

## Ueber Placochelys n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten.

Von

**O. Jaekel** in Berlin.

Mit Taf. II und 1 Textfigur.

---

Nachdem schon im Jahre 1899 durch Herrn Prof. DESIDERIUS LACZKO bei Vesprem am Plattensee in unteren Keuperschichten verschiedene Wirbelthierreste gefunden und mir durch Vermittelung meines geschätzten Collegen Herrn Prof. v. LOCZY in Budapest zur Bestimmung übersandt waren, brachten weitere Nachgrabungen im vergangenen Sommer an der genannten Stelle und zwar am Jerusalemer Berg bei Vesprem in Ungarn einen Fund zu Tage, wie ihn die Palaeontologie leider nicht oft zu verzeichnen hat. Es handelt sich um ein ziemlich vollständiges Skelet eines neuen Placodontiden und damit um die älteste bezahnte Schildkröte. Beiden Momenten soll die Benennung „*Placochelys placodonta*“ Rechnung tragen.

Das von Herrn Prof. LACZKO gesammelte Material bestand aus einer Anzahl von Gesteinsstücken mit eingeschlossenen Knochen und einer Anzahl frei aus Mergel herausgelösten Knochen und Knochenfragmenten. Ein in der Mitte zerschlagener Block enthielt in beiden Hälften den Schädel, der durch den Bruch quer gespalten war, und darüber ein Stück des mittleren Rückenpanzers. Ein zweiter in viele Bruchstücke zerlegter Block enthielt ein grosses seitliches Stück des Rückenpanzers, ein dritter kleinerer ein Fragment der anderen

Seite dieses Panzers. Ein Theil der Wirbel sass hinten am Schädel an, Theile des Beckens und einzelne Rippen fanden sich in enger Anlagerung an Theile des Rückenpanzers, die übrigen Knochen waren verstreut, theils in den festeren Kalkblöcken, theils in dem sie ursprünglich unterlagernden Mergel.

Dem Dank, den sich Herr Prof. LACZKO von Seiten der Palaeontologie verdient hat, reihe ich den an, den ich persönlich meinem Collegen v. Loczy in Budapest dafür schulde, dass er mir die Bearbeitung dieser wichtigen Reste anvertraute.

Die Präparation derselben stellte sehr hohe Anforderungen an Sorgfalt, Geduld und Zeit, die aber natürlich bei der Wichtigkeit des Materials nicht gescheut werden durften. Nach sechsmonatlicher Arbeit, die theils von mir selbst, theils unter meiner steten Aufsicht von den Präparatoren des Berliner palaeontologischen Museums ausgeführt wurden, ist das erfreuliche Resultat zu verzeichnen, dass fast alle überlieferten Theile nunmehr in freier Form vorliegen. Der Schädel ist von allen Seiten freigelegt, ebenso konnten die meisten Knochen allseitig vom Gestein befreit werden, was bei der Härte des Kalkes und der Weichheit der Knochen nicht eben leicht war. Die Buckel, die den Rückenpanzer zusammensetzen, erwiesen sich allerdings als so mürbe, dass bei ihrer ausgeprägten Sculptur ein sauberes Absprengen des Gesteins völlig ausgeschlossen war. Ich habe mich daher dazu entschlossen müssen, die Substanz der Buckel zu entfernen, um dadurch deren Aussenfläche als Abdruck im Gestein freilegen zu können. Das ist denn auch vollständig gelungen und dabei natürlich auf die Herstellung mikroskopischer Präparate zur Untersuchung der histologischen Structur Bedacht genommen worden.

#### A. Beschreibung der erhaltenen Theile.

Der Schädel ist mit Einschluss der hinteren Randbuckel 16 cm lang, am Jochbogen 12 cm breit und zeigt am Hinterende des Unterkiefers eine Höhe von 7 cm, die übrigen Maassverhältnisse sind aus Taf. II Fig. 1—3 zu ersehen, die den Schädel von oben, von der Seite und von unten darstellen. Fig. 1 und 2 sind verkleinerte photographische Aufnahmen, die dank der Güte des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Möbrus im

zoologischen Museum in Berlin angefertigt wurden; die Figur p. 130 zeichnete ich in natürlicher Grösse, wobei die Bruchlinien fortgelassen, eine Ecke am linken Unterkiefer ergänzt und die Lage der Zähne des Unter- und Oberkiefers mit unterbrochenen bezw. punktirten Linien angedeutet wurde.

