

Sonderdruck aus:

Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas

Begründet von Wolfgang Böhme

Band 3/IIIB: Schildkröten (Testudines) II
(Cheloniidae, Dermochelyidae, Fossile Schildkröten Europas)

Herausgegeben von Uwe Fritz

Zeichnungen:

Igor G. Danilov und Jiří Moravec



AULA-Verlag

© 2005, AULA-Verlag GmbH, Industriepark 3, 56291 Wiebelsheim

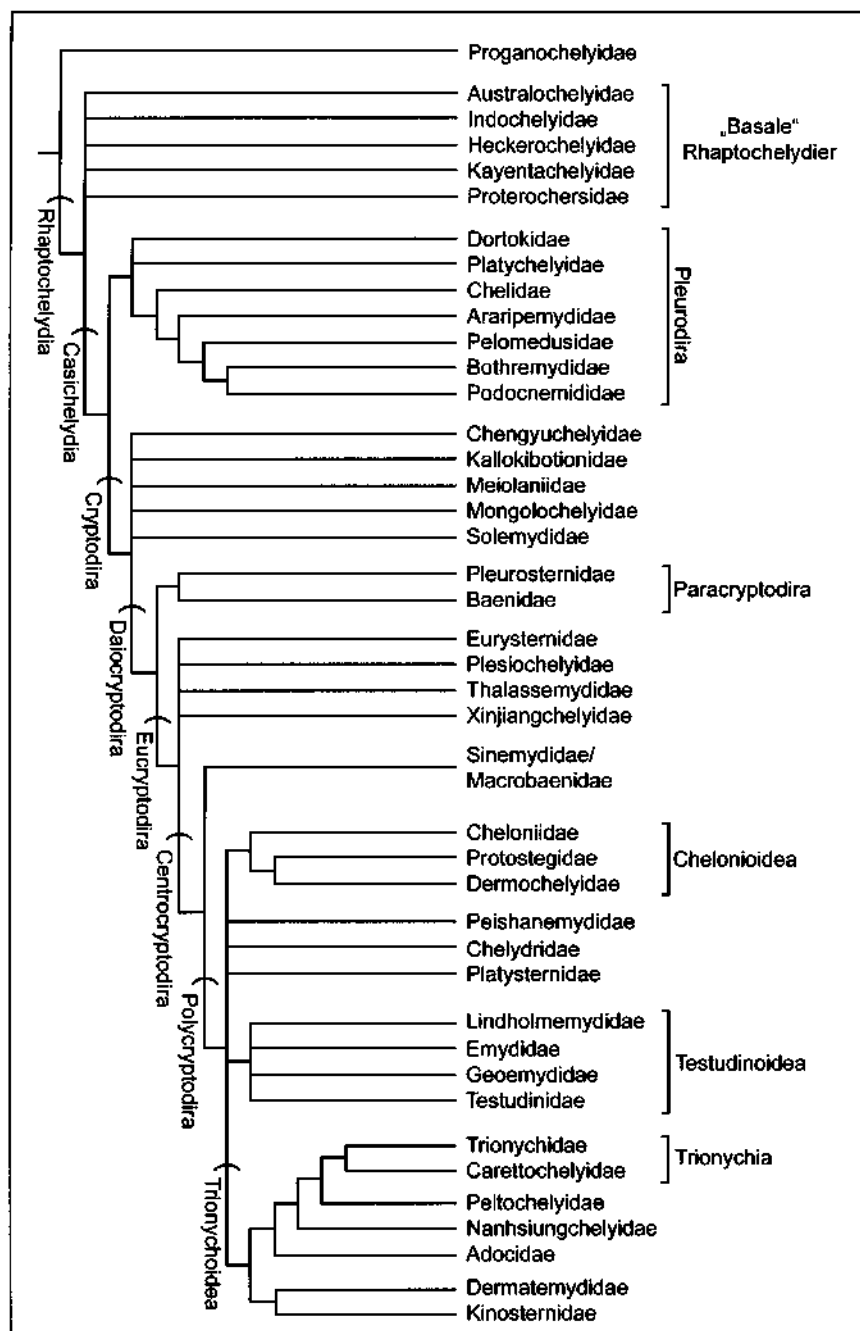
9. Die fossilen Schildkröten Europas

Von

IGOR G. DANILOV*

Der Fossilbericht von Schildkröten in Europa erstreckt sich über einen Zeitraum von rund 210 Millionen Jahren, wobei Funde aus der deutschen Obertrias (BAUR 1887, FRAAS 1913, JAEKEL 1918) zu den ältesten Schildkrötenfossilien überhaupt gehören. Wir kennen aus Europa 24 fossil überlieferte Schildkröten-Familien in 110-130 Gattungen und über 260 Arten; LAPPARENT DE BROIN (2001) unterscheidet sogar 28 Familien. Es ist damit offensichtlich, daß die europäische Schildkrötenfauna in früheren Epochen der Erdgeschichte wesentlich formenreicher war als heute (LAPPARENT DE BROIN 2001). Trotz dieser großen früheren Vielfalt war Europa für Schildkröten wahrscheinlich nie ein solch bedeutendes Radiations- oder Diversifikationszentrum wie Asien oder Nordamerika. Die vergangene Formenvielfalt der europäischen Schildkrötenfauna ist zum einen auf Gruppen zurückzuführen, die ihren Ursprung auf den Urkontinenten Pangäa, Laurasia und Euroamerika haben und zum anderen auf periodische Einwanderungswellen asiatischer, nordamerikanischer oder afrikanischer Taxa. Eine Ausnahme könnte allerdings im Tertiär die Ausbreitung moderner europäischer Formen nach Afrika darstellen (LAPPARENT DE BROIN 2001).

Kürzlich veröffentlichte LAPPARENT DE BROIN (2001) eine Übersicht der fossilen Schildkröten Europas. In diesem Werk findet sich eine ausführliche Liste aller im Fossilbericht überlieferten europäischen Schildkrötenfamilien und -gattungen, wobei für jede Gattung die Typusart angegeben wird. Zudem werden problematische Taxa aus Europa und die (ggf. weltweite) geographische und stratigraphische Verbreitung größerer Gruppen diskutiert sowie die Hauptphasen der Entwicklung der europäischen Schildkrötenfauna kurz dargestellt. Insgesamt stellt diese Arbeit mit ihrem ausführlichen Literaturverzeichnis eine überaus wertvolle Informationsquelle dar. Im vorliegenden Kapitel wurde zugunsten einer besseren Lesbarkeit auf reine Aufzählungen von Gattungen und Arten verzichtet, so daß hierfür auf die Arbeit von LAPPARENT DE BROIN (2001) verwiesen sei.



Im folgenden werden höhere, in Europa fossil überlieferte Schildkrötentaxa und besonders wichtige Formen sowie ihre Verwandtschaftsbeziehungen vorgestellt, wobei charakteristische Vertreter jeder Familie abgebildet werden. Daneben findet sich eine knappe Übersicht der Entwicklung der europäischen Schildkrötenfauna, die durch paläogeographische Schemakarten illustriert wird. Besonderes Gewicht wird auf das Erschließen des reichen russischsprachigen Schrifttums gelegt. Hinsichtlich von Systematik und Phylogenie wird weitgehend der Einteilung von GAFFNEY und MEYLAN (1988) gefolgt, die auch generell die Grundlage für die Schildkrötenbände des Handbuchs bildet. Abweichungen hiervon, die aufgrund jüngerer Erkenntnisse nötig wurden, werden an den betreffenden Textstellen erläutert. Eine Hypothese für die phylogenetischen Beziehungen aller in diesem Kapitel abgehandelten Schildkrötenfamilien zeigt Abbildung 61.

Im Rahmen des mit dem Internationalen Code für Zoologische Nomenklatur (ICZN 1999) zunehmend in Konkurrenz tretenden PhyloCodes (CANTINO und QUEIROZ 2000) wurde kürzlich ein alternatives Benennungssystem für rezente Schildkrötentaxa vorgeschlagen (JOYCE et al. 2004a). Diese letztendlich auf der Phylogenetischen Systematik fußende Nomenklatur unterscheidet sich fundamental von der traditionellen Sichtweise indem supraspezifischen Taxa keine Ränge in Form von Gattungen, Tribus, Unterfamilien, Familien etc. mehr zugewiesen werden. Im ICZN wird ein Taxon als statische Kategorie aufgefaßt, die über ein darin enthaltenes, subordiniertes Typustaxon definiert wird. Im Unterschied hierzu wird ein Taxon gemäß dem PhyloCode als Hypothese für die Holophylie einer Organismengruppe betrachtet, die lediglich mit einem Namen versehen wird. Der PhyloCode unterscheidet statt der traditionellen Kategorien drei Typen von Taxa bzw. Clades: (1) apomorphie-basierte Taxa, (2) Krongruppen und (3) Panmonophyla. Die apomorphie-basierten Taxa werden über den Besitz abgeleiteter Merkmale definiert; Krongruppen fassen terminale, holophyletische Bündel von Taxa an den Stammbaumenden zusammen und Panmonophyla entsprechen holophyletischen Gruppen, die die Krongruppe und einen oder mehrere Stammlinienvertreter enthalten. Unter „Stammlinienvertreter“ wird dabei ein Taxon verstanden, das nicht zur terminalen Krongruppe gehört, sondern von der mit der Krongruppe gemeinsamen Stammlinie früher abgezweigt ist. Zu beachten ist dabei, daß der Umfang einer Krongruppe – und somit auch, wer als Stammlinienvertreter aufzufassen ist – willkürlich festgelegt wird (vgl. WÄGELE 2001). Tabelle 32 stellt die in diesem Kapitel verwendete ICZN-Nomenklatur für Schildkröten den PhyloCode-Namen gegenüber.

Abb. 61: Schematische Darstellung der Phylogenie der Schildkröten (kombiniert nach im Text genannten Literaturangaben). Widersprüchliche Befunde werden durch Polytomien dargestellt. Für die Stellung der Trionychia siehe Text unter „Überfamilie Trionychoidea“ und für die Stellung der Polycryptodira unter den „Centrocryptodira“.

Tabelle 32. Vergleich der Nomenklatur rezenter Schildkröten gemäß ICZN und PhyloCode. Die gesamte Gruppe der Schildkröten wird gemäß PhyloCode als apomorphie-basiertes Taxon Testudinata Klein, 1760 aufgefaßt (siehe Text für weitere Erläuterungen).

ICZN		PhyloCode (JOYCE et al. 2004)	
Rang	Taxon	Clades	
Ordnung	Testudines Batsch, 1788	Krongruppe	Panmonophylum
Gigaordnung	Casichelydia Gaffney, 1975a	Testudines Batsch, 1788	
Megaordnung	Pleurodira Cope, 1865		Panpleurodira
Infraordnung	Eupleurodira Gaffney und Meylan, 1988	Pleurodira Cope, 1865	
Familie	Chelidae Gray, 1831	Chelidae Lindholm, 1929	Panchelidae
Hyperfamilie	Pelomedusoides Cope, 1868a	Pelomedusoides Broin, 1988	Panpelomedusoides
Familie	Pelomedusidae Cope, 1868a	Pelomedusidae Cope, 1868a	Panpelomedusidae
Familie	Podocnemididae Cope, 1868a	Podocnemidae Baur, 1893	Panpodocnemidae
Megaordnung	Cryptodira Cope, 1868a		Pancryptodira
Infraordnung	Polycryptodira Gaffney, 1984	Cryptodira Cope, 1868	
Überfamilie	Chelonioidea Oppel, 1811	Chelonioidea Baur, 1893	Panchelonioidea
Familie	Cheloniidae Oppel, 1811	Cheloniidae Bonaparte, 1832	Pancheloniidae
Familie	Dermochelyidae Baur, 1888	Dermochelyidae Lydekker, 1889	Pandermochelys
Familie	Chelydridae Agassiz, 1857	Chelydridae Swainson, 1839	Panchelydridae
Familie	Platysternidae Gray, 1869		Panplatysternon
Überfamilie	Testudinoidea Batsch, 1788	Testudinoidea Fitzinger, 1826	Pantestudinoidea
Familie	Emydidae Rafinesque, 1815	Emydidae Bell, 1825	Panemydidae
Familie	Geoemydidae Theobald, 1868	Bataguridae Gray, 1870	Panbataguridae
Familie	Testudinidae Batsch, 1788	Testudinidae Gray, 1825	Pantestudinidae
Überfamilie	Trionychoidea Gray, 1825	Trionychoidea Fitzinger, 1826	Pantrionychoidea
Rangloses Taxon	Trionychia Gray, 1825	Trionychia Hummel, 1929	Pantrionychia

Tabelle 32 (Fortsetzung).

ICZN		PhyloCode (JOYCE et al. 2004)	
Rang	Taxon	Clades	
Ordnung	Testudines Batsch, 1788	Krongruppe	Panmonophylum
Familie	Carettochelyidae Boulenger, 1887	Carettochelyidae Gill, 1889	Pancarettochelys
Familie	Trionychidae Gray, 1825	Trionychidae Gray, 1825	Pantrionychidae
Epifamilie	Kinosternoidea Gaffney et Meylan, 1988	Kinosternoidea Joyce et al., 2004	Pankinosternoidea
Familie	Dermatemydidae Gray, 1870	Dermatemydidae Baur, 1888	Pandermatemys
Familie	Kinosternidae Agassiz, 1857	Kinosternidae Hay, 1892	Pankinosternidae
Rangloses Taxon	Platysternidae + Testudinoidea	Cryptoderinea Vaillant, 1894	Pancryptoderinea
Rangloses Taxon	Kinosternoidea + Testudinoidea	Chersemys Strauch, 1862	Panchersemys
Rangloses Taxon	Testudinidae + Geoemydidae		
	= Epifamilie Testudinoidea	Testuguria Joyce et al., 2004	Pantestuguria
Rangloses Taxon	Emydidae + Geoemydidae	Emychelydia Joyce et al., 2004	Panemychelydia

Entwicklungsgeschichte der europäischen Schildkrötenfauna

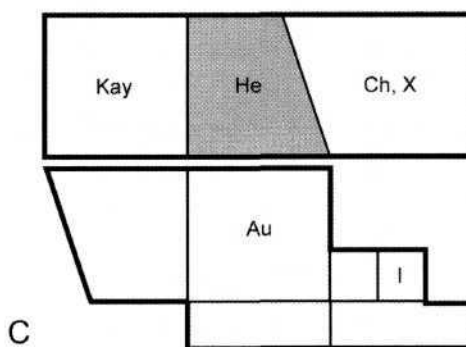
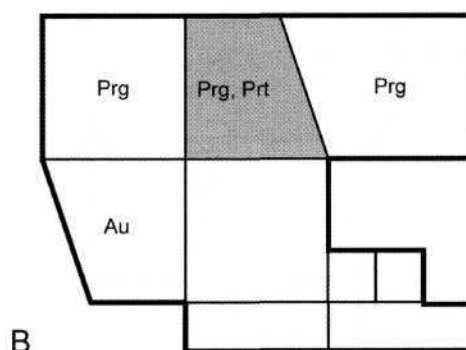
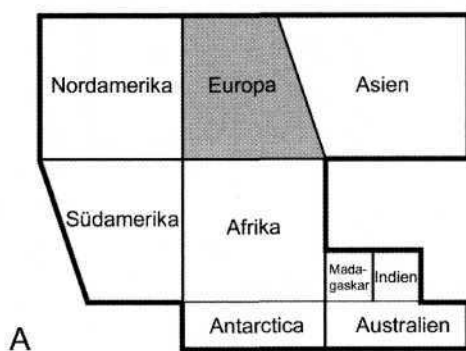
LAPPARENT DE BROIN (2001) unterscheidet für die europäische Schildkrötenfauna zwei Entwicklungsphasen: (1) Die Pangäisch-laurasiatische und (2) die Tertiär-kontinentale Phase. Im folgenden wird dieser Einteilung grundsätzlich gefolgt. Allerdings wird die Pangäisch-laurasiatische Phase in drei Stadien eingeteilt: (a) Obertrias – Mitteljura, (b) Oberjura – Unterkreide und (c) Oberkreide. Innerhalb der Tertiär-kontinentalen Phase wird zwischen einem älteren Stadium unterschieden, das den Zeitraum Paläozän – Eozän umfaßt und einem jüngeren, das sich vom Oligozän bis heute erstreckt. Diese feinere Einteilung nimmt Bezug auf paläogeographische Ereignisse, die für landlebende und limnische Schildkröten wichtig sind. Zudem erlaubt sie eine klarere Strukturierung des Textes. Da die Entwicklung der Meeresschildkröten anderen Gegebenheiten folgt, werden jene unten separat abgehandelt. Die stratigraphische Verbreitung der aus Europa nachgewiesenen Schildkrötenfamilien wird in Tabelle 33 gezeigt.

(1) Pangäisch-laurasiatische Phase

(a) Obertriassisch-mitteljurassisches Stadium (Abb. 62 A-C) In der Obertrias erscheinen Schildkröten erstmals im Fossilbericht. Zu dieser Zeit war Europa Teil des Urkontinents Pangäa (SMITH et al. 1994). Die in Europa in der Obertrias vertretene Familie Proganochelyidae ist die ursprünglichste aller bekannten Schildkrötengruppen (GAFFNEY 1990). Die verwandtschaftliche Stel-

Abb. 62: Paläobiogeographie europäischer Schildkröten (außer Meeresschildkröten). Die Schemadarstellungen basieren auf Karten im „Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines“ (SMITH et al. 1994): **A** – Lage der heutigen Erdteile im Urkontinent Pangäa: Europa ist grau dargestellt, Arabien ist in Afrika und Neuguinea in Asien enthalten; **B** – Obertrias; **C** – Unter- bis Mitteljura; **D** – Oberjura bis Unterkreide; **E** – Oberkreide; **F** – Paläogen; **G** – Miozän bis Pliozän; **H** – Holozän und Pleistozän.

Abkürzungen: Au – Australochelyidae; Bo – Bothremydidae; Ca – Carettochelyidae; Ch – Chengyuchelyidae; Chr – Chelydridae; Do – Dortokidae; Em – Emydidae; Eu – Eurysternidae; Ge – Geoemydidae; He – „Heckerochelyidae“; I – Indochelyidae; Kal – Kallokibotionidae; Kay – Kayentachelyidae; Li – Lindholmemydidae; Ma – Macrobaenidae; Pe – Peltochelyidae; Plr – Pleurosternidae; Pls – Plesiochelyidae; Plt – Platycheilyidae; Po – Podocnemididae; Prg – Proganochelyidae; Prt – Proterochersidae; So – Solemydidae; Te – Testudinidae; Th – Thalassemydidae; Tr – Trionychidae; X – Xinjiangchelyidae. Pfeile geben Einwanderungsrichtungen an. Die Abbildungen erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit hinsichtlich außereuropäischer Familien.



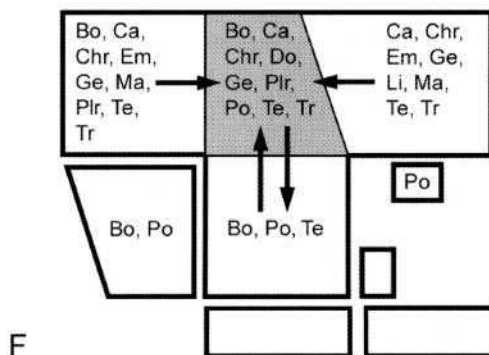
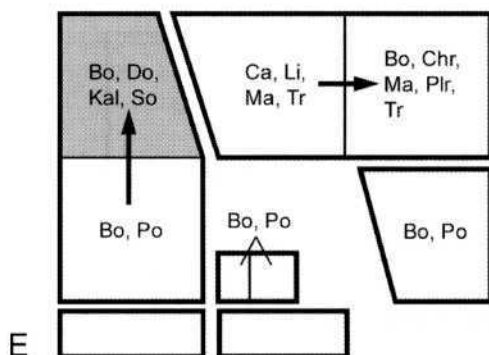
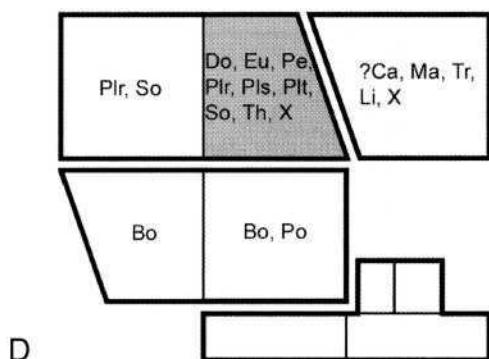


Abb. 62 D-F: Legende siehe S. 334.

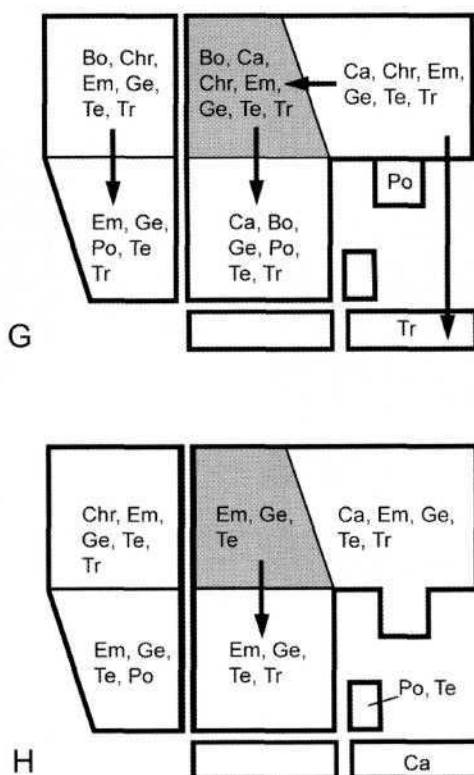


Abb. 62 G-H: Legende siehe S. 334.

lung der zweiten in Europa überlieferten obertriassischen Familie (Proterochersidae) ist noch nicht abschließend geklärt. Möglicherweise werden in dieser Familie die ursprünglichsten Vertreter der Pleurodira zusammengefaßt. Alternativ könnten Proterochersiden auch „basale“ Rhaptochelydier darstellen, also Schildkröten, die das „Missing Link“ zwischen den Proganochelyidae und modernen Schildkröten bilden (siehe auch unten den Abschnitt „Systematik“).

Außer aus Europa kennt man Proganochelyiden auch aus der Obertrias von Grönland (JENKINS et al. 1994) und Thailand (BROIN 1985), so daß man von einer weiten Verbreitung ausgehen muß. Proterochersiden sind dagegen außerhalb Europas noch nicht gefunden worden.

Von der Obertrias bis zum mittleren Jura sind in Europa nur wenige Schildkröten überliefert. Dies ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß die meisten fossilführenden Sedimente aus diesen Epochen marinen Ursprungs sind

	Holozän	Bothremydidae
	Pläistozän	Carettochelyidae
	Pliozän	Cheloniidae s. l.
Ober-Miozän		Chelydridae
Mittel-Miozän		Dermochelyidae
Unter-Miozän		Dortokidae
Oligozän		Emydidae
Ober-Eozän		Eurysternidae
Mittel-Eozän		Geoemydidae
Unter-Eozän		„Heckerochelyidae“
Paläozän		Kallokibotionidae
Ober-Kreide		Peltochelyidae
Unter-Kreide		Pleurosternidae
Ober-Jura		Plesiochelyidae
Mittel-Jura		Platychelyidae
Unter-Jura		Podocnemididae
Trias		Proganochelyidae
		Proterochersidae
		Protostegidae
		Solemydidae
		Testudinidae
		Thalassenmydidae
		Trionychidae
		Xinjiangchelyidae

Tabelle 33. Stratigraphische Verbreitung europäischer Schildkrötenfamilien, Trias bis Holozän. Schwarz: Vorkommen in Europa; grau: Vorkommen außerhalb Europas. Von den Bothremydidae kennt man außerdem einen in der Tabelle nicht berücksichtigten, nicht genau datierten Nachweis aus dem Miozän Maltas (LAPPARENT DE BROIN 2001).

und frühe Vertreter der Schildkröten noch kaum an das Leben im Meer angepaßt waren. Allerdings zeigt „*Heckerochelys*“, eine ursprüngliche Schildkröte aus dem mittleren Jura des europäischen Rußlands, eindeutige Anpassungen an eine aquatische Lebensweise (SUKHANOV 2001, 2003). Weitere ursprüngliche Schildkröten wurden in obertriassischen bis mittelmajurassischen Schichten in Süd- und Nordamerika, Afrika und Indien gefunden (GAFFNEY et al. 1987, GAFFNEY und KITCHING 1995, ROUGIER et al. 1995). Dies spricht dafür, daß Schildkröten auf dem gesamten Urkontinent Pangäa verbreitet waren.

(b) Oberjurassisch-unterkretazisches Stadium (Abb. 62 D) Nach dem mittelmajurassischen Zerfall von Pangäa in Laurasia und Gondwana gehörte Europa zu dem Nordkontinent Laurasia, der sich später, im Oberjura, in Euroamerika (Europa plus Nordamerika) und Asien teilte. Die Verbindung von Europa und Nordamerika blieb bis zum Ende der Unterkreide erhalten (SMITH et al. 1994). Sie ist für die Ähnlichkeit der europäischen und nordamerikanischen Schildkrötenfauna im Oberjura und der Unterkreide verantwortlich. Ein weiteres bemerkenswertes Charakteristikum des oberjurassisch-unterkretazischen Stadiums ist das Auftreten littoraler Sedimente im Oberjura Europas, wodurch die Überlieferung einer artenreichen Schildkrötenfauna ermöglicht wurde, die sowohl Halswender- (Pleurodira) als auch Halsbergerschildkröten (Cryptodira) umfaßt.

Pleurodiren sind durch die Familie Platycheilyidae vertreten, eine in Europa endemische Gruppe, deren nächste Verwandte aus dem Oberjura von Kuba und Argentinien überliefert sind. Dies deutet auf eine Entstehung dieser Gruppe auf dem Urkontinent Pangäa hin (FUENTE und ITURRALDE-VINENT 2001). Unter der Cryptodiren sind die Familien der Pleurosternidae, Solemydidae, Plesiochelyidae, Thalassemydidae und Eurysternidae zu nennen. Die Pleurosternidae und Solemydidae erscheinen zeitgleich im Fossilbericht von Nordamerika und Europa, zweier Erdteile, die damals eine gemeinsame Landmasse bildeten. Interessanterweise sind Pleurosternidae in Nordamerika kontinuierlich bis zum Paläozän überliefert, während sie in Europa offenbar bereits in der Unterkreide ausstarben. Im Paläozän Europas erscheinen Pleurosterniden jedoch wieder. Dies spricht für eine Einwanderung aus Nordamerika (HUTCHISON 1998). Solemydiden sind dagegen in Nordamerika nur bis zum Oberjura bekannt, während sie in Europa bis zum Ende der Kreidezeit überlebten. Plesiochelyidae, Thalassemydidae und Eurysternidae sind littorale Formen unklaren Ursprungs, die nur aus dem Oberjura Europas bekannt sind (LAPPARENT DE BROIN 2001).

In der frühen Kreidezeit ähnelt die Faunenzusammensetzung grundsätzlich dem Oberjura. In der Unterkreide erstmals in Europa auftretende Schildkröten sind die Familien Dortokidae, Xinjiangchelyidae, Peltochelyidae und „chelydroide“, noch nicht formal eingeordnete Taxa (LAPPARENT DE BROIN 2001). Dortokidae sind eine ursprüngliche, in Europa endemische Familie pleurodirer Schildkröten, die von der Unterkreide bis zum Paläozän auftritt. Es wird angenommen, daß die Ursprünge der Dortokidae noch auf Pangäa zu suchen sind (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1996, 1999). Die Xinjiangchelyidae stehen den Vorfahren rezenter Cryptodiren nahe. Das Vorkommen der Xinjiangchelyidae beschränkt sich hauptsächlich auf das mittlere und obere Jura von Asien; kürzlich wurde die Familie allerdings auch in der europäischen Unterkreide nachgewiesen (HIRAYAMA et al. 2000). Dies läßt vermuten, daß die Xinjiangchelyiden noch vor dem Auseinanderbrechen des Urkontinents Laurasia entstanden und so auf die beiden Fragmente Europa und Asien gelangt sind. Die Familie Peltochelyidae ist nur aus der Unterkreide Europas bekannt und stellt nach MEYLAN (1988) den ältesten Vertreter der Überfamilie Trionychoidea außerhalb Asiens dar. Das Vorkommen der Peltochelyidae in Europa könnte daher ähnlich wie bei den Xinjiangchelyidae auf einen laurasiatischen (und nicht asiatischen) Ursprung der Trionychoidea hindeuten (HIRAYAMA et al. 2000).

(c) Oberkretazisches Stadium (Abb. 62 E)

In der Oberkreide wurde Europa von Nordamerika und Asien isoliert, allerdings kam es zu einem Faunenaustausch mit Afrika (SMITH et al. 1994). Eine Besonderheit des Oberkretazischen Stadiums sind einerseits Reliktformen, wie die Dortokidae und Solemydidae, und andererseits das erstmalige Erscheinen afrikanischer Einwanderer, namentlich der Familie der Bothremydidae (LAPPARENT DE BROIN 2001). Das Auftreten einer weiteren Gruppe, der Kallokibotionidae, einer sehr ursprünglichen Schildkrötengruppe, die man nur aus der Oberkreide (Maastrichtium) Europas kennt (GAFFNEY und MEYLAN 1992), ist rätselhaft und erinnert an das plötzliche Erscheinen der Familie Mongolochelyidae, einer weiteren sehr ursprünglichen Gruppe, im Maastrichtium Asiens (KHOSATZKY 1997).

Bothremydidae sind eine kontinental (limnisch) bis littoral adaptierte Gruppe von Pelomedusenschildkröten (Pelomedusoides, Pleurodira), die sich in der Unterkreide Afrikas entwickelt haben. Von Afrika aus erfolgten längs der Küste mehrere Ausbreitungsschübe nach Europa. Die erste Einwanderungswelle fand in der Oberkreide statt, im Tertiär folgten bis zum Miozän weitere Schübe (LAPPARENT DE BROIN 2001).

(2) Tertiär-kontinentale Phase

In dieser Phase kommt es ab dem oberen Eozän bzw. dem unteren Oligozän zu mehreren von Europa ausgehenden Auswanderungsschüben von Schildkröten. Vom europäischen Mediterran aus breiten sich große Landschildkröten („Riesenschildkröten“, Testudinidae) in mehreren Wellen nach Afrika aus (oberes Eozän/unteres Oligozän, Untermiozän); auch *Mauremys*, *Testudo* und *Trionyx* erreichen von hier aus im oberen Miozän Afrika (LAPPARENT DE BROIN 2000b, HOLROYD und PARHAM 2003).

(a) Paläozän – Eozän (Abb. 62 F)

Im oberen Paläozän und frühen Eozän blieb die Verbindung zwischen Europa und Afrika erhalten; eine sekundäre Verbindung zwischen Europa, Nordamerika und Asien entstand (SMITH et al. 1994). Infolge dessen kam in Europa es zu mehrfachen Einwanderungen von Schildkröten aus Nordamerika, Asien und Afrika, die zu Veränderungen der bisherigen Fauna führten (LAPPARENT DE BROIN 2001, GODINOT und LAPPARENT DE BROIN 2004).

Wahrscheinlich gab es im Paläozän und Eozän mehrere Einwanderungswellen aus Asien (CHIKHIVADZE 1990). Im Paläozän besiedelten die Pleurosternidae, jurassische Reliktformen, Europa von Nordamerika ausgehend erneut (HUTCHISON 1998). Ab dem unteren Eozän verschwanden in Europa aber zunehmend die mesozoischen Formen. Die Bothremydidae konnten sich allerdings bis zum Oligozän und in Südeuropa (Malta) bis zum Miozän halten, da sie Europa immer wieder von Afrika ausgehend neu erreichten. Solche Rekolonisationen dürften im Paläozän und Oligozän (LAPPARENT DE BROIN 2001), vielleicht auch im Miozän stattgefunden haben.

Neue Gruppen, die heute noch existieren, erschienen während des Paläozäns und am Beginn des Eozäns erstmals in Europa (LAPPARENT DE BROIN 2001). Zu ihnen gehörten bei den Pleurodira die rezent auf Madagaskar und Südamerika beschränkten Schienenschildkröten (Podocnemididae). Bei den Cryptodira sind die Familien der Carettochelyidae, Trionychidae, Chelydridae, Geoemydidae und Testudinidae zu nennen. Podocnemididae und Carettochelyidae kamen in Europa nur bis zum mittleren bis oberen Eozän vor und verschwanden dann bereits wieder, einhergehend mit einer ersten bedeutenden klimatischen Abkühlung (LAPPARENT DE BROIN 2001). Von den Carettochelyidae wurde allerdings vor kurzem für Europa ein wesentlich jüngerer Nachweis aus dem Miozän bekannt (JOYCE et al. 2004b).

Die Schienenschildkröten (Podocnemididae) sind eine limnische Gruppe der Pelomedusoides, die von Afrika nach Europa einwanderten. Sie waren in Europa mit der rezent noch auf Madagaskar lebenden Unterfamilie Erymnochelyinae vertreten. Die Carettochelyidae erscheinen im Fossilbericht erstmals in der Oberkreide von Asien. Von dort breiteten sie sich im Eozän über Nordamerika und

Europa aus. In Europa kam die endemische Gattung *Allaeochelys* vor (BERGOUNIOUX 1931, BROIN 1977).

Weich- und Schnappschildkröten (Trionychidae und Chelydridae) überlebten in Europa bis zum Ende des Tertiärs, Geoemydidae und Testudinidae kommen heute noch vor, allerdings nur noch in wenigen Arten. Trionychidae sind im Fossilbericht seit der Unterkreide Asiens belegt. Aus der Oberkreide sind Funde aus Nordamerika bekannt, von wo aus sie Europa im Paläozän entweder direkt oder über Asien erreicht haben dürften (CHKHIKVADZE 1990, HUTCHISON 1998, 2000). In Europa kennt man seit dem Eozän mehrere Verwandtschaftsgruppen von Trionychiden (CHKHIKVADZE 1990, KARL 1998, 1999). Die ältesten Chelydridae stammen aus der Oberkreide von Nordamerika, von wo aus sie Eurasien im Eozän erreichten (CHKHIKVADZE 1990, LAPPARENT DE BROIN 2001). Sie waren in Europa mit der Gattung *Chelydropsis* vertreten (BROIN 1977, MEYNARSKI 1980a).

Geoemydidae, lange bekannt unter dem Juniorsynonym Bataguridae, stehen vermutlich manchen ursprünglichen Testudinoiden aus dem Paläozän Asiens nahe. Geoemydidae erscheinen in Asien, Nordamerika und Europa ab dem unteren Eozän (HUTCHISON 1998). In Europa ist diese Familie mit zwei verschiedenen Entwicklungslinien vertreten (CHKHIKVADZE 1990, LAPPARENT DE BROIN 2001). Aus dem Eozän Europas kennt man die endemischen Gattungen *Geisелеmys* und *Palaeoemys*, die möglicherweise mit asiatischen und nordamerikanischen Formen verwandt sind. Landschildkröten (Testudinidae) erscheinen erstmals im Paläozän Asiens (V. B. SUKHANOV pers. Mitt.) und haben sich von dort aus im frühen Eozän nach Nordamerika und Europa ausgebreitet (HUTCHISON 1998). Eine im Eozän Europas, aber auch Nordamerikas und Asiens weit verbreitete Landschildkrötengattung ist *Hadrianus*.

(b) Oligozän – heute (Abb. 62 G-H)

Durch das Trockenfallen der Turgaj-Straße wurde ab dem Oligozän ein stärkerer Faunenaustausch zwischen Europa und Asien möglich (SMITH et al. 1994). Hinsichtlich der Schildkrötenfauna war eine neue Einwanderungswelle aus Asien die Folge, die in Europa zu einem Ersetzen alteingesessener Gattungen durch neue führte (LAPPARENT DE BROIN 2001). An der Eozän-Oligozän-Grenze treten in Europa bei den Testudiniden *Ergilemys* und *Cheirogaster* und bei den Geoemydiden *Ptychogaster* und *Palaeochelys* als neue Gattungen auf; *Mauremys* erscheint erstmals im oberen Oligozän von Frankreich (HERVET 2004a).

Im mittleren bis oberen Miozän verschwinden infolge eines trockener und wahrscheinlich auch kühler werdenden Klimas viele limnische Formen (*Chelydropsis*, *Trionyx*, *Mauremys*), zunächst in West- und später dann auch in Osteuropa (LAPPARENT DE BROIN 2000a). Besonders in Südeuropa hielten sich diese Taxa bis zum frühen oder mittleren Pliozän und *Mauremys* kommt im Mittelmeergebiet heute noch vor. Während des trockenen unteren und mittleren Pliozäns breiteten sich in ganz Eurasien limnische, semiterrestrische und

terrestrische Schildkröten der Familien Geoemydidae und Testudinidae aus (LAPPARENT DE BROIN 2001). Im mittleren bis unteren Miozän erreichte über die Bering-Brücke aus Nordamerika vermutlich eine weitere Familie limnischer Schildkröten, die Emydidae, die Paläarktis. Emydidae sind aus Europa seit dem oberen Miozän bekannt und dürften sich vom Fernen Osten Asiens aus sukzessive nach Westen ausgebreitet haben (FRITZ 1995, 1998, 2003). Insgesamt ist das obere Miozän und das Pliozän eine Phase, in der sich die rezenten Verwandtschaftsgruppen der heutigen Schildkrötenfauna ausgebildet haben. Die pleistozänen Klimaschwankungen mit ihren Kaltzeiten führten zu einem großflächigen Erlöschen der europäischen Schildkrötenfauna bzw. zu einem Rückzug weniger Reliktformen in südliche Refugialgebiete. Nur *Emys* und in eingeschränkterem Maße auch *Testudo* konnten in wärmeren Interglazialen und Interstadialen großflächig wieder besiedelbare Gebiete zurückerobern (LAPPARENT DE BROIN 2001, FRITZ 2003).

Marine Schildkröten

Neben den eben abgehandelten terrestrischen und limnischen Formen erschienen in Europa ab der unteren bis mittleren Kreidezeit echte Meeresschildkröten. Diese marinen Formen gehörten zu den Familien Protostegidae und Cheloniidae. Ihr Auftreten in Europa wurde durch das Auseinanderweichen der europäischen und nordamerikanischen Landmassen während der Öffnung des Atlantischen Ozeans begünstigt, wodurch eine Besiedlung der europäischen und nordamerikanischen Atlantikküsten sowie der Tethysküste möglich wurde (LAPPARENT DE BROIN 2001).

Protostegiden kennt man im Fossilbericht vom Oberjura und der unteren Kreidezeit Südamerikas bis zur ausgehenden Kreidezeit Nordamerikas. In Europa sind sie nur aus der frühen bis mittleren Kreidezeit belegt (HIRAYAMA 1998, LAPPARENT DE BROIN 2001). Allerdings wurden kürzlich im französischen Oberjura fossile Spuren entdeckt, die von Protostegiden stammen könnten. Die Verursacher dieser Spuren müssen sich wie rezente Meeresschildkröten mit simultanen Bewegungen der Vorderextremitäten fortbewegt haben (GAILLARD et al. 2003). Cheloniidae erlangten in der Oberkreide eine weite Verbreitung, die sich bis heute im wesentlichen unverändert erhalten hat. Man kennt fossile cheloniide Meeresschildkröten aus Europa, Asien, Nordamerika und Afrika. Die charakteristischen Formen aus der Oberkreide Europas sind Vertreter der Gattung *Allopleuron*, deren verwandtschaftliche Beziehungen allerdings etwas problematisch sind (siehe Abschnitt „Systematik“).

Aus dem Eozän Europas sind Cheloniidae und Dermochelyidae bekannt. Cheloniidae werden nun durch eine ganze Reihe von Verwandtschaftsgruppen vertreten, die sowohl kosmopolitische (*Eucastes*) als auch mehr oder weniger

endemische Gattungen (*Argillochelys*, *Puppigerus*, *Eochelone*) einschließen. Dermochelyidae erscheinen im Fossilbericht zuerst in der Oberkreide von Japan. Diese Familie erreicht ihre maximale Diversität im Eozän; später nimmt die Artenzahl ab. Rezent existiert bekanntlich nur noch die monotypische Gattung *Dermochelys*. Im europäischen Eozän wird die Familie durch die endemische Gattung *Eosphargis* vertreten. Im Oligozän Europas kommen bei den Cheloniidae Formen wie *Glarihelys* und ab dem Miozän Angehörige der rezenten Gattungen vor. Dermochelyidae sind in Europa mit abnehmender Formenvielfalt im Oligozän durch die Gattung *Cardiochelys* und im Miozän durch *Psephophorus* vertreten (WOOD et al. 1996, LAPPARENT DE BROIN 2001).

Systematik

Ordnung Testudines Batsch, 1788

Schildkröten werden durch folgende Synapomorphien charakterisiert: (1) Besitz eines knöchernen Panzers, der aus einem dorsalen, scheibenförmigen Teil (Carapax) und einem ventralen Teil (Plastron) gebildet wird. Der Carapax wird im wesentlichen durch über Suturen verbundene Pleural- (= Costal-), Neural- und Peripheralknochen gebildet; das Plastron durch über Suturen verbundene Knochenelemente, die sich teilweise von der Interclavicula und den Claviculae ableiten lassen sowie durch drei bis fünf weitere paarige Elemente; (2) Carapax und Plastron artikulieren seitlich am Rand, wodurch Schulter- und Beckengürtel in den Panzer eingeschlossen werden; (3) Quadratum hinten konkav und seitlich in der Wangenregion frei; Squamosum auf den dorsalen Teil der Wangenregion beschränkt; Quadratojugale und Quadratum relativ groß; (4) Postparietalia fehlen; (5) Lacrimale klein oder fehlend; (6) Kiefer zahnlos, mit horniger Schneidekante; (7) Parietalöffnung (= Pinealöffnung) fehlt; (8) Stapes massiv, stabförmig; (9) Postfrontale fehlt (GAFFNEY und MEYLAN 1988).

Die phylogenetische Ableitung der Schildkröten bleibt umstritten. Die Verfahren der Schildkröten wurden unter den Pareiasauriern (GREGORY 1946, LEE 1997, KORDIKOVA 2002), Captorhinomorphen (GAFFNEY und MACKENNA 1979, GAFFNEY und MEYLAN 1988), Procolophoniden (REISZ und LAURIN 1991, LAURIN und REISZ 1995) und unter den Diapsiden (DEBRAGA und RIEPPEL 1997) vermutet. An dieser Stelle sei auch auf den Beitrag von RIEPPEL (2001) im ersten Teilband über Schildkröten des Handbuches der Reptilien und Amphibien verwiesen.

Schildkröten sind im Fossilbericht seit der Obertrias, das heißt seit ca. 210 Millionen Jahren bekannt. Heute unterscheidet man oft zwei Infraordnungen, die Proganochelydia mit einer einzigen Familie (Proganochelytidae) sowie deren

Schwestergruppe, die Rhaptochelydia, die alle anderen bekannten Schildkröten umfaßt (GAFFNEY und KITCHING 1994). Die Rhaptochelydia schließen neben einigen basalen Formen die Casichelydia ein, die von RIEPPEL (2001) als Schwestergruppe den Proganochelydia gegenübergestellt werden. Proganochelydia und Rhaptochelydia sind im Fossilbericht Europas vertreten.

