Die Wirbel der frühen Vierfüßer und ihre Zusammenhänge

von Oskar Kuhn, München

Mit 18 Abb.

Zur Einführung

Die erste Entstehung der Tetrapodenwirbel und ihre phylogenetischen Zusammenhänge sind immer noch ungelöste Probleme. Zwar geht man heute allgemein davon aus, daß die ursprünglichen Tetrapodenwirbel aus zwei Elementen, dem Pleurozentrum und Interzentrum (Hypozentrum) bestanden, bei den meisten Lepospondylia vielleicht nur aus einem, obwohl man neuerdings auch embolomere Lepospondylia kennt. Lepospondylia und Labyrinthodontia sind zwei immer noch scharf getrennte Gruppen, zwischen denen noch keinerlei Übergänge bekannt sind.

Wenn man auch allgemein annimmt, daß die Rhipidistia, eine Gruppe der Crossopterygier, die Ahnen aller Tetrapoden bilden (HERRE'S Annahme der Abstammung der Urodelen von den Dipnoern ist längst ad acta gelegt), so ist noch lange nicht bewiesen, daß die Amphibien monophyletisch sind, im Gegenteil pflichte ich KUHN-SCHNYDER zu, daß umfassende Polyphylie in Frage kommt.

Nirgends läßt sich zur Zeit besser zeigen als auf dem Gebiet der ältesten Geschichte der Tetrapoden, daß große Evolutionsschritte, sog. Typogenesen (Neomorphosen), stets am Anfang der Evolution der Typen und Untertypen stehen. Man denken nur an das sprunghafte Auftreten der Unterklassen der Lepospondylia, vor allem der schlangenförmigen, bis zu 230 Wirbel besitzenden, beinlosen Aistopoda, nach ROMER z. Z. das größte Rätsel der Wirbeltierpaläontologie.

Entsprechend dem hier gezeichneten Bild treten auch verschiedene Wirbeltypen von Anfang an selbständig auf, von einer einzigen „Urwirbelform", aus der alle anderen abzuleiten wären, kann keine Rede sein.

Es kam mir hier darauf an, die Wirbelfrage in größerem Rahmen zu besprechen, wobei System und Evolution verschiedener Gruppen umfangreiche Eröterungen verlangten. Größtes Gewicht legte ich auf viele Abbildungen, vor allem auf verschiedene „Wirbelstammbäume", die ad oculos demonstrieren, wie weit die Meinungen noch auseinandergehen. Man vergleiche hierzu die Stammbäume der Abb. 4, 5, 5a, 7, 8.

Die Herkunft der Tetrapoda

Dieses Problem ist noch nicht gelöst, m. E. kommt nur polyphyletische Herkunft in Frage, wobei jedoch unter den Crossopterygiern, als den jetzt allgemein anerkannten Fischahnen, nur die Gruppe der Rhipidistia in Frage kommt.

So hat PANCHEN (1967) gezeigt, daß die frühesten Amphibien, also die Ichthyostegalia bzw. Labyrinthodontia, wegen des Baues der Nasenregion von Rhipidistiern abstammen. Allerdings ist bei den Anuren und den Urodelen, die ja

lange von den echten Eutetrapoden abgetrennt wurden und von Dipnoern abgeleitet wurden (z. B. von W. HERRE), das Choanenrohr ganz anders entstanden als bei den frühen Amphibien.

JARVIK nahm polyphyletische Evolution der Amphibien an, doch soll eine mehrfache Entstehung der Beine nicht wahrscheinlich sein, da deren Bau zu kompliziert ist, als daß der Zufall mehrmals solche Gebilde hätte entstehen lassen können. Für den Vitalisten sind hier allerdings keine Schwierigkeiten zu sehen, denn er lehnt den Zufall als biologisch-evolutionären Faktor ab.[1]

JARVIK (1967) führte auch den wichtigen Nachweis, daß entgegen früheren Vorstellungen bei Rhipidistiern und ältesten Amphibien die früher als Parietalia und Frontalia bezeichneten Elemente tatsächlich homolog sind.

H. P. SCHULTZE hat mehrfach ausgeführt, daß osteolepidide Crossopterygier die Ahnen der Labyrinthodontia sind; er hält auch die Lissamphibia wegen ihres Zahnbaus für eine natürliche Einheit. Darauf komme ich noch zurück.

K. S. THOMSON (1968) wies nach, daß *Hyneria* aus dem Ob. Devon der amphibienähnlichste Rhipidistier ist, es handelt sich um einen Vertreter der Familie Rhizodontidae.

Die Lepospondylia sind zweifellos von den Labyrinthodontia (Temnospondylia (incl. Ichthyostegalia, Palaeostegalia sowie Plesiopoda) und Amphibiosauria (= Batrachosauria präokk.) stark verschieden und ein gemeinsamer Ursprung ist unwahrscheinlich, er müßte denn im sehr tiefen Devon zu suchen sein. Ihre Geschichte ist sehr alt, ihr langer Eigenweg wird vor allem durch die im Unterkarbon auftretenden schlangenförmigen Aistopoda belegt.

Anm. 1. Wenn hier die Entstehung der Beine, später noch einmal die Entstehung der gelenkigen Zähne der „Lissamphibia" gegen eine mehrfache „Zufallsentstehung" angeführt wird, so sei dazu prinzipiell gesagt, daß der Mechanist einen Zufall nicht annehmen darf. Schon der bekannte Philosoph JOSEPH GEYSER, schrieb vor etwa 50 Jahren, der logisch konsequente Mann kennt keinen Zufall.

Der bekannte Schweizer Physiker HEITLER schrieb erst 1974, die leblose Materie wird durch die Gesetze der Physik und Chemie beherrscht. Sie schreiben ein starres Verhalten vor, das nach Vorgabe gewisser Anfangsbedingungen den Verlauf der Vorgänge völlig bestimmt. Die Vorgänge lassen keinen Sinn und kein Ziel erkennen, außer eben dem Gesetz zu folgen. Die Materie ist gestaltlos (ein aufgelesener Stein, ein Sandhaufen) oder hat die starre Form des Kristalls. Der Kristall ist geradezu ein Abbild und Symbol strenger Gesetzlichkeit, was der Schönheit beider keinerlei Abbruch tut.

Was wir Zufall nennen, ist das Durchkreuzen voneinander unabhängiger Kausalketten, die physisch oder psychisch ausgelöscht sein können. Ich treffe zufällig nach 21 Jahren einen alten Freund an einer entlegenen Stelle im Ausland; hier ist jede der beiden Geschehensreihen, die zu dem unbeabsichtigten Treffpunkt führt, völlig determiniert; das Durchkreuzen der beiden Kausalitätsreihen ist sicher von beiden Auslösern der Kausalitätsreihen ungewollt, aber kein Zufall. Etwas anders steht es mit der Synchronizität, einem nach C. G. JUNG akausalen, sinnvollen Geschehen: wenn z. B. jedesmal beim Sterben eines Menschen in einem bestimmten Zimmer sich gegenüber auf dem Hausdach Scharen von Vögeln einstellen. Hier liegt parapsychologisch-ungeklärtes Geschehen zugrunde, das weder mit Mechanismus, noch mit Zufall zu tun hat.

Allgemeines zur Wirbelbildung

Einen Urwirbel als Grundform aller späteren Wirbelformen gibt es nicht. Die Paläontologie hat die von GADOW ausgearbeitete Arcualiatheorie, wonach jeder Wirbel primär aus 4 Bogenpaaren bestand, den Basidorsalia, Basiventralia, Interdorsalia und Interventralia, längst widerlegt, obwohl GADOW'S Theorie vor allem von O. ABEL (1919), lange auch von HUENE, vertreten wurde. Begriffe wie gastrozentral, notozentral, usw. haben zu entfallen.

Ohne paläontologische Dokumente ist die Frage der Wirbelevolution nicht zu lösen. Das zeigt z. B. der Versuch von REMANE (Abb. 9; 3), der die Urodelenwirbel vom embolomeren Stadium über ein phyllospondyles ableiten wollte. Wahrscheinlich stammen die Urodelen jedoch von *Doleserpton*, wie die meisten Autoren annehmen, oder von Microsauriern bzw. Lysorophia ab.

Wie sahen nun die ältesten uns bekannten fossilen Tetrapodenwirbel aus? Von den holospondylen (lepospondylen) Formen des Karbons sehen wir ab, da das Problem der Entstehung durch den Fund embolomerer Lepospondylia kompliziert wurde (Abb. 17, *Acherontiscus*). Einfachste holospondyle Wirbel von Lepospondylia beschrieb WATSON aus tiefem Karbon Englands.

Der älteste bekannte Amphibienwirbel stammt von *Ichthyostega* (Abb. 6), er stimmt prinzipiell mit dem der Fischahnen (Abb. 6) überein. Aber diese Wirbelform ist sehr spezialisiert; das Interzentrum ist ein sehr großes, dreieckiges Stück, dahinter liegt außergewöhnlich hoch (Abb. 6) ein kleines Pleurozentrum, das nach allgemeiner Auffassung immer mehr nach unten gerückt sein soll und bei einigen Gruppen allein übrig blieb. Das sieht höchst unwahrscheinlich aus. Im übrigen gab die hohe Lage des Pleurozentrums lange einen Beweis für GADOW'S Arcualia-Theorie ab, man sah in ihm ein Interdorsale.

Von echten rhachitomen Wirbeln weiß man aus dem Unt. Karbon erst sehr wenig, obwohl hier mindestens 4 verschiedene Linie der Temnospondylia und weitere 2-3 der Amphibiosauria vorhanden waren.

Ich verweise auf meinen Stammbaum (Abb. 8), der zeitlich geordnet das erste Auftreten der verschiedenen Wirbelformen zeigt (Abb. 1, 8).

Eine allgemeine Gruppengliederung an Hand der Wirbel, anschließend an die Lepospondyli ZITTEL'S, unternahm ROMER, doch sind seine Apsidospondyli eine künstliche Gruppe, so sollen die Wirbel der Apsidospondyli knorpelig präformiert sein, während die Urodelomorphen nur perichondrale Ossifikationen der Zentra haben sollen.

Die Apsidospondyli werden auch hinfällig mit der Anerkennung der Lissamphibia, die bekanntlich die drei rezenten Ordnungen der Amphibien umfassen.

Das System der Amphibien muß alle Organe berücksichtigen, nicht nur die Wirbel, sonst wird es ein künstliches. Doch kommt den Wirbeln ein besonderer Rang zu. Hier konnte ich natürlich nicht die ganzen Labyrinthodontia durcharbeiten, das wird von Herrn SHISHKIN für das Handbuch der Paläoherpetologie geschehen (Temnospondylia, erscheinen ca. 1977). Aber meine Wirbelstudien dürften auf die Phylogenie der Temnospondylia (Abb. 1 und 2) Hinweise geben. Sie legen jedenfalls nahe, daß auch hier die Evolution nach dem Schema von SCHINDELWOLF: Typogenese (Neomorphose), Typostase und Typolyse ablief. Die großen noch heute vorliegenden Lücken dürfen nicht verniedlicht werden, sie sind durchwegs primärer Natur.

Eine neue Auffassung über Wirbel vertrat PANCHEN (1967), nach ihm sind alle Teile des Wirbelzentrums der Labyrinthodontia dem der Amnioten entsprechend, aber nicht nur einige von diesen, wie etwa das Plaurozentrum oder Interzentrum. Mit dieser Auffassung stößt PANCHEN jedoch auf wenig Gegenliebe; Pleurozentrum und Interzentrum sind nicht Teile eines einzigen Zentrums (Wirbelkörpers), wie PANCHEN annimmt. Seine Theorie wird durch Abb. 7 erläutert.

PANCHEN unterscheidet mehrere Hauptlinien der frühen Tetrapoden. Es sind dies:

1. die Temnospondylia mit posterodorsal geneigter Grenze zwischen den Elementen des Zentrums, wobei bei den Stereospondyli das Plaurozentrum verschwindet, während bei den Reptilien das Interzentrum völlig abgebaut wird. Ein Interzentrum findet sich zuletzt noch einmal bei gewissen höheren Theriodontia (Ahnen der Säugetiere) und einigen Eidechsen.
2. Die Anthracosauria - Amniota, mit anterodorsal geneigter Naht zwischen den Elementen des Zentrums, d. h. zwischen Interzentrum und Pleurozentrum, wobei am Ende das Interzentrum völlig verschwindet.
3. die Embolomeri mit ihrem typischen Doppelwirbel aus oft zwei fast völlig gleich großen Scheiben sind ein Sonderfall an aquatile Anpassung, die sekundär ist.
4. die Plagiosauria, mit einem nur aus Interzentrum bestehendem Zentrum stehen ganz abseits. Ihre Wirbel (Abb. 7) sind einmalig unter allen Tetrapoden, worin PANCHEN allerdings kaum Anhänger finden dürfte. Die Wirbelkörper der Plagiosauria sind nicht intersegmental, sondern intrasegmental, sie liegen innerhalb eines Muskelsegments; Myomerie und Skleromerie alternieren hier also nicht wie sonst, vielmehr decken sie sich!

