

Abhandlungen
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung
XXX. Band, 4. Abhandlung

Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers
in den Wüsten Ägyptens

II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman)

5. Die Symoliophis-Reste

von

Baron Fr. Nopcsa

mit einem Vorwort

von

E. Stromer

Mit 1 Doppeltafel und 2 Textfiguren

Vorgelegt am 8. November 1924

München 1925

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franzschen Verlags (J. Roth)

Abhandlungen

der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung

XXX. Band 4. Abhandlung

Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers
in den Wüsten Ägyptens

II. Wirbeltier-Reste der Baharij-Stage (unterstes Genoman)

6. Die Synanthra-Stage

von

Baron Fr. Nopce

mit einem Vorwort

von

E. Stromer

Mit 1 Doppeltafel und 2 Textfiguren

Vorgelegt am 8. November 1924

München 1925

Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

in Kommission bei G. Franzos Verlag H. Roth

Vorwort.

Von E. Stromer.

Im April 1914 hatte der Naturaliensammler R. MARKGRAF die auf meine Weisungen hin vorgenommene Fossilausgrabung in der Baharije-Oase mit recht gutem Erfolge beendet und nach seiner Rückkehr dann die Ausbeute versandtfähig verpackt. Die angloägyptischen Behörden, die in früheren Jahren stets sehr zuvorkommend gewesen waren, machten aber ganz unerwarteter Weise der Ausfuhr Schwierigkeiten und das Survey of Egypt stellte im Juli 1914 die unmögliche Forderung, der Sammlung vorerst nach Belieben Duplikate entnehmen zu können. Während der Verhandlungen über die Ausfuhrerlaubnis kam der Weltkrieg und der ausgezeichnete Sammler starb Anfang 1916. Auf Bitten seiner Witwe, die in ihrer Not sich nicht mehr helfen konnte, nahm der Direktor des geological Survey of Egypt, Herr Dr. HUME, die 12 großen Kisten mit den Fossilien in Verwahrung und hat sie so vor wahrscheinlichem Untergang gerettet.

Nach dem Krieg aber wollte die angloägyptische Behörde die ganze Sammlung konfiszieren. Es bedurfte sehr langer Verhandlungen, wobei ich durch das Präsidium der bayerischen Akademie der Wissenschaften und das bayerische Ministerium des Auswärtigen bereitwilligst unterstützt wurde, und des Eingreifens befreundeter ausländischer Fachgenossen sowie neutraler Regierungen, vor allem des Herrn W. D. MATTHEW in New-York, des Direktors der geologischen Abteilung des natural History Museums in London, Sir A. SMITH WOODWARD und der schwedischen Gesandtschaft in Kairo, sowie endlich der deutschen Gesandtschaft dortselbst, bis die Sammlung völlig frei gegeben war. Deshalb konnte sie erst im Sommer 1922 hieher gesendet werden, wo ich sie wie die früheren der paläontologischen Staats-Sammlung übergab. Die Sendung selbst jedoch war nur durch die hochherzige Spende von 72 Pfund Sterling meines Schülers, Kollegen und Freundes Dr. B. PEYER, Privatdozenten der Zoologie und Paläontologie an der Universität in Zürich, ermöglicht.

Allen Personen und Behörden, welche sich um die Rettung der Fossilien in der erwähnten Weise verdient gemacht haben, sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt!

Die Direktion des Survey-Museums in Kairo hatte leider im Dezember 1920 die sorgfältig verpackten Fossilien auspacken und nicht dicht genug wieder einpacken lassen. Deshalb kam alles sehr stark zertrümmert an. Vieles ist dadurch unwiederbringlich zerstört oder doch schwer beschädigt. Es bedurfte unendlicher Mühe und Arbeit, den Schaden einigermaßen gut zu machen. Die unter meiner ständigen Aufsicht und Mithilfe durch-

geführte Präparation konnte infolge dessen und wegen langer Krankheit des Sammlungspräparators erst in diesem Frühjahr im wesentlichen vollendet werden.

Erst jetzt läßt sich deshalb übersehen, daß das 1914 gesammelte Material das in früheren Ausgrabungen gewonnene und von mir kurz aufgezählte¹⁾ nicht nur in wertvollster Weise ergänzt, sondern durch Skelettreste ganz neuer Formen von Fischen, Dinosauriern und Krokodiliern wesentlich bereichert. Infolge des oben erwähnten Todes des idealen Sammlers MARKGRAF, der derzeitigen Lage der Deutschen in Ägypten und der völligen Entwertung der Privatmittel, die vor allem durch die gütige Vermittlung des verstorbenen Präsidenten der Akademie der Wissenschaften, Exzellenz VOM HEIGEL, aufgebracht worden waren, ist natürlich an eine Fortsetzung der Ausgrabungen nicht zu denken. Die Beschreibung des umfassenden Materiales, die in zwangloser Folge geschehen muß, und an der sich erfreulicher Weise mehrere Fachgenossen beteiligen, wird Jahre erfordern und zeigen, daß das Unternehmen trotz aller Schwierigkeiten sich reichlich gelohnt hat, indem eine Fülle wissenschaftlich ganz neuen und hochinteressanten Fossilmaterials zutage gefördert und sorgfältiger Bearbeitung zugänglich gemacht worden ist.

¹⁾ Wirbeltierreste der Baharije-Stufe, 1. Einleitung, S. 4/5. Diese Abhandlungen, Bd. 27, Abb. 3, München 1914.

I. Einleitung.

Zu den interessanteren Versteinerungen, die Professor STROMER im ägyptischen Cenoman entdeckte, gehören jene kleinen Wirbel, die er als zu *Symoliophis* gehörend bestimmte und als solche schon im Jahre 1914 (Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. STROMERS in den Wüsten Ägyptens. Abhandl. d. Bayer. Akad. d. Wiss., math.-phys. Klasse, Bd. XXVII, München 1914, S. 27, 28 u. 42) erwähnte. — Infolge meiner vormaligen Beschäftigung mit einer primitiven Schlange des Neocom hatten Professor STROMER und Professor BROILI die große Güte, mir das derzeit in der paläontologischen Sammlung des bayerischen Staates in München befindliche Material zur Bearbeitung zu überlassen und nach Wien zu schicken. Die folgende Arbeit enthält die Beschreibung des überwiesenen Materials und dessen wissenschaftliche Verwertung. Herrn Professor STROMER und Professor BROILI will ich für das mich ehrende Vertrauen, das sie mir gegenüber durch das Überlassen des Materials zur Bearbeitung bekundet haben, allerherzlichst danken. Auch des Custoses der herpetologischen Sammlung des naturhistorischen Museums in Wien Dr. O. WETTSTEIN will ich dankbar gedenken, denn er ermöglichte mir, einige der für das Verständnis der Schlangen so wichtigen *Pygopiden*-Skelette zu untersuchen.

Infolge des Entgegenkommens von Professor DIENER, Professor SCHAEFFER und der Direktion der geologischen Landesanstalt in Wien konnten kleine Rippenfragmente von einem im Wiener naturhistorischen Museum befindlichen *Pachyophis*-Exemplare, von dem *Adriosaurus*-Exemplare der Wiener Universitätsammlung und von den *Pontosaurus*- und *Opetiosaurus*-Exemplaren der geologischen Landesanstalt losgelöst und zu Dünnschliffen verarbeitet werden. Freilich handelt es sich, in Anbetracht der Kostbarkeit der Objekte, stets nur um minutiöse Fragmente, deren Orientierung und Schleifung nur infolge der bekannten, hervorragenden Geschicklichkeit des Herrn HORVÁTH, des Präparators an der mineralogischen Abteilung des Wiener Naturhistorischen Museums möglich wurde. Ich kann nicht umhin, speziell Herrn HORVÁTH für das Interesse, das er der Herstellung dieser schwierigen Dünnschliffe entgegenbrachte, bestens zu danken.

Die der Arbeit beigegebenen Mikrophotographien der Dünnschliffe der Rippen von *Symoliophis* und *Pachyophis* wurden von Frä. LOTTE ADAMETZ in der mineralogischen Abteilung des Wiener Naturhistorischen Museums ausgeführt; die Erlaubnis, den Mikrophotographie-Apparat dieser Abteilung benützen zu dürfen, erteilte mir der Direktor dieser Abteilung, Dr. MICHEL.

II. Das Material.

An Material liegt vor:

1. Zwei Halswirbel, neun Rumpfwirbel, vier distale Schwanzwirbel, eine Rippe (Signatur 1912. VIII 26).
2. Drei Halswirbel, neun Rumpfwirbel, zwei distale Schwanzwirbel, eine lange Rippe (Signatur 1912. VIII 27).

3. Zwei Halswirbel, ein Rumpfwirbel (Signatur 1912. VIII 25).
4. Zwei Rumpfwirbel (Sig. 1922. X 38).
5. Ein hinterer Rumpfwirbel (Signatur 1922. VIII 28).
6. Zwei Halswirbel, zwölf kleinere und ein sehr großer Rumpfwirbel, ein distaler Schwanzwirbel, mehrere Rippenfragmente (Signatur 1912. VIII 29).
7. Fünf Rumpfwirbel (Signatur 1922. X 39).
8. Ein Halswirbel, ein distaler Schwanzwirbel (Signatur 1912. VII 11).
9. Ein rückwärtiger Rumpfwirbel (Signatur 1912. VIII 24).
10. Ein Rumpfwirbel (Signatur 1922. X 41).
11. Vier Halswirbel, zwölf Rumpfwirbel, zwei distale Schwanzwirbel, fünf Rippenfragmente (Signatur 1922. X 40).

Im ganzen liegen also 14 Hals-, 52 Rumpf- und 11 Schwanzwirbel vor und es zeigt sich insofern ein gewisses regelmäßiges Verhältnis, als an allen jenen Stellen, wo mehrere Rumpfwirbel gefunden wurden, sich auch einige Hals- und Schwanzwirbel fanden. — Aus diesem Umstande kann man einerseits mit einer gewissen Sicherheit darauf schließen, daß die Hals- und Schwanzwirbel tatsächlich zu *Symoliophis* gehören, und ferner darauf, daß an jedem Fundort mehr oder weniger die Reste je eines Exemplares gefunden wurden. Natürlich ist das Verhältnis der entdeckten Wirbel für die Beurteilung der Rekonstruktion von *Symoliophis* wichtig.

Alle Reste stammen aus tieferen Schichten der fluviomarin Baharije-Stufe (Vracon, unterstes Cenoman) im nördlichen Teile des Baharije-Kessels. Die Stücke Nr. 8 sind dort von Herrn Prof. STROMER selbst gesammelt, alle anderen in dessen Auftrag von dem Naturaliensammler R. MARKGRAF. Nur der etwas verwitterte Wirbel Nr. 5 ist 3,5 km östlich des Gebel el Dist in der tiefsten (Dinosaurier Haupt-)Schicht gefunden worden, aber offenbar nur auf deren Oberfläche; er ist also wohl sicher nur verschleppt. Denn fast alle anderen, nämlich Nr. 1—4, 6, 7 und 11 vom Sockelplateau des Gebel el Dist und Maghrafe und östlich von Ain Murûn, stammen aus einem 12—15 m höheren Niveau, über den Dinosaurier- und *Ceratodus*-Hauptschichten, meistens aus grünen, fein sandigen Tonen, aus der Schichtstufe 7 n Prof. STROMERS (1914, S. 27), in der sehr zahlreiche Reste von Elasmobranchiern, Ganoidfischen, procölen, panzerlosen Crocodiliern und von Plesiosauriern vorkommen, so daß sie als wesentlich marin anzusehen ist. Auch der Wirbel Nr. 10, der 10 km nördlich von Ain Harra 8 m unter dem dortigen Hauptsandstein gefunden worden ist, stammt aus offenbar gleichalterigen grünen Tonen (LEBLING, diese Abh., Bd. 29, 1919, S. 7). Die Wirbel Nr. 8 sind an dem Fundorte A am Gebel Mandische (STROMER 1914, S. 30/1) zusammen mit offenbar marinen Fischen, Exogyren und Fusiden gefunden und Nr. 9 an dem gleichen Berge 15 m unter dessen Basaltdecke, demnach ebenfalls in einer unteren Schicht der Baharije-Stufe. —

Im folgenden werden alle Stücke, soferne sie leicht erkennbar sind, nach der Nummer der Übersichtsliste zitiert, ähnliche Stücke desselben Fundortes durch lateinische Lettern unterschieden.

