

**Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfälzischen Rotliegenden  
(Unter-Perm; SW-Deutschland). 1. Branchiosaurus.**

**The Tetrapod Fauna (Amphibia, Reptilia) from the Rotliegende (Lower Permian)  
of the Saar-Nahe District (SW-Germany). 1. Branchiosaurus.**

JÜRGEN A. BOY

Zusammenfassung: Im saarpfälzischen Rotliegenden existieren drei Arten: Der relativ kleinwüchsige, möglicherweise auf winzige planktonische Nahrung spezialisierte *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY) sowie die beiden großwüchsigen, weniger auf planktonische Nahrung angewiesenen Arten *Branchiosaurus caducus* AMMON und *Branchiosaurus humbergensis* n.sp.

*Branchiosaurus* cf. *petrolei* und *Branchiosaurus caducus* sind verhältnismäßig breit-schädelig und einander sehr ähnlich. Abgesehen von der Größe unterscheiden sie sich in der Proportionierung der Interorbitalregion, des Maxillare, des Palatinum, des Ectopterygoid, des vorderen Pterygoid und des Parasphenoid sowie im Verknöcherungsgrad des Beckengürtels.

Der relativ schmalschädelige *Branchiosaurus humbergensis* hebt sich morphologisch stärker ab. Charakteristische Merkmale finden sich in der Proportionierung der Nasal- und Interorbitalregion, des Postparietale, des Maxillare, des Palatinum, des Ectopterygoid und des Sklerotikalringes sowie in der Skulptierung des Parasphenoid, in der Schuppenstruktur und in der ungewöhnlich hohen Phalangenzahl. Auch phylogenetisch steht *Branchiosaurus humbergensis* (zusammen mit *Branchiosaurus tener*) etwas getrennt von der Hauptentwicklungslinie mit *Branchiosaurus petrolei* und *Branchiosaurus caducus*.

Von den verschiedenen, für *Branchiosaurus* neu nachgewiesenen Merkmalen sind hervorzuheben:

- a) Die Existenz eines medianen Internasalfensters und großer Narialfenster, die erst in der späten Wachstumsphase teilweise geschlossen werden.
- b) Die späte Herausbildung einer den Kiefern aufsitzenden, sockelartigen Leiste, deren Bedeutung noch nicht ganz geklärt ist.

Abstract: Three species of *Branchiosaurus* occur in the Rotliegende of the Saar-Nahe district. These are the relatively small *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY), possibly a suspension feeder, and the relatively large *Branchiosaurus caducus* AMMON and *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. which were less dependent on suspension feeding. *Branchiosaurus* cf. *petrolei* and *Branchiosaurus caducus* are rather broad-headed and are very similar to each other. They differ in size and in shape of the interorbital



area, the maxilla, the palatine, the ectopterygoid, the anterior pterygoid, and the parasphenoid as well as in the degree of ossification of the pelvis.

The relatively narrow-headed *Branchiosaurus humbergensis* differs from the other species in the configuration of the nasal and interorbital area, and in the shape of the postparietal, maxilla, palatine, ectopterygoid, and of the sclerotic plates as well as in the ornamentation of the parasphenoid, in the structure of the scales, and in the unusually high number of phalanges. *Branchiosaurus humbergensis* and *Branchiosaurus tener* developed as a group independent from the main phylogenetic line with *Branchiosaurus petrolei* and *Branchiosaurus caducus*.

The two most important new characters of the genus *Branchiosaurus* are:

- a) the existence of an internasal fenestra and large narial fenestrae, both of which are closed in a late ontogenetic stage,
- b) the late development of a ridge of fused ? tooth bases on the jaws; the function of this ridge is not understood.

## Inhalt

1. Einleitung . . . . .	28
2. Systematische Beschreibung . . . . .	29
2.1. <i>Branchiosaurus</i> cf. <i>petrolei</i> (GAUDRY, 1875) . . . . .	29
2.2. <i>Branchiosaurus caducus</i> AMMON, 1889 . . . . .	40
2.3. <i>Branchiosaurus humbergensis</i> n. sp. . . . .	49
3. Vorkommen und Lebensweise der <i>Branchiosaurus</i> -Arten . . . . .	64
4. Evolution der <i>Branchiosaurus</i> -Arten . . . . .	68
Schriften . . . . .	71
Verzeichnis der Abkürzungen . . . . .	76

## 1. Einleitung

Das Rotliegende der Saar-Nahe-Senke ist ähnlich wie einige andere mitteleuropäische Rotliegend-Gebiete (Autun, Döhlener Becken, Böhmen) verhältnismäßig reich an Tetrapoden. Erste Funde wurden bereits in der Mitte des vorigen Jahrhunderts publiziert. Die weitere Bearbeitung der Tetrapoden erfolgte in drei Phasen. In der ersten Phase wurden vornehmlich die relativ großwüchsigen rhachitomen Amphibien *Archegosaurus*, *Sclerocephalus*, ? *Actinodon* sowie wenige kleinwüchsige Branchiosaurier-Reste beschrieben (GOLDFUSS 1847, BURMEISTER 1850, MEYER 1858, BRANCO 1887, AMMON 1889). In der zweiten Phase wurden Ergänzungen zu den Gattungen *Sclerocephalus* und *Archegosaurus* gegeben, rückte aber die Bearbeitung der Branchiosaurier stärker in den Vordergrund (REIS 1913, BROILI 1926, HOFKER 1927, BULMAN & WHITTARD 1926, BULMAN 1928, WHITTARD 1928, 1930). Die dritte Bearbeitungsphase ging und geht noch einher mit einer intensiven Prospektion auf neue Lokalitäten und entsprechenden Grabungen, die dankenswerterweise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt werden. Als vorläufiger Abschluß dieser letzten



Phase ist vorgesehen, den größten Teil der Tetrapodenfauna zu revidieren bzw. neu zu beschreiben. Es sind insbesondere Ergänzungen zu den bereits beschriebenen Branchiosaurien, Revisionen der Gattungen *Sclerocephalus* und ? *Actinodon* und Bearbeitungen neuer Funde (z. B. Reptilreste) vorgesehen.

Der vorliegende erste Teil dieses Vorhabens beschäftigt sich mit der Branchiosaurier-Gattung *Branchiosaurus*. Eine der Arten, *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY), ist bereits ausführlich behandelt worden, während zu den beiden anderen Arten bisher nur sehr ungenügende Daten vorliegen (BOY 1972: 39–71). Dank zahlreicher Neufunde läßt sich die Beschreibung aller drei Arten weitgehend vervollständigen, und es ist erstmals auch eine systematische Abgrenzung der Arten möglich.

Die Untersuchung erfolgte im Geowissenschaftlichen Institut der Universität Mainz. Die Zeichnungen wurden vom Autor ausgeführt. Ein Teil der Präparationen wurde von Herrn SCHUCHMANN vorgenommen, die Photographien stammen von Herrn SCHMICKING (beide Mainz). Das Manuskript wurde von Frau HOLLER geschrieben und von Herrn LORENZ (beide Mainz) ins Englische übersetzt. Das untersuchte Material stammt größtenteils aus eigenen Grabungen, die tatkräftig von den Herren SCHUCHMANN und FICHTER (Mainz) sowie Herrn und Frau VENTER (Jeckenbach) unterstützt wurden. Weitere Stücke wurden freundlicherweise von den Herren GRAUMANN (Mehlingen) und BETTAG (Dudenhofen) zur Verfügung gestellt. Allen genannten Damen und Herren sei an dieser Stelle für ihre freundliche Unterstützung herzlich gedankt. Besonderen Dank schulde ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die großzügige Förderung (im Rahmen des Programmes Bo 553 „Rotliegend-Tetrapoden“) und Herrn A. MILNER (London) für zahlreiche Hinweise.

## 2. Systematische Beschreibung

### 2.1. *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY, 1875)

(Abb. 1, 3 a + b, 4 a, 5, 6, 8 a–c, 9 a, 10 a + b, 11 a, 12 a, 13 a, 24 a, 26 a).

1972 *Branchiosaurus* (*Protriton*) cf. *petrolei* (GAUDRY 1875). — BOY, Die Branchiosaurier . . . : 39–66; Abb. 11 b + c, 23–33, 35–53, 67, 68, 69 A + B; Taf. 2:1.

1974 *Branchiosaurus petrolei*. — HEYLER, Quelques remarques . . . : 29–34; Abb. 5, 10 A + C.

1974 *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). — BOY, Die Larven . . . : 242–244; Abb. 4, 7, 9 a, 10 b.

1976 *Branchiosaurus* (*Protriton*) cf. *petrolei* (GAUDRY 1875). — MALZ, *Protriton* GAUDRY 1875 . . . : 480.

1976 *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). — BOY, Überblick über . . . : 47–52; Abb. 23 a + d, 24 a, 25 a, d, g.

Bemerkungen: Die Art ist bereits detailliert beschrieben worden (BOY 1972); damals lagen allerdings nur Exemplare mit einer maximalen Schädellänge von 12 mm vor. Mittlerweile besitzen wir sehr viel neues Material, darunter auch größere Individuen mit Schädellängen von 12–18 mm. Da diese größerwüchsigen Exemplare für einen Vergleich mit den nachfolgenden Arten besonders wichtig sind, werden sie hier ausführlicher beschrieben.

Material: Messersbacherhof S 2: PIM–N 800–N 806. Heimkirchen: SGM–1 + 2. Jeckenbach S 2 b: PIM–N 880.



Beschreibung

Da jedes der untersuchten Exemplare lediglich eine beschränkte Anzahl Schädelelemente erkennen läßt, sind wir nicht über alle Knochen hinreichend unterrichtet. Insbesondere die Jugalia und Postorbitalia sowie die Unterkiefer-Elemente sind nur ungenügend bekannt.

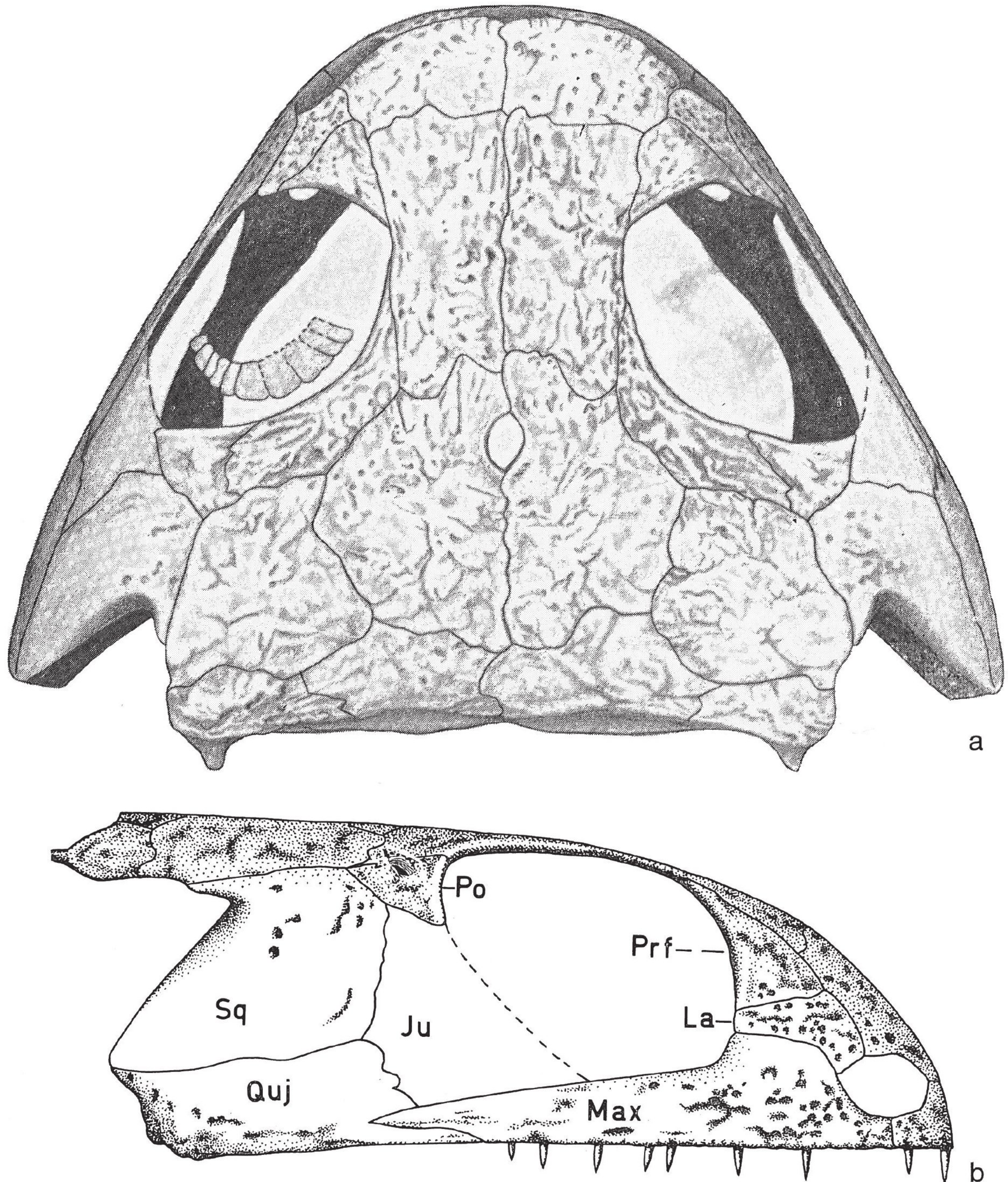


Abb. 1: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion eines Schädels von ca. 14 mm Länge. 6,7  $\times$ . a) Schädeldach von dorsal. b) Schädeldach von lateral.



Der Schädel wirkt breiter als bei den kleinerwüchsigen Exemplaren und besitzt merklich kleinere Augenöffnungen (Abb. 1). Die allometrische Verkleinerung der Orbita geht offensichtlich nicht zugunsten der Frontalia, die relativ gleich breit bleiben, sondern zugunsten der postorbitalen Elemente Postfrontale und Postorbitale. Der gesamte zwischen den Ohrschlitzen gelegene postorbitale Abschnitt des Schädeldaches wirkt vergleichsweise breit und kurz, was verhältnismäßig gut in der relativen Verbreiterung des Parietale und der Verkürzung des Postparietale zum Ausdruck kommt. Die Wangenregion erscheint dagegen insbesondere im Bereich des Squamosum etwas verschmälert. Infolgedessen wirkt der Ohrschlitz nicht mehr so weit wie bei jüngeren Individuen. Die Unterkiefer-Gelenkung ist allerdings kaum nach hinten verlagert worden.

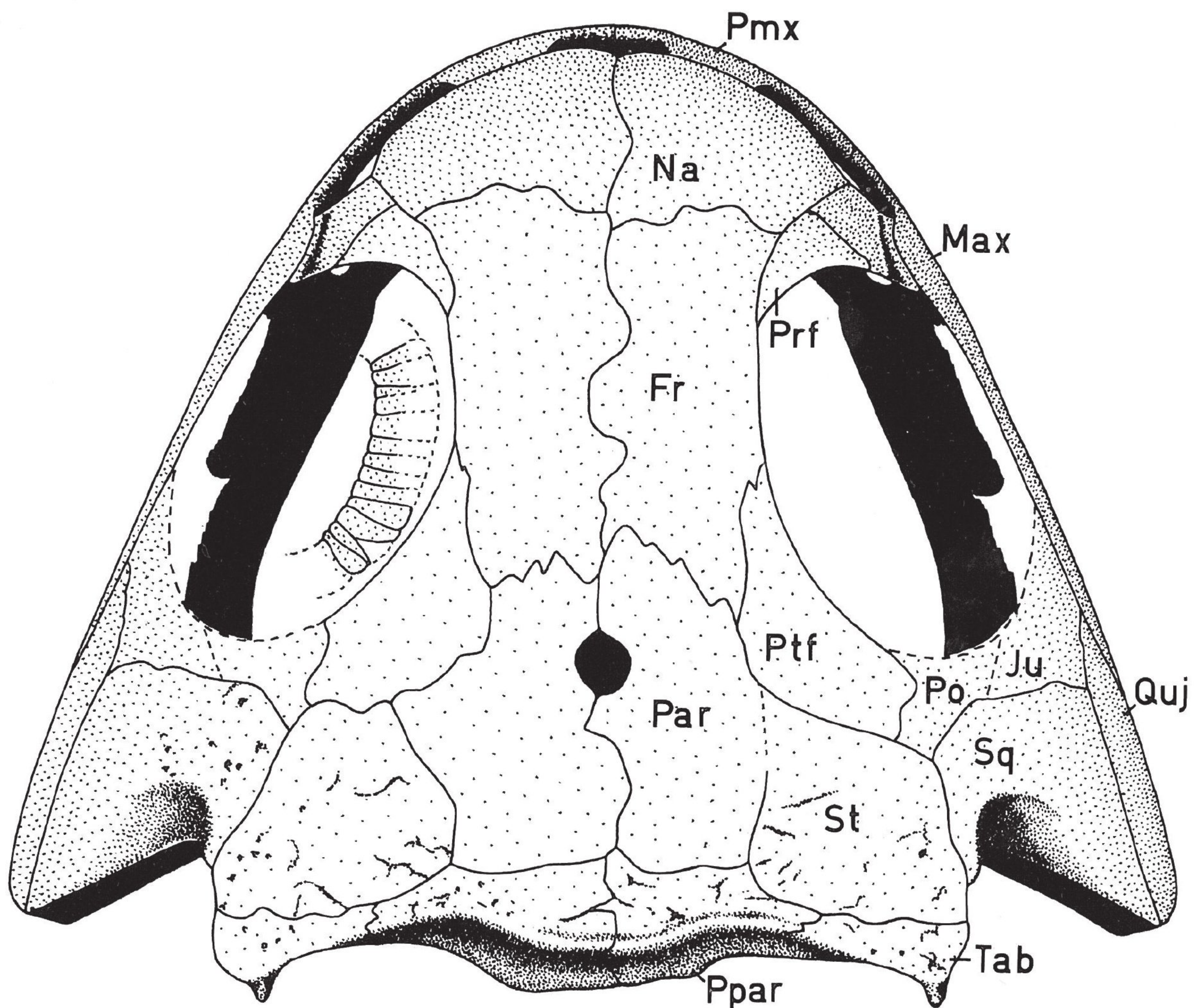


Abb. 2: *Branchiosaurus caducus* AMMON. Rekonstruktion eines Schädels von ca. 14 mm Länge von dorsal. 7,4  $\times$ . Skulptierung nur partiell eingetragen.

Bisher war die Rekonstruktion der Schnauzenregion noch problematisch (Boy 1972: 42). Aus dem nun vorliegenden Material kann mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß diese Region bei kleineren Exemplaren noch nicht komplett mit Dermal-knochen bedeckt ist (Abb. 1). Weder überlappen noch unterlagern die Praemaxillaria die Nasalia. Vielmehr artikuliert der schmale, senkrecht zur Zahnleiste stehende



Processus ascendens des Praemaxillare mit dem Vorderrand des Nasale, indem er mit einer kurzen Lamelle unter das Nasale greift (Abb. 3 a). Infolgedessen existiert ein medianes unpaariges Fenster zwischen den beiden Praemaxillaria und den Nasalia sowie ein breites paariges Fenster, das die äußere Nasenöffnung enthält, und das von Praemaxillare, Maxillare, Lacrimale und Nasale umgeben wird.

Ein unpaariges medianes Fenster kennen wir von verschiedenen Rhachitomen-Gruppen. Anders als bei *Branchiosaurus* handelt es sich bei den Zatracheiden um ein großes Fenster in einer festgefügt Schnauzenregion (PATON 1975). Ähnlicher sind die Verhältnisse bei einzelnen Dissorophiden (*Amphibamus*, *Actiobates*, *Conjunctio*, *Doleserpeton*; s. WATSON 1940, CARROLL 1964, EATON 1973, BOLT 1969). Bei ihnen ist ein kleines Medianfenster gepaart mit einer speziellen Vergrößerung der äußeren Nasenöffnung, die sich als weite Einbuchtung im Nasale dokumentiert. Bei *Branchiosaurus* können die seitlichen Fenster allerdings nicht als Vergrößerung der Naris interpretiert werden. Das Nasale ist deshalb in diesem Bereich nicht eigens eingebuchtet, sondern zeigt eine eher unregelmäßige Begrenzung. Die Fenster gehen vielmehr auf eine ungenügende Abdeckung der Schnauzenregion, wie sie für die Lissamphibien charak-

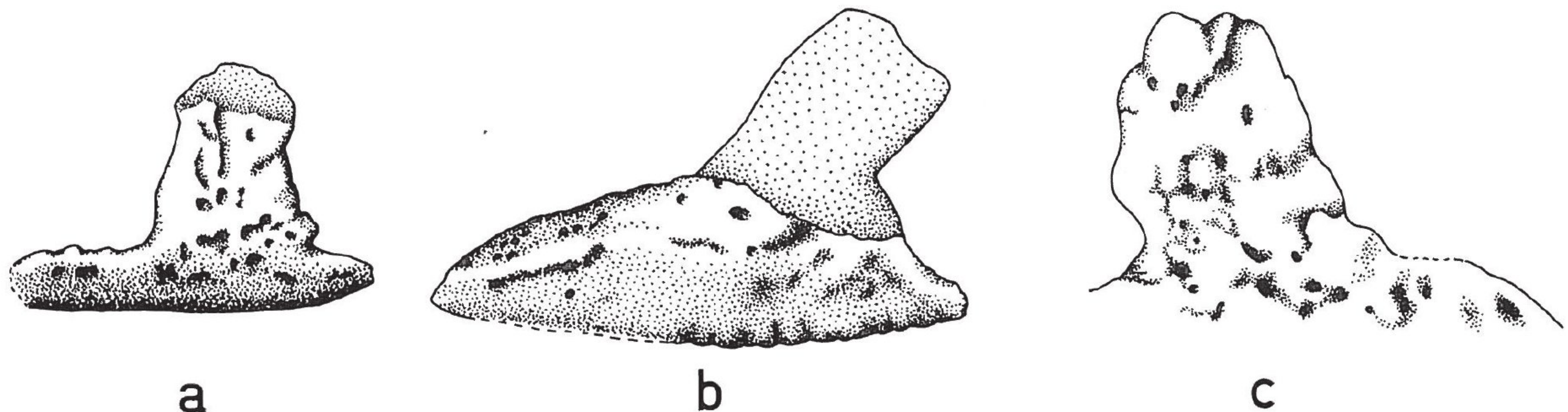


Abb. 3: Praemaxillaria. 11,3  $\times$ . a) mittelgroßer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 802. b) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 801. c) *Branchiosaurus caducus* AMMON. PIM-N 809.

teristisch ist, zurück. Eine dem *Branchiosaurus* sehr ähnliche Anordnung tritt z. B. bei primitiven Urodelen (*Ranodon*; LEBEDKINA 1968: Abb. 8) auf. Diese Situation hält auch bei den größerwüchsigen Individuen noch an. Nur bei einem Exemplar läßt sich nachweisen, daß mit dem verstärkten Längenwachstum des Nasale ein Großteil dieser Fenster überdeckt wird, und der Processus ascendens weitgehend überwachsen wird. Der nunmehr dünne, skulpturlose Processus steht nicht mehr senkrecht, sondern schräg zur Zahnleiste (Abb. 3 b). Somit verbleibt nur ein kleiner Rest des medianen Fensters, und das laterale Fenster ist größtenteils auf die äußere Nasenöffnung zusammengeschrumpft. Trotz oberflächlicher Ähnlichkeit weicht diese Konstellation von den Verhältnissen bei anderen Rhachitomen, etwa den nahe verwandten Micromelerpetontiden (Boy 1972: 20, Abb. 3, Taf. 1:1) ab. Bei ihnen greift nämlich der Processus ascendens als dicker Knochenfortsatz in eine entsprechende Vertiefung des vorderen Nasale.

Die Skulptierung des Schädeldaches ändert sich im untersuchten Material zwischen dem frühesten Stadium (12 mm Schädellänge) und dem ältesten Stadium (18 mm Schädellänge) folgendermaßen: Zuerst existieren nur Foramina und sehr unregelmäßig verlaufende, z. T. abknickende oder vom Rande her einschneidende Furchen. Etwa ab



13 mm Schädelgröße setzen sehr flache Erhebungen und Leisten zwischen den Furchen ein, und zwar anfangs nur auf den Frontalia, Parietalia, Postparietalia, Praefrontalia, Postfrontalia und Supratemporalia (Abb. 1 a). Mit zunehmender Größe nehmen diese Leisten und Erhebungen an Stärke zu und gehen auch auf die anderen Schädeldachknochen über. Im Endstadium existiert auf den in der Skulpturenentwicklung progressivsten Elementen Frontale, Parietale, Postfrontale ein dichtes Muster relativ hoher, sich teilweise überlappender Höcker und Leisten. Es fällt auf, daß die Leisten ähnlich wie die vorgegebenen Furchen einen sehr unsteten Verlauf haben. In der Skulpturstärke ist hier ein Stadium wie bei den größten bekannten *Micromelerpeton*-Exemplaren (Boy 1972: Taf. 1:1) erreicht. Allerdings sind die Skulpturelemente bei *Micromelerpeton* regelmäßiger in radialer Richtung angeordnet. Wie bei *Micromelerpeton* entwickelt sich auch bei *Branchiosaurus* die Skulptur nicht auf allen Knochen gleich schnell. Hinter den oben erwähnten progressivsten Elementen bleiben in der Entwicklung etwas zurück: Praemaxillaria, Nasalia, Praefrontalia, Lacrimalia, Postorbitalia, Supratemporalia, Postparietalia, Tabularia. Nur schwach skulptiert sind die Jugalia. Die Maxillaria sind im wesentlichen nur in ihrem vorderen Abschnitt und die Quadratojugalia an ihrem Ventralrand skulptiert, ansonsten glatt (Abb. 1 b). Besonders auffällig ist die schwache Skulptur des Squamosum, das bei anderen Formen, z. B. *Micromelerpeton*, besonders stark ornamentiert ist.

Während bei *Branchiosaurus* die Skulpturierung im Medianbereich am stärksten ist, dominiert sie bei *Micromelerpeton* im hinteren Schädelbereich. Da eine kräftige Skulptur generell mit einer Stärkung des Knochens in Zusammenhang gebracht wird, könnte die Stärkung des hinteren Schädelbereiches bei *Micromelerpeton* durch einen Ausbau der Depressor mandibulae-Muskulatur erklärt werden (COLDIRON 1974: 15); *Micromelerpeton* besitzt ja auch einen Retroartikular-Fortsatz. Die Skulpturverteilung bei *Branchiosaurus* läßt sich allerdings nicht so einwandfrei nach dem Schema der stärksten Beanspruchung deuten.

In keinem Stadium der Skulpturenentwicklung sind Furchen für das Sinneslinien-System vorhanden. Ob das Fehlen dieser Furchen auf eine Reduktion des Sinneslinien-Systems zurückgeht, ist nicht eindeutig festzustellen. Es fällt immerhin auf, daß auch bei einigen anderen, ausgesprochen wasserlebenden Rhachitomen diese Furchen trotz kräftiger Oberflächenskulptur fehlen (Boy 1974: 253).

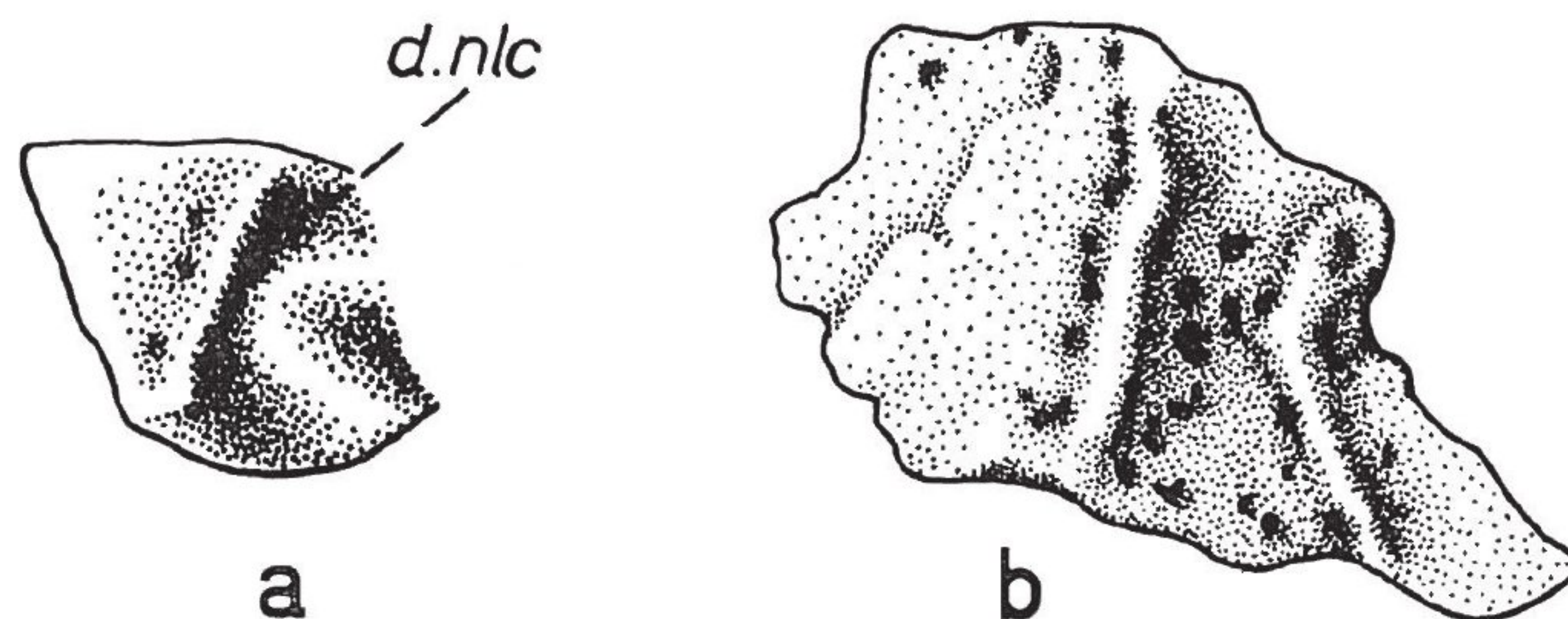


Abb. 4: Lacrimalia. a) kleiner *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 746; 15,8 ×. b) mittelgroßer *Branchiosaurus caducus* AMMON. PIM-N 809; 11,3 ×.

