

Eine Weichschildkröte (Trionychidae) aus dem Untermiozän vom Dietrichsberg bei Vacha/Rhön

Mit 1 Abbildung

MADELAINE BÖHME

[A Trionychid Turtle from the Lower Miocene of Dietrichsberg near Vacha/Rhön]

Abstract: A trionychid turtle from the Lower Miocene (MN3) of Dietrichsberg near Vacha (Thuringia) is described. As a result of its fragmentary preservation it is referred to *Trionyx* sensu HUMMEL, 1929: 409 (= *Trionyx* sensu latu DE BROIN 1977; nec GEOFFROY 1809).

According to the recent taxonomic investigations of trionychid turtles from DE BROIN (1977), MEYLAN (1984, 1987), GARDNER & RUSSEL (1994) all well preserved trionychid from the European tertiary (with the exception of the Lower Paleogene *Palaeotrionyx vittatus* (POMEL, 1847)) are referred to *Trionyx* GEOFFROY, 1809. The taxa *Amyda* GEOFFROY 1809 (nec SCHWEIGGER 1812), *Aspideretes* HAY, 1903 and *Platypeltys* FITZINGER, 1835 are until now unknown from Europe.

The turtle from Dietrichsberg is the first evidence of a fluvial connection with this ancient lake.

Key words: Trionychidae, *Trionyx*, Taxonomy, Ecology, Lower Miocene, Dietrichsberg

Einleitung

Die Fossilagerstätte Dietrichsberg ist in den letzten Jahren erstmalig durch die Autorin beschrieben worden (BÖHME 1993 a, b). Sie brachte bisher eine für das Untermiozän Deutschlands einzigartige Fauna zutage, welche sich in erster Linie durch eine erstklassige Erhaltung der massenhaft auftretenden Fische und der etwas selteneren Amphibien, Reptilien und Säugetiere auszeichnet.

Das stratigraphische Alter der Schichten konnte auf der Grundlage von Pollen, Fischen und der regionalgeologischen Situation als unteres bis mittleres Burdigalian bzw. MN3 der Säugerstratigraphie bestimmt werden.

Der dieser Arbeit zugrunde liegende Fund ist der bisher einzige Reptil-Nachweis vom Dietrichsberg, gleichzeitig auch der erste Fund einer Weichschildkröte im Rhön-Tertiär bzw. in Thüringen.

Hier soll nun die inhaltliche Auseinandersetzung mit der Arbeit KARL (1993) mit einer im Vergleich zur Erstbeschreibung durch BÖHME (1993 a) erweiterten taxonomischen Diskussion des Fundstückes folgen.

Systematischer Teil

Familie: Trionychidae BELL, 1828

Gattung: *Trionyx* HUMMEL, 1929: 409 (nec GEOFFROY, 1809)

Trionyx sp.

- 1989 Reptilreste — MÜLLER, S. 5
- 1980 Krokodilreste — MÜLLER & JOHNSON, S. 96
- 1990 Crocodyla — KARL, S. 483

1993 *Trionyx* sp. — BÖHME, S. 61, Abb. 53, Taf. 8

1993 *Aspideretes gergensii* (H. v. MEYER, 1844) — KARL, S. 116ff., Taf. II, Fig. 1

Locus typicus: Dietrichsberg bei Vacha (Rhön)

Stratum typicum: Algenlaminite im Liegenden des Basaltes, Unteres bis Mittleres Burdigalian, Eggenburgian, MN3 (sensu MEIN, 1975)

Typus: 409/10, Paläontologische Sammlung der TU Bergakademie Freiberg

Beschreibung: Erhalten sind der Abdruck der linken vorderen Carapaxhälfte mit Teilen des Nuchale und 1. und 2. Pleurale, die linke Vorderextremität mit Resten des Humerus, sowie Radius, Ulna, Ulnare, Radiale, Intermedium und einem distalen Carpale sowie Reste zweier Halswirbel (Abb. 1).

Die Gesamtlänge des kompletten Panzers könnte ca. 22 cm betragen haben. Der Knochenkamm des Nuchale ist im vorderen Teil schmal und am Außenrand glatt. Lateral verbreitert er sich und läuft in sieben z. T. spitzen Zacken aus. Er trägt eine etwas feinere, jedoch ähnlich striemige Skulptur wie das freie Rippenende unter dem 1. Pleurale. Neuralia sind nicht erhalten.

