

4. Die Organisation von *Archegosaurus*.

VON HERRN OTTO JAEKEL in Berlin.

Das reiche Material, welches das kgl. Museum für Naturkunde und die Sammlung der kgl. geologischen Landesanstalt zu Berlin von *Archegosaurus Decheni* besitzen, konnte ich Dank des freundlichen Entgegenkommens der Herren E. BEYRICH und HAUCHECORNE einer neuen, wie ich später ersah, schon von A. FRITSCHE gelegentlich vorgeschlagenen, aber bisher noch nicht in weiterem Umfang angewendeten Präparationsmethode unterziehen, indem ich die Reste der Knochentheile sorgfältig entfernte und durch Ausgüsse der so präparirten Platten wieder positive Bilder der Skelete erzielte. Die Entfernung der Skeletreste erfolgte mit einem feinen Meissel und Hammer oder mit der Stahlnadel, die Herstellung der Ausgüsse in der Regel mit einer Mischung von Gelatine und Glycerin. Diese Masse bietet vor anderen wie Gyps und Schwefel den Vortheil, dass sie sich aus sehr complicirten Vertiefungen leicht herausziehen lässt und im Gegensatz zu Guttapercha auch auf grosse Platten in flüssigem Zustande leicht aufgegossen werden kann. Die auf diese Weise erzeugten Reliefs liefern ganz wesentlich klarere Bilder der Skelettheile, als man solche bisher kannte, da bei dem gewöhnlichen Erhaltungszustande der Thongeden die Knochen, die innen locker oder, wie die Hautknochen, aussen stark skulpturirt sind, fast ausnahmslos in der Geodenfläche gespalten und zerbröckelt sind.

Da mir zu einer in Aussicht genommenen Monographie von *Archegosaurus* zunächst die Zeit mangelt, andererseits aber einige der hier gewonnenen Resultate für wichtige und gerade in neuester Zeit vielfach besprochene Fragen entscheidend sein dürften, so wollte ich nicht unterlassen, die wichtigeren Ergebnisse in einer vorläufigen Mittheilung bekannt zu geben. Ich beginne mit der Besprechung des Schädels, um daran die der Wirbelsäule, der Extremitäten und des Hautskeletes anzuschliessen.

Der Schädel.

Das Schädeldach von *Archegosaurus Decheni* ist in der Monographie H. v. MEYER's ziemlich richtig dargestellt, nur sind die Praefrontalia und Lacrymalia weiter nach vorn ausgezogen, und die Frontalia und Nasalia mit langen Fortsätzen in einander geschoben, sodass die Festigung des Schädeldaches jedenfalls viel grösser war, als sie in der bisherigen Darstellung zum Ausdruck kommt. Das Gleiche gilt von der Verbindung der Nasalien und der Praemaxillen. Die Grenze der letzteren gegen die Maxillen liegt am hinteren Ende der äusseren Nasenlöcher.

Bemerkenswerthe Differenzen gegenüber den bisherigen Darstellungen zeigt dagegen der Bau der Unterseite des Schädels. Als wichtigstes Ergebniss nenne ich hier die Existenz innerer Zahnreihen, die, auf Palatina und Vomera vertheilt, im Wesentlichen dieselbe Anordnung zeigen wie bei den Labyrinthodonten. Grössere Zähne stehen zwischen den vorderen Enden der Choanen und hinter diesen. Ein bemerkenswerther Unterschied gegenüber den Labyrinthodonten zeigt sich nur in der sehr viel grösseren Länge der Choanen, die, ein Fünftel der Schädellänge einnehmend, rückwärts etwa bis zu dem vorderen Ende der Frontalia reichen. Diese beträchtliche Länge steht jedenfalls mit der ganzen Ausdehnung der Schnauze von *Archegosaurus Decheni* in engstem Zusammenhang.

Die Zähne sowohl der inneren wie der äusseren Reihen sind durch ziemlich breite Zwischenräume von einander getrennt und stehen etwas weniger dicht als bei den Labyrinthodonten. Der Grad ihrer Einfaltung entspricht etwa der von *Sclerocephalus labyrinthicus* aus dem sächsischen Rothliegenden.¹⁾ Diese Thatsache beweist, dass die histologisch complicirteren Zähne der Labyrinthodonten nicht aus der Verschmelzung mehrerer Stegocephalen-Zähne hervorgegangen, sondern durch einen sich in jedem einzelnen Zahn vollziehenden Einfaltungsprocess complicirter geworden sind.²⁾

Der Unterkiefer von *Archegosaurus* weist aussen 4 kräftig skulpturirte Knochen auf, deren Anordnung aus nebenstehender Figur 1 ersichtlich ist. Den oben am Gelenk gelegenen habe ich

¹⁾ H. CREDNER, Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Abh. d. math.-phys. Classe der kgl. sächs. Ges. der Wiss., XX, No. 4, 1893, p. 545.

²⁾ O. JAEKEL, Ueber sog. Faltenzähne und complicirtere Zahnbildungen überhaupt. Sitz.-Ber. der Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1894, p. 147.



