

Sitzungsberichte

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen
Abteilung

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1929. Heft I

Januar-Märzsitzung

München 1929

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des Verlags R. Oldenbourg München

Über *Anurognathus Ammoni* Döderlein.

Von Ludwig Döderlein in München.

Mit Tafel IV und V und 7 Textfiguren.

Vorgetragen in der Sitzung am 15. Dezember 1928.

Inhaltsübersicht.

	Seite
„Berichtigungen“ durch Prof. Wiman	48
„Berichtigungen und Ergänzungen“ durch Prof. Petronievics	53
Über den Carpus von Pterosauriern	58
Tafelerklärung	63

Im Jahre 1923 beschrieb ich¹⁾ unter dem Namen *Anurognathus Ammoni* einen Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer von Solnhofen, der einen neuen, höchst charakteristischen Typus unter den Rhamphorhynchoidea darstellt. Leider mußte den damaligen Zeitverhältnissen entsprechend bei der Veröffentlichung mit Abbildungen äußerst sparsam vorgegangen werden, so daß ich mich auf das Notwendigste beschränkte. So benutzte ich zur Darstellung des vorliegenden Exemplars ein bereits vorhandenes Cliché, das aber ein nur wenig befriedigendes Bild des interessanten Fossils ergab. Ich möchte darum heute eine Abbildung dieser Platte nochmals, aber in besserer und vergrößerter Ausführung bringen (Tafel IV und V).

Im übrigen hätte ich weiter gar keinen Anlaß, an meinen früheren Ausführungen über diesen *Anurognathus* etwas zu ändern

¹⁾ L. Döderlein, *Anurognathus Ammoni*, ein neuer Flugsaurier. Sitzungsber. Bayer. Akad. d. Wiss., Jahrg. 1923, p. 117–164.

oder zu ergänzen, da ich meinen damaligen Bericht für durchaus erschöpfend und zuverlässig halte. Jedoch ist in der Zwischenzeit von zwei verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, einige meiner präzisen Angaben in Frage zu stellen und sie zu „berichtigen“ oder zu „ergänzen“.

Die Herren Professor C. Wiman aus Upsala und Professor B. Petronievics aus Belgrad haben völlig unabhängig voneinander hier in München das Original meines *Anurognathus* näher untersucht und glaubten auf Grund dieser eigenen Untersuchungen zu einigen Feststellungen gekommen zu sein, die meinen Beobachtungen und Mitteilungen widersprechen und sie als irrtümlich erscheinen lassen.

Ich war dadurch veranlaßt, das Original selbst nochmals aufs gewissenhafteste daraufhin zu prüfen, ob mir nicht vielleicht doch in den betreffenden Punkten irrtümliche Angaben unterlaufen sind. Nunmehr kann ich aber von vorneherein erklären, daß ich an meinen früheren Feststellungen bezüglich der bemängelten Punkte nicht das geringste zu ändern habe, und daß ich ausdrücklich die volle Richtigkeit meiner eigenen Darstellung bestätigen kann. Soweit Tatsachen, die ich festgestellt hatte, in Zweifel gezogen worden sind, sehe ich mich gezwungen, sie hier wieder richtig zu stellen.

„Berichtigungen“ durch Prof. Wiman.

Zunächst hat sich Prof. Wiman 1925¹⁾ zu meinem allergrößten Erstaunen über ungenügende Maßangaben in meinem Bericht beklagt. Er schreibt p. 12: „Döderlein hat keine absoluten Maße mitgeteilt. Ich habe sie daher aus seiner Textfigur 2, p. 119 berechnet“. Vielleicht hat Wiman inzwischen selbst schon eingesehen, daß sein Vorwurf völlig unbegründet war, und daß er sich die Mühe seiner eigenen Berechnung leicht hätte sparen können. Die von ihm benötigten Maße hätte er an je zwei Stellen meines Berichtes sehr bequem finden können. Ich habe bei der Besprechung der einzelnen Knochen jedesmal die absoluten Maße aufs peinlichste genau angegeben und habe außerdem die wichtigsten davon nochmals am Schluß der Arbeit in einer Tabelle übersichtlich zusammengestellt!

¹⁾ C. Wiman, Über *Pterodactylus Westmani* und andere Flugsaurier. Bull. of the Geol. Instit. of Upsala, Vol. 20, p. 1—38, Taf. 1—2, 1925.

Ferner hatte ich auf p. 149 meiner Abhandlung festgestellt: „Am rechten Fuß endet die glatte Oberfläche (des Gesteins) ziemlich genau mit den Spitzen der fünf weit auseinander gespreizten Zehen und macht das Vorhandensein einer Schwimnhaut zwischen den Zehen fast zur Gewißheit, umso mehr, als zwischen den ebenfalls weitgespreizten Fingern der rechten Hand die glatte Oberfläche nicht ausgebildet ist. Es ist anzunehmen, daß sie frei waren“. In seiner Schrift 1928, p. 363 erklärt jedoch Wiman¹⁾: „Im Gegensatz zu Döderlein kann ich von der betreffenden Haut nicht die geringste Spur finden weder am Original noch am Abdruck oder in der Skulptur der Gesteinsoberfläche. Diese Oberfläche sieht genau ebenso rauh aus innerhalb der vermeintlichen Haut wie außerhalb derselben“. Ich hoffe, daß Wiman doch noch selbst diesen Unterschied anerkennen wird, der sogar auf der recht minderwertigen Figur 1 meiner Abhandlung derart in die Augen fällt, daß ich noch Niemanden gefunden habe, der diesen Unterschied nicht sofort gesehen hätte. Es handelt sich um den in der rechten oberen Ecke meiner Figur 1 ausgebreiteten Hinterfuß. Das ist auf dem Original natürlich noch viel deutlicher zu erkennen. Ich möchte sogar daraus schließen, daß diese Schwimmer- oder Flughaut des Hinterfußes sich in Form eines Hautlappens außerhalb der 5. Zehe noch verbreiterte und diese Zehe völlig umschloß.

