©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Thalassemys marina E. Fraas aus dem oberen weissen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten.

Von Prof. Dr. E. Fraas.

Hierzu Taf. I—III und 3 Textfiguren.

Die Oolithe von Schnaitheim und Heidenheim a. d. Brenz sind in mehr als einer Hinsicht eine bemerkenswerte Ablagerung. In stratigraphischer Hinsicht ist der Oolith an den Schluss unserer schwäbischen Juraentwickelung zu stellen und mit Recht wird er von O. Fraas und Engel als Oberzeta bezeichnet, denn zahlreiche Profile belehren uns, dass er nicht nur als eine ca. 10 m mächtige Decke die Marmorkalke des Epsilon, sondern auch die über dem Epsilon gelagerten plattigen und „ruppigen" Zetakalke überlagert. Die überaus reiche Differenzierung der Facies, welche den Abschluss unserer Juraformation charakterisiert, kommt auch hierbei zum Ausdruck, indem in einem eng begrenzten Gebiete eine ganz eigenartige Gesteinsart entwickelt ist, welche wir an anderen Punkten der Alb vergeblich suchen. Es ist ein geschichteter Kalkstein, welcher an den angewitterten Wänden der Steinbrüche prächtige diskordante Parallelstruktur aufweist, eine Erscheinung, auf welche mich Prof. J. Walther, Jena, bei einem kürzlich ausgeführten Besuche daselbst aufmerksam machte. Da J. Walther seine Beobachtungen über die Faciesdifferenzierungen im obersten weissen Jura in Bälde der Öffentlichkeit übergeben wird, so unterlasse ich es hier auf diesen Gegenstand näher einzugehen und hebe nur hervor, dass die Schnaitheimer Oolithe petrographisch als ein feiner Detritus von Kalkstückchen, Muschel- und Brachiopodenschalen, Echinodermen und Spongienresten mit Beimengung von mehr oder minder zahlreichen Oolithkörnern gekennzeichnet sind. Aber nicht nur in petrographischer Hinsicht ist diese Ablagerung von Interesse, sondern ganz besonders

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch durch ihre Fossilführung, welche diese Lokalität den ergiebigsten Fundplätzen unserer Alb an die Seite stellt. Zu den für den obersten weissen Jura bezeichnenden Arten der Spongien (vorwiegend Calcispongien), Echinodermen, Brachiopoden, Muscheln und Schnecken gesellen sich hier in seltener Reichhaltigkeit die Überreste von Wirbeltieren. Zahlreiche Schuppen und Zähne von Selachiern und Ganoidfischen werden hier gefunden, und noch bezeichnender sind die häufigen Überreste von Sauriern, unter welchen *Dacosaurus maximus* die erste Stelle einnimmt. Von Wichtigkeit für die nachfolgenden Ausführungen ist, dass unter den zahllosen Fossilien, welche in Schnaitheim gesammelt sind, noch niemals etwas anderes als echt marine Arten beobachtet sind; dies gilt nicht nur von den Invertebraten, sondern auch von den Sauriern, denn dass auch *Dacosaurus* eine typische marine Form war, glaube ich hinlänglich nachgewiesen zu haben. Es ist deshalb zu erwarten, dass auch die Reste von Schildkröten, welche hier gefunden wurden, solchen Arten angehören, deren Lebensweise eine ausschliesslich marine war.

Was nun das Auftreten von Schildkröten im Schnaitheimer Oolith anbelangt, so ist zu bemerken, dass abgerollte und unbestimmbare Bruchstücke von Schildern nicht gerade zu den grossen Seltenheiten gehören, sie werden aber von den Arbeitern und Sammlern wenig beachtet, da sie sich nur wenig vom Gestein abheben und nicht so in die Augen fallen, wie etwa die mit glänzendem Schmelze bedeckten Zähne der Fische und Saurier. Auch Quenstedt weiss wenig über dieselben zu sagen. In seinem Handbuch der Petrefaktenkunde (III. Auflage, 1885) bildet er Taf. X Fig. 3 ein Hyosternum von Schnaitheim ab, das ihn an die *Chelonia planiceps* Owen und die verwandten Formen von Solothurn erinnert, und ähnlich spricht er sich im Jura (S. 784) aus, wo wir eine Costalplatte (Taf. 96 Fig. 40) abgebildet finden, welche Quenstedt mit *Clemmys (Thalassemys) Hugii* aus dem Portland von Solothurn vergleicht. In entgegenkommender Weise wurde mir von der Universitätssammlung in Tübingen das dortige Material mit den beiden erwähnten Originalen Quenstedt's zur Verfügung gestellt, wofür ich meinen verbindlichsten Dank ausspreche. Ich stimme aber ganz mit Quenstedt überein, dass die Stücke, abgesehen von dem Hyosternum und einem später zu erwähnenden Fragment aus der vorderen Randgegend des Discus, nicht zur Untersuchung einladen, da die übrigen Stücke zu dürftig und indifferent sind. Auch die Stuttgarter Samm-

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lung verfügte bis vor kurzem über kein nennenswertes Material, denn auch hier handelte es sich ausser einem interessanten Hyposternum nur um unbestimmbare Fragmente von Rückenplatten.

Um so willkommener darf daher ein Fund begrüsst werden, der von Prof. E. Gaus in Heidenheim vor kurzem gemacht und in dankenswerter Weise der vaterländischen Sammlung des Kgl. Naturalienkabinets übergeben wurde. Das Stück stammt, wie die sonstigen Überreste, aus den Schnaitheimer Steinbrüchen, wurde aber leider nicht von geübter Hand dem Gestein entnommen, sondern wurde von den Steinbrechern in Stücke geschlagen und in den Abraum geworfen. So kommt es, dass von dem zweifellos vollständig und unverdrückt erhaltenen Rückenpanzer und dem zwar verschobenen, aber wahrscheinlich auch vollständigen Bauchschild nur noch ein Teil gerettet werden konnte. Ein grosses Stück des Rückenpanzers (Taf. II) ist prachtvoll im Abdruck auf einem Steinblock sichtbar und zwar ist der Abdruck, welcher natürlich die Unter- resp. die Innenseite der Platten zeigt, so scharf, dass man ohne Mühe die Suturlinien der einzelnen Platten verfolgen kann. Auf demselben Stück sind auch noch eine Anzahl Randplatten der rechten Seite teils im Abdruck, teils als Knochenmasse erhalten und insbesondere lässt sich die Verbindung der Rücken- (Costal-) Platten mit Randplatten genau erkennen. Wenden wir das Stück um, so sehen wir ein grosses Bauchschild der linken Seite in tadellosem Erhaltungszustand (Taf. III); es ist das verwachsene Hyo- und Hypoplastron mit dem Episternum, das aus dem Gesteine blossgelegt werden konnte. Ausserdem erhielt ich von Prof. Gaus noch eine Schachtel voll Splitter und Bruchstücke, welche sich sofort als die traurigen Überreste der völlig zertrümmerten Rückenschilder erkennen liessen. Es war zwar ein langwieriges und mühsames Geduldspiel, diese Scherben wieder zusammenzusuchen, aber die Arbeit erwies sich bald als lohnend, denn allmählich fügte sich doch ein recht ansehnlicher Teil des Discus zusammen, der nicht wenig zur Ergänzung des Abdruckes beiträgt und uns zugleich über die Oberseite der Schale und die Anordnung der Hornschilder aufklärt (Taf. I). Aus der Übertragung der auf der einen Seite erhaltenen Reste auf die andere und aus der Kombination des Abdruckes mit dem Knochenschild und den anderen uns bekannten Überresten liess sich nun doch ein ziemlich vollständiges Bild über den grössten Teil des Panzers gewinnen und dies ist schon ein recht erfreuliches Resultat. Freilich dürfen wir uns nicht verhehlen, dass uns noch viel bis zur vollständigen Kenntnis

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieser Art fehlt, vor allem der Schädel und das ganze eigentliche Skelett des Tieres, ebenso wie am Panzer einige für die Bestimmung wichtige Teile des Rücken- und Bauchschildes. Trotzdem halte ich es aber bei der Seltenheit und dem Interesse, welches dieser Form zukommt, für geboten, diesen neuen, meiner Ansicht nach wichtigen Fund zu beschreiben und wenigstens das festzulegen, was uns bis jetzt davon bekannt ist, bis ein weiterer glücklicher Fund unsere Kenntnis erweitert.

Ich gebe zunächst eine Beschreibung des Stückes, d. h. der Beobachtungen, welche sich an dem neuen Funde in Verbindung mit den früheren Resten machen lassen und gehe erst nachher auf die Vergleiche mit anderen Arten und die allgemeinen Schlüsse ein.

Anmerkung. Für diejenigen, welche nicht näher mit der Nomenklatur und der Anatomie der Schildkröten bewandert sind, möchte ich hier kurz das Wesentliche über die Bezeichnungen im Rücken- und Bauchschild der Schildkröten zusammenstellen, wobei ich zugleich die Textfiguren S. 77 und 83 zur Orientierung zu benützen bitte.

Die Schale, welche das Tier umschliesst, besteht aus einem Rückenstück (Discus oder Carapax) und einem Bauchstück (Plastron). Beide bestehen aus zwei Lagen, einer knöchernen (Platten) und einer hornigen (Schilder oder Scuta); von den hornigen Schildern (Schildpatt) ist im fossilen Zustand nichts mehr erhalten, aber deutlich sind die Begrenzungen der einzelnen Schilder auf der knöchernen Unterlage abgedrückt. Je nach der Lage auf dem Panzer bezeichnet man die Schilder. In der medianen Achse des Rückenschildes liegen die Vertebral-Scuta, seitlich davon die Lateral-Scuta und am Rande die Randschilder oder Marginal-Scuta; von den letzteren heisst das median vorne gelegene Nackenschild oder Nuchal-Scutum, das entsprechend hinten gelegene Schwanzschild oder Caudal-Scutum. Auf der Bauchseite unterscheidet man von vorne nach hinten je ein paar Gular-Scuta, Brachial-Scuta, Brustschilder oder Pectoral-Scuta, Bauchschilder oder Abdominal-Scuta, Femoral-Scuta und Anal-Scuta.

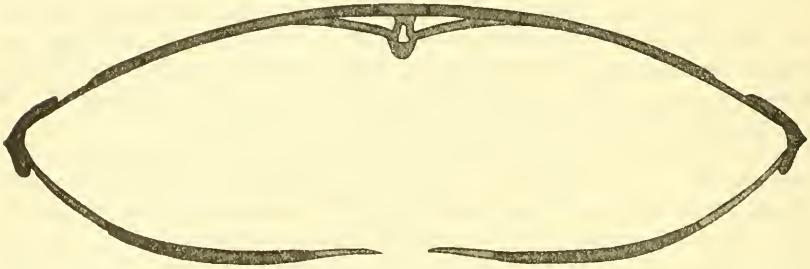
Im knöchernen Rückenpanzer (Discus oder Carapax) haben wir den Wirbeln entsprechend median die Neuralplatten (Neuralia), seitlich davon, den Rippen entsprechend, die Costalplatten (Costalia); die vorderste mediane Platte ist die Nacken- oder Nuchalplatte, die entsprechende hintere die Schwanz- oder Pygalplatte. Der Rand wird gebildet durch die Rand- oder Marginalplatten. Im knöchernen Bauchpanzer (Plastron) haben wir vorne ein unpaares Stück, das Entoplastron, seitlich davon paarweise angeordnet das Epiplastron, dann folgen die beiden Hauptplatten, von welchen die vorderen Hyoplastron, die hinteren Hypoplastron heissen; den Abschluss nach hinten bildet das gleichfalls paarige Xiphiplastron. Die Verbindung zwischen Bauchpanzer und Rückenpanzer nennt man Sternalbrücke und die Löcher, welche bei ungenügender Verknöcherung offen bleiben, wie gewöhnlich Fontanellen.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Discus oder Rückenschild.