Figur 1. Unterkieferast von *Archegosaurus Decheni*. Aussenseite mit 4 Deckknochen. Dt. = Dentale; Ang. = Angulare; Art. = das sog. Articulare; Jdt. = Infradentale, wahrscheinlich dem Spleniale recenter Reptilien entsprechend.

im Anschluss an E. FRAAS als Articulare bezeichnet, bezweifle aber, dass er dem Innenskelet angehört. Der darunter gelegene ist als Angulare, der vordere, bezahnte als Dentale zu bezeichnen, während der darunter gelegene und ein an der Innenseite des Kiefers wahrscheinlich noch von letzterem getrennter Knochen für *Archegosaurus* neu sind. Es wäre interessant, wenn sich bei den Labyrinthodonten der Trias eine entsprechende Anordnung der Ossificationscentren nachweisen liesse. E. FRAAS¹⁾ giebt bei *Mastodonsaurus* nur einen, die Unterseite einnehmenden Deckknochen als Angulare an, doch glaube ich an einem Unterkieferast von *Trematosaurus* des Berliner Museums ziemlich deutlich das Angulare in der Mitte der Länge des Unterkiefers enden und gegen das Dentale und einen unter diesem liegenden Knochen abgegrenzt zu sehen. Ueber die Knochenbedeckung der Innenseite kann ich noch kein abschliessendes Urtheil fällen, da an den mir vorliegenden Stücken diese Theile sehr verdrückt und deshalb nicht scharf zu beobachten waren. Es eröffnen sich hier jedenfalls äusserst interessante Beziehungen zu der Anlage von Deck-

¹⁾ E. FRAAS, Labyrinthodonten der Trias, 1890. *Palaeontographica*, XXXVI, p. 73.

knochen, wie sie sich in grösserer Zahl noch gegenwärtig bei lebenden Reptilien nachweisen lassen.¹⁾

Die Wirbelsäule.

Die Wirbelsäule liegt mir an einem Exemplar der kgl. Bergakademie ohne Unterbrechung vom Schädel etwa bis zum 10. Schwanzwirbel vor. Die Schwanzwirbelsäule ist an einem anderen Individuum bis zum distalen Ende ihrer Verknöcherung d. h. etwa bis zum 40. Schwanzwirbel in ungestörter Lage unvollster Deutlichkeit zu erkennen. An einem anderen bereits früher von mir erwähnten²⁾ Exemplare ist das distale Schwanzende über das vordere zurückgeschlagen und so bis zum Ende der Ossificationen erhalten.

An dem erstgenannten Exemplar zähle ich mit Ausschluß des noch nicht fest mit dem Schädel verwachsenen Atlas bis zu Beckengürtel 25 Wirbel. Im Schwanz des zweiten Exemplars werden durch Verknöcherung circa 40 Wirbel markirt, aber die oberen und unteren Bögen der letzteren liegen bei regelmässiger Folge, nach sehr langsamer Verengung ihres gegenseitigen Abstandes, noch so weit von einander entfernt, dass die Schwanzwirbelsäule als unverknöcherte Chorda mindestens noch eben so lang, vielleicht aber $1\frac{1}{2}$ Mal so lang gewesen sein dürfte als der hier verknöcherte Theil. Da die Wirbel an Grösse nach der Schwanzende zu mehr und mehr abnehmen, so dürfte ihre Zahl mindestens dreimal so gross gewesen sein. Wenn man diese Zahl die 25 Hals- und Rumpfwirbel zurechnet, so würde sich demnach eine Gesamtsumme von circa 150 Wirbeln ergeben.

Bevor ich auf den besonderen Bau der Wirbel eingehen möchte ich bemerken, dass ausser dem Atlas und Epistrophe sämmtliche Rumpfwirbel und die vordersten 8 Schwanzwirbel Rippen tragen, und dass, wie dies schon H. v. MEYER angegeben nur ein Sacralwirbel vorhanden ist. Auf den Bau der beiden vordersten Wirbel glaube ich erst in der definitiven Beschreibung an der Hand ausreichender Abbildungen und unter Heranziehung von Vergleichsmaterial eingehen zu können.

Bei dem jüngsten mir vorliegenden Individuum, dessen Körperlänge 19 und dessen Rumpflänge 30 mm beträgt, sind nur an den ersten Schwanzwirbeln Spuren von Ossification zu bemerken. In dem hier vorliegende Bild stimmt mit dem erwachsenen Individuum

¹⁾ G. BAUR, Ueber die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien. Anat. Anzeiger, XI, No. 13, p. 410.

²⁾ O. JAEKEL, Ueber die Körperform und Hautbedeckung der Stegocephalen. Sitz.-Ber. der Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1896, p.

*Archiosaurus salamandroides*¹⁾ ziemlich genau überein. Bei mittelgrossen Individuen, wie sie meistens als sogenannte „ganze“ Exemplare vorliegen, reicht die Verknöcherung etwa bis zum 10. oder 11. Wirbel. Mehr hat auch H. v. MEYER nicht beobachtet, der überdies annahm, dass der Schwanz von *Archegosaurus* nicht wesentlich länger war als der von jenen Wirbeln eingenommene Raum. Die Ossification der folgenden Schwanzwirbel trat also erst im hohen Alter, die der letzten Hälfte derselben überhaupt nicht ein.

Eine eingehendere Besprechung der Wirbelsäule von *Archegosaurus* findet sich nur in der classischen Monographie dieses Stegocephalen von H. v. MEYER.²⁾ Derselbe hat die im Folgenden zu besprechenden Elemente der Wirbelsäule von *Archegosaurus* als solche klar erkannt, aber im Einzelnen doch nicht die Unsicherheit über den genaueren Bau dieser Theile und deren Beziehung zu entsprechenden Gebilden anderer Vertebraten behoben. Aus dieser Unsicherheit erklärt es sich, dass eine gute über die vergleichend anatomische Beurtheilung jener Elemente keine Einigung erzielt ist, und sogar eine, wie ich glaube, richtige Auffassung der Theile die herrschende zu sein scheint. Die Frage, auf die es hierbei in erster Linie ankommt, ist nämlich die, welchen Theilen der partiell verknöcherten Wirbelsäule der eigentliche Wirbelkörper der höheren Vertebraten entspricht.

