

BRUKTERERPETON FIEBIGI N. GEN. N. SP.
(AMPHIBIA: GEPHYROSTEGIDA)
DER ERSTE TETRAPODE AUS DEM RHEINISCH-
WESTFÄLISCHEN KARBON
(NAMUR B; W.-DEUTSCHLAND)

BRUKTERERPETON FIEBIGI n. gen. n. sp. (AMPHIBIA: GEPHYROSTEGIDA)
THE FIRST TETRAPOD FROM THE CARBONIFEROUS OF THE RHEIN-RUHR-
DISTRICT (NAMURIAN B; WEST-GERMANY)

VON

JÜRGEN A. BOY, Mainz*) und KLAUS BANDEL, Bonn**)

Mit Tafeln 7—8 und 19 Abbildungen im Text

Zusammenfassung

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp ist durch ein nahezu vollständiges Skelett, das aus marinen, pflanzenführenden Tonsteinen des Namur B (Zone R 2a) von Haßlinghausen/b. Wuppertal stammt, belegt. Bis auf das Becken und Teile des Kopfes (Wangenregion, mittlerer und hinterer Gaumen, Unterkiefer) sowie der Hand kann eine vollständige Rekonstruktion gegeben werden.

Der verhältnismäßig schwache Verknöcherungsgrad des Scapulocoracoid und der Gliedmaßen spricht dafür, daß dieses Exemplar noch nicht vollständig erwachsen ist. — In zahlreichen Merkmalen ist die nahe Verwandtschaft mit dem gleichfalls oberkarbonischen *Gephyrostegus* nachzuweisen: Der Schädel ist lang und schmal. Die Orbitae sind verhältnismäßig groß und weit voneinander getrennt. Das Pinealforamen liegt weit hinter dem Hinterrand der Augenöffnungen. Das Lacrimale ist breit und reicht von der Orbita bis zum ?Septomaxillare. Die Postorbitalregion ist breit und kurz; Intertemporale und Supratemporale sind groß. Die Wangenregion ist wahrscheinlich gelenkig mit der Postorbitalregion verbunden. Der Gaumen besitzt lange, schmale Choanen sowie Fangzahnpaare auf dem Vomer, dem Palatinum und wahrscheinlich auch auf dem Ectopterygoid. Der Rumpf ist kurz (24 Praesakralwirbel) und der Schwanz ist sehr lang (34 Caudalwirbel). Die Interzentren sind niedrig und halbmondförmig, die Pleurozentren hoch und U-förmig. Die vordersten Rippen sind verkürzt und verdickt, die Thorakalrippen sind dagegen lang, schmal und gebogen. Interclavicula und Clavicula erscheinen konservativ, anthracosaurierhaft; das Cleithrum ist demgegenüber bis zu einem gewissen Maße reduziert. Auf der Scapula ist das Supraglenoid-Foramen weitgehend zurückgebildet. Die Gliedmaßen sind kräftig. Der Humerus besitzt einen prominenten Lateralkiel und einen großen, ± quadratischen Ectepicondylus. Der Tarsus erscheint bereits recht „reptilomorph“, obwohl die „Astragalus-Elemente“ (Intermedium, Tibiale, proximales Centrale) noch nicht verwachsen sind. Ein ventraler Schuppenpanzer aus ± spindelförmigen Schuppen ist vorhanden.

Die morphologischen Unterschiede zu *Gephyrostegus* sind deutlich; sie beruhen wohl in erster Linie auf einer stärker terrestrischen Adaptation. So ist der Schädel durch seine weit geringere Größe und durch die Ausdehnung der Interpterygoidfenster nach vorne gewichtsmäßig gegenüber *Gephyrostegus* erleichtert. Infolgedessen werden die Tabularhörner nicht mehr zur zusätzlichen Verankerung des Schädels mit der Wirbelsäule benötigt und sind zurückgebildet. Die Gliedmaßen sind leicht gebaut und weniger plump als bei *Gephyrostegus*. Bis auf den Tarsus und die Fibula erinnern sie vielfach, z. B. im Aufbau des Femur, an primitive captorhinomorphe Reptilien. Andererseits erscheinen wie bei *Gephyrostegus* die leichtverknöcherte Wirbelsäule und der Humerus für einen mehr oder weniger terrestrischen Tetrapoden verhältnismäßig primitiv. Allerdings ist der Humerus durch die Ausbildung schmaler, hoher Längsleisten bereits weitgehend spezialisiert, wenn auch in anderer Weise als bei den Reptilien, und für eine Fortbewegung auf dem Lande durchaus gut geeignet.

Anschriften der Verfasser: *) Dr. JÜRGEN A. BOY, Paläontologisches Institut der Johannes-Gutenberg-Universität, 65 Mainz, Saarstraße 21.

**) Dr. KLAUS BANDEL, Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, 53 Bonn, Nußallee 8.

Bruktererpeton weist also im starken Maße eine Mischung aus konservativen und progressiven Merkmalen auf. Obwohl er stratigraphisch früher auftritt als *Gephyrostegus*, steht er rein morphologisch den Reptilien noch näher als letzterer. Diese Reptilähnlichkeit ist wohl auf Grund einer ähnlichen Lebensweise konvergent entstanden. Eine stammesgeschichtliche Ableitung der Reptilien von frühen Gephyrostegiden, wie sie etwa durch *Bruktererpeton fiebigi* repräsentiert werden, wird abgelehnt.

Schlüsselworte:

Batrachosauria — Karbon — Morphologie — terrestrische Adaptation — Evolution.

Summary

A nearly complete skeleton of *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp from a marine, plant-bearing shale of Namurian B — age (zone R 2a = zone of *Reticuloceras bilingue*) near Wuppertal is described. Only the pelvis, parts of the skull (cheek, middle and posterior region of the palate, lower jaw) and the hand are unknown. The relatively low degree of ossification of the scapulocoracoid and of the limb bones indicates, that the described specimen is not fully grown.

Numerous features indicate a close relationship to *Gephyrostegus* from the Upper Carboniferous of Bohemia: The skull is elongated and narrow. The orbits are large and widely separated. The pineal foramen is situated far behind the posterior margin of the orbits. The lacrimal is broad and extends from the orbit to the ? septomaxillary. The skull table is broad and short with large intertemporals and supratemporals. The cheek region is most probably kinetically joined to the skull roof. The palate bears long and narrow choanae and paired fangs on the vomer, the palatine and presumably also on the ectopterygoid. The trunk is short (24 presacral vertebrae), the tail very long (more than 34 caudal vertebrae). The intercentra are low and crescentic, the pleurocentra are high and U-shaped. The anterior ("cervical") ribs are shortened and thickened. The "thoracic" ribs, in contrast, are long, narrow and curved. The interclavicle and clavicle resemble those of anthracosaurs, whereas the cleithrum is reduced. The supraglenoid foramen in the scapulocoracoid is also reduced. The limbs are well developed but slender. The humerus has no shaft, but bears a prominent lateral keel and a large rectangular entepicondyle. The tarsus already shows a "reptilomorph" structure although the elements of the astragalus (tibiale, intermedium, proximal centrale) are not fused. The ventral scales are nearly lanceolate and are arranged in a chevron pattern.

The features distinguishing *Bruktererpeton* from *Gephyrostegus* presumably indicate a better terrestrial adaptation. Thus the skull is substantially reduced in its weight by its much smaller size and the expansion of the interpterygoid vacuities compared to *Gephyrostegus*. Having lost their stabilizing function the tabular horns are also reduced. The limbs are lighter and less massive. Except for the tarsus and the shape of the fibula they resemble in many features, for instance in the femur, those of primitive captorhinomorph reptiles. While the humerus is primitive, in other respects, the development of longitudinal keels is a peculiar specialization of a different type than that in the reptiles. On the other hand, the poorly ossified vertebral column seems to be disadvantageous for terrestrial locomotion.

Nonetheless, in many morphological features *Bruktererpeton* more closely approaches the condition in reptiles than does *Gephyrostegus*.

This similarity to the reptilian pattern was most probably convergently achieved by a similar mode of life. Early gephyrostegids, as represented by *Bruktererpeton*, are therefore excluded from being the group ancestral to reptiles.

Key words:

Batrachosauria — Carboniferous — morphology — terrestrial adaptation — evolution.

Inhalt

1. Einleitung	40
2. Fundschicht (K. BANDEL)	41
3. Beschreibung (J. A. BOY)	47
Schädel	48
Wirbelsäule	52
Schultergürtel	55
Humerus	58
Radius, Ulna und Hand	61
Femur	63
Tibia, Fibula und Fuß	65
4. Diskussion (J. A. BOY)	69
5. Literatur	75

1. Einleitung

Der in das Karbon zu datierende früheste Abschnitt der Tetrapodenentwicklung ist leider nur unzureichend überliefert. Bis vor kurzem kannte man lediglich spärliches Material von alten, heute nicht mehr produktiven Fundstellen des Westfal und Stephan (Linton/Ohio, Mazon Creek/Ill., Joggins/Nova Scotia, Nýřany/CSSR) sowie wenige Einzelfunde aus diversen Niveaus des obersten Unterkarbon und des Oberkarbon. Erst durch

energische Prospektionsarbeiten amerikanischer Forscherteams konnten während des letzten Jahrzehntes neue, z. T. hochinteressante Tetrapodenlagerstätten, etwa auf Nova Scotia oder bei Greer/Virginia entdeckt werden. Die Untersuchung dieses neuen Materials hat immer deutlicher werden lassen, daß zum Verständnis der frühesten Tetrapodenevolution Neufunde aus dem Unterkarbon und dem tiefsten Oberkarbon dringend erforderlich sind. Aber gerade in Europa mangelt es bisher an Neuentdeckungen. So hat insbesondere weder das paralische Karbon des französisch-belgisch-westfälischen Reviers noch das limnische Karbon des Saar-Reviers außer wenigen Fährten irgendwelche bestimmbar Tetrapodenreste geliefert.

Es ist deshalb als außergewöhnlicher Glücksfall zu werten, daß dem einen von uns im Frühjahr des Jahres 1964 der Fund eines fast kompletten Tetrapoden aus tiefst oberkarbonischen Schichten gelang. Ältere Tetrapoden wurden bisher in Europa, außer in Großbritannien (s. PANCHEN & WALKER 1961) nicht gefunden, was die Bedeutung dieses Fossilfundes noch erhöht.

2. Fundschicht

K. BANDEL

Im Frühjahr 1964 wurde im Steinbruch der Ziegelei an der Schmiedestraße in Haßlinghausen bei Wuppertal-Barmen (geol. Meßtischblatt Hattingen, 1:25 000) ein an pflanzlichen und tierischen Resten sehr reiches Faunenband ausgebeutet. Zu dieser Zeit erfolgte in einer zweiten Sohle des Steinbruches ein Abbau der anstehenden Schiefer, während heute die ganze Grube mit dem Abraum eines inzwischen in der Nähe erfolgten Autobahnbaues verfüllt ist. Daher ist die Fundschicht nicht mehr zugänglich.

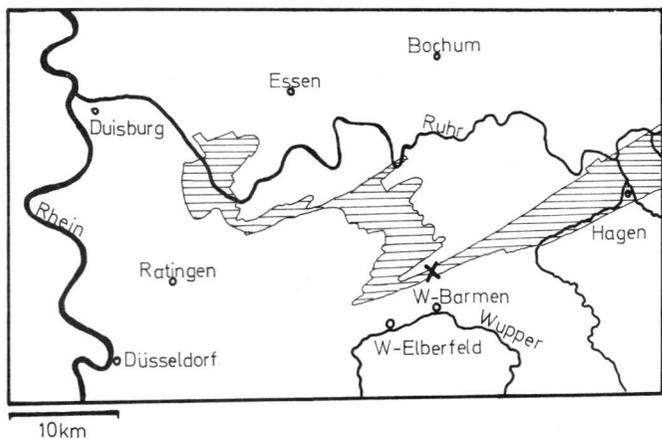


Abb. 1. Übersichtskarte vom S-Rand des Ruhrgebietes. Der gestreifte Bereich stellt das ausstreichende Flözleeres dar, im wesentlichen Namur A und B. Das Kreuz bezeichnet die Lage des Fundortes.

Map of the southern border of the Ruhr-area. The striped area shows the outbit of the Flözleeres, in general Namur A and B. The cross marks the fossil locality.

Aus Abbildung 1 wird die großräumliche Lage des Fundpunktes ersichtlich am N-Flügel des Remscheider Sattels bzw. S-Flügel der Herzkämper Mulde. Die Ziegelei an der Schmiedestraße ist nahe der Bundesstraße 51 gelegen, die von Wuppertal-Oberbarmen nach Bochum führt. Der Steinbruch der Ziegelei, bzw. das was davon übrig blieb, liegt nördlich der Stadtautobahn Wuppertals, die die Köln—Hagener Autobahn mit dem Stadtteil Elberfeld verbindet.

Vor der Verfüllung mit Abraum teilte eine Sandsteinbank (oberste Quarzitbank, PATTEISKY, 1959) einen alten Steinbruchteil von einem neuen. Der Abbau erfaßte damals die über diesem Sandstein liegenden, etwa 25 m mächtigen Schiefer im neuen Steinbruchteil und hier in einer zweiten Sohle. Die Schichtung dieser Schiefer verläuft fast vertikal, so daß die Abbaumächtigkeit fast genau der stratigraphischen Mächtigkeit entspricht. Das Faunenband, aus dem alle hier beschriebenen pflanzlichen und tierischen Reste kommen, liegt etwa 15 m über dem Sandstein und ist etwa 2 m mächtig. Es umfaßt feinkörnige, gut spaltbare, dunkelgraue, an fein verteiltem Schwefelkies reiche Schiefer, die schon kurze Zeit nach dem Abbau (14 Tage) unter atmosphärischem Einfluß zu kleinen mit Kristallaggregaten übersäten Scherben verwittern. Ein zweites, schmaleres Faunenband befindet sich im 25 m mächtigen Schieferpaket wenige Meter unterhalb der abschließenden Sandsteinbänke (Schmiedestraße-Sandstein, PATTEISKY, 1959). PATTEISKY beschrieb die Goniatiten beider Faunenbänder aus diesem Steinbruch und konnte damit die hier aufgeschlossene Schichtenfolge stratigraphisch genau einstu-

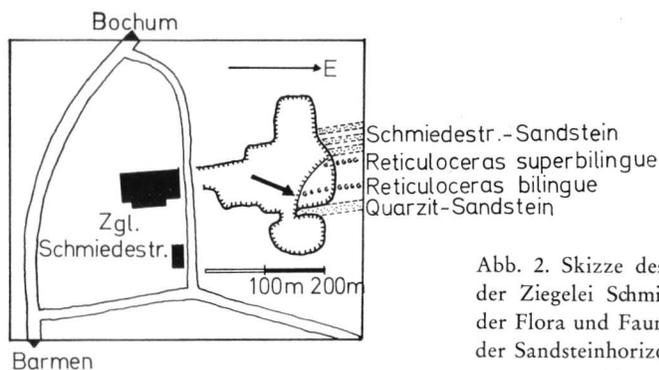


Abb. 2. Skizze des Lageortes des heute zum größten Teil zugeschütteten Steinbruchs der Ziegelei Schmiedestraße in Haslinghausen. Der Pfeil kennzeichnet den Fundort der Flora und Fauna im Frühjahr 1964 auf der tiefsten Abbaustufe. Die Bezeichnungen der Sandsteinhorizonte, die das Schieferpaket im Liegenden und Hangenden begrenzen, stammen von PATTEISKY, 1959.

Sketch of the locality of the quarry of the brickwork Schmiedestrasse at Haslinghausen which is now filled for the greater part. The arrow dates at the faunal and floral locality in spring 1964 on the deepest exploitation level. The nomenclature of the sandstone horizons limiting top and basis of the shale, are taken from PATTEISKY 1959.

fen. Demnach liegt zwischen dem unteren, uns hier interessierenden Faunenband und dem oberen, das Schieferpaket abschließenden Faunenband die Grenze zwischen mittlerem und oberem Namur. Das untere Faunenband wird charakterisiert durch das Auftreten von *Reticuloceras bilingue* (Zone R 2a), während im oberen *Reticuloceras superbilingue metabilingue* (Zone R 2b) zu finden ist. Die in dieser Arbeit erwähnte Flora und Fauna entstammt dem unteren Faunenband der Schieferfolge, welches in seiner gesamten Mächtigkeit durch reichliches Auftreten von *Reticuloceras bilingue* charakterisiert ist. Somit wäre die Alterseinstufung unseres Faunenbandes eindeutig erfasst als unteres Oberkarbon, Mittelnamur, Zone R 2a = Faunenband des *Reticuloceras bilingue*. In Abbildung 3 werden diese Verhältnisse graphisch dargestellt nach einer aus PATTEISKY, 1959 umgezeichneten Form.

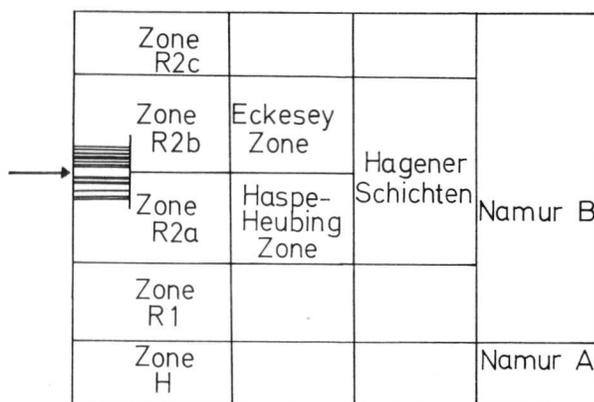


Abb. 3. Stratigraphische Einordnung des Fundortes. Ganz links, im kleinen vereinfachten Säulenprofil zeigt der Pfeil auf den Fundhorizont in der Schichtenfolge des Ziegeleisteinbruchs an der Schmiedestraße. Zone H = Zone des *Hudsonoceras proteum* BROWN, Zone R 1 = Zone des *Reticuloceras circumplicatile* FOORD und *R. reticulatum* PHILL., Zone R 2a = Zone des *Reticuloceras bilingue* SALTER, zu der der beschriebene Fundhorizont gehört und Zone R 2b = Zone des *R. superbilingue metabilingue* WRIGHT. (Umgezeichnet nach PATTEISKY 1959).

Stratigraphical setting of the fossil locality. At the left, in a small simplified section the arrow points at the fossil locality in the sequence of the brickwork-quarry Schmiedestrasse. Zone H = Zone of *Hudsonoceras proteum* BROWN, Zone R 1 = Zone of *Reticuloceras circumplicatile* FOORD and *R. reticulatum* PHILL., Zone R 2a = Zone of *Reticuloceras bilingue* SALTER with the described fossil horizon, and Zone R 2b = Zone of *Reticuloceras superbilingue metabilingue* WRIGHT. (Redrawn from PATTEISKY 1959.)

Beschreibung der Flora und Fauna:

Die Flora und Fauna des Schieferbandes zeichnet sich durch ihre vorzügliche Erhaltung auf den schichtparallelen Schieferspaltflächen aus. Mit der Ausnahme einiger weniger körperlich erhaltener Koprolithen sind alle sonstigen pflanzlichen und tierischen Reste weitgehend flachgedrückt auf den Spaltflächen angeordnet. Da der Schiefer reich an sehr feinverteiltem Schwefelkies ist, zerfällt er leicht schon kurze Zeit nach dem Abbau, so daß größere Fossilplatten sich am besten während und kurz nach dem Abbau gewinnen lassen. Die Flora zeichnet sich durch eine außerordentliche Artenvielfalt aus und steht der der Ziegelei Vorhalle bei Hagen artlich und zeitlich sehr nahe (PATTEISKY, 1959; GOTHAN, 1941). Von Articulatae wurden folgende Formen gefunden:

Calamariaceae:

Stämme

Calamites germanianus GOEPPERT

Calamites roemeri GOEPPERT

Calamites palaeus STUR

Calamites suckowi BRONGNIART

Calamites cistiiformis STUR

Beblätterung

Annularia radiata BRONGNIART

Annularia cf. *pseudostellata* POTONIE

Asterophyllites longifolius STERNBERG (Abb. 4, a)

Asterophyllites equisetiformis BRONGNIART

Asterophyllites grandis STERNBERG

Asterophyllites lycopodioides ZEILLER

Fruktifikationen

Palaeostachya sp. (zwei verschiedene Formen)

Wurzeln

Pinnularia capillacea L. et H.

Myriophyllites gracilis ARTIS

Sphenophyllaceae

Beblätterung und Stämme

Sphenophyllum cuneifolium STERNBERG (Abb. 4b)

Von den Stämmen der Articulaten kommt nur *Calamites cistiiformis* häufig vor. *Sphenophyllum* war wohl krautig, da keine dickeren Stämme auftreten und die vorhandenen Stämme zumeist eine Beblätterung aufweisen. Calamiten-Beblätterung tritt als *Annularia radiata* und *Asterophyllites longifolius* in großer Anzahl auf und als *Asterophyllites grandis* nicht selten. Einzelne Fruchtzapfen sind selten, außerdem fand sich auch ein großer Fruchtstand mit einer kräftigen Mittelachse und davon rechtwinklig, gegenständig abgehende Zapfen.

Wurzelreste von Articulaten sind selten.

Lycopsida

Lepidodendraceae:

Stämme

Lepidophloios laricinus STERNBERG, (Abb. 4c)

Blätter

Lepidophloios-Blätter

Sigillariaephyllum sp.

Lepidophyllum sp. (Abb. 4d)

Fruktifikationen

Lepidostrobus sp.

Lepidophytensporen

Wurzeln

Appendices von *Stigmaria* sp.

Bis auf *Lepidophloios laricinus* fehlen Reste von Stämmen anderer Lycopsida. Die Anwesenheit von Lepidodendren und Sigillarien in der Flora des Festlandes wird jedoch durch ihre Blätter dokumentiert.

Pteridophyllen (Farne und farnlaubige Pflanzen)

Sphenopterides

Rhodea sp.

Sphenopteris hollandica GOTHAN et JONGMANS
(Abb. 4e)

Sphenopteris zeillerioides GOTHAN

Sphenopteris (Lyginopteris) bäumerli ANDRAE

Sphenopteris (Renaultia) schatzlarensis STUR

Sphenopteris (Renaultia) cf. *gracilis*

BRONGNIART, fruktifizierend

Sphenopteris (Sphyropteris) grandifolia GOTHAN
steriler und fertiler Wedel (Abb. 4f)

Sphenopteris (Uranopteris) tenella BRONGNIART

Sphenopteris (Uranopteris) herbacea BOULAY

Sphenopteris (Zeilleria) rhodeaeformis GOTHAN

Alloiopteris coralloides GUT.

Alloiopteris herbstiana GOTHAN

Alloiopteris plumosaeformis GOTHAN

Alloiopteris similis KIDSTON

Alloiopteris sternbergi ETTINGSH.

Mariopteris cf. *abnormis* GOTHAN

Pecopterides

Pecopteris (Senftenbergia) plumosa ARTIS

Pecopteris (Senftenbergia) pennaeformis

BRONGNIART

Alethopterides

Alethopteris lonchitica UNGER

Alethopteris decurrens ARTIS

Alethopteris vorhalliana LEGGEWIE et

SCHONEFELD (Abb. 4h)

Alethopteris valida BOULAY

Neuropterides

Imparipteris schlehani STUR

Imparipteris parvifolia STOCKMANS

Imparipteris obliqua BRONGNIART

Paripteris gigantea STERNBERG

Pteridospermen Samen und Blüten

Trigonocarpus sp.

Rhabdocarpus sp.

Boulaya hallei GOTHAN

Mariopterides

Mariopteris acuta BRONGNIART (Abb. 4g)

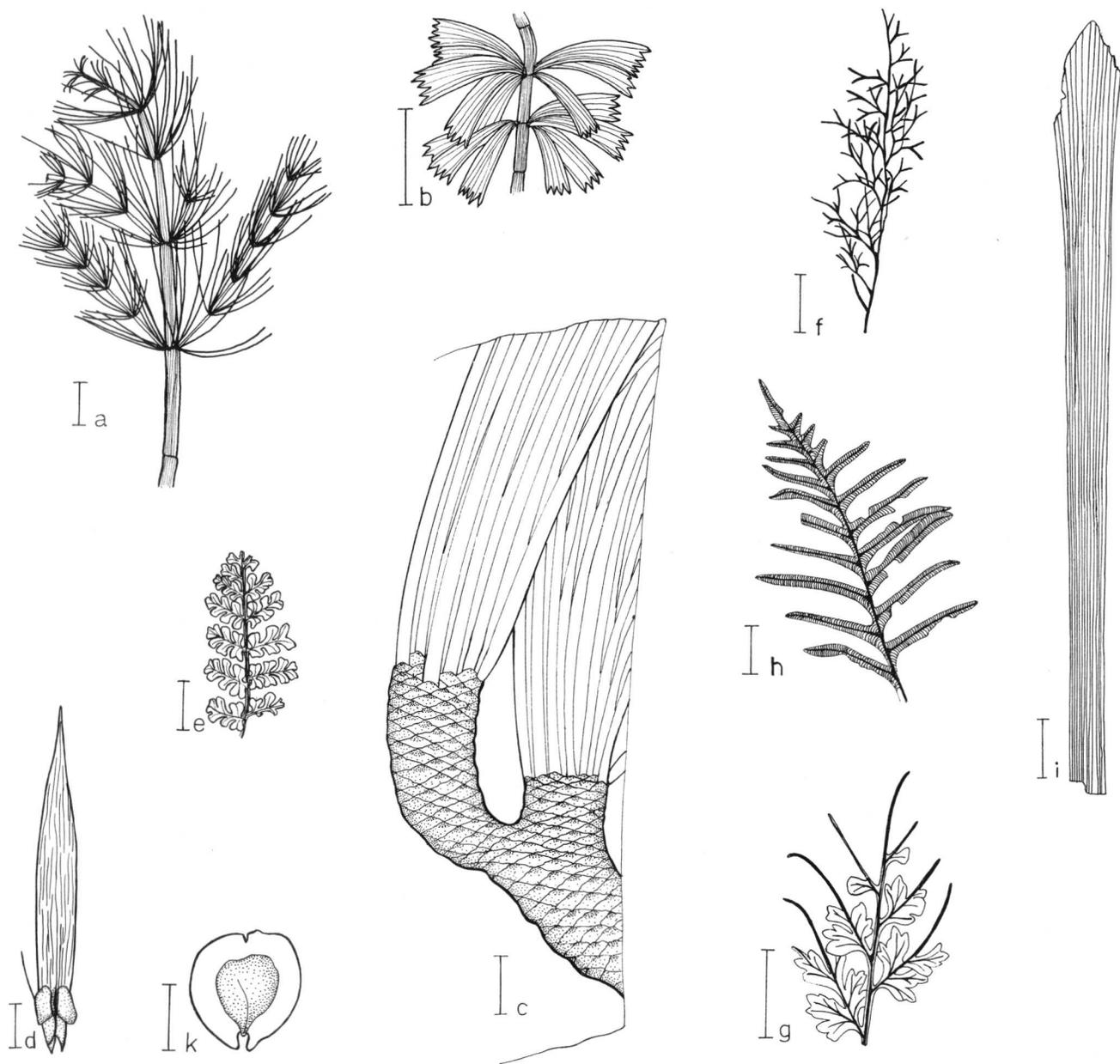


Abb. 4. Zeichnungen einiger typischer Pflanzenreste aus dem Faunenband.