Taf. I und II.

Der Gesamtumfang des Discus ist uns zwar nicht erhalten, er lässt sich aber aus den erhaltenen Anhaltspunkten mit einiger Sicherheit ergänzen und rekonstruieren und ergiebt dann eine mehr rundliche als herzförmige Gestalt des Schildes mit einem Querdurchmesser von 420 mm, während der Längsdurchmesser etwas grösser (etwa 480—500 mm) gewesen sein mag. Die Wölbung ist eine mässige, etwa den Proportionen der *Chelone* entsprechend, sie beträgt vom Unterrande der Marginalia bis zum Scheitel des Discus in der Mitte gemessen 90 mm, während die Wölbung nach vorne sich abflacht. Der Vorderrand ist nicht, wie bei den Cheloniden

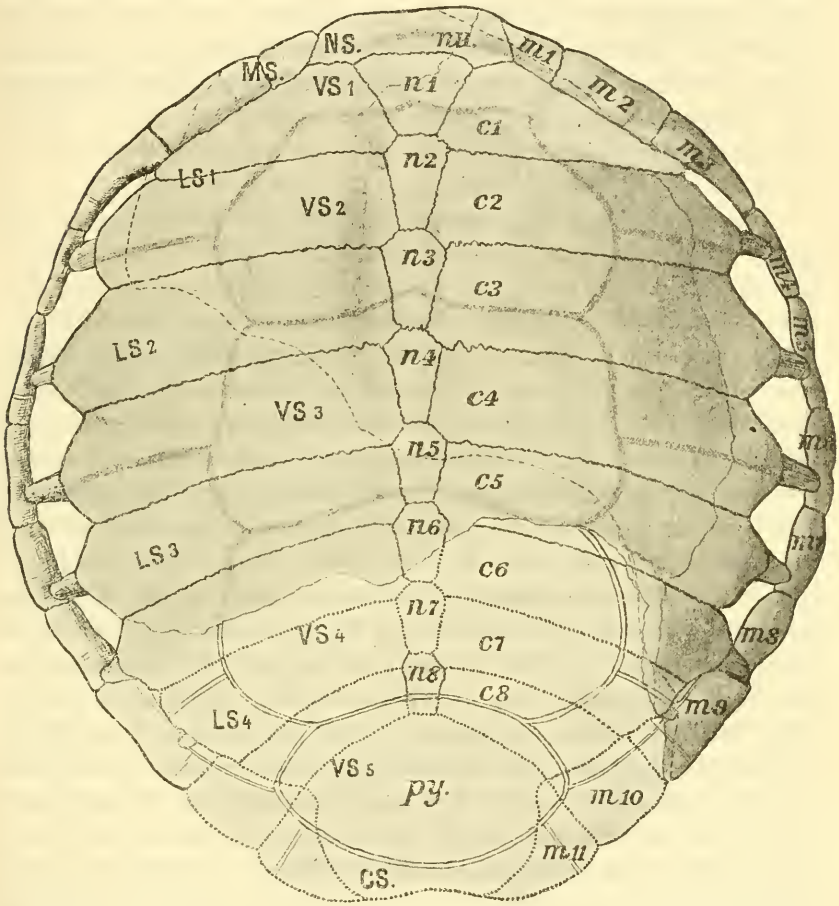


Textfigur 1. Querschnitt durch den Panzer von *Thalassemys marina* rekonstruiert in ca. 1/4 nat. Gr.

und den meisten jurassischen Thalassemyden, wesentlich eingebuchtet, sondern schliesst sich im allgemeinen der Rundung des Discus an, nur zwischen dem Nuchale und dem ersten Marginale lässt sich eine schwache Einbuchtung des Randes beobachten. Die Knochenplatten des Discus sind sehr fest miteinander verwachsen, so sehr, dass selbst die zahllosen Brüche, welche bei der Zertrümmerung des Schildes entstanden, keineswegs den Suturlinien der Platten folgten, sondern dieselben regellos durchsetzten. Auch waren die Suturen auf der Aussenseite der Schale grösstenteils kaum sichtbar und konnten nur unter Zuhilfenahme der Innenseite und des Abdruckes aufgefunden werden; insbesondere lieferte der Abdruck ein scharfes und klares Bild der Knochennähte. Es scheint mir hieraus sicher hervorzugehen, dass wir ein altes, ausgewachsenes Exemplar vor uns haben. Die Dicke der Knochenplatten ist keine bedeutende, ja im Verhältnis zu den verwandten jurassischen Arten sogar eine recht geringe. Die grösste Stärke mit 8 mm beobachtete ich etwa in der

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mitte des Discus an der 5. Neural- und den anschliessenden Costalplatten; gegen den Aussenrand, und zwar sowohl seitlich wie nach vorne, nimmt die Dicke ab und beträgt im Mittel nur noch 5 mm.



Textfigur 2. Rückenschild von *Thalassemys marina*, rekonstruiert ca. 1/4 nat. Gr.

NS = Nuchal-Scutum.
VS_1—VS_5 = Vertebral-Scuta 1—5.
CS = Caudal-Scutum.
LS_1—LS_4 = Lateral-Scuta 1—4.
MS = Marginal-Scuta.
nu = Nuchalplatte.
n_1—n_8 = Neuralplatten 1—8.
py = Pygalplatte.
c_1—c_8 = Costalplatten 108.
m_1—m_{11} = Marginalplatten 1—11.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Oberfläche des Rückenschildes zeigt keine ausgesprochene Skulptur; sie ist nicht glatt, aber auch nicht ausgesprochen gekörnelt, sondern mässig rauh mit zahlreichen kleinen, unregelmässigen, flachen Grübchen, unter welchen einige wenige besonders stark und tief ausgeprägt sind, genau wie wir es heute auch noch auf den Schalen von *Chelone* beobachten. Auch krankhafte grössere Pusteln treten zuweilen auf, z. B. auf einer sehr grossen Costalplatte (Costale 8) der Tübinger Sammlung; bei jungen Exemplaren war die Oberfläche der Platten etwas stärker granuliert, aber auch hier sind die Grübchen nur flach und verschwommen.

Die **Schilder oder Scuta** haben sich mit ihren Rändern sehr scharf in die Knochenplatten eingedrückt. Das Nackenschild oder Nuchal-Scutum (*Ns*) war klein und schmal und beschränkte sich auf den Vorderrand der Nuchalplatte; es ergiebt eine Breite von 60 und eine Länge von 12 mm. An das Nuchal-Scutum reihen sich seitlich die durchgehend kleinen und schmalen Randschilder oder Marginal-Scuta (*Ms*) an. Sehr deutlich sind dieselben an einem kleinen Fragment aus der Tübinger Sammlung sichtbar; dasselbe stammt von einem etwas jüngeren Exemplare, lässt aber erkennen, dass die Scuta nur den äussersten Vorderrand einnehmen und dass die Naht zwischen Marginal-Scutum 1 und 2 in die Mitte der Randplatte 1 und die vom Marginal-Scutum 2 und 3 in die Mitte der Randplatte 2 fällt. Von den übrigen Randschildern lässt sich nichts Deutliches erkennen. Die Vertebral-Scuta (*Vs*) sind gross und beherrschen im wesentlichen den Rückenschild [1]. Das vordere Schildstück ist das kleinste mit einer Länge von 50 und einer Breite von 120 mm; dann folgen die ziemlich gleich in Grösse und Form gestalteten Hauptschilder der Medianreihe, welche eine elegante blattförmige Gestalt aufweisen, indem die vorspringende Ecke der Seitenlinie in einer weichen Rundung verläuft, während die Querlinien einen stumpfen, nach vorne gerichteten Winkel bilden. Die Masse ergeben:

	Vertebral-Scutum in mm		
	1	2	3
Länge	96	97	—
Breite an der vorderen Seite	92	118	130
Grösste Breite	157	166	ca. 150
Breite an der hinteren Seite	118	130	—

Über das hinterste Vertebral-Scutum liegen keine Beobachtungen vor. Die Zwischenlinien, welche die Lateral-Scuta (*Ls*) unter-

[1] Dieselben sind in der Textfigur S. 77 zu breit gezeichnet und ich verweise diesbezüglich auf die photographische Wiedergabe des Rückenschildes (Taf. I).

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einander trennen, setzen an den ausspringenden, wenn auch abgerundeten Winkeln der Vertebral-Scuta an, so dass den 5 medianen Schildern je 4 seitliche Schilder entsprechen, da die Vorderseite des ersten, ebenso wie der Hinterrand des letzten Vertebral-Scutums direkt an die Marginal-Scuta anschliesst. Bei der Bemessung der Breite[1] nehme ich an, dass der Rand der Marginal-Scuta ungefähr mit dem der Marginalplatten zusammenfällt, und es ergiebt sich:

	Lateral-Scutum in mm			
	1	2	3	4
Länge (proximal)	78	96	ca. 90	—
Breite am Vorderrand .	ca. 50	95	98	—
„ in der Mitte . . .	„ 100	127	80	—
„ am Hinterrand . .	95	98	—	—

Über die **Knochenplatten,** welche den Rückenschild zusammensetzen, lässt sich folgendes beobachten:

Wir beginnen mit den unpaaren medianen Platten, welche durchweg sehr kräftig entwickelt sind und deren Suturen, wie bereits erwähnt, auf der Aussenseite nur sehr schwierig festzustellen waren, während sie die Innenseite und noch mehr der Abdruck auf dem Stein deutlich zeigte. Die erste Platte vorn ist die Nacken- oder Nuchalplatte (*nu*), welche zugleich am Aussenrande sich beteiligt; sie ist gross und in die Breite gezogen, mit einer Länge von 42 und einer Breite von 106 mm; die seitlichen Nähte verlaufen schräg von hinten nach vorne; der Vorderrand ist nur wenig eingezogen, der Hinterrand annähernd gerade. Auf der Innenseite ist median eine kräftige Vertiefung ausgebildet, wohl als Anhaftstelle des Musculus testo-cervicalis, während seitlich die beiden, gleichfalls markierten Ansätze des Musculus testo-humeralis sichtbar sind.

Von den nun folgenden Neuralplatten (*n*) ist die erste durch auffallende Breite am vorderen Rande ausgezeichnet, während sie in der Länge annähernd mit den nächstfolgenden übereinstimmt; die letzteren zeigen die Form eines nach hinten ausgezogenen Sechseckes, wie wir es gewöhnlich bei den Schildkröten, insbesondere den Cheloniden, finden. Auf der Innenseite ist median die Ansatzstelle der oberen Bögen der Wirbel als schwacher Grat angedeutet, während die Wirbel selbst im Gestein stecken, aus welchem ich sie nicht herauspräparieren liess, um nicht den schönen Abdruck zu zerstören.

