

## Übersicht über die fossilen marinen Schildkrötenfamilien Zentraleuropas (Reptilia, Testudines)

Mit 4 Abbildungen, 4 Tafeln und 6 Karten

HANS-VOLKER KARL

|                               | Seite |
|-------------------------------|-------|
| Zusammenfassung, Summary      | 171   |
| Einleitung                    | 171   |
| 1. Toxochelyidae ZANGERL 1953 | 172   |
| 2. Osteopygidae ZANGERL 1953  | 174   |
| 3. Cheloniidae GRAY 1825      | 175   |
| 4. Protostegidae COPE 1889    | 179   |
| 5. Dermochelyidae GRAY 1825   | 184   |
| 6. Referenzliste              | 189   |
| Literatur                     | 195   |

**Zusammenfassung:** Es soll ein Überblick über die bislang beschriebenen marinen Schildkröten Zentral-europas mit Kommentaren zu ihrer systematischen Position und Verbreitung gegeben werden. Als Hauptmerkmale der Seeschildkrötenevolution werden die Ausbildung des sekundären Palatinums, starke Panzerreduktionen und extreme Umbildungen in den Extremitäten gesehen. Diese sind in allen einzelnen Gruppen, die an das marine Leben angepaßt sind, über die geologische Zeit nachweisbar. Folgende fossile Taxa rein mariner Seeschildkröten können beobachtet werden: 1. *Ctenochelys procax* (HAY 1908) [syn. *Toxochelys gigantea* OERTEL 1914], 2. *Dollochelys casieri* ZANGERL 1971, 3. *Dollochelys atlantica* (ZANGERL 1953) [syn. *Chelone Carusiana* GEINITZ 1875 in part], 4. *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996, 5. *Rupelchelys breitkreutzi* KARL & TICHY 1999, 6. *Puppigerus camperi* GRAY 1868, 7. *Glarichelys knorri* (GRAY 1831) [syn. *Chelone Gwinneri* WEGNER 1918], 8. *Rhinochelys cantabrigiensis* LYDEKKER 1889 [syn. *Chelone Carusiana* GEINITZ 1875 in part], 9. ?*Archelon* cf. *copei* (WIELAND 1909) [syn. *Iserosaurus litoralis* FRITSCH 1910, *Chelone* (?) *regularis* FRITSCH 1905a, nomen vanum], 10. *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER 1847 [syn. *Chelone ingens* KOENEN 1891, *Pseudosphargis* DAMES 1894].

**Summary:** This work is meant to be survey about the hitherto described Central European marine turtles of the Upper Cretaceous and Tertiary age with comments to their systematic position and hitherto known paleogeographic distribution. The main features of sea turtle's evolution are the forming of a secondary palate plate, strong reductions in shell and extremely transforming extremities. Those are have been provable in all separate groups adapted to the marine life over the geological time. The following fossil taxa may be regard from Central European dates: 1. *Ctenochelys procax* (HAY 1908) [syn. *Toxochelys gigantea* OERTEL 1914], 2. *Dollochelys casieri* ZANGERL 1971, 3. *Dollochelys atlantica* (ZANGERL 1953) [syn. *Chelone Carusiana* GEINITZ 1875 in part], 4. *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996, 5. *Rupelchelys breitkreutzi* KARL & TICHY 1999, 6. *Puppigerus camperi* GRAY 1868, 7. *Glarichelys knorri* (GRAY 1831) [syn. *Chelone Gwinneri* WEGNER 1918], 8. *Rhinochelys cantabrigiensis* LYDEKKER 1889 [syn. *Chelone Carusiana* GEINITZ 1875 in part], 9. ?*Archelon* cf. *copei* (WIELAND 1909) [syn. *Iserosaurus litoralis* FRITSCH 1910, *Chelone* (?) *regularis* FRITSCH 1905a, nomen vanum], 10. *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER 1847 [syn. *Chelone ingens* KOENEN 1891, *Pseudosphargis* DAMES 1894].

**Key words:** Testudines, Central Europe, Cretaceous, Tertiary, classification, distribution.

### Einleitung

Die phylogenetische Verwandtschaft der Seeschildkröten wurde jüngst von HIRAYAMA (1996, 1998) analysiert. Frühere Arbeiten zur dieser Problematik wurden von GAFFNEY (1975, 1976), GAFFNEY & MEYLAN (1988) und ZANGERL (1980) publiziert. Die Verbreitung der fossilen See-

schildkröten von Nordwesteuropa wurde von MOODY (1993) zusammengefaßt. Insgesamt ist die Meinung über deren Infrastruktur innerhalb der einzelnen Hypothesen noch sehr geteilt, Bemerkungen hierzu erfolgen bei den speziellen Gruppen. Es werden hier die bisher beschriebenen Taxa zusammengefaßt und unter vergleichenden Aspekten neu betrachtet. Im Kontext der von anderen europäischen Lokalitäten bekannten Taxa sowie deren großräumiger Verbreitung soll eine Diskussionsgrundlage für künftige Studien, besonders an neuem Material, vorgelegt werden, da ein großer Teil von Typusmaterial verschollen bzw. unbrauchbar ist. Der Autor ist sich bewußt, daß diese Studie vorwiegend historisch-analytischen Charakter hat. Trotzdem soll versucht werden, mit Hilfe von weit gestreuten Literaturangaben und noch erhaltenem Originalmaterial ein Bild der Zentraleuropäischen Seeschildkrötenfauna nachzuzeichnen, welches sich an die entsprechenden Verhältnisse von Nordamerika und Nordwesteuropa anschließen läßt. Das macht den vorwiegend historisch-zoogeographischen Charakter der Arbeit aus. Hierbei werden z. T. auch Lokalitäten außerhalb des eigentlichen Gebietes berücksichtigt, um den Arealzusammenhang zu wahren. Hauptgliederungskategorie ist hier die Familia. Die größtenteils problematische Stellung des zentraleuropäischen Materials wird ausführlich diskutiert, wobei vorwiegend auf Merkmale eingegangen wird, die am vorliegenden Material feststellbar bzw. aus der Literatur bekannt sind. Bis jetzt wurde davon ausgegangen, daß die Plesiochelyidae vermutlich nahezu marin lebten und anatomisch-morphologisch als Schwesterngruppe der rezenten Chelonioidea zu gelten haben. Die Schildkröten aus Jura und Unterkreide sind derzeit unter Bearbeitung und werden später detailliert beschrieben. *Desmemys bertelsmanni* WEGNER wird hier ausgelassen (vermutlich juv. *Dinochelys* oder *Glyptops*). Für wohlwollende Hinweise und Ergänzungen ist der Autor jederzeit dankbar.

### 1. Toxochelyidae ZANGERL 1953

Schädelmerkmale: Schädel mit primärem Palatinum. Temporalregion teilweise abgedacht. Schmale Nasalia vorhanden oder fehlend.

Panzermerkmale: Carapaxumriss rund, oval oder seltener cardiform. Neuralia flach oder gekielt, ohne Reduktionen. Epineuralia nur gekielt vorkommend. Am Carapax immer vorkommende Peripheralfontanellen unterschiedlichen Grades. Ein Paar Nuchalfontanellen oder lokal entsprechende Verdünnungen vorhanden. Zwei Metaneuralia vorhanden. Vertebralia der Adulti immer schmäler als Costalia. Plastron kruziform bei einer Distanz zwischen Axillar- und Inguinalausschnitt von 60% oder weniger der Hälfte der Plastronbreite.

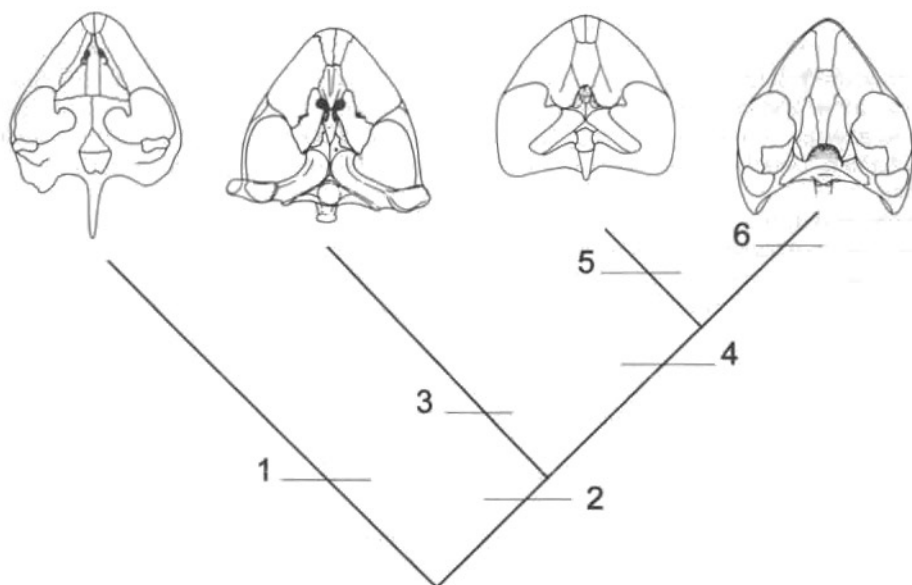
Skelettmerkmale: Cervikalwirbel kürzer als bei den Cheloniidae. Vorderextremitäten als primitive Flipper entwickelt, Hinterextremitäten denen der Chelydriden ähnlich (ZANGERL 1953). Zur Kladogenese siehe GAFFNEY & MEYLAN (1988) und HIRAYAMA (1998).

#### Lophochelyinae ZANGERL 1953

Schädelmerkmale: Sekundäres Palatinum noch nicht ausgebildet, aber die Entstehung durch Rugositäten an Praemaxillaria, anteriorem Vomer- bzw. Pterygoidanteil angedeutet. Posteriorer Teil des Vomer schmal. Alveolarfläche breit. Schmale Nasalia vorhanden. (Dendrogramm 1)

Panzermerkmale: Carapax cardiform, länger mit einem massiven und stark gesägten Peripheralarand. Nuchale breit mit Foramina postnuchlia. Neuralia lang. Medialkiel hoch und scharf. Epineuralia und Peripheralfontanellen am Carapax vorhanden. Metaneuralia oft reduziert. Plastron kruziform mit Zentral- und Lateralfontanellen (ZANGERL 1953).

Bemerkungen: Von *Ctenochelys* ZANGERL 1953 ist *Ctenochelys procax* (HAY 1908) [syn. *Toxochelys gigantea* OERTEL 1914] die einzige bis jetzt bekannte Spezies dieses Genus von Zentraleuropa. Sie zeigt die typischen Rugositäten als Ausgangsstadium des sekundären Palatinums. Weitere Spezies wurden aus der Oberkreide Nordamerikas bekannt. Die im Verhältnis zum nordamerikanischen Material existierenden größeren Dimensionen werden hier nicht mehr als artspezifisch betrachtet. Das verschollene Schädel fossil des Holotypus zu *Toxochelys gigantea* aus dem Aptium (Untere Kreide) von Kastendamm bei Hannover ist das bislang größte und älteste Exemplar des Genus *Ctenochelys*. Es unterscheidet sich in keinem wesentlichen Merkmal vom nordamerikanischen Material. In nur einem Humerus von Dresden-Strehlen bekannt. Die Zuordnung gilt vorbehaltlich (KARL 1991, 1993).



Dendrogramm 1. Osteopygidae nach KARL, TICHY & RUSCHAK 1998.

Knoten 1 – Kein sekundäres Palatinum, Vomer ausschließlich primär, Praemaxillaria paarig; Knoten 2 – sekundäres Palatinum unter Einbeziehung des Vomer vorhanden, Praemaxillaria paarig; Knoten 3 – anteriorer Teil des Vomer in sekundäres Palatinum einbezogen, sekundäre Pterygoidlgrate berühren Processus pterygoideus; Knoten 4 – Vomer vollständig am sekundären Palatinum beteiligt; Knoten 5 – Carapax, soweit bekannt, ohne oder mit sehr kleinen Peripheralfontanellen, Maxillare nicht am Processus pterygoideus posterioris beteiligt; Knoten 6 – Processus pterygoideus posterioris und Apertura narium interna weit nach posterior verlagert, Processus pterygoideus externus et posterioris disjunkt, Maxillare am Bau des Processus pterygoideus posterioris beteiligt, Carapax mit deutlichen Peripheralfontanellen.

#### Toxochelyinae ZANGERL 1953

Schädelmerkmale: Schädel mit primitivem primärem Palatinum. Alveolarfläche solid, breit und ohne Leisten (ridges). Anteriorer Teil des Vomer breit und verlängert. Nasalia fehlen.

Panzermerkmale: Carapax rundlich oder verlängert, seltener cardiform. Peripheraland leicht gesägt. Nuchale breit. Foramina postnuchalia nur bei *Toxochelys* bekannt. Neuralia flach mit rudimentären Epineuralia. Peripheralfontanellen groß, auch bei Adulti. Plastron kruziform mit relativ großen Zentral- und Lateralfontanellen. Xiphiplatra stark fusioniert.

#### *Dollochelys* ZANGERL 1971

Schädelmerkmale: Alveolarfläche viel schmäler als bei *Toxochelys*.

Panzermerkmale: Carapax flach, ohne medialem Kiel. Peripheraland stark entwickelt. Sehr ausgedehnte Peripheralfontanellen entwickelt, vermutlich immer Foramina postnuchalia ausgebildet. Plastron klein, kruziform und mit großen Zentral- und Lateralfontanellen. Entoplastron sehr klein (ZANGERL 1971).

Bemerkungen: Beide bekannten Spezies dieses Genus wurden im Gebiet gefunden. Das hierzu beschriebene Material von *Dollochelys casieri* ZANGERL 1971 weist die sehr schmale Alveolarfläche auf einem Mandibulafragment und die sehr markanten Panzermerkmale [syn. *Cheliopsis* spec. PIETZSCH 1956, 1964] auf (KARL 1991). *Dollochelys atlantica* (ZANGERL 1953) wurde vorbehaltlich in einem Humerus [syn. *Chelonia* cf. *carusiana* (GEINITZ 1875) KARL 1991] gesehen, welcher den gleichen stark distal verbreiterten Corpus zeigt wie *Dollochelys casieri*.

## 2. Osteopygidae ZANGERL 1953

Schädelmerkmale: Weniger abgerundeter Schädel mit kurzem relativ zugespitztem Rostrum. Orbitae dorsal ausgerichtet. Ausgedehntes sekundäres Palatinum unter Bildung einer deutlichen Choanalpassage. Vomerpfeiler länger als bei anderen Schildkröten, auch einigen cheloniiden Schildkröten. Unterkiefer im Gegensatz zu anderen Schildkröten mit viel längerer Symphysenregion.

Panzermerkmale: Panzer stark ossifiziert, flach, oval mit ungesägtem Peripheraland. Foramina postnuchalia vorhanden (*Erquelinesia*) oder fehlend (*Osteopygis*). Peripheralfontanellen sehr klein. Epineuralia vermutlich vorhanden (*Osteopygoides*) oder fehlend (alle anderen). Plastron klein, kruziform und mit großen Zentral- und Lateralfontanellen. Axillarpfeiler mit Pleuralia II fusioniert. Xiphiplastra median fusioniert.

### *Osteopygis* COPE 1868

Schädelmerkmale: Sekundäres Palatinum gut entwickelt, viel mehr als bei *Osteopygoides*, aber weniger als bei *Erquelinesia*.

Panzermerkmale: Gut ossifizierter Panzer mit kleinen Peripheralfontanellen. Peripheralia stark entwickelt, nicht reduziert wie bei anderen Seeschildkröten.



Karte 1. Toxocheilydidae (schwarz, grün) und Osteopygidae (rot) Zentraleuropas.



Bemerkungen: Eine Spezies von den vermutlich vier wurde aus Zentraleuropa bekannt: *Osteopygis salisburgensis* KARL 1996. Diese wurde auf Panzermerkmalen begründet wie: Cervicale fehlend, Marginalia I getrennt. Proximale Marginaliafurchen liegen auf der halben Höhe der Peripheralia. Beide Merkmale im Gegensatz zu *Osteopygis emarginatus*. Neuralia breiter als bei *Osteopygis roundsi* WEEMS 1988.

### 3. Cheloniidae GRAY 1825

Schädelmerkmale: Orbitae dorsolateral ausgerichtet. Parietale mit Squamosum in Kontakt. Palatina in Oberkieferfläche involviert. Apertura narium interna von Vomer und Palatina gemeinsam gebildet, ohne Maxillaria. Ventrale Oberfläche des Basisphenoid mit einem V-förmigen Grat vom posterioren Rand ausgehend.

Panzermerkmale: Cervikale überdeckt mehr als die halbe Breite des Nuchale. Neuraliazahl neun durch Fraktionierung von Neuralia VII oder VIII.

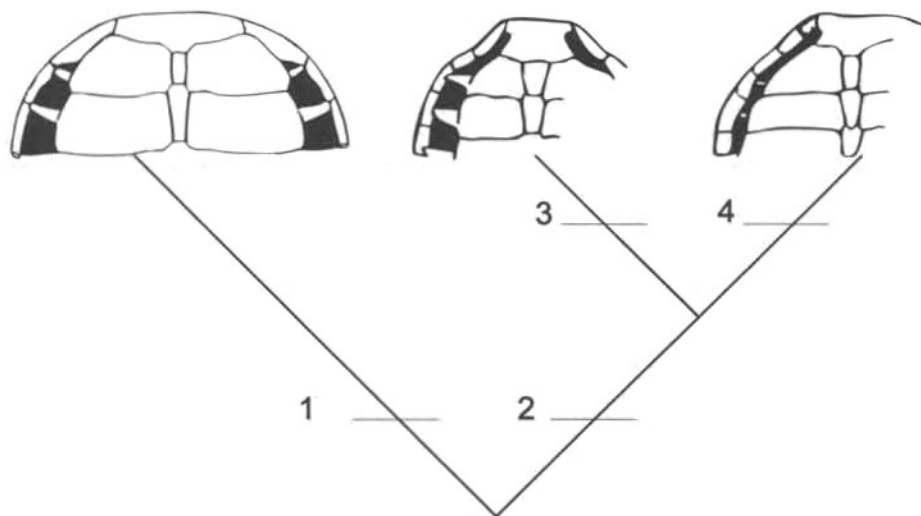
Skelettmerkmale: Ventraler dünner Kiel an den posterioren Cervikalwirbelzentren vorhanden (HIRAYAMA 1998).

Zur Kladogenese siehe auch GAFFNEY & MEYLAN (1988) und HIRAYAMA (1998).