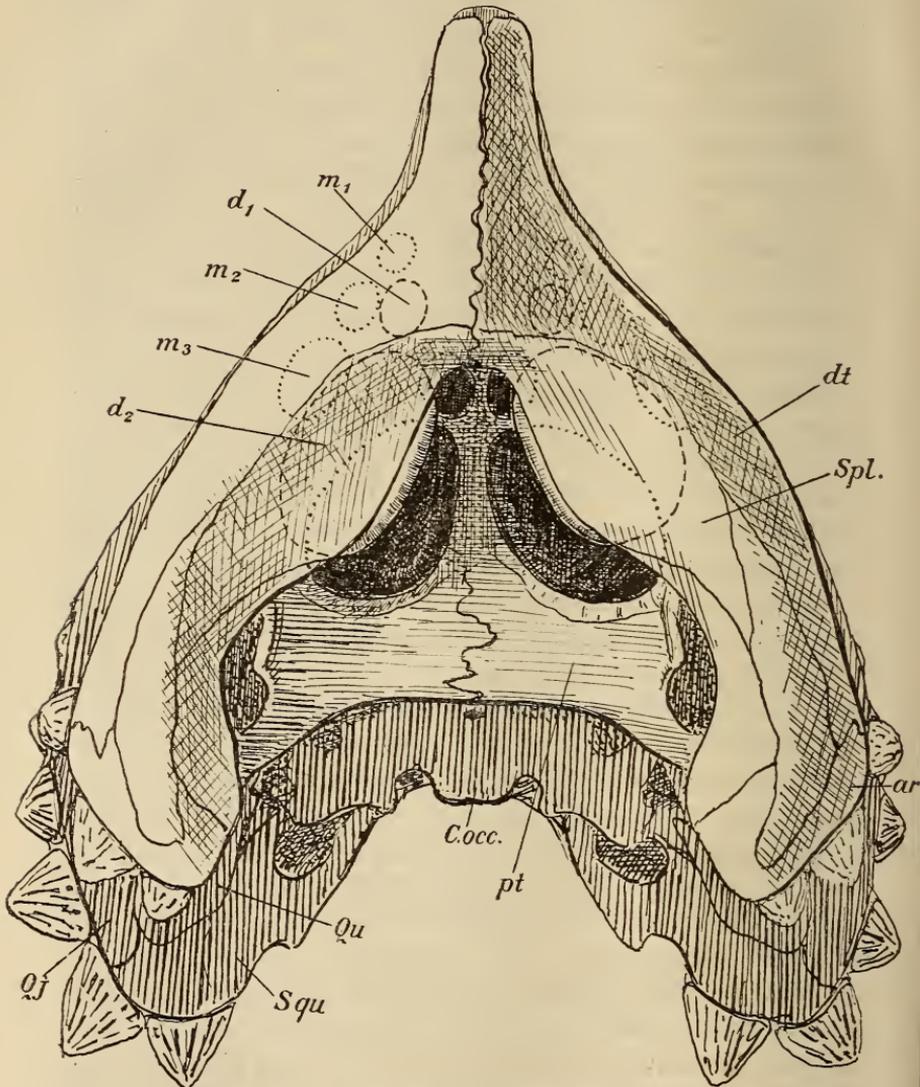
Die Oberseite, die Taf. II Fig. 1 verkleinert zeigt, lässt den Umriss und die Schädelgruben sehr deutlich erkennen. Der Umriss ist durch seine trianguläre Form, die Einbiegung der Hinterseite und die Verjüngung des Schnauzentheiles gekennzeichnet. Die Nasenlöcher (*n*) sind getrennt, aber einander sehr genähert und ziemlich klein, an der hinteren Grenze des verjüngten Schnauzentheiles gelegen. Die Augengruben mässig gross, fast rund und schräg seitwärts und nach oben gerichtet (vergl. auch Fig. 2). Die Schläfengruben sind gerundet rhomboidisch, ziemlich gross und seitlich von sehr kräftigen Jochbogen umspannt. Das pineale Scheitelloch ist ziemlich klein, längsoval, zwischen dem Vorderrand der Schläfengruben und damit ziemlich genau im Mittelpunkt der Schädeloberseite gelegen. Die Hinterseite des Schädels ist in der Mediane hinter den Schläfengruben weit nach vorwärts eingebuchtet.

Die Oberfläche der Schädelknochen ist vorn, d. h. bis zur Augenregion ziemlich glatt, so dass hier die Nähte der Prämaxillen, Nasalia, Maxillen und Praefrontalia ziemlich deutlich markirt sind. Im hinteren Theil ist aber die Schädeloberfläche so rau, dass Nähte kaum zu erkennen sind, und am Hinterrand der Jochbögen sogar gesonderte kräftige Hautbuckel zur Ausbildung gelangen. Dieselben sind auf die Schädelknochen mit rauher Fläche aufgewachsen, lösen sich aber schon wegen ihrer lockeren Verknöcherung leicht ab.

Die Unterseite des Schädels kann wegen des ihr ansitzenden Unterkiefers nicht vollständig freigelegt werden. Da aber der den Schädel durchsetzende Querbruch über das Lageverhältniss der Knochen im Querschnitt und die Bezeichnung werthvolle Aufschlüsse gab, so liess sich über die Zusammensetzung der Gaumenfläche zum grössten Theil Klarheit gewinnen.

Die Pterygoidea (*pt*) sind kräftig, in der Symphyse fest verwachsen, hinten ziemlich geradlinig abgeschnitten; seitwärts sind sie an die Quadrata angeschlossen und davor mit

einer abwärts gerichteten Umbiegung versehen, die als Gleitfläche für den Kronfortsatz des Unterkiefers dient. Die Palatina sind gross, mit je einem grossen hinteren und einem



Skizze der Unterseite des Schädels und des Unterkiefers.

kleinen vorderen Mahlzahn versehen. Vor dem Vorderrand derselben sind die allerdings nicht freigelegten, aber nach dem Befunde bei *Cyamodus* zu erwartenden Choanen zu suchen.

Die Region in der die Vomera bezw. die hinteren Grenzen der unbezahnten Prämaxillen zu suchen wären, ist durch den Unterkiefer verdeckt, dagegen sind die Maxillen grösstentheils freigelegt und mit je drei kleinen, nach vorn an Grösse abnehmenden runden Mahlzähnen versehen. Die Lage der Oberkieferzähne ist in der Fig. 2 durch punktirte Umrisse angedeutet, um ihr Zusammenwirken mit den Zähnen des Unterkiefers anschaulich zu machen.

Der Unterkiefer endet hinten stumpf abgerundet, besitzt einen sehr kräftigen, hohen Kronfortsatz und zwei Zähne, einen grossen ovalen hinteren und einen kleinen rundlichen vorn. Letzterer liegt hinter der Stelle, wo sich der Unterkiefer in den spitzen Schnauzenabschnitt verjüngt, der hintere in der Mitte des verdickten Abschnittes. Die Unterkieferäste sind in der Symphyse fest verwachsen, indessen lockert sich diese Verbindung an der Schnauzenspitze, so dass sich hier Verhältnisse anzubahnen scheinen, wie sie bei *Hyperodapedon* in Gestalt einer Gabelung der Schnauzenspitzen vorliegen. Bei *Placochelys* sind dieselben jedenfalls auch unbezahnt und eine unverkennbare Porosität der Knochenbildung an der Spitze lässt die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass auch hier schon hornige Schnäbel die Schnauzenspitzen umhüllten. Von knöchernen Elementen des Unterkiefers sind das Articulare, das Angulare, Supraangulare, Complementare, Spleniale und Dentale deutlich geschieden. Es sind das übrigens dieselben Knochen, die ich auch bei *Placodus* nachweisen kann. Am hinteren äusseren Ende der Unterkiefer sitzen drei kleine Buckel lose auf (Textfig. p. 130).

