2.

Das Gastralskelett
(Bauchrippen oder Parasternum)
in phylogenetischer Beziehung.

Von

Ludwig Döderlein in Strafsburg i. E.

Mit 1 Tafel.

Unter den lebenden Wirbeltieren finden sich sogenannte „Bauchrippen" nur bei *Sphenodon* und bei den Crocodilia. Über die wahre Natur dieser Bildungen konnten bis vor kurzem noch die an den recenten Formen vorgenommenen Untersuchungen keine befriedigende Auskunft geben. Bezüglich der Bauchrippen der Krokodile war die Ansicht sehr verbreitet, dafs es sich um Sehnenverknöcherungen handle, um verknöcherte Inscriptiones tendineae der Bauchmuskeln. Die Bauchrippen von *Sphenodon* wurden aber vielfach gar nicht als homolog mit denen der Crocodilia angesehen, sondern ganz richtig als dermale Ossifikationen gedeutet, deren Vorkommen auch bei zahlreichen fossilen Reptilien bekannt war. Dafs sie aber mit dem Bauchpanzer der Stegocephalen irgendwie in Verbindung zu bringen seien, diese Möglichkeit wurde überhaupt nicht diskutiert.

Unter dem schönen Material von *Archegosaurus decheni* aus dem Rotliegenden von Lebach, welches im geologisch-paläontologischen Institut der Universität Strafsburg aufbewahrt wird, befinden sich einige Stücke, die den für die Stegocephalen so charakteristischen Schuppenpanzer der Bauchseite in ganz vortrefflicher Erhaltung im Zusammenhang zeigen (Taf. XXXI, Fig. 1). Die Übereinstimmung des Bauchschuppenpanzers bei einem solchen *Archegosaurus* mit dem Bauchrippensystem an einem sehr sorgfältig präparierten Skelett von *Sphenodon* (Fig. 3) erschien mir so auffallend, dafs ich nähere Beziehungen zwischen diesen beiderlei

Bildungen annehmen mufste; und nach einem genauen Vergleich mit dem wohlerhaltenen Bauchrippensystem an dem ebenfalls in der erwähnten Sammlung befindlichen schönen Exemplar von *Lariosaurus balsami* und mit den verschiedenen Stegocephalen-Panzern, wie sie von Credner, Fritsch, Cope beschrieben und abgebildet sind, gewann ich die Überzeugung von der zweifellosen Homologie des „Bauchpanzers" der Stegocephalen mit dem „Bauchrippensystem" der Sauropsida.

Diesem Gedanken hat aber Baur zuerst Ausdruck gegeben (1889, Amer. Journ. Sciences and Arts, Vol. 37, p. 312). In den bald darauf (Dezember 1889) erschienenen Elementen der Palaeontologie von Steinmann und Döderlein führte auch ich diese Homologie als feststehende Thatsache an (pag. 600 und 620).

Wenn ja noch ein Zweifel über diese Homologie bestehen konnte, so mufste er angesichts des im gleichen Jahre von Credner (Zeitschr. d. deutschen geol. Gesellsch., Bd. 41, pag. 319, Tafel 15) beschriebenen und abgebildeten Bauchrippensystems von *Kadaliosaurus priscus* (Fig. 2) schwinden; denn dieses in seltener Vollständigkeit und Deutlichkeit erhaltene Gebilde konnte mit demselben Recht als Bauchpanzer nach Stegocephalen-Art, wie als Bauchrippensystem nach Reptilien-Art angesprochen werden; der Autor selbst, der damals noch an dem strengen Unterschied zwischen diesen beiderlei Organen festhielt, entscheidet sich für die Deutung als „Bauchrippen," nicht als „Bauchschuppen."

Aber schon 1891 in seinen „Urvierfüfslern (Eotetrapoda) des sächsischen Rotliegenden" giebt der gleiche Verfasser die Homologie der beiden Bildungen ohne Vorbehalt zu.

Auffallend ist, dafs dieser auf paläontologische Thatsachen basierte Nachweis, dafs das Bauchrippensystem der heutigen Reptilien nur der Rest eines ehemaligen Schuppenkleides ist, in den neueren Lehrbüchern der Zoologie oder vergleichenden Anatomie keine Aufnahme hat finden können. Wo in solchen dies Organ nicht noch als Verknöcherung der Inscriptiones tendineae bezeichnet wird, wird einer Deutung seiner Natur völlig aus dem Wege gegangen.