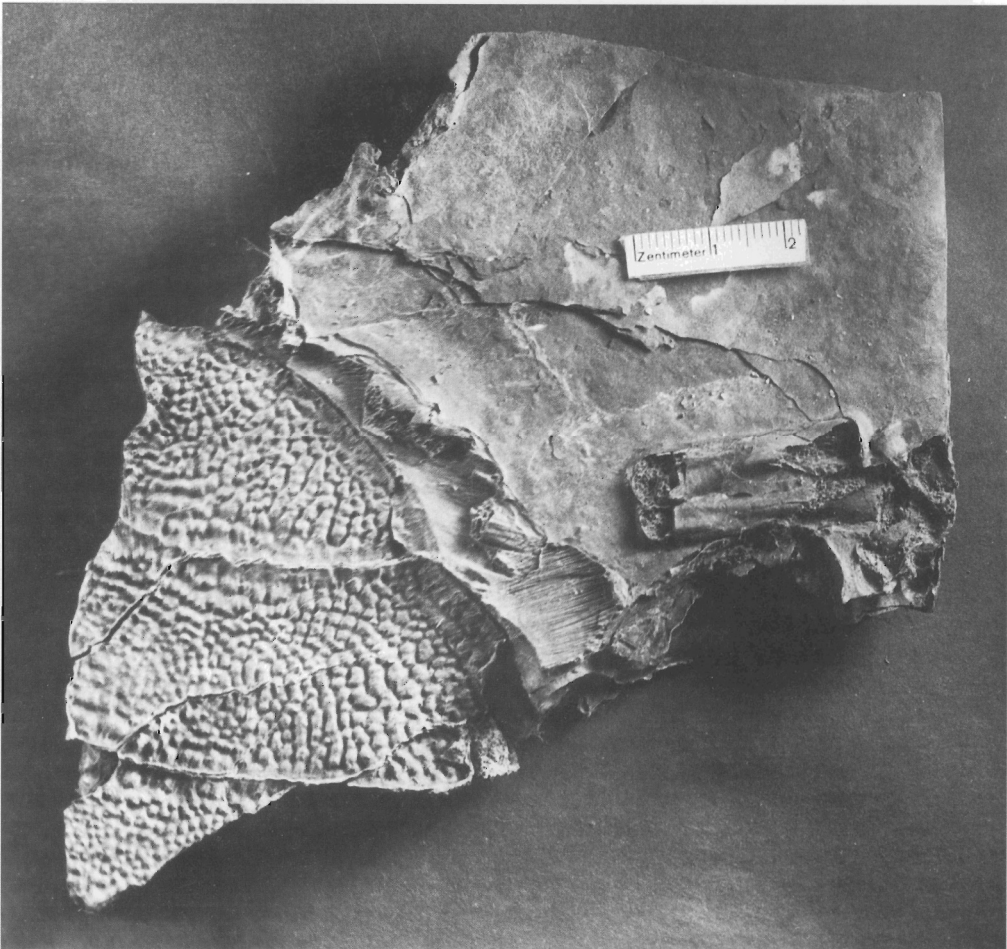


Abb. 1. *Trionyx* sp.; Carapaxfragment mit Resten der linken Vorderextremität und zweier Halswirbel, Dietrichsberg/Rhön.

Die Kallositäten der Pleuralia und des Nuchale sind in der groben Struktur einheitlich; es sind jedoch eine Reihe feiner Differenzierungen festzustellen:

1. auf den Pleuralia (i. S. des 1.) sind nur im medialen (z. T. im anteroproximalen) Abschnitt die Kallositäten konzentrisch angeordnet. Im proximalen Teil sind sie fein-netzartig, im distalen dagegen grob-netzartig bis untergeordnet konzentrisch ausgebildet.
2. auf dem Nuchale sind die Kallositäten anteromedial fein-netzartig, posteromedial und lateral etwas gröber und konzentrisch dem Außenrand bzw. parallel der Suture zum 1. Pleurale entwickelt.
3. An den Suturen und an den Außenrändern des Nuchale und 1. Pleurale ist ein unskulpturierter, jedoch fein gestriemter, schmaler Randsaum entwickelt.

Die beiden Halswirbelreste (linker oberer Plattenrand) und das Extremitätsfragment zeigen keine taxonometrisch verwertbaren Merkmale (allerdings sind sie auch nicht „von einer dünnen Kohleschicht überzogen“, wie uns KARL aufgrund seiner „Erkenntnisse“ aus dem Foto weismachen will).

Diskussion: Der vorliegende Fund wurde, nach einer Erstbeschreibung durch BÖHME (1993a) als *Trionyx* sp., von KARL (1993) zu *Aspideretes gergensii* (H. v. MEYER) gestellt. Dazu muß folgendes bemerkt werden:

- Das wichtigste Gattungsmerkmal am Carapax von *Aspideretes* sind zwei Neuralia zwischen dem ersten Pleuralia-Paar (HUMMEL 1929; MLYNARSKI 1976; MEYLAN 1987 u. a.), d. h. 1. und 2. Neuralia sind getrennt. (Das Praeneurale der älteren Autoren ist nach MEYLAN (1987) ein echtes Neurale, was allerdings auch schon MENGER 1922 wußte).

Zu diesem Merkmal ist weder am Typusmerkmal von *Aspidonectes gergensii* H. v. MEYER, 1844 noch am Dietrichsberger Fund irgendeine Aussage möglich.

v. REINACH (1900) bildet zum ersten Mal das v. MEYERSche Material aus Hechtsheim (ein Nuchale-Fragment und Plastronfragmente) gemeinsam mit einem Pleurale aus Weisenau ab und bezeichnet alles als *Trionyx (Aspidonectes) gergensi* (H. v. MEYER). Auf Tafel XI, Fig. 5 konstruiert er aus dem nicht einmal halbvollständigen Nuchale den vorderen Abschnitt des Carapax (siehe dazu auch die Bemerkungen von SCHLEICH 1988: 302 über die v. REINACHschen Materialien)! Die Verhältnisse der ersten Neuralia sind dabei völlig spekulativ. KARL (1993, Abb. 2) übernimmt diese Methode für den Dietrichsberg-Fund und produziert dabei ebenfalls eine für taxonomische Zwecke unbrauchbare Zeichnung. Für die Zuordnung der Weichschildkrötenreste aus Hechtsheim und Weisenau zu *Aspideretes* existiert kein einziger brauchbarer Hinweis.

Der Vergleich der Materialien aus den Hydrobienschichten des Mainzer Beckens mit dem Dietrichsbergfund ergibt folgendes:

- der Knochensaum des Nuchale ist bei letzterem schwach gestriemt und lateral stärker gezackt
- im Gegensatz zu *Trionyx gergensii* verlaufen am vorliegenden Exemplar die Kallositäten nicht über die Plattengrenzen hinaus, sondern sind an den Suturen unterbrochen bzw. laufen an den freien Plattengrenzen aus.