Das Gebiss setzt sich hiernach in folgender Weise zusammen.

Im Unterkiefer ein grosser hinterer ( $d_2$ ) und ein kleiner vorderer Zahn ( $d_1$ ), beide auf dem mittleren Theil des Dentale.

Im Oberkiefer ein grosser hinterer, ein kleiner vorderer Gaumenzahn, drei kleine nach vorn an Grösse abnehmende Maxillarzähne ( $m_{1-3}$ ). Ihre Stellung ist in der Textfigur durch unterbrochene Linien zum Ausdruck gebracht.

Der Umstand, dass alle Theile des sonstigen Skeletes aus ihrem Zusammenhange gelöst sind, also im Gestein bunt

durcheinander lagen, erschwert namentlich die Beurtheilung der Wirbelsäule.

Ein Wirbel, der zunächst nur im Querbruch sichtbar ist, macht mit seinen grossen Zygapophysen durchaus den Eindruck eines typischen Chelonier-Halswirbels und passt auch in der Grösse gut an diesen Platz. Einige unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Wirbelcentra zeigen in der Mitte ihrer Oberfläche, also unter dem Rückenmark, eine rechtwinkelig eingeschnittene oblonge Grube, über deren Deutung ich noch im Unklaren bin, da ich auch annähernd ähnliche grosse Vertiefungen nirgends beobachtet habe. Auch kenntnissreichere Collegen wie L. DOLLO haben mir keine Auskunft darüber geben können. Die betreffenden Wirbel sind mit kräftigen Diapophysen versehen und erinnern in Form und Grösse mehr an Becken- und Schwanzwirbel von Cheloniern als an Halswirbel. Fragmente grösserer, tief ausgehöhlter, fast kahnförmiger Wirbel liegen ebenfalls vor und dürften ohne Bedenken als „thecale“ Rumpfwirbel zu deuten sein. Ein kleiner Wirbel dürfte ebenso sicher der Schwanzregion zuzurechnen sein; er ist mit starken Querfortsätzen versehen und dürfte wohl dem vordersten Theile des wahrscheinlich sehr kurzen Schwanzes angehört haben.

Der Rückenpanzer besteht aus knöchernen kegelförmigen Buckeln; die in ganz unregelmässiger Weise zusammengefügt und mit ihren Basen durch rauhe Nähte fest verwachsen sind. Ihre Grösse ist sehr verschieden, einzelne sind etwa 25 mm dick und 30 mm hoch; um sie gruppieren sich die kleineren, deren Grösse in den einzelnen Regionen wechselt, aber im Allgemeinen kaum ein Drittel und Viertel der Grösse jener erreicht. Der Panzer ist flach gewölbt, an den Seiten aber etwas stärker nach unten umgebogen. An dem so entstehenden Seitenrand stehen in kurzen Abständen besonders kräftige Buckel. Unter diesen findet sich ein schuppiger Gürtel, der wiederum in einer ganz dünnen, sehr schwachen Panzerung noch eine Strecke weit auf die Ventralseite fortsetzt (Fig. 3). Dass ein dem Rückenpanzer ähnlicher Bauchpanzer existirte, ist hiernach absolut ausgeschlossen, und dieser Umstand ist besonders wichtig im Hinblick darauf, dass der Rückenpanzer dem von *Dermochelys* ähnlich

ist, die aber einen ebenso skeletirten, aus Buckeln zusammengesetzten Bauchpanzer besitzt. Ein kleines länglich schildförmiges Panzerstück umfasst mehrere dicht aufeinander gerückte grosse Buckel, die seitlich von kleinen umrandet werden. Dieses Stück dürfte als Deckschild des kurzen Schwanzes gedient haben.

Von den Brust- und Bauchrippen liegen mir leider nur Fragmente vor, dieselben genügen aber, um Folgendes klarzustellen. Zwei proximale Rippenstücke, deren eines in normaler Lage unter dem Rückenpanzer lag, sind oben verbreitert, so dass sie einen gerundet T-förmigen Querschnitt haben. Die distalen, nach unten umgebogenen Rippenstücke sind stark verbreitert, ähnlich wie dies an den Rumpfrippen von *Sphenodon* zu beobachten ist, ausserdem aber mit zwischenliegenden Sternalrippen fest verfalzt bzw. verwachsen. Distal scheinen diese die verbreiterten Abschnitte der Rumpfrippen zu überragen, so dass durch die Verschmelzung der ventralen Rippenenden und der sogen. Sternalrippen ein fester Bauchpanzer entsteht. Welches Gesamtbild derselbe darbot, wird sich leider aus den vorliegenden Fragmenten kaum ermitteln lassen. Indes ist es wahrscheinlich, dass sich das Gastralskelet an die dermalen Elemente des Schultergürtels, Claviculae (Epiplastra) und Interclavica (= Episternum = Entoplastron), in ähnlicher Weise anschloss, wie wir dies von zahlreichen palaeozoischen Stegocephalen mit kräftigem Gastralskelet kennen.

