

Abhandlungen
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung
Neue Folge. Heft 25
1934

Ergebnisse der Forschungsreisen
Prof. E. Stromers
in den Wüsten Ägyptens

II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe
(unterstes Cenoman)

14. Testudinata

von

E. Stromer

Mit einer Tafel

Vorgelegt am 2. Mai 1934

München 1934
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung

Druck der C. H. Beck'schen Buchdruckerei
in Nördlingen

VORWORT

Schildkrötenreste sind in der Baharije-Stufe keineswegs selten. Ich selbst fand bei meinem kurzen Aufenthalte in Baharije einige (STROMER 1914, S. 24 ff.), welche DACQUÉ (1912, S. 6, 7 Taf. II Fig. 3-5) schon kurz behandelt hat, und mein Sammler Markgraf grub dann mehrere aus, auf welche ich z. T. auch schon Bezug genommen habe (z. B. 1914, S. 42). Leider sind es fast nur Bruchstücke von sehr mäßiger Erhaltung, an welchen nur ausnahmsweise Knochennähte oder Schildgrenzen zu sehen sind. Ein ziemlich vollständiger, großer Panzer, den Markgraf ausgrub, wurde von den Angloägyptern widerrechtlich ausgepackt und so ungenügend wieder verpackt, daß er hier in tausend Stücke zertrümmert ankam. Wochenlange Bemühungen, ihn wieder zusammenzusetzen, führten leider nur dazu, daß einige größere Teile sich zusammenfügen ließen, aber sie sind so von Brüchen durchzogen, daß Grenzen von Platten oder Schildern sich fast nirgends mehr feststellen lassen.

Bei der noch sehr geringen Kenntnis mittelkretazischer Schildkröten, besonders Afrikas, mußte aber trotzdem der Versuch gemacht werden, wenigstens einen Teil der Reste zu bestimmen, sind ja doch so seltene darunter wie ein Hirnschädel. Infolge der Unzulänglichkeit des Materials und ungenügender Vorarbeiten über die Osteologie der rezenten Schildkröten stieß dies auf große Schwierigkeiten. Daß ich sie wenigstens einigermaßen überwinden konnte, verdanke ich wesentlich Herrn Prof. L. MÜLLER, dem hiesigen Herpetologen, der mich in seiner schönen Reptilskelettsammlung in der zoologischen Staatssammlung arbeiten ließ und mich dabei mit Rat und Tat unterstützte. Außerdem bin ich Kollegen Prof. DACQUÉ dahier für Anfertigung von Photographien und Herrn Direktor Prof. VAN STRAELEN in Brüssel für gütige Sendung von Photographien des Schädels des *Chitraccephalus* zu besonderem Danke verpflichtet. Herrn Dr. BERCKHEMER in Stuttgart und Prof. Dr. B. PEYER in Zürich schulde ich ferner Dank für einige Auskünfte, den Herren Direktor RAUTER in Stuttgart, Direktor R. RICHTER und Fräulein Dr. EDINGER in Frankfurt a. M., Herrn Prof. FRANZ MAYR in Eichstätt und den Herren Dr. BULMAN und BRIGHTON in Cambridge und Herrn W. J. WHITTARD in London für leihweise Sendung von Vergleichsmaterial.

I. EINZELBESCHREIBUNGEN

APERTOTEMPORALIS BAHARIJENSIS NOV. GEN., NOV. SPEC.

Taf. I, Fig. 1 a—c

An dem Südfuße des Gebel el Dist in grauem, sandigem Tone der Schicht p (STROMER 1914, S. 28, Taf. I, IV, Fig. 4) fanden sich drei Schädelstücke Nr. 1912 VIII 93 beisammen. Sie sind gleichartig gipsig erhalten und etwas verwittert; Nähte kann man nicht feststellen. Die zwei größeren Stücke ließen sich zu dem auf Taf. I, Fig. 1 a—c abgebildeten Hirnschädel zusammenfügen, das dritte Stückchen gehört wahrscheinlich zum Gesichtsschädel, läßt sich aber weder anfügen noch sicher bestimmen. An ihm und in der linken Schläfengrube ist übrigens ein knopfförmiger, anscheinend pathologischer Knochenauswuchs vorhanden. Ich ließ beide abpräparieren, um festzustellen, daß es sich nicht etwa nur um angepreßte Knochenstückchen handelt.

An dem Hirnschädel ist das Hinterhaupt abgewittert, die mediane Crista am Hinterende der Parietalia ein wenig schief verdrückt und hinten unvollständig und die linke Ohrregion etwas nach unten gedrückt, was besonders an der Ventralseite deutlich wird. Vor dem nur rechts erhaltenen Proc. ectopterygoideus ist der Schädel abgewittert. Die Hirnhöhle ist also etwas verdrückt und unvollständig erhalten. Gut erhalten ist aber die Ohrregion auf beiden Seiten. Hier ist der Schädel 9,6 cm breit. Die Höhe von seiner Basis bis zum Dach ist nur ungenau mit etwa 4 cm anzugeben; er war also ziemlich sicher niedrig. Die Länge des Ohrtrichters mit dem Proc. squamosus zusammen beträgt 4,6 cm, der Abstand der Innenränder der Unterkiefergelenke 4 und die geringste Breite der Pterygoidea nur 1,7 cm. Um eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie groß etwa zugehörige Halswirbel und Panzer gewesen sein dürften, maß ich eine *Orbitia borneensis* von ziemlich gleicher Schädelbreite, nämlich 10 cm in der Ohrregion. Die Halswirbelkörper, deren Breite sehr wechselt, sind hier etwa 3,8 cm lang und im Mittel etwa 2 cm breit, und der Panzer ist 55 cm lang und bis zu 35 cm breit mit etwa 0,5 cm dicken Knochenplatten. Obwohl diese Verhältnisse bei Schildkröten ziemlich stark schwanken, läßt sich danach doch eine Panzerlänge von ungefähr einem halben Meter für das Fossil annehmen. Es ist von Bedeutung, hier festzustellen, daß in der Größe zu dem Schädel passende Panzerreste leider kaum vorliegen, denn selbst die später zu beschreibenden Stücke Nr. 1912 VIII 95 erscheinen mit 1 cm Dicke etwas zu groß.

Von oben sieht man die Parietalia sich ähnlich wie bei *Testudo* und *Trionyx* nach hinten zu in einen ganz schmalen Mediankamm verschmälern, dessen Rückragen leider nicht feststellbar ist. Während aber hier der Kamm ein wenig vor der Verbindungslinie der Vorderränder der Ohrtrichter beginnt, pflegt er bei den genannten zwei Gattungen etwas weiter hinten, bei *Terrapene (Cistudo) carolina* aber weiter vorn zu beginnen. Viel wichtiger ist, daß die gute Erhaltung der Ohrregion dafür bürgt, daß sicher weder ein Schläfendach noch irgendein Schläfen- oder Jochbogen vorhanden ist. Wie die bei Schildkröten

stets vorhandene knöcherne Umgrenzung hinter den Augenhöhlen beschaffen war, läßt sich aber nicht feststellen. Mit dem erwähnten Befunde aber scheiden alle bisher bekannten Schildkrötenschädel von der oberen Trias an bis zur obersten Kreide, über die am Schlusse noch zu sprechen ist, zu einem näheren Vergleiche aus, außer †*Chitra-cephalus Dollo* (1884)¹ aus dem Wealden von Belgien, der aber leider weder genügend beschrieben noch genau abgebildet ist. Alle besitzen nämlich ein geschlossenes Schläfendach. Die ganzen †*Amphichelydia* und *Chelonoidea* mit geschlossenem Schädeldache und vereinzelte *Pleudira* und *Cryptodira* mit einem solchen, *Chelyidae* wie *Platemys*, *Emydura* und *Elseya* mit bis weit hinten breiten Parietalia, alle *Trionychia* und die große Mehrzahl der *Cryptodira* und *Pleurodira* mit unteren Jochbogen sind ebenfalls nicht näher vergleichbar, auch *Chelyidae* mit oberem, hinterem Schläfenbogen wie *Hydromedusa* und *Platemys* nicht. Allerdings ist dieser Bogen manchmal sehr schwach, so daß er leicht völlig fehlen kann, wie bei *Chelodina* (s. Abbildung in HOFMANN 1890, Taf. 13, Fig. 5 und 16, Fig. 3 und in BOULENGER 1889, S. 213!).

Außer diesem Chelyiden sind in bezug auf das völlige Fehlen der Jochbögen unter den rezenten Schildkröten nur wenige *Testudinidae*, Arten von *Terrapene* (= *Cistudo*), *Nicoria* und *Geoemyda* ähnlich. Zu viel systematischer Wert darf aber auch auf das völlige Fehlen des unteren Jochbogens nicht gelegt werden, da ja nicht nur sich nahestehende Gattungen und Arten sich darin verschieden verhalten. *Nicoria trijuga* z. B. (s. Abbildung Nr. 34 auf S. 119 in BOULENGER 1889!) besitzt noch einen ganz schmalen Jochbogen, und eine *Terrapene triunguis* der hiesigen zoologischen Sammlung einen solchen nur auf einer Seite, *Terrapene carolina* aber aus der Naturaliensammlung in Stuttgart beiderseits keine Spur mehr.

Die Ohrregion bietet nun weitere wichtige Merkmale. Der Trichterrand besitzt nämlich hinten unten eine breite, aber nur ganz seichte Kerbe, wie manchmal bei *Cryptodira*, während nach BOULENGER (1889, S. 189 und 239) bei rezenten *Pleurodira* und *Trionychia* der Randring des Trichters nicht oder nur ganz schmal unterbrochen ist. Bei rezenten *Trionychia* ist ferner nach meinen Befunden in der hiesigen zoologischen Sammlung der hintere Fortsatz des Squamosum, der Proc. squamosus, stets sehr lang. Bei dem Fossil aber gleicht er in seiner Stärke und Form am meisten dem von *Cryptodira*, wo er im kleinen übrigens sehr wechselnd gestaltet ist. In der Regel scheint er hier seitlich platt zu sein, bei *Terrapene carolina* jedoch ist er dick kegelförmig und bei dem Fossil dorsoventral platt. Wenn man die Außenseite sich wesentlich nach unten gewendet vorstellt, ist *Orbitia borneensis* besonders ähnlich.

Die Oberfläche des Proc. squamosus sieht wie dort fast nur nach oben, das Hinterende aber ist breit abgestutzt statt gerundet spitzwinkelig. An der Außenseite zieht sich von dem oberen Teile des Hinterrandes des Ohrtrichters eine Kante nach hinten, bei *Orbitia* nach hinten oben, unter welcher eine breite Rinne nach hinten läuft. Deren Ventralgrenze ist wieder eine Kante, medial von der eine zweite Rinne von vorn nach hinten läuft. Während aber bei *Orbitia* die mittlere Kante der ersten parallel zum Hintereck

¹ Nur fossil bekannte Gruppen oder Gattungen werden im folgenden mit einem vorgesetzten Kreuze bezeichnet.

führt und vorn von dem Cavum Tympani durch einen tiefen Einschnitt von ihr getrennt ist, ist letzterer, wie schon erwähnt, am Fossil ganz seicht, und die Kante konvergiert mit der ersten zu dem hinteren Außeneck des Fortsatzes hin. Diese Einzelheiten haben aber ziemlich sicher nur in der Einzelsystematik Bedeutung.

Von größerer Wichtigkeit ist, daß hinten an der Ohrregion offenbar kein offener Spalt wie z. B. bei *Orbitia* oder auch nur eine größere Öffnung vorhanden ist, sondern höchstens ein kleines Foramen, das aber nicht herauszupräparieren ist. Die Vorderseite der Region ist platt ohne Vorsprung am Oberrande, wie ihn viele *Cryptodira* wie *Orbitia*, *Testudo* und *Terrapene* besitzen.