Eine weitere „Berichtigung“ meiner Darstellung hält Prof. Wiman¹⁾ für angezeigt bezüglich der Phalangenzahl der 5. Hinterzehe von *Anurognathus*. Diese bei *A.* besonders lang entwickelte Zehe, die bei dieser Flugechse fast die doppelte Länge der 4. Zehe aufweist und darin die von *Dimorphodon* noch übertrifft, überkreuzt bei unserem Exemplar die darunterliegende 1. Flugfingerphalange unter einem rechten Winkel. Der überkreuzende Teil der Zehe ist weggebrochen mitsamt der darunterliegenden oberen Hälfte des mächtigen Röhrenknochens, der die 1. Flugfingerphalange darstellt, sodaß von dieser nur die untere Hälfte als offene Halbröhre noch erhalten ist. Die fehlenden Teile sind offenbar beim Abheben der Gegenplatte mit dieser verloren gegangen.

¹⁾ C. Wiman, Einige Beobachtungen an Flugsauriern. *Palaeobiologica*, Bd. 1, p. 363—370, 1928.

Da bei allen anderen Rhamphorhynchoidea bisher nur zwei Phalangen an dieser Zehe angenommen werden und die Endphalange deutlich vom proximalen Teil der Zehe zu unterscheiden ist, nahm auch ich zuerst an, daß es nur die 1. Phalange der 5. Zehe sein könne, die sich quer über den Flugfinger gelegt hatte. Allerdings müßte sie neben ihrer großen Schlankheit auch von außerordentlicher Länge (15 mm) gewesen sein. Dafür sprach auch, daß zu beiden Seiten des Flugfingers sowohl der proximale wie der distale Teil einer Zehenphalange vorliegt, von denen der eine Teil die geradlinige Fortsetzung des anderen zu sein scheint.

Da fiel mir aber auf, daß zu beiden Seiten der überkreuzten Flugfingerphalange, unmittelbar an diese anschließend, breite grubenförmige Vertiefungen sichtbar waren, wie sie an anderen Zehen nur an den Gelenken zwischen je 2 Phalangen sich bilden, wenn sich Kristallisationserscheinungen geltend machen und so das rosenkranzförmige Aussehen der Zehen veranlassen. Das ist bei unserem Exemplar besonders deutlich am linken Hinterfuß zu beobachten, wo die z. T. äußerst kurzen Phalangen durch knotenförmige Verdickungen an Stelle der Gelenke scharf von einander getrennt werden. Wo an anderen Stellen des Exemplars Skeletteile sich überkreuzen, zeigen sich knotenförmige Verdickungen infolge von Kristallisation nur dann, wenn Gelenkstellen dabei im Spiel sind; sonst legt sich der eine Knochen glatt über den anderen ohne Deformation. Das ganze Aussehen der Grübchen zu beiden Seiten des Flugfingers ließ sich nur durch die Annahme erklären, daß es die Mulden von solchen Gelenkknoten sind, und daß es sich um die Grenze zwischen 2 Phalangen handelt. Die beiden Grübchen, die durch den Flugfinger getrennt sind, liegen aber so weit auseinander, daß es recht unwahrscheinlich schien, daß sie zu einem einzigen Gelenk gehören. Dazu zeigt das eine Grübchen eine deutliche Verschmälerung gegen den Knochen des Flugfingers. So kam ich zur Annahme, daß gerade über der Phalange des Flugfingers eine besondere, sehr kurze Phalange der 5. Zehe müsse gelegen haben, deren distales und proximales Gelenk ihre Spuren in Form der beiden Grübchen hinterlassen haben. Auf diese Weise kam ich zu 4 Phalangen für die 5. Zehe, deren eine sehr kurz war, aber nicht

kürzer wie einzelne Phalangen an der 3. und 4. Zehe desselben Exemplars; und wie an diesen beiden Zehen ist es die drittletzte Phalange, die, wenn meine Annahme richtig ist, so kurz geblieben war.

Nun schreibt Prof. Wiman p. 364: „Wenn ich Döderlein's Anschauung nicht gekannt hätte, wäre es mir nach dem Aussehen der Platte gar nicht eingefallen, daß in der betreffenden Flugzehe mehr wie 2 Phalangen vorhanden gewesen wären.“ Dies Geständnis setzt mich in Erstaunen. Das kann doch gar nichts anderes heißen, als daß W. das doch recht sonderbare Vorhandensein der beiden Grübchen neben dem Flugfinger, das nicht zu übersehen ist, gar nicht einmal einer Beachtung für wert gehalten hätte! Nachdem aber ich nunmehr auf deren Bedeutung hingewiesen habe, sträubt sich W. offenbar gegen diesen meinen Gedanken und erklärt die nicht wegzuleugnenden Zeichen des Vorhandenseins von mehr als 2 Phalangen einfach als „Artefakte“, durch die ich mich hätte „täuschen“ lassen.