Abgebildeter Maßstab neben jeder Zeichnung entspricht 1 cm.

a) *Asterophyllites longifolius*, eine Calamitenbeblätterung. b) *Sphenophyllum cuneifolium*, zwei Blattquirle eines beblätterten Stammes. c) *Lepidophloios laricinus*, beblättertes verzweigtes Stammende. d) *Lepidophyllum* sp., ein Blatt aus einer Lepidodendren-Fruktifikation. e) *Sphenopteris hollandica*, Blätter eines häufigen Farnes. f) *Sphenopteris grandifolia*, der fertile Wedel dieses Farns. g) *Mariopteris acuta*, Blattspreiten mit weit ausgezogenen Spitzen. h) *Alethopteris vorhalliana*, Wedelrest einer Pteridosperme. i) *Cordaites principalis*, langes, schmales Blatt einer Gymnosperme. k) *Samaropsis* sp., geflügelte Frucht, die wahrscheinlich von einer Gymnosperme stammt.

Drawings of some typical plant remains from the fossil horizon.

Scale in each drawing equals 1 cm.

a) *Asterophyllites longifolius*, Calamites leaves. b) *Sphenophyllum cuneifolium*, two leaf-whorls of a stem. c) *Lepidophloios laricinus*, branched trunc end with leaves. d) *Lepidophyllum* sp., a leaf from a Lepidodendron-fructification. e) *Sphenopteris hollandica*, leaves of a common fern. f) *Sphenopteris grandifolia*, fertile leaf. g) *Mariopteris acuta*, leaves with far drawn out points. h) *Alethopteris vorhalliana*, remains of a pteridosperm. i) *Cordaites principalis*, long narrow leaf of a gymnosperm. k) *Samaropsis* sp., winged front probably from a gymnosperm.

Von den Sphenopteriden, die alle echte Farne darstellen, ist nur *Sphenopteris hollandica* oft zu finden, alle anderen dagegen selten. Fertile wie sterile Wedel sind bei den Sphenopteriden-Resten gleichermaßen vertreten.

Mariopteris acuta-Wedel stellen die häufigsten Reste farnlaubiger Pflanzen. Neben stumpf endenden Blattspreiten findet man auch solche, die zu langen Vorläuferspitzen ausgezogen sind (Abb. 4g). Sie entsprechen möglicherweise Träufelspitzen (GOTHAN & REMY 1957) oder Kletterorganen (LEGGEWIE & SCHONEFELD 1957). *M. acuta* war eine samentragende Pteridosperme.

Von den beiden *Pecopteris*-Arten tritt nur *P. plumosa* häufiger auf, oft mit fruktifizierenden Wedeln.

Mit Ausnahme von *Alethopteris valida* sind alle anderen hier erwähnten *Alethopteris*-Arten in vielen Wedelresten vertreten. Bei den Neuropteriden ist neben *Imparipteris schlehani* besonders *Paripteris gigantea* häufig, letztere oft in großen, zusammenhängenden Wedeln. Bei Alethopteriden und Neuropteriden handelt es sich um Pteridospermen, wobei den einzelnen Arten bestimmte *Trigonocarpus* und *Rhabdocarpus* Samentypen zuzuordnen sind (GOTHAN 1953), wie sie hier in verschiedenen Formen zahlreich vorliegen.

Boulaya ist nach GOTHAN (1953) das männliche Organ einer Alethopteris-Pflanze.

Gymnospermen: Cordaitales

Cordaites principalis GERMAR (Abb. 4i)

Cordaianthus sp.

Samaropsis sp. (Abb. 4k)

Die Stämme von Cordaiten sind selten anzutreffen, dafür liegen Blätter in großer Zahl vor und ein möglicherweise hierher gehörender geflügelter Samen (Abb. 4h).

Die Fauna ist im Gegensatz zur Flora sehr einförmig und charakterisiert durch einige wenige Arten, die aber in großer Individuenzahl vorliegen.

Posidoniella laevis BRONN

Larvialschälchen von Muscheln

Reticuloceras bilingue SALTER

Fischschuppen

Koprolithen

Neben diesen Meerestierresten wurde von PATTEISKY ein Insektenrest *Patteiskya bouckaerti* DEMOULIN 1958 (SCHMIDT, 1962, LAURENTIAUX, 1958) gefunden. Jetzt kommt noch das in dieser Arbeit beschriebene Amphib hinzu.

Posidoniella findet sich oft in Anreicherungen besonders in der Nähe abgerundeter und stark zersetzter Holzreste, daneben aber auch vereinzelt auf den Schichtenband sind die Schichtflächen bedeckt mit den Larvialschälchen verschiedener Muschelgattungen. *Reticuloceras bilingue* charakterisiert das Faunenband und ist in allen Schalenwuchsstadien verstreut auf den Schichtflächen anzutreffen. Einzelne Fischschuppen, sowie Anhäufungen von Fischschuppen, die wohl zerfallene Kotballen darstellen, sind im ganzen Faunenband häufig. Koprolithen, die aus dunkelbraunem, pyritisierem Material bestehen, stellen die einzigen körperlich erhaltenen Fossilreste dar. Sie sind häufig und weisen auf größere Tiere, wie etwa große Fische, als wesentliche Komponente der Lebensgemeinschaft dieses Ablagerungsraumes hin.

Ökologie und Palaeogeographie

Das Namur B ist bei Haßlinghausen nach Angaben PATTEISKY's (1959) etwa 2000 m mächtig und stellt somit die Ablagerungen eines Raumes dar, in dem eine starke Absenkung und mit ihr schritthaltend eine starke Sedimentation stattfand. Die Schichtenfolge besteht aus einer Wechsellagerung, die von milden, feinkörnigen Schiefen bis zu Konglomeraten reicht. In den Schiefen dieser Schichtenfolge finden sich vereinzelt marine Faunenbänder. Schon an der Basis des Namur B, welche im Ziegeleisteinbruch Uhlenbruch im direkt stratigraphisch Liegenden der Schmiedestraße aufgeschlossen ist, finden wir ein marines Faunenband, dem eine gut erhaltene Flora beigemischt ist.

Wir bleiben somit im Bereich des Wechsels mariner und terrestrischer Einflüsse und einer hohen Sedimentationsrate. Die Kohlebildung hat noch nicht begonnen und erst im Namur C etwa 650 m über unserem Faunenband setzt sie mit den Flözen Sengsbank und Sengsbänkgen ein.

Für eine schnelle Sedimentation in einem sehr unterschiedlich schnell absinkenden Trog sprechen die

großen Mächtigkeitenunterschiede des Namur B in Wuppertal-Herzkamp einerseits und Hagen-Attendorf andererseits (PATTEISKY, 1959).

Die Fundschicht enthält eine Fauna, die typisch ist für die Goniatiten-Fazies der marinen Horizonte des flözführenden Ruhrkarbons (RABITZ, 1966). Die Charakterfossilien sind Goniatiten und die Begleitfauna wird wie gefordert durch Muscheln gestellt. RABITZ hält die Goniatiten für Nektobenthonten und *Posidoniella* für einen Benthont. BÖGER (1966) meint, daß *Posidoniella laevis* dem Pseudoplankton angehört und mittels Byssusfäden angeheftet an treibendem Holz siedelte. Für diese letztere Ausdeutung sprechen Funde aus dem hier beschriebenen Faunenband. Die starke Anhäufung von *Posidoniella*-Schalen in unregelmäßiger Lage in der Nähe von Holzresten läßt den Schluß zu, daß die Tiere mit dem Holz verbunden waren und beim Absinken des mit Wasser vollgesogenen verfaulenden Restes mit ihm zusammen eingebettet wurden. Für eine nektobenthonische Lebensweise von *Reticuloceras bilingue* fehlt jeder konkrete Hinweis, so daß hier eine planktonische bzw. nektonische Lebensweise dieser Art angenommen wird.

Gut in das Bild einer rein aktiv oder passiv schwimmenden Fauna fügt sich das Vorkommen riesiger Mengen von Veligerschalen verschiedener Muschelgattungen innerhalb einer Zone des Faunenbandes. Hier wird der Einfluß eines mit diesem Ablagerungsraum verbundenen Meeresteiles sichtbar, in dem ein reiches Bodenleben vorhanden war, so daß eine große Menge von Zooplankton erzeugt wurde, die dann in unseren Ablagerungsraum verdriftet werden konnte. Eine Metamorphose der Larvalstadien konnte jedoch auf Grund ungünstiger Lebensbedingungen auf und im Sediment nicht erfolgen, so daß die Muschellarven sich nicht zu adulten Formen entwickeln konnten, ja nicht einmal eine kurzzeitige Lebensdauer als Benthonten hatten. Hierfür sprechen zwei Faktoren: Einmal erreichen die Schalen maximal die Größe heutiger Muschelveliger und zum zweiten sind die kleinen Muschelklappen alle einzeln, d. h. fielen vor der Einbettung noch im freien Wasser auseinander.

Elemente einer Infauna fehlen daher auch völlig in den Sedimenten unseres Faunenbandes und die ursprüngliche Schichtung ist ungestört.

Nach RABITZ entstehen Gesteine der Goniatitenfazies im Bereich des Infralittorals eines Binnenmeeres mit individuenreicher aber artenarmer Fauna, geringer Wasserbewegung und weichem Tonschlamm Boden. Diesem Modell ist weitgehend zuzustimmen. Hier wird außerdem noch an eutrophierende Einflüsse eines Flußdeltas gedacht. In diesem an Nährstoffen reichen Meeresteil mit an organischen Senkstoffen übersättigtem und damit sauerstoffarmem Boden dringen aus dem offenen Meer zahlreiche planktonische und nektonische Tiere vor, die aber nur schwebend und schwimmend im freien sauerstoffreichen Wasser leben können.

Die Erhaltung der Flora läßt den Schluß zu, daß nur geringe Transportweiten zu erwarten sind. Somit muß der Einflußbereich eines oder mehrerer Flüsse in unmittelbarer Nähe gelegen haben. Die Erhaltung des Amphibs sowie das Vorkommen eines Insektenflügels in diesem Faunenband erlauben ebenfalls keinen weiten Transport. Der Bereich, aus dem terrestrisches Material hier zusammengespült wurde, muß nach Meinung GOTHAN'S (1941) mehr umfaßt haben, als nur den Sumpfgürtel, aus dem später im Flözführenden vorwiegend die Pflanzenreste kommen. Die außerordentliche Artenvielfalt der Flora läßt vielmehr den Schluß zu, daß Arten verschiedener Biotope zusammengespült wurden und noch keine weiten Kohlensäureseen das Ufer säumten. Dies wird auch bestätigt durch andere Funde von Floren im Namur B der näheren Umgebung von Haßlinghausen, die weitgehend der hier beschriebenen entsprechen (FRANKE, 1927, GOTHAN, 1941).

Es ist bemerkenswert, daß in dieser Flora viele Arten bereits auftreten, die dann erst für das Westfal charakteristisch erscheinen. Zu nennen sind *Annularia radiata*, *Asterophyllites equisetiformis*, *Asterophyllites grandis*, *Asterophyllites longifolius*, *Sphenophyllum cuneifolium*, *Sphenopteris gracilis*, *Sphenopteris herbacea*, *Alloiopteris coralloides*, *Alethopteris decurrens*, *Neuropteris parvifolia* und *Paripteris gigantea*. Diese Formen sind charakteristisch für das Westfal nach JESSEN et al. (1969), kommen aber bereits hier im Namur B vor, fehlen dann allerdings weitgehend in den Schichten des Namur C.

Die Temperaturen des Ablagerungsraumes zur Zeit des Namur B dürften auf Grund der Florengleichheit mit dem flözführenden Oberkarbon denen dieser Zeit geglichen haben. Nach RABITZ (1966) kommen nur tropisches oder subtropisches, feuchtes Klima in Frage.

3. Beschreibung

J. A. BOY

Vorwort: Das vorliegende Exemplar gelangte in den Besitz des Geologischen Museums des Ruhrbergbaus in Bochum. Durch die freundliche Hilfe von Herrn Dr. FIEBIG wurde es mir zur Bearbeitung überlassen. Herrn Dr. H. FIEBIG und der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die in großzügiger Weise einige notwendige Auslandsreisen finanzierte, ist es in erster Linie zu verdanken, daß diese Arbeit zustande kommen konnte. Ihnen gilt deshalb mein besonderer Dank.

Die Untersuchung erfolgte im Paläontologischen Institut der Universität Mainz. Vergleichsmaterial wurde studiert im American Museum of Natural History New York, Dep. of Geology der Princeton University, Peabody Museum der Yale University, Museum of Comparative Zoology der Harvard University, Redpath Museum der McGill University Montreal, Royal Ontario Museum Toronto, British Museum of Natural History London, Dep. of Zoology und Dep. of Geology sowie Hancock Museum in Newcastle upon Tyne, Royal Scottish Museum Edinburgh, Paläontologischen Institut der Karls-Universität Prag und im Narodni-Museum Prag. — Sämtliche Zeichnungen wurden von mir angefertigt; die photographischen Aufnahmen verdanke ich Herrn cand. geol. GÄDE und Herrn SCHMICKING, die Latex-Abgüsse Herrn K. SCHUCHMANN. Die Zusammenfassung wurde freundlicherweise von Herrn Dipl. Geol. S. A. OPPERMANN ins Englische übersetzt und das Manuskript von Frau R. PHILIPP getippt. Ihnen allen und folgenden Damen und Herren, die mich bei der Durchführung dieser Arbeit freundlicherweise unterstützt haben, möchte ich herzlich danken: Herrn Prof. Dr. H. TOBIEN und allen Mitarbeitern des Paläontologischen Institutes Mainz, Herrn Prof. Dr. A. S. ROMER (Cambridge, Mass.), Frl. Dr. M. ANDREWS (Edinburgh), den Herren Dr. A. J. CHARIG und C. WALKER (London), Herrn Dr. R. CARROLL (Montreal), den Herren Prof. Dr. A. PANCHEN und A. MILNER (Newcastle upon Tyne), Herrn Prof. Dr. J. OSTROM (New Haven, Conn.), den Herren Prof. Dr. J. B. SCHAEFFER, Dr. G. GAFFNEY und E. DELSON (New York, N. Y.), Herrn Dr. T. PARSONS (Toronto), Frl. MANOUROVA sowie den Herren Prof. Dr. Z. ŠPINAR und Dr. R. HORNY (Prag), Herrn Dr. D. BAIRD (Princeton, N. J.).

Klasse: Amphibia

Ordnung: Batrachosauria

Unterordnung: Gephyrostegida

Familie: Gephyrostegidae

Brukererpeton n. gen.

Derivatio nominis: Nach den Brukerern, einem Germanenstamm, der das Fundgebiet ehemals bewohnte, und nach *-erpeton* (griech. Kriechtier).

Diagnose: Kleiner Schädel mit langer, schmaler Schnauze. Kurzer Rumpf mit verhältnismäßig langen Extremitäten. Schwanz etwas länger als Rumpf und Kopf zusammen. — Augen liegen weit auseinander. Pinealforamen groß, weit hinter den Orbitae gelegen. Septomaxillare wahrscheinlich am Hinterrand der Naris vorhanden. Breites Lacrimale, reicht von der Orbita bis zum ?Septomaxillare. Postorbitalregion breit, hinten sich verengend. Großes Intertemporale und Supratemporale. Postorbitale bildet vermutlich einen Medialfortsatz vor dem Intertemporale aus. Kleines Tabulare, ohne deutlich abgesetztes Tabularhorn. Wangenregion wahrscheinlich gelenkig mit dem Schädeldach verbunden. — Choanen lang und schmal. Interpterygoidfenster relativ schmal, aber weit nach vorne bis zwischen die Choanen reichend. Pterygoid vorne verschmälert und im Kontakt mit dem Vomer, ohne reptilienhaften Transversalfortsatz. Gaumenbezahnung: 2—2—?. — Kleines halbmondförmiges Interzentrum; hohes, u-förmiges Pleurozentrum. Zygapophysen median dicht beisammen liegend. Schmäler, relativ hoher Dornfortsatz. Kurze, ± gerade „Cervikalrippen“ und lange, gebogene „Thorakalrippen“. — Interclavicula relativ breit und anthracosaurierhaft. Clavicula mit rundlicher Basalplatte und schmalem Praescapularfortsatz. Schmales, stabförmiges Cleithrum. Echtes Supraglenoidforamen fehlt, stattdessen kleines Nährforamen. — Humerus vom tetrahedralen Typ, aber ohne massiven Schaft, mit ungewöhnlich prominentem Lateralkiel und sehr großem, ± quadratischem Entepicondylus; deutliche Crista pectoralis, großes Entepicondylarforamen. Radius und Ulna distal sehr verbreitert. — Femur mit tiefer Fossa intertrochanterica und prominentem internen Trochanter; vierter Trochanter lediglich als schwache Erhebung angedeutet; Adductorleiste flach und breit, diagonal zum Vorderrand des Femur verlaufend. Tibia proximal stark verbreitert, distal sehr schmal, mit schwachem Cnemedialkamm. Fibula an beiden Enden merklich verbreitert. Intermedium, Tibiale und proximales Centrale noch nicht zu einem Astragalus fest verwachsen, gestaltlich aber sehr ähnlich den Astragalus-Elementen der juvenilen Captorhinomorpha. Ventrale Schuppen annähernd spindelförmig, bilden einen festen Schuppenpanzer.

Bruktererpeton fiebigi n. sp.

Taf. 7 u. 8; Abb. 5—19

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Dr. H. FIEBIG (Bochum), der sich um die Konservierung und Bearbeitung dieses Fossils sehr verdient gemacht hat.

Holotypus: Bergbaumuseum Bochum — 610 WB, Platte mit nahezu vollständigem Skelett und Gegenplatte.

Locus typicus: Ziegelei an der Schmiedestraße in Haßlinghausen bei Wuppertal-Barmen.

Stratum typicum: Hagener Schichten, Zone R 2a (Faunenband des *Reticuloceras bilingue*), Namur B, Oberkarbon.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Bruktererpeton* mit folgenden Eigenheiten:

Kleinwüchsig (Schädellänge: ca. 44—50 mm). Skulpturierung des Schädeldaches aus wenigen, undeutlichen Wülsten und Höckern bestehend; nur auf dem Postfrontale markante, radial zur Orbita angeordnete Leisten. Sinneslinienfurchen fehlen. — Nasale schmal und relativ kurz. Frontale weit nach vorne, fast bis zum Vorder- rand des Praefrontale, reichend. Praefrontale weit nach vorne ausgedehnt. Postfrontale groß, auch im vorderen Abschnitt sehr breit. Parietale sehr breit und kurz, reicht nicht nach vorne bis zum Niveau des Orbitahinter- randes. Postparietale kurz, gänzlich ins dermale Schädeldach einbezogen. Supratemporale am Lateralrand wulst- artig verdickt, ohne Ventralfortsatz und ohne ventrale Artikulationsfazette für das Squamosum. Maxillare reicht hinter die Orbita zurück. Zähne groß, nur an der Basis andeutungsweise gefaltet, von einem abgewandelt lanceolaten Typ (mit lingualer Verbreiterung an der Basis). Ca. 10 Zähne im Praemaxillare und ca. 40 im Maxillare. Vorderste Praemaxillarzähne verlängert und schwache Andeutung eines Canin im Bereich des vorderen Maxillare. — Ventralseite der Gaumenelemente bis auf den Vomer mit Dentikeln besetzt, auf dem Vomer nur v-förmige Dentikelleiste. Processus cultriformis ohne Dentikel, aber längsgestreift. — Ca. 24 Prae- sakralwirbel, mehr als 34 Caudalwirbel. Neuralbogen des vierten Wirbels verkleinert. — Scapulocoracoid vorherrschend im Scapularanteil verknöchert, ohne deutliche Fossa subscapularis. — Humerus, sowie Radius und Ulna auffallend schlank. Auch Metacarpalia und Phalangen sehr schmal, viertes Metacarpale am läng- sten. — Femur schlank, schwach s-förmig gebogen. Tibia schmal, Fibula dagegen stämmig. Metatarsalia und Phalangen sehr lang und schlank; vierte Zehe am längsten, aber Metatarsalia II bis IV in ihrer Länge sehr angeglichen; wahrscheinlich fünf Phalangen an der fünften Zehe; Endphalangen zugespitzt.

Erhaltung und Präparation:

Folgende Skelettelemente sind nicht eindeutig überliefert: Das Neurokranium, Teile der mittleren Schädel- dachregion, der mittlere und hintere Gaumen, der Unterkiefer, das Becken und die äußerste Schwanzspitze. Beim Spalten des Fundstückes waren die Knochen in der Mitte aufgebrochen, so daß nun ihre Überreste sowohl auf der Hauptplatte als auch auf der Gegenplatte vorliegen. Um Einzelheiten der Knochenoberfläche erkennen zu können, wurde die Knochensubstanz größtenteils mit stark verdünnter Salzsäure weggelöst bzw. mit feinen Präpariernadeln entfernt. Die Hohlformen wurden anschließend mit Latexmasse ausgegossen.

Sehr ungünstig wirkte sich die Erhaltung zweier verhältnismäßig voluminöser Knocheneinheiten (Schädel- kapsel, Becken) aus. Hier scheinen sich frühdiagenetisch im Knochengewebe und in dem angrenzenden Sediment Karbonate gebildet und Bitumina angehäuft zu haben, so daß eine dichte, schwärzliche Masse vorliegt, die vor wie auch nach der chemischen Präparation keinerlei Knochenstrukturen oder -begrenzungen erkennen läßt.

Morphologie:

Der S ch ä d e l ist im Vergleich zu der nahe verwandten Gattung *Gephyrostegus* mit einer Gesamtlänge von ca. 44 mm auffällig klein. Leider ist er nur unvollständig überliefert. Neben den zahntragenden Elementen Praemaxillare und Maxillare sind lediglich erhalten: die vordere Schnauzenregion (mit Nasale, Lacrimale, Frontale und vorderem Praefrontale), das linke hintere Schädeldach (mit Tabulare, Supratemporale, Inter- temporale, Postparietale, Parietale, Postfrontale und hinterem Frontale) sowie vordere Teile des Gaumens. Aus den vorhandenen Schädelementen ergibt sich in Anlehnung an *Gephyrostegus* ein länglich-schmaler Schä- delumriß, der hinten wohl ein wenig breiter als beim adulten *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: Abb. 1a) ist und am ehesten mit einem juvenilen Exemplar derselben Gattung (CARROLL 1972: Abb. 1b) übereinstimmt (Abb. 5). Da die gesamte Wangenregion fehlt, ist die Höhe des Schädels nur schwer abzuschätzen.

Die äußere Naris ist verhältnismäßig gut zu erkennen. Sie wird begrenzt vom Maxillare, Praemaxillare, Nasale und Lacrimale, bzw. einem eventuell vorhandenen Septomaxillare. Eine zwischen Maxillare und Praemaxillare gelegene Nasolabialfurche, wie sie bei vielen Anthracosauriern vorkommt (PANCHEN 1964: Abb. 10; 1967: 413), scheint zu fehlen. — Die Orbitae sind in Größe und Umriß nicht eindeutig zu rekonstruieren. Auch die Größe und Gestalt des Ohrschlitzes kann nur vermutet werden. — Das Pinealforamen ist wie bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 6A) relativ groß und liegt weit hinter den Orbitae (Abb. 5).

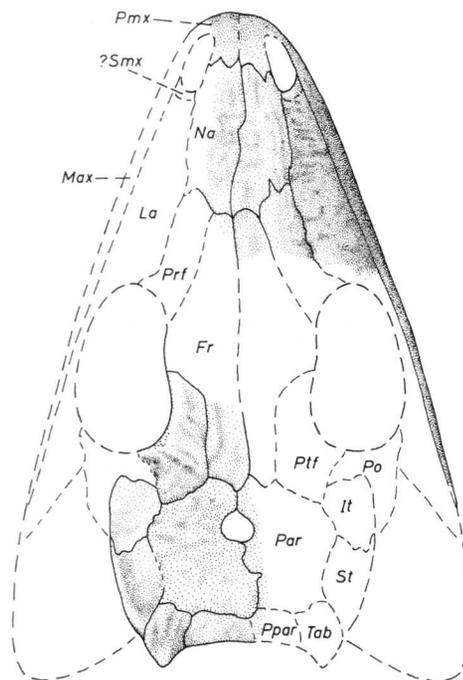


Abb. 5. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Rekonstruktion des Schädels in Dorsalansicht. x 1,9.

Fr Frontale, It Intertemporale, La Lacrimale, Max Maxillare, Na Nasale, Par Parietale, Pmx Praemaxillare, Po Postorbitale, Ppar Postparietale, Prf Praefrontale, Ptf Postfrontale, St Supratemporale, Tab Tabulare.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Composite restoration of the skull, dorsal view. x 1,9.

Fr frontal, It intertemporal, La lacrimal, Max maxilla, Na nasal, Par parietal, Pmx premaxilla, Po postorbital, Ppar postparietal, Prf prefrontal, Ptf postfrontal, St supratemporal, Tab tabular.

Die Skulpturierung der Schädeldachknochen besteht aus wenigen breiten und meist undeutlichen Wülsten und Höckern. Markante Leisten und Furchen treten lediglich auf dem Postfrontale in radialer Richtung zur Orbita auf (Taf. 8: Fig. 2). Eine sehr ähnliche Ornamentierung, speziell auch auf dem Postfrontale, beobachtet man bei dem kleinen, permischen Pelycosaurier *Oedaleops* (LANGSTON 1965: Abb. 1). Dagegen weichen in diesem Merkmal die Anthracosaurier durch ein radiales Gruben-Furchen-Muster (PANCHEN 1964: Abb. 11; 1972: Abb. 4; HOTTON 1970: Abb. 1) und *Gephyrostegus* durch eine eher tuberkuläre Ausbildung (CARROLL 1970a: Abb. 6A) erheblich ab. Wie bei dem \pm terrestrischen *Gephyrostegus* und im Gegensatz zu vielen aquatilen Anthracosauriern sind Sinneslinienfurchen nicht vorhanden.