An der Schädelunterseite ist zunächst das Gelenk für den Unterkiefer bezeichnend ausgebildet. Es befindet sich im Gegensatze zur Norm der Schildkröten nicht ganz am Seitenrande und ragt nur 1,2 cm unter die Basalfläche des Hirnschädels. Die 1,1 cm breite Gelenkfläche ist deutlich querkonkav und nur etwas längskonvex. Eine Trennung in zwei Flächen wie bei *Trionychia* fehlt also. Von diesen und von solchen Formen wie *Podocnemis*, *Hydraspis* oder *Chelone* unterscheidet auch, daß dort der Gelenkfortsatz ganz niedrig ist, und von *Testudo*, daß er dort erheblich höher ist und etwas nach vorn ragt. *Orbitia* ist in der Höhe des Fortsatzes ähnlich, aber die Gelenkfläche ist dort kaum längskonvex und in der Mitte eingeschnürt.

Bemerkenswert ist, daß die Schädelunterseite ganz flach ist, die Pterygoidea vor den Unterkiefergelenken schmal, und daß nahe vor letzteren jederseits ein nur rechts erhaltener starker Proc. ectopterygoideus seitlich ragt mit verbreitertem, auf- und eingebogenem Ende. Durch ihn wird oben eine Rinne seitlich und unten begrenzt, die offenbar von hinten her in die Augenhöhle führte.

Die Schmalheit der Pterygoidea nun findet sich auch bei *Chelonoidea* und *Cryptodira*, unterscheidet aber von rezenten *Trionychia* und *Pleurodira*. Sie ist nach LYDEKKER (1889, S. 228) bei allen jurassischen Schildkröten vorhanden, worauf am Schlusse zurückzukommen ist. Daß ihr Seitenrand nicht aufgebogen oder ihre Mitte nicht querkonkav ist, läßt von *Trionychia* oder Formen wie *Testudo* und *Podocnemis* unterscheiden, während z. B. *Orbitia* und *Terrapene* sich ähnlich verhalten.

Bei rezenten *Chelonoidea* und *Trionychia* scheint ein Proc. ectopterygoideus zu fehlen, bei rezenten *Cryptodira* stets weit vorn zu liegen und meistens nur ein kleines, seitlich ragendes Eckchen zu sein. Bei der mir vorliegenden *Terrapene carolina* aber und bei *Geoemyda grandis* (s. Abbildung in BOULENGER 1889, S. 136!) ist das Eck etwas stärker und sein Ende durch seitliche Abplattung verbreitert, was auch ZDANSKY (1925, S. 111) hervorhob. Die rezenten *Pleurodira* aber besitzen sämtlich einen ganz ähnlichen, großen und hakenförmig aufgebogenen Proc. ectopterygoideus wie der vorliegende fossile Schädel, was die Abbildungen in BOULENGER (1889, S. 192, 200, 213, 217, 220, 229 und 234) zeigen. Er liegt gewöhnlich in der Mitte der Länge zwischen dem Unterkiefergelenk und dem Hinterende des Oberkiefers, also etwas weiter vorn als hier. Bei *Chelodina* und besonders *Chelys* springt er allerdings seitlich nicht so vor, und bei *Podocnemis* ist er von vorn nach hinten abgeplattet. Jedoch darf dieser Hakenfortsatz als für rezente *Pleudira* bezeichnend gelten.

Seine Bedeutung erscheint durch ZDANSKY (1925, S. 100) insofern aufgeklärt, als die durch ihn begrenzte Rinne, die Fossa suprapterygoidea, zur Aufnahme des in diesem

Fälle besonders langen *Musc. pterygoideus* dienen soll. Es scheint mir aber dies einer kleinen Modifikation zu bedürfen. Nach den sorgfältigen Untersuchungen LAKJERS nämlich (1926, S. 69, 70, Taf. 26), der leider keine *Pleurodira* untersuchte und die Arbeit ZDANSKYS nicht kannte, ist bei *Cryptodira* und *Chelonoidea* jederseits ein einheitlicher *Musc. pterygoideus* vorhanden, der an der, wie oben erwähnt, oft querkonkaven oder durch herabragende Seitenränder begrenzten Ventralseite der Pterygoidea und an deren Seitenrande und Dorsalfläche entspringt. Bei *Trionyx* aber entspringt oben an deren Seitenrande ein vom medialen Teile des Muskels abgesonderter Teil. Der von ZDANSKY erwähnte *Musc. pterygoideus* dürfte nach meiner Ansicht nur diesem seitlichen *Musc. ectopterygoideus* entsprechen, der eben bei *Pleudira* von dem unteren medialen völlig getrennt und besonders stark und lang wäre.

Die Diagnose des Schädels Nr. 1912 VIII 93 lautet nach allem folgendermaßen: Hirnschädel bis 9,5 cm breit, nicht hoch, ohne Schläfendach oder Schläfenbögen. Ohrtrichterrand hinten nur mit ganz seichtem, breitem Einschnitt; Ohrregion hinten ohne Spalt oder großes Foramen, vorn oben ohne Vorsprung. Proc. squamosus nicht lang, dorsoventral platt, hinten abgestutzt, außen mit zwei Längskanten. Unterkiefergelenk nicht ganz seitlich auf mäßig hohem Fortsatze, einheitlich, querkonkav und etwas längskonvex. Pterygoidea flach und schmal, nahe vor dem Unterkiefergelenke mit starkem, hakenförmigem Proc. ectopterygoideus.

Was nun die Bestimmung des Schädels anlangt, so genügen trotz seiner Unvollständigkeit die genau beschriebenen Merkmale, um festzustellen, daß er deutlich von allen fossilen und rezenten abweicht, und daß er sicher nicht zu *Chelonoidea* oder *Trionychia* gehört. Die meisten und wichtigsten Merkmale verweisen auf *Cryptodira*, nur der Proc. ectopterygoideus ist ganz pleurodirentartig ausgebildet. Leider konnte ich nur sehr wenig darüber finden, wie dieser Fortsatz sich bei †*Amphichelydia* verhält. Bei †*Glyptops plicatulus* (COPE), einem †*Pleurosterniden* aus dem obersten Jura, sind nach HAY (1908, S. 48/49, Taf. 5, Fig. 4) die Pterygoidea breit und ist weit vor dem Unterkiefergelenke ein großer Proc. ectopterygoideus vorhanden, der vielleicht aufgebogen war, bei den †*Baenidae* aber sind die Pterygoidea zwar auch breit, aber höchstens weit vorn ist ein Proc. ectopterygoideus als kleines Seiteneck wie in der Regel bei *Cryptodira* vorhanden, so bei †*Eubaena cephalica* HAY aus oberster Kreide (HAY 1908, S. 83, Taf. 21, Fig. 2), während bei der gleichalterigen †*Eubaena latifrons* HAY (1908, S. 84, Textfig. 70) davon nichts zu sehen ist. Da bei den mitteleozänen †*Baena* und †*Chisternon* ähnliche Verhältnisse wie bei †*Eubaena cephalica* vorhanden sind, wie die Abbildungen in HAY (1908) zeigen, darf man wohl annehmen, daß bei den †*Baenidae* die Pterygoidea zwar breiter sind als bei *Cryptodira*, der Proc. ectopterygoideus sich aber wie bei diesen verhält. Bei den geologisch viel älteren †*Pleurosternidae* aber könnte er pleurodirentartig sein, wie er es offenbar auch bei der obersenenen †*Bothremys cooki* LEIDY ist (HAY 1908, S. 104), die zu den *Pleurodira* gestellt wird (WOODWARD 1932, S. 309/10) und, wie jene rezenten, breite Pterygoidea besitzt.

Schon wegen der Ausbildung der Schläfenregion kommt unter den fossilen, mesozoischen Schädeln nur der unterkretazische von †*Chitrasephalus* DOLLO für näheren Vergleich in Betracht. Dieser ist aber leider aus den auf S. 6 schon erwähnten Gründen kaum möglich, obwohl Herr Direktor VAN STRAELEN die Güte hatte, mir eigens gefer-

tigte, gute Photographien der oberen und rechten Seite des Schädels zu senden. Immerhin lassen sich damit sehr deutliche Unterschiede feststellen. Der Schädel von †*Chitracephalus* ist viel kleiner, nur etwa 2 cm breit und 4 cm lang und erinnert stark an den von *Chelyidae*. Er ist auffällig gestreckt, nach hinten zu nicht verbreitert, und seine Augenhöhlen liegen wie bei diesen sehr weit vorn. Dies alles ist bei dem vorliegenden Schädel kaum anzunehmen, da der Proc. ectopterygoideus sehr nahe vor dem Unterkiefergelenke liegt und die Augenhöhle doch nicht weit vor ihm gelegen haben kann. Ferner läuft das Schädeldach hinten erst hinter der Ohrregion spitz zu, und der Proc. squamosus dürfte länger sein.

Bei der sonstigen Eigenart der Wirbeltiere der Baharije-Stufe und der noch geringen Kenntnis mittelkretazischer Schildkröten überhaupt ist von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß hier eine neue Gattung vorliegt, die sich nicht einfach in die bisher bekannten Familien einreihen läßt. Das erhaltene Schädelstück zeigt auch, wie aus der obigen Diagnose zu ersehen ist, genug bezeichnende Merkmale, so daß sich die Aufstellung einer neuen Gattung und Art *Apertotemporalis baharijensis* rechtfertigt.

? PELOMEDUSIDAE, G. ET SP. INDET.

Taf. I, Fig. 5a, b

DACQUÉ (1912, S. 7 und 40, Taf. II, Fig. 3-5) hat zwei kleine Knochenstücke Nr. 1911 XII 33 als die eines Humerus und Ilium besprochen und abgebildet und sie als vielleicht einem *Testudiniden* angehörig bezeichnet. Falls sich dies bestätigen ließe, wäre es stammesgeschichtlich von Bedeutung.

Seine Fundschichtangabe ist aber irrig, denn ich selbst fand die Reste beisammen oben am Gebel el Dist in Breccie 7 d (STROMER 1914, S. 25, Taf. I), die an Resten von *Elasmobranchiern* reich, also marin ist, demnach höher oben in der Baharije-Stufe als fast alle sonstigen Wirbeltierreste. Das eine Stückchen ist zu unvollständig zu irgendeiner Bestimmung, das andere hat nach meinen Vergleichen keine besondere Ähnlichkeit mit dem Humerus eines *Testudiniden*. Denn bei diesen ist der Umriß des Kopfes ungefähr kreisförmig bis etwas oval und der Proc. lateralis stets stark eingebogen.

Es handelt sich um die obere Hälfte eines linken Femur, die ich nach sorgfältiger Präparation nochmals abbilde (Taf. I, Fig. 5a, b). Bezeichnend ist, daß bei senkrechter Stellung wie in der Abbildung der Kopf stark längsoval ist und schräg zur Längsachse des Femur steht, hinten oben lateralwärts sich wenig verschmälert, vorn unten aber in einem spitz herabhängenden Eck endigt.¹ Die Fossa intertrochanterica ist breit, aber nicht tief und nicht von der Schafttrückseite abgegrenzt. Beide Trochanter sind unvollständig erhalten, doch scheint der oben verletzte Troch. major kaum stärker als der andere ge-

¹ Der Kopf des Humerus scheint nicht nur bei *Testudinidae*, sondern allermeist bei Schildkröten im Umriß ungefähr kreisförmig bis etwas oval zu sein, bei *Emydura* (= *Chelemys* nach Hofmann 1890, Taf. IX, Fig. 4) allerdings deutlich oval.

wesen zu sein. Dieser, nur unten vollständig, scheint nur etwas nach hinten gewendet gewesen zu sein. Der Schaft ist schlank und, soweit erhalten, ziemlich gerade, an der Bruchstelle im Querschnitte kreisförmig.