Bei KARL (1993: 117), dem das Dietrichsberg-Material nicht vorlag, hört sich das wie folgt an: „... Strukturen () die an den Suturen nicht wesentlich unterbrochen sind. Besonders charakteristisch sind die einfachen bandförmigen Randbegrenzungen um jede einzelne Knochenplatte“?! Das Unterbrechen der Kallositäten an Suturen und die freien Ränder, verbunden mit einer feinen Striemung dieser Bereiche, könnte gemeinsam mit einer geringeren Verknöcherung der Epiphysen des Humerus, Radius und Ulna (am Dietrichsberger Exemplar verglichen mit der Verknöcherung am lateralen Knochensaum des Nuchalia) für ein juveniles Alter des Fundes sprechen. Dagegen beobachtete v. REINACH (1911: 55) ein Unterbrechen der Kallositäten an Suturen hauptsächlich bei älteren Individuen der rezenten *Trionyx triungis*. Ähnliche Erscheinungen (Unterbrechung der Struktur an der Suture) beschreibt GRAMANN (1956) am Typus von *Trionyx borkensis* (einige mir vorliegende Stücke vom Locus typicus zeigten kein derartiges Merkmal), FUCHS (1938: 60,71) bei einigen

Exemplaren von *Trionyx bohemicus*, sowie PETERS (1855: 10) von *Trionyx partschii*. Ein glatter Randsaum tritt ebenfalls bei *Trionyx preschenensis*, *T. partschii* und *T. reticulatus* auf. Nach GARDNER & RUSSEL (1994: Fig. 4) sind längere freie Rippenenden ein Charakteristikum für juvenile Trionychiden (siehe auch FUCHS 1938).

Über eine ähnliche Differenzierung der Kallositäten an Nuchalia und 1. Pleuralia (siehe Beschreibung 1. und 2.) berichten PETERS 1855, LAUBE 1900, FUCHS 1938 und RIEPPEL 1979 von *Trionyx vindebonensis*, *T. partschii*, *T. preschenensis*, *T. aspidiformis*, *T. brunhuberi*, *T. bohemicus* und *T. reticulatus*, aber auch v. AMMON (1911: Taf. 4) vom rezenten *T. triunguis*. Diese Differenzierungen werden hier als individuell, bzw. ontogenetisch stark variierende Erscheinungen gewertet.

KARL ist weiterhin der Meinung, daß es fünf Kriterien gibt, welche das Material vom Dietrichsberg kennzeichnen.

„Breiten/Längen Quotient größer als 3“ – laut seiner unglücklichen Rekonstruktion (ders. 1993: Abb. 2) wäre der Quotient allerdings größer 4 (sensu MEYLAN 1987, Tab. 1).

„Form des Discus oval oder breit wie lang“ – ist nach dem vorliegenden Rest in keiner Weise entscheidbar und nebenbei taxonomisch von geringem Wert.

„Peripheralia fehlen“ – Peripheralia existieren unter allen Trionychidae nur bei der Gattung *Lissemys*. Da wiederum sind sie reduziert und nur an der hinteren (!) Carapaxhälfte ausgebildet.

„Praenuchale fehlt“ – Ein Praenuchale ist ebenfalls nur bei *Lissemys*, laut MLYNARSKI (1976) rudimentär auch bei *Cycloderma*, vorhanden.

„Nuchalflügel anteriore und posteriore Bereiche verschmolzen“ – unverschmolzene Nuchalflügel existieren gleichfalls nur bei *Lissemys* sowie bei *Cycloderma*.

Lissemys ist fossil laut MLYNARSKI (ebd.) nur mit der rezenten Typus-Art aus den pliozänen Siwalik-Schichten Pakistans und Indiens bekannt. Zu *Cycloderma* wurde meines Wissens nur eine fossile Art, *C. victoriae* aus dem Mittelmiozän von Rusinga, Kenia, gestellt. Sie ist jedoch nach LOVERIDGE & WILLIAMS (1957) von generisch unsicherer Stellung. DE BROIN (1982) erkennt die Gattungszugehörigkeit an und erwähnt zugleich aff. *Cycloderma* sp. aus dem Untermiozän von Al-Sarrar, Saudi-Arabien.

Hieraus ist ersichtlich, daß die fünf „Kriterien“ KARLS, soweit sie überhaupt am Fundstück beobachtbar sind, nichts anderes zeigen, als daß die Gattungen *Lissemys* und *Cycloderma* bzw. die Unterfamilie Cyclanorbiinae auszuschließen sind. Bleibt somit die zweite Unterfamilie Trionychinae mit ihren 230 fossilen „Arten“! KARL hat mit seinen „Kriterien“ also taxonomisch keine Annäherung erreicht, geschweige denn irgendeine fossile Trionychinae ausschließen können. Es reicht eben nicht, Merkmale einer Unterfamilie aufzuzählen, um somit eine Genauigkeit der Bestimmung vorzutäuschen und gleichfalls Unzulänglichkeiten bei der „Beobachtung“ zu vertuschen.

Auf S. 118 stellt KARL (1993) zwar fest, daß „alle (...) Merkmale nicht ausschließlich (...) charakteristisch für die Gattung *Aspideretes*“ sind und daß man über die Existenz eines „Praeneurale“ „weder beim Typus (von *T. gergensii* – Anm. Verf.) noch beim vorliegenden (! – Anm. Verf.) Exemplar etwas aussagen“ kann. Und, (auf Seite 130) daß die Zurechnung zu „*Amyda* (...) für *Aspideretes gergensii* ebenfalls zutreffen müßte, wenn das fehlende Praeneurale als Regelfall erwiesen wird“.

Wie oben festgestellt, gibt es kein „fehlendes Praeneurale“, genau so wenig wie es verwachsene Neuralia 1 und 2 gibt. Herr KARL impliziert mit seiner Schreibweise Tatsachen, welche am Material nicht verifizierbar sind.

Es ist daher völlig unverständlich, warum er an der Gattung *Aspideretes* festhält.