Erst Gegenbaur hat in seiner 1898 erschienenen „Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere" die vollständige Homologie des Bauchpanzers der Stegocephalen mit dem Bauchrippensystem der Reptilien unbedingt anerkannt; und ihm schliefst sich auch Fürbringer vollständig an in seiner eben erst erschienenen umfassenden Arbeit (Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln; Jen. Zeitschr. f. Naturg. 1890, Bd. 34).

Nachdem nunmehr auch Voeltzkow in dem vorhergehenden Artikel den ontogenetischen Nachweis führte, dafs die Bauchrippen der Krokodile dermaler Natur seien und ihre Beziehungen zur Bauchmuskulatur nur sekundäre sind, dürfte die Zurückhaltung andrer Autoren aufhören und dem Bauchrippensystem die ihm gebührende Würdigung nicht länger vorenthalten werden.

Was zunächst den Namen anbetrifft, so wurden diese Gebilde bei den Reptilien früher als Bauchrippen, Abdominalrippen u. dgl. bezeichnet. Baur belegt sie 1897 mit dem Namen Gastralia; von Gegenbaur erhält 1898 der ganze Apparat den Namen Bauchsternum oder Parasternum, welch letztere Bezeichnung auch Fürbringer verwendet. Wenn der Ausdruck „Bauchrippen" als ungeeignet betrachtet wird, da es sich um keine „Rippen" handelt, so dürfte auch aus demselben Grunde „Parasternum" zu verwerfen sein, denn auch mit dem „Sternum" hat das ganze Gebilde gar nichts zu thun. Mufs der alte Name geändert werden, so empfiehlt sich am meisten der Baur'sche Name Gastralia, der in den Verbindungen Gastralskelett, Gastralapparat oder Gastralsystem für den ganzen Apparat, sowie Gastralbögen oder -Spangen für die einzelnen Reihen und Gastralstäbchen oder Gastralschuppen für die einzelnen Knöchelchen ganz verständlich sein dürfte.

Es wird wohl kaum ein anderes Organ geben, bei dem die grofse Bedeutung, welche die Kenntnis der fossilen Formen für die richtige Auffassung der Organisation der lebenden Wirbeltiere hat, sich mehr aufdrängt und eindringlicher vor Augen geführt wird, als gerade bei dem Gastralapparat. Die Kenntnis der wahren Natur der Gastralia von *Sphenodon* und den Krokodilen, die Idee, dafs es sich bei diesen nur um Reste eines alten Schuppenkleides handelt, würde bei der Beschränkung der Untersuchung auf die recenten Formen kaum entstanden sein, während wir bei den fossilen Formen den Umwandlungsprozefs fast Schritt für Schritt verfolgen können.

Dabei läfst sich nun erkennen, dafs die Gastralia einen ganz homologen Entwicklungsgang durchgemacht haben, wie die Deck- und Belegknochen am Schädel und Schultergürtel der Wirbeltiere. Wie diese bildeten sie ursprünglich einen Teil des den ganzen Körper umhüllenden knöchernen Schuppenkleides. Wie diese zeigen sie zuerst eine glänzende, von einer wohlentwickelten Schmelzbedeckung herrührende Oberfläche, die mannigfach ornamentiert sein konnte. Aus dem Vorhandensein der Schmelzbedeckung ist mit Sicherheit der Schlufs zu ziehen, dafs sie direkt die äufsere Oberfläche der Tiere bildeten. Wie bei den Deckknochen des Kopfes und Schultergürtels verliert sich bei späteren Formen allmählich diese

charakteristische Oberflächenstruktur. Die Schmelzbedeckung verschwindet, ein sicheres Zeichen, dafs diese Teile nicht mehr direkt die Körperoberfläche bildeten, sondern nunmehr von einer, wenn auch noch sehr dünnen, weichen Hautschicht überzogen waren. Die Skulptur der äufseren Fläche konnte dabei erhalten bleiben, wie dies z. B. am Schädel der Krokodile und mancher Anuren ersichtlich ist. Wo aber kein Schmelz und keine Skulptur auf der Aufsenfläche der Gastralia sich mehr zeigt, darf wie bei den Deckknochen des Schädels und Schultergürtels daraus geschlossen werden, dafs nunmehr die Gastralia von stärkeren Hautschichten bedeckt waren, auf denen dann bereits wieder neue Oberflächenbildungen wie Hornschilder oder -Schuppen sich einstellen konnten. Ein solches neues, sekundäres Schuppenkleid kann mitunter in dem Mafse die Rolle des primären, nach innen gedrängten übernehmen, dafs es seinerseits wieder verknöchert; so hat sich über den Deckknochen des Schädels bei verschiedenen Lacertiliern *(Lacerta,* Scincidae) ein neuer Panzer aus verknöcherten Schildern gebildet, und in ganz analoger Weise wurden bei verschiedenen Crocodilia über den Gastralia äufsere Knochenschilder angelegt.

