

Konstruktionsmorphologie Nr. 33¹:

Bauprinzipien im Panzer der Placodonten (Reptilia triadica)

Principles of Structure and Growth in the Dermal Armor of
Placodonts (Reptilia triadica)

F. WESTPHAL, Tübingen ²

Mit 16 Abbildungen im Text

Zusammenfassung: Grundschema des Placodonten-Panzers ist ein Hexagon-Mosaik aus Osteodermen und Hornschildern. Durch seine Abwandlung entstehen bewegliche oder besonders stabile Regionen sowie hydrodynamisch wirksame Kiele. Ontogenese und vermutlich auch Phylogenese durchliefen Stadien mit noch getrennten Platten. Grund für die große Formenvielfalt ist, ähnlich wie bei epithcalen Schildkröten-Panzern, die weitgehende Unabhängigkeit der Dermal-Verknöcherungen vom Innenskelett.

Abstract: The basic pattern of placodont dermal armor is that of a mosaic of hexagonal osteoderms and horny scutes. Through their various modifications, they can combine to form flexible regions, such as the plastron, very rigid ones, such as the carapace, or hydrodynamically designed structures, such as the keels. Early in ontogeny and probably phylogeny as well, the plates do not contact one another. The great variety in shape of both individual plates and the armor itself is similar to that seen in epithcal turtle shells; in each case the dermal armor is almost entirely independent of the internal skeleton.

Einleitung

Placodonten sind zuerst durch Schädel- und Gebißreste aus der Germanischen Trias bekanntgeworden (MÜNSTER, 1830; historische Schilderung bei KUHN-SCHNYDER, 1965). Bekanntestes Merkmal dieser vorwiegend marinen, euryapsiden Reptilien ist das durophage, auf bodenbezogene Ernährungsweise deutende Gebiß.

Die Placodonten bewohnten im wesentlichen litorale Meeresräume; sie waren keine pelagischen Schwimmtiere. Ihr stratigraphisches Vorkommen beschränkt sich nach bisheriger Kenntnis auf die Mittel- und Obertrias. Auch die geographische Verbreitung ist begrenzt: Sie reicht vom Norden des Germanischen Beckens über den Alpenraum und Spanien bis in den Süden und Osten des Mittelmeergebiets.

Bei fast allen Placodonten-Gattungen finden sich dermale Verknöcherungen. In vielen Fällen schließen sich diese zu schildkrötenähnlichen Panzern zusammen. Im folgenden wird versucht, Prinzipien aufzuzeigen, nach denen solche Panzer aufgebaut und abgewandelt worden sind.

¹ Nr. 32 siehe SCHMALFUSS, Z. Morphol. d. Tiere (1975).

² Anschrift des Verfassers: Prof. F. WESTPHAL, Universität Tübingen, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, 74 Tübingen 1, Sigwartstraße 10.

Dank

Die vorliegende Arbeit entstand im Teilprojekt »Konstruktionsmorphologie« beim Sonderforschungsbereich 53 (Paläontologie unter besonderer Berücksichtigung der Palökologie) in Tübingen. Außer der finanziellen Förderung erhielt ich im SFB mannigfache Hilfe, besonders durch Kollegen des Wirbeltier-Arbeitskreises (Prof. A. SEILACHER, Dr. W. E. REIF, Dr. W. v. KOENIGSWALD), die viele Überlegungen in diese Arbeit einbrachten.

Prof. G. HAAS (Zool. Inst. Jerusalem) ermöglichte mir einen dreiwöchigen Aufenthalt in seiner Abteilung, stellte in großzügiger Weise das meist von ihm selbst gesammelte Placodonten-Material aus Negev und Sinai zur Verfügung und gab aus seiner reichen Erfahrung viele Anregungen. Dr. E. TCHERNOV vom gleichen Institut führte mich zu den Fundstellen im Wadi Ramon.

Durch Gastfreundschaft in ihren Instituten und durch Ausleihen unterstützten mich ferner: Prof. M. KRETZOI, Prof. M. TASNÁDI KUBACSKA und Dr. J. KONDA (Geol. Anstalt Budapest), Prof. R. SIEBER und Dr. H. LOBITZER (Geol. Bundesanst. Wien), Prof. F. BACHMAYER und Prof. J. EISELT (Naturhist. Museum Wien), Prof. E. KUHN-SCHNYDER und Dr. K. A. HÜNERMANN (Paläont. Inst. Zürich), Prof. J. P. LEHMAN und Mitarbeiter (Inst. de Paléont. Paris), Dr. R. T. J. MOODY (Kingston Polytechnic, England), Prof. R. DEHM und Dr. P. WELLNHOFFER (Bayer. Staatssamml. Paläont. München) sowie Dr. R. WILD (Staatl. Museum f. Naturk., Stuttgart-Ludwigsburg).

Herr W. WETZEL (Tübingen) stellte Photographien, Herr F. KNOPF (Tübingen) Dünnschliffe her. Frl. D. HELLER (Tübingen) gab wertvolle Hilfe bei der Herstellung der Abbildungen.

Allgemeines zum Placodonten-Panzer

Dermale Ossifikationen finden sich bei fast allen Placodonten. Von keiner der bislang gefundenen Arten ist jedoch das Hautskelett restlos bekannt; das verfügbare Material erlaubt es dennoch, viele allgemeine Merkmale der Panzerung dieser Reptilien zu erkennen.

Der Umfang der knöchernen Panzerung ist sehr unterschiedlich. So trug *Paraplacodus* aus der Mitteltrias des Tessins (PEYER, 1931, 1935) offenbar überhaupt keine Hautknochen (sie wurden teilweise durch verbreiterte Rippen und einen korbartigen Gastralapparat »vertreten«), während andere Gattungen mit einem festen, geschlossenen Panzer ausgestattet waren. Zwischen diesen Extremen liegen Formen wie *Placodus* mit einer Reihe medianer, nicht gegenseitig verbundener Knochenkörper über der Wirbelsäule (DREVERMANN, 1933) oder *Saurosphargis* mit vermutlich mehreren solcher Reihen (HUENE, 1936).

Die Form der einzelnen panzerbildenden Elemente ist gleichfalls recht unterschiedlich. Bei den geschlossenen Panzern zeigen die Knochenplatten (Osteoderme) im Prinzip ein Hexagon-Muster. Es kann sehr rein auftreten, aber auch gesetzmäßig oder mehr regellos abgewandelt sein. Häufig treten kennzeichnende Unterschiede zwischen den Osteodermen verschiedener Regionen des gleichen Panzers auf.

Dem Knochenpanzer oder wenigstens Teilen davon waren meist außen Hornschilder aufgelagert. Sie sind selbst nirgends erhalten, doch können sich ihre Ränder wie beim Schildkrötenpanzer als Rinnen auf dem unterlagernden Knochen abzeichnen. Die Hornschilder bilden gleichfalls typische Formen und Muster und nehmen oft Beziehungen zum Mosaik der Osteoderme auf.

Bei vielen Placodonten finden sich dermale Ossifikationen auch an Kopf, Schwanz und Extremitäten. Sie sind gewöhnlich lose gefügt oder einzeln in der Haut verteilt.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich nur mit den mehr oder weniger geschlossenen schildkrötenähnlichen Placodonten-Panzern. Es handelt sich um die Gattungen *Psephoderma*, *Psephosaurus*, *Cyamodus*, *Placochelys* und *Henodus* sowie um Funde, die noch keinem Taxon zugewiesen sind. Eine systematische Bearbeitung, die sich wesentlich auf die Schädelmorphologie stützen müßte, kann hier nicht beabsichtigt sein, zumal der Panzerbau vorerst zu dieser Frage nur begrenzt beitragen kann.

Psephoderma

Eine vergleichende Betrachtung der Placodonten-Panzer beginnt am sinnvollsten mit *Psephoderma*, der Gattung mit dem am strengsten durchgeführten hexagonalen Plattenmosaik. Bemerkenswerterweise ist *Psephoderma* der stratigraphisch jüngste bisher bekannte Vertreter der Placodonten.

Psephoderma alpinum

Die Kenntnis dieses bisher nur aus der alpinen Obertrias bekannten Placodonten beruht noch immer im wesentlichen auf dem Typus-Exemplar (H. v. MEYER, 1858, Abb. 1).

Der Rückenpanzer von *Psephoderma* ist fast kreisrund (die Rekonstruktion durch JAEKEL, 1907, irrt in diesem Punkt). Besonders auffallend an ihm ist das überaus regelmäßige Plattenmosaik. Die gegen 1 cm dicken Knochenplatten nähern sich großenteils

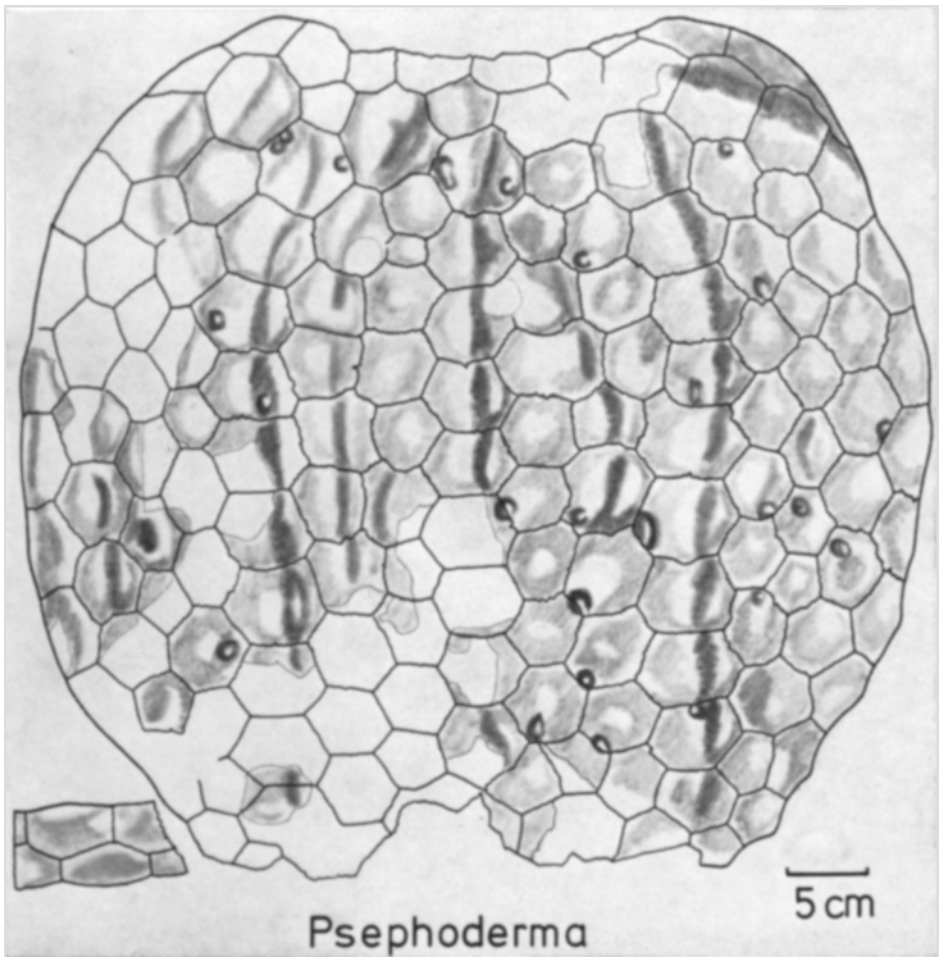


Abb. 1. *Psephoderma alpinum*, Dorsalpanzer und Stück der Seitenwand. Rhät, Ruhpolding (München, Bayer. Staatssamml. f. Paläont., AS I 8; nach v. MEYER, 1858 und eig. Beobachtungen).

einem fast idealen Sechseck-Mosaik. Die Grenzen zwischen den Osteodermen sind echte Suturen; der Panzer scheint auf Festigkeit ohne besonders bevorzugte Richtungen konstruiert. Das Hexagon-Muster wird jedoch unter einem Zwang modifiziert: der Bildung von Kielen und Kanten. Auf der Dorsalfläche von *Psephoderma* verläuft jederseits zwischen Mittellinie und Außenrand ein flacher Kiel, ein schwächerer in der Medianen selbst. Sie werden von Osteodermen getragen, die sich aus dem übrigen Muster durch linienhafte Anordnung herausheben. Die Kiele selbst laufen stets durch die Zentren der Osteoderme. Hierin bildet sich besonders klar die Regel ab, daß lineare Strukturen in einem Plattenmosaik nur dann ohne Form-Verzerrung wachsen können, wenn sie als Verbindungslinie durch die Wachstumszentren aller beteiligten Elemente verlaufen, ein Prinzip, das z. B. auch in den »Sinneslinien« am Schädel vieler niederer Wirbeltiere deutlich ist. Die dorsalen Kiele sind vermutlich in Zusammenhang mit der Hydrodynamik der Tiere zu sehen.

Hornschilder sind bei *Psephoderma* nicht sicher nachzuweisen. Da die Osteoderm-Suturen in Rinnen verlaufen, liegt es nahe, daß sich hier Knochenplatten und Hornschilder in Form und Lage im wesentlichen deckten.

Der Rückenpanzer von *Psephoderma* knickt allseitig etwa rechtwinklig in die laterale Panzerung um. Die Knickplatten verhalten sich so, wie oben für die Kiel-Osteoderme geschildert. Die Seitenpanzerung besteht aus Platten, deren untersten das ventrale Ende »fehlt«, wobei es sich aber offenbar um einen natürlichen Rand handelt. Möglicherweise besaß *Psephoderma* keinen (erhaltungsfähigen) Ventralpanzer, wofür auch spricht, daß noch in keinem Fundpunkt Reste zutage kamen, die man dieser Panzerregion zuweisen könnte.

Placodonten-Panzer aus der Mitteltrias des Nahen Ostens

Bis vor kurzem waren Placodonten nur aus Europa bekannt. Heute hingegen ist das reiche Material aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (Wüste Negev, Israel) und von Araif-en-Naqa (Sinai, Ägypten) wohl am aufschlußreichsten für die Kenntnis des Panzers dieser Reptilien. Nach ersten Beschreibungen durch BROTZEN (1956) sind weitere Stücke durch HAAS (1959, 1969) bekanntgemacht worden; ein Teil der in vorliegender Arbeit abgebildeten Stücke findet sich bereits dort auf Photo-Tafeln wiedergegeben. Die Zahl der (im Zoologischen Institut der Hebräischen Universität Jerusalem aufbewahrten) Funde nimmt weiter zu. Sie stammen aus mehreren Horizonten zwischen Basis und Mitte des süd-tethydischen Muschelkalks, dessen Fazies der Germanischen ähnelt, wenn auch ein Teil der Fauna alpinen Einschlag zeigt (LEHMAN, 1965). In den schwer zugänglichen Gebieten waren bisher nur Oberflächen-Aufsammlungen möglich; so besteht das Material nur aus mehr oder weniger großen Bruchstücken. Neben Resten von Placodonten-Panzern kommen auch solche anderer Skelettregionen und des Gebisses vor, doch stets getrennt voneinander.

