7. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden.

Von Herrn Hermann Credner in Leipzig.

Sechster Theil.

Hierzu Tafel XVI—XIX
und 13 Text-Figuren in Holzschnitt.

(I. Theil: Jahrg. 1881, pag. 298; — II. Theil: Jahrg. 1881, pag. 574; — III. Theil: Jahrg. 1882, pag. 213; — IV. Theil: Jahrg. 1883, pag. 275; — V. Theil: Jahrg. 1885, pag. 694.)

XI. Die Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus* Cred.

Historische Einleitung.

Im Jahre 1881 beschrieb ich den häufigsten Vertreter der Stegocephalen-Fauna aus dem Rothliegend-Kalke des Plauen'schen Grundes bei Dresden, einen kleinen, nackten, Kiemen tragenden Lurch als *Branchiosaurus gracilis*[1]) und noch in demselben Jahre einen grösseren, mit einem ventralen Schuppenkleide versehenen Repräsentanten des nämlichen Geschlechts als *Branchiosaurus amblystomus.*[2]) Schon damals wurde die Vermuthung ausgesprochen[3]), dass in diesen beiden Formen keine zwei selbstständige Species, sondern nur verschieden alterige Stadien der Entwicklungsgeschichte ein und desselben Schuppenlurches zur Ueberlieferung gelangt seien, — dass mit anderen Worten *Br. gracilis* als die im Wasser lebende, durch Kiemen athmende Larve des reifen, Land-bewohnenden, deshalb Luft-athmenden und beschuppten *Br. amblystomus* anzusprechen sei.

---

[1]) Diese Zeitschrift 1881, pag. 298, Taf. XV—XVIII.
[2]) Ebendaselbst, 1881, pag. 574, Taf. XXII—XXIV.
[2]) Ebendaselbst 1881, pag. 601; 1882, pag. 222 und 1883, pag. 276.

Unterdessen hat sich unsere Sammlung von sächsischen Stegocephalen um viele Hunderte von *Branchiosaurus*-Resten vermehrt, deren Gesammtheit die frühere Vermuthung zur Gewissheit erhob.

Bereits im Jahre 1884 konnte ich die Hauptresultate meiner auf die Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus* bezüglichen Untersuchungen den in Hannover versammelten Deutschen Geologen vortragen und dieselben an einer zu diesem Zwecke ausgewählten Suite erläutern.[1]) Zu einer noch vollständigeren Repräsentation gelangte unser *Branchiosaurus*-Material bei Gelegenheit des internationalen Geologen-Congresses zu Berlin im Jahre 1885 durch die Ausstellung von 76 Exemplaren. Ihnen wurde ein beschreibender Katalog beigegeben, und diesem die Darstellung der wesentlichsten Vorgänge, die sich in der Entwicklungsgeschichte von *Br. gracilis* und *Br. amblystomus* abspielen, in kurz gefassten Sätzen vorangeschickt.

Heute liegen in reichhaltigen Suiten vollständiger Skelette, sowie in solchen einzelner Skelettabschnitte alle Stadien der Entwicklungsgeschichte dieses Schuppenlurches vor uns und den nachstehenden Schilderungen und Abbildungen zu Grunde und führen die Uebergänge von den kleinsten Larven bis zu den ausgewachsenen reifen Individuen in continuirlichen Reihen vor Augen. Die Werthschätzung derselben steigt, wenn man sich erinnert, dass hier die Reste eines der ältesten Lurche und zugleich eines der ersten sich des Besitzes eines knöchernen Skelettes erfreuenden Wirbelthieres vorliegen, welches die Erde erzeugt hat.

H. B. Geinitz und J. V. Deichmüller, besonders Letzterer, haben sich bemüht[2]), die Identität der von uns früher als *Br. gracilis* beschriebenen Formen mit dem französischen und thüringischen *Br. (Protriton) petrolei* Gaudry nachzuweisen. Jetzt, nachdem sich herausgestellt hat, dass unser *Br. gracilis* gar keine selbstständige Art, sondern nur das Larvenstadium unseres *Br. amblystomus* repräsentirt, also einen eigenen Speciesnamen zu führen nicht berechtigt ist, — wo ferner die Vermuthung nahe liegt und auch ausgesprochen ist (Deichmüller, l. c., III, pag. 14), dass jener *Protriton petrolei* ebenfalls nur eine Larvenform ist, — wo dahingegen weder aus Frankreich, noch aus Thüringen ein *Br. amblystomus*, also die reife Form, zu welcher sich unser sächsischer *Br. gracilis* entwickelt, bekannt ist, — jetzt also

---

[1]) Diese Zeitschrift 1884, pag. 685.

[2]) Nachträge zur Dyas, II u. III. Kassel u. Berlin, 1882, pag. 34 und 1884.

ist der Nachweis selbst der grössten Uebereinstimmung der Skelettreste unseres früheren *Br. gracilis* mit denen von *Protriton petrolei* ohne irgend welche Bedeutung für die specifische Benennung und Stellung des ersteren. Vielmehr lässt sich behaupten, dass auch *Protriton petrolei* wahrscheinlich die Larve irgend eines dort noch unbekannten Stegocephalen (möglicherweise sogar gleichfalls von *Br. amblystomus)* ist, nach dessen Fund *Protriton petrolei* seinen Taufnamen eben so gut zu opfern haben wird, wie *Br. gracilis.*

Die kleinsten der in dem Rothliegend-Kalk von Niederhässlich aufgefundenen *Branchiosaurus* - Larven von kaum 28 bis 30 mm Länge weisen bereits eine Ossification sämmtlicher Skeletttheile auf. Vorder- und Hinterextremitäten, die Elemente des Beckens und des Schultergürtels sind bereits ebenso wie der Schädel und die Wirbelsäule in Form zarter Knochenreste fossil überliefert. Keinesfalls aber sind diese kleinsten Skelette zugleich die Reste der frühesten, jugendlichsten Zustände der *Branchiosaurus*-Larve, — vielmehr waren diese der Erhaltung entzogen, weil die Verknöcherung ihres knorpeligen Skelettes noch nicht begonnen hatte. Aus dem Inhalte der folgenden Abhandlung wird hervorgehen, dass *Branchiosaurus* den Amphibien zuzuzählen ist und unter diesen den Salamandriden nächst steht, da er wie diese eine Metamorphose von einem Larvenzustande mit Kiemenathmung bis zur Reife mit Luftathmung durchläuft. Aus dieser Thatsache darf aus dem frühesten Larvenleben der Salamandriden auf die ersten, nicht erhaltungsfähigen Entwicklungsstadien von *Branchiosaurus* zurückgeschlossen werden.

Der ausgeschlüpften Larve der Salamandriden fehlen die Extremitäten, sie besitzt einen compressen Ruderschwanz, erhält dadurch fischähnlichen Habitus und athmet durch äussere Kiemenbüschel. Mit fortschreitendem Wachsthum sprossen zuerst die Vorderextremitäten, noch später die hinteren Gliedmaassen hervor. Erst in diesem Stadium beginnt die Bildung einer ausserordentlich dünnen Kalkablagerung auf der Chorda, und zwar von dort aus, wo die knorpeligen Bogen aufsitzen, bis allmählich auch diese eine höchst zarte Kalklage abscheiden. [1])

Diese frühesten, durch den gänzlichen Mangel von Extremitäten, sowie jeder Ossification oder durch das Hervorsprossen der Gliedmaassenpaare und den Beginn der Verknöcherung gekennzeichneten Entwickelungsstadien der Salamandriden sind

---

[1]) Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862, pag. 13 ff.

fossil nicht überlieferbar, sie würden spurlos verloren gehen. Erst eine weiter fortgeschrittene Verknöcherung des Skelettes würde sie erhaltungsfähig machen. Und diesem, also einem zwar noch sehr frühen, aber bei Weitem nicht ersten Entwicklungsstadium gehören die uns vorliegenden kleinsten *Branchiosaurus*-Skelette an.

Die Larven, von denen sie abstammen, besassen eine Länge von kaum 30 mm. Im Laufe ihrer mit einer Metamorphose verknüpften Entwicklungsgeschichte wuchsen sie zu reifen Individuen von 100 bis 120 mm Länge heran.

Die Form des Skeletts und seiner einzelnen Theile während der verschiedenen Stadien dieser Entwicklungsgeschichte, — die Veränderungen, welche erstere, sowie ihr Verhältniss zu anderen Elementen des Skelettes allmählich erlitten haben, — der Verlust der Larvenattribute, — die Erwerbung anderer Gebilde sind der Gegenstand des folgenden Beitrages zur Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus*.

Hierbei liess es sich nicht vermeiden, einzelne bereits in den beiden oben citirten Aufsätzen über *Branchiosaurus* enthaltene Beobachtungen, freilich jetzt auf Grund besseren Materials und deshalb mit manchen Ergänzungen, zu wiederholen. Im Allgemeinen aber wird auf den Inhalt dieser beiden ersten Hefte meiner Monographie über die sächsischen Stegocephalen verwiesen.

Die Abbildungen auf Taf. XVI—XIX sind z. Th. (wie sämmtliche früher gegebenen) von mir selbst, grösseren Theils aber diesmal von meinem Schüler Herrn F. Etzold nach meiner Anleitung gezeichnet.

Meinen verehrten Collegen, den Herren R. Leuckart und V. Carus, schulde ich für stets freundlichst gewährten Rath aufrichtigen Dank.

1. Allgemeines über das Wachsthum der Schädeldecke.

(Vergl. Taf. XVII, Fig. 1—16.)

Die kleinsten der Erhaltung fähigen, jedenfalls sehr jugendlichen *Branchiosaurus*-Larven zugehörigen Schädel messen kaum 5 mm, — die grössten ausgewachsenen Exemplare hingegen 22—23 mm in der Länge. Die Uebergänge zwischen diesen extremen Alterszuständen sind an mehreren Hunderten uns vorliegenden Resten von *Branchiosaurus* verfolgt worden, welche kaum merklich von den zarten kleinsten bis zu den dickknochigen grössten Schädeln hinüberführen. Eine solche freilich nur aus einer beschränkteren Anzahl von isolirten Schädeln zusammengestellte und deshalb etwas weitsprossige Stufenleiter ist auf Taf. XVII, Fig. 1—16 wiedergegeben.

Sämmtliche Knochen des Schädels der lebenden Urodelen sind Deckknochen, d. h. sie sind entstanden entweder an der Oberfläche der Knorpelsubstanz des Primordialcraniums oder durch directe Ossification des das Schädeldach local abschliessenden Bindegewebes.[1]) Von vornherein darf man auf Gleiches bezüglich der uns überlieferten Knochen der Schuppenlurche, also auch von *Branchiosaurus* schliessen.

Bei den kleinsten, durch den Beginn der Ossification fossil überlieferbaren Larven von nur 18—20 mm Länge weist der etwa 5 mm lange Schädel im Vergleiche mit den nur hauchartig dünnen Knochenhülsen der Wirbel ein verhältnissmässig stärkeres Knochendach auf. Die dasselbe zusammensetzenden Platten sind jedoch auch hier noch sehr zart, vollkommen glatt, lassen keine radiäre Ossificationsstructur erkennen, machen vielmehr den Eindruck einer dichten oder höchst fein lamellaren Textur. Trennungsnähte zwischen Nasalien, Frontalien und Parietalien sind kaum wahrnehmbar, weshalb diese Deckknochen das Aussehen einer einheitlichen Lamelle besitzen.

Schon bei Schädeln von 8—10 mm Länge macht sich eine zarte radiäre Ossificationsstructur innerhalb der genannten Knochenplatten bemerklich, die sich gleichzeitig durch scharfe Nähte von einander abgrenzen und sich in Folge dessen deutlich von ihren Nachbarn abheben, aber auch leicht gegen einander verschieben. Bereits jetzt sind die sämmtlichen Deckknochen des Schädeldaches nachweisbar.

Während des sich bis zu einer Schädellänge von 20, 22 oder 23 mm fortsetzenden Wachsthums prägt sich die strahlige Ossificationsstructur der einzelnen Knochenplatten immer mehr aus. Ihre Dicke nimmt namentlich in der Mitte (so bei den Parietalia, Squamosa, Frontalia und Nasalia), oder aber an den die Umrahmung der Augenhöhlen bildenden Rändern (so bei den Praefrontalia, Postorbitalia, Postfrontalia) beträchtlich zu, während sich andere ihrer Ränder zuschärfen und, wie noch gezeigt werden soll, deutlich über oder unter diejenigen der anliegenden Deckknochen schieben. Gleichzeitig vollziehen sich durch unregelmässiges Wachsthum sowohl Gestaltsveränderungen einzelner Knochen (der Parietalia, Postfrontalia, Postorbitalia, Jugalia und Nasalia), wie der allgemeinen Schädelconturen, was weiter unten geschildert werden soll. Auf der Oberfläche namentlich der Parietalia, Squamosa und Frontalia beginnen sich Sculpturen zu zeigen, die aus

[1]) Wiedersheim, Kopfskelet der Urodelen, pag. 12; — Vergleichende Anatomie, I, pag. 103 u. 131.

Grubensystemen bestehen, welche kleine flach-warzige Erhöhungen umfliessen. Dahingegen bleibt die Unterseite vollkommen glatt, indem sie sich hier dem Knorpelschädel auflagert und demselben anpasst.

Wie eben erwähnt, schärfen sich mit zunehmender Dicke der Knochen des Schädeldaches gewisse Ränder derselben zu und schieben sich mit diesen übereinander. Es geschieht dies in gesetzmässigster Weise und zwar so, dass die Vorderränder der Supraoccipitalia von den Parietalia und Squamosa, — die Vorder- und Seitenränder der Parietalia von dem Frontale, Squamosum und Postfrontale, — diejenigen der Frontalien von den Nasalien schuppenartig gedeckt und überlagert werden, bis sich endlich die nach hinten gerichteten Nasalfortsätze der Zwischenkiefer über die Nasalia hinwegschieben. Dahingegen stossen die die Medianlinie des Schädels formirenden Ränder der genannten Deckknochen, also der Supraoccipitalia, Parietalia, Frontalia, Nasalia und Intermaxillaria, ohne überzugreifen an einander ab. Gleiche Verhältnisse herrschen an den Schädeln unserer lebenden Urodelen.

Noch sei darauf hingewiesen, dass sich im Verlaufe dieser Medianlinie mit fortschreitendem Wachsthum, wenn auch nicht constant, so doch sehr häufig, gewisse Abweichungen von ihrer ursprünglich geraden Richtung geltend machen, in Folge deren eine asymmetrische Gestaltung der die Naht bildenden Deckknochen eintritt. Am gewöhnlichsten ist diese Erscheinung an der hinter dem Foramen parietale gelegenen Strecke der Parietalnaht zu beobachten, welche bei Larven noch geradlinig (Taf. XVII, Fig. 1—9), bereits bei halbwüchsigen Individuen wellenförmig gebogen erscheint, um bei ausgewachsenen Exemplaren enge und tiefe Bogen zu schlagen, mit denen die beiden Parietalia lappen- oder zahnförmig in einander greifen (Taf. XVII, Fig. 10—15). Auch die Frontal- und Nasalnaht pflegt im Alter einen flach bogenförmigen Verlauf anzunehmen.

Die mit dem Wachsthum der Einzelindividuen in Verbindung stehende Veränderung der Umrisse des Schädels ist darauf gerichtet, dem stumpferen Kopfe der Larvenform eine etwas schlankere, gestrecktere Gestalt zu verleihen. Es ändern sich mit anderen Worten die relativen Dimensionen des Schädels mit zunehmendem Alter des Individuums zu Gunsten der Länge. Mit Bezug auf die dieser Umgestaltung zu Grunde liegende Gesetzmässigkeit giebt umstehende tabellarische Zusammenstellung von Maassen Aufschluss, welche an möglichst wenig verdrückten Schädeln genommen wurden.

Tabellarische Uebersicht über die Dimensionen des Schädels von *Br. amblystomus* bei fortschreitendem Wachsthum.

Nach Maassen an 40 Schädeln. In Millimetern.

1.	2.	3.	4.	5.	6.
Länge des Schädels.	Breite des Schädels zwischen den Ossa quadrata.	Abstand des Foramen parietale von der Schnautzenspitze	Abstand des Foramen parietale vom Occipitalrande.	Länge des Frontale.	Länge des Nasale.
5	7,5	—	—	—	—
6	8	3,5	2,5	—	—
8	11	5	2,7	3	1,5
10	14	6	3	3,7	2
11	15	7	3,3	4	2,3
12	15,5	7,5	3,7	4	2,5
14	17	9	4,3	4,5	3
15	19	10	4,5	4,5	4
17	20	10,5	5,3	5	4,3
18	20	12	5,5	5,3	4,5
19	21	13	5,5	6	4,5
20	23	13.5	5,5	6	5
22	24	15	6	6,3	5,7

Das Ergebniss dieser Zahlenreihen lässt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Bei ausgewachsenen Exemplaren hat (wie Rubrik 1 und 2 zeigen) die Länge des Schädels um mehr als das vierfache, die Breite hingegen nur um das dreifache der Dimensionen der jugendlichsten Schädel zugenommen. In Folge dessen hat sich das bei letzteren herrschende Verhältniss der Länge zur Breite wie 2 : 3 und 3 : 4 allmählich derartig verändert, dass beide Dimensionen einander fast gleich geworden sind (11 : 12).

2. Diese im Vergleiche mit der Breite beträchtlichere Zunahme der Länge des Schädels vollzieht sich in der vorderen, vor dem Foramen parietale gelegenen Partie in etwas stärkerem Maasse, als in der hinteren Hälfte. Erstere ver-

längert sich um mehr als das vierfache, letztere nicht ganz $2^1/_2$ mal. (s. Rubrik 3 und 4).

3. Von diesen vorderen Schädelknochen nimmt das Frontale nur um etwa das 2fache, das Nasale hingegen um fast das vierfache an Länge zu, so dass letzteres, bei kleineren Larven nur halb so lang als das Frontale, bei reifen Exemplaren ziemlich dessen Grösse erreicht (vergl. Rubrik 5 und 6 und Taf. XVII, Fig. 4 und 5, sowie Fig. 14 und 16).

Ganz ähnliche mit der Zunahme des Alters Hand in Hand gehende Aenderungen in den relativen Dimensionen des Schädels haben Burmeister und von Meyer an *Archegosaurus Decheni* constatirt [1]), nur dass sich hier die Verlängerung des Schädels und mit ihm namentlich der Nasalia in noch viel auffälligerer Weise vollzieht. Beide, vorzüglich aber Burmeister, haben auf analoge Erscheinungen bei unseren lebenden Crocodilen und Gavialen hingewiesen.

Die Tendenz zur Bevorzugung des Längenwachsthums findet u. a. auch ihren Ausdruck in der Gestaltung der Parietalia, welche ihre ursprünglich breit fünfseitige Gestalt allmählich mit einer viel schlankeren, gestreckteren vertauschen. In gleichem Schritte vollzieht sich eine schliesslich sehr beträchtliche Ausschweifung ihrer dem Squamosum und Postfrontale zugewandten Ränder, indem diese Deckknochen von beiden Seiten her bogenförmig in die Parietalia eingreifen (vergl. pag. 588).

2. Ueber die Schädelbasis.

(Vergl. Taf. XVIII, Fig. 8—11.)

Die knöcherne Schädelbasis der Urodelen wird gebildet: vom Parasphenoid, an welches sich beiderseits die verhältnissmässig kurzen Pterygoidea und vorn als Boden der Regio nasalis die Ossa vomeris nebst den Palatina anschliessen. Die Zwischenkiefer und Oberkiefer umrahmen diese Knochenplatten vorn und greifen mehr oder weniger weit auf den Boden der Nasenhöhle über.

Die gleichen Deckknochen betheiligen sich auch an der Zusammensetzung der Stegocephalen-Schädelbasis. Es ist jedoch bereits bei früherer Gelegenheit von mir wiederholt darauf hingewiesen worden [2]), dass sie sich namentlich in folgenden 4 Punkten von denjenigen der Urodelen unterscheiden und sich denjenigen der Batrachier nähern:

---

[1]) H. Burmeister, Die Labyrinthodonten, III. Abth., *Archegosaurus*, 1850, pag. 5. — H. v. Meyer, Reptilien aus d. Steinkohlenformation, 1858, pag. 8.

[2]) Diese Zeitschr. 1882, p. 220; – 1883, p. 281; – 1885, p. 708.

1. Das Parasphenoid besteht aus einer wenig hohen, schildförmigen hinteren Platte und einem schmalen, langgestreckten, bis an die Vomera reichenden vorderen Stiel;

2. die Pterygoidea bestehen aus 3 schlanken, flügelartig geschweiften Armen, deren kürzerer, medialer mit der Querplatte des Parasphenoids in Verbindung steht, während der längere, flachbogig nach vorn gekrümmte sich vorn an den Oberkiefer anlegt und im Verein mit diesem die Augenhöhle nach aussen abschliesst, und endlich der dritte Flügel nach hinten gerichtet ist und hier das Quadratum zu tragen hilft (Taf. XVIII, Fig. 8, 10 u. 11);

3. der Oberkiefer reicht weit zurück und tritt an seinem hinteren Ende ebenfalls mit dem Quadratum in directe Verbindung.

4. sämmtliche Knochen der Schädelbasis können eine z. Th. hechelartige, dichte Bezahnung tragen.

Das hier Gesagte gilt in jeder Beziehung auch von *Branchiosaurus;* nur ist es mir trotz des reichen vorliegenden Materiales bisher durchaus nicht gelungen, eine Bezahnung der Gaumenknochen nachzuweisen, wie solche z. B. bei *Pelosaurus*, in ausgedehntestem Maasse aber bei *Acanthostoma* und *Melanerpeton* vorhanden ist.

Sehr häufig sind das Parasphenoid und die beiden Pterygoidea überliefert, und zwar bei kleinsten Larven wie bei ausgewachsenen Reifen in so gleichbleibender Form, dass sie von ihrer sehr frühzeitigen Verknöcherung an während der Metamorphose und des ferneren Wachsthums bis auf ihre Grössenzunahme keine beträchtliche Veränderung erlitten haben können. Nur der schon von Beginn an lange und schlanke Stiel des Parasphenoids hat sich mit der zunehmenden Streckung des Schädels noch mehr in die Länge gezogen, so dass er schliesslich die dreifache Länge der Parasphenoid-Platte erreicht und auf diese Weise ein noch schlankeres Aussehen als anfänglich erhält.

