Die Schnauzenverletzungen der Parasuchier und ihre biologische Bedeutung

Von O. ABEL (Wien)

(Mit 10 Textfiguren)

Bei den Parasuchiern des schwäbischen Keupers, die zuerst durch die vorzüglichen Untersuchungen von HERMANN VON MEYER¹⁾ genauer bekannt geworden sind, treten im Bereiche der Schnauze sehr eigentümliche Wucherungen, namentlich auf den Praemaxillarien, auf, die schon dem scharfen Auge MEYERS nicht entgangen sind, und die er mit gewohnter Genauigkeit und Sorgfalt abbildete.

Auch spätere Funde zeigten derartige Wucherungen im Bereiche der Schnauze; dies betraf nicht nur die durch die große Höhe der schmalen Schnauze auffallenden und hauptsächlich wegen dieses Merkmals als selbständige Art und Gattung unterschiedenen Formen (*Belodon* = *Phytosaurus Kapffii* MEY.), sondern auch die Typen mit niedrigen, langgestreckten Schnauzen vom Gavialtypus, die durch die beiden Arten *Mystriosuchus Plieningeri* H. v. MEY. und *Mystriosuchus planirostris* H. v. MEY. gekennzeichnet werden.

Daß diese Wucherungen durchaus unregelmäßige Bildungen sind, geht aus der sehr verschiedenen Lage jener Wucherungen hervor, die vereinzelt auftreten, wie dies z. B. bei den von F. VON HUENE²⁾ abgebildeten und beschriebenen Schädeln des *Mystriosuchus Plieningeri* aus dem Stubensandstein von Trossingen (Universitätsammlung Tübingen), des *Mystriosuchus planirostris* aus dem Stubensandstein von Aixheim (drei Schädel im Naturalienkabinett Stuttgart) und einigen anderen, noch eingehender zu besprechenden Resten ersichtlich ist.

¹⁾ HERMANN VON MEYER, Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. *Palaeontographica*, VII. Bd., 1861, p. 253. — Derselbe, Der Schädel des *Belodon* aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. — *Ibidem*, X. Bd., 1863, p. 227. — Derselbe, Reptilien aus dem Stubensandstein des oberen Keupers. — *Ibidem*, XIV. Bd., 1865, p. 99.

²⁾ F. VON HUENE, Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. — *Geologische und paläontologische Abhandlungen*, Jena, N. F., Bd. X, Heft 1, 1911, p. 67.

Obwohl diese Erscheinungen sehr auffallend sind, so haben sie doch bis jetzt nicht die Veranlassung dazu geboten, sich mit der Frage der Entstehung und der biologischen Bedeutung dieser Wucherungen so eingehend zu beschäftigen, wie es zu wünschen wäre. E. FRAAS¹⁾ hat 1896 die kurze Bemerkung gemacht, daß *Belodon Plieningeri* möglicherweise nur eine Jugendform von *Belodon Kapffii* sei, HUENE hat den Wucherungen auf der Nase und Schnauze speziell bei *Mystriosuchus planirostris* nur einen individuellen Charakter zugesprochen²⁾ und kurz hinzugefügt „vielleicht sind es männliche Tiere“. Eine Grube vor der Nasenöffnung des schönen Schädels in der Universitätsammlung in Tübingen, den HUENE als *Mystriosuchus Plieningeri* beschrieb, deutete HUENE wohl als verheilte Verletzung und erkannte, daß diese dem Tiere in früher Jugend zugefügt worden sein mußte, da das von der Verletzung betroffene rechtsseitige Nasale und Septomaxillare im Wachstum behindert erscheinen, aber er fügte hinzu: „Ich weiß die Verletzung nicht anders zu erklären, als daß sie durch einen aus der Höhe herabrollenden Stein verursacht wurde, als das Tier noch jung war“³⁾.

Diese Grube vor der Nasenöffnung des Tübinger Schädels ist in der hier nach der photographischen Abbildung des Schädels kopierten Federzeichnung mit V₁, die „Wucherung“ im vorderen Teile der Schnauze mit V₂ bezeichnet (Fig. 1).

Diese „Wucherungen“ sind jedoch unverkennbar Kallusbildungen nach Verletzungen der Knochen, ebenso wie die grubige Knochennarbe vor der Nasenöffnung des Tübinger Schädels von *Mystriosuchus Plieningeri* als eine Verletzung zu betrachten ist, die aber nur unter Ausbildung eines die ovale Grube wallartig umschließenden Knochenwulstes und nicht unter Ausbildung eines höckerigen Kallus verheilt ist.

Eine genauere Betrachtung der bisher bekannten Schädel von *Phytosaurus Kapffii* MEY. und des in der Trias von Neumexiko gefundenen Schädels von *Phytosaurus buceros* COPE⁴⁾, der von JAEKEL

¹⁾ E. FRAAS, Die schwäbischen Triassaurier, nach dem Material der kgl. Naturaliensammlung in Stuttgart zusammengestellt. Stuttgart 1896, p. 16.

²⁾ F. VON HUENE, l. c., 1911, p. 93.

³⁾ F. VON HUENE, l. c., p. 69, Taf. I und II.

⁴⁾ Eine sehr gute photographische Abbildung des Schädels bei J. H. MC. GREGOR: The *Phytosauria*, with especial Reference to *Mystriosuchus* and *Rhytidodon*. — Memoirs Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. IX, Part II, 1906, Pl. XI, Fig. 46 (oberste Figur der Tafel). — Letzte Abbildung: F. VON HUENE, On Reptiles of the New Mexican Trias in the Cope Collection. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXIV, Art. XV, Nov. 1915, p. 490, Fig. 11a.

als Type einer eigenen Gattung (*Metarhinus*) von *Phytosaurus* abgetrennt wurde¹⁾, zeigt jedoch auf das klarste, daß es sich in den so außerordentlich auffallenden Schnauzenwucherungen bei den unter dem Namen „*Phytosaurus*“ oder „*Belodon*“ beschriebenen Schädeln gleichfalls nur um Kallositäten verheilter Verletzungen handelt, die bei diesen Schädeln allerdings ein bedeutend höheres Ausmaß als bei jenen Schädeln erreichen, die unter dem Namen *Mystriosuchus* beschrieben worden sind.

Ich habe die Oberansicht und die Seitenansicht des von HERMANN VON MEYER beschriebenen und abgebildeten Originals seines „*Belodon Kapffii*“ hier in Kopien zur Darstellung gebracht. Beide Abbildungen zeigen auf das deutlichste die pathologische Natur der enorm ausgebreiteten Wucherungen, die besonders in der Mitte wie im vorderen Drittel der Schnauze ihr höchstes Ausmaß erreichen, während sie bei *Phytosaurus buceros* COPE, wie die von MC. GREGOR und HUENE mitgeteilten Abbildungen zeigen, in der unmittelbar vor den Nasenöffnungen liegenden Schnauzenregion am stärksten entwickelt sind.

Aus der Feststellung, daß die Wucherungen im Bereiche der Schnauze bei *Phytosaurus Kapffii*, *Phytosaurus buceros*, *Mystriosuchus Plieningeri* und *Mystriosuchus planirostris* pathologischer und zwar traumatischer Natur sind, ergibt sich die Notwendigkeit, eine Reihe von Fragen aufzurollen, welche die biologische Bedeutung dieser Erscheinung betreffen:

1. Sind diese Verletzungen den betreffenden Individuen von Artgenossen beigebracht worden oder von artfremden Feinden?
2. Sind die Schädel ohne Spuren von verheilten Verletzungen als solche jugendlicher Individuen anzusprechen oder spielt das Alter hier keine entscheidende Rolle?
3. Ist es möglich, daß die Schädel mit besonders starken Schnauzenverletzungen Männchen, die mit geringeren oder fehlenden Verletzungen im Bereiche der Schnauze Weibchen angehörten?

¹⁾ O. JAEKEL, Über einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg. Sitzungsberichte der Ges. naturforschender Freunde, Nr. 5, Jahrg. 1910, p. 220 und 215, Fig. 8 (Kopie nach der Abbildung MC. GREGORS). — Für *Phytosaurus buceros* hat M. G. MEHL (Quarterly Bulletin of the University of Oklahoma, N. S., 103 (1916), p. 21) den neuen Gattungsnamen *Machaeroprotopus* in Vorschlag gebracht, da *Metarhinus* präokkupiert ist. Zu dieser Gattung gehören nach MEHL die neuen Arten *validus* und *gracilis*. Vgl. darüber ferner E. C. CASE: Preliminary Description of a New Suborder of Phytosaurian Reptiles with a Description of a New Species of *Phytosaurus* (Journal of Geology, Vol. XXVIII, Nr. 6, September-Oktober 1920, p. 533).

4. Ist es möglich, anzunehmen, daß z. B. *Phytosaurus Kapffii* und *Mystriosuchus Plieningeri* weder generisch noch spezifisch verschieden sind, sondern nur Männchen und Weibchen einer und derselben Art repräsentieren?

I. Die Art der Verletzungen

Um die Natur der Schnauzenverletzungen der Parasuchier zu ermitteln, ist es nicht nur notwendig, die bisher vorliegenden Fälle genauer zu untersuchen, sondern sich auch nach analogen Erscheinungen bei andern Wirbeltieren umzusehen, die eine ähnliche Lebensweise führen, wie sie die Parasuchier geführt haben dürften.

Wir werden somit unter den aquatischen Wirbeltieren Umschau halten müssen, um nach analogen Fällen zu suchen.

Dem Gesamthabitus nach entsprechen die Parasuchier am nächsten den Krokodilen und Gavialen. Der Typus von *Mystriosuchus Plieningeri* oder *M. planirostris* ist durchaus dem eines Gavials zu vergleichen, nicht nur in den allgemeinen Körperverhältnissen, sondern auch in Einzelheiten der Schnauzenform, so daß wir berechtigt sind, eine analoge Ernährungsart und Fangweise für die Parasuchier anzunehmen, wie wir sie von den Gavialen kennen. Mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit werden wir auch die langschnauzigen Parasuchier als Fischjäger betrachten dürfen. E. FRAAS¹⁾ hat besonders auf die Ähnlichkeit zwischen dem Schnauzenende von *Mystriosuchus* und dem eines Löffelreihers (*Platalea*) und Pelikans (*Pelecanus*) hingewiesen; an den letzteren erinnert besonders die Herabbiegung des über den Unterkiefer vorstehenden Vorderendes der Schnauze²⁾. Eine analoge Langschnauzenform tritt uns auch bei *Platanista gangetica*, bei *Lepidosteus* usw. entgegen.

Abweichend von den Krokodilen ist bei den Parasuchiern die Lage der vorderen Nasenöffnungen, die weit nach hinten verschoben sind. In dieser Hinsicht ist somit die Schnauze eines *Mystriosuchus* viel ähnlicher der des Gangesdelphins oder der anderen longirostre Squaloceten als der eines Gavials.

Wie die kräftigen Zähne des polyodonten Gebisses von *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* beweisen, müssen diese Reptilien sehr wehrhafte Tiere gewesen sein, die sich gegen Angriffe von artfremden Feinden

¹⁾ E. FRAAS, l. c., 1896, p. 16.