Es lohnt sich natürlich nicht, wegen eines unvollständigen Knochens eingehende Vergleiche und Vorstudien über die Bestimmbarkeit des Femur der *Testudinata* zu machen. Aber nach HOFMANN (1890, S. 51) ist gerade das erhaltene Oberende systematisch sehr gut brauchbar zur Unterscheidung von Schildkrötengruppen. Bei *Chelyidae*, z. B. *Emydura* (= *Chelemys*, l. c., Taf. XI, Fig. 4, 5), Land- und Seeschildkröten, z. B. *Chelonia*, l. c., Taf. XI, Fig. 6, 7, ist nämlich der Trochanter major groß, Trochanter minor klein, und dazwischen liegt außer bei *Chelyidae* keine oder nur eine schwache Fossa intertrochanterica. Bei *Emyidae* und *Trionychoidea* aber sind beide Trochanter fast gleich, und bei ihnen wie bei *Chelyidae* liegt dazwischen eine tiefe Fossa. Dazu möchte ich einige Vergleiche mit Material der hiesigen paläontologischen und vor allem zoologischen Sammlung mitteilen, weil sie nicht nur zur ungefähren Bestimmung des vorliegenden Restes von Bedeutung sind, sondern zur Ergänzung und Berichtigung von HOFMANN'S Angaben.

Das plumpe, kurze Femur von *Chelonoidea* (s. Taf. XI, Fig. 6, 7 in HOFMANN 1890!) kommt für einen näheren Vergleich überhaupt nicht in Betracht. Von *Trionychoidea* ist bei einer *Trionyx sinensis* und *Chitra indica* der Kopf zwar dem des Fossils ähnlich, aber er läuft nach unten nicht in eine Spitze aus. Die Fossa intertrochanterica ist etwas tiefer und entgegen der Behauptung HOFMANN'S ragt der Troch. major deutlich höher als der Troch. minor. Unter den *Cryptodira* ist bei mehreren rezenten und fossilen *Testudo*-Arten das Femur stark von dem vorliegenden verschieden. Denn nicht nur fehlt dem Gelenkkopfe die untere Spitze, sondern die Fossa intertroch. ist nur eine ganz kleine, nach oben geöffnete Grube, da beide, an Größe wenig verschiedenen Trochanter sich genähert und durch eine Querverdickung verbunden sind. *Emys orbicularis* weicht im Kopfe noch stärker ab, da er unten breit gerundet ist, gegen den Troch. major zu aber spitz zuläuft. Beide Troch. sind auch hier fast gleich, die Fossa ist tiefer und unten von der Schaftthinterfläche abgegrenzt.

Von *Pleurodira* endlich hat *Chelys fimbriata*, soweit vergleichbar, ähnliche, unter sich fast gleiche Trochanter wie das Fossil, doch ist die Fossa ein wenig tiefer. Der Kopf aber ist distal gerundet und verschmälert sich nach oben hinten zu stark, weicht also wie der von *Emys* sehr deutlich ab. Bei *Podocnemis unifilis* aber ist der Kopf dem fossilen sehr ähnlich, nur ist seine untere Spitze sehr klein. Die Fossa ist ebenfalls breit, aber besonders seicht. Der Troch. minor jedoch ist dicker und der Troch. major sogar deutlich schwächer als er und an dem fossilen Femur.

Danach erscheint das Oberende des Femur der Schildkröten in der Tat systematisch brauchbar, aber die Behauptungen HOFMANN'S bedürften der Nachprüfung und Ergänzung an größerem Material. Das vorliegende Femur gehört sicher nicht zu *Chelonoidea* oder *Cryptodira*, auch kaum zu *Trionychoidea* oder *Chelyidae* oder zu †*Amphichelydia*, soweit die Abbildungen in HAY (1908, S. 50, Textfig. 25, 26 und S. 78, Textfig. 65, 66a) des Femur von †*Glyptops plicatulus* und †*Baëna riparia* Schlüsse zulassen. Eine Zugehörigkeit zu *Pelomedusidae* erscheint aber wohl möglich. Leider fanden sich keine bestimmbareren Panzerreste, die zu dem Femur gehören könnten. Fast alle vorliegenden sonstigen Schildkrötenreste gehören überdies sehr viel größeren Tieren an.

? PLEURODIRA, G. ET SP. INDET.

Taf. I, Fig. 2a, b und 4

In halber Höhe des Gebel el Dist ist das rechte und linke Hinterende, wovon das linke kleiner ist, und ein Brückenstückchen, das bis 1 cm dick ist, des Plastrons Nr. 1912 VIII 95 gefunden. Die Hinterenden der Xiphiplastron gleichen im wesentlichen solchen von *Podocnemis*, auch in bezug auf die Anwachsstelle der Ischia. Nach der Fundortsbezeichnung und Erhaltung könnten einige Panzerstücke Nr. 1912 VIII 95a dazu gehören, sie sind aber bis 1,3 cm dick. Ein Neurale ist hier 6,5 cm breit und über 9 cm lang. Nach der Beckenbefestigung könnte wohl eine pleurodire Schildkröte vorliegen, aber ebensogut eine amphichelyde.

Wenige Panzerstücke Nr. 1912 VIII 94 vom Osthange des Gebel el Dist, etwa 15 m über der Basis gefunden, sind bis 1,2 cm dick und besitzen eine deutliche Skulptur aus Leisten und mehr oder weniger spitzen, unregelmäßigen Höckerchen, Taf. I, Fig. 2a, b. Das abgebildete, größte davon dürfte der seitliche Teil eines linken Hypo- und Xiphiplastron sein. Die Naht zwischen beiden läuft von der Mitte des geraden, 7 cm lang erhaltenen Seitenrandes nach innen, etwas vorn über 6,5 cm lang. 3,5 cm dahinter bildet der Seitenrand ein stumpfes Eck und verläuft dann nach hinten innen. Hier ist auf der Innenseite der Platte die wie z. B. bei *Chelys* ganz bis zum Rande reichende Ansatzstelle des Os pubis z. T. erhalten. Es scheint also auch hier eine pleurodirentartige Beckenbefestigung vorhanden gewesen zu sein. Die systematische Bedeutung der Panzerskulptur soll erst am Schlusse im Zusammenhange behandelt werden.

Ein von mir am Fundorte B auf dem Gebel Mandische (1914, S. 31) gefundenes Panzerstück Nr. 1911 XII 55, Taf. I, Fig. 4 ist ungefähr rechteckig mit 12:12 cm Seitenlänge und 1,8 cm Dicke. Es zeigt trotz guter Erhaltung keine Naht, stammt also von einem sehr großen Tiere. Es ist nur ein konvex verlaufender, dünner Seitenrand erhalten, senkrecht zu dem ein ein wenig verletzter, außen rinnenförmig vertiefter Rand verläuft; die zwei andern Ränder sind Bruchstellen. Die fast ebene Außenfläche ist deutlich grubig skulptiert, was eher an *Crocodylus* als an *Trionyx* erinnert und deutlich von der Skulptur der oben beschriebenen Reste abweicht. Auch hier sind Schildergrenzen nicht zu sehen. An dem Seitenrande fehlt jede Skulptur bis zu einer Breite von 3 cm.

Auf der Innenseite läuft parallel dem freien Rande mitten durch das Stück ein etwas querconvex gewölbter Streifen mit Knochenlängsfasern, der am Rinnenrande in einem kleinen Randvorsprung endet. Er erinnert an die Rippe einer Schildkröte, von ihm geht aber wenige Zentimeter von der Rinne entfernt spitzwinklig ein ähnlicher quergewölbter Streifen zu dem freien Rande, der an seinem Ende besonders konvex und innen etwas verdickt ist.

Wegen der Flachheit des Stückes und dieser Abzweigung kann es sich nicht um ein Costale handeln. Bei großen *Cyclanorbis* ziehen sich auf den skulptierten Plastralplatten innen ebenfalls flach quergewölbte Streifen hin, vor allem Randzacken verbindend, und im Hyohypoplastron stoßen solche verdickte Streifen auch unter spitzen Winkeln zusammen. Wo ferner starke Zacken in andere Platten eingreifen, sind Ränder auch rinnenförmig. Dies spricht dafür, daß es sich um ein seitliches Stück des Hyo- oder Hypoplastrons einer *Tryonichiden*-ähnlichen Schildkröte handelt. Es muß aber ausdrücklich betont werden, daß die Skulptur nichts für die Zugehörigkeit zu dieser Familie beweist, wie am Schlusse noch erwiesen werden soll.

CFR. CHELYIDAE, G. ET SP. INDET.

Taf. I, Fig. 3a, b

Die im Vorwort erwähnten Panzertrümmer Nr. 1922 X 53 einer sehr großen Schildkröte grub MARKGRAF 1914 in der Kesselsohle etwa 200 m nördlich des Gebel Majesre aus, also aus der tiefsten Schicht p. Es ist auch ein hinten unvollständiger Halswirbel, Taf. I, Fig. 3a, b dabei.¹ Er ist über 5,5 cm lang; da links ein Stückchen des Hinterrandes des Neuralbogens 5,4 cm hinter dem Körpervorderende erhalten ist, war der Körper offenbar nicht sehr lang. Vorn ist der Körper 3,1 cm breit und etwa 2,3 cm hoch, also nur etwas breiter als hoch, aber hinten, wo er leider auch unten verletzt ist, muß er sehr niedrig gewesen sein, wie aus der Lage des Bodens des For. vertebrale hervorgeht. Die Vorderseite, die schräg zu diesem Boden steht, ist konkav, die hintere muß, wie nicht selten bei Schildkröten, so stark quergestreckt gewesen sein, daß das Gelenk hier wohl ein Ginglymus war, das nur Bewegungen in der senkrechten Ebene erlaubte. Die Körperseiten sind abgeplattet und stoßen unten in einem First zusammen. Es fehlt aber eine Hypapophyse, wie sie *Podocnemis* hat, oder eine besondere ventrale Längsleiste, wie bei *Chelys*, *Testudo*, *Orbitia* oder auch nur *Trionyx*. Seitlich vorn besitzen sehr viele, wenn nicht die meisten Schildkröten, z. B. *Podocnemis*, *Testudo*, *Orbitia* und *Trionyx* einen mehr oder minder starken Parapophysenhöcker, *Chelys*, *Chelodina* und *Hydromedusa* aber, also vielleicht alle *Chelyidae*, keinen. Hierin schließt sich der Wirbel völlig den genannten *Chelyidae* an; nach VAILLANT (1880, Taf. 29, Fig. XII) hat jedoch auch *Sternothaerus* keinen solchen Höcker.

Als Besonderheit diesen und allen verglichenen anderen Schildkröten gegenüber beginnt an jeder Körperseite in etwa zwei Drittel der Höhe, ungefähr an der Stelle, wo oft der erwähnte Höcker sich vorfindet, eine Längskante, die stärker werdend nach hinten zu allmählich aufsteigt bis zur Mitte der Höhe des Neuralkanales. Sie ist hier am hinteren Bruchende des Wirbels so verdickt, daß hier höchst wahrscheinlich ein Querfortsatz seitlich ragte. Wegen des erwähnten Hinterrandes der Lamina perpendicularis des Neuralbogens kann dieser aber nur sehr schmal gewesen sein und lag verhältnismäßig weit hinten. Bei den genannten *Chelyidae*, *Sternothaerus* und *Podocnemis* wie überhaupt bei *Pleurodira*, aber auch bei †*Chisternum hebraicum*, einer amphichelyden Schildkröte aus dem Mitteleozän Nordamerikas (HAY 1908, S. 90, 91, Textfig. 82, 83) ist im Gegensatz zu *Cryptodira*, *Trionychia* und *Chelonioidea* ebenfalls ein von der Seite des Neuralbogens entspringender Querfortsatz vorhanden, aber dessen Basis ist breiter und liegt fast stets in der Mitte der Länge.

Der Neuralbogen ist übrigens völlig mit dem Körper verwachsen, was für hohes Lebensalter des betreffenden Tieres spricht (VAILLANT 1880, S. 11). Sein Vorderrand entspringt etwas hinter dem des Körpers und ist zwischen den Praezygapophysen nicht breit oder tief konkav ausgeschnitten wie etwa bei *Orbitia* oder *Trionyx*, sondern nur sehr wenig wie bei *Testudo*, *Chelys* oder *Podocnemis*. Der Proc. spin. ist abgebrochen, war aber vielleicht stärker als bei den meisten der verglichenen Schildkröten (*Testudo*, *Orbitia*, *Trio-*

¹ Zum Vergleiche verweise ich auf die grundlegende und mit sehr vielen guten Abbildungen versehene Arbeit von VAILLANT, 1880.

nyx, *Chelys*, *Podocnemis*). Er ist ja nie stark (VAILLANT 1880, S. 11). Die Praezygapophysen ragen stark nach oben und vorn und etwas nach außen. Ihre querkonkaven, ungefähr kreisförmigen Gelenkflächen sehen noch oben und innen. Der Neuralkanal endlich ist hochoval.