Die Placodonten des Nahen Ostens überraschen vor allem durch ihre Vielfalt. Es kommen hier am gleichen Ort mehrere deutlich unterschiedene Typen vor; einige von ihnen ähneln aus Europa bekannten Formen, andere sind neu (eine taxonomische Bearbeitung ist von Prof. G. HAAS, Jerusalem, vorgesehen).

»*Psephosaurus*«

Die meisten nahöstlichen Placodonten-Funde gehören zu einer Form, die in mehreren Arten unter dem Namen *Psephosaurus* beschrieben worden ist (BROTZEN, 1956; HAAS, 1959, 1969). Es handelt sich um mindestens eine neue Gattung.

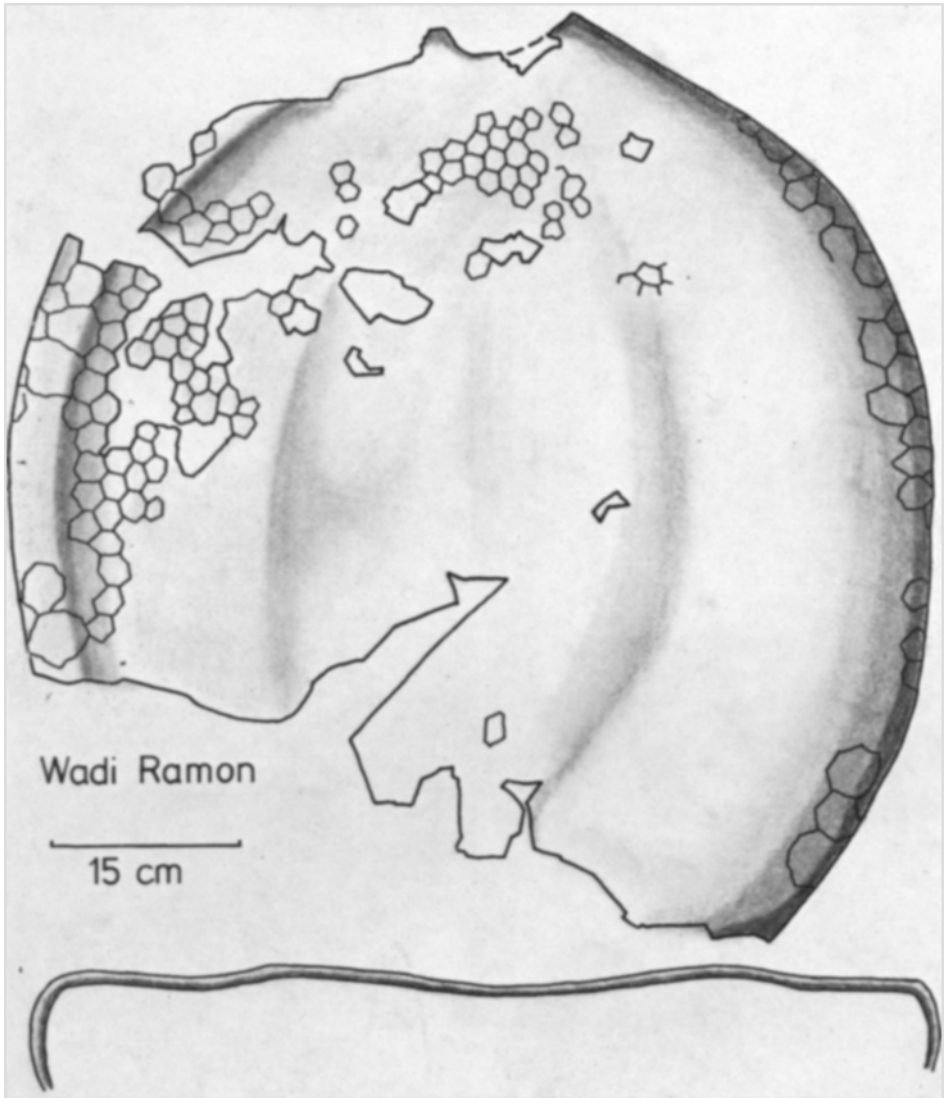


Abb. 2. Dorsalpanzer von »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon; unten: Querschnitt in der Panzermitte (Jerusalem T. R. 3189).

Der Rückenpanzer von »*Psephosaurus*« erreicht eine Länge von rund 80 cm bei einer Breite um 70 cm (Abb. 2). Er besteht aus Hunderten von verhältnismäßig kleinen Osteodermen. Diese sind im wesentlichen sechseckig und zeigen nur wenig Größenunterschiede (worin der Haupt-Unterschied zum eigentlichen *Psephosaurus* liegt). Größere Platten treten nur am Übergang zur Seitenwand auf, wo oft auf je zwei normale Osteoderme eine, entsprechend größere, gebogene oder leicht gewinkelte Randplatte kommt. Die Dicke der Osteoderme kann 2,5 cm erreichen und damit den Durchmesser übertreffen; es entsteht dann ein pflastersteinartiges Mosaik. Dicken um 1 cm sind jedoch

bei den Stücken vom Wadi Ramon die Regel, während die von Araif-en-Naqa nur etwa die Hälfte davon erreichen.

Die Osteoderme und Hornschilder von »*Psephosaurus*« sind überaus vielgestaltig (Abb. 4—5). Die normalerweise stark gezackten Osteoderm-Suturen können gelegentlich aber auch nahtlos verschmelzen. Die Hornschilder liegen meist deutlich gegen die Osteo-

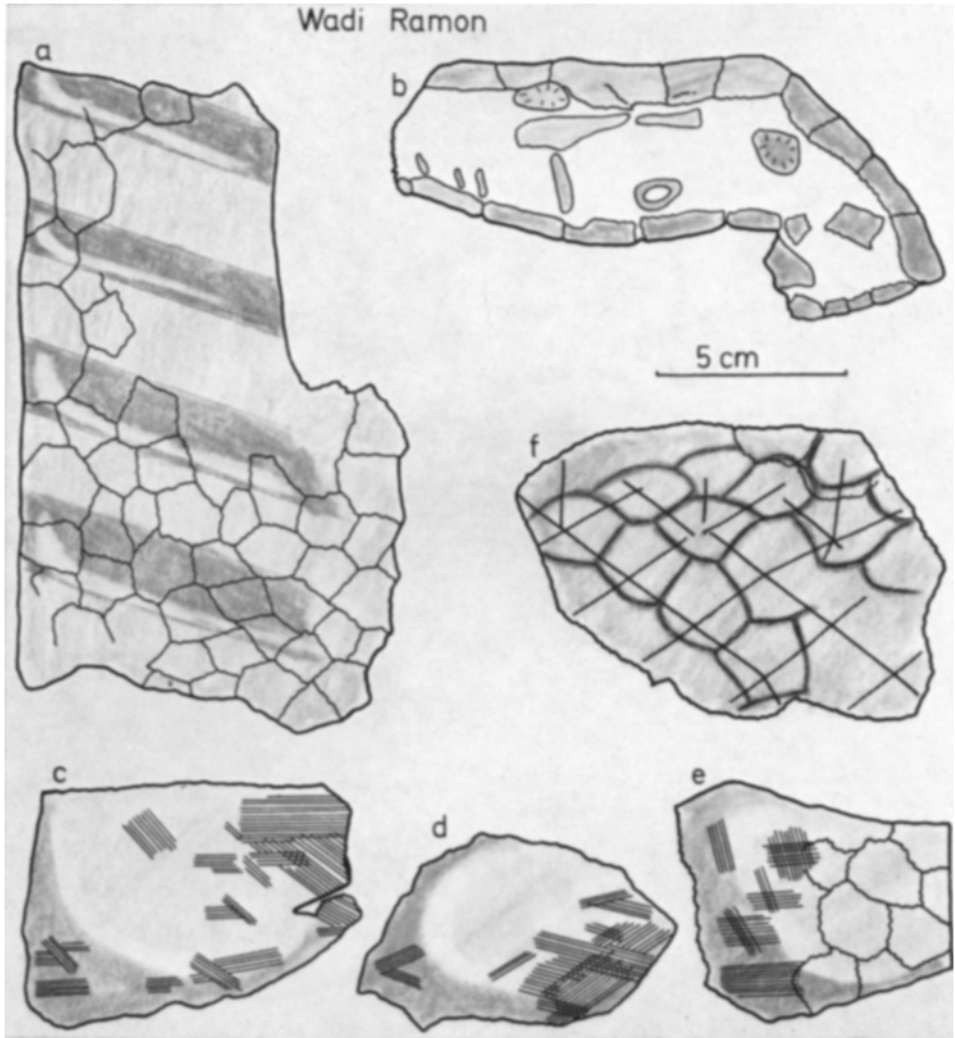


Abb. 3. Panzerfragmente von »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (alle: Jerusalem). — a: Innenseite eines Dorsalpanzers mit Rippenfurchen (T. R. 237). — b: Querschnitt durch ein seitliches Rumpfstück: Ventrale Panzerung labiler als dorsale (T. R. 2751). — c—e: Innenflächen dorsaler Panzerstücke mit mineralisierten Bindegewebs-Systemen (T. R. 1025, 871, 1756). — f: Brüche in einem dorsalen Panzerstück, in ihrem Verlauf durch das Bindegewebs-System beeinflusst (T. R. 970).

Hier und in den folgenden Abbildungen: Osteodermgrenzen = schwarze Linien; Hornschild-Rinnen = schattierte Linien.

derme versetzt und können auch in der Form von ihnen verschieden sein; sie tragen damit durch Überbrückung der Knochenplatten-Grenzen zur Stabilität des Panzers bei. Gelegentlich finden sich ganz unregelmäßige Hornschild-Formen (Abb. 4 d). In manchen Fällen sind die Schilder offenbar kleiner als die Osteoderme und bildeten dann keine geschlossene Schicht.

Kiele treten im Dorsalpanzer von »*Psephosaurus*« nicht auf; es finden sich lediglich drei bis vier sehr flache Längs-»Rücken«, die sich nicht durch besonders geformte oder gereihte Osteoderme auszeichnen. An einigen Exemplaren sind auf der Panzer-Innenfläche Strukturen zu erkennen, darunter die von HAAS (1969) erstmals beschriebenen Systeme mineralisierter Bindegewebs-Stränge (Abb. 3c—e). Sie bestehen aus recht regelmäßig miteinander verwobenen, spitzwinklig zueinander verlaufenden Zügen. Der stumpfere Winkel zwischen ihnen liegt in der Körperachse des Tieres. Diese Faserzüge bilden eine innere Beschichtung des Rückenpanzers, die geeignet ist, Zugspannungen an der Panzer-Innenfläche aufzunehmen, wie sie bei Druckbeanspruchungen auf das Gewölbe von außen entstehen können. Daß sie die Mechanik des Panzers beeinflussen, zeigt sich gelegentlich darin, daß dieser bei postmortaler Deformation in Richtung der Diagonalen reagiert (Abb. 3 f).

Hin und wieder zeigen sich an der Innenfläche von Rückenpanzern flache Rinnen (Abb. 3 a), die den — nicht mit dem Panzer verbundenen — Rippen entsprechen. »*Psephosaurus*« hatte etwa 12 Rumpfrippenpaare und ist darin den Schildkröten überraschend ähnlich. In der Medianlinie formen sich manchmal die Dornfortsätze der Rückenwirbel als flache Gruben ab.

Die Wölbung des Rückenpanzers ist gering (Abb. 2, unten). Der Übergang in die seitliche Panzerung ist nur eine mehr oder weniger scharfe Biegung.

Am Vorderende des Rückenpanzers findet sich eine Inzisur für den Hals, an seinem hinteren Ende vermutlich eine breitere für die Caudalregion. Während sich Ausschnitte für die Vorderextremität im Rückenpanzer kaum bemerkbar machen, deuten sich bei einigen Exemplaren solche für die Hinterextremität an (Abb. 4 a, am Bauchpanzer); möglicherweise war zwischen ihnen und der caudalen Bucht der Panzer nach hinten in »Hörner« ausgezogen.

Die sehr stabile, nur selten postmortal deformierte Seitenwand kann mit 15 cm eine beachtliche Höhe erreichen (Abb. 4 a). Die im Prinzip hexagonalen Osteoderme sind hier etwas größer als im Rückenpanzer; die Hornschilder sind teils quer rhombisch, teils schuppenförmig. Die seitliche Panzerung von »*Psephosaurus*« bildet eine »Brücke« zwischen Dorsal- und Ventralpanzer, die ausgedehnter ist als bei Schildkröten. Sie scheint vorn und hinten durch wenig tiefe, spitzwinklige Extremitäten-Buchten eingeschnitten zu sein (Abb. 4a). Der Übergang in die ventrale Panzerung erfolgt durch gebogene bis leicht gewinkelte Osteoderme.

Der Bauchpanzer (Abb. 4—6) erscheint mindestens bei einem Teil der Fundstücke weniger stabil als der dorsale. Dies zeigt auch der Querschnitt mit postmortal deformierter Ventralfläche in Abb. 3 b: Die Osteoderme sind hier dünner als die dorsalen, und ihr Zusammenhalt ist geringer. Charakteristisch für den Bauchpanzer ist auch die zum Teil stark vom Hexagon abweichende Form der Osteoderme, die oft auch merklich größer als die dorsalen sind (Abb. 5). Ihr Umriß ist meist schuppen- oder dachziegelförmig, doch findet niemals Überlappung statt. Der konvexe Plattenrand weist gewöhnlich caudalwärts. Diese Form der Osteoderme hat als sehr wesentliche Konsequenz die Möglichkeit der Anordnung in Reihen anstatt im Bienenwaben-Muster. Statt der gegeneinander versetzten Osteoderm-Grenzen entstehen jetzt durchlaufende Linien. Diese verlaufen quer oder etwas schräg zur Körperachse. Auf ein Gastral-Segment kommt je eine Reihe solcher ventralen Osteoderme (Abb. 6). Die Beziehung zu den Ga-