²⁾ Ähnlich ist auch die Form des Schnauzenendes bzw. Schnabelendes beim Fregattvogel (*Fregata aquila*).

wie gegen die Angriffe von Artgenossen erfolgreich verteidigen konnten, wobei auch jedenfalls der kräftige Schwanz als Verteidigungswaffe eine ebenso wichtige Rolle gespielt haben wird, als dies bei den lebenden Krokodilen der Fall ist.

Betrachten wir die verheilten Verletzungen der verschiedenen Schädel von *Phytosaurus Kapffii*, *Phytosaurus buceros*, *Mystriosuchus Plieningeri* und *Mystriosuchus planirostris* genauer, so sehen wir, daß es sich in allen Fällen um Wunden handelt, die im Bereiche der Oberseite der Schnauze liegen und auf den Raum vom Vorderende der Schnauze bis in die Region der äußeren Nasenöffnung verteilt sind.

Beispiele:

1. *Mystriosuchus Plieningeri* MEY. (Stubensandstein von Trossingen. — Original in der Universitätssammlung Tübingen. —

Fig. 1. Schädel von *Mystriosuchus Plieningeri* MEY. aus dem Stubensandstein von Trossingen. — Original in der Sammlung der Universität Tübingen. — Schädel-länge 103 cm. — O = Orbita, N = Nares, V₁ = grubige Verletzung in der Praenasalregion, V₂ = Bißverletzung, unter Kallusbildung verheilt.

(Nach F. VON HUENE.)

Schädellänge 103 cm. — Abgebildet von F. VON HUENE: Geol. und Paläont. Abhandl., N. F., Bd. X, 1911, p. 68, Taf. I—III, Textfig. 2, p. 70.) (Fig. 1.)

Auf dem Vorderteile der Schnauze sieht man eine Wucherung, die besonders stark auf der Oberseite des rechten Praemaxillare ausgebildet ist, wo sie in einer Entfernung von 16 cm vom Vorderende der Schnauze beginnt und sich nach hinten in einer Längserstreckung von 15 cm verfolgen läßt. Die höchste Erhebung über die normale Oberfläche des Praemaxillare beträgt 2,3 cm. Es handelt sich zweifellos um eine dem rechten Praemaxillare zugefügte Verletzung, die unter Kallusbildung verheilt ist, und zwar hat der Kallus eine Ausbiegung der Interpraemaxillarnäht nach links zur Folge gehabt.

Die unmittelbar vor der rechtsseitigen Nasenöffnung gelegene Verletzung ist in Gestalt einer ovalen Grube von 8 cm Länge und 4,5 cm

Breite erhalten geblieben und die Kallusbildung hat sich auf einen Ringwall um diese Grube beschränkt. Durch diese Verletzung sind sowohl das rechte Nasale wie das rechte Septomaxillare betroffen und in ihrem Wachstum beeinflußt worden. Das rechte Septomaxillare ist in die Breite gezerrt und ungefähr dreimal breiter geworden als das linke (30 zu 11 mm).

In der Grube vor der rechten Nasenöffnung fand sich bei der Präparation des Schädels ein Quarzgerölle, das in die Vertiefung genau hineinpaßte. Es ist selbstverständlich, daß dieses Quarzgerölle nichts mit der Verletzung zu tun haben kann. Da schon HUENE diese Möglichkeit besprochen und abgelehnt hat, bedarf dieses zufällige Zusammenreffen keiner weiteren Diskussion. Dagegen hat HUENE erklärt, daß nach seiner Meinung die vor der Nasenöffnung liegende Verletzung „durch einen aus der Höhe herabrollenden Stein verursacht wurde, als das Tier noch jung war“. Die Prämaxillarverletzung bespricht HUENE nicht als solche und beschreibt sie als „Wucherung“, ohne sich über ihre Entstehung zu äußern.

Das Bild beider Stellen (Fig. 1 V₁ und V₂) ist ein derartiges, daß man über ihre Natur als verheilte Verletzungen nicht im Zweifel sein kann. Es ist nur die Frage zu lösen, wie diese Verletzungen entstanden sein können.

Daß die Annahme HUENES, daß die Verletzung in der Nasengegend durch einen „aus der Höhe herabrollenden Stein“ verursacht wurde, unrichtig sein dürfte, glaube ich bestimmt erklären zu können. Es trägt sowohl diese wie auch die Praemaxillarverletzung durchaus den Charakter einer verheilten Bißverletzung.

2. *Mystriosuchus Plieningeri* MEY. (Stubensandstein von Aixheim oder Neuhaus.-Original in der Universitätssammlung Tübingen, Nr. 15128. — Schnauzenfragment von 30 cm Länge. — Abgebildet und beschrieben von F. VON HUENE, l. c. 1911, Taf. VI, Fig. 7, p. 91).

Aus den Dimensionen des Fragmentes ergibt sich, daß es von einem ebenso großen Schädel stammt, wie der im Vorhergehenden besprochene. Der Kallus ist jedoch hier bedeutend stärker, da er bei einer gleichen Länge wie an dem vorher besprochenen Schädel (15 cm) eine Höhe von 4 cm erreicht.

Obwohl durch die fragmentäre Natur des Schnauzenrestes die genaue Lage der verletzten Stelle nicht anzugeben ist, so scheint es sich doch um eine im gleichen Kieferabschnitt gelegene Bißverletzung zu handeln, wie bei V₂ der Fig. 1.

3. *Mystriosuchus planirostris* MEY. (Stubensandstein von Aixheim. — Original im Naturienkabinett in Stuttgart, Nr. 11126 (1). — Schädel-länge 78 cm. — Abgebildet und kurz beschrieben bei F. VON HUENE, l. c. 1911, p. 93, Fig. 17). Fig. 2.

Auch dieser Schädel zeigt im vorderen Teile der Schnauze auf der Oberfläche der Praemaxillaria eine Kallusbildung (V_1); weiter hinten, schon in der Nähe der Nasenregion ist aber ein zweiter, noch höherer Praemaxillarkallus V_2 und knapp vor den Nasenöffnungen ein sehr starker Septomaxillarkallus V_3 zu beobachten. Ein zweiter Schädel der Stuttgarter Sammlung (Nr. 11126 (3)) weist nach F. v. HUENE analoge Wucherungen auf¹⁾.

Fig. 2. Schädel von *Mystriosuchus planirostris* MEY. aus dem Stubensandstein von Aixheim. — Original im Naturienkabinett zu Stuttgart, Nr. 11126. (2). — Schädel-länge 78 cm. — V_1 , V_2 , V_3 = Kallusbildungen nach Bißverletzungen der Schnauze, N = Nares, O = Orbita, Pr = Praeorbitalfenster, T = untere Temporalgrube (die obere ist in der Lateralansicht nicht sichtbar).

¹⁾ Nach F. VON HUENE (l. c. 1911, p. 94) finden sich dieselben Wucherungen im Bereiche des Septomaxillare auch an dem von J. H. MC. GREGOR abgebildeten Schädel im Stuttgarter Naturienkabinett (MC. GREGOR l. c., Pl. XI, Fig. 49, unterste Figur der Tafel), doch lassen sich diese Erscheinungen an dieser Abbildung nicht feststellen. — Es soll hier ferner, wenn auch nur kurz, auf die sehr merkwürdige Oberflächenskulptur der Hirnseite des Basisphenoids und Basioccipitale des von HUENE (l. c., 1911, p. 95, Taf. V) beschriebenen *Mystriosuchus Rüttimeyeri* von Niederschöntal (oberster Keuper, bezw. Rhät des Ergolzufers von Niederschöntal bei Basel) hingewiesen werden. Auf dem Basisphenoid und Basioccipitale (l. c. p. 96) treten symmetrische Höcker und Gruben auf, die uns den Gedanken nahe legen, ob diese Skulpturen nicht in Zusammenhang mit der inneren Sekretion stehen, ein Problem, dessen Verfolgung besondere Beachtung auch von seiten der Paläobiologen verdient. Ein erster Versuch, in dieses Gebiet auch von seiten der Paläobiologie aus vorzudringen, ist in der Studie von F. VON NOPCSA gegeben: „Die Riesenformen unter den Dinosauriern“. (Centralblatt für Min. etc., 1917, Nr. 15 und 16, S. 332–348; zahlreiche Literaturangaben über Akromegalie.)

4. *Palaeorhinus?* spec. (Obere Trias von Neumexiko: konglomeratische Schiefer, Nordost von Fort Wingate. — Original in der Sammlung der Universität Chicago, Nr. 1251. — Fragment der linken Schnauzenhälfte von 669 mm Länge, wovon 330 mm auf den Praemaxillaranteil fallen. — Beschrieben und abgebildet von W. C. TOEPELMANN: Phytosaur Remains from New Mexico. — Bull. Univ. Oklahoma, N. S. Nr. 103, Univ. stud. ser. Nr. 5, Norman, Oklahoma, March 1916, p. 40).

Ein Schnauzenfragment aus der oberen Trias von Neumexiko, das von W. C. TOEPELMANN mit ? zu *Palaeorhinus* gestellt wurde, weist in ungefähr halber Länge des Fragments eine merkwürdige sattelförmige Einsenkung auf, die von einer Anschwellung des vor dieser Einsenkung liegenden Rostralteiles begleitet wird (Fig. 3).

Fig. 3. Schnauzenfragment und Rekonstruktion des Schädels von *Palaeorhinus?* spec. aus der oberen Trias von Fort Wingate, Neumexiko. — Original in der Sammlung der Universität Chicago, Nr. 1251. — Länge des Schnauzenfragments ca. 70 cm. — (Nach W. C. TOEPELMANN).

Mein Freund Baron NOPCSA, dem ich über meine im Zuge befindlichen Untersuchungen über die Bißverletzungen bei Phytosauriern Mitteilung gemacht hatte, verwies mich auf diesen Fall mit dem Bemerkten, daß es sich hier allem Anscheine nach um eine verheilte Kieferfraktur handeln dürfte. Ich schließe mich dieser Deutung vollkommen an.

Wahrscheinlich ist auch diese Kieferfraktur auf eine Bißverletzung zurückzuführen; daß solche Kieferbrüche im Gefolge von Beißereien auftreten, lehren z. B. die später zu besprechenden Kieferbrüche bei *Choneziphius planirostris* CUV., sowie die Kieferbrüche, die an einem Exemplar von *Ichthyosaurus* und einem von *Mosasaurus giganteus* (beide im Musée d'Histoire naturelle de Belgique in Brüssel) zu beobachten sind. „Höchstwahrscheinlich sind diese Verletzungen die Folgen ähnlicher Kämpfe, wie wir sie bei den Ziphiden feststellen konnten“¹⁾.

¹⁾ O. ABEL, Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 586. — Hierzu sei bemerkt, daß die häufig bei Mosasauriern der oberen Kreide von Kansas zu beobachtenden Wirbelverschmelzungen, über die Ch. H. STERNBERG (The Life of a Fossil Hunter, New York, 1909, p. 50) kurz berichtet, wahrscheinlich von Verletzungen durch Schwanzschläge und nicht von Bißwunden herrühren.

