

Proterochersis, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper.

Von E. Fraas.

Mit Tafel III und IV und 9 Textfiguren.

Schildkrötenreste aus der Trias gehören leider immer noch zu den größten Seltenheiten und beschränkten sich bisher, abgesehen von den kleinen Bruchstücken, welche HERM. v. MEYER¹ 1865 als *Chelytherium obscurum* beschrieb und den von HUENE² als Schildkrötenreste (*Chelyzoon latum* und *Blezingeri*) gedeuteten Knochenstücken aus dem Muschelkalk, im wesentlichen auf die beiden Stücke von *Proganochelys Quenstedtii*³ (*Psammochelys keuperina* QUENST.) aus dem Stubensandstein, welche in den Sammlungen von Tübingen und Stuttgart aufbewahrt werden. Die beiden Stücke ergänzen sich insofern sehr glücklich, als das Tübinger Exemplar von Häfner-Neuhausen einen scharfen Ausguß der Gesamtschale darstellt, während an dem Stuttgarter Exemplar von Aixheim große Teile der Knochenoberfläche auf der Außen- und Innenseite des Rückenschildes bloßgelegt werden konnten. Leider waren aber weder an dem einen, noch an dem anderen Stücke außer den Wirbeln und Rippenansätzen Knochen des inneren Skelettes festzustellen und auch die Erhaltung des vorhandenen ließ manches zu wünschen übrig. Es sind mir auch, wie der

¹ Palaeontographica. Bd. XIV. 1865. S. 120. Die Taf. XXIX abgebildeten Überreste lassen sich am besten mit *Proganochelys Quenstedtii* in Einklang bringen.

² Übersicht über die Reptilien der Trias. Koken's Geol. u. Paläont. Abhandl. Neue Folge. Bd. VI, Heft 1. 1902. S. 48 u. ff.

Huene glaubt hier Wirbel einer kryptodiren Meerschildkröte vor sich zu haben, aber die Vergleichspunkte wie die Überreste selbst sind doch überaus dürftig, und mit Recht macht Hay (Bull. Amer. Mus. of nat. Hist. Vol. XXI. 1905. S. 144) darauf aufmerksam, daß diese Wirbel noch mehr an *Baena* aus der Gruppe der Amphichelyden erinnern und deshalb wohl einer der *Proganochelys* nahestehenden Form angehören können. Das als Panzerfragment einer Thalassemyde bezeichnete Stück (Taf. VII Fig 3 u. 4) gehört zu *Plagiosternum pustuliferum* E. Fraas.

³ G. Baur, Bericht der XX. Vers. d. Oberrhein. geol. Ver. zu Metzgingen und Zool. Anz. 1888. S. 285. — Quenstedt, *Psammochelys keuperina*. Württ. naturw. Jahresh. Bd. XLV. 1889. S. 120. — E. Fraas, *Proganochelys Quenstedtii*. Ebenda. Bd. LV. 1899. S. 401.

vorzügliche Kenner fossiler Schildkröten O. P. HAY¹ nachgewiesen hat, bei meiner Bearbeitung verschiedene Irrtümer unterlaufen, welche gleich hier richtiggestellt sein sollen. Bei den Randplatten ist, wie ich in meiner Arbeit hervorgehoben habe, keinerlei Sutura zu sehen, sondern lediglich nur die Rinnen, welche ich auf die Eindrücke der Hornschilder (*Marginalscuta*) zurückführte. Diese Rinnen sind sehr zahlreich und würden etwa 22 Schilder auf jeder Seite, also etwa die doppelte Zahl, wie wir sie gewöhnlich bei den Schildkröten finden, ergeben. HAY nimmt nun an, und ich gebe dies als höchst wahrscheinlich zu, daß die Rinnen nicht nur von den Hornplatten, sondern auch von den Trennungslinien der Knochenschilder (*Marginalia*) herrühren und daß wir dann 11 knöcherne Randplatten und ebensoviel Hornschilder hätten. Wir werden sehen, daß dies auch mit unserm neuen Fund im Einklang steht; an dem Originale von *Proganochelys* läßt es sich aber nicht entscheiden, da, wie gesagt, keine Knochennähte sichtbar sind. Einen Irrtum habe ich weiterhin in der Benennung der Rippen zuzugeben, indem das von mir als erstes bezeichnete Rippenpaar zwischen dem 1. und 2. Rumpfwirbel nach der Zählung bei den lebenden Schildkröten nicht dem ersten, sondern dem zweiten entspricht, während die 1. Rippe nur durch einen kurzen Fortsatz dargestellt wird. Die mit den Schildern verwachsenen Rippen wären demnach mit 2—8 zu bezeichnen. Das Schwergewicht der Einwände von O. HAY geht aber dahin, ob ich berechtigt war, *Proganochelys* zu den Pleurodiren zu stellen, da an beiden Exemplaren das Xiphiplastron nicht erhalten ist und damit die Ansatzstelle für das Becken auch nicht beobachtet werden kann. HAY glaubt nicht an eine feste Verwachsung und reiht *Proganochelys* unter die von LYDDEKER² aufgestellte und von HAY (l. c.) weiter ausgebaute Gruppe der Amphichelydia ein. Diese sollen die Vorläufer der Pleurodirae und Kryptodirae bilden und gewisse Merkmale beider in sich vereinigen. Bezüglich der Schale ist die Ausbildung eines Mesoplastron und die an das Hypoplastron anschließenden Epiplastra sowie die Entwicklung eines Intergularscutum als charakteristisch hervorgehoben; das Becken der Amphichelydia in der Fassung

¹ O. P. Hay, On the Group of fossil turtles known as the Amphichelydia etc. Bull. of the American Mus. of nat. history. Vol. XXI. Art. IX. Juni 1905. S. 173.

² Lyddeker, Rich., Quart. Journ. of Geol. Soc. of London. Vol. XIV. 1889, p. 511—518. Catalog. of foss. Reptilia and Amphibia in the Brit. Mus. Part III. 1889. p. 204.

von LYDDEKER und HAY ist mit dem Bauchschild für gewöhnlich nicht fest verwachsen, bei einzelnen Arten artikuliert aber doch das Pubis an dem Xiphiplastron und hinterläßt dort deutliche Eindrücke (Pleurosternum), bei *Baena* scheint sogar eine feste Verwachsung vorzuliegen.

Ich verkenne nun keineswegs, daß O. HAY berechtigt war, die feste Verbindung des Ischium und Pubis mit dem Xiphiplastron bei *Proganochelys* zu bezweifeln, da dieser Teil nicht erhalten ist, aber andererseits glaubte ich aus der außerordentlich kräftigen und stark ausgebildeten Ansatzfläche des Ilium an dem Discushinter der 8. Rippe schließen zu dürfen, daß hier eine Ausbildung des Beckens wie bei den Pleurodiren vorliegt und daß dieser festen Verwachsung am Rückenschild auch eine solche am Bauchschild entspreche. Die Entscheidung über diese Frage konnte aber nur durch einen neuen Fund herbeigeführt werden.