#### Rupelchelyini KARL & TICHY 1999

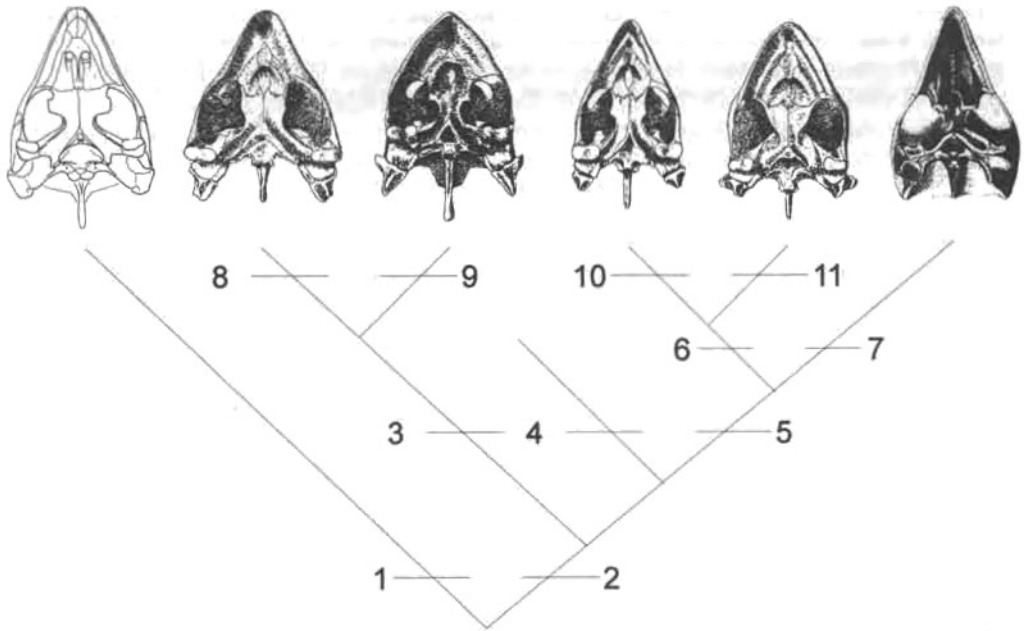
Schädelmerkmale: Die Form der Schädelknochen und die daraus resultierende hypothetische Rekonstruktion der dorsalen Schädelansicht zeigt Merkmale der Carettini, besonders im Bereich der Orbitae. Die konkave Einwinkelung des freien Frontalrandes im dorsalen Orbitalrand ist hier bezeichnend

Panzermerkmale: Keine auffällige Dorsalstruktur oder Hornschilderfurchen. Costa 1 (2. Skelettrippe) inseriert in Peripheralia 1/2. Peripheralfontanellen gut entwickelt. Neuralia stark verlängert. Nuchale sehr breit, mehr als viermal von der Länge (KARL & TICHY 1999). Einzige bekannte Gattung und Art ist *Rupelchelys breitzkreutzii* KARL & TICHY 1999 mit den Merkmalen der Rupelchelyini.



Dendrogramm 2. Tribus der Cheloniidae, nach KARL & TICHY 1999.

Knoten 1 – Costa I inseriert zwischen Peripheralia I und II (Rupelchelyini); Knoten 2 – Costa I inseriert weiter posterior, entspricht Dendrogramm 3; Knoten 3 – an Peripherale III (Chelonini); Knoten 4 – an Peripherale IV (Carettini).



Dendrogramm 3. Cheloniidae nach Palatinalmerkmalen, Original.

Knoten 1 – Vomer mit Pterygoidei in Kontakt, anteriorer Teil des Vomer über Pfeiler mit Palatini und Maxillaria in Kontakt (entsprechendes Ausgangsstadium für sekundäres Palatinum wie *Osteopygoides* bei Osteopygidae), (*Eocheilone*); Knoten 2 – sekundärer Vomer vollständig in sekundäres Palatinum integriert, Maxillaria nicht am Processus pterygoideus posterior beteiligt; Knoten 3 – Carettini; Knoten 4 – *Glarichelys*; Knoten 5 – Chelonini; Knoten 6 – palatopterygoideale Nähte gewöhnlich nicht mit primärem Vomer in Verbindung; Knoten 7 – Maxillaria am Processus pterygoideus posterior beteiligt, Apertura narium interna weit nach posterior verlagert (*Puppigerus*); Knoten 8 – Processus pterygoideus posterior abgerundet (*Caretta*); Knoten 9 – Processus pterygoideus posterior zugespitzt (*Lepidochelys*); Knoten 10 – Alveolarfläche relativ glatt mit scharfer Labialkante, Processus pterygoideus posterior zugespitzt (*Eretmochelys*); Knoten 11 – Alveolarfläche mit tiefen Furchen für die erhabene Mediankante der Mandibula, Processus pterygoideus posterior abgerundet (*Chelonia*).

Bemerkungen: Die jeweilige Alternationsstelle der Costa I ist charakteristisch für die bekannten Tribus der Cheloniinae und kann als konstantes Merkmal gelten (ZANGERL 1958). Nach ZANGERL (1958) lassen sich die wichtigsten Eigenschaften der beiden Tribus der Cheloniinen folgendermaßen zusammenfassen: „Die Carettini lassen sich von den Chelonini ohne Schwierigkeit dadurch unterscheiden, daß bei ihnen das typische Muster der Carapaxknochen und -schilder sekundär modifiziert erscheint. Die Modifikation besteht in einer Vermehrung, speziell einer Fragmentation einzelner Knochen- und Schuppenelemente, wobei wahrscheinlich eine Korrelation zwischen der Vermehrung der Peripheralia und der epidermalen Schilder besteht. Im knöchernen Carapax finden sich normalerweise jederseits 11 Peripheralia; bei den Carettini sind es durchweg deren 12. Typischerweise bohrt sich das Rippenende der ersten Costalrippe (= zweite Carapaxrippe) in das dritte Peripheralia ein, während es bei den Carettini immer in das vierte Element eindringt (...).“ Hierzu steht das bislang einzige Genus *Rupelchelys* (*R. breitkreutzi*) KARL & TICHY 1999 einzigartig unter den bekannten Cheloniidae da. Auch bei den bislang beschriebenen Protostegidae, Toxochelyidae und Osteopygidae wurde ein Alternierungsprinzip wie bei den neuen Rupelchelyini nicht bekannt, da dieses ebenfalls denen der Chelonini oder Carettini folgt (ZANGERL 1958). Weiterhin kennzeichnend sind die fehlenden Hornschilderfurchen auf der Dorsalseite des Carapax und, soweit verfolgbar, des Schädels. Es kann festgestellt werden, daß der Tribus Rupelchelyini nicht dem bislang unbenannten Taxon D7 bei GAFFNEY & MEYLAN (1988: 188, Fig. 5.9., S. 180) entsprechen kann, da er durch die charakteristische Alternation der Pleura I prinzipiell nicht nur den Chelonioida divergent gegenübersteht. Die langen und noch nicht fraktionierten Peripheralia bei den Rupelchelyini können als ursprüngliches Stadium der Phylogenie der Cheloniinae gelten.

Panzermerkmale: Costa 1 (2. Skelettrippe) inseriert in Peripherale 3 (ZANGERL 1958).

Bemerkungen: Mit den Genera *Puppigerus* COPE 1871 und *Glarichelys* ZANGERL 1958 sind zwei Formen dieses Tribus fossil in Zentraleuropa nachgewiesen. Das vermutlich einzige valide Taxon von ersterem, *Puppigerus camperi* GRAY 1868, ist hier von zwei Lokalitäten bekannt.

Schädelmerkmale: Rostralteil verlängert und zugespitzt. Sekundäres Palatinum sehr weit entwickelt, unter den Cheloniidae am meisten nach posterior ausgedehnt.

Panzermerkmale: Carapax der Adulti vollständig ossifiziert, breit cardiform und mäßig gewölbt. Neun Neuralia, ein Metaneurale und ein Pygale vorhanden. Juvenile Individuen mit deutlichen Peripheralfontanellen (MOODY 1974).

Mit *Glarichelys* ZANGERL 1958 lebte ein zweiter Vertreter im Gebiet. Die Palatinalregion des Holotypus zu „*Chelone*“ *Gwinneri* WEGNER 1918 konnte noch nicht untersucht werden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese enge Beziehungen zu *Eochelone* DOLLO 1903 zeigen kann. Die relativ schmalen Mandibulae von Helmstedt (s. u.) scheinen dafür zu sprechen.

Schädelmerkmale: Schädel bei juvenilen verlängert. Sekundäres Palatinum wenig entwickelt (ZANGERL 1958). Linguale Crista der Mandibula wenig entwickelt, mehr als bei *Eretmochelys*, aber weniger als bei *Chelonia*. Dorsalschilder des Schädels entsprechen dem Charakter der Cheloniidae, sind am ähnlichsten dem *Eretmochelys*.

Panzermerkmale: Bei juvenilen Individuen Foramina postnuchalia vorhanden. Panzer entsprechend den Cheloniidae mit Merkmalen von imbricaten Strukturen wie bei *Eretmochelys* (KARL & SCHLEICH 1994).

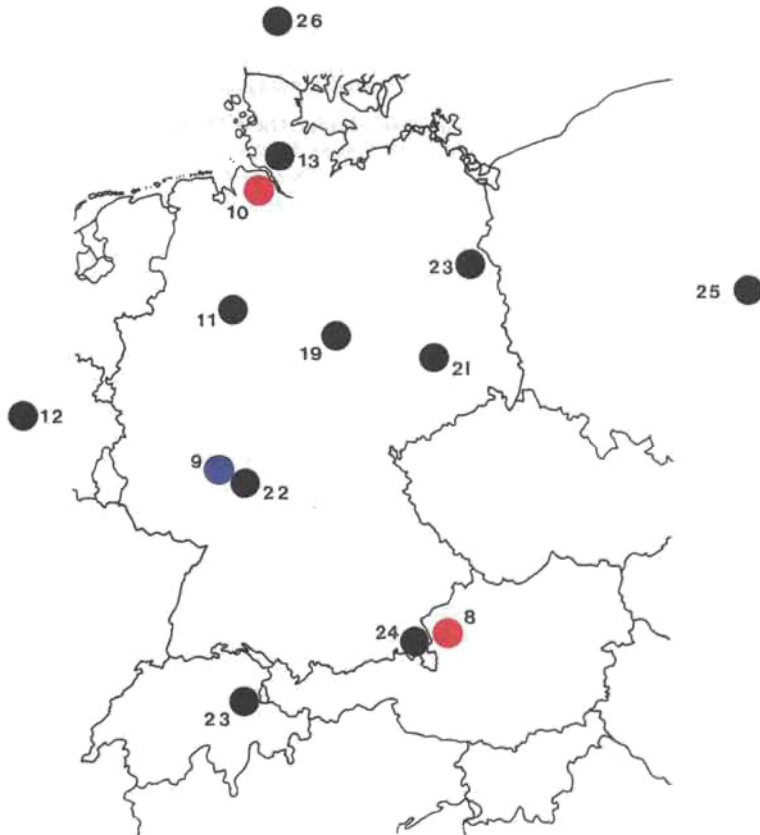
Skelettmerkmale: Flipper mit extrem verlängerten Phalangen der Finger 3 und 4. Charakter des Humerus „toxocheleid“ (ZANGERL 1953). Endphalanx des Daumens im Gegensatz zu allen anderen Cheloniidae stark vergrößert und verdickt (Sexualdimorphismus).

Bemerkungen: Die einzige valide Spezies *Glarichelys knorri* (GRAY 1831) ist die am weitesten verbreitete und wohl häufigste eo-/oligozäne Seeschildkröte von Europa. [syn. *Chelone Knorri* GRAY 1831, *Chelonia glaricensis* KEFERSTEIN 1834, *Chelonia ovata* HEER 1865, *Chelone Gwinneri* WEGNER 1918, *Chelyopsis littoreus* SMEETS 1887, *Chelyopsis holsaticus* DAMES 1894, *Chelyopsis halleri* KARL 1989, *Chelyopsis raabei* KARL & SCHLEICH 1994]. Der allgemeine Charakter des Panzers ist intermediär zwischen *Eretmochelys* und *Chelonia* (KARL 1989), ebenso wie im Unterkiefer (KARL & SCHLEICH 1994). Nach Fig. 96 von ZANGERL & TURNBALL (1955) ist anzunehmen, daß die Kopfbeschilderung der tertiären wesentlich homogener war, als das die rezenten Carettini zeigen und nicht zur Abtrennung von *Glarichelys* und *Chelone Gwinneri* dienen kann. Das geteilte Parietalschild ist eine individuelle Abweichung. Die dorsale Ausrichtung der Orbitae von *Glarichelys knorri* entspricht der von *Procolpochelys „Euclastes“ melii* (MISURI 1910). Die zur Differenzierung von *Glarichelys* und *Chelone Gwinneri* herangezogenen Merkmale an den Extremitätenknochenenden (ZANGERL 1958) sind ontogenetisch bedingt. Hierher gehören auch die Scapula und der Coracoid von Juvenilen aus dem Latdorfium des Galongrabens in Bayern. Der Scapularwinkel (Nr. 002) beträgt zwischen dem *Processus scapularis* und dem *Processus acromialis* 115°. Die *Processus* der Testudinidae stehen ebenfalls stumpfwinklig zueinander, sind aber deutlich ungleich lang, jene der Trionychidae schließen spitze Winkel ein. Die *Processus* des vorliegenden Stückes sind deutlich komprimiert bei ovalem Querschnitt. Vom Glenoidbereich ausgehend ist eine tuberkuläre Oberflächenstruktur ausgeprägt. Die Proportionen des Knochens entsprechen denen der von Seeschildkröten bekannten. Auch die Maße des Coracoid (Nr. 001) verweisen auf ein juveniles Tier. Beide Knochen könnten zu einem Individuum gehören.

Maße: Scapula: Gelenkzapfenlänge 9,0; Gelenkzapfenbreite 6,0; *Processus acromialis* 23,5; *Processus scapularis* (>23,0); *Processus*dicke 2,0; Coracoid: Gelenkdicke 2,5; Gesamtlänge 27,0; Breite proximal 6,5; Breite distal 6,5. Da über die osteometrischen Verhältnisse am Schultergürtel der Schildkröten wenige Daten verfügbar sind, wird hier auf Literaturangaben von ZANGERL (1953, 1974) sowie ZANGERL et al. (1988) verwiesen. Vergleiche mit *Glarichelys knorri* (GRAY 1832) zeigen morphologisch, zeitlich und räumlich sehr große Übereinstimmungen. Wie schon früher für mitteloligozänes Seeschildkrötenmaterial aus Deutschland betont, wurden in der deutlichen Dickenzunahme der Carapaxplatten und dem charakteristischen imbricaten Beschilderungstyp die entscheidenden Merkmale des Genus *Chelyopsis* VAN BENEDEEN 1887 gesehen (KARL 1989, 1995; KARL & SCHLEICH 1994). *Chelyopsis* wird nunmehr als Synonym von *Glarichelys* betrachtet. Im Sinne der Ausführungen der Internationalen Nomenklaturregeln (RICHTER 1948: 155) wurden von KARL (1989) die früher aufgestellten Taxa *Chelyopsis littoreus* und *holsaticus* als *Species dubia* betrachtet (dort:

Sammelcharakter des Genus). Das heißt, die bislang beschriebenen mitteloligozänen Spezies aus Belgien und Norddeutschland ruhen somit als solche, bis vom *Locus typicus* und auch aus dem *Stratum typicum* der beiden weitere verwertbare, nunmehr Neotypen vorliegen, um diese älteren Taxa zu revalidieren und in ihrem originären Sinngehalt darstellen zu können. Das geografisch am nächsten gefundene Material von *Ch. holsaticus* ist leider durch Kriegseinwirkung verschollen. Dieses Taxon ist vorwiegend auf Extremitätenmerkmalen begründet worden, wobei Mißverständnisse durch die unklare Perspektive in den von DAMES (1894) dargestellten proximalen Humerusenden entstanden. Um das von ihm festgelegte Feature, den quer-ovalen *Caput humeri* herausstellen zu können, wurde der Knochen so verdreht wiedergegeben, daß ein völlig anderer Charakter vermutet werden konnte. Erst jetzt konnte mittels jüngst erkannter Humeri aus Espenhain im NML durch Drehung der Objekte der eigentliche Zusammenhang erkannt werden. *Ch. raabei* ist auf der Mandibularmorphologie begründet (KARL & SCHLEICH 1994). Innerhalb des früher zu *Chelyopsis* gehörig betrachteten Materials ist seit dem obereozänen Typus von syn. *Ch. raabei* bis zu den oberoligozänen Funden von syn. *Ch. halleri* vom Doberg eine kontinuierliche Zunahme der Plattendicke zu beobachten (KARL 1989; KARL & SCHLEICH 1994; KARL 1995). Die Längen-Dickenindizes von syn. *Chelyopsis halleri* vom Doberg liegen alle unter 10 und bewegen sich um ein Mittel von 5,5, bei einem bisherigen Höchstwert von 7,1 und einem Minimum von 4,9 für große Pleuralia. Noch niedriger liegen sie mit 3,25 für das bisher einzige Neurale vom Doberg und 4,7 für ein juveniles Stück. Die hier beschriebenen oberoligozänen Reste zeigen also mehr als die doppelte relative Plattendicke zu den beiden Vergleichswerten der verwandten rezenten Spezies, wobei es offensichtlich zwischen den drei Genera in anderen Merkmalen, wie der Viszeralmorphologie des Carapax (KARL 1989) und der Mandibularmorphologie (KARL & SCHLEICH 1994) einige Beziehungen gibt.

Nach BRONGERSMA (1972) wurde am 8. 11. 1835 vor Zoppot bei Danzig ein Exemplar von *Caretta caretta* lebend gefangen. Eine nicht näher bestimmte Seeschildkröte wurde um 1252 oder nach 1262 vor der deutschen Nordseeküste registriert. Im April 1971 konnte eine ebenfalls nicht bestimmte Seeschildkröte bei Valkenisse, einer Insel der Walcheren, lebend gefangen werden, die aber wenige Tage später starb.



Karte 2. Cheloniidae Zentraleuropas: *Puppigerus* (rot), *Glarchelys* (schwarz) und *Rupelchelys* (blau)

#### 4. Protostegidae COPE 1889

Schädelmerkmale: Nasalia vorhanden. Jugale und Quadratum in Kontakt. Quadratojugale vom unteren Rand ausgeschlossen. Kontakt von Vomer und Palatinum fehlt, Palatina medial zusammentreffend, Foramen palatinum posterius öffnet nach posterolateral. Pterygoid ausgedehnt in die mandibulare Articulationsfläche des Quadratoms. Foramen posterius canalis carotici interni zwischen Pterygoid und Basisphenoid. Rostrum basisphenoidale stabförmig (HIRAYAMA 1998).

Panzermerkmale: Cervicale überdeckt mehr als die Hälfte der Breite des Nuchale. Dicke Neuralia mit Medialkiel (HIRAYAMA 1998). Carapax flach und relativ breit. Peripheralrand ungesägt. Nuchale stark entwickelt. Neuralia und epithekale Kielplacode, Epineuralia („supraneurals“) bilden einen charakteristischen Mediankiel. Plastron breit ohne Epiplastra. Entoplastron T- oder Y-förmig. Hyo- und Hypoplastra mit asteroiden Processus (= radiären Knochenbälkchen) (ZANGERL 1953).