Ueberall dort, wo das Parasphenoid mit den Pterygoideen und diese mit den Oberkiefern noch in Zusammenhang stehend überliefert sind, erkennt man, dass sowohl die vorderen Flügel der Pterygoidea wie der Parasphenoidstiel ausserordentlich weit nach der Schnautzenspitze reichen. Namentlich gilt dies vom letzteren, welcher bis in die nächste Nähe der Zwischenkiefer vorragt. Es geht bereits hieraus hervor, dass die Pflugscharbeine und Palatina nur eine sehr unbeträchtliche Ausdehnung besessen haben können. Gerade an der zusammengedrückten Schnautzenspitze pflegt jedoch das Knochengewirre ein solches zu sein, dass es sehr selten gelingt, jene

kleinen Gaumenknochen zu entdecken. Doch lässt sich an oder vor der Spitze der vorderen Pterygoidflügel zuweilen je ein kleines, zartes, spitz dreiseitiges Knochenplättchen wahrnehmen, welches als Palatinum zu deuten sein dürfte (Taf. XVII, Fig. 4; Taf. XVIII, Fig. 10), während 2 sich hinten an die Zwischenkiefer anschliessende zarte Lamellen von birnförmiger Gestalt als Vomera in Anspruch zu nehmen sind (vergl. Taf. XVII, Fig. 31; Taf. XVIII, Fig. 10; ferner diese Zeitschr. 1881, Taf. XV, Fig. 7 u. 9; Taf. XVI, Fig. 5).

3. Die Augen.

Die Orbitae.

Die Augenhöhlen der Urodelen sind nur oben, und auch hier nicht in ihrem ganzen Umfange von Skelettstückeu umrahmt, entbehren aber nach unten zu des festen Abschlusses und sind hier, also nach der Rachenhöhle zu, meist nur von Weichtheilen begrenzt. Die Lücke in der Umrahmung der Orbita der Urodelen rührt daher, dass der Oberkiefer nicht weit genug nach hinten und das knöcherne Pterygoid nicht weit genug nach vorn reicht, um die knöcherne Umgrenzung nach aussen zu schliessen. Anders bei den Stegocephalen, und mit diesen bei *Branchiosaurus*. Hier ist die Augenhöhle oben von einem vollständig geschlossenen Kranze von Knochenstücken umgeben (Taf. XVII, Fig. 1—16; Taf. XVIII, Fig. 1, 2, 3, 5 u. 6). Derselbe wird dadurch hergestellt, dass sich der bezahnte Oberkiefer bis hinter die Augenhöhlen zurückerstreckt, und dass der lang flügelförmig ausgezogene vordere Fortsatz des Pterygoids sich der medialen Fläche des Oberkiefers direct anlegt (vergl. pag. 584), ebenso wie beides bei unseren Batrachiern der Fall ist. Gleichzeitig aber wird, und dies ist eine charakteristische Eigenthümlichkeit aller Stegocephalen, der hintere Rand der Orbitae von einer Anzahl den lebenden Amphibien fehlender Knochenplatten bedeckt, welche zugleich dazu dienen, die Verbindung zwischen Schädel und Oberkiefer und zwischen ersterem und dem Suspensorium des Unterkiefers, also dem Quadratum, zu stärken. Diese zum grössten Theile aus der Ossification bindegewebiger Grundlage hervorgegangenen Gesichtsknochen sind: 1. das sich an die Aussenränder der Frontalia und vorn seitlich an die Parietalia anlegende Postfrontale; 2. das sich keilförmig zwischen die Squamosa und Supratemporalia einschiebende Postorbitale; 3. das die Verbindung zwischen letzteren beiden Knochen und dem Oberkiefer herstellende Jugale.

Der nun rings geschlossene Knochenrahmen der Augenhöhlen von *Branchiosaurus* wird demnach gebildet in seiner

Vorderhälfte vom Praefrontale und Oberkiefer, — in seiner Hinterhälfte vom Postfrontale, Postorbitale und Jugale (vergl. namentlich Taf. XVII, Fig. 1 — 16 und Taf. XVIII, Fig. 1, 2, 5 und 6).

Verfolgen wir nun die mit der Entwicklung der Branchiosauren verknüpften Wachsthumserscheinungen dieser Orbitae und ihrer knöchernen Umrandung.

Was zunächst die Grössenzunahme der Orbitae bei fortschreitendem Wachsthum der Individuen betrifft, so ergiebt sich aus der beistehenden tabellarischen Zusammenstellung der an 60 zu diesem Zwecke ausgewählten Schädeln

Tabellarische Uebersicht über das Verhältniss der Grösse der Orbitae zu der Schädellänge bei fortschreitendem Wachsthum von *Branchiosaurus*. — Nach Maassen (in Millimetern) an 60 Schädeln.

Schädellänge	Längsdurchmesser der Orbitae.	Verhältniss der Schädellänge zum Orbitaldurchmesser.	Gestalt der Orbitae.	Entwicklungsstadium der Individuen.
6	3	2 : 1	oval	Larven mit Kiemen, ohne Bauchpanzer.
8 u. 9	4			
10	4,5			
11 u. 12	4,7—5			
13 u. 14	5,3	2,5 : 1		
15 u. 16	5,5		rundlich	Reife Formen ohne Kiemen, mit Bauchpanzer.
17 u. 18	6			
19	6,5			
20	7			
22	7,3	3 : 1		

von *Branchiosaurus* genommenen Maasse, dass die Vergrösserung des Durchmessers der Orbitae nicht gleichen Schritt hält mit dem Längenwachsthum des Schädels, dass ihr vielmehr letzteres gewissermaassen vorauseilt. Während bei den jüngsten der vorliegenden Larven der Längsdurchmesser der Orbitae der Hälfte der Schädellänge gleichkommt, bleiben bei fortschreitendem Wachsthum die Orbitae relativ an Grösse zurück, so dass sie bei 11 und 12 mm Länge des Schädels statt, wie bei gleichmässigem Wachsthum vorauszusetzen, 6 mm

nur 4,7 bis 5 mm Durchmesser erlangt haben, sich also zu ersterer etwa wie 1 : 2,5 verhalten, bis endlich bei den ausgewachsenen reifen Exemplaren die Schädellänge das Dreifache (22) des Orbitaldurchmessers (7,3), das Verhältniss des letzteren zu ersterer somit 1 : 3 beträgt.

Diese relative Grössenabnahme der Orbita hat ihren Grund darin, dass die den Hinterrand derselben bildenden Knochen ein im Verhältniss zu der übrigen Schädeldecke ausserordentlich starkes Wachsthum entwickeln und mit zunehmender Ausdehnung die Orbitae hinten überwachsen. Auf diesem Umstande beruht es auch, dass die letzteren, trotzdem sich die vordere Schädelhälfte mit fortschreitendem Alter stärker verlängert als die hintere (s. pag. 582), doch in allen Wachsthumsstadien in der Mitte der Schädellänge verharren, sowie dass sich gleichzeitig ihre bei den Larven noch ausgesprochen lang ovale Form (Taf. XVII, Fig. 1—6) in eine rundliche (Taf. XVII, Fig. 13 u. 15) umgestaltet. Letztere Erscheinung hat in der oben gegebenen Tabelle keinen ziffermässigen Ausdruck durch Angabe der Breite der Orbitae finden können, weil diese durch die Zusammenpressung der ursprünglich gewölbten Schädeldecke in eine Ebene die mannichfaltigsten Modificationen erlitten hat und deshalb namentlich bei den dünnknochigen Larven meist eine rein zufällige ist.

Die eben beschriebenen Verhältnisse in der Grösse, Lage und Form der Orbitae sind, wie erwähnt, wesentlich durch gewisse, mit der fortschreitenden Entwicklung des Individuums Hand in Hand gehende Formveränderungen dreier den Stegocephalen eigenthümlicher Gesichtsknochen, nämlich des Postfrontale, Postorbitale und Jugale bedingt, welche die hintere Hälfte der Orbita einnehmen. Treten wir denselben näher.

Das Postfrontale schliesst sich vorn an den lateralen Rand der Frontalia, hinten an das Parietale und Squamosum an. Während diese seine Lage in allen Altersstadien constant ist, ändert sich seine Gestalt mit zunehmendem Wachsthum der Individuen ganz beträchtlich. Bei jugendlichen Larven von 40 bis 60 mm Gesammtlänge und 9 bis 12 mm Schädellänge stellt das Postfrontale eine schlanke, schmale, schwach sichelförmig nach aussen gebogene Knochenspange vor, die nach vorn in eine zarte, scharfe Spitze ausläuft und mit dieser bis in das vordere Drittel des Frontalrandes hineinreicht (Taf. XVII, Fig. 2, 5, 6 und 8). Die Breite dieser Spange beträgt in diesem Stadium kaum mehr als den sechsten Theil ihrer Länge. Mit zunehmendem Alter jedoch beginnt der hintere, flach nach aussen gebogene Theil des Postfrontale sich mehr und mehr in die Breite auszudehnen, während das Längenwachsthum mit demjenigen der Frontalia nicht gleichen Schritt

hält, vielmehr gegen dieses zurückbleibt. Die Folge davon ist schliesslich, dass bei reifen Exemplaren von 20 und 22 mm Schädellänge einerseits die vordere Spitze des Postfrontale kaum mehr bis zur Mitte der Frontalia reicht, während sich andererseits seine hintere Hälfte plump keilförmig ausgebreitet hat und mit fast rechtem Winkel in die Parietalia eingreift, welche dadurch tiefe Ausschweifungen erhalten. Die Breite des Postfrontale verhält sich jetzt zu seiner Länge wie 1 : 2 (vergl. Taf. XVII, Fig. 13—16; Taf. XVIII, Fig. 5 u. 6).

Auch das Postorbitale, welches sich seitlich an die Postfrontalia anlegt und den Hauptantheil an der Bildung des Hinterrandes der Orbitae nimmt, ist bereits bei sehr jungen Individuen als discreter Gesichtsknochen wahrnehmbar und hat bei Schädeln von 8 — 12 mm Länge die Gestalt einer schmalen, sehr schwach gebogenen Spange, deren concave Contur dem hinteren Augenhöhlenrande entspricht, während ihre Convexität dem Squamosum und Supratemporale zugewandt ist (Taf. XVII, Fig. 2 u. 5). Ihre Breite verhält sich in diesem Stadium zur Höhe wie 3,5 : 1. Diese Proportion ändert sich jedoch bei fortgesetztem Wachsthum zu Ungunsten der Breite dadurch, dass die Höhe viel rascher als letztere zunimmt, bis sie schliesslich bei 20 und 22 mm langen Schädeln fast das Maass der Breite erreicht. Dabei gestaltet sich die, wie gesagt, anfänglich schmale und zarte Knochenspange zu einer gleichschenkelig dreiseitigen Knochenplatte um, deren scharfe Spitze nach hinten gerichtet ist und sich zwischen das Squamosum und Supratemporale keilförmig einschiebt, während ihre sich stark verdickende Basis den hinteren Orbitalrand bildet (Taf. XVII, Fig. 12—16; Taf. XVIII, Fig. 5 u. 6).

Das Jugale deckt bei reifen Individuen von *Branchiosaurus* in Gestalt einer halbmondförmigen bis abgerundet dreiseitigen Knochenlamelle den Winkel zwischen dem Oberkiefer und Quadratum einerseits, und dem Postorbitale und Supratemporale andererseits, schliesst also die knöcherne Umrahmung der Augenhöhle nach hinten und aussen (vergl. u. a. Taf. XVII, Fig. 13; Taf. XVIII, Fig. 5). An Schädeln der kleinsten Larven habe ich diesen Deckknochen nie deutlich wahrnehmen können. Es scheint, als ob das ihn producirende Bindegewebe erst bei grösseren Individuen zur vollständigen Verknöcherung gelangte. Auf seinem Fehlen oder seiner nicht erhaltungsfähigen Entwicklung dürfte wesentlich die langovale Gestalt der Augenhöhlen der jugendlichen Exemplare, auf seine spätere Bildung die kurzovale bis rundliche Form der Orbitae des reifen *Branchiosaurus* zurückzuführen sein.

Die Augenkapsel.

Die Festigkeit der Sclera, also der elastischen, bindegewebigen Aussenwand des Augapfels, wird bei vielen Gruppen der Wirbelthiere durch die Betheiligung von Knorpel- und Knochenstücken erhöht, welche in die Bindegewebssubstanz eingelagert sind, wodurch die Sclera zu einem wahren Skelette des Bulbus wird. [1])

Vorläufig abgesehen von den weiter unten zu erörternden Knorpel- und Knochenausscheidungen im Augengrunde, also im hinteren Abschnitte des Augapfels vieler Thiere, gehört hierher in erster Linie der vordere Scleralring, welcher sich bei den Vögeln, Schildkröten und Eidechsen, sowie bei den fossilen Sauriern und Schuppenlurchen findet. Er liegt in dem vorderen, der Cornea benachbarten und diese umgebenden Rande der Sclera (in derem sogen. Verbindungstheil, dem sulcus corneae), ist aussen nur von einer dünnen Lage Bindegewebes überzogen, also sehr oberflächlich gelagert und besteht aus einem Kranze von Knochenschuppen oder -täfelchen, welche mit ihren Rändern dachziegelartig übereinander greifen. Ebenso wie den Anuren, so fehlt dieser Scleralring auch den lebenden Urodelen, während sein Vorhandensein für deren palaeozoische Vertreter, die Stegocephalen, geradezu charakteristisch ist. So findet er sich denn auch bei *Branchiosaurus*.

Schon bei den kleinsten der vorliegenden Skelette von nur 35—40 mm Länge beobachtet man in der kaum 2,5—3 mm Durchmesser erreichenden Orbita die freilich noch ausserordentlich zarten, hauchartig dünnen Blättchen des Scleralringes (Taf. XVI, Fig. 3). Ihre Schärfe und Stärke nimmt mit dem Wachsthum der Individuen zu, so dass bereits an 50—60 mm langen Larven der Scleralring sich in grösster Deutlichkeit abhebt (vergl. namentlich Taf. XVII, Fig. 4, 5, 18, 19; Taf. XVIII, Fig. 1, 2, 3). An allen abgebildeten, wie an zahlreichen anderen Exemplaren nimmt man wahr, dass sich die Scleralblättchen nie zu einem vollständigen Ringe schliessen, sondern vielmehr zu einem sichel- oder halbkreisförmigen Bogen aneinander reihen, der nach aussen geöffnet ist, während seine Innenseite dem frontalen Orbitalrande parallel läuft, sich ihm jedoch nie unmittelbar anschliesst. [2]) Es läge nahe, diese Erscheinung, also die Unvollständigkeit des Scleralringes auf die Verschiebung der Blättchen durch den stattgehabten Druck oder auf das Verborgensein des äusseren Ringsegmentes unter

---

[1]) Leuckart, Organologie des Auges. Im III. Bande des Handbuches d. ges. Augenheilkunde von Graefe u. Saemisch. Leipzig 1876.

[2]) Nur in einem einzigen Falle wurde das Gegentheil beobachtet und deshalb abgebildet, in Fig. 7, Taf. XVIII.

der Gesteinsmasse zurückzuführen, wenn nicht an dieser halbmondförmigen Gestaltung der Scleralblättchenreihen ganz constant die Beobachtung zu machen wäre, dass die Grösse der Blättchen nach den Enden des Bogens zu abnimmt. Die ersteren sind mit anderen Worten in der Mitte des Bogens, etwa in dessen vor dem Postfrontale gelegenen Abschnitte am grössten und besitzen hier die Gestalt eines Trapezes, dessen Basis der Peripherie des Bogens angehört, während die weiter nach aussen folgenden Blättchen schmäler und niedriger werden und gleichzeitig die scharf conturirte Trapezform verlieren (vergl. Taf. XVIII, Fig. 1, 2 u. 3). Aus der Gesammtheit dieser Erscheinungen liesse sich der Schluss ziehen, dass die den Blättchenring producirende Knochenausscheidung in dem zwischen Frontale und Postorbitale gelegenen Segmente der Sclera energischer vor sich ging, als in derem dem Oberkiefer zugewandten Theile. Es würde dies mit der auf den gleichen Abschnitt des Augapfels beschränkten Scleralpflasterbildung im Einklange stehen. Jedoch ist hier in Folge des oft trügenden Erhaltungszustandes so zarter Objecte eine Täuschung immerhin nicht vollständig ausgeschlossen und Vorsicht bei derartigen Schlussfolgerungen geboten.

Von dem Scleralringe der reifen und ausgewachsenen *Branchiosaurus*-Individuen gilt Aehnliches wie von dem der Larven. Nie sind mir Exemplare mit geschlossenem, dahingegen stets nur mit bogenförmig die Orbitae diagonal durchziehendem Scleralring zu Gesichte gekommen (Taf. XVII, Fig. 12—16; Taf. XVIII, Fig. 4, 5, 6). Die Trapezform der Täfelchen gestaltet sich deutlicher, bei einem Durchmesser der Orbitae von 7 mm wächst ihre Höhe bis zu 1,3, ihre Basisbreite bis zu 0,7 mm an. Man kann zuweilen deutlich wahrnehmen, dass der äusserste Saum ihrer Ränder dachziegelartig übergreift.

Während bei den Larven von *Branchiosaurus* der beschriebene Scleralring das einzige Knochengebilde innerhalb des Augapfels bleibt, gesellen sich ihm bei eintretender Reife der Individuen noch Harttheile anderer Art zu, welche ich bereits in früheren Arbeiten als Scleralpflaster bezeichnet habe.

Das Scleralpflaster von *Branchiosaurus* (Taf. XVI, Fig. 8, 10, 11; Taf. XVII, Fig. 12—16; Taf. XVIII, Fig. 4, 5, 6, 7) besteht aus kleinsten Kalkschüppchen und -täfelchen, welche sich, zu einer dichten, mosaikartigen Täfelung oder Pflasterung aneinander gruppirt, ausschliesslich zwischen dem Scleralringe und Frontalrande der Orbitae innerhalb der letzteren finden. Dieses Gebilde wiederholt sich in den Augenhöhlen aller vorliegenden reifen Exemplare von *Branchiosaurus* so constant, dass es bei stark verdrückten oder fragmentären

Schädelresten geradezu als Erkennungszeichen für deren Zugehörigkeit zu *Branchiosaurus* dienen kann.

Die Kalktäfelchen, welche dieses Scleralpflaster zusammensetzen (Taf. XVIII, Fig. 7), haben polygonale Gestalt, scharfe, zuweilen an den Ecken abgerundete Conturen, sind für ihre Kleinheit verhältnissmässig dick und so dicht aneinander gedrängt, dass sie sich gegenseitig in ihrer Gestaltung beeinflussen und nur schmalste Zwischenräume zwischen ihnen offen bleiben. Nur insofern herrscht eine gewisse Gesetzmässigkeit, als die Grösse der Kalktäfelchen von innen nach aussen, also vom Orbitalrande aus nach dem Scleralringe zu abnimmt. Die äussersten, kleinsten derselben legen sich den Tafeln des letzteren auf, die grössten sind den Frontalien zunächst gelegen und lassen zuweilen eine dem Orbitalrande parallele Aneinanderreihung wahrnehmen.

Wenden wir uns behufs Erklärung dieses eben beschriebenen Scleralpflasters von *Branchiosaurus* zu den lebenden Amphibien, so fehlt ihnen, ebenso wie der Scleralring im vorderen Augenabschnitte, so auch in den sich nach hinten anschliessenden Theilen der Sclera jede Knochenausscheidung. Dahingegen betheiligt sich bei ihnen wie bei Vögeln, Reptilien und Fischen Knorpel an der Zusammensetzung der Sclera in hohem Grade, und zwar ist es vorzugsweise der Augengrund, der diese Knorpelsubstanz in sich ausscheidet, die bald eine sich weit nach vorn erstreckende beckenförmige Schale, bald nur eine kleinere rundliche Scheibe im Hintergrunde des Augapfels, bald einen Ring in der Aequatorialzone des Bulbus bildet.[1]) Dieser Scleralknorpel ist es, welcher bei Fischen der Verkalkung anheimfallen kann, aus welcher entweder zusammenhängende Knochenschichten hervorgehen können, oder die sich auf die Ablagerung feiner Kalkkörperchen beschränkt. Einem Vorgange wie dem letzteren entspricht die Bildung des Scleralpflasters unseres *Branchiosaurus*. Dasselbe ist aus der Ablagerung chagrinartiger Kalkkörner und -schüppchen innerhalb der Sclera, und zwar deren frontalen Segmentes hervorgegangen. Diese partielle Verkalkung hat sich erst mit der fortschreitenden Entwicklung des Thieres vollzogen, hat mit dem Verluste der Kiemenathmung begonnen und bei ausgewachsenen Individuen ihre grösste Ausdehnung erlangt. Die ersten Kalkschuppen des Scleralpflasters wurden an Schädeln von 15 — 16 mm Länge beobachtet, welche bereits reifen, schon mit Bauchpanzer versehenen Individuen angehörten. Die Pflasterung beschränkt sich jedoch hier noch auf 20 — 25 Täfelchen, welche noch ziemlich weitläufig gelagert sind und sich

---

[1]) Leuckart, l. c.

auf den medianen Rand der Orbita concentriren. Bei 18 mm langen Schädeln ist die Pflasterung bereits eine vollkommene; als dichtes Mosaik bedeckt sie den gesammten sichel- oder halbmondförmigen Streifen zwischen Scleralring und Innenrand der Augenhöhle.

Gewisse Zweifel, die sich mir neuerdings gegen die obige Deutung des beschriebenen Pflasters aufgedrängt haben, darf ich nicht unerwähnt lassen. Der Umstand 1. dass sich dasselbe stets und ganz ausschliesslich auf den Raum zwischen Scleralring und dem frontalen Orbitalrand beschränkt; — 2. dass die Täfelchen dieses Pflasters auf die peripherischen Ränder des Scleralringes übergreifen, das Pflaster also einem Niveau über, nicht unter letzterem angehört; — 3. dass zuweilen die grössten dem Orbitalrande benachbarten Täfelchen sich diesem dicht anschmiegen und ihm parallel angeordnet und aneinander gereiht erscheinen, — diese Thatsachen könnten darauf hinweisen, dass hier kein der Sclera, sondern eine dem oberen Augenlid angehörige Knochenbildung vorläge, dass wir es mit anderen Worten nicht mit einem Scleralpflaster, sondern mit einem Hautknochenpflaster des Augenlids zu thun haben, das sich erst im reifen Zustande des Thieres einstellt und zwar ziemlich gleichzeitig mit der Beschuppung der Bauchseite. In jedem Falle aber bleibt das Auftreten dieser Pflasterung oder Täfelung ein Kennzeichen der bereits eingetretenen Reife der *Branchiosaurus*-Individuen, während deren Mangel den Larvenzustand charakterisirt.

Das Foramen parietale und das Parietal-Auge.

Im vorderen Drittel der Mediannaht der beiden Parietalia befindet sich das bereits an den kleinsten Schädeln scharf umgrenzte Foramen parietale. Bei den Larven von *Branchiosaurus amblystomus*, bei welchen die Orbitae mehr ovale Gestalt besitzen und weiter nach hinten reichen als bei ausgewachsenen Individuen (vergl. pag. 587), liegt dasselbe etwas vor der Verbindungslinie der hinteren Orbitalränder, — bei Reifen hingegen ziemlich genau auf der Kreuzung dieser Linie mit der Parietalnaht. Das Scheitelloch ist kreisrund, an grösseren Schädeln von einem flachen, ringförmigen Wulst umrahmt und erreicht selbst schon bei Larven einen Durchmesser von 1 mm.