Ein solcher schien im Sommer 1904 sich einstellen zu wollen, als mir ein kleines, aber doch als Keuperschildkröte unverkennbares Bruchstück von einem Weingärtner aus Rohracker bei Stuttgart übergeben wurde. Der Finder hatte beim Rigolen seines Weinbergs in 1 m Tiefe die unteren Lagen des Stubensandsteins ausgebrochen und war dabei auf die offenbar vollständig erhaltene Schale einer Schildkröte gestoßen. Wie es aber so häufig geht, hatte er der Sache keinen Wert beigelegt, das Stück zerschlagen und die Trümmer bis auf das eine mir übergebene Stück wieder eingebettet. Da aber der Platz genau bekannt war, so glaubte ich doch bei der Wichtigkeit des Fundes keine Mühe und Kosten scheuen zu dürfen und ließ nochmals den betreffenden Teil des Weinbergs bis auf den gewachsenen Grund umarbeiten und nach Bruchstücken der Schildkröte absuchen. Dabei gelang es auch noch einzelne Trümmer zusammenzufinden, aber die Ausbeute entsprach keineswegs den Erwartungen, und trotz aller Sorgfalt der Präparation ließ sich nur noch ein Fragment der Oberschale von der IV.—VII. Costalplatte und einige Teile des Bauchpanzers zusammensetzen. Der Fund war aber doch von Wichtigkeit, zunächst weil er einer kleinen, offenbar neuen, ziemlich hochgewölbten Art angehörte, sodann weil nicht nur der Steinkern, sondern auch einzelne Teile des Knochens selbst in recht guter Erhaltung vorlagen und weiterhin, weil auf einem medianen Abbruch die Wirbel und Ansätze der Rippen bloßgelegt werden konnten. Zu einer eigenen Beschreibung war der Fund jedoch zu dürftig, zumal er auch über die wichtige Frage des Beckens keinen Aufschluß geben konnte.

Dies war einem andern Fund vorbehalten, der in liberalster Weise unserer Sammlung von meinem verehrten Freunde, Herrn Landgerichtsrat J. MUFF in Reutlingen, überlassen wurde. Das Stück stammt, wie das Stück von Rohracker, aus der Unterstufe des Stubensandsteins, dem sogen. „Fleins“, der sich durch außerordentliche Härte auszeichnet. Es wurde in einem Steinbruch oberhalb Rudersberg, OA. Schorndorf, aufgefunden und konnte glücklicherweise durch Herrn MUFF vor dem Untergang gerettet werden. Wie schon der erste Blick auch im unpräparierten Zustand zeigte, handelt es sich um den nahezu vollständigen Ausguß der gesamten Schale einer hochgewölbten, mäßig großen Schildkröte. Von besonderer Wichtigkeit aber war, daß an der Bauchseite noch ein großer Teil des prächtig erhaltenen Plastron anhaftete und daß die ganze Erhaltung darauf hinwies, daß auch die Beckenknochen in dem Steinkern erhalten sein mußten. Mit größter Sorgfalt wurde von meinem Präparator Böck von der Hinterseite in das harte Gestein so lange hineingearbeitet und ausgehöhlt, bis das ganze rechtsseitige Becken mit dem Ansatz an den Rückenschild und die Sacralrippen einerseits und das Bauchschild andererseits bloßgelegt war. Die Oberseite des Steinkerns wurde möglichst von den anhängenden Knochenfetzen befreit, um auf diese Weise wenigstens einen klaren und schönen Ausguß der Schale zu bekommen. (Taf. IV Fig. 3.)

Es zeigte sich bald, daß der neue Fund mit dem von Rohracker sehr nahe verwandt war und jedenfalls mit diesem in dasselbe Genus vereinigt werden darf. Da bei diesem, wie erwähnt, auch Teile der Rückenschale und der Wirbelsäule erhalten sind, so bildet er eine wichtige Ergänzung zu unserem neuen Stück und vervollständigt wesentlich die Diagnose dieser neuen Gruppe von Keuperschildkröten, welche ich *Proterochersis* heiße, ein Name, der auch schon in den neuen Grundzügen der Paläontologie, II. Abteilung, 1912, S. 247 auf Grund schriftlicher Mitteilung von Prof. BROILI und in E. STROMER'S Lehrbuch der Paläozoologie, II. Teil, 1912, Fig. 116 S. 119 aufgenommen wurde und der unsere Art als echte Landschildkröte (*Cherside*) kennzeichnen soll.

Proterochersis n. gen. ist schon in ihrem äußeren Habitus recht verschieden von *Proganochelys*. Während diese (Tübinger Exemplar) eine mäßig gewölbte, sehr große Schale von 0,56 m Länge, 0,60 m Breite und 0,21 m Höhe aufweist, zeigt unser Steinkern von Rudersberg eine Länge von 0,30 m, eine größte Breite von 0,29 m und eine Höhe von 0,22 m. *Proterochersis* ist dem-

nach etwa nur halb so groß im Umfang, dagegen relativ doppelt so hoch gewölbt; sie besitzt überhaupt eine außergewöhnlich hochgewölbte Schale und wird wohl nur von einzelnen *Testudo*-Arten übertroffen (vergl. Taf. IV Fig. 4 u. 5). Wir können nun freilich an unserem Steinkern die Ausladung der Randplatten nicht beurteilen und durch diese mag das Verhältnis von Höhe zu Breite etwas herabgedrückt sein. Die hohe Wölbung ist aber spezifisch für die ausgesprochenen Landschildkröten, denn alle Sumpf- oder gar marine Formen sind mehr oder minder flach.

An dem Steinkern fällt weiterhin der stark ausgebildete Doppelwulst auf, welcher sich zwischen den Wirbelansätzen und der Befestigung der Rippen an den Costalplatten über den Rücken hinzieht und von einer entsprechenden Vertiefung auf der Innenseite des Discus herrührt (Taf. III Fig. 1 und Taf. IV Fig. 3). Diese Vertiefung nimmt von vorn nach hinten an Breite zu und erreicht, soweit erhalten, ihr Maximum hinter den Sacralwirbeln. Bei *Proganochelys* fehlt diese Vertiefung der Rückenlinie vollständig, dagegen tritt sie bei zahlreichen anderen Schildkröten, z. B. *Chelys*, *Testudo*, *Emys* u. a. auf, nur mit dem Unterschied, daß sich bei diesen die Vertiefung in umgekehrter Weise, d. h. von vorn nach hinten, verjüngt.

