

Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt

Von **Dr. Otto Jaekel**

Serie II. Testudinata

Teil 1. *Stegochelys dux* n. g. n. sp.

Mit der vorliegenden Beschreibung einer vortrefflich erhaltenen und bereits fertig präparierten Schildkröte möchte ich die Reihe spezieller Fundberichte eröffnen. Gemäß dem S. 156 des I. Bandes der Paläontologischen Zeitschrift gegebenen Plane dieser Publikationen würde sich dieser Bericht der Serie II einfügen, die die Reste von Paratheriern umfassen soll.

Hier handelt es sich für uns innerhalb der Paratheria nur um Funde von Testudinaten, von denen bisher zwei verschiedene Typen vorliegen. Von diesen ist der eine nur erst durch unvollständige Reste bekannt, während uns von *Stegochelys* ein überraschend gut erhaltenes Exemplar vorliegt, das durch Fragmente eines zweiten in glücklicher Weise ergänzt wird. Mit der Beschreibung dieses Typus möchte ich daher die Besprechung der Schildkrötenfunde einleiten.

Zur Orientierung sei bemerkt, daß bisher sichere triadische Schildkrötenreste nur aus der Trias von Süddeutschland vorliegen. Es sind dies:

1. *Proganochelys Quenstedtii* Baur (*Psammochelys Keuperina* Qu.) aus dem mittleren Keuper (Stubensandstein) Württembergs. Die in Stuttgart und Tübingen befindlichen Originale sind in groben Sandstein, zumeist nur als Abdrücke erhaltene Teile des Panzers. Eine Rekonstruktion des Rückenpanzers durch Eb. Fraas ist hier in Fig. 10 abgebildet. Die vorhandenen Reste sind von diesem Autor 1899 in den Jahreshften des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg S. 401—424 beschrieben worden.

2. *Proterochersis robusta* Eb. Fraas aus den gleichen Keuperschichten (Stubensandstein) von Rudersberg in Württemberg. Es liegt vor ein Panzer, dessen Carapax nur im Abdruck der Innenfläche erhalten ist, dessen Bauchschild auch einige Teile der Außenfläche zeigt, und in dem die rechte Beckenhälfte erhalten ist. Fraas hat auf Grund dieses Materiales Rekonstruktionen der Ober- und der Unterseite des Panzers (Schale), des Beckens und der Sacralregion der Wirbelsäule geben können und diese Form als einen schon ziemlich spezialisierten Vertreter der Pleurodira angesprochen.

Ob die von Herm. v. Meyer als *Chelytherium obscurum* (*Palaeontographica* XIV, pag. 120) beschriebenen Panzerfragmente, der von Adams als *Arctosaurus Osborni* aus der Trias der arktischen Gebiete von Nordamerika beschriebene Wirbel, ferner die von F. v. Huene als *Chelyzoon latum* aus dem Muschelkalk von Baireuth und als *Chelyzoon Blezingeri* aus dem obersten Muschelkalk von Crailsheim beschriebenen Wirbel wirklich Schildkröten und besonders schon Meerschildkröten angehörten, erscheint bei ihrer unklaren Erhaltung noch recht fraglich, um so mehr als letztere von den jetzt von Halberstadt vorliegenden Schildkröten-Halswirbeln recht erheblich abweichen. Sicher nicht zu Schildkröten scheint mir der von F. v. Huene zu ihnen gerechnete Wirbel aus dem obersten Keuper (Rhät) von Steinenbronn (Original in Tübingen) zu gehören. Daß das als dorsales Panzerfragment („Costalplatte einer an *Thalassemys* erinnernden Schildkröte“) und ein ähnliches Bruchstück zur *Interclavica* eines *Plagiosauriden* und also zu den *Miosauria* zu stellen sind, habe ich schon Bd. I, 210 dieser Zeitschrift betont. Fraglich bleiben auch noch zwei Femora, eines aus dem oberen Muschelkalk von Bischmischheim bei Saarbrücken und eines aus denselben Schichten von Bayreuth, die Herr v. Huene ebenfalls zu Schildkröten stellt. Beide weichen von dem mir vorliegenden Femur von *Stegochelys* recht erheblich ab. Damit sind die bisher auf Schildkröten bezogenen Funde aus der Trias erschöpft. Man ersieht daraus, daß als triadische Schildkrötenreste nur Schalenteile zweier Formen und ein Becken einer derselben mit Sicherheit zu deuten sind, während die übrigen erwähnten Reste durchaus fraglich sind und noch nicht für die Phylogenie der Schildkröten in näheren Betracht kommen können. Die nun zu besprechende Form steht der *Proganochelys Quenstedtii* Baur offenbar nahe,

weicht aber von der von dieser Form gegebenen Beschreibung in wesentlichen Punkten ab und erweitert unsere Kenntnis der Morphogenie der Schildkröten in sehr wichtigen Punkten.

Unter den Resten verschiedener Schildkröten nimmt *Stegochelys saxonica* die erste Stelle ein, nicht nur in der Vollständigkeit der Erhaltung sondern auch nach ihrer morphologischen Bedeutung. Es liegt der ganze Panzer, der ganze Hals, der vollständige Schädel, der Schultergürtel, das Becken, und ein Teil des Femurs vor, also gerade die Teile, die über die Stammesgeschichte der Schildkröten in erster Linie Aufschluß geben können. Der Hauptfund wurde im August 1912 gemacht und durch meinen damaligen Assistenten Herrn E. von Zschock zunächst im Block geborgen. Bei der Freilegung des Panzers fand ich dann vorn die beiden letzten Halswirbel, hinter ihnen den ersten Rumpfwirbel, der bisher irrtümlich dem Halse zugerechnet wurde, sowie in wenig verschobener Lage den linken Schultergürtel. Im Rückenschild (Carapax) waren sämtliche darin verwachsenen Wirbel erhalten. Das Bauchschild (Plastron) war vorn verletzt, seine Form aber auch an dieser Stelle leicht zu ergänzen. Nach der in Greifswald durchgeführten Präparation konnte dann das Plastron (Fig. 1) abgehoben und die Innenseite des Carapax freigelegt werden. Die Hoffnung, darin andere Skeletteile als die genannten Wirbel und den Schulterbogen zu finden, erfüllte sich zunächst nicht, dagegen kam beim Ablösen des Carapax von dem ihn unterlagernden Tonblock in diesem der noch fehlende Teil des Halses, der ganze Kopf und ein Wirbel zum Vorschein, der sich als Rumpfwirbel eines kleinen Dinosauriers erkennen ließ und in dieser Zeitschrift I, S. 195 als *Pterospondylus trielbae* beschrieben worden ist. Bei allen diesen Arbeiten hat mir Herr von Zschock erfolgreichste Hilfe geleistet. Die Präparation war indessen damit noch nicht beendet. Alle Skeletteile sind mit einer eisenhaltigen dünnen aber ziemlich festen Sinterschicht überzogen, die wohl die Form aller Teile, nicht aber deren osteologische Struktur klar erkennen läßt. Die Entfernung dieses Überzuges ist nun außerordentlich zeitraubend, da diese Arbeit mit größter Vorsicht unter 20facher Vergrößerung des Zeißschen Binokulars durchgeführt wird. Bei dieser mühevollen Arbeit hat mich Fräulein L. Brandt mit ausdauernder Geduld unterstützt. Der Nutzen dieser subtilen Methode zeigte sich schon bei der Freilegung der Innenfläche des Plastrons, weil dadurch in diesem die sonst nicht klaren Verwachsungsgrenzen der Gastralia klar kenntlich wurden. Schwieriger wurde noch die Befreiung des Schädels von diesem dünnen Toneisenüberzug, weil die Außenfläche

des Schädels feine Skulpturen aufwies und deshalb nur mit allergrößter Sorgfalt so weit freigelegt werden konnte, daß unter den Tuberkeln der Skulptur die Nähte im wesentlichen klarzustellen waren.

Ich beginne die Besprechung unserer neuen Form mit der Beschreibung ihres Panzers, da der Panzer der Schildkröten die besondere Eigenart ihrer Organisation bedingt. Dieser Panzer besteht bekanntlich aus zwei allerdings meist verwachsenen Teilen, dem Carapax oder Rückenpanzer und dem Plastron oder Bauchpanzer. Über beide Stücke sind die



Fig. 1. Das Plastron von *Stegocelys dux* Jkl. von der Bauchseite gesehen, im ursprünglichen Zusammenhange mit dem Carapax.

Meinungen noch durchaus geteilt; ganz ungeklärt und verhältnismäßig wenig diskutiert ist die Zusammensetzung des Plastron. Mit ihm wollen wir uns zunächst beschäftigen.

Das Plastron

Das Plastron oder der Bauchpanzer der bisher bekannten Schildkröten setzt sich, abgesehen von den äußeren Hornschildern und abgesehen von degenerativen Ausbildungen der Knochen, aus folgenden Knochenstücken zusammen: einem vorderen Paar kleiner, den Vorderrand

bildender Stücke (Epiplastra), einem hinter ihnen medial gelegenen rhombischen Stück (Entoplastron), danach gewöhnlich aus drei Paaren größerer Knochen, von denen das erste (Hyoplastra) hinter den Armen, das zweite (Hypoplastra) vor den Beinausschnitten lag, und das dritte (Xiphiplastra) den hintersten allmählich verjüngten Teil des Plastron einnahmen. Bei einigen niederen lebenden Formen und einigen älteren Typen („Amphichelydia“) fanden sich noch sogenannte Mesoplastra zwischen die Hyo- und Hypoplastra eingeschaltet. Die morphologische Bedeutung aller dieser Teile war bisher unklar, wenn es auch in neuerer Zeit immer wahrscheinlicher wurde¹⁾, daß die Epiplastra den Claviculis und das Entoplastron der Interclavicula anderer Wirbeltiere homolog sind. Auch die Funde in der Trias Württembergs haben zur Klärung dieser Frage nichts Wesentliches beigetragen, wenn auch E. Fraas annahm, daß bei *Proganochelys* zwei Paare von Mesoplastra vorlägen. Es lag darin wohl eine Annäherung an den nun zu besprechenden Befund bei unserer Form, aber noch keine Klarstellung der Herkunft der Elemente des Plastrons.

Der Bauchpanzer unserer neuen Form *Stegochelys dux* n. g. n. sp. bildet eine vollständig verknöcherte Fläche, die nur median ein rundliches, innen deutlich umwalltes Loch aufweist, das bei den Embryonen lebender Schildkröten zum Durchtritt des Nabels dient. Die randlichen Partien sind kräftig verdickt, die Außenseite rauh, ursprünglich jedenfalls mit Hornschildern überzogen, deren Grenzen die Existenz gesonderter Hornplatten beweisen. Das Vorder- und Hinterende ist ziemlich weit vorgezogen, die seitlichen „Brücken“ mäßig breit. Der vordere Teil der vorderen Vorbiegung ist abgebrochen, aber offenbar dem Umriß der hinteren Biegung sehr ähnlich gewesen. Der Verlauf seines Vorderandes ist aus der Form des Schultergürtels zu entnehmen, dessen Hinterand deutliche Eindrücke einer Befestigung durch Bandmasse zurückgelassen hat. Der Umfang der Ergänzung ist aus Fig. 5 ersichtlich.

Die im ganzen glatte Innenfläche ist an den vier Fußausschnitten einheitlich und läßt keinerlei Verwachsungsgrenzen erkennen, während die ganze innere Fläche von zahlreichen quer verlaufenden Verwachsungsnähten durchzogen ist, die unregelmäßige quer verlängerte Stücke abgrenzen. Es sind also nicht die bei allen beobachteten Schildkröten typischen Plattenpaare (Epi-, Hyo-, Hypo- und Xiphi-plastra und die vereinzelt nachweisbaren Meso-plastra) vorhanden, sondern quer gelagerte Stücke, die offenbar nur als Gastralia (Bauchrippen) gedeutet werden

¹⁾ O. Jaekel, *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony (Result. wiss. Erforschung des Balatonsees). I. Band, I. Teil. Pal. Anh. S. 57.

können (Fig. 3). Ihre Grenzen verlaufen in den typischen Zickzacklinien von Knochennähten. Die aus ihnen ersichtliche Form der einzelnen Gastralia ist unregelmäßig fingerförmig, ihre Stellung links und rechts nicht symmetrisch, auch nicht in bestimmte Längsreihen geordnet. Mit ihrer Verdickung und Abplattung ging offenbar eine starke cranio-caudale

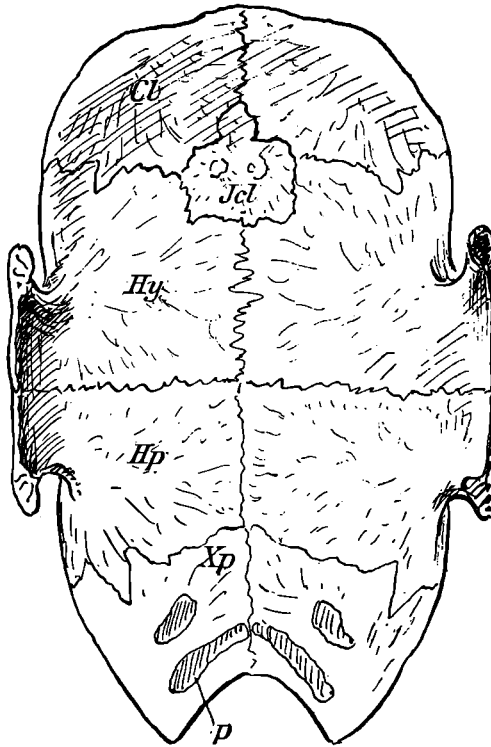


Fig. 2. Der Bauchpanzer einer lebenden, pleurodiren Schildkröte, von innen gesehen, mit deren typischen Elementen, rechts und links die durchschnittenen „Brücken“ zum Carapax. *Cl* Epiplastra (= Claviculae), *Jcl* Entoplastron (= Interclavica), *Hy* Hyoplastra, *Hp* Hypoplastra, *Xp* Xiphiplastra mit den Ansatzflächen des Beckenskeletes (*p*).

Zusammenschiebung Hand in Hand. Ungefähr mögen etwa 5 Längsreihen und in jeder etwa 25 Gastralia im Plastron verschmolzen sein.

Daß dieselben an den Fußausschnitten am festesten verwachsen sind, erklärt sich aus dem Druck, der hier von den Beinen auf das Plastron ausgeübt wurde und in der schließlichen Herausbildung der beiden Hauptplattenpaare Hyoplastra und Hypoplastra seinen endgültigen Ausdruck fand. Im vorderen Teil dehnt sich median ein langer

Stiel des Entoplastron nach hinten aus. Damit stimmt das letztere, abgesehen von der dermalen Entstehung auch dieses Gebildes, mit der Interclavicula vieler niedrig organisierter Wirbeltiere so eng überein, daß wirklich nun alle Bedenken fallen sollten gegen die Auffassung des Entoplastron als Interclavicula (Episternum) und der Epiplastra als Claviculae.

War diese Deutung der klavikularen Stücke schon dadurch sehr wahrscheinlich, so wird sie nun an unserem Stück zur Gewißheit, weil an diesem, wie wir sehen werden, von den dermalen Elementen des Schultergürtels außerhalb des Plastron-Verbandes noch die Cleithra erhalten sind. Wenn diese vorhanden waren, so müssen sicher auch die Claviculae vorhanden gewesen sein. Da sie aber sonst nicht nachweisbar sind, können sie eben nur in dem Verband des Plastrons und zwar in dessen vordersten Stücken gesucht werden.

Auf der Innenfläche macht sich rechts hinten eine flache polsterartige Stelle bemerkbar, wo ein Beckenknochen und nach Lage der Dinge offenbar die Ossa Ischii aufgesessen haben müssen. Die entsprechende Partie der linken Seite des Plastrons war etwas verletzt und ließ gerade jenes Polster nicht erkennen. Ich habe es dort der rechten Seite entsprechend ergänzt. Ganz am Hinterrande bemerkt man noch schwache Eindrücke, die nur ebenfalls durch die Anlagerung der Ischia bewirkt sein können. Die vorliegenden Eindrücke sind Anheftungs- aber keine Verwachsungsstellen, so daß unsere Form deshalb nicht als eine Pleurodire anzusprechen ist, wenn auch die Befestigung zwischen Beckenskelet und Plastron schon hier ziemlich fest war. Hiernach wäre die Annahme von E. Fraas, daß schon Proganochelys, die ja unserer Form zweifellos sehr nahe steht, eine Pleurodire mit festgewachsenem Beckenskelet war, einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Auf die systematische Bedeutung dieser Frage werde ich bei der Beckenbildung zurückkommen.

Im vorderen Teil der Innenfläche neben dem hinteren Ende des Stiles der Interclavicula („Entoplastron“) haben die Coracoide Eindrücke hinterlassen, die offenbar zur Befestigung ihres Hinterrandes gedient haben. Dieser dürfte also mit sehnigen Bändern am Plastron befestigt gewesen sein. Aus den Dimensionen des erhaltenen Schultergürtels und speziell seiner horizontal ausgebreiteten Coracoide ergibt sich dann auch die Grenze, bis zu der das Plastron nach vorn gereicht haben muß, denn man kann nicht annehmen, daß der Vorderrand der Coracoide über den Vorderrand des Plastrons hinausragte.

Fig. 3 gibt eine photographische Reproduktion der Innenfläche des Plastrons, Fig. 4 eine rekonstruktive Darstellung seiner Zusammensetzung auf Grund der Knochennähte der Gastralia — leider nur in einer skizzenhaften Umrißzeichnung.

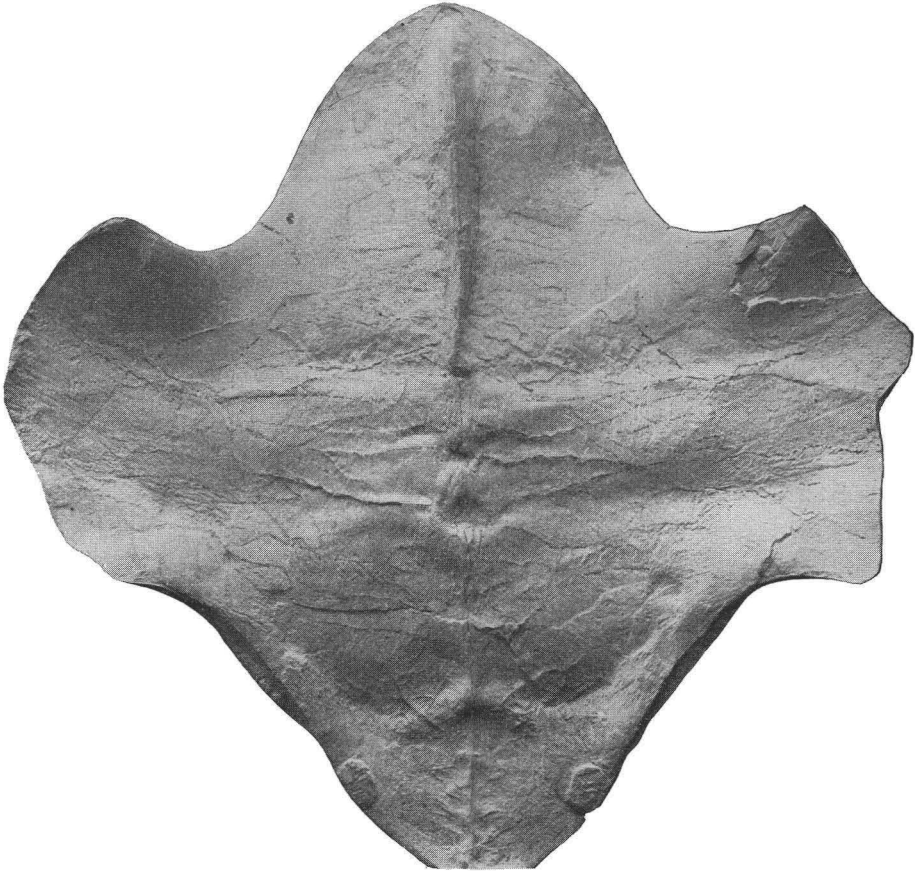


Fig. 3. Innenfläche des Bauchpanzers von *Stegoclypeus dux* Jkl., der vorderste mediale Teil ergänzt, der Stiel der Interclavicula sehr lang erhalten. Die quer verlaufenden Knochengrenzen der Gastralia deutlich sichtbar, ebenso die Ansatzstellen des Beckens am hinteren Ende. Rechts und links die Ausschnitte für die Arme und Beine, zwischen ihnen die beiderseitige Brücke zum Rückenpanzer.

Das Plastron zeigt folgende Größenverhältnisse: ergänzte Länge in der Mittelachse 49 cm (erhaltene 41), größte Breite 49 cm, Dicke 0,3 bis 1,5 cm, am Rand hinter den Femoralausschnitten am größten, Länge der Brücken zwischen den Ausschnitten gemessen 19 cm. Die Außenseite

des Plastrons ist durchweg mit kurzen unregelmäßig verlaufenden rilligen Furchen bedeckt, die zur Anheftung für den epidermalen Hornbelag dienen (Fig. 5).

Die quer über die Oberfläche des Plastron verlaufenden Furchen sind unzweifelhaft die tief eingesenkten Grenzen der Hornschilder, die das für die Schildkröten typische Epidermalskelett bildeten. Daß sich die

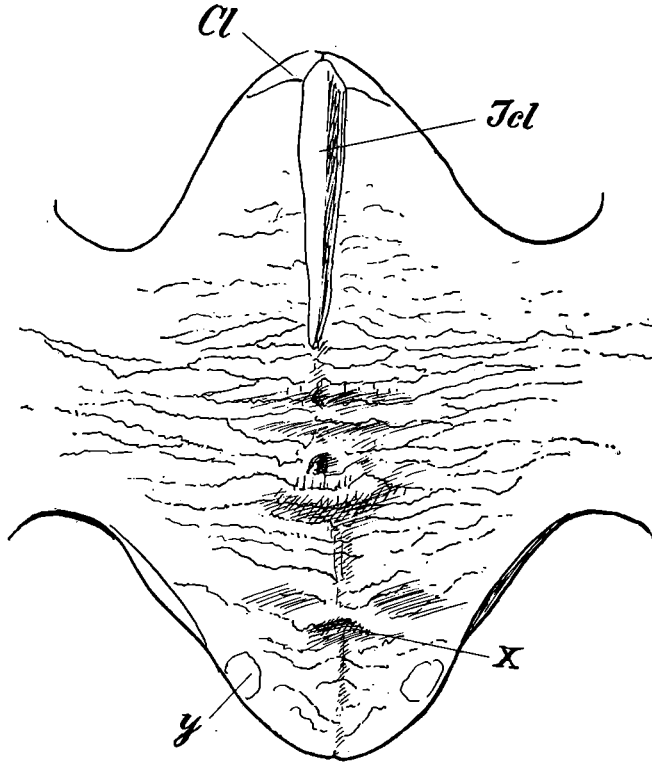


Fig. 4.

Grenzen desselben so tief in das knöcherne Innenskelett eingruben, beweist, daß dieses epidermale Skelet älter ist als das darunter gelegene knöcherne Skelett. Diese Auffassung wird auch durch die Embryonalentwicklung lebender Schildkröten bestätigt, bei denen allgemein die Hornschilder viel früher angelegt werden als die knöchernen Skelettgebilde. Die letzteren finden also ontogenetisch und fanden offenbar auch phylogenetisch die epidermalen Hornschilder vor; die letzteren gruben nicht, wie es zunächst erscheint, ihre Grenzen als Furchen in

den Knochenpanzer ein, sondern diese Grenzen waren vorhanden und wurden von der Knochenbildung umwachsen.

Das phylogenetisch hohe Alter dieser sonst so variablen Epidermalbildungen macht es verständlich, daß sie innerhalb der Schildkröten so

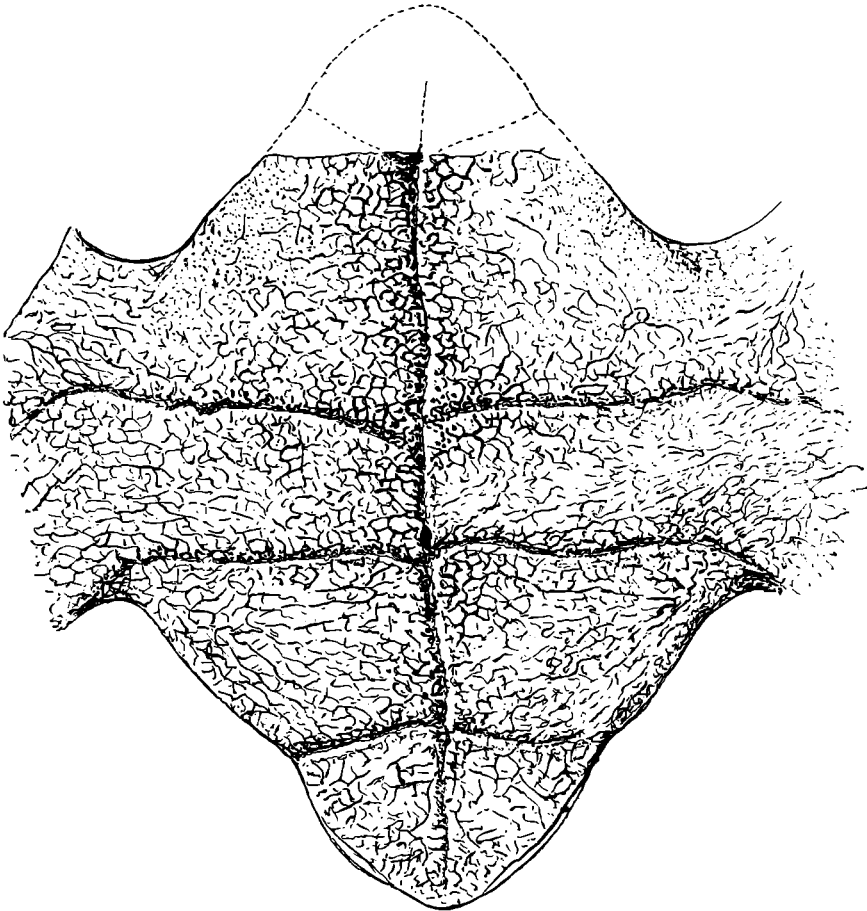


Fig. 5. Plastron von *Stegochelys dux*. Außenfläche mit der gleichmäßig rilligen Skulptur, der medialen Grenze der Hornschilder und den deutlichen Grenzen der Brachialia (Brachialscuta), der mittleren Scuta (Pectoralia und Abdominalia), der Femoralia und der hinten gelegenen Analscuta. Im vordersten fehlenden Teil ist der Verlauf der Grenze der Brachialia gegen die Gularia mit punktierten Linien ergänzt.

große Konstanz aufweisen, derart, daß sich ihre Anordnung auf dem Panzer auf ein frühzeitig bestimmtes Schema zurückführen läßt. Dem Plastron liegen in der Regel 11—13 Hornschilder auf, die von vorn nach

hinten paarig angeordnet sind und als Gularia, Brachialia, Pectoralia, Abdominalia, Femoralia und Analia oder als Gularscuta, Brachialscuta usw. bezeichnet werden. Bei unserer Form sind nun von hinten nach vorn aufgezählt Analia, Femoralia, Abdominalia und große Brachialia in einwandfreier Deutlichkeit sichtbar. Der vorderste Teil des Plastrons fehlt, es scheint aber, daß von dem vordersten erhaltenen Teile noch seitliche Furchen ausgehen (vgl. die punktierten Linien in Fig. 5), so daß die Existenz vorderer Gularia sehr wahrscheinlich wird. Durch die Existenz eines einzigen mittleren Schilderpaares zwischen den Brachialia und den Femoralia unterscheidet sich unsere Form auch von *Proterochersis robusta* Fraas, bei dem Fraas Pectoralscuta angab. Er bemerkt allerdings, daß eine Furche zwischen den Brachialia und Pectoralia nur an einem Exemplar angedeutet sei. Aber von *Proterochersis* unterscheidet sich unsere Form auch sehr auffallend durch den Mangel hinterer Caudal- und Intercaudalschilder, die auch sonst bisher nicht beobachtet sind und also eine Sonderstellung von *Proterochersis* in der epidermalen Bedeckung des Plastrons kennzeichnen.

Mit der vorstehend beschriebenen Zusammensetzung der knöchernen Unterlage ist die Genese des Plastron klargestellt, es besteht vorn aus den clavicularen Teilen des Schultergürtels, dahinter aus verwachsenen Gastralien oder Bauchrippen. Es ist also, wie auch die Ontogenie der lebenden Schildkröten lehrte, rein dermalen Natur. Teile des Innenskelettes, wie etwa ventrale Stücke der Rippenbögen, nehmen an seiner Bildung keinen Anteil. Das Plastron steht darin, wie wir sehen werden, in einem wesentlichen Gegensatz zu dem Rückenpanzer.

Der Carapax

Der Carapax oder Rückenpanzer der Schildkröten setzt sich, abgesehen von den äußeren Hornschildern, aus verschiedenen knöchernen Elementen zusammen, erstens den medialen Neuralien, zweitens den seitlichen Costalien, drittens den randlichen Marginalien, viertens dem vorn gelegenen Nuchale und den hinteren medialen Pygalien. Die Neuralien und die Costalien sollen, wie zumeist angenommen wurde, besondere den Schildkröten allein zukommende Elemente sein, nicht spezialisierte Teile normaler Knochen, die für alle Wirbeltiere typisch sind. Die Marginalien sind den subkutanen Hautverknöcherungen anderer Wirbeltiere durchaus ähnlich, und nur durch ihre Beschränkung auf bestimmte Stellen des Körpers bemerkenswert. Wie über alle diese

sind auch über die sogenannten Nuchal- und Pygalplatten die Meinungen sehr geteilt.

Um die dem Innenskelett angehörenden Teile der Wirbelsäule und der Rippen klarer beurteilen zu können, wollen wir zunächst die Ausbildung dieser Teile etwas näher ins Auge fassen.

Man geht bei der Beurteilung der Wirbel und Rippen gewöhnlich von dem Zustande aus, der sich bei den höchsten Tetrapoden findet und in Fig. 6 *D* schematisch dargestellt ist. Er ist dadurch charakterisiert, daß die zweiköpfigen Rippen mit einem oberen „Tuberculum“ am Querfortsatz (Processus transversus, Diapophyse) und mit einem unteren „Capitulum“ an der sogenannten Parapophyse des Wirbelkörpers befestigt sind. Einen etwas abweichenden Zustand finden wir bei Dinosauriern, Crocodilen und mesozoischen Sauropterygiern, wo sich die Rippe so unter den Querfortsatz schiebt, daß sie mit ihrem Capitulum an die Neuralien oder an den Wirbelkörper herantritt (Fig. 6 *C*). Ein ganz anderer Fall liegt aber bei carbonischen Miosauriern vor, bei denen die Rippen auch „zweiköpfig“ erscheinen, aber das sogenannte Capitulum an der Diapophyse gelenkt, und das „Epiculum“, d. h. der obere Fortsatz (*x*), offenbar nichts mit dem echten Tuberculum zu tun hat (Fig. 6 *B*).

Auf derartige Rippenformen die Bezeichnung Capitulum und Tuberculum zu übertragen, ist offenbar unstatthaft; der obere Fortsatz bedeutet hier etwas ganz anderes, er liegt der Haut näher und ist viel mehr in Beziehung zu bringen mit einer oberen seitlichen Ausbreitung des Dornfortsatzes, die bei diesen Formen noch vielfach grubig skulpturiert ist und dadurch dessen primäre Zugehörigkeit zum Hautskelett dokumentiert. Ich bemerke dabei ausdrücklich, daß diese obere Ausbreitung nicht eine den oberen Bögen aufgesetzte Platte ist, sondern die vertikalen Bögen vielmehr als eine Verlängerung der Hautplatte nach innen erscheinen, und daß sich z. B. bei Jugendformen des palaeozoischen Stereosternum die oberen Bögen als 2 skulpturierte Hautplatten, bei Branchiosauriden als ein Schuppenpaar anlegen und in beiden Fällen ventrale Fortsätze an diesen Platten noch nicht erkennen lassen. Ein Vergleich der Fig. 6 *B* bis 6 *D* scheint mir nur die Auffassung zuzulassen, daß die Rippen ebenso wie die oberen Bögen aus einer ursprünglich dermalen Lage nach innen gerückt sind, ihre Beziehung zur Haut aufgaben und dafür tiefere Stützpunkte am eigentlichen Wirbelkörper suchten. Daß die allmähliche Entwicklung der dorsalen Längsmuskeln hierauf maßgebend einwirkte, kann wohl kaum zweifelhaft sein. Fügen wir nun die Ausbildung der Rippen und oberen Bögen der Schildkröten (Fig. 6 *A*) in diese Reihe ein, so ist ihre Position

ohne weiteres klar. Sie stehen dem Typus Fig. 6 *B* am nächsten, stellen aber ein noch primitiveres Stadium dar, insofern sich die dermalen Partien der oberen Bögen und der Rippen in der Haut zusammenfügen und den Längsmuskel dermal umschließen. Vermutlich ist dieser Zustand durch Epistase miogenetisch im Carapax der Schildkröten zu diesem Urzustande zurückgekehrt, weil die dorsalen Längsmuskeln unter dem starren Panzer funktionslos werden. Für Rückbildung spricht der sehr bemerkenswerte Umstand, daß die erste Rumpfrippe unserer Trias-Schildkröte (Fig. 24) eigentlich auf dem Krokodilstadium von Fig. 5 *C* steht, und die Halsrippen (Fig. 24 Seite 127) den zweiköpfigen Säugetier-typus aufweisen. *Stegochelys* zeigt so an den vier aufeinanderfolgenden Wirbeln der letzten Hals- und des vorderen Rumpfwirbels die Hauptetappen der Morphogenie der Rippen unmittelbar verkörpert (Fig. 6, *A—D*).

Wie ich nun in der Ausbildung einer offenbar dermalen Platte auf den oberen Bögen die Rekapitulation eines Urzustandes der oberen Bögen als schuppige Plättchen über dem Rückenmark ansehe, so muß ich auch in der dermalen Ausbreitung der äußeren Rippenteile einen Rückschlag zu einem Urzustand der Rippen betrachten, in dem diese noch segmentale Hautplatten waren. Ich betone aber dabei das Wort „Rückschlag“, denn die Angliederung des proximalen Rippenstieles an den Halswirbeln bei den Schildkröten beweist, daß ihre Vorfahren schon echte Rippen besaßen und diese letzteren ihre topische Beziehung zur Haut fast ganz aufgegeben hatten. Das kommt auch in der Histologie der Rippen zum Ausdruck, indem diese auch bei den Schildkröten in das innere Skelet gerückt sind, während sie bei anderen Wirbeltieren, namentlich bei Fischen, eine sehr verschieden tiefe Lage einnehmen. Auch mit der Embryonalanlage der Schildkrötenrippen steht diese Auffassung im Einklang. Darauf hatte wohl zuerst Alex. Goette¹⁾ hingewiesen, daß die sogenannten Costalplatten der Schildkröten keine dermalen Auflagerungen auf die Rippen darstellen, sondern die Rippen selbst sind. Auch C. K. Hoffmann hat in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Abt. III, S. 14 betont, daß die erste Anlage der Costalplatte eine Verdickung der Knochenmasse sei, die die knorplig angelegte Rippe röhrenförmig umhüllt, also deren typische Knochenanlage darstellt. Wenn in dem Begriffe „Rückschlag“ auch eine Art von „Neubildung“ erblickt werden kann, so ist das Wesentliche doch, daß die

¹⁾ A. Goette, Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten, Zeitschr. f. wiss. Zoologie LXVI, S. 407, Leipzig 1899.

Costalia als dorsale Ausbreitungen der Rippen echte Rippenteile sind und nicht den Rippen aufgelagerte dermale Gebilde. Der Rippenstiel sitzt bei den Schildkröten am Vorderrand des Wirbels, so daß die Rippen eine intervertebrale Lage erhalten. Diese bezieht sich aber nur auf das

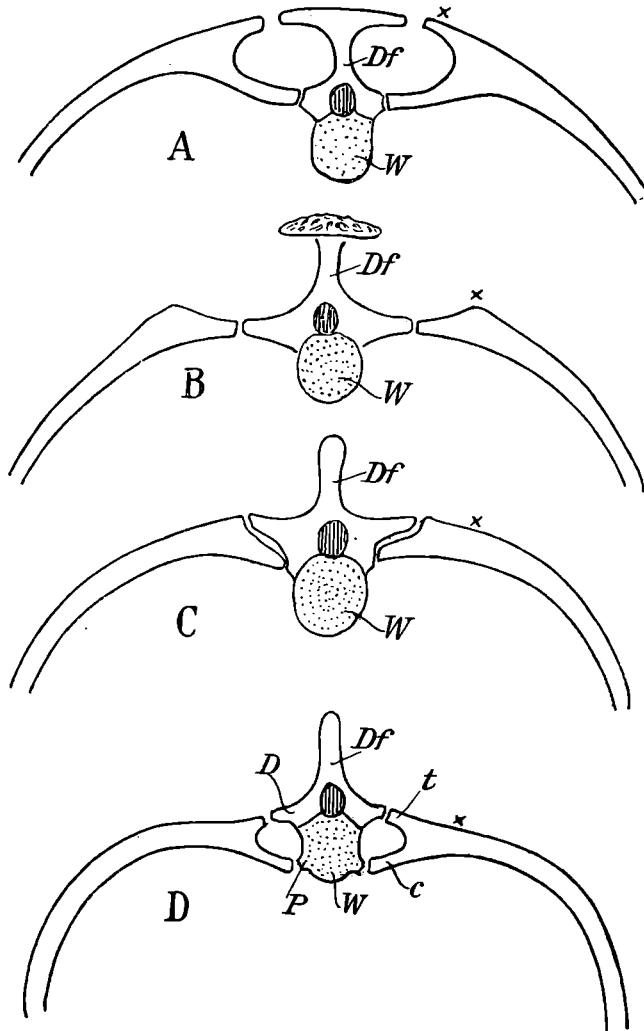


Fig. 6. Das verschiedene Verhältnis der Rippen zur Wirbelsäule. *B* bei *Diceratosaurus punctolineatus* Cope sp. aus dem Carbon von Linton in Ohio. *C* Typus der Rippenstellung an den Rumpfwirbeln mesozoischer Dinosaurier und Crocodiliden. *C* bei den typisch zweiköpfigen Rippen der Säugetiere. *A* bei den Testudinata. *c* Capitulum, *t* Tuberculum. *Df* Dornfortsatz. *W* Wirbelkörper. *x* das „Epiculum“ und seine homologen Stellen.

Capitulum der Rippe, den inneren Rippenstiel, der auch bei anderen mesozoischen Tetrapoden an den Vorderrand des Wirbelkörpers rückt.

Während die Neuralia, d. h. die dorsalen Ausbreitungen der oberen Bögen bei den jüngeren Schildkröten ziemlich variabel und bei den ältesten triadischen unter der Skulptur der Außenfläche schwer erkennbar sind, zeigen die zur Bildung des Rückenpanzers verwachsenen Rippen sehr konstante Verhältnisse und sind auch an unseren Triasformen in ihrer Lage und Folge gut erkennbar. Dadurch ermöglichen uns die Rippenstücke in erster Linie die Zusammensetzung des Rückenpanzers klarzustellen.

Der dorsale Rumpfpanzer der Schildkröten soll normal 8, in einigen wenigen Fällen 9 Wirbelsegmente enthalten. Unsere neue Form von Halberstadt zeigt ganz klar folgende Tatsachen:

Der bisher als letzter (8.) Halswirbel angesehene Wirbel (Fig. 7) ist, wie seine Rippenbildung und die Verwachsung seiner oberen Bögen mit dem Nuchale beweist, in Wahrheit der erste Rumpfwirbel. Bei den lebenden Schildkröten ist dieser Zusammenhang gelöst und, da die Rippen dieses und der Halswirbel ganz verkümmert sind, ist der Unterschied gegenüber den letzteren (Fig. 24 Seite 127) verwischt.

Der zweite Rumpfwirbel (Fig. 7) war an seinem Dornfortsatze mit dem des ersten Rumpfwirbels zusammengedrängt und wie dieser mit dem Nuchale ohne Naht verbunden, so daß dieses im wesentlichen als das Verschmelzungsprodukt der oberen Ausbreitung der beiden vordersten Neuralia erscheint. Ob mit seinem Vorderrand sekundär noch kleine vorderste Marginalia verschmolzen, ist dabei eine Frage zweiter Ordnung. Die Rippen des zweiten Rumpfwirbels (Fig. 24) sind wie die des ersten einköpfig aber in ihrem mittleren Teil aufwärts ausgebreitet und mit dem Vorderrand des eigentlichen Carapax verwachsen. Ihr seitliches Ende ragt frei in den seitlichen Teil des Panzers hinein, wo bei den jüngeren die sogenannten Sternalkammern zur Ausbildung gelangen. Bei den lebenden Schildkröten ist diese zweite Rumpfrippe durch den Schultergürtel nach hinten gedrängt und ebenso verkümmert wie hier bei *Stegochelys* die erste (Fig. 7).

Erst mit dem dritten Rumpfwirbel beginnt die charakteristische Verbreiterung und seitliche Verwachsung der Rippen zu dem eigentlichen Carapax.

An dessen Bildung nehmen nun von diesem dritten Rumpfwirbel an 9 Rippenpaare Anteil, während der darauf folgende primäre Beckenwirbel wohl mit seinen oberen Bögen ein Pygale bildet, aber mit seiner

Sakralrippe an der Carapaxbildung keinen Anteil hat. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der erste mit seiner verbreiterten Rippe im Carapaxgewölbe beteiligte Wirbel bei allen Schildkröten der gleiche dritte Rumpfwirbel ist. Es ist auch durchaus

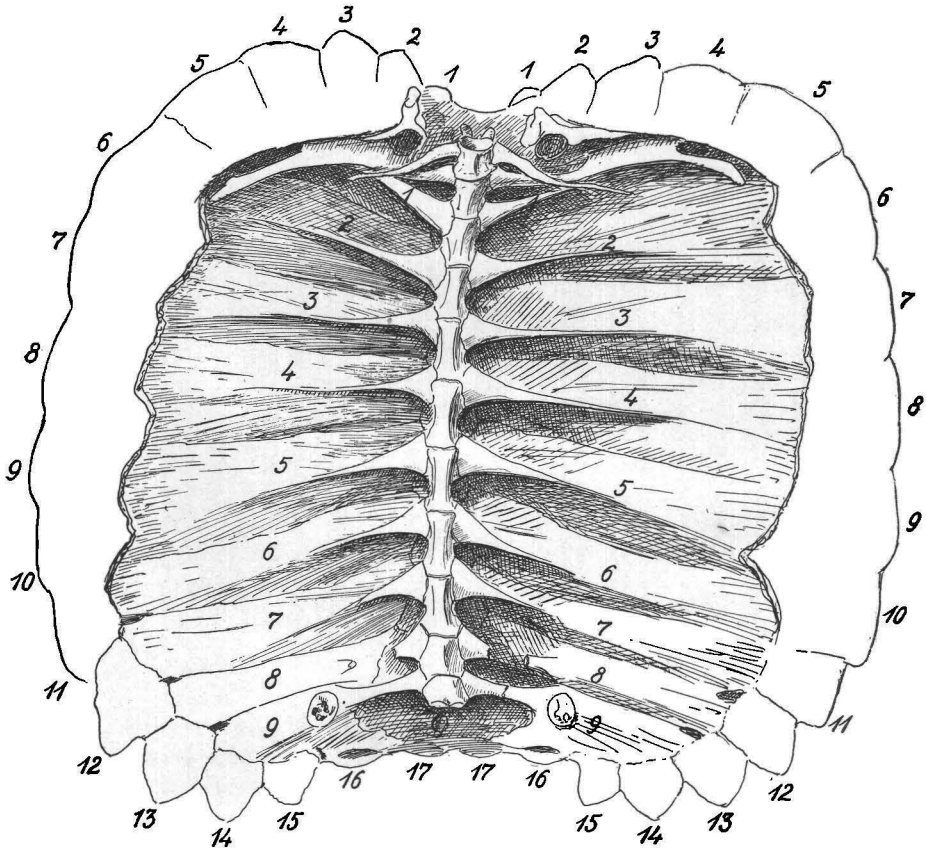


Fig. 7. Innenseite des Carapax von *Stegochelys dux*, nach dem Exemplar Nr. II gezeichnet. In der Mitte sind 11 Wirbel in einer Reihe erhalten, von denen die 9 hinteren mit ihren Rippen (1—9) zu dem Carapaxgewölbe verwachsen sind. Die Beckenwirbel fehlen. An der neunten Rippe sind die Ansatzstellen der Iliä sichtbar. Den Rand des Carapax bilden jederseits 17 Marginalien, deren vorderste mit dem Nuchale, deren hinterste mit dem letzten Pygale verbunden sind.

wahrscheinlich, daß sich die ganze so überaus eigenartige Carapaxbildung aller Schildkröten auf dieselbe Summe von Rumpfwirbeln stützt. Daß nun bei den lebenden fast immer nur 8 Carapaxrippen gezählt werden, hat darin seinen Grund, daß die beiden

letzten in der Regel verschmolzen sind, das 9. Rippenpaar also verschwindet. In einigen Fällen ist es aber noch deutlich getrennt sichtbar, so z. B. bei den von Oliver Hay und G. R. Wieland beschriebenen Exemplaren von Protostegiden aus der nordamerikanischen Kreide, sowie bei einem von Richard Owen abgebildeten Cheloniden aus dem Eocän von London¹⁾. Auch bei Testudiniden (Fig. 8) deutet noch ein seitlich vorspringendes Zäpfchen auf die Präexistenz der 9. Rippe, immer auch die Ausdehnung der 8., die im Rahmen des Panzers den Raum zweier Rippen einnimmt. Der proximale Rippenfortsatz des 9. Carapaxwirbels steht noch deutlich mit dem Carapax in normalem Konnex wie die anderen Carapax-Rippen, ist aber bei den lebenden Schildkröten durch die Beckenteile vorgedrängt, die ihren dorsalen Ansatz immer weiter nach vorn vorschoben. Bei den lebenden scheint daher auch der primäre Beckenwirbel mit dem Panzer fester verwachsen als bei unserer Triasform. Bei unserem Hauptexemplar (1912) fehlt der Beckenwirbel wie auch der Beckengürtel, aber von einem anderen Individuum (I, 1911) ist der ganze Beckenbogen mit seinem primären Sakralwirbel ausgezeichnet erhalten. Ein zweiter hinter diesem liegender Wirbel mochte noch mit dem Wirbelkörper des primären Beckenwirbels verbunden sein, aber seine Rippe nahm jedenfalls keinen wesentlichen Anteil an dem Tragen des Beckenbogens, der sich mehr und mehr nach vorn vorschob und dabei seine wahrscheinlich vorher stärkere Beziehung zu dem zweiten Beckenwirbel aufgab. Der letztere war also ursprünglich der erste Schwanzwirbel, wurde dann aber zum zweiten Sakralwirbel, um hier diese Bedeutung wieder aufzugeben. Der primäre Sakralwirbel ist demnach der 12. Rumpfwirbel. Die 11 präsakralen Rumpfwirbel sind in der Abbildung 7 unseres Exemplares II deutlich erkennbar. Mit Einschluß des zweiten, sekundären Beckenwirbels umfaßt sonach der Rumpf der Schildkröten 13 Wirbel. Das ergibt sich übersichtlich aus der Tabelle S. 131.

Die Marginalien oder Randplatten fügen sich bei den lebenden Schildkröten normal in einer Reihe seitlich an die Rippen an, und zwar, wie Fig. 8 zeigt, direkt an deren untere Endigung. Besonders beachtenswert ist, daß dabei dem Seitenrand der Rippe 8, die wir bei *Stegochelys* als ein Verschmelzungsprodukt zweier Rippen erkannten, auch zwei *Marginalia* angeschlossen sind.

¹⁾ Während bei verschiedenen von Owen abgebildeten Panzerstücken fossiler Schildkröten die Existenz eines 9. Costale nur wahrscheinlich ist, tritt bei seiner Darstellung von *Chelone planimentum* (Reptilia of the London clay 1849, Taf. X A) ein solches Element deutlich hervor.

Bei unserer Trias-Schildkröte ist eine solche Regulierung zwischen den Rippen und den Marginalien bereits deutlich angebahnt.

