

Sitzungsberichte

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen
Abteilung

der

Bayerischen Akademie der Wissenschaften

zu München

1927. Heft I

Januar- bis Märzszung

München 1927

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

Ein Rhamphorhynchus mit Spuren von Haarbedeckung.

Von **Ferdinand Broili.**

Vorgetragen in der Sitzung am 5. Februar 1927.

Mit 1 Textfigur und mit Tafel IV—VI und Tafel VII, Fig. 1.

Gelegentlich der Feststellung eines Kammes auf dem Schädeldach des jüngst in der Nähe von Eichstätt gefundenen Rhamphorhynchus fand ich beim Durchsuchen der Literatur nach Angaben, ob solche Bildungen etwa bereits bei diesem Genus beobachtet seien, einige Stellen bei K. Wanderer¹⁾, die meine Aufmerksamkeit in hohem Grade fesselten und die ich in Anbetracht ihrer großen Bedeutung hier zitieren will. Im Laufe seiner Beschreibung des Dresdner Rhamphorhynchus kommt dieser Autor auch auf Hautabdrücke zu sprechen, wobei er sich folgendermaßen äußert: „Bei der Besprechung des Schädels ist einer Erscheinung Erwähnung zu tun, die für die Morphologie von Rhamphorhynchus und der Pterosaurier im allgemeinen Bedeutung haben kann. Über dem Kopf, etwa zwischen dem Praeorbital- und Schläfendurchbruch und unter dem Unterkiefer, zwischen diesem und den Halswirbeln befinden sich Stellen im Gestein, die sich mühelos abspalten ließen. Das umgebende Gestein — die Platte entstammt offenbar den dichteren Lagen — zeigt keine Spaltbarkeit, sondern besitzt unregelmäßigen Bruch, mit Ausnahme der die Flughaut stellenweise noch bedeckenden Gesteinslagen. Die Oberfläche dieser Partie nun ist bedeckt von äußerst feinen, nadelstichartigen Grübchen, welche dicht aber systemlos aneinander liegen. Eine damit fast vollkommen überein-

¹⁾ K. Wanderer, Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M. Ein Exemplar mit teilweise erhaltener Flughaut aus dem K. mineral.-geol. Museum zu Dresden. Palaeontographica, 55. Bd., 1908, S. 198 und 205.

stimmende Erscheinung wird bei der Flughaut besprochen werden. Neben der Punktierung läßt sich noch eine schwache, nach außen divergierende, unregelmäßige Streifung wahrnehmen, die indessen mit der an der Flughaut zu beobachtenden nichts gemein hat. Beide Erscheinungen treten über dem Schädel deutlicher, in der Halsregion weniger deutlich hervor. Streifung und Punktierung erscheint mir viel zu gleichmäßig, als daß sie von äußeren Ursachen z. B. Verwitterung herrühren könnte; auch in der petrographischen Beschaffenheit des Gesteines können sie ihre Ursache nicht haben. Ich habe weder an hautfreien Stellen, noch an irgend einer der zahlreichen anderen untersuchten Platten auch nur annähernd gleiche Merkmale beobachtet. Ich neige daher zu der Ansicht, daß diese feinpunktierten und gestreiften Abdrücke organischen Ursprungs sein und von Hautresten herrühren könnten, die dann entsprechend ihrer Lage über dem Schädel bzw. unter dem Unterkiefer als kamm- bzw. kehlackähnliche Bildungen aufzufassen wären.“

Über die oben erwähnte, bei der Flughaut beobachtete Erscheinung spricht sich Wanderer wie folgt aus: „In dem Winkel zwischen Vorderarm und dem proximalen Drittel des ersten Flugfingergliedes fehlt der Abdruck der Haut fast ganz (das Gestein weist hier den charakteristischen flockigen Bruch auf, den Goldfuß an seinem bekannten *Pterodactylus crassirostris* als organischen Ursprungs, als den Abdruck von Haaren oder Federn gedeutet hat), nur eine schmale Hautzone hat sich erhalten, *Fp*, die indessen eine ganz andere Struktur aufweist als die übrige Flughaut. Die regelmäßige feine Linierung fehlt hier vollkommen, dagegen ist die Oberfläche bedeckt von feinen, wie von Nadelstichen herrührenden Grübchen, zwischen denen feine, kurze Streifen verlaufen. Mit dem über dem Schädel befindlichen Abdruck weist diese Erscheinung auffallende Ähnlichkeit auf.“ —

Damit war durch Wanderer einmal auch das Vorhandensein eines Kammes auf dem Kopfe seines *Rhamphorhynchus Gemmingi* bereits nachgewiesen worden, andrerseits hat er durch seine genaue Beschreibung der vorhandenen Hautreste als erster auf eine weit wichtigere Eigentümlichkeit der Gattung *Rhamphorhynchus* aufmerksam gemacht: die feinpunktierten, wie von Nadelstichen herrührenden Grübchen und ge-

streiften Abdrücke — die meiner Ansicht nach auf nichts anderes als auf eine Bedeckung mit Haaren an den betreffenden Stellen des Körpers bei Rhamphorhynchus zurückzuführen sind.

Da mir daran lag, das Originalexemplar selbst zu sehen und die wichtigen Beobachtungen Wanderers nachzuprüfen, erbat ich mir dasselbe von Herrn Prof. Wanderer, welcher, wie er mir humorvoll schrieb, den Dresdener Flieger sofort ankurbeln und nach München starten ließ. Der alte Eindecker aus der Jurazeit hat seinen Bestimmungsort glücklich erreicht, und ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Wanderer meinen besten Dank für seine große Freundlichkeit zum Ausdruck bringen.

An der Hand des mir nun vorliegenden Prachtexemplars kann ich die so präzisen Feststellungen Wanderers vollauf bestätigen und nur wenige Ergänzungen geben.

Die Stelle, welche die oben zitierten Merkmale am besten zeigt, befindet sich oberhalb des Hirnschädels. Ein knöcherner Kamm, dessen Spuren an dem oben von mir beschriebenen Individuum von Rhamphorhynchus zu beobachten waren, ist, nachdem die Knochen hier, wie auch an vielen anderen Stellen des Skeletts abgeblättert sind, nicht mehr zu sehen, dagegen läßt der Umriss einen großen Teil des Hautkammes sehr gut erkennen. Die Höhe des Hautabdruckes an dieser Stelle erreicht hier 18 mm und seine Breite an der Basis 29 mm. Auf dem proximal gelegenen Teil vor allem begegnen wir jenen dicht gestellten nadelstichartigen Grübchen, die anscheinend nach keinem bestimmten System angeordnet sind. Die distale Partie des Kammoberandes zeigt schon mit freiem Auge wahrzunehmen jene, wie Wanderer sagt, nach außen zu divergierende Streifung, die „indessen nichts mit jener an der Flughaut zu beobachtenden zu tun hat“ und die ich für den Abdruck zusammengeklebter Haarbüschel halte. Diese Haarabdrücke bedecken also die obere Hälfte dieser Stelle und legen sich im rückwärtigen Teil am Oberrand zuerst nach oben und rückwärts, um bis zum Hinterrand allmählich sich nach hinten und abwärts zu wenden, wobei einzelne Partien sich gegenseitig überkreuzen; in der vorderen Hälfte haben die Haarabdrücke eine nach oben und vorwärts gerichtete Stellung. Einzelne solcher Haargruppen lassen sich auf 7 bis 8 mm verfolgen. Zwischen den einzelnen Haarpartien treten

ebenso deutlich wie auf dem proximalen Abschnitt des Kammes die punktartigen Grübchen hervor (Taf. V).