WILLIAMS nähert sich sehr der Auffassung von PANCHEN (1967), nach ihm ist auch das einheitliche Zentrum der meisten lebenden Tetrapoden homolog und intersegmental gebildet durch die Fusion der beieinander liegenden sklerotomen Hälften über die segmentalen Grenzen hinweg. Diesem Wirbel ist das Pleurozentrum der Labyrinthodontia homolog. Die Frage nach dem Interzentrum bleibt dabei ungelöst.

Bemerkungen zum System der Amphibien

Heute werden vielfach 3 Unterklassen unterschieden, die Labyrinthodontia, die Lissamphibia und die Lepospondylia. Die beiden letzteren Gruppen zerfallen selbst wieder in eine größere Zahl Unterklassen. Uns interessieren hier nur die Labyrinthodontia mit ihren beiden Ordnungen, den Temnospondylia und Amphibiosauria (Batrachosauria präokk.).

PANCHEN behielt 1975 die Unterklasse der Labyrinthodontia bei und widmete sich ausführlich dem System der Ordo Batrachosauria, die Temnospondylia fielen nicht in den Rahmen seiner Untersuchungen.

Unter den Batrachosauria (recte Amphibiosauria) unterschied er

1. Unterordnung Anthracosauria (recte Anthracosaurida)
   - Infraordo Herpetospondyli nov.
   - Infraordo Embolomeri
   - Infraordo Gephyrostegoidea
2. Unterordnung Seymouriamorpha.

Auf die vor allem aus Russland bekannten Unterordnungen der Lanthanosuchida, Chroniosuchida oder Nycteroletorida ging er nicht weiter ein.

Uns interessiert hier nur die Frage, wie viele selbständige, spontan auftretende Entwicklungslinien von Wirbeln zu verfolgen sind.

Schwieriger ist die Frage der Gliederung der Temnospondylia, die nun bald SHISHKIN (Moskau) im Handbuch der Paläoherpetologie darstellen wird. Es sind mehrere Gruppen höheren Ranges, vielleicht sogar Ordnungen vertreten, sicher aber Unterordnungen, deren Fassung schwierig ist in Hinblick auf die vielen Oberfamilien. Die alte Gliederung in „Embolomeri", Rhachitomi und Stereospondyli bzw. Plagiosauria und Neorhachitomi genügt längst nicht mehr. Dazu kommen aberrante Typen wie wohl *Hesperoherpeton,* u. a.

Ob die Ichthyostegalia eine eigene Ordnung sind, erscheint mir fraglich, neuerdings werden sie meist mit den Temnospondylia vereinigt. Dasselbe gilt für die erst kürzlich von PANCHEN begründeten Palaeostegalia, für *Palaeogyrinus* WATSON 1929, die Schädelknochen haben Fischproportionen, noch ein Präoperculare vorhanden, sie stehen zwischen den Crossopterygiern udn Temnospondylia ziemlich in der Mitte, was ich jedoch für falsch halte, vor allem in Hinblick auf Gehirnschädel, Beinbau usw.

Die Plesiopoda sind eine fragliche Gruppe, ebenso problematisch ist noch *Cyrtura* aus dem Ob. Jura, wo ein Temnospondyle eigentlich kaum mehr zu erwarten ist.

Wie nun die verschiedenen Temnospondylier-Einheiten phylogenetisch zusammenhängen, ist noch in vieler Hinsicht fraglich, ROMER (Abb. 2) und der Verfasser (Abb. 1) haben Stammbäume entworfen, die aber schon in vieler Hinsicht ergänzt und korrigiert werden müssen.

So sind in meinem Stammbaum die Vaughniellidae zu streichen, ebenso einige Familien der Anthracosaurier, dafür treten mehrere neue an deren Stelle. Immerhin stellt mein Stammbaum aus dem Jahre 1965 den ersten Versuch her, alle damals bekannten 112 Familien der Amphibien zusammenfassen evolutiv darzustellen.

Der rhachitome Wirbel

Er ist der erste in der Erdgeschichte nachgewiesene Amphibienwirbel und tritt kurz vor dem holospondylen (lepospondylen) aus tiefem Unterkarbon Englands auf (cf. HUENE 1956, teste WATSON). Doch wurde schon dargelegt, daß der älteste rhachitome Wirbel (Abb. 6) sehr spezialisiert ist, indem das Pleurozentrum sehr klein ist und außergewöhnlich hoch liegt. Solche Formen führen sicher nicht weiter zu einem normal rhachitomen Wirbel. Letztere sind wohl schon früh im Unt. Karbon zu erwarten.

Betrachten wir an Hand unserer neuen Darstellung der Wirbelphylogenie (Abb. 8) und dem Schema von TATARINOV (Abb. 5), das von allen vorliegenden Versuchen den Tatsachen am nächsten kommt, zunächst den rhachitomen Wirbel, d. h. die batrachomorphe Gruppe der Labyrinthodontia. Die frühen Rachichtomen haben ein Interzentrum (Hypozentrum), stets vor dem Pleurozentrum gelegen, oft schon sehr groß, meist ein anteroventral sich ausdehnender Keil. Dahinter ist meist dorsal zum Interzentrum das Pleurozentrum gelegen. Bei *Eusthenopteron* ist das Pleurozentrum extrem hoch gelegen, was eine ganz besondere Spezialisierung bedeutet. Solche finden sich auch sonst noch bei *Ichthyostega,* die beweisen, daß diese Gattung selbst trotz vieler sehr primitiver Merkmale, sogar solcher der Fische, nicht die Ahnen der übrigen Temnospondylia sein können. Jedenfalls scheint das Pleurozentrum später immer mehr nach unten zu rücken und an Größe

zuzunehmen, (Vgl. Abb. 3). Doch bilden sich bei den neorhachitomen Formen (Abb. 9, unten rechts) die Pleurozentra ganz zurück und es kommen nur noch aus dem Interzentrum bestehende Centra zustande. Stereospondyli nannte ZITTEL solche aus dem Interzentrum bestehende Wirbel; neuerdings nimmt aber PANCHEN an, daß die holospondylen Wirbel der Plagiosauria aus dem Pleurozentrum bestehen (Abb. 7).

Mehrfach bilden sich aber unter den Temnospondylia auch embolomere Wirbel heraus, so vor allem bei *Tupilakosaurus* (Abb. 14). Auch die Loxembolomeri HUENE'S sind Temnospondylia mit fas embolomerem Wirbel, im Gegensatz zu den nicht-batrachomorphen, also reptilomorphen Anthracosauria, wo ebenfalls embolomere Wirbel vorkommen. Diese nennt HUENE Anthrembolomeri. Beide stehen sich zunächst sehr nahe, divergieren dann aber sehr rasch nach zwei stark verschiedenen Seiten hin.

Es gibt auch nur äußerlich embolomer erscheinende Wirbel, so bei *Dendrerpeton* (Abb. 14), und *Acanthostomatops* aus dem Unt. Perm (Abb. 14).

Wir sehen also, daß der Wirbelbau der Temnospondylia sehr labil ist und für die Systematik nicht von so großer Bedeutung sein kann, wie lange angenommen wurde. HUENE nannte jene Formen wie *Dendrerpeton* mit äußerlich embolomer erscheinenden Wirbeln *Embolospondyli*, wie Loxembolomeri und Anthrembolomeri einzuziehende Begriffe.

Der rhachitome Wirbel bietet wenig Festigkeit für die Wirbelsäule, vor allem bei Biegungen und Torsionen des Körpers. Etwas mehr Festigkeit gewähren die embolomeren Wirbel, die sich wohl besonders bei sekundär aquatischer Lebensweise finden. Diese Lebensweise findet man außer bei gewissen Lepospindylia auch bei den Plagiosaurida und wohl auch bei den Seymourida (hier Kiemenbogen und Sinneslinien nachgewiesen). Doch glaube ich nicht, daß die Funktion des Achsenskeletts im Wirbelbau starken Ausdruck findet und die phylogenetischen Zusammenhänge verschleiert. Vielmehr halte ich die Evolution für einen endogen-autonomen Vorgang, die Subtypen treten spontan auf und die Typostase (Orthogenese) nimmt trotz der Umwelt ihren vorgezeichneten Weg. Nicht umgekehrt!

Aus den Verknöcherungen der Wirbel können wir auf den jeweiligen Umfang des knorpeligen Teils schließen, der oft sehr umfangreich ist (vgl. Abb. 9).

Der phyllospondyle Wirbel ist kein besonderer Typ (Abb. 5, 9, 11) sondern wie BOY erkannt hat, eine Modifikation des rhachitomen. Die Phyllospondylen (Branchiosaurier) sind nach BOY ein sekundär aquatischer Seitenzweig einer sonst noch nicht näher bekannten Gruppe der Temnospondylia. Alle Branchiosaurier sind larval, viele davon sind schon geschlechtsreif.

Die Plesiopoda sind noch ungeklärt, ihr Wirbel (Abb. 5) erinnert an den embolomeren Typ. Sie stammen aus dem Oberkarbon der USA. Nur die einzige Fam. Hesperoherpetondidae PEABODY 1958. Nach Osnovy Paleontol. (Moskau 1964) eine Unterordnung der Temnospondyli, also keine besondere Ordnung.

Ein sehr schwieriges Problem stellen die Wirbel von *Plagiosaurus* dar, die PANCHEN neuerdings umgedeutet hat (Abb. 7).

Sehr problematisch ist auch der Wirbelbau von *Miobatrachus*, (Abb. 11), dessen Zentrum ventral zwei kleine Elemente aufweist, deren Annahme durch WATSON jedoch noch sehr problematisch erscheint. Siehe darüber bei den Froschlurchen.

Die Gattung *Doleserpeton* BOLT 1969 aus dem Unt. Perm der USA ist rhachitom, fas monospondyl (Abb. 11). Sie ist wohl von den Dissorophoidea abzuleiten und führt zu den „Lissamphibia" hin, sicher aber zu den Fröschen. Deren Ahnen suchte man früher bei gewissen Rhachitomen und ROMER nannte diese Formen sogar **Eoanura**.

Bei *Doleserpeton* ist das Interzentrum winzig, das Pleurozentrum sehr groß. Zudem sind die winzigen Zähne gelenkig mit ihrem Sockel verbunden, wie das für fast alle „Lissamphibia" bezeichnend ist. Daher wird der Schluß gezogen, daß hier die „Lissamphibien" wurzeln, deren Wirbelkörper somit, wie schon früher vermutet wurde (Abb. 4, nach WILLIAMS) dem Pleurozentrum entspricht. Da bei den Rhachitomi das Interzentrum überwiegt, habe ich früher angenommen, daß dieses das Zentrum der von Rhachitomen abzuleitenden Froschlurche bildet. Die normalen Rhachitomi, wie z. B. *Eryops* (neue Monographie der Wirbel von J. M. MOULTON, 1974, in Breviora) oder *Archegosaurus* (Abb. 10) haben ein stark ausgebildetes Interzentrum, das Pleurozentrum ist viel kleiner.

Betrachten wir zusammenfassend die Wirbel-Evolution der Temnospondylia, so zeigt sich (Abb. 8), daß die Evolution der Wirbel längst nicht so schematisch verlief, wie bisher angenommen wurde. Die „Urform" ist noch unbekannt, *Ichthyostega* ist weit davon entfernt.

Normale rhachitome Wirbel finden sich erst im Unterkarbon, sie haben teils die Tendenz zum embolomeren Bau, wobei ein so ausgesprochen embolomerer Wirbel wie der *Tupilakosaurus* noch in der Trias auftritt. Manche der loxembolomeren Wirbel HUENES zeigen nur eine leichte äußere Verknöcherungsrinde, wie *Dendrerpeton* (Abb. 14), ganz aus der Reihe fällt eine Form wie *Cacops* (Abb. 9).

Stereospondyle, d. h. holospondyle Wirbel haben sich wohl mehrfach herausgebildet, so bei *Mastodonsaurus*, aber auch bei den Plagiosauria, über deren Sonderstellung schon gesprochen wurde (nach PANCHEN besteht hier das Zentrum nur aus dem Pleurozentrum!!). Höchst unerwartet kam ein Typ wie *Doleserpeton* (Abb. 11), wo das Pleurozentrum dominiert und das Interzentrum fast ganz fehlt. Solche sog. gastrozentrale Formen kennt man sonst vor allem bei Reptilien, Vögeln (mit den typischen Sattelgelenken bei den modernen Vögeln!) und Säugern.

Cyrtura ist eine sehr problematische Form wegen ihres jurassischen Alters, aber bei dem besonderen Wirbelbau, wobei ganz das Interzentrum überwiegt. kann nur ein Temnospondyle vorliegen. *Miobatrachus* bietet noch manche Rätsel, aber auch andere Gattungen (Abb. 11).