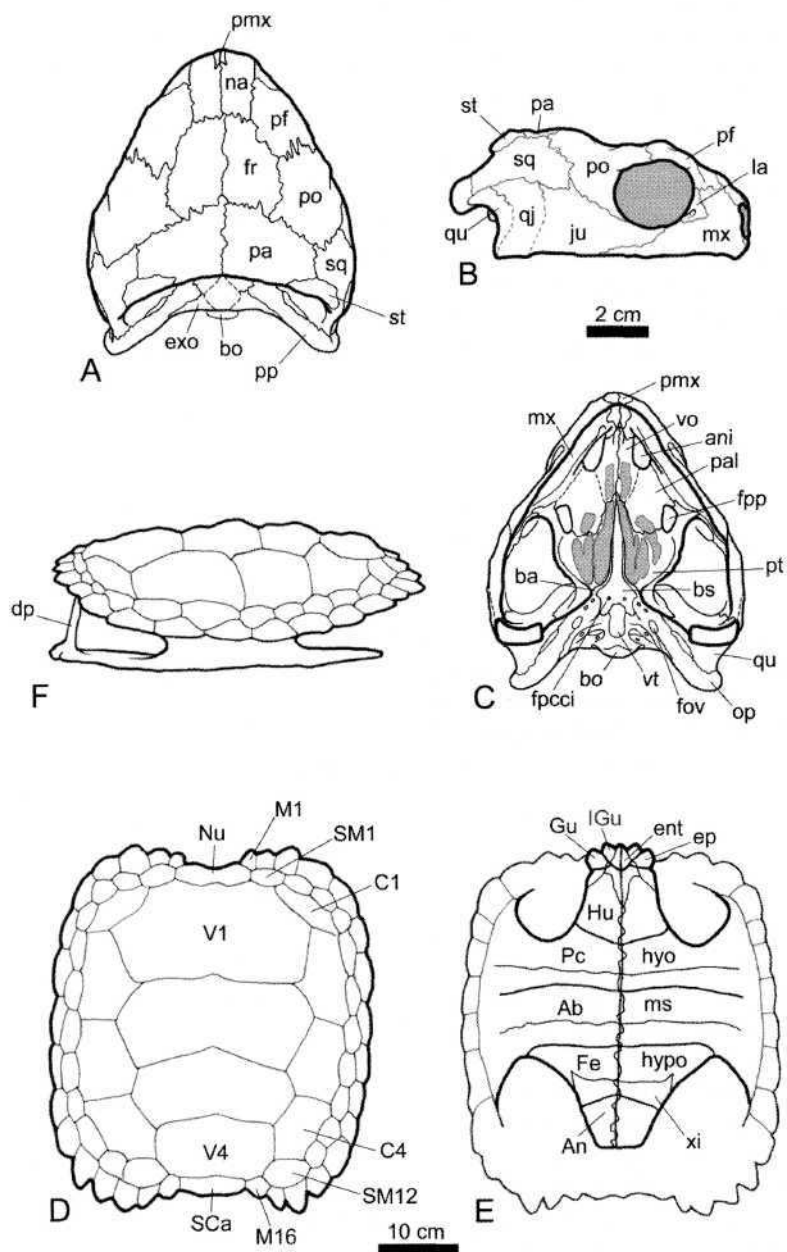
Im folgenden werden zunächst die ursprünglichen, dann die fortschrittlichen Schildkrötentaxa abgehandelt. Bei Formen mit unklaren phylogenetischen Beziehungen wird eine alphabetische Reihenfolge gewählt. Die Abkürzungen in den zahlreichen Abbildungen, die zur Veranschaulichung der im Text beschriebenen Merkmale dienen, werden auf einem Einlegeblatt erläutert. Zur einfacheren Unterscheidung sind die Elemente des epidermalen Hornpanzers mit Großbuchstaben, die Elemente der knöchernen Panzerkapsel sowie Schädelmerkmale mit Kleinbuchstaben bezeichnet. Rekonstruierte Teile sind gestrichelt dargestellt.

Infraordnung Proganochelydia Romer, 1966

Diese Gruppe enthält nur die Familie Proganochelyidae Baur, 1888 mit der einzigen Gattung *Proganochelys* Baur, 1887. Letztere ist aus der Obertrias von Deutschland (GAFFNEY 1990), Thailand (BROIN 1985) und Grönland (JENKINS et al. 1994) bekannt. Die Gattung *Triassocheles* Jackel, 1918, die lange als zweite Gattung der Proganochelyidae betrachtet wurde (SUKHANOV 1964, MLYNARSKI 1976) wird heute als Juniorsynonym von *Proganochelys* Baur, 1887 eingestuft (GAFFNEY 1985, 1990). KARL (2000) erwähnt allerdings eine unbeschriebene Schildkröte aus der mittleren Trias von Deutschland (fränkischer Muschelkalk), die er für einen Vertreter einer weiteren Gattung der Proganochelydia hält.

Familie Proganochelyidae Baur, 1888

Die einzige Gattung, *Proganochelys* Baur, 1887 (Abb. 63), wird nach GAFFNEY (1990) durch mehrere Autapomorphien in Kombination mit ursprünglichen Amniotenmerkmalen charakterisiert, die allen anderen Schildkröten fehlen. Als Autapomorphien von *Proganochelys* sind ein ventraler Tuberkel am Basioccipitale, eine Schwanzkeule sowie eine reduzierte Phalangenformel (2-2-2-2-2) zu nennen. Primitive Amniotenmerkmale sind das Vorhandensein eines Supratemporalknöchens und eines Lacrimales sowie das Vorkommen eines Tränenkanals, eine bewegliche Basispterygoid-Artikulation, ein Mittelohr ohne knöcherne Seitenwand, ein paariges Vomer sowie daß der Processus paroccipitalis des Opisthoticums nur am Distalende an der Hirnkapsel angewachsen ist. Außerdem verfügt *Proganochelys* noch über eine ganze Reihe weiterer Merkmale, die entweder Autapomorphien darstellen oder für Amnioten bzw. für Schildkröten ursprünglich sind: Der Carapax



besitzt neun paarige Pleuralknochen, 16-17 paarige Marginalschilder, 12 paarige Supramarginalschilder, vier paarige Costalschilder und vier Vertebraleschilder. Am Plastron verfügt jedes Epiplastron über einen markanten dorsalen Processus, der innerhalb der Panzer-Knochenkapsel bis zur Ventralseite des Carapax reicht. Das Plastron besitzt sechs Paare von epidermalen Schildern und ein Paar Mesoplastra. *Proganochelys* verfügt über amphicoele Wirbel, Cervicalrippen und einen langen Schwanz, der am Ende, wie bereits erwähnt, eine sicher zur Verteidigungszwecken dienende Keule trägt. Der Schädel von *Proganochelys* besitzt im Unterschied zu allen rezenten und den meisten anderen fossilen Schildkröten eine gut entwickelte Gaumenbezahnung (GAFFNEY 1990). Außerdem sollen am Schädel Postparietal- und Tabularknochen vorhanden sein (KORDIKOVA 2002). Sollte dies zutreffen, wäre *Proganochelys* noch ursprünglicher und verwandtschaftlich noch weiter von anderen Schildkröten entfernt, als bislang angenommen.

Proganochelys erreichte mit maximal etwa 60 cm eine stattliche Carapaxlänge; die maximale Schädellänge beträgt etwa 13 cm. GAFFNEY (1990) nahm an, daß *Proganochelys* amphibisch lebte und sich auf dem Gewässergrund laufend fortbewegt hat („bottom-walker“), ähnlich den rezenten Alligator- und Schnappschildkröten Nordamerikas (*Macrochelys*, *Chelydra*). Kürzlich führten allerdings JOYCE und GAUTHIER (2004) Argumente für eine rein terrestrische Lebensweise von *Proganochelys* ins Feld.

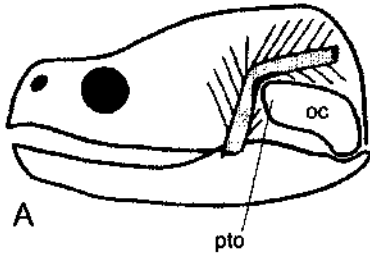
Infraordnung Rhaptochelydia Gaffney und Kitching, 1994

Die Rhaptochelydia oder „Nahtschildkröten“ (der Name leitet sich von der Knochennaht an der basicranialen Artikulation ab) umfassen eine Reihe ursprünglicher Schildkrötentaxa aus der Obertrias bis zum Mitteljura, die hier als „basale“ Rhaptochelydier bezeichnet werden, sowie eine Krongruppe der Schildkröten, die Casichelydia, zu der auch alle rezenten Formen gehören.

Rhaptochelydier sind im Vergleich zur Infraordnung Proganochelydia fortschrittlicher, da bei den Rhaptochelydia u. a. die basicraniale Artikulation als Knochennaht (Sutur) ausgebildet ist und das Mittelohr seitlich durch eine Knochenwand eingefaßt wird. Zu den „basalen“ Rhaptochelydiern gehören mit Sicherheit *Australochelys* Gaffney und Kitching, 1995 aus dem unteren Jura von

Abb. 63: *Proganochelyidae*: *Proganochelys quenstedtii* Baur, 1887, Obertrias von Deutschland. Schädel in Dorsal- (A), Lateral- (B) und Ventralansicht (C); Panzer in Dorsal- (D) und Ventralansicht (E); abgewandelt nach GAFFNEY (1990). Beim Carapax sind die Suturen nicht dargestellt. Bei (B) sind Augenhöhle und Nasenöffnung, bei (C) Flächen mit Gaumenbezahnung grau dargestellt. Abkürzungen zu den Abb. 63-85 siehe S. 420-421 und Beilagenkarte.

Cryptodira:



Pleurodira:

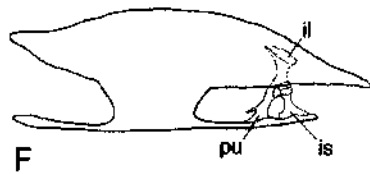
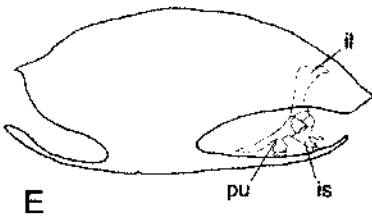
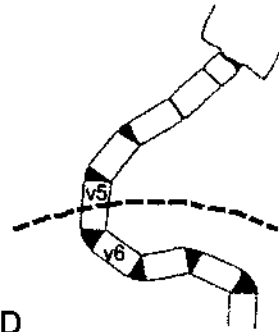
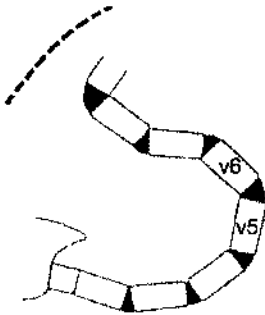
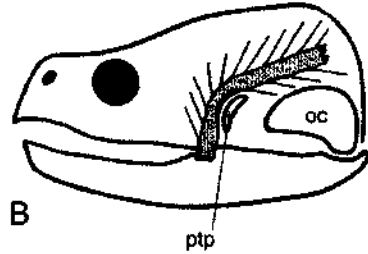


Abb. 64: Unterschiede zwischen Cryptodira und Pleurodira hinsichtlich der Kiefermuskulatur, des Hals-Rückzugsmechanismus und der Panzer-Becken-Verbindung. Man beachte: bei Cryptodiren (A) gleitet der Unterkieferadduktor (grau dargestellt) über einen Trochlearfortsatz (*pto* – Processus trochlearis oticum) der Otikalkammer (*oc*), bei Pleurodiren (B) jedoch über einen Trochlearfortsatz des Pterygoids (*ptp* – Processus trochlearis pterygoidei; aus GAFFNEY 1975a). Bei Cryptodiren (C) wird die Halswirbelsäule sagittal S-förmig in den Panzer-Innenraum eingezogen, bei Pleurodiren (D) dagegen horizontal unter den Panzerrand (gestrichelt) gelegt (aus WEISGRAM und SPLECHTNA 1990). Bei Cryptodiren (E) ist das Becken über Bänder (grau) nur am Plastron verankert (hier: *Emys orbicularis*; abgewandelt nach BOJANUS 1819), bei Pleurodiren (F) dagegen über Knochennähte (Suturen) fest mit Carapax und Plastron verbunden (hier: *Emydura* sp., original).

Südafrika und *Palaeochersis* Rougier et al., 1995 aus der Obertrias von Argentinien, die in der Familie Australochelyidae zusammengefaßt werden (ROUGIER et al. 1995). Möglicherweise sind auch *Kayentachelys* Gaffney et al., 1987 aus dem unteren Jura von Arizona, *Proterochersis* Fraas, 1913 aus der Obertrias von Deutschland, *Indochelys* Datta et al., 2000 aus dem unteren Jura von Indien sowie „*Heckerochelys*“ aus dem mittleren Jura des europäischen Rußlands (SUKHANOV 2001, 2003; siehe unten) zu den „basalen“ Rhaptochelydier zu stellen. Bis vor kurzem wurden *Kayentachelys* und *Proterochersis* als die ursprünglichsten Vertreter der Cryptodira bzw. Pleurodira angesehen (GAFFNEY 1996, GAFFNEY und MEYLAN 1988). Neue Untersuchungen (ROUGIER et al. 1995, SUKHANOV 2001, 2003, JOYCE im Druck) deuten nun allerdings darauf hin, daß beide Taxa nicht zu den Cryptodiren bzw. Pleurodiren gehören (Abb. 64), wodurch es erforderlich wird, die bisherigen Vorstellungen über die Divergenzzeit beider Gruppen neu zu überdenken.

Alle genannten „basalen“ Rhaptochelydier lassen sich durch das Fehlen wichtiger synapomorpher Merkmale der Cryptodiren bzw. Pleurodiren sowie durch das Auftreten einiger ursprünglicher Merkmale charakterisieren, wovon das wichtigste das Vorkommen eines interpterygoidalen Hohlraums ist. Dieses Merkmal läßt sich bei *Proterochersis* und *Indochelys* allerdings nicht untersuchen, da man von diesen Taxa keine Schädel kennt. Obwohl die Beziehungen der „basalen“ Rhaptochelydier noch nicht hinreichend untersucht sind, deutet sich an, daß diese Taxa die Lücke zwischen den alttertümlichen Proganochelydia und den modernen Schildkröten, den Casichelydia, füllen (vgl. Abb. 61). Von den „basalen“ rhaptochelyiden Formen treten im Fossilbericht Europas *Proterochersis* und „*Heckerochelys*“ auf. Beide Genera werden hier als Vertreter eigener Familien betrachtet, der Proterochersidae und der „Heckerochelyidae“.

An dieser Stelle muß darauf hingewiesen werden, daß die Namen „*Heckerochelys*“ und „*Heckerochelyidae*“ gemäß dem Internationalen Code für Zoologische Nomenklatur ungültig sind, da die Veröffentlichung in nicht allgemein zugänglichen Tagungsabstracts erfolgte (ICZN 1999: Artikel 9). „*Heckerochelys*“ und „*Heckerochelyidae*“ werden daher in diesem Kapitel konsequent in Anführungszeichen gesetzt, um zu verdeutlichen, daß sie nur als provisorische Arbeitsnamen zu betrachten sind.

Familie Proterochersidae Nopcsa, 1928

Der einzige Vertreter dieser Familie ist die nur als Panzer erhaltene *Proterochersis robusta* Fraas, 1913 aus der Obertrias von Süddeutschland (Abb. 65 A-B). *Proterochersis robusta* ist eine mittelgroße Schildkröte mit einer Carapaxlänge von etwa 30 cm und hochgewölbtem Panzer. Sie besitzt im Unterschied zu anderen Schildkröten zwei Mesoplastra-Paare und fünf zusätzliche Plastralschilder, namentlich zwei Intergularia, zwei Caudalia und ein Intercaudale. Das Becken ist

mit dem Panzer verwachsen. Bemerkenswert ist ferner der Besitz von fünf breiten Vertebraleschildern und von drei Supramarginal-Paaren. Schon bei ihrer Erstbeschreibung wurde *P. robusta* aufgrund des mit dem Panzer verwachsenen Bekkens zu den Pleurodiren gestellt (FRAAS 1913; vgl. Abb. 64 F). Auch GAFFNEY und MEYLAN (1988) betrachteten dieses Merkmal als charakteristisch für die Pleurodiren und nahmen an, daß *Proterochersis* das Schwestertaxon zu allen anderen Pleurodiren bildet. Allerdings besitzt die aus der Obertrias von Argentinien beschriebene Gattung *Palaeochersis* gleichfalls ein mit dem Panzer verwachsenes Becken. Bei dieser Form ist jedoch im Unterschied zu *Proterochersis* der Schädel erhalten, dem der für Pleurodiren charakteristische Processus trochlearis pterygoidei fehlt (ROUGIER et al. 1995; vgl. Abb. 64 B). Dies legt die Vermutung nahe, daß auch die ähnliche *Proterochersis* nicht zu den Pleurodiren und Casichelydia gehört, sondern wie *Palaeochersis* als „basaler“ Rhaptochelydier aufgefaßt werden muß (ROUGIER et al. 1995, SUKHANOV 2001, 2003, JOYCE im Druck). JOYCE und GAUTHIER (2004) halten *Proterochersis* aufgrund der Panzerform für eine landlebende Schildkröte.

KARL (2000) glaubt, daß die von GAFFNEY (1990) zu *Proterochersis* gestellten Funde in Wirklichkeit zu einer anderen Gattung (*Murrhardtia* Karl, 2000) gehören. Die Hauptunterschiede zwischen beiden Genera sind die Form des hinteren Carapaxrandes (caudale Emargination bei *Murrhardtia* vorhanden, bei *Proterochersis* nicht) und des vorderen Plastrallappens. Nach KARL (2000) soll *Proterochersis* die Schwestergruppe zu den Casichelydia bilden, während *Murrhardtia* von ihm in die Familie Australochelyidae gestellt wird. Bevor jedoch keine eingehende neuerliche Untersuchung des Typenmaterials von *Proterochersis* durchgeführt wird, sollte *Murrhardtia* besser als Juniorsynonym von *Proterochersis* betrachtet werden.

Familie „Heckerochelyidae Sukhanov, 2001“

Der einzige Repräsentant dieser Familie, „*Heckerochelys romani*“ aus dem Mitteljura der Region von Moskau ist eine große Schildkröte mit etwa 50 cm Panzerlänge. „*Heckerochelys romani*“ zeigt eine Kombination von hochgradig abgeleiteten und ursprünglichen Merkmalen, wie sie für primitive Amnioten und ursprüngliche Schildkröten charakteristisch sind. Unter den ursprünglichen Merkmalen sind das Vorkommen eines interpterygoidalen Hohlraums, von Mesoplastra und von dorsalen Processi an den Epiplastra genauso zu nennen, wie eine Otickapsel ohne Trochlea. Abgeleitete Merkmale von „*H. romani*“ sind die fehlenden Gaumenzähne, die zusammengewachsene basicraniale Artikulation, die unverknöcherte Verbindung zwischen Carapax und Plastron, Carapax- und Plastralfontanellen, die schräge Ausrichtung der Epiplastra sowie die hinten-kurzzeitigen vorderen vier Neuralia. Im Unterschied zu anderen ursprünglichen Schildkröten, die terrestrisch gelebt haben dürften, deutet die „Leichtbauweise“:

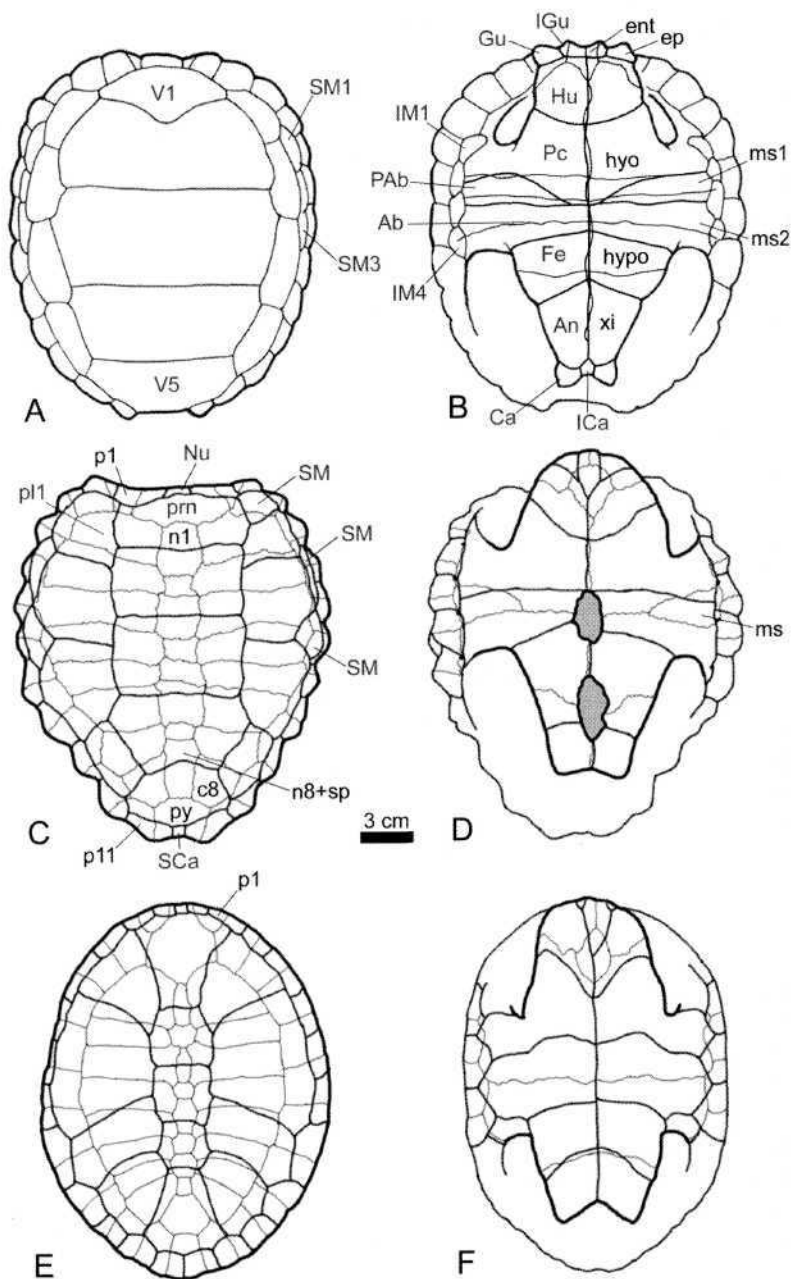
des Panzers von „*Heckerochelys*“ (Panzerfontanellen, unverknöcherte Carapax-Plastron-Verbindung) auf eine aquatische Lebensweise hin (SUKHANOV 2001, 2003).

Gigaordnung Casichelydia Gaffney, 1975a

Das Taxon Casichelydia wurde von GAFFNEY (1975a) für alle Schildkröten außer *Proganochelys* aufgestellt. Später wurde es auf die Pleurodira und Cryptodira restringiert (GAFFNEY und KITCHING 1995). Als wichtigste Synapomorphie der Casichelydier kann gelten, daß der bei ursprünglichen Schildkröten am Schädel vorhandene interpterygoidale Hohlraum geschlossen ist. Beide Hauptgruppen der Casichelydier, die Cryptodira und die Pleurodira, besitzen außerdem im Unterschied zu den Proganochelydia und den „basalen“ Rhaptochelydiern einen besonderen Trochlearmechanismus für die Kiefermuskulatur, der die Richtung der Muskelkräfte der Unterkieferadduktoren umlenkt. Bei Cryptodiren und Pleurodiren sind an diesem System unterschiedliche Schädeleremente beteiligt (GAFFNEY 1975a; Abb. 64 A-B): Die Muskelfasern der Kieferadduktoren inserieren bei Cryptodiren und bei Pleurodiren am Unterkiefer in eine große Sehnenplatte (Bodenaponeurose). Diese wird bei einer Muskelkontraktion über ein Trochlearsystem, das wie die Riemenscheibe eines Flaschenzugs wirkt, nach hinten oben gezogen, wodurch der Unterkiefer an den Oberkiefer gepreßt wird. Als glatte, gerundete Gleitfläche fungiert bei den Pleurodiren ein Trochlearfortsatz des Pterygoids, eines Elements des Gaumendachs. Bei den Cryptodiren dagegen gleitet der Adduktor über einen Trochlearfortsatz der Ohrkapsel, die zum Hirnschädel gehört. Im Fossilbericht Europas sind sowohl Cryptodiren als auch Pleurodiren überliefert.

Megaordnung Pleurodira Cope, 1865

GAFFNEY und MEYLAN (1988) weisen Pleurodiren und Cryptodiren jeweils den Rang von Megaordnungen zu; häufig werden diese Taxa jedoch statt dessen als Unterordnungen geführt. Die wichtigsten Synapomorphien der Pleurodira sind (1) das Vorhandensein einer Trochlearoberfläche, die aus einem lateralen Fortsatz des Pterygoids gebildet wird, (2) das Auftreten eines ventralen Fortsatzes am Quadratum, der median zur Hirnkapsel zieht und so die Unterseite der Mittelohrregion bildet und (3) eine über Knochennähte verbundene Artikulation des Bekkens mit Carapax und Plastron. Außerdem können Pleurodiren den Hals nicht wie fortschrittliche Cryptodiren zum Schutz in den Panzerinnenraum einziehen. Statt dessen legen Pleurodiren den Hals mit einer charakteristischen, horizontal schwingenden Bewegung unter den vorderen Carapaxrand. Diesen



Bewegungsmustern, von denen auch die deutschen Trivialnamen „Halswender-Schildkröten“ für Pleurodiren und „Halsberger-Schildkröten“ für Cryptodiren abgeleitet sind, und der damit verbundenen Anatomie der Halswirbelsäule wurde in der älteren Literatur eine große systematische Bedeutung beigemessen. GAFFNEY (1975a) konnte jedoch zeigen, daß sich Pleurodiren und Cryptodiren auch aufgrund craniologischer Merkmale leicht unterscheiden lassen (Abb. 64). Dies war von besonderer Bedeutung, da sich nun verschiedene mesozoische Schildkröten mit plesiomorpher Halsmorphologie den Cryptodira oder den Pleurodira zuordnen ließen, die man zuvor zusammen mit *Proganochelys* in eine paraphyletische Gruppe, die Amphichelydia, gestellt hatte.

Nach heutiger Auffassung enthalten die Pleurodira mehrere oberjurassische Taxa, die Familie Dortokidae (Oberkreide bis zum Paläogen Europas) und das Taxon Eupleurodira, welches alle anderen Halswender-Schildkröten enthält (GAFFNEY und MEYLAN 1988). Möglicherweise ist auch die obertriassische *Proterochersis* eine pleurodire Schildkröte, obwohl im vorliegenden Kapitel die Auffassung vertreten wird, daß es sich bei diesem Taxon um einen „basalen“ Rhaptochelydier handelt (siehe oben). Oberjurassische Pleurodiren kommen in Europa mit der Familie Platycheilyidae vor; nahe verwandte amerikanische Formen sind *Caribemys* Fuente und Iturralde-Vinent, 2001 aus Kuba und *Notoemys* Cattoi und Freiberg, 1961 aus Argentinien (FUENTE und ITURRALDE-VINENT 2001).

Familie Platycheilyidae Bräm, 1965

Der einzige Vertreter dieser Familie ist die Gattung *Platycheily* Wagner, 1853 (Species typica: *Platycheily oberndorferi* Wagner, 1853 aus dem Oberjura von Deutschland; Abb. 65 C-D), die nur von Panzer- und Wirbelfunden bekannt ist. *Platycheily* erreichte Panzerlängen von etwa 25 cm. Platycheilyiden unterscheiden sich von anderen Pleurodiren (inklusive oberjurassischer Formen) durch ursprüngliche Merkmale. So setzt sich etwa die Ilialkerbe bis unter die Peripheralia fort und es sind Supramarginalschilder vorhanden (FUENTE und ITURRALDE-VINENT

Abb. 65: Proterochersidae: *Proterochersis robusta* Fraas, 1913, Obertrias von Deutschland. Panzer in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); Rekonstruktion anhand mehrerer Fundstücke nach GAFFNEY (1990). Panzerlänge ca. 30 cm. Beim Carapax sind die Suturen nicht dargestellt. Platycheilyidae: *Platycheily oberndorferi* Wagner, 1853, Oberjura von Deutschland. Panzer in Dorsal- (C) und Ventralansicht (D); aus LAPPARENT DE BROIN (2001). Fontanellen sind grau dargestellt. Dortokidae: *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin und Murelaga, 1996, Oberkreide von Europa. Panzer in Dorsal- (E) und Ventralansicht (F); Rekonstruktion anhand mehrerer Fundstücke nach LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA (1999). Panzerlänge ca. 18 cm. Man beachte die ungewöhnliche Form der Costalschilder und Neuralia.

2001). Von noch ursprünglicheren Schildkröten unterscheiden sich *Platycheiliden* durch das Fehlen von dorsalen Processi an den Epiplastra, die seitlich abgedrängten Mesoplastra, die sich mittig nicht mehr berühren, ein unpaares Intergulare und durch das Fehlen von Inframarginalia. Für *Platycheilys* sind außerdem ein in Aufsicht herzförmiger Carapax mit charakteristischen Buckeln und zwei Plastralfontanellen charakteristisch. Die Form der Cervical- und Caudalwirbel erinnert an die rezente südamerikanisch-australische Familie Chelidae, da der 7. Halswirbel bikonkav, der 8. bikonvex und die Schwanzwirbel procoel, amphicoel und opisthocoele sind (LAPPARENT DE BROIN 2000c).

Familie Dortokidae Lapparent de Broin und Murelaga, 1996

Diese Familie ist eine rein europäische Gruppe, die zwei Gattungen enthält: *Dortoka* Lapparent de Broin und Murelaga, 1996 aus der Oberkreide von Spanien und Frankreich (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1996, 1999; Abb. 65 E-F) und *Ronella* Lapparent de Broin in Gheerbrant et al., 2000 aus dem oberen Paläozän oder unteren Eozän von Rumänien (GHEERBRANT et al. 2000). Die ältesten Dortokiden-Funde (Gen. et sp. indet.) sind aus der Unterkreide Spaniens bekannt (MURELAGA-BEREIKUA 1998). Für Dortokiden ist eine Kombination einiger ursprünglicher und stark abgeleiteter Merkmale charakteristisch. Ursprüngliche Merkmale sind ein flaches und kurzes Becken und ein relativ langes Entoplastron, wie man es von jurassischen Pleurodiren und primitiven Cheliden kennt. Abgeleitete Merkmale sind: die ausgesprochen starken Plastralstreben, sehr schmale Vertebralschilder, die eigenartige Form der Costalschilder (nur bei *Dortoka*) und der Neuralia sowie das nach vorn verlagerte Becken mit einem Pubis, das mit den Hypo- und Xiphiplastra über Knochennähte verwachsen ist, das Fehlen von Mesoplastra und Supramarginalia, der fehlende Kontakt zwischen dem ersten Peripherale und ersten Pleurale, die nach vorn verschobenen Analschilder des Plastrons, die manchmal die Hypoplastra berühren oder sie sogar überlappen können und die feine, retikulierte Dekoration der Panzeroberfläche (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1996, 1999, LAPPARENT DE BROIN 2000c, GHEERBRANT et al. 2000). Dortokiden waren kleine bis mittelgroße Schildkröten. Fossilien von *Dortoka* weisen Panzerlängen von maximal 18 cm, von *Ronella* von maximal 25 cm auf. Vermutlich führten sie eine Lebensweise als relativ stark landgebundene Sumpfschildkröten, ähnlich wie man es von der rezenten afrikanischen Gattung *Pelomedusa* kennt (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1999).

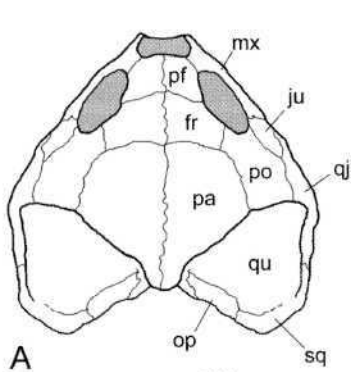
Ursprünglich wurden die Dortokidae an die Basis der Gruppe der Pelomedusoides gestellt (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1999). Eine alternative Hypothese (LAPPARENT DE BROIN 2000c) ordnet sie in die nahe Verwandtschaft von *Platycheilys*, jedoch außerhalb der Eupleurodina ein.

Infraordnung Eupleurodira Gaffney und Meylan, 1988

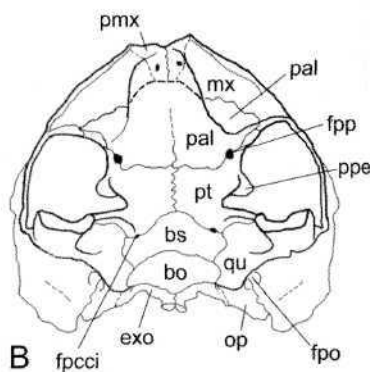
Die Eupleurodira oder „Echten Pleurodiren“ umfassen die Gruppen der Pelomedusoides und Chelidae, das heißt sämtliche pleurodire Schildkröten außer einigen ursprünglichen Taxa (siehe oben). Nach GAFFNEY und MEYLAN (1988) werden die Eupleurodira durch zwei Synapomorphien zusammengeschlossen: (1) Fehlen von Supramarginalschildern und (2) gleich große oder fehlende Mesoplastra. Diese Merkmalszustände sind allerdings auch von manchen ursprünglichen Pleurodiren bekannt, die nicht zu den Eupleurodira gestellt werden (siehe oben). Da es sich zudem abzeichnet, daß mehrere vermeintlich identische Merkmale der Pelomedusoides und Chelidae konvergent erworben sind, hat LAPPARENT DE BROIN (2000c) die Frage aufgeworfen, ob es die Eupleurodira als natürliche Verwandtschaftsgruppe überhaupt gibt. Pelomedusoides und Chelidae unterscheiden sich eindeutig durch die Art und Weise, wie die Schädel vom Rand her reduziert sind, voneinander. Bei den Cheliden erfolgt diese Emargination von der Schädelseite her nach dorsoposterior; bei den Pelomedusoiden wird der Schädel jedoch von hinten her in Richtung nach vorne und unten reduziert. Darüber hinaus ist bei beiden Gruppen ein unterschiedlicher Halswende-Mechanismus verwirklicht, der auf die unterschiedliche Anatomie der Berührungspunkte der Wirbelzentren zurückzuführen ist. Weitere Unterschiede bestehen in der Panzeranatomie, da bei den Chelidae Carapax und Plastron meist lose über Ligamente miteinander verbunden werden, während bei den Pelomedusoides ein fester Verbund über echte Knochennähte erfolgt. Chelidae sind fossil und rezent ausschließlich von der Südhemisphäre bekannt. Pelomedusoide Schildkröten konnten dagegen in der Erdgeschichte in mehreren Kolonisationswellen auch Europa besiedeln.

Hyperfamilie Pelomedusoides Cope, 1868a (= Pelomedusidae sensu lato)

Neben den eben bereits erwähnten Merkmalen, die pelomedusoide Schildkröten von Cheliden unterscheiden, gibt es eine ganze Reihe weiterer, für Pelomedusoides charakteristische Merkmale: fehlende Nasalia, sich median berührende Praefrontalia, Spleniale fehlt, Nuchalschild fehlt, zweiter Halswirbel bikonvex, dritter bis achter Halswirbel procoel, Caudalwirbel procoel (GAFFNEY und MEYLAN 1988, LAPPARENT DE BROIN 2000c). Die Gruppe der Pelomedusoides enthält vier Familien: (1) Araripemydidae (Unterkreide bis ?Paläozän von Südamerika; LAPPARENT DE BROIN 2000c), (2) Pelomedusidae (Kreide bis rezent, Afrika und Madagaskar; LAPPARENT DE BROIN 2000b), (3) Bothremydidae und (4) Podocnemididae. Die beiden letzteren Familien sind fossil aus Europa bekannt und werden unten genauer abgehandelt.

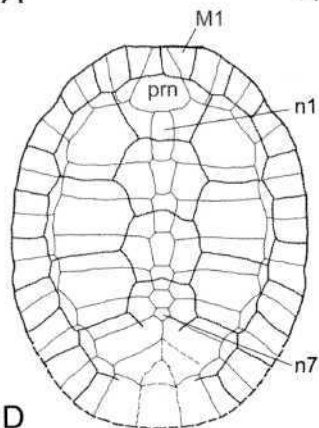


A

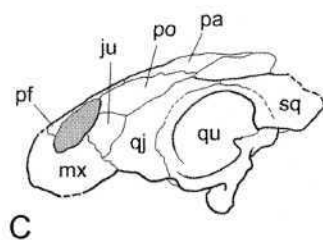


B

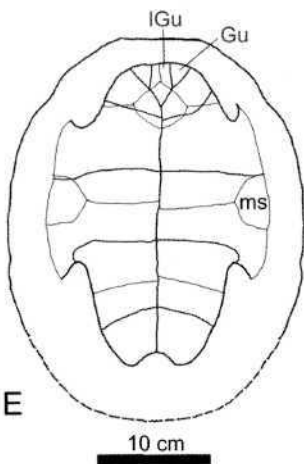
2 cm



D

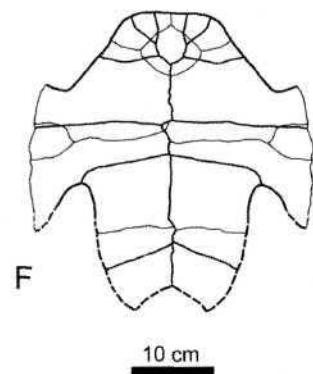


C



E

10 cm



F

10 cm

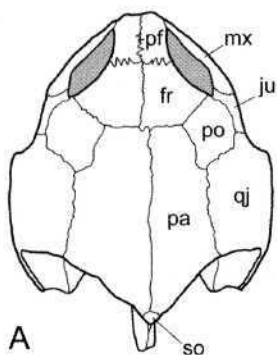
LAPPARENT DE BROIN (2000c) betrachtet die Araripemydidae als Plesion zu den Pelomedusoides und faßt die Bothremydidae, Podocnemididae und einige ursprüngliche Formen (*Brasilemys* Lapparent de Broin, 2000c aus der Unterkreide von Brasilien, *Hamadachelys* Tong und Buffetaut, 1996 aus der Oberkreide von Marokko und Brasilien) in einem eigenen Taxon Podocnemidoidea Cope, 1868a zusammen.

Familie Bothremydidae Baur, 1891

Diese Familie wird durch folgende Synapomorphien charakterisiert: Prooticum von unten durch Quadratum und Basisphenoid bedeckt, Öffnung des Stapeskanals auf der vorderen Oberfläche der Oticalkapsel, Fossa praecolumellaris fehlt, Eustachische Röhre von der Incisura columella auris getrennt (TONG et al. 1998). Außerdem besitzen manche Bothremydiden einen leicht, d. h. bis auf die Höhe der Mandibularcondylen des Quadratus, nach vorn verschobenen Condylus occipitalis sowie sehr breite Mahlflächen an den Kiefern. Dies wird mit einer hartschaligen Nahrung in Zusammenhang gebracht (TONG und BUFFETAUT 1996). In dieser Familie werden 16-17 Gattungen zusammengefaßt, wovon 5-6 aus Europa bekannt sind (ANTUNES und BROIN 1988, LAPPARENT DE BROIN 2001).

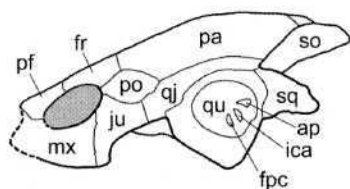
Bothremydiden waren geographisch weit verbreitet. Man kennt diese Familie aus Afrika von der Unterkreide bis zum Eozän, aus Nord- und Südamerika von der Unterkreide bis zum Miozän, aus Madagaskar und Indien aus der Oberkreide sowie aus Europa von der Oberkreide bis zum Oligozän (GAFFNEY et al. 2001a, b, LAPPARENT DE BROIN 2001). Aus Malta ist ein miozäner Nachweis bekannt (LAPPARENT DE BROIN 2001). Die ältesten Bothremydidae liegen aus unterkretazischen kontinentalen Ablagerungen vor (Albium von Afrika, Albium bis Aptium von Brasilien). Dies spricht klar für eine limnische Lebensweise. Ab der Oberkreide (Cenomanium) von Afrika und Israel erscheinen Bothremydiden in gemischten kontinental-marinen Ablagerungen. Manche Exemplare wurden auch aus rein marinen Schichten geborgen. Da ihre Gliedmaßen jedoch nicht wie bei „echten“ Meeresschildkröten als Flossen ausgebildet waren, wird angenommen, daß Bothremydiden nicht hochseetauglich waren und vor allem im

Abb. 66: Bothremydidae: *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869), Oberkreide von Frankreich. Rekonstruktion des Schädels, Dorsal- (A), Ventral- (B) und Lateralansicht (C); nach TONG und GAFFNEY (2000). Augenhöhlen und Nasenöffnung sind grau dargestellt. *Foxemys mechinorum* Tong et al., 1998 = *Polysternon mechinorum* (Tong et al., 1998) de LAPPARENT DE BROIN (2001), Oberkreide von Frankreich. Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (D) und Ventralansicht (E); nach TONG et al. (1998). *Taphrosphys ambiguus* Gaudry, 1890, Paläozän von Frankreich. Rekonstruktion des Plastrons (F); nach BROIN (1977).

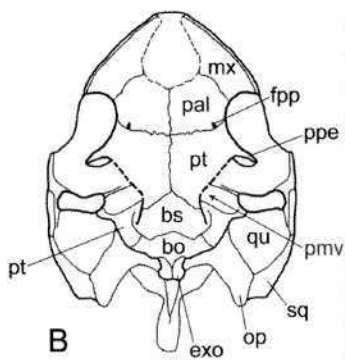


A

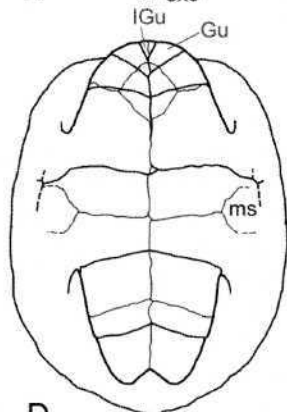
2 cm



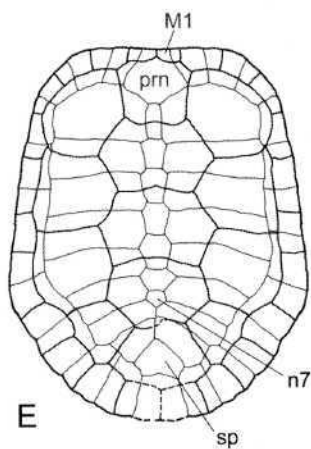
C



B

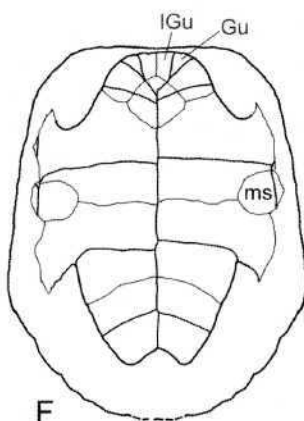


D



E

4 cm



F

Littoral, in Lagunen und Flußmündungen lebten (LAPPARENT DE BROIN und WERNER 1998).

ANTUNES und BROIN (1988) nehmen an, daß Bothremydiden die Meeresküsten als Ausbreitungsschiene verwendet und so Europa, Nord- und Südamerika besiedelt haben. Einige europäische Gattungen kehrten sekundär wieder zu einer Lebensweise in Binnengewässern zurück. Eine dieser Gattungen ist *Polysternon* Portis, 1882 (= *Foxemys* Tong et al., 1998 fide LAPPARENT DE BROIN 2001), ein europäischer Endemit aus der Oberkreide (Campanium bis Maastrichtium) von Frankreich und Spanien, von dem man Schädel und postcraniale Skelettelemente kennt (TONG et al. 1998, TONG und GAFFNEY 2000; Abb. 66 A-E). *Taphrosphys* Cope, 1869 ist ein Beispiel für eine längs der Meeresküsten weit verbreitete Gattung (Abb. 66 F). Funde von *Taphrosphys* liegen aus der Oberkreide und dem Paläozän von Europa, aber auch aus der Kreide der USA bis zum Eozän von Peru vor (GAFFNEY 1975d).

Familie Podocnemididae Cope, 1868a

Diese Familie ist durch einen vergleichsweise massiven Schädelbau charakterisiert, der durch einen breiten Quadratojugal-Parietal-Kontakt, also eine nur mäßig entwickelte temporale Schädelreduktion zustande kommt. Des weiteren zeichnen sich Podocnemididen durch eine vergrößerte Pterygoid-Muskelkammer aus (GAFFNEY und MEYLAN 1988).

Podocnemididae kennt man aus Afrika von der Mittelkreide bis zum Pliozän, aus Madagaskar aus der Oberkreide und rezent, aus Indien von der Oberkreide bis zum Pliozän und aus Südamerika von der Oberkreide bis rezent. Für Europa liegen Funde aus dem Eozän vor (LAPPARENT DE BROIN 2001). Die älteste beschriebene podocnemidide Schildkröte ist *Hamadachelys* aus der Oberkreide von Marokko und Brasilien, die damit eine transatlantische Verbreitung besessen hat (TONG und BUFFETAUT 1996). Aus Europa kennt man Podocnemididen nur aus dem Eozän. Sie sind in dieser Epoche in Europa mit zwei Gattungen vertreten, *Neochelys* und *Erymnochelys*, die zusammen mit einigen anderen fossilen Taxa in die Unterfamilie Erymnochelyinae Broin, 1988 gestellt werden (LAPPARENT DE

Abb. 67: Podocnemididae: *Papoulemys laurenti* Tong, 1998 = *Neochelys laurenti* (Tong, 1998) fide LAPPARENT DE BROIN (2001), Eozän von Frankreich. Rekonstruktion des Schädels, Dorsal- (A), Ventral- (B) und Lateralansicht (C); nach TONG (1998). Augenhöhlen sind grau dargestellt; der Pfeil weist auf die Pterygoid-Muskelkammer hin. *Erymnochelys madagascariensis* (Grandidier, 1867), rezent, Madagaskar. Panzer in Ventralansicht (D); original. *Neochelys capellinii* (Zigno, 1889), Eozän von Italien. Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (E) und Ventralansicht (F); nach BROIN (1977).