Während der vordere Teil des Randes bei unserem Hauptexemplar auf der Unterseite nicht gut erhalten ist und mehrfacher Ergänzung bedurfte, treten im hinteren Teil des Randes die einzelnen Marginalia sehr deutlich hervor und sind auch ziemlich scharf gegeneinander und gegen

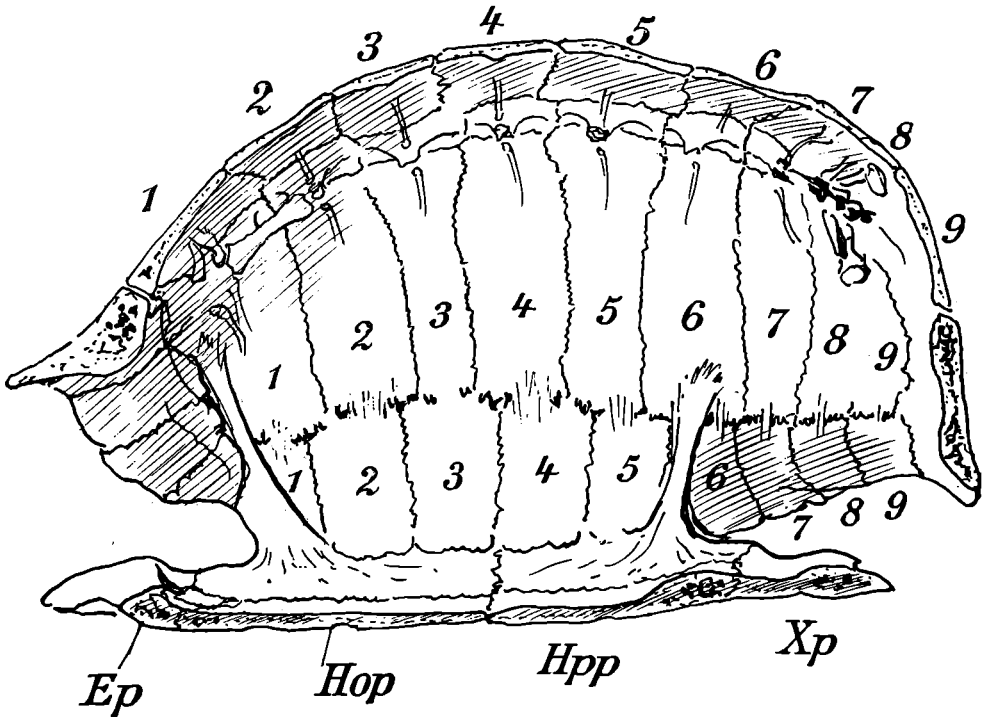


Fig. 8. Innenseite eines aufgeschnittenen Panzers von *Testudo*, 1—9 die verbreiterten Carapax-Rippen, die beiden letzten verwachsen, darunter die 9 seitlichen, davor (links) die vorderen Marginalien. Der Wirbelkörper der ersten Carapax-Rippe ist erhalten, von den übrigen sind nur die oberen Bögen und die Rippenköpfe sichtbar.

die Costalstücke abgesetzt (Fig. 7). An die Costalia 7—9 legen sich hier die Marginalia 12—14 so an, daß sie mit ihrer proximalen Kante der distalen Endkante der Costalia genau angefügt sind, derart, daß das Marginale 12 zur Rippe 7, Marginale 13 zur Rippe 8 und Marginale 14 zur Rippe 9 gehört. Es ist also wesentlich derselbe Konnex wie bei *Testudo* (Fig. 8 bei den Buchstaben 7, 8, 9), nur daß hier wie bei den jüngeren Typen die Rippen 8 und 9 verschmolzen sind.

Die unmittelbare Anlagerung dieser Marginalien an die Costalia zeigt ferner klar, daß die auf der Oberseite (Fig. 9) sichtbaren Submarginalscuta, die proximal von den Marginalscuten gelegen sind, keine besonderen knöchernen Elemente als Unterlage haben, also lediglich äußere Abgrenzungen von Hornschildern bedeuten. Das entspricht auch der Auffassung, die Eb. Fraas von diesen Gebilden bei *Proganochelys Quenstedtii* vertreten hat (Fig. 10).

Ein ursprünglicher Zustand unserer *Stegochelys* ist ferner darin zu erblicken, daß die vorderen und hinteren Marginalien, die nicht mit Rippen in Konnex stehen, denselben Habitus wie die seitlichen aufweisen, während sie bei den jüngeren Typen ihre primäre Selbständigkeit aufgaben.

Es ist bei unserer Form, wie Fig. 9 zeigt, ein ganz geschlossener Kranz von 2×17 Marginalien vorhanden, die buckelförmig bis kegelförmig vortreten, aber bereits dorsoventral komprimiert sind und der Reihe der 11 Costalstücke auf beiden Seiten fest angelagert sind. Die Umbildung, die die jüngeren Schildkröten gegenüber diesem unverkennbar primitiveren Zustande erworben haben, besteht also wesentlich darin, daß die mittelsten vorderen und die hinteren Marginalia mit den dort gelegenen Neuralplatten zu größeren Stücken, dem vorderen Nuchale und den hinteren Pygalia verschmolzen. Diese Verschmelzung war um so leichter möglich, als auch die oberen Ausbreitungen der Dornfortsätze hier noch ihren dermalen Charakter durchaus bewahrt hatten.

Um einen Vergleich unserer *Stegochelys* mit der ihr offenbar im ganzen Habitus und der Größe nächststehenden Form zu ermöglichen, habe ich in Fig. 10 ein Bild des Carapax von *Proganochelys Quenstedtii* aus dem mittleren Keuper Württembergs in der Rekonstruktion von Eb. Fraas beigelegt. Wenn wir diese Darstellung als richtig anerkennen, so sind die Unterschiede beider Formen doch so erheblich, daß von einer generischen Vereinigung beider keine Rede sein kann. Ich habe Herrn Prof. Fraas die Photographien und Zeichnungen unserer Form zugestellt und ihn um einen direkten Vergleich beider Formen gebeten. Er hat aber beide für erheblich verschieden erklärt, doch werden wir abwarten müssen, ob neue Funde der württembergischen Art vielleicht doch diesen oder jenen Differenzpunkt aufklären.

Die Hornplatten des Carapax bestanden aus einer Mittelreihe von 4 großen Platten, die wie bei anderen älteren Formen besonders groß und breit sind. Nur das ist eigenartig, daß hier nur 4 solcher Mittelschilde vorhanden sind, während die Normalzahl sonst 5—6

beträgt. Eb. Fraas hat bei der schwäbischen Proganochelys ebenfalls 5 solcher Mittelplatten angegeben. Da aber deren vorderste relativ klein ist, während alle bei unserer an Größe nach vorn konsequent anwachsen,

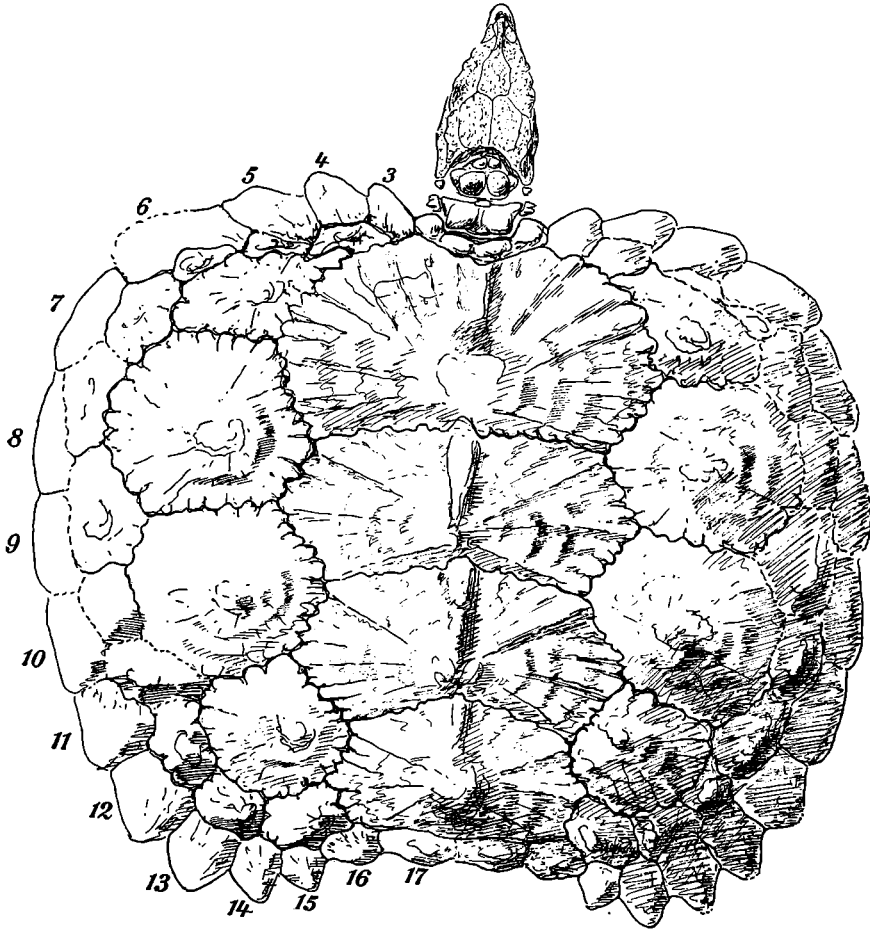


Fig. 9. Oberseite des Carapax, der Halsbuckel und Kopfes von *Stegochelys dux*. Die punktierten Linien sind ergänzt. Die Wölbung des Panzers ist etwas niedergedrückt und seine gegenwärtige Breite von 60 cm daher größer als sie ursprünglich sein mochte. Die Länge des Carapax beträgt in der vorn und hinten eingebuchteten Mitte 54, seitlich und parallel derselben im Maximum 65 cm. Zwischen dem Kopf und den vordersten Marginalien sind bewegliche Panzerstücke auf dem vorderen Teil des Halses eingeschaltet. 1—17 die Marginalia, die offenbar entsprechende Marginalscuta tragen, zwischen ihnen eine mittlere und je zwei seitliche Reihen von Hornschildern (Submarginalscuta, E. Fraas) an deren Grenzen kenntlich.

so möchte ich mit der Möglichkeit rechnen, daß seine beiden vordersten Schilder zusammen nur ein Schild repräsentierten. Bei dieser Deutung käme die Übereinstimmung mit unserer Form auch in diesem Punkte klar heraus. Die Seitenschilder bilden 3 Reihen, also eine mehr als bei den jüngeren Formen, bei denen die der Submarginalscuta ausgefallen ist. Die 4 der Mittelreihe zunächst liegenden Schilder sind ziemlich groß, aber im Verhältnis zu denen der Mittelreihe viel kleiner

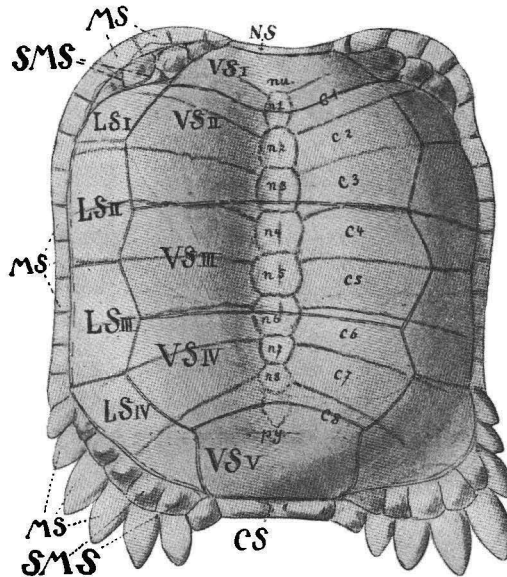


Fig. 10. Der Rückenpanzer von *Proganochelys quenstedtii* Baur in der Rekonstruktion von Eb. Fraas. *n* 1—8 die Neuralia, *nu* Nuchale, *py* Pygale, *c* 1—8 die Costalia. *NS* Nuchalscuta, *MS* Marginalscuta, *SMS* Submarginalscuta. *LS* I—IV Lateralscuta. *VS* I—V Vertebralescuta. *CS* Caudalscuta.

als bei den jüngeren Formen. Die Scuta der seitlichen Reihen waren schmal und entsprachen in ihrer Form und Abgrenzung den unter ihnen liegenden Knochenbuckeln der Marginalien. Wenn diese nun hier in einem primitiven Zustande vorliegen, und ihre Anordnung der der Hornschilder entspricht, so ist anzunehmen, daß auch die Hornschilder hier in einem ursprünglichen Typus vorlagen, und ihre Vergrößerung über der Mitte des Carapax ein sekundärer Zustand ist, der durch die geschlossene Flächenbildung der Neuralien und Rippen ermöglicht war. Als Urzustand des Carapax nehme ich einen hornigen

Buckelpanzer an, dessen Dornen auf der Mittellinie früh zu größeren Schildern verwachsen, während die auf den Seiten an Größe abnahmen. Diese strahlig geformten Hornbuckel stützten sich nun auf das knöcherne Hautskelett und fanden als solches vor die dorsalen Ausbreitungen der Dornfortsätze, die dermalen Teile der primitiven Rippen und bildeten sich besondere knöcherne Stützpunkte, wo ihnen eine knöcherne Unterlage fehlte, d. h. also an den Seiten. Hier entstanden nun unter ihnen die knöchernen Marginalien. Durch die Abflachung des bodenbewohnenden Körpers traten die Marginalien in einer Seitenkante heraus und kamen hier in Konnex mit den seitlichen Rippenenden, zu deren Verlängerung sie wurden und mit denen sie sich in seriale Korrelation setzten. Diese Kongruenz mag in einer sowohl den Hornschildern wie dem Innenskelett ursprünglich zugrunde liegenden gleichsinnigen Metamerie ihre embryonale Basis gehabt haben und von dieser aus gefestigt worden sein.

Die Marginalien stellten gleichzeitig den Konnex her zwischen dem Bauchpanzer, der wesentlich aus den sogenannten Bauchrippen, den dermalen Gastralien gebildet war. Diese Gastralien waren ursprünglich, wie die palaeozoischen Tetrapoden deutlich in allen Etappen zeigen, serial geordnete Schuppenreihen. Sie sind aber offenbar bei den Vorfahren der Schildkröten bereits echte stabförmige Gebilde gewesen, als sie die Verschmelzung zu dem Plastron eingingen. Bei *Placochelys placodonta* aus dem ungarischen Keuper habe ich analoge, wenn auch nicht so weit gehende Verwachsungsprozesse dieser Gastralia nachweisen können¹⁾.

Der Zusammenschluß der so ganz verschieden gebildeten Panzerhälften, des Carapax und des Plastron ist jedenfalls erst später reguliert worden. Das prägt sich auch gegenwärtig noch darin aus, daß der Anschluß des Plastrons an den Carapax bei den lebenden Formen noch erhebliche Differenzen aufweist und bei einer Reduktion der Panzerbildung zuerst aufgegeben wird.

Diese Anschauungen über die Bildung des Schildkrötenpanzers decken sich in den meisten Punkten mit den Ergebnissen, zu denen Herr Professor Versluys in Gießen auf Grund der Ontogenie von *Dermochelys* gelangt ist, und die er im ersten Bande unserer Zeitschrift zusammengefaßt hat. Da ich eine Diskussion der Differenzpunkte — es handelt sich wesentlich um die Auffassung der *Costalia* — nur an

¹⁾ A. a. O. Taf. VI, Fig. 2—11.

der Hand größeren Vergleichsmateriales aufnehmen möchte, und dazu in einem besonderen Aufsatz über die Phylogenie der Schildkröten Gelegenheit nehmen will, so glaube ich hier von einer Erörterung dieser Fragen absehen zu sollen.

Schulterskelet

Schon bei der oberflächlichen Freilegung des Panzers von *Stegochelys* zeigte sich vorn in dessen Innenraum ein großes Skeletstück, das seiner Lage und Form nach nur dem Schultergürtel zugehören

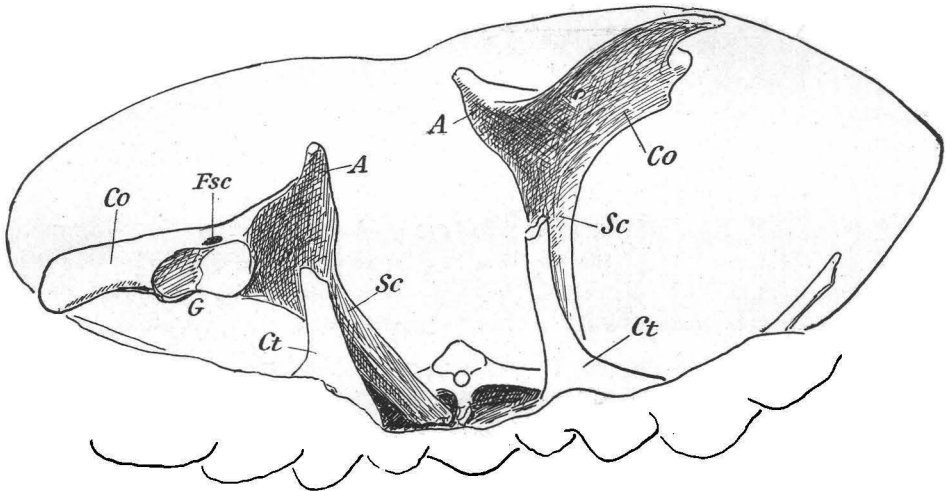


Fig. 11. Die Stellung, in der der rechtsseitige Schulterbogen (im Bilde links) in dem verkehrt liegenden Panzer von *Stegochelys* gefunden wurde. Der linksseitige Schulterbogen ist in natürlicher Lage restauriert. *Ct* Cleithra, *Sc* Scapulare, *Co* Coracoid, *G* Gelenkfläche, *A* Acromion, *Fsc* Foramen supra coracoideum.

konnte. Es lag in dem verkehrt daliegenden Panzer (Fig. 11) hinter einem zapfenartigen Vorsprung (*Ct*) mit seinem schlanken Stiel den vorderen Rumpfwirbeln an und mit seinem ausgebreiteten Teile seitwärts nach vorn verschoben. Da dieser ausgebreitete Teil eine deutliche Gelenkfläche (*G*) zeigte, so konnten die von ihr ausgehenden Elemente nur als Coracoid (*Co*) und als Scapulare (*Sc*) gedeutet werden. Der Schulterbogen der anderen Seite war nicht erhalten; ich habe ihn in Fig. 11 in der Lage restauriert, die der besprochene verschobene Schulterbogen ursprünglich eingenommen haben mag.

Durch diesen Fund eines Schulterbogens gewann unser Exemplar eine besondere Bedeutung, da der Schulterapparat der Schildkröten in so eigenartiger Weise spezialisiert ist, daß die Deutung seiner Teile bisher ein viel umstrittenes Problem bildete. Bei einer so alten Form wie der unseren war hiernach Aussicht, die einschlägigen Fragen aufzuklären.

Der Schulterapparat setzt sich bekanntlich aus dermalen und aus inneren Skeletteilen zusammen. Zu den ersteren muß man die

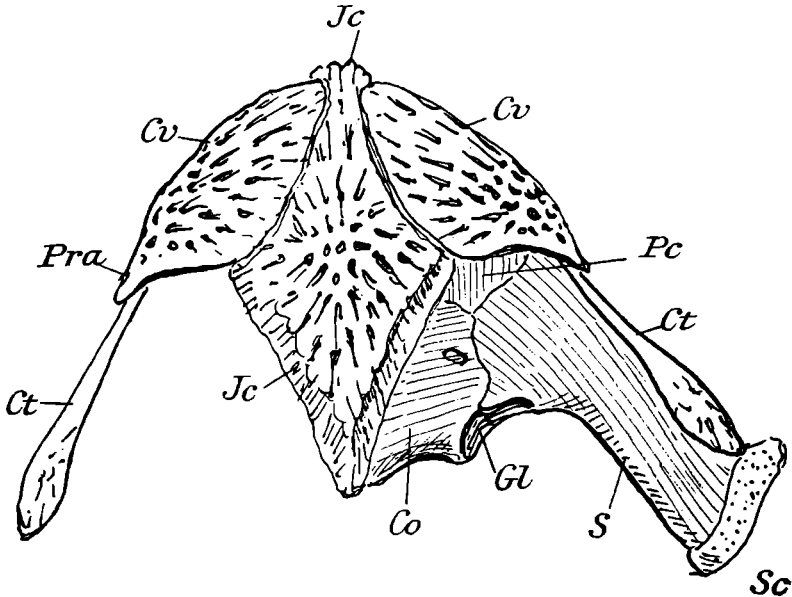


Fig. 12. Der Schulterapparat eines primitiven Hemispondylen (Archegosaurus).
Jc Interclavica, *Cv* Claviculae, *Ct* Cleithra, *Pra* Processus ascendens der Clavicula.
Pc Praeoracoid, *Co* Coracoid, *Gl* Gelenkfläche, *S* Scapulare, *Sc* das restaurierte
 Suprascapulare.

Knochenplatten rechnen, die den vordersten Teil des Schildkrötenplastron bilden und gewöhnlich als *Epiplastra* und *Entoplastron* bezeichnet werden. Ich habe schon früher betont, daß man diese Bezeichnungen aufgeben und die Stücke als *Claviculae* und *Interclavica* (*Episternum*) bezeichnen sollte. Von diesen sind bei unserer Form leider die *Claviculae* und der vordere Teil der *Interclavica* abgebrochen; der hintere Teil der letzteren aber in Form eines langen abdominalen Fortsatzes erhalten. Beide Teile sind bereits bei Besprechung des Plastron erwähnt worden (S. 94). Die Erhaltung der *Interclavica* in deutlich abgegrenzter Form

ist neu und insofern bemerkenswert, als deren langer Stiel bei Schildkröten bisher nicht beobachtet wurde. Besondere Beziehungen unserer Schildkröte zu bestimmten Tetrapodengruppen lassen sich daraus allerdings nicht herleiten, nur ist zu beachten, daß bei primitiven Hemispondylen und Miosauriern diese Stielbildung noch nicht zu beobachten ist, unsere Form darin also schon einen spezialisierteren Bau zeigt. Bei den jüngeren Schildkröten verschwand dieser Stiel; die Interclavicula wird rhombisch, bei einigen der spezialisiertesten Typen wie z. B. *Chitra* sogar in zwei lange, seitliche, rückwärts gewendete Fortsätze ausgezogen, die nichts mit dem primären Mittelfortsatz zu tun haben.

Sehr wichtig ist nun, daß unsere Schildkröte noch typische Cleithra aufweist. Es sind das die bei Fischen sehr verbreiteten, bei Tetrapoden aber sehr reduzierten und nur bei sehr wenigen Typen nachweisbaren Deckknochen, die sich dem Vorderrand des Scapulare anlehnen, und bei den palaeozoischen Hemispondylen wie z. B. *Archegosaurus* und den Branchiosauriden, stiel förmig und am oberen Ende löffelförmig verbreitert sind. Bei *Diceratosaurus* aus dem Carbon von Ohio konnte ich noch die grubige Skulptur dieser Hautknochen auf ihrer ganzen Oberfläche nachweisen, während diese bei *Archegosaurus* und seinen Verwandten nur in der löffelförmigen Verbreiterung des oberen Endes noch schwach angedeutet ist (Fig. 12).

Bei unserer Schildkröte nun sind diese Cleithra lange Knochenstangen, deren stiel förmiger unterer Abschnitt, der von den Claviculae ausgeht, vierseitig im Umriss ist, und dessen oberes verbreitertes Ende dem Vorderrand des dorsalen Rippenpanzers angefügt ist. Bei unserem Exemplar sind nur die oberen Teile erhalten, die angewachsenen „Löffel“ und ein oberes Drittel des „Stieles“. An dem Tübinger Exemplar von *Proganochelys* sind aber die mittleren Teile dieser Stiele wenigstens negativ d. h. als Hohlform im Sandstein erhalten. Quenstedt und die späteren Beschreiber dieses Exemplares haben aber diese Knochenstangen für Scapulae (recte Scapularia) gehalten. Diese Deutung lag nach dem Vergleich mit den lebenden nahe, ist aber nun nicht mehr zu halten, nachdem bei unserer Form das Scapulare selbst vorliegt. Dessen oberer Stiel ist ungefähr doppelt so dick als der der Cleithra und abweichend im Querschnitt. Er war in einer Grube hinter dem Löffel der Cleithra befestigt, die letzteren hatten also ihre ganz normale Position, indem sie dem Vorderrand der Scapularia angelagert waren (Fig. 12—15).

Der innere Schultergürtel der Schildkröte hat bekanntlich eine ganz fremdartige Form, und seine Beurteilung bildet ein viel umstrittenes

Problem der vergleichenden Anatomie. Eine eingehende Besprechung des Schultergürtels finden wir bei Hoffmann in Bronns Klassen und Ordnungen (VI. 3. 1879) und seine anatomische Beurteilung bei Max Fürbringer¹⁾ durchgesprochen. In dieser Hinsicht blieb vor allem ungeklärt die Beurteilung des vorwärts gewendeten Stieles der Scapula,

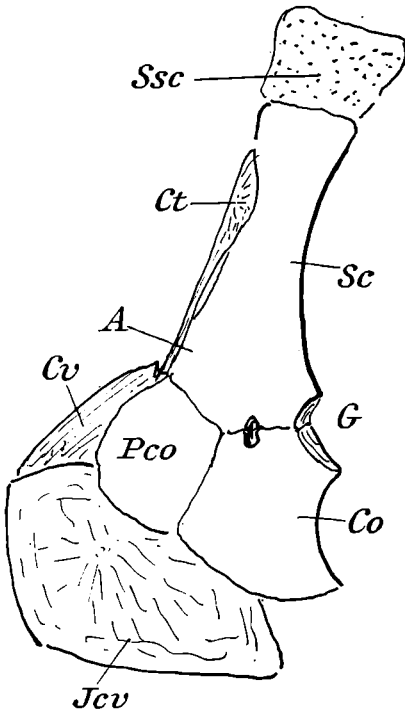


Fig. 13. Schematische Darstellung (Innen-seite) des äußeren und inneren Schulterapparates eines Hemispondylen.

Cv Clavicula, *Jcv* Interclavicula (Episternum), *Ct* Cleithrum, *Ssc* und *Ss* Suprascapulare, *Sc* Scapulare, *Co* Coracoid, *Pco* Praecoracoid, *A* Acromion, *G* Schultergelenk.

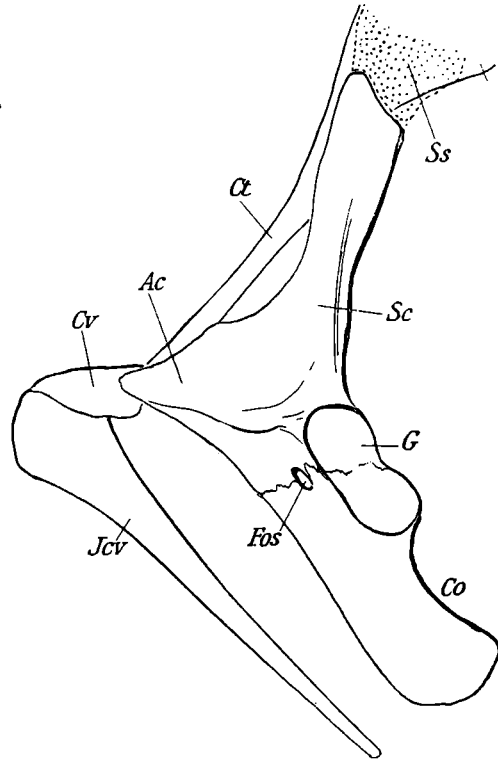


Fig. 14. Dieselben Teile von *Stegochelys dux*.

die übrigens richtiger Scapulare zu nennen ist. Denn daß dieses nur aus dem aufwärts gerichteten Ast der echten „Scapula“ besteht, und deren vom Schultergelenk rückwärts ventral gewendeter Teil als Coracoid

¹⁾ M. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Teil IV (Morphol. Jahrb. Neue Folge XXVII pag. 311, 527, 551, 660).

aufzufassen ist, kann wohl allgemein angenommen werden. Jener vorwärts gewendete Ast aber wurde von einigen (Götte, Hoffmann, Wiedersheim) als Clavicula, von Sabatier, Hulke, Dollo, Zittel,

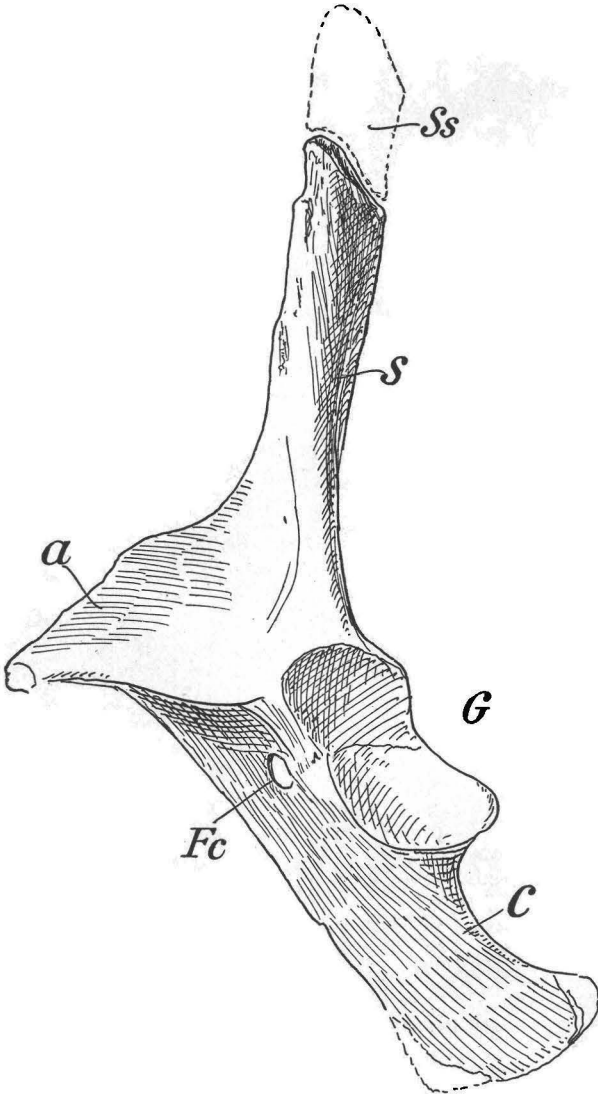


Fig. 15. Inneres Schulterskelet von *Stegodytes dux*, von außen gesehen. *Ss* Suprascapulare, *S* Scapulare, *C* Coracoid, *Fc* Foramen supracoracoideum (infrascapulare), *a* Acromion, *G* Armgelenk.

Doederlein, Haeckel, van Bemmelen und Fürbringer als Prä- oder Procoracoid angesprochen und von anderen (Baur, Seeley, Koken, Andrews) als Acromion oder proscapularer Fortsatz gedeutet. Da wir die Clavicula in den vorderen Epiplastra des Bauchpanzers erblicken müssen, kamen hier nur mehr die beiden letzteren Deutungen in näheren Betracht.

Der nebenstehend abgebildete Schulterbogen unserer neuen Form enthält nun alle Elemente des primären Schultergürtels der jüngeren Schildkröten, aber in einer offenbar viel weniger spezialisierten Ausbildung. Der obere scapulare Ast ist noch ziemlich kurz und dick und seine untere Verbindung mit dem Coracoid noch stark ausgebreitet. Sein oberes Ende ist ossifikatorisch nicht ganz scharf begrenzt; es sieht aus wie eine Grenzfläche gegen ein knorpeliges Element. Es reicht auch

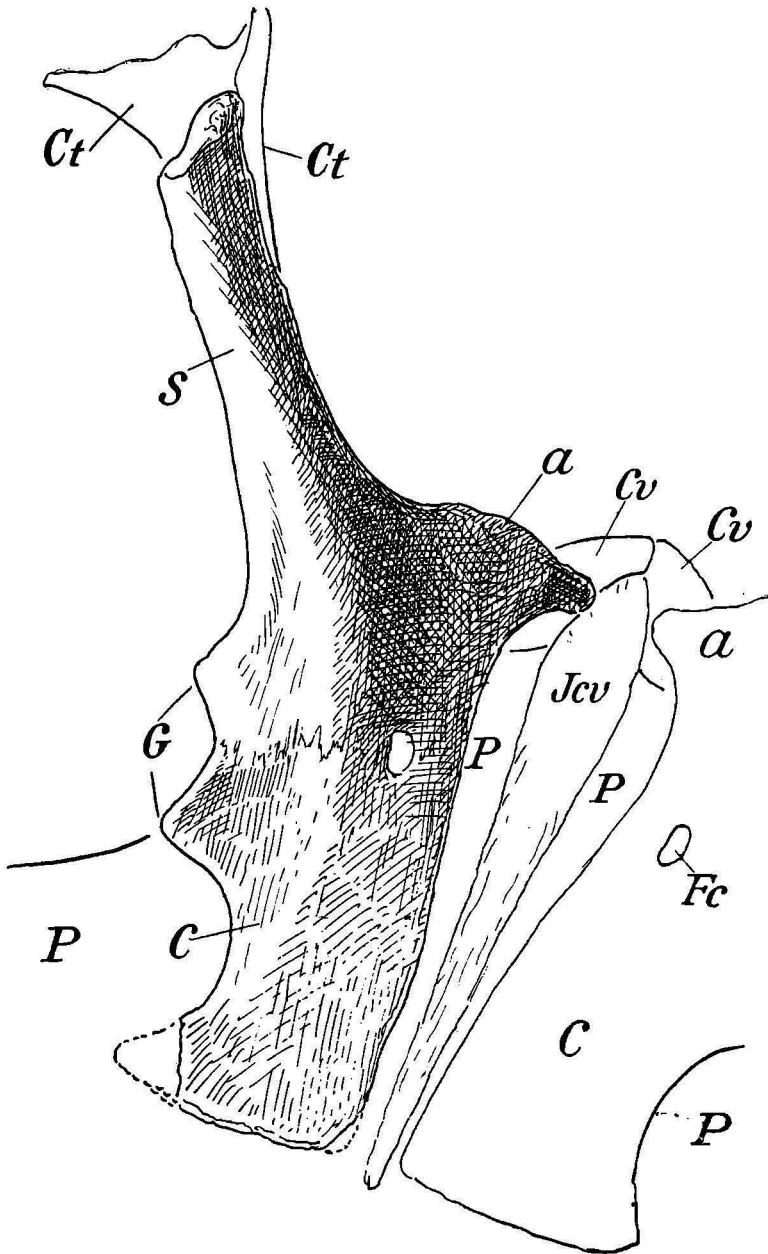


Fig. 16. Die Teile des äußeren und inneren Schulderskeletes von *Stegochelys dux* in natürliche Lage restauriert, von innen gesehen. *S* Scapulare, *C* Coracoid, *G* Armgelenk. Der vordere Teil des Plastrons (*P*) mit der Interclavicula (*Jcv*), den Claviculae (*Cv*) und dem Cleithrum (*Ct*), in Linien angedeutet, *Fc* Foramen supracoracoideum.

nicht ganz bis zum Rückenpanzer, und es scheint mir danach kaum zweifelhaft, daß hier noch ein gesondertes Suprascapulare vorhanden war, wie es bei Eidechsen und Sphenodon vorkommt und bei lebenden Schildkröten in knorpeligem Zustande angelegt wird.

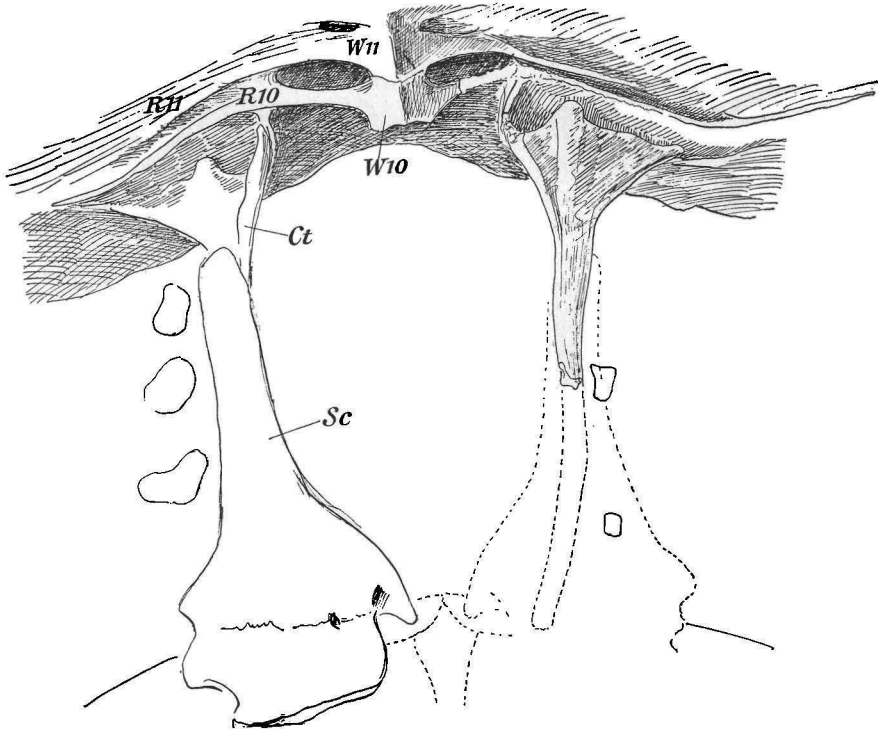


Fig. 17. Der dorsale Anschluß der Cleithra an den Rückenpanzer von *Stegochelys dux*, von innen gesehen. *Sc* Scapularia, *Ct* Cleithra, *W10* und *W11* der zehnte und elfte Wirbel, *R10* und *R11* die zugehörigen Rippen. Neben dem linken Schulterbogen die Querschnitte des Scapulare, rechts die des Cleithrums nach unserem Original von *Stegochelys*, bezw. punktiert nach dem Tübinger Exemplar von *Proganochelys*.

Das Coracoid ist deutlich durch eine Naht, die das Armgelenk kreuzt, von dem Scapulare getrennt, proximal ebenfalls noch ganz normal ausgebreitet, mit einem kleinen Foramen infrascapulare (supracoracoideum aut.) versehen und distal etwas verbreitert. Diese Verbreiterung ist nicht vollständig erhalten, aber ihre Ergänzung deshalb zuverlässig, weil diese Endfläche im Plastron einen unverkennbaren Hafteindruck hinterlassen hat, und ihre Breite daraus genau festgestellt werden konnte.

Der fragliche Teil, der vordere Ast, der vom Scapulare ausgeht und von den meisten neueren Autoren als Präcoracoid gedeutet wird, ist hier noch sehr kurz und bei dreieckigem Umriß mit der breiten Basis dem Vorderrand des Scapulare aufgesetzt. Seine Außenfläche ist in mittlerer Höhe verstärkt durch eine Kante, die vom Scapulare ausgeht und sich nach der vorderen Spitze zu verflacht. Diese letztere mußte an die Clavicula im Plastron anstoßen. Eine Knochengrenze ist zwischen diesem Fortsatz und dem Scapulare durchaus nicht zu finden, eine solche wäre, zumal sie nicht primär benachbarte Elemente verbinden

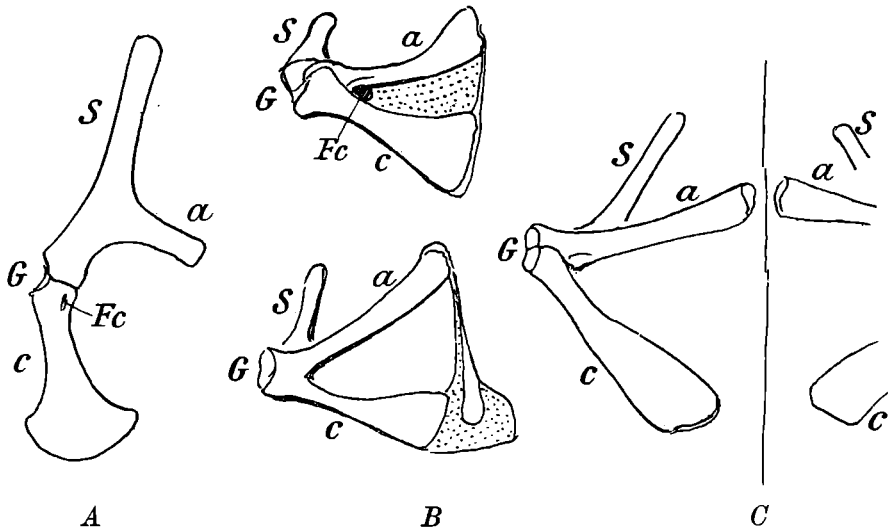


Fig. 18. Linke Schulterbögen jüngerer Schildkröten in gleicher Orientierung wie Fig. 16 *A* *Eurysternum Wagleri*, *B* *Chelemys* (nach Hoffmann), *C* *Sternothaerus niger*, *S* oberer Ast des Scapulare, *a* acromialer vorderer Fortsatz desselben, *C* Coracoid, *F* Foramen infrascapulare (supracoracoideum), *G* Gelenk für den Oberarm.

würde, wohl auch hier erkennbar, wenn sie jemals vorhanden gewesen wäre. Der vordere Schulterfortsatz ist demnach wohl — und das gilt offenbar für alle Schildkröten — ein Teil des Scapulare, also nicht das Präcoracoid sondern ein Acromion.

Daß dieses Acromion nachher bei den Schildkröten noch weiter und schließlich zu einem langen dünnen Stabe auswuchs, mag dadurch verursacht sein, daß sich die clavicularen Elemente bei ihrer Aufnahme in das Plastron nach vorn vom Schulterbogen entfernten und dieser selbst nach hinten unter den Rippenkorb des Carapax rückte. In diesem Sinne ist bemerkenswert, daß der primäre Zusammenhang der dermalen Elemente

des Schulterbogens (Cleithra, Claviculae, Interclavicula) mit den Teilen des inneren (arcualen) Schulderskeletes trotz der gegenseitigen Entfernung der beiderseitigen Anteile gewahrt bleibt.

Wenn hier noch ein echtes Präcoracoid vorhanden gewesen sein sollte, wofür keine tatsächlichen Belege vorliegen, so könnte dasselbe nur gesucht werden in dem Vorderrand des Coracoids, der hier durch Längsrillen ausgezeichnet ist und der Ossifikation entsprechen würde, die Hoffmann bei einer lebenden *Emys* als gesondertes Stück abbildete. Aber wie gesagt, ein sicherer Beleg ist hierfür aus dem Verhalten unserer Form nicht zu entnehmen, und man darf nicht übersehen, daß allem Anschein nach auch andere Paratheria wie die triasischen Cynodonten bei ähnlicher Gesamtform wohl ein Acromion, aber anscheinend kein gesondertes Präcoracoid besaßen. Leider ist die Zugehörigkeit der meist einzeln gefundenen Skeletteile in der Karooformation noch sehr unsicher, so daß erst ein genaueres Eingehen auf diese Formen triassischer Schulterapparate Klarheit schaffen kann.

Das Becken

Das Becken liegt nur von dem Exemplar I (1911) vor, das außer diesem in der Pfanne den oberen Teil des rechten Oberschenkels aufwies, und in dessen unmittelbarer Nähe das oben erwähnte Panzerfragment lag. Obwohl schon der Beckenring (Fig. 19) einen durchaus schildkrötenartigen Habitus aufwies, zögerte ich doch zunächst, ihn als solchen zu deuten, da er nur an einem Sacralwirbel befestigt war. Ich glaubte deshalb anfangs, daß er einem Miosaurier angehörte. Als solcher kam der neue Plagiosauride in Betracht, dessen Reste hier ziemlich häufig sind. Bei dieser Deutung bot aber die feste Verknöcherung des ganzen Beckenskeletes, die volle Ausbildung der Epiphyse des Femurkopfes bedeutende Schwierigkeiten, weil bei jenen amphibischen Typen der Knorpel in weitem Umfange erhalten zu sein pflegt, und auch bei keinem der späteren Funde dieses Miosauriers derartige Beckenreste beobachtet waren. Die Präparation des Panzerfragmentes, das wie gesagt neben jenem Becken gefunden war, gab dann den Ausschlag für die Zugehörigkeit des Beckens zu unserem Schildkrötentypus, denn es erwies sich nach seiner Freilegung unverkennbar als Randstück des Carapax unserer Form — allerdings eines kleineren Individuums. Als ich nun dieses Becken bei *Stegochelys* einzufügen suchte, zeigte sich sofort, daß es in seiner ganzen Form ausgezeichnet dazu paßte, so daß wohl jeder Zweifel an seiner systematischen Beurteilung behoben ist. Auch

die Aufhängung des Beckens an einem Sacralwirbel findet, wie wir sehen werden, dabei ihre Aufklärung.

Wenn wir zunächst die 3 im Hüftgelenk fest verwachsenen Hauptstücke des Beckens betrachten, so ist das Ilium mäßig groß, an der Gelenkpfanne kräftig verdickt, oben schwach von vorn nach hinten

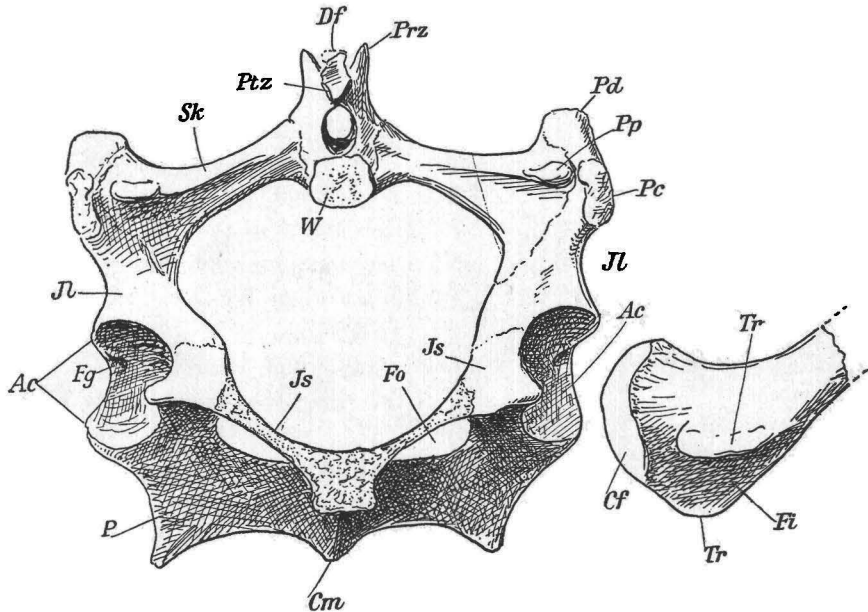


Fig. 19. Der Beckengürtel des kleineren Individuums in $\frac{2}{3}$ nat. Größe von hinten gesehen, mit dem oberen Teil des rechten Femur, dem Acetabulum (*Ac*) mit der Fossa glenoidalis (*Fg*), *Il* Ilium, *Is* Ischia (deren hinterer Teil an der punktierten Bruchfläche abgebrochen ist), *P* Pubis, *Fo* Foramen obturatorium, *Cm* Crista medialis externa, *Sk* Sacralrippe, *Pp* Processus posterior an deren distalem Ende; *Pd* Proc. dorsalis, *Pc* Proc. caudalis am oberen Ende des Ilium, *W* Wirbelkörper, darüber der Neuralkanal, *Ptz* die hinteren, *Prz* die vorderen Zygapophysen. *Df* der vom Carapax (*Pygale*) abgebrochene Dornfortsatz. Am Femur der Gelenkkopf, *Caput femoris* (*Cf*), in halber Höhe der Trochanter major (*Tr I*), unten der Trochanter minor (*Tr II*), zwischen beiden die Fossa intertrochanterica (*Ft*).

ausgebildet und dort mit einem hinteren Processus caudalis (*Pc*) und einem oberen Proc. dorsalis (*Pd*) versehen. Der erstere entspricht der normalen oberen Ausbreitung des Beckens nach rückwärts, der obere diente offenbar zur Anheftung an den Carapax. Dieser Fortsatz hat seine beiderseits korrespondierende Ansatzfläche am Carapax in Form eines rundlichen Feldes, das in Fig. 7 bei 9 kenntlich ist.

Die medial und nach hinten ausgedehnten Ischia sind leider nicht ganz vollständig erhalten, ihr mediales hinteres Ende war abgebrochen, als mir von der Auffindung dieses Skelettrestes Mitteilung gemacht wurde. Erhalten sind aber die beiden Anteile der Ischia an der Gelenkpfanne und der größere Teil ihrer medialen Ausbreitung. Die in der Zeichnung markierte Bruchfläche zeigt die breite, hinter dem Foramen obturatorium

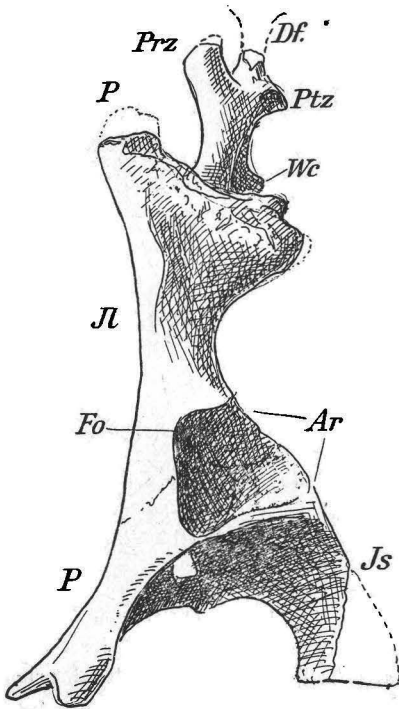


Fig. 20. Dasselbe Beckengerüst wie Fig. 19 von der linken Seite gesehen.

Buchstaben wie in Fig. 19.

Ar für Ac = Acetabulum.

gelegene Brücke und die eigentümliche, im Querschnitt vierseitige Verdickung des hinteren Teiles der Symphyse der Ischia. Mit dieser sockelartigen Bildung ruhten die Ischia dem hintersten Teile des Bauchpanzers auf.

Die Ossa Pubis sind wie in der Regel bei den jüngeren Schildkröten die größten Knochen des Beckens. Sie sind von der Pfanne nach innen und vorn ausgedehnt und durch ein ovales Fenster, das Foramen obturatorium von den Ischia getrennt. Die beiden vorderen Fortsätze, die das Becken und speziell die Ossa Pubis auszeichnen, sind der mediane (Proc. pubis anterior s. abdominalis Bojanus, Epipubis Hoffmann) und der seitliche Processus lateralis, der zugleich nach außen gewendet ist und mit dem Plastron in bindegewebigen Konnex getreten zu sein scheint.

