

Die Zoogeographie der känozoischen Weichschildkröte *Trionyx triunguis* FORSKÄL 1775 (Testudines: Trionychidae)

Hans-Volker KARL

5 Abbildungen, 2 Beilagen

Zusammenfassung: Die ursprünglichen Vertreter der Trionychinae Europas stammen von oberkretazischen Verwandten des Tribus Trionychini Nordamerikas ab. Ihre Immigration musste am Ende der Kreide erfolgt sein. Das daraus hervorgegangene, nunmehr echte europäische paläogene Genus *Rafetoides* KARL 1997 starb am Ende des Eozäns, spätestens Anfang des Oligozäns aus. Seit dem Oligozän existiert die Morphospezies *Trionyx triunguis* FORSKÄL 1775 im Gebiet der eurasischen Paratethys, seit dem Miozän auch in Ägypten. Die weiteste tertiäre Verbreitung erreichte die Spezies im Mittel- und frühen Obermiozän. Das expandierende Immergrüne Waldland-Biom der Alten Welt, die Messinische Krise und die Glaziale waren Gründe für den Rückgang und letztendlich für das Aussterben der Populationen in Eurasien und dem nördlichen Mittelmeerraum. Hinzu kam die ständige Nordtrift der eurasischen Kontinentalplatte in kühlere Klimazonen durch den Druck der afrikanischen. Die rezenten Teilareale in Anatolien, Nordostafrika, am Tschadsee und Westafrika sind Refugialgebiete. Es wird ein Überblick der historischen Verbreitung und zur hypothetischen Evolution des echten „Lebenden Fossils“ *Trionyx triunguis* gegeben.

Abstract: The original European Trionychinae derives from upper Cretaceous turtles of the Tribus Trionychini of North America. The immigration of these hitherto unknown taxa took place at the end of the Cretaceous. The European Paleogene genus *Rafetoides* KARL 1997 was extinct by the end of Eocene. The morphospecies *Trionyx triunguis* FORSKÄL 1775 is reported from the Oligocene of the Paratethis ranges into the Miocene of Eurasia and Egypt. The greatest extention of Tertiary distribution of this species was in the Middle and earlear Upper Miocene of Eurasia. The expansion of Evergreen Woodlands of the Old World, the Messinian Crisis and the Glacial Series caused the restriction, and finally, the extinction of the Eurasian and North Mediterranean populations. The areas in Anatolia, Northeast Africa and Western Africa are refuge areas today. A survey is given of

the stratigraphic distribution. Remarks on the hypothetic evolution of the „Living Fossil“ *Trionyx triunguis* are made.

Key words: *Trionyx triunguis* FORSKÅL 1775, Cenozoic Trionychinae, stratigraphical distribution, evolution, Central Europe, recent distribution in Africa.

1. Einleitung

Die vorliegende Studie soll die von KARL (1998) begonnene Revision der Trionychinae Österreichs und Deutschlands fortsetzen und bezüglich des Steirischen *Trionyx triunguis* vervollständigen. Abgerundet wird diese Thematik durch eine folgende Arbeit zur Variationsstatistik und der bislang vollständigsten Checkliste nebst einem umfangreichen Atlas der Schildkröten Steiermarks (s. a. FRITZ 1996).

Unter der Prämisse, dass Fragen zur Evolution nicht allein nach morphologischen Kriterien beurteilt werden können, soll im Folgenden der zumindest ebenso wichtige Aspekt des Verlaufes der historischen Verbreitung der Morphospezies *Trionyx triunguis* FORSKÅL 1775 rekonstruiert werden.

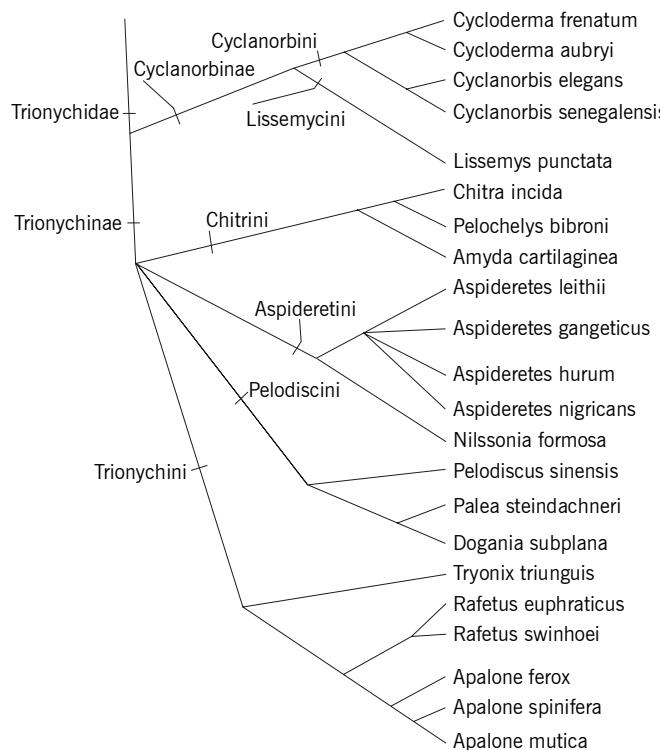
Trotz aller Mühe gibt es sicher noch Lokalitäten, welche hier aus den verschiedensten Gründen keinen Eingang gefunden haben. Für die Mitteilung dieser sowie dem Materialnachweis ist der Autor jederzeit dankbar. Die schwerpunktmaßige Arealentwicklung seit dem Tertiär lässt sich aber jetzt schon umreißen und somit die Evolution einer rezenten Art nachzeichnen.

2. Systematik

Ordo Testudines LINNAEUS 1758, Subordo Cryptodira COPE 1868, Familia Trionychidae BELL 1828, Subfamilia Trionychinae LYDEKKER 1889, Tribus Trionychini FITZINGER 1826, Subtribus Trionychina (FITZINGER 1826), Genus *Trionyx* Geoffroy SAINT-HILAIRE 1809.

***Trionyx triunguis* FORSKÅL 1775**

Die Kladogramme zeigen die phylogenetische Verwandtschaft von [1] Trionychinae nach MEYLAN (1987), [2] einiger Trionychinae anhand von Plastralmerkmalen nach KARL (1997) und jene der Trionychini nach GARDNER, RUSSELL & BRINKMANN (1995) und KARL (1998); Erläuterungen zu allen Kladogrammen finden sich in KARL (1998). Die Nummer 23 in Kladogramm 3 bezieht sich hier auf die Differenzen von *Trionyx gregarius* GILMORE 1931 gegenüber *Trionyx triunguis*: Processus epiplastrales anterior kürzer als die posterior sowie Xiphiplastra kürzer als breit.

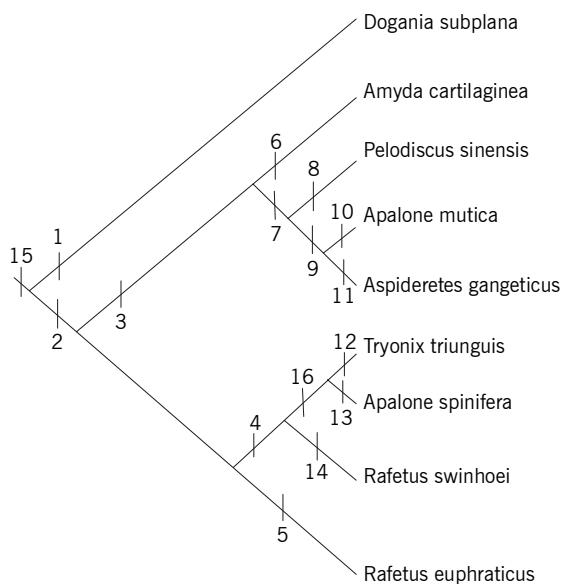


Kladogramm 1

3. Paläogeographie

3.1. Paläogeographische Verhältnisse in Zentraleuropa zur Tertiärzeit

Während des Mitteleozäns waren große Teile Zentraleuropas von flachen Schelfmeerbereichen bedeckt, in deren Zentrum das brückenartige, zeitweise inseiförmige mittel-europäische Festland lag (Beilage 1, Fig. 2, 10). Mit einem buchtenreichen Küstenverlauf reichte die Urnordsee etwa bis zu den deutschen Mittelgebirgen, im Westen über den Ärmelkanal bis in das Pariser Becken. Ausläufer der Tethys überfluteten große Teile des heutigen nördlichen Alpenvorlandes. Innerhalb des zentraleuropäischen Festlandes zeichnete sich eindrucksvoll das Senkungsgebiet des Oberrheingrabens ab, das im Süden über den Rhônegraben die Tethys kontaktierte. Weiter südlich bewirkte der langsame Schub der afrikanisch-arabischen Kontinentalplatte gegen die eurasische, den Beginn

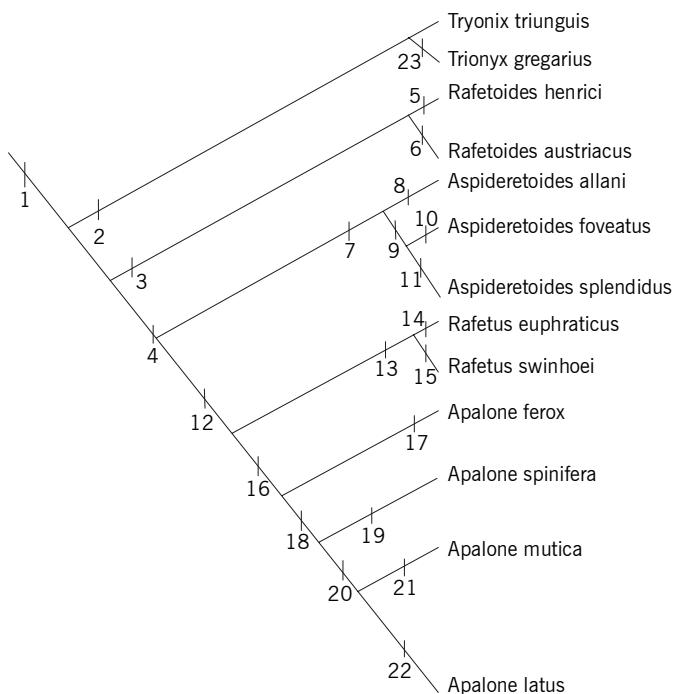


Kladogramm 2

der alpidischen Faltung während des Eozäns. Inselketten bildeten die höchsten Erhebungen. Durch weitere Auffaltung des mittelatlantischen Rückens und daraus resultierender Verbreiterung des atlantischen Beckens vollzog sich zeitgleich die Trennung der Platten von Nordamerika, Eurasien und Afrika. Die Krustenbewegungen im Süden und Westen des europäischen Kontinents haben Zentraleuropa (Beispiel Messel) innerhalb der letzten 49 Mio. Jahren von einer paläomagnetisch gesicherten Position von 38° nördlicher Breite im Paläogen auf 50° nördlicher Breite und 9° östlicher Länge, d. h. um ca. 1.300 km nach Norden verschoben. Die paläogene Position von Messel lag demnach auf einer Höhe zwischen Südspanien und Sizilien. Auch eine West-Ost-Verschiebung infolge der Breitenausdehnung des mittelatlantischen Rückens von mehreren 100 km kann angenommen werden.

Während des Eozäns waren weltweit die Klimazonen gegenüber heute weniger stark differenziert. In Zentraleuropa herrschten paratropische Verhältnisse, vergleichbar den rezenten tropisch-subtropischen Klimaten. Jahreszeitliche Temperaturschwankungen waren weniger stark ausgeprägt, während es entgegen der heutigen tropischen Zone deutlich differierende Tag-Nacht-Rhythmen gab (HARMS & SCHÄAL 1996).

Die Grube Messel liegt auf einer tektonischen Hochscholle, die im Westen, Norden und Osten von tiefgreifenden Störungen begrenzt wird. Diese Hochscholle, der Spandlinger Horst, stellt den nördlichen Ausläufer des Odenwaldes dar und wird im Kern aus paläozoischen, magmatischen und metamorphen Gesteinen des Mesozoikums gebildet, die stellenweise von permischen Sedimenten bedeckt werden. An mehreren Stellen des



Kladogramm 3

Spredlinger Horstes sind aus dem Tertiär vulkanische Ereignisse belegt. Nach Westen schließt sich an den Spredlinger Horst der seit dem frühen Känozoikum eingesunkene Oberrheingraben an. Dieser erhebt sich als bedeutende Einbruchsstuktur vom Schweizer Jura bei Basel bis an den Südrand des Taunus im Raum Frankfurt am Main. Es sind Absenkungen von mehr als 1.500 m nachweisbar. Diese Struktur dürfte als Migrationsweg für einen Faunenaustausch nicht nur aquatischer Formen in Zentraleuropa von besonderer Bedeutung gewesen sein. Nach Norden und Osten grenzen an den Spredlinger Horst die wesentlich flacheren Neu-Isenburger Quersenke und die Hanau-Seligenstedter Senke. Die ältesten Füllsedimente des Oberrheingrabens gehören zum Untereozän. Vermutlich im Zusammenhang mit der Entstehung des Oberrheingrabens bildete sich bei Messel eine ca. 700 m breite und 1.000 m lange grabenartige Struktur, in der sich während des Eozän limnische Sedimente ablagerten, die heute als Messelformation bezeichnet werden. Diese Seesedimente sind über 49 Mio. Jahre alt und werden zum unteren Geiseltalien gerechnet. Im Zentrum weist die Grube Messel eine Mächtigkeit von über 200 m auf, die in einem Ablagerungszeitraum von 1 bis 1,5 Mio. Jahren entstand (HARMS & SCHAAL 1996). Ähnliche Verhältnisse sind auch für „Grube Prinz von Hessen“ anzulegen. Ein primärer Sumpfwald mit progressiv eutrophischem Verlauf liegt

im Geiseltal bei Halle/Saale vor.

Nach HOLZER (1994) ist die Überflutung des zentralen Oststeirischen Tertiärbeckens für eine Dauer von ca. 700.000 Jahre ab dem Karpatien gesichert (Beilage 1, Fig. 3, 4). Hierbei wurden überwiegend Siltsteine (des sogenannten „Steirischen Schlier“) mit Tiefen um 100 m unter dem Meeresspiegel abgelagert. Mit Mächtigkeiten von obertags 600 m können diese marinen Sedimente (mit z. T. flyschartigen Äquivalenten) bis an den Südrand des Weststeirischen Beckens erkannt werden. Kennzeichnend für die N- und NW-Grenzbereiche des Beckens sind limnisch-fluviatile Sedimente, z. T. mit nutzbaren Kohlelagerstätten (z. B. Köflach, Eibiswald s. o.), die z. B. als „Mittlere und Obere Eibiswalder Schichten“ oder „Kohleführende Schichten von Köflach“ bezeichnet werden. Mit dem Karpatien ist der Höhepunkt der tektonischen Gestaltung des Steirischen Beckens erreicht und hier beginnend, setzt der miozäne Vulkanismus im Oststeirischen Becken bis in das Unterbadenium ein. Durch die interkarpatische „Steirische Phase“ vollzogenen Veränderungen des Beckens führen gemeinsam mit transgressiven Tendenzen zu Beginn des Badeniens (Dauer 3,7 Mio. Jahre) zu faziell reich gegliederten flach-marinen Ablagerungen im gesamten Areal. Durch diese z. T. reich erhalten gebliebenen marinen Faunen und Floren ist der Einfluss aus dem Indo-Pazifik zusammen mit äquatorialen Wasserzirkulationssystemen faziell erkennbar. Der ständige Wechsel von Trans- und Regressionen als Resultat mehrfacher eustatischer Meeresspiegelschwankungen setzt sich über das gesamte Badenien fort, wobei der Höhepunkt der Ingression gegen Ende des Unterbadeniens erreicht wurde. Typisch für diese Zeit sind meist isolierte Kalkentwicklungen wie „Leithakalk“, „Nulliporenkalk“, „Aramer Stein“, „Aflenzer (Kalk-)Sandstein“, „Leithakonglomerat“, „Leithaschotter“ u. s. w., variabler Ausbildung. Dieser Gesamtprozess wird lithostratigraphisch unter der Weissenegg-Formation zusammengefasst. Bei den Kalkentwicklungen handelt es sich um Rhodolithenkalke (früher „Nulliporenkalk“, „Lithothamienkalk“), Korallenrasen, Fleckenriffe, Algenschuttkalke. Ebenfalls zur Weissenegg-Formation können die teilweise fossilreichen lagunären Sedimente der „Florianer Schichten“ im Weststeirischen Becken gerechnet werden. Durch eine stärkere Regression gegen Ende des Badeniens stoßen Deltaablagerungen aus NW bis um Weissenegg bei Wildon vor. Die bis dahin reiche vollmarine Mikroflora verarmte. Im Sarmatien (Dauer 1,2 Mio. Jahre) setzen erneut weitreichende marine Transgressionen im Steirischen Becken ein. Die Faunenbefunde weisen deutlich auf kontinuierlich sinkende Salinität und Isolierung der Paratethys von den Weltmeeren hin. Nach einer regional eventuell fluviatil beeinflussten Unterbrechung im Mittelsarmatien setzt sich die marine Ausbreitung auch in bisher nicht erreichte Gebiete bis zum Obersarmatien fort. Neben eustatischen Meeresspiegelschwankungen ist eine allmähliche Verflachung des Sedimentationsraumes erkennbar. Seit dem Beginn des Pannoniens (Dauer mit Pontien ca. 6,2 Mio. Jahre), im tiefen Pannonien verstärkt, setzt sich die Aussübung des marinen Bereiches fort und ist von Lamellibranchiatenfaunen mit Congeren (*C. ornithopsis*) und Ostracoden gekennzeichnet. Vom Nordrand rücken Wechselfolgen von Deltaablagerungen und Kohlelagen nach Süden vor. Großflächig mäandrierende Flusssysteme mit einer generellen Entwässerung gegen SE, unter teilweiser Totarmbildung

und Kohleeinschaltungen sowie reiche Flora- und Vertebratenfauna führende Sedimente auf den Alluvialebenen zwischen den Flussbetten lösen das marin-brackige Milieu auch im Oststeirischen Tertiärbecken ab. Bei HIDEN (1994/95) findet sich eine gute Zusammenstellung zur Gliederung des Badeniums des Steirischen Beckens, auf die hier verwiesen wird.