Für solches fragmentäres Material, wie das besprochene, existiert die Gattung *Trionyx* sensu HUMMEL, 1929: 409, welcher schreibt: „Diese Sammelgattung umfaßt Formen, welche zu den Untergattungen *Amyda*, *Platypeltis* und *Aspideretes*, unter Umständen auch zu der Gattung *Plastomenus* gehören, welche aber wegen mangelhafter Erhaltung nicht mit Bestimmtheit einer dieser Untergattungen zugeteilt werden können“ (vgl. Bemerkungen zur Gattungsabgrenzung *Amyda/Trionyx* weiter unten). Die Tatsache, daß MLYNARSKI (1976) die Art *T. gergensii* in die Untergattung *Aspideretes* stellt, beruht auf einem Irrtum. Er bezog

sich auf den in LYDEKKER (1889) abgebildeten *T. gergensii*, welcher jedoch von v. REINACH (1900) zum Typus von *Trionyx boulengeri* (welcher allerdings ebenfalls kein *Aspideretes* ist) bestimmt wurde. Demzufolge sind auch die Zitate LYDEKKER 1889 und MLYNARSKI 1976 aus der Synonymliste von KARL (1993: S. 117) zu streichen.

Die Skulptur des Carapax als einziges Merkmal zur artlichen Bestimmung heranzuziehen, ist, so wie es KARL letztendlich betreibt, aus zoologischen wie paläontologischen Gesichtspunkten abzulehnen. Nach der derzeit modernsten Revision rezenter Weichschildkröten durch MEYLAN (1987) gibt es innerhalb der Familie Trionychidae kein einziges Taxon, für welches Strukturmerkmale des Carapax apomorph sind. Ganz davon abgesehen, differiert die Ornamentierung auch innerhalb der Ontogenie. TEPPNER (1914) schreibt dazu „wobei ich nochmals bemerken möchte, daß es absolut nicht angeht, dieselbe (die Kallositäten — Anm. Verf.) allein als Unterscheidungsmerkmal zu betrachten“. Zu dem gleichen Ergebnis kommen GARDNER & RUSSEL (1994). Nach HUMMEL (1929: 33 ff.) kann aus Erkenntnissen an Rezentmaterial für fossile Formen nur ein „Mittelwert“ der Kallositätenvariabilität artspezifisch sein und dies möglichst in Verbindung mit weiteren „Mittelwerten“ metrischer wie meristischer Carapax-Merkmale. GARDNER & RUSSEL (1994: 234) sehen es noch kritischer, wenn sie schreiben: „the inherent intraspecific variability of trionychid carapaces indicates that a typological approach to the recognition of taxa is clearly inappropriate“.

Um mit Carapaxmerkmalen allein Taxonomie betreiben zu können, erfordert es einen hinreichend großen Umfang an gut erhaltenen Fossilmaterial aus einer Schicht, mindestens in dem Maße, wie es FUCHS (1938) aus der Oberpfälzer Braunkohle zur Verfügung stand. Für den vorliegenden Fall (und nicht nur für diesen) sind demnach Kallositätenmerkmale nicht brauchbar, um artliche Vergleiche zu ziehen, zumal, wie oben gezeigt wurde, zu *Trionyx gergensii* durchaus Unterschiede bestehen.

Bemerkungen zur Gattungsabgrenzung innerhalb der fossilen, europäischen Trionychidae

Aufgrund der offensichtlichen Fehlinterpretation der Taxonomie der Weichschildkröten durch KARL sehe ich es als notwendig an, an dieser Stelle einiges Grundsätzliches dazu auszuführen.

Die moderne Taxonomie der Trionychidae stützt sich i. W. auf die Arbeiten von DE BROIN (1977) sowie MEYLAN (1984, 1987).

In der älteren Literatur (z. B. HUMMEL 1932) wurde die Gattung *Trionyx* GEOFFROY, 1809 in die Untergattungen *Amyda* SCHWEIGGER, 1812, *Aspideretes* HAY, 1903 und *Platypeltis* FITZINGER, 1836 gegliedert, was auf HAY (1908) zurückgeht. *Amyda* SCHWEIGGER, 1812 besitzt die Typusart *euphraticus*, in diesem Sinne ist sie von HAY und HUMMEL benutzt worden. Sie charakterisierten sie durch verschmolzene Neuralia 1 und 2 sowie 8 Pleuralia-paare. Dies hatte zur Folge, daß nahezu alle durch vollständige Carapaxfunde belegten Trionychiden aus dem europäischen Tertiär zu *Trionyx (Amyda)* gestellt wurden.

MEYLAN (1987) revidiert die rezenten Trionychiden und beschreibt die Gattungen *Trionyx* GEOFFROY, 1809 und *Amyda* GEOFFROY, 1809 monotypisch mit *T. triunguis* und *A. cartilaginea*. (*Amyda* SCHWEIGGER, 1812 ist gegenüber *Amyda* GEOFFROY, 1809 ein *nomen dubium*).

Während HAY und HUMMEL *Amyda* SCHWEIGGER, 1812 mit der Typusart *euphraticus* meinen, ist es bei DE BROIN und MEYLAN *Amyda* GEOFFROY, 1809 mit der Typusart *cartilaginea*. Zu *Amyda* SCHWEIGGER, 1812 gehört nach den älteren Autoren weiterhin die Art *triunguis* (siehe HUMMEL, 1932: 38), die Typusart von *Trionyx* GEOFFROY, 1809 bei DE BROIN und MEYLAN.

Dieser zugegebenermaßen verworrene Zustand ist von KARL völlig verkannt oder mißachtet worden. Er beruft sich einerseits auf HAY, verwendet jedoch die Diagnosen MEYLAN'S.