Bemerkenswert ist die Entwicklung des Nasolacrimalkanals. Bei kleineren Individuen liegt dieser in einer breiten Furche auf dem Lacrimale (Abb. 4 a). Bei den größeren, stärker skulptierten Exemplaren ist die Situation uneinheitlich. Nur bei einem Individuum ist noch eine deutliche, sich zur Orbita erweiternde Furche zu erkennen,



den meisten Individuen fehlt sie. Leider läßt sich bisher nicht nachweisen, ob in letzterem Falle der Nasolacrimalkanal in den Knochen verlagert wurde, was wahrscheinlich ist.

Die Region der äußeren Nasenöffnung verengt sich im Laufe des Wachstums, wie bereits oben ausgeführt wurde. Bis auf die ventral begrenzende, niedrige Zahnleiste des Praemaxillare und Maxillare sind die umgebenden Knochen (Nasale, Lacrimale, dorsale Partien des Maxillare und Praemaxillare) auffallend dünn. Ein Septomaxillare konnte bisher – vielleicht infolge mangelnder Überlieferung – nicht nachgewiesen werden.

Der Rand der Augenöffnung ist nur im Bereich des Praefrontale, Frontale und vorderen Postfrontale verstärkt. Der Knochen ist hier fast doppelt so dick wie normal. Selten nur ist auch eine gewisse Verstärkung der oberflächlichen Skulpturelemente in dieser Region festzustellen. Lacrimale, Postorbitale und Jugale besitzen dagegen keinen verstärkten Orbitalrand, vielmehr sind sie recht dünn. Das gilt in besonderem Maße für das Jugale. Bei vergleichbaren Formen wie *Micromelerpeton* (BOY 1972: 17) ist dagegen der gesamte Orbitalrand verstärkt. Bei *Branchiosaurus* zeichnet sich also offensichtlich eine verzögerte Entwicklung der posterolateralen Augenumrandung ab; belegt wird dies unter anderem durch die späte Verknöcherung des Jugale.

Das Praefrontale bildet keinen unter das Lacrimale greifenden Fortsatz aus. Ein derartiger Processus (VPP) ist bei verschiedenen kleinwüchsigen Formen, insbesondere den Dissorophiden, vorhanden (BOLT 1974). Der hintere, die Orbita begrenzende Abschnitt des Praefrontale ist stets verhältnismäßig kurz. Der entsprechende vordere Fortsatz des Postfrontale ist dagegen unterschiedlich lang. In einzelnen Fällen kann er als dünner Knochenspan auf der Innenseite des Orbitalrandes weit nach vorne ragen, er berührt aber nie das Praefrontale. Das Maxillare bleibt verhältnismäßig kurz, aber erstaunlich hoch. Es erreicht ungefähr das Niveau des Orbita-Hinterrandes, wo es sich mit dem Vorderrand des Quadratojugale verzahnt.

Das Pinealforamen ist im Laufe des Wachstums kleiner geworden und befindet sich auf Höhe des Orbita-Hinterrandes oder schwach dahinter. Der umgebende Knochen ist etwas wulstförmig aufgebogen.

Der Ohrschlitz hat sich kaum verändert. Erstaunlicherweise ist auch die Ventrallamelle (Lamina descendens) des Squamosum nicht stärker geworden, sondern schmal und leistenförmig. Sie scheint also bei *Branchiosaurus* generell reduziert zu sein. Die Verbindung zwischen Squamosum und Supratemporale ist spezialisiert, denn das Squamosum greift mit einem dünnen, aber breiten Fortsatz unter das Supratemporale. Ein derartiger Fortsatz ist bisher nur bei einigen primitiven Rhachitomen (*Dendrerpeton*, s. WATSON 1956: 379, CARROLL 1967: 119; *Eugyrinus*, s. WATSON 1940: 214; *Lafonius*, s. BERMAN 1973: 937) beschrieben worden und mit einer beweglichen, ligamentösen Verbindung zwischen beiden Knochen erklärt worden. Da *Branchiosaurus* niemals das Stadium erreicht, in dem die Knochennähte fest miteinander verzahnen, und deshalb die Knochen bei der Überlieferung leicht disartikulieren, haben wir keine Anhaltspunkte über die Natur dieser Verbindung. Mir scheint aber, daß der Fortsatz kaum noch Bewegungen zwischen Supratemporale und Squamosum gestattet und wohl eher zur Verstärkung dieser Schwächezone dient.

In der Posterolateralecke des Schädeldaches weicht *Branchiosaurus* von allen vergleichbaren Formen merklich ab. Das Quadratojugale ist nämlich ungewöhnlich breit



und ist an seinem Hinterrand deutlich eingebuchtet. Ventral- wie Hinterrand sind durch kräftige Skulpturelemente verstärkt, während der übrige Teil des Quadratojugale fast skulpturlos ist (Abb. 1 b).

Der Hinterrand des dorsalen Schädeldaches ist weitgehend durch eine Furche, die durch davorliegende Skulpturelemente noch verstärkt sein kann, occipitalwärts abgesetzt (Abb. 1 a). Im Bereich des Postparietale grenzt diese Furche eine niedrige,  $\pm$  paarige Occipitallamelle ab; lateralwärts läuft sie etwa in der Mitte der Tabularia aus, tritt aber weiter lateralwärts wieder zur vorderen Abgrenzung des nach hinten gerichteten, unskulptierten Tabularhorns in Erscheinung.

Der Sklerotikalring ist bei keinem der untersuchten Exemplare gut erhalten; er scheint sich zumindest in seiner medialen Hälfte aus vielen, relativ kleinen, kurzen Plättchen zusammensetzen (Abb. 1 a). Ein Sklerotikalpflaster wurde nicht beobachtet.

Der Gaumen ist nicht so zart und zerbrechlich wie bei den kleinen Individuen (Boy 1972: Abb. 30), denn mit Ausnahme des Parasphenoid sind die einzelnen Elemente massiver geworden. Allerdings bleiben die rein knorpeligen Verbindungen in der Basipterygoid- und der Quadrat-Region.

Praemaxillare und Maxillare besitzen eine wohl ausgebildete Zahnleiste, die sich in der hinteren Hälfte des Maxillare verschmälert und als annähernd runde Verstärkung des Ventralrandes fortsetzt (Abb. 6). Im Bereich hinter der Choane, wo die Artikulation mit dem Palatinum stattfindet, ist sie etwas verbreitert und unterhöhlt. Die Zähne stehen dicht nebeneinander direkt am Labialrand der Zahnleiste. Leider sind Einzelheiten der Bezahnung meist durch Sediment verdeckt. Im Praemaxillare dürften ca. 13 Zähne Platz haben, die Anzahl der Maxillarzähne ist leider in dem vorhandenen Material nicht abzuschätzen. Soweit sichtbar, sind die Zähne bis auf den hinteren Abschnitt  $\pm$  gleich groß. Einzelheiten der Zahnmorphologie sind nur aus wenigen Kieferfragmenten ersichtlich. Eines dieser Fragmente zeigt eine der Zahnleiste akrodont aufgewachsene, schmalere Leiste, die aussieht, als wäre sie aus fest miteinander verwachsenen Zahnsockeln gleicher Höhe entstanden (Abb. 5). Die fehlenden Zahnkronen sind mit Sicherheit nicht abgebrochen, sondern abgefallen, wie aus dem unregelmäßigen, rauhen Oberrand der Sockel zu ersehen ist. Die einzelnen Sockel haben einen ovalen Querschnitt und eine unregelmäßig höckerige Oberfläche, die von tiefen Furchen durchzogen wird und die wohl vereinzelte Foramina enthält. Ob es sich bei den Foramina um Pulpa-Öffnungen handelt, ist sehr fraglich.

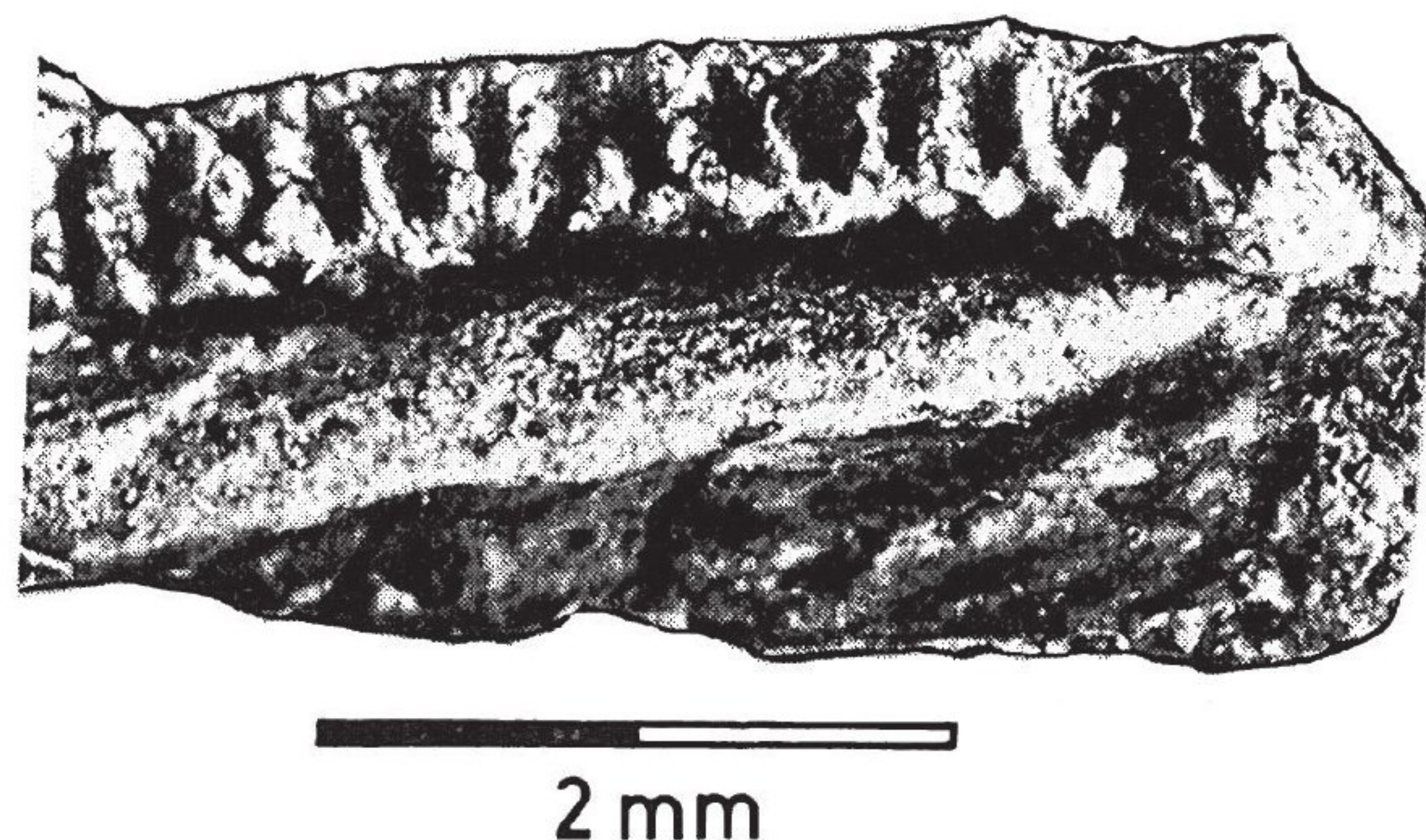


Abb. 5: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY), großes Exemplar (PIM-N 805). Zahnleiste des Dentale mit aufgesetzter „sockelartiger“ Leiste. 13,2  $\times$ .



Man könnte den Eindruck gewinnen, daß die Zähne pedicellat sind, d. h. daß Sockel und Krone nicht fest verwachsen, sondern durch nicht mineralisiertes Dentin oder „fibröses“ Material miteinander verbunden sind (PARSONS & WILLIAMS 1962; GREVEN & CLEMEN 1975: 497). Bei den pedicellaten Zähnen der Lissamphibien sind die Zahnsockel in der Regel nicht seitlich miteinander verwachsen. Allerdings kennt man leichte basale Verwachsungen bei einzelnen Larven (CLEMEN & GREVEN 1974: 270) und Verstreungen im gesamten Sockelbereich bei einzelnen Adulten (CLEMEN & GREVEN 1974: 274). Pedicellate Zähne sind mittlerweile auch bei den Rhachitomen, nämlich den verwandten Dissorophiden, nachgewiesen worden (BOLT 1969, 1977), so daß ihre Existenz bei den Branchiosauriern nicht sehr überraschend wäre. Bei den Dissorophiden sind allerdings die Zahnsockel wie bei den Lissamphibien pleurodont befestigt.

Da die Natur der „Sockelleiste“ des *Branchiosaurus* wohl nur durch histologische Untersuchungen zu klären ist – es könnte sich ja auch um Differenzierungen des Zahnträgers handeln – muß die Frage, ob pedicellat oder nicht pedicellat, vorerst offenbleiben. Eines ist aber sicher: Wenn überhaupt ein abgewandelt pedicellater Zahntyp auftritt, dann nur bei sehr adulten Exemplaren. Die Masse der untersuchten Individuen zeigt einen konservativen Zahnbau. Bei ihnen sitzen die Zähne direkt der undifferenzierten Zahnleiste akrodon auf. Die Zahnkronen sind schlank, an der Basis linguo-labial verbreitert und enden apikal in einer feinen, z. T. etwas abgesetzten Spitze, sind also stets monocuspid. An einzelnen Exemplaren ist zu erkennen, daß das Oberende der Zahnkrone linguad umgebogen ist. Am Material des *Branchiosaurus humbergensis* beobachtet man außerdem, daß die Zahnschmelz als durchscheinende, schmelzartige Kappe erscheint. Auch hier fehlen noch histologische Untersuchungen. Somit bleibt offen, ob wie bei den Larven und Adulten der Lissamphibien (CLEMEN & GREVEN 1974) eine Schmelzkappe existiert.

Die Bezahnung der Gaumenelemente Vomer, Palatinum, Ectopterygoid und Pterygoid ist nicht in allen Einzelheiten zu erkennen. Meist sind bei den großen Individuen nur die Ansatzflächen der Zähne und nicht die Zahnkronen überliefert. Aus der Größe der Insertionsstellen kann man zum einen auf Zähne von der Größe der Maxillarzähne, hier als „Fangzähne“ bezeichnet, und zum anderen auf deutlich kleinere, als „Dentikel“ bezeichnete Zähne geschlossen werden. Im Vergleich mit anderen Rhachitomen wirkt diese Bezahnung „modern“ (CHASE 1963). Die „Dentikel“ sitzen insbesondere im Bereich des Pterygoid auf relativ hohen, ringförmigen Strukturen, deren mögliche Sockelnatur aus Erhaltungsgründen sehr zweifelhaft ist. Diese sockelartigen Strukturen sind auf der vordersten Spitze des Palatin-Astes am höchsten und nehmen nach hinten an Höhe ab. Im hintersten Bereich des Palatin-Astes werden sie abgelöst durch flache Skulpturgruben. Ob diese Gruben Insertionsflächen früherer Dentikelgenerationen sind, ist vorerst nicht geklärt. Aus eigenen Beobachtungen und auch aus Angaben von SCHÖNFELD (1911: 25) über *Branchiosaurus tener* ist als gesichert anzunehmen, daß der Dentikelbesatz des Palatin-Astes während der Ontogenese von hinten nach vorne abgebaut wird. Die Ansatzstellen der „Fangzähne“ auf Vomer und Palatinum weisen ebenfalls wallartige Ringstrukturen mit rauher, unregelmäßiger Oberfläche auf. Sie sind jedoch niedriger als die der Dentikel.

Der Vomer hat sich im Laufe des Wachstums etwas verlängert. In seinem medialen Abschnitt ist er weiterhin auffallend dünn. Entlang seinem Posterolateralrand enthält er dagegen eine breite, hohe Leiste, auf der wie bei jüngeren Individuen ein bis zwei



„Fangzähne“ sitzen (Abb. 6). Hinter und z. T. auch vor den „Fangzähnen“ befinden sich ein bis maximal drei „Dentikel“. Diese den Medialrand der Choane verstärkende Leiste entsendet von ihrem Vorderrand zur Anteromedialecke des Vomer eine weitere, schwächere Leiste, auf der mitunter ein kleiner „Dentikel“ sitzt und die kleineren Individuen fehlt.

Das Palatinum ist in seinem kurzen hinteren Abschnitt breiter geworden und ist hier zwecks Artikulation mit dem Ectopterygoid eingebuchtet (Abb. 6). Sein lateraler Fortsatz greift in eine unter der Zahnleiste des Maxillare gelegene Aushöhlung. Auf

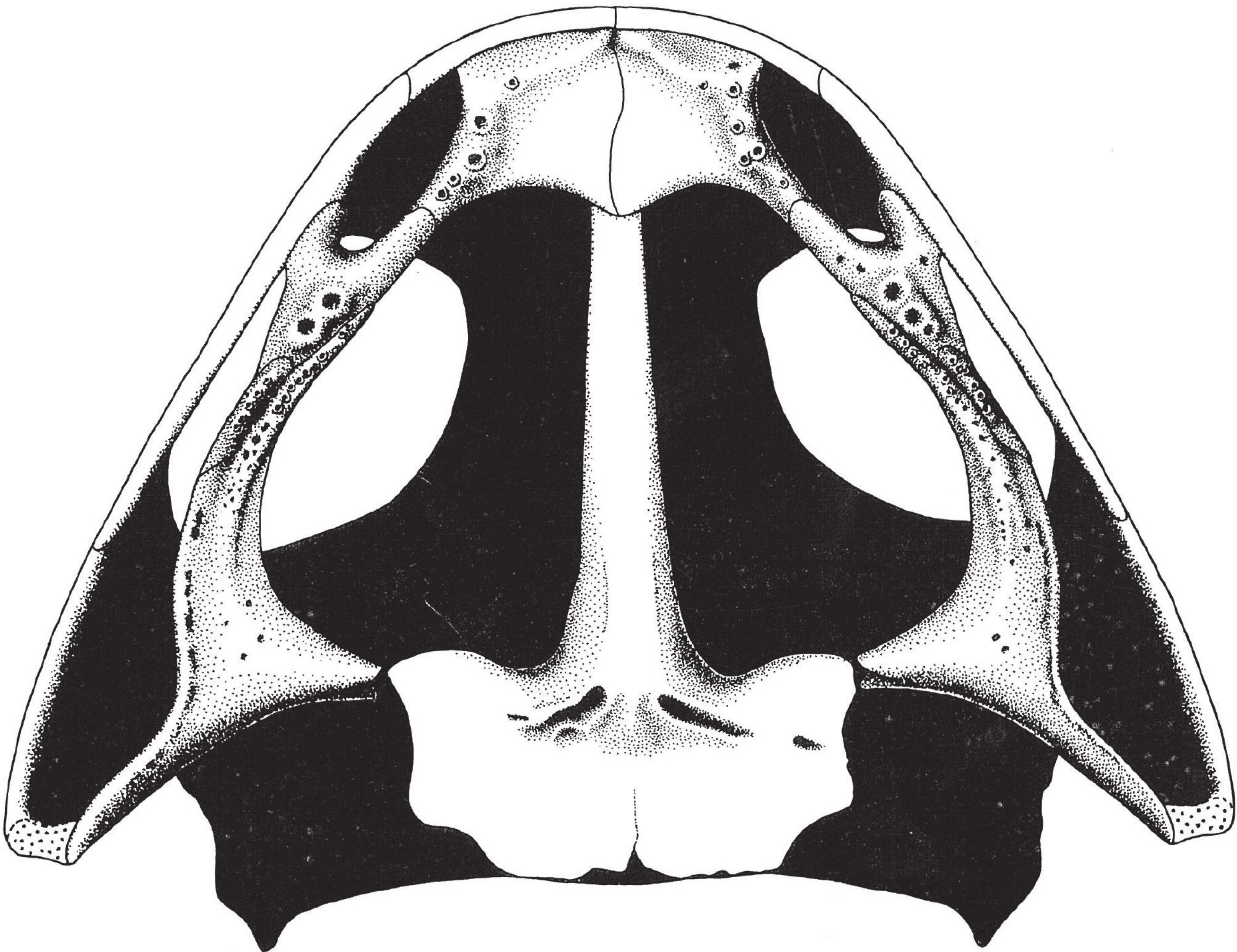


Abb. 6: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). Rekonstruktion eines Schädels von ca. 14 mm Länge. Gaumenansicht. 6,7  $\times$ .

seiner Ventralseite enthält es entlang dem Posteromedialrand eine leistenartige Verdickung, auf der hintereinander zwei „Fangzähne“ und ein bis drei große „Dentikel“ stehen. Auf der Dorsalseite hat sich parallel zum Medialrand eine relativ hohe, breite Leiste entwickelt. Diese gabelt sich vorne. Sie bildet zum einen den Posterolateralrand der Choane und setzt sich zum anderen auf dem Vomer-Ast des Palatinum fort. Die bei jungen Individuen im vorderen Bereich auftretende Furche, in der möglicherweise der Processus maxillaris anterior der Nasalregion liegt (Abb. 8 a), ist verschwunden. Bei mittelgroßen Individuen reicht der Processus maxillaris möglicherweise noch bis in eine Vertiefung am Anteromedialrand der Leiste (Abb. 8 b). Bei alten Individuen



fehlt auch diese Depression (Abb. 8 c). Stets vorhanden ist aber eine tiefe Depression am Posterolateralrand der Choane (Abb. 8 b u. c). Im Gegensatz zu den Micromelerpetontidae und Dissorophidae (BOLT 1974) ist die dorsale Leiste des Palatinum nicht hoch genug, um das Lacrimale von unten her abzustützen.

Das Ectopterygoid ist erstaunlich dick. Im Laufe des Wachstums wird es vorne vom Palatinum und hinten vom Pterygoid umwachsen. Auf seiner Ventralseite trägt es mehrere unregelmäßig hintereinander gereihte „Dentikel“.

Das Pterygoid hat seinen Quadrat-Ast verlängert und seinen Palatin-Ast verbreitert (Abb. 6). Beide zeigen eine Skulptierung aus wenigen unregelmäßigen Vertiefungen und Furchen. Auf den vordersten Dreiviertel des Palatin-Astes entwickelt sich stärker als bei den jugendlichen Exemplaren eine hohe, unregelmäßig mit „Dentikeln“ besetzte Leiste. Wie oben bereits ausgeführt wurde, ist diese Leiste bei den größten bekannten Individuen nur noch vorne mit wenigen „Dentikeln“ versehen.

Das Parasphenoid hat sich in seinem vorderen Abschnitt, dem Processus cultriformis, relativ verlängert, während sich der verbreiterte hintere Abschnitt, die Basalplatte, relativ verkleinert hat (Abb. 6). Der Processus cultriformis ist weiterhin glatt, er enthält nur an seinem entweder zugespitzten oder unregelmäßig zerlappten Vorderende wenige feine Längsfurchen (Abb. 17 a). Die Basalplatte bleibt ebenfalls skulpturlos; ihr Vorderrand ist in der Regel stärker geschwungen als bei kleineren Individuen. Die Foramina für den Durchtritt der Arteria carotis interna haben ihre Position leicht verändert. Sie liegen nun etwas nach hinten verschoben und dichter beieinander.

Das Neurokranium bleibt weiterhin knorpelig. Lediglich ein kleines Knochenpaar tritt auf, das ich irrtümlicherweise für den Proatlas hielt, weil es häufig in enger Verbindung mit der Wirbelsäule vorkommt (BOY 1972: 58). Leider sind beide Knochen sehr zerbrochen, so daß sich ihre wahre Natur nicht beweisen läßt. Es scheint mir aber jetzt am wahrscheinlichsten, daß es sich um Exoccipitalia handelt.

Der Stapes ist in der Regel so verdrückt, daß Einzelheiten nicht mehr erkennbar sind. Soweit sichtbar, hat er seine Gestalt im Laufe des Wachstums nicht verändert.

Obwohl die äußeren Kiemen nicht überliefert sind, muß aus der Anordnung der Kiemendentikel auf ein voll funktionierendes Kiemenstützskelett, und damit auf die Existenz von Kiemen geschlossen werden. Die einzelnen Kiemendentikel sind nicht gut erhalten. Nur sehr selten lassen sie feine stachelartige Fortsätze, wie sie bei den jungen Individuen die Regel sind (BOY 1972: 54, Abb. 11 b u. c), erkennen. Meistens laufen die einzelnen Dentikel in eine breite, stumpfe Spitze aus; die stachelartigen Fortsätze sind möglicherweise zurückgebildet worden (S. 66). An dieser Stelle muß erwähnt werden, daß HEYLER (1975: 19) die Spezialisierung der Kiemendentikel grundsätzlich leugnet und als „artifices de conservation“ abtut. Man kann bei starker Vergrößerung die Aufspaltung der Kiemendentikel bei vielen Individuen des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* sehen, und auch bei einem Exemplar des *Branchiosaurus gracilis* habe ich sie beobachtet. Es gibt aber auch viele Individuen, bei denen diese Aufspaltung nicht zu erkennen ist. Dafür bieten sich zwei Erklärungen an: a) Die stachelartigen Fortsätze sind bis zu einem gewissen Maße flexibel und liegen oft dicht gebündelt, so daß sie eine einheitliche Spitze vortäuschen. Sie sind also nicht verknöchert, sondern bestehen aus einem nur schwach mineralisierten Stützgewebe. b) Innerhalb einer



Art treten sowohl Individuen mit undifferenzierten, einspitzigen Dentikeln als auch Individuen mit differenzierten, mehrspitzigen Dentikeln auf.

Die Möglichkeit a) scheint mir wahrscheinlicher, denn ich beobachtete bei demselben Exemplar sowohl eine Spreizung als auch eine Bündelung der Fortsätze.

Das Hyobranchialskelett hat sich ontogenetisch kaum verändert (Abb. 9 a). Beiderseits der ein wenig verlängerten „Copula“ liegen die weiterhin sehr kurzen Hypohyalia sowie die beiden nun etwas längeren Hypobranchialia. Der Unterkiefer ist bei allen Exemplaren schlecht erhalten und läßt keine neuen Details erkennen.

Die Wirbelsäule setzt sich aus 20 oder 21 Praesakralwirbeln, einem undifferenzierten Sakralwirbel und mehr als 15 Schwanzwirbeln zusammen. Pro Wirbel sind weiterhin nur die paarigen Neuralbögen, die immer noch keine richtigen Dornfortsätze ausbilden, verknöchert. Die Rippen sind im Thorakalbereich stärker differenziert als bei jüngeren Individuen (Abb. 10 a). Die erste und zweite Rippe (am 2. und 3. Wirbel) sind relativ schlank und kurz. Die dritte und vierte Rippe sind um ein Drittel länger als ihre Vorgänger. Die dritte Rippe ist außerdem ungewöhnlich verbreitert, während die vierte Rippe bereits wieder etwas schmaler ist (Abb. 10 b). Alle folgenden Rippen nehmen kontinuierlich an Länge und Breite ab. Die Verstärkung der dritten und vierten Rippe geht wahrscheinlich auf eine verbesserte Verankerung des Schultergürtels mit der Wirbelsäule zurück.

Der Schultergürtel bleibt im Laufe des Wachstums auffallend schlank. So hat sich die schmale Ventralplatte der Clavicula nicht verbreitert. Sie ist als einziger der Schultergürtelknochen deutlich skulptiert. Die Skulptur ist feiner als auf den Schädeldachknochen und eher narbig als höckrig. Der Processus praescapularis der Clavicula erscheint etwas verbreitert (Abb. 11 a). Die Interclavicula hat sich stärker verändert. Soweit aus den spärlichen Befunden ersichtlich, ist sie im wesentlichen in die Breite gewachsen. Ihr Vorderrand ist fast gerade, ihr Hinterende läuft stumpfwinklig zu. Die Skulptierung der Ventralseite ist unbedeutend (Abb. 11 a). Lateral wird die Interclavicula nur wenig von den Claviculae überlagert. Eine ähnlich breite, kurze Interclavicula besitzen *Eryops* (MINER 1925: Abb. 3) und die Dissorophoiden *Amphibamus* (WATSON 1940: Abb. 9) und *Micropholis* (ROMER 1947: Abb. 13).

