409, N 411, N 412, N 516.

Fundort „Hellersberg bei Odernheim“: PIM — N 510, N 518, N 519, N 537, N 552.

Fundort „Messersbacher Hof“: PIM — N 727, N 729—N 744, N 746, N 747, N 749—N 765, N 776—N 790.

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Odernheimer Schichten (= Mittlere Lebacher Gruppe, Unterperm), wahrscheinlich auch in tieferen und höheren Schichten. Im Saar-Nahe-Gebiet an folgenden Fundstellen sicher nachgewiesen: Langenthal/Nahe, Odernheim/Glan, Rehborn/Glan, Messersbacher Hof bei Rockenhausen. — Weiterhin bei Friedrichroda/Thüringen („*Branchiosaurus flagrifer*“) in den Goldlauterer Sch. (Unterperm).

Beschreibung:

Da der Schädel bei *Branchiosaurus* im allgemeinen leichter gebaut ist als bei *Micromelerpeton*, und da seine Elemente weniger fest miteinander verbunden sind, ist er auch durchweg schlechter erhalten. Zudem macht sich die wesentlich geringere

Körpergröße nachteilig bemerkbar. — So konnte die Form des Quadratojugale und des Jugale nur in einigen Fällen mit Sicherheit festgestellt werden; denn die marginalen Schädelknochen werden in der Regel von Teilen des Unterkiefers verdeckt. Besonders schwierig ist eine Rekonstruktion der Schnauzenregion (S. 46). Die Gestalt des Praemaxillare und Maxillare ist gut bekannt, weil diese Knochen bei der Einbettung gelegentlich nach außen geklappt und somit nicht vom Unterkiefer überdeckt werden. Dagegen sind der Vorderrand des Nasale und des Lacrimale selten zu erkennen. Auch die Existenz eines Septomaxillare ist problematisch. Infolgedessen ist bisher noch keinem Autor eine zufriedenstellende Darstellung der Schnauzenpartie des *Branchiosaurus* gelungen.

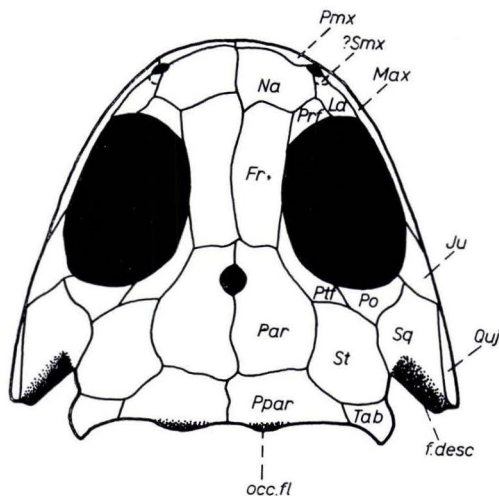


Abb. 24. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Schädeldaches in Dorsalansicht. $\times 4,2$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Leider konnten manche dieser Probleme auch durch das vorliegende, sehr umfangreiche Material nicht gelöst werden. Da die Schnauzenregion nie räumlich und im Zusammenhang überliefert ist, kann z. B. nicht ermittelt werden, ob sich zwischen den Nasalia und Praemaxillaria ein medianes, unpaariges Fenster befindet, was aus der Gestalt der isolierten Knochenelemente zu schließen wäre (S. 45). Es ist deshalb auf den teilweise hypothetischen Charakter der in Abb. 24 wiedergegebenen Schädelrekonstruktion zu achten.

Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei unterscheidet sich deutlich von *Micromelerpeton credneri* durch den kürzeren, breiteren Schädel und durch die verkürzte Postorbitalregion. Auch sind die Augenöffnungen größer. Sie werden begrenzt von den Praefrontalia, Frontalia, Postfrontalia, Jugalia, Maxillaria and Lacrimalia. Ihr Medialrand ist verdickt, ohne daß allerdings auf der Dorsalseite ein Knochenwulst ausgebildet ist.

Die äußeren Nasenöffnungen sind verhältnismäßig groß und rund bis oval, auf keinen Fall aber nierenförmig, wie dies von BULMAN & WHITTARD (1926: Abb. 1: II) angegeben wird. Aus den oben genannten Gründen ist sehr fraglich, ob sie nicht nur von den Nasalia, Praemaxillaria und Maxillaria, sondern auch den Lacrimalia und den möglicherweise vorhandenen Septomaxillaria begrenzt werden.

Das Pinealforamen ist, wie bei allen Branchiosauriern, groß und mehr oder weniger oval. Es liegt im vorderen Abschnitt der Parietalia und kann bei einigen sehr jungen Individuen vorne sogar an die Frontalia grenzen. Letzterer Fall wurde schon bei „*Branchiosaurus flagrifer*“ WHITTARD (WATSON 1963: Abb. 2A) beobachtet. — Dieser Befund unterstützt die von JARVIK (1967: 186) vertretene Meinung, daß das Pinealforamen in seiner Lage zu den Schädeldeckknochen variieren kann und daher nicht als Fixpunkt für das Schädeldach benutzt werden sollte.

Der Ohrschlitz ist, wie für *Branchiosaurus* typisch, ungewöhnlich groß und weit. Er wird von dem breiten Squamosum, dem Supratemporale und dem Tabulare umgeben. Da das Squamosum vorwiegend lateralwärts und weniger nach hinten gerichtet ist, kommt die Unterkiefer-Artikulation ziemlich weit nach vorne vor die Occipitalcondylen zu liegen. Dies gilt im verstärkten Maße für jugendliche Individuen. Bei adulten Exemplaren nähern sich beide Artikulationsniveaus ein wenig, kommen aber nie auf gleiche Höhe.

Die Skulpturierung der Schädeldachknochen ist in ihrer Anordnung und ontogenetischen Entwicklung direkt mit den Verhältnissen bei *Micromelerpeton* (S. 18) zu vergleichen. Bei jugendlichen Individuen sind auf der gesamten Knochenoberfläche runde bis ovale Poren vorhanden, von denen sich in der randlichen Knochenzone nur wenige in sehr kurze Furchen fortsetzen (Taf. 2: 1). In einem späteren Entwicklungsstadium bilden sich marginal schmale, radiale Furchen heraus, die oft sehr unregelmäßig angeordnet sind und dichotom verzweigen können. Annähernd die gleiche Skulptur beschreibt auch HEYLER (1957: Taf. 5: 1) bei einem *Branchiosaurus*-Exemplar von Dracy-St. Loup (= *Branchiosaurus dracyi* MILNER, in press).

Nur bei wenigen Exemplaren ist noch ein weiteres Stadium entwickelt, in dem zwischen den kurzen Furchen Wülste entstehen. Bemerkenswerterweise läuft die ontogenetische Skulptur-Entwicklung nicht, wie bei *Micromelerpeton*, bei allen Individuen etwa gleich schnell ab, sondern bei den einen schneller und bei den anderen wesentlich langsamer. Außerdem erscheinen, im Gegensatz zu *Micromelerpeton*, die neuen Skulpturelemente auf allen Knochen, auch den Nasalia, etwa gleichzeitig; am progressivsten scheinen noch die Frontalia zu sein.

Die Frontalia zeichnen sich außerdem dadurch aus, daß sie gelegentlich unabhängig von der normalen Ornamentierung zwei bis drei breite, etwas unregelmäßige, mitunter scharfkantige, leistenartige Erhebungen enthalten. Diese sind in der Längsrichtung angeordnet. Sie dienen wahrscheinlich zur Verstärkung des in dieser Region deutlich anteroventralwärts abbiegenden Schädeldaches. In dieser Ausbildung wurden sie meines Wissens bisher bei keinem Labyrinthodontier beobachtet, obwohl ähnliche leistenartige Versteifungen in der Antorbitalregion vieler Labyrinthodontier (z. B. bei den Loxommatidae und bei *Eryops*) auftreten. Am ehesten lassen sie sich mit konvergent entwickelten groben Leisten auf dem Schädeldach

dach mancher Bufonidae (Anura) vergleichen. — Sicherlich kommt diesem funktionell bedingten Merkmal keine systematische Bedeutung zu; denn einerseits kommt es nur bei wenigen unserer Stücke vor, und andererseits wissen wir von den Bufonidae, daß es auch dort sehr variieren kann (THIEN 1965: 313).

Bei keinem Exemplar von *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* wurden Sinneslinien-Furchen beobachtet. Bei gleichgroßen Individuen von *Micromelerpeton credneri* sind sie dagegen bereits klar erkennbar. Offensichtlich fehlen sie generell bei *Branchiosaurus*, obwohl es sich bei dieser Gattung wahrscheinlich um neotenische, wasserlebende Formen handelt. Ich sehe hierin ein Beispiel dafür, daß im

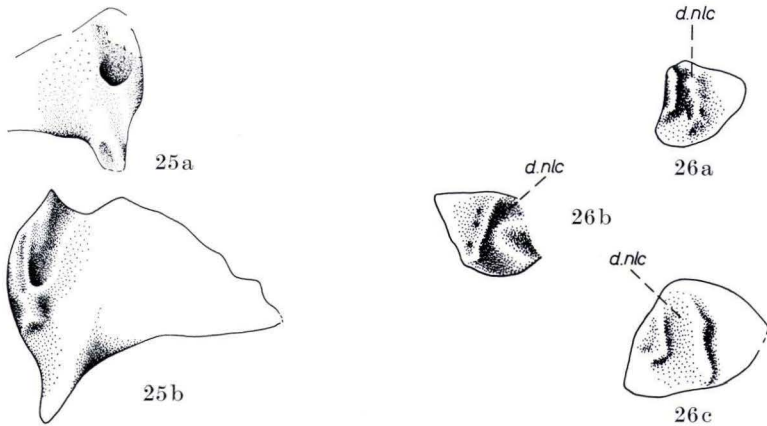


Abb. 25. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Tabulare in Ventralansicht. — a) PIM - N 220; b) PIM - N 742. Beide Fig. $\times 18$.

Abb. 26. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Lacrimale in Dorsalansicht. — a) PIM - N 755; b) PIM - N 746; c) PIM - N 741. Alle Fig. $\times 12$. — *d.nlc* Nasolacrimalkanal.

Laufe der Phylogenese, trotz gleichbleibender Lebensbedingungen, die Sinneslinien-Organen aus dem Bereich der Knochenbildung herausrücken und auf dem unterlagernden Knochen keine Spuren mehr hinterlassen, wie wir dies auch von den Lungenfischen kennen.

Beschreibung der Einzelknochen (Abb. 24—29, 69A + B): Nasale (Na; Abb. 24) kurz und breit, nimmt während der Ontogenese etwas an Länge zu (S. 89), bis es etwa so lang wie breit ist. Anterolaterale Ausbuchtung für äußere Nasenöffnung, aber keine eindeutige Eintiefung für den Dorsalvorsprung des Praemaxillare. — Frontale (Fr; Abb. 24) schlank, meistens, speziell bei älteren Individuen, etwas länger als Parietale. Vorne vielfach etwas verbreitert.

Parietale (Par; Abb. 24) auffallend kurz und breit. Mediansutur nur geringfügig geschlängelt. — Postparietale (Ppar; Abb. 24) etwa fünfeckig, medial wesentlich länger als lateral. Relativ breiter Kontakt zum Supratemporale. Am Hinterrand fehlt eine eindeutige Hinterhauptfurchen, wie sie bei *Micromelerpeton* und *Branchierpeton amblystomus* ausgebildet ist; stattdessen beiderseits der Mediannäht kurze, glatte, posteroventralwärts gerichtete Occipitalflansche. — Tabulare (Tab; Abb. 24) schmal und merklich kürzer als Postparietale. Stumpfes, aber deutliches Tabularhorn.

Supratemporale (St; Abb.24) mit charakteristischem, gerundet fünfeckigem Umriß, etwa so breit wie lang. — Squamosum (Sq; Abb.24) breit flügelförmig. Die den Ohrschlitz begrenzende Ventrallamelle (= Lamina descendens) ist auffallend niedrig und gegen die Dorsalfläche des Squamosum nicht eindeutig abgegrenzt, sie bildet besonders am Vorderrand des Ohrschlitzes lediglich eine flache Leiste. — Quadratojugale (Quj; Abb.28) ungewöhnlich breit (s. auch S. 49). — Jugale (Ju; Abb.24) sehr breit und kurz, mit dreieckigem Umriß. Bildet nach hinten keinen zwischen Squamosum und Quadratojugale gelegenen Fortsatz aus (s. dagegen *Micromelerpeton credneri*, S. 25).

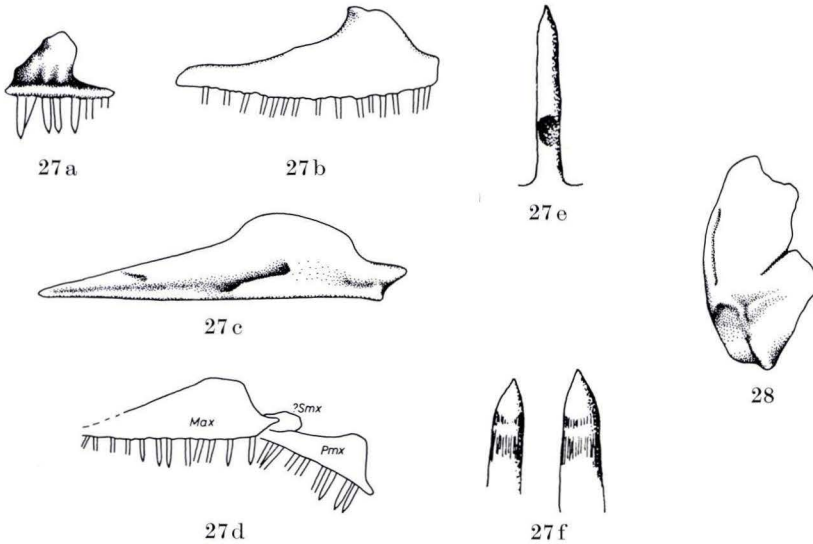


Abb.27. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). a) Praemaxillare. PIM - N 759. $\times 7,5$; b) Maxillare. PIM - N 744. $\times 7,5$; c) Maxillare. PIM - N 731. $\times 7,5$; d) Maxillare (Max), Praemaxillare (Pmx) und ?Septomaxillare (Smx). PIM - N 750. $\times 7,5$; e) Maxillarzahn. PIM - N 749. $\times 50$; f) Maxillarzahn. PIM - N 757. $\times 100$.

Abb.28. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Quadratojugale in Medialansicht. PIM - N 761. $\times 9$.

Postorbitale (Po; Abb.24) kurz und breit, ungefähr dreieckig, wobei der laterale Schenkel beträchtlich länger ist als der mediale. — Postfrontale (Ptf; Abb.24) schmal, sichelförmig; verbreitert sich selbst bei ausgewachsenen Individuen hinten nicht. — Praefrontale (Prf; Abb.24) relativ kurz und dreieckig. Nach hinten nur schwach ausgezogen und dadurch ohne Kontakt zum Postfrontale. — Lacrimale (La; Abb.24) grenzt hinten breit an die Orbita, reicht aber nicht bis zum Jugale. Wahrscheinlich auch an der Umrandung der Naris beteiligt. Nasolacrimalkanal häufig nachweisbar, zeigt in etwa denselben Verlauf wie bei *Micromelerpeton*. Bemerkenswerterweise nicht in die Knochenoberfläche eingetieft, sondern von zwei scharf über die Oberfläche aufragenden, parallelen Leisten eingefaßt, in der Nähe der Orbita erweitert (Abb.26). — Septomaxillare (? Smx; Abb.24, 27d) möglicherweise als kleiner, rundlicher Knochen am Hinterrand der Naris vorhanden.

Maxillare (Max; Abb.24, 27b—d) bei Jugendformen außergewöhnlich kurz und breit, wächst erst in den Altersstadien stärker nach hinten, bis es schließlich ungefähr das Niveau des hinteren Orbita-Drittels erreicht. Begrenzt die Orbita nach außen, da ein

Dorsalfortsatz des Palatinum fehlt. — Praemaxillare (Pmx; Abb. 24, 27a,d) verhältnismäßig schmal, verändert während der Ontogenese kaum seine Gestalt. Stets kräftiger Dorsalfortsatz, der halb so breit wie der Gesamtknochen ist.

Das Schädeldach des *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* erhält seine besondere Note durch die starke Verbreiterung der Wangenregion (Quadratojugale, Squamosum, Jugale) und die Verkürzung des Maxillare.

Insbesondere bei jugendlichen Individuen reicht das erstaunlich breite Maxillare kaum bis zum Vorderende des hier schmalen Jugale, so daß der Kontakt zwischen Maxillare und Jugale nur gering sein kann und eine größere Lücke zwischen Maxillare und Quadratojugale entsteht. Hier ist also, ähnlich wie bei den Urodelen, die rahmenartige Versteifung des Schädels durch die festgefügt marginalen Deckknochen weitgehend aufgegeben worden. Lediglich bei adulten Exemplaren wird sie noch in Annäherung erreicht. Allerdings bleibt zu klären, wodurch der Schädel anstelle der randlichen Verstrebung seine Stabilität erhält. Bei den Urodelen wird dies durch verstärkte Verknöcherung der medianen Partien des Neurokranium, insbesondere der Sphenethmoidalregion, erreicht. Bei den Branchiosauriern fehlen aber vergleichbare Neurokranialverknöcherungen.

Weitere Probleme ergeben sich aus der Rekonstruktion der Schnauzenspitze. Das Praemaxillare besitzt nämlich einen kräftigen Dorsalfortsatz; am Vorderrand des Nasale fehlt aber eine entsprechende Einbuchtung. Demzufolge müßte dieser Fortsatz entweder das Nasale unterlagern oder es überlappen. Nun zeigt jedoch sowohl die Oberfläche des Fortsatzes als auch die des Nasale eine normale dermale Skulpturierung, so daß eine Überlagerung der beiden Knochen wenig wahrscheinlich erscheint. Würde aber keine Überlagerung stattfinden, so besäße die Schnauze weit medialwärts reichende Nasenöffnungen und ein großes Intermaxillarfenster. Einen derartigen Bauplan trifft man zwar bei den Anuren an, er ist aber für den weitgehend geschlossenen, fest gefügten Schädel der Labyrinthodontier sehr ungewöhnlich und unwahrscheinlich. Es ist also in der Zukunft zu klären, ob derartige Hinweise auf einen lissamphibienhaften Schädelbau den Tatsachen entsprechen oder ob sie lediglich durch die mangelnde Erhaltung des Fossilmaterials vortäuscht werden. Solange kein besseres Beweismaterial vorliegt, möchte ich die zweite Möglichkeit für wahrscheinlicher halten. Folglich habe ich in Abb. 24 den Schädel des *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* entsprechend dem Temnospondylen-Bauplan rekonstruiert.

Vereinzelt treten auch aberrante Bildungen am Schädeldach auf. Bei insgesamt zwei Exemplaren von Hunderten (PIM - N 506, SPD - 6; Abb. 69 B; SPD - 7) fand sich ein kleiner, länglich ovaler Knochen median zwischen den Nasalia und Frontalia. Er entspricht dem sogenannten Interfrontale einzelner Rhachitomen (*Eryops*: SAWIN 1941: Abb. 1; *Osteophorus*: ROMER 1947: Abb. 23; *Trematosuchus*: ORLOV 1964: Abb. 68). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um ein genetisch fixiertes Merkmal, das nur sporadisch bei wenigen Gattungen innerhalb verschiedener Entwicklungslinien auftaucht. Während es bei den oben genannten Gattungen stets vorhanden ist, erscheint es bei unserer Art lediglich als seltene „Mutante“. Übrigens wurde nach JARVIK (1967: 194) dieser Knochen auch embryologisch bei den Anuren nachgewiesen.

Andere Erscheinungen sind schwerer zu erklären. Ein extremes Beispiel hierfür bietet der Schädel PIM - N 525 (Abb. 29 a): Hier sind die Postfrontalia, Supratemporalia und möglicherweise auch die Postorbitalia in jeweils mehrere Knochenelemente zerfallen. Zudem ist zwischen den Frontalia ein sehr großes „Interfrontale“ entstanden. — Vergleichbare Bildungen beobachtet man bei den Exemplaren PIM - N 535 und PIM - N 402, bei denen sich ein Teil des Supratemporale und des Parietale abgetrennt hat, — ein ähnlich gestaltetes Element wurde von SÄVE-SÖDERBERGH (1935: 185) bei *Lyrocephalus* als hinteres Infratemporale beschrieben.

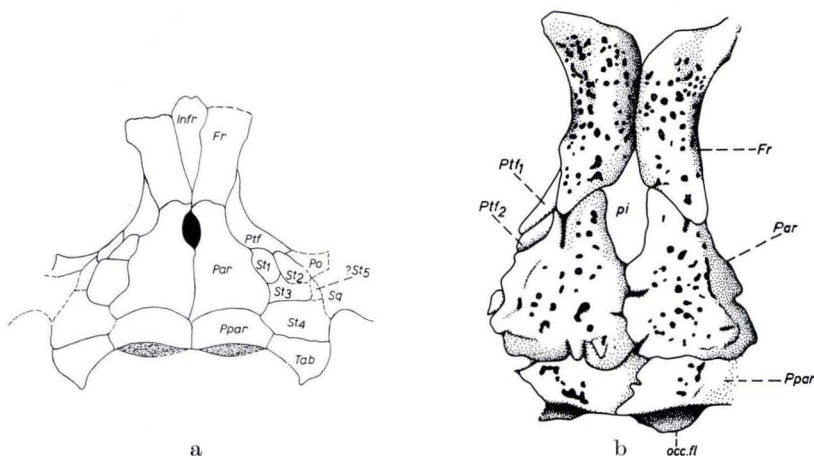


Abb. 29. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Abnormes Schädeldach. — a) PIM - N 525. $\times 4,2$; b) PIM - N 435. $\times 9$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Auch erkennt man an diesen Fossilien, daß die Parietalia, Supratemporalia, Postparietalia und z.T. die Frontalia an einzelnen Stellen vom Rande her mehr oder weniger tief eingekerbt sind (Abb. 29 b). Offensichtlich handelt es sich um Auflösungserscheinungen. Im übrigen sind diese Exemplare aber völlig normal entwickelt.

Das gehäufte Auftreten solcher abnormer Bildungen bei den beiden vorherrschenden Arten der Odernheimer Fauna ist äußerst ungewöhnlich und meines Wissens von keiner anderen Labyrinthodontier-Fundstelle bekannt. Vielleicht ist diese annormale Variabilitätsbreite auf optimale Lebensbedingungen und geringe Selektionswirkung der Umwelt zurückzuführen.

Die Ventralseite des Schädeldaches ist bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* weitgehend glatt und läßt, im Gegensatz zu dem beträchtlich größeren *Micromelerpeton*, nur wenige Einzelheiten erkennen. Erwähnenswert ist lediglich die Ausbildung der Artikulationsstelle für den Paroccipital-Fortsatz auf dem Tabulare, die prinzipiell ähnlich gebaut ist wie bei *Micromelerpeton credneri*: Vom Tabularhorn zieht ein breiter, hoher Wulst nach vorne und spaltet sich am Lateralrand des Tabulare auf, so daß zwischen den beiden Ästen eine tiefe, langgezogene Grube entsteht (so

u.a. bei PIM – N248). Eine Abwandlung dieses Planes beobachtet man bei dem Stück PIM – N220. Hier gabelt sich der vom Tabularhorn kommende Wulst nicht und begrenzt die Artikulationsgrube nur medialwärts. Die laterale Begrenzung wird von einer zweiten, schwächeren Leiste vorgenommen, die parallel zur ersten verläuft und sich mit dieser nicht vereinigt (Abb.25).

Abschließend noch einige Bemerkungen zu den Verknöcherungen im Bereich des Auges. Ein Sklerotikalring ist bei Jugendformen wie bei Erwachsenen vorhanden, leider aber generell in so schlechter Erhaltung, daß die Anzahl seiner Platten nicht einmal geschätzt werden kann. Wie bei anderen *Branchiosaurus*-Arten und im Gegensatz zu *Micromelerpeton credneri* scheinen sich diese seitlich bis zu einem gewissen Grade zu überlappen. — Kleine polygonale Plättchen innerhalb der Orbita, die einem „Sklerotikalpflaster“ (S. 23) entsprechen könnten, wurden nur bei zwei Exemplaren (PIM – N257, PIM – N269) andeutungsweise beobachtet. Sie dürften erst bei größeren Formen wie *Branchierpeton amblystomus* und *Micromelerpeton credneri* voll ausgebildet sein. — Weiterhin sei vermerkt, daß in Jugend wie in Endstadien Spuren des Skleralknorpels in Form eines körnigen, kohligen Belages festzustellen sind. Darauf wies bereits WATSON (1963: 553) hin.

Der Gaumen wurde teilweise schon von BULMAN & WHITTARD (1926: 541 ff.) beschrieben. Während der vordere Abschnitt bis auf das Ectopterygoid, das man damals noch nicht kannte, im Prinzip richtig dargestellt ist, unterlief den Autoren bei der Wiedergabe des Parasphenoid ein Irrtum. Sie scheinen für die Rekonstruktion des Parasphenoid ein Fragment von *Micromelerpeton credneri* benutzt zu haben; denn unter den zahlreichen, von mir untersuchten Exemplaren fand sich kein einziges, dessen Parasphenoid auch nur annähernd dem von BULMAN & WHITTARD (1926: Abb.1: 2) abgebildeten gleicht. Im Gegenteil, bei allen Fossilien hat dieser Knochen eine kaum variierende, sehr charakteristische Gestalt.

Auch WATSON's Studien an *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* und *Branchierpeton amblystomus* (1940: 226) brachten in vielen Fragen, wie z.B. Gestalt und Bezahnung des Vomer, keine Klärung. Glücklicherweise bin ich auf Grund des sehr umfangreichen Materials in der Lage, ein ziemlich detailliertes Bild des Gaumenaufbaues zu entwerfen.

Der Gaumen ist in seiner flächenhaften Ausdehnung wie bei kaum einer anderen Gattung der Labyrinthodontier reduziert. Er besitzt sehr weite Interpterygoidfenster — begrenzt von Parasphenoid, Vomer, Palatinum und Pterygoid —, ungewöhnlich große Choanen — umgeben von Vomer, Palatinum, Maxillare und Praemaxillare —, sowie weit nach vorne, bis dicht hinter die Choanen reichende Subtemporalfenster — eingefaßt von Quadratojugale, Jugale, Maxillare, Palatinum, Ectopterygoid und Pterygoid. Ein weiteres Kennzeichen ist die knorpelige Ausbildung einzelner Elemente, wie Quadratum, Epipterygoid und der Bereich der Basikranialartikulation.

Die Ventralseite ist größtenteils glatt; nur Pterygoid, Ectopterygoid und Palatinum sind skulpturiert und teilweise mit wenigen Dentikeln besetzt. Verhältnismäßig kleine Fangzahnpaare befinden sich auf dem Vomer und dem Palatinum.

Die marginalen Zähne auf den Praemaxillaria und Maxillaria unterscheiden sich sehr deutlich von dem gewöhnlichen, labyrinthodontenhaften Zahntypus (SCHULTZE

1969). Ihnen fehlt einerseits die labyrinthodonte Einfaltung des Dentins, und andererseits besitzen sie eine hohe, stiftförmige Gestalt (Abb. 27e + f), und darin erinnern sie äußerlich, aber nicht funktionell, etwas an die Zähne der Lissamphibien (PARSONS & WILLIAMS 1963, LEHMAN 1968). Zahnfolge und -wechsel können leider infolge der ungünstigen Erhaltung nicht rekonstruiert werden. Differenzierungen in der Zahnreihe nach Stärke und Höhe der Zähne sind nicht zu beobachten, vielmehr sind sie erstaunlich gleichmäßig gewachsen.

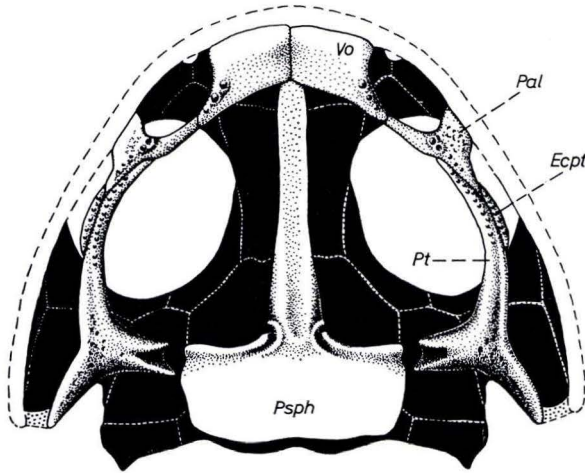


Abb. 30. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Gaumens in Ventralansicht. $\times 9$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Beschreibung der Einzelemente (Abb. 30–37): Praemaxillare (Pmx; Abb. 27a) mit relativ schmaler Zahnleiste, auf der 13–15 Zähne Platz haben, von denen aber nur 8–10 jeweils in voller Funktion sind. — Maxillare (Max; Abb. 27b–d) bietet ca. 30–35 Zähnen Platz. Zahnleiste im Bereich der Choane relativ schmal, verbreitert sich auf Höhe des Palatinum etwas, nimmt dann nach hinten allmählich an Breite weiter zu und verschmälert sich erst kurz vor dem Hinterrand ziemlich abrupt. — Quadratojugale (Quj; Abb. 28) hinten nicht verdickt, enthält hier ein großes Foramen paraquadratum, von dem gelegentlich auf der Medialseite des Knochens eine schmale Furche zum Hinterrand des Knochens verläuft. Foramina paraquadrata accessoria können nicht eindeutig nachgewiesen werden. Ein medialer Vorsprung zur Unterstützung der Quadratartikulationsfläche ist nicht ausgebildet. — Quadratum, von BULMAN & WHITTARD (1926; Abb. 1: 2) als nierenförmige Knochenscheibe dargestellt, in unserem Material nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Vomer (Vo; Abb. 30–32) ungewöhnlich klein, mit langem posterolateralwärts gerichteten Fortsatz zur Verbindung mit dem Palatinum. Hinten geringfügig vom Parasphenoid überlagert. Am Anteromedialrand der Choane kleines Zahnpaar (nicht stärker als die Marginalzähne). Auf dem dahinterliegenden, zum Palatinum ziehenden Wulst können einige sehr kleine Zähnchen sitzen. — Palatinum (Pal; Abb. 30, 33a) hat in seinem hinteren Abschnitt den lateralen Kontakt zum Maxillare verloren. Am Hinterrand der Choane verdickt, hier befindet sich ein Zahnpaar von der Größe des Vomer-Zahnpaares. Dahinter verschiedentlich kleine Zähnchen. — Ectopterygoid (Ecpt; Abb. 30) klein, spindelförmig;

grenzt lediglich an Palatinum und Pterygoid. Ohne Fangzähne, aber mit einer Reihe von Dentikeln besetzt.

Pterygoid (Pt; Abb. 30, 32, 33 b) sehr schlank und ohne „transverse flange“. Palatin-Ast (r. pal; Abb. 32) sehr lang und schlank, reicht vorne bis zum Palatinum; trägt breiten

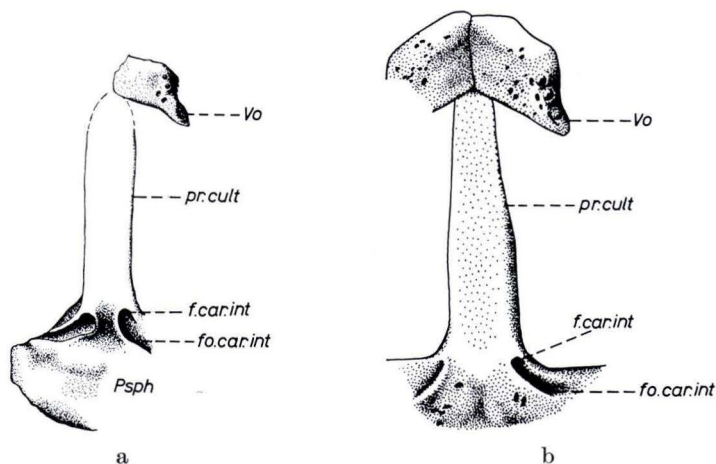


Abb. 31. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Gaumenelemente juveniler Individuen in Ventralansicht. — a) PIM - N 418. $\times 14$; b) PIM - N 533. $\times 12$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

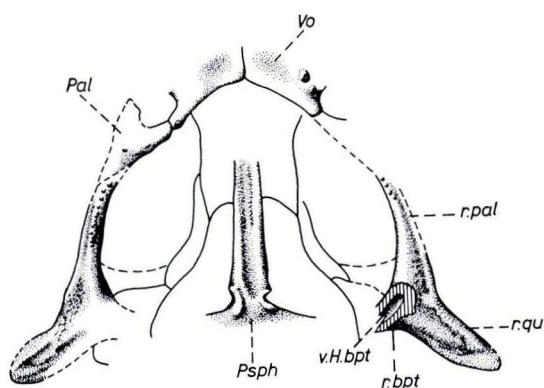


Abb. 32. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Gaumenelemente eines adulten Exemplares in Ventralansicht. PIM - N 241. $\times 6,5$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Längswulst, der vorne mit Dentikeln besetzt ist, und lateral davon eine flache Furche, die durch den aufgewölbten Lateralrand begrenzt wird und gelegentlich noch ein wenig auf den Quadrat-Ast übergeht. Basipterygoid-Ast (r. bpt; Abb. 32) sehr ähnlich ausgebildet wie bei *Micromelerpeton credneri* (S. 26), besitzt auch die tiefe, ventrale Höhlung. Letztere erstreckt sich, im Gegensatz zu *Micromelerpeton*, als weiter Kanal, von außen

nicht sichtbar, bis in den Zentralteil des Pterygoid (Abb. 32). Quadrat-Ast (r. qu; Abb. 32) verhältnismäßig kurz und hoch. Ob direkte Verbindung mit der niedrigen Ventral-lamelle des Squamosum besteht, ist fraglich. Wahrscheinlich befindet sich hier eine nur mit Knorpel ausgefüllte Lücke (vgl. juvenile Individuen von *Benthosuchus sushkini*, s. BYSTROW & EFREMOV 1940: 134). Vorne, übergend auf den Basispterygoid-Ast, ragt ein hoher Otikalfortsatz auf. An dessen Basis ist andeutungsweise eine *Excavatio tympanica* vorhanden.

Parasphenoid (Psph; Abb. 30–32) mit kräftigem Processus cultriformis (pr.cult; Abb. 31, 32), der sich hinten etwas verbreitert und seitlich abgeschrägt ist. Enthält median flache Längsrinne, die hinten an der Basis des Processus durch niedrigen Wulst

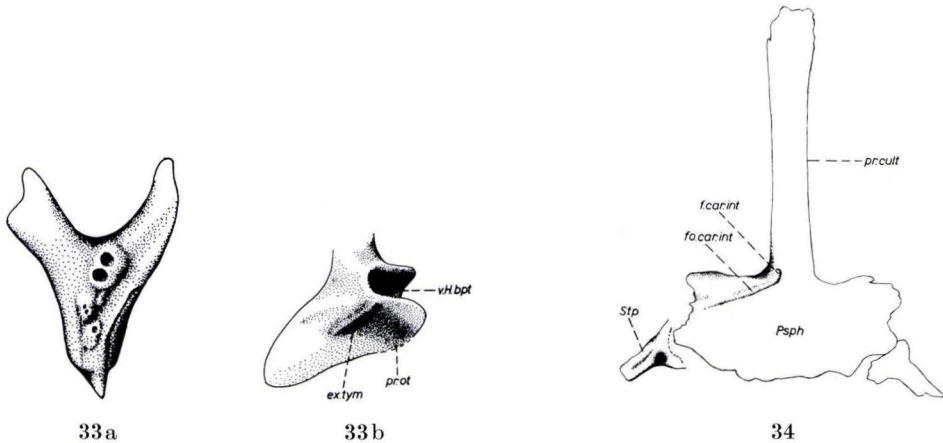


Abb. 33. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). a) Palatinum von ventral. PIM – N 545. $\times 35$; b) Pterygoid von ventral. PIM – N 762. $\times 9$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 34. *Branchiosaurus* sp. Isoliert eingebettetes Parasphenoid mit angeheftetem Stapes. PIM – N 268. $\times 4,2$.

abgeschlossen wird. Abrupter Übergang zur sehr breiten und kurzen Basalplatte, die völlig glatt ist. Kein deutlich abgesetzter Basispterygoid-Fortsatz; die Basalplatte ist lediglich an ihrem Vorderrand dorsalwärts umgebogen, um das knorpelige Basisphenoid von vorne zu umfassen. Lange, deutlich ausgeprägte Furchen für die Arteria carotis interna (fo.car.int; Abb. 31, 32). Die entsprechenden, paarigen Foramina (f.car.int; Abb. 31, 32) liegen am Ansatzpunkt des Processus cultriformis oder etwas davor, bei manchen Individuen nur noch als Kerben am Lateralrand des Processus angedeutet.

Im Laufe der Ontogenese sind die Gaumenelemente, insbesondere Vomer und Palatinum, merklichen Veränderungen unterworfen. Im Gegensatz zu den oben beschriebenen Verhältnissen bei adulten Individuen, ist bei einem juvenilen Exemplar der Vomer verhältnismäßig schmal und ungewöhnlich klein. Das Parasphenoid erscheint dagegen wuchtig, mit sehr breitem Processus cultriformis, aber erstaunlich schmaler Basalplatte. Das Pterygoid verändert seine Gestalt am wenigsten, es ist lediglich breiter und gedrungener als im adulten Zustand (vgl. Abb. 31 u. 32).

Leider wissen wir nur wenig über die Dorsalseite der Gaumenknochen. WATSON (1940: 227) beschrieb bei „*Branchiosaurus amblystomus*“ [= *Branchiosaurus (Protriton) gracilis*] eine mehr oder weniger markante Furche auf allen drei Ästen des Pterygoid, die nach vorne auf das Palatinum übergeht und sich dort am Hinterrand der Choane gabelt. In Anlehnung an SÄVE-SÖDERBERGH (1936), der eine ähnliche Anordnung bei *Lyrocephalus* beobachtete, vermutete er, daß in dieser Furche das knorpelige Palatoquadratum ruht, und daß der mediale Ast auf dem Palatinum für die knorpelige Commissura quadrato-cranialis anterior und der laterale Ast für den Processus maxillaris anterior bestimmt ist. Weiterhin stellte er fest, daß mit zunehmendem Alter die Furchen weitgehend verschwinden.

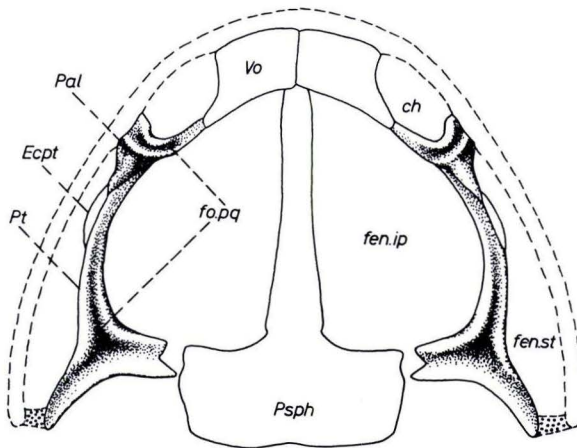


Abb. 35. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Gaumens in Dorsalansicht. $\times 4,8$. — Erklärung der Abkürzungen S.12.

WATSON'S Beobachtungen können mit Hilfe unseres Materials größtenteils bestätigt werden (Abb.35–37). Nur in zwei Punkten sind Abweichungen zu erkennen: a) Selbst bei Jugendformen der vorliegenden Art reicht der Palatoquadratknorpel anscheinend kaum bis auf die Dorsalseite des Basipterygoid-Astes. Vielmehr befindet sich hier ein Relikt dieses Knorpels in der oben beschriebenen Aushöhlung, die zur Ventralseite hin offen ist. — b) Die Fortsetzung des Palatoquadratknorpels vom Pterygoid auf das Palatinum und die Gabelung auf dem Palatinum sind nicht zu verfolgen. Es ist lediglich eine am Hinterrand der Choane auf dem Palatinum gelegene Querfurche zu erkennen, die keinerlei Verbindung zu der Längsfurche auf dem Pterygoid besitzt (Abb.37).

Die Gaumenregion weist also viele spezifische Merkmale auf, die für eine Abgrenzung der Gattung *Branchiosaurus* gegen andere Gattungen von entscheidender Bedeutung sind. Bei kaum einem anderen Vertreter der Labyrinthodontier (ausgenommen *Doleserpeton*, s. BOLT 1969) ist der Gaumen so sehr reduziert und spezialisiert worden. In erster Linie gattungsspezifisch sind die Gaumenbezahnung, die

Rückbildung des Ectopterygoid und im geringeren Maße des Palatinum und des Vomer, das schlanke Pterygoid ohne Transversalfansch und die sehr charakteristische Form des Parasphenoid. Als artspezifisch können gelten das Fehlen von Skulpturelementen auf dem Parasphenoid, die Lage der Foramina für die Arteria carotis interna (die allerdings bei der vorliegenden Art bis zu einem gewissen Maße variieren kann) und die Ausbildung der Palatoquadratfurche auf der Dorsalseite des Palatinum.

Das Neurokranium bleibt wahrscheinlich völlig knorpelig. Verhältnismäßig gut ist dagegen der Stapes überliefert. Er ist allerdings nur in seinem proximalen Abschnitt perichondral verknöchert. Sein Schaft ist seitlich abgeflacht, kurz und

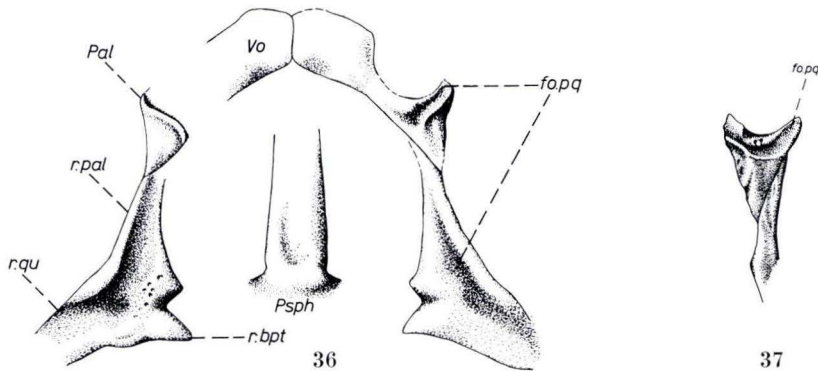


Abb. 36. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Gaumenelemente eines juvenilen Exemplares in Dorsalansicht. PIM - N 534. $\times 11$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb. 37. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Palatinum in Dorsalansicht. PIM - N 435. $\times 7,5$.

etwas nach oben durchgebogen. Die Fußplatte ist stark verbreitert, aber nur teilweise verknöchert. An ihrer Basis wird sie von dem relativ weiten Kanal für die Arteria stapediale, der während seines gesamten Verlaufs durch die Fußplatte von einer dicken Knochenmanschette umgeben ist, durchbohrt (Abb. 38).

Man findet den Stapes meist in der gleichen Position an den hinteren Lateralkanten des Parasphenoid vor, manchmal sogar wenn dieses während der Einbettung aus dem Verband der übrigen Schädelknochen herausgelöst worden ist (Abb. 34). Deshalb ist zu vermuten, daß der Stapes an dem etwas dorsalwärts umgebogenen Lateralrand des Parasphenoid, der möglicherweise die Fenestra ovalis ventral begrenzt, festgewachsen ist. Dieser Fall tritt bei Rhachitomen sehr häufig auf (u. a. bei *Eryops*, s. SAWIN 1941: 441; *Zatrachys*, s. LANGSTON 1953: 386; den Dissorophidae, s. DEMAR 1968: 1217).

Äußere Kiemen wurden selbst bei den größten Individuen der vorliegenden Art als Abdrücke nachgewiesen. Sie sind, im Gegensatz zu den büschelförmigen Kiemen der Urodelenlarven, lang und \pm fadenförmig (Abb. 23). Feine, büschelartige Fortsätze sind möglicherweise auch vorhanden und nur auf Grund ihrer Zartheit nicht erhalten.

Das Hyobranchialskelett besteht zum einen aus verknöcherten Partien der Copula, der Hypo- oder Ceratohyalia sowie der ersten und zweiten Hypobranchialia und zum anderen beiderseits aus sechs Reihen von Kiemenzähnen, die den knorpeligen Ceratobranchialia aufsitzen. — Median befindet sich die lange, schlanke Copula (Cop; Abb. 39), die vermutlich in Analogie zu den Urodelenlarven durch Verschmelzung der Basibranchialia mit dem Urohyale entstanden ist (SEVERZOV 1969: 680)⁵⁾. Anterolateral davon liegen paarige Hypo- oder Ceratohyalia, von denen lediglich der mittlere Teil als runder Knochenzylinder erhalten ist (Hh; Abb. 39).