Da man der Befestigung des Beckens am Plastron bei den lebenden Schildkröten große systematische Bedeutung beimißt und danach die

beiden Hauptgruppen der Cryptodira und Pleurodira bezeichnet, so kommt der diesbezüglichen Organisation unserer Form ein besonderes systematisches Interesse zu. Eb. Fraas hatte die württembergische Proganochelys direkt als Pleurodire bezeichnet, Oliver Hay, der amerikanische Schildkrötenspezialist, hat aber diese Auffassung bekämpft. Unsere Form zeigt nun deutlich, daß das Becken ventral nicht festgewachsen war, wie bei den Pleurodiren, daß aber bindegewebige Verbindung schon an den Stellen bestand, die auch später für die

Verwachsung mit dem Becken in erster Linie herangezogen sind. Am Plastron sind deutlich eine mediale Grube zur Aufnahme des medianen Fortsatzes der Ischia und vorgewölbte Ansatzstellen zur Verbindung mit den lateralen Fortsätzen, vermutlich der Ischia, vorhanden. Da diese sehnig blieb, kann man unsere Form und also aller Wahrscheinlichkeit nach auch die schwäbische *Proganochelys* nicht als Pleurodire ansehen, zumal die Form ihrer Beckenteile der der Testudiniden viel näher steht als der der Pleurodiren. Man sieht ferner, daß das sogenannte *Epipubis* Hoffmanns kein primäres Element der Schildkröten ist, sondern hier lediglich dem später knorplig verbliebenen medianen Fortsatz in der Symphyse unserer Form entspricht.

Um zu zeigen, wie weit die Form des Beckens von *Stegochelys* noch von dem einer pleurodiren Schildkröte entfernt ist, habe ich nebenstehend das Becken einer lebenden *Hydromedusa* abgebildet. Es zeigt die breiten Ansatzflächen des Iliums am Carapax, des Pubis und Ischium am Plastron, außerdem auch den Verlust einer distalen Verwachsung von Pubis und Ischium, die bei *Stegochelys* noch typisch ausgebildet ist.

Recht beachtenswert ist die Aufhängung des Beckens unserer Form an der Wirbelsäule. Bei den Miosauriern, den Hemispondylen und den Amphibien ist nur ein Sacralwirbel und eine Sacralrippe vorhanden, bei Reptilien und Paratheriern sind anfangs zwei, die erheblich vermehrt werden können, und nur bei schwacher Inanspruchnahme z. B. bei Meersauriern reduziert werden. Bei den lebenden Schildkröten finden wir zwei Sacralwirbel, von denen der vordere als primärer Sacralwirbel gelten muß. Da das Becken der Schildkröten seinen dorsalen Stützpunkt am Carapax findet, so wird die Verbindung mit dem Achsenskelet unwichtig, so daß auch bei lebenden Formen die hintere zweite Sacralrippe oft den knöchernen Zusammenhang mit

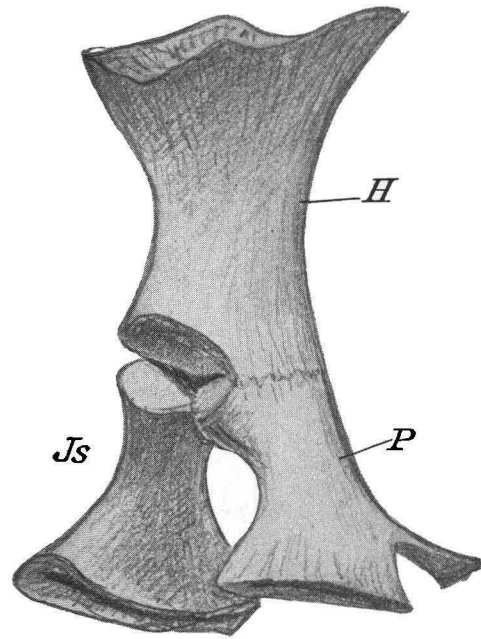


Fig. 21. Rechtes Becken von *Hydromedusa*.

den Iliä ganz verliert, und auch die primäre Verbindung mit der Wirbelsäule keine Bedeutung mehr hat. Die Ausbildung unserer Form paßt vortrefflich zu diesem Umbildungsprozeß. Ein akzessorischer Sacralwirbel, und zwar der erste Caudalwirbel war auch hier schon angeschlossen, da die Hinterfläche des ersten Sacralwirbels nicht die normale flache Einbuchtung zeigt, sondern mit ihrer rauhen Fläche auf eine festere Verbindung mit dem folgenden Wirbelkörper hinweist. Auch der hintere Zapfen an der primären Sacralrippe (*Pp*) deutet noch auf die Anlagerung

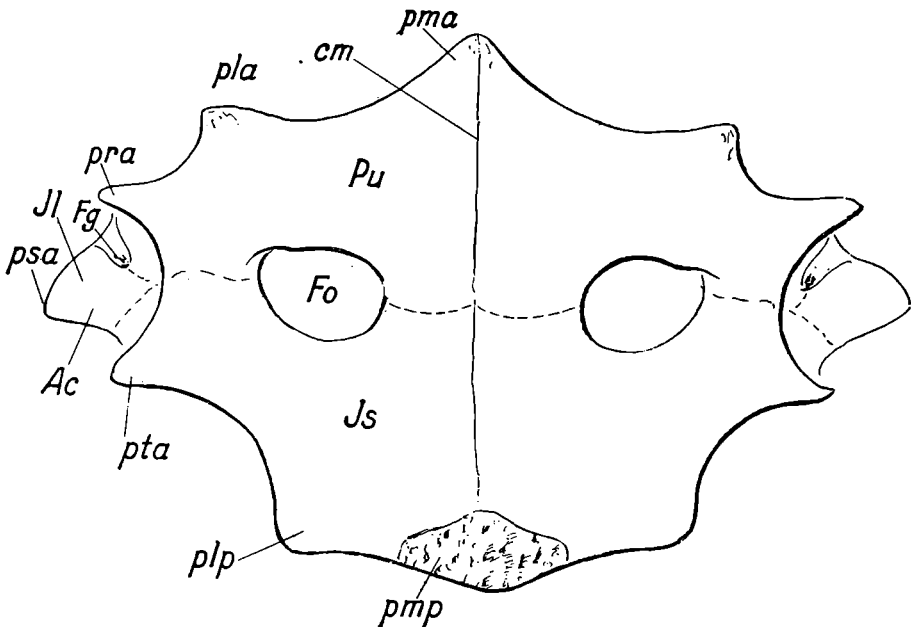


Fig. 22. Rekonstruktion der Ventralseite des Beckens von *Stegochelys dux*. *Pu* Pubis, *Js* Ischium, *Il* Ilium, *Ac* Acetabulum, *Fo* Foramen obturatorium, *pma* Proc. medialis anterior, *pmp* Proc. med. post. (sein Umriß unsicher), *cm* Crista medialis, *pla* Proc. lateralis ant., *pta* Proc. acetabularis post., *Pra* Proc. acetabularis ant.

einer zweiten Sacralrippe. Im übrigen ist aber der Beckenring ganz an den primären Sacralwirbel angeschlossen und bei dieser Verbindung ganz auf die primäre Sacralrippe (*Sk*) angewiesen, da sein Anschluß an den Carapax auf sehnige Verbindungen beschränkt bleibt. Der hier abgebrochene Dornfortsatz des Sacralwirbels war mit einem Pygale als seiner dorsalen Ausbreitung verwachsen. An dem Hauptexemplar unserer Form ist die Abbruchstelle dieses Dornfortsatzes auch innen an dem Pygale sichtbar. Die kräftige Ausbildung der

Präzygapophysen beweist auch, daß dieser Wirbel noch nicht fest an den letzten Carapaxwirbel angewachsen war. So bietet dieses Becken einen sehr primitiven Habitus; es erscheint hier noch durchaus als vierteiliger Ring, indem die primäre Sacralrippe das oberste Stück des Bogens bildete, und die drei folgenden in ähnlicher Weise wie am Schultergürtel in der Gelenkpfanne durch Rückbiegung des dritten Stückes einen dreiteiligen Stuhl zur Aufnahme der Extremität gebildet haben. In solchem primitiven Zustande ist auch die weitgehende Übereinstimmung des Beckenringes mit den Kiemenbögen unverkennbar. Da wir dann auch die Rippen als Homologa dieser peripheren Gebilde ansehen konnten, so müßte die Sacralrippe dem Processus transversus gleichzusetzen sein. Unsere Form ermöglicht eine solche Deutung des Beckens insofern, als der Beckenring hier der erste Rippenbogen wäre, dessen obere Stücke nicht mehr in die Carapaxbildung aufgenommen sind. Würde der Beckenring hier, wie es bisher scheinen konnte, dem neunten Carapaxwirbel angeschlossen gewesen sein, so wäre obige Deutung ausgeschlossen gewesen. Ich war, da ich die letztere schon früher vertreten habe, besonders erfreut, daß sich die Verhältnisse hier so aufklärten, daß ein neunter Wirbel mit seinem Rippenbogen an der Carapaxbildung teilnahm, und das Becken einen selbständigen Bogen des nächstfolgenden ersten freien Wirbels hinter dem Carapax darstellen konnte.

Die Wirbelsäule

Die Wirbelsäule der Schildkröten ist sehr spezialisiert, nicht nur durch die eigenartige Umbildung ihrer im Carapax eingeschlossenen Rumpfwirbel sondern auch durch die eigentümliche Ausbildung der Halswirbel. Diese entbehren im erwachsenen Zustande typischer Rippen, ihre Dornfortsätze sind sehr reduziert, und ihre vertebralen Gelenkflächen sind sehr differenziert, so daß in demselben Halse einzelne Wirbel procoel, andere opisthocoel sind. Bei den Landschildkröten hat die große Beweglichkeit des Halses weitgehende und in verschiedenen Richtungen erfolgende Spezialisierungen bewirkt, während bei den Seeschildkröten die größere Steifheit des Halses wieder zu einfacheren Zuständen zurückführte. Für alle diese Differenzierungen zeigt uns *Stegochelys* ein einfaches Ausgangsstadium.

Die normalen Halswirbel von *Stegochelys* sind mäßig beweglich, und im Gegensatz zu denen jüngerer Schildkröten mit wohl entwickelten Dornfortsätzen und zweiköpfigen echten Rippen versehen. Als primitives Merkmal zeigen sie auch eine schwache Diplocoelie (Bikonkavität),

wenn auch bei dem mittleren Halswirbel schon eine randliche Vorwölbung der Hinterfläche (bei konkaver Mitte) den späteren procoelen Bau jüngerer Halswirbel anbahnt. Primitiv ist ferner eine normale Kürze der Wirbelkörper, während diese bei jüngeren Formen namentlich bei den Pleurodiren sehr bedeutend in die Länge gestreckt sind. Die Größe der Zygapophysen deutet andererseits schon auf die später sehr zunehmende Beweglichkeit des Halses, der bekanntlich bei den Cryptodiren vogelartig in vertikaler Krümmung und bei den Pleurodiren schlangenartig in seitlicher Krümmung unter den Panzer gezogen wird. Der Hals und Kopf unserer Form konnte indessen noch nicht unter den Panzer gezogen werden, wie die Ausbildung besonderer Panzerstacheln auf dem Halse beweist (Fig. 23, 29). Seine Beweglichkeit lag wesentlich in vertikaler Richtung, da die Gelenkflächen der Zygapophysen mehr radial als tangential zum Wirbelzentrum gestellt sind¹). Kopf und Hals konnten also, wenn auch nicht eingezogen, so doch angezogen werden, derart daß dann die vordere der beiden Stachelgruppen den dreieckigen Ausschnitt des Hinterhauptes ausfüllte, und die zweite hinter dem Epistropheus (Fig. 9) anscheinend sich an den Vorderrand des Panzers anlegte. Daß die zweite Stachelgruppe über dem vierten Halswirbel saß, geht daraus hervor, daß dessen Dornfortsatz verkürzt und verflacht ist und jene Stachelgruppe genau darauf paßt. Die Möglichkeit der Anziehung der folgenden Halswirbel in einer vertikalen Ebene entsprach durchaus dem Typus der Cryptodiren und nicht dem der Pleurodiren, die ihren Kopf wie gesagt unter seitlicher Ausbiegung des Halses unter den Panzer ziehen.

Die vordersten drei Halswirbel, Proatlas, Atlas und Axis sind ja gewöhnlich in der Weise zum Tragen des Kopfes spezialisiert, daß der obere Bogen des zweiten Wirbels (Atlas) auf den Körper des ersten (Paratlas) rückt, und sein Körper als Zahnfortsatz mit der Vorderfläche des dritten Wirbels, der Axis (Epistropheus) verwächst. Ich habe kürzlich die physiologischen und morphologischen Grundlagen ihrer Spezialisierung erläutert und die verschiedenen auf- und absteigenden Umbildungsprozesse zusammenfassend besprochen²). Im besonderen suchte ich zu zeigen, daß der Processus odontoides nachträglich wieder den Habitus eines normalen Wirbelkörpers annehmen kann und dann mit seinem ursprünglichen Bogenpaar im Zusammenhang bleibt. Letzteres ist allem Anschein nach auch bei den Pleurodiren der Fall, deren Halswirbel nur dann mit denen der übrigen Schildkröten in Einklang zu bringen sind,

¹) Vgl. Hans Virchow, Wirbelsäule und Rotatoren der Bären (Arch. f. Anatom. u. Physiol. Anatom. Abt. 1913, pag. 72.

²) O. Jaekel, Die ersten Halswirbel (anat. Anz. Band XL. 1912, pag. 609).

wenn man ihren vordersten Wirbel als restaurierten Atlas und den Proatlaskörper (Paratlas) als verkümmert ansieht. Primitiv kann das diesbezügliche Verhalten der Pleurodira keinesfalls sein.

Unsere Form zeigt nun das für viele normal gebaute Reptilien und alle Säugetiere typische Verhalten, daß die oberen Bögen des Atlas, des zweiten Wirbels, auf den Körper des Proatlas (Paratlas) gerückt sind. Die bisher nur selten bei Wirbeltieren beobachteten oberen Bögen des ersten Wirbels (der eigentliche Proatlas Albrechts) schien zunächst verkümmert zu sein. Später habe ich dann kleine Stücke am Hinterkopf gefunden, die ich mit größter Wahrscheinlichkeit als dorsale Proatlasstücke deuten konnte. Ihre Erhaltung hat hier um so höheren

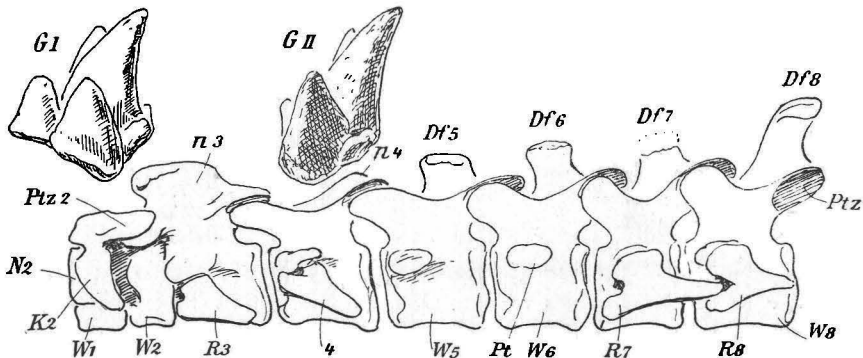


Fig. 23. Die Halswirbel von *Stegocochelys dux* in seitlicher Ansicht. *W1*—*W8* die Wirbelkörper, *n2*—*n4* die oberen Bögen (Neuralia) des zweiten bis vierten, *Df5*—*Df8* die Dornfortsätze des fünften bis achten Wirbels. *Ptz* die Postzygapophysen. *R2*—*R8* (irrtümlich *K2* statt *R2*) die linken Rippen. *Pt* Processus transversi. *G I* und *G II* die medialen oberen Stachelgruppen auf dem Halse.

atavistischen Wert, als über dem Atlas und Proatlas die oben genannte vordere Stachelgruppe saß, und ein Schutz für das Rückenmark an dieser Stelle also überflüssig war.

Der Proatlaskörper *W1* (Paratlas) ist wohl entwickelt, was auch für seine selbständige Bedeutung spricht, während dieses Stück bei den jüngeren Paratheriern und Säugetieren vielfach ganz rudimentär wurde und manchen Autoren nur als akzessorische Bandmasse erschien.

Die oberen Bögen des Atlas sind getrennte Stücke, die unten fest auf dem Paratlas aufruhn und oben nicht zusammengreifen, wohl aber Postzygapophysen auf die Praezygapophysen der Axis legten. Ihren Seitenflächen sind dreieckige flügelartige Vorrangungen fest angewachsen, die ich aber trotzdem als Rippen des Atlas ansehen möchte. Fig. 23

zeigt zum Vergleich die ähnlichen Umrissse der nächstfolgenden Rippen. Der Zahnfortsatz (siehe auch Fig. 25) ist ziemlich groß und nur mit seinem vorderen Teil von den oberen Bögen des sogenannten Atlasringes umfaßt. Seine hintere Hälfte füllt in der Höhe und Breite den ganzen Raum eines Wirbelkörpers aus. Der „Atlas“ und Zahnfortsatz von *Stegochelys* zeigen eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit den gleichen Teilen unserer lebenden *Testudo*.

Die Axis abzüglich des Zahnfortsatzes, die dann allerdings keine echte Axis (*Epistropheus*) mehr ist, sondern richtiger mit *Hypaxis* zu bezeichnen ist (Jaekel 1912 l. c. pag. 620) zeigt keine auffälligen Eigenheiten; ihr Dornfortsatz ist in normaler Weise von vorn nach hinten flächig ausgebreitet, seine vordere Oberkante allerdings etwas verdickt

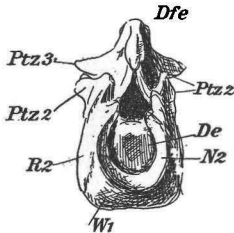


Fig. 24. Atlas und Epistropheus von *Stegochelys dux* von vorn gesehen. *W1* Wirbelkörper des Proatlas (Paratlas), *N2* obere Bögen des Atlas, *R2* Rippe des Atlas, *Dfe* Dornfortsatz, *Ptz* Postzygapophysen.

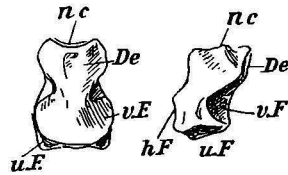


Fig. 25. Zahnfortsatz (*Processus odontoides*), Wirbelkörper des Atlas von *Stegochelys dux*. *nc* Auflagerungsfläche des Neuralkanales, *De* der zwischen dem Atlasring vortretende Teil, *vE* der vom Atlasring bedeckte Teil, *uE* Auflagerungsstelle des Paratlas, *vF* der Axis.

als Unterlager für die hinter dem Kopf sitzende Stachelgruppe. Auch der nächstfolgende Dornfortsatz ist durch die auf ihm ruhende, zweite Stachelgruppe modifiziert und zwar dorsal abgeflacht, während die nächstfolgenden Wirbel normal verlängerte Dornfortsätze, wenn auch zunächst kurze, aufweisen (Fig. 23).

Die beiden letzten Halswirbel sind in Fig. 23 und 27 in Verbindung mit den ersten Rumpfwirbeln in verschiedenen Ansichten dargestellt. Man bemerkt an Fig. 26 auch noch die mediale Kantenbildung an der Unterseite des Wirbelkörpers, die sich auch anderwärts in dieser Übergangsregion findet (vergl. auch Fig. 27 die Figuren rechts).

Die beiden in der Fig. 27 (S. 129) untersten Wirbel (*W7* und *W8*) machen sich noch als Halswirbel kenntlich durch ihre kleinen zweiköpfigen Rippen (*R*), die zwischen ihren Köpfen das Blutgefäß für den Kopf umfassen (*Bc*). Die oberen Wirbel (Fig. 27) haben einköpfige Rippen wie

alle Rumpfwirbel. Man sieht daraus, daß deren oberer Zapfen, der in der obersten Figur beiderseits neben *R11* nach oben ausgebreitet ist, nicht dem Tuberculum normaler zweiköpfiger Rippen entspricht, wie dies oben S. 102 schon betont wurde, sondern der dermalen Ausbreitung der nächstfolgenden Rippen. Der untere Wirbel der Fig. 27 *W7* ist links von oben, danach von links, in der Mitte von vorn, daneben rechts von hinten und rechts von unten dargestellt, so daß alle Teile desselben deutlich sichtbar werden. Sein Dornfortsatz ist oben verletzt. Dieser

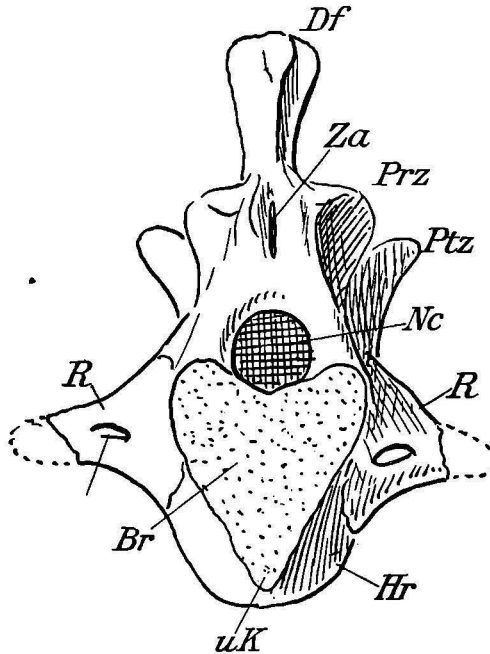


Fig. 26. Der 8. Halswirbel von *Stegocochelys dux*, an der der hintere Teil des Körpers auf der herzförmigen Bruchfläche (*Br*) abgebrochen war. *Hr* Hinterwand des Wirbelkörpers, *uK* Unterkante desselben, *R* Rippe, *Nc* Neuralkanal, *Prz* Postzygapophyse, *Ptz* Praezygapophyse, *Za* Zygantrumartige Furche, *Df* Dornfortsatz.

Bruch ist nicht wie bei *W9* eine primäre Bruchstelle, sondern eine nachträgliche bedeutungslose Verletzung. Seine Form ist mit punktierter Linie ergänzt.

Von dem letzten Halswirbel *W8* meiner Zählung habe ich außer der Fig. 26 noch drei Ansichten, in der Mitte von vorn, links von der linken Seite, rechts von hinten gegeben. Sein Dornfortsatz ist oben keulenförmig verdickt und abgeplattet. Diese Spezialisierung beruht offenbar

auf einer Anpassung an den Vorderrand des Panzers, unter den dieser Teil des Halses schon zurückgezogen werden konnte. Die aus der linken Abbildung ersichtliche Rückbiegung seines oberen Endes hängt wohl auch hiermit zusammen, insofern sich wohl Muskeln zur Zurückziehung des Halses dort ansetzen mochten.

Der bisher bei allen Schildkröten als letzter Halswirbel gezählte Wirbel *W9* ist offenbar ursprünglich der erste Rumpfwirbel gewesen. Das ergibt sich nicht nur aus der für diese Grenzbestimmung ja immer maßgebenden Form seiner einköpfigen Rippe (*R9*), sondern auch daraus, daß sein Dornfortsatz ebenso wie der des folgenden Wirbels (*W10*) mit dem Nuchale fest verwachsen war. Die obere Fläche seines Dornfortsatzes (*Dfx*) paßt als Bruchfläche genau auf einen abgebrochenen Sockel im Innern des Nuchale. Dabei sind beide Dornfortsätze von *W9* und *W10* fest und auffallender Weise unsymmetrisch aneinander geschoben, so daß der vordere Teil des hinteren *Df10* schief neben dem hinteren Teil des vorderen (*Df9*) gelegen ist. Das ist in der linken Abbildung von *W9*, die diesen Wirbel von oben zeigt, an den beiden dunklen spindelförmigen Bruchflächen noch zu erkennen, nur führt leider der Strich von *Df9* nicht ganz bis an die links unter die spindelförmige Bruchfläche von *Df10* geschobene, ebenfalls spindelförmige Bruchfläche des Dornfortsatzes von *W9* heran.

Die Verbindung mit dem Nuchale zeigt keine Naht, so daß ich das Nuchale als Verschmelzungsprodukt der oberen Ausbreitungen der Neuralia der beiden vordersten Rumpfwirbel ansehen muß. Die folgenden Rumpfwirbel haben dann ihre gesonderten Neuralia, die bei allen älteren Schildkrötentypen ihre typische Form behalten und erst bei den meisten jüngeren Typen in Unordnung geraten.

Sehr bemerkenswert ist ferner die Ausbildung der Rippen des zweiten Rumpfwirbels (*W10*), da diese einen deutlichen Übergang zu den im Carapax verschmolzenen 9 Rumpfrippen bilden. Sie sind fast so lang wie diese, endigen aber mit freier dünner Spitze unter dem Panzer, dessen erste Rippe (*R11*) in der obersten Figur schraffiert angedeutet ist. Ihre Beziehung zum Carapax prägt sich darin aus, daß ihr mittlerer Teil dorsal mit dem Innenrand des Panzers verwächst. Ein Übergang zu den folgenden typischen Carapax-Rippen ist darin ausgeprägt, daß sie wie diese bald nach ihrer Abgliederung vom Wirbel scharf nach oben ausgedehnt sind. Ob die an *R9* des vorhergehenden Wirbels sichtbare Kantenbildung damit in serialem Konnex steht, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, möchte es aber annehmen.

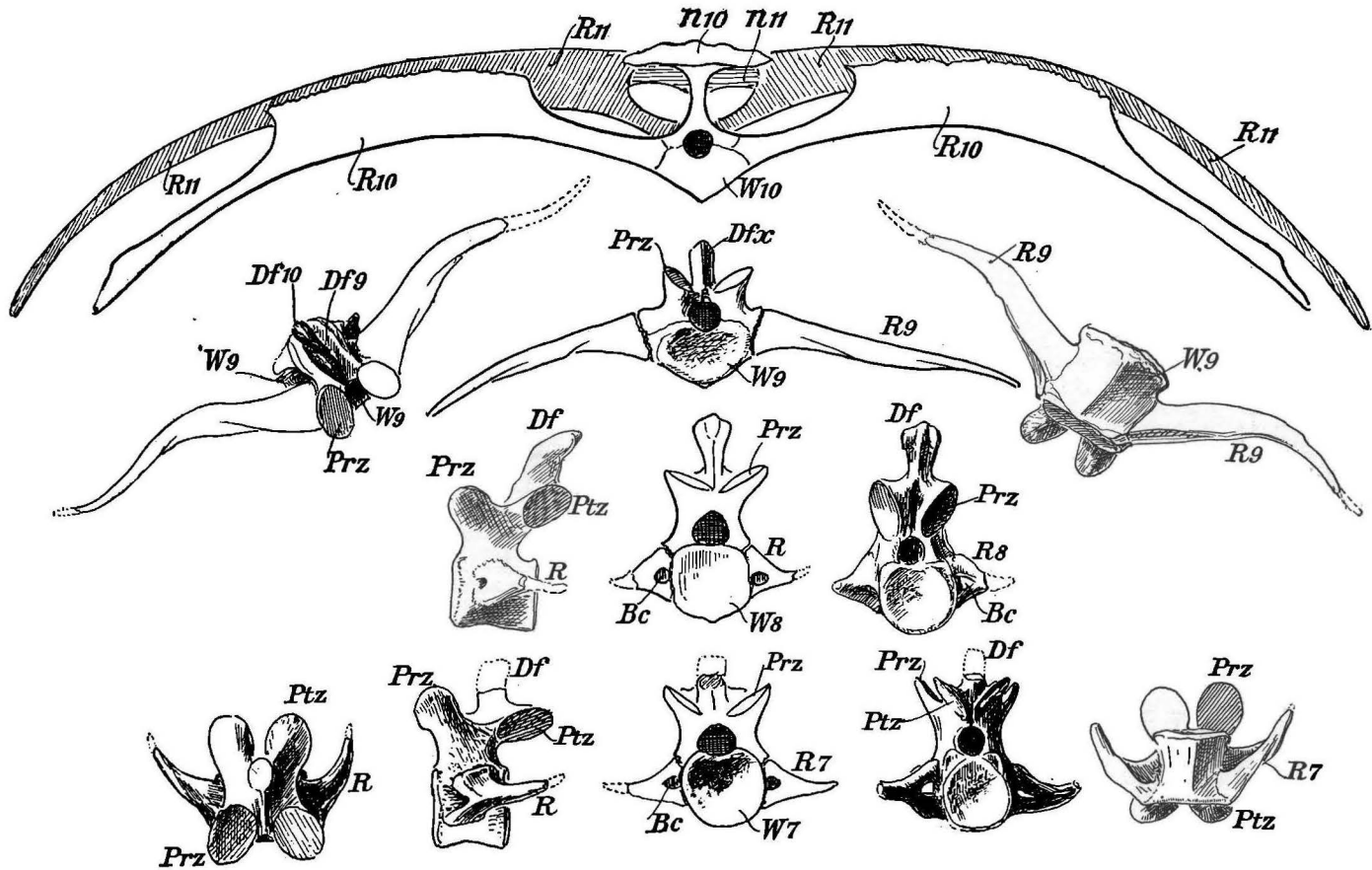


Fig. 27. Die beiden letzten Halswirbel (*W7* und *W8*) und die beiden ersten Rumpfwirbel *W9* und *W10* in der Mittelreihe von vorn, daneben in verschiedenen Ansichten; *N* Neuralia, *R* Rippen, *Prz* Praezygapophysen, *Ptz* Postzygapophysen, *Df* Dornfortsatz. Hinter *W10* schraffiert die Neuralia (*N11*) und die erste im Panzer verbreiterte Rippe (*R11*). *Bc* der Canal der Halsarterie zwischen Capitulum und Tuberculum der zweiköpfigen Halsrippen. Bei *W8* rechts irrtümlich *Prz* statt *Ptz*.

In stammesgeschichtlicher Hinsicht bieten diese Halswirbel unserer triadischen Form vielseitiges Interesse. Die Rückbildung der Rippen bei den lebenden Schildkröten und deren Anlage bei ihren Embryonen erhält nun einen phylogenetischen Ausgangspunkt innerhalb der Schildkröten selbst. Unter den lebenden Formen erweist sich durch unsere Befunde der Zustand der ersten Halswirbel, wie ihn die Testudiniden und andere Cryptodiren zeigen, mit der Ausbildung des zweiten Wirbelkörpers als Zahnfortsatz des Epistropheus als primitiv, der Zustand der Pleurodiren mit der Wiederherstellung des Zahnfortsatzes zu einem vollen Wirbel und der Unterschlagung des ersten (Körper des Proatlas) als sekundäre Vereinfachung. Als ein epistatischer Rückschlag unter den Urzustand der Schildkröten erscheint andererseits die sekundäre Ablösung des Proatlaskörpers von den oberen Bögen des zweiten Wirbels bei den Cheloniden, deren erster Wirbel (Proatlas) damit wieder eine ähnliche Selbständigkeit erlangt wie bei den Dinosauriern und verschiedenen Sauropterygiern. Daß bei *Stegochelys* die Differenzierung der Halswirbel-Gelenkung der jüngeren Schildkröten noch fehlt, ist zwar morphogenetisch beachtenswert, aber insofern nicht auffallend, als die Wirbel zur Triaszeit überhaupt noch nicht solche Spezialisierungen aufwiesen. Bemerkenswert war indessen, daß sich auch bei den mittleren Halswirbeln unserer Form schon schwache Differenzierungen zwischen der vorderen und hinteren Wirbelfläche geltend machen.

Die Beweglichkeit der Halswirbel ist im hinteren Teil wesentlich in vertikaler Richtung ausgebildet, da die Gelenkflächen der Zygapophysen radial zum Wirbelzentrum gestellt sind. Nach vorn hin wird ihre Neigung flacher, so daß sie sich der tangentialen Richtung nähern, und demnach eine gewisse seitliche Drehung der vorderen Halswirbel ermöglichen. Die Drehbarkeit des Kopfes wird noch besonders gefördert durch die Beweglichkeit des „Atlas“ auf dem Zahnfortsatz, dessen vordere Fläche (Fig. 25) so gewölbt ist, daß der Atlasring sich darauf nicht nur vertikal sondern auch seitlich um einen bedeutenden Winkel biegen kann und dadurch eine allseitige Drehbarkeit erreicht.

Daß der bisher bei den Schildkröten als letzter Halswirbel gerechnete Wirbel — der achte der bisher üblichen, der neunte meiner Zählung — bei unserer Form noch erster Rumpfwirbel war, wurde schon oben betont (vergl. Fig. 27). Schon der scharfe Unterschied der Rippenbildung, die bei den Halswirbeln zweiköpfig, hier aber einköpfig sind, läßt über diese Zugehörigkeit keinen Zweifel. Dieselbe kommt aber auch darin zum Ausdruck, daß dieser erste Rumpfwirbel durch seinen Dorn-

fortsatz mit dem Nuchale verwachsen war. Da nun die Wirbelzahl und Gliederung bei den lebenden Schildkröten dieselbe geblieben ist, wie bei unserer Form, so muß der erste Rumpfwirbel unserer Form nachträglich beweglicher geworden und zum Halse hinzugezogen sein. Der Anlaß zu dieser Veränderung ist leicht verständlich aus der Verschiebung des Schulterapparates, speziell der Scapularia nach hinten unter den Rippenpanzer. Indem hierbei deren dorsaler Ansatzpunkt um ein Wirbelsegment rückwärts wanderte, wurden die Rippen des ersten Rumpfwirbels ganz verdrängt und die des folgenden so rückwärts ge-

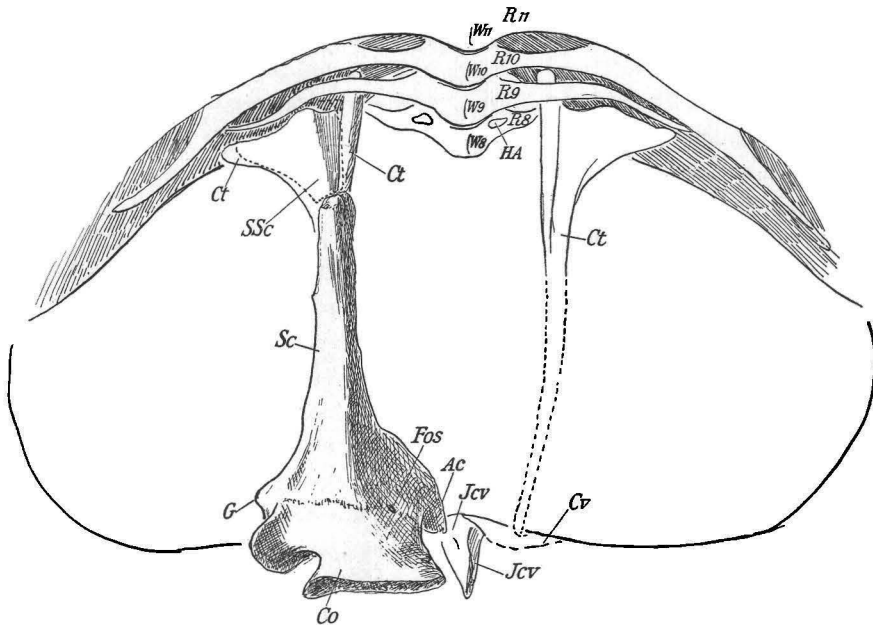


Fig. 28. Die dorsale Einfügung des Schulterapparates unter den Rückenpanzer bei Stegochelys zwischen die Rippen des 8. und 9. Wirbels. Ct Cleithra, SSc Suprascapularia.

bogen, wie die des ersten Rumpfwirbels bei unserer Form. Es liegt hier ein sehr beachtenswerter Verschiebungsprozeß zwischen Körperregionen vor, der in doppelter Hinsicht Licht in die Organisation der Schildkröten bringt. Erstens stellt er deren primäre Halswirbelzahl auf die gleiche Zahl wie die der Säugetiere fest und fügt die Schildkröten damit auch dem Kreis der Paratheria näher an, zweitens wird daraus die bisher ganz unerklärte Unterschiebung des Schulterapparates unter den Rippenkorb bei den Schildkröten genetisch verständlich (Fig. 28).

Im Rumpfpanzer sind im ganzen 12 Wirbel verwachsen ausschließlich des sekundären Beckenwirbels. Das gilt offenbar nicht nur für unsere Triasform, sondern für alle Schildkröten. Alle diese Rumpfwirbel nahmen mit der dorsalen Ausbreitung ihrer Dornfortsätze an der Bildung des Carapax teil, während nur neun von ihnen auch mit ihren Rippen an der Flächenbildung des Carapax beteiligt sind. Das geht im Gegensatz zu den bisherigen Auffassungen klar aus der Organisation unserer Trias-Schildkröte hervor. Ihr erster Rumpfwirbel (Fig. 27) ist mit dem Nuchale, der vordersten Mittelplatte des Carapax verwachsen gewesen; die Ansatzstelle seines Dornfortsatzes ist dort sichtbar und dicht zusammengedrängt mit der des zweiten Rückenwirbels, dessen Rippen an den Vorderrand des Carapax angewachsen sind und sich mit dünner freier Endigung in den seitlichen Innenraum des Panzers ausdehnen. Diese beiden Wirbel sind ziemlich kurz, etwa so lang als breit und unten mit einem medianen Kiel versehen. Die folgenden normalen Carapax-Wirbel, die sich auch mit ihren Rippen an dessen Flächenbildung beteiligen, sind länger gestreckt, aber durchaus nicht so verdünnt wie bei den jüngeren und namentlich den lebenden Testudinaten. Wie bei diesen sind auch bei unserer Form schon die oberen Bögen und Processus transversi mit den Rippen an den Vorderrand der einzelnen Carapax-Wirbel gerückt, und an dem sechsten derselben zeigt sich die für lebende Testudiniden charakteristische alternierende Ausbreitung der Rippen. Auch der letzte prä-sacrale Wirbel trägt Rippen, die hier noch selbständig sind, bei den jüngeren Schildkröten aber mit denen des vorhergehenden Wirbels verschmelzen. Hier tragen also noch alle Rumpfwirbel Rippen; eine besondere Lumbalregion gibt es bei den Schildkröten nicht. Auch hierin dokumentiert sich ein sehr primitiver Zustand der Rippenbildung. Der primäre Sacralwirbel, der nahezu allein das Becken trägt, ist in der Reihe der zwanzigste Wirbel. Dieselbe Zahl fand ich bei Archegosaurus und sie scheint mir auch anderwärts bei primitiven Typen von Tetrapoden die Normalzahl zu sein. Innerhalb des Rumpfes ist der Beckenwirbel der zwölfte Wirbel. Sein Dornfortsatz ist bei unserer Form noch mit dem Carapax d. h. mit einem Pygale desselben ohne Naht verwachsen. Die Pygalia scheinen also wie die Nuchalia aus Dornfortsätzen hervorgegangen zu sein. Möglich ist freilich, daß mit dem letzten Pygale dermale Knochenbuckel am Hinterrand verschmolzen. Der Wirbelkörper des Sacralwirbels war mit dem vorhergehenden ziemlich fest verbunden, denn die Gelenkflächen beider sind sehr rauh. Dasselbe gilt auch von dem zweiten sekundären Beckenwirbel, der dem Schwanz entnommen

war, und dessen Dornfortsatz, so viel ich sehe, keinen Ansatzpunkt am Carapax hatte, und auch darin nicht zu den Carapax-Wirbeln gehörte. Da er anderseits in den Verband des Sacrums aufgenommen war, so

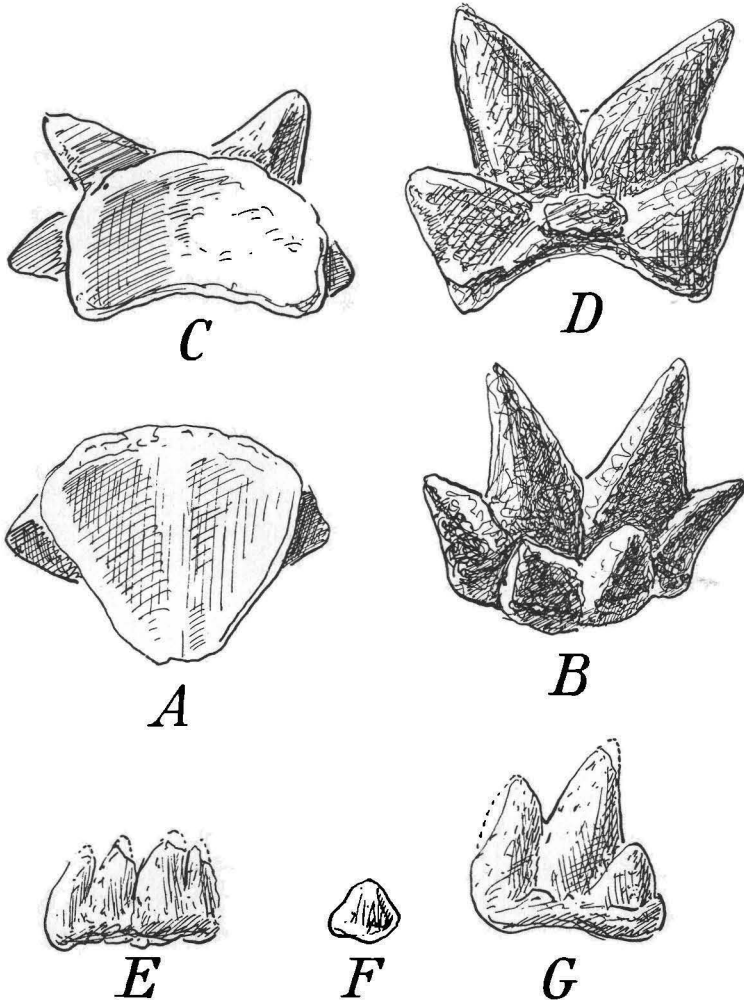


Fig. 29. Die Stachelgruppen auf dem Hals von *Stegochelys dux*, *A* und *B* die vordere von unten und von vorn, *C* und *D* die hintere in gleichen Stellungen. *E—G* Kleinere unsymmetrische seitliche Stachelgruppen. Alle Figuren in $\frac{2}{8}$ nat. Größe.

kann man ihn sachgemäß auch noch als letzten Rumpfwirbel betrachten, deren Zahl damit auf 13 anwachsen würde.

Eine knöchernerne Panzerung des Halses durch dorsale Dornengruppen ist sehr beachtenswert. Es sind zwei mediane, symmetrisch

gebauete Gruppen, die aus einer Anzahl verschieden großer seitlich gerichteter Dornen zusammengewachsen sind. Die vordere Gruppe Fig. 29, *A* hat eine dreiseitige Basis, die flach ausgehöhlt und mit einem schwachen medianen Kiel versehen ist. Ihre Oberseite (*B*) zeigt zwei hintere größte Dornen, daneben zwei kleinere und davor zwei kleinste. Diese Gruppe füllte den dreieckig einspringenden Hinterrand des Schädels aus und lag median auf dem Oberrand des vergrößerten Dornfortsatzes des Epistropheus auf. Die zweite Gruppe *C*, *D* ist kürzer und breiter, ihre Unterseite (*C*) flach und breit ausgehöhlt, ihre Oberseite mit zwei großen hinteren und zwei seitlichen Dornen besetzt. Median und vorn liegt den beiden kleinen Dornen der ersten Gruppe korrespondierend eine flache Anschwellung. Dieser Buckel muß dem zweiten Wirbel hinter dem Epistropheus aufgesessen haben, denn dessen Dornfortsatz ist im Gegensatz zu den übrigen niedrig und sattelförmig eingedrückt, so daß er gerade zum Tragen jenes Buckels geeignet erscheint (vergl. Fig. 27).

Außerdem liegen noch kleinere Gruppen seitlicher Dornen vor, deren genaue Position zur Zeit noch nicht zu ermitteln ist, denen aber mit großer Wahrscheinlichkeit ein Platz an der Seite jener größeren Buckel zukommen mochte. Diese von mir angenommene Lagerung habe ich in Fig. 9 dargestellt. Ein kleiner kegelförmiger Buckel liegt ähnlich wie bei *Placochelys placodonta* Jkl. aus dem marinen Keuper Ungarns hinten an den vorspringenden Ecken der Squamosa. Ich vermute, daß zwei etwas größere Gruppen solcher Dornen (*D*) seitwärts von der ersten medianen Gruppe ihren Platz hatten. Diese selbständige Halspanzerung mit echten Knochenbuckeln ist besonders in zwei Richtungen bemerkenswert. Einerseits bezeugt sie, daß der Kopf und Hals dieser Schildkröte noch nicht unter den Panzer gezogen werden konnte, und zweitens, daß bei den Vorfahren der Schildkröten derartige segmentale Dornen wohl als einzelne Hautossifikationen vorhanden sein mochten, wie sie z. B. ähnlich bei *Pareiasaurus* gefunden sind. Die rauhe Oberfläche dieser Buckel macht ihre einstige Bedeckung durch spitze Hornscheiden wahrscheinlich.

Die Gliederung der Regionen der Wirbelsäule

Aus dem über die Wirbelbildung Gesagten ergibt sich die nachstehende Gliederung der Wirbelsäule. Dieselbe verschiebt die bisherige Auffassung der Schildkröten namentlich in folgenden Punkten.

Die Zahl der Halswirbel hat sich scheinbar nicht geändert, weil ihre Gesamtzahl acht geblieben ist, aber einerseits ist bei allen Wirbel-

tieren mit heterotopen Halswirbeln, d. h. mit einer Atlas- und Epistropheus-Bildung ein vorderster Wirbel (Proatlas als obere Bögen, Paratlas, das sogenannte ventrale Schlußstück des Atlas als Körper) hinzuzuzählen¹⁾. Andererseits hat sich ergeben, daß der letzte Halswirbel der lebenden Schildkröten tatsächlich der erste Rumpfwirbel war, daß dieser erst später durch die Eindrängung des Schulterapparates unter den Rippenpanzer aus dem Verbande des Rumpfes gelöst wurde. Nachdem er dadurch allmählich eine größere Beweglichkeit erlangt hatte, wurde er zu einem sekundären Halswirbel. Daß er später keinen auffälligen Unterschied mehr gegenüber den echten Halswirbeln aufweist, liegt darin, daß bei den lebenden Formen die bei *Proganochelys* noch zweiköpfigen Halsrippen ebenso verkümmert sind, wie die ursprünglich einköpfige Rippe des verschobenen ersten Rumpfwirbels. Die zum Teil neuen Bezeichnungen der ersten Halswirbelteile sind meiner oben zitierten Schrift (S. 620) entnommen.

Im Rumpf sind nach der bei allen Tetrapoden üblichen Rechnung d. h. mit Einschluß des zweiten Beckenwirbels, der ursprünglich dem Schwanz angehörte, 13 Wirbel zu zählen.

Von diesen sind neun (der dritte bis elfte Rumpfwirbel) durch dorsale Verbreiterung ihrer Rippen zu echten Carapax-Wirbeln geworden. Auf diese hat sich dann mehr und mehr der „Rumpf“ der Schildkröten beschränkt, weil der enge Verband dieser Segmente der Rumpfbildung neue, naturgemäß sekundäre Grenzen zog. Von den zwei vordersten Rumpfwirbeln ist der erste, wie wir sahen, ganz aus dem Rumpf herausgedrängt, der zweite, der ursprünglich noch an der Bildung des Nuchale und mit seiner Rippe an der Bildung des Vorderrandes des Carapax teilnahm, ist aus diesem Zusammenhange gelockert. Komplizierter sind die Änderungen in der Beckenregion. Da der primäre Beckengürtel wenigstens meiner Auffassung nach einem Rippensegment homolog ist, so konnte der primäre Beckenwirbel keine Rippenteile zur Carapaxbildung zur Verfügung stellen. Diese mußte also vor ihm endigen, trotzdem der Sacralwirbel ursprünglich noch durch seinen Dornfortsatz an den Carapax angeschlossen war, und der Beckengürtel an dem festen Verbande des Carapax seinen naheliegenden Stützpunkt suchen mußte. So hat sich nun einerseits der Beckengürtel zunächst mit seinen Iliä später mit Ischium und Pubis fest an den Panzer angelehnt, und dadurch von seinen ursprünglichen Trägern, den Sacralwirbeln unabhängig gemacht. Diesen gegenüber

¹⁾ Jaekel, Die ersten Halswirbel. *Anatom. Anz.* XL, 1912, pag. 618.

machte sich die neue hintere Rumpfgrenze mehr und mehr geltend, so daß sie ihren festen Zusammenschluß sowohl mit dem Beckengürtel wie auch mit dem Carapax verloren. Bemerkenswert ist dabei, daß der zweite Beckenwirbel, der hier dem Schwanz entnommen ist, und sicher bei den Vorfahren der Schildkröten bereits einen normalen Sacralwirbel bildete,

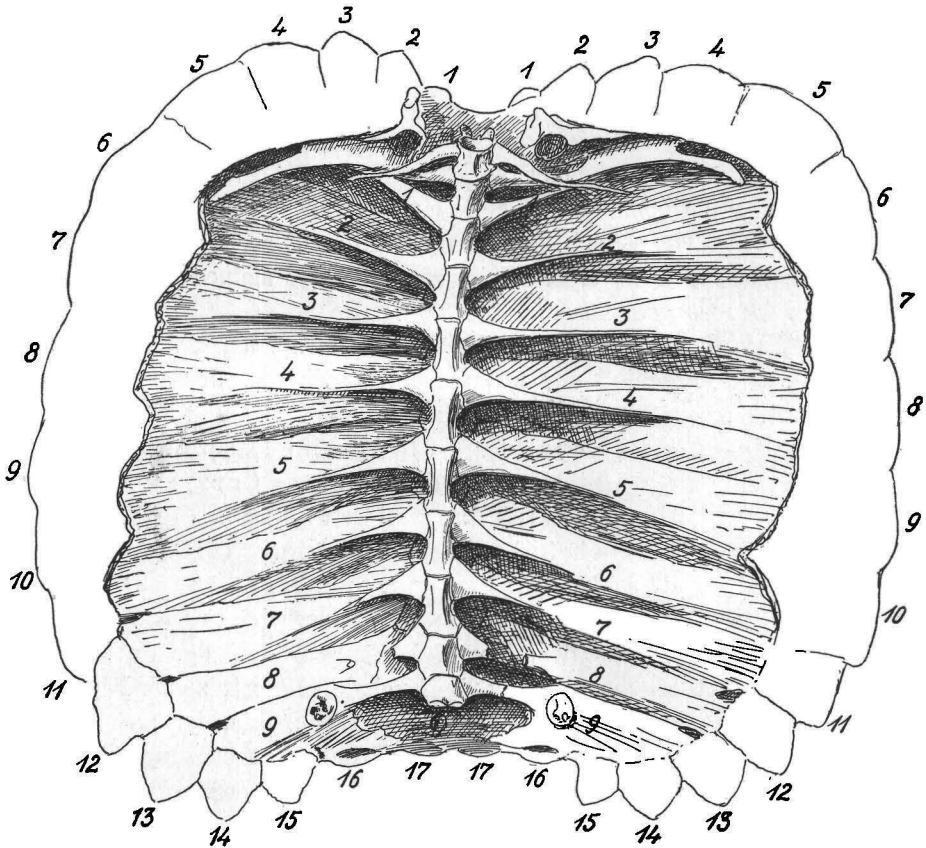


Fig. 30. Die Rumpfwirbel von *Stegochelys dux* ausschließlich der beiden Beckenwirbel; neben den Wirbeln die zu Costalien verbreiterten Rippen 1—9, seitwärts die Marginalia 1—17.

schon bei *Proganochelys* wieder soweit dieser Stützfunktion enthoben ist, daß der primäre erste Sacralwirbel sekundär wieder zum fast alleinigen Träger des Beckengürtels geworden ist. Später ist auch er, wie gesagt, dieser Rolle enthoben worden.