Oberhalb des Hinterrandes der Nasenöffnung wird fast direkt über den abgeblätterten Knochen des Schädeldaches noch ein kleiner niederer Streifen mit dieser Punktbekleidung sichtbar; diesen mitgerechnet besaß der behaarte Hautkamm also an seiner Basis eine Länge von mindestens 40 mm, er dürfte sich aber wohl noch etwas weiter nach vorn erstreckt haben.

Die zweite von Wanderer bezeichnete Stelle befindet sich zwischen Unterkiefer und Hals und umfaßt ein ziemlich ausgedehntes Gebiet, welches zwischen dem Zungenbein, der Halswirbelsäule und der Scapula liegt. Hier sind die Grübchen besonders in der vorderen Partie unterhalb der erklärenden Ziffer 3¹⁾ und in der Nachbarschaft eines Präparationskritzers zu sehen. Wenn man die Binocularlupe hebt und senkt, kann man weiter zwischen den Grübchen feine rinnenartige Furchen erkennen, welche an einzelnen Stellen mit Sicherheit ihren Ausgang von den dicht angeordneten Grübchen nehmen. Zu diesen Grübchen kommen dann noch jene Streifen oder besser faserähnlichen Gebilde, welche längs der dunkelockerig gefärbten Gesteinspartie, die vor den ersten Halswirbeln liegt, in dem benachbarten helleren Gestein bis zur Ziffer 4 sich feststellen lassen. Dieselben, welche ich ebenso wie jene am Schädelkamm, als die Abdrücke zusammengeklebter Haare deute, stehen, nach außen gerichtet, mehr oder weniger senkrecht zur Wirbelsäule, auch bei ihnen treten Überschneidungen auf, und bei Ziffer 4, in deren Nähe übrigens auch sehr deutliche Grübchen sich zeigen, laufen sie sogar fast parallel mit der Wirbelsäule.

In Verbindung mit der Besprechung der Halsregion sei auf eine weitere, bisher noch nicht bekannte Stelle hingewiesen, welche ähnliche Merkmale aufzeigt. Sie liegt dorsal von der Wirbelsäule, beginnt ungefähr in der Höhe des dritten Halswirbels und streicht mit derselben bis zum Ende der Halswirbelsäule fort; der Außenrand dieser Zone ist von der Dorsalseite der Wirbel ca. 11 mm entfernt, sie zeigt in der Hauptsache Grübchenbedeckung und zwischen ihnen auftretende feine rinnenartige Furchen (Taf. VI, Fig. 2).

¹⁾ Das Dresdener Original ist mit Hinweisziffern versehen.

Wir kommen nun zu dem von Wanderer angeführten, in dem Winkel zwischen dem Vorderarm und dem proximalen Drittel des ersten Flugfingerglieds der rechten Vorderextremität liegenden Hautrest, welcher auf seiner Tafel mit *Fp* kenntlich gemacht wird. Er besitzt die von Wanderer angeführten Merkmale „feiner wie von Nadelstichen herrührender Grübchen, zwischen denen feine kurze Streifen verlaufen.“ Dieses Bild tritt besonders in dem bräunlich gefärbten distalen Abschnitt und außerhalb desselben bei der Ziffer 13 unterhalb des distalen Unterarmes hervor. Auch auf der zunächst an diesen Hautrest sich anschließenden Fläche glaube ich vereinzelt kleine Schmitzen mit Punktbedeckung zu erkennen, vor allem in der Nähe eines durch braune Farbe leicht festzustellenden sehr kleinen, spitz dreiseitigen Faserzugrestes der Flughaut, der dicht oberhalb der Articulation von Phalange 1 und Phalange 2 der linken Schwinge sichtbar wird. Ich möchte es deshalb auch nicht für ausgeschlossen halten, daß jener flockige Bruch, von dem Wanderer spricht, vielleicht doch primär auf zusammengeklebte Haare zurückzuführen ist. Diese „Flocken“ streichen nämlich mehr oder weniger parallel mit dem Unterarm; auf die charakteristischen Faserzüge des Patagiums (T. VII, F. 1) sind sie wohl nicht zurückzuführen, dazu sind sie zu kurz, ihr Verlauf ist unregelmäßiger und welliger, auch gegenseitige Überkreuzungen kommen vor. Ich bin deshalb sehr geneigt, diese „Flocken“ mit jenen divergierenden Streifen zu identifizieren, welche den Hautkamm am Schädel umsäumen und die ich auf Haare zurückführe.

Außerdem konnte ich die Erscheinung in dem von Humerus und Unterarm gebildeten Winkel der rechten Vorderextremität konstatieren, in erster Linie unterhalb der Ziffer 11, hier handelt es sich wieder um die so bezeichnenden Grübchen und die zwischen ihnen auftretenden feinen Furchen, und das gleiche Bild läßt sich, allerdings weniger deutlich, in dem Winkel zwischen dem distalen Unterarm und dem Metacarpus der linken Schwinge erkennen.

Im Zusammenhang ist demnach an dem Skelett des Dresdener Rhamphorhynchus Gemmingi an folgenden Stellen der Abdruck von Haut mit den vorhergehend beschriebenen, bezeichnenden Merkmalen erkennbar:

1. Über dem Schädel.

2. Zwischen Unterkiefer und Halswirbeln.
3. Über der Dorsalseite der Halswirbel.
4. In dem Winkel zwischen Oberarm und Unterarm der rechten Schwinge.
5. In dem Winkel zwischen Unterarm und dem rechten Flugfingerglied der nämlichen Extremität.
6. In dem Winkel zwischen dem Unterarm und dem Metacarpus der linken Schwinge.

Bei der Überlegung, welche vergleichbare, rezente Formen wohl ein ähnliches Bild der Hautoberfläche zeigen könnten, dachte ich in erster Linie an die Tiere, die gewöhnlich mit den Flugsauriern verglichen werden, an die Chiropteren. Ich untersuchte deshalb zunächst die getrocknete Flughaut einer Fledermaus und konnte am proximalen Teil derselben, wo ich unterhalb des Humerus mit einer Pinzette die Haare wegzupfte, an den Stellen, wo mein Instrument nicht zu drastisch wirkte, kleine, mit dichten Punkten bedeckte Komplexe beobachten, die dadurch sehr an die oben geschilderten Verhältnisse unseres *Rhamphorhynchus* erinnern. Da ich aber die Dinge noch deutlicher sehen wollte, wandte ich mich, da ich mit Abschneiden nichts erreichte, an meinen allzeit hilfsbereiten Freund, Herrn Geheimrat Döderlein, der mir einige schlecht in Alkohol konservierte Exemplare von Fledermäusen zur Verfügung stellte, bei denen die Haare teils abgefällt waren, teils sich leicht abheben ließen.

Das, was sich bei ihnen zeigte, übertraf alle meine Erwartungen. Ein Individuum von *Nyctinomus gracilis*, bei dem ein großer Teil der Haarbedeckung am Rücken und dem angrenzenden Teil der Flughaut abgefällt war, zeigt also die freie Hautoberfläche, und diese läßt folgendes Bild erkennen: Feine, wie durch Nadelstiche erzeugte Grübchen von gleicher Größe in dichter, anscheinend nicht nach einem bestimmten System erfolgter Anordnung, zwischen denen feine zarte, rinnenartige Vertiefungen von verschiedener Größe verlaufen (Taf. VI, Fig. 1).