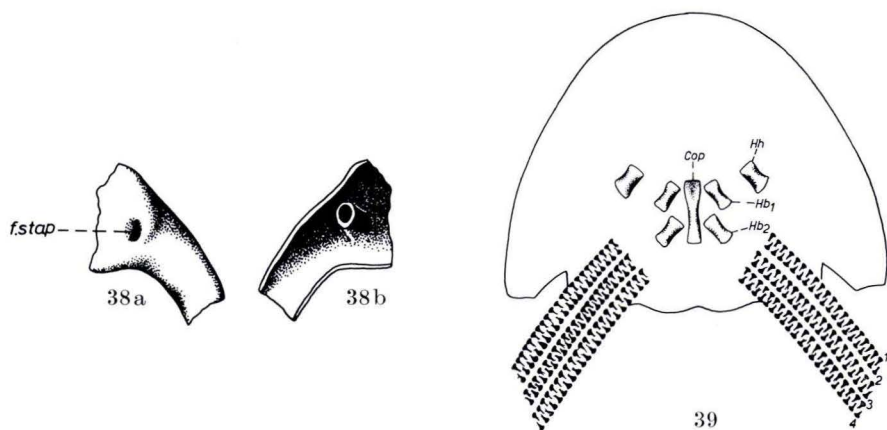


Abb. 38. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rechter Stapes. PIM - N 275. — a) Dorsalansicht; b) aufgebrochen. Beide Fig. $\times 14$.

Abb. 39. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes in Ventralansicht. $\times 3,3$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Posteromedial schließen sich die in ähnlicher Weise verknöcherten Hypobranchialia I und Hypobranchialia II an (Hb_1 und Hb_2 ; Abb. 39).

Die Kiemenzähne unterscheiden sich gestaltlich wesentlich von denen des *Micromelerpeton* und anderer Labyrinthodontier. Bisher wurden sie stets als einfache, kegelförmige Verknöcherungen dargestellt. Unter dem Mikroskop erkennt man aber, daß sie aus mehr oder minder runden, langen Knochenstäben bestehen, die an ihrer Basis etwas verdickt sein können und die an ihrer Spitze in zahlreiche feine Stacheln aufspalten. Diese Stacheln sind möglicherweise nur geringfügig verknöchert. Sie scheinen nämlich noch eine gewisse Elastizität zu besitzen; denn sie liegen bei ein und demselben Exemplar stellenweise dicht beisammen (Abb. 11b) und an anderer Stelle weit gespreizt (Abb. 11c). Diese Spreizung tritt vorwiegend dann auf, wenn die Kiemenzähne bei der Einbettung etwas in Unordnung geraten sind.

⁵⁾ Dagegen homologisiert JARVIK (1954: 26; 1963: 38) dieses Element der Urodelenlarven mit dem Urohyale der Crossopterygier.

Für die meisten Vertreter der Gattung *Branchiosaurus* scheint dieser Bauplan kennzeichnend zu sein. Außer bei der vorliegenden Art konnte ich ihn auch bei *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER (z. B. bei BSM – 1960 VXI 11, Abb. 11a) und bei *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* FRITSCH (z. B. bei Stücken von Kalna in der Univ. Prag) nachweisen. *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* aus dem Westfalium D von Nyraný hat dagegen diese Differenzierung der Kiemenzähne noch nicht erreicht.

Die oben beschriebenen Hyobranchial-Elemente wurden erstmalig von WATSON (1963: 552, Abb. 4) erkannt und mit heute nicht mehr gebräuchlichen Namen belegt. So bezeichnete WATSON die Copula als Basihyoid und das Hypo- oder Ceratohyale als Laterohyoid. Die gleichen Elemente wurden von MILNER (noch unveröffentlicht) und mir auch bei „*Branchiosaurus flagrifer*“, der wahrscheinlich mit der vorliegenden Art identisch ist, beobachtet. Andeutungen der Copula und der Hypobranchialia fand ich außerdem bei einem Exemplar von *Branchiosaurus (Protriton)? petrolei* aus dem Rotliegenden von Autun (Univ. Prag – A 1368) und bei *Branchiosaurus* sp. vom Humberg (S. 70). Bei den sehr zahlreichen, durch CREDNER (1881a, 1881b, 1886) gut untersuchten Stücken von *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER und *Branchierpeton amblystomus* (CREDNER) treten dagegen diese Elemente nicht auf, stattdessen können hier die knorpeligen Ceratobranchialia erhalten sein [ähnliches gilt für *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* FRITSCH, s. SPINAR 1950: Abb. 1].

Das Hyobranchialskelett des *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* stimmt überdies weitgehend mit dem der Urodelenlarven bzw. der neotenischen Urodelen (STADTMÜLLER 1936: Abb. 502 u. 504; SEVERZOV 1969: Abb. 2) überein. Es unterscheidet sich nur geringfügig durch die fehlende Verknöcherung der Ceratobranchialia von den Verhältnissen bei *Dvinosaurus* (BYSTROW 1938: Abb. 25; 1939: Abb. 5; 1947: Abb. 12). Das Hyobranchialskelett des *Gerrothorax* (s. NILSSON 1937: Abb. 1) weicht dagegen, soweit wir es kennen, von diesem Bauplan ab. Zwar sind die Verknöcherungen des Hyoidbogens und der Copula bislang nicht bekannt, jedoch ist sicher, daß neben den vier verknöcherten Ceratobranchialia gleichfalls vier Hypobranchialia entwickelt sind, entgegen der Reduktion auf zwei Hypobranchialia bei der vorliegenden Art, bei *Dvinosaurus* und bei den Urodelenlarven.

Der Unterkiefer ist leider niemals im Zusammenhang überliefert. Auf Grund seiner starken Krümmung und der schwachen Verwachsung der Einzelemente zerfällt er bei der Einbettung stets bis zu einem gewissen Grade. Dabei schieben sich die großen, sperrigen Knochen (Dentale, Angulare, Praearticularia) weitgehend über die kleineren Elemente, so daß jene im Fossilmaterial kaum sichtbar sind. Dies ist wohl auch der Grund dafür, daß man bisher über den Unterkiefer des *Branchiosaurus* trotz der Hunderte von untersuchten Exemplaren fast nichts wußte.

Leider kann dieser Mangel durch die vorliegende Studie nicht völlig behoben werden. Immerhin kennen wir nun aber gut die Gestalt des Dentale, Angulare und Praearticularia. Die Splenialia, das Supraangulare und das Articularia sind nur teilweise wiederzugeben. Sehr fraglich ist das Coronoid, und weiterhin unbekannt bleiben Intercoronoid und Praecoronoid. — Die in Abb. 40 wiedergegebene Rekonstruktionszeichnung ist also mit einigem Vorbehalt zu verwenden. Sie ist größtenteils

hypothetischer Natur und in manchen Einzelheiten gewiß noch verbesserungswürdig oder sogar falsch.

Die Skulpturierung der Unterkieferknochen entspricht der des Schädeldaches. Sie ist auf dem Dentale lediglich schwach, auf dem Angulare und Supraangulare dagegen stark entwickelt. Sinneslinienfurchen sind, wie auf dem Schädeldach, nicht ausgebildet.

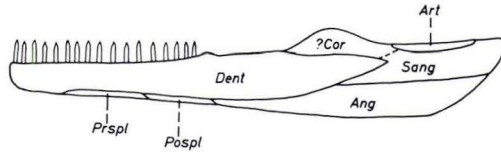


Abb. 40. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Unterkiefers in Lateralansicht. $\times 7,5$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

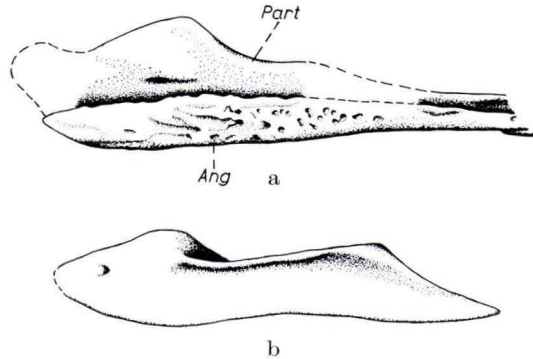


Abb. 41. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). a) Angulare und Praearticulare von der Labialseite. PIM - N 412. $\times 12$; b) Praearticulare von der Lingualseite. PIM - N 405. $\times 12$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Beschreibung der Einzelelemente (Abb. 40, 41): Dentale (Dent; Abb. 40) verhältnismäßig hoch und gedungen, überlagert hinten in starkem Maße das Angulare, Supraangulare und ?Coronoid. Lediglich etwas mehr als die Hälfte bis maximal zwei Drittel des Dorsalrandes werden von der Zahnleiste, die nach hinten etwas abgesetzt ist, eingenommen. Bezahnung konnte nicht in Einzelheiten studiert werden. Ein parasymphysiales Fangzahnpaar, von der Größe der Marginalzähne. — Splenialia (Prspl, Pospl; Abb. 40) schmal und ungefähr gleich lang. Anscheinend reicht das Praespleniale vorne nicht bis zur Symphyse.

Angulare (Ang; Abb. 40, 41a) auffallend niedrig und lang, sein medialer Anteil ist besonders schmal. — Supraangulare (Sang; Abb. 40) reicht weit nach vorne. Besitzt keinen eindeutigen Retroarticular-Fortsatz. Beteiligung an der Artikulationsfläche sehr ungewiß. — Articulare (Art; Abb. 40) möglicherweise als langovale Knochenscheibe vorhanden. — Coronoid (?Cor; Abb. 40) nicht sicher abzugrenzen. Scheint hinten flachen Coronoidfortsatz auszubilden; möglicherweise ist auch das Supraangulare an diesem Fortsatz beteiligt. — Intercoronoid und Praecoronoid nicht nachweisbar.

Praearticulare (Abb.41) als isolierter Knochen gut überliefert, sehr hoch, verdrängt weitgehend das Angulare von der Medialfläche, reicht auch weit nach vorne. Dorsalrand an der Begrenzung der Adductor-Grube wulstartig verdickt. Am Hinterende befindet sich bei einem Exemplar eine runde Vertiefung, die möglicherweise ein Foramen chordae tympani darstellt.

Leider sind gerade die für eine Systematik wichtigen Merkmale, wie Gestaltung des Retroarticular- und Coronoid-Fortsatzes sowie Anordnung und Bezahnung der Coronoiden nicht sicher zu erkennen.

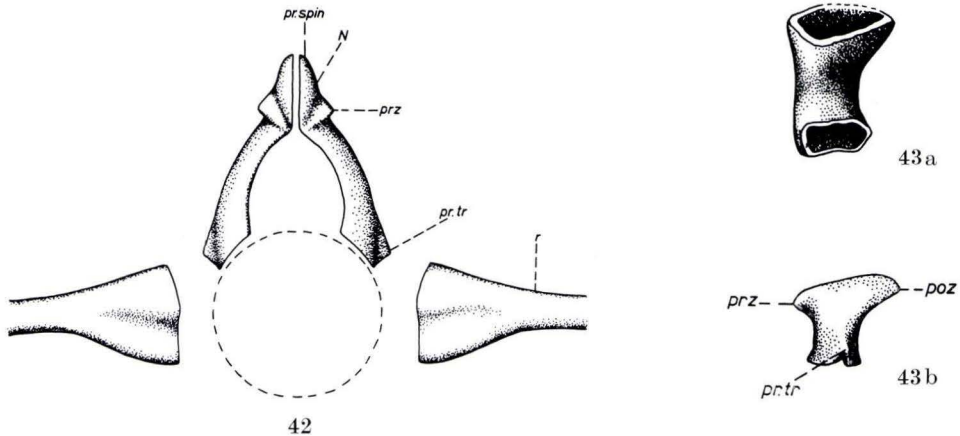


Abb.42. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Wirbelrekonstruktion in Vorderansicht. $\times 22$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Abb.43. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Neuralbogen. — a) von medial. PIM - N 279; b) von lateral. PIM - N 536. Beide Fig. $\times 15$.

Die Wirbel sind in dem von mir untersuchten, sehr umfangreichen Material stets nur mit ihren Neuralbögen verknöchert. Diese können in unterschiedlicher Lage und Position zueinander eingebettet sein, so daß bei oberflächlicher Betrachtung ihre Gestalt sehr variabel zu sein scheint und sogar ventrale Elemente vorgetauscht werden. Auf die darauf basierenden Wirbelrekonstruktionen und -theorien einzelner Autoren wird später noch eingegangen werden (S. 101).

Beschreibung der Einzelemente (Abb.42—44): Neuralbogen (N; Abb.42,43) besteht aus paarigen, leicht gebogenen Knochen, die an beiden Enden offen sind und sich in Knorpel fortsetzen. Im mittleren Teil schmal, am Dorsalende zu markanten Prae- und Postzygapophysen (prz, poz; Abb.43) erweitert. Dornfortsatz in der Regel nur als seichte Erhebung zwischen den Zygapophysen angedeutet (pr. spin; Abb.43).

Transversalfortsatz (pr. tr; Abb.43b) durch laterale Aufbiegung des Ventralrandes gebildet. Außenfläche des Neuralbogens mehr oder weniger glatt. Innenfläche lediglich bei adulten Individuen mit glattem perichondralem Knochen bedeckt. Bei juvenilen Exemplaren beschränkt sich diese Knochenlage auf den Vorder- und Hinterrand; der dazwischenliegende Raum ist weitgehend knorpelig, so daß der unterlagernde, poröse, enchondrale Knochen sichtbar ist.

Rippen (r; Abb.42, 23) kurz und gerade, nur die vordersten Thorakalrippen sind gelegentlich etwas nach unten umgebogen. Distales Ende bei den vorderen Rippen verdickt, bei den kurzen Rippen im hinteren Körperbereich dagegen zugespitzt. Proximales Ende stets verbreitert; manchmal ist durch eine Längsfurche ein möglicherweise zweiteiliger, knorpeliger Gelenkkopf angedeutet.

Atlas und Axis (Atl, Ax; Abb.44) nicht mit letzter Sicherheit bestimmbar. Der als Atlas gedeutete Neuralbogen ist beträchtlich schlanker und etwas kürzer als die folgenden Bögen. Seine Postzygapophysen sind schwächer entwickelt als normal, ebenso die Praezygapophysen, die auch fehlen können (Abb.44b). Axis in Breite, Höhe und Form nur geringfügig von den folgenden Wirbeln unterschieden. Rippen fehlen normalerweise beiden Wirbeln; lediglich bei einem Exemplar (PIM - N 229) kurze, rudimentäre Rippenstümpfe am Axis. Vor dem Atlas kleinere, paarige Knochen, die dorsal schmal und ventral verbreitert sind, stellen möglicherweise einen Proatlas dar (?prat; Abb.44).

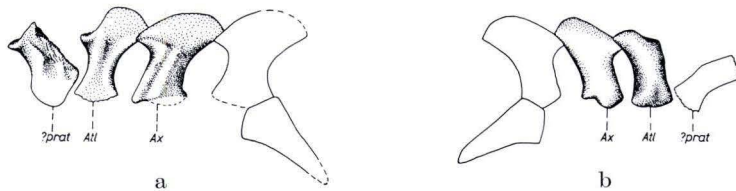


Abb. 44. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Atlas-Axis-Komplexes in Lateralansicht. — a) SDM - 4; b) PIM - N 122. Beide Fig. $\times 9,5$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

20—21 Praesakralwirbel, am stärksten im mittleren Rumpfbereich entwickelt, nach hinten kontinuierlich kleiner werdend. Bei den Rippen sind dagegen die zweite und dritte (am vierten und fünften Wirbel) am längsten, alle folgenden nehmen an Länge ab (Abb. 23). — Sakralwirbel völlig normal, nicht größer oder kleiner als benachbarte Wirbel. Sakralrippe jedoch länger und doppelt so breit wie die folgenden Caudalrippen (Abb. 23). — Bis zu 18 Caudalwirbel, ohne Hämalbögen; nehmen ab viertem oder fünftem Wirbel nach hinten rasch an Größe ab. Caudalrippen weniger differenziert als bei *Micromelerpeton*: Die erste ist am längsten, aber bereits deutlich kürzer als die Sakralrippe, die zweite und dritte sind nur wenig kleiner, alle folgenden sind schon relativ kurz (Abb. 23).

Die Wirbelsäule ist also durch einen einfachen, generalisierten Bau gekennzeichnet. Am interessantesten, wenn auch nicht völlig geklärt, ist der Atlas-Axis-Komplex. Drei Wirbelelemente (Neuralbögen), die normalerweise keine Rippen tragen, gehören diesem Bereich an: ein hinteres, \pm normal ausgebildetes, ein mittleres, deutlich verkürztes und ein vorderes, das sowohl in seiner Gestalt als auch in seiner Ausrichtung erheblich von den anderen abweicht. Dieser vorderste Knochen könnte seiner Form nach einem Atlas entsprechen. Er ist aber nicht, wie etwa bei *Eryops*, nach hinten geneigt, um den Axis dorsolateral zu umfassen (EVANS 1939: 42, Abb. 5), sondern er ist nach vorne gerichtet, entsprechend einem Proatlas. Für einen Proatlas ist er aber erstaunlich groß. Auch ist nicht gesichert, ob er überhaupt zur Wirbelsäule gehört. Es könnte sich nämlich auch um die teilweise verknöcherten Exoccipitalia handeln (WHITTARD 1930: 504; WATSON 1963: 552). Gegen diese Deutung spricht wiederum, daß, wenn bei einzelnen Individuen der Körper (somit auch die Wirbel) in Seitenlage überliefert ist, und der Schädel um 90°

gedreht auf der Dorsal- oder Ventralseite liegt, diese Elemente stets nach den Wirbeln (also in Seitenlage) und nicht nach dem Schädel (also nicht in Dorsalansicht) ausgerichtet sind.

Der Schultergürtel ist sehr schlank. Bis auf die Interclavicula ist er für die systematische Beurteilung dieser Art, wie auch der gesamten Gattung, von geringer Bedeutung.

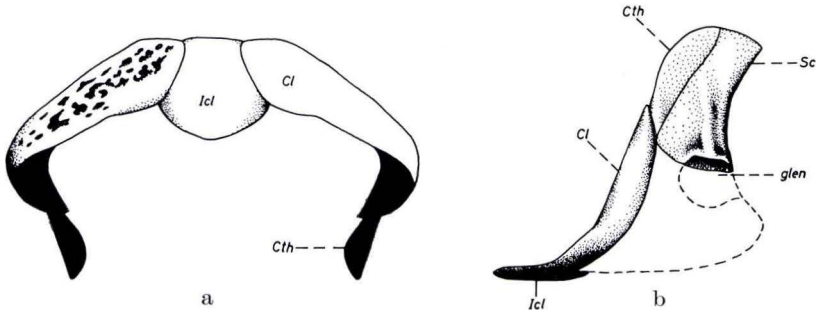


Abb. 45. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Schultergürtels. $\times 8,5$. — a) Ventralansicht; b) Seitenansicht. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

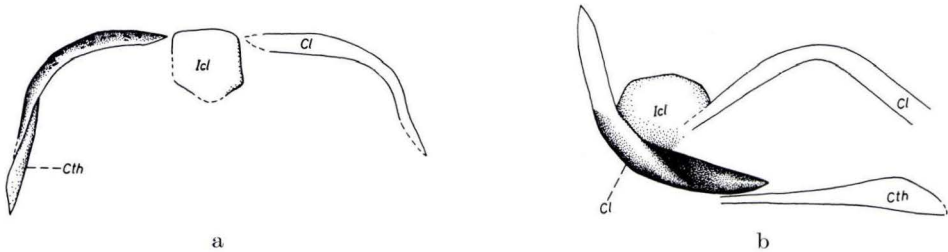


Abb. 46. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Schultergürtелеlemente in Ventralansicht. $\times 9$. — a) PIM - N 510; b) PIM - N 539. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Beschreibung der Einzelelemente (Abb. 45—47): Interclavicula (Icl; Abb. 45, 46) verknöchert während der Ontogenese erst spät. Bildet dünne Knochenlamelle, deren Umriß wegen ihrer Zartheit oft nicht festzustellen ist. Bei adulten Tieren rund bis fünfeckig, hinten etwas breiter als vorne, ohne Skulpturierung. Keine Zerschlitzung des Vorderrandes. — Clavicula (Cl; Abb. 45, 46) wie bei *Micromelerpeton* gebaut, aber schmaler, überlappt die Interclavicula nur geringfügig. Basalplatte ähnlich wie die Schädeldeckknochen mit unregelmäßigen Gruben und längsgerichteten Furchen ornamentiert. Processus praescapularis außen glatt, lediglich bei einem Exemplar (PIM - N 541) schwach längsgerieft.

Cleithrum (Cth; Abb. 45b, 47a + b) wie bei *Micromelerpeton* gestaltet, überdeckt hinten geringfügig das Scapulocoracoid. — Scapulocoracoid (sc; Abb. 45b, 47c + d) ungefähr halbmondförmig; dünner, konvexer Vorderrand, der in Knorpel übergeht und vom Cleithrum überlagert wird; verdickter, konkaver Hinterrand. Dicht vor dem Hinterrand liegt eine vertikal verlaufende Leiste. Diese hebt sich ventralwärts stärker heraus

und geht in einen kräftigen, vorwiegend knorpeligen Vorsprung über, der seinerseits den Dorsalteil der Fossa glenoidalis (glen; Abb.47c + d) bildet. Foramen supraglenoidalis nicht sicher nachweisbar, liegt möglicherweise, wie bei adulten Individuen von *Benthosuchus sushkini* (s. BYSTROW & EFREMOV 1940: Abb.47), in der knorpeligen Umgebung der Fossa glenoidalis.

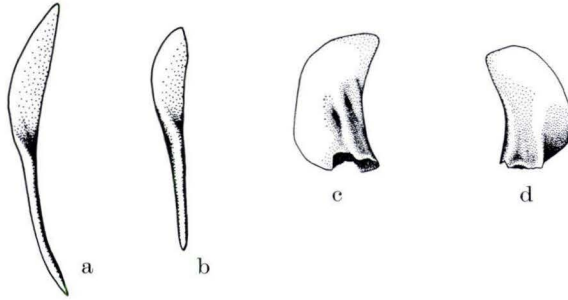


Abb.47. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). a) Cleithrum. PIM - N 445; b) Cleithrum. PIM - N 439; c) Scapulocoracoid. PIM - N 437; d) Scapulocoracoid. PIM - N 423. Alle Fig. $\times 8,5$.

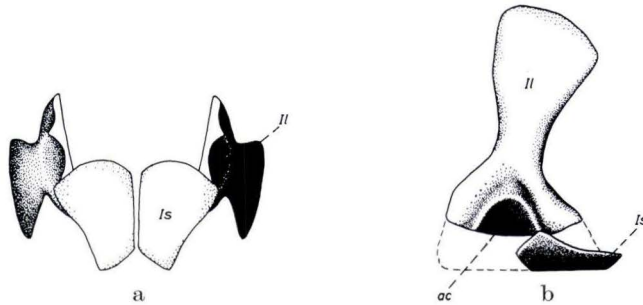


Abb.48. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion des Beckens. $\times 8,5$. — a) Ventralansicht; b) Seitenansicht. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Im Bau des Beckens unterscheidet sich die vorliegende Art noch weniger von *Micromelerpeton credneri* als im Schultergürtel. Die stärksten Abweichungen weist das Ilium auf.

Beschreibung der Einzelelemente (Abb.48—50): Ilium (II; Abb.49, 50) nur geringfügig nach hinten geneigt. Dorsal fast so stark verbreitert wie ventral. Dorsalteil sehr flach und schwach nach außen gewölbt, steht auf der Innenfläche mit der Sakralrippe in Verbindung — Rauigkeiten zum Ansatz von Ligamenten sind infolge der Kleinheit dieser Art nicht erkennbar. Ventralteil ein wenig nach innen gewölbt, bildet auf der Außenseite die obere Hälfte des Acetabulum (ac; Abb.49). Gelenkpfanne knorpelig, wird von markanter Leiste umrahmt, die nach vorne und hinten abflacht. Ventrale Hälfte des Acetabulum liegt teils in der knorpeligen Region des Ischium und teils in dem gänzlich knorpeligen Pubis.

Ischium (Is; Abb. 48a, 50) lediglich in seinem ventralen Anteil, der horizontal liegenden Puboischium-Platte, verknöchert. Bei Jugendformen länglich oval, bei Adulten vier-eckig, vorne wesentlich breiter als hinten. Verknöcherung setzt ontogenetisch früher ein als bei *Micromelerpeton credneri*, obwohl letzterer grundsätzlich stärker verknöchert ist.

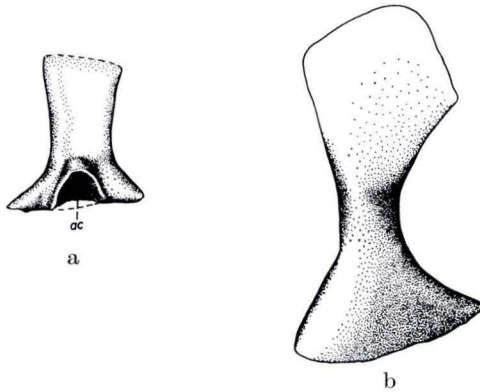


Abb. 49. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Ilium. $\times 8,5$. — a) juveniles Individuum PIM - N 278; b) sehr altes Individuum PIM - N 285.

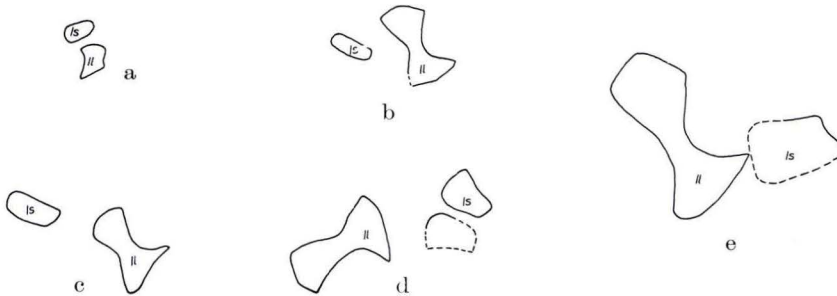


Abb. 50. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Ontogenetische Entwicklung von Ilium und Ischium. $\times 4,2$. — a) PIM - N 438; b) PIM - N 405; c) PIM - N 267; d) PIM - N 406; e) PIM - N 285.

Das Gliedmaßenskelett ist bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* schwächer entwickelt und schlanker als bei *Micromelerpeton credneri*. Wie bei letzterem sind nur wenige aufschlußreiche Einzelheiten zu erkennen.

Beschreibung der Einzelknochen (Abb. 51, 52): Vorderextremität kürzer als Hinterextremität. Humerus (Hum; Abb. 51) folglich kürzer und breiter als Femur. An beiden Enden, proximal stärker als distal, verbreitert und abgeflacht. Beide Flächen stehen in etwa rechtwinklig zueinander. Bei adulten Tieren entsteht eine Crista pectoralis. — Radius (Ra; Abb. 51) beträchtlich länger als Ulna (Ul; Abb. 51), aber gleichstark. Beide Knochen sind an den Enden etwas verbreitert, die Ulna proximal etwas mehr als distal. Olecranon unverknöchert.

Vier Finger mit der Phalangenzahl 2-2-3-3, selten 2-2-3-2. Der dritte Finger ist am längsten, der erste am kürzesten, dagegen ist das zweite und das dritte Metacarpale am größten und das vierte am kleinsten (Abb. 51). Endphalangen schlank, zugespitzt und oft an der Spitze ein wenig verdickt.

Femur (Fem; Abb. 52) lang und schmal. Gelenkköpfe wenig verknöchert, geringfügig verbreitert und abgeflacht. — Tibia (Ti; Abb. 52) länger und schlanker als Fibula (Fi; Abb. 52), am proximalen Ende ungewöhnlich stark verbreitert, distal dagegen kaum. Fibula beiderseits etwa gleichmäßig verbreitert.

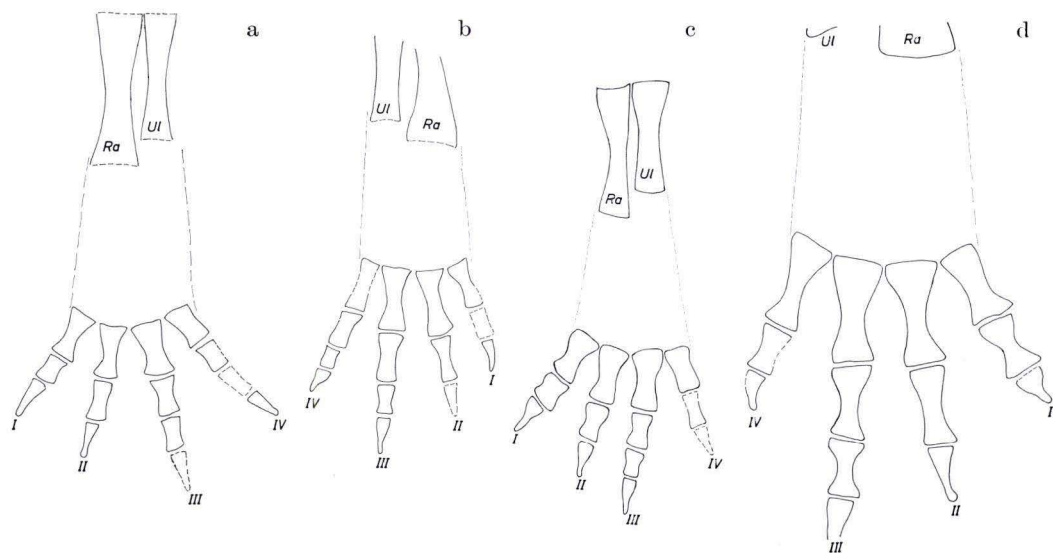


Abb. 51. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Vorderextremität. $\times 9$. — a) PIM - N 229; b) PIM - N 287; c) PIM - N 439; d) PIM - N 285. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Fünf Zehen mit der Phalangenzahl 2-2-3-4-3. Die vierte Zehe ist am längsten, die erste am kürzesten; unter den Metatarsalia ist das dritte, manchmal auch das vierte am größten und das erste am kleinsten (Abb. 52). Endphalangen besitzen die gleiche Gestalt wie an der Vorderextremität.

Nahezu der gesamte Körper ist mit Schuppen, die schon in relativ frühen Entwicklungsstadien erscheinen, bedeckt. Sie sind dünner und zarter als bei *Micro-melerpeton* und deshalb im Gestein meistens kaum zu erkennen. Auf der Ventralseite sind sie besonders dünn und von breit ovaler Gestalt. Mitunter lassen sie eine schwache Längsstreifung erkennen, die von konzentrischen Anwachsringen überprägt wird. Auf der Dorsalseite sind sie dicker, etwas größer und gerundet rechteckig. Außerdem überlappen sie sich in weit geringerem Maße als ventral. Die Längsstreifung ist hier kaum zu sehen, stattdessen sind die konzentrischen Skulptur-elemente stärker ausgeprägt (Abb. 53).

Obwohl diese Schuppen bis zu einem gewissen Maße bereits reduziert sind, verkörpern sie doch den normalen Schuppentyp der Labyrinthodontier, wie er am besten von *Trimerorhachis* bekannt ist (COLBERT 1955). Dieser ist nämlich charakterisiert

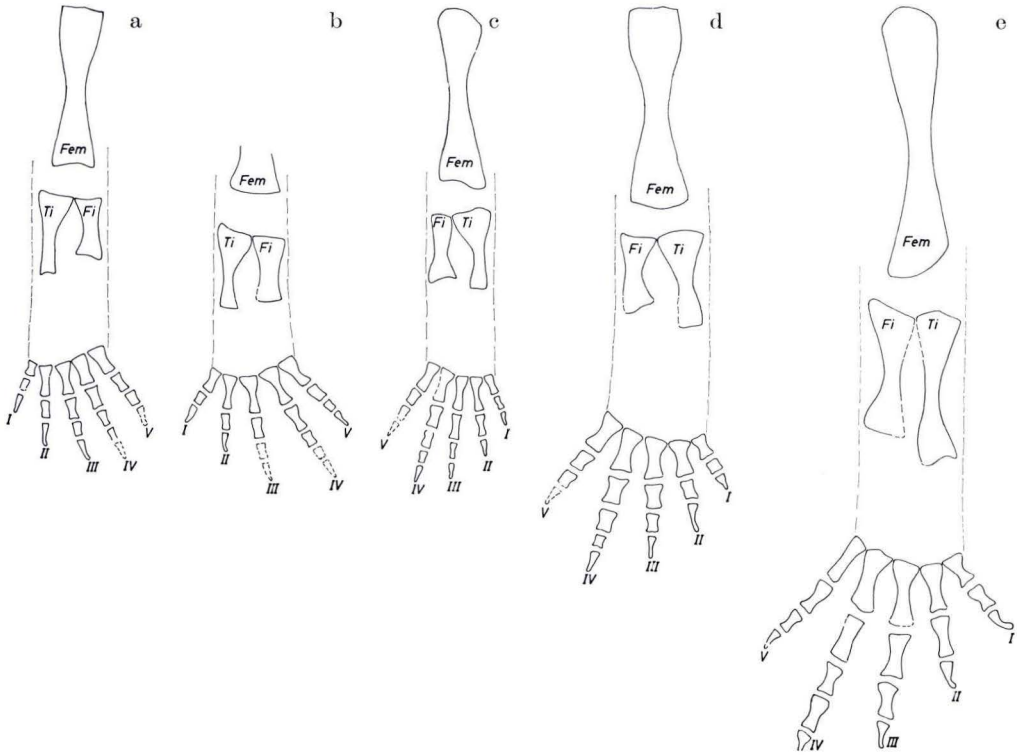


Abb. 52. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Hinterextremität. $\times 4,5$. — a) PIM - N 156; b) PIM - N 441; c) PIM - N 214; d) PIM - N 155; e) PIM - N 285. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.



Abb. 53. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY). Dorsale Schuppen. $\times 50$. — a) PIM - N 761; b) PIM - N 752.

durch eine verhältnismäßig dicke basale Schicht mit konzentrischen Anwachs-
linien und eine dünne Oberschicht mit feiner Längsstreifung.

Leider sind die Vergleichsmöglichkeiten mit anderen *Branchiosaurus*-Arten gering. Bei einigen Individuen von *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* FRITSCH (im Nationalmuseum Prag) beobachtete ich ventrale Schuppen, die sehr in die Breite gezogen sind, und deren Hinterrand wie bei *Micromelerpeton* verdickt ist. Sie sind meistens glatt und besitzen nur selten feine, konzentrische Anwachs-
linien. Darin erinnern sie an die Ventralschuppen der Gephyrostegoidea (CARROLL 1970: 285) und anderer Formen. — Bei *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER scheinen sie zu schwach verknöchert und bei *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY) sowie „*Branchiosaurus flagrifex*“ WHITTARD zu schlecht erhalten zu sein, um Einzelheiten erkennen zu lassen.

Beziehungen :

Die hier beschriebene Form ist auf Grund zahlreicher Merkmale mit zwei Arten der Gattung *Branchiosaurus*, *Br. (Protriton) petrolei* und *Br. (Protriton) gracilis*, sehr nahe verwandt.

Branchiosaurus (Protriton) petrolei aus dem Unterperm des Beckens von Autun ist leider nur unzureichend bekannt. Die Originalbeschreibungen durch GAUDRY (1875, 1888) und THEVENIN (1906, 1910) sagen wenig über den wichtigen Schädelbau aus. Lediglich HEYLER (1957) liefert Abbildungen und Kurzbeschreibungen zahlreicher Individuen, ohne aber die Typen festzulegen. Aus den vielen Tafelfiguren bei HEYLER (1957: Taf. 1—3, 5: 3 + 4, 6—9, 11) ist zu entnehmen, daß bei Autun eine kleinwüchsige *Branchiosaurus*-Art, die in ihrer Anatomie eine für Branchiosaurier normale Variationsbreite aufzuweisen scheint und die wahrscheinlich mit *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* identisch ist, besonders häufig auftritt. Leider konnte ich dieses Material nicht selbst studieren, so daß ich auf die oben genannten Abbildungen und Beschreibungen angewiesen bin. Diese zeigen in allen erkennbaren Merkmalen weitgehende Übereinstimmungen mit *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Beispielsweise ist auf die Gestalt des Parietale, Supratemporale, Postfrontale, Postorbitale, Squamosum, Vomer, Palatinum, Pterygoid, Parasphenoid und des Schultergürtels sowie die Zahl der Praesakralwirbel hinzuweisen. Besonders auffällig ist die übereinstimmende Variationsbreite im Verlauf der Arteria carotis interna und in der Lage ihrer Foramina auf dem Parasphenoid.

Ich möchte aber vorerst die beiden Formen nicht zu einer Art vereinigen, weil:
a) die Typen des *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* nicht genau untersucht sind,
b) *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* in vielen Einzelheiten (Postparietale, Tabulare, Jugale, Ectopterygoid, Kiemenzähne, Hyobranchialskelett u.a.) noch unerforscht ist.

Zur Zeit werden die französischen Branchiosaurier, wie auch ihre thüringischen, sächsischen und böhmischen Verwandten, von A. MILNER (Leeds) bearbeitet, so daß in nächster Zukunft mit einer Klärung vieler noch offener Fragen zu rechnen ist. Herrn MILNER verdanke ich auch den Hinweis, daß der in Thüringen (Friedrichroda) vorkommende *Branchiosaurus flagrifex* WHITTARD mit der vorliegenden Art und wahrscheinlich auch mit *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY) identisch ist,

wovon ich mich an Hand eines recht umfangreichen Fossilmaterials überzeugen konnte. MILNER glaubt weiterhin, daß selbst *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER aus dem Rotliegenden von Niederhäßlich b. Dresden unter die Synonymie von *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* fällt (MILNER schriftl. Mitt.). Nachdem ich zahlreiche Exemplare dieser Art aus den Sammlungen in Darmstadt, Frankfurt a.M., Marburg, München, London, Cambridge und New York gesehen habe, möchte ich mich dieser Meinung nicht vollständig anschließen. *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* stimmt mit *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* im Bau des Schädeldaches, des Gaumens, der Kiemenzähne, des Schultergürtels, des Beckens und der Zahl der Praesakralwirbel weitgehend überein. Dagegen scheinen im Hyobranchialskelett Unterschiede zu bestehen, die allerdings durch verschiedenartige Erhaltung bedingt sein könnten. *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* scheint nämlich nach CREDNER's Beschreibungen (1881a, 1886) und nach eigenen Beobachtungen keine verknöcherten Hyobranchialelemente (außer den Kiemenzähnen) zu besitzen, — die von CREDNER als Hypobranchialia gedeuteten Elemente sind in Wirklichkeit Verknöcherungen des Stapes. Stattdessen sind bei dieser Art gelegentlich Spuren der knorpeligen Ceratobranchialia zu beobachten (CREDNER 1886: Taf. 17: 17, 23, 31), die bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* fehlen. Auch scheint die Form des Postparietale und Tabulare bei beiden Arten etwas verschieden zu sein. Diese Unterschiede sind an sich von geringer Bedeutung, sie könnten aber erste Hinweise auf eine Trennung in zwei verschiedene Arten oder Unterarten geben. Auch in diesem Falle werden hoffentlich MILNER's Untersuchungen bald eine Klärung bringen.

Schließlich ist noch *Melanerpeton pusillum* FRITSCH aus dem Unterperm von Nordböhmen (Broumov, Kalna) zu erwähnen. Bereits SPINAR (1950) erkannte die Ähnlichkeit dieser Art mit den Branchiosauriern. Nach kurzem Studium des Originalmaterials im Nationalmuseum Prag sowie weiterer, noch unbearbeiteter Stücke von Kalna, die mir Herr SPINAR freundlicherweise zur Begutachtung vorlegte, komme ich zu folgendem provisorischem Ergebnis: Vermutlich ist *Melanerpeton pusillum* identisch mit *Branchiosaurus umbrosus* FRITSCH. Sicherlich gehört diese Art der Gattung *Branchiosaurus* an. Besonders enge Beziehungen bestehen zu *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* — s. Form des Maxillare, Jugale, Postfrontale, Postorbitale, Palatinum, Ectopterygoid, Pterygoid, Parasphenoid, sowie des Hinterhauptes, des Schultergürtels und des Beckens, Zahl der Praesakralwirbel. An Unterschieden läßt sich nur die Andeutung knorpeliger Ceratobranchialia bei *Melanerpeton pusillum* anführen (SPINAR 1950: Abb.1). Allerdings ist zu berücksichtigen, daß die Erhaltung dieses böhmischen Branchiosauriers relativ schlecht ist, so daß viele anatomische Einzelheiten noch unbekannt sind. Deshalb halte ich es vorerst für das Beste, sie unter dem Namen *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* (FRITSCH) zu führen.

Es zeigt sich also, daß mehrere Formen aus verschiedenen Fundgebieten mit der vorliegenden Art weitgehend übereinstimmen. Vermutlich gehören der Odernheimer *Branchiosaurus* sowie *Branchiosaurus flagrifer* WHITTARD und *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY) zu ein und derselben Art, während *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER und *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* (FRITSCH) von dieser ein wenig abzuweichen scheinen. Die Unterschiede zu dem Formenkreis um *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* FRITSCH (*Branchiosaurus sala-*

mandroides von Nyraný, „*Branchiosaurus fayoli*“ THEVENIN von Commentry) sind dagegen deutlich. Sie betreffen die Form des Maxillare und Postfrontale, den Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale, sowie den Bau der Kiemenzähne, der Interclavicula und der Schuppen.

2.2.2. *Branchiosaurus caducus* AMMON 1889

(Taf. 2: 2)

1889 *Branchiosaurus caducus* n. sp.—AMMON, Die permischen Amphibien . . . : 80–84, Taf. 4: 1, 5: 9 + 10.

1926 *Branchiosaurus caducus* v. AMMON.—BULMAN & WHITTARD, On *Branchiosaurus*: 558.

1947 *Branchiosaurus caducus*.—ROMER, Review of the labyrinthodontia: 138.

Holotypus: Das einzige von dieser Art existierende Exemplar BSM – 1929 XI 120.

Locus typicus: Pfarrwald bei Heimkirchen/Rheinpfalz.

Stratum typicum: Top der Odernheimer Schichten (= Mittlere Lebacher Schichten, Unter-Rotliegendes).

Bemerkungen: Von dieser Art liegt leider lediglich der recht fragmentäre Holotypus, bestehend aus der mittleren Partie des Schädeldaches und einem Teil der Wirbelsäule, vor. AMMON stellte diese Art nur provisorisch auf, weil er glaubte, daß es sich um die Jugendform eines großen Rhachitomen handelt und daß der Name bald eingezogen würde. Gegen andere Labyrinthodontia und besonders gegen die damals bekannten *Branchiosaurus*-Arten grenzte er sein Fossil in erster Linie mit Hilfe der merkwürdigen Skulpturierung ab. Dieses Merkmal besitzt aber geringen systematischen Wert, weil es erheblichen ontogenetischen Veränderungen unterworfen ist (S. 43).

Beschreibung:

Lediglich der posteromediane Teil des Schädeldaches mit den Frontalia, Parietalia, Postparietalia, Tabularia, Supratemporalia und Postfrontalia ist erhalten. Er mißt von der Hinterkante bis zum Vorderrand der Frontalia ca. 14 mm. Demnach dürfte der Gesamtschädel eine Länge von schätzungsweise 17 mm oder mehr haben. Seine Breite zwischen den Außenrändern der Supratemporalia beträgt 15 mm.

Entsprechend den Umrissen der Frontalia und Postfrontalia scheinen die Augenöffnungen verhältnismäßig klein zu sein. — Auffällig ist die Skulpturierung der Schädelelemente. Im zentralen Bereich der einzelnen Knochen sind die ehemals vorhandenen Poren größtenteils durch niedrige, fladenförmige Wülste, die sich unregelmäßig überlagern, verdeckt. Die bei anderen *Branchiosaurus*-Arten radial vom Zentrum ausgehenden Furchen fehlen. An ihrer Stelle sind unregelmäßig angeordnete, enge Rinnen vorhanden, die, von vereinzelt Einkerbungen des Knochenrandes ausgehend, zum Zentrum verlaufen und dort verflachen (Taf. 2: 2).

Möglicherweise liegt hier eine Altersentwicklung der bei *Branchiosaurus (Protriton)* cf. *petrolei* festgestellten larvalen Ornamentierung (S. 43) vor. Ihre Entstehung wäre, vergleichbar der bei *Micromelerpeton credneri* beobachteten Entwicklung

(S. 17), folgendermaßen zu denken: Anfänglich existieren auf der gesamten Knochenoberfläche nur relativ große Poren als Öffnungen von Kanälen für Gefäße oder Nervenendigungen, die die Versorgung der Haut unterhalten. Diese Foramina öffnen sich in den zentralen Partien dorsalwärts, in den randlichen Bezirken schräg nach außen. Nach BYSTROW (1935) ist eine solche Ausbildung typisch für die Larven sämtlicher Labyrinthodontier.

In einer nächsten Entwicklungsphase bilden sich, von den Foramina ausgehend, radial nach außen gerichtete Furchen heraus, die bei einzelnen Arten von *Branchiosaurus* [*Br. (Protriton) cf. petrolei*, *Br. dracyi* MILNER, in press, s. HEYLER 1957: Taf. 5: 1] einen sehr unregelmäßigen Verlauf nehmen. — Schließlich werden diese Furchen von den Knochenzentren aus durch sich gegenseitig überlagernde Höcker überdeckt.

Schwer zu erklären ist die bei dem vorliegenden Stück sehr ausgeprägte randliche Einkerbung und Auslappung der Knochen. Leider reicht unser Material nicht aus, um festzustellen, ob es sich dabei um ein Artmerkmal oder um eine individuelle Sonderausbildung, wie wir sie in einigen Fällen für *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* belegen können (S. 47, Abb. 29 b), handelt.

