

Weitere Schildkrötenreste aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozän; Niederösterreich)

von

Richard GEMEL*

GEMEL, R. (2002): Weitere Schildkrötenreste aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozän; Niederösterreich). — Beitr. Paläont. 27: 373–393, 1 Taf., 8 Abb., Wien.

Zusammenfassung

Eine Landschildkröte (Gattung *Paleotestudo*) und eine Sumpfschildkröte (*Ptychogaster* sp.) werden aus dem Karpatium (Untermiozän) des Korneuburger Beckens (Niederösterreich) beschrieben.

Bei dem Landschildkrötenrest handelt es sich um einen weitgehend erhaltenen Panzer vom Teiritzberg (001/X/C), bestehend aus dem kompletten Plastron, der Brückenregion und dem hinteren Abschnitt des Carapax. Dadurch kann eine große Anzahl von Merkmalen erfaßt werden. Im Vergleich zu anderen Landschildkrötenresten aus der Gruppe der „klein- und mittelwüchsigen Landschildkröten der Gattung *Testudo* sensu lato“ (WERMUTH & MERTENS, 1961; MLYNARSKI, 1976), die dem Fund aus dem Korneuburger Becken geographisch und zeitlich nahestehen, zeigt sich eine deutliche Eigenständigkeit im Merkmalsgefüge, welche die Beschreibung einer neuen Art rechtfertigt. Die Landschildkröte wird der Gattung *Paleotestudo* zugeordnet und als *P. angustihyoplastralis* sp. nov. beschrieben. Phylogenetische Beziehungen und systematische Zuordnung werden diskutiert.

Im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit werden Reste von bataguriden Sumpfschildkröten beschrieben. Sie werden der Gattung *Ptychogaster*, Untergattung *Temnoclemmys* zugeordnet. Es handelt sich dabei um einen Plastron-Vorderlappen und um einen Hyoplastronrest aus Obergänserndorf (023/R/B), die beide vom selben Tier stammen. Außerdem liegt ein Fragment eines siebenten Peripherale einer weiteren Schildkröte der Gattung *Ptychogaster* aus Weinsteig (107/S/B) vor. Die Funde von *Ptychogaster* stellen den zweiten Nachweis dieser Gattung für Österreich dar.

Paläoökologische Schlußfolgerungen werden sowohl für die Landschildkröte als auch für die Sumpfschildkröten erläutert. Eine detaillierte Beschreibung der Fundorte findet sich bei SOVIS (1998).

Abstract

A tortoise (genus *Paleotestudo*) and a turtle (*Ptychogaster* sp.) from the Karpatian (Lower Miocene) of the Korneuburg Basin (Lower Austria, near Vienna) are described: The tortoise fossil consists of an almost completely preserved shell from Teiritzberg (001/X/C) with whole of

the plastron, bridge and posterior part of carapace intact. This almost complete shell allows to analyse and record a good number of characteristic features. In comparison to other members of the group of „small and medium sized tortoises of the genus *Testudo* sensu lato“ which show the greatest similarities in geographic distribution and geologic age the specimen from the Korneuburg Basin can be distinguished by a high degree of different and divergent characteristics. Therefore a new species assigned to the genus *Paleotestudo* is set up: *P. angustihyoplastralis* sp. nov. Phylogenetic relationship and systematic position are discussed in detail.

Moreover remains of batagurid turtles are described and assigned to the genus *Ptychogaster*, subgenus *Temnoclemmys*. They were found at Obergänserndorf (023/R/B) near Korneuburg and consist of a plastron front lobe and a hypoplastron fragment, both from the same specimen. Additionally, a seventh peripheral plate from another *Ptychogaster*-specimen from Weinsteig (107/S/B) is described. These are only the second records for *Ptychogaster* in Austria.

Paleocological aspects are discussed for the tortoise as well as for the turtle species. A detailed description of the localities is given by SOVIS (1998).

Schlüsselwörter

Zoologie – Paläontologie – Fossilien – Reptilia – Testudines – Testudinidae – *Paleotestudo angustihyoplastralis* sp. nov. – Batagridae – *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp. – Karpatium – Untermiozän – Korneuburger Becken – Niederösterreich

Key Words

Zoology – Palaeontology – fossils – Reptilia – Testudines – Testudinidae – *Paleotestudo angustihyoplastralis* sp. nov. – Batagridae – *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp. – Karpatian – Lower Miocene – Korneuburg Basin – Lower Austria

Einleitung

Phylogenie und Diversität circummediterraner und kleinasiatischer Landschildkröten stellen in der Chelonomie ein aktuelles Thema dar und werden zur Zeit von ver-

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

schiedenen Forschern eingehend untersucht und diskutiert, zum Beispiel von FRITZ et al. (1996), LAPPARENT DE BROIN (2001) und KUYL et al. (2002). Dabei werden fast immer die rezenten Formen miteinander verglichen, seltener werden fossile Arten in die Untersuchungen einbezogen (GMIRA, 1993).

Unter dem Gesichtspunkt, verschiedene Entwicklungslinien der Landschildkröten des Mittelmeerraumes und Kleinasiens gegeneinander abzugrenzen, soll die Beschreibung des weitgehend erhaltenen Landschildkrötenpanzers der Gattung *Paleotestudo* sensu LAPPARENT DE BROIN, 2000 aus dem Untermiozän Österreichs einen aktuellen Beitrag zur Diskussion über die stammesgeschichtliche Entwicklung der europäischen Landschildkröten liefern.

Dem Verfasser lag ein weitgehend restaurierter Panzer zur Bearbeitung vor. Die Entdeckung und Bergung sowie die hervorragende Präparation dieses Landschildkrötenrestes erfolgte 1983 durch A. HÜNI und W. LUFT.

Material und Methode

Die Terminologie von ZANGERL (1969) wird weitgehend übernommen. Allerdings wird statt dem Ausdruck „Cervicale“ bei ZANGERL für das epidermale Hornschild am cranialen Panzerrand die Bezeichnung Nuchalschild gebraucht. Das dem Nuchale adäquate dermale Knochenelement wird als „Cervicale“ bezeichnet.

Über die Systematik und Nomenklatur gibt es zur Zeit widersprüchliche Auffassungen (vgl. BOUR & DUBOIS, 1985; HIRAYAMA, 1985; FRITZ, 2001; LAPPARENT DE BROIN, 2001 und KUYL et al., 2002). In der vorliegenden Arbeit werden die höheren Kategorien Testudines (BATSCH, 1788), Testudiniae (GRAY, 1825) und Bataguridae (MCDOWELL, 1964) beibehalten (vgl. LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957; WERMUTH & MERTENS, 1961; KUHN, 1964; AUFFENBERG, 1974; MLYNARSKI, 1976; CRUMLY, 1985; ERNST & BARBOUR, 1989; FRITZ, 2001 und FRITZ & CHEYLAN, 2001).

Auswahl der Vergleichsarten für die Landschildkröte:

Während der Bearbeitung stellte sich heraus, daß etliche der bisher beschriebenen und teilweise auch diskutierten Vergleichsarten nach neueren Erkenntnissen zu revidieren wären und die Einbeziehung von noch unbearbeitetem Material ein eindeutigeres Bild liefern könnte. Es mußte hier vor allem Augenmerk auf die Unterscheidung zur Landschildkröte vom Teiritzberg gelegt werden, ohne auf die Beziehungen der Vergleichsarten zueinander näher eingehen zu können. Um nicht jede der zahlreichen beschriebenen Landschildkröten-Arten anführen zu müssen, wurden vor allem Vertreter der in sich inhomogenen „*Testudo antiqua*“-Gruppe und der Gattung „*Paleotestudo*“ berücksichtigt. Aus den genannten Gründen wurde auch nicht auf die geologisch deutlich ältere *Testudo promarginata* REINACH, 1900 und ihr zugeordnete Reste aus dem Mittelmiozän (MN 2 bis MN 4) eingegangen.

Was die rezenten Arten anbelangt, so wurde ein eingehender Vergleich nur mit *Testudo hermanni* GMELIN, 1789 sowie mit südosteuropäischen Vertretern von *Testudo graeca* LINNAEUS, 1758 und *Testudo graeca ibera* PALLAS, 1814 durchgeführt. Die weiteren in Frage kommenden Arten – *Testudo marginata* SCHOEPPF, 1795, *Testudo horsfieldii* GRAY, 1844, *Testudo kleinmanni* LORTET, 1883 und die übrigen Taxa aus dem *T. graeca*-Komplex – stellen teils deutlich höher evoluierte Formen dar, teils sind sie zoogeographisch nicht relevant.

THOMSON (1932) untersuchte neben der Anatomie auch die Osteologie von *T. graeca* eingehend. Panzermorphologische Unterschiede zwischen *T. graeca* und *T. hermanni* wurden bereits 1906 von SIEBENROCK zusammengefaßt und von STAESCHE (1961), CHEYLAN (1981), GMIRA (1995), HERVET & SALOTTI (2000) und AMIRANASHVILI (2000) im Detail beschrieben. Folgt man FRITZ et al. (1996) und LAPPARENT DE BROIN (2001), so kann als gesichert gelten, daß innerhalb von *T. graeca* eine westmediterranean-levantinische und eine westasiatisch-südosteuropäische Evolutionslinie existieren. Die Darstellung von AMIRANASHVILI (2000) erforderte deshalb besonderes Augenmerk, da sie auf der Basis von Belegexemplaren vom Balkan (Bulgarien) erstellt wurde.

Bei der folgenden Beschreibung von *Paleotestudo angustihypoplastralis* sp. nov. sind aus der Merkmal-Matrix jene morphologischen Kennzeichen, die im Vergleich mit anderen Arten von besonderer Bedeutung sind, mit fortlaufender Numerierung versehen, die in Klammer gesetzt wurde. Dadurch soll die anschließende Diskussion einfacher und übersichtlicher werden.

Das rezente Vergleichsmaterial ist im Anhang angeführt. Die angegebenen Maße wurden mit einer Schublehre gemessen und auf Millimeter gerundet.

Systematischer Teil

1. Testudinidae

Material:

1 weitgehend erhaltener Panzer und Abdruck vom Teiritzberg 001/X/C (Sammlung NHMW)

unbestimmbare Reste von ?*Paleotestudo* vom Teiritzberg 001/D/C (Sammlung NHMW)

1 Peripheralplatte aus Weinsteig 107/S/B (Sammlung NHMW)

1 Plastronfragment aus Weinsteig 107 (Sammlung NHMW)

mehrere Bruchstücke aus Obergänserndorf OG 2; 023/R/B (Sammlung NHMW)

1 Fragment Testudinidae indet. vom Teiritzberg 001/D/C (Sammlung NHMW)

mehrere Bruchstücke Testudines indet. aus Weinsteig 107/S/B (Sammlung NHMW)

1 Peripherale aus Kleinebersdorf, Wohlmuth-Sandgrube 010/G/Liegendes (Sammlung NHMW)

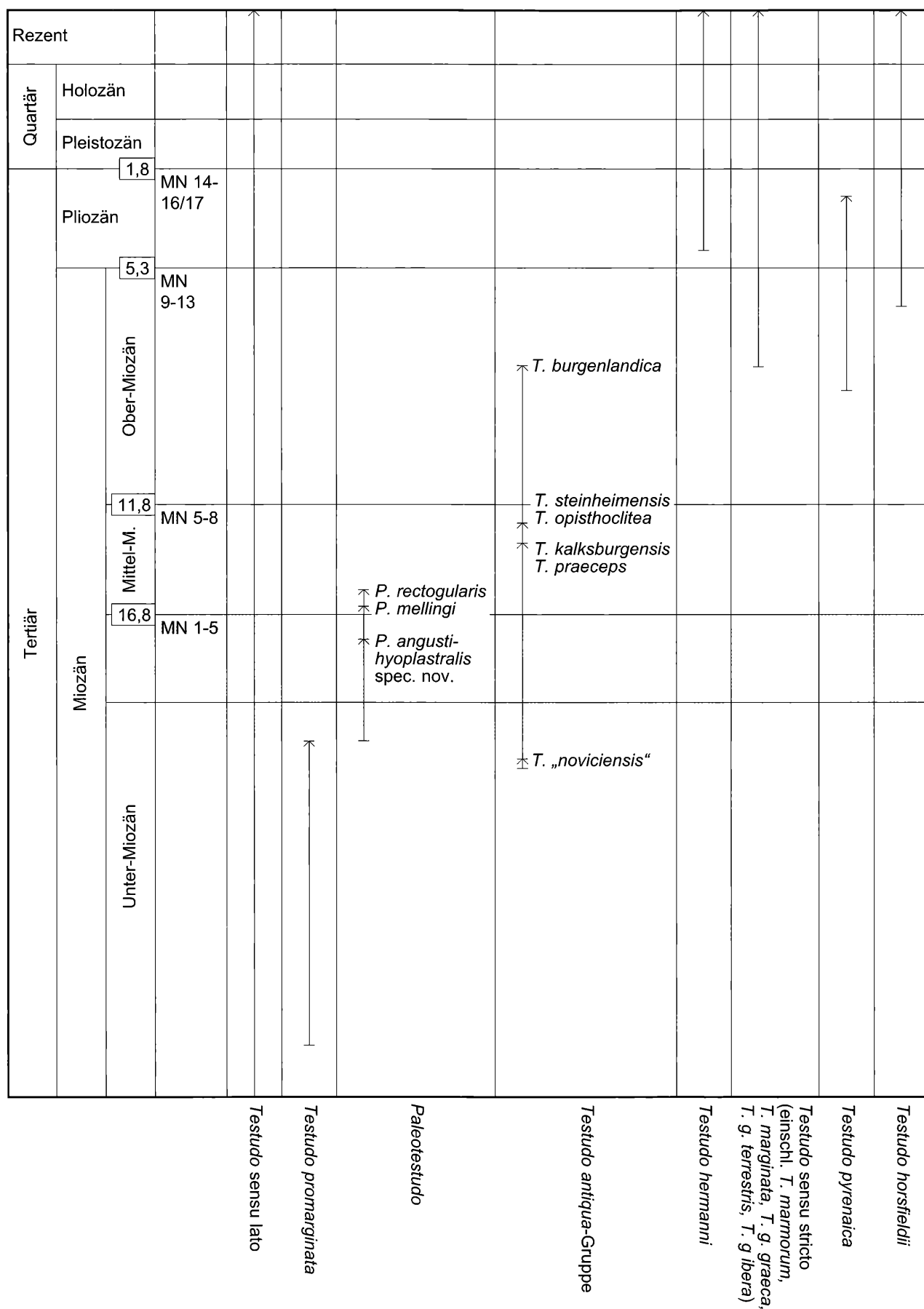


Abb. 1: Stratigraphische Verbreitung der Landschildkröten *Testudo* s.l., mit Berücksichtigung der Funde aus Österreich und Süddeutschland (nach LAPPARENT DE BROIN, 2001; verändert). Das Karpatium ist die grau markierte Zone.