Von dem Skelet der Extremitäten liegen sowohl Knochen des Schulter- und Beckengürtels, als auch der freien Extremitäten vor. Über die ersteren möchte ich specielle Angaben noch zurückhalten, da ich hoffe, aus den Gesteinstücken vielleicht noch Fragmente dieser Theile aufzufinden, indessen bemerke ich, dass das Ilium vorliegt als ein vierseitiger Knochen, dessen Höhe die Breite übersteigt und dessen Form sich daher nicht unerheblich von der bei Nothosauriden entfernt. Auch die Ossa pubis scheinen in Gestalt rundlicher Scheiben von indifferenter Form vorzuliegen, dagegen bin ich über die Deutung der Ischia noch nicht im Klaren. Vom Schultergürtel konnte ich bisher leider die hier besonders wichtigen Scapulae noch nicht sicherstellen, dagegen liegen

eine Anzahl von Extremitätenknochen vor, die eine auffallende Indifferenz der Form zeigen und darin offenbar die Anpassung an das Wasserleben erkennen lassen. Endkrallen scheinen ebenso wie bei den Nothosauriden gefehlt zu haben und die Füsse also etwa wie bei den Dermocheliden entwickelt gewesen zu sein.

## B. Die Bedeutung der neuen Form für die Stammesgeschichte der Schildkröten.

### a) Die Stellung der Placodontiden.

Was zunächst die systematische Stellung unserer Form innerhalb der Familie der Placodonten betrifft, so bildet dieselbe offenbar einen neuen Typus, der sich an *Cyamodus* anschliesst und in der Reduction des Gebisses von *Cyamodus* etwa ebenso weit entfernt ist wie dieser von *Placodus*. Letzterer weist noch je 3 prämaxillare Schneidezähne, 4—5 maxillare und 2—3 palatinale Kauzähne auf. Bei *Cyamodus* scheint zwar die Vertheilung der vorderen Zähne auf Maxillen und Prämaxillen noch nicht klargestellt, indess sind bei den typischen Arten prämaxilläre Zähne, und vor einem grösseren Kauzahn sind 2—3 kleinere auf dem Gaumen vorhanden. Unsere neue Form hat dagegen unbezahnte Prämaxillen, 3 Maxillarzähne und vor einem grösseren Gaumenzahn nur einen kleinen Palatinalzahn. Nicht nur im Schädelbau, sondern auch in der Bezeichnung scheint sich an diese Reihe *Hyperodapedon* aus dem englischen Keuper nahe anzuschliessen. Bei ihm ist ausser der prämaxillaren auch die maxillare Bezeichnung obliterirt und die palatinale in ein unregelmässiges Haufwerk von kleineren Buckelzähnen zerfallen. Ein solcher Zerfall bahnt sich übrigens auch bei *Placodus* gelegentlich an und findet ein Analogon in dem Zerfall der grossen Dipnoër-Zahnplatten bei *Conchopoma* und der der Myliobatiden bei *Ceratoptera* und *Dicerobatis*.

In diesem Rahmen bildet also unsere neue Form einen Typus, den man unbedenklich als Gattung auffassen darf. Dieselbe wäre provisorisch durch die angegebene Gebissform zu kennzeichnen und möge den Namen *Placochelys* erhalten, um auf ihre Schildkrötennatur ( $\chi\acute{\epsilon}\lambda\upsilon\varsigma$  = Schildkröte) und die Zusammensetzung ihres Rückenpanzers aus Buckeln ( $\pi\lambda\acute{\alpha}\xi$ )

hinzuweisen. Die neue Species bezeichne ich mit Rücksicht auf die hohe Bedeutung ihrer Bezahnung im Rahmen der Schildkröten und ihrer Angehörigkeit zu den Placodonten als *Pl. placodonta*.

Die rückwärtigen Beziehungen der bisher nur aus Schädelfragmenten bekannten Placodontier dürften nach den neuen Funden kaum mehr bei den Anomodontiern zu suchen sein, mit denen sie eigentlich nur die starke Verringerung der Zahnzahl theilen. Der Bau und die Anordnung derselben ist aber in beiden Gruppen durchaus verschieden und berechtigt wohl nicht, der Zahnreduction mehr verwandtschaftliche Bedeutung beizulegen, als z. B. bei den verschiedenen zahnarmen Säugethiertypen (Faulthiere, Elephanten, Nager). Auch der Bau des Schädels und anderer Körpertheile dürfte einer verwandtschaftlichen Beziehung von Anomodonten und Placodonten kaum das Wort reden. Dagegen schliesst sich *Placochelys* und noch mehr wohl der echte *Placodus* im Bau des Schädels und der Extremitäten nahe an *Nothosaurus* bzw. *Pistosaurus* an, wo übrigens auch OWEN schon die Placodonten unterbrachte.

Die höhere Bedeutung der neuen Form liegt aber offenbar in ihrer ancestralen Stellung zu den Schildkröten. Der Panzer allein macht natürlich *Placochelys* noch nicht zu einer Schildkröte — auch die Gürtelthiere haben ja einen ähnlichen Panzer —, aber die Art, wie sich dieser Panzer bildet, zeigt doch in allen Punkten echte Schildkrötencharaktere. Die dorsale Verbreiterung der Rippen als Stützen des dermalen Rückenpanzers, die Pointirung eines marginalen Buckelkranzes, die Bildung eines Bauchpanzers nach Art des Schildkrötenplastron durch Heranziehung sternaler Hautgebilde an die eigentlichen Rippen, die Aushöhlung der endothecalen Wirbel, die auf eine Ausbildung wie bei Schildkröten schliessen lässt, sind Belege genug, dass dieser Panzer wirklich auf dem Wege war, ein Schildkrötenpanzer zu werden. Dazu kommt die Annäherung des Schädelbaues an den der Schildkröten, namentlich denjenigen pleurodirer Typen, die z. Th. noch eine oben offene, hinten geschlossene Schläfengrube besitzen. Neben der Panzerbildung liegt die auffälligste Eigenthümlichkeit der Schildkröten in ihrer Zahnlosigkeit und der Bedeckung der Kiefer mit Hornscheiden. DOLLO hatte schon die Existenz