Da die auf rezente und fossile Schlangen bezughabende Literatur schon von JANENSCH in seiner Arbeit über die *Palaeophidae* und noch vollständiger von mir in meiner Arbeit über *Pachyophis* (NOPCSA: *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, zwei neue Neocom-Reptilien:

Paläontografica, Vol. LXV, Stuttgart 1923) zitiert wurde und seither keine neue diesbezügliche Publikation erschien (für die Lacertilier liegt die sehr wertvolle Arbeit von CAMP vor) kann hier der Hinweis darauf genügen, daß im folgenden außer meiner *Eidolosaurus-Pachyophis*-Arbeit, namentlich die in meinem erwähnten Literaturverzeichnis unter den Nummern 1 (ANDREWS), 16 (JANENSCH), 30 (OWEN), 32 (ROCHEBRUNE) und 36 (SAUVAGE) angeführten Arbeiten verwendet wurden. Die in dieser Arbeit verwendeten histologischen Arbeiten sind im betreffenden Abschnitte zitiert.

III. Beschreibung des Materials.

1. Die Halswirbel: Für Halswirbel halte ich jene Stücke, bei denen sich eine Andeutung einer Hypapophyse findet. Diese Stücke sind alle relativ klein. Da der längste Halswirbel bei Nr. 11 nur 12 mm, ein mittellanger 9,5 mm und ein kurzer 7,5 mm Länge hat, da sich ferner auch beim Exemplare Nr. 3 ein Halswirbel von 15 mm und ein weiterer von 11,5 mm Länge gefunden haben und auch vom Fundorte 6 ein bloß 8 mm langer Halswirbel vorliegt, so sieht man, daß sie kleiner sind als die Rückenwirbel, daß mithin die Größe der Halswirbel gegen vorne beträchtlich abnimmt. —

Schon daraus kann man erkennen, daß der nur 7,5 mm lange Wirbel von Nr. 11 (Fig. 1) den vordersten bisher bekannten Halswirbel darstellt. Von unten betrachtet ist das Zentrum dieses Wirbels vorne etwas abgeflacht und ziemlich breit, weiter gegen rückwärts verschmälert es sich recht bedeutend und wird dabei transversal konvex. Es zeigt Spuren eines sehr schwachen Kiels, der bis an den rückwärtigen Gelenkkopf reicht, wo er mit einer kleinen Einschnürung gegen den Gelenkkopf absetzt. So wie bei Schlangen handelt es sich in diesem Falle bloß um einen Auswuchs des Wirbelkörpers und nicht um einen selbständig verknöchernden Teil, wie ein solcher bei den Squamaten mehrfach vorkommt. Der kleine Gelenkkopf springt weit vor; er ist fast kreisrund und halbkugelförmig und schaut dabei ebenso stark aufwärts als rückwärts. Von der Seite des Gelenkkopfes zieht ein stumpfer Rücken vorwärts gegen die Pleurapophyse, die einen kleinen (bloß links erhaltenen) aber wohlausgeprägten runden Höcker bildet. Sie liegt in demselben Niveau wie der Unterrand der unten kreisrunden, sich oben aber etwas verschmälern den Gelenkgrube des Zentrums. Die Flanken des Zentrums und der unteren Partie des Wirbelbogens sind flach. Seitlich wird der sich in der Mitte verschmälern de Bogen beiderseits von je einem scharfen Kiel begrenzt, der Prä- und Postzygapophyse verbindet. — Oberhalb der seitlichen Kiele bildet der Neuralbogen ein ziemlich steiles Dach, das in der Mitte des Wirbels 5,5 mm über der Wirbelbasis liegt und das hinter der Mitte gegen rückwärts emporsteigt; hier lief das Dach offenbar in eine Neurapophyse aus. Leider ist die Neurapophyse nicht erhalten, doch scheint es auf Grund der Bruchfläche nicht unwahrscheinlich, daß sie dünn und schlank war. Am vorderen Ende des Bogens befindet sich oben und in der Mitte das Zygosphen, das eine vorspringende, beiderseits abwärts und auswärts geneigte Knochenlamelle bildet. Während die Präzygapophysen kaum mit mehr als 30° gegen oben schauen, liegen die kleinen Gelenkflächen des Zygosphens beinahe vertikal. Der transversale Durchmesser des Zygosphens beträgt nur 2,3 mm, jener der Gelenkgrube des Zentrums 3 mm; das Zygosphen ist mithin relativ klein. Da, wie CAMP (Ch. L. CAMP, Classification of Lizards, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1923) angibt, ein Zygosphen den

terrestren apoden Squamaten gemeiniglich abgeht (nur bei *Bachia* findet sich ein rudimentäres) ist sein Vorkommen bei *Dolichosaurus*, namentlich aber bei *Pachyophis* und *Symoliophis* von erheblicher biologischer Wichtigkeit. In einer derartigen Entwicklung, wie bei den genannten Tieren und den Mosasauriern findet sich ein Zygosphen nur bei Schlangen wieder. Durch die Lage seiner Neurapophyse, seinen dachförmigen Wirbelbogen, durch die die Prä- und Postzygapophyse verbindende Kante und durch das Verhältnis der Länge des Wirbelbogens zur Breite, erinnert dieser Wirbel an *Pachyophis*. Er unterscheidet sich von dieser Form gut dadurch, daß die bei *Pachyophis* am Bogen hinter dem Zygosphen und vor der Neurapophyse auftretenden flachen Gruben fehlen.

Ein Halswirbel von Nr. 2 (Fig. 2) ist von dem vorigen Wirbel dadurch unterscheidbar, daß sich die von der Pleurapophyse gegen den Gelenkkopf ziehende Kante verdoppelt, denn eine Kante zieht zur Pleurapophyse selbst, die andere jedoch zu dem unter der Gelenkfläche auftretenden Tuber. Im Gegensatz hiezu verliert sich an diesem Wirbel der Mediankiel gegen vorne, die Hypapophyse selbst bleibt jedoch als wohlausgeprägter Knoten bestehen. Bei diesem Wirbel ist, so wie bei allen folgenden nicht hyperostotischen Wirbeln, das Zygosphen ebenso groß wie die Gelenkfläche des Zentrums. Dieser Wirbel vom Fundorte 2 ist auch deshalb von Bedeutung, weil er zu den wenigen vorderen Halswirbeln gehört, die intakte Präzygapophysen zeigen. Während die Präzygapophysen der meisten rezenten Schlangen stark auswärts gerichtet sind und nahezu horizontal liegende Gelenkflächen haben, sind die Basen der Präzygapophysen beim Wirbel von Nr. 2 sehr steil aufwärts gerichtet, so daß die Präzygapophysen nicht weit auseinander stehen. Außerdem schauen deren Gelenkflächen schräge einwärts und aufwärts; sie haben quer elliptischen Umriß. Eine ähnliche Lage der Präzygapophysen, wie bei unserem Fossil, findet sich unter den Schlangen nur bei *Pachyophis*, den *Paläophiden* und *Pythoniden*. Ein unter der Präzygapophyse vorspringender, mammillärer Fortsatz, wie ein solcher alle *Alethinophidia* (wegen dieses Ausdruckes vgl. NOPS 1923) charakterisiert, fehlt bei *Symoliophis*, aber auch bei *Palaeophis*. Sicher gehört dieser Wirbel wegen der Kleinheit seines Gelenkkopfes und seiner relativ großen Länge vor die von Fundort 6 und 11 zu beschreibenden Stücke. Er muß aber von einer relativ größeren *Symoliophis* stammen.

Ähnlich ist ein vom Fundorte 6 vorliegender Halswirbel (Fig. 3) gebaut. Er ist aber schon etwas breiter als die bisher von Nr. 11 und 2 beschriebenen Wirbel. Die, so wie bei Schlangen entwickelten unteren Fortsätze der Pleurapophysen konvergieren etwas gegen unten und reichen recht tief unter das Zentrum. Das Zygosphen ragt sehr hoch empor, so daß es in der Lateralansicht fast den Eindruck einer weit vorne gelegenen kleinen Neurapophyse macht, dabei ist es mit einem transversalen Durchmesser von nur 2,5 mm schmaler als die Gelenkpfanne des kreisförmigen Zentrums, deren Durchmesser 4 mm ist. Die Basis des Wirbels ist jener des vorhergehenden ähnlich, es findet sich nämlich rückwärts eine Andeutung einer Hypapophyse; weiter vorne wird die Basis, da sich beiderseits von den unteren Fortsätzen der Pleurapophyse je ein gerundeter Rücken gegen das Wirbelende hinzieht, transversal sehr stark, longitudinal aber nur schwach konkav. Leider ist der rückwärtige Teil des Wirbelbogens an diesem Stück beschädigt.

Offenbar demselben Tiere, wie der beschriebene kleine Wirbel, gehören zwei weitere kleine Wirbel an, die ungefähr 9 mm lang und dabei 4,5 mm breit sind. So wie die vorhergehenden Wirbel haben sie ein gegen rückwärts verjüngtes Zentrum. Auch der

Wirbelbogen zeigt im wesentlichen denselben Bau, doch ist der ganze Bogen höher als am vorhergehenden Wirbel; die Höhe des Firstes des Wirbelbogens beträgt nämlich vor der Neurapophyse 8 mm. Dieser Wirbel erinnert auf diese Weise an den von Fundort 6 beschriebenen Wirbel. Ein weiterer Unterschied gegen die bisher beschriebenen Stücke liegt bei dem einen größeren Stück von Nr. 11 in der Form des Zentrums (Fig. 4). Es ist an der Basis longitudinal ziemlich stark konkav, transversal aber eher flach und zeigt in der Mitte einen wohlausgeprägten Längskiel. Dieser Kiel hat vorne einen kleinen, unbedeutenden und rückwärts einen recht auffallenden Knoten, eine stumpfe Hypapophyse. In nucleo wiederholt er also die Struktur der *Paläophiden*. Zu beiden Seiten des Mediankiesels und ungefähr in der Mitte des Zentrums befinden sich kleine subvertebrale Foramina; sie sind aber assymetrisch, denn links liegen zwei kleine Öffnungen nahe bei einander und ziemlich weit von der Medianlinie, rechts liegt bloß ein Foramen und dies nahe beim medianen Kiel. Der andere mittlere Halswirbel von Nr. 11 schließt sich durch die sehr schwache Andeutung des Mediankiesels teilweise noch an den ersten beschriebenen Wirbel an. Bei ihm liegen die sehr kleinen subvertebralen Foramina mehr symmetrisch. Seitlich des vorderen, kleinen Knotens ragen bei beiden Wirbeln die wohlausgebildeten Pleurapophysen hervor, die bei diesen Wirbeln sogar etwas tiefer liegen als der Unterand der fast halbkugelförmigen Gelenkhöhle. Das Zygosphen ist an diesem Wirbel viel stärker entwickelt als an den kleineren, es ist auch breiter, ragt aber weniger weit vor. Bei einem Gelenkpfannendurchmesser von 5 mm beträgt der transversale maximale Durchmesser des Zygosphens fast eben so viel. Der kreisrunde Gelenkkopf, dessen Durchmesser am kleinsten Wirbel bloß ca. 2 mm betrug, hat hier einen Durchmesser von beinahe 4 mm. Er schaut weniger stark aufwärts als am vorhergehenden Wirbel und ist ringsum durch eine schmale, dünne, aber wohlausgeprägte Einschnürung abgegrenzt.