Das Cleithrum ist etwas gedrungener geworden. Während sich sein dorsaler, blattförmiger Abschnitt kaum verbreitert hat, hat sich der ventrale Processus clavicularis stärker differenziert. Bei jungen Individuen ist er schlank und fast rund. In dieser Form tritt er bei den meisten Rhachitomen auf (NILSSON 1939: 16). Bei einem alten Individuum ist er dagegen verhältnismäßig dick und auf seiner Medialseite konkav. Am Hinterrand der Medialfläche hat sich ein Knochenvorsprung herausgebildet, der wahrscheinlich das sich nach hinten anschließende Scapulocoracoid ein wenig umfaßt. Eine ähnliche Differenzierung des Processus scapularis wurde vor kurzem bei *Metoposaurus* beschrieben (DUTUIT 1976: 132). Dort besitzt das Cleithrum einen konkaven Hinterrand, der von einer internen und einer externen Leiste begrenzt wird. Die interne Leiste ragt ähnlich wie der oben beschriebene Vorsprung nach hinten vor. Das Scapulocoracoid bleibt schlecht verknöchert. Der gesamte ventrale Abschnitt und wahrscheinlich auch beträchtliche dorsale Partien sind knorpelig. Der vertikale Pfeiler oberhalb der Fossa glenoidalis tritt stark hervor und ist an seinem Vorderrand unterhöhlt (Abb. 11 a). Ein Foramen supraglenoidalis ist darin nicht sicher nachzuweisen.



Im Beckengürtel sind weiterhin nur Ilium und Ischium verknöchert (Abb. 12 a). Das Ischium hat sich nicht verändert. Das Ilium ist etwas stärker ventralwärts gewachsen und wirkt nun verhältnismäßig massiv. Gliedmaßenskelett und Schuppenpanzer sind nur ungenügend überliefert (Abb. 24 a).

#### Beziehungen

Die Beziehungen zu dem *Branchiosaurus petrolei* (GAUDRY, 1875) aus dem Becken von Autun sind leider bis heute noch nicht exakt geklärt. Ich hoffe, daß mir dies in den nächsten Jahren durch das Studium des französischen Typus-Materials möglich sein wird. Nach den aus der Literatur verfügbaren Daten (THEVENIN 1910: Taf. 1: 1–4; HEYLER 1957: Taf. 1–3, 4:1, 5:3, 6–9) scheinen die saarpfälzische und die französische Form einander sehr ähnlich zu sein. Die französische Art unterscheidet sich möglicherweise geringfügig durch ein etwas schlankeres, längeres Postfrontale und ein etwas kürzeres Postparietale. HEYLER (1974, 1975: 19) bezweifelt allerdings grundsätzlich die Möglichkeit, einzelne Arten und sogar Gattungen zu unterscheiden: „Les diagnoses apparaissent donc comme artificielles, très subjectives et par conséquent fort douteuses.“

Weiterhin sehr ähnlich ist *Branchiosaurus flagrifer* WHITTARD, 1930, aus dem Rotliegenden von Friedrichroda/Thüringen (= Obere Goldlauterer Schichten, ANDREAS & HAUBOLD 1975: 35, als *Br. cf. petrolei*). Bevor man einen Vergleich mit dieser Form wagen kann, muß allerdings erst geklärt werden, ob in dem Fundmaterial von Friedrichroda ein oder zwei Arten vorliegen. Glücklicherweise kennt man nämlich neben den zahlreichen kleinen Exemplaren auch einige größere und sogar zwei ungewöhnlich große Individuen. Eventuell existieren zwei Arten: eine kleinere, die man *Branchiosaurus flagrifer* nennen müßte, falls sie nicht mit *Branchiosaurus petrolei* übereinstimmt, und eine größere, die man unter Umständen *Branchiosaurus brachyrhynchus* WATSON, 1963, nennen könnte. Dieser Problembereich wird z. Z. von MILNER (London) untersucht. In dem mir vorliegenden, unzureichenden Material kann ich keine wesentlichen Unterschiede zwischen den kleinwüchsigen Formen Thüringens und des Saar-Nahe-Gebietes erkennen. Aber in diesem Wachstumsstadium sind artliche Unterschiede nur schwer zu fassen (S. 49).

#### 2.2. *Branchiosaurus caducus* AMMON, 1889

(Abb. 2, 3 c, 4 b, 7, 9 b, 10 c, 11 b, 12 b, 13 b, 14, 24 b, 25 a).

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

1972 *Branchiosaurus caducus* AMMON 1889. — BOY, Die Branchiosaurier...: 66–68, Taf. 2:2.

1976 *Branchiosaurus caducus* AMMON. — BOY, Überblick über die Fauna...: 53, Abb. 26 a.

Holotypus: BSM–1929XI120

Locus typicus: Pfarrwald bei Heimkirchen

Stratum typicum: Top Odernheim-Schichten (= Mittlere Lebach-Gruppe), Autunium.

Bemerkungen: Von dieser Art kannte man bisher nur den Holotypus, der einen Teil des Schädeldaches und die vordere Wirbelsäule umfaßt. Neues Material erlaubt nun eine weitgehendere Beschreibung und erstmals auch eine systematische Abgrenzung gegen andere Arten.



Material: Heimkirchen: Außer dem Holotypus PIM-N 807 — N 809, N 812, N 814; SML-Pfa. 3. — Jeckenbach S 1 b: PIM-N 885.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Branchiosaurus* mit folgenden Besonderheiten: Relativ großwüchsig (Schädellänge kontinuierlich bis 18 mm, maximal 29 mm). Sehr breite Frontalia (Verhältnis Interorbitalbreite: Schädellänge = 0,295–0,35). Relativ schmales Parietale, kaum breiter als Frontale. Sehr kurzes Postparietale. Praefrontale mit kurzem, stumpfen hinteren Fortsatz. Postfrontale sehr breit, insbesondere ist der vordere Fortsatz verbreitert. Maxillare relativ hoch, reicht deutlich hinter die Orbita. Palatinum und Ectopterygoid kurz und wahrscheinlich sehr breit. Palatin-Ast des Pterygoid relativ schlank und stark nach außen gebogen. Parasphenoid glatt, bei großen Individuen mit relativ breitem Processus cultriformis und relativ kleiner Basalplatte. 19 oder ? mehr Praesakralwirbel. Schwach entwickelter, juvenil erscheinender Beckengürtel.

### Beschreibung

Leider reicht das Material immer noch nicht für eine komplette Beschreibung aus. So ist die Rekonstruktion des Schädeldaches in einigen Punkten unsicher, weil genaue Daten über das Nasale, das Postorbitale und das Jugale fehlen.

Die untersuchten Schädel messen in ihrer Länge zwischen 13 und 18 mm. Darüber hinaus existieren verschiedene kleine Schädel mit 6–8 mm Länge, die aber schwach verknöchert sind und sich nur schwer von gleich großen Schädeln des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* unterscheiden lassen (S. 48). Schließlich liegt noch das Fragment eines sehr großen Schädeldaches (Länge ca. 29 mm, Abb. 14 b) vor. In allen Wachstumsstadien sind Kiemendentikel entwickelt, so daß mit einem zumindest teilweise larvalen bzw. neotenischen Zustand zu rechnen ist.

*Branchiosaurus caducus* ist sehr ähnlich dem *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Beim Vergleich  $\pm$  gleich großer Individuen wirkt das Schädeldach des *Branchiosaurus caducus* im hinteren Abschnitt etwas schmaler, vorne dagegen verhältnismäßig breit (Abb. 2 a). Die Orbitae sind etwas länger, obwohl der Abstand zwischen den Augenöffnungen etwas breiter ist.

Die Skulptierung macht eine ähnliche ontogenetische Entwicklung durch wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Beim kleinsten Exemplar mit 13 mm Schädellänge existieren pro Knochen nur wenige Poren und schmale, kurze Furchen. Mit dem Wachstum entstehen zwischen dem Poren-Furchen-Muster sehr flache Erhebungen und Wülste, wie sie bereits am Holotypus beschrieben wurden (Boy 1972: 66, Taf. 2:2). In zwei Punkten bestehen Unterschiede zu *Branchiosaurus* cf. *petrolei*: a) Die Skulptierung ist weniger dicht und die Furchen sind schmaler. b) Die Skulptierung ist gleichmäßiger über alle Knochen verteilt, z. B. sind auch Maxillare und Squamosum  $\pm$  vollständig ornamentiert. Die beim Holotypus des *Branchiosaurus caducus* besonders hervortretende randliche Lappung der Schädeldachknochen variiert dagegen beträchtlich bei beiden Arten und scheint am stärksten bei großen Individuen des *Branchiosaurus caducus* entwickelt zu sein.

Furchen für ein Sinneslinien-System wurden bei keinem Exemplar beobachtet. Gut ausgebildet ist bei einem kleinen Exemplar die Furche für den Nasolacrimalkanal (Abb. 4 b). Sie ist wie bei jüngeren Individuen des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* sehr



breit, erweitert sich zur Orbita hin und wird beiderseits von hohen Skulpturleisten begrenzt.

In der Schnauzenregion existieren wahrscheinlich ähnlich wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (S. 32) drei große Fenster (Abb. 2 a), die sich möglicherweise mit dem Alter weitgehend schließen. Leider sind aber viele Einzelheiten nicht erkennbar. Der Processus ascendens des Praemaxillare, der die Fenster voneinander trennt, ist merklich breiter als bei anderen Arten. Die Artikulation dieses Processus mit dem Nasale ist noch ungeklärt. Wir wissen lediglich, daß der an seinem Ende etwas zulaufende und zerlappende Processus vollständig skulptiert ist (Abb. 3 c). Er scheint sich also nicht wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* unter das Nasale zu legen (Abb. 3 a), sondern das Nasale, dessen Vorderrand wir leider nicht kennen, etwas zu überlappen.

Ähnlich wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* ist der Rand der Augenöffnung nur im medialen Bereich verstärkt. Das Lacrimale stellt eine dünne, auffallend kurze und breite Knochenplatte, die lateral vom Maxillare überlagert wird, dar. Auch das Praefrontale ist sehr kurz, es läuft nach hinten in einen stumpfen Fortsatz aus.

Bemerkenswert ist die Form des Postfrontale (Abb. 2 a, 14 b). Bei allen Exemplaren, mit Ausnahme der kleinsten Individuen mit weniger als 10 mm Schädelänge, ist der nach vorne gerichtete Fortsatz dieses Knochens sehr kurz und breit. Er läuft im Gegensatz zu den Verhältnissen bei anderen *Branchiosaurus*-Arten nicht spitz zu. Auch der hintere Abschnitt des Postfrontale ist in der Regel etwas breiter als etwa bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Postorbitale und Jugale sind nur andeutungsweise bekannt. Das Maxillare ist ähnlich hoch wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*; allerdings ist in seinem antorbitalen Abschnitt kein eigentlicher Faziallobus ausgebildet. Vielmehr ist der Knochen dicht hinter der Naris am höchsten und erniedrigt sich verhältnismäßig kontinuierlich nach hinten. Er ist grundsätzlich länger als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und reicht stets hinter das Niveau des Orbita-Hinterrandes.

Der Ohrschlitz ist ähnlich breit wie bei anderen *Branchiosaurus*-Arten. Das Squamosum kennen wir allerdings nur von einem Exemplar; es ist etwas schmaler und länger als beim gleich großen *Branchiosaurus* cf. *petrolei*; insbesondere ist die Einbuchtung für den Vorderrand des Ohrschlitzes tiefer. Das Quadratojugale ist — für *Branchiosaurus* typisch — sehr breit, sein Ventralrand gerade und sein Hinterrand konkav.

Recht charakteristisch sind die medianen Schädelelemente. Das Frontale zeichnet sich durch seine große Breite aus, während das Parietale relativ schmal, kaum breiter als das Frontale ist (Abb. 2 a). Das Pinealforamen, dessen Rand ein wenig aufgebogen ist, liegt bei kleineren Individuen auf Höhe des Orbita-Hinterrandes, bei größeren deutlich dahinter. Das Postparietale ist durchschnittlich ein wenig kürzer als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*.

Der Hinterrand des Schädeldaches variiert beträchtlich. Bei einem kleineren Individuum ist er im Bereich der Postparietalia deutlich konvex geformt (Abb. 2 a), bei größeren Individuen ist er entweder noch schwach konvex (z. B. beim Typus, Boy 1972: Taf. 2:2) oder sogar schwach konkav. Die Occipitallamelle ist nicht immer sichtbar. Wenn überliefert, ist sie etwas länger als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Wie bei letzterem läuft sie lateralwärts in einer schmalen Furche am Hinterrand des Tabulare aus, und grenzt sie das unskulptierte Tabularhorn nach vorne ab.



Der Sklerotikalring ist nur unzureichend überliefert. Er besteht in seinem medialen Abschnitt aus verhältnismäßig vielen schmalen Platten (Abb. 2 a).

Auch im Gaumen ist *Branchiosaurus caducus* dem *Branchiosaurus* cf. *petrolei* sehr ähnlich. Leider fehlen noch verschiedene Daten, so daß kein exakter Vergleich vorgenommen werden kann. Z. B. sind Vomer, Palatinum und Ectopterygoid nicht vollständig und nur bei einem Individuum überliefert.

Die Zahnleiste des Praemaxillare und Maxillare konnte leider nicht studiert werden, und auch Einzelheiten der Zahnmorphologie sind nicht bekannt. Die Zähne sind — wie generell bei *Branchiosaurus* — schlank, fast stiftförmig und etwa gleich lang. Bei einem großen Exemplar ist im Praemaxillare für maximal 15 Zähne und im Maxillare für mehr als 30 Zähne Platz.

Besser unterrichtet sind wir über den Ventralrand des Quadratojugale. Dieser ist mit einer scharfen Kante gegen die Außenfläche abgesetzt und verbreitert sich hinten zu einer niedrigen Erhebung (Abb. 7). Am Hinterrand dieser Erhebung liegt ein lang-ovales, eingetieftes, posteromedialwärts gerichtetes Feld, das das knorpelige Quadratum aufnimmt.

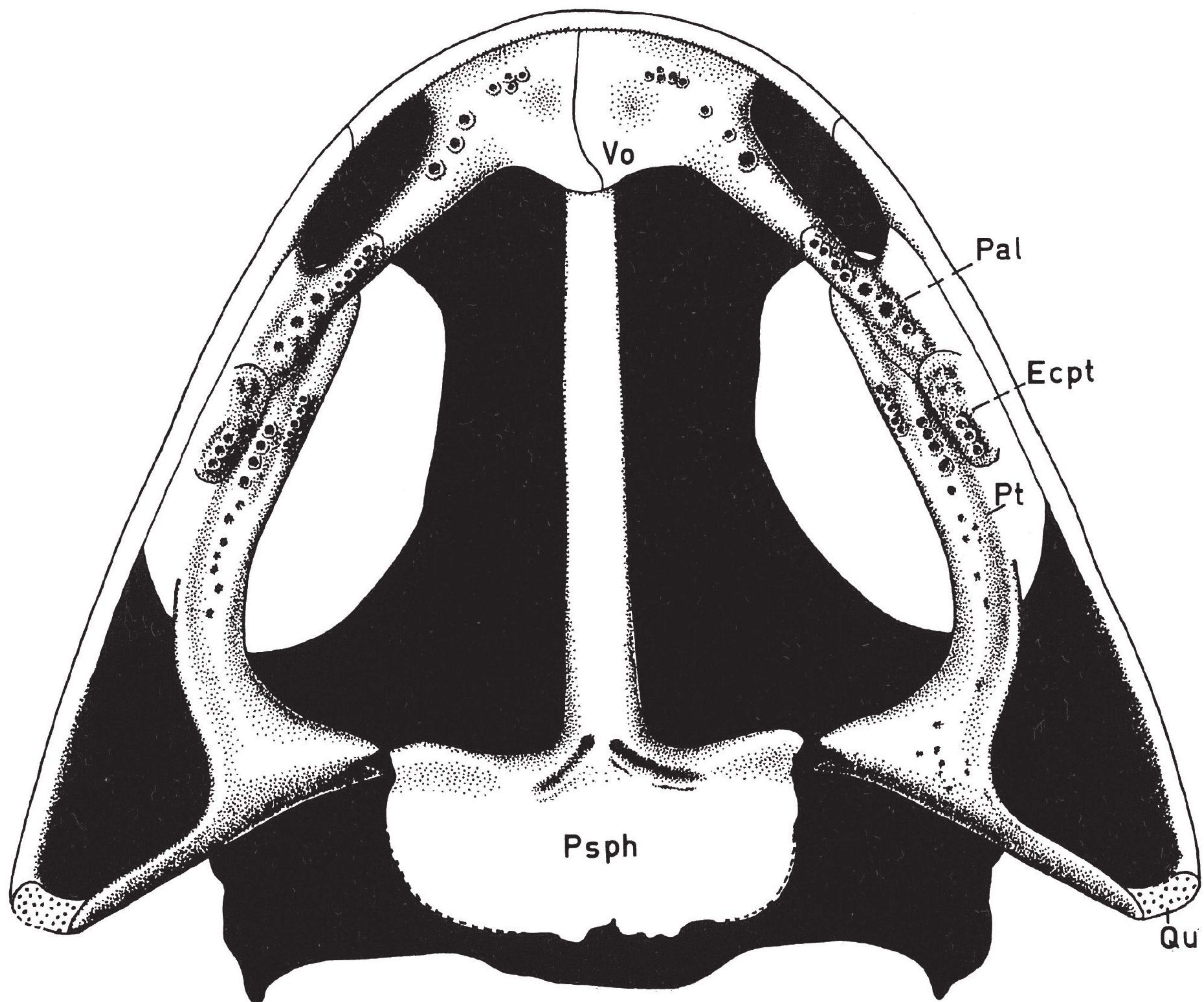


Abb. 7: *Branchiosaurus caducus* AMMON. Rekonstruktion eines Schädels von ca. 14 mm Länge. Gaumenansicht. 7,4  $\times$ .



Der Vomer ist ähnlich wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* kurz und verhältnismäßig schmal (Abb. 7). Sein Posterolateralrand, der die Choane medial begrenzt, ist durch eine breite Leiste verstärkt. Auf ihr sitzen ein oder zwei „Fangzähne“ und zahlenmäßig nicht näher bekannte „Dentikel“. Die bei großen Individuen des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* vorhandene Anteromedianleiste (S. 37) ist nur schwach angedeutet, ist aber mit einem „Dentikelfeld“ besetzt.

Das Palatinum ist wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* sehr kurz. Leider kennen wir nur seine mediale Hälfte, die eine Längsleiste mit zwei „Fangzähnen“ trägt (Abb. 7). Ein oder zwei „Dentikel“ sitzen hinter den „Fangzähnen“ und eine Reihe „Dentikel“ vor ihnen. Die vorderen „Dentikel“ fehlen bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Das Ectopterygoid scheint nach dem vorliegenden Befund ungewöhnlich breit zu sein (Abb. 7). Möglicherweise hat es zusammen mit dem hinten ebenfalls breiten Palatinum lateral Kontakt zu dem Maxillare. Die Ventralfläche ist unregelmäßig skulptiert, „Dentikel“ sind nur im hinteren Abschnitt parallel zum Medialrand zu sehen.

Das Pterygoid ist größtenteils mit feinen Gruben ornamentiert (Abb. 7). Sein Quadrat-Ast entwickelt sich allometrisch positiv. Bei kleineren Individuen liegt das Verhältnis Quadrat-Ast zu Palatin-Ast bei 1:2, bei größeren Individuen bei 3:4. Der Palatin-Ast beschreibt einen stärker konvexen, nach außen geschwungenen Bogen als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und ist möglicherweise etwas schlanker. Ob er sich an seinem Vorderende verbreitert, um von hinten das Ectopterygoid zu umfassen, ist nicht festzustellen, ist aber nach den vorliegenden Befunden unwahrscheinlich. Die einen großen Teil des Palatinum einnehmende Längsleiste verläuft bei einem jungen Individuum nicht bis in die vorderste Spitze des Astes, sondern wird von einer kleineren, parallel einsetzenden Leiste abgelöst. Beide sind mit einer Reihe „Dentikel“ besetzt (Abb. 7). Möglicherweise handelt es sich um eine individuelle Unregelmäßigkeit, denn bei allen *Branchiosaurus*-Arten und auch bei einem großwüchsigen Exemplar des *Branchiosaurus caducus* geht diese Leiste ungestört bis in die vorderste Spitze des Palatin-Astes durch.

Das Parasphenoid erinnert in der frühen Wachstumsphase sehr an *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (Abb. 7). Mit zunehmendem Alter differiert es jedoch bei beiden Arten

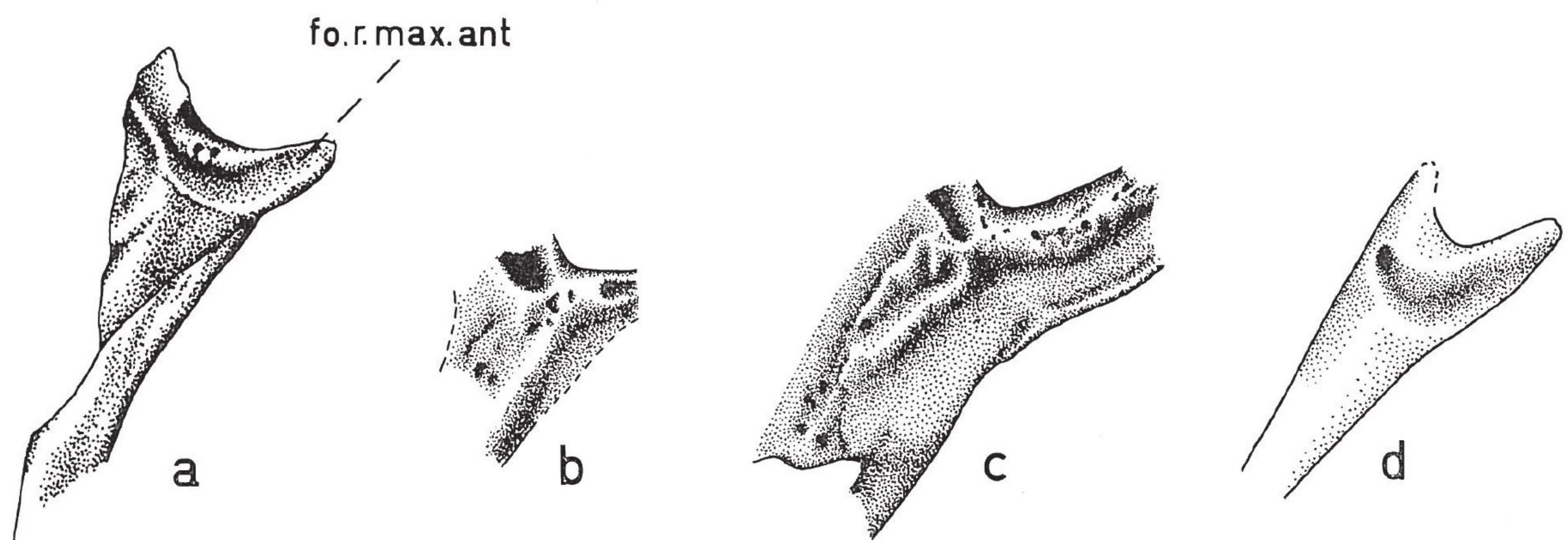


Abb. 8: Palatina von dorsal. a) kleiner *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 435; 12,3 ×. b) mittelgroßer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 800; 7,7 ×. c) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 803; 7,7 ×. d) *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. PIM-N 872; 10,9 ×.



(Abb. 13). Glücklicherweise können wir es bei etwa gleich großen Individuen vergleichen. Bei *Branchiosaurus caducus* ist der vorne stark zerlappte Processus cultriformis merklich breiter, während die Basalplatte deutlich kleiner ist. Die Foramina für die Arteria carotis interna verändern ihre Position bei beiden Arten in ähnlicher Weise. Im übrigen ist das Parasphenoid glatt.

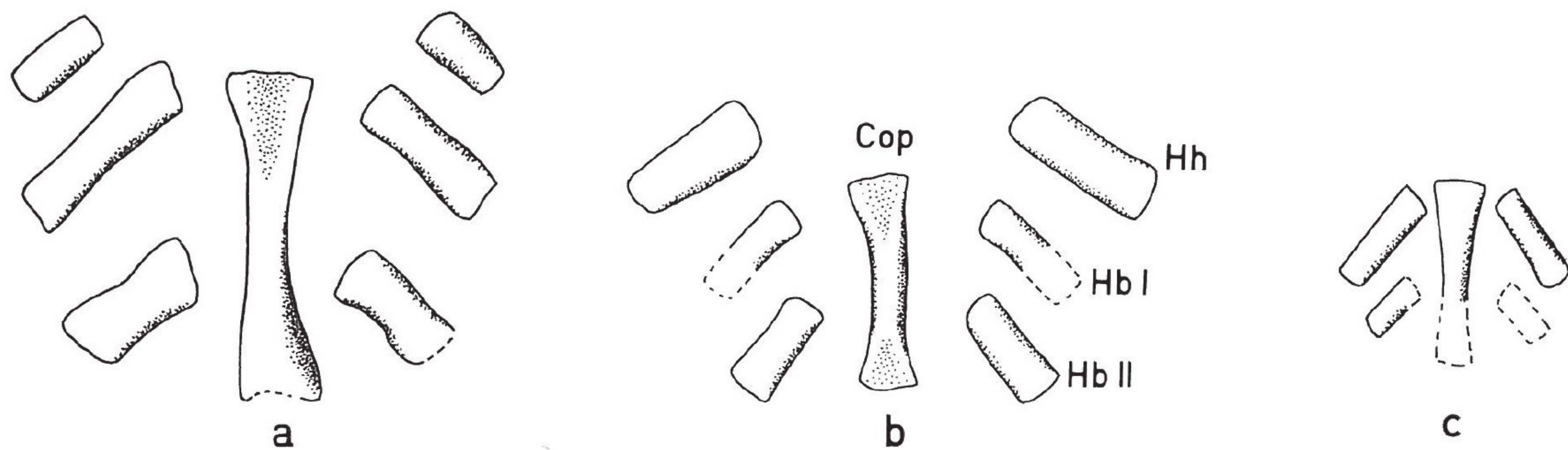


Abb. 9: Rekonstruktion des Hyobranchialskelettes. a) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY); nach PIM-N 804 u. SGM-2; 7 ×. b) *Branchiosaurus caducus* AMMON; PIM-N 807; 7 ×. c) *Branchiosaurus humbergensis* n.sp.; PIM-N 298; 6 ×.



Abb. 10: Praesakrale Rippen. 4,1 ×. a) kleiner *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 891; b) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). SGM-2. c) *Branchiosaurus caducus* AMMON. PIM-N 807. d) kleiner *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. PIM-N 881. e) großer *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. PIM-N 873.



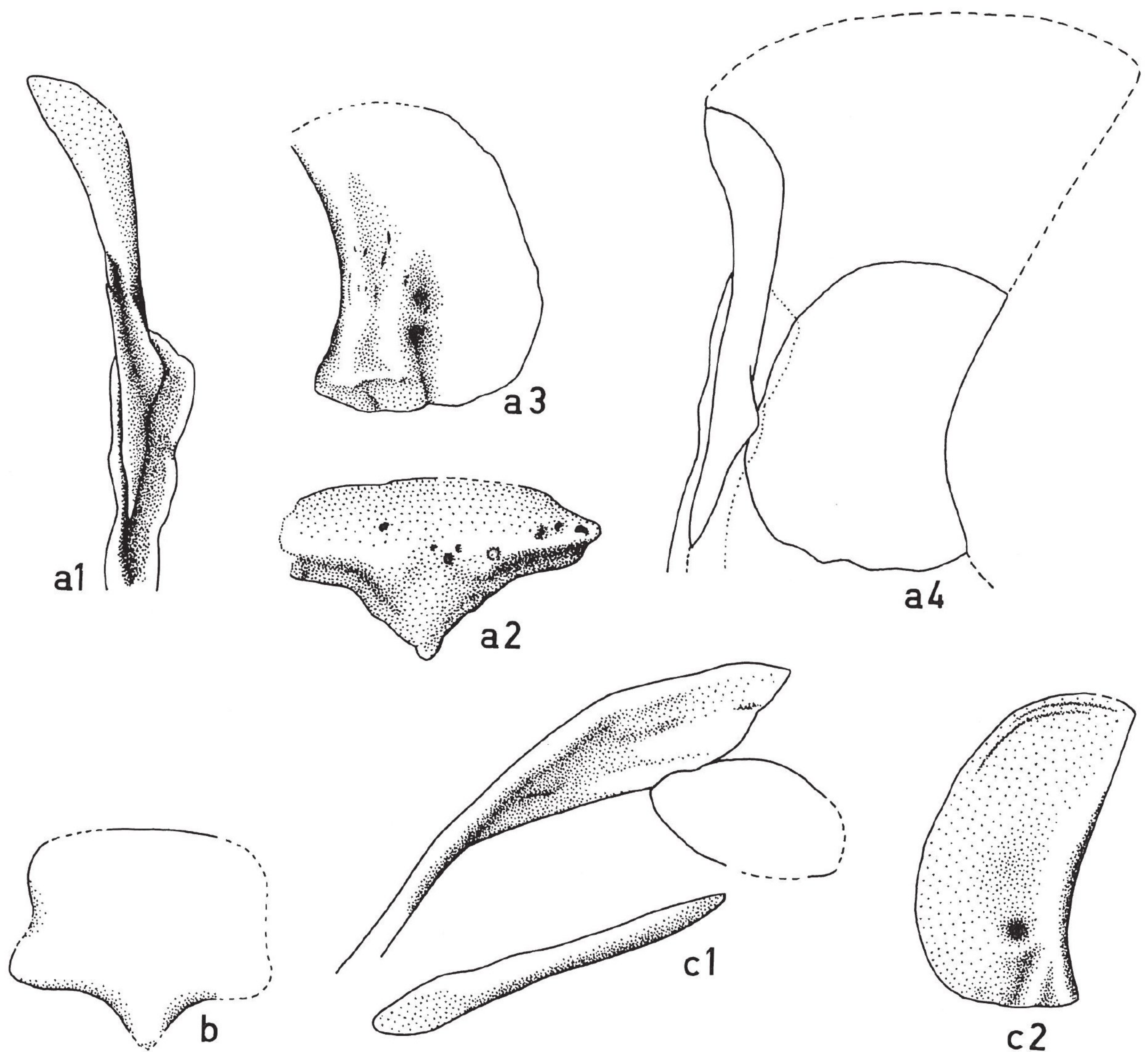


Abb. 11: Schultergürtelelemente. — a) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY): a1) Cleithrum und dorsale Clavicula von medial; PIM-N 803; 7 ×. a2) Interclavicula von ventral; PIM-N 803; 7 ×. a3) Scapulocoracoid von lateral; PIM-N 800; 8,9 ×. a4) schematische Rekonstruktion des dorsalen Schultergürtels. — b) großer *Branchiosaurus caducus* AMMON; Interclavicula von dorsal. PIM-N 807; 6,9 ×. — c) *Branchiosaurus humbergensis* n.sp.: c1) Clavicula, Interclavicula und Cleithrum eines kleineren Exemplares; PIM-N 840; 11 ×. a2) Scapulocoracoid von lateral; PIM-N 849; 12,6 ×.