Wir haben demnach auf der Hautoberfläche dieser Fledermaus das wesentlich gleiche Erscheinungsbild wie es sich bei unserem *Rhamphorhynchus* offenbart.

Nachdem bei der ersteren die Grübchen nichts anderes sind als die Haarbälge (= Haarfollikeln), d. h. die Taschen, in

denen die Haarwurzeln stecken, und die rinnenartigen Vertiefungen: feine Furchen in der Epidermis — so dürften sie auch auf der Hautoberfläche der letzteren ausgestorbenen Form wohl mit Sicherheit die gleiche Bedeutung besitzen und sind, zumal sie besonders am Kopf in Verbindung mit haarähnlichen Abdrücken auftreten, auch auf Haare zurückzuführen. Gegenüber den Grübchen auf der Haut von *Nyctinomos* erscheinen jene bei unserem *Rhamphorhynchus* um etwas größer, was auf die Größe und Stärke der Haare zurückzuführen ist, die bei *Nyctinomos* klein und ganz zart sind, während sie bei dem Flugsaurier nach dem Abdruck zu schließen doch länger waren. Dagegen zeigt die Haut eines ziemlich großen *Pteropus* sp. d. zool. Staatssammlung (Regener. 16. I. 12) aus Deutsch-Ostafrika eine gegenseitige Entfernung der Grübchen, welche jener des Flugsauriers ziemlich nahe kommt.

Da man bei der Hautbekleidung eines Pterosauriers außer an Haare auch an Dunen denken kann, habe ich bei etlichen jungen Vögeln die noch von Dunen bedeckte Haut untersucht. Das Oberflächenbild eines Hautbalges derselben — ein junger Löffelreiher, den mir Herr Dr. Laubmann, Konservator der zoologischen Staatssammlung, gütigst zur Verfügung stellte, zeigt dies am besten — weist die aus kragenartigen Erhebungen der Haut hervortretenden Dunen deutlich auf. Diese Erhebungen sind aber relativ weit voneinander entfernt. Einmal durch dieses Merkmal, den viel größeren gegenseitigen Abstand, ferner durch das ansehnliche Lumen der aus der kragenartigen, deutlichen Erhebung heraustretenden Dunen weicht dieses Bild von dem bei *Rhamphorhynchus* und von jenem bei der rezenten Fledermaus beobachteten ganz wesentlich ab.

Ich kann deshalb die Grübchen bei unserem Flugsaurier nicht auf Dunen zurückführen, sondern muß sie aus den oben schon angeführten Gründen als Haarfollikeln betrachten.

Auf Grund der gemachten Beobachtungen ist demnach an den schon öfter genannten Stellen des Körpers dieses Individuums von *Rhamphorhynchus* Haarbedeckung nachweisbar: am Kopf, zu beiden Seiten des Halses und an der Vorderextremität, einmal an ihrer Vorderseite in dem Winkel zwischen dem Humerus und dem Unterarm und dann auf der

Rückseite des Unterarms und dem von diesem und dem 1. Flugfingerglied gebildeten Winkel. Somit ist wohl der sichere Schluß gestattet, auch für den Rumpf der Gattung *Rhamphorhynchus* ein Haarkleid, und ein solches mit großer Wahrscheinlichkeit auch für die übrigen Pterosaurier annehmen zu müssen, welches dem der Chiropteren nicht unähnlich gewesen sein dürfte, bei denen abgesehen vom Körper auch auf der Schwinge besonders in der Nähe von Oberarm und Unterarm Haare sich finden können.

Nachdem für manche *Rhamphorhynchidae* (*Dimorphodon*) die Entwicklung eines größeren Propatagiums zwischen dem Spannknochen und dem Schädel angenommen wird, sei hier erwähnt, daß ich die oben besprochenen, zu beiden Seiten des Halses auf große Erstreckung erkennbaren Abdrücke von Weichteilen auf solche des Körpers und nicht auf solche einer Flughaut zurückführe, da die für die letztere so bezeichnenden elastischen Fasern — welche die Schwinge des Exemplares in ganz hervorragender Weise zeigt — durchaus nicht festzustellen sind. Das Propatagium dürfte sich bei *Rhamphorhynchus* nur auf eine kleine Hautfalte zwischen dem Oberarm und dem Spannknochen beschränkt haben, welche Auffassung auch bei den Abelschen Rekonstruktionen zum Ausdruck kommt.

Im Zusammenhang mit der Feststellung, daß die Hautdecke von *Rhamphorhynchus* Haare trug, sei in Kürze auch die vor allem von Seeley¹⁾ und Haeckel²⁾ vertretene Hypothese von der *Idiothermie* (*Homoiothermie*) der Pterosaurier berührt, zu Gunsten welcher neben anderen besonders Baron Nopcsa³⁾

1) H. G. Seeley, *Dragons of the air, an account of extinct flying Reptiles*, London 1901, S. 56. Weitere im Zusammenhang damit stehende Arbeiten von Seeley siehe bei Zittel, *Handbuch der Paläontologie, Reptilien*, 3. Band, 1889, S. 774. Vgl. auch den Text auf S. 776.

2) E. Haeckel, *Systematische Phylogenie*, 3. Teil, *Systematische Phylogenie der Wirbeltiere*. Berlin 1895. S. 370 etc.

3) F. Baron Nopcsa, *Zur Körpertemperatur der Pterosaurier*. *Centralblatt für Mineralogie etc.*, 1916, S. 418. G. v. Arthaber, *Über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier*. *Paläontolog. Zeitschr.*, 4. Bd., 1921. Bornträger Berlin, S. 39. F. Baron Nopcsa, *Bemerkungen und Ergänzungen zu G. v. Arthabers Arbeit über Entwicklung und Absterben der Flugsaurier*. *Paläontol. Zeitschrift*, 6. Bd., 1924, S. 85 etc. Dort weitere

und Wiman¹⁾ einige weitere bedeutsame Argumente vorbringen. Seeley verlangt ihre Warmblütigkeit besonders auf Grund des großen vogelähnlichen Gehirns und der Pneumatizität der Knochen. Haeckel postulierte dieselbe infolge der letzteren Eigenschaft allein, da er zu seiner Klasse der Dracones neben den Pterosauriern auch die Dinosaurier stellt (— für welch letztere die Gehirngröße nicht geltend gemacht werden konnte). Nach den Ausführungen Haeckels hat die hohe und konstante Bluttemperatur wesentlich dazu beigetragen, die Luft in den Lungen, den Luftkanälen des Skeletts und den Luftsäcken der Leibeshöhle zu erwärmen und zu verdünnen und dadurch das spezifische Gewicht des Körpers bedeutend herabzusetzen. Eine weitere Forderung, welche Haeckel an seine Dracones stellte, die mit der Pneumatizität und der Thermocardie in Wechselbeziehung steht, war ein warmes Haarkleid, das aus Federn oder haarähnlichen Epidermisbildungen bestand und dessen Besitz er bei den jüngeren und größeren Formen für sehr wahrscheinlich hielt. Baron Nopcsa macht neben anderen Gesichtspunkten vor allem auf das große Gehirn der Flugsaurier aufmerksam, das besonders bei den geologisch jüngeren Angehörigen derselben eine reiche Sauerstoffversorgung des Blutes erfordert und infolgedessen für ihre Warmblütigkeit spricht.

