

Mainzer naturwiss. Archiv	55	S. 61–95	10 Abb., 12 Taf., 3 Tab.	Mainz 2018
---------------------------	----	----------	--------------------------	------------

Fossilfundstätte Eckfelder Maar (Mittel-Eozän) – Nr. 152

Nr. 151: NIES, U., LUTZ, H. & ENGEL, T. (2018): Forschungsprojekt Eckfelder Maar: Jahresbericht 2017. – Mitteilungen der Rheinischen Naturforschenden Gesellschaft 38: 45-46. Mainz.

urn:lsid:zoobank.org:pub:E49454F4-A518-4A0D-8EA8-D43B9F6F230C

Die Schildkröten aus den Mitteleozänen Sedimenten des Eckfelder Maares mit taxonomischen Notizen zu *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 (Mitteleozän, Deutschland, Rheinland-Pfalz, Vulkaneifel)

HANS-VOLKER KARL

Kurzfassung

Aus mitteleozänen Maar-Sedimenten von Eckfeld werden die Weichschildkröte *Rafetoides messelianus*, die Schnappschildkröte *Chelydriasia decheni*, die Bachschildkröten *Palaeomys hessiaca*, *Borkenia eckfeldense* n. sp. und *Borkenia philippeni* n. sp., die Scharnierschildkröte *Geislemys ptychogastroides* und die endemische Landschildkröte *Eochersia eif-laensis* n. gen., n. sp. nachgewiesen. *Palaeoamya* CADENA, 2016 ist ein Juniorsynonym zu *Rafetoides*. *Barnesia* n. gen. ist ein neuer Gattungsname für *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 und *Eochersina* n. gen. ein neuer Gattungsname für *Cheirogaster steinbacheri* (KARL, 1996). Die authentischen Exemplare von *Testudo eocaenica* aus dem Geiseltal werden im Vergleich zum Eckfeld-Material und den eozänen Basis-Testudinidae neu definiert und beschrieben, *Cheirogaster sharanensis* n. comb. und *Cheirogaster kaiseni* n. comb. sind neue taxonomische Zuweisungen.

Abstract

The Turtles from the Middle Eocene sediments of Eckfeld Maar with taxonomic notes on *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 (Middle Eocene, Germany, Rhineland-Palatinate, Vulkaneifel)

From middle Eocene maar sediments of Eckfeld the softshell turtle *Rafetoides messelianus*, the snapping turtle *Chelydriasia decheni*, the pond turtles *Palaeomys germanica*, *Borkenia eckfeldense* n. sp. and *Borkenia philippeni* n. sp., the terrestrial hinge turtle *Geislemys ptychogastroides* and the large land tortoise *Barnesia eocaenica* n. comb. are recorded. *Palaeoamya* CADENA, 2016 is a junior synonym to *Rafetoides*. *Barnesia* n. gen. is a new genus name for *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 and *Eochersina* n. gen., a new genus name for *Cheirogaster steinbacheri* (KARL, 1996). The authentic specimens of *Testudo eocaenica* from the Geiseltal are redefined and described in comparison to the Eckfeld material and the Eocene Basic Testudinidae, *Cheirogaster sharanensis* n. comb. and *Cheirogaster kaiseni* n. comb. are new taxonomic allocations.

Key words

Eckfeld Maar, middle Eocene, Geiseltal, Testudines, Cryptodira, Chelydridae, Trionychidae, Geoemydidae, Testudinidae, description, new taxa

1. Einleitung

Nach BULLWINKEL (2003) umfasst das tertiäre Vulkanfeld der Osteifel rund 400 gegenwärtig bekannte Eruptionszentren. Das mitteloazäne Eckfelder Maar liegt rund 20 km SSW des Kelberger Hochs im Randbereich dieses Vulkanfeldes, etwa 1,5 km nordwestlich der Gemeinde Eckfeld bei Manderscheid (Bl. Daun, TK25 Nr. 5806). Nahe der Einmündung des Pellenbaches in die Lieser, einem Nebenfluß der Mosel, streicht das Tertiärvorkommen isoliert in einer kesselförmigen, rund 450 × 500 m² messenden Erweiterung des Pellenbachtals aus. Nach Kalium-Argon-Datierungen begann die vulkanische Aktivität vor 45 Ma im Mitteleozän und setzte sich mit wechselnder Intensität bis in das beginnende Miozän (vor 23-24 Ma) hinein fort. Die Sedimente des Eckfelder Maars (Eifel, Deutschland) haben durch jahrelange Ausgrabungen durch das Naturhistorische Museum Mainz eine reiche und gut erhaltene Fauna und Flora geliefert und korrelieren nach MERTZ et al. (2000) mit dem Eozänen Säugetier-Referenzalter MP13 nach ELMA (European Land Mammal Ages), dem Geiseltalium. Im Maarkrater wurden Basaltfragmente erbohrt, die Explosionskraterausbrüche belegen. Durch die ⁴⁰Ar / ³⁹Ar-Datierung des Basalts wurde erstmals eine direkte numerische Eichmarke für eine eozäne europäische Säugetierlokalität ermittelt. Das Eckfelddasalt-Isochron-Datum von 44,3 ± 0,4 Ma weist auf ein Alter für die Geiseltalium / Robiacium-Grenze bei 44 Ma und zusammen mit der Zeitskala von BERGGREN et al. (1995) eine Zeitspanne von 49 bis 44 Ma für das Geiseltalium und von 44 bis 37 Ma für den Robiacium. Zusätzliche ⁴⁰Ar / ³⁹Ar-Datierung auf einem genetisch verwandten Basaltvorkommen in der Nähe des Maar bestätigt eine Periode von Vulkanismus vor ca. 0,6 m.y. im Raum Eckfeld, passend zur ältesten Eozän-Vulkanaktivität des Vulkanfeldes (Abb. 1). Seit 1987 führt das Naturhistorische Museum Mainz/Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz (NHM/LfN) regelmäßig geologisch-paläontologische Grabungen in den Seesedimenten des Eckfelder Maars