Und wie die in die Tiefe gerückten Deckknochen des Schädels und Schultergürtels zu Teilen des knorplig angelegten Innenskelettes in nähere Beziehungen treten, so läfst sich das auch für die Gastralia nachweisen. Eine so innige Vereinigung von Haut- und Innenskelett wie am Schädel und Schultergürtel findet sich hier allerdings nicht; immerhin legt sich bei *Sphenodon* das Gastralskelett fast direkt auf das Hinterende des Sternum, sowie auf die flügelartig ausgebreiteten ventralen Enden der echten Rippen (Fig. 3a), während das hinterste Paar der Gastralbögen sich fast unmittelbar an das Os pubis anlegt.

In all den bisher besprochenen Punkten zeigt sich im Verhalten des Gastralskeletts eine grofse Übereinstimmung mit anderen Teilen des ursprünglichen Schuppenkleides der Wirbeltiere bei der Weiterentwicklung des Stammes. Diese Übereinstimmung geht aber noch viel weiter. Wie die Deckknochen des Kopfes bildeten die Teile des Gastralskeletts ursprünglich einen vollständig geschlossenen Panzer, der keinerlei Lücken aufwies (aufser den unentbehrlichen Öffnungen im Kopfpanzer für Nase, Auge und Scheitelloch). Aber wie am Kopfpanzer, so stellen sich auch am Gastralpanzer allmählich immer gröfser werdende Lücken ein, die hier zwischen den aufeinanderfolgenden Schuppenreihen auftreten und den Zusammenhalt des ganzen Apparates schliefslich aufserordentlich lockern.

Wie ferner am Kopfe sich die ursprünglich sehr beträchtliche Anzahl von einzelnen Deckknochen allmählich auffallend vermindert, tritt auch am Gastralskelett allmählich eine grofse Reduktion in der Zahl der dasselbe zusammensetzenden Einzelstücke ein; sie be-

trifft hier sowohl die Zahl der einzelnen Bögen, wie die Zahl der die einzelnen Bögen zusammensetzenden Knochen.

Und wie endlich unter den Deckknochen des Kopfes gerade die in der Medianlinie zusammenstofsenden Knochenpaare eine Vorliebe zeigen, miteinander zu verschmelzen und unpaare Knochenplatten zu bilden, so verschmelzen beim Gastralskelett auch die medianen Stücke mit Vorliebe miteinander; sie bilden dann die charakteristischen unpaaren Winkelstücke, welche am Gastralskelett von zahlreichen Reptilien auffallen, ja schon bei einzelnen Stegocephalen sich bemerklich machen.

Das Gastralskelett, wie wir es heutzutage bei Crocodilia finden, ist ein rudimentäres Organ in des Wortes vollster Bedeutung. Es ist kaum anzunehmen, dafs es in seinem jetzigen Zustande seinen Besitzern von irgend nennenswertem Nutzen sein sollte; zu verstehen ist es eben nur, wenn wir es als altes, allmählich wertlos gewordenes Erbstück betrachten, das einst ein wichtiges Attribut der Vorfahren der Crocodilier gewesen war. Und diese wichtige Bedeutung hatte es für die paläozoischen Stegocephalen, die ältesten Landwirbeltiere, die wir kennen, unter denen wir die Stammformen aller Landwirbeltiere zu suchen haben, wenn auch noch keine der bisher bekannt gewordenen Formen allen diesbezüglichen Anforderungen gerecht werden dürfte.

Als Teil des knöchernen Schuppenpanzers, der das ganze Tier umschlofs, hatte das Gastralskelett eine wesentliche Bedeutung. Wir finden es aber schon bei den Stegocephalen in sehr mannigfacher Ausbildung: mitunter nur wenig unterschieden von der übrigen Beschuppung, aus verhältnismäfsig grofsen, runden bis rhombischen Platten bestehend bis zu solchen Formen, wo sich eine auffallend scharfe Differenzierung des Schuppenkleides geltend macht, indem die Bauchschuppen ganz besonders stark verknöchert sind; bei solchen Formen nehmen diese Schuppen denn auch vielfach eine gestreckte spindelförmige Gestalt an wie bei *Archegosaurus,* (Taf. XXXI, Fig. 1), während die Schuppen des Rückens und der Seiten kleine runde Scheibchen bilden und dabei nur noch sehr schwach verknöchert sind.

