

## GEOLOGIE UND PALÄONTOLOGIE

**Die Landschildkröten (Testudinidae) aus den Schotter-  
Ablagerungen (Pontien) von Prottes, Niederösterreich.**VON FRIEDRICH BACHMAYER<sup>1)</sup> und MARIAN MŁYŃNARSKI<sup>2)</sup>

(Mit 2 Abbildungen und 7 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 9. April 1985

## Zusammenfassung

In den pontischen Sand- und Schotterablagerungen von Prottes (Niederösterreich) konnte eine faunistisch und ökologisch bemerkenswerte Schildkröten-Fauna geborgen werden.

Im systematischen Teil werden diese drei verschiedenen Schildkröten der Familie Testudinidae zugeordnet:

1. *Testudo* cf. *promarginata* REINACH, 1900, die durch einen verlängerten, glatten Panzer charakterisiert ist.

2. *Testudo* spec., mittelgroßes Tier mit stark skulpturierter und gewölbtem Carapax ohne Cervicalschild (Merkmal der Gattung *Geochelone*).

3. *Hadrianus* spec., eine sehr große Schildkrötenart (Panzerlänge ca. 1 m) mit für diese Gattung sehr bezeichnenden, schaufelartigen Epiplastralplatten, die bis jetzt nur aus dem Eozän bekannt war.

Diese drei Schildkröten repräsentieren drei verschiedene Entwicklungstendenzen und bewohnten drei verschiedene ökologische Nischen. Das in der Fundstelle Prottes in den vorzeitlichen Flußablagerungen zusammengekommene Schildkrötenmaterial hatte einen refugialen und einen endemischen Charakter und weist auf ein lokal heißes, teilweise trockenes Klima hin.

## Abstract

In the Pontian sand and gravel deposits of Prottes (Lower Austria) a turtle fauna has been collected which is remarkable in a faunistic and ecological respect.

In the systematical part of this paper these three different turtles are classified into the family Testudinidae:

1. *Testudo* cf. *promarginata* REINACH, 1900, which is characterized by a smooth and prolonged carapace.

2. *Testudo* spec., an animal of middle size with a strongly sculptured and vaulted carapace without a cervical shield (characteristic of the genus *Geochelone*).

3. *Hadrianus* spec., a very large turtle species (length of the carapace approx. 1 m) with shovel-like plates of the epiplastron. Hitherto this genus is only known from the Eocene.

These three turtles represent three different trends of evolution and inhabited three different ecological niches. This material of turtles occurring in the river deposits of Prottes, has a refuge-like and endemic character of a local warm and partly dry climate.

<sup>1)</sup> Anschrift der Verfasser: Wirkl. Hofrat, Prof. Dr. Friedrich BACHMAYER, Naturhistorisches Museum, Burgring 7, Postfach 417, A-1014 Wien. – Österreich.

<sup>2)</sup> Prof. Dr. Marian MŁYŃNARSKI, Polish Academy of Sciences, Institute of Systematic and Experimental Zoology, ul. Slawkowska 17, 31-016 Kraków. – Polen.

## Einleitung

Seit dem Jahre 1950 wurden in der Sand- und Schottergrube von Prottes fast alle fossilen Reste aufgesammelt. Die Sandgrube, die im Besitz des Herrn Baumeister CZERNILOFSKY war, wurde später stillgelegt, da keine weitere Abbaumöglichkeit vorhanden war. Herr Schuldirektor Richard HELMER hat sich bei der Bergung und Sicherung der fossilen Knochen sehr verdient gemacht. Er wurde dabei vom Betriebsleiter J. KODYM, sowie von den Herren E. WOHLMUTH, E. NOWAK und F. MONDL tatkräftig unterstützt, sodaß beim Sandabbau und beim Sieben kaum fossile Reste übersehen wurden. Dadurch ist im Laufe der Zeit ein sehr reichhaltiges fossiles Material zustande gebracht worden, das sich in der Sammlung der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien befindet. Unter den zahlreichen Knochen konnten Reste von *Hipparion*, *Acerathe-*

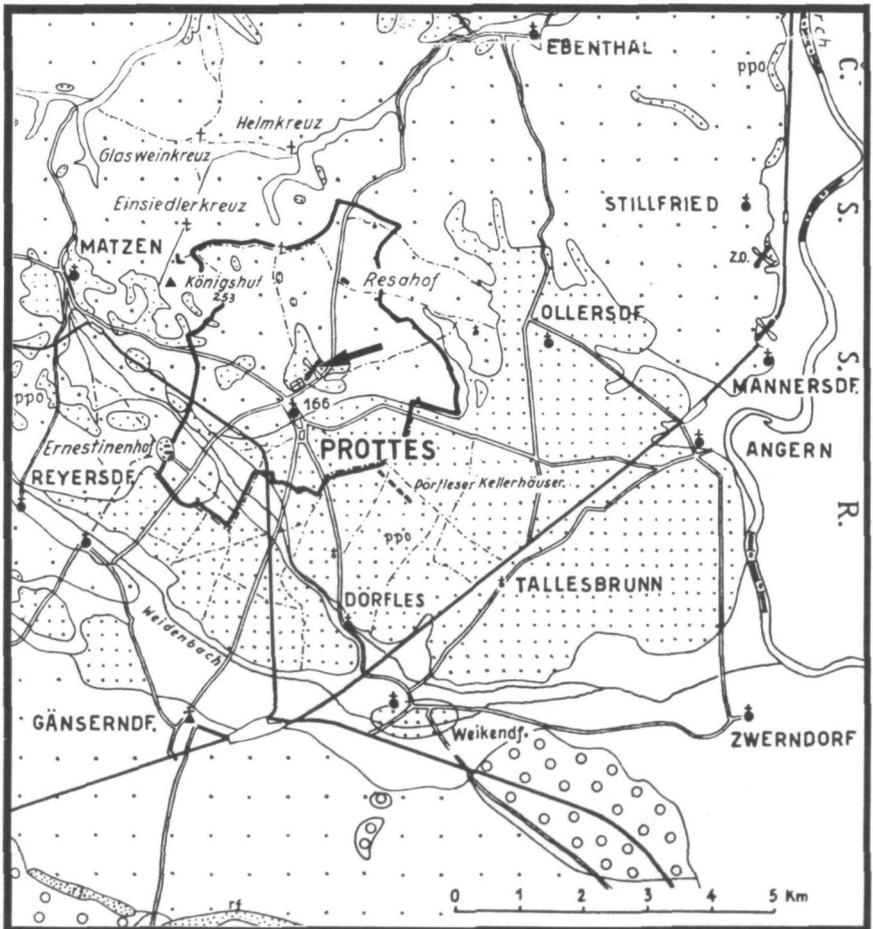


Abb. 1. Geologische Karte der Umgebung von Prottes (Niederösterreich).