bezahnter Schildkröten prophezeit; hier liegt nun eine solche vor, die aber selbst in ihrem Zahnbesitz Anklänge an Schildkrötencharaktere zeigt, nämlich einerseits in der Reduction der ganzen Bezahnung, andererseits darin, dass bei *Placochelys* allem Anschein nach die unbezahnte Schnauzenspitze schon mit hornigen Schnäbeln bedeckt war. Auch mit dem Bilde, das sich einer unserer besten Morphologen, der leider so früh verstorbene GEORG BAUR<sup>1</sup> von den Ahnen der Schildkröten machte, ist *Placochelys* im grossen Ganzen in Einklang zu bringen. Der Besitz von Zähnen, die Erhaltung des typischen Jochbogens, des Scheiteloches und der Nasalia waren supponirte Ahnenmerkmale der Schildkröten, die *Placochelys* thatsächlich aufweist.

Einer Einreihung von *Placochelys* in die Stammesgeschichte der Schildkröten stehen namentlich zwei Momente entgegen, einerseits die bisherige landläufige Beurtheilung der Meer- und Trionychiden und andererseits das Auftreten einer bereits typisch ausgebildeten Schildkröte, *Psammochelys*, im oberen Keuper Württembergs.

Man hat bisher, von der allgemeinen Annahme einer schrittweisen Entwicklung ausgehend, diejenigen Schildkröten für die primitiveren gehalten, in denen die fremdartigen Charaktere dieses Typus nicht so scharf zum Ausdruck kamen, und deren Entfernung von normalen Reptilien deshalb geringer schien. So wurden einerseits die Trionychida den Landschildkröten phylogenetisch vorangestellt und andererseits die *Dermochelyden* (*Atheca* COPE) als primitivster Typus der lebenden Schildkröten betrachtet. Bezüglich der letzteren hat sich indessen in neuester Zeit eine Wandlung der Ansichten geltend gemacht, indem sowohl CASE, wie GEORG BAUR und LOUIS DOLLO erkannten, dass *Dermochelys* ein sehr specialisirter Chelonide sei. Diese Auffassung kann ich nach Untersuchung eines Embryo von *Dermochelys*, der mir durch Vermittelung meines Collegen Herrn Dr. TORNIER von dem zoologischen Museum in Berlin zur Untersuchung überlassen wurde, durchaus bestätigen. Ich glaube ferner, dass es keinem Zweifel unter-

---

<sup>1</sup> Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten. *Anatom. Anzeiger.* 12. 561.

liegen kann, dass die Meer- und Flussschildkröten von Land- und Sumpfschildkröten abstammen. Würden sich die Eigenschaften der Schildkröten in umgekehrter Folge consolidirt haben, so könnten nicht alle in den Punkten der Organisation eine so völlige Übereinstimmung zeigen, die offenbar nur am correlationirten Endziel des Schildkrötentypus erworben sein konnten, wie z. B. das numerische Verhältniss der Rippen und Randplatten zu einander. Das, was andererseits den Fluss- und Meerschildkröten an Testudinatencharakteren fehlt, haben die einzelnen Tribus unzweifelhaft secundär wieder aufgegeben, so die Meerschildkröten den Zusammenschluss der Rippen und deren Verbindung 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 secundär sein, da derselbe alle Elemente des typischen Plastron in normalem Lagerverhältniss aufweist.

b) Zur Morphologie des Schildkrötenskelettes.

Der Panzer der Schildkröten setzt sich nach den übereinstimmenden Ergebnissen der Anatomie, Ontogenie<sup>1</sup> und Paläontologie in folgender Weise zusammen<sup>2</sup>:

I. Skeletelemente des Dorsalpanzers oder Carapax:

a) Die medianen Neuralia, die aus einer plattigen Verbreiterung der oberen Bögen der „Thecalwirbel“ hervorgehen,

b) die 8paarigen Rippen, welche mit einem besonderen Namen Costalia bezeichnet wurden, weil man irrthümlich annahm, dass den echten Rippen besondere dermale Platten aufgelagert seien.

c) Die randlichen Platten, die offenbar alle dermalen Herkunft sind und in

c<sub>1</sub>) die eigentlichen Randplatten oder Marginalia,

c<sub>2</sub>) die Nuchal- oder Nackenplatte und

c<sub>3</sub>) die sogen. Pygalplatten differenzirt sind. Die dermale Entstehung der letztgenannten Elemente ist auch von embryologischer Seite festgestellt, indessen trägt doch auch hier

<sup>1</sup> Vergl. A. GÖTTE, Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899.

<sup>2</sup> Hierbei sehe ich zunächst von den epidermalen Hornschildern ab.

im Einzelnen das palaeontologische Material mancherlei zur Klärung bei. Bei *Placochelys* verstärkt sich der einheitliche dermale Rückenpanzer am Rand zu besonders grossen Buckeln und bei *Psammochelys* der ersten echten Landschildkröte finden sich im Gegensatz zu den jüngeren, die nur einen einfachen Kranz von Marginalien besitzen, vorn und hinten noch Zwischenplatten eingeschaltet, die E. FRAAS<sup>1</sup> als Supramarginalscuta bezeichnete. Aus derartigen Zwischenbuckeln dürften sich bereits vorher die Nuchal- und Pygalplatten specialisirt haben. Das Nuchale hat eine hervorragende functionelle Bedeutung als Ansatzstelle der Retractionsmuskeln des Kopfes<sup>1</sup>, die sich wohl auch bei *Placochelys* schon an den Vorderrand des Rückenpanzers anhefteten und augenscheinlich dort einen Stützpunkt schufen, der dann dauernd festgehalten wurde. Für seinen dermalen Charakter spricht ferner der Umstand, dass sich dieses Stück bei den Cheloniden in den Marginalkranz als vorderes Schlusstück einfügt und dort als primus inter pares erscheint.

