BEMERKUNGEN ÜBER DEN SCHÄDELBAU

VON

DERMOCHELYS CORIACEA

VON

DR. J. F. VAN BEMMELEN
IN S' GRAVENHAGE.

MIT TAFEL I.

Im Sommersemester des Jahres 1888 war es mir vergönnt gewesen, im Heidelberger anatomischen Institute eine Untersuchung über die Derivate der Kiementaschen bei Reptilien beginnen zu können, wobei Herr Geheimer Rath Gegenbaur mir mit wohlwollender Unterstützung und lebhaftem Interesse entgegenkam. Es gereicht mir zu grosser Freude, mich an der Huldigung des Jubilars betheiligen zu dürfen und dadurch meiner Dankbarkeit für die freundliche Aufnahme in Heidelberg Ausdruck zu verleihen.

Den Gegenstand für meinen Beitrag wählte ich aus dem Gebiet der Reptilienanatomie. Ich wurde dazu durch die mir sich bietende Gelegenheit veranlasst, den Schädel der seltenen *Dermochelys coriacea* studiren und photographisch aufnehmen zu können. Es wurde mir nämlich das sehr schöne und grosse Exemplar des Leydener zoologischen Reichsmuseums von Herrn Direktor Dr. Jentink in liberaler Weise zur Verfügung gestellt, wofür ich demselben meinen wohlgemeinten Dank ausspreche. Vorher hatte ich Gelegenheit gehabt, im Londoner Natural-History-Museum viele seltene Schildkröten-Schädel, darunter auch einen Kopf von *Dermochelys*, kennen zu lernen und dabei die Hilfe und Belehrung zu geniessen von Herrn Konservator Dr. Boulenger, dem ich ebenfalls zu grossem Danke verpflichtet bin.

Noch immer ist die Frage nach der systematischen Stellung der Leder-Schildkröte (*Dermochelys*) eine viel umstrittene, ja man könnte behaupten, dass die jetzigen Ansichten darüber weiter aus einander gehen als je zuvor. Um dies zu beweisen, braucht man nur die Meinungen von Cope, Dollo und Boulenger denjenigen Baur's und Dames' gegenüber zu stellen. Die ersteren halten *Dermochelys* für den letzten Vertreter eines sehr isolirten und primitiven Schildkröten-Typus, die letzteren dagegen für die am weitesten vom primitiven Typus abgewichene Form. Welche Tragweite diese Frage hat, geht am besten hervor aus Haeckel's Ausspruch in seiner „Phylogenie der Vertebraten." (Der Sperrdruck ist von mir angebracht.)

„Die Legion der Chelonier oder Schildkröten (Testudinata) erscheint nach der allgemein herrschenden und seit langer Zeit fest begründeten Anschauung als eine sehr isolirte Reptilien-Abtheilung und zugleich als eine der typisch abgeschlossensten Wirbelthier-Gruppen; sie wird allgemein charakterisirt durch einen festen Knochenpanzer der Haut, welche den grössten Theil des Körpers einschliesst und mit der

Brustwirbelsäule unbeweglich verbunden ist. Diese allgemein gültige Definition ist allerdings richtig für die grosse Mehrzahl der Schildkröten, welche die Sublegion der Thecophora bilden; sie gilt jedoch nicht für jene kleine, aber höchst wichtige ältere Sublegion der Triaszeit, welche wir Atheconia nennen, und welche in der heute noch lebenden Gattung *Sphargis* einen letzten Ausläufer hinterlassen hat. Bei diesen Sphargidina und den nächstverwandten ausgestorbenen Familien der Psephodermida[1]) und Protostegida besteht der Hautpanzer nur aus zahlreichen kleinen Knochentafeln der Lederhaut (wie bei den Krokodilen), und diese haben noch gar keine Beziehung zu dem Endoskelett. Daher sind hier auch die Rippen noch frei und unverbunden. Diese älteren Chelonier schliessen sich daher (ebenso wie die Krokodilier) morphologisch und phylogenetisch noch eng an die Tokosaurier an; wahrscheinlich sind sie aus demselben Zweige dieser Stammlegion hervorgegangen, wie die Theromoren. Unter diesen letzteren stehen ihnen die Anomodontien (und namentlich die Udenodontien) sehr nahe; der Schädel und die zahnlosen Kiefer derselben sind denjenigen der Schildkröten so ähnlich, dass man auch die direkte Abstammung der Chelonier von dieser Gruppe vermuthen darf."

