download unter www.biologiezentrum.at

ÜBER ARCHAEOPHIS PROAVUS MASS.,

EINE SCHLANGE AUS DEM EOCÄN DES MONTE BOLCA.

Von

Dr. W. Janensch.

(Mit 2 Tafeln).

Einleitung.

Das geologisch-paläontologische Museum der Berliner Universität gelangte vor kurzer Zeit in den Besitz einer fossilen Schlange, die aus den bekannten, an Fossilien, besonders an prächtigen Fischen reichen, eocänen Kalken des Monte Bolca im Veronesischen stammte und sich in der Sammlung des Herzogs von Canossa befunden hatte. In einem Werke, das wenig verbreitet ist und infolgedessen auch in unseren gebräuchlichen Lehrbüchern der Paläontologie bislang nicht berücksichtigt worden ist, hat Massalongo[1]) bereits vor mehr als einem halben Jahrhundert jene Schlange als *Archaeophis proavus* beschrieben, und zwar zusammen mit den Bruchstücken einer zweiten, viel größeren Form, die den Namen *Archaeophis Bolcensis* erhielt.

Massalongo schildert in anschaulicher Weise, wie er den merkwürdigen Fund den Fachgenossen vorgelegt, die, obwohl der Schädel noch nicht herauspräpariert war, doch bereits eine Schlange zu erkennen glaubten, wie er dann vom Herzog die Erlaubnis erhielt, das Stück mit nach Hause zu nehmen, und wie es ihm schließlich am 8. September 1849 zu seiner größten, nur dem Naturwissenschaftler wirklich verständlichen Freude gelungen sei, den Kopf des Fossiles freizulegen und damit die Gewißheit über die Natur des Tieres zu erhalten.

Massalongo spricht sich dann für die Zugehörigkeit der beiden Formen zu einer Gattung aus, trotz gewisser Unterschiede, namentlich in der Größe. Er betont auch, daß sie mit den fossilen Gattungen *Palaeophis* oder *Palaeryx* nichts zu tun haben, so daß eine neue Genusbezeichnung am Platze sei. In einzelnen Punkten sollen sich wohl Anklänge an rezente Gattungen zeigen, betrachte man aber alle Eigenschaften zusammen, so ergäben sich auch zu lebenden Schlangen keine Beziehungen.

Von *Archaeophis proavus* nun gibt der Autor zwei photographische Darstellungen. Die erste zeigt das ganze Tier in zweidrittel Größe, die andere nur den Kopf und den vorderen Rumpfabschnitt in natürlicher Größe.

[1]) Specimen photographicum animalium quorundam plantarumque fossilium agri Veronensis, 1849.

download unter www.biologiezentrum.at

Außer den Maß- und Formverhältnissen des Körpers erfahren wir, daß die kleinen, geraden Kiefer mit zahlreichen, ca. 24 Zähnen besetzt sind und daß der Gaumen zwei Reihen konischer, spitzer Zähne von $1^1/_2$ *mm* Länge aufweise. Ferner konnte Massalongo auch die Spuren sehr kleiner, $^1/_3$ *mm* messender Schuppen erkennen, die in überaus zahlreichen Reihen angeordnet seien. Die Wirbel sollen denen von Natrix ähnlich sein, einen schwachen, geraden, nach oben vorragenden — also wohl dorsalen — Kiel, wenig entwickelte seitliche Apophysen (Gelenkapophysen?) und Gelenkflächen aufweisen, die ihrer Ausbildung nach ein leichtes Sichkrümmen und Zusammenrollen gestatten. Aus der runden Form der Wirbel, auch der des Schwanzes, wird geschlossen, daß die Schlange auf dem Lande gelebt habe.

Die Zahl der im Maximum 3 *mm* langen und 2 *mm* breiten Wirbel gibt Massalongo als ungefähr 507 an, von denen über 80 dem Schwanz zuzuzählen seien. Die Rippen sollen sehr klein, zurückgebogen und gefurcht sein.

Dies sind die wesentlichsten Angaben, die Massalongo von *Archaeophis proavus* liefert, die immerhin schon erkennen lassen, daß ein eigentümlicher Schlangentypus vorliegt. Nach einer eingehenden Untersuchung und sorgfältigen Präparation mit Hilfe eines Zeiß'schen Binokular-Präpariermikroskops von 24facher Vergrößerung ergab es sich nun, daß sich die Angaben Massalongo's doch in erheblichem Maße vervollständigen und zum Teil berichtigen ließen. Namentlich ließ sich der Kieferapparat mitsamt der Bezahnung, die Form der Wirbel und der Rippen recht gut erkennen, und es stellte sich mit großer Deutlichkeit heraus, daß in *Archaeophis* ein Schlangentypus vorliegt, der allen bekannten durchaus fremd gegenübersteht. Dieses Resultat im Vereine mit der Tatsache, daß einigermaßen vollständige, fossile Schlangen bekanntlich zu den größten Seltenheiten gehören, dürfte es wohl rechtfertigen, *Archaeophis proavus* eine neue, eingehende, monographische Bearbeitung zu widmen. Eine kurze vorläufige Mitteilung erschien bereits vor einiger Zeit. [1])

Es verbleibt mir noch die angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Branco meinen ergebensten Dank dafür auszusprechen, daß er mir liebenswürdiger Weise die Bearbeitung des wertvollen Stückes gestattete.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. Möbius danke ich ebenfalls verbindlichst für die Erlaubnis der Benützung der reichen Reptiliensammlung der zoologischen Abteilung des Museums für Naturkunde zu Berlin.

Zu ganz besonderem Danke bin ich Herrn Prof. Dr. Tornier, Kustoden am Museum für Naturkunde zu Berlin, verpflichtet, der mich mit seinem sachverständigen Rat vielfach unterstützte und mir das rezente Material zum Vergleich in entgegenkommendster Weise zugänglich machte.

A. Der Schädel.

Beschreibung der vorhandenen Teile.

Der Schädel liegt mit der Oberseite auf der Platte, bietet also die Ansicht von unten dem Beschauer dar. Infolgedessen ist es erfreulicherweise möglich, die wichtigen Verhältnisse des Kieferapparats und der Bezahnung zu untersuchen. Die eigentliche Schädelkapsel ist verdrückt, die einzelnen Knochen derselben, wenigstens die der Unterseite, sind in Stücke zerbrochen und daher nicht in ihrer Form und Umgrenzung festzustellen. Die Knochen des Kieferapparats und die bezahnten des Gaumens sind dagegen verhältnismäßig wenig verdrückt und im Inneren mit wasserklarem Kalkspath ausgefüllt. Allerdings fehlen auch Teile dieser Knochen. Sie mögen auf der nicht vorliegenden Gegenplatte haften geblieben oder vielleicht auch bei früheren Präparationsversuchen entfernt worden sein. An den Stellen, wo Knochenteile herausgebrochen sind, ist vielfach noch die im Gestein liegende Partie in Form einer mehr oder weniger ausgehöhlt erscheinenden Knochenlamelle festgehalten, die zum Teil noch von daraufliegender späthiger Ausfüllungsmasse bedeckt ist. Einige der Knochensubstanz gänzlich entbehrende Lücken zeigen doch wenigstens den Abdruck derselben, so daß auch hier über ihre Form einiger Aufschluß zu erlangen ist.

[1]) Zeitschr. d. deutschen geol. Ges. 1904 und Sitzungsberichte d. Ges. naturforsch. Freunde 1904, Nr. 6.

download unter www.biologiezentrum.at

Der Schädel ist von einer kleinen Störung betroffen worden, indem auf der rechten Seite des Kopfes die einzelnen Knochen mit ihrem hinteren Teil nach der Mitte längs einer sie durchsetzenden Bruchlinie verschoben sind. In der linken Schädelhälfte ist indessen von dieser Verschiebung nichts mehr wahrzunehmen.

Die ganze Länge von dem Prämaxillare bis zum hinteren Ende des Squamosum beträgt 28 *mm*, die größte meßbare Breite zwischen den Außenrändern der Maxillen 14 *mm*. Die gesamte Form des Kopfes ist also schmal. Die hintere Hälfte dürfte etwa von einander annähernd parallelen Linien begrenzt gewesen sein. Durch die erwähnte seitliche Verschiebung ist das Bild natürlich etwas gestört. In der vorderen Hälfte des Schädels tritt eine Verjüngung auf, die gleichmäßig nach vorn zu fortschreitet und die Ausbildung einer außerordentlich spitzen Schnauze zur Folge hat.

Deutlich erkennbar sind die beiden Quadrata (Taf. II, Fig. 1, Qu). Sie liegen am Hinterrande des Schädels rechts und links und haben hinten einen Abstand von 5 *mm*; nach vorn divergieren sie voneinander. Ihre ganze Form ist wenig differenziert. Sie stellen abgeflachte Knochenspangen von 4·5 *mm* Länge dar, die in ihrem mittleren Teil etwa 0·4 *mm* Breite besitzen, nach beiden Enden sich aber gleichmäßig auf den dreifachen Betrag verbreitern. Die beiden Enden sind sehr wenig schief abgestutzt.

An das hintere Ende der Quadrata legen sich zwei gekrümmte Knochen an (Taf. II, Fig. 1, Sq), die von unten aus dem Gestein sich nach oben und seitwärts herausbiegen, auf den Schädel übertragen, von der Schädeldecke herabhängen. Es handelt sich hiebei zweifellos um die Squamosa, an denen ja die Quadrata artikulieren. Das linke konnte etwas weiter freigelegt werden, doch gelang es nicht, festzustellen, wie die Verbindung mit dem Schädeldach beschaffen ist.

Die Maxillaria (Taf. II, Fig. 1, Ma) sind auf beiden Seiten großenteils erhalten. Von dem rechten ist der hinterste Teil durch den besprochenen Querbruch von dem vorderen abgetrennt und zerbröckelt, so daß von ihm nur dunkle Spuren im Gestein noch erkennbar sind. Im übrigen stellt sich das rechte Maxillare als ein Knochen dar, der in seiner hinteren Hälfte breit und flach, nach oben dazu etwas konkav ist, nach vorn sich aber zu einer dünnen, etwas seitlich komprimierten Spange verschmälert. Die Zähne sitzen im vorderen Teil des Maxillare ziemlich genau in der Mittellinie des Knochens, nach hinten zu rücken sie mit zunehmender Abflachung desselben immer deutlicher an den inneren Rand. Etwa 5 *mm* von dem nicht vollständig erhaltenen Vorderende stellt sich dicht oberhalb und außerhalb der Zahnreihe eine schmale Furche ein und gleich darauf über dieser eine zweite. Sie sind jedoch nur eine kurze Strecke weiter nach hinten zu verfolgen, da weiterhin ein Teil des Knochens abgesplittert ist. Oberhalb der oberen Furche prägen sich nach außen die Zahnalveolen als beulenartige, von schmalen Einsenkungen getrennte Wülste aus. Vom linken Maxillare fehlt der untere Rand des Vorderendes, die mittlere Partie ist erhalten, von der hinteren ist dagegen nur der Abdruck vorhanden. Zwischen Maxillare und Intermaxillare ist eine kleine Lücke zu bemerken; auch ist deutlich zu erkennen, daß das erstere mit seiner vorderen Spitze nicht ganz in der Verlängerung des unteren Randes des Prämaxillare liegt, sondern ein wenig weiter außen ansetzt. Die beiden Furchen sind auch an dem linken Maxillare, allerdings auch hier nur auf eine kurze Erstreckung hin, zu beobachten. Vom hinteren Teil ist hier nur der als konvexe Wölbung hervortretende Abdruck erhalten, dem also eine Konkavität des Knochens selbst entspricht. Nach hinten läuft das Maxillare in eine Spitze aus. Die gesamte Länge kann hier mit Genauigkeit zu $18^1/_2$ *mm* ermittelt werden. Die Breite erlangt ihr größtes Maß etwa bei $^2/_3$ der Länge und beträgt hier etwa 2 *mm*, vermindert sich aber am Vorderende auf weniger als die Hälfte.

Das Prämaxillare (Taf. II, Fig. 1, Pr) nimmt das äußerste Ende der außerordentlich spitzen Schnauze ein. Seitlich bildet es auf die Länge von etwa 2 *mm* einen scharfen Rand, der vorn in eine breite Platte übergeht. Die Form dieses Knochens nach hinten zu ist nicht festzustellen. Anscheinend gehört ihm noch eine kleine losgebrochene Knochenplatte an; es würde daraus hervorgehen, daß das Prämaxillare in der Mitte weiter, als seine Ränder, nach hinten reichte. Bezahnt ist das Prämaxillare offenbar nicht gewesen. Die seitlichen Ränder sind zu schmal, als daß man annehmen könnte, daß sie Zähne tragen könnten. Und hier, ebenso wie auf der vorn gelegenen breiten Platte, sind irgend welche Andeutungen von Bezahnung nicht zu erkennen.

download unter www.biologiezentrum.at

Pterygoid und Palatinum (Taf. II, Fig. 1, Pt und Pa) sind auf beiden Seiten erkennbar. Ziemlich genau in der Mitte des ganzen Schädels liegt ein kurzer Knochen auf der Seite, der vier nach links gekehrte Zähne trägt. Er ist seitlich, d. i. senkrecht zu der Richtung, in der ihm die Zähne aufsitzen, etwas komprimiert, hat vorn knapp 1 *mm* Höhe, 4 *mm* weiter nach hinten $1^1/_2$ *mm*. Dann setzt sich der Knochen, durch eine ihn nicht ganz durchsetzende Lücke unterbrochen, in leichtem Knick stärker nach außen gerichtet, in ein offenbar stark seitlich zusammengedrücktes Stück fort, das sich an den Unterkiefer anlegt und 3 *mm* vor dessen Gelenkung mit dem Quadratum endigt. Man gewinnt indessen fast den Eindruck, daß es ursprünglich bis an das Quadratum selbst reichte, da einige weitere Knochenspuren dies anzuzeigen scheinen.

Aus der Bezahnung und der Lage geht unzweifelhaft hervor, daß der ganze besprochene Knochen das Pterygoid darstellt. Vorn endete er ursprünglich nicht mit einem Bruch, sondern mit einer regelmäßigen Rundung. Dies würde dafür sprechen, daß hier in der Tat die Stelle ist, wo das Pterygoid an das Palatinum ansetzte. Durch ein Versehen bei der Präparation wurde nachträglich jene Partie etwas verletzt und erlitt ein unregelmäßiges Aussehen. Die Länge des Pterygoids würde dann 7 *mm*, und falls es bis an das Quadratum reichte, 10 *mm* betragen.

Von dem nach vorn anschließenden linken Palatinum ist nur eine Partie festzustellen, von der der ganze untere, bezahnte Teil der Länge nach abgespalten und verloren gegangen ist, so daß nur noch der obere Rand in Form eines langgestreckten, schmalen Knochenstreifens übrig geblieben ist. Letzteres läßt sich nach vorn bis auf eine Entfernung von 7 *mm* von der Schnauzenspitze verfolgen. Spuren des äußeren Abdruckes reichen in gleicher Richtung noch etwas weiter nach vorn.

Auf der rechten Schädelseite ist vom Pterygoid wenig erkennbar. Mit einiger Wahrscheinlichkeit kann man ihm nur ein ganz kurzes, zwei nach außen gerichtete Zähne tragendes Knochenstückchen zuschreiben. Der hier gerade durchsetzende, mehrfach erwähnte Bruch hat es von seiner hinteren Fortsetzung getrennt. Das rechte Palatinum ist gleichfalls nur unvollkommen erhalten. Ein etwa den mittleren Teil des Palatinums darstellendes Bruchstück ist jedoch noch mitsamt seinem auswärts gerichteten Zahnbesatz erhalten.

Von diesem bezahnten Teile des Palatinums selbst ist hier nur festzustellen, daß es nach innen zu eine flache, ebene, zahntragende Verbreiterung aufweist. Nach vorn zu bildet das Palatinum eine schmale, seitlich komprimierte Knochenspange. Bei einer Breite von etwa $1^1/_2$ *mm* ist diese von dem breiten Abschnitte an 3 *mm* weit nach vorn als großenteils erhaltener Knochen und weitere $2^1/_2$ *mm* als Abdruck zu erkennen. Von dem vordersten Teil sind nur undeutliche Spuren vorhanden. Von dem bezahnten Teil nach hinten zu sind nur undeutliche Knochenreste noch erhalten.

Die Spuren, die vom Vomer erhalten sind, sind zu unklar, als daß es sich verlohnte, auf sie näher einzugehen.

Am rechten Unterkiefer (Taf. II, Fig. 1, Uk) ist von dessen vorderstem Teil, bis 9 *mm* von der Schnauzenspitze entfernt, mit Sicherheit nichts erkennbar. Nur einige Zähne, die mit der Spitze mehr oder weniger steil nach unten gerichtet im Gestein stecken, sind dieser Partie zuzuweisen. Ob eine 7 *mm* von der Spitze entfernt beginnende, sehr dünne senkrecht stehende Knochenleiste einem der Knochen des Unterkiefers zuzuschreiben ist, ist nicht feststellbar, aber wohl wahrscheinlich. Zwischen 9 und 16 *mm*, von der Schnauzenspitze gerechnet, ist von dem Unterkiefer nur der obere bezahnte Rand erhalten, den man auf der Platte naturgemäß von unten und innen als eine nach dem Beschauer zu konkave Knochenlamelle sieht. Der Rest des Unterkiefers ist als ganzer Knochen in einer Länge von 10 *mm* erhalten, der durch den mehrfach erwähnten, den Schädel durchsetzenden Bruch in einen vorderen 3 *mm* und einen hinteren, gegen diesen nach innen verschobenen, 7 *mm* langen Abschnitt geteilt ist. Das vordere Stück von 3 *mm* hat in seinem über die Platte erhabenen, also unteren Teil einen Querschnitt von der Form eines schiefen Kreissegments von $1^1/_2$ *mm* Breite und vielleicht der halben Höhe. Der hintere Teil bietet im wesentlichen den gleichen Anblick, scheint aber nach innen zu in eine dünne, lamellenartige, stark zerbrochene Verbreiterung überzugehen, die man am unverdrückten Schädel als nach oben gerichtet aufzufassen hat. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine dem Ansatz der Muskeln dienende Ausbreitung des Artikulare. Die einzelnen, den Unterkiefer zusammensetzenden Elemente sind nicht unterscheidbar. Die Gelenkfläche gegen

download unter www.biologiezentrum.at

das Quadratum liegt schräg nach innen und hinten zu, entsprechend der nach hinten konvergierenden Stellung der Quadrata, so daß das spitze Ende des Artikulare auf dessen Außenseite liegt. Übrigens scheint die Verknöcherung dieser Gelenkfläche wenig vollkommen gewesen zu sein, da, abgesehen von einer kleinen Höhlung dicht vor der Spitze des Artikulare, keine scharfen Konturen vorhanden sind.

An dem linken Unterkieferast ist gleichfalls von dem vordersten Teile — bis 6 *mm* von der Schnauzenspitze an gerechnet — nichts erhalten, nur einen einzelnen, ihm zuzurechnenden Zahn erblickt man an seiner Stelle. Es folgt dann ein Fragment von 5 *mm* Länge, das sich ganz dicht an die Innenseite des Maxillare anlegt, dann zeigt sich wieder eine Lücke von $5^1/_2$ *mm*, hierauf ein zweites ca. $5^1/_2$ *mm* langes Bruchstück, und von hier bis zum Beginn des Quadratum in einer Erstreckung von 3 *mm* ist der Hauptsache nach bloß der Abdruck der oberen Seite des Unterkiefers zu erblicken. Genau wie an dem rechten beobachtet wurde, zeigt sich auch, daß die Gelenkfläche das Artikulare derart abgeschrägt, daß die Linie, in der dieses und das Quadratum zusammenstoßen, schräg nach außen und hinten verläuft.

Die gesamte Entfernung von der Schnauzenspitze bis zur Gelenkung mit dem Quadratum beträgt 25 *mm*. Die Länge des Unterkiefers dürfte wahrscheinlich etwas geringer gewesen sein, wahrscheinlich ungefähr 23 *mm*. Wie die Symphyse der beiden Unterkieferäste sich verhalten hat, ob sie verknöchert war oder nicht, läßt sich leider nicht beobachten, da beider vordere Teile nicht vorhanden sind.

Rekonstruktion des Kieferapparats.

Eine Rekonstruktion des Kieferapparats von *Archaeophis proavus*, soweit sie sich aus den vorhandenen und sichtbaren Teilen ergiebt, stellt Taf. II, Fig. 2, dar. Die Ergänzungen der nur unvollständigen Knochen ergeben sich aus dem Vergleich mit Taf. II, Fig. 1. Auf eine Rekonstruktion der Schädelkapsel ist verzichtet, da für deren Form fast gar keine Anhaltspunkte zu gewinnen sind. Das Postpalatinum, das beim normalen Schlangenschädel vom hinteren Ende des Maxillare zum Pterygoid hinüberführt und diese beiden Knochen miteinander verbindet, ist bei unserer Schlange gänzlich vom Unterkiefer bedeckt, so daß über seine Form und genauere Lage nichts erkennbar ist. Es ist darum auch fortgelassen. Es ist indessen wohl mit großer Wahrscheinlichkeit in ähnlicher Weise wie bei den jetzt lebenden Schlangen vorhanden gewesen, da es dadurch unentbehrlich ist, daß es das Maxillare im wesentlichen hält, die Bewegung der Pterygoide beim Aufreißen des Rachens auf die Maxillen überträgt und diese nach außen drückt. Der linke Unterkieferast ist nicht eingezeichnet, damit der hintere Teil des Pterygoid unverdeckt bleibt.