(Aus der Geologischen Spezialkarte, Blatt Gänserndorf, aufgenommen von R. GRILL – Geologische Bundesanstalt)

*rium*, *Dinotherium*, *Mastodon*, *Chalicotherium*, *Machairodus*, *Indarctos* und von Hyänen gefunden werden; ebenfalls fanden sich auch zahlreiche Knochenplatten von fossilen Schildkröten darunter, die in dieser Arbeit behandelt werden.

Die Sande und Schotter von Prottes sind Ablagerungen eines Fluß-Mündungsgebietes (Kreuzschichtung der Sande); sie haben, auf Grund der in den Sanden gefundenen *Tropidomphalus* (*Mesodontopsis*) *doderleini* (BRUSINA), ein pontisches Alter (vgl. LUEGER 1981).

## Systematischer Teil

### Familie: Testudinidae GRAY, 1825

Diagnose: AUFFENBERG 1974: 142; MŁYNARSKI 1976: 96.

Verbreitung: Europa, Asien, Nord- und Südamerika; Eozän bis rezent.

Bemerkungen: Die Familie der echten Landschildkröten ist sehr reich an rezenten und fossilen Formen (vgl. O. KUHN 1964: 109–136), die sicher schon vom Eozän an bekannt sind. Die systematische Stellung sämtlicher Taxa dieser Tiergruppe wurde erstmals von AUFFENBERG (Checklist 1974) revidiert und zusammengestellt. Die Revision, vor allem der Gattungen, wurde jedoch schon seit YEH (1963) durch mehrere Autoren, vor allem von AUFFENBERG (von 1961 bis 1974 und weitere) CKHIKVADZE (von 1969 bis 1983), DE BROIN (1977) und SCHLEICH (1981, 1982, 1985) fortgesetzt. Trotzdem ist die systematische Stellung zahlreicher fossilen Formen weiterhin ungenügend begründet. Der Wunsch einer Revision dieser Gruppe wurde während des ersten Paläocheloniologischen Symposium in Paris (Oktober 1983) als einer der wichtigsten Aufgaben diskutiert.

### Genus: *Testudo* LINNAEUS, 1758

Species typica: *Testudo graeca* LINNAEUS, 1758

Verbreitung: Südeuropa, Kleinasien und Nordafrika: fossil: zentrale und südliche Teile der Paläarktischen Region (AUFFENBERG 1974: 241).

Diagnose: AUFFENBERG 1974: 193; MŁYNARSKI 1976: 96–97.

Bemerkungen: Nach unserer heutigen Meinung sollen zu dieser noch von Carl von LINNÉ begründeten Gattung nur die kleineren bis mittelgroßen eurasiatischen Arten gerechnet werden. Genus *Testudo* (Subgenus *Testudo* sensu AUFFENBERG 1974: 197) umfaßt die rezenten zirkummediterranen Arten, sowie einige fossile asiatische Formen (YEH 1963, 1985; CKHIKVADZE 1973).

### *Testudo promarginata* REINACH, 1900

Locus typicus: Umgebung von Frankfurt am Main, Mainzer Tertiärbecken.

Stratum typicum: Miozän, Aquitanien.

Verbreitung: Süddeutschland und Frankreich.

Diagnose: REINACH 1900: 7, Taf. 1–3; de BROIN 1977: 264, Fig. 111–113, Taf. 33/2–4.

Bemerkungen: Diese valide fossile Art wurde von AUFFENBERG (1974: 196) als Synonym von *Testudo antiqua* BRONN, 1831 betrachtet. Die systematische Stellung von *T. antiqua* wurde aber letzters von SCHLEICH (1981) revidiert und begründet (vgl. BACHMAYER & MŁYNARSKI 1981). Eine neue Redefinition von *T. promarginata* wurde von DE BROIN (1977, siehe oben) gegeben. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Schildkröten, vor allem die Gestalt der Epiplastra, sind so groß und deutlich, daß wir die beiden Formen als valide gutdefinierte Arten betrachten.

Nach CKHIKVADZE (1970: 246) soll die besprochene Art zur Gattung (Untergattung nach BACHMAYER & MŁYNARSKI 1981) *Protestudo* CKHIKVADZE, 1970 gerechnet werden.

Für *T. promarginata*, sowie für die ganze *promarginata*-Gruppe, ist die Gestalt des vorderen Plastronlappens, insbesondere die deutlich nach vorne ragenden Epiplastra, mit starken Epiplastrallip-

pen und einer tiefen Fossa epiplastralis, charakteristisch. Zu derselben Arten-Gruppe soll auch *Testudo kalksburgensis* TOULA, 1896 aus den miozänen Strandablagerungen von Kalksburg bei Wien gerechnet werden (BACHMAYER & MŁYNARSKI 1981).

***Testudo cf. promarginata* REINACH, 1900**

(Taf. 1 u. Taf. 2, a, b)

**Materialverzeichnis:** Ein fast vollkommen erhaltener Rückenpanzer (Carapax) mit dem vorderen Teil des Plastrons (Epiplastrum mit Entoplastron) und Reste von Hyoplastra (des adulten Tieres). Naturhistorisches Museum in Wien, Geologisch-paläontologische Abteilung Inv.-Nr. 1984/65. Weiters noch Panzerreste von mindestens 5 Individuen.

**Beschreibung**

**Habitus:** Carapax, im Vergleich zu den übrigen *Testudo*-Arten nicht stark gewölbt, längsoval, nur undeutlich skulpturiert. Plastron mit starken, nach vorne verschmälerten Epiplastralplatten. Panzerlänge etwa 25 cm.

**Der Knochenpanzer:**

Peripheralrand nicht stark entwickelt und wahrscheinlich nicht verbreitert wie bei *Testudo marginata* SCHOEPPF, 1792, rezente Vergleichsart (vgl. MŁYNARSKI 1980: 90, Abb. 24). Cervicalregion ohne deutlichen Cervicalausschnitt. Dieses Exemplar wurde aus Panzerfragmenten zusammengesetzt (vgl. Tafel 1).

