

## Ueber den Atlas und Epistropheus bei den pleurodiren Schildkröten.

Von

**Ad. Kasper.**

(Mit 5 Textfiguren.)

Trotz der grossen Gleichartigkeit des Körperbaues bei den Cheloniern, welche auf eine gemeinsame Abstammung hinweist, begegnet man doch bei einer genaueren Untersuchung der einzelnen Theile auffallenden Verschiedenheiten. So sind die merkwürdigen Abänderungen in dem Bau der Halswirbelsäule von Interesse und waren auch schon Gegenstand besonderer Untersuchungen.<sup>1)</sup> In der vorliegenden Arbeit wollen wir aber insbesondere dem Atlas und Epistropheus bei der Gruppe der Pleurodiren unsere Aufmerksamkeit zuwenden, sowie das merkwürdige Verhalten dieser Wirbel, welche in ihrer Configuration von den übrigen Halswirbeln nicht abweichen sollen, einer genaueren Untersuchung unterziehen. An diese Erscheinung, die unter allen Amnioten allein dasteht, schliesst sich weiters auch die Frage an, ob dieses Verhalten ein ursprüngliches ist, das an die Amphibien anknüpft oder ob hierin eine secundäre Veränderung vorliegt. Diese Frage, welche sich auf die Phylogenie des Atlas und Epistropheus der Vierfüsser bezieht, bildete den eigentlichen Zweck der vorliegenden Untersuchung, wenn auch im Verlaufe der Arbeit auf zahlreiche andere Umstände Rücksicht genommen werden musste.

Bereits bei einigen Fischen, z. B. manchen Selachiern, ist durch die Verbindung der Wirbelsäule mit dem Schädel eine Verschiedenheit des ersten Wirbels von den nachfolgenden Wirbeln bedingt, welche aber nicht mit Sicherheit als Vorläufer der bei den Vierfüssern auftretenden Erscheinungen betrachtet werden kann.

<sup>1)</sup> M. LEON VAILLANT: Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Cheloniens. Ann. sc. nat. 6. Ser. X, p. 106, 1879—80.

Eine typische Veränderung tritt bei den Amphibien auf, indem der erste Wirbel eine eigenthümliche Gelenkverbindung mit dem Schädel eingeht. Diese Gelenkverbindung ist von besonderer Art und entspricht keineswegs den durch die Gelenkfortsätze hergestellten Verbindungen zwischen den anderen Wirbeln, worauf hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Es ist auch hervorzuheben, dass dieser erste Wirbel zum Unterschiede von den folgenden keine Querfortsätze oder nur Rudimente derselben und auch keine Rippen trägt. Dieser erste Wirbel sollte nach der Anschauung mehrerer Autoren den Epistropheus, nach der Ansicht anderer den mit dem Epistropheus verwachsenen Atlas vorstellen, welche letztere Ansicht „aus der grossen Aehnlichkeit des auf der Vorderfläche sitzenden mittleren Gelenkhöckers mit dem Dens epistropheus und aus dem Vorhandensein dreier Gelenkverbindungen des ersten Stammwirbels mit dem Schädel“<sup>1)</sup> geschlossen wurde, eine Anschauung, der wir keineswegs beipflichten können, ohne aber an dieser Stelle dies ausführlicher erörtern zu wollen. Bei den Reptilien ist nicht nur der erste Wirbel oder Atlas einer Veränderung unterlegen, sondern auch der zweite in Mitleidenschaft gezogen worden, eine Eigenthümlichkeit, die nun für alle Amnioten charakteristisch bleibt. Diese Differenzirung tritt erst in späteren Entwicklungsstadien ein, bei ganz jungen Embryonen verhalten sich der Atlas und Epistropheus wie die übrigen Wirbel.

Der erste und der zweite Halswirbel, Atlas und Epistropheus, erhalten also in der ganzen Abtheilung der Reptilien besondere Charaktere, von welchen auch diejenigen bei den Vögeln und Säugthieren abzuleiten sind. Von einer genaueren Darlegung wollen wir hier absehen und verweisen auf die weiter unten folgende Beschreibung der typischen Verhältnisse bei den cryptodiren Schildkröten.

Bei den Ichthyosaurern und Sauropterygiern unterliegen der erste und zweite Halswirbel einer sehr engen Verbindung. In der Jugend sind diese beiden Wirbel wohl noch getrennt, bei älteren Individuen aber verschmelzen sie gänzlich, welcher Umstand wohl mit der minderen Beweglichkeit der ganzen Halswirbelsäule zusammenhängt, die an jene der Cetaceen erinnert.

Bekanntlich werden von den meisten Autoren die Chelonier in zwei grosse Gruppen getrennt, welche ausser anderen Unterscheidungsmerkmalen (Verwachsung des Beckens mit dem Rücken- und Bauchschild, seitliche Beweglichkeit der Halswirbelsäule bei

<sup>1)</sup> C. K. HOFFMANN in Bronn's Classen und Ordnungen d. Thierreiches, 6. Bd., 2. Abthlg. Amphibien.

den Pleurodiren u. s. w.) auch durch das Verhalten des Atlaskörpers (Odontoideum)<sup>1)</sup> charakterisirt sind. Die eine Abtheilung, nämlich die Cryptodira, zeigen das typische Verhalten der Reptilien und sind dadurch charakterisirt, dass das Odontoideum (d. i. der eigentliche Wirbelkörper des Atlas) mit dem Atlasring (= Spangenstück nebst Bogenstücken) nur gelenkig verbunden ist, wobei das Spangenstück als sogenannter falscher Wirbelkörper des Atlas die Function eines Trägers der Atlasbogenstücke übernimmt; ferner ist es charakteristisch, dass das Odontoideum mit dem Epistropheuskörper fest verwachsen oder, wie wir zeigen werden, ausnahmsweise in geringem Grade beweglich verbunden ist.

Bei den Pleurodiren dagegen ist einerseits der eigentliche Atlaskörper (Odontoideum) mit den Atlasbogen fest verbunden und anderseits von dem Epistropheuskörper unabhängig und gegen denselben durch Vermittlung eines normalen Wirbelkörpergelenkes vollkommen beweglich. Durch diesen Umstand gewinnt der erste Wirbel eine grössere Aehnlichkeit mit den übrigen Halswirbeln, so dass hier eine Uebereinstimmung mit dem primitiven Verhalten der Amphibien hervortritt. Die Pleurodiren erweisen sich in Bezug auf die Configuration des Atlas und Epistropheus als eine ganz einheitliche Gruppe, für welche die Unabhängigkeit des Atlas dem Epistropheus gegenüber charakteristisch ist. Nach unseren Beobachtungen ist aber bei einigen Cryptodiren die Andeutung einer gelenkigen Verbindung des Odontoideums mit dem Epistropheus vorhanden (Chelydridae), wodurch die Verhältnisse der Pleurodiren vorbereitet erscheinen. Diese Erscheinung kommt ausserhalb der Schildkröten bei anderen Reptilien nicht vor. Das Verhalten der Pleurodiren ist dadurch entstanden, dass die Beweglichkeit zwischen dem Atlasring und dem Odontoideum (in dem atlanto-odontoiden Gelenke) bei den Pleurodiren verloren gegangen und namentlich durch eine erhöhte Beweglichkeit des atlanto-occipitalen Gelenkes ersetzt worden ist, welches eine der Form eines Kugelgelenkes sich nähernde, auffallende Configuration

<sup>1)</sup> Prof. B. HATSCHKE nennt in seiner Vorlesung den eigentlichen Atlaskörper *Odontoideum* und den von seinem Vorderende ausgehenden Höcker, welcher bei den Säugethieren typisch gestaltet ist, in herkömmlicher Weise *Processus odontoides*, wobei darauf hingewiesen sei, dass sich diese beiden Begriffe nicht decken. Auch in anderen Punkten folgen wir bei der Benennung der einzelnen Theile des Atlas und Epistropheus der Nomenclatur Prof. B. HATSCHKE'S.

besitzt; überdies ist die Beweglichkeit zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper wiederhergestellt, sowie dies ursprünglich bei den Amphibien der Fall war.

Bevor in eine nähere Charakterisirung des Atlas und Epistropheus der Pleurodiren, einer Gruppe, die den anatomischen Typus der ganzen Chelonier zur höchsten Stufe der Ausbildung und Differenzirung gebracht hat, eingegangen werden soll, wollen wir zum besseren Verständniss der nachfolgenden Erörterungen eine allgemeine Auseinandersetzung über die einzelnen Theile des Atlas und Epistropheus einer Cryptodiren-Schildkröte vorausschicken und diese Theile mit jenen eines anderen Wirbels vergleichen. Als Beispiel möge *Macroclommystem minckii* dienen, deren vorderste Halswirbel mit dem sechsten Schwanzwirbel verglichen werden sollen.

Der Körper dieses Wirbels (Fig. 1 a—c) ist ziemlich langgestreckt und opisthocel (im Gegensatze zu den Krokodilen und Eidechsen, deren Wirbel procoel sind). Die vordere Grenzfläche zeigt einen annähernd halbkugeligen Gelenkkopf, der nicht senkrecht auf der Richtung der Längsachse des Wirbels aufsitzt, sondern von oben und vorn nach hinten und unten geneigt ist. Die hintere Gelenkpfanne ist tief ausgehöhlt und ebenfalls schief nach hinten und unten gerichtet.

Die oberen Bogenstücke sind durch eine neurocentrale Naht, die zuerst von CUVIER beobachtet wurde, mit dem Körper verbunden, sie erheben sich vertical und vereinigen sich dachförmig unter Bildung eines niederen Dornes in der Medianlinie. Nach vorne gehen von diesen oberen Bogen die durch einen tiefen Einschnitt getrennten, vorderen Gelenksfortsätze, die Praezygapophysen aus, deren ovale Gelenkflächen nach aufwärts und etwas nach innen gerichtet sind. Hinten besitzen die Bogenstücke ein paar durch einen Einschnitt getrennte, hintere Gelenksfortsätze, die Postzygapophysen, mit nach unten und etwas nach aussen gerichteten Gelenkflächen. Die Dornfortsätze sind rudimentär, nächst denselben finden sich am Hinterende der Bogen auf den Postzygapophysen ein Paar Höcker, die zum Dermal skelet in Beziehung stehen.

Die ansehnlichen Schwanzrippen (auch Querfortsätze genannt)<sup>1)</sup> sind durch Naht sowohl mit dem Wirbelkörper, als auch

<sup>1)</sup> CLAUS bemerkt in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten“, Sitzungsberichte der k. k. Akademie der Wissenschaften, Jahrg. 1876, dass die „Querfortsätze der Caudalregion mit den Wirbeln verschmolzenen Rippen-

mit der Bogenbasis verbunden, indem die Rippen mit ihrer kegel-förmigen Verbreiterung gerade dort inserirt sind, wo jene beiden Theile durch die neurocentrale Naht verbunden sind. Jene gemeinsame Erhebung, an welcher der Körper und der Bogen theilnimmt und auf welcher die Schwanzrippe aufsitzt, ist als der eigentliche, aber rudimentäre Querfortsatz zu betrachten.

Die unteren Bogenschenkel, welche den Hämlecanal des Schwanzes umgeben, schliessen sich an das hintere Ende des Wirbels an, wo sie der unteren kielförmigen Erhebung derselben sich anfügen und mit dieser durch Naht verbunden sind. Bei den Amnioten sind diese Stücke in der Regel selbständig, nur selten mit dem Schwanzwirbel verwachsen. Sie können in der ganzen Länge der Wirbelsäule als sogenannte Intercentra vorkommen. Am Rumpfe, wo sie keinen Canal umschliessen, entsprechen sie selbstverständlich nur Bogenbasen, die zu einem unpaaren Stücke verschmolzen sind (Hatteria, Ascalobaten, Insectivoren).<sup>1)</sup>

Nachdem wir die allgemeinen Charaktere eines Reptilienwirbels an dem Beispiele des Schwanzwirbels von *Macrolemmys* vor Augen geführt haben, wollen wir nun die beiden ersten Halswirbel derselben Art einer Betrachtung unterziehen, als ein Beispiel der für die Reptilien typischen Umwandlung dieser Wirbel.

