

# Weichschildkrötenreste aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozän; Niederösterreich)

von

Richard GEMEL\*

GEMEL, R. (2002): Weichschildkrötenreste aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozän; Niederösterreich). — Beitr. Paläont., 27: 355-371, 3 Taf., Wien.

## Zusammenfassung

Aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Niederösterreich) werden erstmals ein Carapax- und ein Plastronfragment von Weichschildkröten beschrieben. Das Plastronfragment besteht aus dem nahezu vollständigen Hypoplastron und zeichnet sich durch den kleinen Winkel zwischen Processus lateralis und der Hypoplastrallängsachse aus. Es besitzt zwei distale Knochenzapfen am Processus medialis posterior, die mittels einer deutlichen Einbuchtung von den proximalen Knochenzapfen getrennt sind, und weist die typische trionychine Skulpturierung auf. Von visceral gesehen sind die Knochenstrahlen des Processus medialis posterior stark caudad gerichtet. Ein Vergleich mit räumlich und zeitlich entfernten Formen – einschließlich rezenter Arten – ergibt eine Zugehörigkeit zur Entwicklungslinie der Gattung *Trionyx* sensu stricto; die Art wird nach dem Fundort als *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov. beschrieben. Der Carapaxrest, der aus dem distalen Bruchstück einer dritten linken Pleuralplatte besteht, wird gleichfalls zu *Trionyx* sensu stricto gestellt. Weiteres, stark fragmentarisches Material zeugt ebenfalls von der Präsenz der Trionychiden im Neogen Niederösterreichs, der schlechte Erhaltungszustand erlaubt jedoch keine nähere systematische Zuordnung. Hinweise zur Paläoökologie und zu phylogenetischen Beziehungen der Weichschildkröten werden gegeben.

## Abstract

A carapacial and a plastral fragment of softshelled turtles are described from the Karpatian (late Lower Miocene) of the Korneuburg Basin near Vienna (Lower Austria) for the first time. The plastron fragment consists of an almost complete hypoplastron and is characterized by the low angle between Processus lateralis and the longitudinal axis of the hypoplastron. The Processus medialis posterior shows two distal bony pins which are separated from the proximal pins by a significant rounded incision. The hypoplastral surface is sculptured in the typical trionychine manner. In visceral view, the bony ledges of the Processus medialis posterior are conspicuously directed caudally. In comparison with fossil species of distant age and

distribution as well as with recent species the specimen from the Korneuburg Basin is assigned to the genus *Trionyx* sensu stricto and is named *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov. according to the location where it has been detected.

The carapacial fragment which consists of the distal part of the third left pleural plate is also considered to belong to *Trionyx* sensu stricto.

More fossils of trionychids, mostly heavily fragmentated, show a strong presence of the softshelled turtles in the Neogene of Lower Austria. The poor condition of these fossils, however, does not allow a more precise systematic identification.

Some remarks are made on the paleoecology and phylogenetic relationship of the softshelled turtles.

## Schlüsselwörter

Zoologie – Paläontologie – Fossilien – Testudines – Trionychidae – *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov. – Karpatium – Miozän – Niederösterreich – Korneuburger Becken

## Einleitung

Überblicksmäßige Zusammenstellungen von fossilen Schildkrötenfunden aus Österreich geben GEMEL & RAUSCHER (2000). Aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens werden dabei ein weitgehend erhaltener Panzer einer Landschildkröte und ein Plastronfragment von *?Ptychogaster* genannt.

Zusätzlich liegen nicht erwähnte Reste von Weichschildkröten aus dem Korneuburger Becken vor, die aber zu dürftig für eine Bestimmung sind. Als Beispiel für diese unbeschriebenen Stücke aus dem Korneuburger Becken sei ein Pleuralfragment aus der Aufsammlung H. SWOBODA aus Weinsteig (FO 107 nach SOVIS 1998) angeführt.

Die ältesten Funde von Weichschildkröten aus Österreich sind aus den Roterzschichten des Unteren Eozän vom Haunsberg in Salzburg bekannt (SCHLEICH 1988). Die bisher bearbeiteten Weichschildkrötenreste stammen aus dem Untermiozän der Steiermark und dem Obermiozän des Wiener Beckens (überblicksmäßig dargestellt in RAUSCHER & GEMEL 2001). Die Reste aus dem Wiener Becken enthalten teils gut erhaltene Disken und bemerkenswerterweise sogar zwei weitgehend erhaltene Schädel (ARTHABER 1898, GLAESSNER 1933).

\* Anschrift d. Verf.: Richard Gemel, Naturhistorisches Museum Wien, Herpetologische Sammlung, Burgring 7, A-1014 Wien

In der ersten Fossilienauflistung des Wiener Beckens und Niederösterreichs führt HÖRNES (1848) *Trionyx partschii* auf: Diesen Namen hatte FITZINGER in dem "Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten..." (1835 [1836]) in der Aufzählung der "Species fossiles e tribu Labiatorum" aufgestellt, die Art aber nicht beschrieben. Die eigentliche Beschreibung – ein Bruchstück bestehend aus den ersten drei Pleuralplatten der rechten Seite – erfolgte erst durch PETERS 1855.

Neben SIEBENROCK (1916) geht GLAESSNER (1933) näher auf die Schildkrötenfunde des Wiener Beckens ein und erwähnt unbestimmte *Trionyx*-Reste aus den Grunder Schichten, dem Eggenburgium und aus dem Badenum von Neudorf an der March (heute Nova Ves, Slowakei). Aus der Umgebung von Korneuburg werden Funde aus Nodendorf und Stetten genannt. Diese Meldungen finden später teilweise bei THENIUS (1962, 1983) Berücksichtigung.

Mittlerweile sind weitere noch unbeschriebene Reste von Trionychiden bekannt geworden. Sie liegen meist stark fragmentär vor und stammen aus dem Sarmatium von Nexing (MACHAC & PENZ 1996/2000) und aus den Pannonschottern von Atzelsdorf. Hier treten sie zusammen mit Resten von Sumpfschildkröten sowie großen und kleinen Landschildkröten auf (Privatsammlung G. PENZ, mündl. Mitteilung F. WEICHELBAUM).

Die erdgeschichtlich jüngsten Fossilien dieser Schildkrötenfamilie sind aus dem "Ober-Pannon" der Schottergrube "Heidfeld" nahe dem Flughafen Schwechat bei Wien beschrieben (BACHMAYER 1966).

Demnach sind Weichschildkröten im österreichischen Bundesgebiet, wenn auch lückenhaft, vom Eozän bis zum Obermiozän belegt und vom mittleren bis oberen Miozän durchgehend vorhanden.

Dem Verfasser lag zur Bearbeitung ein Plastronfragment einer Weichschildkröte aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens vor, das dankenswerterweise von der Krahuletz-Gesellschaft zur Verfügung gestellt wurde. Dieses Fragment wird aufgrund seiner Eigentümlichkeit einer bisher unbeschriebenen Art zugeordnet und nachfolgend beschrieben.

Ein weiterer, ebenfalls aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens stammender Rest einer Weichschildkröte, der im folgenden bearbeitet wird, befindet sich in der Geologisch-Paläontologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien (Inv. NHMW 1979/2128/15; Fundort: Teiritzberg). Es handelt sich um ein Diskusfragment, einen Teil der Pleuralplatte (s.u.).

## Systematik

### Beschreibung einer neuen Art

#### *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov.

**Holotypus:** Niederösterreichisches Landesmuseum F/4972 (Leihgabe an das Krahuletz-Museum Eggenburg), ein weitgehend erhaltener rechter Hypoplastron (Taf. 1, Abb. 2, 3; Taf. 2, Abb. A; Taf. 3, Abb. 1).

**Locus typicus:** Teiritzberg, Korneuburger Becken, Niederösterreich.

**Stratum typicum:** Karpatium, Untermiozän (keine näheren Angaben).

**Derivatio nominis:** Die Art ist nach dem Fundort des Holotypus – Teiritzberg bei Korneuburg, Niederösterreich – benannt.

**Diagnose** (Terminologie nach SIEBENROCK 1902):

Ein weitgehend vollständig erhaltener rechter Hypoplastron (Maße vgl. Taf. 3, Abb. 1). In der Ventralansicht ist die Hyo-Hypoplastralnaht schwach konkav; caudal zeigt die skulpturierte Knochenplatte eine deutliche Einbuchtung, wobei der proximale Teil des Processus medialis posterior vier (abgebrochene) flache Knochenzapfen für die Verbindung mit dem Xiphiplastron aufweist. Die Knochenzapfen sind untereinander mit einem dünneren und unskulpturierten, 10 mm breiten und 3 mm dicken Basisteil verbunden. Der distale Schenkel des Processus medialis posterior endet in zwei ebenso flachen Knochenzapfen für die Verbindung mit dem Xiphiplastron. Die zwei Knochenzapfen des Processus lateralis sind gerieft und von ovalem Querschnitt. Sie ragen 35 mm aus dem plattenförmigen skulpturierten Teil heraus und bildeten ehemals die Verbindung zum Carapax.

Der anteriore Knochenzapfen des Processus lateralis und ein Teil des anterioren Processus lateralis sowie die Knochenzapfen des Processus medianus fehlen. Der Abbruch erfolgte entlang der hyo-hypoplastralen Synostose.

Die Strukturen der Skulpturierung, in der Literatur auch als "Relief", "Ornamentierung", "Dorsalstruktur" "Granulation" oder fälschlicherweise sogar als "Kallosität" bezeichnet (vgl. PETERS 1858, KRUMBIEGEL 1963, MOTTL 1967, KARL 1993), sind im Inguinalbereich des Processus lateralis konzentrisch-strahlig zur hyo-hypoplastralen Synostose gerichtet. Im medianen und anterioren Bereich des Processus lateralis sind die Wülste nicht durchgehend, unregelmäßig mit wurmförmiger Ausprägung und ohne erkennbare Ausrichtung. Im distalen Bereich erscheint das Muster wabenförmig, "knotig", im proximalen Bereich mäanderförmig (vgl. Taf. 1, Abb. 2a).