Die knöchernen Theile rhachitomer Wirbel sind als solche bekannt; man unterscheidet 4 Elemente: 1. die paarigen oberen Bögen, welche bei *Archegosaurus* dorsal zu einem Dornfortsatz verschmelzen. 2. die paarigen oberen Pleurocentren (Interdorsalia GADOW), welche zwischen die oberen Enden der Hypocentra einschaltet sind. 3. die paarigen unteren Pleurocentren, welche auch im Schwanz von den vorher genannten abschnüren (Intercentralia GADOW. hypocentralia pleuralia FRITSCH). 4. das unpaare Hypocentrum, welches im Schwanz in zwei Ossificationscentren zerfallen kann.

Die Auffassung dieser Theile ging aber weit auseinander, besonders in der Frage, ob das Hypocentrum oder die Pleurocentra den Wirbelkörper repräsentiren. Diese Unsicherheit erklärt sich wohl daraus, dass man bei der ausserordentlichen Verschiedenheit der Wirbel einer Art je nach der Lage am Körper und nach dem Alter der untersuchten Individuen morphogenetisch

¹⁾ Ebenda p. 2, f. 1.

²⁾ Reptilien aus der Steinkohlen-Formation in Deutschland, Cassel 1858, p. 26, 29, 30, 32, 33.

sehr ungleichwerthige Ausbildungsformen mit einander verglic. Ein Blick auf die Entwicklung der gesammten Wirbelsäule an gewachsener Individuen von *Archegosaurus* dürfte das beweisen, und, wie ich glaube, über den strittigen Punkt Klarheit schaffen.

Die vordersten Wirbel, welche die Gelenkung mit dem Schädel vermitteln, werde ich, wie gesagt, erst später an der Hand umfangreicherer Belegmaterialien behandeln können, umsomehr als diese schwierigen Verhältnisse einer sehr eingehenden Erörterung bedürfen. In dieser vorläufigen Mittheilung möchte ich nur hervorheben, dass eine continuirliche Verbindung durch Knochen zwischen dem Schädel und der Wirbelsäule hier noch nicht existirt, sondern durch knorpelige Wirbelstücke bewirkt wurde, innerhalb deren Knochenkerne auftreten. Auch bei erwachsenen Individuen findet sich die Wirbelsäule in diesem vordersten Abschnitt auf einem primitiven Stadium der Verknöcherung. Es wird daher wahrscheinlich, dass der Kopf von *Archegosaurus* dem Rücken gegenüber mindestens ebenso wenig beweglich war, wie er es bei lebenden Salamandern ist. Erst das Landleben hat höhere Anforderung an die Beweglichkeit des Schädels gestellt und dadurch zur kräftigeren Verknöcherung des vordersten Wirbelsäulensegmentes und zur Ausbildung fester Gelenke am Schädel und den Wirbeln geführt. Ich werde zunächst die Wirbel mit ihren einzelnen Elementen besprechen und danach auf deren gegenseitige Beziehung und ontogenetische Entwicklung kurz eingehen.

Die oberen Bögen sind bei *Archegosaurus* sehr kräftig entwickelt und im Bereich der ganzen ossificirten Wirbelsäule ziemlich gleichförmig gebaut. Sie bestehen aus zwei quer über dem Neuralstrang gelegenen Flügeln und dem aus ihrer dorsalen Verschmelzung hervorgegangenen Dornfortsatz. Die Flügel tragen seitwärts an ihrem Ende die Ansatzfläche für die Rippe. Sie sind über dem Neuralcanal etwa unter einem rechten Winkel auseinander gespreizt und unter halbkreisförmiger Abrundung ihrer Vorderenden schwach rückwärts gebogen. Der Neuralcanal misst in der mittleren Rumpfregeion etwa ein Sechstel des Querdurchmessers der Hypocentra. Die vorderen und hinteren Articulationen der oberen Bögen springen als Ecken vor, aber nicht als eigentliche Fortsätze, wie es die Zygapophysen (Z, Z₁) anderer Wirbelthiere thun.

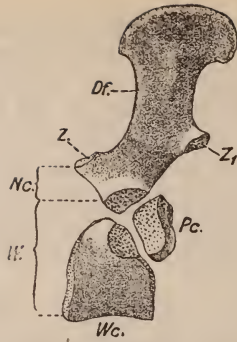
Dass die Dornfortsätze nicht, wie QUENSTEDT (N Jahrb. Min., 1861, p. 295) meinte, nach oben trompetenförmig erweiterte Hautknochen, sondern aus der Verschmelzung der dorsalen Theile der oberen Bögen hervorgegangen sind, ist an dem vordersten Wirbel deutlich zu erkennen. An dem ersten sind sie noch vollständig getrennt und bei der Verwesung breit auseinander gefallen; an dem zweiten Wirbel ist ihre Verschmelzung

mit als tiefe, an dem dritten Wirbel als feine Rinne zu erkennen. Der äussere Umriss der oberen Bögen ist in der Rumpfreion beilförmig unten verengt und oben nach vorn und hinten gebuchtet (Fig. 2 und 3). In der Beckenregion ist die Form d Fortsatzes viel schlanker, bisweilen wie in Fig. 4 nach hinten oben zugespitzt. In der vorderen Schwanzregion (Fig. 5) sind die Fortsätze wesentlich niedriger und zeigen einen quadratischen Umriss. An den letzten verknöcherten Wirbeln (Fig. 6 und 7) sind die oberen Bögen dünne, rückwärts gewendete Blätter von unregelmässig gerundetem Umriss.