durch, woraus bis heute eine ganze Reihe wissenschaftlicher Publikationen zur Sedimentologie und Paläontologie der Eckfelder Seeablagerungen folgten und größtenteils im Mainzer Naturwissenschaftlichen Archiv erschienen. Jährliche Forschungsberichte über das laufende „Projekt Eckfelder Maar“ werden in den Mitteilungen der Rheinischen Naturforschenden Gesellschaft veröffentlicht. Im Laufe der alljährlichen Grabungskampagnen wurden bis heute mehrere tausend Fossilien geborgen. Am häufigsten vertreten sind botanische Funde, wie Blätter, Samen, Früchte und Blüten. Hierbei spielen die Reste dicotyler Angiospermen, wie Walnussgewächse (Juglandaceae), Teegewächse (Theaceae) und Ulmengewächse (Ulmaceae) eine überragende Rolle. Aber auch Blatt- und Blütenreste von Palmen (Arecaceae) sind häufig vertreten. Unter den Invertebraten dominieren Schnecken (Gastropoda), Muscheln (Bivalvia) und Muschelkrebse (Ostracoda) sowie Insekten. Unter den Insektenfunden machen die Käfer (Coleoptera) 90 % aus (FRANKENHÄUSER et al. 1997, SACHSE & LUTZ 2001). Beachtenswert ist auch der Nachweis der weltweit ältesten Honigbiene *Eckfeldapis electrapoides* (LUTZ 1993). Amphibien und Vögel sind bislang nur durch wenige Skelett-Fragmente vertreten. Sehr viel häufiger kommen neben den Überresten von Reptilien, wie Schildkröten (Testudines: GRÖNING & BRAUCKMANN 1996) und Krokodilen (Crocodylia), mindestens fünf Arten Knochenfische (Osteichthyes) vor. Ein viel beachtetes Fossil war das vollständige Skelett einer trächtigen Urpferdchenstute (*Propalaeotherium voighti*). Durch die umfangreichen Säugetierfunde war die zweifelsfreie Einstufung des Eckfelder Tertiärlagers in das MP13 möglich, dem jüngsten Niveau des Geiseltaliums (Mitteleozän) der europäischen Landsäugetier-Stratigraphie (FRANZEN 1993, 1994), was palynologisch bestätigt wurde NICKEL (1994, 1996). Insgesamt ist Eckfeld jünger als die Seesedimente von Messel (MP11) bzw. die untere Mittelkohle des Geiseltals (MP12) und ungefähr genauso alt wie die obere Mittelkohle des Geiseltals. An Schildkrötenmaterial aus dem Eckfelder Maar wurden 290 einzelne Knochenplatten,

20 isolierte Extremitätenknochen, 15 komplette Panzer oder größere Panzerfragmente, z. T. Carapax und Plastron enthaltend, 1 Schädelfragment und 15 nicht präparierte Gipsplomben mit Schildkröten begutachtet und soweit technisch möglich, erfasst und wissenschaftlich bearbeitet.

2. Abkürzungen

Die Terminologie am Rückenpanzer (Carapax) einer Schildkröte nach KARL ist in Abbildung 2 dargestellt. Die Abkürzungen sind folgende:
Carapaxplatten (Knochen): Nuchale = Nu, Neuralia = N I bis N VIII, Pleuralia = Pl I bis Pl VIII, Peripheralia = Pe I bis Pe XI, Metaneuralia = Mn I bis Mn II, Pygale = Pyg.
Carapaxschilder (Horn): Cervicale = Ce, Centralia = c 1 bis c 5, Lateralia = l 1 bis l 4, Caudale = ca.
Plastronplatten (Knochen): Epiplastralia = Epi, Entoplastron = Ento, Hyoplastron = Hyo, Hypoplastron = Hypo, Xiphiplastron = Xiphi.
Plastronschilder (Horn): Gularia = Gu, Humeralia = Hu, Pectoralia = Pec, Abdominalia = Ab, Femoralia = Fe, Analia = An.

LF = Lesefunde; dex. = dexter, rechts; sin. = sinister, links; prox. = proximal, dist. = distal.
Sammlungscodes: AMNH American Museum of Natural History, New York, USA; GBAW Geologische Bundesanstalt Wien, Österreich; GMH = Geiseltalmuseum Halle (Saale); HNS Haus der Natur Salzburg, Österreich; IPB = Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Universität Bonn; MNCN Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spanien; MNHN Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Frankreich; MSB = Museum der Stadt Borken; NMK = Naturhistorisches Museum Kassel; NMM / LS = Naturhistorisches Museum Mainz / Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz; MMM = Maarmuseum Manderscheid; SMF Senckenberg Museum, Frankfurt; WDC Wyoming Dinosaur Center, Thermopolis, WY, USA.

