

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 62 (1969)
Heft: 2

Artikel: Ctenosauriscus koeneni (v. Huene), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien
Autor: Krebs, Bernard
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-163720>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ctenosauriscus koeneni (v. HUENE), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien

Von BERNARD KREBS, Berlin¹⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Ctenosauriscus [pro *Ctenosaurus* praeocc.] *koeneni* (v. HUENE) aus dem oberen Mittel-Buntsandstein des Bremketals bei Göttingen wurde wegen seiner extrem hohen Dornfortsätze bisher als Pelycosaurier betrachtet. Eine neue Untersuchung zeigt, dass *Ctenosauriscus* ein Archosaurier ist. Er wird nach einer Diskussion der triadischen Archosaurier und insbesondere der Pseudosuchia mit Vorbehalt zu den letzteren gestellt. Nahe verwandt mit *Ctenosauriscus* ist *Hypselorhachis mirabilis* aus der Manda Formation (Anis) von Tanganyika. Eine Zusammenstellung der Reptil-Funde aus dem germanischen Buntsandstein weist weitere Parallelen mit Faunen-Elementen der Mittleren Trias auf, was die Vermutung aufkommen lässt, dass der obere Mittel-Buntsandstein und der Obere Buntsandstein der anisischen Stufe angehören.

SUMMARY

Ctenosauriscus [pro *Ctenosaurus* praeocc.] *koeneni* (v. HUENE) from the upper part of the Middle Buntsandstein of the Bremke valley near Göttingen was hitherto regarded as a Pelycosaurian because of his extremely elongated neural spines. A new examination demonstrate that *Ctenosauriscus* is an Archosaurian. After a discussion of the Triassic Archosaurians and specially of the Pseudosuchians, *Ctenosauriscus* is referred to the later group. *Ctenosauriscus* is closely related to *Hypselorhachis mirabilis* from the Manda Formation (Anisian) of Tanganyika. A list of the reptiles from the Buntsandstein of the German basin shows further parallels to faunal elements of the Middle Triassic. This lets expect that the upper part of the Middle Buntsandstein and the Upper Buntsandstein are correlated with the Anisian.

RÉSUMÉ

Ctenosauriscus [pro *Ctenosaurus* praeocc.] *koeneni* (v. HUENE) provenant de la partie supérieure du Buntsandstein moyen de la vallée de Bremke près de Göttingen était considéré jusqu'à présent comme un Pelycosaurien à cause de ses apophyses épineuses extrêmement surélevées. La présente étude montre que *Ctenosauriscus* est en fait un Archosaurien. Après une discussion des Archosauriens triassiques et en particulier des Pseudosuchiens, *Ctenosauriscus* est placé sous réserves parmi ces derniers. *Ctenosauriscus* est étroitement apparenté à *Hypselorhachis mirabilis* de la formation de Manda (Anisien) du Tanganyika. Une liste des Reptiles découverts dans le Buntsandstein du bassin germanique présente d'autres parallèles avec des éléments de la faune du Trias moyen, ce qui laisse supposer que la partie supérieure du Buntsandstein moyen et le Buntsandstein supérieur font partie de l'Anisien.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Dr. Bernard Krebs, Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität, 1 Berlin 33, Schwendenerstrasse 8

Einleitung

Die Bestimmung eines kürzlich in den Chirotherien-Schichten von Krebeck bei Göttingen entdeckten, isolierten Reptilzahnes war Anlass zu einer kritischen Durchsicht der bisherigen Reptilfunde aus dem Buntsandstein des germanischen Beckens. Die meisten dieser Formen wurden schon vor langer Zeit beschrieben und bedürfen einer Revision. Besonders der merkwürdige, durch seine extrem hohen Dornfortsätze auffallende *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) reizte zu einer neuen Untersuchung.

Der vorliegende Aufsatz sei in Dankbarkeit und Verehrung meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. E. KUHN-SCHNYDER, zum 65. Geburtstag gewidmet.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. W. G. KÜHNE (Berlin) für fruchtbare Diskussionen bestens danken sowie Herrn Prof. Dr. O. H. WALLISER (Göttingen) für die Erlaubnis, das Originalmaterial von *Ctenosauriscus* zu untersuchen und Herrn Dr. S. RITZKOWSKI für sein Entgegenkommen bei meinem Besuch in Göttingen, Herrn Dr. J. A. CHARIG (London), der mir Einblick in neues Material aus der Manda Formation von Tanganyika gewährte, und schliesslich den Herren Dr. F. KRÄMER und Dr. H. KUNZ (Karlsruhe) für die Überlassung des Reptilzahnes, der den Anstoss zu dieser Arbeit gab.

Beschreibung

1871 wurden im oberen Mittel-Buntsandstein des Bremketales bei Göttingen in einem Steinbruch Reste eines Wirbeltier-Skelettes geborgen. F. v. HUENE veröffentlichte den Fund im Jahre 1902 unter dem Namen *Ctenosaurus koeneni* und beschrieb ihn 1914 ausführlicher. Da der Name *Ctenosaurus* durch die rezente Eidechsen-Gattung *Ctenosaurus* FITZINGER 1843 präokkupiert war, wurde er 1964 von O. KUHN in *Ctenosauriscus* umgewandelt. Das Stück befindet sich in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Göttingen unter der Nummer 419-1.

Die Knochenreste liegen auf zwei Sandsteinplatten und deren beiden Gegenplatten. F. v. HUENE vermutete anfänglich, dass es sich um zwei Individuen handle, doch eine unter O. ABEL in den dreissiger Jahren durchgeführte Präparation zeigte, dass nur ein einziges vorliegt (Fig. 1 a und 3 b in F. v. HUENE 1914b stellen die beiden Teile der Platte dar, Fig. 1 b und 3 a jene der Gegenplatte). Eine weitergehende Präparation würde grosse Schwierigkeiten bieten, da das Gestein hart und die Knochen-substanz sehr mürbe ist und sich der Sandstein auch nicht durch organische Säuren weglösen lässt. Bei der Aufspaltung des Gesteins wurden die Knochen so aufgerissen, dass nahezu ein Sagittalschnitt entstand. An einigen Stellen, wo Skelettelemente über die Plattenebene vorstehen, ist zu erkennen, dass die Knochen körperlich erhalten sind und durch den Druck nur wenig verformt wurden.

Der Fund besteht lediglich aus einer grossen Partie der Wirbelsäule. Offenbar war das Skelett als Ganzes im Gestein überliefert, doch wurde nur ein Teil von den Steinbrucharbeitern erkannt und geborgen, während Schädel, Schultergürtel, Becken und Extremitäten verloren gingen.

Im Bereich des Halses (Fig. 1) ist die ursprüngliche Anordnung der Wirbel etwas gestört. Der vorderste Abschnitt der Wirbelsäule mit den ersten drei erhaltenen Halswirbeln ist in bezug auf die übrige Wirbelsäule schräg nach hinten-oben gerichtet.



Fig. 1. *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE), Halsregion. Oberer Mittel-Buntsandstein, Bremketal bei Göttingen. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Göttingen, Nr. 419-1. 1/4 nat. Gr.

Dies spricht für eine Leichenstellung mit zurückgebogenem Hals. Ventral davon liegen drei gestreckte Knochenfragmente, die wohl als Dornfortsätze von senkrecht zur Plattenebene eingebetteten Wirbeln zu deuten sind, deren Körper sich nicht mehr auf der Platte befinden. Die in sich gestauchten Dornfortsätze würden also in cranialer oder caudaler Sicht erscheinen, und die beim ersten und dritten zu beobachtende Rinne wäre der Ansatz des Ligamentum interspinale. Daran schliesst ein länglich-flächiges Knochenstück, das wahrscheinlich das Dorsalende des Dornfortsatzes eines weiteren Wirbels darstellt.