Von dem Schwanz von *Proganochelys* liegen keine weiteren Wirbel vor. Ein unter dem Panzer gefundener Wirbel, der seiner Größe

und Lage nach zunächst als solcher erschien, hat sich nach Freilegung seiner oberen Bögen als Rumpfwirbel eines kleinen Dinosauriers (*Pterospodylus* n. g.) erwiesen. So ergibt sich folgende Gliederung:

| | | | |
|---------|-------|--|------------|
| Hals | 1 | Proatlas (als Bogen + Paratlas, Körper des „Atlas“) | } „Atlas“. |
| | 2 | Atlas (Bögen des Atlas + Dens Epistrophei als Körper) | |
| | 3 | Hypaxis (Bögen des Epistropheus + Körper ohne Dens). | |
| | 4 | } normale Halswirbel. | |
| | 5 | | |
| | 6 | | |
| | 7 | | |
| | Rumpf | 8 | |
| 9 | | der erste Rumpfwirbel (bisher „letzter Halswirbel“). | |
| 10 | | der zweite „ dessen Rippe schmal bleibt. | |
| 11 | | | |
| 12 | | | |
| 13 | | | |
| 14 | | } Die Carapax-Wirbel mit dorsal verbreiterten Rippen und Dornfortsätzen. | |
| 15 | | | |
| 16 | | | |
| 17 | | | |
| 18 | | | |
| 19 | | | |
| Schwanz | 20 | der primäre Sacralwirbel. | |
| | 21 | der sekundäre zweite Sacralwirbel (erster Caudalwirbel). | |
| | 22 | } normale Schwanzwirbel. | |
| | | | |
| x | | | |

Der Schädel

Der Schädel unseres *Stegochelys* lag mit den vorderen Halswirbeln unter dem umgedrehten Panzer, wurde also durch diesen vor der schnelleren Verwesung und sonstigen Gefahren bewahrt, allerdings auch etwas gepreßt, derart, daß namentlich die rechte Wangenpartie eingedrückt und der ganze Schädel in der Richtung von rechts hinten nach links vorn etwas zusammengeschoben wurde. Seine gegenwärtige Form gibt also kein genaues Bild seiner ursprünglichen Gestalt, indessen läßt

sich aus der Rekonstruktion seiner bilateralen Symmetrie und durch Abzug einiger Bruchverschiebungen die ursprüngliche Gesamtform ziemlich klar herstellen. Größere Schwierigkeiten bot die Rekonstruktion einzelner gebrechlicher Knochen besonders in der Ohrregion. Hier ist eine volle Klarheit über die Form und Abgrenzung einzelner Elemente nicht immer möglich gewesen, da die Bruchverschiebungen hier einen größeren Umfang annahmen.

Die Präparation dieses Prachtstückes bereitete erhebliche Schwierigkeiten. Die Entfernung des einbettenden tonigen Gesteins war zwar verhältnismäßig leicht, aber die Knochen selbst ursprünglich sehr mürbe. Die Härtung der Knochensubstanz, die hauptsächlich durch dünne Lösungen von Hausenblase erreicht wurde, mußte das umhüllende Gestein zugleich verfestigen. Nachdem aber der Knochen wieder eine ausreichende Härte erlangt hatte, gelang es doch durch erneutes Erweichen des Tones, diesen auch aus den tieferen Einbuchtungen des Schädels zu entfernen. So konnten nicht nur beide Unterkieferäste ohne Bruch aus der Gaumenfläche herausgelöst werden, sondern auch diese selbst und die Hinterseite des Schädels fast ganz freigelegt werden. Einige Defekte am oberen Vorderrand der rechten Orbita und in der rechten Wangenregion konnten mühelos ergänzt werden. Dies geschah durch eine Mischung von Gips, Leimwasser und Japanlack, die gut verfestigt und nach dem Trocknen keine Sprünge erhält. Außerordentlich beschwerlich und zeitraubend wurde aber die Entfernung des dünnen Überzuges eines tonigen Eisenoxydhydrates, das alle Knochen unserer Schildkröte mit einem hellbraunen Überzug bedeckte und alle feineren Abgrenzungen, Knochennähte, Nerven und Gefäßlöcher verhüllte. Alle Versuche, diesen Überzug auf chemischem Wege zu entfernen, mißlangen, zumal jede Gefährdung der Knochensubstanz unbedingt vermieden werden mußte. So blieb mir nichts übrig, als diesen Überzug unter starker Lupenvergrößerung mechanisch zu entfernen. Ich benutzte dazu das große Zeißsche Binokular und Objektivsysteme mit 10—20facher Vergrößerung und sehr feine zugespitzte Stahlnadeln, von denen ein Dutzend etwa eine Stunde aushält. In dieser Zeit kann man etwa eine erbsen-große Fläche freilegen. Diese ganze Präparation hat wohl mehr als 300 Stunden in Anspruch genommen. Hierbei hat mich bei der weniger subtilen Arbeit auf breiteren Flächen Fräulein Lydia Brand mit sorgsamer Mühe und Geduld unterstützt. An dem Schädel verlangte auch die unregelmäßige feine höckerige Skulptur besondere Geduld, da jeder kleine Höcker für sich allein freigelegt werden mußte. An der Innenfläche wurde diese Nadelarbeit um so schwieriger, je tiefer die

Präparation in die eingesenkten Partien der Hinterseite und Gaumenfläche eindrang. Besonders in der Ohrregion endete sie schließlich an der Unmöglichkeit, in die tiefsten Stellen mit dem Licht, der Lupe und der Nadel gleichzeitig einzudringen. Ich habe hier auch nur soweit präparieren wollen, als ich die Arbeit in der Vergrößerung klar übersehen konnte, und möchte es größerer Geschicklichkeit anderer oder verbesserten Instrumenten vorbehalten, hier die letzten Unklarheiten über Verlauf von Nähten, Lage von Ossifikationszentren, Gefäß- und Nervenlöchern zu beseitigen. Als besonders erfreuliches Ergebnis dieser Präparation möchte ich noch hervorheben, daß der Schädel nunmehr so fest ist, daß man ihn unbedenklich anfassen und gefahrlos nach allen Richtungen bewegen kann.

Die Gesamtform des Schädels — von dem Unterkiefer sehe ich zunächst ab — ist kurz keilförmig, wobei die die Seiten bildenden Dreiecke nach hinten und unten auseinanderweichen, so daß die Rückseite des Schädels mit breiterer Basis trapezförmig wird. In die Mitte der Seitenflächen sind die mäßig großen Augenhöhlen eingesenkt. Über der vorderen Spitze liegen die zusammengezogenen Nasenlöcher. Andere Durchbrüche zeigt die äußere Wand des Schädels nicht, er ist also stegal (stegocephal aut.) und zwar typisch stegal, also nicht in dem modifizierten Sinne von Rabl, der auch den Schädel der Cheloniden als stegal auffaßte, den ich wegen seiner andersartigen und sekundären Überdachung tegal nannte. Das Größenverhältnis des Schädels zu dem Panzer läßt ersteren ziemlich klein erscheinen im Vergleich zu dem lebender Schildkröten, unter denen ja namentlich die Cheloniden einen größeren Kopf aufweisen.

Die Verknöcherung des Schädels ist sehr kräftig im Vergleich mit dem lebender Schildkröten; sie wird in dieser Hinsicht nur von *Miolania* unter den Schildkröten, und sonst wohl nur von wenigen Typen der *Dinocephalia* übertroffen. Morphogenetisch schließt sie sich etwa an die des permischen *Pareiasaurus* an. Diese Intensität der Verknöcherung entspricht einer bestimmten Phase der Tetrapoden-Entwicklung, wo deren Skelettbildung strukturell noch nicht so durchgearbeitet war, um auch bei dünnem Bau stärkeren Anforderungen gerecht zu werden. So wurde dieser Zweck zunächst durch Verdickung erreicht, die natürlich wieder andere Nachteile hatte und vor allem den Körper schwerfällig machte. Erst allmählich arbeiteten die besonderen Spannungen die Knochen strukturell so durch, daß diese auch bei geringerer Verdickung dasselbe zu leisten vermochten. Dieser Prozeß setzt sich aber besonders in der Säugetierreihe weiter fort und führt schließlich nament-

lich im Schädel diesen überaus feinen und komplizierten Bau herbei, in dem jedes Teilchen auf höchste Leistungsfähigkeit angespannt ist. Dies gilt natürlich nur von der Entwicklung im allgemeinen; daß für besondere Zwecke wie Beschwerung von Wasserbewohnern (lebende Sirenen, fossile Anomodonten) oder zu Verteidigungs- und Angriffszwecken Verdickungen entstehen, hat mit der obigen allgemeinen Tendenz der ossifikatorischen Strukturierung nichts zu tun. Stegochelys steht also in dieser Hinsicht gerade auf dem kritischen Punkt. Ihre Verknöcherung ist gegenüber dem primitiven stegocephalen Schädel bereits organisatorisch bedeutend gekräftigt, aber wohl innerlich noch nicht so gleichmäßig durchgearbeitet und deshalb verhältnismäßig dick, durchschnittlich meistens doppelt so dick als an den Schädeln lebender Schildkröten.

Sehr bemerkenswert ist die Skulptur der Außenwand unseres Schädels. Nur im Bereich der Praemaxillen und Maxillen fehlt jede Skulptur. Hier zeigte der Knochen die gleichmäßig feine Radialstruktur des inneren Knochengefüges; es fehlt ihr die Außenschicht, die alle Knochen aufweisen, die unmittelbar in der Haut liegen. Diese Oberflächenstruktur entspricht nun genau derjenigen, die die von Hornschildern bedeckten Knochen der Schildkröten zeigen. Praemaxillen und Maxillen waren also bei Stegochelys schon mit Hornschnäbeln bedeckt, ebenso wie der vordere Oberrand des Unterkiefers. Im Gegensatz hierzu zeigt die übrige Außenwand des Schädels die typische Skulptur von Außenknochen, die keine stärkeren epidermalen Auflagerungen tragen, sondern selbst mit dünner Hautbedeckung die Außenflächen bilden. Die Skulptur zeigt vier verschiedene Formen. Eine rillige Skulptur, die nur hier und da zu kleinen Buckeln anschwillt, nimmt die breiteren Flächen auf der Schädeloberseite und den mittleren Wangenpartien ein (Fig. 31, *A*). An einigen Stellen werden die kleinen Buckel dichter und bilden flache polsterartige Erhebungen, so im vorderen Teil der Jugalia und Quadratojugalia, wie an der hinteren oberen Abgrenzung der Nasenöffnungen auf den Nasalia (Fig. 31, *B*). Oberhalb der Augen auf dem Oberrand der Orbita schwellen diese Polster an vier Stellen hintereinander zu konischen Buckeln an, deren Oberfläche selbst wieder mit kleinen Knötchen bedeckt ist (Fig. 31, *D*). An einigen Stellen, die wohl stärkerer Zugspannung ausgesetzt waren, wie an dem hinteren Teil der Jugalia und einem Stück der Quadratojugalia sind Ossifikationsleisten zu stärkeren radialen Streifen ausgeprägt (Fig. 31, *C*).

Aus dieser Skulpturierung der Oberfläche des Schädels geht klar hervor, daß diese nicht mit Hornplatten belegt war, wie dies bei den lebenden Schildkröten die Regel ist. Bekanntlich machen hiervon die Trionychiden eine Ausnahme, deren Hornbelag wohl rückgebildet sein dürfte. Ihre Panzerskulptur nähert sich dann wieder der von *Stegochelys*, nur daß sie gleichmäßiger ist und die Differenzierungen vermissen läßt, die wir auf primäre Strukturdifferenzen des Schädelbaues zurückführen können. In dem Mangel eines Hornbelages auf dem Schädel von *Stegochelys* können wir sicher ein primitives Merkmal erblicken, wie wir ja auch sahen, daß ihr Hals nicht nur durch hornige Schuppen, sondern noch durch einen kräftigen Knochenpanzer besonders geschützt war. Kopf und Hals wurden also hier nicht unter

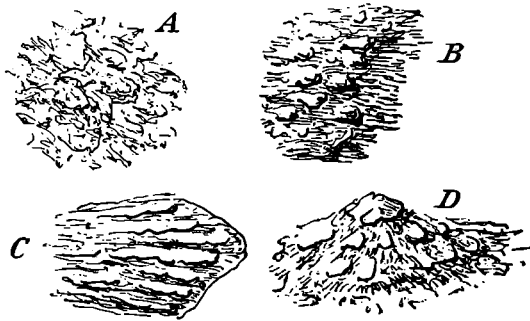


Fig. 31. Skulpturbildungen auf den äußeren Schädelknochen von *Stegochelys* dux in 2facher Vergrößerung.

den Panzer gezogen. Auch das ist hier ein primitiver Zustand, der dann bei einigen wasserbewohnenden jüngeren Schildkröten nachträglich wiederhergestellt wird.

Gehen wir nun auf die Zusammensetzung des Schädels näher ein, so leiten uns hier ausgezeichnete Vorarbeiten über lebende Schildkröten, vor allem die treffliche Studie von Friedrich Siebenrock über „Das Kopfskelet der Schildkröten“. Durch diese überaus sorgsame Zusammenstellung und Darstellung des Schädelbaues der verschiedenen Schildkrötentypen werden die älteren Beschreibungen einzelner Formen wie von Cheloniden durch W. K. Parker und G. A. Boulenger, *Adelochelys* durch Georg Baur auf eine breitere morphologische Basis gestellt, und die Behandlungen, die der Schildkrötenschädel in allgemeineren anatomischen, embryologischen und paläontologischen Untersuchungen erfuhr,

gründlich nachgeprüft und ergänzt¹⁾. Von neuesten Arbeiten über den Schädelbau der Schildkröten nenne ich namentlich die vergleichenden Studien von Hugo Fuchs, der in einer Reihe von anatomischen Arbeiten, besonders seinen Untersuchungen über die Gaumenbildungen der Wirbeltiere²⁾ wichtige Beiträge zur Beurteilung des Schädelbaues geliefert hat, sowie Untersuchungen von van Bemmelen³⁾ über die Schläfenregion der Schildkröten. Auch die sorgfältige embryologische und anatomische Beschreibung von L. Nick⁴⁾ über den Schädelbau von *Dermochelys coriacea* sowie diesbezügliche Beobachtungen seines Lehrers Prof. Versluys⁵⁾ werden uns hier mehrfach beschäftigen. Auch die eingehenden Schädelstudien von Gaupp⁶⁾ haben mir trotz seiner Beschränkung auf „neontologische“ Beobachtungen wertvolle formale Aufschlüsse geliefert.

¹⁾ Friedr. Siebenrock, Das Kopfskelet der Schildkröten. Sitz.-Ber. d. K. K. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Bd. 106, Abt. 1, 1897, S. 245.

W. K. Parker, Report on the Development of the Green Turtle (*Chelone viridis* Schneid.) Chall. Exp. Zool. Part. V, 1880.

G. A. Boulenger, Three skulls of the green Turtle (*Chelone mydas*). Proc. Zool. Soc. London 1890.

G. Baur, Der Schädel einer neuen großen Schildkröte (*Adelochelys*) aus dem Zoologischen Museum in München. Anat. Anz., Bd. XII, 1896.

C. K. Hoffmann in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI, 3. Abt., 1885.

L. Rüttimeyer, Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation. (Neue Denkschr. d. allg. Schweizer Ges. f. d. gesamte Naturwiss., Bd. XXV, 1873.)

— —, Über den Bau von Schale und Schädel bei den lebenden und fossilen Schildkröten. (Verh. d. naturf. Ges. Basel, Bd. VI 1, 1873.)

²⁾ Hugo Fuchs, Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. Erste Mitteil. Über den Gaumen der Schildkröten und seine Entwicklungsgeschichte. (Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., Bd. X, Heft 3, S. 409. Stuttgart. Schweizerbart. 1907.)

³⁾ M. J. T. van Bemmelen, Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten (Compt. rend. III. Congr. internat. Zool. Leyden 1896.)

⁴⁾ Ludwig Nick, Das Kopfskelet von *Dermochelys coriacea* L. (Zool. Jahrb., Vol. XXXIII, Abt. f. Anat.)

⁵⁾ J. Versluys, Ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* Linn. (Zool. Jahrb., Vol. XXVIII, Abt. f. Anat., p. 279—94.)

⁶⁾ E. Gaupp, Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. (Morph. Arb., Vol. IV, p. 77.)

— —, Das Lacrymale des Menschen und der Säuger. (Anat. Anz., Vol. XXXVI, p. 529.)

— —, Säugerpterygoid und Echidnapterygoid nebst Bemerkungen über das Säugetierpalatinum und den Processus basipterygoideus (Anat. Hefte, Vol. XLII.)

Die Praemaxillaria (*Pm*), der Zwischenkiefer, sind paarige, kleine, außen viereckige Stücke, die das Vorderende des Schädels bilden, oben von den Nasenöffnungen flach begrenzt, hinten von den Maxillen (*M*) schräg überlagert werden. Auf der Innenfläche am Gaumen umfassen sie das Vorderende des Vomer. Ihre hintere Grenze ist in den Nasenöffnungen infolge eines Bruches nicht mehr klarzustellen. Während das linke Praemaxillare nahezu ungestört erhalten blieb, ist das rechte infolge der oben erwähnten seitlichen Zusammendrückung des Schädels so nach vorn verschoben, daß sein hinterer Teil auf einer Bruchfläche über den vorderen rückte, und das ganze Stück dadurch erheblich

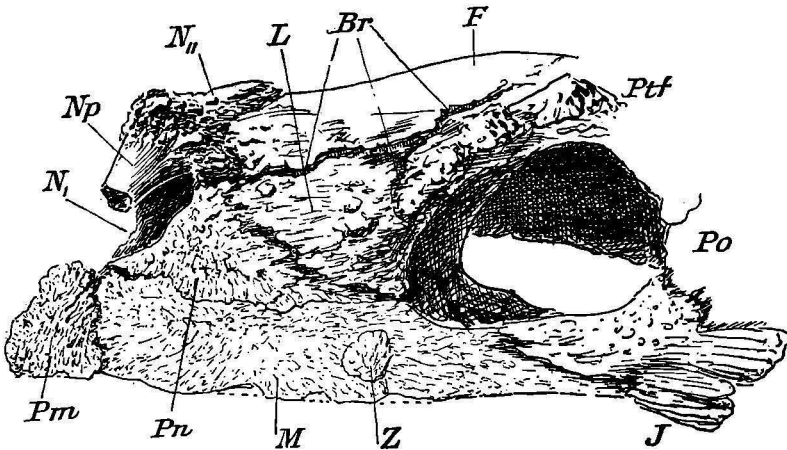


Fig. 32. Vorderende des Schädels von *Stegocochelys dux* mit den wahrscheinlichen Knochengrenzen. *Pm* Praemaxillaria, *M* Maxillaria, *Pn* Postnasalia, *N*, Nasalia, *Np* vorderer innerer Fortsatz der Nasalia als Nasenseptum, *L* Lacrymalia (Praefrontalia der Autoren), *N*, Nasenöffnung, *Po* Postorbitalia, *J* Jugalia, *Ptf* Postfrontalia, *F* Frontalia, *Br* Brüche, *Z* Bruchstelle.

verkürzt ist. In ihrer paarigen Anlage haben die Praemaxillaria den primitiven Zustand gewahrt gegenüber ihrer Verschmelzung, die nach Siebenrock bei den Trionychiden und *Chelys* unter den Pleurodiren eingetreten ist. Die Unterkante der Praemaxillen ist zu dem Kieferrand zugespitzt, der nach hinten in den Maxillarien seine Fortsetzung findet. Die skulpturlose Struktur der Oberfläche beweist, wie schon oben betont wurde, daß die Praemaxillen ebenso wie die Maxillen von Hornscheiden bedeckt waren. Ob ein Foramen iucisivum an der Innenfläche vorhanden war, läßt sich nicht mehr entscheiden, da der oben erwähnte Bruch durch das rechte Praemaxillare sich in die innere Grenze beider Knochen forsetzt.

Die Maxillaria, Maxillen oder Oberkiefer, sind, wie bei allen Schildkröten mäßig groß, da deren Mund durchweg klein bleibt. Ihre obere Außenfläche, die rückwärts bis unter die Mitte der Orbita reicht, ist, wie gesagt, von dem Hornschnabel bedeckt gewesen, ebenso wie ihre rinnenförmige Innenfläche, auf die ich bei Besprechung der Gaumenseite zurückkommen werde. Rückwärts setzten sich die Maxillaria in den vorderen Boden der Augenhöhle fort und stoßen dort aufwärts an die Lacrymalia (Praefontalia aut.), rückwärts und einwärts an die Pterygoidea, außen rückwärts an die Jugalia, von denen sie randlich überlagert werden. Ihre vordere Berührung mit den Praemaxillarien

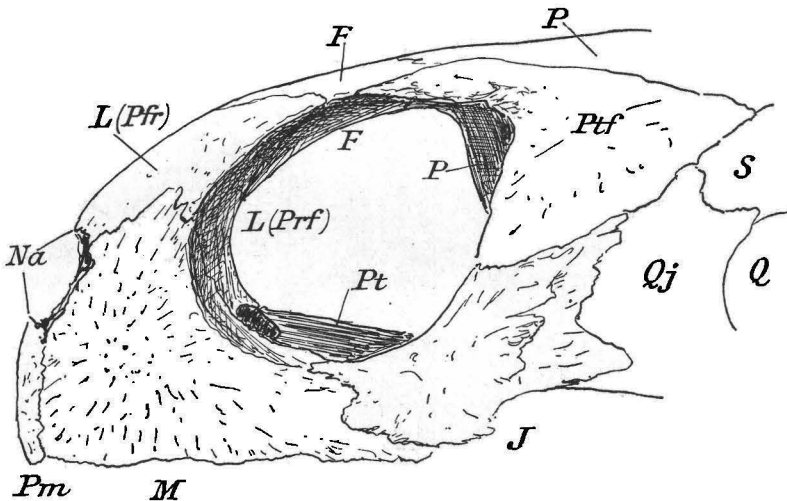


Fig. 33. Vorderer Teil des Schädels von *Chelone midas* in Seitenansicht. *Pm* Praemaxillen, *M* Maxillaria, *Na* Nasenöffnung, *L* Lacrymale, *F* Frontale, *P* Parietale, *Ptf* Postfrontale, *J* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *S* Squamosum, *Q* Quadratum.

wurde schon bei diesen erwähnt, sie besteht in einer Überschiebung, wobei ihr schräg verdünnter Vorderrand senkrecht verläuft, wie das auch bei anderen Schildkröten die Regel zu sein scheint. Sehr beachtenswert ist die obere Ausdehnung der Maxillaria in ihrem vorderen Teil. Ihre skulpturlose ebene Außenfläche läßt den inneren Aufbau des Knochens recht deutlich erkennen, und zeigt meines Erachtens sein Ossifikationszentrum unterhalb des Bodens der Nasenhöhle etwa 8 mm über dem Kieferrand. Darüber glaube ich mit ziemlicher Sicherheit eine unregelmäßig horizontal verlaufende Knochengrenze, und darüber hinter der Nasenhöhle ein weiteres Ossifikationszentrum mit radial bis an jene Grenze ausstrahlenden Knochenbälkchen zu erkennen (Fig. 32).

Beide Knochen, das Maxillare und das Postnasale Jkl. (Adlacrimale Gaupp), sind aber so fest miteinander verwachsen, daß sie zusammen durchaus dem Maxillare der heutigen Schildkröten gleichen, und man nicht im Zweifel sein kann, daß sich schon bei *Stegochelys* diese Verwachsung anbahnt. Bei dieser Sachlage trug ich natürlich Bedenken, ob das Maxillare der Schildkröte hier in der Tat noch aus zwei Knochen besteht. Ich glaube indessen, daß diese Bedenken fallen müssen, da erstens die fragliche Grenze sich auf beiden Kopfseiten in gleichartigem Verlaufe fast überall ziemlich deutlich erkennen läßt, weil die Knochenbälkchen des Postnasale unter dessen Ossifikationszentrum oft rechtwinklig auf die mehr horizontal verlaufenden Bälkchen des Maxillare stoßen, weil drittens an dieser Stelle bei den *Stegocephalen* das Postnasale liegt, und ich noch Spuren seiner Aufnahme durch das Maxillare auch bei triadischen Reptilien beobachtet habe.

Für die Deutung eines selbständigen Postnasale läßt sich auch weiterhin geltend machen, daß bei *Dermochelys*¹⁾ ein Knochen zwischen Praefrontale und Maxillare gelegentlich von Boulenger und van Bemmelen beobachtet ist. Daß er nach der Angabe des ersteren nur an einer Seite sichtbar war, spricht nicht gegen seinen ursprünglichen Wert, da wohl der größte Teil der Anomalien auf atavistischen Rückschlägen beruht, und oft einseitig gerade bei Formen auftritt, die am Ende phyletischer Sonderwege stehen. Daß das für *Dermochelys* zutrifft, wird wohl jetzt nicht mehr zu bestreiten sein. Auch sei erwähnt, daß K. v. Bardeleben an der fraglichen Stelle auch bei vielen Menschenschädeln Andeutungen von Nähten fand, die er mit der Praeexistenz eines besonderen Knochens in Beziehung bringt.

Vom Oberrand des Maxillare, also unterhalb des Postnasale, dehnt sich der innere Fortsatz horizontal in den Boden der Nasenhöhle aus. Daß diese Fortsätze beiderseits in der Mitte zusammenstoßen, halte ich trotz der Schwierigkeit der Beobachtung an dieser Stelle und trotz der Unsicherheit, die einige Verschiebungen in diesem Teil verursachen, für unwahrscheinlich. Ich glaube noch beiderseits eine Naht zu sehen, die rückwärts verläuft und wohl nur das obere Ende des Vomers umgrenzen könnte. Der Kieferrand der Maxillaria setzt sich nahezu geradlinig horizontal in den unteren Rand der Praemaxillarien fort. An der unteren Innenseite werden die Maxillaria fast in ihrer ganzen Länge von den Palatina begrenzt, wie dies primitiv und auch bei den Schildkröten allgemein üblich ist. Nur ihr vorderes Ende reicht innen an

¹⁾ Vergl. Nick, *Kopfskelet von Dermochelys coriacea*, S. 59.

den Vomer heran. An der von Hornscheiden bedeckten „Rinne“ auf der Gaumenseite des Kieferrandes nehmen die Palatina keinen Anteil.

Über das über dem Maxillare gelegene Postnasale Jaekel möchte ich einige Bemerkungen machen, da es in der Schädelanatomie noch wenig beachtet, bei Schildkröten ganz unbekannt ist, und Herr Gaupp es für richtig hielt, die von mir vorgeschlagene Benennung¹⁾ dieses Knochens in Adlacrimale abzuändern. Dieses Element liegt also bei den Stegocephalen immer als dermales flaches Knochenblatt jederseits zwischen der Nasen- und Augenöffnung. Es reicht meistens bis an erstere, öfters an letztere heran und scheint stammesgeschichtlich eine Verschiebung nach hinten erfahren zu haben, so daß es schon bei den Reptilien in der Regel an den vorderen Augenrand rückt und sich in dessen vordere Umrandung mit dem über ihm liegenden sogenannten Praefrontale teilt. Es ist dann als Lacrymale bezeichnet und dadurch mit dem bekannten Element des Säugetierschädels verwechselt worden. Ich habe nun darauf hingewiesen, daß von den beiden am Vorderrand der Augenhöhle bei Reptilien gelegenen Knochen nur das Praefrontale, nicht aber der bisher so bezeichnete Knochen dem Lacrymale der Säuger homolog sein könne, und demgemäß die bisherige Bezeichnung Praefrontale in Lacrymale abgeändert. Daraus ergab sich dann die Notwendigkeit, das falsche „Lacrymale“ neu zu benennen und dafür schlug ich den Namen Postnasale vor, weil dieses Stück immer hinter der Nasenöffnung liegt. Nachdem u. a. Sam. Williston die Berechtigung meiner Namensänderung anerkannt hatte, nahm auch Gaupp die Sache auf, mußte anscheinend meine Gesichtspunkte für richtig halten, nahm aber sonderbarerweise nun auch seinerseits eine Neubenennung des Stückes als Adlacrimale vor. Da sein Einwand, daß das Stück nicht immer hinter der Nase läge, zunächst nicht zutrifft — ein Blick auf meine Abbildungen dieses Knochens bei Stegocephalen hätte ihn selbst unmittelbar davon überzeugen können — so ist mir auch in diesem Falle nicht recht verständlich, warum hier mit meinen Gründen nicht einfach, wie es doch üblich ist, auch mein Name übernommen ist.

Hier bei Stegochelys wäre nun dieses Postnasale am hinteren unteren Nasenrand ziemlich hoch ausgedehnt, sein Zentrum läge nahe hinter der Mitte dieses Vorderrandes. Von da dehnte sich der blattförmige Hauptteil des Knochens zwischen dem Maxillare und dem sogenannten Praefrontale der Schildkröten, meinem Lacrymale, unter ständiger Verschmälerung bis nahe an den Vorderrand der Orbita aus.

¹⁾ O. Jaekel, Über den Schädelbau der Nothosauriden. (Sitz.-Ber. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde, Berlin.) 1905.

Als Praefrontalia wurden im Anschluß an Cuvier die Stücke am Stegocephalen-, Reptilien- und Schildkrötenschädel bezeichnet, die zwischen den Maxillarien und Frontalien den Vorderrand der Orbita einnehmen. Ich habe wie gesagt bei der Beschreibung des Schädelbaues der Nothosauriden (S. 69) auf zwei Seiten näher begründet und an einer Reihe von Abbildungen erläutert, warum dieses Praefrontale kein

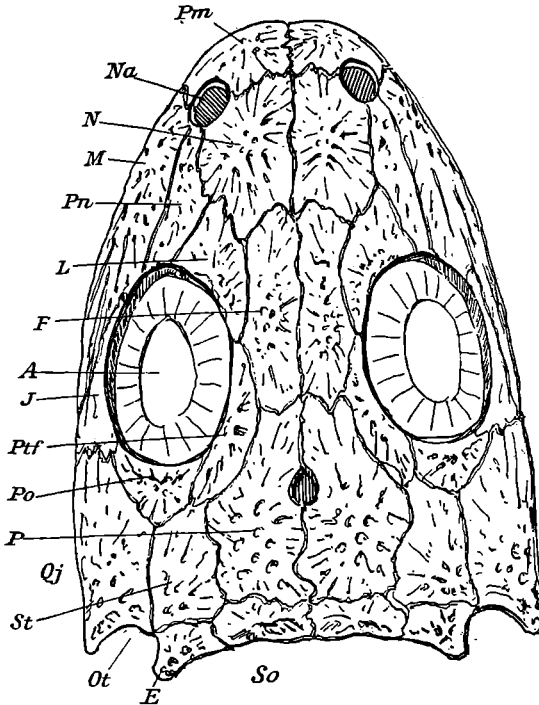


Fig. 34. Schädel eines kleinen Miosauriers aus dem mittleren Rotliegenden von Niederhäßlich bei Dresden. *Pm* Praemaxillaria, *N* Nasalia, *M* Maxillaria, *Pn* Postnasalia (Lacrymalia aut.), *L* Lacrymale (Praefrontale aut.), *F* Frontalia, *J* Jugale, *Ptf* Postfrontale, *Po* Postorbitale, *P* Parietalia, *Qj* Quadratojugale (Paraquadratum Gaupp), *St* Supratemporale, *E* Epiotica, *So* Supraoccipitale.

besonderes Element jener Wirbeltierklassen sondern mit dem Lacrymale¹⁾ der Säuger zu identifizieren ist; daraufhin habe ich die Sonderbezeichnung dieses Knochens fallen lassen und ihn auch bei den genannten Gruppen der Wirbeltiere als Lacrymale bezeichnet. Fünf Jahre

¹⁾ Joh. Kober, vergl. anat. Beitr. z. Geschichte des Thränenbeins, Stuttgart, Schweizerbart, 1879, S. 36.

später hat nun E. Gaupp¹⁾ diesen Gegenstand ebenfalls aufgenommen, und in einer besonderen Studie behandelt, in der er allerdings ausdrücklich das fossile Material beiseite schob. Obwohl Gaupp nun darin mein Ergebnis durchaus bestätigt, muß es als seine Entdeckung erscheinen. Da er dabei die palaeontologische Literatur recht einseitig benützte, werde ich darauf in einer anatomischen Zeitschrift zurückkommen, zumal in seinem Kreise Herrn Gaupp nun auch die Aufklärung dieser für die Schädelmorphologie nicht unwichtigen Frage zugeschrieben wird. Hier möchte ich mich auf das Tatsächliche bei den Schildkröten und unserer Form beschränken. Die bisher unter dem Namen Praefrontalia bekannten Lacrymalia der jüngeren Schildkröten (siehe *L* der Textfigur 33)

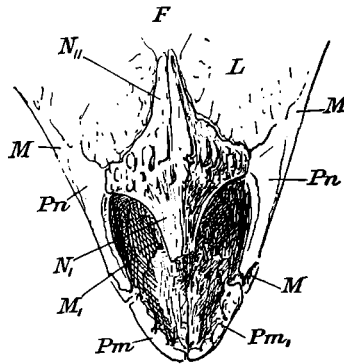


Fig. 35. Die knöcherne Umgebung der Choanen von Stegochelys unter Restaurierung der am Original etwas verschobenen Form. *F* Frontalia, *L* Lacrymalia (die Praefrontalia der Autoren), *N* Nasalia, *N_v* deren vorderer, *N_h* deren hinterer Stiel, *Pn* die Postnasalia (Lacrymalia der Autoren), *M* das Vorderende der Maxillaria, *M_i* deren innerer horizontaler Fortsatz, *Pm* der äußere vertikale, *Pm₁* der innere horizontale Teil der Praemaxillaria.

sind vor allem dadurch ausgezeichnet, daß sie hinter der Nase medial zusammenstoßen und die Nasalia verdrängt haben. In diesem wichtigsten Verhältnis zeigt nun Stegochelys unverkennbar eine für Schildkröten bisher noch unbekannte Primitivität. Seine Lacrymalia haben die Nasalia zwar schon erheblich zusammengedrängt, so daß auch deren Verbindung mit den Frontalien auf einen schmalen stielförmigen Fortsatz reduziert ist, aber sie treten weder vorn an die Nasenöffnungen noch oben medial zusammen. Ihre Grenze gegen die Nasalia, Postnasalia und Maxillaria ist ganz klar zu übersehen (Fig. 35), leider aber ihr hinterer Teil durch einige Brüche und starke Skulpturbildungen so

¹⁾ Das Lacrymale des Menschen und der Säuger und seiner morphologischen Bedeutung. (Anat. Anz. XXXVI, 1910, S. 529.)

undeutlich geworden, auf der rechten Kopfseite sogar ganz zerstört, daß ich über die hintere Begrenzung gegen die Frontalia und Postfrontalia keine genaueren Angaben machen kann. Ich werde bei Besprechung der letztgenannten Elemente auf diese Grenzfrage zurückkommen. In der vorderen Innenwand der Orbita an der Grenze gegen den orbitalen Zapfen des Maxillare (Proc. palatinus) sind die dort zusammenstoßenden Knochenzapfen auf beiden Schädelseiten etwas auseinandergewichen, so daß dort ein Gefäß oder Nervenkanal seinen Austritt

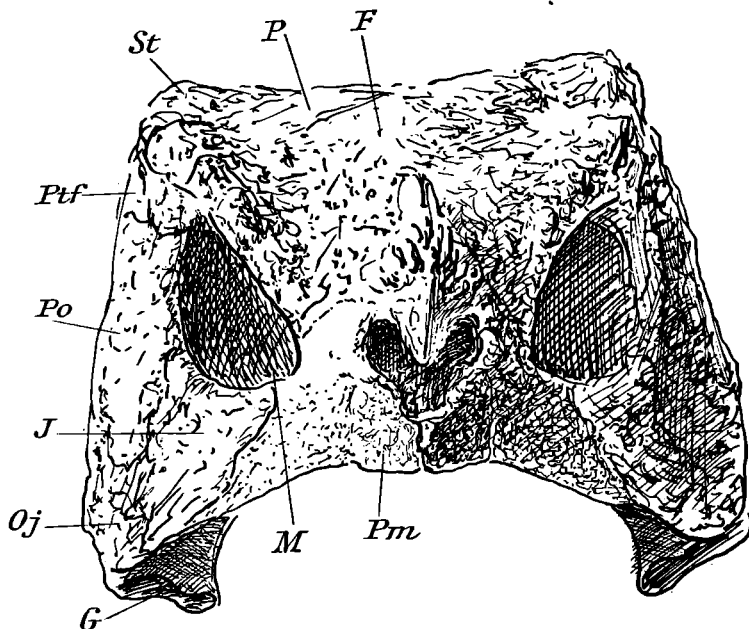


Fig. 36. Vorderansicht des Schädels von *Stegochelys dux*. *Pm* Praemaxillen (der Strich ist bis in die Orbita verlängert), *M* Maxillaria, *J* Jugalia, *Oj* Quadratojugalia, *Po* Post-orbitalia, *Ptf* Postfrontalia, *F* Frontalia, *P* Parietalia, *St* Supratemporale.

gefunden haben könnte. Weiter einwärts, wo bei *Chelone* und anderen Schildkröten (Fig. 33) eine größere Lücke zu finden ist, sind bei *Stegochelys* durch einen Bruch die Knochen so überschoben, daß auch hier keine Klarheit über ihre Begrenzung zu erlangen ist.

Die Nasalia, die bei den lebenden Schildkröten durch den Zusammenschluß der Lacrymalia meist ganz unterdrückt sind, zeigen sich hier noch ziemlich groß ausgebildet. Dieses überraschend primitive Verhalten sichert diesen Knochen ein besonderes Interesse. Ihre übrigens größtenteils noch deutlich erkennbare Mittelnäht liegt in einer starken,

kielförmigen, medialen Vorwölbung beider Stücke, so daß sie sich im Bau des Schädels wie ein einheitliches Element verhalten (Fig. 35). Dasselbe ist regelmäßig vierstrahlig geformt. In seiner medialen Längsachse richtet sich ein Zapfen nach hinten, der zwischen den Lacrymalien bis an die Frontalien reicht und als ziemlich glatter, nach hinten verflachter Kiel hervortritt. Die beiden Querstrahlen treten als Querwulst dick heraus und reichen mit ihren seitlichen Enden zu den Postnasalien herab. In seiner ganzen Ausdehnung ist dieser Querwulst mit kräftigen, etwas in der Längsachse verlängerten rauhen Buckeln skulpturiert. Der vordere Stiel der Nasalia ist glatt, trat also nicht mehr an die Außenhaut, sondern war offenbar schon in die Nase eingezogen. Zur klareren Beurteilung dieser morphogenetisch besonders wichtigen Verhältnisse habe ich die Knochen, die die Nasenöffnungen umrahmen, in vorstehender Fig. 35 auch in vorderer Aufsicht gezeichnet und dabei insofern restauriert, als ich ihre am Original etwas verschobene Form in ihr natürliches Lageverhältnis zurückversetzte. An der Fig. 32, Seite 143, die diese Region in seitlicher Ansicht zeigte, ist an dem vorderen Zapfen der Nasalia die Bruchfläche deutlicher sichtbar, die das Stück jetzt an dieser Stelle zeigt. Das abgebrochene Vorderende war so schwach verkalkt, daß es bei der Präparation abbrach und zerfiel. Es ist aber sehr bemerkenswert, daß die Nasalia hier noch aller Wahrscheinlichkeit nach bis an die Praemaxillen heranreichten, wo ich eine rauhe Fläche am inneren Oberrand für die Ansatzstelle der Nasalia halten möchte.

Diese Ausbildung der Nasalia ist in mehrfacher Hinsicht wichtig. Erstens zeigt sie uns das Element, das bei den lebenden Schildkröten fast ganz verkümmert ist, noch in einer ziemlich normalen Größenentwicklung. Bei den lebenden ist es nach Siebenrock nur noch in der sehr spezialisierten Gruppe der Chelydidae (mit Ausnahme von *Chelys* selbst) als kleines dreieckiges Stück erhalten, das mit seiner Spitze zwischen Maxillarien und Frontalien eingekeilt ist. Siebenrock zitiert dabei auch noch die Angabe von Gervais, daß es bei *Dermochelys* vorkomme. Das ist aber nicht normal, wie ich mich an Londoner Exemplaren selbst überzeugen konnte, deren Untersuchung mir Herr Boulenger freundlichst ermöglichte. Ihr Mangel bei dieser Form ist inzwischen auch in der ausgezeichneten Arbeit von Nick über das Kopfskelet von *Dermochelys* festgestellt worden¹⁾. Bei einem Schädel von *Pelomedusa* des Berliner zoologischen Museums (Fig. 37) sind die Nasalia übrigens paarig in medialer Richtung ausgedehnt noch deutlich

¹⁾ A. a. O., p. 57.

zu erkennen. Die Bezeichnung *n* meiner Figur ist leider links neben die schmalen Nasalia gesetzt, so daß der Buchstabe nun irrig im Raum der oben erwähnten Postnasalia liegt (Fig. 37).

Aus der Lage der Nasalia bei *Stegochelys* im Vergleich zu jüngeren Schildkröten ergibt sich, daß die Nasalia bei ihrer Reduktion nicht nur nach innen, sondern zugleich nach hinten verlagert wurden. Dieser letztere Vorgang ist wohl damit zu erklären, daß die Choanen ja ursprünglich am Tetrapodenschädel weit vorn lagen und ganz durch die

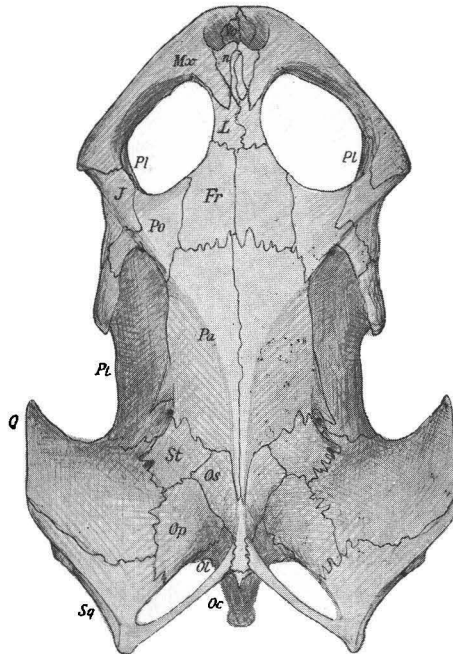


Fig. 37. Schädel von *Hydromedusa Maximiliani*. Rückenfläche. (Berlin, Zool. Mus.) Der obere Zapfen der Maxillaria ist über die Lacrymalia (Praefontalia aut.) überschoben; *n* vor diesen umfaßt die kleinen medialen Nasalia.

Nasalia und Praemaxillaria getrennt wurden (Fig. 34). Dazu kam die Vergrößerung der Nasengruben, die nicht nur in ihrem knöchernen Umfang erfolgte, sondern auch darin bestand, daß die die Nasenhöhlen auskleidende Haut auf die knöcherne Umrandung übergriff. Das ist daran kenntlich, daß die Skulptur in der Umgrenzung der Choanen verschwindet. Bei den Landtieren macht sich die Zunahme der Nasenhöhlen ferner darin geltend, daß die Nasenregion, die am stegocephalen Schädel noch ganz flach war, bedeutend erhoben wird. Der analoge Vorgang zeigt sich, wie wir sehen (Fig. 38), auch in der Augenregion.

Hier bei den Nasen mag die Zunahme ihrer Größe und als deren Ursache ihrer Leistungsfähigkeit damit zu erklären sein, daß die Tetrapoden aus den sumpfigen Regionen, wo sie halb im Wasser lebten, mehr und mehr zu Landtieren wurden, und nun in der Luft auch ihrer Riechtätigkeit größere Bedeutung zukam. Die Erhöhung der Nasenregion tritt uns noch deutlicher als bei *Stegochelys* bei *Elginia mirabilis* aus der älteren Trias Englands entgegen (Fig. 38). Dieser spezialisierte Miosaurier zeigt auch eine weitere Eigenart in der Bildung der Nasenregion, die uns bei *Stegochelys* sonst ganz unvermittelt entgegenträte. Ich meine die Buckelbildung, die quer über den Choanen verläuft, und dort einen knöchernen Nasenvorsprung bildet. Die Anlage weicher Hautgebilde an der Schnauzenspitze mag also zunächst als konstruktive Gegenmaßregel eine Verstärkung und Vorwölbung des Oberrandes bewirkt haben.

Der vordere Zapfen der *Nasalia* von *Stegochelys* ist gegen den stark skulpturierten Querwulst scharf abgesetzt und in seinem Verlauf nach vorn ganz glatt. Er ist etwas komprimiert und als Rest der vorherigen knöchernen Brücke zwischen den ursprünglich getrennten Choanen nun zur knöchernen Scheidewand der kontrahierten Nasenhöhlen geworden. Wie weit er über seine vordere Abbruchstelle hinaus ragte, läßt sich wie gesagt nicht mehr feststellen. Es ist aber anzunehmen, daß er in schwach verkalkter knorpeliger Form noch bis an eine rauh markierte Stelle der *Praemaxillarien* reichte und die äußere Trennung der Choanen also noch vollständig war. Immerhin beweist aber die ganze Form dieses Stieles, daß sich die *Nasalia* nach hinten zurückzogen und den medialen Kontakt mit den *Praemaxillen* aufgaben. Dieser Prozeß ist bei allen jüngeren Schildkröten durchgeführt. In der für die *Paratheria* und *Mammalia* typischen Vereinigung der Choanen stellt also *Stegochelys* eine analoge Übergangsstufe dar.

Die *Frontalia* oder Stirnbeine sind miteinander fest verwachsen und stellen so eine einheitliche, schwach vorgewölbte Platte dar, die aus der normalen Stelle über den Augenhöhlen ein wenig nach vorn verschoben ist, so daß ihre Mitte über dem vorderen Teil der Orbita liegt. Der Umriß dieser *Frontalia* ist pentagonal, wobei die breite Basis hinten an die *Parietalia*, die vordere etwas vorgezogene Spitze an das schmale Hinterende der *Nasalia* anstößt. Ihre seitlichen Grenzlinien sind infolge der senilen Verwachsung und der rauhen Skulptur an unserem Schädel nicht mehr klar festzustellen. Auf der rechten Seite ist ein Stück des *Frontale* herausgebrochen. Dort sieht man unter

dem Defekt die Oberfläche der Nachbarknochen. Dies dürfte also die Überschiebungsfläche der Frontalia über den Postfrontalien sein. Da diese nicht allzu breit angenommen werden kann, glaube ich, daß die Frontalien etwa 1 cm jederseits von dem buckligen Oberrand der Orbita entfernt blieben (Fig. 40).

