

## ***Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. und die Taxonomie und Evolution der Osteopygidae (Testudines: Chelonioida)**

### ***Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp., and the taxonomy and evolution of the Osteopygidae (Testudines: Chelonioida)**

Hans-Volker KARL, Gottfried TICHY & Horst RUSCHAK

Mit 10 Abbildungen und 2 Tafeln

#### **Abstract**

A note regarding a new Cretaceous genus of the sea turtle family Osteopygidae from the Phosphates of Morocco/Northwest Africa is given. Comments are made on the taxonomic position of the new taxa *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. to relation to the evolution of the other hitherto known Osteopygidae. Further material of *Osteopygis* aff. *sculptus* STAESCHE 1929 from Chile/South America is described.

**Key words:** *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp., *Osteopygis* aff. *Sculptus* STAESCHE 1929, Osteopygidae, Upper Cretaceous, Morocco, Chile, taxonomy, evolution.

#### **Einleitung**

Aus den marokkanischen Phosphaten wurden bisher noch keine Seeschildkrötenreste beschrieben (MOODY 1976). Er selbst stellte die Reste eines großen Vertreters der Pelomedusidae vor (MOODY 1976). Die von BERGOUNIOUX (1952) aus den benachbarten Lokalitäten dieser Phosphatlagerstätte in Tunesien beschriebenen Taxa an Seeschildkröten gehören nach MOODY (1981) zu den Cheloniidae (*Lytoloma* = *Nomen vanum*) und den Dermochelyoidea (*Thalassochelys teste* BERGOUNIOUX 1956 non Cheloniidae). Ebenfalls aus den tunesischen Phosphaten wurden die pelomedusiden Genera *Gafsachelys* DE STEFANO 1903, *Eusarkia* BERGOUNIOUX 1952 und *Crassachelys* MOODY 1972 bekannt, die nach DE BROIN (1988) unter

Berücksichtigung der Variabilität der Neuralia bei den Pelomedusidae Beziehungen zum kosmopolitischen Genus *Taphrosphys* COPE 1869 zeigen (s.a. MLYNARSKI 1969, 1976).

Das fossile Seeschildkröten-Genus *Osteopygis* COPE 1868 ist gewöhnlich aus der Kreide Nordamerikas und dem Paläogen von Nordamerika und Zentraleuropa bekannt. Nunmehr liegt ein gut ansprechbares Calvarium aus dem Phosphat der Kreide von Marokko vor, welches sich auf ein den Genera *Ctenochelys* ZANGERL 1953 und *Osteopygis* COPE 1868 nahestehendes Taxon beziehen sowie Aspekte der Evolution innerhalb der Osteopygidae erkennen läßt.

Ein Überblick über die stratigraphische und paläogeographische Verbreitung der Osteopygidae wird gegeben.

**Abkürzungen:** IGPS = Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Salzburg; SFMF = Forschungsinstitut und Museum Senckenberg Frankfurt am Main.<sup>1</sup>

## Systematische Paläontologie

Ordo Testudines LINNAEUS 1758  
Suprafamilia Chelonioidea BAUR 1863  
Familia Osteopygidae BAUR 1895  
Genus typicus *Osteopygis* COPE 1868

**Diagnose:** Für die drei bis jetzt bekannten Genera *Osteopygis* COPE 1868, *Erquelinnesia* DOLLO 1887 sowie dem eventuellen Synonym von *Osteopygis*, *Rhetechelys* HAY 1908 geben ZANGERL (1971), GAFFNEY & MEYLAN (1988) und auch MOODY (1993) folgende kennzeichnende Synapomorphien an:

- Wenig abgerundetes Cranium mit kurzem und spitzen Rostrum sowie dorsal ausgerichteten Orbitae.
- Ausgedehntes vollständiges sekundäres Palatinum mit einer Choanenpassage, der Vomer-Pfeiler ist länger als bei anderen Schildkröten.
- Unterkiefer im Gegensatz zu anderen Seeschildkröten mit sehr langer Symphyse.

---

<sup>1</sup> Herrn Dr. Plodowski vom SFMF sei für die Bereitstellung von Daten und Unterlagen sowie die Genehmigung zur Bearbeitung eines Abgusses des Materials SFMF Nr. R 4151 herzlich gedankt. Herr Harry Breitzkreutz aus Enger stellte dankenswerterweise das Material IGPS Nr. 590 zur Verfügung.

Species typica *Osteopygis emarginatus* COPE 1868

**Bekannte Verbreitung:** Barnesboro, New Jersey, USA; Greensand, Obere Kreide (Tinton Sand) bis frühes Eozän (Manasquan Formation).

**Weitere Spezies:** *Osteopygis roundsi* WEEMS 1988, Pamunkie River bluffs, Virginia, USA; Aquia Formation, Thanetien, Oberpaläozän; *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996, Haunsberg bei St. Pankraz, Salzburg, Österreich; Unteres Cuisium, Untereozän.

**Diagnose:** Sekundäres Palatinum und Dentale stark entwickelt, Unterkiefer-symphyse lang aber kürzer als bei *Erquelinnesia*; Cervicale mehrfach breiter als lang oder vollständig fehlend, Peripheralfontanellen, wenn vorhanden klein, Plastron klein, Epiplastra klein.

***Osteopygis aff. sculptus* STAESCHE 1929**

(Tafel 2, Abb. 3)

**Locus typicus:** Cap Peligro vom Pic von Salamanca (80 km nördlich von Comodoro Rivadavia, Patagonien, Südamerika).

**Stratum typicum:** Obere Kreide.

**Typusmaterial:** Carapaxfragmente (STAESCHE 1929).

**Neues Material:**

**Lokalität:** Quiriquina/Chile.

**Horizont:** Senonien, obere Kreide.

**Material:** SFMF Nr. R 4151, nahezu vollständiger Schädel, Erwerb 1949 im Tausch durch Prof. Dr. K. Falke.

**Diagnose:** Ein Paar Nasalia vorhanden; Processus pterygoideus externus et posterius überlagert; Nasalpassage weniger weit ausgedehnt; palatino-maxillare Suturen enden lateral vor den posterioren Palatinalprocessus.

**Neubeschreibung:** Eine ausgedehnte sekundäre Palatinalregion ist vorhanden, auch paarige Nasalia und Praemaxillaria. Der Schädel ist fast so breit wie lang, mit stark entwickelter Temporalregion. Die Orbitae sind deutlich dorsalwärts gelagert und werden von Frontalia, Praefrontalia, Postorbitalia, Jugalia sowie Maxillaria eingefaßt. Eine Eminentia parietalis ist unmittelbar am ersten Drittel posteriorwärts der Parietaliasutur angedeutet. Auf der gleichen Transversalebene entsteht durch eine nach anterior gerichtete starke Abflachung eine auffällige Wölbung. Die Praefrontalia sind untereinander sowie mit den Maxillaria alternierend. Das Foramen stapediotorporale ist bei langgestrecktem ausgedehntem Hof groß, das Foramen magnum trigonal abgerundet. Die Foramina nervi hypoglossi liegen im

Abstand der Ausdehnung des Hofes des Foramen jugulare posterius von diesem entfernt. Der Condylus occipitalis zeigt sich konkav, dreiteilig, wobei der gesamte Occipitalbereich stark entwickelt ist. Occipitalwärts gerichtete kräftig ausgeprägte Processus pterygoideus externus sind als laterale Bildung der sekundären Palatinalregion ohne Beteiligung der Maxillaria stark ausgeprägt. Die gesamte Maxillariafläche ist nahezu eben mit regelmäßiger feiner Struktur. Die Schädellänge beträgt ca. 200 mm, wobei geringe Teile des posterioren Tectumrandes nicht erhalten sind.