Da bei einem von Nr. 3 stammenden Halswirbel (Fig. 5), an dem noch Spuren der vorderen Hypapophyse vorhanden sind, die Verdoppelung der lateralen Kanten des Wirbelzentrums weniger markant auftritt, sich hingegen der Mediankiel verdoppelt, so scheint diese Region bei *Symoliophis* bedeutend zu variieren; für die verschiedenen isolierten Wirbel neue Spezies aufzustellen, scheint mir aber verfrüht.

Ein 11 mm langer Wirbel von Nr. 6 und ein 12 mm langer Wirbel von Nr. 11 (Fig. 6) sind die hintersten Halswirbel, die wir kennen. Leider ist bei beiden Stücken nur das Zentrum erhalten. Bei dem kleineren endet die Hypapophyse gegen vorne noch in einem kleinen Kiel, bei dem anderen beschränkt sie sich auf einen stumpfen Knoten. Gemeinsam ist beiden Wirbeln die starke Entwicklung der unter den Pleurapophysen liegenden Fortsätze, zwischen denen das abgeflachte Wirbelzentrum wie eingesenkt erscheint. Da die dicken Pleurapophysen weit vortreten, entsteht um die konkave und tiefe Gelenkgrube des Zentrums eine scharfe Furche, welche den vorspringenden Rand dieser Gelenkfläche zu beiden Seiten begrenzt. Bei dem von Nr. 11 stammenden Stücke beträgt der transversale Durchmesser des Gelenkkopfes des Zentrums 6 mm. Der Gelenkkopf selbst schaut schon stark gegen hinten und nur wenig gegen oben.

Ein Wirbel vom Fundorte 3 (Fig. 7) kann als Übergangswirbel zwischen Hals und Rumpf aufgefaßt werden. Das Zentrum dieses Wirbels zeigt noch die lateralen, von den Pleurapophysen gegen rückwärts ziehenden Kiele und eine dazwischen liegende, sich gegen rückwärts verschmälernde, longitudinal konkave, transversal ebene Fläche mit einem

medianen stumpfen Kiel. Die Pleurapophysen liegen seitlich der halbkugelförmigen Gelenkhöhle des Zentrums und etwas höher als an den vorhergehenden Wirbeln. Das Zygosphen ist breit, seine Gelenkflächen sind jenen der Präzygapophysen parallel. Letztere schauen recht bedeutend aufwärts. Das Dach der Neurapophyse ist viel breiter und flacher als an den vorhergehenden Wirbeln, endlich ist die Neurapophyse nicht mehr nur auf den rückwärtigen Teil des Bogens beschränkt. Bei einer Zentrumlänge von 10 mm ist die Breite des Wirbelbogens 9 mm; der Wirbel ist also im Gegensatze zu den vorderen, stark verlängerten Halswirbeln fast so breit als lang. Der Gelenkkopf des Zentrums schaut fast gerade gegen rückwärts, sein Durchmesser ist 5,5 mm.

Der Übergangs-Wirbel von Nr. 3 ist von Bedeutung, denn er ist der vorderste größere Wirbel, bei dem die Neurapophyse bekannt ist. Diese Neurapophyse besteht aus einem schräg emporsteigenden, dünnen, vorderen Teil, an den sich rückwärts ein dickerer Teil anschließt. Der rückwärtige dickere Teil ist unbedeutend gegen hinten übergeneigt, verdickt sich etwas gegen oben und endet oben in einen gerundeten Knoten. Rückwärts ist die Neurapophyse der Länge nach schwach gefurcht. Das Zygantrum liegt unterhalb der Neurapophyse und reicht noch tief in den Wirbelbogen hinein. Wie an allen vorhergehenden ist auch bei diesem Wirbel der horizontale und vertikale Durchmesser der Gelenkkugel des Zentrums gleich groß.

2. Rumpfwirbel. Als vorderste Rumpfwirbel können fünf Wirbel von Nr. 1 und ein Wirbel von Nr. 2 aufgefaßt werden. Von den vorhergehenden Wirbeln unterscheiden sie sich recht gut dadurch, daß das rückwärtige Ende des Zentrums basal nicht verschmälert ist.

Das Zentrum des ersten Wirbels der Serie von Nr. 1 (Fig. 8) ist 11 mm lang, basal der Länge nach noch ausgesprochen konkav und rückwärts noch etwas verjüngt, bei den folgenden Wirbeln verschwinden aber die Konkavität und die Verjüngung immer mehr und mehr. Namentlich wird der rückwärtige Teil des Zentrums zusehends flacher. Die Breitenentwicklung des basalen Zentrumsteiles erfolgt dadurch, daß sich unten und seitlich von dem Gelenkkopfe zwei kleine Höckerchen entwickeln, von denen je ein Rücken zur Basis der Postzygapophyse hinaufzieht. Das Zygantrum ist beim ersten Wirbel dieser Serie noch immer in einer geräumigen dreieckigen Höhle gelegen, bei den weiter rückwärts liegenden Wirbeln, z. B. dem Wirbel von Nr. 2 (Fig. 10) wird aber die es aufnehmende Vertiefung immer seichter und seichter und endlich beschränkt sie sich nur mehr auf die beiden Grübchen, welche die beiden Gelenkflächen des Zygosphens aufnehmen. Diese Unterschiede sieht man klar aus einem Vergleiche von Fig. 8 mit Fig. 10. Die auf zwei Grübchen beschränkte Form des Zygantrums ist für alle folgenden Rückenwirbel charakteristisch. Im Gegensatze zu den Halswirbeln treten bei diesen Wirbeln die Präzygapophysen oben stärker auseinander und dies bringt es mit sich, daß bei diesen Stücken auch die Basen der Präzygapophysen weniger steil gestellt sind. Die Gelenkfläche der Präzygapophysen selbst hat transversal langgestreckten Umriß, ihre Neigung ist dieselbe, wie bei den Halswirbeln. Auch an diesen Wirbeln ist keine Spur eines unter der Präzygapophyse vortretenden Processus mammillaris bemerkbar. Die bei diesen Wirbeln erreichte Ausbildung der Präzygapophysen bleibt für den größten Teil der Wirbelsäule charakteristisch, Differenzen stellen sich erst bei den viel kleineren Schwanzwirbeln ein. Der obere Teil des Neuralbogens (das Dach der vorhergehenden Wirbel) ist bei den vor-

deren Rückenwirbeln eine fast horizontale Fläche, aus der sich die starke Neurapophyse recht unvermittelt emporhebt. Die Neurapophyse selbst ist, wie bei den vorhergehenden Wirbeln, vorne schräge emporsteigend und schmal, rückwärts dicker und endet in einen gegen vorne abgetreppten Knoten. Sie steht nicht mehr schräge, sondern senkrecht. Die auf ihr rückwärts verlaufende, vertikale Rinne ist viel stärker entwickelt als am vorhergehenden Wirbel. Die Pleurapophysen sind halbkugelförmige Hervorragungen zu beiden Seiten des Unterrandes der Gelenkpfanne des Zentrums. Sie schauen gegen außen, aber auch etwas gegen hinten. So wie an allen anderen bisher beschriebenen Wirbeln sind auch bei diesem die Prä- und Postzygapophysen durch je eine scharfe Kante verbunden.

Zwei schlanke, wenig gekrümmte, dünne Rippen (Fig. 19) von ehemals mehr als 60 mm Länge, die proximal nur unbedeutend verdickt sind, fanden sich mit den vorderen Wirbeln von Nr. 1 und Nr. 2 zusammen vor und gehören offenbar in die vordere Brustregion von *Symoliophis*. Von diesen Rippen hat die eine ein gut erhaltenes proximales Ende. Dieses Ende ist etwas schräg abgeschnitten und trägt in der Mitte eine flachkonkave, kreisrunde Gelenkpfanne von ca. 3 mm Durchmesser. An diese schließt sich oben und hinten ein winzig kleines Tuberculum Costae an, das auf der Photographie allerdings kaum zur Geltung kommt. Ein dorsales, kleines Tuberculum Costae findet sich bei *Ophisaurus*, ferner bei den *Amphisbaenidae* und auch bei den *Ophidia*. Beim Tuberculum beträgt der dorsoventrale Durchmesser der Rippe ca. 5 mm, dann verschmälert er sich bald auf 4 mm, schwillt jedoch infolge einer sich dorsal einstellenden Excrescenz rapid wieder auf 4,5 mm an. Von da an nimmt er gegen das untere Rippenende nur sehr allmählig ab. Circa 6 mm vom unteren Ende ist der dorsoventrale Durchmesser der Rippe noch immer 3 mm. Der antero-posteriore Durchmesser ist bei der oberen Gelenkfläche am größten (5 mm) und sinkt ohne Unterbrechung gleichförmig allmählig auf 3 mm.

Der Anschluß der bisher beschriebenen Wirbel an die anderen, stark pachyostotischen Wirbel der verschiedenen Exemplare vermittelt der prächtig erhaltene kleine Wirbel 11a (Fig. 11). Seine Form ist aus der Figur erkenntlich. Das im Umriße fast quadratische Zentrum zeigt lateral und vor dem Condylus die beiden an den früheren Wirbeln beschriebenen Höcker. Die Pleurapophysen liegen ziemlich weit von der runden und tiefen Gelenkfläche des Zentrums und in dem Niveau der unteren Hälfte dieser Gelenkgrube. Unter den Pleurapophysen ist der Wirbelkörper gebläht und da sich diese mit einer rauhen Oberfläche gepaarte Blähung bis an das rückwärtige Ende des Zentrums erstreckt, sitzt der Gelenkkopf des rückwärtigen Endes scheinbar auf einem beiderseits herausstehenden Sockel.

Der obere Teil des Wirbelbogens fällt gegen beide Seiten hin nur unbedeutend ab, seine Breite beträgt bei einer Wirbellänge von 11 mm volle 14 mm; der Wirbelbogen ist daher breiter als lang. Sehr eigentümlich ist die Neurapophyse gestaltet. Sie entsteht dadurch, daß sich die obere Fläche des Wirbelbogens recht unvermittelt aufwärts wendet und reicht von dem einen Ende des Wirbelbogens bis zum anderen. Sie ist vorne recht dick, rückwärts aber noch dicker als vorne. Ihr Vorderrand wird, wenn man von dem obersten Ende absieht, von einer scharfen Leiste gebildet, die sich in halber Höhe in zwei, gegen unten Y-förmig auseinander tretende Leisten gabelt, die zum Zygosphen hinabziehen. Rückwärts wird die Neurapophyse, so wie an den vorhergehenden Wirbeln, durch eine breite, seichte, flache, vertikale Rinne begrenzt, und das obere Ende der Neurapophyse zeigt infolge dieser Rinne konkaven, U-förmigen Umriß. Ganz oben verbreitet sich das

Ende der Neurapophyse auch vorne zu beiden Seiten der vorderen schmalen Leiste und so ist der Umriss des oberen Endes der Neurapophyse hier viereckig. So wie bei den vorhergehenden Wirbeln ragt der rückwärtigste Teil der Neurapophyse etwas höher empor als der vordere, dabei ist er gleichzeitig oben glatt, wogegen der vordere, weitaus größere Teil eine, gegen den Mittelpunkt der Neurapophyse konkave Grube von trapezförmigen Umriss bildet. Die Grube wird von einzelnen unregelmäßigen Riefen durchquert und infolge der Riefen ist der seitliche Rand der Grube schartig. Es macht den Eindruck, als ob an dieser Stelle noch ein Knochenkern (eine Epiphyse?) auf der Neurapophyse aufgesessen wäre. Eine Verstärkung des oberen Endes der Neurapophyse kommt bei Schlangen mehrfach vor. Zygosphen und Zygantrum sind wohl entwickelt, sie stehen weit auseinander, sind aber relativ klein.