Obwohl das Stück nur fragmentär erhalten ist, so gewinnt doch im Rahmen der übrigen Fälle von verheilten Bißverletzungen bei Phytosauriern auch dieser Einzelfall erhöhte Bedeutung.

5. *Phytosaurus buceros* COPE (Obere Trias von Neumexiko. — Original im American Museum of Natural History, Cope Collection, Nr. 2318. — Länge des Schädelrestes (unvollständig) 70 cm; etwa 10 cm wären zu ergänzen. — Zuletzt abgebildet und beschrieben von F. VON HUENE: Bulletin Am. Mus. Nat. Hist., Vol. XXXIV, Art. XV., 1915, p. 490, Fig. 11) (Fig. 4).

Dieser Schädelrest zeigt in der Praenasalregion eine sehr starke kammartige Aufwulstung der Schnauze; sie erstreckt sich auf eine Länge von etwa 25 cm und betrifft die beiden Praemaxillaria und Septomaxillaria,

Fig. 4. Schädel von *Phytosaurus buceros* Cope aus der oberen Trias von Neumexiko. — Original im Amer. Mus. Nat. Hist. New York, Cope Collection, Nr. 2318. — Länge des Schädels (in der vorliegenden Gestalt) ca. 70 cm. (Nach J. H. Mc. GREGOR).

soweit dies aus den Abbildungen zu erschließen ist. Der vordere Schnauzenteil ist jedoch nicht erhöht und entspricht in dieser Hinsicht den bei *Mystriosuchus Plieningeri* oder *M. planirostris* zu beobachtenden Schnauzenformen.

Würde die Kallusbildung bei dem Exemplar 11126 (2) von *Mystriosuchus planirostris* des Stuttgarter Naturalienkabinetts so weit vorgeritten sein, daß die hintere Praemaxillarwucherung mit der großen Praenasalwucherung vereinigt und der Raum zwischen den beiden Praemaxillarkallositäten ausgefüllt wäre, so würden zwischen den beiden Schädeln (dem genannten Exemplar von *Mystriosuchus planirostris* und dem Original von *Phytosaurus buceros*) keine wesentlichen Unterschiede mehr bestehen.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Entstehung der Knochenwucherungen auch bei *Phytosaurus buceros* auf dieselbe Ursache wie bei den bisher besprochenen Phytosaurierschädeln des schwäbischen Keupers zurückzuführen ist, nämlich auf Kallusbildungen nach Schnauzenverletzungen.

Auch in diesem Falle kann es sich wie bei dem vorher besprochenen wohl kaum um etwas anderes als um Bißverletzungen handeln.

6. *Phytosaurus buceros* COPE. (Obere Trias von Flagstaff, Nordost vom Little Colorado River in Arizona. — University Oklahoma Collection, Nr. 3807). — Länge des Schädels: 104 cm (aus dem Reduktionsverhältnis der Figuren errechnet, genaue Maßangabe fehlt). — Beschrieben und abgebildet als *Machaeropsopus validus* n. g. et spec., M. G. MEHL: New and Little Known Phytosaurs from Arizona. — Quarterly Bulletin of the University of Oklahoma, N. S. Nr. 103, U. S. Series Nr. 5, Norman, Oklahoma March 1916) (Fig. 5).

Fig. 5. Schädel von „*Machaeropsopus validus*“ MEHL (1916) = *Phytosaurus buceros* COPE, aus der oberen Trias von Flagstaff in Arizona. — Original in der Universität von Oklahoma, Nr. 3807. — Schädelänge 104 cm (berechnet, Maßangaben fehlen). (Nach M. G. MEHL).

Das Rostrum des großen und zweifellos voll erwachsenen Schädels zeigt ebenso wie das der Type von *Phytosaurus buceros* COPE nur in der Region vor der Nasenöffnung eine Anschwellung, die nach oben in einen Kamm wie bei *Phytosaurus Kapffii* ausläuft; sie ist schwächer als bei dem von E. D. COPE beschriebenen Schädel, doch ist dafür der die Nares tragende „Krater“ höher und stärker.

M. G. MEHL bemerkt über diesen Schädel folgendes:

„The skull is of the type of *Lophopsopus (Belodon) Kapffii* and in a lateral view resembles that form rather closely in as much as each has a well developed rostral crest. Unlike the rostrum of the other crested phytosaurs, however, that of the present specimen is not continuous in its upper outline, but presents a sinuous border. The crest springs from a prominent rugosity just in advance of, and slightly above the nares. From here the border curves sharply downward and forward concavely for a distance of about 70 mm and thence forward a distance of 160 mm in a nearly horizontal line. From this point the outline again turns downward and forward in a concave curve, but loses its identity some 120 mm back of the extremity of the rostrum“.

„The crest also differs from that of the European form in that it does not present the swollen edge of the latter, but is thin and knife-like“ (p. 7).

„There can be no question of the close relationship of the present form with that described by COPE from New Mexico under the name of *Belodon buceros*. The two specimens apparently represent two distinct species, however. The posterior border of the nares in COPE'S Type is more anterior, and the antorbital vacuity has less antero-posterior extent and lies somewhat further back than in the present form. In the latter specimen, also the anterior border of the nares is complete and much higher than the posterior border, the opposite of the condition in the former. The difference in the contour of the rostrum is also probably too great to be considered an individual variation“ (p. 21).

„The posterior side of the skull resembles that of *Mystriosuchus planirostris* in outline most nearly, perhaps“ (p. 11).

Die Übereinstimmung zwischen dem von E. D. COPE als *Belodon buceros* beschriebenen Schädel aus der oberen Trias von Neumexiko mit dem von M. G. MEHL 1916 beschriebenen Schädel aus der oberen Trias von Arizona ist zweifellos so weitgehend, daß mir die Gründe für eine spezifische Trennung beider Formen nicht zureichend erscheinen. Wenn wir nach dem gleichen Unterscheidungsprinzip die europäischen Phytosaurier gruppieren wollten, so würden wir genötigt sein, ebenso zahlreiche Arten für den Formenkreis, der bisher z. B. unter den Namen *Mystriosuchus Phieningeri* oder *Mystriosuchus planirostris* vereinigt worden ist, zu errichten, was gewiß den tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen kaum Rechnung tragen würde. Die Lage der äußeren Nasenöffnungen ist zum Teile von individuellen Variationen beeinflusst, zum Teile aber auch durch die Ausbildung der pränasalen „Wucherungen“ bestimmt, die zwar in den Einzelheiten ihrer Skulptur von MEHL nicht beschrieben worden sind, aber allem Anscheine nach sich ebenso verhalten wie bei *Phytosaurus buceros*.

Ich kann endlich keinen zwingenden Grund für eine generische Trennung von *Phytosaurus buceros* und *Phytosaurus Kapffii* anerkennen; wenn auch O. JAEKEL (1910) in der etwas verschiedenen Form des Rostrums beider Arten und in der weiter rückwärts gelegenen Nasenöffnung bei *Belodon buceros*, ferner in der weit nach hinten vorgestreckten Ecke des Squamosums genügende Gründe für die generische Abtrennung der nordamerikanischen Type sieht, für die er den (1908 durch H. F. OSBORN¹⁾ präokkupierten) Namen *Metarhinus* vorschlug²⁾, so ist dazu zu bemerken, daß bei *Phytosaurus buceros* die vorspringende

¹⁾ H. F. OSBORN, New or little known Titanotheres from the Eocene and Oligocene. Bulletin Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XXIV, Art. XXXII, Sept. 19, 1908, p. 609.

²⁾ O. JAEKEL: Über einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg. Sitzungsber. d. Ges. Naturforsch. Freunde, Nr. 5, Jahrgang 1910, p. 220.

Ecke des Squamosums scheinbar nur eine Folge der Verdrückung des Schädels ist, da sie bei dem sonst sehr nahestehenden Schädel, den MEHL 1916 beschrieben hat, sich ganz ebenso wie bei *Phytosaurus Kapffii*¹⁾ verhält; die weiter nach hinten verschobene Stellung der Nares ist nur als spezifisches Merkmal anzusehen und reicht für die Aufstellung einer neuen Gattung, für die MEHL den Namen *Machaeroprotopus* (1916) in Vorschlag brachte²⁾, kaum aus; und endlich ist die Form des Rostrums, wie wir schon bei *Mystriosuchus* gesehen haben und weiter bei *Phytosaurus Kapffii* sehen werden, durch Bißverletzungen beeinflusst und kann daher in keiner Weise als Grund für eine spezifische oder generische Trennung in die Wagschale fallen.

7. *Phytosaurus Kapffii* MEY. (Stubensandstein der Umgebung von Stuttgart. — Original im Naturalienkabinett Stuttgart. — Schädel-länge 75 cm. — Abgebildet und beschrieben von H. VON MEYER: Palaeontographica, X. Bd., 1863, p. 227, Taf. XXXVIII—XLII) (Fig. 6, 7).

Die eigenartige Skulptur der Knochenoberflächen im Bereiche der Schnauze dieses Phytosaurierschädels ist schon dem ersten Forscher, dem wir eine eingehende Beschreibung des Stückes verdanken, HERMANN VON MEYER, nicht entgangen und er hat mit der ihm eigen gewesenen Sorgfalt und Genauigkeit alle Einzelheiten der Knochenskulptur wiederzugeben versucht. Schon MEYER war es aufgefallen, daß die Skulptur der Knochen des Schädeldaches von *Phytosaurus Kapffii* von der Skulptur der Schnauzenknochen sehr bestimmt abweicht, aber er hat die Möglichkeit, daß es sich in diesen so sonderbaren Wülsten, Grübchen und Knöpfen um pathologische Erscheinungen handeln könnte, ebensowenig wie alle späteren Bearbeiter in Erwägung gezogen. Betrachten wir den Schädel von der Oberseite (Fig. 6), so finden wir in der vorderen Schnauzenhälfte den Kamm, der von den weit nach hinten verschobenen Nasenöffnungen bis in die Gegend reicht, in der sich die Schnauze bogen-

¹⁾ Für *Phytosaurus (Belodon) Kapffii* H. v. MEYER stellte M. G. MEHL den neuen Gattungsnamen *Lophoprotopus* auf, der schon aus dem Grunde allein überflüssig wäre, weil O. FRAAS („Vor der Sündflut! — Eine Geschichte der Urwelt.“ — Stuttgart, 1866, p. 210) für *Belodon Kapffii* den Gattungsnamen *Nicrosaurus* vorgeschlagen hatte. Über „*Lophoprotopus*“ vgl. M. G. MEHL: The *Phytosauria* of the Trias. Journal of Geology Vol. XXIII, 1915, p. 163.

²⁾ M. G. MEHL, New or little known Phytosaurs from Arizona. — Bull. Univ. Oklahoma, Norman, Oklahoma, 1916 (N. S. Nr. 103, Univ. Study Series Nr. 5), p. 5.

Auch E. C. CASE wendet sich gegen eine Abtrennung der Gattung *Machaeroprotopus* von *Phytosaurus*: E. C. CASE: Preliminary Description of a New Suborder of Phytosaurian Reptiles with a Description of a New Species of *Phytosaurus*. — Journal of Geology, Vol. XXVIII, Nr. 6, Sept.-Okt. 1920, p. 535.