3.2. Entwicklung der rezenten Verbreitung

Nach BRENTJES (1981) banden die Gletscher der pleistozänen Eiszeiten so gewaltige Wassermengen, dass zum Höhepunkt des letzten Glazials der Meeresspiegel 110 bis 100 Meter unter dem derzeitigen NN lag. Dadurch lagen weite Bereiche des heutigen überfluteten Festlandsockels trocken. Der Persische Golf zum Beispiel war um 14.000 v. d. Z. ein trockenes Tal, durch das ein den Euphrat und Tigris vereinender Urstrom in Richtung Osten floss und erst im Golf von Oman ins Meer mündete. Die Trockenheit übertraf vermutlich die heutige, da selbst die Berghänge trotz etwa 2.000 Meter tiefer liegender Schneegrenze weniger Feuchtigkeit erhielten. Die Regenquelle der Gegenwart ist für dieses Gebiet die Verdunstung des Mittelmeeres. Zur damaligen Zeit war das Mittelmeer bis auf einige Binnenseen zurückgegangen. Eine Besiedlung dieser Gewässer durch *Trionyx* ist sicher anzunehmen, kann aber durch die heutige submarine Lage nicht durch Fossilien belegt werden.

Den Eiszeiten des Nordens entsprachen Trockenzeiten im Passatgebiet. Während der warmen Interglaziale in Europa brachten Monsune dem nordafrikanisch-arabischen Raum Regenwolken von Südwesten her. Noch um 5.500 v. d. Z. dürften die Flusstäler von Euphrat und Tigris bis zu 15 Metern unter dem heutigen Niveau gelegen haben. Selbst Hochwasser erreichten nur kleine tief eingeschnittene Flussauen. Nachdem dann reichere Regenfälle eintraten und der Meeresspiegel über die heutige Ebene anstieg, wurden die Flüsse aufgestaut. Dadurch wurde der alte Graben ausgefüllt und ein Netz vieler kleiner Arme innerhalb eines Dschungelgebietes gezogen. Im Norden schloss sich eine gut beregnete Steppe an. Jährlich drang das Meer etwa 120 Meter in die Flusstäler vor, lediglich drei Kälteeinbrüche ließen diesen Prozess stagnieren. Um 3.500 v. d. Z. lag der Meeresspiegel drei Meter über dem heutigen Normalnull, wodurch große Teile des Südirak und weite Küstenregionen der arabischen Halbinsel überflutet gewesen sein müssen. Das heutige Bild zweier Ströme in einem ausgetrockneten Land ist die Folge des Meerestrückganges im späten 4. Jahrtausend v. d. Z. sowie darauf einsetzenden Trockenheitswellen, wobei der Meeresspiegel mehrmals unter und über das heutige Niveau schwankte. In diese Zeit kam es zu einem Temperaturanstieg von etwa 3 Grad Celsius über den heutigen Durchschnitt, der aber in Wellen wieder abfiel. Diese Verhältnisse werden durch das von KASparek & KINZELBACH (1991) zusammengestellte Verbreitungsmuster von *Trionyx triunguis* und *Rafetus euphraticus* im Nahen Osten eindrucksvoll unterstützt. Demnach müssen die Populationen von *Trionyx triunguis* durch das ansteigende Mittelmeer regelrecht in die östlichen verbleibenden Flussgebiete am

Beckenrand hineingedrängt worden sein. Eine weitere Ausbreitung ins Landesinnere war an zusammenhängende Wasserwege gebunden (s. o. Oberrheingraben!), da das umgebende Trockenklima zu lebensfeindlich war. Auch dürfte erst zu dieser Zeit die Spaltung des ursprünglich gesamten südmediterranen Areals (inkl. des Tethysbeckens) des Pleistozäns in das rezente nilotische sowie ostmediterrane Teilareal erfolgt sein. Die Populationen letzterer leben unter schwierigen Bedingungen, woraus sicher die geringere individuelle Durchschnittsgröße resultiert. Auch die miozänen Exemplare Zentral-europas blieben in diesem Größenbereich von maximal 40 cm (Einfluss von Brackwasser?). Aus Ägypten hingegen sind schon aus dem Miozän Plattenreste bekannt, die auf beträchtliche Diskuslängen von über einem Meter schließen lassen (KARL 1997, 1998). Auch subfossile Reste derartiger Größe werden von hier beschrieben (BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1982).

Durch die relativ große ökologische Toleranz von *Trionyx triunguis* konnte der gesamte Paratethys- und der jeweils aussüßende Tethysraum durchgängig besiedelt werden, wodurch es zu keiner Rassengbildung kam.

Noch im Postglazial waren die heute ariden Kerne der Sahara wesentlich feuchter. Als chronologischer Indikator werden die holozänen Entwicklungsstadien des Tschadsees herangezogen. Es wird eine Differenzierung an Hand der jungquartären Seefüllungen in drei Hauptstadien vorgenommen, welche als Tschadmeer-, Bahr el Ghazal- und Tschadsee-Stadium bezeichnet werden. Das Tschadmeer war ein Binnenmeer mit einer Wasseroberfläche von etwa 320.000 km² (Kaspisches Meer 438.000 km²). Nach C₁₄-Datierungen ist eine Dauer des Tschadmeesteriums von 22.000 bis 8.500 v. d. Z. anzunehmen. Der Hochstand des Trou au Natron war vor 15.000 Jahren erreicht. Noch im Spätwurm waren die Verhältnisse im Tibesi in über 2.000 m Höhe bedeutend humider als gegenwärtig. Ein drastischer Rückgang des Tschadmeeres um mehr als 60 m erfolgte zwischen 8.500 und 5.000 v. d. Z. Hieran schloss sich eine tropische Feuchtzeit an, die das Bahr el Ghazal-Stadium kennzeichnet. Diese ist durch C₁₄-Daten für das Gebiet von Mauretanien bis zum Sudan sowie vom Tschad bis in den Mittelmeerraum für den Zeitraum zwischen 12.000 und 2.000 v. d. Z. belegt. Während diesem Stadium bestand über das heutige Trockental eine Verbindung zwischen dem damals doppelt so großen Tschadsee und dem Bodelé-See mit einer Uferlinie von etwa 240 m. Das rezente Tschadsee-Stadium wurde mit einer Austrocknung beginnend vor 2450 Jahren eingeleitet. Infolge dessen verlandete der Bodelé-See und der Tschadsee ging stark zurück. Zeitgleich bildete sich der heutige Zustand der Sahara aus. Der heutige Tschadsee ist der Rest verschiedener quartärer Seen (MÜLLER 1977). Die starken Schwankungen in der Ausbreitung der afrikanischen Vegetationszonen im Pleistozän sind in diesem Zusammenhang zu sehen (LETHMATE 1990). Die Besiedelung des westafrikanischen Areals von *Trionyx triunguis* erfolgte sicher nicht von Ostafrika über Zentralafrika, sondern vom Mittelmeerraum aus (KARL 1997). Eine Chronologie lässt sich mangels Fossilbelegen derzeit noch nicht erstellen. Generell ist das nordwestafrikanische Gebiet seit der großflächigen und tiefgreifenden Austrocknung im Bereich der heutigen Sahara und der Sahelzone für *Trionyx* unbewohnbar und kann nicht überwunden werden, im Tortonien

versperre bereits das Immergrüne Waldland-Biom der Alten Welt den Weg (Beilage 1, Fig. 7). Dem rezenten westafrikanischen Verbreitungsmuster entsprechend, lässt sich analog der östlichen vermuten, dass ursprünglich eine Besiedlung entlang der heutigen atlantischen Schelfränder erfolgte. Nach dem postglazialen Ansteigen des Meeresspiegels vollzog sich ebenfalls ein Rückzug in die verbliebenen höher gelegenen Flussabschnitte und Mündungsgebiete. Die Populationen des Tschadsees bzw. seiner südlichen Flussmündungen (!) sind als die westlichste Ausdehnung der ostafrikanischen Ausbreitungswellen anzusehen. Eine Besiedlung des Tschad über den Sudan war nur während des Bahr el Ghazal-Stadiums möglich. Eine Ausbreitung nach Westafrika über die Dschungelgebiete des Kongo erscheint unwahrscheinlich. Hier liegt ebenfalls die gleiche Barrierewirkung vor, wie beim Immergrünen Waldland-Biom der Alten Welt (Beilage 1, Fig. 5–7). Die Besiedlung des Westareals dürfte etwa zeitgleich mit den beiden anderen Gebieten seit dem späten Neogen vonstatten gegangen sein. Die seit dem späten Miozän und Pliozän bestehenden Barrieren zwischen den östlichen und westlichen Arealen zeigt die Abb. 4 für das Miozän/Pliozän (1), pleistozäne Eiszeiten (2) und Zwischeneiszeiten (3).

Durch den rezenten Isolationscharakter der jüngeren Tschadsee-Populationen ist dieses Gebiet als weiteres Refugialareal gekennzeichnet.

Das heutige ökologische Verbreitungsmuster charakterisiert *Trionyx triunguis* als einen Flachlandbewohner. Es werden nur Lebensräume erschlossen, die durch Niederrungen erreichbar sind, d. h. über langsamer fließende oder stehende Gewässer mit alluvialem Sedimenteintrag (s. Charakterisierung des Steirischen Beckens). Auch durch den xerothermen Charakter (KASparek & KINZELBACH 1991) werden keine klimatisch ungünstigeren Bergregionen besiedelt, diese stellen natürliche Barrieren dar. Keine ernstzunehmenden Barrieren waren hingegen marine Bereiche (s. KASparek & KINZELBACH 1991), worin die Ursache der weiten känozoischen Verbreitung von *Trionyx* über den gesamten Bereich der Paratethys gesehen werden muss, besonders in Zeiten zunehmender Aussübung. Von der orientalischen Spezies *Pelochelys bibroni* ist bekannt, dass regelmäßig einzelne Individuen in die offene See hinausschwimmen. Selbst fossile Reste dieser Art wurden aus dem Pliozän Australiens bekannt (GAFFNEY & BARTOLOMAI 1979) und belegen die Fähigkeit der frühen Trionychinae zu transmariner Migration.

Historisch-zoogeographisch gesehen, stellt sich der Verbreitungstypus von *Trionyx triunguis* als eines ursprünglich an der Wende Paläogen/Neogen zirkumparatethyschen¹ dar, mit Expansion über den gesamten Donauraum (Neogene Donauschildkröte) und Westasien sowie südlich bis Ägypten, bei einer Maximalausbreitung im Obermiozän (Tortonien). Durch die südliche Verlagerung des Areals infolge der nordwärts gerichteten Kontinentaldrift, das einsetzende Glazial und das großflächige Trockenfallen der Tethys- und Paratethysanteile während der Messinischen Krise verlagerte sich der Verbreitungsschwerpunkt in den südlich-mediterranen Bereich, sowie entlang der trocken gefallenen

¹ Die Paratethys war Sedimentationsbecken. Sicherlich war *Trionyx* auch fossil kein marines Element.

Schelfränder Westafrikas. Nach dem weltweiten eustatischen Ansteigen des Meeresspiegels wurde das vermutlich noch relativ zusammenhängende Areal durch großflächige selektive Verdrängung in die verbliebenen oberen Flussabschnitte geteilt. Es entstanden ein anatolisches, ein nilotisches (Nilschildkröte) und ein nigerianisches Teilareal, die auch rezent noch neben dem Tschadsee als Refugialgebiete existieren.

Die grundsätzliche Bedeutung der hier praktizierten Betrachtungsweise kommt besonders beim Vergleich mit den ichthyologischen Provinzen des tropischen und südlichen Afrika zum tragen (Beilage 2, Nebenkarte). Unter Nichtanerkennung der Konspezifität der jungkänozoischen Trionychinenreste mit *Trionyx triunguis* und einem eventuellen Erlöschen der anatolischen Populationen im letzten Glazial, würde man heute zwingend einen falschen Verbreitungstypus annehmen, d. h. unter Einbeziehung der Guineas einen charakteristisch nilo-sudanesischen. Das wiederum hätte analog der hierzu vergleichbaren Fischgruppen auf ein anderes ursprüngliches Evolutionszentrum ausschließlich in Afrika gedeutet. Allein der Oberguinea Provinz sind mehrere endemische Fischgenera eigen². Die Unterguinea Provinz zeigt u. a. eine endemische Fischfamilie³. Die westlichen Flüsse der Nilo-Sudanesischen Provinz haben ebenfalls eigene Endemismen⁴. Einige Gattungen westafrikanischer Flüsse fehlen im Nil⁵ (BÁNARESCU 1995). Diese zoogeographischen Details unterstützen die Hypothese von einer wahrscheinlich getrennten Besiedlung des west- sowie ostafrikanischen Teilareals auch von *Trionyx triunguis*.

Unter den zoogeografisch gesehen streng megagäisch verbreiteten Einheiten führt DE LATTIN (1967) neben den Paridae (Aves) und Bovidae (Mammalia) auch die Trionychidae an und macht auf einen nahezu Ausnahmeharakter der drei Gruppen aufmerksam, da hier kaum größere Verwandtschaftsgruppen vorkommen, die für die Megagäa wirklich bezeichnend wären. Die holarktische Region der Megagäa zeichnet sich dadurch aus, dass sie bis auf einen eremialen Grenzraum (Sahara, Arabien, Pakistan) keinerlei tropische Gebiete umfasst. Diese relativ unbedeutenden und für den Gesamtfaunencharakter belanglosen tropischen Randbezirke (DE LATTIN 1967) haben für die historisch-chorologische Faunenanalyse der Trionychinae aber besondere Bedeutung, da sie die einzigen rezenten Verbreitungsgebiete dieser Gruppe innerhalb der paläarktischen Subregion darstellen. Es sind Bestandteile des mediterranen Refugiums, des westlichsten, welches die Gebiete um das Mittelmeer (einschließlich Kanaren) und Anatolien umfasst

2 *Isichthys* (Mormyridae), *Liauchenoglanis* (Bagridae), *Mochokiella* (Mochokidae), *Afronandus* (Nandidae), *Prolabeo* (Cyprinidae), *Ladigesia*, *Lepidarchus* (Alestidae), *Foersichthys* (Aplocheilichthynaiae), *Thysia* (Cichlidae), *Monopterus boueti*, dazu die Süßwasserkrabben *Liberonautes* (Potamonautilidae) und *Afrithelphusa* (Gecarcinucidae).