Der Aufbau des Rückenschildes (Discus) [Taf. III Fig. 1] von *Proterochersis* kann als normal bezeichnet werden und schließt sich dem der übrigen Schildkröten an. Die Nähte der Knochenschilder sind leider nicht immer in wünschenswerter Schärfe abgedrückt, ließen sich aber doch meist feststellen. Der Vorderrand ist zwar abgebrochen, aber ich glaube, daß hier nur wenig fehlt und daß er als sehr schmal angenommen werden darf, mit ähnlichem Verlauf wie bei *Proganochelys*. Dementsprechend ist auch das Nuchale oder die Nackenplatte kurz und breit, die Neuralia sind sehr schmal, denn, wo man eine diesbezügliche Suturlinie sieht, liegt sie nahe dem Innenrand des Wulstes, d. h. dicht bei der Ansatzstelle der Wirbel. Dies wird besonders auch durch ein Bruchstück des Knochens von dem Rohracker Exemplar bewiesen, wo die Suturlinie sichtbar ist und zwischen den Costalplatten nur eine 15 mm breite Neuralplatte freiläßt. Die Costalia divergieren leicht nach vorn und hinten. Die mit ihnen verwachsenen Rippen auf der Innenseite treten ungemein stark hervor und verlaufen erst in der distalen Hälfte der Platten. Bei dem Exemplar von Rohracker ragen die Rippenendigungen noch weit über die Costalplatten hinaus, was auf einen Jugendzustand dieses Individuums hinweist; aber auch bei

dem Rudersberger Steinkern, dessen Discus offenbar vollständig geschlossen war, sind die Abdrücke der Rückenendigungen, welche tief in die Marginalplatten hineingreifen, deutlich sichtbar (Taf. IV Fig. 4 u. 5). Die erste und die letzte Costalplatte ist, wie gewöhnlich,

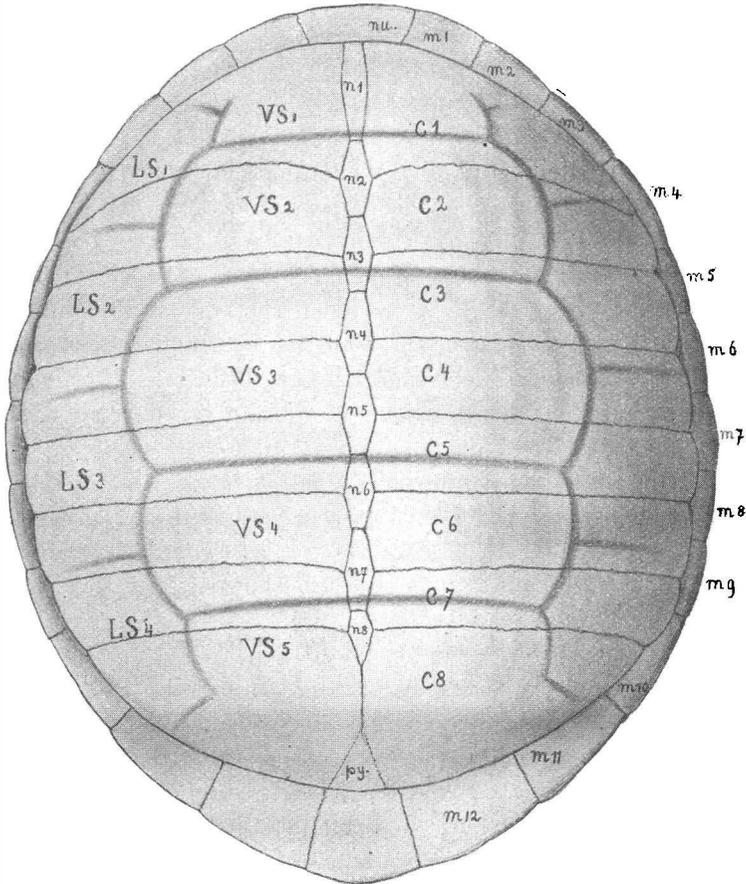


Fig. 1. Rückenschild von *Proterochersis*.

nu = Nuchalplatte. n¹—n⁸ = Neuralplatten. py = Pygalplatte.

c¹—c⁸ = Costalplatten. m¹—m¹² = Marginalplatten.

VS₁—VS₅ = Vertebralescuta. LS₁—LS₄ = Lateralescuta.

stark verbreitert. An der ersten Costalplatte beobachten wir seitlich von dem Medianwulst, dicht vor der zweiten Rippe, eine starke Vertiefung, die sich im Steinkern als zapfenartiger Vorsprung kundgibt. Diese Grube fasse ich als eine Ansatzstelle der Scapula auf, welche nach dem Tübinger Exemplar von *Proganochelys* stabförmig

gebildet war und hier ansetzte. Freilich beobachten wir eine derartige, wenn auch nur ligamentöse Verbindung bei keiner der lebenden Schildkröten. Die 8. Costalplatte zeigt die ungemein kräftige und verbreiterte Ansatzstelle des Darmbeins, genau in derselben Lage und Form, wie es bei *Proganochelys* zu beobachten ist. Über die Entwicklung der Pygal- oder Schwanzplatte läßt sich nichts sagen. Ebenso sind die Marginalia oder Randplatten nur teilweise erhalten. Daß sie am Vorderrande sehr kurz und breit waren, wurde schon erwähnt, aber die Knochenschilder ragten natürlich noch ein Stück über den Steinkern hinaus und wir können deshalb über die Umgrenzung dieser Platten nichts sagen. An der breiten Sternalbrücke beteiligen sich 4 Marginalia, die ziemlich hoch sind und jeweils eine Vertiefung zwischen den Suturen bilden, die zur Aufnahme der Rückenendigungen diente; möglich, daß hier auch noch zapfenartige Versteifungen des Bauchpanzers eingriffen. Die Zahl der Marginalia scheint nicht größer gewesen zu sein als sonst bei den Schildkröten, also etwa 11 oder 12 auf jeder Seite.

An dem Exemplare von Rohracker ist nun auch noch ein Teil der Knochensubstanz der Schale erhalten. Wir sehen daran, daß die Knochenplatten recht kräftig sind, und zwar beträgt die Dicke der Costalia am proximalen Teile 9 mm, am distalen 6 mm. Die Knochensubstanz selbst zeigt ein dichtes, solides Gefüge. Auf der Innenseite ist die Oberfläche glatt, auf der Außenseite dagegen wie bei *Proganochelys* rauh mit einer feinen, chagrinartigen Skulptur, indem hier unter der Lupe zahllose, dichtgedrängte feine Grübchen und mäandrisch verschlungene Furchen sichtbar werden. Es ist ein Bild, das sich ergeben würde, wenn wir uns die Knochenoberfläche einer Trionychide außerordentlich verkleinert denken. Diese Skulptur ist nicht in dem Sinne des Knochenwachstums orientiert, sondern rührt von den Eindrücken der darüberliegenden Hornschilder her. Diese waren demnach auf der Unterseite nicht ganz glatt und offenbar mit einer Zwischenlage von hautartigem Bindegewebe umgeben. Auf den Knochenplatten haben wir außerdem noch die Eindrücke einzelner Hornschilder oder Scuta zu beachten, aber leider sind sie uns nur von den Vertebralescuta 3, 4 und 5 erhalten. Diese zeigen eine annähernd gleichmäßige Länge von 0,08 m, sind dagegen außerordentlich breit und umspannen mit einer Breite von 0,30 m mehr als $\frac{2}{3}$ des Rückenschildes, ein Verhältnis, das uns wiederum an *Proganochelys* erinnert. Ich möchte dieser außerordentlichen Größe der Vertebralescuta immerhin Gewicht

beilegen und es als ein altertümliches Merkmal bezeichnen, indem ich darauf hinweise, daß alle geologisch älteren Formen, vor allem die Amphichelydiden diese ungemein breiten Vertebralscuta besitzen. Auch bei den lebenden Schildkröten sind im Embryonal- und frühen Jugendzustand die Vertebralscuta relativ sehr groß, da das Breitenwachstum des Discus mehr durch Verlängerung der Costalplatten und entsprechend der Lateralscuta vor sich geht, während die Vertebralscuta wenig in die Breite, dagegen stark in die Länge wachsen. Die Vertebralscuta bei *Proterochersis* sind im proximalen Teil eben, im distalen bogenförmig leicht gerunzelt und hinterließen dementsprechend flache, wellenförmige Linien auf den Costalplatten. Die Lateralscuta mußten entsprechend der Breite der Vertebralscuta verkürzt gewesen sein. Über die Marginalscuta und etwaige Supramarginalscuta läßt sich nichts beobachten.