Beschreibung der Einzelknochen: Frontale (Fr; Taf. 2: 2) verhältnismäßig kurz und breit, am Orbitalrand etwas verdickt. Unregelmäßige, teils gezackte Mediannaht, wie sie von keiner anderen Art bekannt ist. — Parietale (Par; Taf. 2: 2) mit ungewöhnlich irregulärem, asymmetrischem Umriß, sehr kurz und breit. Pinealforamen liegt relativ weit hinter dem Orbita-Hinterrand. — Postparietale (Ppar; Taf. 2: 2) kurz, nur wenig länger als das Tabulare. Am Hinterrand sind weder eine Hinterhauptfurchen noch Occipitalflansche zu erkennen, möglicherweise eine Folge mangelnder Erhaltung. — Tabulare (Tab.; Taf. 2: 2) mit kurzem, aber deutlich abgesetzten, spitzen Tabularhorn. Vom Parietale verhältnismäßig weit entfernt. — Supratemporale (St; Taf. 2: 2) in seiner Gestalt sehr ähnlich *Br. (Protriton) cf. petrolei*. — Postfrontale (Ptf; Taf. 2: 2) merklich verbreitert, vom Praefrontale getrennt.

Wirbelsäule mit den 15 vordersten Wirbeln, aber ohne die Schultergürtelknochen erhalten. Die beiden ersten Wirbel ohne Rippen. Soweit erkennbar, sind nur die Neuralbögen verknöchert. Dornfortsätze lediglich angedeutet, Zygapophysen kräftig und lang. Posteroventralrand der Neuralbögen zu einem kurzen Transversalprozeß aufgebogen.

Beziehungen:

Branchiosaurus caducus AMMON zeigt in seinen bisher bekannten Merkmalen deutliche Anklänge an *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Zu verweisen wäre auf den fehlenden Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale und die Gestalt des Parietale und Supratemporale. Die meisten differierenden Merkmale sind möglicherweise durch die unterschiedliche Größe zu erklären; denn *Br. caducus* kommt in seiner Schädellänge auf ca. 17 mm, *Br. cf. petrolei* dagegen auf maximal 12 mm. Als allometrisch bedingt könnte man deuten: die unterschiedliche Schädelkulpturierung, eine Verkleinerung der Orbita, eine Verkürzung des Frontale, eine Verbreiterung des Postfrontale und eine Rückwärtsverlagerung des Pinealforamen. Aus der statistischen Untersuchung einzelner Schädelmaße (S. 89, Abb. 67 + 68) wird ersichtlich, daß die Werte für die Hinterhauptbreite, Hinterhauptlänge, Länge des Frontale und des Parietale sich verhältnismäßig gut in die voraussichtliche allometrische Entwicklung des *Br. cf. petrolei* einfügen. Die Maße für die Interorbitalweite und für

die Länge des Postparietale weichen stärker ab, bleiben aber innerhalb der Fehlergrenze des *Br. cf. petrolei*.

Vorerst noch schwer zu erklären sind aber folgende Tatsachen:

a) Bei keiner *Branchiosaurus*-Art ist eine Verbreiterung des vorderen Postfrontal-Abschnittes zu verzeichnen, auch deutet sich eine vergleichbare Tendenz nicht in der ontogenetischen Entwicklung des *Br. cf. petrolei* an.

b) Eine gewisse Rückwärtsverlagerung des Pinealforamen ist bei der ontogenetischen Entwicklung aller Branchiosaurier zu beobachten. Allerdings tritt dieses Foramen bei keiner Art, auch nicht bei sehr großen Individuen von *Micromelerpeton credneri*, *Branchierpeton amblystomus* oder *Leptorophus tener*, in so weit zurückliegender Position wie bei *Br. caducus* auf.

Da also zwischen *Branchiosaurus caducus* und *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* möglicherweise einzelne Unterschiede bestehen, und da *Branchiosaurus caducus* nur bruchstückhaft überliefert ist, möchte ich vorerst beide Arten nicht vereinigen, um Verwirrungen zu vermeiden. Es bleibt zu hoffen, daß durch neue Funde die bestehenden Unklarheiten beseitigt werden können.

2.2.3. *Branchiosaurus* sp. vom Humberg

(Abb. 54 u. 55)

Fundort: Südhang des Humberges bei Odernheim/Glan.

Fundhorizont: Dunkelgraue, feinlaminierte Tonsteine im höchsten Teil der Odernheimer Schichten (= Mittlere Lebacher Gruppe, Unter-Rotliegendes, Unterperm).

Material: Es liegen insgesamt 13 Exemplare vor, die von Herrn Dr. FICKEIS (Odernheim) gesammelt und dem Paläontologischen Institut Mainz übergeben wurden. Sie werden dort unter folgenden Inventarnummern aufbewahrt: PIM - N 217, N 250, N 251, N 270-N 273, N 298, N 299.

Bemerkungen: Von dieser Form, deren Fundstelle heute nicht mehr zugänglich ist, existieren leider nur drei adulte Exemplare und eine Anzahl kleiner Larven. Die Erhaltung dieser wenigen Stücke gestattet vorerst keine eindeutige Zuweisung zu einer der bekannten Branchiosaurier-Arten.

Beschreibung der adulten Individuen:

Diese drei Exemplare schwanken in ihrer Schädellänge zwischen 15 und 17 mm. Es fehlen also Formen, die größtmäßig direkt mit *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (Schädellänge: 4-12 mm) verglichen werden können.

Die in manchen Punkten noch unsichere Rekonstruktion des Schädeldaches läßt folgende typische *Branchiosaurus*-Merkmale erkennen: sehr große Orbita, weiter Ohrschlitz, kurze Schnauzenregion, verkürzte Postorbitalregion, kleines, dreieckiges Jugale, niedriges und sehr breites Postorbitale, breites Parietale und Supratemporale (Abb. 54). — Die Unterschiede zu ausgewachsenen Exemplaren von *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* sind relativ unbedeutend und betreffen in erster Linie die Proportionierung einzelner Elemente. Am auffälligsten ist die

lange, schlanke Gestalt des Frontale; auch das Nasale ist etwas länger als bei der vorgenannten Art, während das Parietale keine Abweichungen zeigt. Außerdem ist das Postfrontale nicht gleichbleibend breit wie bei *Branchiosaurus (Protriton)* cf. *petrolei*, sondern hinten posteromedialwärts verbreitert.

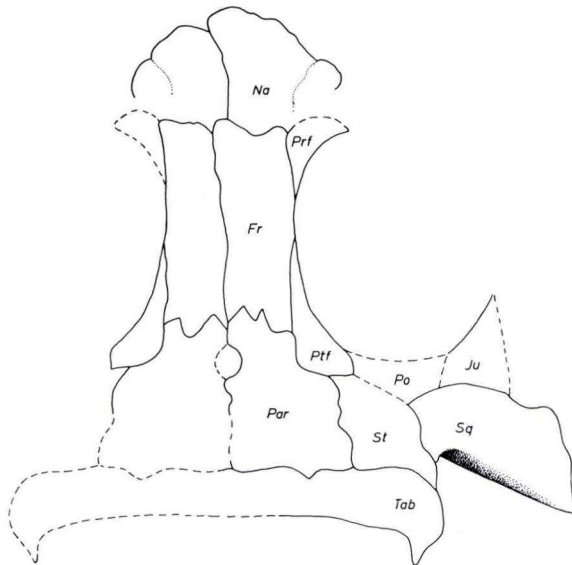


Abb. 54. *Branchiosaurus* sp. vom Humberg. Rekonstruktion des Schädeldaches in Dorsalansicht. $\times 5,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

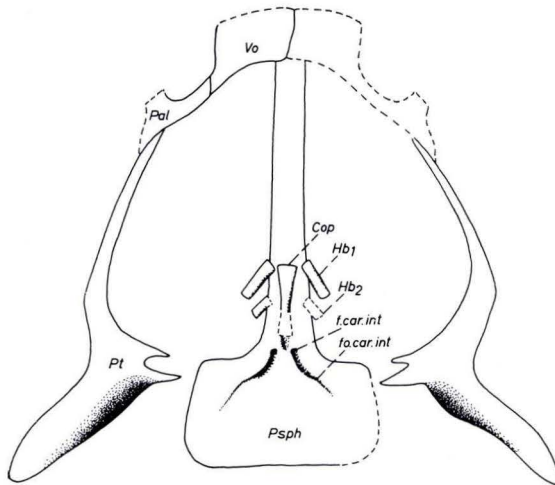


Abb. 55. *Branchiosaurus* sp. vom Humberg. Rekonstruktion des Gaumens und des Hyobranchialskelettes in Ventralansicht. $\times 5,4$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Der Gaumen ist besser erhalten als das Schädeldach (Abb. 55). Er weist, entsprechend dem Schädelumriß, eine gestrecktere Gestalt auf als bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Vomer und Palatinum stimmen in ihrem Umriß mit der vorgenannten Art überein, sind aber verhältnismäßig kleiner. Leider ist ihre Bezahnung nicht zu erkennen. Das Pterygoid ist bedeutend schlanker als bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Wie bei den meisten Branchiosauriern ist auf dem Basispterygoid-Ast eine ventrale Aushöhlung zu erkennen. — Am stärksten weicht das Parasphenoid ab. Abgesehen von dem etwas längeren Processus cultriformis, fällt besonders die wesentlich schmalere Basalplatte und der Verlauf der Arteria carotis interna auf. Die Arterienfurchen sind in anteromedialer Richtung angeordnet. Ihre Foramina liegen median dicht beisammen.

Das Hyobranchialskelett zeigt den gleichen Aufbau wie bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (Abb. 55). Überliefert sind die schlanke Copula und die paarigen Hypobranchialia I und Hypobranchialia II. Die Kiemenzähne sind kegelförmig, aber zu schlecht erhalten, um eine mögliche Aufspaltung der Kegelspitzen erkennen zu lassen. Bei einem Exemplar sind sogar Abdrücke kurzer, stummelförmiger, äußerer Kiemen nachzuweisen.

Das Postkranialskelett ist wie bei allen Branchiosauriern sehr generalisiert. Die Wirbelsäule umfaßt 20 Praesakralwirbel und einen ?Proatlas, sowie bis zu 15 Caudalwirbel. Der Wirbelbau entspricht dem auf S. 57 beschriebenen Schema. Die Rippen sind kurz und gerade, die Sakralrippe auffallend schmal, nicht breiter als die folgenden Caudalrippen. — Im Schultergürtel ist leider die Interclavicula nicht genau zu erfassen, sie scheint nur schwach verknöchert zu sein. Die Clavicula ist hingegen verhältnismäßig kräftig entwickelt und in ihrer Basalplatte deutlich breiter als bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. — Von den Beckenelementen ist lediglich das Ilium zu erkennen. Es stimmt in seiner Form völlig mit *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* überein. — Ähnliche Übereinstimmungen sind beim Vergleich der Vorder- und Hinterextremitäten zu beobachten. Die Phalangenzahl des Vorderfußes beträgt 2-3-3-3, die des Hinterfußes ist nicht genau festzustellen. — Schuppen sind möglicherweise ausgebildet, aber nicht im Detail erkennbar.

Beziehungen :

Diese Art scheint, ähnlich wie *Branchiosaurus caducus*, eine großwüchsige Variante des typischen *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* zu repräsentieren⁶⁾. Allerdings ist zu beachten, daß, wie ein Vergleich der kleinsten Larven beider Formen zeigt, der *Branchiosaurus* vom Humberg generell größer ist. Das bedeutet also, daß beide Formen etwa das gleiche ontogenetische Entwicklungsstadium bzw. den gleichen Neoteniegrad erreichen. Die Unterschiede zwischen beiden Formen sind im Schädeldach relativ gering und z.T. durch allometrische Proportionsverschiebungen zu erklären. Letzteres trifft besonders auf das Längenmaß des Nasale, weniger auf das des Parietale und des Hinterhauptes sowie auf die Interorbitalbreite zu (vgl. Abb. 67a, c, d, 68b). Am stärksten scheinen die Frontalia in ihrer

⁶⁾ Sie scheint dabei die extrem schmalschädelige Variante und *Branchiosaurus caducus* scheint die extrem breitschädelige Variante darzustellen (Abb. 67 + 68).

allometrischen Entwicklung abzuweichen (Abb. 68a). Auch die verschiedene Gestalt der Gaumenknochen läßt sich größtenteils allometrisch deuten. Lediglich der unterschiedliche Verlauf der Arteria carotis interna wirft Probleme auf. Innerhalb der belegbaren Wachstumsentwicklung des *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* ist nämlich keine Verlagerung dieser Arterie nach hinten und ihrer Foramina zur Mittellinie hin nachzuweisen. Eine vergleichbare Anordnung kennen wir lediglich von der ebenfalls verhältnismäßig großwüchsigen Branchiosaurier-Art *Leptorophus tener* (SCHÖNFELD) (SCHÖNFELD 1911: Taf. 1: 6). Überhaupt scheint der Gaumen der vorliegenden Form mit dem des *Leptorophus tener* weitgehend übereinzustimmen, während im Schädeldach wesentliche Unterschiede bestehen. Eine Zuordnung dieser Form zu *Branchiosaurus* erscheint mir wahrscheinlich, eine Vereinigung mit *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* dagegen sehr zweifelhaft, solange nicht gleichgroße Individuen miteinander verglichen werden können. Ich möchte deshalb vorerst auf eine genaue Bestimmung verzichten und neue Funde abwarten.

2.3. *Sclerocephalus* GOLDFUSS

Typus-Art: *Sclerocephalus häuseri* GOLDFUSS 1847.

2.3.1. *Sclerocephalus* sp. — Larven

(Abb. 11e, 56—61, 69 E, Taf. 2: 3)

- 1926 *Pelosaurus laticeps* CREDNER, partim! — BULMAN & WHITTARD, On *Branchiosaurus* . . . : Abb. 14 partim!
- 1928 *Leptorophus levis* sp. n. — BULMAN, Additional notes . . . : 252—255, Abb. 2—4.
- 1947 *Leptorophus laevis*. — ROMER, Review of the labyrinthodontia: 142, Abb. 24.
- 1963 *Branchiosaurus levis* (BULMAN) comb. nov. — WATSON, Growth stages in branchiosaurs: 547—550, Abb. 3C, 3E, 3I.
- 1971 *Sclerocephalus* sp. — BOY, Zur Problematik der Branchiosaurier: 114, Tab. 1, Abb. 2C + 2D.

Bemerkungen: Im Laufe meiner Untersuchungen stellte sich bald heraus, daß die gewöhnlich als *Leptorophus levis* BULMAN bezeichneten Formen mit den eigentlichen Branchiosauriern nicht näher verwandt sind, sondern daß hier die von ROMER (1939) bereits vermuteten Larven des relativ großwüchsigen *Sclerocephalus* vorliegen. Da einerseits ihre Erwachsenenstadien im Odernheimer Fundgut nicht genügend belegt sind, und da andererseits eine Gesamtbearbeitung der Gattung *Sclerocephalus* über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen würde, beschränke ich mich hier auf eine Beschreibung der juvenilen Tiere, ohne mich auf eine Bestimmung der Art festzulegen. Eine monographische Bearbeitung der Gattung *Sclerocephalus* nebst ihrer nächsten Verwandten soll das Ziel einer späteren Untersuchung sein.

Material: Fundortangabe „Odernheim“: PIM — N 118, N 143, N 204, N 215, N 297, N 300, N 301, N 400. — SPD — 2.

Fundort „Odernheim: Ortsausgang nach Duchroth“: PIM — N 444.

Fundort „Hasenkopf bei Odernheim“: PIM — N 431, N 432, N 442, N 508, N 520, N 526. — SDM — 3.

Außerdem gehören hierzu das von BULMAN & WHITTARD (1926: Abb. 14 partim!) und WATSON (1963: Abb. 3E + I) abgebildete Exemplar DMSWC - T 21 (früher B 47) und der Holotypus des *Leptorophus levis* DMSWC - T 19 (früher B 44 + B 45) (BULMAN 1928: Abb. 2-4; WATSON 1963: Abb. 3C).

Zeitliche und räumliche Verbreitung: Odernheimer Schichten (= Mittlere Lebacher Gruppe, Unterperm). Bisher nur in der Umgebung von Odernheim nachgewiesen. Wahrscheinlich auch bei Langenthal und am Messersbacher Hof bei Rockenhausen auftretend.

Beschreibung:

Der larvale *Scleerocephalus*-Schädel unterscheidet sich deutlich von gleichgroßen Schädeln der Branchiosaurier; denn er gleicht bereits weitgehend dem adulten Bauplan. Lediglich die Proportionierung der einzelnen Schädelabschnitte weicht in dieser frühen Entwicklungsphase von dem Endstadium ab. Insbesondere die Praeorbitalregion ist bei den kleinsten Exemplaren (Schädellänge: 12 mm) noch sehr kurz, vergleichbar den Branchiosauriern (Abb. 56a). Im Laufe der Ontogenese verlängert sie sich aber rapide (Abb. 56b), bis sie bei ausgewachsenen Tieren selbst die Postorbitalregion an Länge übertrifft. Der Postorbitalbereich ist geringeren allometrischen Veränderungen unterworfen. Er ist im Jugendstadium relativ breit und verschmälert sich mit dem weiteren Wachstum (Abb. 69E). Die äußeren Nasenöffnungen sind anfänglich sehr groß und werden begrenzt von den Praemaxillaria, Maxillaria, Lacrimalia, Nasalia und vermutlich sogar den Praefrontalia (Abb. 56a). Mit fortschreitender Entwicklung nehmen sie schnell an Größe ab. Gleichzeitig verringert sich die Zahl der sie umgebenden Knochen, da zuerst die Praefrontalia und später die Lacrimalia mit der Verlängerung der Schnauzenpartie nicht mehr Schritt halten und folglich nicht mehr bis zur Schnauzenspitze reichen.

Die Augenöffnungen sind in der Jugend relativ groß und oval. Im Alter sind sie dagegen rund und wesentlich kleiner. — Der Ohrschlitz ist tief und schmal, er wird vom Squamosum, Supratemporale und Tabulare begrenzt. Bis auf eine geringe Verengung, die durch die erhebliche Vergrößerung der Wangenregion bedingt ist, verändert er seine Gestalt kaum.

Das Pinealforamen ist anfänglich verhältnismäßig groß. Es verkleinert sich im Laufe der Ontogenese und verlagert seine Position von der Höhe des Orbita-Hinterandes nach hinten bis in die Mitte der Postorbitalregion.

Die Skulpturierung verändert sich in eben der Weise, wie sie BYSTROW (1935) für alle nichtneotenischen Labyrinthodontier vermutet hat. Zuerst sind die Deckknochen mit einer Vielzahl von Poren, die sich nur in den randlichen Zonen in kurze Furchen fortsetzen, bedeckt. Mit fortschreitender Entwicklung nimmt die Zahl der streng radial verlaufenden Furchen zu, so daß nur noch die zentralen Knochenpartien runde Poren enthalten. Etwa zur Zeit der Metamorphose tritt dann ein neuartiger, polygonal-wabenartiger Skulpturtyp auf.

Eines der vorliegenden Exemplare (PIM - N 400) belegt sehr anschaulich den Übergang vom larvalen zum adulten Zustand. Hier weisen die Nasalia, Lacrimalia, Praefrontalia und Frontalia noch die larvale Ornamentierung auf, während in den Knochenzentren der Parietalia und Jugalia, sowie in bereits stärkerem Ausmaße

auf den Postorbitalia, Squamosa, Supratemporalia, Postparietalia und Tabularia der neue Skulpturtyp erscheint. In der Skulpturenentwicklung eilt also die Postorbitalregion der Praeorbitalregion eindeutig voraus. Überdies ist die Ähnlichkeit in der Ornamentierung mit dem von BYSTROW (1935: Abb.15) und BYSTROW & EFREMOV (1940: Abb.56) abgebildeten Jugendexemplar von *Benthosuchus sushkini* EFREMOV verblüffend.

Bei adulten Individuen von *Sclerocephalus* fehlen Furchen des Sinnesliniensystems. Bei den kleinsten, uns bekannten Larven sind sie dagegen andeutungsweise in der Skulpturierung des Nasale, Postorbitale und Jugale zu erkennen (Taf. 2: 3).

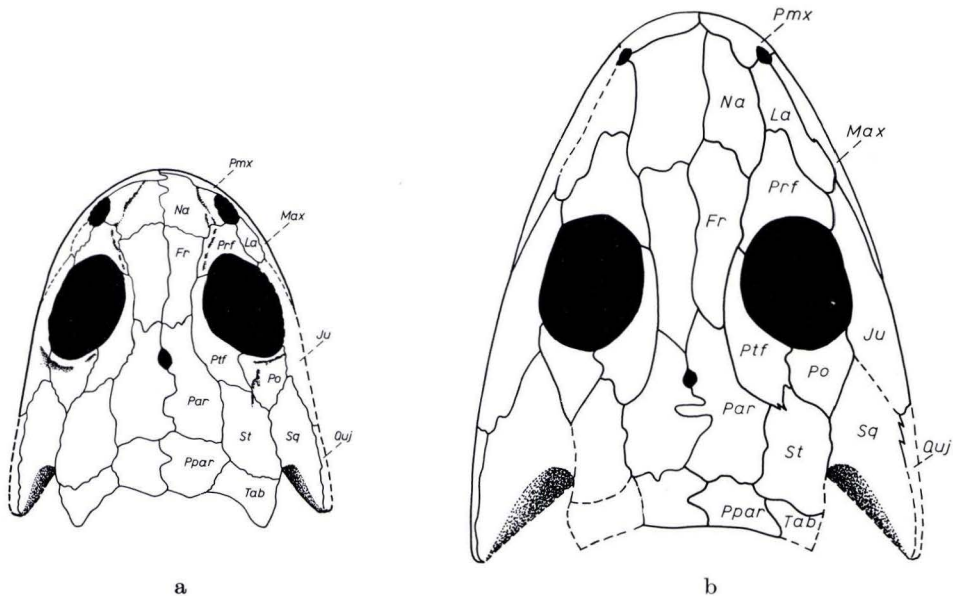


Abb. 56. *Sclerocephalus* sp. Larven. Rekonstruktion des Schädeldaches in Dorsalansicht. $\times 3,6$. — a) kleinstes Exemplar. PIM - N 526; b) größere Larve. SDM - 3. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Beschreibung der Einzelknochen: Nasale (Na; Abb. 56) anfänglich kurz, kaum länger als breit. Wächst später sehr schnell in die Länge. Bei einer Schädelgröße von 38 mm (max. Schädelgröße vermutlich 130 mm) annähernd doppelt so lang wie breit. — Frontale (Fr; Abb. 56) relativ schlank, verlängert sich während der Ontogenese etwas, speziell im praeorbitalen Abschnitt. — Parietale (Par; Abb. 56) verhältnismäßig schmal, verändert sich kaum, wird nur im Verhältnis zum Gesamtschädel kontinuierlich kleiner. — Postparietale (Ppar; Abb. 56) auffallend groß und lang, bei größeren Individuen mit einer am Hinterrand gelegenen Occipitalfurchung versehen.

Tabulare (Tab; Abb. 56) weit nach hinten vorspringend, so daß der Hinterhaupttrand eine konkave Linie bildet. Tabularhorn anfänglich plump und stumpf, verlängert sich später und spitzt sich zu. Occipitalfurchung. — Supratemporale (St; Abb. 56) verhältnismäßig groß und lang, verändert während der Ontogenese kaum seine Gestalt, wird aber merklich kleiner. — Squamosum (Sq; Abb. 56) mit deutlich positiver Allometrie, ohne

wesentliche Formveränderungen. Lamina descendens relativ niedrig, eindeutig durch Skulpturleisten gegen die Dorsalfäche des Knochens abgegrenzt. — Quadratojugale (Quj; Abb. 56) bereits in frühen Stadien recht breit. — Quadratum möglicherweise noch knorpelig, da nicht sichtbar, obwohl bei Erwachsenen durchaus gut verknöchert. — Quadratecondylen bei den kleinsten Individuen etwa auf Höhe der Occipitalcondylen, wandern später, bedingt durch die Vergrößerung der Wangenregion, beträchtlich nach hinten.

Jugale (Ju; Abb. 56) selbst bei den kleinsten Exemplaren sehr groß; reicht einerseits weit nach hinten und umfaßt andererseits mit einem breitem Vorderast randlich die Orbita, dadurch direkter Kontakt mit dem Praefrontale und Lacrimale. Verändert im Laufe des Wachstums seine Position nicht mehr, verbreitert sich nur zusehends. — Postorbitale (Po; Abb. 56) lang und schmal, bildet im Umriß annähernd ein gleichschenkliges Dreieck. — Postfrontale (Ptf; Abb. 56) reicht relativ weit nach hinten, berührt vorne das Praefrontale. — Praefrontale (Prf; Abb. 56) in der Jugend ähnlich gestaltet wie bei den Branchiosauriern, begrenzt möglicherweise sogar die Naris. Mit dem weiteren Wachstum wird es aber durch das Lacrimale von der Nasenöffnung getrennt, obwohl es einen schmalen, nach vorne gerichteten Vorsprung ausbildet. — Lacrimale (La; Abb. 56) ursprünglich relativ klein und langoval, reicht nicht an die Orbita heran, berührt aber die Naris. Wächst während der Ontogenese sehr stark in die Länge, verliert aber in den späten Entwicklungsphasen die Verbindung mit der Nasenöffnung.

Maxillare (Max; Abb. 56) vorne nur wenig verbreitert, reicht weit hinter die Orbita zurück. Bei den Larven mit 17—19 kräftigen, spitzkonischen Zähnen — ohne Dentinfaltung und mit weiter Pulpahöhle — besetzt. Einfaltung des Dentins beginnt an der Basis, etwa im Stadium von 60 mm Schädellänge. — Praemaxillare (Pmx; Abb. 56) mit schmalen Dorsalfortsatz, der im Alter weitgehend verlorengeht. Bei larvalen Tieren sind 6—8 Zähne vorhanden.

Sklerotikalring stets ausgebildet, setzt sich in der Regel aus ca. 30, einander nicht überdeckenden Platten zusammen.

Bei *Scleerocephalus* unterscheiden sich also die Larven in der Anordnung der Schädeldachknochen nicht wesentlich von den Erwachsenen. Abgesehen von der Formveränderung einzelner Elemente (Tabulare, Jugale, Frontale, Praefrontale, Nasale, Lacrimale) findet der größte Wechsel in der sich rapide verlängernden Schnauzenregion statt. Hier kommt es sogar auf Grund unterschiedlicher Allometrien zu sichtlichen Lageverschiebungen zwischen den Praefrontalia, Lacrimalia und Nasalia. Die für die systematische Beurteilung dieser Larven und einen Vergleich mit den Branchiosauriern sehr wichtige Zirkumorbitalregion bleibt dagegen allometrisch mehr oder weniger stabil. — Das bedeutet also, daß selbst die kleinsten Larven eines Rhachitomen wie *Scleerocephalus* von anderen kleinwüchsigen Formen, z. B. den Branchiosauriern, leicht unterschieden werden können.

Leider sind bisher wenige Einzelheiten über den Aufbau des Gaumens und des Unterkiefers dieser Larven bekannt, so daß ich auf eine Besprechung dieser Einheiten verzichten kann. Das Neurokranium ist bei ausgewachsenen Exemplaren größtenteils, bei Larven völlig knorpelig entwickelt.

Dagegen existieren einige Verknöcherungen des Hyobranchialapparates. Kiemenzähne wurden nur bei einem Stück (SDM - 3, Schädellänge: 30 mm) angetroffen. Sie sind grundsätzlich ähnlich gebaut wie bei *Micromelerpeton credneri*: An dem wulstartig verdickten Längsrand der relativ großen, länglich ovalen Knochenplättchen sitzen verschieden lange, kegelförmige Zähnchen (Abb. 11e). Ihre Zahl beläuft sich meistens auf fünf, kann aber auch etwas darunter oder darüber liegen.

Die Anzahl der durch diese Kiemenzahn-Elemente markierten Kiemenbögen ist leider nicht festzustellen.

Weiterhin beobachtete ich auf der Gaumenseite verschiedener Exemplare einen erstaunlich großen Knochen, der einer Copula entsprechen dürfte. Er ist im mittleren Abschnitt sehr schmal und rund, an den Enden dagegen beträchtlich erweitert, wobei die vordere Verbreiterung, die mit einer starken Abflachung verbunden ist, bedeutender ist als die hintere (Abb.57). In ungefähr der gleichen Ausbildung tritt dieses Element auch bei völlig erwachsenen Individuen auf, so z.B. bei dem von BROILI (1926: Taf.1 + 2) beschriebenen Exemplar von *Sclerocephalus häuseri* GOLDFUSS. BROILI erkannte nicht die wahre Natur dieses Knochens,

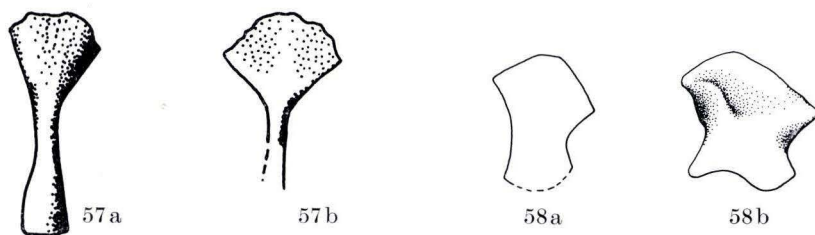


Abb.57. *Sclerocephalus* sp. „Copula“. — a) BSM – ASI575; b) GMBS – H/13.
Beide Fig. $\times 1$.

Abb.58. *Sclerocephalus* sp. Larven. Wirbel. $\times 10$. — a) Axis, SDM – 3; b) 5. Praesakralwirbel, SDM – 3.

sondern deutete ihn als ein Fragment des Processus cultriformis und gelangte dadurch zu einer falschen Vorstellung über die Gestalt des Processus cultriformis (BROILI 1926: Abb.1).

Die Existenz dieses in seiner Form unverändert bleibenden Knochens bei Larven wie bei Erwachsenen läßt vermuten, daß bei den rhachitomen Amphibien während der Metamorphose keine so weitgehende Umformung des Hyobranchialskelettes stattfindet wie bei den nichtneotenischen Anuren und Urodelen. Vermutlich steht damit im Einklang, daß im Gegensatz zu vielen Lissamphibien (SEVERZOV 1969a) mit der Metamorphose kein bedeutender Wechsel in der Ernährungsweise auftritt und daß bei den adulten Tieren die Zungenmuskulatur, die im wesentlichen durch das Hyobranchialskelett gestützt wird, wahrscheinlich nicht so spezialisiert ist wie bei den Lissamphibien.

Das Postkranialskelett ist in dem mir vorliegenden Material nur teilweise überliefert.

Besonders interessant ist der Wirbelbau. Die Wirbelzentren sind noch nicht verknochert. Die Neuralbögen sind paarig, und Dornfortsätze sind lediglich in Andeutungen vorhanden. Die Unterschiede zu den Branchiosaurier-Wirbeln sind unbedeutend und beruhen auf der etwas gedrungeneren Gestalt der Neuralbögen sowie den schwächer entwickelten Zygapophysen (Abb.58). — Somit wird die bereits

von ROMER (1939) geäußerte Vermutung, daß die phyllospondylen Wirbel letztlich larvale Rhachitomen-Wirbel sind, vollauf bestätigt.

Auch die Rippen sind wie bei den Branchiosauriern kurz, gerade und an den Enden verdickt. Erst in einer relativ späten Entwicklungsphase vergrößern sie sich und biegen sie leicht ventralwärts um.

Von allen Elementen des Postkranialskelettes ist der Schultergürtel am besten erhalten. Er ist im Vergleich zum adulten Stadium verhältnismäßig schlank, und es fehlen noch die Verknöcherungen des Scapulocoracoid. Verglichen mit den Branchiosauriern ist er jedoch massiv, was besonders in der verbreiterten Ventralplatte der Clavicula und in dem großen, plumpen Cleithrum zum Ausdruck kommt.

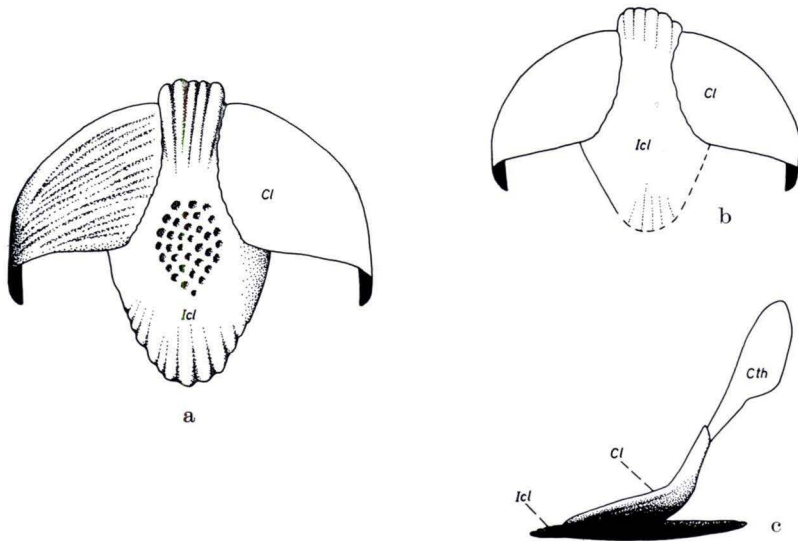


Abb. 59. *Sclerocephalus* sp. Larven. Rekonstruktion des Schultergürtels. a) Ventralansicht nach PIM - N 204, $\times 4$; b) Ventralansicht nach SDM - 3, $\times 2$; c) Seitenansicht nach SDM - 3, $\times 2$. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.

Beschreibung der Einzelelemente (Abb. 59): Interclavicula (Icl; Abb. 59) lang-rhombisch, am vorderen und hinteren Ende eingekerbt. Großenteils glatt, nur der Zentralteil des Knochens ist mit rundlichen bis polygonalen Poren versehen. Umriß verändert sich während der Ontogenese kaum, lediglich eine gewisse Streckung ist festzustellen. — Clavicula (Cl; Abb. 59) im Ventralteil sehr groß und dreieckig, mit längsgerichteten Furchen bedeckt. Processus praescapularis verhältnismäßig kurz und glatt. Im Laufe des Wachstums verlängert sich die Ventralplatte etwas und schiebt sich stärker als zuvor über die Interclavicula hinweg. — Cleithrum (Cth; Abb. 59) wie bei den Branchiosauriern von löffelförmiger Gestalt, aber bedeutend größer und plumper.

Die Elemente des Beckens und der Hinterextremität sind in dem vorliegenden Material leider nicht überliefert. Die Vorderextremität ist nur schwach verknöchert. Die Gelenkenden und Carpalia sind vollkommen knorpelig ausgebildet.

So stellt der Humerus eine ungewöhnlich kurze, gedrungene Knochenspule dar (Hum; Abb.60). Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung verlängert er sich zwar infolge der zunehmenden Verknöcherung, bleibt aber im Vergleich zu den Branchiosauriern und anderen, nahe verwandten Eryopiden (*Eryops*: MINER 1925, GREGORY 1949, *Actinodon*: HEYLER 1966, 1969) klein und schwach. Radius und Ulna sind

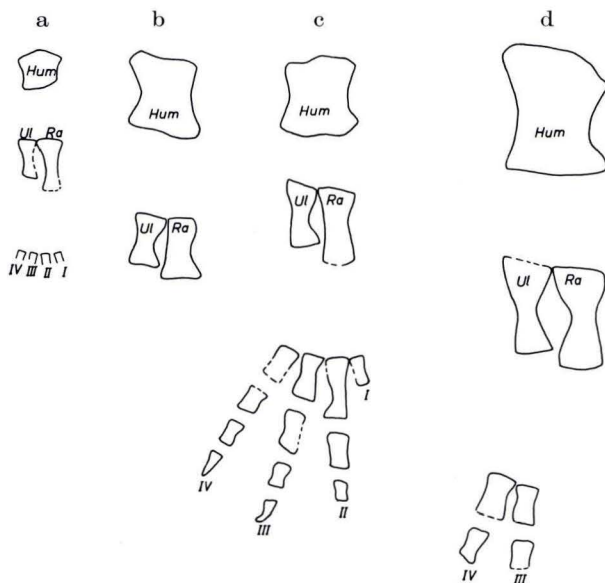


Abb.60. *Sclerocephalus* sp. Larven. Vorderextremität. $\times 6$. — a) SPD - 2; b) PIM - N 432; c) PIM - N 204; d) SDM - 3. — Erklärung der Abkürzungen S. 12.



Abb.61. *Sclerocephalus* sp. Ventrale Schuppe eines larvelen Exemplares. PIM - N 204. $\times 25$.

dagegen relativ breit und kräftig. Der Radius ist wesentlich länger als die Ulna (Abb.60). — Das Handskelett wurde nicht in allen Einzelheiten beobachtet. Es scheinen nur vier Finger vorhanden zu sein, deren Endphalangen verhältnismäßig schlank und zugespitzt sind.

Dorsale Schuppen sind wohl bei den Larven noch nicht entwickelt. Sie treten erst in einer späten Entwicklungsphase (BROILI 1927: 379, dort als ?*Actinodon* bestimmt) auf. Dagegen erscheinen ventrale Schuppen bereits bei den kleinsten, uns bekannten Individuen als langgezogene, spitzovale Knochenplättchen. Sie verlängern sich mit fortschreitendem Wachstum sehr schnell und nehmen die Gestalt dünner, runder Stäbe, die miteinander verflochten zu sein scheinen, an (Abb.61). Ihr anteromedial-

wärts gerichtetes Ende ist etwas verbreitert und weist eine Skulpturierung aus Längsfurchen und -leisten auf.

Beziehungen :

Die hier beschriebenen *Sclerocephalus*-Larven unterscheiden sich in vielen Merkmalen sehr deutlich von gleichgroßen Branchiosauriern, so etwa in der Anordnung der Jugalia, Praefrontalia und Lacrimalia, oder in der Gestalt des Schultergürtels und des ventralen Schuppenpanzers.

Die Larven anderer, mit *Sclerocephalus* nahe verwandter Formen sind bisher kaum untersucht. Am meisten wissen wir über *Onchiodon labyrinthicus* GEINITZ aus den Kalksteinen von Niederhäslich bei Dresden, dessen Jugendformen von CREDNER (1882, 1885) als *Pelosaurus laticeps* CREDNER beschrieben wurden. Diese weichen von *Sclerocephalus* durch das etwas kürzere Postorbitale und das schlankere Nasale und Lacrimale sowie durch die wesentlich kürzere und breitere Interclavicula ab.

Aus dem französischen Unterperm bildet HEYLER (1957: Taf.10: 1, 12: 3) die vermutlichen Larven von *Actinodon* sp. ab. Leider sind aus den Tafelfiguren nur wenige morphologische Einzelheiten zu entnehmen. Am besten sichtbar ist der Schultergürtel, der im groben mit *Sclerocephalus* übereinstimmt, dessen Interclavicula nur etwas breiter zu sein scheint. Derselbe Unterschied in der Breite der Interclavicula tritt auch bei den erwachsenen Exemplaren auf.

2.3.2. „*Pelosaurus longiscutatus*“ THEOBALD

1958 *Pelosaurus longiscutatus* nov. spec.— THEOBALD, Contribution à l'étude . . . : 199—208, Taf. 1: 3, 2: 1 + 2.

Holotypus: Exemplar W 2 der Sammlung des Geologischen Institutes der Universität Saarbrücken.

Locus typicus: St. Wendel/Saar.

Stratum typicum: ? Lautereckener Schichten (= Obere Kuseler Gruppe, Unter-rotliegendes, Unterperm).

Bemerkungen: Bei dem bisher einzigen Exemplar dieser Art handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um einen juvenilen *Sclerocephalus*. Meine Vermutung stützt sich zum einen auf den Bau des Schädels, des Schultergürtels und der ventralen Schuppen und zum anderen auf die Tatsache, daß am Locus typicus bereits eine Reihe eindeutiger *Sclerocephalus*-Reste geborgen wurde, darunter das von BROILI (1926) als *Sclerocephalus häuseri* beschriebene Exemplar. Von einer Revision dieser „Art“ wird vorerst abgesehen. Sie wird bei nächster Gelegenheit im Zusammenhang mit einer Gesamtbearbeitung der Gattungen *Sclerocephalus* und *Actinodon* erfolgen.

2.4. „*Pelosaurus*“ *gümbeli* REIS

1913 *Pelosaurus gümbeli* REIS nov. spec.— REIS, Über einige im Rotliegenden . . . : 245—246, Taf. 3: 1 + 2, 4: 1.

1926 *Pelosaurus gümbeli* REIS.— BULMAN & WHITTARD, On *Branchiosaurus* . . . : 571.

Holotypus: Das von REIS (1913) auf Taf. 3: 1 + 2 sowie 4: 1 abgebildete Exemplar.
Locus typicus: Jakobsweiler/Nordpfalz.

Stratum typicum: Nahe-Gruppe (= Ober-Rotliegendes, Unterperm).

Bemerkungen: Dieser schon wegen seiner stratigraphischen Stellung sehr interessante Rest ist trotz intensiver Nachforschungen, für die ich Herrn Dr. WELLNHOFER (München) sehr zu Dank verpflichtet bin, in den Münchener Sammlungen, in denen er sich früher befand, nicht mehr auffindbar. Er ist wohl während des Krieges verschwunden. Leider ist auch kein neues Material dieser Art gefunden worden.

So sind wir auf die Abbildungen bei REIS (s.o.) angewiesen. Sie zeigen auf einer Platte die größtenteils dislozierten Elemente eines ca. 40 mm langen Schädels. Da die meisten Knochen nur unklar zu erkennen sind, ist eine gattungsmäßige Zuordnung sehr erschwert. Einige Merkmale, wie der Umriß des Parietale, Postparietale, Palatinum und Parasphenoid, erinnern an *Micromelerpeton*, andere wiederum (Postorbitale, Jugale, Tabulare, beginnende Faltung der Zähne) an einen juvenilen Rhachitomen wie *Scleurocephalus*. Gegen eine nahe Verwandtschaft mit *Scleurocephalus* scheint aber die Bezahnung des Palatinum und des Parasphenoid zu sprechen. Möglicherweise handelt es sich hier sogar um den Vertreter einer noch unbekanntenen Gattung.

3. Vergleichender Teil

3.1. Ontogenetische Entwicklung der Branchiosaurier

Über die ontogenetische Entwicklung der Labyrinthodontier sind wir verhältnismäßig schlecht unterrichtet, weil nur wenige Arten auch mit ihren Larven oder Jungtieren überliefert sind. Diesbezüglich sind wir weitgehend auf die vorbildlichen Untersuchungen von BYSTROW & EFREMOV (1940) an *Benthosuchus sushkini* EFREMOV und von OLSON (1951) an dem Lepospondylen *Diplocaulus* angewiesen. Zusätzliche Daten lieferten mir Vergleichsuntersuchungen an *Archegosaurus decheni* GOLDFUSS, „*Actinodon*“ *latirostris* (JORDAN), *Onchiodon labyrinthicus* GEINITZ, *Scleurocephalus* sp. und *Acanthostoma vorax* CREDNER (s. STEEN 1937).

Bei diesen Arten treten während der Ontogenese folgende wichtige Veränderungen auf:

I. Direkte Folgen der Metamorphose.

1. Verlust der äußeren Kiemen.
2. Verlust der Kiemenzähne.
3. Geringfügige Umbildung des Hyobranchialskelettes (der Copula, da nur diese verknöchert).

II. Folgen der unterschiedlichen Allometrie des Gehirnes und der Sinnesorgane einerseits und des dermalen Schädeldaches andererseits.

1. Relative Verkleinerung der äußeren Nasenöffnungen.
2. Relative Verkleinerung der Augenöffnungen.
3. Verlagerung des Pinealforamens.
4. Verschmälerung der Basalplatte des Parasphenoid.

III. Zunehmende Verstärkung der Stützgewebe.

1. Die Dermalknochen werden durch einen Wechsel in der Skulpturierung massiver.
2. Zunehmende Verknöcherung des Neurokranium und des Suspensorium.
3. Engere Verzahnung der Schädeldachknochen.
4. Erhöhte Stabilität der Zähne durch Dentin-Einfaltungen.
5. Verstärkung der Wirbelsäule durch Verknöcherung der Wirbelzentren.
6. Stärkung der Gürtel durch zunehmende Verknöcherung des Scapulocoracoid und der Puboischium-Platte.
7. Späte Verknöcherung der Gelenkenden und der Hand- sowie Fußwurzelknochen.
8. Zunehmende Versteifung des ventralen Schuppenpanzers bei aquatilen Formen (z. B. *Sclerocephalus*).

IV. Folgen einer zunehmenden Verstärkung der Muskulatur.

1. Ausbildung von Vorsprüngen und Tuberae zum Ansatz bestimmter Muskeln (besonders am Extremitätenskelett, u. a. aber auch am Quadratum bei *Benthosuchus*).
2. Verlängerung der Dornfortsätze.

V. Deviative Änderung ererbter Merkmale.

1. Vielfach Verlust der beweglichen Basikranialverbindung (*Sclerocephalus*, *Onchiodon*, *Benthosuchus*).
2. Die Ventrallamelle des Squamosum wird niedriger, der Quadrat-Ast des Pterygoid höher, der dazwischenliegende Spalt geht verloren (*Benthosuchus*).
3. Verkürzung des Quadrat-Astes und Verlängerung des Palatin-Astes des Pterygoid (*Benthosuchus*).
4. Verlagerung des Nasolacrimalkanals (*Onchiodon*, *Sclerocephalus*).