BROIN 2000c; Abb. 67). Erymnochelyinen haben im Unterschied zu anderen Podocnemididen sehr stark auf die Schädelseiten gerückte Orbitae, eine breite Interorbitalregion und eine ausgesprochen schwache temporale Reduktion des Schädels (LAPPARENT DE BROIN 2000c), also einen besonders massiven Schädelbau.

Die häufigste und am weitesten verbreitete Podocnemidide ist in Europa *Neochelys* Bergounioux, 1954 (= *Papoulemys* Tong, 1998 fide LAPPARENT DE BROIN 2001). *Neochelys* kennt man aus dem Eozän von Belgien, Deutschland, Frankreich, Italien, Portugal und Spanien (LAPPARENT DE BROIN 2001). *Erymnochelys* Baur, 1888 ist neben dem Eozän Europas auch vom Oligozän bis Miozän Afrikas sowie rezent aus Madagaskar bekannt (LAPPARENT DE BROIN 2001).

Megaordnung Cryptodira Cope, 1868a

Diese Gruppe wird durch folgende Synapomorphien charakterisiert: (1) Trochlearoberfläche für die Unterkieferadduktoren wird aus der Ohrkapsel gebildet (Abb. 64 A); (2) Processus pterygoideus externus mit einer flachen, vertikalen Platte, die rechtwinklig zum Pterygoid ausgerichtet ist (bei Pleurodiren ist keine flache vertikale Platte, sondern eine gekrümmte Fläche ausgebildet); (3) ventraler Fortsatz des Praefrontales berührt Vomer; (4) Pterygoid dehnt sich nach hinten zwischen Quadratum und Hirnkapsel aus und bildet so die Unterseite der Mittelohrregion (bei Pleurodiren wird die Unterseite der Mittelohrregion durch das Quadratum und nicht das Pterygoid gebildet). Fortschrittliche Cryptodiren besitzen außerdem einen eigentümlichen Rückzugsmechanismus für Kopf und Hals, bei dem unter S-förmigem, vertikalem Knicken der Halswirbelsäule der Kopf in den Panzerinnenraum eingezogen werden kann (GAFFNEY 1975a, GAFFNEY und MEYLAN 1988; Abb. 64 D).

GAFFNEY und MEYLAN (1988) unterschieden innerhalb der Cryptodira zwei Großgruppen („Capaxordnungen“), die Kayentachelydia, welche die unterjurassische *Kayentachelys* aus Arizona enthielt, und die Selmacryptodira, in die alle anderen Cryptodiren gestellt wurden. Im vorliegenden Werk wird dagegen der Auffassung gefolgt, daß *Kayentachelys* einen „basalen“ Rhaptochelydier darstellt und sich von einem letzten gemeinsamen Vorfahren mit den Cryptodiren und Pleurodiren abgespalten hat, noch bevor sich diese beiden Gruppen voneinander getrennt haben (siehe oben unter „Infraordnung Rhaptochelydia“ und Abb. 61). Sollte dies stimmen, müßten sich allerdings mehrere der eben aufgeführten Synapomorphien von Cryptodiren bei *Kayentachelys* konvergent herausgebildet haben.

Es ist offensichtlich, daß der hier vertretene Umfang der Cryptodira den Selmacryptodira von GAFFNEY und MEYLAN (1988) entspricht. Demzufolge enthalten die Cryptodiren neben der Hyperordnung Daiocryptodira mehrere

ursprüngliche cryptodire Taxa mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen, namentlich die Mongolochelyidae Sukhanov und Pozdnjakov in Sukhanov, 2000 (Oberkreide der Mongolei), die Chenguychelyidae Yeh, 1990 (Mitteljura von China), *Siamochelys* Tong et al., 2002 (Mitteljura von Thailand) und zwei in Europa vertretene Familien, die Solemydidae und die Kallokibotionidae.

Familie Solemydidae Lapparent de Broin und Murelaga, 1996

In dieser Familie werden mehrere wenig bekannte oberjurassische bis unterkretazische Taxa zusammengefaßt, die aus Nordamerika und Europa stammen (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1999, LAPPARENT DE BROIN 2001). Ihre Hauptmerkmale sind eine besondere Skulpturierung der Panzeroberfläche, ein unpaariges epidermales Entoplastral-Schild zwischen dem Intergulare und den Humeralia sowie ein vorne auffällig ausgerandeter Carapax. Außerdem weisen Solemydiden Mesoplastra auf und haben damit ein ursprüngliches Merkmal konserviert. Ein fortschrittliches Merkmal stellt dagegen der Verlust von dorsalen Fortsätzen an den Epiplastra dar.

Schildkröten dieser Familie sind hauptsächlich großwüchsige Formen mit bis zu maximal 1 m Panzerlänge. Die bestbekannte Gattung ist *Solemys* Lapparent de Broin und Murelaga, 1996 (Abb. 68 A-B) aus der Oberkreide (Campanium bis Maastrichtium) von Frankreich und der Iberischen Halbinsel (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1996, 1999). *Solemys* wird von HIRAYAMA et al. (2000) als Juniorsynonym von *Tretosternon* Owen, 1842 betrachtet, die HIRAYAMA et al. (2000) in die Familie Kallokibotionidae stellen (siehe unten). Nach MILNER (2004) ist die Typusart der Gattung *Tretosternon*, *T. punctatum* Owen, 1842, jedoch ein Nomen dubium. BRINKMAN (2003) schlug vor, statt *Tretosternon* den Namen *Helochelydra* Nopcsa, 1928 zu verwenden. Sollte *Solemys* nun mit *Helochelydra* identisch sein, hätte der letztere Name nomenklatorisch Priorität und dies müßte ggf. auch eine Umbenennung der Familie nach sich ziehen. Bis zur Klärung dieses Problems wird hier vorläufig an den Namen *Solemys* und Solemydidae im eingebürgerten Gebrauch festgehalten.

Familie Kallokibotionidae Nopcsa, 1923

In diese Familie wird meist nur eine Gattung, *Kallokibotion* Nopcsa, 1923 aus der Oberkreide (Maastrichtium) von Rumänien, gestellt. Von HIRAYAMA et al. (2000) wird auch *Tretosternon* Owen, 1842 in diese Familie eingeordnet, da bei *Kallokibotion* und *Tretosternon* das erste Suprapygale (= Metaneurale) größer als das zweite ist. Auf die hiermit verbundenen Schwierigkeiten wurde eben unter „Solemydidae“ hingewiesen.

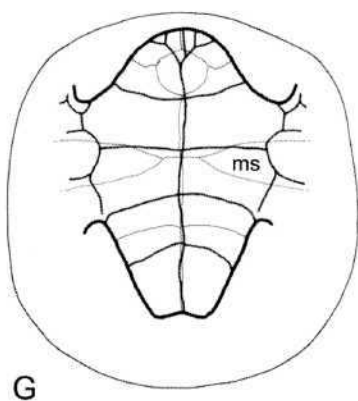
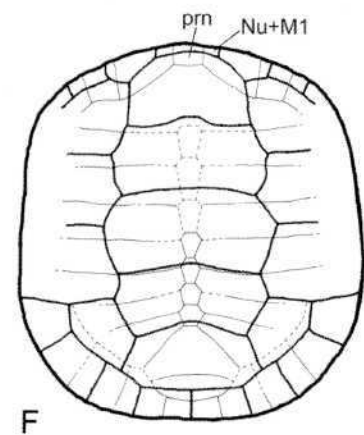
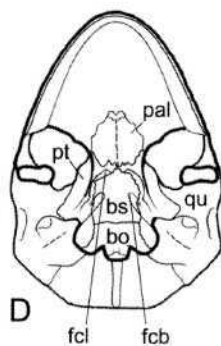
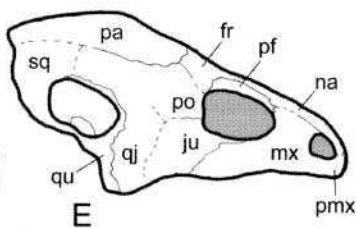
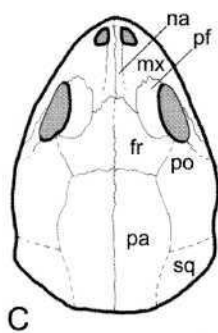
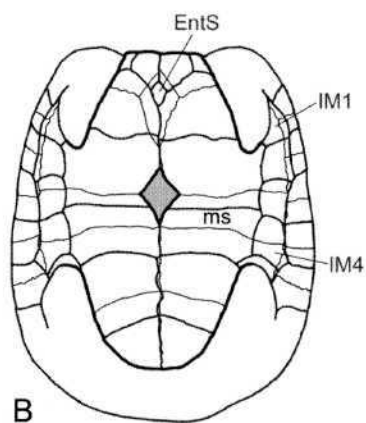
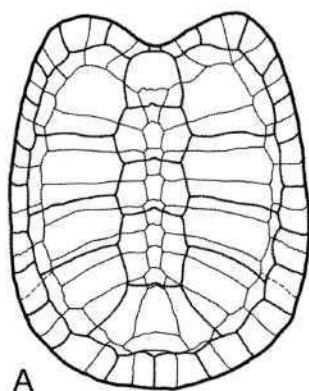
Von *Kallokibotion* (Abb. 68 C-G) sind eine ganze Reihe unterschiedlich gut erhaltener Fossilien bekannt, die eine Rekonstruktion fast des gesamten Skeletts ermöglichen (GAFFNEY und MEYLAN 1992). *Kallokibotion* ist eine große Schildkröte mit einer Panzerlänge von etwa 50 cm, die sich durch eine fehlende temporale Reduktion des Schädels auszeichnet (wahrscheinlich berührten sich Squamosum und Parietale großflächig). Dies wurde von GAFFNEY und MEYLAN (1992) als ursprüngliches Merkmal gedeutet. Die Epiplastra von *Kallokibotion* besitzen keine dorsalen Fortsätze (fortschrittliches Merkmal), Mesoplastra sind vorhanden (ursprüngliches Merkmal), das Foramen caroticum basisphenoidale, die Öffnung für den mittleren Ast der inneren Carotisarterie, wird wie bei ursprünglichen Schildkröten ausschließlich vom Basisphenoid gebildet. Neben diesen Merkmalen weist *Kallokibotion* amphicoele Wirbelkörper auf und die Artikulationsoberfläche des ersten Thoracalwirbels ist nach vorne gerichtet (GAFFNEY und MEYLAN 1992).

Kallokibotion ist eine basale Cryptodire, deren phylogenetische Position noch nicht hinlänglich geklärt ist (GAFFNEY und MEYLAN 1992, HIRAYAMA et al. 2000). *Kallokibotion* stellt möglicherweise ein Pangäa-Relikt dar, das plötzlich im Fossilbericht in der Oberkreide erscheint, ähnlich wie man es auch von *Solemys* in Europa (LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA 1999) und *Mongolochelys* Khosatzky, 1997 in Asien (Oberkreide der Mongolei) kennt (KHOSATZKY 1997). GAFFNEY (1996) weist auf die große morphologische Ähnlichkeit zwischen *Kallokibotion* und *Mongolochelys* hin.

Hyperordnung Daiocryptodira Gaffney, 1984

Ursprünglich wurde dieses Taxon für alle Cryptodiren mit Ausnahme von *Kayentachelys* und der Familie Pleurosternidae errichtet. Letztere wurden dabei aus einem gemeinsamen Taxon, den Paracryptodira, für Pleurosternidae und Baenidae herausgenommen (GAFFNEY 1979a, 1984). Später wurden die Pleurosternidae jedoch wieder zu den Paracryptodira gestellt (GAFFNEY 1996; siehe unten). Die Daiocryptodira sensu GAFFNEY (1996) umfassen demnach alle Cryptodiren außer *Kayentachelys* (die im vorliegenden Kapitel als „basaler“ Rhaptochelydier eingestuft wird) und *Kallokibotion*; die Solemydidae wurden al-

Abb. 68: Solemydidae: *Solemys vermiculata* Lapparent de Broin und Murelaga, 1996, Oberkreide von Europa. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); nach LAPPARENT DE BROIN und MURELAGA (1996). Panzerlänge bis zu 1 m. Die Plastralfontanelle ist grau dargestellt. *Kallokibotionidae*: *Kallokibotion bajazidi* Nopsca, 1923, Oberkreide von Rumänien. Schädel in Dorsal- (C), Ventral- (D) und Lateralansicht (E); Panzer in Dorsal- (F) und Ventralansicht (G); nach GAFFNEY und MEYLAN (1992). Panzerlänge ca. 50 cm. Rekonstruktionen beruhen auf jeweils mehreren Fundstücken. Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt.



lerdings in die Untersuchungen von GAFFNEY (1996) nicht mit einbezogen. Laut HIRAYAMA et al. (2000) gehören auch einige weitere ursprüngliche Gruppen nicht zu den Daiocryptodira, darunter auch die Solemydidae.

Nach GAFFNEY (1996) lassen sich die Daiocryptodira durch folgende gemeinsame abgeleitete Merkmale charakterisieren: (1) Die innere Carotisarterie wird zumindest teilweise vom Pterygoid umhüllt, (2) die hintere Temporalregion am Schädel ist zumindest etwas reduziert und (3) am Epiplastron fehlt ein dorsaler Fortsatz. Die von HIRAYAMA et al. (2000) durchgeführte Merkmalsanalyse führte zum Ausschluß der Meiolaniidae und verwandter Formen aus den Daiocryptodira. Synapomorphien der Daiocryptodira sensu HIRAYAMA et al. (2000) sind die ventrale Wangenreduktion des Schädels sowie die anteriore Position der Transversalfortsätze der Halswirbel. Die Daiocryptodira bestehen aus zwei Schwestertaxa („Parv-“ oder „Kleinordnungen“), die beide aus Europa bekannt sind: den Paracryptodira und den Eucryptodira.

Parvordnung Paracryptodira Gaffney, 1975a

In diesem Taxon werden die Baenidae (Kreide bis Eozän von Nordamerika) und die in Europa vorkommenden Pleurosternidae (siehe unten) zusammengefaßt. Die Paracryptodira werden durch folgende Synapomorphien begründet (BRINKMAN und NICHOLLS 1993, GAFFNEY 1996): (1) Fenestra perilymphatica klein; (2) Foramen posterius canalis carotici interni wird durch Basisphenoid und Pterygoid gebildet; (3) Canalis caroticus internus und Canalis caroticus lateralis völlig knöchern eingefaßt. Neben diesen abgeleiteten Merkmalszuständen haben Paracryptodiren einige ursprüngliche Merkmale bewahrt (GAFFNEY 1975a): Nasalia sind vorhanden, Praefrontalia treffen sich nicht auf der Medianlinie des Schädels, Halswirbel verfügen über einen nur schwach ausgebildeten Rückzugsmechanismus; frühe Formen haben noch keine Artikulationen an den Wirbelkörpern, außerdem sind Mesoplastra und paarige Intergularschilder vorhanden.

Familie Pleurosternidae Cope, 1868a

Eine auffällige Synapomorphie der Pleurosternidae ist das längliche Basisphenoid, das ventral nicht von den Pterygoiden verdeckt wird. Dadurch besitzen die beiden Pterygoide auf der Schädelunterseite keine gemeinsame Mittelnäht. Bei den allermeisten anderen Schildkröten treffen sich die Pterygoide dagegen vor dem Basisphenoid und bilden dadurch eine gemeinsame Knochennäht aus. Pleurosterniden sind mittelgroße Schildkröten mit 30-40 cm Panzerlänge. Sie besitzen ziemlich breite Plastrallappen; die Xiphiplastra sind distal deutlich in der Mitte eingeschnitten. Die Mesoplastra bilden in der Plastronmitte eine lange gemeinsame Näht aus.

Pleurosternidae sind in Nordamerika vom Oberjura bis zum Paläozän und in Europa vom Oberjura bzw. aus der Unterkreide bis zum Paläozän bekannt (LAPPARENT DE BROIN 2001). In dieser Familie werden derzeit fünf Gattungen unterschieden (BRINKMANN et al. 2000), wovon drei in Europa vorkamen (*Pleurosternon*, *Desmemys* und *Compsemys*; HIRAYAMA et al. 2000, LAPPARENT DE BROIN 2001).

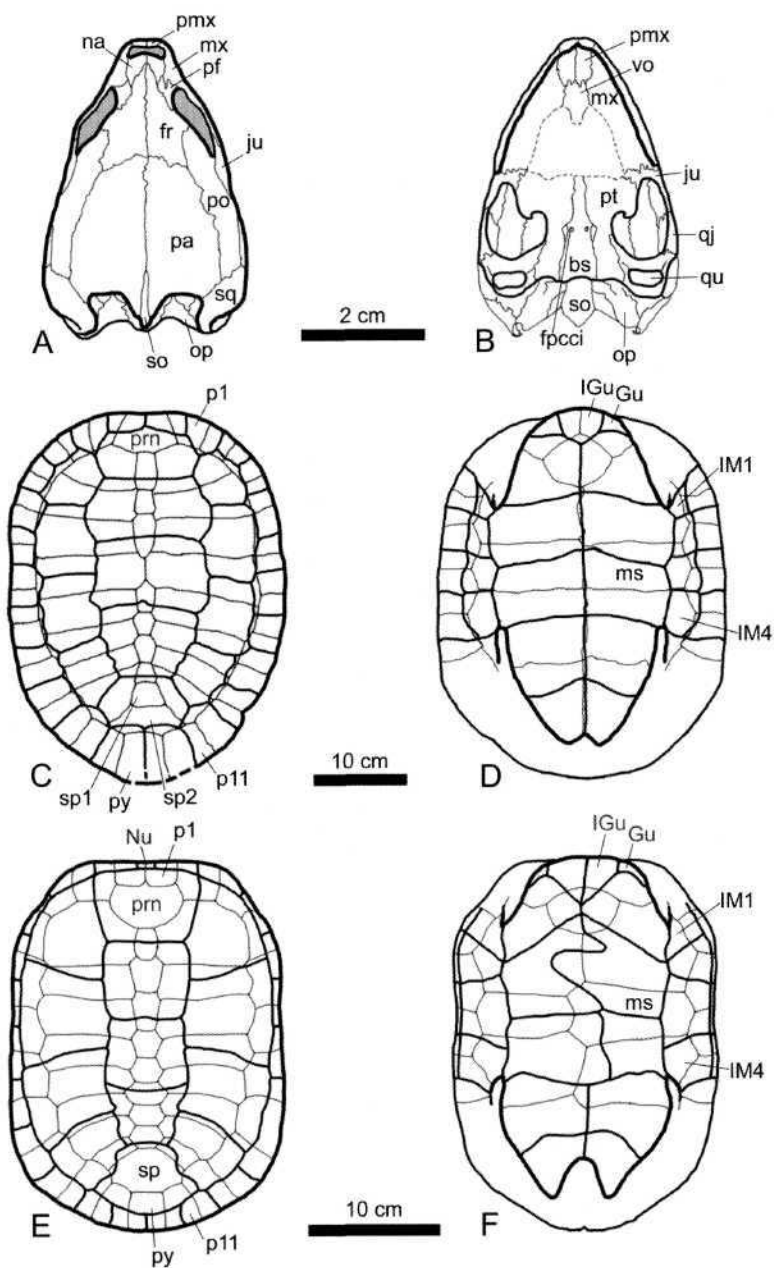
Die Gattung *Pleurosternon* Owen, 1853 (= *Mesochelys* Evans und Kemp, 1975) ist in Europa aus dem Zeitraum Oberjura bis Unterkreide belegt (EVANS und KEMP 1975, GAFFNEY 1996, LAPPARENT DE BROIN 2001). Sie zeichnet sich durch eine mit zahlreichen kleinen Grübchen skulpturierte Panzeroberfläche, eine Mediankerbe zwischen den Xiphiplatra und ein fehlendes Nuchalschild aus (GAFFNEY 1979a, HIRAYAMA et al. 2000; Abb. 69 A-D).

Desmemys Wegner, 1911 aus der Unterkreide von Deutschland besitzt große Carapax- und Plastralfontanellen und auf der Oberfläche der Vertebralia charakteristische radiale Falten (Plicae), die mit zunehmendem Alter verschwinden. Aufgrund des Erhaltungszustandes der Funde ist unklar, ob ein Nuchalschild vorhanden ist. Nach BRINKMAN et al. (2000) ist *Desmemys* mit *Dinohelys* Gaffney, 1979a aus dem Oberjura von Nordamerika nahe verwandt.

Compsemys Leidy, 1856 ist aus der Oberkreide bis zum Paläozän von Nordamerika sowie aus dem Paläozän von Europa bekannt (HUTCHISON 1987, LAPPARENT DE BROIN 2001). Die Zuordnung dieser Gattung zu den Pleurosternidae ist nicht ganz sicher. *Compsemys* ist entweder eine stark abgeleitete Pleurosternide oder aber eine basale Daiocryptodire (HUTCHISON und HOLROYD 2003): Der Panzer von *Compsemys* ähnelt durch seine Skulpturierung, den breiten Kontakt der Mesoplastra und die breiten Plastrallappen anderen Pleurosterniden (Abb. 69 E-F). Der Schädel entspricht jedoch durch die gemeinsame anteriore Naht zwischen den Pterygoiden und den Einschluß der Incisura columellae auris nicht den Familiencharakteristika. Der Panzer von *Compsemys* besitzt ein Nuchalschild.

Parvordnung Eucryptodira Gaffney, 1975a

Dieses Taxon wird auf zwei Synapomorphien begründet (GAFFNEY 1975a, 1996, GAFFNEY und MEYLAN 1988): (1) Carotisarterie wird völlig vom Pterygoid eingeschlossen und (2) Verlust der Mesoplastra. Eucryptodiren bestehen aus einigen relativ ursprünglichen Familien (Eurysternidae, Plesiochelyidae, Thalassemydidae, Xinjiangchelyidae), bei denen sich amphicoele Wirbel mit zentralen Artikulationen erhalten haben und dem Taxon Centrocryptodira, das alle anderen Eucryptodiren enthält. Centrocryptodiren besitzen im Unterschied zu den Eurysternidae, Plesiochelyidae, Thalassemydidae und Xinjiangchelyidae gut ausgeprägte Vertebralartikulationen. Alle erwähnten Taxa sind aus Europa bekannt.



Familie Eurysternidae Dollo, 1886

Zu dieser Familie werden mehrere Gattungen aus dem Oberjura Europas gestellt, die folgende Merkmale aufweisen (LAPPARENT DE BROIN et al. 1996, JOYCE 2000): (1) Carapax- und (2) Plastralfontanellen sind auch bei adulten Exemplaren vorhanden, (3) das Proneurale ist trapezförmig und deutlich eingekerbt, (4) es ist nur ein Nuchale vorhanden und (5) die Vertebraleschilder sind sehr breit. Außerdem ist der Schädel auffallend langsnäuzig und weist einen gut entwickelten sekundären Gaumen auf (LAPPARENT DE BROIN 2001). Unter einem sekundären Gaumen wird ein horizontales knöchernes Septum verstanden, das gewöhnlich von Palatina und Vomer gebildet wird und Nasen- und Mundhöhle trennt. Eine derartige Struktur tritt ansonsten verschiedentlich bei herbivoren oder durophagen Schildkröten auf. Hinsichtlich der Extremitätenmorphologie erinnern Eurysterniden an *Santanachelys* (Protostegidae) aus der Unterkreide (HIRAYAMA 1998): Der Humerus ist nicht modifiziert, aber die dritten bis fünften Finger sind leicht verlängert (im Gegensatz zu dem stark verlängerten zweiten bis vierten Finger bei rezenten Meeresschildkröten), wodurch eine kleine, paddelförmige Hand mit drei Klauen entsteht; die Vorderextremität ist länger als die Hinterextremität (GAILLARD et al. 2003). Die Eurysternidae werden genau wie Plesiochelyidae und Thalassemydidae für Meeresschildkröten gehalten, die das Littoral besiedelten (BROIN 1994). Fossile Weichteilabdrücke aus dem Oberjura von Solnhofen bestätigen die Ähnlichkeit der Extremitäten zu rezenten Meeresschildkröten (JOYCE 2001). LAPPARENT DE BROIN et al. (1996) betrachten die Eurysternidae als nahe verwandt mit den Plesiochelyidae.

Die bestbekannte eurysternide Gattung ist *Solnhofia* Gaffney, 1975e aus dem Oberjura von Deutschland (GAFFNEY 1975e, JOYCE 2000). *Solnhofia*-Fossilien erreichen Panzerlängen von 20 cm und zeichnen sich durch ausgesprochen große Schädel aus. Die Schädelänge kann bis zu 40 % der Panzerlänge betragen. Der Carapax von *Solnhofia* besitzt zwei Autapomorphien: ein großes Pygale wird über drei kleine, dünne Suprapygalia (= Metaneuralia) mit den Neuralia verbunden; die Vertebraleschilder sind rechteckig (Abb. 70 A-D).

Die für die Familie namensgebende Gattung *Eurysternum* Meyer, 1839 aus dem Oberjura von Deutschland weist als Besonderheiten eine tief eingekerbte

Abb. 69: Pleurosternidae: *Pleurosternon durlstonensis* (Evans und Kemp, 1975), Unterkreide von England. Schädel in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); nach EVANS und KEMP (1975). Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt. *Pleurosternon bullocki* (Owen, 1842), Oberjura von England. Panzer in Dorsal- (C) und Ventralansicht (D); aus SUKHANOV (1964). *Compsemys victa* Leidy, 1856, Paläozän der USA. Panzer in Dorsal- (E) und Ventralansicht (F); aus GAFFNEY (1972).

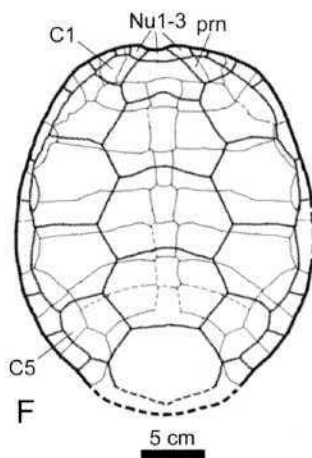
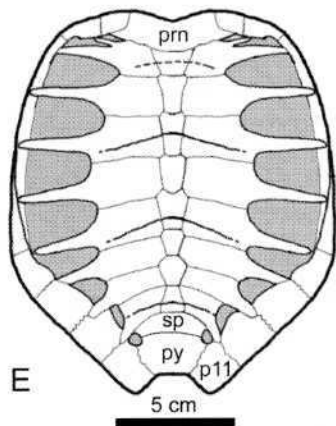
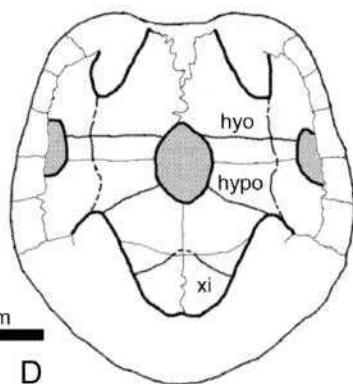
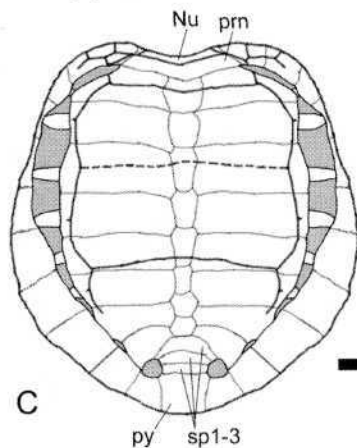
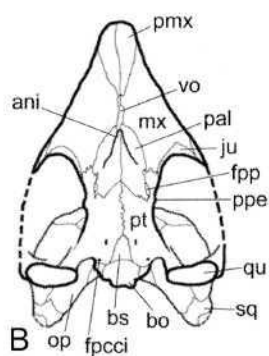
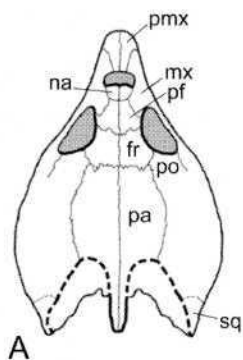
Pygalregion (Abb. 70 E) und einen im Vergleich zu *Solnhofia* kleinen Kopf auf, der nur 25 % der Carapaxlänge erreicht. Es ist nur ein Suprapygal vorhanden. Eine weitere Gattung aus dem Oberjura von Deutschland, *Palaeomedusa* Meyer, 1860 (Abb. 70 F), wurde lange als Juniorsynonym von *Eurysternum* angesehen. *Palaeomedusa* besitzt mehrere für Eurysterniden ungewöhnliche Merkmale (drei Nuchalschilder, fünf Costalpaare, trapezförmiges Proneurale, keine Carapaxfontanellen), die Beziehungen zur Familie Plesiochelyidae andeuten könnten (JOYCE 2003). Suprapygalia sind bei *Palaeomedusa* aufgrund des Erhaltungszustandes der Fossilien nicht überliefert.

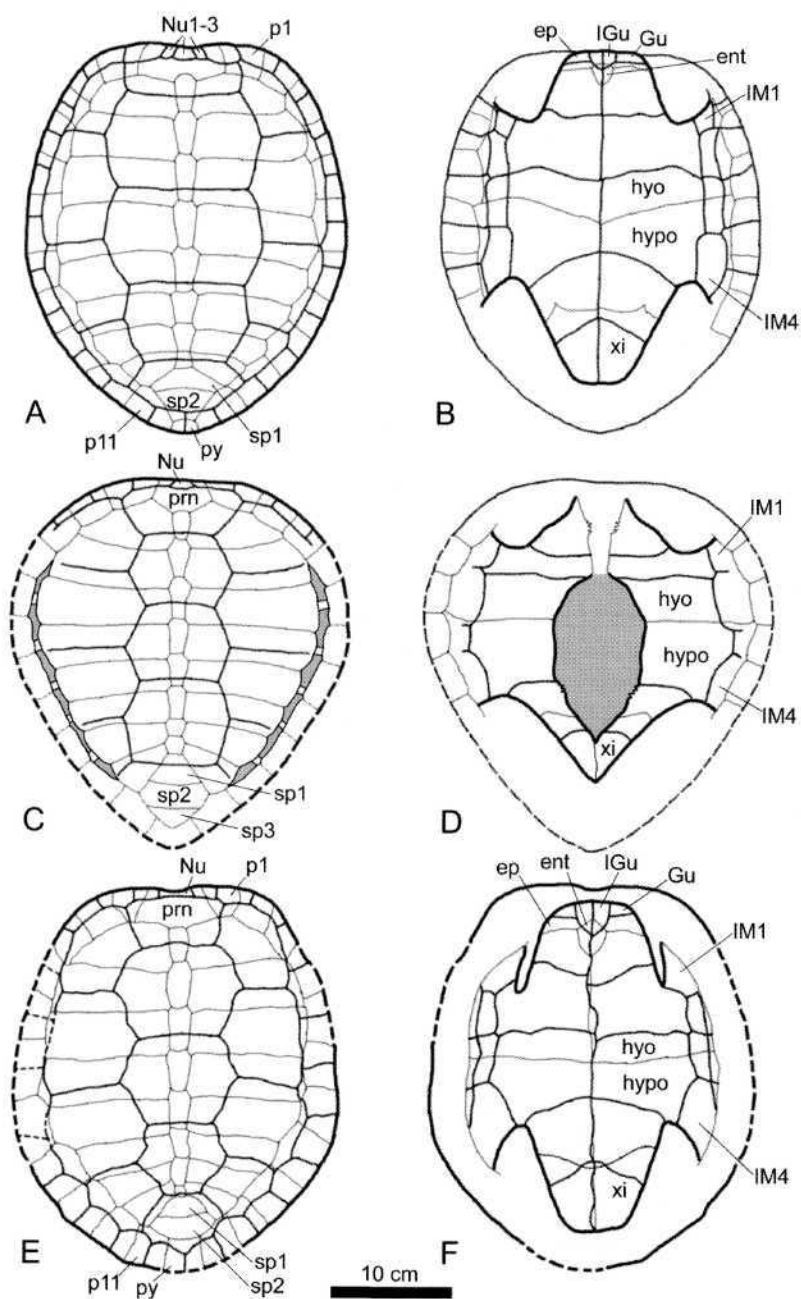
Familie Plesiochelyidae Baur, 1888

Die Plesiochelyidae unterscheiden sich von den Eurysternidae durch fehlende Panzerfontanellen, eine knöcherne Carapax-Plastron-Verbindung mit echten Suturen, starke Plastralstreben, den Besitz von drei (statt nur einem) Nuchalschild, ein rechteckiges Proneurale und durch ein kleines Pygale (HIRAYAMA et al. 2000, JOYCE 2000). Epiplastra und Entoplastron sind bei Plesiochelyiden gut ausgebildet und miteinander verbunden, während diese Plastralknochen bei Eurysterniden nicht überliefert sind. Dies könnte darauf hindeuten, daß sie entweder nicht mit den übrigen knöchernen Plastralelemente verbunden oder sogar gar nicht ossifiziert waren (JOYCE 2000). Anhand der Schädelmorphologie nahm GAFFNEY (1975c, 1976) an, daß die Plesiochelyidae die Schwestergruppe zu den Chelonioiden bilden. Später erwiesen sie sich jedoch als ursprüngliche Eucryptodiren ohne nähere Beziehungen zu den Chelonioidea (GAFFNEY und MEYLAN 1988).

Plesiochelyiden sind nur aus Europa, und zwar vom Oberjura bis zur Unterkreide bekannt (LAPPARENT DE BROIN et al. 1996, HIRAYAMA et al. 2000, LAPPARENT DE BROIN 2001). Derzeit werden vier Genera unterschieden (HIRAYAMA et al. 2000, LAPPARENT DE BROIN 2001). Die Gattung *Plesiochelys* Rütimeyer, 1873 wurde für große oberjurassische Schildkröten mit Panzerlängen

Abb. 70: Eurysternidae: *Solnhofia parsonsi* Gaffney, 1975, Oberjura von Europa. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Schädels, Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); aus GAFFNEY (1975e). Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt. Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (C) und Ventralansicht (D); nach Abbildungen in JOYCE (2000). Fontanellen sind grau dargestellt. *Eurysternum wagleri* Meyer, 1860, Oberjura von Deutschland. Panzer in Dorsalansicht (E); ergänzt nach JOYCE (2000) aus ZITTEL (1877). Fontanellen sind grau dargestellt. *Palaeomedusa testa* Meyer, 1860, Oberjura von Deutschland. Rekonstruktion des Panzers, Dorsalansicht (F); nach einer Abbildung in JOYCE (2003).





von 40-60 cm aufgestellt (Abb. 71 A-B). *Hylaeochelys* Lydekker, 1889 aus der Unterkreide von England weist als Besonderheit sehr breite Vertebralia und nur ein einziges Nuchale auf. Der unter dem Namen *Dorsetochelys delairi* Evans und Kemp, 1976 beschriebene Schädel aus der Unterkreide von England könnte nach Auffassung von HIRAYAMA et al. (2000) und MILNER (2004) zu *Hylaeochelys* oder einer anderen Gattung gehören.

Familie Thalassemydidae Zittel, 1889

Diese Familie enthält nur eine einzige monotypische Gattung (*Thalassemys* Rüttimeyer, 1873) mit der Art *T. hugii* Rüttimeyer, 1873 aus dem Oberjura der Schweiz (Abb. 71 C-D). Nach LAPARENT DE BROIN et al. (1996) und JOYCE (2003) gehören weitere Arten, die früher zu *Thalassemys* gestellt wurden, zu anderen Gattungen. Es handelt sich bei *T. hugii* um eine große Schildkröte mit einer Panzerlänge von maximal 60 cm, die sich durch eine sehr große Plastralfontanelle auszeichnet. Im Unterschied zu den Eurysternidae sind bei *T. hugii* die drei Suprapygalia (= Metaneuralia) gut entwickelt. Sie sind verglichen mit den drei Suprapygalia von *Solnhofia* relativ größer. Außerdem erreichen an der Brücke von *T. hugii* Plastralstreben die Pleuralia des Carapax. Von Plesiochelyiden unterscheidet sich *T. hugii* durch ihren flachen herzförmigen Carapax, der hinten zeitlebens Fontanellen behält (JOYCE 2000).

Familie Xinjiangchelyidae Nessov in Kaznyshkin et al., 1990

Diese Familie unterscheidet sich von anderen ursprünglichen Eucryptodiren dadurch, daß die Costal-Marginal-Naht auf den Pleuralia liegt (und nicht wie bei den meisten anderen Schildkröten auf den Peripheralia), durch dorsale Fortsätze auf den Epiplastra (ein ursprüngliches Merkmal), eine ligamentöse Carapax-Plastron-Verbindung, Plastralstreben, die nur die Peripheralia erreichen und bis auf das Hypoplastron nach vorn reichende Analia (KAZNYSHKIN et al. 1990, PENG und BRINKMAN 1993, SUKHANOV 2000). Die Xinjiangchelyidae sind fortschrittlicher als die Plesiochelyiden und verwandte Taxa, da sie am Schädel eine exten-

Abb. 71: Plesiochelyidae: *Plesiochelys solodurensis* Rüttimeyer, 1873, Oberjura der Schweiz. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); aus BRÄM (1965). Panzerlänge ca. 45 cm. Thalassemydidae: *Thalassemys hugii* Rüttimeyer, 1873, Oberjura der Schweiz. Panzer in Dorsal- (C) und Ventralansicht (D); aus BRÄM (1965). Panzerlänge 63 cm. Fontanellen sind grau dargestellt. Xinjiangchelyidae: *Brodiechelys brodiei* (Lydekker, 1889), Unterkreide von England. Panzer in Dorsal- (E) und Ventralansicht (F); aus HIRAYAMA et al. (2000).

sive randliche Reduktion der hinteren Temporalregion aufweisen, die Caudalwirbel procoel und opisthocoel und die Vertebralia schmaler sind (HIRAYAMA et al. 2000). Xinjiangchelyiden sind hauptsächlich aus dem Mittel- bis Oberjura von Asien bekannt; vor kurzem wurden jedoch auch aus der Unterkreide von Europa Fossilien als zu dieser Familie gehörig identifiziert (HIRAYAMA et al. 2000). Der einzige europäische Vertreter ist demnach *Brodiechelys* Nopcsa, 1928 aus der Unterkreide von England. Diese Gattung unterscheidet sich von asiatischen Xinjiangchelyiden dadurch, daß das fünfte Vertebrale auf dem knöchernen Carapax bis auf das Pygale reicht, während bei den asiatischen Formen die Vertebral-Marginal-Naht in der Region des vor dem Pygale gelegenen Suprapygales (= Metaneurales) liegt.

Neue Untersuchungen zeigen, daß die Xinjiangchelyidae eine Gruppe laurasiatichen Ursprungs sind (HIRAYAMA et al. 2000); ihr Vorkommen in der Unterkreide von Europa ist daher als Relikt zu interpretieren. Die neuesten Arbeiten (GAFFNEY 1996, GAFFNEY et al. 1998, BRINKMAN und WU 1999, HIRAYAMA et al. 2000) betrachten die Xinjiangchelyidae als Schwestergruppe der Centrocryptodira (siehe unten).

Centrocryptodira Gaffney und Meylan, 1988

Dieses Taxon wird durch procoele oder opisthocoele Cervicalwirbel mit ausgeprägten Artikulationen charakterisiert (GAFFNEY und MEYLAN 1988). Nach GAFFNEY (1996) sind in dieser Gruppe die Familien Meiolaniidae, Sinemydidae/Macrobaenidae und das Taxon Polycryptodira Gaffney, 1984 enthalten. In den Polycryptodira werden sämtliche rezenten Cryptodiren und nahe verwandte fossile Formen zusammengefaßt. Die Arbeit von HIRAYAMA et al. (2000) kommt zum Schluß, daß die Meiolaniidae ursprüngliche Eucryptodiren sind und daher nicht zu den Centrocryptodira gehören. Meiolaniidae kennt man nur von der Südhemisphäre, namentlich aus dem Eozän, möglicherweise auch aus der Kreidezeit von Argentinien und aus dem Miozän bis zum Pleistozän von Australien und nahe gelegenen Inseln (GAFFNEY 1996). Die Sinemydidae/Macrobaenidae sind ein Komplex asiatischer und nordamerikanischer Taxa aus dem Oberjura bis Paläozän, die als nahe Verwandte rezenter Cryptodiren betrachtet werden (PARHAM und HUTCHISON 2003). Die Polycryptodira enthalten die Überfamilien Chelydroidea, Chelonioidea, Trionychoidea und Testudinoidea. Polycryptodiren werden hauptsächlich durch morphologische Strukturen charakterisiert, die mit der Entwicklung des Hals-Rückzugsmechanismus in Zusammenhang stehen (HIRAYAMA et al. 2000). Innerhalb des Taxons Polycryptodira sind die Schwestergruppenbeziehungen unklar. Gewöhnlich werden die Chelydroidea als Schwesertaxon aller anderen Polycryptodiren betrachtet (GAFFNEY 1996, HIRAYAMA et al. 2000). Letztere besitzen als Synapomorphie procoele

Caudalwirbel und werden darauf bezugnehmend unter dem Namen Procoelocryptodira Gaffney, 1984 zusammengefaßt. Innerhalb der Procoelocryptodira sollen die Chelonioidea das Schwestertaxon zu den Trionychoidea und Testudinoidea bilden, die im Taxon Chelomacryptodira Gaffney, 1984 vereinigt werden. Als gemeinsames abgeleitetes Merkmal des Taxons Trionychoidea + Testudinoidea wird gewertet, daß sich Postorbitale und Squamosum nicht berühren. Eine weitere Synapomorphie soll die massive Verbindung zwischen Carapax und Plastron über Knochennähte (Suturen) darstellen; der plesiomorphe Merkmalszustand ist eine ligamentöse Verbindung von Rücken- und Bauchpanzer, wie man sie bei den ursprünglichen Xinjianchelyiden, Macrobaeniden oder auch bei den Chelydriden antrifft. Bei Trionychiden wurde die knöcherne Carapax-Plastron-Verbindung allerdings sekundär wieder reduziert (GAFFNEY und MEYLAN 1988, BRINKMAN und WU 1999).

Nach der Untersuchung von BRINKMAN und WU (1999) sollen jedoch die Chelonioidea, und nicht die Chelydroidea, die Schwestergruppe aller anderen Polycryptodira darstellen. Die Chelydroidea sollen nach BRINKMAN und WU (1999) das Schwestertaxon zu den Chelomacryptodira = Trionychoidea + Testudinoidea bilden. Andere Autoren wiederum betrachten die Chelydroidea als Schwestergruppe zu den Testudinoidea, während Chelonioidea und Trionychoidea mit diesen Taxa nur weitläufig verwandt sein sollen (HIRAYAMA 1985, DANILOV 2001). Wenn molekulare Daten einbezogen werden, spricht jedoch einiges dafür, daß Trionychoiden nicht monophyletisch sind. Ein Teil der Trionychoidea (Trionychidae + Carettochelyidae = Trionychia) soll demnach die Schwestergruppe zu allen anderen rezenten Cryptodiren bilden, während die übrigen Trionychoidea (Kinosternidae + Dermatemydidae) zu einem Taxon gehören sollen, das außerdem die Chelonioidea enthält. Dieses Taxon plus Testudinoidea soll wiederum die Schwestergruppe zu den Chelydroidea bilden (SHAFFER et al. 1997). Aufgrund der offensichtlichen Unsicherheit der Verwandtschaftsbeziehungen werden die Überfamilien im folgenden in alphabetischer Reihenfolge abgehandelt.

Überfamilie Chelonioidea Oppel, 1811

Die folgenden Merkmale stellen die wichtigsten Synapomorphien der Chelonioidea dar (HIRAYAMA 1994): (1) Verlust des Foramen praepalatinum; (2) Coracoid gleichlang wie Humerus; (3) Humerus gleichlang wie Femur, mit fast geradem Schaft und einem seitlichen, distal zum Humeruskopf gelegenen Fortsatz; (4) dritter bis fünfter Finger langgestreckt, ohne bewegliche Artikulationen; (5) Carpalia und Tarsalia abgeflacht, mit verkleinerter gemeinsamer Oberfläche. Die meisten der angeführten Merkmale stehen im Zusammenhang mit der Umformung der Vordergliedmaßen in Flossen, die die charakteristische

Fortbewegungsweise von Chelonioidea widerspiegeln (ZANGERL 1953), das „Fliegen unter Wasser“.