Wiman hält es in seinen schönen Ausführungen im Anschluß an die Beobachtungen Watson's²⁾ und Nopcsa's bei Pteranodon für sehr wahrscheinlich, daß die Flugsaurier wie die Fledermäuse infolge des Kraftverbrauchs beim Flug einen sehr großen Bedarf an Nahrung gehabt haben, und er betont weiter, daß der Kraftverbrauch beim Flug sehr hohe Ansprüche nicht nur an die Verdauung, sondern auch an die Zirkulation und Respiration stellte, sodaß man ihre Warmblütigkeit annehmen muß.

Literatur. F. Baron Nopcsa, Die Familien der Reptilien. In Fortschritte der Geologie und Paläontologie, herausgegeben von Prof. Dr. W. Soergel, Heft 2. Berlin, Bornträger, 1923, S. 183.

1) C. Wiman, Aus dem Leben der Flugsaurier. Bull. of the Geol. Inst. of Upsala. Vol. XIX. Uppsala 1924. S. 120.

2) E. H. Hankin and M. S. Watson, On the flight of Pterodactyls. Aeronautical Journ., off. Organ of the Aëronautic. Soc. of Great Britain No. 72, 1914 (Lewes Press., High Street, Lewes).

Durch den Nachweis eines Haarkleides bei der Gattung *Rhamphorhynchus* ist also ein weiteres Argument zu Gunsten der Theorie der Idiothermie der Pterosaurier erbracht — denn gerade die Annahme, daß sie nackthäutige Reptilien waren, d. h. ihr mangelnder Körperschutz und die daraus folgende große Wärmeabgabe, war einer der Hauptgründe, der gegen ihre angenommene Warmblütigkeit geltend gemacht wurde.

Wie die Beschaffenheit des Blutes von *Rhamphorhynchus* in Wirklichkeit nun auch gewesen sein mag, jedenfalls ist der Besitz eines Haarkleides gegenüber Temperatureinflüssen bei seinem Aufenthalt im wechselnden Medium auf dem Wasser, der Luft und dem Land ein trefflicher Körperschutz gegen Wärmeverlust und ein Schutz gegen die Nässe gewesen.

Nachdem ich diese Befunde über das Auftreten von Haaren bei *Rhamphorhynchus* schon niedergelegt hatte, fand ich zu meiner großen Genugtuung als Bestätigung meiner Feststellungen bei dem Suchen in Literatur nach diesbezüglichen Angaben eine Beobachtung C. Wiman's¹⁾, der, ohne das Exemplar Wanderer gesehen zu haben, an der Hand der Beschreibung Wanderer's die von diesem gesehenen feinen nadelstichartigen Grübchen als von einem Haarkleid oder haarähnlichen Schuppen herrührend deuten möchte.

An dem bekannten schönen, von Zittel²⁾ beschriebenen Flügel von *Rhamphorhynchus* Gemmingi, dessen Darstellung durch Döderlein³⁾ wesentlich ergänzt und berichtigt wird, weist der erstere auf in den Zwischenräumen der erhabenen Streifen auftretende Grübchen hin, die vielleicht auf Tastorgane zurückzuführen wären, wie sie auf den Flughäuten der Fledermäuse sich finden. Diese Grübchen lassen sich schon mit einem guten Auge oder mit Hilfe eines Leseglasses auf der Platte erkennen, sie sind aber beträchtlich größer als die feinen, nadelstichgroßen Vertiefungen auf dem

1) C. Wiman, Über *Pterodactylus Westmani* und andere Flugsaurier. Bull. of the Geol. Instit. of Upsala, Vol. XX, Uppsala 1925, S. 31.

2) K. A. Zittel, Über Flugsaurier aus dem lithograph. Schiefer Bayerns. Palaeontographica, 29. Bd., 1882, S. 54.

3) L. Döderlein, *Anurognathus Ammoni*, ein neuer Flugsaurier. Sitzungsberichte der b. Akad. d. Wissensch., math.-phys. Kl., 1923, S. 150.

Dresdner Exemplar, ferner unregelmäßig, d. h. nicht scharf begrenzt und ebenso unregelmäßig verteilt. Auch das schöne, mir durch die große Güte des Herrn Oberbergdirektors Reis überantwortete Original~~exemplar~~ v. Ammons¹⁾ läßt auf seinen leider übermalten Schwingen keine wichtigeren Details, geschweige denn jene punktartigen Grübchen sehen. Die von mir²⁾ bei *Pterodactylus elegans* beschriebenen Flughautreste lassen diese Grübchen ebensowenig mit Sicherheit erkennen. Das, was Goldfuss³⁾ an seinem *Pterodactylus crassirostris* als Weichteilreste von Haaren und Federn deutete, kann H. v. Meyer⁴⁾, welcher das Exemplar einer gründlichen Nachuntersuchung unterzog, nicht als solche erkennen. Leider ist es mir momentan nicht vergönnt, das Stück nachzuprüfen, doch hoffe ich, das später nachholen zu können. Demnach ist das Dresdner Exemplar von *Rhamphorhynchus* bis jetzt das einzige bekannt gewordene Individuum eines Flugsauriers, das Spuren eines Haarkleides zeigt.

Die Entwicklung von Haaren bei Reptilien erscheint überraschend, da bisher innerhalb dieser Klasse der Wirbeltiere, abgesehen von Verknöcherungen in der Form von Knochen-schuppen, Bauchrippen, knöchernen Stacheln und Buckeln und mehr oder weniger ausgedehnten Knochenplatten, die zu einem Panzer führen können, in ihrer Hautdecke bisher nur verschieden gestaltete Hornschuppen und Hornplatten beobachtet wurden.

Bei der anderen Klasse der Sauropsiden, den Vögeln, ist das Federkleid die beherrschende Hautbedeckung, daneben zeigen sich aber häufig auf ihren Hinterextremitäten, auf dem Lauf und den Zehen Hornschuppen und Platten nach Art der Reptilien, und weiter trifft man gelegentlich am Schnabel mancher Formen meist starre haarähnliche Borsten, welche nach

¹⁾ L. v. Ammon, Über ein Flughautexemplar von *Rhamphorhynchus*. Geognost. Jahreshfte, 21. Bd., 1908.

²⁾ F. Broili, Ein *Pterodactylus* mit Resten der Flughaut. Sitzungsberichte d. bayer. Akad. d. Wissensch., math.-naturwissensch. Abt., 1925, S. 23 etc.

³⁾ Goldfuss, Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt. Verhandl. d. k. Leopoldinisch-Carolinischen Akad. der Naturforscher, 7. Bd., 1. Abt., 1831, S. 107 etc., T. VIII.

⁴⁾ H. v. Meyer, Fauna der Vorwelt, Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich, Frankfurt 1860, S. 74.

Reichenow¹⁾ als Tastorgane zu dienen scheinen. Ob es sich bei diesen Borsten um starke echte Haare handelt, welche den am Kopf besonders auf der Oberlippe (Katze) und dem Kinn vieler Säuger entwickelten Tasthaaren entsprechen, oder aber ob sie die Schäfte rückgebildeter Federn sind, konnte ich in der mir zugänglichen Literatur nicht feststellen.

Die Säuger werden häufig Haartiere genannt, doch finden sich bei ihnen neben der Behaarung auch andere Bildungen der Epidermis, welche den Hornschuppen der Reptilien sehr gleichen, z. B. kleine Hornbildungen von schuppenartigem Aussehen an dem mehr oder weniger behaarten Schwanz mancher Beuteltieren, Nagetiere und Insektivoren.