Auch ich war ja zunächst höchst überrascht darüber, daß *Anurognathus* 4 Phalangen an dieser Zehe gehabt haben soll, nachdem alle bisher bekannten Pterosaurier angeblich nicht mehr als höchstens 2 Phalangen daran besitzen. Ich fand aber eine Erklärung dieses überraschenden Befundes in der Überlegung, daß der Zustand des Hinterfußes bei den Archosauria (incl. Aves) wie bei den Cotylosauria, Pelycosauria und Tocosauria ursprünglich der war, daß an der 5. Hinterzehe 4 Phalangen wohl ausgebildet waren, was sich auch bei zahlreichen Tocosauria bis in die Gegenwart erhalten hat. Bei anderen trat eine Reduktion der 5. Zehe ein, die z. B. bei den Vögeln ganz verschwunden ist. Bei den Pterosauriern trat zunächst nur eine Reduktion der Zahl der Phalangen ein, die dann bei Pterodactyloidea soweit ging, daß meist nur noch eine einzige ganz rudimentäre Phalange nachzuweisen ist, die schließlich bei *Pteranodon* ganz fehlt.

Bei den in vieler Beziehung ursprünglicheren Rhamphorhynchoidea ist aber die Reduktion noch nicht soweit fortgeschritten, so daß die bisher bekannten Formen sämtlich noch zwei mehr oder weniger stark entwickelte Phalangen aufweisen. Nun zeigt aber

der neuentdeckte *Anurognathus*, daß es in dieser Gruppe auch Formen gab, bei denen die ursprünglichen 4 Phalangen noch alle vorhanden sind, so daß anzunehmen ist, daß die Reduktion der Phalangenzahl erst innerhalb der Gruppe der Rhamphorhynchoidea eingetreten ist.

Der Unterschied zwischen meiner und Wiman's Anschauung besteht darin, daß ich die mir unerwartete Tatsache in natürlicher Weise zu erklären versucht habe, während Wiman glaubt besser zu tun, wenn er dieselbe auch ihm unbequeme Tatsache einfach als nicht vorhanden betrachtet.

Wiman behauptet zunächst, die beiden fraglichen Grübchen bei *Anurognathus* seien zu scharf abgesetzt gegenüber dem übrigen Teil der Knochen und könnten deshalb keine Gelenkgrübchen sein. Ich kann das nicht ernst nehmen. Sodann erklärt er aber „Die Grübchen sehen künstlich aus“ und überlegt „warum hier eigentlich präpariert worden ist“. Nun ist aber gar nicht daran präpariert worden.

Als mir seinerzeit die Platte durch Herrn v. Ammon übergeben worden war, war keine Andeutung vorhanden, daß jemals versucht worden wäre, mit einem Stichel oder einer Nadel die Platte zu bearbeiten, um einzelne Skeletteile freizulegen. Wo nachher daran präpariert wurde, ist es von meiner Hand geschehen. Wenn die betreffenden Grübchen durch Präparation künstlich entstanden wären, müßte das zu erkennen sein, und ihr Aussehen müßte ein ganz anderes sein. Es würde aber auch gar keinen Sinn gehabt haben, gerade an diesen Stellen Löcher in das Gestein zu bohren. Wäre das wirklich geschehen, so wäre die äußerst spröde Flugfingerphalange, die die Grübchen von einander trennt, aufs höchste gefährdet gewesen, und die Platte hätte als Schaustück und als wissenschaftliches Objekt Schaden gelitten. Die Grübchen sind zweifellos die natürlichen Mulden von kristallinischen Konkretionen, die beim Ablösen der Gegenplatte mit herausgehoben wurden. Wiman's Behauptung, die Grübchen seien Artefakte, ist eine willkürliche, den Tatsachen widersprechende Annahme.

Nachdem aber Wiman diese Behauptung einmal aufgestellt hatte, legte ich meinem Freund Prof. Broili die Platte vor und bat ihn um seine Ansicht darüber. Broili hat mich nun aus-

drücklich zu der Mitteilung ermächtigt, daß nach seiner Überzeugung bei diesen Grübchen von Artefakten gar keine Rede sein kann, und ferner, daß die Deutung, die ich diesen Erscheinungen gab, auch nach seiner Ansicht z. Z. als die einzig mögliche Erklärung für das Vorhandensein der Grübchen anzusehen ist.

Gewiß ist damit der Besitz von mehr als zwei Phalangen an der 5. Zehe von *Anurognathus* noch nicht endgültig bewiesen. Das wird erst der Fall sein, wenn wir einmal an einem anderen Exemplar von *Anurognathus* oder auch einem anderen Pterosaurier diese Zahl der Phalangen tatsächlich vor Augen bekommen. Bis dahin hat aber meine Annahme die Wahrscheinlichkeit für sich. Jedenfalls möchte ich die Methode von Wiman, solche schwierige Fragen zu lösen, nicht für empfehlenswert halten.