Das Nasale (Na; Abb. 5) ist auffallend kürzer und im Vorderteil auch etwas schmaler als bei *Gephyrostegus*. — Das Frontale (Fr; Abb. 5) ist wahrscheinlich wie bei *Gephyrostegus* in der Interorbitalregion sehr breit. Im Gegensatz zu letzterem ist es aber in seinem hinteren Abschnitt stärker verschmälert; auch reicht es weiter vor, fast bis zum Vorderrand des Praefrontale. — Das Lacrimale (La; Abb. 5) ist wie bei *Gephyrostegus* sehr breit, und wahrscheinlich erstreckt es sich von der Orbita bis zur äußeren Nasenöffnung. Möglicherweise wird es aber von der Naris durch ein kleines, fast glattes Septomaxillare getrennt. Eine Suture zwischen beiden Elementen ist nicht eindeutig festzustellen. Öffnungen für den Nasolacrimalkanal sind bei dem vorliegenden Exemplar nicht zu erkennen. — Das Praefrontale (Prf; Abb. 5) schiebt sich, ähnlich wie bei *Gephyrostegus*, weit nach vorne zwischen Lacrimale und Nasale.

Die Anordnung der praeorbitalen Schädelemente erinnert sehr an *Gephyrostegus* und an *Mauchchunkia* (HOTTON 1970: Abb. 1), während sie bei den übrigen Anthracosauriern (Anthracosauridae, Eogyrinidae, Proterogyrinidae) auf Grund des etwas kürzeren Praefrontale und des auffallend kurzen Lacrimale stärker abweicht (PANCHEN 1970: Abb. 1; ROMER 1970: Abb. 3).

Die Postorbitalregion erscheint ein wenig breiter und kürzer als bei *Gephyrostegus*, und hinten verengt sie sich merklich. Eine ähnliche hintere Verschmälерung beobachtet man bei einzelnen Anthracosauriern (*Palaeoher-*

peton, *Anthracosaurus*; s. PANCHEN 1970: Abb. 11a+d). Im übrigen erinnert die Gestalt der Einzelknochen weitgehend an *Gephyrostegus*: Das sehr breite und kurze Parietale, das mit seinem Vorderrand deutlich hinter dem Hinterrand der Orbitae zurückbleibt (Par; Abb. 5). Das kurze und verhältnismäßig schmale Postparietale, das, wie die schwache Skulpturierung anzeigt, noch gänzlich dem Schädeldach angehört (Ppar; Abb. 5). Das relativ große Intertemporale und das hinten lateral neben dem Tabulare liegende Supratemporale (It,St; Abb. 5).

Beide Gattungen unterscheiden sich aber in folgenden Punkten: Die Postorbitalregion ist bei *Gephyrostegus* hinten nicht verengt. — Bei *Brukererpeton* ist das Postfrontale (Ptf; Abb. 5) vorne stärker verbreitert, und lateral reicht es möglicherweise nicht bis zum Lateral- sondern nur bis zum Medialrand des Intertemporale, so daß das Intertemporale vorne größtenteils von einem Vorsprung des Postorbitale begrenzt wird — (da das Postorbitale nicht erhalten ist, könnte diese Grenze auch als Bruchkante innerhalb des Postfrontale gedeutet werden; ich halte es aber für wahrscheinlicher, daß hier die natürliche Begrenzung des Postfrontale vorliegt). — Das Tabulare (Tab; Abb. 5) ist sehr klein. Es ist zwar nach hinten etwas ausgezogen, besitzt aber kein deutlich abgesetztes Tabularhorn. — Soweit aus dem Abdruck der Ventralfläche des Supratemporale ersichtlich ist, scheint sowohl der bei *Gephyrostegus* und *Mauchchunkia* vorhandene Ventralfortsatz des Supratemporale als auch die für Anthracosaurier typische Artikulationsfläche (PANCHEN 1964: 306; 1970: 9) zu fehlen. Auf seiner Dorsalfläche weist das Supratemporale einen wulstartig verdickten Lateralrand auf (Taf. 8: 2). Ein ähnlicher, aber schwächerer Wulst wird von PANCHEN (1964: Abb. 11) in der Schädelrekonstruktion des *Palaeoherpeton* angegeben. Das Fehlen der Wangenknochen bei dem vorliegenden Fossil und die Form der Temporalknochen lassen vermuten, daß zwischen der Postorbital- und der Wangenregion noch die primitive, voll gelenkige Verbindung besteht. — Eine Besonderheit soll schließlich nicht unerwähnt bleiben. Die Dorsalfläche des Postfrontale ist am hinteren Orbitalrand nicht, wie üblich, glatt, sondern durch feine Poren aufgeraut (Taf. 8: 2).

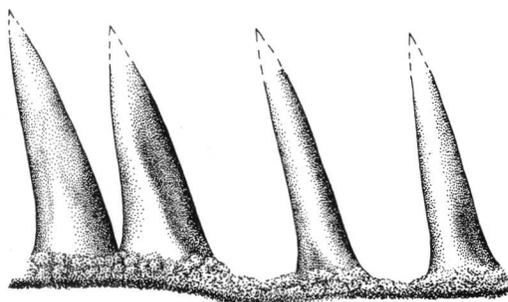


Abb. 6. *Brukererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Maxillarzähne, von lingual. x 13.

Brukererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Maxillary teeth, lingual view. x 13.

Das Praemaxillare bietet Platz für ca. 10 Zähne. Sieben sind in Funktion; bis auf die beiden hintersten sind sie ungewöhnlich lang (Abb. 19). Das Maxillare ist recht hoch und überragt nach hinten den Orbita-Hinterrand. Ca. 40 Zähne, von denen etwa 28 augenblicklich funktionsfähig sind, haben auf ihm Platz. Die zwei bis drei vordersten sind, ähnlich wie die beiden hintersten Praemaxillarzähne, relativ klein. Sie werden gefolgt von einem großen Zahn (von der Länge der vorderen Praemaxillarzähne), der andeutungsweise einem Canin gleicht. Die sich nach hinten anschließenden Zähne sind ebenfalls relativ groß, sie nehmen aber nach hinten kontinuierlich an Höhe ab (Abb. 19). Grundsätzlich ist jeder Zahn mehr oder weniger an der Basis und im rechten Winkel dazu auch an der Zahnschmelzspitze abgeflacht (Abb. 6). Basal ist er in lingualer Richtung verbreitert, und möglicherweise ist hier das Dentin etwas eingefaltet. Dieser Bauplan weicht deutlich von dem zylindrisch-konischen Aufbau bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: 2) ab und erinnert am ehesten an den lanceolaten Zahntyp, wie er bei den Loxommatidae und innerhalb der Anthracosaurier nur bei *Anthracosaurus* auftritt (PANCHEN 1970: 21). Auch in Zahl und Größe der Zähne gibt es Unterschiede zu *Gephyrostegus*. Bei letzterem sind die Zähne deutlich kleiner, gleichartiger und auf dem Maxillare zahlreicher, auf dem Praemaxillare dagegen zahlenmäßig geringer. Auch ist das Maxillare dort relativ kürzer.

Brukererpeton fiebigi besitzt also ein eindeutig gephyrostegidenhaftes Schädeldach. Abgesehen von einigen weniger bedeutsamen Einzelheiten, weicht es besonders in einem Merkmal, dem Fehlen des Tabularhorns, entscheidend von *Gephyrostegus* ab.

Von den Gaumenelementen sind nur der Vomer und das Palatinum, sowie vordere und posterolaterale Teile des Pterygoid und des Ectopterygoid erhalten. Die inneren Nasenöffnungen sind wie bei *Gephyrostegus* und den Romeriiden sehr lang und schmal. Die Interpterygoidfenster sind im Vergleich zu *Gephyrostegus* groß. Insbesondere reichen sie weit nach vorne bis zwischen die Choanen, so daß das Palatinum und der hintere Abschnitt des Vomer in der Medianlinie nicht verwachsen.

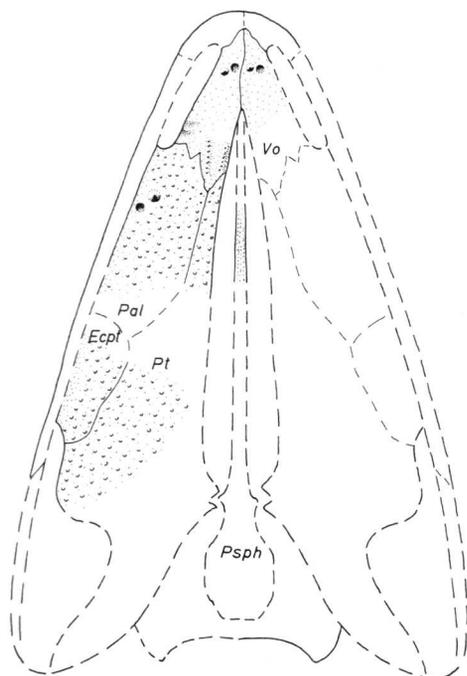


Abb. 7. *Brukererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Rekonstruktion des Gaumens in Ventralansicht. x 1,9.

Ecpt Ectopterygoid, *Pal* Palatinum, *Psp* Parasphenoid, *Pt* Pterygoid, *Vo* Vomer.

Brukererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Composite restoration of the palate, ventral view. x 1,9.

Ecpt ectopterygoid, *Pal* palatine, *Psp* parasphenoid, *Pt* pterygoid, *Vo* vomer.

Der Vomer (*Vo*; Abb. 7) ist verhältnismäßig schmal und kurz. Er bildet den Medialrand der Choane. Hinten verzahnt er mit dem Palatinum und der vordersten Spitze des Pterygoid. Posteromedian wird er wahrscheinlich von dem schmalen Processus cultriformis des Parasphenoid überlagert. Seine Ventralfläche ist größtenteils glatt. Nur in seiner Posterolateralecke gehen zwei kurze Furchen vom Choanenrand aus, und von seinem Hinterrand strahlen zwei v-förmig angeordnete, schmale Leisten, die mit feinen Dentikeln besetzt sind, aus. Außerdem befindet sich in der vorderen Hälfte des Vomer ein kleines Fangzahnpaar, das in seiner Größe kleineren Maxillarzähnen entspricht. Auf jeder Seite befindet sich jeweils nur ein Zahn in Funktion, der zweite ist durch eine flache Zahngrube markiert. — Eine sehr ähnliche Bezahnung besitzt *Gephyrostegus*. Bei ihm nehmen die Fangzähne die gleiche Position ein (CARROLL 1970a: Abb. 6: hier ist auf jeder Seite jeweils nur ein Zahn angedeutet, die Insertionsgrube des zweiten Zahnes ist wahrscheinlich nicht erhalten) und ein zungenförmiges Dentikelfeld ersetzt die oben beschriebenen Dentikelleisten. Bei den Anthracosauriern (PANCHEN 1970: 17) und primitiven Reptilien (CARROLL 1969b: 411) ist der Gaumen dagegen völlig glatt.

Das Palatinum (*Pal*; Abb. 7) ist wie bei den übrigen *Gephyrostegidae* vollständig mit Dentikeln besetzt und mit einem großen Fangzahnpaar, das hinter den Choanen in Nähe des Lateralrandes liegt, versehen. Es bildet anterolateral den Hinterrand der Choane; vorne grenzt es an den Vomer, medial an das Pterygoid, hinten an das Ectopterygoid und lateral an das Maxillare. — Vom Ectopterygoid (*Ecpt*; Abb. 7) ist nur der Hinterrand zu erkennen; der möglicherweise mit einem Fangzahnpaar versehene mittlere und vordere Abschnitt ist nicht überliefert. Wahrscheinlich ist es vollständig mit Dentikeln bedeckt. — Das Pterygoid (*Pt*; Abb. 7) ist weitgehend unbekannt. Soweit sichtbar, ist sein nach vorne bis zum Vomer reichender Palatin-Ast schmal und mit Dentikeln übersät, und ein vertikal stehender Transversalfortsatz scheint wie bei *Gephyrostegus* zu fehlen. — Vom Parasphenoid (*Psp*; Abb. 7) ist lediglich der schmale, mit einer Längsstreifung versehene Processus cultriformis deutlich erkennbar.

Der vorliegende Gaumen stimmt also in seinem vorderen Abschnitt weitgehend mit *Gephyrostegus* überein, unterscheidet sich aber selbst von dessen Jugendstadien durch die ungewöhnliche Verlängerung der Inter-

pterygoidfenster und des Pterygoid nach vorne. Eine ähnliche Ausdehnung der Interpterygoidfenster beobachtet man bei einzelnen Anthracosauriern wie *Eogyrinus* (PANCHEN 1972: Abb. 7) und innerhalb der romeriiden Reptilien bei *Cephalerpeton* (CARROLL & BAIRD 1972: Abb. 2). In der Bezahnung verkörpern *Bruktererpeton* wie *Gephyrostegus* einen primitiven Zustand innerhalb der Batrachosaurier; denn sie besitzen noch ein Fangzahnpaar auf dem Vomer, und die Anzahl der Marginalzähne ist wie bei den meisten primitiven Formen verhältnismäßig hoch (s. CHASE 1963: 3). Eine gewisse Spezialisierung ist lediglich in der Gestaltung der einzelnen Zähne zu erkennen.

Die Wirbelsäule (Abb. 8) erinnert ebenfalls sehr an *Gephyrostegus*. Allerdings sind die Wirbelzentren etwas schwächer verknöchert, was sich in der Einbettungslage deutlich bemerkbar macht. Sie liegen nämlich \pm seitlich komprimiert in Lateralansicht vor, während sie bei *Gephyrostegus* und *Eusauropleura* größtenteils unverdrückt in Vorder- oder Hinteransicht auftreten (CARROLL 1972: Abb. 2). *Bruktererpeton* läßt also in dieser Hinsicht einen ähnlichen geringen Verknöcherungsgrad erkennen wie etwa die Discosauriscidae (ŠPINAR 1953: Abb. 5).

Auch der Neuralbogen besteht, besonders im Bereich des Dornfortsatzes, nur aus dünnen Knochenlamellen. Der Dornfortsatz ist verhältnismäßig lang und hoch, etwas gedrungener als bei den eogyriniden Anthracosauriern (PANCHEN 1966, 1970). Er besitzt kräftige Zygapophysen, die wie bei den Gephyrostegiden und bei den übrigen primitiven Captorhinomorphen nur geringfügig lateralwärts gerichtet sind. Der Basalteil des Neuralbogens reicht, abgesehen vom hinteren Caudalbereich (Abb. 8d), weit ventralwärts, er umfaßt den Dorsalteil der Chorda und überdeckt den Dorsalrand des Pleurozentrums. Hier befindet sich auch der etwas nach hinten gerichtete, prominente Transversalfortsatz, der nur im Caudalbereich fehlt. Eine bei den Anthracosauriern und vielen Temnospondylen zu beobachtende Vertikalleiste auf dem Dornfortsatz, die als Ansatzstelle für ein Myocomma gedeutet wird, ist nicht vorhanden.

Das Pleurozentrum ist im Querschnitt u-förmig und sehr dünn. Wie bei *Gephyrostegus* ist es bemerkenswert lang, im Cervikal- und Rumpfbereich merklich länger als das Interzentrum. Seine perichondrale Außenseite weist nur wenige schwache Vertiefungen, die keinem festen Lageschema folgen, auf (Abb. 8b). Die bei den übrigen Gephyrostegiden (*Gephyrostegus*, *Eusauropleura*, s. CARROLL 1970a: Abb. 8C) deutlich ausgeprägte Artikulationsfazette für den Neuralbogen ist nicht zu erkennen. Möglicherweise ist sie infolge der mangelnden Verknöcherung noch knorpelig ausgebildet.

Das Interzentrum ist wie bei *Gephyrostegus* nur in seinem ventralen Abschnitt verknöchert, während sein Dorsalteil, der posterodorsal vom Neuralbogen überlagert wird, wohl zeitlebens knorpelig bleibt (Abb. 8b). Seiner perichondralen Außenschicht fehlt wie bei *Gephyrostegus* eine abgegrenzte Artikulationsfläche für das Capitulum. Vermutlich liegt diese weiter dorsalwärts im knorpeligen Anteil des Interzentrums. Auch die bei *Eusauropleura* (CARROLL 1970a: 290) und vielen primitiven Reptilien auftretenden paarigen Longitudinalleisten an der Basis des Interzentrums fehlen offensichtlich. Im Caudalbereich tragen die Interzentren lange, schlanke Hämalbögen, die sich auf der Lateralfläche der Interzentren in kurze, prägnante Leisten fortsetzen (Abb. 8d).

Bruktererpeton besitzt also den für die Gephyrostegida typischen schizomeren Wirbeltyp. Insbesondere durch Funde aus neuester Zeit wird deutlich, daß diesen verschiedenen innerhalb der reptilomorphen Amphibien auftretenden Wirbeltypen keine entscheidende taxonomische Bedeutung zukommt. Der hier beschriebene Typ stimmt z. B. grundsätzlich mit den Wirbeln der eogyriniden Anthracosaurier überein, nur ist er in weit geringerem Maße verknöchert. Bei beiden Gruppen sind die Neuralbögen ähnlich gestaltet, sind die Pleurozentren länger als die Interzentren, und zeigen die Interzentren wie die Pleurozentren die gleiche Ausdehnung und Gestalt ihrer perichondralen Knochenschicht (vgl. PANCHEN 1966: 202). Der wesentliche Unterschied liegt in der starken Entwicklung von enchondralem Knochen bei den Anthracosauriern und in dem Fehlen dieser Knochenlage bei den Gephyrostegida. Aber auch innerhalb der ansonsten recht einheitlichen Gruppe der Anthracosaurier herrschen diesbezüglich erhebliche Unterschiede. Einerseits können Interzentrum und Pleurozentrum gleichlang sein (unbenannter Embolomere von Linton, Ohio; ROMER 1963: 446), andererseits kann der Verknöcherungsgrad allgemein etwas geringer sein (*Calligenethlon*; CARROLL 1967a: 138) oder nur beim Interzentrum so gering wie bei den Gephyrostegiden sein (*Mauchchunkia*; HOTTON 1970: 14), oder es kann der enchondrale Knochen wie bei den Gephyrostegiden weitgehend fehlen, während aber der perichondrale Knochenanteil des Interzentrums höher hinaufreicht als bei den übrigen Formen (*Proterogyrinus*; ROMER 1970:

8). Auch unter den Vorfahren der frühen Amphibien, den rhipidistiiden Crossopterygiern, ist die Variabilität der Wirbelkörper enorm hoch (ANDREWS & WESTOLL 1970b: 7). Überdies ist die Ähnlichkeit der Gephyrostegidenwirbel mit den Wirbeln der Discosauriscidae recht überraschend (s. ŠPINAR 1953: Abb. 5). — Es ist, glaube ich, zur Zeit noch verfrüht, aus dem zeitlichen Auftreten der verschiedenen Wirbeltypen einzelne Entwicklungslinien ableiten zu wollen. Man muß diese unterschiedlichen Typen primär im Zusammenhang mit dem Auftreten verschiedener Funktionstypen der Wirbelsäule, korreliert mit unterschiedlichen ökologischen Anpassungsformen innerhalb der frühen Amphibien, sehen.

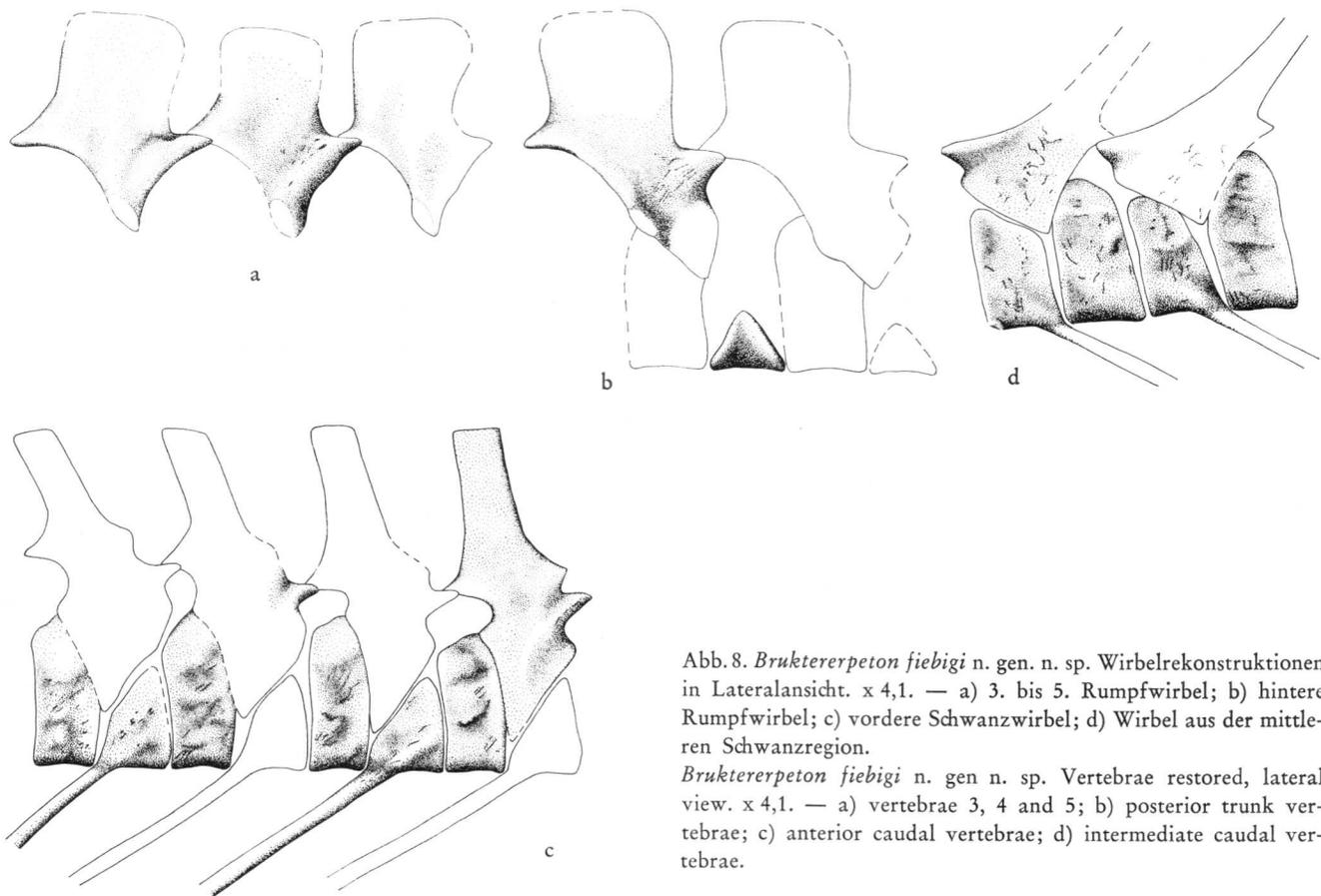


Abb. 8. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Wirbelrekonstruktionen in Lateralansicht. x 4,1. — a) 3. bis 5. Rumpfwirbel; b) hintere Rumpfwirbel; c) vordere Schwanzwirbel; d) Wirbel aus der mittleren Schwanzregion.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Vertebrae restored, lateral view. x 4,1. — a) vertebrae 3, 4 and 5; b) posterior trunk vertebrae; c) anterior caudal vertebrae; d) intermediate caudal vertebrae.

Die Differenzierung der Wirbel in den einzelnen Abschnitten der Wirbelsäule ist ebenfalls sehr aufschlußreich. Die vordersten drei der überlieferten Wirbel heben sich in der Gestalt ihrer Neuralbögen deutlich von den folgenden Wirbeln ab. Der Dornfortsatz des ersten und des dritten Wirbels ist merklich nach vorne verlängert, während der des dazwischenliegenden zweiten Wirbels kürzer und auch niedriger ist (Abb. 8a). Alle drei besitzen sie deutliche Transversalfortsätze. Ihre Zentren scheinen normal entwickelt zu sein. In Analogie zu den Verhältnissen bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 7) dürfte es sich hier um den dritten bis fünften Wirbel handeln. Der Atlas-Axis-Komplex ist also nicht überliefert. Die hier so deutliche Verkleinerung des vierten Wirbels tritt auch bei so gegensätzlichen Formen wie *Eryops* (CARROLL 1970a: 279) und *Paleothyris* (CARROLL 1969a: Abb. 12) auf. Dagegen ist bei den Seymouriamorphen der dritte anstelle des vierten Wirbels verkürzt (WHITE 1939: Taf. 3). In allen Fällen wird dadurch eine Spezialisierung der dorsalen Achsmuskulatur im Cervikalbereich dokumentiert. Bei den Gephyrostegida und besonders auffällig bei der vorliegenden Form scheint der *M. spinalis capitis* zur Hauptsache am Dornfortsatz des zweiten, dritten und fünften Wirbels anzusetzen. Zwecks einer besseren Beweglichkeit des Halses ist der Neuralbogen des vierten Wirbels etwas reduziert. Bei *Eryops* erklärt sich die Spezialisierung dieser Muskulatur aus der Größe und Schwere des Schädels und damit der starken Entwicklung der Occipitalmuskeln, gegen die die Spinalis-Muskulatur ein

gewisses Gegengewicht bildet (OLSON 1936: 282). Da bei *Brukererpeton* der Schädel relativ klein und leicht ist, zeichnet sich hier vielleicht eher eine stärkere Selbständigkeit und Beweglichkeit der Halsregion ab.

Im gesamten Rumpfbereich verändern sich die Wirbel verhältnismäßig wenig. Die Neuralbögen gewinnen von vorne nach hinten etwas an Länge und Höhe. Im Gegensatz zu den Anthracosauriern (PANCHEN 1970: 28) reichen sie im hinteren Rumpfabchnitt nicht weiter ventralwärts als vorne (Abb. 8b); auch sind ihre Transversalfortsätze hinten wie vorne etwa gleich lang.

Die Pleurozentren behalten im gesamten Rumpfbereich ihre Länge in etwa bei, sie nehmen aber nach hinten etwas an Höhe zu (Abb. 8b—d). Noch stärker als die Pleurozentren erhöhen sich die Interzentren, deren Länge außerdem zunimmt, ohne allerdings die Länge der Pleurozentren zu erreichen (Abb. 8b—d). Eine ähnliche Größenzunahme der Interzentren beobachtet man außer bei *Gephyrostegus* auch bei den Eogyridae (allerdings verliert bei ihnen der perichondrale Anteil des Interzentrum an Höhe, s. PANCHEN 1966: 206, vergleichbar der Entwicklung bei manchen Crossopterygiern, s. ANDREWS & WESTOLL 1970a: Abb. 23, oder bei *Captorhinus*, s. FOX & BOWMAN 1966: 51). Bei einigen anderen Anthracosauriern wie *Mauchchunkia* (HOTTON 1970: 14) tritt aber auch die umgekehrte Entwicklung ein: Die Interzentren verkürzen sich im hinteren Rumpfbereich zugunsten der Pleurozentren.