Nach DE BROIN (1977) existieren im europäischen Tertiär zwei Gattungen von Weichschildkröten. Einmal die auf das Paleozän und Eozän beschränkte *Palaeotrionyx* SCHMIDT,

1945 und *Trionyx* GEOFFROY, 1809. Damit zählt er alle beschriebenen europäischen Trionychidenarten (exklusive *Trionyx vittatus* POMEL, 1847 = *Palaeotrionyx vittatus*) zu *Trionyx* GEOFFROY, 1809. Seine Ergebnisse basieren im wesentlichen auf Untersuchungen an fossilem Schädelmaterial. Bezieht man postcraniale Merkmale mit ein, erhält man ein ähnlich gelagertes Bild. *Trionyx* GEOFFROY, 1809 unterscheidet sich von *Amyda* GEOFFROY, 1809 diesbezüglich durch:

- *Trionyx*: 8 Neuralia (1. und 2. verschmolzen), das 7. sowie das 8. Pleuraliapaar ist nicht durch Neuralia getrennt, 6 verknöcherte Hyoidkörper, 4 Plastralkallositäten
- *Amyda*: 9 Neuralia (1. und 2. verschmolzen), nur das 8. Pleuraliapaar ist nicht durch Neuralia getrennt, 8 verknöcherte Hyoidkörper, 5 Plastralkallositäten

Nur 8 Neuralia besitzen mit Sicherheit die Arten *Trionyx vindebonensis*, *T. brunhuberi*, *T. bohemicus*, *T. pedemontanus*, *T. pliopedemontanus*, *T. capellinii*, *T. hilberii*, *T. bouleengeri*, *T. rostratus*, *T. stiriacus*, *T. reticulatus*, *T. messeliana* var. *lepsiusi et kochi* sowie wahrscheinlich *T. preschenensis* (siehe SISMONDA 1839: Fig. 1; PETERS 1855: Taf. II; PORTIS 1879: Taf. IV; NEGRI 1892: Taf. II; ARTHABER 1898: Taf. XXV; LAUBE 1900: Taf. I; v. REINACH 1900: Taf. XXXVII; v. AMMON 1911: Taf. I; TEPPNER 1914: 30; HUMMEL 1927: Taf. III, XI; FUCHS 1938: Taf. II; KRUMBIEGEL 1963: Abb. 4; DE BROIN 1977: Taf. XIII; RIEPPEL 1979: Fig. 1).

4 Plastralkallositäten (Entoplastron skulpturlos) ist eine Autapomorphie von *Trionyx triunguis*, was ausdrücklich auch von FUCHS und HUMMEL betont wurde. Unter den fossilen Formen tritt dieses Merkmal bei *Trionyx brunhuberi*, *T. petersi* var. *siegeri* und *T. messeliana* var. *lepsiusi* auf (bei anderen Arten ist das Entoplastron nicht überliefert; vgl. FUCHS 1938: 65, Abb. 7; HUMMEL 1927: 32, Taf. II, Fig. 10).

Einige Formen weichen in der Carapaxmorphologie vom Grundtypus der Gattung *Trionyx* GEOFFROY, 1809 ab.

Vom *Amyda*-Typus bzw. dem des Tribus Chitrini, aber auch Pelodiscini (sensu MEYLAN), sind Exemplare der Taxa *T. bohemicus* var. *jaegeri*, *T. münzenbergensis*, *T. intermedius*, *T. subangularis*, *T. capellinii* var. *monsvalensis* und *T. capellinii bulgaricus* mit insgesamt 9 Neuralia, wobei das 1. und 2. verschmolzen sind. Bei allen genannten Arten außer *T. bohemicus* var. *jaegeri* ist das 8. vom 9. Neurale getrennt. Das diaphragmatische oder vermittelnde Neurale ist bei *T. c. bulgaricus* das 5., bei *T. münzenbergensis* das 6. sowie bei *T. subangularis*, *T. intermedius*, *T. capellinii* var. *monsvalensis*, und *T. bohemicus* var. *jaegeri* das 7. Neurale.

Die Anzahl der Neuralia und das früher stark beachtete Merkmal des vermittelnden Neurale sind bei rezenten Trionychiden z. T. sehr variabel (siehe MEYLAN 1987: Tab. 6; GARDNER & RUSSEL 1994: Tab. 4). Neun Neuralia treten als seltene individuelle Variation neben dem Tribus Chitrini auch im Tribus Trionychini auf. Bei *Trionyx münzenbergensis* ist dieses Merkmal nur an einem Exemplar sichtbar, und selbst an diesem nicht mit letzter Sicherheit (vgl. HUMMEL, 1927: 90). Innerhalb von *T. capellinii* var. *monsvalensis* besitzt ebenfalls nur ein Exemplar ein rudimentäres 9. Neurale, dasselbe gilt für *Trionyx bohemicus* var. *jaegeri* (dies jeweils gegenüber häufigeren Funden der Nominalart). Da die genannten Funde keine anderweitigen Besonderheiten zeigen, ist im vollen Umfang HUMMEL (1927), FUCHS (1938) und KOTSAKIS (1977) zu folgen, welche die Abweichungen als individuelle Varietäten ihrer Arten bzw. Unterarten innerhalb der Gattung *Trionyx* GEOFFROY, 1809 auffassen.

Auf keinen Fall ist *Trionyx münzenbergensis* zu *Aspideretes* (1. und 2. Neuralia getrennt) zu stellen oder gar mit *Trionyx gergensii* zu synonymisieren, wie uns KARL völlig unbegründet weismachen will.

Bei *Trionyx messeliana messeliana* und *T. stiriacus* ist ebenfalls die Gattungszugehörigkeit problematisch (die Holotypen besitzen 7 Neuralia und 8 Pleuralia). Allerdings zeigt nur das v. REINACHSche Typusexemplar von *T. messeliana* diese Eigenheit, weitere von HUMMEL (1927) zu dieser Unterart gerechneten Stücke besitzen 8 Neuralia, ebenso wie die von DE BROIN zu *T. stiriacus* aus d'Artenay gestellten Exemplare 8 Neuralia besitzen. Innerhalb der Trionychinae sind 7 Neuralia bei keinem Taxon apomorph. Als individuelle Variabilitäten

treten sie selten bei den rezenten Arten *Pelochelys bibroni*, *Apalone (Apalone) spinifera* und *Apalone (Platypeltys) ferox* (MEYLAN 1987: Tab. 5) sowie bei den fossilen nordamerikanischen Arten „*Aspideretes*“ *splendidus* und „*A.*“ *foveatus* (GARDNER & RUSSEL 1994: Tab. 4) auf.