Der Supraorbitalrand wird von vier Buckeln kräftig verdickt, deren Größe nach hinten zunimmt, während ihre Höhe in dem dritten Buckel ihr Maximum erreicht. Die starke Skulptur und der senile Verwachsungsprozeß der Schädelknochen lassen in diesem Teil Knochennähte nicht mehr mit Sicherheit ermitteln. Da die Frontalia infolge der großen Verbreiterung des Schädeldaches allem Anschein nach nicht

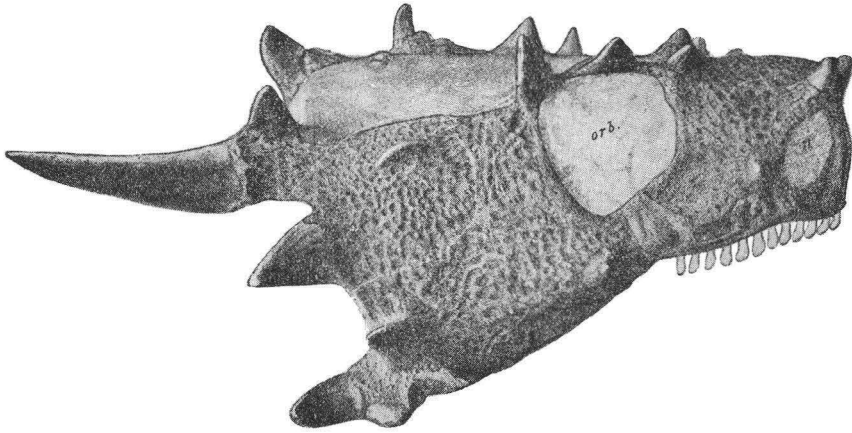


Fig. 38. Seitenansicht des Schädels von *Elginia mirabilis* Newton aus dem New Red Sandston von Elgin, Schottland. $\frac{1}{2}$. (Nach Newton.) Die Zähne sind von Newton restauriert, die Schläfenregion von ihm ergänzt.

bis an den Orbitalrand reichen, sind nur zwei Möglichkeiten für dessen Zusammensetzung gegeben. Er wird entweder von den Lacrymalien (*Praefrontalia* aut.) und Postfrontalien oder nur von den letzteren gebildet. Da eine so weite Ausdehnung der Postfrontalia nach vorn meines Wissens mindestens bei primitiveren Tetrapoden nicht vorkommt, und auch die jüngeren Schildkröten diesen Knochen auf den hinteren Teil des oberen Orbitalrandes beschränkt zeigen, so glaube ich bis zum Beweis des Gegenteils annehmen zu müssen, daß die vorderen Buckel noch den Lacrymalien angehören. Ob nun aber die Grenze zwischen dem zweiten und dritten, oder dem ersten und zweiten liegen mochte, vermag ich nicht aufzuklären, da auch die freien Teile der Innenfläche des Schädeldaches keine Grenzen mehr erkennen ließen. Nur zeigt sich

unterhalb des großen dritten Buckels eine Grube, die sicher als Gefäß- oder Nervenloch zu deuten ist. Bei lebenden Schildkröten scheint an dieser Stelle kein größerer Austritt zu erfolgen, so daß mir auch für die Deutung desselben jeder nähere Anhaltspunkt fehlt.

Die Ausdehnung der Postfrontalia (*Ptf*) bleibt nach dem oben Gesagten unklar. Sie sind leider auch rückwärts gegen die Parietalia und Postorbitalia hin links etwas und rechts stärker verschoben, so daß unter ihrer starken Skulptur Nähte nicht mehr nachweisbar sind. Allerdings glaube ich, daß nach ihrer ganzen Form und Lagebeziehung zu den genannten Knochen ihre hintere Umgrenzung so verlaufen muß, wie ich dies in Taf. VI eingezeichnet habe. Sie können jedenfalls nicht eingeschlossen haben den großen breiten Raum, den die Postorbitalia nach allen anderen Seiten klar umgrenzt einnehmen. Diese füllen als flache, schwach skulpturierte Platten den mittleren Teil der Wangenregion. Ihr Ossifikationszentrum liegt vorn oben an der Grenze gegen die Postfrontalia. Ich halte die Festlegung dieser Tatsache für morphologisch wichtig, weil ich glaube, daß das Postorbitale der Deckknochen des oberen Stückes des primären Mundbogens ist, der uns noch bei dem palaeozoischen *Acanthodes* vorliegt. Auch hier geht, wie aus meinen Abbildungen dieser Elemente zu ersehen war, die Knochenbildung von seiner oberen vorderen Ecke aus. Das Quadratojugale gehört dann zu dem zweiten Mundbogenstück, dem Quadratum der Wirbeltiere, während das Jugale die Verbindung zwischen dem Nasenbogen und dem Augen- oder Mundbogen herstellt. Das sind alles uralte und typische Gebilde des Tetrapodenschädels. Das wollte ich bei dem Postorbitale besonders betonen, weil es meines Wissens bisher noch nicht bei Schildkröten beobachtet wurde. Bei den jüngeren Formen scheint es mit dem Postfrontale verschmolzen zu sein, doch finde ich bei einer jungen *Testudo* (Fig. 41) in der Mitte des „Schläfenbogens“ (oberer Jochbogen der Autoren) ein Knochenstück, das ein Postorbitale zu sein scheint. Ich betonte bei *Stegochelys*, daß das Postorbitale eine zu geschlossene Form aufweist, als daß es hier schon als hinterer Teil des Postfrontale angesprochen werden könnte.

Das Jugale, das dermale Verbindungsstück zwischen dem Augen- und Nasenbogen ist mäßig groß, ganz normal am hinteren Unterrand der Orbita gelegen, und stellt dort wie gesagt die Verbindung zwischen dem Postorbitale darüber, dem Maxillare vorn und dem Quadratojugale dahinter her. Eigenartig ist seine Skulptur, die drei Felder in ihm scharf hervortreten läßt. Ein vorderes ist von unten nach oben hinten gestreckt und mit kleinen Tuberkeln versehen, die am mittleren Hinter-

rande das Ossifikationszentrum einschließen. Hinter diesem Felde liegen zwei kleinere untereinander, die durch horizontale Spannleisten verziert sind, die zum Quadratojugale hinüberlaufen. Bei den lebenden Testudinaten biegt der Kieferrand am Jugale aufwärts; das ist hier noch nicht der Fall, es bildet sich im Gegenteil bei *Stegochelys* eine Art herabhängendes Wangenpolster aus, an dessen vortretender Skulpturierung außer dem Jugale auch der vordere Teil des Quadratojugale beteiligt ist. Das möchte ein provisorischer Stützpunkt für die Kiefermuskulatur sein und darin dem Jochbogen der Säugetiere entsprechen.

Das Quadratojugale von Nitzsch, das wegen seiner wechselnden Beziehungen zum Jugale und Maxillare auch öfters in der ana-

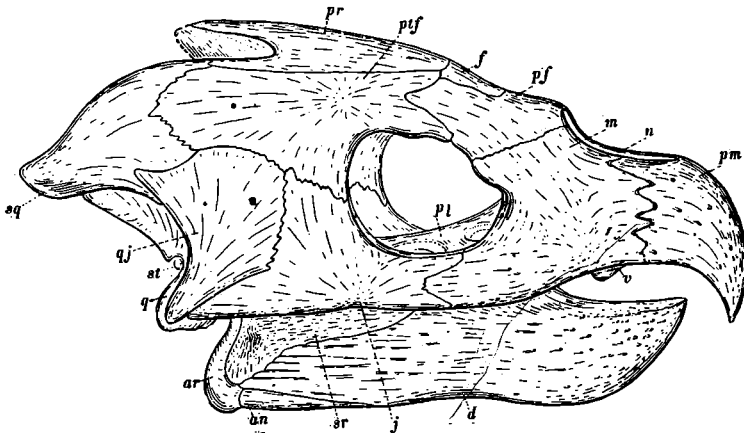


Fig. 39. Schädel von *Orlitia bornensis* Gray (*Adelochelys crassa* Baur) mit der normalen Form der Postfrontalia (*ptf*) bei jüngeren Schildkröten (nach G. Baur).

tomischen Literatur als Quadratomaxillare oder Zygomaticum maxillare bezeichnet wurde, ist in neuerer Zeit von Gaupp hier umgetauft in Paraquadratum. Da er als Schädel spezialist in der Anatomie mit seinem Namen erhebliche Verwirrung angerichtet hat, und die Schildkröten die einzige größere Abteilung von niederen Tetrapoden sind, bei der dieser Knochen noch überall wohl entwickelt ist, so möchte ich hier ausdrücklich hervorheben, daß die Schildkröten ein ganz echtes Quadratojugale besitzen, wie es bei den Stegocephalen überall vorkommt und auch bei Dinosauriern und Krokodilen noch ganz typisch ausgebildet ist. Es liegt hier außen dem Quadratum auf, verbindet sich vorn mit dem Jugale, darüber mit dem Postorbitale, oben und rückwärts mit dem Squamosum. Das sind seine ursprünglichen Lagebeziehungen, und da sich das Stück auch bei den einfacher gebauten Schädeln (vergl. Fig. 39)

auch heute noch, abgesehen von dem Ausfall des Postorbitale, in dieser Weise angelegt findet, so liegt nicht der geringste Anlaß vor, dem Stück bei den Schildkröten einen anderen Namen zu geben. Unser Bestreben muß doch darauf gerichtet sein, durch die Terminologie Homologien klarzulegen. Die „Neontologie“, die sich Herr Gaupp für solche Fälle geschaffen hat, sollte in morphogenetischen Fragen doch schon seit Cuvier unmöglich sein. Daß Gaupp das Quadratojugale (sein Paraquadratum) sogar zeitweise mit dem Tympanicum der Säugetiere identifizierte, erklärt sich wohl nur aus seinen unerschöpflichen Bemühungen, die unselige Reichertsche Gehörknöchel-Hypothese zu stützen. Auch in dieser schwierigen Frage müssen schließlich die auf verschiedenen Wegen erzielten Forschungsergebnisse zusammenführen.

Die Parietalia sind getrennte, einzeln in der Längsachse vorgewölbte, wenig skulpturierte Knochenplatten, die hinter den Frontalien die Mitte des rückwärts sehr verbreiterten Schädeldaches einnehmen. Brüche an ihrem hinteren Ende machen ihre Grenzen hinten und an den seitlichen Schädelpartien undeutlich. Es kann wohl kein Zweifel darüber obwalten, daß die Parietalia bis an den hinteren Oberrand des Schädeldaches reichten, wo die Supraoccipitalien in scharfem Knick nach unten abgebogen sind. Wahrscheinlich ist wohl auch, daß ihre hinteren seitlichen Ausbreitungen wie bei den lebenden Schildkröten bereits an die Squamosa herantraten, aber sicher ist das nicht, da sich ursprünglich am stegalen Schädel zwischen beide noch die Supratemporalia einschalten. Das Ossifikationszentrum der Parietalia liegt hinter dem Hinterrand der Orbita, das ist ihre normale Stelle, von der aus die Verknöcherung bei primitiven Tetrapoden die Epiphyse, die Ausmündung der Epiphyse umfaßt, die ja bei Tetrapoden zwischen den Parietalien, bei Fischen aber zwischen den Frontalien gelegen ist¹⁾. Hier ist keine Spur derselben zu sehen; das ist eine Annäherung an den Zustand der jüngeren Schildkröten, wie man ihn bei einer so alten Form kaum erwarten konnte. An jüngeren Individuen von *Stegochelys* würden auch gewiß noch Spuren dieses Parietalloches zu finden sein. Bemerkenswert ist eine feine Oberflächenrinne, die etwas hinter dem Ossifikationszentrum einsetzt und von dort seitwärts im Bogen nach vorn verläuft. Da ich schon die sonderbarsten Einwände erlebt habe, betone ich ausdrücklich, daß eine Verwechslung mit einem Bruch ausgeschlossen ist. Auch eine Knochengrenze kann an dieser Stelle nicht in Betracht

¹⁾ O. Jaekel, Über die Epiphyse und Hypophyse. (Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin, 1903, S. 27.)

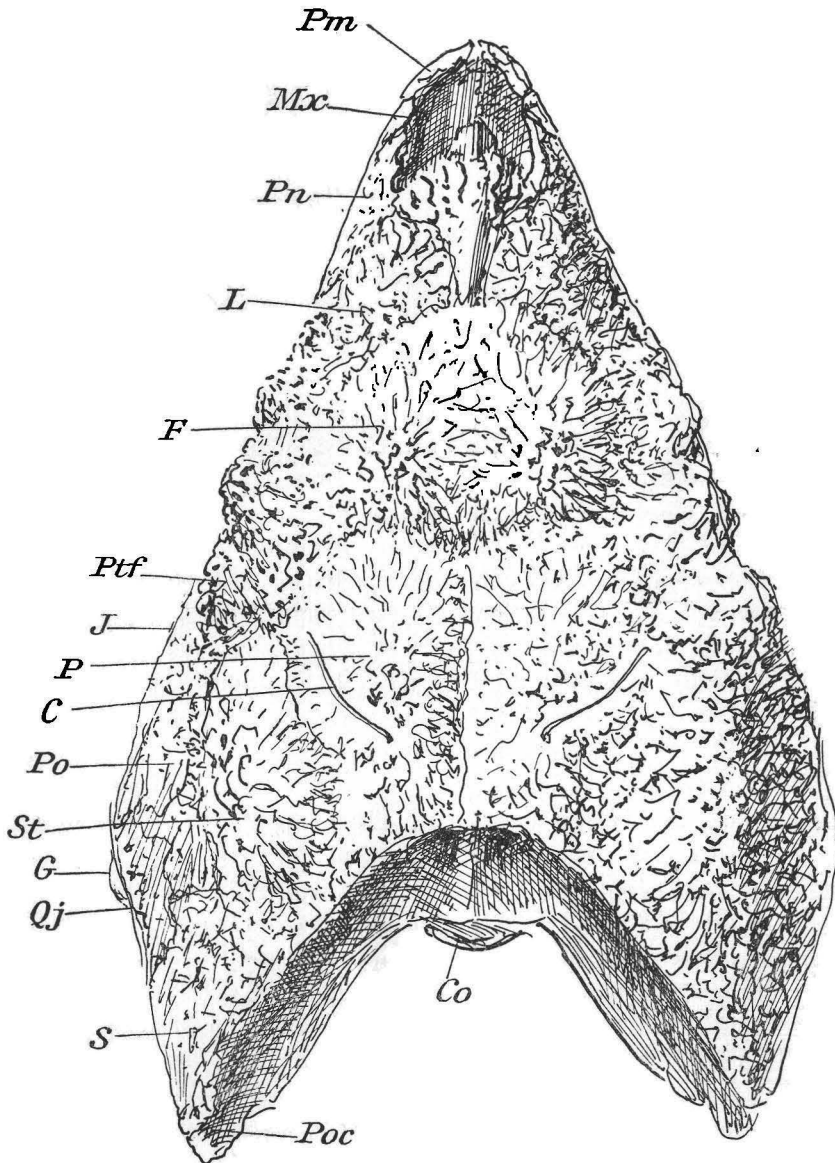


Fig. 40. Oberseite des Schädels von *Stegochelys dux*, restauriert.
Pm Praemaxillen, *Mx* Maxillaria, *Pn* Postnasalia, *L* Lacrymalia („Praefrontalia“),
F Frontalia, *Ptf* Postfrontalia, *J* Jugale, *P* Parietalia, *C* Kanal darin, *Po* Post-
 orbitalia, *St* Supratemporalia, *G* Kiefergelenk, *Qj* Quadratojugalia, *S* Squamosa,
Poc Paroccipitalia, *Co* Condylus.

kommen. So kann es sich wohl nur um einen Tremal- oder sogenannten Schleimkanal handeln, zumal genau von dieser Stelle die Hauptkanäle des ganzen Tremalsystemes der Wirbeltiere ausgehen. Da dieselben, wie ich an anderer Stelle im Anschluß an eine Auffassung von Franz Eilhard Schultze begründete, zur sensorischen Aufnahme der Wasserbewegung dienen mochten, so ist ihr Auftreten hier recht bemerkenswert. Man kann ihn entweder als Rudiment deuten — ist doch selbst unser Superciliarbogen mit diesen Nervenzügen in Zusammenhang gebracht worden — oder als Beleg dafür ansehen, daß sich unsere Stegochelys schon wieder vom Lande her dem Sumpfleben angepaßt hätte. Ihr Vorkommen in unserem trielbischen Flußdelta von Halberstadt könnte einer solchen Auffassung ja auch das Wort reden, ist aber weniger wahrscheinlich.

Innere vertikale Knochenstücke unterhalb der Parietalia werden bei Reptilien und Testudinaten als Columella bezeichnet, ein Name, der bereits für einen Knochen der Ohrregion Verwendung gefunden hatte.

Die schon hierdurch bedingte Unklarheit ist aber weiter dadurch vermehrt worden, daß allem Anscheine nach diese falsche, „sogenannte“ Columella auch wieder auf verschiedene Schädelelemente bezogen wurde. Nach den Darlegungen Gaupps über diesen Knochen scheint es doch, daß sie in erster Linie auf Ossifikationen einer Knorpelanlage zu beziehen ist, die bei den daraufhin benannten „kionokranen“ Reptilien oberhalb des Pterygoids gelegen ist und eine Verbindung zwischen dem Quadratum und der seitlichen Schädelwand herstellt. Hiernach wäre aber für die primäre Bedeutung dieses Knochens kaum eine andere Auffassung möglich, als daß er das oberste Stück (*a*) des primären Mundbogens wäre, wie ich ihn in viertelliger Anlage noch bei *Acanthodes* auffand (Fig. 56). Bei den starken Verschiebungen, die gerade die Mundteile in dieser Schädelregion durch die Gebißbildung und die Einfügung der Kiefermuskulatur erfahren haben, möchte ich es auch nicht für unwahrscheinlich halten, daß das Postorbitale den äußeren, das Transversum (*Ectopterygoid*) den inneren ursprünglich bezahnten Deckknochen dieses Stückes darstellt. Keinesfalls würde jener knorpelige, aufsteigende Knochen über der Pterygoid-Anlage aber zu identifizieren sein mit den inneren vertikalen Fortsätzen der Parietalia, die ich bei *Archegosaurus* beschrieb und die ebenso bei *Cheloniden* zur seitlichen Umwandlung der Gehirnkapsel dienten. Für diese schlage ich die Bezeichnung „*Entomella*“ vor. Diese knorpelig angelegten Fortsätze stehen wohl in demselben Verhältnis zu den Parietalien wie die Neuralia der Wirbel zu deren primitiveren dorsalen Platten (vergl. Seite 100). Ich verweise hierbei auf die generelle Auffassung des Knorpels, den ich lange vor

Gaupp und v. Ebner als ontogenetisches Präformationsmittel der innen gelegenen oder ins Innere gerückten Skeletteile gekennzeichnet habe.

Besondere Supratemporalia, wie sie der primitive stegale Schädel immer zeigt, scheinen auch bei Stegohelys vorhanden zu sein. Sie würden den seitlichen Teil der später zumeist offenen Temporalgrube einnehmen. Daß sie hier noch selbständige Stücke bildeten, dafür sprechen folgende Gründe. Erstens reicht ihre untere Grenze seitlich weit in die Wangenregion herunter, keilt sich dort zwischen die Postorbitalia und Squamosa ein, und entfernt sich auch weit von dem

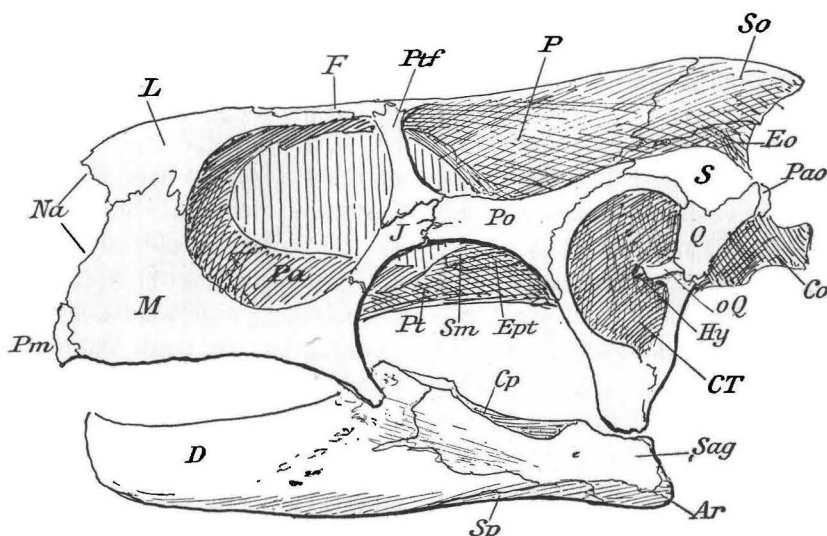


Fig. 41. Schädel von *Testudo graeca* L. *Pm* Praemaxillen, *M* Maxillare, *Na* Nasenöffnung, *L* Lacrymale, *Pa* Palatina, *F* Frontale, *Ptf* Postfrontale, *J* Jugale, *Po* Postorbitale, *P* Parietale, *So* Supraoccipitale, *Eo* Exoccipitale, *S* Squamosum, *Pao* Paroccipitale, *Co* Condylus, *Q* Quadratum, davor das Cavum tympani vorn begrenzt durch das Quadrato jugale.

bei Cheloniden von den Parietalia eingenommenen Raum. Zweitens bilden sie auch eine Kante, deren eigene Vorwölbung und starke Skulptur auf ein eigenes Zentrum an dieser Stelle schließen läßt. Drittens glaube ich an einer vorderen Stelle ihrer Oberseite, die nicht durch Brüche gestört ist, eine feine Grenzlinie gegen die Parietalia zu beobachten. Sie ist freilich unter der ausgeprägten Skulptur nicht ganz sicherzustellen. Auch auf der rechten Schädelseite ist dieses Stück über den oberen Teil des Postorbitale hinüberschoben. Ich würde auf diese Dinge keinen ausschlaggebenden Wert gelegt haben, wenn nicht eben das

Supratemporale des primären Tetrapodenschädels genau die gleiche Stelle wie diese Knochenregion bei unserer Stegochelys einnahme.

Die Squamosa¹⁾, die ich nicht wie manche Autoren für ein akzessorisches Gebilde des Augenbogens halte, sondern in primitiver Form einem oberen Stück ihres Hyoidbogens als Deckknochen zuschreibe, sind bereits ganz auf dem Wege zu dem Habitus, den diese Knochen bei den jüngeren Schildkröten erlangt haben. Sie dienen hier zur hinteren Umrandung des Ohreinganges, der vorn von den oben umgebogenen Quadratbeinen umgeben wird. Sie liegen oben den Quadrata auf, grenzen vorn an die Quadratojugalia, Postorbitalia und Supratemporalia und nehmen mit diesem ihrem Hauptteile an der Bedeckung der Wangenregion teil. Ihren typischen Schildkrötencharakter erhalten sie dadurch, daß sie mit den sogenannten Epiotica oder Paroccipitalien (*Pao*) einen nach hinten vorspringenden Fortsatz bilden, der hier bei Stegochelys auch dadurch besonders auffällig wird, weil er noch horizontal nach hinten hinausragt und also noch nicht wie bei jüngeren Schildkröten zur Umfassung des äußeren Ohres nach unten umgebogen ist. Die Oberkante der im wesentlichen vertikal ausgebreiteten Squamosa reicht an den Hinterrand der Parietalia und den Vorderrand der Supraoccipitalia. Ihr hinterer Zapfen ist so unregelmäßig verdickt, daß an dieser Stelle die Grenze gegen die Paroccipitalien nicht klar zu erkennen ist. Es scheint mir, daß sie gerade über der oberen Spitze des Quadratum liegt, es ist aber auch möglich, daß sich das Squamosum schon hier wie bei den typischen Schildkröten nach innen umbog und einen längeren Fortsatz gegen die Exoccipitalia sandte, dem dann noch außen die Paroccipitalia angelagert waren. Das Squamosum hat aber bei unserer Triasschildkröte noch keinen Anteil an der Bildung der äußeren Ohrkapsel des Cavum tympani, zu dessen oberer Umwandung es bei den jüngeren Schildkröten stark herangezogen wird. Wir sehen dann das Cavum tympani das Squamosum tief aushöhlen und in seiner ursprünglichen Form sehr stark modifizieren (Fig. 41).

Die Hinterseite

Die Quadrata, die festen Angelpunkte des Unterkiefers, führen uns auf die Rückseite des Schädels. Sie sind mit ihrem Hauptteil quer zur Schädelachse gestellt und über dem Kiefergelenk allmählich verjüngt nach oben ausgedehnt, wo ihre Spitze unter dem hinteren Fortsatz des

¹⁾ Edw. Cope hat bei Testudo das Squamosum als Supratemporale bezeichnet, wie ja diese Bezeichnungen überhaupt vielfach vertauscht wurden.

Squamosum eingefügt ist (Taf. VI). Ihre Seitenfläche ist von dem Quadratojugale, darüber von dem unteren Teil des Squamosum bedeckt und fügt sich deren Innenfläche schnell nach vorn verjüngt an. Eine nach vorn und innen gerichtete Ausbreitung legt sich an das Pterygoid an, und dehnt sich halbkreisförmig im Ohrgebiet nach oben unter Anlehnung an das Prooticum (Otosphenoid Siebenrock), Paroccipitale und Squamosum an, wo sie an der oberen Spitze des Quadratum endet. Die Hinterfläche ist vom Gelenk aufwärts immer stärker konvex gekrümmt und zeigt in halber Höhe an ihrer äußeren größten Ausbreitung eine flache vertikale Grube, die wohl als erste Andeutung eines Cavum tympani zu deuten ist, und innen ein vertikal verlängertes, ziemlich

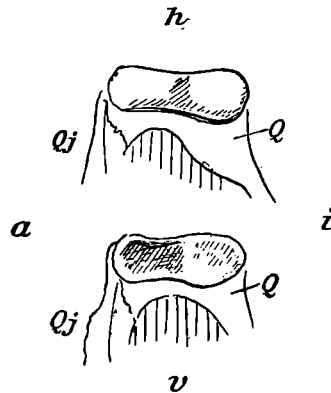


Fig. 42. Rechtes Kiefergelenk des Quadratum nach oben gewendet, oben von *Chelone midas*, unten von *Stegochelys saxonica*.

Q Quadratum, Qj Quadratojugale, h hinten, v vorn, a außen, i innen.

großes Gefäßloch, das wohl als Foramen caroticum anterius anzusehen ist und also zum Durchtritt des Ramus externus dienen mochte.

Das Kiefergelenk, der Condylus mandibularis, den das Quadratum bildet und das Quadratojugale außen bedeckt, ist quer gestellt und ähnlich geformt wie bei *Chelone*, weist aber in seiner Flächenbildung einige Unterschiede gegenüber den lebenden Schildkröten auf. Bei diesen ist, nach Siebenrocks Darstellung, der Condylus gewöhnlich aus zwei Facetten gebildet, die durch eine sagittale Furche gesondert sind, und von denen die äußere laterale gewöhnlich größer ist als die mediale. Während hier die Gelenkfacetten konvex nach unten vorgewölbt sind, ist die ganze Gelenkfläche bei *Stegochelys* vertieft, aber wohl nur um ihren Gehalt an Knorpel zusammengesunken.

Die mediale Innenfläche des Quadratum nimmt nun auch hier schon Anteil an der Ohrbildung, wie das bei allen jüngeren Schildkröten der Fall ist. Bei diesen ist es aber etwa in der mittleren Höhe seiner Hinterkante eingeknickt und bildet hier die zu einem Kanal verengte, quergestellte Incisura Columellae (*Ic*) und die Rinne zur Aufnahme der Tuba Eustachii (*Tr*). Von allen diesen Spezialisierungen ist bei Stegochelys am Skelet noch wenig zu bemerken. Immerhin kennzeichnet die Form ihres Quadratum den Weg, der zu obigen Umbildungen führte. In der kleinen Grube am lateralen Hinterrand können wir wohl schon eine erste Andeutung eines Cavum tympani (*Ct*) erblicken. Es dürfte also schon hier eine hohle Membran über die Außenfläche des konkaven Quadratum gespannt gewesen sein und vermutlich schon erste akustische Funktionen ausgeübt haben. Um die Primitivität dieser Verhältnisse ins rechte Licht zu rücken, habe ich in Fig. 43 die entsprechenden Verhältnisse unserer Stegochelys und darunter die von *Chelone midas* gezeichnet.

Diese Figuren zeigen die Homologien, vor allem die des Cavum Tympani (*Ct*), hinter dem die Einknickung des Quadratum erfolgt. Diese ist bei Stegochelys nur ganz schwach angedeutet, während sie bei *Chelone* eine tiefe Furche bildet, die in ihrer tiefsten Einsenkung die Columella auris, in ihrem äußeren erweiterten Teil die Tuba Eustachii (*Tr* Tubenrinne) aufnimmt und als Incisura Tympani (*It*) bezeichnet wird.

Auch die Tuberositas (*t*), die bei *Chelone* so stark am Unterende über dem Kiefergelenk (*G*) ausgeprägt ist, wird bei Stegochelys durch schon durch eine schwache Kallosität vorbereitet. Die rechts stehenden Figuren zeigen deutlich, daß die Umbiegung des Quadratum der Schildkröten keine einfache Umbiegung wie bei den Mosasauriern ist (Fig. 43 *E*), derart, daß die obere Spitze schließlich den primären Hinterrand berührt, sondern daß die Umbiegung eigentlich eine dorsoventral gerichtete Einknickung ist, wobei die obere Spitze (*o*) des Quadratum oben bleibt und die scheinbare Verlängerung der oberen Spitze bis an die primäre Hinterkante lediglich auf einer Vergrößerung des Cavum Tympani beruht. Der Pfeiler, der diese bei *Chelone* unten abschließt, ist also in Wahrheit der mittlere Teil des primären Hinterrandes. Es ist auch hier bemerkenswert, daß die Umbildungen der Knochen nicht einfachen mechanischen Druckverhältnissen nachgeben, wie uns Knochenveränderungen gewöhnlich auf den ersten Blick erscheinen, sondern sekundär durch Veränderungen von Weichteilen bedingt sind. Auch für die Ohrbildung ist dieser ganze Vorgang von großem Interesse, besonders daß das winzige Cavum Tympani von Stegochelys nur einen Resonanzboden

primitivster Art bilden konnte, daß sich aber auch in diesem Stadium die Einwirkung auf das Skelet schon geltend machte.

Zu beiden Seiten der Occipitalregion in der Ohrgrube, die seitlich von dem Quadratum begrenzt wird, liegt jederseits isoliert ein stabförmiger, schwach gekrümmter Knochen, der nur die Columella auris sein kann, die nach den klaren embryologischen Darlegungen von

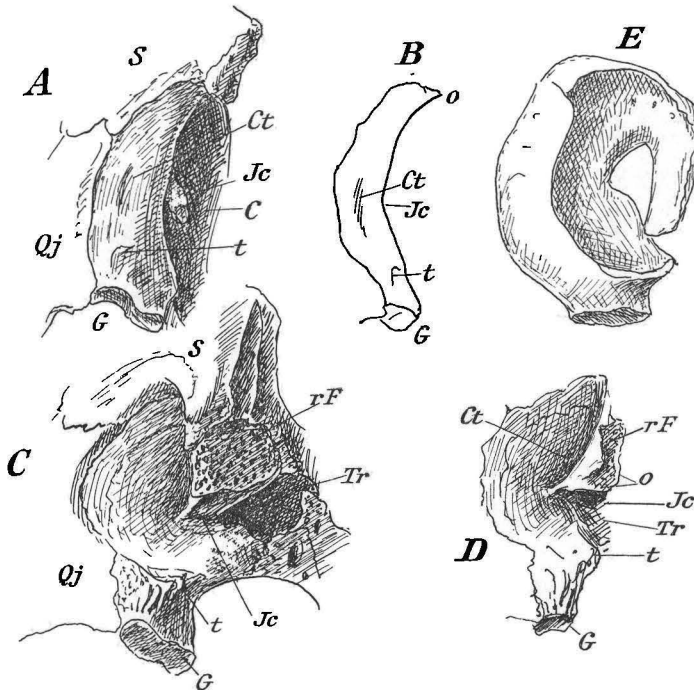


Fig. 43. Das Quadratum *A* und *B* von *Stegochelys dux*, *C* und *D* von *Chelone midas*. *E* von *Plioplatecarpus Marshi* Dollo. Die Figuren links sind schräg von hinten und außen, die rechten von der Seite gesehen. *S* Squamosum, *Qj* Quadratojugale, *G* Mandibulargelenk, *Ct* Cavum Tympani, *Jc* Incisna Columellae, *C* Hyomella, *t* Tuber basalis posterior, *o* oberes Ende des Quadratum, *Tr* Rinne für die Tuba Eustachii, *rF* raue Fläche am oberen Hinterrande. (Fig. *E* nach Dollo im Spiegel gezeichnet.)

O. Bender¹⁾ wohl nun als der obere Teil des primären Hyoidbogen angesehen werden muß. Dieses Stück, das später zu einem sehr feinen Stäbchen verdünnt, die Schalleitung zwischen der Membrana Tympani und dem inneren Ohr besorgt und bei den jüngeren Schildkröten in das Quadratum eingeschaltet wurde, ist also hier noch ein kräftig entwickelter Knochen

¹⁾ O. Bender, Über Herkunft und Entwicklung der Columella auris bei *Testudo graeca* (Anat. Anz. Bd. 40, 1911, S. 161).

von 4 mm Durchmesser in der einen und 2,5 mm in der darauf senkrechten Richtung. Er ist also etwas abgeplattet, liegt mit seiner flacheren, gekrümmten Seite der Innenseite des Quadratum an, und wendet sich vom Ohr aus mehr rückwärts als auswärts. In der Ontogenie wird er knorplig angelegt, ist also auch danach ein sogenannter primärer innerer Knochen, der dem Visceralskelet angehört. Benders stellte auch den weiteren ventralen Teil dieses Ohr-Hyoid- oder Zungenbeinbogens klar, indem er als ventrale Anlagen desselben das Interhyale und das Ventral-

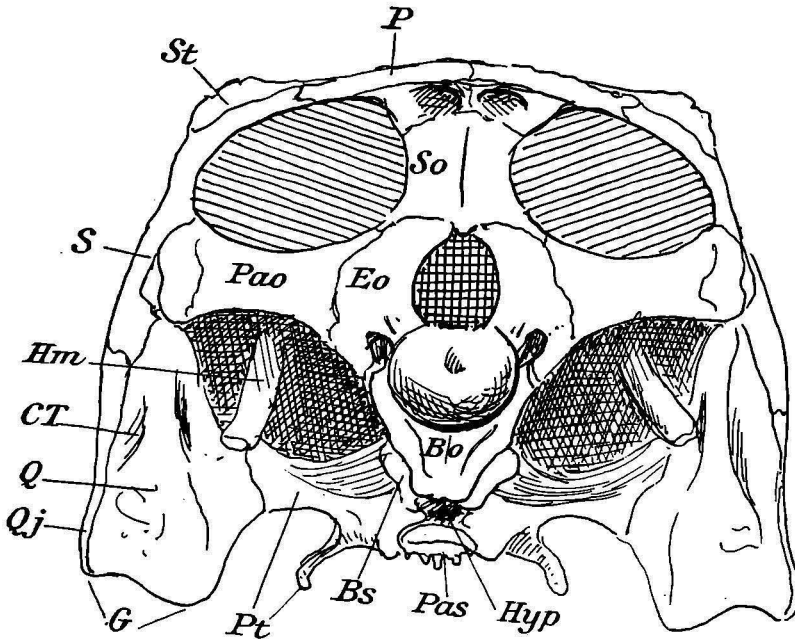


Fig. 44. Hinterseite des Schädels von *Stegohelys dux*. *So* Supraoccipitalia, *Eo* Exoccipitalia, *Pao* Paroccipitalia, *Bo* Basioccipitale mit dem Condylus, *Hyp* Hypophysentasche, *Bs* Basisphenoid, *Pas* Parasphenoid, *Pt* Pterygoid, *Hm* Columella.

stück mit der Copularplatte nachwies. Während B. W. Kunkel die Extracolumella als zweites Stück des primären Ohrbogens ansah, ist diese in Benders Darlegungen als äußerer plattiger Anhang des Bogens gedeutet worden. Hieraus ergeben sich in jedem Falle sehr wichtige Homologien für die vergleichende Morphologie des Schädels. Die Columella auris, die auch dem Stapes und Hyostapes entsprechen würde, wäre nun homolog dem Hyomandibulare der Sclachia, das Interhyale dem dritten, das „Ventralstück“ Benders dem vierten Bogenstück, während die Extracolumella dem bei Pleuracanthiden und Holocephalen knorpelig angelegten

Kiemendeckel homolog wäre oder nach Kunkel das zweite Stück des Ohrbogens bilden würde. Dabei scheidet aber das Quadratum aus dem Verbands des Ohrbogens aus; es bleibt, wie ich mehrfach betont habe, das zweite Stück des Augen- oder Mandibularbogens. Andererseits werden wir kaum fehlgehen, wenn wir das Squamosum als den Deckknochen des oberen Stückes des Ohrbogens, der Columella, ansehen. Der Konnex des Squamosum mit dem Quadratum ist durchaus sekundär, wenn er auch bei den Mammalia viel inniger wird als bei den anderen Wirbeltieren. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß sich der Mandibularbogen auch schon bei den Selachieren sehr stark auf den Ohrbogen stützte. Während

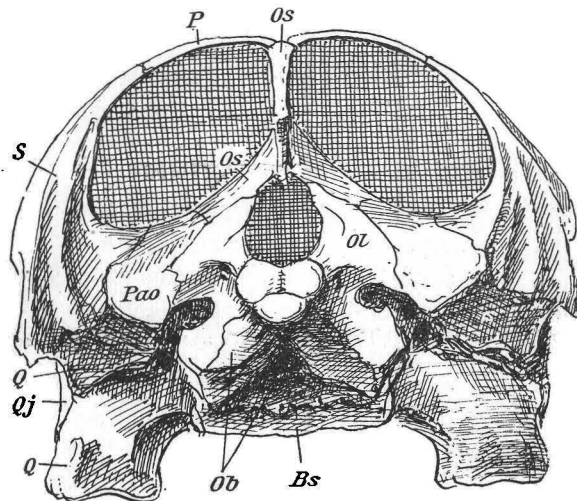


Fig. 45. Hinterwand des Schädels von *Chelone midas*. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.
Os Supraoccipitale, Ol Exoccipitale, Ob Basioccipitale.

bei diesen aber der Kontakt durch das innere Skelet der Bogenteile bewirkt wurde, kommt er bei den Tetrapoden durch die Deckknochen, besonders das Squamosum, zustande, während der obere Teil des Ohrbogens im Gehörapparat Verwendung fand.

Bei unserer *Stegochelys* nun ist das vorhandene stabförmige Stück von 13 mm Länge am unteren Ende ossifikatorisch nicht abgeschlossen, fand also hier in einer knorpligen Epiphyse seine Fortsetzung. Das ist naturgemäß, denn es entspricht durchaus dem Ossifikationsvorgang, den wir in Kiemerbögen beobachten. Seiner Lage nach möchte ich glauben, daß das sichtbare Knochenstück das oberste zweier knorplig angelegter Stücke ist, da es oben an die Ohrknochen der Schädelkapsel angeschlossen war, und sein unteres Ende von dem Mandibulargelenk des Quadratum

noch ziemlich weit entfernt ist. Ein zweites könnte auch dem Blastemstrang entsprechen, der nach Fuchs zum Kiefergelenk hinzieht. Jedenfalls wäre die Verwendung des Namens Stapes, einem Synonym der Columella, für einen Knochen der Hinterwand der Schädelkapsel, wie er in der palaeontologischen Literatur gelegentlich verwendet wurde, nicht mehr gerechtfertigt.

Die Occipitalregion des Schädels zeigt im großen ganzen den Habitus der Schildkröten, indem vor allem unterhalb der Parietalia beiderseits große Durchbrüche von hinten in die Schläfenregion des Schädels eingreifen. Außerdem ist die Occipitalregion wie bei den Schildkröten, mit selbständigen Paroccipitalien versehen. Auch die Gehörregion zeigt schon die späteren Formverhältnisse des Testudinaten-schädels angedeutet. Bemerkenswert ist auch die Existenz ziemlich großer Proatlasstücke, von denen eines, das rechte, über dem Foramen magnum, das linke verschoben an dem Paroccipitale liegt.

Wie die Squamosa, so scheinen auch die Parietalia mit ihrem hinteren Abschnitt in die Hinterwand des Schädels abgebogen. Es ist auch gar nichts Auffallendes daran, daß die Abknickung der Hinterwand an dieser Stelle erfolgt, da das auch bei vielen Reptilien und Paratheriern der Fall ist. Andererseits ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß die unterhalb der Oberkante gelegene Fläche ein selbständiges Stück vor den Occipitalien bildete.

Ich halte es nicht für angebracht, hier auf die Frage der letzten medialen Deckknochen näher einzugehen, obwohl den überzähligen Stücken der occipitalen Region ein ganz besonderes Interesse zukommt. Ich habe im Zusammenhang einer Erörterung des Schädelproblems¹⁾ neue Belege erbracht, daß die occipitale Region mehrere primäre Schädelsegmente umfassen muß, und also vermehrten Ossifikationen an dieser Stelle, wie sie auch in der Ontogenie von Säugetieren beobachtet sind²⁾, eine tiefere Bedeutung zukommt, als man bisher annahm.

Die Supraoccipitalia sind hier noch nicht, wie bei den jüngeren Testudinaten, mit einem hohen Kiel rückwärts emporgezogen, sondern bilden noch zwei flache Stücke, die unterhalb der Parietalia den hintersten Teil des Gehirnes überdachen. Ihre mediale Verwachsungsnaht ist allerdings in der Mitte ihrer Länge schon zu einer Kante vorgewölbt. Leider ist dieser Teil durch Brüche ziemlich stark verletzt, so daß auch die genaue Form der Supraoccipitalia nicht zu ermitteln ist.

¹⁾ Otto Jaekel, Bau des Schädels. (Anat. Anz.) 1913.

²⁾ Theodor Clauß, Untersuchungen über die Entwicklung des Supraoccipitale und Interparietale beim Schaf. (Anat. Anz. XXXIX, 1911, S. 364.)

Die Exoccipitalia, die das das Nachhirn und Foramen magnum seitlich begrenzen, sind zwar auch etwas verdrückt aber doch insoweit klar, daß ihre ursprüngliche Form ziemlich sicher erkannt werden kann. Vor allem ist ganz klar zu ersehen, daß sie an der Bildung des Condylus keinen Anteil nahmen, sondern dem Basioccipitale erst in der Höhe der Gehirnbasis aufsitzen.

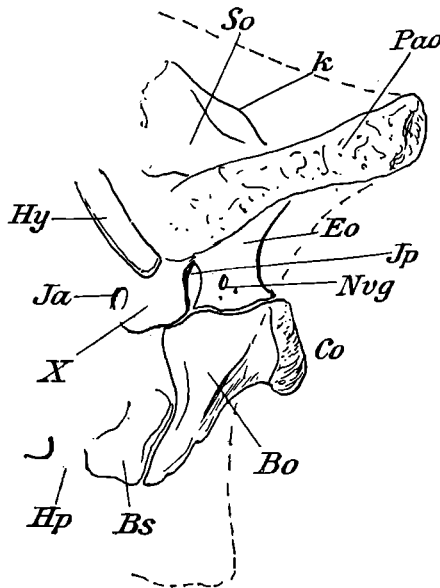


Fig. 46. Seitliche Ansicht der occipitalen Knochen. *So* Supraoccipitalia, *K* deren mediale Kante, *Eo* Exoccipitalia, *Pao* Vorderfläche der nach hinten und rückwärts ausgedehnten Paroccipitalia, *Bo* Basioccipitale, *Co* Gelenkfläche des Condylus occipitalis, *Bs* Basisphenoid, *Hp* Hypodyse, *Hy* Columella, *Nvg* Nervenlöcher der Vagusgruppe, *Jp* Foramen jugulare posterius, *Ja* For. jugul. ant. Die unterbrochene Linie deutet das Profil der hinteren Schädelgrenze an.

Oben stoßen ihre Fortsätze über dem Foramen fast zusammen, so daß das Supraoccipitale nur mit seinem äußersten Ende an dasselbe heranreicht. Nicht klar ist ihre Abgrenzung von den Paroccipitalien zu erkennen. Der hier gegebene Spielraum läßt leider darüber im Zweifel, ob dem Occipitale noch der Sockel (*x* der Fig. 46) angehört, der vor dem großen Nervenloch liegt, das wohl die hinteren Stämme der Jugularisgruppe durchläßt, oder ob dieser Sockel den Paroccipitalien (*Epiotica*) oder einem vor diesen gelegenen Knochen zuzurechnen ist.

Das wesentlich von den Exoccipitalien umschlossene Foramen magnum ist ziemlich klein im Vergleich mit dem lebender Schildkröten. Die Intelligenz unserer Form dürfte also nur gering gewesen sein. Dieser an sich naturgemäße Befund deckt sich mit ähnlichen Beobachtungen bei Paratheriern, sowie auch bei den triadischen Vorfahren der Mammalia.

Das Basioccipitale bildet mit großer Gelenkfläche allein den Condylus occipitalis. Die Gelenkfläche zeigt in ihrer Mitte das bei Schildkröten meist sehr eingeprägte Grübchen zur Aufnahme der vorderen Spitze des Zahnfortsatzes bzw. des ihn am Condylus befestigenden Ligamentes. Der seitliche Durchmesser des Condylus beträgt 17 mm, der vertikale 13 mm. Dieses Maß dürfte das normale Größenverhältnis nur wenig überschreiten; die Vergrößerung dürfte auf Kosten der schweren Skeletierung des Kopfes zu setzen sein. Die typisch monocondyle Gelenkung ist hier sehr bemerkenswert. Wir sind immer geneigt, niedrige Organisationsverhältnisse für primitiv anzusehen und sahen den tripartiten Zustand, wie ihn die Cheloniden und andere Testudinaten zeigen, für ursprünglich an, wie man ja auch geneigt war, den dicondylen Zustand der Säugetiergelenkung unmittelbar von dem der niedersten Tetrapoden abzuleiten.

Es hat sich nun aber seit einiger Zeit immer klarer erkennen lassen, daß die Paratherier und Säugetiere von Formen ausgingen, die den primitiven Reptilien und nicht den Amphibien nahestanden, daß also ihre Dicondylie nur ontogenetisch nicht aber phylogenetisch an die Dicondylie der ältesten Tetrapoden anknüpft, und historisch also die Monocondylie durchlief. Hier sehen wir nun also diese Monocondylie schon typisch ausgebildet, und müssen die tripartite der Schildkröten nun ebenfalls als epistatische Hemmung eines embryonalen Durchgangsstadiums auffassen, wie es bei Stegochelys vorliegt.

Das Basioccipitale ist nach vorn, wie Fig. 46 zeigt, verlängert und dabei seitlich mit den Flügeln etwas ausgebreitet, die unter dem obenerwähnten Zapfen x der Fig. 46 liegen. Besonders beachtenswert ist seine Verlängerung abwärts, da diese wohl in ähnlicher Weise bei triadischen Reptilien wie z. B. den Placodonten vorkommt, aber den lebenden Schildkröten fehlt.

Die Paroccipitalia scheinen mir identisch mit dem Knochen, der am Stegocephalenschädel die hinterste Seitenecke am Schädel hinter dem Ohreinschnitt bildet und seitwärts von den Supraoccipitalien liegt. Er ist mit sehr verschiedenen Knochen der Ohrregion (Opisthoticum, Petrosium, Mastoideum) identifiziert, bei den Stegocephalen am häufigsten

als Epioticum bezeichnet worden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieser gegenwärtig nur noch bei den Schildkröten und Hatteria selbständig erhaltene Knochen ursprünglich ein typisches und morphologisch wichtiges Element des Schädeldaches war. Er verbindet sich in flächiger Verbreiterung oben medial mit dem Supraoccipitale, vorn oben mit dem Supratemporale (früher bei Stegocephalen oft auch als Squamosum bezeichnet) und oben vorn lateral mit dem echten Squamosum. Nach unten medial sendet er einen Fortsatz zum Exoccipitale und verbindet sich vor diesem vermutlich auch mit dem Opisthoticum.

Er scheint eine dem Squamosum homologe Seitenecke des Schädels in der Occipitalregion gebildet zu haben. Bemerkenswert ist auch, daß sich unter seiner supraoccipitalen Brücke, also in der Schädelachse hinter derselben, bei Sclerocephalen ein Durchbruch findet, während ein solcher hinterer Durchbruch später bei den jüngeren Typen, im besonderen auch bei den Schildkröten nach vorn verschoben ist und nun vor jener supraoccipitalen Brücke und hinter der Squamosoparietalen Verbindung liegt. Die sogenannten Epiotica (Paroccipitalia) liegen also hinter dem Ohr, das ursprünglich in der oberen Wand des Schädels ausmündet und erst später in die Zone der Quadrata herunterrückt. Obwohl dieses Epioticum wohl ursprünglich ein rein dermaler, auch oben noch stark skulpturierter Knochen ist, steht er wahrscheinlich mit dem Opisthoticum in einem inneren Konnex und könnte wohl ursprünglich die dermale Partie dieses Knochens sein. Bei dieser Auffassung würden aber die Epiotica innerhalb der occipitalen Region in eine vordere Zone rücken als die Pleurooccipitalien (Exoccipitalien). Damit komme ich aber auf Probleme, die an dem vorliegenden Materiale nicht klargestellt werden können, und die ich hier nur andeuten wollte, um demnächst auf breiterer Grundlage darauf zurückzukommen. Nur darauf möchte ich auch hierbei hinweisen, daß Fortsätze solcher Deckknochen, die nach innen reichen, ihren dermalen Charakter verlieren, und dann leicht andere Deutungen erfahren haben. So ist neuerdings der obere skulpturierte Teil des Epioticum von F. v. Huene Tabulare genannt, sein unterer Fortsatz mit dem Opisthoticum identifiziert worden, was Gaupp wieder Paroccipitale nannte.

Bei unserer Stegochelys nun sind die Epiotica oder Paroccipitalia schon ganz auf die Hinterwand des Schädels heruntergerückt; sie liegen aber doch immer noch soweit zurück, daß sie hinter den Squamosa und deren Verbindung mit den Parietalien erheblich herausragen. Ihr hinteres Ende, der Processus paroticus Huxleys bildet noch die Hinterecken des Schädels, und berührt dort auch schon die obere Spitze des

Quadratum, eine Verbindung, die dann bei den jüngeren Schildkröten fester ausgebildet wird, und bei *Dermochelys* das Squamosum ganz von der Berührung mit dem Paroccipitale ausschließt. Medial verbindet sich das letztere an seiner breitesten Stelle mit den Exoccipitalien und, falls der in Fig. 46 mit x bezeichnete Fortsatz vor dem Foramen jugulare posterius noch zu den Paroccipitalien gehört, auch mit dem Basioccipitale. Die Beziehungen unseres Paroccipitale zu der Ohrregion sind an unserem Schädel den Blicken entzogen, dagegen scheint mir sicher, daß es mit den Pterygoidea, mit denen es bei vielen lebenden Schildkröten verbunden ist, noch in keinem Konnex stand.