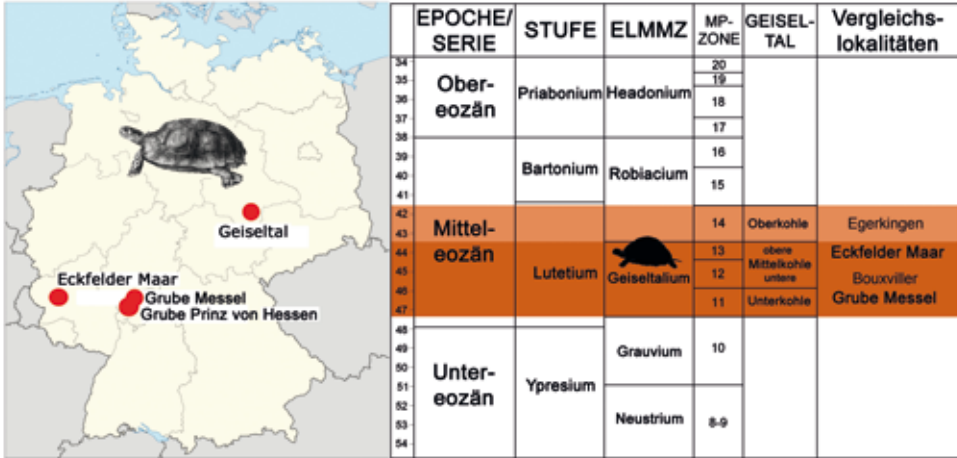


Abb. 1: Geographische Position der wichtigsten Komplexfundstellen des mittleren Eozäns in Deutschland, das Ikon zeigt *Manouria emys* (syn. *fusca*) von FORD 1879 als Rekonstruktion von *Pelorochelon eocaenica* (HUMMEL, 1935) n. comb. 2) Stratigraphische Position der genannten eozänen Fundstellen im Geiseltalium bzw. Lutetium, Mitteleozän nach DagdaMor/Wikipedia verändert, ELMMZ European Land Mammal Mega Zone, MP Mammal Paleogene (Biozonen).

3. Systematische Paläontologie

Ordo Testudinata LINNAEUS, 1758
 Subordo Cryptodira COPE, 1868
 Suprafamilia Trionychoidea FITZINGER, 1826
 Familia Trionychidae GRAY, 1825
 Subfamilia Trionychinae GRAY, 1825
 Tribus Trionychini GRAY, 1825
 Subtribus Rafetoidina KARL, 1998
 Genus *Rafetoides* KARL, 1998

Species typica: *Trionyx austriacus* PETERS, 1858 / nomen substitutum: *Trionyx messelianus* REINACH, 1900.

Locus typicus: Geiseltalium, Lutetium, Mitteleozän Grube Messel, Hessen, Deutschland.

Bemerkungen: Der Holotypus zu *Trionyx austriacus* PETERS, 1858 (Abb. 3, Fig. 1-2) soll in der Österreichischen Geologischen Bundesanstalt Wien (GBAW ohne Nr.) liegen, wird aber seit dem Kriegsende 1945 vermisst oder ist verloren gegangen. KARL (1998) schloss das Messelmateriale an diesen vorübergehenden Iconotypus an (Abb. 3,

Fig. 4). Bis zum Wiederauffinden dieses Fossils wird nun *Trionyx messelianus* als nomen substitutum eingeführt (Abb. 3, Fig. 3+5). In 2016 errichtete Edwin CADENA eine neue Gattung für das Material von Messel bei Darmstadt, welche im Wesentlichen auf die Materialien WDC-C-MG-310, WDC-C-MG-311, WDC-PBD-2015-DE001, SMF ME 1003 und SMF ME 1211 begründet wurde. Das sind erst in jüngerer Zeit neu präparierte, mehr oder weniger vollständige Exemplare. Insbesondere ME 1211 war schon in halbfertigem Präparationszustand von KARL (1997, 1998, 1999) in die Materialbasis zur Beschreibung von *Rafetoides* aufgenommen worden. Die Grundlage hierfür war eine intensive Literatur- und Sammlungsrecherche vor allem des Holotypus zu *Trionyx messelianus* und der umfangreichen historischen Sammlungsbestände an eozänen Weichschildkröten in Frankfurt a. M. und Darmstadt. Diese Sammlungsbestände fanden keinen würdigen Eingang in die Untersuchungen CADENA's (2016), der Holotypus wird nur erwähnt. Auch wird von