VI. Neuerwerbung spezieller Merkmale durch Anabolie.

1. Herausbildung einer langen, schlanken Schnauze bei Fischjägern (*Archegosaurus*) oder einer großen, breiten Schnauzenregion bei \pm littoralen Formen (*Sclerocephalus*, *Onchiodon*, *Acanthostoma*).
2. Verbreiterung und/oder Verlängerung der Wangenregion im Zusammenhang mit einer Verbreiterung des Intermandibularraumes (somit auch des Gesamtschädels) und/oder einer Verlagerung der Unterkiefergelenkung zwecks Vergrößerung des Mundspaltes (*Sclerocephalus*, *Onchiodon*, „*Actinodon*“, *Acanthostoma*).
3. Vergrößerung, Verengung oder Verflachung des Ohrschlitzes.
4. Ausbildung von Stacheln mit Schutzfunktion (*Acanthostoma*).

Aus diesen Einzelbeobachtungen ist abzuleiten:

- a) Mit Ausnahme der sich manchmal sehr verändernden Antorbitalregion bleibt die Anordnung der Schädeldachknochen trotz deutlicher Proportionsänderungen im wesentlichen stabil.
- b) Die Gaumenelemente werden etwas weniger stark abgewandelt als die Schädel-dachelemente.
- c) Zum Zeitpunkt der Metamorphose, der durch das Verschwinden der Kiemen und Kiemenzähne ungefähr festgelegt werden kann, treten keine sprunghaften Umwandlungen am Schädeldach, Gaumen oder Postkranialskelett auf. Solche revolutionierenden Änderungen müßten aber vorausgesetzt werden, um etwa die Unterschiede zwischen den larval erscheinenden Branchiosauriern und den meta-

morphosierten Eryopiden (*Onchiodon*, *Sclerocephalus*) als Glieder einer ontogenetischen Entwicklungsreihe, wie sie von ROMER (1939, 1947, 1966, 1968) und WATSON (1963) gedeutet werden, erklären zu können.

- d) Während der frühen Entwicklungsphasen verändern sich viele Merkmale stärker und schneller als in den späten Stadien (s. *Benthosuchus*).

Leider eignen sich die Branchiosaurier nur schlecht für allometrische Untersuchungen. Obwohl Hunderte von Exemplaren vorliegen, können wegen der denkbar ungünstigen Erhaltung vorerst keine ausführlichen statistischen Arbeiten durchgeführt werden. Solche Maße wie die Schädellänge, Schädelbreite, Länge der Orbita etc. sind nur schwer zu entnehmen, weil die einzelnen Knochenelemente des Schädels meistens etwas gegeneinander verschoben sind. Ich habe mich deshalb auf die allometrische Untersuchung einiger weniger Maße, vorwiegend an Einzelknochen, beschränkt (Abb. 62–68).

Von *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD lagen mir 43 Individuen mit einer Schädellänge zwischen 7 und 27 mm vor (Tab. 1). Folgende Merkmale wurden, bezogen auf die Schädellänge (als Maß für die Größe), untersucht⁷⁾:

- a) Die Breite des Hinterhauptes, zwischen den Außenrändern der Tabularia gemessen, zeigt merklich negative Allometrie ($n = 39$, $a = 0,86 \pm 0,03$, $r = 0,98$), s. Abb. 63b.
- b) Die Länge des Hinterhauptes, gemessen zwischen dem Hinterrand der Orbitae und der Hinterkante des dermalen Schädeldaches, ist isometrisch korreliert ($n = 43$, $a = 0,99 \pm 0,04$, $r = 0,97$), s. Abb. 63a.
- c) Die Orbitalänge zeigt schwach negative Allometrie ($n = 40$, $a = 0,90 \pm 0,05$, $r = 0,95$), s. Abb. 64a.
- d) Die geringste Breite zwischen den Orbitae steht in einem deutlich negativ allometrischen Zusammenhang mit der Schädellänge ($n = 43$, $a = 0,79 \pm 0,03$, $r = 0,96$), s. Abb. 64b.
- e) Von den Einzelknochen zeigen das Nasale ($n = 38$, $a = 1,23 \pm 0,05$, $r = 0,97$) deutlich positive Allometrie, das Squamosum ($n = 35$, $a = 1,16 \pm 0,11$, $r = 0,85$) und das Frontale ($n = 42$, $a = 1,09 \pm 0,03$, $r = 0,98$) geringe positive Allometrie und das Parietale negative Allometrie ($n = 43$, $a = 0,87 \pm 0,03$, $r = 0,98$), s. Abb. 64c, 65a + b, 66a.

Aus diesen Messungen und aus vergleichenden Beobachtungen an verschieden großen, rekonstruierten Schädeln (Abb. 69C + D) ergibt sich folgende Veränderung einzelner Merkmale oder Merkmalskomplexe im Verhältnis zur Schädellänge:

1. Die Augenöffnungen nehmen etwas an Länge ab. Gleichzeitig verringert sich aber auch der Abstand zwischen den Orbitae, so daß die Breite der Augenöffnungen in etwa gleich bleibt oder sogar geringfügig zunimmt.
2. Die Antorbitalregion verlängert sich (s. positive Allometrie der Nasalia).
3. Die Hinterhauptregion bleibt ungefähr gleichlang, verschmälert sich aber.
4. Die Wangenregion verbreitert sich nicht, dehnt sich aber etwas nach hinten aus (s. positive Allometrie der Squamosa), so daß auch die Unterkiefer-Gelenkung im geringen Maße zurückverlagert wird. Der Ohrschlitz verschmälert sich etwas.

⁷⁾ Die Allometrie-Berechnung erfolgte im doppeltlogarithmischen System, die Eintragung in den Abb. 63–68 dagegen im linearen System. Zur Methodik s. HEMMER 1967.

Tab. 1. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD — Meßwerte

	PIM - N 200	PIM - N 201	PIM - N 202	PIM - N 203	PIM - N 205	PIM - N 208	PIM - N 209	PIM - N 210	PIM - N 219	PIM - N 226	PIM - N 228	PIM - N 242	SDM - 1	PIM - N 503	PIM - N 532	PIM - N 247	PIM - N 253	PIM - N 266	PIM - N 430	PIM - N 26	SSN - 1	SKK - 1	SKK - 2
<i>S_l</i>	24,5	27,0	24,5	25,0	23,8	10,8	13,0	18,0	24,3	10,9	14,5	10,0	16,5	9,5	17,0	10,2	16,0	18,2	12,1	6,7	19,0	23,0	24,0
<i>H_w</i>	14,0	15,9	15,5	14,1	15,0	7,3	10,5	11,2	15,0	7,3	9,0	6,7	10,9	6,6	11,5	7,8	11,0	5,3	12,6	13,7	15,2		
<i>H_l</i>	9,0	9,3	9,0	9,2	8,2	4,2	4,8	7,0	9,2	3,8	5,2	3,7	6,5	3,6	6,9	4,2	7,1	9,0	5,0	2,9	8,0	8,2	9,1
<i>IO_w</i>	4,0	4,4	4,5	4,1	4,2	2,4	2,9	3,3	4,6	2,5	2,9	2,0	3,6	2,0	3,2	2,4	3,4	3,2	2,8	1,8	3,7	4,1	4,4
<i>O_l</i>	7,0	7,3	8,0	7,2	7,0	3,5	4,7	6,5	7,0	3,6	4,7	3,5	5,9	3,1	5,7	3,3	5,4	5,4	4,5	2,7	6,6	7,5	7,8
<i>NA_l</i>	5,3	5,7	5,0	5,3	5,0	2,0			5,0	1,5	2,5	1,9	2,8	1,6	2,8	1,8	2,8		2,2	1,0	3,8	6,0	5,0
<i>FR_l</i>	7,5	7,2	6,5	7,1	7,0	2,9	3,5	5,1	7,8	3,4	4,7	2,7	5,1	3,0	5,8	2,9	5,1	5,2	3,3	1,9	5,9	7,2	8,1
<i>PA_l</i>	8,0	8,4	7,7	7,9	6,9	3,3	4,1	6,0	8,0	3,7	4,9	3,5	5,3	3,0	6,2	3,8	5,3	6,0	4,4	2,8	6,0	6,5	8,0
<i>SQ_l</i>	10,8	11,3	11,4	10,4	9,7	4,3	5,3	7,7	10,5	3,9	5,1	3,4	6,1			4,9	7,5	7,2			8,8	10,3	10,0
<i>MX_l</i>	18,2									7,3			11,3							8,5	4,2	14,3	
<i>HUM_l</i>						1,7	3,1	5,1				2,0	1,5	3,6				4,0				7,4	6,8
<i>FEM_l</i>	10,2							6,8			2,6							5,5					8,2
Sinnes- linien- furchen	+			+	+				+	+			+	+					+		+		
Kiemen- zähne				+				+	+	+			+						+	+			+
Schuppen	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+					+	+		+	+

Tab. 1 (Fortsetzung)

	SKK - 3	PIM - N 740	PIM - N 701	PIM - N 703	PIM - N 705	PIM - N 707	PIM - N 710	PIM - N 712	PIM - N 713	PIM - N 725	PIM - N 748	PIM - N 767	PIM - N 768	PIM - N 769	PIM - N 770	PIM - N 771	PIM - N 772	PIM - N 774	PIM - N 775	DMSWC - T16	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>r</i>
<i>S_l</i>	26,8	10,4	19,8	27,1	15,2	11,5	12,2	14,0	26,5	12,0	23,0	24,9	13,0	8,4	17,5	25,8	25,0	9,0	8,6	21,0			
<i>H_w</i>	14,7	6,9	12,1	16,7	10,1	6,5	7,3	10,2		8,0	14,1	16,0		5,8	11,5	16,0	13,0	6,0	6,4	12,5	39	0,86	0,98
<i>H_l</i>	9,5	4,2	7,3	9,4	5,9	3,3	4,5	5,7	8,5	4,7	8,4	9,2	4,9	2,8	6,3	9,0	8,4	3,1	2,9	8,1	43	0,99	0,97
<i>IO_w</i>	4,4	1,8	4,1	5,0	2,5	2,6	2,4	3,3	4,2	2,7	4,5	4,4	2,2	1,8	3,3	4,8	4,2	2,0	2,0	4,1	43	0,79	0,96
<i>O_l</i>		3,4	6,5	8,8	4,7	3,7	3,7	4,7	8,0	3,8	6,9	8,5		3,5	6,5	8,5	8,0	3,0	3,0		40	0,90	0,95
<i>NA_l</i>	6,0	1,6	3,9	6,0	2,7		2,5	2,5	5,3	2,5	6,2	5,8	2,4	1,7	3,5	5,4	4,0	1,8	1,5		38	1,23	0,97
<i>FR_l</i>	8,0	2,9	6,5	8,8	5,0		3,5	4,3	7,8	3,0	6,9	8,0	3,7	2,3	5,6	8,1	8,1	2,5	2,5	7,0	42	1,09	0,98
<i>PA_l</i>	7,7	3,5	6,9	8,3	5,2	4,1	4,2	4,9	7,8	3,9	6,8	8,2	3,8	3,1	6,0	7,7	7,9	3,5	3,2	7,1	43	0,87	0,98
<i>SQ_l</i>		4,5	8,5	13,0	6,1		4,9	5,6		4,6	9,3	10,6	4,8	3,2	7,5	11,7		3,3	3,0	9,6	35	1,16	0,85
<i>MX_l</i>			14,5	19,5			7,0	10,0					8,5		14,0	20,2		6,6	5,6				
<i>HUM_l</i>	8,5			12,0					2,8							8,5		7,0	1,6	1,2	6,9		
<i>FEM_l</i>	11,0																	9,5					
Sinnes- linien- furchen			+	+	+		+	+	+	?	+				+	+	+			+	+		
Kiemen- zähne			+					+												+			
Schuppen	+	+	+	+			+				+					+	+	+	+	+			

Tab. 2. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY) — Meßwerte

	PIM- N500	PIM- N501	PIM- N510	PIM- N513	PIM- N514	PIM- N517	PIM- N409	PIM- N435	SDM- 4	SDM- 2	SDM- 6	PIM- N402	SPD- 13	PIM- N225	PIM- N231	PIM- N276	PIM- N731	PIM- N776	PIM- N777
<i>S_l</i>	6,8	9,0	7,9	9,7	7,3	9,5	11,9	7,1	10,5	11,1	8,8	8,9	9,0	11,5	8,0	12,1	11,7	7,4	7,6
<i>H_w</i>	5,2	7,7	6,9	8,0	6,4	9,0	10,5	5,5	7,9	9,9	7,8	8,0		9,3	6,4	10,0		7,0	
<i>PI—H_l</i>	4,2	4,1	3,1	3,5	3,2	3,6	4,0	3,1	4,0	4,6	3,7	3,6	4,0	4,6	3,4	3,7	4,1	3,8	3,6
<i>IO_w</i>	2,3	2,7	2,2	2,9	1,9	2,6	2,6	2,1	2,8	2,9	2,7	3,3	2,8	3,0	2,3	3,1	2,9	2,2	2,2
<i>NA_l</i>	0,9	1,2	1,2	2,1	1,0	1,4	2,3	1,2	2,0	2,2	1,2	1,5	1,3	1,8		2,0	2,3	1,0	1,1
<i>FR_l</i>	2,0	3,2	2,5	3,3	2,4	3,4	4,4	2,3	3,6	3,8	2,7	2,7	2,8	4,3	2,7	5,0	3,9	2,6	2,8
<i>PA_l</i>	3,1	3,2	3,0	3,0	2,8	3,6	3,9	2,6	3,3	3,7	3,8	3,2	3,2	4,1	3,3	3,9	3,9	2,9	3,0
<i>PP_l</i>	0,8	1,4	1,2	1,3	1,1	1,1	1,3	1,0	1,6	1,4	1,1	1,5	1,6	1,4	1,2	1,2	1,6	0,9	0,7
<i>MX_l</i>	2,2	3,0			2,5	4,6	8,0	2,1	4,8	5,5	2,6	4,5			3,1	6,0	5,8		
Abnormitäten am Schädel								+					+						
äußere Kiemen										+									
Praesakral- wirbel			20						20	20	20		21						

Tab. 2 (Fortsetzung)

	PIM- N779	PIM- N780	PIM- N781	PIM- N782	PIM- N783	PIM- N784	PIM- N785	PIM- N787	PIM- N788	PIM- N789	<i>n</i>	<i>a</i>	<i>r</i>	<i>Branchiosaurus</i> sp. vom Humberg PIM - N 217 PIM - N 298		<i>Br. caducus</i>
<i>S_l</i>	10,4	9,4	8,4	7,5	9,0	7,8	4,6	9,2	8,3	6,0				17,5	14,5	ca. 17,0
<i>H_w</i>	8,9	8,8		5,5	7,5	6,4	4,2	8,6	8,2		24	1,06	0,94			15,9
<i>PI—H_l</i>	3,4	3,3	3,0	2,7	3,6	2,4	2,4	3,5	3,2	2,9	29	0,77	0,66	4,8	4,3	5,2
<i>IO_w</i>	2,8	2,7	2,1	2,2	2,3	2,0	1,2	2,5	2,5	1,5	29	1,00	0,84		3,2	5,3
<i>NA_l</i>	2,2	1,2	1,3		1,0			1,5	1,6		24	1,78	0,86		2,8	
<i>FR_l</i>	3,4	3,5	3,2	2,9	3,4	2,9	1,5	3,2	2,5	1,9	29	1,23	0,92		4,0	6,4
<i>PA_l</i>	3,3	3,7	3,1	2,5	3,7	3,2	2,1	3,5	3,1	2,6	29	0,71	0,86	5,7	5,7	5,0
<i>PP_l</i>	1,5	1,0	0,8	1,0	0,9	1,0	0,6	1,0	1,0	0,8	29	1,20	0,72			1,9
<i>MX_l</i>		6,2	3,1		3,7						16	2,26	0,88	8,0		
Abnormitäten am Schädel																
äußere Kiemen																
Praesakral- wirbel	20				21				20						21	

5. Das Pinealforamen, anfangs knapp vor dem Orbita-Hinterrand gelegen, rückt ein wenig nach hinten.
6. Die Einzelelemente des Schädeldaches verändern ihre Gestalt nur geringfügig. Das Frontale, anfangs kürzer als das Parietale, übertrifft das letztere später an Länge. Das Jugale verlängert den nach hinten zwischen Squamosum und Quadratojugale reichenden Fortsatz.
7. Die Skulpturierung des Schädeldaches ändert sich erst bei großen Individuen durch Entstehung deutlicher Wülste und Höcker.

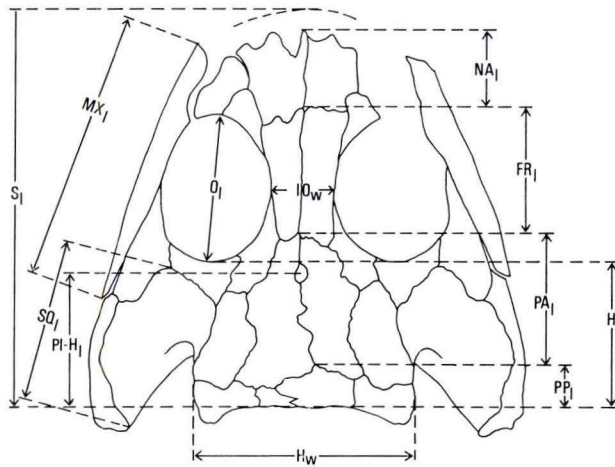


Abb. 62. Meßstrecken zu Tab. 1 und 2 sowie Abb. 63–68. FR_l Länge des Frontale, H_l Länge des Hinterhauptes, H_w Breite des Hinterhauptes, IO_w Interorbitalweite, MX_l Länge des Maxillare, NA_l Länge des Nasale, O_l Länge der Orbita, PA_l Länge des Parietale, $PI-H_l$ Abstand Pinealforamen-Hinterhaupttrand, PP_l Länge des Postparietale, S_l Schädellänge, SQ_l Länge des Squamosum.

8. Sinneslinien-Furchen sind in frühen Entwicklungsstadien nur auf dem Nasale ausgebildet. Erst spät entstehen die Supraorbitallinie auf dem Praefrontale und Frontale, der Otikalteil der Infraorbitallinie auf dem Supratemporale und Postorbitale, sowie der Postorbital- und Infraorbitalteil der Infraorbitallinie auf dem Postorbitale und Jugale. Die Praeopercularlinie tritt nur selten bei den größten uns bekannten Individuen hervor.
9. Auf der Ventralseite des Schädeldaches erscheinen etwa ab dem 22-mm-Stadium deutliche Ansatzstellen für den Paroccipitalfortsatz.
10. Die Zähne behalten innerhalb der beobachteten Entwicklungsspanne ihre große Pulpahöhle bei und weisen keine Dentineinfaltungen auf.
11. Der Sklerotikalring tritt schon bei den kleinsten bekannten Exemplaren auf. Das „Sklerotikalpflaster“ wurde dagegen nur bei völlig ausgewachsenen Individuen nachgewiesen.
12. Die Kiemenzähne bleiben zeitlebens erhalten.

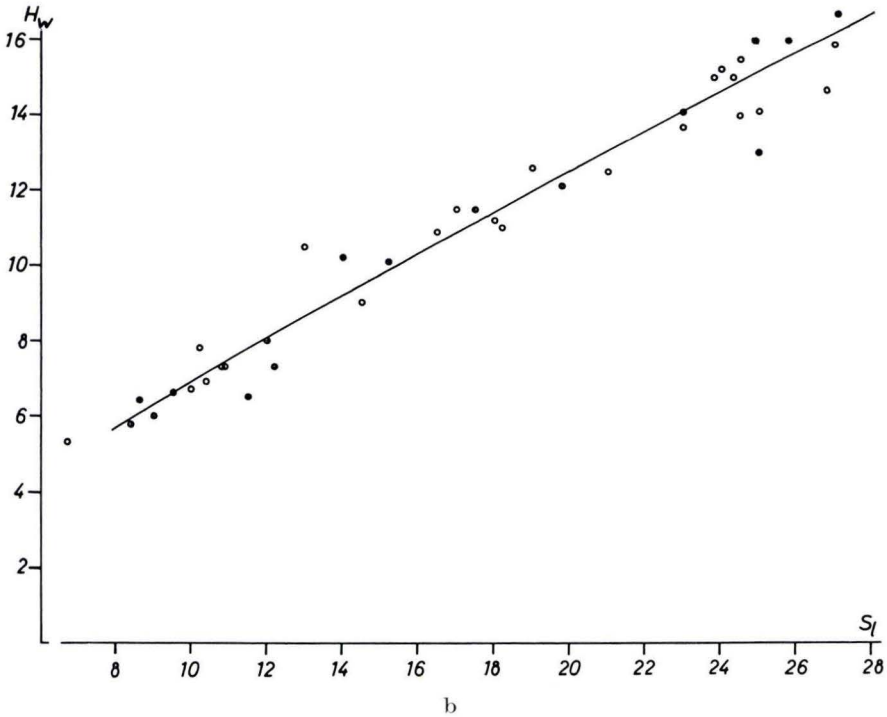
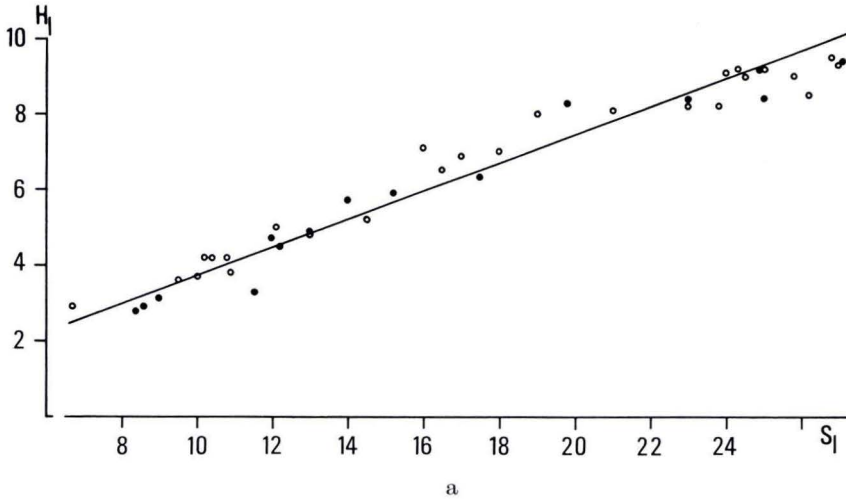
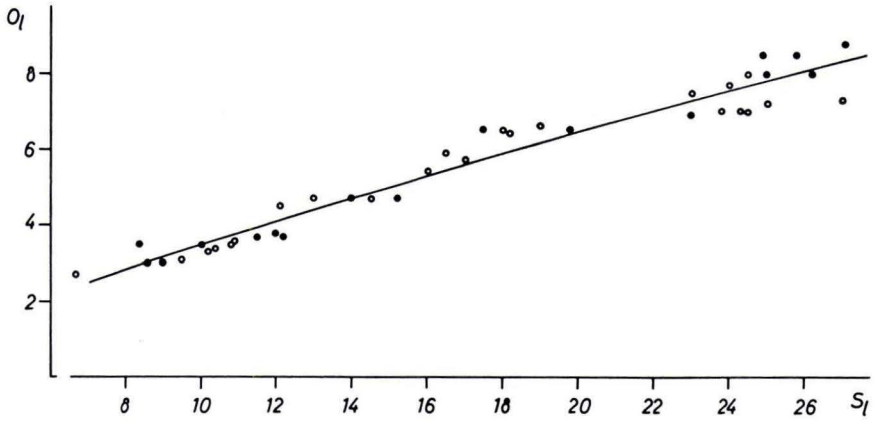
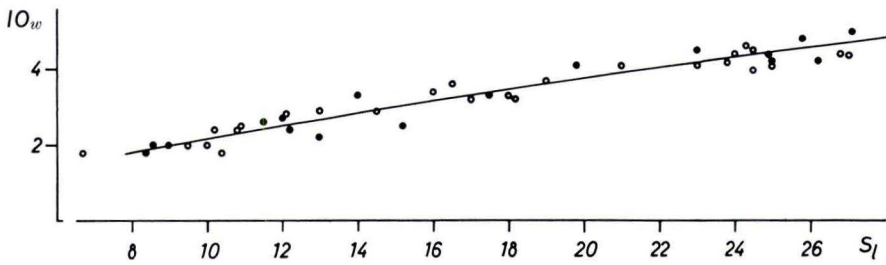


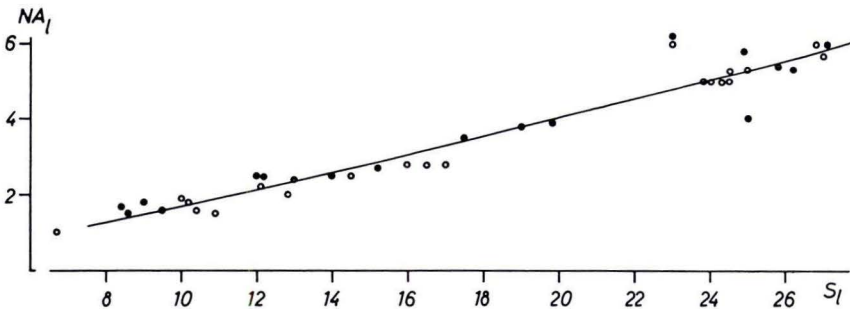
Abb. 63. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Allometrie zwischen Schädel-
länge (S_l) und a) Länge des Hinterhauptes (H_l); b) Breite des Hinterhauptes (H_w).
○ = Fundort Odernheim, ● = Fundort Messersbacher Hof.



a



b



c

Abb. 64. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Allometrie zwischen Schädel-länge (S_l) und a) Länge der Orbita (O_l); b) Interorbitalweite (IO_w); c) Länge des Nasale (NA_l). Signaturen s. Abb. 63.

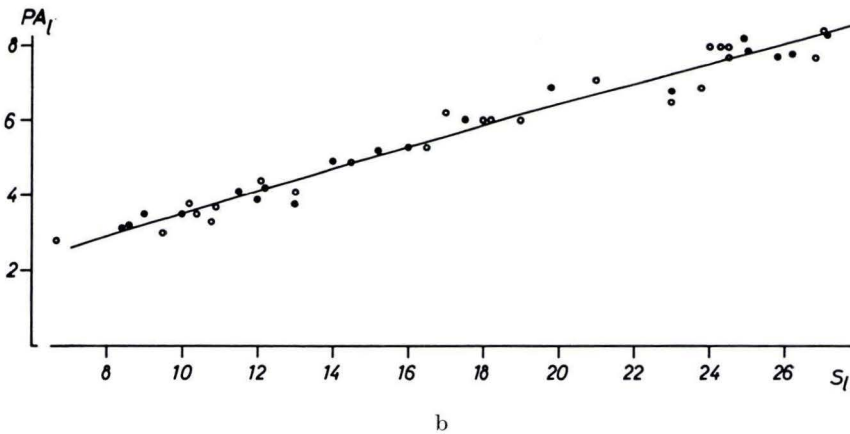
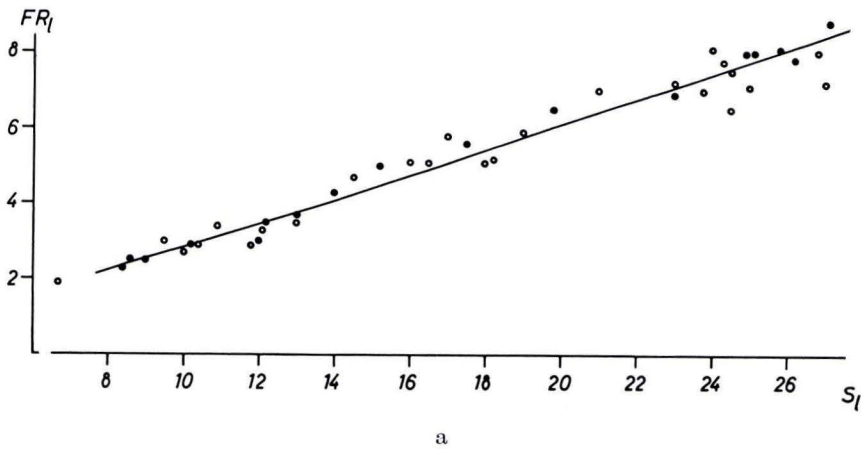
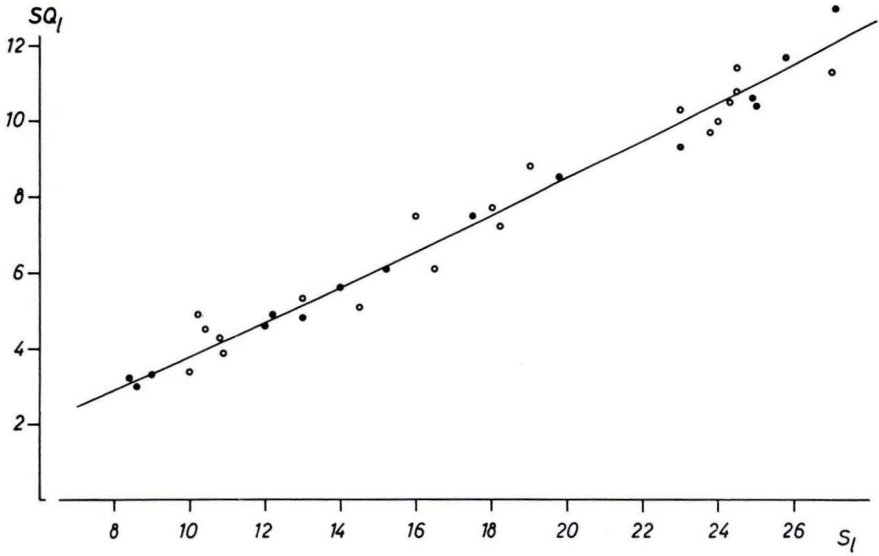
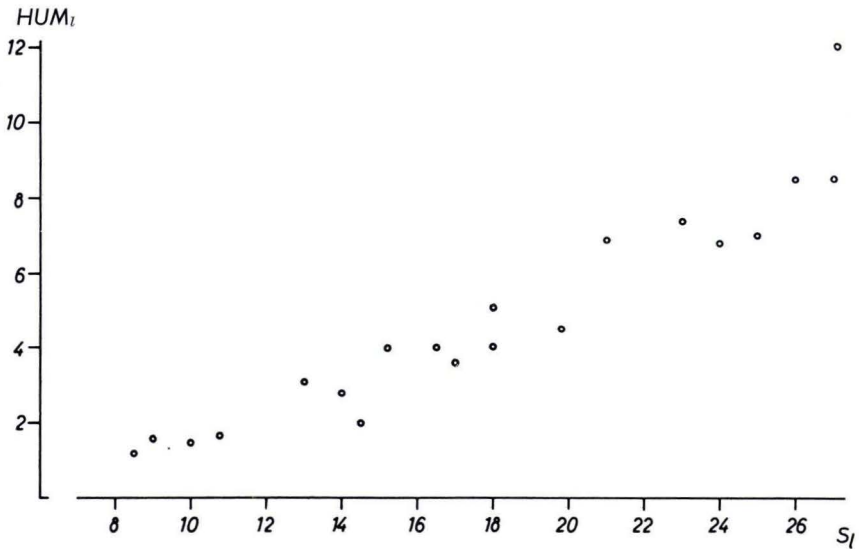


Abb.65. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Allometrie zwischen Schädel-länge (S_l) und a) Länge des Frontale (FR_l); b) Länge des Parietale (PA_l). Signaturen s. Abb.63.

13. Der Retroartikularfortsatz des Unterkiefers formt sich erst in den spätesten Entwicklungsstadien heraus.
14. Die Wirbelzentren verknöchern erst bei den allergrößten Individuen. Auch die Dornfortsätze heben sich erst in diesem Stadium deutlicher ab (in ihrer Gestalt ähnlich den Discosauriscidae, vgl. SPINAR 1953: Taf.30).
15. Interclavicula und Clavicula sind mehr oder weniger isometrisch korreliert. Das Scapulocoracoid verknöchert schon früh mit seinem dorsalen Abschnitt, läßt aber später keine merkliche Zunahme der Ossifikation erkennen.



a



b

Abb. 66. *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD. Allometrie zwischen Schädel-
länge (S_l) und a) Länge des Squamosum (SQ_l); b) Länge des Humerus (HUM_l). Signaturen
s. Abb. 63.

16. Die Iliä verlängern sich und werden schlanker.
 17. Die ventralen Schuppen sind bereits bei den kleinsten Exemplaren schwach verknöchert. Im Laufe der Ontogenese werden sie verstärkt.

Von *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY) wurden 29 Individuen mit einer Schädellänge zwischen 3,2 und 12 mm untersucht (Tab.2). Die statistische Auswertung einzelner Merkmale ergibt (Abb.67 + 68):

- a) Die Breite des Hinterhauptes zeigt \pm Isometrie ($n = 24$, $a = 1,06 \pm 0,08$, $r = 0,94$), die Länge des Hinterhauptes dagegen deutlich negative Allometrie ($n = 29$, $a = 0,76 \pm 0,11$, $r = 0,66$), s. Abb.67 a + b.
 b) Die geringste Breite zwischen den Orbitae ist eindeutig isometrisch korreliert ($n = 29$, $a = 1,00 \pm 0,10$, $r = 0,84$), s. Abb.67 c.
 c) Unter den Einzelementen des Schädeldaches ist eine sehr stark positive Allometrie bei dem Maxillare ($n = 16$, $a = 2,26 \pm 0,29$, $r = 0,88$), eine deutlich positive Allometrie bei dem Nasale ($n = 24$, $a = 1,78 \pm 0,19$, $r = 0,86$) und Frontale ($n = 29$, $a = 1,23 \pm 0,09$, $r = 0,92$), eine schwach positive Allometrie bei dem Postparietale ($n = 29$, $a = 1,20 \pm 0,16$, $r = 0,72$) sowie eine deutlich negative Allometrie bei dem Parietale ($n = 29$, $a = 0,71 \pm 0,07$, $r = 0,86$) zu erkennen, s. Abb.67 d, 68 a—d.

Aus diesen Messungen und weiteren Beobachtungen (Abb.69 A + B) resultieren folgende Merkmalsänderungen (stets im Verhältnis zur Gesamtgröße = \pm Schädel-
länge gesehen):

1. Die Augenöffnungen nehmen anscheinend an Länge etwas ab. Leider läßt sich dies im Fossilmaterial kaum messen. Der Abstand zwischen den Orbitae bleibt konstant.
2. Die Antorbitalregion des Schädels verlängert sich (s. positive Allometrie des Nasale).
3. Die Hinterhauptregion bleibt ungefähr gleich breit, verkürzt sich aber merklich.
4. Veränderungen der Wangenregion sind nur schwer zu rekonstruieren. In der Gestalt des Ohrschlitzes und in der Verlagerung der Unterkiefer-Gelenkflächen ist kein deutlicher Wandel festzustellen.
5. Das Pinealforamen behält in etwa seine Lage zum Orbitahinterrand bei. Trotz starker individueller Variabilität ist aber während der Ontogenese eine Verlagerung vom Vorderrand der Parietalia (gelegentlich an die Frontalia grenzend) nach hinten (den Kontakt zu den Frontalia verlierend) zu beobachten.
6. Unter den Schädeldachelementen verlängern sich die Frontalia und Postparietalia eindeutig auf Kosten der Parietalia. Die Maxillaria dehnen sich ungewöhnlich stark nach hinten aus.
7. Die Skulpturierung der Schädeldachknochen ändert sich nicht wesentlich.
8. Die Zähne bleiben unverändert (große Pulpahöhle, ungefaltetes Dentin).
9. Der Sklerotikalring tritt bereits in frühen Entwicklungsstadien auf.
10. Die Kiemenzähne bleiben zeitlebens erhalten.
11. Das Parasphenoid besitzt anfangs einen breiten Processus cultriformis und eine kleine Basalplatte, deren Vorderrand schräg nach hinten gerichtet ist. Im Verlauf der Ontogenese wird der Processus schlanker und verlängert sich, die Basalplatte verbreitert sich außergewöhnlich stark, wobei ihre Vorderkante eine senkrechte Stellung zum Processus cultriformis einnimmt.

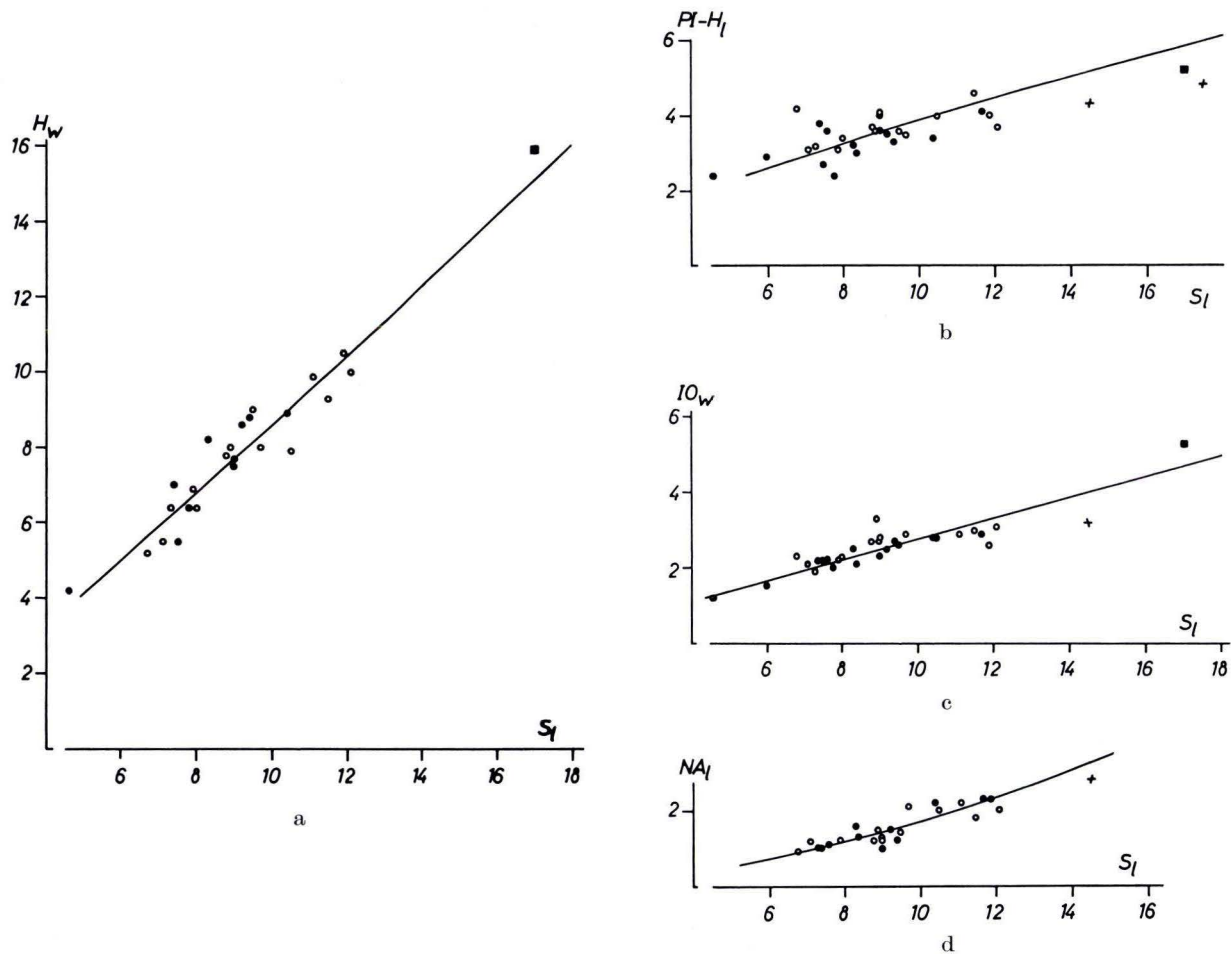


Abb. 67. *Branchiosaurus*. Allometrie zwischen Schädelänge (S_l) und a) Breite des Hinterhauptes (H_w); b) Abstand Pinealforamen – Hinterhaupttrand ($PI-H_I$); c) Interorbitalweite (IO_w); d) Länge des Nasale (NA_1). \circ = *Br. cf. petrolei* von Odernheim, \bullet = *Br. cf. petrolei* vom Messersbacher Hof, \times = *Branchiosaurus* sp. vom Humberg, \blacksquare = *Br. caducus*.

12. Das Pterygoid ist anfänglich relativ plump und breit. Später wird es schlanker. Außerdem verkürzt sich sein Quadrat-Ast und verlängert sich sein Palatin-Ast.
13. Der Vomer vergrößert sich erheblich, ohne jedoch seine Form wesentlich abzuwandeln.

14. Die Wirbelzentren bleiben unverknöchert. Dornfortsätze werden nicht ausgebildet.
15. Die Interrelavicaula entsteht erst bei mittelgroßen Individuen als kleine, rundliche Scheibe.

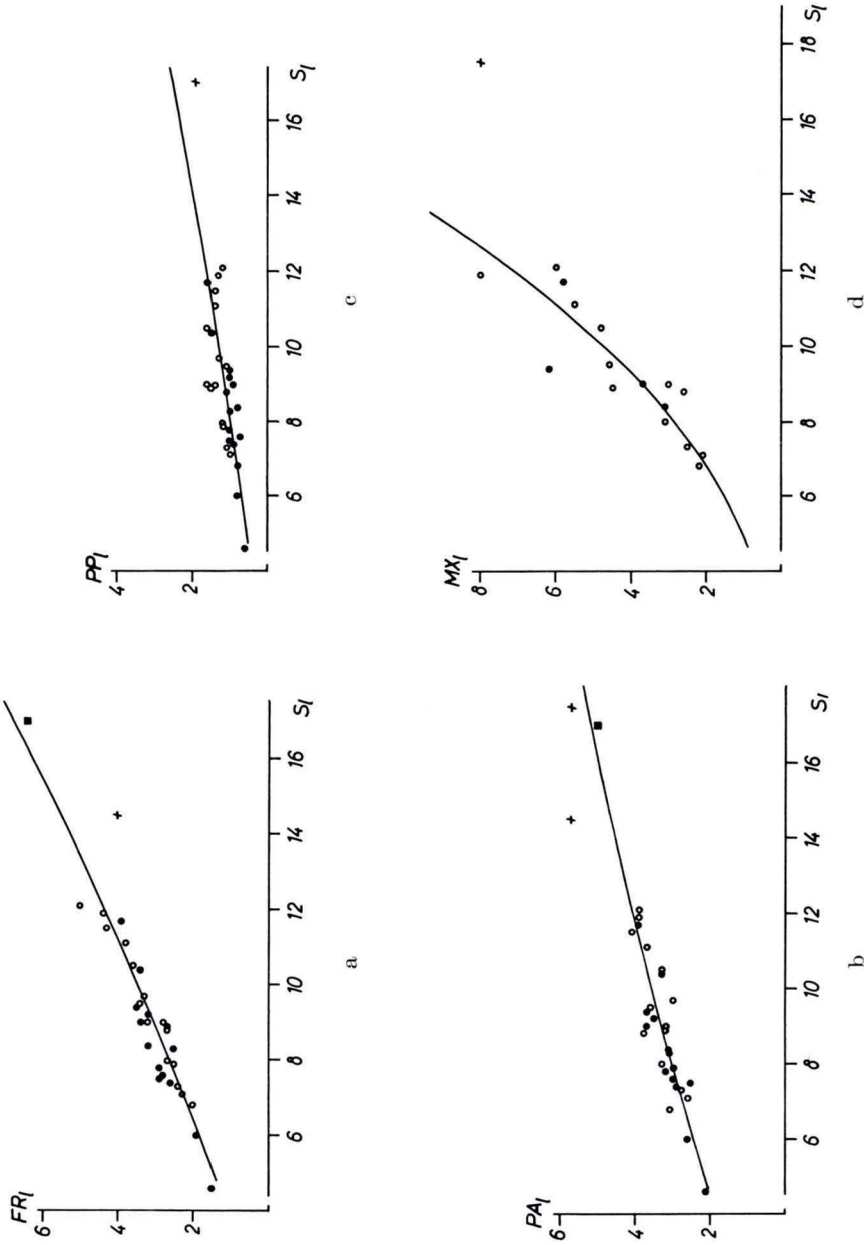


Abb. 68. *Branchiosaurus*. Allometrie zwischen Schädelgröße (St) und a) Länge des Frontale (FR_1); b) Länge des Parietale (PA_1); c) Länge des Postparietale (PPI); d) Länge des Maxillare (MX_1). Signaturen s. Abb. 67.

16. Die Iliä verlängern sich und werden schlanker.

17. Ventrale Schuppen treten verhältnismäßig früh als dünne organische Häute auf.

Die hier für *Micromelerpeton credneri* und *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* aufgezeigten ontogenetischen Veränderungen stimmen weitgehend mit den bei anderen Temnospondylen beobachteten ontogenetischen Entwicklungstendenzen (S. 79) überein. Allerdings fallen zwei Merkmalskomplexe etwas aus dem normalen Rahmen: Die Augenöffnungen zeigen bei den Branchiosauriern eine sehr geringe negative Allometrie bis Isometrie. Dadurch wird die große Bedeutung des Gesichtsinnes für die Organisation der Branchiosaurier dokumentiert. Bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* fällt außerdem die ungewöhnlich große allometrische Variabilität der Gaumenknochen auf. Sie ist wohl z.T. darauf zurückzuführen, daß die unter den Vorfahren des *Branchiosaurus* erheblichen Abwandlungen des Gaumenbaues ontogenetisch erst als sehr späte definitive Deviationen (RENSCH 1971: 7) auftreten und damit verstärkt auf die allometrische Variabilität einwirken.