„Berichtigungen und Ergänzungen“ durch Prof. Petronievics.

In einer kleinen Schrift bespricht auch Prof. Petronievics¹⁾ meine Mitteilungen über *Anurognathus*. Während eines zweimaligen Aufenthalts in München hat er das Original näher untersucht und glaubt nun einige Punkte gefunden zu haben, in denen er meine Angaben berichtigen und ergänzen kann. Auch hier kann ich nach erneuter Prüfung mit aller Bestimmtheit erklären, daß meine Angaben den Tatsachen vollständig entsprechen, die davon abweichenden des Herrn P. jedoch nicht.

Zunächst bemängelt Petronievics meine Angaben über die Lage der Extremitäten. Ich hatte festgestellt, daß „die linken Extremitäten nach der rechten, die rechten nach der linken Hälfte der Platte ausgebreitet“ liegen. P. (p. 215 u. 216) „glaubt dieser Behauptung widersprechen zu können“ und schreibt: „Ich kann keinen ernststen Grund auffinden, der uns berechtigte, die links liegende Hinterextremität für die rechte und die rechts liegende für die linke zu erklären“; „dasselbe gilt auch für die Vorderextremitäten“. Trotzdem sind meine Angaben ganz richtig, und ich kann mein Erstaunen darüber nicht unterdrücken, wie es überhaupt möglich ist, nach Betrachtung des Originals zu einer anderen Meinung über die Lage der Extremitäten zu kommen,

1) B. Petronievics 1928, Bemerkungen über *Anurognathus*, Döderlein. Anatom. Anzeiger, Bd. 65, p. 214—222.

als ich sie ausgesprochen habe. Denn bei der Fossilisation des Tieres ist der Zusammenhang des Skelettes vollständig gewahrt geblieben, das Skelett liegt ganz übersichtlich da, und die Orientierung besonders auch der Extremitäten macht fast keine Schwierigkeiten und ist einfach und klar. Man muß nur berücksichtigen, daß einzelne Teile in der Gegenplatte geblieben sind, deren Lage sich aber mit völliger Sicherheit noch feststellen läßt. Bei unbefangener Betrachtung kann gar kein Zweifel über die Orientierung entstehen. Es würde ein leichtes sein, einer toten Fledermaus oder einem Vogel die Stellung zu geben, in der unser *Anurognathus* sich auf der Platte darbietet.

Der Rumpf mit Hals und Kopf liegt ganz auf seiner linken Seite, der Bauch nach rechts, der Rücken nach links gerichtet. Die rechte Hälfte des Beckens mit dem rechten Acetabulum erhebt sich beträchtlich über die Ebene der Platte. Das linke Acetabulum liegt gerade darunter in der Tiefe der Platte. Von beiden Femora sind ihre distalen Hälften mit dem Kniegelenk sehr deutlich. Entweder der Knochen selbst oder die Mulde, in der er lag, sind zu sehen, so daß man die Richtung von jedem Femur vom Knie bis zu seinem Acetabulum mit größter Sicherheit feststellen kann. Es ist nun das nach der linken Seite der Platte, also dorsalwärts gerichtete Femur, das nach dem rechten Acetabulum strebte und sich mit seinem proximalen Teil über die Ebene der Platte erhob, was zur Folge hatte, daß er mit der Gegenplatte verloren ging. Das nach der rechten Seite der Platte, also ventralwärts gerichtete Femur verschwindet mit seiner proximalen Hälfte unter dem Becken in der Tiefe der Platte und steht jedenfalls mit dem linken Acetabulum noch in Verbindung. Man würde es herauspräparieren können, wenn man das Becken abtragen würde. Die auf der linken Seite der Platte liegende hintere Extremität ist also die rechte, die auf der rechten Seite liegende die linke, wie ich es festgestellt hatte!

Ähnlich ist es auch bei den vorderen Extremitäten. Zu dem auf der linken Seite der Platte, also dorsalwärts liegenden Flügel gehört ein Humerus, der ganz oberflächlich über dem vorderen Teil der Rückenwirbelsäule lag, so daß er deren Neurapophysen bedeckte. Der Knochen des Humerus selbst ist mit der Gegenplatte zum größten Teil beseitigt, so daß für seinen ganzen

proximalen Teil nur noch eine seichte Mulde die Stelle bezeichnet, wo er lag. Der Boden dieser Mulde zeigt deutlich die Spuren der Neurapophysen, die also unter dem Humerus lagen, nicht über ihm, wie es P. gesehen haben will. Dieser Humerus befand sich noch ungefähr an der gleichen Stelle, die er im Leben eingenommen hatte, parallel zur Rückenwirbelsäule auf deren rechter Seite. Es ist zweifellos der Humerus des rechten Flügels, der dorsalwärts sich ausgebreitet hat.