Wirkliche Hornschuppen aber besitzen die Manidae aus der Ordnung der Edentata. M. Weber²⁾, der die Schuppen der Säuger für ererbt von beschuppten, wechselwarmen Vorfahren hält, spricht sich über diese Schuppenbildungen wie folgt aus: „Von hoher, namentlich auch phylogenetischer Bedeutung sind die Schuppenbildungen. Es handelt sich hierbei um bilateral-symmetrische, dorso-ventral abgeflachte, schwanzwärts umgelegte Schuppenpapillen der Lederhaut, die von Epidermis überzogen sind, deren Verhornung Anlaß gibt zur Bildung der Hornschuppen. In schönster Ausbildung finden diese sich in dachziegelförmiger, alternierender Anordnung bei den Manidae. Das Haarkleid hat sich bei den Manidae nur an den schuppenfreien Teilen des Körpers als unregelmäßig verbreitete Haare erhalten, und im Gebiet der Schuppen erlitt es Reduktion, indem höchstens 1—4 borstenartige Haare, ohne Mark, am Außenrand der Unterfläche jeder Schuppenwurzel, somit hinter jeder Schuppe, stehen.“

Merkwürdigerweise begegnen wir innerhalb der nämlichen Ordnung der Edentata und auf diese innerhalb der Mammalia in ähnlicher Ausbildung ebenso beschränkt, neben echten Hornschuppen und Haaren auch umfangreiche Hautverknöcherungen, die namentlich bei fossilen Vertretern (Glyptodontidae) ähnlich wie bei Reptilien geschlossene Panzerbildungen veranlassen können; offensichtlich sind diese verschieden-

¹⁾ A. Reichenow, Die Vögel. Handbuch der systematischen Ornithologie. Stuttgart 1913, S. 15.

²⁾ Max Weber, Die Säugetiere. Jena 1904, S. 6 etc., cf. auch 420/421.

artigen Hautbildungen bei den harmlosen „Zahnarmen“ wie bei den entsprechenden Reptilformen (z. B. gewisse Dinosaurier, Schildkröten, Placodontier) einem großen Schutzbedürfnis entsprungen. So treten innerhalb der Ordnung der Xenarthra bei den Dasypodidae¹⁾ außer dem von der Lederhaut gebildeten knöchernen Hautskelett zwischen den Hornschuppen der Epidermis noch Haare auf; bei den Myrmecophagidae zeigen sich „innerhalb der buschigen Behaarung des Schwanzes große Schuppen in alternierenden Reihen“, und bei *Glossotherium* (*Glyptotherium domesticum*) läßt sich über den unregelmäßig verteilten Hautverknöcherungen eine dichte Behaarung der Epidermis beobachten.

Diese aus der Klasse der Säuger gegebenen Beispiele lassen erkennen, daß das herrschende Haarkleid derselben eine andere Hautbedeckung, nämlich in Gestalt von Schuppen- und Hautverknöcherung nicht ausschließt; bei den Reptilien scheint infolgedessen außer der Schuppenhülle auch eine Körperbedeckung durch Haare ebenso gut möglich zu sein. Daß dies wirklich der Fall sein kann, zeigt das Beispiel unseres Rhamphorhynchus; ich möchte es deshalb nicht für unwahrscheinlich halten, daß auch andere Reptilien (manche Thero-morpha und Dinosaurier) der Vorwelt, welche wir als nackthäutig bezeichnen, in Wirklichkeit Haare besaßen, und daß lediglich der Erhaltungszustand die Erkennung dieses Merkmales verhindert.

Auch diese „nackthäutigen“ Reptilien benötigen ebenso wie ihre gleichaltrigen, beschuppten oder bepanzerten Verwandten einen Körperschutz, der ja allen rezenten, an Formenreichtum gegenüber den fossilen sehr zurücktretenden Angehörigen der Klasse, sei es in Gestalt von Schuppen (*Rhynchocephalia* und *Squamata*), sei es in Gestalt von Knochenplatten (*Crocodylia* und *Testudinata*) gegeben ist.

Die weitgehende Übereinstimmung in der Insertion der Haare bei Rhamphorhynchus und den Fledermäusen läßt die Annahme zu, daß die Haare der Pterosaurier im wesentlichen von ähnlicher Bildung waren wie jene dieser Säuger. Wir wissen nun, daß bei

¹⁾ M. Weber, l. c., S. 431 etc.

den letzteren in jede Haarfollikel eine oder mehrere Talgdrüsen ausmünden, welche die Haare und die Haut geschmeidig erhalten und sie gegen das Naßwerden einfetten durch ihre Entleerung, die bei der Kontraktion der Haarmuskeln erfolgt.

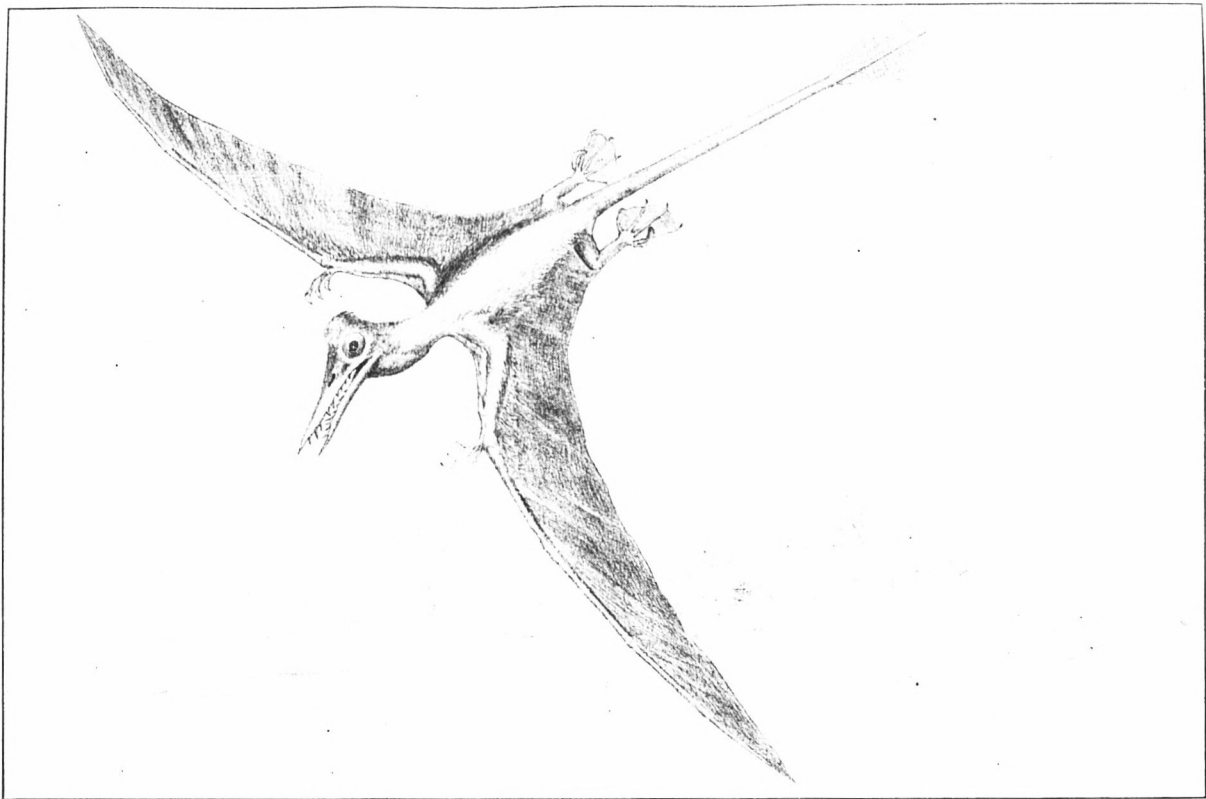
Im Gegensatz zu den an Hautdrüsen sehr reichen, überwiegend nackten Amphibien fehlen den lebenden Reptilien Drüsen beinahe vollständig. Dieselben treten nur lokal an verschiedenen Körperstellen auf und zeigen sich als „Schenkel- und Analporen“ bei den Squamaten, als Moschusdrüsen am Unterkiefer und After der Crocodilier und anderer Formen, und als andere ähnliche Drüsen. Jene Schenkelporen besitzen ein verhältnismäßig weites Lumen, sind zumeist nur in einer Längsreihe, zu denen eine Querreihe treten kann, angeordnet und münden auf einer Schuppe der Haut¹⁾. Dieser Mangel an Drüsen bei den rezenten Vertretern der Klasse ist auf die starke Verhornung der Haut zurückzuführen.