Die Branchiosaurier stimmen auch untereinander in ihrer ontogenetischen Entwicklung nicht völlig überein. Am Beispiel des *Micromelerpeton credneri* und des *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* sind folgende Unterschiede aufzuzeigen:

- a) Die ontogenetische Entwicklung bricht bei *Micromelerpeton credneri* in einem späteren Stadium ab als bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Belegt wird dies durch die unterschiedliche Größe und Skulpturierung sowie durch die Verknöcherung der Wirbelzentren.
- b) Die Augenöffnungen nehmen bei beiden Arten kaum an Länge ab. Bei *Micromelerpeton* verschmälert sich aber die Interorbitalregion, bei *Branchiosaurus* bleibt sie isometrisch. Dieser Unterschied ist dadurch zu erklären, daß bei *Micromelerpeton* im Laufe der Ontogenese eine relative Verschmälerung und leichte Streckung des Gesamtschädels eintritt, die sich auch in der Allometrie des Hinterhauptes, der Wangenregion und des Ohrschlitzes äußert. Bei *Branchiosaurus* bleibt dagegen die Schädelgestalt ungefähr konstant.
- c) Die Hinterhauptregion verschmälert sich bei *Micromelerpeton*, verkürzt sich aber bei *Branchiosaurus*.
- d) Das Maxillare zeigt bei *Micromelerpeton* in etwa Isometrie, bei *Branchiosaurus* dagegen ausgesprochen positive Allometrie.
- e) Die Interclavicula verknöchert bei *Micromelerpeton* wesentlich früher und stärker als bei *Branchiosaurus*. Andererseits tritt das Ischium bei *Branchiosaurus* früher und kompletter auf als bei *Micromelerpeton*.

Demzufolge scheint *Micromelerpeton* im geringeren Maße neotenisch zu sein als *Branchiosaurus* (vorausgesetzt Neotenie ist bei beiden Formen wirklich nachweisbar). Außerdem wird die ontogenetische Entwicklung dadurch unterschiedlich beeinflusst, daß die in der zwischen *Micromelerpeton* und *Branchiosaurus* gelegenen phylogenetischen Entwicklungsspanne neuerworbenen Merkmale entweder auf Allometrie-Änderungen (Schädelgestalt, Verkürzung des Hinterhauptes, Interorbitalbreite) beruhen oder erst als späte definitive Deviationen in Erscheinung treten (z.B. Gestalt des Jugale, Ohrschlitz, Kiemenzähne). Die Entwicklung des Maxillare

bei *Branchiosaurus* könnte z. B. als Kaenogenese (RENSCH 1971: 7), also als frühontogenetische Verlangsamung und späte Beschleunigung des Längenwachstums, gedeutet werden.

Abschließend sei noch einmal darauf hingewiesen, daß selbst bei den größten Individuen von *Micromelerpeton credneri* und *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* zahlreiche larval anmutende Merkmale auftreten:

1. Kiemenzähne, die auf ein vollfunktionierendes Kiemenstützskelett schließen lassen. Nachweis äußerer Kiemen bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*.
2. Die Skulpturierung der Schädeldachknochen.
3. Die fehlende Verknöcherung des Neurokranium, des Quadratum, des Epipterygoid, der Basipterygoid-Fortsätze, der Wirbelkörper, des Scapulocoracoid, der Puboischium-Platte, der Gelenkenden, der Hand- und Fußwurzelknochen.
4. Die fehlenden oder nur angedeuteten Dornfortsätze der Wirbel.
5. Der Zahnbau.

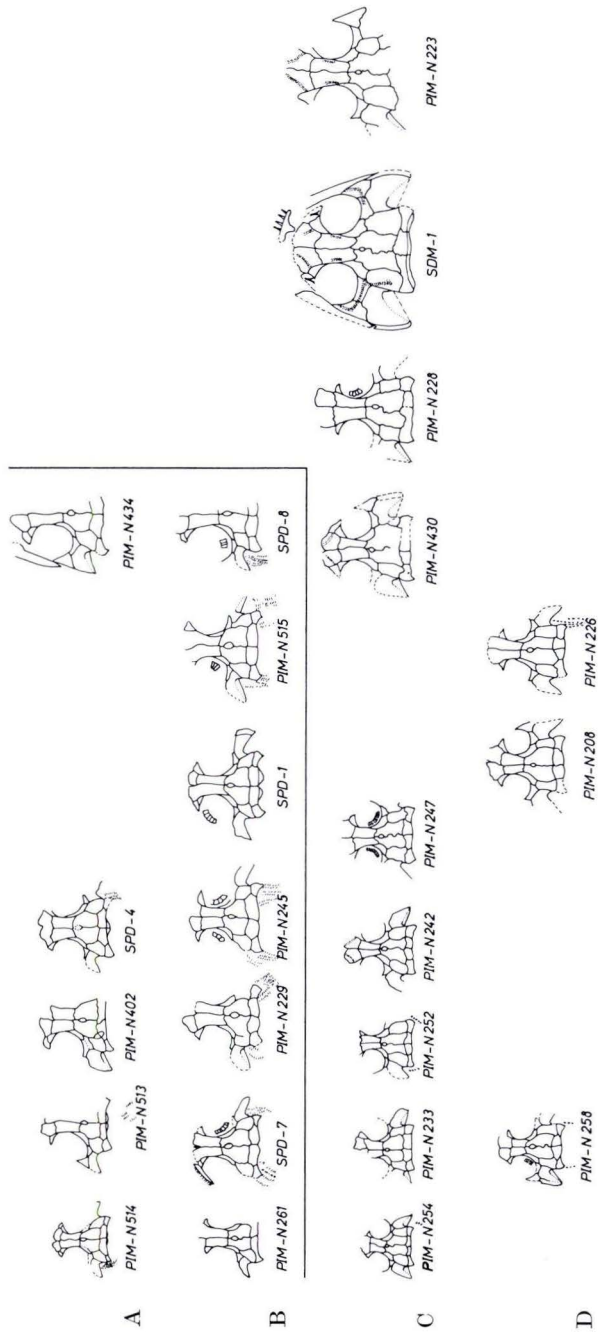
Die hieraus resultierende Frage, ob diese Exemplare Larven noch unbekannter Arten oder ausgewachsene neotenische Tiere verkörpern, habe ich bereits vor kurzem ausführlicher diskutiert (BOY 1971: 115). Dabei wurde gezeigt, daß für die Branchiosaurier Neotenie nicht zu beweisen ist, daß aber ein gewisser Grad an Neotenie wahrscheinlich erscheint (s. auch S. 124).

3.2. Intraspezifische Variabilität bei Branchiosauriern

Über die Ausmaße der infraspezifischen Variabilität bei Labyrinthodontiern sind wir, wie im Falle der allometrischen Variabilität, nur schlecht unterrichtet. Lediglich BYSTROW & EFREMOV (1940: 137) sind bei ihren Untersuchungen an *Benthosuchus sushkini* EFR. ausführlicher auf dieses Problem eingegangen. Nach ihrer Ansicht äußert sich die innerartliche Variabilität vornehmlich in einer Verzögerung oder Beschleunigung einzelner ontogenetischer Veränderungen. Davon unabhängig sollen weitere Variationen im Verlauf der Knochensuturen und der Sinneslinien, im Schädelumriß, in der Größe der Naris, der Orbita, der Choane und des Ohrschlitzes, in der Lage einzelner Vomerzähne und einzelner Nervenaustrittsstellen, in der Stärke der Occipitalverknöcherungen, sowie in Größe und Form des Parasphenoid-Dentikelfeldes auftreten.

Bei *Micromelerpeton credneri* beruht die infraspezifische Variabilität ebenfalls vorwiegend auf der unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeit einzelner Elemente, so etwa beim Auftreten neuer Skulpturelemente, bei der Ausbildung (nicht aber der Lage) der Sinneslinienfurchen und bei der Ausgestaltung einzelner Schädeldachknochen. Abgesehen von dem stets wechselnden Verlauf der Schädelsuturen, sind besonders starke individuelle Schwankungen im Bereich der Parietalia, Postparietalia, Supratemporalia und Tabularia zu beobachten. Die Variabilität geht soweit, daß neben dem latitabularen auch der angustitabulare Zustand (S. 20) vorkommt und daß gelegentlich sogar ein eigenständiges Intertemporale auftritt (S. 22), vgl. Abb. 69C + D.

Auch die Länge des Humerus scheint beträchtlich zu schwanken (Abb. 66b). Weitere innerartliche Unterschiede betreffen die Form der Interclavicula und die Zahl der Praesakralwirbel (27–29).



Im Unterschied zu *Benthosuchus* zeigt *Micromelerpeton* jedoch weitgehende Formenkonstanz des Parasphenoid-Dentikelfeldes und geringe Variationsbreite der Orbitagröße (Abb. 64a) und des Ohrschlitzes. Aus den in den Abb. 63b, 64b + c, 65 und 66a wiedergegebenen Messungen wird ersichtlich, daß auch die Länge des Nasale, des Frontale, des Parietale, des Squamosum, des Maxillare und des Hinterhauptes sowie die Interorbitalbreite wenig variabel sind; die stärksten Abweichungen treten in der Breite des Hinterhauptes auf (Abb. 63b).

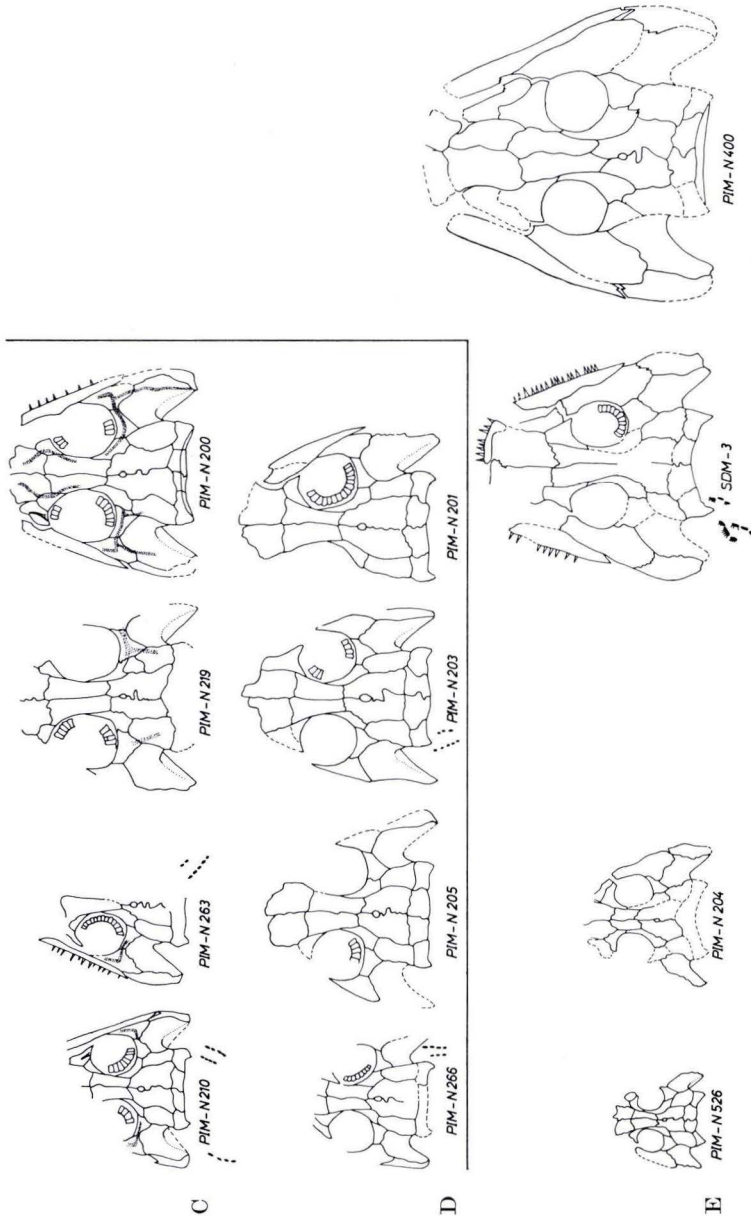


Abb. 69. Wachstumsstadien des Schädeldaches der bei Odenheim vorkommenden Labyrinthodontier. Die Schädel-elemente sind in einer Ebene ausgebreitet dargestellt. Alle Fig. $\times 1$. — Reihe A: *Branchiosaurus (Protriton)* cf. *petrolei*, Dorsalansicht. Reihe B: *Branchiosaurus (Protriton)* cf. *petrolei*, Ventralansicht. Reihe C: *Micromelerpeton credneri*, Dorsalansicht. Reihe D: *Micromelerpeton credneri*, Ventralansicht. Reihe E: *Sclerocephalus* sp.

Bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* ist die infraspezifische Variabilität wie bei *Micromelerpeton credneri* im Verlauf der Suturen und in der Form einzelner postorbitaler Schädelknochen (besonders Supratemporale, Parietale, Postparietale) sowie im Erscheinen neuer Skulpturelemente am deutlichsten. Sie tritt außerdem in der Form des Schädeldachhinterrandes⁸⁾, in der Lage der Arteria carotis interna (S. 51), in der Form der Interclavicula (S. 59, Abb.45 u. 46) und in der Zahl der Praesakralwirbel (20—21) hervor. Auf Grund einzelner Meßserien (S. 89, Abb.67 u. 68, Tab.2) ist weiterhin zu erkennen, daß solche Maße wie die Breite des Hinterhauptes und die Länge des Nasale, Frontale, Parietale und Postparietale wenig variieren, daß aber die Länge des Maxillare und des Hinterhauptes sowie die Interorbitalbreite stärkeren Schwankungen unterworfen sind. So fällt z. B. ein Individuum (PIM - N402, Tab.2, Abb.69A) mit ungewöhnlich breitem Interorbitalraum und zusätzlicher Längsskulptur auf den Frontalia (S. 43) auf.

Sexualdimorphismus ist aber bei keinem der untersuchten Branchiosaurier eindeutig nachzuweisen. Auch bei einem Vergleich von Individuen derselben Art, aber verschiedener Herkunft ist weitgehende Übereinstimmung in fast allen Merkmalen festzustellen. Am Beispiel der „Populationen“ von Odernheim und vom Messersbacher Hof sind lediglich geringe Differenzen bei *Micromelerpeton credneri* in den Maßen des Hinterhauptes (Abb.63a + b) und bei *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* in der Interorbitalweite (Abb.67c) und in der Länge des Postparietale (Abb.68c) zu verzeichnen.

3.3. Systematische Stellung der Branchiosaurier

3.3.1. Übersicht über die Branchiosaurier

Die ersten Branchiosaurier treten im oberen Westfalium der CSSR (Nyraný, Tremosna) mit der namengebenden Gattung und Typusart *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* FRITSCH auf. Diese Form unterscheidet sich in vielen Merkmalen eindeutig von anderen, gleichaltrigen Labyrinthodontiern. Einerseits ist sie sehr kleinwüchsig und in manchen Eigenschaften larval (Kiemenzähne, unverknöcherte Wirbelzentren, Gelenkenden, Carpalia und Tarsalia), andererseits weist sie fortschrittliche Spezialisierungen auf. Zum Beispiel ist die Postorbitalregion des Schädels verkürzt, die Augenöffnungen sind vergrößert, und die Zirkumorbitalknochen folglich in ihrer Ausdehnung teilweise reduziert (schmales Postfrontale; sehr kurzes Postorbitale; kurzes, dreieckiges Jugale; fehlender Kontakt zwischen Lacrimale und Jugale). Der Ohrschlitz ist sehr groß und weit. Die Kiefergelenkung liegt beträchtlich vor der Hinterhauptgelenkung. Auch die Gaumenelemente sind z. T. reduziert, so daß sehr große Gaumenfenster entstehen. Der Vomer ist sehr kurz, das Palatinum klein und dreieckig. Das Ectopterygoid stellt nur noch einen kurzen Knochenspan dar, der keine Verbindung mehr mit dem lateral gelegenen Maxillare

⁸⁾ Bei einzelnen Individuen biegt der Hinterhaupttrand im Bereich der Medianlinie nach hinten aus (Abb. 69A: PIM - N 434). Einen ähnlichen Verlauf beobachtete ich auch bei den meisten Exemplaren von *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* (FRITSCH).

hat. Die drei Äste des Pterygoid sind sehr schlank, der Basipterygoid-Ast ist deutlich ausgeprägt. Das Parasphenoid besitzt eine kurze, aber sehr breite, rechteckige Basalplatte mit ausgeprägten Furchen und Foramina für die Arteria carotis interna. Die Kiemenzähne sind, im Gegensatz zu den übrigen Labyrinthodontier-Larven, von kegelförmiger Gestalt (mit verdickter Basis). Die Zahl der Praesakralwirbel ist auf ca. 21 erniedrigt. Der Schultergürtel ist sehr schlank und durch eine kleine, runde Interclavicula charakterisiert.

Ähnliche Kennzeichen weist ein weiterer, gleichfalls oberkarbonischer Branchiosaurier auf, der bei Commeny gefunden und von THEVENIN (1906: 3—12, Abb. 1—8, Taf. 1: 1—8; 1910: 6—7, Abb. 1, Taf. 1: 8—10) als *Branchiosaurus fayoli* beschrieben wurde. Trotz seines schlechten Erhaltungszustandes läßt er einige spezifische Merkmale des *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* erkennen (Kontakt Praefrontale — Postfrontale, Postfrontale hinten etwas verstärkt, Interclavicula vorne zerschlitzt, charakteristische Schuppen), so daß nach Aussage von MILNER (mündl. Mitt.) eine Vereinigung dieser beiden Arten sehr wahrscheinlich ist.

Weitere Vertreter der Gattung *Branchiosaurus* erscheinen verhältnismäßig zahlreich im Unterperm (Unter- bis Mittel-Rotliegendes, Autunien) von Mitteleuropa. Bis auf einen (*Branchiosaurus dracyi* MILNER, in press) sind sie einander sehr ähnlich oder sogar identisch. Am frühesten beschrieben wurde *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY) von Autun. Möglicherweise synonym sind *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY) aus dem Saar-Nahe-Gebiet und *Branchiosaurus flagrijer* WHITTARD von Friedrichroda/Thüringen (S. 64). Nur geringfügig verschieden sind *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER von Niederhäßlich/Sachsen und *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* (FRITSCH) von Broumov/Böhmen (S. 65).

Sie alle unterscheiden sich deutlich von *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* durch den fehlenden Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale, das hinten nicht verbreiterte Postfrontale, das wesentlich kürzere Maxillare, die komplexer gebauten Kiemenzähne, die nicht gekerbte Interclavicula und den unterschiedlichen Bau der Schuppen. Wegen der völligen Übereinstimmung im Aufbau des spezialisierten Gaumens möchte ich alle Arten unter der Gattungsbezeichnung *Branchiosaurus* belassen, wobei sich eine Unterteilung in zwei Untergattungen *Branchiosaurus (Branchiosaurus)* für den Formenkreis des *Br. salamandroides* und *Branchiosaurus (Protriton)* für den Formenkreis um *Br. petrolei* anbietet.

Jedoch ergeben sich Schwierigkeiten bei der Einstufung des oben bereits erwähnten *Branchiosaurus dracyi*. Dieser ist leider nicht vollständig überliefert, weist aber in den uns bekannten Merkmalen (HEYLER 1957: 72—81, Abb. 23, 24, 29, Taf. 4: 2, 5: 1 + 2) eine Vermischung der oben genannten Charakteristika beider Untergattungen auf. An *Branchiosaurus (Branchiosaurus)* erinnern der Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale und das hinten etwas verbreiterte Postfrontale, an *Branchiosaurus (Protriton)* dagegen das kurze Maxillare und das Fehlen der Schuppen. Vorläufig würde ich diese Art der letzteren Untergattung zuordnen, weil mir die Aufhebung der rahmenartigen Versteifung des marginalen Schädels durch eine Verkürzung des Maxillare bei gleichzeitiger Verbreiterung der Wangenregion als die wesentliche Neuerwerbung der Formengruppe des *Branchiosaurus (Protriton)* erscheint.

Es existieren noch einige weitere Arten, deren systematische Stellung mehr oder weniger unklar ist. Sie werden provisorisch der Gattung *Branchiosaurus* zugerechnet. Hierzu gehört der einzige amerikanische Branchiosaurier *Branchiosaurus darrahi* ROMER (ROMER 1939: 748–749, Taf. 1: 1 + 2) aus dem Oberkarbon von Clarksburg, Pa./USA. Ich habe mich an Hand des Holotypus (MCZ – 1265) — weitere Exemplare gibt es nicht — davon überzeugen können, daß diese Art auf Grund der Schädelproportionen, des Parasphenoid, der Kiemenzähne, des Schultergürtels und der Zahl an Praesakralwirbeln mit großer Wahrscheinlichkeit zu *Branchiosaurus* gehört. Die Anordnung der Praefrontalia und Postfrontalia sowie das kurze Maxillare machen eine Verwandtschaft mit dem Formenkreis um *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* wahrscheinlich.

Auch *Branchiosaurus caducus* AMMON aus dem Unter-Rotliegenden von Heimkirchen/Pfalz erinnert in den wenigen, uns bekannten Merkmalen am ehesten an *Branchiosaurus (Protriton)*. — Eine weitere saarpfälzische Form, *Branchiosaurus* sp. vom Humberg bei Odernheim/Glan, zeigt im Schädeldach ähnliche Beziehungen, besitzt aber ein mit *Leptorophus* übereinstimmendes Parasphenoid. Besonders problematisch in seiner Deutung ist *Branchiosaurus brachyrhynchus* WATSON (WATSON 1963: 545–547, Abb. 2 E) aus dem Rotliegenden von Friedrichroda/Thüringen. Von dieser Art existieren nur der Paratypus (BMNH – R 5469), der, da der Holotypus zu *Branchiosaurus flagrifer* gehört, somit zum neuen Holotypus wird, und ein weiteres Exemplar, das ich in der Sammlung des Senckenberg-Museums Frankfurt (SMF – A 291) ausfindig machte. Leider sind beide Stücke sehr schlecht erhalten. Ihre Schädel sind zwischen 30 und 37 mm lang, also wesentlich größer als die der bisher behandelten Arten. Sie besitzen eine relativ kurze und breite Postorbitalregion und eine kurze Schnauze. Ihre Augenöffnungen sind kleiner als bei den bekannten *Branchiosaurus*-Arten. — Derartige Schädelproportionen könnten bei einem sehr großwüchsigen *Branchiosaurus* auftreten. Für eine Verwandtschaft mit *Branchiosaurus* sprechen auch der möglicherweise fehlende Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale, der kurze, breite Vomer, das wahrscheinlich kurze, dreieckige Palatinum, das relativ schlanke Pterygoid ohne Transversalflansch, die nur schwach verknöcherte Interclavicula, die Zahl von ca. 20 Praesakralwirbeln und das Fehlen von stärker verknöcherten Schuppen. Ungewöhnlich für einen *Branchiosaurus* sind aber der enge Ohrschlitz und das relativ weit zurückreichende Squamosum, sowie das verhältnismäßig lange Postorbitale.

Eine weitere mit *Branchiosaurus* verwandte und relativ großwüchsige Form wurde bei Clennen/Sachsen auf sekundärer Lagerstätte gefunden und von SCHÖNFELD (1911: 19–43, Taf. 1–3) und BULMAN & WHITTARD (1926: 559–563, Abb. 8–10) als *Leptorophus tener* (SCHÖNFELD) beschrieben. Sie stimmt in vielen wichtigen Merkmalen (etwa der großen Orbita, dem fehlenden Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale, dem breiten Quadratojugale, der Gestalt von Vomer, Palatinum, ?Ectopterygoid und Pterygoid, den Kiemenzähnen und der Form des Schultergürtels) mit *Branchiosaurus* überein. An Unterschieden sind zu nennen die verlängerte Postorbitalregion, die Form und Skulpturierung des Parasphenoid, die Lage der Furchen und Foramina für die Arteria carotis interna, die Anzahl von 21–23 Praesakralwirbeln und der besondere, sowohl von *Branchiosaurus* als auch

von den *Micromelerpetontidae* abweichende Schuppenbau. Leider ist z.Z. noch nicht exakt nachzuprüfen, ob einzelne dieser Unterschiede allometrisch bedingt sind. Auffallend ist z.B. die völlige Übereinstimmung im Gaumenbau mit der ansonsten *Branchiosaurus*-haften, gleichfalls relativ großwüchsigen Form vom Humberg (S. 70). — Obwohl also in der Beurteilung dieser Gattung und Art noch gewisse Unsicherheiten bestehen und eine Vereinigung mit *Branchiosaurus* möglich wäre, möchte ich vorerst der Klarheit halber an ihrer Eigenständigkeit festhalten.

Dagegen ist *Branchierpeton amblystomus* (CREDNER) (CREDNER 1881 b: 574—603, Taf. 22—24; 1886: 581—632, Abb. 15, Taf. 16: 8—11, 17: 9—15, 18: 4—11 u. 17—18, 19: 3—9; GEINITZ & DEICHMÜLLER 1882: Taf. 7: 12—14) aus dem Rotliegenden von Niederhäßlich b. Dresden bereits so sehr von *Branchiosaurus* verschieden, daß die Errichtung einer eigenen Gattung gerechtfertigt erscheint. Leider ist diese Art im Gaumenbau nur ungenügend untersucht. Von *Branchiosaurus* und *Leptorophus* unterscheidet sie sich durch das schmale Quadratojugale, die Gestalt des Jugale (WATSON 1940: Abb. 22), die Hinterhauptfurchen auf Postparietale und Tabulare, die geringe Ausbildung der Kiemenzähne, die Zahl von 25—27 Praesakralwirbeln und den Schuppenbau, von *Branchiosaurus* darüber hinaus durch das verlängerte Hinterhaupt, die Form des Ohrschlitzes und des Squamosum, sowie die Gestalt und Skulpturierung des Parasphenoid.

Ein leider schlecht erhaltener, aber ähnlich gestalteter Rest wurde auch in älteren Schichten (Wende Karbon/Perm) bei Löbejün gefunden und von CHRYPLOFF & KAMPE (1958: 960—964, Taf. 1—3) als *Branchiosaurus* cf. *amblystomus* CREDNER beschrieben. Leider liegen mir nur die vorstehend genannten Abbildungen vor. Aus diesen ist eine sichtliche Übereinstimmung mit *Branchierpeton amblystomus* in den Schädelproportionen festzustellen, während die Zahl der Praesakralwirbel (nach CHRYPLOFF & KAMPE: 22, nach eigener Zählung: eher 24—25) möglicherweise differiert.

Branchierpeton amblystomus zeigt weiterhin große Ähnlichkeit mit *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD (S. 38). Dies trifft besonders auf das Schädeldach zu, das lediglich im Postorbitalabschnitt etwas kürzer ist und keine Sinneslinienfurchen besitzt. Im Gaumen scheinen dagegen größere Unterschiede zu bestehen. Hierin weicht *Micromelerpeton* erheblich von *Branchiosaurus* und *Leptorophus* ab; denn er besitzt, wie fast alle anderen rhachitomen Amphibien, ein komplettes Ectopterygoid mit Fangzähnen. Folglich reicht das subtemporale Gaumenfenster nur bis zum Hinterrand des Ectopterygoid, während es sich bei den beiden anderen Gattungen nach vorne zwischen Ectopterygoid und Maxillare bis zur Mitte des Palatinum ausdehnt. *Micromelerpeton* ist darüber hinaus durch einen Artikulationsfortsatz des Quadratojugale (S. 25) und einen zum Schädeldach aufsteigenden Dorsalfortsatz des Palatinum gekennzeichnet, beides Merkmale, die *Branchiosaurus* und *Leptorophus* fehlen, die aber bei *Branchierpeton* möglicherweise noch vorhanden sind. Weitere Charakteristika stellen die Kiemenzähne (S. 29), die große, viereckige Interclavicula, die 27—29 Praesakralwirbel, die sehr differenzierten Caudalrippen (S. 33), das dorsal abknickende Ilium und die Schuppen (S. 37) dar.

In manchen dieser Merkmale läßt *Micromelerpeton* wiederum enge Beziehungen zu *Limnerpeton laticeps* FRITSCH (1883: Taf. 31, 33: 1—3, 34: 1) aus der oberkarbonischen Gaskohle von Nyrany erkennen. So ist beiden Arten der verlängerte Post-

orbitalschädel, die Anordnung der zirkumorbitalen Knochen (bis auf den Kontakt Praefrontale — Postfrontale), das schmale Quadratojugale mit dem Medialfortsatz, wahrscheinlich auch der Dorsalfortsatz des Palatinum, die Gestalt und Bezahnung des Pterygoid und Parasphenoid (bis auf den Vorderteil des Proc. cultriformis), die Zahl der Praesakralwirbel und der Schuppenbau gemeinsam. Eine Trennung beider Formen in verschiedene Gattungen ist gerechtfertigt auf Grund der Unterschiede im Kontakt zwischen Praefrontale und Postfrontale, in der Bezahnung des Maxillare, in den Occipitalflanschen, im vorderen Parasphenoid und im Verlauf der Arteria carotis interna, sowie in der Form der Interclavicula und des Ilium. In einigen dieser unterscheidenden Merkmale sind andererseits Übereinstimmungen zwischen *Limnerpeton* und *Branchierpeton* zu beobachten (Arteria carotis interna, Interclavicula, Ilium).

Eine detaillierte Untersuchung der z.Z. bekannten Branchiosaurier ermöglicht also eine Unterteilung in zwei Familien, Branchiosauridae mit den Gattungen *Branchiosaurus* und *Leptorophus* und Micromelerpetontidae nov. fam. mit den Gattungen *Micromelerpeton*, *Limnerpeton* und *Branchierpeton* nov. gen. Diese Aufspaltung der Branchiosaurier ist in erster Linie durch den sehr verschiedenen Gaumenbau begründet.

Die Zuordnung der derzeit existierenden Branchiosaurier-Arten zu einer der beiden Familien ist lediglich im Falle des *Branchierpeton amblystomus* problematisch. Wie ich oben ausführte, nimmt diese Art anscheinend eine Zwischenstellung zwischen *Branchiosaurus* und *Leptorophus* einerseits und *Micromelerpeton* und *Limnerpeton* andererseits ein. Im Schädeldach gleicht sie weitgehend den Micromelerpetontidae, im Gaumenbau, der leider noch nicht genügend untersucht ist, scheint sie bereits einige Spezialisierungen der Branchiosauridae erworben zu haben. Da sie wahrscheinlich noch den Quadratojugalfortsatz und möglicherweise auch den Palatinalfortsatz besitzt, stelle ich sie vorerst zu den Micromelerpetontidae.

Zusammenfassend ergibt sich also folgende Gliederung der Branchiosaurier:

1. Familie: Branchiosauridae FRITSCH

Diagnose (Neufassung): Kleinwüchsige, überwiegend larvale Formen mit großer Orbita, \pm verkürztem Postorbitalschädel und weitem Ohrschlitz. — Lacrimale begrenzt Orbita. Jugale sehr kurz, \pm dreieckig. Vomer kurz und breit. Palatinum kurz, dreieckig, ohne Dorsalfortsatz. Ectopterygoid zu schmaler Knochenleiste reduziert. Subtemporalfenster reicht bis zur Mitte des Palatinum. Pterygoid mit kräftigem Basipterygoid-Ast und sehr schlankem Palatin-Ast, ohne „transverse flange“. Parasphenoid glatt oder nur schwach skulpturiert. Deutliche Furchen und Foramina für die Arteria carotis interna. Knorpelige Basipterygoid-Gelenkung. — Stapes kurz, mit großem Foramen. Kegelförmige Kiemenzähne. — 20 bis max. 23 Praesakralwirbel. Schmäler Schultergürtel. Kleine, runde bis fünfeckige Interclavicula. Je nach Gattung verschiedenartig gebaute Ventralschuppen.

Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides FRITSCH — Nyranj, Tremosna
 [? = *Branchiosaurus fayoli* THEVENIN] — Comentry
Branchiosaurus (Protriton) petrolei (GAUDRY) — Autun

<i>Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei</i> (GAUDRY)	— Saar-Nahe-Gebiet
[? = <i>Branchiosaurus flagrifera</i> WHITTARD]	— Friedrichroda
<i>Branchiosaurus (Protriton) ? gracilis</i> CREDNER	— Niederhäßlich
<i>Branchiosaurus (Protriton) ? pusillus</i> (FRITSCH)	— Broumov, Kalna
<i>Branchiosaurus (? Protriton) darrahi</i> ROMER	— Clarksburg, Pa.
<i>Branchiosaurus (? Protriton) dracyi</i> MILNER	— Dracy-Saint-Loup
? <i>Branchiosaurus caducus</i> AMMON	— Heimkirchen
? <i>Branchiosaurus</i> sp.	— Humberg
<i>Leptorophus tener</i> (SCHÖNFELD)	— Clennen
? „ <i>Branchiosaurus</i> “ <i>brachyrhynchus</i> WATSON	— Friedrichroda

2. Familie: Micromelerpetontidae nov. fam.

Diagnose: Relativ kleinwüchsige Formen mit großer Orbita, länglichem Postorbitalschädel und tiefem, relativ schmalem Ohrschlitz. — Lacrimale begrenzt Orbita. Kurzes Jugale. Zwischen Jugale und Lacrimale liegt der Dorsalfortsatz des Palatinum. Quadratojugale mit Medialfortsatz. — Normal rhachitomenhaftes, aber schlankes Palatinum und Ectopterygoid. Subtemporalfenster reicht bis zum Hinterrand des Ectopterygoid. Pterygoid nicht so schlank wie bei den Branchiosauridae, mit schwachem Transversalfansch. Parasphenoid in seinem Mittelteil skulpturiert und z. T. mit Dentikeln besetzt. — Stapes kurz, mit großem Foramen. Plättchenförmige Kiemenzahnelemente. — Wirbel rhachitom, mit hohen Pleurozentren. 25—29 Praesakralwirbel. Schmaler Schultergürtel. Mittelgroße, vier- oder fünfeckige Interclavicula. Ventralschuppen vom Microsaurier-Typ.

<i>Micromelerpeton credneri</i> BULMAN & WHITTARD	— Saar-Nahe-Gebiet
<i>Micromelerpeton</i> sp.	— Autun
<i>Limnerpeton laticeps</i> FRITSCH	— Nyraný
<i>Branchierpeton amblystomus</i> (CREDNER) nov. gen.	— Niederhäßlich
<i>Branchierpeton cf. amblystomus</i> (CREDNER)	— Löbejün

3.3.2. Bedeutung des phyllospondylen Wirbelbaues

Bis in die fünfziger und sechziger Jahre dieses Jahrhunderts wurden die Branchiosaurier von den meisten Autoren auf Grund ihres anscheinend eigenartigen Wirbelbaues zu einer besonderen Ordnung, den Phyllospondyli, gestellt (CASE 1946, LEHMAN 1955, HEYLER 1957, v. HUENE 1956, KUHN 1960, 1965, ORLOV 1964, HEYLER 1969), obwohl insbesondere durch ROMER (1939, 1947, 1966, 1968) und WATSON (1963) erhebliche Bedenken dagegen erhoben worden waren.

Verfolgt man die verschiedenen diesbezüglichen Untersuchungen von ihren Anfängen bis in die Jetztzeit, so stellt man eine starke Wandlung des angeblich phyllospondylen Wirbeltyps fest. Zuerst wurde dieser Typ durch CREDNER (1881 a, 1886) und THEVENIN (1910) beschrieben und definiert. Demnach ist er charakterisiert durch eine in ihrer Ausdehnung nur unwesentlich reduzierte Chorda, die dorsal wie ventral jeweils von einem dünnen Knochenpaar umgeben ist. Sie wird also von diesen Knochen hülsenförmig umhüllt, wobei lediglich in der dorsalen und ventralen Medianlinie sowie beidseitig lateral ein schmaler Spalt zwischen den Knochelementen existiert. Das dorsale Paar dehnt sich außerdem etwas dorsalwärts aus und bildet beiderseits die Zygapophysen und den sehr niedrigen Dorn-

fortsatz. Seitwärts umfassen das dorsale wie das ventrale Paar einen langausgezogenen Transversalfortsatz manschettenförmig von unten bzw. von oben. Zu dieser Rekonstruktion ist erklärend hinzuzufügen, daß das ventrale Knochenpaar mehr vermutet als nachgewiesen wurde. Man glaubte nämlich, den \pm zylindrischen Steinkern des Chordahohlraumes erkennen zu können (CREDNER 1886: Taf. 18: 22). Die vermeintlichen Transversalfortsätze sind auf eine Fehlinterpretation der oft auf ungewöhnliche Weise eingebetteten Wirbel zurückzuführen. Vielfach liegen nämlich die paarigen Neuralbögen auseinandergeklappt und von der Innenseite sichtbar vor. Da sie in sich gekrümmt sind, biegen sie sich vorwiegend medial, wo sie mit ihren verbreiterten Dorsalenden aneinanderstoßen, nach oben auf und täuschen somit den Dornfortsatz in Dorsalansicht vor. Ihre Ventralenden wurden dann als Transversalfortsätze gedeutet.

BULMAN & WHITTARD (1926: 546) und WHITTARD (1930: 507) erkannten als erste, daß keine ventralen Knochenpaare vorhanden sind. Irrtümlicherweise glaubten sie aber, daß die in verschobener Position übereinanderliegenden Paare eines Neuralbogens jeweils einen einzigen Knochen verkörpern. Folglich bildeten sie Neuralbögen mit doppelten Prae- und Postzygapophysen ab. Als typisches Merkmal des phyllospondylen Wirbels sahen sie die weit ventralwärts reichende Umfassung der Chorda durch die Neuralbögen an.

Später setzte sich erneut HEYLER (1957) für eine Eigenständigkeit dieses Wirbeltyps ein. Er bemerkte zwar, daß in den meisten Fällen die von CREDNER und THEVENIN vermuteten ventralen Elemente fehlen, und er wies auch auf BULMAN & WHITTARD's Irrtum hin, jedoch glaubte er bei einem Exemplar (HEYLER 1957: Abb. 23) unpaarige ventrale Elemente erkennen zu können, die von den bei den Rhachitomen auftretenden Interzentra verschieden sein sollen. In Wirklichkeit handelt es sich bei diesem „ventralen Wirbelement“ aber wohl nur um die Innenfläche des rechten Neuralbogens, der seitwärts herausgerutscht unter dem linken Neuralbogen hervorschaut. Die Außenfläche desselben rechten Bogens ist, durch die knorpelige, mit Sediment gefüllte Symphysenregion von der Innenfläche scheinbar getrennt, lediglich mit ihrem etwas aufgewölbten Dorsalrand sichtbar. HEYLER hielt also die Außenfläche des rechten Neuralbogens für das, was sie auch ist, interpretierte dagegen die Innenfläche desselben Bogens als ventrales Wirbelement.

Bei genauerer Nachprüfung stellt sich also heraus, daß es keinen Beweis für einen vom temnospondylen abweichenden phyllospondylen Wirbeltyp gibt. Vielmehr kann durch den Vergleich mit Larven des Rhachitomen *Sclerocephalus* gezeigt werden, daß die phyllospondylen Wirbel nichts andere sind als larvale Temnospondylen-Wirbel (S. 75). Überdies beweist das Auftreten von protorhachitomen Wirbeln bei einigen verhältnismäßig großwüchsigen Phyllospondylen (*Micromelerpeton*, S. 32), daß die meisten Phyllospondyli den Rhachitomen angehören. Das bedeutet aber, daß der Wirbelbau für die systematische Beurteilung der Branchiosaurier von geringerer Bedeutung ist. Überhaupt glaube ich, daß die Wirbel bisher bei Erörterungen über Systematik und Evolution der Amphibien weitgehend überbetont wurden. Ihnen sollte nicht mehr Wert beigemessen werden als jedem anderen wichtigen Merkmal am Schädel oder Postkranialskelett.

3.3.3. Vergleiche mit anderen rhachitomen Amphibien

Die Branchiosauridae und Micromelerpetontidae gehören, wie mit Hilfe des Schädeldaches, des Gaumens und des Wirbelbaues eindeutig nachzuweisen ist, zu den Temnospondyli und innerhalb dieser Gruppe zu den Rhachitomi. Lediglich zwei der etwa sechs Überfamilien der Rhachitomen weisen engere Beziehungen zu den Branchiosauriern auf. Inwiefern echte verwandtschaftliche Bindungen oder konvergente Erscheinungen vorliegen, soll im folgenden kurz untersucht werden. Dabei wird in erster Linie mit den Micromelerpetontidae verglichen, weil diese weniger spezialisiert sind und dadurch den meisten Rhachitomen näher stehen als die Branchiosauridae.

3.3.3.1. Edopoidea

Innerhalb der sehr heterogenen Gruppe der Edopoidea lassen lediglich zwei Gattungen eine gewisse Verwandtschaft mit den Branchiosauriern erkennen, *Eugyrinus* und *Dendrerpeton*. Sie werden nach ROMER (1966: 362) zusammen mit dem nur andeutungsweise bekannten *Erpetocephalus* zur Familie der Dendrerpetontidae vereinigt.

Das Material von *Eugyrinus* beschränkt sich auf den Holotypus des *Eugyrinus wildi* (WOODWARD) aus dem untersten Westfalium von Lancashire. Die folgende Vergleichstabelle basiert auf den Beschreibungen von WOODWARD (1891) und WATSON (1921, 1940):

Übereinstimmungen zwischen *Eugyrinus* und den Micromelerpetontidae:

1. geringe Körpergröße
2. kurze Schnauze
3. verlängerte Postorbitalregion
4. Lage der Quadrat- und Occipitalcondylen
5. Sinneslinien
6. Occipitalfurchen und -flansche
7. Form und Lage des Lacrimale
8. Gestalt des Praefrontale und Postfrontale
9. Gestalt des Parietale, Postparietale, Tabulare und Supratemporale + Intertemporale
10. Jugale vorne reduziert
11. Länge des Maxillare
12. Medialfortsatz des Quadratojugale
13. große Gaumenfenster
14. schmales Palatinum und Ectopterygoid
15. Gestalt des Pterygoid, schwacher „transverse flange“
16. knorpelige Basipterygoid-Verbindung
17. Dentikelfeld auf Parasphenoid
18. Unterkiefer: Umriß, Ausbildung der Condylarfläche, Form des Coronoid- und des Retroarticular-Fortsatzes
19. Gestalt der Wirbel

Übereinstimmungen nur zwischen *Eugyrinus* und *Limnerpeton*:

20. Kontakt Praefrontale — Postfrontale
21. Gestalt des Postorbitale
22. Furchen der Arteria carotis interna auf dem Parasphenoid

Unterschiede zwischen *Eugyrinus* und den Micromelerpetontidae:

23. kurzer Ohrschlitz
24. Fehlen eines offenen Nasolacrimalkanals
25. Existenz eines Intertemporale
26. Artikularfortsatz des Squamosum
27. Gestalt der Parasphenoid-Basalplatte
28. ? Zahl und Bezahnung der Coronoide
29. geringere Zahl an Praesakralwirbeln (26)
30. rhombische Interclavicula
31. Schuppenbau

Aus dem Vergleich zwischen *Eugyrinus* und den Micromelerpetontidae sind zahlreiche Übereinstimmungen, zumal in recht spezialisierten Merkmalen wie der vergrößerten Orbita und den damit zusammenhängenden Veränderungen im Zirkumorbitalbereich (Punkt 8 und 10), dem durch große Fenster erleichterten Gaumen (13, 14, 15) und der Unterkiefergelenkung (12, 18) ersichtlich. Einige Ähnlichkeiten beruhen aber sicherlich auf der geringen Körpergröße und dem damit verbundenen juvenilen Charakter dieser Formen (?16, 19). Andererseits mögen manche der oben aufgezählten Unterschiede auf mangelnde Kenntnis des Fossilmaterials zurückzuführen sein (?24, 28). Berücksichtigt man weiterhin, daß die meisten unterscheidenden Merkmale entweder durch die verschiedene Evolutionshöhe zu erklären sind (25, 26) oder wegen ihrer starken Variabilität innerhalb der Micromelerpetontidae und Branchiosauridae von geringer systematischer Bedeutung sind (29–31), so ist man versucht, *Eugyrinus* als Stammform der Micromelerpetontidae zu betrachten. Gegen diese Deutung spricht eigentlich nur der für einen Verwandten der Branchiosaurier ungewöhnlich kleine Ohrschlitz und vielleicht noch die eigenartige, aber an frühontogenetische Stadien von *Branchiosaurus* (Abb.51) erinnernde Gestalt der Parasphenoid-Basalplatte. *Eugyrinus* ist also sicherlich mit den Micromelerpetontidae nahe verwandt. Ob er allerdings zu den direkten Vorfahren der Micromelerpetontidae zu rechnen ist, ist sehr zweifelhaft.