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 6 Oberansicht, Fig. 7 Seitenansicht des Rostrums von *Phytosaurus Kapffii* MEYER, aus dem Keuper (Stubensandstein) der Umgebung von Stuttgart. — Original und Type von H. VON MEYER, 1863 (Palaeontographica, X. Bd., 1863, Taf. XXXVIII und XL.) — Schädellänge 75 cm. — Original im Naturhistorischen Kabinett Stuttgart.

förmig nach unten über das Vorderende des Unterkiefers krümmt, von sehr zahlreichen Grübchen und Wülsten sowie verschiedenen anderen unregelmäßigen Rauigkeiten bedeckt, die sich von der mehr gleichmäßig ausgebildeten Skulptur der Knochen des Schädeldaches wesentlich unterscheiden (Fig. 7). Besonders die Oberansicht des Kammes zeigt uns bei Vergleichen mit anderen Kallusbildungen, wie sie nach schweren Knochenverletzungen und nachfolgender Periostitis auftreten, eine so auffallende Übereinstimmung, daß wir auch hier ebensowenig wie in den im Vorstehenden besprochenen Fällen lange im Zweifel darüber sein können, daß sich die Schnauze von *Phytosaurus Kapffii* nur dadurch von den unter anderen Namen unterschiedenen Formen aus der Gruppe des *Mystriosuchus Plieningeri* und *Mystriosuchus planirostris* unterscheidet, daß die bei den letzteren nur vereinzelt auftretenden Kallusbildungen im Bereiche der Schnauze hier zu einem einheitlichen Kamme zusammenfließen, wie dies schon bei *Phytosaurus buceros*, wenn auch noch nicht in dem hohen Grade wie bei *Phytosaurus Kapffii*, in der Praenasalregion zu beobachten ist.

Wenn wir die Frage aufwerfen, welcher Art diese Verletzungen gewesen sein müssen, die zu einer so weitgehenden Deformierung der Schnauze von *Belodon Kapffii* geführt haben, so können auch hier nur Bißverletzungen in Frage kommen. An einzelnen Stellen, wie dies namentlich die Außenansicht des rechtsseitigen Praemaxillare zeigt, erkennen wir noch deutlich das Vorhandensein runder Gruben, wie wir sie als Eindrücke von Zähnen in anderen Fällen und so auch in der Praenasalregion des zuerst erwähnten Schädels von *Mystriosuchus Plieningeri* kennen gelernt haben. Hier sind die Gruben, die durch die Bisse entstanden sind, nicht durch eine Kallusbildung überwachsen, sondern die Gruben sind durch wallartige Umrahmungen der angrenzenden Knochenpartien von den unverletzten Knochenteilen abgegrenzt. Der kammartig erhöhte Schnauzenabschnitt von *Phytosaurus Kapffii* stellt sich somit als ein von zahllosen Verletzungen und zwar Bißverletzungen betroffener Teil des Schädels dar.

Die anderen Schädel von *Phytosaurus Kapffii* zeigen, abgesehen von individuellen Verschiedenheiten in Lage, Form und Größe der einzelnen Kallusbildungen, im wesentlichen das gleiche Bild wie der zuerst von MEYER abgebildete und beschriebene Schädel, der die Type der Art bildet.

2. Die Herkunft der Verletzungen

Haben wir nunmehr festgestellt, daß die Unterschiede in der Höhe der Schnauze bei den verschiedenen Phytosauriern nur gradueller

Natur sein können, je nachdem das betreffende Individuum zahlreichere oder geringere Schnauzenverletzungen in Kämpfen davontrug, so müssen wir jetzt auch der Erörterung der Frage näher-treten, welche Tiere den Phytosauriern diese Verletzungen beigebracht haben dürften und ob es Artgenossen oder artfremde Feinde gewesen sind, die diese Bißwunden erzeugt haben.

Zu diesem Zwecke müssen wir unter den lebenden Tieren von ähnlicher Lebensweise, wie sie die Phytosaurier geführt haben, Umschau halten, um auf dem Wege von Analogieschlüssen vielleicht zu einer Antwort gelangen zu können.

In erster Linie kommen die Krokodile in Betracht.

Daß die Krokodile namentlich in der Paarungszeit heftige Kämpfe untereinander aufführen, ist seit langer Zeit bekannt. F. WERNER¹⁾ hat in der Neubearbeitung von BREHMS Tierleben eine Reihe von Beobachtungen über Kämpfe zwischen Krokodilen mitgeteilt. Diesen Berichten ist zu entnehmen, daß namentlich in der Paarungszeit heftige Kämpfe zwischen den Männchen, aber auch zwischen Männchen und Weibchen stattfinden, da die Paarungsversuche unter lebhaftem Schnappen und Beißen vor sich zu gehen pflegen, wobei es zwischen den Männchen, die meist in viel geringerer Zahl als die Weibchen auftreten, manchmal zu wahren Schlachten kommt. Auch kleineren Artgenossen wird z. B. das Nilkrokodil stets gefährlich. Besonders heftige Kämpfe finden in der Paarungszeit zwischen den Männchen des Hechtalligators (*Alligator mississippiensis* DAUD.) statt, und es kommt hierbei häufig zu Verstümmelungen, wie CLARKE berichtet; auch REESE erzählt von dem häufigen Vorkommen von Hechtalligatoren, deren Gliedmaßen verstümmelt waren oder ganz fehlten. SCHOMBURGK beschreibt den Fang eines Mohrenkaimans (*Caiman niger* SPIX), der eine große bereits vernarbte Wunde aufwies, die er in früheren Kämpfen erhalten haben mußte; „von den 18 Zehen seiner Füße fehlten ihm drei, wie auch der eine Vorderfuß arg verstümmelt war“. Von Wichtigkeit ist der Bericht

¹⁾ F. WERNER: Neubearbeitung von BREHMS „Tierleben“, IV. Bd., p. 501, 505, 507, 515, 525, 531, 555, 556, 560, 561, 566, 571.

Über die Kämpfe beim Spitzkopfkrokodil (*Crocodilus americanus* LAUR.) berichtet A. VON HUMBOLDT, „Der Trupp . . . besteht wahrscheinlich nur aus einem männlichen und vielen weiblichen Tieren; denn, wie schon DESCOURTILS, der die Krokodile auf San Domingo so fleißig beobachtet, vor mir bemerkt hat, die Männchen sind ziemlich selten, weil sie in der Brunst miteinander kämpfen und sich ums Leben bringen“. (A. VON HUMBOLDT: Reise in die Aequinoktial-Gegenden des neuen Kontinents. — Bearbeitet von H. HAUFF, Stuttgart, J. G. COTTA, III. Bd., p. 20).

SCHOMBURGKS über einen Kampf zwischen einem sehr großen Mohrenkaiman und einem kleineren „Kaikautschi“ oder kleinen Individuum einer anderen Kaimanart; der Räuber hatte sein Opfer in der Mitte des Leibes gepackt, so daß nur Kopf und Schwanz des Beutetieres aus dem Rachen des großen Kaimans herausstanden. Diese Art des Ergreifens kleinerer Beutetiere wird wohl auch bei anderen Arten Regel sein und so erklärt sich die eigentümliche Verletzung, die E. AUER¹⁾ an einem linken Femur und Sakralwirbel von *Metriorhynchus* *cfr. Moreli* DESL. aus dem oberen Jura von Fletton bei Peterborough beobachtet hat. Ich habe bei einer früheren Gelegenheit²⁾ die Frage nach der Natur dieser verheilten Verletzungen an dem erwähnten Individuum von *Metriorhynchus* *cfr. Moreli* offen gelassen, bin aber heute der Ansicht, daß die Ursache der schweren Verletzung des Femurs und Sakralwirbels wahrscheinlich in einer Bißwunde zu suchen ist, die das betreffende Individuum von einem größeren Exemplar in einem ähnlichen Kampfe wie in dem von SCHOMBURGK geschilderten empfangen hat, ohne daß jedoch das angegriffene kleine Tier dem Angreifer zum Opfer fiel.

Baron F. NOPCSA teilt mir in einem Briefe aus London vom 20. Februar 1922 mit, daß er im dortigen zoologischen Garten zwei Gaviale mit z. T. abgebissenem und daher verkürztem Unterkiefer vorgefunden hat. Bei dem einen Exemplar zeigt die Bißstelle eine harte Geschwulst mit zentraler Vertiefung, die wohl auf eine Periostitis mit nachfolgender Kallus- und Fistelbildung zurückzuführen sein dürfte. Beide Gaviale, namentlich jener, dem mehr als die Hälfte des Unterkiefers fehlt, sind an der Nahrungsaufnahme stark behindert. Diese Verletzungen datieren wahrscheinlich erst aus der Zeit der Gefangenschaft, während die verheilten Bißwunden, die ich an den Zehen zweier Exemplare des *Alligator mississippiensis* DAUD. und eines Krokodils im Zoologischen Garten zu London (am 19. Februar 1911) beobachten konnte, vielleicht noch aus der Zeit der Freiheit stammen.

Daß in den Museen derartige verletzte und wieder verheilte Schädel und andere Skeletteile von Krokodilen kaum zu finden sind, die einen näheren Vergleich mit den verheilten Bißwunden der Phytosaurier gestatten würden, ist nach einer persönlichen Mitteilung meines verehrten

¹⁾ E. AUER, Über einige Krokodile der Juraformation. — *Palaeontographica* LV. Bd., 1909, p. 279, Fig. 13, p. 280, Fig. 14.

²⁾ O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — Stuttgart 1912, p. 93. Ich habe als die in Betracht kommende Krankheit eiterige Prozesse in Verbindung mit einer Nekrose angegeben.

Freundes F. WERNER¹⁾ darauf zurückzuführen, daß in Gebieten, wo Krokodile in Mengen vorkommen, von den Sammlern fast durchaus nur unverletzte Exemplare zu konservieren getrachtet werden, was umso leichter möglich ist, als ja in Gegenden, wo Krokodile auftreten, in der Regel ein großer Reichtum an Individuen und somit die Möglichkeit einer Auswahl der unversehrten Exemplare vorhanden ist. Schädel mit verheilten Verletzungen, wie z. B. der eines sehr alten *Crocodilus americanus* LAUR. (Amer. Mus. Nat. Hist. Nr. 7139), den Ch. C. MOOK 1921 beschrieben und abgebildet hat²⁾ und der eine verheilte Verletzung der rechten Schnauzenhälfte aufweist, würden gewiß häufiger in Museen gelangen, wenn auf solche Erscheinungen mehr geachtet werden würde.