II. Der Bauchpanzer oder das Plastron zeigt eine vollkommen andere Entstehung und beweist dadurch seine morphogenetische Unabhängigkeit von dem Rückenpanzer. G. BAUR hatte l. c. die Ansicht ausgesprochen, dass die Ahnen der Schildkröten einen gleichmässigen dermalen Panzer auf Rücken und Bauchseite gehabt hätten; das hat *Placochelys* nicht bestätigt, und ebensowenig spricht meines Erachtens dafür die anatomische Zusammensetzung des Plastron. Dasselbe besteht

a) aus den vorn gelegenen paarigen Claviculae (Epiplastra) und der median dahinter gelegenen Interclavicula (Entoplastron), den ventralen, dermalen Elementen des Schultergürtels der meisten Tetrapoden;

b) aus drei oder vier Paaren von Platten, die nach A. GÖTTE dermalen Herkunft sind und, wie *Placochelys* zeigt, grösserentheils aus den sogen. Bauchrippen oder Gastralien bestehen. Bei dieser unserer neuen Form zeigt sich aber, wie oben gesagt wurde, dass auch

---

<sup>1</sup> LOUIS DOLLO, Sur l'origine de la Tortue luth (*Dermochelys coriacea*). Bull. Soc. Sc. médicales et naturelles de Bruxelles. Febr. 1901.

c) distale Stücke der Rippen zwischen den Gastralia heruntergreifen und mit ihnen verschmelzen. Ob diese distalen Rippenstücke später zwischen den Gastralia verschwanden oder vollständig mit ihnen verschmolzen und sich von den dorsalen Rippenabschnitten ablösten, wage ich nach den mir vorliegenden Resten noch nicht zu entscheiden. Wahrscheinlich ist aber das Letztere, weil der Verband jener verbreiterten Rippenenden und der Gastralia bei *Placochelys* ein äusserst inniger ist, und die Rippen bei niederen Tetrapoden eine primäre Quergliederung besitzen, die eine Zerlegung ihrer dorsalen und ventralen Theile wohl annehmbar erscheinen lässt.

Die wichtigsten Differenzirungen der so zusammengesetzten Panzerhälften sind kurz folgende.

I. Der Rückenpanzer besteht ursprünglich (*Placochelys*) aus dermalen Buckeln, die am Rand anschwellen zu grossen Marginalbuckeln. Letztere und einige ihnen vorn und hinten angelagerte Buckel erhalten sich bei dem Gros der echten Schildkröten; während sie bei den Trionychida bis auf die vorn gelegene Nuchalplatte verschwinden, ergänzen sie sich bei den Dermochelyden wieder zu einem vollen Panzer, der aber nun nicht nur den Rücken, sondern in gleicher Weise auch die Bauchseite überzieht. Die Rippen verbreitern sich schon bei *Placochelys* beträchtlich unterhalb des Panzers, zu dessen Trägern sie werden. Diese Tendenz verstärkt sich bei den echten Schildkröten, wo die aufeinander folgenden 8 Thecalrippen miteinander und den Neuralien verwachsen und in ihrem Bereich die Erhaltung des Dermalpanzers überflüssig machen. Dieser erhält sich, abgesehen von den Pygalia und der Nuchalplatte, wie gesagt, nur an den Seiten, wo seine Elemente sich den durch die Rippen bestimmten Lageverhältnissen in enger Verwachsung einfügen. Der so geschilderte feste Carapax ist starr und unbeweglich und daher nur für Formen geeignet, die bei träger Beweglichkeit den Schwerpunkt ihrer animalen Functionen auf die Defensive legten. Diese Lebensbedingungen treffen für die Landschildkröten zu, bei denen auch Messungen über die Langsamkeit der Muskelcontractionen ausserordentlich lange Zeiträume ergaben. Bei den Formen dagegen, die ins Meer zurückgingen, wurde die Beweglichkeit gesteigert und der Querschnitt des

Körpers dem Wasserwiderstand durch Ausprägung der Spindelform angepasst. So wurde einerseits die starre Verbindung der Rippen mit den Marginalia (*Chelonidae*, *Chelydridae*) und in weiterer Folge auch die der Rippen unter sich (*Protostegidae*, *Dermochelyidae*) aufgegeben und andererseits der costale Panzer stark abgeflacht (alle Meer- und Fluss-schildkröten).

Das Plastron scheint mir in seiner historischen Entwicklung wesentlich durch zwei Factoren beeinflusst zu sein. Einerseits bedingen offenbar die Extremitäten der Landschildkröten bei ihrer Einziehung unter den Panzer eine Ausbuchtung des Plastron hinter den Armen und vor den Beinen, da sich das Ellbogengelenk nach hinten und das Kniegelenk nach vorn wendet. So entstehen z. Th. Umbiegungen des Seitenrandes des Plastron nach innen und damit die sogen. Sternalkammern der Pleurodiren, hauptsächlich aber Einbuchtungen nach der Mitte der sogen. Sternalbrücke, an der Carapax und Plastron zusammenhängen. Diese Sternalbrücke umfasst bei der triadischen *Psammochelys* noch 7 Rippen, während bei dem Gross der Landschildkröten an ihrer Bildung nur 3—4 theiligt sind. Durch diese Einbuchtungen aber werden die ursprünglich vieltheiligen Gastralelemente von vorn und hinten jederseits zusammengedrängt und zur Verschmelzung getrieben. So entstehen hinter den Armen die Hypoplastra und vor den Beinen die Hypoplastra. Zwischen beiden liegen bei den ältesten Landschildkröten noch sogen. Mesoplastra, die aber später meist verschwinden, so dass die Hyo- und Hypoplastra aneinanderstossen. Bei den Formen nun, die ins Wasser zurückgegangen sind, kommt zu der ererbten Retractionsfähigkeit der Extremitäten noch Bewegungssteigerung beim lebhafteren Schwimmen hinzu. Diese Vergrößerung des Actionsradius der Arme und Beine führt zu einer weiteren Vergrößerung der Einbuchtungen und damit zu einer Reduction des Plastron. Bei allen Meer- und Fluss-Schildkröten sind die Mesoplastra verschwunden und die Hyo- und Hypoplastra z. Th., wie namentlich bei den Trionychiden, so zusammengedrängt, dass sie im erwachsenen Zustand vollständig verschmelzen und einheitliche Stücke repräsentiren, die ich als Zygoplastra bezeichnen möchte. Bei *Dermochelys*, dem End-