Durch eine ganze Serie von Übergängen wie die Wirbel 11b, 11c, 11d, ferner 6a und 6b hängt dieser zierliche Wirbeltypus mit einem solchen Wirbeltypus zusammen, bei dem starke Pachyostose auftritt. Viele der aufgefundenen Wirbel gehören zu diesem Typus.

Als Typen pachyostotischer Wirbel können zwei Wirbel d und f vom Fundorte 6 und der isoliert gefundene Wirbel Nr. 10 gelten. Als Unterschiede vom Wirbel 11a ist bei 6d (Fig. 12a—e) vor Allem zu bemerken, daß die kleine Verdickung, die bei dem Wirbel 11a hinter der Pleurapophyse auftritt, stark vergrößert ist und sich an der Flanke des Wirbels fast bis an die Postzygapophyse hinaufzieht. — Unter dem Oberrande der Pleurapophyse teilt eine horizontal verlaufende, seichte Furche diese Exostosenbildung in einen oberen und einen unteren Teil. Eine weitere, starke Exostosenbildung tritt oberhalb jener Kante auf, welche von der Präzygapophyse zur Postzygapophyse hinzieht. Da diese Exostosenbildung namentlich lateral vom Zygosphen recht bedeutende Dimension erlangt, überwuchert sie beinahe das ganze Zygosphen. Dieses erscheint daher seicht. Auch der seitlich der Neurapophyse liegende obere Teil des Bogens erscheint wegen dieser Exostosenbildung wie gebläht und infolge dieser Blähung des Wirbelbogens liegen die Präzygapophysen am Grunde je einer tiefen, gegen vorne offenen Grube. Die Neurapophyse dieses Wirbels ist dick, rückwärts breiter als vorne und nicht besonders hoch. Oben trägt sie wieder eine flache Grube, die von unregelmäßigen Riefen quer durchsetzt wird; der rückwärtige, glatte, höhere Absatz fehlt. Die Länge dieses Wirbels beträgt kaum 11 mm, die Breite des Bogens an der schmalsten Stelle jedoch 19 mm. Bei dem in Fig. 13 abgebildeten Wirbel 6f beträgt die Länge 11,5, die Breite 21 mm. Über die Größe des Gelenkkopfes und über die starke Entwicklung der halbkugelförmigen Pleurapophysen dieses Wirbels geben die Abbildungen Aufschluß. Was aus den Abbildungen nicht hervorgeht, ist die Entwicklung der subvertebraten Foramina. Die Lage und Entwicklung dieser Foramina ist recht verschieden. Ausnahmslos sind sie sehr klein; zuweilen ist jederseits nur ein Foramen vorhanden, das am seitlichen Rande der basalen Flächen des Zentrums auftritt, manchmal liegt aber das eine mehr median als das andere und dies ruft dann eine bedeutende Asymmetrie hervor. Zuweilen sind mehrere, unregelmäßig verteilte, kleine Löcher vorhanden. Bekanntermaßen findet sich etwas ähnliches bei Schlangen, bei deren Embryonen die Foramina aber noch groß sind. Der in Fig. 14 abgebildete größere Wirbel 6f ist, wie man sieht, noch stärker gebläht als 6d.

Ein sehr großer Wirbel (Fig. 14a—e), der größte, der zusammen mit den übrigen Stücken von 6 gefunden wurde, fügt sich in dem bisher gewonnenen Schema zwischen

die Wirbeltypen 11a und 6f. Das Längen- und Breitenverhältnis ist 36:21; er liegt also zwischen dem Wirbel 11a und 6f und entspricht etwa dem Wirbel d vom Exemplar 11. Die eiförmigen, sehr gut erhaltenen Pleurapophysen dieses Wirbels sind ungemein groß und ihr Durchmesser (9 mm) bleibt nur wenig hinter dem Durchmesser des Gelenkkopfes des Wirbelzentrums (12 mm) zurück. Das Zygosphen tritt noch scharf hervor, doch ist die Knochenoberfläche des Zygosphens überall von Rauigkeiten überwuchert. Ebenso zeigt der sich an das Zygosphen anschließende Teil des Wirbelbogens allenthalben kräftige Exostosenbildung. Leider fehlen diesem Wirbel die distalen Teile der Postzygapophysen, aus der Form bei 11d läßt sich jedoch erschließen, daß sie weit vorspringende lange und schmale Gelenkflächen trugen. Sie wurden am großen Wirbel 6 auch dementsprechend rekonstruiert. Die Exostosenbildung an den Flanken des Wirbels ist relativ mäßig, hinter den Postzygapophysen ist ein Teil des Bogens von ihr noch nicht befallen. Die Neurapophyse hat, wie dies ja bei einem am Rumpfe noch relativ weit vorne liegendem Wirbel zu erwarten ist, dreieckigen Querschnitt, rückwärts und oben ist ein Teil wie beim Wirbel 11a noch glatt.

Eine eigentümliche Erscheinung, die, allerdings wenig deutlich entwickelt, auch bei den vorhergehenden Wirbeln auftritt, lenkt bei diesem großen Wirbel die Aufmerksamkeit besonders auf sich; dies ist die eigentümliche Ornamentik der Prä- und Postzygapophysen. Statt glatt zu sein, wie dies sonst bei Reptilien der Fall ist, zeigen die Gelenkflächen eine Reihe von ihrem Außenrande parallel ziehenden Streifen, die sich recht gut mit den Anwachsstreifen auf der Außenseite einer Unio oder einer anderen glatten Muschel vergleichen lassen. Da sich diese, offenbar durch die Hyperostose bedingte „Ornamentik“ auch an den pachyostotischen Wirbeln der kleineren Exemplare findet, handelt es sich nicht um eine individuelle Erscheinung. Sie weist darauf, daß gar keine vertikale Bewegung der Wirbelsäule stattfand.

Sowohl mit den pachyostotischen, kleinen Wirbeln von 6 als auch mit jenen von 11 haben sich mehrere, proximal keulenförmig verdickte Rippen (vgl. Fig. 20) gefunden. Leider ist keine einzige vollständig. Da schon eine vordere, nicht pachyostotische Rippe mehr als 60 mm lang ist, lassen sich 60 mm auch als das Mindestmaß für die pachyostotischen Rippen annehmen. Die Anschwellung der Rippe, die bei einem dicken Exemplare auf 8 mm ansteigt, nimmt gegen das untere Ende rapid ab, so daß sogar diese dicke Rippe 25 mm weit von ihrem oberen Ende nunmehr einen Durchmesser von 4 mm hat. Die größte Dicke erreichen die pachyostotisch verdickten Rippen nicht unmittelbar am oberen Ende, sondern einige Millimeter weiter ventralwärts. Der Durchmesser der kreisrunden Gelenkpfanne beträgt bei den dicksten Rippen ca. 4 mm und fällt bei den bloß auf 6 mm verdickten Rippen nur auf 3,5 mm; der Durchmesser bleibt also relativ konstant. Auf dem Außenrücken der dicken Rippen befindet sich zuweilen eine flache, längliche Grube, im übrigen ist aber der Querschnitt der ziemlich unregelmäßig geformten Rippen annähernd kreisrund. Von einem Tuberculum Costae ist nicht die geringste Spur erkennbar. Da der die Histologie behandelnde Abschnitt auf dem Studium einiger, von Rippen gewonnener Dünnschliffe beruht, sei wegen weiterer Details auf diesen Abschnitt gewiesen.

3. Schwanzwirbel: So wie es zweckmäßig war, die Schilderung des vorderen Abschnittes der Wirbelsäule mit der Schilderung jener Wirbel zu beginnen, deren Hypapophysen sie als Halswirbel charakterisieren, ebenso ist es, da es sich um ein schlangen-

förmiges Tier handelt, zweckmäßig die Schilderung der rückwärtigen Hälfte des Tieres mit jenen zum Teil fast mikroskopisch kleinen Wirbeln zu beginnen, die offenbar vom Ende des Schwanzes stammen. Vier distale Schwanzwirbel liegen vom Fundorte Nr. 1 vor und ein etwas größerer vom Fundorte Nr. 6.

Der kleinste, gut erhaltene Wirbel (Fig. 15), dessen Auffindung für das sorgfältige Sammeln seines Entdeckers Herrn MARKGRAF ein beredtes Zeugnis abgibt, ist nur drei Millimeter lang und dabei ebenso breit. Die fast quadratische Basis ist abgeflacht und von zwei tiefen, scharfen Längsfurchen durchzogen, wodurch sie in drei, annähernd gleich breite Streifen zerfällt. Die beiden lateralen Streifen verschmälern sich etwas gegen vorne und setzen außen gegen die kleinen Pleurapophysen scharf ab. Von rückwärts betrachtet macht der Wirbelkörper den Eindruck eines Kubus, auf dem der wohlausgebildete kleine Condylus aufsitzt. Der Wirbelbogen ist niedrig und dachförmig, das Zygosphen und das Zygantrum sind relativ stark entwickelt. Die vollständige Verknöcherung des wohlausgebildeten Wirbels spricht in erheblichem Maße dafür, daß es sich nicht um den Wirbel einer ganz jungen *Symoliophis* handelt, im übrigen ist aber, da der Wirbel im wesentlichen denselben Bau zeigt wie drei weitere etwas größere Wirbel von diesem Fundort, seine genauere Beschreibung nicht nötig.

Bei einem der drei größeren Wirbel (Fig. 16), dessen abgeflachtes Zentrum ebenfalls kubisch ist, ist der Gelenkkopf relativ klein. Die Neurapophyse, die vorne in einen, nicht einmal bis zum Zygosphen reichenden First übergeht, und auf den rückwärtigen Teil des Wirbelbogens beschränkt bleibt, ist niedrig. Bei einem etwas größeren Wirbel (Fig. 16) ist die Neurapophyse etwas höher, gegen rückwärts geneigt, vorne zugespitzt, rückwärts konvex (also nicht konkav wie bei den vorderen Rumpfwirbeln) und oben abgeflacht. Der kleine Gelenkkopf des Zentrums hat, bei einem Wirbel-Querdurchmesser von fast 5 mm selbst bloß kaum 2 mm Durchmesser. Auch dieser Wirbel hat wohl ausgeprägte Gelenkflächen für frei bewegliche Rippen.

Ungefähr denselben Bau zeigt ein leider recht stark beschädigter 5,5 mm langer Wirbel von Nr. 6 (Fig. 17). Auch bei diesem bildet die etwas gegen rückwärts geneigte Neurapophyse vorne einen scharfen Grat. Allerdings ist an diesem Wirbel der Gelenkkopf des Zentrums dem Zentrum selbst gegenüber größer als an den minutiösen Wirbeln.

Diesen kleinen Wirbeln ähnlich gebaute, aber viel größere Stücke, deren Erhaltung leider viel zu wünschen übrig läßt, haben sich bei Nr. 2, Nr. 6 und Nr. 11 gefunden und man kann daher diese 9, 10 und 12 mm langen Stücke für Wirbel jener Körperregion halten, in der die Pachyostose kaudalwärts wieder abnahm und die vorne hohe Neurapophyse wieder dachförmig wurde. Infolge dieser Veränderungen erinnern die vorderen Kaudalwirbel von *Symoliophis* (Fig. 18) stark an die vorderen Rumpfwirbel dieses Reptils und deshalb wird eine Bestimmung isolierter Wirbel dieser Körperregion fast unmöglich. Von den vorderen Wirbeln kann man diese rückwärtigen allenfalls durch den größeren transversalen Durchmesser der Gelenkgrube des Zentrums unterscheiden.

Eine ähnliche Rückkehr zum Bauplane der vorderen Brustwirbel in der Kaudalregion eines Reptiles, wie sie uns aus dieser Beschreibung entgegentritt, findet sich auch bei *Pachyophis*.