Dieses Foramen parietale pflegt von Gesteinsschlamm ausgefüllt zu sein. Der so gebildete Steinkern bleibt, wenn die Deckknochen des Schädels wegwittern, in Form eines massiven Cylinders stehen. An ihm lässt sich dann ersehen, dass er, also zugleich das Scheitelloch, die Schädeldecke senkrecht

und mit gleichbleibendem Lumen, ohne Zuschärfung der dasselbe bildenden Parietalränder durchsetzt.

Sind diesen bereits im Jahre 1881 von mir geschilderten Thatsachen neue Beobachtung nicht hinzuzufügen, so haben einige jüngst erschienene Publicationen Baldw. Spencer's, namentlich aber H. de Graaf's ein vollkommen neues Licht auf die Function dieses Scheitelloches geworfen und demselben eine hoch interessante Bedeutung verliehen.

In der vorläufigen Mittheilung und der kurz darauf erschienenen umfassenden Monographie H. de Graaf's über die Epiphyse bei Amphibien und Reptilien[1]) sind namentlich dessen Resultate über die Anatomie des betreffenden Gebildes bei *Anguis fragilis* maassgebend für die Deutung des Foramen parietale der Stegocephalen und somit auch von *Branchiosaurus amblystomus.*

H. de Graaf zeigte, dass der abgeschnürte distale Theil der Epiphyse[2]) bei der Blindschleiche die Gestalt einer kleinen, runden, oben plattgedrückten Blase besitzt, welche unterhalb des Foramen parietale liegt. Ueber beide erstreckt sich das Schädelintegument (vergl. Textfigur 1, h). Die Wand des hinteren basalen Abschnittes dieser Kapsel besteht aus mehreren Schichten. Von innen nach aussen gehend, findet man zuerst eine solche von sehr langen, schmalen Cylinderzellen, welche aussen von tief schwarzem Pigment (Fig. 1, pi) überlagert wird, während ihre der Höhlung der Blase zugekehrte Seite eine Schicht von Gebilden trägt, die durch ihre glänzende Beschaffenheit an die Stäbchenschicht der *Retina* erinnern (s der Fig. 1). Die äussersten Schichten der Kapsel bestehen aus Lagen von Zellen mit grossen runden Kernen und von feingranulirter Grundsubstanz (z der Fig. 1). Die so zusammengesetzte Wand des kugelig gewölbten hinteren Abschnittes schärft sich nach dem oberen, nur flach gewölbten, unter dem Foramen parietale gelegenen Segmente zu und schneidet an ihm ab. Letzteres besitzt linsenförmige Gestalt (l der Fig. 1) und besteht aus langen, schmalen Cylindercellen, welche an die der embryonalen Linse erinnern.

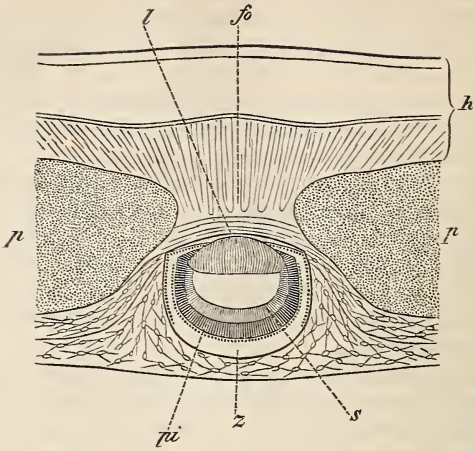
Es gleicht also dieses unter dem Foramen parietale von

---

[1]) Zoologischer Anzeiger, No. 219, 29. März 1886, pag. 191 und Bijdrage tot de Kennis van den Bouw en de Ontwikkeling der Epiphyse by Amphibien en Reptilien van Henri W. de Graaf. Leiden 1886.

[2]) Die Epiphyse ist eine nach oben gerichtete, birn- oder pilzförmige, unten stielförmig verengte Ausstülpung des Daches des Zwischenhirns. Das blasenförmige Ende dieser Epiphyse kann sich vollständig von dem Stiele abschnüren, während dieser in Verbindung mit dem Gehirn bleibt.

Figur 1.



Querschnitt durch das Foramen parietale und das darunter liegende abgeschnürte Epiphysenstück (Auge) von *Anguis fragilis*. Nach H. de Graaf, l. c., t. IV, f. 34.

p = ossa parietalia; — fo = foramen parietale; — h = Haut; — l = Linse; — s = Cylinderzellen und Stäbchenschicht; — pi = Pigmentschicht; — z = Aeussere Zellenschichten.

Anguis fragilis gelegene Gebilde dem Auge eines höher entwickelten wirbellosen Thieres z. B. eines Cephalopoden, Pteropoden oder Heteropoden, besitzt jedoch keinen Nerv und hat jede Verbindung mit dem Gehirn verloren.

Auch bei *Lacerta agilis* nimmt dasselbe die Gestalt einer plattgedrückten Blase an, deren dem Foramen parietale zugekehrte Wand linsenförmig verdickt, deren basale Wand innerlich pigmentirt ist.

Bei den Anuren liegt das abgeschnürte blasenförmige Ende der Epiphyse als Stieda'sche Drüse ausserhalb der Schädeldecke dicht unter der Oberhaut in die Cutis eingebettet und wird rings von einer eigenen bindegewebigen Hülle umgeben.

Durch H. de Graaf's erste Mittheilung im Zoologischen Anzeiger aufmerksam gemacht, erkannte Baldwin Spencer dieses Organ gleichfalls bei *Hatteria punctata* und wies es bei *Iguana* und *Chamaeleon* nach [1]), — fand jedoch,

[1]) Nature, No. 863, Vol. 34, 13. Mai 1886. B. Spencer, The parietal eye of *Hatteria*.

dass es hier mit einem Nerv versehen ist, der von hinten in das Auge tritt. Dieses liegt bei *Hatteria* nicht unter der Schädeldecke wie bei *Anguis*, sondern, rings und dicht umgeben von Bindegewebe, innerhalb des Scheitelloches selbst. Da jedoch dieses letztere ausserdem von der Haut überzogen ist, die sich etwas in das Foramen hineinstülpt, so kann dieses Auge vom Lichte durchaus nicht afficirt werden, also nicht als Sehwerkzeug fungiren.

„Bedenkt man, — so schliesst H. de Graaf seine oben citirten Abhandlungen, — dass schon bei den Stegocephalen in der Parietalnaht ein Loch sich vorfindet, das in seiner Lage dem bei den jetzigen Sauriern vollständig entspricht, so zwingt uns dies zu der Annahme, dass die Epiphyse (welcher das oben beschriebene Gebilde zugehört) bei den Vorfahren der jetzt lebenden Thiere eine sehr grosse Rolle, vermuthlich als Auge gespielt haben muss.“

Dass dies bei den Stegocephalen thatsächlich der Fall war, und dass dieses Sehorgan in der Umrahmung des Foramen parietale gelegen hat, ohne durch die Schädelhaut überdeckt zu werden, — darauf scheint mir eine Beobachtung hinzuweisen, welche ich jüngst an dem Goldenberg'schen Originalexemplare von *Anthracosaurus raniceps* Goldenb. aus dem Carbon von Saarbrücken [1]) zu machen Gelegenheit hatte. Der Schädel dieses Lurches ist von ausserordentlich kleinen, aber verhältnissmässig dicken und scharf conturirten, dachziegelförmigen Schuppen bedeckt. Nach den Rändern der beiden Augenhöhlen zu nimmt deren Grösse in Anpassung an die Beweglichkeit der Augenlider ab, während sie ihre beträchtlichsten Dimensionen in der Medianzone des Schädels erreichen. Letzterer aber gehört das Foramen parietale an. Da die Knochen der Schädeldecke durch die beschuppte Haut überzogen und verhüllt sind, so erscheint auch das Scheitelloch wenig scharf begrenzt [2]), macht sich aber trotzdem direct erstens (vergl. umstehende Textfigur 2) durch des Fehlen der Schüppchen innerhalb seines Umfanges, — zweitens dadurch kenntlich, dass sich die seine hinteren zwei Drittel umrahmenden Schuppen concentrisch, also seiner Peripherie entsprechend anordnen, während gleichzeitig die sein vorderes Ende begrenzenden Schüppchen (ähnlich wie am Orbitalrande) zu chagrinartiger Kleinheit reducirt erscheinen.

Aus diesen Beobachtungen geht klar hervor, dass das Foramen parietale dieses carbonischen Stegocephalen von

---

[1]) F. Goldenberg, Die fossilen Thiere aus der Steinkohlenformation von Saarbrücken, I. Heft, 1873, pag. 4.

[2]) Goldenberg hat dasselbe ganz übersehen.

Figur 2.

Das Foramen parietale von *Anthracosaurus raniceps* Goldenb. und seine Schuppenumrahmung. Nach dem Originale in 8maliger Vergrösserung gezeichnet von F. Etzold.

beschuppter Haut nicht überzogen war, sondern ebenso wie die Orbitae offen lag.

Halten wir dies zusammen mit der Thatsache, dass bei den lebenden Reptilien unter dem Schädelintegument, und zwar innerhalb oder unterhalb des Foramen parietale ein rudimentäres Sehorgan sich vorfindet, dass dieses Gebilde bei lebenden Amphibien ein excraniales, unter der Oberhaut gelegenes Homologon (die Stieda'sche Drüse) besitzt, so scheint der Schluss kein ungerechtfertigter zu sein, dass das Foramen parietale der palaeozoischen Stegocephalen zur Aufnahme eines unpaarigen Auges, also eines Parietalauges gedient hat. Aus ihm würde durch regressive Metamorphose das oben von den lebenden Reptilien und Amphibien beschriebene rudimentäre Organ hervorgegangen sein.

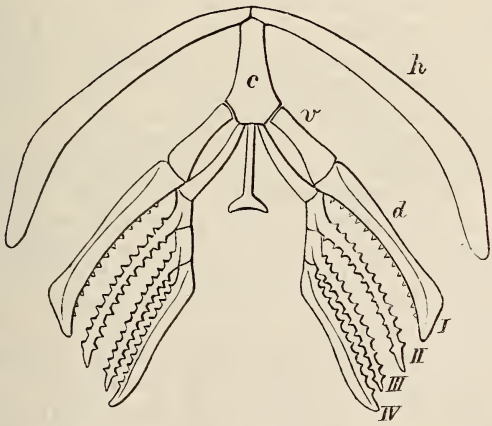
4. Das Visceralskelett.

Bereits die Thatsache, dass *Branchiosaurus amblystomus*, wie gezeigt werden wird, im jugendlichen Zustande Kiemen besass, welche den reifen Individuen fehlen, — also die Thatsache, dass die Entwicklung von *Br. amblystomus* eine Metamorphose der Wasser-athmenden Larve zur Luft-athmenden reifen Form in sich begreift, weist unserem *Branchiosaurus* eine systematische Stellung in der nächsten Nähe der lebenden Salamandriden an, welche eine gleiche Metamorphose durchlaufen. Diese und andere nahe verwandtschaftliche Beziehungen lassen von vornherein auch eine allgemeine Uebereinstimmung im Bau des Zungenbein-Kiemenbogen-Apparates von *Branchiosaurus* und der Salamandriden erwarten. Wir gehen deshalb bei der Deutung der spärlichen Reste des Visceralskelettes unserer Branchiosauren von demjenigen der genannten lebenden Urodelen aus.

Da der Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat fossiler Thiere nur in seltenen Fällen der Gegenstand palaeontologischer Forschung gewesen ist, halte ich es für zweckdienlich, unsere Darstellung durch eine Beschreibung des Visceralskelettes der Salamandriden einzuleiten, — eine Beschreibung, welche sich jedoch naturgemäss auf die wesentlichsten Vergleichspunkte beschränkt.

Das Visceralskelett der Salamandriden-Larven[1]) besteht aus einem System von 5 hinter dem Unterkiefer in der Wandung des Schlundes gelegenen, anfänglich knorpeligen Bogen. Jeder derselben besteht aus 2 Schenkeln, welche sich an ventral in der Mittellinie gelegene Verbindungsstücke (Copulae, Basibranchialia) anschliessen und nach hinten und oben gerichtet sind (vergl. Textfigur 3). Der direct hinter den Unterkiefer folgende Bogen ist der Zungenbeinbogen (Hyoidbogen), dessen Seitenschenkel (Zungenbeinhörner) je in 2 Segmente, ein ventrales und ein dorsales, zerfallen. Dem Zungenbeinbogen reihen sich nach hinten zu 4 Kiemen-

Figur 3.



Visceralskelet von *Siredon pisciformis* (Axolotl). Nach einem Präparate gezeichnet von Etzold.

c = Copula; — h = Zungenbeinhörner; — I, II, III, IV = Kiemenbogen; — v = ventrales; — d = dorsales Segment mit zahnartigen Vorsprüngen des Bindegewebes.

[1]) Vergl. Stannius, Zootomie. Amphib., 1856, pag. 62. — Hoffmann, Klassen und Ordn. d. Amphib., 1873, pag. 38. — Wiedersheim, Kopfskelet d. Urodelen, 1877, pag. 14 u. 124. — Derselbe, Vergl. Anatom. 1882, pag. 129 u. 624 u. a. O.

bogen-Paare (Branchialia) an, von denen sich die beiden vordersten gleichfalls wiederum in ein ventrales und ein dorsales Segment (Kerato- und Epibranchiale) gliedern, während die beiden hintersten Bogen nur aus je einem Dorsalstück bestehen. Die Ventralsegmente der beiden Zungenbeinhörner und der 2 vorderen Kiemenbogen heften sich an den ventral gelegenen Zungenbeinkörper (das Basibranchiale I) an. Letzterem schliesst sich ein nach hinten gabelig getheilter Zungenbeinstiel an. Die Dorsalsegmente der Kiemenbogen tragen auf ihren einander zugewandten Rändern sehr feine, zahnförmige Fortsätze, welche so zahlreich und regelmässig werden können, dass die Zähnchen des einen Bogenrandes zwischen diejenigen des benachbarten sägeähnlich eingreifen.

An das hintere Ende der 3 vorderen Kiemenbogen heften sich die am Halse seitlich, unterhalb des Hinterkopfes, in Form büscheliger Hautanhänge frei herausstehenden Kiemen.

Der so beschaffene Kiemenbogen-Apparat der Salamandriden-Larven erleidet nun in der Zeit der Metamorphose und des Beginnes der Luftathmung derselben eine wesentliche Umgestaltung und zwar Reduction. Mit dem Verluste der Kiemenbüschel schwindet der dritte und vierte Kiemenbogen gänzlich, ebenso bis auf wenige Ausnahmen *(Ranodon* und *Ellipsoglossa)* das Dorsalsegment des zweiten Kiemenbogens. Auch der Zungenbeinstiel geht verloren, nur seine gabeligen Querschenkel persistiren. Der Visceralapparat der ausgewachsenen Salamandriden ist demnach reducirt auf die Zungenbeinhörner, den Zungenbeinkörper, die beiden Segmente des ersten und das Ventralsegment des zweiten Kiemenbogens.

Die Knorpelsubstanz aller dieser persistirenden Theile des Visceralskeletts kann eine jedoch bei den verschiedenen Gattungen abweichende und selbst bei den einzelnen Segmenten sehr verschiedengradige Verknöcherung erleiden.

Nach Analogie mit diesen bei lebenden Urodelen herrschenden Verhältnissen könnten wir erwarten, an unserem reifen *Branchiosaurus* möglicherweise verknöcherte Reste der Zungenbeinkörper, des Hyoidbogens, sowie der ventralen Kiemenbogensegmente fossil überliefert zu finden. Freilich hätten sich ganz besonders günstige Umstände vereinen müssen, um die vorausgesetzten, ausserordentlich zarten Knochenspangen recognosciren zu lassen, da sie in Folge des gewöhnlichen Erhaltungszustandes unserer *Branchiosaurus*-Reste an die Unterseite des zu Papierdünne zusammengedrückten Schädels angepresst und in dem so entstandenen Knochengewirre schwer kenntlich sein würden. Anders, und zwar vortheilhafter, liegt von vornherein der Fall bezüglich der dorsalen Kiemenbogen-

segmente der Larve. In Folge der stattgehabten Breitdrückung des Schädels sind dieselben nach hinten geschoben und in eine Ebene ausgebreitet worden, so dass sie hinter dem Occipitalrande heraustreten. Ihrer knorpeligen Beschaffenheit wegen waren sie jedoch nicht erhaltungsfähig und wären spurlos verschwunden, wenn sie nicht wie bei unseren lebenden Knochenfischen mit kalkigen Zahngebilden besetzt gewesen wären, welche uns trotz ihrer Kleinheit in grösster Deutlichkeit überliefert worden sind. Ihnen als den besterhaltenen Resten des Visceralskelets und den Beweisen für ein kiemenathmendes Larvenstadium der Branchiosauren wenden wir zunächst und hauptsächlich unsere Aufmerksamkeit zu

Die Kiemenbogen.

Wie oben dargelegt, besitzen die Larven unserer Salamandriden jederseits der Schlundes 4 von der Medianlinie schräg nach hinten und oben gerichtete Kiemenbogen, deren dorsales Segment, wenigstens bei den 3 vordersten als Träger der Kiemenbüschel dient. Zwischen ihnen liegen die Kiemenspalten. Die knorpeligen Kiemenbogen sind von der Rachenschleimhaut überzogen und an ihren den Kiemenspalten zugewandten oberen Rändern von zahnförmigen Vorsprüngen besetzt, welche entweder aus reinem Bindegewebe oder (z. B. beim Axolotl) aus mit Knorpelzellen angefülltem Bindegewebe bestehen. Der erste Kiemenbogen trägt eine Reihe nach hinten, der vierte eine Reihe nach vorn gerichteter, der zweite und dritte Kiemenbogen je 2 Reihen solcher Papillen, von denen also im Ganzen 6 Reihen vorhanden sind.

Während es bei den Urodelen nicht zur Abscheidung von eigentlichen Zähnchen in der Schleimhaut der Kiemenbogen kommt, ist dies bei den Knochenfischen eine sehr häufige Erscheinung. Bei ihnen ist dann die kielartig gewölbte Oberfläche, also Innenseite der knöchernen Kiemenbogen mit 2 Reihen von bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden gestaltigen Zähnen besetzt.[1]) (Siehe umstehende nach der Natur gezeichnete Abbildungen 4 und 5.)

Von diesen Thatsachen ausgehend schreiten wir zur Beschreibung des Befundes an unseren fossilen *Branchiosaurus*-Larven.

Zu den häufigsten Begleitern der Skelettheile der letzteren gehören ausserordentlich kleine, kommaartig erscheinende Hartgebilde, welche sich, zu mehr oder weniger regelmässig ver-

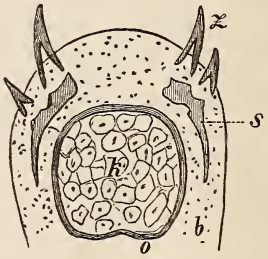
[1]) Ihre Form ist, soweit ich sie untersuchen konnte, für einzelne Genera geradezu charakteristisch; jedoch hat dieser Gegenstand meines Wissens bislang eine Bearbeitung nicht erfahren.

Figur 4. Figur 5.

k = Querschnitt des knöchernen Kiemenbogens; — z = Kiemenbogen-Zähne
Fig. 4 von *Cyprinus*. — Fig. 5 von *Gadus*.

laufenden Reihen geordnet, beiderseits in den Winkel zwischen dem Hinterrande des Schädels und der Wirbelsäule finden (Taf. XVI, Fig. 2, 3, 4 u. 5; Taf. XVII, Fig. 17—23; Taf. XVIII, Fig. 10 u. 16). Dicht aneinander stehen sie in ziemlich rechtem Winkel auf der Längsrichtung jeder Reihe. Diese Gebilde entsprechen den eben erwähnten bindegewebigen Zahnvorsprüngen der Urodelenkiemenbogen und den Schleimhautzähnchen der Kiemenbogen von Knochenfischen, — sind also gleichfalls Kiemenbogenzähnchen, welche bei Lebzeiten des Thieres von dem Dorsalsegmente der knorpeligen Branchialbogen getragen, nach Verwesung der letzteren als deren einzige Reste überliefert sind. Der Querschnitt durch einen mit derartigen Zähnchen besetzten Kiemenbogen von *Branchiosaurus*-Larven wird grosse Aehnlichkeit mit einem solchen durch die Kiemenbogen gewisser noch sehr jugendlicher Knochenfische, z. B. des Hechtes besessen haben (vergl. beistehende Figur 6),

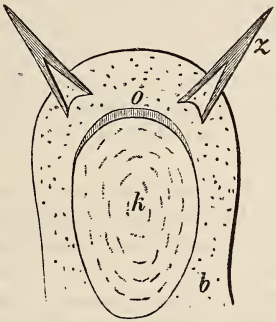
Figur 6.



Querschnitt durch den Kiemenbogen eines Hecht-Embryo. Nach J. Walther.
k = knorpeliger Kiemenbogen; — o = perichondraler Knochenbeleg desselben; — b = Bindegewebe; — z = Zahnspitzchen; — s = Zahnsockel. — Siehe J. Walther, Jena'er Zeitschrift f. Naturwiss. XVI, 1882. Dissertation, pag. 13, t. II, f. 3.

nur dass sich bei *Branchiosaurus* die Bildung der Schleimhautzähnchen auf die Abscheidung von Zahnspitzchen beschränkt hat, während die mit dem unteren Ende des Fisch-Kiemenbogenzähnchens verbundenen Knochenplättchen (Zahnsockel) nicht zu Stande kamen. Wir würden demnach den beistehend dargestellten Querschnitt erhalten (Textfigur 7).

Figur 7.



Querschnitt durch die obere Hälfte eines Kiemenbogens der Larve von *Branchiosaurus amblystomus.*

k = knorpeliger Kiemenbogen; — o = perichondraler Knochenbeleg auf demselben (vergl. p. 603); — b = Schleimhaut; — z = Zahnspitzen = Schleimhautzähnchen.

Die Kiemenbogenzähnchen der *Branchiosaurus*-Larven ziehen sich in zuweilen fast vollkommen geradlinigen, oft aber auch wellig gebogenen Reihen von dem Occipitalrande des Schädels aus, beiderseits schräg, also in zwei divergirenden Gruppen links und rechts nach hinten, diese erreichen eine Länge von 4—5 mm und bestehen aus je 18—20 Zähnchen (vergl. Taf. XVII, Fig. 17—23; Taf. XVIII, Fig. 10 u. 16).