[1] Länge und Breite versteht sich hier wie bei den anderen Angaben als der Längenachse und Querachse des Körpers entsprechend.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Neuralplatten, soweit erhalten, geben folgende Masse:

	Länge	Grösste Breite	Breite am Vorderrand	Breite am Hinterrand
Nuchalplatte . . .	42 mm	106 mm	80 mm	106 mm
1. Neuralplatte . .	50 „	54 „	54 „	18 „
2. „ . .	55 „	27 „	18 „	14 „
3. „ . .	48 „	27 „	14 „	15 „
4. „ . .	40 „	27 „	15 „	16 „
5. „ . .	40 „	30 „	16 „	18 „
6. „ . .	40 „	31 „	18 „	—

Die Costalplatten (*c*) schliessen sich seitlich an die Neuralplatten in normaler Weise an, und zwar derart, dass die Naht zwischen den Platten stets ganz oben in der ausspringenden Ecke der Neuralia ansetzt. Die erste Costalplatte ist im Verhältnis zur Breite sehr lang und wird vorne durch die Marginalplatten abgeschrägt, welche satt, ohne jegliche Fontanelle, an sie anschliessen. Die Länge beträgt, an der breitesten Stelle gemessen, 57 mm, am Ansatz an dem Neurale 52 mm; die Breite am Hinterrande ist 103 mm, aber die Rippe selbst steht noch 15 mm über den Aussenrand der Platte hinaus, indem sie sich unter das Marginale 3 hinunterschiebt. Während die Aussenseite keinerlei besondere Merkmale aufweist, ist die Innenseite, welche im Abdruck vorzüglich erhalten ist, sehr charakteristisch, indem wir hier ausser der kräftigen Rippe, welche zu der Costalplatte gehört, also dem zweiten Rückenwirbel sich angliedert, noch den Abdruck einer davor liegenden kleineren Rippe vor uns haben. Es ist dies das Rippenpaar des ersten Rückenwirbels, welches hier noch eine Länge und Stärke der Entwickelung aufweist, wie wir es bei keiner lebenden Art der Schildkröten mehr vorfinden. Diese Rippen, welche bei den lebenden Arten stets nur zierliche, kurze Knochenspangen bilden und nur bei den Pleurodiren, wenn auch sehr kurz, aber doch kräftig entwickelt sind, reichen bei unserer jurassischen Art bis zur Mitte der ersten Costalplatte, um sich dort an die Costalrippe des zweiten Wirbels anzulegen.

Das Vorhandensein und die Ausbildungsart des ersten Rippenpaares können wir als eine Eigentümlichkeit der geologisch alten Schildkröten ansehen und es ist bezeichnend, dass gerade die älteste Schildkröte, die Keuperschildkröte [1], die freie Ausbildung der ersten Rippe am vollendetsten aufweist und dass wir ein analoges Verhalten auch bei den jurassischen und cretacischen Formen haben, und zwar

[1] Vergl. E. Fraas, *Proganochelys Quenstedtii.* Diese Jahresh. Bd. LV. 1899. S. 417.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gleichviel, ob dieselben den Pleurodiren oder Kryptodiren angehören. Rütimeyer hebt die kräftige Entwickelung der ersten und ebenso der zehnten (gleichfalls plattenlosen) Rippe bei *Thalassemys* hervor und ebenso wird dasselbe Verhalten bei *Pleurosternum*, einer Pleurodire der unteren Kreide, beobachtet. Es liegt darin ein ausgesprochen atavistischer Zug, denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass auch dieses Rippenpaar ursprünglich normal entwickelt war und nur allmählich reduziert wurde. Sind es aber unter den recenten Arten gerade die Pleurodiren, bei welchen das erste Rippenpaar sich noch am stärksten entwickelt zeigt, so werden wir zu dem Schluss gedrängt, dass diese Gruppe hierin noch den primitivsten Typus aufweist.

Die zweite und die nächstfolgenden Costalplatten zeigen nichts Aussergewöhnliches und gleichen sich untereinander sehr. Die Bildung von Platten ist bei allen weit vorgeschritten, aber doch nicht so sehr, dass diese satt an die Randplatten anschliessen. Vielmehr bleibt zwischen ihnen und den Randplatten eine Fontanelle frei und nur die Rippenendigungen, welche frei hervorragen, greifen in den Rand des Discus ein. Erst von der sechsten Costalplatte an schliesst sich der Discus wieder vollständig. Dieser Zustand ist in gewissem Sinne als ein jugendlicher zu bezeichnen, wenn er auch offenbar im Alter persistierte und so zu einem bleibenden wurde. Es ist zwar nicht ausgeschlossen, dass bei ganz erwachsenen Tieren unserer Art der Discus vollständig verknöcherte, ebenso wie mit Sicherheit anzunehmen ist, dass die Fontanellen bei jungen Exemplaren noch viel grösser waren. Jedenfalls darf man sich nicht verleiten lassen, dies als etwas für unsere Art Specifisches anzusehen. Die Massverhältnisse der Costalia sind in mm:

Costale	1	2	3	4	5	6
Länge der Platte	52	47	47	43	40	ca. 40
Breite am Vorderrand . . .	40	103	130	140	140	130
„ in der Mitte	90	140	150	155	145	—
„ am Hinterrand . . .	103	130	140	140	130	—
Gesamtlänge der Rippe . .	118	170	190	190	165	ca. 159

Das Verhältnis von Länge zu Breite verhält sich demnach ungefähr wie 1 : 3 resp. unter Zugrundelegung der Länge der Rippe wie 1 : 4.

Die Randplatten oder Marginalia (*m*) sind leider nur unvollständig erhalten. Die erste schliesst mit schief verlaufender Sutur an die Nuchalplatte an und ist anderseits fest mit der ersten

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Costalplatte verwachsen. Die zweite Randplatte mit 40 mm Länge ist etwas grösser, als die erste, schliesst aber gleichfalls satt an Costale I an. In Marginale 3 und 4 greift die Rippe der ersten Costalplatte ein. Die nächstfolgenden, teils im Abdruck, teils als Knochen erhaltenen Randplatten zeigen eine bedeutende Grösse und Stärke, so dass die Umrandung viel kräftiger erscheint als z. B. bei den Meerschildkröten. Die Platten stehen vertikal und sind unter einem stumpfen Winkel abgeknickt; die Aussenkante ist gekielt; die Rippen greifen tief unter die Platten bis zum äussersten Rande. Die Masse ergeben:

	Marginalplatte								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Länge	35	40	ca. 55	—	55	55	48	45	62
Breite (resp. Höhe) .	30	30	„ 40	—	45	48	45	45	—

Die 8. Platte ist bereits viel grösser, als die vorangehenden und greift nach der Oberseite über, und noch mehr scheint dies bei der folgenden der Fall zu sein, und ich habe dementsprechend die Rekonstruktion des fehlenden Hinterrandes ausgeführt (vergl. Textfigur S. 77). Die Gesamtzahl der Platten dürfte 11 betragen.

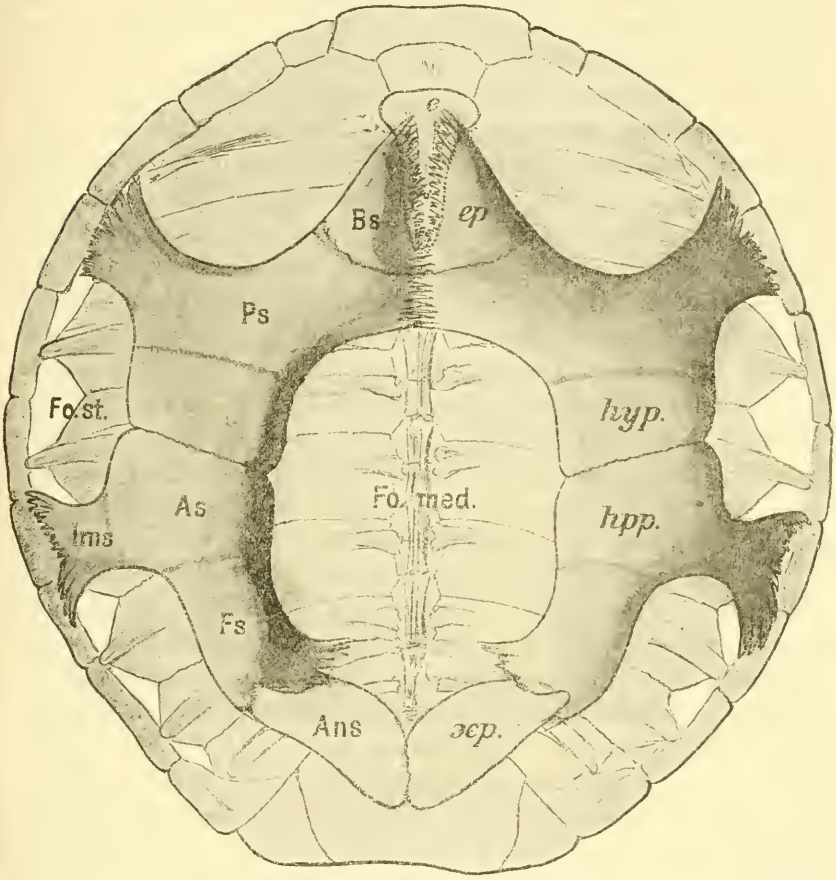
Das Plastron oder der Bauchschild.

Taf. III.

Vom Plastron ist die rechte Seite des Tieres als ein Stück erhalten, welches die beiden seitlichen Hauptstücke, das Hyoplastron und Hypoplastron, sowie das Epiplastron umfasst, während Entoplastron und Xiphiplastron verloren gingen. Von den Nahteindrücken, welche die **Scuta** oder **Hornschilder** hinterlassen haben, sind zwei deutlich sichtbar und zwar eine, welche die untere Hälfte des Hyoplastron durchquert und eine zweite annähernd parallel gerichtete am Ansatz des hinteren Flügels des Hypoplastron. Durch diese beiden Nähte wird das Bauchschild oder Abdominal-Scutum umschlossen und nach vorne schliesst sich das Pectoral-, nach hinten das Femoral-Scutum an. Die Andeutung einer Naht glaube ich auch entlang der Sutur zwischen Hyoplastron und Epiplastron verlaufen zu sehen, sie würde die Grenze zwischen Pectoral- und Brachial-Scutum bedeuten und ebenso deutet das auffallend scharfe Absetzen der Platte am äusseren Fortsatz des Hypoplastron darauf hin, dass wie bei den Cheloniden grosse Inframarginal-Scuta zwischen den eigentlichen Bauchschildern und den Randschildern eingeschaltet waren.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grösseres Interesse als die Scuta haben für uns die **Knochenplatten** selbst, von welchen, wie bereits erwähnt, wenigstens drei



Textfigur 3. Bauchseite von *Thalassemys marina*, rekonstruiert ca. 1/4 nat. Gr.