Der Halswirbel gehörte nach allem einer alten, sehr großen und kurzhalsigen Schildkröte an. Er gleicht am meisten denjenigen von *Chelyidae*, zeichnet sich aber durch das Fehlen einer Hypapophyse oder einer sie vertretenden Längsleiste und vor allem durch eine seitliche Kante vor dem weit hinten gelegenen, schmalen Querfortsatze aus.

An den zugehörigen Panzerstücken läßt sich leider infolge der eingangs erwähnten Beschädigungen allzuwenig feststellen. Die Platten sind glatt und 1,5–2 cm dick. Der Carapax ist fast völlig plattgedrückt und war ursprünglich kaum stark gewölbt. Nach den Rippenabständen zu schließen, waren die Wirbel bis 6,5 cm lang, in der Beckenregion aber werden sie wie gewöhnlich rasch kleiner und kurz, 2,7–2,5 cm lang. Ihre Ventralseite ist mehr oder weniger stark quergewölbt, also nicht wie oft bei Schildkröten scharfkantig. Sie sind im Gegensatz zu *Testudinidae* nicht reduziert und die daran sich anschließenden Rippenteile kräftig, die weiteren aber zum Unterschiede von *Trionychia* nicht mehr von den Costalia unterscheidbar. Die Brücke war sicher sehr stark und fest und das Becken fest mit dem Panzer verbunden. Das verdickte Ende eines Os pubis ist oval im Umriss mit 9:6 cm Durchmesser.

Die wenigen Befunde am Panzer bezeugen also, daß er einer sehr großen Schildkröte angehört, völlig geschlossen und schwer war und eine Beckenbefestigung hatte wie *Pleurodira* oder † *Amphichelydia*. Dies stimmt gut überein mit den Ergebnissen, welche sich an dem Halswirbel gewinnen ließen, aber mehr läßt sich nicht sagen, als daß vielleicht ein Verwandter der *Chelyidae* vorliegt.

Die übrigen Panzerreste sind viel zu dürftig, um irgendeine Erwähnung zu verdienen. Bemerkt sei nur, daß ein Brückenstück Nr. 1911 XII 34, das ich etwa 1 km südlich des Gebel el Dist auf Schicht p fand, seiner Größe und Form nach zu derselben großen Schildkröte gehören könnte, die ich eben beschrieb, und daß auch zusammengehörige Panzerstückchen von 2–3 mm Dicke einer ganz kleinen Schildkröte Nr. 1912 VIII 54 einige Meter über Schicht p gefunden worden sind.

II. ERGEBNISSE MIT BEMERKUNGEN ÜBER DIE PANZERSKULPTUR UND DEN SCHÄDEL DER SCHILDKRÖTEN

Schildkrötenreste aus kretazischen Schichten Afrikas sind bisher nur in sehr geringem Ausmaße bekannt geworden.

DACQUÉ (1912, S. 6, 7) besprach die seinerzeit bekannten aus Ägypten. Dazu ist außer den oben auf S. 9 ff. gemachten Ausführungen noch einiges zu bemerken. Ich fand (1930, S. 11) die aus dem senonen nubischen Sandsteine Oberägyptens völlig unbestimmbar. Das gleiche gilt von den westlich von Dachel in der Overwegi-Stufe gefundenen, bis 2 cm dicken Panzerstückchen, die QUAAS (1902, S. 321), ZITTELS Manuskript folgend, als zu *Chelonia* gehörig besprach, und von den kleinen, bis 1,7 cm dicken, die ZITTEL am 7. Februar 1874 eineinhalb Tagreisen nordwestlich von Regenfild ebenfalls in oberster Kreide der libyschen Wüste sammelte und hierher brachte. Was HAUG (1905, S. 823, Taf. 17, Fig. 14-17) an Schildkrötenresten von Djoua südlich von Tunesien aus Schichten des Albien beschrieb und abbildete, sind ebenfalls völlig unbestimmbare Bruchstückchen. Aus der oberen Kreide von Natal wurden auch solche Reste erwähnt, so schon von BAILY (1855, S. 464) und von BROOM (1907, S. 95). Sie scheinen gleichfalls nicht bestimmbar zu sein.

Anders ist es nur mit dem wenigstens ventral ziemlich vollständigen kleinen Panzer, auf den HAUGHTON (1928, S. 68-70, Textfig. 1, 2) †*Platycheloides nyassae* aufstellte, eine Form, die Merkmale von †*Amphichelydia* und *Pleurodira* vereint. Aber es ist nicht sicher, ob nicht die *Dinosauria* führenden Schichten des Nyassalandes, aus welchen sie stammt, wie die Dinosaurierschichten des Tendaguru dem oberen Jura angehören. In diesen selbst sind übrigens auffälligerweise Schildkröten überhaupt nicht gefunden worden.

Abgesehen von einem ganz vereinzelt Funde fraglichen Alters sind also die bisher bekannten Schildkrötenreste aus der Kreide Afrikas so überaus dürftig, daß ihnen gegenüber die oben beschriebenen aus der mittleren Kreide von Baharije als reichlich erscheinen. Durch sie ist wenigstens festgestellt, daß hier mehrere, stark verschiedene Formen zugleich lebten, zwei davon mit skulptiertem Panzer, wovon bei einem pleurodirenähnliche Beckenbefestigung nachweisbar ist. Eine ganz kleine pleurodirenähnliche Form ist durch ein Femurstück vertreten, zwei stattliche Panzerreste zeigen pleurodirenartige Beckenbefestigung, wobei bei einem ein Halswirbel auf *Chelyidae* hinweist. Endlich ist durch einen Schädelrest eine Cryptodire, *Apertotemporalis* n. g., vertreten, die sich durch völliges Fehlen der Jochbögen und hinteren Schläfenbögen auszeichnet und wieder ein pleurodires Merkmal in dem hakenförmigen Proc. ectopterygoideus besitzt.

Daß in Afrika zur Kreidezeit Schildkröten mannigfaltig vertreten waren, die zu *Pleurodira* oder zu deren Vorläufern, den †*Amphichelydia*, gehören, erscheint damit erwiesen. Es fügt sich ganz in den Rahmen des bisher Bekannten ein, denn auch anderwärts waren damals diese Gruppen gut vertreten, und in Afrika und dem benachbarten Madagaskar leben heute noch *Pleurodira*. Überdies kennt man gerade aus Ägypten eine ganze Anzahl tertiärer *Pelomedusidae*, also *Pleurodira* (DACQUÉ 1912, mit weiterer Literatur). Wenn sich aber bestätigen ließe, daß die große Form von Baharije zu *Chelyidae* gehört, wäre dies von erheblicherer Bedeutung.

Von fossilen *Chelyidae* ist nämlich bisher überhaupt noch sehr wenig bekannt (LYDEK-
KER 1889 a, S. 167-70, SIEBENROCK 1914, S. 2, 3, und WOODWARD 1932, S. 132). Wenn

†*Chitraccephalus* DOLLO (1884) aus dem Wealden von Bernissart dazu gehört, was WOODWARD l. c. annimmt und was auch ich für nicht unwahrscheinlich halte, wäre dies der älteste bekannte Vertreter und die Familie auch in dem heute palaearktischen Europa bezeugt. Der bisher nächstälteste Familienangehörige ist *Hydraspis fleithii* (CARTER) aus dem Eozän von Bombay und Mittelindien (CARTER 1852, S. 186–88, Taf. 10, 11; LYDEKKER 1889 a, S. 170) also in der heutigen orientalischen Region. Es wäre nun selbstverständlich palaeogeographisch und stammesgeschichtlich von Wert, wenn sich ein *Cheilyde* auch in der mittleren Kreide Afrikas nachweisen ließe, da jetzt solche nur in Noto- und Neogaea leben. Bei der Unzulänglichkeit der mir vorliegenden Reste, die eine systematisch brauchbare Bestimmung nicht zulassen, muß dieser Hinweis genügen.

Ähnlich steht es mit den zwei skulptierten Formen. Sie können einstweilen auch nur Anlaß zu allgemeinen Hinweisen geben, nämlich über **die systematische Bedeutung der Panzerskulpturen von Schildkröten.**

Unter den rezenten haben bloß sämtliche *Trionychia*, *Trionychidae* und *Carettochelys*, eine deutliche Panzerskulptur, wesentlich aus wurmförmig gekrümmten oder rundlichen Grübchen bestehend, bei *Emyda granosa* (SCHÖPFF) aber aus Höckerchen. Bei all diesen fehlen verhornte Scuta. Unter den fossilen Panzern kommen jedoch öfters Höckerchen als Skulptur vor, und v. NOPCSA (1928, S. 165; 1928 a, S. 47) hat offenbar wegen dieses Merkmales eine Unterfamilie der †*Pleurosternidae* als †*Helochelydrinae* mit †*Helochelydra*, †*Helochelys*, †*Naomichelys*, †*Trachydermochelys* und †*Tretosternum* zusammengefaßt. Tatsächlich werden ferner Panzerstückchen offenbar wegen *Trionyx*-ähnlicher Skulptur einfach zu *Trionychidae* gerechnet, z. B. neuerdings solche sogar aus unterer Kreide der Mongolei von GILMORE (1931, S. 256/57).

Leider steht es aber mit der systematischen Auswertung der Panzerskulptur nicht so einfach. Eine *Trionyx*-ähnliche Skulptur haben nämlich nicht nur *Trionychidae*, außer *Emyda granosa*, und die ihnen nahestehenden alttertiären †*Anosteira* LEIDY und †*Pseudotrionyx* DOLLO, sondern auch †*Trachyaspis* H. v. MEYER aus dem Mitteltertiär Europas und Ägyptens (DACQUÉ 1912, S. 29/30), †*Basilemys* HAY aus der oberen Kreide Nordamerikas und †*Peltochelys* DOLLO (1884) aus dem Wealden Belgiens, die WOODWARD (1932, S. 311) zu *Dermatemydidae*, also zu *Cryptodira* stellt, obwohl die rezente *Dermatemys* keine Panzerskulptur zeigt, †*Taphrosphys* COPE aus der oberen Kreide Nordamerikas und †*Naiadochelys* HAY (nach STÄSCHE 1929, S. 104 Taf. 16, 17, Fig. 1—10, nicht nach HAY 1908, S. 125) aus der oberen Kreide Patagoniens, die WOODWARD (1932, S. 310) zu †*Bothremydidae* (*Pleurodira*) stellt, und auch †*Glyptops* MARSH aus dem obersten Jura bis oberer Kreide Nordamerikas, den WOODWARD (1932, S. 305) zu †*Pleurosternidae*, also zu †*Amphichelydia* rechnet. Von den Formen mit Höckerskulptur aber zählt WOODWARD l. c. †*Helochelys* H. v. MEYER (1856) aus dem Cenoman von Kelheim in Niederbayern, †*Trachydermochelys* SEELEY (= ? *Rhinochelys* SEELEY) aus dem von Cambridge in Südengland und †*Helochelydra* v. NOPCSA (1928 a) aus dem Wealden von Wight zu †*Pleurosternidae*, also zu †*Amphichelydia*, †*Naomichelys* HAY (1906) aus dem oberen Jura Montanas aber zu †*Baenidae* (†*Amphichelydia*), †*Compsemys* LEIDY aus der oberen Kreide Nordamerikas zu *Dermatemydidae*, also zu *Cryptodira* und †*Helopanoplia* HAY (1908) von ebenda zu *Trionychidae*.