Bis zum Bruch in der Platte folgen 13 Wirbel in mehr oder weniger ursprünglichem Verband (Taf. 1). Von den beiden letzten Wirbeln sind nur die Enden der Dornfortsätze zu sehen. Diese wurden zu O. ABELS Zeiten bei der neuen Montierung des Stückes durch Gipsnachbildungen mit den ersten zwei Wirbelkörpern des hinteren Plattenteils verbunden. Die ersten vollständigen Dornfortsätze des hinteren Teils der Platte sind jedoch deutlich niedriger als die letzten des vorderen Plattenteils. Da es unwahrscheinlich ist, dass in der Höhe der Dornfortsätze eine sprunghafte Veränderung auftritt, muss angenommen werden, dass die beiden Platten nicht genau zusammenpassen. Zeichnerisch wurden sie soweit auseinandergezogen, bis die Enden der Dornfortsätze eine gleichmässige Kurve bilden (Fig. 2). Dabei zeigt sich, dass zwischen

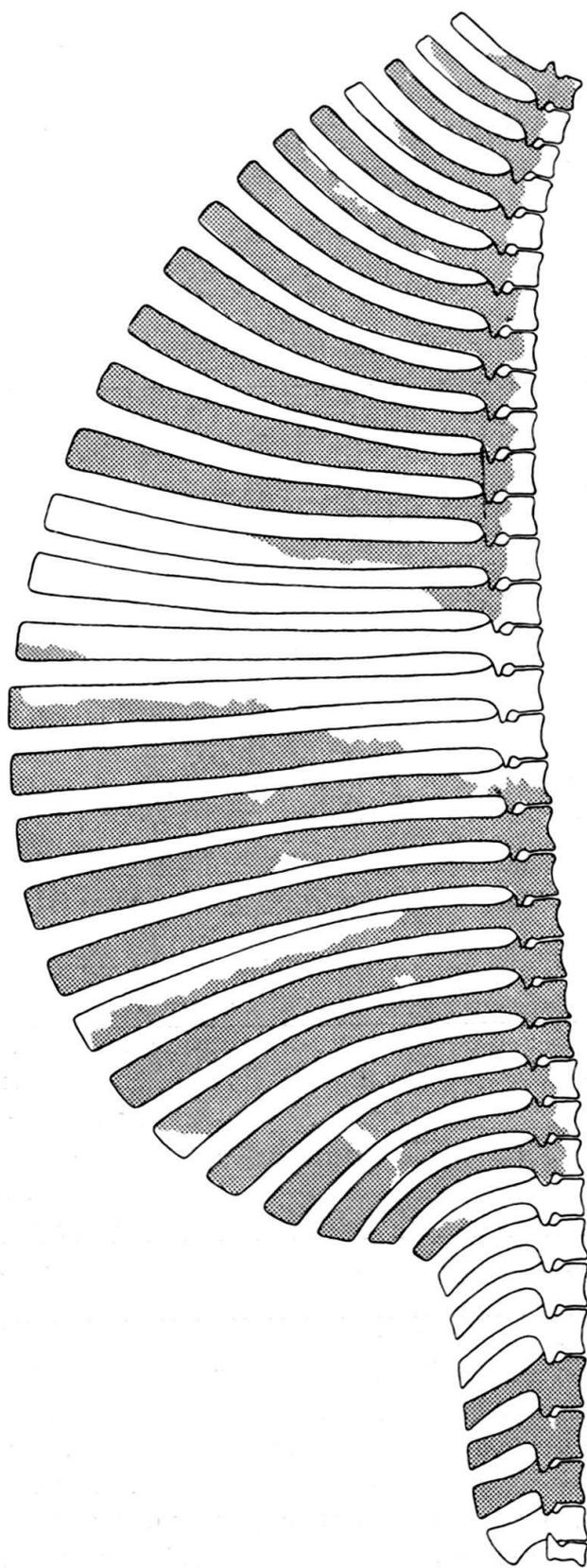


Fig. 2. *Ctenosaurus koeneni* (v. HUENE), Rekonstruktion der Wirbelsäule. Die gerasterten Partien sind durch den Fund aus dem oberen Mittel-Buntsandstein des Bremketal bei Göttingen belegt. Es ist anzunehmen, dass sich das Becken etwa beim 26. und 27. Wirbel befand. 1/10 nat. Gr.

den Plattenteilen, schräg zur Achse der Dornfortsätze, eine Lücke verläuft, die etwa der Länge von zwei Wirbeln entspricht. Die untere Partie der Dornfortsätze sowie die Wirbelkörper des 12. und 13. Wirbels der im Verband erhaltenen Folge und die Dornfortsätze der beiden ersten Wirbel auf dem hinteren Teil der Platte fehlen. Auf dem letzteren liegen 14 Wirbel, so dass die zusammenhängende Reihe insgesamt 27 Wirbel umfasst. Auf der enger begrenzten Gegenplatte ist diese Reihe nur vom 4. bis 25. Wirbel vorhanden (Taf. 2).

Der erste überlieferte Wirbel ist weder Atlas noch Epistropheus, sondern im besten Fall der dritte Halswirbel. Wird angenommen, dass *Ctenosauriscus* die für Reptilien normale Zahl von ungefähr 25 Praesacralwirbeln besass, so muss sich das Becken etwa auf der Höhe des 15. und 16. Wirbels der zusammenhängenden Reihe befunden haben. Die letzten neun Wirbel der Platte wären dann Schwanzwirbel.

Die Körper der drei ersten Wirbel sind plastisch erhalten, jene der folgenden Wirbel zum Teil sehr fragmentär und immer aufgerissen. Die spulenförmigen, amphicoelen Wirbelkörper sind länger als hoch. Die ursprünglich wohl runden, durch die Sedimentsackung oval gedrückten Endflächen senken sich muldenförmig ein. Die scharfen Ränder der Endflächen liegen jeweils in einer Ebene, sie stehen untereinander parallel und senkrecht zur Längsachse des Wirbelkörpers.

Der Neuralbogen ist fest mit dem Wirbelkörper verschmolzen, es kann keine Fuge oder Naht beobachtet werden. Die craniale Incisura vertebralis ist nur wenig, die caudale halbkreisförmig eingeschnitten. Die kräftigen Prae- und Postzygapophysen ragen bei den Rumpfwirbeln über die Enden des Wirbelkörpers vor; bei den Halswirbeln reichen die Postzygapophysen nur bis zum Hinterende des Wirbels. Bei den Hals- und vorderen Rumpfwirbeln sind die Gelenkflächen der Postzygapophysen etwas nach aussen, jene der Praezygapophysen entsprechend nach innen gerichtet. (Die leicht konkave Gelenkfläche ist bei der rechten Postzygapophyse des zweiten und dritten Halswirbels sowie bei der linken Postzygapophyse des ersten, zweiten, dritten und fünften Wirbels der zusammenhängenden Reihe zu erkennen.) Weiter hinten scheinen die Gelenkflächen der Zygapophysen horizontal zu liegen.

Das auffallendste Merkmal von *Ctenosauriscus* sind die extrem hohen Dornfortsätze. Schon beim ersten erhaltenen Halswirbel ist der Dornfortsatz doppelt so hoch wie der Wirbelkörper. Die Höhe der Dornfortsätze nimmt nach hinten von Wirbel zu Wirbel rasch zu; beim zehnten Wirbel der zusammenhängenden Reihe erreicht der Dornfortsatz fast die achtzehnfache Höhe des Wirbelkörpers. Dann werden die Dornfortsätze wieder allmählich niedriger. Beim letzten überlieferten Wirbel ist der Dornfortsatz immer noch ungefähr sechsmal höher als der Wirbelkörper. Die Dornfortsätze der vorderen Wirbel neigen sich cranialwärts. Die ersten zwei sind gerade, beim dritten ist eine Biegung angedeutet. Der Dornfortsatz des ersten Wirbels der zusammenhängenden Reihe krümmt sich stark nach vorn. Die folgenden Dornfortsätze richten sich allmählich auf bis zu den höchsten (10. bis 12. Wirbel der zusammenhängenden Reihe), die annähernd senkrecht stehen. Nach der Kulmination biegen sich die Dornfortsätze nach hinten. Die Dornfortsätze sitzen auf dem hinteren Teil der Wirbel; ihr Hinterrand beginnt in der Fortsetzung der caudalen Endfläche des Wirbelkörpers. In seitlicher Sicht «verbreitern» sich die Dornfortsätze wenig doch gleichmässig nach oben. Sie haben ihre «schmalste» Stelle ventral, die «breiteste» am dorsalen Ende. Dort wird der Dornfortsatz durch eine Gerade begrenzt, die seinen Vor-

der- und Hinterrand je in einem rechten Winkel trifft. Die Dornfortsätze sind von ihrer Basis an seitlich abgeflacht; sie sind dünn, blattartig. Sie haben eine glatte Oberfläche. Beim dritten Halswirbel ist zu erkennen, dass der Hinterrand des Dornfortsatzes eine Rinne für das Ligamentum interspinale aufweist, die sich nach unten vertieft und zwischen den Postzygapophysen endet.