Daß die beiden Kieferäste nicht durch knöcherne Symphyse miteinander verbunden waren, dürfte die folgende Überlegung wahrscheinlich machen. Die für den normalen Schlangenschädel typische Beweglichkeit der Knochen des Kieferapparats ist auch bei unserer Form schon in hohem Maße vorhanden. Das zeigt die gegenseitige Unabhängigkeit von Maxillare und Prämaxillare und die freie Stellung des Quadratums. Die daraus resultierende Beweglichkeit der oberen Elemente des Kieferapparats ist aber nur dann berechtigt und verständlich, wenn die beiden Unterkieferäste frei gegeneinander beweglich waren, also keine knöcherne Verbindung hatten. So finden wir auch bei allen lebenden Schlangen diese Selbständigkeit der beiden Kieferäste, also auch bei den engmäuligen, wühlenden Typhlopiden und Glauconiiden und ebenso auch bei den Ilysiiden und Xenopeltiden, bei denen das Quadratum sehr kurz und das Maxillare gegen das Prämaxillare unbeweglich ist. Auch ein solcher Vergleich mit den rezenten Schlangen erhöht die Wahrscheinlichkeit der Annahme, daß die beiden Unterkieferäste auch bei *Archaeophis* nicht knöcherne Verbindung miteinander besaßen.

Daß das Quadratum in ausgesprochener Weise nach vorn gerichtet war, also auch im Leben die Stellung hatte, die es jetzt zeigt, und die auch in der Rekonstruktion angenommen ist, läßt sich gleichfalls sehr wahrscheinlich machen. Es wäre ja denkbar, daß durch Zusammendrücken im Gestein der hintere Teil des Schädels samt den Squamosa nach hinten verschoben wäre, und die Quadrata aus ihrer ursprünglich etwa nach der Seite oder gar nach hinten gerichteten Stellung durch eine Drehung um das Unterkiefergelenk in ihre jetzige Lage gebracht wären. Es wäre dann aber recht auffallend, daß diese bei dieser komplizierten Verschiebung den Zusammenhang mit den Unterkieferästen und Squamosa fast gar nicht verloren hätten. Daß die jetzige Stellung vielmehr annähernd die ursprüngliche sein muß, geht aus der

download unter www.biologiezentrum.at

Richtung der Gelenkflächen der Quadrata hervor. Namentlich die hintere, an das Squamosum sich legende müßte einen sehr viel mehr und in umgekehrter Richtung schiefen Verlauf haben, als es in der That der Fall ist, wenn die Quadrata normal nach hinten gerichtet wären. Im Leben wird wohl das Quadratum mit seinem vorderen Ende etwas nach unten geneigt gewesen sein, da es ja das auf der Oberseite des Schädels liegende Squamosum mit dem tieferen Unterkiefer verband. Die bei der Zusammendrückung des Schädels erfolgte Verlegung aus dieser etwas geneigten Stellung in die horizontale der Schichtungsebene des Kalksteines könnte vielleicht die Vorwärtsrichtung ein wenig verstärkt haben, jedenfalls aber nicht beträchtlich.

Die Bezahnung.

Zähne sind auf folgenden Knochen vorhanden oder nachweisbar: auf den Maxillen, den Palatina, den Pterygoiden und dem Unterkiefer. Soweit die Zähne selbst erhalten sind, sind sie stets nach hinten gerichtet. Diejenigen der Maxillaria liegen auf der inneren Seite derselben, und zwar die der rechten Seite annähernd in der Ebene der Platte, sind also offenbar bei der Zusammendrückung des Schädels auf die Seite gelegt, die des linken dagegen stehen steiler, haben also ihre ursprüngliche Richtung besser bewahrt. Die Zähne der Palatina und Pterygoidea sind nach außen gerichtet, sie liegen rechts oben, die des linken Pterygoids dagegen sind schräg nach unten — auf die Lage des Tieres übertragen, schräg gegen die Schädeldecke — gerichtet. Da sie an diesem Knochen noch fest und in der ursprünglichen Stellung festsitzen, so muß wohl angenommen werden, daß dieser Teil des linken Pterygoids eine nachträgliche Lageveränderung, eine Art von Drehung, erfahren hat. Die Zähne des Unterkiefers kann man natürlich diesem Knochen nicht direkt aufsitzen sehen. Sie sind nur dort festzustellen, wo der Knochen selbst nicht mehr erhalten ist. Man erblickt sie hier also von der Unterseite, im Gestein mit ihren Spitzen steckend.

Um die Gestalt der Zähne in jeder Hinsicht zu bestimmen, wurde versucht, einige derselben frei herauszulösen. Es glückte dies auch nach längeren Bemühungen in einem Falle. Die Zähne sind nämlich derart brüchig und spröde, daß sie meist schon bei ganz leisem Ansetzen der Präpariernadel zersprangen. Die abgebrochene Spitze einer zweiten Zahnkrone lieferte einen gut brauchbaren Querschnitt. Daneben bieten auch die Zähne in ihrer verschiedenartigen Lage auf der Platte gute Aufschlüsse über ihre äußere Form.

Vergleicht man die fertig entwickelten Zähne der verschiedenen Schädelknochen, so ergibt sich eine große Gleichartigkeit in Form und Größe (Taf. II, Fig. 3—6). Die Färbung ist ein meist dunkles Braun, das tiefer ist als das der Knochen. Meist ist die Basis ein wenig dunkler getönt, als die etwas durchscheinende Spitze. Die Oberfläche der Zähne zeigt überaus lebhaften Glanz. Die Länge beträgt ziemlich genau 1·1 *mm*, sie ist, nach den sichtbaren Zähnen zu urteilen, überall ziemlich gleich. Auf einer 0·4 *mm* breiten, basalen, sockelartigen Verdickung erhebt sich die Krone in fast gerader, kaum gekrümmter Richtung nur wenig nach hinten zu geneigt. Die Verjüngung nach der Spitze zu ist in der unteren Hälfte etwas allmählicher als in der oberen.

Sehr eigentümlich ist nun die Skulptur und der von ihr bedingte Querschnitt der Zähne. Beim Blick auf die Knochen des Kieferapparats erblickt man von den Zähnen entweder ebene Flächen oder äußerst scharfe Kanten, die auch bei der 24fachen Vergrößerung des großen Zeiß'schen Binokularmikroskops noch als absolut scharfe Schneiden erscheinen. Der eine oben erwähnte, gewonnene Querschnitt, der etw $^1/_2$ *mm* von der Spitze entfernt liegt, zeigt nun mit Deutlichkeit einen fünfseitigen Umriß (Taf. II, Fig. 6). An zwei nebeneinander liegenden Kanten stoßen je zwei Flächen in rechtem Winkel aufeinander. Die drei anderen Winkel dagegen sind stumpf. Die drei beide rechten Winkel des Querschnittes bildenden, ebenen Flächen sind etwas breiter, als die beiden anderen. Auf den ersteren drei liegen mehr oder weniger genau in ihrer Mittellinie schmale und ganz flache Erhebungen, die sich auch in der Queransicht bemerkbar machen. Sonst sind die Flächen eben, gegen die Kanten zu ist eine schwache Konkavität angedeutet, wodurch diese eine gewisse Zuschärfung erlangen. Der Querschnitt zeigt übrigens, daß der Zahn nicht genau bilateral symmetrisch ist, sondern daß die eine Kante ein wenig aus der Symmetrieebene herausgerückt ist, wodurch natürlich auch eine erkennbare Ungleichheit der Seiten des Fünfecks bedingt wird.

Der isolierte Zahn, der untersucht werden konnte, und an dem bis auf eine Partie die Skulptur vollständig erhalten ist, zeigt nun, daß die Kanten teilweise nicht in völlig gerader Richtung nach der

download unter www.biologiezentrum.at

Spitze zu verlaufen, sondern eine allerdings ganz unbedeutende Windung beschreiben, die immerhin hinreichend sein dürfte, die schwache Asymmetrie des Querschnittbildes zu erklären. Die Kanten sind bis an den Sockel hinab zu verfolgen. Ebenso weit reichen auch die flachen Erhebungen in der Mitte der drei breiteren Seitenflächen hinab, sie verbreitern sich jedoch gleichzeitig wesentlich und grenzen sich von den randlichen Zonen durch etwas tiefer werdende, die Schärfe der Kanten vermehrende Furchen deutlicher ab. Die Spitze ist nicht sehr scharf.

Im Querschnitt zeigt sich etwas hinter der Mitte ein enges Loch, das die Pulpahöhle darstellt. Daß es sich nicht um den Kanal eines Giftzahnes handelt, geht daraus hervor, daß an keinem der Zähne die Andeutung einer äußeren, mit dieser Höhlung in Verbindung stehenden Öffnung zu erkennen war.

Ob ein Schmelzbelag, wie der lebhafte äußere Glanz vermuten lassen könnte, vorhanden ist, läßt sich leider wegen der Winzigkeit der Zähnchen nicht feststellen.

Außer den vollständig ausgebildeten Zähnen sind auch noch unfertige Ersatzzähne (Taf. II, Fig. 7) vorhanden. Sie zeichnen sich schon allein durch ihre abweichende Färbung aus. Je kleiner und unentwickelter nämlich die Ersatzzähne sind, desto matter ist ihre Braunfärbung, ja die kleinsten sind sogar fast weiß. Ein Herauslösen eines solchen Ersatzzahnes gelang nicht. Aber auch so läßt sich erkennen, daß sie, je jünger sie sind, um so stumpfere Gestalt besitzen. Doch ist die äußere Skulptur, namentlich die Kantenbildung auch an den kleinsten von kaum $^1/_2$ *mm* Länge zu beobachten.

Aus der vollständig freien Lage der Ersatzzähnchen neben den Kieferknochen auf der Platte geht hervor, daß der Ersatz in ganz ähnlicher Weise vor sich gegangen sein muß, wie bei den lebenden Schlangen, nämlich durch Neubildung in Falten der Schleimhaut der Umgebung der zahntragenden Knochen.

Über die ursprünglich vorhanden gewesene Zahl der Zähne läßt sich naturgemäß nichts Genaueres sagen. Wären die ganzen Maxillen in derselben Weise, wie die erhaltenen Teile, besetzt gewesen, so müßten sie deren 26—29 getragen haben, wie es etwa auf der Rekonstruktion angegeben ist (Taf. II, Fig. 2). Wie weit die Bezahnung bei den Palatina nach vorn gereicht hat und wie weit nach hinten bei den Pterygoiden und wie sie sich ferner auf den Unterkiefern verhalten hat, ist durchaus ungewiß. Die diesbezüglichen Ergänzungen der Figur entsprechen etwa den durchschnittlichen Verhältnissen bei den lebenden Schlangen.

B. Wirbel.

Erhaltung.

Obwohl der Körper des Tieres in seiner ganzen Länge auf der Gesteinsplatte sichtbar ist, und obwohl auch die Wirbel mit Ausnahme einer geringen Zahl sämtlich körperlich vorhanden sind, gestatten doch nur wenige, die Form derselben mit Genauigkeit zu erkennen. Dies rührt daher, daß die Wirbel offenbar nur in einer äußeren, dünnen Schicht wirklich verknöchert waren, die sich von der Substanz des Wirbels allein erhalten konnte, während der ganze Innenraum von späthigem, kohlensauren Kalk ausgefüllt wurde. Beim Auseinanderspalten der Platte, wodurch die Schlange erst zum Vorschein kam, und möglicherweise auch bei dem ersten Versuch, das Tier weiter freizulegen, ging fast immer der Bruch entweder mitten durch die Kalkspathausfüllung der Wirbel hindurch oder trennte wenigstens die dünne, erhaltene Knochenschicht von dem darunter liegenden Kern, der natürlich keinerlei feinere Merkmale zeigt und nur ein ungefähres Bild des Wirbels geben kann.

An einigen wenigen Stellen dagegen sind Wirbel günstiger erhalten geblieben, namentlich an solchen, wo sie noch durch Gesteinsmaterial bedeckt waren und herauspräpariert werden konnten. Bei der Gleichförmigkeit der Wirbel des Schlangenskeletts genügen indessen diese wenigen gut erhaltenen Partiien durchaus, um die Form und Beschaffenheit der Wirbel mit einiger Genauigkeit zu erkennen. Ein vollständiges Herauspräparieren und Loslösen eines Wirbels war bei der leichten Zerbrechlichkeit der Skeletteile der Schlange nicht möglich.

Vollständigere Erhaltung fand sich in der Gegend des 46. Wirbels, bei Wirbel 90—92 und 116, 117. Die allgemeinen Umrisse und die Größenverhältnisse lassen sich ferner an einer Reihe weiterer Stellen der gesamten Wirbelsäule feststellen. Dagegen ist die Erhaltung der oberen Bögen und namentlich der Gelenk-

download unter www.biologiezentrum.at

verbindungen sehr mangelhaft. Die Hypapophysen resp. Hämapophysen sind andrerseits an mehreren Stellen der Wirbelsäule deutlich erkennbar. Indessen ist bei der Gleichartigkeit der Wirbel einer Schlange unbedenklich aus den verschiedenen Details, die benachbarte Wirbel zeigen, die Rekonstruktion eines ganzen zu geben. Wenn dazu, wie in unserem Falle auch noch über die verhältnismäßig am stärksten variierenden Punkte, nämlich die Verhältnisse von Höhe zur Länge sowie die Form der Hypapophysen resp. Hämapophysen Aufschluß erlangt werden kann, so ergibt sich doch schließlich ein Bild von leidlich befriedigender Vollständigkeit.

Das Bild eines vollständigen Rumpfwirbels (Taf. II, Fig. 8) ist durch die Kombination erhaltener Einzelheiten an benachbarten oder doch nicht weit entfernten Wirbeln entstanden. Bei einem anderen Rumpfwirbel bot sich ferner die Ansicht von der Unterseite (Taf. II, Fig. 9). An einem dritten, ziemlich senkrecht zur Plattenebene im Gestein steckenden konnte ein Querschnitt durch vorsichtiges Abschaben gewonnen werden (Taf. II, Fig. 10).

Zahl der Wirbel und Längenmaße der Wirbelsäule.

Was zunächst die Zahl der Wirbel betrifft, so gibt schon die Originaletikette an, daß deren über 500 vorhanden sind; genauer berechnete sie Massalongo in seiner Abhandlung auf etwa 507. Ihre absolut richtige Anzahl festzustellen, ist allerdings nicht möglich, da an mehreren Stellen der Zusammenhang gestört ist und auch Wirbel fehlen. So lassen sich zunächst am Anfang des Halses die Wirbel nicht mit Sicherheit zählen und weiterhin weist namentlich eine Partie von ca. 6 *cm* an der starken Krümmung hinter der Mitte des Tieres die Wirbel nicht mehr auf. Außerdem kommen noch einige kurze Unterbrechungen im Zusammenhange vor. An solchen ungünstigen Stellen konnte entweder aus der Zahl der vorhandenen Rippen auf die der fehlenden Wirbel geschlossen oder diese doch mit annähernder Richtigkeit aus der Länge der Lücke geschätzt werden. Der über solche Stellen fortgehende nicht unterbrochene Abdruck des Körpers gab dann die Gewißheit, daß hier Wirbel vorhanden gewesen und nur nachträglich verloren gegangen waren. Es darf wohl behauptet werden, daß der Fehler bei sorgsamem Zählen 15 nicht übersteigen dürfte. Es ergab sich die außerordentlich hohe Zahl von 565 Wirbeln. Davon sind, wie aus dem Vorhandensein oder Fehlen von Rippen hervorgeht, 452 präsacral unter Abzug von zwei Halswirbeln (Atlas und Epistropheus), 111 postsacral.

Die hier benützte Numerierung entspricht den Zahlen, die sich bei der Zählung ergaben. Diese können, wie sich aus dem Gesagten ergibt, auf absolute Genauigkeit keinen Anspruch machen, sondern sind nur als annähernd richtige anzusehen.

Was die ganze Länge der Wirbelsäule betrifft, so beträgt diese etwa $92^1/_2$ *cm*, wovon reichlich $10^1/_2$ *cm* auf den Schwanz kommen; der präsacrale Teil mißt demzufolge etwa 82 *cm*. Die gesamte Länge der Schlange, einschließlich der des Schädels beläuft sich auf etwa $95^1/_2$ *cm*.

Die Größenverhältnisse der Wirbel.

Über Länge und Höhe der Wirbel konnten eine Anzahl einwandfreier Werte gewonnen werden. Als Länge wurde die des Wirbelkörpers gewählt, da diese sich sicherer ermitteln ließ, als diejenige der oberen Bögen. Als Höhe wurde einmal die Entfernung von der Unterseite des Wirbelkörpers bis zur Oberseite des oberen Bogens, und zweitens diese mitsamt der Hypapophyse genommen. Da letztere in ihrer Länge starke Unterschiede zeigt, so wird durch ihre Einbeziehung in den Betrag der Höhe dieser in verschieden hohem Maße, je nach der Körpergegend, beeinflusst.

Die beistehende Maßtabelle läßt erkennen, daß die Wirbel des Rumpfes etwas höher sind als lang, sie zeigt ferner, daß diejenigen der vordersten Rumpfregion, z. B. bei Nr. 46, etwas kleiner waren als bei Nr. 117—257 und sich von diesen namentlich durch relativ kürzere Gestalt unterscheiden. Im hinteren Teile des Rumpfes werden sie wieder allmählich kleiner, ohne daß sich aber das Verhältnis von Höhe zu Länge wesentlich ändert (vergl. Nr. 383 und 452). Im Schwanz nimmt die Größe weiter dauernd ab. Zugleich aber werden die Wirbel relativ gestreckter, und zwar in dem Maße, daß bei Nr. 525 die Länge die Höhe merklich übersteigt.

download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle der Maße der Wirbel von Archaeophis proavus Massalongo (in *mm*):

Nummer des Wirbels	Länge des Wirbelkörpers	Höhe des Wirbels		Breite des Wirbels
		ohne Hyp- resp. Hämapophyse	mit Hyp- resp. Hämapophyse	
46	1·8	2·3	2·9	—
78	2·5	—	—	2·2 (Breite d. Wirbelkörpers 1·9)
117	2·5	2·8	—	—
257	2·5	2·7	3·0	—
383	2·0	2·2	2·4	—
452	1·8	2·0	—	—
489	1·5	1·5	2·4	—
525	1·1	0·9	1·3	—

Präsacrale Wirbel.

Der Wirbelkörper besitzt, wie an mehreren Stellen klar zu erkennen ist, die ausgesprochen procoele Beschaffenheit, die ja auch sonst bei den Schlangen durchgehends vorhanden ist. In seiner mittleren Partie ist der Wirbelkörper, wie die Ventralansicht (Taf. II, Fig. 9) zeigt, am schmalsten, nach vorn und hinten verdickt er sich, um die breiten Flächen für die Gelenkung zu erhalten. Eine schmale ventrale Abflachung ist durch stumpfe Kanten nicht sehr scharf von den Flanken abgesetzt. Der Querschnitt (Taf. II, Fig. 10) ist überall — abgesehen natürlich von beiden Enden, wo er rundlich ist — annähernd dreiseitig. Von unten gesehen, zeigt sich am vorderen Ende eine bogenförmige Ausbuchtung. Es ist aber augenscheinlich, daß diese dadurch entstanden ist, daß ein Teil des die Gelenkgrube umgebenden Randes herausgebrochen ist.

Der Gelenkkopf ist verhältnismäßig wenig kugelig, sondern nur ziemlich flach und von dem übrigen Wirbelkörper nicht abgesetzt. Bei Wirbel Nr. 117 beträgt dessen Durchmesser 1·3 *mm*, sein Umriß ist ziemlich genau kreisrund. Er ist dem Hinterende gerade, nicht schräg, aufgesetzt.

An dem abgebildeten Querschnitt läßt sich übrigens ferner noch erkennen, wie außerordentlich schwach die Verknöcherung des Wirbelkörpers ist. Dieser ist nämlich nur von einer ganz dünnen, äußeren Knochenlage gebildet. Das Innere dagegen war bis auf wenige durchziehende, äußerst zarte Knochenlamellen unverknöchert geblieben und wurde bei der Fossilisation mit späthigem Calcit ausgefüllt.

Die Abbildung zeigt weiter, daß auf der Dorsalseite des Wirbelkörpers in der Mittellinie eine winzige Rinne verlief, über deren etwaige Bedeutung allerdings nichts gesagt werden kann.

Der obere Bogen ist etwa über der Mitte des Wirbelkörpers am niedrigsten, nach vorn und hinten hebt sich seine obere Kontur etwas. Sowohl nach vorn wie nach hinten ragt er ein wenig über diesen heraus. Über dem Vorderende des Wirbelkörpers bildet der obere Bogen einen Vorsprung, während er über dem Hinterende desselben einen unten bogenförmig, oben eckig umgrenzten Ausschnitt aufweist. Der Querschnitt Taf. II, Fig. 10, der etwas vor der Mitte des Wirbels liegt und deshalb die Hypapophyse nicht mehr trifft, zeigt, daß der obere Bogen das gerundet fünfseitige Lumen des Neuralkanals als ein Knochendach umspannt, das in seiner unteren Hälfte äußerst dünn, nach oben dagegen wesentlich stärker

download unter www.biologiezentrum.at

ist. Dorsal tritt eine Zuschärfung auf, die weiter hinten einen niedrigen, aber äußerst zarten, schneidigen Kiel trägt. Es war nämlich, bevor durch vorsichtiges, weiteres Abschaben der Kalksubstanz der hier abgebildete Querschnitt gewonnen wurde, ein etwas weiter hinten gelegener sichtbar gewesen, der jenen äußerst scharfen Kiel deutlich erkennen ließ. Er war übrigens ein wenig zur Seite gebogen, was dafür spricht, daß er etwas biegsam war. Offenbar ist er als Andeutung eines Dornfortsatzes anzusehen.

Der Querschnitt läßt ferner bemerken, daß auch der obere Bogen nur in einer äußerst dünnen, äußeren Lage verknöchert war, während das Innere desselben nur wenige zarte, knöcherne Lamellen, dazwischen aber lediglich Kalkspath enthält.