Die Unterseite

Die Unterseite oder Gaumenfläche des Tetrapodenschädels läßt drei Typen unterscheiden, erstens einen cranio-palatinen, bei dem die Unterfläche der Schädelkapsel die Gaumenwand bildet und zumeist durch einen vom Hypophysenloch ausgehenden Deckknochen, das Parasphenoid, bedeckt und verstärkt wird. Diesen Typus zeigen außer den Fischen die niederen Tetrapoden: Miosauria, Hemispondyla und Amphibia. Den zweiten Typus habe ich als pterygopalatin bezeichnet. Er ist charakterisiert durch den medialen Zusammenschluß der Pterygoidea, der zunächst an der Hypophyse erfolgt und mehr oder weniger weit nach vorn greift. Das Paraphenoid wird hierdurch überflüssig und verkümmert. Diesen Typus zeigen die Reptilien und Vögel. Er ist modifiziert einerseits bei den Placodonten durch Zusammenschluß der Palatina hinter den Choanen und anderseits bei den Krokodiliern durch Überwölbung der Choanen bis an den Hinterrand der Pterygoidea. Beides sind einseitige Spezialisierungen, die eine allgemeinere Bedeutung nicht erlangt haben. Den dritten, den diplopalatinen Typus, haben in ausgeprägter Weise die Mammalia dadurch zustande gebracht, daß sie vor den Pterygoidea und auf der primären Schädelbasis durch Zusammenschluß der Maxillaria und Palatina die inneren Choanen überwölbten und so über bzw. unter der basicranialen eine neue zweite Gaumenfläche schufen. Dieser letzte Typus ist nicht etwa aus dem cranio-palatinen, sondern aus dem pterygopalatinen hervorgegangen. Die theroccephalen und theriodonten Verfahren der Mammalia zeigen diese Übergänge ebenso wie die anomodonten Paratherier, die der gleichen Entwicklungsphase angehören. Die Schildkröten sind ebenso wie in der Umbildung des Schädeldaches auch in den Differenzierungen der Gaumenfläche eigene Wege gegangen. Hugo Fuchs hat denselben eine

besondere Schrift gewidmet¹⁾, die allgemeinere Untersuchungen über die Gaumenbildungen der Wirbeltiere eröffnete. Seine Untersuchungsmethode ist dabei aber zunächst rein vergleichend anatomisch, d. h. er reiht die Ausbildungszustände in eine Differenzierungsreihe, berücksichtigt dabei aber nicht, ob die betreffenden Zustände historisch ursprünglich also wirklich primitiv oder durch embryologische Miogenese sekundär vereinfacht sind. Ich nenne letzteres „hypoplastisch“. Beide Ausbildungsformen stehen zueinander in demselben Verhältnisse wie in der Kunst primitive und archaisierende Darstellung. In der Kunst beide Erscheinungen zu verwechseln, würde kaum mehr angängig sein. Dort liegen die Verhältnisse aber auch klarer, weil sie uns technisch und meist auch kulturell näher gerückt sind. In der Biontologie ist die Unterscheidung beider meist nur möglich, wenn wir die historischen Daten der Palaeontologie berücksichtigen. Das hat Fuchs zwar später als *avis rara* unter den Anatomen eifrig versucht, aber hier offenbar noch nicht genügend bewertet. So kommt er zu dem Ergebnis, daß die geologisch ganz junge und morphogenetisch extreme *Sphargis* (= *Dermochelys*) unter den Schildkröten die primitivste Gaumenbildung besitze, und sucht die abweichenden Formen derselben bei den übrigen Schildkröten von diesem „Urzustand“ abzuleiten. Das mußte natürlich im einzelnen zu schiefen Auffassungen führen, auf die ich gelegentlich eingehen werde. Er ist überdies in der Beurteilung von *Sphargis* (*Dermochelys*) von Versluys und Nick besonders in einem Punkte berichtigt worden, daß bei dieser Form noch ein echtes Parasphenoid vorliegt. Besonders bedenklich scheint es mir aber, die Schildkröten hinsichtlich der Gaumenbildung zum Ausgangspunkt der Gaumenbildungen im allgemeinen zu machen, denn ihre Entwicklung ist ganz eigenartige Wege gegangen, deren Etappen sich auf andere Wirbeltiere nicht übertragen lassen. Ich glaube also hier nicht ohne weiteres, auf den bereits vorliegenden Untersuchungen weiterbauen zu können, sondern muß zunächst die Verhältnisse bei *Stegochelys* beschreiben, sie auf Grund primitiverer Tetrapoden zu deuten suchen und dann die Wahrscheinlichkeit der Ableitung der jüngeren Ausbildungsformen von unserer ja unzweifelhaft noch primitiven *Stegochelys* aus erörtern.

An der Bildung des hinteren Teiles der Schädelunterseite ist bei *Stegochelys* das *Basioccipitale* nur mit seinem untersten Fortsatz beteiligt, während es bei den jüngeren Schildkröten fast allgemein

¹⁾ Hugo Fuchs, Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. I. Über den Gaumen der Schildkröte und seine Entwicklungsgeschichte. (*Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie*, Bd. X, S. 409—463, 1907.)

horizontal in Form eines Dreiecks ausgebreitet ist, dessen Basis an das ebenfalls stark verbreiterte Basisphenoid angrenzt. Auch dieses tritt bei Stegohelys an der Gaumenfläche nur wenig hervor, da sein vorderer Teil von den Pterygoidea und dem Parasphenoid bedeckt, und

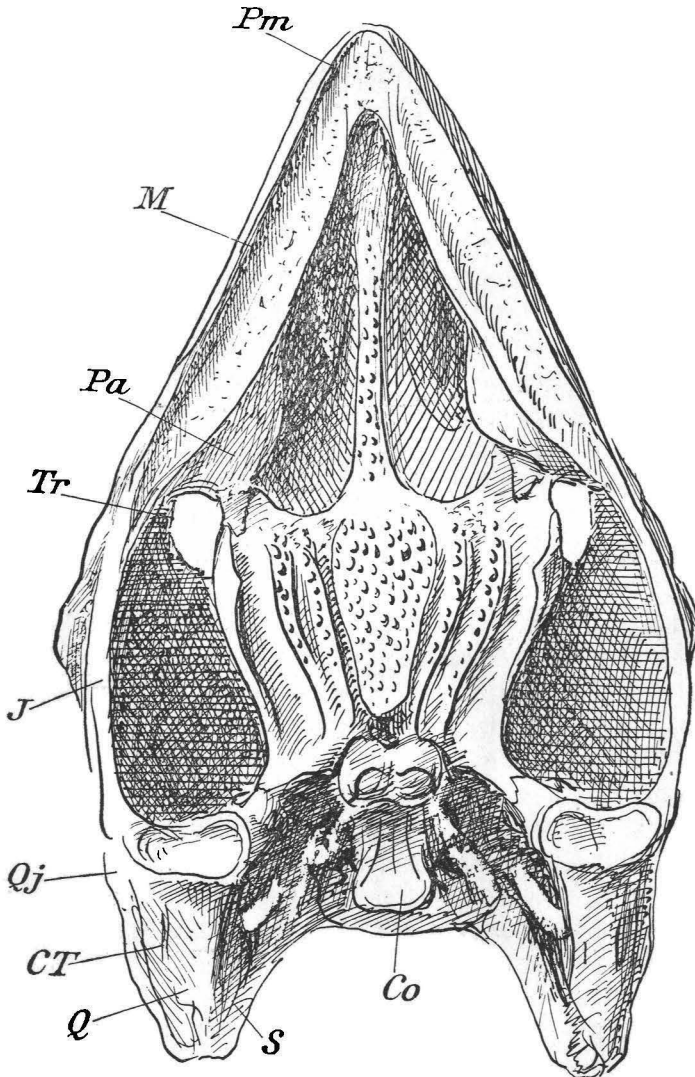


Fig. 47. Unterfläche des Schädels von *Stegohelys dux*, restauriert.
Pa Palatina, *Tr* fragliche Reste der Transversa, in der Mitte hinter dem stiel förmigen Vomer das Parasphenoid auf den mit Zahnleisten versehenen Pterygoiden. *Pm* Praemaxillen, *M* Maxillen, *Pa* Palatina, *J* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *CT* Fossa tympanica, *Q* Quadratum, *S* Squamosum, *Co* Condylus.

sein mittlerer Teil durch das große Hypophysenloch, die Hypodyse, unterbrochen ist. So sehen wir von diesem Knochen nur sein schmales hinteres Ende, das die beiden ventralen lappenartigen Ausläufer des Basioccipitale hufeisenförmig umfaßt. An welche Knochen der Ohrregion die oberen Fortsätze dieses Hufeisens stoßen, ist an unserem Exemplar infolge seiner seitlichen Verdrückung nicht zu sehen. Ebenso verhindert die schiefe Auflagerung der Pterygoidea auf die Seitenränder der Hypodyse eine Klarstellung von deren vorderer Umgrenzung. Im

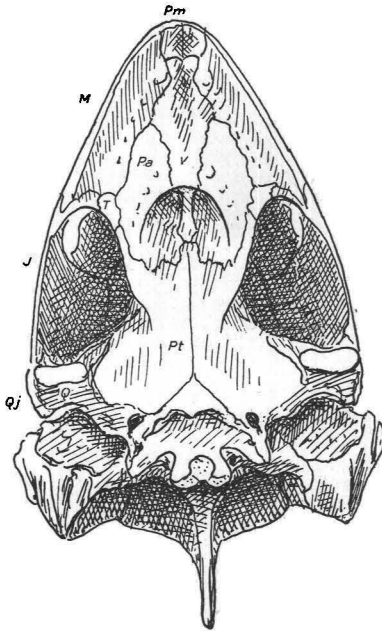


Fig. 48. *Chelone midas*, recent.

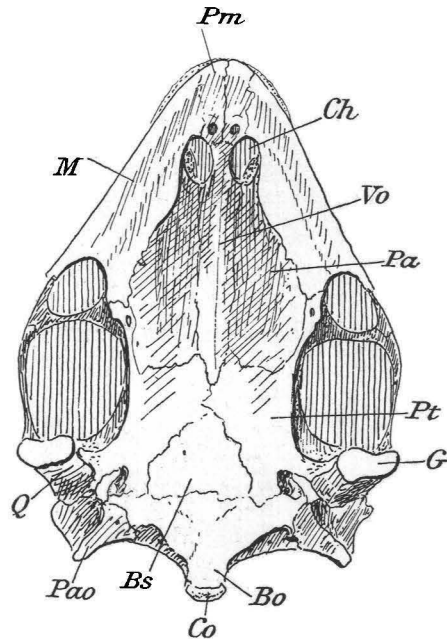


Fig. 49. *Testudo graeca*, recent.

Ch innere Choanen, *V*, *Vo* Vomer, *Bs* Basisphenoid, *Bo* Basioccipitale, *Pao* Paroccipitale, *G* Kiefergelenk.

besonderen ist mir unklar, ob das Basisphenoid nur die hintere Hälfte der Hypodyse oder sie ganz umfaßt. Es scheint mir kein Bruch sondern eine natürliche Grenze das Basisphenoid in der größten Breite der Hypodyse abzuschneiden, so daß deren vordere Umrandung seitens des Praesphenoids erfolgt sein müßte. Auch bei den lebenden Schildkröten scheint hierüber noch keine Klarheit gewonnen zu sein. Siebenrock beschränkt sich darauf, über diesen Punkt einige divergente Ansichten zu zitieren. Er sagt a. a. O. S. 261: „Den vorderen Teil des Basisphenoideum nennt Bojanus apex partis basilaris sphenoidi und Hoffmann

deutet ihn als Praesphenoid. Rathke hat auf S. 51 nachgewiesen, daß sich das Basisphenoideum bei den Schildkröten nur in einfacher Zahl bildet; denn selbst bei den reiferen Embryonen konnte Rathke nicht das geringste Zeichen auffinden, daß es ursprünglich aus einem hinteren und vorderen Stücke bestanden hätte.“ In meiner Schrift über die Epiphyse und Hypophyse habe ich S. 44 schon darauf hingewiesen, daß die Lage beider Organe am Wirbeltierschädel nicht konstant ist und bei den niederen Wirbeltieren innerhalb des Augensegmentes bei den Tetrapoden

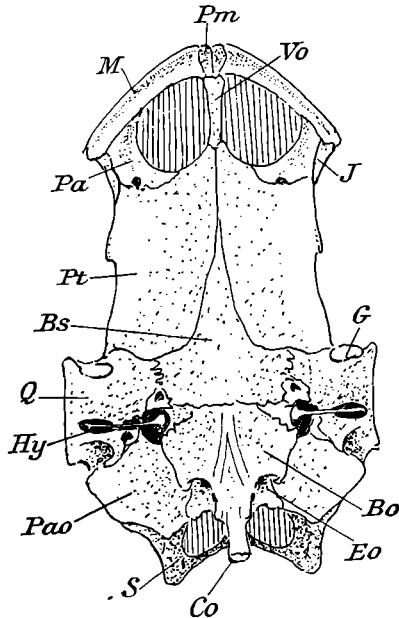


Fig. 50. Gaumenfläche einer recenten *Hydromedusa maximiliani*.
Vo Vomer, *Pa* Palatina, *Pt* Pterygoidea, *Bs* Basisphenoid (? + Parasphenoid),
Bo Basioccipitale, *Co* Condylus.

innerhalb der Ohrregion gelegen ist. Über die Lage der Hypophyse ließ sich schon deshalb meist schwer ein Urteil fällen, weil ihre Ausmündung, die ich Hypodyse nannte, in der Regel durch ein Parasphenoid bedeckt ist. Immerhin würde eine ursprüngliche Lage zwischen Praesphenoid und Basisphenoid nichts Befremdliches haben¹⁾.

Das Parasphenoid, das meines Erachtens in erster Linie zum Verschuß des dorsalen Urmundes der Wirbeltiere diente, von dem ja

¹⁾ Otto Jaekel, Über die Epiphyse und Hypophyse. (Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin, 1903, S. 27—58.)

nur die Hypodyse als letzter ventraler Rest anzusehen ist, findet sich allgemein verbreitet bei den niederen Wirbeltieren, sowohl bei Fischen wie bei Tetrapoden, und erlangt unter letzteren bekanntlich bei den echten Amphibien seine größte Ausdehnung. Es schien den erwachsenen Schildkröten zu fehlen, so daß auch H. Fuchs, ein so vorzüglicher Kenner der Gaumenbildungen, seine Deutung noch bestritt, als es von Versluys¹⁾ bei *Dermochelys* als besonderes Element aufgefunden war. Fuchs meinte: „Die Richtigkeit oder Unrichtigkeit“ dieser Deutung „kann nur durch die Entwicklungsgeschichte dargetan werden“. Da er damit natürlich die Embryologie meinte, und diese hier allem Anschein nach versagte, so ist es erfreulich, daß nun die Palaeontologie diese Lücke ausfüllt.

Es liegt also hier bei *Stegochelys* ein ganz unverkennbares echtes Parasphenoid vor, und seine morphologische Selbständigkeit wird dadurch noch besonders deutlich, daß es durch die Verbiegung des Schädels aus seiner ursprünglichen Lage etwas herausgehoben ist. Es ist eine längliche Knochenplatte, deren verjüngtes und verdicktes, hinteres Ende die Hypodyse überlagert und sie gegen den Gaumen hin zudeckt. Sein vorderes Ende ist dünn und auf den Längsleisten der Pterygoidea so niedergedrückt, daß sein vorderer Umriß nicht ganz klar zu erkennen ist. Die Oberfläche dieses Parasphenoids ist mit kegelförmigen, aufrecht stehenden Zähnen besetzt, die etwa 1—1½ mm Durchmesser haben, und im Querschnitt eine mäßig dicke Dentinzone und innerhalb derselben eine mit Kalzit ausgefüllte, jedenfalls also vorher einfache Pulpa erkennen lassen. Ihre Spitze ist ziemlich stumpf, hat aber diese Form durch Abnutzung erlangt. Diese Zähne sind etwas größer als die auf dem Vomer stehenden. Beide sind später in einem besonderen Abschnitt behandelt.

Ein vorderer, deichselartiger Stiel ist an dem Parasphenoid schon bei den Stegocephalen zu finden, und bei einigen von ihnen, wie *Archegosaurus*, *Trematosaurus*, *Capitosaurus* und *Metopias* sehr verlängert. In allen Fällen reicht er bis zum Vomer und stellt sich als ventrale Bedeckung der nach vorn verjüngten primären Schädelbasis dar. Er ruht also dem Basisphenoid, dem Orbitosphenoid und davor dem Ethmoid auf. Sein

¹⁾ J. Versluys, Ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* Linn. (Zool. Jahrb., Bd. 28, Anat. 1909, S. 283—294.)

— —, Bemerkungen zum Parasphenoid von *Dermochelys*. (Anat. Anz. XXXVI, 1910, S. 487.)

Ludwig Nick, Kopfskelet von *Dermochelys*. (Zool. Jahrb. XXXIII. Abt. f. Anat., S. 33.)

Zusammenhang mit dem Vomer hatte Broom veranlaßt, das ganze Parasphenoid dem Vomer der Mammalia gleichzusetzen. Das war nicht richtig, und ist inzwischen wohl auch von den meisten Schädelforschern wieder fallen gelassen. Daß Gaupp in den Pterygoidea der Mammalia ein teilweises Äquivalent des Parasphenoids erblicken wollte, wurde schon von H. Fuchs zurückgewiesen. Das Parasphenoid ist, um es noch mal zusammenzufassen, der mediale Deckknochen der Schädelbasis, der mit seinem hinteren Teil die Hypophyse zudeckt und mit seinem vorderen Teil den Konnex mit dem Vomer herstellt. Es mag hervorgegangen sein aus kleinen Zähnnchen, die sich öfters noch lose in der

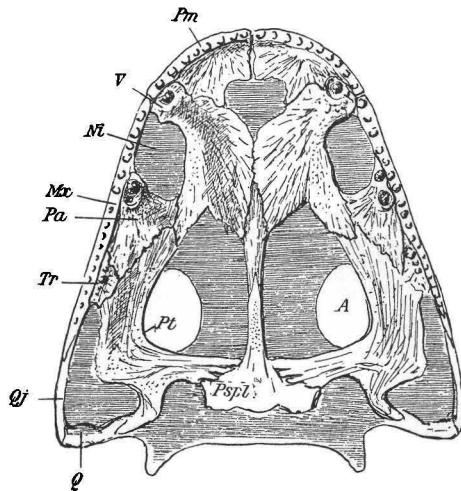


Fig. 51. Gaumenskelet von *Acanthostoma vorax* Cred., einem Hemispondylen aus dem unteren Perm von Niederhäßlich bei Dresden (nach Jaekel). *Pm* Praemaxillen, *V* Vomera, *Nz* Choanen, *Mx* Maxillaria, *Pa* Palatina, *Tr* Transversa (Ectopterygoidea), *Pt* Pterygoidea, *Qj* Quadratojugalia, *Q* Kiefergelenk der Quadrata, *PspL* Parasphenoid, *A* Orbita. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Haut des Gaumendaches finden und deren Sockel verschmolzen. Hier mag also die Oskar Hertwigsche Theorie der Entstehung von Hautknochen durch Konkreszenz von Zähnnchen auch historisch zutreffen.

Die Pterygoidea stellen den Zusammenhang zwischen den oberen Mundknochen her, und werden dadurch bei deren Wanderungen zum Angelpunkt der Oberkieferbildung, bis sie durch die Stärkung der Maxillaria und deren medialen Zusammenschluß aus ihrer vorherigen Bedeutung verdrängt werden. Im primitiven stegalen Schädel, wie ihn Fig. 51 darstellt, liegen sie noch seitlich weit herausgerückt und werden dann wohl hauptsächlich durch die Zunahme der Kiefermuskulatur nach

der Mitte gedrängt. Ihren ersten medialen Anschluß fanden sie am Parasphenoid, aber ihre primäre Zugehörigkeit rückwärts zu dem Quadratum, vorwärts zu den Transversa, sekundär zu den Palatina und Vomera steht außer Zweifel. Das kommt in Fig. 51 noch klar zum Ausdruck, während die älteren von Stegocephalen gegebenen Bilder, namentlich von Branchiosauriden, diese Verhältnisse kaum klar erkennen ließen. Die Reduktion der Vomera läßt diese zuerst aus dem Zusammenhang mit den Pterygoidea verschwinden, wogegen die Transversa mit dem vorderen seitlichen Fortsatz der Pterygoidea zu verwachsen scheinen oder ganz verkümmern. Bestehen bleibt vorn ihr Zusammenhang mit den Palatina, rückwärts mit dem Quadratum. Gaupp hat die sonderbare Idee aufgestellt, daß die Pterygoidea der Mammalia denen der Nonmammalia nicht homolog seien, sondern Reste des Parasphenoids darstellten. Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung ist von Fuchs¹⁾ schon an dem rezenten Material dargetan worden, sie war wohl überhaupt nur möglich, weil sich Herr Gaupp²⁾ in solchen Fragen auf seine „Neontologie“ beschränkt und von den historischen Dokumenten der Palaeontologie leider nur hier und da Gebrauch macht. Die ursprüngliche Bedeutung des Pterygoids scheint mir zu sein, daß es der innere Deckknochen des primären Mundbogens war, wie ich ihn bei *Acanthodes* beschrieben habe, und wie er verschmolzen mit dem Maxillarstück in dem Palatoquadratknorpel der Selachier vorliegt³⁾. Dort versteht man auch seine besonders innige Verbindung mit dem Palatinum, das ich als inneren Deckknochen jenes primären Maxillarstückes ansehe, das ich Entomaxillare nannte, und dessen äußeres Deckstück das Maxillare ist.

Die Pterygoidea der Schildkröten sind sehr verschieden ausgebildet, zumeist werden sie durch das Basisphenoid bzw. dessen ventralen Deckknochen, das Parasphenoid, mehr oder weniger breit getrennt, so daß in der Regel nur ihre vorderen Ausläufer medial zusammenstoßen. Andererseits wird das Pterygoid durch seine rückwärtige Verbindung mit dem Quadratum in sehr verschiedenartigen Konnex mit der Begrenzung der Ohrregion gebracht.

¹⁾ E. Gaupp, Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. (Anat. Anz. Bd. XXVII, 1905.)

— —, Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. (Semon, Zool. Forsch. Australien, Jena, G. Fischer, 1908.)

²⁾ H. Fuchs, Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden usw. (Anat. Anz. Bd. XXXVI, 1910, S. 33.)

³⁾ Otto Jaekel, Über die Zusammensetzung des Kieferbogens und Schultergürtels. (Zeitschr. d. deutsch. zool. Ges., Jahrg. 1899, S. 249.) Siehe hier Fig. 55.

Bei *Stegochelys* scheinen die *Pterygoidea* medial in ganzer Länge vereinigt gewesen zu sein, denn das *Parasphenoid*, das überdies ziemlich schmal ist, könnte ihrer *Symphysenregion* nur aufgelagert, nicht zwischen sie eingeschaltet sein. Sehr bemerkenswert ist die Ausbildung von *Längsleisten*, die von dem breiteren vorderen Teil nach hinten konvergieren. Diese fehlen den jüngeren Schildkröten, sind aber sehr verbreitet bei älteren Tetrapodentypen, wie *Pareiasaurus*, vielen Paratheriern und triadischen Reptilien wie *Polysphenodon* (Fig. 54). Diese Leisten, von denen die mittleren schmal, die seitlichen nach vorn keulenförmig verdickt erscheinen, sind ebenso wie das *Parasphenoid* mit kleinen akrodonen Zähnen besetzt. Die Seitenkante der *Pterygoidea* ist ventral weit umgebogen; das kommt bei lebenden Schildkröten nicht mehr vor, findet sich aber besonders bei Paratheriern häufig und besonders bei Naosauriern sehr ausgeprägt. Dieser Fortsatz dient inneren Kiefermuskeln zum Ansatz und gleichzeitig zum seitlichen Abschluß der Gaumenfläche, die dadurch nach hinten verengt in den Schlund übergeführt wird. Vorn verbinden sich die *Pterygoidea* mit den *Palatina*, während ihnen die *Vomera* entrückt sind. An der äußeren Grenze gegen die *Palatina* ist jederseits ein kleines dreieckiges Stück abgelöst, von dem ich nicht sagen kann, ob es durch Bruch zufällig abgetrennt ist, oder ob es den dort zu vermutenden *Transversa* entspricht. Daß von diesen, bei älteren Typen noch weit verbreiteten Knochen hier noch Reste vorhanden wären, ist durchaus wahrscheinlich; auch will es mir scheinen, daß an derselben Stelle der im ganzen sehr ursprünglichen Gattung *Testudo* auch heute noch ein rauhes, seitlich vorspringendes Stück als Reste dieses *Transversums* zu deuten seien. Hierüber könnte wohl die Embryologie Klarheit schaffen.

Die *Palatina* oder Gaumenbeine sind die inneren Deckknochen des *Entomaxillare*, wie ich den primären Knorpelknochen genannt habe, der außen das *Maxillare* trägt. Sie liegen auch bei den Schildkröten lateral in ganzer Länge dem Innenrande der *Maxillaria* an, deren Innenkante so vorgewölbt ist, daß sich zwischen ihr und dem scharfen Außenrand eine tiefe, im Querschnitt halbkreisförmige Rinne bildet. Diese Rinne war offenbar wie bei den lebenden Schildkröten mit den Hornschnäbeln bedeckt. Ich erwähne hierbei, daß solche Hornschnäbel auch bei den anomodonten Paratheriern vorhanden gewesen sein müssen, also hier keine isolierte Erwerbung darstellen, da deren Verwandtschaft mit den Schildkröten nicht von der Hand zu weisen ist. An die Innenkante des *Maxillare* schließt sich das *Palatinum* an, biegt sich aber von da sofort dorsalwärts ab, im vorderen Teil sogar zugleich nach außen, im

hinteren mehr und mehr nach innen, so daß es hier in die schräge Fläche der Pterygoidea einlenkt. Fuchs hält den vertikalen Teil der Palatina für den primitiven, den horizontalen für den sekundären. Dieser ontogenetische Befund stimmt mit meiner oben genannten Auffassung der Palatina überein und wird nun hier innerhalb der Schildkröten auch wieder bestätigt, da auch bei Stegochelys das vertikale Blatt überwiegt.

Die Choanen, die durch die vertikalen Blätter der Palatina umschlossen und durch den Vomer und den vorderen Stiel, die „Deichsel“ des Parasphenoids, in zwei Rinnen zerlegt werden, sind unter die sekundären Gaumenflächen der beiderseitigen, hier noch getrennten, Palatina vertieft. Es beginnt hier eine Entwicklung, die zu dem Gaumentypus jüngerer Schildkröten, namentlich den Cheloniden, Dermochelyden und Testudiniden überleitet, der aber dem diplopalatinen Typus der Mammalia nur analog ist. Der ganze Oberkiefer, also Praemaxillen, Vomera, Maxillaria und Palatina sind dabei in eine höhere Stufe gerückt als die innere Ausmündung der Nasenlöcher, die ursprünglich bei den Hemispondylen, Miosauriern und Amphibien, sowie bei fast allen Reptilien¹⁾ durchaus in der Ebene der inneren Kieferknochen liegen.

Die Vomera sind meines Erachtens als die inneren Deckknochen des obersten Stückes eines vordersten Mundbogens aufzufassen, dessen äußeren Belegknochen die Praemaxillaria bilden. Mit diesen bleiben sie immer im engsten räumlichen Konnex. Bei den Hemispondyla (Stegoccephalen z. T.) umschließen sie sogar noch ein anscheinend sensibles Organ, dessen Mündung im vordersten Teil der Gaumenfläche gelegen ist, und das wohl mit dem Jacobsonschen Organ lebender Tetrapoden zu homologisieren sein dürfte. In der Regel verschmelzen bei den Schildkröten die Vomera zu einem ziemlich kleinen Stück, das vorn an die Praemaxillen, seitlich an die Maxillen und Choanen, rückwärts an die Palatina und das Parasphenoid grenzt. Das war wohl auch bei Stegochelys der Fall. Die Vomera sind aber hier durch die Zusammendrückung des Schädels so verdeckt, daß über ihre genauere Form und Begrenzung nichts zu sagen ist.

¹⁾ Die Placodonten haben die Choanen trichterförmig vertieft, ihren Gaumen aber sonst nicht modifiziert. Fuchs scheint meine Beschreibung oder die Figuren dabei mißverstanden zu haben, wenn er in der zitierten Schrift über die Pterygoidea bemerkt, daß Placodus einen doppelten Gaumen besäße. Das ist nicht der Fall. Dagegen haben die Krokodile ja selbständig eine Art von Diplopalatie ausgebildet, die weit über das Maß der Überdachung der Choanen bei den Säugetieren hinausgeht, da sich hier ja auch die Pterygoidea noch über den Choanen zusammenschließen. Ich habe diesen Nebentypus *aulodont* genannt, um die Röhrenbildung um ihre Choanen anzudeuten.

Die Durchbrüche des Schildkrötenschädels

Erschien der Schädel von *Stegochelys dux* in der Seitenansicht noch durchaus stegal (stegocephal), so kennzeichnet seine Rückseite doch einen erheblichen Fortschritt gegenüber der Schädelbildung der typischen Stegocephalen. Die obere occipitale Region, die bei den Stegocephalen noch an der Bildung des Außenfläche des Schädels teilnahm, ist hier, wie bei allen höheren Tetrapoden, zur Bildung einer Hinterwand abgeknickt, die in erster Linie zum Ansatz der Nackenmuskulatur dient. Die Grenze zwischen Ober- und Hinterfläche des Schädels liegt hier nun, wie bei verschiedenen im älteren Mesozoicum entstandenen Reptiltypen, nicht an der Grenze der Parietalia und Supraoccipitalia, wie das bei den Mammalia der Fall ist, sondern anscheinend in der Region der Parietalia, so daß deren hinterer Teil nach unten abgeknickt ist. Ich bemerkte indes schon, daß dieses abgeknickte Stück möglicherweise ein selbständiges dem Praeoccipitale, Interparietale, Postparietale oder Incabein homologes Element ist, auf dessen morphologische Bedeutung ich hier leider nicht näher eingehen kann.

Die Abknickungslinie der Hinterwand setzt sich seitlich zu den Squamosa fort, die dazu eine mediale Kante bilden, die bei den Reptilien und Paratheriern meist scharf ausgeprägt ist. Die Paroccipitalia sind damit in eine tiefere Zone, in die Höhe der Exoccipitalia gerückt, und weit nach hinten zurückgebogen. Zwischen Squamosa Paroccipitalia und Parietalia finden wir eine weite Lücke, einen Durchbruch, der offenbar den sonst bei den Reptilien verbreiteten Schläfendurchbrüchen nicht homolog ist, aber mit dem hinteren Durchbruch des Sphenodonschädels übereinstimmt. Dieser Durchbruch, den ich als den paroccipitalen Durchbruch bezeichnen möchte, ist an sich von demselben Wert wie der obere Schläfendurchbruch, nur liegt er ein Segment weiter rückwärts, so daß er bei der Abknickung des Hinterhauptes nicht mehr als Durchbruch durch das eigentliche Schädeldach, d. h. durch dessen äußere Wand, sondern als Lücke in seiner Hinterwand erscheint.

Bei den Schildkröten hat dieser paroccipitale Durchbruch nun allgemein Eingang gefunden, er ist aber nur noch bei *Hydromedusa dorsal* umrandet, da nur bei dieser Form noch die obere Brücke zwischen den Squamosa und der oberen Schädelkante erhalten ist. Die starke Verschiebung der Paroccipitalecke nach hinten hat hier auch den medialen Ansatz der Squamosalbrücke von den Parietalia auf die Supraoccipitalia

verschoben. Das ist hier aber wohl nur eine sekundäre und nebensächliche Umbildung. Sonst ist allgemein diese obere Schädelbrücke aufgelöst worden, so daß nun der paroccipitale Durchbruch mit einem vorderen zusammenfließt, der sich bei Hydromedusa durch seine hintere Begrenzung und die laterale seiner Verwandten als oberer „supratemporaler“ Schläfendurchbruch erweist. So bilden dann auch von den Parietalien nur die inneren absteigenden Fortsätze, die ich Entomella benannte, zusammen mit den otikalen Knochen den Boden der Grube, während ihre ursprüngliche dorsale Ausbreitung im primären stegalen

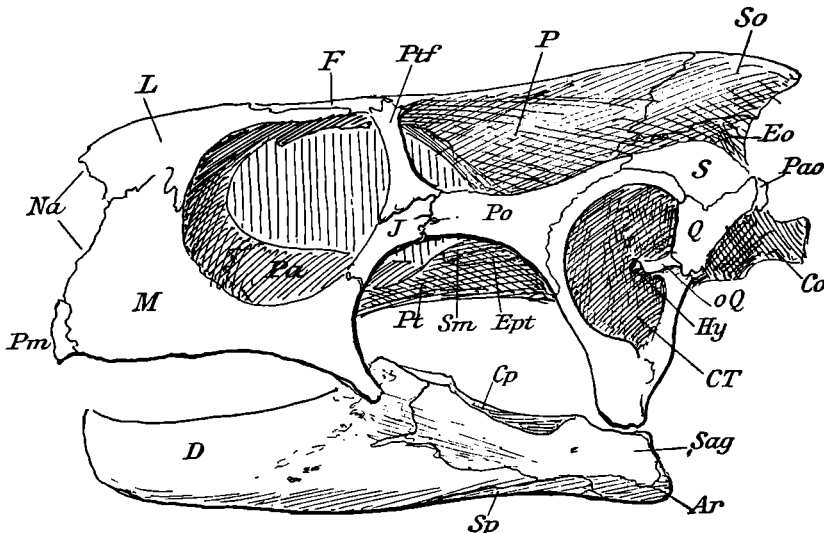


Fig. 52. Schädel von *Testudo graeca* L. *Pm* Praemaxillen, *M* Maxillare, *Na* Nasenöffnung, *L* Lacrymale, *Pa* Palatina, *F* Frontale, *Ptf* Postfrontale, *J* Jugale, *Po* Postorbitale, *P* Parietale, *So* Supraoccipitale, *Eo* Exoccipitale, *S* Squamosum, *Pao* Paroccipitale, *Co* Condylus, *Q* Quadratum, davor das Cavum tympani vorn begrenzt durch das Quadrato jugale.

Dache verloren ging. Diese Teile der Parietalia fehlen noch den jurassischen Vorfahren der Cheloniden, sind aber bei deren tertiären und lebenden Vertretern wieder hergestellt und über ihre ursprüngliche Grenze weit nach hinten ausgedehnt. Ein solches sekundär durch die Parietalia gebildetes Schläfendach ist dann von C. Rabl und E. Gaupp als stegocephal aufgefaßt worden. Das ist natürlich nicht zugänglich, und ich habe deshalb für diese Neubildung den Namen „tegal“ vorgeschlagen.

Bei den übrigen Schildkröten bleibt nun aber eine große Schädel-lücke bestehen, und G. Baur und H. Fuchs schienen im Recht zu sein,

wenn sie sagten, daß der Schildkrötenschädel nicht die gewohnten Durchbrüche der Reptilien zeige, sondern in der Temporalregion von hinten und unten aus aufgelöst sei. So liegt die Sache also nicht ganz. Der obere Schläfendurchbruch ist überall entwickelt gewesen, da er sich aber bei fast allen Formen (außer Hydromedusa) mit dem paroccipitalen Durchbruch vereinigte, anderseits bei sehr vielen Schildkröten der seitliche jugale Bogen verschwand, so blieb eben eine große Lücke, die aber genetisch ebenso ein Schläfendurchbruch bleibt, wie bei den Säugetieren, wo sie vielfach durch Auflösung der postorbitalen Brücke mit den Augenhöhlen zusammenfließt. Reptilartig sind also die Schläfendurchbrüche bei Schildkröten nirgends; bei Hydromedusa ist noch die hintere, bei Testudo und vielen anderen noch die seitliche Brücke als Begrenzung, nirgends aber beide. Anderseits haben wir noch ein stegales (stegocephales) Dach bei Stegochelys, ein scheinbar stegales in Wahrheit ganz modifiziertes „tegales“ Dach bei den Cheloniden und Dermochelyden. So sind also die Differenzierungen des Schädeldaches bei den Schildkröten andere Wege gegangen wie bei den übrigen Tetrapoden. Wenn man ihre Jochbildung auch generell dem jugalen Typus (Jaekel = zygotrophen Gaupp) zurechnen kann, und ihre Träger damit den Synaptosauria einordnen müßte, zeigen sich doch gerade hier wieder deutlich die Schwierigkeiten, die Jochbogenbildung zu einer Zweiteilung der höheren Tetrapoden zu verwenden, wie das Smith Woodward andeutete und H. F. Osborn näher ausführte. Auch hier bestätigt sich wieder, was ich damals Osborns System gegenüber betonte, daß man den Diaptosauria und Synaptosauria mindestens die stegalen Typen gegenüberstellen müßte, aber auch damit wäre den verschiedenen Entwicklungsrichtungen der äußeren Schädelbildung längst nicht genügend Rechnung getragen.

Die Bezahnung der Gaumenknochen

Die Gebißbildung der Schildkröten ist temnodont, d. h. die Kiefer bilden schneidende Ränder, wie das in ähnlicher Weise bei den Vögeln und wenn auch ohne Hornscheidenbildung bei den Rhamphodonten, palaeozoischen Vorfahren der Störe, der Fall ist. Es ist ja nicht daran zu zweifeln, daß auch die permischen und untertriadischen Dicynodonten hornige Kieferscheiden besaßen (Fig. 53), da sonst deren Mundränder gar nicht zusammengepaßt hätten, und überdies die Kieferränder durch ihre eigenartige rauhe Oberfläche die Belegung mit Hornplatten beweisen. Die Dicynodonten zeigen auch, wie die Belegung der Mundränder mit Horn die Bezahnung verdrängte. Bei Dicynodon ist

noch jederseits ein großer Eckzahn vorhanden, ebenso bei dem Fig. 53 abgebildeten Typus, während bei *Udenodon*, wie ich an *U. pusillus* Jkl. nachweisen konnte, noch rudimentäre Zähne hinter dem Hornbelag vorkommen.

Bei *Stegochelys* liegen in dieser Hinsicht schon die typischen Verhältnisse der Schildkröten vor, d. h. die Hornscheiden bedeckten den hier fast noch geraden Kieferrand und rudimentäre Zahnanlagen fehlen ihnen vollständig. Sehr bemerkenswert ist aber, daß die mittleren Knochen der Gaumenfläche von *Stegochelys* noch echte acrodonte



Fig. 53. Rekonstruktion des Schädels eines Dicynodonten, *Sagecephalus pachyrhynchus* Jaekel. Aus der unteren Trias der Karrooformation Südafrikas. (Nach Jaekel, Wirbeltiere.) Orig. im Brit. Mus.

Zähne aufwiesen. Solche finden sich sowohl auf dem stiel förmigen Vomer, wie auf dem Parasphenoid und den Pterygoidea. Während sie auf der ventralen Fläche des Vomers und Parasphenoids ziemlich gleichmäßig verteilt sind, waren sie auf den Pterygoidea in Längsreihen angebracht, die nach hinten konvergieren, wie dies in ähnlicher Weise bei verschiedenen Miosauriern, Paratheriern und Reptilien im Perm und der Trias der Fall war (vergl. Fig. 54).

Die Verteilung der Zähne auf dem Parasphenoid und den Pterygoidea ist aus der Fig. 55, A zu entnehmen, die die rechte Seitenkante des rechten Pterygoids und einen Teil des ihr anliegenden Parasphenoids

umfaßt. Man erkennt darin die dichte Stellung der Zähne, von denen etwa die Hälfte abgebrochen ist. Einige dieser Abbrüche sind post-letale Verletzungen, die teils bei der Pressung des Schädels im Ton, teils bei der hier besonders schwierigen Präparation entstanden. Einige Zähne mögen auch bei Lebzeiten durch Benutzung abgebrochen sein. Eine derartige Bezahnung kann man als hechelförmig bezeichnen. Eine reihenförmige Anordnung, wie sie wie gesagt auf den Pterygoiden anderer

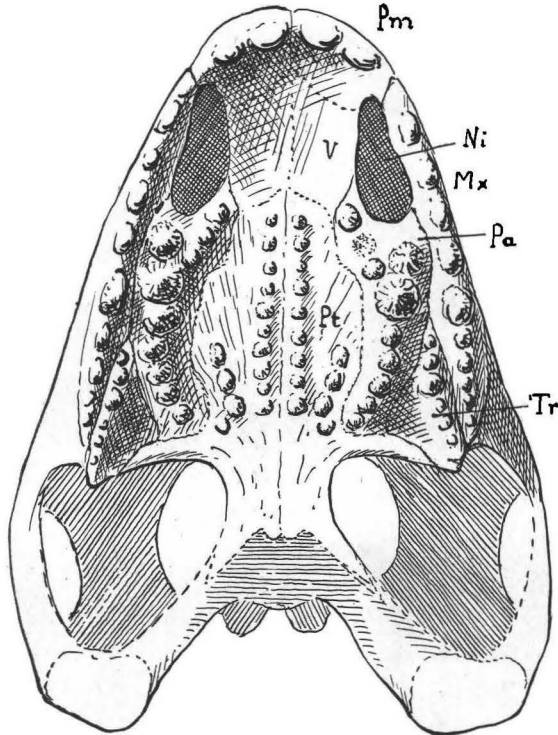


Fig. 54. Gaumenfläche des Schädels von *Polysphenodon Mülleri* Jaekel aus einem Bohrkern des mittleren Keupers von Fallersleben. Prov. Hannover.

Tetrapoden vorkommt, scheint hier stellenweise angedeutet. So namentlich an der Innenseite der linken Kante des linken Pterygoids, wo mir die Zahnreihe zunächst sogar als eine mit Zähnen besetzte Knochenleiste erschien, bis die Freilegung der einzelnen Zähne, die mir erst jetzt gelegentlich eines Urlaubes möglich war, ergab, daß sie keiner besonderen Leiste aufsaßen, sondern nur reihenförmig angeordnet waren.

Die Form der einzelnen Zähne geht aus den beiden Abbildungen Fig. 55, *B* hervor, die oben einen Zahn in Seitenansicht zeigt, der

teilweise aufgebrochen ist, so daß die unverhältnismäßig große Pulpa und die dünne Wand des Dentinmantels sichtbar sind. Im übrigen ist der Zahn ein echter akrodonter Kegelzahn, der der Wurzel entbehrt und an seiner unteren Grenze gegen den Knochen eine schwache Kontraktion aufweist. Das äußere Aussehen der Zähne ist glatt, aber ohne Schmelzglanz, ihre Farbe braun. Ihre Spitze war an allen sichtbaren Zähnen

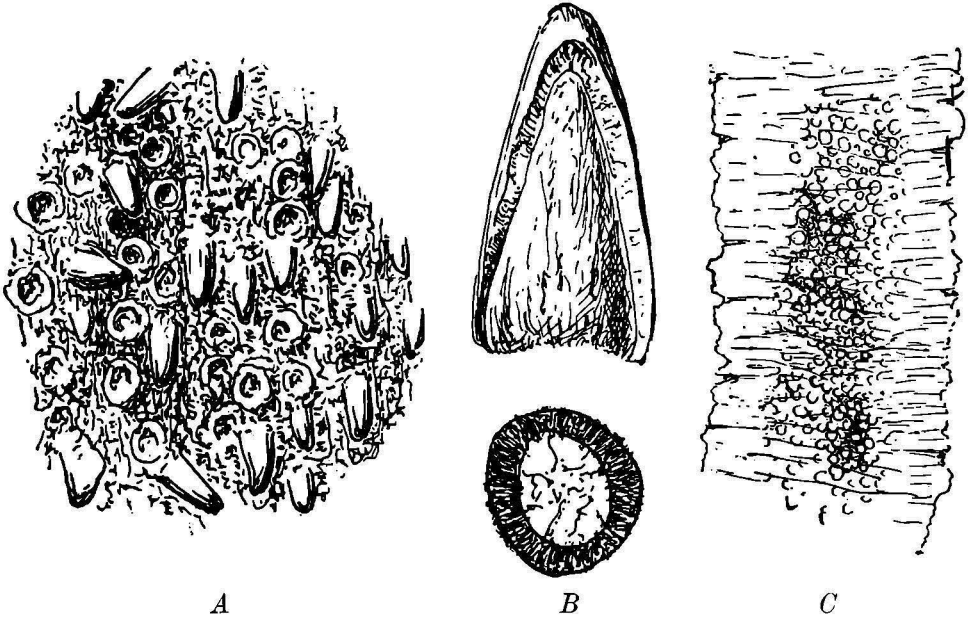


Fig. 55. Die Struktur der Gaumenzähne von *Stegocochelys dux*.

A. Ein Teil der Oberfläche des Parasphenoids rechts und des Pterygoids in der linken Hälfte der Figur. Die Grenze zwischen beiden Knochen läuft vertikal. Ein Teil der Zähnchen ist abgebrochen, so daß nur ihr ringförmiger Ansatz zu sehen ist. Vergrößerung $10/1$. — B. Ein Zähnchen stärker vergrößert, oben in Seitenansicht, die unter dem abgebrochenen Stück der Wand die große kegelförmige Pulpa mit Gestein erfüllt zeigt; die untere Figur ist ein Querschnitt durch einen Zahn. — C. Ein Vertikalschnitt durch das Dentin eines solchen Zahnes; außen und innen die corrodierete Oberfläche, innen zwischen dem typischen Zahnbein globuläre Verkalkungen der Grundsubstanz.

abgekaut. In der Pulpa beobachtete ich makroskopisch (siehe die untere Figur B), ein spongiöses, braunes Maschenwerk, das sekundäres Dentin in der Pulpa sein könnte, falls es nicht eine sekundäre Ausscheidung auf Sprüngen der calcitischen Ausfüllungsmasse der Pulpa war.

Die histologische Struktur des in Fig. 55, B in Seitenansicht abgebildeten Zahnes ergab ein sehr bemerkenswertes Bild (Fig. 55, C).

Die Außen- und Innenfläche sind rau und erscheinen mazeriert. Besonders da, wo Dentinkanäle eindringen oder austraten, scheinen sich Vertiefungen in das Zahnbein einzudrängen. Schmelz ist an der Außenfläche nicht vorhanden. Besonders auffällig ist aber der Zustand der Zwischensubstanz in der Mitte der Dentinschicht. Diese zeigt Kügelchen verkalkter Substanz, die sich traubig zusammenballen und nach außen und innen in die gleichmäßig verkalkte Zwischensubstanz des Dentins übergehen. Ich entsinne mich, nur einmal ein ähnliches Bild eines Zahnbeines gesehen zu haben. Es war dies ein Präparat eines pathologischen menschlichen Zahnes, das mir vor etwa 25 Jahren der inzwischen verstorbene Prof. Baume in Berlin zeigte. Wie dieses, so kann ich auch das vorliegende Bild nur so deuten, daß hier eine unvollständige Verkalkung des Dentins vorliegt. Ich habe seinerzeit dem Baumeschen Präparat deshalb eine große theoretische Bedeutung zugemessen, weil es mir die viel erörterte Frage, wie sich der Kalk im Zahnbein ausscheidet, grundsätzlich dahin zu entscheiden schien, daß sich die verkalkende Zwischensubstanz zwischen den Scheiden der Dentinfasern aus flüssiger Lösung ausscheidet. Es ist hier nicht der Ort, auf solche histologischen Probleme näher einzugehen, es schien mir aber doch nötig, auch auf diese Bedeutung unseres Präparates hinzuweisen. Die Unvollständigkeit der Verkalkung dieser Schildkrötenzähne stünde mit deren Rückbildung ja in bestem Einklang. Es käme nun darauf an, rudimentäre Zahnanlagen anderer Wirbeltiere in größerer Zahl zu untersuchen. Mir liegen leider aus meinen histologischen Präparaten derartige Typen noch nicht vor. Ihre Untersuchung würde sich aber wie gesagt auch deshalb lohnen, weil daraus vermutlich für die Dentinbildung im allgemeinen wichtige Ergebnisse zu erhoffen wären.

Der Unterkiefer von Stegocelys

Der Unterkiefer der Wirbeltiere umfaßt die beiden ventralen Stücke des Augenbogens, die ich bei *Acanthodes* noch getrennt nachweisen konnte. In der Embryonalanlage sind beide durch den einheitlichen Meckelschen Knorpel repräsentiert.

Zu unserer Kenntnis gelangen in der Regel nur die Deckknochen des Unterkiefers, die, wie an allen primären Bogenstücken des Mundskelets, nicht nur außen, sondern auch innen in der Mundhöhle zur Ausbildung gelangen können, und dabei in der Regel in der Einzahl entwickelt sind. Entsprechend der Zweiteilung des Unterkiefers sind denn auch zwei äußere: Supraangulare und Dentale, und zwei innere:

Angulare und Spleniale, als Deckknochen zu erwarten und tatsächlich mit großer Konstanz entwickelt. Ziemlich regelmäßig erscheint freilich noch in sehr wechselnder Lage, meist an der inneren Grenze von *c* und *d* das Complementare, das möglicherweise als unteres Stück *c* des Nasenbogens aufzufassen ist und bei Selachiern noch durch den unteren Lippenknorpel repräsentiert wäre.