Die ganz verschiedene Einreihung dieser nur fossil bekannten Gattungen durch v. NOPCSA und WOODWARD beruht nun wohl z. T. darauf, daß es sich um so unzureichende Reste handelt, daß sie nicht sicher bestimmbar sind, z. B. †*Trachyaspis* und besonders †*Naomichelys*, †*Naiadochelys*, †*Helopanoplia* und manche als †*Tretosternum* (s. v. NOPCSA 1928 a, S. 47/48!) bezeichnete Reste. Aber solche Gattungen wie †*Glyptops* und †*Peltochelys* sind in genügend guten Panzer- und Schädelresten bekannt, also so sicher bestimmbar, daß sie gewiß trotz ähnlicher Panzerskulptur nicht miteinander oder mit *Trionychia* näher verwandt sind.

Man darf demnach besonders kretazische, skulptierte Panzerreste nicht einfach wegen ihrer Skulptur bestimmten Familien oder auch nur Unterordnungen der Schildkröten zurechnen. Anzunehmen ist nur, daß es sich höchst wahrscheinlich nur um Süßwasserbewohner handelt und daß von allen stark skulptierten Formen, besonders mit grubiger, selten mit Höckerskulptur, Panzer ohne Scutagrenzen höchst wahrscheinlich zu Weich-

schildkröten, *Trionychia*, gehören. Panzer mit deutlichen Scutagrenzen, seien es höckerige wie †*Helochelys* und †*Trachydermochelys* oder grubige wie †*Trachyaspis*, †*Naiadochelys*, †*Peltochelys*, †*Basilemys*, †*Glyptops* usw., können sehr verschiedenen Familien anderer Unterordnungen außer *Chelonoidea* angehören.

Die mit den vorliegenden Resten ungefähr gleichaltrigen cenomanen Formen Europas sind aber noch genauer zu vergleichen. †*Helochelys* H. v. MEYER (1855, S. 102 ff., Taf. 27, 28, Fig. 1–5) aus dem Grünsandstein von Kelheim, dessen Typenreste sich in der hiesigen, paläontologischen Sammlung befinden, hat einen mit ganz kleinen, spitzigen Höckerchen ziemlich dicht besetzten Panzer, der darin nach H. v. MEYER an *Emyda granosa* erinnert; aber er zeigt zugleich trotzdem deutlich die Grenzen der Scuta. Von †*Trachydermochelys* SEELEY aus dem oberen Grünsande von Cambridge erhielt ich zum Vergleiche durch die Güte Herrn BULMANS eine ganze Anzahl von Panzerstückchen. Ihre an die devonischen †*Coccosteus* und †*Asterolepis* erinnernde Skulptur gleicht sehr derjenigen von †*Helochelys*, nur sind die ebenfalls gleichartigen Höckerchen dichter gestellt, kleiner und gerundet, nicht hoch und spitz. Die Grenzen der Scuta sind auch hier sehr deutlich; diese müssen bei beiden Formen also trotz der deutlichen Plattensulptur gut verhornt gewesen sein. Die Unterschiede beider Formen erscheinen mir nicht bedeutend genug, als daß es sich nicht nur um zwei Arten einer Gattung handeln könnte. Dies ist insofern wichtig, als sehr wahrscheinlich ist, daß als †*Rhinochelys* SEELEY beschriebene Schädel des Cambridge-Grünsandes zu den Panzerstückchen des †*Trachydermochelys* gehören (LYDEKKER 1889, S. 229, 246). WOODWARD (1932, S. 305) rechnet, wie oben erwähnt, all diese Formen zu †*Pleurosternidae*, also zu †*Amphichelydia*. Die Panzerreste aus Baharije nun weichen in ihrer Skulptur sehr deutlich von ihnen ab, aber bei Nr. 1912 VIII 94 wenigstens konnte ich eine Beckenbefestigung nachweisen, wonach sie womöglich auch zu †*Amphichelydia* gehören.

Im Anschlusse an die genaue Beschreibung des Schädelrestes von †*Apertotemporalis* endlich lohnt sich bei der großen Seltenheit fossiler Schildkrötenschädel und der viel zu geringen Beachtung, die sie bisher in vergleichend anatomischen und systematischen Arbeiten gefunden haben, hier zum Schlusse noch einige Ausführungen **über den Schädel der Schildkröten** zu machen. Zunächst ist einiges über die so viel behandelte Schläfenregion zu bemerken, wobei bezüglich der Literatur auf die Arbeit von ZDANSKY verwiesen sei, in der das Wesentliche angeführt ist (1925, S. 113/14). Bekanntlich ist diese Region je nach der Ausbildung und Breite der Bögen und deren Fehlen und der Ausdehnung oder dem Fehlen der Überdachung ungewöhnlich verschieden gestaltet. Man ist natürlich zunächst geneigt, so auffällige, sofort in die Augen springende Merkmale des knöchernen Schädels in ihrer Bedeutung hoch einzuschätzen.

Physiologisch ist aber zu bedenken, daß ähnlich wie an dem Hinterende der Sternalplatte der Vögel es nicht viel bedeutet, ob Muskeln von einer dünnen Knochenplatte oder von einer in einen Knochenrahmen eingespannten Membran (Fascie) entspringen; es ist nur erstere starr, die letztere elastisch. Allerdings kommt am Schädel die Wölbung des Schläfendaches mit in Betracht.¹ Biologisch gewährt natürlich eine breite, knöcherne

¹ Etwas anderes ist, wenn bei *Crocodylia* die obere Schläfenöffnung sehr weit oder mehr oder weniger eng ist, weil dabei die Größe des Schläfenmuskels beeinflusst wird.

Überdachung einen besseren Schutz, was besonders ZDANSKY (1925) neben der Bedeutung der Kaumuskeln stark hervorgehoben hat. Es erscheint aber wenig wahrscheinlich, daß der ungenügende Schutz, den manche Panzer gewähren sollen, auch bei Schildkröten mit rückziehbarem Schädel, z. B. *Podocnemis*, Anlaß zur Schläfenüberdachung geben soll, wie ZDANSKY (1925, S. 105 ff.) meinte. Es ist gar nicht einzusehen, warum z. B. die *Chelyidae* sich wegen des Schutzbedürfnisses so verschieden bezüglich ihrer Schläfenüberdachung verhalten.

Zunächst erscheint es ferner ökologisch als bedeutungsvoll, daß jetzt nur Süßwasser bewohnende Schildkröten verbreiterte Parietalia (die *Chelyidae* *Platemys*, *Emydura* und *Elseya*) oder ein mehr oder weniger vollständiges Schläfendach haben (der *Platysternide* *Platysternum* und der *Pelomeduside* *Podocnemis*), und daß die marinen sämtlich ein ganz geschlossenes Dach besitzen (*Chelonoidea*). Es gibt aber gegenwärtig überhaupt nur eine nicht große Gruppe von Landschildkröten und unter den viel formenreicheren Süßwasser bewohnenden eine große Mannigfaltigkeit in bezug auf knöcherne Überdachung oder Umgrenzung der Schläfen. Auch haben einerseits die sämtlichen *Trionychia* kein Schläfendach, andererseits die höchst wahrscheinlich Land bewohnenden triassischen † *Triassochelys* und † *Proganochelys* ein vollständig geschlossenes. Daß nahe Verwandte, wie z. B. Arten von *Geoemyda* oder die Gattungen der *Pelomedusidae* sich in dem unteren Jochbogen¹ sehr stark verschieden verhalten, mahnt auch zu großer Vorsicht in bezug auf dessen systematische Einschätzung. Trotzdem ist die Schläfenregion von großem Werte bei der Einteilung der Schildkröten, wie aus dem mit zahlreichen Abbildungen von Schädeln ausgestatteten Kataloge von BOULENGER (1889) genügend ersichtlich ist und wie auch aus meinen Ausführungen über fossile Schädel hervorgehen wird.

Besonders strittig ist nun die Homologie und die Art der allgemein angenommenen Rückbildung des Schläfendaches und der Schläfenbögen. Mehrfach wird von dem völlig geschlossenen Schläfendach der *Chelonia* ausgegangen; BOAS (1914) wie JAEKEL (1911 und 1916) und ZDANSKY (1925) erklärten aber dieses für sekundär, jedoch ohne ernstlichen Versuch, die in nicht geringer Zahl bekannten Schädel fossiler *Chelonoidea* als Beweis heranzuziehen. BOAS (1914) stellte ferner ohne jede Berücksichtigung der einzelnen Knochen und der Ontogenie eine Reihe rezenter Formen zusammen, nach welcher der

¹ Wenn ich von unterem Jochbogen spreche, weiß ich wohl, daß die Homologie der Bögen des Schildkrötenschädels strittig ist. Der bei den meisten *Chelyidae* vorhandene obere, hintere ist allerdings wie bei *Sphenodon* aus dem Parietale und Squamosum zusammengesetzt und hat dessen Lage; BOAS (1914, S. 287) erklärte ihn aber trotzdem nur für einen Pseudoposttemporalbogen. Der untere Bogen besteht ebenfalls oft nur wie bei *Sphenodon* aus dem Jugale und Quadratojugale (Paraquadratum), wobei bei *Staurotypus* und *Cinosternum* sogar die Maxilla bis zum Quadratojugale zurückreichen kann, so daß man ihn für dem unteren Jochbogen homolog erklären möchte. Ohne daß je eine Lücke beobachtet ist, die einer unteren Schläfengrube entspräche, und durch alle möglichen rezenten Übergänge verbunden, schließt sich aber oben an diesen Jochbogen oft auch ein Zusammenstoßen von Postfrontale und Squamosum an, das dem oberen Schläfenbogen von *Sphenodon* entspricht, und nie ist bei Schildkröten gleichzeitig mit dem oberen, hinteren Bogen ein durch eine Schläfenlücke getrennter zweiter Bogen beobachtet worden, wie es nach RABL (1910) gefunden werden mußte. LAKJER (1926, S. 48/49) spricht sich endlich auf Grund der Untersuchung der Muskulatur dafür aus, daß der untere Jochbogen bei Schildkröten nur durch ein Ligamentum Quadrato-maxillare vertreten sei, und mehrfach wird der knöcherne untere Bogen für dem oberen Jochbogen homolog erklärt.

zunächst mittelbreite, unten liegende Jochbogen immer mehr nach hinten oben rückt und schmaler wird, bis er bei *Chelyidae* völlig schwindet. FUCHS (1909) aber hatte, G. BAUR (1889) folgend, zwei Reihen rezenter Schildkröten aufgestellt. In einer soll das Schwinden des als primitiv angenommenen, völlig geschlossenen Schläfendaches wesentlich von hinten oben her stattfinden, so bei *Cryptodira* und einigen *Pelomedusidae*, bei der anderen hauptsächlich von unten her, so bei den meisten *Pleurodira*. Auch FUCHS machte aber nicht den geringsten Versuch, mit Hilfe fossilen Materiales diese Ansichten zu stützen, d. h. nachzuprüfen, ob die aufgestellten Reihen nur willkürlich zusammengestellte, morphologische sind, oder ob die geologische Altersfolge von Schädeln verwandter Formen dafür spricht, daß stammesgeschichtlich sich Reduktionen in der angenommenen Art und Reihenfolge abspielten. Allein HAYS (1908) großes Werk über die fossilen Schildkröten Nordamerikas hätte dafür ziemlich reichliches Vergleichsmaterial in bequemer Form geboten.

Ohne kritische Berücksichtigung des fossilen Materiales könnte man ja auch annehmen, daß Vorfahren der *Chelyidae* sowohl einen oberen, hinteren Schläfenbogen als einen unteren oder mittleren hatten und daß letzterer zuerst schwand, während gegenwärtig der erstere im Schwinden begriffen ist. Daß dieser nur ein Pseudoposttemporalbogen sei, wie BOAS (1914) annahm, erscheint ja nach seiner Lage und Zusammensetzung nichts weniger als wahrscheinlich. Man könnte sogar annehmen, daß breite Bögen in Bildung begriffen seien, so gut wie für *Chelonioidea*, wie oben erwähnt, eine sekundäre Bildung des ganzen Daches angenommen wird, also die von BOAS und FUCHS aufgestellten Reihen einfach umdrehen. Daß rezente Gattungen in mancher Beziehung primitiv sind, beweist nämlich noch nicht, daß sie es gerade in der Schläfenregion ebenfalls sein müssen. Bei den *Chelyidae* z. B. spricht manches, so schon ihre heutige geographische Verbreitung, die Beckenbefestigung, der Besitz von Nasalia und vielleicht auch das Vorhandensein des Posttemporalbogens dafür, daß sie eine alte, primitive Gruppe sind; aber in anderer Beziehung sind sie gewiß hoch und einseitig spezialisiert.