Skelettmerkmale: Drittes (oder zweites) Cervikalwirbelzentrum biconvex. Lateralprocessus des Pubis weiter als dessen Mittelteil nach anterior ausgedehnt. Lateral Processus des Humerus vergrößert hin auf den anterioren Teil des Schaftes, von ventral nicht leicht zu sehen. Mittelteil des Radius nach anterior geneigt (HIRAYAMA 1998).

Zur Kladogenese siehe GAFFNEY & MEYLAN (1988) und HIRAYAMA (1998).

#### Chelospharginae ZANGERL 1953

Schädelmerkmale: Nasalia vorhanden. Alveolarfläche mit scharfen Leisten. Frontalia breit mit lateralen Processus. Temporalbereich wie bei Cheloniidae. Symphyse sehr lang.

Panzermerkmale: Pleuralia der Adulti nicht stark reduziert, wodurch die Peripheralfontanellen weniger als bei anderen Protostegiden entwickelt sind. Neuralia lang und schmal mit kielähnlichen Platten oder Tuberkeln. Entoplastron vorhanden, Epiplastra kurz. Hyo- und Hypoplastra mit kurzen Processus.

Bemerkungen: *Rhinochelys cantabrigiensis* LYDEKKER 1889 ist eine Spezies des Genus *Rhinochelys* SEELEY 1869, nach COLLINS 1970 wären drei Spezies als valid anzusehen, welche in Zentraleuropa nachgewiesen wurden [syn. *Chelone Benstedtii* OWEN 1851 nach REUSS 1855, FRITSCH 1878, LAUBE 1896; *Euclestes (Chelone) benstedtii* OW. sp. nach FRITSCH 1905 a; *Cimochelys benstedtii* MANTELL 1841; Thalassemydidae nach KUHN 1964; *Pygmaeocheys michelobana* LAUBE 1896 nach FRITSCH 1905 a, KUHN 1964; *Chelone (?) regularis* FRITSCH 1905 a nach KUHN 1964]. Nach COLLINS (1970) sind die Schädel von *Rhinochelys* und die Panzer von *Chelone Benstedtii* vermutlich konspezifisch. Dieser Auffassung wird hier gefolgt, da wir hier die gleiche Konstellation von Nur-Schädel- und Nur-Panzer-taxa vorfinden. Seit der Erstbeschreibung eines fossilen Schildkrötenrestes aus der böhmischen Kreide durch REUSS (1855) (Tafel 2) sind bis auf einige mehr oder weniger undefinierbare Reste nur noch zwei weitere diesbezügliche Fossilien beschrieben worden. Eines davon erlangte als „fossiles Gehirn“ einige Berühmtheit und wurde gelegentlich diskutiert. Ursprünglich als fossiles Sauriergehirn unter *Polyptychodon interruptus* OWEN eingeordnet (FRITSCH 1905 b), wurde es von EDINGER (1934) als Steinkern eines Schildkrötenschädels erkannt und neu beschrieben (s. u. *Archelon*). Die Panzerreste wurden in der historischen Literatur nur nomenklatorisch verschoben, wie das von REUSS (1855) und FRITSCH (1878) beschriebene Material von Patek, so auch das Material von Michelob (LAUBE 1896). Auch ein Humerus aus dem Plänerkalk von Dresden-Strehlen ist wohl hier anzugliedern. An Schädelresten liegen die Reste eines 72 mm langen, 37 mm breiten und 27 mm hohem Steinkerns aus Svitavy/Tschechien (Cenomanium, Kreide; turoner Pläner) am Weißen Berge bei Prag vor (Tafel 1), in welchem ein großer Teil der cranialen Elemente in situ eingebettet ist. Die gesamte rechte Schädelhälfte ist zu ihrer Basis hin und am stärksten auf Höhe der Nasalia eingedrückt. Der parietale Bereich fehlt und gibt die als Steinkern erhaltene Hirnhöhle und die lateral davon liegenden Ausgüsse der Temporalhöhle frei. Über die mediane Länge des Hirnhöhlenausgusses zieht sich als feiner Grat der Abdruck der medianen Suturen von Praefrontalia, Frontalia und Parietalia bis hinein in die fragmentär erhaltene Basis der Crista parietalis. Die Ausdehnung der Orbita dex. beträgt 25 × 16 mm. Die Maxillariakanten sind glatt und gerade. Die Schnauzenspitze läuft spitz zu und zeigt im rostralen Bereich noch den unversinterten Alveolargrat. Anhand der erkennbaren Knochenplattengrenzen lassen sich Position und Ausdehnung der Parietalia, Frontalia, Praefrontalia und Nasalia rekonstruieren. Die Maxillaria, das Postorbitale dex., das Jugale dex., Reste des Occipitalbereiches, des ausschließlich primären Palatinums und des Rostrums sind, wenn auch größtenteils beschädigt, in Knochensubstanz vorhanden. Von den meisten Bereichen der Frontal-, Temporal- und Jugalregion sin. liegen nur geringe Reste der ursprünglichen viszeralen Schicht der Substantia compacta vor. Das Foramen magna ist trigonal abgerundet. Der Condylus mandibula-



ris ist abgeschliffen. Ein Tuberculum basioccipitale dex. ist vorhanden, ebenso wie das darüber befindliche Foramen posterior canalis carotici interni. Links ist der Bereich des Tuberculum basale fehlend bzw. größtenteils beschädigt. Ein deutliches Tuberculum basale ist im Bereich des Basisphenoids/Basioccipitale ausgebildet. Beiderseits ist je ein Foramen nervus hypoglossus darstellbar. Weiterhin ist ein Carapaxfragment von ca. 75 mm Länge aus Patek zwischen Laun und Libochowitz, Tschechien (Weissenberger Fischpläner, Turonium, Kreide) bekannt, welches mit der Dorsalfläche auf der Matrix aufliegt. Von den schlecht erhaltenen verbliebenen Carapaxplatten Pleuralia IV, V dex., Pleuralia I–VI sin. und Neuralia I–VI sind also nur die Viszeralflächen einsehbar. Gleiches gilt für die Peripheralia III–VII sin. Die Pleuralia sind reduziert, wodurch große Lateralfontanellen entstehen. Die mittleren Peripheralia sind im Querschnitt trigonal und nehmen die distalen Enden der Pleurae auf. Auch Hyo- oder Hypoplastronreste sind beschrieben worden. Diese sind aber nicht aussagekräftig genug. Das Originalmaterial zu *Pygmaeochelys* aus den Weissenberger Grobkalken, Kreide von Michelob/Tschechien liegt ebenfalls mit der Dorsalfläche auf der Matrix auf und ist ansonsten nur in einigen Teilen des posterioren Carapaxteiles erhalten, wobei wiederum nur die Viszeralfläche, wenn erhalten, sichtbar ist. Das Fragment hat eine Länge von ca. 46 mm. Es sind die Reste von den Pleuralia IV–VIII sin. et dex., die Neuralia IV–VIII, und Peripheralia ?VI–X sin. sowie VII–X dex. überliefert. Vom ?Metaneurale II existieren nur noch zwei Fragmente. Die lateralen Fontanellen sind ebenfalls ausgedehnt und die distalen Pleuraenden werden von den Peripheralia aufgenommen, welche ausgedehnt sind. Das Pygale ist breit. Nach COLLINS (1970) und MLYNARSKI (1976) ist das Genus *Rhinochelys* durch einen kurzen und gewölbten Schädel mit verlängertem Schnauzenteil gekennzeichnet. Dabei ist das Squamosum vom Parietale getrennt und die Praefrontalia wie Nasalia sind deutlich ausgeprägt. Die Schnauze ist stumpf. Ein sekundäres Palatinum ist nicht entwickelt. Deutliche breite Schuppennähte können vorhanden sein. Weiterhin verweist der Autor darauf, daß Panzerreste wenig bekannt sind. Das Schädelfragment von Svitavy zeigt im Vergleich dazu die größte Schädelhöhe von 72 mm. Bei einer Schädelhöhe von 27 mm und einer rekonstruierten Breite von 28 mm ist der Schädel hier zu hoch und breit. Auf der gesamten unverdrückten linken Seite ist auch die Wölbung ausgeprägt. Die Maxillaria laufen in einem Winkel von 45° zueinander. Die Praemaxillaria sind etwas deformiert, zeigen aber an ihren posterioren Nähten an den Maxillariakanten die gleiche Entfernung wie diese zur rostralen Spitze hat. Diese ist gerade, flach und spitz ausgezogen, wobei kein ausgeprägter Maxillariahaken vorhanden ist. Das prägnanteste Merkmal für die Zuordnung zu dieser Spezies ist der derbe Alveolargrat, der durch eine laterale Depression noch deutlicher hervortritt. Trotz seiner allgemeinen Ähnlichkeit mit einem vermeintlich verbliebenen Mandibelrest ist die unmittelbare Zugehörigkeit zur Alveolarfläche im rechten Bereich deutlich sichtbar. Auch in der Position der noch ablesbaren dorsalen Suturen der Knochenplatten des Tectums zeigt das böhmische Material große Übereinstimmungen mit dem Material aus England. Die hier diskutierten Verhältnisse sind durch Präparation größtenteils stark beeinflusst. Hierzu ist allgemeine Bemerkungen: Bei den Oberflächen der sichtbaren Sedimentausfüllungen handelt es sich um die Abdrücke der Innenflächen der leeren Hirnhöhle und Temporalhöhle. Somit sind die Sedimentoberflächen als Negative der internen Oberflächen dieser Schädelhöhlen aufzufassen. Das Lumen der Temporalhöhle wird zu Lebzeiten des Tieres vom Musculus adductor mandibularis extensor eingenommen. Anterior unmittelbar hinter der Orbita durch die Portio superficialis und dorsolateral durch die Portio profunda. Die Orbita wird im wesentlichen von anterior nach posterior durch die Harder'sche Drüse, das Auge und die Glandula lacrimalis ausgefüllt. Die diese Höhlen auskleidenden Knochenflächen sind teilweise noch erhalten und stellen sich als zarter bräunlicher Belag dar. Hierdurch sind auch die noch erhaltenen Suturen rekonstruierbar. Für die Interpretation der Panzerreste von Patek und Micheloban treten größere Probleme auf. Ohne die durch den hier beschriebenen Schädel gewonnenen Ansprachemöglichkeiten wäre das weitestgehend unmöglich. Hier läßt sich lediglich feststellen, daß die von beiden beschriebenen fragmentären Carapaxfragmente abnehmbaren Merkmale ohne weiteres auch in das Spektrum des *Rhinochelys*-Panzers passen. Da in beiden Fällen nur die Viszeralflächen zum Teil zugänglich sind, können keine weitergehenden Ableitungen erfolgen. Wie schon von REUSS (1855) für das Fragment von Patek, so wurde auch von LAUBE (1896) für gleiches von Michelob die auffallende Ähnlichkeit derer mit den von OWEN (1851) beschriebenen und abgebildeten Materialien aus England (Abb. 5) hervorgehoben. Während sich REUSS (1855) und FRITSCH (1878) für eine Zuordnung zu dem von OWEN (1851) für dieses vergleichbare Material aufgestellte Taxon *Chelone Benstedti* entschlossen und nur geringste Abweichungen diskutierten (REUSS 1855), begründete LAUBE (1896) auf das ebenso fragmentäre und schlecht erhaltene Material von Michelob das neue Genus *Pygmaeochelys* und änderte die Determination von REUSS (1855) in *Chelone cf. benstedti* um. ZITTEL (1889) führt zurückgehend auf RÜTMEYER (1874) diese Spezies unter einer anderen Gattungsbezeichnung: *Euclastes benstedti*. Nach LAUBE (1896) ist *Pygmaeochelys* durch seinen runden Carapaxumriss, die geringe Größe (Name!) und die bei dieser geringen Größe weitgehend verknöcherten Suturen der Peripheralia definiert. Eingangs erwähnt er zwar die Ähnlichkeit mit dem Material von Patek und *Chelone Benstedti* von England, kommt aber zu dem Schluß einer engeren Verwandtschaft mit den Thalassemydidae, die es mit *Euclastes* überhaupt teile. Das war sicher auch der Grund für die Einordnung durch KUHN (1964). Während REUSS (1855) noch Hyo- bzw. Hypoplastronreste mit kurzen fingerartigen Processus abbildete, werden diese von FRITSCH (1878) weder dargestellt noch erwähnt.



Generell läßt sich eine klare Übereinstimmung der Merkmale des Schädels von Svitavy mit *Rhinochelys cantabrigiensis* LYDEKKER 1889 feststellen. Die wenigen darstellbaren Merkmale der Panzerreste von Patek und Michelob nach Literaturangaben lassen sich ebenfalls in das Merkmalsspektrum von *Rhinochelys (pulchriceps)* (OWEN 1855) = *Cimochelys* einpassen. Obwohl die Viszeralflächen des Carapax eine ausschließliche Identifizierung mit letztgenannter Spezies zulassen, bleibt die große Wahrscheinlichkeit einer Konspezifität mit dem Schädelmaterial. Die Differentialcharakteristika zu *Pygmaeochelys* LAUBE (1896) können nach heutigem Verständnis ontogenetisch bedingt, individuelle Variationen oder Anomalien sein, wenn sie sich durch weiteres aussagekräftigeres Material bestätigen ließen. Hinzu kommt, daß der größte Teil der überlieferten Peripheralia von Micheloban beim Material von Patek fehlt und somit ein direkter Vergleich des posterioren Bereiches nicht möglich war und ist. Das Spektrum der Schädelhöhen wird auf 72 mm erweitert. Durch den hier aufgezeigten Zusammenhang von Schädel- und Panzerresten von diesem Genus ist es nun möglich, die Kenntnis über den *Rhinochelys*-Panzer durch eine Synonymie von *Chelone Benstedti* OWEN 1851 (in part = OWEN 1851, Tafel I–III) beträchtlich zu erweitern. COLLINS (1971) stellt *Rhinochelys* in die Subfamilia Chelospharginae. Nach MOODY (1993) könnten *Notochelyone costata*, *Desmatochelys* und *Rhinochelys* sich durchaus als nicht zu den Protostegidae gehörig herausstellen, da bei ihnen wie bei primitiven Cheloniiden, wie *Puppigerus*, das Foramen carotici an einem Wall der dorsalen Seite der Sella liegt. Auch zeigen sie die für Cheloniiden charakteristische Fusion und rostrale Ausdehnung des Basisphenoids, während die Protostegidae und Dermochelyidae Reste des Basisphenoids verknorpelt zeigen.

#### Protosteginae COPE 1889

Schädelmerkmale: Obere Kaufläche von Vomer involviert. Hohe linguale Leiste der Maxillaria vorhanden (HIRAYAMA 1998)

Panzermerkmale: Xiphiplastra viel breiter als lang, medial gewölbt, mit großer Zentralfontaine (HIRAYAMA 1998). Carapax flach und relativ breit, Peripheralrand ungesägt. Nuchale stark entwickelt. Neuralia bilden mit Epithelialplatten charakteristischen Medialkiel. Pleuralia stark reduziert, sehr klein, Peripheralfontanellen sehr groß (ZANGERL 1953).

Skelettmerkmale: Lateralprocessus des Humerus mit einer medialen Konkavität. Erster und zweiter Finger zu Paddeln modifiziert, ohne bewegliche Gelenke (HIRAYAMA 1998).

#### ?*Archelon* WIELAND 1896

Schädelmerkmale: Schädel mit vergrößertem Rostralteil (snout) (ZANGERL 1953).

Panzermerkmale: Carapax breit, flach, nie cardiform. Pleuralia und Peripheralia stark reduziert. Neuralia bilden mit tetragonalen Epithelialplatten den Medialkiel. Ein Metaneurale vorhanden. Entoplastron mehr Y- als T-förmig (ZANGERL 1953).

Skelettmerkmale: Flipper mit sehr verlängerten Phalangen. Humerus sehr abgeflacht, proximal und distal lateral verbreitert.

Bemerkungen: Die diagnostischen Merkmale des Genus *Archelon* sind nachvollziehbar, aber die erhaltenen Überreste und die Beschreibungen von FRITSCH (1910) sind nicht ohne Kommentar wissenschaftlich verwertbar. Er beschrieb aus den Iser-Schichten, Turonium, Kreide von Milovic bei Lissa, Tschechien, mehrere isolierte und fragmentäre Knochenreste als Plesiosaurierreste unter *Iserosaurus litoralis*. NOPSKA (1926, S. 129) machte auf diesen Irrtum bereits aufmerksam: „Fragmentäre Reste betreffend eine Menge unmotivierter neuer Namen, z. B. *Iserosaurus*. In 1910 wird als *Iserosaurus* auch eine Schildkröte beschrieben (...).“ Zu diesem Problem kommt noch ein unpassender Umgang mit dem Originalmaterial, welcher eine Revision schon deshalb verhindert, weil das Material defacto nicht mehr existiert. FRITSCH (1910, S. 18) schreibt darüber selbst: „Die Knochen sind sehr fest in dem grauen, sehr harten Kalkstein eingeschlossen und spalten größtenteils beim Zerschlagen der Knollen. Es bleibt nichts anderes übrig, als bei den meisten die Knochensubstanz ganz weg zu präparieren und in die so gewonnenen reinen Negative Gypsabgüsse zu machen, welche die äußere Form der Knochen gut darstellen.“ Die Textfiguren von FRITSCH (1910) scheinen wenig authentisch zu sein. Nach NOPSKA (1926) und KUHN (1964) hat FRITSCH (1910) das Material völlig mißverstanden und fehlinterpretiert. Ersterer gab eine Teilsynonymie der dargestellten Knochenabbildungen: Posteriorer Carapaxrest statt Sternum (Tafel 8, Fig. 1), Scapula statt Femur (S. 19, Fig. 4, Tafel 7, Fig. 3), Tibia statt Humerus (S. 20, Fig. 4, Tafel 7, Fig. 4) (Anm.: ?) und Humerus statt Femur (S. 21, Fig. 5, Tafel 8, Fig. 2). Alle von FRITSCH (1910) auf den Tafeln dargestellten Reste sind sicher keine Schildkrötenknochen. Unter der Berücksichtigung einer auffällenden Ähnlichkeit einiger Teile mit entsprechenden Bereichen der Protosteginae nach ZANGERLS (1953) Darstellungen, könnten sie eine dahingehende Deutung zulassen. Dann würden statt FRITSCH (1910)