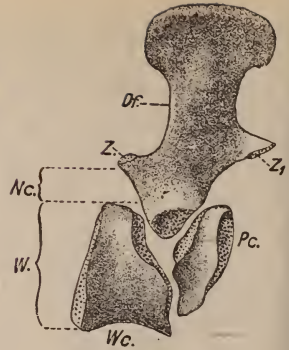
Der Oberrand der Dornfortsätze ist regelmässig verdickt und zeigt eine raue Fläche, welche Hautverdickungen zum Ansatz dienen mochte. Aus den Fig. 8 und 9 (p. 514) ist diese Verdickung im Querschnitt deutlich sichtbar. In seitlicher Ansicht macht sich ausserdem, wenigstens an den Rumpfwirbeln (Fig. 2 und 3) noch eine buckelförmige Querverdickung in der mittleren Höhe des Dornfortsatzes bemerkbar.

Die in den Figuren als Wirbelcentra (Wc) bezeichneten Skele entsprechen den Hypocentra A. GAUDRY's. Es sind halbkugelförmige, in der Mitte breit verdickte, seitlich nach oben zugespitzte Skelettheile, welche unterhalb etwas vor den oberen Bögen gelegen sind und die Chorda von unten her einschnüren. Die Vorder- und Hinterflächen gelenken nicht mit einander, sondern sind durch schmale Zwischenräume getrennt, die durch knorpelige Epiphysen ausgefüllt waren. Die Anlagerung derselben kennzeichnet sich auch durch die raue Oberfläche des Vorder- und Hinterrandes der Hypocentren. Die Form der Hypocentra bleibt sich in der Rumpf- und auch in der Beckenregion vollständig gleich; dagegen ändern sie sich in der Schwanzregion, abgesehen davon, dass sie dünner sind, insofern, als sie unten in Haemapophysen auslaufen, welche zweifellos Muskel zum Ansatz dienten und in ihrem oberen Theile den Haemalbogen umschliessen (Fig. 4). In den letztgenannten Wirbeln bleiben die Hypocentra dünne Platten, die nur an der Ansatzstelle der unteren Bögen verdickt sind (Fig. 5). In den folgenden Wirbeln zeigen sich nur an jener Ansatzstelle noch getrennte Ossificationscentren, während zugleich die Haemapophysen kürzer werden. An den letzten Wirbeln erscheinen nur zarte Knochenblättchen an der Stelle, wo sonst die Haemapophysen dem Hypocentrum ansitzen.

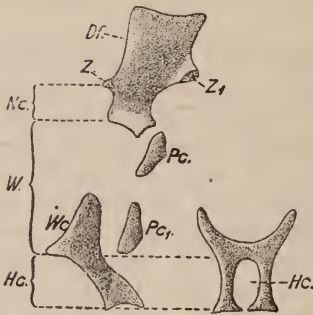
Von unten gesehen bieten die Hypocentra der Rumpfreion in allen Einzelheiten genau das Bild eines Wirbelkörpers, nur fehlt ihnen dorsal der ringförmige Zusammenschluss, der sich bei den Labyrinthodonten der Trias einstellt. Was E. FRAAS



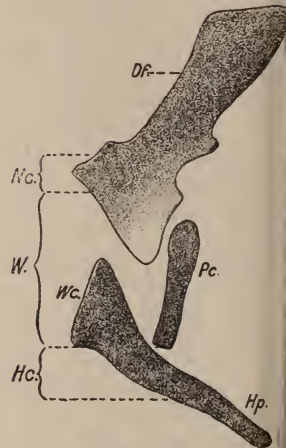
Figur 2.



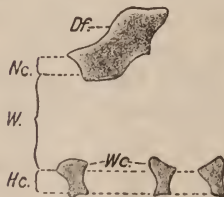
Figur 3.



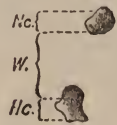
Figur 5.



Figur 4.



Figur 6.



Figur 7.

Die Wirbelelemente verschiedener Körperregionen in seitlicher An-
 Fig. 2 und 3 Rumpfwirbel. Fig. 4 Wirbel der hinteren Becken-
 Fig. 5—7 Schwanzwirbel. — In Fig. 5 und 6 ist die axiale A-
 der Wirbelcentra mit den Haemapophysen in gleicher Höhe da-
 gestellt. — Df. = Dornfortsatz; Wc. = Wirbelcentrum; Pc. =
 rocentrum; Pc₁. = unteres Pleurocentrum; Z. = vordere, Z₁. =
 tere Zygapophyse; W. = Region des Wirbelkörpers; Nc. = I-
 des Neuralkanales; Hc. = Region des Haemalkanales; Hp. = I-
 apophyse. — Die punktierten Flächen bedeuten Ansatzstellen von Kn

Gegensatz zu fast allen übrigen Autoren anzunehmen geneigt, dass die Hypocentra von *Archegosaurus* den ringförmigen, eigentlichen Wirbelkörpern der Labyrinthonten homolog sind, glaube ich mich berechtigt, als absolute Thatsachen hinstellen zu können.

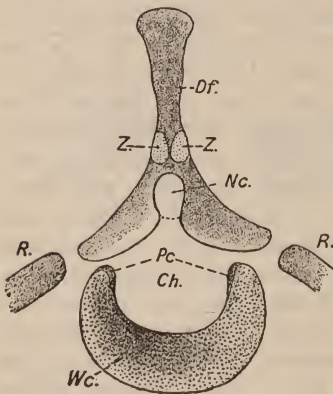
Die Hypocentra von *Archegosaurus* tragen bis zum 32. Wirbel jederseits eine deutliche, concave Gelenkfläche für die Rippen, welche am oberen Vorderrand des Hypocentrum gelegen ist.