Chelonioiden sind im Fossilbericht seit der Unterkreide (oberes Aptium) bekannt und sind rezent mit mehreren Formen vertreten (siehe unten sowie den vorliegenden Handbuchband). Interessanterweise waren die kreidezeitlichen Chelonioiden wesentlich diverser als die rezenten Formen, sowohl was die Morphologie als auch was die ökologische Einnischung angeht. Während die meisten rezenten Meeresschildkröten große Verbreitungsgebiete besiedeln und teilweise sogar als Kosmopoliten angesprochen werden müssen, waren die meisten mesozoischen Meeresschildkröten endemische Formen mit kleinen Arealen (HIRAYAMA 1997).

Aus welchen mesozoischen Schildkröten Chelonioiden tatsächlich hervorgingen, bleibt ebenso umstritten wie die Beziehungen zu anderen Gruppen, namentlich den Macrobaenidae oder den Plesiochelyidae (GAFFNEY 1976, PARHAM und HUTCHISON 2003). Die Überfamilie Chelonioidea umfaßt drei Familien: (1) Cheloniidae, (2) Protostegidae und (3) Dermochelyidae. Ursprüngliche Taxa, die manchmal zu den Familien Toxochelyidae und Osteopygidae gestellt werden, faßt man heute als Vertreter der Cheloniidae auf (siehe unten).

Neuere phylogenetische Analysen der Chelonioidea lassen die Cheloniidae als Schwestergruppe zu einem aus Protostegidae + Dermochelyidae gebildeten Taxon erscheinen (HIRAYAMA 1994, 1997, 1998, HIRAYAMA und CHITOKU 1996). LAPPARENT DE BROIN (2001) betrachtet dieses Taxon unter dem Namen Dermochelyoidea als eigene Überfamilie und stellt sie gleichberechtigt neben die Chelonioidea, die hier nur die Familie Cheloniidae enthalten. Nach HIRAYAMA (1997) haben die Dermochelyoidea ihre flossenartigen Vordergliedmaßen konvergent zu den Cheloniiden entwickelt. Gemeinsame abgeleitete Merkmale von Protostegidae und Dermochelyidae sind (1) ein sehr länglich geformtes Coracoid, (2) ein großer Lateralfortsatz am Pubis, (3) ein sehr langgestrecktes Plastron, (4) rechteckige (statt wie bei Cheloniiden hexagonale) Neuralia, (5) kurze Cervicalwirbel mit fast runder Gelenkfläche und ohne doppelte Zentralartikulation; (6) außerdem schaut die Gelenkfläche der ersten Thoracalwirbel nach vorne (HIRAYAMA 1994, 1998). Alle drei chelonioiden Familien, die Cheloniidae, Protostegidae und Dermochelyidae sind im Fossilbericht Europas vertreten. In LAPPARENT DE BROIN (2001) und AVERIANOV (2002) finden sich Übersichten zu europäischen Funden dieser Gruppen.

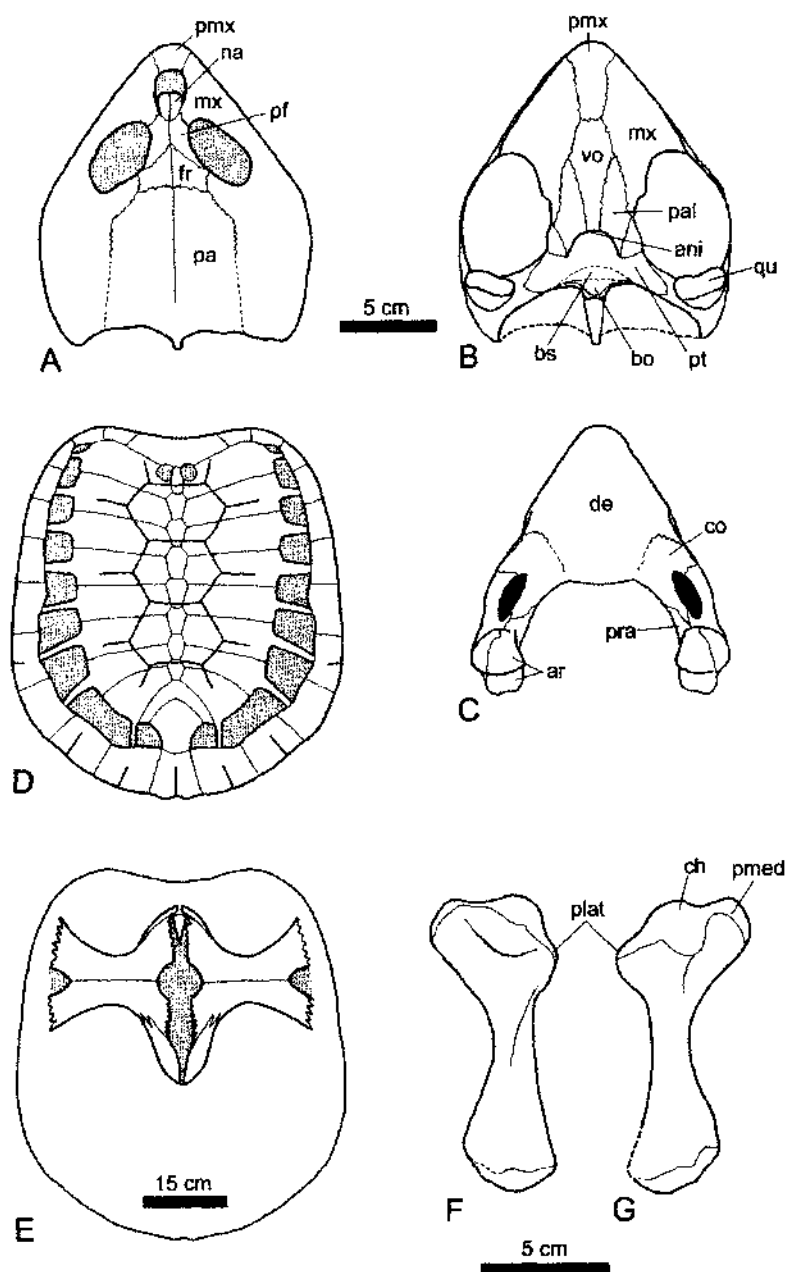
Familie Cheloniidae Oppel, 1811

Diese Familie wird über folgende Synapomorphien definiert (HIRAYAMA 1994): (1) Beginnende Ausbildung eines sekundären Gaumens unter Beteiligung des Palatinums; (2) Apertura narium interna wird unter Ausschluß der Maxillaren völlig durch die Palatina und das Vomer gebildet; (3) Basisphenoid mit ventra-

lem, V-förmigem Kamm; (4) Cervicalwirbel länglicher und mit viel größeren Zentralartikulationen als bei Protostegiden und Dermochelyiden; (5) zwischen fünftem und sechstem Halswirbel ist eine doppelte Gelenkung vorhanden; (6) vordere Artikulation der ersten Thoracalwirbel anteroventral ausgerichtet; (7) Ulna und Radius unter Ausbildung prominenter Rugositäten am Distalende eng zusammengewachsen; (8) Becken mit großem, konfluentem Thyroidfenster. Nach HIRAYAMA (1994) deutet die sehr variable Morphologie des Gaumendachs bei Cheloniiden auf eine Adaptation an verschiedene benthische Nahrungsquellen hin, obwohl die Gliedmaßen längst nicht so stark wie bei Dermochelyiden oder fortschrittlichen Protostegiden an eine pelagische Lebensweise angepaßt sind.

Zu den Cheloniidae gehören die meisten rezenten Meeresschildkrötenarten (ERNST et al. 2000; siehe auch den vorliegenden Handbuchband). Die ursprünglichste Gattung aus der unmittelbaren Cheloniiden-Verwandtschaft ist *Toxochelys* Cope, 1873 aus der Oberkreide von Nordamerika. Die Systematik der Cheloniidae ist ziemlich verwirrend (siehe PARHAM und FASTOVSKY 1997 und JOYCE und BEVER 2005 im vorliegenden Handbuch-Band). Um hier mehr Klarheit zu schaffen, wurde in einigen neueren Arbeiten (LAPPARENT DE BROIN 2001, LYNCH und PARHAM 2003) vorgeschlagen, den Begriff „Cheloniidae sensu lato“ auf alle Taxa anzuwenden, die einen letzten gemeinsamen Vorfahren mit den rezenten Cheloniidae, jedoch nicht mit den Dermochelyidae oder Protostegidae besitzen, während der Name „Cheloniidae sensu stricto“ auf die Krongruppe beschränkt werden soll, zu der auch die rezenten Cheloniidae gehören. Folgt man diesem Vorschlag, so sind zu den „Cheloniidae sensu lato“ neben der Krongruppe mit den rezenten Cheloniidae (= Cheloniidae sensu stricto) auch die Vertreter der früher als eigenständig betrachteten Familie Toxochelyidae Baur, 1895 zu stellen, z. B. die bekannte Gattung *Allopleuron* Baur, 1888. Auch *Eucastes* Cope, 1867 (siehe unten) und die „Eochelyinae Moody, 1968“ gehören hierher. Wie von FASTOVSKY (1985) gezeigt werden konnte, sind die Toxochelyidae paraphyletisch. Das wichtigste Merkmal der Toxochelyidae, ein kleines Plastron mit schmaler Brücke, stellt für chelonioiden Schildkröten einen ursprünglichen Merkmalszustand dar, der höchstwahrscheinlich mit der schwachen Ausbildung der Schulter- und Beckengürtel bei diesen Schildkröten in Zusammenhang steht (HIRAYAMA 1994).

LYNCH und PARHAM (2003) haben kürzlich vorgeschlagen, den Namen *Eucastes* Cope, 1867 für eine bislang unter Osteopyginae Zangerl, 1953 (oder Osteopygidae) bekannte Gruppe zu verwenden, da sich herausgestellt hat, daß der Panzer des Typusexemplares von *Osteopygis* Cope, 1868b in Wirklichkeit ein Vertreter der Familie Macrobaenidae ist, während der Schädel zu einer charakteristischen Cheloniiden gehört (PARHAM 2003). Die Gattung *Eucastes* wird durch einen extrem langgestreckten sekundären Gaumen und einen breiten, flachen Unterkiefer charakterisiert (Abb. 72). Diese Merkmale stellen eine Anpassung an harte Nahrung dar (GAFFNEY 1979c). Fossilien von *Eucastes* lassen eine globale



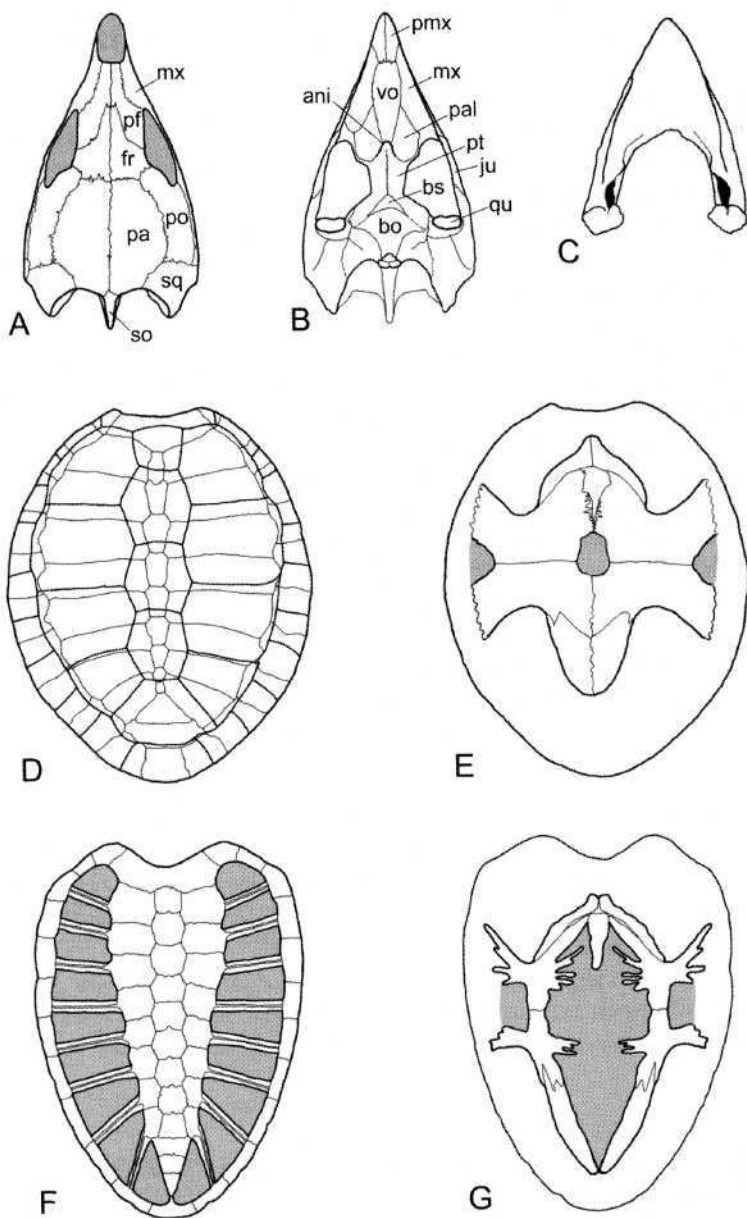
Verbreitung vermuten. In Nordamerika sind Funde aus der Oberkreide bis zum Miozän bekannt; in Südamerika kennt man *Euclastes* von der Oberkreide bis zum Paläozän und in Europa vom Paläozän bis Eozän (LYNCH und PARHAM 2003).

Zu den „Eochelyinen“, die auch als „eozäne Stamm-Cheloniinen“ bekannt sind (MOODY 1968, PARHAM und FASTOVSKY 1997) gehören drei Taxa aus dem Eozän von Europa, namentlich *Argillochelys* Lydekker, 1889, *Eochelone* Dollo, 1903 und *Puppigerus* Cope, 1871 (Abb. 73 A-E). Diese Gruppe dürfte paraphyletisch sein, da sie über keine Synapomorphien verfügt (PARHAM und FASTOVSKY 1997). „Eochelyinen“ sind fortschrittlicher als *Euclastes*, da sie einige Anpassungen an eine vermutlich pelagische Lebensweise zeigen (Verlust der beweglichen Gelenkungen im Handskelett, gerade Humeri, längliche und/oder reduzierte Plastr). Sehr interessant ist die große Variabilität der Gaumen- und Unterkiefermorphologie bei eochelyinen Schildkröten: Jede Gattung zeigt hier eine andere Merkmalsausprägung. *Puppigerus* besitzt einen gut entwickelten sekundären Gaumen, jedoch im Unterschied zu den anderen Taxa nur eine schwach ausgebildete Unterkiefersymphyse. *Eochelone* fehlt ein sekundärer Gaumen. Bei *Argillochelys* kommt zwar ein sekundärer Gaumen vor, dieser ist allerdings im Unterschied zu *Puppigerus* stark eingekerbt (PARHAM und FASTOVSKY 1997).

Allopleuron aus der Oberkreide der Niederlande (Abb. 73 F-G) zeigt eine komplexe Kombination von vermutlich ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen, die in ähnlicher Form auch bei Protostegiden und Dermochelyiden auftreten können (HIRAYAMA 1994). So fehlen bei *Allopleuron* die epidermalen Panzerschilder völlig und der knöcherne Panzer ist stark reduziert, so daß *Allopleuron* frappierend an *Eosphargis*, einen eozänen Vertreter der Dermochelyidae erinnert. Der Schädel von *Allopleuron* und das übrige Postcranialeskelett weisen jedoch eine große Ähnlichkeit zu Cheloniiden auf. Die phylogenetische Position von *Allopleuron* ist aufgrund dieser rätselhaften Merkmalskombination bis zum heutigen Tag umstritten. Manche Autoren rücken *Allopleuron* in die nahe Verwandtschaft der Protostegidae und Dermochelyidae (GAFFNEY und MEYLAN 1988), andere sehen in ihr einen Stammgruppenvertreter der Cheloniidae (HIRAYAMA 1997, MULDER 2003).

Neben den eben abgehandelten Taxa gehört eine ganze Reihe von problematischen Fossilformen aus Europa zu den Cheloniidae sensu lato. Hier sind etwa die Gattungen *Dollochelys* Zangerl, 1971 (Oberkreide bis Oligozän von Belgien

Abb. 72: Cheloniidae: *Euclastes* (= *Erquilinnesia*) *gosseleti* (Dollo, 1886), unteres Eozän von Belgien. Schädel in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B). Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt. Unterkiefer in Dorsalansicht (C) und Panzer in Dorsal- (D) und Ventralansicht (E). Fontanellen sind grau dargestellt. Linker Humerus in Dorsal- (F) und Ventralansicht (G); aus ZANGERL (1971).



und Deutschland) und *Oligochelone* Dollo, 1909 (Oligozän von Belgien), *Glarichelys* Zangerl, 1958 (Oligozän der Schweiz) und *Rupelchelys* Karl und Tichy, 1999 (Oligozän von Deutschland) zu nennen (LAPPARENT DE BROIN 2001, KARL 2002).

Die Krongruppe Cheloniidae sensu stricto entspricht der Unterfamilie Cheloniinae mancher Autoren (PARHAM und FASTOVSKY 1997) und schließt alle rezenten Vertreter der Cheloniidae ein (vgl. JOYCE und BEVER 2005 in diesem Band). Charakteristisch für diese Gruppe sind ein sogenannter „cheloniider Humerus“ mit gestrecktem, breitem Schaft sowie V-förmigem Seitenfortsatz und einige weitere Merkmale von Hirnkapsel und Schultergürtel (HIRAYAMA 1994). Wichtige fossile Vertreter der Cheloniidae sensu stricto sind die miozänen Gattungen *Syllomus* Cope, 1896 aus Nordamerika und Japan und *Procolpochelys* Hay, 1908 aus Nordamerika und Europa (HIRAYAMA 1994, LYNCH und PARHAM 2003). *Syllomus* wird entweder in die Verwandtschaft der rezenten Gattung *Natator* McCulloch, 1908 gerückt oder als Schwestertaxon zu allen anderen Cheloniidae sensu stricto betrachtet (HIRAYAMA 1994, PARHAM und FASTOVSKY 1997). *Procolpochelys* wurde von ZANGERL und TURNBULL (1955) aufgrund der Panzermorphologie in die Tribus Caretteni (= *Caretta* + *Lepidochelys*) gestellt. Aus dem Miozän und Pliozän Europas bekannte cheloniide Fossilien gehören entweder zur Gattung *Trachyaspis* Meyer, 1843 oder stellen wahrscheinlich bereits Vertreter der rezenten Gattungen *Caretta* Rafinesque, 1814 oder *Chelonia* Brongniart, 1800 dar (LAPPARENT DE BROIN 2001).

Familie Protostegidae Cope, 1872a

Diese Familie wurde von HIRAYAMA (1994) über folgende Synapomorphien charakterisiert: (1) Großes Jugale mit beinahe geradliniger ventraler Begrenzung erreicht Quadratum; (2) hinterer Teil des Vomer reduziert, Palatina treffen sich daher median; (3) Pterygoid verdickt, wodurch es an der Schädeloberfläche die Mandibularartikulation des Quadratus erreicht; (4) Foramen posterius canalis carotici interni liegt zwischen Basisphenoid und Pterygoid; (5) Lateralfortsatz des Humerus auf den Vorderteil des Schafts beschränkt, dadurch in Ventralansicht nicht gut sichtbar; (6) mittlerer Teil des Radius nach vorn gebogen; (7) Hyo- und Hypoplastra groß, sternförmig.

Zu dieser Familie werden mehr als zehn Gattungen gestellt, die aus dem Oberjura bis zur Unterkreide von Südamerika, der Unterkreide von Australien, der

Abb. 73: Cheloniidae: *Puppigerus camperi* (Gray, 1831a), Eozän von Europa. Schädel in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); Unterkiefer in Dorsalansicht (C). Panzer in Dorsal- (D) und Ventralansicht (E); aus MOODY (1974). *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831a), Oberkreide von Europa. Panzer in Dorsal- (F) und Ventralansicht (G); aus MULDER (2003). Orbitae, Nasenöffnung und Fontanellen sind grau dargestellt.

Mittelkreide von Europa und der Oberkreide von Nordamerika und Japan stammen (HIRAYAMA 1997, LAPPARENT DE BROIN 2001). Meist werden die Protostegidae in zwei Unterfamilien eingeteilt, die Chelospharginae Zangerl, 1953 und die Protosteginae (ZANGERL 1953, GAFFNEY und MEYLAN 1988, HOOKS 1998). Die Chelospharginae sind ursprüngliche Formen, bei denen die Nasalia, Epiplastra und epidermale Carapaxschilder erhalten geblieben sind, während diese Merkmale bei Protosteginen verloren gingen.

HIRAYAMA (1994, 1997, 1998) stellt mehrere problematische Taxa (*Desmatochelys* Williston, 1894, *Rhinochelys* Seeley, 1869, *Notochelone* Lydekker, 1889) zu den Protostegidae. Diesem Autor verdanken wir auch den ältesten bislang beschriebenen Vertreter dieser Familie, *Santanachelys* Hirayama, 1998 aus der gleichnamigen Santana-Formation (Unterkreide) von Brasilien. Eine Besonderheit von *Santanachelys* ist, daß am ersten und zweiten Finger bewegliche Artikulationen erhalten geblieben sind. Die dritten bis fünften Finger von *Santanachelys* sind leicht verlängert, während bei den rezenten Meeresschildkröten die zweiten bis vierten Finger stark verlängert sind. Dies könnte darauf hindeuten, daß bei Protostegiden und anderen Chelonioiden paddelartige Extremitäten mit unbeweglichen Metacarpalia und verlängerten Fingern konvergent entstanden sind (HIRAYAMA 1998).

Protostegiden waren in der Unter- und Mittelkreide (Albium bis Turonium) die dominanten chelonioiden Meeresschildkröten. Einige protostegide Gattungen (*Desmatochelys* Williston, 1894, *Protostega* Cope, 1871) waren wahrscheinlich kosmopolitisch verbreitet. Da der Schädelbau von Protostegiden etwas an rezente molluscivore Schildkröten (z. B. an *Malayemys*) erinnert, glaubt HIRAYAMA (1994), daß diese Meeresschildkröten Nahrungsspezialisten waren, die hartschalige planktische Beutetiere fraßen. Hier kommen etwa Ammoniten in Frage. Die Extremitätenmorphologie läßt darauf schließen, daß Protostegiden vor allem im oberflächennahen Wasserschichten lebten und keine besonders guten Taucher waren (HIRAYAMA 1997). Der Fossilbericht läßt bei dieser Familie einen gerichteten Wandel einiger Merkmale erkennen. Hier sind der immer größer und massiver werdende Schädel bis hin zu einer ausgesprochenen Megacephalie, die relativ zum Panzer ansteigende Extremitätengröße, der zunehmende Verlust von Hornschildern auf dem Panzer, die immer stärker reduzierte Ossifikation des Panzers (insbesondere des Carapax) sowie eine deutliche Steigerung der Körpergröße zu nennen. Diese Entwicklung fand mit der riesenhaften Gattung *Archelon* Wieland, 1896 aus dem oberen Campanium (Oberkreide) von Nordamerika ihren Höhepunkt. *Archelon* wies bei einer maximalen Schädellänge von ca. 60 cm Panzerlängen von bis zu 2 m auf (SUKHANOV 1964) und war eine der größten bekannten Schildkröten überhaupt. In der ausgehenden Kreidezeit (Maastrichtium) kam es zu einem drastischen Rückgang protostegider Meeresschildkröten, die noch im Maastrichtium völlig ausstarben (HIRAYAMA 1997). Sie stellen damit ein Beispiel für das Massenaussterben an der Kreide-Tertiär-Grenze dar.

Die bestbekannte europäische Protostegide ist *Rhinochelys* Seeley, 1869 (Chelospharginae) aus der mittleren Kreidezeit (mittleres Albium bis unteres Cenomanium) von England, von der man jedoch nur den Schädel und Extremitätenknochen kennt (Abb. 74 A-F). Die aus denselben Fundschichten anhand des Panzers beschriebene Gattung *Cimochelys* Owen, 1842 (Abb. 74 G-H) könnte allerdings ein älteres Synonym von *Rhinochelys* darstellen (COLLINS 1970, HIRAYAMA 1997, HOOKS 1998, LAPPARENT DE BROIN 2001). *Rhinochelys*/*Cimochelys* sind Protostegiden mit einigen ursprünglichen Merkmalen. Der Schädel von *Rhinochelys* ist maximal 65 mm lang und weist noch Nasalia und ein Foramen palatinum posterior auf. Dieses Foramen ist bei den meisten Schildkröten vorhanden, so auch bei ursprünglichen Protostegiden (*Santanachelys*, *Rhinochelys*) und Cheloniiden, fehlt aber bei fortschrittlichen Protostegiden wie *Protostega* und *Archelon*, bei Cheloniiden und Dermochelyiden. Auf der Mahlfläche des Unterkiefers von *Rhinochelys* ist ein sagittaler Grat vorhanden. Der *Cimochelys* zugeschriebene Panzer zeigt noch eine Carapaxbeschilderung, während wie bei anderen Protostegiden Plastralschilder bereits fehlen. *Cimochelys* besitzt schon sternförmige Hyo- und Hypoplastra (COLLINS 1970, HIRAYAMA 1997).

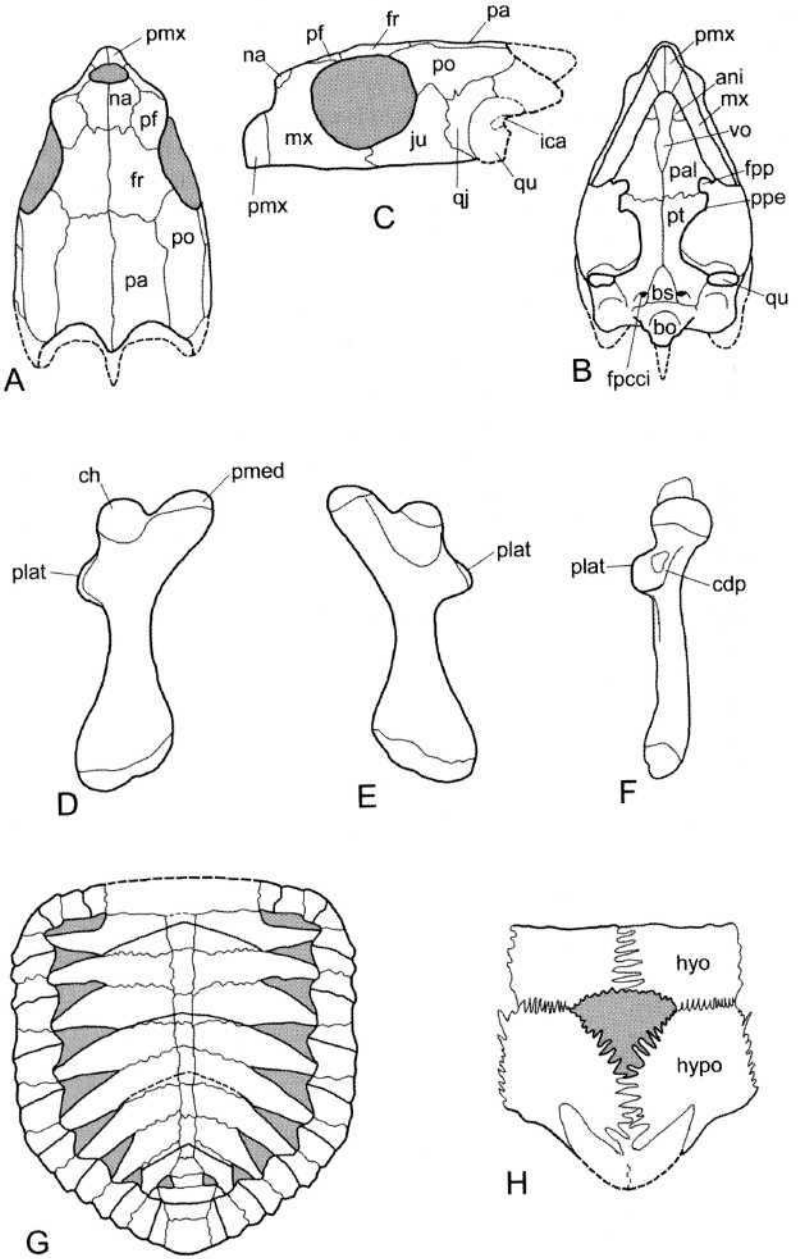
Archelon, ein typischer Vertreter der Protosteginae, der bis vor kurzem nur aus der Oberkreide der USA bekannt war (HOOKS 1998), wurde kürzlich auch aus der europäischen Oberkreide nachgewiesen (KARL 2002). *Archelon* zeichnet sich neben der beträchtlichen Größe durch einen großen, nach unten gebogenen Haken auf den Praemaxillaria aus (HOOKS 1998).

Familie Dermochelyidae Baur, 1888

Diese Familie weist nach HIRAYAMA (1994) und HIRAYAMA und CHITOKU (1996) durch folgende Synapomorphien auf: (1) Processus trochlearis oticum wird durch ein reduziertes Prooticum gebildet; (2) Verknöcherung des Rostrum basisphenoidale stark reduziert oder R. basisphenoidale unverknöchert; (3) Surangulare anteriorwärts auf dem Dentale ausgezogen; (4) Lateralfortsatz des Humerus nach vorn und hinten verlängert, mit starkem anteriorem Ausläufer; (5) Epidermisschilder des Panzers selbst bei ursprünglichen Formen nur rudimentär vorhanden.

Dermochelyiden kennt man fossil seit der Oberkreide (Santonium bis Maastrichtium von Japan; unteres Campanium der Küste des Golfküste, USA). Die ältesten europäischen Funde stammen aus dem Paläozän. Rezent ist die Familie mit der Lederschildkröte *Dermochelys coriacea* (Vandellius, 1761) weltweit verbreitet, vor allem in subtropischen und tropischen Meeren (HIRAYAMA und CHITOKU 1996, WOOD et al. 1996, LAPPARENT DE BROIN 2001; siehe auch den vorliegenden Handbuchband).

Außer der rezenten Gattung *Dermochelys* lassen sich in dieser Familie mindest sieben ausgestorbene Gattungen unterscheiden (HIRAYAMA und CHITOKU 1996,



WOOD et al. 1996, LAPPARENT DER BROIN 2001). Alle Dermochelyiden, selbst die ältesten oberkretazischen Formen, sind große Schildkröten. So wiesen auch die kleinsten Vertreter dieser Familie als Adulti immerhin Panzerlängen von 1,3 m und mehr auf. Die bestbekannte mesozoische Form ist *Mesodermochelys* Hirayama und Chitoku, 1996 aus der Oberkreide von Japan. Schon die mesozoischen Dermochelyiden besitzen spezialisierte Gliedmaßen und eine reduzierte epidermale Panzerbeschilderung, wobei allerdings der Panzer noch recht stark verknöchert war. Bei *Mesodermochelys* waren z. B. nur noch in der Mitte des Carapax Schildnähte ausgebildet (HIRAYAMA und CHITOKU 1996). Die Entwicklungsgeschichte der Dermochelyidae nach dem Mesozoikum wurde von WOOD et al. (1996) zusammengefaßt: Ihren Diversitätshöhepunkt erreichte die Familie im Eozän. In dieser Epoche lebten parallel Vertreter mehrerer Gattungen, namentlich *Eosphargis* Lydekker, 1889 (Europa), *Cosmochelys* Andrews, 1919 und *Egyptemys* Wood et al., 1996 (Afrika). *Eosphargis* (Abb. 75 A-D) weist eine Panzermorphologie auf, die zwischen einer typischen cheloniiden Meeresschildkröte und einer Dermochelyide vermittelt. Der knöcherne Panzer ist bereits stark reduziert. Das Plastron besteht nur noch aus spangenförmigen Elementen, die eine Art knöchernen Rahmen um eine riesige Mittelfontanelle bilden, wie es allgemein für Dermochelyiden charakteristisch ist. Auch der knöcherne Carapax ist stark zurückgebildet. Zwar besitzt er nach wie vor Neuralia (mit einem schwachen Mediantiel) und Peripheralia, jedoch gibt es keine Pleuralia mehr. Statt dessen besitzt *Eosphargis* wieder einzelne freie Rippen, die nicht mehr als Zuwachsknochen ausgebildet und miteinander verwachsen sind. Das für den Panzer vieler Dermochelyiden so bezeichnende Mosaik aus kleinen Knochenplättchen (Ossikeln) fehlt *Eosphargis* noch völlig.

Im Oligozän verringerte sich die Diversität der Familie etwas. Nun werden Dermochelyiden nur noch durch die beiden Gattungen *Natemys* Wood et al., 1996 (Peru) und *Cardiochelys* Moody, 1993 (Europa) vertreten. *Cardiochelys* besitzt auf dem Carapax keine Längskiele. Statt dessen treten Parallelreihen von vergrößerten Knochenplättchen auf, von denen manche eine erhebliche Größe erreichen und muschelförmig sind. Diese Ossikeln bilden teilweise ein blumenförmiges Muster.

Die europäische Gattung *Psephophorus* Meyer, 1846 (Abb. 75 E-G) ist eine typische miozäne Dermochelyide. Die meisten früher zu *Psephophorus* gestellten Arten

Abb. 74: Protostegidae: *Rhinochelys pulchriceps* (Owen, 1851), Mittelkreide von England. Schädel in Dorsal- (A), Ventral- (B) und Lateralansicht (C); aus HIRAYAMA (1994). Schädelänge 62 mm. Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt. Linker Humerus in Dorsal- (D) und Ventralansicht (E) und von vorne (F); verändert nach HIRAYAMA (1992). Länge 94 mm. *Cimochelys benstedii* (Owen, 1851), Mittelkreide von England. Panzer in Dorsal- (G) und Ventralansicht (H); verändert nach COLLINS (1970). Fontanellen sind grau dargestellt.

gehören allerdings nicht zu dieser Gattung (WOOD et al. 1996). *Psephophorus* besitzt einen einzigen Längskiel auf dem Carapax. Aus dem Pliozän ist bislang nur ein einziger Fund einer Dermochelyide bekannt, ein einzelnes Knochenplättchen aus Florida (DODD und MORGAN 1992), so daß sich wenig über die Diversität aussagen läßt. Rezent kommt nur die monotypische Gattung *Dermochelys* vor, die sich durch sieben Panzerlängskiele, in der Größe extrem stark reduzierte Ossikeln und einen nahezu völligen Verlust der plattenartigen Knochenelemente des Panzers auszeichnet. Fossilfunde von *Dermochelys* sind nicht bekannt.

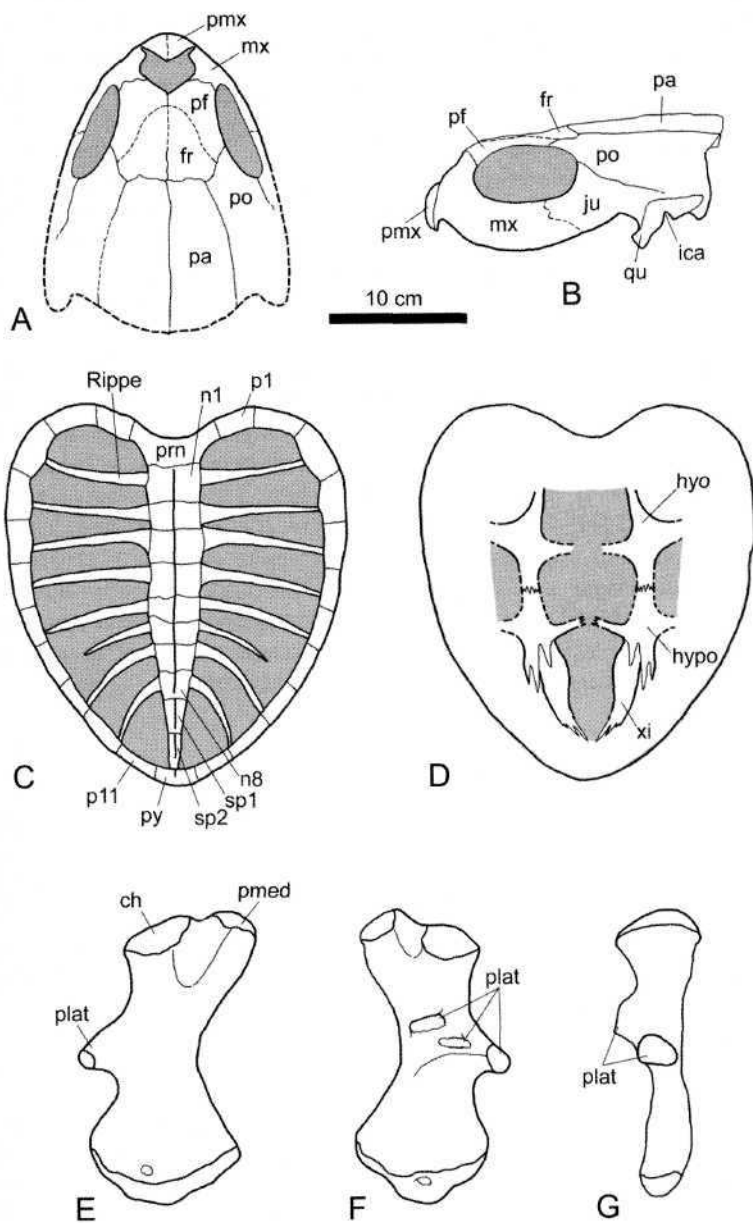
Die Auswertung des Fossilberichts der Dermochelyidae durch WOOD et al. (1996) zeigt, daß die Evolutionsgeschichte wesentlich komplexer verlief, als lange angenommen worden war (siehe auch BEVER und JOYCE 2005 in diesem Band). Nach HIRAYAMA (1997) erfolgte bei den Vorläufern der rezenten *Dermochelys* die Anpassung an Quallen als Hauptnahrung im Känozoikum.

Überfamilie Chelydroidea Gray, 1831a

Das heutige Verständnis vom Umfang der Chelydroidea ist GAFFNEY (1975a, b) zu verdanken, der in diese Überfamilie nur eine einzige Familie stellte, die Chelydridae, in die er auch die asiatische Großkopfschildkröte *Platysternon megacephalum* Gray, 1831b einordnete. GAFFNEY (1975a, b) faßte die Chelydroidea als Schwestergruppe aller anderen Polycryptodiren auf und charakterisierte die Chelydroidea durch folgende Synapomorphien: (1) Proneurale mit ausladenden, costiformen Lateralfortsätzen; (2) Schwanzwirbel procoel, amphicoel und opisthocoel; (3) Carapax und Plastron über Ligament verbunden; (4) Incisura columellae auris komplett knöchern umschlossen.

BRINKMAN und WU (1999) fassen *Platysternon* dagegen, wie viele andere Autoren auch, als Vertreter einer eigenen Familie Platysternidae auf. In der Phylogenie von BRINKMAN und WU (1999) erscheinen die Chelydroidea (= Chelydridae + Platysternidae) als Schwestergruppe zu dem Taxon Chelomacryptodira (= Testudinoidea + Trionychoidea). Nach BRINKMAN und WU (1999) werden Chelydroidea über folgende Schädelmerkmale charakterisiert: (1) Canalis caroticus

Abb. 75: Dermochelyidae: *Eosphargis breineri* Nielsen, 1959, unteres Eozän von Dänemark. Schädel in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); aus NIELSEN (1959). Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (C) und Ventralansicht (D); kombiniert nach NIELSEN (1963) und HIRAYAMA (1997). Panzerlänge ca. 1 m. Fontanellen sind grau dargestellt. *Psephophorus scaldii* (Beneden, 1871), oberes Miozän von Belgien. Linker Humerus in Dorsal- (E) und Ventralansicht (F) und von vorne (G); aus HIRAYAMA (1992). Länge 51 cm.



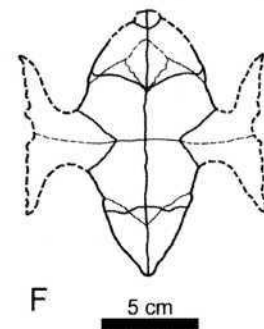
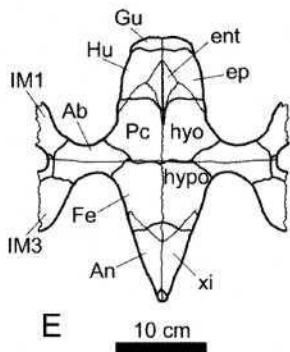
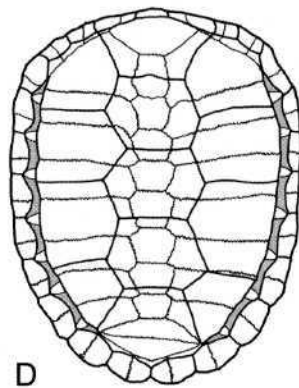
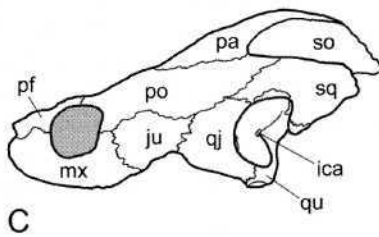
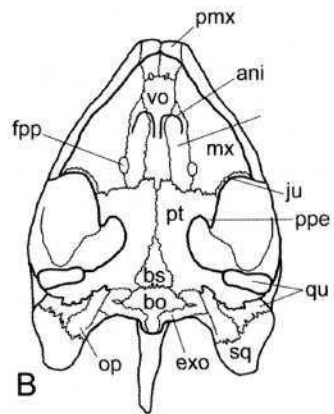
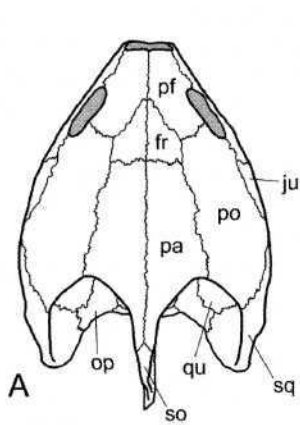
internus völlig von Knochen verdeckt; (2) langgestreckter Gesichtsschädel; (3) Praemaxillare hakenartig ausgezogen; (4) Praefrontale und Postorbitale berühren sich. Diese bei Chelydriden und Platysterniden übereinstimmenden Merkmale könnten aber auch parallel erworben worden sein. Tatsächlich stellen die Chelydroidea nach Ansicht mehrerer Autoren kein Monophylum dar. Die Chelydridae sensu stricto sollen demnach die Schwestergruppe zu den Platysternidae + Testudinoidea bilden. Platysternidae und Testudinoidea weisen als Gemeinsamkeiten einen bikonvexen achten Halswirbel und zahlreiche ursprüngliche Merkmalszustände auf (WHETSTONE 1978, HIRAYAMA 1985, DANILOV 1998, 2001). Unter Einbeziehung molekularer Daten erscheint eine Monophylie der Chelydroidea allerdings doch wahrscheinlich (SHAFFER et al. 1997).

Hier wird der Ansicht gefolgt, daß Platysternidae und Chelydridae zwei verschiedene Familien darstellen, wovon nur die letztere eindeutig im Fossilbericht Europas vertreten ist und deshalb im folgenden eingehender abgehandelt wird. Die zweite Familie, Platysternidae, ist in Asien ab dem Paläozän bekannt und kommt dort rezent mit der monotypischen Gattung *Platysternon* vor (CHKHIKVADZE 1971, 1989, 1990, SUKHANOV 2000). Wahrscheinlich traten Platysterniden auch im Paläozän von Nordamerika auf (HUTCHISON 1998), wengleich die Funde hier schlecht erhalten sind und ihre Zuordnung daher etwas fraglich ist. Die Bestimmung von Funden aus dem Paläozän von Belgien, die von GROSSENS-VAN DYCK (1985) zu den Platysternidae gestellt werden, erscheint zweifelhaft und bedarf einer erneuten Nachprüfung.

Familie Chelydridae Agassiz, 1857

Die Chelydridae sensu stricto (ohne *Platysternon*) können über folgende Merkmale charakterisiert werden: (1) Am Froneurale ausladende costiforme Lateralfortsätze vorhanden, die sich beiderseits bis zum zweiten oder dritten Periphrale erstrecken; (2) Epiplastra bilden am Plastronvorderrand einen zungenförmigen Ausläufer; (3) Abdominalia erreichen die Mittellinie des Plastrons nicht, von der sie durch Pectoralia und Femoralia abgedrängt werden; (4) Analia erstrecken sich anteriorwärts bis auf die Hypoplastra (BRINKMAN 2003).