Die Gelenkfortsätze, die bei den Wirbeln der lebenden Schlangen sehr entwickelt sind und ihnen ihr charakteristisches Gepräge verleihen, sind bei *A. proavus* außerordentlich undeutlich, so undeutlich, daß man gezwungen ist, genau zu untersuchen, ob die Gelenkung der Post- und Präzygapophysen überhaupt vorhanden ist. Indessen ist an dem abgebildeten Wirbel (Taf. II, Fig. 8) bei genauerem Hinsehen mit Sicherheit festzustellen, daß der Bogen des vorderen Wirbels ein wenig über einen Vorsprung des Vorderrandes des folgenden vorspringt. Es liegt also eine Postzygapophyse mit kurzer und, wie die Abbildung zeigt, ungefähr horizontaler Berührungsfläche, auf der Präzygapophyse (Taf. II, Fig. 8, Pr) des folgenden Wirbels auf. Wirkliche Gelenkflächen selbst konnten nicht beobachtet werden und sind offenbar nur undeutlich entwickelt. Auch der Querschnitt (Taf. II, Fig. 10), der vor der Mitte des Wirbels anzunehmen ist, zeigt noch keine nennenswerten Hervorragungen in der Höhe dieser vorderen Gelenkfortsätze, wie wir sie erwarten müßten, wenn diese kräftig entwickelt wären.

Was die Gelenkung des Zygosphen mit dem Zygantrum betrifft, so ist der Nachweis derselben noch schwieriger zu führen, als der der Zygapophysen. Das wird bedingt durch die versteckte Lage der Gelenkflächen, die an zusammenhängenden Wirbeln überhaupt von außen nicht wahrnehmbar sind und nur am isolierten Wirbel resp. an freigelegten Wirbelenden zu erkennen sind.

Mit Sicherheit festzustellen ist jedoch die Tatsache, daß der obere Bogen hinten oberhalb der Zygapophysenverbindung beiderseits den Vorderrand des Bogens des nächstfolgenden Wirbels bedeckt. Dabei legt sich, wie Wirbel 46 (Taf. II, Fig. 8, Zy) zeigt, eine innere Hervorragung des übergreifenden Hinterrandes in eine furchenartige Vertiefung des Hinterrandes des vorhergehenden Wirbels. An der Hervorragung hätte man also die Gelenkfläche des Zygantrum, an jener Furche die des Zygosphen zu suchen. Deutlich umgrenzte Gelenkflächen sind also ebensowenig wie an den Zygapophysen vorhanden.

Die dem Ansatz der Rippen dienenden Querfortsätze sind überaus schwach entwickelt. So erkennt man deutlich an dem Wirbel 89, an dem dieselben nicht abgebrochen sind, unmittelbar vor dem Vorderende des Wirbelkörpers, und zwar bemerkenswerterweise an der Stelle, wo die etwas abgeflachte Unterseite des Wirbelkörpers an einer undeutlichen Kante in die Seitenfläche übergeht, eine Hervorragung, die von oben und hinten sich allmählich aus der Oberfläche heraushebt, nach unten aber steil abfällt und weiter nach vorn zu eine halbkreisförmige Vertiefung begrenzt.

Ein regelrechter, verknöcherter Querfortsatz war hier also offenbar nicht vorhanden. Anscheinend war er nur knorpelig, wie ja auch die proximalen Enden der Rippen keine scharfen Konturen erkennen lassen, also wohl knorpelig waren. Bemerkenswert für die wichtige Beurteilung des Rippenansatzes ist aber die tiefe Lage der Querfortsätze.

An der Seitenansicht des Wirbels 46 (Taf. II, Fig. 8, Tr) ist die oben geschilderte Andeutung der Querfortsätze ergänzt, was wohl ohne Gefahr geschehen konnte, da diese sich ja an der ganzen präsakralen Wirbelsäule der Schlangen gleich zu bleiben pflegen.

Die Hypapophyse ist an verschiedenen Wirbeln gut erkennbar. Ihre Form ist nicht durchwegs dieselbe. Im vorderen Teil des Rumpfes bildet sie eine stumpf endigende, nach hinten gerichtete, sägezahnartige, dünne Knochenlamelle (Taf. II, Fig. 8, Hy) von etwa 0·6 *mm* Höhe. Sie sitzt nur den hinteren zwei Dritteln des Wirbelkörpers ventral auf, jedoch derartig, daß der Gelenkkopf frei bleibt. In der hinteren Rumpfhälfte dagegen beginnt die Hypapophyse gleich vorn unter der Gelenkgrube des Körpers und erstreckt sich, nur wenig uud langsam höher werdend, bis zum Gelenkkopf hin (Taf. II, Fig. 11, Hy). Ihre vordere wie hintere Endigung ist gerundet, die größte Höhe beträgt 0·2—0·3 *mm*.

download unter www.biologiezentrum.at

Postsacrale Wirbel.

Am Skelett der Schlangen unterscheiden sich Rumpf- und Schwanzregion dadurch, daß die Wirbel der ersteren freie Rippen und eventuell eine Hypapophyse besitzen, während die des Schwanzes der freien Rippen entbehren, dagegen zwei sog. Hämapophysen aufweisen. An unserem Stücke ist deutlich die letzte, sehr kurze Rippe zu erkennen, sie gehört zu Wirbel 454 und ist, wie noch nebenbei bemerkt sein mag, ein wenig nach vorn verrückt. Wirbel 455 ist dagegen mit deutlich entwickelten Hämapophysen versehen, die allerdings abgebrochen sind und eine falsche Lage erhalten haben, aber doch ohne Zweifel zu diesem gehören. Mit Wirbel 455 beginnt also demnach der Schwanz.

Das bezeichnende Merkmal der Schwanzwirbel, die ventralen Hämapophysen, ist deutlich entwickelt. Sie zeigen die Form schmaler, dünner Knochenstäbchen, die etwas nach rückwärts geneigt sind und etwa $^1/_3$ der Gesamthöhe des Wirbels ausmachen, wie aus der Tabelle (S. 9) und der Abbildung (Taf. II, Fig. 12, Hä) hervorgeht. Daß in der Tat die Hämapophysen paarig vorhanden sind, war an einem Wirbel festzustellen, an dem die eine über der anderen liegend zu erkennen war.

Die oberen Bögen sind leider infolge der Zartheit und geringen Größe nur schlecht erhalten, namentlich ihre vorderen und hinteren Konturen und damit auch die Gelenkverbindungen sind nur sehr undeutlich oder überhaupt nicht erkennbar, während naturgemäß die dorsale Kontur oft klar sichtbar ist. Soweit aus dem, was erkennbar ist, zu schließen ist, stimmen die oberen Bögen der Wirbel des Schwanzes mit denen derjenigen des Rumpfes in ihrer Form im wesentlichen überein, wie das ja bei der Gleichförmigkeit der Wirbel des Schlangenskeletts auch überhaupt als wahrscheinlich gelten darf. Jedenfalls läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die dorsale Kontur ähnlich einfach wie bei den präsakralen verläuft, daß also Dornfortsätze nicht oder nur außerordentlich schwach entwickelt sind.

Die Rippen.

Die erste erhaltene Rippe zeigt sich schon sehr bald hinter dem Schädel und dürfte dem vierten Wirbel zuzugehören. Die vorderste Partie der Wirbelsäule ist indessen, wie bereits erwähnt, besonders schlecht erhalten, so daß nicht sicher zu entscheiden ist, ob jene Rippe die erste ist. Nehmen wir letzteres an, so ergibt sich bei 454 präsacralen Wirbeln die ungewöhnlich große Zahl von 451 Rippenpaaren. Mit ihrem proximalen Ende liegen die Rippen meist in natürlicher Lage der Wirbelsäule an. Nur an zwei Stellen, etwa in der Mitte des Rumpfes, wo der Zusammenhang der Wirbel stark gestört ist, und beim Beginn des dritten Drittels sind sie losgelöst und haben eine unregelmäßige Lage erhalten.

Die Länge der Rippen ist je nach der Rumpfgegend sehr verschieden. Überall ist aber das bezeichnende die außerordentliche Zartheit und Feinheit, die schwache Krümmung und die starke Neigung nach hinten. Obwohl sie zum weitaus größten Teil sichtbar sind, ist es doch nur bei sehr wenigen möglich, ihre ganze Länge genau zu messen, weil die stark nach hinten gerichteten Rippen sich so dicht aneinander und zum Teil auch übereinander legen, daß eine einzelne von ihnen sich nur selten bis zu ihrem Ende verfolgen läßt.

Im vordersten Teil des Rumpfes besitzen die Rippen zunächst eine geringe Länge. In der Gegend des 17. Wirbels beträgt sie etwa 6 *mm*, bei ungefähr 0·15 *mm* Dicke nicht weit von ihrem proximalen Ende. Die Krümmung ist sehr schwach und etwa auf das erste Drittel beschränkt. Sie sind sehr stark nach hinten gerichtet und liegen mit dem größeren Teil ihrer Länge der Achse der Wirbelsäule annähernd parallel. Bei Wirbel 35 liegt eine Rippe losgelöst in einiger Entfernung von der Wirbelsäule und zeigt das proximale Ende besonders deutlich (Taf. II, Fig. 13). Sie beginnt mit einer schwach knopfartigen Verbreiterung, die jedoch einer erkennbaren Gelenkfläche entbehrt und stark komprimiert ist, und besitzt hinter derselben 0·25 *mm* Dicke, verjüngt sich weiter bei 35 *mm* Entfernung von dem Gelenkende auf etwa 0·1 *mm*, um dann ziemlich konstanten Querschnitt bis zum Ende beizubehalten. Die Krümmung ist auf die vordere Hälfte der 7 *mm* betragenden Gesamtlänge beschränkt. Bei Wirbel 62 ist die Rippenlänge 8 *mm*, die Dicke ist dieselbe geblieben. Gegen das proximale Ende hin ist der Querschnitt dieser Rippe ungefähr eiförmig, indem Längskompressionen ihn nach unten zu etwas zuschärfen. Bei Wirbel 123 ist die Länge der Rippen

download unter www.biologiezentrum.at

auf 11·5 *mm*, etwa das $4^1/_2$ fache der Wirbellänge, angewachsen und die maximale Breite auf 0·4 *mm*. Das proximale Ende ist stark zusammengedrückt. Diese Kompression ist bis etwa $^1/_3$ der Gesamtlänge zu verfolgen. In der Mitte der letzteren beträgt der Durchmesser etwa 0·15 *mm* und vermindert sich gegen das Ende hin noch weiter.

Bei Wirbel 177 erreicht die Länge der Rippen 22 *mm*, also etwa das neunfache der Wirbellänge. Ihre Dicke beträgt in ihrem anfänglichen Teil hinter der Anschwellung des Gelenkendes 0·4 *mm*, hat sich aber schon, 10 *mm* vom proximalen Ende entfernt, auf 0·2 *mm* vermindert und nimmt gegen das Ende hin weiter ab. Die Krümmung der Rippen ist auch in dieser Gegend des Rumpfes sehr schwach. Bei Wirbel 240 sind die Maße der Rippen die gleichen, die Krümmung scheint ein wenig stärker zu sein. Bei Wirbel 340 wurde die Länge zu 18·5 *mm* ermittelt. Wirbel 408 trägt Rippen von 15 *mm* und etwas geringerer Dicke, als die vorhergehenden. Bei Wirbel 436, also nicht weit vor Beginn des Schwanzes, beträgt die Rippenlänge nur noch 9 *mm*, also etwa das fünffache der Wirbellänge. Die letzten Rippen werden schließlich noch etwas kürzer.

Wie bereits erwähnt, ist ein bezeichnendes, zugleich aber auch wichtiges Merkmal, die geringe Krümmung der Rippen. Die zweite Hälfte derselben ist meist ganz gestreckt. Die Abbildungen (Taf. II, Fig. 13—15) geben drei Rippen aus verschiedenen Rumpfgegenden wieder und zeigen bei gleicher Vergrößerung auch das Längenverhältnis. Im einzelnen ist nun die Form der Rippen nicht absolut für eine bestimmte Partie der Wirbelsäule konstant. Wir müssen aus der gleich zu besprechenden, außerordentlichen Zartheit der knöchernen Wandung schließen, daß sie nicht starr, sondern wohl in erheblichem Masse biegsam gewesen sind. Daher dürfte es kommen, daß sie in ihrem äußerst dünnen, distalen Teile oft ein wenig verbogen sind. Auch ist der bemerkbare Wechsel im Grade der Krümmung auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Die von der Wirbelsäule losgelösten, frei daliegenden Rippen zeigen die normale Form ohne Frage am besten. Eine Partie aus dem mittleren Teil des Rumpfes, etwa zwischen Wirbel 220 und 250, zeigt Störungen des Zusammenhanges der Wirbelsäule, die bei der Einbettung in den Schlamm vielleicht infolge der Entwicklung von Gasen bei der Zersetzung des Tierleibes aufgetreten sein mögen. Die hiebei entstandenen Spannungen, möglicherweise die Last des eigenen Körpers oder auflagernden Schlammes haben an jener Stelle eine etwas stärkere Krümmung der zarten Rippen hervorgerufen. Das richtigere Bild ist ohne Zweifel das einer nur sehr schwach gekrümmten Rippe, wie es der weitaus größte Teil des Rumpfes und besonders auch die ganz frei daliegenden Rippen darbieten. Die Länge derselben, namentlich im mittleren Teil des Körpers, ist eine verhältnismäßig große. Sie verhält sich hier zur Höhe des Wirbels (ohne Hypapophyse) wie 22 : 2·7 = 8. Weiter vorn und hinten ist dies Verhältnis wesentlich kleiner.

Wie in bezug auf die Länge, so sind die Rippen bezüglich des Querschnittes nicht überall gleich. Im vorderen Rumpfabschnitt ist der letztere etwa bei Wirbel 35 1 *mm* hinter dem proximalen Ende von der Form eines rechtwinkligen Dreiecks mit einem spitzen Winkel von 30^0-40^0; dabei ist die kürzeste Seite nach innen gerichtet (Taf. II, Fig. 16 *a*), $1^1/_2$ *mm* weiter hat er die Form eines mit der Schmalseite nach innen gerichteten Ovales (Fig. 16 *b*) angenommen und geht dann weiter nach der Spitze hin bald in Kreisform über, die über die reichliche Hälfte der ganzen Länge herrscht (Fig. 16 *c*). Taf. II, Fig. 17 *a-c* sind die Querschnitte der Rippen der Mitte des Rumpfes wiedergegeben, und zwar von solchen zwischen Wirbel 160—180. Fig. 17 *a* ist der Rippenquerschnitt etwa 2 *mm* vom proximalen Ende entfernt, der hier die Form eines etwas ungleichseitigen Dreiecks zeigt, deren kürzeste Seite schräg nach vorn und innen und deren etwas konkave Seite nach hinten und innen gerichtet war. Der Querschnitt ändert sich jedoch schnell und hat 4 *mm* weiter (Fig. 17 *b*) ein nur wenig schiefes, vierseitiges Gepräge erhalten, wobei zwei gegenüberliegende Seiten eine deutliche Konkavität aufweisen. Diese Form hält etwas länger an, geht aber schließlich in regelrechte Kreisform über (Fig. 17 *c*), die für die reichliche, distale Hälfte der Rippen charakteristisch ist. Die erwähnte konkave Beschaffenheit eines Teiles der Seiten der Querschnitte rührt von oberflächlichen Längsauskehlungen der Rippen, die in der Aufsicht mit großer Deutlichkeit hervortreten. Es sei noch ausdrücklich darauf hingewiesen, daß es sich dabei nicht etwa um eine Folgeerscheinung etwaiger Zusammendrückung handelt. Diese Deutung schließen das konstante Auftreten und gleichmäßige Ausbildung jener Längsauskehlungen, sowie der Mangel an Bruchlinien an gut erhaltenen Rippen aus. In der hintersten Partie des Rumpfes weichen die Rippen wieder etwas von dem eben beschriebenen Typus ab,

download unter www.biologiezentrum.at

Irgend eine Konkavität im Querschnitt ist nicht vorhanden. Zunächst dem proximalen Ende ist derselbe von dreiseitigem Charakter, wird dann bald oval und später in der hinteren Hälfte kreisförmig.

Wie die Querschnitte zeigen, sind auch die Rippen gleich den übrigen Knochen des Skeletts nur von einer dünnen, äußeren Knochenschicht gebildet, während das Innere von wasserklarem Kalkspath erfüllt ist. Der proximale Teil, wo dieser innere Raum im Verhältnis zur Dicke der Knochensubstanz besonders groß ist, ist häufig verdrückt, während dies bei dem distalen Ende viel seltener der Fall ist.

Eine deutliche Ausbildung einer deutlichen Gelenkfläche für den zugehörigen Querfortsatz ist an keiner Rippe zu beobachten. Stets stellt die distale Endigung lediglich eine Verdickung dar, die entweder einigermaßen gerade oder auch unregelmäßig abgestutzt ist. Eine knopfförmige Hervorragung am Vorderende, die sich bei rezenten Schlangen findet und von Hoffmann als »Tuberculum costae« [1]) bezeichnet wird, ist nicht vorhanden. Das vordere Ende der Rippen war, wie aus dessen äußerer Formlosigkeit sowie auch aus der im Vergleich zu der der ganzen übrigen Rippe sehr hellen Farbe hervorgeht, äußerst schwach oder überhaupt nicht verknöchert, also wesentlich knorpelig, wie das ja auch für die Querfortsätze der Wirbel gilt.

Wie bereits in diesem Kapitel ausgeführt wurde, sind die Schlankheit und die verhältnismäßig große Länge bezeichnende Merkmale der Rippen von *Archaeophis*. Bei der außerordentlich dünnen und zarten Gestalt machen sie, namentlich auch an Stellen der mittleren Rumpfpartie, wo sie etwas wirr und unregelmäßig angeordnet auf der Platte daliegen, durchaus den Eindruck recht feiner Haare. Ganz besonders ausgeprägt liefert dies Bild auch der hinterste Abschnitt des Rumpfes, von dem Taf. I, Fig. 2 eine Partie in $2^1/_2$facher Vergrößerung zeigt, der durch die besondere Zartheit der Rippen ausgezeichnet ist. Die gleichfalls bemerkenswerte und bereits mehrfach betonte, stark nach hinten gerichtete Stellung der Rippen wird unten in dem Abschnitt über die mutmaßliche Körperform und Lebensweise von *Archaeophis* im Zusammenhang mit diesen Fragen besprochen.

Extremitäten.

Von den Extremitäten wurden keine Spuren wahrgenommen, ebensowenig vom Brust- oder Beckengürtel. Es ist ja nun gewiß nicht absolut unmöglich, daß Reste von ihnen durch einen unglücklichen Zufall auf der Platte nicht mehr erhalten oder sichtbar sind. Indessen spricht entschieden die Wahrscheinlichkeit mehr dafür, daß solche überhaupt nicht vorhanden waren. Denn bei der Vollständigkeit, in der offenbar die Rippen erhalten sind, wäre es merkwürdig, wenn gerade jene Teile verloren gegangen wären. Bezüglich der Hinterextremitäten und des Beckengürtels ist übrigens der Mangel derselben mit Sicherheit festzustellen, da der Übergang des Rumpfes in den Schwanz klar und deutlich erhalten ist. Diese offensichtliche, vollständige Rückbildung des Beckengürtels würde es außerdem an sich schon wahrscheinlich machen, daß auch vom Schultergürtel nichts mehr vorhanden gewesen ist. Jedenfalls gibt es unter den lebenden Schlangen wohl Formen mit Rudimenten des Beckens, nicht aber mit solchen des Schultergürtels.

Der Schlangentypus ist ja übrigens bei *Archaeophis* so hochgradig ausgeprägt, daß die völlige Rückbildung von Resten der Extremitäten und deren Gürteln, wie sie mit größter Wahrscheinlichkeit hier angenommen wird, nicht im geringsten auffallen kann.

Die Beschuppung.

Der wohlerhaltene Abdruck des Körpers zeigt, wie schon Massalongo anführte, unverkennbar die Andeutung von Schuppen. Sie sind zu bemerken im vordersten Abschnitte des Rumpfes, etwa bei Wirbel 35, dann wieder in der mittleren Hälfte des vom Körper der Schlange gebildeten Ringes bei Wirbel 85—125, im hinteren Teile des Rumpfes bei Wirbel 380—410 und in der vorderen Hälfte des Schwanzes. Außerdem liegt noch der Abdruck eines isolierten Fetzens der Körperhaut mit Schuppenspuren bei Wirbel 160—170 auf der ventralen Seite des Körpers. Am günstigsten ist die Form der Schuppen an der zweiten genannten Partie erkennbar, und zwar auf der äußeren, ventralen Seite des Ringes (bei

[1]) Reptilien III, S. 425.

download unter www.biologiezentrum.at

Wirbel 100—110). Es sind hier deutlich die Ränder der Schuppen als feine dunkle Linien erkennbar, die sich klar von dem hellen Gestein abheben. Die einzelne Schuppe zeigt ovalen Umriß von etwa 0·5 *mm* großem und etwa 0·3 *mm* kleinem Achsendurchmesser (Taf. II, Fig. 18). Das breitere Ende ist das vordere.

Daß sich nur die Umrisse erhalten haben, ist wohl damit zu erklären, daß die sich übereinander legenden Ränder benachbarter Schuppen eine doppelt so dicke Schicht, wie die übrige Fläche bildeten und sich von ihrer Substanz eher eine Spur erhalten konnte. An der konkaven, dorsalen Seite der eben besprochenen Partie und ebenso an allen anderen, Andeutungen von Schuppen bietenden Stellen sind nicht die ganzen Umrisse erhalten, sondern nur in der Längsrichtung verlaufende kurze dunkle Striche, die aber immerhin die einzelnen Querreihen deutlich unterscheiden lassen.