Bs = Brachial-Scutum.
Ps = Pectoral-Scutum.
As = Abdominal-Scutum.
Fs = Femoral-Scutum.
Ans = Anal-Scutum.
Ims = Inframarginal-Scutum.
e = Entoplastron.
ep = Epiplastron.
hyp. = Hyoplastron.
hpp. = Hypoplastron.
xp. = Xiphiplastron.
Fo. st. = sternale Fontanelle.
Fo. med. = mediane Fontanelle.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der rechten Seite erhalten sind. Sie bilden ein zusammenhängendes Stück von 270 mm Länge und 190 mm Breite mit zwei weit vorragenden distalen und zwei proximalen Flügeln. Die Suturen, mit welchen die einzelnen Platten verwachsen sind, sind ungemein fest, so dass es nicht leicht war, die Grenze zwischen Epiplastron und Hyoplastron zu finden, während diejenige zwischen Hyo- und Hypoplastron deutlich ausgeprägt ist. Diese feste Verwachsung der Platten tritt erst bei alten Tieren ein und ich muss daran festhalten, obgleich der übrige Eindruck des Plastron der eines ganz jungen Tieres ist. Wir werden später noch auf dieses eigenartige Verhalten zurückkommen, das ein ganz spezifisches Merkmal unserer Art ist. Wir können uns nach dem erhaltenen Überrest das ganze Plastron leicht rekonstruieren und haben uns nur das spatelförmige Entoplastron zwischen die Epiplastra eingeschoben und die Platten des Xiphiplastron als Abschluss nach hinten zu denken (vergl. Textfig. 3 S. 83). Da das Stück ohne eine Spur von Verdrückung erhalten ist, so ergiebt sich auch genau die Wölbung des Bauchschildes (vergl. Textfig. 1 S. 76). Im medianen Teil war derselbe leicht eingesenkt, dann folgt eine ebene kaum gewölbte Partie, von welcher distal die beiden Flügel des Hyo- und Hyposternum ausgehen; diese Flügel sind nach oben gerichtet, aber in ganz gleichmässiger Weise, nicht etwa in der Art, dass sie, wie bei allen Land- und Sumpfschildkröten am Rande mehr aufgebogen wären, um die Rundung der Sternalbrücke einzuleiten. Wir können im Gegenteil sicher sagen, dass das Plastron mit dem Discus keine Sternalbrücke bildete, sondern unter spitzem Winkel an den Rand desselben sich anlegte. Hierzu kommt noch, dass die distale Endigung dieser Flügel nicht mit einer Sutur endigt, sondern in feine, spitzige Strahlen ausläuft, was wiederum darauf hinweist, dass das Plastron mit dem Discus nicht verwachsen oder fest verbunden gewesen war. Auch der Umstand, dass trotz des vorzüglichen Erhaltungszustandes, bei welchem selbst die nur lose verbundenen Randplatten im ungestörten Zusammenhang blieben, das Plastron sich verschoben hat und zerfiel, lässt darauf schliessen, dass zwischen diesem und dem Discus kein fester Verband war, ebenso wie wir auch annehmen dürfen, dass das Entoplastron und Xiphiplastron nicht mit den übrigen Platten verwachsen, sondern nur lose durch Ligamente verbunden war. Eine deutlich ausgeprägte Einbuchtung am Hinterrande des Hypoplastron scheint zur Aufnahme des Schlussstückes gedient zu haben. Es tritt noch weiter hinzu, dass zwischen den beiden Flügeln

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine weite seitliche Fontanelle offen bleibt, welche zweifellos auch im Alter persistierte. Auch die proximalen Flügel endigen mit den für die Jugendstadien der Schildkröten charakteristischen Strahlen, was darauf hinweist, dass auch median kein fester Zusammenschluss der Hyo- und Hypoplastra stattfand, sondern dass derselbe lediglich vorn durch das Epiplastron, hinten durch die Xiphiplastra vermittelt wurde, während in der Mitte eine weite Fontanelle offen blieb. Dies sind Verhältnisse, wie wir sie unter den recenten Formen nur aus den frühesten Jugendstadien der Land- und Süsswasserschildkröten, sehr charakteristisch dagegen bei allen Meerschildkröten wiederfinden. Wir wissen ferner, dass diese Art der Verknöcherung auch charakteristisch für die Jugendstadien aller jurassischen Schildkröten ist, aber ganz specifisch für unsere Art bleibt der dauernde Zustand dieses Jugendstadiums bei einem ausgewachsenen Tier. Es erübrigt noch, die Massverhältnisse des Plastron zusammenzustellen, soweit dies aus dem Vorhandenen zu ermöglichen ist, während ich bezüglich der Gestalt auf die beigegebenen Abbildungen verweise.

	mm
Breite des gesamten Plastron (die Rundung in Berechnung gezogen)	335
Mutmassliche Gesamtlänge (rekonstruiert nach Art der Textfigur)	334
Höhe der Wölbung im abgeflachten Teil	50
„ „ „ in der Medianlinie	45
Äusserer Abstand der Sternalflügel	200
Länge der sternalen Fontanelle	76
Breite „ „ „	55
Länge der medianen Fontanelle	115
Breite „ „ „	110
Epiplastron, Länge	85
Breite an der hinteren Sutur	55
Hyoplastron, Länge (an der Verengung)	78
grösste Breite (über die Flügel)	190
Breite an der hinteren Sutur	70
„ des distalen Flügels	40
„ „ proximalen Flügels	68
Hypoplastron, Länge (an der Verengung)	65
grösste Breite (über die Flügel)	165
Breite der vorderen Sutur	70
„ des distalen Flügels	33
„ „ proximalen Flügels	60
Länge des Pectoral-Scutum	58
„ „ Abdominal-Scutum	85

Versuchen wir das Bauchschild wieder in seine normale Lage unter dem Rückenschild einzufügen, so sehen wir, dass dies nur an

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der breitesten Stelle des Discus möglich ist, und es kommt dann der vordere Sternalflügel mit seinen Endigungen auf die erste und zweite Costalplatte (3. Marginalplatte), der hintere Sternalflügel auf die 4. und 5. Costalplatte, entsprechend der 8. Marginalplatte, zu liegen.

Vergleichung mit verwandten Arten.

Das Material, welches uns von fossilen Schildkröten aus dem oberen weissen Jura erhalten ist, ist nicht unerheblich und umfasst nicht nur eine grosse Anzahl von Exemplaren, sondern auch eine Reihe verschiedener Arten. Die Lokalitäten, welche uns dieses Material geliefert haben, sind zunächst Solnhofen und Kelheim[1] mit 5 Gattungen: *Platychelys*, *Idiochelys*, *Eurysternum* und *Hydropelta;* die sowohl in ihrem geologischen Alter wie in der Ausbildungsart gleichartige Lokalität Cerin im Ain-Departement[2] lieferte prächtige Exemplare von *Idiochelys*, *Hydropelta* und *Eurysternum*. Viel ausgiebiger an Schildkröten sind die Lokalitäten im Schweizer Jura, denen allen voran Solothurn steht, während die Umgebung von Neuchâtel zwar weniger, aber doch auch vorzüglich erhaltene Reste geliefert hat[3]. Der Horizont von Solothurn ist charakterisiert durch *Pteroceras Oceani* (Pterocérien) und dürfte etwas tiefer liegen als die lithographischen Schiefer, während das Portlandien von Neuchâtel (Schichten der *Exogyra virgula*) ungefähr dieselbe stratigraphische Stellung einnimmt. Aus diesen Schichten stammen *Thalassemys* mit 2 Species, *Tropidemys* mit 3 Species, *Platychelys* (1 Species), *Plesio-*

---

[1] Über die jurassischen Schildkröten von Bayern vergleiche eine Reihe von Abhandlungen von A. Wagner (Abhandlungen d. k. bayer. Akad. math.-phys. Kl. 1853. VII. S. 291 und ibid. 1861. Bd. IX. I. Abt. F. 68). H. v. Meyer (Münster's Beiträge zur Petrefaktenkunde. 1839. S. 59, ibid. 1840. S. 11. Zur Fauna der Vorwelt. IV. Reptilien aus dem lithograph. Schiefer. 1860). G. A. Maack, Palaeontographica Bd. XVIII. 1869. L. Rütimeyer, Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation. Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. Bd. XXV. 1873. K. Zittel, Palaeontographica Bd. XXIV. 1876—1877.

[2] Ausser den Arbeiten von H. v. Meyer und Rütimeyer, Lortet, Les Reptiles fossiles du bassin du Rhône. Archives du Muséum d'Hist. nat. de Lyon. t. V. 1892.

[3] L. Rütimeyer u. Fr. Lang, Die fossilen Schildkröten von Solothurn. Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. XXII. 1866. Rütimeyer, Über den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten. Verhandlungen d. naturf. Ges. zu Basel. VI, 1. 1873. Ders., Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation. Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. XXV. 1873 (Hauptarbeit). Ausserdem Maack l. c.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

chelys (5 Species), *Craspedochelys* (3 Species). Von Wichtigkeit sind schliesslich noch die *Pteroceras*-Schichten von Hannover[1] mit den analogen Bildungen von Nordfrankreich und England[2], welche *Tropidemys*, *Plesiochelys* und *Chelonides* geliefert haben.

Nach den grundlegenden Untersuchungen von Rütimeyer[3], welcher zugleich auch eine Reihe der von H. v. Meyer aufgestellten Arten aufhob, indem er sie als Altersstadien ein und derselben Art nachwies, gliedern sich die jurassischen Schildkröten in zwei Hauptgruppen, von welchen die eine Verwandtschaft mit den Lurchschildkröten oder Pleurodiren aufweist, bei welchen das Becken mit der Schale verwachsen ist (Chelydidae); diese umfasst die Arten *Plesiochelys* und *Craspedochelys*. Die andere Gruppe zeigt den Charakter der Kryptodiren, d. h. das Becken ist frei und nicht mit der Schale verwachsen; die Formen, welche hierzu gehören, nehmen eine eigenartige Mittelstellung zwischen den Sumpfschildkröten (Emyden) und den Meerschildkröten (Cheloniden) ein, indem die Schale zwar ausgeprägt thalassitischen Habitus aufweist, die Füsse dagegen ganz den Charakter der Emyden tragen. Rütimeyer und Zittel fassen die Gruppe, welche auch noch eine Art aus dem Wealden *(Chitracephalus)* mit einschliesst, als Thalassemydidae zusammen. Lortet trennt von der Gruppe der Thalassemyden die beiden Arten *Idiochelys* und *Hydropelta* als Halmyrachelyden ab, welchen, wie auch schon Rütimeyer festgestellt hatte, eine Mittelstellung zwischen Emyden und Pleurodiren, aber mit thalassitischem Gepräge, zukommt. Hierher dürfte wohl auch *Chelonides* gehören. Die Thalassemyden mit dieser Beschränkung würden dann noch *Eurysternum*, *Thalassemys*, *Tropidemys*, *Parachelys* und *Chitracephalus* umfassen.

Eine isolierte Stellung kommt der *Platychelys (= Helemys)* zu, welche in gewissem Sinne eine Verbindung zwischen den Pleurodiren und den Alligatorschildkröten oder Chelydriden aufweist und am besten in diese Gruppe eingereiht wird.

---

[1] A. Portis, Über fossile Schildkröten aus dem Kimmeridge von Hannover. Palaeontographica Bd. XXV. 1878. S. 125, Maack l. c.

[2] Vergl. Litteraturnachweise in R. Lydekker, Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Part III. 1889, und Sauvage, H. E., Catalogue des Reptiles etc. Comptes rendus de l'Assoc. Franç. pour l'Avencement des Sciences, Congrès de Boulogne-sur-Mer. 1899. p. 418.