*Genus Osteopygoides gen. nov.*

**Species typica:** *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp.

**Locus typicus:** Khouribga-Phosphatlager, Marokko, Nordwest Afrika.

**Stratum typicum:** Maastrichtien (ARAMBOURG 1952).

**Holotypus:** IGPS No. 590/1; Basales Schädelfragment (Tafel 1).

**Paratypus:** IGPH Nr. 590/2; Gegenplatte der Palatinalregion.

**Derivatio nominis:** *oides* = zu Osteopygidae i.e.S. gehörig; *priscus* = (lat.) alt, altertümlich.

**Diagnose:** Sekundäres Palatinum unter Einbeziehung des anterioren Teiles des Vomer vorhanden, aber kurz; Vomerpfeiler vermittelt säulenförmig zwischen sekundärem und primärem Vomerbereich; Apertura narium interna posterior der Foramina orbitonasalis positioniert und mit den posterioren Enden der lateralen Maxillariakanten in einer Linie liegend.

***Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp.**

(Tafel 1, Abb. 2)

**Beschreibung des Holotypus:** Original zu Tafel 1. Der Holotypus IGPS Nr. 590/1 besteht aus dem vollständigen und nahezu unversehrten Basalbereich eines Schädels. Lediglich das Tectum fehlt großflächig bzw. ist im squamosalen Bereich stark verdrückt erhalten. Der Paratypus IGPS Nr. 590/2 besteht aus der Gegenplatte der Palatinalregion. Die Praemaxillaria sind paarig und etwa so lang wie der sekundäre anteriore Teil des Vomer, welcher posterior in einem stumpfen Zapfen endet, die paarigen posterioren Öffnungen der Apertura narium interna trennt und in Richtung der anterioren Enden der sekundären medianen Kanten der Pterygoidei zeigt. Auf der Palatinalfläche ist parallel der Maxillariakanten ein leichter gewölbter Maxillarwall angedeutet.

## Differentialdiagnose

Die Osteopygidae sind durch ein deutliches sekundäres Palatinum gekennzeichnet, welches von breiten Maxillaria unter Beteiligung der Palatina sowie dem ventralen Teil des Vomer gebildet wird. Die dabei entstehende Choanalpassage ist von einem Vomerpfeiler getrennt (ZANGERL 1971, GAFFNEY 1979, GAFFNEY & MEYLAN 1988). *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. entspricht den wesentlichen genannten Merkmalen dieser Gruppe in Ansätzen.

Große proportionale Ähnlichkeit hat *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. auch mit dem Schädelmaterial von *Ctenochelys stenopora* (HAY 1908) (syn. *Toxochelys enklader*), welches von ZANGERL (1953: Taf. 17) diskutiert wurde (Abb. 1).

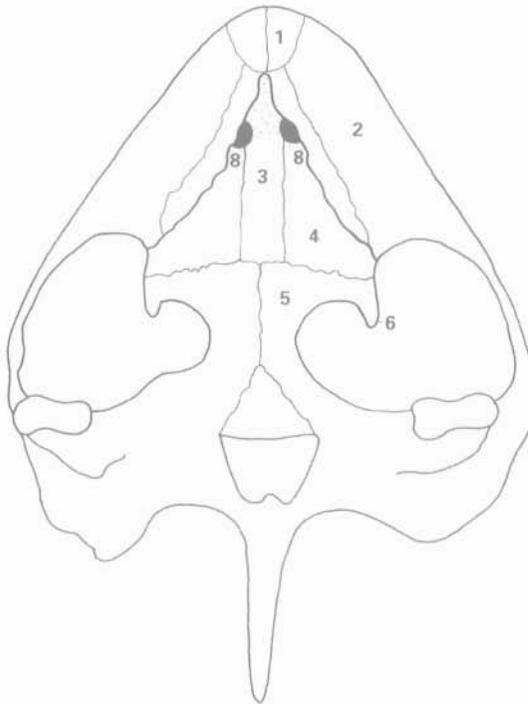


Abb. 1: *Ctenochelys procax*, Conacien, Oberkreide, Kansas; USA, Palatinalansicht, nach GAFFNEY 1979, schematisiert.

**Legende für Abb. 1 bis 6:** 1. Praemaxillaria, 2. Maxillaria, 3. sekundärer Vomer, 3. primärer Vomer, 4. Palatina, 5. Pterygoidei, 6. Processus pterygoideus externus, 7. Processus pterygoideus posterus, 8. Apertura narius interna.

Nach ZANGERL (1953) zeigt der Schädel eine schmale Schnauzenregion und eine glatte Palatinalfläche, die kürzer als die posteriore Breite ist. Die aufgerauhten medianen Grate der Palatina, wie sie schon von HAY (1908) beschrieben wurden, sind auch bei *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. vorhanden (Abb. 2), aber noch weiter bis zum primären Processus pterygoideus externus hin entwickelt. Diese rugosen Grate sind in ähnlicher Ausprägung auch Merkmal der Spezies *Ctenochelys procax* (HAY 1908) und *Ctenochelys acris* ZANGERL 1953, wobei sie dort noch in einzelne Tuberositäten aufgelöst sind, welche im anterioren Bereich der erst bei den Osteopygidae ausgebildeten sekundären knöchernen und posterior durch die Apertura narium interna begrenzte Choane konzentriert sind. Bei *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. sind die palatinalen Grate hingegen einheitlich verschmolzen und ziehen sich als deutliche Kanten von der Apertura narium interna bis zu den Processus pterygoideus externus durchgehend hin und formen sie mit. Dieses Merkmal kommt bei *Ctenochelys* noch nicht vor (Abb. 1) und stellt das Hauptdifferenzierungskriterium zwischen diesem und der Genera *Osteopygis* (Abb. 3-5) und *Osteopygoides* gen. nov. dar (Abb. 2).

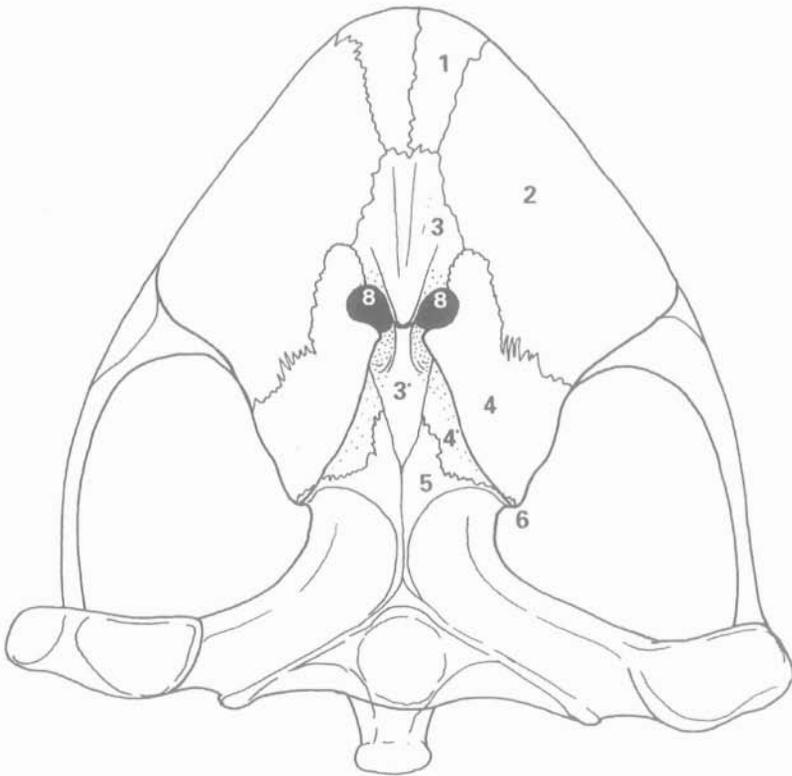


Abb. 2: *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp., IGPS Nr. 590/1, Oberkreide Marokko, Palatinalansicht, schematisiert. Original.