Bei Betrachtung der beiden ersten Halswirbel von *Macrolemmys temminckii* (Fig. 1d—g) ist, wie bei den Amnioten überhaupt, zu bemerken, dass der Epistropheus in seinem Bau und seiner Zusammensetzung von den anderen Wirbeln nur wenig abweicht. Wir können den Wirbelkörper und die Bogenschenkel, welche beiden Stücke in dem vorliegenden Falle noch durch die neurocentrale Naht deutlich von einander getrennt sind, unterscheiden. Der Atlas dagegen besteht aus einer Anzahl getrennter Stücke. Eines derselben, das Odontoideum, stellt den eigentlichen Wirbelkörper des Atlas vor, das aber mit seinen zugehörigen Bogenschenkeln nicht fest, sondern mittels eines Gelenkes beweglich

---

anlagen entsprechen“, und dass sich eine „directe Beziehung der Rippe zum System der Querfortsätze ergibt, so dass man die Rippe vielleicht am besten geradezu als seitliches Theilstück des Querfortsatzes betrachten kann, welches bei eintretender Rigidität in grösserem oder geringerem Umfange selbständig wird.“

<sup>1)</sup> CLAUS zieht den Schluss, dass „die unteren Bögen, welche ausnahmslos an der hinteren Grenze des zweiten Schwanzwirbels beginnen, eine von den seitlichen, zu den Querfortsätzen gehörigen Rippen morphologisch ganz verschiedene Bildung darstellen, und dass die Rippen dem System der Querfortsätze angehören, während die unteren Bögen die oberen, das Nervencentrum umschliessenden Elemente an der unteren Seite der Axe wiederholen.

verbunden ist und das andererseits mit dem darauf folgenden Wirbelkörper des Epistropheus eine innigere syndesmotische oder Nahtverbindung eingeht. Die Wirbelkörpernautur des Odontoideums wird gerade durch die von uns weiterhin genauer zu behandelnden Pleurodiren augenscheinlich bewiesen. Die Bogenstücke des Atlas ermangeln eines dornartigen Abschlusses, wovon später noch die Rede sein wird; dadurch, dass sie von ihrem Wirbelkörper getrennt bleiben, entbehren sie eines unteren gewöhnlichen Abschlusses, der aber durch Hinzutreten eines besonderen Stückes, welches als Spangenstück oder falscher Körper des Atlas bezeichnet wird, zustande kommt, so dass die Bogenstücke und das Spangenstück den sogenannten Atlasring bilden. In Bezug auf die morphologische Bedeutung dieses Spangenstückes ist erwiesen, dass dasselbe den unteren Bogenschenkeln entspricht, und zwar, genauer gesagt, den verschmolzenen Bogenbasen solcher unterer Bogenschenkel, die wir oben als Intercentra gekennzeichnet haben.

Auf eines ist dabei besonders hinzuweisen, nämlich auf die Zuzählung dieses Intercentrums. Dieselbe wird bei jenen Eidechsen, Hatteria u. s. w., wo alle Wirbel Intercentra tragen, am leichtesten klargestellt. Wir finden bei jenen sowohl an dem unteren Rande des Epistropheuskörpers, als auch an dem hinteren Rande des eigentlichen Atlaskörpers oder Odontoideums ein Intercentrum, wir finden ferner das Spangenstück, welches demnach als Intercentrum dem letzten Hinterhauptswirbel, der in die Schädelbildung eingegangen ist, zugezählt werden muss.

Wir unterscheiden demnach: den Atlasring, bestehend aus den oberen Bogenschenkeln (bei Hatteria und Krokodilen mit einem unpaaren Dachstück versehen) und dem postoccipitalen Intercentrum oder Spangenstück, ferner den Epistropheus, der aus dem eigenen Körper nebst Bogenschenkeln und dem ihm mehr oder minder fest angefügten eigentlichen Atlaskörper oder Odontoideum besteht. Hiezu kommen die Intercentra am hinteren Rande des Odontoideums und des Epistropheuskörpers (Eidechsen, Hatteria, Schlangen u. s. w.).

Wir unterziehen nun die einzelnen Stücke einer genaueren Betrachtung:

Das Spangenstück des Atlas (Fig. 1*d—e*) ist bei *Macrolemmys* wie bei den anderen Schildkröten mit den Bogenschenkeln durch Syndesmose (durch Faserknorpel oder wirklichen Knorpel)

verbunden, es besitzt eine vordere<sup>1)</sup> Gelenkfläche, welche einen Theil der dreitheiligen Pfanne des atlanto-occipitalen Gelenkes bildet und eine hintere Gelenkfläche, welche an dem ebenfalls dreitheiligen Gelenke zwischen Atlasring und Odontoideum theilnimmt. Das Spangenstück entspricht, wie erwähnt, einem vor dem Atlas gelegenen postorbitalen Intercentrum.<sup>2)</sup>

Das vordere Gelenk des Spangenstückes entspricht demnach der Anfügung dieses Intercentrums an seinen zugehörigen Wirbel (vergl. den Schwanzwirbel von *Macroclermys*, Fig. 1), womit ein wichtiger neuer, bisher nicht beachteter Gesichtspunkt für die Beurtheilung des atlanto-occipitalen Gelenkes gewonnen ist.

Die hintere Gelenkfläche dagegen stellt eine Beziehung zu dem nachfolgenden Wirbelkörper dar, die phylogenetisch später aufgetreten ist, vielleicht aber auch aus dem typischen Verhalten jener Intercentra, die an der Grenze zweier Wirbel liegen, abgeleitet werden kann.

Die oberen Bogenschenkel (Fig. 1*d—e*) sind paarig und bleiben in der dorsalen Mittellinie getrennt, d. h. sie sind daselbst

<sup>1)</sup> Vorne und hinten sind im Sinne der vergleichenden Anatomie, d. i. also gleichbedeutend mit rostral und caudal gebraucht.

<sup>2)</sup> Betreffs der Zuzählung des Intercentrums zu dem jeweilig vor demselben gelegenen Wirbelkörper ist folgendes anzuführen:

Die Intercentra der Vierfüßer (von den unteren Bogenstücken der Fische ableitbar) gehören zu dem ihnen vorangehenden Wirbel, wie dies z. B. an der Schwanzwirbelsäule von *Macroclermys temminckii* ersichtlich ist, wo die Gabelstücke (Chevron bones) am hintersten Ende des Körpers an einer besonderen Articulationsfläche befestigt sind (ähnlich verhalten sich z. B. auch viele Eidechsen), und in einzelnen Fällen kann sogar eine Verwachsung dieser Stücke mit dem Wirbel stattfinden (bei *Pseudopus*). Bei anderen Reptilien, sowie bei den Säugern sind Chevron bones zwischen je zwei Wirbel eingeschaltet. Nach GÖTTE soll allerdings das Intercentrum, respective der untere Bogen bei den Reptilien zu dem auf ihn folgenden Wirbel gehören, dessen oberer Bogen in demselben Myoseptum mit jenem liegen soll. Nach den Vorlesungen von Prof. HATSCHKE wird der untere Bogen zu dem nächst vorderen Wirbel gezählt, weil er zu diesem in vielen Fällen, wie oben erörtert, bestimmte anatomische Beziehungen aufweist und weil die oben erwähnte Lagebeziehung zu einem Myoseptum zu bestreiten ist. Nur die wirklichen Rippen liegen streng in der Richtung eines Myoseptums, nicht aber die oberen und unteren Bögen der Fische und Vierfüßer. Bei den Amphibien sind auch thatsächlich die unteren Gabelstücke mit dem nächst vorderen Wirbelkörper stets verwachsen. Nach dieser Auseinandersetzung gehört das Intercentrum des Atlas, welches wir auch als Spangenstück des Atlas bezeichnen, zu einem weiter nach vorn gelegenen, wahrscheinlich in das Hinterhaupt eingegangenen Wirbel.

im Leben nur durch Bandverbindung mit einander in Zusammenhang. Dieses Verhalten, welches bei den meisten Reptilien dauernd, bei den übrigen Amnioten an den jugendlichen Thieren nachweisbar ist, wird bei keinem anderen Wirbel (ausser in manchen Fällen bei rudimentär gewordenen oberen Bogen am Schwanze) gefunden und deutet darauf hin, dass diesen oberen Bogen eine wirkliche Dornbildung mangelt. Bei den Amphibien ist letztere am ersten Wirbel sehr stark ausgeprägt, während Querfortsätze fehlen.

Wir erinnern an dieser Stelle an das besondere Dachstück („von BRÜHL so bezeichnet und als Schaltstück zwischen Hinterhaupt und Atlas betrachtet“), welches bei Hatteria und den Krokodilen über dem Bogen allerdings vorn an demselben liegt und welches vielleicht dem selbständig gewordenen Dorne des Atlas entspricht. (Von ALBRECHT<sup>1)</sup> wird dieses Stück einem hypothetischen Proatlas zugezählt.)

Die massiven Bogenbasen (massae laterales) haben an ihrer vorderen Seite je eine Gelenkfläche, welche gemeinsam mit der des Spangienstückes die dreitheilige Gelenkpfanne des atlanto-occipitalen Gelenkes bildet, eine Eigenthümlichkeit, die wir bei allen Amnioten finden. Die vorgenannten Gelenkflächen sind keineswegs (wie gelegentlich behauptet wurde) Praezygapophysen zu vergleichen, da ja dieselben viel tiefer an den massae laterales gelagert und unter dem Nervenaustritt des ersten Spinalnerven gelegen sind, während die Praezygapophysen bei allen anderen Wirbeln ober dem Austritte der Spinalnerven sich befinden.

An der hinteren Seite der Bogenbasen sind ansehnliche Gelenkflächen vorhanden, die an dem Gelenke zwischen Atlasring und dem Odontoideum Antheil nehmen, indem sie die paarigen oberen Theile der dreitheiligen Gelenkpfanne bilden.

Diese Gelenke sind an die Stelle der neurocentralen Naht, die bei den anderen nachfolgenden Wirbeln vorhanden ist, getreten, wie insbesondere aus der Vergleichung mit den Pleurodiren hervorgehen wird.

Postzygapophysen sind als besondere paarige Fortsätze an diesen oberen Bögen wohl entwickelt und durch ein allerdings schwächer als an den folgenden Wirbeln ausgebildetes Gelenk mit den Praezygapophysen des Epistropheus verbunden. Der Besitz von

<sup>1)</sup> ALBRECHT, „Ueber den Proatlas, einem zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nerv. spin. I. s. proatlanticus“. Zoolog. Anzeiger, 1880, Nr. 65.

Postzygapophysen des Atlas und Praezygapophysen des Epistropheus ist ein allgemeiner Reptiliencharakter, während die Postzygapophysen des Atlas und die Praezygapophysen des Epistropheus allen Säugern fehlen und auch bei den Vögeln manchmal in Wegfall kommen. Praezygapophysen des Atlas fehlen dagegen schon bei Amphibien, da, wie oben erwähnt, die vorderen Gelenkflächen der massae laterales nicht als solche betrachtet werden dürfen.

Querfortsätze, welche von den oberen Bogen ausgehen (Fig. 1d—e) sind nur schwach angedeutet, während Rippen vollständig fehlen. Bei den Pleurodiren kommen auch am Atlas die Querfortsätze zu einer stärkeren Ausbildung. Wir erinnern an dieser Stelle daran, dass bei Reptilien Querfortsätze am Atlas äusserst selten sind; bei Amphibien besitzt der erste Stammwirbel keinen Querfortsatz, oder es sind nur Rudimente davon (bei *Menobanchus* und *Menopoma*) vorhanden. Bei den Saurosiden sind es nur die oben angeführten Schildkröten, welche ansehnliche Querfortsätze am Atlas besitzen. Der Mangel von Rippen am Atlas ist nicht auffallend, da bei den Schildkröten Halsrippen überhaupt fehlen. Es ist aber hervorzuheben, dass im allgemeinen Rippenstücke dem Atlas bei allen Amphibien, Reptilien und Vögeln fehlen. Die merkwürdigen, an das Spangenstück (!) des Atlas angefügten Halsrippen der Krokodile scheinen eine Ausnahme zu bilden. An dem Atlas der Säuger ist bekanntlich ein ungemein starker Querfortsatz vorhanden. Es erscheint uns sehr unwahrscheinlich, dass er mit den aus angewachsenen Rippen hervorgegangenen Querfortsätzen der nachfolgenden Wirbel zu vergleichen ist.