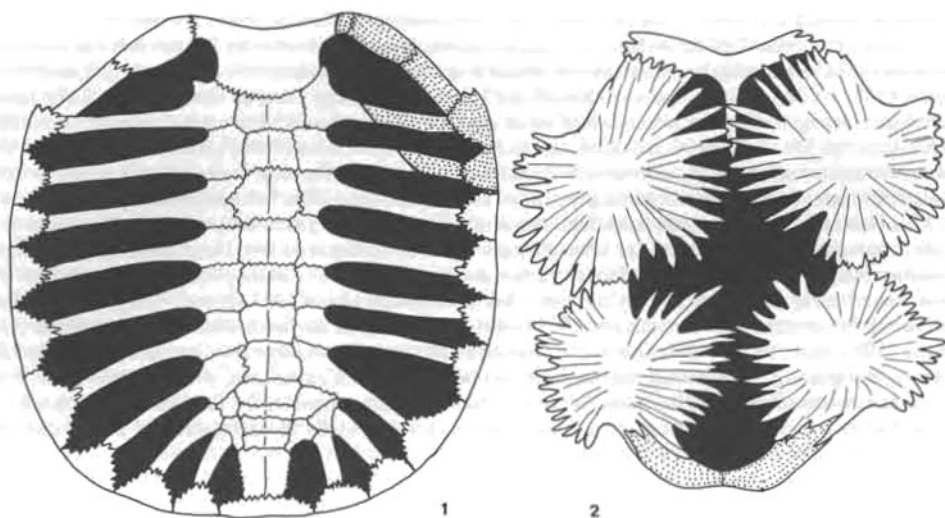


Abb. 1. *Archelon ischyros* WIELAND 1896. 1 – Carapax, 2 – Plastron. Einige Knochenelemente (anteriores Carapaxfragment dex., Xiphiplastra) von FRITSCH's *Iserosaurus* in das Schema des Schildkrötenpanzers eingefügt. Nomenklatur nach NOPSICA (1926), Text. Fig. nach ZANGERL (1953)

ebenfalls entsprechen: Xiphiplastra statt Ischium (S. 20, Fig. 5), Tibia statt Ileum (S. 20, Fig. 5, Tafel 9, Fig. 3), anterolateraler Carapaxrest statt Sternum s. o., ?Peripheralia statt Coracoid (S. 19, Fig. 4, Tafel 7, Fig. 1 u. 2) und Lacrimale (S. 22, Tafel 9, Fig. 5) und Ileum statt Clavicula? (Tafel 9, Fig. 4). Auf Grund der Tatsache, daß die beschriebenen Platten- und Knochentypen taxonomisch schlecht verwertet werden können, da diese sehr schlecht erhalten waren und nun vernichtet sind, lassen sich keine weitergehenden Ableitungen durchführen. Besonders die reduzierten Pleuralia und die schmalen Peripheralia sind bezeichnende Merkmale der Protosteginae. Diese Seeschildkrötengruppe ist neben der desmatochelyiden *Rhinocelys cantabrigiensis* keine ungewöhnliche Erscheinung. Ob es sich dabei um einen bekannten Angehörigen nordamerikanischer Vertreter gehandelt hat, muß vorerst dahingestellt bleiben. *Archelon anglica* (LYDEKKER 1889) ist auf sehr fragmentarischem Material begründet. Die Zuordnung des böhmischen Materials innerhalb des Genus *Archelon* in der Nähe von *Archelon copei* (WIELAND 1909) erfolgt hier vorbehaltlich, allerdings nur durch wenig charakteristische Merkmale der anterior ausgedehnten Verbindung der Pleuralia I mit den posterolateralen Begrenzungen des Nuchale. Aber dieser Bereich ist bei ZANGERL (1953, Fig. 20) auch rekonstruiert. Hinzu kommen die im Gegensatz zu *Archelon ischyros* WIELAND 1896 dickeren und breiteren Pleuralia auch beim Böhmischen Material. Das sind nach ZANGERL (1953) primitive Charakteristika innerhalb dieses Genus, wobei *Archelon copei* erst zu *A. ischyros* hinüberleitet. Das hier beschriebene Material entspricht genau dem Bereich, der bislang beim amerikanischen Material fehlt. Der Scapularwinkel war stumpfer als bei den bekannten amerikanischen Spezies. Die von EDINGER (1934, Abb. 3 a) bezeichneten 14. Facies articularis quadrati, 15. Untere, 16. Obere Rinne an der Caudalseite des Quadratum, sind keine oberflächlichen Gebilde des Gehirns, sondern Infrastruktur des Plattenknochens. Das Originalmaterial zu „*Chelone regularis*“ Fr. dürfte wegen seiner Größe eher zu *Archelon* zu stellen sein als zu *Rhinocelys*. Am Weißen Berge bei Prag wurde ebenfalls im Turonium (Pläner), Obere Kreide, ein Panzerrest beschrieben (FRITSCH 1905 b). Nach BAYER (1916) und EDINGER (1934) ist dieses dürftige Material nicht ansprechbar. Gleiches gilt für einen sehr schlecht erhaltenen unansprechbaren ?Femurrest von Michelob (u. a. LAUBE 1896) sowie eben auch für das Originalmaterial zu „*Chelone (?) regularis*“ Fr. Es liegt nach FRITSCH ein rechtes Schienbein einer ca. 116 cm langen Schildkröte aus dem Pläner des Weißen Berges bei Prag vor. „Auch ein Hornschild der Neuralreihe eines ähnlich großen Thieres wurde am selben Fundorte gefunden.“ Dieses s. g. Hornschild dürfte ein Epineurale gewesen sein, welches für die Protostegidae gruppenspezifisch ist.

Etikettendaten zu *Archelon*:

- 1) „Geolog. Palaeontolog. Institut/ Universität Frankfurt a. M./ Robert Mayerstr. 6./ Fernruf Maingau 1717. Nebenstelle./ Abschrift eines Briefes an Richter (24. VIII. 25)/ von Jan Kolika/ Narodni Museum, Barrandium, Praha./ Also das große „Gehirn“ gehört einem pro-/ blematischen „Saurier“. Es hat solche Etiket bei/



Karte 3. Protostegidae Zentraleuropas: *Rhinochelys* (schwarz), *Archelon* (rot)

uns: Saurier Gehirn von Bilá Hora- unter- / turone Pláner. Den Original haben wir nicht, / es ist nämlich nur auch ein Gipsausguss in un- / seren Sammlungen vorhanden.“

- 2) „Natur- Museum Senckenberg/ R 4104 a–c/ Meeresschildkröte/ Mehlowitzer Pláner, Turon, Kreide/ weißer Berg/ bei Prag/ Abguß vom/ Orig.-Steinkern/ der dem G. I der T. H. Prag gehört. Rückseite: nach T. Edinger 1934, Psych. en neurol. Bladen./ Kappers- Festschrift/ wurde 1905 in Prag fälschlicherweise als Saurierhirn beschrieben  
Bemerkungen: Der Nummernbestandteil a–c bezieht sich auf drei Gipskopien.“
- 3) „Gipsabg. des Orig. zu/ Fritsch „Neue Fische u./ Rept.“ Prag 1905/ vgl. auch Edinger/ Psych. en neurol. Bladen 1934., 27“
- 4) „Dieser Gipsabguß ist von Fritsch 1905/ in Prag fälschlicherweise a(u)ls ein Sauriergehirn/ beschrieben. Es ist jedoch nach T. Edinger 27/ 1934 der Schädelausguß einer großen/ Meeresschildkröte unbekannter Gattung.“

#### Der mochelyoidea WILLIAMS 1950

Einige gravierende Merkmale erfordern die systematische Sonderstellung dieser Gruppe. Der Thekalpanzer ist als Gruppenmerkmal weitestgehend reduziert, der Epithekalpanzer entweder noch nicht ausgebildet (*Protosphargis*), bereits vollständig entwickelt (*Psephophorus*), oder sekundär schon wieder weitestgehend reduziert (*Der mochelys*). Als gemeinsame Merkmale gelten: Epiplastra getrennt, Entoplastron reduziert, nicht mit Epiplastra fusioniert. Epiplastra zeigen gut differenzierte Processus epiplastrales anterior et posterior. Die progressiven Processus entoplastralis anterior sind gruppenspezifisch! (Abb. 2)

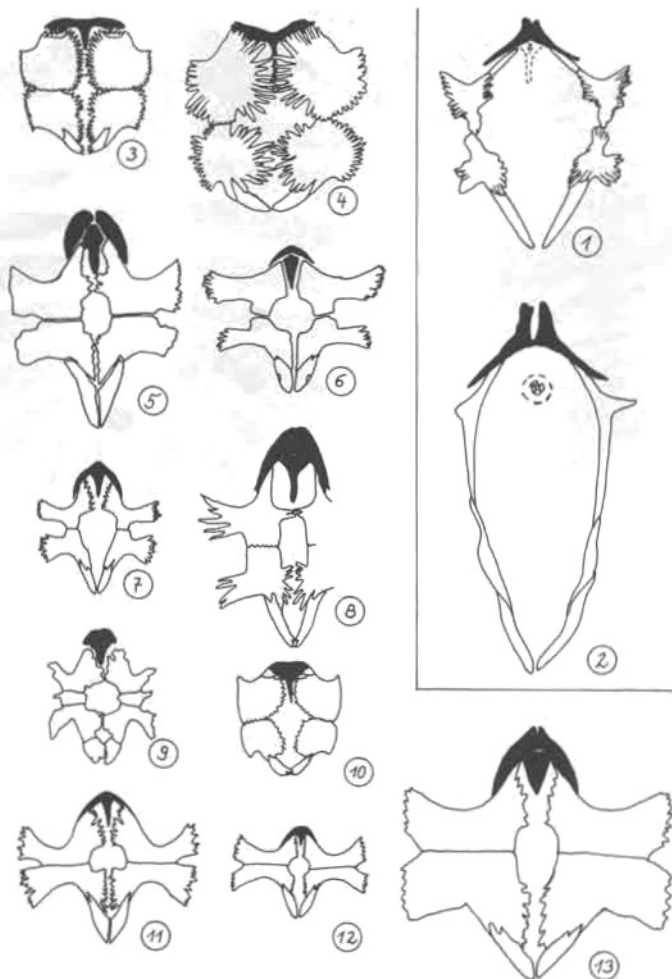


Abb. 2. Vergleich der Gularregion verschiedener Seeschildkröten, der eindeutig die Verwandtschaft zwischen Fig. 1 – *Protosphargis* und Fig. 2 – *Dermochelys* zeigt. Fig. 3 – *Protostega gigas* COPE 1871, Fig. 4 – *Archeilon ischyros* WIELAND 1896, Fig. 5 – *Argillochelys cuneiceps* (OWEN 1849), Fig. 6 – *Peristresius ornatus* (LEIDY 1856), Fig. 7 – *Glarichelys knorri* (GRAY 1831), Fig. 8 – *Chelonia mydas* (L. 1758), Fig. 9 – „*Desmemys bertelsmanni* WEGNER 1911“, Fig. 10 – *Chelosphargis advena* (HAY 1908), Fig. 11 – *Toxochelys latiremisis* COPE 1873, Fig. 12 – *Erquelinnesia gosseleti* (DOLLO 1886), Fig. 13 – *Procolpochelys grandaeva* (LEIDY 1851). Nach verschiedenen Autoren umgezeichnet. Ohne Maßstab

## 5. Dermochelyidae GRAY 1825

Schädelmerkmale: Dorsalschildereindrücke auf dem Schädeldach fehlen. Mitbeteiligung des Prooticums am Processus trochlearis oticum reduziert. Ossifikation des Rostrum basisphenoidale reduziert. Foramen caroticum laterale größer als Foramen anterius canalis carotici interni (HIRAYAMA 1998). Mehr Schuppennähte zwischen Schädelknochen als bei anderen Schildkröten vorhanden (WEGNER 1959). Palatinum gegenüber den Psephophoridae bedeutend reduziert.

Panzermerkmale: Hornschilderfurchen am Carapax fehlend oder rudimentär. Plastralfontaneln zwischen Hyo- und Hypoplastra so groß wie oder viel größer als Hyoplastron oder Hypoplastron. Xiphiplastra medial nicht in Kontakt (HIRAYAMA 1998).

Skelettmerkmale: Processus radialis graduiert entwickelt. Keine echten Gelenke der Phalangen (reduziert). Scapularwinkel  $>110^\circ$  (KARL 1993a). Die Ultrastruktur des Humerus von *Dermochelys* ist „mammalian like“ (RHODIN, OGDEN & CONLOGUE 1980). *Dermochelys* zeigt eine Tendenz zur Homothermie (STANDORA et al. 1984), wie auch schon von *Alligator*, *Chelonia* und *Caretta* bekannt.

Zur Kladogenese siehe auch GAFFNEY & MEYLAN (1988) und HIRAYAMA (1998).

Wie aus Karte 5 im Vergleich mit den Tafeln S. 99–100 bei IVERSON (1992) für *Dermochelys* rezent ersichtlich ist, entstanden durch Versperrung der Passagen B, C und F infolge der Kontinentaldrift und -hebung, die Ausbreitung der nördlichen und südlichen marinen Kältezonen sowie den Schluß zwischen Eurasien und Afrika zwei relativ separate Großareale: ein atlantisches und ein pazifisches. Jedes der beiden wird von einer Population von *Dermochelys coriacea* bewohnt. Es sind Merkmalsdifferenzen beschrieben worden, die früher taxonomische Konsequenzen erforderten. Hierbei fällt auf, daß die pazifische Population die Dermalplacode nicht so konsequent reduziert hat wie die atlantische. Der Übergang von *Psephophorus* in *Dermochelys* erfolgte im Pliozän.

Bemerkungen: Für Zentraleuropa sind nur zwei sichere historische Nachweise belegt. Diese beziehen sich auf Irrgäste. Angaben nach BRONGERSMA (1972):

1. August 1930 Totfund vor Friederickensiel/ Jever bei Wangeroog. GL = 203 cm, CL = 150 cm, CB = 90 cm, FSW = 220 cm, GEW =  $>350$  kg.
2. 20. 10. 1965 in Fischernetz im Prohner Wieck bei Stralsund gefangen. Erst im Zoo Rostock, dann im Zoo Leipzig untergebracht, dort verendet. Publikationen über dieses Exemplar erfolgten zur Präparation (SCHULZE 1970) und zur Anatomie der Kopf- und Halsregion (SCHUMACHER 1973).

#### *Psephophorus* H. v. MEYER 1847

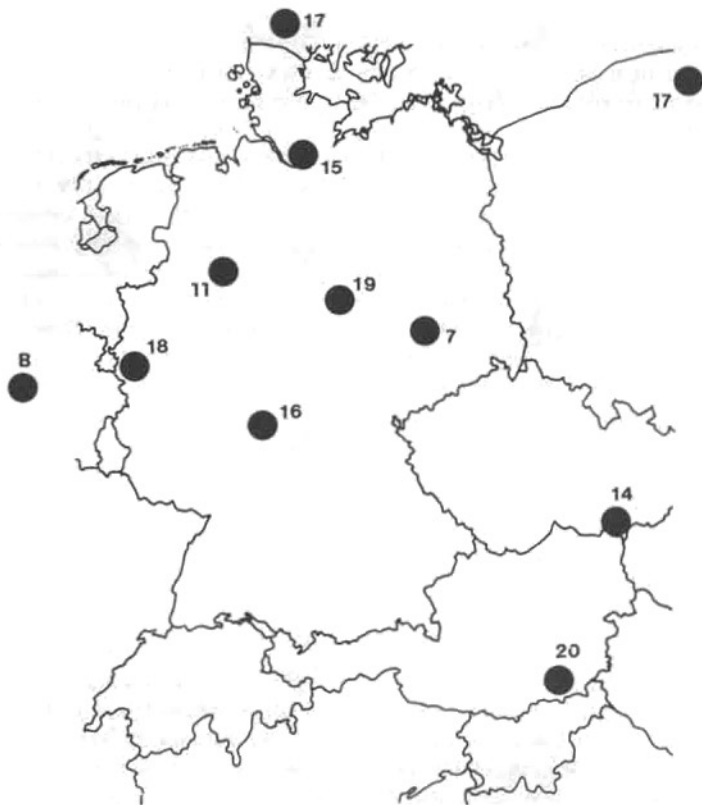
Schädelmerkmale: Palatinalregion mehr ossifiziert als bei *Dermochelys*. Schädel flach und breit. Spina occipitalis gut entwickelt. Processus parietalis vermutlich vorhanden.

Panzermerkmale: Epithekalpanzer gut und vollständig entwickelt. Verschiedene Typen von knöchernen Dermalplacoiden ausgebildet (Kielplacode, Interkielplacode, Brückenplacode und vermutlich Placode an Extremitäten und Hals). Kielplacode nicht gewinkelt (vgl. Abb. bei KÖHLER 1997).

Skelettmerkmale: Processus radialis lang oder relativ lang. Mediantuberkel separat und nicht fusioniert mit der Muskelinsertion des Pprocessus (KARL 1993b), im Gegensatz zu den Dermochelyidae. Dieses Merkmal der Dermochelyidae besaß *Eosphargis* LYDEKKER 1889 bereits im Eozän, bevor diese Entwicklung bei *Psephophorus* erst einsetzte.

Zur Morphologie, Taxonomie und Kladogenese siehe KÖHLER (1997).