Systematik

Beschreibung einer neuen Art

Ordnung Testudines BATSCH, 1788

Unterordnung Cryptodira COPE, 1868

Superfamilie Testudinoidea BATSCH, 1788

Familie Testudinidae GRAY, 1825

Gattung *Paleotestudo* LAPPARENT DE BROIN, 2000

Paleotestudo angustihyoplastralis sp. nov.

(Abb. 2, 3; Taf. 1, Fig. 1-6)

Holotypus: Sammlung NHMW (Geologisch-Paläontologische Abteilung); weitgehend vollständig erhaltener Panzer, nur der Vorderteil des Carapax fehlt.

Locus typicus: Teiritzberg (Korneuburger Becken, Niederösterreich)

Stratum typicum: Karpatium (Untermiozän, MN 5)

Derivatio nominis: angustus (lat.) = eng, schmal; hyoplastralis = auf den Hyoplastron bezogen. Der Name weist auf das artcharakteristische Merkmal, den schmalen Plastronvorderlappen im Bereich der Hyoplastra, hin.

Diagnose: Mittelgroße Landschildkröte, Carapax rund-oval, länglich gestreckt und mäßig gewölbt, dorsal auf-fallend abgeflacht. Peripheralrand gleichmäßig, weder gezackt noch nach außen stehend. Peripheralia 9 bis 11 im distalen Bereich einwärts gekrümmt, nicht ausgestellt. Unpaares Supracaudale. Carapaxrand im Inguinalbereich undifferenziert, breit und abgestumpft zum Pygale ziehend. Inguinale Brückenstreben mäßig entwickelt, sie erreichen von den siebenten Peripheralia ausgehend die äußersten distalen Teile der Pleuralia. Die Inguinalstreben gehen ausschließlich von den Hypoplastra aus, die Xiphiplastra bilden zwar einen visceralen Wulst zur Inguinalbucht, sind im übrigen an der Bildung der Inguinalstreben jedoch nicht beteiligt und liegen dank der starken caudalen Ausdehnung der Hypoplastra distal abgedrängt am Plastronhinterrand. Pleuralia nur schwach keilförmig, Vertebralia wenig schmaler als die korrespondierenden Costalia, rechte abgebrochene Axillarstrebe von geringem Durchmesser. Peripheralia mäßig hoch, knapp mehr als die Hälfte der Panzerhöhe ausmachend, 2 Suprapygalia.

Brücke ausgedehnt, bildet eine massive Verbindung mit dem Carapax.

Plastron-Hinterlappen kurz und – wenn überhaupt – dann nur wenig beweglich. Mit 42,6% der Brückenlänge etwa so lang wie der Vorderlappen. Xiphiplastra enden spitz mit stumpfwinkeligem, eckigem Ausschnitt. Der namensgebende Plastron-Vorderlappen ist trapezoid, verjüngt sich nach cranial stark und ist daher schmal, die Vorderkante abgestutzt-gerade. Epiplastralrippe mäßig ausgebildet und verhältnismäßig dünn, viscerele Gularschilde annähernd quadratisch, median mit Kante zur Fossa epiplastralis abfallend. Fossa epiplastralis reicht knapp unter

die Gularlippe und bildet eine Ausnehmung, die nicht die Ausprägung einer Gular-,Tasche“ von *Testudo graeca* LINNAEUS, 1758 erreicht. Entoplastron mit pentagonalem Umriß und nach vorne abgerundet, aus visceraler Sicht etwa so lang wie die breiteste Stelle. Seine craniale Suture reicht bis knapp unter die Gularkante.

Der Xiphiplastron-Ausschnitt und der leicht konkave Plastron lassen erkennen, daß es sich um ein Männchen handelt.

Beschreibung:

Carapax:

Neuralia- und Pleuralia Gomphosis in typischer testudiner Ausprägung (AUFFENBERG, 1974; MLYNARSKI, 1976; LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957). Demnach sind die Neuralia (N) 1 bis 5 (vermutlich) alternierend viereckig und achteckig, N6, N7 und N8 sind sechseckig.

(1) Neuralformel: ?4/?8/4/8/4/6/6/6; N 1 bis 3 fehlen, für N 3 kann aber aufgrund der umgebenden dritten Pleuralplatte (PL) ein tetragonaler Umriß angenommen werden. Das dritte Pleuralia (PL)-Paar verbindet sich mit N 2, N 3 und N 4, ist nahezu parallelrandig und verbreitert sich erst am Scheitel. N 4 hat einen oktagonalen Umriß und verbindet sich mit PL 3, PL 4 und PL 5.

N5 wie N3 tetragonal, nur mit dem fünften PL-Paar verbunden. Das fünfte PL-Paar verjüngt sich erst innerhalb des Hornschildabdruckes des dritten Vertebrale (V). Das sechste PL-Paar steht mit N4 bis N6 in Verbindung. N6, N7 und N8 haben einen hexagonalen Umriß und eine regelmäßigere Pleuralia-Anordnung, da N6 mit den PL-Paaren 5 und 6 verbunden ist, N7 mit den PL-Paaren 6 und 7 und N8 mit den PL-Paaren 7 und 8. Das achte PL-Paar umfaßt die posterioren Kanten des N8 und die Suprapygalia 1 und 2.

(2) Achteckiges N4 breiter als lang; Breite ca. ein Drittel der Breite des PL 4.

(3) Viereckiges N5; ca. 2,6x in der Länge des PL 5 enthalten.

(4) Breite des dritten Vertebraleschildes ca. 30% kürzer als die Breite des zweiten Costalschildes und 25% kürzer als die des dritten Costalschildes. Maximale Breite des Vertebraleschildes 5 ca. 120% der Breite des dritten und vierten Vertebraleschildes.

(5) Die distale Beite des fünften Vertebraleschildes beträgt ca. 120% seiner medianen Länge. Der Hornschildabdruck von V 4/5 quert das N7, der Hornschildabdruck V 3/4 quert den posterioren Bereich von N5, der Abdruck der V2/ 3 quert N3.

(6) Brückenbildende Peripheralia etwa doppelt so hoch wie ihre Länge.

Die Hornschildabdrücke am Übergang Vertebralia-Marginalia befinden sich auf gleicher Höhe wie die Pleuralia-Peripheralia-Synostosen. Der Hornschildabdruck des Supracaudale zeigt median eine leichte Ausbuchtung über dem Pygale.

(7) Zwei Suprapygale: Suprapygale 1 gegabelt, verbindet sich mit dem elften Peripheralia-Paar und umschließt linsenförmig das Suprapygale 2.

(8) Ein Supracaudale.

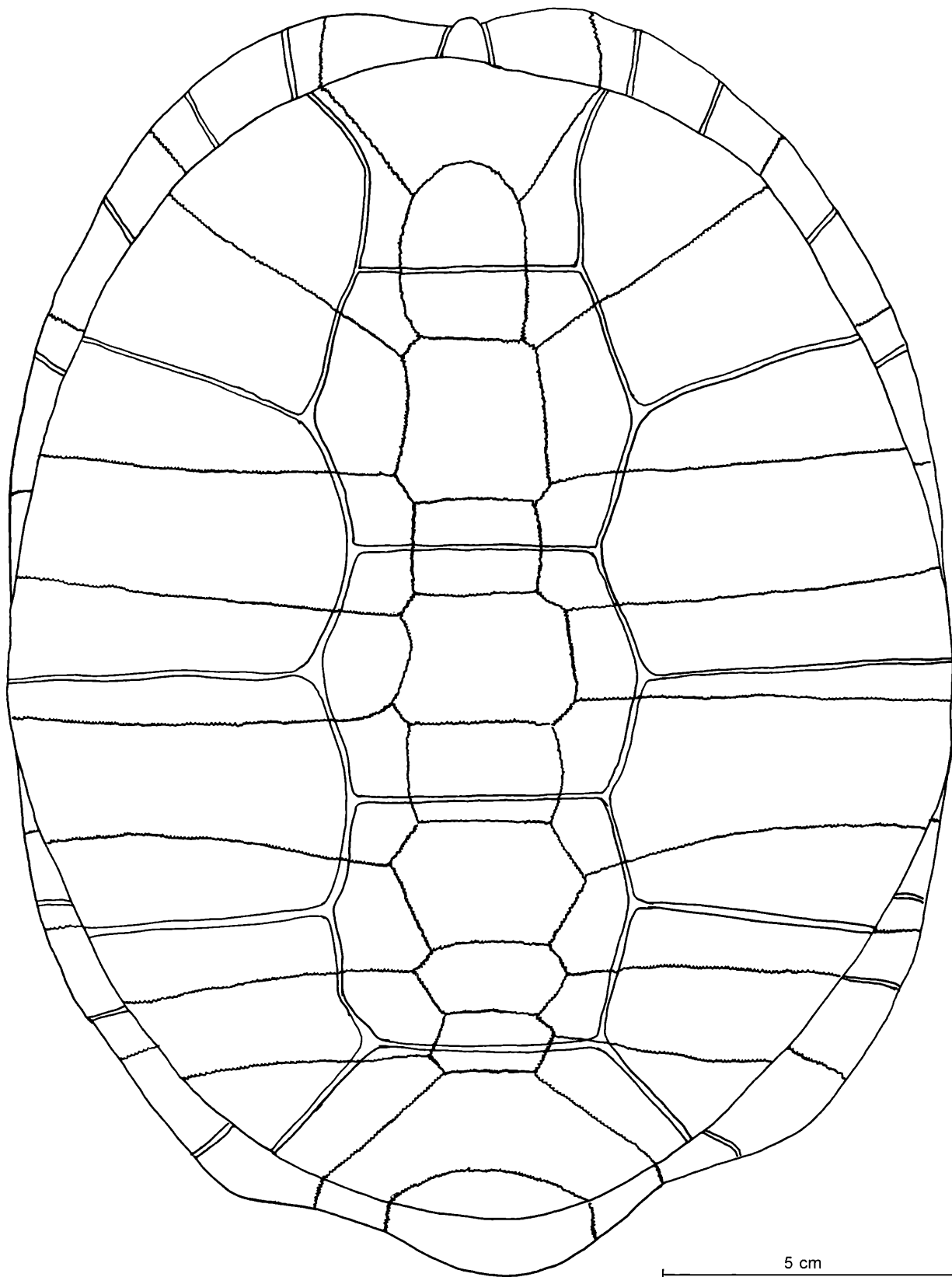


Abb. 2: Carapax von *Paleotestudo angusthyoplastralis* sp. nov., rekonstruiert (Zeichnung: R. GEMEL).

Plastron:

- (9) Epiplastron-Vorderrand aus ventraler Sicht leicht einwärts gebogen, nicht gekerbt.
- (10) Epiplastrallippe durchschnittlich entwickelt.

- (11) Der ventrale Humerogularabdruck erweitert sich nur mäßig zum Rand des Epiplastrons hin.
- (12) Gularschildabdruck schneidet aus ventraler Sicht das Epiplastron auf etwa halber Höhe.

- (13) Epiplastrallippe im Querschnitt nicht höher als deren Länge in visceraler Aufsicht.
- (14) Die seichte Fossa epiplastralis reicht bis knapp unter die Epiplastrallippe.
- (15) Länge des (rechten) Gular-Hornschildabdruckes auf dem Epiplastron aus visceraler Sicht kürzer als der Humeralschild.
- (16) Entoplastron aus visceraler Sicht knapp länger als breit, im Umriß pentagonal; die craniale Sutura endet unter der Epiplastrallippe, Gulariafurchen schneiden in ihrem hinteren Drittel das Entoplastron.
- (17) Xiphoidfortsatz des Entoplastrons abgebrochen, jedoch caudad stumpfwinkelig zulaufend. Längenverhältnis der medianen Hornschildabdrücke: Abd. > Gul. > Hum. X Fem. > An. > Pect.
- (18) Humeropectoralnaht nicht S-förmig geschwungen, berührt das caudad gelegene Entoplastronende.
- (19) Medianer Pectoralschildabdruck beträgt ein Viertel der medianen Hyoplastronnaht; Inguinalschild aus ventraler Sicht nicht erkennbar.
- (20) Abdomino-femorale Hornschildabdruck erreicht nicht die Hypo-Xiphoplastron-Sutura.
- (21) Die lateralen Ränder der Hyo-Hypoplastra biegen nicht scharf nach dorsal zur Brücke.
- (22) Hypo-Xiphoplastralsutura schneidet im distalen Bereich den Plastronhinterlappen in Entfernung zur Inguinalbucht. Die Hypo-Xiphoplastron-Synostose ist visceral gut erkennbar, spaltet aber nicht den Hinterlappen von der Inguinalstrebe, wie es bei den rezenten Arten mit beweglichem Hinterlappen der Fall ist, sondern ist median winkelig verbunden. Eine Beweglichkeit war deshalb – wenn überhaupt – nur eingeschränkt möglich.
- (23) Die Femoro-Analfurche verläuft parallel zum winkelig ausgeschnittenen Plastron-Hinterrand und bildet zur Medianen einen Winkel, der geringer ist als jener der medianen Hypo-Xiphoplastron Synostose.
- (24) Femoro-Analabdruck lateral leicht nach cranial gekrümmt; Mittelnaht der Analia nur knapp länger als jene der Pectoralia.