3 Die sehr primitive Dentipicipitidae neben den Endemismen *Calamoichthys* (Polypteridae), *Boulengeromyrus*, *Ivindomyrus* (Mormyridae), *Platyglanis* (Bagride), *Polycentropsis* (Nandidae), *Sanagia*, *Prolabeops* (Cyprinidae), *Trattidion* (Clupeidae), *Plataplochilus* (Cyprinodontiformes) und *Chilochromis* (Cichlidae).

4 Ichthyoboras, Citharidium, Gobiocichla, verschiedene Synodontis, Leptotilapia irvinei und Paradistichodus.

5 *Notopterus*, *Nannaethiops*, *Phractolaemus* und *Paradistichodus* ist endemisch im westlichen Teil der Nilo-Sudan Provinz.

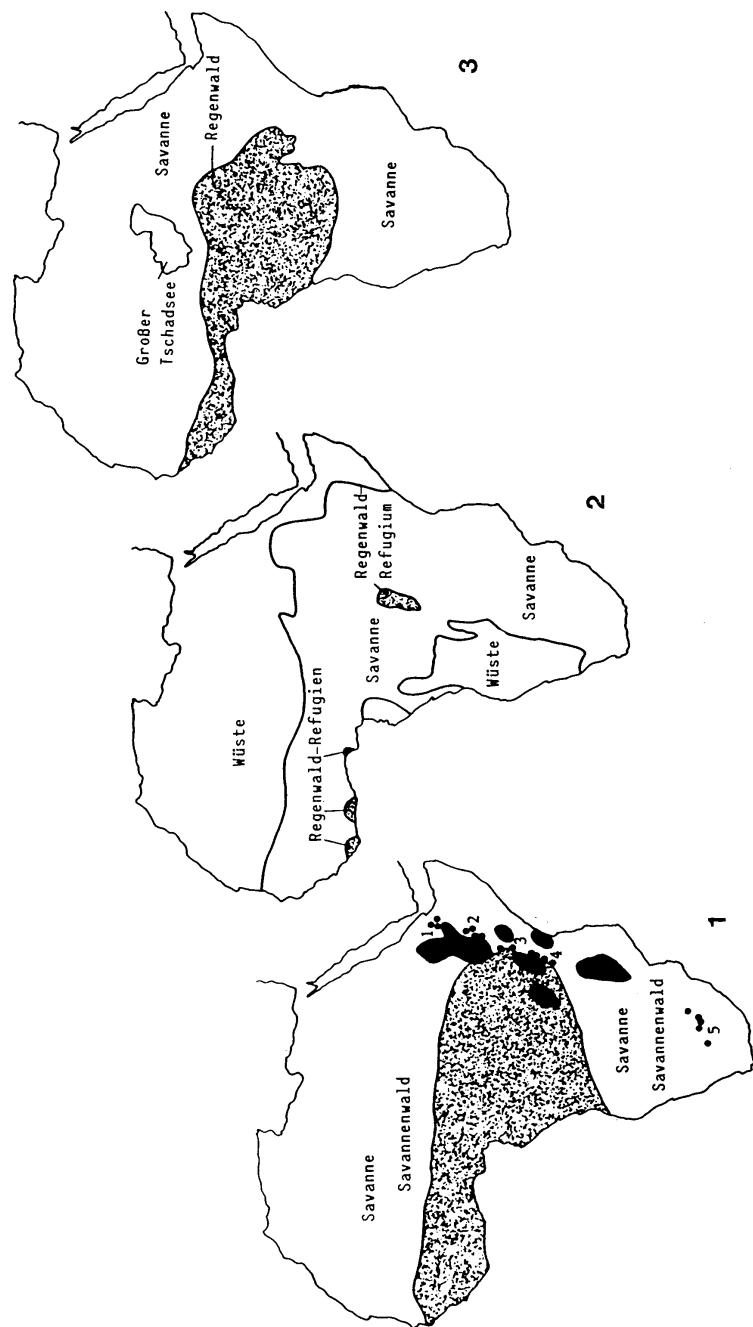


Abb. 4: Vegetationszonen Afrikas im späten Miozän (1) sowie während pleistozäner Eiszeiten (2) und Zwischenzeiten (3); aus LETHMATE (1990).
 ad (1) Hominidenfundplätze spätes Miozän bis Pliozän: 1 – Hadar, Äthiopien; 2 – Turkana See (Umo, Ileret, Koobei Fora, Lothagam); 3 – Baringo-See (Tabarin, Chesowanja); 4 – Nord-Tansania/Südkenia (Lanyanok, Penini), Olduvai, Laetoli); 5 – Südafrika (Makatansgat, Kromdraai, Sterkfontein, Swartkrans, Taung).

(DE LATTIN 1967, BÁNÁRESCU & BOSCAIU 1978). Da das rezente Verbreitungszentrum des im Neogen auch paläarktischen Genus *Trionyx* in Afrika liegt, sollen hier die zusammenfassenden Angaben zur Säugerfauna der Äthiopis nach DE LATTIN (1967) als Modell herangezogen werden, auch wenn diese Tiergruppe eine höhere Agilität besitzt. So ist die Säugerfauna der Äthiopis das Ergebnis von zwei tertiären Einwanderungswellen, welche in den sonst während langer tertiärer Perioden durch die Tethys von den übrigen großen Festländern getrennten Kontinenten, vorstießen. Die erste Einwanderungswelle kam über eine frühtertiäre Landverbindung mit Eurasien zustande, vermutlich im Eozän. Über diese Landverbindung hinweg kam der Großteil der Tiergruppen nach Afrika, aus denen sich die eigentliche altafrikanische Fauna entwickelte, die einen völlig andersartigen Charakter hatte als die rezente sowie bis zum Mittelmiozän isoliert war und in dieser Zeit eine der neotropischen ähnliche Sonderentwicklung durchmachte. Während dieser Phase könnten z. B. auch frühe Verwandte von *Lissemys* (Trionychidae: Cyclanorbinae)

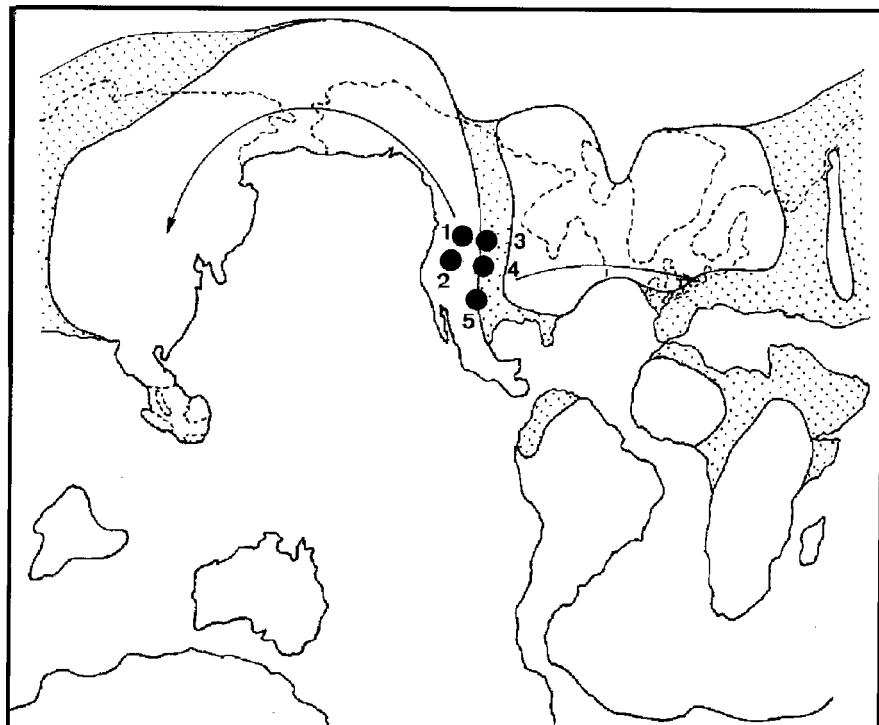


Abb. 5: Geografische Verbreitung der alttertiären Schildkrötenfundstellen Nordamerikas nach GARDNER, RUSEL & BRINKMAN (1995). Kartenvorlage nach COX & MOORE (1987).
 1) Judith River Group (Judithium), Dinosaur Provincial Park; 2) Frenchman Formation (Lancium), Killdeer Badlands; 3) Judith River Group; 4) Lance Formation (Lancium);
 5) Arapahoe Formation (Lancium).

von Asien nach Afrika eingewandert sein, die sich dann zu *Cyclanorbis* und *Cycloderma* (Trionychidae: Cyclanorbinae) entwickelt haben. Im Gegensatz zur Neotropis, die länger isoliert war, wurde die Trennung Afrikas vom benachbarten Asien um viele Jahrmillionen früher aufgehoben. Schon im mittleren Miozän kam für die Faunen der Äthiopis und der Orientalis eine breite, über Vorderasien hinwegführende Landverbindung zustande (Beilage 1, Fig. 3, 4). Diese beförderte einen intensiven Faunenaustausch, der dadurch erleichtert wurde, dass sich das Rote Meer erst nach dieser Landverbindung bildete und der Persische Golf zeitweise nicht existierte. Hervorragende Voraussetzung für einen Faunenaustausch war das in diesem Gebiet gegenüber heute humidere Klima.

4. Kartographie

4.1. Die Kartengrundlagen

Beilage 1:

Fig. 1: Eurasien im Mittelpaläozän (Danien/Thanetien), vor 60 Mio J. mit vermutlicher Herkunftsrichtung von *Tr. spec.* (ROSENKRANTZ 1923) in Dänemark. Kartenvorlagen nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982).

Fig. 2: Eurasien im Eozän (Bartonien/Priabonien), vor 40 Mio J. mit den Fundgebieten des Genus *Rafetoides* in (1) England, (2) Spanien, (3) Frankreich, (4) Zentraleuropa, (5) Dinariden. (6) kennzeichnet die Lokalität von *Trionyx gregarius* im Unteroligozän und die vermutliche Herkunftsrichtung. Kartenvorlagen nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982).

Fig. 3: Eurasien im Miozän (Aquitanien/Burdigalien), vor 20 Mio J. mit der Konstellation der fünf Gebiete von *Trionyx*: (1) Steirisches Becken (*Tr. triunguis*), (2) Nepal (*Tr. spec.*), (3) Innermongolei (*Tr. gregarius*) und möglicher Beziehungen. Kartenvorlagen nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982).

Fig. 4: Wie Fig. 3. Beziehungen zwischen Tethys und Paratethys sowie der Landbrücke über den vorderen Orient. Nach LETHMATE (1990).

Fig. 5: Beginn der Entstehung des Immergrünen Waldland-Bioms der Alten Welt vor 25–18 Mio J. Wie Fig. 4.

Fig. 6: Ausbreitung des Immergrünen Waldland-Bioms der Alten Welt vor 15–12 Mio J. Wie Fig. 4.

Fig. 7: Maximale Ausbreitung des Immergrünen Waldland-Bioms vor 12–8 Mio J. Möglicher Beginn der Aufteilung in die Teilpopulationen (2) Anatoliens, (3) Nordost- und (1) Westafrikas. Das bis heute isolierte Areal von *Rafetus euphraticus* (4) könnte demnach erst nach Ausbreitung des Immergrünen Waldland Bioms besiedelt worden sein. Wie Fig. 4.

Fig. 8: Verbreitung der Restgewässer der Paratethys und Tethys in Eurasien zur Zeit der Messinischen Krise, vor ca. 7–5,5 Mio J., nach BANARESCU (1991).

Fig. 9: Die noch im Eozän bestandene Verbindung zwischen Nordamerika und Europa über Grönland [GL] mit dem Vorkommen von *Trionyx spec.* in Dänemark. Für die Ausbreitung waren die Geer-Route [G] oder die Thule-Route [T], besser Passagen, möglich. Nach COX & MOORE (1987).

Fig. 10: Paläogeographische Karte von Zentraleuropa für das Mitteleozän, nach HARMS & SCHAAL (1996) und KARL (1997). *Rafetoides austriacus* [1–7], *Rafetoides henrici* [8–12], *Eurycephalochelys fowleri* [13]. 1 = Kis-Györ, HUN, 2 = Siverich (Mte. Promina), SLOV, 3 = Haunsberg b. St. Pankratz, A, 4 = Grube Prinz von Hessen, Geiseltal (Neumark-West und Mücheln), D, 5 = Borken, D, 6 = Grube Messel b. Darmstadt, D, 7 = Eckfelder Maar, D, 8 = Brüsseler Becken, B, 9 = Pariser Becken, F, 10 = Hampshire, GB, 11 = Kent, GB, 12, 13 = Sussex, GB.

Beilage 2:

Verbreitung von *Trionyx triunguis* in Zeit und Raum. Kombinierte Karte Eurasiens und Afrikas mit rezenten (dünn) und tertiären Küstenlinien (dick). Verbreitungsangaben für fossile Reste siehe Fundstellenliste, rezente Verbreitung nach ATATÜR (1979), IVERSON (1992), KASparek & KINZELBACH (1991) und LOVERIDGE & WILLIAMS (1957).

Nebenkarte: Ichthyologische Provinzen des tropischen und südlichen Afrika nach ROBERTS aus BANARESCU (1995). Das Bild der rezenten rein afrikanischen Verbreitung von *Trionyx triunguis* deckt sich mit dem Nilo-Sudanesischen Muster (3) einschließlich der Ober- und Unterguineas (1, 2).

4.2. Fundstellenliste

Die Lokalitäten werden alphabetisch geordnet und laufend nummeriert aufgelistet. Die Kartenzuweisungen erfolgen in den Abschnittsüberschriften. Die Referenznummern der entsprechenden Fundkomplexe sind in eckigen Klammern angefügt (siehe Beilage 2).