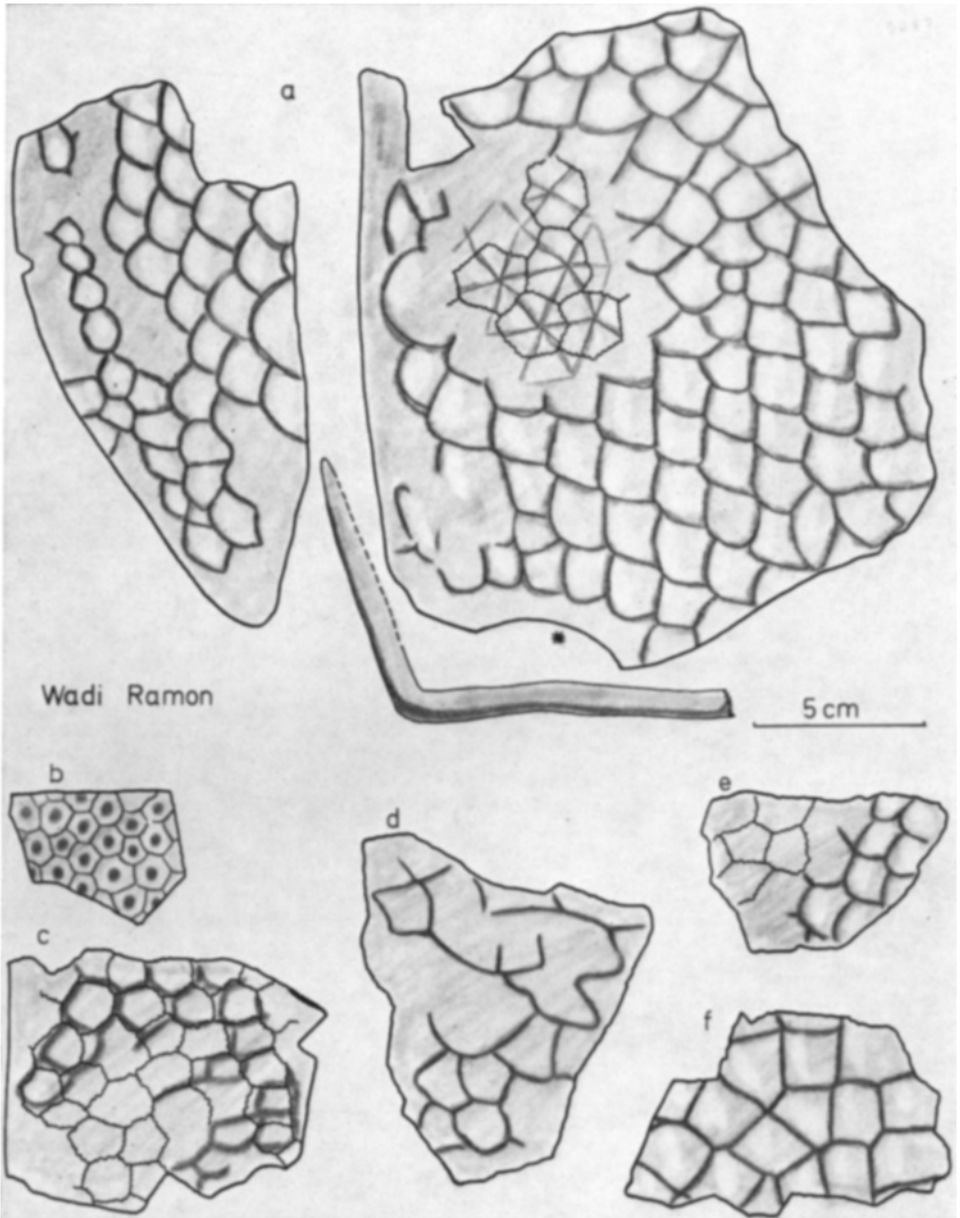


Abb. 4. a: Seiten- und Ventralpanzer von »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon. Schuppenähnliche Hornschild-Rinnen, aber im wesentlichen hexagonale Osteoderme, Unterschiede in der Hornschild-Orientierung vermutlich durch Wachstums-Störung. Betonung der senkrecht zu den Suturen laufenden »Radien«. Andeutung eines Ausschnitts für die Hinterextremität (*). (Jerusalem). — b—f: Vielfalt der Osteoderm- und Hornschild-Formen bei »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (Jerusalem T. R. 1765, 2543, 950, 1108, 1758).

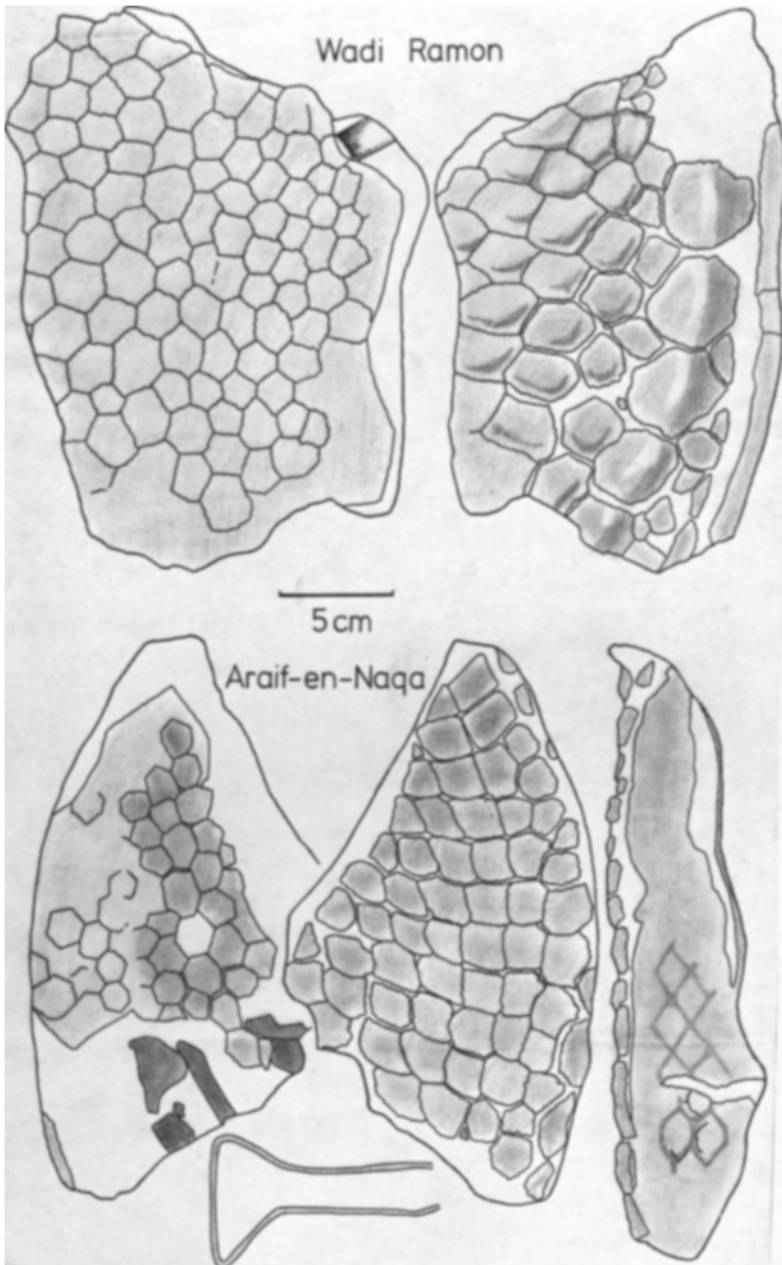


Abb. 5. Dorsal-, Ventral- und Seitenpanzer von »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk von Wadi Ramon und Araif-en-Naqa. Unterschiedliche Osteoderm-Formen, beginnender Zerfall des Ventralpanzers (Jerusalem T. R. 2751, gleiches Exemplar wie Abb. 3 b; T. S. 3421).

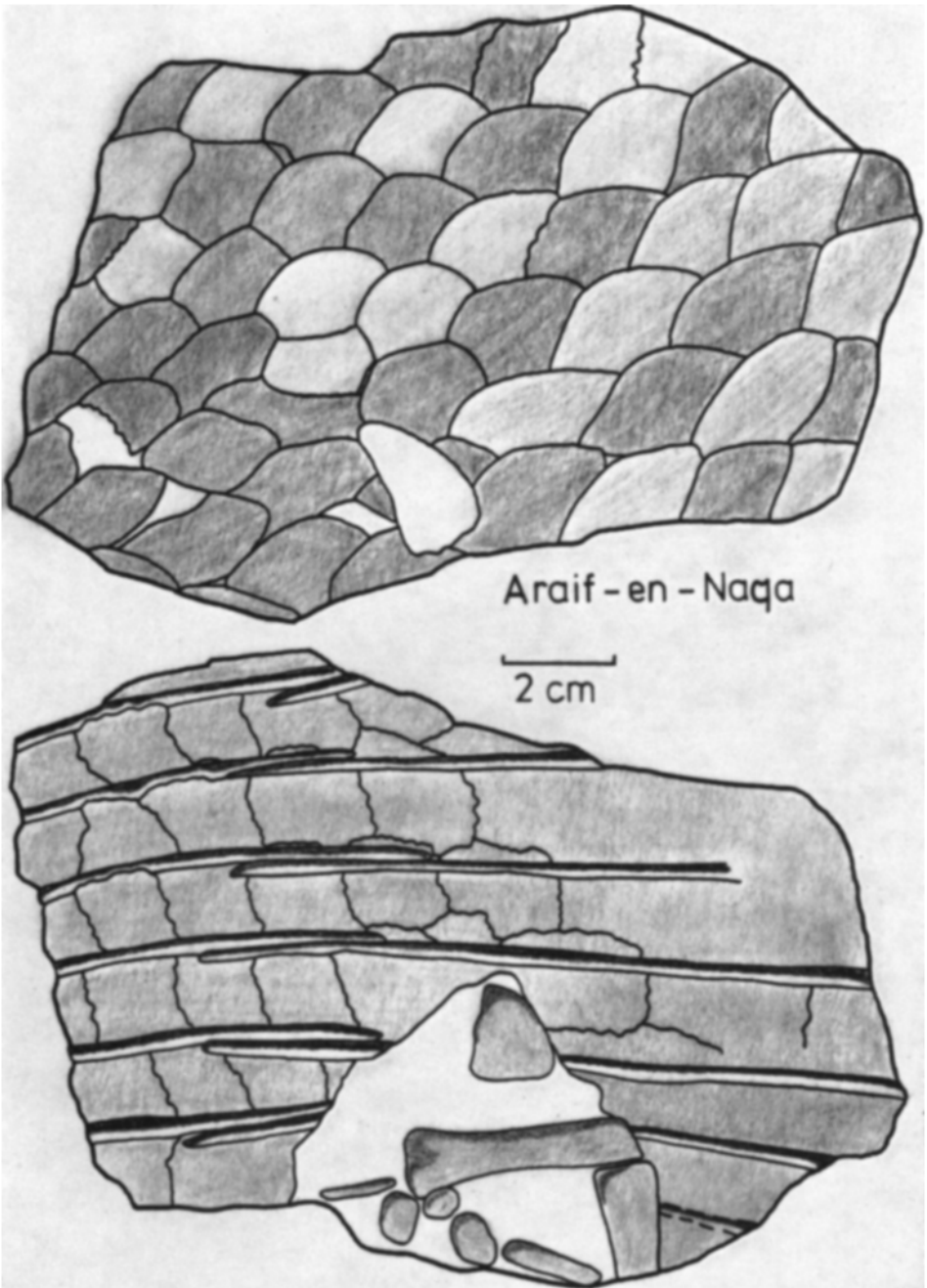


Abb. 6. Stück eines Ventralpanzers von »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk von Araif-en-Naqa (Jerusalem T. S. 3424). — unten: Innenfläche mit fest verbundenen Gastralia. — oben: Außenfläche mit Schuppenform der Osteoderme.

stralia erklärt wohl auch die besonders gleichmäßige Größe der Osteoderme im Bauchpanzer.

Die Reihen-Anordnung erlaubte mindestens in manchen Fällen ein gewisses Maß an Beweglichkeit des Bauchpanzers. Dies spiegelt sich auch in Form und Lage der Hornschilder, die hier nicht die Grenzen der Osteoderme überspannen, sondern im großen und ganzen sowohl in der Form als auch in der Lage mit ihnen übereinstimmen.

Eine Beschränkung der Beweglichkeit des Bauchpanzers ist jedoch an einem Stück von Araif-en-Naqa deutlich (Abb. 6). Hier liegen die Gastralia genau auf den Grenzen zwischen den queren Osteoderm-Reihen und sind an einigen Stellen fest mit den Osteodermen verwachsen, die sogar hier und dort auf die Gastralia übergreifen. So findet zumindest eine quere Versteifung statt. Aber auch sonst war die Beweglichkeit nicht unbegrenzt, denn Gleit- oder Gelenkflächen zwischen den Osteodermen sind nirgends zu erkennen.

Die schuppenförmige Gestalt der Osteoderme und ihre Anordnung in Reihen bedeutet nun keine grundsätzliche Änderung im Hexagon-System. Zu ihrer Entstehung bedarf es lediglich eines bei allen Osteodermen übereinstimmenden unterschiedlich schnellen Wachstums in verschiedenen Richtungen. Im vorliegenden Fall ist die Wachstumsrichtung nach hinten besonders betont; das Ossifikationszentrum liegt daher jeweils nahe dem cranialen Plattenrand. Es ist also im Prinzip eine nur geringfügige »Programm-Änderung«, die zu dem so auffallenden Unterschied zwischen Dorsal- und Ventralpanzerung und wohl zu einer wenigstens bescheidenen Beweglichkeit und damit Volumen-Änderung der Knochenkapsel von »*Psephosaurus*« geführt hat.

Andere Panzertypen aus dem Wadi Ramon

Außer »*Psephosaurus*« kommen im Muschelkalk des Negev noch andere Typen von Placodonten-Panzern vor, darunter Bruchstücke, die stark an *Psephoderma* und an *Placochelys* erinnern sowie solche, die bisher unbekanntes Formen angehören.

Bei einem aus mehr sandigem Nebengestein stammenden Dorsalpanzer-Stück (Abb. 7) mit annähernd hexagonalen, aber sehr ungleich großen Osteodermen bilden die großen Knochenplatten deutliche, wenn auch nicht durchweg geradlinige Kiele und sind dementsprechend in Reihen angeordnet. Die Spitzen dieser Osteoderme sind asymmetrisch, ähnlich wie bei den Hornschildern der aquatischen Geierschildkröte *Macrolemys*. Zwischen den Kielen liegen viel kleinere Osteoderme, die mehr als »Füllmaterial« wirken. Vielleicht wurden sie erst nachträglich eingefügt, wobei ein weiteres Prinzip eines idealen Hexagons aufgegeben wäre: das synchrone Wachstum aller einzelnen Bau-Elemente. Dieses Plattenmuster mit seinen Kielen erinnert an das der rezenten Lederschildkröte *Dermochelys* (Abb. 16 f—g), jedoch sind die Osteoderme wesentlich dicker und größer als bei dieser. Eine vermutliche hydrodynamische Funktion ist hier deutlicher als bei *Psephoderma*. Über Hornschilder ist bei diesem Panzer nichts bekannt.