Nachdem eine solche bei den Pterosauriern nicht erfolgt ist, im Gegenteil dieselben immer als nackthäutig bezeichnet wurden, ist das Vorhandensein von Talgdrüsen in Verbindung mit den Haarfollikeln wohl anzunehmen und zwar — ich möchte sagen — fast zwangsläufig — nachdem die schon vielfach geltend gemachte Meinung, daß die Rhamphorhynchidae schwimmen konnten, durch den (im vorausgehenden Aufsatz gegebenen) Nachweis einer Schwimmhaut eine Bestätigung gefunden hat. Es handelt sich also bei Rhamphorhynchus um einen Flugsaurier, der auch das Wasser aufsuchte, welche Eigentümlichkeit allein — auch wenn keine Haare nachgewiesen wären — das Vorhandensein von Talgdrüsen zum Einfetten und Isolieren der Haut zum Schutz gegen das Meerwasser beim Eintritt in dasselbe zum Erfordernis macht.

Unter diesen Umständen ist es nicht notwendig, hier eine Bürzeldrüse wie bei der anderen Klasse der Sauropsiden, den Vögeln, anzunehmen, deren Sekret dort dem gleichen Zweck, dem Einfetten des Gefieders und Schutz gegen Nässe, dient.

Möglicherweise hat auch der Nachweis von Haaren bei Rhamphorhynchus, also bei einem Reptil, für die Ableitung der Haare,

¹⁾ O. Bütschli, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig 1910, S. 143.



Rekonstruktionsversuch von Rhamph. Gemmingi von Prof. L. Müller.

welche teils auf Hautsinnesorgane der geschwänzten und der Larven der ungeschwänzten Amphibien, teils auf reptilartige Schuppen oder Teile derselben zurückführt und im letzteren Fall als homolog mit den Federn betrachtet werden, einige Bedeutung¹⁾.

Im Hinblick auf den großen Raum, welcher zwischen Unterkiefer und Hals von Hautresten eingenommen wird, halte ich die Vermutung Wanderers, welcher diese Erscheinung als eine kehlsackähnliche Bildung auffassen will, für sehr wahrscheinlich; Aufgabe eines Kehlsackes ist es, Nahrung aufzunehmen. In unserem Fall hat dieselbe keine Spuren hinterlassen. Es ist überhaupt eine merkwürdige Erscheinung, daß weder bei den zahlreichen Rhamphorhynchiden noch bei den Pterodactylen unserer Sammlung auch vom Mageninhalt keinerlei Reste sich zeigen, der doch sonst gelegentlich bei Reptilien aus diesen Schichten (*Compsognathus*, *Homoeosaurus*) sich erhielt. Vielleicht steht dies mit dem infolge des bedeutenden Energieverbrauches dieser Flugtiere notwendigen großen Nahrungsbedarf und einer in Verbindung damit stehenden raschen Verdauung im Zusammenhang.

Nach dem Zustand der Erhaltung, besonders auf Grund der gewaltsam zerbrochenen linken 1. Phalange, welche Fraktur wohl auch die Veranlassung zum Verenden des Tieres war, ist dasselbe schon im toten Zustande eingeschwemmt worden. Wie Wanderer bereits sehr richtig beobachtete, erfolgte die Einbettung des Restes aber sehr rasch, da sich die einzelnen Gliedmaßen kaum verlagerten und eine Verschleppung einzelner Teile nicht erfolgte. Aasfresser hatten sich offenbar noch nicht mit dem Kadaver beschäftigt. Für den beginnenden Zerfall des Restes spricht der Umstand, daß die Haare zum größten Teil abgefault sind, und daß nur Spuren davon, als besonderer Glücksfall²⁾, sich

1) Vgl. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, 14. Aufl. 1924, S. 598. O. Bütschli, Vorlesungen über vergleichende Anatomie 1910, S. 119. C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere etc., 1. Bd., 1898, S. 141. F. Maurer, „Hautdecke der Tiere“ im Handwörterbuch der Naturwissenschaft, 5. Bd., 1914, S. 238, dort weitere Literatur.

2) Ein weiteres, auch von Wiman genanntes seltenes Beispiel, wo Spuren fossiler Haare nachgewiesen wurden, ist ein Exemplar von *Prolagus* (*Lagomys*) *oeningensis* Karg, das H. v. Meyer (Fauna d. Vorwelt, Fossile Säugetiere, Vögel und Reptilien aus dem Molassemergel von Oeningen, Frankfurt 1845, S. 6, T. 2, Fig. 1) beschreibt, bei dem die Grenzen des

dank des für ihre Erhaltung auch für die lithographischen Schiefer ausnahmsweise günstigen Sedimentationsmaterials und des raschen Sedimentationsvorganges selbst, auf den vorhandenen Hautabdrücken erhalten haben.

Zum Schluß sei Herrn Prof. Dr. Wanderer, dessen so ausgezeichnete Beobachtungen in mir den Wunsch wachriefen, sein Original zu untersuchen, für die große Bereitwilligkeit, mit der er es mir zu diesem Zwecke überließ, mein herzlichster Dank zum Ausdruck gebracht. Derselbe gilt auch Herrn Geheimrat Döderlein und Herrn Dr. J. Schröder, welche die Güte hatten, die Photographien zu machen.

Herr Prof. L. Müller von der Zoologischen Staatssammlung war so freundlich, das beigegebene Rekonstruktionsbild von Rhamphorhynchus zu entwerfen, auch ihm wiederhole ich an dieser Stelle nochmals meinen besten Dank.

Pelzes sich durch den Abdruck seiner feinen, unmerklich krausen Haare verfolgen lassen.

Tafelerklärungen.

Alle Photographien sind ohne jede Retouche. Mit einem Lese-
glas sind die Details besser erkennbar.

Tafel I.

Rhamphorhynchus Gemmingi? H. v. Meyer. Plattenkalk des oberen Malm (unt. Portland) vom Wintershof bei Eichstädt. ca. $\frac{2}{3}$ nat. GröÙe. Original im Lyzeum von Eichstädt. Zwischen den Endphalangen der linken Schwinge genähernten Hinterextremität sind deutlich die Grenzen der Schwimhaut wahrnehmbar. J. Schröder phot.

Tafel II.