Abb. 76: Chelydridae: *Chelydropsis murchisoni* (Bell, 1832), mittleres Miozän von Deutschland. Schädel in Dorsal- (A), Ventral- (B) und Lateralansicht (C); aus GAFFNEY und SCHLEICH (1994). Panzer in Dorsalansicht (D); aus MEYNARSKI (1980a). Fontanelen sind grau dargestellt. (A-D) nicht maßstabgetreu. *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935), oberes Miozän von Frankreich. Plastron in Ventralansicht (E); aus BROIN (1977). *Chelydropsis apellanizi* Murelaga et al., 1999, unteres Miozän von Spanien. Plastron in Ventralansicht (F); verändert aus MURELAGA et al. (1999).



Chelydriden sind in Nordamerika ab der Oberkreide (Turonium) bekannt und kommen dort, in Mittel- und Südamerika auch rezent vor; in Europa und Asien kennt man die Familie vom Eozän bis Pliozän (EATON et al. 1999, ERNST et al. 2000, LAPPARENT DE BROIN 2001). Die ältesten formal beschriebenen Chelydriden sind *Demverus* Hutchison und Holroyd, 2003 und *Protochelydra* Erickson, 1973 aus dem unteren bzw. oberen Paläozän von Nordamerika. Die ursprünglich als Chelydride beschriebene *Emarginachelys* Whetstone, 1978 aus der Oberkreide von Nordamerika wurde von MEYLAN und GAFFNEY (1989) als basaler Vertreter der Kinosternidae erkannt.

In der Kreidezeit scheinen Chelydriden in Nordamerika endemisch gewesen zu sein. Das Schwestertaxon der Chelydriden oder aber ihre Vorläufer werden innerhalb der Macrobaeniden vermutet (SUKHANOV 2000, HUTCHISON 2000, PARHAM und HUTCHISON 2003). Von Nordamerika aus erreichten Chelydriden im Paläozän oder Eozän Eurasien, wo sie im Pliozän erloschen. In Europa wurde die Familie durch die Gattung *Chelydropsis* Peters, 1868 vertreten (Abb. 76). *Chelydropsis* unterscheidet sich von den beiden rezenten nordamerikanischen Gattungen *Chelydra* Schweigger, 1812 und *Macrochelys* Gray, 1856a durch die breitere Brücke, den hinten stärker gesägten Carapax, größere Epiplastra und dadurch, daß das Jugale den Orbitalrand durch einen Kontakt zwischen dem Maxillare und Postorbitale nicht erreicht (MEYNARSKI 1980a). *Chelydropsis* kennt man in Eurasien vom mittleren Eozän bis zum Pliozän (LAPPARENT DE BROIN 2001). Als Folge des im mittleren und oberen Miozän zunehmend trockener werdenden Klimas verschwand *Chelydropsis* zunächst in Westeuropa und später dann auch weiter im Osten (LAPPARENT DE BROIN 2000a). Die obermiozäne *C. murchisoni* erreichte ca. 35 cm Panzerlänge. Im unteren bis mittleren Pliozän erschien *Chelydropsis* in Osteuropa erneut und wird dann durch *C. nopsai* (Szalai, 1934) vertreten, die mit einer maximalen Panzerlänge von 70 cm die größte Art der Gattung war (CHKHIKVADZE 1983, KHOSATZKY und REDKOZUBOV 1989).

Nach LAPPARENT DE BROIN (2001) lassen sich innerhalb von *Chelydropsis* zwei Gruppen unterscheiden: (1) *C. decheni* Meyer, 1852 – *C. sanctihenrici* Broin, 1977 (Oligozän) und (2) *C. murchisoni* (Bell, 1832) (Miozän bis Pliozän). Die erstgenannte Gruppe besitzt schmale Epiplastra, während bei *C. murchisoni* die Epiplastra verbreitert sind und durch den Humeral-Pectoral-Sulcus durchzogen werden.

CHKHIKVADZE (1999) stellte für einige oligozäne Arten aus Kasachstan und Europa die Gattung *Chelydrasia* auf. MURELAGA et al. (2002) glauben allerdings, daß die europäischen *Chelydropsis*-Arten nicht zu *Chelydrasia* gerechnet werden dürfen, da sich *Chelydrasia* durch einen längeren Gularteil der epiplastralen Symphyse von *Chelydropsis* unterscheidet.

Nur vom Schädel her ist *Macrocephalochelys* Pidopličko und Taraščuk, 1960 aus dem Pliozän der Ukraine bekannt. Bei diesem Taxon handelt es sich wahrschein-

lich um ein Juniorsynonym von *Chelydropsis* (CHKHIKVADZE 1971, 1973, 1989). KHOSATZKY und REDKOZUBOV (1989) betrachten *Macrocephalochelys* jedoch als valide Gattung, die sich durch die Form der Mahlfäche des Unterkiefers von *Chelydropsis* unterscheiden soll.

Überfamilie Testudinoidea Batsch, 1788

Zu diesem Taxon gehören die rezenten Familien Emydidae, Geoemydidae (syn.: Bataguridae) und Testudinidae, die auf der nördlichen Hemisphäre seit dem Eozän bekannt sind. Heute kommen diese drei Familien auf allen Kontinenten außer der Antarktis und Australien vor. Ihre wichtigsten Synapomorphien sind (1) eine massive Carapax-Plastron-Verbindung über echte Knochensuturen, (2) gut entwickelte Axillar- und Inguinalstreben des Plastrons, die an den Pleuralia des Carapax inserieren und (3) ein seitlich gekrümmtes Ilium mit doppelter Ansatzfläche für den Musculus iliotibialis (GAFFNEY und MEYLAN 1988). Daneben werden die Testudinoidea durch einen bikonvexen achten Cervicalwirbel charakterisiert, der eine Synapomorphie eines Taxons darstellen könnte, das Platysternidae plus Testudinoidea enthält (WILLIAMS 1950a, WHETSTONE 1978, HIRAYAMA 1985, DANILOV 1998, 2001).

Manche ursprünglichen Testudinoidea werden auch in die Familie Lindholmemydidae Chkhikvadze in Shuvalov und Chkhikvadze, 1975 gestellt. Die Lindholmemydidae sind eine paraphyletische Gruppe, die in Asien von der Kreidezeit bis zum Paläozän bekannt ist. Lindholmemydiden unterscheiden sich von anderen testudinoiden Schildkröten durch das ursprüngliche Merkmal von zwei kompletten Inframarginalschild-Reihen. Bei allen postpaläozänen Testudinoidea sind die Inframarginalia dagegen reduziert, so daß pro Körperseite höchstens noch ein Axillar- und ein Inguinalschild auf der Brücke vorhanden ist und sich Plastral- und Submarginalschilder direkt treffen.

In den meisten neueren Untersuchungen zur Phylogenie von Schildkröten werden die Testudinoidea als Schwestergruppe der Trionychoidea aufgefaßt (GAFFNEY 1996, SHAFFER et al. 1997, GAFFNEY et al. 1998, BRINKMAN und WU 1999, HIRAYAMA et al. 2000). Allerdings sprechen neue morphologische Daten für eine nähere Verwandtschaft der Testudinoidea mit Macrobaeniden, Chelydriden und Platysterniden (DANILOV 2001).

Der älteste bekannte Vertreter der Testudinoidea gehört zu einer noch unbeschriebenen neuen Gattung aus der Unterkreide von Japan (HIRAYAMA et al. 2000); die Zuordnung zu den Testudinoidea ist aber nicht ganz sicher (R. HIRAYAMA pers. Mitt.). Die bestbekannte Gattung ursprünglicher Testudinoidea ist *Mongolemys* Khosatzky und Mlynarski, 1971 aus der Oberkreide der Mongolei. *Mongolemys* zeichnet sich durch den Besitz von drei Paaren breiter Inframarginalia und durch 12 flache Marginalia aus. In den Peripheralschildern fehlen

(im Unterschied zu den Angaben von CHKHIKVADZE 1989!) Moschusgänge. Hinsichtlich des Schädels ähnelt *Mongolemys* einigen Macrobaeniden (SUKHANOV 2000, DANILOV 2001). Im Paläozän werden testudinoide Schildkröten durch Gattungen wie *Pseudochrysemys* Sukhanov und Narmandakh, 1976 (Mongolei) und *Elkemy*s Chkhikvadze, 1976 (China) vertreten. Der Panzer von *Pseudochrysemys* weist drei Inframarginal-Paare auf, die allerdings keine vollständige Reihe bilden, da das zweite und dritte Inframarginale durch einen Kontakt der Plastralschilder mit den Submarginalia voneinander getrennt werden. *Elkemy*s hat vier Inframarginal-Paare; außerdem wird das Entoplastron bei *Elkemy*s im Gegensatz zu *Pseudochrysemys* von der Humeral-Pectoral-Naht durchzogen. Sowohl *Pseudochrysemys* als auch *Elkemy*s haben keine Moschusgänge (DANILOV unpubl.). Paläozäne Testudinoidea sind generell fortschrittlicher als kretazische Vertreter dieser Gruppe. Namentlich sind bei paläozänen Testudinoiden die Plastrallappen breiter und die anterioren und posterioren Plastrallippen sind deutlicher ausgeprägt, d. h. die Epidermalschilder erstrecken sich an den Panzeröffnungen weiter auf die innere Panzeroberfläche. *Elkemy*s soll nach CHKHIKVADZE (1985a, 1987) den Geoemydidae nahestehen.

Im Eozän stieg der Formenreichtum bei testudinoiden Schildkröten merklich an. In dieser Epoche werden sie in Asien, Nordamerika und Europa bereits durch die heute noch existenten Familien Geoemydidae, Testudinidae und Emydidae vertreten. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser fortschrittlichen Formen zu den ursprünglichen Testudinoiden sind noch weitgehend unklar, während die Phylogenie der rezenten Familien als gut untersucht gelten kann. HIRAYAMA (1985) und GAFFNEY und MEYLAN (1988) postulieren anhand morphologischer Merkmale ein Schwestergruppenverhältnis von Emydidae + (Geoemydidae + Testudinidae), wobei die Geoemydidae hinsichtlich der Testudinidae als paraphyletisches Taxon beurteilt werden. Als wichtige morphologische Synapomorphie des Taxons (Geoemydidae + Testudinidae) wird der Besitz von Moschusdrüsen-Öffnungen auf dem dritten und siebten Periphere im Axillar- und Inguinalbereich gewertet (HIRAYAMA 1985). YASUKAWA et al. (2001) gehen anhand einer phylogenetischen Beurteilung weiterer morphologischer Merkmale davon aus, daß die Geoemydidae doch ein Monophylum bilden, also bezüglich der Testudinidae nicht paraphyletisch sind. Molekulare Datensätze (mtDNA und nDNA) liefern bislang kein klares Bild über die Position der Testudinidae. Demnach bilden Geoemydidae + Testudinidae zwar eindeutig ein Monophylum, dessen Schwestergruppe die Emydidae sind. Innerhalb des Taxons Geoemydidae + Testudinidae erscheint eine Schwestergruppenbeziehung von Geoemydidae + Testudinidae oder ein Schwestergruppenverhältnis (Testudinidae + *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835) + übrige Geoemydidae möglich (SPINKS et al. 2004). JOYCE und BELL (2004) kommen dagegen anhand einer Analyse zahlreicher morphologischer Merkmale zum Schluß, daß nur die Testudinidae eindeutig monophyletisch sind, während bei Geoemydiden und Emydiden Zweifel hinsichtlich ihrer

Monophylie bestehen. Es ist offensichtlich, daß zu den phylogenetischen Beziehungen dieser testudinoiden Familien widersprüchliche Hypothesen existieren. Daher werden sie im folgenden in alphabetischer Reihenfolge abgehandelt.

Familie Emydidae Rafinesque, 1815

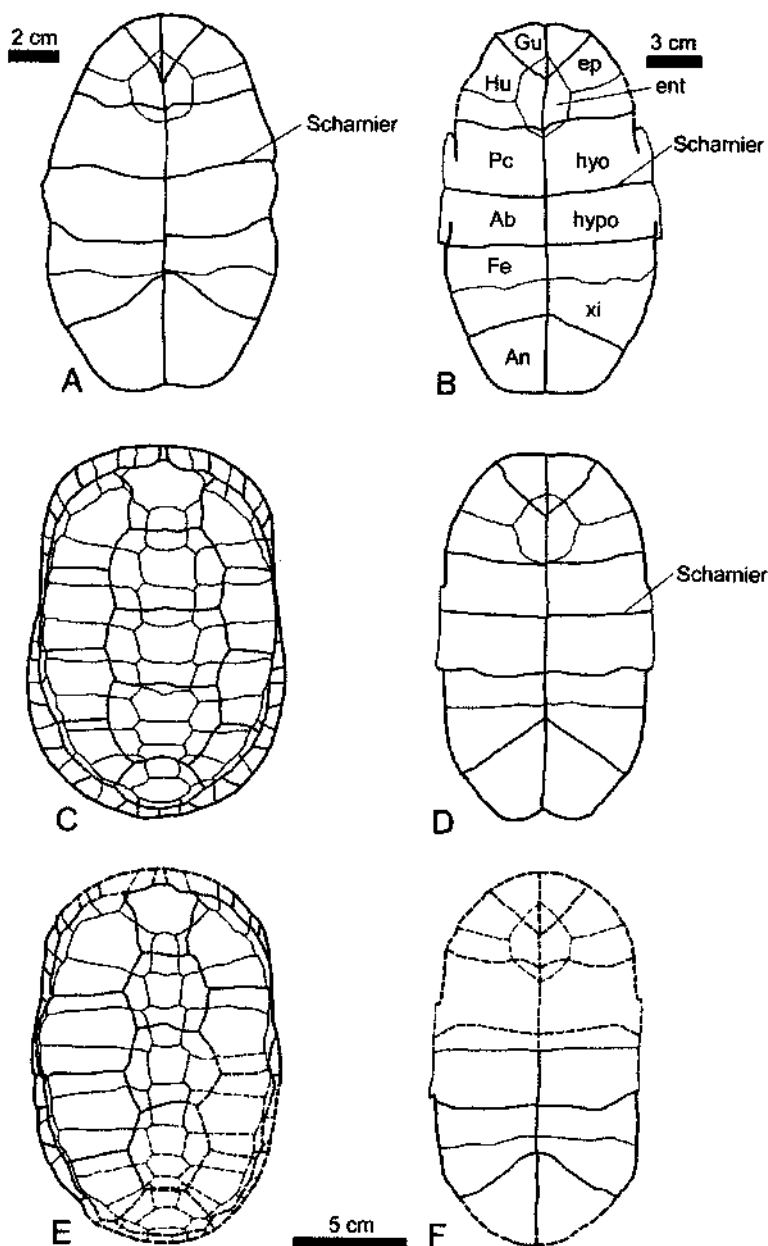
Die Familie der Emydidae wird durch den Besitz folgender wichtiger Synapomorphien charakterisiert (GAFFNEY und MEYLAN 1988): (1) Pterygoid und Basioccipitale berühren sich nicht; (2) doppelte Artikulation zwischen fünftem und sechstem Halswirbel; (3) Angulare erreicht meist Meckelschen Knorpel. Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Emydidae wurden von GAFFNEY und MEYLAN (1988) anhand morphologischer Merkmale und von STEPHENS und WIENS (2003) anhand kombinierter morphologischer und molekulargenetischer Datensätze untersucht. Es besteht Konsens, daß die Emydidae aus zwei monophyletischen Unterfamilien bestehen, den Emydinae und den Deirochelyinae Agassiz, 1857. Bei Angehörigen der Emydinae sind häufig die knöcherne Brücke zwischen Carapax und Plastron und die Plastralstreben reduziert; oft liegt zwischen dem Hyo- und Hypoplastron eine Gelenkung, die es ermöglicht, die beiden Plastrallappen gegeneinander zu bewegen. Bei vielen, jedoch nicht allen Emydinen wird das Entoplastron durch die Humero-Pectoral-Naht durchzogen. Im Vergleich hierzu haben die Deirochelyinen eine ursprünglichere Panzermorphologie mit gut entwickelter knöcherner Brücke und Plastralstreben bewahrt. Ein Plastralscharnier kommt nie vor.

Emydiden sind heute in der Westpaläarktis (Nordafrika, Europa, Westasien), in Nord-, Mittel- und Südamerika verbreitet (ERNST und BARBOUR 1989, FRITZ 2001). Aus Nordamerika sind Emydiden seit dem unteren Eozän belegt (ESTES und HUTCHISON 1980); jüngere Funde aus derselben Epoche wurden auch aus Asien bekannt (CHKHIKVADZE 1973, 1990). Die Zugehörigkeit der asiatischen Fossilien zu den Emydidae ist allerdings umstritten (FRITZ 1998, LAPPARENT DE BROIN 2001). Die ältesten Funde, die zu den Emydidae gestellt werden, gehören zu unbeschriebenen Taxa aus dem unteren Eozän von Kanada (Ellesmere Island) und der USA (Wyoming; ESTES und HUTCHISON 1980). In der Alten Welt sind Emydiden mit der Gattung *Zaisanemys* Chkhikvadze, 1973 aus dem oberen Eozän bis unteres Oligozän von Zentralasien vertreten (CHKHIKVADZE 1973, 1990). *Zaisanemys* erreichte eine maximale Panzerlänge von 30 cm (CHKHIKVADZE 1990) und sollte aufgrund der ursprünglichen Panzermorphologie zur Unterfamilie Deirochelyinae gestellt werden. Bei *Zaisanemys* kreuzt die Humero-Pectoral-Naht das Entoplastron nicht; Moschusdrüsen fehlen. *Baicalemys* Khosatzky in Khosatzky und Chkhikvadze, 1993 ist eine weitere zu den Emydiden gestellte Gattung aus dem Miozän von Asien. Sie blieb mit rund 25 cm Panzerlänge (KHOSATZKY und CHKHIKVADZE 1993) etwas kleiner als *Zaisanemys*.

Baicalemys weist als Besonderheit ein Paar axillarer Moschusgänge auf (in den dritten Peripheralia). Dasselbe Merkmal findet sich auch bei einigen Emydinen und selten auch bei Deirochelyinen (GAFFNEY und MEYLAN 1988, DANILOV und HIRAYAMA in Vorb.).

In Nordamerika sind die ältesten Deirochelyinen bereits aus dem oberen Eozän belegt (HUTCHISON 1996), die Emydinae erst seit dem mittleren Miozän (HUTCHISON 1981, HOLMAN und CORNER 1985, HOLMAN 1987, 1995, 2002a, b, HOLMAN und FRITZ 2001). In beiden Fällen werden die Fossilien als Vertreter von Gattungen betrachtet, die heute noch vorkommen (*Chrysemys* Gray, 1844 bzw. *Emydoidea* Gray, 1870, *Glyptemys* Agassiz, 1857, *Terrapene* Merrem, 1820). Die Emydinae erscheinen in Europa im Miozän mit fortschrittlichen Formen aus der Verwandtschaft der rezenten *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). Die ältesten europäischen Funde stammen aus dem mittleren und oberen Miozän Osteuropas und des Kaukasusgebietes (CHKHIKVADZE 1983, FRITZ 1995, CHKHIKVADZE und PETROV 2001), ein etwas älterer Nachweis aus dem mittleren Miozän liegt aus Zentralasien vor (Kasachstan; CHKHIKVADZE 1989). Eine obermiozäne Art der Gattung *Emys* Duméril, 1806 aus der Ukraine wurde als *E. sukhanovi* Chkhikvadze, 1983 beschrieben. Aus dem Pliozän Europas erkennt CHKHIKVADZE (1983, 1989) mehrere Arten an. Die bestbekannte Form ist *E. antiqua* Khosatzky, 1956 (Abb. 77 A) aus Ost- und Mitteleuropa. Sie unterscheidet sich von der rezenten *E. orbicularis* nur durch breitere Panzerränder am Plastron-Hinterlappen. Pleistozäne Funde werden bereits zu *E. orbicularis* gestellt, und auch *E. antiqua* wird mitunter als allochrone Subspezies dieser Art betrachtet (FRITZ 2003). CHKHIKVADZE (1980, 1983, 1989) hält mehrere kasachische, georgische und ukrainische Fossilien für Vertreter der rezenten nearktischen Gattung *Emydoidea*, die im Fossilbericht Nordamerikas seit dem Miozän überliefert ist (HOLMAN 1995). Eine durch mehrere Funde gut bekannte altweltliche Form aus dem mittleren Miozän wurde als *Emydoidea taraschchuki* Chkhikvadze, 1980 beschrieben (Abb. 77 B). Die Gattung *Emydoidea* (Abb. 77 C-D) wird nun aber durch Autapomorphien in der Schädel-, Hals- und Thoracalrippen-Morphologie definiert (MCCOY 1973, FRITZ 1995, 1998, 2003); außerdem besteht die Scapula von *Emydoidea* aus drei Knochenelementen, während das Schulterblatt

Abb. 77: Emydidae: *Emys antiqua* Khosatzky, 1956, mittleres Pliozän des Kaukasusvorlandes (Rußland). Plastron in Ventralansicht (A); umgezeichnet nach einer Fotografie in KHOSATZKY und REDKOZUBOV (1989). *Emys taraschchuki* (Chkhikvadze, 1980), oberes Miozän der Ukraine. Plastron in Ventralansicht (B); verändert nach CHKHIKVADZE (1983). *Emydoidea blandingii* (Holbrook, 1838), rezent, Nordamerika. Carapax in Dorsal- (C) und Plastron in Ventralansicht (D); verändert nach CHKHIKVADZE (1983). Nicht maßstabsgetreu. *Emys wermuthi* Mlynarski, 1956, mittleres Pliozän von Polen. Carapax in Dorsalansicht (E) und Plastron in Ventralansicht (F); aus MŁYNARSKI (1956).



von *Emys* nur zweiteilig ist (BRAMBLE 1974). Keines der für *Emydoidea* diagnostischen Merkmale ist bei dem altweltlichen, von CHKHIKVADE (1980, 1983, 1989) zu *Emydoidea* gestellten Fossilmaterial erhalten. Deswegen schlug FRITZ (1995, 1998, 2003) vor, diese Arten zu *Emys* zu stellen. Er vermutet, daß die meisten dieser Formen Chronospezies sind, die zur rezenten *E. orbicularis* überleiten. Lediglich die problematische *E. wermuthi* Mlynarski, 1956 (Abb. 77 E-F) aus dem Pliozän Polens könnte zeitgleich mit einer weiteren *Emys*-Spezies gelebt haben. Die Vorläufer von *E. orbicularis* wanderten vermutlich im mittleren bis unteren Miozän aus Nordamerika über die Bering-Brücke in die Alte Welt ein (FRITZ 1995, 1998, 2003).

Familie Geoemydidae Theobald, 1868 (= Bataguridae Gray, 1869)

Diese Familie, für sich in der Literatur häufig das Juniorsynonym Bataguridae Gray, 1869 findet, wird in bezug auf die Landschildkröten (Testudinidae) oft als paraphyletisch betrachtet (HIRAYAMA 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988; siehe auch die einleitenden Bemerkungen unter Testudinoidea oben).

Geoemydiden zeichnen sich durch deutliche Foramina axillarer und inguinaler Moschusgänge aus, die in den dritten und siebten Peripheralia liegen und eine Verbindung in die Panzer-Innenkammer haben. Außerdem besitzen Geoemydiden ein anterolateral aufgebogenes Ilialblatt.

Die Familie ist in Eurasien und Nordamerika seit dem unteren Eozän vertreten. Aus Nordafrika kennt man Fossilfunde seit dem oberen Miozän und aus Südamerika seit dem Pleistozän (LAPPARENT DE BROIN 2001). Rezent kommt sie in Eurasien, Mittel- und Südamerika vor (ERNST und BARBOUR 1989, ERNST et al. 2000, FRITZ 2001). CHKHIKVADE (1984, 1987) glaubt, daß die ursprüngliche Testudinoiden-Gattung *Elkemy* Chkhikvadze, 1976 aus dem oberen Paläozän von China zu den Geoemydidae überleitet (siehe auch unter Testudinoidea).

Phylogenetische Analysen der Morphologie führten zur Hypothese, daß die Geoemydidae aus zwei großen Verwandtschaftsgruppen (Unterfamilien) bestehen, den Batagurinae und Geoemydinae (HIRAYAMA 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988, YASUKAWA et al. 2001). Batagurinen zeichnen sich durch eine ursprüngliche Panzermorphologie (Neuralia vorne kurzzeitig) kombiniert mit einem fortschrittlichen Schädelblau aus (relativ breite Mahlflächen der Kiefer). Bei den Geoemydinae sind die Verhältnisse umgekehrt, indem die Panzermorphologie fortschrittlicher ist (Neuralia hinten kurzzeitig), während der Schädelbau durch die schmalen Mahlflächen der Kiefer ursprünglicher ist.

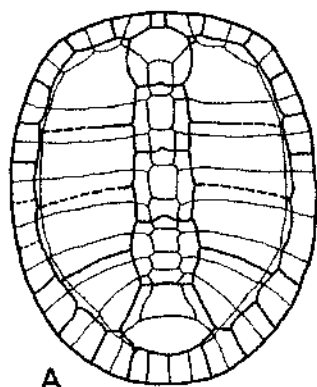
Neue molekulargenetische Daten (mtDNA, nDNA) liefern ein völlig anderes Bild. Demnach bilden die neuweltlichen Arten der Gattung *Rhinodemmys* Fitzinger, 1835, möglicherweise zusammen mit den Landschildkröten (Testudinidae), die Schwestergruppe zu allen altweltlichen Geoemydiden (SPINKS

et al. 2004). Die altweltlichen Geoemydidae sind zudem wesentlich komplizierter gegliedert, als ursprünglich anhand der Morphologie angenommen und zerfallen in eine ganze Reihe von Verwandtschaftsgruppen und einige isoliert stehende, basale Taxa. Zum Beispiel enthält eines der gut unterstützten Monophyla zuvor entweder den Batagurinae (*Ocadia* und *Chinemys*) oder den Geoemydinae zugeordnete Gattungen (*Mauremys*; BARTH et al. 2004, FELDMAN und PARHAM 2004, SPINKS et al. 2004).

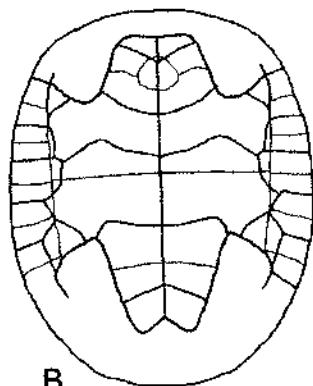
Es ist nur selten versucht worden, fossile Taxa in das System der Geoemydidae einzubeziehen. Nach HIRAYAMA (1985) stellt die Gattung *Echmatemys* Hay, 1906 (Eozän von Nordamerika und Asien) das Schwestertaxon aller anderen Geoemydiden dar. CHKHIVADZE (1983) glaubt, daß *Echmatemys* der eozänen europäischen Gattung *Geislemys* Khosatzky und Mlynarski, 1966a nahestehen könnte.

Abweichend von den bisher dargestellten Verwandtschaftshypothesen unterscheidet CHKHIVADZE (1983, 1985a, 1989, 1990) drei Unterfamilien (Geoclemydinae Chkhikvadze, 1983, Geoemydinae und Batagurinae), die er gleichberechtigt neben den Emydinae in die Familie Emydidae einordnet. Zu den *Geoclemydinae* gehören demnach neben einigen fossilen Gattungen (*Grayemys* Chkhikvadze, 1970a: Eozän von Kasachstan; *Palaeochelys* Meyer, 1847: siehe unten) auch rezente Genera, die von anderen Autoren (HIRAYAMA 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988, YASUKAWA et al. 2001) zu den Batagurinae (z. B. *Chinemys* Smith, 1931, *Geoclemys* Gray, 1856b, *Ocadia* Gray, 1870) oder zu den Geoemydinae (z. B. *Mauremys* Gray, 1869, *Sacalia* Gray, 1870) gerechnet werden. Nach CHKHIVADZE (1983) zeichnen sich die Geoclemydinae durch einen gekielten Carapax und eine gut ausgebildete Kerbe zwischen den relativ kleinen Analia aus. Die *Geoclemydinae* sensu Chkhikvadze, 1983 bestehen aus drei Tribus, den Ptychogastrini Stefano, 1917, den Sakyini Chkhikvadze, 1968 und den Geoemydini. Zu den Ptychogastrini gehören sowohl rezente (u. a. *Melanocheilus* Gray, 1869, *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1825) als auch fossile Gattungen (u. a. *Geislemys* Khosatzky und Mlynarski, 1966a, *Ptychogaster* Pomel, 1847, *Echmatemys* Hay, 1906), bei denen der Plastral-Hinterlappen durch ein mehr oder weniger gut ausgeprägtes hyo-hypoplastrales Scharnier beweglich sein kann. Die Sakyini enthalten ausschließlich fossile Gattungen mit einem markanten, ungewöhnlichen Beschilderungsmuster des Carapax (*Clemmydopsis*, *Sakya*, *Sarmatemys*, siehe unten). Alle den Geoemydini zugeordneten Gattungen sind dagegen rezent (u. a. *Cuora* Gray, 1856b, *Geoemyda* Gray, 1834). Zu den Batagurinae sensu Chkhikvadze, 1983 gehören gleichfalls nur rezente Genera (u. a. *Batagur* Gray, 1856b, *Kachuga* Gray, 1856b).

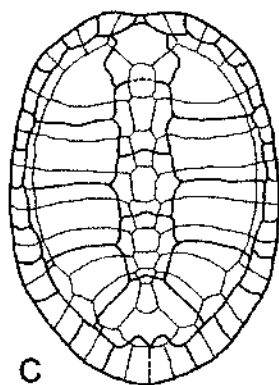
Die lange Zeit zur eozänen Gattung *Geislemys* gestellte Art *G. saxonica* (Hummel, 1935) wurde vor kurzem in die neue Gattung *Germanemyda* Chkhikvadze, 2001 versetzt. Für *Germanemyda* jedoch wird keine Diagnose gegeben (CHKHIVADZE 2001), wodurch dieser Name nicht verfügbar ist (ICZN 1999).



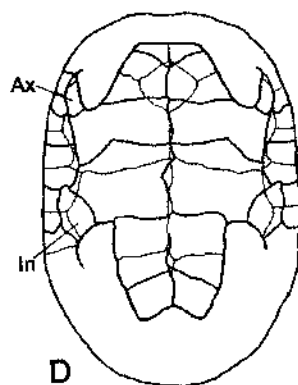
A



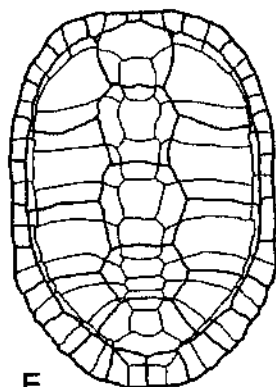
B



C

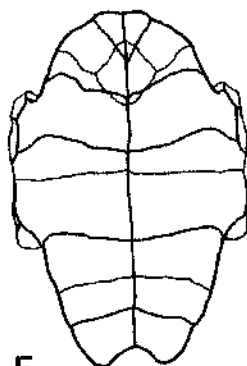


D



E

5 cm



F

Dennoch sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß CHKHIKVAÐZE (2001) *Germanemyda* zusammen mit den beiden paläogenen asiatischen Gattungen *Sharemys* Gilmore, 1931 und *Anhuichelys* Yeh, 1979 als Vertreter einer neuen, weiteren Unterfamilie der Emydidae sensu lato betrachtet, der *Sharemys* in a c Chkhikvadze, 2001.

Kürzlich wurden verschiedene fossile Geoemydiden aus Europa von HERVET (2003, 2004a, b) revidiert. Die „*Palaeochelys-Mauremys*-Gruppe“ umfaßt demnach neben der noch rezent vertretenen Gattung *Mauremys* zahlreiche ausgestorbene Genera aus Mittel- und Westeuropa ab dem Eozän (HERVET 2003, 2004a; siehe auch unten). Eine weitere Gruppe, die „*Ptychogasteridae*-Gruppe“ sensu HERVET (2004b) entspricht weitgehend der Tribus *Ptychogastrini* von CHKHIKVAÐZE (1983). HERVET (2004b) stellt in ihre „*Ptychogasteridae*-Gruppe“ jedoch auch die Gattung *Clemmydopsis* Boda, 1927, die von CHKHIKVAÐZE (1983) den Sakyini zugeordnet wird, und die neubeschriebene Gattung *Hummelemys* Hervet, 2004b aus dem mittleren Eozän von Deutschland.

Es ist offensichtlich, daß die Systematik der Geoemydidae immer noch stark im Fluß ist und daß sich die verschiedenen Verwandtschaftshypothesen kaum zur Deckung bringen lassen. Im folgenden werden die im europäischen Fossilbericht überlieferten Formen der Einfachheit halber in die folgenden drei Gruppen zusammengefaßt: (1) *Palaeochelys-Mauremys*-Gruppe sensu HERVET (2004a), (2) *Ptychogastrini* sensu CHKHIKVAÐZE (1983) und (3) Sakyini sensu CHKHIKVAÐZE (1983).

Die *Palaeochelys-Mauremys*-Gruppe ist in Europa seit dem unteren Eozän bekannt und wird rezent durch die Gattung *Mauremys* Gray, 1869 vertreten (HERVET 2003, 2004a). Insgesamt lassen sich nach der neuesten Revision von Fossilmaterial nicht weniger als 14 Gattungen unterscheiden (HERVET 2004a). Schildkröten dieser Gruppe erreichten Panzerlängen zwischen 20 und 40 cm (HERVET 2003, 2004a). Ursprüngliche Genera, wie *Palaeoemys* Schleich, 1994 (unteres bis mittleres Eozän von Deutschland und Frankreich; Abb. 78 A-B) zeichnen sich durch folgende Merkmale aus: ziemlich schmale Plastrallappen, Epiplastrallippe nur sehr schwach entwickelt, Humero-Pectoral-Naht weit hinter dem Entoplastron gelegen und sehr kräftige Plastralstreben. Fortschrittlichere Formen, wie *Cucullemys* Hervet, 2004a (Oligozän von Frankreich; Abb. 78 C-D) besitzen eine deutlicher entwickelte Epiplastrallippe, breitere Plastrallappen und

Abb. 78: Geoemydidae: *Palaeoemys occitana* Hervet, 2003, unteres Eozän von Frankreich. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); aus HERVET (2003). *Cucullemys croceti* Hervet, 2004, mittleres Oligozän von Frankreich. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Panzers, Dorsal- (C) und Ventralansicht (D); aus HERVET (2004a). *Mauremys pygolopha* (Peters, 1868), unteres Miozän von Frankreich. Rekonstruktion, Carapax in Dorsal- (E) und Plastron in Ventralansicht (F); nach Abbildungen in BROIN (1977).

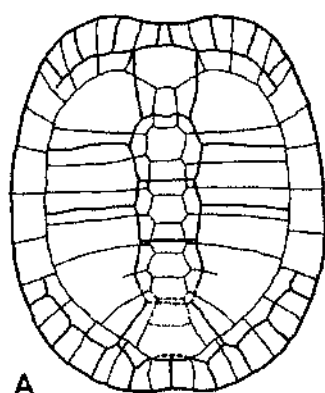
das Entoplastron wird durch den Sulcus zwischen Humeralia und Pectoralia durchzogen. Eine der wichtigsten Gattungen der gesamten Gruppe ist *Palaeochelys* Meyer, 1847 aus dem unteren bis oberen Miozän von Deutschland und Frankreich (HERVET und LAPPARENT DE BROIN 2000, HERVET 2004a). CHKHIVADZE (1983) hält *Palaeochelys* für identisch mit der von ihm früher aufgestellten Gattung *Grayemys* Chkhikvadze, 1970a aus dem Eozän von Mittelasien. Diese Einschätzung sollte allerdings nochmals überprüft werden. Die heute noch mit mehreren Arten rezent vertretene Gattung *Mauremys* ist in Eurasien ab dem Oligozän bekannt. Aus Arabien und Nordafrika kennt man obermiozäne Funde (LAPPARENT DE BROIN 2001). *Mauremys* zeichnet sich durch unregelmäßig geformte Neuralia, gut entwickelte Xiphiplastral-Fortsätze sowie eine deutlich ausgeprägte Kerbe zwischen den Analia aus (HERVET 2004a). Innerhalb der Gattung *Mauremys* werden anhand der Morphologie von LAPPARENT DE BROIN (2001) und ihrer Schülerin HERVET (2004a) zwei große Verwandtschaftsgruppen unterschieden. Eine davon, die *Mauremys sarmatica-pygolopha*-Gruppe (oberes Oligozän bis Mittelmiozän; Abb. 78 E-F) umfaßt Formen mit stark ausgeprägten Plastralstreben und einem schmalen ersten Vertebrale. Die epidermalen Humeralschilder reichen bei Vertretern dieser Gruppe über dem Entoplastron weit anteriorwärts. Bei der zweiten, im Fossilbericht später auftretenden Gruppe, der *Mauremys caspica-leprosa*-Gruppe (Obermiozän bis rezent), sind die Plastralstreben wesentlich schwächer ausgeprägt, das erste Vertebrale ist breit und die Humeralia erstrecken sich auf dem Entoplastron nicht so weit nach vorne. LAPPARENT DE BROIN (2001) glaubt, daß die pliozänen Funde aus der *caspica-leprosa*-Gruppe noch gemeinsame Vorläufer der rezenten Arten *M. caspica* (inkl. *rivulata*) und *M. leprosa* darstellen. CHKHIVADZE (1989) vermutet dagegen, daß sich *M. caspica* (inkl. *rivulata*) und *M. leprosa* bereits im Obermiozän voneinander getrennt haben.

Problematisch ist insgesamt, daß bei sämtlichen paläontologischen Untersuchungen die rezenten ostasiatischen Vertreter der Gattung *Mauremys* kaum berücksichtigt wurden. Molekulargenetische Untersuchungen lassen *Mauremys* zudem hinsichtlich der ostasiatischen Genera *Ocadia* Gray, 1870 und *Chinemys* Smith, 1931 paraphyletisch erscheinen (BARTH et al. 2004, FELDMAN und PARHAM 2004, SPINKS et al. 2004), so daß diese Formen gleichfalls in die morphologischen Vergleiche einbezogen werden sollten. Nach molekulargenetischen Befunden bildet *M. leprosa* das Schwestertaxon zu allen anderen Taxa, also auch zu *Ocadia* und *Chinemys* (BARTH et al. 2004, SPINKS et al. 2004). Dies spricht dafür, daß sich *M. leprosa* von den anderen Formen, also auch von *M. caspica* und *M. rivulata*, sehr früh getrennt hat und daß die Trennung keinesfalls erst im Plio-Pleistozän erfolgt sein kann.

Nach LAPPARENT DE BROIN (2001) erlosch in Frankreich und auf der Iberischen Halbinsel das Vorkommen von *Mauremys* mit der klimatischen Abkühlung im Pliozän. In Mitteleuropa kennt man *Mauremys*-Funde ansonsten bis

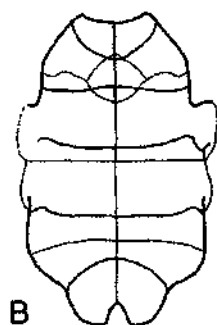
zum Villafranca (Ungarn; SCHLEICH 1988). LAPPARENT DE BROIN (2001) glaubt, daß die Iberische Halbinsel erst im Oberpliozän oder unteren Pleistozän von *Mauremys*, namentlich den Vorläufern der rezenten *M. leprosa*, wiederbesiedelt wurde. Auch in Italien verschwand *Mauremys* bis zum mittleren Pleistozän fast überall; lediglich auf Sardinien konnte sich die Gattung wesentlich länger halten. Von dort sind Fossilfunde vom Ende des letzten Interglazials bekannt (Tyrrhénien; DELFINO 2002). In Osteuropa sind fossile *Mauremys* nur aus dem Oberpliozän von Moldawien belegt (*Mauremys salciensis* Redkozubov, 1988), während aus dem oberen Miozän und Pliozän eine ganze Reihe von fossilen *Mauremys*-Taxa aus Transkaukasien bekannt sind (CHKHIKVADE 1983, 1989), darunter eine als *Mauremys caspica gambariani* Chkhikvadze, 1988 beschriebene Form aus dem Pliozän von Armenien.