4.2.1. Paläozän (Beilage 1, Figur 1)

1. Auvergne, F, Menat (Puy de Dôme) (BERGOUNIOUX 1936 nach BROIN 1977). [3]
2. Cernay-les-Reims et Mont-de-Berru, Val de Marne, F (DE BROIN 1977). [3]
3. Châlons-sur Vesle, Val de Marne, östl. Pariser Becken, F (BERGOUNIOUX 1932 nach DE BROIN 1977). [3]
4. Dormal, B, TP 3, Landenien (GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [2]
5. Erquelinnes und Erquelinnes II, Hainault, B, O-Landenien (?Sparnatién) (DE BROIN 1977, GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). Locus typicus: *Trionyx erquelinnensis* DOLLO 1909 nomen nudum. [2]
6. Hainin, B, TP 2, Montien (GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [2]
7. Kopenhagen I, DK, ?Danien, Crinia-Kalk, Paläozän (ROSENKRANTZ 1923, HUMMEL 1929, 1932, RUSSEL 1981). [1]
8. Orp-le-Grand, Brabant, B, U-Landenien (U-Sparnatién + Thanetien? (DE BROIN 1977, GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [2]
9. Trier de Leval, Hainault, B, U-Landenien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *Trionyx levalensis* DOLLO 1909 nomen nudum. [2]
10. Vinalmont, B, TP 3, Thanetien GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [2]

4.2.2. Eozän (Beilage 1, Figur 2; für Zentraleuropa auch Beilage 1, Figur 10 mit eigener Legende)

1. Agéen Lemoine, Pariser Becken, F, Cuisien (DE BROIN 1977). [3]
2. Argenton-sur-Creuse, Indre, F, U-Lutetien (DE BROIN 1977). [3]
3. Avenay, Val de Marne, Pariser Becken, F (DE BROIN 1977). [3]
4. Avesa, siehe Monte Bolca, I (BERGOUNIOUX 1935). [6]
5. Ay, Val de Marne, Pariser Becken, F (DE BROIN 1977). [3]
6. Balegem, B, TE 2, Lutetien (Ledium) (GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [1]
7. Bruxelles, B, TE 2, Lutetien (HUMMEL 1932, GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988).
Locus typicus: *Tr. bruxellensis* WINKLER 1869a,b. [1]
8. Cabrerizos-Aldealengua, E, O-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
9. Caenes B-2 und 5, E, O-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
10. Cañizal, E, O-Heodonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994)⁶. [2]
11. Condé-en Brie, Aisne, Pariser Becken, F, Sparnatiens-Cuisien (DE BROIN 1977). [3]
12. Corrales, E, M-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
13. Cuis, Val de Marne, Pariser Becken, F, Cuisien verm. (DE BROIN 1977). [3]
14. Eckfelder Maar, D, Mitteleozän (GRÖNING & BRAUCKMANN 1996). [4]
15. Epernay, Umgebung, Val de Marne, Pariser Becken, F, Eozän (DE BROIN 1977). [3]
16. Falaise de Baby, Gironde, F, O-Eozän (DE BROIN 1977). [3]
17. Gassino, Piemont, I, Bartonien (?Lutetien) (SACCO 1889, HUMMEL 1929, 1932). [6]
18. Geiseltal bei Halle/S. (inkl. Tagebau Neumark-West, Mücheln und Cecilie, D, Lutetien (BARNES 1927, HUMMEL 1935, KRUMMBIEGEL 1963, KARL 1993, 1997). [4]
19. Grauves, Val de Marne, Pariser Becken, F, Cuisien (DE BROIN 1977). [3]
20. Grube Messel bei Darmstadt, D, Lutetien (HUMMEL 1927, 1929, 1932, KARL 1997, 1998). Locus typicus: *T. messelianus* REINACH 1900, *T. m. var. lepsiussii* HARRASSOWITZ 1919, *T. m. var. kochi* HUMMEL 1927. [4]
21. Grube „Prinz von Hessen“, D, Lutetien (HUMMEL 1927, 1932, KARL 1997, 1998). [4]
22. Hammersdorf bei Hermannstadt, ROM, Mitteleozän (PETERS 1855, HUMMEL 1929, 1932). [5]
23. Haunsberg bei Sankt Pankraz, A, Cuisium (SCHLEICH 1987, KARL 1996, 1997). [5]
24. Issel, Aude, Languedoc, Lutetien (DE BROIN 1977). *Trionyx doduni* GRAY 1831. [3]
25. Kis Györ, H (PETERS 1858, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997). [5]

⁶ Das Fragment 9305 nach JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994 zeigt ausgeprägtes Ornament in C IV. Das wird hier vorbehaltlich bis zu vollständigerem Material als Kriterium der Zugehörigkeit zum Genus *Rafetoides* gesehen.

26. Klausenburg in Siebenbürgen, ROM, Bartonien (LÖRENTHEY 1903, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. clavatomarginatus* LÖRENTHEY 1903. Siehe auch Cluj (Kolozsvár). [5]
27. La Grave, Commune de Bonsac, F, O-Eozän (DE BROIN 1977). Locus typicus: *Trionyx laurillardi* GRAY 1831 nomen nudum. [3]
28. Los Pradejones, E, O-Heodonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
29. Los Regatones, E, O-Heodonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
30. Mancy, Val de Marne, Pariser Becken, F, Cuisien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *Trionyx michauxi* DE BROIN 1977. [3]
31. Maransart, B, TE 2, Lutetien (M-Rhenanien) (GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [1]
32. Mazaterón, E, O-Rhenanien–U-Headonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
33. Melsbroek, B, TE 2, Lutetien (M-Rhenanien) (GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). [1]
34. Molino del Pico, E, O-Headonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
35. Monte Bolca bei Verona, I, Lutetien (NEGRI 1892, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. capellini* NEGRI 1892, *T. conjugens* SACCO 1894, *T. affinis* NEGRI 1892, *T. gemallaroii* NEGRI 1892, *T. intermedius* BERGOUNIOUX 1953. [6]
36. Montelon, Val de Marne, Pariser Becken, F, Cuisien (DE BROIN 1977). [3]
37. Montmartre, Seine, Pariser Becken, F, Ludien, O-Eozän (DE BROIN 1977). Locus typicus: *Trionyx parisiensis* H.v.MEYER 1832 nomen nudum. [3]
38. Mutigny, Val de Marne, Pariser Becken, F, Sparnatién (DE BROIN 1977). [3]
39. Parada de Rubiales, E, O-Heodonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
40. Piliszentiván, Komitat Pest, Umgebung von Budapest, HUN, Obereozän (MLYNARSKI 1966). [5]
41. Santa Clar de Avedillo, E, M-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
42. Sanzoles, E, M-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
43. Siverich am Monte Promina, Voca, SLO, Auversien (PETERS 1858, HUMMEL 1927, 1929, 1932, KARL 1997, PAUNOVIC 1984, 1986), Locus typicus: *T. austriacus* PETERS 1858. [5]
44. Stolzenbach bei Borken, D, Mitteleozän (SCHLEICH 1994, KARL 1997). [4]
45. Tardemayas I und II, E, U- oder M-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
46. Valdegallina, E, U-oder M-Rhenanien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]
47. Villoruela, Zamora, Salamaca, E, O-Headonien (JIMÉNEZ FUENTES & ALONSO ANDRÉS 1994). [2]

4.2.3. Oligozän (Beilage 1, Figur 2)

1. Aghiresu, Siebenbürgen, ROM, Oberoligozän (MLYNARSKI 1966). [5]
2. Agnana, Piemont, I, Chattien (PORTIS 1885, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. oligocenicus* PORTIS 1885. [6]
3. Aix-en-Provence, F, Stampien oder U-Aquitanien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *T. maunoiri* FITZINGER 1836. [3]
4. Altenburg III (Tagebau) bei Borken, D, U-Mitteloligozän (GRAMANN 1956, SCHLEICH 1994), Locus typicus: *T. borkenensis* GRAMANN 1956. [4]
5. Alzey, D, Rupelien (REINACH 1900, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. boulengeri* REINACH 1900. [4]
6. Armissan, F, Stampien-Aquitanien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *Trionyx armisanensis* GERVAIS, *T. mourieri* BERGOUNIOUX 1935, *T. ciryi* BERGOUNIOUX 1935, *T. chaubetii* BERGOUNIOUX 1935, *T. acutiformis* BERGOUNIOUX 1935 nomina nuda et synonyma. [3]
7. Bodajk, östlicher Teil des Bakony-Gebirges, HUN, Mitteloligozän (MLYNARSKI 1966). [5]
8. Boom, B, TO 3, Rupelien (HUMMEL 1932, GROESSENS VAN DYCK & SCHLEICH 1988). Locus typicus *Tr. stormsi* DELHEID 1899, nomen nudum.
9. Caignac, Haute-Garonne, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
10. Cetătea bei Cluj, Siebenbürgen, ROM, Oberoligozän (MLYNARSKI 1966). Locus typicus: *T. clavatomarginatus* LÖRENTHEY 1903. [5]
11. Dieupentale, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). Locus typicus *T. deupentalensis* BERGOUNIOUX 1935. [3]
12. Espenhain bei Leipzig, D, Rupelien (KARL 1993). [4]
13. Gaillac, F, M-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
14. Gombeth bei Borken, D, U-Mitteloligozän (SCHLEICH 1986). [4]
15. Grépiac, Umgebung, F, O-Stampien verm. (DE BROIN 1977). [3]
16. Hautevignes, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). Locus typicus *T. amansi* GRAY 1831. [3]
17. Ignago und Salcedo, E, Unteroligozän (BERGOUNIOUX 1953), Locus typicus: *T. irregularis* BERGOUNIOUX 1953. [3]
18. Kaukasus, o. n. A., *Trionyx* und *Plastomenus* aus angrenzenden Gebieten (BAKRADZE & CKHIKVADZE 1988). [7]
19. Kiscell in Budapest, HUN, Rupelien (MLYNARSKI 1966). [5]
20. La Milloque, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
21. La Rocchette, Waadland, CH, Chattien, Stampien (PORTIS 1882, HUMMEL 1929, 1932, RIEPPEL 1979), Locus typicus: *T. rochettianus* PORTIS 1882, *T. lorioli* PORTIS 1882, *T. valdensis* PORTIS 1882. [3]
22. La Souys, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
23. Monteviale bei Vincenza, I, Rupelien (NEGRI 1893, HUMMEL 1929, 1932, BERGOUNIOUX 1953), Locus typicus: *T. italicus* SCHAUROTH 1865, *T. schaurothianus*

- NEGRI 1893 (?*T. capellini* var. *schaurothiana* NEGRI 1893 nach KUHN 1964), *T. capellini* var. *montevialensis* NEGRI 1892, *T. capellini* var. *perexpansa* SACCO 1895, *T. capellini* var. *gracilina* SACCO 1895, *T. insolitus* BERGOUNIOUX 1953. [6]
24. Neumühle bei Weinheim, D, Rupelien. [4]
 25. Pechbonnieu, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
 26. Peissenberg, D, Chattien (SCHLEICH 1985). [4]
 27. Penzberg, D, Chattien (SCHLEICH 1985). [4]
 28. Pourquette, Sainte-Marthe, commune d' Eymet, F, U-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
 29. Rabastens, F, M-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
 30. Saint-Gérand-le-Puy, Allier, F, O-Stampien und U-Aquitanien (DE BROIN 1977). [3]
 31. Saint-Sulpice-de Guillerague, F, O-Stampien, marin (DE BROIN 1977). [3]
 32. Saint-Thomas, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). [3]
 33. Saint-Vivien-de-Monségur et Monségur, F, O-Stampien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *T. burdigalensis* BERGOUNIOUX 1935. [3]
 34. Samland o. n. A., PL, Mitteloligozän (DAMES 1894, HUMMEL 1929, 1932). [4]
 35. Trifail (Trbovlje), SL, Chattien (TEPPNER 1913, 1914, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. stadleri* TEPPNER 1913, *T. petersi* var. *trifailensis* TEPPNER 1914. [5]
 36. Volx, F, Stampien oder U-Aquitanien? (DE BROIN 1977). [3]
 37. Zornheim bei Mainz, D, O-Oligoziän–U-Miozän (GERGENS 1860, HUMMEL 1929, 1932, SCHLEICH 1988, KARL 1993, 1997), verm. Eier von *Aspidonectes gergensi* H. v. MEYER – Diskussion s. KARL 1993. [4]

4.2.4. Miozän (Beilage 2)

1. Aarau, CH, ?Aquitanien (H. v. MEYER 1839, HUMMEL 1929, 1932). [9]
2. Aillas, F, M-Aquitanien (DE BROIN 1977).
3. Aksyir, Akcharaskaer Schichten, Miozän (CKHIKVADZE 1989). [20]
4. Aktau, Kazachstan, U-Miozän (CKHIKVADZE 1989). [19]
5. Anried bei Dinkelscherben, D, M-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
6. Appertshofen bei Ingolstadt, D, O-Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]
7. Artenay, Loiret, F, M-Burdigalien (DE BROIN 1977). [1]
8. Au bei Wien, A, Tortonien (ARTHABER 1898, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. rostratus* ARTHABER 1898, Homonym = *Amyda cartilagineus* nach KARL 1998. [11]
9. Auerbach, WNW Augsburg, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
10. Avaray, Loir-et-Cher, F, O-Burdigalien (DE BROIN 1977). [2]
11. Baigneaux-en-Beauce, F, O-Burdigalien (DE BROIN 1977). [2]
12. Baltringen in Württemberg, D, Burdigalien (HUMMEL 1929, 1932). [9]
13. Bjelometscheska, nördlicher Kaukasus, unt. M-Miozän, Tschokrak (MN 5) (CKHIKVADZE 1989). Locus typicus: *Trionyx danovi* CKHIKVADZE 1989. [22]

14. Belluno, I, Miozän (BERGOUNIOUX 1953), Locus typicus: *T. subangularis* BERGOUNIOUX 1953. [23]
15. Bjenara, S-Grusinien, Aquitanien, auch O-Grusinien (CCHKIVADZE 1989). [22]
16. Bergla bei Eibiswald, A, Aragonien. [12]
17. Beuren (Kr. Giessen), D, Tortonien-Sarmatien (EIKAMP 1978, KARL 1997). [7]
18. Bognasco, Piemont, I, ?Burdigalien (MICHELOTTI 1861, HUMMEL 1929, 1932). [33]
19. Brestány, CR, Neogen (Miozän), *Trionyx boemicus* (24 cm) (TUREK, MAREK & BENES 1997). [10]
20. Britisch Ostafrika o. n. A. ?Kenia, Aragonien (ANDREWS 1914, HUMMEL 1929, 1932).
21. Brüx bei Dux, CR, Aragonien (LAUBE 1900, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. aspidiformis* LAUBE 1900. [10]
22. Brunn bei Eibiswald, A, Aragonien. [12]
23. Brusturi, Siebenbürgen, ROM, O-Pannonien (MLYNARSKI 1966). [15]
24. Budapest, Rákos und Pestszentlörine, HUN, O-Pannonien (MLYNARSKI 1966). Locus typicus: *T. pseudovindobonensis* SZALAI 1934. [14]
25. Burgholz bei Simbach am Inn, D, O-Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]
26. Cagliari und Sassari auf Sardinien, I, O-M-Helvetien (PORTIS 1901, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *Procyclanorbis sardus* PORTIS 1901. [24]
27. Castelnau d' Arbieu, F, U-Helveticum (DE BROIN 1977). [5]
28. Ceva bei Mondovi, Piemont, I, Mittelmiozän (PORTIS 1879, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. pedemontanus* PORTIS 1879. [23]
29. Chavaignes, F, U-Helvetien (DE BROIN 1977). [5]
30. Dechbetten bei Regensburg, D, U-Astaracien (AMMON 1911, HUMMEL 1929, 1932, SCHLEICH 1985, KARL 1997), Locus typicus: *T. brunhuberi* AMMON 1911. [9]
31. Dénéze, F, U-Helveticum (DE BROIN 1977). [2]
32. Derching, NE Augsburg, D, M-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
33. Devinská nová vés, SW-Slowakei, Tortonien (MLYNARSKI 1966). [41]
34. Dietrichsberg b. Vacha, Vorderrhön, D, Aragonien (KARL 1993, 1997, 1998). [8]
35. Dinkelscherben, D, M-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
36. Diósd bei Budapest, HUN, Älteres Pannonien (MLYNARSKI 1966). [14]
37. Eggenburg, A, Burdigalien (DEPÉRET 1895, HUMMEL 1929, 1932). [9]
38. Eggingen, Mittelhart bei Ulm, D, U-Agenien (SCHLEICH 1985). [9]
39. Eibiswald, A, Aragonien (PETERS 1855, HOERNES 1881, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. septemcostatus* HOERNES 1881. [12]
40. Eldari, Kaukasus, Sarmatien (BAKRADZE & CCHKIVADZE 1988). [21]
41. Etés, Kotyháza, Komitat Nógrád, HUN, Untermiozän (MLYNARSKI 1966). [14]
42. Feisternitz bei Eibiswald, A, Aragonien (HOERNES 1881, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. petersi* HOERNES 1881. [12]
43. Fischbach bei Biberach, D, m-O-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
44. Fohnsdorf, A, Aragonien. [12]
45. Friedberg bei Augsburg, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
46. Gans, F, Aquitanien (DE BROIN 1977). [5]