Pterodactylus Kochi Wagler aus den Plattenkalken des ob. Malm (unt. Portland) von Eichstädt. ca. $1\frac{1}{2}$ nat. GröÙe. Das Original Plieningers (Palaeontographica 48. Bd. 1901, S. 66, Fig. 1, Tafel. IV) der Münchner Sammlung. Das Stück zeigt in wundervoller Erhaltung einen Knochenkamm auf dem Schädeldach. J. Schröder phot.

Tafel III.

Fig. 1. Dasselbe Individuum wie auf Tafel I, ca. $4\frac{1}{2}$ mal vergrößert. Der oberhalb der Augenöffnung I befindliche Schädelteil, welcher die Spuren einer knöchernen Kammleiste II in Gestalt einer nach vorn und oben auslaufenden feinen Riefung zu erkennen gibt. L. Döderlein phot.

Fig. 2. Das gleiche, in ca. 2 mal nat. GröÙe. Die Hinterextremität mit den Grenzen der Schwimhaut zwischen den Endphalangen 1, die Incisur zwischen Pubis und Ischium ist bei 2 deutlich zu sehen. Döderlein phot.

Tafel IV.

Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. Meyer aus dem Plattenkalk des ob. Malm (unteres Portland) von „Solnhofen“ (wahrscheinlich Eichstädt) Original von K. Wanderer (Palaeontographica 55. Bd. 1908, T. XXI) in der Dresdener Sammlung in ca. $1\frac{1}{2}$ nat. GröÙe. J. Schröder phot.

Tafel V.

Fig. 1. Das gleiche Individuum wie auf Tafel IV. Der Schädel in fast nat. GröÙe. Am Kammoberrand — unterhalb der durch den Präpariermeißel entstandenen Schlagmarken 1 — sieht man den Abdruck zusammen-

geklebter Haarbüschel in Gestalt von feiner, nach außen divergierender Streifung. 2. Schädeloberrand. Die weißen Zahlen beziehen sich auf die Erklärung Wanderer's. J. Schröder phot.

Fig. 2. Dasselbe. Die auf dem vorhergehenden Bilde oberhalb des Schädels im Abdruck erhaltenen Weichteile in ca. $3\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung. Der Oberrand des Schädeldaches bildet die rechte untere Bildecke = 2. Hier heben sich bei 1 und oberhalb der Bildmitte Haarbüschelabdrücke deutlich ab. Unterhalb derselben bei 3 gegen das Schädeldach zu sind die nadelstichartigen, dicht gestellten Haarfollikeln gut zu sehen. Döderlein phot.

Tafel VI.

Fig. 1. *Nyctinomus gracilis*, ein rezente, vergleichshalber in ca. $4\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung abgebildete Fledermaus mit teilweise abgefaultem Haarkleid. Die freie Hautoberfläche derselben zeigt dicht gestellte Grübchen, die Haarfollikeln, in denen ursprünglich die Haare saßen. Die Grübchen stehen etwas dichter wie bei dem *Rhamphorhynchus*, aber *Nyctinomus gracilis* ist eine kleine, mit sehr zarten Härchen bedeckte Chiroptere. Döderlein phot.

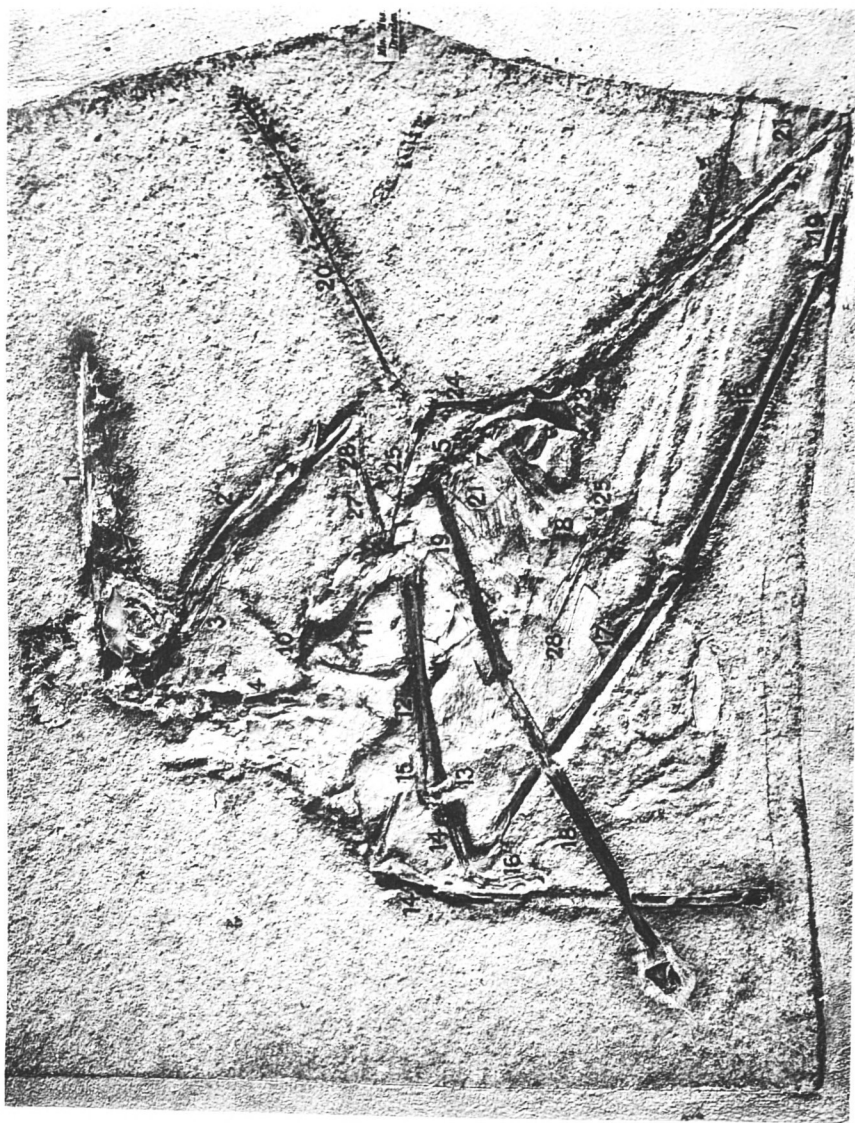
Fig. 2. Dasselbe wie auf Tafel IV. Abdruck der Weichteile dorsal der Halswirbelsäule in ca. $4\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung. I Halswirbel, zwischen Gesteinspartien II sind besonders bei III und auch bei IV (hier nicht so scharf) die punktartigen, dicht gestellten Haarfollikeln gut zu sehen. Döderlein phot.

Tafel VII.

Fig. 1. Dasselbe Individuum wie auf Tafel IV. Ein Stück der von Rippen R gekreuzten Flughaut in ca. 4 facher Vergrößerung. Das Bild zeigt in Gestalt von Längsstreifen die in die Flughaut zu ihrer Stütze eingebetteten starren, elastischen Fasern. Döderlein phot.

Fig. 2. *Rhamphorhynchus longicaudus* H. v. M. Plattenkalk des ob. Malm von Eichstädt (Nr. 1889 XI. 1. der Münchner Sammlung in ca. $3\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung.

Das Bild zeigt das Becken in Seitenlage, die Grenzen zwischen den 3 Elementen im Acetabulum A, und die Incisur J zwischen Pubis und Ischium. Vergleiche Textfigur 1! Döderlein phot.