Immerhin kann man als Ergebnis der bisherigen Betrachtungsmethoden als sehr wahrscheinlich annehmen, daß ein geschlossenes Schläfendach bei Schildkröten wie überhaupt bei Reptilien primitiv ist, daß es aber im Gegensatze zu anderen *Sauropsida* nicht durch Fontanellenbildung und -erweiterung reduziert wurde, sondern durch Schwund von oben hinten oder unten her, was noch im Gange ist. Dabei bleibt aber stets die hintere, knöchernen Umgrenzung der Augenhöhle, wenn auch manchmal nur als schmale Spange erhalten, ja sie kann sogar zu einer Knochenwand werden, wie bei *Podocnemis*. Nach JAEKEL (1911, S. 103, Anm. 2) aber ist bei einem geschlossenen Schläfendach (stegokrotaph GAUPP) ein primitives „stegales“ von einem sekundären „tegales“ zu unterscheiden. Ersteres haben die † *Stegocephali* und † *Triassochelys* (JAEKEL 1916). Bei dieser nimmt er das Vorhandensein von Supratemporalia an, während bei *Chelonia* das Dach nur durch Verbreiterung angrenzender Knochen, der Postfrontalia, Squamosa und besonders Parietalia, entsteht.

Dem ist aber, wie schon erwähnt, entgegenzuhalten, daß ein Beweis für sekundäre Entstehung des *Chelonia*-Daches noch gar nicht ernstlich versucht worden ist, ebenso wie mir noch nicht erwiesen erscheint, daß bei † *Triassochelys* gesonderte Supratemporalia vorhanden sind. Jedenfalls halte ich entgegen JAEKEL für praktisch, GAUPPS Bezeichnung

gen stego-, zygo- und gymnokrotaph weiter zu gebrauchen, allerdings ohne damit etwas über primäre oder sekundäre Natur der betreffenden Zustände aussagen zu wollen. JAEKELS Unterabteilungen der Stegokrotaphie können erst dann aufgestellt werden, wenn der wissenschaftliche Nachweis für primäre = stegale oder sekundäre = tegale Stegokrotaphie erbracht ist. Da nun eine zusammenfassende, kritische Bearbeitung der fossilen Schildkrötenschädel in systematischer oder vergleichend anatomischer Beziehung noch gar nicht versucht, aber dringend notwendig ist, stelle ich als eine Vorarbeit im folgenden das bisher über solche aus der Trias bis zum Cenoman Bekannte zusammen mit Bemerkungen besonders über die Schläfenregion und die Pterygoidea.¹

In der oberen Trias (Keuper) Deutschlands sind die bisher ältesten Schildkrötenschädel gefunden. Es sind außer dem von JAEKEL (1918) genau beschriebenen und abgebildeten des †*Triassochelys* (= †*Stegochelys* JAEKEL) *dux* nach gütiger Mitteilung Herrn Dr. BERCKHEMERS in der Naturaliensammlung in Stuttgart zwei noch unbeschriebene vorhanden (*Proganochelys quenstedti* E. FRAAS), die im wesentlichen jenem gleichen sollen.

Die Schädel der †*Triassochelyidae* sind demnach stegokrotaph, höchst wahrscheinlich stegal. Sie besitzen noch Nasalia, ein Parasphenoid und ziemlich breite Pterygoidea mit ventral gebogenen Seitenrändern. Jedoch scheinen mir die Angaben JAEKELS über die Knochengrenzen sehr der Nachprüfung bedürftig.

Nach einer sehr großen Wissenslücke über Schildkröten überhaupt kennt man erst aus dem oberen, marinen Jura, weniger aus unterster Kreide (Wealden) Europas verhältnismäßig viele Schädel. Sie sind, soweit nicht besonders bemerkt, sämtlich stegokrotaph. Zu †*Pleurosternum* OWEN rechnete WOODWARD (1909) eine *Schädeloberseite aus dem Purbeck von Swanage. Ich finde den Schädel, der Nasalia zeigt, wenig verschieden von dem *Schädel B aus dem oberen Jura von Solothurn, den RÜTIMEYER (1873, Taf. 14, Fig. 1, 2) als wahrscheinlich zu †*Plesiochelys* gehörig beschrieben und abgebildet hat, und der nur sehr mäßig breite Pterygoidea besitzt. Ein von LYDEKKER (1889 a, S. 204) erwähnter weiterer *Schädel aus dem mittleren Purbeck von Swanage, der ein nur kurzes Schläfendach besitzen soll, scheint leider nie beschrieben oder abgebildet zu sein. Zu †*Platychelys* A. WAGNER wird von RÜTIMEYER (1873, Taf. 14, Fig. 3, 4) ein *Schädel C aus dem oberen Jura von Solothurn gestellt. Das Schläfendach ist hier nur unvollständig erhalten, es sind aber ebenfalls Nasalia und nicht breite Pterygoidea zu sehen, deren Proc. ectopterygoideus nicht stark ist.

Über den *Schädel von †*Glyptops* aus dem oberen Jura Nordamerikas (HAY 1908, Taf. 5, Fig. 2-4 und Taf. 6) brachte ich schon auf S. 8 Bemerkungen. Aus dem oberen Jura Englands (Portlandstufe) stammt der große *Schädel von †*Stegochelys* LYDEKKER (1889, S. 229), den OWEN (1849, Taf. 8, Fig. 1-3) unter dem Namen *Chelone planiceps* abbildete. Auch er hat Nasalia, seine Unterseite ist leider unbekannt. Ihm nahe steht nach LYDEKKER l. c. der von PORTIS (1878, Taf. 17, Fig. 11, 12) unter dem Namen *Chelonides* abgebildete, kleine, unvollständige *Schädel aus dem oberen Jura von Hannover. Er besitzt schmale Pterygoidea, deren Proc. ectopterygoideus ganz vorn liegt und anscheinend stattlich ist. Aus dem der Baharije-Stufe ungefähr gleichalterigen cenomanen Cambridge-Grünsande und etwas jüngeren Kreideschichten Sünglands ist endlich eine ganze Anzahl vereinzelter *Schädelchen, die alle Nasalia besitzen, als verschiedene Arten von †*Rhinochelys* SEELEY von LYDEKKER (1889, Taf. 8) abgebildet worden. Die Unterseite zeigt der von OWEN (1849, Taf. 8, Fig. 4-6 und Taf. 48, Fig. 1-3, sowie 1851, Taf. VII A, Fig. 1-3) unter dem Namen *Chelone pulchriceps* abgebildete Typschädel. Die Pterygoidea sind hier schmal, ihr Proc. ectopterygoideus

¹ Im System schließe ich mich dabei an WOODWARD (1932, S. 302 ff.) an; bei den Beschreibern gebe ich nur die Jahreszahl des Erscheinens an, wobei in bezug auf die Literatur auf v. NOPSCHAS ziemlich vollständige Listen (1926, S. 56 ff., 346 ff. und 1931, S. 13 ff.) zu verweisen ist. Schädel, die ohne bestimmbare Panzerreste gefunden sind, die sich also schwer mit Sicherheit in das auf diese gegründete System einreihen lassen, werden mit einem Sternchen bezeichnet.

befindet sich ganz vorn. Herr WHITTARD in London, der Serienschritte von †*Rhinohelys* untersucht, hatte die große Güte, mir Zeichnungen zu senden. Danach bestätigt sich das hier Angegebene und läßt sich feststellen, daß der Proc. ectopt. sehr klein und nicht aufgebogen ist.

Die †*Pleurosternidae* haben danach stets stegokrotaphe Schädel mit oft erhaltenen Nasalia und meist schmalen, bei †*Glyptops* aber mäßig breiten Pterygoidea. Deren Proc. ectopterygoideus liegt weit vorn und ist anscheinend meistens stattlich. Von **Baenidae* sind Schädel erst aus turonen bis mitteleozänen Schichten bekannt, die auf S. 8 schon besprochen wurden. Ihre Pterygoidea sind stets breit und deren Proc. ectopt. ist nur ein kleines, weit vorn gelegenes Seiteneckchen. Demnach sind alle bekannten Schädel von †*Amphichelydia* stegokrotaph, und es besteht kein Beweis dafür, daß dies sekundär wäre. Die Zusammensetzung des Schläfendaches im einzelnen müßte aber genau studiert werden auch auf Anhaltspunkte dafür hin, ob sich beginnende Rückbildungserscheinungen nachweisen lassen. Der Besitz von Nasalia ist zweifellos primitiv und offenbar noch bei den jüngsten †*Baenidae* die Regel. Daß unter den †*Pleurosternidae* nur †*Glyptops*, der bis in die obere Kreide verbreitet, also eine der jüngsten Gattungen ist, und die geologisch jüngste Familie der †*Baenidae* breitere Pterygoidea besitzen und letztere sowie †*Rhinohelys* nur schwache Proc. ectopt., könnte man so deuten, als ob schmale Pterygoidea mit starken, womöglich hakenförmig aufgekrümmten Proc. ectopt. primitiv wären, wenn nicht schon bei †*Triassochelys* breite Pterygoidea festgestellt wären.

Von *Pleurodora* wird unter die †*Plesiochelyidae* zu †*Plesiochelys* RÜTIMEYER der schon oben S. 19 besprochene *Schädel B von Solothurn in RÜTIMEYER (1873, Taf. 14, Fig. 1, 2) gestellt. Ein Proc. ectopterygoideus ist leider an ihm nicht zu sehen. Erheblich mehr ist von †*Thalassemydidae* bekannt. RÜTIMEYER (1873, Taf. 14, Fig. 5) stellte zu †*Thalassemys* RÜTIMEYER selbst als fraglich den Schädel A aus dem oberen Jura von Solothurn, der Nasalia besitzt, dessen Unterseite aber leider weder abgebildet noch beschrieben ist. Bei †*Eurysternum* WAGLER sind Schädel mit Skeletteilen und Panzern mehrfach zusammen gefunden, darunter einige Exemplare der hiesigen paläontologischen Sammlung. Bei dem hier befindlichen Typ des †*Eurysternum crassipes* A. WAGNER (= †*Palaeomedusa testa* H. v. MEYER 1860, Taf. 20, Fig. 1) aus dem bayerischen, lithographischen Plattenkalke ist allerdings an dem nur von oben sichtbaren Schädel nicht zu entscheiden, ob die Schläfen bis weit hinten überdacht waren. Die Ränder der Parietalia sind etwas beschädigt, nicht so glatt, wie es nach H. v. MEYERS Zeichnung erscheint, so daß sehr gut möglich ist, daß das Schläfendach, das vorn in eingedrücktem Zustande erhalten erscheint, hinten nur weggebrochen ist. Auch an dem ebenfalls hier befindlichen Originale von MAACK (1869, Taf. 39) ist nur der vordere Teil des Schläfendaches erhalten, der hintere weggebrochen. Bei dem hier befindlichen Typ des †*Aplax oberndorferi* H. v. MEYER (1860, Taf. 18, Fig. 2), einer Jugendform jener Art, ist die Schädeloberseite zu schlecht erhalten, um Sicheres feststellen zu lassen. Besser steht es mit der Erhaltung des Schläfendaches bei einem †*Aplax oberndorferi* Nr. 1901 I 11 von Solnhofen, von dem Platte und Gegenplatte hier vorhanden sind. Hier ist beiderseits das Dach erhalten. An einem Panzer- und Skelettrest eines *Eurysternum wagneri* in der Sammlung der Senckenberg. Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M., der mir gütigst zum Vergleiche gesandt wurde, ist die Oberseite des fast unverdrückten Schädels trefflich erhalten. Die z. T. sehr gut erkennbaren Nähte lassen feststellen, daß längsgestreckte, hinten spitz an die Frontalia anstoßende Nasalia zwischen schmalen Praefrontalia und den aufragenden Vorderenden der Maxillae vorhanden und daß hinter den großen, längsovalen Orbitae die Schläfen breit überdacht sind. Zwischen den ungefähr gleichweit rückragenden Schädellecken und dem Kamm des Supraoccipitale befindet sich aber je ein halbkreisförmiger Ausschnitt, so daß der hintere Teil des flachen Schläfenbodens nicht überdacht ist, wie es bei so manchen stegokrotaphen Schildkröten der Fall ist. Der Skelettrest des †*Eurysternum crassipes* aus dem oberen Jura von Cerin, den H. v. MEYER (1860, Taf. 17, Fig. 5) und dann besser LARTET (1892, Taf. II, Fig. 4) abbildete, aber im Texte zu †*Hydropelta* H. v. MEYER rechnete, läßt endlich die Beschaffenheit des Schläfendaches wieder nicht sicher erkennen. Gewiß ist jedenfalls, daß bei all den genannten Schädeln eine nicht schwache