Bemerkungen: *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER 1847 ist die Species typica (Tafel 3 und 4). Entsprechendes Material wurde mehrmals von Zentraleuropa beschrieben, einschließlich vom Locus typicus. [syn. *Psephophorus pseudotracion* GERVAIS 1849, *Psephophorus rupeliensis* VAN BENEDEN 1887 nach KÖHLER 1997, *Pseudosphargis ingens* (KOENEN 1891) nach KARL 1993a]. Alle bisher von Zentraleuropa beschriebenen Materialien sind lückenhaft und eignen sich schlecht für taxonomische Studien. Die obereozänen dünneren Epidermalplatten können von Extremitäten stammen. Generell zeigt die Struktur der Placode keine spezifisch differenzierbaren Merkmale (ROTHAUSEN 1958; KÖHLER 1997). Die umfassendste aktuelle Arbeit zum Genus *Psephophorus* stammt von KÖHLER (1997). Fossile Reste von Lederschildkröten sind aus mehreren tertiären Fundstellen in Europa, Nordamerika, Nord- und Westafrika und neuerdings von Neuseeland bekannt geworden. Die älteste Form und zugleich das erste Stadium der dermochelyiden Evolutionslinie wurde von CAPELLINI (1884) mit *Protosphargis* aus Italien beschrieben. H. v. MEYER begründete 1847 das Genus *Psephophorus*, welches aber erst von SEELEY 1880 beschrieben wurde und eine zentrale Bedeutung für das Verständnis der Evolution der Lederschildkröten besitzt (KARL 1994). Weiterhin beschrieb schon früher VAN BENEDEN (1871, 1883) Fossilreste aus Belgien, die diesem Genus zuzuschreiben sind. LYDEKKER (1889) stellte das Genus *Eosphargis*, basierend auf OWENS Spezies *Chelone gigas*, auf. Das problematische Taxon *Pseudosphargis* wurde von DAMES (1894) auf einem norddeutschen Schädelrest begründet, und schließlich kam zu Beginn dieses Jahrhunderts mit *Cosmochelys* aus dem Miozän Nigerias das vorerst letzte Genus der Dermochelyoidea durch ANDREW (1919) hinzu. Weitere Formen aus der Trias Europas und des Nahen Ostens, welche unter den Gattungsbezeichnungen *Psephoderma* H. v. MEYER 1858 und *Psephosaurus* FRAAS 1896 beschrieben wurden, gehören zu den Placodontia, hatten aber zu Beginn dieses Jahrhunderts eine große Bedeutung für die Diskussion der Systematik und Evolution der Lederschildkröten, wozu sie ursprünglich ge-

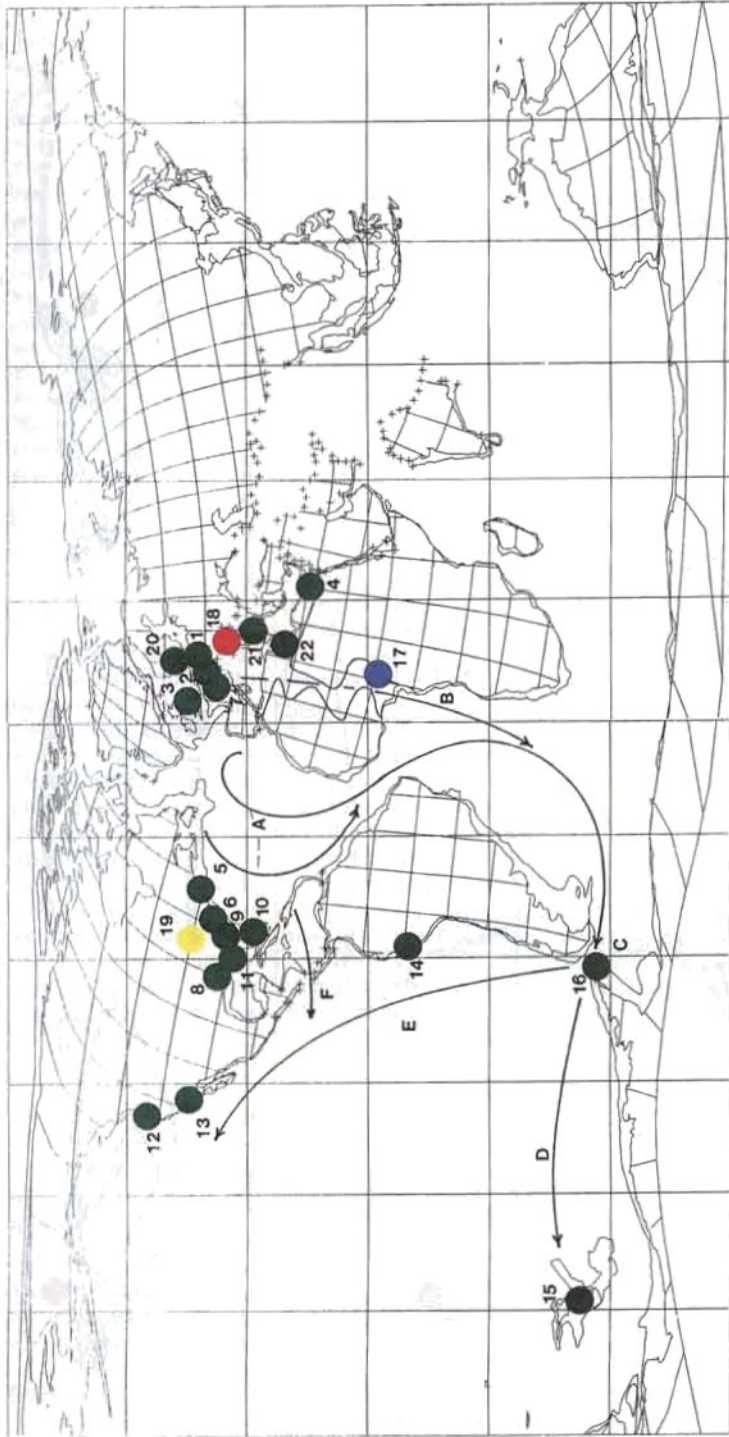


Karte 4. *Psephophorus*-Funde Zentraleuropas. Nummern siehe Referenzliste, B = Belgische Fundstellen

Karte 5. Dermochelyidae. Bekanntes Fundgebiet von *Psephophorus* H. v. MEYER 1947. Nach Angaben von KÖHLER (1997), RUSSEL et al. (1982) und eigenen Daten zusammengestellt. Verlauf der Nordwestafrikanischen Meerespassage für Campanium/Maastrichtium nach MOODY & SUTCLIFFE (1991). 1 – Zentraleuropa (entspricht Karte 4)/Eozän-Miozän (*Psephophorus polygonus* H. v. MEYER 1847), 2 – Belgien/Eozän-Pliozän (*Psephophorus rupeliensis* VAN BENEDEN 1883, *Psephophorus scaldii* VAN BENEDEN 1871), 3 – England/Eozän, 4 – Ägypten/Eozän (*Psephophorus eoacenus* ANDREWS 1901), 5 – Maryland/Miozän (*Psephophorus calvertensis* PALMER 1909), 6 – North Carolina/Pliozän, 7 – Frankreich/Miozän (*Psephophorus pseudostracion* GERVAIS 1849), 8 – Alabama/Eozän, 9 – South Carolina/Eozän, 10 – Florida/Pliozän, 11 – South Carolina/Oligozän, 12 – Oregon/Miozän (*Psephophorus oregonensis* PACKARD 1940), 13 – California/Miozän, 14 – Peru/Oligozän, 15 – Neuseeland/Eozän (*Psephophorus terrypratchetti* KÖHLER 1995), 16 – Seymour Island/Eozän, 17 – Nigeria/Eozän (*Cosmochelys dolloi* ANDREWS 1920), 18 – Italien/Oberkreide (*Protosphargis veronensis* CAPELLINI 1884), 19 – Lee Creek Mine/Plio-/Pleistozän (*Dermochelys coriacea* (L. 1766)), 20 – Dänemark/Eozän, 21 – Italien/Miozän, 22 – S-Tunesien/Eozän (syn. „*Thalassocheilus testei*“, dermocheleide Schildkröte nach MOODY & BUFFETAUT (1981)).

Die Buchstaben geben mögliche Migrationswege an der Wende Kreide/Tertiär an: A – Atlantische Passage, B – NW-Afrikanische Passage, C – Antarktische Passage, D – S-Pazifische Passage, E – N-Pazifische Passage, F – Meso-Amerikanische Passage. Es zeigt sich, daß im nördlichen atlantischen Becken inkl. Paratethys der Arealschwerpunkt von *Psephophorus* gelegen haben kann. Hierbei ist zu beachten, daß diese Tiere nur zur Eiablage in Landnähe kommen. Zwingend Eiablageplätze in den Fundorten zu sehen, ist andererseits nicht ratsam, da die Leichen von Lederschildkröten extrem lange und weit driften können (BALAZS 1982). *Mesochelys* HIRAYAMA & CHITOKU 1996 aus der Oberen Kreide von Nord-Japan hier nicht berücksichtigt (s. a. HIRAYAMA & HIKIDA 1998).





Karte 5



*Dermochelys* BLAINVILLE 1816



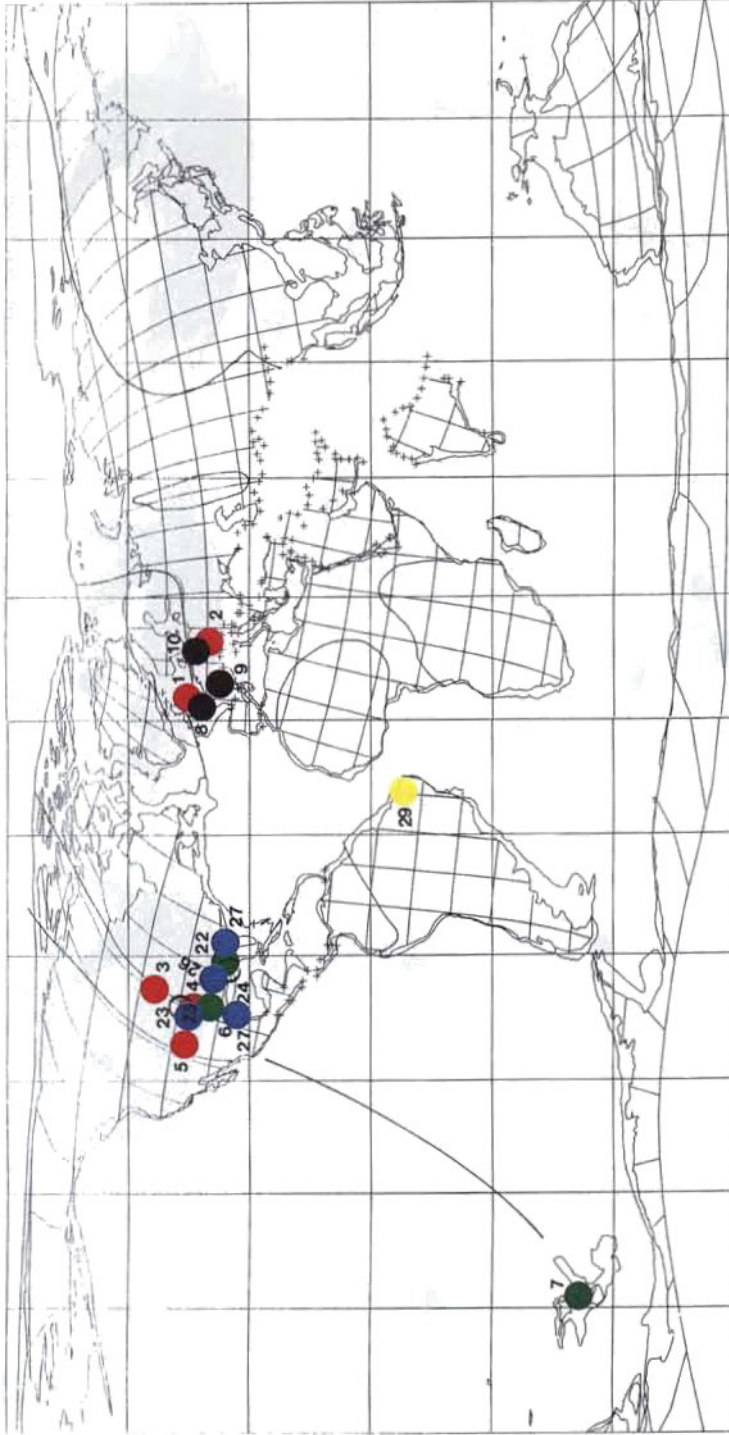
*Psephophorus* H. v. MEYER 1847



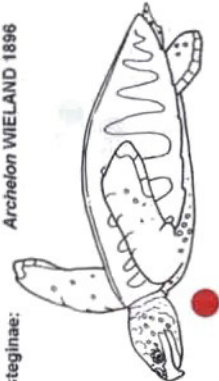
*Cosmochelys* ANDREWS 1919



*Protosphargis veronensis* CAPELLINI 1884



Protosteginae:



Archelon WIELAND 1896

Protostega COPE 1871



Santanachelys HIRAYAMA 1996



Chelospharginae:

Chelosphargis ZANGERL 1953



Calcarichelys ZANGERL 1953



Rhinocerosaurus SEELEY 1869

Karte 6

rechnet wurden (DAMES 1894). So war die Aufstellung des Begriffes *Atheca* für die Gruppe der Lederschildkröten im Gegensatz zu den Thecophora für die übrigen Schildkröten maßgeblich durch die stratigraphische Verbreitung letztgenannter Reste beeinflusst. Auch DERANIYAGALAS (1930) Ansicht vom Primitivstadium *Dermochelys* zu seinem Verständnis des hypothetischen Entwicklungsweges der Testudinaten resultierte daraus (MLYNARSKI 1969). Der Holotypus von *Pseudosphargis* DAMES 1894 aus dem Oberoligozän des Doberges bei Bünde ist verschollen. KARL (1993) stellte das Taxon in die Synonymie von *Psephophorus rupeliensis* VAN BENEDEN 1887. Nach KÖHLER (1997) ist *P. rupeliensis* wiederum ein Synonym von *P. polygonus*. Alle weiteren nahezu gleichaltrigen zentraleuropäischen Fossilreste werden demnach zu letzterem gerechnet. Der Humerus der fossilen *Psephophorus*-Spezies zeigt neben dem deutlich ausgeprägten Processus radialis derbe mediane Tuberculi in der Mitte der Dorsalseite des Corpus. Das Foramen ectepicondylare ist deutlich ausgeprägt. Bei *Dermochelys* ist der Processus radialis verkürzt und mit den o. g. Elementen fusioniert (s. Abb.). Der Schädel von *Dermochelys* wurde ausführlich von NICK (1912) und WEGNER (1959) beschrieben, s. a. GAFFNEY (1979) und KARL (1993). Nach letzterem sind die Parietalia trapezförmig und mit squamosialen Processus, d. h. „von den Parietalia absteigenden Fortsätzen“ nach DAMES (1894) (Descensus parietales nach NICK (1912)), ausgestattet. Die Postfrontalia sind am posterioren Tectumrand beteiligt. Das Foramen magnum ist langoval. Der gesamte Schädel ist dorsoventral stark deprimiert und breit (DAMES 1894). Der anteriore Teil der Parietalopostorbitalisutur ist serpentinienförmig. Schädelknochenplatten sehr dick. Nach DAMES (1894) ist für *Psephophorus* die Existenz eines Processus parietalis bzw. des Descensus parietalis (NICK 1912) entscheidend. Weiterhin der flache Bau des Schädels und die auffällige Dicke der Schädelknochen. GAFFNEY & MEYLAN (1988) sprechen den Gegensatz zwischen der dermochelyiden Tendenz im Schädel und den Extremitäten von *Eosphargis* als eine der Besonderheiten im Bau des epithekalen Panzers an. Es werden zwei isolierte Dermalplacoide (BSP 1986 XX 20; BSP 1805 K4) hierhergestellt (Taf. 4, Fig. 3), da isolierte Dermalplacoide allgemein nicht eindeutig sicher auf eine Form bezogen werden können. Die distale Oberfläche ist feinporig glatt mit vereinzelt Foramina nitricium, die proximale noch feiner mit etwas mehr Foramina. Die distale Fläche wird von einer ca. 1 mm starken Schicht Substantia compacta gebildet und die proximale von einer ca. 0,1 mm starken, welche einer gleichmäßigen, median gelagerten Substantia spongiosa auflagern. Die kleinen und sehr kurzen Processus an den lateralen Flächen sowie die dazwischen liegenden nur mäßig tiefen Kavernen für die Aufnahme ersterer der Nachbarplatte lassen auf keine ausgeprägte Zickzacknaht bei nur sehr geringer Amplitude schließen. Das Fossilstück von Süchteln GLN Ter 3 (ROTHAUSEN 1958) besteht aus dem größten Teil einer Geodenhälfte von maximal 76 mm Dicke, welche auf der Innenfläche den Ausschnitt eines ca. 160 × 85 mm großen Epidermalpanzerfragmentes zeigt (Taf. 4, Fig. 2). Diese ursprünglich vier Bruchstücke konnten bis auf eines wieder zusammengefügt werden, sodaß insgesamt zehn Dermalplacoide vermessen werden können. Das verbliebene Reststück läßt sich deshalb nicht mehr anfügen, da gerade die entsprechende Anschlußfläche für die unten beschriebenen Dünnschliffe entnommen wurde und somit fehlt. Entsprechend der Form der äußeren Geodenkruste lassen sich die beiden Stücke zueinander ausrichten, sodaß der ursprüngliche Ausschnitt zumindest zweidimensional rekonstruierbar ist. Die Knochenplatten sind in sich multipel geplatzt und mehrfach aus der Oberfläche ausgefallen, wodurch die ursprüngliche Plattendicke schwer einzuschätzen ist. Sie liegt durchschnittlich bei 10 mm, wobei durch die Relationen aller Placoide von einer einheitlichen Dicke ausgegangen werden kann. ROTHAUSEN (1958) gibt 10,3 mm an. An der zugänglichen Seite von Placoide 6 läßt sich eine Dicke von 10 mm abnehmen, wobei die proximale S. compacta ca. 2 mm, die distale ca. 6 bis 6,5 mm stark ist. Auf die dazwischenliegende S. spongiosa entfallen 1,5 bis 2 mm. Wie schon von ROTHAUSEN (1958) beschrieben, sind die einzelnen Placoide untereinander durch sehr enge Zickzacknähte von ca. 3 mm Amplitude verzahnt.

## 6. Referenzliste

Im folgenden werden die verwendeten Quellen zu den zentraleuropäischen Seeschildkröten von der Kreide bis rezent aufgeführt. Dabei werden alle verfügbaren und verwendeten Daten zusammengefaßt. Synonyma sind in der Kopfzeile nur angegeben, wenn vom Gebiet hierzu aufgestellt.

Karte 6: Protostegidae. Weltverbreitung zum Vergleich. Subfamilia Protosteginae COPE 1889: (*Santanachelys* HIRAYAMA [gelb]): 29 – Ceara, Brasilien/U-Kreide; (*Protostega* COPE [blau]): 25 – Kansas, 26 – Arkansas, 27 – Texas, 28 – Alabama/O-Kreide; (*Archelon* WIELAND [rot]): 4 – Kansas, 5 – Colorado, 3 – South Dakota, 1 – England, 2 – Tschechien/O-Kreide; Subfamilia Chelospharginae ZANGERL 1953: (*Calcarichelys* ZANGERL [bohl]): 24 – Alabama, 23 – Kansas/O-Kreide; (*Chelosphargis* ZANGERL [grün]): 22 – Alabama, 6 – Kansas, 7 – Neuseeland/O-Kreide; (*Rhinochelys* SEELEY [schwarz]): 8 – England, 9 – Frankreich, 10 – Tschechien und Sachsen/O-Kreide. Es deutet sich ein ähnliches Verbreitungsbild wie bei den Dermochelyidae an, wenn auch die Fossildichte bislang nicht so groß wie bei jenen ist.

Gültige zentraleuropäische Typustaxa tragen den Vermerk: Original. Typuslokalitäten sind unterstrichen. Die Karten zeigen jeweils die Konstellation der Kontinente für die durchschnittliche Zeit des Paläozäns vor ca. 60 Millionen Jahren nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982: Karten 20 und 21 neu kombiniert) oder die Region Zentraleuropa. Erstere zeigen die Fundstellenkomplexe der bisher bekannten Verbreitung, letztere die Einzellokalitäten des Gebietes. Die Referenznummern für die Karten Zentraleuropas sind vor den laufenden Nummern der Lokalitäten<sup>1)</sup> [1/1] angegeben. Es gilt das Schema:

| Taxon            |                            |
|------------------|----------------------------|
| Referenzmaterial | Literatur                  |
| Horizont         | Lokalität [Referenznummer] |

Abkürzungen der Sammlungen: BAF – Bergakademie Freiberg in Sachsen, BSP – Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, CB – Kollektion H. Breikreuz/Enger, CP – Kollektion J. Pollerspöck/Stephansposching durch MGS – Museum Gemeinde Siegsdorf, DMB – Dobergmuseum Bünde, GLN – Geologische Landesanstalt Nordrhein-Westfalen Krefeld, HNS – Haus der Natur Salzburg, IGPP – Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Prag, GLUF – Geologische Landesuntersuchungen Freiberg in Sachsen, IGPZ – Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Zürich<sup>2)</sup>, NML – Naturkundemuseum Leipzig, MNM – Mauritianum Naturkundliches Museum Altenburg, NMW – Naturhistorisches Museum Wien<sup>3)</sup>, SMMGD – Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie Dresden, SMNF – Senckenbergmuseum für Naturkunde Frankfurt am Main, SMNS – Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart.