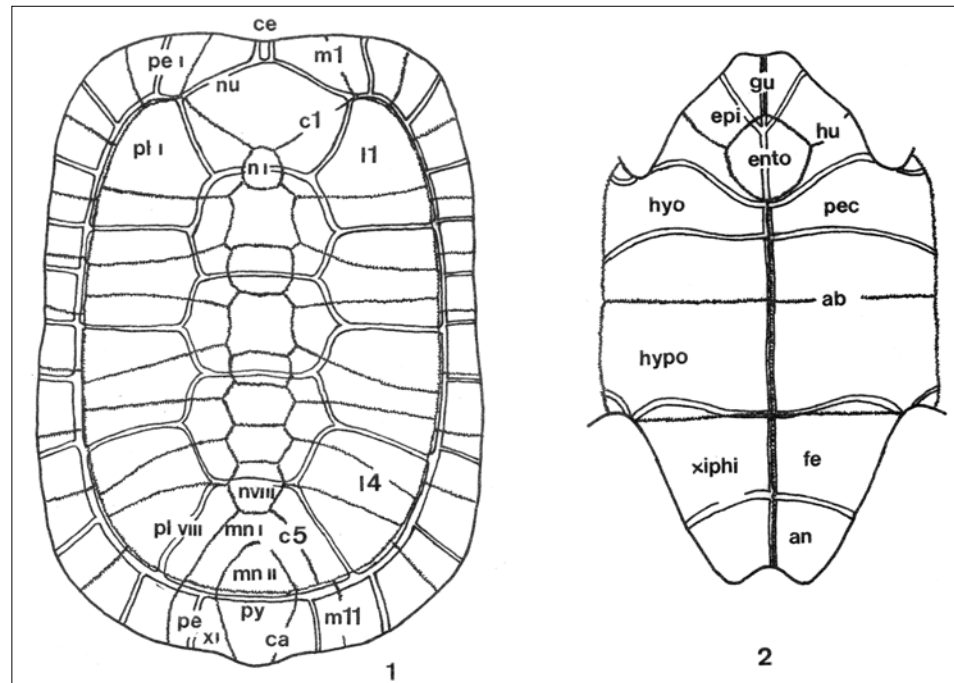
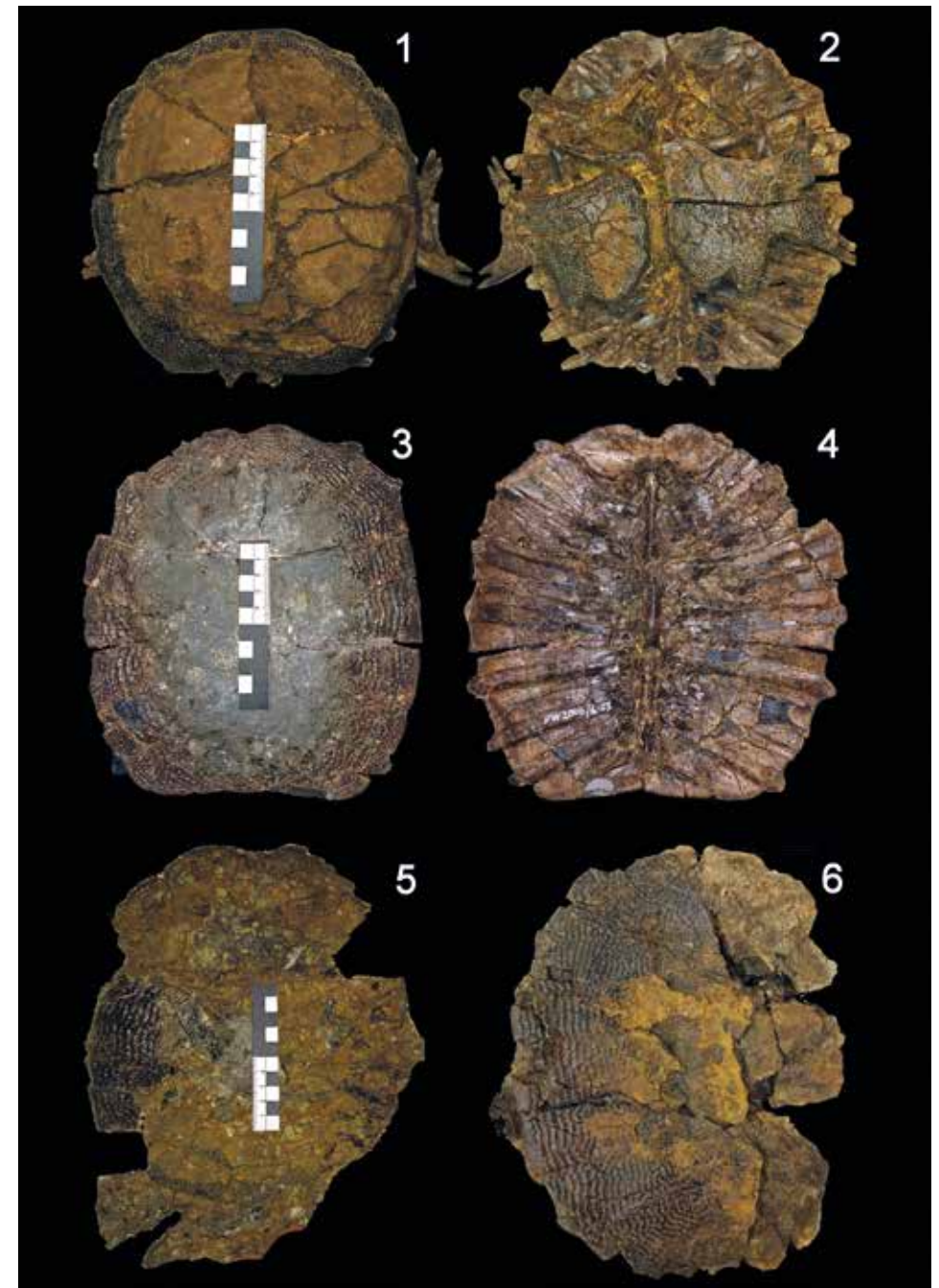


Abb. 2: Beschilderungsschema am Panzer einer Landschildkröte nach STAESCHE et al. (2007), verändert.