Die letzten zu besprechenden Elemente der Wirbel sind die sogenannten Pleurocentra (Pc.), welche von den meisten Autoren als Homologa der eigentlichen Wirbelkörper höherer Vertebraten betrachtet wurden. Sie sind seitlich von oben her zwischen die Hypocentra eingeschaltet und liegen am einzelnen Wirbel ziemlich genau unterhalb der Mitte der Dornfortsätze und hinter den Hypocentren. Ihre Form ist im Gegensatz zu den bisher genannten Wirbelelementen in den verschiedenen Körperregionen sehr verschieden. In den vorderen Rumpfwirbeln (Fig. 2) sind sie kurze, regelmässig gerundete Stücke, die nur etwa die halbe Höhe der Hypocentra erreichen. In der hinteren Hälfte der Rumpfregeion greifen sie mit einer rundlichen Ausbuchtung weiter nach unten zwischen die Hypocentra herein (Fig. 3). In der Beckenregion (Fig. 4) verlängert sich der untere Fortsatz so weit nach unten, dass er ventral mit dem der anderen Seite zusammenstösst, während sich gleichzeitig der obere Abschnitt sehr verschmälert. In dieser Region bilden also die Pleurocentra einen Ring von ziemlich gleicher Stärke, der oben mit einem Viertel seines Umrisses geöffnet ist. Gleichzeitig schnürt sich der untere Fortsatz jedes Pleurocentrum gegen dessen oberes Stück etwas ab. In den vorderen Schwanzwirbeln kommt es an dieser Stelle zu einer völligen Abschnürung des unteren Abschnittes (Hypocentralia pleuralia FRITSCH, Interventralia GADOW), dass nun die Pleurocentra jederseits aus zwei getrennten Stücken bestehen (Fig. 5, Pc und Pc₁). Diese Stücke bleiben dann in den folgenden Wirbeln kleiner und kommen in den letzten rückwärtigen Wirbeln (Fig. 6 und 7) überhaupt nicht mehr zur Entwicklung, sodass diese nur aus den oberen und den zerfallenen Theilen des Hypocentrum bestehen. Die Pleurocentra der Rumpfregeion tragen an ihrem Vorderrand eine schwach concave, runde Fläche, welche mit denen der Hypocentra und der oberen Bögen die Ansatzstelle für den Rippenkopf bildet. Diese Fläche ist an den vorderen Rumpfwirbeln (Fig. 2) am grössten, nimmt dann (Fig. 3) an Grösse ab und fehlt den Pleurocentren der Beckenregion (Fig. 4), sowie selbstverständlich den Schwanzwirbeln, die der Rippen entbehren. Ich halte es für wahr

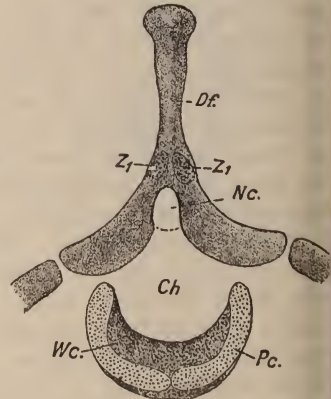
scheinlich, dass die von den Rippen ausgehende Spannung ein Verwachsung der Pleurocentra, wie sie im Rumpf vorliegen, mit dem Vorderrand der Hypocentra veranlasst hat.

Die morphologische Bedeutung der einzelnen Elemente diese Wirbel ist verschieden beurtheilt worden. Ohne an dieser Stelle auf die verschiedenen Ansichten und deren Begründung näher eingehen zu wollen, möchte ich mich nur gegen die herrschende Ansicht wenden, dass die Pleurocentra (Intercentra) den eigentlichen Wirbelkörper der höheren Vertebraten repräsentiren. In Fig. 4 sowie in den nachstehenden Figuren 8 und 9 bilden allerdings sowohl die Pleurocentra wie die Hypocentra einen untergeschlossenen Halbring, aber dieses Verhalten der Pleurocentra ist, wie wir sahen, nicht das normale, sondern nur auf die Beckenregion beschränkt, während das Hypocentrum im Bereich der ganzen Wirbelsäule seinen Typus als halber Wirbelkörper behält.

Figur 8.



Figur 9.



Zwei Wirbel in axialer Ansicht, Fig. 8 von vorn, Fig. 9 von hinten gesehen. — Ch. = Chorda dorsalis; Df. = Dornfortsatz; Z. = vordere, Z₁ = hintere Zygapophysen; Nc. = Neuralkanal; Wc. = Wirbelzentrum (Hypocentrum); Pc. = Pleurocentrum; R. = Rippen. — Die Flächen, auf denen Knorpel aufsassen, sind punktiert.

Die Frage dreht sich ferner darum, welche der verschiedenen Ausbildungsformen der Pleurocentren als die normal-typisch aufzufassen ist. Einerseits fasste man die ringförmige Ausbildung (Fig. 7, Fig. 9. Pc.) als die normale auf, andererseits konnte man

Die Existenz je zweier Pleurocentren, wie sie in Fig. 5 vorliegen, ist primärer Natur als die einfacher Pleurocentren, wie sie in den Fig. 2, 3, 4 und 9 vorliegen. Von der auch an anderer Stelle¹⁾ von mir berührten Ansicht ausgehend, dass jeder neue Theil eines Organismus nur durch eine seine Form und Lage motivirende Function entstanden sein kann, glaube ich, dass nur in der Bildung eines Widerlagers für den Rippenkopf die primäre Function der Pleurocentren erblickt werden kann. Wie schon H. v. MEYER bemerkte, gehen die Ossificationen an der Wirbelsäule des *Archegosaurus* von peripherisch anliegenden Skelettleisten aus; dazu kommt, dass die Pleurocentren da am breitesten und kräftigsten gebaut sind, wo sie am Tragen der Rippen am stärksten betheiligt sind. Mit der Verminderung dieser Function in distaler Richtung nimmt auch ihre Breite und Dicke ab, bis sie schliesslich in kleine Theilstücke zerfallen. Nun könnte man allerdings den Einwand erheben, dass diese letztgenannten Theile nicht durch Rippenansätze hervorgerufen sein können, da in ihrem Bereiche überhaupt keine Rippen mehr vorkommen. Dem gegenüber möchte ich auch wieder das Gesetz betonen, dass homolog gelagerte Theile die Tendenz haben, sich gleichmässig zu gestalten. Entsprechend dem isometrischen²⁾ Wachsthum überträgt sich die Entwicklung pleurocentraler Skeletstücke von vorn nach hinten auch auf Metameren des Körpers, denen in jenen Stücken keine functionelle Wichtigkeit mehr zukommt. Ausserhalb der Rumpfregeion, wo es keine Rippen mehr existiren, finden wir dann kleine Ossificationskerne als obere und untere Pleurocentren nur noch da, wo die Pleurocentren in den vorhergehenden Metameren die grösste Stärke erreichten.