Über die Beschaffenheit der Querfortsätze und Rippen-Gelenkflächen lässt sich bei der Erhaltungsform dieses Fundes wenig aussagen. Lediglich beim zweiten Halswirbel ist ein Rest der Diapophyse zu beobachten, der vom vorderen Teil des Neuralbogens ausgehend nach vorn-unten weist. Eine deutlich zweiköpfige Rumpfrippe befindet sich ventral des dritten bis siebten Wirbels der zusammenhängenden Reihe. Capitulum und Tuberculum der Rippe sind jedoch nicht durch eine Gabelung getrennt, sondern das Tuberculum ist als Stufe am verbreiterten proximalen Teil der Rippe ausgebildet und hat wie das Capitulum eine Gelenkfläche, die senkrecht zur Längsachse der Rippe steht. Dementsprechend müssen bei den Rumpfwirbeln die beiden Gelenkstellen für die Rippen nahe beieinander auf dem Querfortsatz liegen, die für das Tuberculum am Ende, jene für das Capitulum etwas zurückgesetzt an seinem Vorderrand. Weitere leicht gebogene Rippenfragmente sind fast in situ bei den Wirbeln der vorderen Gegenplatte und ein isoliertes Rippenstück auf der Platte unter den beiden ersten Halswirbeln zu sehen. Die Knochenreste am vorderen und unteren Bruchrand der Platte lassen sich nicht deuten.

Systematische Stellung

Da Schädel, Gürtel und Gliedmassen von *Ctenosauriscus koeneni* fehlen, ist seine systematische Stellung nicht offenkundig. Als 1902 F. v. HUENE das Stück beschrieb, waren unter den Wirbeltieren nur gewisse Pelycosaurier mit solch überhöhten Dornfortsätzen bekannt, wie *Edaphosaurus* oder *Dimetrodon*. Es war also damals naheliegend, *Ctenosauriscus* als einen Pelycosaurier zu betrachten. Die Pelycosaurier hatten jedoch ihre Blütezeit im Unteren Perm, einige Formen stammen noch aus dem Mittleren Perm, Funde aus dem Oberen Perm und der Trias fehlen – bis auf *Ctenosauriscus*. Dieser müsste somit ein sehr später Überlebender der Pelycosaurier sein, in der Tierwelt der Trias ein «lebendes Fossil». Allein aus stratigraphischen Gründen wurden schon früh Zweifel an der Pelycosaurier-Natur von *Ctenosauriscus* geäußert (E. C. CASE 1907).

Ist nun *Ctenosauriscus* wirklich ein Pelycosaurier? Bei der Wirbelsäule eines Pelycosauriers sind auf der ganzen Länge Intercentren ausgebildet, die wie Keile ventral zwischen den Wirbelkörpern stecken. Die Endflächen der Wirbel sind deshalb in ihrem unteren Teil gegen die Wirbelmitte abgeschrägt. Die Wirbelkörper werden von einem Notochordal-Kanal durchbohrt, zu welchem sich die beiden Endflächen trichterartig einsenken. Die Ränder der Endflächen sind wulstig aufgeworfen. Bei den Pelycosauriern mit überhöhten Dornfortsätzen sind diese stabförmig, im Querschnitt gerundet bis quadratisch.

All die erwähnten Pelycosaurier-Merkmale fehlen bei *Ctenosauriscus*. Es liegen keine Intercentren vor. Selbst wenn diese weggeschwemmt worden wären – was für den im Verband erhaltenen Teil der Wirbelsäule nicht anzunehmen ist – müssten die Endflächen der Wirbelkörper abgeschrägt sein. Die Endflächen sind nicht trichter-

Masse in mm

	Grösste Länge des Wirbelkörpers	Grösste Höhe des Wirbelkörpers	Höhe des Dornfortsatzes über dem Boden des Neuralkanals, senkrecht zu diesem gemessen	Kleinste «Breite» des Dornfortsatzes, cranio-caudal gemessen	«Breite» des Dornfortsatzes am dorsalen Ende, cranio-caudal gemessen
--	---------------------------------	--------------------------------	---	--	--

erhaltene Halswirbel

1	51	36	95	22	37
2	51	42	100	18	29
3	50	50	115	17	—

Wirbel der zusammenhängenden Reihe

1	—	—	205	19	30
2	—	—	280	20	42
3	—	—	330	23	43
4	—	—	380	—	47
5	44	36	430	26	50
6	45	37	480	26	50
7	47	34	510	27	50
8	47	36	545	27	48
9	42	32	570	29	50
10	—	33	575	28	47
14	—	—	—	23	—
15	—	—	—	21	—
16	—	—	490	21	40
17	—	—	460	22	41
18	—	—	420	28	38
19	—	—	400	26	35
20	—	—	360	25	33
21	—	—	310	24	30
22	—	—	270	23	28
23	—	—	245	19	24
24	—	—	—	18	—
25	—	—	175	17	20
26	—	—	150	18	22
27	—	—	—	16	—

förmig, und ein Notochordal-Kanal ist auch bei den sagittal aufgerissenen Wirbeln nicht zu sehen. Die Begrenzung der Endflächen ist scharf. Die Dornfortsätze sind ausgesprochen seitlich abgeflacht. *Ctenosauriscus* kann also aus osteologischen Gründen kein Pelycosaurier sein.

1939 nahm O. ABEL an, *Ctenosauriscus* gehöre in die Nähe der Amphibiengattung *Platyhystrix*. Diese Form aus dem Unteren Perm von Texas, deren Wirbel ebenfalls überhöhte Dornfortsätze aufweisen, wurde von E. C. CASE 1910 als ein *Ctenosaurus* v. HUENE nahestehender Pelycosaurier unter dem Namen *Ctenosaurus rugosus* beschrieben. Seine Dornfortsätze sind wie jene von *Ctenosauriscus koeneni* seitlich abgeflacht, jedoch nicht glatt, sondern von zahlreichen Pusteln besetzt. S. W. WILLISTON trennte 1911 diese Wirbel von *Ctenosaurus* und errichtete dafür die Gattung *Platyhystrix*. 1916 erkannte er, dass es sich um einen rhachitomen Labyrinthodonten handelt. Mit der Zuordnung von *Ctenosauriscus* zu diesem Kreis permischer Amphibien durch O. ABEL war freilich die stratigraphische Unstimmigkeit nicht behoben. F. v. HUENE veröffentlichte 1942b eine Erwiderung auf O. ABELS Deutung, in welcher er beweist, dass *Ctenosauriscus* kein Labyrinthodontier ist. In der Tat sind rhachitome Wirbel ganz anders gebaut als jene von *Ctenosauriscus*. Sie bestehen aus einem grossen, keilförmigen Intercentrum, paarigen Centra und einem mehr oder weniger locker darauf sitzenden Neuralbogen. Auch die übrigen Wirbeltypen der Labyrinthodontier, insbesondere die stereospondylen Wirbel der Formen aus der Trias, lassen keinerlei Übereinstimmungen mit jenen von *Ctenosauriscus* erkennen. Dieser ist sicher ein Reptil.

Es stellt sich die Frage, zu welcher Gruppe triadischer Reptilien *Ctenosauriscus* gehört. Die Therapsiden, deren Wirbel jenen der Pelycosaurier recht ähnlich sind, müssen wie diese ausgeschlossen werden. Die kleinen Procolophoniden mit ihrem sehr primitiven Wirbelbau kommen nicht in Betracht. Die Rhynchocephalen, die einköpfige Rippen und auf der ganzen Länge der Wirbelsäule Intercentren besitzen, sowie die Squamaten, deren Halswirbel Intercentren oder Hypapophysen aufweisen, zeigen somit auch andere Verhältnisse. Schwimmende Formen wie Nothosaurier, Placodontier oder gar Ichthyosaurier brauchen nicht in Erwägung gezogen zu werden.