Der Unterkiefer von *Stegochelys dux* lag in situ unter dem Schädel und hatte mit diesem einem vertikalen Druck unterlegen, der seine Äste etwas aus ihrer natürlichen Lage schob und mehrfache Brüche in den Deckknochen verursachte. Es gelang mir, beide Unterkieferäste einheitlich und ohne jede Verletzung von der Gaumenfläche abzulösen, der sie

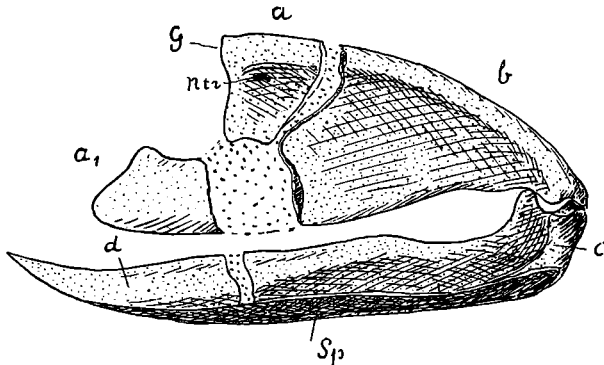


Fig. 56. Palatoquadratum und Unterkiefer von *Acanthodes Bronni* Goldf. mit ihren primären Knochenelementen. *a—d* die 4 Stücke des Augen- oder Mundbogens, *a₁* das obere Stück des Nasen- oder Maxillarbogens (Entomaxillare Jkl.). *G* das primäre Gelenk des Mundbogens an der postfrontalen Schädelecke, *Ntr* Austrittsstelle eines Trigeminasastes, *Sp* Spleniale, als Rest der im übrigen verkümmerten Deckknochen des Unterkiefers, der aus dem Articulare (*c*) und dem Praearticulare (*d*) besteht.

an den Kieferrändern fest auflagen. Um die Innenflächen der Kieferäste freizulegen, habe ich sie dann an ihrer Verschiebungsfläche in der Symphyse getrennt. So sind nun alle Teile beider Hälften vollständig klar zu übersehen.

Der Unterkiefer von *Stegochelys* ist in seinem ganzen Habitus durchaus schildkrötenartig. Er war naturgemäß, dem Oberkiefer entsprechend, vorn mit Hornschnäbeln bedeckt. Ein Vergleich mit dem von *Testudo* und anderen, normal ausgebildeten Schildkröten läßt auf den ersten Blick seine Gesamtform und seine Zusammensetzung normal erscheinen. Die beiderseitigen Kieferäste waren offenbar in der Mittellinie zu einer typischen Symphyse verwachsen, denn wenn ihre Äste

wie bei einigen rezenten Pleurodiren selbständige Stücke gebildet hätten, so würden sie sich hier nach Verwesung der Bandmasse einfach gegeneinander verschoben haben. Da sie aber in der Symphyse unter einem Bruche auseinander gerissen sind, so müssen sie offenbar fest verwachsen gewesen sein. Daß dies der Normalzustand für Schildkröten ist, konnte man wohl schon daraus schließen, daß die Hornscheidenbildung die beiderseitigen Kieferäste wie bei Vögeln und Anomodonten (vergl. Fig. 53) fest zusammenfaßt. Da aber die pleurodiren Schildkröten, von denen einige lose Kieferäste besitzen, von verschiedenen Autoren für primitiv angesehen wurden, so konnte man wohl auch die getrennte Kieferbildung bei Schildkröten für ursprünglich halten. Durch den Befund bei *Stegochelys* wird nun — zugleich in Hinblick auf die Anomodonten — die Verwachsung der Kiefer bei Schildkröten zu dem primitiven Ausgangszustand, und ihre Trennung bei *Hydromedusa* und anderen Pleurodiren zu einem miogenetischen Rückschlag zu den Vorfahren der Schildkröten.

Die *Dentalia* (*D*) sind bei weitem nicht so groß wie bei den lebenden Schildkröten. Während sie bei diesen reichlich $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der äußeren Kieferfläche einnehmen (vergl. Fig. 59 und 60), sind sie hier nur mit einem unteren Fortsatz über die mittlere Länge des Kiefers nach hinten ausgedehnt. Oben erreichen sie noch nicht einmal die Höhe des Kronfortsatzes, der hauptsächlich von den Supraangularien gebildet wird. Auf der Innenseite, wo sie die obere Kieferrinne bilden, die mit der Hornscheide bedeckt war, greifen sie nur wenig über die Innenkante dieser Kieferrinne nach unten. Nur vorn vor dem Austritt des Meckelschen Knorpels umfassen sie den ganzen Kiefer und schließen die Splenialia dort schon von der inneren Bedeckung des Kiefers aus. Die Skulptur der Außenfläche läßt das von der Hornscheide bedeckte dreieckige Feld deutlich an seiner rauhen, skulpturlosen Außenfläche und seiner Vorwölbung erkennen, wobei besonders das obere Hinterende dieses Feldes vor dem Kronfortsatz mit rauhen Buckeln scharf herausgehoben wird. Am unteren Hinterrand dieses „Schnabelfeldes“, wie ich es kurz nennen will, markiert sich deutlich auf beiden Kieferästen eine flache Rinne, die etwa 6 mm über dem Unterrand des Kiefers zu einer tieferen Grube verbreitert ist. In dieser Rinne und Grube mögen die vordersten Teile der Masseter-Muskeln ihren Ansatz gefunden haben.

An der Außenseite schließt sich hinten an das Dentale nur ein Knochen an, dessen Bestimmung als Supraangulare (*Sa*) danach nicht zweifelhaft sein kann. Es bildet oben den kräftig vorspringenden Kronfortsatz, den hinter ihm flach abfallenden Oberrand bis zum Kiefer-

gelenk, umfaßt dieses außen und reicht in einer grubig skulpturierten Partie anscheinend nahe bis an den senkrechten Hinterrand des postglenoidalen Abschnittes, wo es oben an das Artikulare (*Ar*) stößt und

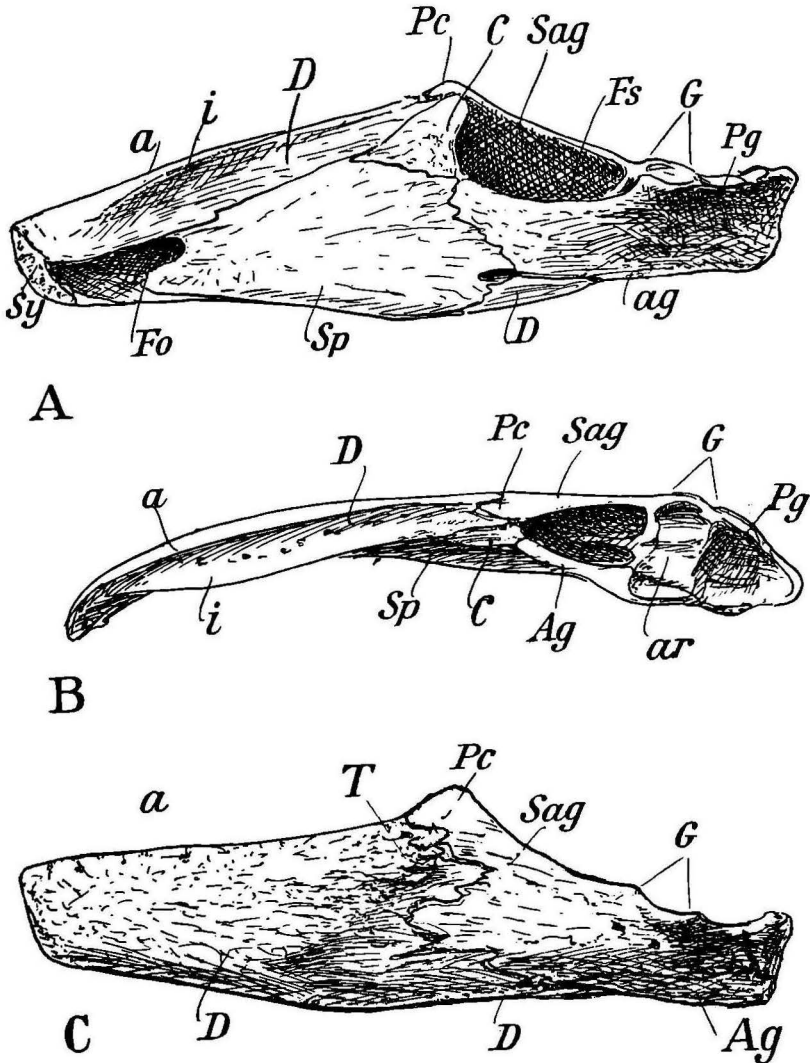


Fig. 57. Die Unterkiefer von *Stegoclypeus dux*. *A* rechte Hälfte, Innenseite; *B* rechte Hälfte, Oberseite; *C* linke Hälfte, Außenseite. *D* Dentale, *a* Außenkante, *i* Innenkante der Schnabelrinne; *Sp* Spleniale (Operculare), *Ag* Angulare, *Sag* Supraangulare, *ar* Articulare, *c* Complementare, *G* Gelenkfläche, *Pg* postglenoidaler Abschnitt, *Pc* Processus coronoideus, Kronfortsatz, *T* rauhe Knoten am Ende des Hornbelags auf dem Dentale. *Fs* Aditus canalis Meckelii.

unten in schräg vorwärts abfallender Linie von dem Angulare (*Ag*) begrenzt wird. Es bildet eine vom Gelenk ausgehende flache Kante, die der Unterkante des Kiefers nahezu parallel bis zu der oben genannten Grube im Dentale seine Fortsetzung findet. Diese Vorwölbung scheidet einen oberen, nicht skulpturierten Teil, der bis zum Kronfortsatz reicht und offenbar von der Masseter-Muskulatur bedeckt war, von dem unteren, rauh skulpturierten Teil, der offenbar ohne Muskelbedeckung unmittelbar unter der Haut lag. In obiger Region sind unter und vor dem Kiefergelenk zwei kleine Löcher deutlich erkennbar, die wohl den mandibularen Zweigen des Nervus trigeminus zum Durchtritt dienten.

Die Innenfläche des Kiefers wird wie gewöhnlich bei den Nonmammalia von zwei Knochen eingenommen, die die Innenfläche des Kieferknorpels bedecken. Dieser wird ja bekanntlich bei den Embryonen lebender Wirbeltiere von dem *Cartilago Meckelii*, dem Meckelschen Knorpel gebildet, der — wie die Knorpelanlage zusammenhängender Teile meist — einheitlich angelegt wird und auch mit dem Ast der anderen Körperseite in der Symphyse kontinuierlich zusammenhängt. Nun habe ich bei dem palaeozoischen *Acanthodes* den doch wohl einwandfreien und auch noch nie bestrittenen Nachweis erbracht, daß die Unterkieferanlage ursprünglich aus zwei Teilen bestand, die ich *Articulare* und *Praearticulare* nenne (Fig. 56).

Dieser Zweiteilung der inneren Anlage, die ihrerseits mit der Anlage der homologen Kiemenbögen in vollstem Einklange stand, entspricht nun auch, wie ich schon früher betonte, die normale Ausbildung je eines äußeren und je eines inneren Deckknochens auf den Kieferästen. Die äußeren sind oben die genannten Dentale und Supraangulare, die inneren das Spleniale und Angulare. Diese primären Verhältnisse muß man besonders bei den Schildkröten im Auge behalten, da bei ihnen im Gegensatz zu den meisten Tetrapoden die inneren Deckknochen des Unterkiefers bei den jüngeren Typen sehr variabel sind. Es mag das daran liegen, daß die Schildkröten sich auf dem gleichen Umbildungswege der Kieferbildung befanden wie die jüngeren Paratherier und Mammalia, die die hinteren Deckknochen durch die Dentalia schließlich ganz verdrängen ließen, daß sie aber auf diesem Entwicklungswege früh Halt machten, und dabei nun die primitiven Verhältnisse etwas derangiert zeigen. Die Verwirrung der Bezeichnungen der inneren Deckknochen bei den lebenden Schildkröten ist so arg, daß ich es mir versagen muß, dieses Kapitel hier anzuschneiden. Ich hoffe, darauf an anderer Stelle im Zusammenhang mit der ganzen Unterkieferfrage zurückkommen zu können, und möchte hier nur das Tatsächliche hervorheben.

Vor allem ist wichtig, daß hier bei *Stegochelys* — es ist dies wohl auch der erste Unterkiefer einer fossilen Schildkröte, an der diese Verhältnisse überhaupt zur Untersuchung gelangten — ein typisches, normal gelagertes Spleniale vorhanden ist¹⁾. Dieses nimmt als flacher, dreiseitiger nach vorn verjüngter Knochen noch fast die ganze vordere Hälfte der Innenfläche des Kiefers ein. Es reicht vorn bis an den weit vorn gelegenen Exitus²⁾ Cartilaginis Meckelii, den es mit einem halbkreisförmigen, 4 mm weiten Ausschnitt umfaßt, oben bis nahe unter den Innenrand der Gebißrinne, reicht unten bis an die Unterkante des Kiefers, und endet hinten etwa senkrecht abgeschnitten unter dem Kronfortsatz. Dort umfaßt es unten noch ein größeres ovales Gefäßloch. Bei den jüngeren Schildkröten, die daraufhin untersucht sind, und das sind meines Wissens bisher nur lebende Formen, ist das Spleniale weit zurückgedrängt und bei anderen Formen wohl ganz verschwunden. Es liegt dann der vordere Teil des Unterkieferknorpels unbedeckt in einer Rinne, die von dem Dentale in halber Höhe der Innenfläche gebildet wird.

Rückwärts schließt sich an das Spleniale ein typisches Angulare an, das als Deckknochen der hinteren Hälfte der Innenfläche in weitester Verbreitung vorkommt, aber mehr oder weniger weit um den Unterrand des Kiefers herumgreift und so dessen untere Hinterecke, den „Angulus“ des Kiefers, bildet. Darauf bezieht sich ja auch sein Name. Die hierdurch veranlaßte Ausdehnung des Angulare auf die Außenfläche des Kiefers mag mit einer axialen Drehung desselben in Zusammenhang stehen, die wohl ihrerseits eine Folge der äußeren Muskulierung des Kiefers durch den Masseter sein mag. Dadurch wird die untere Außenfläche des Kiefers an den Jochbogen angezogen, was z. B. in der Stellung des ungemein kräftigen Unterkiefers von *Placochelys placodonta* Jkl. und bei den Nagetieren besonders klar zum Ausdruck kommt. Hier bei *Stegochelys dux* greift das Angulare anscheinend nur wenig um die hinterste Ecke des Unterkiefers herum, dessen Außenfläche dort, wie wir sahen, wesentlich von dem Supraangulare eingenommen wird. Auf

¹⁾ Der für diesen Knochen von Cuvier gegebene Name Operculare ist zwar älter als die Owensche Bezeichnung Spleniale, ist aber zu irreführend gegenüber der Bezeichnung Opercularia für die Kiemendeckel der Fische. Dieser Name hat sich dort allgemein eingebürgert und erhält durch die angeschlossenen Bezeichnungen Praeoperculum, Postoperculum, Interoperculum, Opercular-Apparat eine größere, festgelegte Bedeutung, während sich andererseits der Name Spleniale für den gleichbenannten Unterkieferknochen auch bereits eingebürgert hat.

²⁾ In der Literatur wohl bis jetzt allgemein als „Aditus“ bezeichnet. Ich möchte aber vorschlagen, letzteren Namen auf den hinteren Eintritt des Meckelschen Knorpels in den Unterkiefer zu beschränken.

der Innenfläche des Kiefers reicht das Angulare ziemlich ebenflächig unter dem Aditus canalis Cartilaginis bis zur Mitte des Kiefers an das Spleniale heran. Es ist an beiden Kieferästen mehrfach gebrochen, aber aus dem Vergleich beider Äste scheint sich die Form so zu ergeben, wie ich es in Fig. 57, *B* dargestellt habe.

Ein Complementare, das in der Regel den Knochenverband des Unterkiefers der Nonmammalia vervollständigt und, wie ich früher als Annahme aussprach, wohl mit den unteren Elementen eines Lippenbogens im Zusammenhang stehen könnte, liegt hier als dreieckiges Stück dem

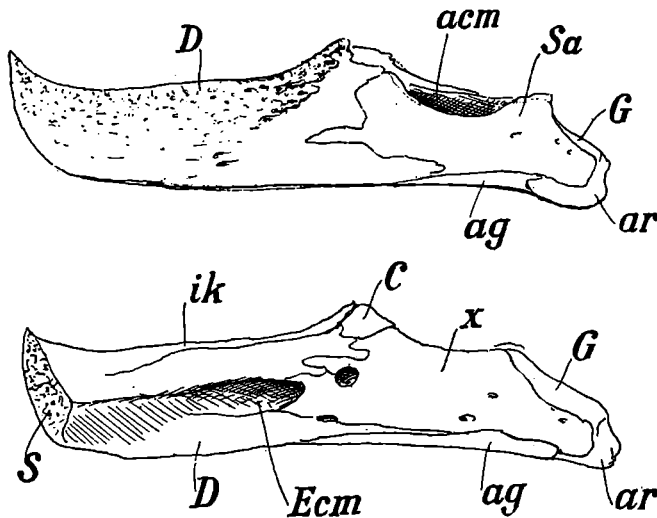


Fig. 58. Unterkiefer von *Testudo graeca*, oben die linke Hälfte von außen, unten die rechte Hälfte von innen. Bezeichnung wie in Fig. 57, nur *Sa* Supraangulare; *acm* Aditus und *Ecm* Exitus canalis Meckelii; *ik* Innenkante der Schnabelrinne.

Kronfortsatz an der Innenseite an, grenzt hinten an die hintere Kiefergrube, den Aditus can. Cart., unten rückwärts an das Angulare, unten vorwärts an das Spleniale, vorn oben an das Dentale. Es hat wie überall bei den niederen Tetrapoden auch bei den Schildkröten eine sehr wechselnde Lage, indem es bald an der Außenseite, bald an der Innenseite liegt, bald nach vorn und bald nach hinten ausgedehnt ist. Seine Lage und Form entspricht hier ziemlich genau derjenigen bei *Testudo*, der unsere Form ja überhaupt auffallend nahesteht (Fig. 58).

Die Ursprünglichkeit des Unterkiefers unserer *Stegochelys* gegenüber den bisher bekannten Testudinaten macht sich besonders in zwei

Verhältnissen geltend, einerseits in der normalen, d. h. also relativ geringen Ausdehnung der Dentalia, und anderseits in der einfachen Anlage ihrer inneren Deckknochen. Die Abbildungen, Fig. 58 bis 60, die ich nach Skeleten des Greifswalder zoologischen Museums gezeichnet habe, veranschaulichen in ihrer Reihenfolge die Zunahme des Dentale in den oberen Figuren *A* und anderseits in den darunter stehenden Figuren *B* die Reduktion und rückwärtige Verschiebung des Spleniale, sowie die Variabilität der hinteren Deckknochen. Besonders beachtenswert ist dabei, daß so nahe verwandte Gattungen einer Familie wie *Sternothaerus*

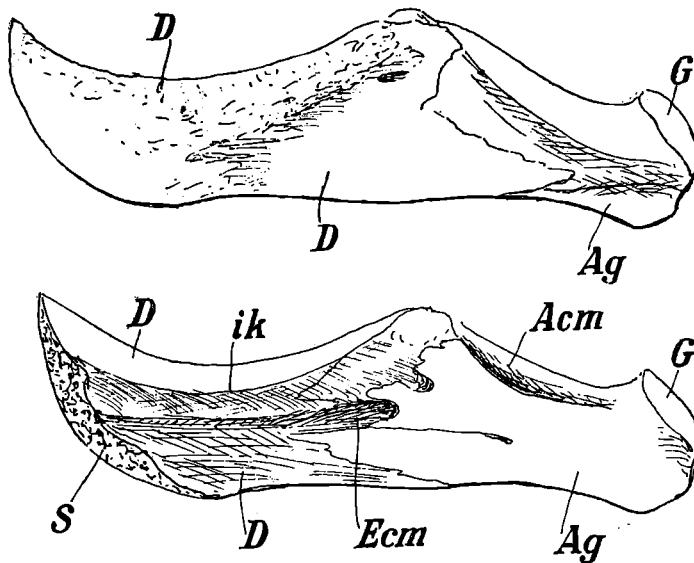


Fig. 59. Unterkiefer von *Sternothaerus niger*. Oben Außenfläche des linken, unten Innenfläche der rechten Hälfte.

(Fig. 59) und *Hydromedusa* (Fig. 60) so ganz verschiedene Ausbildung der inneren Deckknochen zeigen. Während bei *Sternothaerus* nur ein solcher Knochen vorhanden ist, den man wohl am richtigsten als Angulare deutet, liegen bei *Hydromedusa* an seiner Stelle drei vor, deren vorderen man als Spleniale und deren unteren man als Angulare bezeichnen kann. Es bleibt dann noch ein oberer Knochen übrig, der die mannigfaltigsten Bezeichnungen erfuhr und für dessen Bedeutung unter dem Namen „Goniale“ Gaupp besonders eintrat. Ich glaube nicht, daß es sich empfiehlt, Deckknochen, die ja auch sonst hier und da aus Rand

und Band kommen, besondere morphologische Bedeutung zuzuschreiben, wenn sie so variabel sind, wie dieses Stück.

Auf das ganze Unterkieferproblem einzugehen, ist hier nicht der Ort, obwohl meines Erachtens gerade die Schildkröten deutlich zeigen, wie das Dentale die übrigen Deckknochen zurückdrängt, ohne daß deshalb das Kiefergelenk selbst aufgegeben wird. Daß diese Möglichkeit zugunsten der Reichertschen Ohrknöchel-Hypothese überhaupt diskutabel erschien, ist meines Erachtens nur daraus verständlich, daß sich fast nur Embryologen mit dieser Idee beschäftigten und die grundlegenden Vorfragen des Funktionswechsels außer acht ließen. Solange der Nachweis nicht erbracht wurde — und das wird wohl schwerlich geschehen —

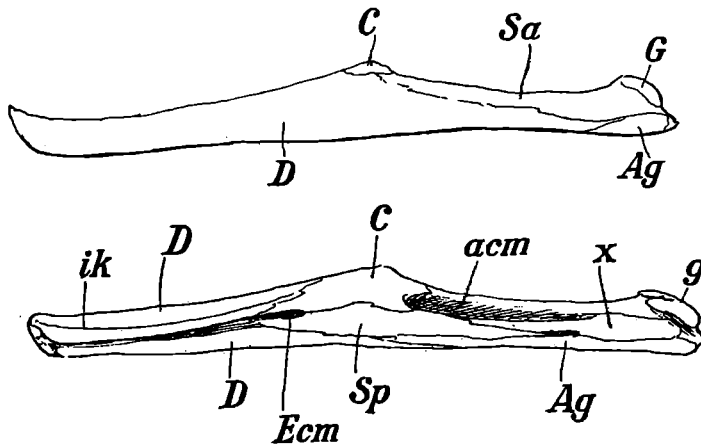


Fig. 60. Unterkiefer von *Hydromedusa maximiliani*, oben Außenfläche der rechten, unten Innenfläche der linken Hälfte.

daß die Säugetiere aus degenerierten Tetrapoden entstanden, die ihren Unterkiefer kaum benötigten, ist die Idee, daß dieses ungemein wichtige Unterkiefergelenk atrophieren könnte, ganz unhaltbar. Noch unwahrscheinlicher ist die Annahme, daß das Säugetier-Ohr bei der Abgliederung der Säugetiere von jüngeren Paratheriern erst in der Trias entstanden sei, indem ihr hinterer Unterkieferabschnitt zu Gehörknöcheln umgebildet wurde. Das scheint mir unannehmbar, und hat ja wie von meiner Seite auch bei den vergleichenden Anatomen entschiedensten Widerspruch gefunden. Ich betone auch dabei wieder, daß Skelettbildungen den Abschluß lange vorangehender Bildungsprozesse kennzeichnen, niemals aber primär neue Wandlungen einleiten. Das war nach der Selektionsidee

denkbar, wäre aber mit unseren neueren morphologischen Auffassungen unvereinbar.

Auffallend stark ist bei unserer Form noch der postglenoidale Abschnitt (*pg*), der Teil hinter dem Kiefern gelenk entwickelt. Primitiven Tetrapoden fehlt ein solcher Abschnitt durchaus, wie an den Unterkiefern der primitiven Stegocephalen deutlich zu ersehen ist. Die Herausziehung des Unterkiefers über das Gelenkniveau ist also offenbar sekundär und entspricht wohl nur der Tendenz, die Bewegung des Unterkiefers durch Hebelung zu erleichtern. Diese erfolgt in analoger Weise wie die Anhebung des Unterarmes am Olekranon der Ulna oder des Fußes an dem rückwärts verlängerten Calcaneus. Bei *Stegochelys* ragt dieser Teil fast 2 cm über das Gelenk hinaus und bildet hinter diesem eine Grube, die offenbar zum Ansatz von Muskeln diente. Ihre Form und Wölbung ist von der Oberseite zu ersehen, wo auch der *Aditus canalis Meckelii* vor dem Kiefern gelenk deutlich zu erkennen ist, und hier den ganzen Raum zwischen dem Gelenk und dem Kronfortsatz einnimmt. Man sieht darin auch, daß von dem *Articulare*, dem verknöchern den Gelenkteil der primären Unterkieferanlage (dem embryonalen Meckel'schen Knorpel), ein Fortsatz nach vorn verläuft, der offenbar das genannte primäre Stück selbst repräsentiert, und sich bei lebenden Typen gewöhnlich in einiger Entfernung mit einer Anschwellung von einem vorderen reinknorpeligen Fortsatz scharf abgliedert. Auch hierin vermute ich noch ein Rudiment der ursprünglichen Zweiteilung der Unterkieferanlage. (Taf. V und VI.)

Das Gebiß

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß die Oberflächenstruktur der Oberkieferknochen ebenso wie das Dentale nicht im Zweifel darüber lassen, daß auch bei unserer alten Form schon die typischen Hornschnäbel der Schildkröten vorhanden waren. Horn ist ebenso wie Knorpel eine geologisch sehr vergängliche Substanz. Es ist daher natürlich, daß auch hier von den Hornschnäbeln selbst keine Spur erhalten ist. Wir dürfen aber aus dem Zusammenschluß der knöchernen Kieferränder entnehmen, daß der Hornbelag nur dünn war und noch kaum so kantige Zuschärfungen bildete wie bei *Chelone* und den meisten lebenden Schildkröten.

Die Gebißrinne, auf der die Hornschnäbel saßen, ist auf jedem Ast des Ober- und Unterkiefers gleichartig ausgebildet. Im Querschnitt fast genau halbkreisförmig zieht sie sich in gleicher Breite über die vordere Hälfte des Kiefers, im Unterkiefer also im Bereich des Dentale,

im Oberkiefer des Maxillare nahe bis an die Symphyse. Diese Rinnenbildung kommt dadurch zustande, daß sich an den Kieferknochen eine innere Kante bildet, die zunächst wohl dazu diente, mit Hilfe des Hornbelags eine Art Kaufläche zu bilden. Die Hornschnäbel der Schildkröten sind ja insofern von denen der Vögel verschieden, als diese — von Ausnahmen wie der Ente abgesehen — nur ein temnodontes Schneidegebiß haben, während die Schildkröten — abgesehen von den Seeschildkröten — ihr Gebiß gleichzeitig zum Zerkleinern der Nahrung benutzen. Diese Innenkante setzt also etwa 1 cm hinter der Symphyse ein, wölbt sich schnell zu voller Höhe auf und verflacht sich dann ganz allmählich nach hinten unter gleichzeitiger Einbiegung nach dem Kronfortsatz zu. So entsteht also eine lang-ovale Rinne, deren Form in dreifacher Größe in den beiden oberen Abbildungen in Fig. 61 deutlich zu ersehen ist.

Die Rinne schien unter ihrem gleichmäßigen Überzug von Toneisen keine Geheimnisse mehr zu bergen. So hatte ich zunächst von der sehr mühsamen und zeitraubenden Entfernung jenes hier scheinbar gleichgültigen Überzuges abgesehen. Als mir nun ein späterer Urlaub ermöglichte, auch diese Arbeit noch vorzunehmen, fand ich zu meiner großen Freude unter dem Überzug kleine, aber unverkennbare Zahnhöhlen und in diesen winzige rudimentäre Kieferzähne. Hatte schon die acrodonte Bezahnung des Parasphenoids und der Pterygoidea eine besondere Beachtung beanspruchen dürfen, so ist die Auffindung thecodonter Zähne für die Schildkröten von derselben Bedeutung wie das Gebiß von *Archaeopteryx* für die Stammesgeschichte der Vögel. Daß auch die Vorfahren der Schildkröten einmal Zähne besessen haben müssen, konnte ja schon aus allgemeinen Gründen der Entwicklungslehre nicht bezweifelt werden; aber wann und wo die Rückbildung der Bezahnung erfolgte, und wie diese ursprüngliche Bezahnung beschaffen war, blieben ganz offene Fragen, da auch die Embryologie hier gänzlich versagte.

Innerhalb der Unterkieferinnen sind in jedem Kiefer sieben kleine Zahngruben in einer Reihe sichtbar, die in der Mitte der Rinne hinter dem Ansatz der Innenkante beginnen und deren Verlauf in Abständen von 4—5 mm bis zu Ende folgen, so daß die letzten Grübchen in dem rauh strukturierten letzten Teile des Dentale undeutlich werden. Der Durchmesser dieser Grübchen beträgt nicht mehr als etwa 1,2—0,8 mm. Sie sind aber scharf umrandet in die sonst kompakt verknöcherte und oben ebene Fläche der Rinne eingesenkt, so daß sie sich schon durch ihre Stellung klar von den dichtgestellten Porenöffnungen des Knochens lebender Schildkröten unterscheiden. Sie waren überdies mit hellgrauem Ton gefüllt, innerhalb dessen die kleinen Zähnchen selbst zum Vorschein

kamen. Diese sind im Durchmesser nur etwa 0,6—0,4 mm stark und ihrerseits wieder mit einem rötlichen Eisenoxydhydrat überzogen, das ihre Oberfläche undeutlich macht. Solche Ausscheidungen pflegen sich in dem Halberstädter Keuperton besonders an porösen Knochenendigungen

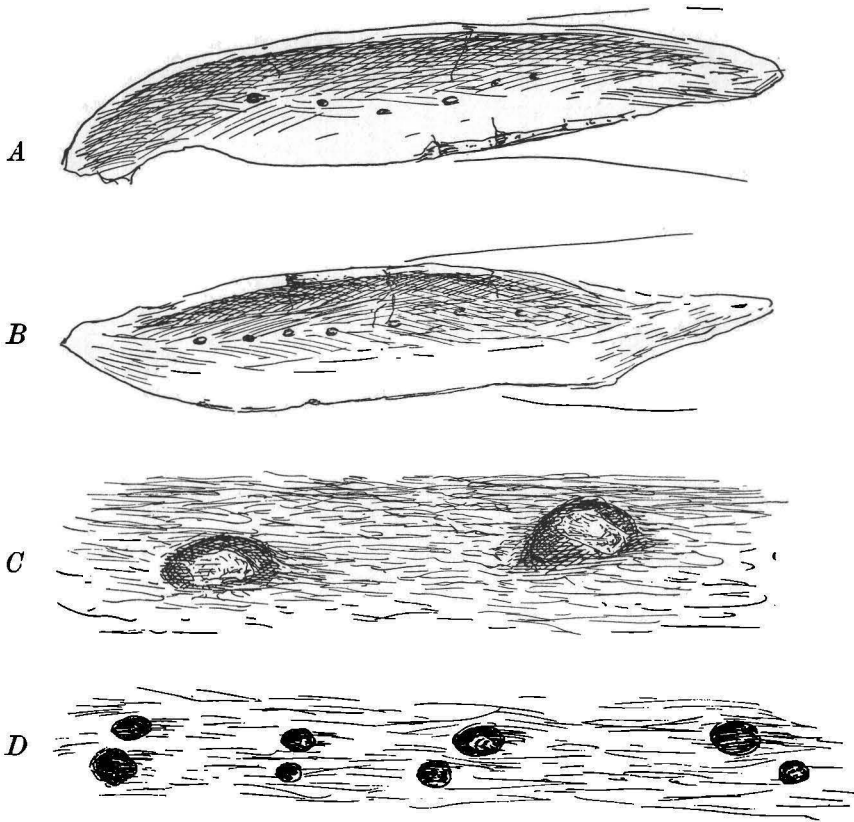


Fig. 61. Die rudimentären Zahnanlagen von *Stegoclypeus dux*.

A Schnabelrinne des rechten, B des linken Unterkiefers, in deren Mitte sich die Reihe der kleinen Zahngruben hinzieht. C Zwei dieser Zahngruben mit den in ihrer Form nicht mehr bestimmbar Zähnchen in zwanzigfacher Vergrößerung. D Ein Teil der Doppelreihe der Zahngruben des rechten Oberkiefers, zehnmal vergrößert.

einzustellen, und wir werden auch im Hinblick auf den degenerierten Zustand der Gaumenzähne kaum im Zweifel sein können, daß auch diese rudimentären Zähne des Schmelzes entbehrten und eine schwach verkalkte korrodierte Oberfläche besaßen. Diese dürfte die Ausscheidung von Eisenerz besonders begünstigt haben.

Bei dieser Erhaltung der Zähne ist über deren ursprüngliche Form keine Klarheit zu gewinnen. Es scheint aber doch aus dem Vergleich aller Unterkieferzähne höchst wahrscheinlich, daß sie stumpf kegelförmig waren, aber vermutlich keine bestimmte Form mehr innehielten, wie dies in ähnlicher Weise auch bei den rudimentären Zähnen der Wale der Fall ist.

Unverkennbar handelt es sich nun aber hier um thecodonte Zähne, d. h. also Zähne, die in einer Höhlung des Kiefers befestigt waren und in dieser auch zur Entwicklung gelangten. Es ist der typische Weg der Degeneration von Organen, daß ihre Anlage in immer frühere Stadien der Ontogenie zurückgedrängt, dann im erwachsenen Zustande nicht mehr gebrauchsfähig und schließlich nur noch in Embryonalstadien angelegt wird, so daß sie im erwachsenen Stadium des Trägers vollständig verschwindet. Bei den lebenden Schildkröten scheint nun auch im Embryonalzustand keinerlei Zahnanlage mehr vorhanden zu sein, wenigstens ist mir nicht bekannt, daß die Embryologie uns hierin bisher irgend welche Aufschlüsse gebracht habe. Um so erfreulicher ist es, daß uns nun die Palaeontologie hierin ein Stadium zeigt, indem die Zahnanlagen zwar im erwachsenen Zustande ganz unterdrückt sind, aber doch unter den Hornscheiden noch rudimentär erhalten blieben. Der Atavismus kommt darin um so stärker zum Ausdruck, als die Bedeckung der Kieferrinne durch die Hornscheiden die totale Unterdrückung der Zahnanlage schnell nötig machte.

Meine Vermutung, daß die Oberkieferrinnen dasselbe Bild zeigen würden, bestätigte sich insofern nicht, als hier in der Regel je zwei noch kleinere Grübchen nebeneinander liegen aber zu zweien zusammen genommen etwa dieselbe Zahl bilden wie die Zähne des Unterkiefers. Eine solche Regelmäßigkeit, wie sie die ersten vier Grubenpaare des rechten Oberkiefers zeigen (Fig. 61, *D*), habe ich allerdings sonst nicht beobachtet, aber die Gebißrinnen der Oberkiefer sind auch nicht so gut erhalten, wie die entsprechenden Teile der Mandibeln. Um einen Zufall kann es sich aber bei dieser Doppelbildung kaum handeln, und so ist doch wohl nur die Deutung möglich, daß diese Oberkieferzähne zweiwurzellig waren. Damit würde auch im Einklang stehen, daß ihre Grübchen nur etwa halb so groß sind, als die des Unterkiefers (die übrigens in Fig. 61, *C* doppelt so groß dargestellt sind) und daß ihre Stellung und Zahl dann der der Unterkieferzähne ungefähr entsprechen würde. Auch das muß dabei erwähnt werden, daß nur wenige dieser Grübchen noch Rudimente von Zähnen enthielten; das könnte dafür sprechen, daß diese Gruben nur leichter vergängliche Wurzeln von Zähnen enthalten haben.

Auf andere Fälle eines degenerativen Zerfalls größerer Zahnanlagen habe ich wiederholt hingewiesen und sie auch in ihrer morphogenetischen Bedeutung betont¹⁾. Ein neuer und dem unseren ganz analoger Fall ist kürzlich durch Abel klargegestellt worden²⁾. Man hatte in der Zoologie im Anschluß an embryologische Forschungen von Kükenthal angenommen, daß die mehr als 50 embryonalen Zahnanlagen der Bartenwale auf ebensoviele Zähne ihrer Vorfahren zu beziehen seien, und letztere danach — getrennt von den palaeontologisch klargestellten Urformen der Zahnwale — in polyodonten Säugetiertypen vermutet. Nun wies Abel wohl einwandfrei nach, daß ein oligozäner Vorfahr der Bartenwale, *Patriocetus Ehrlichi* v. Beneden von Linz in Ober-Österreich, rudimentäre Zähne besaß, deren Wurzelzahl genau zu der Zahl der Zahnanlagen der lebenden Bartenwale paßte. Es konnte hier kein Zweifel sein, daß die mehrwurzeligen Zähne der früheren Bartenwale in ihre einzelnen Wurzelanlagen zerlegt sind. Die gleiche Erklärung werden wir also auch für die paarweise zusammenstehenden Zahnanlagen im Oberkiefer unserer *Stegochelys* gelten lassen dürfen. Wir brauchen dabei gar nicht voraussetzen, daß die Wurzeln bei den Vorfahren schon vollständig getrennte Zapfen bildeten; auch eine Tendenz zu ihrer Zerlegung, wie sie in den Wurzeln von *Tritylodon* deutlich hervortritt, könnte genügt haben, die unterdrückte embryonale Wurzelanlage in zwei Zentren zu zerlegen, denn die jüngsten Errungenschaften verraten ontogenetisch in der Regel eine starke Potenz.

Die thecodonte Anlage dieser Kieferzähne ist an sich schon eine sehr wichtige Tatsache, denn sie spricht keineswegs dafür, daß die Vorfahren der Schildkröten, wie dies vor mir allgemein angenommen wurde, unter Reptilien zu suchen sind. Die permischen Vertreter dieser Klasse haben wohl ausnahmslos acrodonte Zähne, und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Entstehung der Schildkröten schon an der oberen Grenze des Palaeozoikums erfolgte. Auch die Reptilien, bei denen später eine Umwallung des Zahnssockels und dessen Einsenkung in eine Grube erfolgte (Vorderzähne der Placodonten, Nothosauriden, Hyperosauri), bleibt im Grunde der Grube der acrodonte Habitus doch gewahrt. Ich habe bei einer Besprechung der verschiedenen Befestigungsart der Zähne³⁾ diesen Typus der auf-

¹⁾ Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Gust. Fischer. 1901.

²⁾ O. Abel, Die Vorfahren der Bartenwale. Wien 1913. Denkschr. d. math. naturwiss. Kl. kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Band 40.

³⁾ O. Jaekel, *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. Result. d. wiss. Erforschung des Balatonsees. Bd. I. 1. T. Pal. Anh. Budapest 1906. S. 33.

gewachsenen (epiodonten) Zähne als bothrodont bezeichnet. Da die kleinen Zähne in den Gruben bei Stegochelys eine sehr wechselnde Lage haben, und bei ihrer miogenetischen Ausbildung schwerlich schon die Spezialisierung ihrer bothrodonten Anheftung zur Anlage gelangt wäre, scheint es mir kaum zweifelhaft, daß nur echte thecodonte Zähne den Ausgangspunkt für die Zahnanlage von Stegochelys gebildet haben.

Auch die geringe Zahl der Zähne in den Kiefern — jederseits sieben im Unterkiefer — verweist uns als Ausgangspunkt nicht auf primitive Reptilien mit vielen dichten unregelmäßigen Zahnanlagen, sondern auf Typen wie die Gomphodonten, die zunächst wohl im Unterkiefer kleinere, im Querschnitt gerundete, einwurzelige Molaren und im Oberkiefer quer verbreiterte, nach der Abbildung von Seeley zweifingrige Wurzeln aufweist. Selbstverständlich würden die Gomphodonten nicht mit allen spezialisierten Besonderheiten als Ausgangspunkt der Schildkröten in Betracht kommen, sondern weiter zurückliegende indifferentere Vertreter eines Typus, der vielleicht auch primitiven Anomodontiern (im engern Sinne (vergl. Jaekel, Wirbeltiere, S. 189), wie den Endothiodonten als Ausgangspunkt näher gestanden haben könnte¹⁾.

E. C. Case²⁾ hat auf besondere Ähnlichkeiten von Diadectes aus dem texanischen Perm mit der Organisation der Schildkröten hingewiesen. Diese Form scheint mir zwar auf Grund meiner jetzigen Kenntnis von Stegochelys in manchen Beziehungen wie besonders der Rippenbildung schon in anderer Richtung zu spezialisiert, um als direkter Vorfahr der Testudinaten zu gelten, zeigt aber auch eine Zahnbildung, die zu der der Schildkröten und Gomphodonten übergeleitet haben könnte.

Wenn nun auch die Hornschnabelbildung der Schildkröten insofern nicht ganz eigenartig ist, als auch die Anomodontier, die Monotremen, sowie Pterosaurier und die Vögel eine ganz entsprechende Gebißbildung zeigen, so ist doch beachtenswert, wie verschieden sich die Unterdrückung der primären Bezahnung durch die unzweifelhaft sekundäre Bedeckung der beißenden Kieferränder durch die Hornbedeckung vollzog. Bei den Anomodonten muß, wie ich an Sagecephalus pachyrhynchus zeigte, der vorderste Teil des Kiefers mit Hornscheiden bedeckt gewesen sein, da dieser sonst nicht zum Bißschluß gekommen wäre. Bei den typischen Dicynodonten bleibt indessen im Oberkiefer

¹⁾ O. Jaekel, Über den Schädelbau der Dicynodonten. Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1904, S. 181, Fig. 3, S. 179.

²⁾ E. C. Case, New or little known Reptiles and Amphibians from the Permian (?) of Texas. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXVIII. 1910, p. 163.

jederseits ein großer Eckzahn bestehen, während bei *Udenodon* die Gebißränder beider Kiefer offenbar auch an der Stelle des Eckzahnes mit Hornscheiden bedeckt waren. D. M. S. Watson glaubt, wie er mir 1913 in London sagte, auch annehmen zu müssen, daß die „Gattung *Udenodon*“ die Weibchen von *Dicynodonten* umfasse. Das erscheint, soweit das Gebiß in Betracht kommt, insofern glaubhaft, als gerade die starke Ausbildung der Eckzähne bei den Säugetieren und den ihnen verwandten Paratheriern ein typisch viriles Merkmal ist. Dadurch würde sich hier der an sich verständliche Fall ergeben, daß die weiblichen Individuen in der Umbildung des Gebisses zu Schnäbeln schneller fortgeschritten wären als die Männchen. Freilich tritt auch bei *Udenodon* am Oberkiefer eine Ecke an der Stelle der Caninen bisweilen noch scharf hervor (Fig. 62); auch konnte ich an einem kleinen Schädel des Hamburger

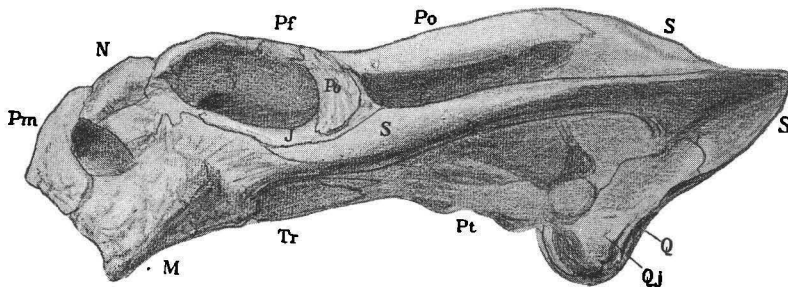


Fig. 62. Seitenansicht eines Schädels ohne Unterkiefer von *Udenodon* sp. Jkl.
(Nach Jaekel, *Wirbeltiere* Fig. 241.) Trias, Karoo.

Museums (*Udenodon pusillus* Jkl.) auch hinter dieser Ecke noch einen rudimentären Zahn nachweisen, in dessen Umgebung der Kiefer offenbar noch von den Hornscheiden bedeckt war. Das scheint mir dafür zu sprechen, daß bei den Anomodontiern sich die Hornschnabelbildung zuerst im Unterkiefer voll entwickelte, während im Oberkiefer ursprünglich noch mehrere und später ein großer Eckzahn die Hornanlage unterbrach. Auch hier mag aber die Hornbedeckung schon wegen der Kooperation mit dem Unterkiefer bis hinter die Caninen gereicht haben.

Bei den Pterosauriern beginnt die Schnabelbildung im vordersten Teil, und zwar auch im Unterkiefer weiter als im Oberkiefer, bei *Rhamphorhynchus* (vergl. Jaekel, *Wirbeltiere*, Fig. 185), und dehnt sich erst bei den jüngsten Pterosauriern (*Pteranodon*) der oberen Kreide in vollem Umfang über beide Kiefferränder aus. — Auch bei den Vögeln hat die Rückbildung der Zähne offenbar lange Zeit in Anspruch

genommen, denn Archaeopteryx im Jura, verschiedene ihrer Vertreter aus der Kreide, ja sogar noch solche aus dem älteren Tertiär zeigen noch eine sehr kräftige wenn auch homodonte Bezahnung. Bei den Schildkröten scheint sich, nach unserem Funde zu urteilen, die Umbildung des Gebisses zu einem Schnabel relativ schnell und sofort total vollzogen zu haben, wie dies auch Abel schon annahm¹⁾.

Die gemeinsame Vorbedingung für diese Schnabelbildungen so verschiedener Tiertypen mag in einer relativen Weichheit ihrer Nahrung zu suchen sein, die vor allem Früchte oder Kriechtiere umfassen mochte, im übrigen aber haben die Schnäbel der Vögel und Pterosauria natürlich ganz andere Funktionen, wie die der schwerfälligen bodenbewohnenden Schildkröten und Paratherier. Bei diesen letzteren mag auf sumpfigem Boden die Nahrung vielleicht vorwiegend aus dünnschaligen Krebsen, Würmern und Amphibien bestanden haben, zu deren Zerkleinerung die Zähne mehr hinderlich als nützlich waren und deshalb allmählich verkümmern einer verdickten Epidermis Platz machten. Die Hauptfunktion des Fassens und Zerschneidens der kleinen Beuteobjekte mag dann eine Zuschärfung des Außenrandes begünstigt haben.

Die Lebensweise

Die lebenden Schildkröten sind etwa zu gleichen Teilen Land- oder Wasserbewohner. Die letzteren sind Sumpf-, Fluß- oder Uferbewohner und gehen zur Brutpflege ans Land. Damit dokumentieren sie auch ihre nahe Herkunft vom Lande. Daß die Schildkröten ihrer ganzen Organisation nach keinen Anpassungstypus an die schwimmende Lebensweise bilden, geht, wie besonders L. Dollo erläuterte²⁾, aus der Um- und Rückbildung ihres typischen Panzers hervor, auf dessen primärer Ausbildung ja offenbar die ganze Eigenart der Schildkröten beruht.

Wo eine direkte Beobachtung über ihre Lebensweise nicht vorliegt — und das gilt in gleicher Weise für zahlreiche lebende wie für fossile Formen, deren umgebende Lebensverhältnisse uns unbekannt blieben — leitet uns vor allem die Form ihres Panzers und die Ausbildung ihrer Zehen. Je höher gewölbt der Panzer ist, je typischer die Finger ausgebildet sind (primäre Phalangenformel wie bei den Säugtieren 2. 3. 3. 3. 3), um so terrestrischer ist die betreffende Form. Je flacher der Panzer geformt ist, je mehr sich der Verband ihrer Platten

¹⁾ O. Abel, Palaeobiologie S. 31.

²⁾ L. Dollo, Sur l'Origine de la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). Bull. Soc. Roy. Sc. méd. nat. Bruxelles 1901.

lockert, je mehr sich die Zehenkrallen rückbilden und die Phalangen vermehren, um so mehr hat sich eine Form dem Wasser- und Schwimmleben angepaßt. Das alles konnte nur deshalb solange unklar bleiben, weil vielen Schildkrötenforschern die hypoplastisch ausgebildeten, d. h. im Sinne der Schildkröten wenig spezialisierten Dermochelyiden für primitiv galten. Über diesen Irrtum sind wir wohl nun hinaus, wie auch E. Fraas unter voller Anerkennung der von mir vertretenen Auffassungen¹⁾ in neuerer Zeit klar betonte²⁾.

Von *Stegochelys dux* sind die distalen Teile der Füße bisher unbekannt. Wir sind daher wesentlich auf die biologische Beurteilung ihres Panzers angewiesen.

Nun sieht der Panzer unseres Hauptexemplars Nr. II flacher aus, als er tatsächlich war. Schon die schiefe Wölbung des Carapax beweist den Druck, dem er nach der Einbettung ausgesetzt war, ebenso verschiedene Sprünge, die treppenförmige Absätze in ihm verursachten. Auch der Bauchpanzer, das Plastron, ist flacher gedrückt, als er im Leben sein konnte. Wenn wir diese Deformationen in Abzug bringen, dürfte der Panzer von *Stegochelys* sich etwa so gewölbt haben, wie bei flacheren Formen von *Testudo*. Diesen Habitus zeigt auch der anscheinend nicht verdrückte Panzer des Tübinger Exemplares von *Proganochelys*, die ja, wie gesagt, unserer Form in vieler Beziehung nahestand. Sumpfbewohner wie die Emydiden und zahlreiche Chelydiden sind wesentlich flacher gewölbt, wobei namentlich der Seitenrand zugeschärft wird, der bei unserer Form zweifellos eine stumpfe Kante bildete. So ist also *Stegochelys* seiner Panzerform nach unbedingt den Landschildkröten zuzurechnen. Auch die ununterbrochene Skeletierung ihres Panzers widerspräche den Rückbildungen und Auflösungsprozessen, denen der Panzer bei den Wasserschildkröten unterlag.