Tafel 1: *Rafetoides messelianus*: 1) PW 2011/3-LS: Diskus Dorsalansicht, 2) wie 1 in Ventralansicht mit Plastron, 3) PW 2006/6-LS: Diskus Dorsalansicht, 4) wie 3 in Ventralansicht, 5) PW 2006/130-LS: Diskus in Dorsalansicht, 6) PW 2006/o.Nr.: Diskus in Dorsalansicht. Maßstab 10 cm.



Tafel 2: *Rafetoides messelianus*: 1) Eckfeld/08.09.1995, o.Nr.: rechter Humerus in Dorsalansicht, 2) wie 1 in posteriorer Ansicht, 3) wie 1 in anteriorer Ansicht, 4) PW 1995/26-LS: rechter Femur in anteriorer Ansicht, 5) wie 4 in Dorsalansicht, 6) wie 4 in posteriorer Ansicht, 7) wie 4 in Plantaransicht. Maßstab 10 cm.

den grundlegenden Arbeiten des Pioniers der Weichschildkrötenkunde, Karl Ludwig HUMMEL nur ein Kurzvortragsskript von 1927 verwendet, die wichtigen Ausarbeitungen von 1929 sowie der Beitrag zum Fossilium Catalogus von 1932 werden nicht berücksichtigt. *Rafetoides austriacus* KARL, 1997 wird als „junior synonym“ bezeichnet, was aber nur auf *Palaeoamyda* CADENA, 2016 selbst zutreffen kann. Letzter Name wird hiermit als jüngeres Synonym von *Rafetoides* KARL, 1998 eingezogen. Die morphologischen und cladistischen Ergebnisse CADENA's (2016) beziehen sich somit auf dieses Taxon. Ein Taxon *Rafetoides austriacus* KARL, 1997 hat es nie gegeben, siehe *Trionyx austriacus* PETERS, 1858!

a) *Rafetoides messelianus* (REINACH, 1900)
n. comb.

Messel-Weichschildkröte
(Tafel 1, Tafel 2, Tafel 3, Fig. 1-4; Abb. 3, Fig. 3, 5, 7)

Holotypus: SMF ME 106, leicht beschädigter aber nahezu vollständiger Carapax mit Teilen des Plastrons.

Synonyme: Siehe KARL (1998), KARL & MÜLLER (2008), ältere Synonyme in HUMMEL (1929, 1932) und KUHN (1964).

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Frühes Eozän bis zum unteren Rupelium von Spanien, Frankreich, Belgien, Italien, Österreich, Ungarn, Rumänien, Slowenien, Deutschland (Abb. 1): Grube Messel, Grube Prinz von Hessen, Geiseltal, Eckfelder Maar (KARL 1999, 2007).

Diagnose: Siehe KARL (1998) und KARL & MÜLLER (2008).

Beschreibung: Siehe CADENA (2016), HUMMEL (1927, 1929) und KARL (1998).