Die Sakralregion ist leider äußerst schlecht erhalten. Vermutlich hebt sich der Sakralwirbel wie bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 7) durch den höher aufragenden Dornfortsatz von den hinteren Rumpfwirbeln ab. Die vordersten Caudalwirbel sind nur im Umriss ihrer Neuralbögen zu erkennen (Abb. 19). Sie sind wahrscheinlich so hoch wie der vermutete Sakralwirbel; nach hinten nehmen sie an Länge ab. Die Dornfortsätze der beiden ersten Caudalwirbel sind leicht nach vorne geneigt, die des dritten und vierten stehen mehr oder weniger senkrecht, während sie sich ab dem fünften Caudalwirbel in zunehmendem Maße nach hinten neigen (Abb. 19). Parallel dazu nehmen die Neuralbögen im Verhältnis zu den Wirbelzentren an Größe ab. — Sicherlich ab dem fünften Caudalwirbel fehlen erkennbare Transversalfortsätze. Da die vordersten drei oder vier Caudalwirbel vermutlich nach hinten gerichtete Rippen besitzen (im Material nur durch fragmentäre Reste der hintersten Rippe nachweisbar, vgl. aber *Eusauroplorea*, s. CARROLL 1970a: Abb. 11), ist bei ihnen noch mit Transversalfortsätzen zu rechnen.

Die Pleurozentren sind im Schwanzbereich kürzer aber kaum niedriger als in der Rumpfreion (Abb. 8c). Sie sind etwa so lang wie die Interzentren, die von vorne nach hinten an Höhe beständig gewinnen, so daß sie im hinteren Schwanzbereich den Pleurozentren sehr ähnlich werden (Abb. 8d). Die Hämalbögen sind im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Eogyridae (PANCHEN 1972: Abb. 16) einheitlich lang und schlank.

Vermutlich existieren 24 Praesakralwirbel. Der Rumpf ist also wie auch bei *Gephyrostegus* auffallend kurz, während die Schwanzwirbelsäule sehr lang ist (allein 34 Caudalwirbel können gezählt werden, und dies ist nicht die volle Zahl der Schwanzwirbel).

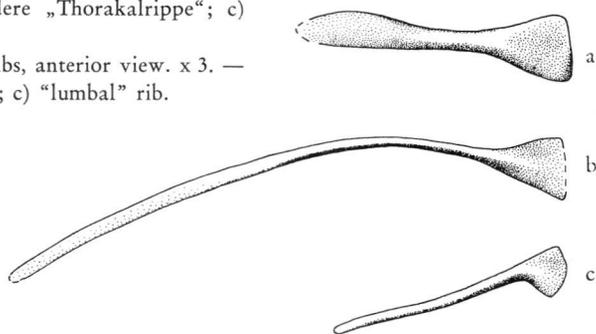
In der Entwicklung der Wirbelsäule lassen die Gephyrostegiden eine gewisse Zwischenstellung zwischen den Anthracosauriern und den frühen Reptilien erkennen. Die Anordnung der Wirbelzentren erinnert sehr an die Anthracosaurier (z. B. die verblüffende Ähnlichkeit mit *Proterogyrinus* in der Schwanzwirbelsäule, s. ROMER 1970: 9). Die Verlängerung der vorderen caudalen Dornfortsätze ist dagegen typisch für manche sehr primitive Reptilien, wie *Hylonomus* (CARROLL 1964b: 69). Die kurze Praesakralwirbelsäule unterscheidet die Gephyrostegiden aber nicht nur von den Anthracosauriern sondern auch von den primitivsten Reptilien, den Romeriiden (CARROLL & BAIRD 1972), verbindet sie aber mit manchen jüngeren Captorhinomorphen (*Captorhinus*: 23 Praesakralwirbel; FOX & BOWMAN 1966: 48), den Seymouriamorphen (24—26 Praesakralwirbel, s. WHITE 1939: Abb. 12, BYSTROW 1944: Abb. 12, ŠPINAR 1953: Taf. 39) und vielen anderen primitiven Reptilien. Für gewöhnlich wird die Zahl von 22—26 Praesakralwirbeln als charakteristisch für die meisten primitiven Reptilien erachtet (ROMER 1956: 229).

Obwohl das Interzentrum in Größe und Umriss recht reptilienhaft erscheint, funktioniert es doch in derselben Weise wie bei den Anthracosauriern; denn es ist wahrscheinlich noch als komplette knorpelige Scheibe vorhanden (PANCHEN 1966: 206). PARRINGTON (1967) und PANCHEN (1967) haben anschaulich dargelegt, daß dieser Wirbeltyp hervorragend für eine schlängelnde Bewegung der Körperachse geeignet ist, während eine Torsion um die Längsachse der Wirbelsäule stärker als beim temnospondylen Wirbeltyp verhindert wird. Die Anthracosaurier besitzen deshalb auch eine auffallend lange Praesakralwirbelsäule, und viele andere Merkmale

deuten auf eine ausgesprochen aquatische Lebensweise hin (PANCHEN 1970: 31). Im Gegensatz dazu scheinen die Gephyrostegidae \pm terrestrisch adaptiert zu sein. Folglich ist ihr Rumpf wie bei den meisten Reptilien verkürzt. Die Wirbelsäule sollte bei ihnen eine ausgesprochen stabilisierende Wirkung ausüben und weniger flexibel sein. Sie erhält ihren Halt jedoch weniger durch eine kompakte Wirbelstruktur als durch eine kräftige Interspinalis-Muskulatur, wie aus der Höhe der Dornfortsätze zu ersehen ist. CARROLL versucht am Beispiel des *Gephyrostegus* die Beibehaltung dieser wenig stabilisierenden Wirbelstruktur damit zu erklären, daß *Gephyrostegus* sich auf Grund seines großen, schweren Schädels auf dem Lande in ähnlicher Weise fortbewegt wie die Temnospondylen, was eine gewisse Torsion der Wirbelsäule notwendig macht (CARROLL 1969b: 422). Nun haben aber PARRINGTON und PANCHEN nachgewiesen, daß gerade beim embolomeren Wirbeltyp, der funktionell mehr oder weniger auch bei den Gephyrostegiden verwirklicht ist, eine Torsion der Wirbelsäule nur sehr beschränkt möglich ist. Darüberhinaus zeigt *Bruktererpeton*, daß wegen seines relativ kurzen, leichten Schädels eine temnospondylenhafte Lokomotion gar nicht erforderlich ist. Vielleicht ist dieser Bauplan einfach als ein von den Vorfahren übernommenes Primitivmerkmal zu werten. Auf jeden Fall sind die Gephyrostegiden gegenüber anderen terrestrisch adaptierten Formen, wie den Seymouriamorphen, primitiven Reptilien und manchen spezialisierten Temnospondylen (z. B. *Doleserpeton*) in der Fortbewegung auf dem Lande benachteiligt.

Abb. 9. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Rippen in Vorderansicht. x 3. — a) „Cervikalrippe“; b) vordere „Thorakalrippe“; c) hintere „Lumbalrippe“.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Trunk ribs, anterior view. x 3. — a) "pectoral" rib; b) anterior "thoracic" rib; c) "lumbal" rib.



Wie bei allen Gephyrostegida sind die Rippen nicht eindeutig doppelköpfig, sondern ihre Proximalenden sind lediglich verbreitert und in der Mitte etwas eingetieft (Abb. 9). Sie erinnern darin an die Anthracosaurier (PANCHEN 1966: Abb. 5) und verschiedene primitive Reptilien (etwa: *Soledonsaurus*, BROILI 1924: Taf. 1; Captorhinomorpha, CARROLL & BAIRD 1972). Sehr modern mutet die ausgeprägte Differenzierung in eine „Cervikal-“ und in eine „Thorakalregion“ an, wie man sie vergleichsweise bei den Limnoscelidae (ROMER 1946: 177) und Captorhinidae (FOX & BOWMAN 1966: 50) antrifft. Die vordersten fünf Rippen sind gerade, auffallend kurz und dick, sowie an den Enden etwas keulenförmig verbreitert (Abb. 9a). Sie dienen insbesondere zum Ansatz verschiedener Schultergürtelmuskeln (*M. levator scapulae* u. *M. serratus anterior*, s. ROMER 1922: 525) und zur Unterstützung des Scapularblattes. Ihnen folgen typische „Thorakalrippen“, die fast doppelt so lang, schlank und schwach gebogen sind (Abb. 9b). Ihr Schaft ist im Proximalabschnitt auffallend dorsoventral abgeflacht, im Distalabschnitt dagegen mehr oder weniger rund. Diese proximale Abflachung tritt meines Wissens bei *Gephyrostegus* und *Eusauropleura* nicht auf. Die „Thorakalrippen“ nehmen nach hinten an Länge ab und gehen allmählich in „Lumbalrippen“, die kaum noch gebogen und an ihren distalen Enden zugespitzt sind (Abb. 9c), über. Die Sakralrippe ist leider nicht überliefert. Sie dürfte noch von drei bis vier kräftigen Caudalrippen, von denen nur die hinterste andeutungsweise bekannt ist, gefolgt werden.

Der Schultergürtel ist bei der Einbettung in seine Einzelteile zerfallen, und diese sind stellenweise vom Achsialskelett oder von Extremitätenknochen überdeckt, so daß eine eindeutige Gesamtrekonstruktion sehr schwierig ist.

Nur der vordere Abschnitt der Interclavicula, der mit dem entsprechenden Teil bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Taf. 1; 1972: Abb. 3c) weitgehend übereinstimmt, ist sichtbar. Den fehlenden hinteren Abschnitt können wir uns wohl ähnlich wie bei *Gephyrostegus* vorstellen. Die Ventralseite des Knochens ist zentral mit sehr feinen Foramina bedeckt, denen sich randlich lange, radial angeordnete Furchen anschließen (Abb. 10a).

Besonders prägnant sind die nach vorne gerichteten Furchen, die durch schmale Leisten voneinander getrennt werden. Entsprechend ist auch der Vorderrand des Knochens ein wenig eingekerbt. Der von der Clavicula überdeckte Anterolateralteil enthält dagegen nur wenige flache Radialfurchen und vereinzelte unregelmäßige Vertiefungen. Im Gegensatz zu *Gephyrostegus* ist dieser Bezirk nicht posteromedialwärts gegen den Zentralteil abgesetzt.

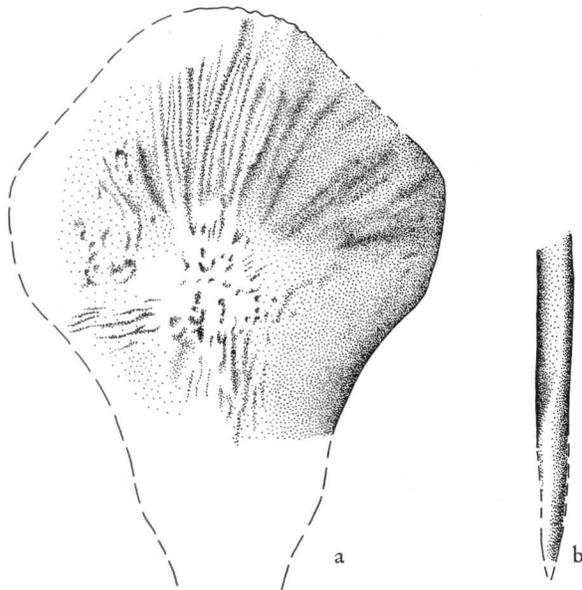


Abb. 10. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. a) Interclavicula in Ventralansicht. x 3; b) Cleithrum in Medialansicht. x 3.
Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. a) Interclavicle, ventral view. x 3; b) cleithrum, medial view. x 3.

Die Interclavicula erinnert in ihrem Umriss und ihrer Skulpturierung sowohl an die Anthracosaurier als auch an sehr primitive Reptilien. Sie ist einerseits nicht so stark skulpturiert wie bei den Anthracosauriern (ROMER 1957: 109; PANCHEN 1972: Abb. 13), andererseits ist sie auch nicht völlig glatt wie bei den Reptilien (ROMER 1956: 301). Sie ist in ihrem Vorderteil schmaler als bei den Anthracosauriern (s. besonders *Mauchchunkia*, HOTTON 1970: Abb. 9) und bei den Seymouriamorphen (WHITE 1939: Abb. 21; BYSTROW 1944: Abb. 15; ŠPINAR 1953: Abb. 15, 36), aber breiter als bei den Captorhinomorphen (FOX & BOWMAN 1966: Abb. 27) und Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: Abb. 21). Morphologisch läßt sie sich am ehesten unter den Anthracosauriern an *Calligenethlon* (CARROLL 1967a: 139, Abb. 21B, 23A) und unter den Reptilien an den sehr primitiven *Hylonomus* (CARROLL 1964b: 71, Abb. 1) anschließen.

Die Clavicula ist leider nicht klar umrissen. Man erkennt lediglich, daß sie eine große, auffallend runde Basalplatte besitzt, aus der randlich ein ungewöhnlich schmaler und kurzer Praescapularfortsatz aufragt. Insbesondere die Gestalt der Basalplatte weicht beträchtlich von *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: Abb. 3D) ab. Sie erinnert eher an einzelne Anthracosaurier (*Mauchchunkia*, HOTTON 1970: Abb. 9 u. 10) und Seymouriamorphen (WHITE 1939: Abb. 19 u. 20), bei denen allerdings der Praescapularfortsatz noch sehr kräftig entwickelt ist. Insgesamt erscheint also die Interclavicula in ihrem Basalteil sehr labyrinthodontenhaft, in ihrem Dorsalfortsatz dagegen eher reptilienhaft. Bei *Gephyrostegus* ist sie grundsätzlich den Reptilien, insbesondere den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: Abb. 19 u. 20), ähnlicher.

Auch das Cleithrum ist nicht vollständig erhalten; denn sein oberstes Drittel fehlt. Soweit bekannt, stellt es einen schmalen, geraden Stab dar, der, abgesehen von der ventralen Spitze, an seinem Vorderrand verdickt ist und am Hinterrand blattartig ausläuft (Abb. 10b). Die hintere Ausdünnung des Knochens ist auf die partielle Überlappung mit der Scapula zurückzuführen. In sehr ähnlicher Form tritt dieses Element auch bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: Abb. 3F) sowie bei den meisten Seymouriamorphen (WHITE 1939: Abb. 22, ŠPINAR 1953: Taf. 33) und einzelnen primitiven Reptilien (ROMER & PRICE 1940: Abb. 18) auf. Bei den Anthracosauriern weist es dagegen mit Ausnahme von *Calligenethlon* (CARROLL 1967a: Abb. 19) die für die Labyrinthodontier typische löffelförmige Gestalt (PANCHEN 1970: 32; NILSSON 1939: 16) auf.

Weitaus am besten überliefert ist das Scapulocoracoid, das allerdings nur in seinem Scapularanteil verknöchert ist (Abb. 11). Das gesamte Coracoid und der Glenoidkomplex sind knorpelig. Eine weitere knorpe-

lige Region, die sogenannte Suprascapula, befindet sich dorsal der verknöcherten Scapula, wie an der Ausbildung von enchondralem Knochen („unfinished bone“) am Dorsalrand der Scapula zu erkennen ist.

Die Scapula ist von annähernd halbmondförmiger Gestalt. Ihr Vorderrand ist sehr dünn, ihr Hinterrand dagegen verdickt. Auf ihrer Lateralfläche tritt besonders deutlich der Supraglenoid-Pfeiler hervor (Abb. 11a). Dieser ist am Ventralrand des Knochens, wo er in die knorpelige Dorsalbegrenzung der Fossa glenoidalis übergeht, am stärksten entwickelt. Von hier aus verläuft er als breite Erhebung, die an ihrem Hinterrand von einem tiefen, dreieckigen Feld begleitet wird, in dorsaler Richtung, um dann mit dem Hinterrand der Scapula zu verschmelzen.

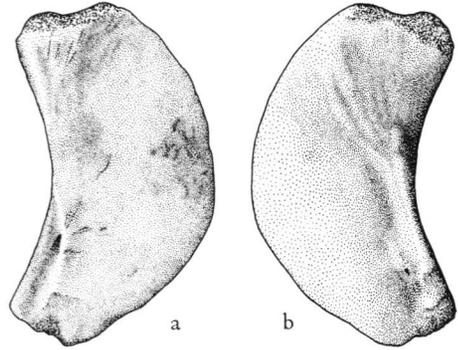


Abb. 11. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Scapularanteil des Scapulocoracoid. x 3. — a) Lateralansicht; b) Medialansicht.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Scapular part of the scapulocoracoid. x 3. — a) lateral view; b) medial view.

Das oben genannte dreieckige Feld dient als Ansatzfläche für den *M. subcoracoscapularis* (vgl. MINER 1925: 242; ROMER 1956: Abb. 8); es enthält zudem an der Hinterfläche des Supraglenoidpfeilers ein auffallend kleines Supraglenoid-Foramen (Abb. 11a). Dieses scheint in dorsomedialer Richtung und nicht wie bei den Anthracosauriern und manchen primitiven Reptilien in posteromedialer bis ventromedialer Richtung (ROMER 1957: Abb. 1) in den Knochen einzutreten. Bedenkt man, daß auf der Medialseite der Scapula kein entsprechendes Foramen zu erkennen ist (Abb. 11b), so bleibt zweifelhaft, ob es sich hier um das eigentliche Supraglenoid-Foramen, nämlich die Durchtrittsstelle für Blutgefäße und Nerven des Brachialplexus (ROMER 1956: 307), handelt. Es muß wohl eher als Foramen eines kleinen Nährgefäßes gedeutet werden.

Die Lateralfläche der Scapula ist bis auf zwei Stellen glatt (Abb. 11a). Lediglich in Nähe des Dorsalrandes befindet sich ein vom Hinterrand ausgehendes und in dorsaler Richtung sich verbreiterndes Skulpturfeld, das durch zahlreiche lange Furchen und Leisten gekennzeichnet ist. Vermutlich handelt es sich um die Insertionsfläche des *M. serratus superficialis*, der hier im Gegensatz zu den meisten Reptilien (MINER 1925: 201, Abb. 29) in stärkerem Maße vom Hinterrand auf die Lateralfläche der Scapula übergreift. In einer ähnlichen Insertionsposition wird dieser Muskel auch von FOX & BOWMAN (1966: 30) bei *Captorhinus* beschrieben. — Ein weiteres, sehr prägnantes, mit unregelmäßigen Höckern versehenes Skulpturfeld befindet sich am Vorderrand der Scapula. In ähnlicher Ausbildung wird es von CARROLL auch bei *Gephyrostegus* und *Eusauropleuria* abgebildet (1970a: Taf. 1, Abb. 13), aber im Text nicht weiter erwähnt. Da diese Fläche eindeutig an den Vorderrand der Scapula gebunden ist, dürfte sie kaum den Ursprung des mehr zentral gelegenen *M. scapulohumeralis posterior* (vgl. MINER 1925: 236, Abb. 54; ROMER 1956: Abb. 8) markieren. Ich möchte vielmehr vermuten, daß sich hier eine spezielle Muskelansatzstelle, die dem Acromion der Reptilien funktionell vergleichbar ist, beginnt herauszugestalten. Zum einen könnten hier Ligamente ansetzen, die zur besseren Verbindung der Scapula mit dem sehr schmalen Cleithrum und dem gleichfalls schmalen Dorsalteil der Clavicula dienen. Zum anderen könnte hier ein Teil des *M. trapezius* u. *sternocleidomastoideus* (vgl. MINER 1925: 190) und womöglich auch des *M. levator scapulae inferior* (vgl. MINER 1925: 197) inserieren. Eine Verlagerung und Konzentrierung einzelner Muskelpartien auf diese Fläche wäre zu erklären durch die schmale Gestalt des Cleithrum und der dorsalen Clavicula, die kräftigen Muskeln nur noch verhältnismäßig wenig Ansatzfläche bieten. Ein ähnlich spezialisiertes Feld in ähnlicher Lage (nur nicht auf der Lateral- sondern auf der Medialfläche) tritt auch bei den Pelycosauriern auf (ROMER & PRICE 1940: 125). — Die Herausgestaltung dieses Insertionsfeldes wäre also nicht als homolog dem Acromion der Reptilien, sondern als eine funktionell in etwa vergleichbare Bildung der Gephyrostegiden zu deuten.

Das bestimmende Element der Medialseite ist wiederum der Supraglenoidpfeiler, der hier noch stärker hervortritt als auf der Lateralseite (Abb. 11b). In seinem ventralen Abschnitt bildet er den Hinterrand der Scapula; weiter dorsal löst er sich aber vom Hinterrand, nimmt an Höhe ab und spaltet sich in mehrere niedrige Wülste auf. Diese Aufspaltung ist recht spezifisch für die vorliegende Art, sie fehlt den übrigen Gephyrostegida. Eine ähnliche Form, allerdings ohne die dorsale Aufspaltung, hat der Supraglenoidpfeiler bei den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: Taf. 27). Im Gegensatz zu *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: Abb. 3B) und *Eusauropleura* (CARROLL 1970a: 291, Abb. 13) liegt am Hinterrand des Pfeilers keine besonders abgegrenzte und eingetiefte Fossa subscapularis. Lediglich eine schwache Eintiefung, die durch eine Vertiefung am Vorderrand des Supraglenoidpfeilers annähernd zweigeteilt ist, zeichnet sich ab (Abb. 11b). Das in diesem Bereich sich öffnende Supraglenoid-Foramen fehlt; stattdessen liegen auf dem Pfeiler in Nähe der Verdickung zwei sehr kleine Foramina für Nährgefäße (Abb. 11b). Ein ähnliches Nährforamen tritt in dergleichen Position gelegentlich bei *Seymouria* (WHITE 1939: 364, Abb. 17) auf.

An Muskelansatzflächen sind lediglich in Nähe des Dorsalrandes, dorsal des aufspaltenden Supraglenoidpfeilers, feine, vertikal verlaufende Furchen zu erkennen, die wahrscheinlich die Insertion tiefer Teile des *M. serratus superficialis* (vgl. MINER 1925: 201, Abb. 29) kennzeichnen.

Brukererpeton unterscheidet sich also in seinem Schultergürtel recht deutlich von den übrigen Gephyrostegiden. Zum einen ist der Verknöcherungsgrad geringer als bei *Gephyrostegus* oder *Eusauropleura*, was wahrscheinlich auf den noch nicht voll erwachsenen Zustand des vorliegenden Exemplars zurückzuführen ist. (Dafür spricht, daß bei dem als juvenil gedeuteten *Gephyrostegus*-Exemplar DMSW-B.65, s. CARROLL 1970a: Abb. 3, das Scapulocoracoid die gleiche geringe Ausdehnung zu besitzen scheint wie bei *Brukererpeton*). Zum anderen hebt sich *Brukererpeton* von den oben genannten Gattungen auch in einigen, einwandfrei wachstumsunabhängigen Merkmalen, wie der eigenartigen Form der Clavicula, der Ausbildung des Supraglenoidpfeilers auf der Medialseite des Scapulocoracoid und der reduzierten Fossa subscapularis, ab.

Von besonderem Interesse ist die Ausbildung des Supraglenoid-Foramen bei den Gephyrostegiden. Bei *Gephyrostegus* scheint dieses Foramen auf der Lateralseite der Scapula reduziert zu sein und in der gleichen Position wie bei *Brukererpeton* aufzutreten, auf der Medialseite scheint es bei beiden Formen zu fehlen. Auch bei dem von CARROLL (1970a: 291, Abb. 13) der Gattung *Eusauropleura* zugeschriebenen Scapulocoracoid ist dieses Foramen auf der Lateralseite auffallend klein; im Gegensatz zu den beiden anderen Gattungen liegt es aber nicht in dem dreieckigen Supraglenoid-Feld sondern davor auf dem Supraglenoidpfeiler. Möglicherweise gehört dieses Scapulocoracoid gar nicht zu *Eusauropleura* sondern zu einem primitiven Reptil, etwa einem Romeriiden (vgl. *Paleothyris*, CARROLL 1969a: 159, Abb. 7D 1+2). — Die auffallende Reduktion des Supraglenoidforamen bei allen Gephyrostegiden erinnert sehr an die Reptilien. Während die Anthracosaurier, Seymouriamorphen und auch die Limnosceliden (ROMER 1946: 179; CARROLL 1967b: 1260, Abb. 3) ein sehr großes Foramen besitzen, ist dieses bei den meisten primitiven Reptilien bereits reduziert — sowohl unter den Captorhinomorphen als auch unter den Pelycosauriern kann es sogar völlig fehlen (ROMER & PRICE 1940: 120) und unter den postpermischen Reptilien verschwindet es sehr bald (ROMER 1956: 309).

Insgesamt erscheint also der Schultergürtel von *Brukererpeton* in seinem ventralen Abschnitt noch sehr konservativ und labyrinthodontenhaft, in seinem dorsalen Abschnitt hingegen bereits teilweise reptilienhaft.

Die Vorderextremität ist bis auf die Phalangen verhältnismäßig gut erhalten. Leider sind aber grundsätzlich die Gelenkenden unverknöchert, so daß die vollständige Gestalt der einzelnen Elemente nur in Annäherung wiedergegeben werden kann.

Der Humerus ist bis zu einem gewissen Grade zusammengedrückt und leicht deformiert. Trotzdem läßt er relativ viele Details erkennen. Am besten erhalten ist er auf der rechten Seite, wo er mit dem abgeflachten Distalende in der Schichtfläche liegt (Abb. 12a+b). In dieser Ansicht erinnert er sehr an *Gephyrostegus* und *Archeria*. Gegenüber letzterem ist er jedoch etwas schlanker und gegenüber ersterem in der Gestalt des Entepicondylus etwas plumper. Die Drehung der proximalen Gelenkfläche gegenüber der distalen ist wegen der ungünstigen Erhaltung kaum zu messen. Sie kann auf ca. 30°—45° geschätzt werden. Wahrscheinlich ist sie also stärker als bei *Archeria* (nach ROMER 1957: 120, ca. 20°—25°) und innerhalb der Anthracosaurier am ehesten mit *Mauchchunkia* (nach HOTTON 1970: 23, ca. 45°) zu vergleichen.

Der für primitive Tetrapoden typische tetrahedrale Aufbau des Humerus ist zwar im Grunde verwirklicht, aber schwer zu erkennen, weil, ähnlich wie bei *Archeria*, zwei hohe Leisten Proximal- und Distalende

miteinander verbinden. Dadurch erhält der Gesamtknochen ein ziemlich massives Aussehen. Da er sich aber im wesentlichen nur aus verschiedenen, relativ dünnen Knochenleisten aufbaut, ist er eigentlich verhältnismäßig leicht und stabil. Die Ausbildung einer verengten Schaftregion ist nur in Vorder- bzw. Hinteransicht zu erkennen (so bei dem schlecht erhaltenen linken Humerus, Abb. 12c).

Das Proximalende des Humerus ist leider nicht vollständig überliefert. Soweit sichtbar, scheint es wesentlich schmaler als bei *Mauchchunkia* (HOTTON 1970: Abb. 12) und etwas schmaler als bei *Archeria* (ROMER 1957: Abb. 4) und *Proterogyrinus* (ROMER 1970: Abb. 10) zu sein. An seiner posteroproximalen Kante liegt eine deutliche Erhebung, an der vermutlich der *M. subscapularis* inseriert (Abb. 12b). Auf der Dorsalseite des Proximalendes befindet sich vor dieser Erhebung ein weiterer unregelmäßiger Hügel, der als Insertionspunkt des *M. latissimus dorsi* gedeutet werden kann (vgl. *Archeria*, ROMER 1957: 118, Abb. 4). Von dem erwähnten Subscapularknopf aus zieht ein ungewöhnlich hoher und breiter Kiel distalwärts und geht dort in den Ectepicondylus über (Abb. 12b). Dieser Kiel ist wesentlich stärker als bei den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: Abb. 29) oder sogar den Anthracosauriern (ROMER 1957: Abb. 4) entwickelt. Er ist in seinem proximalen Abschnitt besonders hoch und nimmt im Schaftbereich etwas an Höhe ab, wie am linken Humerus zu sehen ist (Abb. 12c).