Der winzigen Größe der Schuppen entsprechend ist die Zahl der Querreihen eine recht große. An dem ersten von den angegebenen, die Schuppen zeigenden Körperabschnitten, kommen auf 1 *mm* Breite vier Längsschuppenreihen; ein bemerkenswertes Schwanken der Breite ist nicht festzustellen. Die Beschuppung ist etwa über die halbe Breite des Körperabdruckes hin erhalten. Die ganze Breite beträgt hier 9 *mm*, so daß auf diese 36 Schuppenreihen kämen. Der Abdruck des Körpers, der naturgemäß nur die eine Seite desselben wiedergibt, kann als auch höchstens die halbe Anzahl jener erkennen lassen, wahrscheinlich etwas weniger. Für den gesamten Körperumfang würden sich demnach etwa 75—80 Schuppenreihen ergeben. Diese Zahlen ergeben sich dei der Annahme ungefähr gleich großer Schuppen auf allen Seiten des Rumpfes.

An der zweiten Partie, zwischen Wirbel 100—110, wo sich die Beschuppung über die ganze Breite des Abdruckes erkennen läßt, beträgt auf der ventralen Seite die Breite der Schuppenreihe $^1/_4$ *mm*, auf dem übrigen Teil anscheinend etwas weniger. Die Breite einer Querreihe ist natürlich etwas geringer als die der einzelnen Schuppen, da diese sich ja randlich gegenseitig etwas bedecken. Bei einer Gesamtbreite von 10 *mm* des Körperabdruckes ergäbe sich hier also eine Anzahl von etwa 80. Der oben erwähnte, ventral gelegene, losgelöste Hautfetzen bei Wirbel 160—170 läßt gleichfalls eine Schuppenbreite von etwa $^1/_4$ *mm* erkennen. Etwa bei Wirbel 385 finden sich Schuppenspuren über die ganze Breite des Abdruckes, besonders deutlich an der ventralen Begrenzung. Auch hier beträgt, wie oben, die Breite einer Schuppenreihe $^1/_4$ *mm* und die anzunehmende Gesamtzahl mindestens 80.

Bei Wirbel 400, wo die Gesamtbreite 8 *mm* beträgt, sind auch die Schuppenreihen merklich schmäler geworden. Das zeigen auch hier besonders deutlich die ganz ventral gelegenen Partien des Abdruckes.

Die gegebenen Beobachtungen lassen nunmehr auch ein Urteil darüber zu, ob die zur Berechnung der Gesamtzahl der Schuppenreihen gemachte Annahme berechtigt war, daß die Breite der Schuppen überall, auf der ventralen wie auch auf der dorsalen Seite annähernd gleich war. Die Tatsache, daß bei den meisten — jedoch nicht bei allen — rezenten Schlangen die Bauchseite mit großen, breiten Schildern (Bauchschienen) bedeckt ist, während die Seiten und der Rücken kleine Schuppen tragen, macht es in der Tat nötig, jene Annahme zu prüfen. Da ist es nun von entscheidender Bedeutung, daß wir erfreulicherweise gut erkennbare Spuren der Beschuppung gerade besonders an der ventralen Grenze haben, die bei der im allgemeinen vorhandenen Seitenlage des Körpers große Bauchschienen oder auch nur größere Schuppen zeigen müßten, wenn solche vorhanden wären. Gerade die zuletzt besprochene, Schuppenabdrücke bietende Partie müßte, da es sich hier ohne Zweifel um eine genau seitliche Lage handelt, derartiges zeigen. Es folgt daraus, daß die Schuppen auf allen Seiten des Rumpfes von ungefähr gleicher Größe waren.

In dem weiter unten folgenden Kapitel über »Höhe der Spezialisierung von *Archaeophis* und Vergleich mit lebenden Wasserschlangen« werden übrigens noch Angaben gemacht werden, die dies Verhalten aus anderen Gründen als durchaus wahrscheinlich erscheinen lassen.

Die Zahl der Schuppenreihen berechnet sich, wenn wir annehmen, daß sich die ganze Hälfte der Körperoberfläche abgedrückt hat, auf etwa 80, da das jedoch sicherlich nicht ganz der Fall gewesen ist, dürfte 85—90 der Wahrheit näher kommen. Es ist das, wie wir noch später genauer sehen werden, eine ungewöhnlich große Zahl.

download unter www.biologiezentrum.at

Die äußere Körperform und Lebensweise von Archaeophis.

Um eine Vorstellung von der äußeren Körperform zu gewinnen, müssen vor allem zwei Punkte, nämlich der Abdruck des Körpers auf der Gesteinsplatte und seine Lage berücksichtigt, und diese mit den Ergebnissen der obigen beschreibenden Abschnitte kombiniert werden.

Daß der Schädel eine außerordentlich spitze Schnauze besitzt, im übrigen aber wahrscheinlich nach Art desjenigen der lebenden Schlangen ziemlich flach gedrückt war, wurde oben bereits ausgeführt.

Der Abdruck des Rumpfes ist an einem großen Teil seiner Erstreckung so klar und scharf, daß nicht anzunehmen ist, daß der Körper an diesen Stellen eine starke Pressung und Breitquetschung durch Druck auflastender Kalkschlammassen erfahren hat. Wenn man anderseits mit einer geringen Verbreiterung wohl rechnen muß, so dürfte diese doch wohl nicht erheblich sein. Ein Zusammendrücken des Körpers dürfte erst stattgefunden haben, nachdem derselbe von einer Schicht Schlamm von gewisser Dicke bedeckt und seitlich eingehüllt war. Einer nennenswerten Breitquetschung durch auflastende Massen sind dann aber die seitlich der Leiche liegenden im Wege gestanden. Man kann also sehr wohl an den scharf umrandeten Partien des Abdruckes direkt auf die ursprünglichen Durchmesser des Körpers schließen. Dasselbe gilt natürlich nicht für Partien, wo sogar der Zusammenhang der Rippen mit der Wirbelsäule gestört ist, oder die Grenzen des Abdruckes durch Präparation nicht genügend klar freigelegt sind.

Allgemein ergibt sich über die Gestalt von *Archaeophis*, daß sie eine überaus schlanke war. In der Mitte des Rumpfes war die Dicke am größten, von dort nahm sie gleichmäßig nach hinten zum Schwanzende ab, ohne daß beim Übergang in den Schwanz ein Absatz zu bemerken wäre. Bezüglich des Einzelnen bedarf es einer genaueren Betrachtung.

Beginnen wir mit dem vordersten Abschnitte des Körpers. Die erste halbkreisförmige Krümmung bis etwa zum 40. Wirbel zeigt eine ziemlich genau seitliche Lage, wie aus der Lage der Wirbelsäule an der äußeren Grenze des Abdruckes und den nach innen gerichteten Rippen hervorgeht. Der scharf umrandete Körperabdruck zeigt eine Breite von 8 *mm*, an der Stelle der stärksten Krümmung eine etwas größere von 10 *mm*. Es tritt dann weiterhin ein Knick der Wirbelsäule ein und diese verlegt sich mehr auf die andere Seite. Die Rippen zeigen sich hier und schon kurz vorher auf beiden Seiten der Wirbelsäule. Ein Wirbel zeigt deutlich seitliche Lage, derart, daß seine Ventralseite nach der konvexen Seite der Rumpfkrümmung zugewendet ist. Da die Rippen beider Seiten nicht ventral von der Wirbelsäule liegen, wie es bei genau seitlicher Lage der Fall sein müßte, sondern auf beiden Seiten derselben, so liegt hier eine etwas gestörte Lagerung der Wirbel vor, obwohl an dieser Stelle noch die Konturen des 9 *mm* breiten Körperabdruckes ganz gerade und ungebrochen verlaufen. Die dann folgende Stelle, wo die Abdrücke und Skeletteile zweier Partien des Körpers übereinander liegen, gibt naturgemäß kein klares Bild. Der nun kommende Ring, umfassend den Abschnitt von Wirbel 50 bis etwa 150, bietet merkwürdige Lageverhältnisse. Die Wirbelsäule liegt nämlich durchgehends ganz auf der Außenseite des Ringes, wobei im ersten Teile, wie ein Wirbel klar zeigt, dem Beschauer die Bauchseite zugewandt ist, während im mittleren mindestens den dritten Teil des Ringes umfassenden Abschnitt die Bauchseite beinahe genau nach außen gerichtet ist. Im ersten Abschnitt liegen die Rippen der einen Seite nach innen zu, die der anderen lassen nur kurze proximale Teile auf der Außenseite der Wirbel erkennen, während sie in der Hauptsache von diesen bedeckt sind. In dem übrigen, zwei Drittel betragenden Kreisabschnitte liegen linke und rechte Rippen auf der Innenseite der Wirbelsäule, wenn auch bei denen der einen Seite, der tiefer im Gestein der Platte eingebetteten, die vorderen Enden verdeckt bleiben. Ziemlich genau in der Mitte des Ringes sind beide Konturen des Abdruckes scharf und ungestört. Die Breite beträgt hier 10—11 *mm*, die der Zone außerhalb der Wirbelsäule etwa 1 *mm*, die innerhalb derselben 6—7 *mm* — außerhalb und innerhalb von dem Innern des Ringes aus gerechnet. Die Rippen erstrecken sich nicht bis an die innere Kontur, sondern lassen einen Streifen von etwa $2^1/_2$ *mm* Breite frei. Dieses Lageverhältnis von Rippen und Abdruck ist, soweit dessen Innenkontur scharf ist, d. i. auf etwa $^2/_3$ des ganzen Kreises, gleichbleibend, nur ist die von ersteren freibleibende innere Zone stellenweise noch wesentlich breiter. Für die auffallende Tatsache, daß die Wirbel also großenteils den Rippen die Dorsalseite zuwenden, wird weiter unten eine Erklärung versucht werden.

download unter www.biologiezentrum.at

Der nun folgende, etwa 50 Wirbel umfassende Abschnitt ist stark gestört, bleibt also am besten für die vorliegende Frage unberücksichtigt. Die annähernd gerade verlaufende Partie von Wirbel 200—250 zeigt die zugehörigen Rippen beider Seiten nach derselben Seite gerichtet. Der einzige einigermaßen deutlich erhaltene Wirbel dieses Teiles wendet die ventrale Seite den Rippen zu. Der Körper liegt also in normaler Weise auf der Seite. Der Abdruck besitzt keine deutlichen Konturen, seine Breite ist also nicht meßbar. Der Abdruck greift auch hier noch ein beträchtliches Stück in ventraler Richtung über die Rippen hinaus.

Zwischen Wirbel 250 und 270 rückt die Wirbelsäule von der einen Seite des Abdruckes auf die andere hinüber. Gleichzeitig erscheinen die Rippen beiderseitig und in demselben Maße, wie die Wirbelsäule auf die andere Seite rückt, verschwinden die vorher deutlichen Rippen der einen bis auf ihre proximalen Teile, die neben den Wirbeln noch sichtbar bleiben. Der Körper der Schlange legt sich also von der einen auf die andere Seite, und zwar in kurzer Wendung. Von dem nun folgenden, halbkreisförmig gekrümmten Rumpfabschnitt ist die Wirbelsäule nur teilweise vorhanden. Dort, wo es der Fall ist, liegt sie auf der konvexen Seite, die Rippen sind nach der konkaven gerichtet. Die Wirbel kehren hier also wieder die Ventralseite nach außen, d. i. der Rückenkontur des Abdruckes zu. Hinter diesem Halbkreis rückt die Wirbelsäule zwischen Wirbel 365 und 385 von seiner Lage am Rande des Abdruckes in die Mitte desselben und behält diese Stellung bis zum Schwanzende bei. Die Rippen bleiben auf derselben Seite des Körpers liegen; zunächst sind zwar hin und wieder proximale Teile derselben auf der anderen Seite der Wirbeln sichtbar, von Wirbel 385 an sind sie sämtlich nur auf der einen Seite wahrzunehmen. Nach derselben Richtung ist auch hinfort die Ventralseite der Wirbel gewandt: Die Lage des Körpers ist eine normal seitliche. Der Abdruck ist an diesem ganzen hinteren Abschnitte des Rumpfes und am Schwanze sehr klar und fast durchgehends beiderseitig scharflienig umrissen. Sehr bemerkenswert ist hier nun die sehr geringe Breite, die Wirbelsäule und Rippen zusammengerechnet einnehmen. Sie beträgt nämlich weniger oder nur sehr wenig mehr als die halbe Breite des Abdruckes, so etwa bei Wirbel 388 $4^1/_2$ *mm*, von der Gesamtbreite von 10 *mm*, bei Wirbel 408 $4^1/_2$ von $7^1/_2$ *mm*, bei Wirbel 450 $3^1/_2$ von $6^1/_2$ *mm*. Es rührt diese auffallende Erscheinung davon her, daß die Rippen, wie bereits oben ausgeführt wurde, außerordentlich stark nach hinten gerichtet sind, so daß sie sich der Wirbelsäule eng anschmiegen und ihr nahezu oder ganz parallel liegen.

In der Mitte des Schwanzes etwa bei Wirbel 385 beträgt die Breite des Abdruckes 5 *mm*, von denen 1 *mm* durch die Wirbelsäule (die Hämapophysen abgerechnet) bedeckt sind. Bei Wirbel 513 ist die Breite zu $3^1/_2$ *mm*, bei 532 zu $2^1/_2$ *mm* ermittelt.

Es ergiebt sich nun aus obiger, ausführlicher Beschreibung, daß der Körper der Schlange vorwiegend in der Seitenlage sich befindet. Daß diese die bevorzugte ist, zeigt sich besonders klar an der Stelle, wo sich der Rumpf von der einen auf die andere Seite legt. Dieser Übergang vollzieht sich auf einer sehr kurzen Strecke; es geht also daraus hervor, daß die Bauchlage gleichsam gemieden wird. Die Erklärung dafür dürfte darin zu sehen sein, daß der Körper stark seitlich komprimiert und daß also die Bauchseite nur schmal war. Es liegt auf der Hand, daß der Rumpf bei dieser Gestalt beim Zusammensinken auf dem Meeresboden die seitliche Lage einnehmen mußte. Auffallend ist, daß an den Stellen starker Krümmung die Wirbel ihre ventrale Seite der Rückenlinie zuwenden. Es ist nun zu erwägen, daß ein stark seitlich zusammengedrückter Leib bei beträchtlicher Krümmung ein Bild bieten wird, ähnlich einem umgebogenen Bande oder Papierstreifen, d. h. die Bauch-Rückenlinie wird etwa senkrecht auf der Ebene stehen, in der die Krümmung liegt. In dieser Stellung dürften jene stark gekrümmten Partien auf den Meeresboden hinabgesunken sein, mit dem Bauche oder dem Rücken nach unten gerichtet, und sich erst dann auf die Seite gelegt haben. Es läßt sich vorstellen, daß dabei die Rippen der einen Seite unter dem Gewicht des Körpers, das ja im Wasser allerdings nicht groß gewesen sein kann, oder auch dem von auflagernden Schlammmassen irgendwie als Hebel wirkten, die die in dem faulenden Leichnam lose hängenden Wirbel um ihre eigene Achse drehten. So oder so ähnlich könnte man sich jene eigentümliche Lage der Wirbel an den Stellen starker Krümmung vielleicht erklären.

Die Form des Rumpfes steht aber auch im Zusammenhange mit der Beschaffenheit der Rippen, auf die wir nochmals kurz eingehen müssen. Die Rippen sind, wie oben gezeigt wurde, auffallend zart, lang,

download unter www.biologiezentrum.at

schwach gekrümmt und stark nach hinten gerichtet. Diese Eigentümlichkeit unterscheidet *Archaeophis* in hohem Grade von den auf dem Lande lebenden Schlangen. Bei letzteren spielen die Rippen nämlich bei der Fortbewegung insofern eine wichtige Rolle, als sie zusammen mit den die breite, flache Ventralseite bedeckenden Bauchschienen als Hebel benützt werden, mittels derer das Tier sich gegen die Rauhigkeiten des Bodens, gegen Pflanzenstengel u. a. stemmt und vorwärts schiebt. Diese Art der Funktion für die Rippen von *Archaeophis* anzunehmen, ist nicht möglich. Dieselben sind hier viel zu zart, als daß sie als solche Hebel gebraucht werden könnten. Auch läßt sie ihre zurückgerichtete Stellung, namentlich im hinteren Teil des Rumpfes, wo sie fast horizontal liegen, dazu durchaus ungeeignet erscheinen. Es kommt noch weiterhin hinzu, daß die Rippen, wie aus dem Abdruck zu schließen ist, gar nicht bis an die Ventralfläche herab die Leibeswand stützten, sondern hier eine recht breite Zone frei ließen. Wenn man sich also *Archaeophis* auf das Land gesetzt denken würde, so würden, wenn der Körper sich nicht auf die Seite legte, die Rippenenden garnicht auf dem Boden ruhen, ein Kriechen wäre also kaum möglich. Daß der ventral von den Rippen liegende Teil des auf der Platte abgedrückten Körpers nicht ganz oder auch nur wesentlich durch die nachträgliche Zusammendrückung des Schlangenleibes herausgedrückt ist, dagegen sprechen neben der oben bereits angestellten Erwägung, besonders auch die Verhältnisse im hinteren Rumpfteil. Hier bedecken die Rippen großenteils einen nicht breiteren Raum als die Wirbel; wollte man also den ventral von ersteren gelegenen Teil des Abdruckes als eine Verbreiterung desselben infolge von Zusammendrückung auffassen, so würde sich ein viel zu niedriger Betrag für die Höhe des Körperquerschnittes ergeben. Auch bei Hinzunahme des ganzen Abdruckes gelangt man noch zu einer äußerst schlanken Gestalt. Es ist also in der Tat anzunehmen, daß ein ventraler Abschnitt des Rumpfes in seiner Wandung von Rippen nicht gestützt war. Ob nun die schmale Bauchseite des seitlich zusammengedrückten Körpers gewölbt war oder ob sie vielleicht zugeschärft war und, wie es ausnahmsweise bei lebenden Schlangen vorkommt, eine Hautfalte trug, das läßt sich aus dem Abdrucke nicht entnehmen. Ausgeschlossen wäre selbst diese letztere Annahme nicht, da das Fehlen von Ventralschienen sie möglich machen kann.

Die Auffassung von *Archaeophis* als einer auf dem festen Boden lebenden Landschlange verbietet, wie wir sahen, die Form und Beschaffenheit der Rippen zusammen mit der des Rumpfquerschnittes. Noch weniger kommt wühlende Lebensweise in Frage, da diese besonders kräftige Rippen verlangt, wie z. B. die lebende Gattung *Typhlops* zeigt. Auch das Leben der Baumschlangen dürfen wir *Archaeophis* trotz der beiden gemeinsamen Schlankheit nicht zuschreiben, da jene viel längere Wirbel, aber nur kurze Rippen zu besitzen pflegen, wie z. B. am Skelett von *Dryophis* so typisch zu sehen ist. Dagegen sprechen die in Frage stehenden Eigentümlichkeiten durchaus für ein Wasserleben. Die Rippen haben bei schwimmender Fortbewegung ja keinerlei Last zu tragen, können also zart sein, vermögen aber bei ihrer Länge, ihrer dichten Folge und stark nach hinten gerichteten Stellung die schlängelnde Bewegung besonders gleichmäßig von vorn nach hinten zu vermitteln, etwa wie die Flossenstrahlen in der Flosse eines Aales, mit denen sie ihrer Form nach wohl vergleichbar wären. Daß auch vergleichende Betrachtungen von *Archaeophis* und den lebenden, an das Wasserleben angepaßten Schlangenformen für die angenommene Lebensweise sprechen, wird weiter unten gezeigt werden.

Hier soll nur noch darauf hingewiesen werden, daß das geologische Vorkommen in den Kalkschiefern des Monte Bolca die geäußerte Auffassung durchaus unterstützt und es wahrscheinlicher macht, daß *Archaeophis* eine marine, nicht eine im süßen Wasser lebende Form ist. Denn jene Kalke stellen eine Meeresablagerung dar, wie die eingeschlossenen *Fische* und *Annelliden* beweisen. Es finden sich ja allerdings auch häufig Abdrücke von Laubblättern; diese können jedoch ebensogut hineingeweht oder eingespühlt sein. Landtiere scheinen jedenfalls noch nicht aus jenen Schichten bekannt geworden zu sein. Im übrigen sind auch alle hoch spezialisierten lebenden Wasserschlangen ausgesprochen marine Tiere.

Vergleich mit Archaeophis Bolcensis Mass.

Vergleichen wir *Archaeophis proavus* mit anderen fossilen Schlangen, so kommen naturgemäß die beiden gleichfalls vom Monte Bolca stammenden Bruchstücke einer großen Schlange, die Massalongo

download unter www.biologiezentrum.at

unter dem Namen *Archaeophis Bolcensis* abbildet [1]), in erster Linie in Betracht. Massalongo gibt an, daß er drei Stücke in Händen gehabt hatte, deren Länge 48, 33 und 27 *cm* und deren Stärke 50—60 *mm* betrüge. Keines der Bruchstücke paßte an ein anderes. Da jene drei Bruchstücke von *A. Bolcensis* nicht mit in den Besitz der Berliner Sammlung gelangten und es mir infolgedessen nicht möglich war, sie persönlich zu untersuchen, so können nur die Angaben und Tafeln bei Massalongo zum Vergleich benützt werden.

Die beiden abgebildeten Fragmente entstammen der Rumpfregion und, wie aus der Länge der Rippen geschlossen werden kann, weder aus deren vorderstem noch hinterstem Abschnitte. Was die allgemeinen Maßverhältnisse der Wirbel betrifft, so gibt Massalongo an, daß die Länge 8 *mm*, die Dicke an den Enden 10 *mm* beträgt. Was er mit dem Ausdrucke Dicke sagen will, ist nicht klar ersichtlich, vielleicht versteht er darunter die größte Breite, also die des oberen Bogens. Der Wirbelkörper (»corpus«) soll in der Mitte etwas konkav, also wohl eingeschnürt sein und sich demgemäß nach den Enden zu verdicken. Die Messung auf Taf. IV ergab eine Länge des Wirbelkörpers — ohne Gelenkkopf, der von dem jedesmal folgenden Wirbel verdeckt ist — von 8 *mm*, eine Breite von zirka 4 *mm* in der Mitte und von zirka 5 *mm* an den Enden. Bei *Archaeophis proavus* betragen am Wirbel 78 die Länge des Körpers 2·5 (der Gelenkkopf mitgemessen), die Breite 1·9 *cm*. Wenn man berücksichtigt, daß bei Wirbel 78 die Wirbellänge bereits den höchsten gefundenen Längenwert aufweist, so ist außer allem Zweifel, daß bei *A. proavus* die Wirbel verhältnismäßig bedeutend kürzer und breiter sind als bei *A. Bolcensis*.