Die skulpturierten Bereiche sind bis zum Rand des Hypoplastrons ausgedehnt und breiten sich bis zur Basis des distalen und der proximalen Knochenzapfen aus, wodurch die beschriebene typische Einbuchtung am Caudalrand entsteht. Die deutliche Ausprägung und Ausdehnung der Skulpturierung ist ein Zeichen dafür, daß es sich um den Rest eines adulten Individuums handelt. Maße und Proportionen – speziell der Winkel  $\alpha$  – zeigen an, daß es sich um eine mittelgroße Form mit kreisrundem Panzer gehandelt haben muß (knöcherner Diskus etwa 30 cm Stockmaß, Carapax einschließlich des knorpeligen Randes etwa 47 cm Stockmaß).

In der Ansicht von visceral (vgl. Taf. 1, Abb. 2b) werden die deutlich caudad gerichteten Knochenstrahlen des distalen wie auch des proximalen Abschnittes des Processus medialis posterior und der bedeutende Anteil der Knochenplatte am proximalen Abschnitt sichtbar.

### Differentialdiagnose – Vergleich mit fossilen Arten:

Für einen Vergleich mit den beschriebenen Resten kommen zunächst die jüngeren Funde aus dem Wiener Becken in Frage. Zwei gut erhaltene Hyo-Hypoplastra werden *T. vindobonensis* PETERS, 1836 zugerechnet (vgl. Taf. 2, Abb. B, C). Das eine Hyo-Hypoplastron (Taf. 2, Abb. B) "...eines sehr alten Individuums" aus dem Tegel von Hernals (PETERS 1858) hat eine ähnlich flache Inguinaleinbuchtung wie das Exemplar vom Teiritzberg, aber einen gedrungeneren Processus lateralis mit einem nach anterior gekrümmten Knochenzapfen. Die bedeutendsten Unterschiede zum neuen Taxon sind das Fehlen einer medianen Einbuchtung zwischen den xiphiplastralwärts gerichteten Knochenzapfen des Processus medialis posterior, die bei alten Exemplaren besonders deutlich ausgeprägt sein sollte, sowie eine deutlich konkave Begrenzung zur medianen Fontanelle bei *T. vindobonensis*. Die das Xiphiplastron verbindenden Knochenzapfen enthalten bei den *T. vindobonensis* zugeordneten Resten zwei stärkere distale und drei schwächere proximale Elemente, während *T. teiritzbergensis* mehrere Knochenzapfen im proximalen Bereich ausgebildet haben dürfte, die jedoch nicht erhalten sind. Ebenso unterschiedlich ist die Skulpturierung, die bei dem Fossil aus Hernals konzentrisch angeordnete Wülste im proximalen Bereich der Knochenplatte erkennen läßt, während sie sich bei der neuen Art ungerichtet und "wurmförmig" darstellt.

Das zweite Hyo-Hypoplastron, das *T. vindobonensis* zugeordnet wird (PETERS 1855), stammt ebenfalls aus dem Tegel der Ziegelgrube von Hernals (Taf. 2, Abb. C). Es zeigt eine weitgehende Übereinstimmung in Bezug auf Skulpturierung, Form und Gestalt der beiden lateralen Knochenfortsätze und der Knochenfortsätze des Processus medialis posterior mit dem oben genannten *T. vindobonensis*-Rest. Damit ergeben sich die gleichen Unterschiede zu *T. teiritzbergensis*. Die deutlichsten Unterschiede zwischen den beiden *vindobonensis*-Hyo-Hypoplastra bestehen im skulpturierten Plattenanteil am Processus lateralis und in der Inguinaleinbuchtung. PETERS (1855) bildete zusätzlich auf Tafel III, Figur 4 ein Hyo-Hypoplastron eines juvenilen Exemplares ab, das er ebenfalls *T. vindobonensis* zurechnet.

Der von ARTHABER (1898) ausführlich beschriebene *Trionyx rostratus* ARTHABER, 1898, von dem auch ein weitgehend erhaltener Schädel vorliegt, besitzt einen länglich-ovalen Diskus und übertrifft etwas die Größe des vorliegenden Exemplars, doch ist von dieser Art kein Plastron überliefert. Ebenso fehlt der Plastron bei *T. partschii* FITZINGER, 1835, weshalb beide Arten für Vergleichszwecke nicht herangezogen werden können.

Im Vergleich zu berücksichtigen waren auch Reste der "älteren Linie" (sensu LAPPARENT DE BROIN 2000) aus dem Unter- und Mittelmiozän, insbesondere Funde aus der Südsteiermark, von denen einige Fossilien – wie *T. septemcostatus* HOERNES, 1881 – zu den rezent nur in Nordamerika vorkommenden Weichschildkröten der Gattung *Apalone* RAFINESQUE, 1832 weisen. Beherrschende Art dieser Gruppe ist *T. stiriacus* PETERS 1855

aus dem Unter- und Mittelmiozän der Steiermark (Taf. 2, Abb. D). PETERS beschrieb diese Weichschildkrötenart 1855 als *Trionyx (Gymnopus) stiriacus*. Die später in derselben Publikation von PETERS 1855 in der Bildlegende verwendete Bezeichnung "*Trionyx styriacus*", die nachfolgend von vielen Bearbeitern übernommen worden ist, ist als Synonym von "*Trionyx stiriacus*" aufzufassen. Der Plastron dieser Art unterscheidet sich vor allem durch den gedrungeneren und nicht so ausladenden Processus lateralis von *teiritzbergensis*, die Einbuchtung im medianen Bereich der Hypoplastralplatte ist jedoch fast genauso deutlich. Für die Verbindung mit dem Xiphiplastron sind bei *T. stiriacus* acht Knochenzapfen im medianen Bereich des Hypoplastrons und ein Knochenzapfen im lateralen Bereich des Hypoplastrons erkennbar. (Auch bei *T. teiritzbergensis* waren neben den vier abgebrochenen Knochenzapfen möglicherweise noch weitere vorhanden.) Die Skulpturierung mit deutlich konzentrischen Wülsten ist ähnlich wie bei *T. vindobonensis* und deutlich verschieden von *T. teiritzbergensis*.

Dieser Vergleich bezieht sich ausschließlich auf *T. stiriacus* sensu stricto und berücksichtigt nicht jene Form, die HOERNES 1881 aufgrund der caudalen Neuraliakonfiguration als *T. petersi* von *T. stiriacus* abtrennte. HERITSCH beschrieb später (1909) das von Feisternitz bei Eibeswald (Südsteiermark) stammende Exemplar, das *T. petersi* zugeordnet worden war, als eigene Art und benannte sie als *T. hoernesii*. *T. hoernesii* ist flach und wie *T. stiriacus* fast kreisrund, jedoch etwas größer als das vorliegende Exemplar. Von *T. hoernesii* ist ein Hyo-Hypoplastron überliefert (Taf. 2, Abb. E), der zwar Ähnlichkeiten in der Skulptur aufweist, sich aber durch die tiefere inguinale Einbuchtung, durch den geringeren Anteil der skulpturierten Knochenplatte am Processus lateralis und durch eine geringere Anzahl von Knochenstrahlen für die xiphiplastrale Verbindung (ein distaler und zwei proximale Knochenzapfen) vom Teiritzberger Exemplar deutlich unterscheidet. Tatsächlich zeigen die in BROIN (1977, Tafel XII, Figur 2 und 3) abgebildeten Hypoplastra außerordentlich gute Übereinstimmung mit *T. stiriacus*. VREMIR et al. (1997) ordnen weiters 3 Exemplare aus dem Mittelmiozän von Minişu de Sus (Rumänien) auf der Basis einer fast identischen Plastronkonfiguration *T. stiriacus* aus dem französischen Untermiozän zu, wobei die Konfiguration der distalen Knochenzapfen des Processus lateralis ("marginale Apophysen") als wesentliches Merkmal herangezogen wird. Zu *T. hoernesii* ergeben sich nach VREMIR et al. (1997) weitgehend dieselben Unterschiede wie zu den rumänischen Weichschildkrötenresten, da die Art innerhalb der Variationsbreite von *T. stiriacus* liegen soll. Aufgrund fehlender Bauchpanzerreste kann mit den aus dem unter- und mittelmiozänen Kohleflözen der Steiermark stammenden Arten *Trionyx hilberii* HOERNES, 1892, *T. sophiae* HERITSCH, 1909 und *T. siegeri* HERITSCH, 1909 kein Vergleich angestellt werden. Zwei weitere Weichschildkrötenreste aus Göriach liegen ebenso nur als Diskusfragmente vor und werden von TEPPNER (1914) *Trionyx hilberii* HOERNES, 1881 und *Trionyx boulengeri* REINACH, 1900 zugeordnet.

Der wertvolle Fund einer Weichschildkröte aus Schönweg im Lavanttal in Südkärnten wurde von MOTTL (1967) als "*Trionyx petersi* R. HOERN. var. *siegeri* HER." (sic!) beschrieben (Taf. 2, Abb. F). Von diesem Tier liegen ein teilweise erhaltener, fast kreisrunder Diskus von knapp 22 cm Größe und ein ausgezeichnet erhaltener Plastron vor. Die Panzerform, die schmalen Neuralia und das abgetrennte siebente Neurale bei *T. siegeri* bewogen MOTTL (1967), das Kärntner Fossil in die unmittelbare Verwandtschaft der beiden Arten zu stellen. Der Vergleich des Hypoplastrons mit dem Teiritzberger Exemplar zeigt deutliche Unterschiede, besonders, was den fast rechtwinkligen Verlauf der Inguinalkante, die nach caudal gerichteten Knochenzapfen des Processus lateralis und die Skulpturierung anbelangt. Die Skulpturierung des Kärntner Exemplares zeigt im proximalen Bereich konzentrisch angeordnete und im distalen Bereich unregelmäßig strahlig nach außen gerichtete Wülste. Nach MOTTL (1967) zeigt das Kärntner Fossil keine Ähnlichkeiten mit *T. triunguis* (FORSKÅL, 1775). Aufgrund der Übereinstimmung des Rückenpanzers des Schönweger Exemplares mit *T. petersi* und *T. siegeri* erscheint ein enger verwandtschaftlicher Zusammenhang mit dem Teiritzberger Exemplar auch ohne Vorliegen von Plastronresten der beiden genannten Arten unwahrscheinlich.