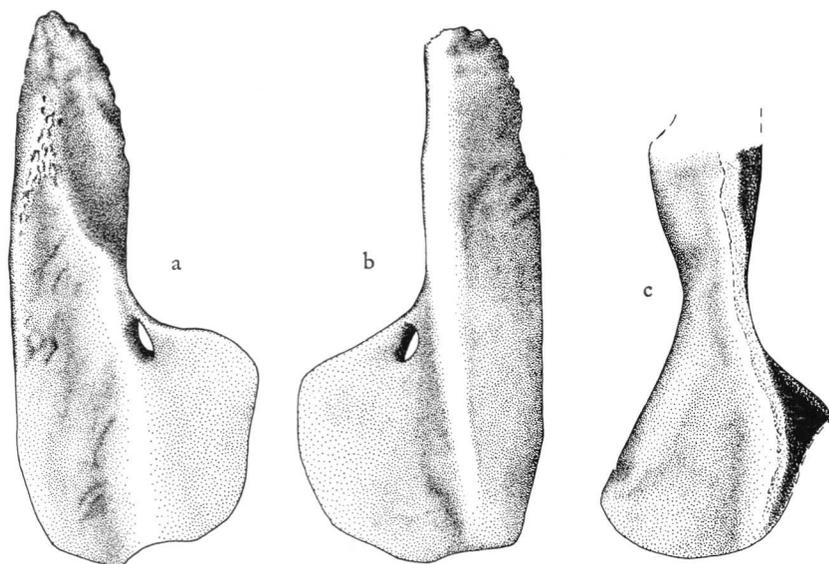


Abb. 12. *Brukererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Humerus. x 3. — a) rechts, rekonstruiert von ventral; b) rechts, rekonstruiert von dorsal; c) links, etwas deformiert, von vorne.
Brukererpeton fiebigi n. gen. n. sp. a) right humerus restored, ventral view; b) right humerus restored, dorsal view; c) left humerus, as preserved, anterior view. x 3.

Auf der Dorsalseite befinden sich vor dem Ansatzpunkt des *M. latissimus dorsi* einige weitere, sehr unregelmäßige Erhebungen und Vertiefungen, die möglicherweise das Ansatzfeld der *Mm. scapulohumeralis anterior* und *triceps lateralis* markieren (vgl. MINER 1925: Abb. 19A'' und B''), ohne daß allerdings wie bei den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: Abb. 29) eine transversale Trennlinie zwischen den beiden Muskelursprungsgebieten angedeutet ist (Abb. 12b). Der Vorderrand des Proximalendes ist ziemlich scharf. Er besteht im wesentlichen aus einem prominenten Lateralkiel, der sich bis zum Distalende verfolgen läßt. Ein Supinator-Prozeß oder Foramen entepicondyloideum fehlt. Auf der Ventralseite liegt in Nähe des Lateralkiels die anteroventralwärts gerichtete *Crista deltopectoralis*. Beim rechten Humerus erscheint diese Leiste wenig prominent (Abb. 12a), bei dem zwar schlechter erhaltenen, aber in anderer Lage eingebetteten linken Humerus ist sie jedoch deutlich abgesetzt und hoch (Abb. 12c), obwohl sie nicht dieselbe Stärke wie bei den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 138) oder gar den Captorhinomorphen (FOX & BOWMAN 1966: 36) erreicht. Dagegen soll sie bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: 280) nur sehr unscheinbar sein. Möglicherweise ist sie dort aber nicht schwächer entwickelt als bei *Brukererpeton* und nur auf Grund der Einbettungslage schwer zu erkennen. Beim vorliegenden Exemplar trägt sie als Insertionspunkt des *M. pectoralis* ein großes, langgestrecktes Feld mit rauher, enchondraler Knochenoberfläche. Außerdem spaltet sich von diesem Feld ein ähnlich ausgebildetes Areal, auf einer schmalen Leiste liegend, anterodistalwärts ab und läuft am Vorderrand des oben beschriebenen Lateralkieles aus (Abb. 12a). Vermutlich liegt hier der Ursprung des *M. humeroradialis*. Die Ursprungsstelle dieses Muskels nimmt bei den Anthracosauriern, im einzelnen von *Archeria* bekannt (ROMER 1957: 121), eine

ähnliche Position ein, liegt dort aber an der Vorderwand des Deltopectoralfortsatzes und nicht auf einer speziellen Leiste, wahrscheinlich weil bei ihnen der Lateralkiel weniger weit proximalwärts reicht und an der Crista deltopectoralis ausklingt, während er bei *Brukererpeton* an dieser Crista vorbeizieht mehr oder weniger bis zum Vorderrand der proximalen Gelenkfläche. Wir stellen also fest, daß bei *Brukererpeton* der für die Anthracosaurier und Gephyrostegiden so typische Lateralkiel besonders extrem entwickelt ist.

Das Distalende des Humerus baut sich aus dem sehr großen, \pm quadratischen Entepicondylus und dem bis zu einem gewissen Maß reduzierten Ectepicondylus auf. Der Ectepicondylus geht aus der oben erwähnten, vom Hinterrand des Proximalendes kommenden Leiste hervor. Auffälligerweise ist er nur in seinem mittleren Abschnitt prominent, während er distalwärts sehr stark abflacht und am Distalende ausläuft, anstatt hier über die Gelenkfläche hinauszuragen (sichtbar sowohl am linken wie am rechten Oberarm, Abb. 12b+c). Die Möglichkeit ist nicht auszuschließen, daß, wie bei juvenilen Exemplaren von *Archeria* (ROMER 1957: 118), dieser distale Abschnitt knorpelig entwickelt ist, was mit dem mehr oder weniger juvenilen Charakter des vorliegenden Exemplares gut zu vereinbaren wäre. Jedoch zeigt der Ectepicondylus in diesem Bereich keine rauhe, enchondrale, sondern eine glatte, perichondrale Knochenoberfläche (Abb. 12b), was gegen eine knorpelige Fortsetzung spricht. Es ist also damit zu rechnen, daß der Ectepicondylus gerade in seinem funktionell so wichtigen, distalen Abschnitt reduziert ist. Dieses Ergebnis wird noch dadurch kompliziert, daß bei dem nahe verwandten *Gephyrostegus* ein eindeutiger, prominenter Ectepicondylus vorliegt (CARROLL 1970a: 280, Abb. 2).

Der Entepicondylus stellt eine dünne Knochenplatte dar, die in ihrer Form sehr an *Archeria* und andere Anthracosaurier (ROMER 1957: Abb. 4) erinnert (Abb. 12a+b), aber merklich kleiner, jedoch größer als bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 2) ist. In ähnlicher Form ist er auch bei einigen primitiven Pelycosauriern (*Protoclepsydrops*, CARROLL 1964b: Abb. 14) zu beobachten. Bei *Brukererpeton*, wie anscheinend auch bei *Gephyrostegus* (und im Gegensatz zu den Anthracosauriern und Pelycosauriern), fehlt am Hinterrand dieses Knochens ein deutlicher Wulst zum besseren Ansatz der Flexor-Muskulatur. Auch fehlt die für die Anthracosaurier typische Verstärkung der Dorsalfläche über der Ulnar-Artikulation (ROMER 1957: 121, Abb. 4). — Ähnlich wie die Dorsalfläche ist auch die Ventralfläche des Entepicondylus weitgehend glatt. Lediglich eine von der Crista deltopectoralis kommende Leiste gabelt sich am Vorderrand des Entepicondylus auf, um einerseits mit einem schwachen Ast den Proximalrand des Entepicondylus zu bilden und um andererseits als sehr breiter, aber auch sehr flacher Wulst distalwärts bis zur Ulnar-Artikulation zu verlaufen (Abb. 12a). Letzterer Wulst ist fast einzigartig unter den Batrachosauriern. Bei manchen Pelycosauriern tritt in derselben Position anstelle eines Wulstes eine flache Rinne auf (ROMER & PRICE 1940: 143).

Das große Entepicondylar-Foramen liegt auf der Ventralseite im Gabelungspunkt der obigen Leiste (Abb. 12a) und auf der Dorsalseite in entsprechender Lage hinter der Ectepicondylarleiste (Abb. 12b), ohne hier eine proximalwärts gerichtete Furche zu entsenden. Die gleiche Anordnung finden wir bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: 280). Bei *Eusauroplorea* wie auch bei *Archeria* (CARROLL 1970a, 291, Abb. 12; ROMER 1957: 120) wird das Foramen zudem von einer Furche begleitet.

Der Humerus ist also insbesondere durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

- a) Schmalen Proximalkopf, ähnlich manchen Captorhinomorphen (FOX & BOWMAN 1966: 35, Abb. 28), aber ohne einen besonders stark betonten Deltopectoral-Vorsprung. Da weder die proximale Artikulationsfläche noch die Glenoidpfanne des Schultergürtels bekannt ist, ist die Bedeutung dieses Merkmales noch ungewiß.
- b) Sehr breiter, prominenter Entepicondylus, in der Gestalt ähnlich wie bei den Anthracosauriern oder einzelnen primitiven Pelycosauriern (*Protoclepsydrops*).
- c) Teilweise reduzierter Ectepicondylus. Hier zeigt sich möglicherweise eine Parallelentwicklung zu den Captorhinomorpha (vgl. *Paleothyris*, CARROLL 1969a: 160, und *Captorhinus*, FOX & BOWMAN 1966: 35) oder auch manchen Microsauriern (*Pantylus*, CARROLL 1968: 1180, Abb. 5).
- d) Im Gegensatz zu den Captorhinomorphen und Pelycosauriern, wie auch den meisten Temnospondylen, existiert kein massiver Schaft, der die verbreiterten Enden miteinander verbindet. Vielmehr wird die Verbindung im starken Maße durch die Kombination von zwei hohen, aber schmalen Leisten, vermehrt durch einen schwächeren Wulst (von der Crista deltopectoralis zum Vorderrand des Entepicondylus) hergestellt. Dadurch erhält der Humerus genügend Stabilität, ohne sehr schwer zu wirken. Dieses Prinzip ist bei *Brukererpeton* am stärksten verwirklicht; in ähnlicher Form tritt es weiterhin bei den Anthracosauriern und andeutungsweise,

wahrscheinlich infolge einer Parallelentwicklung, auch bei einigen Rhachitomen (*Parioxys*, CARROLL 1964a, *Trimerorhachis*, ROMER 1957: 120, *Dvinosaurus*, BYSTROW 1938) auf.

Die Ausbildung dieses besonderen Humerus-Typs bei den Anthracosauriern wird von ROMER (1957) und PANCHEN (1970) auf eine eindeutige Anpassung an ein Wasserleben zurückgeführt. Dem widerspricht aber das Auftreten desselben Typs bei mehr oder weniger terrestrisch adaptierten Formen wie *Mauchchunkia* (HOTTON 1970: 28) und den Gephyrostegiden, so daß CARROLL (1970a: 230) zu dem Ergebnis kommt, daß hier ein Primitivmerkmal vorliegt, von dem HOTTON (1970: 28) sogar glaubt, daß es möglicherweise von den fischartigen Vorfahren übernommen wurde.

Etwas abweichend davon glaube ich, daß es sich um eine frühe Spezialisierung, die unter den primitiven Vorfahren der Anthracosaurier und Gephyrostegiden erworben wurde, handelt. Mit verhältnismäßig geringen Variationen (z. B. Grad der Drehung der Gelenkenden) war dieser Humerus-Typ sowohl für aquatische wie auch terrestrische Tiere brauchbar. Aus ihm konnte sich möglicherweise, wie HOTTON (1970: 28) glaubt, der für die Pelycosaurier und andere primitive Reptilien kennzeichnende Typ entwickeln.

Demgegenüber scheinen die meisten Temnospondylen von einem massigen, gedrungenen Humerus-Typ auszugehen, wie er am ehesten bei *Dendrerpeton* (CARROLL 1967a: Abb. 15), *Pholidogaster* (ROMER 1964: Abb. 2), *Erpetosaurus* (STEEN 1930: Abb. 3) oder *Greererpeton* (ROMER 1969: Abb. 5) verwirklicht ist. Dieser könnte dem Rhipidistier-Bauplan (ANDREWS & WESTOLL 1970a: 245—246) etwas näher stehen als der Anthracosaurier-Typ. Aus ihm entstand dann unter Betonung regionaler Muskelprocessi der charakteristische Rhachitomen-Humerus, wie bei den Eryopidae und verwandten Formen vorherrscht (GREGORY 1940: 15; NILSSON 1939: 30), wie er aber auch parallel bei den Diadectidae (ROMER 1956, Abb. 164) oder Limnoscelidae (ROMER 1956: Abb. 165A) vorkommt. Andererseits kann sich im Verlaufe des Perm auch unter einigen spezialisierten Temnospondylen (*Parioxys*, *Trimerorhachis*, *Dvinosaurus*) ein Humerus entwickeln, der in der Herausbildung eines Lateralkieles dem der Anthracosaurier ähnlich wird.

Radius und Ulna sind beide in der Schaftregion auffallend schlank und an den Enden verbreitert, wobei die proximale und distale Verbreiterung möglicherweise durch Deformation im Zusammenhang mit Setzungsvorgängen im Sediment etwas überbetont ist. Der Radius ist sehr schmal (Abb. 13a+b) und erscheint dadurch länger als bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 2) und den Anthracosauriern (ROMER 1957: Abb. 4E—G); gestaltlich ähnelt er somit den Captorhinomorphen (FOX & BOWMAN 1966: Abb. 30; CARROLL 1969a: Abb. 1+8). Ein Längenvergleich mit dem Humerus ergibt jedoch, daß er bei *Bruktererpeton* (0,59) zwar länger ist als bei *Archeria* (0,51) und *Eusauroplorea* (0,52), daß er mit *Gephyrostegus* (0,58) aber in der Länge mehr oder weniger übereinstimmt, und daß er gegenüber den frühen Captorhinomorphen deutlich kürzer ist (*Paleothyris*: 0,64 = CARROLL 1969a: Abb. 2; *Cephalerpeton*: 0,7 = GREGORY 1948: Abb. 1).

Er ist proximal schmaler als distal. Seine proximale Extensorfläche ist \pm konvex, seine Flexorfläche dagegen konkav. Das distale Ende ist mit seiner Extensorseite nicht bekannt und ist auf der Flexorseite eben bis schwach konkav (Abb. 13a+b). Die distale Artikulationsfläche könnte einen \pm dreieckigen Umriss besitzen. Eine derart gestaltete Artikulationsfläche haben *Archeria* (ROMER 1957: 123) und *Mauchchunkia* (HOTTON 1970: 24), allerdings mit dem Unterschied, daß bei ihnen der hohe Wulst nicht auf der Extensor- sondern der Flexorseite liegt.

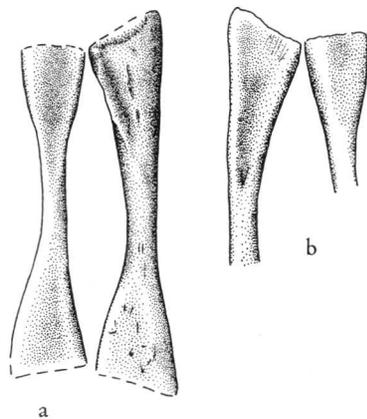


Abb. 13. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Radius und Ulna. x 3. — a) rechts, Flexorseite; b) rechts, Extensorseite.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. a) Right radius and ulna, flexor view; b) right radius and ulna, extensor view. x 3.

Der Medialrand des Radius erscheint stärker konkav als der Lateralrand; beide sind abgerundet und glatt (Abb. 13a+b). Es fehlen also laterale und mediale Longitudinalleisten, wie sie bei den Anthracosauriern (ROMER 1957: 123; HOTTON 1970: 24) und Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 144—146) zur Markierung der Flexor- und Extensormuskulatur entwickelt sind. Hierin stimmt *Brukererpeton* einerseits mit *Gephyrostegus* und *Eusauropleura* (CARROLL 1972) und andererseits auch mit den Captorhinomorphen (FOX & BOWMAN 1966) überein.

Die Ulna ist ebenfalls sehr schmal und merklich länger als der Radius, obwohl ihr proximalster Abschnitt, das Olecranon, unverknöchert ist (Abb. 13). Von den Anthracosauriern (ROMER 1957: 124) und Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 146) wissen wir, daß das Olecranon erst sehr spät im Verlaufe des Wachstums verknöchert. Ein weiterer Hinweis darauf, daß das vorliegende Exemplar noch nicht voll erwachsen ist.

Das Proximalende ist weniger stark verbreitert als bei den Anthracosauriern, Seymouriamorphen und primitiven Reptilien. Seine Extensorfläche ist deutlich konkav; in Nähe der Gelenkfläche ist sie, wie bei manchen Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 144), zum besseren Ansatz von Ligamenten des Ellbogengelenkes fein gestreift (Abb. 13b). — Seine Flexorfläche ist konvex. An ihrem Ventrolateralrand befindet sich eine sehr prominente, schmale Leiste, die ungefähr parallel zum Lateralrand verläuft (Abb. 13a). Bei den Anthracosauriern und Seymouriamorphen fehlt eine derartige Bildung; lediglich die Pelycosaurier weisen in diesem Bereich eine rugose Linie oder Leiste auf (ROMER & PRICE 1940: 146), deren Funktion anscheinend noch nicht völlig geklärt ist, die aber möglicherweise zur Anheftung eines kräftigen Ligamentes zwischen Radius und Ulna dient. Unter diesem Gesichtspunkt verwundert es aber, daß bei *Brukererpeton* auf dem Radius keine vergleichbare Ansatzstelle zu erkennen ist.

Das Distalende der Ulna ist dorsoventral abgeflacht und ungewöhnlich stark verbreitert, stärker als das Proximalende (Abb. 13), was für einen breiten Kontakt zum Pisiforme, Ulnare und Intermedium spricht. Diese übergroße distale Verbreiterung beobachtet man, außer bei *Eusauropleura* (CARROLL 1970a: Abb. 11), nur noch bei den Discosaurisciden (ŠPINAR 1953: Taf. 35). Im Gegensatz dazu ist bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 2) das Distalende schmaler als das Proximalende.

Der Unterarm von *Brukererpeton* ist also gekennzeichnet durch die Schlankheit seiner Elemente und durch die ungewöhnliche Verbreiterung seines distalen Abschnittes, was auf einen sehr breiten Carpus schließen läßt. Ersteres Merkmal hängt wohl mit der geringen Körpergröße zusammen, letzteres könnte entweder als Primitivmerkmal gedeutet werden, da es möglicherweise auf einen Kontakt zwischen dem Radius und dem proximalen Centrale hinweist, oder es könnte spezifisch für juvenile Tiere sein; denn auffälligerweise tritt es nur bei juvenil erscheinenden (*Eusauropleura*: CARROLL 1970a: 288) oder neotenischen Formen (Discosauriscidae: ŠPINAR 1953) auf.

Carpalelemente wurden in dem vorliegenden Material nicht beobachtet. Sie sind vermutlich vollkommen knorpelig, was recht gut mit den Verhältnissen bei *Gephyrostegus*, der trotz seines adulten Zustandes nur zwei kleine Carpalia erkennen läßt (CARROLL 1970a: 292), übereinstimmt.

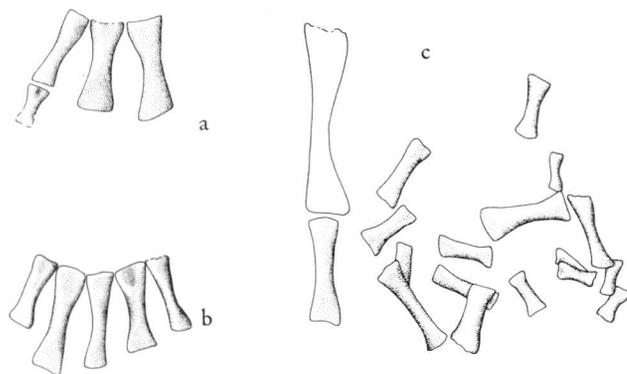


Abb. 14. *Brukererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. a) Metacarpalia I bis III, rechts; b) Rekonstruktion der Metacarpalia I bis V, links; c) Ulna, Metacarpalia und Phalangen der linken Hand. x 1,9.

Brukererpeton fiebigi n. gen. n. sp. a) Metacarpals I—III of the right manus; b) metacarpals I—V of the left manus restored; ulna, metacarpals and phalanges of the left manus, as preserved. x 1,9.

Die H a n d ist leider nur unvollkommen überliefert. Auf der rechten Seite liegen lediglich die Metacarpalia I—III im Verband vor (Abb. 14a). Auf der linken Seite sind die einzelnen Elemente in starkem Maße disloziert (Abb. 14b). Diese sind, wie bei kleinen Formen üblich und im starken Gegensatz zu großen, schwe-

ren Formen (*Diadectes*: ROMER & BYRNE 1931: Abb. 3; *Eryops*: GREGORY, MINER & NOBLE 1923: Abb. 1), sehr schlank. Wie bei den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 166) und Captorhinomorphen (ROMER 1956: 405) nehmen sie von I bis IV kontinuierlich an Länge zu, während das Metacarpale V wesentlich kürzer und möglicherweise auch etwas abgespreizt ist (Abb. 14b). Diese Anordnung wird gewöhnlich als Anpassung an eine terrestrische Lokomotion gedeutet (ROMER 1956: 405; PANCHEN 1970: 40). Demgegenüber besitzen die vorherrschend aquatisch lebenden Anthracosaurier eine eher symmetrische Hand, bei der der dritte Finger am stärksten ist und der vierte und fünfte Finger deutlich kürzer sind. Eine gewisse Zwischenstellung scheinen hierin die \pm terrestrischen Seymouriamorphen einzunehmen, weil bei ihnen die Metacarpalia III bis IV in ihrer Länge einander sehr angeglichen sind (WHITE 1939: Abb. 24). Erstaunlicherweise weist auch *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 9) nicht den typisch reptilienhaften Bauplan auf; denn bei ihm ist das dritte Metacarpale am längsten, das vierte aber am stärksten. Noch ungewöhnlicher ist die Hand von *Eusauropleura*. Nach CARROLL (1970a: Abb. 11) ist bei dieser Form das fünfte Metacarpale am längsten, und die Metacarpalia III und IV sind gleichlang. Hier scheint also eine eigene Variante der terrestrischen Adaptation vorzuliegen, vorausgesetzt die von CARROLL gegebene Rekonstruktion der Hand ist in allen Einzelheiten richtig.

Das Femur ist, ähnlich wie der Humerus, durch Brüche leicht deformiert, aber trotzdem gut zu rekonstruieren. Seine Ventralseite ist in allen Einzelheiten überliefert, die Dorsalseite dagegen in ihrem proximalen Abschnitt teilweise durch andere Knochen verdeckt. Die Gelenkenden sind wie gewöhnlich unverknöchert.

Im Umriß ist das Femur ungewöhnlich lang und schlank, bedeutend schmaler als bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 2, 3), *Eusauropleura* (CARROLL 1970a: Abb. 11, 12A) oder *Archeria* (ROMER 1957: Abb. 8). Vergleichsweise ist es unter den Anthracosauriern lediglich bei *Eogyrinus* (PANCHEN 1972: Abb. 4) und *Calligenethlon* (CARROLL 1967: Abb. 26A) annähernd so schlank; unter den Pelycosauriern tritt es in dieser Form nur bei einigen meist primitiven Vertretern (ROMER & PRICE 1940: Abb. 36, 37; DEMAR 1970: Abb. 5) und unter den Captorhinomorphen nur bei einigen frühen Romeriiden (CARROLL 1964: Abb. 1, 7B, 8, 9; CARROLL 1969a: Abb. 11B) sowie bei *Petrolacosaurus* (PEABODY 1952: Abb. 8) auf. Ähnlich wie bei *Eogyrinus* und manchen Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 148) ist es in Dorsalansicht ungleich s-förmig gebogen, so daß sein Distalende leicht nach vorne gerichtet ist (Abb. 15).

Sein Proximalkopf ist zwar deutlich vom Schaft abgesetzt, aber nicht stark verbreitert. Der Schaft ist verhältnismäßig lang und ungefähr gleichmäßig breit; durch kontinuierliche Verbreiterung geht er in den ebenfalls relativ schmalen Distalkopf über (Abb. 15).

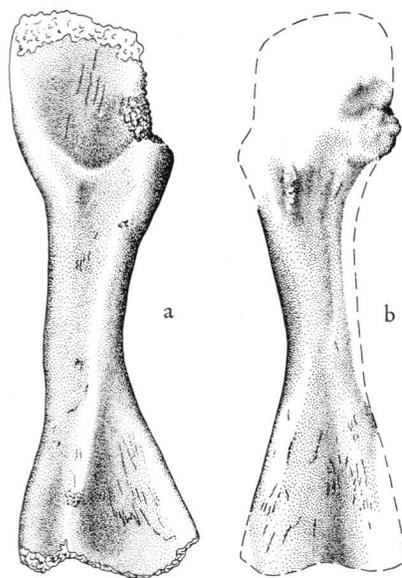


Abb. 15. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Rekonstruktion des linken Femur. x 1,9. — a) Ventralansicht; b) Dorsalansicht.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Left femur restored. x 1,9. — a) Ventral view; b) dorsal view.

Die Dorsalfläche des Femur ist, wie bei allen primitiven Tetrapoden, weitgehend glatt. Lediglich am Hinterrand des konvexen Proximalkopfes liegt in Nähe des Schaftansatzes ein prominentes, rugoses Feld. Es wird in proximaler Richtung, nicht weit von dem hier sichtbaren Posteroproximalrand der Gelenkflächen von einer tiefen, breiten Furche, die auf ihrem Boden teilweise angeraut ist, begleitet (Abb. 15b). Vermutlich dient

das rugose Feld, in Analogie zu den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 150, Taf. 31), zur Insertion des *M. puboischiofemoralis internus* und die begleitende Grube zur Insertion des *M. ischiotrochantericus*. Im Vergleich dazu tritt bei den Anthracosauriern nur das rugose Feld auf, und zwar bei *Archeria* am Hinterrand des Proximalkopfes (ROMER 1957: Abb. 8), bei den älteren Anthracosauriern dagegen mehr in posterozentraler Lage (*Eogyrinus*, PANCHEN 1972: Abb. 14; *Mauchchunkia*, HOTTON 1970: Abb. 14). Auch bei den Captorhinomorphen inseriert der *M. puboischiofemoralis internus* vorwiegend in posterozentraler Position (FOX & BOWMAN 1966: Abb. 33). Bei *Gephyrostegus* soll dagegen nach CARROLL (1972: 10, Abb. 6A) ein gemeinsames Artikulationsfeld für die beiden oben genannten Muskeln in direkter Nachbarschaft der proximalen Gelenkfläche ausgebildet sein. Allerdings halte ich es für wahrscheinlich, daß in dem von CARROLL angegebenen Bereich, wie bei den Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 150), wenigstens teilweise Kapselligamente und vielleicht noch der *M. ischiotrochantericus*, aber nicht der *M. puboischiofemoralis*, inseriert.