Auf diese letztere Behauptung einzugehen, würde mich hier viel zu weit führen. Ich muss mich beschränken, die Frage nach der Stellung von *Dermochelys* im Systeme der Testudinata zu erörtern.

Im Gegensatz mit Cope und Dollo, hält Baur *Dermochelys* für einen nahen Verwandten von *Chelone*, der nur noch mehr vom ursprünglichen Typus der Schildkröten abgewichen ist, und zwar in Folge des Meereslebens. Seiner Ansicht nach bilden die Lederschildkröten den am stärksten specialisirten Seitenzweig der Meeresschildkröten, welche selbst wieder eine an den Aufenthalt im Meere angepasste Pleurodirengattung seien. Er stützt seine Meinung auf den übereinstimmenden Bau des Schädels, der Halswirbelsäule, der vorderen Extremitäten, der ringförmig angeordneten Plastronknochen und der Nuchalplatte. Im Fehlen der Klauen an allen Fingern und des Entoplastrons im Bauchschild sieht Baur nur die Folgen einer weiter vorgeschrittenen Anpassung an das Meeresleben. *Colpochelys*, bei welchem nur der vierte bis siebente Rückenwirbel mit Neuralplatten synostotisch verbunden sind, diese und die Marginalplatten auf dreizehn vermehrt, und die Costalia nicht mit einander in Berührung sind, scheint ihm ein neuer Beweis für die Behauptung, dass *Dermochelys* die am meisten specialisirte Meeresschildkröte sei.

Dieselben Ansichten wie Baur hegt auch Dames[2]), wie aus folgenden Angaben ersehen werden kann:

„Das Oberoligocän hat (an Schildkrötenresten) nur ein grosses Schädelfragment geliefert, das eine neue Gattung — *Pseudosphargis* — darstellt, und mit *Eosphargis* und *Psephophorus* eine eigenthümliche Sippe riesiger Meeresschildkröten bildet, welche

1) Nach W. Dames (s. u.) und Zittel Handbuch der Paläontologie 1895 gehören die Psephoderma-Reste gar keiner Schildkröte an, sondern dem Bauchpanzer eines pseudosuchen Krokodils oder eines Nothosauriers.

2) Dames, W., Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation Paläontologische Abhandlungen, herausgegeben von W. Dames und E. Kayser. Neue Folge. Bd. II, Heft 4. 1894).

eine sehr bemerkenswerthe Verbindung von Merkmalen aufweist, die in der Jetztzeit auf Cheloniidae und Sphargididae vertheilt sind.

„Durch diese Verbindung wird diejenige Ansicht über die Phylogenie der Sphargiden unterstützt, welche in ihnen einen weiter specialisirten Zweig der Cheloniidae, nicht aber eine primitive Form der Schildkröten, welche es noch nicht zur Ausbildung eines festen Panzers gebracht hätte, erblickt.

„Das geologische Auftreten der typischen Meeresschildkröten drängt unter Berücksichtigung ihrer Vorläufer in mesozoischen Perioden dazu, für sie eine Abstammung von Landschildkröten anzunehmen, was durch den osteologischen Befund eine weitere Stütze erhält.

„Die Cheloniidae nehmen somit bezüglich ihrer Abstammung keine Sonderstellung gegenüber den übrigen meerbewohnenden Amnioten, seien sie Reptilien oder Säugethiere, ein, welche sammt und sonders auf Landbewohner zurückzuverfolgen sind.“ —

Weil die als Psephoderma alpinum beschriebenen Panzerschuppen aus der alpinen Trias, der histologischen Untersuchung nach, keiner Schildkröte, sondern nach Dames' Meinung einem Nothosaurier angehört haben, kommt er zu der Aussage:

„Somit sind die Sphargiden nicht die ältesten, sondern die jüngsten Chelonier, und machen es schon hierdurch von vornherein wahrscheinlich, dass sie specialisirte Abkömmlinge älterer Typen sind.“ —