Es bleibt die Gruppe der Archosaurier. Nur bei einem Vertreter der Archosaurier können folgende, bei *Ctenosauriscus* beobachtete Merkmale zusammen auftreten: In der Wirbelsäule sind weder Intercentren noch Hypapophysen ausgebildet. Die leicht amphicoelen Wirbelkörper werden nicht von einem Notochordal-Kanal durchbohrt, sie sind etwas länger als hoch und fest mit dem Neuralbogen verwachsen. Der nicht «aufgedunsen» erscheinende Neuralbogen trägt ausser den Zygapophysen keine zusätzlichen Gelenkvorrichtungen. Die cranio-caudal gemessen langen Dornfortsätze sind seitlich abgeflacht. Es sind zwei getrennte Gelenkflächen für die Rippen vorhanden, die bei den Rumpfwirbeln beide auf dem Querfortsatz liegen. Damit drängt sich der Schluss auf, dass *Ctenosauriscus koeneni* ein Archosaurier ist.

Durch diese Deutung wird ein weiterer Unterschied zwischen *Ctenosauriscus* und den Pelycosauriern verständlich. Bei Pelycosauriern mit überhöhten Dornfortsätzen sind diese auf den Rumpf beschränkt, die Sacralwirbel und die Wirbel des kurzen Schwanzes haben nahezu normale Dornfortsätze. Der Schwerpunkt der Tiere lag ungefähr in der Mitte zwischen Schultergürtel und Becken, Vorder- und Hinterextremitäten waren gleich stark belastet. Bei den Archosauriern dagegen, ob quadriped oder

biped, lastet der grössere Teil des Gewichts auf den hinteren Gliedmassen, die den Hauptanteil des Antriebs leisten. Der Schwerpunkt befindet sich hier in der Nähe des Beckens, der lange Schwanz bildet ein Gegengewicht zum Rumpf. So erklärt sich, dass die Dornfortsätze in der Sacralregion von *Ctenosauriscus* noch sehr hoch sind und im Schwanz nur allmählich niedriger werden.

Wie bei den Pelycosauriern waren auch bei *Ctenosauriscus* die hohen Dornfortsätze durch Ligamente verbunden – was durch die mediane Rinne an den Schmalseiten der Dornfortsätze bewiesen wird – und bildeten zusammen ein sogenanntes Segel. Über dessen Funktion liefert das vorliegende Stück kaum Anhaltspunkte. Vielleicht diente es dem Wärmeaustausch oder, wie der Rückenamm der Basilisken, zum «Imponieren».

Unter den Archosauriern sind bereits verschiedene Formen bekannt, die extrem hohe Dornfortsätze aufweisen, wie *Spinosaurus aegyptiacus*, ein Carnosaurier aus der Oberen Kreide von Ägypten, und *Spinosuchus caseanus*, ein Coelurosaurier aus der Oberen Trias von Texas. Die Wirbel von *Spinosaurus* sind opisthocoel und haben Dornfortsätze, die jenen von *Ctenosauriscus* sehr ähnlich, im Gegensatz zu diesen aber an ihrer Basis scheibenartig ausgeweitet sind (E. STROMER 1915). Die hohlen Wirbelkörper von *Spinosuchus* tragen relativ hohe Dornfortsätze, die sich erst an ihrem dorsalen Ende «verbreitern» (F. v. HUENE 1932a).

1963 wurde von einer englischen Expedition in der Manda Formation (Mittlere Trias) von Tanganyika ein isolierter Archosaurier-Wirbel gefunden, der ebenfalls durch einen sehr hohen Dornfortsatz auffällt (J. ATTRIDGE & al. 1964). Dieser körperlich erhaltene Wirbel, *Hypselorhachis mirabilis* CHARIG (in R. M. APPLEBY & al. 1967), der noch nicht ausführlich beschrieben wurde, den ich jedoch im British Museum (Natural History) untersuchen durfte, steht *Ctenosauriscus* zeitlich nahe und stimmt mit dessen Rumpfwirbeln weitgehend überein. Es ist anzunehmen, dass die beiden Formen eng verwandt sind. Dagegen können *Ctenosauriscus* oder *Hypselorhachis* schwerlich die Ahnen von *Spinosuchus* oder gar *Spinosaurus* sein, da in diesem Fall Archosaurier mit hohen Dornfortsätzen in einer Parallelentwicklung die charakteristischen Merkmale der Coelurosaurier beziehungsweise der Carnosaurier erworben haben müssten. Viel eher dürfte die Ausbildung von überhöhten Dornfortsätzen zum «morphologischen Potential» der Archosaurier gehören und mehrfach unabhängig voneinander realisiert worden sein.

Zu ermitteln ist dann die systematische Stellung von *Ctenosauriscus* innerhalb der Archosaurier. Aus der Trias kennt man an Archosauriern einerseits frühe Vertreter von Gruppen, die sich erst im Jura oder noch später entfaltet haben; es sind dies die ersten Saurischia, Ornithischia und Crocodilia. Ihnen gegenüber stehen die Thecodontia, ein eigentlich überflüssiger Sammelbegriff für sehr unterschiedliche Gruppen, die abgesehen von primitiven Archosaurier-Merkmalen als einziges gemeinsam haben, dass sie auf die Trias beschränkt sind. Als Thecodontia werden vereinigt: Die Proterosuchia (Chasmatosauridae und Erythrosuchidae), in vielen Hinsichten archaisch, in einigen einseitig spezialisiert, die eher Überlebende von Archosaurier-Vorfahren als selbst Ahnen späterer Archosaurier sind; die sehr einheitlichen und scharf abgrenzbaren Phytosauria und schliesslich die im einzelnen recht vielfältigen Formenkreise der Pseudosuchia.

Ctenosauriscus zeigt in den erhaltenen Teilen seines Skelettes keine Anklänge an die beiden Dinosaurier-Ordnungen Saurischia und Ornithischia, deren Wirbel platycoel bis opisthocel sind. Die Crocodilier und Phytosaurier waren offenbar schon früh an eine amphibische Lebensweise angepasst, mit welcher der Besitz von extrem hohen Dornfortsätzen schwerlich vereinbar ist. Die Proterosuchier weisen in ihrer Halswirbelsäule noch Intercentren auf, die bei *Ctenosauriscus* fehlen. Um zu prüfen, ob *Ctenosauriscus* zu den Pseudosuchiern gehört, soll diese Gruppe vorerst näher betrachtet werden.

Diskussion der Pseudosuchia

Die als Pseudosuchia zusammengefassten Formenkreise stehen nebeneinander, das heisst, sie lassen sich nicht voneinander ableiten, sondern stellen Enden verschiedener Entwicklungslinien dar.

Die Pseudosuchia werden durch die Summe der folgenden Merkmale charakterisiert: Sie haben einen hohen Schädel mit einer kurzen Schnauze, im Gegensatz zu den Phytosauriern und Crocodiliern, mit endständigen äusseren Nasenöffnungen, die bei Phytosauriern nach hinten verlagert sind, und mit gut ausgebildeten Praeorbitalöffnungen, die bei Crocodiliern und Ornithischiern reduziert sind. Sie haben amphicoele Wirbel, im Unterschied zu den beiden Dinosaurier-Ordnungen und den modernen Crocodiliern. Das Coracoid ist rundlich, bei den Crocodiliern dagegen ventral-caudalwärts verlängert; es wird von einem Foramen coracoideum durchbohrt, bei den Phytosauriern zeigt es statt dessen hinten einen tiefen Einschnitt. Das dreistrahliges Becken weist ein geschlossenes Acetabulum auf, bei Crocodiliern und Dinosauriern ist dieses offen; das Pubis ist im Gegensatz zu jenem der Crocodilier an der Bildung des Acetabulums beteiligt. Hand und Fuss sind fünfstrahlig, bei Crocodiliern und Dinosauriern finden im Fuss, bei letzteren auch in der Hand Reduktionen statt. In der Regel ist eine dorsale Panzerung vorhanden, die aus einer oder zwei Reihen paariger Platten besteht.

Die genannten Merkmale sind innerhalb der Erscheinungsvielfalt der Archosaurier – wenn man von den ausgesprochen archaischen Proterosuchia absieht – ursprüngliche, unspezialisierte Züge. Sie liefern keinen genügenden Beweis, dass die Pseudosuchia eine natürliche Gruppe bilden. Ein Merkmal erscheint jedoch fortschrittlich; es ist der Bau des Tarsus (B. KREBS 1963).