Die Ossificationen, welche die Wirbelsäule von *Archegosaurus* aufweist, lassen keinen Zweifel darüber, dass die Chorda ihrer ganzen Erstreckung nach mehr oder weniger vollständig persistirte. In der Jugend finden wir sie fast uneingeschränkt im ganzen Verlauf der Wirbelsäule, wogegen sie sich bei erwachsenen Individuen nur im distalen Schwanztheile erhielt, während innerhalb des Rumpfes und im vorderen Theile des Schwanzes Ossificationen eintreten, welche die Chorda von aussen her einschmälern. Durch diese Ossificationen wird eine Gliederung der Chorda in Wirbelsegmente entsprechend der Segmentirung der Körperaxe herbeigeführt. Wie diese Segmentirung einem in di-

¹⁾ O. JAEKEL, Ueber die Stammform der Wirbelthiere. Sitzber. der Ges. naturf. Freunde, Berlin 1896, p. 112.

²⁾ O. JAEKEL, Ibidem p. 115.

staler Richtung fortschreitenden Sprossungsprocess ihre Entstehung verdankt, so erfolgt auch ihre ossificatorische Gliederung von vorn nach hinten mit abnehmender Intensität aber fortschreitend mit dem Alter. Im Einzelnen nehmen die Ossificationen ihren Ausgang von denjenigen Stellen der Chordascite, welche seitens umgebender Skeletelemente der stärksten Druckspannung ausgesetzt sind. Diese umgebenden Skeletelemente sind im Rumpf die Rippen, im Schwanz die Haemapophysen und im gewisser Sinne die oberen Bögen. Während die Haemapophysen gemäss ihres geringen Actionsradius nur einfache Ossificationen in der Chordascheide hervorrufen, bilden sich als Träger der beweglicheren Rippen complicirtere Knochenstützen. Dieselben sind wie die Träger normal functionirender Extremitäten dreitheilig und bilden einen durch Knorpelgewebe vereinigten Stuhl, dessen Sitz den etwas beweglichen Rippen zum Ansatz dient. Während sich die dorsal gelegenen Stützen als obere Bögen über dem der Chorda aufliegenden Rückenmark vereinigen und in den dorsalen Dornfortsatz auswachsen, verschmelzen die ventralen Stützen bei derseits zu dem Hypocentrum, aus dem unzweifelhaft der späterer Wirbelkörper hervorgeht. — Bemerkenswerth ist, dass seitens der Wirbel noch keine Processus transversi den Rippen entgegen gewachsen sind, sondern dass deren Ansatzstelle in den Wirbelkörper eingesenkt war.

Die Rippen.

Sämmtliche Wirbel des Rumpfes mit Ausnahme der beiden ersten sowie die ersten 8 Wirbel des Schwanzes hinter dem Sacralwirbel tragen Rippen. Die Verknöcherung derselben geht von der Peripherie des mittleren Theiles der Rippe aus und nimmt von da ganz allmählich mit dem Alter so nach dem proximalen und distalen Ende zu, dass nur bei wenigen, besonders alten Individuen eine vollkommene Verknöcherung entsteht. Entsprechend ihrem peripheren Charakter wird sie schliesslich an den beiden Enden am dichtesten. Da zwischen dem vollkommen geschlossenen, proximalen Gelenkkopf der Rippen immer noch ein kleiner Zwischenraum bis zum Wirbel bleibt, so muss sich an diesen, namentlich an den Processus transversi der oberen Bögen dauernd ein knorpeliges Verbindungsstück erhalten haben. Die anstossenden verknöcherten Theile zeigen auch keine so glatten Flächen wie der Kopf der Rippen.

Die Rippen von *Archegosaurus* sind ihrer Form nach bisher immer dargestellt worden als schlanke, schwach gekrümmte, an den Enden etwas comprimirt Röhren. Ein solches Entwicklungsstadium machen allerdings die mittleren Rumpfrippen bei hal-

wachsenen Individuen durch, aber durch dieselben wird naturmässig die Form der knorpelig präformirten Rippe nicht festgestellt. Diese letztere lässt sich nur an besonders alten und halb vollkommen verknöcherten Individuen ermitteln. Nur in diesen giebt der Knochen ein vollständiges Bild der ursprünglichen Form. Die genaue Feststellung derselben ergiebt nun für die Rippen des *Archegosaurus* je nach deren Stellung im Körper eine Mannigfaltigkeit der Form, wie sie in der ganzen Wirbelreihe nicht wieder vorkommt oder wenigstens bisher nicht beobachtet ist.

In nachstehenden Textfiguren habe ich die verschiedenen Rippenformen zusammengestellt, welche fast sämmtlich an dem oben genannten Individuum der Bergakademie zu Berlin beobachtet, wenn auch nicht immer so deutlich erkannt werden konnten.