Das Neurokranium ist wie bei allen Branchiosauriern nur im Bereich der Exoccipitalia, die schlecht erhalten sind, verknöchert. Der Stapes ist ähnlich verdrückt wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und besitzt denselben kurzen, gedrungenen Umriss.

Äußere Kiemen sind nicht überliefert, Kiemendentikel sind dennoch in allen Wachstumsstadien nachzuweisen. Sie besitzen eine breite, stumpfe Spitze und lassen keine stachelartigen Fortsätze erkennen. Die Fortsätze sind entweder nicht mineralisiert oder gar nicht ausgebildet worden. Als Verknöcherungen des Hyobranchialskelettes treten, wie generell bei *Branchiosaurus*, die schlanke „Copula“, die sehr kurzen Hypobran-



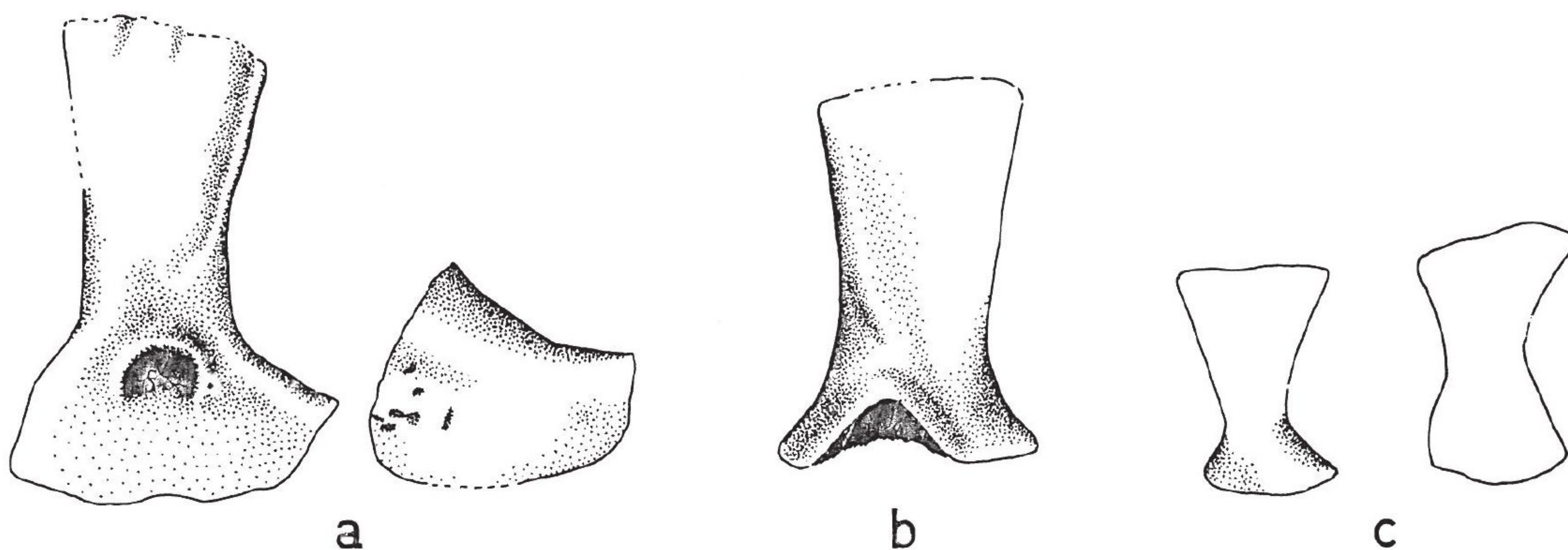


Abb. 12: Beckenelemente. a) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY); Ilium von lateral, Ischium von ventral. SGM-2; 7 ×. b) großer *Branchiosaurus caducus* AMMON; Ilium von lateral. PIM-N 807; 7 ×. c) *Branchiosaurus humbergensis* n.sp.; Ilium im Umriß. PIM-N 865 u. N 858; 5 ×.

chialia I und Hypobranchialia II sowie die etwas längeren Hypohyalia auf (Abb. 9 b). Der Unterkiefer ist so schlecht erhalten, daß keine Rekonstruktion möglich ist.

Das Postkranialskelett ist nur bei einem großwüchsigen Exemplar überliefert. Glücklicherweise kennen wir es auch bei einem annähernd gleich großen Individuum des *Branchiosaurus* cf. *petrolei*, so daß gute Vergleichsmöglichkeiten bestehen.

Die Wirbelsäule umfaßt 19 Praesakralwirbel (entgegen 20–21 bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*) und mindestens 16 Schwanzwirbel. Im Wirbelbau unterscheiden sich beide Arten nicht. Die Rippen sind dagegen bei *Branchiosaurus caducus* weniger differenziert (Abb. 10 c). Die erste Rippe ist sehr kurz und schmal. Die folgenden Rippen zwei bis sechs sind ungefähr gleich stark. Sie sind verhältnismäßig lang und kräftig, aber nicht sehr verbreitert. Von der siebten Rippe ab, die ungewöhnlich lang ist, setzt eine kontinuierliche Verkürzung ein. Die Caudalrippen sind relativ kurz und stämmig.

Der Schultergürtel differiert bei beiden Arten nur im Bereich der Interclavicula (Abb. 11 b). Während diese bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* sehr in die Breite gewachsen ist (Abb. 11 a), ist sie bei *Branchiosaurus caducus* nur in frühen Wachstumsstadien breitoval, aber sehr klein, bei den großen Individuen dagegen so breit wie lang und fünfeckig.

Von den Beckenelementen ist nur das Ilium zu erkennen (Abb. 12 b). Es ist kleiner als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und erinnert in seinem Umriß an sehr kleine Individuen des letzteren (BOY 1972: Abb. 49 a). Da das Ischium nicht sichtbar ist, muß angenommen werden, daß es nur schwach oder gar nicht verknöchert ist. Somit wirkt das Becken ausgesprochen juvenil.

Die Gliedmaßen sind bei beiden Arten etwa gleich stark und wenig differenziert (Abb. 24 b, 25 a). Die Hand ist gar nicht, der Fuß nur teilweise überliefert. Beim Fuß fällt auf, daß das vierte Metatarsale deutlich länger als das dritte Metatarsale ist, während bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* meist das dritte Metatarsale am längsten ist (BOY 1972: 62).

Einzelheiten der Beschuppung sind nicht erkennbar.

Abschließend noch einige Bemerkungen zu den bisher nicht behandelten Individuen. Das außergewöhnlich große Exemplar von Jeckenbach ist nur mit einem Fragment des



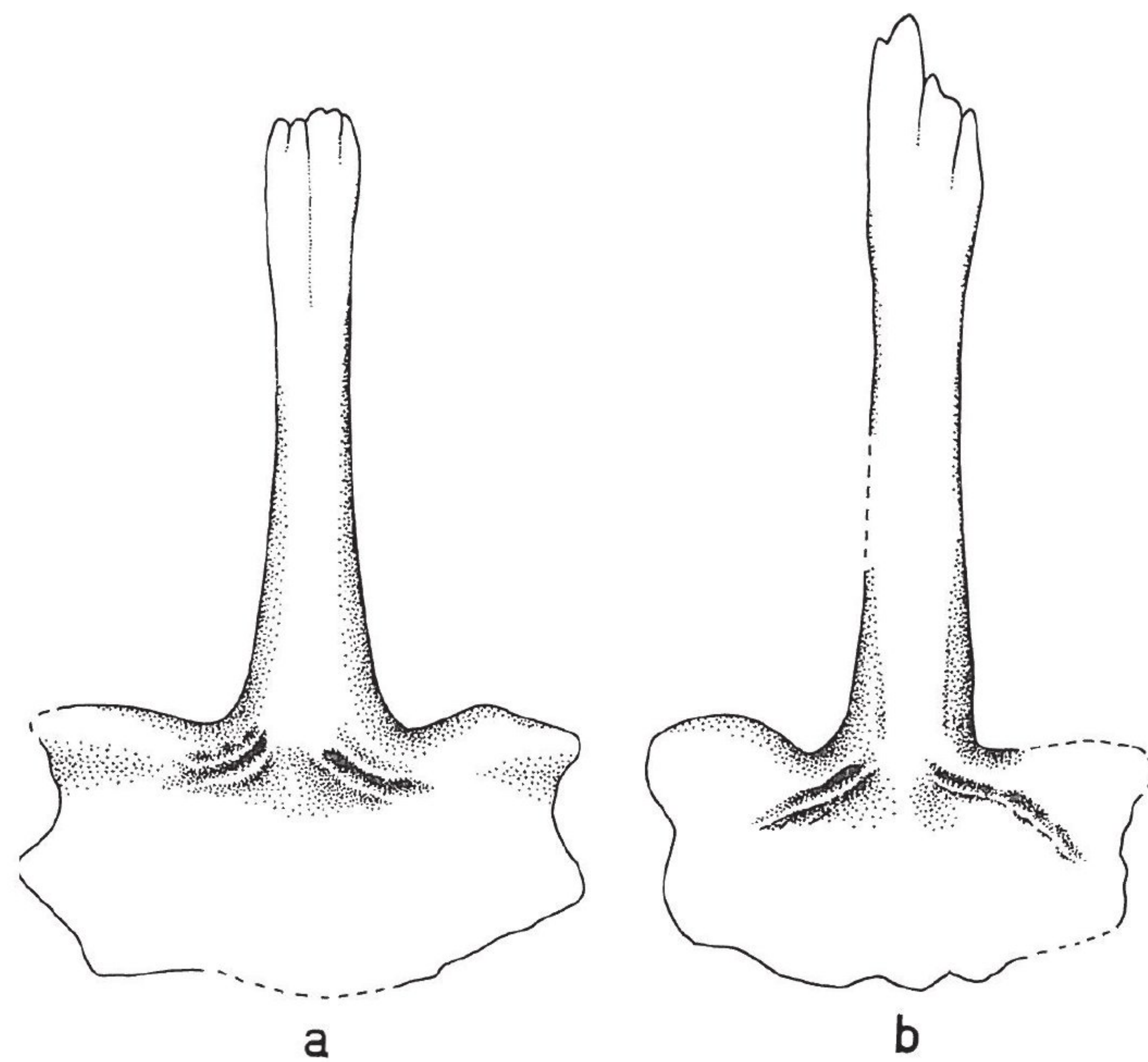


Abb. 13: Parasphenoid von ventral. 3,8  $\times$ . a) großer *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). SGM-2. b) großer *Branchiosaurus caducus* AMMON. PIM-N 807.

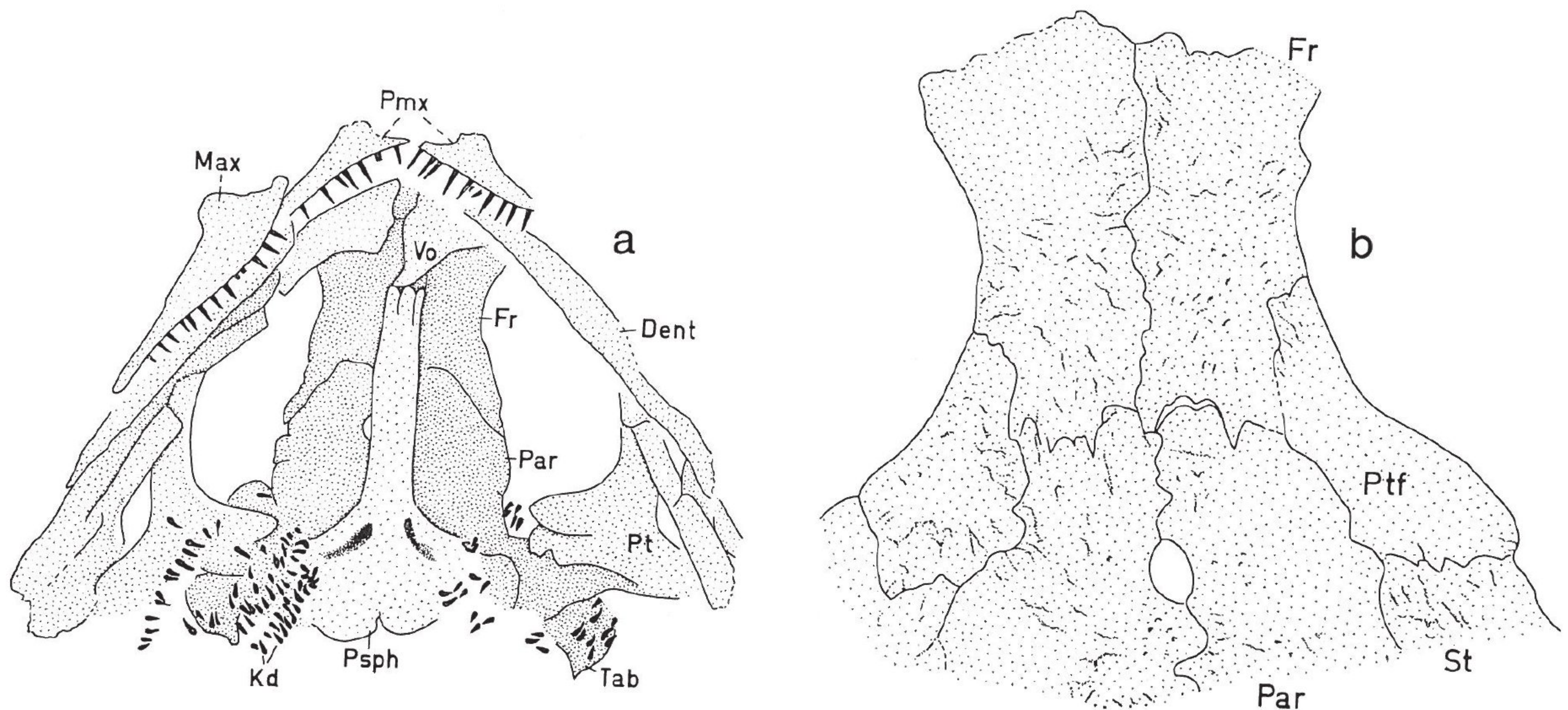


Abb. 14: *Branchiosaurus caducus* AMMON. a) winziger Schädel. PIM-N 814; 5,2  $\times$ . b) größter Schädel. PIM-N 885; 2,8  $\times$ .

Schädeldaches, das auf eine Schädelänge von ca. 29 mm schließen läßt, überliefert (Abb. 14 b). Einige Merkmale wie die sehr breiten Frontalia, die schmalen Parietalia und die in ihrem Vorderabschnitt ungewöhnlich verbreiterten Postfrontalia zeigen Entwicklungstendenzen auf, die sich bereits bei den kleineren Exemplaren abzeichnen. Die sehr kleinen Individuen, die an der Hauptfundstelle des *Branchiosaurus caducus* zusammen mit gleich großen Exemplaren des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* vorkommen, sind schwer zu analysieren, weil sie nur schwach verknöchert sind. Zum Beispiel ist die Parasphenoid-Basalplatte sehr dünn und klein (Abb. 14 a). Da das Postfrontale



möglicherweise noch nicht verknöchert ist, ist eine oberflächliche Abgrenzung gegen *Branchiosaurus* cf. *petrolei* nicht möglich. Unterschiede ergeben sich erst aus Meßserien in der größeren Breite der Frontalia und dem etwas längeren Maxillare (Abb. 27).

#### Beziehungen

Die starke Übereinstimmung mit *Branchiosaurus* cf. *petrolei* wurde bereits bei der Beschreibung der einzelnen Skelettelemente hervorgehoben. Die wichtigsten Unterschiede seien hier noch einmal zusammengefaßt.

*Branchiosaurus caducus* ist grundsätzlich großwüchsiger, was u. a. im unterschiedlichen Verknöcherungsgrad der kleinsten Individuen oder im unterschiedlich späten Einsetzen bestimmter Skulpturelemente zu erkennen ist. Im Schädeldach besitzt *Branchiosaurus caducus* eine breitere Interorbital-Region, d. h. breitere Frontalia (Verhältnis Interorbitalbreite zu Schädellänge = 0,295–0,35) und längere Maxillaria. Weniger bedeutend ist, daß durchschnittlich die zwischen den Ohrschlitzen gelegene Postorbitalregion und das Parietale etwas schmaler sind, und das Postparietale ein wenig kürzer ist. Andere Unterschiede wie das kürzere Lacrimale und Praefrontale sind allometrisch bedingt, also darauf zurückzuführen, daß Exemplare von *Branchiosaurus caducus* jünger sind als gleich große *Branchiosaurus petrolei*-Exemplare. Im Gaumen sind das breitere Ectopterygoid und der stärker geschwungene Palatin-Ast des Pterygoid für eine Abgrenzung zu gebrauchen. Unterschiede im Postkranialskelett (Form der Interclavicula und des Ilium, Berippung) können bis zu einem gewissen Grade allometrisch erklärt werden. Allerdings ist bemerkenswert, daß das Becken in seiner Entwicklung hinter dem generellen Verknöcherungsgrad zurückbleibt, also sehr juvenil und schwach ist, während die Gliedmaßen ähnlich gut wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* entwickelt sind.

Vergleichbare großwüchsige Exemplare mit relativ breiter Interorbital-Region sind selten auch in Thüringen zu finden. Sie können möglicherweise unter dem Namen *Branchiosaurus brachyrhynchus* (WATSON, 1963) zusammengefaßt werden (S. 40). Da sie z. Z. von MILNER (London) untersucht werden, möchte ich dessen Untersuchungen nicht vorweggreifen. Nach den mir vorliegenden Daten ist eine Übereinstimmung mit *Branchiosaurus caducus* unwahrscheinlich.

#### 2.3. *Branchiosaurus humbergensis* n. sp.

(Abb. 8 d, 9 c, 10 d + e, 11 c, 12 c, 15–23, 24 c, 25 b, 26 b).

1972 *Branchiosaurus* sp. vom Humberg. — BOY, Die Branchiosaurier...: 68–71, Abb. 54–55.

1974 *Branchiosaurus* sp. vom Humberg. — BOY, Die Larven der...: 238–242, Abb. 1–3, 6.

Derivatio nominis: Nach dem ersten Fundort der Art auf dem Humberg bei Odernheim.

Holotypus: PIM–N 832 (Abb. 17 a).

Locus typicus: Jeckenbach bei Meisenheim/Nordpfalz, Aufschluß hinter dem Grundstück Deslocher Str. 18 (Jeckenbach S1 b).

Stratum typicum: Jeckenbach-Schichten (=Untere Lebach-Gruppe), Autunium.



Bemerkungen: Diese Art ist bisher sehr unzureichend an Hand weniger Exemplare beschrieben worden (Boy 1972). Besser bekannt sind ihre kleinsten Larven (Boy 1974). Reiches Material der Fundstellen von Jeckenbach erlaubt nun eine weitgehende Rekonstruktion und eine Abgrenzung gegen andere Arten.

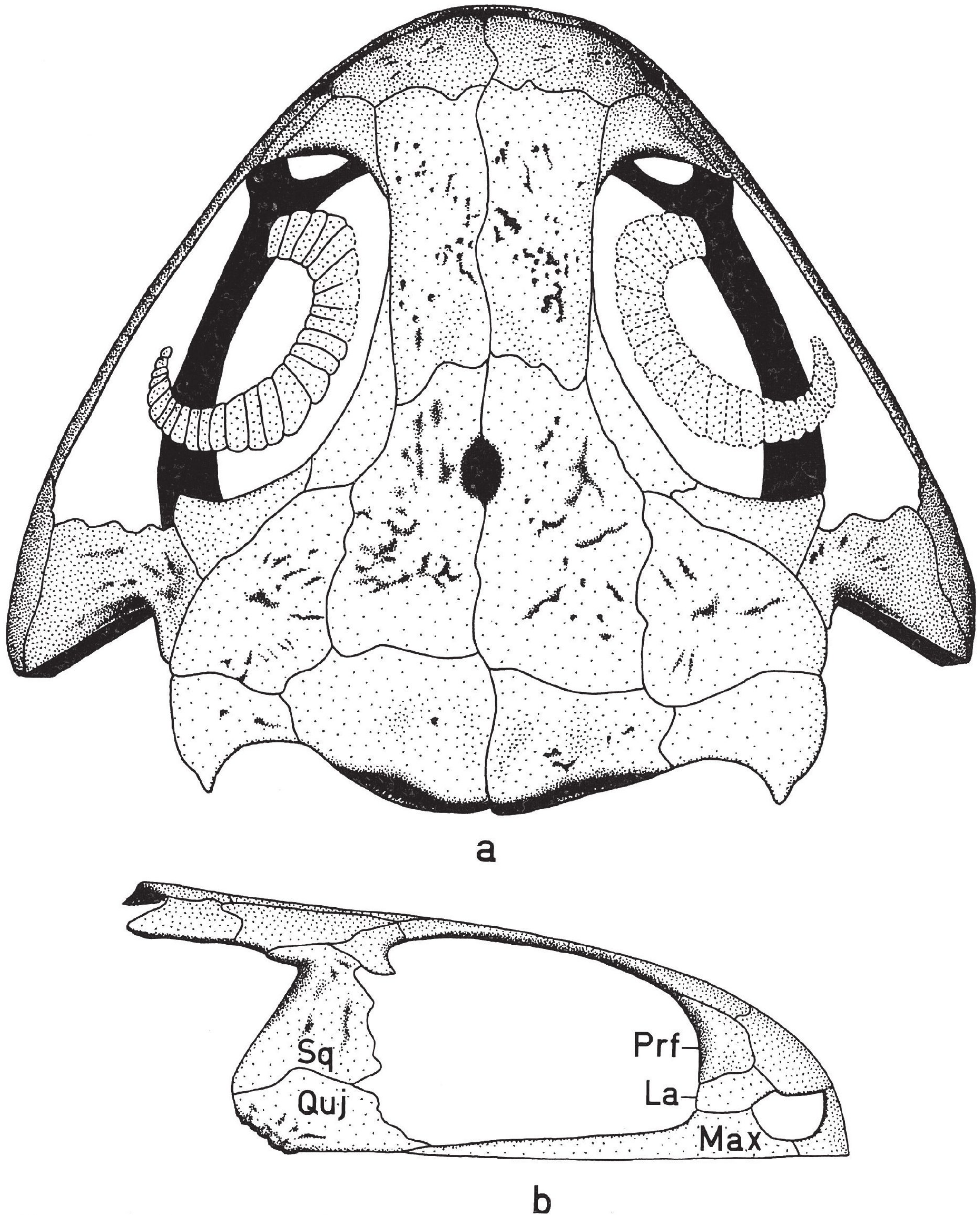


Abb. 15: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Rekonstruktion eines kleinen Schädels. 8,4 ×.  
a) von dorsal. b) von lateral.



Material: Humberg bei Odernheim: PIM-N 217, N 250, N 251, N 270–N 273, N 298, N 299, N 890.

Jeckenbach S1 b: PIM-N 818–N 863, N 886–889.

Jeckenbach S2 b: PIM-N 864–N 879, N 881–N 883, SBD–1 u. 2.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Branchiosaurus* mit folgenden Besonderheiten: Relativ großwüchsig (Schädellänge kontinuierlich bis 17 mm, maximal 32 mm). Relativ schmales Nasale. Sehr schmales Frontale (Verhältnis Interorbitalbreite: Schädellänge = 0,20–0,25). Vorne verschmälertes Parietale. Relativ langes Postparietale. Praefrontale mit relativ langem hinteren Fortsatz. Postfrontale mit sehr schlankem, langen vorderen Fortsatz. Maxillare sehr schlank, deutlich hinter die Orbita reichend. Palatinum relativ schmal und nach hinten ausgezogen. Ectopterygoid lang, stabförmig. Palatin-Ast des Pterygoid schlank, etwa so stark oder etwas stärker gebogen als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Parasphenoid im Bereich vor den Foramina für die Arteria carotis interna

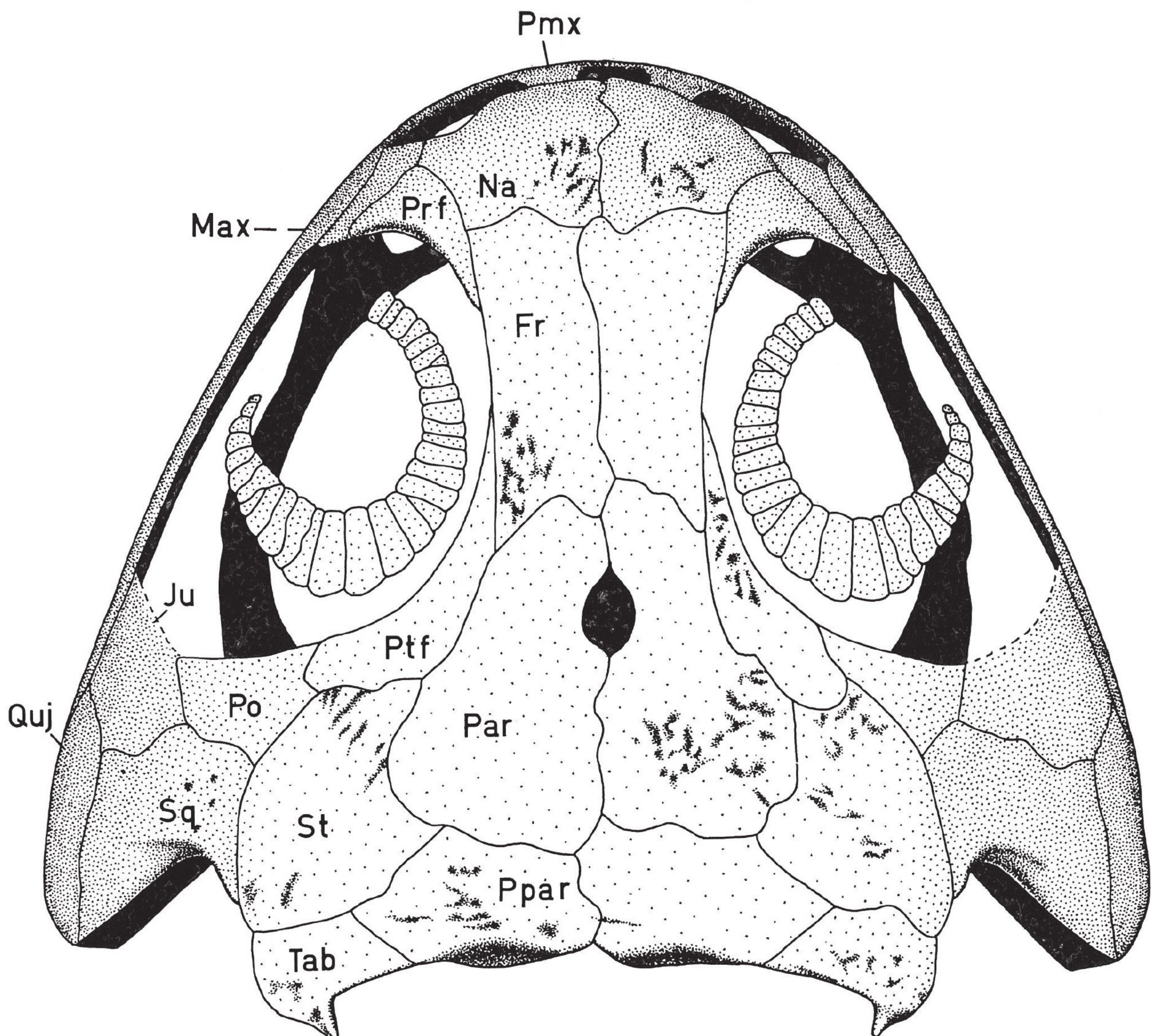


Abb. 16: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Rekonstruktion eines großen Schädels von dorsal. Skulptierung nur partiell eingetragen. 6,3 ×.



skulptiert. Sklerotikalplatten im posteromedianen Abschnitt verlängert. 19–20 Praesakralwirbel. Becken schwach entwickelt. Phalangenformel der Hand 2–3–4–2 und des Fußes 2–3–?4–?4–?. Querovale Schuppen mit feinen, scharfen, konzentrischen Leisten.