Im Tarsus der Pseudosuchier ist der Astragalus solidarisch mit dem Unterschenkel, der Calcaneus, der einen kräftigen Tuber trägt, mit dem Fuss. Die Bewegung zwischen Unterschenkel und Fuss geschieht zwischen Astragalus und Calcaneus. Am Astragalus ist lateral ein Gelenkkopf ausgebildet, der sich in einer entsprechenden Gelenkpfanne des Calcaneus dreht. Jedes Element besitzt einen Fortsatz, der sich über eine Gleitfläche des anderen bewegt. Mit dieser strengen Führung funktioniert das Tarsalgelenk wie ein Scharnier.

Ein solcher Tarsus ist zu kompliziert, um sich mehrmals konvergent entwickelt zu haben. Es ist deshalb unwahrscheinlich, dass er in den verschiedenen Pseudosuchierkreisen unabhängig erworben wurde. Er ist ein Beleg für den gemeinsamen Ursprung aller Träger dieses Merkmals. Die Pseudosuchia stellen somit eine monophyletische Gruppe dar, zu welcher selbstverständlich auch die noch nicht bekannten Ausgangs-

formen gehören. Allerdings haben die Crocodilier einen Tarsus, der in Bau und Funktion jenem der Pseudosuchier entspricht. Sie müssen also auf dieselbe Wurzel zurückgehen, wenn sie sich auch schon früh weiter spezialisierten. Der gemeinsame Besitz eines solchen Tarsus, der unter den Tetrapoden einmalig ist, würde es berechtigen, Pseudosuchier und Crocodilier in einer höheren taxonomischen Einheit zusammenzufassen. Es wäre jedoch erforderlich, nach weiteren übereinstimmenden, fortschrittlichen Merkmalen – besonders im Schädel, der leider bei vielen Formen nicht oder ungenügend bekannt ist – zu suchen. Über den Tarsus der Phytosaurier fehlen bisher genauere Angaben.

Vom Tarsus der Pseudosuchier kann ein Mesotarsal-Gelenk, in welchem die Gelenklinie zwischen Astragalus und Calcaneus einerseits und den distalen Tarsalia andererseits verläuft, nicht abgeleitet werden. Die theropoden Saurischier und die Ornithischier weisen ein eindeutiges Mesotarsal-Gelenk auf und lassen sich deshalb nicht auf Pseudosuchier zurückführen. Das Vorhandensein eines *Tuber calcanei* – in einem Mesotarsal-Gelenk funktionell sinnlos – bei einigen angeblichen Theropoden aus der Trias (wie *Hallopus* oder *Segisaurus*) mag auf eine falsche Einordnung dieser Formen hinweisen. Der Tarsus der sauropoden Saurischier könnte sich nach R. F. EWER (1965) aus dem Tarsus eines Pseudosuchiers durch den Abbau des Calcaneus zu einem «Pseudo-Mesotarsal-Gelenk» reduziert haben. Die Tendenz der Sauropoden, Carpus und Tarsus unvollkommen zu verknöchern, dürfte freilich ebenso eine Erklärung für die relative Kleinheit des Calcaneus sein.

So definiert umfassen die Pseudosuchia folgende Formenkreise, denen der Rang von Familien zukommt:

Euparkeriidae v. HUENE 1920

mit *Euparkeria capensis* BROOM 1913 aus der *Cynognathus*-Zone (Untere Trias) von Süd-Afrika.

Euparkeria ist eine kleine, der Wurzel der Pseudosuchia nahestehende Form, die noch primitive Züge aufweist, wie der Besitz von Postparietalia, von Gaumenzähnen und von Intercentren. R. F. EWER (1965) hat nachgewiesen, dass der Tarsus funktionell jenem der späteren Pseudosuchier entspricht, wenn er auch morphologisch dessen Stand noch nicht ganz erreicht hat. Erst zu Beginn der Mittleren Trias scheint der Tarsus der Pseudosuchier seine volle Ausbildung erlangt zu haben.

Ornithosuchidae v. HUENE 1914a

mit *Ornithosuchus longidens* (HUXLEY 1877) aus den Lossiemouth Beds (Nor) von Schottland, *Saltoposuchus connectens* und *S. longipes* v. HUENE 1921 aus dem Stubensandstein (Nor) von Württemberg und *Hesperosuchus agilis* COLBERT 1952 aus der Chinle Formation (Nor) von Arizona.

Es sind mittelgrosse, leicht gebaute Tiere, die sich auf eine bipede Fortbewegung spezialisiert haben. Diese schon früh durch gute Rekonstruktionsbilder (zum Beispiel F. v. HUENE 1921) bekanntgewordenen Formen bestärkten die Meinung, die wesentlichste Entwicklungstendenz der Archosaurier sei die Bipedie und die vierbeinigen Vertreter wären sekundär wieder quadriped geworden. Dass dem nicht so ist, wird durch die Existenz der Rausuchidae bewiesen.

Die Deutung von *Ornithosuchus* als Carnosaurier durch A. D. WALKER (1964) ist mit dem Vorhandensein eines Pseudosuchier-Tarsus nicht vereinbar. (Der in seiner

Abb. 130 wiedergegebene Calcaneus erscheint in dorso-lateraler Sicht und zeigt den nach oben gebogenen Tuber calcanei, den medialen Gleitfortsatz für den Astragalus sowie die Fläche, über die der laterale Fortsatz des Astragalus glitt. Der Astragalus selbst ist leider nicht erhalten.)

Rauisuchidae v. HUENE 1942a (= Prestosuchidae ROMER 1966)

mit *Stagonosuchus nyassicus* v. HUENE 1938 und *Mandasuchus tanyauchen* CHARIG (in R. M. APPLEBY & al. 1967) aus der Manda Formation (Anis) von Tanganyika, *Ticinosuchus ferox* KREBS 1965 aus dem Grenzbitumenhorizont (Anis) des Monte San Giorgio (Schweiz); *Prestosuchus chiniquensis* und *P. loricatus*, *Procerosuchus celer*, *Rauisuchus tiradentes*, alle v. HUENE 1942a aus der Santa Maria Formation (Ladin) von Süd-Brasilien; *Saurosuchus galilei* REIG 1959 aus der Ischigualasto Formation (Carn) von Argentinien.

Die Rauisuchidae sind grosswüchsige Pseudosuchier, die ein quadrupedes Schreiten mit vom Boden abgehobenem Körper auf parallel zur Rumpfachse pendelnden Gliedmassen vervollkommen haben. Ihre Vorderextremitäten sind in bezug auf die Hinterextremitäten relativ lang und vor allem ist der Unterarm gleich lang oder länger als der Oberarm. Es besteht kein Grund anzunehmen, diese schon in der Mittleren Trias hochentwickelte Quadrupedie sei über den Umweg eines bipeden Stadiums erreicht worden.

Die Vertreter der Gattung *Ticinosuchus* waren Erzeuger von Fährten, die der Art *Chirotherium barthi* entsprechen (B. KREBS 1965, 1966). F. PEABODY (1948) hat nachgewiesen, dass zwischen Fährten- und Skelett-Taxa eine Verschiebung besteht. Demnach ist die «large manus group» der Chirotherien-Fährten, zu der *Chirotherium barthi* gehört und die eigentlich den Rang einer Gattung hätte, mit der Familie Rauisuchidae in Verbindung zu bringen. (Zum Alter der Chirotherien-Fährten siehe S. 712).

Die Typus-Gattung der Rauisuchidae, *Rauisuchus*, ist nur unvollständig bekannt, sie wurde von B. HUGHES (1963) mit Vorbehalt zu den Erythrosuchidae gestellt. A. S. ROMER (1966) hat daraufhin die Gattung *Prestosuchus* als neuen Typus für den hier besprochenen Formenkreis gewählt. Da jedoch die Wirbel, Scapula und Coracoid, Ilium und Pubis sowie die Panzerung von *Rauisuchus* mit den entsprechenden Skeletteilen der übrigen Mitglieder dieses Kreises gut übereinstimmen und sich zugleich von jenen der Erythrosuchidae unterscheiden, erscheint ein solches Vorgehen nicht gerechtfertigt.

Stagonolepididae LYDEKKER 1887

mit zahlreichen Gattungen (*Aetosaurus*, *Aetosauroides*, *Argentinosuchus*, *Desmotosuchus*, *Stagonolepis*, *Stegomus*, *Typhothorax*) aus der Oberen Trias von Europa, Nord- und Südamerika (A. D. WALKER 1961).