Panzer-Reste aus dem Muschelkalk von Tunesien und Spanien

Seit 1951 werden am Jebel Rehach, etwa 60 km südlich Medenine (Tunesien), Placodonten-Reste gefunden (GORCE, 1960, HALSTEAD & STEWART, 1970). Das, in Paris aufbewahrte, Material besteht überwiegend aus Panzer-Fragmenten (Abb. 8 a—b). Die Osteoderm-Form zeigt Anklänge an *Psephoderma*; es sind mehr oder weniger exakte Hexagone, zum Teil mit der Tendenz zur Reihenbildung. Einige Platten (Abb. 8a) haben Dimensionen (Durchmesser über 6 cm bei 1,5 cm Dicke), die von keinem anderen Placodonten auch nur annähernd erreicht werden. Auf ihrer Innenfläche zeigen sie Reste

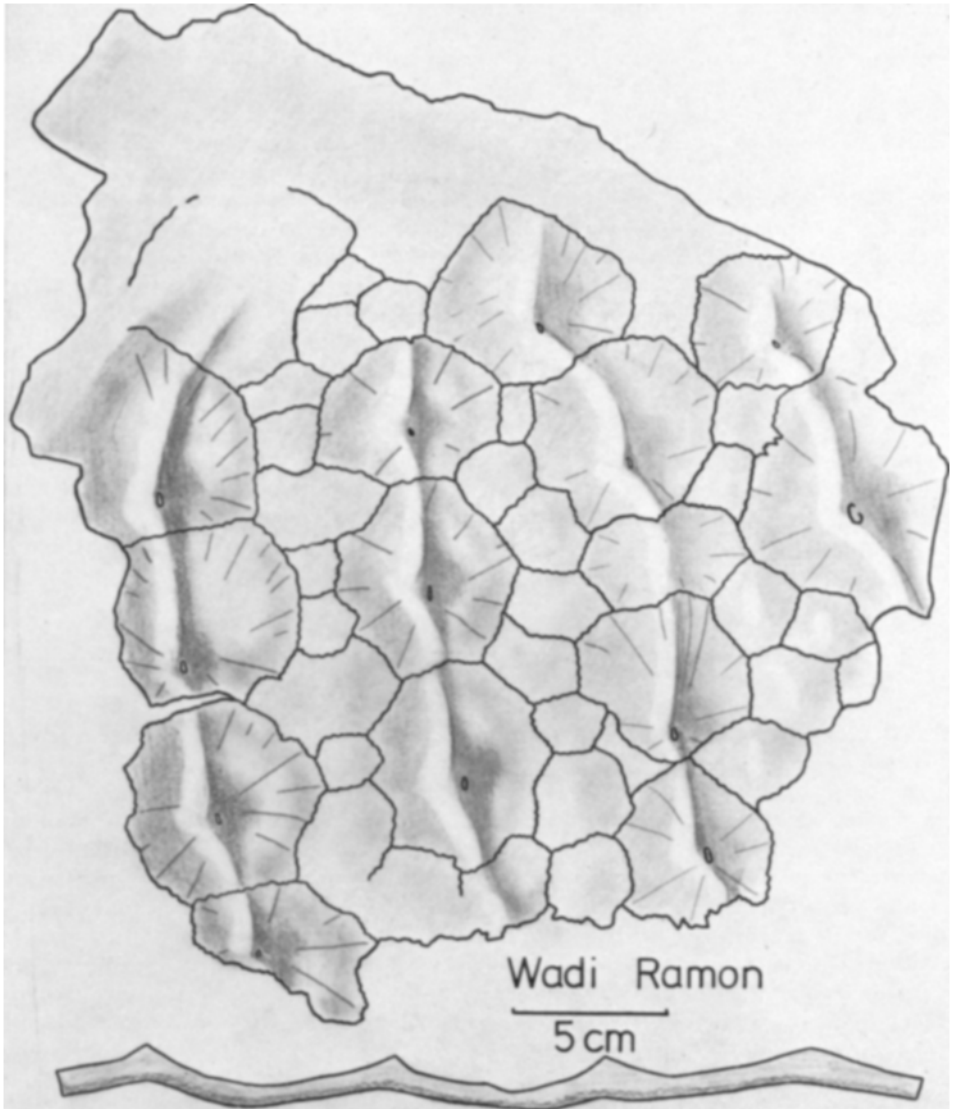


Abb. 7. Dorsalpanzer mit Kielen aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon (Jerusalem T. R. 198).

mineralisierter Bindegewebs-Stränge. Der Fundort der tunesischen Placodonten stellt nach GORCE (1960) und LEHMAN (1965) einen litoralen Biotop dar. Interessant ist die tiefe stratigraphische Position dicht über der Basis des Muschelkalks.

Placodonten-Funde aus dem Mittleren Muschelkalk der Provinz Albacete (Spanien) wurden durch eine Erwähnung bei LAPPARENT (1966, S. 104) bekannt. Das spärliche Material enthält auch Stücke der dorsalen Panzerung (Abb. 8 c) mit einer *Psephoderma* entsprechenden Osteoderm-Form. Doch sind hier auch Randlinien von Hornschildern er-

halten; sie liegen deutlich gegen die Knochennähte versetzt und erinnern darin an »*Psephosaurus*«. Die Vielfalt der Placodonten-Panzer wird auch aus diesen Funden deutlich.

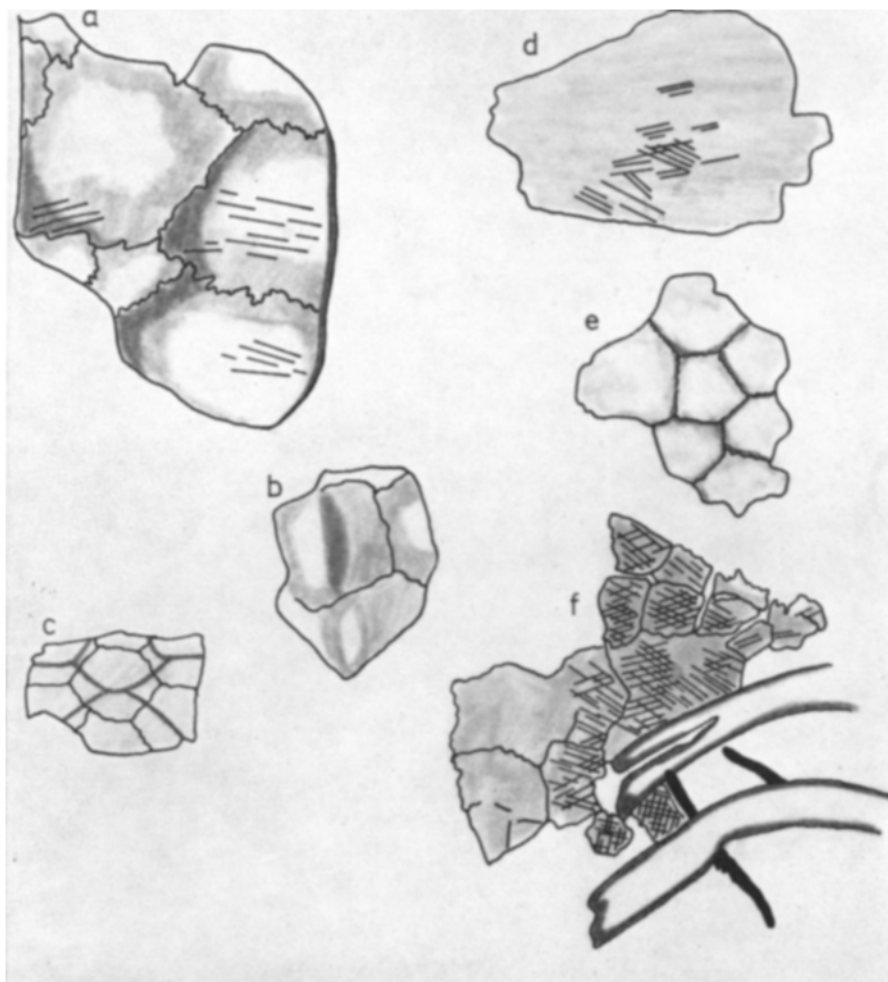


Abb. 8. a—b: Dorsale Panzerstücke aus dem Muschelkalk des Jebel Rehach, Tunesien (Paris, Inst. Paléont., Mat. GORCE 1960). — a: Form mit besonders großen Osteodermen und mineralisiertem Bindegewebe. — b: an *Psephoderma* erinnernder Typ. — c: Dorsales Panzerstück mit Hornschild-Rinnen aus dem Muschelkalk von Alpera, Albacete (Spanien) (Inst. Paléont., Paris). d—e: *Psephosaurus suevicus*, Lettenkeuper, Hoheneck. — d: Innenfläche eines dorsalen Panzerstücks mit mineralisiertem Bindegewebe (Staatl. Mus. Naturk. Ludwigsburg 7181). — e: Außenfläche eines vermutlich ventralen Panzerstücks mit den Suturen gleichlaufenden Hornschild-Rinnen (Ludwigsburg 7113). — f: *Cyamodus hildegardis*, Anis/Ladin, Monte San Giorgio (Tessin), mittelgroßes Exemplar. Innenfläche des Dorsalpanzers mit mineralisiertem Bindegewebe (Pal. Inst. Zürich T. 58, Ausschnitt). Alle Fig. $\times 1/2$.

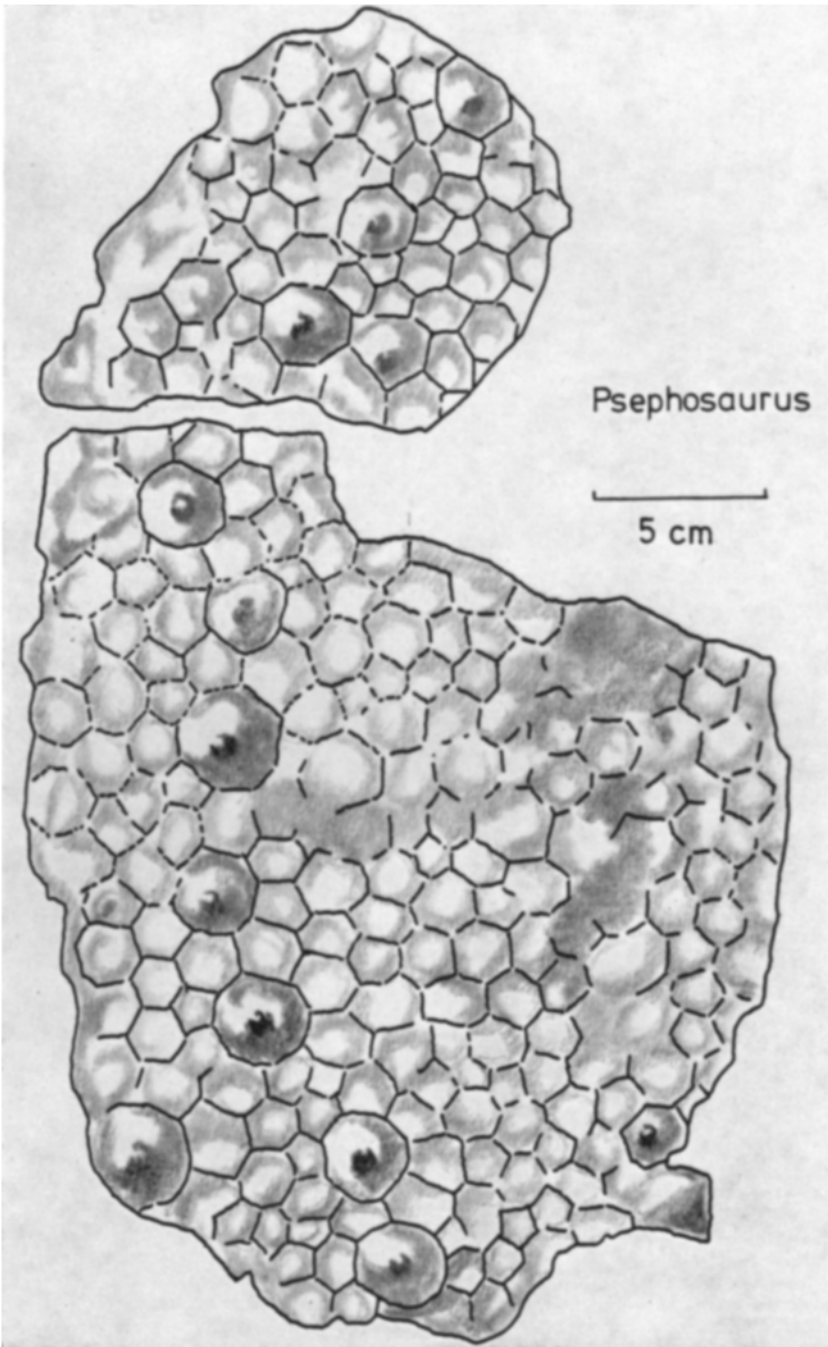


Abb. 9. *Psephosaurus suevicus*, Lettenkeuper, Hoheneck. Bisher umfangreichster (dorsaler) Panzerfund. Teile wahrscheinlich zusammengehörend (Staatl. Mus. Naturk. Ludwigsburg 6693; nach HUENE, 1936 und eigenen Beobachtungen).

Psephosaurus

Die Gattung *Psephosaurus* wurde 1896 von E. FRAAS mit der Typusart *P. suevicus* anhand von Funden aus dem Hohenecker Kalk (Unterer Keuper) bei Ludwigsburg aufgestellt. Das seither nur noch unwesentlich vermehrte Material besteht neben Einzel-Osteodermen aus einigen, meist schlecht erhaltenen Panzer-Fragmenten (Abb. 8 d—e, Abb. 9). *P. suevicus* unterscheidet sich von »*Psephosaurus*« aus dem Nahen Osten vor allem im Größenunterschied der Osteoderme untereinander. So liegen bei einem aus 14 Platten bestehenden Panzerstück die Durchmesser zwischen 4,5 und 31 mm. An den größeren Panzerstücken (Abb. 9) heben sich aus einem Mosaik kleinerer Osteoderme andeutungsweise in unterbrochenen Reihen angeordnete größere ab, die aber kaum höher sind als ihre Nachbarn, ein Muster, das sonst an *Placochelys* erinnert. Die kleinen Osteoderme sind im Zentrum leicht vertieft, die großen erhöht; an der Innenfläche erscheinen die großen Osteoderme als Einsenkungen, was darauf hinweist, daß hier eine Beziehung zwischen Panzer und Innenskelett bestanden haben könnte. Die Dicke der Osteoderme ist mit weniger als 1 cm verhältnismäßig gering. Zackung der Suturen und die Existenz mineralisierter Bindegewebsfasern (Abb. 8 d) weisen auf die Tendenz zur Stabilität des (dorsalen) Panzers. Die Hornschild-Rinnen hingegen stimmen teilweise mit den Osteoderm-Grenzen überein. Dem Ventralpanzer zuzuordnen wäre das Stück Abb. 8 e, bei dem die Osteoderme schuppenförmigen Umriß und damit konforme Hornschild-Rinnen haben.

Cyamodus

Von den als *Cyamodus* beschriebenen Placodonten haben nur die aus der Mitteltrias des Tessiner Raumes zusammenhängende Panzer-Reste geliefert (*C. hildegardis* PEYER, 1931; nach KUHN-SCHNYDER, 1960, S. 96, evtl. einer neuen Gattung zuzuordnen). Das Typus-Exemplar (Zürich) ist schlecht erhalten; mehr Aufschlüsse liefern jetzt die später gefundenen bzw. präparierten Exemplare (Abb. 8 f, 10, Zürich und Mailand).

C. hildegardis trug nach Aussage der drei — unterschiedlich großen — Skelette keinen ventralen Panzer. Bestenfalls einzelne kleine Osteoderme könnten in dieser Region gesessen haben. Dies wird deutlich am Exemplar Abb. 10: Die kaum gestörte Lage des empfindlichen Gastralkorbs schließt aus, daß ein ventraler Panzer durch Verlagerung entfernt wurde.