In der „Paläobiologie der Wirbeltiere“ habe ich mehrere Fälle beschrieben³⁾, in denen bei Walen die Schnauze als Schlag- oder Stoßwaffe benützt wird oder bei fossilen Vertretern dieses Stammes benützt worden ist. Wir wissen aus Mitteilungen des erfahrenen Walfängers Kapitän D. GRAY, daß die Bullen des Döglings (*Hyperoodon rostratus* LACÉP.) mit ihren Schädeln gegeneinander stoßen⁴⁾, und wir wissen, daß die Männchen dieser Art mit auffallend starken Kieferkämmen ausgestattet sind. Auch bei den Schnabelwalen oder Ziphiiden finden wir die Kieferknochen im Vergleiche zu anderen Zahnwalen dadurch verschieden, daß sie in mehr oder weniger ausgedehntem Maße eine elfenbeinartige, sehr dichte Struktur angenommen haben, wobei das Mesethmoid entweder mit den angrenzenden Knochen verschmelzen kann (*Mesoplodon*) oder frei bleibt (*Ziphius*, *Berardius*), und wir finden zuweilen bei den Schädelresten der obermiozänen Ziphiidengattung *Choneziphius* verheilte Verletzungen im Bereiche der Schnauze, die zum Teile auffallend an die Verletzungen der Kiefer bei den Phytosauriern erinnern, wie z. B. bei einem Exemplar von *Choneziphius planirostris* CUV., das im Britischen Museum in London aufbewahrt wird, oder bei den beiden Exemplaren derselben Art aus dem Obermiozän von Antwerpen, die im Brüsseler Museum liegen (Nr. 1719c und 3770). Daß auch andere Wale heftige

¹⁾ Eine Durchsicht der zahlreichen Schädel von Krokodilen im naturhistorischen Staatsmuseum in Wien hat ergeben, daß nur in einem einzigen Falle Spuren einer quer über die Schnauze hinter der Nasenöffnung verlaufenden Bißverletzung nachzuweisen waren.

²⁾ Ch. C. MOOK: Individual and Age Variations in the Skulls of Recent Crocodilia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XLIV, Art. VIII, p. 56, Fig. 3.

³⁾ O. ABEL, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 90, 574, 583 bis 586, 592—596.

⁴⁾ D. GRAY, Notes on the Characters and Habits of the Bottlenose Whale (*Hyperoodon rostratus*). Proc. Zool Soc., 1882, p. 727.

Kämpfe untereinander ausfechten, wissen wir aus Berichten von Wal-fängern über die Lebensweise der Pottwale¹⁾ und kennen auch mehrere sonderbar spiralig eingerollte Unterkiefer von *Physeter macrocephalus*,

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8 und Fig. 9. Schnauzenenden zweier Exemplare von *Choneziphius planirostris* CUV. aus dem Boldérien von Antwerpen. Originale im Musée d'Histoire naturelle de Belgique in Brüssel: Fig. 8: Nr. 1719c, und Indiv. XX der Monographie von O. ABEL (nicht publiziert); Fig. 9: Nr. 3770 und Indiv. VIII d. Monographie. — Fig. 8 zeigt die Kallusbildung auf dem linken Praemaxillare, Fig. 9 die verheilte Fraktur am Schnauzenende.
($\frac{1}{10}$ der nat. Größe).

deren abnormes Wachstum auf Kiefferverletzungen im Gefolge von Kämpfen zurückzuführen ist.

¹⁾ N. S. SHALER, Notes on the Right and Sperm Whales. Amer. Naturalist, VII., January 1873, Nr. 1, p. 2.

Wenn wir nunmehr der Frage nähertreten, ob die Annahme wahrscheinlicher ist, daß diese Bißverletzungen von Artgenossen herrühren oder ob sie etwa auf Angriffe artfremder Feinde zurückzuführen sind, so haben wir folgendes zu erwägen.

In der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Fälle, in denen bei lebenden Wirbeltieren analoge Verletzungen zu beobachten sind, stammen dieselben aus Kämpfen zwischen Artgenossen. Meist sind es die Männchen, die sich im Paarungskampfe um den Besitz der Weibchen streiten, aber dabei bekommt wohl mitunter auch, wie in den beiden Fällen, die ich in meiner „Paläobiologie der Wirbeltiere“ von *Ziphius cavirostris* besprochen habe (Fig. 8, 9), das Weibchen ziemlich schwere Verletzungen ab und daß dies auch bei Krokodilen häufig der Fall ist, hat mir mein Freund F. WERNER persönlich mitgeteilt. Verletzungen, wie sie das erwähnte Exemplar eines *Metriorhynchus* aus dem Oxfordien von Fletton in der Sakralregion und am Femur aufweist, können jedoch auch sehr leicht durch den Angriff eines artfremden Räubers entstanden sein.

Es muß daher als außerordentlich wahrscheinlich bezeichnet werden, daß die bei den verschiedenen Arten und Gattungen der Parasuchier — soweit sie bisher als solche unterschieden worden sind — zu beobachtenden Verletzungen im Bereich der Schnauzenregion, ebenso wie in der Mehrzahl aller bekannten und näher untersuchten Fälle nicht von artfremden Räubern, sondern von Artgenossen zugefügt worden sind.

3. Das individuelle Alter der verletzten Schädel

E. FRAAS hat 1896 die Vermutung ausgesprochen, daß die unter dem Namen *Belodon Plieningeri* MEY. beschriebenen Schädel die Jugendform von *Belodon Kapffii* MEY. darstellen. „Mir erscheint das letztere wahrscheinlich, da wir auch bei anderen Reptilien eine Zunahme der Hautossifikationen mit dem Alter beobachten; bei den Belodonten würde sich dieselbe ganz besonders am Praemaxillare geltend machen¹⁾“

Es kann sich jedoch bei den später zu der Gattung *Mystriosuchus* gestellten Schädeln von *Belodon Plieningeri* nicht um Jugendformen des *Belodon Kapffii* handeln, da z. B. der von HUENE beschriebene Schädel von *Mystriosuchus Plieningeri* der Tübinger Sammlung bedeutend größer ist als die Mehrzahl der unter dem Namen *Belodon Kapffii* beschriebenen Schädel (103 cm Schädel länge gegen eine Normallänge von 75 bis 85 cm

¹⁾ E. FRAAS, Die schwäbischen Triassaurier, nach dem Material der Kgl. Naturaliensammlung in Stuttgart zusammengestellt. Stuttgart, 1896, p. 16.

bei *Belodon Kapffii*, die nur in einem beschriebenen Falle von der von E. FRAAS mit 1 m angegebenen Schädellänge seines „*Belodon ingens*“ beinahe erreicht wird). Es wäre daher zu erwarten, daß die kleineren und daher als jünger zu bezeichnenden Exemplare des *Belodon Kapffii* ein geringeres Ausmaß an Schnauzenprotuberanzen aufweisen, als der von HUENE beschriebene längere Schädel von „*Mystriosuchus Plieningeri*“, was jedoch nicht der Fall ist. Ein zweiter Schädel von „*Mystriosuchus Plieningeri*“, der im Britischen Museum zu London aufbewahrt wird (Nr. 42745, aus dem Stubensandstein von Stuttgart), zeigt im Bereiche der Schnauze keine verheilten Bißverletzungen und erreicht doch fast dieselbe Größe wie die Normalgröße von „*Belodon Kapffii*“ (nach HUENE ist er 71,5 cm lang)¹⁾. Auch die Schädel von „*Mystriosuchus planirostris*“ halten sich in ungefähr denselben Dimensionen wie die des „*Belodon Kapffii*“; der Schädel von *M. planirostris* mit den drei Schnauzenverletzungen, den HUENE 1911 beschrieben hat, ist 78 cm lang, der unverletzte, den E. FRAAS 1896 beschrieb und abbildete, 80 cm²⁾.

Es können somit kaum bloße Altersunterschiede sein, die den Gegensatz zwischen den verschiedenen Schädeltypen bedingen, da die nahezu gleiche Größe bestimmt gegen eine solche Auffassung spricht.

Zudem kann es sich ja nach den hier gegebenen Darlegungen über die Natur der Wucherungen oder Protuberanzen als Kallusbildungen nach Verletzungen nicht um Altersunterschiede handeln. Da jedoch diese Ansicht früher geäußert worden ist, so mußte sie in die Erörterung einbezogen werden.

4. Sexuelle Unterschiede

Wenn auch die Deutung der Schnauzenwucherungen als altersbedingte Unterschiede abgelehnt werden mußte, so ist doch die Frage offen, ob es sich hier nicht um Unterschiede handeln könnte, die durch das verschiedene Geschlecht jener Individuen bedingt sind, denen die unverletzten, wenig verletzten oder stark verletzten Schädel angehörten.

Bei der Entscheidung dieser Frage spielen die Beobachtungen eine sehr wichtige Rolle, die über die Kämpfe zwischen Artgenossen bei den Krokodilen vorliegen.

Alle Beobachter geben übereinstimmend an, daß die Männchen der Krokodile in der Brunstzeit sowohl untereinander um die Weibchen

¹⁾ F. VON HUENE, Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. L. c., 1911, p. 88.

²⁾ E. FRAAS, l. c. p. 16.

kämpfen, als auch den Weibchen bei den Paarungskämpfen Bißverletzungen zufügen. Es werden daher die Männchen in höherem, die Weibchen in geringerem Grade Spuren solcher Bißverletzungen aufweisen müssen.

Mit der gesteigerten Geruchsfunktion der Männchen zur Paarungszeit steht eine eigentümliche Spezialisierung der Nasenregion in Zusammenhang, die zuerst bei den Gavialen bekannt geworden ist, und über die zuerst Geoffroy St. Hilaire (*Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle de Paris*, T. XII, 1825, p. 101) berichtet hat.

Diese Spezialisierung besteht in der Ausbildung von ziemlich umfangreichen Knochenblasen auf der Gaumenseite des männlichen Schädels, und zwar werden die Blasen von Erweiterungen der Pterygoidea gebildet, die auf ihrer mit den Choanen in Verbindung stehenden Innenfläche mit einer Schleimhaut ausgekleidet sind, die nach der Ansicht von F. SIEBENROCK¹⁾ durch eine Innervation des N. olfactorius befähigt ist, das Geruchsvermögen des Männchens in der Paarungszeit zu steigern und das Auffinden der Weibchen zu erleichtern.

Mit diesen Knochenblasen stehen allem Anscheine nach die wulstigen Auftreibungen in Zusammenhang, die sich in Ringform um das Vorderende der vorderen Nasenöffnung ausgebildet finden und die von besonders starken häutigen Anschwellungen bedeckt sind, wodurch auch äußerlich die Männchen leicht von den Weibchen zu unterscheiden sind. Auch diese am Vorderende der Schnauze gelegenen Wülste enthalten Hohlräume, die mit Schleimhaut ausgekleidet sind. Diese Nasenwülste sind besonders bei alten Männchen sehr groß.

Auch bei den echten Krokodilen sind derartige Knochenblasen, wie sie die Gaviale in der Pterygoidalregion besitzen, beobachtet worden und zwar von F. SIEBENROCK an männlichen Exemplaren des *Crocodilus niloticus*, die F. WERNER auf einer Expedition in den ägyptischen Sudan bei Khor Attar, Lado, Mongalla und Gondokoro gesammelt hat. Beim Nilkrokodil werden jedoch die Wände dieser Blasen nicht wie bei den Gavialen allein von den Pterygoidea gebildet, sondern es nehmen auch die Palatina an ihrem Aufbaue Anteil; sie stehen gleichfalls mit dem Nasengang in Verbindung, nehmen aber eine höhere Lage als bei den Gavialen ein. Dieselben Blasen fand SIEBENROCK auch bei *Crocodilus porosus*, wo sie noch größer werden als bei *C. niloticus*, ferner

¹⁾ F. SIEBENROCK: Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise von Dr. FRANZ WERNER nach Ägypten und im ägyptischen Sudan. — IV. Krokodile und Schildkröten. — Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wiss., Math. Naturw. Klasse Bd. CXV, Abt. 1, Wien, 1906. p. 819—821.

bei *Tomistoma Schlegelii*, wo sie mit den Blasen der Krokodile eine größere Formähnlichkeit aufweisen als mit denen der Gaviale.