Das geologische Vorkommen unserer Form in den Sedimenten eines Flußdeltas könnte damit scheinbar in Widerspruch stehen. Erwägen wir aber, daß in solchen außer den eigentlichen Flußbewohnern viele Uferbewohner zufällig eingeschwemmt wurden, die wie unsere großen Dinosaurier sicher Bewohner des festen Landes waren, so kann uns auch danach die terrestrische Herkunft unserer Schildkröte nicht befremden.

¹⁾ Die Angabe Abels (*Palaeobiologie* S. 611, Fußnote), daß ich *Psephoderma alpinum* aus dem Keuper als Carapax einer Seeschildkröte gedeutet hätte, muß entschieden auf einen Irrtum beruhen. Ich habe ihn nur zum Vergleich mit dem Panzer von *Placodonton* herangezogen und dazu restauriert.

²⁾ Eberhard Fraas, *Thalassemys marina* etc. (*Mitt. a. d. kgl. Natural. Kabinet.*) Stuttgart 1903, S. 95.

Das Gebiet, in dem diese Tiere lebten, war ein flaches Überschwemmungsgebiet, das wohl während eines großen Teiles des Jahres trocken lag und Steppencharakter annahm und im Frühjahr oder bei einzelnen größeren Überschwemmungen gelegentlich unter Wasser gesetzt wurde. So erklärt sich die Seltenheit von Fischen in der Hauptmasse unserer Tonschichten — sie sind nur in den tieferen Lagen (ca. 50 m) häufig und stellen sich in den obersten wieder in anderen Formen (hier besonders Dipnoer) ein. Ebenso harmoniert damit das Vorkommen unverkennbarer Sumpfbewohner, wie der flachschädelligen Miosaurier sowie das Vorkommen von Paludinen, während die meistens zerbrochenen Schalen der Unionen durch die Überschwemmungen in die verschiedensten Lagen der Tonschichten eingeschwenmt wurden.

Kopf und Hals, deren Bewegung und Ausbildung bei den jüngeren Schildkröten sehr verschieden ist und in systematischer Hinsicht maßgebende Verwertung gefunden hat, zeigen bei *Stegochelys* ein klar ausgeprägtes Verhältnis. Der Kopf war noch stegal gebaut mit knöcherner Skulptur und also ohne Hornbelag gepanzert. Da andererseits der vordere Teil des Halses noch große mit Hornscheiden bedeckte Buckel besaß, so ist klar, daß er nicht unter den Rückenpanzer gezogen werden konnte, wie das bei allen jüngeren Landschildkröten der Fall ist. Bei diesen verliert dabei die knöchernerne Panzerung des Schädeldaches ihre praktische Bedeutung und verkümmert an allen den Stellen, an denen das Schädeldach keine besonderen Stützfunktionen übernommen hat, also vor allem in der Schläfenregion, während bei den Seeschildkröten, die beim Schwimmen ihren Kopf als Wasserteiler vorstrecken, gerade die Schläfenregion durch rückwärtige Ausdehnung der Parietalia eine sekundäre neue Überdachung erfährt, die ich wegen ihrer Besonderheiten als „tegal“ von der stegalen Bedachung primitiver Urformen unterschieden habe.

Der hintere Teil des Halses mochte retraktil gewesen sein und zwar soweit, daß die über dem vierten Halswirbel sitzende zweite Stachelgruppe an dem Vorderrand des Panzers anlag. Um diese aus Fig. 9 S. 107 ersichtliche Stellung einzunehmen, mußte aber der Hals in vertikaler Krümmung eingezogen werden, also in derselben Art, wie bei den Cryptodiren und nicht unter seitlicher Ausbiegung des Halses, die für alle pleurodiren Schildkröten charakteristisch ist.

Auch die Modellierung des proximalen Teiles des Femurs, vor allem die scharfe Ausprägung des Trochanter I und II, sowie die tiefe Aushöhlung der Fossa intertrochanteria beweisen die Bewegung unserer Schildkröte auf dem festen Lande, wo zur Bewegung ihres schweren

Körpers eine kräftige Muskulierung der Beine notwendig war. Wir werden uns danach vorstellen dürfen, daß auch die nicht erhaltenen Teile ihrer Beine durchaus landtierartig, etwa wie bei den Testudiniden geformt waren, also vor allem mit fünf Krallen besetzt waren. Sie werden vielleicht noch nicht so kurz und gedrunken gewesen sein, wie bei Testudo, aber jedenfalls schon die für die Paratherier wie für die Säugetiere typische Zehengliederung 2. 3. 3. 3. 3 gehabt haben. Die Reduktionen der Phalangenzahl bei einigen lebenden Schildkröten oder deren Vermehrung in der seit dem Jura bekannten Reihe der Seeschildkröten sind offenbar sekundäre Abänderungen, wie sie sich ja unter analogen Verhältnissen auch bei Säugetieren einstellen.

Stegochelys dux war also eine echte Landschildkröte, bei der die Landtiercharaktere etwa in demselben Maße ausgeprägt waren wie in der Familie unserer heutigen Testudiniden. Sie mag aber in flachen Landstrichen in der Nähe von Flüssen gelebt haben und so gelegentlich durch deren Überflutungen in die Ablagerungen unseres Halberstädter Flußdeltas, der Trielba, gelangt sein.

Die Körperform von *Stegochelys*

Wenn die erhaltenen Skeletteile von *Stegochelys* uns auch eine Menge Verhältnisse darboten, die gegenüber den bisher bestimmten Schildkröten als äußerst primitiv bezeichnet werden konnten, so ist ihr Körper in seiner Gesamtform doch offenbar schon ganz schildkrötenartig. Das dürfte auch aus der Rekonstruktion Taf. VII hervorgehen, an der allerdings die Beine und der Schwanz ergänzt werden mußten. Ich glaube aber, daß der erhaltene Teil des einen Oberschenkels beweist, daß auch die Beine von *Stegochelys* von denen der Schildkröten nicht mehr grundsätzlich verschieden sein konnten. Auch ist es kaum zweifelhaft, daß der Schwanz schon ziemlich verkürzt und bei der starken sonstigen Ausbildung von Hautbuckeln und Stacheln ähnlich wie der Hals mit segmentalen Stacheln besetzt gewesen sein dürfte.

Es wäre wohl möglich, daß er bereits noch stärker verkürzt war, als es meine Rekonstruktion zeigt, doch schien es mir richtig, in dieser Beziehung die mittlere Linie der Wahrscheinlichkeit nicht zu verlassen. Daß auch die Beine eine epidermale Panzerung aufwiesen, halte ich für durchaus wahrscheinlich, zumal eine solche schon bei *Archegosaurus* vorhanden war. Über die anderen Teile konnte ein Zweifel nicht obwalten, da sie ausreichend erhalten sind.

Die systematische Stellung

Die systematische Stellung von *Stegochelys* läßt naturgemäß noch viele Fragen offen, da unsere Kenntnis der jüngeren fossilen Schildkröten noch sehr mangelhaft ist, vor allem über ihren Schädelbau, ihre Wirbelsäule, Schulter und Beckengerüst nur wenig genaueres bekannt ist, und die gleichaltrige *Proganochelys* des württembergischen Keupers auch in ihrer Panzerbildung noch mancher Aufklärung bedarf. Es scheint mir indessen nicht zweifelhaft, daß *Proganochelys* unserer Form sehr nahe steht. Dafür spricht nicht nur ihr Alter und ihr Vorkommen innerhalb der gleichen faunistischen Provinz, sondern auch die eigentümliche Buckelbildung am Hinterrand ihres nahezu gleich großen Rückenpanzers. Mein nun leider verstorbener Freund Prof. Eberhard Fraas hatte noch die Freundlichkeit, meine Zeichnungen von *Stegochelys* mit den ihm vorliegenden Resten von *Proganochelys* zu vergleichen, konnte aber meine Vermutung, daß beide Formen demselben Typus angehören, nicht bestätigen. Es wird sich meines Erachtens aber doch fragen, ob die freilich sehr erheblichen Unterschiede, die *Proganochelys* nach der Fraasschen Rekonstruktion gegenüber *Stegochelys* aufweist, nicht doch auf Grund unserer jetzigen Kenntnis dieser triadischen Schildkröten zu revidieren sein werden. Soviel können wir aber sicher schon jetzt sagen, daß *Proganochelys* wegen ihrer auffälligen Beziehungen zu unserer Form aus der Ahnenreihe der Pleurodiren ausscheiden muß und in nächste Beziehung zu typischen Cryptodiren wie *Testudo* zu bringen ist. Ich hoffe, daß es mir möglich sein wird, die Stuttgarter Reste zur Aufklärung dieser wichtigen Frage später in näheren Vergleich zu ziehen.

Alle jüngeren Schildkröten, auch die bisher so primitiv erschienenen *Amphichelydia* Lyd. stehen weit ab von *Stegochelys*. In ihnen sind die Schildkrötencharaktere soweit abgeschlossen, daß fast nur noch die Zusammensetzung ihres Bauchpanzers eine gewisse Primitivität erkennen läßt. Es handelt sich dabei um die Erhaltung eines besonderen mittleren Plattenpaares zwischen den *Hyoplastra* und *Hypoplastra*, von denen ja Reste auch noch bei lebenden Pleurodiren erhalten sind. Erwägt man aber, daß *Stegochelys* die Zusammensetzung seines Plastron noch deutlich aus einzelnen Gastralien erkennen läßt, so sieht man sofort, wie weit *Stegochelys* auch darin unter allen bisher bekannten Schildkröten zurückstand.

Durch die tiefe morphogenetische Position von *Stegochelys* wird die Abteilung der *Amphichelydia* als Stammgruppe der übrigen Schild-

kröten hinfällig; wir werden ihre bisherigen Vertreter auf die nachher schärfer gesonderten Unterabteilungen der Schildkröten verteilen müssen, und das wird kaum auf unüberwindliche Hindernisse stoßen. Diesen Schluß ziehe ich daraus, daß neben unserer Stegochelys schon eine typische pleurodire Schildkröte im Keuper Halberstadts vorkommt. Bisher liegen mir freilich von ihr nur Teile des Panzers und Reste des Beckens vor, die aber über ihre Zugehörigkeit zu den Pleurodiren nicht im Zweifel lassen. Hiernach hat sich also offenbar schon in der Trias die Trennung in die beiden großen Gruppen der Cryptodira und der Pleurodira vollzogen. Damit werden wir nun im System der Schildkröten vor allem zu rechnen haben. Während aber die Pleurodiren einen in sich gesonderten und nach allen Seiten abgeschlossenen Typus bilden, stehen den Cryptodira einige Seitenreihen jüngerer Schildkröten anerkanntermaßen ziemlich nahe, es sind dies die marinen Chelonii mit Einschluß der Dermochelydae und die ebenfalls sehr spezialisierten Trionychii. Beide sind also allem Anschein nach Seitenzweige der Cryptodira, von denen die Chelonia im Jura, die Trionychia erst von der oberen Kreide ab nachweisbar sind. Eine Stammgruppe, die die Merkmale der Cryptodira und Pleurodira verbände, kennen wir bisher noch nicht, wohl aber können wir feststellen, daß die Pleurodiren und zwar schon in der Trias viel spezialisierter und also weiter entwickelt sind als die primitiven Cryptodiren. Letztere müssen also im System an die Spitze gestellt werden. Wir erhalten demnach die folgende Gliederung, die sich abgesehen von der damals noch allgemein angenommenen Bewertung von Lydeckers „Amphichelydia“ der Einteilung anschließt, die ich in meinem Handbuch der Wirbeltiere¹⁾ gegeben habe.

T e s t u d i n a t a

I. Unterordnung Cryptodiri.*

Nebenordnung Chelonii,

„ Trionychii.

II. Unterordnung Pleurodiri.

Innerhalb dieser Cryptodiri würde Stegochelys und mit ihm wohl Proganochelys bis jetzt an die erste Stelle zu rücken sein. Ihnen sind die jüngeren Testudiniden so eng angeschlossen, daß wir ihnen diese Familie auch unmittelbar anreihen können. Ihnen würden sich die Platysterniden, Dermatemyden, Emydiden, Cinosterniden und Chelydriden

¹⁾ Otto Jaekel, Die Wirbeltiere, eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin 1911. S. 183—189.

mit steigender Verringerung ihrer terrestrischen Charaktere anschließen. Selbstverständlich würde eine derartige Zusammenfassung der Stegochelyden mit den jüngeren Cryptodiren zu einer teilweisen Erweiterung und Umformung von deren Definition führen. F. Siebenrock¹⁾ hat diese in seinem System der lebenden Schildkröten folgendermaßen gefaßt: Cryptodira: „Kopf und Hals vertikal in die Schale zurückziehbar, keine oder nur sehr kurze Querfortsätze an den Halswirbeln vorhanden; Becken mit dem Plastron nicht fest verbunden. Letzteres mit 11 oder 12 Hornschildern bedeckt; Gliedmaßen mit Klump- oder Schwimmfüßen versehen, an denen 4—5 Krallen vorhanden sind; Phalangen mit Condylen; Schale mit Hornschildern bedeckt.“

Von diesen Kennzeichen würde die Zurückziehbarkeit des Halses und Kopfes unter den Panzer in ihrem systematisch wichtigsten Punkte, daß sie in vertikaler Richtung erfolgt, bestehen bleiben, nur der Grad der Retraktionsfähigkeit würde einzuschränken sein. Der Hinweis auf die Kürze oder den Mangel der Querfortsätze an den Halswirbeln bliebe bestehen, da auch die Querfortsätze bei Stegochelys verhältnismäßig kurz sind gegenüber denen der Pleurodira, obwohl bei ihr noch echte zweiköpfige Halsrippen vorhanden sind. Die Zahl der Hornschilder auf dem Plastron war bei Stegochelys nicht mit Sicherheit festzustellen, da sein vorderster Teil fehlt. Es dürften aber bei ihr kaum mehr als 11 Schilder vorhanden gewesen sein. Das ist alles, was an der Siebenrockschen Definition zu modifizieren wäre, und diese könnte hiernach lauten:

„Hals in vertikaler Biegung zurückziehbar. Querfortsätze an den Halswirbeln kurz oder verkümmert, anfangs noch zweiköpfige Rippen. Becken mit dem Plastron nicht fest verwachsen, letzteres mit 11 oder 12 Hornschildern bedeckt. Carapax fest gepanzert mit Marginalien und mit Hornschildern bedeckt. Plumpē Füße mit 5 (oder 4) Krallen versehen, Phalangen mit Condylen.“

In die Familie der Stegochelyden wird wohl wahrscheinlich auch Proganochelys einzureihen sein. Da ich einem kritischen Vergleich dieser Form mit unserer Stegochelys nicht vorgreifen möchte, glaube ich mich vorläufig auf eine Diagnose der Gattung Stegochelys beschränken zu sollen. Diese würde etwa folgendermaßen lauten können:

Carapax voll skeletiert, aus 9 Costalien, mehr als 30 Marginalien und 12 Neuralien zusammengesetzt, deren zwei vorderste

¹⁾ F. Siebenrock, Synopsis der rezenten Schildkröten mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. (Zool. Jahrb. Suppl. X.)

zu dem Nuchale verwachsen sind, während die Pygalia den beiden Sacralwirbeln zugehören. Die hinteren Marginalia zapfenförmig nach hinten verlängert. Oberseite mit 4 großen medialen, jederseits 4 kleineren submedialen und 2 Kränzen marginaler Hornschilder bedeckt, deren äußerer jederseits etwa 17 Marginalia umfaßt.

Plastron außer den beiden Claviculae (Epiplastra) und der Interclavicula (Entoplastron) nur aus verwachsenen Gastralien zusammengesetzt, außen anscheinend mit 11, einem kleinen vordersten und 5 Paaren breiterer Hornschilder bedeckt.

Schultergürtel mit kurzem vorderen acromialen Fortsatz des Scapulare, (?) knorpligem Suprascapulare, einem schlanken Coracoid, und außer den im Plastron verwachsenen clavicularen Deckknochen mit langen stabförmigen, oben verbreiterten Cleithra versehen.

Schädel ohne Schläfendurchbrüche, mit dessen stegalen Elementen, nur daß die occipitalen Knochen ganz auf die Hinterwand gerückt sind. Condylus einfach. Parasphenoid, acrodonte Zähne auf den inneren Gaumenknochen, rudimentäre Zähne in den Kieferinnen vorhanden. Unterkieferäste verwachsen mit normal entwickelten Deckknochen und postglenoidaler Verlängerung. Der Hals einschließlich des wohl ausgebildeten Proatlas aus 8 Wirbeln zusammengesetzt, im vorderen Teil mit knöchernen Stachelgruppen besetzt, nur im hinteren Teile retraktil. Wirbel flach diplocoel mit ziemlich großen Dornfortsätzen und zweiköpfigen kurzen Rippen.

Sacrum aus 2 Wirbeln zusammengesetzt, deren Neuralia die Pygalia bilden und deren vorderer (als zwölfter Rumpfwirbel) fast allein das Becken trägt. Becken nur mit Bändern am Panzer befestigt, mit großen medial verbundenen Ischia und Pubis. Foramen obturatorium normal ausgebildet.

Die Füße, von denen nur der normal geformte proximale Teil des Femurs erhalten ist, vermutlich als normale plumpe Gehfüße entwickelt.

Typische Art: *Stegochelys dux* Jaekel. Der Name der Art soll andeuten, daß diese für die Beurteilung der Morphogenie der Schildkröten leitende Gesichtspunkte bot.

Zur Phylogenie der Schildkröten

Wenn wir die Ergebnisse unserer Betrachtungen von *Stegochelys* für die Stammesgeschichte der Schildkröten zusammenfassen, so scheinen mir folgende Tatsachen besondere Beachtung zu verdienen.

1. *Stegochelys* beweist durch ihren stegalen Schädelbau, daß die Schildkröten von keiner der spezialisierteren Tetrapodenklassen abzuleiten sind, sondern direkt von primitiven Stegocephalen herkommen. Nun suchte ich früher darzutun¹⁾, daß die sogenannten Stegocephalen zwei verschiedene Klassen umfassen, einerseits die Hemispondyla mit ihren geteilten Wirbelanlagen, andererseits die Miosauria mit normalen Vollwirbeln. *Stegochelys* hat nun unzweifelhaft holospondyle Wirbel, kann also nur von den Miosauria abstammen. Unter diesen würden nun die höher entwickelten Typen, die ich unter dem alten Namen *Cotylosauria Cope* enger zusammenfaßte, als Ausgangsgruppe unserer *Stegochelys* in näheren Betracht kommen. Von diesen wieder könnten aus dem Formenkreis der *Pareiasauria* kurze gedrungene, im Schädel stark skulpturierte Typen wie *Elginia* (vergl. Abb. 38, S. 153) und der von Herrn v. Huene restaurierte *Scelosaurus* dem Ausgangspunkte der ältesten Schildkröten nahe gestanden haben.

Die nahezu abgeschlossene Ausbildung des Schildkrötentypus in *Stegochelys* und den Panzern von *Proganochelys* Baur, *Proterochersis* E. Fraas und dem neuen von Halberstadt vorliegenden Typus von *Pleurodiren*, sowie die fortgeschrittene Differenzierung dieser Formkreise machen es höchst wahrscheinlich, daß die Entstehung der Schildkröten vor der Trias zu suchen ist und also im obersten Palaeozoikum erfolgte. Ich betone auch hierbei, daß die Skelettbildung den Abschluß morphologischer Umbildungsprozesse kennzeichnet, und daß das Fehlen von erhaltungsfähigen Resten aus ihrer ältesten Bildungsperiode also nicht viel bedeutet, ganz abgesehen von den geologischen Möglichkeiten, die ihre Erhaltung bedingten, und kulturellen Zufällen, die ihre Auffindung veranlaßen.

2. Wie der Panzer der Schildkröten entstand, läßt sich aus dem von *Stegochelys* nicht mehr unmittelbar entnehmen, da derselbe schon durchaus schildkrötenartig ausgebildet ist. Ich stimme mit J. Versluys²⁾

¹⁾ O. Jaekel, Über die Klassen der Tetrapoden (Zoolog. Anzeiger, Bd. 34, 1909, S. 200.

²⁾ J. Versluys, Über die Phylogenie des Panzers der Schildkröten und über die Verwandtschaft der Lederschildkröte (*Dermodochelys coriacea*). Diese Zeitschrift 1914, Bd. I, S. 321.

überein in der Annahme, daß derselbe von kräftigen Hautgebilden auf dem Rücken ausging und erst später in seinem Achsenskelet, Wirbeln und Rippen, eine breitere Unterlage erhielt. Ich glaube also, daß ihr Panzer von der Epidermis seinen Ausgang nahm, daß dann die Kräftigung dieser Hornbuckel zur Bildung knöcherner Buckel führte, wie sie noch auf dem Hals und im Rande des Panzers von *Stegochelys* erhalten sind. Die Anordnung dieser Buckel mag in Längsreihen erfolgt sein, von denen die mittelste die größten enthielt. Erst unter dem Druck dieses Hautpanzers dürfte die Kräftigung und der Zusammenschluß des eigentlichen Rippenpanzers der Schildkröten erfolgt sein. Solche aus Buckeln bestehenden Hautpanzer haben sich in der Trias verschiedene Tetrapoden zugelegt. Ich nenne vor allem deren bestbekanntesten *Placochelys*, der dem der Urschildkröten formal nahe gestanden haben dürfte. Hier finden wir auch unterhalb dieses äußeren Panzers die Rippen stark verbreitert, wenn auch nicht, wie bei den Schildkröten, seitlich zusammengewachsen¹⁾. Eine stärkere Verbreiterung der Rippen der Rumpfregeion finden wir dagegen bei *Eunotosaurus africanus* Seeley²⁾, den schon Herr v. Huene als primitiven Schildkrötenrumpf ansprach, ähnlich rippenartige Platten bei *Otocoelus* Cope³⁾. Ein Buckelpanzer, der dem von *Placochelys* sehr nahe stand, ist schon seit älterer Zeit unter dem Namen *Psephoderma alpinum* H. v. Meyer aus der oberen Trias der Alpen bekannt. In unseren Keuperschichten von Halberstadt habe ich ferner einen neuen Miosaurier gefunden, der einen ähnlichen Buckelpanzer besaß, und den ich vorläufig⁴⁾ als *Plagiosaurus* kurz beschrieben habe. Einen ähnlichen Fund stellte mir auch Prof. Eb. Fraas in Stuttgart zur Bearbeitung in Aussicht, so daß wir vermutlich über diese eigenartige und letzte Miosaurierform bald ins klare kommen werden. Hier sehen wir die medialen Buckel in regulierten Konnex zu den oberen Bögen der Rückenwirbel treten; während die Rippen ihren normalen Habitus behielten. Mit den Schildkröten hat freilich auch diese Form schon wegen ihres ganz breiten und flachen Schädels nichts zu tun, aber sie zeigt, daß die für die ersten Schildkröten supponierte Buckelpanzerung zu jener Zeit sozusagen modern war.

¹⁾ O. Jaekel, *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. (Resultate wiss. Erforschung des Balatonsees, Bd. I, Teil 1, Pal. Anh.).

²⁾ H. G. Seeley, (Quart. Journ. Geol. Soc.), London 1892.

³⁾ E. D. Cope, Second Contribution to the History of the Cotylosauria. (Am. Phils. Soc. 1896, pag. 122, Taf. VII—X).

⁴⁾ Diese Zeitschrift Bd. I, S. 204.

3. Wie sich der innere Panzer der Schildkröten zusammensetzte, geht aus seiner Bildung bei *Stegochelys* vollkommen klar hervor, und ist im einzelnen bei Besprechung dieses Organes S. 91 bis 110 näher erläutert worden. Für die monophyletische Herkunft der Schildkröten spricht unzweideutig die Konstanz in der Zahl der zum Panzerbau herangezogenen Rumpsegmente. Es sind aber nicht, wie angenommen wurde 8, sondern von den 13 Rumpsegmenten 9, die mit ihren Rippen zu dem eigentlichen Carapax verwachsen. Gemeinsam für alle Testudinaten ist dann weiter, daß der vorderste Rumpfwirbel nachträglich zu dem Halse gezogen wird und damit deren phylogenetisch wichtige Zahl um einen erhöht (7 der alten Zählung, 8 meiner Zählung unter Einrechnung des Proatlas), daß das Schulter skelet sich unter den Vorderrand, das Becken unter den Hinterrand des Rückenpanzers schiebt, daß sich ferner das ventrale Plastron bei allen Schildkröten sekundär in gleichartiger Weise in Plattenpaare gliedert. Auch die ganz eigentümliche Spezialisierung des Schulterbogens ist bei allen Schildkröten gleichartig.

4. *Stegochelys* ist in ihrer Organisation sehr viel primitiver als irgend eine bisher bekannt gewordene Schildkröte. Wir können sie also, bis primitivere Formen gefunden werden, als morphologischen Ausgangspunkt der Schildkröten-Organisation ansehen.

5. Innerhalb der jüngeren Schildkröten sondern sich zwei Entwicklungsrichtungen, deren eine zu den in jeder Hinsicht sehr spezialisierten Pleurodiren führt, während die andere die Cryptodiren und die von ihnen im Jura abgezweigten Chelonii sowie die wohl erst in der Kreide abgezweigten Trionychii enthält.

Der primitivste Typus unter den jüngeren Schildkröten sind also die typischen Cryptodira, unter ihnen die Landschildkröten und vor allem die Testudiniden. Es ist faunistisch recht bemerkenswert, daß unsere letzte europäische Landschildkröte von den jüngeren Schildkröten unserer *Stegochelys* noch besonders nahe steht. Das prägt sich fast in allen Organisationsverhältnissen aus, und sollte den jetzt aussterbenden letzten Nachkommen dieses alten Geschlechtes im Lande ihrer Väter noch eine schützende Fürsorge sichern. Die Schildkröten sind unzweifelhaft auf dem Lande entstanden, und haben dort ihre ursprünglichen Merkmale am treuesten bewahren können.

7. Die Seeschildkröten haben sich im Jura von den typischen Cryptodiren abgezweigt, indem sie sich dem Wasserleben am stärksten anpaßten, ihren Rumpf verbreiterten, ihren Kopf nicht mehr einzogen und dafür durch rückwärtige Ausdehnung der Parietalia von neuem schützten, ihre Füße zu Flossen umwandelten, und ihren im Wasser

unnützen Rückenpanzer durch sekundäre Reduktion seiner Elemente erleichterten. Das Endglied dieser Reihe bilden die geologisch jungen Dermocheleyiden, die in der Rückbildung des typischen Schildkrötenpanzers am weitesten fortschritten und sekundär zu dem ursprünglichen Buckelpanzer der Urschildkröten zurückkehrten. In der Gaumenbildung sind sie dabei unter die Spezialisierung der älteren Cheloniden zurückgesunken, und in anderen Eigenheiten, wie der Erhaltung eines Parasphenoids, fast bis zum Typus von Stegochelys zurückgekehrt.

8. Die Trionychiden sind isoliert spezialisierte Sumpfschildkröten, die sich wohl erst in der Kreideperiode von typischen Cryptodiren abzweigten.

9. Die Pleurodiren sind zwar in den großen Zügen ihrer Organisation typische Schildkröten geblieben und nicht allzuweit von den typischen Cryptodiren entfernt, aber in fast allen Einzelheiten ihrer Ausbildung so aberrant und einseitig spezialisiert, daß ihre Abzweigungsstelle von den ältesten Cryptodiren weit zurückliegen muß. Wenn auch die schwäbische Proganochelys unserer Stegochelys offenbar sehr nahe stand und damit, wie schon O. T. Hay vermutete, aus dem Kreise der Pleurodira ausscheiden muß, so sind doch allem Anschein nach die kürzlich von Eb. Fraas beschriebene Proterochersis ebenso wie eine neue mir aus Halberstadt vorliegende Form nicht nur wegen der Befestigung ihres Beckens am Plastron, sondern auch nach dem Bau ihres Panzers als Vorfahren der Pleurodira zu betrachten.

10. Es konnte nur einen provisorischen Wert haben, die älteren und primitiveren Schildkröten als Amphichelydia zusammenzufassen. Solche Sammelgruppen verschleiern die Desiderata der phylogenetischen Forschung. Es hat überhaupt seine Bedenken, Stufen der Entwicklung in systematische Namen zu fassen. Stegochelys steht wieder so tief unter allen Amphichelydia, daß man für seine Stufe wieder eine neue Kategorie schaffen könnte. Wichtiger erscheint mir, die Merkmale der typischen Cryptodira möglichst zurückzuverfolgen und dann festzustellen, wann, wie und wo die Absonderung der Pleurodira einsetzte.

11. Stegochelys werden wir mit Proganochelys aus gleich alten Schichten Württembergs in eine Familie der Stegochelyden stellen können. Ich habe kein Bedenken getragen, diese an die Spitze der Cryptodira zu stellen und deren Definition entsprechend zu modifizieren.

12. Wenn auch die phyletische Selbständigkeit der Schildkröten gegenüber den anderen Tetrapoden durch den Hinzutritt von Stegochelys nicht wesentlich verringert wurde, so beweist deren Organisation doch klar, daß die Schildkröten nichts mit den Reptilien zu tun haben, sondern

den Paratheria und damit den Vorfahren der Säugetiere näherstehen. Ihre Lebensweise, besonders ihre Ernährung mit weichen Kleintieren mag eine hypoplastische Ausbildung ihrer Paratherier-Charaktere bewirkt und sie dadurch weitab von den höheren Nachkommen dieser Klasse in das allgemeine Entwicklungsniveau der Reptilien heruntergedrückt haben. Ob es zweckmäßig sein wird, sie noch weiterhin den Paratheriern einzureihen oder ihnen neben diesen die Selbständigkeit einer Klasse zuzuerkennen, möchte ich erst nach Bearbeitung des übrigen Materiales von Halberstadt erörtern. Auch dann würden die Testudinata mit den Paratheria und Mammalia eine Stammgruppe bilden, die den Reptilia und Aves scharf gegenüberstehen würde.

Nachschrift

Die vorliegende, bereits im Heft 1 dieses Bandes begonnene Arbeit ist durch den Krieg nicht nur zeitlich, sondern auch inhaltlich ungünstig beeinflusst worden. Der Beginn des Krieges drängte mich zu schnellstem Abschluß des damals vorliegenden Manuskriptes. Eine Pause, die ich im Winter 1914/15 in Greifswald als Verwundeter benutzen konnte, veranlaßte mich, der Arbeit mancherlei allgemeinere Gedanken besonders über die Morphologie des Schädels einzufügen, da ich damals nicht wußte, ob ich später noch Gelegenheit finden würde, sie auszusprechen. Nachdem auch der Druck aus technischen Gründen längere Zeit sistiert werden mußte, konnte ich im Frühjahr 1916 den Text nochmals überarbeiten, manches ausschalten, was nicht so recht hineingehörte, und dafür das Beobachtungs- und Illustrationsmaterial durch Präparation und Zeichnungen noch erheblich vervollständigen. Da mir in der Zwischenzeit im Felde die Benutzung der Literatur und anderer Hilfsmittel fast unmöglich war, so haften der Arbeit naturgemäß Mängel an, die ich damit zu entschuldigen bitte, daß es mir vor allem wichtig schien, das weitere Erscheinen unserer palaeontologischen Zeitschrift durch die Unterbrechung meiner Arbeit nicht zu stören. Ich bedauere die Mängel selbst am meisten, da das herrliche Material eine einwandfreie gleichmäßigere Bearbeitung wohl verdient hätte. Auf allgemeinere Ergebnisse zurückzukommen wird mir, wie ich hoffe, die Bearbeitung des weiteren Schildkrötenmateriales von Halberstadt noch Gelegenheit bieten.

Jaekel

Erklärung zur Tafel II

Fig. A. Der Rückenpanzer (Carapax) von *Stegochelys dux*, links das hintere, rechts das vordere Ende, etwas schräg von rechts photographisch aufgenommen, so daß die linke Seite perspektivisch verkürzt wird, und die 4 großen Platten der Mittelreihe für den Beschauer dem Oberrand des Bildes genähert werden. Die radiale Skulptur und die Zickzack-Nähte der großen Platten sind erkennbar, ebenso die Buckelbildung der Platten des Hinterrandes. (Vergl. dazu die Rekonstruktion Fig. 9, S. 107.)

Fig. B. Der Bauchpanzer (Plastron) von außen gesehen, links das hintere, rechts das vordere Ende, das abgebrochen ist und unter dem die das Originalstück tragende Unterlage in der rekonstruierten Form des Vorderendes sichtbar wird. Die dunkle vertikale Linie rechts ist also nur die Abbruchlinie des Panzers, nicht eine Furche, wie sie auf der Fläche des Plastrons als Grenzen der Hornplatten sichtbar sind. Man bemerkt von diesen eine Mittellinie und drei diese im Bilde senkrecht kreuzende Grenzen der seitlichen Plastralia.

Das Plastron hatte ich an den seitlichen Bruchflächen künstlich von dem Rückenpanzer abgelöst, um beider Innenflächen freizulegen, die in Fig. 7 S. 103 und in Fig. 3 und 4 S. 95 und 96 dargestellt wurden.

Die Photographien zu den Figuren der Tafeln II bis V hat Herr Dr. Kalb, Assistent am geol.-mineral. Institut in Greifswald, in dankenswerter Weise angefertigt.



Fig. A

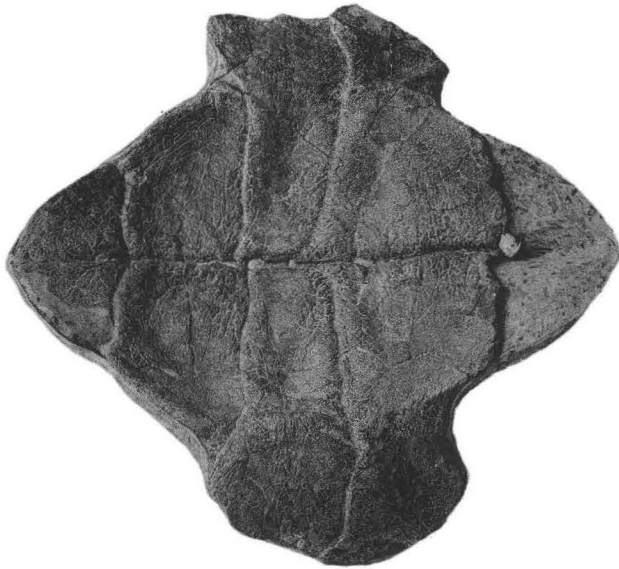


Fig. B

Stegochelys dux Jaekel

Erklärung zur Tafel III

Fig. A. Schultergürtel von *Stegochelys dux* horizontal gelegt, von außen gesehen, so daß im Bilde die Vorderseite oben, die hintere Seite mit der Gelenkfläche (in der Mitte) unten gelegen ist. Von der (rechten) Oberkante der ovalen Gelenkfläche geht eine Kante zu dem Acromion, dem der lange vordere Fortsatz der jüngeren Schildkröten entspricht. Links das Coracoid, rechts das Scapulare, das oben (rechts) regelmäßig abgeschrägt ist und dort wohl ein zu schwach verkalktes und deshalb nicht erhaltenes Suprascapulare trug. Unter der Gelenkfläche das Foramen supracoracoideum s. infrascapulare. Etwa $\frac{1}{2}$ natürl. Größe. (Vergl. Fig. 14—17.)

Fig. B. Der Beckengürtel des kleineren Exemplares I, von vorne gesehen, mit dem ihm ansitzenden oberen Teil des rechten Femur. Man sieht oben in der Mitte den Sacralwirbel, der hier nahezu allein den Beckenring trägt, mit seinen aufwärts divergierenden Praezygapophysen, darunter das Loch des Rückenmarkes, beiderseits neben dem Wirbel die kräftige Sacralrippe, die jederseits an das auch nach oben vortretende Ilium fest angewachsen ist. An den Iliä rechts und links der Vorderrand der großen Gelenkpfanne (Acetabulum), unter ihm median zusammenfassend hinten (im Bilde oben) die Ischia, vorn (unten) die Ossa Pubis, zwischen beiden Knochen jederseits das Foramen obturatorium. Etwa $\frac{3}{8}$ natürl. Größe. (Vergl. Fig. 19.)



Fig. A



Fig. B

Stegochelys dux Jaekel

Erklärung zur Tafel IV

Fig. A. Schädel von *Stegochelys dux* mit geöffnetem Unterkiefer
in seitlicher Ansicht

Zur Beurteilung der Teile vergleiche Tafel V

Fig. B. Unterseite des Schädels von *Stegochelys dux*

Man sieht den Grad der Verdrückung des Schädels; erkennbar sind die Gebißrinnen, zwischen ihnen die Vertiefung der vorderen Gaumenfläche, in der die Choanen münden, getrennt durch den median vortretenden Vomer, dahinter median das höckerig bezahnte Parasphenoid, umfaßt von den Pterygoidea. Auch die beiden Kiefergelenke, der einfache Condylus und die hinten seitlich zurücktretenden Paroccipitalecken sind noch erkennbar. Vergleiche dazu Fig. 44, S. 172.

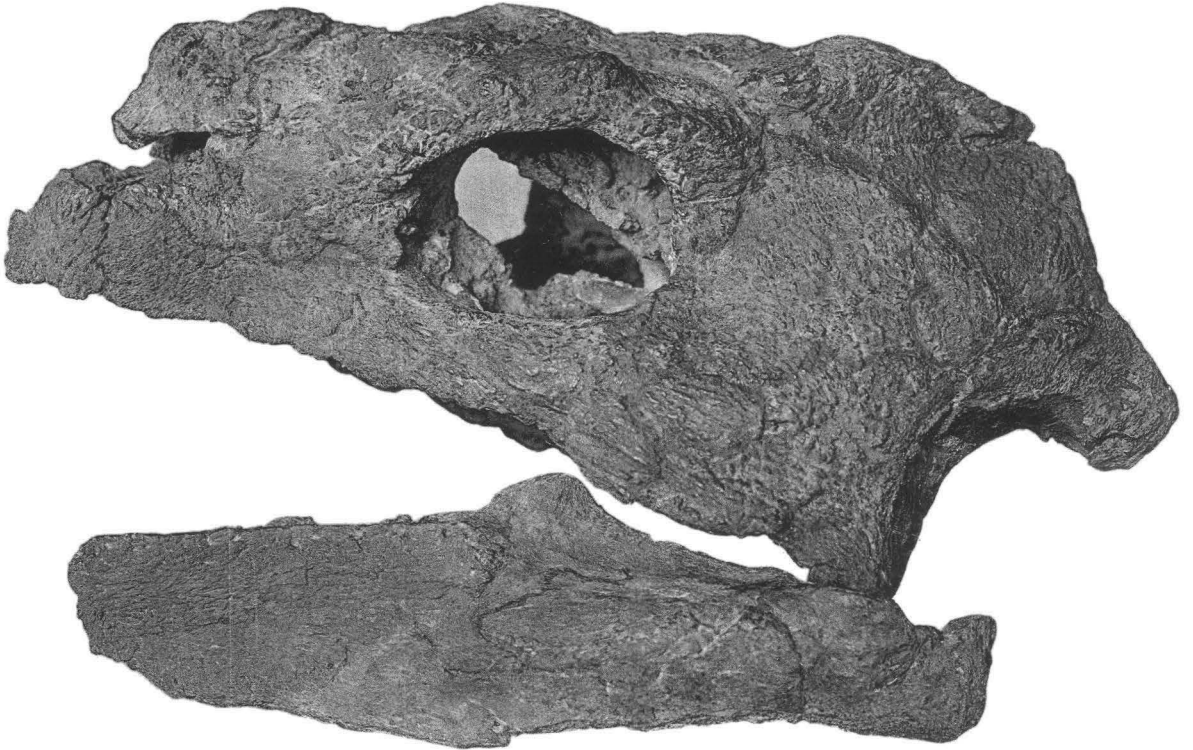


Fig. A

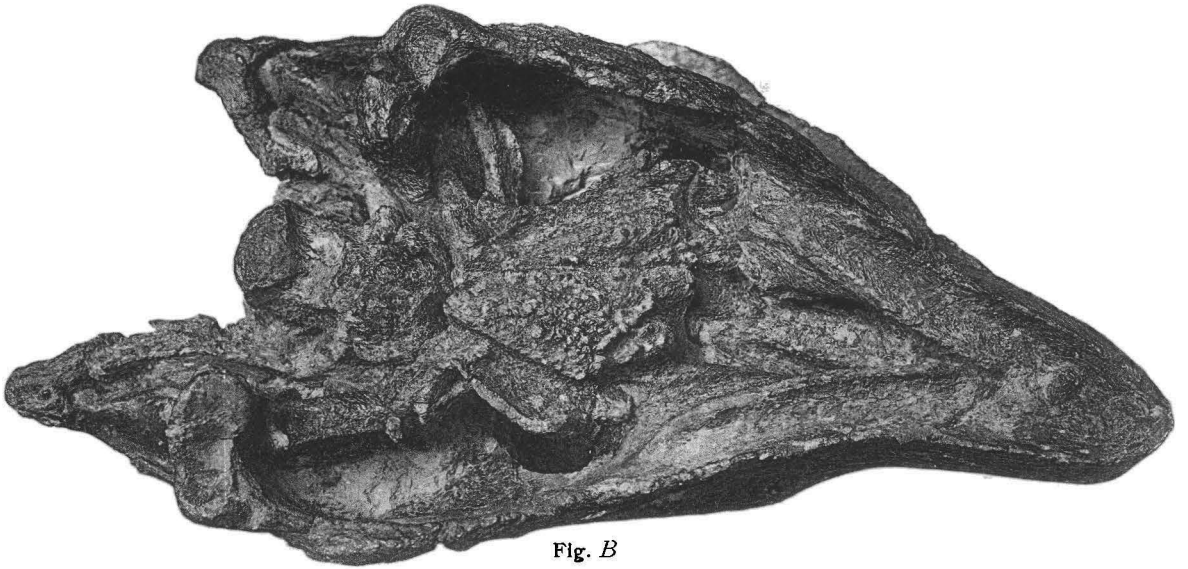


Fig. B

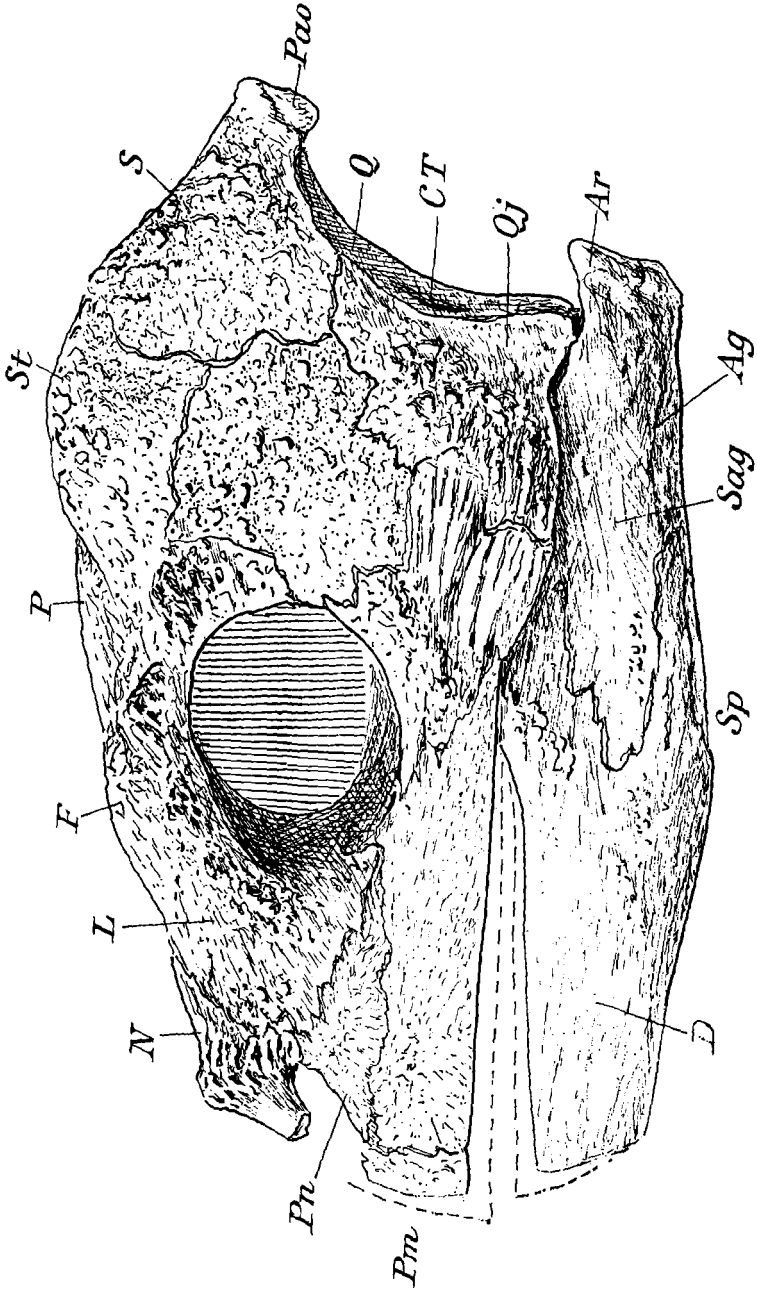
Stegochelys dux Jaekel

Erklärung zur Tafel V

Restaurierte Seitenansicht des Schädels mit dem Unterkiefer
von *Stegochelys dux*, wenig verkleinert

Pm Praemaxillaria, *Pn* Postnasale, *N* Nasalia (wohl entsprechend der Erhaltung am Original zu sehr herausgehoben), *L* Lacrymalia, *F* Frontalia, *P* Parietalia, *St* Supratemporalia, *S* Squamosa, *Pao* Paroccipitalia (Epiotica), *Q* Quadrata, *CT* Cavum Tympani, *Qj* Quadratojugalia.

Am Unterkiefer: *Ar* Articulare, *Ag* Angulare, *Sag* Supraangulare, *Sp* Spleniale, *D* Dentale.



Stegochelys dux Jaekel

Erklärung zur Tafel VI

Der Unterkiefer von *Stegochelys dux*, etwas verkleinert

Fig. A. Rechte Hälfte, Innenseite mit dem Aditus und Exitus Cartilaginis Meckelii deutlich erkennbar.

Fig. B. Linke Hälfte ebenfalls von innen gesehen, das Vorderende (rechts) an der Symphyse ist am Bruch unvollständig.

Fig. C. Linke Hälfte von außen.

Fig. D. Rechte Hälfte von außen.

Vergleiche zu diesen photographischen Abbildungen die Rekonstruktionen Fig. 57, Seite 189.



Fig. A



Fig. B

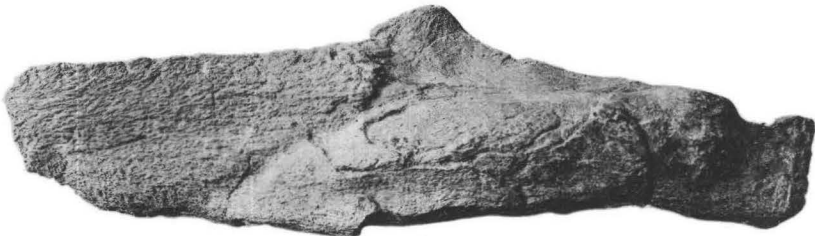


Fig. C

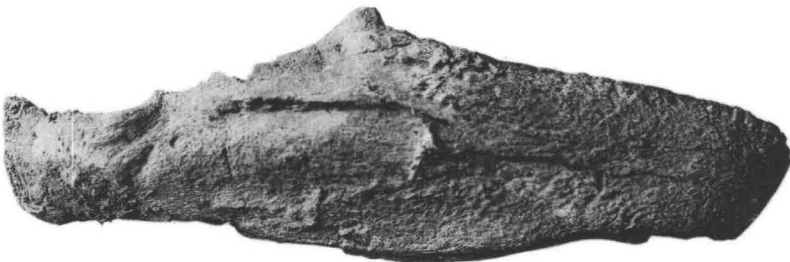
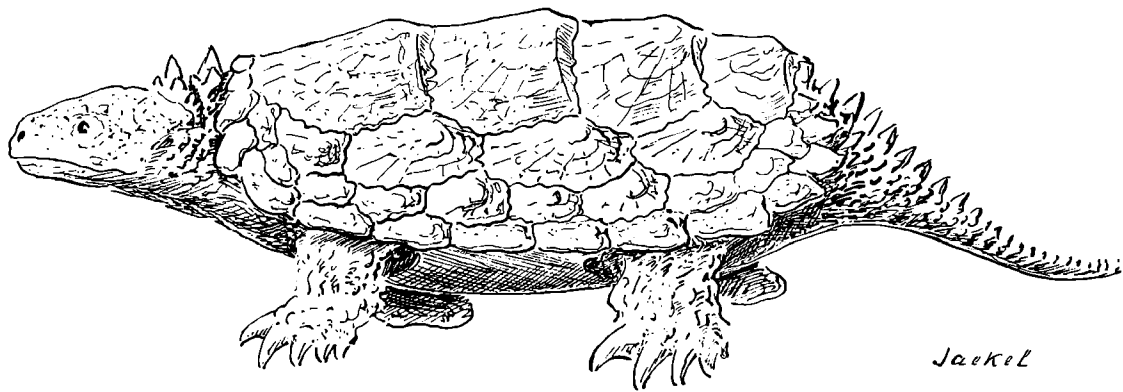


Fig. D

Stegochelys dux Jaekel



Rekonstruktion von *Stegochelys dux* aus dem mittleren Keuper von Halberstadt
etwa $\frac{1}{8}$ natürl. Größe