Warum gerade die Bauchseite eines besonders ergiebigen Schutzes durch starke Panzerung bedurfte, mag dahingestellt bleiben; jedenfalls ist es Thatsache, dafs ein kräftiger, vom Schultergürtel bis zum Beckengürtel sich erstreckender Bauchpanzer Gemeingut der paläozoischen Stegocephalen war. Vielfach zeigte er Schmelzbedeckung, die jedoch auch oft vermifst wird. Schon bei den jüngeren Stegocephalen, den Labyrinthodonten der Trias,

geht der Bauchpanzer spurlos verloren, und unter den modernen Amphibien zeigen nur die Gymnophionen noch Anklänge an das alte Schuppenkleid der Stegocephalen.

Ob die Lockerung des Bauchpanzers, das Auftreten von Lücken zwischen den einzelnen Gastralbögen, den ursprünglichen Querreihen von Schuppen, bereits innerhalb der Stegocephalen seinen Anfang nahm, ist nicht mit voller Sicherheit festzustellen. Bei dem früher zu den Stegocephalen gezählten *Petrobates*, bei welchem aber Baur einige charakteristische Reptilienmerkmale nachweisen konnte, findet sich bereits dieser Zustand, und in ganz ähnlicher Weise ausgebildet findet er sich auch bei allen echten Reptilien aus dem Perm wie *Kadaliosaurus* (Fig. 2), *Palaeohatteria, Proterosaurus*, *Mesosaurus* und bei einzelnen triassischen Formen *(Hyperodapedon)*.

Alle die genannten Formen repräsentieren im Bau ihres Gastralskeletts eine bestimmte und sehr charakteristische Zwischenstufe zwischen den echten Stegocephalen und den übrigen Reptilien; denn nach der Zahl der das Gastralskelett bildenden einzelnen Stücke (2—6 Gastralbögen auf je ein Rumpfsegment und zahlreiche kurze Stäbchen oder Schüppchen in jedem Gastralbogen) schliefsen sie sich ganz an die echten Stegocephalen an; das Auftreten von Lücken zwischen den einzelnen Bögen weist aber auf das Gastralskelett der Reptilien hin.

Die Spindelform der einzelnen Gastralknöchelchen, welche alle hier genannten Formen zeigen, findet sich bereits bei zahlreichen echten Stegocephalen mit völlig geschlossenem Bauchpanzer; sie wiederholt sich nun auch bei allen übrigen Sauropsiden, denen ein Gastralskelett zukommt, meist in der noch gestreckteren Gestalt von zugespitzten Stäben.

Mögen nun die mesozoischen Sauropsiden von den schon bekannten permischen Urreptilien direkt abzuleiten sein oder nicht, sie zeigen eine Übereinstimmung darin, dafs die Reduktion in der Zahl der Gastralia jenen gegenüber beträchtliche Fortschritte gemacht hat. Die Zahl der Gastralbögen kann zwar, wie bei *Sphenodon* z. B., in vielen Fällen sich immer noch auf zwei belaufen für je ein Rumpfsegment; die Zahl der einzelnen Gastralstäbchen beträgt aber niemals mehr als 3 Paare für jeden Bogen, von denen das mediane Paar zumeist verschmilzt zu dem unpaaren Winkelstück. Im übrigen ist das Verhalten des Gastralskeletts in den verschiedenen grofsen Sauropsiden-Gruppen ein ganz verschiedenes.

Eine sehr übersichtliche und dankenswerte Zusammenfassung der einschlägigen Verhältnisse hat erst vor kurzem Fürbringer gegeben, auf dessen Darstellung hier verwiesen werden kann.

Die Tocosauria, unter welchem Namen Fürbringer Rhynchocephalia, Ichthyopterygia und Streptostylia zusammenfafst, zeigen innerhalb der beiden ersten

Ordnungen ein verhältnismäfsig reich entwickeltes Gastralskelett, wie das bei dem modernen *Sphenodon* (Fig. 3) noch ersichtlich ist; die Streptostylia dagegen, die Lacertilia, Pythonomorpha und Ophidia umfassend, haben im Gegensatz dazu jede Spur eines solchen verloren.