Wichtig und daher besonders zu betonen ist, daß allen rückwärtigen Wirbeln und sogar den kleinsten Wirbeln von *Symoliophis* Hämapophysen fehlen, sich hingegen an ihnen freie Rumpfrippen finden. Dieser äußerst eigentümliche Zug ist, wie es scheint,

Symoliophis und *Pachyophis* gemeinsam, ferner zeigt sich, wie schon aus den in dem vorhergehenden Texte mitgeteilten Maßzahlen hervorgeht und noch mehr dann hervortritt, wenn man alle vorhandenen Wirbel mißt, daß auch das Längen- und Breitenverhältnis der Wirbelbögen dieser Tiere in den verschiedenen Körperregionen fast das gleiche ist.

Bei *Pachyophis* sind die Bögen der vordersten Halswirbel nur etwas länger als breit, dann nimmt ihre relative Länge gegen den 10. erhaltenen Wirbel zu und hierauf wieder ab. Beim 33. bekannten Wirbel sind Länge und Breite gleich, dann beginnt die Breite zu überwiegen und erreicht ungefähr das Verhältnis 10:7, worauf dieses Verhältnis dann bis in die Nähe des 100. Wirbels persistiert. Beim 113. Wirbel werden Länge und Breite wieder gleich, schließlich ist vom 115. bis zum 122. Wirbel die Länge größer als die Breite. Gegen das äußerste Schwanzende nimmt die Länge wieder ab. Die letzten Schwanzwirbel von *Pachyophis* sind leider im Gesteine verborgen.

Bei *Symoliophis* findet man ähnliche Verhältnisse. Beim Exemplar Nr. 2 und Nr. 11 sind die Bögen der vordersten Halswirbel länger als breit, bei den rückwärtigen Halswirbeln und vordersten Rumpfwirbeln läßt sich bei Nr. 1 ungefähr das Verhältnis 10:10 feststellen. — Die pachyostotischen Rückenwirbel sind bei allen Exemplaren sehr breit; ihr durchschnittliches Verhältnis schwankt bei Nr. 11 zwischen 6:10 und 8:10, bei Nr. 6 zwischen 6:10 und 5:10 und bei einem von Nr. 2 bekannten Wirbel beträgt es 7:10. Hinter diesen auffallend breiten Wirbeln folgen wieder etwas schmalere, nicht pachyostotische Wirbel, die bei Nr. 1 die Verhältnisse 7:10 und 9:10, bei Nr. 2 die Verhältnisse 7:10 bis 10:10 und bei Nr. 11 gleichfalls die Verhältnisse 8:10 und 10:10 zeigen und schließlich ist bei dem winzig kleinen Wirbel des Schwanzendes die Länge ungefähr gleich der Breite. — Die ungefähren Maßangaben und Verhältnisse einiger zusammen gefundener und wohl zum Teil zusammengehöriger Reste sind aus der nachfolgenden Tabelle ersichtlich.

Wirbel, deren Proportionen oder Maße stärker aus dem übrigen Rahmen herausfallen und die vielleicht anderen Exemplaren angehören, wurden in eine eckige Klammer gesetzt. Namentlich im Fundort Nr. 2 und 6 scheint es sich um die Reste zweier Exemplare zu handeln. Kleinere Differenzen sind auf Ungenauigkeiten in der Messung oder auf den ungünstigen Erhaltungszustand der betreffenden Stücke zurückzuführen. — Die in den runden Klammern befindlichen Zahlen bezeichnen das Verhältnis der Bogenbreite zur Bogenlänge nach der Formel $10:x$, wobei der erste Teil der Formel weggelassen wurde. Der Paralellismus der Proportionen von *Pachyophis* und *Symoliophis* sowie die gemeinsamen noch zu besprechenden Züge lassen im großen und ganzen darauf schließen, daß auch die Anzahl der Wirbel ungefähr gleich war, wir können daher *Symoliophis* mit ca. 140—160 Wirbel rekonstruieren, was auch der Rumpfwirbelzahl vieler rezenten Schlangen entspricht.

Das Längen- und Höhenverhältnis der *Symoliophis*-Wirbel ist in der Körpermitte circa 5:10 und scheint am vorderen und rückwärtigem Ende auf 7:10 zu steigen; da die Neurapophysen nur bei wenigen vorderen Wirbeln bekannt sind, sind genauere Angaben nicht möglich.

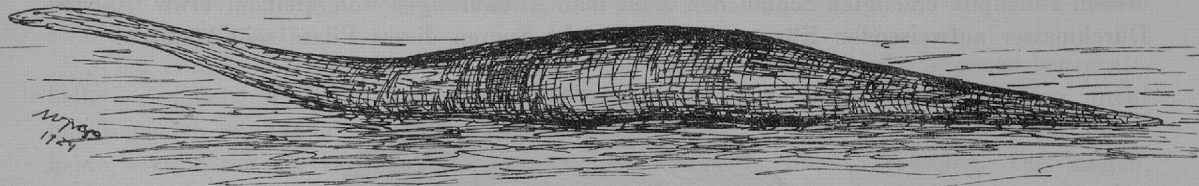
Bei *Pachyophis* sind die Rippen der Rumpfmittle circa fünfmal länger als die des Halses und da nun die Neurapophysen bei *Symoliophis* viel höher sind als bei *Pachyophis* und auch die Rumpfrippen eine stärkere Pachyostose zeigen, darf man annehmen, daß sich das Verhältnis der Rippenlänge zwischen Hals und Rumpf höchstens zu Gunsten der

Fundort I	Fundort 2	Fundort 6	Fundort II	
— — — — — — — — 10:10 (10) 12:12 (10) 12:12 (10) [13:13 (10)]	[9:6 (15)] [11:8 (13)] — — — — 8:8 (10) — — — — 8:9 (9)	— — — — — — — — 7:7 (10) — — — — — —	— — — — 6:5 (12) 8:7 (11) 8:8 (10) — — — — 8:9 (9)	Halswirbel
12:14 (8) — — 13:14 (9) 13:14 (9)	— — — — — — — —	12:14 (8) — — — — — —	— — — — — — — —	vordere Rumpfwirbel
— — — — — — — — — — — — — — — —	— — — — 12:16 (7) — — — — — — — — — —	— — — — — — [21:33 (6)] 13:21 (6) 13:21 (6) 13:23 (6) 10:20 (5) 10:19 (5)	11:14 (8) 11:17 (6) 12:17 (7) 12:18 (6) — — — — — — — —	pachyostische wirbel Rumpf-
— — — — 9:12 (7) — — 9:10 (9) — — — — — — — —	— — — — 9:13 (7) 9:11 (8) — — — — — — 7:7 (10) — —	10:16 (6) 10:13 (7) 9:13 (7) — — — — — — — — — — — —	10:15 (6) — — — — 9:11 (8) 9:10 (9) [8:11 (7)] [8:13 (6)] 6:6 (10) [10:10 (10)]	rückwärtige wirbel Rumpf-
4:5 (8) 4:4 (10) 4:3 (13)	— — — — — —	— — — — — —	4:5 (8) — — — —	distale Schwanz- wirbel

Rumpfrippenlänge verschob; man darf also bei *Symoliophis* wenigstens dieselben Proportionen erwarten wie bei *Pachyophis*.

Nach diesen Angaben kann man zur Rekonstruktion von *Symoliophis* schreiten. Vor allem gelangt man dazu, daß sogar die kleineren Exemplare von *Symoliophis* ungefähr ein Meter lang gewesen sein dürften; der Hals dürfte daumendick gewesen sein; der Rumpf erreicht an seiner dicksten Stelle, wenn man die Neigung der Rippen gegen hinten in

Betracht zieht, einen Durchmesser von wenigstens 9 cm und an diesen unförmlichen Körper schloß sich ein relativ kurzer Schwanz an. Einen ungefähren Begriff des Typuses dieser und ähnlicher Pachyophidier kann die Textfigur A geben, doch dürfte das Genus *Pachyophis* etwas schlanker, *Symoliophis* selbst vielleicht etwas dicker gewesen sein als der hier rekonstruierte Typus.



Figur A. Rekonstruktion von *Symoliophis*.

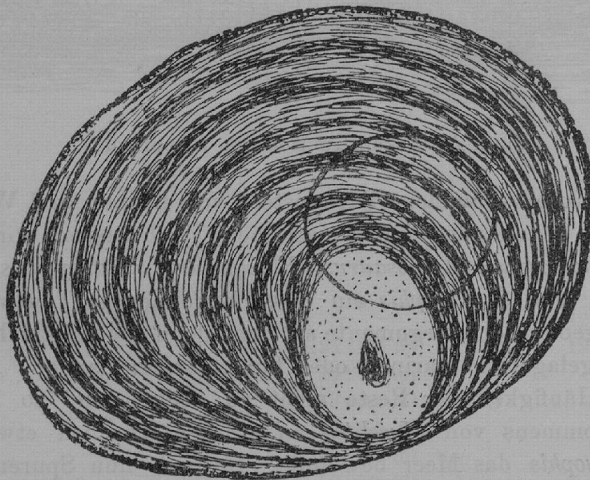
Da mit Osteosklerose verbundene Pachyostose von Rippen und Wirbeln nach unseren Erfahrungen nur bei ganz- oder halbaquatischen Wirbeltieren vorkommt (*Mesosaurus*, *Pachypleura*, *Proneusticosaurus*, *Adriosaurus*, *Eidolosaurus*, *Pachyophis*, *Wale* und *Sirenen*) dürfen wir annehmen, daß *Symoliophis* ein wasserbewohnendes Tier war. Diese Annahme läßt sich auch durch geologische Argumente stützen, denn die relativ häufigen Reste finden sich in küstennah abgelagerten marinen oder fluviomarinen Sanden. An eine Einschwemmung ist wegen der Häufigkeit der Reste nicht zu denken und so könnte es höchstens nur wegen des Vorkommens von *Mycelites* an einigen Knochen etwas unwahrscheinlich erscheinen, daß *Pachyophis* das Meer bewohnte. Da sich nun Spuren von *Mycelites* auch an einem von SEITZ beschriebenen *Plioplatecarpus*-Knochen finden, kann sogar dessen Vorkommen kein Gegenargument bilden.

4. Histologie. Die Histologie der Knochen von *Symoliophis* wurde an einem Längsschnitte und zwei Querschnitten einer verdickten Rippe vom Fundort Nr. 6 untersucht. Schon bei schwacher Vergrößerung kann man an dem querelliptischen Querschnitte drei, aus zahlreichen Lamellen aufgebaute Zonen unterscheiden. — Zu äußerst liegt eine zwiebel-schalenartig angeordnete Schicht, die von langen, gerade verlaufenden, sich wenig gegen außen gabelnden, primären, vom Periost eindringenden Blutgefäßen radial durchsetzt wird. Auf diese Zone folgt gegen innen zu eine zweite, stark exzentrisch gelegene, elliptische, röhrenförmige, überall gleich dicke Zone, in der die radialen Blutgefäße weniger markiert sind, und im Inneren dieser elliptischen Zone kann man endlich einen Kern unterscheiden, der sich aus Knochenmaße aufbaut, die sich in ziemlich gleichmäßiger Dicke um eine exzentrisch gelegene, runde Öffnung abgelagert hat. Die allgemeine Anordnung der drei verschiedenen Zonen ist aus der Textfigur B erkennbar.

Offenbar entspricht die elliptische Zone der eigentlichen kraniokaudal komprimierten Rippe, bevor sie durch die Pachyostose der äußeren Zone entstellt worden war und der Kern dem ursprünglichen Markraume, der durch eine Knochenneubildung (?) ausgefüllt wurde.

Bei sehr starker Vergrößerung erkennt man folgendes: Auf eine sehr dünne (ca. $\frac{1}{100}$ mm), dichte Außenschicht mit schwach gewelltem Außenrande folgt gegen das Innere des Knochens eine $\frac{1}{12}$ mm dicke, schwammig-wabige Schicht, die von zahlreichen,

großen, gerundeten Umriss aufweisenden zum Teil röhrenartigen, geschlungenen Lakunen durchsetzt wird. Diese Lakunen reduzieren die eigentliche Knochensubstanz auf ein zartes Gerüstwerk. Der durchschnittliche Durchmesser der einzelnen Lakunen beträgt $\frac{1}{100}$ mm. Diese Schicht umgibt die ganze Rippe gleichmäßig und verdankt ihre Entstehung wohl der zerstörenden Wirkung des *Mycelites ossifragus*. In einigen der, hypothetischer Weise von diesem Fadenpilz erzeugten Schläuchen sieht man Anhäufungen von kleinen, etwa $\frac{1}{500}$ mm Durchmesser aufweisenden Körnern, die vielleicht Sporen dieses Pilzes sein könnten.