Nuchale nicht gut erhalten, kann aber nach diesem Fragment rekonstruiert werden. Die Furchen des Cervicale sind gut sichtbar. Dieses Schildchen ist hier gut, auf beiden Seiten der Nuchalplatte entwickelt.

Von den Neuralia sind nur Fragmente der N II–IV, sowie N VI–VIII erhalten. Die Gestalt dieser Platten scheint für die Landschildkröten typisch zu sein.

Die Pleuralia sind alle gut erhalten. Sie sind jedoch nicht ganz nach dem *Testudo*-Muster, sondern wie bei den *Stylemys*-Arten (species typica: *Stylemys nebrascensis* LEIDY, 1851) gebaut.

Die Pygalregion ist nicht stark gewölbt. Das Pygale ist hier nur mit einem Metaneurale (= Suprapygale) vereinigt wie in der Regel bei den rezenten maurischen Landschildkröten (*T. graeca*). Diese Platte ist durch keine Postcentralfurchung geteilt. Die Gestalt der Pygalregion ist also für die besprochene Art besonders charakteristisch.

Vom Plastron ist nur ein Fragment des Vorderlappens erhalten und wurde schon oben kurz charakterisiert. Für diese Schildkröte sind besonders die stark entwickelten Epiplastrum typisch. Die Epiplastrallippen sind massiv und dick. Die ganze Gestalt dieses Plastronteiles ist nicht nur für die besprochene Art, sondern für die ganze *kalksburgensis-promarginata*-Gruppe sehr charakteristisch.

Entoplastron ist breit, verlängert, fünfeckig (Außenansicht), durch die Humeropectoralfurchung nicht geteilt, die aber sehr nahe dem posterioren Rand dieser Platte liegt (vgl. Taf. 2 a, b). Die Gestalt des Entoplastrons unseres Exemplares ist fast gleich wie bei dem von de BROIN (1977: 346, Fig. 112b) schematisch abgebildeten Exemplar von Nouvelle-aux-Bois (Burdigalien, Frankreich).

Der Knochenpanzer ist charakterisiert, wie oben erwähnt wurde, durch die schwache Skulptur der epidermalen Schilder, sowie durch nicht tiefe Furchen. Die Centralia sind verlängert, Lateralia breit, die Marginalia fast so hoch wie die Peripheralia, sie sind für die Landschildkröten typisch. Es kommt ein gut entwickeltes Cervicale und ein Postcentrale (= Supracaudale) vor.

### Vergleiche und Beziehungen

Die oben beschriebenen Schildkrötenreste zeigen deutliche Merkmale der Gattung *Testudo*: Der Gesamthabitus des Panzers, ein gut erhaltenes Cervicale, die Gestalt der Pygalregion und des Plastrons. Wegen des fragmentarischen Materials (das Fehlen der Plastronteile, schlecht erhaltene Neuralia u. s. w.), kann die systematische Stellung unserer Schildkröte nicht definitiv bestimmt werden. Deswegen benützen wir die Abkürzung „cf“ (nach SANCHIZ 1977).

Für die Art *T. promarginata* sind die Epiplastra sowie die Morphologie der Pygalregion charakteristisch: Der deutlich nach vorne verschmälerte Vorderlappen des Plastrons ist aber für die ganze *kalksburgensis-promarginata*-Gruppe sehr charakteristisch. Diese Schildkröten sind bis jetzt nicht häufig im europäischen Tertiär gefunden worden. Sie wurden z. B. nur einmal in Steinheim (STAESCHE 1931: 9 – „*Testudo cf. kalksburgensis*“) gefunden. Dieselbe Entwicklungstendenzen hat *T. kalksburgensis* (TOULA 1896: 17, Fig. 2; auch BACHMAYER & MŁYNARSKI 1981) sowie einige von MŁYNARSKI (1955) aus Weże I (Pliozän, Polen) beschriebene Schildkrötenreste (op. cit., *Testudo* sp., S. 181, Fig. 10).

Die Merkmale der Gattung *Stylemys* (parallele, „emydoidale“ Pleuralien) bei unserem Exemplar können wir als individuelle Abweichung betrachten. Auch die Anwesenheit des einzelnen Metaneurale, für diese Art sehr kennzeichnend, könnte als „Abweichung“ betrachtet werden.

Zusammenfassend betrachtet weist die besprochene Schildkröte deutliche Tendenzen zu der *kalksburgensis-promarginata*-Gruppe auf.

### ***Testudo spec. ind.***

(Taf. 3a, b, Taf. 4a, b, Taf. 5 a, b)

Materialverzeichnis: Ein vorderer Teil des Panzers (Carapax) und ein Plastron-Teil eines adulten Tieres (NHMW Inv.-Nr. 1984/66), weiters ein ähnliches Carapaxfragment eines jüngeren Tieres, sowie zwei Nuchalplatten (adultes Tier) und Plastron- und Carapaxfragmente von 6 Individuen.

### Beschreibung

Habitus: Panzer stark verknöchert, Carapax stark gewölbt und besonders stark skulpturiert, mit gut entwickelten Axillarstützen. Vorderlappen des Plastrons breit, seitlich nur leicht abgerundet, für *Testudo* charakteristisch, Cervicale nicht vorhanden.

Abmessungen: Höhe (Panzerfragment) 15 cm, Breite (Panzerfragment 18 cm, Panzerlänge 24 bis 25 cm.

### Der Knochenpanzer:

Ein Nuchale mit vertieftem Cervicalausschnitt, weiters ein breites Nuchale ohne Cervicalausschnitt, etwas assymmetrisch, ganz ohne Cervicale. Neurale I längsoval, fast in der Mitte durch die Furche des Centrale 1 geteilt. Neurale II viel breiter, tetragonal, für die Gattung charakteristisch. Pleurale I breit, trapezoidal, stark skulpturiert, Pleurale II am posterioren Teil durch die Furche des Laterale 1 geteilt, leider unvollständig erhalten. Peripheralia I bis V hoch und typisch für die echten Landschildkröten (vgl. AUFFENBERG 1974: 132; MŁYŃNARSKI 1980: 14). Peripheralia IV bis V mit der Brücke stark verwachsen.

Axillarstütze sehr gut erhalten, stark entwickelt, zwischen den Pleuralia I und II mit dem Carapax vereinigt (vgl. Taf. 3b), stärker als bei der rezenten *Testudo graeca* (species typica) oder bei *Geochelone elegans* SCHOEPPF, 1795 (species typica für *Geochelone*) ausgebildet.