Außerdem treten bei dem vorliegenden Femur, etwa im Übergangsbereich vom Proximalkopf zum Schaft, mehrere longitudinale Furchen auf, an die hinten eine ebenfalls longitudinale, unregelmäßig rugose Erhebung grenzt (Abb. 15b). Da mir leider Vergleichsmöglichkeiten fehlen, kann ich die Bedeutung dieser Bildungen vorerst nicht erklären.

Am Distalende ist die Dorsalfläche des Femur durch die tief eingeschnittene Intercondylargrube in einen breiten, flachen, vorderen und einen schmalen, hohen, hinteren Condylus aufgeteilt. Die Intercondylargrube ist in ihrem proximalen Abschnitt, möglicherweise als Ursprungsfläche des *M. quadriceps*, fein gestreift (Abb. 15b). Eine ähnliche Streifung beobachtet man auf der Vorderfläche des hinteren Condylus und lokal auch auf dem vorderen Condylus. Sie ist am ehesten zu vergleichen mit dem allerdings stärker angerauhten Ursprungsgebiet von Ligamenten des Kniegelenkes und von Extensor-Muskeln bei *Dimetrodon* (ROMER & PRICE 1940: Taf. 31).

Die Ventralfläche des Femur wird im Bereich des Proximalkopfes größtenteils von der z. T. feingestreiften Fossa intertrochanterica eingenommen. Diese ist, ähnlich wie bei *Archeria* (ROMER 1957: Abb. 8), tief eingesenkt und, speziell distalwärts, scharf abgegrenzt, ohne daß aber eine besondere Begrenzungsleiste ausgebildet ist. Die vordere Begrenzung wird in erster Linie von dem sich ventralwärts merklich heraushebenden und auch vorne deutlich abgesetzten internen Trochanter gebildet (Abb. 15a). Obwohl dieser nur in seinem distalen Teil voll verknöchert ist und im proximalen Abschnitt, wo der *M. puboischiofemoralis externus* inseriert, größtenteils knorpelig ist (wie an der enchondralen Knochenoberfläche in diesem Bereich zu erkennen ist), erinnert er doch sehr an die Ausbildung bei den Captorhinidae (FOX & BOWMAN 1966: 44). Auch die auffallend schmale Gestalt des proximalen Gelenkkopfes findet sich in ähnlicher Weise bei den Captorhinidae wieder (FOX & BOWMAN 1966: Abb. 33). Distalwärts schließt sich an den hinteren Trochanter eine ebenfalls am Vorderrand des Femur gelegene, rundlich-ovale Anschwellung an, die nur in ihrem Top schwach angerauht ist (Abb. 15a). Sie entspricht dem vierten Trochanter, an dem der *M. caudifemoralis* inseriert. Verglichen mit den Anthracosauriern (ROMER 1957: 132; PANCHEN 1972: 317; HOTTON 1970: 26), Seymouriamorphen (WHITE 1939), Diadectiden (ROMER 1956: Abb. 171D) und Limnosceliden (ROMER 1946: 182; LANGSTON 1966: Abb. 1) ist er auffällig reduziert. Er erinnert darin an einzelne Pelycosaurier (ROMER & PRICE 1940: 153) und besonders an viele Captorhinomorpha (*Labidosaurus*, ROMER 1956: Abb. 171G; *Hylonomus*, CARROLL 1964b: 72; *Paleothyris*, CARROLL 1969a: 162). Bei *Gephyrostegus* soll er sogar völlig fehlen (CARROLL 1970a: 283; 1972: 10). In distaler Richtung geht er in die breite, abgerundete Adductorleiste, der ein krönender, rugoser Adductor-Kamm fehlt, über. Diese bildet in ihrem proximalsten Teil den Vorderrand des Femurschaftes und ist dort sehr flach. Mit beginnender Verbreiterung des Schaftes zum Distalende löst sie sich vom Vorderrand ab und verläuft in gerader Linie zum hinteren Drittel des Distalrandes, wobei sie an Höhe merklich zunimmt (Abb. 15a). An einer Stelle nahe dem Distalrand ist sie merklich abgesetzt und frei von der glatten, perichondralen Knorpelschicht. Wahrscheinlich liegt hier das Ursprungsgebiet eines besonderen Muskels oder eines Ligamentes. Da bei anderen primitiven Tetrapoden keine solchermaßen hervorgehobene Rugosität auftritt und mir somit Vergleichsmöglichkeiten fehlen, möchte ich von einer Deutung absehen.

Die hinter der Adductor-Leiste und dem vierten Trochanter gelegene Fläche ist im Bereich des Proximal- und Distalkopfes weitgehend plan bis schwach konkav, in der Schaftregion eher etwas konvex. Vor der Adductorleiste befindet sich auf dem Distalkopf die tief konkave, etwa dreieckige Fossa poplitea (Abb. 15a). Sie ist nicht besonders abgegrenzt, sondern umfaßt, wie bei den Captorhinidae (FOX & BOWMAN 1966: Abb. 33) die

gesamte vordere Hälfte des Distalkopfes. In ihrem mittleren Teil, wahrscheinlich im Ursprungsgebiet der Flexor-Muskulatur (?M. gastrocnemius), ist sie fein längsgestreift (Abb. 15a).

Dieses Femur ist für eine erdgeschichtlich so alte Form wie *Bruktererpeton* erstaunlich hoch entwickelt. Es erinnert in seinem Umriß und seiner Proportionierung, in Stärke und Lage des internen Trochanter, sowie im Verlauf und in der Stärke der Adductorleiste besonders stark an die Captorhinomorpha (FOX & BOWMAN 1966; CARROLL 1964a, 1969a). Unterschiede zeichnen sich ab in der allerdings auch innerhalb der Captorhinomorphen sehr variablen Ausbildung des vierten Trochanter, der geringen Verknöcherung des internen Trochanter, dem Fehlen einer deutlichen Begrenzungsleiste der Fossa intertrochanterica (die aber auch bei manchen Captorhinomorphen fehlen kann) und der randlichen Lage der Puboischiofemoralis-Insertion auf der Dorsalfläche.

Andererseits lassen sich aber auch viele Übereinstimmungen mit den am höchsten entwickelten Anthracosauriern (*Archeria*: ROMER 1957, *Mauchchunkia*: HOTTON 1970) finden, so z. B. in der Lage des internen und des vierten Trochanter und in der Begrenzung der Fossa intertrochanterica. Wie PANCHEN (1972a: 318) aufzeigt, können diese Merkmale als verbesserte Adaptation sowohl an die aquatische als auch an die terrestrische Fortbewegung gedeutet werden. *Bruktererpeton* weicht aber von den Anthracosauriern in der Gesamtgestalt des Femur, in der Stärke des internen Trochanter und in der Lage der Adductor-Leiste erheblich ab. — Auch gegenüber den primitiven Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940, DEMAR 1970) existieren, ähnlich wie gegenüber den Seymouriamorphen (WHITE 1946), Diadectiden (ROMER 1956) und Limnosceliden (ROMER 1946) viele wichtige Unterschiede, insbesondere in der Form und in der Begrenzung der Fossa intertrochanterica, sowie in der Lage und im Verlauf des vierten Trochanter und der Adductor-Leiste.

Selbst gegen die nächst verwandten Gattungen *Gephyrostegus* und *Eusauropleura* (CARROLL 1970a; 1972) hebt sich *Bruktererpeton* in seinem Femur sehr deutlich ab. Es ist zum einen bei diesen Gattungen weit gedrungener, auch wenn man eine sekundäre Verbreiterung durch zahlreiche Brüche und Deformationen berücksichtigt. Zum anderen bestehen erhebliche Unterschiede in der Muskelinsertion im postero-proximalen Bereich, in der Größe und Gestalt der Fossa intertrochanterica, in der Stärke des internen Trochanter, im Verlauf der Adductor-Leiste und in der Form der Fossa poplitea. In diesen Merkmalen erinnert *Gephyrostegus* sehr an die Anthracosaurier und an sehr primitive Pelycosaurier. Bei alleinigem Vergleich der Femora würde man also nie auf eine engere verwandtschaftliche Bindung zwischen *Bruktererpeton* und den übrigen Gephyrostegida schließen.

Die Tibia besitzt einen sehr schmalen Schaft, ein kaum verbreitertes Distalende und ein ungewöhnlich stark verbreitertes Proximalende. Eine mögliche Drehung der beiden Gelenkenden gegeneinander ist bei der vorliegenden Erhaltung nicht nachzuprüfen. Der Medialrand des Knochens ist fast gerade, nur im Schaftbereich schwach konkav; der Lateralrand ist dagegen ausgesprochen konkav.

Der Proximalkopf ist zu einer im Umriß etwa dreieckigen, breiten Platte abgeflacht. Verbreiterung und Abflachung sind aber möglicherweise infolge diagenetischer Setzungsvorgänge überbetont. Auf seiner Extensorfläche befindet sich ein zwar deutlicher, aber verhältnismäßig niedriger und gerundeter Cnemedialkamm, dem jegliche Rugositäten oder ein prominenter Tuber zur besseren Insertion des M. triceps femoris fehlen (Abb. 16a). Eine ähnliche Ausbildung zeigt dieser Kamm bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: 10, Abb. 6E) und bis zu einem gewissen Grade auch bei den Anthracosauriern (ROMER 1957: 134), bei denen er aber von einer diagonalen, rugosen Leiste begleitet wird. Abweichend davon ist er bei den Seymouriamorphen (WHITE 1939: 383; BYSTROW 1944: 406), Captorhinomorphen (FOX & BOWMAN 1966: 46; CARROLL 1969a: 162) und Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: 156) als sehr hohe, auf ihrer Lateralseite leicht unterhöhlte Leiste ausgebildet. — Wie bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: Abb. 6E) und ähnlich wie bei manchen Pelycosauriern (ROMER & PRICE 1940: Taf. 30: 1), ist einerseits der laterodistale Rand der Crista und andererseits die sich medialwärts an die Crista anschließende Vertiefung fein gestreift und angeraut (Abb. 16a).

Die Flexorseite des Proximalkopfes wird in ihrem lateralen Abschnitt von einem breiten Wulst eingenommen, und in ihrer medialen Hälfte ist sie deutlich eingetieft. Feinstreifige Rauigkeiten zur besseren Muskelinsertion befinden sich vereinzelt am Proximalrand und lokal auf dem lateralen Wulst (Abb. 16b). Im Vergleich dazu ist diese Fläche bei *Gephyrostegus* gleichmäßiger gestreift (CARROLL 1972: Abb. 6E), und bei *Archeria* ist ihr gesamter Proximalabschnitt zur besseren Anheftung von Knieligamenten stark aufgeraut (ROMER 1957: Abb. 9).

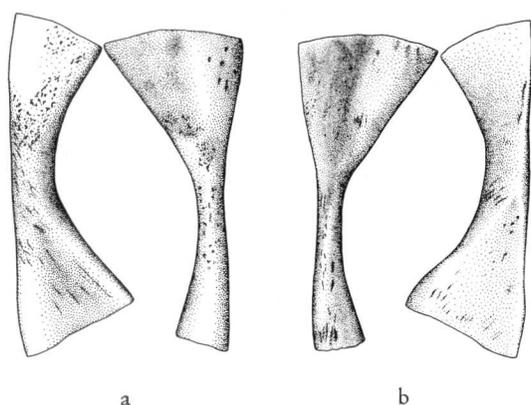


Abb. 16. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Rechte Tibia und Fibula. x 1,9. — a) Extensor-Seite; b) Flexor-Seite.
Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Right tibia and fibula. x 1,9. — a) Extensor view; b) flexor view.

Der Schaft ist sehr schlank, fast rund. Distalwärts verbreitert er sich kontinuierlich zu dem nur wenig dorsoventral abgeflachten Distalende, das leicht lateralwärts umgebogen ist (Abb. 16). Eine mediale oder eine laterale Leiste zur Trennung der Extensor- und Flexor-Muskulatur, bzw. zum Ansatz von Verbindungsligamenten scheint zu fehlen. Die Knochenoberfläche ist aber an zahlreichen Stellen in Form von unregelmäßigen Gruben und Furchen angeraut: Auf der Extensorseite nahe dem Distalrand und am Medialrand (Abb. 16a), auf der Flexorseite fast im gesamten Schaftbereich (Abb. 16b). Vergleichsweise treten solche Rauigkeiten bei *Gephyrostegus* nur auf der Extensorfläche nahe dem Distalrand (CARROLL 1972: Abb. 6E) und bei den Pelycosauriern im wesentlichen nur beiderseits des Distalrandes (ROMER & PRICE 1940: Abb. 51 A—C, Taf. 32: A—C) auf.

Im großen und ganzen ist diese Tibia bereits merklich von dem säulenförmigen Typ der Anthracosaurier (PANCHEN 1970) und der Temnospondylen (SCHAEFFER 1941: 399) entfernt und weit mehr als bei *Gephyrostegus* dem Reptilien-Typ angenähert. Zwar ist sie proximal noch ungewöhnlich stark verbreitert, aber im Schaft und am Distalende ist sie sehr schmal und darin den leichtgebauten Captorhinomorphen (z. B. *Pa-leoathyris*, *Captorhinus*) und Pelycosauriern recht ähnlich. Allerdings fehlt der sehr hohe Cnemedialkamm. Morphologisch bestehen auch gewisse Ähnlichkeiten zu wenig verwandten Formen, wie den Discosaurisciden (ŠPINAR 1953: Taf. 35: 2, Abb. 45, 46) und manchen Microsauriern (z. B. *Tuditonus*, CARROLL & BAIRD 1968: Abb. 10; *Pantylus*, CARROLL 1968: Abb. 1, 2E), denen jedoch ein Cnemedialkamm völlig fehlt.

Im Gegensatz zur Tibia ist die Fibula an beiden Enden deutlich verbreitert und im Schaftbereich dorsoventral abgeflacht (Abb. 16). Eine mögliche Drehung der Gelenkenden gegeneinander ist auch hier leider nicht meßbar. Der Lateralrand ist nahezu gerade, nur an den Enden schwach konvex; der Medialrand ist dagegen ausgesprochen konkav (Abb. 16). Im Umriß besteht weitgehende Ähnlichkeit mit *Archeria* (ROMER 1957: Abb. 10A); nur die Schaftregion ist hier etwas schmaler als bei *Archeria*. — Die Extensorseite baut sich im wesentlichen aus zwei mit ihren Spitzen gegeneinander zeigenden, dreieckigen Flächen auf. Die eine umfaßt den Proximalkopf und den mittleren bis medioidistalen Abschnitt des Schaftes; sie ist ein wenig medialwärts geneigt. Die andere Fläche ist dorsalwärts gerichtet und bildet den Distalkopf sowie den laterodistalen Abschnitt des Schaftes (Abb. 16a). — Die Flexorseite ist wie bei *Archeria* einheitlich plan bis schwach konvex. Nur im Bereich des Distalkopfes befindet sich, im Gegensatz zu *Archeria* (ROMER 1957: Abb. 10a), eine schwache, longitudinale Vertiefung (Abb. 16b).

Die Knochenoberfläche weist in Form von feiner Streifung oder Narbung mannigfaltige Rauigkeiten zum besseren Ansatz von Muskeln und Ligamenten auf. Diese erstrecken sich auf der Extensorfläche, wie bei *Archeria* (ROMER 1957: 138, Abb. 10A), über den größten Teil des Distalkopfes und den Mediodistalrand des Schaftes (Abb. 16a). Nur in der Proximolateralecke ist der Knochen zu schlecht erhalten, so daß die bei *Archeria* in diesem Bereich vorhandenen Ansatzstellen für die *Mm. triceps femoris* und *?iliofibularis* nicht zu erkennen sind. Auf der Flexorfläche liegen Rauigkeiten im mittleren Bereich des Distalkopfes, — bei den Pelycosauriern als Ansatzpunkt für den *M. tibialis posterior* ausgebildet (ROMER & PRICE 1940: 157) —, und im mittleren Bereich des Schaftes (wie bei *Gephyrostegus*), sowie in einer Zone, die vom zentralen, proximalen Schaftabschnitt bis zur proximo-medialen Ecke des Knochens reicht, und schließlich nahe dem mittleren Proximalrand (Abb. 16b).

Erstaunlicherweise ist also die Fibula ähnlich gestaltet wie bei den Anthracosauriern und somit konservativer als die Tibia. Bei *Gephyrostegus* erscheint sie dagegen durch Verschmälerung des proximalen Gelenkendes reptilienhafter (CARROLL 1972: Abb. 6F). Unter den Reptilien tritt dieser konservative Typ am ehesten bei einigen Captorhinomorphen, wie *Captorhinus* (FOX & BOWMAN 1966: Abb. 35), auf.

Leider ist nur die proximale Reihe des Tarsus mit dem Fibulare, Intermedium, Tibiale und proximales Centrale verknöchert. Deren Ränder bestehen überwiegend aus enchondralem Knochen, so daß mit einer geringfügigen randlichen Fortsetzung in Knorpel zu rechnen ist. Auch stimmen die Umrisse der einzelnen Knochen, wie bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1972: Abb. 6G), auf der linken Seite einerseits und auf der rechten Seite andererseits nicht völlig überein (Abb. 17a u. 17b). Trotz der etwas disartikulierten Einbettung der Hinterextremitäten liegen die Elemente des späteren Astragalus (Intermedium, Tibiale, proximales Centrale) bei beiden Gliedmaßen dicht beieinander. Möglicherweise sind sie bereits knorpelig verbunden. Da das vorliegende Exemplar noch nicht vollständig erwachsen ist, besteht sogar die Möglichkeit, daß im adulten Stadium diese drei Elemente, wie bei *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: 283; 1972: 10), bis zu einem gewissen Grade zu einem Astragalus verwachsen sind.

Sämtliche Knochen stellen mehr oder weniger dicke Knochenplatten dar. Ihre Oberfläche ist leider nur auf der Ventralseite gut erhalten, so daß wir über die wichtigeren Strukturen der Dorsalfäche nicht unterrichtet sind.

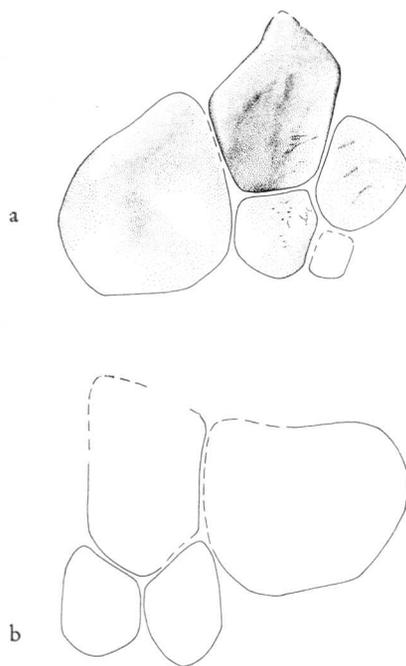


Abb. 17. *Brukererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Rekonstruktion des Tarsus. x 4,1. — a) links, von ventral; b) rechts.

Brukererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Restoration of the tarsus. x 4,1. — a) left tarsus, ventral view; b) right tarsus.

Das Fibulare ist im Umriss etwa gerundet sechseckig und fast so groß wie Tibiale, Intermedium und proximales Centrale zusammen (Abb. 17a). Am Proximalrand, wo es mit der lateralen Hälfte des distalen Fibulakopfes artikuliert, ist es verdickt. Das Intermedium ist verhältnismäßig groß und von länglich fünfeckiger Gestalt. Sein Proximalrand ist gleichfalls an der Artikulationsstelle mit der medialen Hälfte des distalen Fibulakopfes verdickt (Abb. 17a). Das Tibiale umfaßt flächenmäßig ungefähr $\frac{2}{3}$ des Intermedium, sein Umriss ist gerundet fünfeckig. Etwa gleichgroß oder ein wenig kleiner ist das annähernd fünfeckige proximale Centrale (Abb. 17a). — Wegen der knorpeligen Begrenzung der einzelnen Elemente ist weder im Fibulare noch im Intermedium oder proximalen Centrale die bei anderen Batrachosauriern zu beobachtende randliche Einkerbung des Knochenrandes, die den Durchtritt einer vertikal verlaufenden Arterie markiert, zu erkennen (Abb. 17a). Ein weiteres, nur sehr schwach verknöchertes Tarsalelement könnte seiner Lage nach einem Centrale 2 entsprechen.

Einen sehr ähnlichen Tarsus besitzt *Gephyrostegus* (CARROLL 1970a: Abb. 9C; 1972: Abb. 6G). Das Fibulare zeigt bei beiden Gattungen die gleiche Größe und Form; auch die Größenverhältnisse zwischen Inter-

medium, Tibiale und proximalem Centrale sind bei beiden Gattungen annähernd gleich. Unterschiede deuten sich lediglich in der etwas längeren, schmälere Gestalt und der fehlenden Verwachsung der „Astragalus-Elemente“, sowie in dem ein wenig stärker proximomedialwärts gerichteten Fortsatz des Intermedium bei *Bruktererpeton* an. — Weiterhin besteht große Ähnlichkeit mit dem von PEABODY (1951) beschriebenen Tarsus eines juvenilen *Captorhinus*. Dies trifft insbesondere auf die „Astragalus-Elemente“ zu, während der Calcaneus (Fibulare) bei *Captorhinus* noch etwas größer und langgestreckter ist als bei *Bruktererpeton*. — Vom konservativen Typ der Temnospondylen (SCHAEFFER 1941), Seymouriamorphen (WHITE 1939) und Limnosceliden (SCHAEFFER 1941) als auch von dem bereits spezialisierten Typ der Microsaurier (CARROLL & BAIRD 1968; CARROLL 1968) ist *Bruktererpeton* bereits merklich entfernt. Auch die Tarsalia der Anthracosaurier mit dem zentralen Intermedium, relativ kleinen Fibulare und sehr kleinen Tibiale (ROMER 1957) muten vergleichsweise primitiv an.

Die Gephyrostegida scheinen also bereits früh das direkte Vorstadium des ursprünglichen Reptil-Tarsus, wie er bei den Captorhinomorphen und Pelycosauriern vorherrscht, entwickelt zu haben. Die Hauptgelenkung des Fußes liegt wahrscheinlich noch, wie bei den Vorfahren der Gephyrostegiden, zwischen Tarsus und Metatarsalia. Fraglich ist allerdings, wie beweglich die Gelenkung zwischen dem Tarsus und dem Unterschenkel ist. Sicherlich artikuliert die Fibula noch sehr starr und scharnierartig mit dem Tarsus. Dagegen könnte möglicherweise die Tibia mit ihrem sehr schmalen Distalkopf auf der Mediodorsalfläche des noch nicht fest verwachsenen „Astragalus“ bis zu einem gewissen Maße beweglich sein und dadurch, wie bei den Pelycosauriern und Captorhinomorphen (SCHAEFFER 1941: 468; FOX & BOWMAN 1966: 47) eine Vorwärtsdrehung des Fußes beim Schreiten erleichtern. Leider ist aber wegen der ungünstigen Erhaltung auf der Dorsalseite des Tarsus eine entsprechende Artikulationsfazette für die Tibia nicht nachzuweisen.

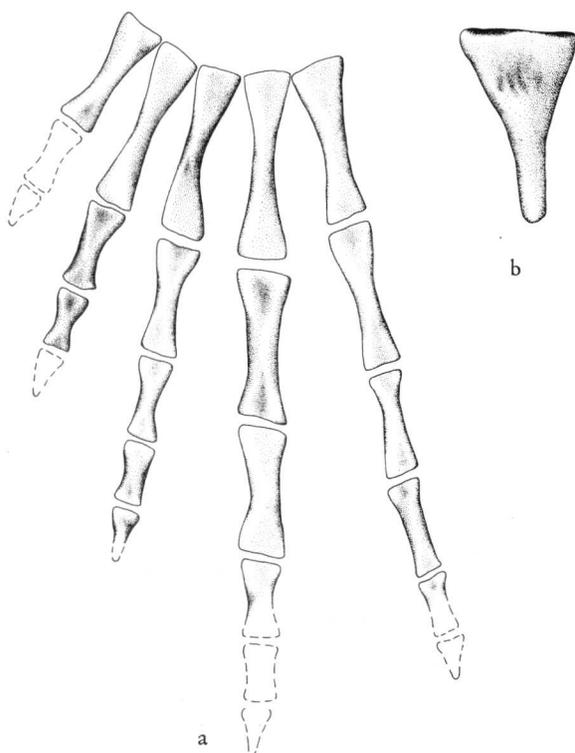


Abb. 18. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. a) Metatarsalia und Phalangen des rechten Fußes, rekonstruiert. x 2,2; b) Endphalange, von ventral. x 9.

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. a) Metatarsals and phalanges of the right pes restored. x 2,2; b) ungual, ventral view. x 9.

Die Zehenglieder sind auffallend lang und wesentlich schlanker als bei *Gephyrostegus* (Abb. 18a). Hierin erinnern sie sehr an manche kleinwüchsige Romeriiden (z. B. *Paleothyris* und *Hylonomus*, CARROLL 1964b, 1969a). Wie bei den meisten primitiven Reptilien und im Gegensatz zu den Anthracosauriern, ist die vierte

Zehe von allen Zehen am längsten. Im Gegensatz zu *Gephyrostegus* und den primitiven Reptilien, nimmt aber die Länge der Metatarsalia von I bis IV nicht kontinuierlich zu; denn die Metatarsalia II und III sind gleichlang und nur wenig kürzer als das Metatarsale IV (Abb. 18a). Dieser Zustand ist nur in Annäherung bei dem sehr primitiven Captorhinomorphen *Hylonomus* (CARROLL 1969b: Abb. 13c) und bei wenigen Pelycosauriern (z. B. *Haptodus*, ROMER & PRICE 1940: Abb. 41E) verwirklicht. Eine ähnliche Längenangleichung der zweiten bis vierten Metatarsalia beobachtet man auch innerhalb wenig miteinander verwandter Entwicklungslinien wie den Discosaurisciden (ŠPINAR 1953: Taf. 35: 2) und manchen Microsauriern (*Tuditonus*, CARROLL & BAIRD 1968: Abb. 10). — Die Phalangenzahl kann wegen der z. T. disartikulierten Einbettung des Fußskelettes nicht exakt angegeben werden. Insbesondere kann nicht entschieden werden, ob die fünfte Zehe, wie bei den Anthracosauriern, fünf anstelle von vier Phalangen enthält. In Analogie zu *Gephyrostegus* erscheint die anthracosaurierhafte Zahl wahrscheinlicher. — Die Endphalangen sind, wie bei den Reptilien, zu einer schmalen Spitze ausgezogen. Auf ihrer Ventralseite lassen sie in einer proximalen Vertiefung deutliche Gruben zur Insertion von Sehnen erkennen (Abb. 18b).