Die in erster Linie für einen näheren differentialdiagnostischen Vergleich in Frage kommenden Taxa, das Genus *Erquelinnesia* und die Spezies von *Osteopygis* zeigen ebenfalls deutliche Unterschiede zu dem neu beschriebenen Material, besonders in der Morphologie des sekundären Palatinums, worin auch die eigenständige generische Stellung von *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. innerhalb der Osteopygidae gesehen wird. In dessen Ausdehnung nimmt dieses von *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. eine morphologische Ausgangsstellung ein (Abb. 2). Gemeinsam mit den *Osteopygis*-Spezies sind hier paarige Praemaxillaria vorhanden, bei *Erquelinnesia* ein unpaariges (Abb. 6). Die posteriore Ausdehnung des sekundären Palatinums zu den Processus pterygoideus externus sowie deren Größe nimmt von *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. bis *Osteopygis* aff. *sculptus* zu (Abb. 3).

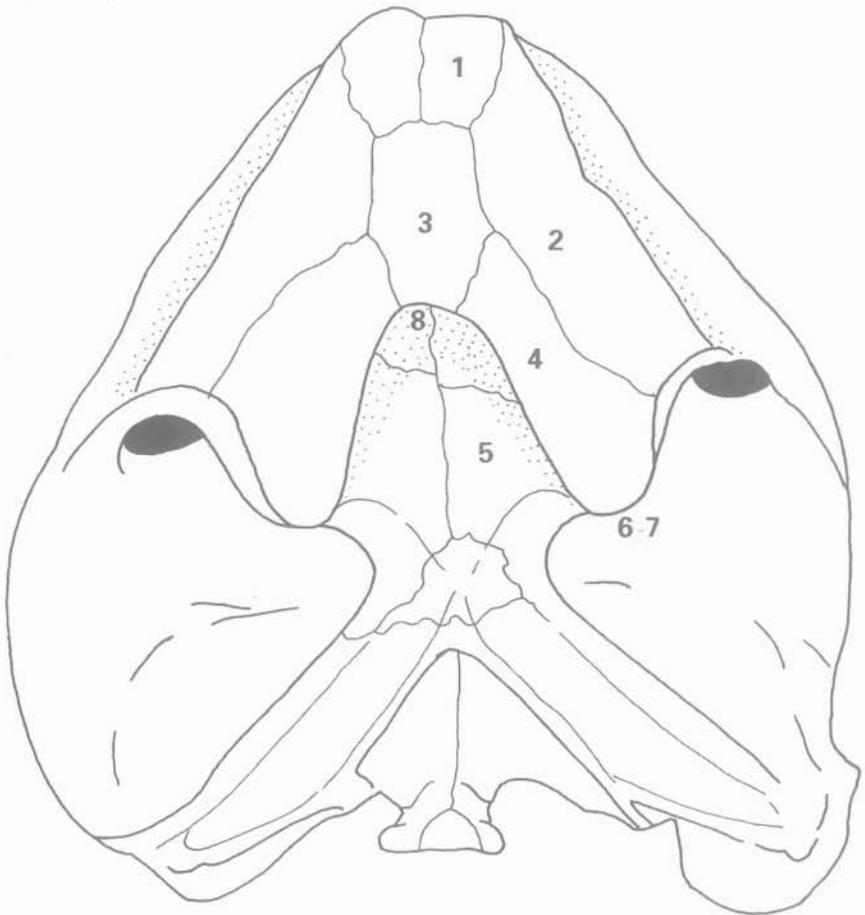


Abb. 3: *Osteopygis* aff. *sculptus*, Senonien, Oberkreide, Quiriquina, Chile, SFMF Nr. R 4151, Palatinalansicht, schematisiert. Original.

Bei *Osteopygis roundsi* (Abb. 5) und wohl auch *Osteopygis emarginatus* (Abb. 4) wird diese Position unter Bildung von sekundären Processus pterygoidei posterior überschritten. Bei *Erquelinnesia* ist letztendlich je ein disjunkter und deutlich ausgeprägter Processus pterygoideus externus et posterius Bestandteile der großflächigen sekundären Palatinalplatte (Abb. 6). Ebenfalls vergrößert sich der Anteil der Palatini an diesen Processus zwischen *Osteopygis priscus*, *Osteopygis* aff. *sculptus* und *Osteopygis roundsi* beträchtlich, um bei *Erquelinnesia* direkt mit den Maxillaria am Bauderer beteiligt zu sein.

Die bislang einzige zentraleuropäische Spezies *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996 aus dem Untereozän des Haunsberges bei St. Pankraz (Salzburg, Österreich) ist auf Carapaxkriterien begründet (Abb. 8, Fig. 1) und differiert zu *Osteopygis emarginatus* (Abb. 8, Fig. 2) im fehlenden Cervicale sowie zu *Osteopygis roundsi* (Abb. 8, Fig. 3) in den im Verhältnis zur Länge breiteren Neuralia (KARL 1996).

*Osteopygis roundsi* wird von WEEMS (1988) folgendermaßen diagnostiziert: "Anterior portion of beak blunt and wide; internal edges of maxillary beak project toward anterior midline at an angle of nearly 90°; roof of mouth has an extensive secondary palate. Width to length ratio of vomer 0.68 (8); vomer having prominent medial keel. Back edge of palate formed by contribution from pterygoids. Carapace and plastron, so far as known, typically osteopygine, costoperipheral fontanelles possibly more persistent than those in *O. emarginatus*. Carapace not sculptured, sulci deeply impressed, costal rib heads subrounded in shape."

Hierzu differiert *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. durch das Fehlen des prominenten Mediankiesels des Vomer, zumal dieser je zur Hälfte primär (posterior) und sekundär (anterior) im Palatinalbereich vorliegt. Auch fusionieren die Pterygoidei durch die Untergliederung des Vomer, anterior mit dem sekundären, im posterioren mit dem primären Bereich. Durch die geringere Länge des sekundären Bereichs des Vomer kommt der posteriore Rand des gesamten sehr kurzen sekundären Palatinums weiter nach anterior zu liegen, wodurch die Distanz zum Basisphenoid größer ist als bei *O. roundsi* und die Processus pterygoideus externus im Verhältnis dazu sehr viel weiter posteriorwärts mit der Palatinalfläche fusionieren.

*Osteopygis* aff. *sculptus* differiert hier durch das Fehlen des prominenten Mediankiesels des Vomer, und dessen Breiten-Längen-Quotienten von 0,55 (Längen-Breiten-Index = 1,48). Charakteristisch für *Osteopygis* aff. *sculptus* sind die Nasalia. Durch die geringere Länge des Vomer kommt der posteriore Rand des sekundären Palatinum weiter nach anterior zu liegen, wodurch sich die Distanz zum Basisphenoid vergrößert und die Processus pterygoideus externus noch gewaltiger erscheinen.

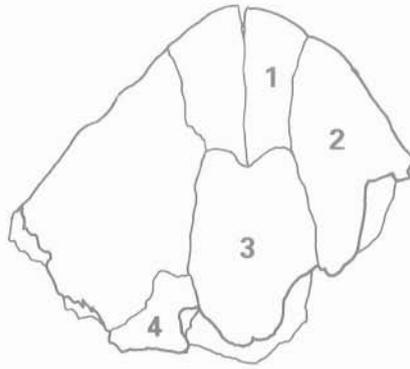


Abb. 4: *Osteopygis emarginatus*, Oberkreide, Barnesboro, New Jersey, USA, Palatinalansicht anterior, nach GAFFNEY 1979, schematisiert.