Boulenger steht in der *Dermochelys*-Frage auf demselben Standpunkt wie Dollo. Nach seiner Meinung verdanken die *Dermochelydae* ihren abweichenden Bau zwar ihrem Aufenthalt im Meere, aber diese Abänderung ist so weit vorgeschritten, dass man sie jetzt als eine selbstständige, allen übrigen Schildkröten gegenüberstehende Ordnung aufführen muss, für welche er den Namen *Athecae* beibehält. Dass diese Ordnung näher mit den *Chelonidae*, als mit anderen Schildkröten verwandt sein sollte, kann Boulenger nicht anerkennen, im Gegentheil fasst er die beiden Gruppen als sehr verschieden auf und betrachtet die Merkmale, in denen sie übereinstimmen, als Konvergenzerscheinungen in Folge der gleichartigen Anpassung an das Meeresleben. So hält er die flossenartige Ausbildung der vorderen Extremität in beiden Gattungen ebenso wenig für einen Beweis wirklicher Blutsverwandtschaft als er eine solche zwischen Ichthyopterygia und Selachiern anerkennen kann. Bei *Dermochelys* und *Chelone* sind zwar die Knochenstücke homolog und in derselben Weise angeordnet, aber in den Proportionen der einzelnen Glieder sieht Boulenger Unterschiede, denen er einen principiellen Werth zuerkennt.

In allen Hinsichten, anatomischen sowohl als auch biologischen, hält er die beiden Gattungen der Meeresschildkröten für verschieden. Der Mosaikpanzer der *Dermochelydae* ist seiner Ansicht nach nicht homolog mit dem an das Knorpelskelett verbundenen Plattenpanzer der Thekophoren, sondern gehöre genetisch einer mehr oberflächlichen Hautschichte an. Die bei beiden Gattungen vollständige Ausbildung der Schläfenkappe des Schädels beruhe nur auf Konvergenzerscheinungen, hervorgerufen durch die Nothwendigkeit einer geschlossenen Schädelbedeckung über dem grossen, nicht in den Thorakalpanzer zurückziehbaren Kopf.

Selbst in der Lebensweise zeigen die Thiere Gegensätze auf. *Dermochelys* ist ein Fleischfresser, *Chelone* ernährt sich von Pflanzenkost.

Die Ansichten Boulenger's über die isolirte Stellung von *Dermochelys* stützen sich in nicht geringem Maasse auf den abweichenden Bau des Schädels dieser Gattung. Wirklich sind die Unterschiede mit Chelone augenscheinlich sehr tiefgreifend, besonders die vordere Lage der Choanen und das Fehlen der Columellae pterygoïdales (Epipterygoïdea). Dennoch will es mir vorkommen, dass *Dermochelys* auch in diesen Merkmalen nur ihre vollkommenere Anpassung an das Meeresleben dokumentirt. Ihre Schädelknochen sind sowohl der Ausbreitung als auch der Dicke nach reducirt, in derselben Weise wie z. B. diejenigen der Cetaceen, welche, soweit sie nicht gänzlich fehlen, plattenförmig geworden sind. Und auch bei diesen Thieren haben gerade in der Begrenzung der Nasengänge die grössten Reduktionen stattgefunden.

Vergleicht man den *Dermochelys*-Schädel mit demjenigen von *Chelone*, so sieht man, dass die verschiedenen Knochen nach demselben Grundplane angeordnet sind. Die Unterschiede lassen sich meistens auf Reduktionen zurückführen. Diese trafen in erster Linie die Palatina. Bei *Chelone* besitzen diese Knochen ventralwärts umgebogene und der Mittellinie zugekehrte Laminae, welche zusammentreffen mit einer gleichgerichteten medianen Ausbreitung des Vomers, und mit dieser eine vollständige Gaumendecke, d. h. eine ventrale Scheidewand zwischen Mund- und Nasenhöhle, bilden, durch welche die Choanen nach rückwärts verlegt werden.

Bei *Dermochelys* fehlen den Palatina diese Laminae, aber an der Stelle, wo sie aus der flachen, dreieckigen Knochenplatte hervorgehen müssten, zeigt diese eine faltenartige, medianwärts gerichtete Kante, die ich nur als Rest einer rückgebildeten Bodenplatte der Nasenhöhle zu deuten vermag. (Vergleiche Fig. 1 und 2.)

Zu demselben Schlusse führt die Betrachtung der Pterygoïdea. An dem lateralen Rande des vorderen Theiles dieser Knochen findet sich ein kaum merkliches Höckerchen, das die Stelle markirt, wo bei pleurodiren Schildkröten der umfangreiche Processus postorbitalis, der für diese Gattungen so kennzeichnend ist, nach hinten und auswärts ragt.