Ventrale Schuppen sind in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Gephyrostegiden vorhanden. Sie stimmen in Form und Anordnung völlig mit *Gephyrostegus* überein. Da sie bei letzterem bereits ausführlich durch CARROLL (1970: Abb. 1, 2, 4; 1972: Abb. 7) beschrieben und abgebildet wurden, werden sie hier nicht weiter behandelt. Dorsale Schuppen wurden nicht beobachtet.

4. Diskussion

J. A. Boy

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist das hier beschriebene Exemplar von *Brukererpeton fiebigi* noch nicht voll erwachsen. Dafür spricht insbesondere der geringe Verknöcherungsgrad, dokumentiert an den knorpeligen Gelenkenden der Extremitätenknochen, an dem unverknöcherten Olecranon, an der knorpeligen Coracoid- und Glenoid-Region des Schultergürtels, an der verhältnismäßig schwachen Verknöcherung der Wirbelzentren und an den knorpeligen Carpalia und distalen Tarsalia. Möglicherweise liefert der juvenile Charakter dieses Fossils auch eine Erklärung für die nur sehr geringe Dentinfaltung der Zähne (S. 50); denn von den Temnospondylen wissen wir, daß die Einfaltung des Dentins erst mit Ende des Larvalstadiums einsetzt (BOY 1972: 80). — Andererseits treten aber auch Merkmale auf, die auf ein recht erwachsenes Entwicklungsstadium schließen lassen: Das Neurokranium und der größte Teil des Tarsus sind bereits verknöchert, die Extremitätenknochen besitzen deutliche Processi und aufgerauhte Ansatzstellen für die Muskulatur, die juvenilen Formen meist fehlen (BOY 1972: 80), und die Skulpturierung der Deckknochen weist nicht mehr das für larvale Labyrinthodontier typische Muster (s. BYSTROW 1935, BOY 1972: 18) auf. — Aufgrund dieses Befundes möchte ich annehmen, daß das vorliegende Exemplar sicherlich postlarval aber erst halberwachsen ist.

In vielen Einzelheiten sehr ähnlich ist *Gephyrostegus* aus dem obersten Westfal D von Nýřany/CSSR, von dem zwei ausgewachsene Exemplare (Schädellänge: 63 mm) und ein juveniles Individuum (Schädellänge: 34 mm) bekannt sind (CARROLL 1972: 2). Bedenkt man, daß das vorliegende Exemplar, dessen Schädel ca. 44 mm mißt, einerseits noch nicht voll ausgewachsen ist und andererseits einen grundsätzlich kleineren Schädel als *Gephyrostegus* besitzt, so ergibt sich für sein adultes Stadium eine Gesamtgröße, die der eines erwachsenen *Gephyrostegus* nahekommt. — Beide Gattungen stimmen u. a. in folgenden Merkmalen völlig überein: Langer, schmaler Schädel; breite Interorbitalregion; großes Pinealforamen, weit hinter der Orbita gelegen; breites Lacrimale, das von der Orbita bis in die Nähe der Naris reicht; kurzes, breites Parietale und schmales Postparietale, großes Intertemporale und Supratemporale; wahrscheinlich gelenkige Verbindung zwischen Schädeldach und Wangenregion; lange, schmale Choanen; Form und Skulptur von Vomer und Palatinum; Gaumenbezahnung; Bau der Neuralbögen und der Wirbelzentren; kurzer Rumpf mit ca. 24 Praesakralwirbeln; Differenzierung in „Cervikal-“ und „Thorakalrippen“; Form der Interclavicula und des Cleithrum; reduziertes Supraglenoid-Foramen in der Scapula; grundsätzlicher Bauplan des Humerus; proximal stark verbreiterte Tibia, mit niedrigem Cnemedialkamm; ähnliche „Astragalus-Elemente“ (Tibiale, Intermedium, proximales Centrale); Bau und Anordnung der ventralen Schuppen.

Die zahlreichen Unterschiede zwischen beiden Gattungen sind in ihrer taxonomischen Bedeutung sehr verschieden zu beurteilen. So ist wahrscheinlich die ungleiche Verknöcherung des Scapulocoracoid und des Astragalus, sowie das bei *Bruktererpeton* kürzere Nasale und das nur geringfügig gefaltete Dentin der Maxillarzähne durch die unterschiedliche ontogenetische Entwicklungshöhe bedingt. Andere Merkmalsdifferenzen, wie etwa die bei *Bruktererpeton* durchweg schlankeren Extremitätenknochen, könnten mit einer abweichenden terrestrischen Adaptation verbunden sein (S. 73). Von größter taxonomischer Bedeutung ist meiner Meinung nach, daß *Bruktererpeton* im Gegensatz zu *Gephyrostegus* einen erstaunlich kleinen und damit auch leichten Schädel ohne deutliche Tabularhörner und mit relativ großen, weit nach vorne ausgedehnten Interpterygoidfenstern besitzt.¹⁾ Diese Merkmale allein reichen schon aus, um beide Gattungen eindeutig gegeneinander abzugrenzen. Hinzu kommt: Im Vergleich zu *Gephyrostegus bohemicus* sind bei *Bruktererpeton fiebigi* die Schädeldeckknochen anders skulpturiert (S. 49), ist die Postorbitalregion ein wenig breiter und verengt sich nach hinten merklich, besitzt das Postfrontale eine abweichende Gestalt (S. 50), fehlt möglicherweise ein Ventralfortsatz des Supratemporale, reicht das Pterygoid bis zum Vomer, ist der Schaft der Thorakalrippen dorsoventral abgeflacht, fehlt auf der Scapula eine deutlich abgegrenzte Fossa subscapularis, ist auf dem Humerus die Crista deltopectoralis stärker und der Ectepicondylus schwächer entwickelt (S. 60), weicht das Femur in Größe und Gestalt der Fossa intertrochanterica, Stärke des internen Trochanter, Verlauf der Adductorleiste und Form der Fossa poplitea (S. 65) erheblich ab, und bestehen wesentliche Unterschiede im Zahnbau (S. 50), in der Bezahnung (S. 50) und in der Gestalt der Clavicula.

Obwohl *Bruktererpeton* in Teilen des Schädels und im Becken noch nicht bekannt ist, kann er aufgrund seiner großen Ähnlichkeit mit *Gephyrostegus* mit Sicherheit in die Unterordnung Gephyrostegida und mit größter Wahrscheinlichkeit in die Familie Gephyrostegidae eingeordnet werden.

Mit den Gephyrostegida und damit auch mit *Bruktererpeton* am nächsten verwandt sind die Anthracosaurier. Diese sind aber im Gegensatz zu den Gephyrostegiden mehr oder weniger stark aquatisch adaptiert und unterscheiden sich entsprechend, etwa in den Proportionen des Postkranialskelettes von den eher terrestrisch lebenden Gephyrostegiden. Innerhalb der Anthracosaurier ist diesbezüglich die sich schon früh vom Hauptstamm abspaltende Gattung *Mauchchunkia* aus dem höchsten Unterkarbon (Horton 1970) den Gephyrostegiden am ähnlichsten.

Im Schädelbau stimmen beide Unterordnungen ziemlich gut überein. Hervorzuheben ist die gelenkige Verbindung der Wangenregion mit dem postorbitalen Schädeldach und die Anordnung der postorbitalen Schädelelemente mit dem großen Intertemporale und Supratemporale, sowie die Anordnung der Gaumenknochen. Allerdings unterscheiden

¹⁾ Das Fehlen der Tabularhörner könnte zwar allometrisch begründet werden und somit von geringem systematischen Wert sein. Dagegen spricht jedoch sehr deutlich, daß sich analog bei den verwandten Anthracosauriern innerhalb der von PANCHEN (1970: 47, Abb. 13, Tab. 2) als allometrisch gedeuteten Reihe *Palaeoherpeton* — *Pteroplax* — *Pholiderpeton* — *Eogyrinus* die Länge der Tabularhörner nicht wesentlich ändert.

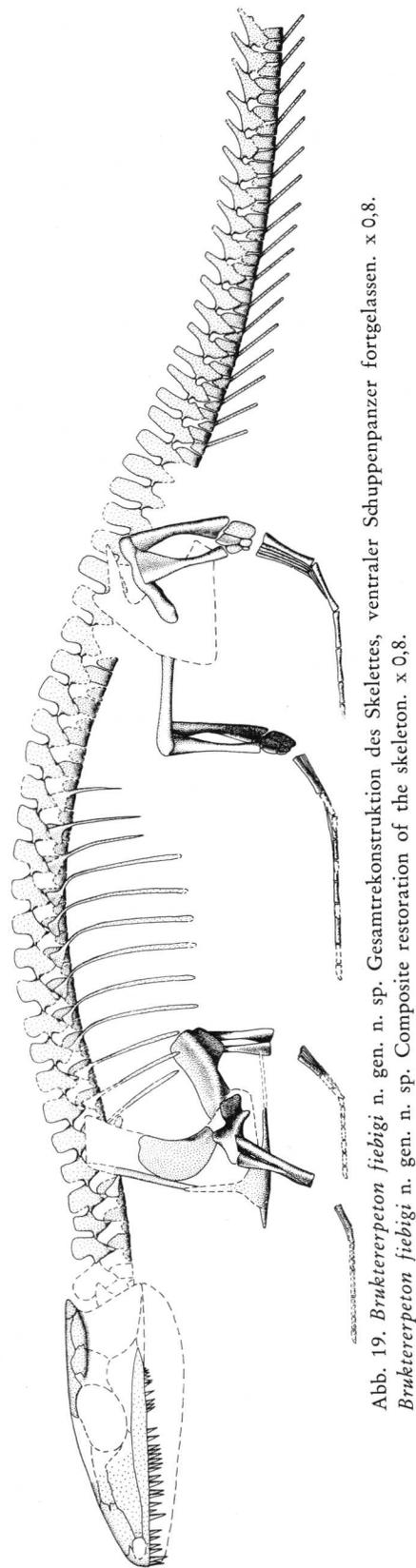


Abb. 19. *Bruktererpeton fiebigi* n. gen. n. sp. Gesamtrekonstruktion des Skelettes, ventraler Schuppenpanzer fortgelassen. x 0,8.
Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp. Composite restoration of the skeleton. x 0,8.

sich beide Gruppen in der Schnauzenregion durch die abweichende Ausdehnung und Gestalt des Lacrimale, im Postorbitalbereich durch die Verkürzung und Verbreiterung des Parietale und Postparietale, sowie durch die beginnende Reduktion der Tabularhörner bei den Gephyrostegiden und im Gaumen durch die verschiedene Bezahnung. *Bruktererpeton* weicht dabei stärker von den Anthracosauriern ab als *Gephyrostegus*; denn bei ihm ist der Schädel deutlich kleiner, und es fehlen bereits weitgehend die Tabularhörner.

Das Achsialskelett ist bei beiden Unterordnungen grundsätzlich ähnlich aufgebaut. Die Gephyrostegiden-Wirbel gleichen nämlich sehr dem perichondralen Anteil der typischen embolomeren Wirbel (S. 52), wie sie die Eogyridae besitzen (PANCHEN 1966). Sie stellen also im Grunde schwach verknöcherte Embolomeren-Wirbel dar (CARROLL 1972: 4). Zur Ergänzung möchte ich auf die übereinstimmende Gestalt der Schwanzwirbel bei *Bruktererpeton* und *Proterogyrinus* (ROMER 1970), abgesehen von der auf Grund der unterschiedlichen Lebensweise abweichenden Form der unteren und oberen Bögen, hinweisen. Differenzen ergeben sich im wesentlichen durch die verschiedene Adaptation zum einen in der Länge der praesakralen Wirbelsäule und zum anderen in der Differenzierung der vorderen Rippen.

Auch im grundsätzlichen Bau des Appendicularskelettes stimmen beide Unterordnungen verhältnismäßig gut überein. Besonders zu erwähnen ist der ventrale Schultergürtelabschnitt, der allgemeine Bauplan des Humerus (charakterisiert durch einen prominenten Lateralkiel und einen großen, quadratischen Entepicondylus), die Existenz von fünf Phalangen an der fünften Zehe des Hinterfußes und der feste ventrale Schuppenpanzer. — Osteologisch deutlich erkennbare Unterschiede sind vornehmlich auf die verschiedene Lebensweise zurückzuführen, so etwa die stärkere Entwicklung der Extremitäten, die beginnende Reduktion des Cleithrum und die Ausgestaltung des Tarsus bei den Gephyrostegiden. Auch in diesen Merkmalskomplexen weicht *Bruktererpeton* stärker als *Gephyrostegus* von den Anthracosauriern ab: Die Extremitäten sind wesentlich schlanker, die Metacarpalia sind in ihren Proportionen reptilienhafter und besonders das Femur erinnert in der Ausbildung der Fossa intertrochanterica, des internen Trochanter, der Adductor-Leiste und der Fossa poplitea weit mehr an primitive Reptilien als an die Anthracosaurier (am ähnlichsten scheint noch das Femur des \pm terrestrisch adaptierten *Mauchchunkia* zu sein).

Bei einem Vergleich der Gephyrostegiden mit den Anthracosauriern wird deutlich, daß beiden Gruppen zwar zahlreiche Merkmale gemeinsam sind, daß diese aber wohl vornehmlich als Primitivmerkmale zu werten sind, und daß die Gephyrostegiden keine spezifischen Eigenschaften der Anthracosaurier, vielleicht mit Ausnahme der Humerus-Gestalt, die aber konvergent bis zu einem gewissen Grade auch bei den Rhachitomen auftreten kann, besitzen.

Auf die zahlreichen primitiven Merkmale der Gephyrostegiden und auch der terrestrischen Anthracosaurier (*Mauchchunkiidae*) ist in neuerer Zeit vielfach hingewiesen worden (CARROLL 1970a, HOTTON 1970). Als eindeutig primitiv zu werten ist die gelenkige Verbindung der Wangenregion mit dem postorbitalen Schädeldach, die Existenz eines großen Intertemporale und die Bezahnung (vgl. CHASE 1963: 5—6). Der primitive Charakter des Postkranialskelettes ist allerdings, meiner Meinung nach, etwas überbetont worden. Am ehesten als primitiv anzusehen ist vielleicht der Wirbeltyp. Man sollte sich aber davor hüten, die einzelnen auf osteologischen Kriterien begründeten Wirbeltypen, etwa der *Mauchchunkiidae*, *Proterogyrinidae*, *Eogyridae*, *Gephyrostegidae* etc. . . , in phylogenetischen Entwicklungsreihen anzuordnen, solange man nicht über die funktionelle Bedeutung der einzelnen Typen besser Bescheid weiß. Die Gephyrostegiden scheinen aber aufgrund ihrer nur schwach verknöcherten Wirbel für die Fortbewegung auf dem Lande gegenüber den Seymouriamorphen und primitiven Reptilien, auch gegenüber terrestrischen Microsauriern, benachteiligt zu sein.

Bei der Beurteilung des Postkranialskelettes geht man neuerdings vielfach von der These aus, daß die frühesten Tetrapoden mehr oder weniger gut terrestrisch adaptiert sind, und daß sie folglich einen kurzen Rumpf und kräftige Gliedmaßen besitzen müssen. Die Begründungen für diese Vermutung sind aber, meiner Ansicht nach, noch sehr vage. Man stützt sich zum einen auf das relativ häufige Vorkommen terrestrischer Formen im Unterkarbon (ein Vergleich, der wenig besagt; man denke nur an WATSON's Fehlschluß bezüglich der Ableitung der Wirbeltypen) und zum anderen auf die Vorstellung, daß der gephyrostegidenhafte Wirbeltyp die Ausgangsform für alle weiteren Batrachosaurier-Wirbel darstellt, und daß, weil die Gephyrostegiden terrestrisch adaptiert sind, damit eine frühe terrestrische Adaptation belegt ist. Man übersieht aber dabei, daß dieser Wirbeltyp für eine Fortbewegung auf dem Lande weniger geeignet ist als die meisten der

abgeleiteten Typen. Hier ist die allgemeine Anpassung eines Organismus an seine Umwelt gleich optimal auf all seine Merkmale übertragen worden.

Mir erscheint es am wahrscheinlichsten, daß sich die frühesten Tetrapoden direkt nach Eroberung des Landes an die verschiedensten aquatischen wie terrestrischen Biotope angepaßt haben, daß also, ähnlich wie auch bei der Entstehung anderer Tiergruppen, mit dem Auftreten neuer Lebensmöglichkeiten eine sehr starke Radiation einsetzte. Da wir aus dieser Frühzeit der Tetrapodenentwicklung fast keine fossilen Zeugen besitzen, kennen wir neben den Ichthyostegalia nur die Nachfahren einiger weniger Entwicklungslinien. Bei besserer Kenntnis der frühesten Formen könnte sich vielleicht ergeben, daß die Mehrzahl der ältesten Temnosponylen stärker aquatisch und die der Batrachosaurier stärker terrestrisch adaptiert sind. Aber aus der Kenntnis weniger hochunterkarbonischer und oberkarbonischer Formen verallgemeinernde Rückschlüsse über die Entwicklung im obersten Devon und tiefsten Unterkarbon zu ziehen, liegt, meiner Meinung nach, zu sehr im Bereich der Spekulationen.

Die Gephyrostegida und Anthracosauria betrachtet man wohl am besten als Schwestergruppen im Sinne HENNIG's. Alle Versuche, die einen oder die anderen als primitiver zu bezeichnen und mehr in die Nähe der Batrachosaurier-Ahnen zu rücken, bleiben recht subjektive Interpretationen. So gesehen, ist es z. B. verhänglich, den eindeutigen Anthracosaurier *Mauchchunkia* als Vertreter einer Ahnengruppe der Gephyrostegiden, Reptilien und Seymouriamorphen zu bezeichnen (HOTTON 1970: 34). Abgesehen davon, daß es wahrscheinlich keine eindeutige Stammgruppe der Gephyrostegiden, Seymouriamorphen und Reptilien sondern nur eine der gesamten Batrachosaurier gibt, wurde dabei übersehen, daß *Mauchchunkia*, etwa wegen seiner anthracosaurierhaft spezialisierten Gaumenbezahnung, gar nicht zur Stammgruppe der Gephyrostegiden und Seymouriamorphen gerechnet werden kann. — Umgekehrt ist es ebenfalls unüberlegt, die Gephyrostegiden in ihrem Schädel- und Wirbelbau als logische Vorfahren der Anthracosaurier und Seymouriamorphen zu bezeichnen (CARROLL 1970a: 286); denn der Anthracosaurier-Schädel ist zum Beispiel in der Umgebung der Naris deutlich primitiver als der Gephyrostegidenschädel (PANCHEN 1967: 413).

Wie ich im Vorhergehenden bereits mehrfach angedeutet habe, glaubt man, daß die Gephyrostegiden deutlich an eine terrestrische Lebensweise angepaßt sind (CARROLL 1970a, 1972; HOTTON 1970; PANCHEN 1972b). Als Indikatoren werden der kurze Rumpf und die kräftigen, langen Gliedmaßen angegeben. Derartige Längenmaße sind aber sehr schwer zu vergleichen, weil keine für alle Tetrapoden einheitliche Maßeinheit besteht. ROMER (1956: 151) hat zwar die auf dem Wirbeldurchmesser basierende „orthometrisch-lineare Einheit“ (orthometric linear unit) geschaffen, aber diese Einheit ist, wie CARROLL (1970a: 284) und HOTTON (1970: 29) betonen, für verschieden adaptierte Formen nicht gleichwertig. — Nach CARROLL (1970a: 274, 286) können die Gephyrostegiden in ihren Gliedmaßenproportionen mit den terrestrischen Anthracosauriern und mit *Seymouria* verglichen werden. HOTTON (1970: 30—31) verweist außerdem auf die funktionelle Bedeutung der Radius-Länge: Je länger der Radius um so bedeutender ist die vorwärtsbewegende gegenüber der rein gewichtstragenden Funktion. *Gephyrostegus* und *Bruktererpeton* nehmen in diesem Merkmal eine Zwischenstellung zwischen *Archeria* und den Romeriiden ein, wobei *Bruktererpeton* ein wenig progressiver entwickelt sein könnte als *Gephyrostegus* (S. 61).

Die Wirbelsäule der Gephyrostegiden ist allerdings unspezialisiert und schwach, für eine Fortbewegung auf dem Lande nicht sonderlich geeignet. Jedoch zeigt die zur besseren Verankerung des Schultergürtels dienende Umbildung der vorderen Rippen Spezialisierungstendenzen auf, wie sie bei verschiedenen terrestrischen Formen (*Seymouria*, *Limnoscelis*, *Diadectes*, *Captorhinus*; aber noch nicht bei den Romeriiden und frühen Pelycosauriern) zu beobachten sind. Auch die Gürtel sind noch wenig differenziert und generell ähnlich den Anthracosauriern. Lediglich in der beginnenden Reduktion des Cleithrum zeichnet sich eine Vereinfachung und Erleichterung des Schultergürtels ab. Die Extremitäten weisen dagegen bereits verschiedene typisch terrestrische Merkmale, etwa in der Proportionierung der Zehenglieder oder im Bau des Tarsus, auf. Primitiv mutet hier lediglich der Humerus an; jedoch erscheint er durch die Ausbildung schmaler, hoher Längsleisten relativ leicht und stabil, und dadurch ist er im Grunde doch spezialisiert, obwohl er dem Humerus der meisten anderen terrestrischen Formen recht unähnlich ist. Das Femur ist dagegen in seiner Gestalt und in der Ausbildung der Muskelprocessi an terrestrische Tetrapoden, wie etwa die Captorhinomorphen, angenähert.

Innerhalb der Gephyrostegiden scheint *Bruktererpeton* in einigen, aber nicht in allen Merkmalen am stärksten terrestrisch adaptiert zu sein. Die Proportionierung des Rumpfes und der Gliedmaßen ist wohl bei

allen Vertretern dieser Familie sehr ähnlich. Da infolge der ungünstigen Erhaltung der Wirbel (S. 52) die „orthometrisch-lineare Maßeinheit“ bei *Bruktererpeton* nicht entnommen werden kann, fällt es schwer, exakte Vergleichswerte zu finden. Aber auch ohne Meßwerte ist die unterschiedliche Schädellänge erkennbar. *Bruktererpeton* besitzt einen deutlich kleineren und somit auch leichteren Schädel als *Gephyrostegus*, so daß für ihn bei der Fortbewegung auf dem Lande keinerlei Probleme in der Gewichtsverteilung auftreten, wie diese von PARRINGTON (1967) am Beispiel der Rhachitomen für Formen mit kurzem Körper und schwerem Schädel aufgezeigt wurden. *Bruktererpeton* ist in diesem Merkmal gegenüber *Gephyrostegus* sicherlich im Vorteil. — Beide Gattungen unterscheiden sich nicht im Achsial- aber im Appendicularskelett. Im Schultergürtel weist die Ausbildung der Muskelansatzstellen bei *Bruktererpeton* auf eine beginnende Differenzierung der Schultergürtelmuskulatur hin (S. 57). Die Extremitätenknochen sind bei *Bruktererpeton* weit schlanker und leichter gebaut als bei *Gephyrostegus*, was nur zum geringeren Teil auf den Größenunterschied zurückgeführt werden kann. *Bruktererpeton* ist grundsätzlich weniger plump und leichtfüßiger als *Gephyrostegus*. Darin ist er wiederum den terrestrischen Captorhinomorphen ähnlich. Darüberhinaus bestehen auch in verschiedenen Einzelheiten morphologische Beziehungen zu den Captorhinomorphen. Zu erwähnen ist das reduzierte Supraglenoid-Foramen in der Scapula, der partiell reduzierte Ectepicondylus, die Gestalt des Radius, die Ausbildung der Fossae, sowie der Trochanteren und der Adductorleiste auf dem Femur, der schlanke Distalkopf der Tibia. Lediglich in der Fibula und im Tarsus erscheint *Bruktererpeton* weniger spezialisiert und an eine terrestrische Lokomotion weniger gut angepaßt als *Gephyrostegus*, wobei der Unterschied im letzteren Merkmal auch allometrisch gedeutet werden könnte (S. 67).

Aus den Proportionen und aus dem Postkranialskelett des *Bruktererpeton* könnte man auf eine ähnliche Anpassung in der Lokomotion und vielleicht auch in der gesamten Lebensweise wie bei kleinwüchsigen Captorhinomorphen, speziell wie bei *Captorhinus* und einzelnen Romeriiden, schließen. Vielleicht lebte *Bruktererpeton* scheu und verborgen wie manche terrestrische Microsaurier in einiger Entfernung von den Hauptgewässern, während sich *Gephyrostegus* zwar vorwiegend auf dem Lande, aber am Rande von stehenden Gewässern aufhielt.

Dazu ein Blick auf die Fossilvorkommen. *Gephyrostegus* wurde bisher nur in Nýřany/CSSR gefunden. Er tritt dort in sogenannten Cannel-Kohlen, die wohl besser als Canneloid-Schiefer bezeichnet werden, zusammen mit einer reichhaltigen aquatischen Fauna aus kleinwüchsigen Aistopoden, Nectridiern, Microsauriern und Branchiosauriern sowie vereinzelt größeren Loxommatiden und Cochleosauriden auf. Das einzige terrestrische Element neben *Gephyrostegus* stellen mit nur wenigen Resten belegte Romeriiden (CARROLL & BAIRD 1972) dar. — Das Vorkommen der nahe verwandten *Eusauropleura* in einer völlig gleichartigen Lithofazies und Fauna bei Linton/Ohio verdeutlicht, daß die Gephyrostegiden nicht zufällig als Fremdelemente eingebettet wurden, sondern daß sie ein eigenes Element in dieser autochthonen, als Lebensgemeinschaft überlieferten Fauna darstellen. Als Lebensraum muß man sich, entsprechend der Gesamtfaua und der Lithologie, eine mit kleinen Seen durchsetzte Sumpflandschaft vorstellen. Ich vermute deshalb, daß sich *Gephyrostegus* vorherrschend in Sumpfbereichen in der Nähe kleinerer Seen aufhielt.