### Beschreibung

An allen Fundstellen kommen die Fossilien in dunkelgrauen, feinlaminierten, leicht siltigen Tonsteinen vor. Die Knochensubstanz ist schlecht erhalten; am besten sind die Abdrücke der einzelnen Knochen zu erkennen. Wegen dieser ungünstigen Überlieferung sind manche Merkmale noch unbekannt.

Die untersuchten Schädel sind 11 bis 17 mm lang. Bei noch kleineren Exemplaren sind die Gaumenknochen zwar gut, die Schädeldachknochen jedoch nur schemenhaft zu erkennen. Außerdem liegt ein einziges Exemplar mit einer Schädellänge von 32 mm vor (Abb. 17 b).

Verglichen mit den vorstehend behandelten Arten wirkt das Schädeldach recht flach und schmal, und sind die Augenöffnungen ungewöhnlich groß (Abb. 15 u. 16). Die relative Vergrößerung der Orbitae bewirkt, daß die Frontalia verhältnismäßig schmal und die vor sowie hinter den Augen gelegenen Partien relativ kurz sind. Die Unterkiefergelenkung liegt bei den jüngeren Individuen verhältnismäßig weit vorne und wandert mit dem Alter etwas nach hinten. Entsprechend verschmälert sich der anfangs sehr weite Ohrschlitz ein wenig.

Die Skulptierung der Schädeldachknochen ist wegen der besonderen Erhaltungsbedingungen nur selten zu erkennen. Die kleinsten untersuchten Schädel zeigen lediglich auf den Frontalia, Parietalia, Supratemporalia und am Ventralrand des Quadratojugale ein irreguläres Muster aus Gruben und wenigen,  $\pm$  radial angeordneten Furchen. Nur sehr wenige, schwache Furchen sind auf den medialen Squamosa und auf den Postparietalia zu beobachten. Die übrigen Knochen sind mehr oder weniger glatt (Abb. 15 a). Mit zunehmender Größe erscheint das Gruben/Furchen-Muster auch auf den Nasalia, Postfrontalia, Praemaxillaria, vorderen Maxillaria und Tabularia. Erhebungen treten erst ab einer Schädellänge von 15 mm, und zwar zuerst auf den Frontalia, Parietalia, Supratemporalia und Postfrontalia auf. In dem untersuchten Endstadium von ca. 17 mm Schädellänge sind die Erhebungen und Leisten noch recht schwach und breit. Sie finden sich außer auf den oben erwähnten Knochen in Andeutungen auf den Nasalia und Postparietalia. Die Praefrontalia und Postorbitalia weisen nur wenige Gruben und eventuell eine kurze Furche auf.

Die Skulpturenentwicklung stimmt weitgehend mit der anderer *Branchiosaurus*-Arten überein. Wesentlichstes Merkmal ist die Betonung der medianen Elemente Frontale, Parietale und Postfrontale. Die Entwicklung bricht aber früher als bei den anderen Arten ab. Das bedeutet, daß gemessen an der Skulptierung gleichgroße Individuen des *Branchiosaurus humbergensis* am jüngsten und die des *Branchiosaurus cf. petrolei* am ältesten sind, während *Branchiosaurus caducus* eine Zwischenstellung einnimmt. Interessant ist auch die Skulptierung des Squamosum. Sie ist bei *Branchiosaurus caducus* am stärksten und bei *Branchiosaurus cf. petrolei* am schwächsten entwickelt. Furchen des Sinneslinien-Systems sind nicht eindeutig nachzuweisen. Lediglich bei einem der größten Exemplare wurden Längsfurchen auf dem Nasale, dem Frontale und dem Postfrontale beobachtet. Sie liegen zwar in der Position von Sinneslinien-Furchen,



sind aber nicht kontinuierlich miteinander verbunden. Es könnte sich auch um zufällig dergestalt ausgerichtete Skulpturfurchen handeln. Sollten sie sich durch weitere Funde als Sinneslinien-Furchen erweisen, wäre hervorzuheben, daß sie sich vom Postfrontale nicht auf das Postorbitale, sondern nach hinten abknickend auf das Supratemporale fortsetzen.

Wegen der ungünstigen Knochenhaltung ist nur wenig über die Ausbildung des Nasolacrimalkanals zu sagen. Er ist in keinem Fall als oberflächliche Furche nachzuweisen. Nur bei einem Exemplar hat es den Anschein, als ob er im Knochen verläuft; möglicherweise wird er aber nur durch sekundäre Porosität des Knochens vorgetäuscht. Die Schnauzenregion ist auch bei älteren Individuen des *Branchiosaurus humbergensis* auffallend schmal (Abb. 16). Die Nasalia sind ungewöhnlich schlank und an ihrem Vorderrand nicht eingebuchtet. Die Praemaxillaria besitzen einen hohen, schmalen Processus ascendens, der sich mit zunehmendem Alter kaum verbreitert und der wahrscheinlich das Nasale nur geringfügig unter- oder überlagert (eindeutig nicht feststellbar). Das mediane Internasal-Fenster und die lateralen Narialfenster sind also sehr groß. Im Laufe der überlieferten Wachstumsperiode werden sie nur wenig verkleinert.

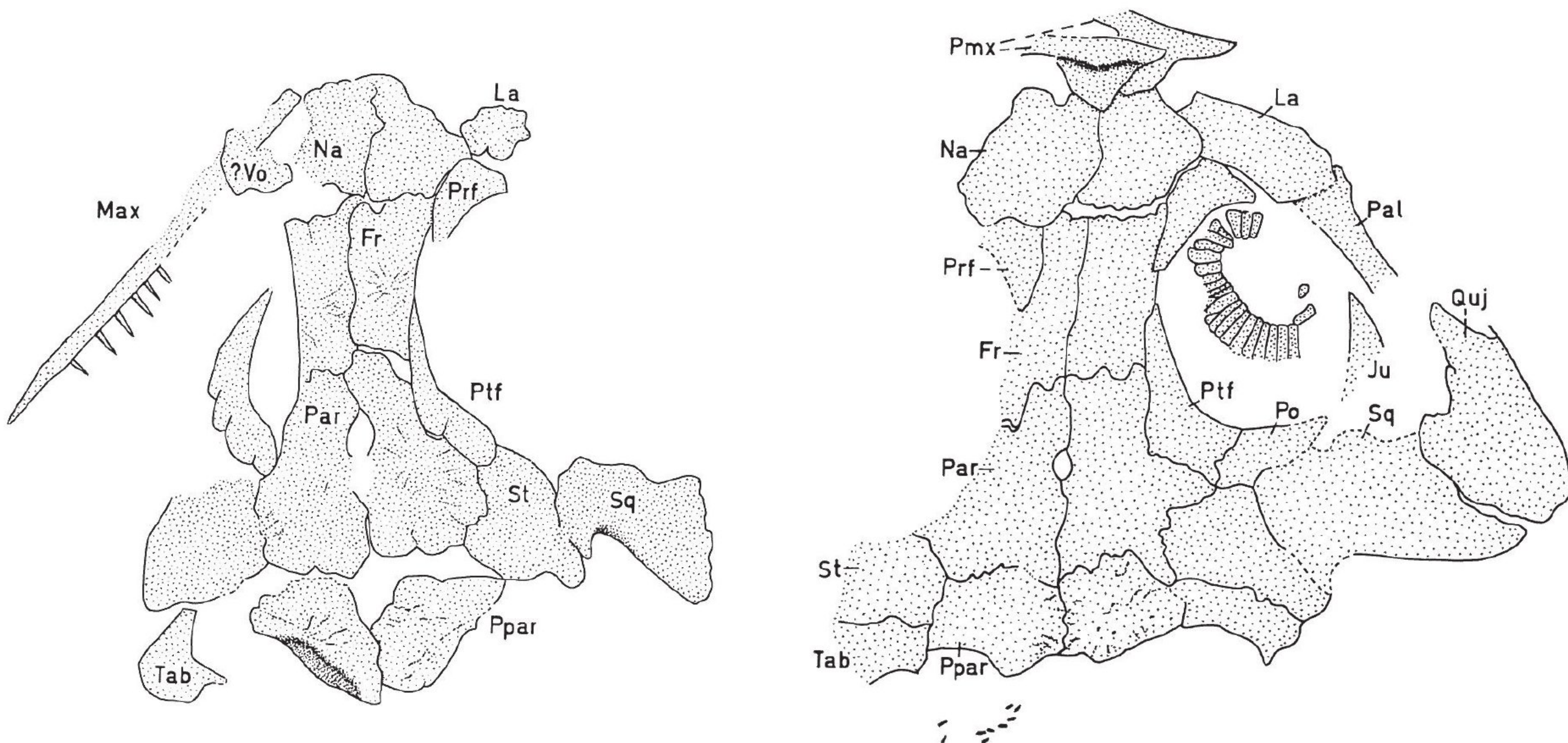


Abb. 17: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. a) Holotypus, PIM-N 832; 2,8 ×. b) größtes Exemplar, SBD-1; 1,5 ×.

Lediglich bei einem Exemplar wurde eine kleine, gerundet fünfeckige Knochenscheibe im hinteren Abschnitt der Naris beobachtet (Abb. 18). Sie könnte a) einem Septomaxillare oder b) einem während der Ontogenese von einem benachbarten Element abgetrennten Knochenstück entsprechen. Die Möglichkeit b) ist ernsthaft in Betracht zu ziehen, denn eine Abtrennung kleinerer Knochenpartien ist bei *Branchiosaurus humbergensis* wie auch bei anderen Arten nicht selten (S. 54; Boy 1972: 46 ff.).

Der Rand der Augenöffnung ist wie bei allen Arten nur im Bereich des hinteren Praefrontale, des Frontale und des vorderen Postfrontale verstärkt. Das Praefrontale ist in seinem antorbitalen Abschnitt sehr kurz und besitzt einen schmalen, nach hinten gerichteten Fortsatz, der sich dem Frontale ventrolateral anschmiegt. Der entsprechende, nach vorne gerichtete Fortsatz des Postfrontale ist ebenfalls sehr schlank



und bei manchen Individuen in seinem vordersten Abschnitt oberflächlich nicht sichtbar. Praefrontale und Postfrontale berühren sich aber nie, weil sie infolge der Orbitavergrößerung verhältnismäßig weit auseinander liegen. Die Gestalt des Postfrontale ist sehr variabel. Bei jüngeren Individuen ist es selbst in seinem hinteren Abschnitt schmal und halbmondförmig gebogen, während sich dieser Teil bei älteren Individuen merklich verbreitert. Darüber hinaus variiert die Länge des gesamten Knochens bei jungen wie alten Individuen (Abb. 19). Er kann soweit lateralwärts reichen, daß er wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und *Branchiosaurus caducus* den gesamten Vorderrand des Supratemporale begrenzt; er kann aber auch ungewöhnlich kurz und kaum laterad gebogen sein. Der dadurch freiwerdende Raum wird entweder durch laterale Ausdehnung vom Parietale oder durch anteriore Ausdehnung vom Supratemporale eingenommen. In diesem Raum kann es außerdem zur teilweisen oder kompletten Abgliederung eines kleinen, separaten Knochenelementes kommen (Abb. 19).

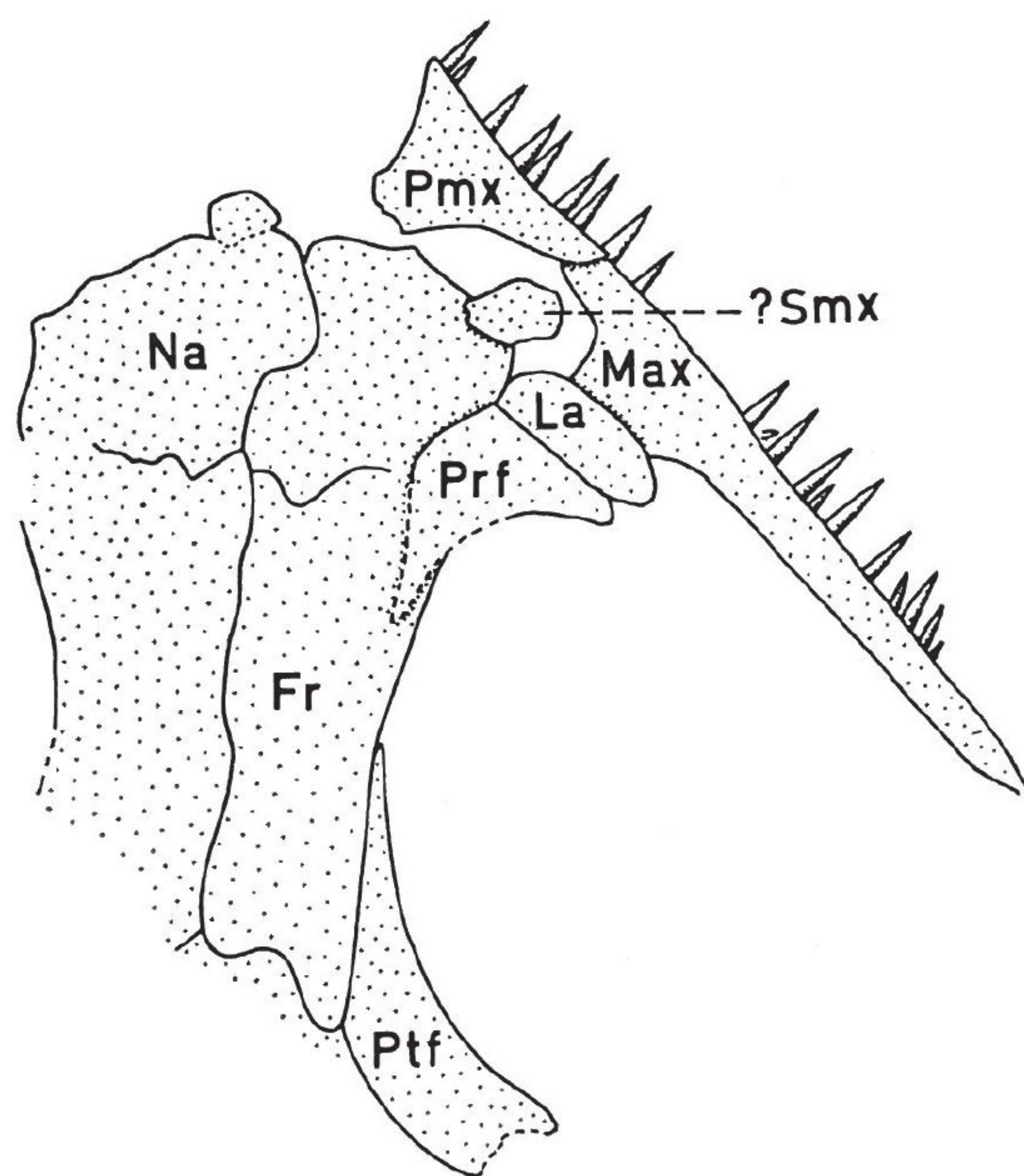


Abb. 18: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Schädelelemente der Schnauzenregion mit einem ? Septomaxillare. PIM-N 872; 6 ×.

Das Postorbitale ist meist sehr kurz und in Abhängigkeit von der Ausdehnung des Postfrontale unterschiedlich breit. Das Jugale ist bei keinem Exemplar eindeutig zu erkennen. Bei jungen Individuen ist es möglicherweise noch nicht voll entwickelt, so daß der posterolaterale Orbitalrand noch nicht vollständig geschlossen ist. Das Maxillare ist verhältnismäßig lang und reicht selbst bei jungen Individuen hinter das Niveau des Orbita-Hinterrandes. Im Gegensatz zu *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und *Branchiosaurus caducus* ist es mit Ausnahme des antorbitalen Fazialfortsatzes sehr niedrig (Abb. 15 b). Das Lacrimale ist bei jungen Individuen verhältnismäßig klein und schließt den Orbitalrand nicht vollständig ab. Mit dem Alter wächst es insbesondere im vorderen Abschnitt in die Länge.

Die Wangenregion ist bei jungen Individuen auffallend kurz, verlängert sich aber mit dem Wachstum. Der Vorderrand des Ohrschlitzes ist auf dem Squamosum nur undeutlich durch Abschrägung des Knochens markiert. Eine echte Ventrallamelle (Lamina descendens) ist wie bei allen *Branchiosaurus*-Arten nicht ausgebildet. Das Quadratojugale besitzt einen im hinteren Abschnitt merklich abgewinkelten Ventralrand (Abb. 15 b).



Für die Art-Abgrenzung sind die medianen Schädeldach-Elemente sehr wichtig (Abb. 15 a, 16). Die Frontalia sind durchschnittlich schmaler als bei den bisher behandelten Arten. Die Parietalia sind in ihrem vorderen Drittel ebenfalls recht schmal und dehnen sich in ihren hinteren Zweidritteln unterschiedlich stark lateralwärts aus. Die Postparietalia sind bei jungen Individuen ungewöhnlich lang, verkürzen sich aber mit dem Alter. Entsprechend verändert sich der Hinterhaupt-Rand. Er hat anfangs im Bereich der Postparietalia eine ausgesprochen konvexe Form (Abb. 15 a), wird aber mit dem Alter gerader, vereinzelt sogar schwach konkav. Trotz dieser Verkürzung sind die Postparietalia auch bei älteren Individuen noch länger als bei anderen Arten. Die Occipital-Lamelle ist ähnlich gut entwickelt wie bei *Branchiosaurus caducus*, median

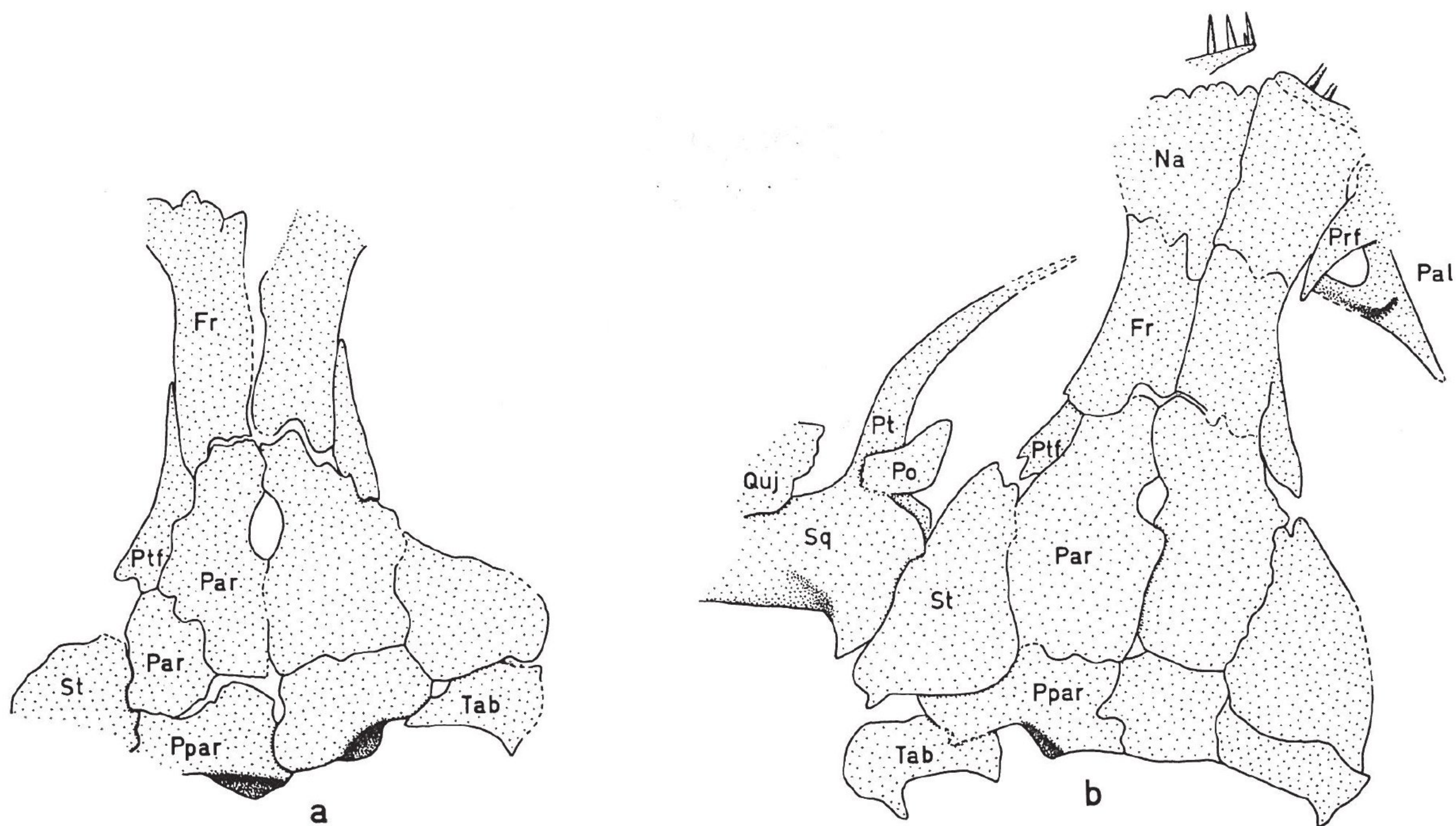


Abb. 19: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Aberrante Ausbildung des Postfrontale. a) PIM-N 889; 5,3  $\times$ . b) PIM-N 834; 3,8  $\times$ .

aber stärker getrennt; nur bei jungen Individuen besteht eine schwache mediane Verbindung. Außerdem läuft sie laterad bereits vor Erreichen der Tabularia aus. Das Tabularhorn ist bei jungen Individuen auffallend lang und schlank, verkürzt sich aber mit dem Alter. Es scheint nicht durch eine Occipitalfurche gegen den Rest des Tabulare abgegrenzt zu sein.

Der Sklerotikalring ist durchweg besser erhalten als bei den beiden anderen *Branchiosaurus*-Arten (Abb. 15 a, 16), möglicherweise weil er stärker verknöchert ist. Er ist durch eine merkliche Verlängerung der posteromedialen Platten gekennzeichnet. Diese Erscheinung beobachtete ich noch bei keiner anderen Art. Im lateralen Abschnitt werden die Platten sehr klein, wahrscheinlich ein generelles Merkmal, das nur wegen ungünstiger Erhaltung meist nicht wahrzunehmen ist.

Werfen wir noch einen Blick auf das Schädeldach des einzigen, ungewöhnlich großen Exemplares (mit 32 mm Schädellänge). Trotz leichter Proportionsverschiebungen (z. B. verbreiterte Processi ascendens des Praemaxillare, verlängerte Lacrimalia, verlängerte



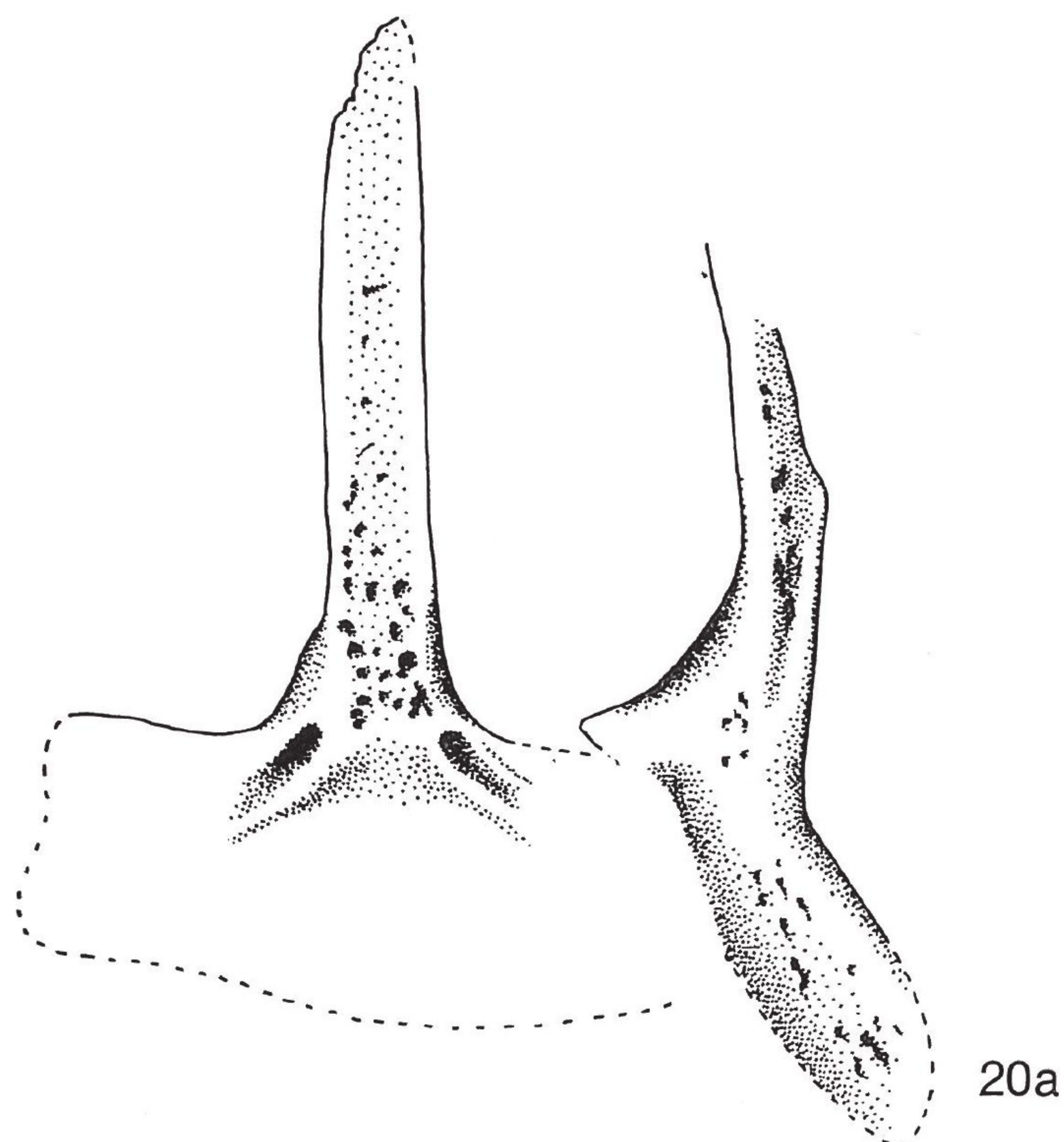


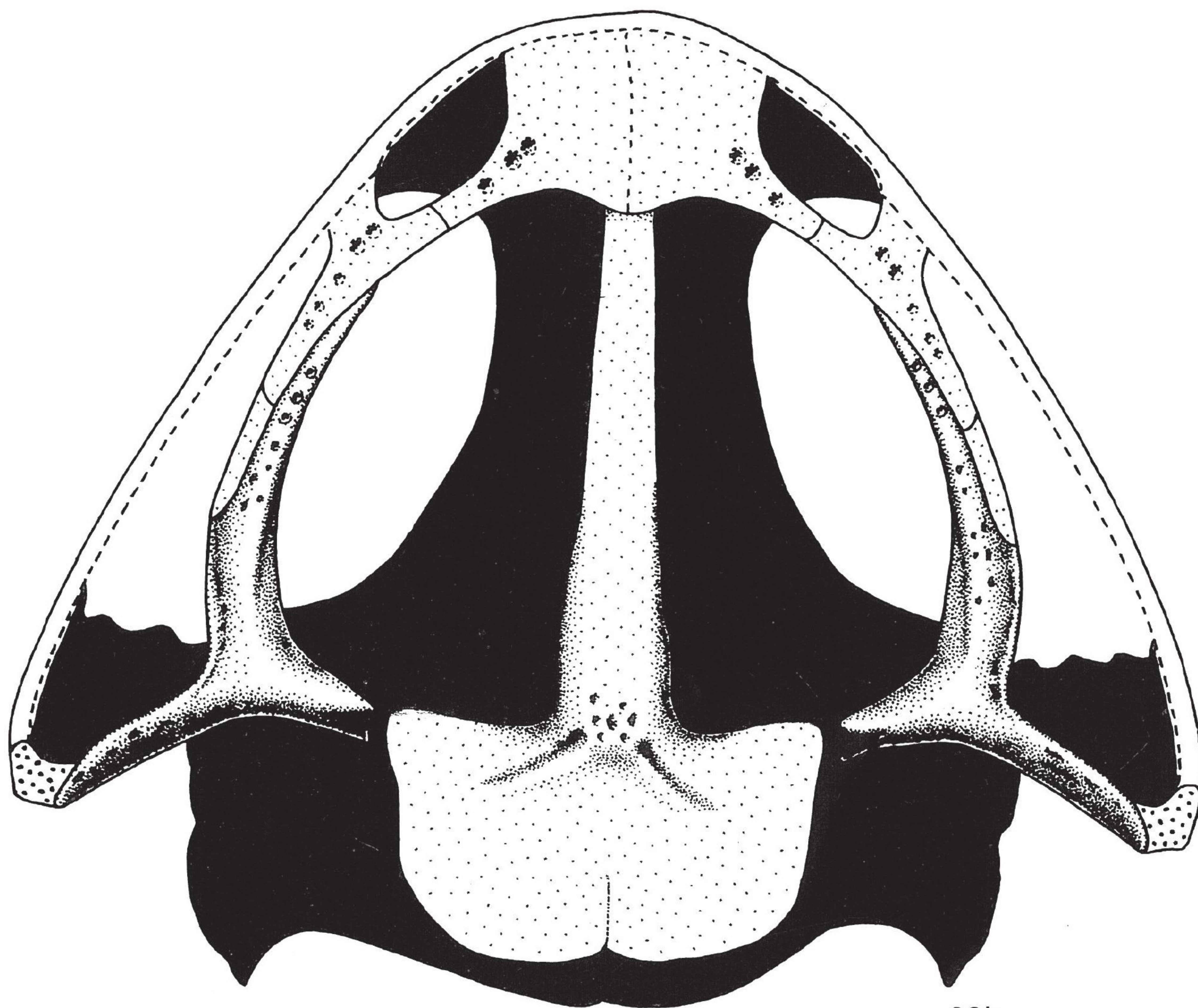
Abb. 20: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. a) Parasphenoid und Pterygoid eines winzigen Exemplares. PIM-N 886; 15,2  $\times$ . b) Gaumenrekonstruktion eines jungen Individuums; 8,4  $\times$ .