Vom Plastron ist nur der ganze Vorderlappen bis zum posterioren Rand (Naht) der Hypoplastra erhalten.

Die Epiplastra sind nicht stärker als bei der rezenten *T. hermanni* GMELIN, 1789 (Subgenus *Protestudo*) gebaut. Sie sind breit, abgerundet und nicht, wie bei dem anderen Exemplar, nach vorne zugespitzt. Die Epiplastrallippen sind weit von dem Entoplastron entfernt, aber nicht wie bei *Geochelone* (species typica) stark verbreitert. Deswegen ist die Fossa epiplastralia (= Fossa epiplastralis maior bei SCHLEICH 1981) nicht tief.

Entoplastron breit, sexagonal, durch Humeropectoralfurche nicht geteilt.

Hypoplastra durch die starke Brücke und Axillarstütze mit dem Carapax sehr fest vereinigt.

Der Knochenpanzer deutlich stärker als bei *T. cf. promarginata*. Für das besprochene Exemplar ist eine tiefe, furchenartige Skulptur des Carapax und Plastrons besonders kennzeichnend (Taf. 3a, 4a, b und 5b.). Wie schon erwähnt wurde, tritt das Cervicale nicht auf. In diesem Fall sind keine Furchenspurten, auch nicht auf der Innenfläche des Nuchale, vorhanden (vgl. *Testudo burgenlandica* BACHMAYER & MŁYŃNARSKI 1983).

Centralia 1 und 2 nicht breit, *Testudo*-artig, Lateralia 1 breit und stark skulpturiert, Lateralia 2 leider nur als Kleinfragment erhalten. Marginalia (1 bis 4) sehr hoch, so groß wie die Peripheralia. Gularia dreieckig, in der Mitte durch die Medialfurche symmetrisch geteilt, am anterioren Rand des Entoplastrons liegend. Humeropectoralfurche weit vom Entoplastron entfernt. Humeralia breit, Pectoralia dagegen, wie bei *T. graeca*, schmal. Die Furchen der Axillaria sind undeutlich oder nicht vorhanden.

### Vergleiche und Beziehungen

Nach AUFFENBERGS Kriterien (die Abwesenheit von Cervicale) könnte man die besprochene Schildkröte zur Gattung *Geochelone* FITZINGER, 1835 rechnen. Für die echte *Geochelone* (Subgenus *Geochelone* in AUFFENBERG 1974: 153) sind aber noch weitere Merkmale charakteristisch. In unserem Fall ist die Pygalre-

gion, die für die Bestimmung dieses Taxons so wichtig wäre, nicht erhalten (vgl. LOVERIDGE & WILLIAMS 1957: 217, Fig. 12, sowie MŁYNARSKI 1980: 34, Abb. 21a). Auch die Epiplastra sind bei unserem Rest nicht wie bei *Geochelone* (species typica), sondern „nach dem *Protestudo*-Muster“ entwickelt.

Das Fehlen des Cervicale bei unserem Material (bis jetzt bei drei Exemplaren) kann selbstverständlich nicht als eine „individuelle Abweichung“ betrachtet werden. Die vollkommene Abwesenheit des Cervicalschildchens kommt bei den echten, rezenten *Testudo*-Arten nur sehr selten vor.

Der besprochene Schildkrötenrest weist also Merkmale der beiden Gattungen *Testudo* und *Geochelone* auf. Eine genaue Bestimmung der systematischen Stellung scheint zur Zeit sehr problematisch zu sein.

Zusammenfassend können wir nur feststellen, daß in Prottes zwei deutlich verschiedene mittelgroße Landschildkröten vorkamen.

Genus: *Hadrianus* COPE, 1872

Species typica: *Hadrianus octonaria* COPE, – *Hadrianus corsoni* LEIDY, 1871.

Locus typicus: Bridger Becken, Wyoming, USA.

Stratum typicum: Unita Formation, Obereozän.

Verbreitung: Nordamerika, Europa und Asien, bis jetzt nur aus dem Eozän bekannt.

Bemerkung: Nach AUFFENBERG (1971, 1974) wurde diese Gattung mit dem rezenten Genus *Manouria* GRAY, 1852 (species typica: *Manouria emys* (SCHLEGEL & MÜLLER, 1840) synonymisiert. Die rezenten Arten von *Manouria* wurden von OBST (1983) und zuletzt von CRUMLY (1985) gründlich bearbeitet. Unserer Ansicht nach haben die fossilen Formen noch mehr „archaische“ Merkmale als die rezenten. Sie waren auch schon stärker spezialisiert. Deswegen betrachten wir provisorisch, wie de BROIN (1977: 240–241), *Hadrianus* als eine valide, fossile Gattung, die dieselbe Entwicklungstendenz wie *Manouria* aufweist und mit diesem Genus „kladistisch verwandt“ ist.

### ***Hadrianus spec. ind.***

(Textabb. 2, Tafel: 6a, b und Taf. 7a, b)

Materialverzeichnis: Isolierte Panzerreste einer großen Landschildkröte: ein rechtes Epiplastron, ein Peripherale (Per. III ?), ein linkes Xiphiplastron (NHMW Inv.-Nr. 1984/67).

### Beschreibung

Die oben beschriebenen Panzerfragmente gehören höchstwahrscheinlich zu demselben, großen und alten Exemplar mit einer Panzerlänge von ca. 1 m. Alle Platten sind verhältnismäßig dünn, wie bei den eozänen, europäischen Arten dieser Gattung (z. B. bei *Hadrianus eoceanicus* HUMMEL, 1935. – Vgl. MŁYNARSKI 1977: 102–103).

Die Oberfläche der Platten ist sehr schwach und undeutlich skulpturiert, etwas porös. Die Furchen der Platten sind gut sichtbar, oft aber nur ganz leicht markiert.