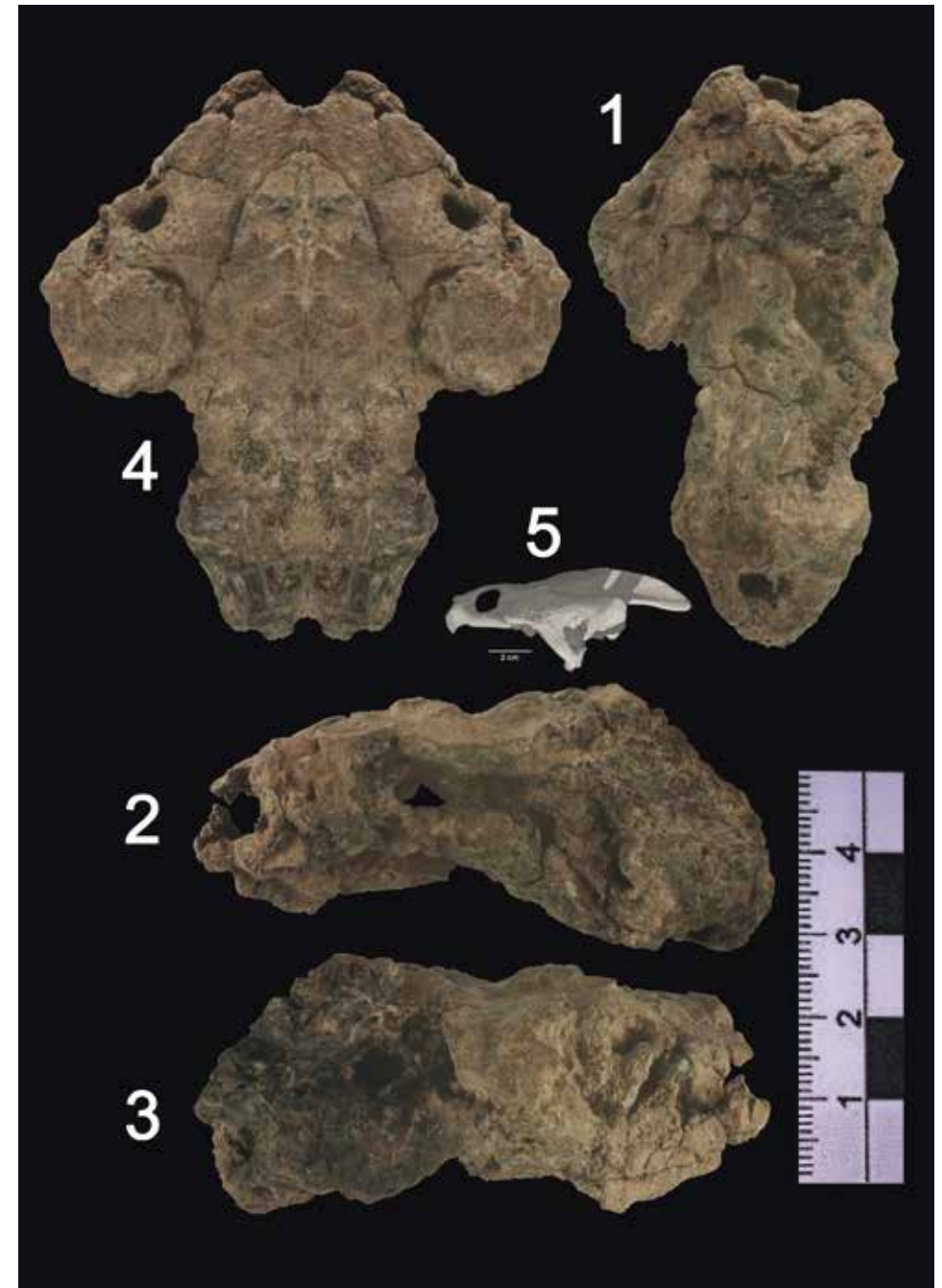
Bemerkungen: Nach KARL (1998) lassen sich mit *Rafetoides austriacus* (PETERS, 1858) eine östliche und mit *Rafetoides henrici* (OWEN, 1849) eine westliche Art für das britische, spanische, italienische und französische Material differenzieren. Wie KARL (1999) hervorhebt, vollzog sich im Übergang Eozän/Oligozän ein markanter Wandel in der Fauna der Trionychidae in Zentraleuropa. Die eozäne nearktische Art *Rafetoides messelianus* (REINACH,

1900) wurde weitgehend durch orientalische Spezies wie *Trionyx gregarius* (GILMORE, 1931) oder *Trionyx ikoviensis* DANILOV et al., 2011 verdrängt. Wichtigstes Synonym für die Region ist *Trionyx borkenensis* GRAMANN, 1956. Die Artentstehung über Bastardierung mit einer immigrierten Schwesternart muss angenommen werden. Seit diesem Artbildungseignis im Paläogen besteht *Trionyx triunguis* als eigenständige evolutive Linie (Monophylus) bis heute fort (siehe KARL 2017). Erst jüngst wurde diese von KARL (1999) für die zentral-europäischen känozoischen Weichschildkröten vorgelegte Hypothese untermauert. So gibt es etliche Hypothesen über die Artbildung der Galapagos- oder Darwin-Finken. Am häufigsten und schon von Darwin selbst grundlegend für die Evolutionstheorie herangezogen, wird angenommen, dass die natürliche Selektion Arten entstehen lässt, die aus einer einzelnen Population stammen, auf der Basis von Mutationen von Merkmalen, die Vorteile für das Überleben und die Fortpflanzung verleihen. LAMICHHANEY et al. (2018) dokumentieren einen Fall, in dem die Arten-Hybridisierung eine reproduktiv isolierte Linie etablierte. Dieser Vorgang wird als homoploide Hybridspeziation in Aktion bezeichnet (WAGNER 2018). Die Autoren verwendeten neben genetischen Markern auch phänotypische Analysen, um das Modell eines über die Insel ziehenden Einwanderers zu rekonstruieren, der sich mit Angehörigen der einheimischen Spezies vermehrt, um eine sich selbst fortpflanzende Hybridpopulation zu bilden, die reproduktiv aus beiden Elternarten isoliert wurde. Ähnlich kamen die orientalischen *Trionyx* in die inselartige *Rafetoides*-Populationen der eutrophierenden Restparatethys Zentraleuropas.

Material: NMM / LS PW o.Nr.[VII A2 1,2/2]: Pelvisfragment, Femurfragment prox.; PW 1995/26-LS: Femur dex.; o.Nr.: Humerus dex.; PW 1992/1299-LS: Pleuralefragment; PW o.Nr.: Humerus; PW 2011/3-LS: Panzer mit Innenskelett s. 2011/2 (Abb. 3, Fig. 7); PW 2011/2-LS: Hyoplastron sin. zu 2011/3; PW 2011/4: Hypoplastronfragment, 2 Pleuraliafragmente; PW 2006/130-LS: Gede mit Pleuraliafragmenten; PW 2008/27-



Tafel 3: *Rafetoides messelianus*: 1) PW 2008/27-LS: rechtes Pleurale I in Dorsalansicht, 2) wie 1 in Viszeralansicht, 3) hinterer Carapaxrand mit Pleuralia VII-VIII in Dorsalansicht, 4) wie 3 in Viszeralansicht; *Chelydrasia decheni*: 5) PW 1991/188-LS: linkes Hyoplastron in Viszeralansicht, 6) wie 4 in Ventralansicht, 7) rechtes Hypo- und Xiphiplastron in Ventralansicht, 8) wie 7 in Viszeralansicht. Maßstab 10 cm.