47. Gerlenhofen, 7 km SSE Neu-Ulm, D, Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
48. Grund bei Wien, A, Helvetien (PETERS 1855, HUMMEL 1929, 1932). [11]
49. Günzburg an der Donau, D, Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]
50. Häder, 3,5 km ENE Dinkelscherben, D, Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
51. Hammerschmiede, 6 km N Kaufbeuren, D, Vallesien (SCHLEICH 1985). [9]
52. Hammerstetten, 3 km WSW Burgau, D, Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
53. Haslach bei Ulm, D, Aquitanien (HUMMEL 1929, 1932). [9]
54. Hechtsheim bei Mainz, D, Aquitanien (H. v. MEYER 1844, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1993, 1997), Locus typicus: *Aspidonectes gergensi* H. v. MEYER 1844. [7]
55. Heggbach bei Biberach an der Riss, D, Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
56. Hernals bei Wien, A, U-Sarmatien (PETERS 1855, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. vindobonensis* PETERS 1855. [11]
57. Hochgeländ, SSE Biberach, D, Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
58. Höwenegg bei Singen, D, Vallesien (SCHLEICH 1985). [9]
59. Hohenlocher Tobel bei Oberzell, SW Ravensburg, D, M-O-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
60. Ingolstadt, D, M-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
61. Iori, Kaukasus, Sarmatien (BAKRADZE & CKHIKVADZE 1988). [21]
62. Jettingen in Schwaben, 5 km SSE Burgau, D, Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
63. Karatamak, nördl. Pri-Aral, Aralsker Schichten, O-Miozän (CKHIKVADZE 1989). [19]
64. Kintykche I, nördl. Pri-Aral, Aralsker Schichten, O-Miozän (CKHIKVADZE 1989). [19]
65. Klein Mileschty, Moldavien, M-Sarmatien, Locus typicus: *Trionyx moldaviensis* KHOSATZKI 1986. [16]
66. Klösterle in Böhmen, CR, Untermiozän (STUR 1874, HUMMEL 1929, 1932). [10]
67. Korneuburg bei Wien, A, Helvetien (GLAESSNER 1926, HUMMEL 1929, 1932). [11]
68. Kutschlin in Böhmen, CR, Aquitanien (LAUBE 1882, HUMMEL 1929, 1932). [10]
69. Kysylkum, Turkmenien, Tandyrckhinsker Schichten, O-Miozän–U-Pliozän (CKHIKVADZE 1989). [26]
70. Langenau 1 bei Ulm, D, Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]
71. Langenmoosen, SW Neuburg an der Donau, D, Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]
72. La Romieu, F, Burdigalien (DE BROIN 1977). [5]
73. Leipheim bei Günzburg, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
74. Le Locle im Kanton Neuchâtel, CH, M-O-Astaracien, O-Süsswassermolasse (JACCARD 1888, HUMMEL 1929, 1932, RIEPPEL 1979: Horizont s. 58). [29]
75. Léognan, F, Burdigalien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *T. aquitanicus* DELFORTRIE 1870. [5]
76. Loreto bei Wien, A, Tortonien (FITZINGER 1836, PETERS 1855, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. partschii* FITZINGER 1836. [11]
77. Malta o. n. A., Miozän (LYDEKKER 1891, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. melitensis* LYDEKKER 1891. [28]
78. Massendorf bei Dingolfing, D, O-Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]

79. Meikop I und II, Kaukasus, M-Sarmatien (CCHKVADZE 1989, BAKRADZE & CCHKVADZE 1988). *Tr. khosatzkyi* CCHKVADZE 1983. [21]
80. Moghara, Ägypten, Aragonien (REINACH 1903, DACQUE 1912, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. senckenbergianus* REINACH 1903. [42]
81. Monte Bamboli/Toskana, I, Sarmatien (RISTORI 1895, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. bamboli* RISTORI 1895, *T. portisi* RISTORI 1895, *T. senensis* RISTORI 1895. [30]
82. Münzenberg, Hessen, D, Aquitanien (HUMMEL 1927, KARL 1993, 1997), Locus typicus: *T. münzenbergensis* HUMMEL 1927, nomen nudum. [7]
83. Nuceto, Sasselio und Santa Giustina/Piemont, I, Burdigalien (PORTIS 1883, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. anthracotherium* PORTIS 1883. [23]
84. Oberbernbach 1 bei Aichach, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
85. Oberhausen, S Pfaffenhofen, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
86. Oberkirchberg bei Ulm, D, O-Orleanien (SCHLEICH 1985). [9]
87. Oehningen am Bodensee, Schienerberg, CH, M-O-Astaracien (WINKLER 1869a, b, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. teyleri* WINKLER 1869. [29]
88. Oerlikon im Kanton Zürich, CH, Obere Süsswassermolasse, Obermiozän (RIEPPEL 1979), Locus typicus: *T. reticulatus* RIEPPPEL 1979. [29]
89. Oggenhof bei Augsburg, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
90. Pantischtschara, Kaukasus, Sarmatien (BAKRADZE & CCHKVADZE 1988). [21]
91. Pécs, Bruch Sziget, HUN, ?Pannonien (MLYNARSKI 1966). [14]
92. Pöflingbrunn bei Wies, A, Miozän, marin (KARL 1997). [12]
93. Pontlovoy, Loir-et-Cher, F, U-Helvetien (DE BROIN 1977). [2]
94. Pont-Pourquey, F, Burdigalien (DE BROIN 1977). [5]
95. Preschen bei Billin, CR, Aragonien (LAUBE 1898, 1900, LIEBUS 1930, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. preschenensis* LAUBE 1898, *T. bohemicus* LIEBUS 1930, *T. elongatus* LIEBUS 1930. [10]
96. Ravensburg, D, m-O-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
97. Reisenburg, 2 km ENE Günzburg, D, M-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
98. Ristawi, Kaukasus, Sarmatien (BAKRADZE & CCHKVADZE 1988). [21]
99. Ronca, I, Auversien (PORTIS 1885, HARRASSOWITZ 1919, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. roncensis* HARRASSOWITZ 1919. [21]
100. Rosshaupten bei Burgau, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
101. Sandelzhausen bei Mainburg, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
102. Sant Marein bei Graz, A, ?Miozän, Holzmannsdorfberg–Sandgrube Edelsbrunner (KARL 1997). [12]
103. Sarybulak/Saizan, Pkt: y, Sarybulaker Folge, Mittelmiozän, Locus typicus: *Trionyx (Pelodiscus) jakhimovitchae* CCHKVADZE 1989. [25]
104. Schönegg bei Wies, A, Aragonien (PETERS 1855, HERITSCH 1909, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. stiriacus* PETERS 1855, *T. peneckeii* HERITSCH 1909. [12]

105. Schönenberg, 3,5 km SW Jettingen, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
106. Schönweg b. St. Andrä im Lavanttal, A, Miozän (WANK 1977, 1991, 1992, KARL 1997). *Trionyx petersi* HOERNES var. *siegeri* HERITSCH beschrieben von MOTTL (1967). [12]
107. Schwechat, Flughafen Wien, A, O-Pannonien (BACHMAYER 1966). [11]
108. Sewastopol, M-Sarmatien (CKHIKVADZE 1989). [17]
109. Stätzling (= Stätzling, Friedberg und Mühlberg) bei Augsburg, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
110. Sèvres, Loir-et-Cher, F, O-Burdigalien (DE BROIN 1977). [2]
111. Thannhausen in Schwaben (Gärtnerei Geiselmann), D, u-M-Astaracien (SCHLEICH 1985, KARL 1993). [9]
112. Thenay, Loir-et-Cher, F, U-Helvetien (DE BROIN 1977). [2]
113. Tobisegg/Steiermark, A, ?Miozän (KARL 1997). [12]
114. Tränkmühle, 3,5 km SW Aichach, D, U-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]
115. Turgai, Saizansker Becken, nördl. Aral-Umgebung, Kazachstan, U-Miozän (BAKRADZE & CKHIKVADZE 1988). [25]
116. Turnau bei Görtschach, D, Miozän (HERITSCH 1909, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. sophiae* HERITSCH 1909. [12]
117. Várvalota, Nördliches Bakony Gebirge, HUN, Tortonien (MLYNARSKI 1966). [14]
118. Viehhausen bei Regensburg/Alting, D, U-Astaracien (FUCHS 1938, SCHLEICH 1985, 1985), Locus typicus: *T. bohemicus* var. *jaegeri* FUCHS 1938. [9]
119. Voca, KR, Mittelmiozän (HUMMEL 1929, 1932). Locus typicus: *T. croaticus* KOCH 1915. [27]
120. Vordersdorf, A, Miozän (HERITSCH 1909, HUMMEL 199, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. sophiae*, *T. siegeri* HERITSCH 1909. [12]
121. Wadi Faregh (Wadi el Farig), Ägypten, Untermiozän (REINACH 1903, DACQUE 1912), Locus typicus: *T. senckenbergianus* REINACH 1903, s. a. Moghara. [42]
122. Walda, Weidorf bei Pöttmes, D, M-Aragonien (SCHLEICH 1985). [9]
123. Wartenberg bei Erding, D, U-Vallesien (SCHLEICH 1985). [9]
124. Weisenau bei Mainz, D, Aquitanien (s. 22). [7]
125. Westerwald, D, Untermiozän (H. v. MEYER 1849, HUMMEL 1929, 1932). [7]
126. Wies bei Eibiswald, D, Helvetien (HOERNES 1892, HERITSCH 1909, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. hilberi* (HOERNES 1909). [12]
127. Wulfertshausen bei Augsburg, D, u-M-Astaracien (SCHLEICH 1985). [9]

4.2.5. Pliozän (Beilage 2)

1. Barault Capen, Siebenbürgen, ROM, Oberpliozän (MLYNARSKI 1966). [32]
2. Borsec, Siebenbürgen, ROM, Pliozän (MLYNARSKI 1966). [32]
3. Chalon, Arabische Wüste, EGYPT, ?Tertiär (LYDEKKER 1889, HUMMEL 1929, 1932). [33]
4. Dêr Baramûs, Natrontal, EGYPT, Pliozän (REINACH 1903, DACQUE 1912). [31]

5. Eppelsheim, D, Pontien (KAUP 1834, HUMMEL 1929, 1932, KARL 1997), Locus typicus: *T. oweni* KAUP 1834. [34]
6. Garet el Muluk, Natrontal, EGYPT, Pliozän (Dacquè 1912). [31]
7. Malpessi bei Poggio alle Monache, I, Piacentien (LAWLEY 1876, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. pliocenicus* LAWLEY 1876 preocc. non *T. plioicaenicus* REINACH 1903. [35]
8. Natrontal o. n. A., EGYPT, Mittelpliozän (REINACH 1903, DAQUÉ 1912, HUMMEL 1929, 1932), *T. plioicaenicus* REINACH 1903. [31]
9. Oberitalien o. n. A., I, ?Pliozän (PORTIS 1885, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. cortesii* (syn. *Aspilus Cortesii*) PORTIS 1885. [35]
10. Perpignan, Ostpyrenäen, F (DE BROIN 1977). [36]
11. Sables de Montpellier, Hérault, Languedoc-Roussillon, F (DE BROIN 1977). Locus typicus: *T. pompignanensis* BERGOUNIOUX 1933, *T. Blayaci* BERGOUNIOUX 1933, *T. rotundiformis* BERGOUNIOUX 1933. [36]
12. San Stefano Roero/Piemont, I, Astien (SACCO 1889, HUMMEL 1929, 1932), Locus typicus: *T. pliopedemontanus* SACCO 1889. [37]

4.2.6. Pleistozän/Holozän

1. Abusis bei Kairo, XX. Dynastie, leg. Dr. E. BAUMWARTH 1913, SMNF (KARL 1997). [38]
2. Biskat-el-Querun-See, Fayum, Ägypten, Holozän (STROMER 1902: *T. aegyptiacus* = *T. triunguis* FORSKÅL 1775, DAQUÉ 1912, HUMMEL 1929, 1932). [39]
3. Elephantine, Oberägypten, Altes Reich bis 1. Zwischenzeit (2635–2040 v. Chr.) z. T. 26 Dyn. (BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1982, KATZMANN 1990). [40]
4. Koobi Fora, Turkana-See, Pleistozän Kenia (WOOD 1979 occ. zit., MEYLAN et al. 1990).
5. Nag ed-Der, Oberägypten, Mittleres Königreich, 2134 v. d. Z. (TREVILLE 1975). [40]

5. Hypothetische Evolution

Nach den bisher zusammengetragenen Ergebnissen lässt sich der hypothetische Entwicklungsgang des Genus *Trionyx* nach folgenden Akzenten rekonstruieren⁷:

- Während des Eozäns lebte auf der Britischen Insel, der Europäischen Landbrücke und auf den südlich vorgelagerten Insel- und Halbinselbereichen ein Genus von

⁷ Frühere, längere Zeit bedeutsame Evolutionshypothesen zu den Trionychidae und den Trionychinae im Besonderen stammten von HARRASSOWITZ (1922a, b) und HUMMEL (1927, 1928).

Trionychinae, welches hier unter *Rafetoides* KARL 1997 begriffen wird und in zwei Spezies, eine nordwestliche (*Species typica*) *Rafetoides henrici* (OWEN 1849) und eine südöstliche *Rafetoides austriacus* (PETERS 1858) zerfiel. Die zweite bislang sicher nachgewiesene Gattung für das Eozän Europas (England) ist *Eurycephalochelys* MOODY & WALKER 1970. (Beilage 1, Fig. 2, 10)

- Dieses Genus *Rafetoides* KARL 1997, dessen (kretazischer) Ursprung noch nicht bekannt ist, gehört auf Grund morphologischer Befunde aber in der frühen Verwandtschaft von Vertretern des Tribus Apalonina wie *Rafetes* und *Apalone* sowie auch *Aspideretoides* aus der Judith-River-Formation Nordamerikas zu suchen sein wird, lebte nachweislich bis zum Ausgang des Obereozäns. Seit dieser Zeit sind generell Auflösungserscheinungen der Merkmale (Ornament C IV, Zahl der Processus cardinus masculi, Proportionen der Xiphiplastra, Coracoidform) manifest (syn. *Trionyx boulengeri* REINACH 1900). Im Chattien tritt erstmalig *Trionyx triunguis* in der Paratethys auf. Ein weiterer Vertreter dieses Genus, *Trionyx gregarius*, der bisher einzige sichere vor *Trionyx triunguis*, lebte im frühen oder Mitteloligozän der Innen Mongolei auf der asiatischen Kontinentalplatte. (Beilage 1, Fig. 2, 3)
- Verwandte von *Aspideretoides* könnten sich sowohl vom amerikanischen Teil der gemeinsamen Kontinentalplatte über die Landverbindung Alaska-Kamtschatka in den ostasiatischen Teil ausgebreitet haben. Besonders untermauert wird die Hypothese dieses Ausbreitungstyps in Richtung Asien auch durch das Genus *Plastomenus*. Im Gegensatz zum Genus *Dogania* (KARL 1999) war *Plastomenus* im Paläogen auf beiden Teilen der Sino-Amerikanischen Platte verbreitet. Aus der Oberkreide (z. B. Judith River Group) sind bislang nur Fundstellen aus Nordamerika bekannt, so dass das Ursprungsgebiet sicher hier lag. Die Migration nach Asien musste erfolgt sein, bevor die südliche Grenze der Landbrücke nordwärts den 60. Breitengrad passierte, da dieser als Klimabarriere wirkte (KARL 1999). Die westlichste Ausbreitungsgrenze lag im Eozän an der Westküste des Ostasiatischen Kontinentalteils gegenüber von Uralia, im heutigen Kazachstan (Abb. 5), bereits im Oligozän kam *Plastomenus* schon im Kaukasus, d. h. dem Bereich der Paratethys, vor! (BAKRADZE & CCHKVADZE 1988: s. Oligozän, Nr. 17). Zeitlich ähnlich dürfte auch die Migration vom Ostteil Euroamerikas aus über die grönlandische Landbrücke nach Nordeuropa anzusetzen sein (s. „*Trionyx*“ spec. ROSENKRANTZ 1923 aus dem Paläozän Dänemarks, Beilage 1, Fig. 9). Auch dieser Weg wird durch andere euroamerikanische Reste von Trionychinae sehr wahrscheinlich. Von den folgenden Lokalitäten ist ein Typus von Trionychinae bekannt, der durch gewaltige Diskusmasse (1,17 × 1,28 m/l <b: GAFFNEY 1979: Abb. 2), sehr breite ornamentfreie Peripherien des Diskus sowie selbst bei Adulti gelegentlich weitgehend separatem Nuchale mit Foramina postnuchalia gekennzeichnet ist⁸.