Die von AMMON (1911) aus Dechbetten bei Regensburg in der Oberpfalz beschriebene *Trionyx brunhuberi* (Taf. 2, Abb. G) weist einen erheblich abweichenden Hypoplastron auf: Durch den größeren Winkel  $\alpha$  und die daraus resultierende, fast rechtwinklige Inguinalkante ergibt sich eine andere Plastronform. Dieses Merkmal ist umso bedeutender zu werten, als nach FUCHS (1938) eine völlige Übereinstimmung in der Umgrenzung sowie in der Anzahl und Länge der Fortsätze von Hyo-, Hypo- und Xiphiplastra der 25 einzelnen Plastronreste von Dechbetten gegeben ist. HUMMEL (1929) zählt diese Art zu *Trionyx (Amyda) hilberii* HOERNES, 1881.

LIEBUS beschrieb 1930 aus den Süßwassertonen von Preschen bei Bilin in Böhmen *Trionyx bohemicus*. Von dieser Art liegen Bauchpanzerreste vor (Taf. 2, Abb. H, I). Das Teiritzberger Plastronfragment weicht von diesen vor allem durch einen schlankeren und ausladenderen Processus lateralis sowie durch die beschriebene spezifische, xiphiplastralwärts gerichtete Knochenzapfenkonfiguration ab. *T. bohemicus* zeichnet sich durch einen spezifischen, caudad gestreckten Hypoplastron aus. Weichschildkrötenreste aus Sandelzhausen (Süddeutschland, SCHLEICH 1981) und Viehhausen (Oberpfalz, Deutschland, FUCHS 1938) wurden *T. bohemicus* zugerechnet. Bei letztgenanntem Fundort wurden die Hypoplastra für die Artbestimmung herangezogen. Die von SCHLEICH (1994) beschriebenen eozänen Plastronreste von ?*Trionyx* aus Stolzenbach bei Borken in Hessen (Deutschland) sind zu fragmentär, um verglichen zu werden. Ebenso wenig eignet sich der Hypoplastron eines offensichtlich juvenilen Exemplares aus dem Eozän des Geiseltales (KRUMBIEGEL 1963) für einen Vergleich.

### Differentialdiagnose – Vergleich mit rezenten Arten:

Die Untersuchung von MEYLAN (1987) zur Phylogenie rezenter Weichschildkrötenarten auf der Grundlage osteologischer Merkmale, die zur Auflösung der Sammelgattung *Trionyx* geführt hat, stellt eine Basis für den Vergleich fossiler Weichschildkrötenreste mit rezenten Arten dar und ermöglicht das Erstellen zoogeographischer Hypothesen. Bei der Zuordnung zu rezenten Arten muß bedacht werden, daß die beiden beschriebenen Weichschildkrötenreste einer noch "alten Linie" sensu LAPPARENT DE BROIN (2000) angehören. Diese verschwand mit zunehmender Abkühlung und dem immer trockener werdenden Klima von Westeuropa fortschreitend nach Osten allmählich und wich einer "neuen Linie" im Obermiozän (vgl. KRUMBIEGEL 1963). Die "neue Linie" von Weichschildkröten zeigt teilweise gute Übereinstimmung mit rezenten Arten.

Zunächst interessiert die Frage, inwieweit zwischen fossilen mitteleuropäischen und den nächstverbreiteten rezenten Weichschildkröten – der kleinasiatischen Euphrat-Weichschildkröte *Rafetus euphraticus* (DAUDIN, 1802) und der Afrikanischen Dreiklauer-Weichschildkröte *Trionyx triunguis* (FORSKÅL, 1775) – Beziehungen bestehen. Die große, im NHMW aufbewahrte Schildkröten-Aufsammlung von PIETSCHMANN, die von SIEBENROCK 1913 bearbeitet wurde, beinhaltet unter anderem 38 Exemplare von *R. euphraticus*. Sie bilden wertvolles Vergleichsmaterial, denn diese Exemplare ermöglichen es, Variabilität und ontogenetische Veränderungen des Plastrons bei dieser Art zu beobachten. Bei allen untersuchten Exemplaren ist ein kleiner Winkel  $\alpha$  zwischen Processus lateralis und Hypoplastron-Längsachse vorhanden, was mit der langgestreckten, oval-elliptischen Panzerform und dem schmalen Plastronhinterlappen zusammenhängt. Die distale hypo-xiphiplastrale Verbindung besteht bei *R. euphraticus* aus nur einem Knochenzapfen, der in die entsprechende Ausnehmung des Xiphiplastrons greift (bei jüngeren Tieren kann diese Verbindung noch aus zwei oder mehreren, eng nebeneinanderliegenden Knochenstrahlen bestehen). Im proximalen xiphiplastralen Verbindungsteil des Hypoplastrons können bei *R. euphraticus* ein oder mehrere Knochenzapfen (zwei bis vier; bei NMW 1861: rechts 4, links 2) ausgebildet sein. Sie stehen immer eng gebündelt und sind nicht so gefächert wie bei *T. teiritzbergensis*, da *R. euphraticus* einen kräftigen medianen Fortsatz des Hypoplastrons aufweist, der beim fossilen Exemplar in dieser Form nicht existiert haben kann. In der Visceralsicht weist *R. euphraticus* stark caudalwärts gerichtete, zum Xiphiplastron greifende Knochenstrahlen auf. Der kräftig ausgebildete Processus medianus bewirkt eine deutlich konkave Form der hyo-hypoplastralen Synostose. Der Vergleich mit *R. euphraticus* zeigt, daß der Plastronrest von *T. teiritzbergensis* keine morphologischen Ähnlichkeiten mit *R. euphraticus* aufweist. Mehr Übereinstimmungen lassen sich zu *T. triunguis* finden (vgl. Taf. 1, Abb. 1a und 1b): der mediane Fortsatz des Hypoplastrons ist sehr breit, und nur der distale Knochenzapfen ist von den übrigen

getrennt. Dadurch ergibt sich bei alten Exemplaren eine ähnliche – wenn auch nicht so deutliche – caudale Einbuchtung wie bei dem fossilen Exemplar. Bei adulten *T. triunguis* ist stets nur ein distaler Knochenzapfen ausgebildet. Unterschiede gibt es in der geringeren Ausbreitung der Skulpturierung im lateralen Fortsatz und in der Skulpturierung selbst: bei *T. triunguis* können die konzentrisch angeordneten Wülste, die um das Hyo-Hypoplastron herumführen, von einer wabenförmigen Anordnung im inguinalen Bereich oder im zentralen Synostose-Bereich unterbrochen sein (vgl. Taf. 1, Abb. 1a).

In der visceralen Sicht (Taf. 1, Abb. 1b) zeichnet sich *T. triunguis* dadurch aus, daß die in das Xiphiplastron greifenden Knochenstrahlen vergleichsweise deutlich mediad ausgerichtet sind.

Schon früh fiel eine Übereinstimmung vieler mitteleuropäischer fossiler Formen mit dem rezenten *T. triunguis* auf: REINACH (1900) erstellte eine "Protriunguis-Reihe", zu der er die aus Österreich beschriebenen Arten der "neuen Linie" – *rostratus*, *petersi* und *vindobonensis* – zählte, und vermerkte die mögliche Zugehörigkeit von *stiriacus* und *partschii*. Besonders die Ähnlichkeit von *T. rostratus* mit *T. triunguis* ist evident (HUMMEL 1929). GLAESSNER (1933) kann *T. rostratus* und den Schädel *T. aff. rostratus* von *T. triunguis* kaum unterscheiden. Auch SIEBENROCK (1913, 1916) sieht die nahe verwandtschaftliche Stellung von *T. rostratus* und *T. triunguis* als bestätigt und vermerkt außerdem die von HERITSCH konstatierte Zugehörigkeit von *T. stiriacus* und *hoernesii* zu *T. triunguis*.

HUMMEL (1927, 1929) kritisiert die Protriunguis-Reihe REINACHS und setzt die dazugehörenden Arten mit der von ihm verwendeten Untergattung *Amyda* gleich. Die systematische Kategorie *Amyda* sensu HUMMEL (1927, 1929) weicht indes stark von der rezenten Gattung *Amyda* sensu MEYLAN (1987) ab, denn die acht von HUMMEL (1927, 1929) angeführten rezenten Arten gehören nach Klassifikation von MEYLAN (1987) sechs Gattungen an, die sich auf alle drei Zweige der Trionychnen verteilen. Daher erlaubt die Untergattung *Amyda* sensu HUMMEL (1927, 1929) keine genauere systematische Zuordnung zu den rezenten Arten.

Neben *Amyda* wird die Zugehörigkeit miozäner Weichschildkrötenreste zur südasiatischen Gattung *Aspideretes* HAY, 1904 diskutiert. Beide Gattungen wurden zunächst von MEYNARSKI (1976) als Untergattungen abgehandelt, erhielten durch die Ergebnisse von MEYLAN (1987) Gattungscharakter mit differentialdiagnostischem Befund. Zu *Aspideretes* zählen vier rezente Arten, darunter die Ganges-Weichschildkröte *Aspideretes gangeticus* (CUVIER, 1824). Die rezente Verbreitung dieser Art beschränkt sich zwar im wesentlichen auf den indischen Subkontinent (Indien, Pakistan, Nepal und Bangladesch), erreicht im äußersten Westen aber immerhin noch Afghanistan (SCHNEIDER & DJALAL 1970).

KARL (1993) unternahm den Versuch, fossiles Trionychnidenmaterial aus Mitteldeutschland den von MEYLAN (1987) aufgestellten Gattungen zuzuordnen. Deshalb waren Vergleiche mit diesen beiden Gattungen anzustellen

und es war zu klären, inwieweit sich die Befunde von KARL (1993) durch die Plastronmorphologie bestätigen lassen. KARL (1993) stellt *Trionyx gergensi* in die Gattung *Aspideretes*, die *T. stiriacus* und *T. vindobonensis* als vermutliche Synonyma mit einschließen soll. *T. mes-selianus* REINACH, 1900 wird in die Gattung *Amyda* gestellt und *T. hilberii* als Synonym derselben betrachtet. Trotz Fehlens des wichtigsten Diagnosemerkmals für *Aspideretes*, zweier Neuralia innerhalb des ersten Pleuralpaares, stellt KARL (1993) einzelne untermiozäne Weichschildkrötenreste in diese Gattung. Die Reste stammen aus dem Aquitanium von Thüringen und wurden von v. MEYER (1844) als *Trionyx (Aspidonectes) gergensi* beschrieben. KARL (1993) stützt sich dabei hauptsächlich auf die Ausprägung der Skulpturierung. Die einfache bandförmige Randbegrenzung um jede dorsale Knochenplatte kann am rezenten Material jedoch nicht bestätigt werden. Unterschiede im Hypoplastron von *Aspideretes* zu *T. teiritzbergensis* ergeben sich in einer deutlich abweichenden Skulpturierung, einer tieferen Inguinaleinbuchtung, die sich mit zunehmendem Alter deutlicher ausprägt, und durch das Vorhandensein von nur einem Knochenzapfen im distalen Bereich der xiphiplastralen Verbindung.