Die fossilen Überreste des *Bruktererpeton* entstammen einem ganz andersartigen Sedimentationsraum. Sie wurden weitab vom eigentlichen Lebensraum im Foreshore-Bereich eines Deltas eingebettet. Wie die Ausführungen auf S. 46 belegen, muß dieses Exemplar zusammen mit den fossil so reichhaltig erhaltenen Pflanzenresten aus dem Delta in das Meer eingeschwemmt worden sein. Ich vermute, daß es bei einer Überschwemmung des Hinterlandes vom Wasser überrascht wurde, und daß es auf Pflanzen- und Treibholzmassen mehr oder weniger lebend ins Meer gelangte, dort erst ertrank und rasch danach einsedimentiert wurde. Wäre es nämlich bereits als Leiche vom Fluß aufgenommen und ins Meer verfrachtet worden, so wäre es bei der in einem subtropisch-tropischen Klima sehr schnell einsetzenden Verwesung sofort durch Verwesungsgase aufgebläht worden und solange an der Wasseroberfläche gedriftet, bis es durch den Zerfall des Körpers zu Boden sinken konnte. Da aber seine Überreste komplett und weitgehend ungestört vorliegen, kann man annehmen, daß es direkt nach seinem Tode absank und in der O₂-freien bis -armen Bodenzone vor dem Delta eingebettet wurde. Leider kann aufgrund der allochthonen Überlieferung sein ehemaliger Lebensraum nur sehr vage bestimmt werden. Die Analyse der Begleitflora ergibt, daß Reste aus verschiedenen Biotopen eingespült wurden, und daß in den Ufergebieten des Deltas noch nicht mit weiten Kohlensäumpfen gerechnet werden muß (S. 46). *Bruktererpeton* kann am Ufer des Flusses oder etwas davon entfernt, in einem sumpfigen oder mehr trockenen

Gebiet beheimatet gewesen sein. Auf jeden Fall bewohnte er aber wohl nicht ein ausgedehntes Sumpfgebiet wie *Gephyrostegus*. Es spricht also auch aus biostratigraphischer Sicht nichts dagegen, daß *Bruktererpeton* und *Gephyrostegus* in unterschiedlichen Biotopen lebten, wobei *Bruktererpeton* möglicherweise stärker an eine terrestrische Lebensweise angepaßt war als *Gephyrostegus*.

Allein aus der terrestrischen Adaptation ergeben sich vielfältige morphologische Übereinstimmungen zwischen den Gephyrostegiden und den primitiven Reptilien, speziell den Captorhinomorphen. Insbesondere CARROLL (1969b, 1969c, 1970a, 1970b, 1972) hat in eingehenden Studien auf die engen Beziehungen zwischen beiden Gruppen hingewiesen und eine Abstammung der Reptilien von frühen Gephyrostegiden vermutet. Durch das Auffinden von *Bruktererpeton* sind CARROLL's Vermutungen nun zu einem großen Teil bestätigt worden. *Bruktererpeton* gleicht sogar aufgrund seiner teilweise stärker terrestrischen Adaptation mehr den Reptilien als *Gephyrostegus*, obwohl er entwicklungs geschichtlich deutlich älter ist als letzterer. Lediglich im Tarsus und in der Fibula erscheint er primitiver und den Reptilien unähnlicher als *Gephyrostegus*. Jedoch hat er viele morphologische Merkmale mit den Captorhinomorphen gemeinsam, z. B. den Aufbau des Femur oder den kleinen Schädel mit den reduzierten Tabularhörnern. Allerdings ist gerade der Schädel der Gephyrostegiden im Grunde noch sehr primitiv (THOMSON & HAHN-BOSSY 1970, PANCHEN 1972b). *Bruktererpeton* dürfte darin keine Ausnahme darstellen. Trotz der sehr unvollständigen Überlieferung ist zu vermuten, daß noch der primitive kinetische Schädeltyp, der auf der Verwirklichung des ursprünglichen „kinetic pressure“-Kaumuskulatur-Typs (OLSON 1961) basiert, ausgebildet ist. Nur die Verankerung des Schädels mit der Wirbelsäule hat sich infolge der Schädel erleichterung gegenüber *Gephyrostegus* und den Anthracosauriern geändert; denn die Tabularhörner werden nicht mehr zur zusätzlichen Befestigung des Schädels am Rumpf benötigt und sind zurückgebildet worden. Leider ist uns nicht der Atlas-Axis-Komplex überliefert, und leider kennen wir auch nicht den Ohrschlitz und die gesamte Wangenregion. Aus den uns bekannten Merkmalen kann aber geschlossen werden, daß hierin keine wesentlichen Unterschiede zu *Gephyrostegus* bestehen.

Bruktererpeton scheint also sowohl morphologisch und größenmäßig (CARROLL 1970b) als auch in seinem stratigraphischen Auftreten besser als *Gephyrostegus* zum Vorfahren der Reptilien geeignet zu sein. Gegen eine solche direkte Verwandtschaft sprechen jedoch verschiedene Kriterien: Zum Beispiel sind die Gephyrostegidae in der Differenzierung der vorderen Rippen bereits stärker spezialisiert als die frühesten Captorhinomorphen (diese Spezialisierung tritt dort erst bei den Captorhinidae auf). Auch erscheint mir die Ableitung des Reptil-Humerus von dem bereits in einer bestimmten Richtung spezialisierten Humerus der Gephyrostegiden (und der Anthracosaurier) etwas zweifelhaft. Entscheidend ist aber, wie PANCHEN bereits ausführlich erläutert hat (1970: 76, 1972b: 75), die unterschiedliche Lage des Trommelfelles und die Orientierung des Stapes. Ich zweifle allerdings, ob diesem Merkmal eine so entscheidende Bedeutung zukommt, daß demzufolge die Reptilien phylogenetisch völlig von den Batrachosauriern (und Temnospondylen) zu trennen sind (PANCHEN 1972b: 75).

PANCHEN erwähnt auch (1972b: 83—84), daß der bislang als ältestes Reptil angesehene *Romeriscus* (BAIRD & CARROLL 1967) und der ebenfalls zu den Reptilien gestellte *Soledonsaurus* (CARROLL 1972) in manchem den Gephyrostegiden näher stehen als den Reptilien. Bezüglich *Romeriscus* möchte ich ihm beipflichten. Dessen Schädeldach erinnert in seinem hinteren Abschnitt (Parietale, Postparietale, Supratemporale, Tabulare) sehr an *Bruktererpeton*; auch ist das Fehlen eines Intertemporale nicht exakt nachzuweisen, und ein Ohrschlitz sowie große Interzentren sind vorhanden. So würde auch ich ihn eher in die Nähe der Gephyrostegiden als zu den Reptilien stellen. *Soledonsaurus* halte ich nicht für einen Gephyrostegiden. Ob er allerdings bereits zu den Reptilien oder noch zu den Amphibien gehört, wage ich nicht zu beurteilen.

Das Vorkommen von bereits weit entwickelten, an verschiedene Lebensräume gut angepaßten Tetrapoden, wie *Bruktererpeton* und manche Anthracosaurier, in oberviséischen und namurischen Schichten zeigt deutlich, daß mit dem Auftreten von sehr primitiven, wenig spezialisierten Tetrapoden nicht mehr nach dem mittleren Unterkarbon gerechnet werden kann, sondern daß sich zu diesem Zeitpunkt bereits die hauptsächliche Radiation und Differenzierung der wichtigsten niederen Tetrapoden vollzogen haben muß. Wirklich primitive Formen, die der Tetrapodenwurzel sehr nahe stehen, sind nur aus oberdevonischen und tief unterkarbonischen Schichten, gleich ob aquatischer oder terrestrischer Herkunft, zu erwarten.

5. Literatur

- ANDREWS, S. M. & WESTOLL, T. S. (1970a): The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* WHITEAVES. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **68** (9): 207—329, 32 Abb., 5 Taf., Edinburgh.
- , — (1970b): The postcranial skeleton of rhipidistian fishes excluding *Eusthenopteron*. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **68** (12): 391—489, 23 Abb., 15 Taf., Edinburgh.
- BAIRD, D. & CARROLL, R. L. (1967): *Romeriscus*, the oldest known reptile. — Science, **157** (3784): 56—59, 3 Abb., Washington/D.C.
- BOY, J. A. (1972): Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland). — Abh. Hess. L.-Amt Bodenforsch., **65**: 1—137, 70 Abb., 2 Tab., 2 Taf., Wiesbaden.
- BÖGER, H. (1966): Die marinen Niveaus über Flöz Schieferbank und Sarnsbank (Grenze Namur C-Westfal A) im Ruhrgebiet. — Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **13** (1): 1—38, Krefeld.
- BROILI, F. (1924): Ein Cotylosaurier aus der oberkarbonischen Gaskohle von Nürschan in Böhmen. — Sitz. Ber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., **1924**: 3—11, 2 Abb., 1 Taf., München.
- BROUGH, M. C. & BROUGH, J. (1967): Studies on early tetrapods. III. The genus *Gephyrostegus*. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci., **252** (776): 147—165, 10 Abb., London.
- BYSTROW, A. P. (1935): Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Stegocephalen. 1. Mitteilung: Schädel der Stegocephalen. — Act. Zool., **16**: 65—141, 36 Abb., Stockholm.
- , — (1944): *Kotlassia prima* AMALITZKY. — Bull. Geol. Soc. Amer., **55**: 379—416, 22 Abb., New York, N. Y.
- CARROLL, R. L. (1964a): The relationships of the rhachitinous amphibian *Parioxys*. — Amer. Mus. Novit., **2167**: 1—11, 5 Abb., New York/N. Y.
- , — (1964b): The earliest reptiles. — J. Linnean Soc. (Zool.), **45** (304): 61—83, 14 Abb., London.
- , — (1967a): Labyrinthodonts from the Joggins Formation. — J. Paleont., **41** (1): 111—142, 26 Abb., Tulsa/Oklahoma.
- , — (1967b): A limnoscelid reptile from the Middle Pennsylvanian. — J. Paleont., **41** (5): 1256—1261, 3 Abb., Tulsa/Oklahoma.
- , — (1968): The postcranial skeleton of the Permian microsauro *Pantylus*. — Canadian J. Zool., **46** (6): 1175—1192, 9 Abb., 1 Taf.
- , — (1969a): A middle Pennsylvanian captorhinomorph, and the interrelationships of primitive reptiles. — J. Paleont., **43** (1): 151—170, 12 Abb., Tulsa/Oklahoma.
- , — (1969b): Problems of the origin of reptiles. — Biol. Rev., **44**: 393—432, 14 Abb., Cambridge.
- , — (1969c): Origin of reptiles. — In: GANS, C.; BELLAIRS, A. & PARSONS, T. S.: Biology of the reptilia: 1—44, 14 Abb., London.
- , — (1970a): The ancestry of reptiles. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, **257** (814): 267—308, 22 Abb., 3 Tab., London.
- , — (1970b): Quantitative aspects of the amphibian-reptilian transition. — Forma et functio, **5** (3): 165—178, 5 Abb., 2 Tab., Braunschweig.
- , — (1972): Gephyrostegida, Solenodonsaurida. — In: KUHN, O. (Herausg.): Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 5 B Batrachosauria. Gephyrostegida-Chroniosuchida: 1—19, Abb. 1—11, Stuttgart u. Portland/USA.
- CARROLL, R. L. & BAIRD, D. (1968): The carboniferous amphibian *Tuditonus [Eosauravus]* and the distinction between microsaurs and reptiles. — Amer. Mus. Novitates, **2337**: 1—50, 20 Abb., New York/N. Y.
- , — (1972): Carboniferous stem-reptiles of the family Romeriidae. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., **143** (5): 321—364, 14 Abb., 2 Taf., 1 Tab., Cambridge/Mass.
- CARROLL, R. L. & GASKILL, P. (1971): A captorhinomorph reptile from the Lower Permian of Europe. — J. Paleont., **45** (3): 450—463, 7 Abb., Tulsa/Oklahoma.
- CHASE, J. N. (1963): The labyrinthodont dentition. — Breviora, **187**: 1—13, 1 Tab., Cambridge/Mass.
- DEMAR, R. (1970): A primitive pelycosaur from the Pennsylvanian of Illinois. — J. Paleont., **44** (1): 154—163, 8 Abb., Tulsa/Okl.
- EDMUND, G. (1960): Evolution of dental patterns in the lower vertebrates. — In: CAMERON, T. W. M. (Edit.): Evolution: Its Science and Doctrine: 45—62, 8 Abb., Toronto.
- EVANS, F. G. (1939): The morphology and functional evolution of the atlas-axis complex from fish to mammals. — Ann. New York Acad. Sci., **39** (2): 29—104, 14 Abb., 5 Tab., New York/N. Y.
- FOX, R. C. & BOWMAN, M. C. (1966): Osteology and relationships of *Captorhinus aguti* (Cope) (Reptilia: Captorhinomorpha). — Univ. Kansas Paleont. Contrib., **11**: 1—79, Abb. 1—38, Lawrence/Kansas.
- FRANKE, F. (1927): Die Flora des Flözleeren am Südrand des Ruhrbeckens. — Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., B, Mh., **1927**: 369—380.
- GOTHAN, W. (1929): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Carbonreviere Deutschlands. — Arb. Inst. Pal. u. Petrogr. Brennst. **1** (1): 1—48, Berlin.
- , — (1931): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Carbonreviere Deutschlands. — Arb. Inst. Paleont. Petrogr. Brennst. **1** (2): 1—94, Berlin.
- , — (1935): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands. — Abh. Pr. Geol. Landesanst., N. F., **167**: 1—58, Berlin.
- , — (1941): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands. — Abh. Reichsanst. Bodenforsch., N. F., **196**: 1—54, Berlin.
- , — (1953): Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenreviere Deutschlands. — Beih. Geol. Jb., **10**: 1—83, Hannover.
- GOTHAN, W. & REMY, W. (1957): Steinkohlenpflanzen. — Essen (Verl. Glückauf): 248 S.
- GREGORY, J. T. (1948): The structure of *Cephalerpeton* and affinities of the microsauria. — Amer. J. Sci., **246**: 550—568, 2 Abb., New Haven/Conn.

- GREGORY, J. T. (1950): Tetrapods of the Pennsylvanian nodules from Mazon Creek, Illinois. — Amer. J. Sci., **248**: 833—873, 11 Abb., 2 Tab., New Haven/Con.
- GREGORY, W. K. (1949): The humerus from fish to man. — Amer. Mus. Novitates, **1400**: 1—54, 33 Abb., New York, N. Y.
- GREGORY, W. K.; MINER, R. W. & NOBLE, G. K. (1923): The carpus of *Eryops* and the structure of the primitive chiropterygium. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **48**: 279—288, 4 Abb., New York/N. Y.
- HOTTON III, N. (1970): *Mauchchunkia bassa*, gen. et sp. nov., an anthracosaur (amphibia, labyrinthodontia) from the Upper Mississippian. — Kirtlandia, **12**: 1—38, 14 Abb., 1 Tab., 2 Taf., Cleveland/Ohio.
- JARVIK, E. (1952): On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians. — Meddel. Grønland, **114** (12): 1—90, 36 Abb., 21 Taf., København.
- , — (1955): Ichthyostegalia. — In: PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie, Tome V: 53—66, 9 Abb., Paris (Masson & Cie.).
- JESSEN, W.; JOSTEN, K. H.; KAUF, W.; PAPROTH, E.; STADLER, G. & WOLF, M. (1967): Die Bochumer Schichten (oberes Westfal A) im Ruhrgebiet. — Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **16**: 1—40, Krefeld.
- KUHN, O. (1972): Seymourida. — In: KUHN, O. (Herausg.): Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 5 B. Batrachosauria. Gephyrostegida-Chroniosuchida: 20—69, Abb. 12—46, Stuttgart u. Portland/USA.
- LANGSTON, W. jr. (1965): *Oedaleops campi* (Reptilia: Pelycosauria) new genus and species from the Lower Permian of New Mexico, and the family Eothyrididae. — Bull. Texas Memorial Mus., **9**: 1—47, 6 Abb., 1 Taf., Austin/Texas.
- , — (1966): *Limnosceloides brachycoles* (Reptilia: Captorhinomorpha), a new species from the Lower Permian of New Mexico. — J. Paleont., **40** (3): 690—695, 3 Abb., Tulsa/Okl.
- LAURENTIAUX, D. (1958): *Patteiskya bouckaerti* nov. gen. et sp., Insekt aus dem Namur des Ruhrkarbons. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1958**: 302—306.
- LEGGEWIE, W. & SCHONEFELD, W. (1957): Pteridophyten und Pteridospermen der Sprockhöveler (= Magerkohlen) — Schichten (Namur C). — Paläontographica, Abt. B, **101**: 1—29.
- , — (1961): Die Calamariaceen der Westfal-Schichten im Ruhrkarbon. — Paläontographica, Abt. B, **109**: 1—44.
- MINER, R. W. (1925): The pectoral limb of *Eryops* and other primitive tetrapods. — Bull. Amer. Mus. Nat. 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. Bd. 5: 71—248, Abb. 106—283, Berlin und Wien (Urban u. Schwarzenberg).
- NILSSON, T. (1939): Cleithrum und Humerus der Stegocephalen und rezenten Amphibien. — Act. Univ. Lundensis, N. S., **35** (10): 1—39, 8 Abb., 2 Taf., Lund.
- , — (1945): The structure of the cleithrum in plagiosaurids and the descent of chelonia. — Ark. Zool., **37** A (11): 1—18, 6 Abb., Stockholm.
- NISHI, S. (1938): Muskeln des Rumpfes. — In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS & LUBOSCH: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **5**: 351—446, Abb. 352—392, Berlin u. Wien (Urban u. Schwarzenberg).
- OLSON, E. C. (1936): The dorsal axial musculature of certain primitive Permian tetrapods. — J. Morphology, **59** (2): 265—311, 12 Abb., Philadelphia, Pa.
- , — (1947): The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. — Fieldiana: Geol., **11** (1): 1—53, 8 Abb., Chicago/Ill.
- , — (1961): Jaw mechanisms: rhipidistians, amphibians, reptiles. — Amer. Zoologist, **1**: 205—215, 7 Abb., Utica/N. Y.
- PANCHEN, A. L. (1964): The cranial anatomy of two Coal Measure anthracosaurs. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, **742** (247): 593—637, 19 Abb., London.
- , — (1966): The axial skeleton of the labyrinthodont *Eogyrinus attheyi*. — J. Zool., London, **150**: 199—222, 10 Abb., London.
- , — (1967): The homologies of the labyrinthodont centrum. — Evolution, **21** (1): 24—33, 6 Abb., Lawrence/Kansas.
- , — (1970): Anthracosauria. — In: KUHN, O. (Herausg.): Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 5: Batrachosauria, Teil A: 84 S., 20 Abb., 3 Tab., Stuttgart u. Portland/USA.
- , — (1972a): The skull and skeleton of *Eogyrinus attheyi* Watson (Amphibia: Labyrinthodontia). — Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, Biolog. Sci., **263** (851): 279—326, 16 Abb., London.
- , — (1972b): The interrelationships of the earliest tetrapods. — In: JOYSEY, K. A. & KEMP, T. S. (Edit.): Studies in vertebrate evolution: 65—87, 8 Abb., Edinburgh (Oliver & Boyd).
- PANCHEN, A. L. & WALKER, A. D. (1961): British Coal Measure labyrinthodont localities. — Ann. Mag. Nat. Hist., **3** (13): 321—332.
- PARRINGTON (1967): The vertebrae of early tetrapods. — Colloques Intern. C.N.R.S., **163**: 269—279, 4 Abb., Paris.
- PATTEISKY, K. (1959): Die Goniatiten im Namur des Niederrheinisch-Westfälischen Karbongebietes. — Mitt. Westf. Berggewerkschaftskasse, **14**: 1—65, Herne.
- PEABODY, F. E. (1951): The origin of the astragalus of reptiles. — Evolution **5** (4): 339—344, 2 Abb., 1 Taf., Lancaster/Pa.
- , — (1952): *Petrolacosaurus kansensis* LANE, a Pennsylvanian reptile from Kansas. — Univ. Kansas Paleont. Contrib. Vert., **1**: 1—41, 11 Abb., 3 Taf., Lawrence/Kansas.
- RABITZ, A. (1966): Die marinen Horizonte des flözführenden Ruhrkarbons. — Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **13** (1): 243—296, Krefeld.
- REMANE, A. (1936): Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. — In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS & LUBOSCH: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 4: 1—206, Abb. 1—193, Berlin und Wien (Urban u. Schwarzenberg).
- ROMER, A. S. (1922): The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **46** (10): 517—606, 7 Abb., Taf. 27—46, New York/N. Y.

- ROMER, A. S. (1930): The Pennsylvanian tetrapods of Linton, Ohio. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 59 (2): 77—147, 26 Abb., New York.
- , — (1946): The primitive reptile *Limnoscelis* restudied. — Amer. J. Sci., 244 (3): 149—188, 10 Abb., New Haven/Conn.
- , — (1956): Osteology of the reptiles. — 772 S., 248 Abb., Chicago/Ill. (Univ. Chicago Press).
- , — (1957): The appendicular skeleton of the Permian embolomeroous amphibian *Archeria*. — Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 13 (5): 103—159, 17 Abb., 1 Tab., Ann Arbor/Mich.
- , — (1963): The large embolomeroous amphibians of the American Carboniferous. — Bull. Mus. Comparative Zool. Harvard College, 128 (9): 415—454, 16 Abb., 2 Taf., Cambridge/Mass.
- , — (1964): The skeleton of the Lower Carboniferous labyrinthodont *Pholidogaster pisciformis*. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 131 (6): 129—159, 6 Abb., 1 Taf., Cambridge/Mass.
- , — (1970): A new anthracosaurian labyrinthodont, *Proterogyrinus scheelei*, from the Lower Carboniferous. — Kirtlandia, 10: 1—16, 8 Abb., Cleveland/Ohio.
- ROMER, A. S. & BYRNE, F. (1931): The pes of *Diadectes*: Notes on the primitive tetrapod limb. — Palaeobiologica, 4: 25—48, 9 Abb., Wien.
- ROMER, A. S. & PRICE, L. W. (1940): Review of the Pelycosauria. — Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 28: 1—538, 71 Abb., 46 Taf., 8 Tab., Baltimore/MD.
- SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 78: 395—472, 21 Abb., New York/N. Y.
- ŠPINAR, Z. V. (1953): Revise některých moravských Discosauriscidů. — Rozpravy ústředního ústavu geologického, 15: 1—129, 47 Abb., 4 Tab., 39 Taf., Praha.
- STEEN, M. C. (1931): The British Museum Collection of amphibia from the Middle Coal Measures of Linton, Ohio. — Proc. Zool. Soc. London, Jg. 1930: 849—891, 21 Abb., 6 Taf., 1 Tab., London.
- , — (1938): On the fossil amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other deposits in Czechoslovakia. — Proc. Zool. Soc. London, 108, Ser. B: 205—283, 47 Abb., 7 Taf., London.
- TATARINOV, L. P. (1972): Seymouriamorphen aus der Fauna der USSR. — In: KUHN, O. (Herausg.): Handbuch der Paläoherpetologie, 5 B Batrachosauria. Gephyrostegida-Chroniosuchida: 70—80, Abb. 47—49, Stuttgart u. Portland/USA.
- THOMSON, K. S. & HAHN-BOSSY, K. (1970): Adaptive trends and relationships in early amphibia. — Forma et Functio, 5 (3): 7—31, 8 Abb., Braunschweig.
- WATSON, D. M. S. (1923): The carboniferous amphibia of Scotland. — Palaeontologia Hungarica, 1: 221—255, 27 Abb., 3 Taf., Budapest.
- , — (1954): On *Bolosaurus* and the origin and classification of reptiles. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 111 (9): 299—449, 37 Abb., 1 Taf., Cambridge/Mass.
- WHITE, T. E. (1939): Osteology of *Seymouria baylorensis* BROILI. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 85 (5): 325—409, 30 Abb., 2 Tab., 3 Taf., Cambridge/Mass.

Tafelerklärungen

Tafel 7

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp.

- Fig. 1. Annähernd vollständiges Skelett des Holotypus. GMRB—610 WB. In Alkohol. x 0,68.
Nearly complete skeleton of the holotype. GMRB—610 WB. x 0,68.
- Fig. 2. Gegenplatte zum Holotypus. GMRB—610 WBa. In Alkohol. x 1,3.
Counterpart of the holotype. GMRB—610 WBa. x 1,3.

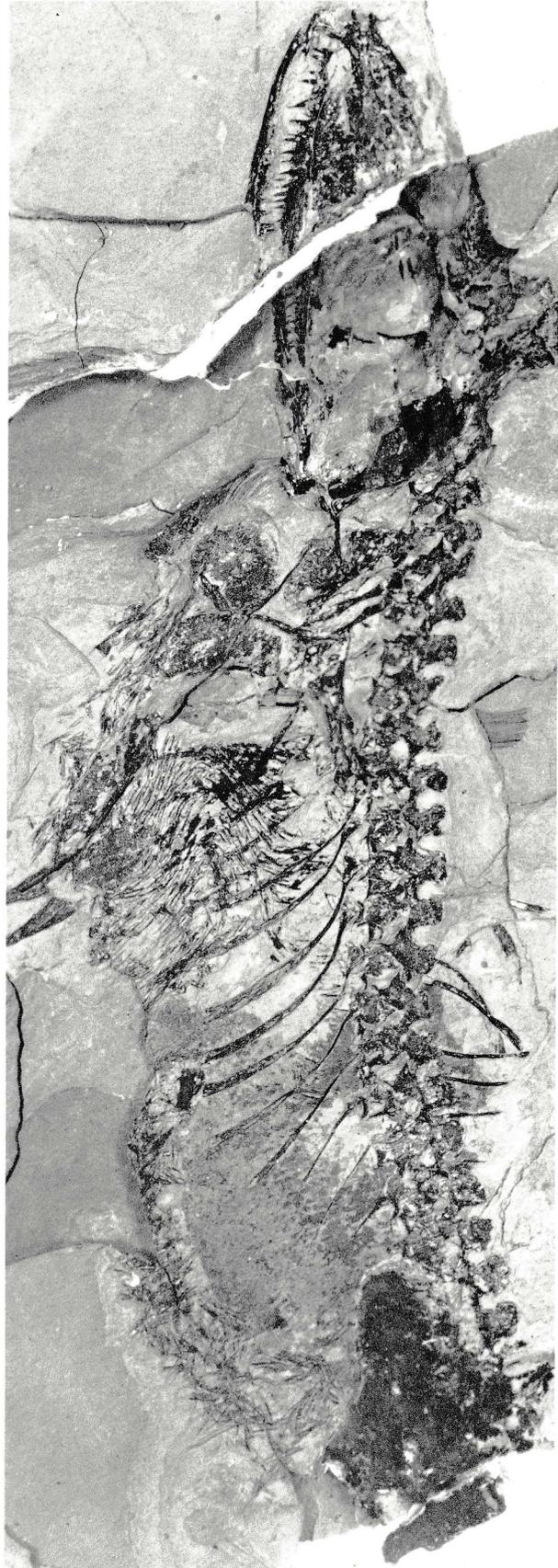
Tafel 8

Bruktererpeton fiebigi n. gen. n. sp.

- Fig. 1. Rekonstruktion der Schnauzenregion in Dorsalansicht, gezeichnet nach einem Latexabguß der Gegenplatte des Holotypus. x 6,2.
Restoration of the snout in dorsal view, based on a latex cast from the counterpart. x 6,2.
- Fig. 2. Rekonstruktion des linken postorbitalen Schädeldaches in Dorsalansicht, gezeichnet nach einem Latexabguß der Gegenplatte. x 6,5.
Restoration of the left skull table in dorsal view, based on a latex cast from the counterpart. x 6,5.



1



2

J. A. Boy & Kl. Bandel: *Brukererpeton fiebigi* n. gen. n. sp.