Abb. 5 (a) zeigt nach ROMER die Haupttypen der Wirbel der Temnospondylia, man kann seiner Zeichnung auch entnehmen, was man unter protorhachitomem, neorhachitomen und protoembolomeren Wirbel zu verstehen hat. Für *Doleserpeton* müßte ein neuer Terminus geschaffen werden.

Am nächsten kommt meinen Vorstellungen die Evolution bei TATARINOV (Abb. 5). Er beginnt mit dem überspezialisierten Wirbel von *Ichthyostega*, das Pleurozentrum rutscht dann immer tiefer und nimmt zu, dann aber wieder ab und führt zum stereospondylen Wirbel hin. Daß die Abstammung der Embolomeren von einem primitiv rhachitomen kaum möglich ist, zeigt seine Abb. 5, obwohl es etwas bestechendes an sich hat, in der aufsteigenden Reihe das Interzentrum bis zu den Mammalia hin immer kleiner werden zu lassen. Daß aber aus den winzigen

Pleurozentra die gastrozentralen Wirbel der Amnioten und die großen Pleurozentra der Embolomeren hervorgegangen sein sollen, erscheint kaum glaubhaft. Sein Stadium 6 (Phyllospondyli) ist zu streichen, die Herkunft der Frösche (7, noch notozentral genannt) ist anders zu lösen. 5 stellen die Stereospondyli dar, nur aus Interzentrum bestehend, 12 sollen die Lepospondyli sein, die er allerdings mit ? aus embolomeren Ahnen ableitet (nach *Acherontiscus* sicher nicht unmöglich, aber nicht aus der von TATARINOV gemeinten Wurzel).

Die Wirbel der Amphibiosauria

Wie Abb. 8 zeigt, nehme ich ein wohl schon im tiefen Devon vorhandenes embolomeres Wirbelstadium an, das noch rein knorpelig war. Es haben sich zwei Linien herausdifferenziert, von denen aber erst im Unterkarbon Dokumente vorliegen. Die eine Linie reduziert das IC immer mehr und führt über die Gephyrostegiden und Seymouriiden zu den Reptilien (Urreptilien, Hylonomiden; Abb. 15, *Mauchchunkia*) hin; die andere Linie wird voll embolomer (Abb. 15, *Proterogyrinus*). Bei letzteren können beide Elemente voll entwickelt sein, wie bei *Cricotus* aus dem Unt. Perm, dem Typus zu COPES Embolomeri. Hier sind beide Scheiben etwa gleich groß. Hingegen sind bei *Eogyrinus* aus dem Ob. Karbon stets die PC viel breiter und größer (Abb. 16) als die IC (PANCHEN 1966). Bei *Mauchchunkia* HOTTON 1970 aus dem höheren Unterkarbon der USA, nach Ansicht dieses Autors der bisher primitivste Amphibiosaurier, sind die IC halbmondförmig (Abb. 15), dorsal nicht verknöchert, nur von halber Höhe der PC. Es sind starke terrestrische Anpassungen anzunehmen. Diese Reihe führt zu den Reptilien mit völlig unterdrückten IC hin.

Bei *Pholidogaster* aus dem Unterkarbon sind ca. 36 Präsacralwirbel da, sie sind noch schizomer, d. h. auf einem ontogenetischen Stadium des vollembolomeren stehengeblieben. Die IC sind massig, dorsal offen, das Zentrum wird aus paarigen Halbringen gebildet.

Bei *Proterogyrinus* (Abb. 15) ist in Lateralansicht der Wirbel embolomer, aber die Scheiben sind oben offen und nur peripheral verknöchert. Sie führen zu den voll embolomeren Formen wie *Cricotus* hin. *Mauchchunkia* stammt aus dem Unt. Karbon der USA, ebenso die Proterogyrinidae; die Spaltung in die beiden Linien setzte also viel früher ein, als man bisher angenommen hatte.

Im Augenblick gelten die Gephyrostegiden als die den Reptilien am nächsten kommenden Amphibiosaurier; die Seymouriamorphen sind hierfür viel zu jung (Unt. Perm). Aber es fehlen bis zu den Romeriiden hin doch noch verschiedene Bindeglieder.

Einige Wirbel sind problematisch, wie die von *Promelanerpeton* (non *Melanerpeton, ? Discosauriscus) sacheti Saint-Seine* 1949 aus dem französichen Unt. Perm (Abb. 11).

TATARINOV (Abb. 5) nimmt eine Genese an, die ich ablehnen muß. Erstens führt er die reptiliomorphe Linie auf Rhachitomen mit sehr hoch liegendem Pleurozentrum zurück, was mir sehr unwahrscheinlich vorkommt; zweitens leitet er aus Stadium 8 mit sehr großem Pleurozentrum voll embolomere Formen ab, andererseits aber auch Wirbel, bei denen sich das Interzentrum immer mehr abbaut um dann ganz zu verschwinden. Übrigens ist *Seymouria* praktisch noch embolomer (Abb. 3, 13), denn über dem kleinen ossifizierten Interzentrum liegt noch eine

komplette Knorpelscheibe, die aber kleiner bleibt, als bei *Discosauriscus* (Abb. 3,13), wo das Interzentrum sehr hoch als Knochen dorsalwärts reicht.

Seymouria scheidet aus verschiedenen Gründen (Unt. Perm!) aus der Ahnenreihe der Reptilien aus, dafür rückten die Gephyrostegoidea an seine Stelle (Abb. 14), zumal diese neuerdings durch BOY aus dem tiefen Ob. Karbon nachgewiesen wurden (Abb. 2, *Bruktererpeton,* in der 2. Abhandlung dieses Berichtes).

Zusammenfassung über die Evolution der Wirbel der Labyrinthodontia.

Im wesentlichen wurden meine Ansichten bestätigt, die ich vor 3 Jahren in diesen Berichten vorgelegt habe. Die Lepospondylia scheiden hier aus. Die batrachomorphen Labyrinthodontia, d. h. die Temnospondylia, beginnen mit rhachitomen Wirbeln, deren Gestalt wir noch nicht kennen. *Ichthyostega* scheidet als Ahne aus. Das Interzentrum ist zunächst viel größer als das kleine hochliegende Pleurozentrum. Doch scheint eine Proportionsumkehr zu erfolgen, indem bei *Doleserpeton* das Interzentrum fast ganz verschwindet. Das ist die eine Reihe.

2. Die zweite Reihe reduziert ebenfalls das Interzentrum und es bleibt ein großes tonnenförmiges Pleurozentrum übrig, falls PANCHEN die Sache richtig sieht, was ich noch bezweifle (bei Plagiosauria).

3. Die dritte Reihe führt aus einem rhachitomen Zustand, wobei beide Elemente ziemlich gleich groß, wenn auch nicht immer gleich stark verknöchert sind, zum echt embolomeren Zustand von *Tupilakosaurus* bzw. zu Formen wie *Dendererpeton* und *Acanthostomatops*. Doch liegen hier wohl schon weitere eigene Reihen vor.

4. Im neorhachitomen Zustand wird Interzentrum größer, das Pleurozentrum verschwindet und es entsteht der stereospondyle Zustand etwa von *Mastodonsaurus*. Wie gesagt, soll der holospondyle Zustand von *Plagiosaurus* bzw. den Plagiosauria von dem der echten Stereospondyli grundverschieden sein, es liegt nach PANCHEN ein Pleurozentrum vor, wie bei den Reptilia, Aves und Mammalia.

Auch der schon genannte *Doleserpeton* hat nur noch praktisch ein Zentrum, das ist das Pleurozentrum; wohl eine 5. Reihe darstellend.

Sicher ist, daß bei den Temnospondylia mehrfach embolomere oder doch äußerlich (lateral) embolomere Wirbel aus verschiedenen Linien entstanden.

Miobatrachus ist eine ungesicherte Form, ? embolomer, wobei nur die unteren Partien verknöchern.

Bei den reptilomorphen Amphibiosauria finden wir zwei Linien, von denen die eine zu voll embolomeren Wirbeln hinführt, die andere aber, wie *Mauchchunkia* (Abb. 15) reduziert das Interzentrum und führt zu den Reptilien hin. Es ist keine gemeinsame Ausgangsform bekannt; doch möchte ich annehmen, daß diese embolomer war, aber zunächst nur knorpelig, wobei es dann zur Differenzierung in die beiden Linien kam.

ROMER'S Schema (Abb. 5 a) halte ich für verfehlt. Es dürfte kaum zutreffen, daß ein Wirbel wie der primitiv-rhachitome zu ganz umgekehrten Proportionen kommt, wobei ein fast embolomeres Stadium durchlaufen wird.

Auch wurde erkannt, daß Schizomeri und Diplomeri (Abb. 5 a) keine Vollwirbel sind, sondern ontogenetische Stadien. Über die Ontogenese der Wirbel

ist noch wenig bekannt. SPINAR hat diese bei *Discosauriscus* (Abb. 13) weitgehend verfolgen können. Nach CREDNER (Abb. 10.8) scheinen bei *Archegosaurus* in der Caudalregion Wirbel vorzukommen, die größe, in Hämapophysen endende Interzentra haben, daneben kleine Pleurozentra, die aus ventralen paarigen und dorsalen unpaarigen Stücken bestehen zu scheinen. Schon JAEKEL (Abb. 10.3) zeigte, daß bei *Archegosaurus* die Pleurozentra aus einem oberen und einem unteren Stück bestehen, daß die unteren jedoch paarig seien, davon ist hier keine Rede. Im Schwanz fließen die Pleurozentra nach JAEKEL (Abb. 8.4) zu einem langen schmalen Stück zusammen, während die Hypozentra die Hämapophyse bilden.

Zweifellos begannen die Wirbel der Labyrinthodontia zunächst einmal, bevor sie noch verknöcherten, mit einem knorpeligen Stadium, das sehr weitgehenden Umfang hat; bei der triassischen Form aus Afrika scheint allerdings die Ossifikation rückläufig zu sein und die Verknorpelung nimmt sekundär wieder zu (Abb. 9.4)

Bei *Archegosaurus* (Abb. 10) finden sich vielfach am ossifizierten Wirbel rauhe Flächen (Abb. 10.5), die mit Knorpel bedeckt waren. Wie weit die Wirbel auf Abb. 11 (hier 5, 6 und 10) den Tatsachen entsprechen und wirklich verknöchert waren, ist noch ungelöst.

Die „Lissamphibia"

Die drei rezenten Ordnungen der Amphibien können nicht als Lissamphibia vereinigt werden, ihre morphologischen Differenzen sind trotz einiger Ähnlichkeiten (z. B. im Zahnbau) so enorm, daß man mit gleichem Rechte Elefanten und Rinder zusammenfassen könnte. Ihre Herkunft ist unklar; nur die Froschlurche dürften aus Rhachitomen entstanden sein.

Die Wirbel der Urodela

Noch vor 50 Jahren galt es vor allem wegen der ganz anderen histologischen Wirbelstruktur der Ohrkapsel usw. als größte Erkenntnis, daß die Urodelen den Dipnoern näher stehen als den übrigen rezenten Amphibien. Man nahm sogar eine **besondere Nebenlinie** zu den Tetrapoda (Eutetrapoda) an, die man Urodelomorpha (Urodelidia, incl. Lepospondylia und Gymnophiona) nannte.

ESTES lehnt die Ableitung der Urodela von den Lepospondylia ab; er bezieht sich dabei auf die Annahme, daß letztere ohne Metamorphose seien, wogegen *Lysorophus* und *Diplocaulus* mit seinem weiten Schädeldach (als Kiemenschutz) zu sprechen scheinen.

REMANE (Abb. 9) leitete die Urodelen von Embolomeren ab, was sicher nicht zutrifft. *Vaughniella* (Abb. 11) hat auszuscheiden, da es sich wohl nur um einen *Diplocaulus*-Rest handelt. Erst im Bajocium Frankreichs ist ein erster Urodelenrest nachgewiesen (SEIFFERT, Paläont. Z., 43, 1969).

THOMSON, K. S. (1968) ließ die Frage offen, ob die modernen Amphibien unter Einschaltung der Labyrinthodontia von den Crossopterygiern abstammen, nach ihm können durchaus die Lissamphibia mehrstämmig sein, was auch ich annehme. *Doleserpeton* besagt nicht allzuviel wegen seines eigenartigen Zahnbaus, der auf Grund der Kleinheit der Zähne wie bei vielen modernen Amphibien (nicht allen, teste W. HERRE; auch bei Teleostiern auftretend) entwicklungsphysiologisch

bedingt ist. Jedenfalls liegen keine echten Gelenke vor, vielmehr sitzt nur die Zahnspitze auf einem Sockel und ist mit diesem bindegewebig befestigt.

Die Wirbel der Froschlurche (Salientia, Anura)

Die Froschlurche stellen nach meiner Ansicht eine Unterklasse dar, die sich ganz entschieden von den Urodelen und Gymnophionen abhebt. Die Zahl der Wirbel ist hier unter allen Wirbeltieren am geringsten. Bei den rezenten Froschlurchen sind meist 8 präsacrale Wirbel ausgebildet, zuweilen sogar nur 5. Das ist die geringste Zahl der Präsacralwirbel, die man kennt. Die meisten Wirbel hingegen hat die alttertiäre Schlange *Archaeophis* mit 565.