Gute proportionale Übereinstimmung findet sich dagegen zum Hypoplastron von *Amyda cartilaginea* (BODDAERT, 1770). Während NMW 1301 bei gleicher Hypoplastrongröße eine weit weniger ausgedehnte Kallosität aufweist als der Teiritzberger Rest, entspricht bei NMW 1864 auch diese weitgehend dem fossilen Bruchstück, zeigt aber eine unregelmäßige, netzartige, "lochförmige" Skulpturierung, die deutlich von der von *T. teiritzbergensis* abweicht. In der visceralen Ansicht machen sich zusätzlich andere Strukturen deutlicher bemerkbar, indem bei *Amyda* die xiphiplastral gerichteten Knochenstrahlen mediad ausgerichtet sind, während beim Teiritzberger Exemplar die Knochenstrahlen vergleichsweise stark caudad gerichtet sind. Gerade bei *A. cartilaginea*, bei der davon auszugehen ist, daß es sich um eine polymorphe Art handelt (vgl. AULIYA 2000), sind die innerartlichen Unterschiede stark ausgeprägt.

Der rezent in Fernost vorkommende und eher kleinwüchsige *Pelodiscus sinensis* (WIEGMANN, 1835) hat einen vergleichsweise kleinen Winkel  $\alpha$  und eine deutliche Inguinaleinbuchtung des Hypoplastrons, das den medianen Teil der Hypoplastralplatte erheblich breiter erscheinen läßt als den von *T. teiritzbergensis*. Im distalen Bereich der xiphiplastralen Verbindung ist nur ein Knochenzapfen vorhanden. Der abgestutzte Plastron-Hinterlappen mit der typischen Xiphiplastrum-Stellung von *P. sinensis* kann nicht zum Vergleich herangezogen werden, da diese Partie beim Plastronrest von *T. teiritzbergensis* fehlt. Bei Zusammenfassung aller Befunde scheint das vorliegende Hypoplastron zu einer Art zu gehören, die den obermiozänen Weichschildkröten des Wiener Beckens näher gestanden haben dürfte als den untermiozänen Weichschildkröten aus der Steiermark ("*Trionyx stiriacus* - Gruppe" sensu HUMMEL 1929) und dem Exemplar aus Kärnten. Deutliche Unterschiede ergeben sich zu *T. bo-*

*hemicus* und *T. brunhuberi*. Im Vergleich zu den altweltlichen rezenten Arten konnte nur wenig Übereinstimmung mit *Pelodiscus sinensis* und *Rafetus euphraticus* gefunden werden, und teilweise Übereinstimmung mit der Gattung *Aspideretes* und mit *Amyda cartilaginea*. Deshalb wird der beschriebene Rest als von einer Art stammend interpretiert, die zu *Trionyx* sensu stricto zu rechnen ist und einen frühen Vertreter der "*T. vindobonensis-rostratus* - Gruppe" darstellt.

### *Trionyx* sp.

**Material:** Inv. NHMW 1979/2128/15 (Naturhistorisches Museum Wien; Geologisch-Paläontologische Abteilung). Ein distales Fragment einer linken dritten Pleuralplatte, bei der das freie Rippenende und etwa zwei Drittel des proximalen Teiles fehlen (Taf. 1, Abb. 3a, 3b; Taf. 3, Abb. 2, 3).

Karpatium, Untermiozän; Teiritzberg, Korneuburger Becken, Niederösterreich; don. O. LIENHART, Wien.

**Diagnose:** Länge 54 mm, Breite distal 47 mm, proximal 19 mm (Taf. 3, Abb. 3b). Maße der Rippe am abgebrochenen distalen Ende: 19 mm x 5 mm (Taf. 3, Abb. 3a). Die Rippe ist breit und hebt sich flach von der aufliegenden, 3 mm starken Dermalplatte ab (Taf. 1, Abb. 4; Taf. 3, Abb. 2a).

Der periphere Rand erscheint abgeflacht und abgerundet und bildet einen Saum von 4 mm Breite ohne Skulpturierung. Darauf folgt die Skulpturierung von elf unregelmäßig verlaufenden Wülsten (vgl. Taf. 3, Abb. 2b) im Abstand von etwa 4 mm zueinander. Die äußeren sechs Wülste erscheinen abgeschliffen und sind schwach entwickelt. Sie verlaufen annähernd parallel zum Peripheraland und bilden durch einzelne Verbindungsleisten eine Wabenstruktur. Vom siebenten bis zum elften Wulst erscheint die Skulpturierung unregelmäßig netzförmig.

### Differentialdiagnose:

SCHLEICH (1984a) stellte vergleichende Dichten von Knochenskulpturierungen dar, wonach das vorliegende Bruchstück zu a oder zwischen a und b einzuordnen ist. Damit können zunächst rezente Weichschildkrötenarten mit feineren Skulpturierungen (b und c) wie *R. euphraticus* und *P. sinensis* ausgeschlossen werden. Die Skulpturierungen der rezenten Gattungen *Aspideretes*, *Amyda* und *Trionyx* variieren jedoch innerartlich erheblich. Bei älteren Individuen aller drei Gattungen bilden sich randlich parallel verlaufende Wülste in jenem distalen Bereich der Pleuralplatten, die im Laufe des Wachstums auf die freien Rippenenden zuwachsen. Dadurch weist das äußere Drittel der Pleuralplatte bei adulten Exemplaren diese Struktur auf. Zwei *Amyda*-Panzer aus Java (NMW 87 und NMW 1874) weisen zwischen Pleurale 2 und Pleurale 7 über die Pleuraliagrenzen verlaufende, unregelmäßige, derbe Wülste auf, die in dieser Form bei der vorliegenden Pleuralplatte nicht ausgeprägt sind. Das Exemplar *A. cartilaginea* NMW 1864 weist die angespro-

chene andersartige netzartige Skulpturierung auf, abweichend von den übrigen untersuchten rezenten Panzern wie auch vom Fossilstück. Trotz der gegebenen Variabilität der Skulpturausprägung bei den rezenten Vertretern der Gattung *Amyda* zeigt das Teiritzberger Stück eine andersartige Struktur der Wülste. Die Pleuraliaskulptur der rezenten *Aspideretes* zeigt zwar eine ähnliche Ausprägung von unregelmäßig parallel verlaufenden Wülsten und einer wabenartigen Struktur wie der fossile Pleuralrest, doch ist die Ähnlichkeit zur Skulpturierung des rezenten *T. triunguis* mit stark hervortretenden, unterbrochenen Wülsten im distalen Bereich größer. Das vorliegende Pleuralfragment Inv. NHMW 1979/2128/15 wird deshalb der Gattung *Trionyx* sensu stricto zugeordnet.

### Bemerkungen über die Zuordnung von Weichschildkrötenresten

Die artliche Zuordnung von Weichschildkrötenresten bereitet durch die ungenaue Kenntnis der intraspezifischen Variationsbreite und durch die erwiesene Variabilität bei rezenten Arten Probleme. Auf die große Indifferenz des fossilen Materials und die relativ geringe Weiterentwicklung der Tiergruppe über lange geologische Zeiträume weist bereits HUMMEL (1929) hin. Das grundsätzliche Problem bei der taxonomischen Beurteilung von Weichschildkrötenresten ist demnach, zwischen Variabilität und Diversität zu unterscheiden.

Wie gezeigt werden konnte (PRASCHAG & GEMEL, in Druck), sind einzelne Merkmale, auf die sich die Clusteranalysen von MEYLAN (1987) stützen, an zu geringen Mengen an Untersuchungsmaterial erhoben worden und führten zu falschen Schlussfolgerungen. Dazu kommt, daß die diagnostisch als so wichtig erachtete Neuraliakonfiguration auch bei altweltlichen Trionychinen variabel sein kann, obwohl die Neuralia selbst von morphogenetischer Bedeutung sind (CHEREPANOV 1997). Gleichzeitig weisen PRASCHAG & GEMEL (in Druck) nach, daß bei der vorhandenen Variabilität der postcranialen osteologischen Strukturen die Färbung, Zeichnung und Weichteilausprägung für die Bestimmung bestimmter Arten bedeutend sind – Merkmale, die zusammen mit der Kallositätenentwicklung in der Paläontologie nicht verwendet werden können.

Folgende Einschränkungen ergeben sich bei der Plastronbefundung von Weichschildkröten allgemein und beim vorliegenden Fragment im besonderen:

1. Der Vergleich von rezenten mit fossilen Weichschildkröten-Plastra ist nur bei einem kleineren Anteil des vorhandenen Fossilmaterials möglich. Da Disken besser und häufiger erhalten sind als Bauchpanzerreste, entfallen Vergleiche mit Arten ohne überliefertem Bauchpanzer. Das betrifft auch die aus den umliegenden Ländern beschriebenen Arten wie *T. italicus* SCHAUROTH, 1865 aus Oberitalien, *T. pontanus* LAUBE, 1896 aus Böhmen und *T. croaticus* KOCH, 1915 aus Kroatien.

2. Die Variabilität der Plastronmorphologie ist selbst innerhalb der rezenten Arten ungenügend erfaßt, und der ontogenetisch bedingte Gestaltswandel ist deutlich (vgl. Fig. 1 und Fig. 3 in SIEBENROCK 1902). Die Knochenstrahlen und Knochenzapfen des Processus medialis posterior werden zunächst feinstrahlig angelegt, so daß bei Jungtieren eine größere Anzahl von Knochen spitzen festzustellen ist, die sich im Laufe des Wachstums laufend reduziert. Dabei weisen selbst ältere Tiere teilweise unsymmetrische freie Knochenstrahlenenden auf – vor allem im Bereich des Processus medialis anterior und des Processus medialis posterior des Hyo-Hyoplastrons und im proximalen Bereich des Hypoplastrons.
3. Das Teiritzberger Plastronfragment liegt nur als Hypoplastronrest vor, die diagnostisch wichtigen Elemente Epiplastra, Entoplastron und Xiphiplastra fehlen; am vorliegenden Hypoplastronrest fehlt vor allem der Processus medianus.