Die Tribus *Ptychogastrini* wird im europäischen Fossilbericht durch Gattungen wie *Geisелеmys*, *Ptychogaster* und *Melanocheilus* vertreten. Die eoazäne Gattung *Geisелеmys* Khosatzky und Mlynarski, 1966a (Abb. 79 A-B) erreichte eine Panzerlänge von etwa 20 cm und soll nach CHKHIKVADE (1983) der neuweltlichen Gattung *Echmatemys* nahestehen. Bei *Ptychogaster* Pomel, 1847 (oberes Eozän bis oberes Miozän von Europa, LAPPARENT DE BROIN 2001; Abb. 79 C-D) erstreckt sich das fünfte Vertebrale bis auf das Pygale und die Form der Neuralia ist vier- oder achteckig. Als Besonderheit besitzt *Ptychogaster* ein Hyo-Hypoplastral-Scharnier, das an die rezenten Gattungen *Emys*, *Emydoidea* und *Terrapene* erinnert und eine gewisse Beweglichkeit des Plastron-Hinterlappens ermöglicht haben dürfte. Im Unterschied zu den rezenten Emydinen ist bei *Ptychogaster* jedoch die Brücke nicht sekundär zu einer knorpeligen Verbindung reduziert, so daß der Plastron-Vorderlappen nach wie vor steif mit dem Carapax verbunden war. Bei *Ptychogaster* ist zudem die Pectoral-Abdominal-Naht nicht deckungsgleich mit dem Hyo-Hypoplastral-Gelenk, wie bei den rezenten Arten, sondern etwas verschoben (MURELAGA et al. 2002). Daher dürfte die Beweglichkeit des Plastron-Hinterlappens eingeschränkt gewesen sein. *Ptychogaster*-Arten waren mit Panzerlängen von höchstens 20 cm genauso wie *Geisелеmys* eher kleinwüchsige Schildkröten (MLYNARSKI 1976). Ob die von CHKHIKVADE (1983, 1989, 1990) und REDKOZUBOV (1991) zur Gattung *Melanocheilus* Gray, 1869 (Abb. 79 E-F) gestellten fossilen Formen aus dem oberen Oligozän und Miozän von Mittelasien sowie aus dem Miozän und Pliozän Europas tatsächlich diese Gattung repräsentieren, ist unklar (LAPPARENT DE BROIN 2001). Es handelte es sich auf jeden Fall um mittelgroße Schildkröten, die Panzerlängen von bis zu 40 cm erreichten (CHKHIKVADE 1983). *Melanocheilus* sensu stricto ist rezent in Südasien mit zwei Spezies vertreten (ERNST und BARBOUR 1989, ERNST et al. 2000). CHKHIKVADE (1983, 1989, 1990) hält *Melanocheilus* für einen eurasiatischen Abkömmling der neuweltlichen Gattung *Echmatemys*. Ein typischer fossiler Vertreter von „europäischen *Melanocheilus*“ ist *M. pidoplickoi* (Khosatzky, 1946) aus dem Pliozän von Moldawien, Rußland und der Ukraine (Abb. 79 E). *Melanocheilus*

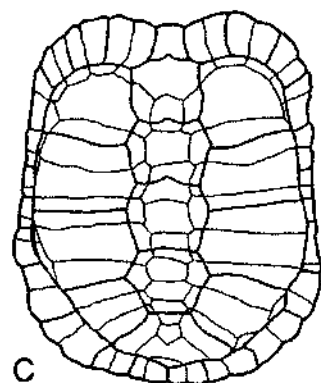


A

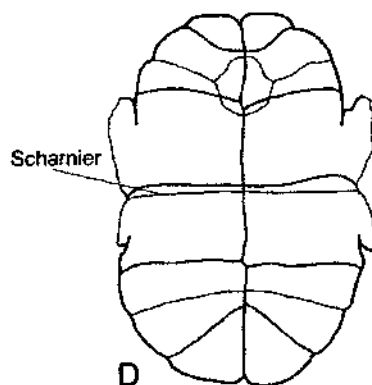
5 cm



B

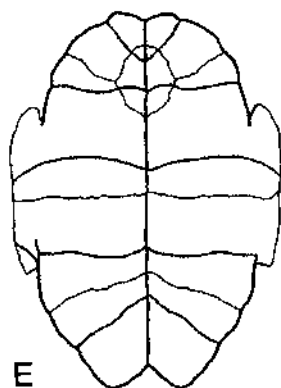


C

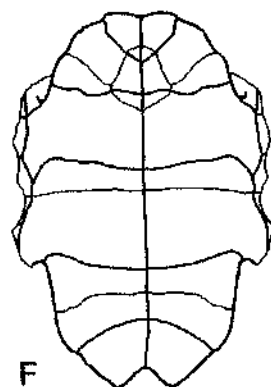


Scharnier

D



E



F

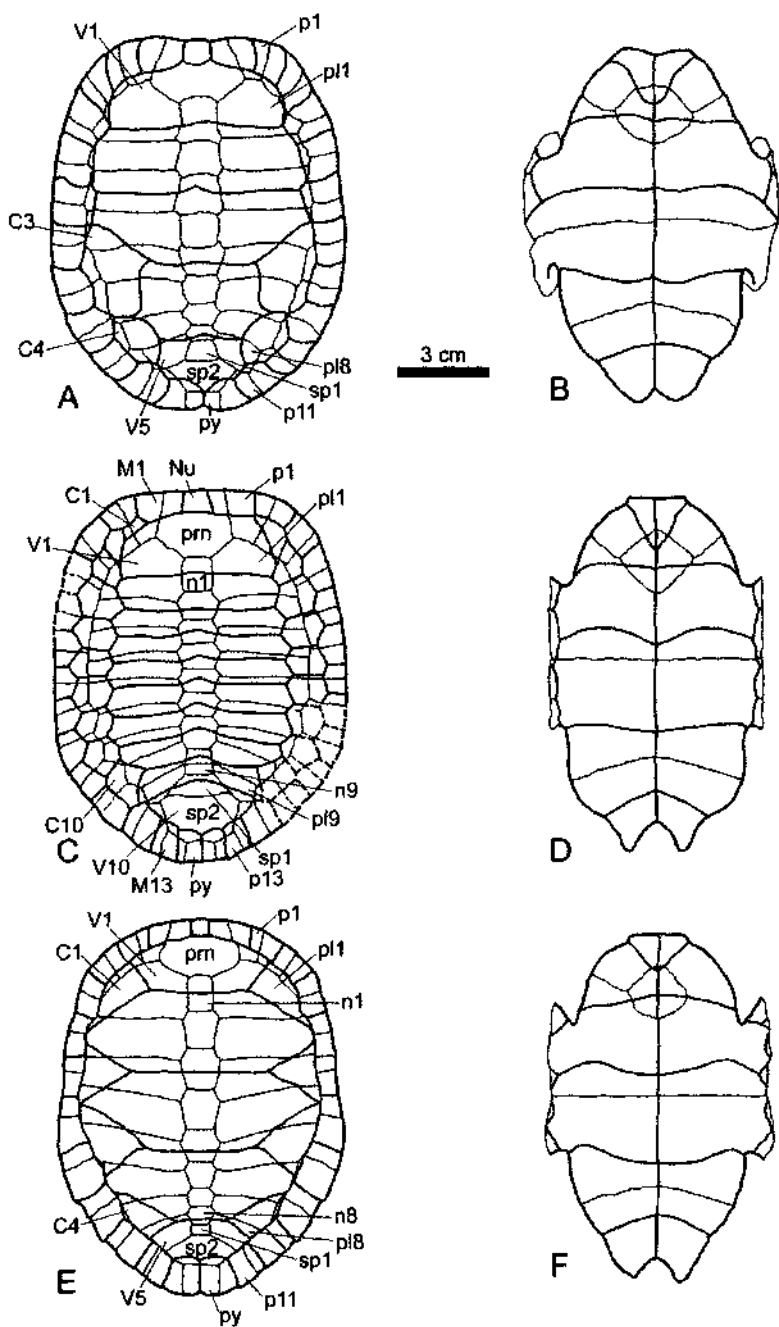
sakyaformis Redkozubov, 1991 aus dem Pliozän von Moldawien ist eine ungewöhnliche Art, die sehr breite Vertebralia aufweist und damit an die Sakyini erinnert.

Die Tribus Sakyini wird im Fossilbericht Europas von den Gattungen *Clemmydopsis*, *Sakya* und *Sarmatemys* vertreten, die sich alle durch eine sehr ungewöhnliche Carapaxbeschilderung auszeichnen und Panzerlängen von 18-25 cm erreichten (MEYNARSKI 1976, CHKHIKVADZE 1983). Bei *Clemmydopsis* Boda, 1927 (Miozän bis Pliozän von Deutschland, Frankreich, Österreich und Ungarn; Abb. 80 A-B) fehlen die beiden ersten Costalpaare völlig. Dafür sind ersten drei Vertebralia ausgesprochen stark verbreitert, sodaß sie die Marginalschilder erreichen. Die Neuralia sind unregelmäßig geformt und die Xiphiplastral-Fortsätze nur wenig ausgeprägt, weswegen die Analia nur schwach ausgeschnitten sind (WILLIAMS 1954, MEYNARSKI und SCHLEICH 1980, LAPPARENT DE BROIN 2000a). Bei *Sakya* Bogachev, 1960 (Miozän bis Pliozän von Moldawien, der Ukraine, Rußlands, Georgiens, der Türkei, Rumäniens und Österreichs; Abb. 80 C-D) sind die Peripheralia sowie die Vertebral-, Costal- und Marginalschilder des Rückenpanzers auffällig vermehrt. Die Vertebralia sind sehr breit, die Costalia auffällig klein. Die Xiphiplastral sind lang spitzzipfelig ausgezogen, und eine deutliche Interanalkerbe ist vorhanden (CHKHIKVADZE 1983). *Sarmatemys* Chkhikvadze, 1983 aus dem oberen Miozän von Moldawien (Abb. 80 E-F) besitzt dagegen eine normale Zahl von Peripheralia und Carapaxschildern. Diese Gattung weist jedoch sehr kleine Costalia, dafür aber ausgesprochen breite Vertebralia auf, wobei das zweite bis vierte Vertebrale mit seinen seitlichen Spitzen die Marginalia berührt und so die auffällig dreieckigen Costalia voneinander trennt. Der Plastron-Hinterrand ist zwischen den deutlichen Xiphiplastral-Fortsätzen ausgeschnitten.

Familie Testudinidae Batsch, 1788

Diese Familie umfaßt die „Echten Landschildkröten“ und wird durch folgende Synapomorphien charakterisiert (CRUMLY 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988): (1) Höchstens zwei Phalangen pro Digitus in Manus und Pes; (2) Pes mit nur vier

Abb. 79: Geoemydidae: *Geislemys ptychogastroides* (Hummel, 1935), mittleres Eozän von Deutschland. Carapax in Dorsal- (A) und Plastron in Ventralansicht (B); aus HUMMEL (1935). *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847, Miozän von Frankreich. Carapax in Dorsal- (C) und Plastron in Ventralansicht (D); aus MEYNARSKI (1980b). Nicht maßstabsgetreu. *Melanocheilus pidoplickoi* (Khosatzky, 1946), mittleres Pliozän von Osteuropa. Rekonstruktion, Plastron in Ventralansicht (E; ca. 20 cm Länge); aus KHOSATZKY (1946). *Melanocheilus trijuga* (Schweigger, 1812), rezent, Indien. Plastron in Ventralansicht (F; ca. 20 cm Länge); aus BOULENGER (1889).



Digit; (3) Quadratum umschließt normalerweise Stapes; (4) axillare und inguinale Moschusdrüsen fehlen; (5) Fissura ethmoidalis breit; (6) kloakale Bursae („Anallblasen“) fehlen; (7) Coracoidblatt breit; (8) Foramen nervi trigemini mit maxillärer Öffnung; (9) Trochanter des Femur miteinander verschmolzen.

Meist wird für die Testudinidae ein Schwestergruppenverhältnis zu allen oder zumindest den meisten Geoemydidae postuliert (HIRAYAMA 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988, SHAFFER et al. 1997, SPINKS et al. 2004). Einige Autoren (NESSOV und VERZILIN 1981, CHKHIKVADZE 1985b) glauben allerdings, daß die Testudinidae mit den Peishanemydidae Nessov in Nessov und Verzilin, 1981 (= Sinochelyidae Chkhikvadze, 1970b) nahe verwandt sind. Die Peishanemydidae sind eine unterkretazische Schildkrötenfamilie aus Asien, die ein doppeltes, aus einem Gular- und ein Intergularpaar bestehendes Kehlschildpaar sowie eine komplette Reihe von Inframarginalia besitzen.

Die asiatische Gattung *Manouria* Gray, 1852 wird als Schwestertaxon aller anderen Testudinidae aufgefaßt. Innerhalb der übrigen Testudinidae werden anhand morphologischer Merkmale zwei große Monophyla unterschieden, denen der Rang von Unterfamilien eingeräumt wird (CRUMLY 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988, MEYLAN und STERRER 2000). In der Unterfamilie Xerobatinae Gray, 1873a werden die beiden rezenten nearktischen Gattungen *Gopherus* Rafinesque, 1832 und *Xerobates* Agassiz, 1857 sowie einige fossile, aus Nordamerika bekannte Landschildkröten zusammenfaßt. Die Unterfamilie Testudininae Batsch, 1788 vereinigt mit Ausnahme der fossilen nordamerikanischen Gattung *Hesperotestudo* Williams, 1950b alle anderen Genera. Die Testudininae ihrerseits zerfallen wiederum in zwei gut abgegrenzte Gruppen. Eines dieser Monophyla umfaßt die Gattung *Geochelone* sensu lato (*Aldabrachelys* Loveridge und Williams, 1957 = *Dipsochelys* Bour, 1982, *Astrochelys* Gray, 1873b, *Chelonoidis* Fitzinger, 1835, *Geochelone* Fitzinger, 1835), die andere Gruppe enthält afrikanische Taxa, darunter kleinwüchsige oder verzweigte Formen wie z. B. *Chersina* Gray, 1831c, *Homopus* Duméril und Bibron, 1835, *Psammodromus* Fitzinger, 1835 und *Pyxis* Bell, 1827. Auch die rezenten Gattungen

Abb. 80: Geoemydidae: *Clemmys* *mebeli* (Kormos, 1911) = *Clemmys* *sopronensis* Boda, 1927 fide PRITZ und FARKAS (1996), unteres Pliozän von Ungarn. Carapax in Dorsalansicht (A) und Plastron in Ventralansicht (B); aus WILLIAMS (1954). *Sakya riabinini* (Khosatzky, 1946), mittleres Pliozän von Osteuropa. Carapax in Dorsalansicht (C); Rekonstruktion aus CHKHIKVADZE (1983). Panzerlänge ca. 25 cm. *Sakya kolakovskii* Chkhikvadze, 1968, Pliozän von Georgien. Plastron in Ventralansicht (D); aus CHKHIKVADZE (1983). Nicht maßstabsgetreu. *Sarmatemys lungui* Chkhikvadze, 1983, oberes Miozän von Moldawien. Auf mehreren Fundstücken beruhende Rekonstruktion des Panzers, Carapax in Dorsalansicht (E) und Plastron in Ventralansicht (F); aus CHKHIKVADZE (1983). Panzerlänge ca. 20 cm.

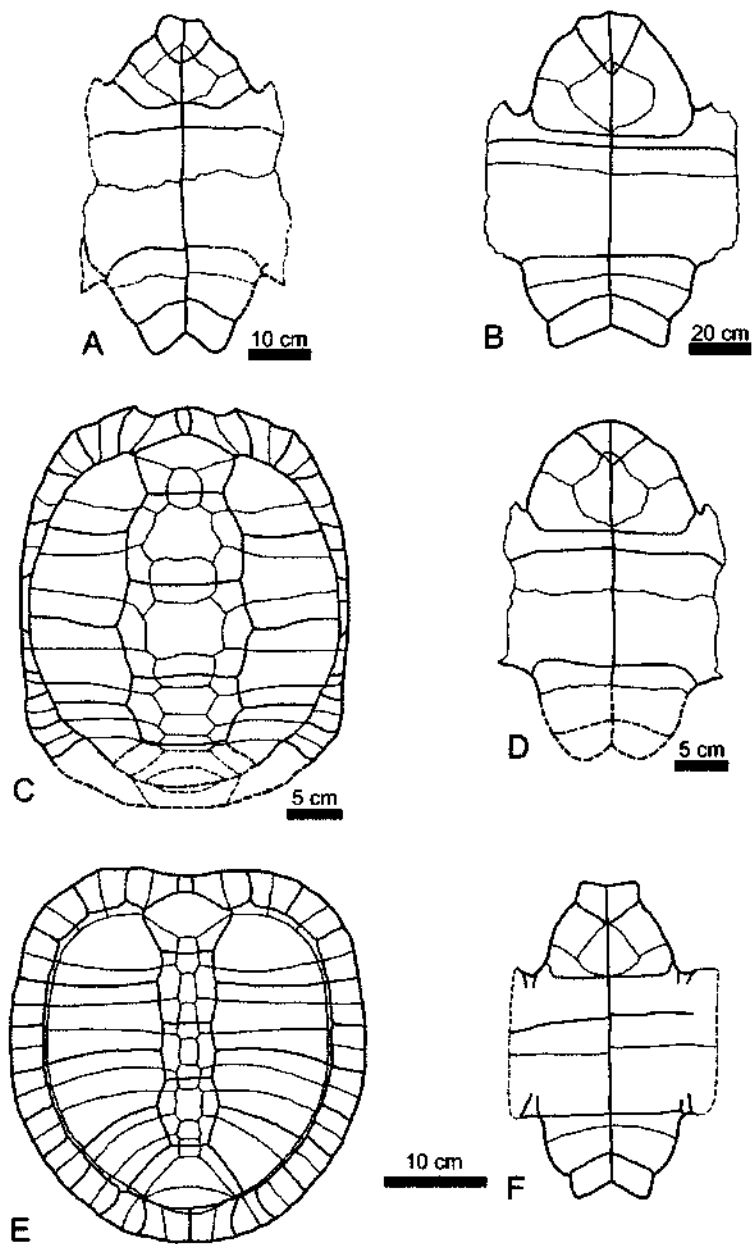
Testudo Linnaeus, 1758 (inkl. *Agrionemys* Khosatzky und Młynarski, 1966b), *Malacochersus* Lindholm, 1929 und *Indotestudo* Lindholm, 1929 werden zu den Testudininae gestellt und teilweise der „afrikanischen“ Gruppe zugeordnet (CRUMLY 1985, GAFFNEY und MEYLAN 1988). Andere Autoren halten die phylogenetischen Beziehungen der genannten Genera innerhalb der Testudininae dagegen für unklar (MEYLAN und STERRER 2000, TAKAHASHI et al. 2003). Molekulargenetische Daten deuten allerdings darauf hin, daß diese ausschließlich auf morphologischen Merkmalen begründeten Hypothesen falsch sein könnten (CACCONI et al. 1999, PALKOVACS et al. 2002, KUYL et al. 2002). So erwiesen sich ein Teil der großwüchsigen Arten aus der Gattung *Geochelone* sensu lato (*Aldabrachelys* = *Dipsochelys*, *Astrochelys*) als paraphyletisch hinsichtlich der madagassischen Zwergformen der Gattung *Pyxis* (CACCONI et al. 1999, PALKOVACS et al. 2002).

Die meisten nur fossil bekannten Testudiniden sind wenig bekannt und hinsichtlich ihrer phylogenetischen Beziehungen schlecht untersucht. Der älteste bekannte Vertreter der Testudinidae gehört zu einer unbeschriebenen Gattung und stammt aus dem oberen Paläozän der Mongolei (V. B. SUKHANOV pers. Mitt.). Ab dem Eozän erscheinen Testudiniden häufig im Fossilbericht von Asien, Nordamerika und Europa. In Afrika sind sie seit dem oberen Eozän und in Südamerika seit dem Miozän bekannt (LAPPARENT DE BROIN 2000b, HOLROYD und PARHAM 2003). Neben den genannten Erdteilen kommen rezente Testudiniden auch auf Madagaskar, Galapagos, den Seychellen und dem Aldabra-Atoll vor (ERNST und BARBOUR 1989, FRITZ und CHEYLAN 2001). Auf den Maskarenen wurden Landschildkröten in historischer Zeit durch den Menschen ausgerottet (ARNOLD 1979).

Aufgrund der oben geschilderten unklaren Verwandtschaftsverhältnisse der Testudinidae werden die Gattungen im folgenden alphabetisch abgehandelt. Hier muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß manche Genera nicht monophyletisch sein dürften. Auch besteht bei weitem kein Konsens hinsichtlich der Zahl und des Umfangs der Gattungen. Paläontologen erkennen meist wesentlich mehr Landschildkröten-Gattungen an als Neontologen.

Die Gattung *Cheirogaster* Bergounioux, 1955 (Abb. 81 A) ist in Europa und Kleinasien (Lesbos) vom Eozän bis zum oberen Pliozän bekannt (LAPPARENT

Abb. 81: Testudinidae: *Cheirogaster* sp., Oligozän von Frankreich. Plastron in Ventralansicht (A); aus BROIN (1977). *Centrochelys richardi* (Bergounioux, 1938), oberes Miozän von Spanien. Plastron in Ventralansicht (B); aus CHKHIKVADE (2000). *Ergilemys bruneti* Broin, 1977, Oligozän von Frankreich. Carapax in Dorsalansicht (C) und Plastron in Ventralansicht (D); Rekonstruktionen nach Abbildungen in BROIN (1977). *Hadrianus eocenicus* (Hummel, 1935), mittleres Eozän von Deutschland. Carapax (mit aberranter Neuralformel!) in Dorsalansicht (E) und Plastron in Ventralansicht (F); aus HUMMEL (1935).



DE BROIN 2001, 2002); auf Gibraltar gibt es pleistozäne Funde, die zu dieser Gattung gehören könnten (LAPPARENT DE BROIN 2002). *Cheirogaster* zeichnet sich durch ein fehlendes Nuchalschild und eine beträchtliche Größe aus. Sie übertrifft mit nachweislich 1-1,85 m Panzerlänge (LAPPARENT DE BROIN 2002) rezente „Riesenschildkröten“ teilweise erheblich. Die Neuralformel von *Cheirogaster* lautet 4-8-4-6-6-6-6-6. Mit dieser Formel wird ausgedrückt, daß das erste Neurale viereckig, das zweite achteckig, das dritte viereckig und die fünf darauffolgenden sechseckig sind. Einige Formen bzw. Fundstücke, die früher als Vertreter von *Cheirogaster* betrachtet wurden (BROIN 1977), werden von CHKHIKVADZE (2000) zur Gattung *Centrochelys* Gray, 1872 gestellt (Abb. 81 B). Die Typusart von *Centrochelys* ist die rezente subsaharische Spornschildkröte *Testudo sulcata* Miller, 1779, die meist in die Gattung *Geochelone* Fitzinger, 1835 eingeordnet wird. CHKHIKVADZE (1989, 2000) und LAPPARENT DE BROIN (2000b, 2001) halten *Cheirogaster* und *Centrochelys* für nahe verwandt. Nach CHKHIKVADZE (1989, 2000) sind fossile Vertreter von *Centrochelys* in Europa vom Miozän bis zum Pliozän, in Afrika seit dem Miozän bis rezent, in Georgien und im Irak aus dem oberen Miozän und in der Türkei und in Tadschikistan aus dem Pliozän bekannt. LAPPARENT DE BROIN (2000b) hält *Centrochelys* dagegen für eine rein afrikanische Gattung. *Centrochelys* unterscheidet sich von *Cheirogaster* durch die schmalere Analschilder und eine abweichende Neuralformel (4-8-4-8-4-6-6-6). Neue molekulargenetische Befunde lassen es geraten erscheinen, *Centrochelys* nicht als eigene Gattung anzuerkennen (PALKOVACS et al. 2002).

Ergilemys Chkhikvadze, 1972 (Abb. 81 C-D) ist eine weitere Riesenschildkröten-Gattung aus Asien und Europa, die vom Eozän bis zum Miozän lebte. *Ergilemys* blieb mit maximalen Panzerlängen um 1 m deutlich kleiner als *Cheirogaster* (LAPPARENT DE BROIN 2002) und zeichnet sich durch folgende Merkmale aus: Zweites Suprapyge von einem Abdruck einer epidermalen Schildnaht durchzogen, Supracaudalschild auf der Ventralseite geteilt, Neuralformel 4-8-4-8-4-6-6-6, auf der Xiphiplastral-Oberfläche Rudimente eines zusätzlichen posterioren epidermalen Schildpaares („Caudalia“) vorhanden (CHKHIKVADZE 1972, 1989). CHKHIKVADZE (1989) glaubt, daß von *Ergilemys* die meisten neogenen altweltlichen Testudiniden abstammen. LAPPARENT DE BROIN (2002) hält die westeuropäischen *Ergilemys*-Funde für Vertreter anderer Gattung.

Neben den eben erwähnten Riesenschildkröten kennt man aus dem mittleren und oberen Pleistozän einiger Mittelmeer-Inseln (Menorca, Ibiza, Malta) Riesenschildkröten-Funde unklarer Gattungszugehörigkeit mit Panzerlängen von 50-85 cm (LAPPARENT DE BROIN 2002).

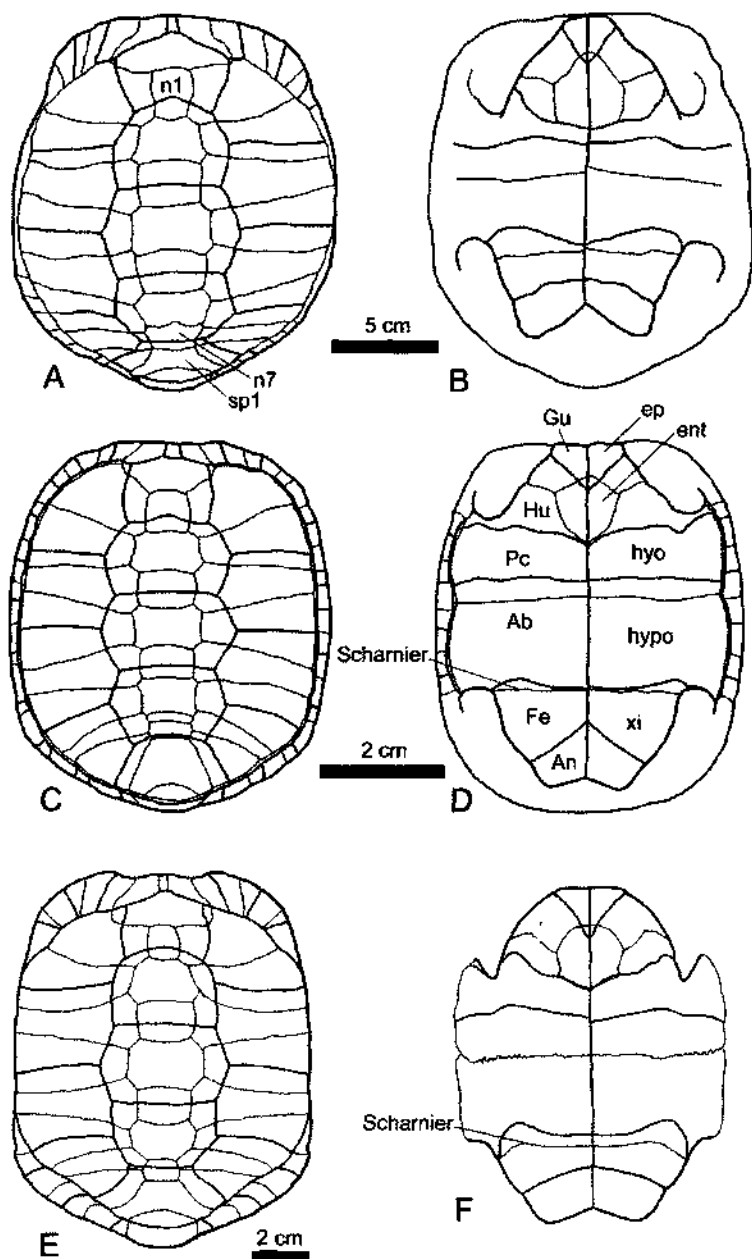
Hadrianus Cope, 1872b (Abb. 81 E-F) ist eine im Eozän von Asien, Nordamerika und Europa häufige und weitverbreitete Gattung. Sie wird durch ursprüngliche Merkmale charakterisiert. Hier ist ein breites Nuchalschild, ein geteiltes Supracaudale und die Neuralformel (6-6-4-6-6-6-6-6 oder 6-6-6-4-6-6-6-6) zu nennen. Die vorderen sechseckigen Neuralia sind hinten kurzseitig, die hinteren

sechseckigen Neuralia dagegen vorne kurzseitig (CHKHIKVADZE 1989). Europäische Vertreter von *Hadrianus* erreichten Panzerlängen bis zu 40 cm, vielleicht auch darüber (LAPPARENT DE BROIN 2002). Früher wurde *Hadrianus* von manchen Autoren als Synonym der rezenten Gattung *Manouria* Gray, 1852 betrachtet (AUFFENBERG 1974, CRUMLY 1985). Andere Autoren betrachten *Hadrianus* dagegen als valide (BROIN 1977, CHKHIKVADZE 1989, 1990, TAKAHASHI et al. 2003). *Manouria* sensu stricto ist im Fossilbericht nur aus dem oberen Pleistozän von Japan bekannt. *Manouria* unterscheidet sich von *Hadrianus* durch den Besitz von geteilten Inguinalschildern (TAKAHASHI et al. 2003).

Unter *Testudo* sensu lato werden kleine bis höchstens mittelgroße Landschildkröten mit Panzerlängen von höchstens 40 cm zusammengefaßt. Während Neontologen zur Gattung *Testudo* sensu lato meist eine ganze Reihe naheverwandter Landschildkrötenarten aus dem Neogen und Quartär der Westpaläarktis stellen (vgl. FRITZ & CHEYLAN 2001), unterteilen Paläontologen diese Gruppe normalerweise in mehrere Gattungen (LAPPARENT DE BROIN 2001). Im folgenden werden die am häufigsten von Paläontologen anerkannten Genera aufgelistet, ohne damit eine Wertung über ihre Validität abgeben zu wollen. Molekulargenetische Befunde (KUYL et al. 2002, U. FRITZ, J. F. PARHAM, M. WINK pers. Mitt.) lassen jedenfalls eher ein weitgefaßtes Gattungskonzept sinnvoll erscheinen.

CHKHIKVADZE (1988, 1989) stellt einige pliozäne Fossilien aus dem europäischen Rußland zu *Agriemys* Khosatzky und Mlynarski, 1966b, einer Landschildkrötengattung, die rezent auf Zentralasien beschränkt ist. *Agriemys* unterscheidet sich von *Protestudo* (siehe unten) durch die flachere Panzerform sowie das durch den Humero-Pectoral-Sulcus durchgezogene Entoplastron.

Die Gattung *Protestudo* Chkhikvadze, 1970c (Abb. 82 A-B) wurde für *Testudo bessarabica* Riabinin, 1918 (Species typica) aus dem oberen Miozän von Moldawien und der Ukraine und eine ganze Reihe von asiatischen und europäischen Landschildkrötenarten (Neogen – rezent) aufgestellt, darunter auch die rezente *T. hermanni* (CHKHIKVADZE 1970c). Später wurden auch einige Arten aus dem Pliozän von Nordamerika und Indien zu *Protestudo* gestellt (CHKHIKVADZE 1989). *Protestudo* ist zweifellos mit *Agriemys* und *Testudo* nahe verwandt (CHKHIKVADZE 1983, 1989) und wird von manchen Autoren als Juniorsynonym von *Testudo* betrachtet (LAPPARENT DE BROIN 2001, PERÄLÄ 2002). *Protestudo* besitzt wie *Ergilemys* eine ursprüngliche Neuralformel (4-8-4-8-4-6-6), allerdings kommen mitunter auch Exemplare mit nur sieben Neuralia vor (Abb. 82 A). *Protestudo* unterscheidet sich von *Ergilemys* durch den kürzeren hinteren Plastrallappen, gerade statt abgerundete Xiphiplastralränder und das Fehlen der rudimentären Caudalschilder auf den Xiphiplastrata. Von *Testudo* sensu stricto unterscheidet sich *Protestudo* durch das fehlende Hypo-Xiphiplastralscharnier. Außerdem ist im Unterschied zu *Testudo* die Epiplastrallippe nicht nach hinten ausgezogen und bildet daher keine „Tasche“.



Von *Agrionemys* unterscheidet sich *Protestudo* durch die voluminösere, stärker gewölbte Panzerform. Bei *Agrionemys* wird außerdem das Entoplastron von der epidermalen Humero-Pectoral-Naht durchzogen, bei *Protestudo* dagegen nicht.

CHKHIKVADZE (2001) stellte kürzlich für einige zuvor als Vertreter von *Protestudo* betrachtete Formen eine neue Gattung auf (*Protagrionemys*; Species typica: *Testudo turgaica* Riabinin, 1926 aus dem Miozän von Kasachstan). Die in *Protagrionemys* zusammengefaßten Arten ähneln stark der rezenten *Agrionemys*. *Protagrionemys* unterscheidet sich von *Protestudo* durch die weniger vorspringenden Gularschilder sowie die flachere Panzerform.

Die Gattung *Testudo* Linnaeus, 1758 sensu stricto (Species typica: *Testudo graeca* Linnaeus, 1758) wird durch den Verlust eines Neuralen (also sieben statt acht Neuralia) und das Vorhandensein eines Hypo-Xiphiplastralscharnieres sowie einer „Epiplastraltasche“ charakterisiert. Letztere wird durch die in Richtung Panzerinnenraum nach hinten ausgezogenen Epiplastrallippen gebildet. Die ältesten Vertreter dieser Gruppe sind *T. burtshaki* Chkhikvadze, 1975 und *T. eldarica* Khosatzky und Alekperov in Alekperov, 1978 aus dem Obermiozän von Aserbaidschan und *T. marmorum* Gaudry, 1862-1867 aus dem Obermiozän von Pikermi (Griechenland). *Testudo marmorum* soll der rezenten *T. marginata* Schoepff, 1792 nahestehen (GMIRA 1995, LAPPARENT DE BROIN 2001). Eine Zwergform aus dem Obermiozän der Ukraine ist *T. bosporica* Riabinin, 1945 mit maximal 12 cm Panzerlänge (KHOSATZKY 1953; Abb. 82 C-D). Im Pliozän wird *Testudo* in der Ukraine, Moldawien, Georgien und Rumänien durch *T. cernovi* Khosatzky, 1948 und *T. kucurganica* Khosatzky, 1948 (Abb. 82 E-F) vertreten. Aus dem Pleistozän von Aserbaidschan wurde *T. graeca binagadensis* Khosatzky in Alekperov, 1978 (= *Testudo graeca binagadensis*) beschrieben, die bereits eindeutig zum *Testudo graeca ibera*-Komplex gehört. Nach LAPPARENT DE BROIN (2001) entwickelte sich der *T. g. ibera*-Komplex zusammen mit *T. marginata* im östlichen Mittelmeer-Raum, während der *T. g. graeca*-Komplex und *T. kleinmanni* unabhängig davon in Nordafrika entstanden sein sollen. Molekulargenetische Befunde unterstützen dagegen sehr enge Verwandtschaftsbeziehungen von *T. kleinmanni* und *T. marginata*, die zusammen die Schwestergruppe zu *T. graeca* sensu lato bilden (KUYL et al. 2002, U. FRITZ und M. WINK pers. Mitt.).

Abb. 82: Testudinidae: *Protestudo bessarabica* (Riabinin, 1918), oberes Miozän von Osteuropa. Panzer in Dorsal-(A) und Ventralansicht (B); original. *Testudo bosporica* Riabinin, 1945, oberes Miozän von Osteuropa. Panzer in Dorsal-(C) und Ventralansicht (D); aus KHOSATZKY (1953). *Testudo kucurganica* Khosatzky, 1948, mittleres Pliozän von Osteuropa. Carapax in Dorsalansicht (E) nach einer Abbildung in KHOSATZKY und REDKOZUBOV (1989) und (F) *Testudo cernovi* Khosatzky, 1948, mittleres Pliozän von Osteuropa. Plastron von ventral, original.

Weitere miozäne und pliozäne Landschildkröten-Arten, die LAPPARENT DE BROIN (2001) zu *Testudo sensu lato* stellt (*T. promarginata*-Gruppe, *T. antiqua*-Gruppe, *T. hermanni*-Gruppe, *T. pyrenaica*-Gruppe) werden von CHIKHIVADZE (1989) als Vertreter von *Protestudo* betrachtet.

Überfamilie Trionychoidea Gray, 1825

Nach GAFFNEY und MEYLAN (1988) und MEYLAN und GAFFNEY (1989) werden in diesem Taxon die rezenten Familien Trionychidae Gray, 1825, Carettochelyidae Boulenger, 1887, Dermatemyidae Gray, 1870 und Kinosternidae Agassiz, 1857 sowie die nur fossil bekannten Adocidae Cope, 1870 (Kreide von Asien und Nordamerika) und Nanhsiungchelyidae Yeh, 1966 (Kreide von Asien und Nordamerika) vereinigt. Nach den molekulargenetischen Befunden von SHAFFER et al. (1997) bilden die Trionychoidea sensu GAFFNEY und MEYLAN (1988) jedoch keine monophyletische Gruppe, da die Trionychia (= Trionychidae + Carettochelyidae) von allen anderen rezenten Cryptodiren, also auch dem Dermatemyidae und Kinosternidae, verwandtschaftlich isoliert erscheinen.

GAFFNEY und MEYLAN (1988) und MEYLAN und GAFFNEY (1989) betrachten die folgenden Merkmale als wichtige Synapomorphien der Trionychoidea: (1) Kleine Stapedialarterie; (2) Palatinum ist stark an der Seitenwand der Hirnkapsel beteiligt; (3) Wirbelkörper des zehnten Thoracalwirbels nicht mit den achten Costalia verschmolzen; (4) Ilium mit Thelialfortsatz; (5) Maxillare mit zahnartigem Zapfen; (6) Besitz eines Musculus caudifibularis.

Die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Trionychoidea werden von MEYLAN und GAFFNEY (1989) wie folgt eingeschätzt: Adocidae, Nanhsiungchelyidae und Trionychia werden zu einem Taxon (Epifamilie) Trionychoidae zusammengefaßt, während Dermatemyidae und Kinosternidae mit verwandten Formen im Taxon Kinosternoidae vereinigt werden. Außerdem werden noch zwei problematische Gattungen aus Europa zu den Trionychoidea gestellt: *Peltochelys* und *Sandownia*. *Peltochelys*, von der man nur Panzerfunde aus der europäischen Unterkreide kennt, wird von MEYLAN (1988) für die Schwesterguppe der Trionychia gehalten und in eine eigene Familie Peltochelyidae eingeordnet. *Sandownia* Meylan et al., 2000 aus der Unterkreide von England ist nur vom Schädel her bekannt. Dieses Taxon wird als stark abgeleiteter Vertreter der Trionychoidea aufgefaßt, der eine schwache randliche Reduktion der Temporalregion des Schädels und einen gut entwickelten sekundären Gaumen besitzt (MEYLAN et al. 2000).

Neben den Peltochelyiden und *Sandownia* sind nur die Trionychia aus Europa bekannt. Trionychia besitzen folgende wichtige gemeinsame abgeleitete Merkmale (MEYLAN und GAFFNEY 1989): (1) Peripheralia nicht über Knochennähte (Suturen) mit den Pleuralia verbunden (Sutur bei Carettochelyiden noch schwach

vorhanden); (2) Rippenköpfe über Suturen mit den Wirbelkörpern fest verbunden (bei Adociden sind Rippenköpfe nur sehr schwach ausgeprägt); (3) Praemaxillaria miteinander verschmolzen; (4) Radius und Ulna berühren sich oberhalb von Handskelett; (5) höchstens drei klauenbewehrte Digits; (6) Coracoid länger als Scapula und Acromion; (7) Carapax nicht synostotisch über Suturen mit dem Plastron verbunden (außer bei ursprünglichen Trionychoidea).

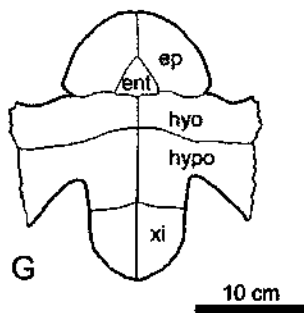
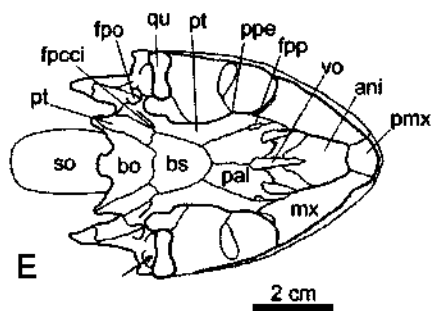
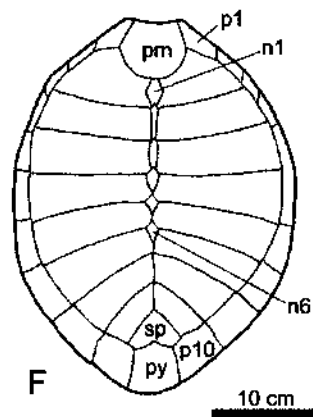
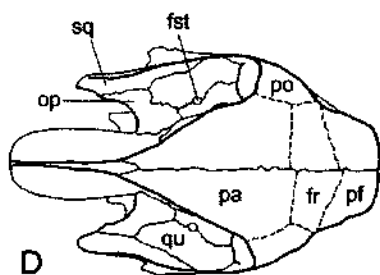
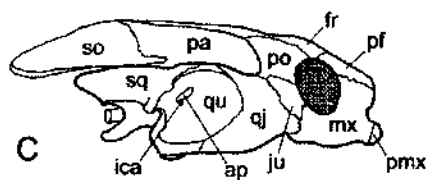
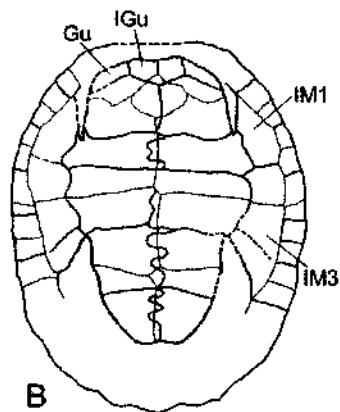
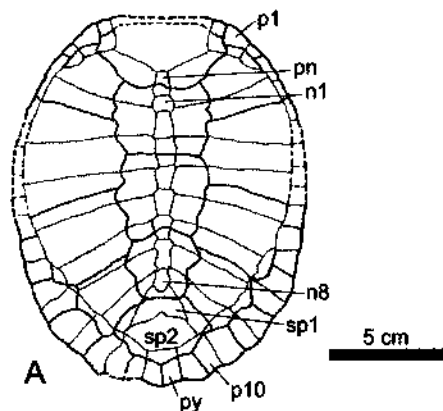
Familie Peltochelyidae Seeley, 1880

Diese Familie enthält nur eine monotypische Gattung, namentlich *Peltochelys duchastelli* Dollo, 1884 aus der Unterkreide von Belgien, von der man nur den Panzer kennt (Abb. 83 A-B). Obwohl *Peltochelys* noch einige recht ursprüngliche Merkmale aufweist, besitzt sie mit den Trionychoidea und Carettochelyiden ein gemeinsames Merkmal, das wahrscheinlich als Synapomorphie zu interpretieren ist: Die Zahl der Peripheralia-Paare ist auf 10 verringert, während fast alle anderen Schildkröten 11 Paare besitzen. Außerdem kommen paarige Ventralfortsätze am Proneurale, wie bei *Peltochelys*, sonst nur noch bei den Carettochelyidae vor. An ursprünglichen Merkmalen weist *Peltochelys* eine Panzerbeschilderung mit einem Intergular- und einem Gularschildpaar und einer vollständigen Reihe von Inframarginalia auf, große und breite Plastrallappen sowie eine mit feinen, punktförmigen Gruben skulpturierte Panzeroberfläche, ganz ähnlich wie bei Adociden (MEYLAN 1988, MEYLAN und GAFFNEY 1989).

Wenn die phylogenetische Stellung von *Peltochelys* von MEYLAN (1988) und MEYLAN und GAFFNEY (1989) richtig eingeschätzt wurde, dann stellt diese Schildkröte den ältesten Nachweis eines Vertreters der Trionychoidea außerhalb von Asien dar. Dies würde für einen laurasiaten, und nicht für einen asiatischen Ursprung der Trionychoidea sprechen (HIRAYAMA et al. 2000).

Familie Carettochelyidae Boulenger, 1887

Die Familie wird über folgende Synapomorphien charakterisiert (GAFFNEY und MEYLAN 1988, MEYLAN 1988): (1) Antrum postoticum sehr klein oder fehlend; (2) Cavum tympani zu einer rundlichen Mulde umgeformt; (3) nur die beiden inneren Finger mit Klauen bewehrt; (4) achter Halswirbel über paarige Artikulationen mit Proneurale verbunden; (5) Quadratum hinten für Musculus depressor mandibulae ausgehöhlt. Außerdem sitzt bei ursprünglichen Vertretern dieser Familie das Foramen posterius canalis carotici interni auf der Knochennaht zwischen Basisphenoid und Pterygoid. Derselbe Merkmalszustand kommt bei den Paracryptodira, jedoch mit Ausnahme der Protostegidae nicht bei anderen Eucryptodira vor (DANILOV und AVERIANOV 2003).



Die älteste bekannte sichere Carettochelyide ist *Kizylkumemys* Nessov, 1977 aus der asiatischen Oberkreide (Cenomanium von Karakalpakien). *Kizylkumemys* zeichnet sich durch schmale Plastrallappen und einen abgesetzten Kiel auf dem Carapax aus (NESSOV 1976, 1977). Allerdings könnte bereits *Sinaspideretes* Young und Chow, 1953 aus dem Oberjura oder der Unterkreide von China eine Carettochelyide sein, doch ist diese Gattung für eine sichere Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse zu schlecht bekannt (BROIN 1977, MEYLAN und GAFFNEY 1992). Im Eozän besaßen Carettochelyiden eine weite Verbreitung und waren in Asien mit den Gattungen *Anosteira* Leidy, 1871, *Burmemyss* Hutchison et al., 2004 und *Chorlakkichelys* Broin, 1987, in Europa mit *Allaeochelys* Noutlet, 1867 und in Nordamerika mit *Anosteira* oder *Pseudanosteira* Clark, 1932 vertreten.

Innerhalb der Carettochelyidae werden zwei Unterfamilien unterschieden, die Anosteirinae Lydekker, 1889 und die Carettochelyinae Boulenger, 1887. Die Carettochelyinae mit den Gattungen *Carettochelys*, *Allaeochelys*, *Burmemyss* und *Chorlakkichelys* zeichnen sich als Adulti durch eine fehlende Beschilderung bzw. fehlende Schildnähte auf dem Panzer aus und erreichen eine ansehnliche Panzerlänge von bis zu 50 cm. Die Anosteirinae (*Kizylkumemys*, *Anosteira*, *Pseudanosteira*) besitzen ähnlich wie Jungtiere der rezenten *Carettochelys insculpta* Ramsay, 1886 ein oder mehrere Dornen auf dem dorsalen Panzerkiel, die von den (knöchernen) Neuralia gebildet werden; außerdem bleiben bei adulten Exemplaren auf dem Panzer Schildnähte erhalten. Anosteirinae sind mit einer Panzerlänge von nur 15-25 cm deutlich kleiner als Carettochelyinen.

Der einzige europäische Vertreter der Carettochelyiden ist die Gattung *Allaeochelys* aus dem unteren bis mittleren Eozän von Belgien, Deutschland, England, Frankreich und Spanien (LAPPARENT DE BROIN 2001). Nach MEYLAN (1988) ist *Allaeochelys* das Schwestertaxon der einzigen rezenten Gattung dieser Familie, *Carettochelys* Ramsay, 1886, die man ab dem Miozän aus dem Raum Australien-Neuguinea kennt. Kürzlich wurde ein fragmentarisches Exemplar einer Carettochelyiden aus dem mittleren Miozän von Deutschland bekannt (JOYCE et al. 2004b).