Weiter gibt der Autor an, daß vier stumpfe Erhöhungen (»eminentiae«) vorhanden seien, die wohl ein annähernd vierseitiges Gepräge bedingt hätten. Was hiemit gemeint ist, ist nicht ersichtlich und auch die weiteren Angaben über diese »eminentiae« geben keine Klarheit darüber. Möglicherweise ist es nur die Art der Erhaltung, die jene Bemerkungen veranlaßt. Die Wirbel sind nämlich vielleicht zusammengedrückt, so daß die äußere, dünne Knochenschicht durch Längsbrüche in mehrere Stücke zerlegt ist, wobei diese dann in eine solche Lage gedrückt wurden, daß Längsfurchen und kielartige Erhebungen entstanden. Soweit man aus der Abbildung schließen kann, sind die Wirbel an dem in Taf. III dargestellten Bruchstücke in der Tat in dieser Weise stark verdrückt. Wichtiger ist die Angabe, daß die Apophysen, die allerdings abgebrochen seien, spitz aber sehr kurz gewesen zu sein scheinen. Allerdings bedürfte auch dies eigentlich einer Nachprüfung am Objekt selbst, da die wenig günstige Erhaltung auch bei dem liebevollsten Beobachter leicht Täuschungen hervorrufen kann. Entspricht dieses von den Apophysen Gesagte den Tatsachen — und die Abbildungen scheinen namentlich in den etwas klarer wiedergegebenen Partien der Wirbelsäule das zu bestätigen —, so würde in diesem Punkte durchaus Übereinstimmung mit der Wirbelform bei *A. proavus* vorhanden sein.

Die Rippen sind, wie bei unserer Form, auffallend lang, soweit man den Abbildungen entnehmen kann, nicht unter 7 *cm*, in Wirklichkeit vielleicht noch länger. Sie haben demnach wohl etwa das Neunfache der ganzen Wirbellänge gehabt. Das Verhältnis ist also dasselbe, das wir als maximalen Betrag bei *A. proavus* fanden. Die Rippen sind ferner nur in ihrem oberen Teile und auch hier nur ziemlich schwach gekrümmt, während sie im übrigen gerade gestreckt sind. Sie stehen schräg nach hinten. Wenn schon diese Gestalt der Rippen, wie oben bei *A. proavus* ausgeführt wurde, auf eine beträchtliche seitliche Kompression des Körpers hinweist, so läßt diese Auffassung noch überdies ein Blick auf Taf. III bei Massalongo als ganz unzweifelhaft erscheinen.

Im unteren Teile dieser Abbildung sieht man den Körper der Schlange seitlich oder doch der Hauptsache nach seitlich auf die Platte gedrückt liegen, dann zeigt der Körper eine scharfe Drehung, um im oberen Teile des Bildes auf der anderen, rechten Seite zu liegen. Der Körper des toten Tieres legte sich also mit seinen hohen, flachen Flanken dem Boden auf, nicht aber mit der Bauchseite, die offenbar zu schmal war, um in dieser Lage den Körper zur Ruhe kommen zu lassen. An der Stelle, wo die Wendung sich vollzieht und man also die Schlange vom Rücken erblickt, sind nun trotz des jedenfalls bei der Einbettung wirksam gewesenen senkrechten Druckes die Rippen nicht auseinander gepreßt, sondern in ihrer

[1]) Spez. photogr. Tab. III und IV.

download unter www.biologiezentrum.at

natürlichen Lage verblieben und lassen infolgedessen die geringe Dicke des Körpers erkennen, die im Maximum nicht viel mehr als die Hälfte der Höhe betragen haben kann.

Das auf Tab. IV wiedergegebene Bruchstück zeigt einen stark gebogenen, platt auf der linken Seite liegenden Abschnitt des Körpers. An den Stellen, wo die ventrale Grenze des Körperabdruckes in glatter Linie erhalten ist, zeigt sich deutlich, daß die Rippen wie bei *A. proavus* nicht bis an die Ventralseite reichten, sondern hier eine ziemlich breite, nicht von Rippen gestützte Zone übrig ließen.

Es ist nunmehr die Frage zu beantworten, gehören *Archaeophis proavus* und *Bolcensis* wirklich einer Gattung an, wie Massalongo meinte. Es sind in der Tat sehr übereinstimmende Verhältnisse vorhanden, was namentlich bezüglich der Rippen und der Körperform zutrifft. Allerdings machen die Rippen bei *A. Bolcensis* insofern im ganzen einen etwas anderen Eindruck, als sie in regelmäßigerer Anordnung daliegen, als bei *A. proavus*. Indessen ist das sicherlich lediglich dadurch bedingt, daß die Rippen der sehr viel größeren Form auch entsprechend kräftiger sind und sich bei der Einbettung in den Meeresschlamm auch in geringerem Maße verschieben ließen. Nach allem kann nur als wahrscheinlich gelten, daß beide Formen in der Tat einer Gattung angehören.

Es erhebt sich aber nun die weitere Frage, ob wir denn wirkliche zwei verschiedene Arten vor uns haben, ob beide Exemplare nicht vielmehr sogar einer einzigen Art zuzurechnen sind. Als einzige erkennbare Abweichung konnte angegeben werden, daß die Wirbel von *A. proavus* verhältnismäßig kürzer sind als die von *A. Bolcensis*. Dies ist aber ein Unterschied, der bei den rezenten Schlangen zwischen jugendlichen und erwachsenen Individuen sehr ausgeprägt ist. An einem eben dem Ei entschlüpften Exemplar von *Tropidonotus natrix*, das mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Tornier zur Untersuchung zugänglich gemacht wurde, konnte ich mich persönlich von der auffallend kurzen Gestalt der Wirbel überzeugen. Es kann demnach nicht als unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß beide Exemplare sogar einer Art angehören, da der einzige erkennbare Unterschied nicht gegen eine solche Vereinigung spricht, sondern sie gestattet. Man müßte dann bei Annahme gleicher Wirbelzahl etwa auf eine Länge von 3 bis $3^1/_2$ *m* für das große Stück schließen. Solange indessen ein wirklicher Beweis für die Zusammengehörigkeit beider Formen nicht erbracht ist, mögen beide Artnamen am besten beibehalten werden. Sollte sich indessen später, etwa bei einer neueren Untersuchung von *A. Bolcensis*, die Artidentität ergeben, so dürfte der Name *proavus* am besten der allein geltende werden, da das von Massalongo so benannte Stück das besser bekannte ist, außerdem in seinem Werke in der Beschreibung dem anderen vorangeht.

Die nicht zu leugnende Möglichkeit der Zusammengehörigkeit beider Exemplare regt noch weiterhin die Frage an, ob nicht die so überaus schwache Entwicklung der Zygapophysen und Querfortsätze bei *Archaeophis proavus* etwa als eine Jugenderscheinung anzusehen ist. Abgesehen davon, daß Massalongo bei *A. Bolcensis* die Zygapophysen auch nur als kleine Spitzen erkannt zu haben scheint, spricht auch der Befund an jenem jugendlichen Exemplar von *Tropidonotus natrix* gegen jene Annahme, da hier Zygapophysen wie auch Querfortsätze recht scharf und deutlich ausgebildet waren. Die geringe Entwicklung dieser Teile ist vielleicht auch nur eine Folge des Lebens im Wasser, wo ja infolge der Ausschaltung der Wirkungen des Körpergewichtes die Gelenkungen von Wirbeln und Rippen viel weniger stark und fest zu sein brauchen als bei Landformen.

Höhe der Spezialisierung von Archaeophis und Vergleich mit lebenden Wasserschlangen.

Nachdem wir bereits oben erfahren haben, daß wir in *Archaeophis* eine im Wasser lebende Gattung zu sehen haben, sollen in diesem Abschnitte einige Betrachtungen über die Höhe ihrer Spezialisierung und ein Vergleich mit lebenden Wasserschlangen gegeben werden. Mangels spezieller, zusammenfassender Darstellungen mußten die tatsächlichen Unterlagen für die Vergleichung erst aus dem Studium des Materials der zoologischen Sammlung des Museums für Naturkunde zu Berlin sowie aus der Benützung der vorliegenden Literatur gewonnen und zusammengetragen werden.

Was zunächst den Schädel betrifft, so handelt es sich bei *Archaeophis* um einen echten Schlangenschädel. Das Quadratum ist am Squamosum frei beweglich, das Pterygoid legte sich wahrscheinlich an das

download unter www.biologiezentrum.at

Quadratum oder den Unterkiefer in der Gegend der Gelenkung dieser beiden Knochen und nahm an deren Bewegung teil; das Maxillare war mit dem Prämaxillare nicht verwachsen, also offenbar gleichfalls etwas verschiebbar; auch können wir, wie oben ausgeführt wurde, annehmen, daß die beiden Unterkieferäste nicht in knöcherner Symphyse miteinander verbunden waren. Das Maul von *Archaeophis* war also offenbar einer erheblichen Erweiterung fähig. Allerdings war diese gewiß geringer als bei der überwiegenden Mehrzahl der rezenten Schlangen. Sehen wir von den Familien mit wühlender und grabender Lebensweise, den *Typhlopiden, Glauconiiden* und *Uropeltiden* ab, bei denen wohl infolge ihrer Lebensweise eine mehr oder weniger tiefgehende Umbildung und Rückbildung des Schädels stattgefunden hat und die Erweiterungsfähigkeit des Maules sehr gering ist, so ist diese letztere bei den lebenden Formen fast stets erheblich größer als bei *Archaeophis*. Meist ist nämlich durch starke Ausbildung des Squamosum oder durch die mehr oder weniger auffallend ausgesprochene, nach hinten gerichtete Stellung des Quadratum das Gelenk des letzteren mit dem Unterkiefer mehr oder weniger weit hinter den Hinterhauptskondylus verlegt, unter entsprechender Längenentwicklung der Unterkieferäste. Besonders auffallend ist dies bei gewissen *Colubriden*, namentlich *proteroglyphen*, und *Viperiden* ausgeprägt, wo der Unterkiefer, wie z. B. bei *Bitis arietans*, den Schädel um $^2/_3$ seiner Länge übertreffen kann. Bei *Archaeophis proavus* dagegen ist das Quadratum nach vorn gerichtet und der Unterkiefer infolgedessen erheblich kürzer als der Schädel. Eine schwach nach vorn gerichtete Stellung des Quadratums zeigt die Abbildung von *Nardoa boa* aus der Familie der *Boiden* bei Boulenger[1]) anderseits ist hier das Squamosum stärker als bei *Archaeophis* entwickelt, so daß das Unterkiefergelenk nur sehr wenig vor den Hinterhauptskondylus zu liegen kommt. Überhaupt scheint bei den *Boiden* die Rückwärtsrichtung des Squamosums verhältnismäßig wenig ausgeprägt zu sein. Jedenfalls zeigt auch die Darstellung Boulengers von *Eunyrus asper*[2]) eine — zwar sehr geringe — Vorwärtsrichtung bei gleichzeitig gewaltiger Ausbildung des Squamosums. Eine nicht bedeutende Erweiterungsfähigkeit des Maules ist bei den *Ilysiidae*, bei *Xenopeltis*, dem einzigen Vertreter der *Xenopeltiden*, und bei *Fursina occipitalis*[3]) bedingt durch die Kürze des Quadratums bei gleichzeitig geringer Ausbildung des Squamosums. In allen diesen Fällen liegt indessen die Unterkiefergelenkung doch noch etwas weiter hinten als bei unserer Schlange, während anderseits letztere durch die beträchtlichere Größe des Quadratum jenen voraus ist. Die *Ilysiidae* und *Xenopeltidae* sind übrigens insofern weniger hoch spezialisiert, als bei ihnen die Maxillaria gegen das Prämaxillare gar nicht oder nur sehr wenig beweglich sind. Jedenfalls läßt sich behaupten, daß *Archaeophis* in der Erweiterungsfähigkeit des Maules weniger weit spezialisiert ist, als die große Mehrzahl der lebenden Gattungen.

Vergleichen wir weiter die Bezahnung, so ist diese, wenn wir von der allerdings ganz abweichenden Form des einzelnen Zahnes absehen, dadurch echt schlangenartig, daß sie auf Maxillare, Palatinum, Pterygoid und Unterkiefer auftritt, wie es bei der Mehrzahl der lebenden Schlangen auch der Fall ist. Auch die Auswechslung der Zähne durch Ersatzzähne ist durchaus die gleiche. Die stärkere Rückbiegung der Zähne der jetzt lebenden Schlangen, gegenüber der bei *Archaeophis*, ist gewiß als eine weitergehende Anpassung an ihre Aufgabe, die Beute festzuhalten, zu betrachten. Eine weit höhere Spezialisierung stellen naturgemäß die durch Furchung oder Bildung eines Kanales sich kennzeichnenden Giftzähne dar.

In dem Skelettbau der Schlangen prägt sich die Tendenz aus, unter Rückbildung der Extremitäten eine möglichst große Biegsamkeit und Beweglichkeit des Rumpfes zu ermöglichen. Letztere wird in hohem Maße erreicht durch die zahlreichen Gelenkverbindungen der Wirbel und die hohe Anzahl dieser selbst.

Was den ersteren Punkt betrifft, so steht *Archaeophis* in der völligen Rückbildung der Extremitäten sowie von Schulter und Beckengürtel auf der gleichen Höhe wie die überwiegende Mehrzahl der lebenden Schlangen, höher also als die noch Beckenrudimente aufweisenden Familien der *Typhlopidae*, *Glauconiidae*, *Boidae* und *Xenopeltidae*. An den Wirbeln von *Archaeophis proavus* finden sich die gleichen Gelenkverbindungen, wie wir sie bei allen lebenden und fossilen Schlangen kennen, also Prä- und Postzygapophysen,

[1]) Catalogue of the Snakes I, pag. 75, Fig. 4.
[2]) Catalogue of the Snakes I, Fig. 6, pag. 104.
[3]) Boulenger, Catalogue of the Snakes III, pag. 405, Fig. 28.

download unter www.biologiezentrum.at

Zygosphen und Zygantrum. Bezüglich der Zahl der Wirbel übertrifft unsere Form alle bekannten um ein Beträchtliches. Zum Vergleiche möge die beistehende Tabelle dienen, deren Angaben der Zusammenstellung Rochebrunes[1]) entnommen sind, mit Ausnahme der mit * bezeichneten, die auf eigenen Zählungen an Exemplaren der zoologischen Abteilung des Museums für Naturkunde zu Berlin beruhen. Bei der Auswahl der aufgeführten Arten ist darauf Bedacht genommen, aus verschiedenen Familien namentlich auch Beispiele zu bieten, die bezüglich der Wirbelzahl nach oben wie nach unten extrem sind. Es ist ferner zu bemerken, daß die von Rochebrune getrennt gehaltenen vertèbres thoraciques, pelviennes und sacrées hier unter der Bezeichnung »präsacrale Wirbel« zusammengefaßt sind.

Übersicht über die Anzahl der Wirbel verschiedener Schlangen.

Name	Halswirbel	Präsacrale Wirbel	Postsacrale Wirbel	Gesamtzahl
Typhlopidae:				
Typhlops lumbricalis Dum. Bibr.	2	176	10	188
Boidae:				
Python Sebae Gmel.	2	306	62	370
— *molurus* Gray	2	372	61	435
Liasis amethystinus Gray	2	330	92	424
Boa constrictor L.	2	256	44	302
Xenopeltidae:				
Xenopeltis unicolor Schleg. . . .	2	188	20	210
Colubridae:				
a) Aglypha:				
Tropidonotus natrix Schleg. . .	2	211	45	258
Elaphis Aesculapii Daud.	2	226	68	296
Zamensis viridiflavus Wagl. . .	2	239	73	314
Dendrophis picta Boie	2	196	87	285
Acrochordus javanicus Horus . .	2	191	55	248
b) Opisthoglypha:				
**Dryophis prasinus* Boie	2	237	176	415
Homalopsis buccatus Fitzing . .	2	171	58	231
Dipsas annulata L.	2	182	71	255
c) Proteroglypha:				
Platurus fasciatus Daud.	2	147	42	191
Pelamis bicalor Daud.	2	158	32	192
**Enhydris Hardwickii* Gray . . .	2	130	32	164
Viperidae:				
Pelias berus Merr.	2	150	51	203
Cerastes aegyptiacus Schleg. . .	2	120	16	138
Crotalus horridus L.	2	184	24	210
Archaeophidae:				
Archaeophis proavus Mass. . . .	2	452 ca.	111 ca.	565 ca.

Es ergiebt sich aus obiger Tabelle, daß die höchsten, bei lebenden Schlangen gefundenen Gesamtzahlen, die von *Python molurus* Gray, *Liasis amethystinus* Gray, *Dryophis prasinus* von der bei *Archaeophis* um 130 bis 150 übertroffen werden. Die Zahl der Rumpfwirbel und damit zugleich die der Rippen übersteigt die als höchste ermittelte Ziffer von *Python molurus* Gray um zirka 80. Das Verhältnis der Zahl der Schwanzwirbel zu der des ganzen Körpers von etwa 5 : 1 dürfte dem Durchschnitt nahe kommen.

[1]) Mémoire s. l. vertèbres des Ophidiens, pag. 219.

download unter www.biologiezentrum.at

Bezüglich der Zahl der Wirbel ist also demnach *Archaeophis proavus* bedeutend weiter in der Spezialisierung fortgeschritten, als irgend eine bekannte lebende Art, und ist darin überhaupt allen bekannten Wirbeltieren überlegen.

Da wir es bei *Archaeophis* mit einer im Wasser lebenden Schlange zu tun haben, so möge hier zunächst den lebenden Wasserschlangen eine kurze Besprechung gewidmet werden, auf Grund deren dann später die Organisations- und Spezialisierungshöhe unserer Schlange noch einer besonderen, vergleichenden Betrachtung unterzogen werden soll.

Als die ihrer Organisation nach ausgesprochensten und an das Leben im Wasser am weitesten angepaßten Wasserschlangen müssen ohne Zweifel die *Hydrophinen* aus der Gruppe der *proteroglyphen*, d. i. der auf dem vorderen Abschnitte der Maxillen Furchenzähne aufweisenden *Colubriden* gelten. Bei diesen *Hydrophinen* sind zunächst die Nasenlöcher durch ihre Lage auf der Oberseite des Schädels sowie dadurch bemerkenswert, daß sie durch Klappen verschließbar sind, Eigentümlichkeiten, die man gerade bei lungenatmenden Wasserwirbeltieren findet. Der Rumpf ist, abgesehen von dem vordersten Abschnitte, mehr oder weniger stark seitlich komprimiert. Besonders stark zusammengedrückt ist der Schwanz, der einen ausgesprochenen Ruderschwanz darstellt und dessen beträchtliche Höhe die des Rumpfes gewöhnlich übersteigt.

Als ein besonders ausgezeichnetes Beispiel einer Hydrophine kann die Gattung *Enhydris* gelten. Durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. Tornier wurde mir die Untersuchung eines Skeletts von *Enhydris Hardwickii* Gray aus China ermöglicht. Die Rippen sind bei dieser Form entsprechend dem hohen, schmalen Querschnitte des Rumpfes sehr lang, nur in ihrem vorderen Abschnitte gekrümmt, in ihrer distalen Hälfte oder sogar zwei Dritteln dagegen fast ganz gerade gestreckt. Die erhebliche Länge der Rippen wird außerdem noch dadurch bedingt, daß sie sehr stark nach hinten geneigt sind, derart, daß sie mit der Wirbelsäule einen Winkel von 50 bis 60° bilden.

Solche Rippen sind sehr geeignet, zusammen mit der zugehörigen Muskulatur die schlängelnde Bewegung des Rumpfes von vorn nach hinten fortzupflanzen und können dies um so besser, je länger und je schräger sie gestellt sind. Andrerseits sind sie der denen der Landschlangen zukommenden Funktion, als Hebel beim Kriechen zu dienen, enthoben, eine Aufgabe, die nur bei steilerer Normalstellung gut erfüllt werden kann.

Im vordersten Teile des Rumpfes, wo die seitliche Kompression gar nicht oder nur in geringem Maße vorhanden ist, zeigen die Rippen noch nicht das charakteristische Gepräge. So mißt die zum 25. Wirbel gehörige Rippe 25 *mm* bei 5 *mm* Wirbellänge. Die größte Rippenlänge von 49 *mm* fand sich bei Wirbel 100 mit 53 *mm* Wirbellänge. Die starke Entwicklung des Ruderschwanzes ist durch besonders kräftige Ausbildung der Dornfortsätze und der Hämapophysen bedingt. In der Mitte des Schwanzes, wo die Gesamthöhe der Wirbel mit 12·5 *mm* den größten Betrag erreicht, beträgt die Länge der hohen Dornfortsätze 5 *mm*, der Hämapophysen 4 *mm* bei einer Länge der Wirbel von 4·4 *mm*. Im Zusammenhang mit der starken seitlichen Kompression des Rumpfes steht auch die bereits von Rochebrune [1]) betonte Tatsache, daß die Querfortsätze ganz nach unten gerückt sind, so daß die Rippen in nur wenig divergenter Richtung von dem Wirbel ausgehen können.