Das Odontoideum (Fig. 1f—g) entspricht, wie erwähnt, dem Körper des Atlas. Es ist aber mit dem Atlasring durch ein complicirtes Gelenk verbunden, dessen Gelenkpfanne dem Atlasringe, dessen Gelenkkopf dem Odontoid zugehört. Bei Betrachtung des Odontoideums von vorne (Fig. 1f) erscheint diese Gelenkfläche dreistrahlig. Der obere paarige Theil des Gelenkes ist an Stelle der neurocentralen Naht getreten, dazwischen ist ein kleines Tuberculum odontoideum vorhanden, an das sich wahrscheinlich das Ligamentum suspensorium (s. apicis) ansetzt. Dieser Punkt scheint das vorderste Ende dieses Wirbelkörpers vorzustellen. Der untere unpaare Theil des Gelenkes articulirt mit dem Spangenstücke. Die dorsale Fläche des Odontoideums, welche den Boden des Rückgratcanales bildet, ist plan, nur nach vorn hin in der Mitte etwas eingesenkt. Die Seitenflächen des Odontoids zeigen tiefe Eindrücke und gehen ventralwärts in einen abgerundeten Kiel

über. Auch an der hinteren Fläche des Odontoideums findet sich bei *Macrolemmys* und ebenso auch bei *Chelydra* eine Gelenkfläche, die derjenigen der anderen opisthocelen Halswirbel gleichwertig erscheint. Dieses Vorkommen eines Gelenkes zwischen Odontoideum und Epistropheuskörper scheint noch kaum beachtet worden zu sein; es ist dies vielleicht als ein primitives Verhalten aufzufassen, da sich bei den zwei anderen ursprünglicheren Schildkrötenformen, den *Chelonidae* und *Trionychidae*, ähnliche Verhältnisse finden. Bei ersteren sind gewölbte, gelenkartige Flächen zu finden (eine Untersuchung des Gelenkes am frischen Objecte war nicht möglich), bei letzteren ist das Odontoideum durch eine plane Grenzfläche und mittels straffer Syndesmose an dem Epistropheuskörper befestigt.

Der eigentliche Epistropheus (Fig. 1 g) gleicht in hohem Grade den anderen Wirbeln. Der opisthocoele Wirbelkörper, die neurocentrale Naht, Prae- und Postzygapophysen und ein deutlicher, von der neurocentralen Naht überkreuzter Querfortsatz sind zu beachten. Indessen lehrt uns eine genaue Vergleichung doch noch einige Eigenthümlichkeiten kennen, durch welche der Epistropheus von den anderen Halswirbeln sich unterscheidet. Eine kammförmige, dornartige Erhebung längs der ganzen dorsalen Linie der oberen Bogen erscheint besonders erwähnenswert. Diese überwiegend kräftige und lang ausgedehnte Dornbildung ist auch bei anderen Reptilien (*Hatteria*, Krokodile, *Lacertilia* und *Ophidia*) zu finden und ist zweifellos als ein Vorläufer dieses bei den meisten Säugern noch mehr hervortretenden Charakters zu betrachten. Bei den meisten Schildkröten ist das vorderste Ende dieses Kammes in eine eigenthümliche nach vorn gerichtete schnabelartige Verlängerung ausgezogen (eine solche kommt auch den *Lacertilia* zu), die sich zwischen die paarigen Postzygapophysen des Atlas erstreckt, ein Charakter, der nur bei gewissen Pleurodiren verwischt erscheint.

Die Praezygapophysen des Epistropheus (Fig. 1 g), welche, wie erwähnt, allen Reptilien und den meisten Vögeln zukommen, den Säugern aber fehlen, erscheinen hier ziemlich klein. Auch ist bemerkenswert, dass sie hier wie bei den meisten Schildkröten weit ventralwärts gegen den Wirbelkörper herabgerückt sind, wodurch das unter ihnen liegende Nervenloch eine besonders gedrückte Form erhält. Auch dieser Charakter wird nur bei gewissen Pleurodiren aufgehoben. (Dieser Charakter findet sich auch in geringerem Grade bei Krokodilen und den Saurii ausgeprägt.)

Rippen fehlen dem Epistropheus sowie den anderen Halswirbeln aller Schildkröten.

Von dem oben beschriebenen typischen Verhalten des Atlas und Epistropheus der Chelydriden lassen sich leicht die Verhältnisse der anderen sogenannten Cryptodiren ableiten, indem nur geringe Variationen dieser Erscheinungen beobachtet werden (insbesondere festere Verbindung des Odontoideums mit dem Epistropheus). Es ist bekannt, dass die Pleurodiren von diesem typischen Verhalten in hohem Grade abweichen, wobei gewisse Formen eine geringere, andere eine grössere Veränderung aufweisen. Die letzteren sind es, bei welchen der Atlas und Epistropheus immer mehr den anderen Halswirbeln an Grösse und Gestaltung gleichkommt, ein Verhalten, das bei oberflächlicher Untersuchung den Eindruck grosser Ursprünglichkeit macht, aber, wie wir darlegen werden, doch als ein abgeleitetes oder secundäres sich ergibt.

\* \* \*

Nach diesen einleitenden Auseinandersetzungen wollen wir nun zu unserer eigentlichen Aufgabe, zu der Untersuchung der beiden ersten Halswirbel bei den pleurodiren Schildkröten übergehen. Zur Uebersicht führen wir hier die systematische Eintheilung nach BOULENGER<sup>1)</sup> an, welcher folgende Familien unterscheidet:

Pleurodira:

- |                               |   |  |
|-------------------------------|---|--|
| 1. Familie: Pelomedusidae     | { | a) Sternothaerus<br>b) Pelomedusa<br>c) Podocnemys   |
| 2. Familie: Chelydidae . . .  | { | a) Chelys<br>b) Hydromedusa<br>c) Chelodina<br>d) Rhinemys<br>e) Hydraspis<br>f) Platemys<br>g) Emydura<br>h) Elseya |
| 3. Familie: Carettochelydidae | { | Carettochelys.   |

Aus diesen genannten Gattungen standen uns Vertreter zu einer genaueren Untersuchung zur Verfügung, und zwar waren dies aus der Familie der Pelomedusidae:

<sup>1)</sup> G. BOULENGER, Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum, History, London 1889.

*Sternothaerus nigricans*,  
*Pelomedusa galeata*,  
*Podocnemys madagascariensis*.

Aus der Familie der Chelydidae:

*Chelys fimbriata*,  
*Hydromedusa maximiliani*,  
*Chelodina longicollis*,  
*Hydraspis hilarii*,  
*Rhinemys nasuta*,  
*Platemys platicephala*.

Von den oben angeführten Familien konnten demnach nur einige Gattungen untersucht werden, da das Material für die fehlenden Gattungen schwer oder gar nicht zu beschaffen war. Immerhin ist die Anzahl der untersuchten Formen dank der reichhaltigen, vergleichend-anatomischen, ehemals HYRTL'schen Sammlung der k. k. Universität in Wien eine so grosse, dass ein Ueberblick über das Verhalten des Atlas und Epistropheus in den meisten Haupttypen ermöglicht wurde. Von der fehlenden Gattung *Elseya* liegt eine Beschreibung (ohne Abbildung) VAILLANT's vor; aus welcher sich wenigstens ersehen liess, dass diese Form in hohem Grade mit *Rhinemys* übereinstimmt. Die Gattung *Emydura* blieb uns gänzlich unbekannt und ebenso die sehr seltene und unvollkommen bekannte *Carettochelys* als Repräsentant der Familie der Carettochelydiden.

Die nachfolgende Beschreibung gilt hauptsächlich für einen Nachuntersucher. Die wichtigsten Thatsachen sind in einer Zusammenfassung genügend hervorgehoben.

### I. Familie Pelomedusidae.

Atlas relativ kurz. Spangenstück sehr gross. Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas noch durch Naht miteinander verbunden. Dorsale Naht der Bogenschenkel vorhanden. Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und der hineinragende schnabelartige Fortsatz des Epistropheus vorhanden. Die Zygapophysengelenke des Atlas und Epistropheus ziemlich vertical gestellt. Kurze, gedrungene Form aller Halswirbel.

a) *Podocnemys madagascariensis*, Grand.

(Fig. 3 a—e)

Von dieser Form stand uns ein grosses schönes Exemplar des k. k. Hof-Museums in Wien zur Verfügung. Der Atlas sammt Epistropheus war 32 Mm. lang. Der Atlas (Fig. 3 a—e), welcher aus dem Atlaskörper (Odontoideum), dem vorderen Spangenstück (Intercentrum) und den oberen Bogenstücken besteht, welche Theile sämmtlich durch Nähte miteinander verbunden sind, ist bei *Podocnemys* viel kleiner als die nachfolgenden Wirbel und verhält sich in dieser Hinsicht ähnlich den cryptodiren Schildkröten, z. B. den Chelydridae und Trionychidae. Erst in der zweiten Familie der Pleurodiren, nämlich den Chelydidae, nimmt seine relative Grösse, wie wir sehen werden, immer mehr zu. Der Unterschied des Atlas von *Podocnemys* gegenüber demjenigen der cryptodiren Schildkröten besteht nun darin, dass das Odontoideum (Atlaskörper) einerseits mit dem Epistropheuskörper gelenkig verbunden und andererseits in feste Nahtverbindung mit dem Atlasring getreten ist. Auch die den letzteren zusammensetzenden Stücke (nämlich Spangenstück und Bogen) sind durch Naht in festerer Weise verbunden, während wir bei den Cryptodiren an deren Stelle Syndesmose fanden. Der erstgenannte Charakter, nämlich die Beweglichkeit des Odontoideums gegen den Epistropheuskörper, ist zwar, wie bereits erwähnt wurde, auch unter den Cryptodira, insbesondere bei Chelydra, in beschränkter Weise zu beobachten, der zweite Charakter aber, nämlich die feste Verbindung des Odontoideums mit dem Atlasringe, ist eine specielle Eigenthümlichkeit der Pleurodira, welche bei den extremen Vertretern dieser Gruppe noch eine weitere Ausbildung erfährt. Auch die starken Querfortsätze des Atlas sind ein Pleurodiren-Charakter.

Im einzelnen ist noch Folgendes zu bemerken: Die beiden Bogenstücke des Atlas sind noch durch eine dorsale Naht von einander getrennt, ein Verhältniss, das nicht nur allen ursprünglicheren Schildkröten, sondern auch den Reptilien im allgemeinen zukommt und erst bei der vierten Gruppe der Chelydidae (bei *Hydromedusa* und *Platemys*) verändert erscheint. Die oberen Bogen tragen die stark ausgeprägten, in ihrer Gänze diesen angehörenden Querfortsätze. Praezygapophysenartige Fortsätze sind an den oberen Bogen vorhanden, tragen aber selbstverständlich keine Gelenkflächen. Bei cryptodiren Schildkröten und auch bei Reptilien im allgemeinen ist uns kein Fall bekannt, in welchem

vordere Fortsätze der Atlasbogen in solchem Grade den Praezygapophysen ähnlich wären.

Die gestreckten Postzygapophysen sind durch einen tiefen Einschnitt von einander getrennt, in welchen ein vorderer Fortsatz der Epistropheusbogen hineinragt, ein Verhalten, das ein allgemeiner Schildkrötencharakter ist, und auch bei Sauriern sich angedeutet findet und wie bereits erwähnt nur bei den extremsten Pleurodiren (*Hydromedusa* und *Platemys*), bei welchen auch der Epistropheus den nachfolgenden Halswirbeln gleichartig wird, verwischt erscheint. Die ovalen Gelenkflächen der Postzygapophysen (Fig. 3*b*) sind fast vertical gestellt, nach innen gerichtet und so wie an allen übrigen Halswirbeln doppelt.

An die Bogenstücke schliesst sich, durch Naht mit denselben verbunden, das Spangenstück an, welches an dem atlanto-occipitalen Gelenke in typischer Weise Antheil nimmt. Dieses Gelenk scheint bereits eine hohe Beweglichkeit zwischen Schädel und Atlas zu erlauben und nähert sich, seiner Beschaffenheit nach, einem Kugelgelenke. Die dem Atlas angehörige Gelenkfläche, in welche der kugelförmige Gelenkkopf des Hinterhauptes sich einfügt, wird aus vier Theilen gebildet: ein unpaarer mittlerer Theil dieser Fläche wird durch das Odontoideum, welches sich zwischen die beiden oberen Bogenbasen oder *Massae laterales* einschiebt, dargestellt. Die letzteren bilden die seitlichen Theile der Gelenkhöhle, sie stossen dorsal vom Odontoideum an dem Boden der Rückgrathöhle miteinander zusammen, ein unter den Pleurodiren und Cryptodiren nur ausnahmsweises Verhalten. Der untere, ansehnliche Theil der Gelenkfläche wird durch das Spangenstück gebildet (Fig. 3*a*). Das Spangenstück ist mit den übrigen Theilen des Wirbels durch Naht verbunden. Die Nahtlinie, welche bei seitlicher Betrachtung des Wirbels sichtbar wird, bildet einen annähernd stumpfen Winkel, dessen oberer Schenkel die Verbindung mit den Bogenbasen, dessen hinterer absteigender Schenkel jene mit dem Odontoideum herstellt.