Brücke den Hinterrand der Augenhöhle mit dem Ohrtrichter verband; über die Schädelunterseite ist aber trotz der verhältnismäßig zahlreichen Reste so gut wie nichts bekannt. Der oben bei †*Stegochelys* LYD. schon besprochene Rest des †*Chelonides*, der völlige Stegokrotaphie zeigt, gehört nach WOODWARD (1932, S. 308) hierher. Bei †*Idiochelys* H. v. MEYER zeigen vollständige Reste von CERIN (LARTET 1892, Taf. I, Fig. 1, 2, Taf. II, Fig. 1) ein ganz geschlossenes Schläfendach, an der Unterseite aber (l. c., Taf. I, Fig. 3) ist nichts zu erkennen. Ein noch unbearbeiteter Skelettrest aus den lithographischen Plattenkalken von Sappenfeld bei Eichstätt in Mittelfranken, den mir Herr Prof. Dr. FR. MAYR aus der Eichstätter Sammlung gütigst sandte, gehört offenbar zu *Thalassemydidae*, aber nach der Form der langen Knochen der Vorderbeine und der des Schädels nicht zu †*Eurysternum* und nach letzterer auch kaum zu †*Idiochelys*. Hier ist Augenhöhle und Ohrtrichter breit verbunden, das Schläfendach darüber eingedrückt und zerstückelt. Endlich gehört vielleicht hierher ein hier befindlicher, sehr großer, vorn und hinten unvollständiger *Schädel aus dem obersten Jurakalke von Kelheim in Niederbayern Nr. 1885 IX 6. Er ist völlig stegokrotaph und seine Pterygoidea sind nur sehr mäßig breit und besitzen vorn keinen Proc. ectopter. Wenn er weiter hinten lag, könnte er aber weggebrochen sein. WOODWARD (1932, S. 309) rechnet zu †*Thalassemydidae* endlich auch †*Desmatochelys* WILLISTON aus der oberen Kreide (Turon) von Nebraska, deren stegokrotapher Schädel Nasalia und schmale Pterygoidea mit weit vorn gelegenen, kleinen Proc. ectopter. besitzt (HAY 1908, S. 184, Textfig. 238/39).

Zu *Chelyidae* gehört, wie schon auf S. 15 erwähnt, wahrscheinlich der sehr vollständige Rest des †*Chitraccephalus* DOLLO aus dem Wealden Belgiens, über dessen Schädel ich schon Bemerkungen machte. Er ist der geologisch älteste, dem Jochbogen und Schläfenbogen völlig fehlen, der also wie die rezente *Chelodina* gymnokrotaph ist.

Von †*Plesiochelyidae* ist demnach nur ein in seiner Zugehörigkeit nicht sicherer, vereinzelter Schädel bekannt, der in seiner Stegokrotaphie, dem Besitz von Nasalia und nicht breiten Pterygoidea sich nicht von der Norm der †*Amphichelydia* unterscheidet. Die †*Thalassemydidae* scheinen einen in der Regel stegokrotaphen Schädel, zum mindesten einen sehr breiten Jochbogen zu besitzen. Nasalia sind vielleicht noch meistens vorhanden, die Pterygoidea wahrscheinlich nicht breit und ihr Proc. ectopter. vielleicht nicht klein. Der älteste *Chelyide* aber ist gymnokrotaph. Die erst vom oberen, marinen Jura Mitteleuropas an bekannten *Pleurodira* erscheinen also in ihren ältesten Schädeln bezüglich der hier hervorgehobenen Merkmale nicht von der Norm der †*Amphichelydia* verschieden; aber ohne jeden Übergang ist schon aus unterster Kreide ein sehr stark abweichender, eigenartiger Schädel bekannt, der im Mangel selbst hinterer Schläfenbögen höher spezialisiert erscheint als die Mehrzahl rezenter *Chelyidae*. Das Fehlen jeden Schildkrötenrestes in mittleren und unteren Juraschichten und die geringe Erforschung triassischer sind schuld daran, daß wir jeder positiven Kenntnis über die gewiß lange Vorgeschichte dieser Gymnokrotaphie ermangeln.

Von *Cryptodira* kommt seinem geologischen Alter nach der *Dermatomydide* †*Peltochelys* DOLLO (1884, Taf. II, Fig. 3, 4) aus dem Wealden Belgiens zunächst in Betracht. Sein Schädel ist stegokrotaph, aber leider nicht genau beschrieben oder genügend abgebildet. Aus unterer Kreide von Schantung ist †*Scutemys* WIMAN (1930, Taf. IV, Fig. 2, 2 a-c, Textfig. 6a, b) zu den †*Platysternidae*, nach v. NOPCSA (1930, S. 511/12) zu *Dermatomydidae*, zu rechnen. Die Unterseite seines ebenfalls stegokrotaphen Schädels ist leider unbekannt, ebenso ob Nasalia vorhanden waren. Dazu kommt nun der oben S. 5 ff. genau beschriebene mittelkretazische Schädelrest des **Apertotemporalis* n. g., Taf. I, Fig. 1 a-c. Er hat schmale Pterygoidea mit weit hinten gelegenen, großem, hakenförmigem Proc. ectopter. Beides könnte nach meinen obigen Ausführungen ein primitives Merkmal sein, das an die Norm der †*Amphichelydia* erinnert. Aber wie bei †*Chitraccephalus* ist völlige Gymnokrotaphie vorhanden und aus den eben genannten Gründen bisher keinerlei Übergangsform zu zygokrotaphen oder stegokrotaphen, geologisch älteren Schädeln bekannt. Von den aus der oberen Kreide Nordamerikas zu *Dermatomydidae* gestellten Gattungen scheinen Schädel überhaupt noch nicht gefunden zu sein.

Von kretazischen Schädeln der *Cryptodira* ist demnach noch äußerst wenig bekannt. Ein unterkretazischer †*Platysternide* und *Dermatemydide* ist stegokrotaph, aber schon aus der mittleren Kreide ist ein gymnokrotapher Schädel bekannt, ohne daß irgendein Übergang gefunden ist.

Von *Chelonoidea* schließlich ist hier nur ein unvollständiger *Schädel aus dem Aptien von Hannover zu erwähnen, der nach ÖRTEL (1914, Textfig.) zu †*Toxochelys* COPE gehört. Er ist stegokrotaph und zeigt schmale Pterygoidea, die weit vorn je einen nach oben gekrümmten Proc. ectopter. zu besitzen scheinen.

Letzteres ist bei den zahlreichen, aus der oberen Kreide Nordamerikas in HAY (1908) abgebildeten, stets stegokrotaphen Schädeln der †*Toxochelyidae* nicht der Fall. Aber der Proc. ectopter. ist dort ebenfalls stark, und die Pterygoidea sind nicht breit. Schließlich ist zu erwähnen, daß, soweit mir bekannt, auch die bisher beschriebenen Schildkrötenschädel aus der oberen Kreide Europas und Nordamerikas stegokrotaph sind.

Die kretazischen *Chelonoidea* sind sämtlich stegokrotaph, Nasalia sind hier außer bei †*Porthochelys* WILLISTON in der oberen Kreide (Turon) Nordamerikas (HAY 1908, S. 180, Textfig. 231) nicht festgestellt; die Pterygoidea sind nicht breit und ihr Proc. ectopter. ist oft stark. Schädel kretazischer *Trionychia* sind zwar unbekannt, aber der von †*Aspideretes singularis* HAY (1908, S. 502, Textfig. 658–60) aus Torrejonschichten, also aus Paleozän, besitzt schon vollkommen die Merkmale einer monozygokrotaphen *Trionychide*, indem er ganz dem des rezenten *Platypeltis ferox* (SCHNEIDER) gleicht. Da Panzerreste von †*Aspideretes* und anderen *Trionychia* schon mehrfach in der obersten Kreide gefunden sind, muß man annehmen, daß die noch unbekannten zugehörigen Schädel ebenfalls denjenigen rezenter *Trionychia* glichen.

So oberflächlich meine obige Zusammenstellung ist, so geht jedenfalls aus ihr hervor, daß stegokrotaphe Schildkrötenschädel im Mesozoikum weitaus vorherrschen. Sie dürfen aber trotzdem ohne vergleichende Untersuchung der Zusammensetzung ihres Schläfendaches nicht ohne weiteres alle als primitiv angesprochen werden. Das Schläfendach ist ja öfters hinten mehr oder minder weit eingebuchtet. Außerdem mahnt zur Vorsicht, daß nach dem eben Ausgeführten nicht nur höchst wahrscheinlich typische, monozygokrotaphe Schädel schon in der obersten Kreide vorhanden waren, sondern vor allem gymnokrotaphe bei zwei stark verschiedenen Gattungen (†*Chitraccephalus* und †*Apertotemporalis*) bereits in unterster und mittlerer Kreide nachgewiesen sind. Letzteres spricht dafür, daß Gymnokrotaphie in mehreren Stammreihen sich herausbildete, was übrigens auch für verschiedene Abarten der Zygokrotaphie anzunehmen ist. Wie sich die große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Schläfenregion speziell der *Cryptodira* herausbildete, könnte vielleicht wenigstens teilweise schon bei dem jetzigen Stande des Wissens eine vergleichende Behandlung der tertiären Schädel aufklären; von tertiären *Pleurodira* allerdings dürfte zu wenig Material vorliegen, die Hauptentwicklung auch schon in das Mesozoikum fallen, wo ja auch bereits die Ausbildung des Schädels der *Trionychia* stattgehabt haben muß. Da völlig stegokrotaphe *Chelonoidea* schon von der oberen, ja wahrscheinlich mittleren Kreide an vorkommen, ist endlich ein Beweis dafür, daß deren geschlossenes Schläfendach sekundär „tegal“ wäre, auf paläontologischer Grundlage bisher nicht zu erbringen.¹

¹ FUCHS (1919, S. 356–75, und 1920, S. 368–71) hat auch manche paläontologische Befunde zur Bekräftigung seiner Ansicht angeführt, daß die Schildkröten ursprünglich stegokrotaph waren und die *Chelo-*

Wenn nun ein stegokrotapher Schädel bei Schildkröten ein primitives, von †*Cotylosauria* oder anderen, darin den †*Stegocephali* ähnlichen Reptilien ererbtes Merkmal ist, so wäre eine Verringerung der Anzahl der Hautknochen, die das Schläfendach zusammensetzen, wohl teils durch Verschmelzung, teils durch Rückbildung, nur eine Erscheinung allgemeiner Gesetzmäßigkeit. Denn besonders bei Wirbeltieren wird die Zahl von Elementen der Organe (Schädel- und Unterkieferknochen, Wirbel, Rippen, Zähne) im Laufe der Gesamtentwicklung verringert und zugleich fixiert. Es wäre also nur noch zu zeigen, ob sich vielleicht ontogenetisch solche Rückbildungserscheinungen, etwa in größerer Zahl zuerst vorhandener Knochenkerne und in deren Verschmelzung oder Schwinden oder auch nur in relativer Größe von am Dache beteiligten Knochen nachweisen lassen. Hauptsächlich muß an fossilen Schädeln verfolgt werden, wie im einzelnen der Vorgang sich in den verschiedenen Stammreihen der Schildkröten abspielte.