Rechtes Epiplastron: (Länge 13 cm) ist vor allem für die Gattung *Hadrianus* charakteristisch: Die Gularregion ist bei diesem Exemplar sehr weit nach vorn ragend. Das Epiplastron ist dazu sehr dünn und flach, die Epiplastrallippe tritt praktisch gar nicht auf. Nach diesem wichtigen Fragment könnte man die Gestalt

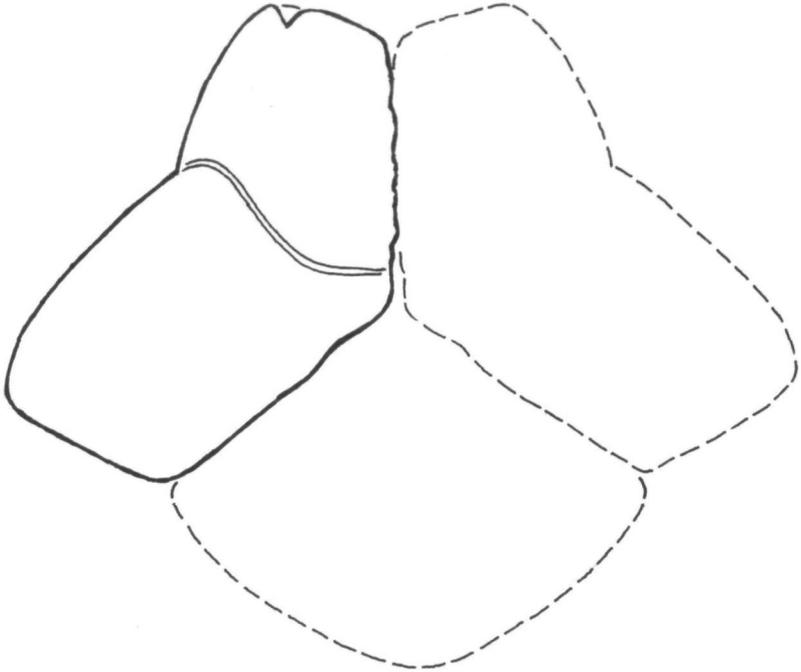


Abb. 2. Epiplastra von *Hadrianus* spec. ind.,  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

des Vorderlappens rekonstruieren (Textabb. 2). Dieser Teil ist fast genau so wie bei dem Exemplar von *H. eoceanicus* aus dem Eozän von Geiseltal (Geiseltalmuseum Inv.-Nr. XXXVI – 210, 1963; siehe MEYNARSKI 1977: Taf. 166, 1–2) gebaut.

Das Peripherale (Länge 14 cm) ist hoch und seitlich durch die Marginalfurche geteilt. Wahrscheinlich ist es ein Rest des hinteren Peripheralrandes.

Das Xiphiplastron (16 mal 11 cm) erlaubt uns, die Gestalt des Hinterlappens zu rekonstruieren. Dieser Rest ist nur wenig für die Gattung *Hadrianus* charakteristisch. Auf der inneren Oberfläche (Taf. 7 b) ist die Xiphiplastralschwelle sowie die Hautrinne (SCHLEICH 1981: Abb. 2, sulcus dermo-scuti, CKHIKVADZE in prep.) sehr stark entwickelt. Die Femeroanalfurche auf dem äußeren Teil ist dagegen sehr schlecht sichtbar (Taf. 7a).

Die Gestalt des hinteren, stumpfen Lappens (Xiphiplastron) – ohne die für den *Geochelone*-Komplex typischen Analregion, sowie die Form des Analauschnittes – kann als bezeichnendes Merkmal dieser bis jetzt unbestimmbaren Art betrachtet werden.

### Vergleiche und Beziehungen

Die charakteristischen Merkmale der Gattung *Hadrianus* wurden schon vorher beschrieben. – Die vorliegenden Reste sind die jüngsten Reste dieser Schildkrötengattung in Europa. *Hadrianus* kann im Jungmiozän (Pont) von Prottes als eine Reliktart betrachtet werden. Von allen bis jetzt beschriebenen *Hadrianus*-

Formen (vgl. DE BROIN 1977: 241) erinnert die besprochene Schildkröte vor allem an *H. eocaenicus* (HUMMEL, 1935). Sie kann auch mit *Hadrianus* spec. aus dem Eozän von Frankreich (DE BROIN 1977: 360, Fig. 102) verglichen werden.

Schon nach CKHIKVADZE (1973) ist *Hadrianus* mit der Gattung *Ergilemys* CKHIKVADZE, 1970 (species typica: *Ergilemys insolitus* (MATTHEW & GRANGER, 1923), aus dem Unterligozän der Mongolei verwandt. Die für diese Formen charakteristischen flachen und dünnen Epiplastra kommen auch bei einigen fossilen *Testudo*-Arten, vor allem bei *T. antiqua* BRONN, 1831 (SCHLEICH 1981) vor. Deswegen haben wir bis jetzt *Ergilemys* und *Prottestudo* als Untergattungen von *Testudo* betrachtet (BACHMAYER & MŁYNARSKI 1981).

### I. Ökologische Interpretation

Es ist bestimmt erstaunlich, daß in Prottes, außer einem spärlichen Rest von *Trionyx*, nur Landschildkröten und dazu drei ganz verschiedene Arten vorkommen. Diese drei Formen repräsentieren nicht nur drei verschiedene Biotope, sondern auch drei phyletische Entwicklungstendenzen.

Das Vorkommen einer „echten“ *Hadrianus* scheint in unserem Fall sensationell zu sein. Diese archaische Gattung wurde bis jetzt nur aus dem Eozän bekannt (vgl. de BROIN 1977: 240–241). In Prottes müssen wir deswegen diese Schildkröte als Relikt in einem Rückzugs-Biotop betrachten. Wie erwähnt wurde, scheint unsere *Hadrianus*-Schildkröte mit der gut bekannten Art aus dem Eozän des Geiseltales (Sachsen, DDR) – *Hadrianus eocaenicus* – morphologisch „verwandt“ zu sein (vgl. HUMMEL 1935, ZIMMERMANN-ROLLIUS 1967, AUFFENBERG 1974, MŁYNARSKI 1977 und DE BROIN 1977). Schon HUMMEL (op. cit.) betrachtete diese Landschildkröte als Bewohner des tropischen Regenwaldes. ZIMMERMANN-ROLLIUS (op. cit.) vergleicht die Biotope der besprochenen Art mit denen der rezenten *Manouria* (Verbreitung – siehe WERMUTH & MERTENS 1977: 83). Nach der Meinung der Autoren, sowie von MŁYNARSKI (1977: 104), bewohnte *H. eocaenicus* eine ganz spezifische Nische: Strand zwischen Wald und sumpfigem Gewässer. *Hadrianus* aus Prottes könnte am Rande eines Regenwaldes gelebt haben und wurde, nach dem Absterben, von dort durch die Wasserströmung abtransportiert, um schließlich gemeinsam mit den Sand- und Schottermassen in der Schottergrube von Prottes abgelagert zu werden. Vielleicht könnte mit dieser Annahme auch das Zusammentreffen von so verschiedenen Schildkrötentypen und die große Anzahl von verschiedenen fossilen Säugetieren im Ablagerungsraum von Prottes erklärt werden.