Bei den Theromorpha ist ein Gastralskelett, wenn überhaupt noch vorhanden, nur in unbedeutenden Resten erhalten geblieben. Es ist auf jeden Fall noch eine offene Frage, ob die Mammalia auf diese Reptiliengruppe zurückgeführt werden dürfen; bezüglich des Gastralskeletts würden sie sich den Theromorpha ganz anschliefsen. Doch mufs ich hier die Frage aufwerfen, ob nicht doch die Beutelknochen als die letzten Reste von Gastralia anzusehen sind. Da sie nur bei den primitivsten Säugern vorkommen, müssen wir nach homologen Gebilden auch im Skelett der niederen Landwirbeltiere suchen, und hier kann nur der letzte Bogen des Gastralskeletts in Frage kommen, der bei verschiedenen Reptilien aus sehr viel kräftigeren Stücken besteht als die übrigen Bögen (Fig. 4), so dafs bei einer starken Reduktion des ganzen Apparats gerade der letzte Bogen die meiste Aussicht hat, allein auszudauern.

Die dritte grofse Gruppe von Reptilien, die Synaptosauria, umfafst die Sauropterygia und Chelonia; während bei allen anderen Reptiliengruppen der Gastralapparat im Verschwinden begriffen ist, erholt er sich bei dieser Gruppe wieder und spielt eine z. T. ganz hervorragende Rolle. Zwar bleibt die Zahl der einzelnen Gastralia gering gegenüber den älteren Formen, doch werden die noch vorhandenen Stücke auffallend kräftig. Die ursprünglichsten Verhältnisse finden sich noch bei den triassischen Nothosauria, wo die Gattung *Lariosaurus* noch zwei Gastralbögen für jedes Segment, und aufser dem medianen Winkelstück noch jederseits zwei seitliche stabförmige Stücke zeigt (nur die zwei vordersten Gastralbögen haben nur ein Paar seitliche Stücke). Aber auch hier erscheint das ganze Gastralskelett schon auffallend kräftiger, die einzelnen Stücke dicker als z. B. bei Rhynchocephalia und Ichthyosauria; besonders kräftig ist der ganze Apparat aber bei den Plesiosauria entwickelt, wo aber die Zahl der Gastralia oft beträchtlich reduziert ist. Das Extrem ist jedoch bei den Chelonia erreicht, wo das Gastralskelett die Grundlage des knöchernen Bauchschildes bildet; die Zahl der Gastralia ist aber auf 6—8 Stücke reduziert und mittlere Winkelstücke fehlen völlig.

Bei der letzten Hauptgruppe endlich, den Archosauria, welche die Crocodilia, Dinosauria und Pterosauria umfassen, und aus denen nach meiner Ansicht auch die Vögel hervorgegangen sind, findet sich das Gastralskelett allgemein nur noch in mehr oder weniger rudimentärem Zustande. Es kommt nie mehr als ein Gastralbogen auf ein Rumpfsegment,

und keiner der Gastralbögen besteht aus mehr als 2 Paar einzelner Stäbchen; von diesen verschmilzt das mediane Paar noch vielfach, aber nur unvollkommen, und oft bleibt es weit getrennt. Die einzelnen Stücke sind dünne, oft sehr schwache Stäbe; dazu kommt, dafs die Zahl der Gastralbögen auffallend gering werden kann infolge des gänzlichen Verschwindens von vorderen Gastralbögen, wie das bei Krokodilen (Fig. 4) sehr deutlich ist. Die Reduktion des noch vorhandenen Apparates geht von vorn nach hinten vor sich. Die geringste Zahl von Gastralbögen zeigen wohl die Pterosauria, doch sind sie hier noch verhältnismäfsig kräftig und die medianen Stücke noch verschmolzen. *Pterodactylus speciosus* (Fig. 5) z. B. zeigt nur noch sechs wohlausgebildete Gastralbögen, jeder aus einem mittleren Winkelstück und jederseits einem stabförmigen Stücke bestehend, alle auffallend lang und schlank; von einer Verbindung der Gastralia mit den Rippenenden ist übrigens hier so wenig die Rede wie bei irgend einer anderen Gruppe. Am weitesten scheint die Auflösung bei den Dinosauria gediehen zu sein, wo nur bei wenigen Gattungen getrennte paarige Stücke beobachtet werden, und der gleiche Fall findet sich bei *Archaeopteryx*, dem einzigen Vogel, bei dem noch ein Gastralskelett sich nachweisen liefs. Auch den herbivoren, sowie vielen carnivoren Dinosauria dürfte es bereits völlig gefehlt haben.

Druck von Aug. Weisbrod, Frankfurt a. M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Jahr/Year: 1899-1902

Band/Volume: 26_1899-1902

Autor(en)/Author(s): Döderlein Ludwig Heinrich Philipp

Artikel/Article: 2. Das Gastralskelett (Bauchrippen oder Parasternum) 328-336