Die Existenz eines Rückenpanzers ist in allen drei Exemplaren erkennbar. Bei jungen Tieren war er noch aus losen oder locker gefügten Osteodermen zusammengesetzt: Zahlreiche Platten, viele davon mit rundlicher Kontur, sind nach dem Tod des Tieres zwischen den Rippen hindurch in das Innere der Leibeshöhle gefallen (Abb. 10). Bei älteren Individuen schließt sich der Panzer dann fester zusammen und die verhältnismäßig dünnen Osteoderme werden durch ein Unterlager aus mineralisierten Bindegewebssträngen (Abb. 8 f) soweit gefestigt, daß eine ziemlich stabile, rundliche Rückenkapsel entsteht.

Form und Größe der Osteoderme sind wenig regelmäßig, und auch ein generelles Panzer-Muster ist nicht zu erkennen, abgesehen von einer Größenzunahme der Platten gegen den Rand hin. Viele Osteoderme sind leicht gekielt und tragen eine krokodilähnliche Grübchen-Skulptur, Eigenschaften, in denen sich *C. hildegardis* von anderen Placodonten unterscheidet.

Außer im Rückenpanzer finden sich Osteoderme vor allem in der Caudalregion. Anzeichen für Hornschilder fehlen.

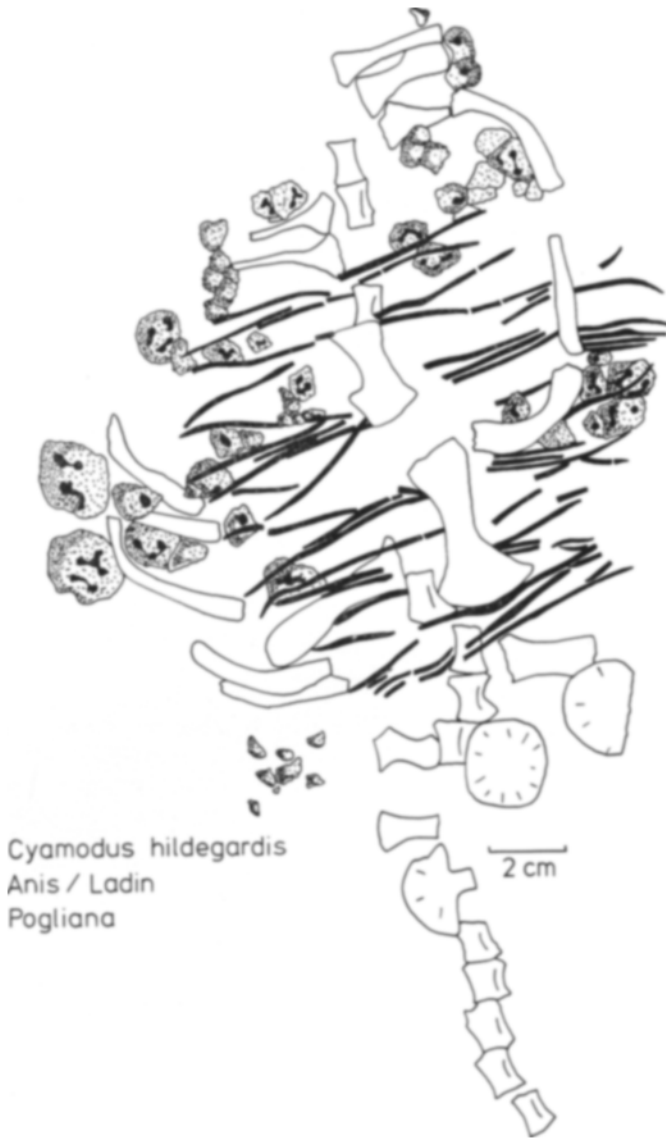


Abb. 10. *Cyamodus hildegardis*. Kleines Exemplar aus Anis/Ladin von Pogliana, Norditalien. Ventralansicht, Ausschnitt (Mus. Stor. Natur. Milano). Osteoderme punktiert, Gastralia schwarz.

Cyamodus hildegardis hat den »primitivsten« eigentlichen Placodonten-Panzer. Er bildet die bisher einzige »Zwischenstufe« zwischen einer Bewehrung aus isolierten Osteodermen wie bei *Placodus* oder *Saurosphargis* und dem schildkrötenartigen Panzertyp. Zugleich geben die drei Skelette den bislang besten Einblick in die Ontogenese eines Placodonten-Panzers.

Placochelys

Panzer-Reste von *Placochelys* (*P. placodonta* JAEKEL, 1902) wurden bisher nur im tieferen Keuper des Jerusázémhegy bei Veszprém am Plattensee gefunden (JAEKEL, 1907, KORMOS, 1917). Das gesamte, durch Kriegseinwirkung etwas geschmälerete Material liegt in der Geologischen Anstalt (Magyar Állami Földtani Intézet) zu Budapest. Es handelt sich um Reste mehrerer Individuen, die bei weitem bruchstückhafter sind, als die Rekonstruktionen von JAEKEL (1907) und ZAPFE (1960) vermuten lassen.

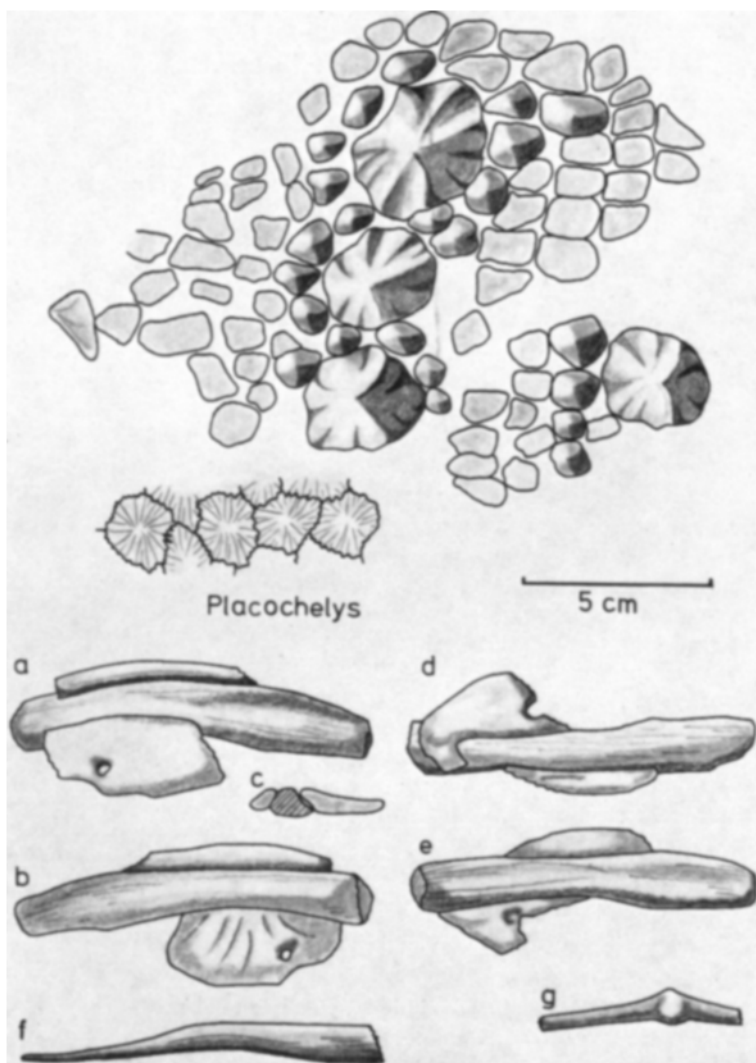


Abb. 11. *Placochelys placodonta* aus dem Unteren Keuper von Veszprém (Ungarn). Oben: Dorsales Panzerstück mit in verschiedener Höhe angeschnittenen Osteodermen; am Unterrand basale Hexagon-Muster (Budapest Ob 3268). Unten: a—e: Stücke der ventralen Panzerung: Mit verbreiterten Gastralia verschmolzenen Osteoderme. a—b: Innenansichten, c—d: Außenansichten, e: Querschnitt. f—g: Normale Gastralia (Budapest, Mat. JAEKEL 1907).

Dorsal- und Ventralpanzer sind bei *Placochelys* in besonders auffallender Weise voneinander verschieden. Den Rückenpanzer (Abb. 11, oben) kennzeichnet die hohe Pyramidenform der sehr ungleich großen Osteoderme. Ihre Höhe, die 4 cm erreichen kann, erscheint mit der absoluten Größe korreliert. Die großen Osteoderme zeigen zum Teil eine Anordnung in vermutlich längs verlaufende Reihen. Sie werden von den kleinen Osteodermen meist ringförmig umgeben, doch nimmt ihre Ordnung mit Entfernung vom großen Osteoderm ab.

Das Material von JAEKEL (1907) liegt nur noch als Negativ vor. Hingegen finden sich an einem schon von KORMOS (1917) beschriebenen Stück die Osteoderme noch in der Substanz, jedoch in verschiedener Höhe angeschnitten (Abb. 11 oben). Es zeigt sich hier, daß sie, je nach Schnitt-Niveau, sehr unterschiedliche Form haben; so erscheinen sie in halber Höhe etwa rechteckig. Besonders aufschlußreich ist aber ein sehr basisnaher Schnitt (Abb. 11, oben, am unteren Rand), der beweist, daß die Osteoderme primär ein Hexagon-Muster mit gezackten Suturen bilden, das dem von *Psephoderma* ähnelt. Der Dorsalpanzer von *Placochelys* ist demnach trotz seines so anderen äußeren Habitus im Prinzip nach dem gleichen Schema gebaut wie bei der Mehrzahl der anderen Placodonten. Typisch für *Placochelys* selbst ist also nur die Pyramidenform und die besondere Dicke der dorsalen Osteoderme sowie ihre Formveränderung beim Höhenwachstum. Ob der Rückenpanzer von *Placochelys* Hornschilder trug, ist ungewiß.

Die gegen den dorsalen Panzer um rund 90° abknickende Seitenpanzerung bildet mit diesem zusammen eine feste »Halbkapsel«. Die Seitenwand besteht aus kleinen, spitz-dachziegelförmigen Osteodermen, die einander aber nicht überlappen, wie es nach Abbildungen bei JAEKEL (1907) erscheinen könnte.

Der noch sehr ungenau bekannte Bauchpanzer besteht bei *Placochelys* in eigenartiger Weise sowohl aus Osteodermen als auch aus Gastralia (Abb. 11 unten). Ein Teil der Gastralia ist stark rostrocaudal verbreitert. Mit ihnen verbinden sich die bis 7 mm dicken ventralen Osteoderme und zwar so, daß je ein Osteoderm an der Vorder- und der Rückseite eines Gastralstücks einander gegenüberstehen (siehe den Querschnitt bei c); die Verbindung mit dem Gastrale kann nahtlos sein. Jedes Osteoderm ist mit einer kleinen, fast kreisrunden Öffnung versehen, die auf eine weiche, gefäßversorgte Außen-Bedeckung schließen läßt.

Gastralia und ventrale Osteoderme liegen also bei *Placochelys* — anders als sonst bei Placodonten — in gleichem Niveau und verbinden sich zur Bildung eines lockeren Panzers aus gegeneinander beweglichen queren Spangen, deren jede aus einem Gastralsegment mit rostral und caudal angesetzten Osteodermen zusammengesetzt war. Welchen Umfang dieser Panzer hatte, ist unsicher. Es waren nicht alle Gastralia vollständig einbezogen, denn es finden sich vereinzelt auch normal ausgebildete Gastralstücke (Abb. 11 unten, f—g). Der Bauchpanzer von *Placochelys* steht in starkem Kontrast zu der wuchtigen Panzerung des Rückens.

Henodus

Diese Gattung mit stark reduzierter Bezahnung (einzige Art: *H. chelyops* HUENE, 1936) ist nur aus dem Gipskeuper von Tübingen-Lustnau bekannt, jedoch in 8 Exemplaren (HUENE, 1936, 1938, 1958; REIFF, 1942). Die meisten von ihnen sind fast vollständig erhalten, doch waren diagenetische Veränderungen so stark, daß sich viele Einzelheiten verwischt haben.

Henodus hat einen besonders schildkrötenähnlichen Panzer, der sich vor allem im Plattenmuster und im eigenartigen Querschnitt von dem anderer Placodonten unterscheidet (Abb. 12). Er ist breiter als lang; die Rumpfregeion zählt nur 14 Wirbel. Vorn

findet sich eine schmale Hals-Inzisur; wesentlich breiter ist der caudale Ausschnitt, zu dessen Seiten der Panzer weit nach hinten ausläßt.

Der Rückenpanzer von *Henodus* hat ein sehr definiertes Osteoderm-Muster (Abb. 12). Größe und Form der Knochenplatten zeigen große Unterschiede, hängen jedoch eng mit der Position auf dem Panzer zusammen.

Der große, zentrale Teil des Panzers besteht aus einer medianen und je drei lateralen Reihen von sechseckigen, transversal gestreckten Osteodermen. Jederseits eine daran anschließende Reihe gehört noch zu diesem Komplex, doch sind diese Platten an ihrem

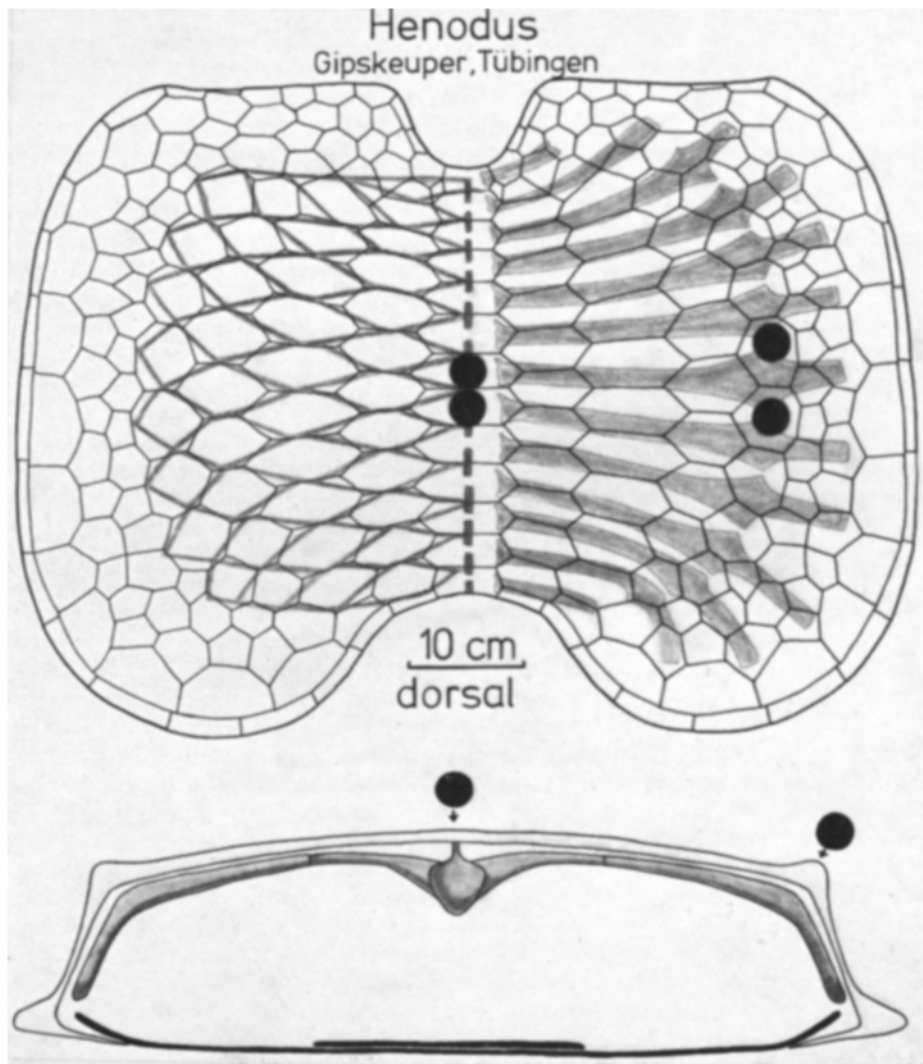


Abb. 12. *Henodus chelyops*, Gipskeuper, Tübingen. Rekonstruktion des Dorsalpanzers (kombiniert nach REIFF, 1942) und Querschnitt (nach HUENE, 1958, ohne Berücksichtigung des Ventralpanzers). Die schwarzen Kreisflächen bezeichnen an zwei Körpersegmenten die Punkte, an denen Beziehungen zwischen Panzer und Innenskelett bestanden.

lateralen Rand zu Siebenecken abgewandelt. Diese Platten bilden die dorsale Seitenkante (vgl. den Querschnitt Abb. 12 unten); sie sind bis zu 90° gewinkelt und im Knickbereich in der Dicke verstärkt. Der zentrale Bereich des Rückenpanzers ist bei allen Exemplaren eingemuldet, war aber wohl ursprünglich schwach konvex.