Der Bauchschild (Plastron) [Taf. III Fig. 2] ist nach vorn und noch mehr nach hinten ausgezogen und entspricht in seiner Länge ungefähr dem Rückenschild. Am Vorderrande kann zwar nicht viel fehlen, aber leider doch gerade die wichtige Partie mit dem Ento- und Epiplastron. Wir können nur so viel sagen, daß diese den vorderen Abschluß bildenden Platten nicht groß gewesen sein können, da wir keinen Platz dafür übrig haben. Sehr groß waren die Hypoplastra, welche den Vorderrand der Sternalbrücke mit lang ausgreifenden tiefen Sternalkammern bilden. Sie sind an der Medianlinie nach innen aufgewölbt und bilden dort eine gerundete Leiste, die sich im Steinkern als tiefe Rinne kundgibt. Dann folgen zwei schmale, nach dem Rande zu etwas divergierende Mesoplastra, welche den mittleren zwischen der Sternalbrücke gelegenen Teil des Plastron bilden. Daß es sich hier wirklich um zwei hintereinanderliegende Mesoplastra handelt, zeigt nicht nur der Steinkern von Rudersberg, sondern vor allem ein Stück des Exemplares von Rohacker, an welchem auch die Knochensubstanz mit den Suturlinien deutlich sichtbar ist. Diese Entwicklung von zwei Mesoplastra ist meines Wissens noch bei keiner Schildkröte beobachtet, und wenn man schon das Auftreten eines Mesoplastron als primitiven Charakter bezeichnen will, so kommt dies natürlich noch in viel erhöhtem Maß unserer *Proterochersis* zugut. Die Hypoplastra sind schmal und bilden den Hinterrand der Sternalbrücke, der nur wenig eingezogen ist, dagegen sind die Xiphiplastra wiederum außerordentlich groß, indem sie den gesamten, hinter der Sternalbrücke liegenden Abschnitt des Plastron darstellen. Auf ihrer Innenseite

haben wir die kräftigen Ansätze des Ischium und Pubis. Den hinteren Abschluß bilden zwei ziemlich spitz zulaufende flügelartige Fortsätze.

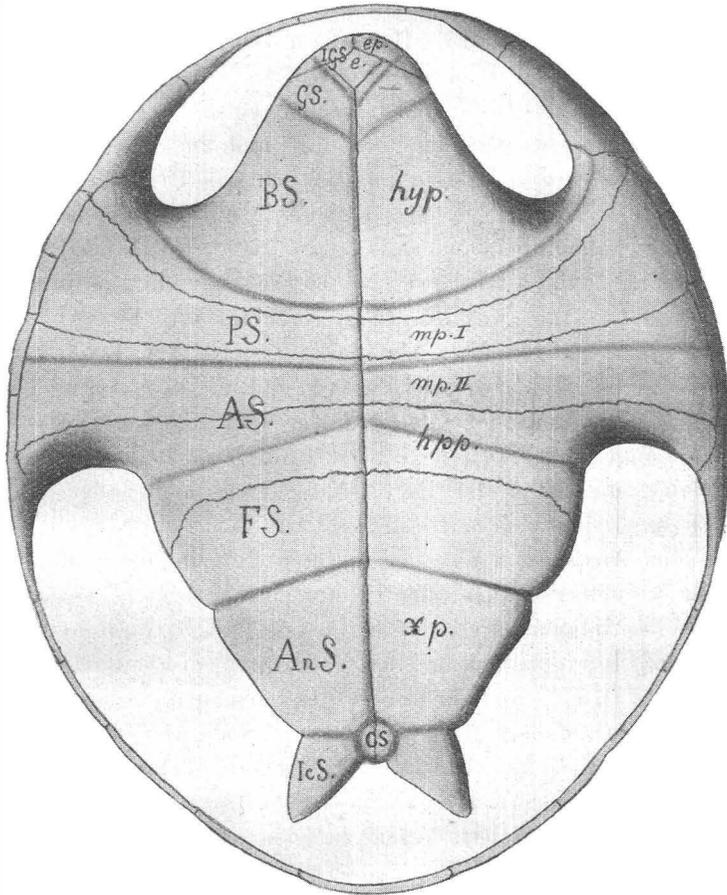


Fig. 2. Bauchschild von *Proterochersis*.

e = Entoplastron. ep = Epiplastron. hyp = Hypoplastron. mp. I = vorderes Mesoplastron. mp. II = hinteres Mesoplastron. hpp. = Hypoplastron. xp = Xiphoplastron. IGS = Intergularscutum. GS = Gularscutum. BS = Brachialscutum. AS = Abdominalscutum. FS = Femoralscutum. AnS = Analscutum. IcS = Caudalscutum. CS = Intercaudalscutum. (Signaturen in der Zeichnung verwechselt!)

Die Knochenplatten selbst, die uns wenigstens teilweise an beiden Exemplaren erhalten sind, zeigen insbesondere bei dem Rudersberger Exemplar eine auffallende Stärke. Die Dicke beträgt beim Xiphoplastron in der Medianlinie 9 mm und schwillt am Rand

auf 22 mm an. Im vorderen Teile des Plastron ist der Knochen etwas weniger stark. Die Skulptur der Oberfläche auf den Knochenplatten ist dieselbe, wie wir sie schon von der Oberseite der Rückenschilder kennen gelernt haben.