In der Mittellinie stossen die Pterygoïdea nur vorn auf einer kurzen Strecke zusammen, um dann aus einander zu weichen und so einen ansehnlichen Theil des Basisphenoïds zu Tage treten zu lassen. In dieser Anordnung glaube ich abermals eine Reduktionserscheinung sehen zu müssen, nämlich das oralwärts Fortschreiten des bei *Chelone* nur ganz am kaudalen Ende stattfindenden Auseinanderweichens der Pterygoïdea, wodurch das Basisphenoïd in grösserem Umfang an dem Gaumendach zu Tage tritt. Doch liesse sich auch denken, dass die *Dermochelydae*, — in dieser Anordnung der Pterygoïdea und des Basisphenoïds neben, statt über einander — einen primitiveren Zustand bewahrt hätten. Dasselbe müsste dann der Fall sein mit den *Trionychidae*. Diese letztere Auffassung lässt sich aber weniger gut in Einklang bringen mit der Ableitung der Meeres- und Süsswasserschildkröten von landbewohnenden Formen.

In derselben Weise wie die Choanenfalten der Palatina, sind bei *Dermochelys*

auch die Stellen, wo die sogenannten Columellae pterygoïdales (Epipterygoïdea) hätten liegen müssen, angedeutet durch die Form und Anordnung der umliegenden Knochen. Es finden sich nämlich sowohl an der unteren Seite des Vorderrandes der Parietalia, als an der Oberseite des Hinterrandes der Pterygoïdea, Knochenauswüchse, welche einander entgegenstreben. Ich glaube, hierin ebenso gut die Andeutung einer Reduktion erblicken zu dürfen, als z. B. bei Raubthieren in den auf einander gerichteten Knochenzacken des Jugale und Frontale am hinteren Orbitalrande, welche als die letzten Reste einer rückgebildeten Scheidewand zwischen Orbita und Schläfengrube zu betrachten sind.

Von besonderer systematischer Bedeutung bei Reptilien scheint mir die Ausbildung des Quadratums zu sein. Bei Eidechsen und Schlangen ein einfacher stab- oder sichelförmiger Kieferstiel, zeigt es dagegen bei Schildkröten und Krokodilen an seiner Hinterseite eine Einbuchtung für die Columella auris (Stapes), bei den ersteren daneben eine mehr oder weniger trichterförmige Gestalt, welche die Ausspannung des an seinem äusseren Rande befestigten Trommelfells, gleichwie über einen Kessel, ermöglicht.

Bei den Land- und Süsswasserschildkröten ist diese Stapeseinbuchtung des Quadratums zu einem engen Kanal geschlossen durch die Verwachsung der einander zugebogenen oberen und unteren Lefze des Hinterrandes. Bei den Meeresschildkröten dagegen hat sich die primitivere Form bewahrt, die Stapesfurche steht hinten offen.

Mit Bezug auf diese Bildung des Quadratums lässt sich die Uebereinstimmung zwischen *Dermochelys* und *Chelone* wohl schwerlich leugnen. Nur zeigt das Quadratum der ersteren noch primitivere Verhältnisse als das der letzteren, denn die Stapesfurche an seiner Hinterseite schneidet weniger tief ein, und der ganze Knochen ist weniger trichter-, mehr stabförmig, steht also dem ungefurchten Kieferstiel der squamaten Reptilien näher.

Durch diese Behauptung, dass am *Dermochelys*-Schädel sich ursprüngliche Verhältnisse vorfinden, die auf Verwandtschaftsbeziehungen mit anderen Reptilien-Ordnungen hindeuten, gerathe ich scheinbar in Widerspruch mit meiner oben entwickelten Ansicht, nach welcher der knöcherne Kopf dieses Thieres in ausgedehntem Maasse Reduktionserscheinungen vorzeigt. Doch brauche ich für die Möglichkeit des Zusammenvorkommens von beiderlei Erscheinungen an einem und demselben Thiertypus wohl keine besonderen Beleggründe anzuführen. Ja, es kann selbst die Reduktion oder gänzliche Rückbildung einzelner Knochen sehr wohl Hand in Hand gehen mit der extremen Entwickelung anderer, wenn dies für die Oekonomie des Thieres nothwendig war.