Der andere, der linke Flügel ist die einzige Extremität, die sich mit dem entsprechenden Teil des Schultergürtels aus der natürlichen Lage etwas verschoben hat und zwar ventral- und caudalwärts. Wo sie aber von anderen Skeletteilen überkreuzt wird, liegt sie stets unter diesen. Schon daraus läßt sich mit größter Wahrscheinlichkeit schließen, daß es der linke Flügel ist, der auch natürlich zu unterst liegen mußte. So liegt der rechte Ober- und Unterarm über den Fingern der linken Hand, der Kopf bzw. das linke Dentale und Maxillare über dem linken Flugfinger, die linke Tibia über dem linken Ober- und Unterarm. Petronievics gibt nun auch von der Tibia und dem Dentale merkwürdigerweise gerade das Gegenteil an. Die fehlenden Skeletteile sind die oberflächlich gelegenen, die mit der Gegenplatte abhanden gekommen sind und höchstens noch seichte Mulden hinterlassen haben, in denen sie einstens lagen, so ein Teil des rechten Femur und des rechten Humerus mit dem ganzen rechten Schultergürtel, die letzten Halswirbel, die linke Tibia und fast der ganze Kopf.

Die Extremitäten liegen so, wie wenn das Tier mit ausgebreiteten Extremitäten auf dem Rücken lag und dann nur Rumpf und Kopf sich auf ihre linke Seite gedreht hatten. Füße und Hände liegen mit der Plantarfläche nach oben. So kommt es, daß an allen 4 Extremitäten die äußeren Finger und Zehen dem Rumpf abgewendet, Pollex und Hallux dem Rumpf zugewendet sind.

Ferner spricht Petronievics l. c., p. 217 von einem „Abdruck der Prämaxilla“, die er als noch kürzer als die von mir rekonstruierte bezeichnet, und die ich übersehen haben soll. In der Tat liegt da, wo das Prämaxillare zu suchen wäre, eine auffallende, glatte, kantige Erhebung des Gesteins. Aber alle meine

Bemühungen, auch nur die Spur des Abdrucks von einem Knochen daran zu finden, waren früher und sind jetzt noch vergeblich geblieben. Es ist eben nur eine nicht genauer zu erklärende Unebenheit der Platte, wie sie auch an anderen Stellen auftritt. Aber daß man daraus auf die Form der Schnauze schließen könnte, oder daß darauf ein Abdruck des Prämaxillare zu entdecken wäre, davon kann gar keine Rede sein. Zwischen Maxillare und Prämaxillare müßte doch die Nasenöffnung sich finden, aber auch nicht die leiseste Andeutung ihrer vorderen Grenze ist zu entdecken. Der angebliche Abdruck des Prämaxillare existiert tatsächlich nicht.

Ich muß meine Rekonstruktion der Schnauze bzw. des Prämaxillare immer noch für durchaus richtig halten, da sie auf Grund sichtbarer Tatsachen von mir hergestellt worden ist. Nachdem ich die nadelstichartigen Eindrücke der acht gleichweit von einander entfernten Zahnspitzen der rechten Unterkieferhälfte entdeckt hatte, stand die Länge des bezahnten Teils des Dentale fest. Ebenso lang mußte das Maxillare und das Prämaxillare zusammen sein. Etwa die Hälfte dieser Länge weist der vorhandene Abdruck des Maxillare auf. Die gleiche Länge etwa mußte daher auch das Prämaxillare haben. Sehr wahrscheinlich besaßen sie zusammen ebenfalls auch die gleiche Zahl von acht Zähnen, also das Prämaxillare vier, wie in der Regel bei den Rhamphorhynchoidea.

Hier möchte ich noch die Bemerkung machen, daß es nicht ausgeschlossen ist, daß das Maxillare von *Anurognathus* an der Stelle, wo der Eindruck seines Knochens auf der Platte sein hinteres Ende erreicht, noch einen hintersten 5. Zahn besessen hat. Denn ein schwacher Eindruck auf dem Gestein rührt möglicherweise von der Krone eines solchen Zahnes her. Es lassen sich aber keine Spuren seiner Wurzel nachweisen oder solche, die auf eine Verlängerung des Maxillare über diese Stelle hinaus hinweisen.

Über die Funktion der 5. Zehe kennt Petronievics nur zwei Alternativen. Sie soll entweder zur Spannung der Flügelhaut oder zur Spannung des Uropatagiums gedient haben. Auch Wiman 1928, p. 365 (l. c.) behauptet: „Diese Funktion kann keine andere gewesen sein als das Uropatagium zu spannen“. Ich kann mir noch eine 3. Möglichkeit denken, und nehme sie tatsächlich auch an:

Die 5. Zehe spannt weder die Flügelhaut noch ein Uropatagium und beteiligt sich nur an der die fünf Zehen des Hinterfußes verbindenden Fußflughaut. Ich kann mir sehr wohl vorstellen, daß der Hinterfuß bei *Anurognathus* gar nicht in Verbindung stand mit den anderen Flughäuten, sondern völlig frei und selbständig war. So konnte er mit seiner breiten, zwischen den fünf weitgespreizten Zehen ausgespannten Flughaut ein äußerst wirksames Steuerorgan darstellen, das sowohl ein vortreffliches Höhen- wie Seitensteuer war und für plötzliche Wendungen im rasenden Flug mir besonders geeignet scheint. Gerade die ungewöhnlich lange 5. Zehe, die bereits von der Fußwurzel an abgespreizt war, trug zur Vergrößerung der Fußflughaut außerordentlich viel bei und konnte, da sie wahrscheinlich gegenüber dem übrigen Fuß sich sehr selbständig bewegen konnte, zur zweckmäßigen Einstellung dieses Fußsteuers sehr viel beitragen.