Trotz der genannten Vorbehalte und Einschränkungen ist festzustellen, daß der vorliegende Rest eine Reihe von Eigentümlichkeiten aufweist. SIEBENROCK wies bereits 1902 auf die Brauchbarkeit des Plastrons als "Bestimmungsmittel" hin; seine morphologische Ausprägung korreliert mit den übrigen diagnostischen Merkmalen. Die Feststellung wird durch die auffallend ähnliche Form der Hyo-Hyoplastra von *T. vindobonensis* (vgl. Taf. 2, Abb. B, C) und in den Ergebnissen von FUCHS (1938) bestätigt. Ontogenetisch bedingte Unterschiede werden weitgehend ausgeschlossen, da das fossile und rezente Vergleichsmaterial von adulten Individuen stammt. Diese Umstände ermöglichen bis zu einem gewissen Grad eine systematische Zuordnung des vorliegenden Bauchpanzerrestes. Außerdem zeigt die rezente Verbreitung der Weichschildkröten, daß in weiten Bereichen der klimatisch günstigen Regionen mehrere Arten sympatrisch und auch syntop vorkommen. Es kann deshalb davon ausgegangen werden, daß in den vorzeitlichen Lebensräumen bei entsprechenden Gewässerstrukturen und in warmem Klima ebenso mehrere Arten nebeneinander vorgekommen sind.

### Paläontologisch relevante Angaben zur Ökologie rezenter Weichschildkröten

Der Umstand, daß Weichschildkrötenreste auch regelmäßig allochthon auftreten, ist zum Teil auf das gute Fossilisationspotential der Schildkröten zurückzuführen, deutet aber auch auf ein ehemals erfolgreiches Auftreten dieser Schildkrötenfamilie hin. Für SCHLEICH (1984b) zählen *Trionyx*-Reste zu den typischen neogenen Schildkrötenfossilien und sind in Deutschland durchgehend von MN 4 bis MN 12 ("Neogene Mammal – Zones" nach MEIN 1975) nachgewiesen. Nach GLAESSNER (1933) finden sich unter den Schildkrötenresten im Tertiär Niederösterreichs am häufigsten Landschildkröten, gefolgt von Weichschildkröten.

Angaben zur Lebensweise rezenter Weichschildkröten finden sich in zusammengefaßter Form in OBST (1985). Für Arten der Neuen Welt liefern unter anderem ERNST, LOVICH, BARBOUR (1994) Daten, für einzelne Arten der Alten Welt macht DAS (1991) Angaben. Darstellungen der Lebensweise in paläontologischen Schriften gibt vor allem HUMMEL (1929). Wenn hier weitere Bemerkungen zur Lebensweise und Habitatwahl angeschlossen werden, dann insoweit, als durch den Einblick in Klima- und Habitatansprüche ein Beitrag zur Rekonstruktion des ehemaligen Lebensraumes möglich wird.

Alle rezenten Weichschildkrötenarten zeichnen sich durch eine ausgeprägte Thermophilie aus. HUTCHISON (in HARLESS & MORLOCK 1979) gibt eine Aufstellung der Vorzugstemperaturen verschiedener rezenter Schildkrötenarten. Demnach zeigt *Apalone spinifera* (LESEUR, 1827) sogar eine deutlich höhere Vorzugstemperatur (32,7° C) als verschiedene Arten von Meeresschildkröten aus der Familie Cheloniidae und als die meisten übrigen untersuchten Schildkrötenarten. Dessen ungeachtet erreicht *Pelodiscus sinensis* (WIEGMANN, 1835) rezent den äußersten Südosten Sibiriens und dringt bei Khabarovsk am Amur bis 48° 32' nördliche Breite vor. In der Neuen Welt erreicht *Apalone spinifera spinifera* (LESEUR, 1827) im südlichen Ontario und Quebec (Kanada) 46° 50' nördliche Breite (IVERSON 1992). Die höchste Diversität erreichen rezente Weichschildkrötenarten jedoch in den warmgemäßigten Zonen und in den Subtropen (HALLER-PROBST 1997, ERNST, ALTENBURG, BARBOUR 2000). Dort, wo sie am nördlichen Rand ihres Verbreitungsgebietes oder in klimatisch ungünstigen Gebieten leben, entwickeln "wärmebedürftige" Weichschildkrötenarten spezifische Verhaltensweisen, um ihre Körpertemperatur über der umgebenden Wassertemperatur zu halten. An den westanatolischen Populationen von *Trionyx triunguis* – jener Art, die in engerer Verwandtschaftsbeziehung mit den fossilen Resten steht – sind dazu Untersuchungen angestellt worden (GRAMENTZ 1994).

Ein weiteres Merkmal ist die aquatile Lebensweise der Weichschildkröten. Eigene Beobachtungen an wildlebenden Tieren in Indien und Bangladesh sowie Gefangenschaftsbeobachtungen (GEMEL unpubl.) bestätigen, daß einige, wenn nicht alle Arten der Trionychinae das Wasser nur noch zur Eiablage und selten zum Sonnen verlassen (vgl. ERNST & BARBOUR 1989).

Die Vertreter der Unterfamilie Trionychinae, zu der die Fossilreste zählen, sind weniger gut gegen Austrocknung geschützt als die urtümlicheren Cyclanorbiniae, da sie nicht wie jene über Verschlussklappen für die Hinterextremitäten verfügen. Deshalb sind sie stärker an permanente Gewässer gebunden. Ihr weitaus flacherer Panzer ist viel mehr dazu geeignet, sich im Bodengrund des Gewässers einzugraben. Sie besiedeln die verschiedensten aquatischen Biotope. Nur wenige rezente Vertreter der Trionychinae bevorzugen spezielle Habitats, die meisten Arten aus dieser Gruppe können als unspezialisiert gelten, so daß immer wieder große Exemplare selbst in kleinsten Wasserstellen gefunden werden.

Die überwiegende Mehrzahl der rezenter Weichschildkrö-

ten bewohnt Süßwasserbiotope, ohne in Brack- oder Meerwasserbereiche vorzudringen. Zu den wenigen Ausnahmen zählt die Riesen-Weichschildkröte *Pelochelys cantorii* (GRAY, 1864) aus dem spezialisierten Tribus Chitridini (sensu MEYLAN 1987). Sie ist regelmäßig in den Mündungsgebieten großer Ströme anzutreffen und scheint gegenüber Meerwasser die am meisten tolerante Weichschildkrötenart zu sein (MOLL 1985). Zu den Arten, die gelegentlich ins Meer vordringen, zählt auch *T. triunguis*. LOVERIDGE & WILLIAMS (1957) berichten von einem großen Exemplar, das drei bis vier Kilometer von der Mündung des Gambiaflusses entfernt im Meer gefangen wurde. Vom Nil ins Mittelmeer ausgeschwemmte *T. triunguis* besiedelten, der Meeresströmung folgend, erfolgreich den östlichen Mittelmeerraum, von wo sie in Flüsse eingedrungen sind und als "exotische Art" die rezente Mediterranfauna bereichern. 18 Vorkommen aus Ägypten, Israel, dem Libanon, Syrien und der Türkei sind bekannt (KASPAREK 1994, KASPAREK & KINZELBACH 1991, VAN DER WINDEN & BOGAERTS, STRIJBOSCH & VAN DER BERK 1994, BARAN & ATATÜR 1998, BASOGLU & BARAN 1977).

Schon alleine wegen der unspezialisierten Habitatwahl innerhalb limnischer aquatischer Biotope der meisten rezenten Trionychiden sollte die Bezeichnung "Flußschildkröten", die in älteren paläontologischen Schriften bevorzugt zu finden ist, auf "Weichschildkröten" geändert werden.

Der kreisrunde Panzer von *Trionyx teiritzbergensis* weist auf eine Lebensweise in stehenden Gewässern hin. Rezentere Arten großer Flüsse und Ströme zeichnen sich durch große Panzer aus, die im Alter eine ovale bis langgestreckte Form annehmen. Verstärkt wird diese Form durch einen caudal stark entwickelten Knorpelrand. Die Schlüpflinge dieser Arten weisen dabei einen weitgehend runden Panzer auf, weshalb der kreisrunde Panzer des fossilen Exemplars als urtümliches Merkmal betrachtet werden kann.

Ob Thermophilie oder weiträumig untereinander vernetzte perennierende Gewässer den entscheidenden Faktor für die Ausbreitung der Trionychinae bilden, kann hier nicht entschieden werden. Bei Zurücktreten des einen Faktors muß es zu einer optimalen Ausprägung des anderen Faktors kommen, um ein Weiterbestehen möglich zu machen.

Die Ernährung der Weichschildkröten ist zum großen Teil carnivor. Das Beutespektrum umfaßt Crustaceen, Mollusken, Amphibien und deren Larven sowie Fische. Einzelne Arten haben hochspezialisierte Verhaltensweisen für den Fischfang entwickelt (SACHSSE 1971). Aas bildet eine wichtige Nahrungsquelle. Größere Exemplare erbeuten regelmäßig Wasservögel in vogelreichen Flachwassergebieten (Beobachtungen in Keoladeo Ghana bei Bharatpur, Rajastan, Indien, GEMEL unpubl.; vgl. BHUPATHY 1990). Ein mit Pflanzen gefüllter Magen mag bei Weichschildkröten die Ausnahme sein wie das von SIEBENROCK (1913) erwähnte Individuum eines *Rafetus euphraticus*. Der größte Anteil an pflanzlicher Nahrung unter den Weichschildkröten wird mit 34% von *Lissemys punctata* (LACEPÈDE, 1788) gemeldet (DAS 1995).

In Anbetracht der kurz angeschnittenen Daten zur Biologie dieser Schildkrötenfamilie kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei den Habitaten der fossilen For-

men um gut strukturierte limnische Biotope gehandelt haben muß, die sandige Uferbereiche zur Eiablage umfaßten. Kleinere Gewässer und ausgedehnte Flachwasserbereiche mit reichlichem Schnecken-, Amphibienlarven- und Amphibienvorkommen boten jungen Tieren gute Entwicklungsmöglichkeiten, während adulte Tiere hauptsächlich stehende Gewässer, aber auch (langsam) fließende Gewässer besiedelt haben dürften. Die hohe Repräsentanz von Weichschildkrötenresten weist auf warmes Klima und vielfältige Strukturierung des Lebensraumes hin, was durch die Befunde von MELLER (1998) unterstützt wird, wonach der größte Anteil der am Teiritzberg gefundenen Früchte und Samen von krautigen Wasserpflanzen stammt und auf subtropische Verhältnisse hindeutet.