Der Körper des Epistropheus (Fig. 3*d*) ist etwa doppelt so lang als derjenige des Atlas (mit Einschluss des Spangenstückes). Dieses Grössenverhältniss unterscheidet sich, wie eine Vergleichung der Abbildung lehrt, noch wenig von dem der Cryptodiren, z. B. *Macroclermys*. Der starke Querfortsatz gleicht dem der nachfolgenden Wirbel. Wie bereits erwähnt, finden wir einen für die Schildkröten typischen, unpaaren Fortsatz der oberen Bogenschenkel, welcher in den Ausschnitt, der von den Postzygapophysen des Atlas gebildet wird, sich einbettet. Die Praezygapophysen sind schwächer

ausgebildet als bei den anderen Halswirbeln, wie dies auch bei den gewöhnlichen Schildkröten (bei *Macrolemmys* und *Trionyx*) der Fall ist. Eine Pleurodireneigenthümlichkeit aber ist hier bereits wohl ausgeprägt: während nämlich die Praezygapophysen des Epistropheus bei den anderen Schildkröten stark nach abwärts gegen den Wirbelkörper verschoben erscheinen, sind sie bei den Pleurodiren — und das ist auch im vorliegenden Falle schon wohl ausgeprägt — nach aufwärts gerückt und dem schon erwähnten, nach vorn ragenden, unpaaren Fortsatze unmittelbar angefügt. (Vergl. Fig. 3 d. 1 g und 2 a.) Die Gelenkflächen dieser Praezygapophysen sind ziemlich senkrecht und nach aussen gerichtet. Die Postzygapophysen des Epistropheus vereinigen sich zu einem gemeinschaftlichen, schaufelartigen Fortsatze, der den grössten Theil des oben offenen Wirbelcanales deckt und an seiner unteren Fläche die hier aber noch deutlich getrennten Gelenkflächen trägt.

Die Querfortsätze des Epistropheus sind ansehnlich und werden durch die sie halbirende neurocentrale Naht in einen dem Bogen angehörigen oberen und einen dem Körper angehörigen unteren Theil zerlegt. Bei den übrigen Halswirbeln mit Ausnahme des achten, der sich wie der Epistropheus verhält, rückt die Naht am Querfortsatze bedeutend herab, so dass der grösste Theil des letzteren dem oberen Bogen angehört. Bekanntlich sind die mächtigen Querfortsätze an den Halswirbeln für die Pleurodiren charakteristisch im Zusammenhange mit der vorwiegenden seitlichen Beweglichkeit des Halses; wahrscheinlich dienen sie den seitlich stärker entwickelten Muskelgruppen zur Insertion. Bei anderen Schildkröten fehlen die Querfortsätze oder sie sind viel schwächer entwickelt. Letzteres ist bei den Cheloniden, Chelydriden und den Trionychiden der Fall, bei welchen der ebenfalls von der neurocentralen Naht überkreuzte Querfortsatz gegen das vordere Ende des Wirbelkörpers verschoben ist. Es sind dies jene Familien, welche, wie weiterhin erörtert werden soll, wir für die ursprünglicheren unter den Schildkröten halten.

#### b) *Pelomedusa galeata*, Schoepf.

(Fig. 4 a—e.)

Atlas: Der wie bei allen Pelomedusiden kleine Atlaskörper wird durch die unterhalb des Querfortsatzes verlaufende neurocentrale Naht von den oberen Bogen getrennt, ebenso ist eine deutliche rechtwinkelig geknickte Naht zwischen Atlaskörper und Intercentrum vorhanden. Die Bogenstücke des Atlas sind durch

eine dorsale Naht getrennt und tragen die nach hinten gerichteten Querfortsätze. Praezygapophysenartige Fortsätze sind kaum ausgeprägt, während die Postzygapophysen langgestreckt nach hinten ragen und durch einen grossen tiefen Einschnitt von einander getrennt sind. Die Gelenkflächen der letzteren sind wie bei *Podocnemys vertical* gestellt und nach innen gerichtet.

An der vorderen concaven Gelenkfläche (flaches Kugelgelenk) ist die Trennungsnah zwischen den oberen Bogen und Spangenstück deutlich sichtbar, während eine Abgrenzung des Spangenstückes und des Körpers an der Gelenkfläche nicht wahrzunehmen ist.

Das Spangenstück selbst ist bei dieser Art sehr gross und nur seitlich vom Atlaskörper durch Naht getrennt. Seitlich trägt das Spangenstück noch einen kleinen Höcker.

Der *Epistropheus* (Fig. 4 d), etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so lang als der Atlas, verhält sich ähnlich dem der anderen Pelomedusiden. Auch hier trennt eine neurocentrale Naht die oberen Bogen von dem niedrigen, langgestreckten Körper, und zwar so (wie bei *Rhinemys*), dass der Querfortsatz zum grössten Theile dem Körper angehört. Der vordere unpaare Fortsatz des oberen Bogens, welchem direct die vertical nach aussen gerichtete Gelenkfläche anliegt, ohne dass ein praezygapophysenartiger Fortsatz deutlich ausgebildet wäre, ragt nur wenig in den Ausschnitt der Postzygapophysen des Atlas hinein, so dass eine grosse dorsale Lücke zwischen Atlas und *Epistropheus* (ähnlich wie bei *Podocnemys* und *Sternotherus*) sichtbar wird, im Gegensatz zur Beschreibung *VAILLANT's*, welcher sagt: „A la seconde vertèbre, la tête antérieure est arrondie ou du moins peu allongée transversalement, cette disposition pourrait faire présumer que le mouvement de rotation a une certaine étendue, mais il se trouve contrebalancé par l'existence du prolongement neurapophysaire antérieur, très développé, qui, comblant tout à fait l'échancrure laissée entre les zygapophyses postérieures de l'atlas.“ (*VAILLANT*, Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. Pag. 86.) Die Postzygapophysen des *Epistropheus* sind zu einem schaufelförmigen Fortsatze vereinigt, der nach hinten nur noch eine schwache Einsenkung erkennen lässt. Die Gelenkflächen derselben sind noch doppelt und unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  nach unten und aussen geneigt, auch die Gelenkflächen der Postzygapophysen vom 3.—8. Halswirbel sind alle stets getrennt.

c) *Sternothaerus nigricans*, D. und B.

(Fig. 5 a—e.)

Von den Pelomedusiden stand uns noch ein kleines Exemplar von *Sternothaerus nigricans* (Gesamtlänge des Atlas und Epistropheus 6·5 Mm) zu Gebote, dessen Wirbel minder ausgeprägte Formen zeigen, aber im wesentlichen den der vorher beschriebenen *Podocnemys* entsprechen.

Atlas (Fig. 5 a—c): Der Körper ist ziemlich klein. Oberer Bogen mit dorsaler Naht, hinten tief eingeschnitten, beiderseits des Einschnittes die vollkommen entwickelten Postzygapophysen, deren unansehnliche kreisrunde Gelenkflächen unter 45° von oben und innen nach unten und aussen gerichtet sind. Ein praezygapophysenähnlicher Fortsatz ist kaum wahrnehmbar, ebenso ist eine neurocentrale Naht seitlich nicht zu finden. An der vorderen Gelenkfläche (occipito-atlantisches Gelenk) ist die Trennungslinie zwischen Bogen und Intercentrum sehr deutlich sichtbar.

Der Querfortsatz ist unbedeutend, an den folgenden Wirbeln jedoch ziemlich stark ausgebildet.

Das Spangenstück als solches ist seitlich nicht wahrnehmbar, wahrscheinlich mit dem Atlaskörper vollständig verwachsen; nur am Uebergange der Seitenflächen zur vorderen oder Gelenkfläche ist eine Spur von Naht zu erblicken. Die vordere Gelenkfläche ist concav, ebenso die hintere, umgeben von stark wulstigen Rändern. Anscheinend ist nur eine geringe Nickbewegung im sattelförmigen atlanto-epistropheus-Gelenke ausführbar.

Der Epistropheus (Fig. 5 d) ist den nachfolgenden Wirbeln in hohem Grade ähnlich und besitzt einen ansehnlichen, kegelförmigen Querfortsatz. Die Postzygapophysen sind zu einem schaufelförmigen Fortsatze vereinigt, der nur durch einen hinteren kleinen Einschnitt auf doppelte Fortsätze schliessen lässt. Die Gelenkflächen derselben sind aber noch doppelt. Einen auffallenden Unterschied den nachfolgenden Wirbeln gegenüber bieten die nur schwach entwickelten Praezygapophysen mit nach auswärts gewendeter Gelenkfläche und der zwischen denselben entwickelte dornartig nach vorn in den Ausschnitt des Atlasbogens mässig hineinragende Fortsatz. (Vergl. Fig. 3 d—e.)

Die Art der Ausbildung dieses vorderen Fortsatzes des Epistropheus deutet auf eine gemeinsame Ableitung dieses Gebildes von der Stammform der jetzt behandelten Familie der Pelomedusidae.

## II. Fam.: Chelydidae.

In Bezug auf die Gestaltung der Halswirbel und speciell des Atlas und Epistropheus zerfällt die Familie der Chelydidae in vier Gruppen, deren eine, zu welcher *Rhinemys* und *Elseya* zu zählen sind, sich näher an die Pelomedusiden anschliesst, während die anderen noch weiter modificirte Verhältnisse zeigen. Dies geht aus der Gestaltung der Postzygapophysen besonders an den hintersten Halswirbeln hervor, welche zu einem schaufelförmigen Fortsatze verschmolzen sind, an welchem zuletzt auch die ursprünglich paarigen Gelenkflächen zu einer einzigen nierenförmigen Gelenkfläche vereint sind.

### I. Gruppe.

Atlas relativ kurz. Spangenstück war bei *Rhinemys* nicht genau zu beobachten. Dorsale Naht der oberen Bogenschenkel vorhanden. Eigentlicher Körper und Bogen gelenkig verbunden (Rückschlag?) Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und der hineinragende Fortsatz des Epistropheus vorhanden. Die Zygapophysengelenke des Atlas und Epistropheus ziemlich vertical gestellt. Kurze, gedrungene Form der Halswirbel.

#### a) *Rhinemys nasuta*, Schw.

(Fig. 6 a—e.)

Das kleine Exemplar dieser Schildkröte, welche uns zur Verfügung stand, zeigte minder ausgeprägte Wirbelformen. Die Länge des Atlas und Epistropheus betrug insgesamt 7 Mm. Der Atlas zeigt hier eine kürzere und robustere Gestalt (Fig. 6 a—c), seine relative Länge ist noch eine geringe. Sein Körper ist nicht fest mit dem Atlasbogen verwachsen, sondern beweglich verbunden, worin wir einen Rückfall zu den ursprünglicheren Schildkrötenverhältnissen erblicken. Die Ansicht, dass dies ein secundärer Rückfall ist, wird dadurch gestützt, dass das Spangenstück, welches bei den Chelydiden in Verkleinerung begriffen ist, bei dieser Art völlig rudimentär geworden ist. An dem uns vorliegenden Präparate ist an Stelle des Spangenstückes ein leerer winkelliger Ausschnitt vorhanden. An der vorderen Atlaspfanne war nur eine Zusammensetzung der Gelenkfläche aus den paarigen Gelenkflächen der massae laterales und der vorderen Fläche des Odontoideums zu bemerken. Die Atlaspfanne war mit einer in der Mitte durchbrochenen, knorpeligen Scheibe bedeckt, in welcher ventralwärts Spuren von Ver-

knöchern (oder Verkalkung?) sichtbar waren (Fig. 6 a). Ob hierin eine Andeutung des Spangenstückes zu suchen sei, entzieht sich völlig unserer Entscheidung. Es wäre wünschenswerth, dass das Spangenstück an anderen Exemplaren nochmals einer genaueren Prüfung und Untersuchung unterzogen würde. Da der Schädel des vorliegenden Präparates von der Wirbelsäule schon früher einmal entfernt worden war, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Spangenstück verloren ging. Sodann würde der Pleurodiren-Charakter nur in der wohl ausgebildeten Gelenkverbindung zwischen Odontoideum und Epistropheuskörper bestehen, welche wie bei den anderen Pleurodiren vorhanden ist.