1. Opal, NE von, Lincoln County, Wyoming, USA, Bridger A, Bridger Formation, Mitteleozän (GAFFNEY 1979).
 2. Trieu de Leval, Hainault, B, u Landenien (DE BROIN 1977). Locus typicus: *Trionyx levalensis* DOLLO 1909 nomen nudum. [2]
 3. Muirancourt (Oise), Pariser Becken, F, Sparmaciens (DE BROIN 1977). Locus typicus: *T. vittatus* POMEL 1847 nomen nudum. [3]
- *Trionyx gregarius* könnte an der frühtertiären Invasionswelle von Zentralasien nach Eurasien (nach Anhebung und Verbindung Asiens und Eurasiens) nach Afrika und den Paratethys- und Tethysraum, beteiligt gewesen sein, nunmehr als ursprünglich westlicher Verwandter von Osten her kommend (Beilage 1, Fig. 2, 3). Im Gleichzug mit den erkennbaren Auflösungserscheinungen beim Genus *Rafetoides* könnten die Invasoren auf Grund ihres mittlerweile robusteren Sexualdimorphismus bei dem die Männchen größer als die Weibchen waren, eine höhere Fitness besessen haben. Im Gegensatz zu den umgekehrten Verhältnissen bei *Rafetoides* (*Apallone* als rezentes Modell). Das würde im Falle von Mischpopulationen, fruchtbare Kreuzbarkeit vorausgesetzt, welche durch die hypothetische nahe Verwandtschaft angezeigt ist⁹, durch Verdrängung der kleineren *Rafetoides*-Männchen zum völligen Verschwinden des Ornaments C/IV am Diskus geführt haben. Dies tritt sonst nur noch rezent und disjunkt bei *Rafetes swinhonis* und juvenilen *Pelodiscus sinensis* (Pelodiscini) auf. *Trionyx triunguis* zeigt noch C III wie *Trionyx gregarius*.
 - Ein Hinweis für den Migrationsweg von Innerasien in Richtung Europa und Afrika kann in *Trionyx sp.* H. v. MEYER 1865 aus dem Miozän von Nurpur im Himalaja gesehen werden. Es handelt sich um Pleuraliafragmente mit Ornament C/II, welche jenen bei *Trionyx* gleichen. Das neogene mittelasiatische Material (CKHIKVADZE 1989) ist merkmalskonform¹⁰. (Beilage 1, Fig. 3)
 - Spätestens ab dem Unteroligozän erfolgte die Konsolidierung einer hypothetischen Mischpopulationen [1,0 *Trionyx gregarius* × 0,1 *Rafetoides*; 1,1 *Trionyx*] und die Entwicklung zum Typus *Trionyx triunguis*. Dieser Morphotyp breitete sich ab dem Untermiozän über die Paratethys- und Tethys in weite Gebiete Nordafrikas (Ägypten: syn. *Trionyx senckenbergianus* REINACH 1903) und Zentraleuropas (z. B. Wie-

⁸ Diese z. T. in Bezug auf das Genus *Palaeotrionyx* oder *Conchochelys* diskutierten Reste müssen neu definiert werden (BROIN 1977, GAFFNEY 1979, WALKER & MOODY 1985). Hier wird nur die geographische Verbreitung der Merkmalsträger berücksichtigt.

⁹ Eine nähere genealogische Verwandtschaft zwischen *Rafetoides* und *Trionyx* ist wegen der morphologischen Nähe anzunehmen (Kladogramm 3).

¹⁰ Die von CKHIKVADZE (1989) zusammengefassten Fundortangaben ließen hier vorbehaltlich ein. Eine Revision des fragmentären Materials muss ergeben, ob wirklich separate Spezies vorliegen. Eher handelt es sich hierbei um die östlichsten Populationen des neogenen Areals von *Trionyx triunguis*.

ner Becken (syn. *Trionyx vindobonensis* PETERS 1855 u. a.), Pannonisches inkl. Steirisches Becken (syn. *Trionyx stiriacus* PETERS 1855 u. a.), Böhmisches Becken (syn. *Trionyx boemicus* LIEBUS 1930 u. a.), Süddeutsches Becken (syn. *Trionyx brunhuberi* AMMON 1911) sowie des Öhninger Beckens (syn. *Trionyx teyleri* WINKLER 1869) aus. Wie die von vielen Fundstellen vorliegenden Panzerfragmente belegen, hatte „*Trionyx sp.*“ eine bedeutend weitere Verbreitung in Zentraleuropa wie im gesamten Paratethysraum und besiedelte alle ökologisch relevanten Gewässer bis nach West- und Mittelasien. Diese Entwicklung erfolgte stellenweise noch bis in das Pliozän (z. B. syn. *Trionyx pliocenicus* LAWLEY 1876 von Italien und *Trionyx oweni* KAUP 1834 nomen nudum aus Deutschland) hinein, wurde aber durch die starke Ausdehnung des Immergrünen Waldland-Bioms der Alten Welt¹¹ (Beilage 1, Fig. 2–7) als Folge der zunehmenden allgemeinen Austrocknung bereits vor dem Tortonien gestört bzw. eingeengt. Diese Stagnation fand ihren vorläufigen Höhepunkt zur Zeit der Messinischen Krise (Messinien) an der Wende Miozän/Pliozän (Beilage 1, Fig. 8) durch großflächige Austrocknung. Hinzu kam die Abkühlung durch das sich ankündigende Pleistozän. Für das Pliozän Mittelasiens werden Trionychiden lediglich vermutet, bislang fehlen Beweise (СКИКВАДЗЕ 1989). Mit Beginn der Kollision Indiens und Zentralasiens sowie dessen großflächiger Hebung und Austrocknung, starben die Trionychidae in Zentral- und Westasien aus. Für das pliozäne Ägypten sind Vorkommen belegt (syn. *Trionyx pliocaenicus* LAWLEY 1876 nach REINACH 1903). (Beilage 1, Fig. 7)

- Vorwiegend durch das alpine Glazial wurde der gesamte nördliche Teil des ursprünglichen Areals von *Trionyx triunguis* vernichtet. Eine Wiederbesiedlung erfolgte klimatisch und geomorphologisch bedingt nicht wieder, so dass sich das rezenten Areal auf die vermutlich bereits im Miozän und Pliozän erfolgten Ausweitungsbereiche in Südwestasien, Nordostafrika und Westafrika beschränkt.

6. Diskussion

Nach den vorliegenden Ergebnissen können die europäischen Trionychinae zoogeographisch nicht mehr als Gruppe mit „nahezu Ausnahmeharakter“ gesehen werden. Auch wenn hiervon rezent keine größeren Verwandtschaftsgruppen mehr vorkommen, die für die Megagäa wirklich bezeichnend wären (s. o.), so lag doch das durch

¹¹ Zusammenhängende Waldgebiete und Trionychinae scheinen sich auszuschließen. So große Wasser-Biome wie Amazonien oder das Kongogebiet werden nicht von Weichschildkröten bewohnt. Das könnte mit dem vorherrschend niedrigen pH-Werten zusammenhängen. Diese dürften auch die Hauptursache für Hautkrankheiten bei Tieren in Gefangenschaft sein. KRUMMBIEGEL (1963) konnte für das Geiseltal nachweisen, dass die Trionychinenreste immer im Bereich von fossilen Bächen anzutreffen waren.

Fossilfunde belegbare maßgebliche känozoische Areal im tertiären Eurasien. Hier existierte das ausgedehnteste und zusammenhängendste Areal des *Trionyx triunguis* aller Zeiten, sein Evolutionszentrum. Die Artentstehung über Bastardierung muss wegen des Fehlens der zeitgleichen Schwesternart angenommen werden. Seit diesem Artbildungsereignis im Paläogen besteht *Trionyx triunguis* als eigenständige evolutive Linie (Monophylus) bis heute fort. Selbst Rassenbildung ist nicht bekannt, auch keine Allo- oder Semispezies.

Das ausschlaggebendste Naturereignis für die Bildung dieser Spezies war die extreme epikontinentale Ausweitung der Paratethys nach Osten zum Beginn des Känozoikums. Diese Überflutung ließ die nötigen Freiräume entstehen, die eine zentralasiatische ökotolerante Spezies wie vermutlich *Trionyx gregarius* benötigte (durch die Salinisierung des gesamten zentralasiatischen Plateaus präadaptiert?), um sich aus ihrem in Vernichtung begriffenen Areal retten und ausbreiten zu können¹². Durch diese Arealverlagerung nach Westen konnten durch die spätere Bastardart *Trionyx triunguis* weitere katastrophale Naturereignisse überstanden werden, wie letztens die pleistozänen Glaziale durch Arealverschiebungen nach Süden.

Literatur

- AMMON, L. v. (1911): Schildkröten aus dem Regensburger Braunkohlenton. – Sep.-Beil. z. 12. Jahresbericht d. Naturw. Ver. Regensburg, 35 S., 4 Taf., 8 Abb., 1 Textbeil., Regensburg.
- ANDREWS, C. W. (1914): On the lower miocene vertebrates from British East Africa, collected by Dr. Felix Oswald. – Quart. J. geol. Soc. London, **70**: 163–186, 3 Abb., Taf. 1–2, London.
- ARTHABER, G. v. (1898): Über *Trionyx rostratus* n. sp. von Au am Leithagebirge. – Beitr. Paläont. Geol. Oesterreich-Ungarns u. d. Orients, XI (IV): 179–198, Tafn. XXV–XXVIII, Wien.
- ATATÜR, M. K. (1979): *Trionyx triunguis* (Reptilia, Testudines) in morfoloji ve osteojisi, Anadolu'daki biotop ve dagilisi üzerindeki arastirmalar ve biyolojisine dair bazi gözlemler. – Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Monografiler Serisi, **18**: 1–75, Izmir.
- BACHMAYER, F. (1966): Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund aus dem Ober-Pannon der Schottergrube „Heidfeld“ beim Flughafen Schwechat (Wien). – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **69**: 101–103, Wien.
- BAKRADZE, M. A. & CKHIKVADZE, W. M. (1988): Materialien zu den tertiären Herpetofaunen des Kaukasus und angrenzender Regionen. – Bote Grus. Mus., **34-A**: 176–193, Tbilisi.
- BÁNÁRESCU, P. (1990): Zoogeography of Fresh Waters. Vol. 1: General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals, 7–511, 208 distr. maps, Aula, Wiesbaden.

12 Durch die Hebung und gravierende Austrocknung und Salinisierung des zentralasiatischen Hochplateaus wurden alle tertiären Schildkröten in der Mongolei ausgerottet.

- BÁNÁRESCU, P. (1991): Zoogeography of Fresh Waters. Vol. 2: Distribution and Dispersal of Fresh Water Animals in North America and Eurasia, 524–1091, 141 distr. maps, Aula, Wiesbaden.
- BÁNÁRESCU, P. (1995): Zoogeography of Fresh Waters. Vol. 3: Distribution and Dispersal of Fresh Water Animals of Africa, Pacific Areas and South America, 1103–1617, 53 distr. maps, Aula, Wiesbaden.
- BÁNÁRESCU, P. & BOSCAIU, N. (1978): Biogeographie. – 392 S., 48 Abb., Fischer, Jena.
- BARNES, B. (1927): Eine eocäne Wirbeltierfauna aus der Braunkohle des Geiseltales. – Jb. Hallesch. Verb. Erforsch. mitteldeutsch. Bodensch., **6**: 5–24, 3 Taf. (Inaug.-Diss. Halle), Halle/Saale.
- BERGOUNIOUX, F. (1936): Monographie des Chéloniens fossiles conservées au laboratoire de géologie de la faculté des Sciences de Lyon. – Trav. Labor. Géol. Fac. Sci. Lyon, **31 (26)**: 7–40, 3 fig., pl. 1–2, Lyon.
- BERGOUNIOUX, F. (1953): Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. – C. R. Ac. Sc. Paris, **236**: 222–224, Paris.
- BOESSNECK, J. & VON DEN DRIESCH, A. (1982): Studien an subfossilen Tierknochen aus Ägypten. – In: MÜLLER, H. W. & BARTA, W. (Hrsg.): Münchner Ägyptologische Studien, 58–101, Taf. 6–7, Deutscher Kunstverlag München Berlin.
- BRENTJES, B. (1981): Völker an Euphrat und Tigris. – Köhler & Amelang, Leipzig.
- BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'étude des chéloniens. Chéloniens continentaux du crétacé supérieur et du tertiaire de France. – Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., C, T. **XXXVIII**, 1–323, 115 Fig., 22 Tab., 38 Taf., Paris.
- CHIKHVADZE, W. M. (1989): Die Neogenen Schildkröten der UdSSR. – Mezinerba, 102 S., 21 Fig., Tbilisi.
- COX, C. B. & MOORE, P. D. (1987): Einführung in die Biogeographie. – 311 S., 99 Abb., 5 Tab., Fischer, Stuttgart.
- DACQUE, E. (1912): Die fossilen Schildkröten Ägyptens. – Geol. Pal. Abh., N.F. **10 (4)**: 275–337, 19 Abb., 4 Kart., 2 Taf., Fischer Jena.
- DEPERET, Ch. (1895): Über die Fauna von miocänen Wirbeltieren aus der ersten Mediterranstufe von Eggenburg. – Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Cl., **104**, Abt. 1: 395–416, Taf. 1–2, Wien.
- DOLLO, L. (1909): The fossil vertebrates of Belgium. – Ann. New York Acad. Sci., **19**: 99–119, New York.
- EIKAMP, H. (1978): Zur obermiozänen Kieselgurlagerstätte von Beuern (Kreis Giessen) und ihrer ehemaligen Flora und Fauna. – Jber. wetterau. Ges. Naturk., **129–130**, 91–103, Hanau.
- FITZINGER, L. J. (1836): Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach Grundsätzen der natürlichen Methode. – Ann. Wiener Mus. Naturgesch., **1**: 105–128, Wien.
- FORSKÅL, P. (1775): Descriptiones Animalium, Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium, quae in itinere Orientali obsevavit Petrus Forscal. ... post mortem anetoris edidit Carsten Niebuhr. – 164 S., Möller, Copenhagen.
- FRITZ, I. (1996): Computereinsatz zur Sammlungserfassung und -verwaltung an der Abteilung für Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum. – Mitt. Abt. Geol. und Paläont. Landesmuseum Joanneum, **52/53**: 5–11, Graz.

- FUCHS, E. (1938): Die Schildkrötenreste aus dem Oberpfälzer Braunkohlentertiär. – *Paläontographica*, **LXXXIX**, Abt. A, 57–104, Taf. II, 27 Abb., 1 Textteil., Stuttgart.
- GAFFNEY, E. S. (1979): Description of a large trionychid turtle shell from the Eocene Bridger Formation of Wyoming. – *Contributions to Geology, University of Wyoming*, **17 (1)**: 53–57, 3 Abb., Laramie, Wyoming.
- GAFFNEY, E. S. & BARTOLOMAI, A. (1979): Fossil Trionychids of Australia. – *J. Paleont.*, **53 (6)**: 1354–1360, 2 Taf.
- GARDNER, J. D., RUSSELL, A. P. & BRINKMANN, D. B. (1995): Systematics and taxonomy of soft-shelled turtles (Family Trionychidae) from the Judith River Group (mid Campanian) of North America. – *Can. J. Earth Sci.*, **32**: 631–643, 7 figs.
- GERGENS, F. (1860): Mittheilungen an Professor Brönn gerichtet (Eier von Zornheim). – *N. Jb. Min., Geogn., Geol.*, 554–555, 1 Fig., Stuttgart.
- GLAESSNER, M. (1926): Neue Untersuchungen über die Grunder Schichten bei Korneuburg. – Verh. Geol. Bundesanst. 1926:123, Wien.
- GRAMANN, F. (1956): Schildkröten aus dem Malnienton von Borken (Niederhessische Senke) (*Trionyx, Anosteira*). – *Notizbl. Hess. L.-Amt Bodenforsch.*, **84**: 16–20, 1 Abb., Taf. 3, Wiesbaden.
- GRAY, J. E. (1831): Synopsis reptilium. Part I. Cataphracta. Tortoises, Crocodiles, Enaliosauria. – 85 S., 11 Taf., London.
- GRÖNING, E. & BRAUCKMANN, C. (1996): Schildkröten-Reste (Testudines) aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maares (SW-Eifel, Deutschland). – *Mainzer naturwiss. Archiv*, **34**: 45–53, 3 Taf., Mainz.
- GROESSENS VAN DYCK, M.-C. & SCHLEICH, H. H. (1988): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien Europas. Belgien, Dänemark, Niederlande, Schweden. – *Stud. Geol. Salmanticensis*, Vol. Esp., **3**: 113–147, 2 Abb., Salamanca.
- HARMS, F.-J. & SCHAAL, S. (1996): Die Geologie der Grube Messel. – In: Fenster zur Urzeit. Welt-naturbe Grube Messel. – hrsg. v. Hess. Min. f. Wiss. u. Kunst, 55 S., Wiesbaden.
- HARRASSOWITZ, H. L. F. (1919): Eocäne Schildkröten von Messel bei Darmstadt. – *Cbl. Mineral.*, 147–154, Stuttgart.
- HARRASSOWITZ, H. L. P. (1922a): Die Schildkrötengattung *Anosteira* von Messel bei Darmstadt und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. – *Abh. Hess. Geol. Landesanst.*, **6 (3)**: 137–238, Darmstadt.
- HARRASSOWITZ, H. L. P. (1922b): Die Schildkrötengattung *Anosteira* von Messel bei Darmstadt und die Abstammung der Trionychiden. – *Paläont. Z.*, **4 (2/3)**: 97, Diskussion: 97–98, Jena.
- HERITSCH, F. (1909): Jungtertiäre Trionyxreste aus Mittelsteiermark. – *Jb. k. k. geolog. Reichsanst.*, **59**: 333–382, 2 Abb., 3 Taf., Wien.
- HERITSCH, F. (1910): Ein Jugendexemplar von *Trionyx petersi* R. HOERNES aus Schönegg bei Wies. – *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark*, **46/1909**: 348–355, 1 Abb., Graz.
- 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**: 41–110, 12 Abb., 10 Taf., Graz.
- HOERNES, R. (1881): Zur Kenntnis der mittelmiozänen Trionyxformen. – *Jb. k. k. Geol. Reichsanst.*, **31**: 479–482, 3 Abb., Wien.