Obwohl die bisherigen Untersuchungen über die analoge Region des Schädels von *Phytosaurus*, der in erster Linie mit Rücksicht auf die stärkeren Bißverletzungen bei diesen Arten für eine solche Untersuchung in Betracht kommt, ergeben haben, daß sich der Schädel von *Phytosaurus* in dieser Hinsicht jenem von *Mystriosuchus* durchaus ähnlich verhält, so ist doch aus dem Fehlen der als sekundäre Geschlechtsmerkmale zu bewertenden Nasenblasen bei den Parasuchiern kein Einwand gegen die Annahme zu erblicken, daß es sich bei den Unterschieden zwischen *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* nur um sexuelle Differenzen handeln könnte, da ja die Phytosaurier wie die Parasuchier überhaupt mit den Krokodilen nicht näher verwandt sind und daher die bei den Krokodilen zur Ausbildung gelangten Knochenblasen durchaus nicht notwendigerweise auch bei den Parasuchiern im männlichen Geschlechte zu erwarten sind. Immerhin wäre es von Interesse, bei neuerlichen Untersuchungen von Phytosaurusschädeln aus den dargelegten Gründen der Nasenregion ein besonderes Augenmerk zuzuwenden.

Bevor wir an die Erörterung der Frage näher herantreten, ob die zwischen *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* zu beobachtenden Unterschiede in der Schnauzenform und in anderen Merkmalen des Skelettes nicht als bloße Sexualdifferenzen anzusehen sind, so daß sich also durch diese Feststellung unsere Ansicht von den systematischen Unterschieden zwischen den bisher unterschiedenen „Arten“ und „Gattungen“ der Parasuchier sehr wesentlich ändern müßte, ist es notwendig, sich nach sexuellen Unterschieden bei den rezenten Reptilien umzusehen, um aus ihnen eine Grundlage für eine die Parasuchier der Triasformation betreffende Erörterung zu erhalten.

Im allgemeinen sind bei rezenten Reptilien auffallend wenig Fälle eines sexuellen Dimorphismus bekannt geworden. Daß bei den Krokodilen die Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern, abgesehen von den besprochenen Riechblasen der Männchen, so gering zu sein scheinen, daß sie bisher nicht beachtet worden sind, haben wir bereits besprochen. Stärker sind die sexuellen Unterschiede bei den Lacertiliern, wo sich nicht nur in der oft sehr verschiedenen Färbung beider Geschlechter, sondern auch, worauf schon CH. DARWIN¹⁾ hingewiesen hat, in dem Grade der Ausbildung von Epidermalbildungen im Bereiche des Schädels wichtige Unterschiede feststellen lassen. Es sei diesbezüglich nur auf

¹⁾ CH. DARWIN, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 4. Aufl., Stuttgart 1883, p. 338—342.

die Chamäleonen verwiesen¹⁾. Ebenso finden wir bei verschiedenen Lacertiliern an den Männchen stärkere Hautkämme auf dem Rücken, Kehltaschen usw. ausgebildet. Diese sekundären Geschlechtsmerkmale beeinflussen auch das Skelett, denn bei den gehörnten Chamaeleonen sind die zuweilen nur in Gestalt von Hautlappen auftretenden Kopfhörner mitunter von knöchernen Kegeln gestützt und zwar können zwei derartige Knochenzapfen nebeneinander stehen. Diesen auch im Skelette bemerkbaren Sexualdifferenzen reihen sich jene Fälle an, in denen speziell bei den Männchen hohe Rückenkämme ausgebildet sind, die von den verlängerten Dornfortsätzen der Rückenwirbel gestützt werden; dies ist der Fall bei *Chamaeleon montium* BUCHH., dem Bergchamaeleon Kameruns. Diese Tatsachen haben STROMER²⁾ dazu geführt, auch für die z. T. mit sehr hohen Neurapophysen der Rückenwirbel ausgestatteten Raubdinosaurier, wie z. B. für *Spinosaurus aegyptiacus* STR. aus dem Cenoman Ägyptens, die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß es sich in diesen Fällen um Sexualdifferenzen handelt. Von besonderer Wichtigkeit für unsere Frage ist die Feststellung eines die Wirbelform betreffenden sexuellen Unterschiedes bei der Gattung *Heloderma*, die wir G. A. BOULENGER³⁾ verdanken. Aus dessen Untersuchungen ergibt sich, daß die hinteren Rückenwirbel und die vorderen Caudalwirbel von *Heloderma suspectum* eine sehr auffallende Formdifferenz zeigen, die sich nicht allein auf die Größe, sondern auch auf die allgemeine Gestalt der Wirbel erstreckt (Fig. 10). Beim Männchen von *Heloderma suspectum* sind die Wirbelzentren relativ viel höher als bei den Weibchen, die Neurapophysen viel stärker als bei den Weibchen entwickelt und dabei steiler gestellt; endlich bestehen Unterschiede auch in der Stärke und der Richtung der Interzentren (i. S. von COPE) bzw. der Hypapophysen (i. S. von OWEN), die den exogenetischen Bildungen an der Unterseite der Wirbelkörper gewisser Eidechsen und Schlangen homolog sind (aber mit den eigentlichen Interzentren der primitiven Reptilien, die den Hypozentren der Stegozophalen homolog sind, nichts zu tun haben⁴⁾).

¹⁾ F. WERNER, Neubearbeitung von BREHMS „Tierleben“, V. Bd., 1913, p. 221—222.

²⁾ E. v. STROMER, Ergebnisse der Forschungsreise Prof. E. STROMERS in den Wüsten Ägyptens. — II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen. nov. spec. Abh. Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss., München, XXVIII. Bd., 3. Abh., 1915, p. 28.

³⁾ G. A. BOULENGER, Notes on the Osteology of *Heloderma horridum* and *H. suspectum*, with Remarks on the Systematic Position of the *Helodermatidae* and on the Vertebrae of the *Lacertilia*. Proc. Zool. Soc. London, 1891, p. 109.

⁴⁾ O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin u. Leipzig 1919, p. 224, 672, 680.

Die Bedeutung dieser Feststellung BOULENGERS für die Frage nach den sexuellen Unterschieden fossiler Reptilien hat zuerst F. VON NOPCSA¹⁾ erkannt und in einigen Mitteilungen über die sekundären Geschlechtsmerkmale der Dinosaurier besprochen. NOPCSA hat den Nachweis zu erbringen versucht, daß sich gewisse Skelettmerkmale, die bei Reptilien und Vögeln als sexuelle Differenzen gelten müssen, auch bei den Dinosauriern und Ornithischiern beobachten lassen und daß daher die Möglichkeit besteht, für verschiedene fossile Gattungen und Arten den Nachweis einer spezifischen oder generischen Identität bei Berücksichtigung ihrer Geschlechtsunterschiede zu erbringen.

Fig. 10. *a* drei hintere Dorsalwirbel, *b* drei vordere Caudalwirbel von *Heloderma suspectum* COPE; *A* Männchen, *B* Weibchen. — Seitenansicht von links. — Nat. GröÙe. Nach G. A. BOULENGER.

Obwohl ich diesen Ausführungen NOPCSAS nicht in allen Einzelheiten, wie z. B. bezüglich der Frage des spezifischen oder nur sexuellen Unterschiedes von *Iguanodon Mantelli* und *Iguanodon bernissartensis* (NOPCSA hält beide Arten nur für die beiden Geschlechter derselben Art), beipflichten kann²⁾, so ist doch zweifellos durch seine Untersuchungen die Frage nach den sexuellen Differenzen der Reptilien und

¹⁾ F. VON NOPCSA, Über Geschlechtsunterschiede bei Dinosauriern. Centralbl. f. Mineralogie usw., 1915, Nr. 13, p. 386. — Derselbe, Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Mitteilungen a. d. Jahrbuch der Kgl. Ungar. Geol. Reichsanstalt, XXIII. Bd., 1. Heft, Budapest 1915, p. 6. — Derselbe, Über Dinosaurier. 4. Neues über Geschlechtsunterschiede bei Orthopoden. Centralbl. f. Mineralogie usw. 1918, Nr. 11 u. 12, p. 193.

²⁾ O. ABEL, Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, G. Fischer, 1922, p. 370. Pal. Zeitschr. Bd. V.

der Möglichkeit ihres Nachweises bei fossilen Formen sehr wesentlich gefördert worden.

Zu den sexuellen Differenzen bei den Lacertiliern gehört aber ferner die bei den beiden Geschlechtern verschiedene Zahl der Schuppenreihen, wofür namentlich H. GADOW¹⁾ wichtige Tatsachen beigebracht hat. Diese Fälle müssen unser besonderes Interesse beanspruchen, da sich, wie wir sehen werden, der Hauptunterschied zwischen *Phytosaurus* oder *Belodon* einerseits und *Mystriosuchus* andererseits nach den Untersuchungen von F. VON HUENE²⁾ auf die verschiedene Ausbildung der knöchernen Rückenpanzerplatten beschränkt, wenn wir von der Form der Schnauze und den Differenzen der Wirbelformen³⁾ absehen. Die Unterschiede, die E. FRAAS⁴⁾ im Gebißtypus der beiden Gattungen feststellen zu können geglaubt hat, sind von HUENE⁵⁾ beseitigt worden. Daß das posttemporale Foramen bei *Mystriosuchus* im Vergleiche zu dem von *Phytosaurus* sehr klein ist, kann nicht als schwerwiegender Gegensatz in die Wagschale fallen.

Da sich somit die Unterschiede⁶⁾ zwischen den beiden Gattungen *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* darauf konzentrieren, daß bei der ersteren zwei Reihen in transversaler Richtung verlängerter Knochenplattenreihen dem Rücken entlang ziehen, während bei *Mystriosuchus* vier Reihen subquadratischer Knochenplatten den Dorsalschild bilden, so ist es von Wichtigkeit, daß unter den lebenden Reptilien sowohl die Lacertilier wie die Ophidier bei einzelnen Arten sexuelle Unterschiede in der Zahl und Größe der Epidermalplatten oder Schuppen aufweisen.

So zeigt eine Schlange aus Kamerun (*Bothrolycus ater* GÜNTHER), wie G. BOULENGER⁷⁾ 1919 nachgewiesen hat, verhältnismäßig starke Abweichungen in der Beschuppung beider Geschlechter. Die Männchen besitzen konstant 17, die Weibchen 19 Schuppenreihen. Außerdem finden sich bei den Männchen 134—147 Ventralplatten und 27—34 Sub-

¹⁾ H. GADOW, A Contribution to the Study of Evolution based upon the Mexican Species of Cnemidophorus. Proc. Zool. Soc. London, 1906, Vol. I, p. 277.