Wenn auch in Folge verschieden günstigen Erhaltungszustandes die Zahl der überlieferten Zähnchenreihen bei den verschiedenen Exemplaren, ja auf der linken und rechten Seite ein und desselben Individuums sehr schwankt, so steigt sie doch nie über 6, — und gerade die besterhaltenen Exemplare sind es (Taf. XVII, Fig. 20 u. 22), welche diese Anzahl von Zähnchenreihen aufweisen, die wir demnach als die herrschende zu betrachten haben. Nach dem oben über das Visceralskelett der Urodelenlarven Gesagten ist es klar, dass diese 6 Zähnchenreihen nicht zu je zweien 3 Kiemenbogen angehört, sondern dass sie sich in der Weise auf 4 Bogen vertheilt haben, dass

Reihe 1 dem hinteren Rande von Branchiale I, — Reihe 2 und 3 dem Branchiale II, — Reihe 4 und 5 dem Branchiale III und endlich Reihe 6 dem Vorderrande von Branchiale IV aufgesetzt war. Diese Zutheilung wird durch die an einigen Exemplaren gemachte Beobachtung erhärtet, dass die sich verdickende Basis der Zähnchen von Reihe 2 und 3 (nicht aber von 1 und 2), sowie von Reihe 4 und 5 (nicht aber von 3 und 4) einander, also ihrem früheren Träger, dem Kiemenbogen, zugewandt sind (vergl. Taf. XVII, Fig. 23 u. 25), ganz wie solches bei z. B. *Siredon* und der Larve von *Salamandra* der Fall ist. Es geht hieraus hervor, dass die Larve des permischen *Branchiosaurus* in der Anzahl der Kiemenbogenpaare mit den Larven der heutigen Urodelen vollständig übereinstimmt, — beiden kommen jederseits 4 Kiemenbogen zu.

Die Form der Kiemenbogenzähnchen von *Branchiosaurus* ist nicht ganz constant. Meist besitzen sie spitz-conische, gerade oder schwach gekrümmte Gestalt und verjüngen sich gleichmässig nach der Spitze zu (Taf. XVII, Fig. 24 u. 25); zuweilen aber breiten sie sich nach unten zu etwas stärker zu einer Trompetenmündung-ähnlichen Basis aus, durch welche sie grösseren Halt gewannen (Taf. XVII, Fig. 27 u. 28). Querbrüche oder schräge Anschnitte einzelner Zähnchen (Taf. XVII, Fig. 26 u. 28) zeigen, dass dieselben nur aus einem dünnen Knochenmantel bestehen, während die ursprüngliche innere Höhlung jetzt von Steinmasse ausgefüllt ist. Diese spitz-kegelförmigen Schleimhautzähnchen der Kiemenbogen glichen also in ihrem jetzigen Erhaltungszustande völlig den Zähnchen der Kiefer, nur dass sie der festen Grundlage entbehrten und bei Weitem nicht die gleiche Grösse erreichen wie diese.

Oben (pag. 599) ist hervorgehoben worden, dass die die Zähnchen-Reihen tragenden Dorsalsegmente der Kiemenbogen in Folge ihrer rein knorpeligen Beschaffenheit nicht erhaltungsfähig waren. In der That weist unter Hunderten mit der Lupe untersuchten Schädeln von *Branchiosaurus*-Larven nur ein einziges und zwar erst nach Niederschrift obiger Abschnitte von Herrn F. Etzold heimgebrachtes Exemplar diese Dorsalsegmente, und zwar in einem ganz eigenthümlichen Erhaltungszustande auf. Augenscheinlich ist die verwesende Knorpelsubstanz derselben durch Kalkschlamm ersetzt worden, so dass sie unter Beibehaltung ihres natürlichen Querschnittes in Gestalt nähnadelstarker Kalksteincylinder überliefert sind. Dieser auf Taf. XVII, Fig. 31 abgebildete Schädel gehört einer noch jungen, 45 mm langen Larve an, besitzt eine Länge von etwa 8 mm und wendet dem Beschauer seine Basis zu. Das Parasphenoid ist wohl erhalten; an der Spitze seines langen

Stiels erkennt man die beiden zarten Knochenplättchen des Vomers. Hinter dem breiten Parasphenoid - Schilde liegen die Reste des Visceralskelettes: links ein verknöchertes Ventralsegment des ersten Kiemenbogens (siehe unten) und hinter diesem, sowie an der entsprechenden Stelle rechts die oben besprochenen Steinkerne der Dorsalsegmente, ds, einer Anzahl der beiderseitigen Kiemenbogen. Die 3 links gelegenen sind am vollständigsten erhalten. In der nämlichen Richtung, wie bei vielen anderen Exemplaren die Reihen der Kiemenbogenzähnchen, verlaufen sie schräg nach hinten und aussen und zwar fast parallel zu einander, nur dass sich ihre Enden etwas nähern, fast berühren. Rechts sind die, wenn auch weniger zusammenhängenden Reste von 4 derartigen Kiemenbogen - Dorsalsegmenten erhalten. Ihre Deutung als solche ist dadurch über jeden Zweifel erhaben, dass sie sich stellenweise mit den ihnen zugehörigen Kiemenbogen - Zähnchen noch im Zusammenhang befinden. Diese Befunde gestalten das vorliegende Exemplar zu einem der interessantesten unserer ganzen *Branchiosaurus* - Suite.

Während auch in diesem Falle die Substanz der Dorsalsegmente der Kiemenbogen durchaus knorpelig beschaffen war und letztere nur ihrer Form nach durch eine zufällige Steinkernbildung zur Ueberlieferung gelangten, muss es ganz ausnahmsweise doch zur Bildung eines zarten Knochenbeleges auf dem Kiemenbogenknorpel gekommen sein. So zeigt das Tafel XVII, Fig. 17 abgebildete Exemplar auf das Deutlichste zwischen dem zweiten und dritten Paare der Zähnchenreihen sowohl der linken, wie der rechten Seite je einen ausserordentlich zarten, bandförmigen Knochenstreifen, welcher die Zähnchen getragen hat (Taf. XVII, Fig. 23 in 5 maliger Vergrösserung), mit anderen Worten das ossificirte Dorsalsegment des Kiemenbogens vorstellt (vergl. o der Textfigur 7 auf pag. 601).

Greift eine derartige schwache Ossification der mit der fortschreitenden Metamorphose der Larve schwindenden Dorsalsegmente nur in den seltensten Fällen Platz, so vollzieht sich die Verknöcherung der persistirenden Ventralsegmente des ersten Branchiales ganz regelmässig bereits im Larvenstadium unseres *Branchiosaurus*. Dieselben besitzen die Gestalt flacher, kurzes, meisselartiger Knöchelchen, welche sich an ihrem medialen, dem einstmaligen Zungenbein zugewandten Ende ausbreiten. Sie finden sich meist in Vergesellschaftung mit den Kiemenbogenzähnchen direct hinter dem Occipitalrande des Schädels und zwar zwischen diesem und den Zähnchenreihen, also in einer der ursprünglichen Stellung entsprechenden Lage (Taf. XVII, Fig. 17, 19, 20, 21, 23). Besonders deutlich

pflegen sie sich jedoch in solchen Fällen zu präsentiren, wo nicht die Schädeldecke, sondern nur ein Theil der Schädelbasis erhalten ist. Man sieht dann zu jeder Seite des bogigen Hinterrandes des Parasphenoides je ein schräg nach hinten gerichtetes derartiges Knöchelchen liegen (Taf. XVII, Fig. 29 u. 30; Taf. XVIII, Fig. 9). Obwohl sie in ihrer Gestalt einige Aehnlichkeit mit den Rippen haben, unterscheiden sie sich doch von diesen leicht durch ihre beträchtlichere Grösse und durch das Gebundensein ihres Vorkommens an die Kiemenbogenzähnchen und den Schädel. Bei der in der gleichen Zahl der Kiemenbogen und in deren Bezahnung sich kundgebenden Analogie zwischen dem Kiemenkorb von *Branchiosaurus* und der Salamandriden dürften diese offenbar Ventralsegmente eines Kiemenbogens vorstellenden Knochenstücke nur als diejenigen des ersten Kiemenbogens zu deuten sein, da bei den Salamandriden fast ohne Ausnahme das Ventralsegment des ebenfalls persistirenden zweiten Kiemenbogens nicht ossificirt, sondern in knorpeligem Zustande verbleibt.

Vom Zungenbeinkörper und den Hyoidbogen gelang es nicht, fossile Reste aufzufinden.

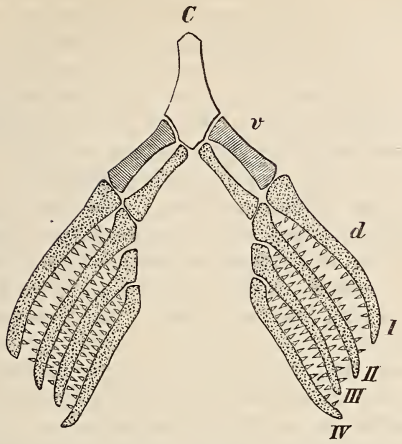
Dahingegen steht vom Kiemenbogen-Apparat der *Branchiosaurus*-Larven auf Grund des oben beschriebenen thatsächlichen Befundes fest,

1. dass derselbe wie bei unseren Salamandriden-Larven aus vier Kiemenbogen bestand;
2. dass deren knorpelige, nur ausnahmsweise schwach ossificirte Dorsalsegmente Reihen von verknöcherten Papillen, also von zahnartigen Hartgebilden trugen;
3. dass von den Ventralsegmenten, wie bei den Salamandriden, nur das des ersten Bogens ossificirte.

Das Bild dieses Kiemenbogen-Apparates lässt sich nach dem Gesagten in der Weise restauriren, wie es in nebenstehendem Holzschnitte 8 geschehen ist.

Während die überlieferbaren Reste dieses Branchialapparates und zwar namentlich die guirlandenartigen Reihen der Kiemenbogen-Zähnchen an den kleineren Exemplaren von *Branchiosaurus* zu den häufigsten Vorkommnissen gehören, lassen sich dieselben an den grösseren, auf der Bauchseite mit einem vollständigen Schuppenpanzer versehenen Individuen von 90 bis 120 mm Länge nie beobachten. Letzterer und Kiemenbogenzähnchen schliessen sich aus. Wie der vollkommen entwickelte Panzer ein Attribut der reifen, auf dem Lande lebenden Form ist, so sind die Träger der Kiemenbüschel, also die mit Zähnchen besetzten Dorsalsegmente der Kiemenbogen, ein solches der an das Wasser gebundenen mit Kiemen athmen-

Figur 8.



Kiemenbogen-Apparat der Larve von *Branchiosaurus amblystomus*. (Punktirte Theile knorpelig, die schraffirten verknöchert.)
c = Copula; — I, II, III, IV = die 4 Kiemenbogen; — v = Ventralsegmente; — d = Zähnchen tragende Dorsalsegmente.

den Larve. Der an unseren fossilen Resten in dem Verluste der Kiementräger ihren Ausdruck findende Uebergang von der Kiemenathmung zur Lungenathmung bedeutet mit anderen Worten, dass der palaeozoische *Branchiosaurus* eine Metamorphose durchläuft. Die mit derselben Hand in Hand gehende Bildung eines Bauchpanzers, der für die reifen Formen so charakteristisch ist, beginnt jedoch bereits im Larvenstadium und zwar, wie gezeigt werden wird, auf der vorderen Hälfte der Bauchseite (vergl. Taf. XIX, Fig. 1 u. 2). Auf diese Weise resultiren Formen, welche das Kriterium der früher als *Branchiosaurus gracilis* bezeichneten Larve, nämlich Reihen von Kiemenbogenzähnchen, mit demjenigen der reifen Form, nämlich Anfängen des Bauchpanzers, in sich vereinen.

Die vordere Hälfte einer solchen, der Reife entgegengehenden Larve ist auf Taf. XIX in Fig. 1 abgebildet. Der ganze Habitus des Schädels, soweit er erhalten, des Schultergürtels, der schlanken Rippen und Extremitäten ist derjenige der *Branchiosaurus*-Larve, als welche sie sich auch durch die beiderseitigen Reihen von Kiemenbogenzähnchen zu erkennen giebt. Dahingegen gewahrt man zwischen den Resten des

Schultergürtels, der Wirbelsäule und der Rippen sehr zarte, aber deutlichst unterscheidbare Schuppenreihen des unterhalb dieser Skeletttheile liegenden Bauchpanzers. Jedoch beschränkt sich diese Beschuppung noch auf die mediale Zone der Bauchseite und hat auch noch nicht die Stärke erreicht, wie bei den reifen Formen. Ihre Vergesellschaftung mit einer Gruppe von Kiemenbogenzähnchen ist Taf. XVII, Fig. 28 in starker Vergrösserung zur Darstellung gebracht.

Auch an der Taf. XIX, Fig 2 abgebildeten, etwa 50 mm langen Larve hat die Entwicklung des Bauchpanzers bereits zu einem Zeitpunkte begonnen, wo die Kiemenbogen noch vorhanden und durch vorzüglich erhaltene Zähnchenreihen repräsentirt sind. Jedoch konnte der vorderste Körperabschnitt nicht mit abgebildet werden, weil er im Uebrigen zu mangelhaft überliefert ist.

Exemplare, wie die eben beschriebenen sind zwar selten, bilden jedoch die wichtigsten Bindeglieder zwischen den Gruppen der Larvenformen und der reifen Individuen. In ihnen ist die Zusammengehörigkeit von *Br. gracilis* und *Br. amblystomus* verkörpert, — der Vollzug der mit einer Metamorphose verbundenen Umwandlung von *Br. gracilis* in *Br. amblystomus* gewissermaassen versteinert. Uebrigens beweist das mehrfach beobachtete Vorkommen von zu 5 oder 6 weitläufig aneinander gereihten, aber stets wenig scharf erhaltenen Zähnchen an grossen, bereits einen starken Bauchpanzer tragenden Individuen (Taf. XVIII, Fig. 17), dass die gänzliche Resorption der Dorsalsegmente der Kiemenbogen und ihrer Zähnchen zuweilen erst in einem dem ausgewachsenen Zustande naheliegenden Altersstadium vollendet war.

Durch den oben geführten Nachweis reiht sich *Branchiosaurus* gleichwerthig den lebenden Salamandriden, nicht aber den Ichthyoideen, den Kiemenlurchen an, obwohl man von vornherein in den ältesten Urodelen-artigen Lurchen persistente Larvenformen der höchsten Vertreter dieser Thiergruppe, also zugleich den Ichthyoideen nächststehende Geschöpfe hatte erwarten dürfen.

5. Der Schultergürtel.

(Vergl. Taf. XVI, Fig. 1—11, namentlich aber Taf. XVIII, Fig. 12—20.)

Den am schwierigsten zu entziffernden Theil des Stegocephalenskeletts bilden die Reste des Schultergürtels, deren überzeugende Deutung bisher noch nicht gelungen ist. Es beruht dies darauf, dass 1. der Schuppengürtel ebenso wie bei

unseren lebenden Urodelen wesentlich aus Knorpellamellen bestanden hat, welche ohne Spuren zu hinterlassen verwest sind; — dass 2. die verknöcherten Theile des Schultergürtels aus ihrer ursprünglichen Gruppirung zu einem hufeisenförmigen, vertical stehenden Bogen in eine horizontale Ebene zusammengedrückt worden sind und sich dabei derartig gegen einander verschoben haben, dass ihre ursprüngliche Stellung und Verbindung nicht mehr kenntlich ist; — dass 3. die Form dieser Harttheile keine Aehnlichkeit mit derjenigen unserer lebenden Amphibien hat, Vergleiche mit anderen Thiergruppen aber aus den sub 1 und 2 entwickelten Gründen unsicher sind. Die Folge der dargelegten Schwierigkeiten ist ein vollständiger Wirrwarr in der Terminologie der Knochenreste des Stegocephalen-Schultergürtels, trotzdem dieser nur aus 3 Paar Knochenstücken und einer asymmetrischen Knochenplatte besteht. Schon darüber, ob die 3 Kehlbrustplatten, Brustplatten, Thoracal- oder Sternalplatten zum Hautskelett oder zum inneren Skelett gehören, gingen die Ansichten auseinander. Speciell die mittlere dieser 3 Brustplatten bezeichnet Gaudry als entosternum, Miall und A. Fritsch als interclavicula (= episternum). Die beiden seitlichen Brustplatten nennt Miall, sowie Gaudry claviculae oder episterna, A. Fritsch coracoidea, Quenstedt Flügel- und Monotisschilder. Die von uns, Burmeister, Fritsch, v. Meyer als Clavicula bezeichnete Knochenspange fasst Geinitz als Coracoid, Gaudry als Supraclavicula, Miall als Scapula auf. Unsere Scapula sehen Godlfuss und Miall als Coracoid an.

Diese nicht erschöpfende Blumenlese zeigt, wie gross der Spielraum ist für die Deutung der wenigen Elemente des Schultergürtels der Stegocephalen. Auch mir haben vergleichende Studien an sehr reichem Materiale trotz der berathenden Unterstützung von Seiten befreundeter Zoologen zu einem Bilde von überzeugender Beweiskraft nicht verholfen, und ich bezweifele jetzt, dass dies aus den oben angeführten Gründen überhaupt zu erreichen sein wird. Jedenfalls empfiehlt es sich, vorläufig mehr als ein erneuter, nicht über jeden Zweifel erhabener Deutungsversuch, lieber bei der meist gebräuchlichen Terminologie der Schultergürtel-Elemente zu verbleiben und sich dabei zu vergegenwärtigen, dass sie nur conventionell, ihrer Deutung aber ziemliche Willkür gelassen ist. Danach würde auch der Schultergürtel von *Branchiosaurus* bestehen: aus einer mittleren und zwei seitlichen Brustplatten, 2 Schlüsselbeinen (claviculae) und 2 Schulterblättern (scapulae).

Als Scapula (siehe Taf. XVI, Fig. 2—11, namentlich aber Taf. XVIII, Fig. 14, 15, 16, 20) wird eine Knochenplatte

von halbmondförmiger Gestalt bezeichnet, welche jederseits hinter den lateralen Enden der seitlichen Brustplatten derartig zu liegen pflegen, dass ihr halbkreisförmiger Rand den letzteren zugewandt, also nach vorn gerichtet ist, während ihr Hinterrand nur schwach concav erscheint. Dieser Knochen stellt die einzige Ossification innerhalb des im Uebrigen aus persistirenden Hyalinknorpel bestehenden Schulterblattes und wahrscheinlich auch des Coracoides vor. Wie bei den Urodelen tritt somit der verknöcherte Theil der beiden letzteren gegen die knorpeligen Strecken derselben stark in den Hintergrund. Aber selbst die Scapula von *Branchiosaurus* repräsentirt keine solide Knochenplatte, sondern vielmehr eine Deckknochenscheide, welche aus zwei sehr zarten Knochenlamellen besteht, die mit ihrem gering ausgeschweiften Hinterrande in Verbindung stehen, sonst aber in ihrer ganzen Ausdehnung von einer Knorpelplatte (der knorpeligen Scapula) getrennt waren, welche letztere jetzt durch eine dünne Lage von Gesteinsmasse oder Brauneisenstein ersetzt ist.[1]) Diese Ueberwachsung der knorpeligen Scapula durch einen zarten Deckknochen ist von deren Hinterrande ausgegangen und hat sich nach vorn zu fortgesetzt, — ein Vorgang, der seinen Ausdruck in einer, wenn auch äusserst zarten, doch sehr häufig zu beobachtenden concentrischen Anwachsstreifung findet (Taf. XVIII, Fig. 15, 20). In Folge dieser Zwischenschaltung einer dünnen Gesteinslage lassen sich die beiden Decklamellen leicht von einander trennen, so dass je eine derselben an den beiden zusammengehörigen Gesteinsplatten haftet.

In der beschriebenen Form lässt sich die Scapula bereits an sehr kleinen *Branchiosaurus* - Larven beobachten und von diesen an bis zu den grössten, reifen Individuen verfolgen.

Ob nun die als Scapula bezeichnete Deckknochenscheide in der That allein die knöcherne Scapula repräsentirt, oder ob sich dieselbe noch etwas auf den anstossenden Theil des Coracoids erstreckte, lässt sich nicht mehr entscheiden. In ersterem Falle würde das Coracoid ganz ausschliesslich, in letzterem bis auf einen minimalen, der Gelenkpfanne nächstgelegenen Theil aus Knorpel bestanden haben.

Die Lage der Articulationsstelle für die Vorderextremität von *Branchiosaurus* ist deshalb nicht genau festzustellen. Die meist in Vergesellschaftung der Schultergürtelknochen wohl erhaltenen Oberarmknochen sind fast stets, nach vorn convergirend, gegen den Hinterrand der von uns oben als Scapula

---

[1]) Das gleiche Verhalten der knöchernen zur knorpeligen Scapula beschreibt Gegenbauer von *Proteus*. — Schultergürtel. Leipzig 1865, pag. 68, Anmerkung.

bezeichneten Lamelle gerichtet (Taf. XVI, Fig. 3, 4, 5, 9, 10, 11; Taf. XVIII, Fig. 13, 15, 16, 17).

Als Clavicula (vergl. namentlich Taf. XVIII, Fig. 12 bis 18) haben wir mit Anderen jene dünne Knochenspange aufgefasst, welche sich bei zahlreichen der vorliegenden Exemplare direct vor der Scapula findet und deren mediales Ende sich zuspitzt, während das laterale sich etwas ausbreitet und hier in Verbindung mit der Scapula gestanden haben wird. Die Urodelen ermangeln einer derartigen selbstständigen Clavicula, welche sich vielmehr in ähnlicher Form und Lage am Schultergürtel der Anuren und Eidechsen wiederfindet.

Trotz der Zartheit dieser schlanken Knochenspange zeigt sich dieselbe bereits bei sehr jugendlichen Larven (Taf. XVI, Fig. 3; Taf. XVIII, Fig. 12); bei reifen Exemplaren gelangt die löffelartige Ausbreitung des lateralen Endes zu deutlicherer Entwicklung (Taf. XVIII, Fig. 17).

Von den 3 Brustplatten besitzt die mittlere die bei Weitem grösste Ausdehnung, und zwar bei reifen Individuen die Gestalt einer abgerundet fünfseitigen bis stumpf herzförmigen Lamelle, die hinten mit einem scharfen Rande versehen ist, welchem zarte Anwachsstreifen parallel laufen, während der Vorderrand tief eingeschlitzt und dadurch in sehr dünne und spitz auslaufende Strahlen zertheilt ist.

Dem Hautskelette kann diese Platte nicht angehören, da einerseits ihrer unteren, ventralen Fläche die für derartige Gebilde charakteristischen Sculpturen abgehen, namentlich aber, weil an mehreren Exemplaren beobachtet werden konnte, dass Schuppenreihen des Bauchpanzers über dieselbe hinweglaufen.