Maße:

Panzerhöhe (bei Vertebrale 3 = Neurale 4/5): 101 mm
 Panzerbreite (zwischen den Pleuralia 7): 157 mm
 Höhe des Peripheralrandes (gemessen am 6. rechten Peripheralen): 54 mm

Carapax:

Hornschilde: Vertebral (V)3-Länge (L): 38 mm, V3-Breite(B): 52 mm
 V4-L: 45 mm, V4-B: 52 mm
 V5-L: 51 mm, V5-B proximal: 15 mm, distal: 67 mm
 Costale (CO) 2-Höhe(H) (= CO2-B) re.: 69 mm, CO2-L: ca. 48 mm
 CO3-H re.: 65 mm, CO3-L (distal): 41 mm
 CO4-H re. (cranial): 54 mm, CO4-L (distal): 43 mm
 Knochenplatten: Neurale (N)4-L: 19 mm, N4-B: 27 mm, N5-L: 18 mm, N5-B: 26 mm, N6-L: 21 mm, N6-B: 32 mm, N7-L: 16 mm, N7-B: 29 mm, N8-L: 15 mm, N8-B: 23 mm

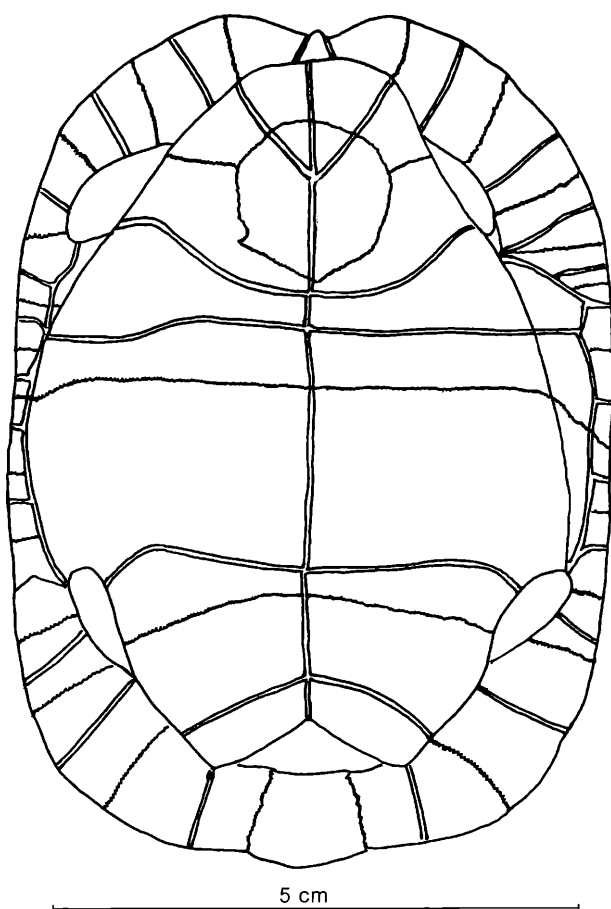


Abb. 3: Plastron von *Paleotestudo angustihyoplastralis* sp. nov., rekonstruiert (Zeichnung: R. GEMEL).

Plastron (P):

PL max. (bis zu den Xiphoplastra-Enden): 163 mm
 PL min. (bis zur Einkerbung): 177 mm
 L re. Brücke: 83 mm
 P-Vorderlappen-L: 56 mm
 P-Hinterlappen-L: max.: 52 mm, min.: 34 mm
 Mediane Hornschildabdrücke Gularia: 38 mm, Humeralia: 24 mm, Pectoralia: 8 mm, Abdominalia: 61 mm, Femoralia: 24 mm, Analia: 11 mm
 Knochennähte: Entoplastron-L ventral: 35 mm, Entopl.-B ventral: 32 mm, Entopl.-L visceral: 30 mm, Entopl.-B visceral: 30 mm
 Mediane Knochennähte: Hyoplastra (vom caudalen Ende des Entoplastrons bis zur Hypo-Hyoplastralnaht): 33 mm, Hypoplastra: 47 mm, Xiphoplastra: 31 mm

Gattungszuordnung / Differentialdiagnose

Über ein Jahrhundert lang wurden viele verschiedene Landschildkrötenreste der Art *Testudo antiqua* BRONN, 1831 aus dem Neogen von Hohenhöwen (MN 6-8) zugeordnet (vgl. SCHLEICH, 1981). Der Artnamen *T. antiqua* beruht indes auf einer sehr allgemeinen Beschreibung. Um eine Abgrenzung des Fundes zu den bereits beschriebenen Arten ermöglichen, war zunächst zu prüfen, inwieweit sich der vorliegende Landschildkrötenrest der Gat-

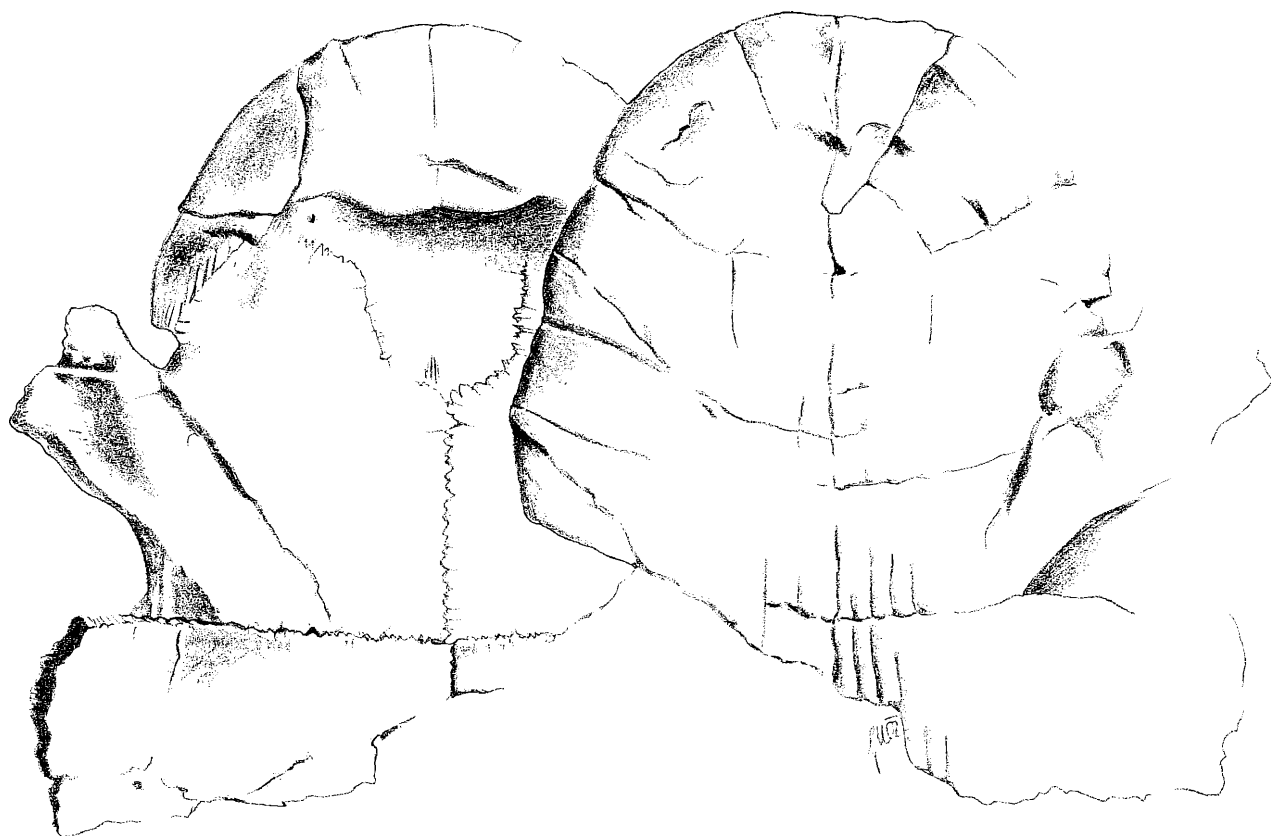


Abb. 4: *Paleotestudo mellingi* (PETERS, 1868): Plastron-Vorderlappen, links visceral und rechts ventral (Zeichnung: G. URBANEK nach K. F. PETERS, 1868).

tung *Paleotestudo* zuordnen läßt. Die von LAPPARENT DE BROIN (2000) aufgestellte Gattung *Paleotestudo* unterscheidet sich von den Vertretern der übrigen Entwicklungslinien der Gattung *Testudo* s.l. des Mittelmeerraumes vor allem durch gerade Panzer-Seitenränder mit vertikalen Kanten, eine verbreiterte dorsale Epiplastrallippe, die sich bei adulten Exemplaren bis nach oberhalb des Entoplastrons verlängert, durch einen starren und kurzen Plastron-Hinterlappen sowie durch eine Fossa entoplastralis, die unter die Gularlippe reicht. Ihr Auftreten wird auf die Säugetier-Altersstufen MN5-MN6 begrenzt (LAPPARENT DE BROIN, 2001). Das relativ eng begrenzte zeitliche Auftreten wie auch die Summe der in der Gattungsbeschreibung für *Paleotestudo* angeführten Merkmale ermöglichen es, den vorliegenden Panzerrest dieser Gattung zuzuordnen, wenngleich angemerkt werden muß, daß die Gattungsdefinition für *Paleotestudo* nicht mit wünschenswerter Eindeutigkeit vorliegt.

Typische Art von *Paleotestudo* ist *P. canetotiana* (LARTET, 1851), die im Mittelmiozän, MN6 von Sansan (Frankreich) relativ häufig auftritt und von dort gut belegt ist (LAPPARENT DE BROIN, 2001). Von dem Fund aus dem Korneuburger Becken unterscheidet sich *P. canetotiana* durch ihre auffallende Kleinwüchsigkeit, durch ihre dicken Panzerplatten und durch einen abgerundeten Plastron-Vorderlappen.

Paleotestudo umfaßt nach LAPPARENT DE BROIN (2001) auch *P. mellingi* (PETERS, 1868) aus dem Mittelmiozän

(MN5, MN6) von Eibiswald (Steiermark). *P. mellingi* wurde ursprünglich als „*Emys Mellingi*“ beschrieben und durch TOULA (1896) der Gattung *Testudo* zugeordnet. Da auch bei *P. mellingi* der craniale Plastronteil erhalten ist, ist ein Vergleich mit dem Exemplar vom Teiritzberg gut möglich: *P. mellingi* unterscheidet sich vor allem durch den zwar kurzen, ziemlich schmalen und abgerundeten Vorderlappen, der im Bereich der gularen Vorderkante abgestutzt ist, jedoch im Bereich der Humeralia aus ventraler Sicht nach auswärts gewölbt ist und dadurch keine trapezförmige Gestalt aufweist. Die Epiplastrallippe ist deutlich breiter und die beiden Gularschilde in visceraler Sicht caudad gerundet (Abb. 4). Die Abdominopectoralfurche ist gleichmäßig gekrümmt, so daß sie lateral nach vorn zieht, bei *P. angustihyoplastralis* sp. nov. verläuft sie dagegen unregelmäßig und leicht stufenförmig. Die Humerogularfurche der epiplastralen Hornbordüren sind bei *P. mellingi* geschwungen, bei *P. angustihyoplastralis* sp. nov. gerade.

Durch die zeitliche Einstufung der Gattung *Paleotestudo* in das jüngste Untermiozän (Abb. 1) kommt als Vergleichsgruppe die *Testudo antiqua*-Gruppe in Frage. Sie beinhaltet eine der am meisten differenzierten Arten, *Testudo burgenlandica* BACHMAYER & MLYNARSKI, 1983 aus dem „Pont“ (Vallesian 10, MN 10, Obermiozän) des Burgenlandes.

Die deutlichsten Unterschiede zu *T. burgenlandica* bestehen trotz der Variabilität dieser Art im stets hochgewölbt-

ten Panzer von *T. burgenlandica*, was zu einem rundlich gedrungenen Umriß in der Seitenansicht führt. Auch in Aufsicht ist der Panzer von *T. burgenlandica* rundlicher als der des Stückes vom Teiritzberg. Außerdem sind die Peripheralia im Verhältnis zur Panzerhöhe höher. Die axillaren und inguinalen Brückenstützen sind massiv ausgebildet; sie reichen bis etwa auf halbe Höhe der Pleuralia und ziehen damit bis zur dorsalen Panzerwölbung hinauf. Der Plastron-Vorderlappen ist breit abgerundet und der Vorderrand als Ganzes nach dorsal gebogen. Die Knochendicke des Plastrons, der Brücke und Peripheralia ist deutlich stärker. Die Epiplastralrippe ist bei dieser Art auffallend dick, eine Epiplastral-, „tasche“ (LAPPARENT DE BROIN, 2000) ist ausgebildet. Der Plastronhinterlappen ist dagegen kurz und unterscheidet sich von den Proportionen des „*Paleotestudo*“-Typus kaum.

Eine problematische „Art“ aus dem „*Testudo antiqua*“-Komplex Niederösterreichs ist „*Testudo noviciensis*“ sensu DEPÉRET (1885) bzw. „*Testudo antiqua* var. *noviciensis*“ sensu GLAESSNER (1933) aus dem Eggenburgium (Untermiozän; vgl. Abb. 1). DEPÉRET (1885) lagen zunächst mehrere kleine Panzerbruchstücke vor, von denen er zwei größere Reste beschrieb. Es handelt sich dabei um ein Epiplastron-Bruchstück mit dem Abdruck der Gulariaschilde und um ein Hyoplastronfragment mit Humeropectoral- und Abdominopectoralfurche. Trotz der spärlichen Merkmale und obwohl sich DEPÉRET des Problems bewußt war („...Es ist schwer, mit so unvollkommenen Resten die Beziehungen zu allen bekannten lebenden und fossilen Arten im Einzelnen festzuhalten“), bezeichnete er sie nach Fossilien aus den Sables de l'Orléanais des Museums in Paris *Testudo noviciensis*, so benannt nach einem handschriftlichen Vermerk von NOUËL. BROIN (1977) merkte dazu an, daß es sich bei „*Testudo noviacensis*“ (wie der handschriftliche Vermerk tatsächlich lautet) um einen nicht publizierten Namen handelt und ordnete die Reste der Linie von *Testudo promarginata* REINACH, 1900 zu. GLAESSNER (1933) war sich dessen bewußt, daß die Namenseinführung von DEPÉRET ungültig war und erklärte deshalb die Eggenburger Form zum Typus von *Testudo noviciensis* und DEPÉRET zu dessen Beschreiber. Mehr noch, mit dem Taxon „*Testudo antiqua* BRONN var. *noviciensis* DEPERET“ führte er einen nach den Zoologischen Nomenklaturregeln unzulässigen Namen ein und erklärte *T. noviciensis* DEPERET, 1895 als synonym mit seinem „Taxon“ Unter der Annahme, daß es immer nur eine Landschildkrötenart in einer bestimmten Zeitepoche und im selben Gebiet geben dürfe – was zum Verbreitungsmuster der rezenten Arten in Widerspruch steht (vgl. ERNST et al., 2000) – beschrieb GLAESSNER (1933) weitere Fossilreste aus dem Eggenburgium und ordnete sie „*T. noviciensis*“ zu.