Abb. 83: *Peltochelyidae*: *Peltochelys duchastelli* Dollo, 1884, Unterkreide von Belgien. Panzer in Dorsal- (A) und Ventralansicht (B); aus MEYLAN (1988). *Carettochelyidae*: *Carettochelys insculpta* Ramsay, 1886, rezent, Neuguinea und nördliches Australien. Schädel in Lateral- (C), Dorsal- (D) und Ventralansicht (E). Die Orbita ist grau dargestellt. Der Pfeil in (E) weist auf eine spezielle Vertiefung für den Pterygoid-Muskel an der posterioren Wand des Quadratum hin; original. Carapax in Dorsalansicht (F); Abbildung (F) aus WALTHER (1922), andere Original. *Allaeochelys* sp., unteres Eozän von Frankreich. Plastron in Ventralansicht (G); aus BROIN (1977).

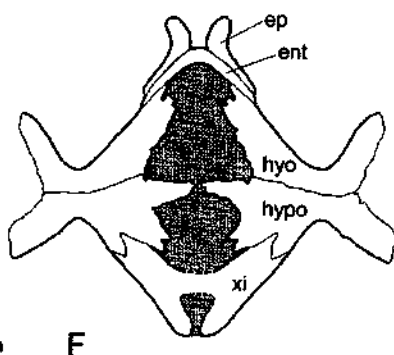
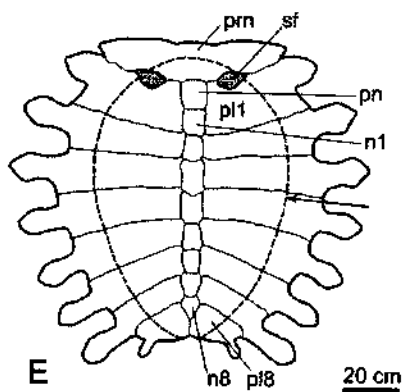
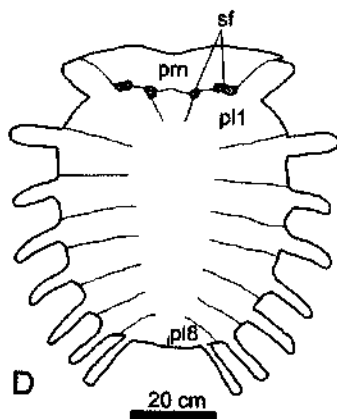
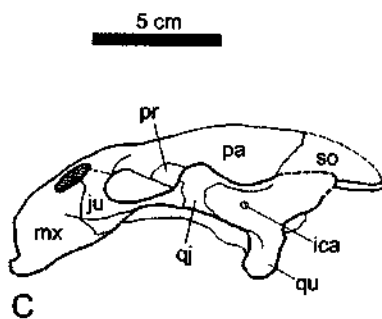
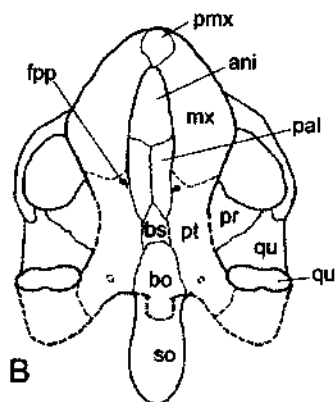
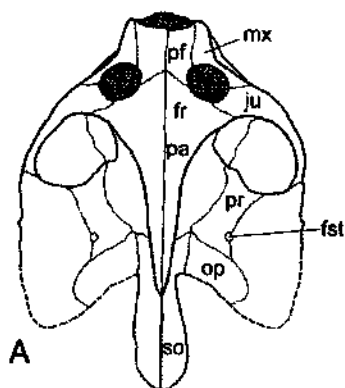
Familie Trionychidae Gray, 1825

Die Trionychidae werden durch folgende Synapomorphien begründet (MEYLAN 1987, GAFFNEY und MEYLAN 1988, MEYLAN und GAFFNEY 1989): (1) Peripheralia fehlen meist; (2) Pygale und Suprapygalia (= Metaneuralia) fehlen; (3) Entoplastron V-förmig, artikuliert mit bumerangförmigen Epiplastra; (4) Zentrum des letzten Cervicalwirbels artikuliert nicht mit dem Zentrum des anschließenden Thoracalwirbels; (5) Quadratojugale wird durch das Jugale weit vom Maxillare abgedrängt; (6) Jugale berührt Parietale; (7) Praemaxillare nicht an der Apertura narium externum beteiligt, da es durch Maxillare abgedrängt wird; (8) Quadratum nur wenig an dem Trochlearfortsatz des Oticums beteiligt; (9) Hyoidkörper besteht aus sechs oder acht verknöcherten Elementen; (10) breiter Kontakt zwischen dem Plastron und der Unterseite des Pectinealfortsatzes des Os pubis; (11) Kiefer mit fleischigen Lippen bedeckt; (12) Musculus zygomaticomandibularis vorhanden; (13) nur die drei inneren Finger mit Klauen bewehrt. Bezeichnend für die als „Weichschildkröten“ bekannten Trionychiden ist ferner der völlige Verlust von Hornschildern auf dem hautbedeckten Panzer.

Die ältesten Trionychiden liegen aus der Unterkreide Asiens vor (MEYLAN und GAFFNEY 1992, NESSOV 1995). Später konnten sie sich wahrscheinlich auf alle Erdteile ausbreiten (GAFFNEY 1979b, LAPPARENT DE BROIN 2001). Aus der Antarktis kennt man allerdings keine Fossilfunde und die Nachweise für Südamerika und Australien, wo sie rezent heute ebenso wie in Europa fehlen, sind spärlich (Pliozän von Venezuela: WOOD und PATTERSON 1973; oberes Känozoikum, vielleicht Miozän von Australien: GAFFNEY 1979d). In Europa kamen Trionychiden vom Paläozän bis zum Pliozän (KARL 1998), in Italien möglicherweise bis zum unteren Pleistozän (DELFINO 2002) vor.

Trionychidae werden in drei Unterfamilien eingeteilt (MEYLAN 1987), die Cyclanorbininae Hummel, 1929, die Plastomeninae Hay, 1908 und die Trionychinae Fitzinger, 1826. Die Cyclanorbininae sind ab dem unteren Miozän von Saudi Arabien, dem Pliozän Afrikas und Indiens bekannt und kommen rezent im subsaharischen Afrika, auf dem indischen Subkontinent und in Birma (Myanmar) vor. Schildkröten aus dieser Unterfamilie zeichnen sich u. a.

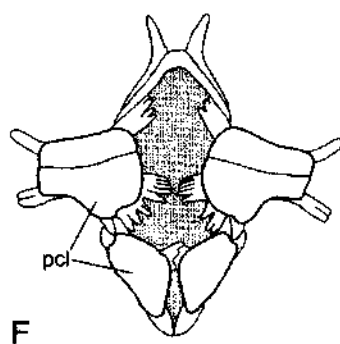
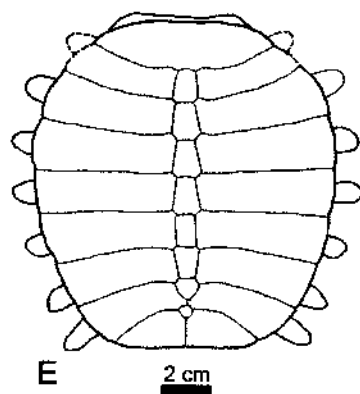
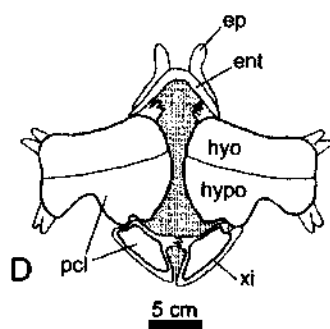
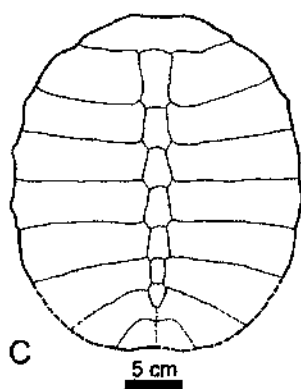
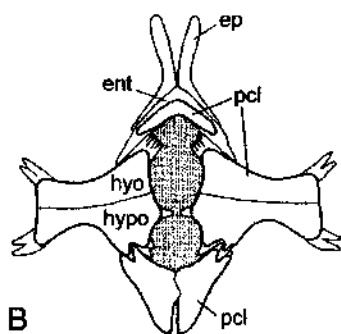
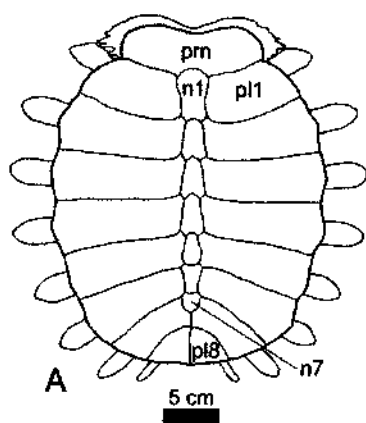
Abb. 84: Trionychidae: *Eurycephalochelys fowleri* Moody und Walker, 1970, unteres Eozän von England. Rekonstruktion des Schädels, Dorsal- (A), Ventral- (B) und Lateralansicht (C); nach Abbildungen in WALKER und MOODY (1985). Orbitae und Nasenöffnung sind grau dargestellt. „*Trionyx*“ *vittatus* Pomel, 1847, unteres Eozän von Belgien. Carapax in Ventralansicht (D); nach einem Foto in BROIN (1977). Fontanellen sind grau dargestellt. *Axestemys* sp., mittleres Eozän der USA. Carapax in Dorsalansicht (E) und Plastron in Ventralansicht (F); nach GAFFNEY (1979b). Fontanellen sind grau dargestellt. Der Pfeil in (E) weist auf die Außengrenze (gestrichelt) der skulpturierten Panzeroberfläche hin.



durch einen sehr massiven, verknöcherten Panzer, verschmolzene Hyo- und Hypoplastra sowie durch dicke, bindegewebige Plastralklappen an Hintergliedmaßen und Schwanz aus, die zusammen mit einem beweglichen Plastron den Verschluss des Panzers ermöglichen. Für weitere Merkmale sei hier auf MEYLAN et al. (1990) verwiesen. Die *Plastomeninae* kennt man aus der Oberkreide bis zum Paläozän Nordamerikas. Nach CHKHIKVADZE (1990) ähneln auch Funde aus dem Paläogen von Kasachstan *Plastomeninen*. Das Plastron ist bei Vertretern dieser Unterfamilie stark verknöchert; die Fontanelle in der Plastronmitte ist klein oder fehlt ganz (HOLROYD und HUTCHISON 2002, HUTCHISON und HOLROYD 2003). In der dritten Unterfamilie *Trionychinae* werden alle Weichschildkröten zusammengefasst, bei denen die knöchernen Plastralelemente nur lose miteinander verbunden sind. Weitere Charakteristika der *Trionychinae* sind der Arbeit von MEYLAN (1987) zu entnehmen.

In Europa kommen im Fossilbericht nur *Trionychinen* vor (LAPPARENT DE BROIN 2001), die zu vier verschiedenen Verwandtschaftsgruppen gehören. Von der Gattung *Eurycephalochelys* Moody und Walker, 1970 (unteres Eozän von England, Abb. 84 A-C) ist nur der Schädel bekannt (MOODY und WALKER 1970, WALKER und MOODY 1985). *Eurycephalochelys* wird von LAPPARENT DE BROIN (2001) zur „*Trionyx*“ *vittatus*-Gruppe gestellt, in der großwüchsige Taxa mit mehr als 70 cm Panzerlänge zusammengefasst werden, die sich durch den Erhalt eines Praeneurales und paedomorphe Merkmale, wie Scapularfontanellen, auszeichnen. Das namensgebende Taxon „*Trionyx*“ *vittatus* Pomel, 1847 (Abb. 84 D) wurde aus Frankreich anhand von Panzerfunden beschrieben und stammt wie *Eurycephalochelys* aus dem unteren Eozän. Von manchen Autoren wird vermutet, daß unter dem Namen *Eurycephalochelys* der zu „*Trionyx*“ *vittatus* gehörige Schädel beschrieben wurde. Mitunter werden beide Taxa in die Synonymie von *Palaeotrionyx* Schmidt, 1945 gestellt, eine Gattung, die anhand von Panzerfunden aus dem Paläozän der USA beschrieben wurde (BROIN 1977, LAPPARENT DE BROIN 2001). CHKHIKVADZE (1999) glaubt allerdings, daß die Ähnlichkeit von

Abb. 85: *Trionychidae*: *Trionyx rostratus* Arthaber, 1898 = *Amyda cartilaginea* (Boddaert, 1770) fide KARL (1998). Carapax in Dorsalansicht (A), oberes Miozän von Europa; nach ARTHABER (1898). Nicht maßstabsgetreues Plastron von *A. cartilaginea* in Ventralansicht (B), rezent, Südostasien; nach SIEBENROCK (1902). Bei (B) werden die Xiphioplastra nahezu völlig durch die Kallositäten bedeckt. *Rafetoides austriacus* (Peters, 1858) = *Trionyx messelianus* Reinach, 1900, mittleres Eozän von Deutschland und Österreich. Carapax in Dorsalansicht (C); aus HUMMEL (1927). *Rafetoides henrici* (Owen in Owen und Bell, 1849), Eozän von England. Plastron in Ventralansicht (D); nach KARL (1998). *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 = *Trionyx triunguis* (Forsskål, 1775) fide KARL (1999). Carapax in Dorsalansicht (E), unteres Miozän von Frankreich; nach einem Foto in BROIN (1988). Nicht maßstabsgetreues Plastron von *T. triunguis* in Ventralansicht (F), rezent, Afrika; nach SIEBENROCK (1902). Fontanellen sind bei allen Plastralabbildungen grau dargestellt.



Eurycephalochelys und *Palaeotrionyx* nur konvergent ist und ordnet *Eurycephalochelys* mit der rezenten Gattung *Rafetus* Gray, 1864 und einigen fossilen Genera aus der asiatischen Kreide in die Tribus Rafetini Chkhikvadze, 1999 ein. Die Rafetini sensu CHKHIKVADZE (1999) werden unter anderem durch Suprascapularfontanellen und bei mesozoischen und paläogenen Formen auch durch ein Praeneurale charakterisiert. Zur Gattung *Rafetus* stellt CHKHIKVADZE (1999) neben den beiden rezenten Arten aus dem Nahen Osten bzw. Ost- und Südostasien (ERNST und BARBOUR 1989) auch zahlreiche Spezies aus dem Paläogen von Asien und Nordamerika sowie aus dem Miozän von Europa, wobei die eurasiatischen Formen zur Untergattung *Rafetus* und die nordamerikanischen zur Untergattung *Axestemys* Hay, 1899 gehören sollen. HUTCHISON und HOLROYD (2003) betrachten *Palaeotrionyx* allerdings als Juniorsynonym von *Axestemys*, die nach Ansicht dieser Autoren mit *Rafetus* nicht kongenerisch ist. *Axestemys* wurde aus dem Eozän der USA beschrieben (HAY 1899; Abb. 84 E-F) und unterscheidet sich nach HUTCHISON und HOLROYD (2003) von *Rafetus* durch das Auftreten eines Praeneurales.

Trionyx rostratus Arthaber, 1898 (oberes Miozän von Deutschland) gehört zu einer anderen Verwandtschaftsgruppe (Abb. 85 A-B). KARL (1998) betrachtet dieses Taxon als Synonym der rezenten südostasiatischen *Amyda cartilaginea* (Boddaert, 1770), die zur Tribus Chitridini Gray, 1870 gehört. Diese Tribus zeichnet sich durch acht (manchmal sieben) Neuralia, acht Pleuralpaare, fünf Plastralkallositäten und langgestreckte anteriore Epiplastral-Fortsätze aus (MEYLAN 1987).

Eine dritte Linie wird durch die Gattung *Rafetoides* Karl, 1998 vertreten (Abb. 85 C-D), in die zwei Arten aus dem Eozän Europas gestellt werden (*Species typica*: *Trionyx henrici* Owen in Owen und Bell, 1849). *Rafetoides* gehört zur Tribus Trionychini und hat nur sieben Neuralia, acht Pleuralpaare sowie zwei bis vier Plastralkallositäten, kurze anteriore Epiplastral-Fortsätze, einen breiten Mittelteil des Entoplastrons und kleine Xiphiplastrata. *Rafetoides* bildet das Schwestertaxon zu einer Gruppe, die die oberkretazische Gattung *Aspideretoides* Gardner et al., 1995 (Nordamerika) und die rezenten Gattungen *Rafetus* (Asien) und *Apalone* Rafinesque, 1832 (Nordamerika, ab der Oberkreide) enthält (KARL 1998).

Die Gattung *Trionyx* Geoffroy, 1809 repräsentiert die vierte im europäischen Fossilbericht überlieferte Linie (KARL 1998, 1999). Viele Weichschildkröten aus dem Oligozän bis Pliozän Europas, darunter auch *Trionyx stiriacus* Peters, 1855 (Miozän von Österreich), lassen sich morphologisch kaum oder gar nicht von der rezenten *Trionyx triunguis* (Forsskal, 1775) unterscheiden und werden deshalb von KARL (1999) für konspezifisch gehalten (Abb. 85 E-F). *Trionyx* besitzt sieben (manchmal acht) Neuralia, acht Pleuralpaare sowie kurze anteriore Epiplastral-Fortsätze und vier Plastralkallositäten (MEYLAN 1987, KARL 1998). *Trionyx triunguis* ist der einzige rezente Vertreter dieser Gattung und in Afrika weitverbreitet; einige Vorkommen sind auch längs der Levanteküste sowie in der Südtürkei bekannt (ERNST et al. 2000). Im mittleren und oberen Miozän waren

nach KARL (1999) *T. triunguis*-ähnliche Schildkröten auch in Eurasien weitverbreitet. Die Ausbildung der immergrünen altweltlichen Wälder, die messinische Salinitätskrise im Endmiozän sowie die glazialen Klimafluktuationen schränkten das Verbreitungsgebiet jedoch immer weiter ein, bis schließlich auch die letzten Vorkommen im nördlichen Mittelmeergebiet erloschen. Die heutigen Vorkommen von *T. triunguis* wären demnach als Relikte eines ehemals wesentlich größeren Areals zu betrachten.

Danksagung. Der Autor dankt Dr. A. O. AVERIANOV für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript dieses Kapitels. Dr. F. DE LAPPARENT DE BROIN, Dr. U. FRITZ und Dr. J. F. PARHAM halfen bei der Literaturbeschaffung. Diese Arbeit wurde durch ein Stipendium des Präsidenten der Russischen Föderation für führende wissenschaftliche Lehranstalten (NSh-1647.2003.4) und ein Stipendium der Russischen Gesellschaft für Grundlagenforschung (04-05-65000-a) ermöglicht.

**Abkürzungen zu den Abbildungen 63 bis 85 in
„Die fossilen Schildkröten Europas“
von IGOR G. DANILOV**

Großbuchstaben bezeichnen epidermale Panzer-elemente, Kleinbuchstaben Elemente bzw. Merkmale des Knochenpanzers und des Schädels

<i>Ab</i> - Abdominalschild	<i>fpp</i> - Foramen palatinum posterius
<i>An</i> - Analschild	<i>fst</i> - Foramen stapedio-temporale
<i>ani</i> - Apertura narium interna (Choane)	<i>Gu</i> - Gularschild
<i>ap</i> - Antrum postoticum	<i>Hu</i> - Humeralschild
<i>ar</i> - Articulare	<i>hyo</i> - Hyoplastron
<i>Ax</i> - Axillare	<i>hypo</i> - Hypoplastron
<i>ba</i> - Basipterygoid-Artikulation	<i>ICa</i> - Intercaudalschild
<i>bo</i> - Basioccipitale	<i>ica</i> - Incisura columellae auris
<i>bs</i> - Basisphenoid	<i>IGu</i> - Intergularschild
<i>C</i> - Costalschild	<i>il</i> - Ilium
<i>Ca</i> - Caudalschild	<i>IM</i> - Inframarginalschild
<i>cdp</i> - Crista deltopectoralis	<i>In</i> - Inguinale
<i>ch</i> - Caput humeri	<i>is</i> - Ischium
<i>co</i> - Coronoid	<i>ju</i> - Jugal
<i>de</i> - Dentale	<i>M</i> - Marginalschild
<i>dp</i> - dorsaler Epiplastral-Fortsatz	<i>ms</i> - Mesoplastron
<i>ent</i> - Entoplastron	<i>mx</i> - Maxillare
<i>EntS</i> - Entoplastralschild	<i>n</i> - Neurale
<i>ep</i> - Epiplastron	<i>na</i> - Nasale
<i>exo</i> - Exoccipitale	<i>Nu</i> - Nuchalschild
<i>fc</i> - foramen caroticum basisphenoidale	<i>oc</i> - Oticalkammer
<i>fd</i> - foramen caroticum laterale	<i>op</i> - Opisthoticum
<i>Fe</i> - Femeralschild	<i>p</i> - Peripherale
<i>fov</i> - Fenestra ovalis	<i>pa</i> - Parietale
<i>fpc</i> - Fossa praecolumellae	<i>PAb</i> - Pectorabdominalschild
<i>fpcci</i> - Foramen posterius canalis carotici interni	<i>pal</i> - Palatinum
<i>fpo</i> - Fenestra postotica	<i>Pc</i> - Pectoralschild
	<i>pcl</i> - Plastral-Kallosität
	<i>pf</i> - Praefrontale
	<i>pl</i> - Pleurale

<i>plat</i>	–	Processus lateralis	<i>py</i>	–	Pygale
<i>pmed</i>	–	Processus medialis	<i>qj</i>	–	Quadratojugale
<i>pmv</i>	–	Pterygoid-Muskelventrikel	<i>qu</i>	–	Quadratum
<i>pmx</i>	–	Praemaxillare	<i>SCa</i>	–	Supracaudalschild
<i>pn</i>	–	Praeneurale	<i>sf</i>	–	Scapular-Fontanelle
<i>po</i>	–	Postorbitale	<i>SM</i>	–	Supramarginalschild
<i>pp</i>	–	Processus paroccipitalis des Opisthoticums	<i>so</i>	–	Supraoccipitale
<i>ppe</i>	–	Processus pterygoideus externus	<i>sp</i>	–	Suprapygale
<i>pr</i>	–	Prooticum	<i>sq</i>	–	Squamosum
<i>pra</i>	–	Praearticulare	<i>st</i>	–	Supratemporale
<i>prn</i>	–	Proneurale	<i>V</i>	–	Vertebralschild
<i>pt</i>	–	Pterygoid	<i>v</i>	–	Vertebra cervicalis (Halswirbel)
<i>pto</i>	–	Processus trochlearis oticum	<i>vo</i>	–	Vomer
<i>ptp</i>	–	Processus trochlearis pterygoidei	<i>vt</i>	–	Ventraltuberkel des Basisphenoid
<i>pu</i>	–	Pubis	<i>xi</i>	–	Xiphiplastron

Literatur

Vorbemerkung: Bei russischen, ukrainischen und georgischen Autorennamen finden sich im Schrifttum mitunter verschiedene Schreibweisen, abhängig davon, ob die Umschrift aus der Kyrilliza als deutsche oder englische Transliteration bzw. Transkription erfolgt ist. Hinzu kommt, daß sich im Deutschen in den letzten Jahrzehnten die Regeln zur Umschrift kyrillischer Buchstaben geändert haben. In der wissenschaftlichen Literatur wird mittlerweile meist die englische Transliteration verwendet, die auch im vorliegenden Kapitel angewendet wird. Im Literaturverzeichnis findet sich zur Ergänzung in eckiger Klammer nach dem Autorennamen in englischer Transliteration die deutsche Variante; die Arbeiten selbst werden in deutscher Transliteration wiedergegeben. Ausnahmen sind Publikationen, die auf englisch erschienen sind, bei welchen also die Autorennamen ohnehin in englischer Transliteration angegeben sind, und Fälle, bei denen die Autoren selbst ihre Namen konsequent in abweichender Schreibweise gebrauchen.

- AGASSIZ, L. (1857): Contributions to the Natural History of the United States of America, 1 (Part 1 & 2). Boston (Little, Brown and Company), 452 S.
- ALEKPEROV, A. M. [ALEKPEROW, A. M.] (1978): Zemnowodnye i presmykajuščiesja Azerbajdzana [Die Amphibien und Reptilien von Aserbaidschan]. Baku (Elm), 264 S. [auf russisch].
- ANDREWS, C. A. (1919): A description of a new species of zeuglodont and of leathery turtle from the Eocene of Southern Nigeria. Proc. Zool. Soc. London, 18, 309-319.
- ANTUNES, M. T. und F. DE BROIN (1988): Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). Ciênc. Terra (UNL), 9, 153-200.
- ARNOLD, E. N. (1979): Indian Ocean giant tortoises: their systematics and island adaptations. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 286, 127-145.
- ARTHABER, G. VON (1898): Über *Trionyx rostratus* n. sp. von Au am Leithagebirge. Beitr. Paläontol. Geol. Oesterreich-Ungarns u. d. Orients, 11, 179-198.
- AUFFENBERG, W. (1974): Checklist of fossil terrestrial tortoises (Testudinidae). Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci., 18, 121-251.
- AVERIANOV, A. O. (2002): Review of Mesozoic and Cenozoic sea turtles from the former USSR. Russ. J. Herpetol., 9, 137-154.
- BARTH, D., BERNHARD, D., FRITZSCH, G. und U. FRITZ (2004): The freshwater turtle genus *Mauremys* (Testudines, Geoemydidae) – a textbook example of an east-west disjunction or a taxonomic misconception? Zoologica Scripta, 33, 212-221.
- BATSCH, G. C. (1788): Versuch einer Anleitung, zur Kenntnis und Geschichte der Thiere und Mineralien. Jena (Acad. Buchhandl.), 528 S.
- BAUR, G. (1887): Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. Ber. Versamml. Oberrhein. Geol. Ver., 20, 17-20.
- (1888): Osteologische Notizen über Reptilien. Zool. Anz., 2, 269-296.
- (1891): Note on some little known American fossil tortoises. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1891, 411-430.

- (1893): Notes on the classification of the Cryptodira. Amer. Naturalist, **27**, 672-675.
- (1895): Ueber die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien. Anat. Anz., **11**, 410-415.
- BELL, T. (1825): A monograph of the tortoises having a moveable sternum with remarks on their arrangement and affinities. Zool. J., **2**, 672-675.
- (1827): On two new genera of land tortoises. Trans. Linn. Soc. London, **15**, 392-401.
- (1832): Zoological observations on a new fossil species of *Chelydra* from Oeningen. Trans. Geol. Soc. London, (2), **4**, 379-381.
- BENEDEN, P. J. VAN (1871): Les reptiles fossiles en Belgique. Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg., **31**, 9-16.
- BERGOUNIOUX, F.-M. (1931): Le genre *Allaeochelys* et ses caractères adaptatifs. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **61**, 161-181.
- (1935): Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens. Mém. Soc. Géol. France, **11**, 1-215.
- (1938): Chéloniens fossiles d'Espagne. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **72**, 257-288.
- BEVER, G. S. und W. G. JOYCE (2005): Dermochelyidae – Lederschildkröten. In: FRITZ, U. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIB: Schildkröten II. Wiebelsheim (Aula), S. 235-248.
- BODA, A. (1927): *Clemmydopsis sopronensis*, n. g., n. sp. aus der unteren pannonischen Stufe von Sopron in Ungarn. Zentralbl. Min., B, **1927**, 375-383.
- BODDAERT, P. (1770): Over de Kraakbeenige Schildpad. De Testudine Cartilaginea. Amsterdam (Kornelis van Tongerlo), 39 S.
- BOGACHEV, V. V. [BOGAČEV, W. W.] (1960): Nowaja pontičeskaja čerepacha iz Kryma [Eine neue pontische Schildkröte von der Krim]. Woprosy geol., burenija i dobyči nefti, Baku, **10**, 88-92 [auf russisch].
- BOJANUS, L. H. (1819-1821): Anatomie Testudinis Europaeae. Wilna (Zawadzki), VI, 178 + 1 S., 30 + 1 Tafeln (Reprint, Athens, Ohio, 1970).
- BONAPARTE, C. L. (1832): Saggio d'una distribuzione metodica degli animali vertebrati a sangue freddo. Rom (Antonio Boulzaler), 36 S.
- BOULENGER, G. A. (1887): On a new family of pleurodiran turtles. Ann. Mag. Nat. Hist., **19**, 170-172.
- (1889): Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians, and Crocodiles in the British Museum (Natural History). London (British Museum), x, 311 S., 6 Tafeln.
- BOUR, R. (1982): Contribution à la connaissance de tortues terrestres des Seychelles: définition du genre endémique et description d'une espèce nouvelle probablement originaire des îles granitiques et au bord de l'extinction. C. R. Acad. Sci. Paris, **295**, 117-122.
- BRÄM, H. (1965): Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. Schweiz. Paläontol. Abh., **83**, 1-190.
- BRAMBLE, D. M. (1974): Emydid shell kinesis: biomechanics and evolution. Copeia, **1974**, 707-727.
- BRINKMAN, D. B. (2003): A review of nonmarine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. Can. J. Earth Sci., **40**, 557-571.
- und E. L. NICHOLS (1993): Anatomy and relationships of the turtle *Boremys pulchra* (Testudines: Baenidae). J. Vertebr. Paleontol., **11**, 302-315.
- STADTMAN, K. und D. SMITH (2000): New material of *Dinobelys whitei* Gaffney, 1979, from the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Jurassic) of Colorado. J. Vertebr. Paleontol., **20**, 269-274.

- und X.-C. WU (1999): The skull of *Ordosemys*, an Early Cretaceous turtle from Inner Mongolia, People's Republic of China and the interrelationships of Eucryptodira. *Paludicola*, 2, 134-137.
- BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'étude des chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mém. Mus. nat. Hist. natur., Nouv. Sér., Sér. C*, 38, I-IX, 1-366, 38 Tafeln.
- (1985): *Proganochelys rufae* n. sp., chélonien du Trias supérieur de Thaïlande. *Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 1* (Stud. Palaeocheloniol., I, 1984), 87-94.
- (1987): Lower vertebrates from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan): Chelonia. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan*, 27, 169-185.
- (1988): Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des Tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 2* (Stud. Palaeocheloniol., II), 103-142.
- (1994): Données préliminaires sur les Chéloniens du Tithonien inférieur des calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France). *Geobios*, 16, 167-175.
- BRONGNIART, A. (1800): Essai d'une classification naturelle des Reptiles, par le citoyen. Seconde Partie. Formation et disposition des genres. *Bull. Sci. Soc. Philomat. Paris*, 2, 89-91.
- CACCONE, A., AMATO, G., GRATRY, O. C., BEHLER, J. und J. R. POWELL (1999): A molecular phylogeny of four endangered Madagascar tortoises based on mtDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 12, 1-9.
- CANTINO, P. D. und K. DE QUEIROZ (2000): <http://www.ohio.edu/phylocode/preface.html>
- CATTOI, N. und M. FREIBERG (1961): Nuevo hallazgo de Chelonia extinguidos en la República Argentina. *Physis*, 22 (63), 202.
- CHIKHIVADZE, V. M. [ČCHIKWADSE, W. M.] (1968): Sakyidae – nowoje semeistwo iskopajemych čerepach [Sakyidae – eine neue Familie fossiler Schildkröten]. *Paleontol. Ž.*, 2, 88-94 [auf russisch].
- (1970a): Drevnejšije kajnozojskije čerepachi SSSR [Die ältesten känozoischen Schildkröten der UdSSR]. *Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR*, 60, 749-752 [auf russisch].
- (1970b): Klassifikatsija podklasa testudinat [Klassifikation der Unterklasse Testudinata]. 16-ya naučnaja sessija Instituta Paleobiologii, Tiflis, 7-8 [auf russisch].
- (1970c): O proischoždenii sowremennych suchoputnyh čerepach paleoarktiki [Über den Ursprung der modernen Landschildkröten der Paläarktis]. *Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR*, 57, 245-247 [auf russisch].
- (1971): Perwaja nachodka tretičnoj čerepachi semejstwa Platysternidae [Erstfund einer tertiären Schildkröte aus der Familie Platysternidae]. *Paleontol. Ž.*, 4, 137-149 [auf russisch].
- (1972): O sistematičeskom položenii tretičnyh suchoputnyh čerepach Palearktiki [Über die systematische Position tertiärer Schildkröten der Paläarktis]. *Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR*, 65, 745-748 [auf russisch].
- (1973): Tretičnyje čerepachi Zajsanskoj kotlowiny [Tertiäre Schildkröten des Zaisan-Beckens]. Tiflis (Mezniereba), 100 S. [auf russisch].
- (1975): Iskopajemyje čerepachi iz werchnesarmatskich odoženij doliny Iori (Zakawkazje) [Fossile Schildkröten aus den obersarmatischen Ablagerungen von des Iori-Tales (Transkaukasien)]. In: Fauna i jeje ochrana v respublikach Zakawkazja [Die Fauna und ihr Schutz in den transkaukasischen Republiken]. Eriwan, S. 165-166 [auf russisch].

- (1976): Nowyje dannyye ob iskopajemych čerepachach Mongolii, Kitaja i Wostočnogo Kazachstana [Neue Daten über fossile Schildkröten der Mongolei, China und aus dem östlichen Kasachstan]. Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR, 82, 745-748 [auf russisch].
- (1980): O sistematičeskom položenii presnowodnyh čerepach neogena Moldawii, Ukrainy i nekotoryh stran Zentralnoi Ewropy [Über die systematische Position der neogenen Sumpfschildkröten Moldawiens, der Ukraine und einiger mitteleuropäischer Länder]. Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR, 99, 721-724 [auf russisch].
- (1983): Iskopajemyje čerepachi Kawkaza i Sewernogo Pričernomorja [Fossile Schildkröten aus dem Kaukasus und dem Norden des Schwarzen Meeres]. Tiflis (Mezniereba), 149 S. [auf russisch].
- (1985a): Classification des tortues de la famille des Emydidae et leurs liens phylogénétiques avec d'autres familles. Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 1 (Stud. Palaeocheloniol., I, 1984), 105-113.
- (1985b): Iskopajemyje čerepachi semejstwa Sinochelyidae [Fossile Schildkröten aus der Familie Sinochelyidae]. Westn. Zool., 1, 40-45 [auf russisch].
- (1987) Sur la classification et les caractères de certaines tortues fossiles d'Asie, rares et peu étudiées. Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 2 (Stud. Palaeocheloniol., II), 55-85.
- (1988): Perwaja nachodka iskopajemyh čerepach roda *Agrionemys* v Predkawkazje [Erstfund fossiler Schildkröten aus der Gattung *Agrionemys* im Kaukasusvorland]. Westn. Zool., 1, 62 [auf russisch].
- (1989): Neogenowyye čerepachi SSSR [Neogene Schildkröten der UdSSR]. Tiflis (Mezniereba), 104 S. [auf russisch].
- (1990): Paleogenowyye čerepachi SSSR [Paläogene Schildkröten der UdSSR]. Tiflis (Mezniereba), 96 S. [auf russisch].
- (1999): Nekotoryje iskopajemyje trečkogotnyje čerepachi Asii (Rafetini trib. nov.) [Über einige fossile trionychide Schildkröten aus Asien (Rafetini trib. nov.)]. Trudy Tbilissk. Gosudarstwen. Pedagogičesk. Uniw., 5, 215-225 [auf russisch].
- (2000): Pozdnetretričnyje gigantskije suchoputnyje čerepachi Zapadnoj Palearktiki [The giant terrestrial turtles from the Western Palearctic of Late Tertiary]. In: ZHORDANIA, R. G. (Hrsg.): Aktualnyje problemy sowremennoj biologii [The Actual Problems of Modern Biology]. Tiflis, S. 20-35 [auf russisch mit englischer Zusammenfassung].
- (2001): O sistematičeskom položenii nekotoryh iskopajemyh čerepach Asii [Über die systematische Stellung einiger fossiler Schildkröten aus Asien]. Trudy Tbilissk. Gosudarstwen. Pedagogičesk. Uniw., 10, 235-240 [auf russisch].
- und V. A. PETROV (2001): Nowyje mestonachodženija pozdneneogenowych čerepach doliny Iori (wostočnaja Gruzija) [New localities of the late Neogenous turtles of the Iori river valley (eastern Georgia)]. Woprosy gerpetol., 2001, 332-334 [auf russisch mit englischer Zusammenfassung].
- CLARK, J. (1932): A new anosteirid from the Uinta Eocene. Ann. Carnegie Mus., 21, 161-170.
- COLLINS, J. I. (1970): The chelonian *Rhinochelys* Seeley from the Upper Cretaceous of England and France. Palaeontology, 13, 355-378.
- COPE, E. D. (1865): On the limits and relations of the Raniformes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1864, 181-183.
- (1867): On *Euclastes*, a genus of extinct Cheloniidae. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1867, 41.

- (1868a): On the origin of genera. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1868, 242-300.
- (1868b): [Untitled report on *Osteopygis*]. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1868, 147.
- (1869): Synopsis of the extinct Reptilia found in the Mesozoic and Tertiary strata of New Jersey. In: COOK, G. H. (Hrsg.): Geology of New Jersey. New Jersey Geol. Survey, Append. B, S. 733-738.
- (1870): On the Adocidae. Proc. Amer. Phil. Soc., 11, 547-553.
- (1871): Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Trans. Amer. Phil. Soc., 14, 1-252.
- (1872a): A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata. Proc. Amer. Phil. Soc., 12, 422-433.
- (1872b): List of Reptilia of the Eocene formation of New Jersey. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1872, 15-17.
- (1873): *Toxochelys latiremis*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1873, 10.
- (1896): Sixth contribution to the knowledge of the marine Miocene fauna of North America. Proc. Amer. Phil. Soc., 35, 139-146.
- CRUMLY, C. R. (1985): A hypothesis for the relationships of land tortoise genera (family Testudinidae). Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 1 (Stud. Palaeocheloniol., I, 1984), 115-124.
- DANILOV, I. G. [DANILOW, I. G.] (1998): Phylogenetic relationships of platysternid turtles. Third Asian Herpetological Meeting, Almaty, Abstracts: 14.
- (2001): Morfologija primitivnych testudinoidej (Testudines: Cryptodira: Testudinoidea) i problema wzaimootnošenij skrytošejnyh čerepach. [Morphologie der primitiven Schildkröten (Testudines: Cryptodira: Testudinoidea) und das Problem der verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Cryptodira]. In: ANANJEVA, N. B. [ANANJEWA, N. B.] et al. (Hrsg.): The Problems of Herpetology. Proc. of the 1st Meet. of the Nikolsky Herp. Soc., Puščino und Moskau, S. 81-83 [auf russisch mit englischer Zusammenfassung].
- und A. O. AVERIANOV [A. O. AWERIANOW] (2003): Skull and non-shell postcranial morphology of *Kizylkumemys* (Testudines: Carettochelyidae) and its phylogenetic implications. Symposium on Turtle Origins, Evolution and Systematics, St. Petersburg, Program & Abstracts, 20-21.
- DATTA, P. M., MANNA, P., GHOSH, S. C. und D. P. DAS (2000): The first Jurassic turtle from India. Palaeontology, 43, 99-109.
- DEBRAGA, M. und O. RIEPPEL (1997): Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. Zool. J. Linnean Soc., 120, 281-354.
- DELFINO, M. (2002): Erpetofaune italiane del Neogene e del Quaternario. Dissertation, Modena und Reggio Emilia (Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia), 382 S., 43 Tafeln.
- DODD, C. K. und G. S. MORGAN (1992): Fossil sea turtles from the early Pliocene Bone Valley Formation, central Florida. J. Herpetol., 26, 1-8.
- DOLLO, L. (1884): Première note sur les chéloniens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, 3, 64-79.
- (1886): Première note sur les chéloniens du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, 4, 75-100.
- (1909): The fossil vertebrates of Belgium. Annl. N. Y. Acad. Sci., 19, 99-119.
- DUMÉRIL, A. M. C. (1806): Zoologie analytique ou Méthode naturelle de Classification des Animaux, rendue plus facile à l'aide de Tableaux synoptiques. Paris (Allais), xxxiii, 344 S.

- und G. BIBRON (1835): *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Vol. 2. Paris (Encyclopédie de Roret), 680 S.
- EATON, J. G., CIFFELLI, R. L., HUTCHISON, J. H., KIRKLAND, J. I. und J. M. PARRISH (1999): Cretaceous vertebrate faunas from the Kaiparowits Plateau, south-central Utah. In: GILLETTE, D. D. (Hrsg.): *Vertebrate Paleontology in Utah Miscellaneous Publication*, 99-1. Salt Lake City (Utah Geol. Survey), S. 345-353.
- ERICKSON, B. R. (1973): A new chelydrid turtle *Protochelydra zangerli* from the Late Paleocene of North America. *Scientific Publ. Mus. Minnesota*, 2, 1-16.
- ERNST, C. H., ALTENBURG, R. G. M. und R. W. BARBOUR (2000): *Turtles of the World*. World Biodiversity Database, CD-ROM Series, Windows Version 1.2. Amsterdam (Biodiversity Center of ETI).
- und R. W. BARBOUR (1989): *Turtles of the World*. Washington D. C. (Smithsonian Institution Press), 290 S.
- ESTES, R. und J. H. HUTCHISON (1980): Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 30, 325-347.
- EVANS, J. und T. S. KEMP (1975): The cranial morphology of a new lower Cretaceous turtle from southern England. *Palaeontology*, 18, 25-40.
- und - (1976): A new turtle skull from the Purbeckian of England and a note on the early dichotomies of cryptodire turtles. *Palaeontology*, 19, 317-324.
- FASTOVSKY, D. E. (1985): A skull of the Cretaceous chelonoid turtle *Osteopygis* and the classification of the Osteopyginae. *Invest. New Jersey St. Mus.*, 3, 1-23.
- FELDMAN, C. R. und J. F. PARHAM (2004): Molecular systematics of Old-World stripe-necked turtles (Testudines: *Mauremys*). *Asiat. Herpetol. Res.*, 10, 28-37.
- FITZINGER, L. (1826): *Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften*. Wien (J. G. Heubner), 66 S.
- (1835): Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode. *Ann. Wiener Mus. Naturgesch.*, 1, 105-128.
- FORSKÅL, P. (1775): *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium, quae in itinere Orientali observavit Petrus Forscal. ... post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr*. Copenhagen (Möller), 164 S.
- FRAAS, E. (1913): *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jahr. Ver. Vaterl. Naturkd. Württ.*, 69, 13-30.
- FRITZ, U. (1995): Kritische Übersicht der Fossilgeschichte der Sumpfschildkröten-Gattung *Emys* A. Duméril, 1806. *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden*, 48, 243-264.
- (1998): Introduction to the zoogeography and subspecific differentiation in *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). *Mertensiella*, 10, 1-27.
- (2001): Emydidae - Neuweltliche Sumpfschildkröten. In: FRITZ, U. (Hrsg.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIIA: Schildkröten I. Wiebelsheim (Aula), S. 335-337.
- (2003): Die Europäische Sumpfschildkröte. Bielefeld (Laurenti), 224 S.
- und M. CHEYLAN (2001): *Testudo* Linnaeus, 1758 - Eigentliche Landschildkröten. In: FRITZ, U. (Hrsg.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIIA: Schildkröten I. Wiebelsheim (Aula), S. 113-124.
- und B. PARKAS (1996): The proper generic allocation of *Clemmys mchelyi* Kormos, 1911. *Fragm. Mineral. Palaeontol.*, 18, 103-105.
- FUENTE M. S. DE LA und M. ITURRALDE-VINENT (2001): A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of western Cuba. *J. Paleontol.*, 75, 860-869.