Der zweite Vertreter der Edopoidea, *Dendrerpeton acadianum* OWEN, ist etwas besser überliefert als *Eugyrinus*. Seine Überreste stammen aus den mittelwestfälischen Baumstümpfen von Joggins/Nova Scotia und wurden von STEEN (1934) und CARROLL (1967) beschrieben.

Übereinstimmungen zwischen *Dendrerpeton* und den Micromelerpetontidae:

1. verlängerte Postorbitalregion
2. tiefer Ohrschlitz
3. Lage der Quadrat- und Occipitalcondylen
4. Occipitalfurchen und -flansche
5. Gestalt und Lage des Lacrimale
6. Jugale vorne reduziert
7. Form des Parietale, Postparietale, Tabulare und Supratemporale + Intertemporale
8. Länge des Maxillare
9. relativ große Gaumenfenster
10. breite Parasphenoid-Basalplatte
11. ähnliche Form der Wirbel und Rippen

Übereinstimmungen nur zwischen *Dendrerpeton* und *Limnerpeton*:

12. Kontakt Praefrontale — Postfrontale
13. Furchen der Arteria carotis interna

Unterschiede zwischen *Dendrerpeton* und den Micromelerpetontidae:

14. mittlere Körpergröße
15. höherer Verknöcherungsgrad
16. verlängerte Schnauze
17. kleinere Orbita
18. Fehlen der Sinneslinien
19. Fehlen eines offenen Nasolacrimalkanals
20. Existenz eines Intertemporale
21. Kontakt Lacrimale — Jugale
22. Gestalt des Postfrontale und Postorbitale
23. Artikularfortsatz des Squamosum
24. ? fehlender Medialfortsatz des Quadratojugale
25. verlängerter Vomer
26. Ausdehnung des Ectopterygoid nach hinten
27. Pterygoid: Gestalt, Ausdehnung nach vorne bis zum Vomer, kurzer Basipterygoid-Fortsatz
28. gelenkige Basipterygoid-Verbindung
29. Parasphenoid: deutlicher Basipterygoid-Fortsatz, ohne Dentikelfeld
30. Fehlen des Retroartikular-Fortsatzes
31. große, verlängerte Interclavicula
32. großes, plumpes Cleithrum
33. unterschiedliche Phalangenzahl, vorne: 2-3-3-3; hinten: 2-3-3-3-3
34. Schuppenbau

Dendrerpeton unterscheidet sich von *Eugyrinus* und damit auch von den Micromelerpetontidae u.a. durch eine gewisse Anpassung an eine terrestrische oder semiterrestrische Lebensweise. Diese äußert sich im Verknöcherungsgrad (15), im Fehlen der Sinneslinien und des offenen Nasolacrimalkanals (18, 19) sowie im Bau des Schultergürtels und der Extremitäten (31—33). Abgesehen von dieser verschiedenen Anpassung ist *Dendrerpeton* aber auch in der grundsätzlichen Schädelorganisation nicht soweit in Richtung auf die Micromelerpetontidae entwickelt wie *Eugyrinus*. Dies kann durch die kleineren Orbitae und Gaumenfenster und die damit verbundenen Gruppierungen einzelner Schädelknochen (17, 21, 25—27) belegt werden. Auch sind gewisse Spezialisierungen der Micromelerpetontidae im Kiefergelenk und Unterkiefer (24, 30) nicht zu erkennen.

Im übrigen zeigt die merkliche Verlängerung des Praeorbitalschädels und das Fehlen eines Retroartikular-Fortsatzes (16, 30) an, daß *Dendrerpeton* von dem auf einer ähnlichen Entwicklungsstufe stehenden *Eugyrinus* (s. 20, 23) beträchtlich abweicht und sich auch von der Entwicklungslinie der Micromelerpetontidae stärker entfernt hat.

3.3.3.2. Dissorophoidea

Die erst seit geraumer Zeit als eigene systematische Einheit aufgefaßten Dissorophoidea (BOLT 1969) verkörpern einen verhältnismäßig fortschrittlichen, z.T. auch sehr spezialisierten Typus der rhachitomen Amphibien. Sie sind besonders

durch zwei Merkmale gekennzeichnet, die auch den Micromelerpetontidae zueigen sind, nämlich durch den Besitz eines Dorsalfortsatzes des Palatinum und eines Medialfortsatzes des Quadratojugale.

Der geologisch älteste Vertreter dieser Überfamilie ist *Amphibamus*, der von den meisten Autoren zur Familie der Dissorophidae gerechnet wird, der sich aber von den eigentlichen Dissorophidae durch verschiedene Eigenschaften (Verkürzung der Hinterhauptregion, Stapes) unterscheidet und deshalb von mir gesondert behandelt wird.

Er war während des höheren Westfalium und des Stephanium relativ weit verbreitet. Zur Zeit kennen wir drei Arten, *Amphibamus grandiceps* von Mazon Creek, Illinois (WATSON 1940, GREGORY 1950), *Amphibamus lyelli* (WYMAN) von Linton, Ohio (STEEN 1931, CARROLL 1964) und *Amphibamus calliprepes* (STEEN) von Nyirany, CSSR (STEEN 1938).

Übereinstimmungen zwischen *Amphibamus* und den Micromelerpetontidae:

1. geringe Körpergröße
2. kurze Schnauze
3. große Orbita
4. Lage des Lacrimale
5. Jugale vorne reduziert
6. ? Dorsalfortsatz des Palatinum zwischen Lacrimale und Jugale
7. kurzes, breites Postorbitale
8. kurzes, breites Postparietale und Tabulare
9. Medialfortsatz des Quadratojugale
10. „Sklerotikalpflaster“
11. große Gaumenfenster
12. kurzer, breiter Vomer
13. kurzes, schmales Palatinum und Ectopterygoid
14. Pterygoid: reicht nur bis Palatinum, ausgeprägter Basipterygoid-Ast
15. Gestalt der Parasphenoid-Basalplatte
16. ?? ähnliche Basipterygoid-Verbindung
17. kurzer Stapes mit Stapedialforamen
18. markanter Coronoid-Fortsatz aus Coronoid und Supraangulare
19. ähnliche Form der Wirbel und Rippen
20. schlanker Schultergürtel

Übereinstimmungen nur zwischen *Amphibamus* und *Limnerpeton*:

21. Kontakt Praefrontale — Postfrontale
22. Furchen und Foramina der Arteria carotis interna

Besondere Übereinstimmungen zwischen *Amphibamus* und den Branchiosauridae:

23. verkürzte Postorbitalregion
24. Zahl der Praesakralwirbel (18—25)

Unterschiede zwischen *Amphibamus* und den Micromelerpetontidae:

25. höherer Verknöcherungsgrad (Neurokranium, Quadratum, Epipterygoid, Scapulocoracoid, Extremitäten)
26. Postorbitalregion verkürzt und nach hinten verschmälert
27. breitere Interorbitalregion
28. ungewöhnlich großer und weiter Ohrschlitz

29. Quadratocondylen liegen hinter den Occipitalcondylen
30. polygonale Skulpturierung der Dermalknochen
31. Sinneslinien fehlen
32. Tabularia weit nach hinten gerichtet
33. breiter „transverse flange“ des Pterygoid
34. Unterkiefer ohne Retroartikular-Fortsatz
35. Gestalt der Sakralrippe
36. Form der Interclavicula
37. Phalangenzahl der Hinterextremität: 2-2-3-3-3
38. Form und Skulpturierung der Schuppen

Wie die meisten Vertreter der Dissorophoidea läßt *Amphibamus* eine gewisse Anpassung an eine terrestrische oder semiterrestrische Lebensweise erkennen. Sie wird belegt durch den höheren Verknöcherungsgrad (25), das Fehlen der Sinneslinien (31) und die Verkürzung der Wirbelsäule (24). In vieler Hinsicht, etwa der großen Augenöffnung und der damit verbundenen Anordnung der Zirkumorbitalknochen (3, 4, 5, 7) oder dem leicht gebauten, mit dem Schädeldach durch einen Palatinalfortsatz besonders verankerten Gaumen (6, 11–14), ist *Amphibamus* ähnlich spezialisiert wie die Micromelerpetontidae. Jedoch unterscheidet er sich deutlich von allen Branchiosauriern durch den ungewöhnlich vergrößerten Ohrschlitz und die damit zusammenhängenden Veränderungen im Postorbitalschädel (26, 28, 29, 32).

Die der Gattung *Amphibamus* sehr nahe stehende Familie der Dissorophidae enthält eine große Anzahl von Gattungen, die sich im Verlaufe des Perm z. T. in verschiedener Richtung spezialisiert haben. Für einen Vergleich mit den Micromelerpetontidae eignen sich am besten die frühesten, einfachsten Formen aus dem tiefen Unterperm der südlichen Vereinigten Staaten. Dies sind *Tersomius texensis* CASE und *Tersomius mosesi* OLSON (CARROLL 1964, OLSON 1970), *Dissorophus angustus* CARROLL und *Dissorophus multicinctus* COPE (CARROLL 1964, DE MAR 1968) sowie *Broiliellus brevis* CARROLL 1964.

Übereinstimmungen zwischen den Dissorophidae und den Micromelerpetontidae:

1. kurze Schnauze
2. etwas verlängerte Postorbitalregion
3. ähnliche Lage der Quadratocondylen
4. relativ große Orbita
5. „Sklerotikalpflaster“
6. Lage des Lacrimale
7. Jugale vorne reduziert
8. Dorsalfortsatz des Palatinum zwischen Lacrimale und Jugale
9. Form des Tabulare und Supratemporale
10. Medialfortsatz des Quadratojugale
11. große Gaumenfenster
12. kurzer Vomer
13. kurzes, schmales Palatinum und Ectopterygoid
14. kräftiger Basipterygoid-Ast des Pterygoid
15. breite, rechteckige Parasphenoid-Basalplatte
16. Unterkiefer: ähnlicher Coronoid-Fortsatz
17. Atlas und Axis ohne Rippen

Besondere Übereinstimmungen zwischen den Dissorophidae und den Branchiosauridae:

18. Postparietale sehr groß, länger als Tabulare
19. glattes Parasphenoid
20. Zahl der Praesakralwirbel (21–26)

Unterschiede zwischen den Dissorophidae und den Micromelerpetontidae:

21. mittlere Körpergröße
22. höherer Verknöcherungsgrad (Neurokranium, Quadratum, Epipterygoid, Wirbel, Scapulocoracoid, Pubis, Extremitäten)
23. größerer Ohrschlitz
24. halbmondförmige Fläche des Ohrschlitzes auf dem Supratemporale (noch nicht bei *Tersomius*)
25. Sinneslinienfurchen fehlen
26. Nasolacrimalkanal im Knochen
27. Artikulationsfortsatz des Squamosum
28. Pterygoid: breiter Palatin-Ast mit ausgeprägtem „transverse flange“
29. weitgehend feste Basispterygoid-Verbindung
30. auf den Gaumenknochen fehlt eine dorsale Furche für den Palatoquadratknorpel
31. Unterkiefer: Fehlen eines Retroartikular-Fortsatzes, Coronioide ohne Beahnung
32. Stapes ohne Stapedialforamen
33. Rippen mit Dorsalfortsätzen
34. relativ kleine Pleurozentren
35. kräftiger Schultergürtel

Die primitiven Dissorophidae sind von allen bekannten Labyrinthodontiern den Micromelerpetontidae am ähnlichsten. Viele unterscheidende Merkmale beruhen auf der unterschiedlichen terrestrischen Anpassung. Die Dissorophidae sind diesbezüglich stärker spezialisiert als *Amphibamus*, was sich besonders im Postkranialskelett (33–35) und im Schädelbau (22, 25, 26) bemerkbar macht. Darüber hinaus sind sie in einigen speziellen Merkmalen, etwa dem Übergreifen der Ohrschlitz-Region auf schmale Teile des Schädeldaches (24), der Basispterygoid-Verbindung (29) oder dem Verlust des Stapedialforamen (32), weiter entwickelt als *Amphibamus* und die Micromelerpetontidae. Da sie sich von den Micromelerpetontidae außerdem im Unterkiefer (31), im Gaumen (28, 30) und in dem recht archaisch anmutenden Artikulationsfortsatz des Squamosum (27, s. auch andere primitive Rhachitomen wie *Dendrerpeton* etc.) unterscheiden, ist eine Trennung der Micromelerpetontidae von den Dissorophidae vollauf gerechtfertigt.

Von allen Dissorophoidea sind die Doleserpetontidae mit ihrer einzigen Art *Doleserpeton annectens* BOLT (BOLT 1969) aus dem Unterperm von Oklahoma am stärksten terrestrisch adaptiert. Obwohl mit den Dissorophidae nahe verwandt, weisen sie jedoch gegenüber diesen einige wesentliche Neuerwerbungen auf, die bis zu einem gewissen Grade mit den Unterschieden zwischen den Micromelerpetontidae und den Branchiosauridae vergleichbar sind. Die Doleserpetontidae werden deshalb in erster Linie mit den Branchiosauridae verglichen.

Leider ist *Doleserpeton annectens* bisher noch nicht vollständig beschrieben worden. Zum Beispiel fehlen Daten über den Unterkiefer und die Gürtel.

Übereinstimmungen zwischen *Doleserpeton* und den Branchiosauridae:

1. geringe Körpergröße
2. kurze Schnauze
3. verkürzte Postorbitalregion
4. sehr große Orbita
5. schmale Interorbitalregion
6. Sinneslinienfurchen fehlen
7. Lage des Lacrimale
8. Jugale vorne reduziert
9. Lacrimale und Jugale getrennt
10. schmales Postfrontale
11. kurzes, breites Postorbitale
12. ähnliche Gestalt des Parietale, Postparietale, Tabulare und Supratemporale
13. große Gaumenfenster
14. kurzer, breiter Vomer
15. kurzes, dreieckiges Palatinum
16. Reduktion des Ectopterygoid (bei Branchiosauridae aber noch vorhanden)
17. Pterygoid: kräftiger Basipterygoid-Ast, Palatin-Ast reicht vorne bis zum Palatinum
18. kurzer Stapes mit Stapedialforamen
19. Zahl der Praesakralwirbel

Besondere Übereinstimmungen zwischen *Doleserpeton* und den Microleperpetontidae:

20. Dorsalfortsatz des Palatinum zwischen Lacrimale und Jugale
21. Medialfortsatz des Quadratojugale
22. Dentikelfeld des Parasphenoid
23. schwacher „transverse flange“ des Pterygoid

Unterschiede zwischen *Doleserpeton* und den Branchiosauridae:

24. höherer Verknöcherungsgrad (Neurokranium, Quadratum, Extremitäten)
25. längerer, schlanker Schädel
26. sehr großer Ohrschlitz
27. zum Ohrschlitz gehörige halbmondförmige Fläche auf dem Supratemporale
28. Quadratcondylen hinter Occipitalecondylen
29. Nasolacrimalkanal im Knochen
30. pedicellate Zähne
31. völliger Verlust des Ectopterygoid
32. Subtemporalfenster reicht nicht bis zum Palatinum
33. gelenkige Basipterygoid-Verbindung
34. Wirbelbau
35. Rippen am Axis

Viele Merkmale sind im direkten Zusammenhang mit der starken terrestrischen Adaptation zu sehen (19, 24, 29, 34), andere, wie die Vergrößerung der Augenöffnungen mit all ihren Auswirkungen (3–5, 7–11), die flächenhafte Reduktion vieler Gaumenelemente (13–16, 31, 32) oder die Spezialisierung der Zähne (30), sind indirekt darauf zu beziehen. In diesen Merkmalskomplexen ähneln die *Doleserpetontidae* sehr den Branchiosauridae. Trotzdem sind die Unterschiede zwischen beiden Familien sehr deutlich. Sie beruhen einerseits auf der Spezialisierung des Ohrschlitzes bei *Doleserpeton* (26–28) und andererseits auf einigen Neuerwerbungen, etwa im Gaumen- oder Zahnbau (30–32), die *Doleserpeton* von fast allen, bisher bekannten Rhachitomen unterscheiden. Auch ist *Doleserpeton* in der Berippung des

Axis primitiver als die Branchiosauridae und einige andere Dissorophoidea (z.B. *Amphibamus*).

Die Doleserpetontidae und Branchiosauridae vermitteln also den Eindruck zweier „moderner“ Rhachitomen-Gruppen, die „mosaikartig“ und größtenteils auf getrennten Wegen zu einem ähnlichen Erscheinungsbild gelangten.

An dieser Stelle läßt sich ihrem äußeren Habitus nach eine weitere Form *Micropholis stowi* HUXLEY aus der untersten Trias von Südafrika (WATSON 1913, BROILLI & SCHRÖDER 1937) anschließen. Bisher schien sie auf Grund einiger Fehlbeobachtungen in ihrer systematischen Stellung sehr problematisch zu sein. MILNER (mündl. Mitt.) wies mich aber dankenswerterweise darauf hin, daß sie typische Merkmale der Dissorophoidea (z.B. Palatinalfortsatz) besitzt, wovon ich mich an Hand des Originalmaterials (BMNH - R510) überzeugen konnte. Auch BOLT scheint dies erkannt zu haben und *Micropholis* den Dissorophidae zuzurechnen; denn er gibt die stratigraphische Verbreitung der Dissorophidae vom Oberkarbon bis zur Unteren Trias an (BOLT 1969: 890), und *Micropholis* ist der einzige triassische Rhachitome außer den Trematosauridae.

Übereinstimmungen zwischen *Micropholis* und den Micromelerpetontidae:

1. kurze Schnauze
2. verlängerte Postorbitalregion
3. tiefer Ohrschlitz
4. Lage der Quadrat- und Occipitalcondylen
5. Lage des Lacrimale
6. Jugale vorne reduziert
7. Dorsalfortsatz des Palatinum zwischen Lacrimale und Jugale
8. „Sklerotikalpflaster“
9. große Gaumenfenster
10. kurzer, breiter Vomer
11. Pterygoid reicht vorne bis Palatinum
12. Parasphenoid mit Dentikelfeld
13. hohe Pleurozentren

Besondere Übereinstimmungen zwischen *Micropholis* und den Branchiosauridae:

14. kurzes, dreieckiges Palatinum
15. Ectopterygoid reduziert oder sogar fehlend
16. verknöcherte Copula und Hypobranchialia I und II
17. Zahl der Praesakralwirbel (20)

Unterschiede zwischen *Micropholis* und den Micromelerpetontidae:

18. höherer Verknöcherungsgrad (Neurokranium, Quadratum, Pubis, Extremitäten)
19. warzenförmige Schädelskulpturierung
20. Orbitae etwas kleiner
21. breitere Interorbitalregion
22. Nasolacrimalkanal im Knochen
23. Existenz eines Internasale
24. Postfrontale hinten stark verlängert: ?? verschmolzen mit Intertemporale
25. langes Postparietale
26. Squamosum hinten sehr kurz

27. Praemaxillaröffnung
28. Pterygoid: schwacher Basipterygoid-Ast, sehr breiter „transverse flange“
29. Parasphenoid mit sehr kräftigem Basipterygoid-Fortsatz
30. gelenkige Basipterygoid-Verbindung
31. doppelköpfige Rippen
32. kurze, sehr breite Interclavicula

Micropholis belegt meiner Ansicht nach eine weitere von den Dissorophidae und Doleserpetontidae getrennte Entwicklungslinie, die innerhalb der Dissorophoidea zum „mosaikartigen“ Erwerb eines ähnlichen Bauplanes führte. In diesem Sinne fortschrittlich und mit den Micromelerpetontidae bis zu einem gewissen Grade übereinstimmend ist die Vergrößerung der Schädelöffnungen und die damit verbundene Verkleinerung verschiedener Schädelknochen (5, 6, 9–11, 14, 15). Sie ist, wie im Falle der Dissorophidae und Doleserpetontidae, gekoppelt mit einer merklichen Anpassung an das Landleben (8, 17, 18, 22, 21, 32) — trotz gewisser Anzeichen für Neotenie (16).

Micropholis unterscheidet sich aber sehr deutlich von allen übrigen Dissorophoidea und somit auch von den Micromelerpetontidae durch die Existenz eines Internasale und einer Praemaxillaröffnung, durch den verhältnismäßig primitiv anmutenden, schwachen Basipterygoid-Ast des Pterygoid und besonders durch die ungewöhnliche Gestalt des Postfrontale, die möglicherweise auf eine Verschmelzung des Postfrontale mit dem Intertemporale hinweist.

Von allen Dissorophoidea sind die Trematopsidae am weitesten spezialisiert und somit leicht gegen die übrigen Familien abzugrenzen. Sie umfassen im wesentlichen folgende Arten aus dem Unterperm der südlichen USA: *Trematops willstoni* OLSON, *Trematops milleri* WILLISTON, *Acheloma cumminsi* COPE, *Acheloma pricei* OLSON, *Trematopsis seltini* OLSON, *Ecolsonia cutlerensis* VAUGHN (OLSON 1941, 1956, VAUGHN 1969).

Nur in wenigen Merkmalen stimmen sie mit den Micromelerpetontidae und Branchiosauridae überein, so etwa in der Umrandung der Augenöffnungen und der Existenz eines Palatinal- und eines Quadratojugalfortsatzes. Dagegen unterscheiden sie sich sehr deutlich von letzteren durch die verlängerte Schnauze, die Spezialisierung der Nasenöffnungen und des Ohrschlitzes, die relativ kleinen Gaumenfenster und die Gestalt des Unterkiefers.

3.3.4. Evolution der Branchiosaurier und ihrer nächsten Verwandten

Die vorangegangenen Vergleiche haben gezeigt, daß die Branchiosauridae und Micromelerpetontidae als selbständige Familien der Dissorophoidea aufzufassen sind. Am nächsten stehen ihnen die frühen Dissorophidae. Im folgenden soll nun versucht werden, die phylogenetische Entwicklung der Dissorophoidea unter besonderer Berücksichtigung der Branchiosaurier zu erfassen (Abb. 70). Im groben werde ich mich dabei an das HENNIG'sche Prinzip der Schwestergruppen (BRUNDIN 1968, BONDE 1969) halten, weil dieses mir auf Grund seiner logischen Begründung methodisch besonders vorteilhaft erscheint. Ich bin mir aber darüber im klaren,

daß dieses Prinzip innerhalb der Paläontologie nur in Idealfällen voll und ganz angewandt werden kann. Im vorliegenden Falle reicht das Fossilmaterial bei weitem hierfür nicht aus, und zudem fehlen rezente Vertreter, die ja eigentlich den Rahmen des phylogenetischen Stammbaumes abzustecken hätten. Da also echte Schwestergruppen infolge der unzureichenden Überlieferung nicht aufzufinden sind, werde ich mehr oder weniger ähnliche Schwestergruppen rekonstruieren, wobei ich vielfach Entwicklungstendenzen postulieren muß, die nicht zu beweisen sind und die möglicherweise sogar falsch sind. Trotz seines ausgesprochen hypothetischen Charakters halte ich diesen Versuch für besser als eine rein typologische Interpretation der Stammesgeschichte.

Für die Überfamilie der Dissorophoidea können zwei konstitutive Merkmale (s. hierzu HENNIG 1969: 25) genannt werden: Der an der Orbitaumrandung teilnehmende Dorsalfortsatz des Palatinum und der Medialfortsatz des Quadratojugale (BOLT 1969: 890). Weitere, lediglich diagnostische Merkmale sind: Die großen Augenöffnungen (damit zusammenhängend die Reduktion des vorderen Jugale und die Beteiligung des Lacrimale an der Orbitaumrandung), die mittelgroßen bis großen Gaumenfenster und der deutliche Ohrschlitz.

Zur Stammgruppe der Dissorophoidea, die all diejenigen Formen vereint, die wenigstens ein aber noch nicht alle konstitutiven Merkmale der eigentlichen Dissorophoidea besitzen, gehört entsprechend der obigen Definition und nach dem heutigen Kenntnisstand nur *Eugyrinus* (Quadratojugalfortsatz!). Bei dieser Gattung ist die Region des Palatinum und seiner benachbarten Knochen kaum untersucht. Möglicherweise könnte also auch das zweite konstitutive Merkmal der Dissorophoidea, der dorsale Palatinalfortsatz, schon verwirklicht sein. In einem solchen Falle müßte *Eugyrinus* voll und ganz zu den Dissorophoidea gerechnet werden. Vorerst halte ich es allerdings für das Beste, ihn in die Stammgruppe der Dissorophoidea zu stellen. Ob auch *Dendrerpeton* dieser Gruppe angehört, ist schwer zu entscheiden; denn bei ihm ist bisher keines der beiden konstitutiven Merkmale eindeutig nachgewiesen worden.

Die erste nachweisbare Aufspaltung der eigentlichen Dissorophoidea könnte mit der Entstehung der Micropholidae einerseits und der Vorläufer der übrigen Dissorophoidea als deren Schwestergruppe andererseits im Zusammenhang stehen. Dabei käme den Micropholidae die apomorphe Neuerwerbung eines mit dem Intertemporale verschmolzenen Postfrontale zu, während die Schwestergruppe den plesiomorphen Zustand (Trennung des Intertemporale von allen übrigen Elementen) beibehält. — Diese Entwicklung ist allerdings rein hypothetisch und wird von mir nur auf Grund der ungewöhnlichen Gestalt des Postfrontale bei *Micropholis* vermutet.

Im Laufe der sehr langen Entwicklungsgeschichte der Micropholidae (bis zu dem einzigen bekannten Vertreter *Micropholis* aus der Untertrias) scheinen noch zahlreiche weitere Umwandlungen stattgefunden zu haben. Als konstitutive Neuerwerbung möchte ich die Ausgestaltung eines Internasale deuten. Weiterhin scheint die Körpergröße zugenommen zu haben; denn ich nehme an, daß die Dissorophoidea von relativ kleinwüchsigen Formen ausgingen. In Verbindung mit einer zunehmenden Anpassung an eine terrestrische Lebensweise verschwanden zudem die Sinneslinienfurchen, wurde die ursprünglich bewegliche Verbindung zwi-

sehen Squamosum und Supratemporale aufgegeben und wurde der Nasolacrimalkanal in den Knochen verlagert. Außerdem wurden die Gaumenfenster vergrößert und damit das Palatinum reduziert und das Ectopterygoid wahrscheinlich zurückgebildet. Auch wurde die Praesakralwirbelsäule verkürzt.

In der Schwestergruppe der Micropholidae scheinen vor der nächsten für uns wichtigen Aufspaltung noch zwei weitere neue Charaktere aufzutreten, nämlich zum einen die Verschmelzung des Intertemporale mit dem Supratemporale und zum anderen die Verstärkung und Verlängerung des Basipterygoid-Astes des Pterygoid. Entscheidend für die folgende Aufteilung könnte die apomorphe Vertiefung und Spezialisierung des Ohrschlitzes bei der einen Schwestergruppe (den Vorläufern der Trematopsidae, Dissorophidae, Doleserpetontidae und Amphibamidae) gewesen sein. Die zweite Schwestergruppe, bestehend aus den Micromelerpetontidae und Branchiosauridae, behielt dagegen als Plesiomorphie den zwar markanten, aber nicht weiter spezialisierten Ohrschlitz ihrer Vorfahren bei. Sie wird nachher noch ausführlicher behandelt werden; wenden wir uns vorerst der anderen Gruppe zu.

In ihrer Stammgruppe könnte es infolge verstärkter semiterrestrischer bis terrestrischer Adaptation zu einem Verlust der Sinneslinien und einer Verlagerung des Nasolacrimalkanals sowie einer beginnenden Verkürzung der Wirbelsäule (auf ca. 26 Praesakralwirbel) gekommen sein. Danach setzte, wahrscheinlich zeitlich dicht aufeinander folgend, die Aufspaltung in die oben bereits genannten Familien ein. Leider kann ich mit Hilfe der mir vorliegenden Daten, die im wesentlichen auf Literaturangaben beruhen, die Reihenfolge dieser Aufteilungen nur schwer rekonstruieren. Die folgende Deutung ist deshalb als sehr subjektive Interpretation zu werten. Sie wird bestimmt in Kürze durch amerikanische Fachkollegen, die diese vorwiegend amerikanischen Rhachitomenfamilien weit besser kennen als ich, verbessert und korrigiert werden können.

Die erste Aufspaltung könnte durch eine Erweiterung der Gaumenöffnungen und somit eine Verschmälerung der Palatina und Ectopterygoide bei der Schwestergruppe aus Dissorophidae, Doleserpetontidae und Amphibamidae veranlaßt worden sein. Die plesiomorphe Schwestergruppe bestände demnach lediglich aus den Trematopsidae, die relativ kleine Gaumenfenster besitzen. — Diese Entwicklung könnte im Namurium oder Westfalium eingesetzt haben. In dem langen Zeitraum bis zum ersten Auftreten der eigentlichen Trematopsidae im untersten Perm scheinen in der Stammgruppe der Trematopsidae folgende weitere Veränderungen aufgetreten zu sein: als konstitutives Merkmal eine Spezialisierung der Nasenöffnungen, dazu eine gewisse Zunahme der Körpergröße, eine Verlängerung der Schnauzenregion, ein Verlust der beweglichen Verbindung zwischen Squamosum und Supratemporale und des Dentikelfeldes auf dem Parasphenoid sowie eine Rückbildung der Axisrippe.

Die verbleibende Gruppe könnte sich sehr rasch in die Dissorophidae einerseits und die Doleserpetontidae + Amphibamidae andererseits aufgespalten haben. Ausschlaggebend hierfür könnte eine Verkürzung der Postorbitalregion und damit eine relative Rückwärtsverlagerung der Quadratcondylen gewesen sein. Diese apomorphe Änderung kennzeichnet die Doleserpetontidae und Amphibamidae. Die plesiomorphen Dissorophidae behalten dagegen die verhältnismäßig lange und

schlanke Hinterhauptregion bei. In der langen Zeitspanne von ihrer Abspaltung bis zum ersten Auftreten der uns bekannten Vertreter im untersten Perm wurden aber zahlreiche neue Merkmale erworben. So muß mit einer Zunahme der Körpergröße, der Herausbildung einer halbmondförmigen Fläche auf dem Supratemporale, einer Festigung der Basispterygoid-Verbindung, sowie dem Verlust des Dentikelfeldes auf dem Parasphenoid, der Axisrippe und besonders des Stapedialforamen gerechnet werden.

In der Stammgruppe der Amphibamidae und Doleserpetontidae ging schließlich auch die bewegliche Verbindung zwischen Squamosum und Supratemporale verloren. Die Entstehung der beiden Schwestergruppen Amphibamidae und Doleserpetontidae könnte durch die Spezialisierung des Hinterhauptes (nämlich Verschmälerung der hinteren Postorbitalregion und Verlängerung der Tabularia) bei den Amphibamidae veranlaßt worden sein. Die Amphibamidae stellen also unter diesem Gesichtspunkt die apomorphe Schwestergruppe dar. Sie verbreiteten außerdem ihren Schädel (damit zusammenhängend auch den Interorbitalbereich) und verloren das Dentikelfeld auf dem Parasphenoid sowie die Axisrippe.

Unter den Vorfahren der Doleserpetontidae war anscheinend die Zahl der Neuerwerbungen noch größer. Diese Formen paßten sich auch am stärksten von allen bekannten Rhachitomen an eine terrestrische Lebensweise an. Sie erwarben u.a. eine ähnliche halbmondförmige Fläche auf dem Supratemporale wie die Dissorophidae und vergrößerten darüber hinaus sehr stark ihre Augenöffnungen und Gaumenfenster. In Verbindung damit verloren sie das Ectopterygoid und reduzierten sie das Palatinum und den Transversalfansch des Pterygoid. Schließlich kam es noch zu bedeutenden Umwandlungen im Zahn- und Wirbelbau.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß sich die Branchiosaurier wahrscheinlich früh als eigene phylogenetische Einheit innerhalb der Dissorophoidea abgespalten haben (Abb. 70). Auch sie müssen eine uns noch unbekannte Stammgruppe gehabt haben, in der folgende Merkmalsänderungen auftraten: ein Verlust der beweglichen Verbindung zwischen Squamosum und Supratemporale, eine Vergrößerung der Gaumenfenster und eine Verschmälerung der Palatina und Ectopterygoide, eine Reduktion des Transversalfanches des Pterygoid, ein Verlust der Axisrippe und eine Spezialisierung der Schuppen.

Die erste nachweisbar wichtige Aufspaltung scheint mit der Reduktion des Ectopterygoid und des Palatinum zusammenzuhängen. Dabei trennten sich die plesiomorphen Micromelerpetontidae von den apomorphen Branchiosauridae. Innerhalb der Micromelerpetontidae scheinen sich dann sehr bald die beiden Gattungen *Limnerpeton* und *Micromelerpeton* herausgebildet zu haben. Bestimmend hierfür könnte die beginnende Verlagerung der Arteria carotis interna bei *Micromelerpeton* gewesen sein. Demzufolge stellt *Limnerpeton* die plesiomorphe Schwestergruppe dar. Vor dem Auftauchen des ersten und einzigen Vertreters *Limnerpeton laticeps* FRITSCH scheinen sich noch unter den Vorläufern dieser Art Veränderungen am Ilium und am Vorderteil des Processus cultriformis ereignet zu haben. Entsprechend scheint unter den Vorfahren des *Micromelerpeton credneri* eine Trennung zwischen Praefrontale und Postfrontale, sowie möglicherweise eine Vergrößerung der Interclavicula stattgefunden zu haben.

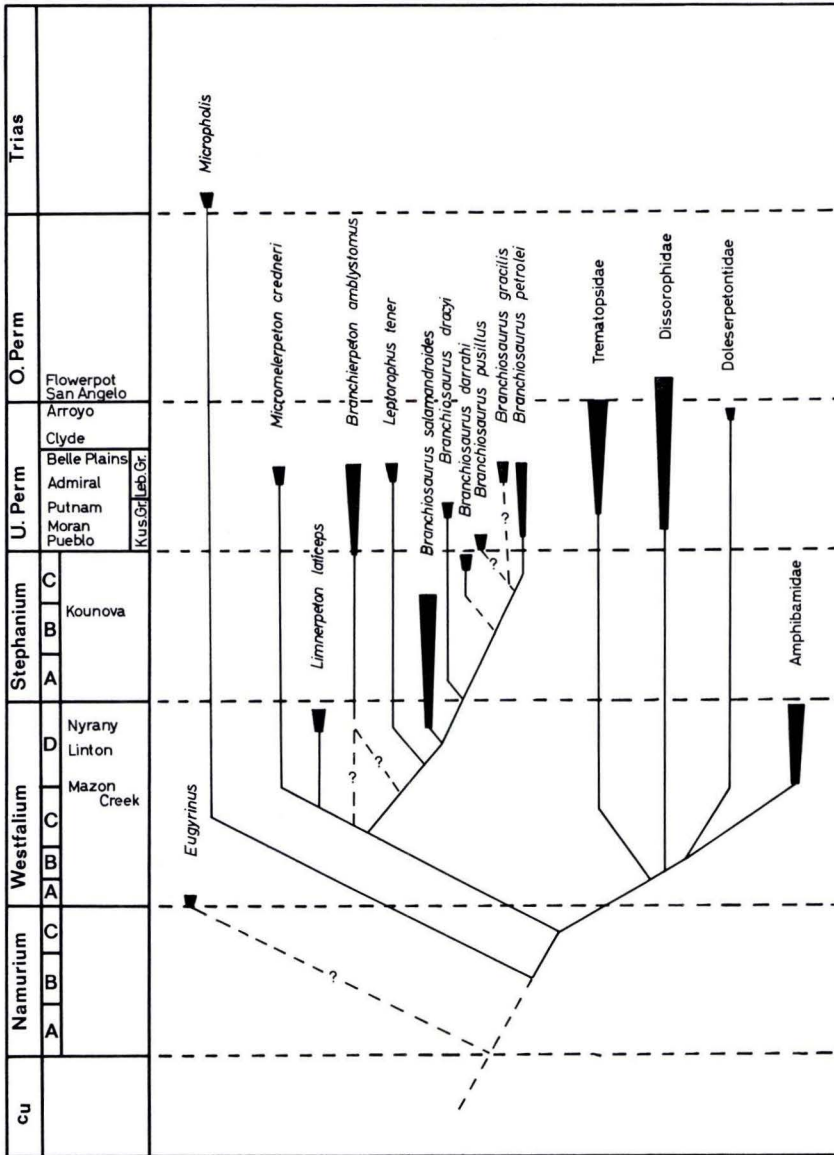


Abb. 70. Vermuteter Stammbaum der Dissorophoidea unter besonderer Berücksichtigung der Micromelerpetontidae und Branchiosauridae.

Welche Stellung *Branchierpeton amblyostomus* (CREDNER) innerhalb dieses Systems einnimmt, kann wegen der ungenügenden Kenntnis seines Gaumenbaues vorerst kaum entschieden werden. Er könnte zur Stammgruppe der Branchiosauridae gehören oder sich innerhalb der Micromelerpetontidae, z.T. parallel zu den Branchiosauridae, herausgebildet haben.

Die Branchiosauridae als Schwestergruppe der Micromelerpetontidae sind primär gekennzeichnet durch eine Reduktion des Ectopterygoid und des Palatinum, so daß sich bei ihnen das subtemporale Gaumenfenster nach vorne bis zur Mitte des Palatinum ausdehnt. In ihrer sehr ausgedehnten Stammgruppe wurden zahlreiche weitere, neue Merkmale erworben. Hierzu gehören u. a. der Verlust der Hinterhauptfurchen, die Verkürzung und Verbreiterung des Jugale, die Verbreiterung des Quadratojugale, der Verlust des Medialfortsatzes des Quadratojugale, der Verlust des Transversalfansches des Pterygoid, die Reduktion des dorsalen Palatinfortsatzes, die Herausbildung kegelförmiger Kiemenzähne und die entscheidende Verkürzung der praesakralen Wirbelsäule von 25—28 auf max. 23 Wirbel.

Zuerst spalteten sich die Branchiosauridae in die plesiomorphe Gattung *Leptorophus* und die apomorphe Gattung *Branchiosaurus* auf. Den Anlaß hierzu dürfte die Verkürzung der Postorbitalregion bei *Branchiosaurus* gegeben haben. Die Gattung *Leptorophus* ist nur mit einer Art aus dem Rotliegenden, *Leptorophus tener* (SCHÖNFELD), vertreten und dürfte sich vom Zeitpunkt ihrer Abspaltung bis zum Erscheinen dieser Art kaum verändert haben. Lediglich eine Trennung des Praefrontale vom Postfrontale ist innerhalb dieser Entwicklungslinie zu erkennen.

Unter den Vorfahren der Gattung *Branchiosaurus* (ab Westfalium D) scheint dagegen im Zusammenhang mit der Verkürzung des Hinterhauptes eine Erweiterung des Ohrschlitzes und eine leichte Vorverlagerung der Quadratcondylen stattgefunden zu haben. Zudem wurde die Orbita etwas vergrößert, was sich in der Verkürzung des Postorbitale bemerkbar macht, und die Basalplatte des Parasphenoid wurde verbreitert. Schließlich wurde auch die Zahl der Praesakralwirbel auf 20—21 verringert. — Danach dürfte sich die Gattung in die beiden Untergattungen *Branchiosaurus* (*Branchiosaurus*) und *Branchiosaurus* (*Protriton*), letztere gekennzeichnet durch die apomorphe Neuerwerbung eines verkürzten Maxillare, differenziert haben. Die Vertreter der plesiomorphen Untergattung *Branchiosaurus* (*Branchiosaurus*) sind bisher nur aus dem Karbon bekannt und scheinen alle derselben Art *Branchiosaurus* (*Branchiosaurus*) *salamandroides* FRITSCH anzugehören. Möglicherweise verkörpern aber die im höchsten Oberkarbon von Comenbury auftretenden Formen („*Branchiosaurus jayoli*“ THEVENIN) eine eigene Art. Vorerst liegt hierfür jedoch kein Beweis vor.

Die apomorphe Untergattung *Branchiosaurus* (*Protriton*), die sich noch durch eine zweite Neuerwerbung (Spezialisierung der Kiemenzähne) auszeichnet, bildet dagegen mehrere Arten aus. Die meisten dieser Arten können allerdings heute noch nicht sicher gegeneinander abgegrenzt werden. Vermutlich trennte sich zuerst *Branchiosaurus* (?*Protriton*) *dracyi* MILNER von dem Vorläufer der übrigen Arten, der durch die apomorphe Trennung von Praefrontale und Postfrontale charakterisiert ist, ab. Nachdem sich dann in der Hauptgruppe das Postfrontale verschmälert hatte und somit die Orbitae im Vergleich zu *Branchiosaurus* (*Branchiosaurus*) und *Branchiosaurus* (?*Protriton*) *dracyi* an Ausdehnung weiterhin etwas zugenommen hatten, war im wesentlichen der „moderne Typ“ des Branchiosauriers vollendet. Innerhalb dieser Artengruppe ist nur *Branchiosaurus* (*Protriton*) cf. *petrolei* (GAUDRY) morphologisch gut definiert. Vermutlich differenzierte sich als eigene Art bereits sehr früh der einzige amerikanische Vertreter *Branchiosaurus* (?*Protriton*) *darrahi* ROMER,

und vielleicht bildeten sich neben *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY) aus dem französischen Unterperm auch in den sächsischen und böhmischen Rotliegend-Becken selbständige Arten, *Branchiosaurus (Protriton) gracilis* CREDNER und *Branchiosaurus (Protriton) pusillus* (FRITSCH), die von den übrigen Arten möglicherweise mit Hilfe des Hyobranchialapparates unterschieden werden können, heraus.

Auf den vorhergehenden Seiten habe ich versucht, die ursprünglich rein typologisch aufgefaßte Klassifikation der Branchiosaurier und ihrer nächsten Verwandten phylogenetisch zu untermauern und teilweise neu zu deuten. Diese phylogenetische Interpretation basiert in erster Linie auf unserer Kenntnis der zeitlichen Aufeinanderfolge verschiedener Organisationsformen und Merkmalsgruppierungen bei den Labyrinthodontiern. Wir setzen voraus, daß der den Rhipidistiern ähnliche Bauplan besonders primitiv ist und daß der den jüngsten Temnospondylen zukommende Bauplan der am weitesten entwickelte ist. Die grundsätzlichen Fehler einer solchen Arbeitsweise sind erst kürzlich durch PETERS & GUTMANN (1971) erneut aufgezeigt worden. Zuvor hatten u.a. BOCK & WAHLERT (1965) darauf hingewiesen, daß phylogenetische Merkmalsänderungen vornehmlich in ihrer Wirkung auf den Gesamtorganismus und in ihrer Bedeutung für das Verhältnis des Organismus zu seiner Umwelt gesehen und interpretiert werden müssen. Allerdings ist eine derartige Interpretation selbst am rezenten Material sehr schwierig. Um wie vieles schwerer muß sie da für einen Paläontologen sein. Um auf unser Beispiel zurückzukommen, eine echte funktionelle Analyse der im Laufe der Branchiosaurier-Entwicklung auftretenden Merkmalsänderungen kann nicht gegeben werden, weil viele Merkmale nicht bekannt sind. Wir müssen uns also darauf beschränken, die Bedeutung dieser Veränderungen für den Gesamtorganismus mit Hilfe weniger uns bekannter Form-Funktion-Beziehungen abzuschätzen. Die Gefahr, dabei wegen der bedeutenden Fehlerquellen zu falschen Resultaten zu kommen, ist natürlich sehr groß. Ich halte es aber für besser, diese Gefahr in Kauf zu nehmen und zu versuchen, die Bedeutung und Richtung der Branchiosaurier-Entwicklung zu erkennen, als an einem im Grunde sinnlosen, rein typologischen Entwicklungsschema festzuhalten.

Deshalb werde ich im folgenden die wichtigsten, im Laufe der Branchiosaurier-Entwicklung auftretenden Merkmalsänderungen behandeln und versuchen, sie zu deuten.

1. Verlust der Sinneslinien-Furchen: Das Verschwinden dieser Furchen auf dem dermalen Schädeldach kann hervorgerufen werden a) durch einen Verlust der Sinnesorgane des Seitenliniensystems in späten ontogenetischen Stadien, oder b) durch eine Verlagerung der Sinnesorgane aus dem Bereich der Knochenbildung (SCHMALHAUSEN 1968: 163). Welche der beiden Möglichkeiten für die Branchiosaurier zutrifft, kann nicht sicher festgestellt werden. Da die uns überlieferten Formen vermutlich neotenisch waren und sicherlich zur Hauptsache im Wasser lebten, halte ich die zweite Möglichkeit für wahrscheinlicher. Da zudem die Endglieder der Branchiosaurier-Entwicklung besonders larval anmuten, kann angenommen werden, daß bei ihnen auch die Knochenbildung noch nicht soweit fortgeschritten war, daß sie von den höher in der Epidermis gelegenen Sinnesorganen in irgendeiner Weise beeinflußt wurde.

Auch der entwicklungsgeschichtlich mit dem Sinnesliniensystem eng verknüpfte Nasolacrimalkanal (SCHMALHAUSEN 1968: 177 ff.) nimmt, speziell bei den erdgeschichtlich jüngeren Branchiosauriern, im Verhältnis zum Dermalknochen eine sehr oberflächliche Lage ein. Nur sein hinterer Teil ist von randlichen Knochenwülsten des Lacrimale umgeben. Bei den Micromelerpetontidae ist er stärker in den Knochen eingesenkt als bei den Branchiosauridae. Dagegen liegt er bei vielen, großenteils \pm terrestrisch adaptierten Rhachitomen vollständig im Knochen und bei den Urodelen teilweise auf und teilweise in dem Knochen. Diese Tatsache spricht ebenfalls dafür, daß die Knochenbildung bei den jüngeren Branchiosauriern in relativ tiefen Gewebazonen stattfand und von den in der Epidermis gelegenen Sinnesorganen weitgehend getrennt war.