In der paläontologischen Schausammlung des NHMW befindet sich ein weitgehend erhaltener und noch unbeschriebener Panzer, der als „*T. noviciensis*“ bezeichnet ist (Taf. 1, Fig. 11-13). Dieser Panzer wurde mit *P. angustihyoplastralis* sp. nov. verglichen. Er stimmt mit der Beschreibung und den Abbildungen der von GLAESSNER (1933) bearbeiteten Reste weitestgehend überein. Ein

Unterschied besteht darin, daß bei GLAESSNER (auf seiner Abb. 1) die Humeropectoralfurche das Entoplastron nicht berührt, ein Merkmal, das jedoch auch bei rezenten Formen, z. B. bei *T. graeca ibera* PALLAS, 1814 variiert. Der Panzer aus Eggenburg ist ca. 23 cm lang und erscheint durch die Dorsalwölbung im Bereich der Vertebralia 2 bis 4 in der Seitenansicht deutlich hochrückiger (Taf. 1, Fig. 12, 13). Im Querschnitt erscheinen die Pleuralplatten nicht so stark nach außen gewölbt wie bei *P. angustihyoplastralis* sp. nov. Der Plastron-Vorderlappen ist breit und gerundet, ebenso die Gularia-Vorderkante. Die Humeropectoralfurche verläuft in der Mitte transversal und gerade, um lateral im äußeren Drittel im Winkel von ca. 45° stufig nach vorn zur Axillarbuchse zu ziehen (Taf. 1, Fig. 11). Auf diese Eigenheit wies bereits GLAESSNER (1933) hin. Der abdomino-pectorale Hornschildabdruck verbindet sich beim Exemplar aus Eggenburg in der Medianen winkelig, so daß die Furchen lateral nach vorne ziehen. Die Interpectoralfurche ist etwa 50% länger als Interanalfurche. Der Plastron-Hinterlappen ist breiter und länger, so daß die Xiphiplastra aus ventraler Sicht den inneren Rand der Peripheralia (Marginalia) erreichen. Die Epiplastralrippe ist schlecht erhalten und zeigt keine Hornschildabdrücke, ist jedoch deutlich massiver.

Eine weitere „*Testudo antiqua*-Form“ stellt *Testudo praecipua* HABERLANDT, 1876 dar. Sie ist die erste Art, die aus dem Wiener Becken beschrieben wurde, und zwar auf Grundlage eines Steinkernes aus einem Steinbruch in Kalksburg in Wien-Liesing (entspricht dem Badenium, MN 9; Abb. 1). Die bedeutsamsten Merkmale dieser Art sind der hochgewölbte Panzer, das fast senkrecht stehende Cervicale, deutlich keilförmig ausgebildete Pleuralia und deutlich höhere Peripheralia bzw. Marginalia als bei *T. graeca*. Die Neuraliaumrisse („Neuraliaformel“) sind 48466666 mit 2 Suprapygalia, wobei in der Originalbeschreibung das erste Neurale als „spatelförmig“ und das zweite als „quadratisch mit abgestutzten Ecken“ bezeichnet sind. Neben diesen markanten Merkmalen, die auch SIEBENROCK (1916) hervorhob, besteht in der fehlenden achteckigen Ausprägung des N4 ein weiteres Unterscheidungsmerkmal zur Schildkröte vom Teiritzberg.

Eine weitere Vergleichsart ist *Testudo kalksburgensis* TOULA, 1896 aus dem „Torton“ von Kalksburg in Wien-Liesing (entspricht dem Badenium bzw. Vallesian 9, MN 9; Abb. 1; Taf. 1, Fig. 7-10). Ihre Beschreibung basiert auf dem hinteren Teil eines Carapax und dem Vorderteil des Plastrons. Die Proportionen des Plastron-Vorderlappens weisen große Ähnlichkeit mit *P. angustihyoplastralis* sp. nov. auf. Der Typus befindet sich in der Sammlung des Institutes für Paläontologie der Universität Wien und wurde zum Vergleich herangezogen. *Testudo kalksburgensis* weist weitaus dickere und massivere Knochenplatten auf, die Epiplastralrippe ist in ventraler Sicht vorne gerundet (stärker, als es in Fig. 2 und 3 in TOULAS Abhandlung zum Ausdruck kommt). Die (linke) viscereale Gularschuppe ist 18 mm bzw. 19 mm breit und demnach deutlich schmaler als bei dem Stück vom Teiritzberg. Die tiefste Stelle der Fossa epiplastralis befindet sich direkt unter der Epiplastralrippe. Die beiden zuletzt genannten

Merkmale bewirken bei *T. kalksburgensis* eine stärkere Aufwölbung der Epiplastralrippe. Der Gularschild ist ventral 30 mm lang und 15 mm breit, demnach relativ schmaler. Der Entoplastron ist ventral 34 mm lang und 29 mm breit und hat einen pentagonalen Umriß. Visceral ist der Entoplastron 22 mm lang und 26 mm breit und hat einen dreieckigen Umriß. Bei *T. kalksburgensis* ist demnach der Entoplastron aus visceraler Sicht breiter als lang. Der merkwürdige, dreieckige Entoplastron-Umriß endet aus visceraler Sicht caudad spitzwinkelig und weist damit eine erheblich andere Form auf als das Exemplar vom Teiritzberg. Der Abdominopectoralisulcus weist im mittleren Bereich eine viel deutlichere cranialwärts gerichtete Krümmung auf. Im Pygalbereich fällt vor allem die Einkerbung zwischen dem unpaaren Supracaudale und den elften Marginalschilden auf. Auffällig ist auch, daß der proximale Teil des Supracaudalschildes die pygal-peripereale Synostose berührt. Das zweite Suprapygale ist deutlich höher als bei dem Exemplar vom Teiritzberg. Obwohl noch ein weiterer, visceraler Steinkernabdruck vom *T. kalksburgensis*-Typus vorliegt, können kaum weitere diagnostische Merkmale verwertet werden. Vor allem über die Panzerwölbung und die Ausprägung der Axillar- und Inguinalstreben kann nichts ausgesagt werden. Es könnte sich bei *T. kalksburgensis* um eine konvergente Form aus dem *T. antiqua*-Komplex zum Stück aus dem Korneuburger Becken handeln.

SIEBENROCK (1914) beschrieb aus den „Miozänschichten der zweiten Mediterranstufe“ (entspricht dem Badenium, Mittelmiozän, MN 6) von einem Steinbruch zwischen Au und Loretto am Leithagebirge (Grenzgebiet zwischen Niederösterreich und Burgenland) Landschildkrötenreste, die er *T. kalksburgensis* zuordnete. Neben einem hinteren Carapaxstück einschließlich dem Pygale ist noch ein Teil des Plastron-Hinterlappens erhalten und bildet eine Ergänzung zu den Resten von TOULA (1896). Vorausgesetzt, daß die artliche Zuordnung von SIEBENROCK (1914) richtig ist, ergeben sich besonders im Vergleich mit dem von SIEBENROCK (1914) beschriebenen und abgebildeten Hypo/Xiphiplastron insofern auffallende Unterschiede zur Schildkröte vom Teiritzberg, als die hypo-xiphiplastrale Synostose zur inguinalen Stütze zieht.

Testudo kalksburgensis kann wie *Testudo antiqua* BRONN, 1831 als eines der am meisten diskutierten Landschildkrötenfossilien von Österreich gelten und wurde bezüglich seiner systematischen Stellung sehr unterschiedlich beurteilt (SZALAI, 1934, 1935; GLAESSNER, 1933, 1935; MLYNARSKI, 1955, 1966; AUFFENBERG, 1974; BACHMAYER & MLYNARSKI, 1981). Während SIEBENROCK *T. praeceps* einem ganz anderen Formenkreis zuordnet, halten GLAESSNER (1933) und THENIUS (1952) *T. kalksburgensis* für ein Synonym von *T. praeceps*. Die Gründe für die kontroversielle Beurteilung liegen nicht nur in den verschieden gearteten Resten, die keine direkten Vergleiche zulassen, sondern auch unter der unausgesprochenen Annahme, daß es immer nur eine Landschildkrötenart vom „Typus *Testudo*“ in einem Lebensraum geben dürfe. *Testudo steinheimensis* STAESCHE, 1931 aus dem Mittelmiozän, MN 7 von Steinheim (Deutschland) wurde

zunächst als „*Testudo kalksburgensis* TOULA, var. *steinheimensis* nov. var.“ beschrieben und wird von von LAPPARENT DE BROIN (2001) als gute Art in die *T. antiqua*-Gruppe gestellt (Abb. 1). Es handelt sich um eine Art, die vom Exemplar aus dem Korneuburger Becken deutlich abweicht und sich unter anderem durch die sich cranial stark verbreiternden Gularia und die s-förmig geschwungenen humeropectoralen Hornschildabrücke eindeutig unterscheiden läßt.

Ein weiterer Vertreter der *T. antiqua*-Gruppe ist *Testudo opisthoclita* SCHLEICH, 1981. Die Art stammt aus dem Oberen Astaracium (MN 7/ MN 8) von Gammelsdorf (Süddeutschland) [Abb. 1]. Im Vergleich zum Exemplar vom Teiritzberg besitzt *T. opisthoclita* vor allem einen breiten, gerundeten Plastron-Vorderlappen, kurze ventrale Gularschildabdrücke, anders verlaufende Humeropectoral- und Abdominofemoralabdrücke und kürzere dorsale Humeralia-Schildabdrücke.

Mehr Ähnlichkeit weist *P. angustihyoplastralis* sp. nov. zu *Paleotestudo rectogularis* (SCHLEICH, 1981), einer Art aus dem Unteren Astaracium (MN6) von Sandelzhausen, (Deutschland) [Abb. 1] auf, die von LAPPARENT DE BROIN (2001) in die Gattung *Paleotestudo* gestellt wird. Auffallend ist der namensgebende abgestutzte und geradkantige Plastron-Vorderlappen, der zwar ziemlich variabel sein kann, aber mit *P. angustihyoplastralis* sp. nov. übereinstimmt. *Paleotestudo rectogularis* unterscheidet sich von *P. angustihyoplastralis* sp. nov. vor allem durch folgende Merkmale: Carapax hochrückig, Epiplastralrippe deutlich dicker als lang, Entoplastron rundlich (allerdings nicht vollkommen rekonstruierbar), Gularschilde trotz Variabilität verhältnismäßig kürzer und breiter, polygonales Inguinalschild ausgebildet, Neurale 3 viereckig, Neurale 4 und 5 sechseckig, Pleuralia deutlich keilförmig.

Diskussion

Mögliche Deformation während der Fossilisation:

Der zusammengesetzte Panzerrest weist im Querschnitt eine unsymmetrische Wölbung auf (Taf. 1, Fig. 4) – eine Erscheinung, die auch bei rezenten Schildkröten regelmäßig vorkommt.

Selbst wenn nicht ausgeschlossen werden kann, daß es während der Fossilisation zu einer Kompression und zu einer Verformung der Rückenpanzerwölbung und dadurch zu einer unnatürlichen Abflachung gekommen sein könnte, so wird anhand der Röntgenbilder deutlich, daß die einzelnen Elemente, die teilweise außerhalb des Verbandes gelegen sind, eine entsprechend passende Krümmung aufweisen und zusammengesetzt den deutlich abgeflachten dorsalen Bereich des Panzers ergeben. Dies wird durch die stärkere Krümmung der linken und rechten Pleuralplatten und durch die flachen Neuralia im Bereich N3 bis N5 bestätigt.

Phylogenie:

Der rezente *Testudo graeca*-Komplex enthält verschiedene Formen, die sich durch eine größere Zahl konservati-

ver Merkmale auszeichnen. Dies hat zur Folge, daß alle miozänen Fossilreste von *Testudo* sensu lato bis zu einem gewissen Grad mit den rezenten *T. graeca* in Verbindung gebracht werden können. MLYNARSKI (1976) will sogar eine artliche Übereinstimmung von *T. graeca* mit *T. antiqua* erkennen! Dem gegenüber steht die Unsicherheit, selbst Funde aus dem Plio-Pleistozän eindeutig einer der rezenten Arten zuzuordnen: JIMÉNEZ FUENTES & MARTIN (1989) wollten bruchstückhafte Funde aus dem Pliozän zunächst zu keiner rezenten Art stellen. Erst ab dem Pleistozän können Vorläufer von *T. hermanni* als sicher gelten (vgl. HOLMAN, 1998), nämlich „*Testudo hermanni*“ ALMERA & BOFILL, 1903 aus dem Unteren Pleistozän der Iberischen Halbinsel, *Testudo szalarii* MLYNARSKI, 1955 aus Polen und die Funde aus dem Oberpleistozän von Montenegro (PAUNOVIC, 1983) (vgl. FRITZ & CHEYLAN, 2001; CHEYLAN, 2001). Nicht einmal *Testudo globosa* PORTIS, 1890 aus dem Plio-Pleistozän von Valdarno, Italien wird einheitlich beurteilt und von LAPPARENT DE BROIN (2001) in die „*Testudo hermanni*“-Gruppe gestellt. *Testudo marmorum* GAUDRY, 1867 aus dem Obermiozän von Pikermi (Griechenland) kann nach GMIRA (1995) als ein Vertreter aus der Verwandtschaft von *T. marginata* angesehen und damit der Gruppe *Testudo* sensu stricto nach LAPPARENT DE BROIN (2001) zugeordnet werden.

Testudo graeca iberica zeigt sich sehr variabel, besonders was die Panzerform anbelangt. Folgende konstante Merkmale konnten am rezenten Material (siehe Anhang) erkannt werden:

Die besonders bei adulten Tieren craniad herzförmig vorgewölbten Gularia, manchmal auch seitwärts gerichtete „Lappen“, die aber nie in der Weise abgestutzt und craniad verbreitert sind wie bei *T. hermanni*. Die ventrale Gularialänge kann dabei stark variieren. Die Hornschild überlagern die Knochenplatten und verstärken die Form der Epiplastra.

Die Humeropectoralfurche kann zwar median einen sehr unterschiedlichen Verlauf nehmen – auch stufig, dem *T. antiqua*-Typ entsprechend – zieht aber distal immer in einer Schlaufe zu den Axillaria.