Die oberen Bogenstücke zeigen die dorsale Naht, die Postzygapophysen sind kurz, durch einen breiten Einschnitt von einander getrennt und mit nach unten und innen gerichteten Gelenkflächen versehen. Der Querfortsatz ist klein und gehört dem Bogen an.

Eine kürzere Gestalt als bei der vorhergegangenen Art zeigt auch der Epistropheus (Fig. 6 d), dessen Körper durch eine deutliche neurocentrale Naht vom Bogen getrennt ist.

Der vordere schnabelartige Fortsatz an dem Bogen des Epistropheus ist vorhanden (Fig. 6 d—e). Die Praezygapophysen sind sehr klein und etwas mehr nach abwärts gerückt als bei den vorherbeschriebenen Arten. Sie liegen nicht unmittelbar unter dem nach vorne ragenden Fortsatze, sondern in der Mitte des vorderen Bogenrandes. Die Gelenkflächen sind nach aussen und oben gerichtet. Die Postzygapophysen sind durch einen nicht sehr bedeutenden Einschnitt von einander getrennt, deren Gelenkflächen sind doppelt und unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  nach aussen gewendet. Diese Verdoppelung der Gelenkflächen ist bei allen übrigen Halswirbeln, die eine besonders kurze und kräftige Gestalt zeigen, vorhanden. Während der Atlas, wie erwähnt, einen Rückfall zu den Verhältnissen der Cryptodiren zu zeigen scheint, ist auch die Gestalt des Epistropheus und der übrigen Halswirbel wenig pleurodirenartig. Immerhin ist in der Aehnlichkeit (man vergleiche die Seitenansichten des Atlas und Epistropheus) der Gestaltung eher eine Annäherung an die Familie der Pelomedusiden als an diejenige der Chelydiden zu bemerken. Gegen diese Zugehörigkeit spricht aber die Gelenkfolge der gesammten Halswirbelsäule, weiters das Verhalten des Schädels und wahrscheinlich auch des Rücken- und Bauchschildes. Vielleicht ist es richtig, diese Gruppe an den Anfang der Chelydiden zu stellen.

b) *Elseya latisternum*, Gray.

*Elseya* ist ein Schildkrötentypus, der uns leider zur näheren Untersuchung nicht zugänglich war, der aber nach der Beschreibung von VAILLANT in Bezug auf den Atlas und die übrigen Halswirbel der *Rhinemys* sich zugesellt. Deshalb soll hier ein Auszug aus der Beschreibung von *Elseya* aus VAILLANT wiedergegeben werden:

„Der Atlas gliedert sich in seine verschiedenen Partien und die Odontoid-Apophyse ist frei, wobei dieser Wirbel durch seine allgemeine Form an das erinnert, was man bei den eigentlichen Schildkröten kennt. In zweiter Linie sind die Wirbel verhältnismässig kürzer und kräftiger; da die Höhe beinahe dieselbe ist, als für die homologen Knochen der *Chelodina longicollis*, ist die Länge um ein Drittel oder die Hälfte geringer. Immerhin ist die Art der Articulation der Wirbelkörper miteinander ebenso wie bei *Chelodina*. Der untere Kiel am Wirbelkörper bildet einen freien Rand, convex nach vorn verdickt. Die zygapophysische Articulation des ersten und zweiten Wirbels vollzieht sich wie bei den eigentlichen Schildkröten nach einer Ebene, welche von oben nach unten und von innen nach aussen geneigt ist, was eine viel ausgedehntere Rotationsbewegung gestatten muss, als bei den *Chelodinen* und *Platemyden*, wo die Abductionsbewegung vorherrscht. Die Trennung der Articulationsfacetten findet sich überall complet, selbst am achten Wirbel, wo die Gelenkflächen sichelförmig beinahe nach vorn gerichtet sind. Die Querfortsätze sind weniger vorspringend und auf einen dicken Insertionshöcker reducirt.“

## II. Gruppe.

Atlas bereits mehr als halb so lang wie der *Epistropheus*. Spangenstück verkleinert. Dorsale Naht der oberen Bogen vorhanden. Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas durch Naht miteinander verbunden. Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und der hineinragende Fortsatz des *Epistropheus* vorhanden. Letzterer besonders bei *Chelys* entwickelt. Die Zygapophysengelenke des Atlas und *Epistropheus* ziemlich vertical gestellt, bei *Chelys* sogar überdreht. Halswirbel langgestreckt.

a) *Hydraspis hilarii*, D. und B.

(Fig. 7 a—e.)

Der Körper des Atlas (Fig. 7 a—e) wird durch eine unter dem Querfortsatze verlaufende, anfangs nahezu vertical ansteigende

neurocentrale Naht von den oberen Bogen getrennt und erreicht schon eine bedeutendere Länge, als bei allen vorher beschriebenen Formen. Die oberen Bogen, dorsal durch eine Naht vereinigt, laufen nach hinten geradlinig in die langgestreckten Postzygapophysen aus, deren Gelenkflächen durch eine Furche von den hinteren Fortsätzen etwas abgesetzt, hauptsächlich nach innen gerichtet sind. Der hintere tiefe und breite Einschnitt zwischen den Postzygapophysen nimmt den vorderen schnabelartigen Fortsatz des Epistropheus nicht nur auf, sondern derselbe überragt noch diesen Einschnitt, und zwar so, dass das vorderste Ende dieses Fortsatzes noch teilweise über die oberen Bögen des Atlas zu liegen kommt.

Das Spangengstück ist durch Naht mit dem Atlaskörper und den Bogen verbunden, ist aber auch hier wie bei allen Chelydiden gegenüber dem Atlaskörper von geringer Grösse. Der nach hinten geneigte Querfortsatz ist gut entwickelt und gehört vollständig dem oberen Bogen an. Die vordere concave Gelenkfläche weist dieselben Verhältnisse wie bei *Chelys* auf, während die hintere, ebenfalls concave Gelenkfläche eine geringere Breitenausdehnung zeigt. Letzteres Gelenk ist ein Sattelgelenk mit verticaler Axe.

Der Epistropheus (Fig. 7d), doppelt so lang als der Atlas, lässt eine den Körper von den Bogen trennende Naht erkennen, welche den Querfortsatz in zwei gleiche Hälften trennt. Diese neurocentrale Naht endigt im Gegensatze zu den vorhergegangenen Arten erst am hintersten oberen Ende des Körpers. Die übrigen Halswirbel weisen diese Naht ebenfalls auf. Die kleinen Praezygapophysen tragen die ziemlich senkrechten, nach aussen gewendeten Gelenkflächen, welche unterhalb des oben erwähnten schnabelartigen Fortsatzes liegen, deutlich von demselben abgesetzt. Die Bogen verlaufen nach oben in einen scharfen Dorn aus und tragen die zu einem gemeinsamen schaufelförmigen Stücke vereinigten Postzygapophysen. Die Gelenkflächen der letzteren sind getrennt wie bei den nachfolgenden Wirbeln und beim Epistropheus noch mehr nach aussen gerichtet. Die Querfortsätze sind beim Epistropheus wie bei den folgenden Halswirbeln stark ausgeprägt.

#### b) *Chelys fimbriata*, Schneid.

(Fig. 8 a—e.)

Der Atlas ist relativ grösser als bei *Podocnemys* und *amphicoel*. Der Atlaskörper wird durch eine den Querfortsatz in einen oberen, grösseren und einen unteren, kleineren Theil trennende,

neurocentrale Naht von den oberen Bogenstücken getrennt. An seiner Unterseite besitzt er eine scharfe Kante oder Grat (fälschlich auch als unterer Dornfortsatz bezeichnet). Die Bogenstücke sind dorsal noch mittels Naht vereinigt. Vorn an der Vereinigungsstelle zeigt sich eine ausgedehnte Rauigkeit in Gestalt eines Dreieckes (Fig. 8e), dessen Basis nach vorn gerichtet ist. Diese Rauigkeit kommt auch allen folgenden Gruppen zu. Die praezygapophysenartigen Fortsätze sind kaum wahrnehmbar und der vordere Rand der Bogen ist überhaupt auffallend weit nach rückwärts verschoben, die Postzygapophysen sind langgestreckt mit einem tiefen dorsalen Einschnitte. Die Gelenkflächen derselben sind nach innen und aufwärts, an den Praezygapophysen des Epistropheus dagegen nach aussen und abwärts gerichtet. Die Drehung derselben im Vergleiche zu dem ursprünglichen horizontalen Zustande der Gelenkfläche bei einem gewöhnlichen Wirbel ist noch weiter gediehen als bei *Podonemys* und beträgt mehr als 90°.

Das Spangenstück ist vollkommen selbständig, durch eine Naht mit dem Körper und den Bogenstücken verbunden, ist aber hier wie bei allen Chelydiden von geringerer Grösse als bei den Pelomedusiden und den cryptodiren Schildkröten. Der Querfortsatz ist klein und in der Längsrichtung kammförmig nach hinten ausgedehnt. Die vordere atlanto-occipitale Gelenkfläche bietet ungefähr das gleiche Bild wie bei den vorgenannten Formen mit Ausnahme von *Rhinemys* dar und lässt ausgiebige Drehbewegung zu.

Der *Epistropheus* (Fig. 8d) ist ungefähr gleich lang dem ihm folgenden Wirbel, mit vorderer convexer und hinterer concaver Gelenkfläche. Die neurocentrale Naht kommt, wie bei allen folgenden Arten, in Wegfall. Sein oberer Bogen ist flach, ohne Dorn. Die Praezygapophysen und insbesondere ihre Gelenkflächen sind winzig klein, zu beiden Seiten einer nach vorn den Körper überragenden schnabelartigen Verlängerung gelegen, die zwischen die Postzygapophysen des Atlas hineinragt (Fig. 8e). Der Querfortsatz ist etwa dreieckig und sehr platt und wird erst vom dritten Halswirbel mehr höckerartig und länger vorspringend. Die Postzygapophysen sind an einem gemeinsamen, nach hinten reichenden schaufelförmigen Fortsatze angebracht, der aber durch einen Einschnitt gedoppelt erscheint. Die Gelenkflächen sind wie auch bei den folgenden Halswirbeln doppelt.

Der Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und sein Verhältniss zu der dazwischen hineinragenden vorderen Verlängerung des Epistropheus zeigt noch ähnliche Verhältnisse wie

bei den Pelomedusiden, die Drehung der Gelenkflächen an deren Zygapophysen hat aber, wie erwähnt, einen höheren Grad erreicht.

### III. Gruppe.

Atlas bereits mehr als die Hälfte so lang wie der Epistropheus. Spangenstück verkleinert. Dorsale Naht der oberen Bogenschenkel vorhanden, wenn auch undeutlich. Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas synostotisch verbunden. Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und der hineinragende Fortsatz des Epistropheus vorhanden. Die Zygapophysengelenke zwischen Atlas und Epistropheus horizontal gestellt. Halswirbel mässig langgestreckt.

#### *Chelodina longicollis*, Shaw.

(Fig. 9 a—e.)

*Chelodina* zeigt bereits bedeutende Abweichungen von dem Verhalten, wie es bei *Chelys* geschildert wurde, und repräsentirt eine Zwischenstufe zwischen der 2. und 4. Gruppe. Die Nahtlinien zwischen dem Atlaskörper und oberen Bogen sind hier gar nicht zu sehen, man kann beide Theile als vollkommen synostotisch verwachsen betrachten; infolge dessen ist die vordere sphärische Gelenkpfanne durch eine quere Naht nur in zwei Theile, einen grösseren oberen (verschmolzen aus der Gelenkpfanne des Körpers und derjenigen der *massae laterales*) und einen kleineren dreieckigen unteren, dem Spangenstück zugehörigen Theil getrennt. Zu beiden Seiten der hinteren concaven Gelenkfläche zeigt der Wirbelkörper eine höckerartige Verbreiterung, ein Verhalten, das auch in ähnlicher Weise bei *Hydraspis* und *Chelys* zu beobachten ist.