Der Bau des Urostyls und die einmalige Verbindung der Ilia mit der Wirbelsäule rechtfertigen im Verein mit den Sprunganpassungen die Aufstellung einer besonderen Unterklasse Anuromorpha.

Die Abstammung der Froschlurche ist immer noch unsicher. Ich vertrat einmal die Meinung, daß diese von Rhachitomen abstammen und daß daher der Wirbel der Frösche ein Interzentrum sei, da dieses Element meist bei den Rhachitomen dominiert (Abb. 3, 10).

WILLIAMS nahm jedoch ein Pleurozentrum an (Abb. 4) und TATARINOV (Abb. 5) leitet den Froschwirbel von den Phyllospondylen ab, die jedoch nur wenig abgeänderte Rhachitomen sind. Aber auch bei TATARINOV stehen am Anfang Rhachitomi mit dominierendem Interzentrum.

WATSON (1940) hat in *Miobatrachus* (*Amphibamus*), nach ROMER ein Dissorophide (Rhachitome), aus dem Oberkarbon, einen Ahnen der Anuren gesehen. Die Wirbel dieser Gattung (Abb. 11) sind eigenartig, WATSON nahm an, daß bei Fröschen ein Pleurozentrum vorliegt, konnte das aber nicht beweisen, denn der noch fragwürdige Wirbel ist „initial" embolomer und sehr niedrig.

ROMER (1945) hat nun für derartige Temnospondylia den Terminus Eoanura geschaffen, der jedoch entfallen muß, da es sich hier um normale Temnospondylia handelt. Trotzdem dürfte die Gruppe um *Amphibamus* die Ahnen der Froschlurche darstellen. Neuerdings ist *Doleserpeton* (Abb. 11) bekannt geworden, eine Form aus dem Unt. Perm, mit gelenkigen Zähnen und einem sehr kleinen Interzentrum. Demnach kann jetzt als sicher gelten, daß der Froschwirbelkörper ein Pleurozentrum darstellt.

Im Jahre 1965 hat VAUGHN die Gattung *Lasalia* aus dem Unt. Perm der USA beschrieben (Abb. 18), er stellte dafür die Familie Lasalidae auf, Subclassis und Ordo sind nach VAUGHN unbekannt. Ich habe den Eindruck, daß diese Wirbel vielleicht durch Präparation entstellt sind und nicht zur Beurteilung der Froschphylogenie herangezogen werden können. Man kennt zwei kleine lange Dorsalwirbel , die Zentra sind lepospondyl und amphicol, aber nicht notochordal. Bezeichnend ist der grobmaschige Aufbau sowie die erhöht liegende Fazette für das Capitulum costae. Ferner auch der lange Prozessus transversus. Dieser Wirbeltypus steht weithin isoliert und erinnert stark an die Wirbelform der Frösche.

Lassen sich also offenbar die Wirbel von *Lasalia* noch nicht für die Phylogenie der Froschlurche auswerten, so ist doch zu bemerken, daß bei *Triadobatrachus* aus der Unt. Trias von Madagaskar (*Protobatrachus* PIVETEAU präokk.) der 2. und 3. Wirbel sehr ähnlich denen von *Lasalia* ist. Doch sind Details leider unbekannt.

Notobatrachus aus dem Dogger Südamerikas ist nach O. REIG amphicöl, aber nicht notochordal. Nach HECHT jedoch ist diese Form procöl, d. h. die intervertebralen Elemente sind mit dem hinteren Ende der Zentra verwachsen.

Hier sei abschließend noch darauf verwiesen, daß nach NOBLE (1931) bei allen Froschlurchen Rippen als selbständige Ossifikationen fehlen (Abb. 12), die Rippen sind stets einköpfig, der Querfortsatz geht wohl von Neuralbogen aus, wie wohl auch bei *Lasalia,* doch liegt er unterhalb der Wirbelarterie, deren Homologie bei den Amphibien umstritten ist.

Die Wirbel der Lepospondylia

Bis auf den erst neuerdings aus dem Karbon beschriebenen *Acherontiscus* CARROLL 1969, dessen Wirbel ganz überraschenderweise embolomer sind (Abb. 17. 1a-1b) sind alle lepospondylen Wirbel (Hülsenwirbel) holospondyl, von sehr variabler, aber doch leicht kenntlicher Gestalt. Eine Übersicht über die verschiedenen Formen gibt Abb. 17. Das Zentrum ist stets im Gegensatz zu *Acherontiscus* holospondyl, d. h. einheitlich verknöchert und nur bei den Adelospondyli WATSON ist eine neurozentrale Naht vorhanden, die aber keinen Grund zur Abtrennung einer besonderen Gruppe gibt. Denn primär war diese Naht stets da und in vielen Fällen verlor sie sich, indem Zentrum und Oberer Bogen direkt fest miteinander verwuchsen. Bereits tief im Unterkarbon treten typisch lepospondyle Wirbel auf (cf. HUENE 1956, S. 17, Abb. 11; teste WATSON). Alle Lepospondylia haben ein ungefaltetes Zahnbein, ein wichtiger Gegensatz zu den Labyrinthodontia, was jedoch mit der meist geringen Größe der Zähne zusammenhängt, also entwicklungsphysiologisch bedingt ist.

Nach WILLIAMS besteht das Zentrum der Lepospondylia aus dem Pleurozentrum, neuerdings durch *Acherontiscus* in Frage gestellt. Auch das Zentrum der Lissamphibia soll allgemein dem Pleurozentrum entsprechen, was aber nur für die Froschlurche bisher bewiesen zu sein scheint, vor allem durch den Fund von *Doleserpeton* (Abb. 11). Das Zentrum der Lepospondylia ist wohl stets außer amphicöl auch noch notochordal, jedoch nicht bei *Lasalia,* falls dieses Genus hierhergehört (VAUGHN 1965).

Höchst überraschend hat TATARINOV (Abb. 5) den lepospondylen Wirbel von Embolomeren (allerdings mit ?) abgeleitet. Ich glaube kaum, daß ihm hierin jemand folgen kann, soweit es sich um embolomere Labyrintodontia handelt. Aber er sah wohl recht, daß die Lepospondyli überhaupt primär embolomer waren, wie *Acherontiscus* bestätigt.

Schon WATSON erkannte, daß die Mannigfaltigkeit der Lepospondylia sehr viel größer ist, als die der Labyrinthodontia. Ich habe daher eine Reihe neue Unterklassen an Stelle der Lepospondylia gesetzt, die neuerdings immer mehr Anklang finden. Es sind die schlangenförmigen Aistopoda, die der Normalform nächststehenden Microsauria und die aus ihnen hervorgehenden, sehr an die Urodela erinnernden Lysorophia mit stark abgebautem Temporalgebiet (sie scheinen mir ebenso wie *Diplocaulus* zu widerlegen, daß die Lepospondylia keine Metamorphose hatten); schließlich die ganz abseits stehenden Nectridea. Wohl gehören auch die Urodela und Gymnophiona als besondere Unterklassen hierher, erstere leite ich von den Lysorophia ab (wie HERRE), letztere von Aistopoden (wie MARCUS).

Der Nachweis CARROLL'S (1969) von *Acherontiscus* aus schottischem Unterkarbon bzw. tiefem Oberkarbon (entweder Vise oder Namur) ist von ungeheurer Bedeutung für die Beurteilung der Lepospondylia; ich habe in ihnen die Vertreter einer neuen Ordnung Mixamphibia und Unterklasse Mixamphibiamorpha gesehen.

Bemerkt sei noch, daß *Palaeosiren*, die „Meerschlange" aus dem Rotliegenden von Dresden, nach ESTES (1970) ein anorganisches Gebilde ist, sonst aber wohl zu den Aistopoda hätte gestellt werden müssen, deren Wirbelzahl bis auf 230 ansteigt. Hingegen haben die rezenten Anura zuweilen nur noch 5 präsacrale Wirbel, die Schlange *Archaeophis* aus dem italienischen Alttertiär hat mit 565 Wirbeln die höchste Wirbelzahl unter allen Vertebraten. Die Gymnophiona, wohl von den Aistopoda abzuleiten, haben oft etwas mehr Wirbel als die Aistopoda selbst, wo maximal 230 Wirbel vorzukommen scheinen.

Von einer Phylogenie der Wirbel der Lepospondylia überhaupt kann kaum noch eine Rede sein. Sie treten völlig übergangslos nebeneinander auf und reichen nur vom tiefen Karbon bis in das untere Perm.

Nach H. MC GINNIS (1967) sind die Aistopoda mit keiner anderen Ordnung der Amphibien näher verwandt, sie haben schon einige überraschend moderne Merkmale, neben vielen altertümlichen. Modern ist vor allem der starke Abbau der hinteren Schädelpartie sowie des Unterkiefers, der nur mehr aus zwei Elementen beiderseits besteht. Aus diesem Grunde können die bisher bekannten Aistopoda nicht die Ahnen der Gymnophiona sein, vielmehr könnten beide gemeinsame, wesentlich ältere, noch unbekannte Ahnen haben; der Satz von H. MARCUS, die Aistopoden seien die direkten Ahnen der Gymnophionen, ist nicht mehr richtig.

Wie unsicher noch die ganze Evolution der Lepospondylia und ihrer vermutlich bis in die Gegenwart reichenden Deszendenten (nur Gymnophiona und Urodela) ist, zeigt die Annahme von GOIN & GOIN (1962), daß unabhängig von den anderen Urodelen die Sireniden aus Aistopoda entstanden seien, was ESTES (1965) ablehnte. Damit ist auch die Ordnung Trachystomata (mit den Urodela zu vereinigen) hinfällig.

Nach GREGROY J. T. (1965) leiten die Microsaurier, zweifellos die primitivsten Lepospondylia, schon früh zu den Urodelen und Gymnophionen hin, doch ist der Zahnbau verschieden. Dennoch nimmt GREGORY diese Verbindungen an.

BAIRD (1965) ließ nur Aistopoda, Nectridea und Microsauria als selbständige Ordnungen der Lepospondylia gelten, doch genügt diese Aufgliederung der künstlichen, von ZITTEL geschaffenen Gruppe nicht. Sicher zeigen die Lysorophia soviele Sondermerkmale, insbesondere den Abbau des Schädeldaches (der Verwandtschaft mit den Urodela nahelegt), daß sie nicht direkt mit den Microsauria gesichert sein dürfte. Die Adelospondyli WATSONS sind sicher Microsauria, ihre neurozentrale Naht ist nicht von besonderer Bedeutung, zumal primär stets eine solche anzunehmen ist.

Über die lepospondylen Wirbel von *Lasalia* (Abb. 18) siehe S. 35.

Cotylosauria und jüngere Reptilien

Von den vier Ordnungen der Cotylosauria scheiden die fraglich gewordenen Promillerosauria offenbar aus; ihre Wirbelkörper kennt man kaum. Auch die Procolophonomorpha sind sterile Äste; ihre beiden Untergruppen Procolophonoidea und Pareiasauroidea haben einen langen Eigenweg, wie der recht verschiedene Bau des Occiputs zeigt. Die Diadectosauria sind dem Schädel (mit Intertemporale ?) nach mehr an die Amphibien angenähert; den Ausschlag könnte hier erst geben, ob Sinneslinien (Seitenlinien) oder Larven nachzuweisen sind. Hingegen ist das postkraniale Skelett echt reptilhaft. Die oberen Bogen entsprechen ganz denen der Cotylosauria, sie sind entsprechend verdickt, Hyposphen-Hypanthrum vorhanden, Interzentra fehlen, die beiden ersten Halswirbel sind besonders reptilhaft. Diese sind bei den Reptilien sehr formenmannigfaltig, wie ein Blick auf die Abb. 13 zeigt.

Die Ordo Captorhinomorpha , die eigentlichen Stammreptilien, gehen aus Formen wie den Gephyrostegoidea hervor, in deren Reihe die Interzentra immer mehr reduziert werden (Abb. 8, 14). Hingegen sind die Seymouriiden nicht die Reptilahnen, dazu sind sie geologisch viel zu jung. Ihre Wirbel sind noch embolomer, da über dem kleinen Interzentrum ein weiter Platz für eine komplette Knorpelscheibe ausgespart ist (Abb. 3).

Ob die Limnosceloidea VAUGHN 1955 Captorhinomorpha sind, oder ihrer Gaumenbezahnung wegen noch Amphibien bzw. Amphibiosauria, ist noch zu klären.

Literatur

BOLT, J. R.: Lissamphibian origins: possible lissamphibian from the lower permian of Oklahoma. - Science, 166, 888-891, 4 Abb.; Washington 1969.

GADOW, H. F.: On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 187, 57 S.; 1896.

The evolution of the vertebral column. 356 S.; Cambridge (England) 1933.

JAEKEL, O.: Die Organisation von Archegosaurus. Z. deutsch. geol. Ges., 48, S. 505-521, 10 Abb.; 1896.