Die Epiplastral“tasche“ ist stets deutlich ausgebildet.

Trotz sehr unterschiedlicher Panzerform ist der Carapax im Bereich des zweiten Vertebraleschildes fast immer kuppelförmig nach außen gewölbt.

Die in auffälliger Weise ausgeprägte Pygalregion, die mit 2 Suprapygalia dem Typus in Fig. 2a bei GMIRA, 1993 („*Testudo graeca*-, *T. terrestris*-, *T. iberica*-, *T. marginata*, *T. kenitrensis*“-Typus), dem Typus der Gattungen *Homopus* (teilweise) sowie *Psammobates* (teilweise) bzw. dem *T. kalksburgensis*-Typus und teilweise dem *T. antiqua*-Typus nach MLYNARSKI, 1976 (Abb. 8, 2a) entspricht, tritt bei den meisten känozoischen Landschildkröten auf und muß deshalb als diagnostisch nicht besonders bedeutsam beurteilt werden. Außerdem zeigt das Exemplar von *T. graeca iberica* NMW 35354, daß Suprapygale 1 und 2 auch verschmelzen können und würde demnach dem Pygal-Typus in Fig. 2d bei GMIRA, 1993 entsprechen.

SIEBENROCK wies bereits 1914 auf die Unterschiede im beweglichen Plastron von *T. graeca* und *T. kalksburgensis* hin. LAPPARENT DE BROIN (2001) sieht unter Berücksichtigung der Ergebnisse von GMIRA (1993) gerade in dieser Beweglichkeit einen bedeutsamen Unterschied, weil mit der Lockerung der Hypo-Xiphiplastralnaht andere Merkmale korrelieren. Dazu ist anzumerken, daß eine Beweglichkeit im Bereich der hypo-xiphiplastralen Synostose anatomisch weniger Änderungen bedarf als z. B. das Scharnier von *Ptychogaster*, bei der der Hinterlappen offenbar ebenfalls zugezogen werden konnte. Außerdem sind hier Grenzen nicht eindeutig zu ziehen, denn Weibchen von *T. hermanni* können mehr oder minder bewegliche Plastronhinterlappen besitzen, während der Plastronhinterlappen der Männchen immer starr bleibt (vgl. AMIRANASHVILI, 2000; CHEYLAN, 2001).

Da der vordere Carapaxrand bei *P. angustihyoplastralis* sp. nov. fehlt, kann über das diagnostisch wichtige Nuchalschild keine Aussage getroffen werden. Gerade dieses Merkmal wird jedoch als bedeutsam erachtet, denn in der Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der fossilen Landschildkröten unterscheidet MLYNARSKI (1976) die „*Graeca-antiqua*“-Gruppe (Nuchale vorhanden), die „*Kalksburgensis*“-Gruppe (Nuchale zumindest auf der inneren Oberfläche des Cervicale sichtbar) und die „*Pyrenaica-stehlini*“-Gruppe (Nuchale fehlt oder ist stark reduziert). Einzelne Exemulare der untersuchten Serie von *T. graeca iberica* (siehe Anhang) weisen ein dorsal stark reduziertes Nuchale auf, das aber ventral stets gut ausgebildet ist.

SCHLEICH (1981) erkannte, daß in der allzu allgemeinen Beschreibung von *T. antiqua* die Ursache für die vielen *T. antiqua*-Zuordnungen von Fossilresten liegt (vgl. KUHN, 1964) und erstellte eine neue Diagnose für *T. antiqua*. SCHLEICH (1981) unterschied außerdem in Erweiterung des Systems von MLYNARSKI (1976) vier Gruppen: *Testudo antiqua*-Gruppe, *T. graeca-hermanni*-Gruppe, *T. kalksburgensis-promarginata*-Gruppe (teilw.) sowie *T. promarginata*-Gruppe.

LAPPARENT DE BROIN (2001) stellte die Gattung *Paleotestudo* auf und ordnete einzelne Arten aus dem MN5 bis MN6 dieser Gattung zu. Davon ausgehend differenzierte sie zwischen *Testudo* sensu stricto – jenen rezenten Landschildkröten im östlichen Mediterran mit beweglichen Hinterlappen einschließlich *T. graeca*, *T. marginata* und *T. marmorum* – und der nicht näher definierten Gruppe „*Testudo* sensu lato“, die *Testudo antiqua* in MN6 - MN10 (einschließlich *T. opisthocleitea* und *T. burgenlandica*), *T. promarginata* und *T. hermanni* umfaßt.

Zur Klärung der Frage, inwieweit Übereinstimmungen des fossilen Exemplares vom Teiritzberg mit den rezenten Arten *T. hermanni* und *T. graeca* bestehen, werden die in der Beschreibung numerierten Merkmale verglichen. Der Vergleich zeigt, daß 5 der angeführten Merkmale (7, 8, 12, 14, 24) auf *T. graeca* und 13 auf *T. hermanni* (1, 2, 3, 4, 13, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23) zutreffen, und daß 6 als intermediär zu betrachten sind (5, 6, 9, 10, 11, 17).

Die bereits erwähnten wichtigen Merkmale wie das Fehlen einer echten Epiplastral“tasche“, die Humeropectoralfurche, die Beschaffenheit der Gularia, die Form der neunten bis elften Peripheralia, das sechseckige sechste Neurale, die Proportionen der Neuralia und der Carapax-Hornschilde sowie die Hornschildabdrücke des Plastrons weisen auf *T. hermanni* hin.

Die Abflachung des Panzers kann als abgeleitetes Merkmal verstanden werden, welches sich unabhängig und viel später durch die grabende Lebensweise bei *T. horsfieldii* neuerlich herausdifferenziert haben dürfte. Die länglich-ovale Panzerform unterscheidet zusammen mit den relativ dünnen Knochenplatten die neu beschriebene Art deutlich von Vertretern des *T. antiqua*-Komplexes, die im Bereich der Vertebralia 2 bis 4 stets hoch gewölbt sind und teilweise dickere Epiplastralrippen ausbilden. Allerdings liegt die Panzerform auch im Rahmen der sehr variablen *T. graeca iberica*, die neben ziemlich hochrückigen Formen auch *T. horsfieldii*- und *T. marginata*-ähnliche Panzer ausbilden kann.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß sich *P. angustihyoplastralis* sp. nov. eindeutig von der *T. antiqua*-Gruppe unterscheiden läßt und auch von den übrigen Vertretern der Gattung *Paleotestudo* abzugrenzen ist. Im Vergleich mit rezenten Vertretern läßt sich keine eindeutige Zuordnung zu einer der Entwicklungslinien treffen, da eine Reihe von Merkmalen indifferent ausgebildet ist. Übereinstimmungen mit *T. hermanni* fallen auf, sind aber nicht so ausgeprägt, daß *P. angustihyoplastralis* sp. nov. als früher Vorfahre von *T. hermanni* angesehen werden könnte. Möglicherweise handelt es sich um einen Vertreter aus einer Gruppe, die sich paraphyletisch zu den Vorfahren von *T. hermanni* entwickelt hat. Eine Entwicklungsrichtung zu einzelnen Vertretern der nach wie vor uneinheitlich aufgefaßten und in sich sehr inhomogenen *T. antiqua*-Gruppe ist ebenso denkbar. Als nächste verwandte Form von *P. angustihyoplastralis* sp. nov. ist *P. rectangularis* anzusehen.

Fossile Bruchstücke von Landschildkröten sind noch im jüngeren Sarmatium des Wiener Beckens enthalten. Die Oberen Ervilienschichten des Wiener Beckens, die im Muschelberg von Nexing aufgeschlossen sind, enthalten bisher unbeschriebene Panzerbruchstücke sowohl von kleinen und großen Landschildkröten als auch von Sumpfschildkröten (vgl. MACHAC & PENZ, 1996/2000). Die artliche Zuordnung dieser Funde ist nicht geklärt. Sie bezeugen jedoch das Fortbestehen der Schildkröten im nördlichen Niederösterreich bis in das (obere) Mittelmiozän. Im südlichen Niederösterreich sind mit den Funden von Brunn und Vösendorf (vgl. THENIUS, 1952, der Reste mit einem bemerkenswerten Cervicale ohne Nuchalabdruck erwähnt) Schildkröten sogar bis in das Pannonium (Obermiozän) nachgewiesen.

Lebensweise:

Der Panzerhabitus von *P. angustihyoplastralis* sp. nov. unterscheidet sich nur geringfügig von den rezenten, circummediterranen Formen *T. graeca* und *T. hermanni*.

Unter der Voraussetzung, daß ein ähnlicher Körperbau auf gleichartige Habitatansprüche hinweist, kann von diesen rezenten Arten auf mögliche Biotope im Untermiozän des Korneuburger Beckens geschlossen werden. Nicht in Betracht gezogen wird für Vergleichszwecke die Breitrandschildkröte *Testudo marginata*. Sie gilt als hochentwickelte Form mit deutlich abweichendem Panzerbau und zeigt teilweise spezifische Habitatansprüche, da sie auch im felszerklüfteten steilen Terrain auftritt (vgl. BRINGSØE et al., 2001). Die Russische Steppenschildkröte *Testudo horsfieldii* als eine spezialisierte grabende Form, die ihr rezentes Hauptverbreitungsgebiet in den vom Kontinentalklima beherrschten asiatischen Steppengebieten hat (NIKOLSKII, 1963), scheidet für einen Vergleich ebenso aus wie die kleinwüchsige Ägyptische Landschildkröte *Testudo kleinmanni*, die als eine an Stein- und Sandwüsten angepaßte Art gilt (vgl. SCHLEICH et al., 1996).

Einen Überblick über den aktuellen Kenntnisstand zur Ökologie der beiden Arten *T. graeca* und *T. hermanni* geben CHEYLAN (2001) und BUSKIRK et al. (2001). Daraus ergibt sich, daß *T. hermanni* die trockenen und subhumiden mediterranen Vegetationsformen der Hügel- und Küstengebiete im Bereich immergrüner Eichenwälder bevorzugt. *T. graeca* (s.l.) lebt dort teilweise syntop mit *T. hermanni* und weicht vermehrt in offene Landschaften wie Heiden, Wiesenränder und in Küstengebiete mit Dünen und Trockenrasen aus.

Die auffallend abgeflachte Form des Panzers von *P. angustihyoplastralis* sp. nov. kann als Anpassung an das regelmäßige Zurückziehen in Höhlen und Spalten während der nächtlichen Temperaturabsenkung und während der klimatisch ungünstigen Perioden (Winter) gedeutet werden. Die vergleichsweise hochgewölbten und gedrungeneren Landschildkröten des *T. antiqua*-Typus können dementsprechend als Bewohner eher offener savannenartiger Landschaften interpretiert werden.

Der schmale Plastron-Vorderlappen von *P. angustihyoplastralis* sp. nov. ermöglichte außerdem gute Bewegungsfreiheit für die Vorderbeine und unterstützte wirksam Grabbewegungen und das Durchzwängen durch Spalten.

2. Bataguridae

Ptychogaster (Temnoclemmys) sp.

Material:

1 Plastronvorderlappen und 1 zusammengesetztes Fragment des linken Hyoplastrons aus Obergänserndorf (023/R/B), Sammlung NHMW

Größere Anzahl kleinster Fragmente vom selben Exemplar, die für die Bearbeitung zu klein sind nicht zugeordnet werden können, aus Obergänserndorf (023/R/B), Sammlung NHMW

Fragment eines siebenten re. Peripherale aus Weinsteig (107/S/B), Sammlung NHMW

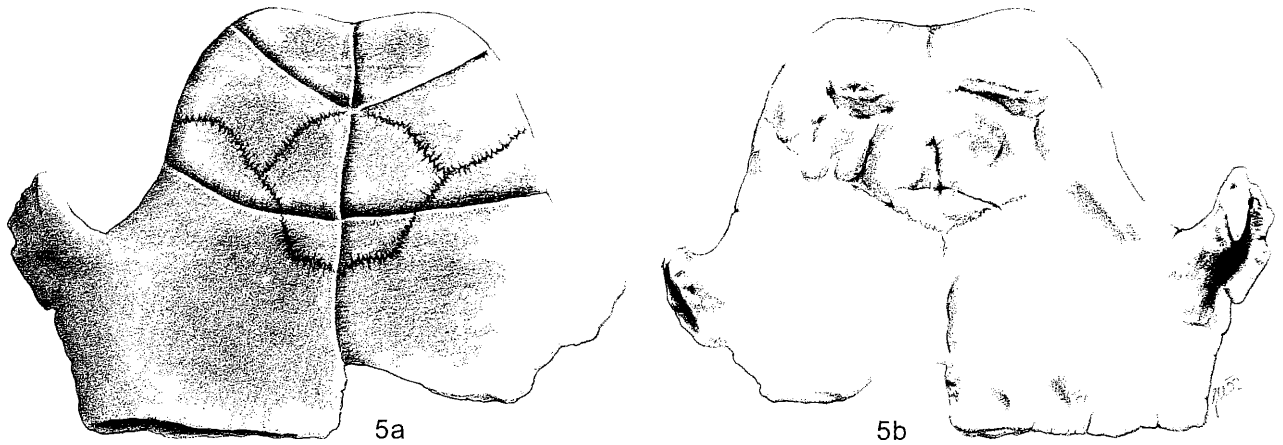


Abb. 5: Plastron-Vorderlappen von *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp.; (a) ventral, (b) visceral.

Systematik

- Ordnung Testudines LINNAEUS, 1758
- Unterordnung Cryptodira COPE, 1868
- Superfamilie Testudinoidea BATSCH, 1788
- Familie Bataguridae MCDOWELL, 1964
- Unterfamilie Ptychogasterinae DESTEFANO, 1916
- Gattung *Ptychogaster* POMEL, 1847
- Untergattung *Temnoclemmys* BERGOUNIOUX, 1938

Ptychogaster (Temnoclemmys) sp.

(Abb. 5, 6; Taf. 1, Fig. 14, 15)

Beschreibung:

Erhalten sind die Epiplastra und der Entoplastron mit komplettem rechten und fast vollständig erhaltenem linken Hyoplastron. Der linke Hyoplastron ist parallel zur Hyo-Hyoplastralnaht abgebrochen und fragmentär, aber fast vollständig erhalten. Beide ventralen Basisteile der kräftigen axillaren Streben sind vorhanden.