Nasalia u. a.) zeigt es die typischen Merkmale der Art: Relativ schmale Frontalia und vordere Parietalia, relativ lange Postparietalia, relativ lange hintere Fortsätze des Praefrontale, relativ lange Sklerotikalplatten (Abb. 17 b).

Der Gaumen ist schlechter als das Schädeldach überliefert. Die Zahnleiste des Praemaxillare und Maxillare ist nicht bekannt. Soweit erkennbar, bietet das Praemaxillare 11 bis 13 Zähnen Platz, von denen maximal 8 voll ausgewachsen sind, während ein bis drei im Nachwachsen begriffen sind. Das Maxillare kann insgesamt 32 bis 38 Zähne aufnehmen; davon sind maximal 19 voll ausgebildet, 5 bis 10 wachsen jeweils nach. Die einzelnen Kieferzähne sind hoch und schlank. Ihre einfachen, feinen Spitzen sind linguad gebogen. Sie sitzen direkt der Zahnleiste akrodont auf. An aufgebrochenen Zähnen ist zu erkennen, daß die basalen Zweidrittel des Zahnes äußerst dünnwandig sind, so daß die Zähne in diesem Bereich oft durch Sedimentsetzung eingedrückt sind. Das oberste Drittel des Zahnes enthält eine dickwandige, schmelzglänzende Kappe.

Die übrigen Gaumenknochen sind unterschiedlich erhalten. So ist der Vomer nur mit seinem Umriß überliefert. Das Palatinum ist etwas besser zu studieren. Es ist schlanker und insbesondere länger als bei anderen Arten (Abb. 20 b, 21). Seine Be-zahnung kann nur bei einem Exemplar „erahnt“ werden. Möglicherweise befinden sich im Bereich hinter der Choane zwei „Fangzähne“, auf dem Ast, der dem Vomer zuge-wandt ist, ein weiterer großer Zahn und hinter den „Fangzähnen“ eine Reihe „Dentikel“. Die Dorsalseite ist besser überliefert, sie enthält die vom Vomer kom-mende Furche für den Processus maxillaris anterior, die aber nicht das Maxillare er-





20b

reicht (Abb. 8 d). Das Ectopterygoid ist ähnlich wie das Palatinum deutlich länger und schlanker als bei anderen Arten (Abb. 20 b, 21). Ob es auf seiner Ventralseite eine „Dentikel“-Reihe trägt (was wahrscheinlich ist), konnte nicht festgestellt werden.

Das Pterygoid läßt nur bei vorzüglicher Erhaltung die bei allen *Branchiosaurus*-Arten auftretende Gruben-Skulptur erkennen (Abb. 20). Der Palatin-Ast ist sehr schlank und weniger gekrümmt als bei *Branchiosaurus caducus*, etwa so stark oder etwas stärker gebogen als bei *Branchiosaurus cf. petrolei*. Seine Längsleiste enthält verschiedene Skulptur-Gruben und möglicherweise nur bei jungen Individuen einige „Dentikel“. Bei sehr kleinen Exemplaren (6 mm Schädellänge) ist der Palatin-Ast fast gerade und besitzt noch keine eigentliche Längsleiste (Abb. 20 a).

Das Parasphenoid unterscheidet sich nur in einem Merkmal wesentlich von dem anderer Arten: Es ist von der Basis des Processus cultriformis bis in den Bereich zwischen den Foraminae der Arteria carotis interna skulptiert (Abb. 20 b, 21). Die Carotis-Foramina liegen verhältnismäßig weit auseinander auf Höhe des Basalplatten-Vorderrandes oder schwach dahinter. Bei sehr kleinen Individuen (unter 8 mm Schädellänge) ist die Basalplatte erst unvollständig verknöchert, die charakteristische Skulptierung ist aber bereits sehr ausgeprägt (Abb. 20 a).



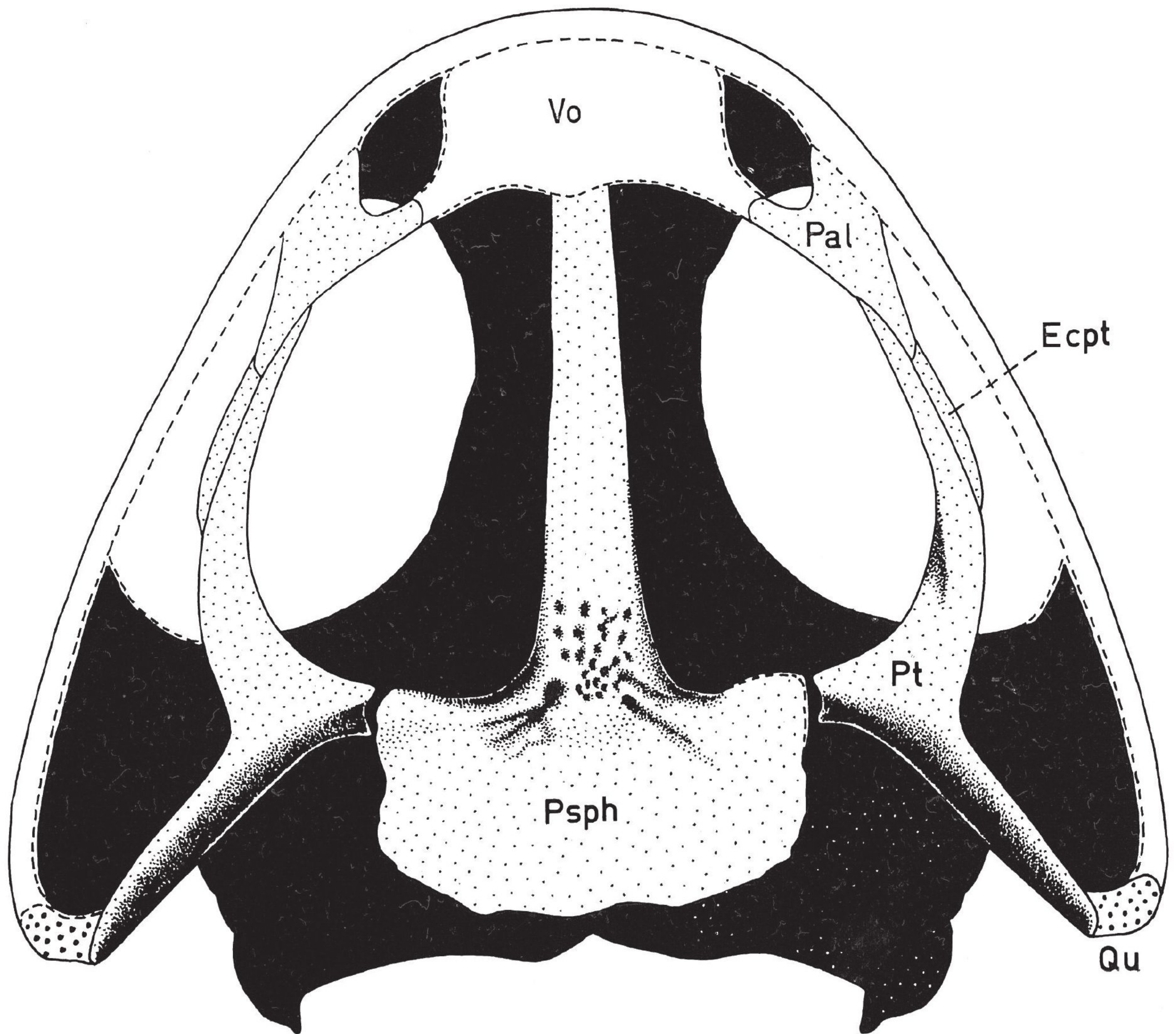


Abb. 21: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Gaumenrekonstruktion eines alten Individuums; 6,3 X.

Die einzigen Verknöcherungen des Neurokranium die Exoccipitalia sind nur in Umrissen bekannt. Bereits bei den kleinsten Larven der Art beobachtete ich paarige Verkalkungen, die ungefähr auf Höhe der Gehörkapsel liegen und die ich als Labyrinthkonkretionen bezeichnete (BOY 1974: 239). Sie sind entstanden aus einem „Brei“ winziger Kalkkristalle, der den endolymphatischen Sack füllt. Der endolymphatische Sack ist bei Lissamphibien schon früh als Verbreiterung des Ductus endolymphaticus angelegt, entfaltet sich aber im späten Larvenstadium zu ungewöhnlicher Größe (BURLET 1934: 1331), so daß sein Eindruck auf der Ventralseite des Frontoparietale sichtbar wird (SPINAR 1976: 286). Die einzige Spur, die er bei den Branchiosauriern hinterläßt, besteht aus den Überresten seiner kristallhaltigen Füllung. Diese im Gestein als verwitterte kalkige Konkretionen sichtbaren Strukturen sind bei den jüngsten Individuen relativ am größten und werden vereinzelt noch bis zu einer Schädelänge von 16 mm beobachtet.

Der Stapes ist schlecht erhalten. Soweit erkennbar, unterscheidet er sich nicht von dem anderer Arten. Auch das Hyobranchialskelett ist schwer zu erkennen. Am meisten



zeigt ein bereits beschriebenes Exemplar vom Humberg (Boy 1972: Abb. 55): eine schlanke, lange „Copula“, ein verhältnismäßig langes Hypobranchiale 1 und ein sehr kurzes Hypobranchiale 2 (Abb. 9 c). Die Kiemenzähne scheinen nicht voll verknöchert, sondern nur schwach mineralisiert zu sein, denn sie liegen stets als unscharfe Abdrücke vor. Infolgedessen bleibt ihr Feinbau unbekannt. Die äußeren Kiemen zeichnen sich dagegen gut als kohlige Schatten ab. Selbst bei großen Individuen können sie als stummelförmige Fortsätze nachgewiesen werden.

Der Unterkiefer ist erstaunlicherweise besser erhalten als bei den zahlreichen Exemplaren des *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Er ist merklich schlanker (Abb. 22) als bei letzterem (Boy 1972: Abb. 40). Das Dentale ist auffallend lang, seine Zahnreihe reicht bis an den Coronoid-Fortsatz heran. Der Coronoid-Fortsatz wird etwa zur Hälfte vom Coronoid, das im übrigen schlecht zu erkennen ist, und vom Supraangulare

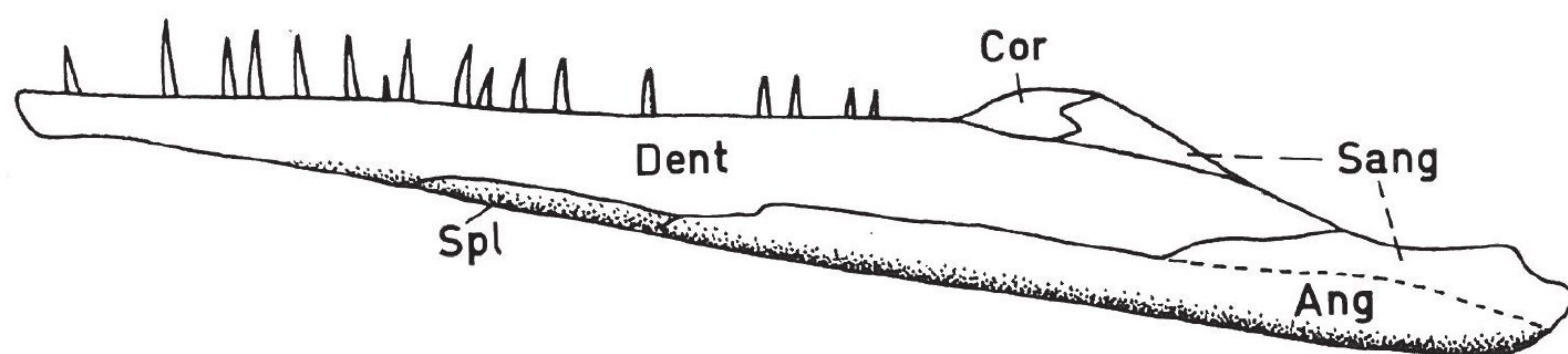


Abb. 22: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Rekonstruktion des Unterkiefers von lateral. Nach PIM-N 836; 6,2 ×.

aufgebaut. In dieser Form tritt er bei sehr vielen Rhachitomen, u. a. auch bei *Eugyrinus* (WATSON 1940: Abb. 15), den Micromelerpetontiden (Boy 1972: Taf. 1:2) und Dissorophiden (CARROLL 1964: 191, DeMAR 1968: 1220) auf. Das Supraangulare ist sehr niedrig und bildet möglicherweise einen schwachen Retroangular-Fortsatz aus. Das Angulare ist ebenfalls niedrig. An seinem Vorderrand liegt ein verhältnismäßig großes Spleniale. Ob noch ein weiteres Spleniale vorhanden ist, kann nicht entschieden werden. Die Innenseite des Unterkiefers ist noch weitgehend unbekannt.

Die Wirbelsäule umfaßt 19–20 Praesakralwirbel und wenigstens 14 Caudalwirbel. Wie bei allen *Branchiosaurus*-Arten sind die Dornfortsätze sehr niedrig. Ungewöhnlich ist das häufige Auftreten eines Leisten/Furchen-Musters, das parallel zum Oberrand der Neuralbögen verläuft (Abb. 23). Die Rippen sind bei jungen Individuen wenig differenziert (Abb. 10 d). Die erste Rippe ist wie immer verhältnismäßig kurz und

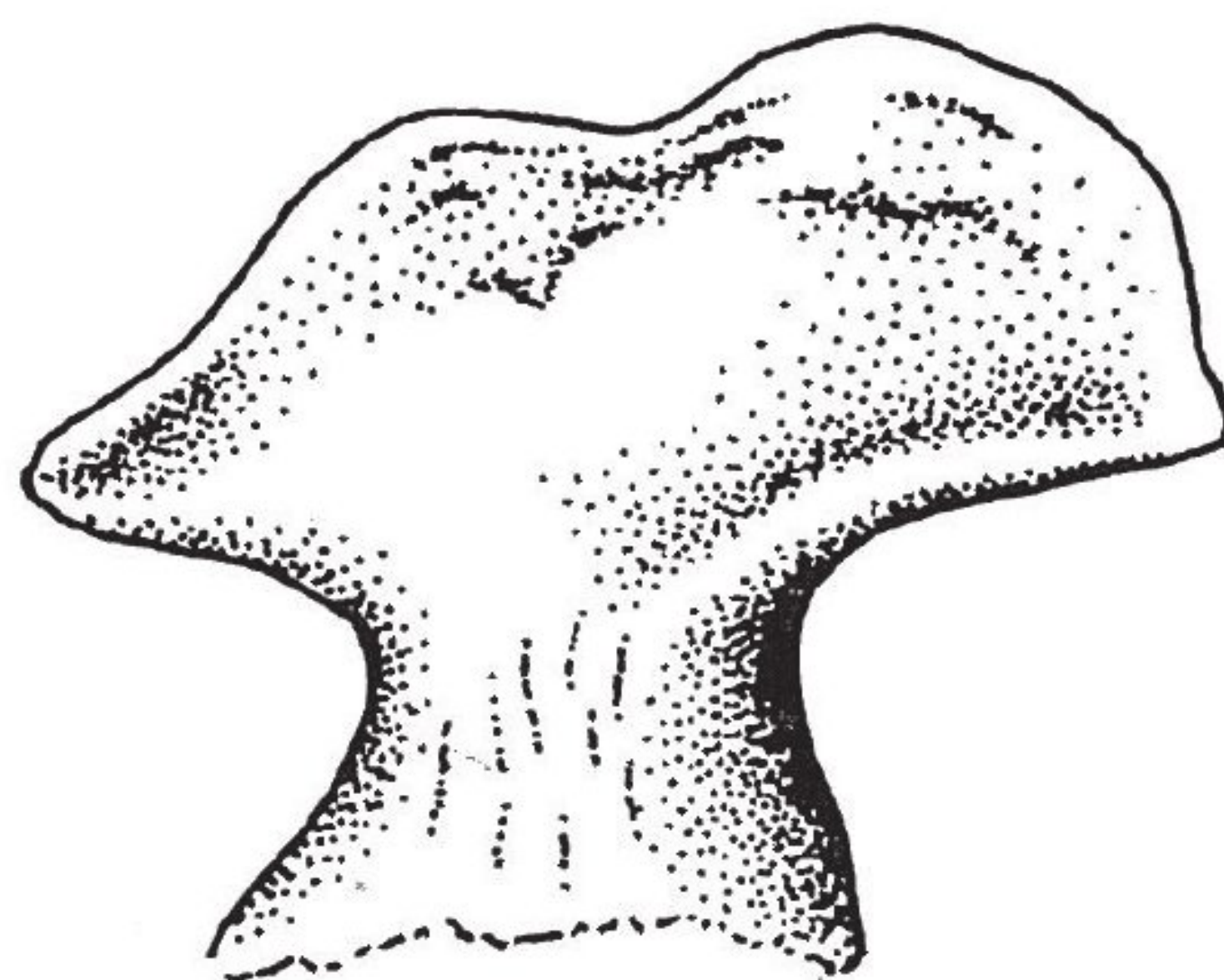


Abb. 23: *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. Neuralbogen. PIM-N 840; 25 ×.

schmal. Die folgenden Thorakalrippen sind nur wenig verbreitert, von der zweiten bis zur fünften oder sechsten Rippe sind sie etwa gleich lang. Erst dahinter verkürzen sie sich kontinuierlich. Bei älteren Individuen ist die zweite Rippe etwas kürzer als die



folgenden, etwa gleich langen Rippen 3 bis 6, von denen die dritte auffällig verbreitert ist (Abb. 10 e). Die Sakralrippe ist bei allen Exemplaren schwach und kurz.

Von den Schultergürtel-Elementen stimmen Clavicula und Cleithrum weitgehend mit *Branchiosaurus* cf. *petrolei* überein. Die Interclavicula ist klein und in ihrem Umriß sehr variabel. Sie wurde mit breitovaler, mit quadratischer und mit vorne konvexer, hinten zugespitzter Form beobachtet. Das Scapulocoracoid ist verhältnismäßig kurz und hoch (Abb. 11 c). Seine Medialfläche weist stellenweise wie die Neuralbögen ein randparalleles Furchen/Leisten-Muster auf. Auf der Lateralseite fehlt eine echte Fossa glenoidalis, und auch der Supraglenoid-Pfeiler ist nur schwach entwickelt. An seinem Vorderrand ist, allerdings nur bei einem Exemplar, ein großes Foramen vorhanden. Da auf der Medialseite kein entsprechendes Foramen beobachtet wurde, bleibt zweifelhaft, ob es sich um das Supraglenoid-Foramen, das dem Durchtritt von Blutgefäßen und Nerven des Brachialplexus dient (ROMER 1956: 307), handelt.

Von den Beckenelementen ist in der Regel nur das Ilium zu sehen (Abb. 12 c). Es ist schwächer und kleiner als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Sein Umriß verändert sich mit dem Wachstum in ähnlicher Weise wie bei letztgenannter Art. Das Ischium wurde lediglich bei einem der größten Individuen als kleine viereckige, vorne verbreiterte Knochenplatte angetroffen.

Das Gliedmaßenskelett ist schwächer entwickelt als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Hinweise dafür ergeben sich z. B. aus der kurzen, gedrungenen Form des Radius und der Ulna. Die Hand ist nur bei einem Exemplar vom Humbert ausreichend überliefert

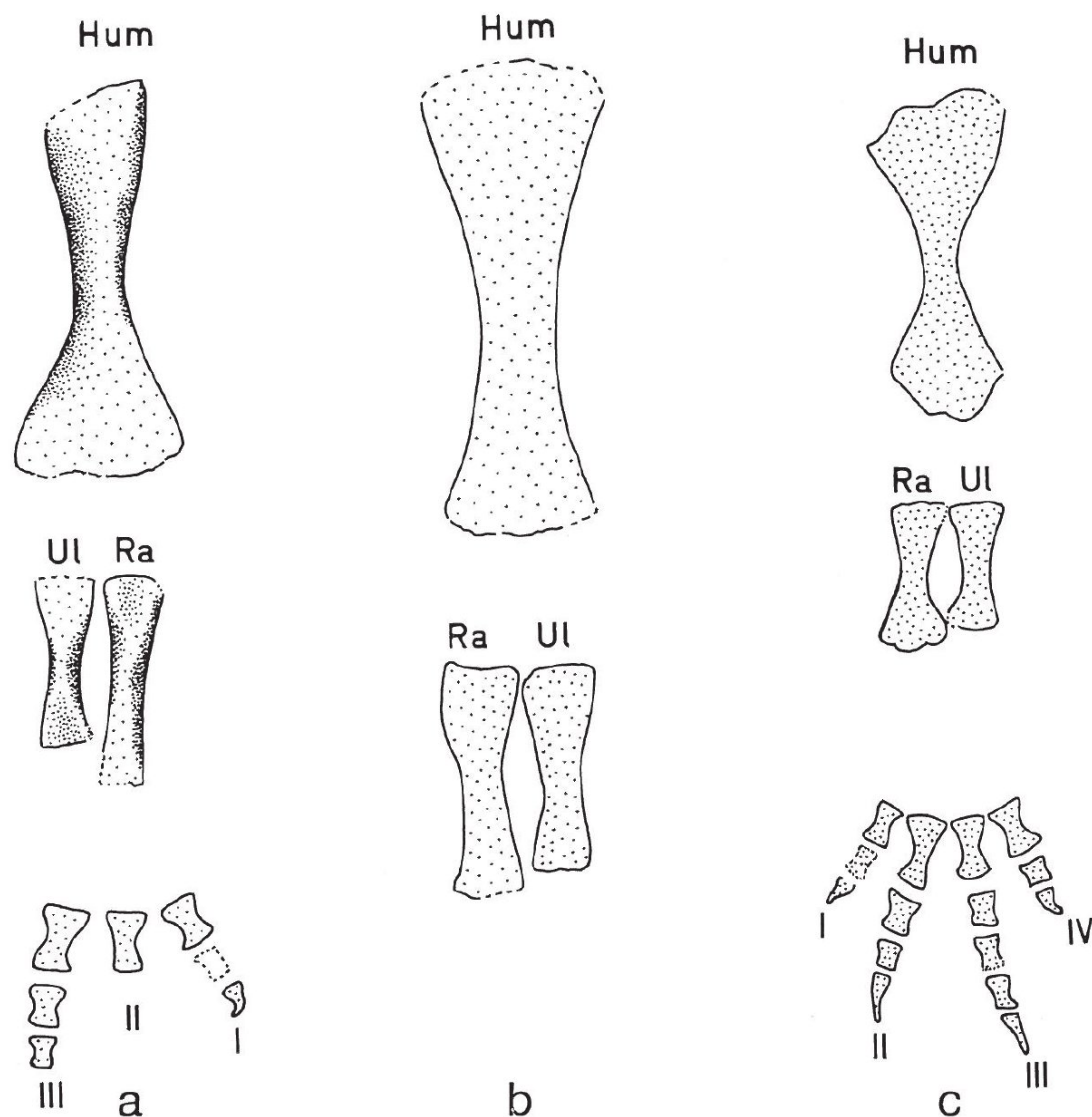


Abb. 24: Vorderextremität. 4,4 X. a) *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 800. b) *Branchiosaurus caducus* AMMON. PIM-N 807. c) *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. PIM-N 890.



(Abb. 24 c). Deren Metacarpalia sind sehr ähnlich wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* proportioniert; die Phalangenformel weicht dagegen deutlich ab: 2-3-4-2 gegenüber 2-2-3-2(3) bei letzterem.

Auch in der Hinterextremität sind Tibia und Fibula gedrungener als bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (Abb. 25 b). Das Fußskelett ist leider bei keinem Exemplar vollständig erhalten. Die Phalangenformel lautet soweit bekannt: 2-3-? 4-? 4-?, bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* dagegen: 2-2-3-4-3. Also auch hier ist die Phalangenzahl höher. Dies ist um so erstaunlicher, als innerhalb der übrigen Branchiosauridae und auch der Micromelerpetontidae die Phalangenzahl sehr konstant ist. Wie aus Tab. 1 ersichtlich, ist innerhalb der Temnospondylen eine erhöhte Phalangenzahl nur von einigen ausgesprochen terrestrischen Dissorophiden (*Dissorophus*, *Fayella*) und Trematopsiden (*Trematops*)

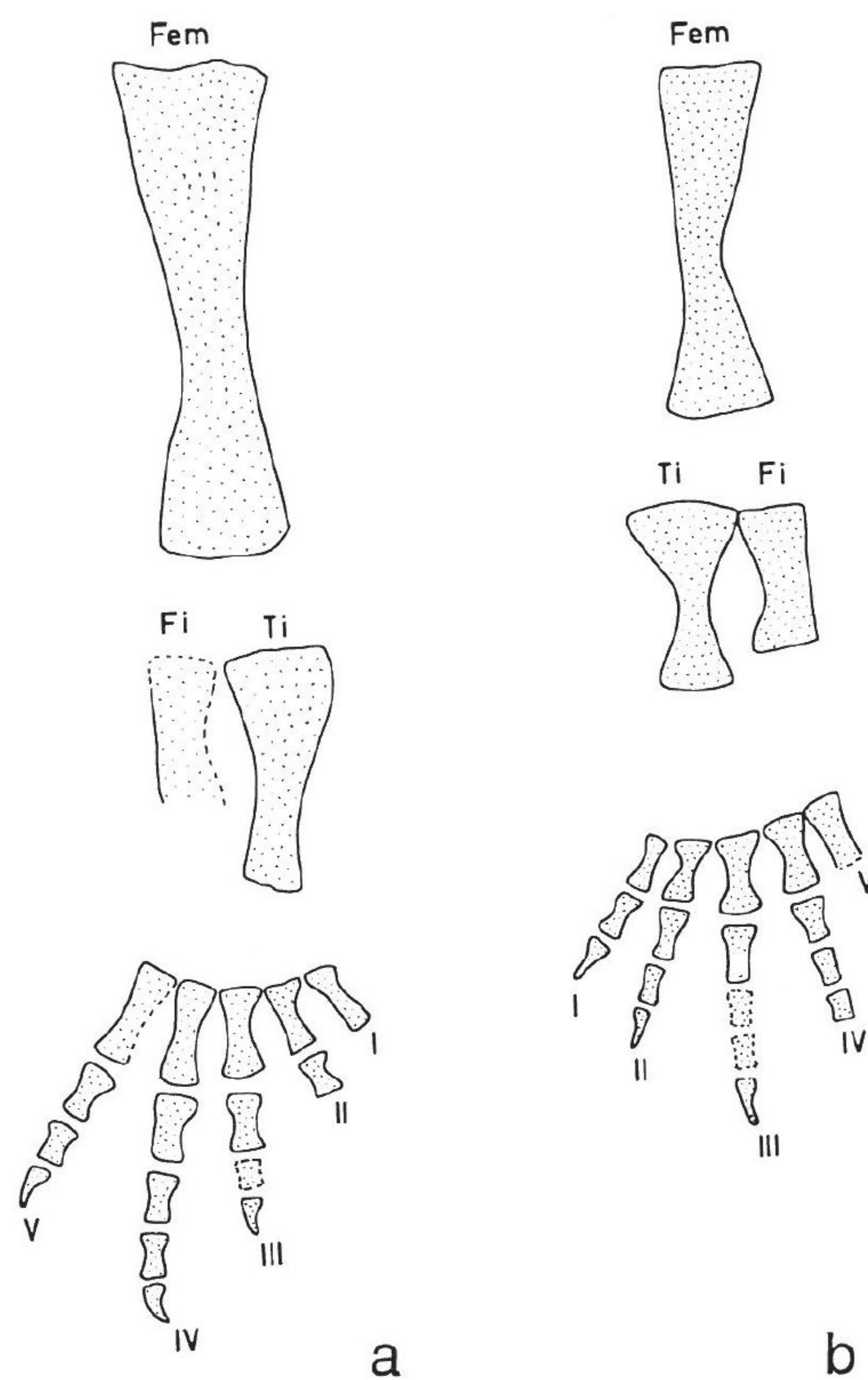


Abb. 25: Hinterextremität.  $3,3 \times$ . a) *Branchiosaurus caducus* AMMON. PIM-N 807. b) *Branchiosaurus humbergensis* n. sp. Nach PIM-N 858 u. N 873.

bekannt. Allerdings spricht diese Tatsache nicht gleich für eine terrestrische Adaptation des *Branchiosaurus humbergensis*, denn andererseits tritt eine erniedrigte Phalangenzahl nicht nur bei aquatischen Formen (Trimerorhachiden, *Metoposaurus*), sondern auch bei dem terrestrischen *Eryops* auf.