Den äußeren Rand des Panzers bildet ein »Reifen«, der aus einer Reihe scharf umknickender und an der Knickstelle besonders verstärkter Marginalplatten und einer medial anschließenden Reihe sechs- bis siebeneckiger Osteoderme besteht. Der Bereich zwischen dieser Randzone und den dorsalen Seitenkanten entspricht der Seitenwand anderer Placodonten-Panzer. Er bildet einen leicht konkaven Abhang aus ziemlich regellos geformten kleineren Platten. Die Konturen der benachbarten größeren Osteoderme passen sich diesen an, was aber nicht ausschließt, daß sie erst angelegt wurden, als die Platten von dorsaler Seitenkante und Panzerrand schon eine gewisse Größe erreicht hatten.

Das Osteoderm-Muster im Rückenpanzer von *Henodus* ist also recht streng gegliedert. Nur beiderseits der Hals-Inzisur ist die Regelmäßigkeit geringer; der Panzer ist hier aber nicht weniger stabil, sondern wird durch das Gerüst des Schultergürtels von innen abgestützt.

Eine sehr klare Anordnung zeigen auch die *Hornschilder* (Abb. 12 links). Trotz ihres andersartigen, diagonalen Musters stimmen sie in Lage und Größe weitgehend mit den unterlagernden Osteodermen überein; ihre gegenseitigen Berührungspunkte liegen oft auf Osteoderm-Grenzen. Daß trotzdem im wesentlichen gegenseitige Überlappung stattfindet, liegt hier nicht in einer Lage-Verschiedenheit von Osteodermen und Hornschildern begründet, sondern im Form-Unterschied zwischen Sechseck und Rhombus.

Bei *Henodus* fand, wie bei den anderen Placodonten, keine Verschmelzung des Panzers mit dem Innenskelett statt. Dennoch sind aber in diesem Fall deutliche Beziehungen zwischen beiden zu erkennen. Die transversal verlaufenden Osteoderm-Grenzen sind fast ausnahmslos von Rippen oder Dornfortätzen unterlagert (Abb. 12, rechts). Im Bereich der dorsalen Seitenkanten verbreitern sich die hier gleichfalls abknickenden Rippen stark, tragen an ihrer Unterseite eine Verstärkungsleiste und sind miteinander durch dünne Knochenlamellen verbunden. Sehr auffallend ist, daß die Spitzen der Rippen-Verbreiterungen in ihrer Lage so genau mit den Ossifikationszentren der Osteoderme der dorsalen Seitenkanten übereinstimmen, daß hier mit großer Sicherheit eine — wohl bindegewebige — Kontaktbeziehung anzunehmen ist. Die Bindung an ein Ossifikationszentrum gibt die einzige Möglichkeit für das Innenskelett, verschiebungsfrei und doch in Verbindung mit dem Panzer zu wachsen. Dies könnte die besondere Form der Rippen-Verbreiterungen erklären. Eine entsprechende Situation scheint zwischen Dornfortätzen und den Ossifikationszentren der medianen Osteoderme zu bestehen.

Einen Hinweis auf die Bedeutung gerade dieser Punkte gibt vielleicht *Saurosphargis* aus dem schlesischen Muschelkalk (HUENE, 1936, S. 144—145). Hier scheinen genau diese Stellen mit — isoliert bleibenden — Osteodermen besetzt zu sein. Vielleicht liegt hier eine Art Panzer-»Vorstufe« vor, zu der auch *Placodus* mit seiner über den Dornfortätzen liegenden Längsreihe von Haut-Ossifikationen gehören würde. Es scheint nach alledem, daß bei *Henodus* Wirbel, Rippen und Schultergürtel eine wesentliche Rolle für die Festigkeit des Panzers spielen. Das Becken hingegen liegt »frei« im caudalen Panzer-Ausschnitt. Über den *Bauchpanzer* von *Henodus* gibt nur eines der acht Exemplare einen notdürftigen Überblick (Abb. 13). Möglicherweise war, wie schon HUENE (1938, S. 114) annahm, bei manchen Individuen überhaupt nur der randliche Bereich der Ventralfläche gepanzert.

Die ventrale Panzerung des Exemplars Abb. 13 ist mit höchstens 2 mm Dicke wesentlich schwächer als die dorsale mit durchschnittlich 5 mm. Auch in der Osteoderm-Form

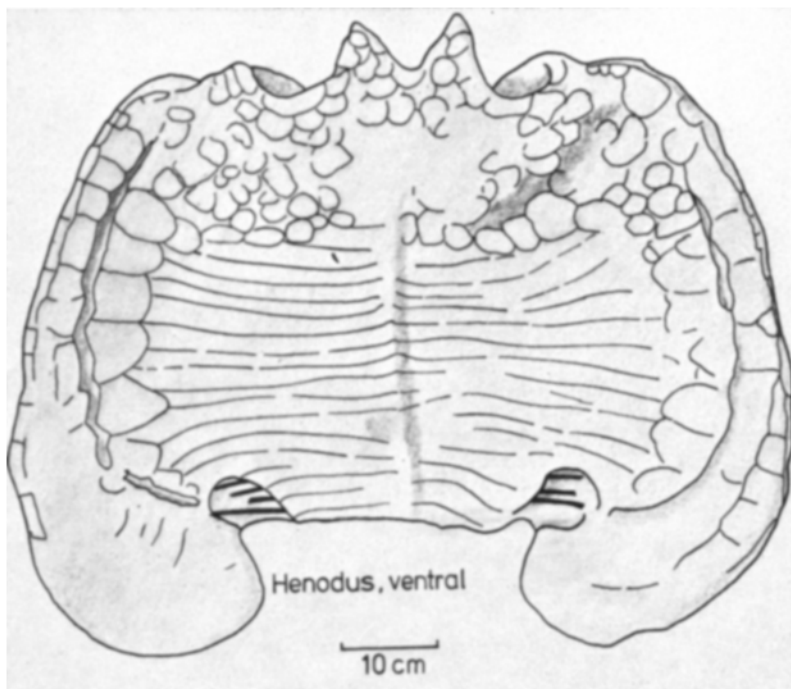


Abb. 13. *Henodus chelyops*, Ventralseite mit stark querverlängerten Osteodermen (Tübingen, Geol. Inst., Expl. 3, nach HUENE 1938, verändert).

ist sie sehr von ihr verschieden und erinnert kaum mehr an ein Hexagon-Muster. Der große zentrale Bereich wird von sehr langgestreckten, transversalen Knochenleisten eingenommen. Sie laufen ungeteilt über die Mittellinie hinweg und werden daher mehr als 50 cm lang. *Henodus* erreicht so auf andere Weise das gleiche wie die Gattungen mit in Reihen angeordneten ventralen Osteodermen: eine Gliederung des Bauchpanzers in (bewegliche) Querspangen. Die geringe Dicke dieser Osteoderme wird in der Durchprägung der Wirbelkörper, manchmal auch von Gastralia, deutlich. Seitlich anschließend folgen Längsreihen verhältnismäßig großer, etwa isometrischer Platten. Die am meisten medial gelegene Reihe dieser Osteoderme ist gegen außen fast geradlinig begrenzt und bildet eine — unterhalb der dorsalen Seitenkante gelegene — Schwächezone. Ganz lateral findet sich der Reifen der Marginalplatten.

Der vordere Teil des Bauchpanzers besteht aus kleinen, in der Form wenig deutlichen Osteodermen. Unter den vorderen Panzer-Ausschnitt entsendet er ein Paar spitzer paramedianer Fortsätze.

Hornschilder sind auf der Ventralseite nicht mit Sicherheit zu erkennen. Die normal geformten, nicht mit dem Panzer verschmolzenen Gastralia sind in den beiden weit nach vorn greifenden Buchten des caudalen Panzer-Ausschnitts sichtbar.

Insgesamt deutet der *Henodus*-Panzer mit seinem besonderen Querschnitt und einem leicht stromlinienförmigen Längsprofil sowie mit den »Flügeln« am Hinterende auf eine Schwimmform mit stark bodenbezogener Lebensweise. Dies stimmt überein mit der geringen Stärke der Extremitäten und mit der baggerähnlichen Gestaltung des Kiefer-

Apparats. Der Schwimm-Antrieb wurde durch den Schwanz geliefert, der den Rumpf merklich an Länge übertrifft.

Henodus scheint in einem Lagunen-Gebiet der späten Gipskeuper-Zeit gelebt zu haben. Vom Gesichtspunkt des Panzer-Baus aus ist er als eine besonders spezialisierte Form aufzufassen; Ähnliches gilt für das stark reduzierte Gebiß. In diesem Zusammenhang ist das verhältnismäßig späte stratigraphische Auftreten von *Henodus* verständlich.

Struktur und Wachstum der Placodonten-Osteoderme

Ontogenetische Reihen, die erlauben würden, das Panzer-Wachstum direkt abzulesen, sind bislang, wenn man von den drei *Cyamodus*-Exemplaren absieht, noch nicht gefun-

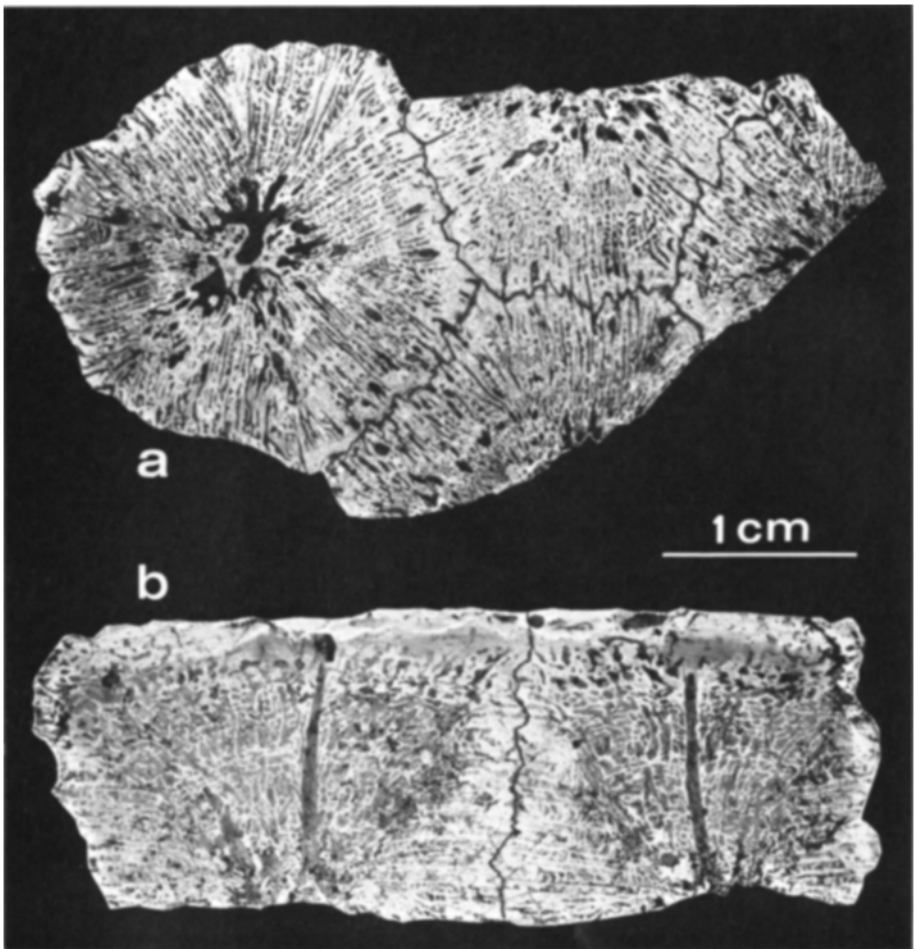
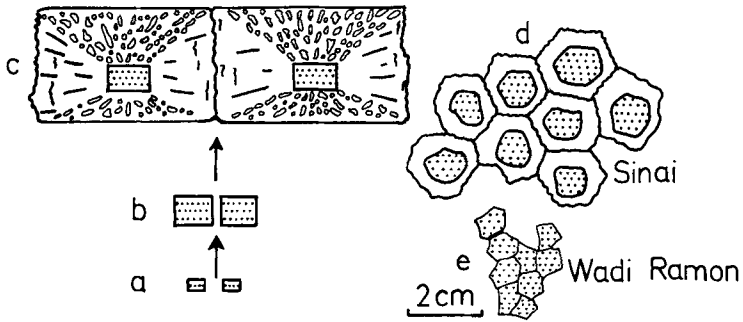


Abb. 14. Schliffe durch Dorsalplatten von »*Psephosaurus*« aus dem Muschelkalk des Wadi Ramon. — a: Horizontalschliff; senkrecht auf den Suturen stehende »Radien«. — b: Durch Ossifikationszentren gelegter Vertikalschliff; verschiedene Arten von Knochengewebe, vgl. Abb. 15 c (Tübingen, Geol. Inst. 1462/1—2).