Der Vorderlappen ist trapezoid, die Seitenkanten des Vorderlappens im Bereich der Humeralia nicht ausgebuchtet. Vorderrand der Gularia eine gerade Kante bildend, dorsale Gularschildbdrücke der Epiplastra nur wenig breiter als lang, in typischer Weise lateral verbreitert und caudad und lateral verdickt und so kleine Wülste bildend. Der Vorderlappen verbreitert sich gleichmäßig zu den Axillarstreben hin und bildet keine Vorderbein-Ausnehmungen, die hinter die Streben reichen.

Entoplastron nach Zusammensetzung der Bruchstücke visceral und ventral gut erkennbar, visceral breiter als lang, ventral länger als breit und hexagonal (Abb. 5b, 6b; Taf. 1, Fig. 14).

Viscerale Epiplastralgruben (Fossae epiplastralis sensu SCHLEICH, 1981) fehlen; Fossa entoplastralis deutlich ausgebildet; Xiphoidfortsatz des Entoplastrons fehlt.

Der caudad gerichtete Rand des Hyoplastrons weist median einen kurzen glatten Abschnitt entlang der Abbruchkante auf, der von einer ehemals ligamentösen Verbindung mit dem Hypoplastron zeugt.

Im medianen Bereich ist zwischen den Hyoplastra eine deutlich konkave Einbuchtung von ventral sichtbar, die

durch die Restaurierung ungewöhnlich stark ausgefallen ist, möglicherweise aber auch als Hinweis auf ein männliches Tier gedeutet werden kann.

Maße: siehe Abb. 6.

Dazugehörend: Ein Fragment des linken Hypoplastrons (38 mm x 20 mm), bestehend aus dem Basisteil einer schwach ausgebildeten Inguinalstrebe mit deutlicher Glättung im randlichen Bereich der ehemaligen Syndesmose.

Ebenfalls dazugehörend: ein viereckiges Fragment des siebenten rechten Peripherale mit den Hornschildbdrücken der Marginalia 8/9 (Abb. 8)

Breite: 14 mm, Höhe: 19 mm.

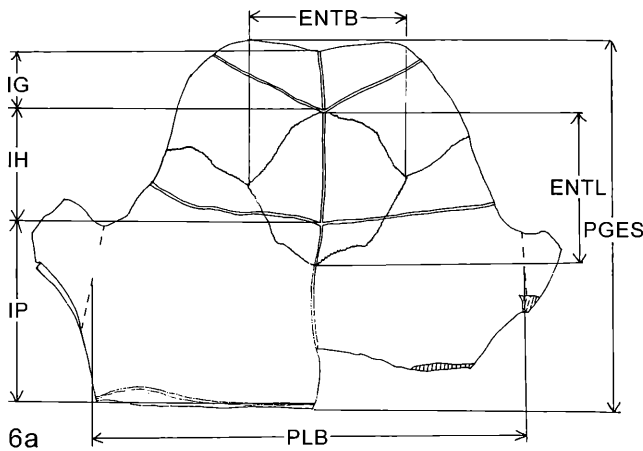
Peripheralkiel des Carapax deutlich ausgebildet und caudad leicht aufwärts geschwungen. Oberseite des Peripherale aufgrund der Hochrückigkeit steil nach dorsal gerichtet. Unterseite des siebenten Peripherale enthält den posterioren Teil der Brücke. Dieser ist einwärts gedreht und geht in die mäßig ausgebildete Inguinalstrebe über. Inguinalstrebe reicht bis zur halben Höhe des Peripherale.

Das caudale Brückenende wird durch eine besondere Form der Einwärtsdrehung vom unteren Teil des Peripheralsauces gebildet; dadurch artikuliert das siebente Peripherale caudad mit freiem Marginalsaum des achten Peripherale.

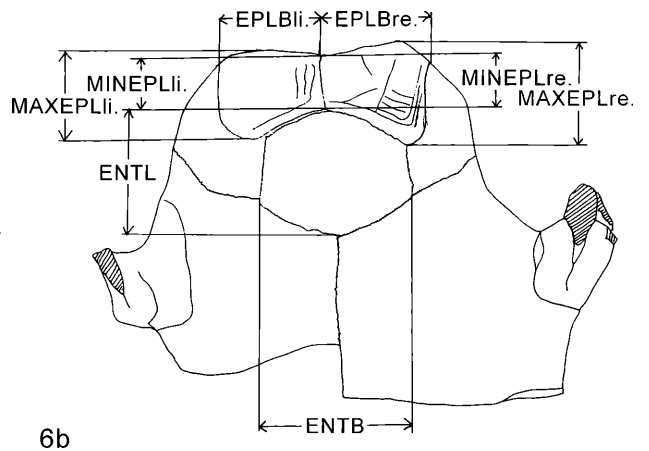
Vergleich mit fossilen Formen

Die meisten *Ptychogaster*-Arten sind aus dem Aquitanium des Alleur-Gebietes (Belgien) und des Mainzer Beckens (Deutschland) bekannt geworden (vgl. REINACH, 1900), eine Reihe weiterer Arten wurden aus der Lausanner Molasse (Schweiz) beschrieben. Die meisten der erdgeschichtlich älteren Arten sind zur Untergattung *Ptychogaster* zu zählen (LAPPARENT DE BROIN, 2001).

Trotz der weiten Verbreitung dieser Schildkrötengruppe in Europa wurde *Ptychogaster* erst 1959 erstmals in Österreich nachgewiesen. BACHMAYER und SCHAFFER (1959)

Abb. 6a: Maße von *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp., Obergänserndorf (023/R/B); ventral:

ENTB (Entoplastron-Breite): 25 mm
 ENTL (Entoplastron-Länge): 27 mm
 IG (Intergular-Länge): 10 mm
 IH (Interhumeral-Länge): 18 mm



6b

Abb. 6b: Maße von *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp., Obergänserndorf (023/R/B); visceral:

EPLB li. (Epiplastral-Lippen Breite links): 17 mm
 EPLB re. (Epiplastral-Lippen Breite rechts): 18 mm
 MAXEPLli. (Maximale Epiplastral-Lippen Länge links): 17 mm
 MAXEPLre. (Maximale Epiplastral-Lippen Länge rechts): 19 mm

IP (Interpectoral-Länge): 30 mm
 PLB (Plastron-Breite): 65 mm
 PGES (Plastron-Vorderlappen-Gesamtlänge): 64 mm

MINEPLli. (Minimale Epiplastral-Lippen-Länge links): 11 mm
 MINEPLre. (Minimale Epiplastral-Lippen-Länge rechts): 12 mm
 ENTL (Entoplastron-Länge): 21 mm
 ENTB (Entoplastron-Breite): 27 mm

beschrieben *P. grundensis* aus einer überraschend jungen Schicht, dem „Untertorton“ (Mittelmiozän, Unteres Badenium, MN 5 / MN 6) der Grunder Schichten (Abb. 7). Die Art ist in MLYNARSKI 1976 irrtümlich als „*Ptychogaster grandis*“ angeführt. Mit nur 13,2 cm Gesamtlänge des Panzers handelt es sich um eine kleinwüchsige Form. Der gesamte Habitus des Panzers weist dieses Exemplar dennoch als adult aus (abgeschliffene Peripheralregion, eingesenkte Areolenbereiche, abgerundete Seitenkanten des Carapax, ausgeprägte Ankylosis). In einer Nachuntersuchung konnten die schwache Entoplastronsutur und die gedrungene Epiplastralrippe festgestellt werden (Fig. 7b). Die visceralen Hornschildabdrücke der Gularia und Humeralia auf der Epiplastralrippe sind nicht überliefert. *P. grundensis* ist aufgrund der geringen Größe sowie aufgrund der breiten und kurzen Epiplastralrippen in Übereinstimmung mit LAPPARENT DE BROIN, 2000 der Untergattung *Temnoclemmys* zuzuordnen.

Der vorliegende Plastron-Vorderlappen von *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp. zeigt eine ähnliche Form der Epiplastralrippen wie *P. grundensis* und ist deshalb ebenso der Untergattung *Temnoclemmys* zuzuordnen. Er stammt aber eindeutig von einer etwas größeren Art, die ca. 16 cm Gesamt-Panzerlänge erreicht haben dürfte.

Neben der Größe sind vor allem Unterschiede in der Ausbildung der Vorderkante des Plastrons vorhanden: *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp. zeigt am Übergang der Seitenränder zur Vorderkante abgerundete Ecken. Caudal verbreitern sich die Hyoplastra gleichmäßig zu den Axillarstreben. Der craniale Teil des Epiplastrons ist in der Aufsicht leicht einwärts gebogen und die Epiplastralrippe verdickt sich vom Rand her caudad nur allmählich. Im

medianen Bereich der Epiplastra ist eine seichte Rinne ausgebildet, um beim Rückziehen des Kopfes Platz zu schaffen.

Der aus einer jüngeren Schicht stammende *P. (T.) grundensis* zeigt cranial einen gerade abgesetzten, abgestutzten und zweizipfeligen Plastron-Vorderrand, der deutlich schmaler ist als beim vorliegenden Vergleichsstück. Außerdem weist *P. (T.) grundensis* eine wulstigere Epiplastralrippe auf, auf die schon in der Originalbeschreibung hingewiesen wurde. Der humerale Teil des Vorderlappens wölbt sich in der ventralen Aufsicht bei *P. (T.) grundensis* gleichmäßig nach außen und zeigt im pectoralen Übergangsbereich parallel zum Carapax gerichtete Seitenränder und eine tiefere Axillarausnehmung. Gemeinsamkeiten bilden die kurzen und breiten Gularschilder, die im rechten Winkel zur Mittelnaht wegziehende Humeropectoralfurche sowie die ähnliche Form des Entoplastrons (bei *P. [T.] grundensis* nur angedeutet). Diese Merkmale und die zierliche Bauweise mit relativ dünnen Knochenplatten deuten auf eine nahe verwandtschaftliche Beziehung hin.

Ptychogaster (Temnoclemmys) cayluxensis LYDEKKER, 1889 aus den obereozänen Phosphoriten von Bach (Lot; Frankreich), ist sehr viel älter und nach LAPPARENT DE BROIN (2001) trotz des bedeutend früheren Auftretens bereits eine hochentwickelte Form mit abgerundeten Gularrändern und einem deutlichen Entoplastralkiel, im übrigen jedoch den beiden österreichischen Resten ähnlich.

Die vor kurzem beschriebene Art *Ptychogaster (Temnoclemmys) bardensis* MURELAGA & LAPPARENT DE BROIN & PEREDA SUBERBIOLA & ASTIBIA, 2000 aus dem Untermiozän (MN3) des Ebro-Beckens (Bardenas Reales of

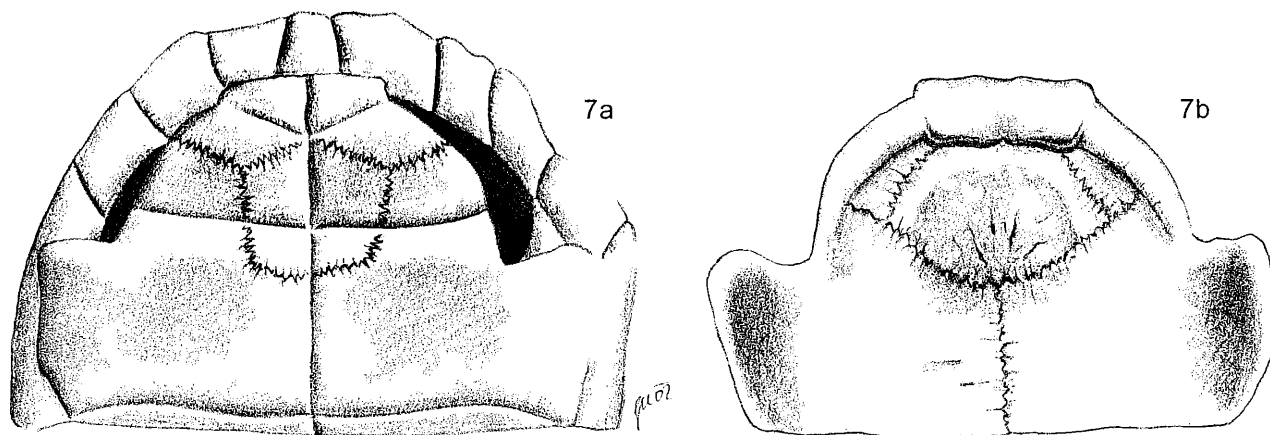


Abb. 7: *Ptychogaster grundensis* BACHMAYER & SCHAFFER, 1959; (a) ventral, (b) visceral.

Navarre, Spanien) zeigt ähnlich zipfelig-ausgezogene Gulariakanten wie *P. (T.) grundensis* und könnte dieser auch nach der Form des Nuchalschildes nahe stehen. Der Holotypus aus Spanien ist durch eine deutlichere Krümmung des proximalen Randes der Epiplastralrippen charakterisiert als das österreichische Exemplar aus Obergänserndorf. Für einen genaueren Vergleich liegen allerdings wenig verwertbare Merkmale vor.

Ptychogaster ronheimensis GROESSENS & SCHLEICH, 1985 aus dem Oligozän (MP 22) von Ronheim (Deutschland) weist breite und kurze Epiplastra auf und wird von LAPPARENT DE BROIN (2000) in die Untergattung *Ptychogaster* gestellt.

Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri (BERGOUNIOUX, 1931) stammt aus den deutlich jüngeren Schichten aus dem Oberen Vallésien (Obermiozän, MN 10) Kataloniens (Spanien) und von Sansan, Frankreich (Mittelmiozän, MN6) [BROIN, 1977; LAPPARENT DE BROIN, 2000]. Diese Art zeigt – ebenso wie *Ptychogaster* aff. *grundensis* SCHLEICH, 1984 aus dem Orléanium (MN5) von Niederaichbach (Deutschland) [SCHLEICH, 1984] – Ähnlichkeiten zu *P. (T.) grundensis*. Es gelten die für *Ptychogaster (Temnoclemmys) bardensis* genannten Unterschiede zu *P. (T.) grundensis*.