### Vergleichsmaterial

Zum Vergleich wurden folgende rezente Arten aus der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien herangezogen (nähere Angaben in GRILLITSCH et al. 1995):

*Trionyx triunguis*: NMW 84, NMW 1207, NMW 1303, NMW 1304, NMW 1875, NMW 31503, NMW 31517, NMW 31600, NMW 32237.

*Aspideretes hurum*: NMW 31269.

*Aspideretes gangeticus* NMW 1300.

*Amyda cartilaginea*: NMW 85, NMW 86, NMW 87, NMW 1301, NMW 1863, NMW 1864, NMW 1873, NMW 1874.

*Pelodiscus sinensis*: NMW 54, NMW 1866, NMW 1867, NMW 1868, NMW 1869.

*Rafetus euphraticus*: NMW 55, NMW 1305, NMW 1446, NMW 1448, NMW 1449, NMW 1450, NMW 1451, NMW 1452, NMW 1453, NMW 1463, NMW 1842, NMW 1856, NMW 1861, NMW 1862.

### Dank

Für die Durchsicht des Manuskriptes und die kritischen Anregungen danke ich Dr. H. GRILLITSCH und Mag. F. RATHBAUER. Für die Anfertigung der Fotos zu Tafel 1 sei Frau A. SCHUMACHER (Naturhistorisches Museum Wien) herzlich gedankt.

### Literatur

- AMMON, L. v. (1911): Schildkröten aus dem Regensburger Braunkohlenton. — Separatbeilage zum 12. Jahresbericht natur. Ver. Regensburg f. d. Jahre 1907-1909.
- ARTHABER, G. v. (1898): Über *Trionyx rostratus* nov. spec. von Au am Leithagebirge. — In WAAGEN, W (Hrsg.): Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients Bd. 11, Heft 4: 179-198 + Taf. 25-28 (W Braumüller).



- AULIYA, M. (2000): A colour pattern of the softshelled Turtle, *Amyda cartilaginea* observed in West Kalimantan (Indonesian Borneo). — *Hamadryad* 25 (2): 210-214.
- BACHMAYER, F. (1966): Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund aus dem Ober-Pannon der Schottergrube "Heidfeld" beim Flughafen Schwechat (Wien). — *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, 69: 101-103, 2 Taf.
- BARAN, I., ATATÜR, M. K. (1998): Turkish herpetofauna (Amphibians and reptiles). 214 S., (Republic of Turkey. Ministry of environment); Ankara.
- BASOGLU, M., BARAN, I. (1977): Türkiye Sürüngleri. Kısım I. Kaplumbaga ve Kertenkeleler. (The reptiles of Turkey. Part I. The Turtles and Lizards). — *Ege Üniv. Fen Fakültesi Kitaplar*, Izmir, Ser. 76: 1-272.
- BHUPATHY, S. (1990): Observations on the food of the Ganges soft-shell turtle *Trionyx gangeticus* in Keoladeo National Park, Bharatpur. — *Journ. of Bomb. Nat. Hist. Soc.* 87: 460-461.
- BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'Étude des Cheloniens. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser. C* 38: i-ix + 1-336; Paris.
- CHEREPANOV, G. O. (1997): The origin of the bony shell of turtles as a unique evolutionary model in reptiles. — *Russian Journal of Herpetology* 4 (2): 155-162.
- DAS, I. (1991): Colour guide to the turtles and tortoises of Indian Subcontinent. 133 S., (R and A Publishing Limited); Portishead.
- DAS, I. (1995): Turtles and tortoises of India. 179 S., (Oxford University Press); Bombay.
- ERNST, C. H., BARBOUR, R. W. (1989): Turtles of the world, 313 S., (Smithsonian Inst., N. Dutton); Washington, D. C., London.
- ERNST, C. H., LOVICH, J. E., BARBOUR, R. W. (1994): Turtles of the United States and Canada, 578 S., (Smithsonian Institution); Washington.
- ERNST, C. H., ALTENBURG, R. G. M., BARBOUR, R. W. (2000): Turtles of the world. — Expert Center of Taxonomic Identification, Amsterdam (University of Amsterdam), (UNESCO Publishing Paris, World Biodiversity Database CD-ROM Series.); Paris.
- FITZINGER, L. (1835) [1836]: Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode. — *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte* 1 (1): 103-128.
- FUCHS, E. (1938): Die Schildkrötenreste aus dem Oberpfälzer Braunkohlentertiär. — *Paläontographica* 89: 8-104.
- GEMEL, R., RAUSCHER, K. (2000): Fossile Schildkröten aus Österreich. — In: Biologiezentrum des OÖ. Landesmuseums (Hrsg.): Die Europäische Sumpfschildkröte: 63-86 *Stapfia* 69, N. F. 149; Linz.
- GLAESSNER, M. F. (1933): Die Tertiärschildkröten Niederösterreichs. — *Neues Jb. f. Min., Geol. & Paläontol.*, Stuttgart Beil., 69/B: Geologie und Paläontologie: 353-387, 2 Textabb., 4 Taf.
- GRAMENTZ, D. (1994): Zur Thermoregulation von *Trionyx triunguis* am Kükürt Gölü in West-Anatolien. — *Salamandra*, Rheinbach 30 (2): 143-154.
- GRILLITSCH, H., SCHLEIFFER, E., TIEDEMANN, F. (1996): Katalog der Trockenpräparate der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. Stand: 31. Dezember 1995. — Kataloge der wissenschaftlichen Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Wien Band 11, Vertebrata Heft 5. 137 S. (Naturhistorisches Museum Wien, Selbstverlag); Wien.
- HALLER-PROBST, M. (1997): Die Verbreitung der Reptilia in den Klimazonen der Erde unter Berücksichtigung kanozoischer Vorkommen Europas. — *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 203, 67 S. + Anh. 1 – 143 (Senckenberg. Naturf. Ges.); Frankfurt/Main.
- HERITSCH, F. (1909): Jungtertiäre *Trionyx*-reste aus der Mittelsteiermark. — *Jahrbuch d. k. k. Geologischen Reichsanstalt* 59 (2): 333-382.
- HÖRNES, M. (1848): Verzeichnis der Fossil-Reste aus 135 Fundorten des Tertiär-Beckens von Wien, 44 S., (W Braumüller); Wien.
- HOERNES, R. [HÖRNES, R.] (1881): Zur Kenntnis der mitelmiozänen *Trionyx*-Formen Steiermarks. — *Jahrbuch d. k. k. Geologischen Reichsanstalt* 31 (4): 479-482.
- HUMMEL, K. (1927): Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel b. Darmstadt und im aquitanischen Blättersandstein von Münzenberg i. d. Wetterau. — *Abh. hess. Geol. Landesanst.* 8, 96 S. + 11 Taf., (Hessischer Staatsverlag); Darmstadt.
- HUMMEL, K. (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia): Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. — *Geol. u. Palaeontol. Abh. (N. F.)* 16 (5): 4-131; (G. Fischer), Jena.
- HUMMEL, K. (1935): Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. — *Nova Acta Leopoldina*, N. F. 2 (3/4): 455-483, 42 Textabb., 3 Taf.
- HUTCHISON, V. H. (1979): Thermoregulation. — In: HARLESS, M., MORLOCK H. (Hrsg.): Turtles Perspectives and research: 207-228, (J. Wiley & Sons); New York.
- IVERSON, J. B. (1992): A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world, 363 S. (Privately printed); Richmond, Indiana.
- KARL, H. V. (1993): Revision der kanozoischen Weichschildkröten (Testudinidae-sic!, Trionychidae) Mitteldeutschlands. — *Mauritiana*, Altenburg, 14 (2): 115-134, 3 Taf., 6 Abb.
- KASPAREK, M. (1994): Die Nil-Weichschildkröte – eine stark bedrohte Reptilienart im Mittelmeergebiet. — *Herpetofauna*, Weinstadt 16 (89): 8-13.
- KASPAREK, M., KINZELBACH, R. (1991): Distribution and bionomics of the Nile Soft-Shelled Turtle, *Trionyx triunguis*, in the Eastern Mediterranean. — *Zeitschrift für angewandte Zoologie*, Berlin 78: 137-159.