***Ctenochelys procax* (HAY 1908) [syn. *Toxochelys gigantea* OERTEL 1914]**

|   |   |
|---|---|
| Holotypus von OERTEL 1914 verschollen (Schädel) | KARL 1993, KARL, TICHY & RUSCHAK 1998, KUHN 1964, MLYNARSKI 1976, OERTEL 1914, ZANGERL 1953 |
| Unteres Aptium, Gaultium, Untere Kreide         | <u>Kastendamm bei Hannover</u> , Deutschland [1/1]  |

***Dollochelys casieri* ZANGERL 1971**

|  |  |
|--|--|
| GLUF Nr. 37 (alt), Panzer-, Extremitäten- und Unterkieferreste.  | KARL 1991, 1993, KUHN 1964, MLYNARSKI 1976, MÜLLER 1983, PIETZSCH 1963, ZANGERL 1953, 1971 |
| Phosphoritknollenhorizont, Rupelium, Mitteloligozän  | Tagebau Böhlen (1929) bei Leipzig, Deutschland [1/7]                                       |
| ?Phosphoritknollenhorizont, Rupelium, Mitteloligozän, Fundmeldung nach Pressenotiz mit Abb. WEBER (1995) | Espenhain bei Leipzig, Deutschland [1/21]  |

***Dollochelys atlantica* (ZANGERL 1953) [syn. *Chelone Carusiana* GEINITZ 1875 in part]**

|   |   |
|---|---|
| Original zu GEINITZ 1875: BAF N. 193/4, Humerus   | GEINITZ 1875, KARL 1991                     |
| Kalkstein (früher Pläner), Grenze Mittel-Oberturonium, Kreide [syn. <i>Chelone Carusiana</i> GEINITZ 1875, <i>Dollochelys cf. atlantica</i> (GEINITZ 1875) KARL 1991] | <u>Dresden-Strehlen</u> , Deutschland [1/2] |

***Osteopygis salisburgensis* KARL 1996 – Original**

|   |   |
|---|---|
| HNS 3/ 1976 (Holotypus), anteriores Carapaxfragment | GAFFNEY & MEYLAN 1988, HIRAYAMA 1998, KARL 1996, KARL, TICHY & RUSCHAK 1998, MOODY 1993, WEEMS 1988, ZANGERL 1953, 1971 |
| Roterzschicht, Unteres Cuisium, Untereozän          | <u>Haunsberg bei St. Pankraz</u> , Österreich [1/8]   |

<sup>1)</sup> Herrn Prof. Dr. G. Tichy von der Universität Salzburg sei für die Hilfe beim Auffinden alter Fundorte herzlichst gedankt.

<sup>2)</sup> Herrn Prof. Dr. H. Rieber, Direktor des Paläontologischen Instituts und Museum der Universität Zürich gebührt für die Bereitstellung aktueller Abgüsse des Typusmaterials zu *Glarichelys knorri* und *ovata* herzlichster Dank! Herrn Dr. R. Darga vom Museum der Gemeinde Siegsdorf danke ich für die Entleihe des Materials vom Galongraben und die kritische Diskussion.

<sup>3)</sup> Frau Dr. G. Daxner-Höck vom NMW sei für die freundliche Bereitstellung des Typusmaterials von *Psephophorus polygonus* und die Betreuung in der Sammlung herzlich gedankt.



**Rupelchelys breithreutzii** KARL & TICHY 1999 – Original

|   |  |
|---|--|
| SMNS Holotypus: Carapaxfragment, anterior, (früher DBM 9618, Paratypen: Schädelreste (Frontale sin., Postorbitale sin., Parietale dex. post., Processus squamosus caudalis dex., Squamosum Suturbereich dex.), Nr. 9618a; Scapulae sin. et dex., Nr. 9618b; Plastronfragmente, Nr. 9619; Neurale mit angrenzendem Pleuralefragment prox., Nr. 9621; div. Pleuraliafragmente, Nr. 9620 | KARL & TICHY 1999                              |
| Unterer Meeressand, Rupelium, Mitteloligozän.   | Neumühle bei Weinheim/Alzey, Deutschland [2/9] |

**Puppigerus camperi** GRAY 1868

|   |   |
|---|---|
| BSP 1984 I 159, Original zu STAESCHE 1947 verschollen                               | KARL 1996, MOODY 1974, STAESCHE 1947        |
| Untereozän [syn. <i>Puppigerus</i> cf. <i>crassicostratus</i> (OWEN) STAESCHE 1947] | Basbeck bei Hemmoor, Deutschland [2/10]     |
| Roterzschicht, Unteres Cuisium, Untereozän  | Haunsberg bei St. Pankraz, Österreich [2/8] |

**Glarichelys knorri** (GRAY 1831) – Original

|  |   |
|--|---|
| Abgüsse des Originalmaterials zu ZANGERL 1958, Holotypus zu KARL 1989: MMA o. Nr., Carapaxreste, Typusmaterial zu KARL & SCHLEICH 1994, Holotypus zu WEGNER 1918, fast vollständiges Exemplar: SMF o. Nr., Originale zu KARL 1995: CB, Carapaxfragmente, CP/MGS: 001) Coracoid, juv. 002) Scapula, juv., KARL (MS), 2 Humeri im NML o. Nr. | DAMES 1894, KARL 1989, KARL 1995, KARL & SCHLEICH 1994, MLYNARSKI 1976, 1984, NIELSEN 1959, OWEN 1851, SMEETS 1887, WEGNER 1918, ZANGERL 1958 |
| Oberoligozän [syn. <i>Chelyopsis halleri</i> KARL 1989]  | Doberg bei Bünde, Deutschland [2/11]  |
| Phosphoritknollenhorizont, Rupelium, Mitteloligozän [syn. <i>Chelyopsis halleri</i> KARL 1989]   | Bad Freienwalde, Deutschland [2/23]   |
| Phosphoritknollenhorizont, Rupelium, Mitteloligozän [syn. <i>Chelyopsis halleri</i> KARL 1989]   | Espenhain bei Leipzig, Deutschland [2/21]   |
| Phosphoritknollenhorizont, Rupelium, Mitteloligozän [syn. <i>Chelone Gwinneri</i> WEGNER 1918]   | Flörsheim, Deutschland [2/22]   |
| Rupelium, Mitteloligozän [syn. <i>Chelyopsis littoreus</i> VAN BENEDEN, SMEETS 1887]   | Basle, Belgien [2/12]   |
| Rupelium, Mitteloligozän [syn. <i>Chelyopsis holsaticus</i> DAMES 1894]  | Itzehoe bei Hamburg, Deutschland [2/13]   |
| Untereoligozän [syn. <i>Chelonia Knorri</i> GRAY 1831, <i>Chelonia glaricensis</i> KEFERSTEIN 1834, <i>Chelonia ovata</i> HEER 1865, <i>Glarichelys</i> ZANGERL 1958]  | Schieferbrüche bei Matt, Kt. Glarus, Schweiz [2/23]   |
| Schönecker Fischeschiefer, Latdorfium, Südhelvetikum, Untereoligozän   | Galongraben bei Siegsdorf, Deutschland [2/24]   |
| verm. Untereoligozän [syn. <i>Glarichelys</i> cf. <i>knorri</i> (GRAY 1831), MLYNARSKI 1984]   | Winnica bei Jaslo, Ostkarpaten, Polen [2/25]  |
| Gehlbergsschichten, Oberes Bartonium/Unteres Priabonium, Obereozän [ <i>Chelyopsis raabei</i> KARL & SCHLEICH 1994]  | Helmstedt bei Braunschweig, Deutschland [2/19]  |
| Untereozän [ <i>Glarichelys</i> sp. NIELSEN 1959]  | Faerkerhede auf Fur, Dänemark [2/26]  |

**Rhinochelys cantabrigiensis** LYDEKKER 1889 [syn. *Chelone Carusiana* GEINITZ 1875 in part]

|  |   |
|--|---|
| Original zu GEINITZ 1875: SMMGD o. Nr., Humerus [syn. <i>Chelone Carusiana</i> GEINITZ 1875, <i>Glossochelys</i> cf. <i>carusiana</i> (GEINITZ 1875) KARL 1991], IGPP No. 1513: Steinkern des Gehirnschädels mit Knochenresten | FRITSCH 1878, GEINITZ 1875, KARL 1991, KUHN 1964, LAUBE 1896, OWEN 1851, REUSS 1855 |
|--|---|

|   |   |
|---|---|
| Kalkstein (früher Pläner), Grenze Mittel-Ober-turonium, Kreide [syn. <i>Chelone Carusiana</i> GEINITZ 1875, <i>Glossochelys cf. carusiana</i> (GEINITZ 1875) KARL 1991]   | Dresden-Strehlen, Deutschland [3/2]   |
| Weißberger Grobkalke, Oberkreide [syn. <i>Pygmaeochelys michelbana</i> LAUBE 1896]  | Michelob/Tschechien [3/3]   |
| Weißberger Fischpläner, Turonium, Oberkreide [syn. <i>Chelone Benstedt</i> OWEN 1851, REUSS 1855]   | Patek zwischen Laun und Libochwitz, Tschechien [3/4]  |
| Oberkreide (Zélna Krida)  | Svitavy (Zwittau), Böhmischo-Mährische Höhe, Tschechien [3/5]   |
| <b><i>Archelon copei</i> (WIELAND 1909)</b> [syn. <i>Iserosaurus litoralis</i> FRITSCH 1910, <i>Chelone (?) regularis</i> FRITSCH 1905a, nomen vanum]   |   |
| Originalmaterial von FRITSCH 1905 unbrauchbar; Gipsabgüsse von EDINGER 1929 im SMNF   | BAYER 1906, FRITSCH 1905, 1910, EDINGER 1929, 1934, LYDEKKER 1889, NOPSCA 1926  |
| Iser-Schichten, Turonium, Oberkreide  | Milovic bei Lissa, Tschechien [3/6]   |
| <b><i>Psephophorus polygonus</i> H. v. MEYER 1847</b> [syn. <i>Chelone ingens</i> KOENEN 1891, <i>Pseudosphargis</i> DAMES 1894] – Original   |   |
| NMW o. Nr., Holotypus, Epithelpanzerfragment, Original zu H. v. MEYER 1847, Originale zu ROTHHAUSEN 1958, GLN Ter 3; über zehn Dermalplacoiden und vier Dünnschliffe davon; Originale zu KARL 1989, BAF FG: 232/1: Gelenkbereich der Scapula, eine weitere, Originale zu DAMES 1894 verschollen | DAMES 1894, GERVAIS 1859, HIDDEN 1994/95, KARL 1989b, 1993, KÖHLER 1997 (Daten hier), ROTHHAUSEN 1958, VAN BENEDEN 1871 |
| Sandstein unter dem Leithakalk, Burdigalium-Langhium, Unter-Mittelmiozän  | Neudörfel an der March, Slowakei [4/14]   |
| Badenium, Miozän, „ <i>Psephophorus</i> “ aff. <i>polygonus</i> v. MEYER, Panzerplatte nach HIDDEN 1994/95  | Steinbruch Weissenegg bei Wildon, Österreich [4/20]   |
| Chattium, Oberoligozän [syn. <i>Psephophorus</i> n. sp. indet., Miozän, DAMES 1894]   | Langenfelde bei Hamburg-Altona, Deutschland [4/15]  |
| Chattium, Oberoligozän [syn. <i>Psephophorus</i> sp., Unteroligozän, DAMES 1894]  | Bernsteingrube von Sassau im Saamland, Polen [4/17]   |
| Chattium, Oberoligozän  | Darmstadt, Deutschland [4/16]   |
| Chattium, Oberoligozän [ <i>Chelone ingens</i> KOENEN 1891, <i>Pseudosphargis ingens</i> (KOENEN 1891) DAMES 1894]  | Doberg bei Bünde, Deutschland [4/11]  |
| Chattium, Oberoligozän  | Süchteln, Deutschland [4/18]  |
| Phosphoritknollenhorizont, Rupelium, Mitteloligozän   | Espenhain bei Leipzig, Deutschland [4/7]  |
| Gehlbergsschichten, Oberes Bartonium/Unteres Priabonium, Obereozän [ <i>Dermodelyidae</i> KARL & SCHLEICH 1994]   | Helmstedt bei Braunschweig, Deutschland [4/19]  |

#### Anhang: Non-Testudines Triassicus

Seit den ersten Erwähnungen sind *Saurischiocomes keuperinus* KUHN 1939 und *Entoplastrites nuertingensis* HUENE 1956 in Bezug auf ihre taxonomische Zuordnung umstritten. Laut der ältesten Etikettendaten (SMNS) für letzteren von 1921 und 1922 stammt das Fossil aus der Sammlung von Dr. C. Beck und wurde von diesem als Interclavicula eines Phytosauriers interpretiert. Ungefähr zeitgleich sah F. v. Huene die Stücke durch Vermittlung von Prof. M. Schmidt, die sich nunmehr im damaligen Stuttgarter Naturalienkabinett befanden. 1926 beschreibt er selbige „unzweifelhaft Interclavicula resp. Entoplastron“ zwingend als Schildkrötenrest. Dreißig Jahre später erfolgte die eigenständige generische Festlegung und endgültige taxonomische Positionierung innerhalb der Cheloniidae. KUHN (1964) führt dieses Taxon unter den Proganochelyoidea an. In



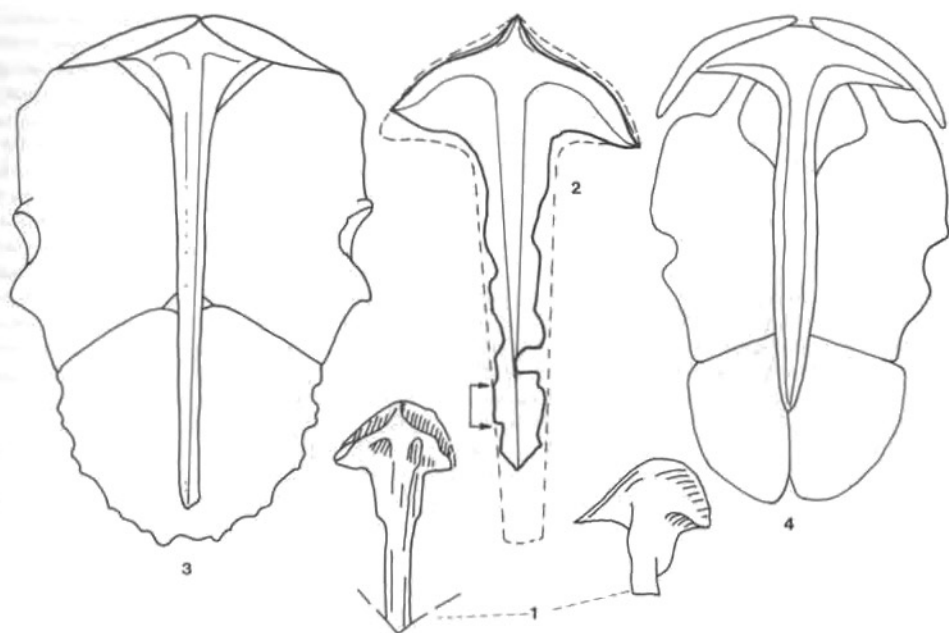


Abb. 3. *Entoplastrites nuertingensis* HUENE 1956. Schematische Darstellung des Entoplastrons. Fig. 1 – Originalabbildung nach HUENE 1956, Fig. 2 – maßstäblicher Rekonstruktionsversuch, Fig. 3 – *Hovosaurus boulei* CURRIE 1981 und Fig. 4 – *Saurosternon bairdi* (HUXLEY 1868) zum Vergleich der Position des Entoplastrons. Nach CARROLL (1977). Ohne Maßstab

der systematischen Liste von PRITCHARD (1975) ist das Genus nicht enthalten und MLYNARSKI (1976) listet es als Form unklarer systematischer Stellung auf. Hier gilt vorbehaltlich:

LEPIDOSAURIA DUME'RIL & BIBRON 1839, RHYNCHOCEPHALIA GUENTHER 1867,  
EOSUCHOIDEA BROOM 1914, YOUNGINIDAE BROOM 1914, gen. indet.

Locus typicus: Nürtingen, Baden Württemberg, D; Stratum typicum: Rhät, Keuper, Trias; Holotypus: 2 Negativhälften der Interclavicula; Diagnose: Interclavicula T-förmig; laterale Falze an anterioren und posterioren Seiten; anteriorer Zapfen spitz ausgezogen [syn: Cheloniide aus dem Rhätsandstein von Nürtingen, HUENE 1926, S. 33, Fig. 3 a, b; Cheloniide v. Huene, SCHMID 1928, S. 413, Fig. 1158; *Entoplastrites nürtingensis* n.g.n.sp. (Cheloniidae) HUENE 1956, S. 217, Fig. 276; *Entoplastrites nürtingensis* HUENE 1956 / Proganochelyoidea, KUHN 1964, S. 8; *Entoplastrites nuertingensis* v. HUENE 1956, Proganochelydida inc. sedis oder ?primitiver Saurier, MLYNARSKI 1976, S. 23].