*Testudo* cf. *promarginata* ist dagegen mit den rezenten zirkummediterranen Arten dieser Gattung verwandt und könnte als eine der Vorfahren dieser Gruppe betrachtet werden. Nach dem Habitus des verlängerten Panzers kann diese Schildkröte mit *T. marginata* verglichen werden. Die Breitrandschildkröte repräsentiert in der heutigen Fauna Europas eine archaische, refugiale und wärmeliebende Art (MŁYNARSKI 1980: 40). *T. cf. promarginata* aus Prottes konnte also trockene, felsige, mit xerothermischem Gebüsch bewachsene Biotope bewohnen.

*Testudo spec.* – eine eigenartige Schildkröte mit kurzem, aber hochgewölbtem und stark skulpturiertem Panzer repräsentiert Formen, die offene Steppen- und Savannen-Gebiete bewohnen. Dieselben, oder vorsichtig gesagt, ähnliche Biotope bewohnte z. B. *T. burgenlandica* (BACHMAYER & MŁYŃNARSKI 1983), sowie zahlreiche kleinere und mittelgroße Landschildkröten aus neogenen Fundstellen in Asien (eine *Hipparion*-Fauna, vgl. YEH 1963, 1985; MŁYŃNARSKI 1968 und CKHIKVAÐZE 1973). Alle diese Formen werden zur Zeit zu den Gattungen *Testudo* und *Geocheilone* sowie auch *Ergilemys* und *Protestudo* gerechnet (CKHIKVAÐZE 1973 und weitere Publikationen).

## II. Klimatische Interpretation

Die sehr wichtige und bedeutende Rolle der Schildkröten als Faktoren der klimatischen Änderungen wurde zuletzt von SCHLEICH (1981: 214) und DE BROIN (1985: 99–103) diskutiert. Nach dem Temperaturdiagramm von BRATTSTROM 1965, geändert bei SCHLEICH (op. cit.), sind in der Regel alle Landschildkröten, insbesondere die „modernen Testudinaten“, die wärmeliebendsten Schildkröten. Bei Riesenformen (wie *Hadrianus*) liegt die Vorzugstemperatur zwischen 28°–33° C, bei den kleinen Landschildkröten (*T. graeca*, *T. hermanni*), die in kälteren Jahresperioden überwintern, zwischen 25°–30° C. Für die Fortpflanzung und Lebensaktivität ist, genau wie bei den übrigen Reptilien, das bodennahe Mikroklima das wichtigste.

Alle drei in Prottes vorkommenden Schildkrötenformen waren höheren Temperaturen angepaßt, als die der griechischen Landschildkröten (hier Vergleichsarten). *Hadrianus spec.*, eine Riesenart und Reliktform, konnte wahrscheinlich das ganze Jahr aktiv leben. Die kleine *Testudo spec.*, Vertreter einer für die Steppen-Biotope (offene Gebiete) typischen Formengruppe, scheint auch deutlich mehr thermophil als die rezenten zirkummediterranen Arten zu sein. Schließlich repräsentiert *T. cf. promarginata* ebenso eine wärmeliebende und vermutlich, wie *Hadrianus*, eine refugiale Artengruppe.

Zusammenfassend kann vermutet werden, daß im Pont im Raum von Prottes ein sehr heißes, und zwar ein bedeutend wärmeres Klima herrschte als in den anderen miozänen Fundstellen von Österreich: Sommertemperaturen zwischen 28° bis 40° C und verhältnismäßig höhere Wintertemperaturen (keine Winterruhe?).

## III. Refugialer Charakter der Fundstelle

Das Klima sämtlicher mitteleuropäischer jungmiozäner Fundstellen wird in der Regel als „wärmer als mediterran“ oder als „subtropisch“ bezeichnet (SZYNDLAR 1984: 7–8). Trotz dieser Interpretation kommen schon in der besprochenen Zeitperiode deutliche Jahres- sowie Tag- und Nacht-Schwankungen (Steppen, Parkbiotope) vor. Im Falle von Prottes waren aber diese Schwankungen nicht besonders stark. Die bedeutendste Rolle spielt hier das Vorkommen von *Hadrianus*, die für das tropische Klima charakteristisch war. Im Zusammenhang damit sind wir der Meinung, daß in Prottes während des Jungmiozäns ganz lokale

(endemische) klimatische und ökologische Bedingungen geherrscht haben, die für die Schildkrötenfauna optimal waren.

Auf Grund der zum Teil zusammenhängenden Panzerreste kann kein sehr weiter Wassertransport der Schildkrötenpanzer stattgefunden haben.

#### IV. Zoogeographische Korrelation

Die drei hier beschriebenen Schildkrötenformen können mit drei Repräsentanten von drei verschiedenen zoogeographischen Gebiete verglichen werden.

1. *Testudo* cf. *promarginata* ist ein paläarktisches, zirkummediterranes Element (Korrelation zur *T. marginata* oder *T. graeca*).

2. *Testudo* spec. ind. ist vermutlich mit orientalen Geochelonen oder äthiopischen Landschildkröten „verwandt“.

3. *Hadrianus* spec. ist nach HUMMEL (1935) und den anderen Autoren vergleichbar mit der heutigen orientalen Art *Manouria emys*.

Die Landschildkröten von Prottes repräsentieren also zwei oder drei verschiedene faunistische Elemente, die für die Herkunft der rezenten Herpetofauna Europas sehr wichtig sind.

Die beiden Autoren danken der Polnischen und der Österreichischen Akademie der Wissenschaften für die Unterstützung dieser Untersuchungen. Weiters danken wir der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien für die Genehmigung, das Schildkröten-Material aus Prottes bearbeiten zu dürfen.