Die Fragestellung nach der Bedeutung der Stegokrotaphie ist dann anders als von ZDANSKY (1925) anzugreifen. Es erscheint hier nämlich zunächst verständlich, daß der ererbte, knöcherne Schutz bei Formen mit nicht oder unvollständig rückziehbarem Schädel (*Chelonioidea*) erhalten bleibt, bei guter Rückziehbarkeit aber, besonders bei amphibischen oder gar bei terrestrischen Formen schon wegen der Gewichtserleichterung schwindet. Es ist jedoch nach den Gründen zu suchen, warum auch bei letzteren Formen öfters doch eine mehr oder minder starke Stegokrotaphie bestehen bleibt oder sich sogar sekundär wieder einstellt, und vor allem, warum bei *Testudinata* im Gegensatz zu allen anderen *Sauropsida* die Rückbildung des geschlossenen Schläfendaches nicht durch Entstehung von ein bis zwei Schläfenlücken, d. h. durch Bestehenbleiben und Erweiterung von Fontanellen, sondern durch Schwund von hinten und unten her stattfindet, und warum eine so große Mannigfaltigkeit im Verhalten der Schläfenbögen unter den känozoischen Schildkröten besteht. Hier dürfte der Versuch ZDANSKYS (1925), das Verhalten der Kaumuskeln zur Erklärung herbeizuziehen, bei eingehenderen und erweiterten Untersuchungen Wichtiges zu klären erlauben.

Für die *Pleurodira* nahm schließlich LYDEKKER (1889, S. 228) an, daß die Breite von deren Pterygoidea sekundär wäre. Dies findet in meiner Zusammenstellung eine Stütze; der Befund bei †*Triassochelys* mahnt aber, wie schon auf S. 20 erwähnt, zur Vorsicht, es zu verallgemeinern. Endlich ist nicht unwahrscheinlich, daß ein starker Proc. ectopterygoideus bei Schildkröten etwas Altertümliches ist, und sicher, daß der Besitz von Nasalia primitiv ist.

Die gewonnenen **Ergebnisse** lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. In der mittelmittelkretazischen Baharije-Stufe ist eine ziemlich mannigfaltige Schildkrötenfauna nachgewiesen, während bisher aus dem Mesozoikum Afrikas nur sehr wenige Reste bekannt waren, die bis auf einen unsicheren Alters völlig unbestimmbar sind.
2. Fast alle Formen zeigen Merkmale von *Pleurodira* oder †*Amphichelydia*.

noidea diesen stegalen Charakter bewahrt hätten. Er betonte aber dabei, daß schon von Anfang an manche Hautknochen des Schläfendaches, die bei der Norm der †*Stegocephali* vorhanden sind (Postparietalia und Tabularia), rückgebildet waren. RÜSCHKAMP (1925, S. 130, 135) sprach sich dann bei einem Vergleiche des Schädels des oberkretazischen †*Allopleuron* mit rezenten *Chelonidae* dafür aus, daß im Schläfendache der *Chelonidae* das Postfrontale in Rückbildung begriffen sei. Er hat aber leider unterlassen, bei tertiären *Chelonidae* Zwischenstadien nachzuweisen.

3. Ein kleines Femur gleicht am meisten dem von *Pelomedusidae*. Femora sind bis zu einem gewissen Grade bezeichnend für Schildkrötengruppen. Ein zu einem großen Panzer gehöriger Halswirbel ist am besten mit einem von *Chelyidae* vergleichbar.

4. Es sind zweierlei Reste skulptierter Panzer gefunden. Die Skulptur allein ist bei fossilen Schildkröten nicht genügend für die Zuteilung zu einer bestimmten Gruppe, denn speziell in der Kreidezeit kommen skulptierte Panzer mit oder ohne Schildgrenzen vor, die offenbar einer ganzen Anzahl verschiedener Gruppen angehören.

5. Ein stattlicher Hirnschädel ist nach dem unterkretazischen des †*Chitracephalus* DOLLO, von welchem er sich deutlich unterscheidet, der zweitälteste und zweite mesozoische, der gymnokrotaph ist. Er gleicht dem von *Cryptodira*, besitzt aber in Größe und Form des Proc. ectopterygoideus ein Merkmal der *Pleurodira*, das vielleicht primitiv ist. Er allein unter allen Resten erscheint soweit bestimmbar, daß †*Apertotemporalis baharijensis* n. g., n. sp. darauf gegründet wird; die Gattung dürfte eine neue Familie vertreten.

6. Bis auf †*Chitracephalus* und †*Apertotemporalis* scheinen alle bisher bekannten mesozoischen Schildkrötenschädel stegokrotaph und dies im wesentlichen primitiv zu sein. Die geologisch älteren besitzen meistens noch Nasalia und nicht breite Pterygoidea. Die Herausbildung der Zygo- und Gymnokrotaphie dürfte auf mehreren Wegen erfolgt sein. Schädel mit zwei knöchernen Schläfenbögen sind aber nicht gefunden.

7. Ein Versuch, Umformungs- und Rückbildungsreihen fossiler Schildkrötenschädel aufzustellen, ist bisher ebensowenig gemacht wie ein genauerer Vergleich. Ohne solche Arbeiten läßt sich die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der jetzigen Mannigfaltigkeit der Schläfenregion der Schildkröten nicht eindeutig klären.

TAFELERKLÄRUNG

Alle Stücke sind in $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe dargestellt, nur Fig. 4 in ein wenig geringerer.

- Fig. 1: *Apertotemporalis baharijensis* n. g., n. sp. Hirnschädel, 1a von oben, 1b von unten, 1c rechte Seite von außen, S. 5.
 Fig. 2: ?*Pleurodire*, g. et sp. indet., linkes Hypo- und Xiphiplastron, 2a von unten, 2b von oben, S. 11.
 Fig. 3: cfr. *Chelyidae*, g. et sp. indet., Halswirbel, 3a von links, die Pfeile geben die Lage des Bodens des Neuralkanales an, 3b von vorn, S. 12.
 Fig. 4: cfr. *Trionychia*, g. et sp. indet., Hyo- oder Hypoplastron von unten, S. 11.
 Fig. 5: ?*Pelomedusidae*, g. et sp. indet., obere Hälfte des linken Femur, 5a von vorn, 5b von hinten, S. 9.

L I T E R A T U R

Bezüglich der Literatur zu den allgemeinen Ausführungen am Schlusse der Abhandlung ist auf die Listen in v. NOPCSA 1926 und 1931 und in ZDANSKY 1925 zu verweisen.

- Baily, H.: Description of some cretaceous fossils from South Africa etc. Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 11, S. 454-65. London 1855.
 Baur, G.: On the morphology of the Vertebrate skull. Journ. Morphol., Vol. 3, S. 471-74. Boston 1889.
 Boulenger, G. A.: Catalogue of the Chelonians etc. in the British Museum (natur. Hist.). London 1889.
 Broom, R.: On some Reptilian remains from the cretaceous beds at the mouth of the Umpenyati river, Natal. Third and final Rep. geol. Surv. Natal a. Zululand, S. 95. London 1907.
 Carter, H. J.: Geology of the island of Bombay. Journ. Bombay branch R. asiat. Soc., Vol. 4, S. 161 ff. Bombay 1852.
 Dacqué, Edg.: Die fossilen Schildkröten Ägyptens. Geol. u. paläont. Abh., N. F., Bd. 10, S. 275 ff. Jena 1912.
 Dollo, L.: Première Note sur les Cheloniens de Bernissart. Bull. Mus. R. Hist. natur. Belgique. Bd. 3, S. 63-79. Brüssel 1884.
 Fuchs, H.: Über die Verknöcherung des Innenskeletts am Schädel der Seeschildkröten nebst Bemerkungen über das geschlossene Schädeldach. Anat. Anz., Bd. 52, S. 353 ff. und 53, S. 1 ff. Jena 1919 und 1920.
 Gilmore, Ch. W.: Fossil Turtles of Mongolia. Bull. amer. Mus. natur. Hist. Vol. 59, S. 213-57. New York 1931.
 Haug, E.: Paléontologie in F. Foureau: Documents scientifiques de la Mission saharienne, S. 751 ff. Paris 1905.
 Houghton, S. H.: On some Reptilian remains from the Dinosaur beds of Nyasaland. Trans. R. Soc. South Africa, Vol. 16, Pt. 1, S. 67 ff. Johannesburg 1928.
 Hay, O. P.: The fossil Turtles of North America. Washington 1908.
 Hoffmann, C. K.: Reptilien, I. Schildkröten in Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. 6, Abt. III, Text und Atlas. Leipzig 1890.
 Jaekel, O.: Die Wirbeltiere, Berlin 1911.
 Lakjer, Tage: Studien über die Trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Kopenhagen 1926.
 Lydekker, R.: On remains of eocene and mesozoic Chelonia and a tooth of (?) Ornithopsis. Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 45, S. 227-46. London 1889.
 — Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (natur. Hist.), Pt. III Chelonia. London 1889 (a).
 München Ak. Abh. 1934 (Stromer) 4

- Meyer, H. v.: *Helochelys danubina* aus dem Grünsande von Kelheim in Bayern. *Paläontogr.*, Bd. 4, S. 96–105. Cassel 1856.
- Nopcsa, F. v.: *Osteologia Reptilium fossilium et recentium*. In *Fossilium Catalogus*, I. Animalia, Pars 27, III. Testudinata, S. 56–105, 346–49. Berlin 1926, und ebenda, Pars 50, II. Appendix, III. Testudinata, S. 13–20. Berlin 1931.
- The genera of Reptiles. *Palaeobiol.*, Bd. 1, S. 163–88. Wien 1928.
- Palaeontological notes on Reptiles, IV. *Helochelydra* and *Helochelys*, two little known Wealden Tortoises. *Geol. hungarica*, Ser. palaeont., T. 1, S. 44–50. Budapest 1928 (a).
- Quaas, A.: Beitrag zur Kenntnis der Fauna der obersten Kreidebildungen in der libyschen Wüste (Overwegischichten und Blättertone). *Paläontogr.*, Bd. 30, S. 150 ff. Stuttgart 1902.
- Siebenrock, F.: Synopsis der rezenten Schildkröten etc. *Zool. Jahrb.*, Suppl. 10, S. 427–618. Jena 1909.
- Die Schildkrötengattung *Chelodina* Fitz. *Sitz.-Ber. kais. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. 1*, Bd. 124, S. 1–23. Wien 1914.
- Staesche, K.: Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Palaeontogr.*, Bd. 72, S. 103–123. Stuttgart 1929.
- Stromer, E.: Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens, I. Die Topographie und Geologie der Strecke Gharaq-Baharije nebst Ausführungen über die geologische Geschichte Ägyptens. Diese Abhandlungen Bd. 26, Abh. 11. München 1914.
- und Weiler, W.: Dasselbe, VI. Beschreibung von Wirbeltierresten aus dem nubischen Sandstein Oberägyptens und aus ägyptischen Phosphaten nebst Bemerkungen über die Geologie der Umgegend von Mahamid in Oberägypten. Diese Abhandlungen, N. F. 7. 1930.
- Vaillant, L.: Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. *Ann. Sci's natur.*, Sér. 6: Zoologie, Bd. 10, 106 S. Paris 1880.
- Woodward, A. Smith, K. v. Zittel: *Textbook of Palaeontology*, Bd. II, 2. edit. London 1932.
- Zdansky, O.: Über die Temporalregion des Schildkrötenschädels. *Bull. geol. Instit. Univ. Upsala*, Vol. 19, S. 89–114. Upsala 1925.