glied der Meerschildkröten, sind dagegen die sämtlichen Elemente des Plastron unter Beibehaltung ihrer ursprünglichen Lage zu dünnen, kaum bemerklichen Spangen reducirt.

Der Schädel erfährt hierbei besonders in zwei Richtungen wesentliche Umgestaltungen. Nachdem zunächst gegenüber der marinen, mit spitzer Schnauze versehenen *Placochelys* bei den ersten echten Landschildkröten die Schnauze verkürzt, die Bezahnung ganz verschwunden, die Nasenlöcher vereinigt sind, und das Scheitelloch verkümmerte, treten innerhalb der echten Schildkröten besonders zwei Specialisirungen hervor. Bei den Landschildkröten erweitert sich die Schläfengrube auf Kosten ihres hinteren Abschlusses, den ich bei *Hydromedusa* (Orig. Mus. Berlin) noch vorfand, der aber bei den übrigen verkümmert zu sein scheint, während er bei *Placochelys* noch normal und kräftig ausgebildet war. Diese so entstandene, nach hinten offene Grube dient zum Ansatz der Retractoren des Kopfes, der dann infolge dieser Zurückziehung eines Schutzdaches namentlich in seinem hinteren Theile nicht mehr bedarf. Dieses für die Landschildkröten typische Verhältniss ändert sich aber bei den Meerschildkröten, bei denen der Kopf in der Bewegungsrichtung weit vorgestreckt und weniger retractil wird. Bei diesen tritt eine allmählich zunehmende Überdachung der Schläfengrube ein, die charakteristischerweise nun von vorn nach hinten durch Vergrößerung der Parietalia fortschreitet und so zu einer ganz eigenartigen Schädelform führt, die uns namentlich typisch bei *Chelone mydas* entgegentritt.

Die Extremitäten, die durch die Lebensgewohnheiten von aussen her so unmittelbar beeinflusst werden, sind hier in ihren Anpassungserscheinungen von untergeordneter Bedeutung. Bei den marinen Formen erfahren die Füsse im Wesentlichen diejenigen Umbildungsprocesse, mit denen auch in anderen Gruppen der Tetrapoden die Umbildung des Fusses zur Flosse einsetzt. Die höchste Anpassung, die der Schildkrötenfuss an die Schwimmbewegung zeigt (*Dermochelys*), bleibt indessen noch erheblich zurück hinter der Flossenbildung der Ichthyosaurier und sogar der Plesiosaurier. Aber darin werden sie noch fischartiger als diese, dass ihre Arme viel grösser werden als ihre Beine, während bei den Stammformen

wohl das Gegentheil der Fall war, und bei den Landschildkröten Arme und Beine etwa gleich gross sind.

Nach alledem gestaltet sich die Phylogenie der Schildkröten meiner Ansicht nach folgendermaassen:

Als Vorreihe, in der einerseits die Charaktere der Schildkröten consolidirt werden und andererseits auf der nicht gefestigten Grundlage weit aberriren, sind die Placodontia aufzufassen, in denen die Familie der Placodontidae mit den Gattungen *Placodus* — *Cyamodus* — *Placochelys* die Consolidirungsreihe darstellt, während die aufs Land gegangenen Rhynchosauridae wohl einen aberrirenden Seitenast bilden. Sie würden aber wenigstens einige anatomische Differenzen zwischen den Placodontiden und den echten Schildkröten ausfüllen, insofern bei ihnen

1. die Zähne durch Zerfall stärker reducirt werden und namentlich von den Maxillen<sup>1</sup> verschwinden;
2. der Hornschnabelbesatz der Prämaxillen stärker entwickelt und wahrscheinlich auch auf die Maxillen ausgedehnt war;
3. die Nasenlöcher verschmolzen sind.

Die Hauptreihe der echten Schildkröten ist in erster Linie dadurch gekennzeichnet, dass im Schädel ihre Bezahnung ganz verschwunden, das Parietalloch verwachsen, die Schnauze verkürzt und ihre Occipitalregion rückwärts verlängert ist; dass im Rückenpanzer das dermale Buckelskelet durch den „Neurocostalpanzer“, wie ich ihn kurz nennen will, an den Rand verdrängt wird, und ein horniges Platten-skelet auf dem Rücken- und Bauchpanzer entsteht. Letzteres consolidirt sich in seiner Anordnung ebenso wie das knöcherne Skelet, und diese Anordnung erhält sich auch bei den Meer-schildkröten, trotzdem das Hornskelet bei diesen wie allen ins Wasser zurückgehenden Wirbelthieren sofort stark reducirt wird. Dafür, dass sich die Charaktere der Schildkröten bei

---

<sup>1</sup> R. BURCKHARDT war in seiner interessanten Studie über *Hyperodapedon* (Ann. and Mag.) insofern im Irrthum, als er glaubte, dass, wie bei jenem, auch bei den Placodontiern die ganze hintere Bezahnung den Palatina angehörten. Die bei den letzteren deutlich separirte Maxilla ist offenbar bei *Hyperodapedon* durch die zahnlose Leiste neben den bezahnten Gäumenflächen repräsentirt.

dem Übergang der marinen Placodontier zum Landaufenthalt sehr schnell herausgebildet und consolidirt haben, spricht das geologische Vorkommen der ältesten Schildkröte, der bereits erwähnten *Proganochelys Quenstedti* aus dem oberen Keuper Württembergs. Dieselbe ist eine echte Landschildkröte, wie dies schon von EB. FRAAS<sup>1</sup> klar hervorgehoben wurde, zeigt aber besonders insofern primitive Charaktere, als sie erstens noch buckelförmige Randplatten und diese hinten in doppelter Reihe besitzt, zweitens eine sehr lange Sternalbrücke aufweist und drittens mit mehreren anderen „Amphichelydia“ BAUR's auch durch den Besitz von Mesoplastren Anklänge an indifferenteren Urzustände bewahrt hat. Der Schädel und die Extremitäten von *Proganochelys* sind leider noch unbekannt.