Eine derartige hohe Ausbildung von Knochen treffen wir bei Meeresschildkröten an der Schläfendecke. Nun ist es aber gewiss bemerkenswerth, dass die Anordnung und relative Entwickelung der diese Decke zusammensetzenden Knochen bei *Dermochelys* und *Chelone* vollkommen gleichartig ist. Ob auch hierin ein Beweis für ihre genetische Verwandtschaft gesehen werden dürfte, wage ich nicht zu entscheiden. Beide Gattungen müssen sich aus zwar sehr ursprünglichen, aber doch

schon dem Landleben angepassten Schildkrötengattungen entwickelt haben. Ob diese Ahnenformen vollständige Schläfendecken besassen, lässt sich wegen Mangel an paläontologischem Material nicht mit Sicherheit bestimmen. Doch scheint für auf dem Lande lebende Reptilien im Allgemeinen eine durchbohrte oder vom Rande her reducirte Schläfendecke kennzeichnend zu sein.

Die in's Meer übersiedelnden Schildkröten müssten deshalb die vollständige Temporaldecke auf's Neue erworben haben. Damit ist auch in Einklang, dass sich die bei verschiedenen Gattungen von Wasserschildkröten vorkommenden Schläfendecken nicht gut mit einander homologisiren lassen. Weil dies mit denjenigen der *Dermochelydae* und *Chelonidae* aber wohl gelingt, so läge der Schluss nahe, dass sie ihre geschlossene Schläfenkappe einer gemeinsamen Ahnenform danken. Da nun aber die Anpassung an das Meeresleben bei *Dermochelys* viel tiefer greifende Umänderungen verursacht hat als bei *Chelone*, so sieht man sich zu der Annahme genöthigt, dass *Dermochelys* in viel früherer Periode der Erdgeschichte sich dem Meere zugewendet habe. Es liesse sich aber denken, dass die nämliche Gattung von Landschildkröten zu wiederholten Malen Bewohner an das Meer abgegeben hätte, die ihre gemeinsame Abstammung noch in einigen Merkmalen verrathen.

Schliesslich sei es mir noch gestattet, die Aufmerksamkeit zu lenken auf einen für Schildkröten eigenthümlichen Kanal im Pterygoïd, der von Köstlin (Bau des knöchernen Kopfes, 1844) ausführlich beschrieben, aber seither wohl wenig mehr beachtet ist. Seine hintere Ausmündung (in Fig. 3 und 4 durch eine weisse Sonde angegeben) findet sich bei *Chelone* an der hinteren seitlichen Ecke der Pterygoïdea. Er durchsetzt den Schädelboden in schiefer Richtung und mündet vorn neben der Sella Turcica in die Gehirnhöhle aus. An Exemplaren, bei welchen die Schädelnähte noch nicht verwachsen sind, ist deutlich zu sehen, dass die hintere Ausmündung des Kanals gebildet wird durch eine ventrale Umschlagfalte des Pterygoïds, der von der Aussen- nach der Innenseite umgebogen ist und desshalb medial mit der dorsalen Lamelle des Pterygoïds (welche den Boden der Trommelhöhle bildet) und weiter mit dem Basioccipitum und Exoccipitum zusammenstösst.

In der Nähe seiner vorderen Mündung liegt der Kanal nicht mehr ganz im Pterygoïd, sondern dieses bildet nur seinen Boden, während die Decke vom Sphenoïd geliefert wird.

Bei *Dermochelys* fehlen diese Kanäle gänzlich, die Pterygoïdea sind undurchbohrt. Vergleicht man sie mit denen der Chelone, so wird sofort klar, dass es die ventralen, medianwärts umgebogenen Lamellen sind, die bei *Dermochelys* unausgebildet geblieben sind. Die Stelle aber, wo sie sich aus dem dorsalen Theil der Knochen hatten abbiegen müssen, wird, ebenso wie an den Palatina, wieder durch eine Knochenleiste angedeutet. Wäre also vom Kanal noch etwas anwesend, so könnte es nur sein vorderer Theil sein, und seine hintere Mündung müsste in der untiefen Grube gesucht werden, wo Basisphenoïd, Basioccipitale und Pterygoïd zusammenstossen (Fig. 1). Hier ist nun allerdings noch eine geringe Lücke zwischen diesen Knochen zu erkennen, aber von einem deutlichen Kanal mit cylindrischem

Lumen ist nicht mehr die Rede. Es muss also der Kanal sich rückgebildet haben. Dass das Fehlen des Kanals wirklich der Rückbildung zugeschrieben werden darf, dafür sprechen die Befunde bei Pleurodiren, wo man denselben in allen Stadien dieses Processes antreffen kann, von einem weitgähnenden Hyate zwischen zwei Lamellen des Pterygoïds bei *Podocnemis*, bis zu einem ganz engen Schlitz im Pterygoïd bei jungen *Chelys*-Arten, während es bei ausgewachsenen gänzlich verschwunden ist.