Trionyx stiriacus ist am Locus typicus neben fünf weiteren *Trionyx*-Arten (*siegeri*, *sophiae*, *petersi*, *hoernesii*, *hilberii* — HUMMEL 1932 verstand darunter die Artengruppe *Trionyx stiriacus*; BERGOUNIOUX 1954 und MOTTL 1967 synonymisieren einzelne Arten bzw. betrachten sie als Unterarten) durch einige Exemplare bekannt. Dem Typusexemplar von *Trionyx messelianus* v. REINACH stehen mindestens 28 Funde mit 8 Neuralia gegenüber. Aus dieser Sicht widerspricht nichts PETERS, HUMMELS bzw. DE BROINS Interpretation des fehlenden 8. Neurales als intraspezifische Variabilität, ähnlich dem rezenten *Pelochelys bibroni* bei dem laut MEYLAN (1987: Tab. 5) an einem von zehn untersuchten Exemplaren das 8. Neurale fehlt.

Es ist wieder in keiner Weise KARL zu folgen, der *Trionyx messeliana* unbegründeterweise zu *Amyda* stellt.

Die Gattung oder Untergattung *Platypeltis* FITZINGER, 1835 ist nach MEYLAN (1987) synonym mit *Apalone* (reduziertes oder fehlendes 8. Pleuraliapaar, tritt ebenfalls bei *Rafetus* auf). Zu diesem Typus gehören seitens der europäischen Weichschildkröten *Trionyx septemcostatus*, *T. valdensis* und *T. elongatus*. HUMMEL und DE BROIN betrachten das Fehlen des 8. Pleuraliapaars als spezifische Varietät. Nach MEYLAN tritt eine solche Variabilität bei rezenten Formen im Subtribus *Apalonina* häufiger auf. PRITCHARD (1988) berichtet sie von *Trionyx triunguis*, GARDNER & RUSSEL (1994) von „*Aspideretes*“ *latus* und „*A.*“ *foveatus*. Sieben Pleuralia wären demnach kein gutes Argument, Einzelindividuen von *Trionyx* GEOFFROY, 1809 abzugrenzen.

Es liegt ein einziges beschriebenes Exemplar aus Europa vor, welches vom *Aspideretes*-Typ sein könnte (1. und 2. Neuralia getrennt) — *Trionyx melitensis* LYDEKKER, 1891 aus dem Miozän Maltas. Es ist erstens jedoch nicht ausgeschlossen, daß die Knochennaht durch einen Bruch vorgetäuscht wurde, ähnlich wie es bei *T. insolitus* (siehe KOTSAKIS 1977) oder bei einem Exemplar von *T. petersi* (siehe MOTTL 1967: 179) vorgekommen ist, und zweitens ist nach GARDNER & RUSSEL (1994: 226) dieses Merkmal an Einzelindividuen diagnostisch sowieso unbrauchbar. Ein getrenntes Neurale 1 und 2 kann als atavistische Variabilität bei einer Vielzahl von Weichschildkröten auftreten.

Laut MLYNARSKI (1976) gehören zwei europäische Arten zur Gattung *Aspideretes*. Einmal die Art *gergensii* (= *boulengeri* Bemerkungen siehe oben) und *stiriacus*. MLYNARSKI schreibt „diese Art (*stiriacus* — Anm. Verf.) wurde von HUMMEL (1932) zu *Aspideretes* gestellt“. Vergleicht man jedoch mit HUMMEL (1932: 40) so liest man erstaunt *Trionyx (Amyda) stiriacus*. Diese beiden (s. o.) Fehler MLYNARSKIS wurden nun von KARL, ohne zu zitieren, einfach abgeschrieben, womit er einmal mehr beweist, daß seine Arbeitsweise nicht eine wissenschaftliche zu nennen ist.

Die Gattung *Aspideretes* HAY, 1903 ist gleichfalls wie *Platypeltys* FITZINGER, 1835 und *Amyda* GEOFFROY, 1809 aus Europa bisher nicht nachgewiesen. Alle beschriebenen europäischen Taxa lassen sich zwanglos auf *Trionyx* GEOFFROY, 1809 (sensu MEYLAN) beziehen.

Sie zeigen damit engste Beziehungen zur afrikanischen *Trionyx triunguis*. Aus paläobiogeographischer Sicht erreichten die ersten Trionychinae Afrika, aus Europa kommend, via Kleinasien im Zuge des burdigalen Faunenaustausches. Durch die Schließung der Tethys im arabischen Raum vor 20 Ma nahmen sie denselben Weg, wie er von einer großen Anzahl von Säugetieren und Fischen bei der Neubesiedlung Afrikas, resp. Eurasiens, genommen wurde. Als Belege dafür können gelten: älteste Trionychinenreste Afrikas (*Trionyx* sp. sensu HUMMEL 1929: 409) aus verschiedenen burdigalen Fundstätten Ägyptens und Lybiens, *Trionyx cf. triunguis* aus dem untersten Pliozän von Sahabi, Lybien (WOOD 1987), das rezente Vorkommen von *Trionyx triunguis* in SE-Anatolischen Küstenarealen (ATATÜR 1979) und im Jordantal Syriens. Die rezente Weichschildkröte Afrikas, *Trionyx triunguis*, ist somit ein altes europäisches Element.

Zusammenfassung der taxonomischen Ergebnisse

Die Art *Trionyx gergensii* (H. v. MEYER 1844) gehört der Gattung *Trionyx* sensu HUMMEL 1929: 409 (= *Trionyx* sensu latu DE BROIN 1977; nec GEOFFROY 1809) an. Aufgrund der Erhaltung existiert kein Anhaltspunkt, der einer Zuordnung der an sich taxonomisch ungenügend begründeten Art zu dieser Sammelgattung widerspricht.

Der Rest einer wahrscheinlich juvenilen Weichschildkröte vom Dietrichsberg ist zu fragmentär erhalten, um ihn sicher einer fossilen Art zuzuweisen, und ist als *Trionyx* HUMMEL, 1927: 409 ebenfalls in diese Sammelgattung zu stellen.