KUHN, O.: Die Großgliederung der Amphibien und Reptilien. Ber. Naturforsch. Ges. Bamberg, 47 (für 1972), 11-31, 10 Abb.; Bamberg 1973.

LEHMAN, J. P.: Remarques concernant la phylogenie des amphibiens. - Current Probl. Vertebr. Phylogeny, Proc. 4, Nobel Sympos., S. 307-315, 6 Abb.; Stockholm 1968.

OLSON, E. C.: Vertebrate Paleontology. 839 S.; New York 1971.

PANCHEN, A. L.: A new armoured amphibian from the upper permian of South Africa. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 242, 207-280, 18 Abb.; London 1959.

The axial skeleton of the labyrinthodont *Eogyrinus mattheyi*. Journ. Zool., 150, 119-222; 1966.

The homologies of the labyrinthodont centrum. - Evolution, 21,24-33; 1967 (a).

The nostrils of choanate fishes and early Tetrapods. - Biol. Rev., 42, 374-420, 11 Abb.; London 1967 (b).

The interrelationships of the earliest tetrapods. Studies Vertebrat. Evolut. (edit. JOSEY & KEMP), 65-87, 8 Abb.; Edinburgh 1972.

A new genus and species of anthracosaur amphibian from the Lower Carboniferous of Scotland and the status of *Pholidogaster pisciformis* HUXLEY. - Philos. Trans. roy. Soc. London, (B, Biology), 900, 581-640, 16 Abb., Taf. 20-21; London, 1975.

PARRINGTON, F. R.: The vertebrae of early tetrapods. Problèmes actuels de Paléontol. (Evolut. Vertébrés), Colloqu. Internation. CNRS, 163, S. 269-279, 4 Abb.; Paris 1967.

PARSONS, T. S. & WILLIAMS, E. E.: The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. J. Morphol., 110, 375-390, 3 Taf.; 1962.

The relationship of the modern amphibia. - Quart. Rev. Biol., 38, 26-53, 6 Abb.; 1963.

ROMER, A. S.: Review of the Labyrinthodontia. - Bull. Mus. Comp. Zool.Harvard Univ., 99, 368 A., 48 Abb.; 1947.

Osteology of the reptiles. 772 S., 248 Abb.; 1956.

Problems in early amphibian history. - J. animal Morphol. Physiol., 11, 1-20, 3 Abb.; 1964.

SCHULTZE, H.-P.: Folded teeth and the monophyletic origin of tetrapods. Americ. Mus. Novitates, 2408, 1-10, 4 Abb.; 1970.

VAUGHN, P. P.: Frog-like vertebrae from the lower permian of southeastern Utah.-Contrib. Sci. Los Angeles County Mus., 18, 1-18, 1 Abb.; 1965.

WILLIAMS, E. E.: Gadows Arcualia and the development of tetrapod vertebrae.- Quart. Rev. Biol., 34, 1-32; 1951.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. O. Kuhn, BRD 8 München 19, Winthirstr. 31/4.

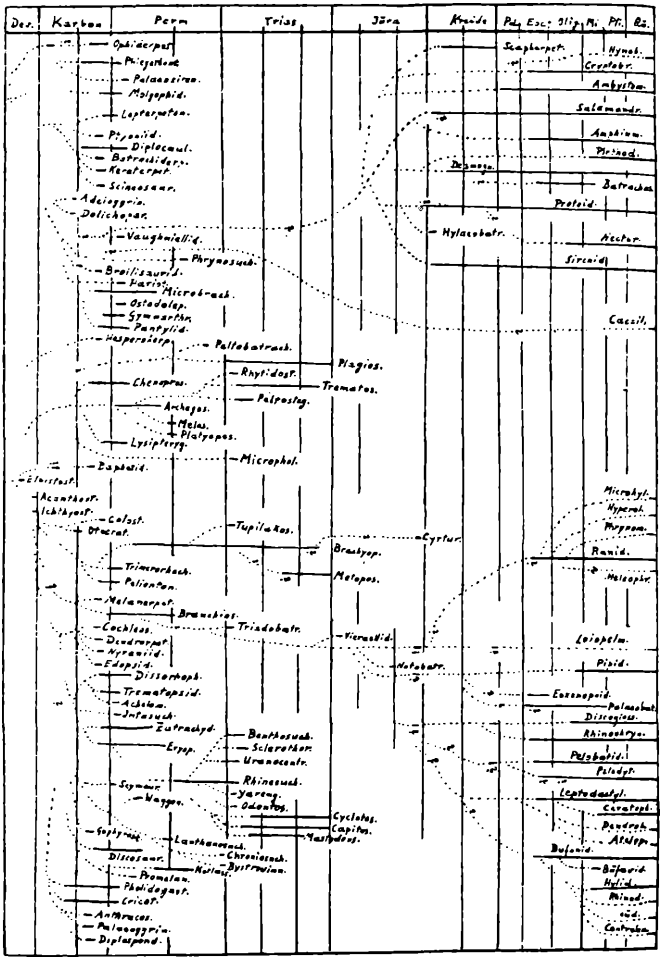

Abb. 1. Stammbaum der 118 Familien der Amphibien; nach O. KUHN 1965.

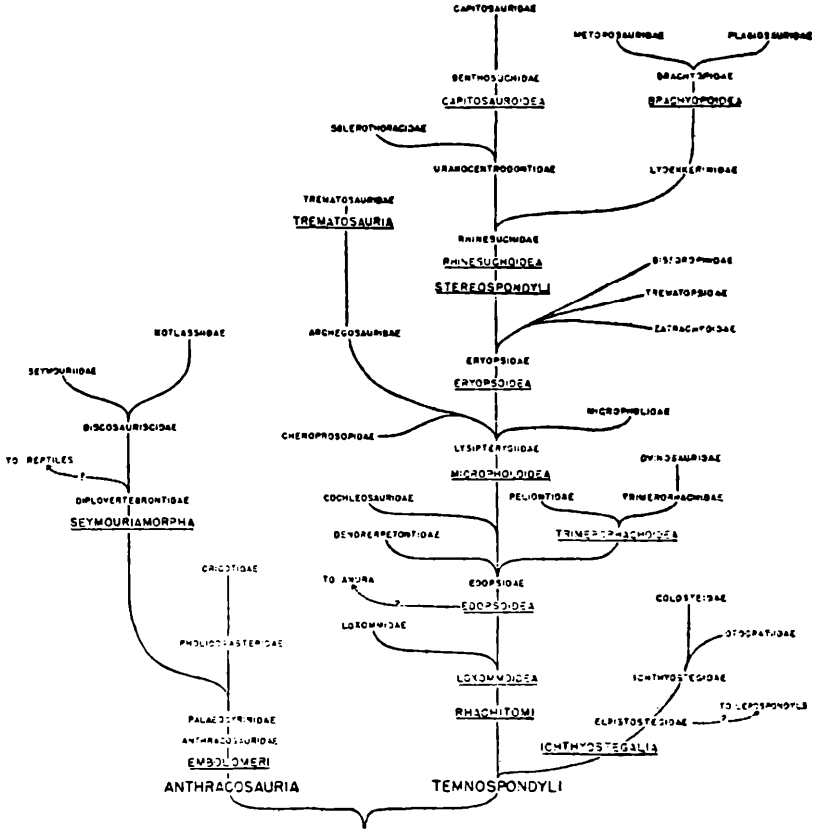

Abb. 2. Stammbaum der Labyrinthodontia; nach A. S. ROMER 1947.

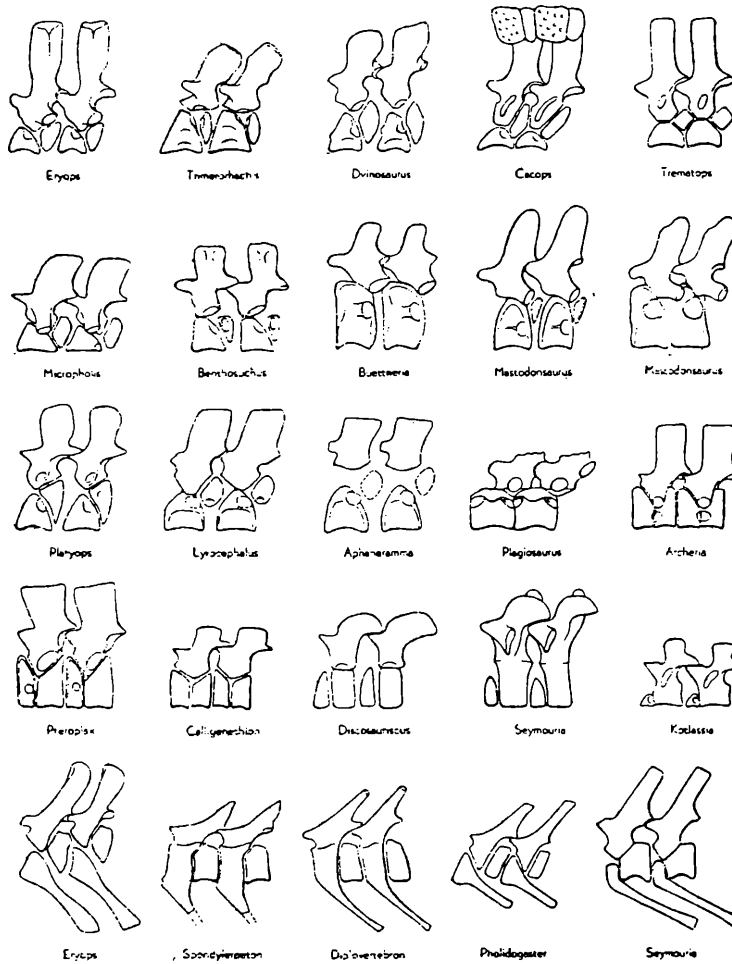

Abb. 3. Die wichtigsten Wirbelformen der Labyrinthodontia, unterste Reihe Caudalwirbel; nach A. S. ROMER 1947.

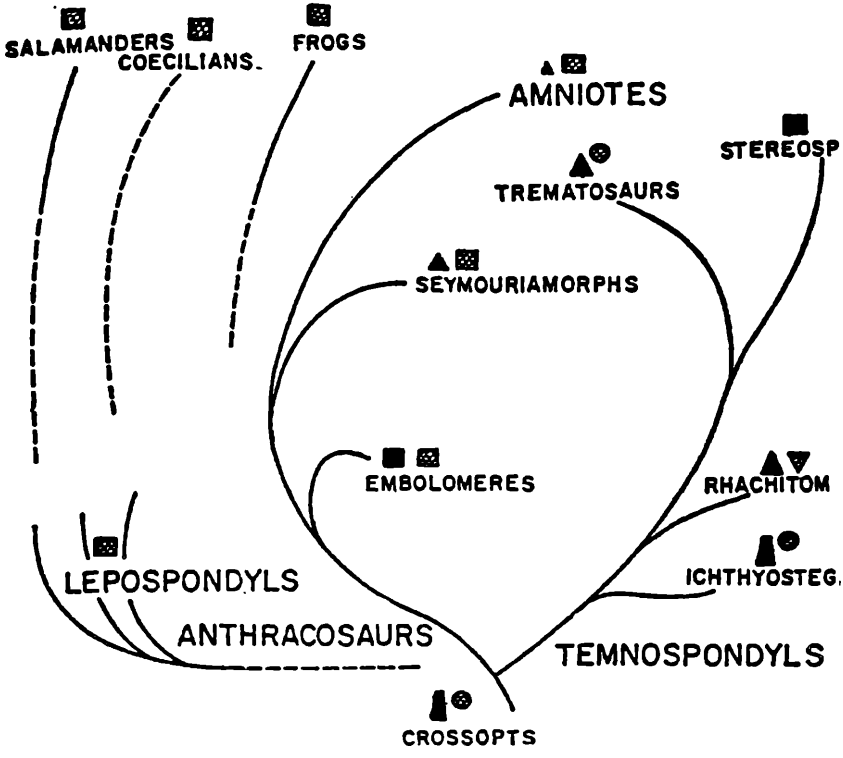

Abb. 4. Die Beziehungen der Wirbelformen zueinander; nach WILLIAMS.