- HOERNES, R. (1882): *Trionyx*-Reste des Klagenfurter Museums von Trifail in Steiermark. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst., **1882**: 39–40, Wien.
- HOERNES, R. (1892): Neue Schildkrötenreste aus steirischen Tertiärablagerungen. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst., **1892**: 242–246, Wien.
- HOLZER, H.-L. (1994): Geologie – ein Überblick. – In: H.-L. HOLZER (Hrsg.): Das Steirische Tertiärbecken. – Exkursionsf. ÖGG, Bad Gleichenberg, 3.–6. 10. 1994, 3–5, 6 Abb., Graz.
- HUMMEL, K. (1927): Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Bätersandstein vom Münzenberg in der Wetterau. – Abh. Hess. Geol. Landesanst., **8 (2)**: 5–96, 11 Taf., Darmstadt.
- HUMMEL, K. (1928): Allgemeine Ergebnisse von Studien über fossile Weichschildkröten (Trionychia). – Paläont. Z., **10 (1)**: 53–58, Diskussion: 59, Jena.
- HUMMEL, K. (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. – Geol. Paläont. Abh., N. F., **16 (5)**: 359–487, Jena.
- HUMMEL, K. (1932): Trionychia fossilia. – In: QUESTEDT, W. (Ed.): Fossilium Catalogus I: Animalia, P. **2**, 106 S., Berlin.
- HUMMEL, K. (1935): Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. – Nova Acta Leop., NF **2 (3)**: 453–483, Halle/S.
- IVERSON, J. B. (1992): A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. – pp. 363, many maps, Privately Printed, Richmond, Indiana.
- JACCARD, A. (1888): Sur les animaux vertébrés fossiles de l'étage Oeningen du Loche. – Bull. soc. Sci. nat. de Neuchâtel, **16**: 52, Neuchâtel.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. & ALONSO ANDRÉS, L. (1994): Nuevos hallazgos de Trionychidae (Chelonii) en el Eoceno de Salamanca y Zamora. Consideraciones sobre los ecosistemas fluviales durante el Eoceno en la Cuenca del Duero. – Stud. Geol. Salmanticensia, **XXIX/1993**: 95–113, 5. Fig., 1 Tab., Salamanca.
- JURKOVSKÝ, B. & KOLAR-JURKOVSKÝ, T. (1993): Okamnine v Pokrajinskem muzeju Celje. – Celjski zbornik, 123–141, Celje.
- JURKOVSKÝ, B. & KOLAR-JURKOVSKÝ, T. (1994): Fossil turtles in Slovenia. – Geologija, **36**, 75–93, Ljubljana.
- KARL, H.-V. (1993): Revision der känozoischen Weichschildkröten (Testudines, Trionychidae) Mitteleulands. – Mauritiana, **14: 2**, 115–134, Altenburg.
- KARL, H.-V. (1997): Zur Taxonomie und Morphologie einiger tertiärer Weichschildkröten unter besonderer Berücksichtigung von Trionychinae Zentraleuropas (Testudines: Trionychidae). – 202 S., 32 Abb., 3 Kart., 1 Tab., 3 Klad., 32 Taf., Unpubl. Diss., Univ. Salzburg.
- KARL, H.-V. (1998): Zur Taxonomie der känozoischen Weichschildkröten Österreichs und Deutschlands (Trionychidae: Trionychinae). – Mitt. Geol. und Paläont. Landesmuseum Joanneum, **56**: 273–328, 9 Abb., 10 Taf., Graz.
- KARL, H.-V. (1999): Zoogeography and systematics of the genus *Dogania* GRAY 1844 (Testudines: Trionychidae). – Stud. Geol. Salmanticensia, **35**: 3–8, 3 fig., Salamanca.
- KASparek, M. & KINZELBACH, R. (1991): Distribution and bionomics of the Nile Soft-Shelled Turtle, *Trionyx triunguis*, in the Eastern Mediterranean. – Z. ang. Zool., **78 (2)**: 137–159, 7 fig., Berlin.

- KATZMANN, L. (1990): Tierknochenfunde aus Elephantine in Oberägypten (Grabungsjahre 1976 bis 1986/87) – Vögel, Reptilien, Fische und Mollusken. – 138 S., 3 Taf., 22 Tab., 6 Diagr., 6 Fig., 1 Karte, Diss. Univ. München.
- KAUP, J. J. (1834): *Pisodonon Coleanus*. – Isis, S. 535. occ. zit.
- KELLER, Th. & SCHAAL, St. (1988): Schildkröten zu Lande und im Wasser. – In: SCHAAL, St. & E. ZIEGLER (Ed.): *Messel – Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*. – 2. Aufl., 101–106, Abb. 161–166, Kramer, Frankfurt/Main.
- KOCH, F. (1915): Über *Trionyx croaticus* n. sp. aus dem Mittelmiocaen in Voca in Kroatien. – Glasnik Hrvatskoga Prirodoslovnoga Drustva, **27**: 203, Zagreb.
- KRUMMBIEGEL, G. (1963): Trionychidenfunde (Flussschildkröten) der Gattung *Trionyx* GEOFFROY 1809 aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. – Geologie, **12** (2): 196–223, 9 Abb., 5 Taf., Berlin.
- KUHN, O. (1964): Testudines. – In: WESTPHAL, F. (Ed.): *Fossilium Catalogus I: Animalia*, **P. 107**, 299 S., Gravenhage.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriss der Zoogeographie. – In: BORRIS, H. & M. GERSCH (Hsg.): Hochschullehrbücher für Biologie. – 602 S., 170 Abb., 25 Tab., Fischer, Jena.
- LAUBE, G. C. (1882): Notiz über das Vorkommen von Trionyxresten im Diatomeenschiefer von Kutschlin bei Bilin. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst. **182**: 107–108, Wien.
- LAUBE, G. C. (1895): Vorläufiger Bericht über Schildkrötenreste aus der böhmischen Braunkohlenformation. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst., **1895**: 391–392, Wien.
- LAUBE, G. C. (1898): Bericht über einen neuen *Trionyx* aus den aquitanischen (plastischen) Thonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst., **1898**: 232–233, Wien.
- LAUBE, G. C. (1900): Neue Schildkröten und Fische aus der böhmischen Braunkohlenformation. – Abh. d. Deutsch. Nat.-med. Ver. f. Böhmen „Lotos“, **2**: 37–56, Prag.
- LAWLEY, R. (1876): Nuovi studi sopra ai pesci ed altri vertebrati fossili delle colline toscane. – Florenz.
- LETHMATE, J. (1990): Evolutionsökologie und Verhalten der Hominiden. – In: DIFF: *Evolution des Menschen* Bd. 3, T. 1, 124 S., 70 Abb., Universität Tübingen.
- LIEBUS, A. (1930): Neue Schildkrötenreste aus den tertiären Süßwassertonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. – Rozpravy Statniho Geol. Ust. Ceskoslov. Rep., **4**, 57 S., Prag.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. E. (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the Suborder Cryptodira. – Bull. Mus. Comp. Zool., **115**: 163–557, Chicago.
- LÖRENTHEY, E. (1903): Zwei neue Schildkrötenarten aus dem Eocän von Kolozsvár. – Földtani Közlöni, **33**: 249–266, 4 Abb., Taf. 6–7, Budapest.
- LYDEKKER, R. (1889): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History): Part III. The Order Chelonia. – 239 S., 53 Fign., London.
- MEYER, H. v. (1832): Paläologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe, 101–408, Frankfurt a. M.
- MEYER, H. v. (1834): Die Säugetiere, Reptilien und Vögel aus den Molassegebilden der Schweiz. – N. Jb. Min. **1834**: 1–9, Stuttgart.
- MEYER, H. v. (1844): Mittheilung an Professor Brönn gerichtet (*Aspidonectes gergensi*). – N. Jb. Min. Geol., **1844**: 565, Stuttgart.

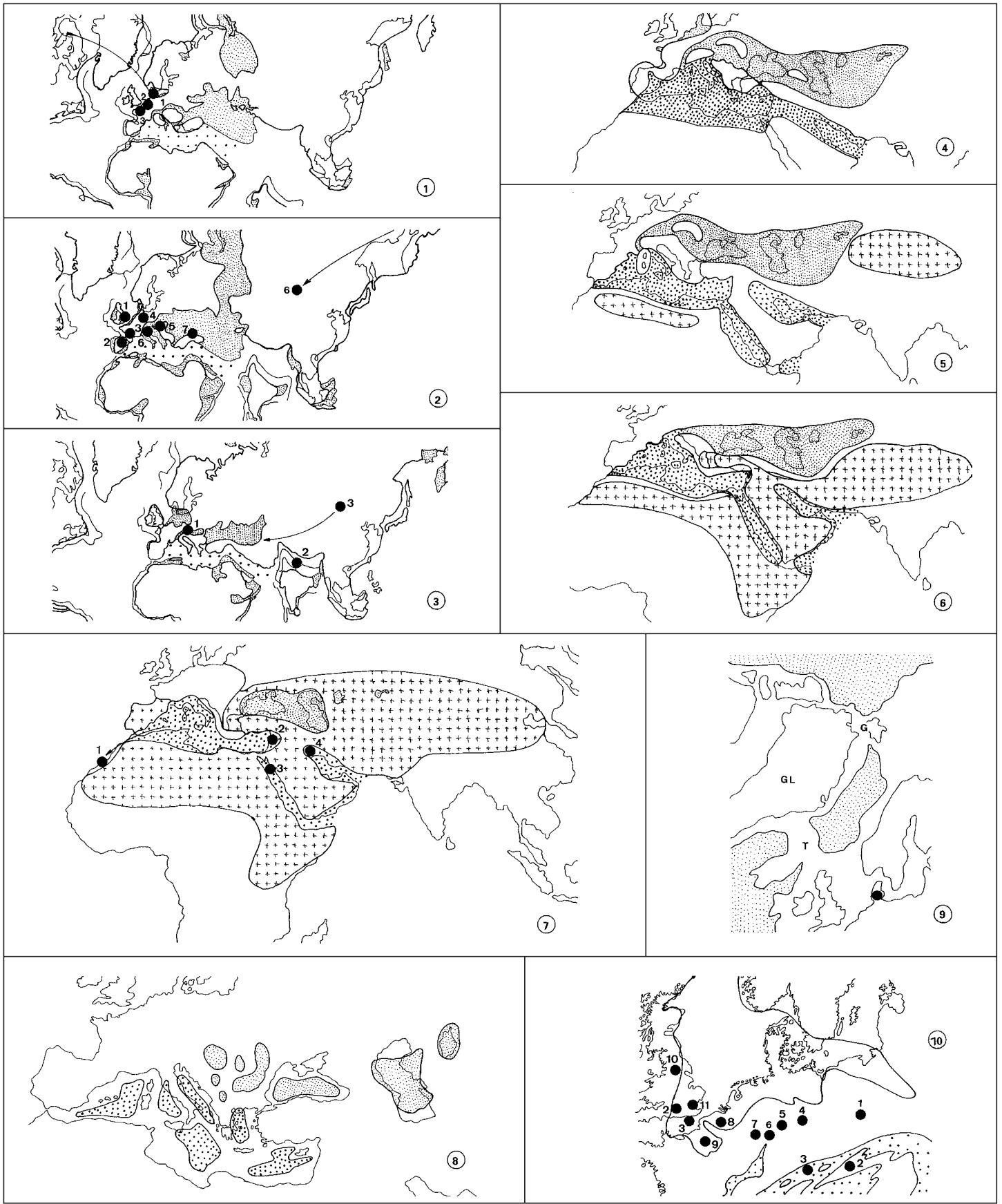
- MEYER, H. v. (1865): Ueber die fossilen Reste von Wirbelthieren, welche die Herren SCHLAGINTWEIT von ihren Reisen in Indien und Hoch-Asien mitgebracht haben. – *Palaeontographica*, **XV**, 32–35, Taf. V–VI, Cassel.
- MEYLAN, P. (1987): The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **186**, 1: 1–101, 34 fig., 22 tabs., New York.
- MEYLAN, P. A., WEIG, B. S. & WOOD, R. C. (1990): Fossil Soft-shelled Turtles (Family Trionychidae) of the Lake Turkana Basin, Africa. – *Copeia*, **1990** (2): 508–528, 13 Abb.
- MICHELOTTI, (1861): Etudes sur le miocène inférieur de l’Italie septentrionale. – *Mem Soc. Holl. d. Sci. Nat.*, 146 S., Haarlem. occ. zit.
- MLYNARSKI, M. (1966): Die fossilen Schildkröten in den ungarischen Sammlungen. – *Acta zool. Cracov.*, T. XI, **8**, 223–288, 15 Abb., 6 Taf., Kraków.
- MOODY, R. T. J. & WALKER, C. A. (1970): A new trionychid turtle from the British Lower Eocene. – *Palaeontology*, **13** (3): 503–510, Table 102, 5 textfigs., London.
- MOTTL, M. (1967): Neue Schildkrötenreste aus dem Mittelmiozän SW-Österreichs. – *Carinthia II*, Mitt. d. Naturw. Ver. f. Kärnten, **157/77**, 169–182, 4 Abb., Klagenfurt.
- MÜLLER, P. (1977): Tiergeographie. – Teubner Studienbücher Geographie, 268 S., 132 Abb., B. G. Teubner Stuttgart.
- NEGRI, A. (1892): Trionici eocenici ed oligocenici del Veneto. – *Mem. Soc. Ital. Sci., Mat. Fis. (sér. 3)*, **8**, 7: 53 p., 5 p., Roma.
- NEGRI, A. (1893): Nuove osservazioni sopra i trionici delle ligniti di Monteviale. – Padua. occ. zit.
- OWEN, R. (1894): Monograf of fossile Reptiles from the London Clay. Part I. Chelonia. – *Palaeontograf. soc.*, London.
- PAUNOVIC, M. (1984): Süsswasserschildkrötenrest aus den Promina-Schichten bei Varos (Siveric, Kroatien). – *Rad JAZU*, **411**, 7–16, Zagreb.
- PAUNOVIC, M. (1986): Revision of the Species *Trionyx croaticus* Koch, 1915. – *Studies in Herpetology*, Rocék Z. (ed.), pp. 183–186, Prague.
- PETERS, K. F. (1855): Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiär-Ablagerungen. – *Denkschr. math.-naturwiss. Cl. Akad. Wiss. Wien*, **IX**: 1–22, 11 Taf., Wien.
- PETERS, K. F. (1858): Beiträge zur Kenntniss der Schildkrötenreste aus den oesterreichischen Tertiaerablagerungen. – *Beitr. z. Palaeont. v. Oesterreich*, F. v. HAUER (Hsg.), **1**: 59–64, Taf. I–IV, Wien.
- PETERS, K. F. (1868a): Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. (Auszug aus einer für die Denkschriften bestimmten Abhandlung.). – *Verh. k. k. geol. Reichsanst.*, **1868**: 233, Wien.
- PETERS, K. F. (1868b): Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibiswald in Steiermark I. Die Schildkrötenreste. – *Sitzber. math.-naturwiss. Cl. Akad. Wiss.*, **29**: 111–124, 1 Abb., 3 Taf., Wien.
- PETERS, K. P. (1881): Der Schädel von *Trionyx stiriacus*. – *Verh. k. k. Geol. Reichsanst.*, **1881**: 221–222, Wien.
- POMEL, A. (1847): Note sur les mammifères et les reptiles fossiles des terrains éocènes de Paris inférieures au dépôt gypseux. – *Suppl. Bibl. Univ. de Genève, Arch. de sci. phys. et nat.*, **4**: 326, Genève.