Während sich also die Hauptreihe der Schildkröten auf dem Lande weiter entwickelte und in verschiedenen Richtungen differenzierte, gingen von diesen Nebenreihen aus, deren Vertreter wieder ins Wasser, und zwar Sümpfe, Flüsse und auch ins Meer zurückkehrten und dabei, in verschiedenen Richtungen sich specialisirend, die auf dem Land entstandenen typischen Schildkrötencharaktere allmählich wieder abstreiften. Eine Reihe führt von *Acichelys*, *Idiochelys* im Jura durch Ablösung der Randplatten von dem Neurocostalpanzer zu den Cheloniden und Chelydriden, die wieder untereinander dadurch verschieden sind, dass bei den ersteren die Schläfengrube durch die Parietalia überdacht wird und die Elemente des Bauchpanzers zwar an ihren ererbten Plätzen verharren, aber nahezu isolirt werden, während bei den Chelydriden Hyo- und Hypoplastra zu einer schmalen Querbrücke zusammengedrängt werden und die Schläfengruben des Schädels offen bleiben. Bei den flussbewohnenden Trionychida verschwinden die Randschilder gänzlich und die Hornschnäbel werden durch eine weichhäutige Kieferbedeckung ersetzt; daher auch ihre Bezeichnung als „Weichschildkröten“. Bei den Dermochelyden schliesslich löst sich der Neurocostalpanzer wieder durch Isolirung der Elemente auf, die Plastralia verkümmern zu dünnen Stäbchen und der Hautpanzer ergänzt sich wieder

---

<sup>1</sup> Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. Stuttgart 1899. p. 401.

zu einem Buckelpanzer, der nun aber nicht nur den ganzen Rücken, sondern auch den Bauch vollständig überzieht. *Dermochelys* als die jüngste dieser Meerschildkröten kehrt also in ihrer Panzerbildung wieder ziemlich genau zu dem Ausgangspunkt zurück, der durch *Placochelys* gegeben war. Meine erste Vermuthung, dass die Ähnlichkeit beider auf directer Verwandtschaft beruhe, erwies sich sehr bald bei genauerem Studium der *Dermochelyden* als Irrthum. Die äussere Ähnlichkeit beider beruht auf einem atavistischen Rückschlag, der der biologisch und morphologisch sehr abwechselungsreichen Phylogenie der Schildkröten die Krone aufsetzt.

---

## Tafel-Erklärung.

### Tafel II.

- Fig. 1. Schädel von *Placochelys placodonta* n. g. n. sp. von oben gesehen. Photogr. etwa  $\frac{3}{8}$  nat. Grösse.
- „ 2. Seitenansicht des Schädels. Photogr.  $\frac{5}{8}$  nat. Grösse. Ein Theil des linken Jochbogens ist abgenommen, um den hohen Kronfortsatz des Unterkiefers sehen zu lassen. Die vordere Spitze des Unterkiefers ist abgebrochen, sie ist aber nicht länger als die des Oberkiefers.
- „ 3. Schräge Ansicht eines aus drei Fragmenten zusammengesetzten Panzerstückes, welches offenbar den hinteren oder vorderen Theil des Carapax bildete. Die grossen Randbuckel (*Marginalia*) treten stark hervor; oberhalb derselben, die Rückenfläche bildend, wechseln grosse und kleinere Buckel ab, während der abfallende Rand unterhalb der *Marginalia* aus flachen Knochenschuppen gebildet wird. Photogr.  $\frac{2}{3}$  nat. Grösse.

Die Originale befinden sich in der kgl. ungarischen geologischen Landesanstalt in Budapest.

---

Fig. 1.

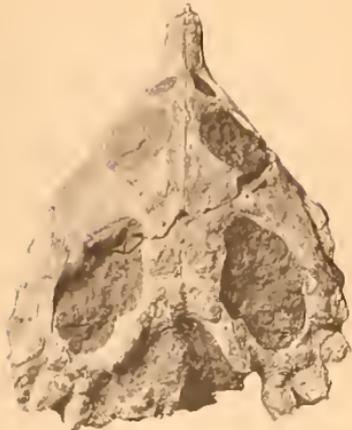


Fig. 2.

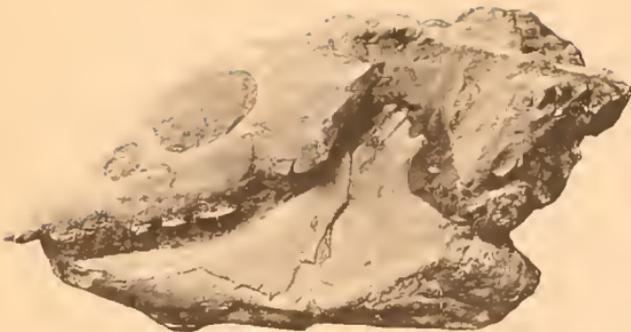


Fig. 3.



*Placochelys placodontia* Jkl

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [1902](#)

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: [Ueber Placochelys n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. 127-144](#)