Dabei handelt es sich um relativ grosse, schwer gepanzerte, quadrupede Tiere. In den erwähnten Merkmalen und insbesondere im Bau des Tarsus weichen sie nicht von den übrigen Pseudosuchiern ab, so dass die Errichtung einer eigenen Unterordnung wohl nicht erforderlich ist.

Zwei weitere Familien, die zu den Pseudosuchiern gerechnet werden, sind:

Scleromochlidae v. HUENE 1914a

mit *Scleromochlus taylori* WOODWARD 1907 aus den Lossiemouth Beds (Nor) von Schottland und

Teleocrateridae CHARIG

mit *Teleocrater rhadinus* CHARIG (in APPLEBY & al. 1967) aus der Manda Formation von Tanganyika.

Die schottische Form wird zurzeit von A. D. WALKER neu bearbeitet, und die ausführliche Beschreibung von *Teleocrater* wird von A. J. CHARIG vorbereitet. Erst nach dem Erscheinen dieser Werke wird es sich erweisen, ob die beiden Familien wirklich zu den Pseudosuchia gehören.

Andere zu den Pseudosuchia gestellte Funde sind noch nicht genügend bekannt, um sicher beurteilt zu werden.

Schliesslich ist zu erwähnen, dass eine Reihe von Archosauriern, wie zum Beispiel *Sphenosuchus*, die meist bei den Pseudosuchiern aufgeführt werden, im Übergangsfeld zwischen Pseudosuchia und Crocodilia liegen, was bei der oben postulierten, nahen Verwandtschaft beider Gruppen zu erwarten ist.

Was die systematische Stellung von *Ctenosauriscus* betrifft, so sind leider in den vorliegenden Teilen seines Skelettes keine diagnostischen Pseudosuchier-Merkmale enthalten. Die Pseudosuchier sind jedoch die einzigen Archosaurier, mit denen die bei *Ctenosauriscus* beobachteten Merkmale nicht in Widerspruch stehen. Die geschilderte Vielfalt von Anpassungstypen innerhalb der Pseudosuchia lässt es durchaus denkbar erscheinen, dass *Ctenosauriscus* zu dieser Gruppe gehört. *Ctenosauriscus* passt in keine der bestehenden Pseudosuchier-Familien. Den Pseudosuchiern wäre deshalb folgende Familie für die Formen mit überhöhten Dornfortsätzen zuzufügen:

Ctenosauriscidae O. KUHN 1964 (= Ctenosauridae O. KUHN 1961)

mit *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE 1902) aus dem germanischen oberen Mittel-Buntsandstein und wohl auch *Hypselorhachis mirabilis* CHARIG (in R. M. APPLEBY & al. 1967) aus der Manda Formation von Tanganyika.

Die Familie war von O. KUHN für «*Ctenosaurus*» als jüngster Pelycosaurier errichtet worden.

ANHANG

Die Reptil-Funde aus dem Buntsandstein des germanischen Beckens

Procolophonidae (Cotylosauria)

Sclerosaurus armatus v. MEYER 1859, «bunter Sandstein», Rheinfeld (Baden). Aufbewahrungsort: Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Freiburg im Breisgau. Der oft irrtümlich als Autor zitierte L. H. FISCHER (nicht G. F. FISCHER DE WALDHEIM) hatte 1857 lediglich die bevorstehende Beschreibung des Stückes durch H. v. MEYER angekündigt.

«*Labyrinthodon rütimeyeri*» WIEDERSHEIM 1878, «oberer Hauptbuntsandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Riehen bei Basel (Schweiz). Aufbewahrungsort: Naturhistorisches Museum Basel. Als Labyrinthodontier beschrieben, wurde das Stück 1888 von K. A. ZITTEL als Reptil erkannt, von H. G. SEELEY 1896 als Anomodontier bestimmt und zu *Aristodesmus rütimeyeri* umbenannt. 1932b hat F. v. HUENE nachgewiesen, dass es sich um ein zweites Exemplar von *Sclerosaurus armatus* handelt.

Basileosaurus freyi WIEDERSHEIM 1879, «oberer Hauptbuntsandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Riehen bei Basel (Schweiz). Der Fund, früher im Naturhistorischen Museum Basel aufbewahrt, ist schon seit langem verschollen (F.v. HUENE 1912). *Basileosaurus* ist nach F. v. HUENE (1932b) wahrscheinlich ein Procolophonide.

Koiloskiosaurus coburgensis v. HUENE 1912, drei Exemplare aus dem «Chirotherien-Sandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Höhn bei Coburg (Bayern). Aufbewahrungsort: Naturwissenschaftliches Museum Coburg.

Anomoiodon liliensterni v. HUENE 1939, «Chirotherien-Sandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Reurieth bei Hildburghausen (Thüringen). Aufbewahrungsort: Museum für Paläontologie der Humboldt-Universität Berlin.

Anomoiodon krejci ORTLAM 1967, «Violetter Horizont 5» (Oberer Buntsandstein), Pfalzgrafenweiler bei Freudenstadt (Schwarzwald). Aufbewahrungsort: Badische Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe.

Squamata

Macrocnemus bassanii NOPCSA, «Violetter Horizont 5» (Oberer Buntsandstein), Pfalzgrafenweiler bei Freudenstadt (Schwarzwald) (D. ORTLAM 1967). Aufbewahrungsort: Badische Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe.

Tanystropheus longobardicus (BASSANI), «Violetter Horizont 5» (Oberer Buntsandstein), Pfalzgrafenweiler bei Freudenstadt (Schwarzwald) (D. ORTLAM 1967). Aufbewahrungsort: Badische Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe.

Pseudosuchia

Ctenosauriscus koeneni (v. HUENE 1902), oberer Mittel-Buntsandstein, Bremketal bei Göttingen (Niedersachsen). Aufbewahrungsort: Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Göttingen.

Im germanischen Buntsandstein sind bisher drei isolierte Reptilzähne gefunden worden, die eine spitze, leicht nach hinten gekrümmte und seitlich abgeflachte Krone mit gekerbten Kanten aufweisen. Solche Zähne kommen bei verschiedenen Wirbeltier-Gruppen vor (Therapsiden, Säugetiere, Archosaurier). Die relativ starke Abflachung und grobe Kerbung spricht dafür, dass sie Pseudosuchiern angehören. Es sind:

Seemannia palaeotriadica v. HUENE 1958, «im unteren Röt über dem Plattensandstein», nach D. ORTLAM 1967 «Violetter Horizont 5» (Oberer Buntsandstein), Dietersweiler bei Freudenstadt (Schwarzwald). Aufbewahrungsort: unbekannt.

Crenelosaurus nigrosilvanus ORTLAM 1967, «Violetter Horizont 5» (Oberer Buntsandstein), Pfalzgrafenweiler bei Freudenstadt (Schwarzwald). Aufbewahrungsort: Badische Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe.

Zahn von Krebeck, «grauer Hardeggen Sandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Krebeck bei Göttingen (Niedersachsen) (F. KRÄMER & H. KUNZ 1966). Aufbewahrungsort: Geologisches Institut der Universität Karlsruhe. Der Zahn wurde in Berlin am Lehrstuhl für Paläontologie der Freien Universität präpariert. Da es nicht gelang, den in hartem Sandstein eingebetteten, mürben Zahn freizulegen,

wurde die Zahnschmelze entfernt, durch Kunststoff ersetzt und die Matrix mit Flußsäure gelöst. Der Zahn hat eine Höhe von 39 mm, wovon etwa die Hälfte der Krone entspricht, und eine grösste Breite von 13 mm. Die konische Pulpaöhle dringt nicht bis in die Krone. Die hintere Kante – die vordere ist nicht erhalten – ist gekerbt (zwei Kerben pro mm).

Phytosauria

Mesorhinus fraasi JAEKEL 1910, «Chirotherien-Sandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Bernburg (Sachsen). Aufbewahrungsort: Früher Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Göttingen, seit Kriegsende verschollen. Die systematische Einordnung sowie der Herkunftsort werden von J. T. GREGORY (1962) bezweifelt.

Reptilia inc. sed.