Die oberen Bogenschenkel sind durch eine dorsale (nur im vordersten Theile etwas undeutliche) Naht getrennt. Am vordersten Ende des von den oberen Bogen gebildeten Daches finden wir wieder die dreieckige Rauigkeit. Der Querfortsatz ist deutlich, wenn auch im Verhältniss zur Wirbelgrösse etwas kleiner als bei den nachfolgenden Wirbeln (Fig. 9 e). Die vorderen zygapophysenartigen Zacken sind wie gewöhnlich fast gar nicht ausgeprägt, die sehr kleinen Postzygapophysengelenke zeigen nicht die bei *Chelys* erwähnte Drehung, sondern sind im entgegengesetzten Sinne gedreht, so dass ihre Gelenkflächen horizontal und nach abwärts gewendet sind, wodurch ein primitiverer Zustand wieder hergestellt wird, der aber im vorliegenden Falle als ein Vorläufer für eine weitere

Umwandlung dieses Gelenkes (siehe *Hydromedusa* und *Platemys*) zu betrachten ist. Der Einschnitt zwischen den Postzygapophysen ist noch vorhanden, und ebenso, wenn auch bereits von geringerer Grösse, der schnabelartig in demselben eingelagerte Fortsatz des Epistropheus.

Der Epistropheus (Fig. 9 d) ist etwas länger gestreckt als der Atlas und in der äusseren Gestaltung demselben schon ziemlich ähnlich. Er entbehrt der neurocentralen Naht, die kleinen Gelenkflächen seiner Praezygapophysen sind horizontal nach aufwärts gewendet, die grösseren Postzygapophysen sind bereits deutlich zu einem unpaaren schaufelförmigen Stücke vereinigt gleichwie an den folgenden Wirbeln. Erst vom 5. bis 8 Halswirbel werden dieselben zu einer schwach convexen, nierenförmigen Gelenkfläche vereint. In diesem Charakter, nämlich der Umwandlung der Postzygapophysen des Epistropheus, gleicht diese Form bereits den Vertretern der vierten Gruppe.

#### IV. Gruppe.

Atlas  $\frac{3}{4}$  so lang wie der Epistropheus. Spangengstück sehr klein. Dorsale Naht der Bogenschenkel verschwunden. Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas synostotisch verbunden. Postzygapophysen des Atlas sind schaufelförmig, der tiefe Einschnitt fehlt, ebenso der schnabelartige Fortsatz des Epistropheus. Die Zygapophysengelenke zwischen Atlas und Epistropheus horizontal gestellt. Halswirbel mässig lang gestreckt.

Die hier gehörigen untersuchten Arten von *Hydromedusa* und *Platemys* stimmen sowohl im Bau der Wirbel, als auch in Bezug auf den Schädel<sup>1)</sup> in sehr hohem Grade miteinander überein und sind zweifellos sehr nahe Verwandte. Insbesondere hat hier bei beiden in gleicher Weise die Uebereinstimmung des Atlas mit den übrigen Halswirbeln die höchste Stufe erreicht.

##### a) *Hydromedusa maximiliani*, Mik.

(Fig. 10 a—e.)

Der Atlaskörper (Fig. 10 a—c) und die den nachfolgenden Wirbeln auffallend ähnlichen Bogenstücke sind vollkommen verschmolzen und ein besonders ansehnlicher Querfortsatz ist vorhanden. Eine Eigenthümlichkeit am oberen Bogen sind die nach

<sup>1)</sup> In Bezug auf den Bau der Frontalia des Schädels ist *Hydromedusa* der *Chelodina* näherstehend als *Platemys*.

vorn ragenden praezygapophysenartigen Fortsätze, die aber selbstverständlich keine Gelenkflächen tragen. Ein wesentliches Merkmal ist es, dass die sehr grossen hinteren Zygapophysen des Atlas eine schaufelförmige Verlängerung des oberen Bogens bilden, wodurch die Gleichartigkeit mit den übrigen Wirbeln die höchste Stufe erreicht hat. Wohl deutet noch ein hinterer seichter Einschnitt an der schaufelförmigen Platte die Duplicität an, wohl sind die nach abwärts gewendeten Gelenkflächen noch paarig geschieden; erst mit dem dritten Halswirbel gehen diese unterscheidenden Eigenthümlichkeiten auch verloren, die Platte wird abgerundet, die Gelenkflächen verschmelzen zu einer einzigen nierenförmigen Gelenkfläche. Das Spangenstück ist sehr klein, durch eine seitlich nur undeutliche Naht vom Körper getrennt. Ein kammförmiger Dorn ist nur an der hinteren Hälfte des Bogens angedeutet.

Das hintere Gelenk des Odontoideums ist deutlich quer sattelförmig mit verticaler Axe, so dass die Beweglichkeit zwischen Atlas und Epistropheus namentlich seitlich ausgiebig erscheint. Nickbewegung ist wohl in geringem Masse ausführbar.

Der Epistropheus (Fig. 10 *d*) ist dadurch, dass ihm der nach vorn gerichtete Fortsatz, den die vorherbeschriebenen Formen aufwiesen, fehlt, an Gestalt den darauf folgenden Wirbeln völlig gleich geworden; nur ein etwas längerer scharfer Dornfortsatz, ein schärfer ausgeprägter ventraler Grat an der vorderen Hälfte des Körpers und die hier noch vorhandene Duplicität der Postzygapophysengelenke charakterisiren diesen Wirbel gegenüber den folgenden Halswirbeln. Die neurocentrale Naht fehlt, wie schon angegeben wurde.<sup>1)</sup>

#### b) *Platemys platicephala*, Schn.

(Fig. 11 *a—c*.)

Die Halswirbelsäule von *Platemys*, insbesondere aber der Atlas und Epistropheus sind den Halswirbeln der *Hydromedusa* so ähnlich, dass nach ihrem Bau kein Gattungsunterschied aufrecht zu erhalten wäre. Von geringfügigen Unterschieden wären nur anzuführen, dass der am Atlas bei *Hydromedusa* angedeutete dornfortsatzähnliche Kamm bei *Platemys* fehlt. Das sehr kleine Spangenstück ist durch eine deutliche Naht vom Körper gesondert, die auch am atlanto-occipitalen Gelenke scharf ausgeprägt ist. Die

<sup>1)</sup> Es ist von hohem Interesse, zu sehen, wie durch gleichartige Function auch der Bau der ersten zwei Halswirbel den übrigen gleich wird und ursprüngliche Unterschiede verwischt werden. Dies hängt damit zusammen, dass die Drehfunction hier im höchsten Grade auf das atlanto-occipitale Gelenk übertragen und dem zwischen Atlas und Epistropheus entfremdet wurde.

Postzygapophysen verhalten sich wie bei *Hydromedusa*, ebenso ist der vordere zygapophysenartige Fortsatz am Atlas vorhanden. Die Postzygapophysengelenke sind auch hier erst vom 3. Wirbel an zu einer nierenförmigen Gelenkfläche vereint. Man kann constatiren, dass die Umwandlung des Atlas und Epistropheus in dem ausgeführten Sinne noch weiter gediehen ist. Denn das Spangenstück des Atlas ist noch kleiner geworden, und an den schaufelförmigen Postzygapophysen des Atlas und Epistropheus ist der die ursprüngliche Duplicität andeutende Ausschnitt noch etwas seichter geworden.

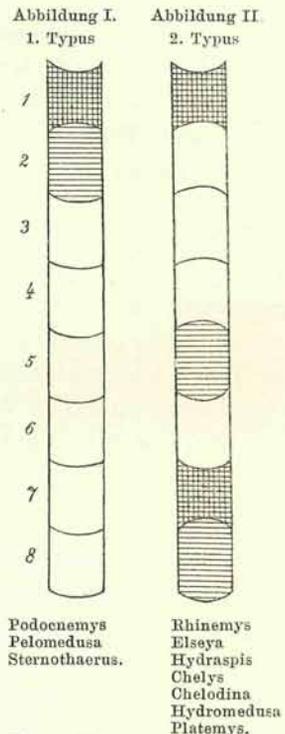
\* \* \*

Die von BOULENGER angeführte Gattung *Emydura* konnte wegen Materialmangels nicht untersucht werden, so dass auch ihre Zugehörigkeit zu einer oder der anderen Gruppe nicht anzugeben ist. Aus demselben Grunde blieb uns auch *Carettochelys*, zur Familie der Carettochelyden gehörig, unbekannt.

#### Zusammenfassung der Thatsachen.

Wir schicken voraus, dass wir nebst den beiden ersten Halswirbeln auch die Verhältnisse der nachfolgenden Halswirbel, welche schon theilweise von VAILLANT untersucht wurden, bei unserer Arbeit berücksichtigt haben. In Bezug auf die Abfolge der Wirbelkörpergelenke sind bei den Pleurodiren zwei Typen zu unterscheiden, deren erster durch die *Pelomedusidae*, deren zweiter durch die *Chelydidae* repräsentirt wird. (Vergl. beigegebene Zusammenstellung, wobei die Zahlen 1—8 die einzelnen Halswirbel bedeuten.) Weiterhin sei erwähnt, dass der Typus I auch unter den Kryptodiren vorkommt, u. zw. bei den Dermatemydiden, welche wohl als Stammform der Pleurodiren gelten können.

Die eigenthümliche, weiter zu besprechende Umwandlung der Halswirbelsäule bei den Pleurodiren bezieht sich nicht nur auf die beiden ersten Halswirbel, sondern auch auf die folgenden; alle diese Veränderungen hängen damit zusammen, dass die Halswirbelsäule bei Zurückziehung unter das Rückenschild anstatt einer senkrechten S-förmigen Krümmung eine horizontale seitliche Krümmung eingeht. Im Zusammen-



Podocnemys  
Pelomedusa  
Sternotherus.

Rhinemys  
Elseya  
Hydraspis  
Chelys  
Chelodina  
Hydromedusa  
Platemys.

Die amphicoelen und biconvexen Wirbel sind durch besondere Schraffirung gekennzeichnet.

hange damit<sup>1)</sup> steht die Ausbildung der stark entwickelten Querfortsätze an der ganzen Halswirbelsäule zum Zwecke der Insertion verstärkter seitlicher Muskeln, sodann die theilweise sattelförmige Umbildung der Wirbelkörpergelenke (vergl. VAILLANT), und ferner die Umänderung der Postzygapophysengelenke, deren ursprünglich schräg nach abwärts geneigte Richtung in eine horizontale verwandelt wird, wobei auch die Tendenz einer Vereinigung der paarigen Gelenkflächen und zuletzt der beiden Postzygapophysen selbst zu einem unpaaren schaufelförmigen Fortsatze besteht. Diese schaufelförmige Umwandlung der Postzygapophysen ist bei allen Pleurodiren vom Epistropheus bis zum letzten (d. i. achten) Halswirbel vorhanden, wenn auch manchmal ein etwas tieferer Einschnitt an deren hinterem Rande bemerkbar ist, z. B. beim Epistropheus von *Rhinemys* und *Chelys*. Am spätesten tritt die Umwandlung an den Postzygapophysen des Atlas auf, welche nur bei den extremsten Typen der Chelydiden bei *Hydromedusa* und *Platemys* (4. Gruppe) schaufelförmig sind. Bei *Chelodina* (3. Gruppe der Chelydidae) sind ihre Gelenkflächen bereits horizontal, die Fortsätze selbst aber noch vollkommen voneinander getrennt.

Die Vereinigung der Gelenkflächen aber beginnt zuerst an den hinteren Wirbeln, wie aus folgender Zusammenstellung ersichtlich ist:

		} Podocnemys Pelomedusa Sternothaerus	Die Postzygapophysengelenke an allen Halswirbeln doppelt.
Pelomedusidae . . . .			
Chelydidae	Gruppe I	} Rhinemys Elseya	Die Postzygapophysengelenke an den letzten vier Halswirbeln zusammengestossend, ohne zu verschmelzen.
	Gruppe III	} Chelodina	
	Gruppe IV		

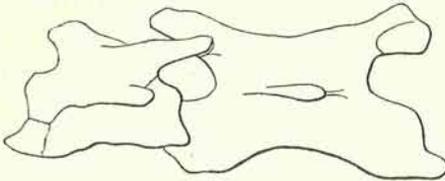
<sup>1)</sup> VAILLANT gibt als Grund dieser Verschiedenheiten an, dass die Zahl der biconvexen Wirbel, welche in der Halsregion auftreten, in Beziehung stehe zu den Dimensionen des Nackens. Bei den Arten, wo die Halswirbelsäule verlängert ist, treten zwei biconvexe Wirbel auf, im entgegengesetzten Falle ist nur einer vorhanden. Die *Chelodina longicollis* einerseits und *Sternothaerus* andererseits seien Beispiele dafür.