Es ist wahrscheinlich, daß sowohl der Hechtsheimer als auch der Dietrichsberger Rest zu *Trionyx* GEOFFROY, 1809 gehört. Dies ist jedoch aufgrund der fragmentarischen Überlieferung nicht beweisbar.

Die Beziehungen des Dietrichsberg-Exemplares zu weiteren burdigalen Trionychiden wie z. B. *Trionyx brunhuberi* v. AMMON oder den Artengruppen *Trionyx preschenensis* LAUBE und *Trionyx stiriacus* PETERS kann erst nach vollständigen Funden geklärt werden.

Wenn man DE BROIN (1977), MEYLAN (1984, 1987) und GARDNER & RUSSEL (1994) folgt, sind alle besser überlieferten Trionychidae aus dem europäischen Tertiär Angehörige von *Trionyx* GEOFFROY, 1809 (mit Ausnahme der altpaläogenen Art *Palaeotrionyx vittatus* (POMEL 1847)).

Die Gattungen *Amyda* GEOFFROY, 1809 (nec SCHWEIGER 1812), *Platypeltys* FITZINGER, 1835 und *Aspideretes* HAY, 1903 sind aus Europa nicht nachgewiesen.

Palökologische Schlußfolgerungen für den Dietrichsberg-See

Über die Autökologie der Trionychidae (Weich- oder auch Flußschildkröten) herrscht in der Literatur ziemliche Einigkeit. Sie besiedeln in erster Linie Fließgewässer oder mit Fließgewässern in Verbindung stehende Seen bzw. marin/brackische Mündungsbereiche größerer Flüsse. So stellen auch eine Reihe der bedeutendsten Trionychiden-Fundstellen Mitteleuropas wie Geiseltal, Messel, Preschen (Brestany) und Viehhausen Ablagerungen von mehr oder weniger stark fluviatil beanspruchten Milieus dar (für Messel zumindest so von einigen Autoren gefordert – vgl. GOTH 1990). Besonders im Miozän Mitteleuropas treten Weichschildkröten in einer großen Anzahl fluviatiler Fundstellen auf (z. B. Süddeutsche und Schweizer Molasse), wo sie gern mit Bibern und Barben vergesellschaftet sind.

Die *Trionyx* ist für den Dietrichsberg demnach der erste Hinweis auf ein nahegelegenes Flußsystem (abgesehen von Hinweisen auf eine Flußauen begleitende Pflanzenassoziaton: BÖHME 1993 a). Allerdings finden sich südöstlich von der Fundstelle in der Umgebung von Oepfershausen, Oberkatz und Geba Ablagerungen tertiärer Kiese und Sande, von denen HIRSCH (1937) ein oberchattisches Alter annimmt. Das stratigraphische Alter scheint jedoch überprüfenswert, da es sich auf ein verrutschtes Profil bei Oepfershausen stützt, wo über den Sanden Tone und Tuffe folgen, von denen er „vermutet, daß sie die *Melania escheri* lieferten, die FISCHER & WENZ (1914) von Oepfershausen erwähnen“.

Da am Dietrichsberg bisher keine direkten sedimentologischen Anzeichen eines fluviatilen Eintrags feststellbar sind, könnten die Sande und Kiese um Oepfershausen durchaus Zeugen eines Flusses sein, welcher, aus nordöstlicher Richtung kommend (Sedimentanalysen erbrachten mit Kieselschiefer und Porphyren Abtragungsprodukte des Thüringer Waldes: HIRSCH 1937: 37), das Braunkohlenbecken der Rhön in der Zeit des Unteren/Mittleren Burdigalian speiste und auch den Weichschildkröten Lebensraum bot.

Literatur

- v. AMMON, L. (1911): Schildkröten aus dem Regensburger Braunkohlenton. – Separatbeilage zum 12. Jahresbericht d. Naturwissensch. Vereins zu Regensburg für 1907–1909, 35 S., IV Taf.; Regensburg.