Von Interesse und von Wichtigkeit ist ferner auch die Beschuppung. Bei der überwiegenden Mehrzahl der lebenden Landschlangen ist die Bauchseite mit einer Reihe sehr breiter Bauchschilder oder -Schienen bedeckt. Diese spielen, wie schon oben bemerkt, zusammen mit den Rippen bei der Fortbewegung auf dem Erdboden eine wichtige Rolle. Demgegenüber sind nun bei den an das Wasserleben angepaßten *Hydrophinen* die Bauchschilder nur in sehr geringem Grade entwickelt. Bei *Hydrelaps darwiniensis* haben sie, wie aus den Abbildungen Boulengers [2]) hervorgeht, etwa nur die doppelte Breite der Schuppen der Seiten und des Rückens und ebenso groß etwa sind sie bei *Distiria grandis* und *Hydrophis melanocephalus*. Bei *Hydrophis latifasciatus* und *Hydrophis cantoris* übertreffen sie die übrigen Schuppen an Breite nur

[1]) Mém. s. l. vertèbres d. Ophidiens, pag. 215.

[2]) Catalogue of the Snakes, III, Pl. XII, ff.

download unter www.biologiezentrum.at

noch sehr unwesentlich und bei den Gattungen *Hydrus*, *Thalassophis*, *Acalyptophis* sind wie Boulenger weiter angiebt [1]), Bauchschilder überhaupt nicht, bei *Enhydris* und *Enhydrina* nur sehr schwach entwickelt. Diese geringe Ausbildung der Bauchschilder bei diesen im Wasser lebenden Formen hängt zweifellos mit der Lebensweise zusammen. Während die Landschlangen mit breiter, flacher Bauchseite dem Boden aufliegen, ist der Rumpf der Wasserschlangen seitlich zusammengedrückt und ihre Ventralseite mehr oder weniger zugeschärft. Breite Bauchschienen sind für das Schwimmen zum mindesten zwecklos; infolgedessen sind sie auch bei den aufgezählten, an das Wasserleben hochgradig angepaßten Formen so schwach entwickelt.

Es gibt aber in dieser Gruppe der fast ausschließlich marinen *Hydrophinen* zwei Gattungen *Aipysurus* und *Platurus*, bei denen breite Ventralschilder vorhanden sind. Bei der ersteren Gattung sind sie gekielt; ob darin sich vielleicht die Neigung zur Zuschärfung der Ventralseite ausspricht, könnte nur die Untersuchung erweisen. Bei *Platurus* ist ein solcher Kiel nur bei einigen Arten und auch bei diesen nur im hinteren Teil des Körpers vorhanden. Außerdem sind bei dieser Gattung die Nasenlöcher seitlich, nicht aber, wie bei den übrigen, auf der Oberseite des Schädels gelegen. *Platurus* kann demnach als die am wenigsten stark an das Wasserleben angepaßte Gattung der *Hydrophinen* gelten. Damit steht im Einklang, daß Boulenger gerade von ihr berichtet, daß man sie wiederholt auf dem festen Lande in einiger Entfernung vom Wasser gefunden habe.

In der Gruppe der *opisthoglyphen Colubriden*, deren Maxillen in ihrem hinteren Teile Furchenzähne tragen, umfaßt die Subfamilie der *Homalopsinen* durchwegs im Wasser lebende Formen. Die Anpassung ist hier jedoch weit geringer als bei den *Hydrophinen*. Die Wirbelsäule scheint keinerlei Umbildung erfahren zu haben, jedenfalls erwähnen weder Boulenger noch Hoffmann etwas davon. Dagegen haben die Nasenlöcher ihre Lage auf der Oberseite des Schädels erhalten. Bezüglich der Beschuppung verhalten sich die *Homalopsinen* nicht gleichartig. Bei den meisten von ihnen sind gut entwickelte Ventralschilder vorhanden. Nur bei drei von den aufgezählten zehn Gattungen gibt Boulenger an, daß dieselben sehr schmal sind, also die bei den *Hydrophinen* vorherrschenden Charaktere zeigen.

Ein kleiner dritter Kreis wasserbewohnender Schlangen gehört der Subfamilie der *Acrochordinae* aus der Gruppe der *aglyphen*, d. i. keinerlei Furchenzähne aufweisenden *Colubriden an*. Hier sind die beiden Gattungen *Acrochordus* und *Chersydrus* als Flüsse und Küstengewässer bewohnende Formen bekannt. Über *Acrochordus javanicus* Hornstedt findet sich beispielsweise bei Hoffmann [2]) die Angabe, daß diese Schlange das Wasser niemals verlasse und sich auf dem festen Lande nur langsam fortbewegen könne. Bei der Gattung *Acrochordus* ist der Körper nur recht schwach, bei *Chersydrus* dagegen Rumpf und Schwanz stark zusammengedrückt. Die Wirbelsäule läßt keine deutlich erkennbaren Anpassungen an das Wasserleben erkennen. Bei beiden liegen die Nasenlöcher an der Oberseite des Schädels. Sehr bemerkenswert ist aber hier wieder die Beschuppung. Die höckrigen Schuppen sind sehr klein und sind in außerordentlich zahlreichen Querreihen bei *Acrochordus* in etwa 120, bei *Chersydrus* in etwa 100, angeordnet. Ventralschilder sind gar nicht entwickelt, ja bei *Chersydrus* hat die Zuschärfung der Bauchseite zu der Bildung einer ventralen Hautfalte geführt, die sich auf der Unterseite des größten Teiles des Rumpfes und der des Schwanzes hinzieht. Die drei anderen Gattungen der Subfamilie der *Acrochordinen*, offenbar Landformen — Boulenger macht über deren Lebensweise keine besonderen Bemerkungen, wie eben überhaupt bei den Landformen —, haben wohlentwickelte Bauchschilder.

Als Anpassungserscheinungen an das Wasserleben ergeben sich aus dem Vorstehenden die folgenden: Lage der Nasenlöcher auf der Oberseite des Schädels, Kompression des Rumpfes, tiefe Lage der Querfortsätze, große Länge der Rippen, Ausbildung eines hohen Ruderschwanzes durch starke Entwicklung der Dornfortsätze und Hämapophysen, geringe Größe oder gänzliches Fehlen von Ventralschildern, Hautfalte auf der Unterseite von Rumpf und Schwanz. Diese Eigenschaften sind nun, wie oben ausgeführt, in verschiedener Weise auf die einzelnen Gruppen verteilt, ihr Vorhandensein oder Fehlen bestimmt die Höhe

[1]) Catalogue of the Snakes, III, pag. 267 ff.

[2]) Reptilien, pag. 1828.

download unter www.biologiezentrum.at

der Spezialisierung derselben. Von den besprochenen Gruppen sind die *Hydrophinen* hochspezialisierte Wasserschlangen, *Chersydrus* eine weniger und die *Homalopsinen* die am geringsten spezialisierten.

Neben den aufgeführten Gattungen gibt es nun aber auch noch viele andere, deren Angehörige, obwohl Landschlangen, doch treffliche Schwimmer sind, wie z. B. die allbekannte Ringelnatter, aber keinerlei deutlich ausgeprägte Anpassungen an die Fortbewegung im Wasser zeigen. Bei diesen konnten solche sich eben nicht ausprägen, solange sie das Leben auf dem festen Lande nicht gänzlich aufgaben, denn abgesehen vielleicht von der Stellung der Nasenlöcher sind alle angeführten Anpassungen für das Kriechen auf dem Boden direkt unvorteilhaft.

Von jenen genannten, verschiedenen, für Wasserschlangen bezeichnenden Anpassungseigenschaften finden sich nun mehrere bei *Archaeophis*. Über die Lage der Nasenlöcher läßt sich leider nichts angeben, da hierüber an *Archaeophis proavus* nichts zu ermitteln ist. Die Querfortsätze haben eine recht tiefe Stellung. Die Rippen sind sehr lang und stark nach hinten geneigt. Bei *Archaeophis Bolcensis* Mass. erinnern die von Massalongo gegebenen Abbildungen der Rumpffragmente in sehr auffallender Weise an *Enhydris*. Bei *Archaeophis proavus* sind sie ja auch entsprechend ausgebildet, hier fällt aber daneben noch die außerordentliche, namentlich im hinteren Teile des Rumpfes bemerkbare Zartheit und fast horizontale Stellung auf. In beiden Punkten steht, soweit ich nach den mir zu Gesicht bekommenen Skeletten urteilen kann, unsere Form unerreicht da, ist hierin also höher spezialisiert, als die lebenden Wasserschlangen. Die seitliche Kompression des Rumpfes war offenbar beträchtlich und dürfte etwa der von *Enhydris* und auch der von *Chersydrus* nahe- oder gleichgekommen sein. Ein Ruderschwanz nach Art desjenigen der *Hydrophinen* zeigt *Archaeophis* nicht, steht also infolge dieses Mangels diesen nach, wie eines solchen ja auch die *Homalopsinen* und *Acrochordinen* entbehren. In dem Fehlen der Bauchschilder stimmt *Archaeophis* mit *Hydrus*, *Thallassophis* und *Acalyptophis* aus der Familie der *Hydrophinen* und in der Kleinheit derselben und der hohen Zahl der Querreihen derselben noch besser mit der Gruppe der *Acrochordinen* überein. Ja es ist, wie oben bemerkt, nicht ausgeschlossen, daß eine Bauchfalte nach Art der von *Chersydrus* vorhanden war.

Es muß hier übrigens darauf hingewiesen werden, daß der Mangel von Bauchschildern nicht unbedingt für Wasserleben spricht. Es findet sich dieser nämlich auch noch bei den *Typhlopiden* und *Glauconiiden* und ferner sind bei den *Uropeltiden* Bauchschilder nur sehr klein ausgebildet. Diese drei Familien enthalten nun im Boden wühlende Formen. Daß sich bei diesen Gruppen keine wohlentwickelten Bauchschienen finden — sei es nun, daß sie rückgebildet sind, sei es, daß sich solche nicht herausgebildet haben, falls ihre Vorfahren deren auch nicht besaßen — dafür ist doch gewiß auch hier die Lebensweise die Ursache. Beim Wühlen im Erdreich würden die Tiere breite Bauchschienen als Hebel zum Fortschieben des Körpers nicht benützen können, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil der dazu nötige Spielraum dem vom Boden fest eingeschlossenen Körper fehlen würde. Daß *Archaeophis* aber keine wühlende Form darstellt, geht, wie oben bereits gesagt, mit Gewißheit aus der starken, seitlichen Kompression des Rumpfes und der Zartheit der Rippen hervor. Es spricht ferner gegen jene Auffassung, das Vorhandensein des langen, schlanken, seitlich zusammengedrückten Schwanzes, denn bei den genannten wühlenden Gruppen ist übereinstimmend der Schwanz ebenso, wie übrigens auch bei der fußlosen, grabenden *Lacertilier*-Gattung *Amphisbaena*, nur als ganz kurzer Stummel ausgebildet. Auch hierin ist offenbar eine Anpassung zu erblicken, vielleicht insofern, als dieser kurze, kräftige Schwanzstummel auch mit zum Vorwärtsstämmen des Körpers in festerem Erdreich dient. Die Auffassung also, daß *Archaeophis* eine grabende Lebensweise gehabt habe, ist demnach gänzlich von der Hand zu weisen; wir müssen in ihr eine ausgesprochene Wasserschlange sehen, die bezüglich des Grades der Spezialisierung die *Hydrophinen* nicht ganz erreicht, sondern eher mit den *Acrochordinen* zu vergleichen ist, in der Ausbildung der Rippen aber weitgehender an das Schwimmen angepaßt ist als diese letzteren.

Systematische Stellung der Gattung Archaeophis.

Da das System der Schlangen in Anbetracht der so spärlichen und unvollkommenen Reste fossiler Formen lediglich auf der Kenntnis der lebenden basiert, so wird es zur Feststellung der systematischen

download unter www.biologiezentrum.at

Stellung der Gattung *Archaeophis* besonders darauf ankommen, zu untersuchen, ob eine Verwandtschaft unserer Gattung mit rezenten wahrscheinlich gemacht werden kann. Vorher mögen die vorweltlichen jedoch kurz in den Kreis unserer Betrachtungen gezogen werden.

Die Beantwortung der Frage, ob verwandtschaftliche Beziehungen zu solchen erkennbar sind, beruht, da einigermaßen vollständige Reste nur sehr vereinzelt gefunden sind, im wesentlichen auf einem Vergleich mit isolierten Wirbeln, auf deren alleiniger Kenntnis hin ja fast sämtliche ausgestorbene Arten und Gattungen aufgestellt sind. Jene Frage ist nun kurzer Hand zu verneinen, soweit die in der deutschen, französischen, englischen, italienischen und einem großen Teil der amerikanischen Literatur beschriebenen Formen in Betracht kommen.[1])

Obige negative Feststellung gilt sowohl für die Landformen, als auch für solche, deren Wirbel durch die tiefe Stellung der Querfortsätze Anpassung an das Wasserleben verraten, wie *Palaeophis*, *Pterosphenus* (= *Moeriophis*) und verwandte Gattungen. In keinem Falle ist eine derartig schwache Ausbildung der Zygapophysen wie bei *Archaeophis* beobachtet. Die Unterschiede in dieser Beziehung sind zu groß, als daß ein engerer, verwandtschaftlicher Zusammenhang mit irgend einer sonstigen fossilen Gattung angenommen werden könnte.

Die gewaltigen *Palaeophiden*, bei denen ja immerhin die Zygapophysen etwas schwächer sind, als bei unseren rezenten, großen Formen, zeigen in der Ausbildung kräftiger, sehr hoher Dornfortsätze einen weiteren, wesentlichen Unterschied gegenüber *Archaeophis*.

Die schöne, mit Schädel erhaltene Schlange, die v. Meyer aus der Braunkohle des Siebengebirges als *Coluber* (*Tropidonotus*) *atavus* beschreibt,[2]) gehört anscheinend einer dieser rezenten Gattungen an. *Coluber Kargii* v. Meyer von Oeningen,[3]) eine vollständig erhaltene Form, die Rochebrune mit größerem Recht wohl als eine Viperide ansieht, hat ebenfalls nichts mit *Archaeophis* zu thun, und das gleiche gilt von dem *Python* (*Heteropython* Rochebr.) *Euboeicus* F. Roemer von Kumi, von dem auch ein Unterkiefer nebst Bezahnung bekannt ist.

Die sonst bekannten, überaus spärlichen Reste von Schädelteilen sind zu unbedeutend, um eine sichere Beurteilung zu gestatten. Mit Bestimmtheit läßt sich bloß bezüglich des »Palato-Pterygoids« des *Palaeopython sardus* Portis[4]) aussagen, daß die Beschreibung der vorhandenen Reste der Bezahnung keinerlei Ähnlichkeit mit der von *Archaeophis* erkennen läßt.

Wenden wir uns nun den lebenden Schlangen zu, deren gewaltige Zahl von Gattungen ja glücklicherweise in zusammenfassenden Werken behandelt sind, unter denen namentlich die neueren von Hoffmann und Boulenger es auch dem mit dieser Tiergruppe nicht Vertrauten ermöglichen, verhältnismäßig leicht einen Überblick zu gewinnen.

Was die Zahnform betrifft, so findet sich nichts Ähnliches bei rezenten Gattungen angegeben, jedenfalls soweit ich die diesbezügliche Literatur zu übersehen vermag und soweit aus den großen systematischen Werken der Schlangenkunde zu entnehmen ist. Die Giftzähne können wir gleich aus unserer Betrachtung ausschalten, da bei *Archaeophis* kein Anzeichen von Durchbohrung — die Pulpahöhle darf nicht mit einer solchen verwechselt werden — bemerkbar ist und auch die Skulptur in keiner Weise mit einer Furchenbildung verglichen werden kann. Die soliden Zähne der giftlosen Schlangen scheinen niemals eine stärkere äußere Skulptur zu besitzen.

Leydig[5]) erwähnt nur, daß bei Arten von *Tropidonotus*, *Coluber* und *Coronella* die hinteren, größeren Oberkieferzähne hinten eine schneidende, scharfe Kante zeigen, sowie daß jederseits von der Spitze aller Zähne je eine nur mit dem Mikroskop erkennbare, feine Kante eine Strecke weit hinablaufe. All dies ist aber natürlich mit den Verhältnissen bei *Archaeophis* nicht vergleichbar.

---

[1]) Ein Teil der amerikanischen Literatur war mir leider nicht zugänglich.

[2]) *Coluber* (*Tropidonotus*) *atavus* aus der Braunkohle des Siebengebirges. Paläont. VII.

[3]) Zur Fauna der Vorwelt.

[4]) *Il palaeopython sardus* Port., pag. 250.

[5]) Die Zähne der einheimischen Schlangen.

download unter www.biologiezentrum.at

Der Bau des Schädels, jedenfalls in den Teilen, die wir kennen gelernt haben, ist gleichfalls nicht dazu verwendbar, Verwandtschaften mit irgend welcher Form festzustellen. *Archaeophis* besitzt einen echten Schlangenschädel, der hauptsächlich durch die Kürze der Unterkiefer ausgezeichnet ist. Letztere Eigentümlichkeit würde indessen den Anschluß an viele lebende Gattungen mit gleicher Berechtigung erlauben, ist also für unseren Zweck hier nicht verwendbar. Es sei übrigens hervorgehoben, daß die große Verkürzung der Unterkiefer bei den *Typhlopiden* und *Glauconiiden* nicht als Grund für die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen diesen und *Archaeophis* benützt werden kann, da jene Eigenschaft bei den genannten, grabenden Gattungen lediglich eine Folge ihrer Lebensweise resp. eine Anpassung an diese darstellt, die sekundär erworben ist und zum mindesten in der jetzt vorhandenen Form nicht die ursprüngliche Gestaltung zeigt.

Auch in der Ausbildung der Wirbel konnte nichts gefunden werden, was den Anschluß an irgend welche lebenden Formen erlauben würde, soweit sie in der Monographie von Rochebrune sowie in den anderen zusammenfassenden großen Arbeiten behandelt wurden, und ich selbst solche durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. Tornier aus der zoologischen Sammlung des Berliner Museums für Naturkunde zu untersuchen in der Lage war.

In bezug auf die Ausbildung der Rippen, der Schuppen sowie die gesamte Körperform wurde oben bereits ausgeführt, daß ähnliche Verhältnisse bei gewissen, im Wasser lebenden Gruppen, den *Hydrophinen* und *Acrochordinen* anzutreffen sind. Da es sich aber dabei lediglich um Anpassungen an die Lebensweise handelt, so dürfen jene Merkmale auch nicht als Anzeichen verwandtschaftlicher Beziehungen aufgefaßt werden, wenn nicht andere von derselben unabhängige Eigenschaften, wie z. B. der Zahnbau, dafür sprechen. Letzteres ist aber nicht der Fall.

Abgesehen ferner davon, daß, wie noch im nächsten Kapitel dargestellt werden wird, es nicht berechtigt erscheint, Landschlangen von Wasserschlangen abzuleiten, läßt sich mit unbestreitbarem Recht behaupten, daß wenigstens alle jetzt lebenden Familien mit Beckenrudimenten, also die *Typhlopiden*, ferner die *Glauconiiden*, *Boiden* und *Ilysiiden* nicht als Nachkommen von *Archaeophis* angesehen werden können, da bei dieser Gattung das Becken bereits verschwunden war.

Da verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Archaeophis* und lebenden Familien auch nur mit geringer Sicherheit nicht erkennbar sind, unsere Gattung durch die Zahnbildung sich vielmehr von allen rezenten Gruppen weit entfernt, und da ferner Beziehungen zu den nur sehr unvollständig bekannten, fossilen Formen nicht wahrscheinlich gemacht werden können, so ergibt sich die Notwendigkeit, eine Familie der ***Archaeophidae*** aufzustellen. Eine Einreihung in ein im wesentlichen auf die Ausbildung gewisser Knochen der bei *Archaeophis* nicht erhaltenen Schädelkapsel basiertes System, wie das Boulenger'sche, ist allerdings nicht möglich, während eine solche in das in erster Linie auf der Art der Bezahnung basierende von Duméril und Bibron leicht möglich wäre. Die Diagnose der neuen Familie der *Archaeophidae* lautet folgendermaßen: Schnauze zugespitzt, Unterkiefer verhältnismäßig kurz; Quadratum schlank, nach vorn gerichtet; Zähne wenig gekrümmt, scharfkantig, von fünfseitigem Querschnitt; Zahl der Wirbel außerordentlich groß, Zygapophysen und Querfortsätze sehr schwach entwickelt, Hypapophysen im ganzen Rumpfteil vorhanden; Rippen zart, lang, schwach gekrümmt und stark nach hinten gerichtet; Extremitäten und deren Gürtel fehlen gänzlich; Schuppen sehr klein, in sehr zahlreichen Reihen angeordnet; Rumpf stark seitlich komprimiert; Wasserbewohner, wahrscheinlich marin.

Über die Abstammung der Schlangen.

Über die Abstammung der Schlangen sind zwei Ansichten geäußert worden. Nach der einen sollen die *Pytonomorphen* ihre Ahnen sein. So hat in neuerer Zeit Kornhuber die Meinung ausgesprochen, daß sich aus den *Pytonomorphen* einerseits die *Ophidier*, andrerseits die *Lacertilier* entwickelt zu haben schienen.[1]) Auch Cope war bereits früher in einer Auseinandersetzung mit Owen für die Wahrscheinlichkeit enger

[1]) Über eine fossile Echse u. s. w., pag. 151.

download unter www.biologiezentrum.at

Beziehungen zwischen *Ophidiern* und *Pytonomorphen* eingetreten. Anderer Ansicht ist Boulenger,[1]) der in einem Schema die *Ophidier* als Abkömmlinge der *Dolichosauria* darstellt. Eine kritische Betrachtung dieser beiden Anschauungen verlangt neben einer eingehenderen Besprechung der genannten Reptilgruppen auch eine Darlegung des Wesens und der Ursachen der Spezialisierung des Schlangenkörpers. Aus praktischen Rücksichten soll diese letztere Frage hier zunächst behandelt werden.