Weitere relevante Vertreter aus der Untergattung *Temnoclemmys*, mit denen der vorliegende Rest vergleichbar ist und die auch in einen zeitlichen Zusammenhang gebracht werden können, stammen aus Italien und der Tschechischen Republik:

Die beiden von GLAESSNER (1930) als *Ptychogaster schafferi* beschriebenen Exemplare aus dem „Miozän“ (keine näheren Angaben) der Pietra da Cantoni von La Colma bei Casale-Monferrato in Piemont (Italien) lassen sich deshalb gut vergleichen, weil hier ebenso der vordere Teil des Bauchpanzers vorliegt: Bei *P. schafferi* ist der Vorderrand stark aufgewölbt und zeigt zwei kräftige Seitenspitze, die Epiplastra sind stark gekrümmt und die Gularschilde sind vergleichsweise länger und schmaler als beim Exemplar vom Teiritzberg.

Die von MLYNARSKI & ROCEK (1985) beschriebenen *Ptychogaster*-Reste stammen aus dem „Ottangium“ (Orléa-

nium, MN 4) von Dolnice (Westböhmen, Tschechische Republik). Es handelt sich um stark fragmentäres Material, das als *Ptychogaster* cf. *emydoides* bezeichnet wird. Bemerkenswert ist, daß die Reste auf Tiere mit 15 bis höchstens 20 cm Panzerlänge schließen lassen. Charakteristisch sind vor allem langgestreckte Entoplastra, kräftige Pygalplatten und Marginalia, die höher sind als die Peripherals. Nach LAPPARENT DE BROIN (2000) stimmen die westböhmisches *Ptychogaster*-Reste mit *P. (T.) batalleri* (BERGOUNIOUX, 1931) überein.

Diskussion

Ptychogasterine Schildkröten sind ausgestorben und wurden in Europa vom Obereozän (MP 17) bis zum Obermiozän (MN 13) nachgewiesen (LAPPARENT DE BROIN, 2001).

Bereits DE STEFANO (1916) räumte den *Ptychogaster*-Arten den Rang einer eigenen Familie ein, KUHN (1964) stellte sie in die Unterfamilie Emydinae SIEBENROCK, 1909. MLYNARSKI (1969) übernahm von DE STEFANO den Rang einer Familie für die *Ptychogaster*-Arten, führte sie aber später (1976) als eigenen Tribus innerhalb der damals etablierten Unterfamilie der Batagurinae.

Die Plastralkinese hat nicht nur auf den Panzer selbst, sondern auch auf die übrigen Bereiche des Bewegungsapparates nachhaltige Auswirkungen. Die Befunde von BRAMBLE (1974), die an rezenten Arten erhoben worden sind, müssen in entsprechend modifizierter Form auch für fossile Arten gelten. Es erscheint deshalb gerechtfertigt, diese fossile Schildkrötengruppe als eigene Unterfamilie innerhalb der inzwischen gut definierten Familie der Altweltlichen Sumpfschildkröten (Bataguridae) zu führen. Demnach bilden die *Ptychogasterinae* zusammen mit den fossilen Sakyinae CCHKVADZE, 1968 und den rezenten Batagurinae GRAY, 1869 sowie den jüngst durch YASUKAWA et al. (2001) untersuchten Geoemydinae THEOBALD, 1868 die Familie der Altweltlichen Sumpfschildkröten (Bataguridae) (vgl. DAVID, 1994).

Für Österreich handelt es sich um die zweite Beschreibung von *Ptychogaster*-Resten. Die Tatsache, daß sich

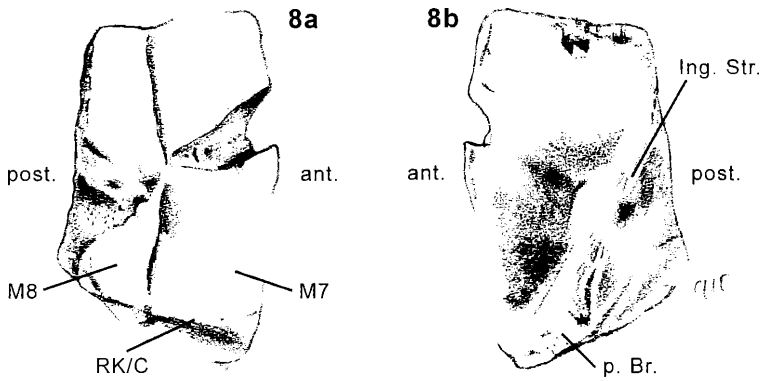


Abb. 8: *Ptychogaster* sp. Weinsteig 107/S/B; siebentes Peripherale rechts mit Hornschildeindruck, Marginale 7 und 8; (a) lateral, (b) visceral.

[Abkürzungen: ant. = anterior; post. = posterior; M7 = Marginale 7; M8 = Marginale 8; RK/C = Randkiel des Carapax; p. Br. = posteriorer Teil der Brücke (hinterer Brückenabschluß); Ing. Str. = Inguinalstrebe]

diese Schildkrötengattung im selben Bereich an zwei verschiedenen Fundorten nachweisen läßt und daß ein weiterer Fund aus den Grunder Schichten (P MIKLAS, pers. Mitt.) vorliegt, deutet auf eine weit höhere Verbreitung und Repräsentanz hin, als nach dem bisherigen Kenntnisstand angenommen wurde. SCHLEICH (1985) gab in der Fundstellenauflistung für Süddeutschland 46 Fundstellen mit *Ptychogaster*-Resten an. In der stratigraphischen Häufigkeitsverteilung (SCHLEICH 1985, Abb. 17) erreicht hier diese Schildkrötengattung gemeinsam mit den übrigen Schildkröten und den Krokodilen einen Höhepunkt in MN6. Für *Ptychogaster* bezeichnend ist das erwähnte frühere Auftreten im mittleren Oligozän, das in der Darstellung von SCHLEICH (1985) deutlich um Ausdruck kommt. Das häufige Auftreten in MN 6 stellt für die *Ptychogasterinae* einen zweiten Höhepunkt dar.

Von der Beschreibung einer neuen Art wird trotz Vorliegens deutlicher Unterschiede zu den bisher beschriebenen Formen abgesehen, weil davon auszugehen ist, daß nicht bestimmte oder fehdeterminierte Stücke aus unbearbeiteten Aufsammlungen Österreichs dieser Unterfamilie zuzuordnen sind. Weitere nomenklatorische Konsequenzen sollten erst nach Auswertung einer größeren Menge von Material gezogen werden.

Ökologie

Der spezifische Bau der *Ptychogasterinae* läßt einige Rückschlüsse auf deren Ökologie und Lebensweise zu, wenngleich eingeräumt werden muß, daß diese – wie jede palökologische Betrachtung – bis zu einem gewissen Grad spekulativ bleiben müssen.

Auffallend ist die starke Wölbung des Carapax. Diese kann dahingehend interpretiert werden, daß sie den Panzer wegen des beweglichen Plastron-Hinterlappens und der damit verbundenen bindegewebig-knorpeligen Hypoplastral-Brückenverbindung brückenbogenartig verstärkt und damit stabilisiert (vgl. OBST, 1985). Dazu kommt eine frühe und starke Verschmelzung der Synostosen (Ankylosis), die diese Funktion unterstützt haben dürfte. Die Verschmelzung betrifft auch die feste Verbindung des Entoplastrons im Plastron-Vorderlappen wie bei der rezenten Gattung *Terrapene* (vgl. HOLMAN & FRITZ, 2001). Im Gegensatz zum beweglichen Hypoplastron ist

der Plastron-Vorderlappen starr und bei etlichen Arten mit kräftigen Epiplastralrippen ausgestattet. SZALAI (1930) hebt die Bedeutung der Epiplastralrippe als Vorderbeinstütze bei Landschildkröten hervor. So kann angenommen werden, daß die *Ptychogaster*-Arten sich ähnlich den Landschildkröten bei Gefahr durch Rückziehen des Kopfes und mittels kräftiger Vorderbeinschuppen geschützt haben dürften und zugleich den Plastron-Hinterlappen zugezogen haben. Um die Schutzfunktion zu gewährleisten, ist der Plastron-Hinterlappen abgerundet und hat keinen Ausschnitt. Die axillaren und inguinalen Streben sind bei *Ptychogaster* erhalten und weisen darauf hin, daß der Verschlußmechanismus noch nicht hoch spezialisiert war.

Diese besondere Form des Schutzmechanismus von *Ptychogaster* ist bei rezenten Schildkröten nicht zu finden, allerdings besteht eine auffallende Konvergenz zu den rezenten Gattungen *Terrapene* und *Cuora*. Auf die Ähnlichkeit mit der nearktischen Emydidengattung *Terrapene* wurde mehrfach hingewiesen (REINACH, 1900; MLYNARSKI, 1978; SCHLEICH, 1981). Die Konvergenz zwischen den fossilen und rezenten Vertretern ist so auffallend, daß durch den gleichartigen Bau auf ähnliche Lebensweise geschlossen werden kann:

Die beiden rezenten Gattungen verfügen zusätzlich über einen beweglichen Vorderlappen, da durch ein Scharnier zwischen den Pectoral- und Abdominalschilden beide Bauchpanzerteile gleichzeitig zugezogen werden können. Die gesamte Brücke ist bindegewebig ligamentös ausgebildet und Axillar- und Inguinalstreben sind weitgehend rückgebildet. Trotz derselben Wirkungsweise hat sich der Schließmechanismus bei diesen beiden Gattungen in verschiedener Weise und unabhängig voneinander entwickelt (BRAMBLE, 1974).

Die nearktische Gattung *Terrapene* bewohnt lichte Wälder und Sumpfwiesen, kommt aber auch auf trockeneren, teilweise mit Gestrüpp bewachsenen Wiesen vor. Eine Art – *Terrapene coahuila* SCHMIDT & OWENS, 1944 – lebt sogar weitgehend aquatil, eine andere Art – *Terrapene ornata* (AGASSIZ, 1857) – bevorzugt offenes Gasland mit lichtem Buschwerk (vgl. ERNST & BARBOUR, 1989). Die altweltliche Bataguridengattung *Cuora* umfaßt ein knappes Dutzend rezenter Arten, unter anderen *C. amboinensis* (DAUDIN, 1801 [1802]) als weitverbreitete und euryöke Art, die feuchten Tiefländer bewohnt und eine

stärkere Bindung an das Wasser zeigt (vgl. DAS, 1991). *Cuora flavomarginata* (GRAY, 1863) lebt mehr terrestrisch (LUE & CHEN, 1999).

Ähnlich dürfte *Ptychogaster* in Wäldern, Mooren und Buschlandschaften neue Lebensräume erschlossen haben. Zumindest einige Arten könnten semiaquatisch gelebt haben. Die fortschrittlicheren Arten der Untergattung *Temnoclemmys* weisen größtenteils kleine und zierlichere Panzer auf, die zusammen mit weiten Axillarausschnitten auf gute Manövrierfähigkeit und behende Fortbewegung schließen lassen. Der verschleißbare Plastron-Hinterlappen kann als wirkungsvolle Schutzmaßnahme gegenüber den aufblühenden Kleinraubtieren unter den Säugern – wie die noch artenreichen Insectivoren, die Bärenhunde (Amphicyonidae), die Marder (Mustelidae) und die Schleickatzen (Herpestoidea: Viverridae) – verstanden werden.

Rezentes Vergleichsmaterial, NHMW (Herpetologische Sammlung): (vgl. GRILLITSCH et al., 1995)

Testudo hermanni boettgeri MOJSISOVICS, 1889: NMW 1897, NMW 1888, NMW 1889, NMW 1901, NMW 2482, NMW 31 527.

Testudo graeca iberica PALLAS, 1814: NMW 1236, NMW 1902, NMW 1904, NMW 1909, NMW 1914, NMW 18557, NMW 34331, NMW 34332, NMW 34333, NMW 34334, NMW 34335, NMW 34336, NMW 34340, NMW 34342, NMW 343343, NMW 34345, NMW 34 355, NMW 34356, NMW 34357, NMW 34366, NMW 34370, NMW 34373, NMW 34 534.

Testudo graeca zarudnyi NIKOLSKIJ, 1896: NMW 1412, NMW 19203.

Testudo marginata SCHOEPFF, 1792: NMW 1931.

Testudo horsfieldii GRAY, 1844: NMW 1911.

Dank

Besonders herzlich danken möchte ich Herrn G. URBANEK für die Anfertigung von Zeichnungen und Frau A. SCHUMACHER (NHMW) für die Anfertigung zahlreicher Fotografien. Für die Durchsicht des Manuskriptes und kritische Anregungen danke ich Dr. H. GRILLITSCH (NHMW), Dr. U. FRITZ (Dresden) und Herrn J. PERÄLÄ (Bristol). Für die Bereitstellung des fossilen Vergleichsmaterials sei Dr. G. HÖCK und Dr. H. KOLLMANN (NHMW) und Dr. K. RAUSCHER (Institut für Paläontologie der Universität Wien) vielmals gedankt. HR Dr. F. TIEDEMANN bin ich für die uneingeschränkte Unterstützung seitens der Herpetologischen Sammlung des NHMW zu großem Dank verpflichtet. Herrn A. HÜNI und Herrn W. LUFT gebührt besonderer Dank für die fachgerechte Bergung und vorbildliche Präparation des Schildkrötenfundes vom Teiritzberg.

Fotos

R. GEMEL (NHMW): Fig. 7, Fig. 8, Fig. 9, Fig. 10, Fig. 11, Fig. 12, Fig. 13, Fig. 14, Fig. 15

CH. STOCKER (Institut für Geologie, Universität Wien): Fig. 1, Fig. 2, Fig. 3, Fig. 4., Fig. 5, Fig. 6

Literatur

AMIRANASHVILI, N. G. (2000): Differences in shell morphology of *Testudo graeca* and *Testudo hermanni*, based on material from Bulgaria. — *Amphibia-Reptilia* **21**: 67 – 81.

AUFFENBERG, W. (1974): Checklist of Fossil Land Tortoises (Testudinidae). — *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.* **18** (3): 121-251, Gainesville.

BACHMAYER, F. & MLYNARSKI, M. (1981): *Testudo kalksburgensis* TOULA, 1896 eine valide Schildkrötenart aus den miozänen Strandbildungen von Kalksburg bei Wien. — *Sitz. Ber. Österr. Akad. Wissensch., mathem.-natuwiss. Kl., Abt. I*, **190**: 111-119, Wien.

BACHMAYER, F. & MLYNARSKI, M. (1983): Die Fauna der pontischen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **85/A**: 107-128, Wien.

BACHMAYER, F. & SCHAFFER, H. (1959): Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund (*Ptychogaster grundensis* nov. spec.) aus dem Untertorton von Grund, Niederösterreich. — *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, **63**: 74-89, Wien.