Die ersten Rippen an dem Wirbel 3 sind kleine, in der Mitte verbreiterte, distal verschälerte, flach gekrümmte Körper. Die nächsten 3—4 Rippen sind auffallend scharf gekrümmt, am inneren und äusseren Ende verbreitert und erscheinen nahezu zweiflügelig; ihre Länge nimmt rückwärts schnell zu, sodass die nächste Rippe jederseits wohl schon $\frac{2}{3}$ des Seitenumfanges umfassen möchte (vergl. Fig. 10, b). Die folgenden Rippen sind die typischen Rumpfrippen. Ihre Gestalt stellt noch mehr als die Vogelrippen ein Extrem der Rippenbildung dar, indem sich die distale Hälfte der Rippe so flach verbreitert, dass sie mit einem breiten, rückwärts und aufwärts gebogenen Fortsatz über die folgende Rippe herübergreift (vergl. Fig. 10, c. d.). Diese Fortsätze entsprechen den *Processus uncinati* der Vögel, und obwohl ein direkter, morphologischer Zusammenhang der beiderlei Bildungen schon deshalb nicht angenommen werden kann, weil *Archaeopteryx* keine Spur derselben aufweist, so glaube ich sie doch ebenso bezeichnen zu müssen, da sich entsprechende Fortsätze auch bei *Hatteria* finden und sich bei den Vögeln doch aus einer zunächst nicht ausgebildeten, palingenetischen Anlage entwickelt haben dürften, sobald an die Festigkeit des Thorax durch den Flug grössere Anforderungen gestellt wurden. Ich bemerke, dass ich diese höchst auffällige Form an verschiedenen, alten Exemplaren beobachtet habe, am deutlichsten an einem Rumpffragment der Sammlung des Museums für Naturkunde, an dem alle sämmtliche Rumpfrippen in ganzer Ausdehnung zu beobachten sind. An demselben Stück sind auch die beiden Fig. 10, e und g abgebildeten Rippen in voller Deutlichkeit sichtbar. Eine Durchbohrung der verbreiterten Rippenfläche, wie sie in Fig. 10, f dargestellt ist, habe ich sonst nicht beobachtet und nehme an, dass dieses Verhalten ungewöhnlich ist. Für pathologisch möchte

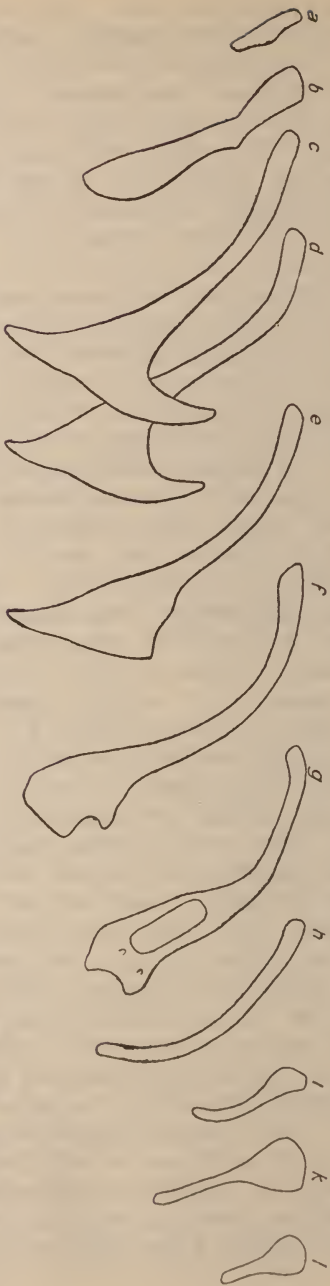


Figure 10.

Die wichtigsten Rippenformen von *Archegosaurus Decheni* in halber Grösse. — a vom Wirbel No. 3; b von No. 6 von dem genannten vollständigen Exemplar der kgl. Bergakademie zu Berlin; c, d zwei aufeinander folgende Rippen der mittleren Rumpffregion eines sehr alten Exemplares der Sammlung des Museums für Naturkunde; e Rippe des 14. (?) Wirbels desselben Exemplares; f, g und h drei aufeinander folgende Rippen desselben Exemplares, etwa dem 16. bis 18. Wirbel zugehörend; i Typus der letzten Rippen vor dem Sacralwirbel von demselben Individuum wie a und b und die beiden folgenden Figuren; k die dritte Rippe hinter dem Sacralwirbel (Wirbel No. 28); l die letzte Rippe des 33. Wirbels.

h es aber nicht ansehen, da die Rippe sonst normal geformt ist und sich von der Form der vorhergehenden Rippen (Fig. 10. f) leicht ableiten lässt, zumal wenn man in Rechnung zieht, dass die nächsten Rippen die einfache Form des gekrümmten Stabes annehmen, die in den Gabelästen jener vorhergehenden zum Ausdruck kommt.

Die folgenden Rippen vor dem Sacralwirbel nehmen schnell Länge ab, derart dass die letzten nur ganz kurze, schwach krümmte Stäbchen bilden.

Die Sacralrippe ist — in der That ist nur ein Sacralwirbel vorhanden — mässig lang, aber kräftig verdickt, stark verbreitert und doppelt gekrümmt. Die Rippen der nächsten 8 Wirbel sind schief nach der Seite sowie stärker rückwärts gewendet und nehmen allmählich an Grösse ab. Sie sind sämmtlich dadurch ausgezeichnet, dass ihr proximales Ende sehr stark verbreitert ist, dass die Rippen zweiköpfig zu sein scheinen, was sie bei den Labyrinthodonten der Trias werden. Thatsächlich verbreitert sich hier nur ihre Ansatzstelle, und zwar wohl deswegen, weil die Rippen einer gewordenen Hypocentra von den oberen Bögen weiter entfernt sind und die Rippen an beiden Stütze suchen.

Die Extremitäten.