An die Unterseite dieser Knochenlamelle legt sich beiderseits eine der seitlichen Brustplatten, ohne jedoch bis in die Mitte der ersten zu reichen, vielmehr greifen sie nur unter deren laterale Partieen eine Strecke weit unter (Taf. XVIII, Fig. 17 u. 18). Sie sind winkelig gebogen. Ihr einer Schenkel ist es, der sich, wie gesagt, an die Ventralfläche der mittleren Brustplatte legt und sich hier schwach fächer- oder blattförmig ausbreitet, während der andere Schenkel schräg nach oben und hinten emporsteigt und sich dabei ganz allmählich zuspitzt. Gut erhaltene Exemplare (Taf. XVIII, Fig. 17; Taf. XIX, Fig. 6) zeigen, dass dieser stielförmige Theil nach innen zu in Contact mit der Clavicula gestanden hat, und wie diese auf die Scapula zu gerichtet war.

So bei reifen Individuen. Auch bei sehr jugendlichen Larven sind bereits die seitlichen Spangen deutlich entwickelt. Sie weisen zwar ebenfalls schon die winkelige Biegung, also einen ventralen und einen lateralen Schenkel auf, entbehren aber anfänglich der ventralen blattförmigen Aus-

breitung fast vollkommen. Dahingegen treten sie mit diesen ihren medialen Enden in directe gegenseitige Berührung (Taf. XVIII, Fig. 13, 14, 16) und entfernen sich erst bei fortschreitendem Wachsthum der mittleren Thoracalplatte mehr und mehr von einander. Die letztere ist selbst bei im Uebrigen bereits gut verknöcherten Skeletten jugendlicher Larven erst als sehr kleine, hauchartig dünne Lamelle von wenig scharfen, verschwimmenden Conturen entwickelt. Mit zunehmendem Wachsthum der Larve gewinnt dieselbe an Grösse und Schärfe, während zugleich die ventralen Enden der seitlichen Sternalplatten weiter von einander rücken. Bei reifen Individuen, bei denen zwar schon die Ausbreitung des Bauchpanzers ziemlich weit fortgeschritten ist, die Zähnchen-tragenden Kiemenbogensegmente jedoch noch nicht vollkommen geschwunden sind (Taf. XVIII, Fig. 17), erreicht die Sternallamelle bereits 5 mm Durchmesser und ist am Vorderrande schon ziemlich tief eingeschlitzt. Bei ganz ausgewachsenen Exemplaren misst die mittlere Kehlbrustplatte 8—9 mm und ihre vordere Zerschlitzung reicht bis in die Nähe ihrer Mitte. Sie ist jetzt zu dem ausgedehntesten und am meisten in's Auge fallenden Elemente des Schultergürtels und durch sehr auffällige Abweichungen in ihrer Gestaltung von derjenigen anderer Stegocephalen zu einem wesentlichen Characteristicum der Gattung *Branchiosaurus* geworden (vergl. diese Zeitschrift 1885, pag. 716).

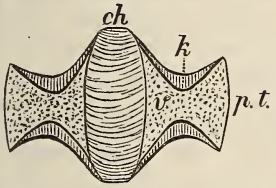
6. Die Rumpfwirbelsäule.

Nach Beobachtungen an dem sehr reichlichen Materiale an wohlerhaltenen Resten der Wirbelsäule lässt sich über die ursprüngliche Beschaffenheit und die überlieferten Ossificationen der Rumpfwirbel Folgendes constatiren:

1. Die Chorda hat augenscheinlich einen sich continuirlich durch die ganze Wirbelsäule ziehenden Strang gebildet, welcher durch die gleich zu beschreibenden Verknöcherungen zwischen je zwei Wirbeln, also intervertebral, eine Einschnürung erleidet, wodurch die Chordasegmente vertebral, also tonnenförmig erweitert erscheinen (Taf. XVI, Fig. 7 u. 9; Taf. XVIII, Fig. 21 u. 22; Taf. XIX, Fig. 3, 4 u. 9). Jedoch ist es jetzt schwer, zu entscheiden, wie viel von dem Steinkerne, welcher an die Stelle der verwesten Bestandtheile jedes Wirbelkörpers getreten ist, ursprünglich Chorda und wie viel von gleichfalls vergänglicher, die Chorda segmental und ringförmig umgebender Knorpelsubstanz eingenommen war. Jedenfalls weist der Umstand, dass die zarten Knochenhülsen der Wirbelkörper continuirlich in diejenigen der knorpeligen Querfortsätze auslaufen,

darauf hin, dass den Chordaabschnitten intravertebrale Ringe von Knorpel aufgelagert waren, welche beiderseits die knorpeligen Anlagen der Querfortsätze aussandten. Nach Verwesung der letzteren wurde ihre Stelle ebenso wie diejenige der Chorda und des vertebralen Knorpels von einem einheitlichen Steinkerne ersetzt, auf dessen Oberfläche sich meist noch die ossificirten Theile der Wirbel, also deren Knochenhülsen, vorfinden. Es ergeben sich demnach und aus dem Vergleiche mit den oben citirten Figuren die durch beistehende Holzschnitte veranschaulichten Verhältnisse.

Figur 9.



Figur 10.

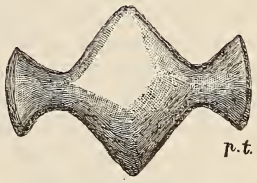


Fig. 9. Schematische Darstellung des Wirbelbaues von *Branchiosaurus amblystomus.*
ch = Chorda; v = Vertebraler Knorpel; — p.t = Knorpelige Anlage der Querfortsätze; — k = Knochenhülse.
Fig. 10. Steinkern eines solchen Wirbels.

2. Die Ossification dieser Wirbelkörper und ihrer Querfortsätze besteht in der Bildung eines Paares zarter Knochenhülsen, deren jede von den Querfortsätzen ausgehend sich von diesen aus continuirlich auf den Wirbelkörper fortsetzt und eine seitliche Hälfte derselben überzieht, um in der Medianlinie zusammen zu stossen. Die Naht, mit welcher dies geschieht, ist nicht vollständig geschlossen, sondern lässt bei Larven auf der Ventralseite einen lancettlichen Spalt, bei Reifen ein rundliches Loch offen (Taf. XVIII, Fig. 21). In Folge des geringen Zusammenhanges der rechten und linken Wirbelkörperhülse zerreisst die Wirbelsäule leicht auf ihrer Medianebene, so dass sich ihre beiden Hälften getrennt von einander finden oder sich gegenseitig etwas verschoben haben (Taf. XVI, Fig. 11; Taf. XIX, Fig. 7).

Die Verknöcherung ist an der sich einschnürenden Basis der Querfortsätze am beträchtlichsten gewesen, so dass hier die Hülse verdickt und auf ihrem Querbruche wie ein Wulst erscheint. Durch den Druck des auf ihnen lastenden Gesteinsschlammes sind die zarten Knochenlamellen der Ventralseite bei und nach Verwesung der Chorda und des Knorpels

auf diese hinabgepresst worden und haben sich dabei nicht selten durch Risse aus ihrem Zusammenhange gelöst. Man hat früher diese fragmentären Partieen für einen gesonderten Theil der Wirbelkörperhülse, als deren „unteres Schild“ aufgefasst.

3. Der obere Bogen ist, wo er durch die immerhin nicht häufige Seitenlage des fossilen Restes überhaupt sichtbar wird (Taf. XVIII, Fig. 22 u. 23) stets zu Papierdünne zusammengedrückt. Mit dem Dornfortsatze erreicht derselbe etwas grössere Höhe als der Wirbelkörper, dem er aufsitzt. Ersterer stellt eine breite, nach hinten gerichtete Knochenlamelle vor. Von seiner Basis läuft ein Paar kräftiger Fortsätze fast horizontal, nur ganz wenig ansteigend nach vorn, um hier den Processus spinosus des vorhergehenden Wirbels beiderseits zu umfassen; — es sind also Gelenkfortsätze. Von jedem Seitenflügel des oberen Bogens entspringt ein zarter, quergerichteter Ausläufer, der nur als obere Wurzel der Querfortsätze gedeutet werden kann (vergl. Taf. XVIII, Fig. 22 u. 23).

Die Querfortsätze der Wirbel sind nicht schräg nach hinten, sondern ähnlich wie bei den Anuren gerade nach aussen gerichtet (Taf. XVI, Fig. 3, 7, 9 u. 11; Taf. XIX, Fig. 1 bis 9) und tragen an sämmtlichen Rumpfwirbeln die früher (diese Zeitschr. 1881, pag. 319 und 591) beschriebenen kurzen, geraden Rippen, die nach hinten an Länge abnehmen, bis das letzte praesacrale Rippenpaar nur noch die Gestalt dornförmiger Rudimente besitzt. Auch sie bestehen nur aus einer dünnen Knochenhülse, welche den jetzt durch Brauneisen ersetzten axialen Knorpelcylinder umgab.

Alle diese Details im Bau und in der Gestaltung der Wirbel und Rippen von *Branchiosaurus* lassen sich bereits an den jugendlichsten, überhaupt erhaltungsfähigen Larven von 25 – 30 mm Gesammtlänge oft in grosser Schärfe erkennen. Auch in späteren Entwicklungsstadien, und selbst bei den grössten Reifen scheint die Verbindung der beiden seitlichen Hälften der Wirbelkörperhülsen kaum eine festere geworden zu sein als bei den kleineren Larven. Dort, wo sie sich in der Medianebene berühren, grenzen sie deutlich gegeneinander ab, sind oft gegeneinander verschoben und lassen dort, wo dies nicht geschehen ist, in der vorderen Hälfte ihrer Naht zwischen sich noch ein rundliches Loch oder einen spitzovalen Schlitz offen.

7. Der Sacralwirbel.

Wie bei den heutigen Urodelen, so dient auch bei *Branchiosaurus* nur ein einziger Wirbel als Träger des Beckens. Dieser Sacralwirbel unterscheidet sich in keinerlei Beziehung,

nicht einmal durch besondere Grösse oder stärkere Querfortsätze von den ihm vorangehenden und nachfolgenden Wirbeln. Ihn kennzeichnet ausschliesslich die Länge und die breitere, kräftigere Gestaltung seines Rippenpaares, welches zur Anheftung der Ileen dienen soll. Haben die Rippen, wie es nicht selten vorkommt, vor dem Einschlusse in die Gesteinsmasse eine Verschiebung erlitten oder sind ganz verlustig gegangen, so ist es unmöglich, den Beckenwirbel als solchen zu recognosciren und damit zugleich die Wirbelsäule in einen Rumpf- und Schwanzabschnitt zu gliedern.

Im Vergleiche zu den letzten praesacralen Rumpfrippen, welche, wie gezeigt wurde, dornförmig gestaltet und winzig klein sind, springen die Sacralrippen durch ihre das Mehrfache der ersteren erreichende Länge, vorzüglich aber dadurch in's Auge, dass sie fast doppelt so breit als selbst die grössten Rumpfrippen sind und namentlich an ihren distalen, zur Anheftung der Ileen bestimmten Enden eine beträchtliche Ausbreitung erfahren (vergl. Taf. XVI, Fig. 5, 6, 7, 8, 11; Taf. XVIII, Fig. 29 u. 32; Taf. XIX, Fig. 2, 7, 9).

Viel weniger schroff ist ihr Gegensatz zu den ersten Caudalrippen, welche sich mit Bezug auf ihre Dimensionen und Proportionen den Sacralrippen nähern, ja ihnen zuweilen fast gleichkommen (vergl. Taf. XVI, Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11; Taf. XVIII, Fig. 29, 30, 31) und sich dadurch ebenso gut als Beckenträger qualificiren würden. Die ersten Caudalwirbel unterscheiden sich somit in keinerlei Weise vom Sacralwirbel, nicht einmal durch beträchtlichere Differenzen in der Grösse der Rippen.

Diese sämmtlichen Erscheinungen sind bereits an sehr jugendlichen Larven zu beobachten und lassen sich bis zu den grössten reifen Individuen verfolgen, nur dass dann der Gegensatz zwischen den rudimentären praesacralen Rippen und den hier sehr kräftigen Sacralrippen noch mehr hervortritt.

8. Die Schwanzwirbelsäule.

Aus weiter unten zu entwickelnden Gründen erhält das Skelett des Schwanzes von *Branchiosaurus* eine ganz besondere Bedeutung. Um volle Klarheit über die dasselbe beherrschenden Verhältnisse zu erzielen, ist es deshalb auch hier empfehlenswerth, von einer Darstellung der einschlägigen Punkte des Schwanzskelettes der Urodelen auszugehen.

Die Zahl der Schwanzwirbel, also der hinter dem Sacralwirbel gelegenen Wirbel der Urodelen ist eine sehr schwankende und variirt bei den verschiedenen Gattungen zwischen 23 und 42. Ihr Querschnitt ist im Gegensatze zu dem der

Rumpfwirbel ein compresser, auch sind ihre Dornfortsätze kräftiger und höher als diejenigen der letzteren. Zugleich aber treten vom zweiten, dritten und vierten Schwanzwirbel an untere Bogen auf, während sie dem oder den ersten Caudalwirbel noch fehlen. Dahingegen besitzen je nach den verschiedenen Gattungen die ersten 2 bis 8 Schwanzwirbel Querfortsätze, welche jedoch nach hinten zu immer kürzer und schwächer, schliesslich rudimentär werden und endlich ganz verschwinden. Nur die ersten 2, seltener 3 oder 4 derselben tragen an ihren Enden Rippen. Gewisse der vordersten Caudalwirbel sind demnach gleichzeitig mit oberen und unteren Bogen, Querfortsätzen und Rippen versehen. [1])

Schreiten wir nun zur Beschreibung des Schwanzskeletts von *Branchiosaurus*.

Die Zahl der Schwanzwirbel beläuft sich bei Larven ebenso wie bei ausgewachsenen Individuen auf etwa 15. Jedoch repräsentirt diese Ziffer nur das Minimum der bei Lebzeiten des Thieres vorhandenen Wirbel, weil die letzten derselben, namentlich bei den Larven, vollkommen knorpelig oder nur sehr wenig verknöchert und deshalb nicht erhaltungsfähig gewesen sein mögen. Aus der gleichmässigen Abnahme der Grösse von Wirbeln und Bogen lässt sich jedoch die Länge des Schwanzes reconstruiren und schliessen, dass die Zahl der fossil nicht überlieferten Wirbel eine sehr geringe war. Immerhin würde somit die Gesammtzahl der Caudalwirbel im Vergleiche mit den jetzigen Urodelen eine nur unbeträchtliche gewesen sein. So besitzt z. B. *Salamandrina perspicillata* bis 42, — *Triton* bis 40, — *Salamandra venosa* 37, — *Sal. maculosa* 27, — *Spelerpes fuscus* 23 Caudalwirbel. Der Schwanz von *Branchiosaurus* war deshalb im Verhältniss zum Rumpf kürzer als bei unseren Lurchen. Jedoch ändert sich, wie wir weiter unten zu erörtern haben werden, im Laufe der Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus* die Proportion der Schwanz- zur Rumpflänge derart, dass bei jungen Larven der Schwanz etwa zwei Drittel, bei reifen Individuen aber nicht einmal mehr die Hälfte der Rumpflänge misst, also im Verhältniss zu letzterer kürzer wird (vergl. Taf. XVI, Fig. 4, 5, 6 u. 11).

Während der Bau sämmtlicher Wirbel des Rumpfes und des Beckens ein durchaus gleicher ist, gilt dies nicht von der Gesammtheit der Caudalwirbel, vielmehr ist man im Stande,

---

[1]) Vergl. u. a. Claus, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., Bd. 74, I. Abth., 1876, pag. 796 ff.

die Schwanzwirbelsäule nach der Bauart der Wirbel von vorn nach hinten in zwei Abschnitte zu zerlegen.

Innerhalb des ersten, vordersten derselben besitzen die Wirbel noch vollkommen den Bau der Rumpfwirbel, bestehen also aus je einem Paare zarter Knochenhülsen, welche beiderseits in die kräftigen, gerade abstehenden Querfortsätze auslaufen und an diesen Rippen tragen. Die Zahl dieser Wirbel und mit ihnen auch der caudalen Rippenpaare beträgt 5 oder 6, zuweilen sogar 7 (Taf. XVI, Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 10 u. 11; Taf. XVIII, Fig. 29—32).

Gleichzeitig mit dem zunehmenden Alter der Individuen vollzieht sich in der Gestalt der Schwanzrippen eine auffällige Veränderung. Bei den Larven erreichen die ersten zwei oder drei Paare derselben die Länge der grössten Rumpfrippen, erscheinen jedoch dadurch schlanker als diese, dass ihre distalen Enden, ähnlich wie bei den hinteren Rumpfrippen, sich weniger ausbreiten, sondern einfach stumpf endigen (Taf. XVI, Fig. 5 u. 6). Die nächsten, also die letzten 2 oder 3 Caudalrippen-Paare, nehmen rasch an Grösse ab. Bei den Reifen übersteigt zwar die Länge der ersten Caudalrippen diejenige der grössten Rumpfrippen auch nicht, dahingegen ist ihre Breite durchweg eine beträchtlichere, und dadurch ihre Gestalt eine viel gedrungenere und kräftigere, als die der Rumpfrippen und nähert sich mehr derjenigen der Sacralrippen (Taf. XVI, Fig. 7 u. 10; Taf. XVIII, Fig. 29). Nach hinten zu findet auch hier eine rasche Abnahme der Länge statt. Jedenfalls steht das Auftreten von bis 7 kräftigen caudalen Rippenpaaren in auffallendem Gegensatze zu der viel geringeren Zahl und Entwicklung der Schwanzrippen bei den Urodelen, von denen z. B. *Triton* gar keine, *Salamandra* und *Pleurodeles* ein, *Salamandrina* zwei, *Cryptobranchus* ein bis drei Caudalrippenpaare aufzuweisen haben.[1])

Sind somit die ersten 5—7, der Sacralpartie der Wirbelsäule nächstgelegenen Caudalwirbel durch den Besitz starker Querfortsätze und eben solcher Rippen ausgezeichnet, so wird der nächste Abschnitt (ganz abgesehen von der stetigen Abnahme der Wirbeldimensionen) einerseits durch das Fehlen von Querfortsätzen und durch die damit im Zusammenhang stehende (vergl. pag. 611) mangelhafte Verknöcherung der Wirbelkörper, namentlich aber durch das Auftreten von unteren Bogen charakterisirt. Es besitzen zwar noch einige (an einem Exemplar 4) der auf die rippentragenden Wirbel folgenden Caudalwirbel Querfortsätze, dieselben erreichen aber nicht mehr die

---

[1]) Claus, l. c., pag. 796. — Wiedersheim, Vergleichende Anatomie, I, pag. 79. — Hoffmann, Classen u. Ordnungen d. Amphibien, pag. 53.

Grösse ihrer Vorgänger, vielmehr beginnen nun die Umrisse der Wirbelreste an Schärfe zu verlieren.

Während der vordere Abschnitt des Schwanzes in Folge seiner horizontal abstehenden Rippen gewöhnlich in ursprünglicher Lage in den Gesteinsschlamm eingebettet wurde, hat sich die hintere, grössere, compresse Hälfte der Schwanzwirbelsäule und zuweilen auch mit ihr deren vordere Partie meist auf die Seite gelegt. Dadurch ist Gelegenheit zur Beobachtung folgender Erscheinungen geboten:

In dem hinteren Abschnitte hat eine Verknöcherung der Wirbelkörper nicht stattgefunden, vielmehr sind nur obere Bogen überliefert, welche einen schräg nach oben und hinten gebogenen Dornfortsatz tragen, der ebenso wie bei den Rumpfwirbeln (s. pag. 612) an seiner Basis ein Paar nach vorn gerichteter Flügel (Gelenkfortsätze) aussendet. Bei den letzten dieser oberen Bogen beschränkt sich die Verknöcherung auf die Seitentheile derselben, auf die beiden Bogenhälften, welche die Gestalt zweier kleiner, oben noch nicht verwachsener Knochenblättchen aufweisen und eines Dornfortsatzes noch entbehren (Taf. XVIII, Fig. 30, 31). Nach dem Schwanzende zu verschwimmen sie in der Gesteinsmasse.

Unterhalb dieser Reihe von mehr oder weniger verknöcherten oberen Bogen und getrennt von ihr durch einen den nicht erhaltungsfähigen Wirbelkörpern entsprechenden Zwischenraum, liegen die unteren Bogen. Auch sie sind ebenso wenig wie die letzten oberen Bogen unten geschlossen, sondern bestehen sämmtlich aus je einem Paare von Knochenblättchen, welche sich vertebral und distal etwas ausbreiten. Ob derartige untere Bogen bereits an den letzten noch mit Querfortsätzen versehenen Wirbeln auftreten wie bei gewissen lebenden Urodelen [1]), liess sich nicht constatiren, da bei der Seitenlage des Schwanzes die Querfortsätze, — bei verticaler Stellung desselben die Bogen nicht beobachtbar sind.

In Berücksichtigung der Thatsache, dass der Process der Verknöcherung wie anderer Umwandlungsvorgänge der Chorda in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitet, deuten uns die eben beschriebenen Beginne der Verknöcherung der äussersten Schwanzwirbel einerseits den Weg an, welchen die Ossification der übrigen Wirbel eingeschlagen hat, — weisen aber andererseits zugleich darauf hin, dass eine Vermehrung der Anzahl der fossil überlieferbaren Wirbel durch nach rückwärts fortschreitende Verknöcherung des knorpeligen Endes der Schwanzwirbelsäule möglich ist. Einem solchen Vorgange

---

[1]) Claus, l. c., pag. 799.

schreibt auch Wiedersheim[1]) die sehr beträchtlichen Schwankungen in der Caudalwirbelzahl sowohl von *Salamandrina perspicillata* (zwischen 32 und 42), wie anderer Lurche zu.

Die Schwanzwirbel der Urodelen endigen in einem Knorpelstab[2]), in welchem sich keine Spur von Chorda mehr erkennen lässt, vielmehr sitzt er der letzteren kappenartig auf. Anfangs finden sich in ihm noch deutliche Segmente ausgeprägt, was sich gegen das Ende zu verliert.