- V. ARTHABER, G. (1898): Über *Trionyx rostratus* nov. spec. von Au am Leithagebirge. — Beitr. zur Paläont. u. Geol. Oesterreich-Ungarns u. d. Orients, **XI** (IV): 179–198, Taf. XXV–XXVIII. Wien, Leipzig.
- ATATÜR, M. K. (1979): Investigations on the morphology and osteology, biotope and distribution in Anatolia of *Trionyx triunguis* with some observations on its biology — Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Monografiler, **18**, 1–75; Istanbul.
- BÖHME, M. (1993 a): Paläontologie, Stratigraphie und Palökologie des Untermiozäns vom Dietrichsberg bei Vacha/Rhön. — Unveröffentl. Diplomarbeit, TU Bergakademie Freiberg, 108 S., 59 Abb., 4 Tab., 9 Taf. Freiberg.
- (1993 b): Eine Untermiozäne Fischfauna (Teleostei, Cyprinidae) vom Dietrichsberg bei Vacha/Rhön. — Freiburger Forschungshefte, **C 450**, 116–150, 52 Abb., 2 Tab., 2 Taf. Leipzig.
- DE BROIN, F. (1977): Contribution à l'Étude des Cheloniens: Cheloniens continentaux du Cretace et du Tertiaire de France. — Mem. d. Mus. Nation. d'Hist. natur., nouv. ser. C, t. 38, 366 S., 38 Taf.; Paris.
- (1982): Chelonia, Testudines. In: THOMAS, H. et al.: The Lower Miocene Fauna of Al-Sarrar (Eastern Province, Saudi Arabia). — ATLAS, Journal of Saudi Arabian Archaeology, Jeddah, **5**, 109–136.
- FISCHER, H. & WENZ, W. (1914): Das Tertiär in der Rhön. — Jb. Preuß. Geol. L. Anst., **35** (II).
- FUCHS, E. (1938): Die Schildkrötenreste aus dem Oberpfälzer Braunkohlentertiär. — Palaeontographica, **A, 89**, 57–104, 27 Abb., 1 Taf. Stuttgart.
- GARDNER, J. D. & RUSSEL, A. P. (1994): Carapacial variation among softshell turtles (Testudines: Trionychidae). — N. Jb. Geol. Pal. Abh., **193** (2): 209–244, Stuttgart.
- GOTH, K. (1990): Der Messeler Ölschiefer — ein Algenlaminit. — Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **131**, 1–143, Frankfurt/a. M.
- GRAMANN, F. (1956): Schildkröten aus dem Melanienton von Borken (Niederhessische Senke). — Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch., **84**, 16–20, 1 Abb., 1 Taf., Wiesbaden.
- HARRASSOWITZ, H. L. F. (1919): Eocäne Schildkröten von Messel bei Darmstadt. — Centralblatt f. Mineral. Geol. Paläont., 147–154; Stuttgart.
- HIRSCH, L. (1937): Tertiärgeologische Untersuchungen in der Rhön. — 166 S., Verlag Konrad Tritsch. Würzburg-Aumühle.
- HUMMEL, K. (1927): Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blättersandstein von Münzenberg in der Wetterau. — Abhandl. d. hess. Geol. Landesanstalt, **8** (2), 96 S.
- (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). — Geol. Pal. Abh., N.F., **16** (5). Jena.
- (1932): Trionychia fossilia. In: QUENSTEDT (Ed.) Fossilium catalogus, Animalia, pars 52. Berlin.
- KARL, H. V. (1990): Fossile Krokodilreste (Reptilia, Crocodylia) aus dem marinen Mitteloligozän des Weißelsterbeckens. — Mauritiana, **12** (3), 483–488. Altenburg
- (1993): Revision der känozoischen Weichschildkröten (Testudinidae, Trionychidae) Mitteldeutschlands. — Mauritiana, **14** (2), 115–134.
- KOTSAKIS, T. (1977): Due nuovi *Trionyx capellinii* NEGRI (Testudinata, Trionychidae) dell'Éocene di Monte Bolca (Verona, Italia). — Bolletino della Societa Paleontologica Italiana, **16** (2), 202–227.
- KRUMBIEGEL, G. (1963): Trionychidenfunde (Flußschildkröten) der Gattung *Trionyx* GEOFFROY, 1809 aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. — Geologie, **12** (2): 196–223. Berlin.
- LAUBE, G. (1900): Neue Schildkröten und Fische aus der böhmischen Braunkohleformation. — Abh. Deutsch. nat. med. Ver. Böhmen, Lotos 2, 40–49. Prag.
- LOVERDIGE, A. & WILLIAMS, E. E. (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. — Bull. Mus. Comp. Zool., **115**, 163–557.
- MENGER, W. (1922): Zur Ontogenie und Phylogenie des Schildkrötenpanzers. — Dissertation. Gießen.
- MEYER, H. V. (1844): Mitteilungen an Prof. Bronn gerichtet. — N. Jb. Min. Geogn. Geol., (5): 564–567. Stuttgart.
- MEYLAN, P. A. (1984): Evolutionary relationships of rezent Trionychid turtles: Evidence from shell morphology. — Studia Geologica Salmanticensia, vol. espec. **1**, 169–188, Salamanca.
- (1987): The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **186** (1), 1–101, 34 Fig., 22 Tab. New York.
- MŁYŃSKI, M. (1976): Testudines. — In: KUHN, O. (Ed.): Handbuch der Paläoherpetologie: 7. Stuttgart, New York.
- MOTTL, M. (1967): Neue Schildkrötenreste aus dem Mittelmiozän SW-Österreichs. — Carinthia **II**, 77: 169–182; Klagenfurt.
- MÜLLER, B. (1989): Dietrichsberg/Rhön. — In: Exkursionsführer Trias und Tertiär in der Vorderrhön, 5–11; Gesellschaft für Geologische Wissenschaften der DDR, Berlin.
- MÜLLER, B. & JOHNSON, G. (1980): Rutschungen im Gebiet des Dietrichsberges bei Vacha (Vorderröhön). — Z. f. angew. Geol., **26** (2), 95–101. Leipzig

- NEGRI, A. (1892): Trionici eocenici ed oligocenici del Veneto. — Memorie delle Società Italiana della Scienze, ser. 3, **8** (7), 1–53; Napoli.
- PETERS, K. F. (1855): Schildkrötenreste aus den Österreichischen Tertiär-Ablagerungen. — Denkschriften d. mathem-naturwiss. Classe d. k. Akademie d. Wiss., **IX**, 22 S., 6 Taf.; Wien.
- PORTIS, A. (1879): Di alcuni fossili terziari del Piemonte e della Liguria apparteneti all'ordine dei chelonii. — Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, Ser. II, **XXXII**, 24 S., 4 Taf.; Turin.
- PRITCHARD, P. C. H. (1988): A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations. — Acta zool. Cracov., **31** (26) 625–686.
- REINACH, A. v. (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. — Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch., **28**, 1–135, 44 Taf., Frankfurt a. M.
- RIEPEL, O. (1979): Eine neue *Trionyx* (Reptilia, Chelonia) aus der obersten Süßwassermolasse von Oerlikon, Kanton Zürich. — Vierteljahresschrift d. naturforsch. Gesellsch. Zürich, **124**, 141–155.
- SCHLEICH, H. H. (1988): Paläoherpetologische Materialien aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens (Oberoligozän – Untermiozän). — Geol. Jb., **A 110**, 289–306, 1 Abb. Hannover.
- SISMONDA, A. (1839): Notizie intorno a due fossilli trovati nei colli di San Stefano Roero. — Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, Ser. II, **I**, 85–90, 2 Taf. Turin.
- TEPPNER, W. (1914): *Trionyx pliocenicus* = *Trionyx Hilberi* R. Hoernes. — Neues Jahrbuch f. Min. Geol. Pal., 29–31. Stuttgart.

Eingegangen am 10. 11. 1994

Dipl. Geol. MADELAINE BÖHME, Universität Leipzig, Institut für Geophysik und Geologie, Talstr. 35, D-04103 Leipzig.