Wachstums - Schema (Vertikalschnitte)



Musterabwandlung

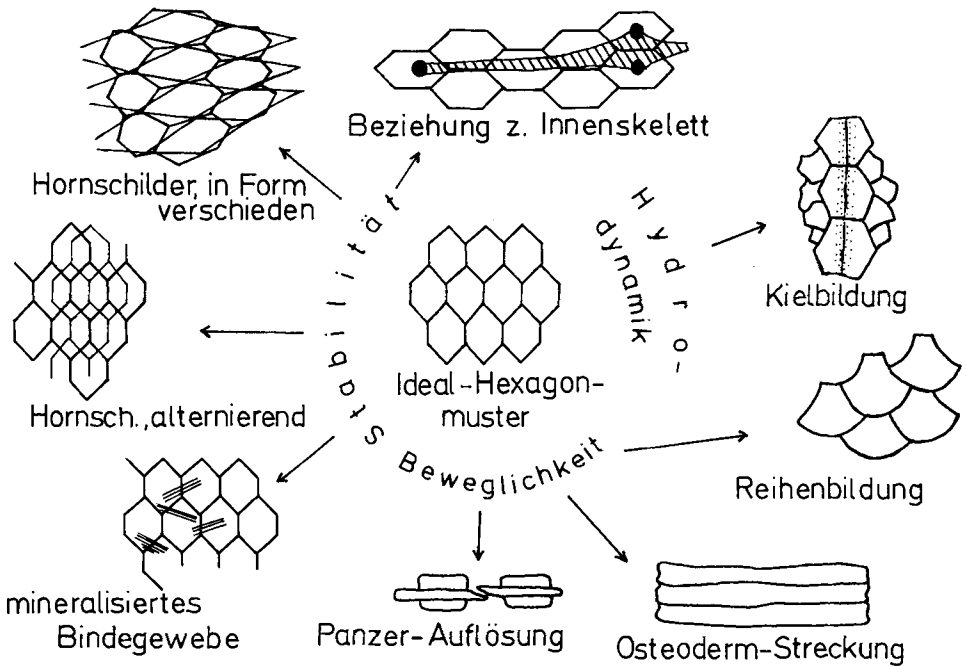


Abb. 15. Oben: Schema des Wachstums von Placodonten-Osteodermen, in Querschnitten. — a: Isoliert wachsende Frühstadien. — b: Die wachsenden Osteodermie treten in gegenseitigen Kontakt. — c: Beim Weiterwachsen entstehen unterschiedliche Strukturen (»Kontaktgewebe« mit Zuwachsstreifung und »Füllgewebe«). — d: Dorsale Osteodermie mit »Wachstumskernen« (punktiert), Muschelkalk, Araif-en-Naqa (Jerusalem T. S. 3422). — e: Kleinste bisher in Zusammenhang gefundene Osteodermie in gleichem Maßstab, Muschelkalk, Wadi Ramon (Jerusalem T. R. 1810).

Unten: Schema der bei Placodonten realisierten Abwandlungen eines idealen Hexagon-Mosaiks (Hornschild-Grenzen als dünne Linien gezeichnet, Innenskelett schraffiert).

den worden. Es lassen sich aber doch Hinweise auf das Wachstum gewinnen und zwar aus der inneren Struktur günstig erhaltener Osteoderme.

Außenfläche und Horizontalschliff dorsaler Osteoderme zeigen ein im Prinzip radiales gleichmäßiges Wachstum, das von einem in der Mitte liegenden Ossifikationszentrum ausgeht (Abb. 14a). Die Wachstums-»Radien« im Platten-Innern sind jedoch nicht streng radial ausgerichtet. Vielmehr bilden sie eine senkrechte Verfugung der Knochensturen. Dabei entstehende Zwickel an den Osteoderm-Ecken werden mit weniger regelmäßig strukturiertem Knochengewebe ausgefüllt. Diese Orientierung der Wachstums Spuren zeigt an, daß die Platten während des Wachstums ihre Geometrie nicht veränderten, was auch erklärt, warum intercalar eingefügte Osteoderme fast niemals auftreten.

Besonders deutlich aber wird der Wachstums-Modus an durch Ossifikationszentren laufenden Senkrecht-Schnitten (Abb. 14 b; Abb. 15 a—c). Man erkennt hier zwei Typen von Knochengewebe: Ein verhältnismäßig lockeres Material bildet einen zentralen Doppelkegel, an dessen einseitig verschobenem Einschnürungspunkt der Ossifikationskern liegt. Zwischen diesem Doppelkegel und der Suture zum Nachbar-Osteoderm findet sich ein kompakteres Gewebe mit parallel zu den Platten-Grenzflächen liegenden Zuwachszonen. Die Lagebeziehung dieser beiden Material-Arten zueinander gibt Hinweise auf das Wachstum dieser Osteoderme, da die Grenzfläche zwischen ihnen die Spur dieses Wachstums markiert.

Die Dickenzunahme der dorsalen Osteoderme erfolgte bevorzugt nach der Externseite hin; das Ossifikationszentrum liegt näher bei der Innenfläche. Das kompaktere Material bildete jeweils den Kontakt zum Nachbar-Osteoderm, daher Zuwachslinien und festere Struktur. Das mehr poröse Knochengewebe der Doppelkegel bildet nur die »Ausfüllung« innerhalb des Hohlkegels des kompakteren Materials; es sorgt für das Dickenwachstum der Teile des Osteoderms, die zu keiner Zeit Berührung mit den Nachbar-Osteodermen haben. Die äußere Lage dieses Gewebes erscheint manchmal etwas dichter und deutet damit auf einen Wachstums-Abschluß.

Die Existenz eines Ossifikationskerns (anstelle eines punktförmigen Zentrums), der diese Material-Unterschiede nicht zeigt, macht deutlich, daß die Osteoderme ein Frühstadium ohne gegenseitigen Kontakt durchliefen. Sie wurden also getrennt voneinander angelegt und wuchsen eine Zeitlang ohne direkte gegenseitige Beziehungen. Dies entspricht auch den Beobachtungen am jungen Exemplar von *Cyamodus hildegardis*.

Ventrale Osteoderme aus dem Wadi Ramon verhalten sich in Hinblick auf die Struktur ähnlich. Allerdings sind hier die Wachstumskerne etwas größer; die gegenseitige Berührung der Osteoderme fand also wohl später in der Ontogenese statt, vielleicht ein Ausdruck der geringeren Starrheit des Bauchpanzers. Die Dicken-Zunahme erfolgte bei den ventralen Platten überwiegend nach der Innenfläche hin. In diesen Zusammenhang gehört auch ein Rückenpanzer-Fragment von Araif-en-Naqa (Abb. 15 d), in dessen sehr dünnen Osteodermen jüngere Stadien erkennbar sind. Diese Frühstadien ähneln den großen, haben aber stellenweise etwas gerundete Konturen. Auch dies zeigt, daß die Platten in der frühen Ontogenese voneinander getrennt waren und sich erst später zu einem geschlossenen Panzer zusammenfügten. Für ein zunächst isoliertes Wachstum der Osteoderme spricht auch, daß bisher keine kleineren zusammengeschlossenen Osteoderme gefunden worden sind als die in Abb. 15 e wiedergegebenen.

Die Ontogenese wenigstens einiger Placodonten durchlief also ein Stadium mit noch nicht festgefügtm Panzer. Es ist zu vermuten, daß auch die stammesgeschichtliche Entwicklung der voll gepanzerten Typen durch ein entsprechendes Stadium gegangen ist.

Erhaltung von Innenstrukturen und Fehlen von (sekundären) Haversschen Systemen zeigen, daß beim Osteoderm-Wachstum keine Umbau-Vorgänge vor sich gegangen sind.

Abwandlungen im Plattenmuster der Placodonten-Panzer

Die geschlossenen Placodonten-Panzer zeichnen sich durch eine beachtliche Vielfalt aus. Dies allein schon unterscheidet sie von den normalen (thecalen) Schildkröten-Panzern, die sich recht streng an ein generelles Schema halten (ZANGERL, 1959, S. 145: »straffe genetische Kontrolle«). Diese Vielfalt ist aber nicht völlig planlos, sondern läßt sich auf charakteristische Abwandlungen eines hexagonalen Grundmusters zurückführen (Abb. 15).

Einem reinen Hexagon-Muster der Bau-Elemente am nächsten kommt *Psephoderma* (Abb. 1), die stratigraphisch jüngste (vielleicht aber schon im tieferen Muschelkalk des Wadi Ramon vertretene) Gattung. Das streng bienenwabenartige Hexagon-Muster vermeidet linienhaft durchlaufende Plattengrenzen, die als Schwächezonen wirken könnten. In seiner strengen Form aufgegeben werden muß es aber dann, wenn Kanten oder hydrodynamisch wirksame Kiele eingebaut werden, da deren linienhafter Verlauf in einem wachsenden Platten-Mosaik nur bei entsprechend linienhaft angeordneten Elementen möglich ist.

Von der Musterbildung unabhängige Stabilität kann der Panzer aber auch durch die Unterschichtung mit mineralisierten Bindegewebssträngen erhalten; das Plattenmosaik kann dann recht unregelmäßig sein (*Psephosaurus*«, Abb. 4 b—f; *Psephosaurus*, Abb. 8 d, 9; *Cyamodus hildegardis*, Abb. 8 f).

Auf einem anderen Weg wird zusätzliche Panzer-Festigkeit durch Aufnahme einer Beziehung zum Innenskelett erreicht (*Henodus*, Abb. 12). Diese Beziehung bleibt lose, doch prägt sie sich sowohl in dem charakteristisch abgewandelten Mosaik als auch in der definierten Lage der Kontaktpunkte aus.

Schließlich kann die Panzer-Stabilität durch die Hornschilder erhöht werden, die entweder den Osteodermen alternierend aufgelagert sind (*Psephosaurus*«, Abb. 4) oder bei übereinstimmender Lage klare Form-Unterschiede zeigen (*Henodus*, Abb. 12: Sechseck/Rhombus). In diesen beiden Fällen werden die Osteoderm-Grenzen durch die Hornschilder überspannt.

Die genannten Beispiele beziehen sich auf die Rückenpanzerung, bei der die Konstruktion deutlich auf Stabilität zielt. Im Ventralpanzer hingegen findet sich bei vielen Placodonten die Tendenz zur Auflockerung. Diese kann ebenfalls auf verschiedene Weise erreicht werden.

Durch differentielles Flächenwachstum ventraler Osteoderme kann ein schuppen- oder dachziegelähnliches Muster (aber ohne Überlappung!) entstehen. Hierbei bilden sich durchlaufende Linien von Knochengrenzen, die die Panzer-Stabilität vermindern und ein gewisses Maß an Beweglichkeit erlauben (*Psephosaurus*«, Abb. 4—6). Bezeichnenderweise passen sich in diesem Fall die Hornschilder in Form und Lage den Osteodermen an.

Beweglichkeit in transversalen Spangen entsteht ferner durch extreme Querverlängerung ventraler Osteoderme (*Henodus*, Abb. 13) oder durch Aufhebung des Kontaktes zwischen Osteodermen, die dann die hexagonale Form gänzlich verlassen (*Placochelys*, Abb. 11 unten). Mögliche Extremfälle der Reduktion des Bauchpanzers liegen vielleicht bei *Psephoderma*, *Cyamodus hildegardis* und einigen *Henodus*-Exemplaren vor, von denen wir keinen knöchernen Schutz der Ventralseite kennen.

Bei den schildkrötenähnlichen Placodonten werden also — vom gleichen Grundmuster ausgehend — im Dorsal- und Ventralpanzer sehr unterschiedliche Abwandlungstendenzen verfolgt. Die wenigstens geringe (entfernt an die Verhältnisse der rezenten Klappenschildkröte *Kinosternon* erinnernde) Beweglichkeit im Bauchpanzer erlaubte den Tieren eine bescheidene Volumen-Veränderung der sie umschließenden Knochenkapsel.

Beziehungen der verschiedenen Panzer-Typen zu Paläogeographie und

Lebensweise sind noch kaum erkennbar. Die Fundpunkte fast aller gepanzerten Placodonten gehören in den marinen Flachwasserbereich; teilweise sind Zusammenhänge mit Riffen erkennbar (*Psephoderma*, Funde des Wadi Ramon). Hier ist die Bedeutung des Panzers als mechanisches Schutzorgan deutlich. In Sedimenten eines tiefer marinen Bereichs wurde der relativ locker gepanzerte *Cyamodus hildegardis* (zusammen mit ungepanzerten Placodonten) gefunden, während *Henodus* offenbar in einem Lagunen-Biotop lebte. Das Zusammenvorkommen verschiedener Typen in einem Fundgebiet (im Wadi Ramon kommt neben »*Psephosaurus*«, einer an *Psephoderma* erinnernden Form und mindestens zwei noch unbenannten Typen auch der fast ungepanzerte *Placodus* vor) verlangt vorerst Zurückhaltung in dieser Frage.

Eine weitgehend biotop-unabhängige Funktion des Panzers als »physiologischer Speicher« für Mineralstoffe, wie sie von ZANGERL (1966, S. 313) für Schildkröten verneint wird, kommt wegen des Fehlens von Umbau-Strukturen in den Osteodermen auch für Placodonten nicht in Betracht.

Die stratigraphische Anordnung der gepanzerten Placodonten schien bis zur Entdeckung der Fundstellen im Nahen Osten ziemlich klar einen kontinuierlichen phylogenetischen Panzer-Aufbau zu zeigen, beginnend mit dem ungepanzerten *Paraplacodus* aus der Mittleren Trias und endend mit Formen wie *Henodus* oder *Psephoderma* im Keuper. Die neuen Funde widersprechen diesem Bild, denn hier kommen bereits im Bereich Unterer/Mittlerer Muschelkalk — also zum Teil schon vor *Paraplacodus* — fast alle sonst bekannten Panzertypen vor, darunter solche, die der rhätischen *Psephoderma* ähneln. Dies macht es derzeit unmöglich, phylogenetische Folgen aufzustellen. Hier wirkt sich ungünstig aus, daß zu so vielen Panzern kein Schädel bekannt ist, so daß oft der Anschluß an die übliche Systematik fehlt. Bemerkenswert ist aber, daß der so spezialisierte *Henodus* verhältnismäßig spät auftritt und daß *Psephoderma*, die Gattung mit dem strengsten Hexagon-Muster, die stratigraphisch jüngste Placodonten-Gattung ist. Es zeigt sich hierin eine Tendenz zu Panzern mit regelmäßigen Mosaiken hin.

Vergleichbare Panzerungen in anderen Wirbeltier-Gruppen

Dermale Panzer mit hexagonalem Muster sind bei Wirbeltieren nicht selten. Erinnert sei an paläozoische Ostracodermen (z. B. *Astraspis*, HALSTEAD, 1967), an rezente Kofferfische (*Ostracion* u. a.) mit ihren exakten Hexagonen oder an pleistozäne Glyptodonten.

Besonders nahe aber liegt der Vergleich mit den epithecalen Panzern mancher aquatischen Schildkröten (ZANGERL, 1939, 1969; KÄLIN, 1945). Diese Schildkröten — einige von ihnen bekannt als »Kronzeugen« für die Irreversibilitäts-Regel von DOLLO — haben ihren ursprünglichen (thecalen) Panzer mehr oder weniger stark reduziert und tragen stattdessen in einer höheren Schicht des Integuments einen sekundären (epithecalen) Panzer. Ein rezentes Beispiel ist die Lederschildkröte *Dermochelys*; fossil sind mehrere Gattungen seit der Kreidezeit nachgewiesen.