Auch Broili¹⁾ 1927, p. 63 läßt bei seiner Rekonstruktion des *Rhamphorhynchus Gemmingi* die Hinterfüße mit ihrer Schwimm- oder Flughaut völlig frei wie bei Schwimmvögeln. Im Gegensatz zu *Anurognathus* spielt hier aber die 5. Zehe eine weniger bedeutende Rolle. Gern nehme ich übrigens die Ansicht von Wiman 1928, p. 366 (l. c.) auch für *Anurognathus* an, daß die natürliche Stellung der Hinterfüße während des Fluges eine mehr vertikale war. Vgl. dazu auch Wiman²⁾.

Wenn Petronievics (l. c., p. 222) das hohe Flugvermögen von *Anurognathus* bezweifelt, möchte ich doch die Frage aufwerfen, ob ihm dabei nicht die Tatsache zu denken gibt, daß bei *Anurognathus* keiner der drei langen Flügelknochen, die bei ihm bekannt sind, Humerus, Radius und 1. Phalange, an relativer Länge von irgendeinem der übrigen Pterosaurier übertroffen wird, und daß die Gesamtlänge dieser drei Knochen relativ beträchtlich größer ist als bei den besten anderen Fliegern unter den Pterosauriern. Läßt sich wohl aus dieser Tatsache ein anderer Schluß ziehen als der, den ich gezogen habe, daß nämlich *Anurognathus*

¹⁾ F. Broili, 1927 Ein Exemplar von *Rhamphorhynchus* mit Resten von Schwimmhaut. Sitzb. d. Bayer. Ak. d. Wiss., Jahrg. 1927, p. 29–48, Taf. 1–3 und 7, Fig. 2.

²⁾ C. Wiman 1924, Über *Dorygnathus* und andere Flugsaurier. Bull. of the Geol. Institut. of Upsala, Vol. 19, p. 23–54, Taf. 1–2.

ein ungewöhnlich hohes Flugvermögen besessen haben muß? Und dazu kommen noch die besonders mächtigen Steuervorrichtungen an beiden Hinterfüßen!

Gegenüber einigen Angaben von Petronievics auf p. 218 möchte ich noch feststellen, daß auch bei *Pterodactylus* die vordersten Rippen zweiköpfig sind. Wenigstens bei *Pt. Kochi* und *Pt. dubius* kann man das einwandfrei beobachten.

Ferner gibt es nach meiner Erfahrung keinen Unterschied zwischen den verschiedenen Pterosauriern bezüglich der Zusammensetzung ihrer Bauchrippen. Diese bestehen stets aus einem winkelförmig geknickten Mittelstück, dem sich jederseits ein stabförmiges Seitenstück anschließt. So ist es bei *Pterodactylus* und *Anurognathus* und nicht anders bei *Rhamphorhynchus*. Allerdings wissen manche Autoren Bauchrippen (Gastralia) und wirkliche Rippen nicht recht zu unterscheiden, da sie auf den Platten gewöhnlich durcheinander liegen, obwohl es ganz heterogene Bildungen sind. Die Bauchrippen stellen den Rest des ursprünglichen Schuppenkleides, des Bauchpanzers der Stegocephalen, dar und überdecken die unter ihnen liegenden Rippen. Sie sind stets ganz solid, während die Rippen der Pterosaurier pneumatische Räume oder wenigstens spongiöse Struktur zeigen. Die einzelnen Teile der Bauchrippen enden gern mit einer scharfen Spitze, während die Rippen in der Regel ein abgerundetes oder abgestutztes distales Ende zeigen. Die merkwürdigen gezackten Platten, die man bei *Rhamphorhynchus* beobachtet, stellen die schwach verknöcherten distalen Endstücke der hinteren Rippen dar.

Der Carpus bei Pterosauriern.

Nach dem Abschluß meines Manuskripts erhielt ich Kenntnis von dem eben erschienenen Bericht von Professor Achille Salée¹⁾ in Löwen über *Dorygnathus*. Salée bespricht darin ausführlich den Bau des Carpus von *Dorygnathus* und anderen Pterosauriern. Er kommt dabei zu dem Ergebnis, daß bei sämtlichen Rhampho-

¹⁾ Achille Salée 1928, L'exemplaire de Louvain de *Dorygnathus banthensis* Theodori sp. Mémoires de l'Institut géologique de l'Université de Louvain, Tome 4, p. 289—341, Taf. 12.

rhynchoidea, deren Carpus bekannt ist, dieser aus 4 Elementen zusammengesetzt ist, nämlich:

Ein einziges großes proximales Carpale 1 mit Gelenk für Radius und Ulna.

Ein großes distales Carpale 2 für das mächtige Metacarpale des Flugfingers.

Ein kleineres distales Carpale 3 auf der radialen Seite, das die 3 Krallenfinger trägt und an C 1 und C 2 grenzt, aber den Radius nicht berührt.