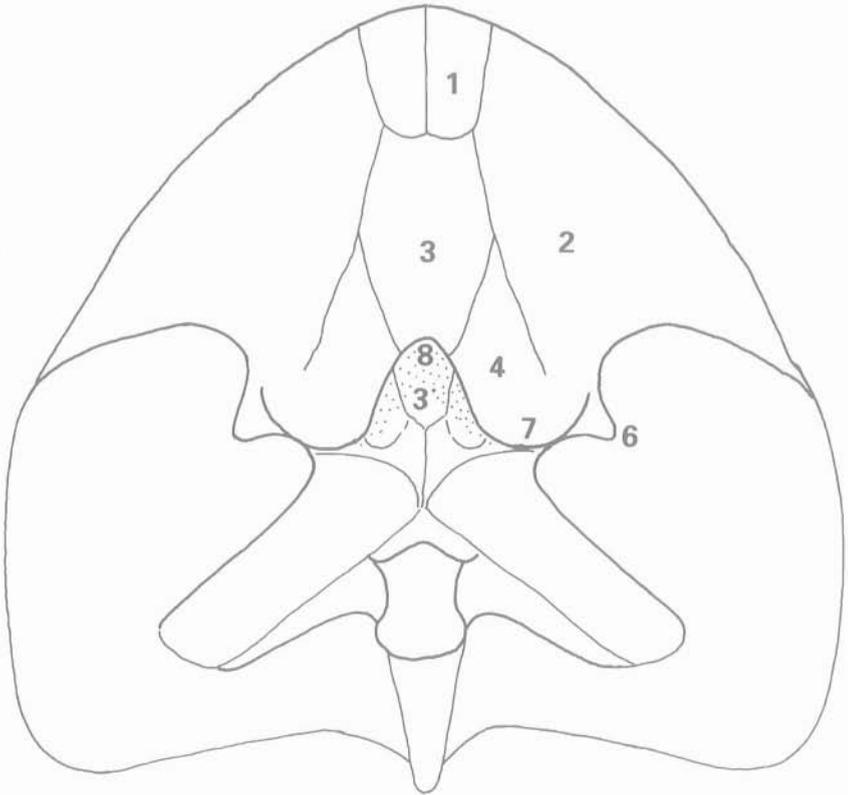


Abb. 5: *Osteopygis roundsi*, Thanetien, Paläozän, Pamunkie River Bluffs, Virginia, USA, Palatinalansicht, Rekonstruktion nach WEEMS 1988, schematisiert.

Im Winkel zwischen der Vomeromaxillarnah und der Vomeropalatinalnaht liegt ein weiteres Differenzierungskriterium vor. Diese bilden bei *O. roundsi* einen Winkel von  $180^\circ$  d.h. die Suturen liegen in einer Geraden. Bei *O. emarginatus* deutet sich der gleiche Winkel stumpf an, bleibt aber noch spitzer als bei *Osteopygis* aff. *sculptus*. Diese Winkelbeziehungen führen zu den o.g. Beteiligungsverhältnissen der Maxillaria und Palatini an den Processus pterygoidei externus. Bei *O. priscus* gen. et sp. nov. liegen diese beiden Suturen ebenfalls auf einer idealisierten Geraden, wobei die Vomeropalatinalnaht zur Palatinopterygoidalnaht parallel verläuft und im Processus pterygoideus endet. Letztere ist nur bei *O. priscus* gen. et sp. nov. von palatinal vollständig einzusehen, da diese auf dem noch freien unbedeckten primären Palatinum liegt. *Osteopygoides priscus* gen. et sp. nov. und *Osteopygis* aff. *sculptus* zeigen als einzige bis jetzt bekannte Spezies keine Beteiligung der Maxillaria an den Processus pterygoideus. Bei *O. roundsi* ist der betreffende Bereich nicht vollständig bekannt.

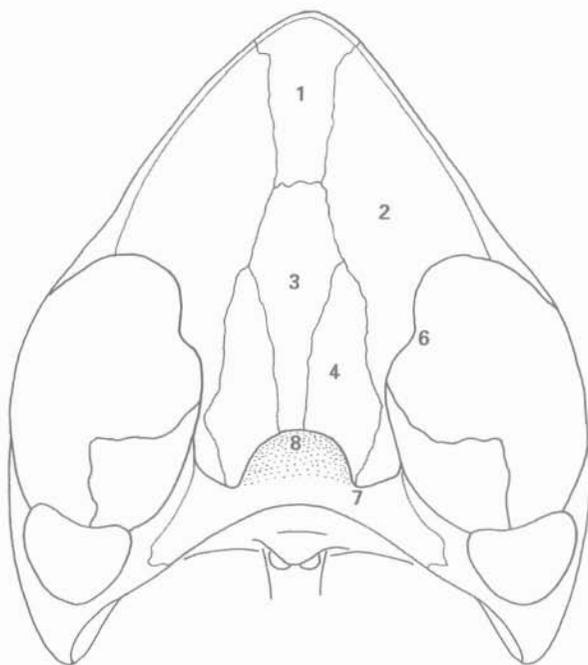


Abb. 6: *Erquelinnesia planimentum*, Palatinalansicht, nach ZANGERL 1971, schematisiert.

Für einen Vergleich zur phylogenetischen Verwandtschaft der hier diskutierten Taxa wurden 10 Merkmale am Schädel und Carapax ausgewählt und in Beziehung gesetzt. Die kladistische Analyse ergab folgende Verhältnisse:

(1) Kein sekundäres Palatinum, Vomer ausschließlich primär, Praemaxillaria paarig, (2) sekundäres Palatinum unter Einbeziehung des Vomer vorhanden, Praemaxillaria paarig, (3) anteriorer Teil des Vomer in sekundäres Palatinum einbezogen, sekundäre Pterygoidalgrate berühren Processus pterygoideus externus, (4) Vomer vollständig am sekundären Palatinum beteiligt, (5) Carapax, soweit bekannt, ohne oder mit sehr kleinen Peripheralfontanellen, Maxillare nicht am Processus pterygoideus posterior beteiligt, (6) Processus pterygoideus posterior und Apertura narium interna weit nach posterior verlagert, Processus pterygoideus externus et posterioris disjunkt, Maxillare am Bau des Processus pterygoideus posterioris beteiligt, Carapax mit deutlichen Peripheralfontanellen, (7) Processus pterygoideus posterioris überlagert externus, Apertura narium interna weit anterior vor diesen liegend, (8) immer deutlich ausgeprägtes Cervicale viel breiter als lang, (9) sekundäres Palatinum weiter entwickelt als bei *O. emarginatus* (nach WEEMS 1988), aber nicht so stark wie bei *Erquelinnesia*, Processus pterygoideus externus et posterioris liegen dicht beieinander und auf gleicher Höhe, (10) Cervicale nicht vorhanden.