Werden Urodelen eines Theiles ihres Schwanzes beraubt, so findet bekanntlich ein Neuwachsthum statt. In seinem oben citirten Werke hat nun P. Fraisse constatirt, dass bei dieser Regeneration der Schwanzwirbelsäule die Chorda nicht betheiligt ist; — an ihre Stelle tritt vielmehr ein dem oben erwähnten Knorpelstab entsprechendes Knorpelrohr, aus welchem sich in späterer Zeit Wirbelkörper und deren Bogen differenziren können, die jedoch den vorangehenden nicht immer genau gleichen. Es sind morphologisch vollständig andere Gebilde als die ursprünglich vorhanden gewesene Wirbelsäule. „Leider besitzen wir, — so fährt Fraisse l. c., pag. 106 fort, — keine palaeontologischen Funde, welche uns Aufschluss darüber geben könnten, wann zum ersten Male und bei welcher Form die so höchst wunderbare Umbildung der regenerirten Wirbelsäule in ein Knorpelrohr aufgetreten ist. Es müsste sich hier unbedingt das Knorpelrohr, da es durchaus kein so vergängliches Gebilde ist und im Alter sogar, wie erwähnt, an der äusseren und inneren Oberfläche stark verknöchert, ebenso gut erhalten haben, wie die übrigen Skelettheile. Wo die Regenerationsfähigkeit des Skelettsystems in der phylogenetischen Reihe beginnt, das zu entscheiden, muss späteren palaeontologischen Aufschlüssen überlassen bleiben.“

Bei den nahen verwandtschaftlichen Beziehungen von *Branchiosaurus* zu unseren lebenden Urodelen dürfte von vornherein auf das Vorhandensein einer gleichen Regenerationsfähigkeit des Schwanzes geschlossen werden. Es wurden deshalb sämmtliche uns vorliegende Reste des Schwanzskeletts einer genauen Durchmusterung auf etwaige Andeutungen stattgehabter Regenerationsvorgänge unterworfen, — leider ohne irgend ein positives Resultat. Die von Fraisse den Paläontologen gestellte Frage bleibt deshalb auch heute noch unbeantwortet, obwohl sie an einem so reichen Materiale geprüft werden konnte, wie es der Untersuchung paläozoischer Lurche nicht leicht wieder zu Gebote stehen wird.

---

[1]) Wiedersheim, *Salamandrina perspicillata*, 1875, pag. 115.

[2]) P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, 1885, pag. 92.

9. Der Beckengürtel.

Im Gegensatze zum Schultergürtel besitzen wir über den Beckengürtel von *Branchiosaurus* volle Klarheit. In allen seinen Theilen herrscht, wie bereits in den früheren diesen Gegenstand behandelnden Abschnitten dieser Monographie hervorgehoben, grösste Uebereinstimmung mit dem Beckengürtel der Urodelen. Wie bei diesem wird das Becken von nur einem Wirbel und zwar vermittelst eines kräftigen Sacralrippen - Paares getragen (siehe pag. 613). Die beiden Ilea sind starke, plattgedrückte, namentlich an dem Hinterrande beträchtlich ausgeschweifte Knochen. Von ihren in Folge dessen sich stark verbreiternden Enden ist das obere durch Bindegewebe mit der Sacralrippe verbunden, während das untere ursprünglich mit dem Ischiopubicum zur Bildung der Gelenkpfanne für den Oberschenkel zusammenstiess. Von dem Ventraltheile des Beckens, dem Ischiopubicum, ist die pars ischiadica zu einem Paare dreiseitiger, nach hinten sich verschmälernder Knochentafeln ossificirt, während die vordere Partie, also die pars pubica, knorpelig verblieb und deshalb fossil nicht überliefert ist.

Diese Elemente des Beckenskeletts von *Branchiosaurus* sind von mir bereits früher eingehend geschildert worden, — an dieser Stelle ist nur noch hervorzuheben, dass sie sämmtlich schon in einem sehr jugendlichen Larvenstadium ossificirt erscheinen, und mit fortschreitendem Wachsthum der Individuen an Länge und namentlich an Stärke beträchtlich zunehmen. Dies gilt vorzüglich von den Ileen, welche sich bei ausgewachsenen Exemplaren zu den dickwandigsten und kräftigsten Knochen des ganzen Skelettes gestalten. Zugleich wird das untere, an das Ischiopubicum anstossende Ende viel breiter, und damit auch die Ausschweifung seines Hinterrandes beträchtlicher, als sie das Larvenstadium aufweist (vergl. Taf. XVI, Fig. 2—5 u. 7, 9, 10, 11; Taf. XVIII, Fig. 28—32).

Die Ischien haben bei den kleineren Larven die Gestalt eines Paares sehr zarter, fast halbovaler Blättchen, deren convexe Enden nach hinten gerichtet sind, während ihr sich noch verdünnender Vorderrand ziemlich geradlinig verläuft (Taf. XVIII, Fig. 25 u. 28). Bei grösseren Larven haben die Ischia durch nach vorn und in die Breite gerichtetes Wachsthum ihres Vorderrandes eine abgerundet dreiseitige, mehr in die Länge gestreckte Form erhalten (Taf. XVIII, Fig. 26 u. 31). Die Ischien der reifen Individuen endlich haben eine spitzdreiseitige Form angenommen, wobei ihre Aussenränder flach ausgeschweift und ihre Enden noch mehr zugeschärft erscheinen (Taf. XVI, Fig. 7, 10, 11; Taf. XVIII, Fig. 27 u. 29).

10. Die distale Verschiebung des Beckens im Laufe der Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus.*

In der oben gegebenen Schilderung der Rumpfwirbelsäule von *Branchiosaurus amblystomus* hat die Anzahl der praesacralen Wirbel keine Berücksichtigung gefunden, weil sie gewissen Schwankungen unterworfen ist, welche mit dem fortschreitenden Wachsthum und mit der Metamorphose der Individuen in gesetzmässigem Zusammenhange und mit den morphologischen Verhältnissen der Sacralpartie und des vorderen Caudalabschnittes in so inniger Verbindung stehen, dass zuerst diese klar gelegt werden mussten. Auf Grund sorgfältigster und wiederholter Zählungen an etwa 30 besterhaltenen Individuen und durch ergänzende Beobachtungen an zahlreichen minder gut überlieferten Exemplaren hat sich nämlich mit zweifelloser Sicherheit constatiren lassen:

dass die Zahl der praesacralen Wirbel von *Branchiosaurus amblystomus* bei den Larven eine geringere ist, als bei den Reifen, — d. h. also, dass sich die Zahl der Rumpfwirbel mit fortschreitender Entwicklung der Thiere vermehrt. (Vergleiche dies an den Wirbelsäulen der auf Tafel XVI dargestellten 11 Exemplare.)

Ueber das Maass dieser Zunahme, also über die Zahl der Rumpfwirbel in den verschiedenen Wachsthumsstadien der Individuen, giebt umstehende Tabelle Aufschluss.

Aus dieser tabellarischen Zusammenstellung lässt sich ersehen, dass die Skelette der kleinsten Larven nur 20, diejenigen der grössten reifen Exemplare hingegen 26 (vielleicht sogar 27) praesacrale Wirbel aufzuweisen haben, und dass sich diese Zunahme Hand in Hand mit dem Längenwachsthum des Thieres, also auch der Rumpfwirbelsäule stufenweise, wie folgt, vollzogen hat:

Länge der Rumpfwirbelsäule	Anzahl der Rumpfwirbel
19 — 27 mm	20
28 — 35 mm	21
38 — 40 mm	22 – 24
41 — 56 mm	25 — 26 (?27).

Zur Erklärung dieser höchst auffälligen Thatsache bietet sich, da an die Einschiebung neuer Wirbel nicht zu denken ist, von vornherein nur ein Vorgang: die mit der Entwicklung des Thieres nach hinten fortschreitende

Verschiebung des Beckens von einem Schwanzwirbel zum nächsten. In Folge derselben mussten die durch die Stärke ihrer Rippen zu diesem Zwecke qualificirten ersten 5 oder 6 Caudalwirbel je einer nach dem anderen zuerst als Träger der Ileen, also des Beckens, kurz als Sacralwirbel dienen, um dann bei fortgesetzter Rückwärtswanderung des Beckens den Rumpfwirbeln zugesellt zu werden und deren Zahl zu vermehren.

Tabellarische Uebersicht über die Zahl der praesacralen Wirbel in den verschiedenen Wachsthumsstadien von *Branchiosaurus amblystomus.*

Länge des Rumpfes vom Hinterrande des Schädels bis zum vorderen Ende des Sacralwirbels in mm	Anzahl der praesacralen Wirbel
19	20
23	20
25	20
26	20
27	20
28	21
30	21
32	21
33	21
37	22
39	23 oder 24
43	25 oder 26
48	25 oder 26
50	26
52	26
54	26 oder 27
56	26 oder 27

Es fragt sich nun zunächst: ist ein derartiger Vorgang einer distalen Verschiebung, also eine Wanderung des Beckens als Glied der Reihe ontogenetischer Processe an lebenden Urodelen thatsächlich beobachtet und verfolgt worden? Meines Wissens ist dies nicht der Fall.[1]) Dahingegen

[1]) An von mir gezogenen 6 Tage alten, 33 mm langen Larven von *Salamandra maculosa* trug ebenso wie bei erwachsenen Individuen der 17. Wirbel das Becken.

hat namentlich Claus[1]) die phylogenetische Bedeutung einer Wanderung des Bekens bei den Amphibien eingehend behandelt. In der citirten Arbeit weist er zunächst darauf hin, dass sich selbst bei Individuen derselben Amphibienart eine nicht unbedeutende, dem herkömmlichen Artbegriff nicht gerade günstige Unbeständigkeit des Befestigungsortes des Beckengürtels und somit der Zahl der Rumpfwirbel bemerklich macht. Exemplare von *Salamandra maculosa* trugen den Beckengürtel bald am 16ten, bald am 17ten, ja am 18ten Wirbel, — solche von *Sal. atra* bald am 15ten, bald am 16ten, — solche von *Triton cristatus* am 17ten oder 19ten, — von *Triton helveticus* am 14ten oder 15ten, — von *Cryptobranchus japonicus* am 20sten, 21sten oder 22sten Wirbel.

Bei allen diesen Schwankungen in der Zahl der praesacralen Wirbel fehlen auch die verbindenden Zwischenstufen nicht, welche den Antheil an der Sacralbildung von jedesmal einem auf den nächsten Wirbel dadurch übertragen, dass je zwei aufeinander folgende Wirbel asymmetrische Form aufweisen, indem einer derselben links, der nächste hingegen rechts eine Sacralrippe und das Ileum trägt.

Claus erblickt in diesen Schwankungen der Wirbelzahl, sowie in der asymmetrischen Gestaltung des Beckens, soweit sie sich an Salamandrinen bemerklich machen, den Ausdruck der Tendenz, durch Rückwärtsverlegung des Beckens die Zahl der Rumpfwirbel zu vermehren und dadurch im Laufe der Generationen eine grössere Längserstreckung des Rumpfes als eine im Kampfe um's Dasein förderliche Umgestaltung zu erzielen. Eine fortgesetzte caudale Verschiebung des Beckens führe zu Gattungen wie *Proteus* und *Amphiuma*, bei denen der Rumpf bis zu 31 und 62 Wirbeln verlängert ist, und schliesslich zu Formen ohne hintere Extremitäten wie *Siren* mit 64 Rumpfwirbeln. — Dahingegen werde die Neigung der Verkürzung des Rumpfes durch Vorwärtsschiebung der Sacralregion bei Schwanzlurchen früherer Perioden „den Anlass zur phylogenetischen Entwicklung der Batrachier gegeben haben, bei denen bekanntlichst das Os ileum am neunten Rumpfwirbel befestigt ist.“

Die von Claus aus rein osteologischen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse über die Verschiebung des Beckengürtels an der Wirbelsäule der Urodelen fand H. von Jhering[2])

---

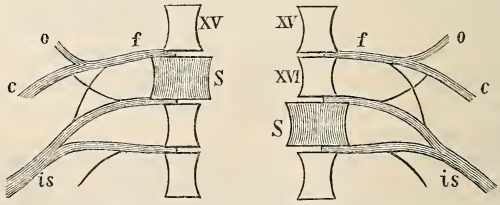
[1]) Claus, l. c., pag. 805, Verschiebungen des Darmbeines und der Sacralregion der Wirbelsäule von Amphibien.

[2]) H. v. Jhering, Ueber das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig 1868, pag 17, 59, 66 ff.

auf anderem Wege bestätigt, indem er das Verhalten der Spinalnerven als entscheidendes Moment und als Maassstab für derartige Veränderungen benutzte. Er ging dabei von der Voraussetzung aus, dass Wanderungen des Beckens die Lagerung des Plexus lumbo-sacralis (also des Plexus, welcher zur Innervation der hinteren Extremitäten dient) und dessen Verhältniss zum Spinalnervensystem durchaus nicht beeinflussen könne, und zwar bei Urodelen umsoweniger, als sich bei ihnen das Ileum nicht direct an den Beckenwirbel, sondern an dessen Rippen anheftet. Es müsse aber offenbar für die Anlage des Spinalnervensystems ganz gleichgültig sein, ob dieses Rippenpaar dünner oder dicker ist, und ob es an seinem distalen Ende sich mit dem Ileum verbindet oder nicht. Es ist mithin vorauszusetzen, dass trotz der Differenzen in der Zahl der praesacralen Wirbel in Folge von Beckenverschiebungen, der Plexus dennoch überall die gleiche Anordnung und Lagerung besitzen und immer von den nämlichen Spinalnerven gebildet werden müsse. Dadurch wird der Plexus lumbo-sacralis zum fixen Punkte, an welchem sich Wanderungen des Beckens markiren.

Durch Beobachtungen an *Salamandra maculosa* fand H. von Jhering in einer gewissen Reihe von Fällen diese seine Voraussetzungen durchaus bestätigt. Bei den meisten der von ihm untersuchten Exemplare waren 15 praesacrale Wirbel vorhanden, — der 16te war der Sacralwirbel. An dem Plexus lumbo-sacralis von *Sal. maculosa* betheiligen sich 3 Spinalnerven. Der 16te Spinalnerv (Nerv. furcalis) entspringt hier zwischen dem letzten praesacralen Wirbel und dem Sacralwirbel und giebt den Nervus cruralis und obturatorius ab (vergl. Textfigur 11). Der zweite und dritte

Figur 11. Figur 12.



Der Sacralwirbel und der Plexus lumbo-sacralis von *Salamandra maculosa.*

XV, XVI = 15ter u. 16ter praesacraler Wirbel; — s = Sacralwirbel; — f = Nervus furcalis; — o = N. obturatorius; — c = N. cruralis; — is = N. ischiadicus. Nach H. v. Jhering.

nach hinten folgende Spinalnerv des Plexus erzeugen den mächtigen N. ischiadicus. Der Sacralwirbel, und zwar in diesem gewöhnlichen Falle der 16te Wirbel, hat also hier seine Lage zwischen dem 16ten und 17ten Spinalnerv. Anders dort, wo das Becken statt vom 16ten vom 17ten Wirbel getragen wird. Trotz dieser Aenderung in der Wirbelfunction sind die Verhältnisse des Plexus lumbo-sacralis vollkommen unverändert geblieben: der 16te Spinalnerv ist wie sonst der N. furcalis, er tritt noch immer zwischen dem 15ten und 16ten Wirbel aus, aber der 16te Wirbel ist nicht mehr der Sacralwirbel, sondern ist durch Verschiebung des Beckens zum letzten praesacralen Wirbel geworden, so dass der N. furcalis zwischen zwei praesacralen Wirbeln austritt. Der Sacralwirbel liegt jetzt zwischen den beiden hinteren Spinalnerven des lumbo-sacralen Plexus (vergl. Textfigur 12).

Aehnliche Verschiebungen der Lage des Beckens bei constantem Verhalten der Spinalnerven hat H. v. Jhering, ganz abgesehen von anderen von ihm behandelten Thiergruppen, an *Siredon pisciformis* und an *Salamandra atra* beobachtet.

Die von uns auf pag. 620 gegebene Tabelle liefert nun den augenscheinlichen Nachweis, dass sich in der individuellen Entwicklungsgeschichte des unseren lebenden Salamandriden so nahe stehenden *Branchiosaurus amblystomus*, also eines der geologisch ältesten Lurche thatsächlich noch eine solche rückwärts gerichtete Verschiebung der Sacralregion vollzogen hat.

Der Umstand, dass die Zahl der Caudalwirbel trotz der allmählichen Zuziehung der vordersten derselben zum Rumpfabschnitte, sich nicht zu vermindern, sondern ziemlich gleichzubleiben scheint, beruht auf der in gleichem Schritte nach hinten fortschreitenden Verknöcherung der letzten während des Larvenstadiums noch knorpeligen und deshalb nicht erhaltungsfähigen Caudalwirbel (siehe pag. 616).

Folgende in vorhergehenden Abschnitten unserer Arbeit erörterten Eigenthümlichkeiten im Skelettbau von *Branchiosaurus amblystomus* finden durch den Process der Rückwärtswanderung des Beckens von einem Caudalrippenpaare zum anderen ihre Erklärung, oder stehen mit ihm in ursächlichem Connexe:

1. die in der Tabelle auf pag. 620 zum ziffermässigen Ausdruck gebrachte Zunahme der Rumpfwirbelzahl mit fortschreitendem Alter und Wachsthum der Individuen;

2. die damit im Zusammenhang stehende Veränderung der Proportion zwischen der Länge von Schwanz und Rumpf zu

Gunsten des letzteren; — also die relative Verkürzung des Schwanzes bei älteren Individuen (siehe pag. 614);

3. die vollkommene Uebereinstimmung im Bau und in der Grösse des Sacralwirbels, also des vorübergehend als Beckenträger dienenden Wirbels und der benachbarten Rumpf- und Caudalwirbel (siehe pag. 613);

4. die grosse Zahl und die kräftige Gestalt der Schwanzrippen, die sich dadurch zu Beckenträgern qualificiren (siehe pag. 615).

Dass sich übrigens im Embryonalleben heutiger Vertrebraten thatsächlich Beckenwanderungen vollziehen, hat E. Rosenberg [1]) an Embryonen des Menschen und der anthropoiden Affen nachgewiesen. Während die praesacrale Wirbelsäule des Menschen aus 24 Wirbeln besteht, wird dieselbe in einem sehr frühen Entwicklungsstadium des menschlichen Embryos aus 26 Wirbeln gebildet. Der letzte derselben vereinigt sich später durch Verschmelzung der verdickten Enden seiner Seitenfortsätze und derjenigen der Sacralwirbel mit dem Sacrum (l. c., pag. 111), welches in diesem Stadium aus 6 Wirbeln (26. bis 31.) zusammengesetzt wird, — während die praesacrale Wirbelsäule durch diesen Vorgang auf 25 Wirbel reducirt ist. Im Laufe der weiteren Entwicklung löst sich zuerst der 31ste, dann auch der 30ste Wirbel aus der Verbindung mit dem Sacrum, um als Caudalwirbel selbstständig zu werden (l. c., pag. 110 u. 111). Zugleich mit dieser distalen Reduction der Wirbelzahl des Sacrums findet am vorderen Ende desselben die Aufnahme des 25sten bis dahin praesacralen Wirbels in das Becken auf die gleiche Weise statt, wie früher diejenige des 26sten (l. c., pag. 108 u. 111). Während dessen hat sich gleichzeitig das Ileum, welches früher dem 26sten und 27sten Wirbel anlag, am Sacrum weiter proximalwärts vorgeschoben. Bei der Entwicklung des menschlichen Sacrums werden also 2 bis dahin praesacrale Wirbel in das Sacrum aufgenommen, und im Gegensatze hierzu am distalen Ende des letzteren 2 Wirbel losgelöst und zu Schwanzwirbeln. Gleichzeitig schieben sich die Ileen nach vorn. Das Sacrum des menschlichen Embryos wandert mit anderen Worten proximal-, also vorwärts.

Zu gleichen Resultaten gelangt Rosenberg (l. c., p. 147 ff.) in Bezug auf die anthropoiden Affen, bei denen ebenfalls „ersichtlich ist, dass die in einer bestimmten Entwicklungsstufe letzten Wirbel der verschiedenen Regionen der Wirbelsäule auf einer weiteren Entwicklungsstufe zu den ersten der distal-

---

[1]) E. Rosenberg, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule des Menschen. Gegenbauer's morpholog. Jahrbuch, Bd. I, 1876, pag. 102.

wärts folgenden Regionen werden, ... worin sich deutlich eine proximalwärts fortschreitende Umformung ausspricht."

Wie wir oben dargelegt haben, spielt sich in der Ontogenie von *Branchiosaurus amblystomus* ein ähnlicher Vorgang ab, — nur ist die Wanderung des Beckens die umgekehrte, — keine proximale, sondern eine distale. Die Eigenschaft eines der Wirbel von *Branchiosaurus* als Sacralwirbel ist keine primäre, sondern eine später erworbene.

11. Die Extremitäten.

Mit Bezug auf das Verhalten der Skeletttheile der Extremitäten von *Branchiosaurus* in den verschiedenen Entwicklungsstadien dieses Lurches liessen sich folgende Thatsachen feststellen:

1. Schon an den kleinsten Larvenskeletten sind nicht nur Ober- und Unterarm (getrennter Radius und Ulna), sondern zugleich mit ihnen auch Ober- und Unterschenkel (getrennte Tibia und Fibula) ossificirt, also überliefert (Taf. XVI, Fig. 1 u. 2). Der Umstand, dass unter dem reichen Materiale von Resten jugendlicher Larven keine Exemplare angetroffen wurden, bei denen Spuren der Hinterextremitäten fehlen, weist darauf hin, dass die Verknöcherung des Skelettes erst begann, nachdem auch die hinteren Extremitäten der Larven bereits hervorgesprosst waren.

2. Die Knochen des Armes und Beines sind zarte Röhrenknochen und bleiben dies auch im reifen ausgewachsenen Zustande der Thiere, wenn sich auch die Röhrenwandungen verdicken.

3. Die beiderseitigen, die Gelenkflächen tragenden Enden sämmtlicher Arm- und Beinknochen bleiben während des ganzen Lebens knorpelig; — alle diese Röhrenknochen sind deshalb in fossilem Zustande beiderseits offen (vergl. Taf. XVI, Fig. 1—11; Taf. XVIII, Fig. 16, 28, 31; Taf. XIX, Fig. 2, 3, 6, 7).

4. Das Verhältniss der Länge des Humerus und Femur (und mit diesen der Extremitäten überhaupt) zu derjenigen des Rumpfes ändert sich im Laufe der Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus* zu Ungunsten der Extremitäten in der aus umstehender Tabelle ersichtlichen Weise.