²⁾ F. v. HUENE, Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. L. c. 1911, p. 100.

³⁾ F. v. HUENE, A New Phytosaur from the Palisades near New York. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, Vol. XXXII, Art. XV, 1913, p. 275—283.

⁴⁾ E. FRAAS, l. c. 1896, p. 16.

⁵⁾ F. v. HUENE, l. c. 1911, p. 36—38.

⁶⁾ Ich komme weiter unten eingehender darauf zu sprechen.

⁷⁾ G. A. BOULENGER, Un cas intéressant de dimorphisme sexuel chez un Serpent africain (*Bothrolycus ater* GÜNTHER). Comptes Rendus, Inst. de France, Acad. des Sci., Paris, T. 168, 31 mars 1919, p. 666.

caudalplatten, bei den Weibchen dagegen 143—153 Ventralplatten und 16—22 Subcaudalplatten. Diese Unterschiede haben G. ANDERSSON¹⁾ früher dazu bestimmt, in den beiden Geschlechtern von *Bothrolycus ater* zwei verschiedene Spezies (*Pseudoboodon albopunctatus* und *P. brevicaudatus*) zu erblicken.

Die von A. G. RUTHVEN²⁾ angestellten wertvollen Untersuchungen über die Schwankungen in der Zahl der Schuppenreihen bei den Schlangen erfahren somit durch die Feststellungen BOULENGERS eine wichtige Ergänzung.

Daß die Zahl der Schuppenreihen bei den Lacertiliern je nach dem Geschlechte stark verschieden sein kann, lehren die Untersuchungen von H. GADOW über die mexikanischen Arten der Gattung *Cnemidophorus*³⁾. Bei einer Art der *tessellatus*-Gruppe (*Cnemidophorus melanostethus* COPE = *variolosus* COPE) weist z. B. der Humerus des Männchens 3 breite und 3 schmale, der des Weibchens 5 breite und 1 schmalen Schuppenstreifen auf, und der Vorderteil des Vorderarms ist beim Männchen mit 3 vollständigen, sehr regelmäßigen, der des Weibchens dagegen mit 3 sehr unregelmäßigen Schuppenreihen bedeckt. Derartige Verschiedenheiten, so unbedeutend sie auch erscheinen mögen, geben uns immerhin einen Fingerzeig für das Vorhandensein sexueller Unterschiede, die zur Vorsicht bei der systematischen Trennung von Arten bei fossilen Reptilien mahnen, bei denen sich die Unterschiede auf den Charakter der Bepanzerung und der Zahl der Panzerplattenreihen beschränken, die als die Basen von Hornschuppen dienen.

5. Die Wahrscheinlichkeit einer generischen Identität, aber sexuellen Differenz von *Phytosaurus* (Männchen) und *Mystriosuchus* (Weibchen)

Seitdem die Reste eines großen Parasuchiers aus dem schwäbischen Keuper zuerst unter dem Namen *Phytosaurus cylindricodon* von G. F. JAEGER (1828) beschrieben worden waren, hat sich unsere Kenntnis dieser später zum Kreise der Parasuchier vereinigten Formen sehr erweitert. Von großer Bedeutung für die Erforschung dieser Gruppe waren die Untersuchungen HERMANN VON MEYERS über *Belodon Plieningeri* MEY. und *Belodon Kapffii* MEY., denen später die Entdeckung

¹⁾ G. ANDERSSON, Bihang Svenska Vet. Akad. Handling., T. XXVII, 4. Part. Nr. 5, 1901.

²⁾ A. G. RUTHVEN, Variations and Genetic Relationships of the Garter-Snakes Bull. U. S. Nat. Museum, Nr. 61, 1908.

³⁾ H. GADOW, Proc. Zool. Soc. London, 1891, I, p. 372.

und Beschreibung von *Belodon planirostris* MEY. folgte. Noch vor der Entdeckung des *Belodon Kapffii* hatte E. EMMONS aus der Trias von Nordkarolina einen Parasuchierschädel unter dem Namen *Rutiodon carolinensis* (1856) beschrieben, mit dem folgende später aufgestellte Namen zu identifizieren sind: *Clepsysaurus pennsylvanicus* LEA p. p., *Centemodon sulcatus* LEA, *Omosaurus perplexus* LEIDY, *Palaeosaurus sulcatus* EMMONS, *Palaeosaurus carolinensis* EMMONS, *Compsosaurus priscus* LEIDY, *Clepsisaurus Leaii* EMMONS, *Eurydorus serridens* LEIDY, *Belodon carolinensis* COPE, *Belodon priscus* COPE, *Belodon lepturus* COPE, *Belodon Leaii* COPE, *Rhytidodon rostratus* MARSH und (?) *Belodon validus* MARSH. Der Gattungsname *Rutiodon* wurde später auf Vorschlag von E. D. COPE in *Rhytidodon* abgeändert.

Obwohl die Bezeichnung *Belodon Kapffii* für die heute unter dem Namen *Phytosaurus Kapffii* in der Literatur bekannte Type lange Zeit hindurch in Anwendung war — der Vorschlag von O. FRAAS, das Tier mit dem Namen des „Neckarsauriers“ oder *Nicrosaurus* zu belegen, hat keinen Anklang gefunden — so mußte aus Prioritätsgründen auf den JAEGERschen Gattungsnamen *Phytosaurus* zurückgegriffen werden, als sich herausstellte, daß *Phytosaurus cylindricodon* JAEGER und *Belodon Kapffii* zweifellos zu derselben Gattung gehören. HUENE hält es sogar für sicher, daß *Phytosaurus cylindricodon* und *Belodon Kapffii* ein und dieselbe Spezies sind und aus „Prioritätsgründen“ sollte daher eigentlich statt des Artnamens „*Kapffii*“ der Speziesname „*cylindricodon*“ in Anwendung kommen, ein Beispiel, wohin die übertriebene Anwendung des leidigen „Prioritätsprinzips“ in der Literatur führt.

Erst im Jahre 1896 versuchte E. FRAAS, die generische Verschiedenheit von *Phytosaurus (Belodon) Kapffii* und *Phytosaurus (Belodon) Plieningeri* einerseits und *Mystriosuchus* (E. FRAAS 1896) andererseits (vertreten durch *M. planirostris*) zu begründen. Er stützte sich hierbei auf die, wie er meinte, weitgehenden Unterschiede im Typus des Gebisses; seither hat aber HUENE gezeigt, daß diesen Unterschieden keine Bedeutung mehr zukommen kann, da alle Übergänge zwischen dem Zahntypus von *Kapffii*, *Plieningeri* und *planirostris* festgestellt werden konnten.

Auf die Höhenunterschiede des Rostrums kann nach den Ausführungen HUENES (1909) kein Gewicht gelegt und dieser Unterschied zwischen *Phytosaurus Kapffii* und *Mystriosuchus planirostris* daher nicht als Gattungsunterschied gewertet werden. „Auch im Schädelbau vermittelt *Plieningeri* in ausgezeichnete Weise zwischen den beiden anderen Arten. Knochenwucherungen können auf der Schnauze bei *planirostris*

und *Plieningeri* vorhanden sein oder fehlen, beide Formen sind vertreten, möglicherweise deuten sie Geschlechtsunterschiede an¹⁾.

Diese Auffassung hat jedoch HUENE schon kurze Zeit später wieder aufgegeben und in seiner Studie über die Parasuchier (1911) bekennt er sich infolge mündlicher Besprechungen mit E. FRAAS und O. JAEKEL zu der Ansicht einer generischen Verschiedenheit der beiden Phytosauriartypen des deutschen Keupers. Abweichend von E. FRAAS stellt er aber jetzt auch *Plieningeri* zur Gattung *Mystriosuchus*. Als Hauptgrund für die Notwendigkeit einer schärferen, also generischen Unterscheidung sieht er die verschiedene Ausbildung des Panzers an, der bei *Kapffii* aus zwei Reihen quergestellter, schmaler und langer Knochenplatten auf dem Rücken besteht, während *planirostris* vier Reihen subquadratischer Rückenplatten aufweist.

In einer späteren Studie (1913) verschärft HUENE diesen Gegensatz zwischen *Mystriosuchus* und *Phytosaurus* noch mehr, indem er auf die Verschiedenheiten in der Wirbelform bei *Phytosaurus Kapffii* und *Mystriosuchus planirostris* aufmerksam macht.

So schien es fast, als sollte mit diesen Feststellungen jede Annahme von einer generischen Identität und eventuellen sexuellen Differenz der sich um *Phytosaurus Kapffii* einerseits und *Mystriosuchus planirostris* andererseits gruppierenden Arten abgetan sein, obwohl gerade die sonderbare Erscheinung, daß in der Trias von Nordamerika sowohl der *Phytosaurus*-Typus in einer dem *Ph. Kapffii* sehr nahestehenden Art (*Ph. buceros* COPE) und der *Mystriosuchus*-Typus in einer dem *M. planirostris* sehr nahestehenden Art (*M. = Rutiodon carolinensis*) wiederkehrt, zu einer neuerlichen Prüfung der Trennungsgründe hätte Veranlassung geben können.

Die heute als Gründe für die Trennung von *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* geltenden Kennzeichen sind folgende:

1. Die verschiedene Höhe der Schnauze,
2. Die verschiedene Größe des Foramen posttemporale,
3. Die Formverschiedenheit der Wirbel,
4. Die Formunterschiede der Interclavicula,
5. Der Formunterschied der Iliums,
6. Der verschiedene Krümmungsgrad des Femurs,
7. Die verschiedene Ausbildungsform des Rückenpanzers.

¹⁾ F. v. HUENE, Vorläufige Mitteilung über einen neuen *Phytosaurus*-Schädel aus dem schwäbischen Keuper. Centralbl. f. Mineralogie usw., 1909, Nr. 19, p. 591.

Obwohl somit auf den ersten Blick viele Merkmale für die Unmöglichkeit zu sprechen scheinen, die generische Identität von *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* unter Annahme einer sexuellen Differenz neuerlich in Erwägung zu ziehen, so scheint es mir doch, besonders mit Berücksichtigung der die Schnauzenformen beider Artengruppen bedingenden Ursachen, notwendig, dieser Frage von neuem näher zu treten.

Daß die verschiedene Schnauzenhöhe nicht mehr als ein generischer Unterschied betrachtet werden kann, seitdem es klar ist, daß die Schnauze durch die Kallusbildungen infolge von Bißverletzungen bei den besonders davon betroffenen Formen höher ist als bei unverletzten, braucht nicht weiter erörtert zu werden.

Daß die seinerzeit (1896) von E. FRAAS betonten Unterschiede in den Merkmalen, des Gebisses zwischen *Phytosaurus Kapffii* und *Mystriosuchus planirostris* nicht bestehen und durch *M. Plieningeri* vollständig überbrückt werden, ist bereits von HUENE nachgewiesen worden.