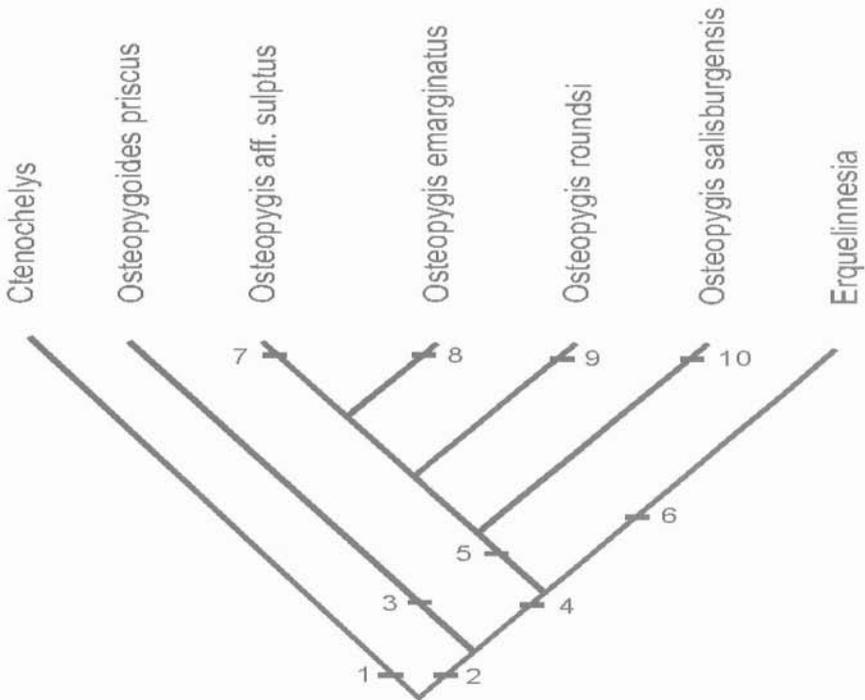


Abb. 7: Kladogramm zur phylogenetischen Verwandtschaft der Osteopygidae nach bis jetzt bekannten Carapax- und Schädelmerkmalen. *Neurochelys harvicensis* nicht berücksichtigt. Erläuterungen im Text.

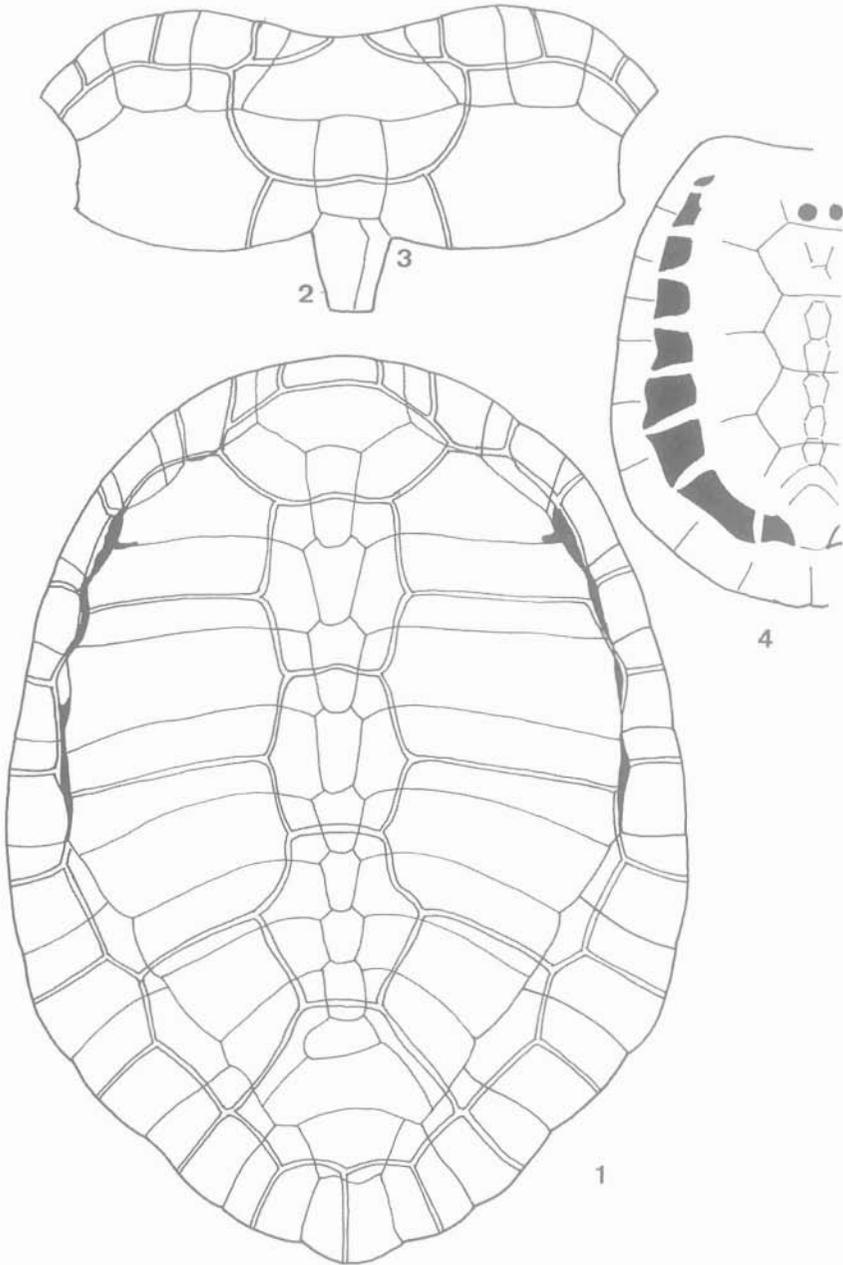


Abb. 8: Carapaxansichten von dorsal der bekannten Osteopygidae.  
 1. *Osteopygis emarginatus*, 2. *Osteopygis roundsi*, 3. *Osteopygis salisburgensis*, 4. *Erquelinnesia planimentum*. Schematisiert nach KARL 1996, WEEMS 1988 und ZANGERL 1980. Ohne Maßstab.

## Paläogeographie und Stratigraphie

Das Genus *Ctenochelys* ist für Nordamerika und Zentraleuropa nachgewiesen. Hierbei sind *Ct. tenuitesta* ZANGERL 1953 und *Ct. acris* ZANGERL 1953 aus dem Campanien, obere Kreide von Alabama, sowie *Ct. Stenopora* (HAY 1905) und *Ct. procax* (HAY 1908) aus dem Coniacien, obere Kreide von Kansas bekannt (ZANGERL 1953). Mit *Ct. gigantea* (OERTEL 1914) aus dem unteren Aptien, untere Kreide von Kastendamm bei Hannover Norddeutschland, liegt der bislang älteste Vertreter des Genus vor (KARL 1993). Zur paläogeographischen Verbreitung der Osteopygidae in Westeuropa führt MOODY (1993) für England *Neurochelys harvicensis* (WOODWARD 1830) und für Belgien und Frankreich *Erquelinnesia planimentum* (OWEN 1841), alle aus dem Paläogen an. ZANGERL (1971) gibt noch *Erquelinnesia gosseleti* (DOLLO 1886) und *Glossochelys planimenta* (OWEN 1841) als getrennte valide Taxa an. *Osteopygis emarginatus* COPE 1868 aus dem Greensand, obere Kreide von New Jersey und der Manasquan Formation, Untereozän, sowie *Osteopygis roundsi* WEEMS 1988 aus der Aquia Formation, Thanetien, Oberpaläozän leiten in der morphologischen Evolution der Palatinalregion direkt zu *Erquelinnesia planimentum* über, auch sind sie stratigraphisch deutlich konzentriert. Im unteren Cuisium, Untereozän von Österreich, tritt in Zentraleuropa mit *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996 einer der jüngsten Vertreter des Genus auf (siehe Abb. 9).