Die Schuppen sind im vorliegenden Material verhältnismäßig gut erhalten. Sie bedecken den gesamten Körper und auch die proximalen Gliedmaßen. In der Regel sind sie breitoval, und stets enthalten sie zahlreiche feine, konzentrische Skulpturleisten (Abb. 26 b). Bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei* besitzen sie dagegen nur wenige breite, konzentrische Skulpturwülste und feine, selten erhaltene Längsstreifen (Abb. 26 a), die bei *Branchiosaurus humbergensis* fehlen. Der Schuppentyp des *Branchiosaurus*



Tab. 1: Phalangenzahl in den vorderen und hinteren Gliedmaßen verschiedener temnospondyler Amphibien.

	Phalangenformel	Fossil	Zitat
Vorderextremität	2-2-3-2	<i>Branchiosaurus cf. petrolei</i> <i>Eryops</i>	BOY 1972 GREGORY, MINER & NOBLE 1923
	2-2-3-3	<i>Branchiosaurus cf. petrolei</i> u. a. Arten <i>Micromelerpeton</i> <i>Amphibamus</i> <i>Micropholis</i>	BOY 1972 BOY 1972 CARROLL 1964 BROILI & SCHRÖDER 1937
	2-3-3-2	<i>Trimerorhachis</i> <i>Neldasaurus</i> <i>Metoposaurus</i>	CASE 1935 CHASE 1965 DUTUIT 1976
	2-3-3-3	<i>Dendrerpeton</i>	CARROLL 1967
	2-3-4-2	<i>Branchiosaurus humbergensis</i>	
	2-3-4-3-2	<i>Trematops</i>	SCHAEFFER 1941
	2-3-4-5-3	<i>Fayella</i>	OLSON 1972
Hinterextremität	2-2-3-3-2	<i>Metoposaurus</i>	DUTUIT 1976
	2-2-3-3-3	<i>Amphibamus</i>	CARROLL 1964
	2-3-3-3-2	<i>Trimerorhachis</i>	CASE 1935
	2-3-3-3-3	<i>Dendrerpeton</i> <i>Caerorhachis</i>	CARROLL 1967 HOLMES & CARROLL 1977
	2-2-3-4-3	<i>Branchiosaurus petrolei</i> u. a. Arten <i>Micromelerpeton</i> <i>Micropholis</i>	BOY 1972 BOY 1972 BROILI & SCHRÖDER 1937
	2-3-4-4-2	<i>Trematops</i> <i>Dissorophus</i> ? <i>Branchiosaurus humbergensis</i>	SCHAEFFER 1941 DeMAR 1968
	2-3-4-5-3	<i>Fayella</i>	OLSON 1972



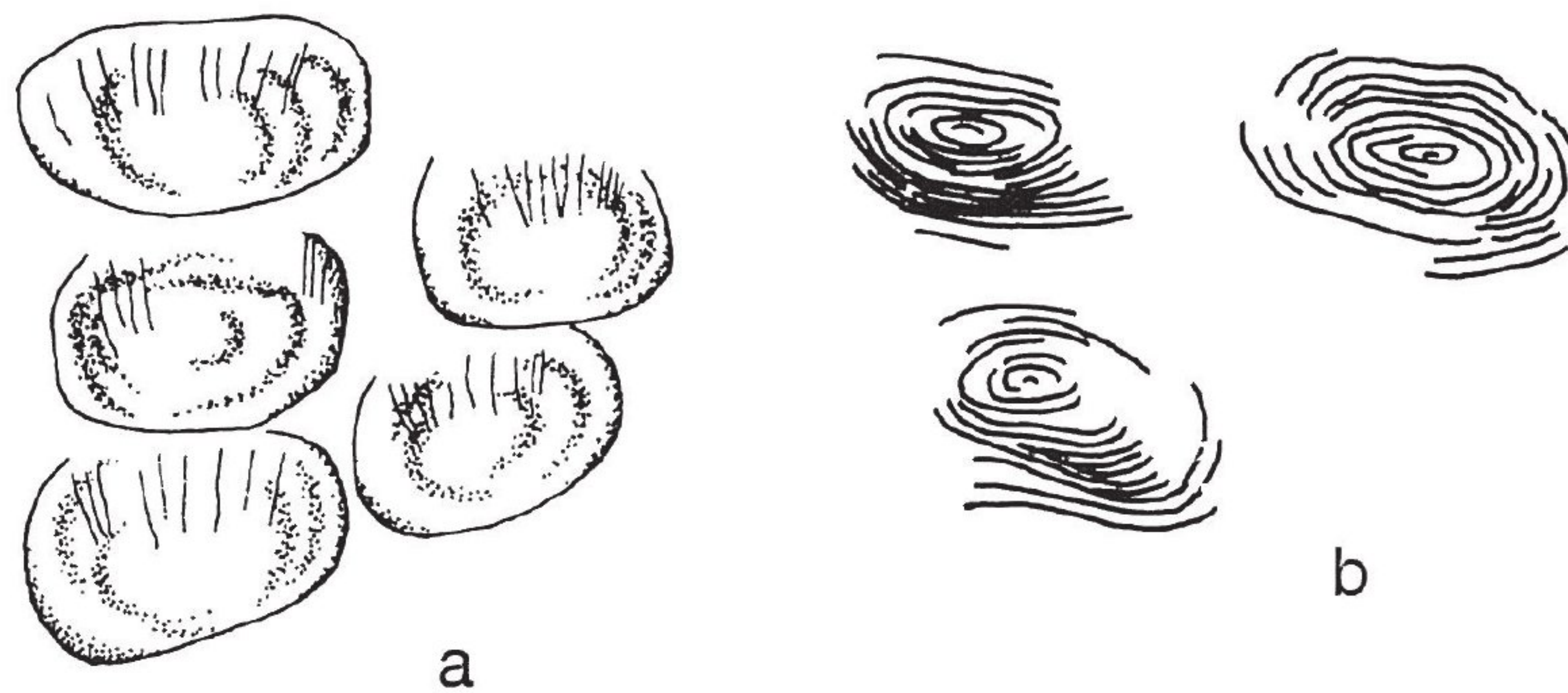


Abb. 26: Schuppen. a) *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY). PIM-N 752; 33  $\times$ . b) *Branchiosaurus humbergensis* n.sp. PIM-N 884; 24  $\times$ .

*humbergensis* könnte aus dem der Trimerorhachiden (COLBERT 1955, CHASE 1965: 204) hervorgegangen sein. Die mit feiner Längsskulptur versehene obere Lage der Trimerorhachiden-Schuppen fehlt, die untere Lage stimmt dagegen gut mit der Schuppenstruktur des *Branchiosaurus humbergensis* überein. Ein ähnlich abgeleiteter Schuppentyp scheint auch bei *Acroplous* (HOTTON 1959: 173) aufzutreten. Im Gegensatz zu den Trimerorhachiden sind die Schuppen bei *Branchiosaurus humbergensis* queroval statt längsoval ausgerichtet, und außerdem überlappen sie sich kaum.

#### Beziehungen

Eine Abgrenzung gegen die beiden anderen saarpfälzischen Arten bereitet keine Schwierigkeiten. Besonders zu achten ist auf die verschmälerte Interorbitalregion (Abb. 27); die schmale Nasalregion; die besonders in jugendlichen Stadien ungewöhnlich langen Postparietalia; die schlanken, verlängerten Palatina, Ectopterygoidea und vorderen Pterygoidea; die Skulpturierung des Parasphenoid; die Gestalt der Sklerotikalplatten; die hohe Phalangenzahl in Hand und Fuß sowie die Struktur der Schuppen.

Sehr ähnlich ist *Branchiosaurus tener* SCHÖNFELD, 1909. Diese Art wurde bisher nur aus allochthonen Tuffiten des Mittelrotliegenden von Clennen in Sachsen beschrieben (SCHÖNFELD 1911). Sie wurde von BULMAN & WHITTARD (1926: 559) zur Typus-Art einer neuen Gattung *Leptorophus* erklärt. Obwohl ich das Material nicht aus eigener Anschauung kenne, möchte ich nun nach besserer Kenntnis der Gattung *Branchiosaurus* diese Art dem *Branchiosaurus* zuordnen. *Leptorophus* wird damit zum Synonym des *Branchiosaurus*, besitzt aber möglicherweise als Untergattung *Branchiosaurus* (*Leptorophus*) noch Gültigkeit. *Branchiosaurus tener* stimmt in vielen wichtigen Eigenschaften mit *Branchiosaurus humbergensis* überein: Schmale Frontalia, vordere Parietalia und ? Nasalia; Praefrontalia und Postfrontalia mit relativ langen, hinteren bzw. vorderen Fortsätzen; lange, schlanke Maxillaria; lange, schlanke Palatina, Ectopterygoidea und vordere Pterygoidea; Skulpturfeld des Parasphenoid; relativ schwacher Beckengürtel. An Unterschieden sind zu nennen: Die Größe (regelmäßig bis 25 mm Schädelänge); auffallend kurze Postparietalia (die ontogenetisch erst spät auftreten sollen); schwächer gebogener Palatin-Ast des Pterygoid; Medianleiste des Processus cultriformis; kürzere Sklerotikalplatten; 21–23 anstatt 19–20 Praesakralwirbel; geringere Phalangenzahl in Hand (2–2–3–?2) und Fuß (2–2–3–4–2(3)).

Weitere Unterschiede erscheinen nicht so signifikant: Der Kontakt Praefrontale/Postfrontale (von SCHÖNFELD vermutet) könnte durch den Erhaltungszustand vorgetäuscht



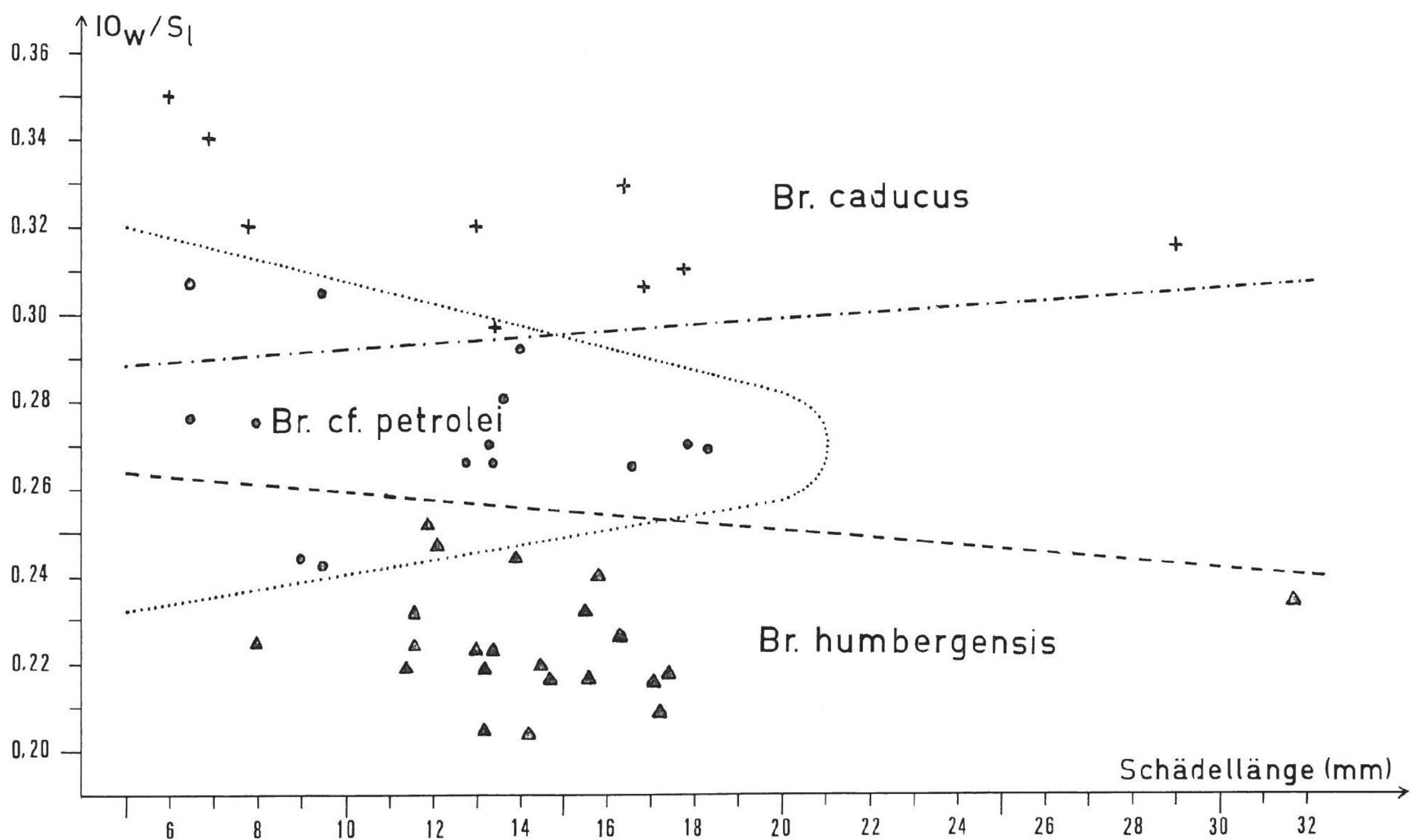


Abb. 27: Abhängigkeit des Verhältnisses Interorbitalbreite (IOw) zu Schädellänge (Sl) von der Schädellänge (Sl) bei *Branchiosaurus cf. petrolei* (●), *Branchiosaurus caducus* (+) und *Branchiosaurus humbergensis* (▲).

sein, und die unterschiedliche Schuppenstruktur (wenige konzentrische Ringe, sehr selten radiale Streifung) könnte eventuell auf unterschiedliche Erhaltung zurückgehen.

Eine gewisse Ähnlichkeit besteht noch mit *Branchiosaurus pusillus* (FRITSCH, 1878), der als *Melanerpeton pusillum* durch FRITSCH (1878) von Olivetin bei Broumov (Ölberg bei Braunau in Böhmen) beschrieben wurde. Wegen ungünstiger Erhaltung war die systematische Stellung dieser Form lange umstritten, bis SPINAR (1950) das Originalmaterial revidierte und eine Trennung von den Discosaurisciden vornahm. Später kam ich nach Studium des Originalmaterials zu dem Ergebnis, daß die Art zu *Branchiosaurus* gehört (BOY 1972: 65), so daß auch *Melanerpeton* zum Synonym von *Branchiosaurus* wird. Die Art *B. pusillus* ist leider noch sehr unzureichend bekannt und stimmt mit *Branchiosaurus humbergensis* in der verschmälerten Interorbitalregion, den nach hinten ausbuchtenden Postparietalia und den nach vorne lang ausgezogenen Postfrontalia überein. Andererseits ist sie bedeutend kleinwüchsiger (Schädellänge unter 10 mm), sind die Maxillaria, Palatina und Ectopterygoidea deutlich kürzer, ist das Parasphenoid unskulptiert und existieren 21–23 Praesakralwirbel.

### 3. Vorkommen und Lebensweise der Branchiosaurus-Arten

Für alle drei Arten gilt: Sie kommen nur bis zu einer gewissen Größe gehäuft vor; darüber hinaus werden nur selten einzelne, weitaus größere Individuen gefunden. Auch die größten Exemplare weisen noch mehr oder weniger larvale Kennzeichen (Kiemendentikel, geringer Verknöcherungsgrad) auf, scheinen also an das Leben im Wasser gebunden zu sein.



Die weitaus häufigste Art ist *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Sie ist in der Regel nur bis zu einer Schädel­länge von 10–12 mm über­liefert und kommt in vier, einander sehr ähnlichen Fossil­vergesellschaftungen vor:

Typ A: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* in großer Individuenzahl zusammen mit *Micro­melerpeton credneri* und wenigen larvalen Exemplaren des *Sclerocephalus* in fein­lami­nierten, bituminösen Schwarzschiefern oder dolomitischen Kalken. Untergeordnet tritt der Palaeoniscide *Paramblypterus duvernoyi* auf. Als Ablagerungsraum wird ver­mutet: Ein weitflächiges, stabiles Flachwassergebiet mit schützendem ? Algenteppich, reichem Nahrungsangebot, aber zeitweilig mangelnder Durchlüftung (Boy 1977: 137).

Typ B: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* ohne andere Fossil­begleiter in lokalen Linsen aus stark bituminösen, nur schwach laminierten Schwarzschiefern (z. T. vom Typ der sog. Papierschiefer). Vermuteter Ablagerungsraum: Kleines, sehr flaches Gewässer, reich an Plankton, ? häufig schlecht durchlüftet.

Typ C: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* in geringer Individuenzahl zusammen mit ver­einzelten larvalen bis adulten Exemplaren des *Sclerocephalus* in schwach bituminösen, wenig laminierten Schwarzschiefern, die z. T. Kalklagen enthalten. In einzelnen Lager­stätten tritt massenhaft der Palaeoniscide *Paramblypterus gelberti* auf. Nur in diesem Typ werden auch vereinzelt großwüchsige Individuen des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* (Schädel­länge bis 18 mm) und wird auch *Branchiosaurus caducus* beobachtet. Ver­muteter Ablagerungsraum: Geschützter Flachwasserraum ähnlich Typ A, nur etwas besser durchlüftet und ärmer an Plankton.

Typ D: *Branchiosaurus* cf. *petrolei* als seltener Begleiter massenhaft auftretender Palaeonisciden (meist *Paramblypterus duvernoyi*) in bituminösen, wenig feinlaminierten Schwarzschiefern von der Art der Papierschiefer. Vermuteter Ablagerungsraum: Etwas tieferes, ruhiges Gewässer mit reicher Planktonentwicklung.

Aus dieser Übersicht ist zu entnehmen, daß *Branchiosaurus* cf. *petrolei* bis zu einer bestimmten Größe bevorzugt in bituminösen Stillwasser-Ablagerungen, die auf einen hohen Planktonreichtum des betreffenden Gewässers schließen lassen, vorkommt.

Der großwüchsige *Branchiosaurus humbergensis* ist dagegen auf eine andere Fossil­vergesellschaftung beschränkt:

Typ E: *Branchiosaurus humbergensis* in großer Individuenzahl zusammen mit ein­geschwemmten Samen und anderen Pflanzenresten (meist Walchien) in feinlaminierten, bitumenarmen und schwach siltigen Tonsteinen. Extrem selten treten außergewöhnlich großwüchsige Exemplare des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und des *Branchiosaurus caducus* auf. Vermuteter Ablagerungsraum: Geschütztes Flachwassergebiet mit schwa­chem, aber beständigem Wasserzufluß; gut durchlüftet, nicht so reich an Plankton.

*Branchiosaurus humbergensis* ist also auf flache, planktonärmere Stillwassergebiete, in die vereinzelt auch große Individuen der beiden anderen Arten einwandern, speziali­siert.

Der relativ großwüchsige *Branchiosaurus caducus* scheint ebenfalls planktonärmere Gewässer bevorzugt zu haben. Er wurde mit mehr als einem Exemplar nur in Typ C gefunden.

Die unterschiedliche Verbreitung des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* und des *Branchio­sa­urus humbergensis* läßt sich möglicherweise durch folgende Hypothese erklären.



Kleinerwüchsige Individuen des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* besitzen in feine Siebfortsätze aufgespaltene Kiemendentikel. Die Siebfortsätze scheinen eine gewisse Elastizität zu besitzen, sind also wohl nicht verknöchert. Bei großen Individuen sind sie nicht mehr eindeutig nachzuweisen; möglicherweise sind sie zurückgebildet. Diese Spezialisierung der Kiemendentikel kann am ehesten als Anpassung an winzige planktonische Nahrung gedeutet werden. Die dafür erforderlichen Umbauten im Hyobranchialapparat lassen sich leider aus dem spärlichen Fossilbefund nicht ablesen. Einer ausgesprochen planktonischen Nahrungsweise scheint aber die ontogenetisch frühe Bezahnung der Kiefer und Gaumenelemente zu widersprechen. Vergegenwärtigen wir uns jedoch, daß auch die sich großenteils planktonisch ernährenden Anuren-Larven zahnartige Elemente besitzen, die sie je nach Nahrungslage benutzten oder nicht. Außerdem fällt auf, daß bei *Branchiosaurus petrolei* und einigen verwandten Arten das Maxillare ungewöhnlich kurz ist und anfangs keine Verbindung mit dem Quadratojugale hat, also nur vorne über das Lacrimale und die schmale Verbindung zum Praemaxillare abgestützt wird.

Unter der Voraussetzung, daß die Plankton-Produktion hoch ist, gestattet das Nahrungsfilter-System eine erhöhte Wachstumsrate (SZARSKI 1957: 295). Schnelles Wachstum könnte für die kleinwüchsigen Branchiosaurier von Vorteil sein, denn ihre kleinen Larven dienten sicherlich dem *Sclerocephalus* und dem ausgewachsenen *Micromelerpeton* als Beute. Von den Anuren-Larven wissen wir, daß das Nahrungsfilter-System nur bei den kleinen Larven äußerst effektiv ist und daß es mit zunehmender Größe immer weniger ökonomisch wird (WASSERSUG 1975: 414). In ähnlicher Weise könnten sich auch Branchiosaurier von einer gewissen Größe ab weitgehend auf andere, größere Nahrung, z. B. Ostracoden, Branchiopoden, Insektenlarven, umgestellt haben. Die Nahrung wird dabei weiterhin nach dem Prinzip der Hyobranchialpumpe angesaugt, wie wir es von den adulten, wasserlebenden Pipiden kennen (SOKOL 1969).

Dieses Modell trifft am besten auf *Branchiosaurus* cf. *petrolei* zu. Er ist kleinwüchsig und könnte sich bis zu einem Stadium von 10 mm Schädellänge vorwiegend planktonisch ernährt haben. Dafür spricht die starke Differenzierung der Kiemendentikel zu einem Filterapparat und vielleicht auch die ungewöhnliche Verkürzung des Maxillare. Wie ich oben ausführte, wird *Branchiosaurus* cf. *petrolei* überwiegend in bituminösen Sedimenten gefunden. Er lebte also bevorzugt in Gewässern, die sehr reich an Plankton waren und die stellenweise sogar durch periodische Planktonblüten (dokumentiert durch organogene Laminite) gekennzeichnet sind. Möglicherweise erfolgten sogar Fortpflanzung und Aufwuchs der frühen Larven rhythmisch in Abhängigkeit von diesen Planktonblüten. Von einer gewissen Größe ab (Schädellänge 10–12 mm) wurde dann die Nahrung gewechselt. Die größeren Individuen verließen die planktonreichen Gewässer, möglicherweise weil diese aufgrund zumindest periodisch schlechter Durchlüftung zu schwach mit Kleinlebewesen besiedelt waren.

Soweit uns die größeren Individuen vereinzelt überliefert sind, behalten sie die aquatische Lebensweise und gewisse larvale Merkmale, wie Kiemen und geringer Verknöcherungsgrad, bei. Über ihre weitere Entwicklung, ob sie z. B. verspätet metamorphosieren oder neotenisch bleiben, sind wir nicht durch Fossilfunde unterrichtet und auf Spekulationen angewiesen. Die generelle Proportionierung in den uns überlieferten Wachstumsstadien spricht gegen eine endgültige Anpassung an das Wasserleben. Besonders deutlich wird dies in der auffallend geringen Körperlänge, die beim schlängelnden Schwimmen im Wasser nachteilig, bei der Fortbewegung auf dem



Lande dagegen von Vorteil ist. Auch die Länge der Gliedmaßen weist in eine ähnliche Richtung, z. B. erreicht das Verhältnis der Humerus-Länge (die wegen der knorpeligen Gelenkenden abgeschätzt werden muß) zur Länge der praesakralen Wirbelsäule Werte von 0,20–0,23, wie sie etwa charakteristisch sind für terrestrische Dissorophiden (*Cacops*) oder Seymouriamorphen (*Seymouria*, *Tseajaia*) (OLSON 1976: Abb. 11). Allerdings ist das Verhältnis Radius-Länge zu Humerus-Länge sehr niedrig (0,48–0,54), was nicht unbedingt gegen ein Landleben, aber bei Landtieren für langsame Fortbewegung und inaktive Lebensweise sprechen würde (OLSON 1976: 19). Aufschlußreich ist auch der Schultergürtel, dessen ventrale Partien, Interclavicula und ventrale Clavicula, nicht wie bei wasserlebenden Formen (z. B. *Archegosaurus*, *Sclerocephalus* u. a.) sehr groß sind und in die Länge wachsen, sondern klein sind und in die Breite wachsen wie bei terrestrischen Formen (ROMER 1947: 74).

Aus den bei jugendlichen Individuen auftretenden Entwicklungstendenzen läßt sich also für die uns unbekannt, alten Individuen am ehesten ein Übergang zum Landleben folgern. Die mit diesem Übergang verbundene Metamorphose würde allerdings ungewöhnlich spät erfolgen, in einem Stadium, in dem z. B. die Ausgestaltung und Stabilisierung des dermalen Schädeldaches bereits viel weiter entwickelt ist als bei metamorphosierenden Individuen aquatischer Labyrinthodontier (BOY 1974: 252 ff.). Erklären ließe sich diese Tatsache unter Umständen dadurch, daß beim Übergang zum Landleben weitreichendere Umbauten vor und während der Metamorphose zu erfolgen hatten als bei einer Metamorphose unter gleichbleibenden Lebensbedingungen. Leider sind aus dem saarpfälzischen Rotliegenden terrestrische Formen nur äußerst selten überliefert; besser kennen wir ihre Fährten. Aus deren Analyse läßt sich bis zu einem gewissen Maße folgern, daß Formen vom Habitus des *Branchiosaurus* an Land auftraten, aber viel aktiver waren, als sich aus dem Radius/Humerus-Verhältnis der uns überlieferten, jugendlichen Tiere ableiten läßt (FICHTER, mündl. Mitt.).

Mir erscheint zur Zeit noch die Vorstellung, daß die adulten Exemplare des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* terrestrisch lebten, weniger wahrscheinlich als die bereits früher geäußerte Theorie, daß es sich bei den uns bekannten Branchiosauriern um neotenische Seitenzweige nahe verwandter, terrestrischer Branchiosaurier, denen die oben erwähnten Fährten zuzuschreiben sind, handelt. Unterschiedlich starke Neotenie oder Paedomorphose kann sowohl bei Urodelen als auch bei Labyrinthodontiern in Verbindung mit aquatischer Lebensweise auftreten (WAHLERT 1957: 277; WAKE 1966: 82; RICQLES 1975: 358). Diesem Problemkreis wird in Zukunft durch weitere Detailuntersuchungen und gezielte Suche nach adulten Individuen weiter nachgegangen werden.

*Branchiosaurus humbergensis* ist bedeutend großwüchsiger als *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Für ihn ist eine ausgesprochene Plankton-Ernährung also nur im frühen Larvenstadium von Vorteil. Leider kennen wir seine Kiemendenticel nicht im Detail. Wahrscheinlich sind sie nicht so differenziert wie bei *Branchiosaurus* cf. *petrolei*. Das Maxillare ist lang und von Anfang an vorne wie hinten im Schädel fest verankert, also auch für das Ergreifen großer Beutetiere geeignet. Ich vermute, daß die Larven dieser Art nicht auf winzig kleine Planktonnahrung spezialisiert waren, sondern daß sie sich von Kleinlebewesen ernährten, die sie ebenfalls nach dem Nahrungsfiltersystem ansaugten, und deren kleinere Bestandteile sie möglicherweise mit Hilfe des groben Kiemenfilters auffingen. Sie besiedelten Gewässer, die wahrscheinlich besser durchlüftet und planktonärmer waren. Deren Ablagerungen sind häufig auch feinlaminiert,



aber nicht infolge Planktonblüten, sondern wohl in Abhängigkeit vom wechselnden Antransport anorganischen Materials. Leider sind in diesen Sedimenten keine Kleinlebewesen fossil überliefert, so daß wir das dem *Branchiosaurus humbergensis* zur Verfügung stehende Nahrungsangebot nicht kennen.

Aus dem Fossilbefund ist zu folgern, daß die Individuen von einer gewissen Größe ab (18 mm Schädel­länge) ebenfalls das Brutgewässer verlassen. Die entscheidenden Gründe sind nur schwer abzuschätzen. Ich vermute, daß sie ebenfalls mit einem Wechsel in der Nahrung, z. B. auf große Beutetiere in Zusammenhang stehen. Interessanterweise wird das Brutgewässer später vereinzelt von großen Individuen (30 mm Schädel­länge) wieder aufgesucht. Dieses Verhalten könnte mit dem Ablachen in Verbindung stehen, was aber nicht sehr wahrscheinlich ist. Abgesehen davon, daß es ungewiß ist, ob diese Individuen bereits geschlechtsreif waren, ist nämlich außerdem verwirrend, daß im gleichen Maße auch vereinzelt große Individuen des *Branchiosaurus* cf. *petrolei* sowie des *Branchiosaurus caducus* auftauchen. Hier müssen also andere, uns noch unbekannte Ursachen vorliegen. Die Untersuchung dieser Fragen wird leider zusätzlich dadurch kompliziert, daß wir nicht unbedingt eine repräsentative Überlieferung der im Gewässer lebenden Branchiosaurier voraussetzen können. Wenn die Überlieferung z. B. an bestimmte, periodisch auftretende Katastrophen gebunden ist, sind unter Umständen nur bestimmte Wachstumsstadien einer das Gewässer besiedelnden Art erhalten. Auch diesen Fragen wird in Zukunft noch stärker nachgegangen werden.