Die Formverschiedenheiten der Wirbel, auf die HUENE 1913 hingewiesen und die er durch Abbildungen belegt hat, halten sich, wie ein Vergleich mit *Heloderma suspectum* zeigt, durchaus in demselben Rahmen wie die bei diesem rezenten Reptil zu beobachtenden sexuellen Differenzen. Sie können also nicht gegen die Annahme ins Treffen geführt werden, daß diese Formunterschiede so groß seien, daß sie nicht als sexuelle Differenzen angesehen werden dürfen.

Der Formunterschied der Interclavicula bei *Phytosaurus Kapffii* und *Mystriosuchus planirostris* ist so unbedeutend, daß er wohl kaum ausreicht, um eine generische Verschiedenheit sicher zu begründen.

Die geringen Formdifferenzen des Iliums können, soweit sie nicht in den Rahmen individueller Verschiedenheiten fallen, sehr wohl auch als sexuelle Differenzen gedeutet werden. Keinesfalls würden sie der Annahme zuwiderlaufen, in *Phytosaurus Kapffii* das Männchen und in *Mystriosuchus planirostris* das Weibchen derselben Art zu erblicken.

Auch den von HUENE angeführten Unterschieden in der Form des Femurs, die sich bei *Phytosaurus* in einer stärkeren sigmoidalen Krümmung im Vergleiche zu *Mystriosuchus* ausprägen, kann ich keine Bedeutung zusprechen, denn neben individuellen Differenzen spielen in dieser Hinsicht auch Altersunterschiede eine sehr wichtige Rolle, wie mir eine Untersuchung der zahlreichen Krokodile aus verschiedenen Altersstadien, die sich in der Sammlung des naturhistorischen Staatsmuseums in Wien befinden, gezeigt hat.

So bleibt als letztes und scheinbar schwer in die Wagschale fallendes Unterscheidungsmerkmal zwischen *Phytosaurus* und *Mystriosuchus* nur der in der Tat sehr verschiedene Charakter der Rückenpanzerung übrig.

Bei den lebenden Krokodilen, die wir trotz ihrer nur entfernten Verwandtschaftsbeziehungen zu den Parasuchiern doch immer an erster Linie zum Vergleiche heranziehen müssen, weil ihre Lebensweise mit jener der Phytosauriden weitgehende Übereinstimmungen aufweist, so daß das Habitusbild eines Gavials dem eines *Phytosaurus* oder *Mystriosuchus* außerordentlich ähnlich gewesen sein muß, sind, wie mir mein Freund und Kollege F. WERNER mitteilt, keine wesentlichen sexuellen Unterschiede in der Bepanzerung zu beobachten. Allerdings fehlen leider bei sehr vielen Musealexemplaren die Angaben über die Geschlechtszugehörigkeit der betreffenden Stücke, die sich durch Merkmale der Bepanzerung unterscheiden, denen wir einstweilen nur einen individuellen Charakter zusprechen dürfen. Wenn wir jedoch berücksichtigen, daß zuweilen, wie dies besonders schön ein männliches Exemplar von *Caiman palpebrosus* CUV. (Coll. Natterer, Brasilien, naturhist. Staatsmus. Wien) zeigt, in der Region der Rückenzacken sehr schwere Kampfverletzungen zu beobachten sind und daß bei diesem Exemplare, wie auch bei anderen Stücken zu sehen ist, die Schwanzspitze abgebissen ist (demselben Exemplare von *Caiman palpebrosus* fehlen auch außer dem Daumen und dem fünften Finger alle übrigen Finger der linken Hand und die Wundstelle ist kallös verheilt), so könnte man annehmen, daß sich gerade in der Rückenregion, die nächst dem Schädel Kampfverletzungen besonders ausgesetzt ist, sekundäre Geschlechtsmerkmale am ehesten geltend machen.

Es war mir wertvoll, das Urteil eines so erfahrenen Kenners der rezenten Reptilien, wie es Prof. F. WERNER ist, darüber zu hören, ob die Unterschiede der Bepanzerung, wie sie sich bei *Phytosaurus Kapffii* und bei *Mystriosuchus planirostris* finden, über das Maß sexueller Differenzen bei Reptilien hinausgehen oder nicht. F. WERNER hält es für durchaus möglich, ja für wahrscheinlich, daß meine Vermutung richtig ist, daß die Unterschiede der Bepanzerung dieser beiden Phytosaurientypen als sekundäre Geschlechtscharaktere aufzufassen sind. Bei der sonstigen so weit gehenden Übereinstimmung beider Typen, deren Unterschiede bei genauerer Betrachtung und Vergleichung sehr zusammengeschrunpft sind, würde sich die Annahme, daß das eine der beiden Geschlechter von *Phytosaurus-Mystriosuchus* einen stärkeren, das andere einen schwächeren Rückenpanzer besessen hat, durchaus nicht als unmöglich oder unwahrscheinlich darstellen.

Nun wäre es ja allerdings auch noch möglich, daß wir zwei sehr nahe verwandte Arten einer Gattung vor uns hätten, die sich nur durch den Charakter ihrer Rückenbepanzerung voneinander unterscheiden lassen. Da wir bisher von *Mystriosuchus Plieningeri*, wie HUENE be-

tont, noch keinen zugehörigen Panzer kennen, wäre es möglich, daß *Mystriosuchus Plieningeri* denselben Panzer wie *Phytosaurus Kapffii* besessen hat und daß *Mystriosuchus planirostris* eine andere Art darstellt. Dann wäre der mit starken Kallositäten nach Bißverletzungen versehene Schädel von *Mystriosuchus planirostris*, den HUENE (1911) beschrieben hat, als ein Gegenstück zu *Phytosaurus Kapffii* anzusehen, aber nicht als ein Artgenosse, sondern nur als ein Geschlechtsgenosse. Diese Annahme könnte vielleicht dadurch eine Unterstützung finden, daß wir bei *Mystriosuchus Plieningeri* eine von *Mystriosuchus planirostris* etwas verschiedene Schnauzenform finden, die ja zur Unterscheidung der beiden Arten in erster Linie neben dem Charakter des Gebisses Veranlassung gegeben hat. Die vermeintlichen scharfen Gegensätze im Gebisse der beiden Arten, die E. FRAAS zu sehen gemeint hat, sind jedoch, wie ich bereits erwähnt habe, von HUENE ihrer Bedeutung entkleidet worden. Was nunmehr die flachere Schnauzenform von *Mystriosuchus planirostris* anbetrifft, so ist dieselbe wohl in jeder Hinsicht den Differenzen gleichzustellen, die ich 1899, als noch in die normale Variationsbreite fallend, bei langschnauzigen Zahnwalen aus dem Miozän (*Cyrtodelphis sulcatus* GERV.) feststellen konnte¹⁾. Derartige Unterschiede, die sich in ihren Extremen zwar als var. *planata* und var. *incurvata* bei *Cyrtodelphis sulcatus* GERV. ziemlich beträchtlich erweisen, sind durch zahllose Übergänge miteinander verknüpft und sie können auch bei der Frage nach den artlichen Unterschieden zwischen *Mystriosuchus planirostris* und *M. Plieningeri* ebensowenig in die Wagschale fallen wie die Merkmale des Gebisses, für das ja bereits die Übergänge und somit ihr Charakter als individuelle Variationen erwiesen sind.

Es steht daher, wie es scheint, der Annahme, daß die beiden Typen *Phytosaurus* = *Belodon* = *Metarhinus* = *Machaeroprotopus* usw. einerseits, und *Mystriosuchus* = *Rutiodon* = *Rhytidodon* usw. andererseits als die beiden Geschlechter innerhalb eines Gattungskreises anzusehen sind, kein ernstes Hindernis mehr im Wege. *Phytosaurus Kapffii*, *Mystriosuchus Plieningeri* und *Mystriosuchus planirostris* im schwäbischen Keuper scheinen sich ebenso zu einem Artkreise zu schließen wie *Phytosaurus buceros* und *Mystriosuchus (Rutiodon) carolinensis* in der oberen Trias Nordamerikas.

Bei der Frage, ob wir in den Schädeln mit hoher Schnauze, deren Höhe durch die größere Zahl von Bißverletzungen bedingt ist, die

¹⁾ O. ABEL, Untersuchungen über die fossilen Platanistiden des Wiener Beckens. Denkschriften d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, LXVIII. Bd., Math.-Nat. Kl., 1899, p. 854 bis 856.

Männchen, in den Schädeln mit geringeren oder ganz fehlenden Bißverletzungen die Weibchen zu erblicken haben, ist zu berücksichtigen, daß bei den Krokodilen namentlich die Männchen untereinander kämpfen und sich, wie oben erwähnt, zuweilen „wahre Schlachten liefern“. Dies muß uns bestimmen, im Typus *Phytosaurus* die Männchen, im Typus *Mystriosuchus* die Weibchen zu erblicken. Der von HUENE beschriebene Schädel von *Mystriosuchus planirostris* aus dem Stubensandstein von Aixheim (Stuttgarter Sammlung Nr. 11126 (2)) dürfte einem Weibchen angehört haben, das in Paarungskämpfen stark verletzt worden war.

Die Größe beider Geschlechter scheint im voll erwachsenen Zustande ungefähr dieselbe gewesen zu sein; vielleicht waren sogar die alten Weibchen größer als die Männchen. Bei den Reptilien sind häufig die Männchen etwas kleiner, aber eine durchgreifende Regel ist dafür nicht vorhanden.

Ich komme sonach zu dem Schlusse:

Phytosaurus Kapffii einerseits und *Mystriosuchus Plieingeri* sowie *Mystriosuchus planirostris* andererseits sind Männchen und Weibchen derselben Phytosaurierart. „*Phytosaurus*“ ist das Männchen, „*Mystriosuchus*“ das Weibchen. Ebenso sind auch die zwischen *Phytosaurus buceros* und *Mystriosuchus (Rutiodon) carolinensis* bestehenden Unterschiede nur als solche sexueller Natur anzusehen.

Als Gattungsname hat *Phytosaurus* in Anwendung zu bleiben, *Belodon*, *Mystriosuchus*, *Rutiodon*, *Rhytidodon*, *Lophoprosopus*, *Machaeropsopus* etc. sind einzuziehen.

Als Artnamen für die schwäbische Keuperform sollte nach den Prioritätsregeln die Bezeichnung „*cylindricodon*“ in Anwendung kommen; da aber der Name „*Phytosaurus Kapffii*“ in der Literatur so eingebürgert ist, daß eine Umbenennung nur Verwirrung anstiften würde, was doch keinesfalls das Ziel der Nomenklatur sein kann, so dürfte es wohl gerechtfertigt sein, zur Erinnerung an den verdienstvollen Entdecker des *Belodon Kapffii* den von MEYER gegebenen Speziesnamen „*Kapffii*“ auch fernerhin beizubehalten.

Für die Unterstützung, die mir bei meinen Untersuchungen durch Überlassen von Vergleichsmaterial und Literatur sowie durch persönliche Mitteilungen zuteil wurde, spreche ich meinem Freunde und Kollegen Professor Dr. FRANZ WERNER, Dr. FRANZ Baron NOPSCHA, Professor Dr. Fr. VON HUENE und Dr. O. WETTSTEIN meinen wärmsten Dank aus.