Die Eigenart der äußeren Körperform der Schlangen beruht, wie bekannt, in der außerordentlichen Streckung, in der Kleinheit des Kopfes und in dem Mangel der Extremitäten. Es zeigt sich daran eine Anpassung an eine Umgebung, in der die Fortbewegung am besten lediglich durch Biegungen des Rumpfes bewerkstelligt werden kann. Dies ist der Fall beim Wühlen im Boden oder beim Kriechen in dichtem Pflanzenwuchs, im Gestrüpp, Gesträuch, Gras u. a. m. Hier ist zu schneller Fortbewegung ein möglichst biegsamer, in die Länge gestreckter Körper geeignet, dessen Querschnitt sich möglichst gleich bleibt oder doch nur allmählich ändert, also keine hemmenden Widerstände bietet. Extremitäten sind von nur geringem Nutzen oder direkt hinderlich. Die Anpassung an solche Lebensweise wird sich also in deren Rückbildung oder auch deren völligem Verschwinden aussprechen müssen.

Lehrreich sind hier für unsere Betrachtung besonders auch die zahlreichen lebenden *Lacertilier* mit stark oder ganz reduzierten Extremitäten. Bezüglich des Grades der Rückbildung finden wir da sehr verschiedene Abstufungen. So hat die Gattung *Seps* schwach entwickelte, vordere und hintere Gliedmaßen, bei *Pygopus*, *Ophiodes*, *Pseudopus*, *Lialis* sind die vorderen, bei *Anguis*, *Ophisaurus*, *Acontias* sowie den *Amphisbaeniden* beide verschwunden. Alle diese Gattungen sind nun ausgesprochene Landtiere und soweit mir Angaben darüber zu Gebote stehen — am reichsten an biologischen Beobachtungen ist ja immer noch Brehms Tierleben — leben diese Echsen mit rückgebildeten Extremitäten in der That in einer Umgebung, wie sie oben bezeichnet wurde, also in dichter Vegetation, Gras, Moos u. s. w. und pflegen größtenteils ihre Schlupfwinkel unter der Erde zu suchen. Die Gattung *Amphisbaena* soll sogar eine ausschließlich unterirdische Lebensweise führen und die Bauten der Termiten bewohnen.

Wenn wir also sehen, daß die lebenden, schlangenähnlichen Echsen ausschließlich Landtiere sind, so muß man auch annehmen, daß ihre Vorfahren ihre Körperform auf dem Lande, nicht aber im Wasser erwarben.

Unter den fossilen Formen wären einige der Füße und Extremitäten entbehrende *Stegocephalen*, *Dolichosoma* und *Ophiderpeton* zu erwähnen, die gleichfalls schlangenförmige Körperform hatten. Mit größter Wahrscheinlichkeit darf man ihnen eine ähnliche Lebensweise wie den fußlosen Echsen zuschreiben, wahrscheinlich aber feuchtere Aufenthaltsorte. Jedenfalls spricht nichts gegen diese Auffassung oder mehr für eine andere.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Landschlangen, von denen zunächst allein die Rede sein soll, findet sich in der Ausbildung der breiten Bauchschilder eine Spezialisierung des Schuppenkleides, die von nicht unerheblicher Bedeutung ist. Jene spielen nämlich, wie bereits oben angegeben wurde, bei der Fortbewegung eine Rolle. Zusammen mit den Rippen funktionierend, werden sie mit ihren hinteren Rändern gegen die Unebenheiten der Unterlage gestemmt und gestatten so, gleichsam als Hebel dienend, auch die Ausnützung geringer Rauhigkeiten des Bodens zum Kriechen. So ist auch eine Fortbewegung auf verhältnismäßig glattem, unbewachsenem Boden ermöglicht. Überhaupt gestattet der gut entwickelte Typus des Schlangenkörpers eine recht vielseitige Lokomotion ohne besondere weitere Anpassung. Man beobachtet z. B. an Riesenschlangen und Nattern, daß sie vielfach auch trefflich zu schwimmen und zu klettern verstehen. Diese Vielseitigkeit ist ermöglicht durch die Biegsamkeit und Geschmeidigkeit des echten Schlangenleibes, sie ist deshalb auch in sehr viel schwächerem Maße bei dem schlangenähnlichen *Lacertilier* vorhanden und war gewiß auch bei den Vorfahren der Schlangen so lange geringer, als sie deren ausgesprochenen, typischen Bau noch nicht erreicht hatten.

Von den Vorläufern der *Ophidier* dürfte es deshalb wohl mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen sein, daß die Erwerbung des Schlangentypus auf die Anpassung an den Aufenthalt auf mit dichter Vegetation be-

[1]) Osteology of *Heloderma*.

download unter www.biologiezentrum.at

decktem Boden, vielleicht auch an wühlende Lebensweise oder gleichzeitig an beide Verhältnisse zurückzuführen ist. Indessen werden wir gewiß nicht an so ausgesprochene Wühlformen, wie es die heutigen *Typhlopiden* und *Glauconiiden* sind, zu denken haben, die ja nach dieser Richtung hin ganz extrem differenziert sind, auch dann nicht, wenn Rochebrune[1]) Recht gehabt haben sollte, als er *Symoliophis* aus der Kreide an die *Typhlopiden* anreihte. Aus der übrigens durchaus nicht großen Ähnlichkeit der allein bekannten isolierten Wirbel dieser Gattung mit den von *Typhlops* lassen sich keinerlei weitere Schlüsse auf die Gleichheit der Organisation und Lebensweise ziehen. Es darf auch die Möglichkeit nicht außer acht gelassen werden, daß jene rezenten, wühlenden Gruppen sich sekundär von oberirdisch lebenden Schlangen entwickelt haben können.

Wenn wir also vorerst für die Landschlangen und ferner für die schlangenähnlichen Echsen annehmen, daß sie sich auf dem Lande zu ihrer jetzigen Gestalt entwickelt haben, so verlangt andrerseits doch auch die Tatsache, daß wir fossil eine Anzahl *Lacertilier* mit merkbarer Reduktion der Extremitäten kennen, die aber unbedingt als Wasserbewohner zu betrachten sind, eine genauere Besprechung. Es sind das gewisse *Varanus*-artige Echsen der Kreide, die *Dolichosauridae*. Eine etwas eingehendere Betrachtung dieser Formen ist deshalb hier am Platze, weil Boulenger[2]) in dem im Anfang dieses Kapitels erwähnten Schema von der Gruppe der *Dolichosauria* als drei selbständige Äste die *Pytonomorphen*, die *Varaniden* und die *Ophidier* sich entwickeln läßt. Die *Dolichosaurier*, die also von ihm als Vorfahren der Schlangen angesehen werden, sind *Lacertilier*, die aus der oberen Kreide Englands (*Dolichosaurus*), namentlich aber in einer Reihe prächtiger, von Kornhuber, H. v. Meyer, Gorjanović-Kramberger und Seeley beschriebener Funde aus dem Neocom Istriens bekannt wurden. Nach Gorjanović-Kramberger[3]) und Franz Baron Nopcsa jun.[4]) sind aber unter den bis jetzt bekannt gewordenen *Dolichosauriern* zwei scharf geschiedene Familien auseinander zu halten, die *Aigialosauridae* und die *Dolichosauridae*. Zu den ersteren stellt Baron Nopcsa die Gattungen *Dolichosaurus* Owen, *Acteosaurus* Meyer, *Pontosaurus* G. Kramberger, *Adriosaurus* Seeley, zu den letzteren *Aigialosaurus* G. Kramberger, *Carsosaurus* Kornhuber, *Opetiosaurus* Kornhuber, *?Mesoleptos* Cornaglia.

Betrachten wir zunächst die erste Familie, die *Dolichosauridae* Nopcsa im engeren Sinne, die Boulinger ohne Zweifel in erster Linie im Auge hatte, als er in seinem Stammbaum die *Ophidier* von den *Dolichosauria* sich abzweigen ließ.

Baron Nopcsa's Diagnose der *Dolichosauridae* lautet: »*Varanus*artig, Kopf klein. Der lange Hals aus 13 gegen vorn an Größe abnehmenden Wirbeln, 26 Rumpf-, 2 Sakral- und zahlreiche Schwanzwirbel. Leib walzenförmig verlängert. Die kurzen Rippen alle annähernd gleich lang, Ventralrippen nicht vorhanden. Die Extremitäten stark reduziert; die vorderen dabei nur halb so lang wie die hinteren. Hand und Fuß infolge der Reduktion etwas vereinfacht. Becken und Schultergürtel ziemlich entwickelt.«

Es sind in der Tat mehrere Züge bei diesen *Dolichosauriden* vorhanden, die eine äußere Ähnlichkeit mit Schlangen hervorrufen, so die Kleinheit des Kopfes, die gestreckte Körperform, die Reduktion der Extremitäten, namentlich der vorderen.

Owen hebt bei der Besprechung[5]) von *Dolichosaurus longicollis* wiederholt hervor, daß die Lebensweise wahrscheinlich eine überwiegend aquatische gewesen sein dürfte, wenn auch der Besuch des festen Landes vielleicht nicht ausgeschlossen gewesen wäre. Er führt für diese seine Anschauung an, daß der Humerus auffallend breit sei, und daß ferner die Kompression und die in ihrem mittleren Teile geringe Krümmung der Rippen auf eine seitlich stark zusammengedrückte Gestalt des Rumpfes, etwa wie bei Wasserschlangen schließen ließen. Inwieweit die Kompression der Rippen für eine derartige Körperform spricht, möge dahingestellt bleiben. In der ganzen Form derselben scheint sich in der Tat eine gewisse, wenn auch nicht sehr weitgehende Anpassung an das Wasserleben auszusprechen.

[1]) Révision des Ophidiens fossiles.
[2]) Osteology of Heloderma.
[3]) *Aigialosaurus*, Soc. hist.-natur. croatica 1892.
[4]) Über die *Varanus*-artigen *Lacerten* Istriens.
[5]) History of Br. Rept. pag., 176—183.

download unter www.biologiezentrum.at

Für *Pontosaurus* muß man entschieden aquatische Lebensweise annehmen, wie auch Kornhuber stark betont. Es spricht dafür namentlich auch die Ausbildung eines langen, mächtigen Ruderschwanzes, dessen starke, seitliche Kompression durch die beträchtliche Entwicklung der Dornfortsätze und der Hypapophysen bewiesen wird.

Die *Pontosaurus* nahestehende, von H. von Meyer beschriebene Gattung *Acteosaurus* ist offenbar, wie auch schon von ihrem Begründer angenommen wurde, gleichfalls eine Bewohnerin des Wassers. Der Ruderschwanz ist allerdings weniger ausgeprägt als bei *Pontosaurus*; dagegen darf man wohl aus der schwachen Krümmung der Rippen sowie vielleicht auch aus ihrer nicht auseinandergespreizten Lage schließen, daß der Rumpf seitlich zusammengedrückt war.

Der Seeleysche *Adriosaurus*, von dem der vordere Teil des Rumpfes, der Hals und Kopf nicht bekannt ist, wird von Baron Nopcsa, dem es gelang, an den Schwanzwirbeln stark entwickelte Dornfortsätze nachzuweisen, gleichfalls an die besprochenen Gattungen angereiht, so daß wir auch wohl für ihn aquatische Lebensweise annehmen dürfen.

Die Familie der *Dolichosauridae* läßt also unzweifelhaft erkennen, daß auch bei wasserbewohnenden Eidechsen die Hinneigung zum Schlangentypus sich stark herausbilden kann. Eine ähnliche äußere Körperform bietet übrigens auch der meist zu den *Rhynchocephalen* gerechnete *Pleurosaurus* aus dem oberen Jura von Solnhofen und Cerin.

Auch bei dieser Gattung findet sich eine deutliche Reduktion der Extremitäten, besonders der vorderen, langgestreckter, seitlich komprimierter Körper, und überaus kräftiger Ruderschwanz. Und schließlich kommen auch unter den *Amphibien* recht ähnliche Gestalten vor, wie z. B. *Amphiuma*, *Siren* und auch *Proteus*, die durch Rückbildung der Gliedmaßen, langgezogenen Rumpf und Ruderschwanz ausgezeichnet sind.

Daß bei Tieren, die vorwiegend im Wasser sich aufhalten, die Extremitäten, falls sie nicht als Ruderorgane gebraucht werden, eine Reduktion erleiden, ist ja leicht zu verstehen. Denn, da der Körper im Wasser ganz oder fast ganz sein Gewicht verliert, so haben die Beine auch kaum eine Last zu tragen und müssen durch die verminderte Beanspruchung mehr oder weniger stark verkümmern.

Ob es aber auf diesem Wege zu einem vollständigen Verschwinden der Gliedmaßen kommen kann, bleibt doch fraglich. Jedenfalls ist dies noch nicht festgestellt worden. Die Frage, um die es sich augenblicklich für uns handelt, ist aber gerade die, ob es wahrscheinlich ist, daß aus solchen Formen, die durch das Leben im Wasser eine Rückbildung ihrer Extremitäten erlitten, sich die Schlangen entwickelt haben. Der an sich auch denkbare Fall, daß diese schon bei landbewohnenden Vorfahren ersterer eingetreten war, soll hier nicht weiter berücksichtigt werden. Von besonderer Wichtigkeit ist der Umstand, daß in allen den aufgezählten Fällen, wo die Anpassung an das Wasserleben zu einer langgestreckten Körperform und einer Reduktion der Beine führte, auch noch stets eine weitere Anpassung vorhanden ist, die sich in der Ausbildung einer seitlichen Kompression des Schwanzes und eventuell auch des Rumpfes ausspricht.

Die Entwicklung eines Ruderschwanzes, besonders wenn er so kräftig wie innerhalb der *Dolichosauridae* — von *Dolichosaurus* selbst ist er allerdings noch nicht bekannt — oder bei *Pleurosaurus* ist, und ebenso eine stärkere, seitliche Kompression des Rumpfes, sind Spezialisierungen, die bei gleichzeitiger Reduktion der Extremitäten die Fortbewegung auf dem festen Boden fraglos erschweren und sicherlich nicht die zum Erjagen der Beutetiere nötige Beweglichkeit und Schnelligkeit zu entwickeln gestatten. Jene Anpassungen an das Wasserleben sind somit in ihrer biologischen Wirkung gerade entgegengesetzt denen, durch die Landschlangen zu so beweglichen und geschwinden Tieren geworden sind. Es dürfte deshalb wenig wahrscheinlich sein, daß zum mindesten die Landschlangen von den *Dolichosauridae*, wenigstens von denjenigen unter diesen, die wir so vollständig kennen, daß wir sie zu phylogenetischen Schlüssen benützen können, abstammen, wie Boulenger annahm. Die Vorfahren der Schlangen werden wir uns vielmehr mit mehr Berechtigung als reine Landformen, wahrscheinlich aus der Gruppe der *Lacertilier*, ohne Anpassungserscheinungen an das Leben im Wasser vorstellen müssen.

Es bliebe nun aber zu erwägen, ob denn nicht vielleicht die Wasserschlangen oder ein Teil von ihnen sich von *Dolichosauriden* oder ähnlichen Formen entwickelt haben könnten. Die Befürwortung dieser

download unter www.biologiezentrum.at

Anschauung würde aber zugleich die Annahme eines di- oder polyphyletischen Ursprunges der Schlangen bedeuten. Für diese dürfte man sich aber in Anbetracht der überaus großen Gleichförmigkeit der ganzen Ordnung der Schlangen nur unter dem zwingenden Eindruck unzweideutiger Beweise entschließen können, die bis jetzt durchaus fehlen. Biologische Erwägungen führen uns aber andrerseits zu der Ansicht, daß die Wasserschlangen sich von Landschlangen entwickelt haben, nicht aber umgekehrt. Eine hochspezialisierte Wasserschlange wird nicht mehr in der Lage sein, auf dem Lande zu existieren und sich an diesen Aufenthalt anzupassen. Dazu ist diese Spezialisierung zu einseitig, andrerseits sind viele Landschlangen ohne weitere spezielle Anpassung durchaus zu langdauerndem Aufenthalt im Wasser befähigt.

Die verschiedenen Gruppen lebender Wasserschlangen haben sich offenbar getrennt von Landschlangen entwickelt, mit denen sie auch im Bau des Schädels und in der Bezahnung viel engere Beziehungen erkennen lassen als untereinander. Und ebenso stellt *Archaeophis* eine hochspezialisierte Form dar, die sich, wahrscheinlich selbständig, von uns unbekannten, landbewohnenden Vorfahren aus an das Wasserleben anpaßte.

Die zweite Nopcsa'sche Familie, welche neben den *Dolichosauridae* die ursprünglich beide umfassende Gruppe der *Dolichosauria* bildete, die *Aigialosauridae* sind der Gattung *Varanus* ähnliche Eidechsen, nur durch stärkere Anpassung an das Wasserleben ausgezeichnet. Es gilt das z. B. auch von den Füßen, die nach Baron Nopcsa bei der Gattung *Opetiosaurus* in ihrer Organisation zwischen dem Schreitfuß der *Varaniden* und der *Pythonomorphen*-Flosse stehen. Der genannte Autor macht es auch durchaus wahrscheinlich, daß die *Pythonomorphen* aus den *Aigialosauridae* sich entwickelt haben. Daß die letzteren als Vorfahren der Schlangen nicht angesehen werden können, dafür sprechen im wesentlichen dieselben Gründe, die im folgenden gegen die Abstammung dieser von den *Pythonomorphen* aus dem Bau der Extremitäten abgeleitet werden.

Wenden wir uns nun der Besprechung der von Cope und Kornhuber für wahrscheinlich gehaltenen, angeblichen direkten Verwandtschaft der Schlangen und *Pythonomorphen* zu. Besonderen Anlaß gibt dazu an dieser Stelle der eigentümliche Typus der Zähne, den wir bei *Archaeophis* kennen gelernt haben. Die Kantenbildung derselben erinnert nämlich in gewissem Grade an die Form der Zähne bestimmter *Pythonomorphen*. Es weisen nämlich jene z. B. bei *Platecarpus* außer zwei in der Längsrichtung der Kieferknochen liegenden Hauptkanten noch eine Anzahl schwächerer auf, die von der Spitze nach unten zu verlaufen und einen polygonalen Querschnitt bedingen. Es fragt sich nun, ob und in wieweit die äußere Ähnlichkeit der Zähne von *Archaeophis* und den betreffenden *Pythonomorphen* doch vielleicht als Anzeichen engerer Beziehungen zwischen diesen aufgefaßt werden könnten. Es sei zunächst darauf hingewiesen, daß die Ausbildung der Kanten doch durchaus keine übereinstimmende ist, indem sie bei den Zähnen von *Archaeophis* sehr viel schärfer und auch in anderer Anzahl und Anordnung auftreten, als bei den *Pythonomorphen*. Wichtiger ist aber der Umstand, daß bei den letzteren die Zahnkrone einem hohen Sockel aufsitzt, daß in diesem sich der Ersatzzahn bildet und daß sie in Furchen eingefügt sind, während bei *Archaephis* der Sockel nur ganz niedrig ist, die Ersatzzähne sich in Falten der Schleimhäute bilden und die Zähne selbst in ganz flachen, grubenartigen Vertiefungen stehen, also als akrodont zu bezeichnen sind.

Es sind also doch auch sehr wesentliche Verschiedenheiten zwischen beiden Zahnformen vorhanden. Es ist daneben übrigens augenscheinlich, daß die Vielkantigkeit der Zähne der *Pythonomorphen* keine sehr charakteristische Eigenschaft sein kann, denn bei vielen Formen von ihnen sind sie nur zweikantig. Und auch bei der Gattung *Opetiosaurus*, aus der nach Baron Nopcsa als Ahnen der *Pythonomorphen* anzusehenden Familie der *Aigialosauriden* entbehren die sonst durchaus *pythonomorphenartigen* Zähne der Kanten. Man muß demnach so lange annehmen, daß bei den *Pythonomorphen* die mehrfache Kantung der Zähne sich erst als eine besondere Spezialisierung herausgebildet hat, solange nicht Vorfahren mit der gleichen Eigenschaft gefunden sind. Der Zahnbau kann also nicht als Beweisgrund engerer Verwandtschaft von *Archaeophis* oder überhaupt von den *Schlangen* mit den *Pythonomorphen* benützt werden.

Ob bei *Archaeophis* die Entwicklung der fünf Zahnkanten auch nur eine Erscheinung von Spezialisierung innerhalb einer beschränkten Gruppe darstellt, oder ob sie allen alten Schlangen zukam, ist bei dem gänzlichen Mangel vollständig erhaltener Schlangen aus dem Eocän oder der Kreide nach keiner Seite hin zu entscheiden.

download unter www.biologiezentrum.at

Da der Zahnbau keine Anhaltspunkte zur Feststellung etwaiger verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen *Ophidiern* und *Pythonomorphen* liefert, so bedarf es einer kurzen Betrachtung der Gesamtorganisation dieser beiden Gruppen. Es erhebt sich die Frage, nach welchen Richtungen haben sich beide entwickelt. Es ist offenbar, daß durchaus verschiedene Typen der Spezialisierung vorhanden sind, die auch Anpassungen an verschiedene Lebensverhältnisse darstellen.

Die *Pythonomorphen* sind ausgesprochene Wassertiere. Die Vorder- und Hinterextremitäten sind zu vollendeten Schwimmpaddeln umgewandelt. Es hat sich bei ihnen eine Verstärkung des Brustkorbes eingestellt, indem z. B. bei *Tylosaurus* 10 Ventralrippen mit dem Sternum verbunden sind.

Diese Zahl wird dadurch bemerkenswert, daß sie nach Baron Nopcsa bei *Carsosaurus* unter den *Aigialosauriden*, den Vorfahren der *Pythonomorphen*, 6 und bei *Varanus* nur 3 beträgt, so daß dieser Autor gewiß mit Recht eine Entwicklungsrichtung annimmt, die auf Zunahme der Zahl solcher mit dem Sternum verbundener Rippen hin gerichtet ist. Eine weitere Anpassung an das Wasserleben beruht in der Ausbildung eines seitlich stark komprimierten Ruderschwanzes, der bei *Clidastes* und *Tylosaurus* sogar, wie aus der Gestaltung der Dornfortsätze hervorgeht, eine Ruderflosse trug.