In Bezug auf die Umwandlung des Atlas und Epistropheus ist zu bemerken, dass wir eine Reihe aufstellen konnten, wie sie in obiger Zusammenstellung angegeben ist. An dem einen Ende dieser Reihe befindet sich *Podocnemys*, eine Form, die den Cryptodiren noch am nächsten steht, am anderen Ende *Platemys*, welche am meisten von diesen abweicht. Die letztgenannte Form ist es, bei welcher die Anähnlichung des Atlas an die anderen Halswirbel am weitesten gediehen ist. Bei allen Pleurodiren hat der Atlas und Epistropheus folgende allgemeine Charaktere gewonnen:

### Allgemeine Pleurodiren-Charaktere des Atlas und Epistropheus.

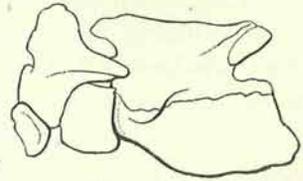
1. Dereigentliche Atlaskörper oder Odontoideum ist mit dem Spangenstücke und Atlasbogen durch Naht, bei den extremsten Formen (*Chelodina*, *Hydro-medusa*, *Platemys*) synostotisch fest verbunden. Eine

Abbildung III.

*Chelys*

Typus: Pleurodiren.

Abbildung IV.

*Macroclermys*

Typus: Cryptodiren.

Ausnahme bildet *Rhinemys* nebst *Elseya* (letztere nach VAILLANT), bei welchen das Gelenk zwischen Odontoideum und Atlasbogen (wohl durch Rückschlag) wieder hergestellt ist.

2. Bei allen Pleurodiren ist der eigentliche Atlaskörper mit dem Epistropheuskörper durch ein wohl ausgebildetes Gelenk verbunden. Das atlanto-occipitale Gelenk hat bei allen Pleurodiren den Charakter eines Kugelgelenkes.

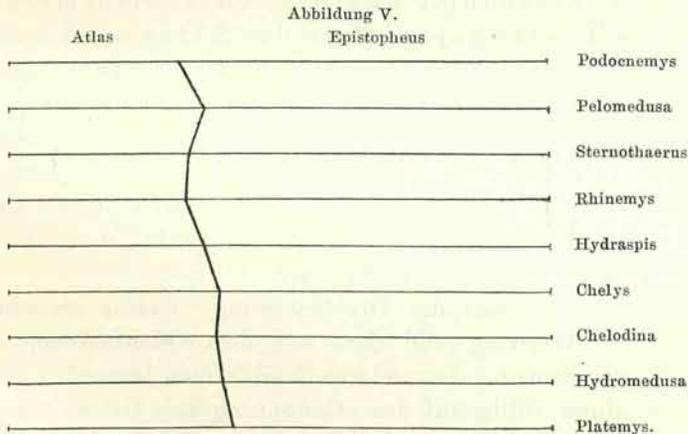
3. Die Praezygapophysen des Epistropheus sind (im Vergleich zu den Cryptodiren) weit emporgerückt, so dass das Intervertebralloch zwischen Atlas und Epistropheus nicht die spaltförmige und gedrückte Form wie bei den Cryptodiren besitzt (vgl. obenstehende Abbildungen), die Postzygapophysen sind zu einem schaufelförmigen Fortsatze vereinigt, dessen Gelenkflächen am Epistropheus selbst aber immer doppelt bleiben.

### Innerhalb der Pleurodirengruppe sich verändernde Charaktere.

Gewisse Charaktere werden erst allmählich umgewandelt und verhalten sich demnach anders bei den primitiveren als bei den vorgeschritteneren Formen.

1. Die dorsale Naht der Atlasbogen, welche dem Atlas bei den Reptilien im allgemeinen im Gegensatz zu den übrigen Wirbeln zukommt, ist bei allen Formen vorhanden, mit Ausnahme derjenigen der letzten oder vierten Chelydiden-Gruppe, welche durch Hydromedusa und Platemys repräsentirt wird. Bei der 3. Gruppe (Chelodina) ist die Naht undeutlich.

2. Der Körper des Atlas ist, wenn auch schon viel länger als bei den Cryptodiren, bei den primitiveren Formen noch relativ kurz und wird bei den extremsten Formen relativ länger, wobei nur Pelomedusa der aufsteigenden Reihe voraneilt, wie folgende graphische Darstellung anschaulich macht:



3. Das Spangenstück des Atlas, welches überall noch durch Naht von dem Atlaskörper getrennt bleibt (nur bei Sternotheriaerus war die Naht lateral undeutlich), ist bei den primitiveren Formen am grössten und nimmt im allgemeinen gegen das Ende der Reihe an Grösse bedeutend ab. Es ist am kleinsten bei Platemys. Bei Rhinemys konnte dasselbe nicht sicher beobachtet werden.

4. Die Postzygapophysen des Atlas umfassen bei den primitiveren Formen (beiden Pelomedusiden und bei der ersten und zweiten Gruppe der Chelydiden) einen tiefen Einschnitt, in welchen einschnabelartiger Fortsatz des Epistropheus hineinragt, Eigentümlichkeiten, die auch bei den cryptodiren Schildkröten vorkommen; die Gelenkflächen derselben sind bei diesen Formen senkrecht gestellt. Bei Chelys, wo der schnabelartige Fortsatz eine bizarre Grösse erreicht, ist die Gelenkfläche dieser Postzygapophysen noch weiter gedreht, so dass sie schon nach innen und aufwärts sieht. Eine zweite Stufe stellt Chelodina (3. Gruppe der Chelydiden) dar, bei welcher der schnabelartige Fortsatz des Epistropheus nur noch unbedeutend entwickelt ist; die Postzygapophysen des Atlas sind durch einen tiefen Einschnitt getrennt, ihre Gelenkflächen aber bereits horizontal gestellt. Im extremsten Falle, bei Hydromedusa und Platemys (4. Gruppe der Chelydiden) fehlt der Einschnitt und der schnabelförmige Fortsatz, die Postzygapophysen des Atlas sind zu einem schaufelförmigen Fortsatz mit horizontalen Gelenkflächen vereinigt, wie die der nachfolgenden Wirbel.

Auf Grund dieser Befunde konnten die Gruppen in Bezug auf den Bau des Atlas und Epistropheus aufgestellt werden (S. 31):

Welches ist nun die Ursache der secundär eintretenden Gleichheit des Atlas mit den übrigen Wirbeln bei den Pleurodiren?

Wir finden, dass die Drehbewegung, welche zwischen dem sogenannten Atlasring und dem mit dem Odontoideum verbundenen Epistropheus bei den anderen Schildkröten bestanden hatte, bei den Pleurodiren völlig auf das atlanto-occipitale Gelenk übertragen wird, welches bei denselben den Charakter eines Kugelgelenkes annimmt. Dies ist besonders bei Betrachtung des einheitlichen Gelenkfortsatzes des Hinterhauptes ersichtlich, welcher die Form eines gestielten, rundlichen Gelenkkopfes angenommen hat. Die Beweglichkeit zwischen dem Atlas, der nun mit seinem eigentlichen Körper (Odontoideum) verwächst, und dem Epistropheus wird nun allmählich eine solche wie bei den nachfolgenden Halswirbeln, das heisst, sie dient bei den Pleurodiren vornehmlich zur seitlichen Krümmung der Halswirbelsäule. Die Folge hievon ist nun eine Func-

Pelomedusidae	Atlas relativ kurz. Spangenteil sehr gross.	Dorsale Naht der Bogenschenkel vorhanden.	Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas noch durch Naht mit einander verbunden.	Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und der hineinragende Fortsatz des Epistropheus vorhanden.	Die Zygapophysengelenke des Atlas und Epistropheus ziemlich vertical gestellt.	Kurze, gedrungene Form der Halswirbel.
(Podonemys, Pelomedusa, Sternothaerus)	Atlas relativ kurz. Spangenteil war bei Rhinemys nicht genau zu beobachten.	ditto.	Eigentlicher Körper und Bogen gelenkig verbunden. (Rückschlag?)	ditto.	ditto.	ditto.
I. Gruppe: (Rhinemys, Eiseya)	Atlas bereits mehr als halb so lang wie der Epistropheus. Spangenteil verkleinert.	ditto.	Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas durch Naht mit einander verbunden.	ditto. Letzterer besonders bei Chelys entwickelt. (Vergl. oben.)	ditto.	Halswirbel langgestreckt.
II. Gruppe: (Hydraspis, Chelys)	Atlas bereits mehr als die Hälfte so lang wie der Epistropheus. Spangenteil verkleinert.	Dorsale Naht der Bogenschenkel noch vorhanden, wenn auch un- deutlich.	Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas synostotisch verbunden.	Einschnitt zwischen den Postzygapophysen des Atlas und der hineinragende Fortsatz des Epistropheus vorhanden.	Die Zygapophysengelenke zwischen Atlas und Epistropheus horizontal gestellt.	Halswirbel mässig langgestreckt.
III. Gruppe: (Chelodina)	Atlas $\frac{3}{4}$ so lang wie der Epistropheus. Spangenteil sehr klein.	Dorsale Naht der Bogenschenkel verschwunden.	Eigentlicher Körper und Bogen des Atlas synostotisch verbunden.	Postzygapophysen des Atlas sind schaufelförmig, der tiefe Einschnitt fehlt, ebenso d. schnabelartige Fortsatz des Epistropheus.	ditto.	Halswirbel mässig langgestreckt.
IV. Gruppe: (Hydromedusa Platemys.)						

Chelydidae

tionsänderung im atlanto-epistropheus-Gelenke, indem der Atlas seine von den anderen Wirbeln verschiedene Function aufgibt und eine ebensolche Function annimmt wie sie den anderen Wirbeln zukommt, wodurch er allerdings zu einem ursprünglichen Functionsverhältniss zurückgekehrt ist.

### Ueber die secundäre Bedeutung der Charaktere des Atlas bei den Pleurodiren.

Unter allen Amnioten ist der Atlas nur bei den Pleurodiren mit seinem eigentlichen Körper (Odontoideum) fest verbunden und dieser mit dem Epistropheuskörper gelenkig verbunden. Das meist verkleinerte Spangenglied bleibt durch Naht von dem Wirbel getrennt. Die Frage, ob die dadurch erlangte Uebereinstimmung des Atlas mit den nachfolgenden Wirbeln, welche eben dadurch zustande kommt, dass sein eigentlicher Körper ihm verbunden bleibt, eine primäre Eigenthümlichkeit sei, können wir dahin beantworten, dass dieses Verhalten ein secundäres ist, welches als Rückschlag bezeichnet werden muss. Obzwar nach allgemein vergleichend anatomischen Gesichtspunkten die Gleichartigkeit, wie sie z. B. in Fig. 11 (*Platemys*) sich ausspricht, den Eindruck eines ursprünglichen Verhaltens macht, so lehrt doch eine eingehende Untersuchung, dass in diesem Falle ein secundärer Zustand vorliegt, welcher allerdings durch Rückkehr zu gewissen primitiven Merkmalen sich auszeichnet. In der von uns aufgestellten Reihe (vergl. S. 31) steht der Atlas von *Podocnemys* demjenigen der *Cryptodiren* am nächsten, während jener von *Platemys*, bei welchem seine Anähnlichung an die anderen Wirbel am weitesten gediehen ist, zugleich am meisten von denselben entfernt ist. Da es zweifellos ist, dass die Pleurodiren die jünger, extremer differenzirte Abtheilung der Schildkröten bilden, so erscheint *Podocnemys*, welche an die *Cryptodiren*, und zwar speciell an die *Dermatemydiden* anknüpft, als ursprünglichste, älteste und *Platemys* als die jüngste Pleurodirenform, woraus auch zu folgern ist, dass die Bauverhältnisse des Atlas bei letzterer keine ursprüngliche, sondern eine secundäre Bedeutung haben.