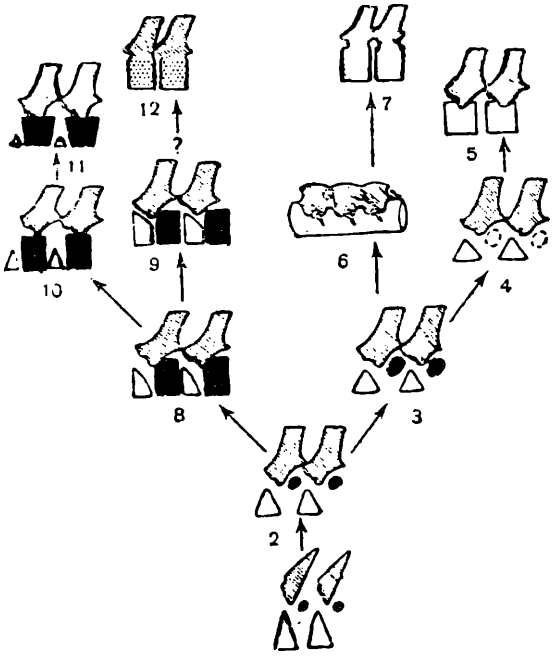

Abb. 5. Wie 4. nach TATARINOV (in Osnovy Paleontol., Moskau 1964, S. 44)

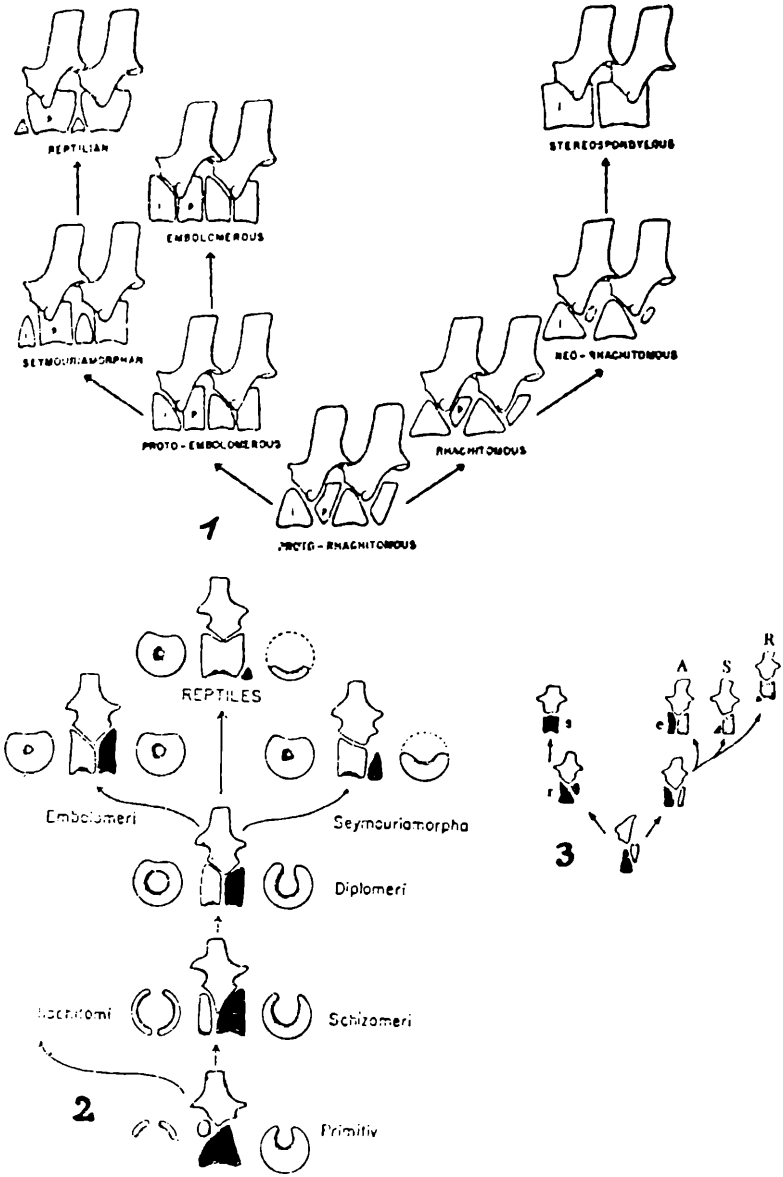

Abb. 5a. 1 Beziehungen der Wirbel zueinander; nach A. S. ROMER 1947. 2 wie 1, nach A. S. ROMER 1964; 3 nach SCHULTZE 1972.

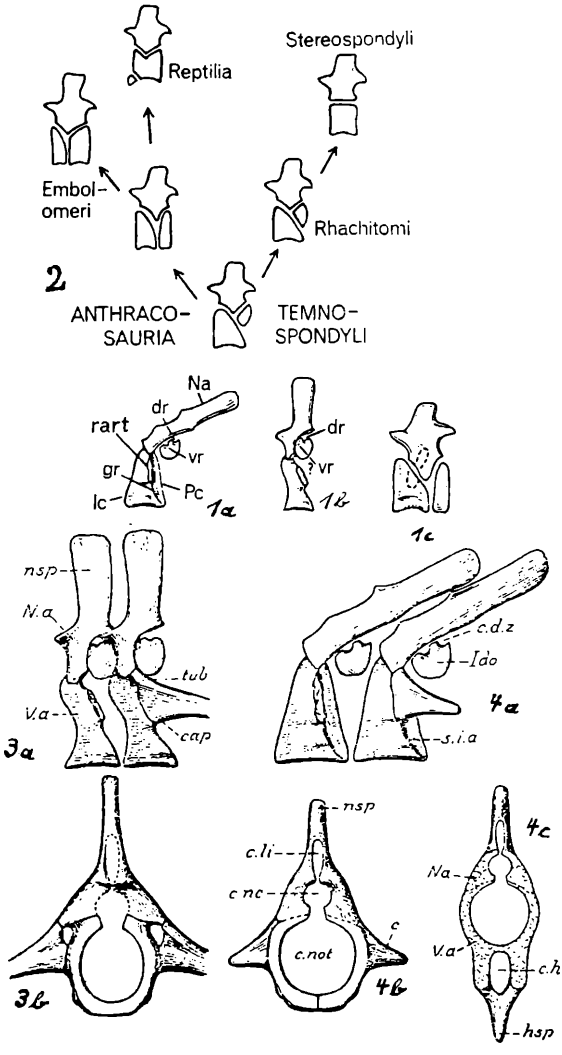

Abb. 6. 1a *Eusthenopteron,* Wirbel lateral, 1b *Ichthyostega,* Wirbel lateral, c *Pholidogaster* (Anthracosaurier); nach PANCHEN 1967. 2 Wirbelevolution nach ROMER, aus PANCHEN 1967. 3a-b *Ichthyostega,* Wirbel. 4 a *Eusthenopteron,* Wirbel aus Brust und Caudalregion; nach JARVIK.

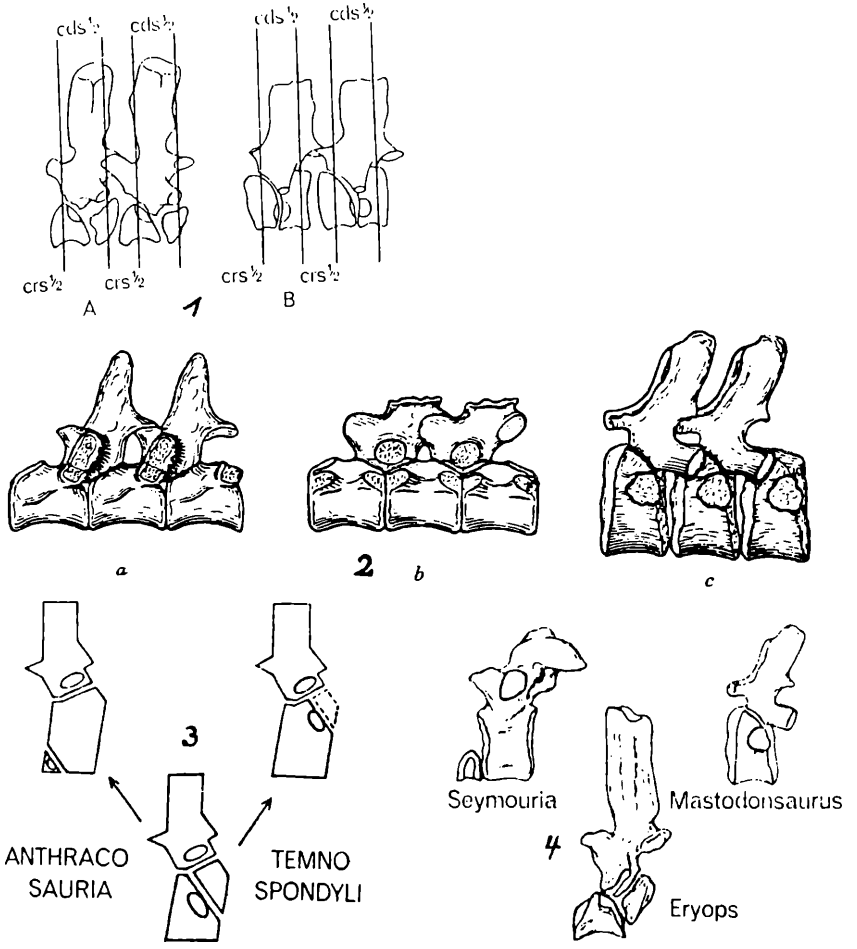

Abb. 7. 1 Neue Auffassung der Beziehungen der Wirbel zu den Myomeren, nach PANCHEN 1967. 2 Dorsalwirbel, a *Peltobatrachus*, b Plagiosauride, c *Mastodonsaurus;* nach PANCHEN 1967. 3 Beziehungen der Wirbel zueinander nach PANCHEN'S neuer Interpretation (1967). 4 Drei Brustwirbel, von *Seymouria, Mastodonsaurus* und *Eryops,* in Umrisszeichnungen; nach PANCHEN 1967.

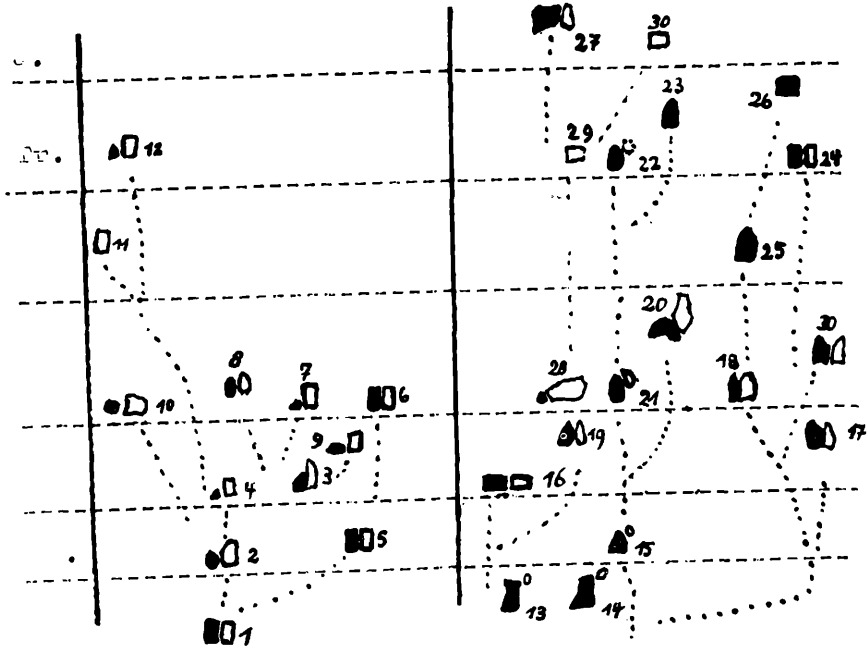

Abb. 8. Die Zusammenhänge der Wirbel der Labyrinthodontia, links die reptiliomorphen Amphibiosauria, rechts die batrachomorphen Temnospondylia, bei denen es auf vielen Linien zum embolomeren Wirbeltypus kam. Die Lepospondyli sind nicht berücksichtigt. Interzentrum schwarz, Pleurozentrum weiß. Neuralbogen nicht berücksichtigt.
1 hypothetischer, rein knorpeliger embolomerer Urwirbel. 2 *Mauchchunkia.* 3 *Brukterpeton.* 4 Hylonomiden part. 5 *Proterogyrinus.* 6 *Cricotus.* 7 *Seymouria.* 8 *Discosauriscus.* 9 *Gephyrostegus.* 10 *„Melanerpeton" sacheti.* 11 älteste Theriodontier part. 12 Cynodontier part. 13 *Eusthenopteron.* 14 *Ichthyostega.* 15 rachitome Normalform. 16 *Miobatrachus (Amphibamus).* 17 *Hesperoherpeton.* 18 *Acanthostomatops.* 19 *Dendrerpeton.* 20 *Cacops.* 21 *Archegosaurus.* 22 neorhachitome, trematosauride Form. 23 *Mastodonsaurus.* 24 *Tupilakosaurus.* 25 *Peltobatrachus.* 26 *Plagiosaurus.* 27 *Cyrtura,* Caudalwirbel aus dem Ob. Jura. 28 *Doleserpeton.* 29 *Triadobatrachus (Protobatrachus* präokk.). 30 Moderne Salientia. Original.