Die Eindrücke der Hornschilder sind uns leider nur im hinteren Teile des Plastron erhalten, so daß sich über die Lage und Entwicklung des Gular und Intergularscutum nichts sagen läßt. Erst die Furche zwischen dem Brachial- und Pectoralscutum ist an dem Exemplar von Rohracker angedeutet; das Pectoralscutum selbst ist sehr schmal, an der Medianlinie nur 20 mm lang, aber gegen den Außenrand hin etwas verbreitert. Die Rinne zwischen dem Pectoral- und Abdominalscutum läuft mitten durch den Bauchschild auf die Mitte der Sternalbrücke zu. Das Abdominalscutum selbst hat annähernd dieselbe Gestalt und Lage wie das Pectoralscutum. Die Femoralscuta sind mit 44 mm etwa doppelt so lang als die vorangehenden Schilder und die Analscuta mit 75 mm Länge sind noch bedeutend größer. Auffallenderweise ist aber damit die Reihe der Hornschilder noch nicht abgeschlossen, sondern es stellen sich noch drei scharf abgetrennte Schlußstücke hinter dem Analscutum auf den hinteren Flügeln des Xiphiplastron ein. Es handelt sich hier offenbar um ein sonst nicht vorhandenes Element des Integumentes, das eine symmetrische Stellung zu dem Gular- und Intergularscutum des Vorderrandes einnimmt und das ich als Caudal- und Intercaudalscutum bezeichne. Das Intercaudalscutum liegt median und stellt einen kleinen, abgerundet fünfseitigen Schild mit 15 mm Durchmesser dar; die Caudalscuta sind paarig und bedecken die seitlichen Fortsätze des Xiphiplastron.

Vom inneren Skelett liegen zunächst an dem Exemplar von Rohracker Präparate der Wirbelsäule vor, an welchen im medianen Bruch die Dorsalwirbel 5—8 mit den entsprechenden Rippenansätzen bloßgelegt werden konnten. Sehr deutlich tritt an diesem Präparat zunächst der Rückenmarkskanal (Medulla spinalis) resp. dessen Ausfüllung hervor. Im Querschnitt ist derselbe oval, im vorderen Teil nur 4 mm hoch, gegen die Beckenregion aber bis 9 mm anschwellend. Im vorderen Teile ist der Nervenstrang vollständig umschlossen, während an den hinteren Wirbeln kleine Öffnungen freibleiben, und man glaubt hier die Ansätze von seitlichen Nervensträngen feststellen zu können. Die Umschließung wird im unteren Teile von den Wirbelkörpern gebildet, welche im ganzen sehr schwach und schmal und im Mittel 28 mm lang sind. An der

oberen Hälfte der Umschließung nehmen die Seitenstücke der oberen Bögen teil, welche etwa in der Mitte des Wirbelkörpers ansetzen und sich rasch nach oben verbreitern, so daß jeweils zwischen den Seitenstücken eine bogenförmige Öffnung freibleibt. Ob eigentliche Zygapophysen noch entwickelt sind, läßt sich nicht erkennen, jeden-

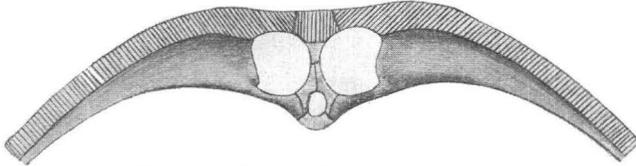


Fig. 3. Querschnitt an der 5. Rippe.

falls aber sind die Seitenstücke ziemlich kräftig und rücken median zusammen. Auf ihnen sitzt, durch eine Sutura getrennt, die Spina dorsalis auf, welche zugleich die Verbindung mit den Neuralplatten herstellt. Der Abstand von der Unterkante der Wirbelcentra bis zur Neuralplatte beträgt 22 mm, ist also ein recht beträchtlicher.

Die Rippen (Taf. IV Fig. 3) zeigen eine außerordentlich starke Verbreiterung der Ansatzstelle, und zwar ist dieselbe so stark, daß sie vollständig die Seiten der Wirbel bedeckt, indem eine Rippe an die andere anschließt. Diese horizontale Verbreiterung des Rippenkopfes

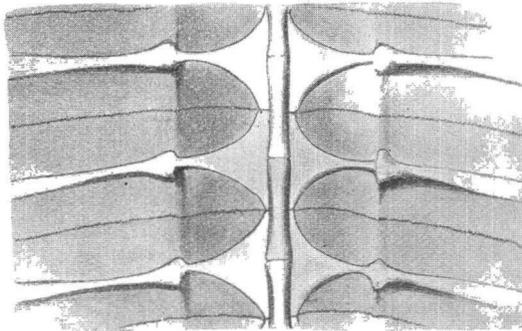


Fig. 4. Ansatz der 5.—7. Rippe an den Wirbelkörpern.

verjüngt sich sehr schnell zu einer dünnen Spange, welche zu der Ansatzstelle der Rippe an den Costalplatten hinüberführt. Hier ist nun die Rippe in vertikaler Richtung gestellt und verbreitert, und zwar so sehr, daß die vorderen Rippen etwa 15 mm von den Costalplatten abstehen. Sie verflachen sich zwar im weiteren Verlauf, sind aber

doch, wie schon bemerkt, über den ganzen Rückenschild weg deutlich erkennbar. Die erste, kurze und freistehende Rippe ist nicht erhalten, dagegen zeigt die zweite, mit der Costalplatte I verwachsene Rippe dieselbe flügelartige Verbreiterung hinter dem Rückenhs, wie dies auch bei *Proganochelys* zu beobachten war. Da der vordere Flügelrand etwas aufgebogen ist, so bekommen wir natürlich im Steinkern eine Doppelrinne für diese Rippe. Dieselbe Doppelrinne läßt sich auch bei dem Steinkern des Tübinger Exemplares beobachten und hat zu dem Irrtum geführt, als ob hier zwei Rippen nebeneinanderstehen würden, welche von QUENSTEDT als erste und

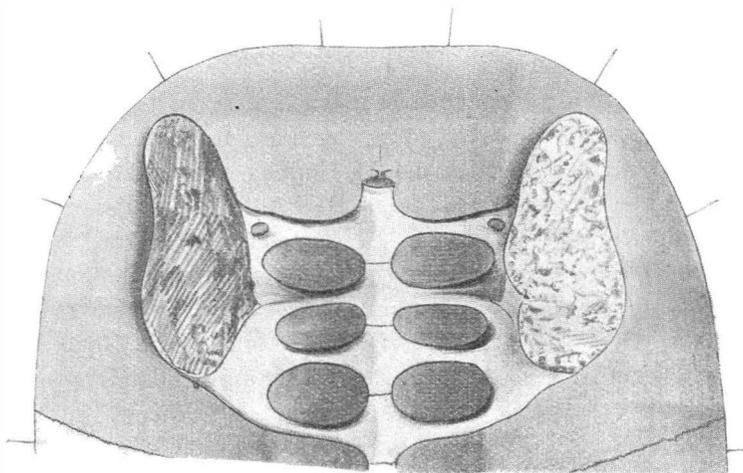


Fig. 5. Sacrum von *Proterochersis*.

zweite Rippe bezeichnet wurden, während der Abdruck beider Rinnen in Wirklichkeit nur von der zweiten Rippe herrührt. Dicht vor dem Vorderrand dieser zweiten Rippe liegt bei dem Rudersberger Steinkern der als Ansatzstelle der Scapula gedeutete Fortsatz, welcher einer Grube in der Schale entspricht. Daß die Scapula gerade und stabförmig wie bei den typischen Landschildkröten war, zeigt uns der Hohlraum an dem Tübinger Steinkern von *Proganochelys*. Die Analogie dieser Wirbel- und Rippenbildung mit *Proganochelys* ist in die Augen fallend, nur sind bei dieser Art die Wirbel verhältnismäßig schwächer und weiter von den Neuralplatten abstehend; die Rippen setzen gleichfalls mit einer weiten Verbreiterung an den Wirbeln an, nur ist diese etwas schwächer ausgebildet, ebenso wie die Rippen im ganzen sich weniger deutlich von den Costalplatten abheben.