Placodonten- und epithecalem Schildkrötenpanzer ist gemeinsam, daß sie ein nicht segmentales Mosaik aus mehr oder weniger stark abgewandelten Hexagonen bilden und daß sie — anders als der thecale Schildkrötenpanzer — weitgehend unabhängig vom Innenskelett sind. Eine gewisse Ausnahme unter den Placodonten macht nur *Henodus*.

Bei *Dermochelys* (Abb. 16 f—g) ist ein Muster vorhanden, das an manche Placodonten des Wadi Ramon erinnert. Deutlich sind hier Kiele ausgebildet, betont durch besondere Größe und winkligen Querschnitt der sehr dünnen Knochenplatten. Die Räume zwischen den Kielen sind durch kleinere, sehr unregelmäßige Platten ausgefüllt. Die Platten sind durch stark gezackte, zum Teil schräg zur Oberfläche verlaufende Suturen verbunden. Betonung der Kiele und geringe Plattendicke deuten darauf hin, daß der

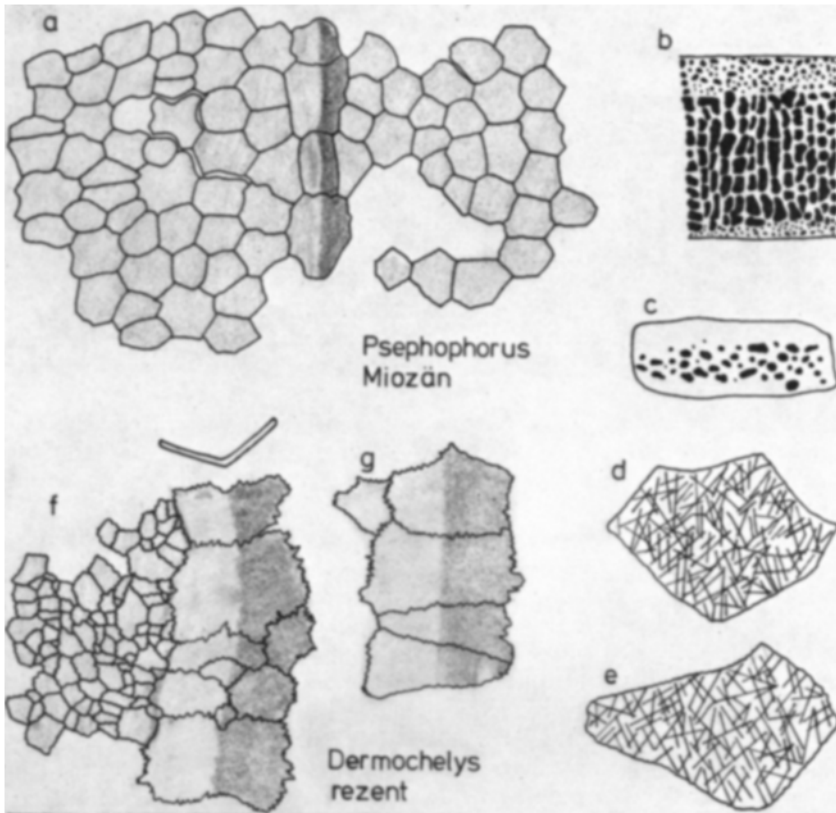


Abb. 16. Epithecale Schildkröten-Panzer. — a—c: *Psephophorus polygonus*, Miozän, Neudorf (March), ČSSR. — a: Teil eines dorsalen Panzers mit steinpflasterartigem Plattenmuster. — b—c: Platten-Querschnitte mit unterschiedlichen Strukturen. — d—e: Innenflächen von Knochenplatten mit fiberglasartiger Basalschicht. — f—g: Plattenmosaik der rezenten *Dermochelys coriacea*, Japan; Innenansichten (zum besseren Vergleich umschattiert): Große, gewinkelte Kielplatten, begleitet von kleinen Plättchen. — (a: Naturhist. Mus. Wien, Geol.; b—c: Geol. Bundesanst. Wien, Nr. 440; d—e: Geol. Inst. Tübingen 1462/3—4; f—g: Naturhist.-Mus. Wien, Zool., Rept. 70). Maßstäbe: a = $\times 1/3$; b—c = $\times 3$; d—e = nat. Gr.; f—g = $\times 1/2$.

epithecale Panzer dieser hochmarinen Schildkröte in erster Linie hydrodynamische Funktion hat.

Den Placodonten ähnlicher ist der epithecale Panzer mancher fossilen Schildkröten, z. B. von *Psephophorus polygonus* aus dem Torton von Neudorf an der March (ČSSR). Das besterhaltene Stück, ein Rückenpanzer (Abb. 16 a), zeigt einen sehr massigen Bau aus Knochenplatten von mehreren Millimetern Dicke, die in der Größe viel gleichmäßiger als bei *Dermochelys*, aber in der Form mehr polygonal oder rundlich sind. Die Ähnlichkeit mit manchen Placodonten, vor allem solchen des Wadi Ramon, ist unverkennbar. Das Stück trägt einen flachen Kiel (wohl einen von mehreren), der auch hier über eine etwa geradlinige Reihe größerer, an die Neuralia thecaler Panzer erinnernde Platten verläuft. Doch steht bei *Psephophorus* offensichtlich die Schutzfunktion im Vordergrund vor einer hydrodynamischen, was in Einklang mit der Küstennähe des Fundorts stünde. Die Verbindungsflächen zwischen den Platten sind allerdings nur mäßig gezackt, daher

der pflastersteinartige Eindruck des Panzers. Möglicherweise waren die Zwischenräume zwischen den Platten durch schmale Bindegewebszonen ausgefüllt, wie SEELEY (1880, S. 408) annahm (von ROTHAUSEN, 1958, Taf. 2, Fig. 5, aus dem Oligozän von Süchteln im Rheinland abgebildete *Psephophorus*-Platten haben jedoch stark gezackte Suturen).

Deutlich ist eine Tendenz, die epithcalen Platten in sich zu verstärken. Einige lose Stücke (Abb. 16 d—e) tragen auf der Innenfläche ein Fasermuster, das vielleicht den mineralisierten Bindegewebssträngen mancher Placodonten entspricht, aber in der Faserichtung statistisch unregelmäßig ist. Der Innenbau dieser Platten (Abb. 16 b) zeigt eine breite mittlere Schicht, die reich an recht gleichmäßig angeordneten Hohlräumen (primären Osteomen) ist, während die Außenschichten dichter und stabiler sind. Andere Platten vom gleichen Fundort (Abb. 16 c) bestehen aus mehr porzellanartiger Substanz mit wenigen Hohlräumen. Platten von *Oligosphargis rupeliensis* aus dem belgischen Oligozän (Schliffe des Kingston Polytechnic) zeigen ein ähnliches Bild wie *Psephophorus*. Andere, abgebildete Beispiele (DAMES, 1894; JAEKEL, 1907; ROTHAUSEN, 1958) machen deutlich, daß die Platten epithcaler Schildkröten-Panzer sehr unterschiedlich gebaut sein können und ihre Festigkeit auf verschiedene Weise erreichen.

Wachstums-Strukturen wie bei Placodonten-Osteodermen wurden bei epithcalen Schildkröten-Platten bisher nicht beobachtet. Dies könnte mit Umbau-Vorgängen zusammenhängen, wie sie ENLOW (1969, Fig. 11 und 27) an *Trachydermochelys*-Platten aus der Kreide zeigt.

Unter den epithcalen Schildkröten-Panzern lassen sich solche mit offensichtlich mechanischer Schutzfunktion (*Psephophorus* Typ) und solche mit mindestens überwiegend hydrodynamischer Funktion (*Dermochelys*-Typ) unterscheiden. Die bisher bekannten geschlossenen Placodonten-Panzer entsprechen überwiegend dem ersten Typ, denn deutlich hydrodynamisch wirksame Formen treten — jedoch bei relativ schwer gebautem Panzer — nur bei *Henodus* und einer der Formen des Wadi Ramon auf.

Schildkröten mit epithcalem Panzer und Placodonten — beides aquatische Reptilien — sind einander in Grundprinzip und Abwandlungen des Panzerbaus ähnlich. Hauptgrund dafür ist, daß bei ihnen der Panzer nicht, wie bei normalen Schildkröten, mit dem Innenskelett verschmolzen, sondern weitgehend von ihm unabhängig ist. Es ergibt sich daraus die große Gestaltungsfreiheit, die den Panzer in diesen beiden Reptilgruppen auszeichnet.

Literatur

- BACHMAYER, F. (1958): Fossile Schildkröten aus jungtertiären Ablagerungen von Österreich. — Veröff. naturhist. Mus., n. F., 1, 10—15, 7 Abb., Wien.
- BROTZEN, F. (1956): Stratigraphical studies on the Triassic vertebrate fossils from Wadi Raman, Israel. — Ark. Miner. Geol., 2, Nr. 9, 191—218, 5 Abb., Taf. 1—7, Stockholm.
- DAMES, W. (1894): Anhang (mit Beitrag von O. JAEKEL) zu: Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation. — Paläont. Abh., 6(n. F., 2), H. 4, 216—219, 3 Abb., Jena.
- DREVERMANN, F. (1933): Das Skelett von *Placodus gigas* AGASSIZ. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges., 38, 321—364, 11 Abb., 16 Taf., Frankfurt (Main).
- ENLOW, D. H. (1969): The Bone of Reptiles. In: Biology of the Reptilia (Ed. C. GANS), 1, Morphology, A, 45—80, 31 Abb., London und New York (Academic Press).
- FRAAS, E. (1896): Die schwäbischen Trias-Saurier. 18 S., 10 Abb., 6 Taf., Stuttgart (Schweizerbart).
- GORCE, Française (1960): Étude de quelques vertébrés de Muschelkalk du Djebel Rehach (Sud-Tunisien). — Mém. Soc. géol. France, n. S., 39, Mém. 88B, 1—33, 7 Abb., 6 Taf., Paris.
- HAAS, G. (1959): On some fragments of the dermal skeleton of Placodontia from the Trias on Araif en Naqa, Sinai Peninsula. — Kungl. Svenska vetensk.-akad. Handl., (4), 7, Nr. 4, 19 S., 9 Taf., Stockholm.

- HAAS, G. (1969): The armour of placodonts from the Muschelkalk of Wadi Ramon (Israel). — Israel J. Zool., **18**, 135—147, 2 Abb., Taf. 1—3, Jerusalem.
- HALSTEAD, L. B. (1967): The tessellated pattern of dermal armour in the Heterostraci. — J. linn. Soc. (Zool.), **47**, Nr. 311, 45—54, 5 Abb., London.
- HALSTEAD, L. B. & STEWART, A. D. (1970): Middle Triassic Reptiles from Southern Tunisia. — Proc. geol. Soc., Nr. 1662, 19—25, 2 Abb., London.
- HUENE, F. v. (1936): *Henodus chelyops*, ein neuer Placodontier. — Palaeontographica, **84 A**, 99—147, 37 Abb., 5 Taf., Stuttgart.
- (1938): Der dritte *Henodus*. — Palaeontographica, **89 A**, 105—114, 6 Abb., 2 Taf., Stuttgart.
- (1958): Nachträge zur Kenntnis von *Henodus chelyops* aus dem Tübinger Gipskeuper. — Palaeontographica, **110 A**, 165—169, 3 Abb., Taf. 17, Stuttgart.
- JAEKEL, O. (1902): Über *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. — N. Jb. Mineral., 1902, **1**, 127—144, 1 Abb., Taf. 2, Stuttgart.
- (1907): *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. — Resultate wiss. Erforsch. Balatonsee, **1**, Teil 1, Paläont. Anh., 90 S., 50 Abb., 10 Taf., Budapest.
- KÄLIN, J. (1945): Zur Morphogenese des Panzers bei den Schildkröten. — Acta anat., **1**, 144—176, 18 Abb., Basel.
- KORMOS, Th. (1917): Interessante neue Funde im Museum der kgl. ung. Geologischen Reichsanstalt. — Földtani Közlöni, **47**, 336—337, Abb. 21, Budapest.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1960): Über Placodontier. — Paläont. Z., **34**, 91—102, 9 Abb., Taf. 7, Stuttgart.
- (1965): Der Typus-Schädel von *Cyamodus rostratus* (MÜNSTER 1839). — Senckenberg. leth., **46 a**, 257—289, 6 Abb., Taf. 16—18, Frankfurt (Main).
- LAPPARENT, A. F. de (1966): Nouveaux gisements de reptiles mésozoïques en Espagne. — Not. y Commun. Inst. Geol. Min. España, **84**, 103—110, 1 Abb., Madrid.
- LEHMAN, J. P. (1965): Les progrès récents de la paléontologie des vertébrés du Trias au sud de la Méditerranée. — Israel J. Zool., **14**, 173—184, Jerusalem.
- MEYER, H. v. (1858): *Psephoderma Alpinum* aus dem Dachsteinkalke der Alpen. — Palaeontographica, **6**, 246—252, Taf. 29, Cassel.
- (1863): Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. — Palaeontographica, **11**, 175—221, Taf. 23—32, Cassel.
- MÜNSTER, G., Graf zu (1830): Über einige ausgezeichnete fossile Fischzähne aus dem Muschelkalk von Bayreuth. 4 S., 1 Taf., Bayreuth (Birner) [teste KUHN-SCHNYDER 1965].
- PEYER, B. (1931): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. 3.: Placodontia. — Abh. schweiz. paläont. Ges., **51**, 1—25, 5 Abb., Taf. 15—17, Basel.
- (1935): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. 8.: Weitere Placodontierfunde. — Abh. schweiz. paläont. Ges., **55**, 1—26, 6 Abb., Taf. 42—46, Basel.
- REIFF, W. (1942): Ergänzungen zum Panzerbau von *Henodus chelyops* v. HUENE. — Palaeontographica, **94 A**, 31—42, 5 Abb., Stuttgart.
- ROTHAUSEN, K. (1958): Marine Vertebraten (Odontaspidae, Lamnidae, Sparidae, Dermochelyidae, Squalodontidae) im oberoligozänen Meeressand von Süchteln und Düsseldorf. — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., **1**, 363—284, 7 Abb., 4 Taf., Krefeld.
- SEELEY, H. G. (1880): Notes on *Psephophorus polygonus* v. MEYER, a new type of chelonian allied to the leathery turtle. — Quart. J. geol. Soc., **36**, 406—413, Taf. 15, London.
- ZANGERL, R. (1939): The homology of the shell elements in turtles. — J. Morphol., **65**, Nr. 3, 383—406, 9 Abb., 2 Taf., Philadelphia.
- (1959): Rudimentäre Carapaxbeschuppung bei jungen Exemplaren von *Carettochelys* und ihre morphogenetische Bedeutung. — Vierteljahresschr. naturforsch. Ges., **104**, 138—147, 8 Abb., Zürich.
- (1969): The turtle shell. In: Biology of the Reptiles (Ed. C. GANS), **1**, Morphology, A, 311—339, 15 Abb., London und New York (Academic Press).
- ZAPFE, H. (1960): *Placochelys*, ein eigenartiges Meeresreptil in der alpinen Obertrias. — Veröff. naturhist. Mus., n. F., **3**, 13—15, 3 Abb., Wien.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 8. 11. 1974.