2. Vergrößerung der Augenöffnungen und der Interpterygoidfenster: Die Vergrößerung der Orbitae läßt einerseits auf eine Vergrößerung der Augen und andererseits auf eine notwendige Differenzierung der Augenmuskulatur (*M. retractor bulbi*, *M. levator bulbi*), die ihrerseits zusätzlichen Raum beansprucht, schließen. Durch diesen steigenden Platzbedarf wurde weiterhin eine möglichst weite Öffnung des starren knöchernen Gaumens notwendig. Bei so ausgesprochen platybasischen Formen wie den Branchiosauriern muß also eine Vergrößerung der Augen nicht nur eine Erweiterung der Orbitae, sondern auch der Interpterygoidfenster zur Folge haben. Genau diese koordinierte Entwicklung ist innerhalb der Branchiosaurier zu beobachten.

Die Vergrößerung der Augenöffnungen wirkt sich in erster Linie auf die hinter dem Auge gelegenen Knochenelemente aus. In dieser Region sind das Squamosum und das Quadratojugale als Brücke zwischen der Quadratgelenkregion und dem Schädeldach besonders wichtig. Sie werden deshalb kaum reduziert. Weniger bedeutsam aus architektonischen Gründen sind dagegen die zirkumorbitalen Knochen. Folglich werden insbesondere sie zurückgebildet. Das Jugale wird sehr stark verkürzt und gibt die Verbindung zum Lacrimale auf. Auch das Postorbitale wird verkürzt und nimmt eine breite, spangenförmige Gestalt an. Ähnlich spangenförmig wird das Postfrontale, das auch früher oder später den Kontakt zum Praefrontale verliert.

Die Erweiterung des Interpterygoidfensters wirkt sich wiederum am meisten auf das Palatinum und das Ectopterygoid aus. Die stärkste architektonische Bedeutung hat im Gaumenbereich neben dem Vomer und dem Parasphenoid, die beide die Schädelkapsel ventral bedecken und stützen, das Pterygoid, weil es einerseits die Quadratgelenk-Region medialwärts gegen die Schädelkapsel abstützt und andererseits die Schädelkapsel anterolateralwärts mit dem marginalen Schädeldach verbindet. Das Palatinum dient im wesentlichen zur Verbindung zwischen dem Vomer und dem marginalen Schädeldach und zwischen dem Pterygoid und dem marginalen Schädeldach. Da das Pterygoid auch, wie bei den Anuren, direkt Kontakt zum Schädeldachrand aufnehmen kann, liegt die Hauptbedeutung des Palatinum in der Transversalverbindung zwischen Vomer und Maxillare. Dem Ectopterygoid kommt keine bedeutende Funktion zu. — Infolgedessen wird während der Branchiosaurier-Evolution zwecks Vergrößerung des Interpterygoidfensters der Vomer verkürzt, das Pterygoid verschmälert, das Ectopterygoid weitgehend zurückgebildet und das

Palatinum verkürzt und zunehmend zur Verbindung zwischen Vomer und Maxillare benutzt.

Viele bedeutende Umwandlungen im Zirkumorbitalbereich und im Gaumenbau sind also als Folgen einer Verbesserung des Gesichtssinnes zu deuten. Vergleiche mit ausgesprochen aquatisch lebenden Amphibien und mit Fischen zeigen, daß eine Verbesserung des Gesichtssinnes für wasserlebende Vertebraten geringe Vorteile hat, dagegen aber bei landlebenden Formen für das frühzeitige Erkennen eines Feindes von außerordentlichem Nutzen sein kann.

3. Verbreiterung des Schädels und Umbildungen im Zusammenhang mit einer Verbesserung des Gehörsinnes: Innerhalb der Branchiosaurier-Evolution ist eine deutliche Verbreiterung des Schädels, speziell in seinem Post-orbitalabschnitt (dabei auch eine relative Verkürzung der Hinterhauptregion) zu erkennen. Besonders deutlich wird dieses Phänomen an der ungewöhnlichen Verbreiterung des Squamosum, des Quadratojugale und bis zu einem gewissen Grade auch des Jugale sowie der Parasphenoid-Basalplatte. Gleichzeitig erweitert sich der Ohrschlitz.

Diese morphologischen Veränderungen könnten mit zwei verschiedenen Entwicklungsvorgängen in Verbindung stehen.

a) Bereits SCHMALHAUSEN (1968: 279) vermutet, daß die bei den Labyrinthodontiern häufig zu beobachtende Abflachung und Verbreiterung des Schädels mit einer Verbesserung der Lungenatmung verbunden ist. Aus der Gestalt der Rippen ist zu folgern, daß eine Lungenatmung mit Hilfe der Rippenmuskulatur noch nicht möglich ist. Die Lungen können nur durch eine spezielle „Schluckatmung“ eingesetzt werden. Der notwendige Pumpeffekt wird bei diesem Vorgang durch eine Verbreiterung des Intermandibularraumes (und damit auch des Gesamtschädels) wesentlich verbessert.

b) Die Verbreiterung der Parasphenoid-Basalplatte zeigt eine Vergrößerung der dorsal an das Parasphenoid anschließenden Otikalregion an. Außerdem wird der Ohrschlitz verbreitert, so daß er eine ähnliche Lage wie bei den Anuren einnimmt. Allerdings wirkt sich diese Situation nachteilig für die feste Aufspannung des Trommelfelles aus. Trotz dieses möglichen Nachteiles rechne ich mit einer Verbesserung des Gehörsinnes bei den jüngsten Branchiosauriern. — Auch der leichte, vorwiegend knorpelige Bau der Columella deutet auf eine Betonung der schallleitenden Funktion gegenüber der Stützfunktion (wie sie etwa bei *Dvinosaurus* vorherrscht, SUSHKIN 1926) hin.

Die hier aufgeführten Merkmalsänderungen, die vermutlich eine Verbesserung der Lungenatmung und des Gehörsinnes dokumentieren, sind wie im Falle des Gesichtssinnes für aquatisch lebende Tetrapoden von weit geringerem Nutzen als für Bewohner des Landes oder der Uferregionen.

4. Umbildungen in Verbindung mit der Ernährungsweise: Eine Vielzahl von Merkmalsänderungen, die insbesondere die Bezahnung, Kiefergelenkung und Aufhängung des Palatoquadratum betreffen und die z.T. mit Veränderungen innerhalb der Kaumuskulatur im Zusammenhang stehen, sind mehr oder weniger auf eine veränderte und teilweise verbesserte Nahrungsaufnahme und -verarbeitung zu beziehen. Im groben kann man diesen Komplex wie folgt unterteilen:

a) Die Kiefer und damit auch die marginalen Zahnreihen werden verkürzt. Am Ende dieser Entwicklung wird teilweise die Verbindung der Oberkieferzahnreihe nach hinten zum Quadratojugale gelöst (S. 46). Die Zähne sind nicht mehr kräftig und von konischer Gestalt, sondern schmal und stiftförmig. Die Fangzähne im Gaumen sind nicht größer als die Marginalzähne. — All dies deutet wohl darauf hin, daß die Kiefer und Zähne immer weniger zum Erfassen, Halten und Verschlingen großer Beutetiere benutzt werden. Wahrscheinlich infolge der zunehmenden Ernährung von kleinen Evertebraten verlieren die Fangzähne an Bedeutung und dienen die Kieferzähne vornehmlich noch zum Halten der Beute, während möglicherweise die Rolle der Zunge bei der Nahrungsaufnahme zunimmt, vergleichbar etwa der Entwicklung bei vielen Urodelen (NOBLE 1931: 201).

b) Das Quadratgelenk ist ursprünglich bei den Micromelerpetontidae über einen Medialfortsatz des Quadratojugale sehr fest und starr mit der Wangenregion des Schädels verankert. Die Gelenkfläche des Unterkiefers ist durch einen großen Coronoidfortsatz und einen kleinen Postcondylarfortsatz eingerahmt. Bei den Branchiosauridae ist dagegen die Gelenkregion durch den Verlust des Quadratojugalfortsatzes nicht mehr starr mit der Wangenregion verbunden, und die Führung der Unterkiefer-Gelenkung ist durch Reduktion der begrenzenden Processi aufgehoben worden. Man könnte daraus schließen, daß die Entwicklung bei den Branchiosauridae darauf abzielte, die feste Halterung des Gelenkes zu lösen und bis zu einem gewissen Grade Bewegungen in vertikaler und horizontaler Richtung zuzulassen. Die gelenkige Verbindung könnte also elastischer geworden sein.

c) Das Palatoquadratum ist bei den Micromelerpetontidae an zwei Stellen mit dem Schädeldach besonders fest verankert, zum einen über die Quadratregion mit den Wangenknochen und durch die frühe Verwachsung des ehemaligen Squamosal-Supratemporal-Spaltes mit dem dorsalen Schädeldach, zum anderen über das Ectopterygoid und das Palatinum, das einen speziellen Dorsalfortsatz zur Stützung ausbildet, mit dem Maxillare, Lacrimale und Jugale. Lediglich im Basipterygoid-Bereich könnte die Verbindung zwischen Palatoquadratum und Neurokranium bis zu einem gewissen Grade beweglich sein. — Bei den Branchiosauridae wird diese starre Aufhängung weitgehend gelockert, in der Quadratregion durch Verlust des Quadratojugalfortsatzes, im Bereich des Palatinum durch Abbau des Dorsalfortsatzes und durch Verschmälerung der Kontaktzone zwischen Palatinum und Maxillare.

d) Die Kaumuskulatur scheint, an der Größe des Subtemporalfensters gemessen, innerhalb der Branchiosaurier etwa gleich stark zu bleiben. Leider sind wir über die Zusammensetzung der Adductor-Muskulatur sehr schlecht unterrichtet. Der *M. adductor mandibulae internus* ist bei den Labyrinthodontiern möglicherweise schon wie bei den Reptilien in drei Äste differenziert. Der erste Ast (*M. pseudotemporalis superficialis*) hat nach SÄVE-SÖDERBERGH (1945: 53, Taf.1: c.m) seinen Ursprung an einer Längskante auf den Frontalia und Parietalia. Ein solcher, z.T. etwas aufgerauhter Wulst ist gelegentlich bei *Branchiosaurus (Branchiosaurus) salamandroides* FRITSCH und *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY) zu beobachten. Der zweite Ast (*M. pseudotemporalis profundus*) hat nach SÄVE-SÖDERBERGH (1944, 1945) seinen Ursprung an dorsalen Partien des Epipterygoid und der

Orbitosphenoidalregion und ist wegen der Nichtverknöcherung dieser Bereiche bei den Branchiosauriern nicht nachweisbar. Der dritte Ast (M. pterygoideus) soll nach SÄVE-SÖDERBERGH (1945: 53) bei den Labyrinthodontiern noch nicht, nach OLSON (1961: 210, 211) und PANCHEN (1970: 25) dagegen schon voll entwickelt sein. Er hat gewöhnlich seinen Ursprung am Pterygoid, speziell an dessen Transversalfansch. Da innerhalb der Branchiosaurier-Evolution gerade der vordere Abschnitt des Pterygoid sehr schmal wird und der Transversalfansch verschwindet, ist mit einem Fehlen des M. pterygoideus bei den Branchiosauridae zu rechnen.

Der M. adductor mandibulae posterior geht nach SÄVE-SÖDERBERGH (1945: 31, Abb.12) hauptsächlich von der Crista paraquadrata des Squamosum aus. Eine derartige Leiste wurde gelegentlich bei *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD, aber nie bei *Branchiosaurus* beobachtet. Das Fehlen der Leiste bei *Branchiosaurus* mag auf die geringe Größe und den ausgeprägten larvalen Charakter dieser Formen zurückzuführen sein.

Der M. adductor mandibulae externus geht von der Ventralseite der dermalen Wangenknochen aus. Seine Ansatzstellen sind nur selten, etwa bei *Buettneria* (WILSON 1941) oder *Lyrocephalus* (SÄVE-SÖDERBERGH 1936, 1945), zu erkennen. So verwundert es nicht, daß sie bei den Branchiosauriern nicht festgestellt wurden. Aus der Größe des Subtemporalfensters ist aber zu vermuten, daß dieser Muskel bei den Branchiosauriern gut entwickelt ist.

Der Öffnermuskel M. depressor mandibulae, der am Hinterrand des Unterkiefers inseriert, dürfte bei den Branchiosauriern ebenfalls gut ausgebildet sein; denn die Micromelerpetontidae besitzen einen kleinen Retroartikularfortsatz und die Branchiosauridae einen deutlichen Postcondylarabschnitt des Unterkiefers. Möglicherweise ist das Fehlen des Retroarticularfortsatzes bei den Branchiosauridae als larvales Merkmal zu deuten.

Diese leider nur ungenauen Daten über die Kaumusculatur können nach der von OLSON (1961) angewandten Nomenklatur folgendermaßen zusammengefaßt werden: Die A-Adductoren (vorderer Pterygoideus) fehlen, ebenso die M-Adductoren (hinterer Pterygoideus), während die P-Adductoren (Pseudotemporalis, Add. externus, Add. posterior) wahrscheinlich kräftig entwickelt und weitgehend differenziert sind. Die Branchiosaurier gehen also im Laufe ihrer Entwicklung von dem kinetischen K-I-Typ weitgehend zu dem statischen S-P-Typ über. Der charakteristische S-P-Typ, wie er etwa bei den primitiven Reptilien vorherrscht (OLSON 1961: 212—213), wird allerdings nicht vollständig erreicht. Nach OLSON hängt der Übergang vom K-I- zum S-P-System im wesentlichen mit dem Wechsel von einer aquatilen, \pm piscivoren Lebensweise zu einer terrestrischen, \pm „insectivoren“ Lebensweise zusammen.

Manche der oben unter a) bis d) genannten Neuerwerbungen der Branchiosauridae trifft man auch bei vielen Urodelen und einigen primitiven Anuren (*Ascaphus*) an (vgl. NOBLE 1931: Abb. 80, 81; STADTMÜLLER 1936: Abb. 428, 461). — Zum Beispiel rückt bei den phylogenetisch jüngsten Branchiosauriern die Kiefergelenkung vor die Hinterhauptgelenkung, so daß der Mundspalt verkürzt wird. Das Palatoquadratum wird im wesentlichen über das Squamosum mit dem Schädeldach und über die Basikranialverbindung mit der Schädelkapsel verankert. In seiner vorderen

Ausdehnung wird es allmählich reduziert. Gleichzeitig beginnt auch marginal das Maxillare die Verbindung nach hinten zum Quadratojugale zu lösen. Der nach einem ähnlichen Bauplan gestaltete Urodelen-Schädel erhält seinen wesentlichen Halt durch die medianen Schädelpartien. Bei den Branchiosauriern wird jedoch dieser Effekt nur begrenzt erreicht, denn die bei den Lissamphibien stark verknöcherte Orbitosphenoidalregion ist bei ihnen knorpelig, möglicherweise bedingt durch ihren wenigstens teilweise larvalen Zustand.

Wahrscheinlich sind diese Veränderungen mit einem Wechsel in der Ernährungsweise verbunden. Leider besitzen wir aber nur geringe Anhaltspunkte über die Art der Nahrungsaufnahme bei den *Micromelerpetontidae* einerseits und den *Branchiosauridae* andererseits. Aus den Daten über die Kaumuskulatur und aus der Bezeichnung ist zu schließen, daß innerhalb der *Branchiosauridae* eine Ausrichtung auf kleine Invertebraten (analog zu vielen Lissamphibien und Lacertiliern) stattfand. Welche Rolle dabei die Zunge spielt, ist schwierig zu sagen. Die primitive Ausbildung des Hyobranchialskelettes scheint eine Spezialisierung der Zungenmuskulatur auszuschließen.

Diese mit einer spezialisierten Ernährungsweise verknüpften morphologischen Merkmale trifft man vergleichsweise unter rezenten niederen Tetrapoden bevorzugt bei kleinwüchsigen, mehr oder weniger terrestrisch adaptierten Formen an.

5. Der bei den Branchiosauriern wie auch bei den meisten anderen Dissorophoidea zu beobachtende Verlust des Dentikelfeldes auf dem Parasphenoid ist in seiner biologischen Bedeutung für den Organismus nur schwer abzuschätzen. Er könnte mit einer veränderten Ernährungsweise im Zusammenhang stehen. Sichere Hinweise dafür gibt es nicht. Vielmehr ist dieses Dentikelfeld bei ähnlich adaptierten Formen wie den jüngeren *Dissorophidae*, *Doleserpetontidae* und *Micropholidae* mal vorhanden und mal fehlt es.

6. Verlagerung der *Arteria carotis interna*: Dieser Vorgang, der nur innerhalb der *Micromelerpetontidae* bei *Micromelerpeton* in Erscheinung tritt, ist in seiner Bedeutung kaum zu ermessen. Nach SHISHKIN (1968: 2—4) entspricht er einer innerhalb der Temnospondylen regelmäßig zu beobachtenden phylogenetischen Entwicklungstendenz. Bei primitiven Rhachitomen liegen nämlich diese Arterien dem Parasphenoid weitgehend ventral auf. Bei den am weitesten fortgeschrittenen Temnospondylen treten sie dagegen bereits in Nähe der *Fenestra ovalis* in das Parasphenoid ein und gehen später, wie vermutlich auch bei *Micromelerpeton*, in das Basisphenoid über.

7. Spezialisierung der Kiemenzähne: Die Kiemenbögen der „primitivsten“ Branchiosaurier (*Micromelerpetontidae*) sind mit Knochenplättchen besetzt, die wenige kurze Dentikel tragen (Abb. 11 d). Bei den *Branchiosauridae* existieren nur noch die zahnartigen Gebilde, die sich verlängert und an Zahl zugenommen haben. Sie stehen deshalb eng beieinander. In einem Endstadium dieser Entwicklung sind die einzelnen Kiemenzähne durch viele feine Fortsätze noch weiter aufgegliedert (Abb. 11 a).

Der ursprüngliche Zustand, der wohl für die meisten Temnospondylen-Larven typisch ist, entspricht etwa den Verhältnissen bei Urodelen-Larven (RAUTHER 1937: 259), mit einer Ausnahme, daß nämlich die Urodelen pro Bogen bereits zwei „Zahn“-Reihen haben und die Labyrinthodontier lediglich eine. Dagegen besitzen

die Branchiosauridae bereits diese Doppelreihen; bei vielen von ihnen sind aber, im Gegensatz zu den Urodelen, die „Zähne“ zu büstenförmigen Siebfortsätzen umgebildet worden. Damit entsprechen sie funktionell eher dem allerdings nicht durch Hartteile gestützten Filterapparat der Anurenlarven (RAUTHER 1937: 261, SEVERZOV 1969a) und vieler Fische (RAUTHER 1937: 236).

Vermutlich ist diese innerhalb der Branchiosaurier-Evolution erkennbare Entwicklung durch Veränderungen in der Nahrungsweise bedingt. Die Branchiosauridae scheinen im zunehmenden Maße neben der von ihnen bevorzugten mittelgroßen bis kleinen Beute (kleine Invertebraten, zu denken wäre an Insektenlarven, Ostracoden, Branchiopoden und sonstige kleine Arthropoden) auch das reiche Nahrungsangebot an Kleinstlebewesen ausgenutzt zu haben und zu diesem Zweck eine Art primitiven Filterapparates entwickelt zu haben.

8. Verkürzung der Wirbelsäule: Bei den Branchiosauriern ist neben einer merklichen Verkürzung der praesakralen Wirbelsäule (ungefähr von 27 auf 20) auch eine Erleichterung des Schultergürtels durch allmähliche, flächenhafte Reduktion der dermalen Elemente (insbesondere Interclavicula und Clavicula) festzustellen.

Beide Merkmale bringen ausgesprochen aquatisch lebenden Tetrapoden keine Vorteile, sondern eher Nachteile, weil sich insbesondere die Verkürzung der Wirbelsäule für die bei aquatilen Tieren effektivste, schlängelnde Schwimmweise ungünstig auswirkt. Immerhin behalten die Branchiosaurier aber den langen, seitlich abgeflachten Schwanz bei, der für sie beim Schwimmen zum Hauptantriebsorgan wird.

Am vorteilhaftesten sind die beiden oben genannten Merkmale für rein terrestrisch lebende Tiere. Die Formen um *Branchiosaurus (Protriton)* entsprechen somit in ihrem Körperbau ungefähr dem hypothetischen Übergangstyp zwischen den semiterrestrischen Anuren und ihren aquatilen Vorfahren, wie er von manchen Autoren postuliert wird (GANS & PARSONS 1966: 92).

Viele der innerhalb der Branchiosaurier-Evolution erkennbaren Merkmalsänderungen könnten durch zunehmende Neotenie erklärt werden. Andererseits scheinen aber auch viele Änderungen nur im Falle einer fortschreitenden terrestrischen Adaptation rationell und somit auch von selektivem Vorteil zu sein. — Dieser scheinbare Widerspruch kann vielleicht durch folgende Theorie behoben werden.

Die Hauptgruppe der Branchiosaurier entwickelte sich bereits seit dem frühen Oberkarbon zu kleinwüchsigen Uferbewohnern. Diese paßten sich ihrem Lebensbereich bald sehr gut an. Zur Hauptsache, besonders bei der Nahrungssuche, hielten sie sich an Land auf, und nur zur Fortpflanzung und bei Nahen einer Gefahr suchten sie das nahegelegene Wasser auf. Eine derartige Lebensweise erforderte einerseits Spezialisierungen hinsichtlich der Ernährungsweise und andererseits eine größere Beweglichkeit und Verbesserung der Sinnesorgane, um dem starken Druck der terrestrischen Räuber entgegen zu können. Da speziell in den Seen und im Deltabereich der Flüsse auch die Zahl der aquatilen Räuber, denen sie auf Grund ihrer terrestrischen Adaptation nur schwer entkommen konnten, sehr groß war, wichen sie wahrscheinlich flußaufwärts in die Nachbarschaft der Mittel- und Oberläufe aus. Die Chance der Fossilüberlieferung aus einem derartigen Sedimentationsraum ist

aber für das Karbon und Perm sehr gering. Deshalb dürfen wir auch kaum mit entsprechenden Fossilfunden rechnen.

Dagegen kennen wir aquatile, larval erscheinende Formen, die innerhalb der Deltabereiche und Seeufergebiete in ganz bestimmten Biotopen lebten. Diese können gedeutet werden a) als Larven der uns unbekanntesten, terrestrischen Formen oder b) als neotenische Verwandte der terrestrischen Formen.

Gegen die Möglichkeit a) spricht, daß die terrestrischen Branchiosaurier zum Laichen wohl kaum einen so weiten Weg vom „Upland“ zum „Lowland“ auf sich nehmen würden, anstatt in dem nahegelegenen Flußsystem zu laichen. Außerdem müßten wenigstens einige von ihnen zusammen mit ihren Larven im „Lowland“-Gebiet fossilisiert worden sein. Man kann zwar annehmen, daß durch bestimmte Übereinstimmungen zwischen den Laichzeiten und den Sedimentationszyklen (BOY 1972) das Absterben und Einbetten der Fauna stets außerhalb der Laichzeiten stattfand; gegen derartige Übereinstimmungen spricht aber, daß die Larven in sämtlichen Entwicklungsstadien überliefert sind.

Wahrscheinlicher erscheint mir, daß hier neotenische Formen vorliegen, die sich sekundär an flache, relativ schlecht durchlüftete Seen, Teiche oder Buchten angepaßt hatten. In diesem Lebensbereich war einerseits die Konkurrenz durch andere Amphibien oder Fische und andererseits die Nachstellung durch Räuber geringer als in den offenen Gewässern des „Lowland“-Bereiches (BOY 1972). Die Anpassung an das aquatische Milieu beruhte vornehmlich auf der Beibehaltung larvaler Eigenschaften, wie des langen, seitlich abgeplatteten Schwanzes oder der Kiemenatmung.

Diese aquatilen Formen unterscheiden sich also vermutlich nur wenig von ihren terrestrischen Verwandten. Soweit in dem vorliegenden Fossilmaterial festzustellen war, scheinen sie sich lediglich in ihrer Ernährungsweise durch eine Spezialisierung der Kiemenfortsätze an die aquatische Lebensweise spezieller angepaßt zu haben.

Ich vermute also, daß wir von der großen Gruppe der weitgehend terrestrisch adaptierten Branchiosaurier ausschließlich einige neotenische „Ableger“, die eigene Modifikationen, Unterarten, Arten oder Gattungen repräsentieren, kennen. Wahrscheinlich haben die terrestrischen Branchiosaurier, ausgelöst durch bestimmte Umweltverhältnisse, kleinere „Populationen“ abgezweigt, die mit Hilfe der Neotenie bestimmte ökologische Nischen (flache Teiche oder Buchten) eroberten. Vergleichsweise findet auch bei rezenten Urodelen ein sekundärer Übergang terrestrischer Formen zum Wasserleben vorzugsweise unter Zuhilfenahme der Neotenie statt (WAHLERT 1957: 277, TIHEN 1942: 195).

Von allen Branchiosauriern sind aber aus paläogeographisch-sedimentologischen Gründen nur diese aquatilen Vertreter überliefert. Vielleicht beruht der große phylogenetische Erfolg der Branchiosaurier — sie waren in dem langen Zeitraum vom oberen Westfalium bis zum Mittel-Rotliegenden stets sehr zahlreich und weit verbreitet — gerade auf ihrer starken Anpassungsfähigkeit an sich verändernde Lebensbedingungen. Das fast völlige Fehlen der Branchiosaurier auf dem nordamerikanischen Kontinent mag teilweise durch andere Lebensbedingungen während des Unterperm und teilweise durch die starke Konkurrenz von Seiten der sich in Amerika erfolgreich ausbreitenden und in Europa weitgehend fehlenden Dissorophidae, Trematopsidae und Doleserpetontidae erklärt werden.

Da die Branchiosaurier also, wie alle übrigen Dissorophoidea, eine vorwiegend terrestrisch adaptierte Entwicklungslinie der Rhachitomen darstellen, scheinen sie, ähnlich wie die Dissorophidae und Doleserpetontidae, den hypothetischen Vorläufern der Lissamphibien, den Protolissamphibien (PARSONS & WILLIAMS 1963), sehr nahe zu stehen. Sie besitzen aber im Gegensatz zu den Doleserpetontidae keine wirklich konstitutiven Merkmale der Lissamphibien und dürften deshalb kaum zu den Vorläufern der Anuren (vgl. GRIFFITHS 1956, HECHT 1962) oder Urodelen (vgl. ESTES 1965) gerechnet werden. Ich habe den Eindruck, daß sich speziell während des Unterperm viele Evolutionslinien kleinwüchsiger, an ein Ufer- oder Landleben angepaßter Amphibien herausgebildet haben, von denen wir nur wenige kennen und von denen nur eine oder zwei die Trias überdauerten und in den Lissamphibien fortlebten.

4. Ergebnis

Die wissenschaftlich undefinierte Gruppe der Branchiosaurier wird auf zwei Familien eingengt: die Micromelerpetontidae nov. fam. mit den Gattungen *Micromelerpeton*, *Limnerpeton* und *Branchierpeton* nov. gen. (für „*Branchiosaurus*“ *amblystomus* CREDNER) sowie die Branchiosauridae mit *Leptorophus* und *Branchiosaurus*. Letztere Gattung wird weiterhin in die beiden Untergattungen *Branchiosaurus* (*Branchiosaurus*) und *Branchiosaurus* (*Protriton*) unterteilt.

Basierend auf der detaillierten Untersuchung der z.Z. wichtigsten Arten *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD und *Branchiosaurus* (*Protriton*) cf. *petrolei* (GAUDRY), werden die Micromelerpetontidae und Branchiosauridae der Unterordnung Rhachitomi und der Überfamilie Dissorophoidea zugeordnet. Beide Familien gehören wahrscheinlich einer von den übrigen Dissorophoidea getrennten Entwicklungslinie an. Innerhalb dieser Evolutionsreihe ist eine vermutliche Anpassung an ein Land- bzw. Uferleben festzustellen. Sie wird u. a. sichtbar in einer zunehmenden Beweglichkeit (Verkürzung der Wirbelsäule, Verlust der Axisrippe), einer Verbesserung der Lungenatmung (Abflachung und Verbreiterung des Schädels in Verbindung mit verstärkter „Schluckatmung“), einer Verbesserung des Gesichtsinnes (Vergrößerung der Augenöffnungen und der Interpterygoidfenster) und des Gehörsinnes (Vergrößerung der Otikalregion) sowie in einer zunehmenden Spezialisierung der Ernährungsweise, die sich in Veränderungen an den Kiefern (Verkürzung des Maxillare, Änderung der Zahngestalt, kleinere Fangzähne), in der Aufhängung des Palatoquadratum (Verlust des Palatinal- und des Quadratojugalfortsatzes) und wahrscheinlich auch in der Kaumuskulatur dokumentiert.

Die bisher bekannten Branchiosaurier gehören allerdings nicht dem eigentlichen, ± terrestrischen Typ an, sondern sie werden als sekundär aquatile Seitenzweige der ansonsten unbekannteren Hauptgruppe gedeutet. Die sekundäre Anpassung an eine aquatische Lebensweise erfolgte im wesentlichen durch Beibehaltung einzelner larvaler Merkmale (langer, seitlich abgeflachter Schwanz, Kiemenatmung etc.). Als einzige ausgesprochene Spezialisierung infolge dieser Lebensweise ist die Differenzierung der Kiemenzähne und damit ein möglicher Funktionswandel des Kiemenstützskelettes zu einem Kiemenfilterapparat zu nennen.

5. Nomenklatorische Neuerungen

Micromelerpetontidae nov. fam. — Diagnose s. S. 101.

Branchierpeton nov. gen.

Typus-Art: *Branchiosaurus amblystomus* CREDNER 1881 (non 1886), s. CREDNER 1881 b: 574—603, Taf. 22—24.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus *branchi-* (griech. = Kiemen) und *-erpeton* (griech. = Kriechtler), um die Zwischenstellung zwischen *Branchio-saurus* und *Micromel-erpeton* anzuzeigen.

Kurzdiagnose: Kleinwüchsig, kurze Schnauze, große Orbita. Sinneslinien fehlen. Anordnung der Schädeldachknochen sehr ähnlich wie bei *Micromelerpeton*, Postorbitalregion aber merklich kürzer. Wahrscheinlich Dorsalfortsatz des Palatinum und Medialfortsatz des Quadratojugale. — Parasphenoid weitgehend glatt, nur im Zentralteil schwach skulpturiert, ohne Dentikel. Furchen und Foramina für die Arteria carotis interna. Pterygoid schlank, ohne Transversalfortsatz. Ectopterygoid noch nicht bekannt. — 25—27 Praesakralwirbel. Interclavicula klein, fünfeckig, vorne zerschlitzt. Ilium gerade. Schuppen vom Microsaurier-Typ.

Branchiosaurus (*Branchiosaurus*) nov. subgen.

Typus-Art: *Branchiosaurus salamandroides* FRITSCH 1876, s. FRITSCH 1883: 69—81 partim!, Taf. 1: 1, 4, 6, 7; 2: 1, 12; 3: 1, 4, 11; 4: 1, 2, 5.

Diagnose: Außer den Merkmalen der Gattung: Maxillare reicht bis hinter die Orbita. Postfrontale hinten etwas verbreitert. Interclavicula vorne zerschlitzt. Schuppen kräftig, breit-oval, ohne Längsstreifung. Kiemenzähne nicht aufgespalten.

Branchiosaurus (*Protriton*) nov. subgen.

Typus-Art: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY), s. S. 39—64, Abb. 23—53, 69A+B.

Diagnose: Außer den Merkmalen der Gattung: Maxillare reicht nur bis zur Mitte der Orbita. Postfrontale hinten nicht verbreitert. Interclavicula nicht zerschlitzt. Schuppen dünn, mit feiner Längsstreifung. Kiemenzähne aufgespalten.

Bemerkungen: *Branchiosaurus petrolei* wurde ursprünglich von GAUDRY als Typus-Art der Gattung *Protriton* beschrieben. Der Gattungsname *Protriton* wurde später von CREDNER (1881a) durch *Branchiosaurus* ersetzt und für invalide erklärt (s. S. 6). Unabhängig davon setze ich hier diesen Namen als Bezeichnung für eine neue Untergattung ein.

6. Zusammenfassung

Im saarpfälzischen Rotliegenden sind folgende bisher zu den Branchiosauriern i.w.S. gerechneten Gattungen und Arten nachzuweisen:

Micromelerpeton credneri BULMAN & WHITTARD

= *Pelosaurus laticeps* CREDNER partim! — BULMAN & WHITTARD 1926

= *Branchiosaurus credneri* (BULM. & WHITT.) partim! — WATSON 1963

Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei (GAUDRY)

= *Branchiosaurus amblyostomus* CREDNER — BULMAN & WHITTARD 1926, WHITTARD 1930, MALZ 1967

= *Branchiosaurus credneri* (BULM. & WHITT.) partim! — WATSON 1963

Branchiosaurus caducus AMMON

Branchiosaurus sp. vom Humberg b. Odernheim

Sclerocephalus sp.

= *Pelosaurus laticeps* CREDNER partim! — BULMAN & WHITTARD 1926

= *Leptorophus levis* BULMAN — BULMAN 1928

= *Branchiosaurus levis* (BULMAN) — WATSON 1963

? = *Pelosaurus longiscutatus* THEOBALD — THEOBALD 1958

„*Pelosaurus*“ *gümbeli* REIS.

Sie alle sind charakterisiert durch Kleinwüchsigkeit und den Besitz einzelner larvaler Merkmale (Kiemenzähne, geringer Verknöcherungsgrad). Trotz solcher Gemeinsamkeiten gehören sie aber drei verschiedenen Familien und zwei Überfamilien an.

Micromelerpeton credneri ist der Hauptvertreter der Micromelerpetontidae nov. fam. Er ist u. a. durch folgende Merkmale gekennzeichnet: verlängerte Postorbitalregion des Schädels, große Orbita, tiefer Ohrschlitz, Existenz verschiedener Sinneslinien-Furchen, zwischen Jugale und Lacrimale gelegener Dorsalfortsatz des Palatinum, Medialfortsatz des Quadratojugale, schmales, aber noch typisch rhachitomenhaftes Palatinum und Ectopterygoid, relativ schlanke Äste und schwacher Transversalfansch des Pterygoid, typisch rhachitomenhafte Kiemenzahnelemente, schwach verknöcherte, in etwa protorhachitomenhafte Wirbel, Schuppen vom Microsaurier-Typ. — Zahlreiche weitere, bisher unbekannte Einzelheiten, speziell im Gaumen und Unterkiefer, werden beschrieben.

Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei (GAUDRY) gehört den Branchiosauridae an. Er ist wahrscheinlich identisch mit dem thüringischen *Branchiosaurus flagrifer* WHITTARD und möglicherweise mit dem französischen *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY). Von *Micromelerpeton credneri* unterscheidet er sich u. a. sehr deutlich in der verkürzten Postorbitalregion, der größeren Orbita, dem verbreiterten Ohrschlitz, dem Verlust der Sinneslinien-Furchen, dem stärker reduzierten Jugale, dem Verlust des Palatinalfortsatzes und des Quadratojugalfortsatzes, der Verbreiterung des Quadratojugale, der Verkürzung des Maxillare, der starken Reduktion des Ectopterygoid und des hinteren Palatinum, dem Verlust des Transversalfanches, der Verbreiterung der Parasphenoid-Basalplatte, der Verlagerung der Arteria carotis interna, der Spezialisierung der Kiemenzähne und der Verkürzung der praesakralen Wirbelsäule. — Verschiedene neue Merkmale aus dem Bereich des Schädeldaches, des Gaumens, des Hyobranchialskelettes und des Atlas-Axis-Komplexes werden aufgezeigt.

Die nur mit einem bzw. wenigen Exemplaren überlieferten Arten *Branchiosaurus caducus* und *Branchiosaurus* sp. (vom Humberg) sind wesentlich großwüchsiger als *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Gemäß ihrer Schädelproportionen könnten sie zwei extreme Varianten einer bislang unbekanntenen Altersentwicklung des Branchio-

saurus (Protriton) cf. petrolei darstellen. *Branchiosaurus caducus* würde demnach die kurz- und breitschädelige Variante und *Branchiosaurus* sp. die lang- und schmal-schädelige Variante verkörpern. Der Klarheit halber wird aber, bevor nicht besseres Belegmaterial vorliegt, von einer Vereinigung der drei Formen abgesehen.

Die früher unter verschiedenen Namen beschriebenen Larven des *Sclerocephalus* sp. sind der Familie Eryopidae und der Überfamilie Eryopoidea zuzurechnen. Sie sind also mit den Branchiosauriern i.e.S. nicht näher verwandt, wie an Hand zahlreicher, bedeutender Merkmalsunterschiede (u.a. in den zirkumorbitalen Schädelelementen, den Gaumenknochen, im Schultergürtel und im ventralen Schuppenpanzer) nachgewiesen werden kann.

Die ontogenetische und infraspezifische Variabilität der saarpfälzischen Branchiosaurier wird ausführlich diskutiert und teilweise durch Auswertung einzelner Meßserien am Schädeldach belegt.

Die Branchiosaurier i.e.S. werden auf die beiden Familien Micromelerpetontidae nov.fam. und Branchiosauridae eingeengt und werden als Glieder einer eigenen Entwicklungsreihe innerhalb der Überfamilie Dissorophoidea gedeutet. Sie leiten sich möglicherweise von *Eugyrinus*-ähnlichen Vorfahren ab. Morphologisch stehen ihnen die Dissorophidae am nächsten. Vermutlich stellen sie sekundär aquatile und mehr oder weniger neotenische Seitenzweige einer ansonsten noch unbekanntenen Amphibiengruppe, die sich im Verlauf des Oberkarbon rapide an eine \pm terrestrische, uferbewohnende Lebensweise angepaßt hat, dar.

Zu den Micromelerpetontidae werden der oberkarbonische *Limnerpeton* sowie der unterpermische *Micromelerpeton* und der ebenfalls unterpermische *Branchierpeton* nov.gen. (für „*Branchiosaurus*“ *amblystomus*) gerechnet. Den Branchiosauridae werden die Gattungen *Leptorophus* und *Branchiosaurus* zugeordnet. Außerdem wird eine Aufteilung der Gattung *Branchiosaurus* in zwei Untergattungen, den oberkarbonischen *Branchiosaurus (Branchiosaurus)* und den vorwiegend unterpermischen *Branchiosaurus (Protriton)* vorgeschlagen.

Summary

The following genera and species, so far classified as branchiosaurs in the broad sense, have been identified in the Rotliegendes of the Saar-Pfalz area:

Micromelerpeton credneri BULMAN & WHITTARD

= *Pelosaurus laticeps* CREDNER, partim! — BULMAN & WHITTARD 1926

= *Branchiosaurus credneri* (BULM. & WHITT.), partim! — WATSON 1963

Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei (GAUDRY)

= *Branchiosaurus amblystomus* CREDNER — BULMAN & WHITTARD 1926, WHITTARD 1930, MALZ 1967

= *Branchiosaurus credneri* (BULM. & WHITT.), partim! — WATSON 1963

Branchiosaurus caducus AMMON

Branchiosaurus sp. vom Humberg/b. Odernheim

Sclerocephalus sp.

= *Pelosaurus laticeps* CREDNER, partim! — BULMAN & WHITTARD 1926

= *Leptorophus levis* BULMAN — BULMAN 1928

= *Branchiosaurus levis* (BULMAN) — WATSON 1963

? = *Pelosaurus longiscutatus* THEOBALD — THEOBALD 1958

„*Pelosaurus*“ *gümbeli* REIS.

They are all characterized by small growth and the possession of various larval characteristics (gill rakers, low level of ossification). However, in spite of such features in common they belong to three different families and two superfamilies.

Micromelerpeton credneri is the chief representative of the Micromelerpetontidae nov. fam. It is distinguished by the following characteristics among others: elongated postorbital region of the skull, large orbit, deep otic notch, existence of various sensory line grooves, dorsal process of the palatine situated between jugal and lacrimal, medial process of the quadratojugal, narrow but still typical rhachitinous palatine and ectopterygoid, relatively slim branches and weak transverse flange of the pterygoid, typically rhachitinous gill rakers, weakly ossified approximately protorhachitinous vertebrae, microsaur-type scales. Numerous other previously unknown details especially in the palate and lower jaw are described.

Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei (GAUDRY) belongs to the Branchiosauridae. It is probably identical with the *Branchiosaurus flagrifera* WHITTARD from Thuringia and possibly with the French *Branchiosaurus (Protriton) petrolei* (GAUDRY). It differs very distinctly from *Micromelerpeton credneri* BULMAN & WHITTARD amongst other things in the shortened postorbital region, larger orbit, widened otic notch, loss of sensory line grooves, very much reduced jugal, loss of the palatinal and the quadratojugal process, widening of the quadratojugal, shortening of the maxilla, strong reduction of the ectopterygoid and rear palatine, loss of the transverse flange, widening of the parasphenoid body, displacement of the internal carotid artery, specialization of the gill rakers and shortening of the presacral vertebral column. Various new characteristics from the area of the skull, palate, hyobranchial skeleton and the atlas-axis complex are presented.

The species *Branchiosaurus caducus* AMMON and *Branchiosaurus* sp. (from Humberg), of which only one or respectively few specimens exist, are of considerably larger growth than *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. According to their skull proportions they may represent two extreme variations of a previously unknown development in old age of *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei*. Thus *Branchiosaurus caducus* would embody the short and broad-skulled variation and *Branchiosaurus* sp. the long and narrow-skulled one. For the sake of clarity no merger of the three species is undertaken until better material is available.

The larvae of *Sclerocephalus* sp., previously described under several different names, are to be ascribed to the family Eryopidae and the superfamily Eryopoidea. So they are not closely related to the branchiosaurs strictly speaking, as can be demonstrated by means of numerous significant differences in characteristics (inter alia, in the circumorbital skull elements, palatal bones, shoulder girdle and ventral scales).

The ontogenetic and infraspecific variability of the Saar-Pfalz branchiosaurs is discussed in more detail and partially documented by the evaluation of individual series of skull-roof measurements.

The branchiosaurs strictly speaking, are restricted to the two families Micromelerpetontidae nov.fam. and Branchiosauridae and are interpreted as members of their own particular line of development within the superfamily Dissorophoidea. Possibly they are descended from ancestors similar to *Eugyrinus*. Probably they represent a secondarily aquatic and more or less neotenic side-branch of an otherwise still unknown group of amphibians which rapidly adapted to a \pm terrestrial or riparian life in the course of the Upper Carboniferous. The Dissorophidae are the most closely allied to them morphologically.

The Upper Carboniferous *Limnerpeton* as well as the Lower Permian *Micromelerpeton* and the likewise Lower Permian *Branchierpeton* nov.gen. (for "*Branchiosaurus*" *amblystomus*) are classed with the Micromelerpetontidae. The genera *Leptorophus* and *Branchiosaurus* are assigned to the Branchiosauridae. A division of the genus *Branchiosaurus* into two subgenera, the Upper Carboniferous *Branchiosaurus* (*Branchiosaurus*) and the predominantly Lower Permian *Branchiosaurus* (*Protriton*), is also proposed.

7. Schriftenverzeichnis

- AMMON, L. v. (1889): Die permischen Amphibien der Rheinpfalz. — 119 S., 5 Taf.; München (Straub).
- AUGUSTA, J. (1939): [Beitrag zur Kenntnis der ontogenetischen Entwicklung des Stegocephalen *Branchiosaurus umbrosus* FR. aus den unterpermischen Kalken von Olivětín bei Broumov in Böhmen.] In Tschech. — Věstník Královské České Společnosti Nauk, Třída Mat.-Přírodov., **1938** (13): 1—9; Praha.
- (1940): [Über *Branchiosaurus salamandroides* FR. aus dem Oberkarbon von Třemošná bei Plzeň.] In Tschech. — Věstník Královské České Společnosti Nauk, Třída Mat.-Přírodov., **1939** (16): 1—6, 1 Taf.; Praha.
- BOCK, J. W. & WAHLERT, G. v. (1965): Adaptation and the form-function complex. — Evolution, **19** (3): 269—299, 1 Abb.; Lawrence/Kansas.
- BOLT, J. R. (1969): Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. — Science, **166**: 888—891, 4 Abb.; Washington/D.C.
- BONDE, N., (1969): Application of Hennig's views and phylogenetic systematics. — In: HECHT, M. K. (Edit.): Report of the Nato Advanced Study Institute. Vertebrate evolution: mechanism and process.: 98—99, 2 Abb.; Istanbul.
- BOY, J. A. (1965): Zur Geologie im Raume Lauterecken—Sien (Bl. 6311 Lauterecken). — Dipl.-Arb. Univ. Mainz, Masch.-Schr., 218 S., 12 Taf., 1 geol. Kte.; Mainz.
- (1971): Zur Problematik der Branchiosaurier (Amphibia, Karbon-Perm). — Paläont. Z., **45** (3/4): 107—119, 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1972): Palökologischer Vergleich zweier berühmter Fossilagerstätten des deutschen Rotliegenden (Unterperm, Saar-Nahe-Gebiet). — Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch., **100**: 46—59, 2 Abb.; Wiesbaden.
- BROILI, F. (1926): Über *Scleerocephalus Häuseri* GOLDFUSS. — Sitz.-Ber. bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Abt., **1926**: 199—222, 9 Abb., 2 Taf.; München.
- (1927): Über die Hautbedeckung der Archegosauridae und Actinodontidae. — Z. deutsch. geol. Ges., **79** (3): 375—384, 2 Abb., Taf. 7; Berlin.
- & SCHRÖDER, J. (1937): Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. 25. Über *Micropholis* HUXLEY. 26. Über *Lydekkerina* BROOM. — Sitz.-Ber. bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Abt., **1937**: 19—57, 9 Abb., 5 Taf.; München.