#### Literatur

- AUFFENBERG, W. (1961): A correction regarding the phalangeal formula in the turtle *Stylemys nebrascensis* Leidy. – *Copeia*, 1961/4: 496–498.
- (1971): A new fossil tortoise with remarks on the origin of South American tortoises. – *Copeia*, 1971/1: 106–117.
- (1974): Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). – *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, **18**/3: 121–251.
- BACHMAYER, FR., HELMER, R. & ZAPPE, H., (1961): Eine vorzeitliche Tierwelt aus dem Boden des Marchfeldes. – *Natur und Land*, **47**/6: 128–129. – Wien.
- & MĘYNARSKI, M. (1981): *Testudo kalksburgensis* Toulou, 1896 eine valide Schildkrötenart aus den miozänen Strandablagerungen von Kalksburg bei Wien. – *Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I*, **199**: 111–119. – Wien.
- — (1983): Die Fauna der pontischen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). Schildkröten (Emydidae und Testudinidae). – *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, **85**/A: 107–128. – Wien.
- BRATTSTROM, B. H. (1965): Body temperature of reptiles. – *American Midl. Natur.*, **73** (2): 376–422. – Notre Dame.
- BROIN, de F. (1977): Contribution a l'étude de Chéloniens. Chéloniens continentaux du Cretacé supérieur et du Tertiaire de France. – *Mem. Soc. Geol. France, (n. sér.)* **25**: 1–216. – Paris.
- (1985): Role des tortues comme indicateurs de climat. – *Studia Geol. Salman.*, vol. esp. **1** (*Studia Palaeocheloniologica I*, 1984): 99–103. – Salamanca.
- СКИХИВАДЗЕ, V. M. (1969): Novye čerepachi iz paleogenovykh otloženiĭ Zaisanskoj kotloviny i Centralnogo Kazachstana. – *Biul. Mosk. opšč. ispitat. prirody, (ser. biol.)* **6**: 145–146. – Moskva.
- (1970): O proischoždenii sovremennykh suchoputnykh čerepach Palearktiki. – *Bull. Akad. Nauk Gruz. SSR.*, **57**/1: 245–247. – Tbilisi.

- CKHIKVADZE, B. H. (1973): Tretičnye čerepachi Zaisanskoj kotloviny. – Tbilisi.
- (1983): Iskopaemye čerepachy Kavkaza i Severnogo Pričernomorja. – Tbilisi.
- CRUMLY, C. R. (1985): A hypothesis for the relationships of land tortoise genera (family Testudinidae). – *Studia Geol. Salman.*, vol. esp. 1 (*Studia Palaeocheloniologica I*, 1984): 115–124. – Salamanca.
- HUMMEL, K. (1935): Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. – *Nova Acta Leopold.*, N. F. 2/3–4: 455–483. – Halle/Saale.
- KUHN, O. (1964): Testudines. – In: *Fossilium Catalogus*, 107. – Gravenhage.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. E. (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the Suborder Cryptodira. – *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 115/6: 163–557. – Cambridge, Mass.
- LUEGER, J. P., (1981): Die Landschnecken im Pannon und Pont des Wiener Beckens. – *Denkschr. Österr. Akad. Wissensch., Mathem.-Naturwiss. Kl.*, 120: 124 S. – Wien.
- MEYNSKI, M. (1955): Zółwie z pliocenu Polski. – *Acta Geol. Polon.*, 5: 161–214, Summary: 46–62. – Warszawa.
- (1969): Notes on the tortoises Testudinidae from the Tertiary of Mongolia. – *Palaeontol. Polon.*, 19 (Results Pol.-Mongol. Exped. 1): 85–97. – Warszawa.
- (1977): Bemerkungen über die Schildkröten (Testudines) des Geiseltales. Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales. – *Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ.*, 1977/2 (P. 5): 99–105. – Halle.
- (1980): Die pleistocänen Schildkröten Mittel- und Osteuropas (Bestimmungsschlüssel). – *Folia Quatern.*, 52: 44. – Kraków.
- OBST, F. J. (1980): Beitrag zur Kenntnis der Landschildkröten-Gattung *Manouria* Gray, 1852 (Reptilia, Testudines, Testudinidae). – *Zool. Abhandl. Staat. Mus. Tierkunde*, 38/15: 247–256. – Dresden.
- REINACH, A. von (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. – *Abh. Senckenberg Naturf. Ges.*, 28: 153 S. – Frankfurt am Main.
- SANCHIZ, F. B. (1977): Catálogo de los anfibios fosiles de España (Noviembre de 1977). – *Acta Geol. Hispan.*, 12/ 4–6: 103–107.
- SCHLEICH, H.-H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 48: 372 S. – Frankfurt am Main.
- (1982): Jungtertiäre Schildkrötenreste aus der Sammlung des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Augsburg. – *Beitr. Naturwiss. Ver. Schwaben*, 86/3–4 (Josef Rothenberger 70 Jahre): 41–91. – Augsburg.
- (1985): Neogene testudines of Germany. Their stratigraphical and ecological evaluation. – *Studia Geol. Salman.*, vol. esp. 1 (*Studia Palaeocheloniologica I*, 1984): 249–267. – Salamanca.
- STAESCHE, K. (1931): Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. A. Testudinidae. – *Palaeontographica*, Suppl.-Bd. 8/ Teil I: 17 S. – Stuttgart.
- SZYNDLAR, Z. (1984): Fossil Snakes from Poland. – *Acta zool. cracov*, 28/1: 3–165. – Kraków.
- TOULA, F. (1886): Über neue Wirbelthierreste aus dem Tertiär Österreichs und Rumeliens. – *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges.*, 48: 915–924. – Berlin.
- YEH, H.-K. (1963): Fossil Turtles of China. – Peking.
- (1985): Fossil testudinids in China. – *Studia Geol. Salman.*, vol. esp. 1 (*Studia Palaeocheloniologica I*, 1984): 283–286. – Salamanca.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R. (1977): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. – *Das Tierreich*, Lief. 100: I–XXVII, 1–174. – Berlin.
- ZIMMERMANN-ROLLIUS, S., (1967): Beiträge zur Schildkrötenfauna der eozänen Braunkohle des Geiseltales. – *Hercynia*, 4/1: 84–104. – Leipzig.