Eifelosaurus triadicus JAEKEL 1904, Oberer? Buntsandstein, Hillesheim (Eifel). Aufbewahrungsort: Zu O. JAEKELS Zeit in der Sammlung DOHM in Gerolstein, heute unbekannt. F. v. HUENE (1929) betrachtet *Eifelosaurus* als Rhynchosaurier.

Trachelosaurus fischeri BROILI & FISCHER 1917, «Chirotherien-Sandstein» (oberer Mittel-Buntsandstein), Bernburg (Sachsen). Aufbewahrungsort: Geologisches Institut der Universität Halle. *Trachelosaurus* wurde von seinen Autoren als primitiver Sauropterygier beschrieben; F. v. HUENE stellte ihn 1944 zu den Protorosauria.

Eine Anzahl schwer deutbarer, isolierter Knochenfunde, meist fragmentäre Wirbel, braucht hier nicht aufgeführt zu werden.

Indirekten Aufschluss über die Reptilien des Buntsandsteins liefern die stellenweise häufigen Fährten. Die reichste Lokalität ist die Umgebung von Hildburghausen (Thüringen), deren Fährten-Fauna kürzlich von H. HAUBOLD (1966, 1967) neu bearbeitet wurde. Sie umfasst Fährten von Pseudosuchiern (*Chirotherium*, *Rotodactylus*), Therapsiden (*Chelichnus*) und lacertoiden Formen (*Rhynchosauroides*).

Zum Alter des germanischen Buntsandsteins

Die obige Zusammenstellung enthält einige Formen, die nicht ausschliesslich im Buntsandstein vorkommen. *Macrocnemus bassanii* und *Tanystropheus longobardicus* sind in der südalpinen Trias typische Elemente des Grenzbitumenhorizontes, dessen Datierung als Grenze Anis/Ladin durch Cephalopoden und Lamellibranchiaten genau belegt ist (H. RIEBER 1967). Eine sehr nah verwandte Form von *Ctenosauriscus koeneni*, *Hypselorhachis mirabilis*, stammt aus der Manda Formation von Tanganyika, die anisches Alter hat (C. B. COX 1967). Das reichste Vorkommen von Chirotherien-Fährten ausserhalb des germanischen Buntsandstein-Beckens befindet sich im oberen Teil der Moenkopi Formation in Arizona. Die beiden Fundgebiete haben nicht nur mehrere *Chirotherium*-Arten gemein, sondern auch andere Fährten-Typen, wie zum Beispiel *Rotodactylus*. Die Moenkopi-Fauna wird in das Anis gestellt (E. D. MCKEE 1954).

Die Pseudosuchier, die Chirotherien-Fährten erzeugten, besaßen bereits einen spezialisierten Tarsus. Dieser war jedoch erst von der Mittleren Trias an voll ausge-

bildet. Die «large manus»-Chirotherien mit *Chirotherium barthi* sind Fährten von Vertretern der Pseudosuchier-Familie Rausuchidae (S. 708). Die Rausuchiden treten im Anis auf (Grenzbitumenhorizont, Manda Formation), die meisten sind jünger (Santa Maria Formation, Ischigualasto Formation).

Die Übereinstimmung von Reptilien und Reptil-Fährten des Buntsandsteins mit Faunen-Elementen des Anis lässt die Vermutung aufkommen, dass der Buntsandstein von den Chirotherien-Schichten an (also oberer Mittel-Buntsandstein und Oberer Buntsandstein) der anisischen Stufe angehört.

LITERATUR

- ABEL, O. (1939): *Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum*. Das Reich der Tiere, Ergänzungsband. 336 S., 16 Taf., zahlr. Abb., 2 Tabellen, Berlin (Deutscher Verlag).
- APPLEBY, R. M., CHARIG, A. J., COX, C. B., KERMACK, K. A. & TARLO, L. B. H. (1967): *Reptilia*. In: HARLAND, W. B. & al. (Eds.): *The Fossil Record*. S. 695–731, 4 Abb., London (Geological Society).
- ATTRIDGE, J., BALL, H. W., CHARIG, A. J. & COX, C. B. (1964): *The British Museum (Natural History)-University of London joint palaeontological expedition to Northern Rhodesia and Tanganyika, 1963*. *Nature* 201, 4918, S. 445–449, 4 Abb.
- BROILI, F. & FISCHER, E. (1917): *Trachelosaurus Fischeri nov. gen. nov. sp. Ein neuer Saurier aus dem Buntsandstein von Bernburg*. *Jb. königl. preuss. geol. Landesanstalt* 1916, 37, Teil 1, 3, S. 359–414, Taf. 31–32, 15 Abb.
- BROOM, R. (1913): *On the South-African Pseudosuchian Euparkeria and allied genera*. *Proc. zool. Soc. London* 1913, S. 619–633, Taf. 75–79.
- CASE, E. C. (1907): *Revision of the Pelycosauria of North America*. *Publ. Carnegie Institution Washington* 55, 176 S., 35 Taf., 73 Abb.
- (1910): *New or little known Reptiles and Amphibians from the Permian (?) of Texas*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 28, 17, S. 163–181, 10 Abb.
- COLBERT, E. H. (1952): *A Pseudosuchian Reptile from Arizona*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 99, 10, S. 561–592, Taf. 48–49, 35 Abb., 1 Tab.
- COX, X. B. (1967): *Changes in terrestrial vertebrate faunas during the Mesozoic*. In: HARLAND, W. B. & al. (Eds.): *The Fossil Record*. S. 77–89, 1 Abb., 1 Tab., London (Geological Society).
- EWER, R. F. (1965): *The Anatomy of the Thecodont Reptile Euparkeria capensis Broom*. *Phil. Trans. roy. Soc. London*, B 248, 751, S. 379–435, Taf. 31–34, 19 Abb., 3 Tab.
- FISCHER, [L. H.] (1857): *Über Sclerosaurus armatus H.v. Meyer, eine neue Saurier-Gattung aus dem Bunten Sandstein bei Warmbach gegenüber Rheinfelden*. *Neues Jb. Mineral., Geognosie, Geol. u. Petrefakten-Kunde* 1857, S. 136–140, Taf. 3, 1 Abb.
- GREGORY, J. T. (1962): *The Genera of Phytosaurs*. *Amer. J. Sci.* 260, S. 652–690, 5. Abb., 4 Tab.
- HAUBOLD, H. (1966): *Therapsiden- und Rhynchocephalen-Fährten aus dem Buntsandstein Südthüringens*. *Hercynia* 3, 2, S. 147–183, 16 Abb., 6 Tab.
- (1967): *Eine Pseudosuchier-Fährtenfauna aus dem Buntsandstein Südthüringens*. *Hallesches Jb. mitteldtsch. Erdgeschichte* 8, 1966, S. 12–48, Taf. 3–9, 18 Abb., 10 Tab.
- HUENE, F. v. (1902): *Übersicht über die Reptilien der Trias*. *Geol. palaeontol. Abh.*, n. F. 6, 1, S. 1–84, 9 Taf., 78 Abb.
- (1912): *Die Cotylosaurier der Trias*. *Palaeontographica* 59, 1–2, S. 69–102, Taf. 4–9, 30 Abb.
- (1914a): *Beiträge zur Geschichte der Archosaurier*. *Geol. palaeontol. Abh.*, n. F. 13, 1, S. 3–53, 7 Taf., 61 Abb.
- (1914b): *Neue Beschreibung von Ctenosaurus aus dem Göttinger Buntsandstein*. *Cbl. Mineral. etc.* 1914, 16, S. 496–499, 3 Abb.
- (1920): *Osteologie von Aëtosaurus ferratus O. Fraas*. *Acta Zoologica* 1920, S. 465–491, 51 Abb.
- (1921): *Neue Pseudosuchier und Coelurosaurier aus dem Württembergischen Keuper*. *Acta Zoologica* 1921, S. 329–403, 4 Taf., 35 Abb.
- (1929): *Über Rhynchosaurier und andere Reptilien aus den Gondwana-Ablagerungen Südamerikas*. *Geol. palaeontol. Abh.*, n. F. 17, 1, S. 1–62, 8 Taf., 14 Abb.