- BRUNDIN, L. (1968): Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. — In: ØRVIG, T. (Edit.): Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny. Nobel Symposium, 4: 473—495, 7 Abb.; Stockholm.
- BULMAN, O. M. B. (1928): Additional notes on some branchiosaurs from Odernheim. — Ann. Mag. Nat. Hist., 10 (1): 250—255, 4 Abb., Taf. 12; London.
- & WHITTARD, W. F. (1926): On *Branchiosaurus* and allied genera (Amphibia). — Proc. Zool. Soc., 1926 (2): 533—579, 15 Abb., 4 Taf.; London.
- BURMEISTER, H. (1850): Die Labyrinthodonten aus dem Saarbrücker Steinkohlengebirge. — 74 S., 4 Taf.; Berlin.
- BYSTROW, A. P. (1935): Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Stegocephalen. 1. Mitteilung. Schädel der Stegocephalen. — Act. Zool., 16: 65—141, 36 Abb.; Stockholm.
- (1938): *Dvinosaurus* als neotenische Form der Stegocephalen. — Act. Zool., 19: 209 bis 295, 33 Abb.; Stockholm.
- (1939): Blutgefäßsystem der Labyrinthodonten (Gefäße des Kopfes). — Act. Zool., 20: 125—155, 15 Abb.; Stockholm.
- (1947): Hydrophilous and xerophilous labyrinthodonts. — Act. Zool., 28: 137—164, 13 Abb.; Stockholm.
- & EFREMOV, J. A. (1940): [*Benthosuchus sushkini* EFR. a labyrinthodont from the Eotriassic of Sharzhenga River.] In Russ. — Akad. Nauk SSSR, Trudy Paleont. Inst., 10 (1): 1—152, 88 Abb., 2 Taf.; Moskau.
- CARROLL, R. L. (1964): Early evolution of the dissorophid amphibians. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 131 (7): 161—250, 26 Abb., 2 Taf.; Cambridge/Mass.
- (1967): Labyrinthodonts from the Joggins formation. — J. Paleont., 41 (1): 111—142, 26 Abb.; Tulsa/Okl.
- (1970): The ancestry of reptiles. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, 257 (814): 267—308, 22 Abb., 3 Tab.; London.
- & BAIRD, D. (1968): The Carboniferous amphibian *Tuditanus [Eosauravus]* and the distinction between microsaurians and reptiles. — Amer. Mus. Novitates, 2337: 1—50, 20 Abb.; New York/N.Y.
- CASE, E. C. (1946): A census of the determinable genera of the stegocephalia. — Trans. Amer. Philos. Soc., n.s., 35 (4): 325—420, 186 Abb., Philadelphia/Pa.
- CHASE, J. N. (1963): The labyrinthodont dentition. — Breviora, 187: 1—13, 1 Tab.; Cambridge/Mass.
- (1965): *Neldasaurus wrightae*, a new rhachitinous labyrinthodont from the Texas Lower Permian. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 133 (3): 153—225, 16 Abb., 5 Taf.; Cambridge/Mass.
- CHRYPLOFF, G. & KAMPE, A. (1958): Fund eines *Branchiosaurus* cf. *amblystomus* CREDNER im Gebiet Löbejün bei Halle. — Geologie, 7 (7): 960—964, 3 Taf.; Berlin.
- COLBERT, E. H. (1955): Scales in the Permian amphibian *Trimerorhachis*. — Amer. Mus. Novitates, 1740: 1—17, 9 Abb.; New York/N.Y.
- CREDNER, H. (1881a): Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 1. Teil. — Z. deutsch. geol. Ges., 33: 298—330, Taf. 15—18; Berlin.
- (1881b): Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 2. Teil. — Z. deutsch. geol. Ges., 33: 574—603, Taf. 22—24; Berlin.
- (1882): Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 3. Teil. — Z. deutsch. geol. Ges., 34: 213—237, Taf. 12—13; Berlin.
- (1885): Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 5. Teil. — Z. deutsch. geol. Ges., 37: 694—736, 4 Abb., Taf. 27—29; Berlin.
- (1886): Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 6. Teil. — Z. deutsch. geol. Ges., 38: 576—633, 13 Abb., Taf. 16—19; Berlin.
- (1893): Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 10. Teil: *Sclerocephalus labyrinthicus*. — Z. deutsch. geol. Ges., 45: 639—704, 2 Abb., Taf. 30—32; Berlin.

- DEMAR, R. (1968): The Permian labyrinthodont amphibian *Dissorophus multicinctus*, and adaptations and phylogeny of the family Dissorophidae. — *J. Paleont.*, **42** (5): 1210—1242, 18 Abb., 1 Tab., Taf. 161; Tulsa/Okl.
- DEMPSTER, W. T. (1935): The brain case and endocranial cast of *Eryops megacephalus* (COPE). — *J. Comparat. Neurol.*, **62** (1): 171—196, 12 Abb.; Philadelphia/Pa.
- DOUBINGER, J. (1957): La néoténie chez les stégocéphales. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **92** (1/2): 105—116, 2 Abb.; Toulouse.
- EDMUND, G. (1960): Evolution of dental patterns in the lower vertebrates. — In: CAMERON, T. W. M. (Edit.): *Evolution: Its Science and Doctrine*: 45—62, 8 Abb.; Toronto.
- ESTES, R. (1965): Fossil salamanders and salamander origins. — *Amer. Zoologist*, **5** (2): 319—334, 7 Abb., 1 Tab.; Utica/N.Y.
- EVANS, F. G. (1939): The morphology and functional evolution of the atlas-axis complex from fish to mammals. — *Ann. New York Acad. Sci.*, **39** (2): 29—104, 14 Abb., 5 Tab.; New York/N.Y.
- FRANCIS, E. T. B. (1934): The anatomy of the salamander. — 381 S., 25 Taf., 1 Farbt. Oxford (Clarendon).
- FRICTSCH, A. (1876): Über die Fauna der Gaskohle des Pilsner und Rakonitzer Beckens. — *Sitz.-Ber. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag*, **1875**: 70—79; Prag.
- (1883): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. — **1**, 182 S., 116 Abb., 48 Taf.; Prag (Selbstverlag).
- GANS, C. & PARSONS, T. S. (1966): On the origin of the jumping mechanism in frogs. — *Evolution*, **20** (1): 92—99; Lawrence/Kans.
- GAUDRY, M. A. (1875): Sur la découverte de batraciens dans le terrain primaire. — *Bull. Soc. géol. France*, 3^e sér., **3**: 299—306, Taf. 7 u. 8; Paris.
- (1887): L'Actinodon. — *Nouv. Arch. Mus.*, 2^e sér., **10**: 1—32, 8 Abb., 3 Taf.; Paris.
- (1888): Les vertébrés fossiles des environs d'Autun. — 90 S., 30 Abb., 6 Taf.; Autun (Dejussien).
- GEINITZ, H. B. & DEICHMÜLLER, J. V. (1882): Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen. — *Palaeontographica*, N. F., **9** (1): 1—46, 1 Abb., 9 Taf.; Cassel.
- GREGORY, J. T. (1950): Tetrapods of the Pennsylvanian nodules from Mazon Creek, Illinois. — *Amer. J. Sci.*, **248**: 833—873, 11 Abb., 2 Tab.; New Haven/Conn.
- GREGORY, W. K. (1949): The humerus from fish to man. — *Amer. Mus. Novitates*, **1400**: 1—54, 33 Abb.; New York/N.Y.
- MINER, R. W. & NOBLE, G. K. (1923): The carpus of *Eryops* and the structure of the primitive chiropterygium. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **48**: 279—288, 4 Abb.; New York/N. Y.
- GRIFFITHS, I. (1956): Status of *Protobatrachus massinoti*. — *Nature*, **177** (4503): 342—343; London.
- HECHT, M. K. (1962): A reevaluation of the early history of the frogs. Part 1. — *System. Zool.*, **11** (1): 39—44; Lawrence/Kans.
- HEMMER, H. (1967): Allometrie-Untersuchungen zur Evolution des menschlichen Schädels und seiner Rassentypen. — 98 S., 80 Abb., 26 Tab.; Stuttgart (G. Fischer).
- HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — 436 S., 143 Abb.; Frankfurt a. M. (Kramer).
- HEYLER, D. (1957): Révision des Branchiosaurus de la région d'Autun. — *Ann. Paléont.*, **43**: 47—111, 37 Abb., 4 Tab., Taf. 4—15; Paris.
- (1965): Vertébrés de l'Autunien et du Saxonien de Lodève (Hérault). — *C. R. sommaire Séances Soc. géol. France*, **1965** (2): 69—70, 1 Abb.; Paris.
- (1966): Sur le genre *Actinodon* et d'autres stégocéphales de l'Autunien de France. — *Rev. Sci. Bourbonnais*, **1966**: 42—51, 7 Abb.; Moulins.
- (1969): Vertébrés de l'Autunien de France. — *Cahiers de Paléont.*, 259 S., 166 Abb., 2 Tab., 52 Taf.; Paris.
- HOFKER, J. (1927): *Archegosaurus decheni* GOLDFUSS, Untersuchung des Schädelbaues. — *Palaeontologia Hungarica*, **2** (2): 109—130, 16 Abb.; Budapest.

- HOLLINGER, J. (1967): Zur Geologie des Meisenheimer Berglandes im Glan-Nahe-Dreieck. — Dipl.-Arb. Univ. Mainz, Masch.-Schr., 111 S., 5 Taf., 1 geol. Kte.; Mainz.
- HOTTON, N. III. (1959): *Acroplous vorax*, a new and unusual labyrinthodont amphibian from the Kansas Permian. — J. Paleont., **33** (1): 161—178, 5 Abb., Taf. 28; Tulsa/Okl.
- HUENE, F. v. (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. — 716 S., 690 Abb.; Jena (Fischer).
- JARVIK, E. (1952): On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians. — Meddel. Grønland, **114** (12): 1—90, 36 Abb., 21 Taf.; København.
- (1954): On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 4. Ser., **5** (1): 1—104, 47 Abb.; Stockholm.
- (1955): Ichthyostegalia. — In: PIVETEAU, J. (Edit.): *Traité de Paléontologie*, **5**: 53—66, 9 Abb.; Paris.
- (1963): The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapods and the diphyletic origin of the tetrapod tongue. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 4. Ser., **9** (1): 1—74, 27 Abb.; Stockholm.
- (1967): The homologies of frontal and parietal bones in fishes and tetrapods. — Coll. Internat. C.N.R.S., **163**: 181—213, 13 Abb., 4 Taf.; Paris.
- (1968): Aspects of vertebrate phylogeny. — In: ØRVIG, T. (Edit.): *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. Nobel Sympos., **4**: 497—527, 4 Abb.; Stockholm.
- KAISER, H. E. (1964): Die Problematik des Abnormen in der Evolution. — Naturwiss. Rdsch., **1964** (2): 57—60; Stuttgart.
- KONJUKOWA, E. D. (1955a): [Permische und triassische Labyrinthodonten aus dem Wolga- und Uralgebiet.] In Russ. — Akad. Nauk SSSR, *Trudy Paleont. Inst.*, **49**: 5—88, 42 Abb., 2 Taf.; Moskau.
- (1955b): [*Platyops stuckenbergi* TRAUTSCH. — Ein archegosaurider Labyrinthodonte aus der unteren permischen Zone des oberen Uralgebietes.] In Russ. — Akad. Nauk SSSR, *Trudy Paleont. Inst.*, **49**: 89—127, 30 Abb.; Moskau.
- KUHN, O. (1960): Amphibia. — *Fossilium Catalogus*. I. Animalia, **97**: 164 S., 12 Taf.; Den Haag.
- (1965): Die Amphibien. System und Stammesgeschichte. — 102 S., 34 Abb.; Krailling b. München (Oeben).
- LANGSTON, W. jr. (1953): Permian amphibians from New Mexico. — Univ. California Publ. Geol. Sci., **29** (7): 349—416, 24 Abb., 5 Tab.; Berkeley and Los Angeles.
- LEHMAN, J.-P. (1955): Phyllospondyli. — In: PIVETEAU, J. (Edit.): *Traité de Paléontologie*, **5**: 227—249, 16 Abb., 1 Taf.; Paris.
- (1968): Remarques concernant la phylogénie des amphibiens. — In: ØRVIG, T. (Edit.): *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. Nobel Sympos., **4**: 307—315, 6 Abb.; Stockholm.
- MALZ, H. (1967): „*Branchiosaurus*“, ein problematisches Ur-Amphib aus dem Perm. — Natur u. Museum, **97** (10): 397—406, 8 Abb.; Frankfurt a.M.
- (1970): Zur Deutung permischer Ur-Amphibien. — Natur u. Museum, **100** (10): 430—434, 2 Abb.; Frankfurt a.M.
- MEYER, H. v. (1858): Reptilien aus der Steinkohlen-Formation in Deutschland. — 126 S., 1 Abb., 16 Taf.; Cassel (Th. Fischer).
- MINER, R. W. (1925): The pectoral limb of *Eryops* and other primitive tetrapods. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **51**: 145—312, 104 Abb.; New York/N.Y.
- MÜLLER, A. H. (1966): Lehrbuch der Paläozoologie. **3**, Vertebraten. T. 1, Fische im weiteren Sinne und Amphibien. — 638 S., 698 Abb.; Jena (Fischer).
- NAUCK, E. T. (1938): Extremitätenskelett der Tetrapoden. — In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS & LUBOSCH (Edit.): *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, **5**: 71—248, Abb. 106—283; Berlin u. Wien (Urban & Schwarzenberg).

- NILSSON, T. (1937): Ein Plagiosauride aus dem Rhät Schonens. Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Stegocephalengruppe Brachyopoidei. — Act. Univ. Lund, **34** (2): 1—75, 17 Abb., 5 Taf.; Lund.
- (1943): On the morphology of the lower jaw of stegocephalia, with special reference to Eotriassic stegocephalia from Spitsbergen. 1. Descriptive Part. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 3. Ser., **20** (9): 1—46, 25 Abb., 9 Taf.; Stockholm.
- (1944): On the morphology of the lower jaw of stegocephalia, with special reference to Eotriassic stegocephalia from Spitsbergen. 2. General Part. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 3. Ser., **21** (1): 1—70, 34 Abb., 1 Tab.; Stockholm.
- (1945): The structure of the cleithrum in plagiosaurs and the descendent of chelonia. — Ark. Zool., **37** A (11): 1—18, 6 Abb.; Stockholm.
- (1946): On the genus *Peltostega* WIMAN and the classification of the Triassic stegocephalians. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 3. Ser., **23** (3): 1—55, 23 Abb.; Stockholm.
- NOBLE, G. K. (1931): The biology of the amphibia. — Reprint: 577 S., 174 Abb.; New York/N.Y. (Dover Publ.).
- OLSON, E. C. (1936): The dorsal axial musculature of certain primitive Permian tetrapods. — J. Morphology, **59** (2): 265—311, 12 Abb.; Philadelphia/Pa.
- (1941): The family Trematopsidae. — J. Geol., **49** (2): 149—176, 12 Abb., 6 Tab.; Chicago/Ill.
- (1951): *Diplocaulus* a study in growth and variation. — Fieldiana: Geol., **11** (2): 57—154, 19 Abb., 29 Tab., 7 Taf.; Chicago/Ill.
- (1956): Fauna of the Vale and Choza: 12. A new trematopsid amphibian from the Vale formation. — Fieldiana: Geol., **10** (26): 323—328, Abb. 133—134, 2 Tab.; Chicago/Ill.
- (1961): Jaw mechanisms: rhipidistians, amphibians, reptiles. — Amer. Zoologist, **1**: 205—215, 7 Abb.; Utica/N.Y.
- (1970): New and little known genera and species of vertebrates from the Lower Permian of Oklahoma. — Fieldiana: Geol., **18** (3): 359—434, 13 Abb., 7 Taf.; Chicago/Ill.
- ORLOV, Y. A. (1964): Osnovi Paleontologii. — **12**, 722 S., 703 Abb.; Moskau.
- PANCHEN, A. L. (1959): A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **242** (691): 207—281, 18 Abb., 1 Taf., 2 Tab.; London.
- (1967): The homologies of the labyrinthodont centrum. — Evolution, **21** (1): 24—33, 6 Abb.; Lawrence/Kans.
- (1970): Anthracosauria. — In: KUHN, O. (Herausg.): Handbuch der Paläoherpetologie. T. 5: Batrachosauria, T. A. — 84 S., 20 Abb., 3 Tab.; Stuttgart u. Portland/USA.
- PARRINGTON, F. R. (1959): A note on the labyrinthodont middle ear. — Ann. Mag. Nat. Hist., **2** (13): 24—28, 2 Abb.; London.
- (1967a): The vertebrae of early tetrapods. — Coll. Internat. C.N.R.S., **163**: 269—279, 4 Abb.; Paris.
- (1967b): The identification of the dermal bones of the head. — J. Linnean Soc. (Zool.), **47** (311): 231—239, 5 Abb.; London.
- PARSONS, T. S. & WILLIAMS, E. (1963): The relationships of the modern amphibia: a re-examination. — Quart. Rev. Biol., **38** (1): 26—53, 6 Abb.; Washington/D.C.
- PETERS, D. S. & GUTMANN, W. F. (1971): Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. — Z. zool. Systematik u. Evolutionsforsch., **9** (4): 237—263, 3 Abb.; Hamburg u. Berlin.
- RAUTHER, M. (1937): Kiemen der Anammier — Kiemenderivate der Cyclostomen und Fische. — In: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **3**: 211—278, Abb. 182—274; Berlin u. Wien (Urban & Schwarzenberg).

- REIS, O. M. (1913): Über einige im Unter- und Oberrotliegenden des östlichen Pfälzer Sattels gefundene Tierreste. — Geognost. Jh., **1912**: 237—254, 1 Abb., Taf. 3—4; München.
- RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — 436 S., 113 Abb., 21 Tab.; Stuttgart (Enke).
- (1971): Die phylogenetischen Abwandlungen der Ontogenesen. — In: HEBERER, G. (Herausg.): Die Evolution der Organismen, Bd. 2/2: 1—28, 12 Abb., Stuttgart (Fischer).
- ROMER, A. S. (1930): The Pennsylvanian tetrapods of Linton, Ohio. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **59** (2): 77—147, 26 Abb.; New York/N.Y.
- (1939): Notes on branchiosaurs. — Amer. J. Sci., **237**: 748—761, 4 Abb., 1 Taf.; New Haven/Conn.
- (1947): Review of the labyrinthodontia. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, **99** (1): 1—368, 48 Abb.; Cambridge/Mass.
- (1952): Late Pennsylvanian and early Permian vertebrates of the Pittsburgh West Virginia Region. — In: Fossil vertebrates of the Tri-State Area. Ann. Carnegie Mus., **33** (1/2): 47—110, 13 Abb., 2 Taf., 1 Tab.; Pittsburgh/Pa.
- (1958): Tetrapod limbs and early tetrapod life. — Evolution, **12** (3): 365—369; Lawrence/Kans.
- (1966): Vertebrate Paleontology. — 3. Edit., 468 S., 443 Abb., 4 Tab.; Chicago (Univ. Chicago Pr.).
- (1968): Notes and Comments on Vertebrate Paleontology. — 304 S.; Chicago (Univ. Chicago Pr.).
- (1969): A temnospondylous labyrinthodont from the Lower Carboniferous. — Kirtlandia, **6**: 1—20, 7 Abb.; Cleveland/Ohio.
- & WITTER, R. V. (1942): *Edops*, a primitive rhachitomous amphibian from the Texas red beds. — J. Geol., **50** (8): 925—960, 14 Abb.; Chicago/Ill.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1935): On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive reptilia. — Meddel. Grønland, **98** (3): 1—211, 68 Abb., 15 Taf.; København.
- (1936): On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitsbergen, and the interpretation of the endocranium in the labyrinthodontia. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 3. Ser., **16** (1): 1—181, 70 Abb., 22 Taf.; Stockholm.
- (1944): New data on the endocranium of Triassic labyrinthodontia. — Ark. Zool., **36** A (9): 1—9, 6 Abb.; Stockholm.
- (1945): Notes on the trigeminal musculature in non-mammalian tetrapods. — Nov. Act. Regiae Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. 4, **13** (7): 1—59, 16 Abb., 3 Taf.; Uppsala.
- SAWIN, H. J. (1941): The cranial anatomy of *Eryops megacephalus*. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, **88** (5): 407—463, 6 Abb., 12 Taf.; Cambridge/Mass.
- SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **78**: 395—472, 21 Abb.; New York/N.Y.
- SCHMALHAUSEN, I. I. (1968): The origin of terrestrial vertebrates. — 314 S., 165 Abb.; New York and London (Akad. Pr.).
- SCHÖNFELD, G. (1911): *Branchiosaurus tener* SCHÖNFELD. Ein neuer Stegocephale aus dem Rotliegenden des nordwestlichen Sachsen. — Sitz.-Ber. Abh. naturwiss. Ges. Isis, **1911**: 19—43, 3 Taf.; Dresden.
- SCHULTZE, H.-P. (1969): Die Faltenzähne der rhipidistiiden Crossopterygier, der Tetrapoden und der Actinopterygier-Gattung *Lepisosteus*. — Palaeontographia Ital., **65** (n. s. **35**): 61—137, 26 Abb., 28 Taf.; Pisa.
- SEVERZOV, A. S. (1969a): [The mechanism of food grasping in larvae of tailless amphibians.] In Russ. — Dokl. Akad. Nauk SSSR, **187** (1): 211—214, 2 Abb.; Moskau.
- (1969b): [The origin of basal elements of a hyobranchial skeleton in amphibian larvae.] In Russ. — Dokl. Akad. Nauk SSSR, **187** (3): 677—680, 4 Abb.; Moskau.

- SHISHKIN, M. A. (1968): On the cranial arterial system of the labyrinthodonts. — Act. Zool., **49** (1/2): 1—22, 7 Abb.; Stockholm.
- SHUSHKIN, P. P. (1926): On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the braincase in the early tetrapoda. — Paläont. Z., **8**: 263—321, 39 Abb.; Berlin.
- ŠPINAR, Z. (1950): The stegocephalian *Melanerpeton pusillum* A. FRITSCH 1878. — Bull. Internat. Acad. Tchèque Sci., **51** (10): 1—19, 6 Abb., 2 Taf.; Praha.
- (1953): Revise moravských Discosauriscidů. — Rozpravy Ústředního Ústavu Geol., **15**: 1—129, 47 Abb., 39 Taf.; Praha.
- STADTMÜLLER, F. (1936): Kraniaum und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. — In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS & LUBOSCH: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **4**: 501—698, Abb. 374—522; Berlin u. Wien (Urban & Schwarzenberg).
- STEEN, M. C. (1931): The British Museum Collection of amphibia from the Middle Coal Measures of Linton, Ohio. — Proc. Zool. Soc. London, **1930**: 849—891, 21 Abb., 6 Taf., 1 Tab.; London.
- (1934): The amphibian fauna from the South Joggins, Nova Scotia. — Proc. Zool. Soc. London, **1934**: 465—504, 27 Abb., 4 Taf.; London.
- (1937): On *Acanthostoma vorax* CREDNER. — Proc. Zool. Soc. London, Ser. B, **107**: 491—500, 5 Abb., 2 Taf.; London.
- (1938): On the fossil amphibia from the gas coal of Nyraný and other deposits in Czechoslovakia. — Proc. Zool. Soc. London, Ser. B, **108**: 205—283, 47 Abb., 7 Taf.; London.
- STENSIÖ, E. (1947): The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 3. Ser., **24** (3): 1—195, 38 Abb.; Stockholm.
- (1963): The brain and the cranial nerves in fossil lower craniate vertebrates. — Skrifter Norske Vidensk.-Akad. Oslo, Mat.-Naturv. Kl., N.S., **13**: 5—120, 54 Abb.; Oslo.
- THEOBALD, N. (1958): Contribution à l'étude des stégocéphales du Permien inférieur de la Sarre. — Ann. Univ. Saraviensis, Sci., **7** (2): 192—210, 3 Abb., 4 Taf.; Saarbrücken.
- THEUERJAHN, A. (1967): Zur Geologie der Nordwestflanke des Pfälzer Sattels im Gebiet von Lauterecken-Hundsbach-Bärweiler-Breitenheim (Oberes Nahebergland, Glan-Alsenz-Berg- und Hügelland). — Dipl.-Arb. Univ. Mainz, Masch.-Schr., 196 S., 4 Abb., 30 Taf., 1 geol. Kte.; Mainz.
- THEVENIN, A. (1906): Amphibiens et reptiles du terrain houiller de France. — Ann. Paléont., **2**: 145—163, 13 Abb., 2 Taf.; Paris.
- (1910): Les plus anciens quadrupèdes de France. — Ann. Paléont., **5**: 1—63, 36 Abb., 9 Taf.; Paris.
- TIHEN, J. A. (1942): A colony of fossil neotenic *Ambystoma tigrinum*. — Univ. Kansas Sci. Bull., **28** (2): 189—198, 2 Abb.; Lawrence/Kans.
- (1965): Evolutionary trends in frogs. — Amer. Zoologist, **5**: 309—318; Utica/N.Y.
- VAUGHN, P. P. (1969): Further evidence of close relationship of the trematopsid and dissorophid labyrinthodont amphibians with a description of a new genus and new species. — Bull. South. Calif. Acad. Sci., **68** (3): 121—130, 1 Abb.; Los Angeles.
- WAHLERT, G. v. (1957): Biogeographische und ökologische Tatsachen zur Phylogenie amerikanischer Schwanzlurche. — Zool. Jb. Syst., **85** (3): 253—282, 2 Abb.; Jena.
- WATSON, D. M. S. (1913): On *Micropholis stovi* HUXLEY, a temnospondylous amphibian from South Africa. — Geol. Mag., **10** (5): 340—346, 5 Abb.; London.
- (1919): The structure, evolution and origin of the amphibia — the “orders” rhachitomi and stereospondyli. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **209** (360): 1—73, 31 Abb., 2 Taf.; London.
- (1921): On *Eugyrinus wildi* (A.S.W.) a branchiosaur from the Lancashire Coal-Measures. — Geol. Mag., **58** (1): 70—74, 1 Abb.; London.

- WATSON, D. M. S. (1926a): Croonian lecture. — The evolution and origin of the amphibia. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **214** (416): 189—257, 39 Abb.; London.
- (1926b): The Carboniferous amphibia of Scotland. — Palaeontologia Hungarica, **1**: 221—252, 27 Abb., 3 Taf.; Budapest.
- (1940): The origin of frogs. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **60** (1,7): 195—231, 23 Abb.; Edinburgh.
- (1956): The brachyopid labyrinthodonts. — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geol., **2** (8): 315—392, 34 Abb., Taf. 39; London.
- (1962): The evolution of the labyrinthodonts. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **245** (723): 219—265, 13 Abb.; London.
- (1963): On growth stages in branchiosaurs. — Palaeontology, **6** (3): 540—553, 4 Abb.; London.
- WELLES, S. P. & ESTES, R. (1969): *Haddockosaurus bradyi* from the upper Moenkopi formation of Arizona. — Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., **84**: 1—56, 26 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; Berkeley and Los Angeles/Cal.
- WHITTARD, W. F. (1928): On the structure of the palate and mandible of *Archegosaurus decheni* GOLDFUSS. — Ann. Mag. Nat. Hist., **10** (1): 255—264, 3 Abb., Taf. 13; London.
- (1930): The structure of *Branchiosaurus flagrijer* sp. n., and further notes on *Branchiosaurus amblystomus* CREDNER. — Ann. Mag. Nat. Hist., **10** (5): 500—513, 5 Abb., Taf. 19—20; London.
- WILLIAMS, E. E. (1959): Gadow's arcualia and development of tetrapod vertebrae. — Quart. Rev. Biol., **34** (1): 1—32, 22 Abb.; Baltimore.
- WILSON, J. A. (1941): An interpretation of the skull of *Buettneria*, with special reference to the cartilages and soft parts. — Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, **6** (5): 71—111, 14 Abb.; Ann Arbor/Mich.
- WOODWARD, A. S. (1891): On a microsaurian (*Hylonomus Wildi*, sp. nov.) from the Lancashire coal-field. — Geol. Mag., N.S., **3** (8): 211—213, 1 Abb.; London.

Anschrift des Autors:

Dr. JÜRGEN A. BOY

Paläontologisches Institut der Johannes-Gutenberg-Universität,
65 Mainz, Saarstraße 21

Tafel 1 und 2

Tafel 1

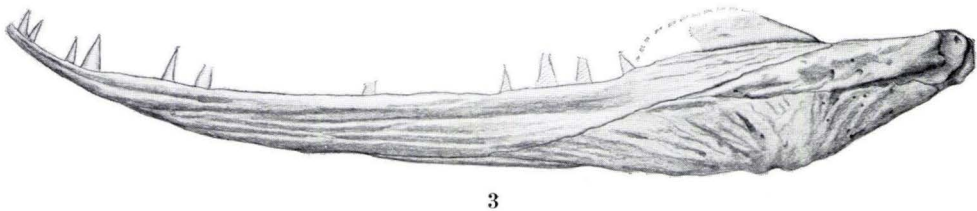
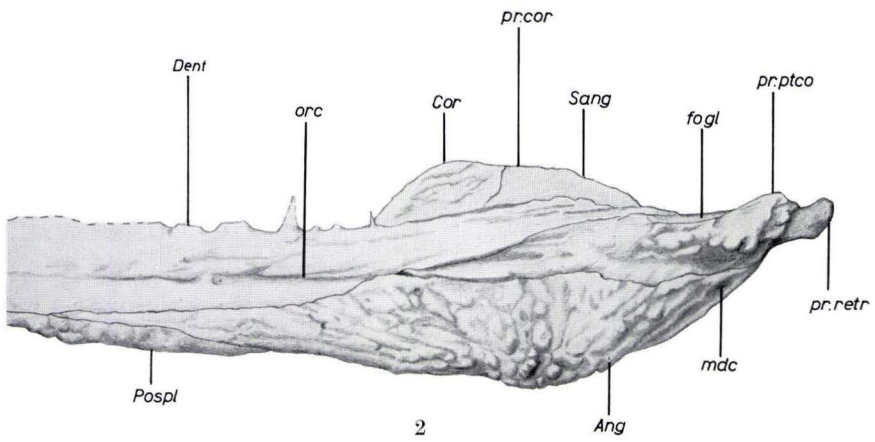
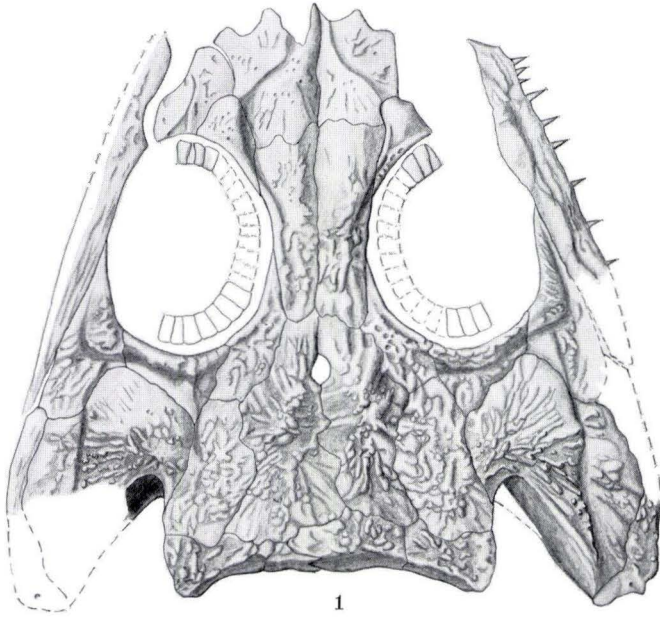
Micromelerpeton credneri BULMAN & WHITTARD; Odernheimer Schichten (Unt. Rotliegendes); Odernheim/Glan.

Fig. 1. Schädeldach eines erwachsenen Exemplares in Dorsalansicht. Die Knochenelemente sind in einer Ebene ausgebreitet. PIM - N 200. $\times 3$.

Fig. 2. Unterkiefer eines erwachsenen Exemplares in Lateralansicht. PIM - N 200. $\times 5,5$.

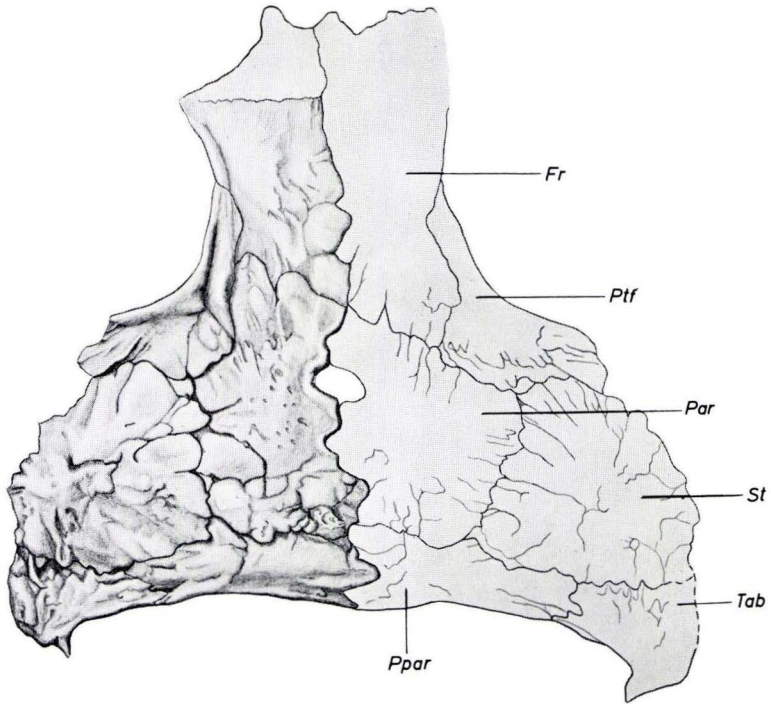
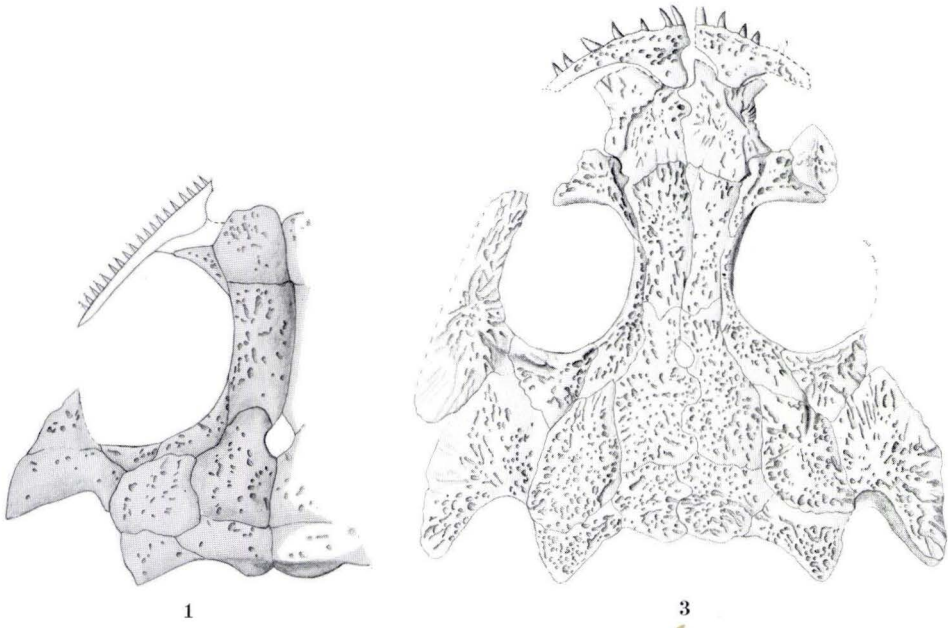
Ang Angulare, *Cor* Coronoid, *Dent* Dentale, *Pospl* Postspleniale, *Sang* Supraangulare, *fo.gl* Fossa glenoidalis, *mdc* Mandibular-Linie, *orc* Oral-Linie, *pr.cor* Processus coronoideus, *pr.ptco* Processus postcondyloideus, *pr.retr* Processus retroarticularis

Fig. 3. Unterkiefer eines jugendlichen Exemplares in Lateralansicht. PIM - N 528. $\times 6,7$.



Tafel 2

- Fig. 1. *Branchiosaurus (Protriton) cf. petrolei* (GAUDRY); Odernheimer Schichten (Unt. Rotliegendes); Odernheim/Glan. — Schädeldach eines mittelgroßen Exemplares in Dorsalansicht. Die Knochenelemente sind in einer Ebene ausgebreitet. PIM - N 513. $\times 5$.
- Fig. 2. *Branchiosaurus caducus* AMMON; Odernheimer Schichten (Unt. Rotliegendes); Heimkirchen/Pfalz. — Schädeldach des Holotypus in Dorsalansicht. BSM - 1929 XI 120. $\times 5,7$.
Fr Frontale, *Par* Parietale, *Ppar* Postparietale, *Ptf* Postfrontale, *St* Supratemporale, *Tab* Tabulare.
- Fig. 3. *Sclerocephalus* sp.; Odernheimer Schichten (Unt. Rotliegendes); Odernheim/Glan. — Schädeldach eines sehr kleinen larvalen Exemplares in Dorsalansicht. Die Knochenelemente sind in einer Ebene ausgebreitet. PIM - N 526. $\times 5,3$.



2

- 29: BAUER, G., u. a.: Beitrag zur Geologie der Mittleren Siegener Schichten. 1960. 363 S., 85 Abb., 10 Tab., 22 Taf., DM 36,-.
- 30: BURRE, O.: Untersuchungen über die Berechnung der dem Grundwasser von den Niederschlägen zu-gehenden Wassermengen aus den Bewegungen des Grundwasserspiegels. 1960. 68 S., 1 Abb., 8 Tab., 5 Taf., DM 8,60.
- 31: RÖDER, D. H.: Ulmen-Gruppe in sandiger Fazies (Unter-Devon, Rheinisches Schiefergebirge). 1960. 66 S., 4 Abb., 1 Tab., 7 Taf., DM 8,-.
- 32: ZAKOSEK, H.: Durchlässigkeitsuntersuchungen an Böden unter besonderer Berücksichtigung der Pseudogleye. 1960. 63 S., 12 Abb., 1 Tab., 2 Taf., DM 11,-.
- 33: KREBS, W.: Stratigraphie, Vulkanismus und Fazies des Oberdevons zwischen Donsbach und Hirzenhain (Rheinisches Schiefergebirge, Dill-Mulde). 1960. 119 S., 21 Abb., 7 Tab., 11 Taf., DM 14,80.
- 34: STOPPEL, D.: Geologie des südlichen Kellerwaldgebirges. 1961. 114 S., 21 Abb., 2 Tab., 4 Taf., DM 14,-.
- 35: MATTHES, G.: Die Herkunft der Sulfat-Ionen im Grundwasser. 1961. 85 S., 3 Abb., 31 Tab., DM 7,60.
- 36: STENGER, B.: Stratigraphische und gefügetektonische Untersuchungen in der metamorphen Taunus-Südrand-Zone (Rheinisches Schiefergebirge). 1961. 68 S., 20 Abb., 4 Tab., 3 Taf., DM 9,-.
- 37: ZAKOSEK, H.: Zur Genese und Gliederung der Steppenböden im nördlichen Oberrheintal. 1962. 46 S., 1 Abb., 19 Tab., DM 6,80.
- 38: ZIEGLER, W.: Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung. 1962. 166 S., 18 Abb., 11 Tab., 14 Taf., DM 22,60.
- 39: MEISCHNER, KL.-D.: Rhenaer Kalk und Posidonienkalk im Kulm des nordöstlichen Rheinischen Schiefergebirges und der Kohlenkalk von Schreufa (Eder). 1962. 47 S., 15 Abb., 2 Tab., 7 Taf., DM 11,60.
- 40: HOLTZ, S.: Sporen-stratigraphische Untersuchungen im Oligozän von Hessen. 1962. 46 S., 1 Abb., 6 Taf., DM 9,-.
- 41: WALLISER, O. H.: Conodonten des Silurs. 1964. 106 S., 10 Abb., 2 Tab., 32 Taf., DM 12,-.
- 42: KUTSCHER, F.: Register für die Notizblatt-Bände der 5. Folge, Hefte 1—20, erschienen 1916—1939. 1963. 58 S., 1 Taf., DM 7,60.
- 43: EINSELE, G.: Über Art und Richtung der Sedimentation im klastischen rheinischen Oberdevon (Famenne). 1963. 60 S., 8 Abb., 7 Tab., 5 Taf., DM 7,60.
- 44: JACOBSHAGEN, E., HUCKRIEDE, R. & JACOBSHAGEN, V.: Eine Faunenfolge aus dem jungpleistozänen Löß bei Bad Wildungen. 1963. 105 S., 9 Abb., 2 Tab., 14 Taf., DM 12,-.
- 45: KÜMMERLE, E.: Die Foraminiferenfauna des Kasseler Meeressandes (Oberoligozän) im Ahnetal bei Kassel (Bl. Nr. 4622 Kassel-West). 1963. 72 S., 1 Abb., 2 Tab., 11 Taf., DM 9,40.
- 46: SCHENK, E.: Die geologischen Erscheinungen der Subfision des Basaltes. 1964. 31 S., 6 Abb., 2 Tab., 16 Taf., DM 7,60.
- 47: HÖLTING, B. & STENGEL-RUTKOWSKI, W.: Beiträge zur Tektonik des nordwestlichen Vorlandes des basaltischen Vogelsberges, insbesondere des Amöneburger Beckens. 1964. 37 S., 2 Taf., DM 5,60.
- 48: DIEDERICH, G., LAEMMLEN, M. & VILLWOCK, R.: Das obere Biebental im Nordspessart. Neugliederung des Unteren Buntsandstein, Exkursionsführer und geologische Karte. 1964. 34 S., 2 Abb., 5 Tab., 4 Taf., 1 Kte., DM 7,20.
- 49: KUTSCHER, F.: Register für die Notizblatt-Bände der 4. Folge, Hefte 1—35, erschienen 1880—1914. 1965. 56 S., 1 Taf., DM 6,60.
- 50: ZAKOSEK, H., u. a.: Die Standortkartierung der hessischen Weinbaugebiete. 1967. 82 S., 1 Abb., 17 Tab., 1 Atlas, DM 10,-.
- 51: MATTHES, G.: Zur Geologie des Ölschiefervorkommens von Messel bei Darmstadt. 1966. 87 S., 11 Abb., 10 Tab., DM 10,-.
- 52: BERG, D. E.: Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. 1966. 105 S., 11 Abb., 6 Taf., DM 11,20.
- 53: HÖLTING, B.: Die Mineralquellen in Bad Wildungen und Kleinern (Landkreis Waldeck, Hessen). 1966. 59 S., 7 Abb., 9 Tab., DM 7,-.
- 54: SOLLE, G.: Hederelloidea (Cyclostomata) und einige stenostome Bryozoen aus dem Rheinischen Devon. 1968. 40 S., 1 Tab., 5 Taf., DM 5,-.
- 55: SCHNEIDER, J.: Das Ober-Devon des nördlichen Kellerwaldes (Rheinisches Schiefergebirge). 1969. 124 S., 24 Abb., 1 Taf., DM 15,-.
- 56: HORST-FALKE-Festschrift. 1970. 228 S., 71 Abb., 10 Tab., 23 Taf., 1 Bild, DM 14,-.
- 57: MEISL, S.: Petrologische Studien im Grenzbereich Diagenese-Metamorphose. 1970. 93 S., 70 Abb., 2 Tab., DM 11,-.

- 58: MATTHESS, G.: Beziehungen zwischen geologischem Bau und Grundwasserbewegung in Festgesteinen. 1970. 105 S., 20 Abb., 18 Tab., 4 Taf., DM 12,-.
- 59: SOLLE, G.: *Brachyspirifer* und *Paraspirifer* im Rheinischen Devon. 1971. 163 S., 1 Diagr., 20 Taf., DM 30,-.
- 60: HEINZ-TOBIEN-Festschrift. 1971. 308 S., 58 Abb., 12 Tab., 32 Taf., 1 Bild, DM 24,-.
- 61: WIRTZ, R.: Beitrag zur Kenntnis der Paläosole im Vogelsberg. 1972. 159 S., 2 Abb., 21 Tab., DM 19,-.
- 62: BUGGISCH, W.: Zur Geologie und Geochemie der Kellwasserkalke und ihrer begleitenden Sedimente (Unteres Oberdevon). 1972. 68 S., 19 Abb., 6 Tab., 13 Taf., DM 16,-.
- 63: THEWS, J.-D.: Zur Typologie der Grundwasserbeschaffenheit im Taunus und Taunusvorland. 1972. 42 S., 27 Abb., 7 Tab., 2 Taf., DM 12,-.