Figur B. Querschnitt durch eine Rumpfrippe von *Symoliophis* (schwach vergrößert).

An die von *Mycelites* zerfressene Schicht schließt sich die regional verschieden stark und zwiebelschalentartig anwachsende Schichte an, für die wir kurz den Ausdruck „Zwiebelschalen-Schicht“ verwenden wollen. Aus der Kombination der am Rippenquerschnitte und am Rippenlängsschnitte gewonnenen Resultate erkennt man, daß sich die einzelnen Zwiebelschalen nicht nur gegen die Ventralseite der Rippe, sondern auch gegen ihr unteres Ende zu verdünnen. Es zeigt sich, daß die auf diese Weise hervorgerufene Pachyostose vom dorsalen und proximalen Teil der Rippe ausgeht. — Diese rapidere Knochenneubildung am äußeren und oberen Teile ist deshalb weniger auffällig als es am ersten Augenblick scheinen könnte, denn gerade bei den Rippen ist, auch während des ontogenetischen Wachstums menschlicher Rippen etwas analoges bemerkbar, da „durch die andrängenden Brusteingeweide an der inneren Oberfläche der ganze periostale Knochen resorbiert wird, so daß der enchordale freigelegt, zum Teil ebenfalls zerstört wird. Daher findet man an den Querschnitten durch Rippen älterer Foeten und Kindern außen dicke periostale Knochenauflagerung. Innen fehlen solche ganz, hier werden die enchordalen Knochenbälkchen mit ihren eingeschlossenen Knorpelgrundsubstanzresten direkt vom Periost überzogen“ (SCHAFER J., Lehrbuch der Histologie, Leipzig 1922).

In der Zwiebelschalenschicht alternieren durchsichtige, hellbraune und an Knochenzellen arme Lagen mit opakeren, dunklen, an Knochenzellen reicheren. In beiden Lagen entstehen durch die Anreicherung von Knochenzellen Zonen, die parallel zu den Farb-

bändern verlaufen. Die Knochenzellen selbst sind mit der Längsachse ihres Querschnittes gleichfalls parallel zu den Farbbändern orientiert. Im Längsschnitte zeigen sich die Knochenzellen als recht lange, dabei sehr dünne Hohlräume, man erkennt also, daß sie die Form länglicher, elliptischer Röhrchen hatten. Ihre Canaliculi sind etwas geschlängelt, zahlreich und im Längsschnitt rechtwinkelig auf die Zellenlängsachse orientiert. Im Querschnitt ist ihr Verlauf weniger regelmässig, sie sind mithin vorwiegend parallel zum Querschnitte geschlängelt.

An einigen Stellen zeigt die Zwiebelschalenzonen des einen Schliffes ungenau begrenzte, hellere rundliche Flecken, doch scheint es sich, da sie am anderen Schliffe fehlen, nicht um Gegenden zu handeln, wo Resorption eintrat (HAWSHIP'sche Lacunen), auch sind sicher keine sekundären HAVERSISCHE Lamellen in den lichtereren Höfen vorhanden. Die langen, radial gerichteten Blutgefäße, welche alle diese Zonen gleichförmig und ohne sie zu beeinflussen, durchsetzen, treten vorwiegend in jenem Gebiete auf, wo die Zwiebelschalen ihre größte Dicke erreichen. An der Dorsalseite der Rippe zeigt der Querschnitt der inneren Zwiebelschalen einen schwach wellenförmigen Verlauf. Dieser wird gegen den zweiten, elliptischen Teile der Rippe hin noch markanter.

Der innere Teil der Zwiebelschalenzonen ist von dem äußeren namentlich dadurch unterscheidbar, daß er im Querschnitt eine stärkere Fältelung der Knochenlamellen in Wellenlinien aufweist und dadurch, daß ihm langgestreckte, radial verlaufende Gefäße fehlen, an ihrer Stelle vielmehr kurze Gefäße auftreten, welche auf den Verlauf der Knochenlamellen einigen Einfluß haben. Die hellen und dunklen Zonen stehen in diesem Teile der Rippe näher aneinander als in der „Zwiebelschalen“-Zone.

HAWSHIP'sche Lacunen und daher auch Ablagerungen von HAVERSISCHEN Lamellen fehlen auch dieser Zone völlig. Dieser Mangel an zahlreichen kleinen HAVERSISCHEN Systemen ist um so auffallender, als solche häufig die aquatischen Reptilien charakterisieren. Man vergleiche diesbezüglich die Knochenstruktur des noch wenig an das Leben im Wasser angepaßten liassischen *Teleosaurus* mit der des mehr angepaßten *Metriorhynchus* und der des noch mehr angepaßten *Geosaurus* (*Cricosaurus* bei SEITZ), dann die Struktur des relativ primitiven *Morosaurus* mit *Diplodocus*, und jene des eher amphibischen *Nothosaurus* mit *Plesiosaurus*. Ferner zeigen auch die Knochen von *Ichthyosaurus* denselben Charakter und auch die Knochen der *Mosasaurier* zeigen größere HAWSHIP'sche Lacunen als jene von *Palaeovaranus*. Schließlich zeigt sogar der semiaquatische *Orthomerus* zahlreichere, dabei aber kleinere sekundäre Systeme als die sicher terrestren Dinosaurier *Allosaurus* und *Stegosaurus*¹⁾.

Der innere Teil der Sympliophisrippe ist, wie die Photographie Fig. 21 zeigt, gegen den äußeren recht gut abgegrenzt. Er zeigt nicht lamellären, sondern im Querschnitt faserigen Aufbau. Die spärlichen runden Hohlräume der Knochenzellen dieser Region sind ungemein groß, so daß sie schon bei schwacher, dreißigfacher Vergrößerung als gut sichtbare schwarze Punkte hervortreten (vgl. die Photographie). Ihr Durchmesser beträgt ca. $\frac{1}{100}$ mm; ihre spärlichen, an der Basis verdickten Canaliculi sind ungemein dick und kräftig. Der Verlauf der Canaliculi ist äußerst unregelmässig, die Canaliculi der verschiedenen Zellen anastomosieren vielfach mit einander und dabei sind die Kreuzungs- und Be-

¹⁾ SEITZ L., Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. Nova Acta, Abhandl. d. kaiserl. Leop. Carol. deutschen Akademie der Naturforscher und Ärzte Vol. LXXXVII. Halle 1897.

rührungspunkte der Canaliculi häufig etwas erweitert. Eine regelmäßige Anordnung der Knochenzellen dieser Region ist, im Gegensatz zu der äußeren Zwiebschalenzone nicht bemerkbar. Die ganze Struktur erinnert stark an jene, die man am Rippenquerschnitt bei einer jungen *Coronella* antrifft.

Die mittlere und die Zwiebschalenzone sind von einem feinen Netzwerk von Sprüngen durchsetzt, das in der Photographie wegretouchiert wurde.

Regelmäßiger als in der mittleren Zone sind die Knochenzellen in dem sekundär mit Knochenmaterie ausgefüllten Markraume der Rippe — der innersten Zone — angeordnet, denn hier stehen sie in dem lamellaren Knochen zum Teil mit der Längsachse ihres Querschnittes wieder parallel zu den Lamellen der Ausfüllungsmasse; diese Zone ist recht dünn.

Die Ausfüllung des Markraumes erfolgte um ein Gefäß und zwar in der Weise, daß die Ausfüllungsmasse im Querschnitt den Umriss eines am spitzeren Ende zugespitzten Eies hat. Leider ist bei der Herstellung des Schliffes bei dem einen Schliffe ein Teil der Ausfüllungsmasse, deren zentraler Teil, ausgebrochen und bei dem zur Abbildung gelangenden Schliffe nicht erhalten, es ist aber nicht ausgeschlossen, daß es sich um ein gleiches sekundäres Knochengewebe handelt, wie es SEITZ bei einer *Varanus*-Gruppe beschrieb.

Der unregelmäßige Bau der Knochenzellen der mittleren Region, der Mangel an sekundären Gefäßen, das ungleichförmige Wachstum der äußeren Knochenzone und der gerade Verlauf der primären Gefäße in dieser Zone, welcher rapide, vom Periost ausgehende Knochenneubildung verrät, dies alles sind Züge, welche darauf weisen, daß ein Fall von Pachyostose vorliegt.

Wie ja zu erwarten war, zeigt unter allen untersuchten Stücken das *Pachyophis*-Fragment die größte histologische Ähnlichkeit zu *Symoliophis*. Beide zeigen denselben zwiebschalenartigen Aufbau und die Knochenzellen zeigen gleichfalls, soweit sich dies an dem bei *Pachyophis* allein vorliegenden Querschnitte entnehmen läßt, die nämliche Form. HAWSHIPSSche Lacunen fehlen beiden Formen, hingegen treten auch bei *Opetiosaurus* und bei *Pachyophis* dieselben langen, geraden, radiären, primären Gefäße auf wie bei *Symoliophis*. Eine Abbildung der Knochenstruktur von *Pachyophis* ist in Figur 22 gegeben, namentlich ist die Zwiebschalenstruktur gut erkennbar.

Von *Opetiosaurus* und *Pontosaurus* unterscheidet sich *Symoliophis* gut dadurch, daß bei ersteren beiden die zonare Anordnung der Knochenzellen infolge ihres größeren tangentialen Durchmessers besser zum Ausdruck kommt als bei *Symoliophis*, denn bei dieser ist der tangentialer Durchmesser der Knochenzellen nicht viel größer als der radiale, außerdem fehlt sowohl *Pontosaurus* als auch *Opetiosaurus* die Zwiebschalenstruktur des Knochens; bei *Adriosaurus* ist sie vorhanden. — Der schwach-wellige Verlauf der heller und dunkler gefärbten Knochenlamellen ist *Pachyophis*, *Symoliophis* und *Opetiosaurus* gemeinsam, er ist aber bei *Symoliophis* am stärksten ausgeprägt, am wenigsten bei *Opetiosaurus*.

Betreffs der biologischen Bedeutung der Wirbel- und Rippenpachyostose der dem Wasserleben wenig angepaßten aquatischen Tiere, sei auf meine Notiz im Anatomischen Anzeiger¹⁾ und meine *Eidolosaurus*-*Pachyophis*-Arbeit gewiesen. Diesbezüglich ergab sich seither nichts Neues.

¹⁾ NOPCSA, F. Baron, Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere. Anatom. Anzeiger, Jena 1923.