[3] Vergl. ausser den oben citierten Arbeiten Zittel, Handbuch der Palaeontologie. III. Bd. 1890. S. 500 ff.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein Überblick wird am besten durch nachfolgende Zusammenstellung der oberjurassischen Arten gegeben:

I. Formen mit Süsswasser-Charakteren.

A. **Pleurodira** (Chelydidae Rütim.).

Craspedochelys Rütim.
C. Pictetí Rütim., Solothurn.
C. crassa ,, ,,
C. plana ,, ,,
Plesiochelys Rütim.
P. Solodurensis Rütim., Solothurn.
P. Jaccardi ,, ,, und Neuchâtel.
P. Etalloni ,, ,,
P. Sanctae Verenae ,, ,,
P. Langii ,, ,,
P. Hannoverana Maack, Hannover.
P. minor Portis, Hannover.

B. **Cryptodira** (Emydidae Rütim.).

1. Chelydridae Gray.
Platychelys v. Mey. (*Helemys* Rütim.).
P. Oberndorferi Wagner, Solothurn, Kelheim.

II. Formen mit Meerwasser-Charakteren.

2. Halmyrachelydae Lortet (= Chelyden? bei Rütim. [Brackwasser-Chelyden]).
Idiochelys H. v. Mey.
I. Fritzingeri H. v. Mey., Kelheim, Cerin.
Hydropelta H. v. Mey.
H. Meyeri Thioll., Kelheim, Cerin.
Chelonides Maack.
Ch. Wittei Maack, Hannover.
Ch. robusta Portis, ,,
3. Thalassemydae Rütim. (marine Chelyden).
Parachelys H. v. Mey.
P. Eichstaettensis H. v. Mey., Eichstätt.
Eurysternum H. v. Mey.
E. Wagleri H. v. Mey., Kelheim, Solnhofen, Cerin
Synonym für erwachsene Tiere:
E. crassipes Wagner,
Palaeomedusa testa H. v. Mey.,
Acichelys Redtenbacheri H. v. Mey.
Synonym für Jugendstadien:
Euryaspis radians Wagn.,
Achelonia formosa H. v. Mey.,
Aplax Oberndorferi H. v. Mey.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tropidemys Rütim.
T. Langii Rütim., Solothurn.
T. expansa ,, ,,
T. gibba ,, ,,
T. Seebachi Portis, Hannover.
Thalassemys Rütim.
Th. Hugii Rütim., Solothurn, Neuchâtel.
Th. Gresslyi ,, ,,

Bei der Vergleichung unseres Schnaitheimer Fundstückes mit den bis jetzt bekannten Arten können wir mit Sicherheit alle Formen mit Süsswasser-Charakteren ausser Betracht lassen, und auch die Gruppe der Halmyrachelyden fällt weg, da auch bei diesen das Plastron mit dem Discus verwächst und die mittlere Fontanelle sich schliesst, ganz abgesehen von den sonstigen, recht wesentlichen Unterschieden. Als Vergleich können nur die Thalassemyden beigezogen werden, bei welchen gerade die Merkmale ausschlaggebend sind, welche wir auch als charakteristisch für die Schnaitheimer Art gefunden haben; es ist dies (vergl. Zittel's Handbuch. III. Bd. S. 527): schwache Wölbung der Schale, mehr oder weniger unvollständige Verknöcherung, Verbindung des Discus wenigstens mit den vorderen Randplatten; Plastron ohne Nahtverbindung mit dem Rückenschild, die grosse Mittelfontanelle persistent oder erst im hohen Alter zum Schluss kommend, ausserdem seitliche Fontanellen. Alle diese Merkmale treffen in ausgezeichneter Weise bei unserer Form zu und ich stehe deshalb nicht an, dieselbe den Thalassemyden zuzugesellen, woraus sich ergiebt, dass auch unsere Art trotz des ausgesprochen thalassitischen Gepräges der Schale die Extremitäten der Süsswasserschildkröten mit gelenkigen Phalangen und mit Krallen versehenen kurzen Zehen besessen hat.

Gehen wir auf die einzelnen Formen der Thalassemyden ein, so ist in erster Linie *Eurysternum* in Betracht zu ziehen, während wir *Parachelys* wegen seines dürftigen, für unser Stück zum Vergleich nicht geeigneten Erhaltungszustandes weglassen. *Eurysternum* ist die am besten bekannte Art der Thalassemyden, von welcher namentlich eine Reihe von Altersstadien vorliegen, die zwar unter den verschiedensten Namen beschrieben, aber mit Recht von Rütimeyer und Zittel auf eine Art bezogen wurden. Für unsere Art könnten nur die ältesten und grössten, als *Palaeomedusa testa* und *Acichelys Redtenbacheri* beschriebenen Exemplare in Vergleich gezogen werden, aber auch diese stehen an Grösse noch weit zurück, indem unsere Art immer noch $^1/_3$ grösser ist als *Palaeomedusa*. Die

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verknöcherung des Discus ist bei beiden gleich weit vorgeschritten und zeigt vielerlei Übereinstimmung im allgemeinen Aufbau, dagegen doch auch wieder namhafte Unterschiede. Übereinstimmend sind die Merkmale, welche überhaupt den Thalassemyden zukommen, verschieden die speciell für *Eurysternum* in Betracht kommenden. Schon die Form der Schale, welche bei unserer Art rundlich ist, ist bei *Eurysternum* oval bis herzförmig; der Vorderrand bei unserer Art nicht, dort stark eingebuchtet; die erste Neuralplatte hier wesentlich breiter als die folgenden, dort annähernd gleich; die Vertebral-Scuta bei *Eurysternum* wesentlich breiter als bei unserer Art. Am schärfsten tritt der Unterschied am Plastron vor Augen; zwar bleiben auch bei *Eurysternum* die mittlere und die seitlichen Fontanellen offen und verwachsen nicht mit den Randplatten, aber entsprechend der gestreckteren Form sind die seitlichen Flügel des Hyoplastron weit nach vorne ausgezogen, so dass sie mindestens ebenso weit nach vorne reichen als der Vorderrand des Plastron im medianen Teil; das ganze Plastron war wesentlich länger als breit, während bei unserer Art das Verhältnis umgekehrt ist und die langen vorderen Flügel des Hyoplastron nicht entwickelt sind. Diese Unterschiede, zu welchen sich noch mancherlei Einzelheiten gesellen, geben den beiden Formen einen recht verschiedenartigen Gesamthabitus und erlauben es nicht, unsere Art mit *Eurysternum* zu vereinigen.

Tropidemys zeichnet sich durch seine herzförmige Gestalt, den ungewöhnlich massiven Bau der Platten und den scharfen Rückenkiel aus, die centrale Fontanelle schliesst sich im Alter. Dies alles spricht gegen eine Vereinigung mit unserer Schnaitheimer Art, so dass ich von einer weiteren Vergleichung der Einzelheiten absehen kann.

Es bleibt noch die Gruppe von *Thalassemys* selbst, für welche Rütimeyer folgende Diagnose giebt: „Rückenschild sehr flach, mehr oder weniger herzförmig, von thalassitischem Gepräge. Neuralplatten schmal und kegelförmig. Rippenplatten mit kaum vorragenden freien Spitzen. Vertebral-Scuta schmal. Bauchschild mit grossen bleibenden Fontanellen.“

Diese Diagnose stimmt auch im wesentlichen mit unserer Art, es kommen aber noch eine Reihe von Punkten hinzu, welche das Bild ergänzen und die Übereinstimmung noch mehr zum Ausdruck bringen. Als Typus wähle ich *Thalassemys Hugii*, da die bedeutend grössere und massivere Schale von *Th. Gresslyi* weniger in Betracht kommt. *Thalassemys Hugii* ist gleichfalls von bedeutender Grösse, indem der Rückenschild bei einem gut erhaltenen (Rütimeyer l. c.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Taf. 1) Exemplare 640 mm Länge und 580 mm Breite aufweist gegenüber 480 und 420 mm bei der Schnaitheimer Art. Diese ist demnach kleiner und rundlicher gebaut. Die Wölbung der Schale bei *Th. Hugii* ist geringer und die Schale erscheint noch flacher durch eine mediane Einsenkung; auch die Vertebral-Scuta sind nicht so breit wie bei unserer Form. In allen übrigen Punkten aber stimmen die beiden Rückenschilde vollkommen überein und ergänzen sich gegenseitig; insbesondere ist vollständig gleichmässig bei beiden der charakteristische Vorderrand und die dadurch bedingte Form der Nuchalplatte, ebenso die Gestalt der ersten Neural- und der entsprechenden Costalplatte, die Verwachsung der ersten 3 Marginalia mit der ersten Costalplatte und die Oberfläche der Schale. Das Plastron von *Th. Hugii* ist, abgesehen von einzelnen Fragmenten und isolierten Platten, besonders durch ein schönes Fundstück aus dem im Virgulien inférieur angelegten Steinbruch de la Cerina über Neuchâtel bekannt geworden (Rütimeyer l. c. p. 111. Taf. XVII Fig. 1). Das Plastron, das eine Länge von 353 mm und eine Breite von 370 mm hat (gegenüber 334 : 340 mm[1] bei der Schnaitheimer Art), wird von Rütimeyer einem zwar noch nicht ausgewachsenen, aber doch auch nicht gar zu jungen Tiere zugeschrieben. Das Epiplastron ist aber auch hier schon fest, das Hypoplastron weniger und das Xiphiplastron gar nicht verwachsen. Bei einem Vergleiche sehen wir, dass beiden Arten gemeinsam die mächtigen Fontanellen sind, sowie die kurze, aber sehr breite Sternalbrücke wie bei den Meerschildkröten; beiden fehlt die für *Eurysternum* charakteristische vordere Verlängerung des Sternalflügels, bei beiden ist das Plastron breiter als lang. Diesen übereinstimmenden Merkmalen stehen auch Unterschiede gegenüber, welche nicht nur auf das Altersstadium bezogen werden können. *Th. Hugii* ist vor allen bedeutend grösser als die Schnaitheimer Art, denn das Plastron von Neuchâtel gehört keinem voll ausgewachsenen Tiere an und ist doch schon grösser als unser offenbar ganz ausgewachsenes Exemplar. Noch grösser aber werden die Unterschiede bei Berücksichtigung der Altersstadien; das Plastron von *Th. Hugii* ist schon in diesem Jugendstadium stärker verknöchert als die erwachsene Schnaitheimer Art. Die centralen und ebenso die seitlichen Fontanellen sind bei *Th. Hugii* kleiner, die Hyo- und Hypoplastra breiter und robuster, sie schliessen median nahezu zusammen. Besonders wichtig erscheint mir der Umstand,

[1] Bei der Breite ist hier die Wölbung nicht in Betracht gezogen, entsprechend dem flachgedrückten Zustand des Rütimeyer'schen Exemplares.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass sich bei *Th. Hugii* die sternalen Flügel am Rande allmählich ganz nach oben umbiegen und sogar nach Rütimeyer eine seichte Sternalkammer bilden. Dies bildet einen ganz wesentlichen Unterschied zwischen beiden Arten und zeigt, dass bei der Schnaitheimer Art das thalassitische Gepräge noch mehr hervortritt als selbst bei *Th. Hugii* und dem anschliessend bei *Th. Gresslyi.*

Immerhin sind auch wiederum die Übereinstimmungen so gross, dass ich es, zumal bei unserer doch noch recht dürftigen Kenntnis dieser Formen, nicht gerechtfertigt halte, die beiden Arten generisch zu trennen. Ich reihe den Schnaitheimer Fund in die Gruppe von *Thalassemys* ein und nenne die Art, um den noch ausgeprägteren thalassitischen Charakter unserer neuen Species zum Ausdruck zu bringen, *Thalassemys marina.*