Lichtdruck: J. B. Obernetter, München.

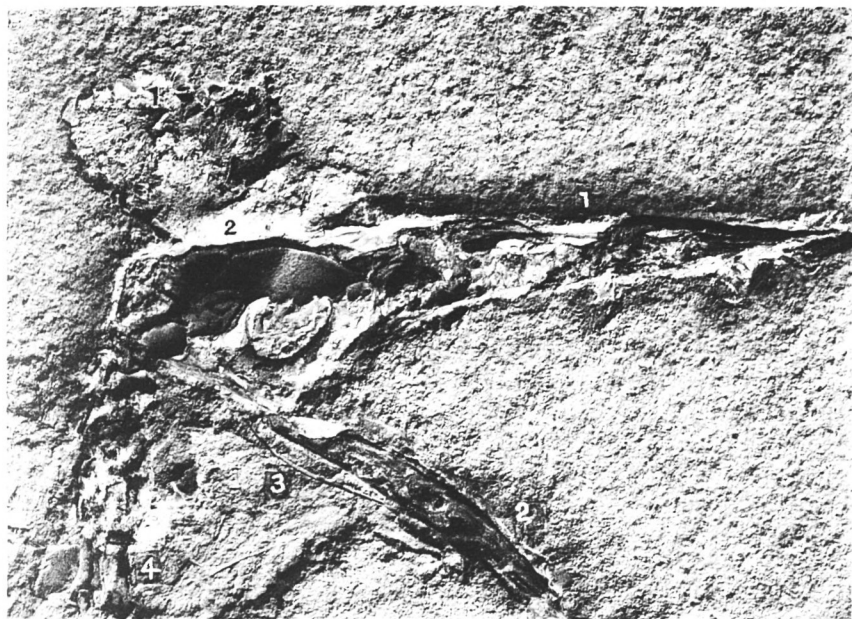


Fig. 1.

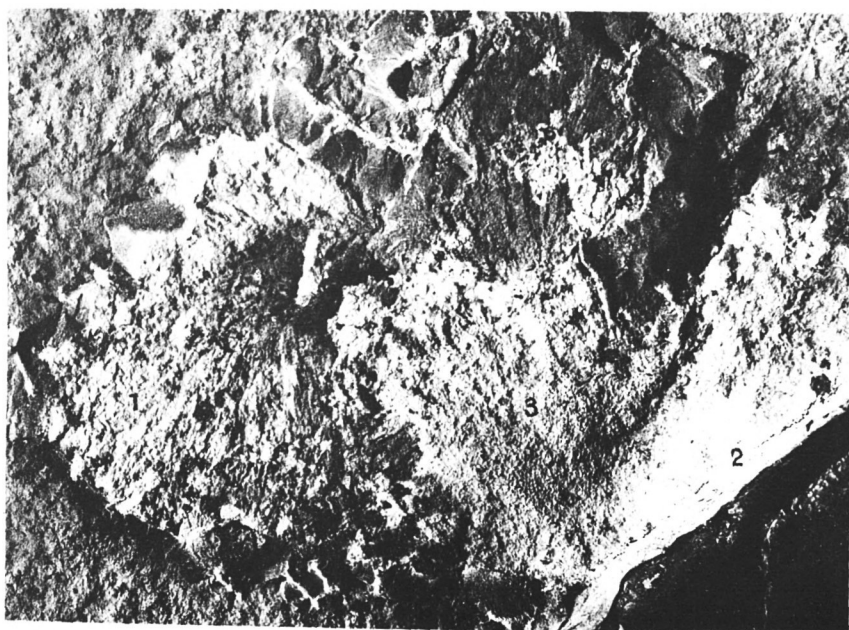


Fig. 2.

Lichtdruck: J.B.Obernetter, München.



Fig. 1.

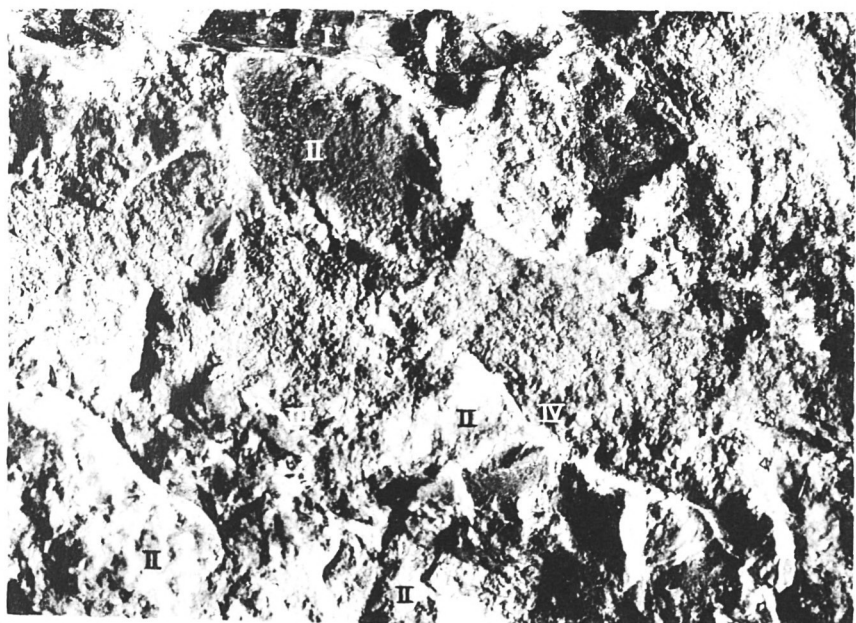


Fig. 2.

Lichtdruck: J.B. Obernetter, München.



Fig. 1.

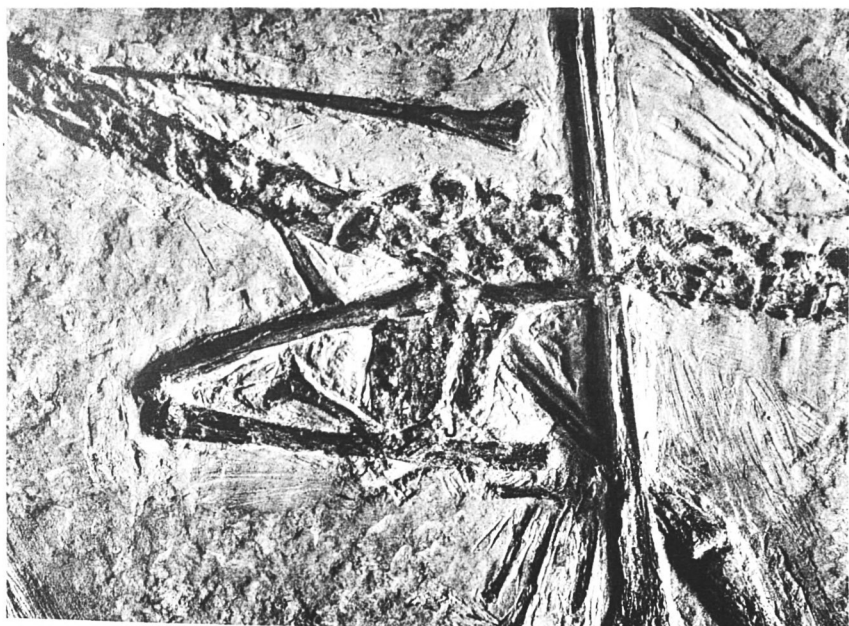


Fig. 2.

Lichtdruck: J. B. Obernetter, München.