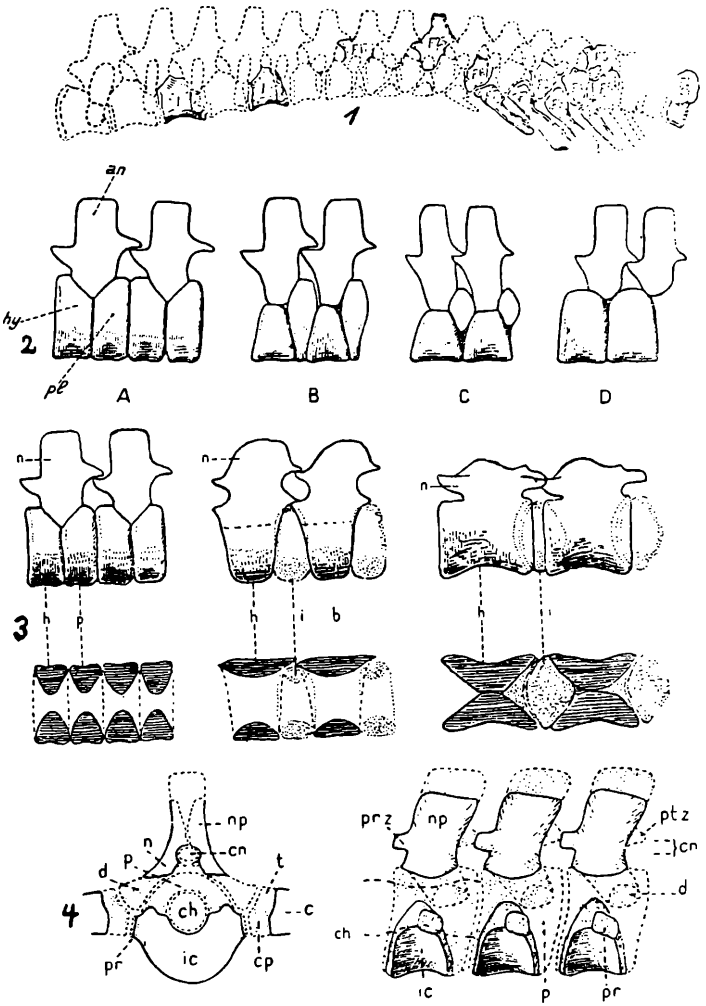

Abb. 9. 1 *Peltobatrachus*, nach PANCHEN 1959. 2 Beziehungen der embolomeren Wirbel zueinander, a echt embolomer, b primitiv rhachitom, Caudalwirbel von *Eryops*, c normal rhachitom, d stereospondyler Wirbel, nach REMANE, aus PIVETEAU 1955. 3 Phylogenie der Urodelen-Wirbel, a embolomeres Stadium, b phyllospondyles, c Urodelenstadium, nach REMANE. 4 neorhachitomer Wirbel aus der Trias Spitsbergens, Rekonstruktionen; nach NILSSON.

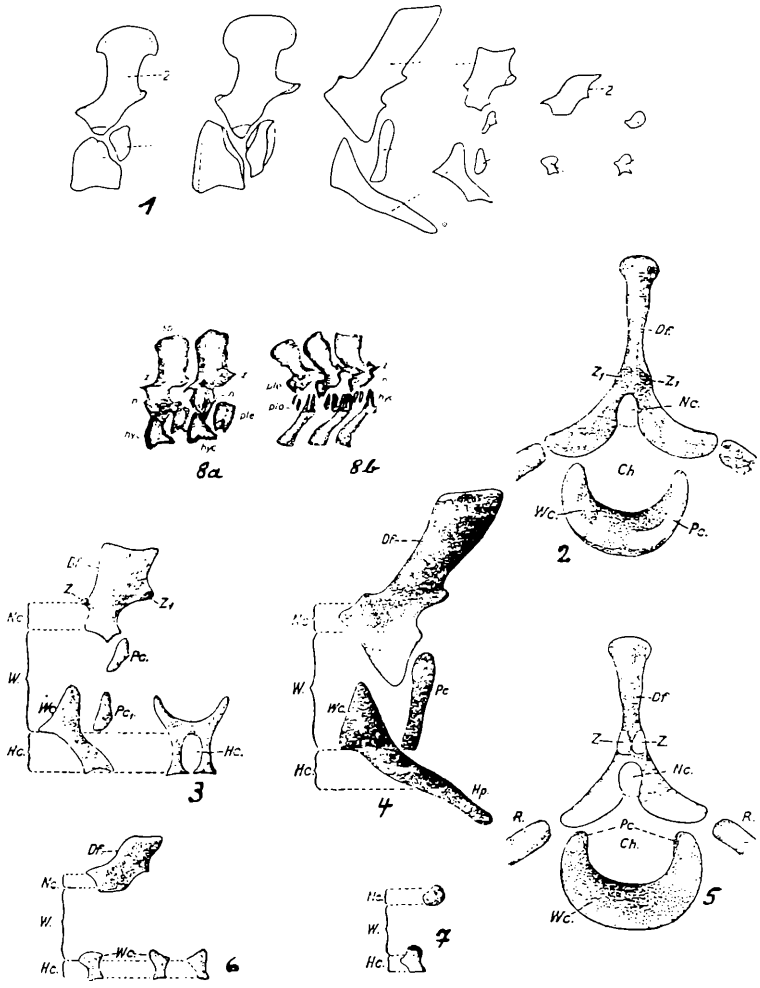

Abb. 10. *Archegosaurus*. 1 Wirbel aus verschiedenen Regionen, a-b Rumpfwirbel, c-f Caudalwirbel. 2-7 dieselben Wirbel, Originale nach JAEKEL 1896. 8 Darstellung nach CREDNER aus HUENE 1956, die Pleurocentra sind paarig, die oberen unpaarig, die unteren offenbar paarig ausgebildet.

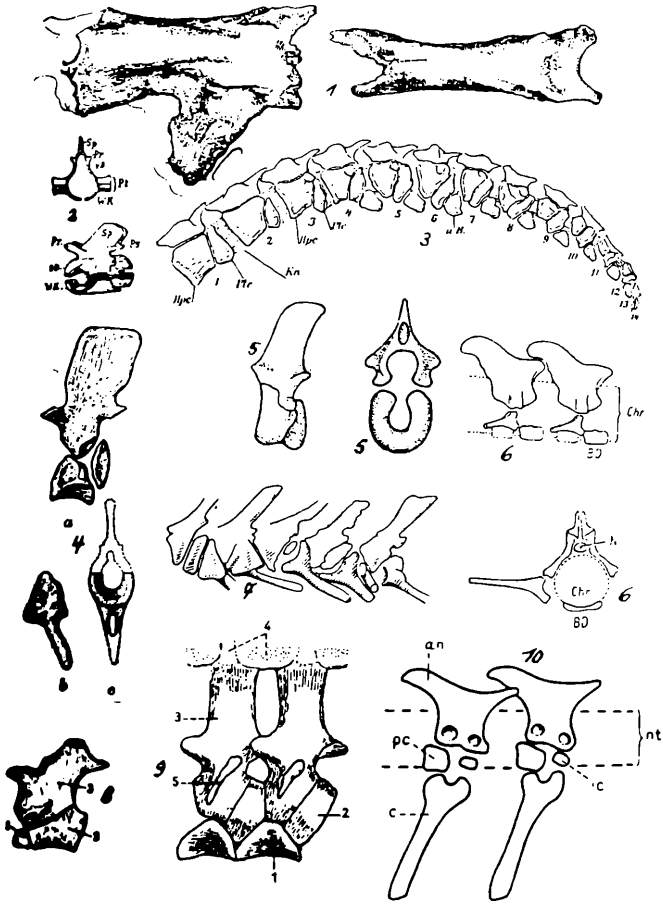

Abb. 11. 1 *Vaughniella,* ein angeblicher Urodelenwirbel, wohl ein *Diplocaulide;* nach Vaughn. 2 Phyllospondyler Wirbel in der veralteten Ansicht von CREDNER. 3 *Cyrtura,* Schwanzwirbel aus dem Ob. Jura, nach O. JAEKEL. 4 a-c *Dvinosaurus,* Oberperm, Dorsalwirbel, b eine Hämapophyse von links, c dasselbe von vorne; nach EFREMOV 5 *Hesperoherpeton,* annähernd embolomerer Wirbel in zwei Ansichten; nach PEABODY 1960. 6 *Miobatrachus* romeri, Ob. Karbon, zwei Wirbel mit Rippen in lateraler und Vorderansicht, Rekonstruktion sehr hypothetisch; nach WATSON. 7 *Pholidogaster,* Caudalwirbel; nach WATSON, nach hinten nimmt der embolomere Charakter ab. 8 *Doleserpeton,* Interzentrum stark abgebaut, nach BOLT 1969. 9 *Cacops,* abgewandelt rhachitome Wirbel; nach WILLISTON, aus REMANE. 10 *„Melanerpeton" sachetti,* sehr hypothetische Rekonstruktion, mit Facetten am Oberen Bogen; nach SAINT-SEINE, aus dem Perm Frankreichs (wohl ein Amphibiosaurier).

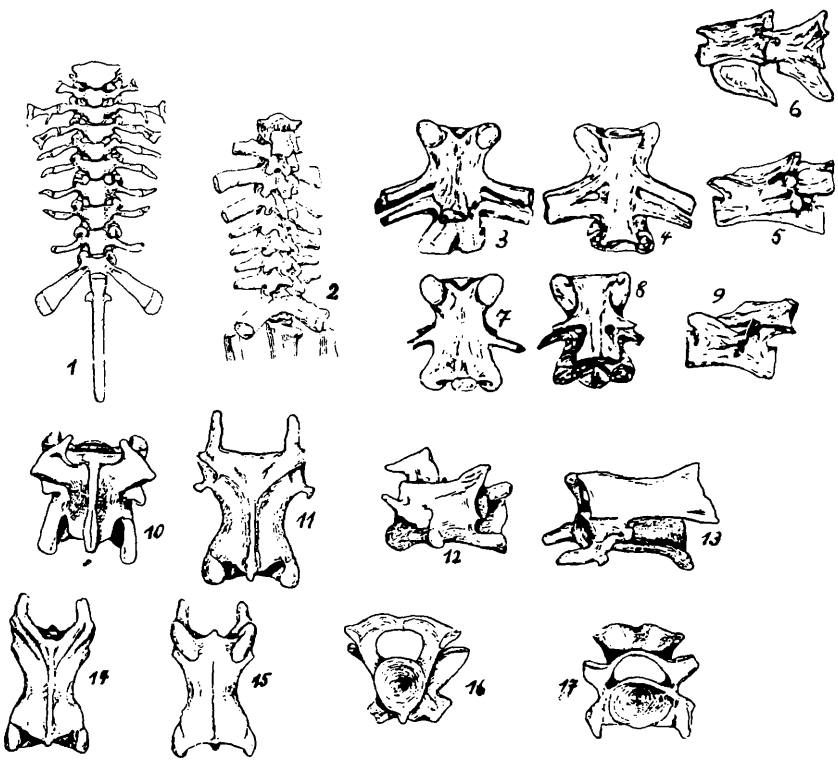

Abb. 12. Wirbelsäule von Froschlurchen (1-2). 1 *Ascaphus*. 2 *Rana*. 3-9 Urodela; 3-5 *Wolterstorffiella wiggeri* HERRE, Paleozän, Sacralwirbel und 1. Caudalwirbel verschmolzen. 6 *Palaeoproteus*, Mitteleozän. 2 Caudalwirbel mit Hämapophysen. 7-9, wie 5, Dorsalwirbel in drei Ansichten. Abb. 3-9 nach W HERRE. 10-17 Gymnophionen; 10 *Siphonops*. 11 *Chthonerpeton*, wie 10, von ventral. 12, wie 10, lateral. 13 wie 11, lateral. 14-17, weitere Gymnophionenwirbel, 14 ventral 15 dorsal, 16 kaudal, 17 kranial; Abb. 10-17 nach K. PETER.