Die Diagnose ist folgende:

Thalassemys marina ist eine ausgesprochen thalassitische Art der sogen. Küstenschildkröten oder Thalassemyden Rütimeyer's und hat am meisten Beziehung zu *Thalassemys Hugii* Rütim. Die allein bekannte flache Schale ist beim erwachsenen Tier bis 480 mm lang bei einer Breite von 420 mm; sie ist also von auffallend rundlicher Gestalt. Der Rückenschild vorne nicht eingezogen, Nuchale breit und kurz, erstes Neurale bedeutend breiter als die folgenden. Nur die 3 vorderen und wahrscheinlich die 3 hinteren Marginalia mit den Costalplatten mit Naht verbunden; die Costalia 2 bis 6 nicht voll verknöchert, sondern mit vortretenden Rippenspitzen. Die erste (sogen. „falsche") Rippe auffallend kräftig und mit der Rippe der ersten Costalplatte am distalen Ende verwachsen. Das Plastron breiter als lang, mit weiten, stets offenen Fontanellen in der Mitte und auf der Seite, keinerlei Verwachsung mit dem Discus und auch keinerlei randliche Aufbiegung, ebensowenig Bildung einer Sternalkammer; die Sternalbrücke lang, vom Marginale 3 bis 8 resp. Costale 1 bis 5 reichend, ohne dass jedoch das Hyosternum flügelartig nach vorne ausgezogen wäre. Die Vertebral-Scuta gross und breit, auf dem Plastron sehr wahrscheinlich grosse Inframarginal-Scuta. Skelett unbekannt, aber sehr wahrscheinlich analog dem von *Eurysternum*, d. h. mit dem Charakter der Süsswasser-Emyden oder Chelydriden. Auftreten in den Oolithen des obersten weissen Jura von Schnaitheim im Brenzthale.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Weitere Arten aus dem Oolith von Schnaitheim.

Wie bereits erwähnt, sind die übrigen Funde von Schnaitheim recht dürftig, aber auffallenderweise lassen sie sich nicht alle mit *Thalassemys marina* vereinigen. Insbesondere gilt dies von dem Original zu Quenstedt's Petrefaktenkunde (III. Aufl. 1885. Taf. X Fig. 3), das ein linksseitiges Hyoplastron darstellt, welches in seiner ganzen Form und Ausbildung an die analogen Stücke von *Eurysternum* erinnert und einem annähernd erwachsenen Tiere anzugehören scheint. Der sternale Flügel ist sehr kräftig, aber leider an dem nach vorne gerichteten Teile abgebrochen; die mediane Seite lässt erkennen, dass die mittlere Fontanelle schon grösstenteils geschlossen war. Zur genauen Vergleichung ist das Fundstück nicht geeignet und wir thun am besten, dasselbe vorläufig mit *Eurysternum Wagleri* H. v. Mey. zu vereinigen, bis weitere Funde uns eines Bessern belehren.

Noch fremdartiger berührt uns eine Knochenplatte der Stuttgarter Sammlung, welche ein linksseitiges Hypoplastron darstellt, da dieselbe überhaupt keiner thalassitischen Form angehören kann. Die Platte weist auf ein vollkommen geschlossenes Plastron ohne Mittel- und Seitenfontanellen hin und darf wohl sicher auf eine der pleurodiren Arten bezogen werden. Obgleich freilich keine volle Übereinstimmung herrscht, so dürfte doch vorläufig die Einreihung bei *Plesiochelys* am richtigsten erscheinen. Von den Solothurner und den Hannoveraner Arten unterscheidet sich unser Stück einmal durch die geringe Grösse, indem die grösste Breite nur 108 mm, die Länge an der Medianseite 70 mm beträgt; ferner durch den schmalen, wenig nach oben umgebogenen sternalen Fortsatz und schliesslich durch die Lage der Naht zwischen Abdominal- und Femoral-Scutum, welche auffallend weit nach vorne gerückt erscheint und von der proximalen Vorderecke nach dem Winkel hinter dem sternalen Fortsatz verläuft. Jedenfalls war es eine auffallend kleine Art der Plesiochelyden, welcher dieser Rest angehörte, und derselben Art dürfte wohl auch die lange, schmale Costalplatte der Tübinger Sammlung angehören, von welcher Quenstedt im Jura (Taf. 96 Fig. 40) einen Teil abgebildet hat.

Wenn auch diese Funde kein besonderes palaeontologisches Interesse beanspruchen, so sind sie doch von Interesse für die Zusammensetzung der Fauna von Schnaitheim und die Verbreitung der Arten, indem wir daraus lernen, dass in dem obersten weissen Jura

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht nur thalassitische Kryptodiren, sondern auch Pleurodiren lebten. Soweit die wenigen Überreste ein Urteil zulassen, scheinen die Thalassemyden bedeutend häufiger als die Pleurodiren gewesen zu sein und die Zusammensetzung der Fauna würde demnach mehr derjenigen des Virgulien vom Neuchâteler Jura als dem Ptérocerien von Solothurn und Hannover entsprechen.

Allgemeine Betrachtungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten.

Es ist kaum anders möglich, als dass das eingehende Studium einer so merkwürdigen und interessanten Tiergruppe, wie sie die Thalassemyden darstellen, zugleich auch Gedanken über das Verhältnis dieser Arten zu den übrigen Schildkröten und über die Stammesgeschichte derselben weckt. Ein näheres Eingehen auf diese Fragen scheint auch aus dem Grunde gerechtfertigt, da seit den grundlegenden Untersuchungen von Rütimeyer, d. h. seit 30 Jahren, nicht nur unsere Anschauungen im allgemeinen sich weiter entwickelt und ausgebildet haben, sondern weil auch unsere Kenntnis fossiler Formen sich erweitert hat. Die Rütimeyer'schen Resultate bleiben, wie dies auch Zittel in seinem Handbuch betont, in voller Gültigkeit, d. h. dass wir bei den jurassischen Arten eine Reihe von Jugenderscheinungen heute noch lebender Land- und Süsswasserschildkröten gleichsam fixiert und durch das ganze Leben hindurch persistierend finden. Ebenso bleibt die Beobachtung zu Recht bestehen, dass die Thalassemyden eine seltsame Mischung der Charaktere von Meer- und Süsswasserschildkröten in sich vereinen, so dass ihre Stellung im System unklar wird und wir sie ebensogut als Cheloniden mit dem Skelett von Emyden oder als Emyden mit dem Panzer von Cheloniden bezeichnen können. Rütimeyer und auch Zittel lassen die Frage möglichst offen, wie wir dies zu deuten haben, ihre Ansicht geht nur im allgemeinen dahin, dass wir in den Thalassemyden einen alten Kollektivtypus zu sehen haben, aus welchem sich die Emyden und Chersiten entwickelt haben sollen, während die gleichzeitig mit den Thalassemyden auftretenden Pleurodiren einen im wesentlichen fertigen Typus darstellen, der sich ohne erhebliche Änderung bis in die Jetztzeit erhalten hat.

Ausgehend von dem Gedanken, dass das Hauptmerkmal der Schildkröten — die verknöcherte Schale — eine im Laufe der Zeiten erworbene und ausgebildete Eigenschaft dieser Tierklasse sei, wurde man zu dem Schlusse gedrängt, dass diejenigen Formen, welche die

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geringste Verknöcherung der Schale aufweisen, wie die Lederschildkröten (Dermochelydae) und die Flussschildkröten (Trionychia) auch die ältesten Stammescharaktere bewahrt hätten und dass sie den Stammformen am nächsten ständen. Eingehende Arbeiten, insbesondere von G. Baur, Dollo und E. C. Case, haben jedoch dargethan, dass diese Ansicht keineswegs allen natürlichen Verhältnissen entspricht, und nachgewiesen, dass wir die Lederschildkröten nicht nur nicht als Urformen, sondern im Gegenteil als hochentwickelte und am meisten specialisierte Cheloniden ansehen können. Der Schwund des Panzers folgt hier demselben Gesetze, das ich eingehend schon früher bei der Untersuchung über die Meerkrokodilier ausgeführt habe und bildet eine vollkommene Analogie zu dem Schwunde der Hautverknöcherungen bei den an das Meer angepassten Krokodiliern[1]. Damit musste natürlich eine bemerkenswerte Wandlung in den Anschauungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten vor sich gehen, indem die Meerschildkröten nun an ihrer leitenden Rolle als atavistische Typen wesentlich einbüssten und diese Anschauung wurde bestätigt durch meine Untersuchungen an der mächtigen Keuperschildkröte[2], die sich als eine zweifellose Landschildkröte von pleurodirem Charakter erwies. Klar und deutlich wird aber die Ansicht über das gegenseitige Verhältnis der Schildkröten erst in neuester Zeit von O. Jaekel[3] ausgesprochen, welcher gelegentlich seiner Untersuchungen über *Placochelys*, einen der interessantesten neueren Funde, auf den wir noch zurückkommen werden, zu dem Resultat kommt, dass es für ihn „keinem Zweifel unterliegt, dass die Meer- und Flussschildkröten von Land- und Sumpfschildkröten abstammen und nicht umgekehrt, wie vielfach angenommen wurde“.

„Würden“ — fährt Jaekel fort — „sich bei letzteren erst die Eigentümlichkeiten der Schildkröten konsolidiert haben, so könnten nicht alle in den wesentlichtn Punkten der Organisation eine so völlige Übereinstimmung zeigen. Das, was den Fluss- und Meerschildkröten an typischen Testudinatencharakteren fehlt, haben die einzelnen Tribus unzweifelhaft sekundär wieder aufgegeben — so die Meerschildkröten den Zusammenschluss der Rippen und deren Ver-

---

[1] E. Fraas, Die Meer-Krokodilier (*Thalattosuchia*) etc. Diese Jahresh. Bd. LVII. 1901. S. 409 und Palaeontographica Bd. XLIX. 1902. S. 1.

[2] E. Fraas, *Proganochelys Quenstedtii*. Diese Jahresh. LV. 1899. S. 401.

[3] O. Jaekel, Über *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. Resultate der wissensch. Erforschung des Balatonsees. I. Bd. I. Teil. Budapest 1902.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wachsung mit den dermalen Randplatten, die Trionychidae den Verlust dieser letzteren und der Hornscheiden auf den Kiefern. Auch die schwache Ausbildung des Bauchpanzers bei diesen Typen muss sekundär sein, da derselbe alle Elemente des typischen Plastron in normalem Lageverhältnis aufweist."

Ich gebe Jaekel in dieser Auffassung ganz recht und bin bei dem Studium der Thalassemyden zu demselben Resultat gekommen, dass dieselben nicht Übergangsformen und gleichsam Ausgangsformen für Land- und Sumpfschildkröten sein können, sondern dass sie im Gegenteil eine Anpassungsform von Sumpfschildkröten an das Meerleben darstellen.