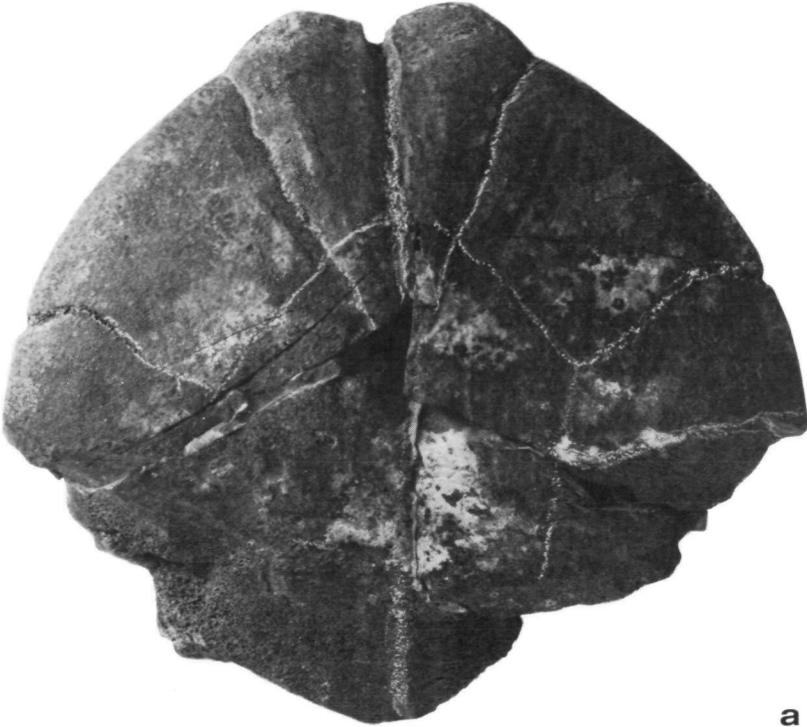
#### Tafelerklärungen

##### Tafel 1.

*Testudo cf. promarginata* REINACH aus den pontischen Sand- und Schotterablagerungen von Prottes (Niederösterreich). – Inv.-Nr. 1984/65. – Seitenansicht,  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.





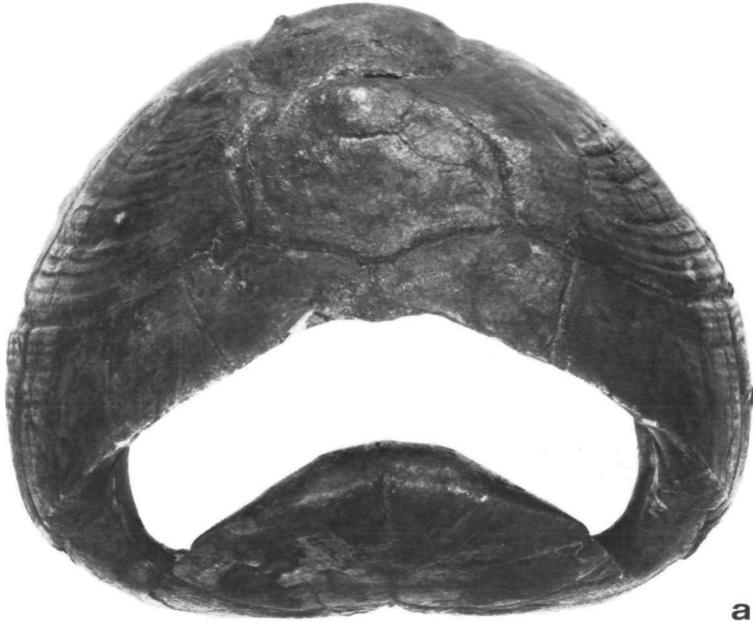


**a**

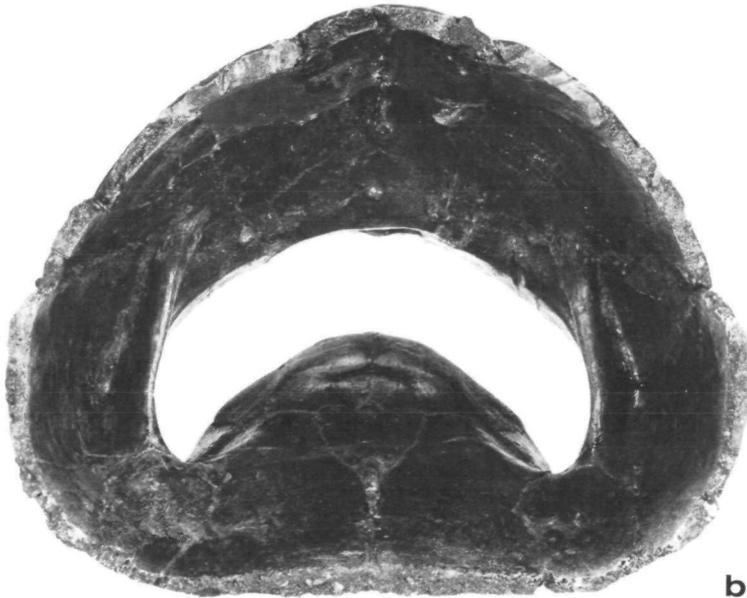


**b**





**a**



**b**





**a**



**b**





**a**



**b**





b



a





**a**



**b**



Tafel 2.

*Testudo* cf. *promarginata* REINACH (wie Tafel 1). – Vorderlappen (Plastron), a) Ansicht von außen, b) Ansicht von innen. Nat. Gr.

Tafel 3.

*Testudo* spec. ind. aus den pontischen Sand- und Schotterablagerungen von Prottes (Nieder-Österreich). – Inv.-Nr. 1984/66. – Carapaxfragment (Vorderteil), a) Ansicht von vorne (Cervicale fehlt!), b) Ansicht von innen (gut entwickelte Stützen),  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Tafel 4.

*Testudo* spec. ind. (wie Tafel 3). – Carapaxfragment (Vorderteil), a) Ansicht von oben (Carapax), b) Ansicht von unten (Plastron),  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Tafel 5.

*Testudo* spec. ind. (wie Tafel 3). – a) Vorderlappen des Plastron von innen, (Epiplastrallippen) nat. Gr., b) Seitenansicht des Carapax,  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Tafel 6.

*Hadrianus* spec. ind. aus den pontischen Sand- und Schotterablagerungen von Prottes (Nieder-Österreich). – Inv.-Nr. 1984/67. – a) Rechtes Epiplastron von außen, b) Rechtes Epiplastron von innen, nat. Gr.

Tafel 7.

*Hadrianus* spec. ind. (wie Tafel 6). – Linkes Xiphiplastron, a) Ansicht von außen, b) Ansicht von innen,  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

(Alle Foto-Aufnahmen wurden von Frau G. OBERLEITNER angefertigt.)