- KRUMBIEGEL, G. (1963): Trionychidenfunde (Flußschildkröten) der Gattung *Trionyx* GEOFFROY 1809 aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. — *Geologie* **12** (2): 196-223.
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE (2000): Les Chéloniens de Sansan. Le gisement des Vertébrés miocènes de Sansan et son environnement. — *Mém. Mus. Ntn. Hist. Nat. Paris* **1** (11), 183 S.
- LIEBUS, A. (1930): Neue Schildkrötenreste aus den tertiären Süßwassertonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. — *Rozp. stát. Geol. Ust. Ceskoslov. Republ.* **4**: 1-57; Prag.
- LOVERIDGE, A., WILLIAMS, E. (1957): Revision of the African Tortoises and Turtles of the Suborder Cryptodira. — *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* Vol. **115**, Nr. 6: 163-557 + pl. 1-18.
- MACHAC, W. PENZ, G. (1996/2000): Der Muschelberg bei Wien - Nexing. Sarmatfossilien von Nexing - Eine Dokumentation. — Unveröffentl. Manuskript, 108 S. + 32 Farbt. + Anh.; Wien.
- MEIN, P. (1975): Résultats du Groupe de travail des Vertébrés. — Report on activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971-1975), 78-81 (SAV); Bratislava.
- MELLER, B. (1998): Karpo-Taphocoenosen aus dem Karpat des Korneuburger Beckens (Unter-Miozän; Niederösterreich) – ein Beitrag zur Vegetationsrekonstruktion. – *Beitr. Paläont.* **23**: 85-121; Wien.
- MEYLAN, P. A. (1987): The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). — *Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York*, **186** (1): 1-101.
- MIYNARSKI, M. (1978): Testudines. — In: KUHN, O. (Hrsg.): *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 7, 130 S., (G. Fischer); Stuttgart, New York.
- MOLL, E. O. (1985): Estuarine turtles of tropical Asia: Status and management. Symposium on endangered marine animals and marine parks: 1-24; 12. January, 1985, (The marine biological Association of India); Cochin, India. Ernakulam.
- MOTTL, E. (1967): Neue Schildkrötenreste aus dem Miolmiozän SW-Österreichs. — *Carinthia II, Mitt. Naturwiss. Ver. Kärntens, Klagenfurt*, **77** bzw. **157**: 169-182, 4 Abb.
- OBST, F. J. (1985): Die Welt der Schildkröten. 236 S., (A. Müller); Rüslikon-Zürich, Stuttgart, Wien.
- PETERS, K. F. (1855): Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiär-Ablagerungen. — *Denkschriften der Kais. Ak. d. Wiss. Wien (mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe)*, Bd. **9**: 1-22 + Taf. I-VI.
- PETERS, K. F. (1858): Beiträge zur Kenntniss der Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiäerablagerungen. — In: HAUER, F.V. (Hrsg.): *Beiträge zur Paläontographie* Bd. **1**, Heft 2: 59-64 + Taf. I-IV
- PRASCHAG, P., GEMEL, R. (2002, i. Dr.): On the identity of the black softshell turtle *Aspideretes nigricans* (ANDERSON, 1875), with remarks on related species (Reptilia: Testudines: Trionychidae).
- RAUSCHER, K. & GEMEL, R. (2001): Die känozoische Herpetofauna Österreichs mit besonderer Berücksichtigung des Plio-Pleistozäns: 43-75. — In: CABELA A. & GRILLITSCH H. & TIEDEMANN F. (Hrsg.): *Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich*. 880 S., (Umweltbundesamt); Wien.
- REINACH, A. v. (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. — *Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **28**: 1-135 + 44 Taf.; Frankfurt/Main.
- SACHSSE, W. (1971): Beobachtungen an jungen *Chitra indica* insbesondere zum Beuteerwerb. — *Salamandra* **7** (1): 31-37.
- SCHLEICH, H. H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. — *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **48**, 372 S., 5 Karten, 19 Taf.; Frankfurt/Main.
- SCHLEICH, H. H. (1984a): Data recording on turtle shells: 239-248 — In: BROIN, F. DE & JIMENEZ-FUENTES, E. (Hrsg.): *Comunicaciones del I simposium internacional sobre quelonios fosiles. Studia Geol. Salamant.*, Vol. Esp. **1**, Stud. Palaeochelonologica I.
- SCHLEICH, H. H. (1984b): Neogene testudines of Germany. Their stratigraphical and ecological evaluation: 249-267. — In: BROIN, F. DE, JIMENEZ-FUENTES, E. (Hrsg.): *Comunicaciones del I simposium internacional sobre quelonios fosiles. Studia Geol. Salamant.*, Vol. Esp. **1**.
- SCHLEICH, H. H. (1988): Eozäne Schildkrötenreste (Reptilia, Testudines) von St. Pankraz am Haunsberg Österreich: 165-184, 8 Textabb. — In: SCHLEICH, H. H. (Hrsg.): *Schildkröten aus dem Känozoikum Mitteleuropas. Studia Geologica Salmanticensia*, Vol. Esp. **3**; Salamanca.
- SCHLEICH, H. H. (1994): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eozänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen) (Reptilia: Crocodylia, Testudines): 79-101. — In: SCHLEICH, H. H. (Hrsg.): *Amphibien und Reptilien aus dem Känozoikum Eurasiens. Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **48** (Senckenberg. Naturf. Ges.); Frankfurt/Main.
- SCHNEIDER, P., DJALAL, A. S. (1970): Erstnachweis einer Weichschildkröte, *Trionyx gangeticus* CUVIER, 1825, in Afghanistan. — *Bonner Zool. Beitr.* **21**: 269-273.
- SIEBENROCK, F. (1902): Zur Systematik der Schildkrötenfamilie *Trionychidae* BELL, nebst der Beschreibung einer neuen *Cyclanorbis*-Art. — *Aus den Sitzungsberichten der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien*; **91**: 1-40.
- SIEBENROCK, F. (1913): Schildkröten aus Syrien und Mesopotamien. — *Annalen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums*, Bd. **27**: 171-225.

- SIEBENROCK, F. (1916): Die Schildkröten Niederösterreichs vor der Eiszeit. — Bl. f. Naturkunde und Naturschutz Niederösterreichs, 3(4): 41-47.
- SOVIS, W. (1998): Die Fundorte und Aufschlüsse im Karpat des Korneuburger Beckens. — Beitr. Paläont. **23**: 27-56; Wien.
- SOVIS, W. & SCHMID, B. eds. (1998): Das Karpat des Korneuburger Beckens, Teil 1. — Beitr. Paläont. **23**: 1-413; Wien.
- TEPPNER, W. (1914): Fossile Schildkrötenreste von Göriach in Steiermark. — Mitt. Naturwiss. Ver. f. Steierm., Graz, **50**: 95-98, 2 Fig.
- THENIUS, E. (1952): Die Schildkröten (Testudinata) aus dem Unterpliocän von Brunn-Vösendorf bei Wien. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., Stuttgart, **7**: 318-334, 9 Abb.
- THENIUS, E. (1962): Niederösterreich im Wandel der Zeiten (2. Aufl.), 126 S., 23 Abb., 9 Taf., 1 Tab., (Eigenverlag NÖ Landesmuseum); Wien.
- THENIUS, E. (1983): Niederösterreich im Wandel der Zeiten (3. Aufl.), N. F. 144, 156 S., 63 Abb., 9 Taf., 4 Tab., (Eigenverlag Amt der NÖ Landesregierung, Kulturabteilung); Wien.
- VAN DER WINDEN, J., BOGAERTS, S., STRIJBOSCH, H., VAN DER BERK, V (1994): The Nile Soft shelled Turtle, *Trionyx triunguis*, in the Göksu Delta, Turkey. — Zoology in the Middle East **10**: 57-62.
- VREMIR, M., CODREA, V., FARKAS, B. (1997): *Trionyx stiriacus*, 1855 (Reptilia, Testudines) from the Sarmatian (Middle Miocene) of Minișu de Sus (Romania). — Ann. Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Budapest, **89**: 43-52.

**Tafel 1**

Abb. 1: Hypoplastron von *Trionyx triunguis* NMW 84

1a: Ansicht von ventral

1b: Ansicht von visceral

Abb. 2: Hypoplastron von *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov.

Niederösterreich. Landesmuseum F/4972

(Leihgabe an das Krahuletz-Museum, Eggenburg)