Aus diesen Zahlen ist zu lesen: dass der Femur bei über 3 maliger Verlängerung der praesacralen Wirbelsäule (von 18 zu 57 mm) nicht ganz um das Zweifache (von 4 auf 7,5 mm) und der Humerus auch nur etwas über das Zweifache seiner früheren Länge (von 3 auf 6,3 mm) gewachsen ist (vergl. Taf. XVI, Fig. 1—11). Die Extremitäten sind mit anderen

Tabellarische Zusammenstellung der Längen der Rumpfwirbelsäule, des Humerus und des Femur (in Millimetern) in den verschiedenen Wachsthumsstadien von *Branchiosaurus amblystomus.*

der Rumpfwirbelsäule	des Humerus	des Femur
18	3	4
25	4,5	5,5
30	5	6
35	5,5	6,5
40	6,3	7,5
50	6,3	7,5
57	6,3	7,5

Worten relativ viel kürzer geworden, — im Vergleiche mit der Wirbelsäule im Wachsthume beträchtlich zurückgeblieben. In Folge dessen hat sich das bei den kleinsten Larven herrschende Verhältniss der Länge des Oberschenkels zur Rumpflänge von 1 : $4^1/_2$ bei den grössten Reifen in 1 : $7^3/_4$, dasjenige des Oberarmes zum Rumpfe von 1 : 6 in 1 : 9 umgewandelt. Dahingegen haben diese im Larvenstadium schlanken, langgestreckten Röhrenknochen im Alter eine gedrungenere, stämmigere Gestalt angenommen und die Extremitäten dementsprechend eine kräftigere und zur Bewegung auf dem Lande geeignetere Form erhalten.

5. Die Carpalia und Tarsalia sind nicht nur bei den Larven knorpelig, sondern erleiden auch während der späteren Entwicklung durchaus keine Verknöcherung. Carpus und Tarsus sind deshalb nie fossil erhalten, vielmehr entspricht ihnen auch bei den grössten Individuen eine Lücke zwischen Unterarm- resp. Unterschenkelknochen einerseits und den Fingern resp. Zehen andererseits (Taf. XVI, Fig. 4, 5, 6, 9, 10; Taf. XVIII, Fig. 24.)

6. Metacarpalia, Metatarsalia und Phalangen sind bei den kleinsten Larven noch nicht ossificirt, fehlen deshalb deren Skeletten (Taf. XVI, Fig. 1. u. 2). Erst in einem späteren Abschnitte des Larvenstadium vollzog sich ihre Ossification zu zarten, Sanduhr-ähnlichen Röhrenknochen.

Der Fuss besteht aus 5 Zehen, jede derselben aus einem Metacarpale, ausserdem die I. Zehe aus 3, — die II. aus 4, — die III. aus 3, — die IV. und V. aus je 2 Phalangen, von denen der letzte zugespitzt ist (Taf. XVIII, Fig. 24; Taf. XIX,

Fig. 7). An der weniger gut erhaltenen Hand haben sich nirgends Metacarpalia und Phalangen von mehr als 4 Fingern auffinden lassen.

12. Das Schuppenkleid der Bauchseite.

(Vergleiche hierzu Tafel XIX.)

Die ersten Anfänge des Bauchpanzers gewahrt man bereits an noch kiementragenden Larven von etwa 50 mm Länge. Auf die Bedeutung solcher Exemplare als Bindeglieder zwischen den als nackte Larven und den als kiemenlose, reife Formen der Versteinerung überlieferten Individuen ist bereits bei Beschreibung des Visceralskelettes von *Branchiosaurus* auf pag. 606 hingewiesen worden. In diesem Entwicklungsstadium (siehe Taf. XIX, Fig. 2) zeigt sich auf der von Eisenhydroxyd gebräunten Gesteinsfläche ein weisser Anflug, der sich die berippte Wirbelsäule entlang nach hinten bis an die letzten praesacralen Wirbel erstreckt und sich beiderseits ziemlich scharf gegen das Rostbraun der Umgebung abgrenzt. Derselbe besitzt in seiner vorderen Hälfte eine Breite von 8 mm, überragt also die Wirbelsäule nebst Querfortsätzen und Rippen (zusammen 6 mm) beiderseits um etwas. Nach hinten zu verschmälert sich derselbe ganz allmählich, wird zugleich undeutlicher und endigt vor dem Sacralwirbel. Bei Anwendung einer starken Lupe giebt sich die hintere Hälfte dieses hauchartigen medialen Streifens zu erkennen als ein Chagrin von unregelmässigen Kalkkörnchen oder dünnsten Kalkschüppchen mit verschwimmenden Rändern, die eine gesetzmässige Anordnung nicht besitzen. In seiner vorderen Hälfte jedoch (siehe auch Taf. XIX, Fig. 1) macht sich eine, wenn auch noch sehr zarte, doch deutliche Schuppenbildung geltend unter gleichzeitiger Tendenz einer reihenförmigen Anordnung.

In einem späteren Stadium, bei bereits kiemenlosen, reifen, schon zum Leben auf dem Lande übergegangenen Individuen haben die Schuppen querovale Gestalt und scharfe Conturen angenommen, besitzen einen saumförmig verdickten Hinterrand, von welchem aus zarte, zierliche Radiärlinien auslaufen (vergl. diese Zeitschr. 1881, pag. 596 und Taf. XXIV, Fig. 7 u. 10), decken sich mit ihren Rändern dachziegelartig und sind in Reihen angeordnet. Diese Schuppenreihen gehören zwei Systemen an. Das erste nimmt etwa die beiden hinteren Drittel der Bauchfläche ein und besteht aus 35 — 40 nach hinten divergirenden Reihen (vergl. den Holzschnitt 13 auf pag. 629, ferner Taf. XVI, Fig. 7 u. 11; Taf. XIX, Fig. 3, 7, 8, 9). Das zweite deckt ungefähr die hintere Hälfte des vorderen Drittels der Bauchfläche, also die Unterseite der Brustgegend,

und besteht aus 10 bis 12 nach vorn divergirenden Schuppenreihen, die also einen nach vorn offenen Winkel einschliessen (II der Textfigur 13, ferner Taf. XVI, Fig. 11 und Taf. XIX, Fig. 4, 5, 6, 8 u. 9). Der Punkt, an welchem sich diese zwei Systeme berühren, die Stelle, von welcher sie nach vorn und nach hinten ausstrahlen, liegt hinter der mittleren Sternalplatte (th), etwa auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel der Rumpflänge (Taf. XVI, Fig. 11).

Einem noch etwas späteren Entwicklungsstadium scheint die Bildung eines dritten Systems von Schuppenreihen anzugehören. Dieselben bedecken in einer Zahl von 10—12 die vorderste Partie der Brustregion und die Halsgegend (III der Textfigur 13, ferner Taf. XIX, Fig. 6 u. 8), verlaufen in flachen Wellenlinien rechtwinkelig zur Längenaxe des Rumpfes und schneiden deshalb die nach vorn divergirenden Reihen des nächstfolgenden II. Systemes schräg ab.

Nach dem Vorgange Nitzsch's [1]), welcher die aus reihenförmig angeordneten Conturfedern bestehenden Streifen des Gefieders der Vögel Federfluren nannte, lassen sich die oben beschriebenen Systeme von Schuppenreihen als Schuppenfluren bezeichnen und zwar nach der Lage, die sie auf der Unterseite des Rumpfes einnehmen als Bauchflur (I), — Brustflur (II) — und Hals- oder Kehlflur (III).

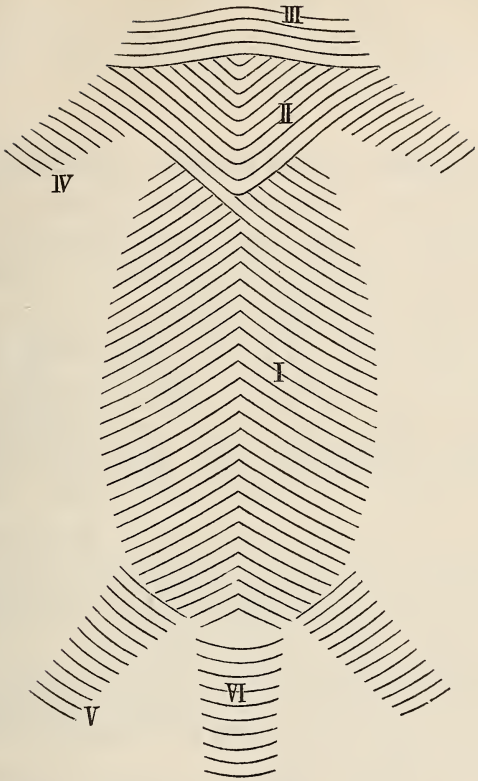
Die Breite dieses demnach aus 3 Schuppenfluren zusammengesetzten Bauchpanzers beträgt jetzt, bei einer Rippenlänge der betreffenden Individuen von 4—5 mm, etwa 22 mm.

War das Schuppenkleid anfänglich auf die Bauchfläche des Rumpfes beschränkt, so dehnt sich dasselbe später auch auf die Unterseite des Schwanzes und der Extremitäten aus. Auch hier wird seine Bildung eingeleitet durch einen hauchartig erscheinenden Chagrin von kleinsten Kalkkörnchen und -blättchen, an deren Stelle bei ausgewachsenen Exemplaren Schuppen gleicher Art wie die des eigentlichen Bauchpanzers treten. Diese naturgemäss kurzen Schuppenreihen verlaufen quer zur Längsaxe der Extremitäten und des Schwanzes, erreichen nicht ganz die Dimensionen der Bauchschuppen, nehmen nach dem Carpus, dem Tarsus und der Schwanzspitze zu an Grösse und Deutlichkeit ab und scheinen die innere Fläche von Hand und Fuss freigelassen zu haben (vergl. IV, V und VI der Textfigur). Diejenigen der Vorderextremität (der Armfluren) schliessen sich in ihrer Richtung beiderseits den nach vorn divergirenden Reihen des zweiten Systems der Bauchfläche, also der Brustflur, an (Taf. XIX, Fig. 6 u. 8); — diejenigen der Hinterextremitäten (der Schenkelfluren)

---

[1]) Ch. L. Nitzsch, System der Pterylographie. Halle, 1840, p. 21 ff.

Figur 13.



Schematische Darstellung des ventralen Schuppenkleides von *Branchiosaurus amblystomus.*

I bis V = Systeme (Fluren) von Schuppenreihen. I = Bauchflur; — II = Brustflur; — III = Hals- oder Kehlflur; — IV = Armfluren; — V = Schenkelfluren; — VI = Schwanzflur.

sind quer zu den nach hinten divergirenden Reihen des ersten Systems, also der Bauchflur gestellt (Taf. XVI, Fig. 10 u. 11; Taf. XIX, Fig. 7); diejenigen des Schwanzes (der Schwanzflur) endlich bilden nach vorn offene Bogen (Taf. XVI, Fig. 10; Taf. XIX, Fig. 7 u. 9).

Auf diese Weise hat sich beim reifen, ausgewachsenen *Branchiosaurus amblystomus* eine die gesammte Unterseite des Thieres deckende Panzerung aus Schuppenreihen vollzogen,

deren Anordnung und Vertheilung das in dem Holzschnitte auf pag. 629 wiedergegebene Schema zu Grunde liegt. Es ist einleuchtend, dass diese flurenweise Gruppirung der Schuppenreihen ein höheres Maass von Beweglichkeit des Rumpfes und der Gliedmaassen zum Zwecke hat.

Kurzer Rückblick auf die Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus* Cred.

Die kleinsten durch Beginn der Ossification erhaltungsfähig gewordenen Skelette von *Branchiosaurus amblystomus* besitzen eine Länge von etwa 25 mm.

Die Larven, von denen sie abstammen, früher *Br. gracilis* genannt, athmeten durch Kiemen. Diese wurden von 4 Paar Kiemenbogen getragen. Die knorpeligen Dorsalsegmente der letzteren waren an ihren einander zugewandten oberen Rändern mit kalkigen, deshalb fossil überlieferten Zähnchen besetzt. Das Ventralsegment des ersten Kiemenbogens ist schon bei den Larven verknöchert und mit deren Skelett fossil erhalten.

Sobald die Individuen eine Länge von 60—70 mm erreicht haben, verlieren sie die Kiemenbogen, gehen von der Kiemenathmung zur Lungenathmung über, treten also in den Zustand der Reife. Durch fortgesetztes Wachsthum erreichen sie eine Länge von 100—130 mm.

Die Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus* beruht somit auf einer Metamorphose, durch welche demselben eine systematische Stellung in nächster Nähe der Salamandriden angewiesen wird.

Mit dieser Metamorphose sind folgende Veränderungen im Skelettbau verknüpft:

Der stumpfe, kurze Schädel der Larven nimmt im Laufe der Entwicklungsgeschichte eine schlankere, gestrecktere Gestalt an. Verhält sich Anfangs seine Länge zur Breite wie 2:3, so sind bei ausgewachsenen Individuen beide Dimensionen einander fast gleich geworden. Diese Bevorzugung des Längenwachsthums vollzieht sich namentlich in der vorderen Schädelhälfte und innerhalb dieser vorzüglich dadurch, dass sich die Länge der Nasalien allmählich vervierfacht und dadurch derjenigen der Frontalia fast gleichkommt.

Die Vergrösserung der Orbitae hält nicht gleichen Schritt mit dem Längenwachsthume des Schädels, bleibt vielmehr hinter diesem zurück. Beträgt ihr Durchmesser bei den kleineren Larven die Hälfte der Schädellänge, so erreicht er bei den Reifen kaum noch ein Drittel derselben. Diese relative

Grössenabnahme beruht auf dem ausserordentlichen Wachsthum der den Hinterrand der Orbita deckenden, für den Stegocephalenschädel so charakteristischen Knochenplatten, des Postorbitale, Postfrontale und Jugale. Das Postfrontale, ursprünglich schlank und schmal sichelförmig, breitet sich hinten keilförmig aus. Das Postorbitale, bei jungen Larven eine schmale Spange, wird zu einer gleichschenklig dreiseitigen Knochenplatte, die sich keilförmig zwischen das Squamosum und Supratemporale einschiebt. Das Jugale verknöchert erst spät und wird zu einer halbmondförmigen bis abgerundet dreiseitigen Knochenlamelle, welche den Winkel zwischen Oberkiefer und Postorbitale deckt.

Zu dem Scleralring innerhalb der Augenkapsel der Larven gesellt sich bei reifen Individuen das Scleralpflaster, bestehend aus einem Mosaik kleinster Kalkschüppchen, welches die Fläche zwischen Scleralring und Frontalrand der Orbita einnimmt.

Das Foramen parietale, welches vermuthlich zur Aufnahme eines unpaarigen Auges (des Parietalauges) gedient hat, besitzt bereits bei den Larven eine verhältnissmässig beträchtliche Grösse.

Während von den Elementen des Schultergürtels die Scapula und die Clavicula im Laufe der Entwicklungsgeschichte ihrer Besitzer nur eine Grössenzunahme, kaum aber eine Veränderung ihrer Form erleiden, nimmt die mittlere Sternalplatte, die bei den Larven nur eine kleine, hauchartig zarte Lamelle bildet, die Gestalt einer 8—9 mm grossen, kräftigen, abgerundet fünfseitigen Platte an, welche vom Vorderrande aus bis fast zur Mitte tief geschlitzt ist. Die beiden winkelig nach oben und hinten gebogenen seitlichen Sternalplatten breiten sich an ihren der mittleren Platte von unten aufliegenden Enden blattförmig aus und rücken mit fortschreitendem Wachsthum des Thieres, nachdem sie sich bei den Larven in der Medianlinie fast berührt haben, immer mehr auseinander, also lateralwärts.

Die Anzahl der praesacralen Wirbel nimmt mit der Entwicklung des Individuums zu und vermehrt sich von 20 bei kleinsten Larven bis zu 26 bei ausgewachsenen Reifen.

Im Vergleich zur Länge des Rumpfes wird dahingegen diejenige des Schwanzes eine geringere; es findet mit dem Wachsthum des Thieres eine relative Verkürzung des Schwanzes statt, so dass dieser bei Reifen, statt wie bei den Larven zwei Drittel, nicht einmal mehr die Hälfte der Rumpfwirbelsäule misst.

Diese Thatsachen lassen sich nur durch eine rück-

wärts gerichtete Verschiebung des Beckens erklären, also durch eine Wanderung der Ileen von einem der mit auffällig kräftigen Rippen versehenen Caudalwirbel zum nächsten.

Mit der Längenzunahme des Rumpfes hält diejenige der Extremitäten nicht gleichen Schritt, bleibt vielmehr hinter dieser beträchtlich zurück. Dahingegen nehmen die bis dahin schlanken, langgestreckten, sehr dünnen Röhrenknochen der Extremitäten eine gedrungenere, kräftigere und stämmigere Gestalt an.

Gleichzeitig mit allen diesen Veränderungen im inneren Skelett vollzieht sich die Herausbildung eines Hautskelettes und zwar eines Schuppenkleides der Bauchseite. Dasselbe macht sich zuerst und zwar schon während eines späteren Abschnittes des Larvenlebens der Individuen als ein Chagrin von Kalkkörnern und -schüppchen in der Medianzone der Bauchfläche bemerklich, an dessen Stelle, jedoch ebenfalls noch vor Verlust der Kiemenbogen, zarteste Schuppenreihen treten. In späteren Stadien werden diese Schuppen stärker, decken sich dachziegelförmig und breiten sich, und zwar zu 3 Systemen von Schuppenreihen (Schuppenfluren) angeordnet, als Bauch-, Brust- und Kehlflur über die ganze Bauchfläche aus. Schliesslich erstrecken sie sich auch auf die Unterseite der Extremitäten und des Schwanzes (Arm-, Schenkel- und Schwanzfluren).

So hat sich denn allmählich die Metamorphose der durch Kiemen athmenden, nackten Larve zur reifen Form vollzogen. An die Stelle der Wasserathmung ist Luftathmung getreten, — der Rumpf hat sich in die Länge gestreckt, — der Schwanz hat sich verkürzt, der Schädel mehr zugespitzt, die Gliedmaassen sind kräftiger und stämmiger geworden, — die früher nackte Bauchfläche hat sich mit einem Schuppenpanzer bedeckt. Der Wasser bewohnende *Branchiosaurus gracilis* ist zum Land bewohnenden *Branchiosaurus amblystomus* geworden.

Inhalt.

		Seite.
	Historische Einleitung	576
1.	Allgemeines über das Wachsthum der Schädeldecke	579
2.	Ueber die Schädelbasis	583
3.	Die Augen	585
	Die Orbitae	585
	Die Augenkapsel	589
	Das Foramen parietale und das Parietalauge	592
4.	Das Visceralskelett	596
	Die Kiemenbogen	599
5.	Der Schultergürtel	606
6.	Die Rumpfwirbelsäule	610
7.	Der Sacralwirbel	612
8.	Die Schwanzwirbelsäule	613
9.	Der Beckengürtel	618
10.	Die distale Verschiebung des Beckens	619
11.	Die Extremitäten	625
12.	Das Schuppenkleid der Bauchseite	627
	Kurzer Rückblick	630

Erklärung der bei sämmtlichen Abbildungen auf Tafel XVI bis XIX zur Anwendung gelangten Buchstaben-Bezeichnungen.

Schädeldecke:

so = Supraoccipitalia;
p = Parietalia;
f = Frontalia;
n = Nasalia;
im = Intermaxillaria;
e = Epiotica;
sq = Squamosa;
st = Supratemporalia;
po = Postorbitalia;
fp = Postfrontalia;
pf = Praefrontalia;
j = Jugalia;
m = Maxillaria superiora;
fo = Foramen parietale;
sc = Scleralring;
ss = Scleralpflaster.

Schädelbasis:

ps = Parasphenoideum;
fr = Foramina parasphenoidei;
pt = Pterygoidea;
q = Quadrato-jugalia;
vo = Ossa vomeris;
pl = Palatina;
c. i. = Cavum intermaxillare;

Visceralskelett:

v = Ventralsegment des ersten Kiemenbogens;
br = Zähnchen der Kiemenbogen;
ds = Dorsalsegmente der Kiemenbogen.

mi = Unterkiefer.

Wirbelsäule:

v = Wirbelkörper;
ch = Chorda dorsalis;
k = Knochenhülse;
n = Neural- oder oberer Wirbelbogen;
p. s. = Processus spinosi;
p. a. = Processus articulares;
p. t. = Processus transversi;
p. i. = untere Dornfortsätze;
v. c. = Schwanzwirbel;
c = Rippen.
cs = Sacralrippen;
cc = Caudalrippen;

Schultergürtel:

th = mittlere Brustplatte;
co = seitliche Brustplatten;
cl = Claviculae;
sc = Scapulae.

Beckengürtel:

i = Ilea;
is = Ischia.

Extremitäten:

h = Humerus;
r = Radius;
u = Ulna;
c = knorpeliger Carpus;
mc = Metacarpus;
f = Femur;
ti = Tibia
fi = Fibula;
t = knorpeliger Tarsus;
mt = Metatarsus;
ph = Phalangen.

Bauchpanzer:

sc = Schuppenreihen.
I = Bauchflur;
II = Brustflur;
III = Kehlflur;
IV = Armfluren;
V = Schenkelfluren;
VI = Schwanzflur.

Erklärung der Tafel XVI.

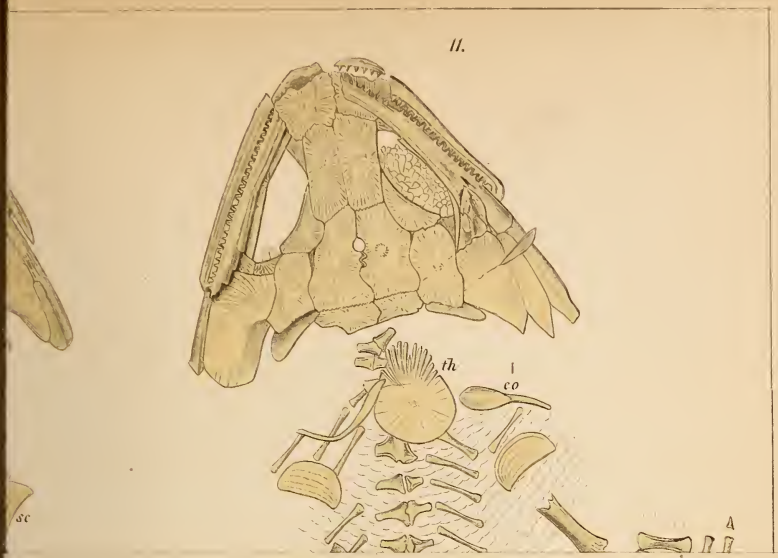
Entwicklungsgeschichtliche Reihe von 11 wohl erhaltenen Exemplaren von *Branchiosaurus amblystomus* in zweimaliger Vergrösserung, — von der kleinsten durch Beginn der Ossification überhaupt erhaltungsfähigen Larve (Fig. 1) bis zum ausgewachsenen reifen Individuum (Fig. 11).

Figur 1 – 6 repräsentiren verschiedene Wachsthumsstadien der in erster Linie durch Kiemenathmung und Nacktheit der Haut gekennzeichneten Larve (früher *Br. gracilis*).

Figur 7—11 geben das Bild der Luft athmenden und mit Bauchpanzer versehenen, reifen Form, ebenfalls in verschiedenen Abschnitten ihres Wachsthums.