- PORTIS, A. (1879): Di alcuni fossili terziarii del Piemonte e della Liguria appartenenti all'ordine die chelonii. – Mem. d. R. Accad. d. Sci. di Torino, **(2)**: 32, Torino.
- PORTIS, A. (1882): Les chéloniens de la molasse Vaudoise conservés dans le musée géologique de Lausanne. – Mém. Soc. Paléont. Suisse, **9**: 1–78, Taf. 1–29, Genève.
- PORTIS, A. (1883): Nuovi chelonii fossili del Piemonte. – Mem. d. R. Accad. d. Sci. di Torino, **(2)**, **32**: 9, torino.
- PORTIS, A. (1885): Rest di chelonii terziarii italiani. – Atti d. R. Acad. d. Sci. di Torino, **20**: 1095, Torino.
- PORTIS, A. (1901): Il *Procyclanorbis sardus* Port., nuovo trionychide fossile della Sardegna. – Boll. Soc. Geol. Ital., **20**: 51–79, Taf. 1, Roma.
- PORTIS, A. (1903): Sur l'interprétation de débris d'un chélonien des environs de Reims. – Bull. Soc. Géol. France, **4 (3)**: 189–190, Paris.
- REINACH, A. v. (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten ungefähr gleichaltrigen Ablagerungen. – Abh. Senckenb. Naturf. Ges., **28**: 1–135, Frankfurt a. M.
- REINACH, A. v. (1903): Vorläufige Mitteilung über neue Schildkröten aus dem ägyptischen Tertiär. – Zool. Anz., **26**, 700: 459, Jena.
- RIEPPEL, O. (1979): Eine neue Trionyx (Reptilia, Chelonia) aus der oberen Süßwassermolasse von Oerlikon, Kanton Zürich. – $\frac{1}{4}$ Jschr. Naturf. Ges. Zürich, **124**: 141–155, Fig. 1–5, Zürich.
- RISTORI, G. (1895): cheloniani fossili di Montebamboli e Casteani. – Pubbl. del R. Ist. di Studi sup., Firenze, **1895**: 1–104, Firenze.
- ROSENKRANTZ, A. (1923): En *Trionyx* fra Crania-Kalkblokke. – Medd. Dansk Geol. Foren., **6 (9)**: 3–14, Fig. 1, Kobenhaven.
- RUSSEL, D. E. (1982): Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin. – Geol. Jb., **A 60**: 5–74, 1 Tab., Hannover.
- SACCO, F. (1889): I Cheloni astiani del Piemonte. – Mem Accad. Real. Sci.Torino, **39 (2)**: 427–461, Taf. 1–2, Torino.
- SACCO, F. (1894): Trionici di Monte Bolca. – Atti d. R. Acad. d. Sci. di torino, **29**: 654, Torino.
- SACCO, F. (1895): Trionici di Monteviale. – Atti d. R. Accad. d. Sci. di Torino, **30**: 541, Torino.
- SCHAUROTH, C. v. (1865) Verzeichnis der Versteinerungen im Herzoglichen Naturalienkabinett zu Coburg. – S. 265, Taf. 29, Fig. 1, Coburg.
- SCHLEICH, H. H. (1985): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien. I. Süddeutschland. – Münchner Geowiss. Abh. (A), **4**: 67–149, 21 Abb., München.
- SCHLEICH, H. H. (1986): Neue Reptilienfunde im Tertiär Deutschlands: 6. Schildkröten- und Krokodilreste aus dem Braunkohlentagebau Gombeth bei Borken (Hessen). – Lippische Mitt., **55**: 281–288.
- SCHLEICH, H. H. (1994): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eoänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen). (Reptilia: Crocodylia, Testudines). – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **173**: 79–101, 5 Abb., 1 Tab., 3 Taf., Frankfurt a. M.
- SMITH, A. G., HURLEY, A. M. & BRIDEN, J. C. (1982): Paläokontinentale Weltkarten des Phanerozoikums. – 102 S., 88 Abb., Enke, Stuttgart.

- STROMER, E. (1902): Wirbeltierreste aus dem mittleren Pliocaen des Natrontales und einige subfossile und rezente Säugetierreste aus Ägypten. – Z. Deutsch. Geol. Ges., **54**: 108–115, Berlin.
- STUR, D. (1874): Trionyx und andere Petrefakten aus der Braunkohle von Klösterle. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst., 1874: 226, Wien.
- SZALAI, T. (1934): Verzeichnis der ungarischen Testudinaten. – Földtai Közlöny, **62**: 1–3, Budapest.
- TEPPNER, W. (1913): Südsteirische *Trionyx*-Reste im Kärntner Landesmuseum in Klagenfurt. – Verh. k. k. Geol. Reichsanst., **1913**: 322–332, 1 Abb., Wien.
- TEPPNER, W. (1914a): *Trionyx pliocenicus* Lawley = *Trionyx Hilberi* R. Hoernes. – Centralbl. Min., Geol. u. Pal., **1914**: 29–31, Stuttgart.
- TEPPNER, W. (1914b): Zur phylogenetischen Entwicklung der „protriunguiden Trionychiden“ des Tertiärs und *Trionyx petersi* var. *trifailensis* nov. var. aus dem Miozän von Trifail in Steiermark. – Centralbl. Min., Geol. u. Pal., **1914**: 628–638, Stuttgart.
- TEPPNER, W. (1914c): Fossile Schildkrötenreste von Göriach in Steiermark. – Mitt. Naturwiss. Ver. Steierm., **50**: 95–98, 2 Fig., Graz.
- TREVILLE, D. de (1975): A *Trionyx* Carapace from an ancient Egyptian Tomb. – Chelonia, I. **2 (5)**: 1–2, 2 figs., San Francisco.
- TUREK, MAREK & BENES (1997): Fossilien. – 496 S., 800 Farbf., 300 Zeichn., Bechtermünz.
- WALKER, C. A. & MOODY, R. T. L. (1985): Redescription of *Eurycephalochelys*, a trionychid turtle from the Lower Eocene of England. – Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.), **38 (5)**: 373–380, 5 Abb., London.
- WANK, M. (1977): Fischotter- und Schildkrötenfunde im Mittelmiozän von Schönweg (Lavanttal, Kärnten). – Carinthia II, **167/87**, 153–156, 3 Abb., Klagenfurt.
- WANK, M. (1991): Die Fossilien von Schönweg bei St. Andrä im Lavanttal (Kärnten). – Carinthia II, **181/101**, 301–313, 1 Kart., 6 Taf., Klagenfurt.
- WANK, M. (1992): Tertiäre Wirbeltierfunde bei St. Andrä im Lavanttal (Kärnten). – Fossilien, **1**: 54–56, 4 Textabb.,
- 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.
- WINKLER, T. C. (1869b): Deux nouvelles Tortues fossiles. – Arch. Néerland. Sc. exact. et nat., **4**: 34–350, La Haye.
- WOOD, R. C. (1979): First record of a fossil trionychid skull from Africa. – Herpetologica, **35**: 360–364.
- YE, X. (1994): Fossil and recent Turtles of China. – 112 S., 80 Fig., 1 Karte, 1 Taf., Science Press, Beijing.

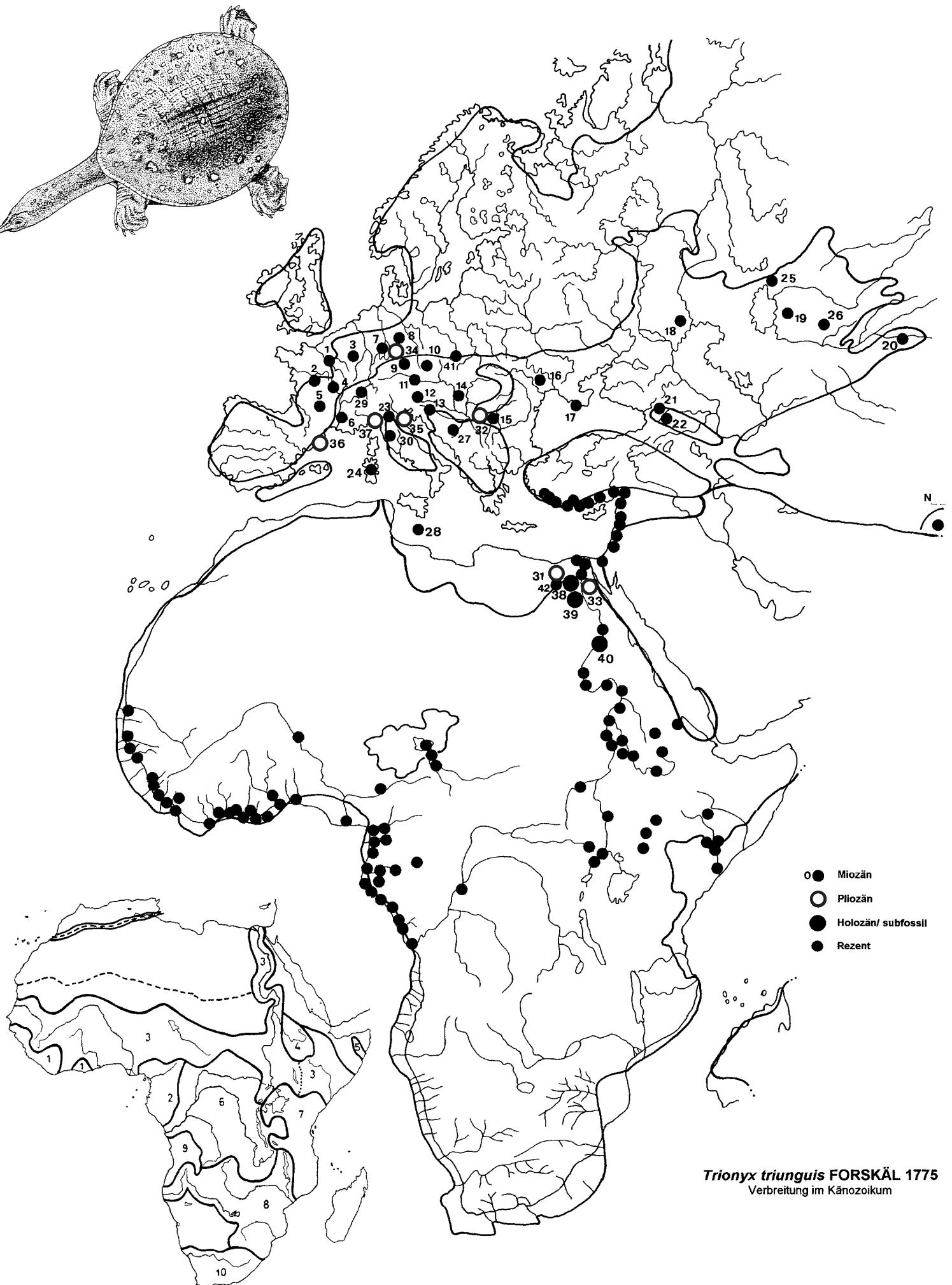
Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans-Volker Karl
 Institut für Geologie und Paläontologie
 Hellbrunnerstraße 34/III
 A-5020 Salzburg



Beilage 1

- Fig. 1: Eurasien im Mittelpaläozän (Danien/Thanetien), vor 60 Mio J. mit vermutlicher Herkunftsrichtung von *Tr. spec.* (ROSENKRANTZ 1923) in Dänemark. Kartenvorlagen nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982).
- Fig. 2: Eurasien im Eozän (Bartoniens/Priabonien), vor 40 Mio J. mit den Fundgebieten des Genus *Rafetoides* in (1) England, (2) Spanien, (3) Frankreich, (4) Zentraleuropa, (5) Dinariden. (6) kennzeichnet die Lokalität von *Trionyx gregarius* im Unteroligozän und die vermutliche Herkunftsrichtung. Kartenvorlagen nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982).
- Fig. 3: Eurasien im Miozän (Aquitaniens/Burdigalien), vor 20 Mio J. mit der Konstellation der fünf Gebiete von *Trionyx*: (1) Steirisches Becken (*Tr. triunguis*), (2) Nepal (*Tr. spec.*), (3) Innernmongolei (*Tr. gregarius*) und möglicher Beziehungen. Kartenvorlagen nach SMITH, HURLEY & BRIDEN (1982).
- Fig. 4: Wie Fig. 3. Beziehungen zwischen Tethys und Paratethys sowie der Landbrücke über den vorderen Orient. Nach LETHMATE (1990).
- Fig. 5: Beginn der Entstehung des Immergrünen Waldland-Bioms der Alten Welt vor 2518 Mio J. Wie Fig. 4.
- Fig. 6: Ausbreitung des Immergrünen Waldland-Bioms der Alten Welt vor 1512 Mio J. Wie Fig. 4.
- Fig. 7: Maximale Ausbreitung des Immergrünen Waldland-Bioms vor 128 Mio J. Möglicher Beginn der Aufteilung in die Teilpopulationen (2) Anatoliens, (3) Nordost und (1) Westafrikas. Das bis heute isolierte Areal von *Rafetus euphraticus* (4) könnte demnach erst nach Ausbreitung des Immergrünen Waldland Bioms besiedelt worden sein. Wie Fig. 4.
- Fig. 8: Verbreitung der Restgewässer der Paratethys und Tethys in Eurasien zur Zeit der Messinischen Krise, vor ca. 75,5 Mio J., nach BANARESCU (1991).
- Fig. 9: Die noch im Eozän bestehende Verbindung zwischen Nordamerika und Europa über Grönland [GL] mit dem Vorkommen von *Trionyx spec.* in Dänemark. Für die Ausbreitung waren die Geer-Route [G] oder die Darme-Route [T], besser Passagen, möglich. Nach COX & MOORE (1987).
- Fig. 10: Paläogeographische Karte von Zentraleuropa für das Mitteleozän, nach HARMS & SCHÄAL (1996) und KARL (1997). *Rafetoides austriacus* [17], *Rafetoides henrici* [812], *Eurycephalochelys fowleri* [13]. 1 = Kis-Györ, HUN, 2 = Siverich (Mte. Promina), SLOV, 3 = Haunsberg b. St. Pankratz, A, 4 = Grube Prinz von Hessen, Geiseltal (Neumark-West und Mücheln), D, 5 = Borken, D, 6 = Grube Messel b. Darmstadt, D, 7 = Eckfelder Maar, D, 8 = Brüsseler Becken, B, 9 = Pariser Becken, F, 10 = Hampshire, GB, 11 = Kent, GB, 12, 13 = Sussex, GB.



Beilage 2

Verbreitung von *Trionyx triunguis* in Zeit und Raum. Kombinierte Karte Eurasiens und Afrikas mit rezenten (dünn) und tertiären Küstenlinien (dick). Verbreitungsangaben für fossile Reste siehe Fundstellenliste, reiente Verbreitung nach ATATÜR (1979), IVERSON (1992), KASPAŘEK & KINZELBACH (1991) und LOVERIDGE & WILLIAMS (1957).

Nebenkarte: Ichthyologische Provinzen des tropischen und südlichen Afrika nach ROBERTS aus BANARESCU (1995). Das Bild der rezenten rein afrikanischen Verbreitung von *Trionyx triunguis* deckt sich mit dem Nilo-Sudanesischen Muster (3) einschließlich der Ober- und Unterguineas (1, 2).