Über Funde von Vertretern der Osteopygidae aus südamerikanischen Fundstellen wurde bislang, außer von *Osteopygis sculptus* STAESCHE 1929 nichts bekannt. Angaben bei HUENE (1956), welche sich sicher auf erstere und ?*O. kansuensis* BOHLIN 1953 beziehen (s.a. ?*O. acutus* und ?*O. latilimbata* BOHLIN 1953 (KUHN 1964)), sind unklar, da dort das Genus *Osteopygis* COPE unter der "Familie Cheloniidae mit den Synonyma *Catapleura* und *Propleura* (COPE), Oberkreide, New Jersey, Patagonien, China (Fig. 227)" auftritt. Der Verweis auf die Abbildung bezieht sich auf eine "Ventralansicht des Panzers von *Osteopygis* COPE aus der Oberkreide von New Jersey. Nach WIELAND". Ein weiteres Mal wird die Gattung bei der "Familie Toxocheilyidae, Unterfamilie Osteopyginae, Oberkreide Kansas", mit dem unsicheren Synonym ?*Rhetechelys* angeführt. Während derartige Funde aus chinesischen Lokalitäten jüngst nicht mehr aufgeführt werden (vgl. YE 1994), ist der fast komplette Schädel von *Osteopygis* aff. *sculptus* aus der Oberkreide von Chile hier bekannt gegeben. Zumindest dieser hier provisorisch zu *Osteopygis* aff. *sculptus* STAESCHE 1929 gerechnete Rest SFMF Nr. R 4151 kann bis zu einer Neubearbeitung und vollständigerem Material von der Typuslokalität m.E. als Vertreter der Gruppe gelten. Ein wichtiges Charakteristikum dieses Genus, die tiefen Kavernen für die Aufnahme der freien Costaenden in den Peripheralia ist auch vom Typusmaterial beschrieben und abgebildet (STAESCHE 1929, Fig. 8 u. 10) worden.

CHRONOSTRATIGRAPHIE		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
0,01	QUARTÄR	PLEISTOZÄN											
		VILLFRANCHIEN											
5,5	PLIOZÄN	PIACENZIAN											
		ZANCLIAN											
		MESSINIAN											
11	MIOZÄN	TORTONIAN											
		SERRAVALLIAN											
		LANGHIAN											
16,5	NEOGEN	BURDIGALIAN											
		AQUATANIEN											
		CHATTIAN											
24	OLIGOZÄN	RUPELIEN											
		PRIBONIAN											
		BARTONIAN											
36	PALÄOGEN	LUTETIAN											
		YPRESIAN											
		THANETIAN											
43,5	EÖZÄN	DANIAN											
		MAASTRICHTIAN											
		CAMPANIAN											
55	PALAEOZÄN	SANTONIAN											
		CONACIAN											
		TURONIAN											
66	KREIDE	CENOMANIAN											
		ALBIEN											
		APTIAN											
89	OBERE												
97,5	UNTERE												

Abb. 9: Tabelle zur stratigraphischen Verbreitung der Osteopygidae und vermutlicher Vorfahren. Zusammengestellt nach Angaben von KARL 1993, MOODY 1993, ZANGERL 1971:

1. *Ctenochelys gigantea*, 2. *Ct. stenopora*, 3. *Ct. procax*, 4. *Ct. tenuitesta*, 5. *Ct. acris*, 6. *Osteopygoides priscus* gen. et sp. nov., 7. *Osteopygis* aff. *sculptus*, 8. *O. emarginatus*, 9. *O. roundsi*, 10. *O. salisburgensis*, 11. *Neurochelys harvicensis*, 12. *Erquelinnesia planimentum*.

Kreis leer = *Ctenochelys*, Kreis voll = *Osteopygis*, Dreieck leer = *Neurochelys*, Dreieck voll = *Osteopygoides* gen. nov., Quadrat voll = *Erquelinnesia*;

BRÖIN (1988) hält diese Spezies nicht für einen Vertreter von *Osteopygis*. KUHN (1964) führt noch einen unvollständigen und unklaren Carapaxrest von *Osteopygis? spec. indet.* aus dem Senon von Schweden (nach PERSSON 1960: occ. zit. KUHN 1964) auf, welcher hier vernachlässigt wird.

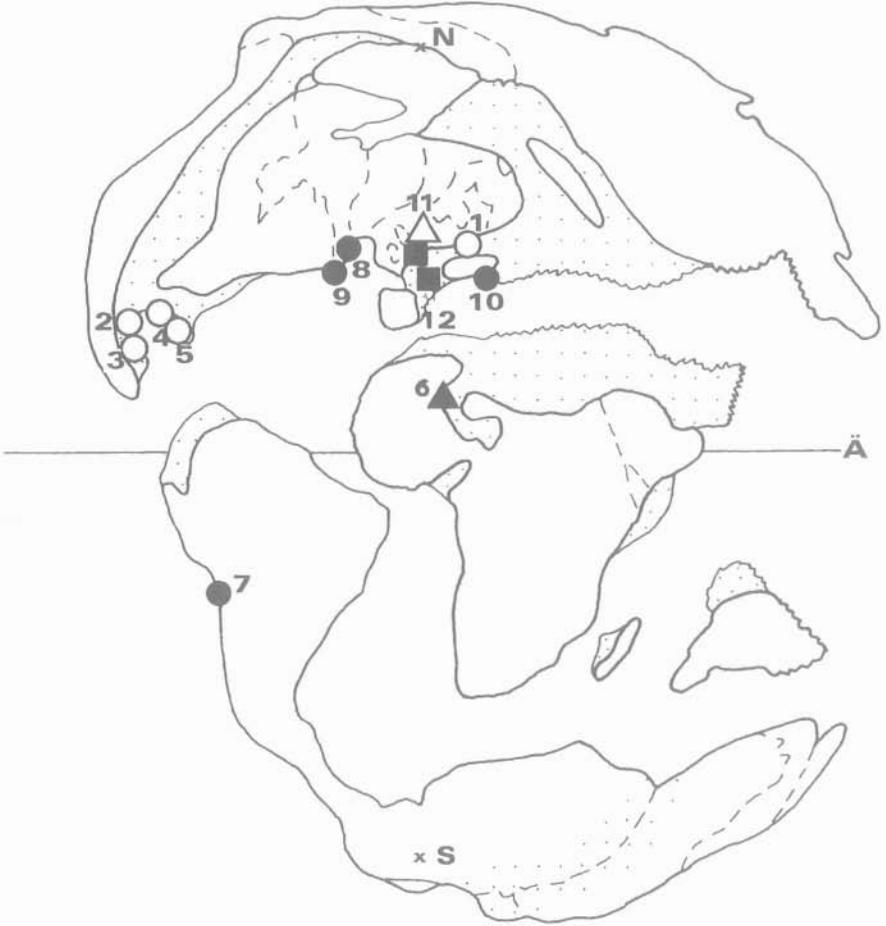


Abb. 10: Paläogeographische Verbreitung der Osteopygidae und vermutlicher Verwandter von der oberen Unterkreide bis zum unteren Paläogen. Nummern wie in stratigraphischer Tabelle. Kartenvorlage nach COX & MOORE (1987) verändert.  
 N = Nordpol, S = Südpol; Ä = Äquator.