Bemerkungen: Die beiden Negativhälften (Holotypus) lassen die zusammenhängenden Merkmale nur schwer vermitteln, so daß sich auf den Abguß ventral gestützt werden muß. Von der Gesamtlänge der Interclavicula sind 68 mm erhalten; posteriore Bereiche fehlen durch Bruch. Der die anteriore Furche teilende spitze Frontalzapfen steht 5 mm dem zentralen Bogenbereich der anterioren Flügel über, welche eine Gesamtausdehnung von 38 mm einsehen lassen. Ihre mediane Länge ohne den anterioren Zapfen beträgt ca. 7 mm. Kurz vor dem posterioren Bruchbereich läßt sich ein 8–9 mm langer Bereich der lateralen Seitenfläche mit deutlich ausgeprägter Furche erkennen. Die Dicke läßt sich an dieser Stelle auf etwa 4–5 mm schätzen. Das gleiche gilt für den anterioren Rand. Die einzigen benannten Kriterien in HUENE (1956) seiner Originalbeschreibung sind die T-Form, die anterioren Furchen (Nute) für die Aufnahme der Epiplastra sowie ein „typischer“ Gesamteindruck der Interclavicula. Diese Diagnose trifft auch für eine Reihe weiterer sogar höherer Taxa zu. Noch 1926 erwähnt v. Huene den Frontalzapfen als „eine kleine (septumartige) Spitze“. Den posteriorwärts gerich-

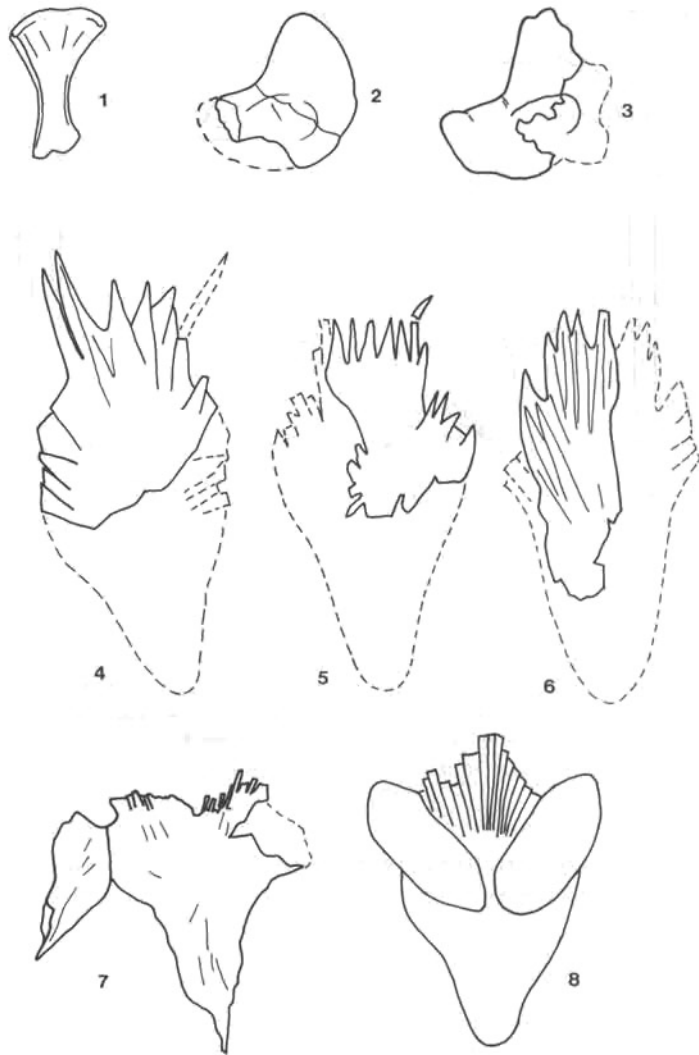


Abb. 4. Schematische Darstellung des Coracoids von *Saurischiocomes keuperinus* nach KUHN (1939) in Fig. 2, im Vergleich mit *Eurysternum* nach ZITTEL (1889) in Fig. 1 (Kuhn verglich damit) und *Calligenethlon watsoni* STEEN 1934 nach CARROLL (1967) in Fig. 3; sowie schematische Darstellung der Interclaviculafragmente Fig. 4 bis 6 nach KUHN (1939) mit denen von *Calligenethlon watsoni* STEEN 1934 in Fig. 7 und *Dendropepon acadianum* OWEN 1853 in Fig. 8 nach CARROLL (1967). Ohne Maßstab

teten Dorn beschreibt er als sehr lang, welcher kurz vor dem Proximalende eine merkliche Verschmälnerung erfahre, wobei die Seitenränder vor und nach dieser Stelle parallel verlaufen würden. Diese Schilderung wie auch die einzigen überhaupt veröffentlichten Abbildungen (Abb. 3, Fig. 1) treffen das Wesen des Originals nur schlecht und waren wohl der Grund für die langjährigen Unklarheiten. Die Originalabbildung zeigt zu gedrungene Proportionen.

Alle ursprünglich als typisch hervorgehobenen Merkmale sind nur bedingt nachvollziehbar, da sie größtenteils vom umgebenden Sediment beeinflusst sind. So sind der viszerale Bereich der anterioren Flügel, die posteriore Begrenzung derer sowie große Strecken der lateralen Begrenzungen des posterioren Dornes wegen Sedimentverschiebungen nicht einsehbar. Der einzige hier darstellbare Bereich der Lateralfurche wird original nicht erwähnt. Durch die Präsenz einer lateralen Furchenbildung am posterioren Dorn ist eine Zuordnung

zu den Seeschildkröten nicht möglich, da solche dort nicht ausgebildet sind. Es fallen hingegen einige Gemeinsamkeiten in der Morphologie der Interclavicula der Eosuchier auf. Auch bei diesen sind die Lateral-furchen des posterioren Dornes vorhanden und dienen der Aufnahme der Scapulae im anterioren Teil und der Coracoide im posterioren Teil. Die Claviculae liegen anterior an den furchenförmigen Frontalflächen an und verlaufen dorsalwärts. Die größte morphologische Ähnlichkeit besteht mit den eosuchoiden Genera *Hovasaurus* PIVETEAU 1926 (Abb. 3, Fig. 3) und *Saurosternon* HUXLEY 1868 (Abb. 3, Fig. 4). *Entoplastrites* HUENE 1956 nimmt zu beiden eine morphologische Zwischenstellung ein. So ist der posteriore Dorn wie bei *Hovasaurus* länger als bei *Saurosternon*, mit letzterem hat *Entoplastrites* wiederum die größere Breitenausdehnung der anterioren Lateralflügel gemeinsam, die bei *Hovasaurus* stark verkürzt sind. Als eigenständige Merkmale von *Entoplastrites* können der vergrößerte Frontalzapfen und die größere posteriore Längsausdehnung der anterioren Lateralflügel gelten. Eine Beziehung zu den Phytosauria, wie ursprünglich auch angenommen wurde, lassen sich nach Studien von Dr. R. Wild, Stuttgart (mdl.) nicht nachweisen. Die Interclaviculae dieser Formen sind dolchförmig. Auch zu anderen Eosuchiern bestehen größere Differenzen in der Ausbildung der Interclaviculae (vgl. CARROLL 1967, 1977, 1988; HARRIS & CARROLL 1977). Innerhalb der Lepidosauria zeigen auch die Millerosauria eine ähnliche ventrale Struktur der Interclavicula, nur verläuft diese anterior zusammen mit den Claviculae nach dorsal. Ähnlich unter den Eosuchiern ist auch *Heleosuchus* BROOM 1913. Von *Kenyasaurus* HARRIS & CARROLL 1977 sind von diesen Knochen keine Details erkennbar. *Heleosaurus* BROOM 1907 zeigt einen ähnlichen anterioren Bereich der Interclavicula, nur sind die Lateralflügel deutlich geschwungen auslaufend. Eine gewisse Sonderstellung innerhalb der Eosuchoidea nimmt *Entoplastrites* durch das geringe geologische Alter ein. Da KUHN (1969) die stratigraphische Verbreitung für diese Gruppe das jüngste Perm angibt, könnte es sich beim vorliegenden Material um den bislang mit Abstand jüngsten Vertreter dieser Reptilien handeln.

LABYRINTHODONTIA INDET.: *Saurischiocomes* KUHN 1934, nomen nudum.

Lokalität: Halberstadt; Horizont: Rhät, Keuper; Diagnose: Keine; nur wegen der „radiären Knochenbälkchen“ hierher gestellt, die bei vielen unterschiedlichen Tetrapoden vorkommen.

Bemerkungen: Weder die Originalbeschreibung noch die Abbildungen sind in Bezug auf Seeschildkröten nachvollziehbar. Vergleichsmöglichkeiten auf Abb. 4. Es bestehen deutliche Beziehungen zu den Labyrinthodontia (s. Legende zu Abb. 4). Leider sind nur die ventralen Flächen bekannt, die dorsalen liegen dem Sediment auf.

Die zweifelhaften Taxa triassischer Seeschildkröten *Chelyzoon latum* HUENE 1902 und *Chelyzoon blezingeri* HUENE 1902 sind durch WILD (1974) als Synonyme des *Tanystropheus* H. v. MEYER 1830 eingezogen worden. Nunmehr sind aus der Trias keine Seeschildkröten bekannt. Diese treten erstmals im Unteren Jura Zentraleuropas auf. Darstellungen von Urschildkröten mit „Paddeln“ sind unrichtig.

### Literatur

- BALAZS, G. H. (1982): Driftnets Catch Leatherback Turtles. – *Oryx* XVI (5): 428–430, 1 Abb.
- BAYER, F. (1916): Die Saurier der böhmischen Kreideformation. – Eine Revision. – Bull. intern. Acad. Sci. Francois Joseph, Cl. Sci. math. nat., med. 20; Prague
- BRONGERSMA, L. D. (1972): European Atlantic Turtles. – Zool. Verh., Rijksmus. Naturl. Hist. Leiden 121: 3–318; 12 Taf., 31 Fig., v. Tab.; Leiden
- CAPELLINI, G. (1884): Il chelonio veronese (*Protosphargis veronensis* CAP.) scoperto nel 1852 nel cretaceo superiore presso S. Anna di Alfredo in Valpolicella. – Mem. r. Acad. Lincei, clas. Sci. Fis. Mat., 18: 291–320, Taf. 1–6; Roma
- CARROLL, R. T. (1967): Labyrinthodonts from the Joggins Formation. – *J. Paleont.* 41(1): 111–142; 26 fig.; London
- CARROLL, R. L. (1977): Eosuchians and the Origin of Archosaurs. – In: C. S. CHURCHER: Athlon-Essays on Paleontology in Honour of Loris Shano Russell. – Roy. Ont. Mus. Life Sci. Misc. Publ., 58–79; 11 fig.
- CARROLL, R. L. (1977): The origin of lizards. – In: S. M. ANDREWS, R. S. MILES & A. D. WALKER (Ed.): Problems in Vertebrate Evolution (Linn. Soc. Symp. Ser. No. 4, 1977): 359–396; 15 fig.; London
- CARROLL, R. L. (1977): Late Paleozoic and Early Mesozoic Lepidosauromorphs and Their Relation to Lizard Ancestry. – In: R. ESTES & G. PREGILL (Ed.): Phylogenetic relationships of the lizard families. – Stanford University Press, 99–118; 7 fig.; Stanford, California

- CARROLL, R. I. (1988): Late Paleozoic and Early Mesozoic Lepidosaurs and Their Relation to Lizard Ancestry. – In: ESTES, R. & G. PREGILL (Hrsg.): Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. – Stanford Univ. Press, 99–118, 7 Fig.; Stanford, California
- COLLINS, J. J. (1970): The chelonian *Rhinochelys* SEELEY from the Upper Cretaceous of England and France. – *Paleontology* **13** (3): 355–378; 16 Abb., Tafn. 67–69; London
- DAMES, W. (1894): Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation. – *Pal. Abh., N.F.* **2**, (4): 197–220; Jena
- DERANIYAGALA, P. E. P. (1930): Testudinate evolution. – *Proc. Zool. Soc. London*, 1057–1070, Taf. 1–3, London
- EDINGER, T. (1929): Die fossilen Gehirne. – 249 S., 203 Abb.; Berlin
- EDINGER, T. (1934): Anton Fritsch's „Großhirn von *Polyptychodon*“ ist der Steinkern eines Schildkröten-schädels. – *Psychiatrische en neurologische Bladen* **22**: 132–404; 3 Abb.; Amsterdam
- FRITSCH, A. (1877): Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. II. Die Weißenberger und Malnitzer Schichten. – *Arch. naturw. Landesdurchforsch. Böhmen* **4**; Prag
- FRITSCH, A. (1878): Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. – S. 4–5, Fig. 3; Prag
- FRITSCH, A. (1905a): Synopsis der Saurier der böhmischen Kreideformation. – *Sitz.ber. Kgl. böhm. Ges. Wiss., Math.-natw. Kl.*; Prag
- FRITSCH, A. (1905b): II. Reptilien. – In: A. FRITSCH & F. BAYER: Neue Fische und Reptilien aus der böhmischen Kreideformation. Prag
- FRITSCH, A. (1910): 4. Ueber weitere Funde von *Ierosaurus litoralis*. – In: *Miscellanea Palaeontologica-II. Mesozoica*. – S. 18–22, Fig. 4 u. 5, Taf. 7–9; Prag
- GAFFNEY, E. S. (1979): Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **164**, 2: 65–376; 273 fig, 1 tbl.; New York
- GAFFNEY, E. S. & P. MEYLAN (1988): A phylogeny of turtles. – In: M. J. BENTON (Ed.): *The phylogeny of tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds; Systematics Association Special Volume No. 35A*, pp. 157–219; Clarendon Press, Oxford
- GAFFNEY, E. S.; P. MEYLAN & A. R. WYSS (1991): A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. – *Cladistics* **7**: 313–335; 3 figs., 1 tab.
- GEINITZ, H. B. (1872–1875): Das Elbthalgebirge in Sachsen. II. Der mittlere und obere Quader. II. Ordn. Schildkröten. – *Palaeontogr.* **XX/2**: 230–231, II. 46; Cassel
- GERVAIS, P. (1859): *Zoologie et Paléontologie française*. – 2. Aufl., 354 S., 84 Taf.; Paris
- HARRIS, J. M. & R. L. CARROLL (1977): *Kenyasaurus*, a new eusuchian reptile from the Early Triassic of Kenya. – *J. Paleont.* **51** (1): 139–149; 6 Textfig.; London
- HIDEN, H. R. (1994/95): Elasmobranchier (Pisces, Chondrichthyes) aus dem Badenium (Mittleres Miozän) des Steirischen Beckens (Österreich). – *Mitt. Abt. Geol. und Paläont. Landesmuseum Joanneum* **52/53**: 41–89; 12 Abb., 4 Tab., 10 Taf.; Graz
- HIRAYAMA, R. (1994): Phylogenetic systematics of chelonoid turtles. – *The Island Arc* **3**: 270–284; 11 Fig., 1 Tab.
- HIRAYAMA, R. (1998): Oldest known sea turtle. – *Nature* **392** (6677): 705–708; 4 Fig.; London
- HIRAYAMA, R. & T. CHITOKU (1996): Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan. – *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, **184**: 597–622, 17 Fig.
- HIRAYAMA, R. & Y. HIKIDA (1998): *Mesodermochelys* (Testudines; Chelonioidea; Dermochelyidae) from the Late Cretaceous of Nakagawa-cho, Hokkaido, North Japan. – *Bull. Nakagawa Mus. Hist. Nat.* **1**: 69–762 Fig., 1 Taf.; Nakagawa
- HUENE, F. v. (1926): Einige Schildkrötenreste aus der obersten Trias von Württemberg. – *Cbl. Min. etc.*, 509–514, 3 Abb.; Stuttgart
- HUENE, F. v. (1956): Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. – 716 S., 690 Abb.; Fischer, Jena
- IVERSON, J. B. (1992): A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. – 363 S., v. Kart.; Privately Printed, Richmond, Indiana
- KARL, H.-V. (1989a): Die Schildkröten aus dem marinen Mitteloligozän der DDR (Reptilia, Testudines). – *Mauritiana (Altenburg)* **12** (2): 225–242; Altenburg
- KARL, H.-V. (1989b): Eine *Psephophorus*-Art im marinen Mitteloligozän der DDR (Testudines, Dermochelyidae). – *Freiberger Forschungshefte, C 436 Geow.-Pal., Beitr. z. allg. u. spez. Pal., Teil IX*: 124–129; Bild 1–4; Freiberg/Sa.
- KARL, H.-V. (1991): Die toxochelyiden Seeschildkröten (Chelonioidea, Toxochelyidae) von Sachsen. – *Mauritiana (Altenburg)* **13** (1–2): 233–145; 2 Abb., 7 Tafn., 2 Tab.; Altenburg
- KARL, H.-V. (1993): Über zwei problematische Seeschildkrötenreste (Testudines, Chelonioidea) Norddeutschlands. – *Mauritiana (Altenburg)* **14** (3): 289–296; Altenburg
- KARL, H.-V. (1994): Some aspects of evolution in Dermochelyidae (Reptilia, Testudines). – *Studia Geol. Salamantica*, **XXIX**: 89–93, Fig. 1–4, 1 Kladogr.; Salamanca