IV. Systematische Stellung und Wichtigkeit von *Symoliophis*.

Nach der ziemlich ausführlichen Beschreibung des eigentümlichen ägyptischen Cenoman-Reptils muß seine Verwandtschaft bestimmt werden. Wie schon in der Einleitung gesagt wurde, ist es von Prof. STROMER als *Symoliophis* bestimmt worden, und diese Bestimmung erwies sich als richtig. Nicht nur, daß sich in der von ROCHEBRUNE gegebenen Genusdefinition alle die vom ägyptischen Materiale bekannten Charaktere, ja sogar die oben abgeflachte Neurapophyse wieder finden, sondern man kann sogar an den von ROCHEBRUNE gegebenen Abbildungen jene dreifache Längsteilung der Zentrumbasis wiederfinden, welche die vorderen, verdickten Wirbel der ägyptischen Spezies charakterisiert und die ROCHEBRUNE nicht einmal erwähnt. Außer aus Frankreich sind *Symoliophis*-Wirbel durch SAUVAGE auch aus dem Cenomane Portugals bekannt geworden und mit einem eigenen Speziesnamen versehen worden; da nun aber die Wirbel in den verschiedenen Körperregionen von *Symoliophis* sehr stark variieren, ferner wahrscheinlich auch individuell recht bedeutende Variationen vorkommen, so läßt sich vorderhand die spezifische Verschiedenheit der ägyptischen, der französischen und portugiesischen *Symoliophis*-Wirbel nicht fixieren. Deshalb scheint es am besten, für die drei verschiedenen *Symoliophis*-Spezies vorläufig den ältesten Namen *Symoliophis Rochebrunei* SAUVAGE zu verwenden. Das Genus *Symoliophis* wird durch einen jedenfalls sehr kleinen Kopf, eher langgestreckte, procoele zarte Halswirbel, procoele, robuste, kurze, breite, pachyostotische Rückenwirbel und kurze, aber weniger breite, procöle Schwanzwirbel charakterisiert. Die Neurapophyse der vorderen Wirbel war auf den rückwärtigen Teil des Bogens beschränkt und dünn, jene der mittleren Wirbel war, namentlich rückwärts, dick, hoch, kräftig, oben verbreitert (und mit einer Epiphyse versehen?), die Neurapophyse der Schwanzwirbel war wieder zarter, dünner und niedriger. — Alle Wirbel trugen gut entwickelte Zygosphene und Zygantra, diese treten jedoch wegen der Pachyostose bei den mittleren Rückenwirbeln etwas zurück. Die Halswirbel trugen einen eben nur angedeuteten, auf einigen Wirbeln verdoppelten, basalen Kiel, sonst war die Basis der Wirbelcentra flach. Die Lage und Entwicklung der subvertebralen Foramina variiert. Alle bekannten Wirbel, sogar die sehr kleinen Schwanzwirbel, trugen einköpfige, frei bewegliche Rippen, die an einer kugelförmigen Pleuraphyse artikulierten. Die Artikulationsfläche des Zentrums war kreisrund im vorderen Körperabschnitt und transversal elliptisch im rückwärtigen. Die vordersten Rippen waren dünn und hohl und hatten ein minimales oberes, rückwärtiges Tuberculum Costae, jene der Rumpfmittle waren in Übereinstimmung mit den Wirbeln, an denen sie artikulierten, hyperostotisch verdickt und massiv. Ein Tuberculum Costae ist bei den verdickten Rippen nicht vorhanden.

Das einzige procöle Reptil, das einigermaßen an diese Definition erinnert, ist die neocene *Pachyophis*. Auch *Pachyophis* ist, wie schon früher gesagt wurde, so wie *Symoliophis* durch einen kleinen Schädel, procöle, verlängerte, mit schlanken Neurapophysen versehene Halswirbel, procöle, kurze, breite, pachyostotische Rumpfwirbel und dadurch charakterisiert, daß die gegen das Körperende wieder leichter gebauten, procölen Wirbel fast bis an das Körperende freie Rippen tragen. Unterschiede sind darin gelegen, daß die Neurapophysen des Rumpfes bei *Pachyophis* sehr niedrig, bei *Symoliophis* jedoch hoch sind, ferner darin, daß die Rumpfwirbel bei *Pachyophis* viel weniger breit sind als bei

Symoliophis. Das maximale Breiten- und Längenverhältnis ist bei *Pachyophis* ca. 10:7; bei *Symoliophis* ca. 10:5. Die spezifische, ja sogar die generische Verschiedenheit von *Symoliophis* und *Pachyophis* ist durch diese Unterschiede hinlänglich gut begründet, ein gemeinsamer Bauplan läßt sich aber doch erkennen; allerdings ist die Spezialisierung der cenomanen Form um so viel weiter fortgeschritten als die der neocomen, daß es sich empfiehlt, für jede dieser Formen eine eigene Unterfamilie oder Familie die *Pachyophidae* und *Symoliophidae* zu kreieren.

Eine Frage, die sich von selbst ergibt, ist die über das Verhältnis der cenomanen *Symoliophidae* zu den eocänen *Palaeophidae*. Es sind Unterschiede, aber auch Ähnlichkeiten vorhanden.

Die Unterschiede sind:

1. Die mehr oder weniger gut entwickelten Pterapophysen bei den *Palaeophiden*.
2. Die viel stärkere Entwicklung der Hypapophyse bei den *Palaeophiden*.
3. Der Mangel einer Pachyostose und Osteosklerose bei den *Palaeophiden*.
4. Die höhere Neurapophyse der *Palaeophiden*.
5. Die größere Wirbellänge der *Palaeophiden*.

Die Ähnlichkeiten sind:

1. Bei beiden Gruppen ist der transversale Durchmesser des Zygapophens der Halswirbel kleiner als jener der Gelenkpfanne des Wirbelzentrums, bei den Rückenwirbeln sind beide Durchmesser gleich groß.
2. Das Vorkommen zweier Hypapophysen auf der Basis mancher Wirbel und zwar einer vorderen und einer rückwärtigen.
3. Die für Schlangen auffallend starke Höhenentwicklung der Neurapophyse der Rückenwirbel.
4. Die auf den Hals- und Rückenwirbeln verschiedene antero-posteriore Längenausdehnung der Neurapophyse.
5. Die Lage der Pleurapophysen.
6. Das Auftreten eines die Prä- und Postzygapophyse verbindenden, lateralen Längskieles.
7. Die steile Lage der Präzygapophysen und der Mangel eines Processus mammillaris.
8. Das Vorkommen von kleinen, stark verlängerten, vorderen Halswirbeln (*Palaeophis* „longus“).
9. Der Mangel an typischen, ophidierartigen Schwanzwirbeln.
10. Der Mangel eines Tuberculum Costae an den Rumpfrippen.

Wie man sieht, unterscheiden sich die *Palaeophiden* von den *Symoliophiden* im wesentlichen durch Charaktere, die analog sind zu jenem, durch welche sich *Symoliophis* von *Pachyophis* unterscheidet. Mit Ausnahme der bei *Palaeophis* fehlenden Pachyostose sind alle Unterschiede nur graduelle und zwar solche, die sich aus der stärkeren Entwicklung des oberen Bogenteiles und der Verstärkung des Hypapophysenligamentes ergeben. Dies zeigt sich gut an folgender Zusammenstellung.

1. Eigenschaften des Wirbelbogens:

- a) *Pachyophis*: Neurapophysen kurz.
- b) *Symoliophis*: Neurapophysen hoch.
- c) *Palaeophis*: Neurapophysen sehr hoch, Pterapophysen niedrig.
- d) *Pterosphenus*: Neurapophysen sehr hoch, Pterapophysen hoch.

2. Eigenschaften des Wirbelzentrums:

- a) *Pachyophis*: zwei Hypapophysen (?)¹⁾
- b) *Symoliophis*: Eine Andeutung zweier Hypapophysen.
- c) *Palaeophis*: eine kleine und eine große Hypapophyse.
- d) *Pterosphenus*: ebenso.

Offenbar hängt die größere Längenausdehnung der Rückenwirbel der *Palaeophiden* auch mit der auf größere Beweglichkeit weisenden Verschiedenheit des Bogenbaues zusammen, und wenn nun auch die *Palaeophiden* keineswegs als die direkten Nachkommen der *Symoliophiden* aufgebaut werden dürfen, so berechtigen einen doch die zwischen diesen Formen auftretenden Ähnlichkeiten, alle drei Typen, wie es übrigens schon von mir 1923 geschah, als *Cholophidia* zusammenfassen. Die *Archaeophiden* scheint es besser, auf Grund der von JANENSCH gegebenen Definition, von den *Cholophidiern* zu trennen und als eigene Familie zu den *Alethinophidiern* zu stellen.

Die schärfere Umschreibung des Begriffes *Cholophidia* läßt ihr Verhältnis zu den *Alethinophidiern* klarer erkennen. Was den Schädelbau anbelangt, so muß, da kein neues Material vorliegt, auf das 1923 Gesagte verwiesen werden, im Folgenden sollen aber alle die neuen, im Wirbelbau erkannten Züge, eingehender erörtert werden.

Die Schlangenähnlichkeiten in der Wirbelsäule der spezialisierteren *Cholophidier* sind:

1. Die zahlreichen, Rippen tragenden Wirbel.
2. Die lange, zart gebaute Halsregion.
3. Die Entwicklung eines recht großen Zygosphens und Zygantrums.
4. Die Entwicklung von unter die Gelenkhöcker der Rippen herabreichenden Fortsätzen.
5. Die starken, auf sehr zahlreichen Wirbeln auftretenden Hypapophysen.

Bei den primitiven *Cholophidiern* scheinen Punkt 4 und 5 zu fehlen.

Die Schlangen-Unähnlichkeiten aller *Cholophidier* sind:

1. Die ausgesprochene, regionale Differenzierung der Wirbelsäule.
2. Der Mangel eines Processus mammillaris an den Präzygapophysen.
3. Die doppelten Hypapophysen.
4. Die Persistenz von Rippen bis an das Schwanzende und das Fehlen aller der für Schlangenschwanz charakteristischen Züge.
5. Der Mangel eines Tuberculum Costae.

Es ist wichtig und interessant, daß sich die primitiven *Cholophidier* des Neocom, was ihre präsaclalen Wirbel betrifft, noch enge an die *Dolichosaurier* anschließen, die präsaclalen Wirbel der cenomanen und eocänen Formen hingegen schon fast alle jene Züge zeigen, welche die heutigen Schlangen charakterisieren; außerdem ist wichtig, daß sich echte Schlangen erst vom Tertiär an finden. Geht man von der, durch das chronologische Auftreten unterstützten Annahme aus, daß die Ähnlichkeit der präsaclalen Wirbel der spezialisierteren *Cholophidier* und der *Alethinophidier* nicht einfach eine Konvergenzerscheinung sei, sondern genetisch bedingt ist, dann sieht man förmlich, wie sich die Schlangenwerdung, allerdings nicht am Festlande, sondern in einem seichten

¹⁾ Die Möglichkeit, daß die von mir als solche aufgefaßten Stücke Rippenfragmente wären, will mir nachträglich nicht ganz ausgeschlossen erscheinen.

küstennahen Meere, vom Neocom bis zum Eocän allmählich cranio-caudalwärts vollzieht und im Cenoman erst halb erreicht ist. Jedenfalls war bei den primitiven räuberischen *Cholophidiern* die Schlankheit und Länge des Halses eine Kompensation für den plumpen, pachyostotischen Rumpf, und dies erklärt uns gut, weshalb ein langer, schlanker Hals den stets leicht gebauten und beweglichen, wenn auch apoden *Squamaten* abgeht. Im Gegensatze zu der Apodie der terrestren *Squamaten*, bei denen der Körper stets beweglich blieb, erfolgte die Schlangenwerdung einiger schlammbewohnender *Dolichosaurier* des Mesozoicums offenbar dadurch, daß der vordere Körperabschnitt infolge der, wie bei den *Sirenen*, durch das Wasserleben bedingten Pachyostose der Lungenregion gestreckt und kompensatorisch hochgradig mobil wurde, und dadurch, daß sich später, nach dem Aufhören der Pachyostose, diese erhöhte Beweglichkeit caudalwärts ausdehnte.

Jene Wirbeltiere, die ihre Beute bloß durch ein Zugreifen mit dem, auf einem verlängerten Halse sitzenden Kopf erfassen (z. B. *Trionyx*, *Elasmosaurus*) kann man kephalotropische Formen nennen, für jene Formen hingegen, welche bei der Ergreifung der Beute den ganzen Körper bewegen (z. B. *Chelone*, *Trinacromerum*) empfiehlt sich der Ausdruck somatotropisch. Alle die apoden *Squamaten* sind somatotropisch, die Schlangen hingegen vorwiegend, wenn nicht ausschließlich kephalotropisch.