Die Extremitäten von *Archegosaurus Decheni* sind von einander sehr verschieden. Zunächst erreichen die vorderen nur die halbe Grösse der hinteren und machen in jeder Hinsicht einen schwächeren Eindruck. Das Femur erreicht bei starker Krümmung fast die doppelte Länge des kurzen, flachen Humerus. Während die Unterbeinknochen gekrümmt und in ihrer Form stark modellirt sind, bleiben die Unterarmknochen gestreckt und entfernen sich auch im Alter nur wenig von der bei den meisten Exemplaren persistirenden Sanduhrform der Diaphysen. Die erst im hohen Alter verknöchern den Carpal- und Tarsalknochen sind ihrer Form und Lage nach sehr verschieden. Eine mir vorliegende Hand muss, nach anderen hiesigen Exemplaren zu urtheilen, einem Individuum von ungefähr $1\frac{1}{2}$ Meter Rumpflänge angehört haben. In der etwa halb so grossen Hand des oben erwähnten, vollständigen Exemplares der Bergakademie ist noch keine Spur carpalärer Verknöcherungen zu bemerken. Hier dagegen beobachtet man 7 distale Handwurzelknochen, von denen 5 in einem nach vorn gekrümmten Bogen zwischen dem distalen Ende der Ulna und dem Metacarpale I, die zwei übrigen vor diesen zwischen dem Radius und jenem Fingergliede gelegen sind. H. v. MEYER hat an dem oben Exemplar nur 6 Carpalien beobachtet, das 7. an dem

Radius gelegene habe ich erst durch erneute Präparation des Stückes freigelegt.

Tarsalien des Hinterfusses liegen mir ebenfalls nur an einem Exemplar des Berliner Museums für Naturkunde vor und gehören einem mässig grossen Individuum an. Dieser Fuss gehört der rechten Seite an. Ein grosses Carpale von unregelmässig eckiger Form legt sich an die vordere Ecke der Fibula an und ist etwas nach vorn und aussen gerichtet. Vor ihm, in der Richtung seiner Haupterstreckung liegt ein kleinerer, polygonal umrandeter Knochen, der aber etwas aus seiner natürlichen Lage verschoben ist. Ein anderer kleiner, schwach ossificirter Knochen von rundlichem Umriss liegt hinter dem grossen Carpale. Ein Fuss mit 12 Tarsalien ist von QUENSTEDT l. c. beschrieben und t. 3, f. abgebildet worden. Auf die Beurtheilung dieser Theile will ich erst in der definitiven Bearbeitung näher eingehen.

Die Hautbedeckung.

Archegosaurus Decheni war, abgesehen von dem Baupanzer und den Deckknochen des Schädels, nur insofern nackt, als er keine zusammenhängende Schuppenbildung mehr aufweist. Dagegen finden sich anscheinend fast in der ganzen hornigen Oberhaut des Rumpfes, des Schwanzes und der Extremitäten concentrische Ossificationen, welche auf die Existenz von kräftigen Buckeln und Stacheln hinweisen. Dieselben sind auf der dorsalen Seite grösser und dichter gestellt als auf der ventralen, wo sie nur bei sehr alten Individuen noch kenntlich werden. Die stärksten Buckel bzw. Stacheln sitzen in geringer Anzahl auf der Oberseite der Hand- und Fussfläche, deren Contouren bis in die Finger hinein vollständig zu erkennen sind. Auf diesen letzteren, ferner hinter der Ansatzstelle der Extremitäten und in der Beckenregion erscheint die Haut glatt schwärzlich graue Membran.

Wenn ich zum Schluss die vorläufigen Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Archegosaurus* kurz zusammenfassen soll, möchte ich hervorheben:

1. dass *Archegosaurus Decheni* einen seitlich comprimierten Schwanz besass, dessen Länge die des Rumpfes und Kopfes übertraf;

2. dass der Bau des Schädels, namentlich der Unterschied des Schädels mit dem der Labyrinthodonten sehr grosse Uebereinstimmung zeigt, dass im Besonderen eine innere Zahnreihe bei diesen vorhanden war, dass dagegen Schleimkanäle auf der Oberseite des Schädeldaches bisher nicht zu beobachten waren.

3. dass die Hypocentra den Wirbelkörpern der Labyrinthodonten und der höheren Vertebraten überhaupt entsprechen;
 4. dass die Wirbelsäule auch bei den ältesten Individuen etwa bis zum 40. Wirbel verknöcherte und in dem hinteren Theile des Schwanzes als unverknöcherte Chorda persistirte;
 5. dass wie bei *Hatteria* 25 Rumpfwirbel vorhanden waren;
 6. dass die Rippen ausserordentlich verschieden geformt sind und im Rumpf mit grossen Fortsätzen übereinander greifen;
 7. dass am Schultergürtel nur die Scapula als halbmond-förmiger Knochen ossificirte und die seitlichen Sternalplatten (Clavicula und Cleithrum) mit dem primären Schultergürtel noch nicht verwachsen waren;
 8. dass der an den einen Sacralwirbel angeschlossene Beckengürtel aus den Ossa ilei und ischii bestand und ein Os pubis nicht vorhanden war;
 9. dass die vordere Extremität nur halb so gross war wie die hintere. 4 Finger und in einem Falle 7 Carpalia erkennen liess;
 10. dass die hinteren Extremitäten 5zehig waren und, im Alter zahlreiche Fusswurzelknochen in wechselnder Anordnung aufweisen;
 11. dass die Haut durchweg mit kleinen, concentrischen, schwach verkalkten Papillen besetzt war, die auf der Hand- und Fussfläche besondere Grösse erreichten.
 12. dass *Archegosaurus* als Vorfahr der Labyrinthodonten betrachtet werden kann und ihnen verwandtschaftlich sehr nahe steht.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [48](#)

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: [Die Organisation von Archegosaurus. 505-521](#)