2a: Ansicht von ventral

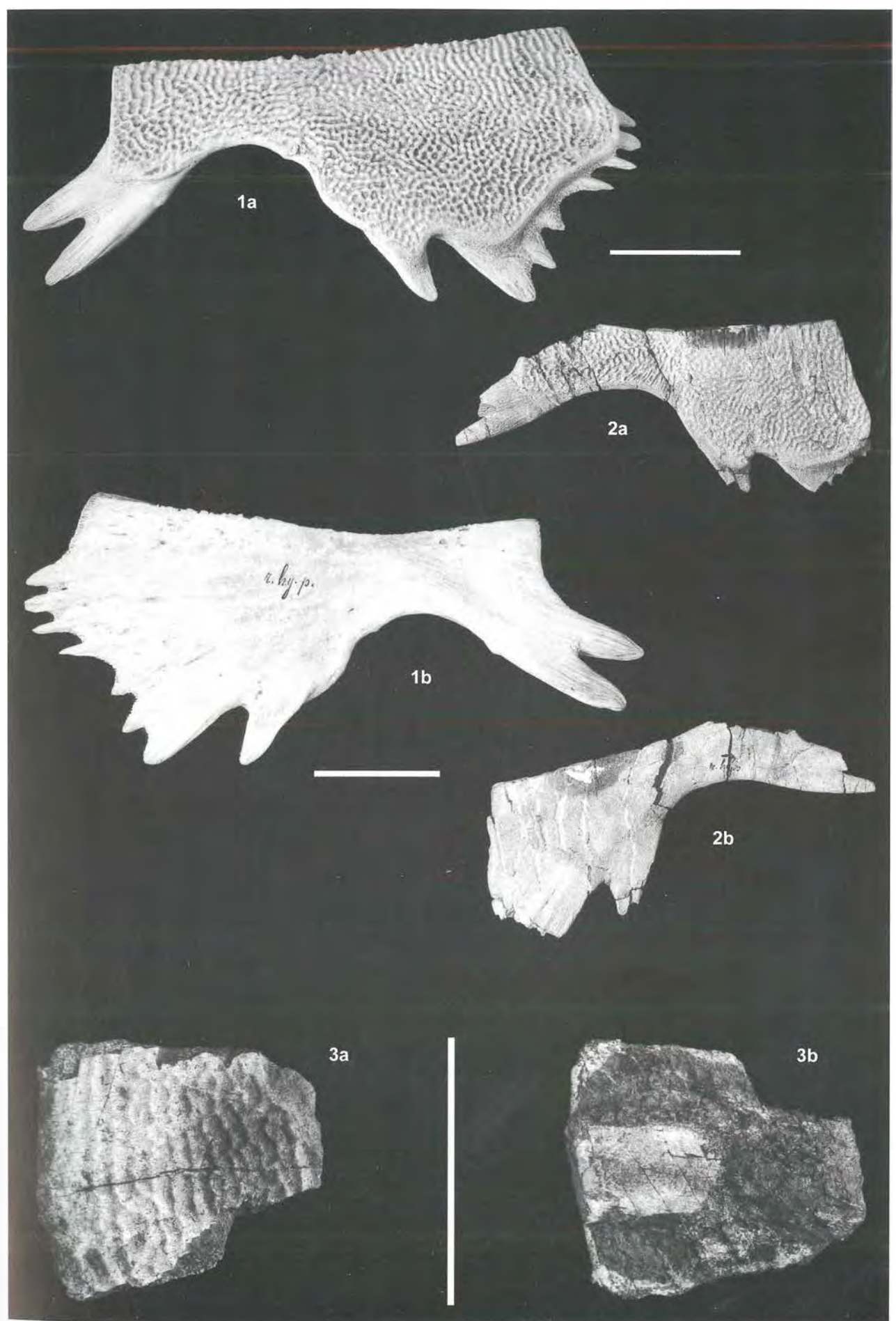
2b: Ansicht von visceral

Abb. 3: *Trionyx* sp. – distales Fragment einer linken dritten Pleuralplatte

Inv. NHMW 1979/2128/15

3a: Ansicht von dorsal

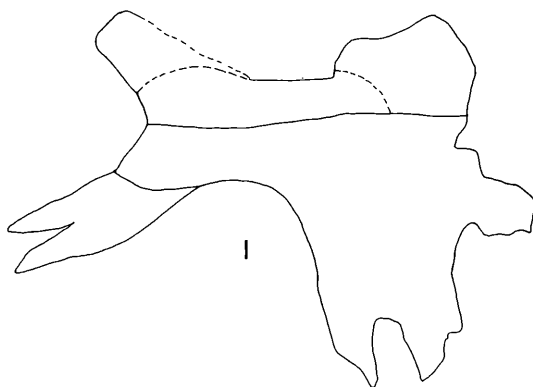
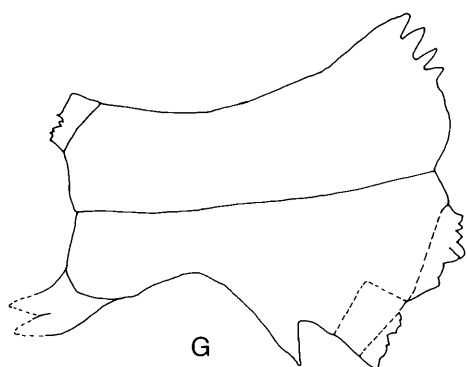
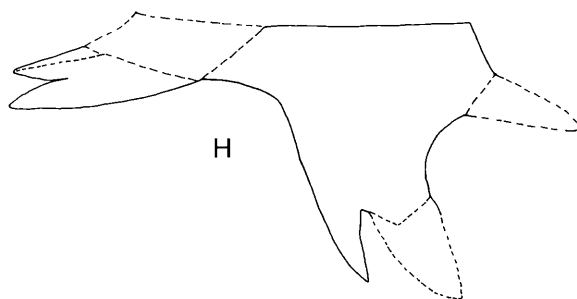
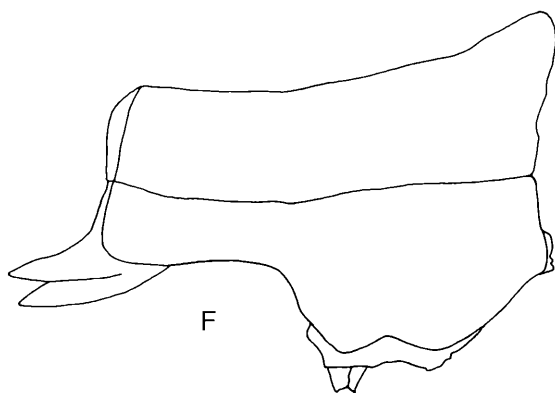
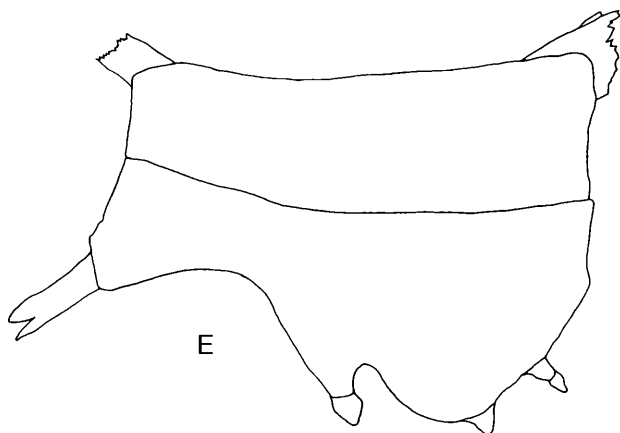
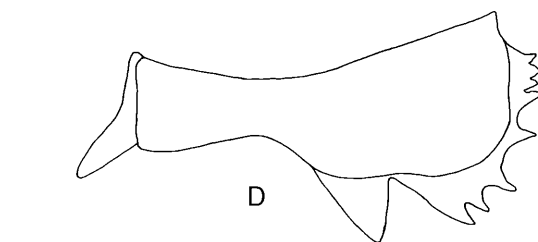
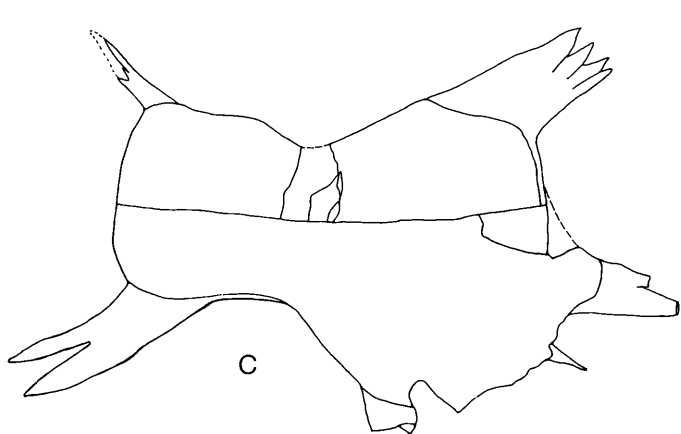
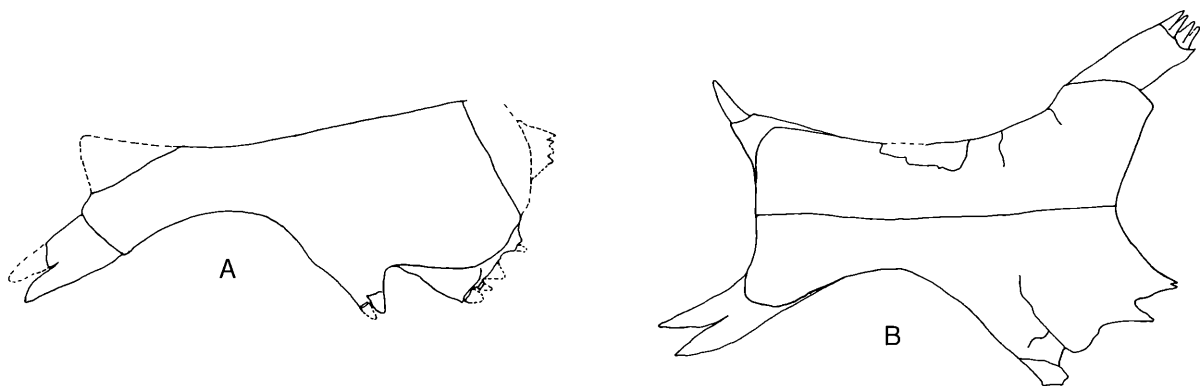
3b: Ansicht von visceral



## Tafel 2

Schematische Darstellung von Hypoplastra bzw. Hyo-Hypoplastra fossiler Weichschildkröten aus Österreich und benachbarten Gebieten  
(gezeichnet von R. GEMEL, nicht maßstabgetreu)

- A: *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov.  
Untermiozän (Karpatum), Teiritzberg,  
Korneuburger Becken, Niederösterreich
- B: *Trionyx vindobonensis* PETERS, 1836  
Mittelmiozän, Tegel von Hernals, Wien  
(nach PETERS in HAUER 1858, Taf. I, Fig. 1)
- C: *Trionyx vindobonensis* PETERS, 1836  
Obermiozän, Tegel der Ziegelgrube von Hernals, Wien  
(nach PETERS 1855, Taf. III, Fig. 2, 2')
- D: *Trionyx stiriacus* PETERS, 1855  
Mittelmiozän, Wies (Schönegg) bei Eibiswald, Südsteiermark  
(nach PETERS 1855, Taf. VI, Fig. 4)
- E: *Trionyx hoernesii* HERITSCH, 1909  
Unteres Mittelmiozän, Feisternitz bei Eibiswald, Südsteiermark  
(nach HERITSCH 1909)
- F: *Trionyx petersi* HOERNES, 1881 ("*Trionyx petersi* var. *siegeri*")  
Mittelmiozän, Schönweg, südwestlich von St. Andrä im Lavanttal,  
Südostkärnten (nach MOTTL 1967)
- G: *Trionyx brunhuberi* v. AMMON, 1911  
Obermiozän, Oberpfälzer Braunkohlentertiär Dechbetten, Süddeutschland  
(nach FUCHS 1938)
- H: *Trionyx bohemicus* LIEBUS, 1930  
Untermiozän, Preschen bei Bilin, Böhmen, Tschechische Republik  
und Braunkohlentertiär von Viehausen, Süddeutschland  
("*Trionyx bohemicus* var. *jaegeri*")  
(nach FUCHS 1938)
- I: "*Trionyx* aff. *bohemicus* LIEBUS, 1930"  
Obermiozän (Unteres Astaracium), Sandelzhausen, 1,5 km SSE Mainburg,  
Süddeutschland (nach SCHLEICH 1981)



**Tafel 3**

Abb. 1: Maße des Hypoplastrons von *Trionyx teiritzbergensis* spec. nov.

Niederösterreich. Landesmuseum F/4972 (Leihgabe an das Krahuletz-Museum, Eggenburg)

max. laterale Breite (A): 158 mm

max. sagittale Länge (B): 63 mm

Länge des Processus lateralis (C): 63 mm

max. Dicke: 7 mm

Winkel  $\alpha$  (zwischen Processus lateralis und Hypoplastron-Längsachse [das entspricht der Linie der hyo-hypoplastralen Synostose]):  $15^\circ$

Abb. 2: Distales Fragment einer linken dritten Pleuralplatte von *Trionyx* sp.

Inv. NHMW 1979/2128/15

2a: Ansicht von visceral

2b: Ansicht von dorsal: Skulpturierung (Anordnung und Ausprägung der elf Wülste, von distal nach proximal mit 1 - 11 bezeichnet)

Abb. 3: Maße des distalen Fragmentes einer linken dritten Pleuralplatte von *Trionyx* sp.

Inv. NHMW 1979/2128/15

3a: Ansicht von visceral

(D = Breite der abgebrochenen Rippe am distalen Ende)

3b: Ansicht von dorsal (A = Länge, B = Breite distal, C = Breite proximal)

Zeichnungen: R. GEMEL