Setzen wir zunächst einmal den umgekehrten Fall ein und nehmen an, die Thalassemyden stammen von marinen Formen ab und leiten zu Süsswasser- und später Landformen über. Was wäre als Ausgangspunkt anzunehmen? Offenbar eine vorzüglich schwimmende Form mit geringer oder überhaupt nicht entwickelter dermaler Verknöcherung, kurz eine Art, welche sich am meisten den Dermochelyden (Athecae Cope) genähert hätte. Und nun soll diese Art trotz des andauernden Aufenthaltes in demselben Elemente, und unter denselben oder ähnlichen Lebensbedingungen — denn alle jurassischen Arten werden in marinen Ablagerungen zusammen mit marinen Faunen gefunden — einen Prozess der Umwandlung vorgenommen haben, der dem Tiere nur unvorteilhaft und lästig sein konnte! Denn unvorteilhaft wäre für ein pelagisches Tier die Bedeckung mit einem Panzer von gewaltiger Schwere, der die freie Schwimmbewegung hindert und das Tier einschnürt und das specifische Gewicht erhöht. Man könnte freilich einwenden, dass das Tier eben damals schon gerne das Land aufsuchte und deshalb diese Schutzvorrichtungen entwickelte und die Schwimmfüsse in Gehfüsse umwandelte. Ich gebe zu und nehme auch an, dass die Thalassemyden die Küste gelegentlich aufsuchten, insbesondere zum Ablegen der Eier, aber niemals wird ein derartiger kurzer Aufenthalt eine so durchgreifende Änderung des Skelettes, wie er die Bildung eines festen Knochenpanzers ist, hervorbringen. Das bringt nur der ständige oder wenigstens überwiegend lange Aufenthalt in einem neuen Milieu — wenn ich mich dieses modernen Ausdruckes bedienen darf — hervor. Dass dies aber nicht das Land war, dafür spricht das geologische Auftreten nur allzudeutlich. Kurz wir sehen, dass sich eine derartige Entwickelung und Ausbildung nach allen den Gesetzen, welche wir als massgebend für die Umwandlung von

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tierformen bis jetzt kennen, als widersinnig herausstellt und schon aus diesem Grunde unser grösstes Bedenken erregen muss.

Ganz anders gestaltet sich die Sache, wenn wir den Gang der Entwickelung umgekehrt setzen und annehmen, dass die Thalassemyden an das Meer adaptierte Land- resp. Süsswasserformen sind. Jeder Morphologe muss zugeben, dass der den Schildkröten eigenartige Panzer eine Schutzvorrichtung ist, die für das Landleben eine grosse Bedeutung hat, aber die Bewegungsfähigkeit des Tieres hemmt und nur langsamen, wehrlosen Tierformen zukommt, wie wir sie unter den Pflanzen- und Kerftierfressern, insbesondere den grabenden Arten finden. Treffliche Analogien finden wir ja auch unter den Säugetieren bei den Edentaten (Glyptodonten, Gürtel- und Schuppentieren). Die Schildkröte entspricht, wie kaum ein anderes Wesen, dem Typus eines trägen, langsamen und hilflosen Landbewohners, dessen ausschliesslichen Schutz sein Panzer bildet, hinter welchen er sich zurückziehen kann. Der gedrungene Bau der Extremitäten, die gekrümmte Gestalt des Humerus mit den auffallend kräftigen Muskelansätzen, insbesondere der Processus lateralis, die Entwickelung des Trochanter major am Femur, die starke Entwickelung des Carpus und Tarsus lässt auf eine grabende Thätigkeit der Urformen der Schildkröten schliessen und zu einer derartigen Tierform würde nach allen Analogien auch am besten die Entwickelung eines Panzers passen.

Entsprechend allen Beobachtungen an lebenden und fossilen Reptilien bleibt aber auch dieser Gruppe stets eine gewisse Anhänglichkeit an das Wasser oder richtiger ein Zug nach dem Wasser gewahrt und so sehen wir ausser den typischen hochschaligen Landschildkröten eine Gruppe mehr flachschaliger Arten entwickelt, welche den Aufenthalt im Süsswasser demjenigen auf dem Lande vorziehen. Die flache Körperform gegenüber der hochgewölbten ist sicher nur eine Anpassung, um eine möglichst breite Fläche und damit Stabilität beim Schwimmen zu gewinnen. Das Skelett der Landform war aber auch bei diesem ersten Schritt ins nasse Element schon zu sehr konsolidiert, um daran noch wesentliche Änderungen zu erfahren. Wohl ging bei den Trionychiden die ganze randliche Verknöcherung verloren und wurde das Plastron nach Möglichkeit reduziert, aber die Elemente der Anlage und deren Anordnung blieben bestehen. Bei den meisten anderen Süsswasserformen kam es überhaupt nur zu einer tiefen Ausbuchtung des Plastron, um den Extremitäten freiere Bewegung zu gestatten und zu einer Lösung des ursprüng-

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lich auch im inneren Skelett (Becken) verbundenen Rücken- und Bauchschildes.

Die tiefgreifendste Umwandlung ging aber bei den Gruppen von Schildkröten vor sich, welche das Meer aufsuchten und allmählich aus Küstenbewohnern sich in echt pelagische Tiere umwandelten. Wir dürfen wohl annehmen, dass diesem Stadium eine Anpassung an das Süsswasserleben voranging und dass die direkten Vorläufer der marinen Schildkröten nicht Land-, sondern Süsswasserbewohner waren. Bei diesen bildete sich bereits die flache Form der Schale und wohl auch die Umgestaltung der Extremitäten durch Entwickelung von Schwimmhäuten zwischen den Zehen aus. Die so gewissermassen vorbereiteten Süsswasserschildkröten hatten bei der Anpassung an das Meerleben leichtes Spiel und ihre Umwandlung geht deshalb auch recht langsam vor sich. Nicht wie bei anderen marinen Reptilien, z. B. den Plesiosauriden, Ichthyosauriern, Mosasauriern oder Thalattosuchiern sehen wir scheinbar plötzlich ganz neue Typen auftreten, deren Stammesgeschichte uns nur unklar oder wenigstens schwierig zu deuten ist, sondern langsam von der Juraperiode bis zur Jetztzeit durchlaufend können wir die einzelnen Stadien der Anpassung vom Land- resp. Süsswasserleben zum echten pelagischen Tiere, wie es unsere Cheloniden und Dermochelyden darstellen, verfolgen. Was aber das Auffällige ist und für eine gewisse Richtigkeit unserer Hypothese spricht, ist der Umstand, dass diese Anpassungserscheinungen denselben Gesetzen folgen, welche wir auch an anderen Tiergruppen, insbesondere den mesozoischen Reptilien kennen gelernt haben. Ich habe diese Grundprinzipien der Anpassung in meinen Studien über die Thalattosuchier[1] zusammengestellt und wiederhole hier nochmals, dass die Umwandlung stets im Rahmen des Bestehenden vor sich geht, ohne dass sich die innere Organisation des Tieres ändert. Die Schildkröten folgen dem Entwickelungstypus der Flachboote unter Reduktion des Schwanzes, an dessen Stelle als Ruderorgan die Extremitäten treten. Charakteristisch ist auch hier der Schwund der Epidermisgebilde und Cutisverknöcherungen. Betrachten wir unter diesem Gesichtspunkte die Thalassemyden, so wird uns ihre Stellung ausserordentlich klar und ihre Eigenart erklärt sich von selbst. Sie stellen gewissermassen das erste Stadium der Anpassung der vollgepanzerten Land- und Süss-

[1] E. Fraas, Palaeontographica Bd. XLIX. 1901. S. 3 ff.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wasserformen dar, bei denen sich noch das innere Skelett, vor allem der Schädel und auch die Extremitäten kaum nennenswert umgewandelt haben, dagegen die Schale eine Reduktion der Cutisverknöcherungen erfahren hat. Diese Reduktion ging vollständig im Rahmen des Bestehenden vor sich, indem sie einfach nicht zur vollen Entwickelung kam, sondern gewissermassen in der embryonalen Anlage stehen blieb. Dieses Stadium wird allmählich persistierend und Umwandlungen, welche bei den Thalassemyden noch gar nicht zu beobachten sind oder sich nur in den Epidermisgebilden anbahnen, treten erst später auf und führen allmählich über zu den echten Cheloniden und erreichen ihr Maximum bei den Dermochelyden. Auffallend ist jedenfalls die Entwickelung von Inframarginal-Scuta bei den Thalassemyden, indem dadurch der äussere Habitus des Plastron schon ausgesprochenen Chelonidencharakter bekommt. Ebenso gehört hierher die mangelhafte oder gänzlich fehlende Verbindung zwischen Plastron und Rückenschild, wie überhaupt der Schwund in der Verknöcherung des Plastron, der bei den Dermochelyden am weitesten vorgeschritten erscheint.

Bei genauerem Vergleiche sehen wir auch nicht unwesentliche Unterschiede im Extremitätenskelett. Wohl ist im allgemeinen noch der Charakter der Sumpfschildkröten gewahrt, mit kurzen, gelenkig verbundenen Phalangen und Krallen an den Endphalangen; aber an der Hinterextremität beobachten wir bereits die Verschmelzung der ersten Tarsalreihe, wie wir sie von den Cheloniden kennen und besonders instruktiv ist der Metatarsus V, welcher breit und flach, wie bei den Cheloniden auftritt. Auch das Becken, insbesondere das Schambein, trägt den Chelonidencharakter. Obgleich es also auch bei den Thalassemyden nicht an Merkmalen der Anpassung des Extremitätenskelettes an das Meerleben fehlt, so müssen wir doch zugeben, dass die Umwandlung zu einem Ruderorgan jedenfalls sehr langsam vor sich ging, denn erst von der oberen Kreide an beobachten wir diesen ausgesprochen marinen Typus, der sich bei den Cheloniden bis heute ohne wesentliche Veränderung bewahrt und sich nur bei den Sphargiden (Dermochelyden) noch weiter ausgebildet hat. Aber auch bei diesen rein pelagischen Formen ist die Umwandlung noch keineswegs so vorgeschritten, wie etwa bei den Plesiosauriern oder gar den Ichthyosauriern.

Auch im Schädelskelett gehen Umwandlungen vor sich, die sich in eine gewisse Parallele bringen lassen zu den Umwandlungen des Schädels bei den Ichthyosauriern und Thalattosuchiern. Wie dort

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehen wir auch bei den Meerschildkröten eine Abrundung der ganzen Form und eine Überdachung der Schläfengruben, welche bei den Meerschildkröten durch die Entwickelung der Parietalia hervorgerufen wird, welche sich als Dach über den Hinterrand ausbreiten. Auch dieses Merkmal ist bereits bei den Thalassemyden, soweit die unvollständigen Überreste uns Aufschluss geben, angebahnt.

Ich will nun zwar nicht behaupten, dass die Thalassemyden die direkten Vorläufer der Cheloniden seien, denn dazu fehlt es zu sehr an palaeontologischem Beweismaterial und es bleibt eine zu weite klaffende Lücke zwischen diesen oberjurassischen Arten und dem ersten Auftreten echter Cheloniden in der oberen Kreide, aber so viel scheint doch sicher, dass die Thalassemyden den Entwickelungsgang einleiten, der später zu den Cheloniden geführt hat, d. h., dass wir in beiden dieselbe Konvergenz beobachten. Ebenso können wir sagen, dass die Thalassemyden sich nicht von einer Pleurodiren-, sondern Kryptodirenreihe ableiten lassen und zwar von Formen, welche den heutigen Emyden am nächsten standen, während die Halmyrachelyden (*Idiochelys*, *Hydropelta* und *Chelonides*) den Pleurodiren näher standen. Auffallend ist aber, dass wir auch von echten Pleurodiren thalassitische Vertreter im oberen Jura in *Craspedochelys* und *Plesiochelys* haben, welche zwar die flache, für das Wasserleben geeignete Gestalt angenommen haben, auch eine langsamere Anlage der Hautverknöcherungen aufweisen, aber doch in allem übrigen den Charakter der Pleurodiren bewahren und sich auch noch durch ihren dicken massiven Schalenbau als Landformen verraten.