- GAFFNEY, E. S. (1975a): A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **155**, 387-436.
- (1975b): Phylogeny of the chelydrid turtles: a study of shared derived characters in the skull. *Fieldiana Geol.*, **33**, 157-178.
- (1975c): A taxonomic revision of the Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. *Amer. Mus. Novit.*, **2574**, 1-19.
- (1975d): A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *Amer. Mus. Novit.*, **2571**, 1-24.
- (1975e): *Solnhofia parsonsi*, a new cryptodiran turtle from the Late Jurassic of Europe. *Am. Mus. Novit.*, **2576**, 1-25.
- (1976): Cranial morphology of the European Jurassic turtles *Portlandemys* and *Plesiochelys*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **157**, 489-543.
- (1979a): The Jurassic turtles of North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **162**, 91-136.
- (1979b): Description of a large trionychid turtle shell from the Eocene Bridger Formation of Wyoming. *Contrib. Geol.*, **17**, 53-57.
- (1979c): Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **164**, 65-376.
- (1979d): Fossil trionychids of Australia. *J. Paleontol.*, **53**, 1354-1360.
- (1984): Historical analysis of theories of chelonian relationship. *Syst. Zool.*, **33**, 283-301.
- (1985): The shell morphology of the Triassic turtle, *Proganochelys*. *N. Jb. Geol. Paläontol.*, **170**, 1-26.
- (1990): The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **194**, 1-263.
- (1996): The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **229**, 1-166.
- , HUTCHISON, J. H., JENKINS, F. A. und L. J. MEEKER (1987): Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science*, **237**, 289-291.
- , KOOL, L., BRINKMAN, D. B., RICH, T. H. und P. VICKERS-RICH (1998): *Otwayemys*, a new cryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Australia. *Amer. Mus. Novit.*, **3233**, 1-28.
- , MOODY, R. T. J. und C. A. WALKER (2001a): *Azabbaremys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Paleocene of Mali. *Amer. Mus. Novit.*, **3320**, 1-16.
- , CHATTERJEE, S. und D. K. RUDRA (2001b): *Kurmademys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of India. *Amer. Mus. Novit.*, **3321**, 1-16.
- und J. W. KITCHING (1994): The most ancient African turtle. *Nature*, **369**, 55-58.
- und – (1995): The morphology and relationships of *Australochelys*, an Early Jurassic turtle from South Africa. *Amer. Mus. Novit.*, **3130**, 1-29.
- und M. C. MCKENNA (1979): A Late Permian captorhinid from Rhodesia. *Amer. Mus. Novit.*, **2688**, 1-15.
- und P. A. MEYLAN (1988): A phylogeny of turtles. In: BENTON, M. J. (Hrsg.): *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, Vol. 1. New York (Oxford University Press), S. 157-219.

- und P. A. MEYLAN (1992): The Transylvanian turtle, *Kallokibotion*, a primitive cryptodire of Cretaceous age. *Amer. Mus. Novit.*, **3040**, 1-37.
- und H. H. SCHLEICH (1994): On *Chelydropsis murchisoni* (Bell, 1892) from the Middle Miocene locality of Unterwohlbach/South Germany. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, **173**, 197-213.
- GAILLARD, C., BERNIER, P., BARALE, G., BOURSEAU, J.-P., BUFFETAUT, E., EZQUERRA, R., GAL, J.-C., LAPPARENT DE BROIN, F. DE, RENOUS, S. und S. WENZ (2003): A giant Upper Jurassic turtle revealed by its trackways. *Lethaia*, **36**, 315-322.
- GARDNER, J. D., RUSSELL, A. P. und D. B. BRINKMAN (1995): Systematics and taxonomy of soft-shelled turtles (family Trionychidae) from the Judith River Group (mid Campanian) of North America. *Can. J. Earth Sci.*, **32**, 631-643.
- GAUDRY, A. (1862-1867): Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Paris (F. Savy), 474 S.
- (1890): Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires. Paris, S. 246-254.
- GEOFFROY, S.-H. E. (1809): Mémoire sur les tortues molles, nouveau genre sous le nom de *Trionyx*, et sur la formation des carapaces. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, **14**, 1-20.
- GHEERBRANT, E., CODREA, V., HOSU, A., SEN, S., GUERNET, C., LAPPARENT DE BROIN, F. DE und J. RIVELINE (2000): Découverte de vertébrés dans les Calcaires de Rona (Thanétien ou Sparnacien) Transylvanie, Roumanie: les plus anciens mammifères cénozoïques d'Europe orientale. *Ecol. Geol. Helv.*, **92**, 517-535.
- GILL, T. (1889): A remarkable tortoise. In: Annual Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution, for the Year Ending June 30th, 1887, Part 1. Washington, D. C. (Government Printing Office), S. 509-511.
- GILMORE, C.-W. (1931): Fossil turtles of Mongolia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **59**, 213-257.
- GMIRA, S. (1995): Étude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie. Systématique. Phylogénie. Paris (Cahiers de Paléontologie, CNRS), 140 S.
- GODINOT, M. und F. DE LAPPARENT DE BROIN (2004): Arguments for a mammalian and reptilian dispersal from Asia to Europe during the Paleocene-Eocene boundary interval. *Deinsea*, **10**, 255-275.
- GRANDIDIER, A. (1867): Liste des Reptiles nouveaux, découverts, en 1866, sur la côte sud-ouest de Madagascar. *Rev. Mag. Zool. (2)*, **19**, 232-234.
- GRAY, J. E. (1825): A synopsis of the genera of reptiles and amphibia, with a description of some new species. *Ann. Philosophy*, **10**, 193-217.
- (1831a): Synopsis Reptilium, Part 1: Cataphracta. Tortoises, Crocodiles, Enaliosaurians. London (Treuttel, Wurtz, and Co), 85 S.
- (1831b): Characters of a new genus of freshwater tortoise from China. *Proc. Zool. Soc. London*, **1831**, 106-107.
- (1831c): A Synopsis of the Species of the Class Reptilia. In: GRIFFITH, E. und E. PIGEON (Hrsg.): The Animal Kingdom Arranged in Conformity with its Organization, by the Baron CUVIER, Vol. 9. London (Whittaker, Treacher, and Co.), S. 1-110.
- (1834): Characters of two new genera of reptiles (*Geoemyda* and *Gehyra*). *Proc. Zool. Soc. London*, **1834**, 99-100.
- (1844): Catalogue of the Tortoises, Crocodiles, and Amphisbaenians in the Collection of the British Museum. London (British Museum [Natural History]), 80 S.
- (1852): Description of a new genus and some new species of tortoises. *Proc. Zool. Soc. London*, **1852**, 133-135.

- (1856a): On some new species of freshwater tortoises from North America, Ceylon and Australia, in the collections of the British Museum. Proc. Zool. Soc. London, 1855, 197-202.
- (1856b): Catalogue of the Shield Reptiles in the Collection of the British Museum. Part 1. Testudinata (Tortoises). London (Taylor and Francis), 79 S.
- (1864): Revision of the species of Trionychidae found in Asia and Africa, with the descriptions of some new species. Proc. Zool. Soc. London, 1864, 76-98.
- (1869): Notes on the families and genera of tortoises (Testudinata), and on the characters afforded by the study of their skulls. Proc. Zool. Soc. London, 1869, 165-223.
- (1870): Supplement to the Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum, Part 1: Testudinata (Tortoises). London (Taylor and Francis), 120 S.
- (1873a): On the skulls and alveolar surfaces of land tortoises (Testudinata). Proc. Zool. Soc. London, 1873, 722-728.
- (1873b): Handlist of the Specimens of Shield Reptiles in the British Museum. London (British Museum [Natural History]), 124 S.
- GREGORY, W. K. (1946): Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 86, 276-323.
- GROSSENS-VAN DYCK, M.-C. (1985): Les tortues du Paléocène continental du Hainin et Vainmont (Belgique). Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 1 (Stud. Palaeocheloniol., 1, 1984), 133-139.
- HAY, O. (1899): On the nomenclature of certain American fossil vertebrates. Amer. Geol., 24, 345-349.
- (1892): The batrachians and reptiles of the State of Indiana. Ann. Rep. Indiana Dept. Geol. Nat. Res., 17, 409-602.
- (1906): Descriptions of two new genera (*Echmatemys* and *Xenochelys*) and two new species (*Xenochelys formosa* and *Terrapene putnami*) of fossil turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 22, 27-31.
- (1908): The fossil turtles of North America. Publ. Carnegie Inst., 75, 1-568.
- HERVET, S. (2003): Deux nouvelles tortues de l'Éocène inférieur de Saint-Papoul (Aude, France). C. R. Palevol., 2, 617-624.
- (2004a): Systématique du groupe "*Palaeochelys* sensu lato - *Mauremys*" (Chelonii, Testudinoidea) du Tertiaire d'Europe occidentale: principaux résultats. Ann. Paleontol., 90, 13-78.
- (2004b): A new genus of 'Ptychogasteridae' (Chelonii, Testudinoidea) from the Geiselal (Lutetian of Germany). C. R. Palevol., 3, 125-132.
- und F. DE LAPPARENT DE BROIN (2000): *Palaeochelys mynarskii* n. sp., de l'Oligocène supérieur de Rott (Allemagne), et redescription de l'espèce type *P. bussonensis* Meyer, 1847. C. R. Acad. Sci. Paris, 331, 563-669.
- HIRAYAMA, R. (1985): Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea); a preliminary result. Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 1 (Stud. Palaeocheloniol., 1, 1984), 141-157.
- (1992): [Humeral morphology of chelonoid sea turtles: its functional analysis and phylogenetic implications.] Bull. Hobetsu Mus., 8, 17-57 [auf japanisch mit englischer Zusammenfassung].
- (1994): Phylogenetic systematics of chelonoid sea turtles. The Island Arc, 3, 270-284.

- (1997): Distribution and diversity of Cretaceous chelonoids. In: CALLAWAY J. M. und E. NICHOLLS (Hrsg.): *Ancient Marine Reptiles*. San Diego, London (Academic Press), S. 225-241.
- (1998): Oldest known sea turtle. *Nature*, **392**, 705-708.
- , BRINKMAN, D. B. und I. G. DANILOV (2000): Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russ. J. Herpetol.*, **7**, 181-198.
- und T. CHITOKU (1996): Family Dermochelyidae (superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan. *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan*, N. S., **184**, 597-622.
- HOLBROOK, J. E. (1836-1838): *North American Herpetology; or a Description of the Reptiles Inhabiting the United States*. Philadelphia (J. Dobson), 152 S.
- HOLMAN, J. A. (1987): Herpetofauna of the Egelhoff Site (Miocene: Barstovian) of north-central Nebraska. *J. Vertebr. Paleontol.*, **7**, 109-120.
- (1995): A new species of *Emydoidea* (Reptilia: Testudines) from the Late Barstovian (Medial Miocene) of Cherry County, Nebraska. *J. Herpetol.*, **29**, 548-553.
- (2002a): Additional specimens of the Miocene turtle *Emydoidea hutchisoni* Holman 1995 – new temporal occurrences, taxonomic characters, and phylogenetic inferences. *J. Herpetol.*, **36**, 436-446.
- (2002b): The status of *Emydoidea hutchisoni* Holman, 1995. *Michigan Academician*, **34**, 393-394.
- und R. G. CORNER (1985): A Miocene *Terrapene* (Testudines: Emydidae) and other Barstovian turtles from south-central Nebraska. *Herpetologica*, **41**, 88-93.
- und U. FRITZ (2001): A new emyidine species from the Middle Miocene (Barstovian) of Nebraska, USA with a new generic arrangement from the species of *Clemmys* sensu McDowell (1964). *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden*, **51**, 331-353.
- HOLROYD, P. A. und J. H. HUTCHISON (2002): Patterns of geographic variation in latest Cretaceous vertebrates: evidence from the turtle component. *Geol. Soc. Amer., Spec. Pap.*, **361**, 177-190.
- und J. F. PARHAM (2003): The antiquity of African tortoises. *J. Vertebr. Paleontol.*, **23**, 688-690.
- HUMMEL, K. (1927): Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blätersandstein von Münzenberg in der Wetterau. *Abh. Hess. Geol. Landesanst.*, **8**, 1-96.
- (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. *Geol. paläontol. Abh. (N. F.)*, **16**, 360-487.
- (1935): Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, **2**, 457-483.
- HOOKE, G. E. (1998): Systematic revision of the Protostegidae, with a redescription of *Calcarichelys gemma* Zangerl, 1953. *J. Vertebr. Paleontol.*, **18**, 85-98.
- HUTCHISON, J. H. (1981): *Emydoidea* (Emydidae, Testudines) from the Barstovian (Miocene) of Nebraska. *Paleo Bios*, **37**, 1-6.
- (1987): New cranial material of *Compsemys* (Testudines) and its systematic implications. *J. Vertebr. Paleontol.*, **7** (3, Suppl.), 19A.
- (1996): Testudines. In: PROTHERO, D. R. und R. J. EMRY (Hrsg.): *The Terrestrial Eocene-Oligocene Transition in North America*. Cambridge (Cambridge University Press), S. 337-353.

- (1998): Turtles across the Paleocene/Eocene epoch boundary in west-central North America. In: AUBRY, M.-P., LUCAS, S. G. und W. A. BERGGREN (Hrsg.): Late Paleocene – Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records. Princeton (Princeton University Press), S. 401-408
- (2000): Diversity of Cretaceous turtle faunas of Eastern Asia and their contribution to the turtle faunas of North America. Paleontol. Soc. Korea, Spec. Publ., 4, 27-38.
- , HOLROYD, P. A. und R. L. CIOCHON (2004): A preliminary report on Southeast Asia's oldest Cenozoic turtle fauna from the late Middle Eocene Pondaung Formation, Myanmar. Asiat. Herpetol. Res., 10, 38-52.
- und P. A. HOLROYD (2003): Late Cretaceous and early Paleocene turtles of the Denver Basin, Colorado. Rocky Mountain Geol., 38, 121-142.
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] (1999): International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. London (International Trust for Zoological Nomenclature), XXIX, 306 S.
- JAEKEL, O. (1918): [Ohne Titel]. Palaeontol. Z., 2, 251.
- JENKINS, F. A., SHUBIN, N. H., AMARAL, W. W., GATESY, S. M., SCHAFF, C. R., CLEMMENSEN, L. B., DOWNS, W. R., DAVIDSON, A. R., BONDE, N. und F. OSBAECK (1994): Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. Meddel. Grönland, Geoscience, 32, 2-24.
- JOYCE, W. G. (2000): The first complete skeleton of *Solnhofia parsonsi* (Cryptodira, Eurysternidae) from the Upper Jurassic of Germany and its taxonomic implications. J. Paleontol., 74, 684-700.
- (2001): First evidence of fossil turtle skin impressions recovered from the Upper Jurassic of Germany. J. Vertebr. Paleontol., 21 (3, Suppl.), 66A.
- (2003): A new Late Jurassic turtle specimen and the taxonomy of *Palaeomedusa testa* and *Eurysternum wagneri*. Paleobios, 23, 1-8.
- (im Druck): Phylogenetic Relationships of Mesozoic Turtles. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.
- , PARHAM, J. F. und J. A. GAUTHIER (2004a): Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. J. Paleontol., 78, 989-1013.
- , KLEIN, N. und T. MÖRS (2004b): Carettochelyine turtle from the Neogene of Europe. Copeia, 2, 406-411.
- und C. J. BELL (2004): A review of comparative morphology of extant testudinoid turtles (Reptilia: Testudines). Asiat. Herpetol. Res., 10, 53-109.
- und G. S. BEVER (2005): Cheloniidae – Seeschildkröten. In: FRITZ, U. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIB: Schildkröten II. Wiebelsheim (Aula), S. 13-24.
- und J. A. GAUTHIER (2004): Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. Proc. R. Soc. London, B, 463, 1-5.
- KARL, H.-V. (1998): Zur Taxonomie der känozoischen Weichschildkröten Österreichs und Deutschlands (Trionychidae: Trionychinae). Mitt. Geol. und Paläontol. Landesmus. Joanneum, 56, 273-328.
- (1999): Die Zoogeographie der känozoischen Weichschildkröte *Trionyx triunguis* Forskål, 1775. Joanneum, Geol. Paläontol., 1, 27-60.
- (2000): *Murrhardtia staeschei* n. gen. n. sp. – eine neue Schildkröte aus der Oberen Trias von Süddeutschland. Joanneum, Geol. Paläontol., 2, 57-72.

- (2002): Übersicht über die fossilen marinen Schildkrötenfamilien Zentraleuropas (Reptilia, Testudines). *Mauritiana* (Altenburg), **18**, 171-202.
- und G. TICHY (1999): Zur Taxonomie eines neuen Tribus von Seeschildkröten aus dem Oligozän von Deutschland (Testudines: Chelonioidae). *Joanneum, Geol. Paläontol.*, **1**, 61-77.
- KAZNYSHKIN, M. N., NALBANDYAN, L. A. und L. A. NESSOV [KAZNYŠKIN, M. N., NALBANDJAN, L. A. und L. A. NESSOW] (1990): [Mittel- und oberjurassische Schildkröten aus Fergana (Kirgisische SSR)]. *Ježegodn. Wsesojužn. Paleontol. Obšč.*, **33**, 185-204 [auf russisch].
- KHOSATZKY, L. I. [CHOSAZKI, L. I.] (1946): Some new species of the genus *Clemmys* Ritgen (Testudines, Reptilia) from the Pliocene of the Ukraine. *C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS*, **52**, 617-620.
- (1948): Nowyje widy roda *Testudo* Linne (Testudines, Reptilia) iz pliozena Ukrainy [Neue Arten der Gattung *Testudo* Linne (Testudines, Reptilia) aus dem Pliozän der Ukraine]. *Bjull. kom. izuč. četwertič. perioda*, **11**, 92-96 [auf russisch].
- (1953): O mejotičeskich čerepachach Kerčenskogo poluostrova [Über die mäotischen Schildkröten der Kerč-Halbinsel]. *Ježegodn. Wsesojužn. Paleontol. Obšč.*, **14**, 237-253 [auf russisch].
- (1956): Ostatki bolotnoj čerepachi iz pliozena Stawropolja [Überreste der Sumpfschildkröte aus dem Pliozän des Stawropoler Gebiets]. *Ježegodn. Wsesojužn. Paleontol. Obšč.*, **15**, 321-327 [auf russisch].
- (1997): Big turtle of the Late Cretaceous of Mongolia. *Russ. J. Herpetol.*, **4**, 148-154.
- und V. M. CHKHIKVADZE (1993): Nowyje dannyje o miozenowych čerepachach roda *Baicaulemys* [New data on the Miocene turtles of the genus *Baicaulemys*]. *Bull. Acad. Sci. Georgia*, **148**, 155-160 [auf russisch mit englischer Zusammenfassung].
- und M. MEYNARSKI (1966a): Fossil tortoises of the genus *Geoemyda* Gray, 1834 (s. lat.) of Europe. *Acta zool. Cracov.*, **11**, 397-421.
- und - (1966b): *Agrionemys* – nouveau genre de tortues terrestres (Testudinidae). *Bull. Acad. Polonaise des Sciences. Cl. 2*, **14**, 123-125.
- und O. I. REDKOZUBOV [REDKOZUBOW] (1989): Neogenowije čerepachi Moldawii [Neogene Schildkröten Moldawiens]. *Kišinjew (Știința)*, **96** S. [auf russisch].
- KLEIN, J. T. (1760): Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere (Übersetzung von F. D. Behn). *Lübeck (Jonas Schmidt)*, 381 S.
- KORDIKOVA, E. G. (2002): Comparative morphology of the palate dentition in *Proganochelys quenstedtii* Baur 1887 from the Upper Triassic of Germany and chelonian ancestry. *N. Jb. Min. Geol. Paläontol.*, **225**, 195-249.
- KORMOS, T. (1911): Une nouvelle espèce de tortue (*Clemmys Méhelyi* n. sp.) du Pléistocène hongrois. *Földt. Közl.*, **41**, 506-512.
- KUYL, A. C. VAN DER, BALLASINA, D. L. P., DEKKER, J. T., MAAS, J., WILLEMSSEN, R. E. und J. GOUDSMIT (2002): Phylogenetic relationships among the species of the genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae) inferred from mitochondrial 12S rRNA gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **22**, 174-183.
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE (2000a): Les Chéloniens de Sansan. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, **183**, 219-261.
- (2000b): African chelonians from the Jurassic to the Present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontol. Afr.*, **36**, 43-82.

- (2000c): The oldest pre-podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the early Cretaceous, Ceara State, Brasil, and its environment. *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, 9, 43-95.
- (2001): The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia*, 4, 155-217.
- (2002): A giant tortoise from the Late Pliocene of Lesvos Island (Greece) and its possible relationships. *Ann. Géol. Pays Hellén.*, 1^e Sér., 39A, 99-130.
- LANGE-BADRE, B. und M. DUTRIEUX (1996): Nouvelles découvertes de tortues dans le Jurassique supérieur du Lot (France) et examen du taxon Plesiochelyidae. *Rev. Paléobiol.*, 15, 553-570.
- und X. MURELAGA (1996): Une nouvelle faune de Chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *C. R. Acad. Sc. Paris*, (2a), 323, 729-735.
- und - (1999): Turtles from the Upper Cretaceous of Lano (Iberian Peninsula). *Estud. Mus. Cienc. Nat. Alava, Num. Esp.*, 1, 135-211.
- und C. WERNER (1998): New late Cretaceous turtles from the Western Desert, Egypt. *Ann. Paleontol.*, 84, 131-214.
- LAURIN, M. und R. R. REISZ (1995): A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zool. J. Linn. Soc.*, 113, 165-223.
- LEE, M. S. Y. (1997): Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zool. J. Linn. Soc.*, 120, 197-280.
- LEIDY, J. (1856): Notices of extinct Vertebrata discovered by Dr. F. V. Hayden, during the expedition to the Sioux country under the command of Lieut. G. K. Warren. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 8, 311-312.
- (1871): On extinct fossil turtles from Wyoming, *Anosteira* and *Tybemys*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1871, 102-103.
- LINDHOLM, W. A. (1929): Revidiertes Verzeichnis der Gattungen der rezenten Schildkröten nebst Notizen zur Nomenklatur einiger Arten. *Zool. Anz.*, 81, 275-295.
- LINNAEUS, C. (1758): *Systema Naturae. Regnum animale. Editio 10.* Stockholm (Laurentius Salvius), 824 S.
- LOVERIDGE, A. und E. E. WILLIAMS (1957): Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. comp. Zool.*, 115, 163-557.
- LYDEKKER, R. (1889): Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. The Order Chelonia. London (British Museum [Natural History]), xviii, 239 S.
- LYNCH, S. C. und J. F. PARHAM (2003): The first report of hard-shelled sea turtles (Cheloniidae sensu lato) from the Miocene of California, including a new species (*Eucastes hutchisoni*) with unusually plesiomorphic characters. *Paleobios*, 23, 21-35.
- MATHERON, P. (1869): Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétacés du bassin à lignite de Fuveau. *Mém. Acad. Imp. Sc. B.-L. Arts Marseille*, 1869, 1-39.
- MCCOY, C. J. (1973): *Emydoidea*, *E. blandingii*. *Cat. Amer. Amph. Rept.*, 136, 1-4.
- MCCULLOCH, A. R. (1908): A new genus and species of turtle from North Australia. *Rec. Austral. Mus.*, 7, 126-128.
- MERREM, B. (1820): Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen Systematis Amphibiorum. Marburg (Krieger), xv, 199 S., 1 Tafel.
- MEYER, H. VON (1839): *Eurysternum wagneri*. Eine Schildkröte aus dem Kalkschiefer von Solnhofen. *Beitr. Petrefakten-Kd.*, 1, 89-95.

- (1843): Mitteilung an Prof. Bronn. N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petrefakten-Kd., 1843, 698-704.
- (1846): [Ohne Titel, Brief über verschiedene Fossilien]. N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petrefakten-Kd., 1846, 462-476.
- (1847): *Palaeochelys bussonensis* im älteren Süßwasserkalk. Jahr. Ver. Vater Naturkd. Württ., 2, 167-168.
- (1852): Ueber *Chelydra Murchisoni* and *Chelydra Decheni*. Palaeontographica, 2, 237-247.
- (1860): Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. Frankfurt am Main (Heinrich Keller), 142 S.
- MEYLAN, P. A. (1987): The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 186, 1-101.
- (1988): *Peltochelys* Dollo and the relationships among the genera of the Carettochelyidae. Herpetologica, 44, 440-450.
- , WEIG, B. S. und R. C. WOOD (1990): Fossil soft-shelled turtles (family Trionychidae) of the Lake Turkana Basin, Africa. Copeia, 1990, 508-528.
- , MOODY, R. T. J., WALKER, C. A. und S. D. CHAPMAN (2000): *Sandownia harrisi*, a highly derived trionychoid turtle (Testudines: Cryptodira) from the early Cretaceous of the Isle of Wight, England. J. Vertebr. Paleontol., 20, 522-532.
- und E. S. GAFFNEY (1989): The skeletal morphology of the Cretaceous cryptodiran turtle, *Adocus*, and the relationships of the Trionychoidea. Amer. Mus. Novit., 2941, 1-60.
- und – (1992): *Sinaspideretes* is not the oldest trionychid turtle. J. Vertebr. Paleontol., 12, 257-259.
- und W. STERRER (2000): *Hesperotestudo* (Testudines: Testudinidae) from the Pleistocene of Bermuda, with comments on the phylogenetic position of the genus. Zool. J. Linn. Soc., 128, 51-76.
- MILLER, J. F. (1776-1782): Various Subjects of Natural History, wherein are delineated Birds, Animals, and many curious Plants, &c. London (Letterpress).
- MILNER, A. R. (2004): The turtles of the Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England. Palaeontology, 47, 1441-1467.
- MEYNARSKI, M. (1956): On a new species of emydid-tortoise from the Pliocene of Poland. Acta Paleontol. Polon., 1, 153-164.
- (1976): Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 7, Testudines. Stuttgart (Fischer), 130 S.
- (1980a): Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. B. Chelydridae mit einem Nachtrag zu den Testudinoidea. Palaeontographica, 8, 1-35.
- (1980b): Die pleistocänen Schildkröten Mittel- und Osteuropas (Bestimmungsschlüssel). Folia Quaternaria, 52, 1-43.
- und H.-H. SCHLEICH (1980): Die Schildkrötenarten der jungtertiären Gattung *Clemmysopsis* Boda, 1927. Amphibia-Reptilia, 1, 75-84.
- MOODY, R. T. J. (1968): A turtle, *Eochelys crassicaudata* (Owen) from the London Clay of the Isle of Sheppey. Proc. Geol. Ass., 79, 129-140.
- (1993): Cretaceous-Tertiary marine turtles of Northwest Europe. Revue Paléobiol., 7, 151-160.
- und C. A. WALKER (1970): A new trionychid turtle from the British Lower Eocene. Palaeontology, 13, 503-510.
- MULDER, E. W. A. (2003): Comparative osteology, palaeoecology and systematics of the Late Cretaceous turtle *Allopleuron hofmanni* (Gray 1831) from the Maastrichtian type

- area. In: MULDER, E. W. A. (Hrsg.): On Latest Cretaceous Tetrapods from the Maastrichtian Type Area. Maastricht (Publ. Natuurhist. Genootschap Limburg, XLIV, Afl. 1, Stichting Natuurpublicaties Limburg), S. 23-92.
- MURELAGA, X., LAPPARENT DE BROIN, F. DE, PEREDA SUBERBIOLA, X. und H. ASTIBIA (1999): Deux nouvelles espèces de chéloniens dans le Miocène inférieur du bassin de l'Èbre (Bardenas Reales de Navarre). C. R. Acad. Sc. Paris, (2), 328, 423-429.
- , PEREDA SUBERBIOLA, X., LAPPARENT DE BROIN, F. DE, RAGE, J. C., DUFFAUD, S. ASTIBIA, H. und A. BADIOLA (2002): Amphibians and reptiles from the Early Miocene of the Bardenas Reales of Navarre (Ebro Basin, Iberian Peninsula). Geobios, 35, 347-365.
- MURELAGA-BEREIKUA, X. (1998): Primeros restos de tortugas del Cretácico inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). Mas de las Matas, 17, 189-200.
- NESSOV, L. A. [NESSOW, L. A.] (1976): O sistematičeski i filogeničeski dwuchkogotnyh čerepach [Über die Systematik und Phylogenie zweiklauger Schildkröten]. Vestnik Leningradsk. Uni., 9, 7-17 [auf russisch].
- (1977): Nowyj rod dwuchkogotnyh čerepach iz werchnego mela Karakalpakii [Eine neue carettochelyide Schildkröten-Gattung aus der Oberkreide von Karakalpakien]. Paleontol. Ž., 1, 103-114 [auf russisch].
- (1995): On some Mesozoic turtles of the Fergana Depression (Kyrgyzstan) and Dzhungar Alatau Ridge (Kazakhstan). Russ. J. Herpetol., 2, 134-141.
- und N. N. VERZILIN [N. N. WERZILIN] (1981): Ostatki čerepach iz apt-albskich otloženíj Zaal'tajskoj Gobi Mongolii [Schildkrötenreste aus Ablagerungen aus dem Aptium-Albium der Trans-Altai-Gobi der Mongolei]. Trudy Sowm. Sowjet. Mongol'sk. Paleontol. Eksped., 15, 13-26 [auf russisch].
- NIELSEN, E. (1959): Eocene turtles from Denmark. Meddel. Dansk Geol. Foren., 14, 96-114.
- (1963): On the post-cranial skeleton of *Eosphargis breineri* Nielsen. Meddel. Dansk Geol. Foren., 15, 281-313.
- NOPCSA, F. (1923): The geological importance of the primitive reptilian fauna in the uppermost Cretaceous of Hungary; with description of a new tortoise (*Kallokibotion*). Quart. J. Geol. Soc. London, 69, 100-116.
- (1928): The genera of reptiles. Palaeobiologica, 1, 163-188.
- NOULET, J. B. (1867): Nouveau genre de tortues fossiles proposé sous le nom d'*Allaeochelys*. Mém. Acad. Sci. Toulouse, 6, 172-177.
- OPPEL, M. (1811): Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodom einer Naturgeschichte derselben. München (J. Lindauer), xii, 86 S.
- OWEN, R. (1842): Report on British fossil reptiles. Part II. Rep. Brit. Assoc. Advancem. Sci., 1841, 60-204.
- (1851): Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formation. Chelonia. Palaeontographical Society London Monograph, 5, 1-118.
- (1853): Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Part 1. Chelonia. Palaeontographical Society London Monograph, 7, 1-12.
- und T. BELL (1849): Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Part 1. Chelonia, Supplement to the Eocene Chelonia. Palaeontographical Society London Monograph, 3, 1-79.
- PALKOVACS, E. P., GERLACH, J. und A. CACCONE (2002): The evolutionary origin of Indian Ocean tortoises (*Dipsoschelys*). Mol. Phylogenet. Evol., 24, 216-227.

- PARHAM, J. F. (2003): *Osteopygis* Cope 1870 is a "macrobaenid". Symposium on Turtle Origins, Evolution and Systematics, St. Petersburg, Program & Abstracts, 27.
- und D. E. FASTOVSKY (1997): The phylogeny of chelonid sea turtles revisited. *Chelon. Conserv. Biol.*, 2, 548-554.
- und J. H. HUTCHISON (2003): A new eucryptodiran turtle from the Late Cretaceous of North America (Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada). *J. Vertebr. Paleontol.*, 23, 783-798.
- PENG, J. H. und D. B. BRINKMAN (1993): New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia: Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Jungarr Basin, Xinjiang. *Canad. J. of Earth Sci.*, 30, 2013-2026.
- PERÄLÄ, J. (2002): The genus *Testudo* (Testudines: Testudinidae): phylogenetic inferences. *Chelonii*, 3, 32-39.
- PETERS, K. F. (1855): Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiär-Ablagerungen. *Denkschr. math.-naturwiss. Cl. Akad. Wiss. Wien*, 9, 1-22.
- (1868): Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in der Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl.*, 57, 72-74.
- PIDOPLIČKO, I. G. und V. I. TARAŠČUK (1960): Nowij rid velikogolovoj čerepachi z pontičnych wiklad i okoliz Odesi [Eine neue Platysterniden-Gattung aus den Pontischen Ablagerungen von Odessa]. *Zbir. Zool. mus. AN URSSR, Kiew*, 29, 105-110 [auf ukrainisch].
- POMEL, A. (1847): Note sur les animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (1846), (2), 4, 378-385.
- PORTIS, A. (1882): Les chéloniens de la molasses vaudoise conservés dans le Musée géologique de Lausanne. *Mém. Soc. Paléontol. Suisse*, 9, 1-78.
- RAFINESQUE, C. S. (1814): *Principes fondamentaux de somiologie... Specchio del Scienze o Giornale Enciclopedico di Sicilia*, Palermo, 2, 65-96.
- (1815): *Analyse de la Nature ou tableau de l'Univers et des corps organisés*. Palermo (J. Barravecchia), 224 S.
- (1832): Description of two new genera of soft shell turtles of North America. *Atlantic J. Fr. Knowl.*, 1, 64-65.
- RAMSAY, E. P. (1886): On a new genus and species of freshwater tortoise from the Fly River, New Guinea. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (Ser. 2)*, 1, 158-162.
- REDKOZUBOV, O. I. [REDKOZUBOW, O. I.] (1988): Nowyj wid presnowodnoj čerepachi iz werchnepliozenowych otloženij Moldawii [Eine neue Sumpfschildkröte aus den oberpliozänen Ablagerungen von Moldawien]. *Izw. Akad. nauk MSSR. Biolog. chim. nauki*, 4, 74-75 [auf russisch].
- (1991): Nowyj wid presnowodnoj čerepachi iz otloženij srednego pliozena Moldowy [Eine neue Sumpfschildkrötenart aus den mittelpliozenen Ablagerungen Moldawiens]. *Izw. Akad. nauk Resp. Moldowa, Biol. chim. nauki*, 5, 71-72 [auf russisch].
- REINACH, A. VON (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten ungefähr gleichaltrigen Ablagerungen. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, 28, 1-135.
- REISZ, R. R. und M. LAURIN (1991): *Owenetta* and the origin of turtles. *Nature*, 349, 324-326.
- RIABININ, A. N. (1918): O čerepachach iz meotičeskich otloženij Bessarabii [Über Schildkröten aus den mäotischen Ablagerungen Bessarabiens]. *Trudy geol. mineral. muz. Ross. Akad. Nauk*, 1 (1915), 1-16 [auf russisch].

- (1926): *Testudo turgaica* nov. sp. iz srednego miozena Turgajskoj oblasti [*Testudo turgaica* nov. sp. aus dem Mittelmiozän des Turgaj-Gebiets]. Trudy geol. muz. AN SSSR, 1, 53-62 [auf russisch].
- (1945): Čerepachi iz meotisa Kryma [Schildkröten aus dem Mäot der Krim]. Ježegodn. Wsesojuzn. Paleontol. Obšč., 12, 193-199 [auf russisch].
- RIEPEL, O. (2001): Die Stellung der Schildkröten innerhalb der Reptilien. In: FRITZ, U. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIIA: Schildkröten I. Wiebelsheim (Aula), S. 17-30.
- ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. Chicago and London (Univ. Chicago Press), viii, 468 S.
- ROUGIER, G. W., FUENTE, M. S. DE LA und A. B. ARCUCCI (1995): Late Triassic turtles from South America. Science, 268, 855-858.
- RÜTIMEYER, L. (1873): Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation. Neue Denkschr. allg. Schweiz. Gesell. ges. Naturw., 25, 1-185.
- SCHLEICH, H. H. (1988): Ein Fossilnachweis von *Mauremys caspica* (GMELIN 1774) aus Dunaalmás (Ungarn). Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 3 (Stud. Palaeocheloniol., III), 149-163.
- (1994): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eozänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen). Cour. Forsch. Senckenberg, 173, 79-101.
- SCHMIDT, K. P. (1945): A new turtle from the Paleocene of Colorado. Fieldiana Geol., 10, 1-4.
- SCHOEPPF, J. D. (1792-1801): Historia Testudinum iconibus illustrata. Fasciculus I. Erlangen (I. I. Palm), XII, 136 S., XXXII Tafeln.
- SCHWEIGGER, A. F. (1812): Prodiromus monographiae Cheloniorum, Teil 1. Königsberger Archiv für Naturwissenschaft und Mathematik, 1812, 271-458.
- SEELEY, H. G. (1869): Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria, and Reptilia from the Secondary System of Strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Cambridge, 143 S.
- (1880): Notes on *Psephophorus polygonus* v. Meyer, a new type of chelonian reptile allied to the leathery turtle. Quart. J. Geol. Soc. London, 36, 406-413.
- SHAFFER, H. B., MEYLAN, P. und M. L. MCKNIGHT (1997): Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. Syst. Biol., 46, 235-268.
- SHUVALOV, V. F. und V. M. CHKHIKVADZE [SHUWALOW, W. F. und W. M. ČCHIKWADSE] (1975): Nowyje dannye o pozdnemelowych čerepachach Južnoj Mongolii [Neue Erkenntnisse über oberkretazische Schildkröten aus der südlichen Mongolei]. Trudy Sowm. Sowjet. Mongol'sk. Paleontol. Eksped., 2, 214-229 [auf russisch].
- SIEBENROCK, F. (1902): Zur Systematik der Schildkrötenfamilie Trionychidae. Sber. Akad. Wiss. math. naturwiss. Kl., 111, 807-846.
- SMITH, A. G., SMITH, D. G. und B. M. FUNNELL (1994): Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge (Cambridge Univ. Press), ix, 99 S.
- SMITH, M. A. (1931): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia, Vol. 1, Loricata and Testudines. London (Taylor and Francis), 185 S.
- SPINKS, P. Q., SHAFFER, H. B., IVERSON, J. B. und W. P. MCCORD (2004): Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. Mol. Phylogenet. Evol., 32, 164-182.
- STEFANO, G. DE (1917): Le tartarughe fossili de la famiglia Ptychogasteridae et la classificazione della Cryptodira Clidosterna. Att. Soc. Ital. Sci. nat., 55, 278-288.

- STEPHENS, P. R. und J. J. WIENS (2003): Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biol. J. Linn. Soc.*, **79**, 577-610.
- STRAUCH, A. (1862): Chelonologische Studien. *Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Pétersbourg*, **5** (7), 1-196.
- SUKHANOV, V. B. [SUCHANOW, W. B.] (1964): Podklass Testudinata, Testudinaty [Unterklasse Testudinata, Testudinaten]. In: ORLOV, J. A. [ORLOW, J. A.] (Hrsg.): *Osnovy paleontologii. Zemnovodnyje, presmykajuščiesja i pticy* [Grundlagen der Paläontologie. Amphibien, Reptilien und Vögel]. Moskau, S. 354-438 [auf russisch].
- (2000): Mesozoic turtles of Middle and Central Asia. In: BENTON, M. J. et al. (Hrsg.): *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge (Cambridge University Press), S. 309-367.
- (2001): Archaičnaja čerepacha is srednej jury Moskovskoj oblasti i ee položenije w basaloj radiazii otrjada Testudines [An archaic turtle from the Middle Jurassic of Moscow Region and its position in basal radiation of the order Testudines]. In: ANANJEVA, N. B. [ANANJEWA, N. B.] et al. (Hrsg.): *Woprosy Gerpetologii* [The Problems of Herpetology. Proc. of the 1st Meet. of the Nikolsky Herp. Soc., Puščino und Moskau], S. 282-284 [auf russisch mit englischer Zusammenfassung].
- (2003): *Heckerochelys romani* gen. et sp. nov., an archaic turtle from the Middle Jurassic of Moscow Region and its place in the basal radiation of Testudines. Symposium on Turtle Origins, Evolution and Systematics, St. Petersburg, Program & Abstracts, 29-30.
- SWAINSON, W. (1839): On the natural history and classification of fishes, amphibians, and reptiles. In: LARDNER, D. (Hrsg.): *Cabinet Cyclopaedia*, Vol. 2. London (Longman), S. 1-452.
- SZALAI, T. (1934): Die fossilen Schildkröten Ungarns. *Folia Zool. Hydrobiol.*, **6**, 97-142.
- TAKAHASHI, A., OTSUKA, H. und R. HIRAYAMA (2003): A new species of the genus *Manouria* (Testudines: Testudinidae) from the Upper Pleistocene of the Ryukyu Islands, Japan. *Paleontol. Res.*, **7**, 195-217.
- THEOBALD, W. (1868): Catalogue of Reptiles in the Museum of the Asiatic Society of Bengal. *J. Asiatic Soc.*, **378**, i-vi, 6-88, i-iii.
- TONG, H., GAFFNEY, E. S. und E. BUFFETAUT (1998): *Foxemys*, a new side-necked turtle (Bothremydidae: Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of France. *Amer. Mus. Novit.*, **3251**, 1-19.
- , BUFFETAUT, E. und V. SUTEETHORN (2002): Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geol. Mag.*, **139**, 687-697.
- und E. BUFFETAUT (1996): A new genus and species of pleurodiran turtle from the Cretaceous of southern Morocco. *N. Jb. Min. Geol. Paläontol.*, **199**, 133-150.
- und E. S. GAFFNEY (2000): Description of the skull of *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869), a side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Villeveyrac, France. *Oryctos*, **3**, 9-18.
- VAILLANT, L. (1894): Essai sur la classification générale des chéloniens. *Ann. Sci. Nat.*, **16**, 331-345.
- VANDELLIUS, D. (1761): Epistola de holothurio, et testudine coriacea ad celeberrimum Carolum Linnaeum equitem naturae curiosorum dioscoridem II. Padua (Conzatti), 12 S.
- WÄGELE, J.-W. (2001): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. 2. Auflage, München (Pfeil), 320 S.

- WAGNER, A. (1853): Beschreibung einer fossilen Schildkröte und etlicher anderer Reptilien-Ueberreste aus den lithographischen Schiefern und dem Grünsandsteine von Kelheim. Abh. Math. Phys. Cl., Bayer. Acad. Wiss., (3), 7, 239-264.
- WALKER, C. A. und R. T. J. MOODY (1985): Redescription of *Eurycephalochelys*, a trionychid turtle from the Lower Eocene of England. Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.), 38, 373-380.
- WALTHER, W. G. (1922): The New-Guinea turtle *Carettochelys insculpta* Ramsay. Nova-Guinea, 13, 607-704.
- WEGNER, T. (1911): *Desmemys bertelsmanni* n. g., n. sp. Ein Beitrag zur Kenntniss der Thalassemydidae Rüttimeyer. Palaeontographica, 58, 105-132.
- WEISGRAM, J. und H. SPLECHTNA (1990): Intervertebral movability in the neck of two turtle species (*Testudo hermanni hermanni*, *Pelomedusa subrufa*). Zool. Jb. Anat., 120, 425-431.
- WHETSTONE, K. N. (1978): A new genus of cryptodiran turtles (Testudinoidea, Chelydridae) from the Upper Cretaceous Hell Creek Formation of Montana. Univ. Kansas Sci. Bulletin, 51, 539-563.
- WIELAND, G. R. (1896): *Archelon ischyros*: a new gigantic cryptodire testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. Amer. J. Sci., 4, 399-415.
- WILLIAMS, E. (1950a): Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 94, 505-562.
- (1950b): *Testudo cubensis* and the evolution of Western Hemisphere tortoises. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 95, 1-36.
- (1954): *Clemmydopsis* Boda, a valid lineage of emydine turtles from the European Tertiary. Breviora, 28, 1-9.
- WILLISTON, S. W. (1894): A new turtle from the Benton Cretaceous. Kansas Univ. Quart., 3, 5-18.
- WOOD, R. C., JOHNSON-GOVE, J., GAFFNEY, E. S. und K. F. MALEY (1996): Evolution and phylogeny of leatherback turtles (Dermochelyidae) with descriptions of new fossil taxa. Chelon. Conserv. Biol., 2, 266-286.
- und B. PATTERSON (1973): A fossil trionychid turtle from South America. Breviora, 405, 1-10.
- YASUKAWA Y., HIRAYAMA, R. und T. HIKIDA (2001): Phylogenetic relationships of geoemydine turtles. Current Herpetol., 20, 105-133.
- YEH, H.-K. (1966): A new Cretaceous turtle of Nanhsiung, northern Kwangtung. Vertebrata Palasiatica, 10, 191-200.
- (1979): Paleocene turtles from Anhui. Vertebrata Palasiatica, 17, 49-56.
- (1990): Chengyuchelyidae, n. fam., Middle Jurassic turtles of China. Stud. Geol. Salmant., Vol. Esp. 3 (Stud. Palaeocheloniol., III), 33-40.
- YOUNG, Ch. und M. CHOW (1953): New fossil reptiles from Szechuan, China. Acta. Sc. Sinica., 2, 216-243.
- ZANGERL, R. (1953): The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelyidae. Fieldiana Geol., 3, 135-277.
- (1958): Die oligocänen Meerschildkröten von Glarus. Schweiz. Paläontol. Abh., 73, 1-56.
- (1971): Two toxochelyid sea turtles from the Landenian sands of Erquillines (Hainaut) of Belgium. Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, 169, 1-32.

- und W. D. TURNBULL (1955): *Procolpochelys grandaeva* (Leidy), an early caretine sea turtle. Fieldiana Zool., 37, 345-382.
- ZIGNO, A. DE (1889): Chelonii scoperti nei terreni Cenozoici delle prealpi Venete. Mem. R. Ist. Veneto, Sc. Lett. Art., 23, 119-129.
- ZITTEL, K. A. (1877): Bemerkungen über die Schildkröten des lithographischen Schiefers in Bayern. Palaeontographica, 24, 175-185.
- (1889): Reptilia. Handbuch der Palaeontologie. I. Abt. Palaeozoologia. III. Vertebrata. München und Leipzig (R. Oldenbourg), 900 S.