Tafel 4: *Chelydrasia decheni*: 1) PW 1995/28-LS: linkes halbes Schädelfragment in Dorsalansicht, 2) wie 1 in Lateralansicht, 3) Innenansicht, 4) Abb. 1 gespiegelt, 5) linke Schädelansicht von *Chelydra* zum Vergleich der Proportionen und der rostralen Position der Orbita. Maßstab 5 cm.

LS: Neuralefragment, Pleuralefragment;
PW 2006/ o.Nr., 53 DKLH-LS: Geode mit
Discushälfte sin.; PW 2006/6-LS: Diskus.

Suprafamilia Chelydroidea BAUR, 1893
Familia Chelydridae GRAY, 1831
Subfamilia Chelydropsinae MLYNARSKI, 1980
Genus *Chelydrasia* CHKHIK VADZE, 1999

Species typica: *Chelydropsis minax* CHKHIK-
VADZE, 1971 / nomen substitutum: *Chelydra*
decheni H. v. MEYER, 1852).

b) *Chelydrasia decheni* (H. v. MEYER, 1852)
Dechen's Schnappschildkröte
(Tafel 3, Fig. 5-8, Tafel 4, Fig. 1-4)

Holotypus: IPB Ro4016: Fast vollständi-
ges Skelett auf zwei Platten ohne vordere
Schädelspitze, Teile der peripheren Reihe
und der hinteren Schwanzspitze (KARL et al.
2012b; MEYER 1852: Taf. 18 und 19).

Synonyme: Siehe KUHN (1964), DE BROIN
(1977), DE LAPPARENT DE BROIN (2001) und
HUTCHISON in STEYERMARK et al. (2008).

Diagnose: CHKHIK VADZE (1999); KARL et al.
(2012b).

**Geographische und stratigraphische Ver-
breitung:** Frühes Eozän bis Pliozän von
Kasachstan; Mitteleozän bis frühes Miozän
von Europa (HUTCHISON in STEYERMARK et al.
2008, KARL et al. 2012b).

Bemerkungen: CHKHIK VADZE (1999) errichte-
te *Chelydrasia* auf der ursprünglichen Typus-

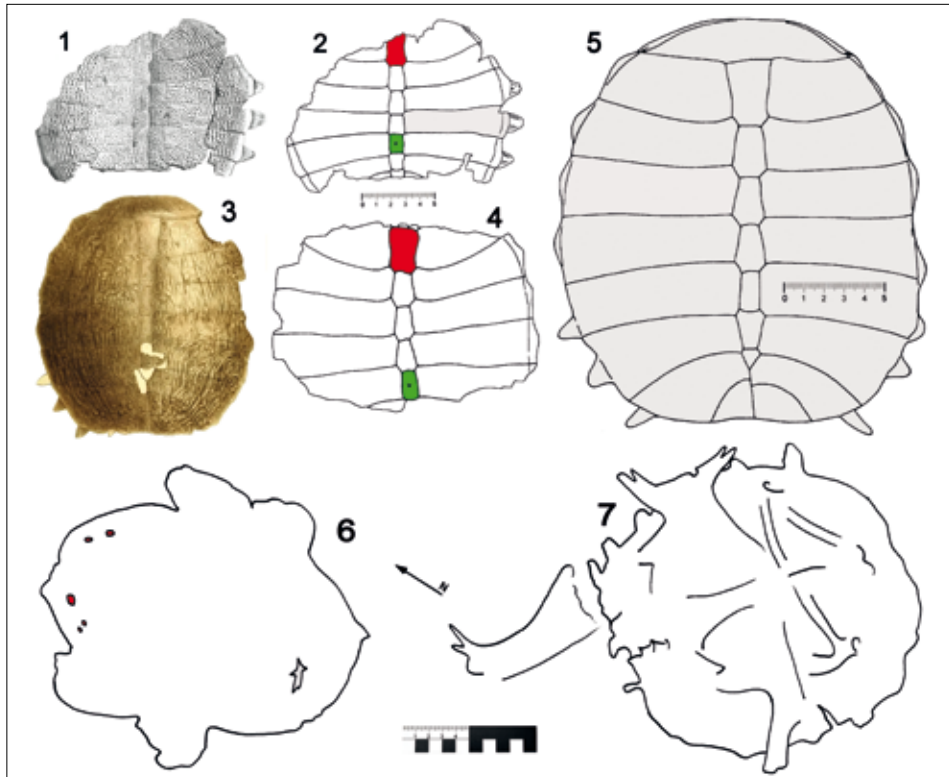


Abb. 3: 1) GBAW o.Nr. (Geologische Bundesanstalt Wien): Iconotypus von *Trionyx austriacus* aus PETERS (1858), 2) Umzeichnung von 1 nach KARL (1998: Abb. 19-1), 3) SMNF Nr. R 106: Holotypus von *Trionyx messelianus* aus REINACH (1900), 4) Umrissszeichnung von HLMD 1454 zum Anschluss an 1 aus KARL (1998: Abb. 19-2), 5) Forma normalis des Diskus nach dem Holotypus in 3 aus KARL (1998: Abb. 20); rot = Neurale I, grün = Neurale V, 6-7) Lagebeziehung der beiden Schildkrötenfunde PW 2011/1-LS (links) und PW 2011/3-LS (rechts) in Situ. Maßstab 5 cm.