Der die Schlangen charakterisierende Verlust der hinteren Schläfenbögen stellt sich gleichfalls bei kephalotropen, aquatischen Formen, wie *Hydromedusa*, dann allerdings auch bei den *Pygopiden* und schließlich bei ausgesprochenen Wühlformen, wie z. B. bei mehreren apoden *Squamaten* ein. Ein Unterschied ist insoferne vorhanden, als die Wasserformen, so wie die Schlangen, im allgemeinen starke mediane Halsmuskeln haben, wogegen solche den wühlenden *Squamaten*, die meist einen rückwärts aufgetriebenen Schädel aufweisen, gemeiniglich abgehen. Der starke *M. longissimus dorsi* der kephalotropen Schlangen entspricht dem *M. testocervicalis lateralis* der cephalotropen Schildkröten, ihr *M. articulo-spinalis* dem *M. testo-cervicalis medius*. Der *M. testo-capitis lateralis* der somatotropen Schildkröten, der an dem Squamosum inserierend, den Hals versteift und die Existenz der hinteren Schläfenbögen dieser Tiere bedingt, fehlt bei den kephalotropen *Testudinaten*. Zwischen dem Schädel der *Pygopiden* und jenem der Schlangen ist, was die rückwärtige Partie anbelangt, allerdings eine unverkennbare Ähnlichkeit vorhanden, aber die Zygosphenverbindung der Schlangenwirbel ist ein weiterer Zug, der auf eine marine Etappe im Vorleben der Schlangen hinweist.

Starke Zygosphenverbindungen entwickeln sich ohne Rücksicht auf die allgemeine Körperform, vor allem bei allen jenen procölen, beweglichen, aquatischen Reptilien, bei denen, wie bei den *Dolichosauriern* und *Mosasauriern*, die Wirbelsäule infolge des Anpralles der Wogen beim Schwimmen einer besonderen Sicherung gegen Zerrungen bedarf, dann finden sie sich, aber weniger ausgeprägt, bei solchen, gleichfalls convexo-concave Wirbelcentra besitzenden, langschwänzigen, quadrupeden, terrestren Reptilien, bei denen infolge der Wucht ihres Körpers die Wirbelsäule bei der etwas schlängelnden Locomotion gleichfalls besonders beansprucht wird, mithin bei den großen Formen unter den *Squamaten* und den quadrupeden *Sauropoden*. Im Gegensatze hiezu gibt es, von den Schlangen abgesehen, kein einziges apodes, terrestres Reptil, bei dem sich eine Zygosphenverbindung einstellt. Sogar *Bachia*, die wohl von einem Zygosphen-bewehrten *Tejiden* abstammt, zeigt nunmehr ein rudimentäres Zygosphen, und dies beweist zur Genüge, daß am Festlande

erworbene Apodie die Entwicklung einer Zygosphenverbindung nicht nur nicht fördert, sondern geradezu hindert. Da die primitivsten *Cholophidier*, die wir kennen, schon ein großes Zygosphen haben, dabei aber marin sind, so kann man wohl die Hypothese wagen, daß auch sie ihre Zygosphenverbindung eben infolge ihres Meereslebens erwarben. Da nun bei *Symoliophis* weiterhin die Zygosphene im Rücken infolge der Pachyostose wieder teilweise unterdrückt werden, muß ihr Erwerb vor den Erwerb der Pachyostose fallen. So ist das Zygosphen ein wichtiger mariner Charakter der *Cholophidier*.

Auch das Zusammenvorkommen von Schwanzreduktion und Apodie bei den *Cholophidiern* bei gleichzeitigem Ausbleiben der für Wühlformen typischen Schädelmodifikation läßt sich als am Festlande erworbene Eigenschaftengruppe nur sehr schwer begreifen. Bei den baumbewohnenden Formen geht die Apodie, wie die *Pygopiden*, namentlich *Lialis*, zeigen, nie mit einer Schwanzverkürzung, sondern im Gegenteil eher mit einer Schwanzverlängerung Hand in Hand; bei den Wühlformen hingegen, wo eine Schwanzreduktion tatsächlich eintritt, ist sie mit einer für diese Formen typischen Schädelmodifikation begleitet. Dies alles ist bei den *Cholophidiern* nicht der Fall. Nur unter den Wassertieren lassen sich einige spärliche Formen, wie *Amphiuma* finden, die apod sind und dabei doch einen zugespitzten Schädel und einen etwas reduzierten Schwanz haben. ABELS Annahme, daß die *Cholophidier* eine primäre terrestre, apode Entwicklungsphase durchlaufen hätten, läßt sich daher vorläufig durch nichts beweisen; da aber Apodie am Festlande häufiger als im Meere auftritt, läßt sich ABELS Hypothese doch nicht glatt ablehnen. Dermaßen ist die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, daß die *Cholophidier* von einem apoden, somatotropen, langschwänzigem Reptile stammen, das durch die neocome Transgression zum Leben im Wasser genötigt wurde. Dieses Tier erwarb hierauf jedenfalls im Meere zuerst ein Zygosphen, darauf wurde es, wie jedes primitive aquatische Wirbeltier pachyostotisch und kephalotrop. Jedenfalls sind die eigentlichen terrestren Schlangen erst aus dieser schwerbeweglichen Form durch die Annahme einer sekundären, terrestren Lebensweise hervorgegangen. Die Aale und die zur Schlangenform gravierenden *Dipneusten* zeigen klar, daß die Annahme einer sekundären, terrestrischen Lebensweise zuweilen auch bei einem an das Leben im Wasser angepaßten Tiere eintritt.

Über das letzte, terrestre Entwicklungsstadium der Schlangen geben uns die rezenten *Pygopiden* einigen Aufschluß. Die einzigen, apoden, terrestren *Squamaten*, deren Schädel sich einigermaßen mit jenem der Schlangen vergleichen läßt, sind die Gras und Gestrüpp bewohnenden *Pygopiden*. Allerdings haben die *Pygopiden* bloß vier Elemente im Unterkiefer, ferner einen exzessiv langen, fragilen Schwanz und wie alle anderen terrestren, apoden *Squamaten* einen kurzen Hals und kein Zygosphen, sie können daher nicht zur Ahnenreihe der Schlangen gehören, doch ist bei jenen Formen, die einen verlängerten Schädel haben (*Lialis*), so wie bei den Schlangen am Unterkiefer weit rückwärts ein zweiter Kronfortsatz erkennbar, der offenbar mit einer beschränkten Dilatationsfähigkeit des Maules in Korrelation ist. Da dieser Fortsatz dem kurzschädeligen *Pygopiden* (*Pygopus*) abgeht, zeigt es sich, daß wohl bloß eine Konvergenzerscheinung mit den Schlangen vorliegt, deren Wichtigkeit besteht aber darin, daß sie uns die letzte, sekundär wieder terrestre Entwicklungsphase der Schlangenschädelentwicklung an einem rezenten Beispiele teilweise gut vorführt. Auch das Suspensorium Quadrati der *Pygopiden* ist insofern genau so gebaut wie jenes der Schlangen, als auch bei ihnen zwischen dem Processus paroticus

und dem Quadratum nur ein, vorne spanförmiger, Knochen eingeschaltet ist, der sich an den rückwärtigen Teil der äußeren Fläche des Parietale anlegt und sicher mit jenem Knochen ident ist, den man bei den Schlangen — ob mit Recht oder mit Unrecht bleibe dahingestellt —, das Squamosum nennt. Dieser Knochen ist sicher nicht mit dem von den meisten Autoren Squamosum (von WATSON jedoch Quadratojugale) genannten Knochen von *Varanus*, sondern mit jenem Knochen von *Varanus* ident, den BROOM in neuester Zeit Tabulare, WATSON jedoch Squamosum nennt. Dies ist ein zweiter, wichtiger, den Schlangen und *Pygopiden* gemeinsamer Zug und schließlich ist bei den *Pygopiden* auch noch ein Umfassen des vorderen Teiles der Hirnhöhle durch die Frontalia bemerkbar. Es bahnt sich derart auch bei ihnen jene vollkommen knöcherne Umgrenzung der Hirnhöhle an, welche die Schlangen charakterisiert. Da die *Pygopiden* infolge der zuvor angeführten Gründe nicht als die Ahnen der Schlangen aufgefaßt werden können, so müssen alle diese ihnen und den Schlangen gemeinsamen Züge des Schädels als Konvergenzerscheinungen aufgefaßt werden; dadurch wird man zur Annahme einer sekundären, terrestren Entwicklungsphase in der Schlangenwerdung genötigt.

Bei dieser Betrachtungsweise bietet der so eigentümliche Hämaphysen aufweisende Schwanz der Schlangen insoferne ein Problem, als eine Wiederverjüngung angenommen werden muß, da aber die Baumschlangen auffallend viele Schwanzwirbel haben und bei ihnen sicher eine Wiedervermehrung der Schwanzwirbel erfolgte, ferner, wie schon RATHKE bekannt war (H. RATHKE, Die Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839), im Laufe der Ontogenie auch bei der Natter eine Vermehrung der Schwanzwirbel gegen rückwärts erfolgt, liegen auch Argumente für eine solche Wiederverjüngung vor.

Tafelerklärung.

Fig. 1—21 betreffen *Symoliophis*-Reste aus der Baharije-Stufe. Alle Abbildungen mit Ausnahme von Fig. 14, 21 und 22 in doppelter, natürlicher Größe, Fig. 14 in natürlicher Größe, Fig. 21 und 22 etwa 33 mal vergrößert.

- Fig. 1 vorderer Halswirbel von Nr. 11 von unten und von der linken Seite.
- „ 2 vorderer Halswirbel eines großen Exemplares von Nr. 2 von oben, von unten, von vorne und von der rechten Seite. Das Zygosphen mit einem †, die Hypapophyse mit einem * bezeichnet.
- „ 3 Halswirbel von Nr. 6 von der rechten Seite und von vorne. Das Zygosphen mit einem † bezeichnet.
- „ 4 Halswirbel von Nr. 11 von unten.
- „ 5 Halswirbel von Nr. 3 von unten. Die Hypapophyse mit einem * bezeichnet.
- „ 6 Halswirbelkörper von Nr. 11 von unten, von vorne und von der rechten Seite. Die Hypapophyse mit einem * bezeichnet.
- „ 7 hinterer Halswirbel von Nr. 3 von der rechten Seite.
- „ 8 vorderer Rumpfwirbel von Nr. 1 von der rechten Seite, von hinten, von vorne und von unten.
- „ 9 vorderer Rumpfwirbel (c) von Nr. 1 von unten, von der linken Seite, von vorne und von oben.
- „ 10 Rumpfwirbel von Nr. 2 von hinten.
- „ 11 Rumpfwirbel (a) von No. 11 von hinten, von vorne, von der linken Seite, von unten und schräg von oben.
- „ 12 Rumpfwirbel (d) von Nr. 6 von hinten, von vorne, von der linken Seite, darunter von oben und von unten.
- „ 13 Rumpfwirbel (f) von Nr. 6 von vorne, von der linken Seite und von hinten.
- „ 14 Größter Rumpfwirbel von Nr. 6 von vorne, von unten, von oben, darunter von der rechten Seite und von hinten.
- „ 15 Schwanzwirbel von Nr. 1 von hinten.
- „ 16 zwei verschiedene Wirbel vom Ende des Schwanzes von Nr. 1 von hinten und von der linken Seite. Das Zygosphen mit einem † bezeichnet.
- „ 17 größerer Wirbel vom Ende des Schwanzes von Nr. 6 von vorne.
- „ 18 hinterer Rumpfwirbel von Nr. 2 von unten.
- „ 19 zwei vordere Rippen von Nr. 1 und 2. Die Gelenkfläche mit einem †, das Tuberculum mit einem * bezeichnet.
- „ 20 hintere verdickte Rippe von Nr. 6. Die Gelenkfläche mit einem † bezeichnet.
- „ 21 Mikrostruktur einer verdickten Rippe von Nr. 6.
- „ 22 Mikrostruktur einer Rippe von *Pachyophis*.