- HUENE, F. v. (1932a): *Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte*. Monogr. Geol. Palaeontol. (1), 4, VI, 361 S., 56 Taf., 42 Abb.
- (1932b): *Ein neuartiger Stegocephalen-Fund aus dem oberhessischen Buntsandstein*. Palaeontol. Z. 14, 3, S. 200–229, Taf. 7–8, 12 Abb.
- (1938): *Ein grosser Stagonolepide aus der jüngeren Trias Ostafrikas*. Neues Jb. Mineral. etc., Beil.-Bd. 80, B, S. 264–278, Taf. 10–11.
- (1939): *Ein neuer Procolophonide aus dem deutschen Buntsandstein*. Neues Jb. Mineral. etc., Beil.-Bd. 81, B, S. 501–511, Taf. 20–21.
- (1942a): *Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes*. Ergebnisse der Sauriergrabung in Südbrasilien 1928/29. 3. u. 4. Lieferung, S. 161–332, Taf. 18–38, Abb. 28–66, München (Beck). [Gesamtes Werk 1935 bis 1942].
- (1942b): *Zur Auffassung von Ctenosaurus*. Zbl. Mineral. etc. 1942, B, 7, S. 220–222, 2 Abb.
- (1944): *Über die systematische Stellung von Trachelosaurus aus dem Buntsandstein von Bernburg*. Neues Jb. Mineral. etc., Mh. 1944, B, 6, S. 170–174.
- (1958): *Ein Pseudosuchier aus dem Buntsandstein des Schwarzwalds*. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 113, S. 111–112, 1 Abb.
- HUGHES, B. (1963): *The Earliest Archosaurian Reptiles*. South African J. Sci. 59, 5, S. 221–241, 6 Abb.
- HUXLEY, T. H. (1877): *The Crocodilian Remains found in the Elgin Sandstones, with Remarks on the Ichnites of Cummingstone*. Mem. geol. Surv. United Kingdom 3, 58 S., 16 Taf., 1 geol. Karte.
- JAEKEL, O. (1904): *Über ein neues Reptil aus dem Buntsandstein der Eifel*. Z. dtsh. geol. Ges. 56, Mber. 6, S. 90–94, 1 Abb.
- (1910): *Über einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg*. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1910, 5, S. 197–229, 20 Abb.
- KRÄMER, F. & KUNZ, H. (1966): *Chirotherium, das «unbekannte» Tier*. Natur und Museum 96, 1, S. 12–19, 2 Abb., 2 Tab.
- KREBS, B. (1963): *Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchiens aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz)*. Paläontol. Z. 37, 1/2, S. 88–95, 5 Abb.
- (1965): *Ticinosuchus ferox nov. gen. nov. sp.* In: KUHN-SCHNYDER, E. & PEYER, B.: *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XIX*. Schweiz. paläontol. Abh. 81, 140 S., 3 Taf., 68 Abb., 9 Tab.
- (1966): *Zur Deutung der Chirotherium-Fährten*. Natur und Museum, 96, 10, S. 389–396, 5 Abb.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1964): *Die Wirbeltierfauna der Trias der Tessiner Kalkalpen*. Geol. Rdsch. 53, 1963, S. 393–412, Texttaf. 23–24, 7 Abb., 1 Tab.
- KUHN, O. (1961): *Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien*. 79 S., 1 Abb., Bamberg (Meisenbach).
- (1964): *Ungelöste Probleme der Stammesgeschichte der Amphibien und Reptilien*. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 118/119, S. 293–325, 14 Abb.
- LYDEKKER, R. (1887): *Note on the Hordwell and other Crocodilians*. Geol. Mag., n. S. Decade 3, 4, S. 307–312.
- McKEE, E. D. (1954): *Stratigraphy and history of the Moenkopi Formation of Triassic Age*. Mem. geol. Soc. Amer. 61, VII, 133 S., 12 Taf., 19 Fig., 16 Tab.
- MEYER, H. v. (1859): *Sclerosaurus armatus aus dem bunten Sandstein von Rheinfelden*. Palaeontographica 7, 1, S. 35–40, Taf. 6.
- ORTLAM, D. (1967): *Fossile Böden als Leithorizonte für die Gliederung des Höheren Buntsandsteins im nördlichen Schwarzwald und südlichen Odenwald*. Geol. Jb. 84, S. 485–589, Taf. 44–48, 28 Abb., 4 Tab.
- PEABODY, F. E. (1948): *Reptile and Amphibian Trackways from the Lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah*. Univ. California Publ., Bull. Dep. geol. Sci. 27, 8, S. 295–420, Taf. 23–45, 40 Abb.
- REIG, O. A. (1959): *Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triasico de Ischigualasto*. Rev. Asoc. Geol. Arg. 13, 4, S. 257–270, 6 Abb.
- (1961): *Acerca de la Posición Sistemática de la Familia Rauisuchidae y del Género Saurosuchos (Reptilia, Thecodontia)*. Publ. Mus. municipal Cienc. naturales y tradicionales Mar del Plata 1, 3, S. 73–114, 15 Abb.
- RIEBER, H. (1967): *Über die Grenze Anis-Ladin in den Südalpen*. Eclogae geol. Helv. 60/2, S. 611–614.

- ROMER, A. S. (1966): *Vertebrate Paleontology*. 3. Auflage – VIII, 468 S., 443 Abb., 4 Tab., Chicago and London (Univ. of Chicago Press).
- ROMER, A. S. & PRICE, L. W. (1940): *Review of the Pelycosauria*. Geol. Soc. Amer. spec. Pap. 28, X, 538 S., 46 Taf., 71 Abb.
- SEELEY, H. G. (1896): *Researches on the Structure, Organisation, and Classification of the Fossil Reptilia*. Part X. *On the complete Skeleton of an Anomodont Reptile (Aristodesmus Rüttimeyeri, Wiedersheim), from the Bunter Sandstone of Riehen, near Basel, giving new Evidence of the Relation of the Anomodontia to the Monotremata*. Proc. roy. Soc. London 59, 354, S. 167–169.
- STROMER, E. (1915): *Das Original des Theropoden Spinosaurus aegyptiacus nov. gen., nov. spec.* Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens II, 3. Abh. königl. bayer. Akad. Wiss., math.-physikal. Klasse 28, 3, 32 S., 2 Taf.
- WALKER, A. D. (1961): *Triassic Reptiles from the Elgin Area: Stagonolepis, Dasygnathus and their Allies*. Phil. Trans. roy. Soc. London, B 244, 709, S. 103–204, Taf. 9–13, 25 Abb.
- (1964): *Triassic Reptiles from the Elgin Area: Ornithosuchus and the Origin of Carnosaurs*. Phil. Trans. roy. Soc. London, B 248, 744, S. 53–134, 18 Abb.
- WIEDERSHEIM, R. (1878): *Labyrinthodon Rüttimeyeri. Ein Beitrag zur Anatomie von Gesamtskelett und Gehirn der triassischen Labyrinthodonten*. Abh. schweiz. paläontol. Ges. 5, 3, 54 S., 3 Taf.
- (1879): *Über einen neuen Saurus aus der Trias*. Abh. schweiz. paläontol. Ges. 6, 2, 6 S., 1 Taf.
- WILLISTON, S. W. (1911): *A New Family of Reptiles from the Permian of New Mexico*. Amer. J. Sci. (4) 31, 185, S. 378–398, 7 Abb.
- (1916): *Synopsis of the American permo-carboniferous Tetrapoda*. Contr. Walker Mus., 1, 9, S. 193–236, Abb. 38–84.
- WOODWARD, A. S. (1907): *On a New Dinosaurian Reptile (Scleromochlus Taylori, gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin*. Quart. J. geol. Soc. London 63, S. 140–144, Taf. 9, 1 Abb.
- ZITTEL, K. A. (1888): *Über «Labyrinthodon Rüttimeyeri Wiedersheim»*. Neues Jb. Mineral., Geol., Palaeontol. 1888, 2, S. 257–258.

Tafel I

Ctenosauriscus koeneni (v. HUENE), Platte. Oberer Mittel-Buntsandstein, Bremketal bei Göttingen. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Göttingen, Nr. 419–1. Bei der Montierung beider Plattenteile wurde eine Lücke von zwei Wirbellängen nicht berücksichtigt. 1/8 nat. Gr.



Tafel II

Ctenosauriscus koeneni (v. HUENE), Gegenplatte. Oberer Mittel-Buntsandstein, Bremketal bei Göttingen. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Göttingen, Nr. 419-1. Bei der Montierung beider Teile der Gegenplatte wurde eine Lücke von zwei Wirbellängen nicht berücksichtigt. 1/8 nat. Gr.