Nach Köstlin und Hoffmann (Bronn's Thierreich) dient der Kanal, wo er vorkommt, einem Zweige der Carotis interna und einem Sympathicus-Ast zum Durchtritte in die Schädelhöhle.

Tafel-Erklärung.

Fig. 1. Ventralansicht des Schädels von *Dermochelys coriacea*. Nach einer Photographie des Exemplars im Leydener Reichsmuseum.
Länge des Originals 25 cm.

Fig. 2. Hintere Ansicht desselben Schädels.

Fig. 3. Ventralansicht des Schädels von *Chelone viridis*. Im rechten Canalis pterygoïdalis steckt eine weisse Sonde.
Länge des Originals 16 cm.

Fig. 4. Hintere Ansicht desselben Schädels.

DERMOCHELYS

CHELONE

Fig. 1.

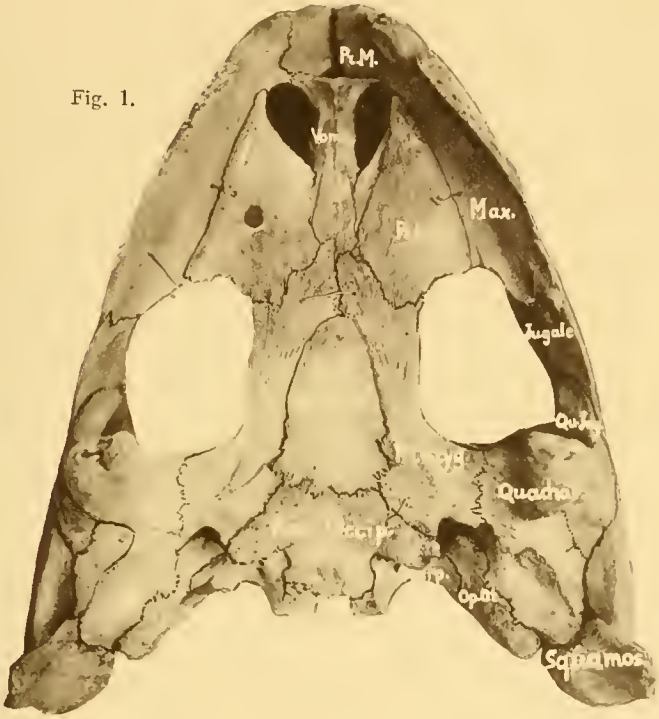


Fig. 3.

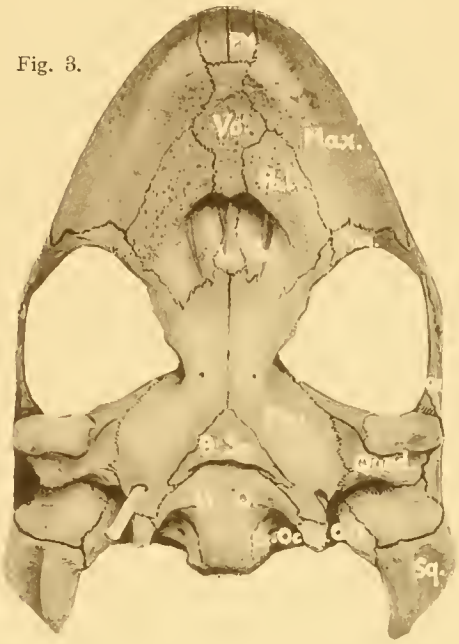
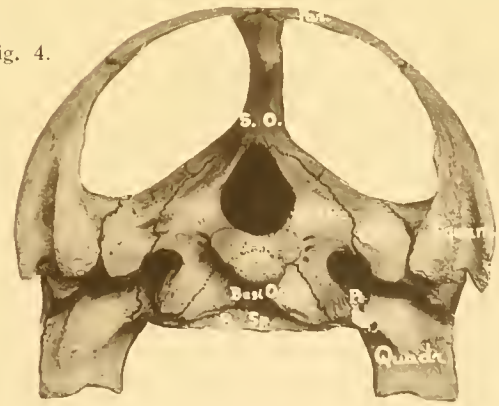


Fig. 2.

Fig. 4.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Bemmelen Johan Frans van

Artikel/Article: Bemerkungen über den Schädelbau von Dermochelys Coriacea 277-286