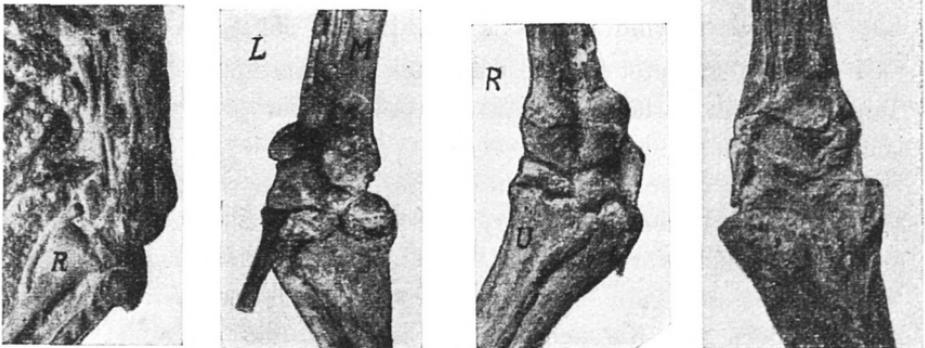
Ein weiteres kleines distales Carpale 4 auf der ulnaren Seite, das an C 1, C 2 und das große Metacarpale grenzt.

Das Pteroid grenzt an C 1 und C 3.

Salée behauptet ferner, daß auch bei sämtlichen Pterodactyloidea nur ein einfaches großes Carpale in der proximalen Reihe nachgewiesen ist.

Daß mit diesen Angaben von Salée meine Angaben (1923, p. 137, Fig. 6) über den Carpus von *Anurognathus* nicht ganz übereinstimmen, wäre leicht zu verstehen, da auf der Originalplatte von *Anurognathus* die Carpalia selbst gar nicht mehr vorhanden sind, sondern nur die schwachen Eindrücke der dorsalen Oberfläche des linken Carpus sich erkennen lassen. Danach (Fig. 11) ist von Salée's C 4 bei *Anurognathus* überhaupt nichts zu sehen. In der proximalen Reihe glaubte ich aus einer nur bei geeigneter Beleuchtung erkennbaren schwachen Leiste auf eine Naht schließen zu dürfen, die statt eines einzigen proximalen Carpale (C 1 nach Salée) deren zwei Komponenten, ein Radiale und Ulnare vermuten ließ. Die sehr geringe Länge dieser beiden innig verbundenen Carpalia brachte ich auch in meiner Figur 6 zum Ausdruck. Diese Darstellung ist auch zweifellos richtig, wenn auch auf der Originalplatte der ganze Knochen eine größere Länge zeigt. Denn hier wird außer der sehr kurzen Dorsalfläche der beiden Komponenten auch ihre hohe distale Gelenkfläche (mit dem distalen C 2) zum großen Teile sichtbar. Ob die Trennung des Radiale vom Ulnare wirklich bei meinem Exemplar bestand, darüber läßt sich natürlich etwas Bestimmtes nicht aussagen. Im übrigen gibt meine Figur das, was vom Carpus des *Anurognathus* erkennbar ist, ganz richtig wieder.

Ich suchte nun an den Exemplaren von *Rhamphorhynchus* in der Münchner Sammlung über den Bau des Carpus Aufschluß zu erhalten. Für *Rh. Gemmingi* erlaubte aber nur der bereits von Plieninger¹⁾ 1901, p.72 abgebildete, von Salée p.315, Fig. 12 wiedergegebene Carpus von Leik's Exemplar (Nr. 1885) einige sichere Beobachtungen (Fig. 14). Ich möchte daraus schließen, daß das große, angeblich einheitliche, proximale Carpale tatsächlich durch eine Naht in ein Radiale und Ulnare getrennt ist. Auf der radialen Seite ist ein kleines distales Carpale (C 3 nach Salée) sehr deutlich,



11

12

13

14

Fig. 11. Linker Carpus von *Anurognathus Ammoni* $\times 2$. R = Radius, M = Metacarpus des Flugfingers.

Fig. 12 u. 13. Linker (L) und rechter (R) Carpus von *Rh. longicaudus*, Zittel's Exemplar (Taf. 11) $\times 4$
U = Ulna, M = Metacarpus des Flugfingers.

Fig. 14. Carpus von *Rhamphorhynchus Gemmingi* (Leik's Sammlung) $\times 1.3$.

an das sich proximal das kurze Pteroid anschließt. An C 3 stößt unmittelbar das große distale Carpale des Flugfingers (C 2). Auf dessen ulnarer Seite sind aber die Verhältnisse so unübersichtlich durch Brüche und das Dazukommen darunterliegender anderer Knochen, daß ein einwandfreies Bild sich hier nicht gewinnen läßt.