Die Differenzierung zwischen den beiden heutigen Hauptgruppen der Schildkröten in Cryptodira und Pleurodira war also bereits vor der oberen Juraperiode vor sich gegangen und beide Gruppen folgten gleichsam dem Zug der Zeit, sich dem Meerleben anzupassen, aber nur bei den Kryptodiren kam es zu erfolgreicher Anpassung, während die Pleurodiren ihren offenbar allzufest konsolidierten Charakter nicht mehr aufgeben konnten. Die Pleurodiren hatten offenbar schon eine längere Stammesgeschichte hinter sich als die Kryptodiren.

Leider ist das palaeontologische Material, das etwa zur Erhärtung dieser Hypothese dienen könnte, ausserordentlich dürftig und ungenügend. Die grosse Keuperschildkröte beweist uns nur, dass der Stamm der Pleurodiren bis in die obere Trias zurückreicht und dass damals schon typische Landschildkröten lebten und

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwar im wesentlichen mit allen den Merkmalen, wie sie den Pleurodiren zukommen. Die Breite der Sternalbrücke, die Einschaltung von Supramarginalia auf dem Rückenschild, die volle Entwickelung der ersten Rippe und die grossen Mesoplastra zwischen Hyo- und Hyposternum sind gewiss als alte primitive Merkmale anzusehen, welche allmählich verloren gingen. Die breite Sternalbrücke wich allmählich mit dem Bedürfnis leichterer Bewegungsfähigkeit, und zwar durch Reduktion des Mesoplastron.

Diese Mesoplastra erhalten sich noch sehr lange und bilden ein Merkmal für die von G. Baur als Amphichelydia bezeichnete Gruppe, deren schönster Vertreter Pleurosternum aus dem Wälderthon ist, sie finden sich rudimentär sogar noch bei der recenten *Podocnemis*, einer Art, die auch sonst noch viele atavistische Merkmale aufweist. Die starke Entwickelung der ersten Rippe haben wir bereits (S. 80) als ein charakteristisches Merkmal alter Schildkröten kennen gelernt, das sich, wenn auch in schwächerem Masse, bei *Thalassemys* wiederfindet und auch jetzt noch am schönsten bei den Pleurodiren entwickelt ist. Die Einschaltung von zahlreichen Supramarginalia schliesslich könnte dahin gedeutet werden, dass bei den alten triassischen Schildkröten der Panzer überhaupt noch nicht so bestimmten fest abgeschlossenen Aufbau zeigt, wie später, sondern dass sich an die verbreiterten Rippen ein Kranz von Knochenplatten anreihte, deren Anzahl und Anordnung beliebig war.

Beweist uns *Proganochelys Quenstedtii (Psammochelys keuperina)* die Anwesenheit typischer landlebender Pleurodiren in der Trias, so wurde neuerdings von F. v. Huene[1] auch das Vorhandensein kryptodirer Schildkröten in der Trias in den noch älteren Schichten des Muschelkalkes festgestellt. Er nennt sie *Chelyzoon* und findet in den von dieser Art bekannten Halswirbeln die meisten Analogien mit *Chelydra* und *Macroclemmys*; jedenfalls weisen sie auf sehr grosse Tiere hin, welche den grössten heute lebenden Arten kaum nachstanden.

Über den Aufbau der Schale dieser bis jetzt ältesten Kryptodiren lässt sich nichts sagen, denn der fragmentarische Überrest eines Rippenendes und einer Platte, welchen v. Huene aus dem Muschelkalk von Busendorf beschreibt, sind doch gar zu dürftig, um darauf Schlüsse zu gründen, und wir wissen deshalb nicht, ob diese Cryptodira bereits Anpassungen an das marine Element aufweisen oder

[1] F. v. Huene, Übersicht über die Reptilien der Trias. Geolog. und palaeontolog. Abhandlungen von Koken, N. F. Bd. VI Heft 1. 1902.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht. Jedenfalls aber ist bemerkenswert, dass bereits in der Trias die beiden Hauptgruppen getrennt waren, obgleich wir anderseits mit Sicherheit annehmen dürfen, dass der ganze Stamm der Schildkröten ein einheitlicher ist, ja, dass er im wesentlichen bereits konsolidiert war, ehe die Differenzierungen begannen, denn anders können wir uns den einheitlichen und unter den verschiedenartigsten Lebensbedingungen (Land, Fluss, Sumpf und Meer) im wesentlichen gleichbleibenden Aufbau nicht erklären.

Während diese Funde sich sehr gut in den Gedankengang über die Entwickelungsgeschichte der Schildkröten einfügen, wird uns von O. Jaekel[1] ein neuer Fund vorgeführt, der unser grösstes Interesse erweckt, aber in der Deutung, welche Jaekel diesem Funde giebt, den oben ausgeführten Ansichten widersprechen würde. Es handelt sich hier um ein ziemlich vollständiges Skelett eines Placodontiden aus dem unteren Keuper von Veszprem am Plattensee, *Placochelys placodonta*, und es ist dies ein Fund, der uns über den bisher vollständig unbekannten Aufbau der durch ihre Pflasterzähne bekannten Muschelkalksaurier *Placodus* und *Cyamodus* Aufschluss giebt und zugleich auch den seltsamen als *Psephoderma* und *Psephosaurus* beschriebenen Hautplatten ihre richtige Stellung zuweist. Wir erfahren, dass die Placodontier gepanzerte Meerreptilien waren, welche sich in ihrem Körperbau am meisten an die Gruppe der Nothosauriden, insbesondere *Pistosaurus* anschliessen. Jaekel bezeichnet sie als die noch bezahnten Vorläufer der Schildkröten und nimmt an, dass selbst die ausgesprochene Landform des Keupers stammesgeschichtliche Beziehungen zu seiner *Placochelys* gehabt habe. Ich kann hierin O. Jaekel nicht beistimmen und habe dies auch sofort nach dessen Vortrag in Halle[2] ausgesprochen. Eine so specialisierte Form, wie es die Placodontier und speciell *Placochelys* darstellt, kann nimmermehr der Ausgangspunkt für eine fast in derselben geologischen Periode bereits konsolidierte und in ihrem Aufbau ganz wesentlich abweichende Tiergruppe gewesen sein, ganz abgesehen davon, dass *Placochelys* und die Placodontier viel weniger mit den Schildkröten, als mit den Sauropterygiern übereinstimmen. Wollen wir einen genetischen Zusammenhang zwischen den Placodontiern und den Testudinaten annehmen, so haben wir ihn weit

[1] O. Jaekel, Über *Placochelys* und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. Resultate d. wissensch. Erforsch. des Balatonsees. I. Bd. I. Teil, palaeontolog. Anhang. Budapest 1902.

[2] Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. 53. Bd. 1901. Verhandlg. S. 57.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zurückliegend bei den prätriadischen Reptilien zu suchen. Wie v. Huene, welcher gleichfalls *Placochelys* als Vorfahre der Schildkröten nicht anerkennt, klarlegt (l. c. S. 17), finden sich bei *Placochelys* ausser den am nächsten liegenden Beziehungen zu den Nothosauriden auch Anklänge an die Anomodontier, speciell an *Rhopalodon* und *Dicynodon*, und mit derselben Reptiliengruppe lassen sich auch die Testudinaten noch am ehesten in Einklang bringen. Die Untersuchungen von Jaekel sind noch nicht abgeschlossen und wir dürfen auf die weiteren Resultate sehr gespannt sein, aber so viel scheint mir doch sicher, dass an eine direkte Verwandtschaft der Placodontier und Schildkröten nicht zu denken ist, noch weniger, dass wir die Placodontier als Urformen und Ausgangstypen für die Schildkröten ansehen dürfen.

Wir sind am Schlusse unserer Betrachtungen, zu welchen uns die Untersuchungen über *Thalassemys* geführt haben und ich möchte das Resultat derselben in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen und präcisieren:

1. Die Urformen der Schildkröten sind uns zur Zeit noch unbekannt, sie scheinen aber mit der Reptilienordnung der Anomodontier am nächsten verwandt gewesen zu sein. Derselben Ordnung entstammen auch die Placodontier, bei welchen wir homologe Hautverknöcherungen finden.
2. Der Stamm der Schildkröten ist ein durchaus einheitlicher und Differenzierungen traten erst auf, nachdem sich die wesentlichen Merkmale konsolidiert hatten.
3. Die erste Entwickelung ging auf dem Lande vor sich und wir können dabei an grabende, in der Erde lebende Reptilien denken.
4. Die Differenzierung in Pleurodira und Cryptodira, vielleicht auch schon Trionychidae fällt bereits in die Triasperiode.
5. Die Pleurodira stellen von der Keuperzeit an einen „perfekten Typus“ (Rütimeyer) dar, der sich im allgemeinen an das Landleben hält und nur wenige und auch dann nur gering differenzierte marine Typen zu Ende der Jurazeit und vielleicht auch in der Kreide entwickelt. Auffallend ist die geographische Verdrängung dieser früher universellen Typen auf die südliche Hemisphäre.
6. Die Cryptodira sind ein mehr plastischer Typus (Kollektiv-Typus Rütimeyer), welcher schon zu Ende der Juraperiode sich sehr verschiedenfach gestaltet hat und die spätere Differenzierung

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in Landschildkröten (Chersiden), Sumpfschildkröten (Emydida), Alligatorschildkröten (Chelydriden) und Meerschildkröten (Cheloniden) war damals schon angebahnt.

7. Aus süsswasserbewohnenden Kryptodiren entwickelten sich durch Anpassung an das Meerleben die Thalassemyden des obersten Jura.
8. Entweder direkt aus den Thalassemyden oder auf einem ganz analogen Weg der Anpassung entstanden die Cheloniden und deren extremste Formen, die Lederschildkröten oder Dermochelyden.
9. Auch die Flussschildkröten (Trionychiden) scheinen ein, wenn auch sehr alter Zweig der Kryptodiren zu sein mit anderweitigen Differenzierungen, welche mit der Anpassung an das Süsswasser verbunden waren.
10. Die lückenhafte Kenntnis der Schildkröten hat ihren Hauptgrund darin, dass uns überhaupt wenig terrestrische Ablagerungen der mesozoischen Periode bekannt sind und dass dieselben immer spärlicher werden, je weiter wir in den geologischen Formationen zurückgreifen.

Stuttgart, 1. November 1902.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Thalassemys marina **E. Fr.**

aus den Oolithen von Schnaitheim: Oberseite des Rückenpanzers. 3/7 nat. Gr.

©Biodiversity Heritage Library, www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Thalassemys marina E. Fr.

Steinkern mit dem Abdruck der Innenteile des Rückenpanzers. Etwa $^2/_5$ nat. Gr.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Steiermark; download unter www.biologiezentrum.at; www.zobodat.at

Thalassemys marina E. Fr.

Rechtseitiges Plastron. 3/7 nat. Gr.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 59

Autor(en)/Author(s): Fraas Eberhard

Artikel/Article: Thalassemys marina E. Fraas aus dem oberen weissen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschiehte der Schildkröten. 72-104