*Branchiosaurus caducus* ist in seiner Lebensweise am schwersten zu deuten. Er ist ähnlich großwüchsig wie *Branchiosaurus humbergensis* und seine Larven sind möglicherweise nicht oder nur kurzfristig an winzige planktonische Nahrung angepaßt. Er kommt in anderen, wahrscheinlich planktonreicheren Gewässern als *Branchiosaurus humbergensis* und z. T. wenigstens in Vergesellschaftung mit *Branchiosaurus* cf. *petrolei*, dem er morphologisch ja auch sehr ähnlich ist, vor.

#### 4. Evolution der Branchiosaurus-Arten

Bei den folgenden phylogenetischen Erörterungen können nicht alle bisher beschriebenen *Branchiosaurus*-Arten berücksichtigt werden, da manche von ihnen zu wenig bekannt sind und z. T. von MILNER (London) untersucht werden. Ich beschränke mich auf:

*Branchiosaurus salamandroides* FRITSCH, 1875, aus dem Westfalium D des Pilsener Beckens;

*Branchiosaurus* cf. *petrolei* (GAUDRY, 1875) aus dem Autunium des Saar-Nahe-Gebietes, der hier stellvertretend steht für mehrere sehr nahe verwandte Arten, die ich entsprechend einem Vorschlag von MILNER als *Branchiosaurus petrolei*-Komplex zusammenfasse;

*Branchiosaurus caducus* AMMON, 1889, aus dem Autunium des Saar-Nahe-Gebietes;

*Branchiosaurus dracyi* BOY, 1972, aus dem Autunium des Beckens von Autun;

*Branchiosaurus pusillus* (FRITSCH, 1878) aus dem Autunium von Böhmen;

*Branchiosaurus tener* SCHÖNFELD, 1909, aus dem sächsischen Autunium;

*Branchiosaurus humbergensis* n.sp. aus dem Autunium des Saar-Nahe-Gebietes.



Unberücksichtigt lasse ich die mehr oder weniger zum oben erwähnten *Branchiosaurus petrolei*-Komplex gehörenden Arten:

*Branchiosaurus petrolei* (GAUDRY, 1875) aus dem Autunium des Beckens von Autun;

*Branchiosaurus flagrifer* WHITTARD, 1930, aus dem Autunium von Thüringen;

*Branchiosaurus gracilis* CREDNER, 1881, aus dem Autunium des Döhlener Beckens;

*Branchiosaurus venosus* FRITSCH, 1879, und *Branchiosaurus robustus* FRITSCH, 1879, aus dem Autunium von Böhmen;

sowie:

*Branchiosaurus fayoli* (THEVENIN, 1906) aus dem Stephanium von Comentry, der möglicherweise identisch oder nahe verwandt ist mit *Branchiosaurus salamandroides*;

*Branchiosaurus darrahi* ROMER, 1939, aus dem ? höchsten Stephanium des Dunkard Basin;

*Branchiosaurus brachyrhynchus* WATSON, 1963, aus dem Autunium von Thüringen.

Die Entwicklung innerhalb der Gattung *Branchiosaurus* stelle ich mir so vor, wie dies Abb. 28 zeigt.

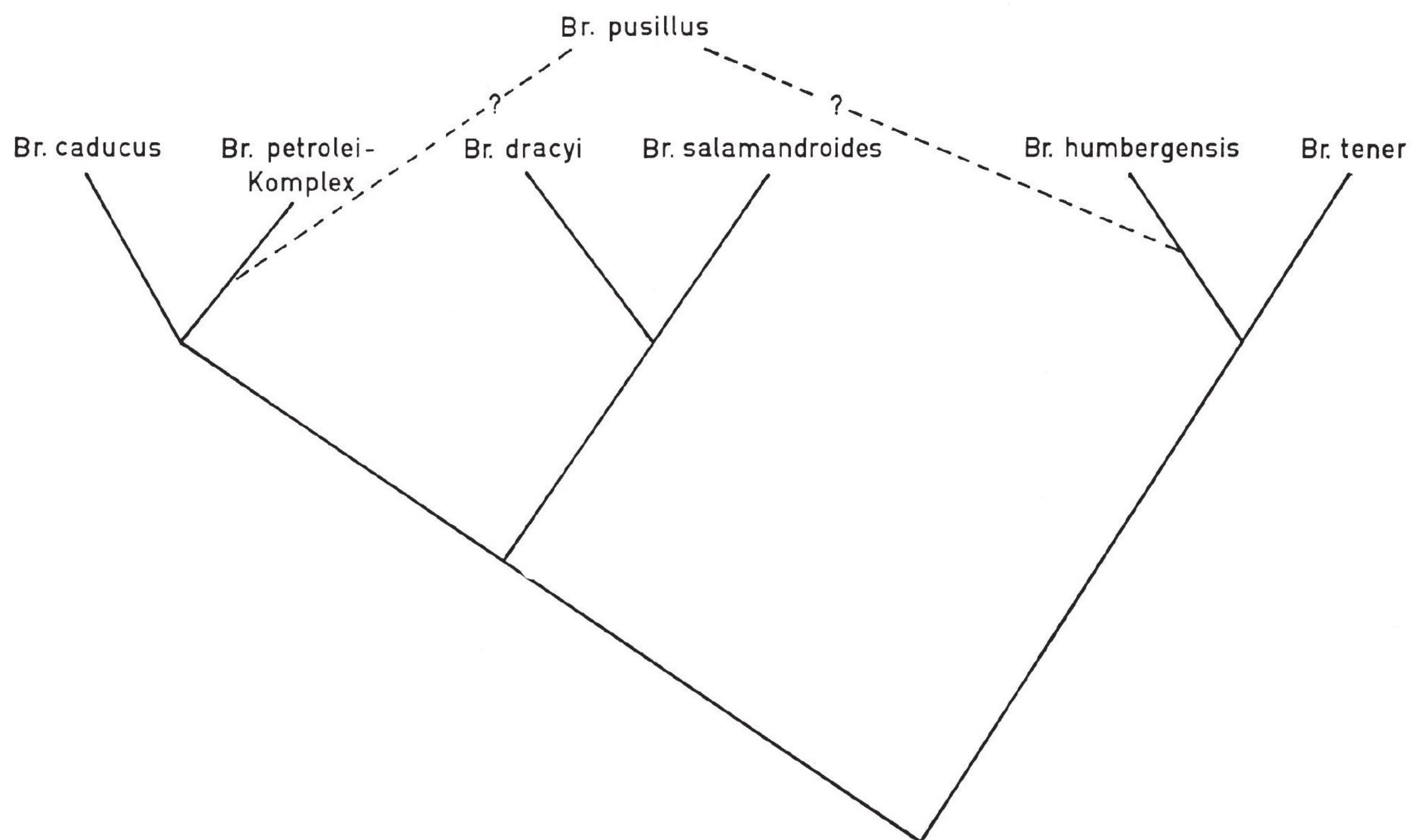


Abb. 28: Vermuteter Stammbaum der *Branchiosaurus*-Arten.

Als hypothetische Stammform nehme ich eine mittelgroße Art an, die gekennzeichnet ist durch: längliche Postorbital- und mittelbreite Interorbitalregion (in der Praefrontale und Postfrontale schwachen Kontakt haben), kurze, breite Schnauzenregion, breite Wangenregion, langes Maxillare, kurzes Palatinum und Ectopterygoid, schlankes Pterygoid mit fast geradem Palatin-Ast, skulptiertes Parasphenoid, 21–23 Praesakral-



wirbel. Sie hatte wahrscheinlich ein hyobranchiales Pumpsystem entwickelt, mit dessen Hilfe sie im Jugendstadium Kleinlebewesen, aber kein winziges Phytoplankton, ansaugen und im Bereich des Kiemenfilters aussortieren konnte.

Aus dieser Stammform hat sich vielleicht die Gruppe des *Branchiosaurus tener* und *Branchiosaurus humbergensis* entwickelt, die man als eigene Untergattung *Branchiosaurus (Leptorophus)* auffassen könnte. Beide Arten sind wie ihre Ausgangsform mittelgroß. Sie sind charakterisiert durch eine Streckung und ein Schlankerwerden des Schädeldaches, wodurch eine Verschmälerung der Interorbital- und Nasalregion sowie der randlichen Gaumenelemente Palatinum und Ectopterygoid bewirkt hat. *Branchiosaurus tener* bleibt konservativ und besitzt nur als Spezialmerkmal die möglicherweise paedogenetische Verkürzung des Postparietale. *Branchiosaurus humbergensis* vergrößert hingegen seine Augen und damit die Augenöffnungen, was eine Trennung des Praefrontale vom Postfrontale, eine wohl paedogenetische Verkürzung im postorbitalen Bereich, eine Verlängerung bestimmter Sklerotikalplatten und möglicherweise auch eine leichte Vergrößerung der Interpterygoid-Fenster (stärkere Krümmung des Palatin-Astes) zur Folge hat.

Außerdem verkürzt er seine Wirbelsäule auf 19–20 Praesakralwirbel und vermehrt die Anzahl der Phalangen in Hand und Fuß. Die Phalangenvermehrung mag auf den ersten Blick sehr unglaublich scheinen. Sie ist es aber nicht, denn auch am Ende der Dissorophiden-Evolution steht z. B. eine Form (*Fayella*) mit vermehrter Phalangenzahl und von rezenten Anuren weiß man, daß z. B. kletternde Formen ihre Phalangenzahl durch Umbildung der Phalangenknorpel vergrößern können (NAUCK 1938: 114). Die Verkürzung der Wirbelsäule und die Umformung von Hand und Fuß mögen eine terrestrische Adaptation des voll ausgewachsenen *Branchiosaurus humbergensis* anzeigen, könnten aber vielleicht auch auf andere Ursachen zurückgehen.

In der zweiten, sich aus der hypothetischen Stammform entwickelnden Artengruppe muß eine Verringerung der Körpergröße und ein Verlust der Parasphenoid-Skulptierung vermutet werden. Damit wird möglicherweise die Wachstumsphase, in der Kleinlebewesen gefiltert werden können, verlängert.

Es stehen sich zwei Schwestergruppen gegenüber. Die erste Schwestergruppe, die man als Untergattung *Branchiosaurus (Branchiosaurus)* hervorheben könnte, umfaßt den plesiomorphen *Branchiosaurus salamandroides* und den apomorphen *Branchiosaurus dracyi*. Letzterer ist gekennzeichnet durch eine leichte Verbreiterung des Schädels und der Interorbitalregion sowie durch eine paedogenetische Verkürzung des Maxillare. Da wir leider die Struktur der Kiemententikel nicht kennen, läßt sich noch nicht beurteilen, ob die Verkürzung des Maxillare mit einer stärkeren Betonung des Nahrungsfilters und einer Erfassung winziger planktonischer Nahrungsteilchen in Verbindung steht.

Die zweite Schwestergruppe, die man als Untergattung *Branchiosaurus (? Melanerpeton)* kennzeichnen könnte, erwirbt als Synapomorphie möglicherweise auf paedogenetischem Wege eine leichte Verkürzung des postorbitalen Schädels und leichte Vergrößerung der Orbita, die eine Trennung von Praefrontale und Postfrontale zur Folge hat. In der ersten Entwicklungslinie dieser Schwestergruppe, die zu *Branchiosaurus caducus* (und *Branchiosaurus brachyrhynchus* ??) führt, ist eine Zunahme der Körpergröße und eine leichte Verbreiterung des Schädels, besonders im interorbitalen Bereich, zu verzeichnen. Trotz der verbreiterten Interorbitalregion sind die Augenöffnungen



sehr groß, nur etwas laterad verlagert. Damit steht möglicherweise eine Vergrößerung des Interpterygoidfensters (erkennbar an der starken Krümmung des Palatin-Astes) in Zusammenhang. Auch scheint der Ohrschlitz in dieser Entwicklungslinie ein wenig vertieft zu werden.

In der zweiten Entwicklungslinie bleiben die Individuen kleinwüchsig und passen sich durch Differenzierung der Kiemendentikel und paedogenetische Verkürzung des Maxillare an eine ausgesprochen planktonische Nahrung an, die auch das Phytoplankton umfaßt. Das Ergebnis dieses Entwicklungsprozesses sind die Formen des *Branchiosaurus petrolei*-Komplexes, die sich wahrscheinlich nach Entstehen des Grundtypes durch leichte Differenzierung als Regionalformen in den einzelnen Rotliegend-Becken herausgebildet hatten.

Problematisch bleibt u. a. noch die Stellung des *Branchiosaurus pusillus*. Sein schlanker Schädel und die möglicherweise hohe Zahl von 21–23 Praesakralwirbeln schließen ihn an die Entwicklungsgruppe des *Branchiosaurus (Leptorophus)* an. Andererseits erinnern die kurzen Palatina und Ectopterygoidea, das verkürzte Maxillare und das glatte Parasphenoid sehr an die Formen des *Branchiosaurus petrolei*-Komplexes. Solange mir keine weiteren Daten über diese Art vorliegen, würde ich sie am ehesten aus dem *Branchiosaurus petrolei*-Komplex als eine Form, bei der sich der Schädel aus noch unbekanntem Gründen verschmälert hat, herleiten.

Die hier aufgezeigte Entwicklung erreichte ihren Höhepunkt im Autunium, also im untersten Perm. Wie sie sich nach dem Autunium fortsetzte, ist durch fehlende Fossilüberlieferung in Dunkel gehüllt. Es ist nicht anzunehmen, daß die Arten schlagartig ausstarben. Ob sich aus irgendeiner Linie der Branchiosaurier möglicherweise die Lissamphibien ableiten lassen, soll hier nicht erörtert werden, sondern zukünftigen, in einzelnen Punkten noch detaillierteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

## Schriften

- AMMON, L. v. (1889): Die permischen Amphibien der Rheinpfalz. 119 S., 5 Taf.; München (Straub).
- ANDREAS, D. & HAUBOLD, H. (1975): Die biostratigraphische Untergliederung des Autun (Unteres Perm) im mittleren Thüringer Wald. — Schriftenr. geol. Wiss., **3**: 5–86, 8 Abb., 2 Tab., 18 Taf.; Berlin.
- BERMAN, D. S. (1973): A trimerorhachid amphibian from the Upper Pennsylvanian of New Mexico. — J. Paleont., **47**: 932–945, 6 Abb.; Tulsa/Okla.
- BOLT, J. R. (1969): Lissamphibian Origins: Possible Protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. — Science, **166**: 888–891, 4 Abb.; Washington/D.C.
- (1974): Evolution and functional interpretation of some suture patterns in Paleozoic labyrinthodont amphibians and other lower tetrapods. — J. Paleont., **48**: 434–458, 16 Abb.; Tulsa/Okla.
- (1977): Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia. — J. Paleont., **51**: 235–249, 7 Abb.; Tulsa/Okla.
- BOY, J. A. (1971): Zur Problematik der Branchiosaurier (Amphibia, Karbon-Perm). — Paläont. Z., **45**: 107–119, 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.



- (1972): Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland). — Abh. hess. Landesamt Bodenforsch., **65**: 1–137, 70 Abb., 2 Tab., 2 Taf.; Wiesbaden.
  - (1974): Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli; Karbon-Trias). — Paläont. Z., **48**: 236–268, 14 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
  - (1976): Überblick über die Fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). — Mainzer geowiss. Mitt., **5**: 13–85, 41 Abb.; Mainz.
  - (1977): Typen und Genese jungpaläozoischer Tetrapoden-Lagerstätten. — Palaeontographica, Abt. A, **156**: 111–167, 17 Abb.; Stuttgart.
- BRANCO, W. (1887): *Weissia bavarica* g.n.sp.n., ein neuer Stegocephale aus dem Unteren Rothliegenden. — Jb. königl. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Berlin: 22–39, Taf. 1; Berlin.
- BROILL, F. (1926): Über *Sclerocephalus Häuseri* GOLDFUSS. — Sitz.-Ber. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.: 199–222, 9 Abb., 2 Taf.; München.
- & SCHRÖDER, J. (1937): Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. XXV. Über *Micropholis* HUXLEY. XXVI. Über *Lydekkerina* BROOM. — Sitz.-Ber. bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Abt.: 19–57, 9 Abb., 5 Taf.; München.
- BULMAN, O. M. B. (1928): Additional notes on some branchiosaurs from Odernheim. — Ann. Mag. natur. Hist., **10**: 250–255, 4 Abb., Taf. 12; London.
- & WHITTARD, W. F. (1926): On *Branchiosaurus* and allied genera (Amphibia). — Proc.zool.Soc.: 533–579, 15 Abb., 4 Taf.; London.
- BURLET, H. M. de (1934): Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs. — In: BOLK, L. & GÖPPERT, E. & KALLIUS, E. & LUBOSCH, W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2 (2): 1293–1432, Abb. 1101–1264; Berlin/Wien.
- BURMEISTER, H. (1850): Die Labyrinthodonten aus dem Saarbrücker Steinkohlengebirge. 74 S., 4 Taf.; Berlin.
- CARROLL, R. L. (1964): Early evolution of the dissorophid amphibians. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Univ., **131**: 161–250, 26 Abb., 2 Taf.; Cambridge/Mass.
- (1967): Labyrinthodonts from the Joggins formation. — J. Paleont., **41**: 111–142, 26 Abb.; Tulsa/Okla.
- CASE, E. C. (1935): Description of a collection of associated skeletons of *Trimerorhachis*. — Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, **4** (13): 227–274, 29 Abb., 11 Taf.; Ann Arbor.
- CHASE, J. N. (1963): The labyrinthodont dentition. — Breviora, **187**: 1–13, 1 Tab.; Cambridge/Mass.
- (1965): *Neldasaurus wrightae*, a new rhachitomous labyrinthodont from the Texas Lower Permian. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Univ., **133**: 153–225, 16 Abb., 5 Taf.; Cambridge/Mass.
- CLEMEN, G. & GREVEN, H. (1974): Morphologische Untersuchungen an der Mundhöhle von Urodelen. I. Die Gaumenzähne von *Salamandra salamandra* (L.) (Salamandridae: Amphibia). — Forma et functio, **7**: 249–280, 12 Abb.; Braunschweig.



- COLBERT, E. H. (1955): Scales in the Permian Amphibian *Trimerorhachis*. — Amer. Mus. Novit., **1740**: 1–17, 9 Abb.; New York.
- COLDIRON, R. W. (1974): Possible functions of ornament in labyrinthodont amphibians. — Occas. Pap. Mus. natur.Hist.Univ. Kansas, **33**: 1–19, 5 Abb., 1 Tab.; Lawrence/Kans.
- DeMAR, R. (1968): The Permian labyrinthodont amphibian *Dissorophus multicinctus*, and adaptations and phylogeny of the family Dissorophidae. — J. Paleont., **42** (5): 1210–1242, 18 Abb., 1 Tab., Taf. 161; Tulsa/Okla.
- DUTUIT, J.-M. (1976): Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers stégocéphales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). — Mém. Mus. nat.Hist. natur., n.sér., C, **36**: 253 S., 104 Abb., 70 Taf.; Paris.
- EATON, T. H. (1973): A Pennsylvanian dissorophid amphibian from Kansas. — Occ. Pap. Mus. natur.Hist.Univ. Kansas, **14**: 1–8, 1 Abb.; Lawrence/Kans.
- FRITSCH, A. (1883): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. **1**. 182 S., 116 Abb., 48 Taf.; Prag (Selbstverlag).
- GOLDFUSS, G. A. (1847): Beiträge zur vorweltlichen Fauna des Steinkohlengebirges. 27 S., 5 Taf.; Bonn.
- GREGORY, W. K. & MINER, R. W. & NOBLE, G. K. (1923): The carpus of *Eryops* and the structure of the primitive chiropterygium. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., **48**: 279–288, 4 Abb.; New York/N.Y.
- GREVEN, H. & CLEMEN, G. (1976): Morphologische Untersuchungen an der Mundhöhle von Urodelen. II. Die Gaumenzahnfelder von *Hydromantes italicus* DUNN (Plethodontidae: Amphibia). — Zool.Beitr., N.F., **22**: 489–506, 7 Abb.; Berlin.
- HEYLER, D. (1957): Révision des Branchiosaurus de la région d'Autun. — Ann. Paléont., **43**: 47–111, 37 Abb., 4 Tab., Taf. 4–15; Paris.
- (1974): Quelques remarques à propos de *Branchiosaurus* (= *Protriton* GAUDRY, 1875). — Bull. Soc. Hist. natur. d'Autun, **69**: 25–35, 10 Abb.; Autun.
- (1975): Sur les „Branchiosaurus“ et autres petits amphibiens apparentés de la Sarre et du Bassin d'Autun. — Bull. Soc. Hist. natur. d'Autun, **75**: 15–27, 4 Abb.; Autun.
- HOFKER, J. (1927): *Archegosaurus Decheni* Untersuchung des Schädelbaues. — Palaeontologia hungar., **2**: 109–130, 16 Abb.; Budapest.
- HOLMES, R. & CARROLL, R. (1977): A temnospondyl amphibian from the Mississippian of Scotland. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., **147**: 489–511, 16 Abb.; Cambridge/Mass.
- HOTTON, N. III (1959): *Acroploous vorax*, a new and unusual labyrinthodont amphibian from the Kansas Permian. — J. Paleont., **33**: 161–178, 5 Abb., Taf. 28; Tulsa/Okla.
- LEBEDKINA, N. S. (1968): The development of bones in the skull roof of Amphibia. — In: ØRVIG, T. (Edit.): Current problems of lower vertebrate phylogeny, Nobel Sympos. **4**: 317–329, 9 Abb.; Stockholm.



- MALZ, H. (1967): „*Branchiosaurus*“, ein problematisches Ur-Amphib aus dem Perm. — *Natur & Mus.*, **97**: 397–406, 8 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1970): Zur Deutung permischer Ur-Amphibien. — *Natur & Mus.*, **100**: 430–434, 2 Abb.; Frankfurt a. M.
- (1976): *Protriton* GAUDRY 1875 = *Protriton* BOY 1972 (Branchiosauridae; Perm), ein bemerkenswerter Fall von Homonymie bei gleichzeitiger Synonymie. — *Senckenbergiana lethaea*, **56**: 479–480; Frankfurt a. M.
- MEYER, H. v. (1858): Reptilien aus der Steinkohlen-Formation in Deutschland. — *Palaeontographica*, **6**: 59–220, 1 Abb., Taf. 8–23; Kassel.
- MINER, R. W. (1925): The pectoral limb of *Eryops* and other primitive tetrapods. — *Bull. amer. Mus. natur. Hist.*, **51**: 145–312, 104 Abb.; New York/N.Y.
- NAUCK, E. Th. (1938): Extremitätenskelett der Tetrapoden. — In: BOLK & GÖPPERT & KALLIUS & LUBOSCH: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. **5**: 71–248, Abb. 106–283; Berlin/Wien (Urban & Schwarzenberg).
- NILSSON, T. (1939): Cleithrum und Humerus der Stegocephalen und rezenten Amphibien. — *Act. Univ. lundensis, N. S.*, **35**: 1–39, 8 Abb., 2 Taf.; Lund.
- OLSON, E. C. (1972): *Fayella chickashaensis*, the Dissorophoidea and the Permian terrestrial radiations. — *J. Paleont.*, **46**: 104–114, 4 Abb., 2 Tab.; Tulsa/Okla.
- (1976): The exploitation of land by early tetrapods. — In: BELLAIRS, A. & COX, C. B. (Edits.): *Morphology and Biology of Reptiles*: 1–30, 15 Abb., 2 Tab.; London.
- PARSONS, T. S. & WILLIAMS, E. E. (1962): The teeth of amphibia and their relation to amphibian phylogeny. — *J. Morphol.*, **110**: 375–383, 3 Taf.; Philadelphia/Pa.
- PATON, R. L. (1975): A lower Permian temnospondylous amphibian from the English Midlands. — *Palaeontology*, **18**: 831–845, 5 Abb., Taf. 98–99; London.
- REIS, O. M. (1913): Über einige im Unter- und Oberrotliegenden des östlichen Pfälzer Sattels gefundene Tierreste. — *Geognost. Jh.*, **25**: 237–254, 1 Abb., Taf. 3–4; München.
- RICQLES, A. de (1975): Quelques remarques paléo-histologiques sur le problème de la néoténie chez les stégocéphales. — *Coll. C. N. R. S.*, **218**: 351–363, 2 Taf.; Paris.
- ROMER, A. S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College*, **99**: 1–368, 48 Abb.; Cambridge/Mass.
- (1956): *Osteology of the reptiles*. 772 S., 248 Abb.; Chicago/Ill. (Univ. Chicago Press).
- SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. — *Bull. amer. Mus. natur. Hist.*, **78**: 395–472, 21 Abb.; New York/N.Y.
- SCHÖNFELD, G. (1911): *Branchiosaurus tener* Schönfeld. Ein neuer Stegocephale aus dem Rotliegenden des nordwestlichen Sachsen. — *Sitz.-Ber. Abh. naturwiss. Ges. Isis*: 19–43, 3 Taf.; Dresden.
- SOKOL, O. M. (1969): Feeding in the pipid frog *Hymenochirus boettgeri* (TORNIER). — *Herpetologica*, **25**: 9–24, 8 Abb.; Chicago/Ill.



- SPINAR, Z. (1950): The stegocephalian *Melanerpeton pusillum* A. FRITSCH, 1878 — Bull.internat. Acad.tchèque Sci., 51: 1—19, 6 Abb., 2 Taf.; Prag.
- (1976): Endolymphatic sacs and dorsal endocranial pattern: Their significance for systematic and phylogeny of frogs. — Vestn. ústredn. ústavu geol., 51: 285—290, 4 Abb., 2 Taf.; Praha.
- SZARSKI, H. (1957): The origin of the larva and metamorphosis in Amphibia. — Amer.Naturalist, 91 (860): 283—301; Lancaster.
- THEOBALD, N. (1958): Contribution à l'étude des Stégocéphales du Permien inférieur de la Sarre. — Ann. Univ. saraviensis, Sci., 7: 192—210, 3 Abb., 4 Taf.; Saarbrücken.
- THEVENIN, A. (1910): Les plus anciens quadrupèdes de France. — Ann. Paléont., 5: 1—63, 36 Abb., 9 Taf.; Paris.
- WAHLERT, G. von (1957): Biogeographische und ökologische Tatsachen zur Phylogenie amerikanischer Schwanzlurche. — Zool. Jb. Systematik., 85: 253—282, 2 Abb.; Jena.
- WAKE, D. B. (1966): Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. — Mem. South California Acad. Sci., 4: 111 S., 33 Abb., 2 Tab.; Los Angeles/Calif.
- WASSERSUG, R. J. (1975): The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. — Amer. Zoologist, 15: 405—417, 1 Tab.; Utica/N. Y.
- WATSON, D. M. S. (1940): The Origin of Frogs. — Trans. roy. Soc. Edinburgh, 60: 195—231, 23 Abb.; Edinburgh.
- (1956): The Brachyopid Labyrinthodonts. — Bull. brit. Mus. natur. Hist., Geol., 2: 315—392, 34 Abb., Taf. 39; London.
- (1963): On growth stages in branchiosaurs. — Palaeontology, 6: 540—553, 4 Abb.; London.
- WHITTARD, W. F. (1928): On the structure of the palate and mandible of *Archegosaurus decheni*, GOLDFUSS. — Ann. Mag. natur. Hist., 10: 255—264, 3 Abb., Taf. 13; London.
- (1930): The structure of *Branchiosaurus flagrifer*, sp. n. and further notes on *Branchiosaurus amblystomus*, CREDNER. — Ann. Mag. natur. Hist., 10: 500—513, 5 Abb., Taf. 19—20; London.



Verzeichnis der Abkürzungen

a) Sammlungen

BSM	Bayerische Staatssammlung f. Paläontologie u. historische Geologie, München
PIM	Sammlung der Lehrinheit Paläontologie, Geowissenschaftliches Institut der Universität Mainz
SBD	Sammlung E. BETTAG (Dudenhofen)
SGM	Sammlung B. GRAUMANN (Mehlingen)
SML	Sammlung A. MILNER (London)

b) Anatomische Abkürzungen

Ang	Angulare	Ppar	Postparietale
Cl	Clavicula	Prf	Praefrontale
Cop	„Copula“	Psph	Parasphenoid
Cor	Coronoid	Pt	Pterygoid
Cth	Cleithrum	Ptf	Postfrontale
Dent	Dentale	Qu	Quadratum (knorpelig)
Ecpt	Ectopterygoid	Quj	Quadratojugale
Fem	Femur	Ra	Radius
Fi	Fibula	Sang	Supraangulare
Fr	Frontale	Sc	Scapulocoracoid
Hb	Hypobranchiale	Smx	Septomaxillare
Hh	Hypohyale	Spl	Spleniale
Hum	Humerus	Sq	Squamosum
Icl	Interclavicula	St	Supratemporale
Ju	Jugale	Tab	Tabulare
Kd	Kiemendentikel	Ti	Tibia
La	Lacrimale	Ul	Ulna
Max	Maxillare	Vo	Vomer
Na	Nasale	d.nlc	Ductus nasolacrimalis
Pal	Palatinum	f.car.int	Foramen der Arteria carotis interna
Par	Parietale	fo.r.max.	
Pmx	Praemaxillare	ant	Furche des Ramus maxillaris anterior
Po	Postorbitale		

Anschrift des Autors: Prof. Dr. JÜRGEN A. BOY, Inst. für Geowissenschaften, Johannes Gutenberg-Universität, D-6500 Mainz.

Manuskript eingegangen am 24. 7. 1978