Dafür, daß wir uns die Entwicklung der Schlangen wahrscheinlich auf dem Lande nicht aber im Wasser entstanden zu denken haben, wurden oben bereits die Gründe eingehender dargelegt. Dieselben sprechen auch gegen eine Abstammung der *Ophidier* von den *Pythonomorphen*. Noch mehr aber spricht dagegen die Erwägung, daß man doch gezwungen wäre, anzunehmen, die letzteren hätten zunächst durch Erwerb der Flossen und Verstärkung des Brustkorbes den ihnen eigentümlichen Typus erlangt, dann aber eine gänzlich verschiedene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, indem nun eine Rückbildung der Extremitäten und der sternalen Rippenverbindungen eingetreten sei. Dieser völlige Umschwung in der Entwicklungstendenz darf wohl als durchaus unwahrscheinlich bezeichnet werden, um so mehr, als man sich ihn doch wohl als im Wasser vollzogen vorstellen müßte, da den *Pythonomorphen* doch sicherlich der Besuch des festen Landes durch ihre extreme Anpassung an das Wasserleben unmöglich geworden war. Es hätte also anscheinend gar keine eingreifende Änderung der Lebensweise die Ursache zu einem tiefgehenden Umschwung der Entwicklungstendenz abgeben können. Daß sich übrigens auch im Schädelbau bemerkenswerte Unterschiede zeigen, wie z. B. bezüglich der Ausbildung des Quadratum, braucht hier wohl nicht weiter ausgeführt zu werden. Auch wenn wohl bei der notorischen Unvollständigkeit der palaeontologischen Überlieferung dem Umstande kein allzu großes Gewicht beigelegt werden soll, daß die *Pythonomorphen* zuerst in der jüngeren Kreide vorkommen, während die ältesten Schlangenwirbel bereits in der mittleren Kreide gefunden sind, so erheben sich doch gegen die Abstammung der Schlangen von den ersteren so gewichtige Bedenken, daß nur unzweifelhafte paläontologische Beweise jener Auffassung zum Siege verhelfen könnten.

Dafür, daß die kantige Form der Zähne vielleicht auch eine Anpassung an das Wasserleben, etwa an eine bestimmte Nahrung darstellt, wird sich ein Beweis kaum führen lassen, wenngleich diese Auffassung vielleicht die richtige ist. Das gleiche dürfte aber auch für die *Pythonomorphen* gelten, bei denen der vielkantige Zahnbau durchaus nicht durchgängig vorhanden ist. Solange wir nicht sichere Vorfahren der *Archaeophiden* und deren Zahnbau kennen, was bislang nicht der Fall ist, ist es nicht zu entscheiden, ob ihre Zahnform eine ererbte oder eine durch Anpassung selbständig erworbene ist.

Zusammenstellung der wesentlichsten Ergebnisse.

1. Der Schädel zeigt typische Schlangenmerkmale, nur sind die Unterkieferäste relativ kurz und die Quadrata nach vorn gerichtet.

2. Die Zahnform ist gänzlich abweichend von der aller sonst bekannten Schlangen und Reptilien, indem sie fünf scharfe Kanten aufweisen. Ihre akrodonte Stellung, ihr Vorkommen auf den Maxillaria, Palatina, Pterygoidea und Unterkiefern, sowie ihr Ersatz durch in den Schleimhäuten sich bildende Ersatzzähne ist wie bei den rezenten Formen.

download unter www.biologiezentrum.at

3. An den procoelen Wirbeln sind die Post- und Präzygapophysen sehr schwach entwickelt, auch die Gelenkung von Zygosphen und Zygantrum ist undeutlich. Ebenso sind die Querfortsätze kaum angedeutet. Die Rumpfwirbel tragen eine Hypapophyse, die Schwanzwirbel zwei Hämapophysen. Die Zahl der Wirbel beträgt etwa 565, wovon etwa 111 auf den Schwanz kommen. Die Gesamtzahl ist bedeutend größer als bei irgend einer bekannten Schlange.

4. Die Rippen sind sehr lang, dünn, sehr wenig gekrümmt und stark nach hinten gerichtet.

5. Von den Extremitäten sowie vom Schulter- und Beckengürtel ist nichts vorhanden.

6. Die Schuppen sind außerordentlich klein und stehen in sehr zahlreichen Reihen. Ventralschilder sind nicht entwickelt.

7. Der Rumpf war seitlich stark komprimiert, eine ventrale Zone war von den Rippen nicht mehr gestützt.

8. *Archaeophis* stellt eine hochspezialisierte Wasserschlange dar.

9. *Archaeophis proavus* Mass. und die zweite sehr viel größere Art *Archaeophis Bolcensis* Mass., gehören sehr wahrscheinlich zu der gleichen Gattung, möglicherweise sogar zu derselben Art.

10. Irgend sichere, verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen fossilen oder lebenden Schlangengattungen sind nicht zu erkennen. Auf Grund der Zahnform ist eine neue Familie, die *Archaeophidae*, zu errichten.

11. Die Schlangen können nicht von den *Pythonomorphen* abstammen. Es ist ferner unwahrscheinlich, daß sie von den *Dolichosauriden* und *Aigialosauriden* abzuleiten sind. Wahrscheinlich haben sie sich aus unbekannten landbewohnenden, nicht an das Wasserleben angepaßten Eidechsen entwickelt.

Verzeichnis der wichtigsten, benutzten Spezialliteratur.

Andrews, Chas. W.: Preliminary Note on some Recently Discovered Extinct *Vertebrates* from *Egypt* (Part II). Geological Magazine, Decade IV, Vol. VIII, 1901, pag 436—444.

Boulenger, G. A.: Catalogue of the Snakes in the British Museum, 1893—1896.

Note 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*. Proceedings of the Zoological Society of London, 1891, pag. 109—118.

Cope, Edward, D.: Prof. Owen on the *Pythonomorpha*, Bulletin of the United States geological and geographical Survey of the Territories. Vol. VI, 296—311, 1878.

The *Vertebrata* of the *Tertiary Formations* of the West. I. Report of the United States Geological Survey of the Territories, Vol. III, 1883.

Hoffmann, C. K.: Aus Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches: VI. Bd., III. Abteilung. Reptilien. III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien, 1890.

Janensch, W.: Über eine fossile Schlange aus dem Eocän des Monte Bolca. Zeitschrift d. deutsch. geol. Ges., Bd. 56. Mai-Protokoll, pag. 54—56, 1904, und Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde. 1904, Nr. 6, pag. 133—135.

Kornhuber, A.: Über eine neue fossile Eidechse aus den Schichten der unteren Kreideformation auf der Insel Lesina. Verhandlgn. d. k. k. geol. Reichsanstalt, 1901, Nr. 6, pag. 147.

Gorjanović-Kramberger, C.: *Aigialosaurus*, eine neue Eidechse aus den Kreideschichten der Insel Lesina, mit Rücksicht auf die bereits beschriebenen *Lacertiden* von Comen und Lesina. Societas historico-naturalis croatica, Agram, VII, 1—32, 1892.

Leydig, Fr.: Die Zähne einheimischer Schlangen nach Bau und Entwicklung. Archiv für mikroskopische Anatomie, V, 1869.

download unter www.biologiezentrum.at

Lucas, F. A.: A new snake from. the Eocene of Alabama. Proceedings of the U. S. National Museum XXI, pag. 637—638, pl. XLV, XLVI.

Lydekker, R.: Note on Tertiary *Lacertilia* and *Ophidia*. Geol. Magazine, Decade III, Vol. V, pag. 110—113, 1888.

Catalogue of the fossil *Reptilia* and *Amphibia* in the British Museum, Part. I, 1888.

Massalongo, D. A. B.: Specimen photographicum animalium quorundam plantarumque fossilium agri Veronensis. Verona, 1859.

Merriam, J. C.: Über die *Pythonomorphen* der Kansas-Kreide. Palaeontographica 41, pag. 1—40, 1894—1895.

von Meyer, Herrmann: Zur Fauna der Vorwelt. Fossile Säugetiere, Vögel und Reptilien aus dem Molasse-Mergel von Oeningen. 1845. Frankfurt a. M.

Acteosaurus Tommasinii aus dem schwarzen Kreide-Schiefer von Comen am Karste. Palaeontographica VII, 1860, pag. 223—231.

Coluber (*Tropidonotus*) *atavus* aus der Braunkohle des Siebengebirges. Palaeontographica VII, 1860, pag. 232—340.

Nopesa jun., Franz, Baron: Über die *Varanus*-artigen *Lacerten* Istriens Beitr. z. Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients. Bd. XV, 1903, pag. 31—42.

Osborn: A complete *Mosasaur* Skeleton. Memoirs of the American Museum of Natural History. Vol. I, 1893—1903.

Owen, Richard: Description of some *Ophidiolites* (*Palaeophis toliapicus*) from the London clay at Chappey, indicative of an exstinct species of Serpent. Trans-act. of the Geolog. Soc, II. Series, vol. VI, pag. 209, 1840.

A History of British fossil *Reptiles*, 1849—1851.

On the Rank and Affinities in the *Reptilien* Class of the *Mosasauridae*. Quat. Journal of the Geol. Soc., 1877, pag. 682—715.

On the Affinities of the *Mosasauridae* Gervais as exemplified in the bony Structure of the fore Fin. Quat. Journal of the Geol. Soc. 1878, pag. 748—753.

Portis, A.: Il *palaeopython sardus* Port, nuovo *Pitonide* del Miocene medio della Sardegna. Bolletino della soc. Italiana, Vol. XX, pag. 247—253, 1901.

De Rochebrune, A. T.: Mémoire sur les vertèbres des *Ophidiens*. Journal de l'anatomie et de Physiologie 17. Année, pag. 185, 1881.

Révision des *Ophidiens* fossiles du Muséum d'Histoire naturelle. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle. II. Série, T. 3, 1880.

Roemer, Ferdinand: Über *Python Euboeicus*. Zeitschr. d deutsch geol. Ges. 1870, Bd. 22, pag. 582—590.

Seeley, H. H.: On Remains of a small Lizard from the neocomian rocks of Comen, near Trieste, preserved in the geological museum of the University of Vienna. Quaterly Journal of the geologic. society, Vol. XXXVII, pag. 52—56, 1881.

download unter www.biologiezentrum.at

TAFEL I.

Dr. W. Janensch: Über Archaeophis proavus Mass.

download unter www.biologiezentrum.at

TAFEL I.

Fig. 1. **Gesamtansicht** von **Archaeophis proavus Mass.** in natürlicher Größe; bei X Anfang des Schwanzes pag. 13
Fig. 2. Partie aus dem hinteren Rumpfabschnitt, etwa zwischen Wirbel 390 und 425; $2^1/_2$fache Vergrößerung.

download unter www.biologiezentrum.at

download unter www.biologiezentrum.at

download unter www.biologiezentrum.at

Kunstanstalt Max Jaffe, Wien.

Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Oesterreich-Ungarns und des Orients. Bd. XIX. 1906.

Verlag v. Wilhelm Braumüller, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

download unter www.biologiezentrum.at

download unter www.biologiezentrum.at

TAFEL II.

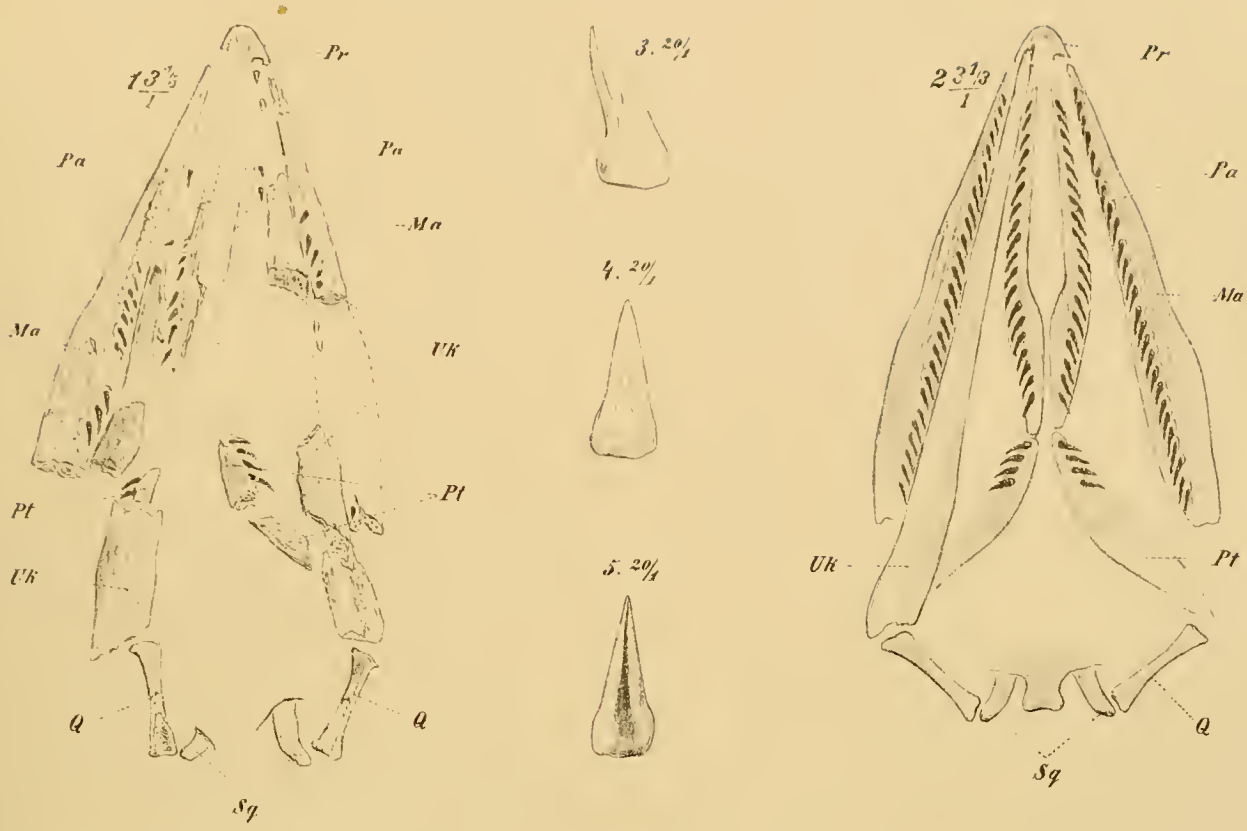
Dr. W. Janensch: Über Archaeophis proavus Mass.

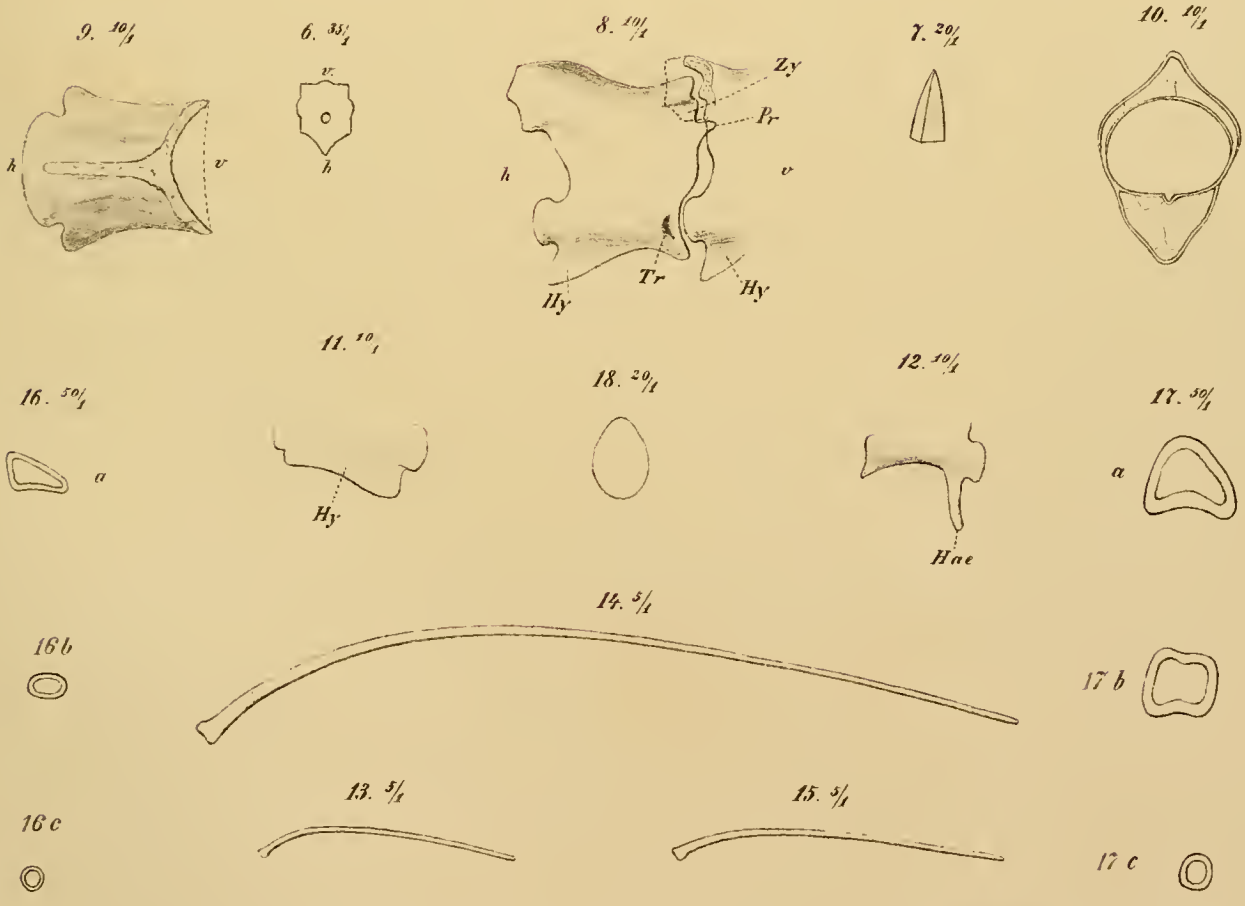
download unter www.biologiezentrum.at

TAFEL II.

Fig. 1. **Schädelansicht von unten,** $3^1/_3$fach vergrößert . . . . . pag. 2—5
Fig. 2. **Rekonstruktion des Kieferapparates** — der linke Unterkiefer ist fortgelassen, $3^1/_3$fach vergrößert. . pag. 5, 6
Pr = Prämaxillare. Pt = Pterygoid.
Ma = Maxillare. Q = Quadratum.
Pa = Palatinum. Sq = Squamosum.
Uk = Unterkiefer.
Die Ersatzzähne sind hell gezeichnet.
Fig. 3. **Zahn von der Seite gesehen,** 20fach vergrößert . . . . . pag. 6
Fig. 4. **Zahn von vorn gesehen,** 20fach vergrößert . . . . . pag. 6
Fig. 5. **Zahn von hinten gesehen,** 20fach vergrößert . . . . . pag. 6
Fig. 6. **Zahn, Querschnitt,** etwa 35fach vergrößert . . . . . pag. 6, 7
Fig. 7. **Ersatzzahn,** 20fach vergrößert . . . . . pag. 7
Fig. 8. **Wirbel 46 von der Seite gesehen,** 10fach vergrößert, zum Teil nach anderen Wirbeln ergänzt . . . pag. 9, 10
Pr = Präzygapophyse, Zy = Zygosphen, Hy = Hypapophyse, Hä = Hämapophyse, Tr = Querfortsatz.
Fig. 9. **Wirbel 78 von unten gesehen,** 10fach vergrößert. . . . . pag. 9, 10
Fig. 10. **Wirbelquerschnitt,** 10fach vergrößert . . . . . pag. 9, 10
Fig. 11. **Wirbelkörper und Hypapophyse** von Wirbel 330, 10fach vergrößert. . . . . pag. 10
Fig. 12. **Wirbelkörper und Hämapophysen** des Schwanzwirbels 471, 10fach vergrößert . . . . . pag. 11
Fig. 13. **Rippe im vordersten Rumpfabschnitt,** etwa bei Wirbel 35, 5fach vergrößert . . . . . pag. 11, 12
Fig. 14. **Rippe in der Mitte des Rumpfes,** 5fach vergrößert . . . . . pag. 12
Fig. 15. **Rippe aus dem hintersten Teil des Rumpfes,** etwa bei Wirbel 435 5fach vergrößert. . . . . pag. 12
Fig. 16. **Querschnitte der Rippe** Fig. 13, 50fach vergrößert. *a*) 1 *mm* vom Vorderende, *b*) 2·5 *mm* vom Vorderende, *c*) in der hinteren Hälfte. Links die Innenseite der Rippe . . . . . pag. 12
Fig. 17. **Querschnitte einer Rippe,** etwa bei Wirbel 170, 50fach vergrößert. *a*) 2 *mm* vom Vorderende, *b*) 6 *mm* vom Vorderende, *c*) in der hinteren Hälfte. Links die Innenseite der Rippe . . . . . pag 12
Fig. 18. **Einzelne Schuppe,** 20fach vergrößert . . . . . pag. 14

download unter www.biologiezentrum.at





Lith. Kunstanstalt v. Friedr. Sperl, Wien, VIII/1.

Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Oesterreich-Ungarns und des Orients, Bd. XIX. 1906.

Verlag v. Wilh. Braumüller, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Paläontologie von Österreich = Mitteilungen des Geologischen und Paläontologischen Institutes der Universität Wien

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 019

Autor(en)/Author(s): Janensch W.

Artikel/Article: ÜBER ARCHAEOPHIS PROAVUS MASS., EINE SCHLANGE AUS DEM EOCÄN DES MONTE BOLCA. 1-33