- KARL, H.-V. (1995): Über neue fossile Seeschildkrötenreste (Testudines, Cheloniidae) vom Doberg bei Bünde. – *Mauritiana* (Altenburg) **15** (3): 349–356; Abb. 1–2, Taf. I–IV; Altenburg
- KARL, H.-V. (1996): Einige Bemerkungen über die fossilen Schildkröten (Reptilia, Testudines) des Bundeslandes Salzburg, Österreich. – *Mitt. Ges. Salzburger Landesg.* **136**: 389–426; 8 Taf., 13 Abb.; Salzburg
- KARL, H.-V. & H. H. SCHLEICH (1994): 4. Testudines. – In: SCHLEICH, H. H., VAHLDIK, B. W., KARL, H. V. & WINDOLF, R.: Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 14. Beschreibung der fossilen Krokodil- und Schildkrötenreste der Helmstedter Mulde (Eozän) mit Beiträgen zur Geologie und Paläontologie. – *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* **173**: 103–135; 15 Abb., 3 Taf.; Frankfurt am Main
- KARL, H.-V. & G. TICHY (1999): Zur Taxonomie eines neuen Tribus von Seeschildkröten aus dem Oligozän von Deutschland (Testudines: Chelonioidae). – *Joannea Geo. Pal.* **1**: 61–77, 3 Abb., Taf. I–II; Graz
- KARL, H.-V.; G. TICHY & H. RUSCHAK (1998): *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. und die Taxonomie und Evolution der Osteopygidae (Testudines: Chelonioidae). – *Mitt. Geol. Paläont. Landesmuseum Joanneum*, **56**: 329–350, 10 Abb., 2 Taf.; Graz
- KOENEN, A. V. (1891): *Chelone ingens* n. spec. – In: LIENENKLAUS, Die Oberoligocänfauna des Doberges. – 8. Jber. naturw. Ver. Osnabrück
- KÖHLER, R. (1997): Chapter 3: Turtles. – pp. 41–331, fig. 21–85, pl. 1–6; Diss. Univ. Otago, New Zealand
- KUHN, O. (1939): Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. – *Pal. Z.*, **21**: 258–286, Taf. 16–23; Berlin
- KUHN, O. (1964): Testudines. – In: F. WESTPHAL (Ed.): *Fossilium Catalogus*, 1: Animalia, Pars 107; 299 S.; Gravenhage
- LAUBE, G. C. (1896): *Pygmaeochelys Michelobana*, ein neuer Schildkrötenrest aus dem böhmischen Turon. – *Lotus*, N. F., **16**: 23–32, 4 Fig. auf Tafel
- LYDEKKER, R. (1889): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History): Part III. The Order Chelonia. – 239 S., 53 Fig.; London
- MEYER, H. V. (1854a): Schildkröte (*Chelonia Knorri*) und Vogel (*Protornis glaronensis*) aus dem Fischschiefer von Glarus. – *Palaeontogr.*, Vol. **IV**; Cassel
- MLYNARSKI, M. (1969): Fossile Schildkröten. – *Neue Brehm-Bücherei* **396**, 128 S.; Wittenberg-Lutherstadt
- MLYNARSKI, M. (1976): Testudines. – In: O. KUHN (Ed.): *Encyclopedia of Paleoherpptology*; Part 7; 130 S., 116 Abb.; Stuttgart, New York
- MLYNARSKI, M. (1984): Fossil chelonians from Poland. – *Stud. Geol. Salmanticensia*, vol. especial **1** (*Studia Palaeocheloniologica I*): 189–203, 5 Fig.; Salamanca
- MOODY, R. T. J. (1974): The taxonomy and morphology of *Puppigerus camperi* (GRAY), an Eocene sea turtle from Northern Europe. – *Bull. Brit. Mus. (N.H.) Geol.*, **25** (2): 155–186, 15 Fig., 8 Taf.; London
- MOODY, D. (1993): Cretaceous-Tertiary marine turtles of North West Europe. – *Rev. Paléobiol.*, Vol. esp., **7**: 151–160; 7 fig.; Genève
- MOODY, R. T. J. & E. BUFFETAUT (1981): Notes on the systematics and palaeoecology of the crocodiles and turtles of the Metlaoui Posphates (Eocene) of Southern Tunisia. – *Tertiary Res.* **3** (3): 15–140; 4 Taf., 3 Fig.; Rotterdam
- MOODY, R. T. J. & P. J. C. SUTCLIFFE (1991): The Cretaceous deposits of the Iullemeden Basin of Niger, central West Africa. – *Cretaceous Research* **12**: 137–157; 14 Fig.
- MÜLLER, A. (1983): Fauna und Palökologie des marinen Mitteloligozäns der Leipziger Tieflandsbucht (Böhle-ner Schichten). – *Altenburger naturwiss. Forschungen*, **2**: 3–152, 14 Abb., 35 Taf., 3 Tab.; Altenburg
- NICK, L. (1912): Das Kopfskelett von *Dermochelys coriacea* L. – *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere* **33** (1); 238 S.; Jena
- NIELSEN, E. (1959): Eocene Turtles from Denmark. – *Medd. Dansk. Geol. F.* **14** (2): 69–114; Fig. 1–6, T. 1–6; København
- NOPSCA, F. V. (1926): *Osteologia Reptilium fossilium et recentium*. – In: C. DIENER (Ed.): *Fossilium Catalogus*, 1: Animalia; 391 S.; W. Junk, Berlin
- OERTEL, W. (1914): *Toxochelys gigantea* nov. spec., eine neue Schildkröte aus dem Aptien von Hannover. – *Jber. Nieders. geol. Ver. Hannover* **7**: 19–106; Hannover
- OWEN, R. (1851): *Monograph on the Fossil Reptilia of the Cretaceous Formations. Part I.* – 118 S., 37 Tafn.; London
- PRITCHARD, P. C. H. (1975): Directory of turtle genera. – *Chelonia*, **2** (5): 10–29; San Francisco
- RETTSCHLAG, W. (1955): Bemerkungen über einige Reptilreste aus dem brandenburgischen Rupelton. – *Geologie* **5** (4–5): 393–400; Berlin
- REUSS, A. E. (1855): Paläontologische Miscellen. II. Schildkrötenreste im böhmischen Pläner. – *Denkschr. kais. Akad. Wiss., Math.-natw. Cl.*; 10. Bd.; 78–80; Taf. II; Wien
- ROTHAUSEN, K. (1958): Marine Vertebraten (Odontaspidae, Lamnidae, Sparidae, Dermochelyidae, Squalodontidae) im oberoligozänen Meeressand von Süchteln und Düsseldorf. – *Fortsehr. Geol. Rheinld. u. Westf.* **1**, 363–384; 4 Taf., 7 Abb.; Krefeld

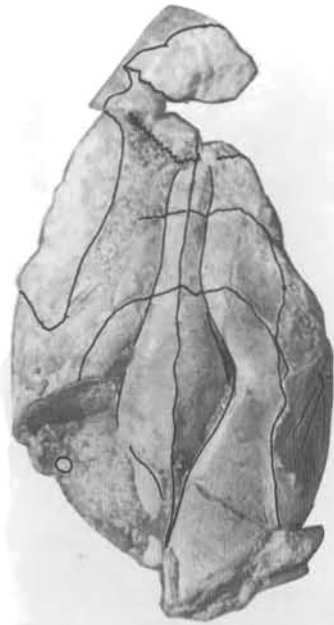
- RUSSEL, D. E. et al. (1982): Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin. – Int. Geol. Correl. Progr. Proj. 124: The Northwest European Tertiary Basin. – Geol. Jb., A, **60**: 5–74; Kart.
- SCHMID, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. – 211–214; F. Rau, Oehring.
- SCHULZE, G. (1970): Die Lederschildkröte im Meereskundlichen Museum Stralsund. – Neue Museumskunde **13** (1): 51–54; Berlin
- SCHUMACHER, G.-H. (1973): Die Kopf- und Halsregion der Lederschildkröte *Dermochelys coriacea* (Linnaeus 1766). – Abh. Ak. Wiss. DDR, Jg. 1972 (2): 7–60; 7 Abb., 31 Taf.; Berlin
- SEELY, H. G. (1880): Note on *Psephophorus polygonus* MEYER. – Quart. Journ. Geol. Soc.; London
- SMEETS, G. (1887): *Chelyopsis littoreus* VAN BENEDEN. – Ann. Soc. Sci. Bruxelles, **11**: 303–307, 3 Abb.; Bruxelles
- SMITH, A. G.; A. M. HURLEY & J. C. BRIDEN (1982): Paläokontinentale Weltkarten des Phanerozoikums. – 102 S.; Enke, Stuttgart
- STAESCHE, K. (1947): Eine Meeresschildkröte aus dem nordwestdeutschen Untereozän. – Z. deutsch. geol. Ges., **99**: 78–95, Abb. 1–3; Stuttgart
- STANDORA, E. A., J. R. SPOTILA, J. A. KEINATH & C. R. SHOOP (1984): Body Temperatures, Diving Cycles, and Movement of a subadult Leatherback Turtle, *Dermochelys*. – Herpetologica **40** (2): 169–176
- VAN BENEDEN, P. J. (1871): Les fossiles en Belgique. – Bull. Acad. Roy. Belg., **32** (2): 9–16; Bruxelles
- VAN BENEDEN, P. J. (1883): Notes sur les ossements de *Sphargis* trouvés dans la terre à brique du pays de Waas. – Bull. Acad. roy. Belgique, s. 3, v. 6, n. 12: 278–341; Bruxelles
- VÖLKER, H. (1912/14): Über das Stamm-, Gliedmaßen- und Hautskelett von *Dermochelys coriacea*. – Zool. Jahrb. **33**: 433–452; Jena
- WEBER, D. (1995): Suppenschildkröte im Gipskorsett. Braunkohle-Tagebaue geben Millionen Jahre alte Fossilien frei. – Leipziger Volkszeitung v. 31. 8. 1995; S. 28; 1 Foto; Leipzig
- WEGNER, T. (1918): *Chelonia gwinneri* Wegner aus dem Rupelton von Flörsheim a. M. – Abh. Senckenb. Naturf. Ges. **36**: 361–372; Tafn. 28–30; Frankfurt a. M.
- WEGNER, R. N. (1959): Der Schädelbau der Lederschildkröte *Dermochelys coriacea* LINNÉ (1766). – Abh. Deutsch. Akad. Wiss. **4**, 78 S.; Berlin
- WEEMS, R. E. (1988): Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat Formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. – Proc. Biol. Soc. Wash. **101** (1): 109–145; 27 figs.; Washington
- WILD, R. (1974): Lebensbilder württembergischer Triassaurier. – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. C, **1**: 20–27; 11 Abb.; Stuttgart
- WINKLER, T. C. (1869a): Des Tortues fossiles conservées dans le Musée Teyler et dans quelques autres Musées. – Arch. Mus. Teyler, Vol II: 73–80; Taf. XV; Harlem
- ZANGERL, R. (1953): The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 3. The turtles of the family Protostegidae. Part 4. The turtles of the family Toxochelyidae. – Fieldiana: Geol. Mem., vol. 3: 61–277; Chicago.
- ZANGERL, R. (1958): Die oligozänen Meerschildkröten von Glarus. – Serie Zoologie Nr. 160; Schweiz. Paläont. Abh. **73**; 56 S., 31 Figs., 15 Tafn., Tab.; Birkhäuser, Basel
- ZANGERL, R. (1971): Two toxochelyid sea turtles from the Landenian Sands of Erquelinnes (Hainaut) of Belgium. – Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, **169**: 32 S., 18 Fig., 9 Taf.; Bruxelles
- ZANGERL, R. (1980): Patterns of Phylogenetic Differentiation in the Toxochelyid and Cheloniid Sea Turtles. – Amer. Zool. **20**: 585–596; 11 figs.
- ZANGERL, R.; L. P. HENDRICKSON & J. R. HENDRICKSON (1988): A Redescription of the Australian Flatback Sea Turtle, *Natador depressus*. – Bishop Mus. Bull. Zool., **1**: 1–69, 36 Fig., 1 Tab.; Honolulu
- ZANGERL, R. & W. D. TURNBALL (1955): *Procolpochelys grandaeva* (Leidy), An Early Carettine Sea Turtle. – Fieldiana: Zool. **37**: 345–385; Fig. 77–96, Taf. 4–5; Chicago
- ZITTEL, K. A. v. (1889): Handbuch der Paläontologie. – 3. Ordnung. Testudinata. – 900 S., 719 Abb.; Schildkröten: 500–553; Fig. 478–504; München

Eingegangen am 10. 1. 2001

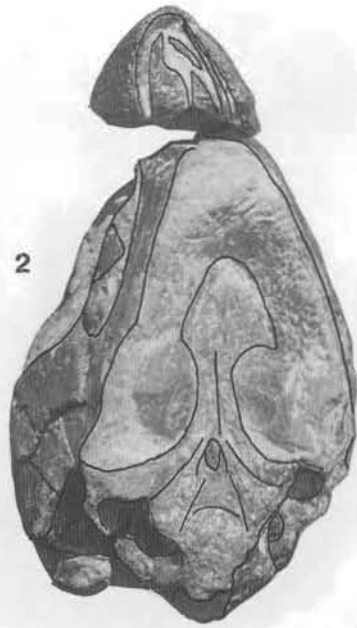
DR. HANS-VÖLKER KARL, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Salzburg, Hellbrunnerstraße 34 III, A-5020 Salzburg

Tafel 1. *Rhinochelys cantabrigiensis* LYDEKKE 1889 Schädelrest (Steinkern) mit Knochenresten aus der Oberkreide von Svitavy. Original. 1 – dorsal, 2 – palatal, 3 – lateral dex., 4 – lateral sin., 5 – Hirnschädelausguß posterior, 6 – occipital

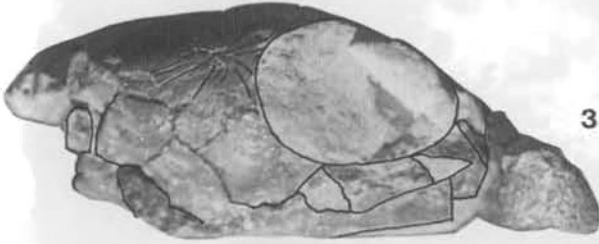




1



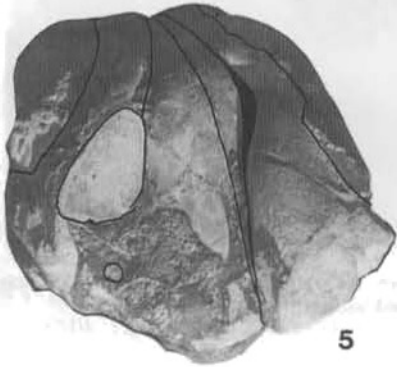
2



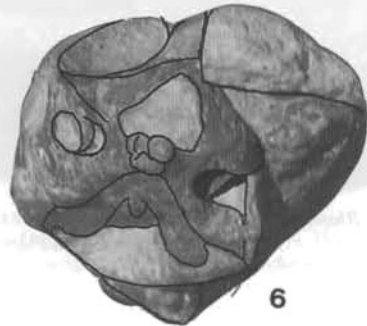
3



4



5

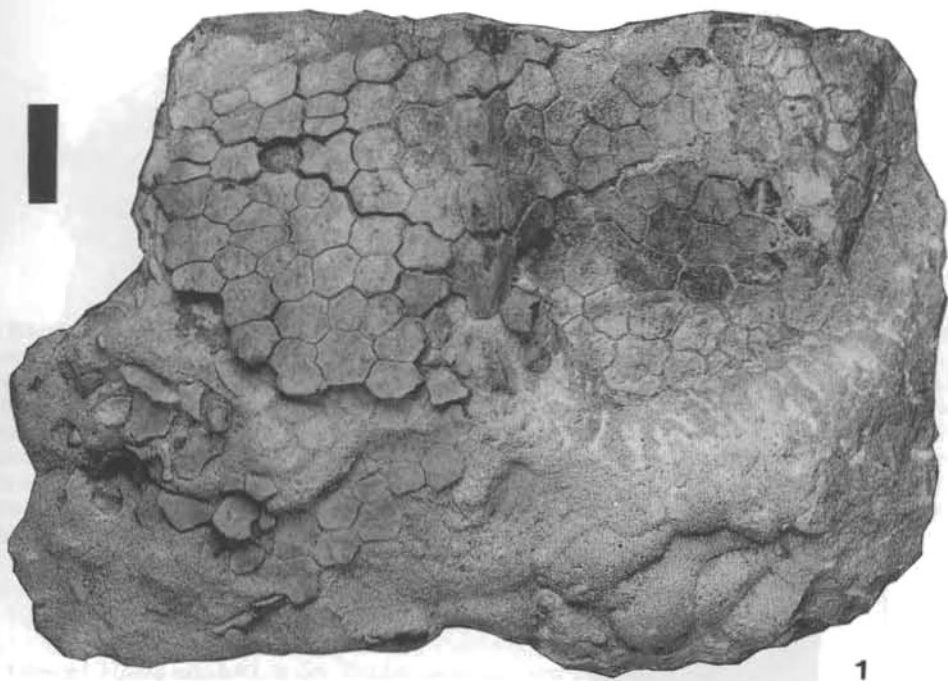


6

Tafel I



Tafel 2. *Rhinochelys* cf. *cantabrigiensis* LYDEKKER 1889 (syn. *Chelone Benstedti* OWEN 1851), Carapax-fragment aus dem Plänerkalk von Patek nach REUSS (1855)

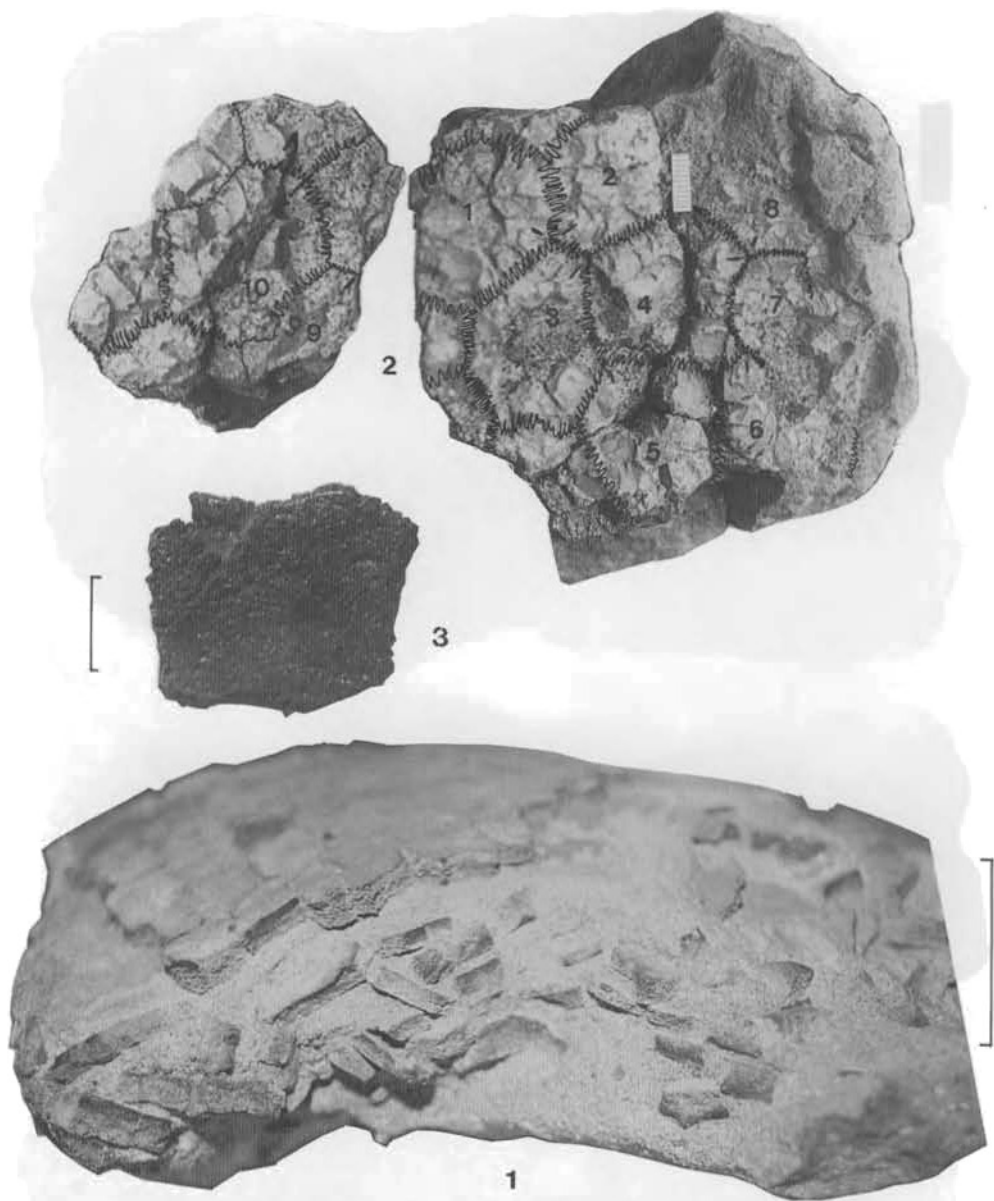


1



2

Tafel 3. *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER 1847. Fig. 1 – Fragment des Epithecalpanzers, Holotyp o. Nr. NMW; Fig. 2 – Unterseite des Gesteinsblockes mit eingeschlossenen Wirbeln. Maßstab 5 cm



Tafel 4. *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER 1847. Fig. 1 – Holotypus an der Bruchfläche mit durch Autolyse separierten Dermalplacoiden, Maßstab 5 cm; Fig. 2 – Geode mit Dermalplacoiden im Verband von Sichteln im GLN Nr. Ter 3. Maßstab 1 cm; Fig. 3 – Dermalplacoid von Helmstedt BSP 1986 1805 K4, Maßstab 1 cm