## Diskussion

Nach ZANGERL (1980) differieren die beiden Gruppen Toxochelyidae mit Osteopygidae einerseits und Cheloniidae andererseits in ihren Evolutionsmustern der Adaption an die pelagische Lebensweise. Während die Toxochelyidae und Osteopygidae während dieses Prozesses eine graduierte kontinuierliche Entwicklung, auch in der wie hier dargestellten progressiven Ausdehnung des sekundären Palatinums, durchlaufen, sind die geologisch ältesten Vertreter der Cheloniidae auch die am meisten an die pelagische Lebensweise angepaßten. Die rezenten Spezies hingegen sind bis auf *Eretmochelys imbricata* die unspezialisiertesten der Familie. Er schließt daraus einen episodischen Charakter derartiger Adaptionen, welche nicht einen unmittelbaren phylogenetischen Verwandtschaftsgrad anzeigen müssen. In diesem Zusammenhang kann *Osteopygis aff. sculptus* gesehen werden, da hier sich das progressive sekundäre Palatinum lückenlos in die morphologische Reihe des Genus *Osteopygis* einpaßt, in den vorhandenen *Nasalia* hingegen ein deutliches Differenzierungskriterium zu allen bekannten Spezies der Osteopygidae vorliegt, das eine generische Sonderstellung rechtfertigen könnte und auf eine vermutliche polyphyletische Entwicklung der Osteopygidae hinweist. Zumindest am chilenischen Schädel SFMF Nr. R 4151 sind einige Merkmale augenfällig, die auf die Baenidae hinweisen: *Nasalia*, weite Exoccipitalregion (vgl. GAFFNEY 1979, 1982). Eine solche Variante könnte durch die Auffassung von MOODY (1984) erhärtet werden: "Of less importance is the development of a secondary palate... This condition could be regarded as advanced for the toxochelyidae (inkl. dort Osteopyginae; Anm. Verf.), but its significance in turtle evolution is probably confined to the development of specific feeding habits." Das scheint einleuchtend, da der Übergang in einen neuen Lebensraum wie dem marinen Bereich (s.a. WEEMS 1988) in erster Linie wohl Adaptionen zur Erhöhung der Fitneß erfordern, d.h. erst einmal das Überleben zu ermöglichen und sich ernähren zu können. Dabei sind die Veränderungen gegenüber der Ausgangsform bezüglich der Evolutionszeit an Schädelementen und Extremitäten rasanter als am Panzer (s. ZANGERL 1980). Obwohl sekundäre Palatini auch bei stratigraphisch jüngeren und rezenten Seeschildkröten vorkommen, meint MOODY (1984): "As is often the case in turtles the more specialised condition is often witnessed in genera that occur early in the geological history of the group." Über den Entwicklungstrend der sekundären Palatini innerhalb der Osteopygidae äußern sich PRITCHARD & TREBBAU (1984): "The osteopyginae are known from the very late Cretaceous of North America and from the Eocene of western Europe. Overtimes, the osteopygines show increasing specialization, with the secondary palate developing progressively until it reached the extreme development shown in the early Eocene Belgian form *Erquelinnesia gosseleti* (ZANGERL 1971), an advanced osteopygine probably derived from the earlier genus *Osteopygis*".

Die bislang bekannten Evolutionstrends in den typischen Körpermerkmalen innerhalb der Osteopygidae, wie die gewaltige posteriore Ausdehnung des sekundären Palatinums, die relativ unspezialisierten Humeri und der stark ossifizierte Carapax mit starkem Peripheralarand bei fast vollständiger Reduktion der peripheren Fontanellen (außer *Erquelinnesia*), deuten auf eine Adaption an litorale Verhältnisse hin. Diese könnte mit einer großflächigen Ausdehnung der kontinentalen Schelfgebiete an der Wende Kreide-Tertiär korrelieren und hätte die entsprechenden morphogenetischen Konsequenzen gehabt. Eine Besiedlung von bevorzugt Flachmeergebieten, Lagunen oder evtl. Deltabereichen bei gleichzeitiger durophager Nahrungsspezialisierung auf Muschel- oder Brachiopodenbänke ist vorstellbar. Dabei wären auch die dorsalwärts ausgerichteten Orbitae resp. Augen von Nutzen gewesen, da im Flachwasser Gefahren vorwiegend von oben zu erwarten sind.

Zusammenfassend läßt sich *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. durch den noch nicht so langen sekundären Vomerbereich und die dadurch geringere Ausdehnung des sekundären Palatinum sowie daraus resultierender großer nach posterior ausgedehnter Palatinalbereiche bis zum Processus pterygoideus externus als ursprünglichstes Stadium der Osteopygidae kennzeichnen. Die Zugehörigkeit von *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. zu dieser Gruppe ist durch die bereits ausgebildete knöcherne und posterior von der Apertura narium interna begrenzten Choane sicher gegeben. Durch ihre geringe Ausdehnung bestehen aber immer noch große Ähnlichkeiten mit *Ctenochelys* ZANGERL 1953, so daß *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. zwischen diesen beiden Genera, also auch den Familie Lophochelyidae und Osteopygidae vermittelt, die Gattungs- und Familiengrenzen in die Osteopygidae aber durch die Existenz des kurzen sekundären Palatinums bereits überschritten hat. Durch diesen ursprünglichen morphologischen Zustand kann *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. als erstes Ausgangsstadium der Osteopygidae im engeren Sinne gelten und löst den bisher entsprechenden theoretischen Status von *Ctenochelys procax* (HAY 1908) ab. *Osteopygis aff. sculptus* ist nach bisherigen Kenntnissen das erste phylogenetische Stadium der Osteopygidae mit vollständigem sekundären Palatinum.

Durch die Nachweise von *Ctenochelys gigantea* (OERTEL 1914) und *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996 für Zentraleuropa (KARL 1993, 1996), *Osteopygis aff. sculptus* für Südamerika sowie *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. sp. nov. für Nordwestafrika wird der bislang vermeintliche Isolationscharakter der betreffenden Gruppe auf Nordamerika aufgelöst.

## Literatur

- ARAMBOURG, C. (1952): Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc- Algérie- Tunisie). - Notes Mém. serv. Mines géol. Maroc., **92**:1-396, 46 Taf., Rabat.
- BERGOUNIOUX, F. M. (1952): Les Chéloniens fossiles de Gafsa. - In: ARAMBOURG, C. & SIGNEUX J. Les Vertébrés fossiles de gisements de Phosphates (Maroc Algérie Tunisie). - Notes Mém. serv. Mines géol. Maroc, Appendice: 377-396, 1 Abb., 2 Taf., Rabat.
- BROIN, F. de (1988): Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires partir du Crétacé. - Stud. Geol. Salmanti-censia, Stud. Palaeocheloniologica, **2** (5): 103-142, Salamanca.
- COX, C. B. & MOORE P. D. (1987): Einführung in die Biogeographie. - UTB **1408**, 311 S., 99 Abb., 5 Tab.; Fischer, Stuttgart.
- GAFFNEY, E. S. (1979): Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **164**:65-375, 273 Abb., 1 Tab., New York.
- GAFFNEY, E. S. (1982): Cranial morphology of the baenid turtles. - Am. Mus. Novit. **2737**:1-22, New York.
- GAFFNEY, E. S. & MEYLAN P. A. (1988): A phylogeny of turtles. - in: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, vol. 1, Amphibians, Reptiles, Birds, (ed. M. J. Benton), Systematics Association Special Volume No. **35 A**:157-219, Clarendon Press, Oxford.
- HAY, O. P. (1908): The fossil turtles of North America. - Carnegie Inst. Wash. Publ., **75**:1-568, 113 Taf., Washington.
- HUENE, F. v. (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. - 716 S., 690 Abb., Fischer, Jena.
- KARL, H.-V. (1993): Über zwei problematische fossile Seeschildkrötenreste (Testudines, Chelonioidea) Norddeutschlands. - Mauritia (Altenburg), **14**, 3:289-296, 5 Abb., 2 Tab., Altenburg.
- KARL, H.-V. (1996): Einige Bemerkungen über die fossilen Schildkröten (Reptilia, Testudines) des Bundeslandes Salzburg, Österreich. - Mitt. Ges. Salzburger Landesk., **136**. Vereinsj., 389-426, 13 Abb., Taf. I-VIII, Salzburg.
- KUHN, O. (1964): Fossilium Catalogus I: Animalia. Pars 107, Testudines. - 299 S., Gravenhage.
- MLYNARSKI, M. (1969): Fossile Schildkröten. - Neue Brehm-Bücherei **396**, 128 S., 73 Textabb., 17 Tafelabb., Wittenberg-Lutherstadt.
- MLYNARSKI, M. (1976): Testudines. In: O. KUHN (ed.): Encyclopedia of Palaeoherpetology. - Part **7**, 129 S., 116 Abb., Fischer Verlag, Stuttgart-New York.
- MOODY, D. (1993): Cretaceous - Tertiary marine turtles of north west Europe. - Revue de Paléobiologie, Vol spéc., **7**:151-160, 7 Fig., Genève.