Dieses Hervortreten der Rippen bei *Proterochersis*, das an das Jugendstadium unserer jetzigen Schildkröten erinnert, darf als ein altertümliches Merkmal bezeichnet werden, und unsere Form trägt demnach auch in dieser Hinsicht einen primitiveren Charakter als *Proganochelys*.

Sacrum und Becken konnten, wie erwähnt, an dem Rudersberger Exemplar wenigstens auf der rechten Seite tadellos herausgearbeitet werden, während linksseitig durch Entfernung des Knochens ein Ausguß von dem oberen Ende des Ileum gewonnen wurde. Das Sacrum ist außergewöhnlich groß und kräftig gebaut; es setzt sich aus 4 flachen, je 16 mm langen Wirbelkörpern zusammen, deren Unterseite mit derjenigen der Sacralrippen in eine Ebene fällt. Die Sacralrippen überbrücken als Spangen die breite, seitliche Längsfurche der Schale und treten mit dem Darmbein in Berührung. Während die beiden vorderen und die hintere Rippe flach sind, ist die dritte Rippe verstärkt und bildet die eigentliche Versteifung gegen das Darmbein. Das Becken selbst ist wie das Sacrum ungewein kräftig gebaut, im übrigen aber vollständig mit dem der pleurodiren Schildkröten, insbesondere *Podocnemis* und *Sternotherus*, übereinstimmend.

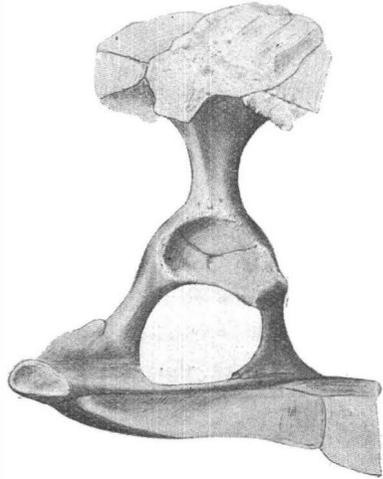


Fig. 6. Rechte Hälfte des Becken auf dem Xiphiplastron.

Ein stämmiges, oben stark verbreitertes Ileum setzt an die 8. Cotsalplatte an und ist zugleich mit den Sacralrippen verbunden. Nach unten haben wir Ischium und Pubis in leicht divergierender Stellung und fester Verbindung mit dem Xiphiplastron. Alle drei Skeletteile treten in der Mitte zu einem kräftigen Mittelstück mit dem Acetabulum femoris zusammen.

Fassen wir unsere Beobachtungen an den beiden Stücken zusammen, so erhalten wir für *Proterochersis* folgende Diagnose:

Proterochersis ist eine mäßig große, hochgewölbte Landschildkröte von ausgesprochen pleurodirem Charakter. Die Rückenschilder normal gebaut mit schmalen Neuralia,

aber kräftigen Costalplatten, die Vertebralscuta sehr breit und über $\frac{2}{3}$ den Discus umspannend; eine nach hinten an Breite zunehmende Doppelfurche verläuft auf der Innenseite des Discus entlang der Medianlinie. Das Bauchschild ist sehr kräftig gebaut und weist außer den üblichen Schildern noch zwei Mesoplastra auf. Die Sternalkammern sind tief und weit vorgreifend; am hinteren Ende des großen Xiphiplastron sind die Abdrücke von drei überzähligen Hornschildern, welche als Caudal- und Intercaudalscuta bezeichnet werden. Die Oberfläche der Schilder ist leicht granuliert. Die Wirbel sind schwach und weit von den Neuralplatten abstehend, die Rippen mit breitem Rippenkopf an den Wirbeln ansetzend, auf den Costalplatten scharf hervortretend und bis zum Rande reichend. Die vordere (zweite) Rippe flügelartig verbreitert, so daß sie gewissermaßen eine Fortsetzung der Sternalkammer bildet. Das Becken mit einem großen, aus 4 Wirbeln gebildeten Sacrum und kräftigen Beckenknochen trägt vollständig den Typus der pleurodiren Schildkröten und ist fest mit dem Discus und Plastron verwachsen.

Die Diagnose beruht auf 2 Exemplaren, welche beide aus der Unterstufe des Stubensandsteins stammen.

Im wesentlichen auf Grund der Größe der Schalenwölbung und der Dicke der Knochenplatten lassen sich die beiden bis jetzt vorliegenden Exemplare gut auseinanderhalten und sind deshalb in zwei verschiedene Spezies zu trennen.

Das Exemplar von Rudersberg nenne ich *Proterochersis robusta* nach der überaus kräftigen und dicken Entwicklung der Knochenplatten des Plastron und dementsprechend wohl auch der übrigen Schale. Auch alle übrigen uns bekannten Skeletteile, insbesondere das Becken, das Sacrum und die Rippen tragen bei dieser Art einen ausnehmend kräftigen Charakter. *Pr. robusta* zeichnet sich, abgesehen von dem Knochenbau, durch die hohe Wölbung der Schale aus. Auf der

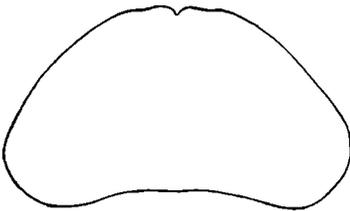


Fig. 7. *Proterochersis robusta*.
Querschnitt des Steinkernes
 $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

Innenseite gemessen (Steinkern) beträgt die größte Breite der Schale 0,28 m bei einer Höhe von 0,15 m; das Verhältnis von Höhe zu Breite ist demgemäß wie 1 : 1,86. Die Länge der Schale ist im Steinkern

ungefähr mit 0,33 m anzunehmen, kann aber je nach der Entwicklung der frei am Vorder- und Hinterrand herausstehenden Marginalplatten bedeutend größer gewesen sein. Im übrigen haben wir die für *Proterochersis* angeführten Merkmale, welche ja im wesentlichen unserem Exemplar von Rudersberg entnommen sind. Der Überrest gehörte einem ausgewachsenen Exemplar mit vollständig geschlossener Schale an, indem die Costalia satt an die Marginalia anschließen, doch sind auch in diesem Stadium die Rippenendigungen deutlich ausgeprägt.

Das Exemplar von Rohracker nenne ich *Proterochersis intermedia*, denn es nimmt bezüglich der Größe und Ausbildung der Schale eine Mittelstellung zwischen *Proterochersis robusta* und *Proganochelys Quenstedtii* ein. Leider sind uns von dieser Art nur Fragmente erhalten, doch lassen dieselben immerhin eine Berechnung der ungefähren Größe und Wölbung der Schale zu.