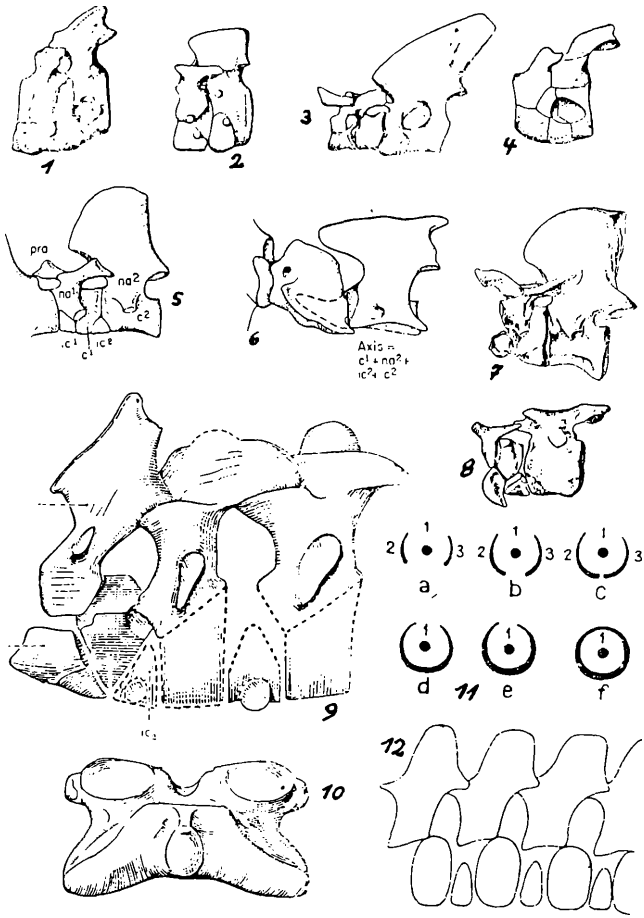

Abb. 13. Atlas und Axis verschiedener Reptilien; nach ROMER. 1 *Peloneustes.* 2 *Bradysaurus.* 3 *Scymnognathus.* 4 *Trinacromerum,* 5 primitives Reptil, in Anlehnung an *Ophiacodon.* 6 primitives Säugetier. 7 *Dimetrodon.* 8 *Champsosaurus.* 9 *Seymouria baylorensis,* 10 wie 9, nach WATSON. 11 *Discosauriscus pulcherrimus Stadien der Wirbelontogenese.* 12 *wie 11, Wirbel von lateral nach SPINAR.*

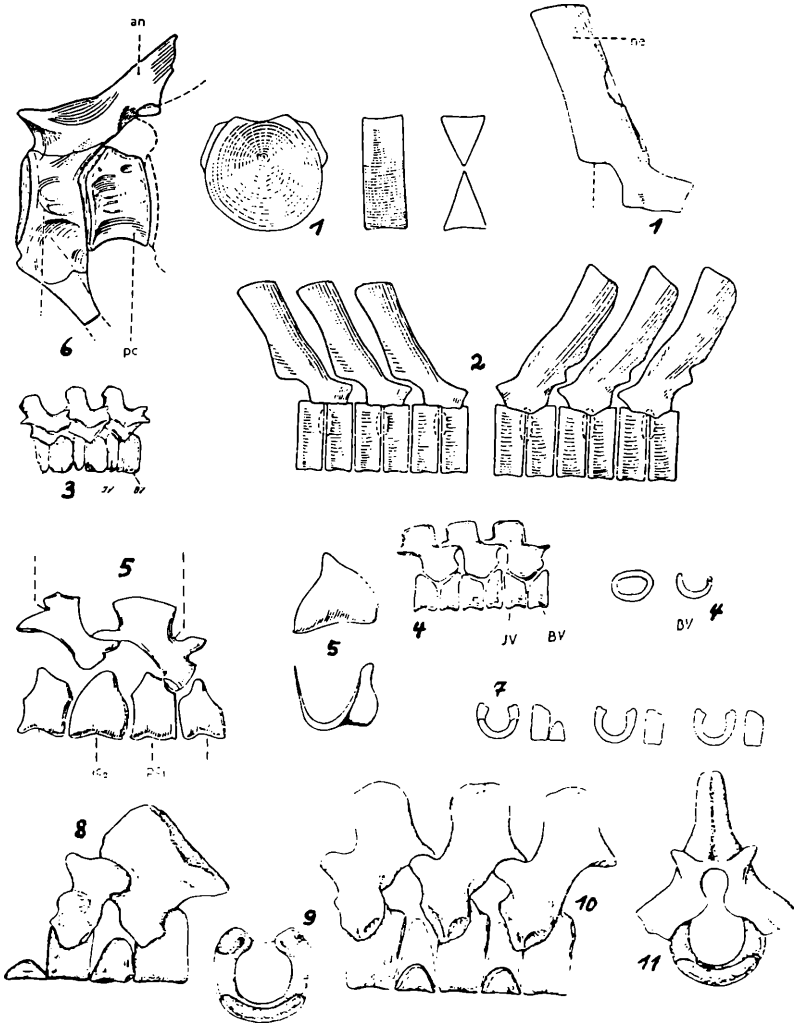

Abb. 14. 1 *Tupilakosaurus,* Teile des Axialskeletts, nach NIELSEN. 2 wie 1. 3 *Acanthostomatops,* drei Präsacralwirbel; nach STEEN. 4 *Dendryazousa,* drei Präsacralwirbel; nach STEEN. 5 *Dendrerpeton acadianum;* nach STEEN. 6 *Spondylerpeton,* Caudalwirbel; nach ROMER. 7 *Eusauropleura digitata,* Rekonstruktion einiger Zentra; nach CARROLL 1972, 8 Atlas-Axis-Region. 9 Zentrum des Rumpfes, 10 vordere Rumpfwirbel. 11 wie 10.

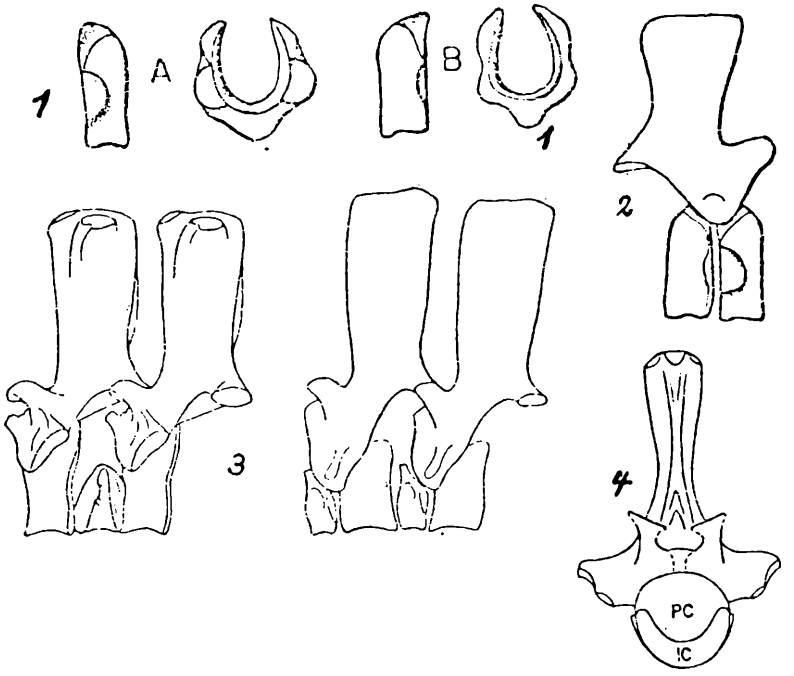

Abb. 15. 1-2 *Proterogyrinus*, A wohl ein IC, B wohl PC. 2 wie 1, Dorsalwirbel. 3-4 *Mauchchunkia*, A Dorsalwirbel, B wohl wie A, Dorsalwirbel. 4 Wirbel von vorne; nach HOTTON und A. S. ROMER.

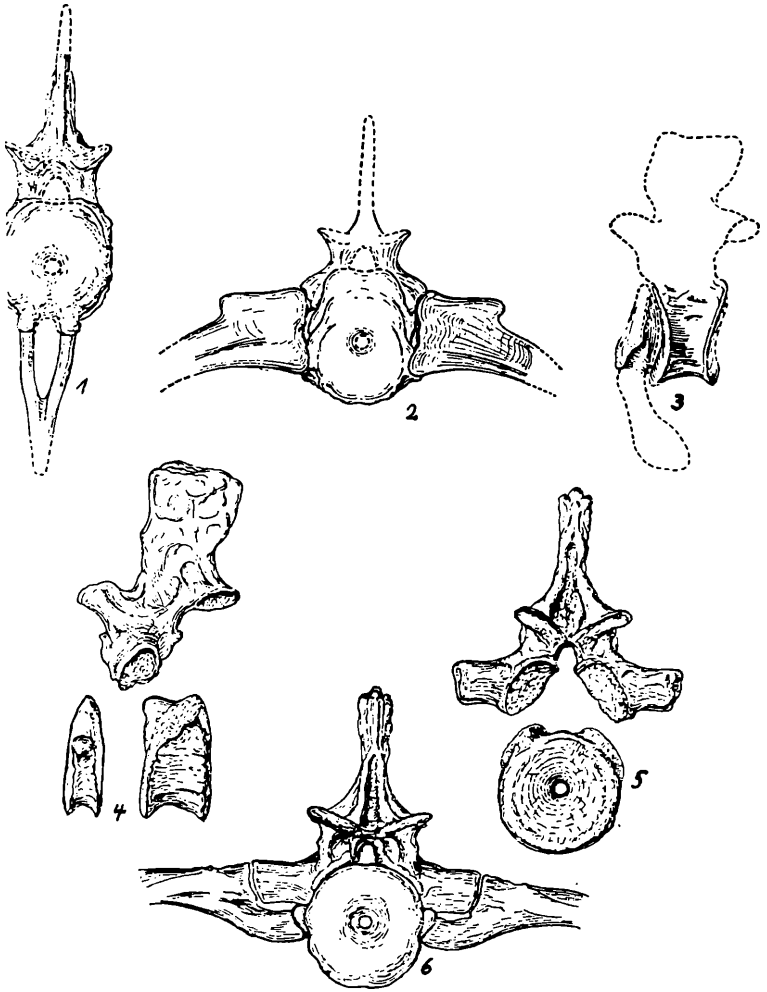

Abb. 16. *Eogyrinus attheyi;* nach PANCHEN 1966. 1-3 Caudalwirbel. 4-6 vorderer Rumpfwirbel, nach PANCHEN 1966.

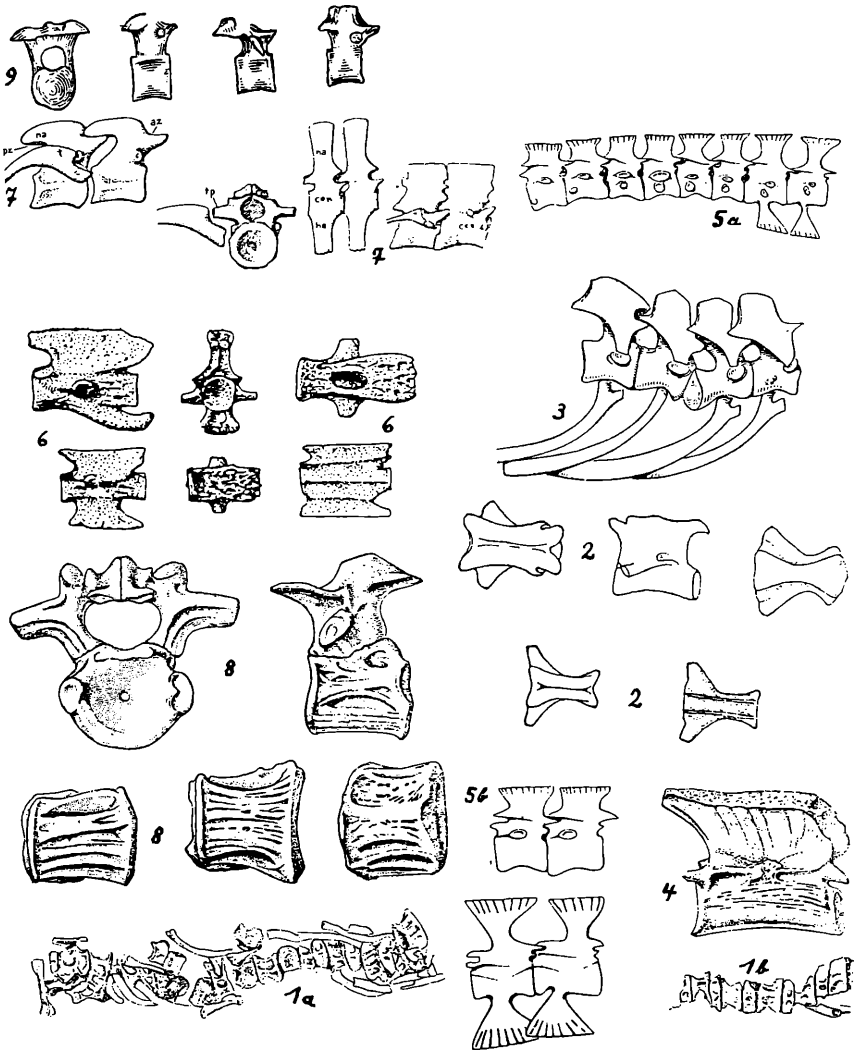

Abb. 17. Wirbel von Lepospondylia, 1a-b *Acherontiscus;* nach CARROLL 1969. 2 *Phlegetontia,* Dorsal- und Caudalwirbel (unten); nach GREGORY. 3 *Microbrachis;* nach STEEN. 4 *Diploceraspis,* Dorsalwirbel; nach ROMER. 5a-c *Urocordylus scalaris;* nach STEEN. 6 *Diploceraspis,* Caudalwirbel; nach BEERBOWER. 7 *Lysorophus,* nach SOLLAS und WILLISTON. 8 *Megamolgophis;* nach ROMER. 9 *Ostodolepis;* nach CASE.

Abb. 18. *Lasalia cutlerensis*, Unt. Perm, Wirbel von vorne; nach VAUGHN 1965.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bericht der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: 50

Autor(en)/Author(s): Kuhn Oskar

Artikel/Article: Die Wirbel der frühen Vierfüßer und ihre Zusammenhänge 25-58