- MOODY, R. T. L. (1976): The discovery of a large pelomedusid turtle from the phosphates of Morocco. - *Tertiary Res.*, **1** (2):53-58, 1 Fig., 2 Pl., London.
- MOODY, R. T. L. & BUFFAUT E. (1981): Notes on the systematics and palaeoecology of the crocodiles and turtles of the Metlaoui Phosphates (Eocene) of Southern Tunisia. - *Tertiary Res.*, **3** (3):125-140, 3 Fig., 4 Pl., Rotterdam.
- MOODY, R. T. L. (1984): The relative importance of cranial - post cranial characters in the classification of sea turtles. - *Studia Palaeocheloniologica I*, 1 Abb., Salamanca.
- OERTEL, W. (1914): *Toxochelys gigantea* nov. spec., eine neue Schildkröte aus dem Aptien von Hannover. - *Jahresber. Niedersächs. geol. Ver. Hannover*, **7**:91-106, Hannover.
- PERSSON, P. O. (1960): Reptiles from the Senonian (U. Cret.) of Scania (S. Sweden). - *Ark. Mineral. Geol.*, **2** (35):431-478, 14 Abb., Taf. 1-20, Stockholm.
- PRITCHARD, P. C. H. & TREBBAU P. (1984): The Turtles of Venezuela. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. - 403 S., 54 Abb., 47 Taf., 16 Kart., Gainesville.
- STAESCHE, K. (1929): Schildkröten aus der oberen Kreide Patagoniens. - *Palaeontogr.*, **72**, 103-123, 17 Abb., Taf. 17-18, Stuttgart.
- WEEMS, R.E. (1988): Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat Formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. - *Proc. Biol. Soc. Washington*, **101**(1), 109-145, Washington.
- YE, X. (1994): Fossil and recent turtles of China. - 112 pp., 80 fig., 1 map, 1 pl., Science Press, Beijing.
- ZANGERL, R. (1953): The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 4. The turtles of the family Toxochelyidae. - *Fieldiana, Geol. Mem.* **3**, 137-277, 124 Abb., 26 Taf., Chicago.
- ZANGERL, R. (1971): Two toxochelyid sea turtles from the Landenian Sands of Erquennes (Hainaut) of Belgium. - *Inst. R. Belg. Sci. Nat., Mem.* **169**, 1-32, 18 Abb., 3 Taf., Bruxelles.
- ZANGERL, R. (1980): Patterns of Phylogenetic Differentiation in the Toxochelyid and Cheloniid Sea Turtles. - *Amer. Zool.*, **20**:585-596, 2 Abb., 1 Tab., New York.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Hans-Volker KARL, Prof. Dr. Gottfried TICHY und Horst RUSCHAK, Institut für Geologie und Paläontologie, Hellbrunnerstraße 34 III, A- 5020 Salzburg.

## Erläuterungen zu den Tafeln:

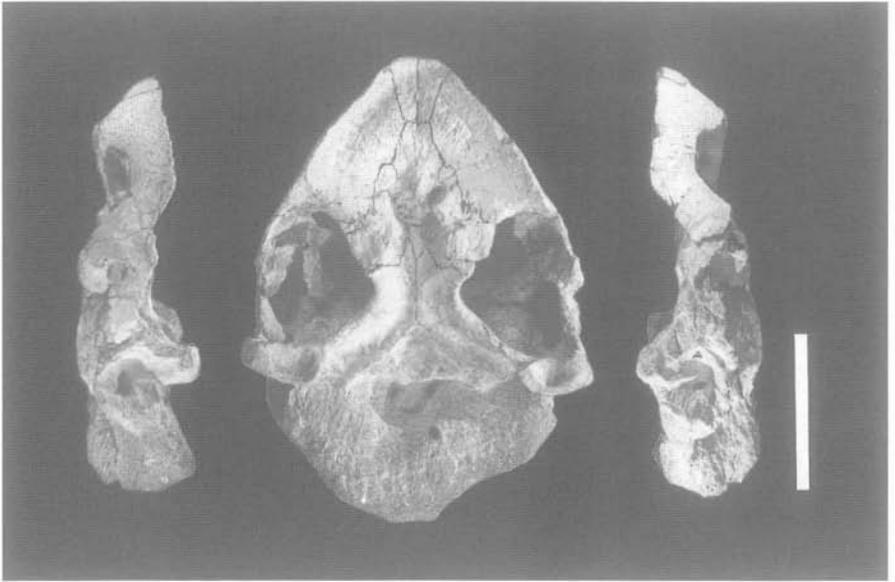
### Tafel 1:

*Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp., Oberkreide, Marokko, Holotypus, IGPS Nr. 590/1: lateral dex., palatinal, lateral sin.; Maßstab 5 cm. Original.

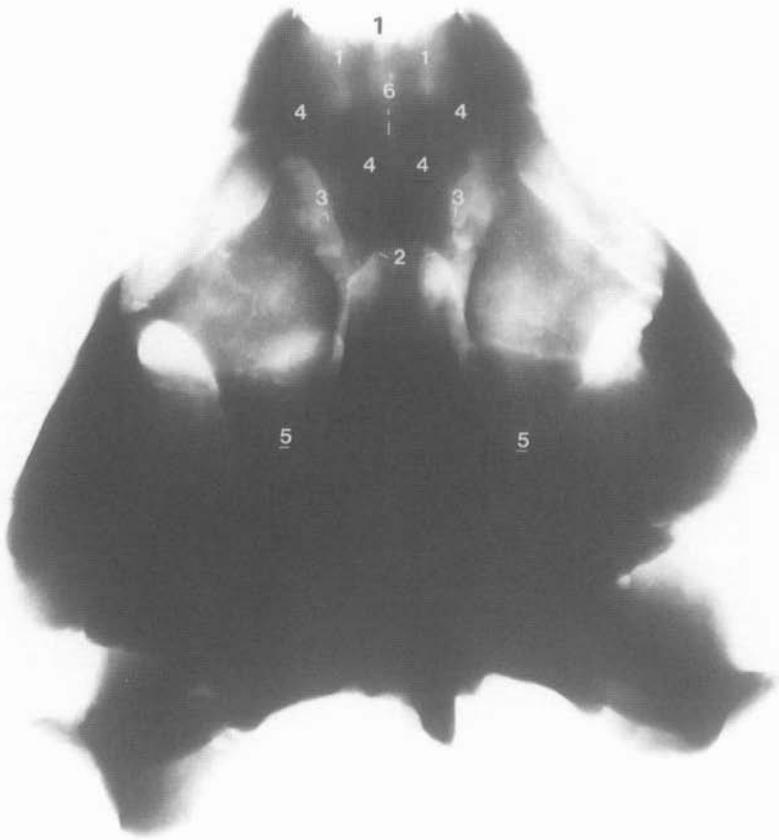
### Tafel 2:

*Osteopygis* aff. *sculptus* STAESCHE 1929, Senonien, Oberkreide, Quirquirina, Chile, SFMF Nr. R 4151, Röntgenaufnahme vom Gipsabguß von dorsal. Maßstab 5 cm.

- (1) Nasenhöhle
- (2) Apertura narium interna
- (3) Meatus choanae
- (4) Vomerzapfen
- (5) Processus pterygoides posterior
- (6) Fissura ethmoidalis.



Tafel 1



Tafel 2