Hienach war *Proterochersis intermedia* wesentlich größer als *Pr. robusta*, denn obwohl wir es mit einem jugendlichen, noch nicht ausgewachsenen Exemplar zu tun haben, bei welchem zwischen den Costal- und Marginalplatten noch Lücken klaffen, so beträgt doch die Breite (am Steinkern gemessen) 0,33 m, während die Höhe eher

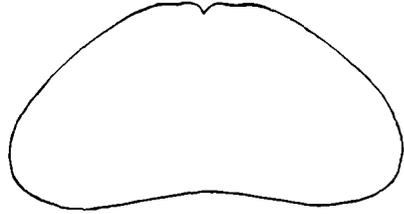


Fig. 8. *Proterochersis intermedia*.
Querschnitt des Steinkernes
 $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

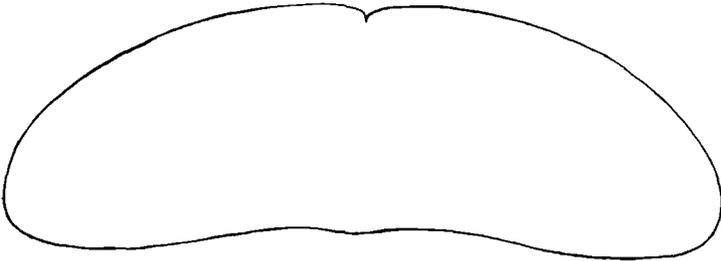


Fig. 9. *Proganochelys Quenstedtii*.
Querschnitt des Steinkernes $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

geringer, jedenfalls nicht größer als bei *Pr. robusta*, d. h. 0,15 angenommen werden darf; daraus ergibt sich ein Verhältnis von Höhe zu Breite wie 1 : 2,22 gegenüber 1 : 1,80 bei *Pr. robusta*. *Proganochelys Quenstedtii* zeigt an dem Tübinger Steinkern eine Höhe von

0,18 bei einer Breite von 0,58, dementsprechend ein Verhältnis der Höhe zur Breite wie 1:3,2. Die Platten der Schale sind bei *Pr. intermedia* weniger dick und kräftig als bei der andern Art, im übrigen aber ganz gleichartig gebaut, wie überhaupt die beiden Arten einander sehr nahestehen und generisch nicht zu trennen sind.

Die systematische Stellung und Bedeutung von *Proterochersis*.

Daß *Proterochersis*, welche, vom geologischen Standpunkt aus betrachtet, die älteste bis jetzt in der ganzen Schale bekannte Schildkröte darstellt, auch stammesgeschichtlich von Bedeutung sein muß, ist selbstverständlich. In erster Linie steht bei einer Vergleichung die große Keuperschildkröte *Proganochelys Quenstedtii*, welche aus dem oberen Horizont derselben Keuperstufe, d. h. des Stubensandsteins, stammt. Es wurde deshalb auch schon bei der Beschreibung der einzelnen Teile stets auf diese Form Bezug genommen und gezeigt, wieviele Anklänge zwischen dieser und unserer *Proterochersis* bestehen. Bei der Bearbeitung von *Proganochelys* wurde seinerzeit auf die Beziehung mit *Pleurosternum* hingewiesen und HAY hat diese vergleichende Studie noch ergänzt, indem er die Stellung von *Proganochelys* unter den Amphichelyden klarlegt, wobei er allerdings, wie schon zu Anfang ausgeführt, davon ausging, daß der Nachweis des echt pleurodiren Charakters und der Verwachsung des Beckens mit dem Xiphiplastron nicht erbracht sei. Ich glaube jedoch, daß nach dem Befund bei *Proterochersis* diese Frage auch für *Proganochelys* als gelöst bezeichnet werden darf und daß meine Annahme der pleurodiren Natur gerechtfertigt war. Es ist ja allerdings eine auffällige Tatsache, daß wir an dem Xiphiplastron des Tübinger Steinkernes keine Ansatzstelle des Beckens beobachten können und es mag vielleicht davon herrühren, daß diese Ansatzstelle entweder, wie ich annahm, außerhalb des Steinkernes lag, oder aber, daß das Becken schon vor der Einbettung ausgefault war und nur eine geringe, nicht weiter nachweisbare Spur hinterlassen hat.

Stellen wir kurz die hervorragendsten Merkmale von *Proterochersis* unter Bezugnahme auf *Proganochelys*, *Pleurosternum* und unter den Amphichelyden auf *Baena* zusammen, so ergibt sich folgendes:

<i>Proterochersis</i>	<i>Proganochelys</i>	<i>Pleurosternum</i>	<i>Baena</i>
Schale: hoch gewölbt	mäßig gewölbt	flach	flach
Verwachsung von Plastron u. Discus:			
fest	fest	fest	fest
Sternalkammer: groß	groß	groß	groß
Neuralia: sehr schmal	schmal	schwach verläng.	normal
Vertebralscuta:			
sehr breit	sehr breit	breit	breit
Neuralscutum:			
nicht beobachtet	sehr schmal	fehlt	schmal
Oberfläche d. Knochens:			
fein granuliert	fein granuliert	fast glatt	glatt
Marginalia:			
ungenügend bekannt	vorn kurz, hinten lang, hierzu Supra- marginalia	normal	normal
2. Rippe: groß, flügelartig erweitert	ebenso	kräftig	normal
Plastron: vorn u. hinten ausgezogen	ebenso	vorn und hinten gerundet	vorn und hinten gerundet
Mesoplastron:			
doppelt vorhanden	wahrscheinlich ebenso	einfach vorhanden	einfach vorhanden
Epiplastra: wahrschein- lich sehr klein	ebenso	groß	groß
Intergularscutum:			
nicht zu beobachten	nicht beobachtet	vorhanden	vorhanden
Intercaudalscuta:			
vorhanden	nicht beobachtet	fehlen	fehlen
Sacrum: groß und kräftig	kräftig	sehr kräftig	kräftig
Ileum: fest verwachsen	ebenso	verwachsen	fest verwachsen
Becken: mit dem Xiphi- plastron fest verwachsen	nicht beobachtet	mit Eindrücken am Xiphiplastron	fest verwachsen

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß unsere *Proterochersis* zwar viele gemeinsame Merkmale mit den Amphichelyden hat, andererseits aber doch auch so wichtige Abweichungen, wie die hohe Aufwölbung der Schale, das Auftreten von zwei Mesoplastra und die Entwicklung von Caudal- und Intercaudalscuta zeigt, so daß eine Abtrennung und eine eigene Stellung dieser triassischen

Landschildkröten notwendig und gerechtfertigt ist. Als ältester bis jetzt bekannter Gruppe gebührt ihr der Name *Archaeochelydae*.