Die mit dieser Metamorphose Hand in Hand gehende relative Verkürzung von Schwanz und Extremitäten, – die rückwärts gerichtete Verschiebung des Beckens von einem der kräftigen Caudalrippenpaare zum nächsten, — die dadurch bedingte Vermehrung der Rumpfwirbel-Zahl, — die Anlage und Ausbreitung des Bauchpanzers, ebenso auch diejenige des Scleralpflasters sind an dieser Reihe zu verfolgen.

(Unten rechts beginnen!)


II.
th
co
sc
A

Ges. v. d. Gredmer u. F. Etzold

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Zur Entwickelungsgeschichte von Branchiosaurus amblystomus CRED.

Erklärung der Tafel XVII.

Figur 1 – 16. Diese Reihe von 16 besterhaltenen, in 3facher Vergrösserung abgebildeten Schädeln illustrirt die Entwicklungsgeschichte der Schädeldecke von *Br. amblystomus.* Als die wesentlichsten der mit derselben verknüpften Veränderungen geben sich kund: Verlängerung und Zuspitzung des Schädels, namentlich durch bevorzugtes Wachsthum der Nasalia, – Zunahme der Dicke der Deckknochen und der Deutlichkeit der Ossificationsstrahlen, – keilförmige Ausbreitung der den hinteren Orbitalrand bildenden, ursprünglich spangenförmigen Postfrontalia, Postorbitalia und Jugalia, – damit in Verbindung stehend Rundung und relative Verkürzung der anfänglich ovalen Augenhöhlen, Bildung eines Scleralpflasters zwischen Scleralring und Frontalrand der Orbitae.

An allen Schädeln (mit Ausnahme von Fig. 1) fällt das Foramen parietale, welches vermuthlich ein unpaariges Auge geborgen hat, durch seine verhältnissmässige Grösse auf.

Figur 17 – 22. Schädelreste der *Branchiosaurus*-Larve mit den Zähnchenreihen der Dorsalsegmente und mit verknöcherten Ventralsegmenten der Kiemenbogen in 3maliger Vergrösserung. Fig. 20 und 22 weisen 6 solcher Zähnchenreihen auf.

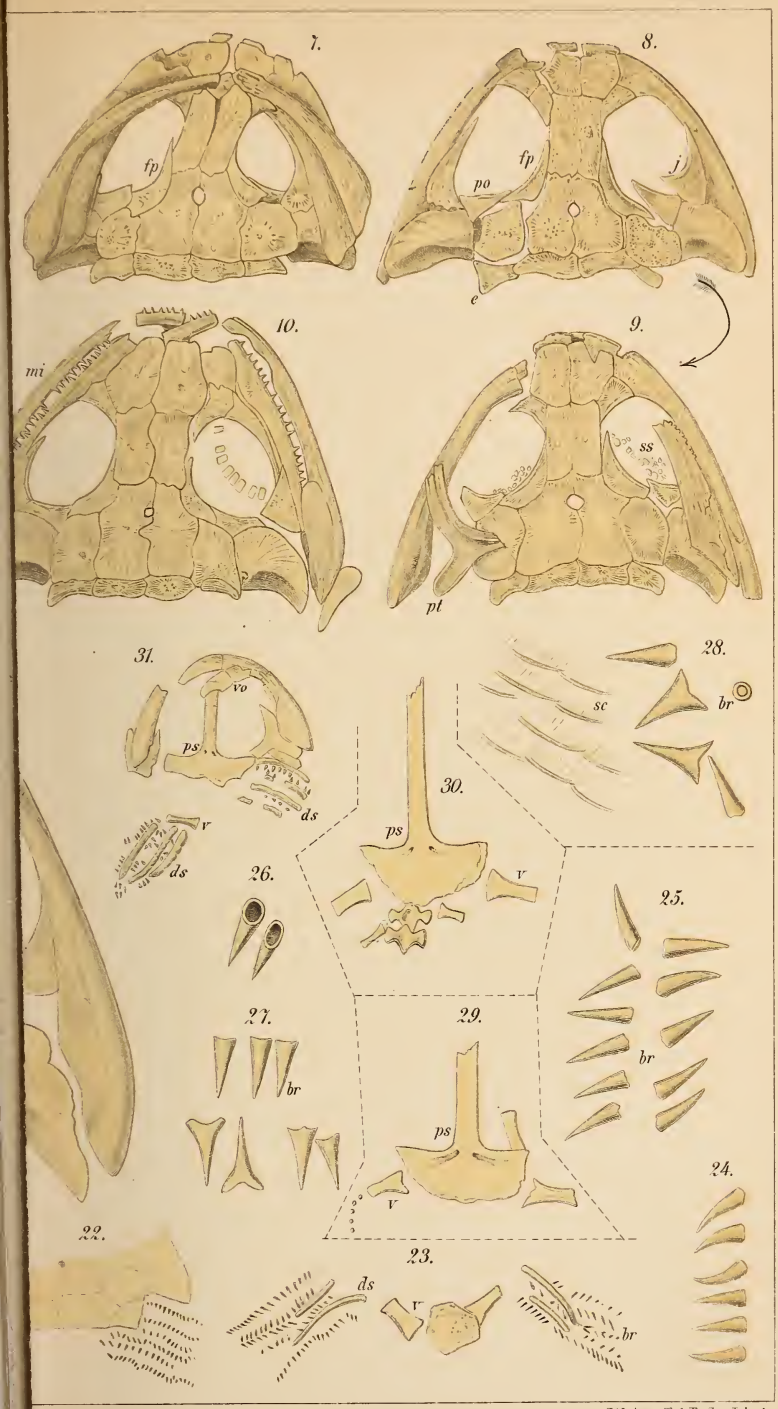
Figur 23 zeigt in 5facher Vergrösserung den zarten Knochenbeleg des knorpeligen Dorsalsegmentes der Kiemenbogen von Fig. 17.

Figur 24, 25, 26 u. 27. Kiemenbogen-Zähnchen in starker Vergrösserung. Fig. 24 zeigt deren reihenförmige Anordnung, — Fig. 25 die gegenseitige Stellung zweier solcher Reihen des 2ten Kiemenbogens, – Fig. 26 den Bau dieser Zähnchen.

Figur 28. Kiemenbogen-Zähnchen, vergesellschaftet mit Schuppen des Bauchpanzers (stark vergrössert) im Uebergangsstadium der Larve in den reifen Zustand.

Figur 29 u. 30. Parasphenoid nebst den beiden verknöcherten Ventralsegmenten des I. Kiemenbogens, in 3maliger Vergrösserung.

Figur 31. Schädelbasis, hinter derselben die von Zähnchen besetzten Steinkerne der Dorsalsegmente von 3 Kiemenbogen in 3maliger Vergrösserung.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Gez. v. H. Credner u. F. Etzold.

Zur Entwickelungsgeschichte von Branchiosaurus amblystomus CRED.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Erklärung der Tafel XVIII.

Figur 1 — 7. Orbita, Scleralring und Scleralpflaster. Bei den Larven (Fig. 1, 2 u. 3) ist nur der Scleralring vorhanden, — bei den Reifen gesellt sich das Scleralpflaster hinzu. Fig. 1, 2, 3, 4, 6 in 5 facher, Fig. 5 in 3 facher Vergrösserung.

Figur 8 — 11. Die Schädelbasis, namentlich Parasphenoid, Pterygoideen und Oberkiefer in 3 maliger Vergrösserung.

Figur 12 — 20. Der Schultergürtel, seine Entwicklung von kleinsten Larven bis zu ausgewachsenen Reifen (Fig. 17, 18 u. 19). Bei letzteren macht sich namentlich die mächtige Entwicklung der mittleren Sternalplatte und die Zerschlitznng ihres Vorderrandes bemerklich. Zugleich sind die seitlichen Brustplatten auseinander gerückt. Bei Fig. 17 sieht man neben Attributen der Reife (Schuppen, zerschlitzte Sternalplatte) noch isolirte Zähnchen der Kiemenbogen. Letztere sind also noch nicht vollkommen resorbirt.

Figur 20. Eine Scapula, bestehend aus zwei mit concentrischen Anwachsstreifen versehenen Deckknochenlamellen und zwischen diesen dem Steinkern der knorpeligen Scapula in Form einer dünnen, gekörnelten Lage von Brauneisen.

Figur 21. Drei Rumpfwirbel von unten gesehen in 3 maliger Vergrösserung.

Figur 22. Drei Rumpfwirbel von der Seite gesehen. Die Abbildung lässt die Zartheit der Wirbelkörperhülsen, die Mächtigkeit des die Chorda und den vertebralen Knorpel ersetzenden Steinkernes erkennen und zeigt die Form der oberen Bogen mit den Dorn- und Gelenkfortsätzen. In 3 maliger Vergr.

Figur 23. Drei Rumpfwirbel von der Seite gesehen. Die Querfortsätze sind umgeknickt und in eine Ebene mit dem oberen Bogen gepresst.

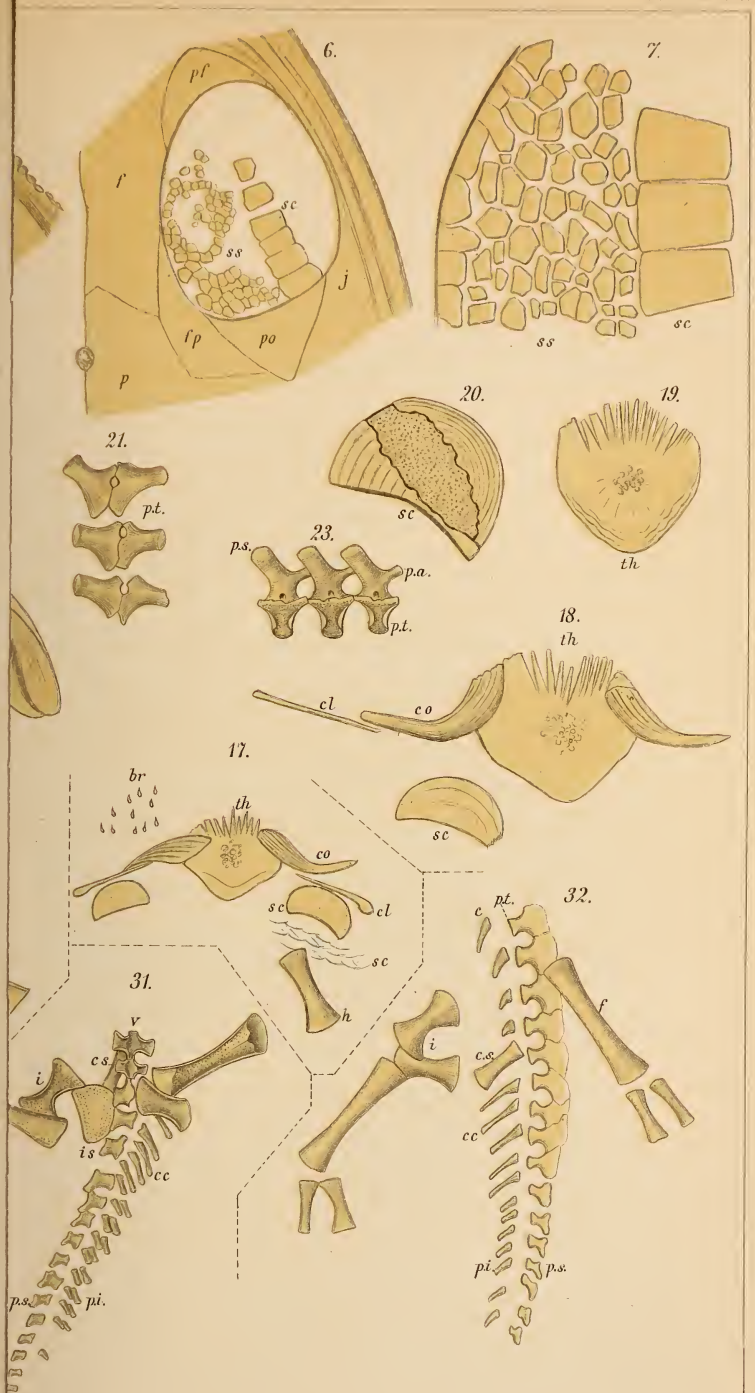
Figur 24. Unterschenkelknochen, Tarsalzwischenraum, vollständig erhaltene Zehen. Daneben hinteres Ende des Schwanzes in Seitenlage. 3 malige Vergr.

Figur 25, 26 u. 27. Die Ossa ischiadica einer kleinen und einer grösseren Larve, sowie eines ausgewachsenen Individuums.

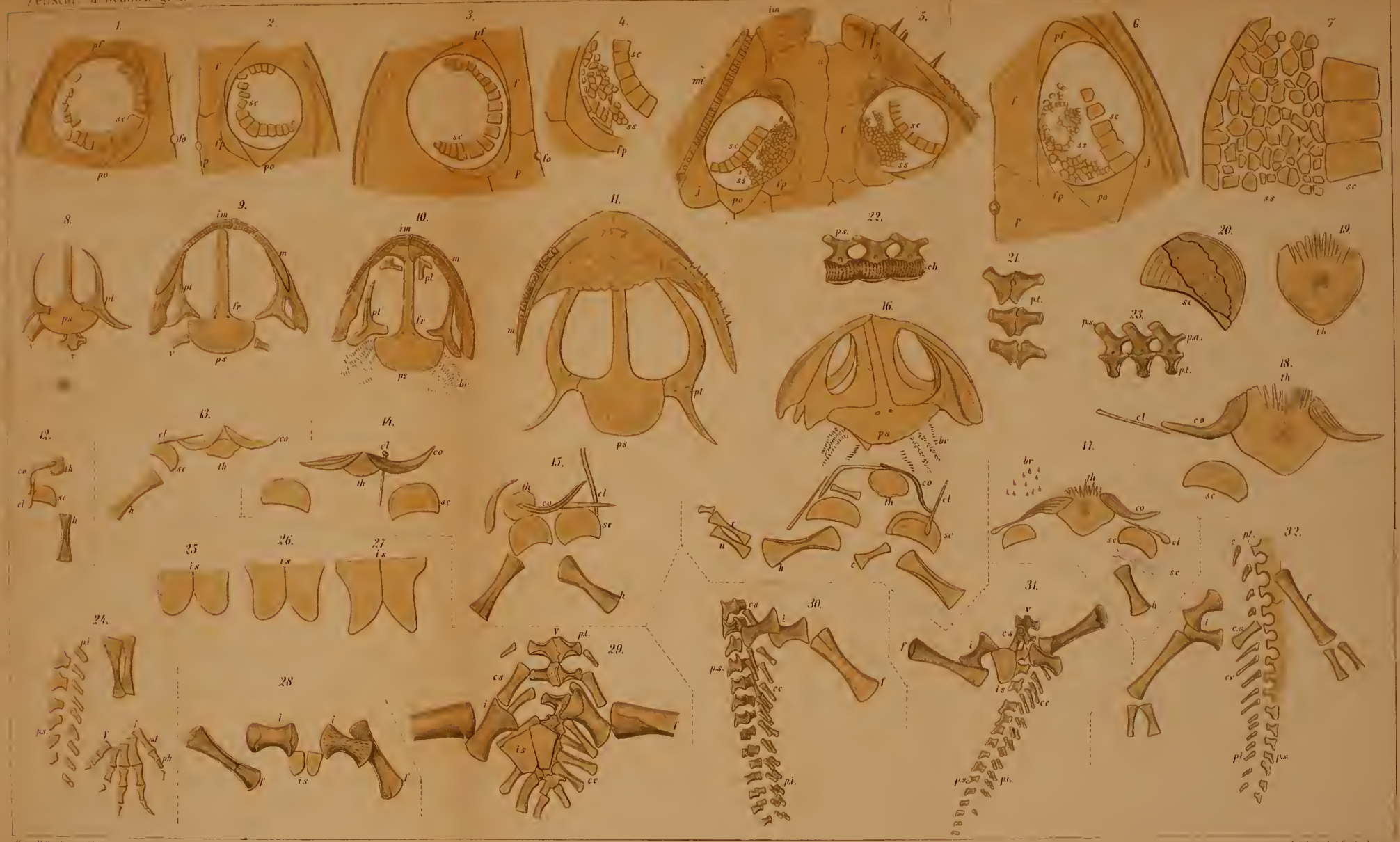
Figur 28. Becken- und Oberschenkelknochen einer Larve. In 3 facher Vergr.

Figur 29. Sacralpartie eines reifen Exemplars (Taf. XVI, Fig. 7) in 3 facher Vergr. Letzter praesacraler Wirbel mit Rippenrudimenten; — Sacralwirbel mit Sacralrippen; — die ersten Caudalrippen mit 6 Paar kräftigen Rippen; — Ilea; — Ischia; — sowie Theile der Oberschenkelknochen.

Figur 30, 31 und 32. Becken und Schwanz von Larven. Fig. 30 ganz, von Fig. 31 u. 32 der Schwanz in Seitenlage. Kräftige Caudalrippen; — dann obere und untere Bogen; diese zuletzt nur aus den noch nicht verwachsenen Seitentheilen bestehend; in 3 facher Vergr.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Gez. v. H. Credner u. F. Etzold.

Lith. Anst. v. A. Frotscher, Berlin.

Zur Entwickelungsgeschichte von Branchiosaurus amblystomus CRED.

Erklärung der Tafel XIX.

Der Bauchpanzer von *Br. amblystomus*. Sämmtliche Figuren in 3 maliger Vergrösserung.

Figur 1. Vorderhälfte einer bereits grösseren Larve noch mit Kiemenathmung (Kiemenbogenzähnchen!), jedoch bereits mit den ersten Spuren des Bauchpanzers.

Figur 2 zeigt gleichfalls die erste Anlage des Bauchpanzers während des Larvenzustandes. Ersterer verläuft nach hinten zu in einen zarten Chagrin. Am Hinterrande des verdrückten und deshalb nicht mit abgebildeten Schädels sind noch Reihen von Kiemenbogenzähnchen sichtbar.

Figur 3. Auf dem schon viel kräftiger entwickelten Bauchpanzer liegen die Knochen des Schultergürtels und die vordere Hälfte der Wirbelsäule mit den Rippen. Die Wirbel sind horizontal gespalten und lassen den Steinkern innerhalb der Wirbelhülsen gut erkennen. Wie die zerschlitzte mittlere Brustplatte beweist, gehört dieser Rest einem wenn auch noch jugendlichen, so doch bereits reifen Exemplar an.

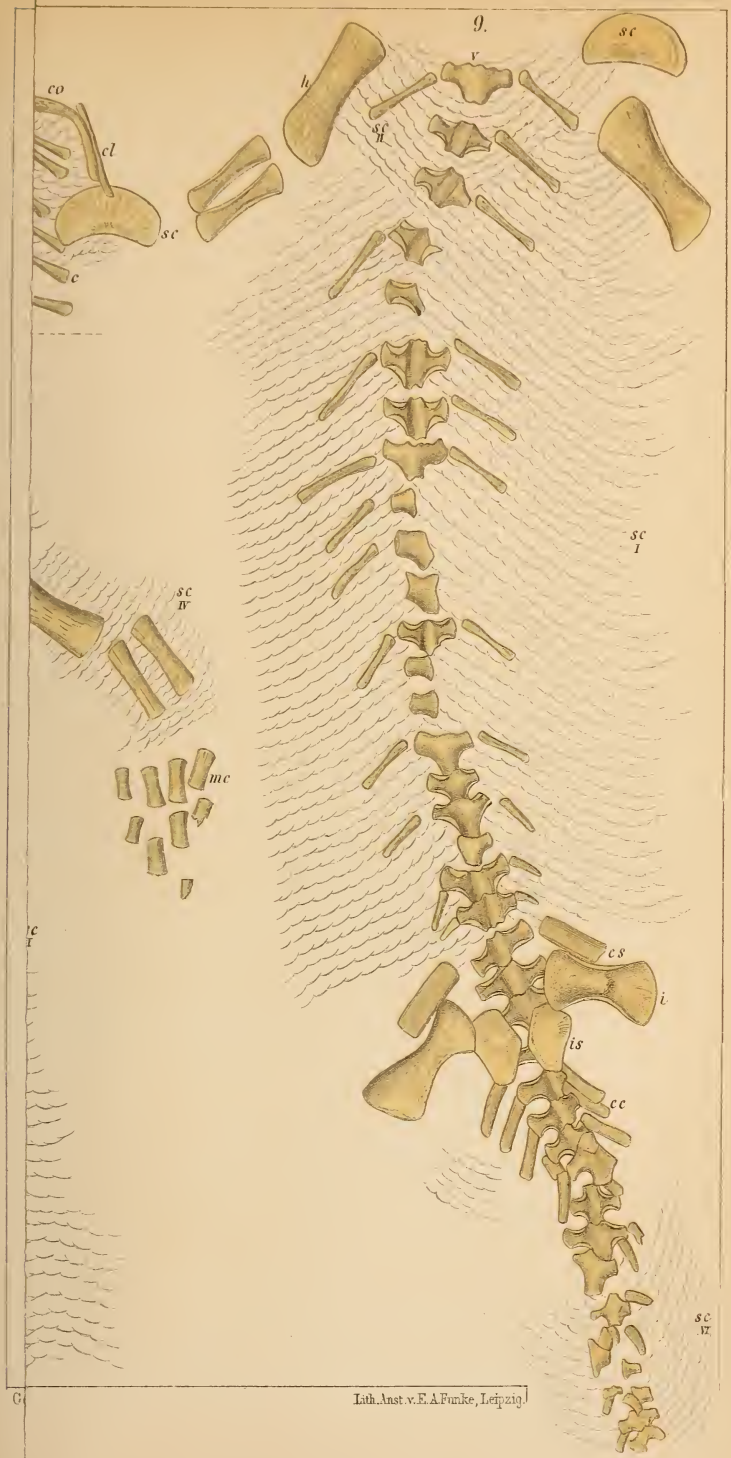
Figur 4 u. 5. Brust- und Bauchflur (sc II u. I) des Bauchpanzers. Bei Fig. 4 mit den wohlerhaltenen Resten des Schultergürtels.

Figur 6. Brust-, Kehl- und Armflur (sc IV) des Bauchpanzers, nebst Schultergürtel und linker Vorderextremität. Die mittlere Brustplatte (th) liegt ebenso wie bei Fig. 3 u. 8 auf dem Bauchpanzer, gehört also nicht dem Hautskelett an.

Figur 7. Hintere Hälfte eines reifen Exemplares mit Bauch-, Schenkel- und Schwanzflur des Bauchpanzers. Starke Sacral- und Caudalrippen.

Figur 8. Bauch-, Brust-, Kehl- und Armflur des Bauchpanzers eines fast ausgewachsenen Exemplares.

Figur 9. Brust-, Bauch- und Schwanzflur eines ausgewachsenen reifen Exemplares. Wohlerhaltenes Becken. Starke Sacral- und Caudalrippen.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Gez. v. H. Credner u. P. Etzold.

Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

Zur Entwickelungsgeschichte von Branchiosaurus amblystomus CRED.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Credner Hermann

Artikel/Article: Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. 576-633