Dagegen zeigt das von Zittel 1882 (Taf. 11) beschriebene Exemplar von *Rh. longicaudus* trotz seiner geringen Größe ein sehr übersichtliches Bild des ganzen Carpus (Fig. 12 u. 13), das sich

¹⁾ F. Plieninger 1901, Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. Palaeontographica, Bd. 48, p. 65—90, Taf. 4—5.

allerdings ganz anders darstellt, als es die Figur von Arthaber¹⁾ 1919 (p. 44, Fig. 30) und Salée (Fig. 15) vermuten läßt. Sowohl der rechte wie der linke Carpus zeigen deutlich und übereinstimmend den gleichen Bau, wenn auch die Größe der einzelnen Knochen entsprechend der verschiedenen Lage der beiden Handwurzeln einige Verschiedenheit aufweist. An beiden Händen ist der proximale Teil des Carpus ganz übereinstimmend und zweifellos durch zwei wohlgetrennte Carpalia dargestellt, ein gesondertes Radiale und ein Ulnare. Auf der radialen Seite findet sich zwischen dem Radiale und den drei kleinen Metacarpalia ein größeres Carpale (C 3 nach Salée), das proximal das Pteroid, distal aber noch ein besonderes kleines Carpale trägt. Zwischen Ulnare und dem Metacarpale des Flugfingers liegt das große distale Carpale (C 2 nach Salée). Von Salée's C 4 ist aber auf der ulnaren Seite keine Spur vorhanden weder am rechten noch am linken Carpus.

Auch an den Exemplaren von *Pterodactylus* der Münchner Sammlung konnte ich genaue Beobachtungen über den Bau des Carpus machen. Das von H. v. Meyer 1860 beschriebene und Taf. 3, Fig. 1 abgebildete Exemplar von *Pt. Kochi* zeigt (Fig. 15) einen sehr gut erhaltenen Carpus (vgl. Plieninger 1901, Taf. 4 und Arthaber¹⁾ p. 45, Fig. 31 u. 32). Hier nimmt ein anscheinend einheitliches proximales Carpale die ganze Breite der Enden von Radius und Ulna ein, ohne daß noch ein sicheres Anzeichen zu finden ist, daß es aus 2 Elementen verwachsen ist. Die distale Reihe der Carpalia besteht aus drei ansehnlichen Knochen nebeneinander, von denen der größte auf der ulnaren Seite den Flugfinger trägt, der mittlere die kleineren Finger; der äußerste auf der radialen Seite trägt proximal das Pteroid.

Sehr ähnlich ist auch der Bau des Carpus an beiden Extremitäten des schon von Collini und Cuvier, dann auch von H. v. Meyer 1860, p. 28, Taf. 2, Fig. 1 beschriebenen Exemplars von *Pt. longirostris*, wo er beiderseits ganz vorzüglich erhalten ist (Fig. 16 u. 17). Aber im Gegensatz zum Carpus von *Pt. Kochi* besteht hier die proximale Reihe der Carpalia aus zwei sehr deutlich von

¹⁾ G. Arthaber 1919, Studien über Flugsaurier auf Grund der Bearbeitung des Wiener Exemplars von *Dorygnathus banthensis*. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl. Bd. 97, p. 1-74, Taf. 1-2.

einander getrennten Knochen, die dem Radiale und Ulnare entsprechen. Die distale Reihe zeigt auch hier jederseits 3 Carpalia sehr deutlich, die an der linken Extremität sich übersichtlich neben einander in ziemlich natürlicher Anordnung zeigen, wobei das Carpale des Flugfingers als das größte erscheint. Die Anordnung erinnert ganz an die bei *Rhamphorhynchus longicaudus* (s. o.). Das Pteroid ist seitlich verschoben. An der rechten Extremität sind zwei große distale Carpalia noch in ursprünglicher Verbindung mit den Metacarpalia. Ein kleineres drittes Carpale dürfte verschoben sein, ebenso das Pteroid. Sie grenzen jetzt an die beiden Seiten des Flugfinger carpale.



Fig. 15. Linker Carpus von *Pterodactylus Kochi*, H. v. Meyer's Exemplar (Taf. 3, Fig. 1). U = Ulna, M = Metacarpus des Flugfingers. $\times 2.3$.

Gegenüber der Angabe von Salée, daß bei sämtlichen Pterosauriern ein einziges größeres Carpale die proximale Reihe des



Fig. 16 (l)



Fig. 17 (r)

Fig. 16 u. 17. Rechter (r) und linker (l) Carpus von *Pterodactylus longirostris*, Collinis Exemplar. $\times 3$.

Carpus darstellt, zeigen also meine Beobachtungen, daß es sowohl bei *Rhamphorhynchus* wie bei *Pterodactylus* Arten gibt, bei denen Radiale und Ulnare noch vollständig voneinander getrennt sind. Daneben gibt es offenbar Arten, bei welchen man die ursprüngliche Trennung der beiden Knochen mit Mühe noch äußerlich

nachzuweisen vermag, indem noch Spuren von Nähten sichtbar sind. Dazu gehört wohl auch *Anurognathus*. Andere Arten zeigen die beiden Knochen vollständig verwachsen, wie es Salée bei *Dorygnathus* fand.

In der distalen Reihe finden sich stets zwei größere *Carpalia* nebeneinander, die die *Metacarpalia* tragen. Das der radialen Seite kann distal noch ein kleineres *Carpale* tragen, proximal schließt das *Pteroid* hier an.

Tafelerklärung

Tafel IV. *Anurognathus Ammoni* Död. aus dem lithograph. Schiefer von Franken. Linke Seite der Platte mit Rumpf und rechten Gliedmaßen. $\times 1.5$.

Tafel V. *Anurognathus Ammoni*. Rechte Seite der Platte mit Kopf, Rumpf und linken Gliedmaßen. $\times 1.5$