Die besondere Bedeutung liegt darin, daß unsere Archaeochelyden einerseits entsprechend dem hohen geologischen Alter die primitivsten Charakter ein sich vereinigten, denn als solche dürfen wir die zwei Mesoplastra, die Caudalscuta und die Ausbildung der Rippen ansehen, daß sie aber andererseits auch den am meisten ausgesprochenen Landtypus mit hochaufgewölbter, festverwachsender Schale und einem echt pleurodiren Aufbau mit großer Sternalkammer und kräftigem, festverwachsenem Becken trägt. Dies ist natürlich für die Stammesgeschichte der Schildkröten von größter Wichtigkeit und spricht sehr für die Richtigkeit meiner schon früher¹ ausgesprochenen und ausgeführten Ansicht, daß die Grundformen der Schildkröten Landbewohner waren und wahrscheinlich auf grabende Landsaurier vom Typus der Anomodontier zurückzuführen sind, bei welchen sich dann ebenso wie bei den grabenden Säugetieren ein Panzer entwickelte. Ebenso erkennen wir, daß der Typus der Pleurodiren schon in der Keuperzeit durchaus „perfekt“ im Sinne RÜTIMEYER's war und sich in seinen wesentlichen Merkmalen bis auf die Jetztzeit erhielt.

¹ E. Fraas, *Thalassemys marina* nebst einigen Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. Diese Jahresh. 1903. S. 94 u. ff.

Erklärung der Tafel III.

Proterochersis robusta E. FR.

Stubensandstein von Rudersberg. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

Fig. 1. Steinkern der Schale von oben.

Fig. 2. Derselbe von unten, z. T. mit erhaltenen Knochen der Bauchschilder.

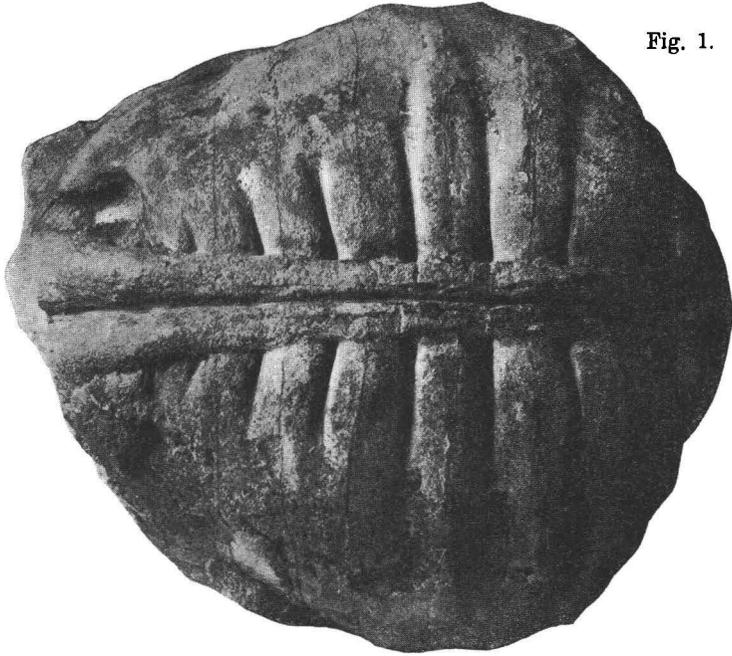


Fig. 1.

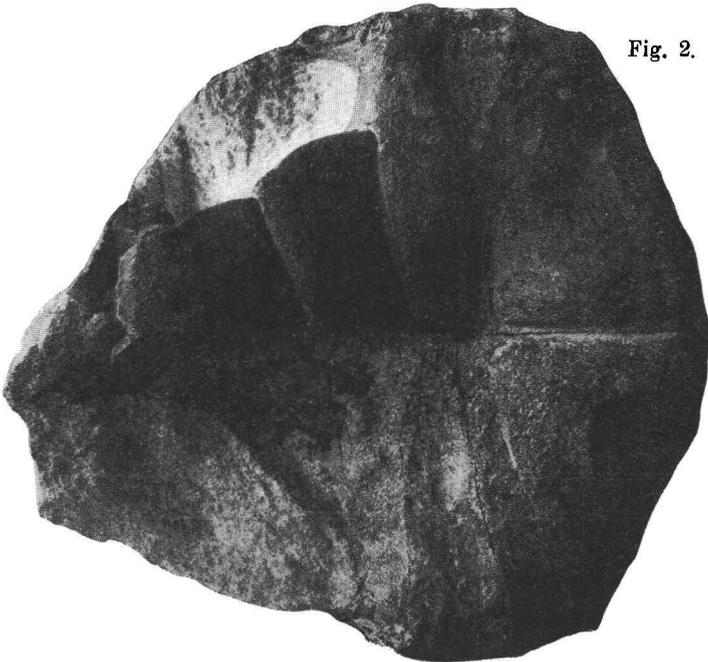


Fig. 2.

Erklärung der Tafel IV.

Proterochersis robusta E. FR.

Stubensandstein von Rudersberg. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

- Fig. 3. Überguß über den Steinkern, um den Bau der Schale von der Innenseite zu zeigen.
- Fig. 4. Steinkern von der linken Seite.
- Fig. 5. Derselbe von der rechten Seite mit bloßgelegtem Becken.

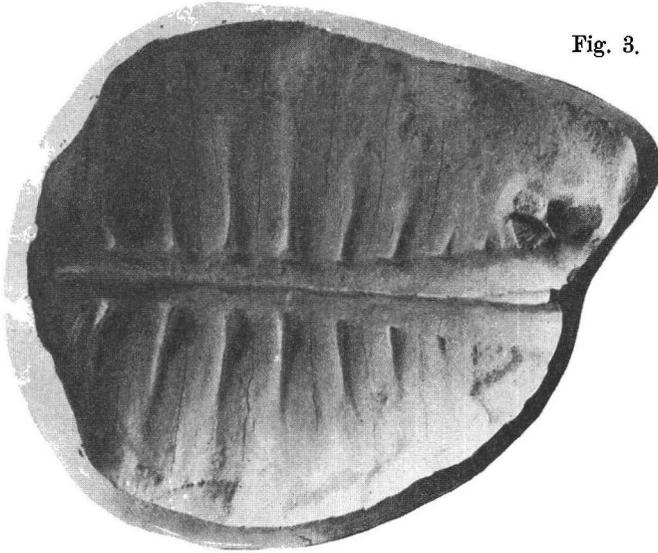


Fig. 3.

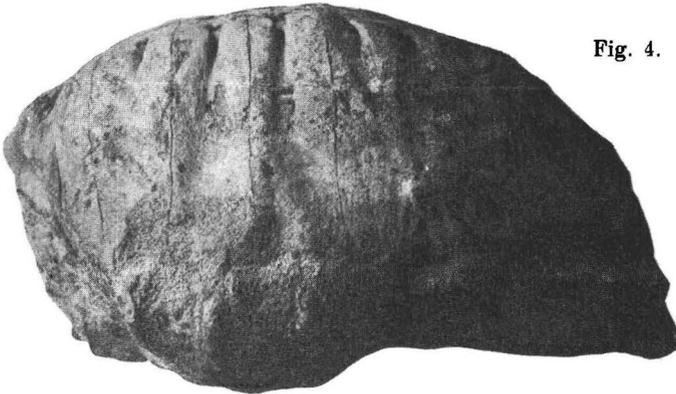


Fig. 4.



Fig. 5.