BOUR, R. & DUBOIS, A. (1985): Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). — *Stud. Geol. Salmanticensis*, Vol. Esp. **1**: 141-157.

BRAMBLE, D. M. (1974): Emydid shell kinesis: Biomechanics and evolution. — *Copeia* **3**: 707-727.

BRINGSØE, H., BUSKIRK, J. R. & WILLEMSSEN, R. (2001): *Testudo marginata* SCHOEPFF, 1792 Breitrand-schildkröte: 391-334. — In: FRITZ, U. (Hrsg.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas Bd. 3/IIIA Schildkröten (Testudines) I (Bataguridae, Testudinidae, Emydidae)*, Wiebelsheim (Aula).

BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'Étude des Cheloniens. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser. C38*, Paris: i-ix + 336 S.

BUSKIRK, J. R., KELLER, C. & ANDREU, A. C. (2001): *Testudo gaeca* LINNAEUS, 1758 Maurische Landschildkröte: 125-178. — In: FRITZ, U. (Hrsg.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas Bd. 3/IIIA Schildkröten (Testudines) I (Bataguridae, Testudinidae, Emydidae)*, Wiebelsheim (Aula).

CHEYLAN, M. (1981): Biologie et écologie de la tortue d'Hermann *Testudo hermanni* GMELIN, 1789. — Contribution de l'espèce a la connaissance des climats quaternaires de la France. Montpellier (*Mém. Trav. E. P. H. E.*, 13), 404 S.

- CHEYLAN, M. (2001): *Testudo hermanni* GMELIN, 1789 - Griechische Landschildkröte: 179-289. — In: FRITZ, U. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas Bd. 3/IIIA Schildkröten (Testudines) I (Bataguridae, Testudinidae, Emydidae), Wiebelsheim (Aula).
- CRUMLY, C. R. (1985): A hypothesis for the relationships of land tortoise genera (family Testudinidae) — Stud. Geol. Salmanticensia, Vol. Esp. 1: 115-124.
- DAS, I. (1991): Colour guide to the turtles and tortoises of the Indian subcontinent, 133 S., R & A Publishing Limited, Portishead.
- DAVID, P. (1994): Liste des reptiles actuels du monde. I. Chelonii. — Dumerilia 1: 1-128.
- DEPÉRET, CH. (1895): Über die Fauna von miocänen Wirbelthieren aus der ersten Mediterranstufe von Eggenburg. — Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien 104, Abt. I: 395-416, Wien.
- DE STEFANO (1916): Le tartarughe fossili della famiglia Ptychogasteridae. — Atti Soc. Ital. Mus. Civ. Milano 55: 278-288, Milano.
- ERNST, C. H. & BARBOUR, R. W. (1989): Turtles of the world, 313 S., Smithsonian Inst., N. Dutro, Washington D. C., London.
- 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.
- FRITZ, U., BISCHOFF, W., MARTENS, H., & SCHMIDTLER, J. F. (1996): Variabilität syrischer Landschildkröten (*Testudo graeca*) sowie zur Systematik und Zoogeographie im Nahen Osten und in Nordafrika — Herpetofauna 18 (104): 5-14.
- FRITZ, U. (2001): Testudinidae - Echte Landschildkröten: 111-112. — In: FRITZ, U. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas Bd. 3/IIIA Schildkröten (Testudines) I (Bataguridae, Testudinidae, Emydidae), Wiebelsheim (Aula).
- FRITZ, U. & CHEYLAN, M. (2001): *Testudo* LINNAEUS, 1758 - Eigentliche Landschildkröten: 113-124. — In: FRITZ, U. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas Bd. 3/IIIA Schildkröten (Testudines) I (Bataguridae, Testudinidae, Emydidae), Wiebelsheim (Aula).
- 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. (1930): Eine neue Schildkröte aus dem italienischen Miozän. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 44: 413-418, 2 Abb., Wien.
- 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., Stuttgart.
- GLAESSNER, M. F. (1935): Bemerkungen zur tertiären Schildkrötenfauna Ungarns. — Zbl. Mineral. Geol. und Pläont., Abt. B: 124-127.
- GMIRA, S. (1993): Nouvelles données sur les espèces actuelles de *Testudo* (Chelonii, Testudinidae). — Bull. Soc. Herp. Fr. 65-66: 49-56.
- GMIRA, S. (1995): Etude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie. Systématique. Phylogénie. — Cahiers de Paléontologie, C. N. R. S., 140 S., Paris.
- 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 (Naturhistorisches Museum Wien, Selbstverlag), Band 11, Vertebrata Heft 5, 137 S., Wien.
- GROESSENS-VAN DYCK, M. CL. & SCHLEICH, H. H. (1985): Nouveaux Matériels des Tortues (*Ptychogaster/Ergilemys*) de la localité Oligocène moyen de Ronheim (Sud de l'Allemagne). — Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) 4: 17-66.
- HABERLANDT, G. (1876): *Testudo praeceps* n. sp., die erste fossile Landschildkröte aus dem Wiener Becken. — Jb. k. k. Geol. R.-Anst. 26: 244-248 + 16 Taf., Wien.
- HERVET, S. & SALOTTI, M. (2000): Les tortues pleistocènes de Castiglione (Oletta, Haute-Corse) et la preuve de leur indigenat en Corse. — Comptes Rendus de l'Acad. Sci. Ser. II A Sci. Terr. et des Plan. 330 (9): 645-651.
- HIRAYAMA, R. (1985): Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea); a preliminary result. — Stud. Geol. Salmanticensia, Vol. Esp. 1: 141-157.
- HOLMAN, A. J. (1998): Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe. — New York, Oxford (Oxford University Press), 254 S.
- HOLMAN, A. J. & FRITZ, U. (2001): A new emydine species from the Middle Miocene (Barstovian) of Nebraska, USA with a new generic arrangement for the species of *Clemmys* sensu McDOWELL (1964) (Reptilia: Testudines: Emydidae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 51(20): 331-353.
- KUHN, O. (1964): Fossilium Catalogus Pars 107 - Testudines. — 299 S., Gravenhage (Junk).
- KUYL, A. C. VAN DER, BALLASINA, D. L. PH., DEKKER, J. T., MAAS, J., WILLEMSSEN, R. E. & GOUDSMIT, J. (2002): Phylogenetic Relationships among the Species of the Genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae) Inferred from Mitochondrial 12S rRNA Gene Sequences. — Molecular Phylog. Evol. 22 (2): 174-183.

- LAPPARENT DE BROIN, F. DE (2000): Les Chéloniens de Sansan. Le gisement des Vertébrés miocènes de Sansan et son environnement. — Mém. Mus. Hist. Nat. Paris **1** (11), 183 S., Paris.
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE (2001): The European turtle fauna from the Triassic to the Present. — Dumerilia **4** (3): 155-217.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E. (1957): Revision of the African Tortoises and Turtles of the Suborder Cryptodira. — Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Harvard Coll. **115** (6): 163-557 + Taf. 1-18.
- LUE, K. Y. & CHEN, T. H. (1999): Activity, movement patterns and home range of the yellow marginated box turtle (*Cuora flavomarginata*) in Northern Taiwan. - Journ. Herpet. **33**: 590-600.
- LYDEKKER, R. (1889): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History) Part III. i-xviii + 239 S., London Trust. Brit. Ms. Nat. Hist., London.
- MACHAC, W. & PENZ, G. (1996/2000): Der Muschelberg bei Wien-Nexing. Sarmatfossilien von Nexing - Eine Dokumentation (Eigenverlag).
- MŁYNARSKI, M. (1955): Zólwie z pliocenu Polski. — Acta geol. Polon. **5** (2): 161-214, Summary: 46-62, Warschau.
- MŁYNARSKI, M. (1969): Fossile Schildkröten. — 128 S., A. Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt.
- MŁYNARSKI, M. (1976): Testudines. — In: KUHN, O. (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 7, 130 S., G. Fischer, Stuttgart, New York.
- MŁYNARSKI, M. & ROCEK, Z. (1985): Chelonians (Reptilia, Testudines) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). — Casopis pro mineralogii a geologii **30** (4): 397-406.
- MURELAGA, X., LAPPARENT DE BROIN, F. DE, PEREDA SUBERBIOLA, X. & ASTIBIA, H. (2000): Deux nouvelles espèces de chéloniens dans le Miocène inférieur du bassin de l'Ebre (Bardenas Reales de Navarre). — C. R. Acad. Sci. Paris (2) **328**: 423-429.
- NIKOLSKII, A. M. (1963): Fauna of Russia and adjacent countries. Vol. 1. Chelonia and Sauria (Israel Prog. Scient. Trans.), 325 S., Jerusalem.
- OBST, F. J. (1985): Die Welt der Schildkröten. 236 S.; A. Müller, Rüslikon-Zürich, Stuttgart, Wien.
- PETERS, K. F. (1868): Zur Kenntniß der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste (Auszug aus einer für die Denkschriften bestimmte Abhandlung.). — Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-Naturwiss. Kl. **57**: 72-74, Wien.
- PETERS, K. F. (1868 [1869]): Zur Kenntniß der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Mathem. Naturwiss. Kl. **29**: 111-124, 1 Fig., 3 Taf., 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.
- 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. (1984): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. I. Schildkröten aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. — Naturwiss. Zeitschr. Niederbayern **30**: 63-93.
- SCHLEICH, H. H. (1985): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien I. Süddeutschland. — Münchner Geowiss. Abh. (A) **4**: 67-149, München.
- SCHLEICH, H. H., KÄSTLE, W. & KABISCH, K. (1996): Amphibians and reptiles of North Africa Biology, Systematics, Field Guide. 630 S., Koeltz Scientific Publ., Koenigstein.
- SIEBENROCK, F. (1906): Zur Kenntnis der mediterranen *Testudo*-Arten und über ihre Verbreitung in Europa. — Zool. Anzeiger **30**: 847-854.
- SIEBENROCK, F. (1914): *Testudo kalksburgensis* TOULA aus dem Leithagebirge. — Jb. k. k. Geol. Reichsanst., **64**: 357-362, 28 Taf., Wien.
- SOVIS, W. (1998): Die Fundorte und Aufschlüsse im Karpat des Korneuburger Beckens. — Beitr. Pal. **23**: 27-56, Wien.
- STAESCHE, K. (1931): Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. A. Testudinidae. — Palaeontogr. Suppl. Bd. **8**, Teil II, 17 S., 4 Taf.
- STAESCHE, K. (1961): Beobachtungen am Panzern von *Testudo graeca* und *Testudo hermanni*. — Stuttgarter Beitr. Naturk. **74**: 1-16, Stuttgart.
- SZALAI, T. (1930): Bionomische und methodologisch-systematische Untersuchungen an rezenten und fossilen Testudinaten. — Palaeobiol. **3**: 347-364, Taf. 21-24.
- SZALAI, T. (1934): Die fossilen Schildkröten Ungarns. — Folia Zool. Hydrobiol. **6**: 97-142.
- SZALAI, T. (1935): Antwort auf M. F. GLAESSNERS „Bemerkungen zur tertiären Schildkrötenfauna Ungarns“ — Zbl. Miner., B: 374-384.
- 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.
- THOMSON, J. S. (1932): The anatomy of the tortoise. — Sci. Proc. R. Dublin Soc. **20**: 359-461.

- TOULA, F. (1896): Ueber neue Wirbelthierreste aus dem Tertiär Oesterreichs und Rumeliens. I. Neue Landschildkrötenreste (*Testudo kalksburgensis* n. sp.) aus den mediterranen Strandbildungen von Kalksburg bei Wien. — Zeit. Deutsch Geol. Ges. **48**: 915-920.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R. (1961): Schildkröten Krokodile Brückenechsen. i-xvi + 422 S., G. Fischer, Jena.
- YASUKAWA, Y., HIRAYAMA, R. & HIKIDA, T. (2001): Phylogenetic Relationships of Geoemydine Turtles (Reptilia: Bataguridae). — Current Herpetology **20** (2): 105-133.
- ZANGERL, R. (1969): The turtle shell. — In: GANS, C. (Hrsg.): Biology of the Reptilia. I. Morphology: 311-339, Academic Press, London, New York.

Tafel 1

Fig. 1-6: *Paleotestudo angustihyoastralis* sp. nov.

Teiritzberg 001/X/C; Sammlung NHMW

Fig. 1: Panzer, linke Seitenansicht. Charakteristisch: die relativ geringe Höhe der Marginalia und Peripheralia und die Epiplastrallippe mit Epiplastallippen- und Entoplastrongrube.

Fig. 2: Panzer, rechte Seitenansicht.

Fig. 3: Plastron, ventral. Charakteristisch: der schmale trapezförmige Vorderlappen

Fig. 4: Ansicht von vorne. Charakteristisch: der abgeflachte Carapax und die mäßig ausgebildeten Inguinalstreben.

Fig. 5: Carapax, dorsal.

Fig. 6: Pygalregion, Ansicht von hinten.

Fig. 7-10: *Testudo kalksburgensis* TOULA, 1896; Typusexemplar

Institut für Paläontologie der Universität Wien

Fig. 7: Plastron-Vorderlappen, rechte Seitenansicht (die Knochennähte und Hornschildabdrücke sind weiß markiert). Charakteristisch: die Form der Epiplastrallippe und das Profil der Gulartasche im Unterschied zu *Paleotestudo angustihyoastralis* sp. nov.

Fig. 8: Plastron-Vorderlappen, visceral. Charakteristisch: die dreieckige Form des Entoplastrons im Vergleich zu *Paleotestudo angustihyoastralis* sp. nov.

Fig. 9: Plastron-Vorderlappen ventral.

Fig. 10: Pygalregion mit zweitem Suprapygeale und elften und zwölften rechten Peripherale. Der Schildabdruck des Suprapygeale ist weiß markiert.

Fig. 11-13: „*Testudo noviciensis*“ sensu DEPÉRET (1885) [links] und *Paleotestudo angustihyoastralis* sp. nov. [rechts]

Fig. 11: Panzer von ventral im Vergleich

Fig. 12: Seitenansicht von rechts im Vergleich.

Fig. 13: Ansicht von hinten im Vergleich.

Fig. 14, 15: *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp.

Obergänserndorf (023/R/B); Sammlung NHMW

Fig. 14: Plastron-Vorderlappen, visceral.

Fig. 15: Plastron-Vorderlappen, ventral.