Die Thatsache der Anähnlichung des Atlas an die nächsten Wirbel erinnert wohl an die Verhältnisse bei den Amphibien, aber

die Uebereinstimmung des Atlas erstreckt sich nicht auf andere principielle Bauverhältnisse. (Wir erinnern nur an den Kugelgelenk-Charakter des atlanto-occipitalen Gelenkes). Dies genauer auszuführen, liegt nicht in dem Rahmen unserer Abhandlung, da hiebei auf eine Erklärung der Atlasbildung bei den Amphibien, die gegenwärtig noch durchaus nicht richtig gefasst ist, näher eingegangen werden müsste.

\* \* \*

Zum Schlusse möge noch eine kurze Zusammenstellung der durch die vorliegende Untersuchung gewonnenen Resultate Platz finden:

Bei den gewöhnlichen Schildkröten (Cryptodiren):

1. Das Spangenstück des Atlas entspricht einem Intercentrum, welches zu einem vor der Wirbelsäule gelegenen, in die Hinterhauptbildung eingegangenen Wirbel gehört.

2. Die vordere Gelenkfläche des Spangenstückes entspricht der Anfügung dieses Intercentrums an seinen zugehörigen Wirbel.

3. Die an der Vorderseite der massae laterales der Atlasbogen gelegenen Gelenkflächen sind keineswegs Praezygapophysengelenken zu vergleichen, da dieselben viel tiefer im Bereiche der Bogenbasen gelagert und unterhalb des Nervenaustrittes des ersten Spinalnerven gelegen sind.

4. Die Gelenke zwischen Bogen und Odontoideum (eigentlicher Atlaskörper) sind an die Stelle der neurocentralen Naht getreten.

Bei den pleurodiren Schildkröten:

1. Die feste, im einfacheren Falle durch Naht, in anderen durch Synostose zustandekommende Verbindung der Bogenschenkel des Atlas mit dem eigentlichen Atlaskörper (Odontoideum), und ebenso das wohlausgebildete Gelenk zwischen Odontoideum und Epistropheuskörper sind als ein Rückschlag zu bezeichnen.

2. Das Spangenstück, welches bei den primären Formen sehr klein ist, bleibt immer durch Naht von dem Atlaskörper getrennt.

3. Die Länge des Atlas ist bei den primitiven Formen relativ geringer, bei den extremsten Formen nähert sie sich derjenigen des Epistropheus.

4. Die Postzygapophysen des Atlas, welche bei den primitiveren Formen noch senkrecht gestellte Gelenkflächen besitzen, wie bei den Cryptodiren, werden im extremsten Falle zu einem horizontalen schaufelförmigen Fortsatze vereinigt, der demjenigen der nachfolgenden Wirbel gleicht.

5. In Bezug auf Veränderungen des Atlas und Epistropheus ist eine Reihe aufzustellen, welche mit der den Cryptodiren am nächsten stehenden Gattung Podocnemys beginnt und mit der Gattung Platemys endigt. Bei letzterer ist die Anähnlichung des Atlas an die nachfolgenden Wirbel am bedeutendsten.

\* \* \*

Schliesslich fühle ich mich gedrängt, Herrn Prof. Dr. BERTH. HATSCHKE für die freundliche und werthtätige Unterstützung, die derselbe mir bei Abfassung dieser Arbeit jederzeit angedeihen liess, ebenso für die liebenswürdige Ueberlassung des hiezu nöthigen Materiales meinen herzlichsten und besten Dank an dieser Stelle abzustatten.

Die Halswirbelsäule von Podocnemys, sowie von Chelys wurden uns in liebenswürdigster Weise vom k. k. naturhistorischen Hof-Museum durch Herrn Custos Dr. SIEBENROCK, Pelomedusa galeata und Hydraspis hilarii durch den Direktor des kgl. Museums für Naturkunde in Berlin, Herrn Prof. Dr. MÖBIUS, zur Verfügung gestellt, wofür wir genannten Herren zu grösstem Danke verpflichtet sind, der ihnen hiemit hier abgestattet sei.

Wien, im Mai 1901.

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates entworfen.

*As* Oberer Bogen,

*Jn* Intercentrum (Spangestück),

*Od* Odontoideum,

*Pt* Querfortsatz,

*Pt. Z* Postzygapophyse,

*v. V* Vordere Verlängerung des Bogens des Epistropheus,

*S* Schwanzrippe.

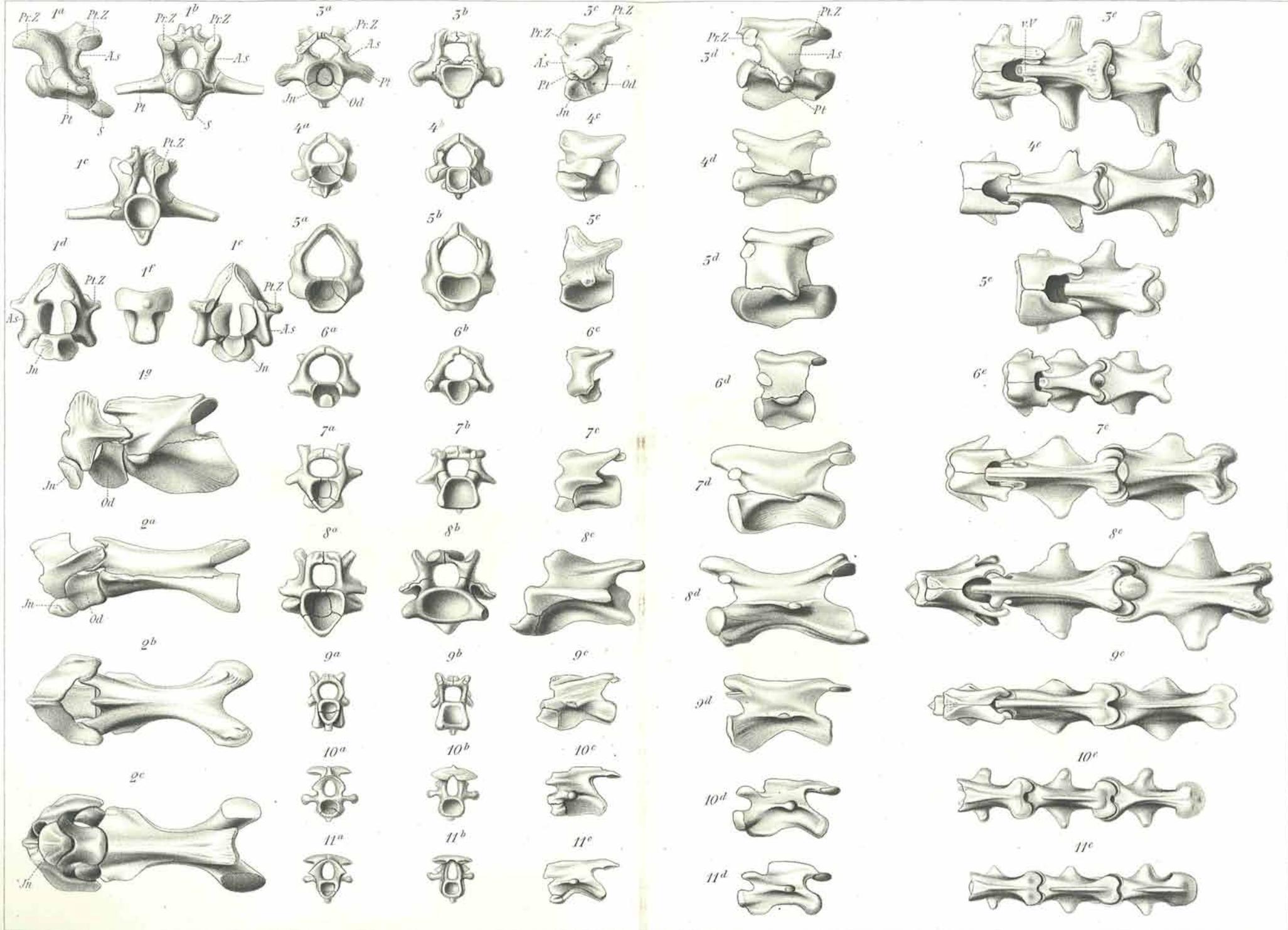
*Pr. Z* Praezygapophyse,

- Fig. 1 *a* *Macrolemmys temminckii*, 6. Schwanzwirbel von der Seite gesehen.  
 Fig. 1 *b* " " " " " vorn gesehen.  
 Fig. 1 *c* " " " " " hinten gesehen.  
 Fig. 1 *d* " " Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 1 *e* " " " " hinten gesehen.  
 Fig. 1 *f* " " Odontoideum von vorn gesehen.  
 Fig. 1 *g* " " Atlas und Epistropheus von der Seite.  
 Fig. 2 *a* *Trionyx aegyptiacus*, Atlas und Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 2 *b* " " " " " " oben gesehen.  
 Fig. 2 *c* " " " " " " unten "
- Fig. 3 *a* *Podocnemys madagascariensis*, Atlas in Vorderansicht.  
 Fig. 3 *b* " " " " " " Hinteransicht.  
 Fig. 3 *c* " " " " " " Seitenansicht.  
 Fig. 3 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 3 *e* " " die ersten drei Halswirbel von oben gesehen.
- Fig. 4 *a* *Pelomedusa galeata*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 4 *b* " " " " " hinten gesehen.  
 Fig. 4 *c* " " " " " der Seite gesehen.  
 Fig. 4 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 4 *e* " " die ersten drei Halswirbel von oben gesehen.
- Fig. 5 *a* *Sternothaerus nigricans*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 5 *b* " " " " " hinten "  
 Fig. 5 *c* " " " " " der Seite gesehen.  
 Fig. 5 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 5 *e* " " die ersten beiden Halswirbel v. oben gesehen.
- Fig. 6 *a* *Rhinemys nasuta*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 6 *b* " " " " " hinten "  
 Fig. 6 *c* " " " " " der Seite "  
 Fig. 6 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 6 *e* " " die ersten drei Halswirbel von oben gesehen.
- Fig. 7 *a* *Hydraspis hilarii*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 7 *b* " " " " " hinten "  
 Fig. 7 *c* " " " " " der Seite "  
 Fig. 7 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 7 *e* " " die ersten drei Halswirbel von oben gesehen.
- Fig. 8 *a* *Chelys fimbriata*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 8 *b* " " " " " hinten "

- Fig. 8 *c* *Chelys fimbriata*, Atlas von der Seite gesehen.  
 Fig. 8 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 8 *e* " " die ersten drei Halswirbel von oben gesehen.  
 Fig. 9 *a* *Chelodina longicollis*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 9 *b* " " " " hinten "  
 Fig. 9 *c* " " " " der Seite "  
 Fig. 9 *d* " " " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 9 *e* " " " " die ersten drei Halswirbel von oben  
 gesehen.  
 Fig. 10 *a* *Hydromedusa maximiliani*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 10 *b* " " " " hinten "  
 Fig. 10 *c* " " " " der Seite "  
 Fig. 10 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 10 *e* " " die ersten drei Halswirbel v. oben gesehen.  
 Fig. 11 *a* *Platemys platycephala*, Atlas von vorn gesehen.  
 Fig. 11 *b* " " " " hinten "  
 Fig. 11 *c* " " " " der Seite "  
 Fig. 11 *d* " " Epistropheus von der Seite gesehen.  
 Fig. 11 *e* " " die ersten drei Halswirbel von oben gesehen.

### Benutzte Literatur.

1. ALBRECHT, Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und dem Nerv. spinalis I, s. proatlanticus; Zool. Anz. 1880, Nr. 65.
2. G. BOULENGER, Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum; London 1889.
3. H. G. BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreiches, 6. Bd. III. Abthlg. I. Schildkröten, 1890.  
 H. G. BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreiches, 6. Bd. III. Abthlg. II und III, 1890.
4. C. CLAUS, Beiträge zur vergl. Osteologie der Vertebraten. LXXIV. Bd. d. Sitzsberichte d. k. Akad. d. Wiss. 1876.
5. M. le Bon. G. CUVIER, Recherches sur les ossements fossiles, Paris 1824.
6. C. GEGENBAUR, Vergl. Anatomie der Wirbelthiere, I. Bd., 1898.
7. M. LEON VAILLANT, Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. Ann. sc. nat. 6. ser. X, pag. 106, 1879—1880.
8. K. A. ZITTEL, Handbuch der Palaeontologie, I. Abthlg.: Palaeozoologie, 1887—1890



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Kasper Ad.

Artikel/Article: [Ueber den Atlas und Epistropheus bei den pleurodiren Schildkröten. 137-172](#)