art *Chelydropsis minax* CHKHIK VADZE, 1970 aus dem frühen Oligozän des Zajsan-Beckens in Ost-Kasachstan. Er hat auch *Ch. sanctihenrici* und alle Arten der sogenannten *decheni-sanctihenrici* Gruppe zugeordnet, wie auch ein ungewisses Taxon von Artenay (Dépt. Loiret, Frankreich) (MN4). Nach HUTCHISON in STEYERMARK et al. (2008) enthält *Chelydrasia* jetzt *Ch. minax* CHKHIK VADZE, 1971, *Ch. poena* CHKHIK VADZE, 1971, *Ch. apellanizini* (MURELAGA et al., 1999), *Ch. decheni* (H. v. MEYER, 1852), *Ch. sanctihenrici* (DE BROIN, 1978) und „*Ch. kusnetzovi*“ (CHKHIK VADZE, 1989). Die Bewertung der Artunterschiede zwischen *Ch. minax* und *Ch. decheni* scheint nicht eindeutig zu sein. Da *Ch. decheni* aber das ältere Taxon ist, muss diese als Species typica angesehen werden. Wenn auch JOYCE (2016) die Möglichkeit der Bestimmung von Schildkröten-Jungtieren bestreitet, präsentieren GODFREY et al. (2017) einen Abdruck eines Schildkröten-Panzerfragments aus einem Coprolithen von Clapp Creek in Kingtree, Williamsburg County, South Carolina und bestimmen ihn als *Taphrosphys sulcatus* und FIELDING et al. (2005) begründen auf dem halben Panzer eines Schlüpfings aus der brasilianischen Kreide das Taxon *Araripemys arturi*.
Material: NMM/LSPW 1995/28-LS: Schädelfragment (l = 67,96, b = 40,52 mm); o.Nr. [II]: Peripherale anterolateral, ex HT; o.Nr.: Hypoplastronfragment sin. (l = 45,69, b_{prox} = 35,38, b_{dist} = 31,82 mm); PW 1991/188-LS: Hypoplastronfragment sin., HAT; PW 1997/32-LS: Hypoplastron und Xiphiplastron dex.; PW 1997/55-LS: anterolaterales Peripherale.

Suprafamilia Testudinoidea FITZINGER, 1826
Familia Geoemydidae THEOBALD, 1868
Subfamilia Palaeochelyinae
KARL & WETTLAUER, 2011
Genus *Palaeoemys* SCHLEICH, 1994

Species typica: *Palaeoemys hessiaca* SCHLEICH, 1994.

Bemerkungen: CLAUDE & TONG (2004) betrachten *Borkenia* SCHLEICH, 1994, aus dem Lutetian von Deutschland als eng verwandt mit *Palaeoemys*, weil sie die folgenden Merkmale teilen: hintere Position des Sulcus pec-

toralis, kleine Epiplastrallippen, gerader Rand des vorderen Plastrallobus, dicke Platten. *Borkenia* unterscheidet sich von *Palaeoemys* durch seine breiteren Vertebralia, verbreiterte Nuchalplatte, die entwickelteren Epiplastrallippen, deren Gulare niemals das Entoplastron erreicht (obwohl dieses Merkmal bei einigen lebenden Geoemydiden variabel sein kann. Sie sehen *Borkenia* und *Palaeoemys* als Angehörige eines *Malayemys*-Komplexes: *Palaeoemys*, *Geoclemys*, *Malayemys* und *Borkenia*. Die Monophylie dieser Gruppe wird durch die Anwesenheit von zwei Lateralrielen unterstützt, die in der Nähe des Sulcus vertebro-pleuralis platziert sind. Dieses apomorphe Merkmal ist einzigartig unter den Testudinoidea. Diese Gruppe trat zuerst im frühen Eozän auf und *Borkenia* gehört wahrscheinlich zu dieser Gruppe, in Anbetracht ihrer Ähnlichkeit mit *Palaeoemys*.

c) *Palaeoemys hessiaca* SCHLEICH, 1994
Hessische Alt-Bachschildkröte
(Tafel 5, Fig. 5-6)

Holotypus: NMK / MSB: Nr. 1992/1.

Diagnose: Siehe HERVET (2003) und SCHLEICH (1994).

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Mitteleozän (MP11-13) von Borken, Mitteleozän (MP11), spätes Oligozän, Chattium, Oberleichtersbach, Unterfranken (KARL et al. 2012), Eckfelder Maar.

Material: NMM / LS PW 1995/ 29-LS: Xiphiplastron sin.

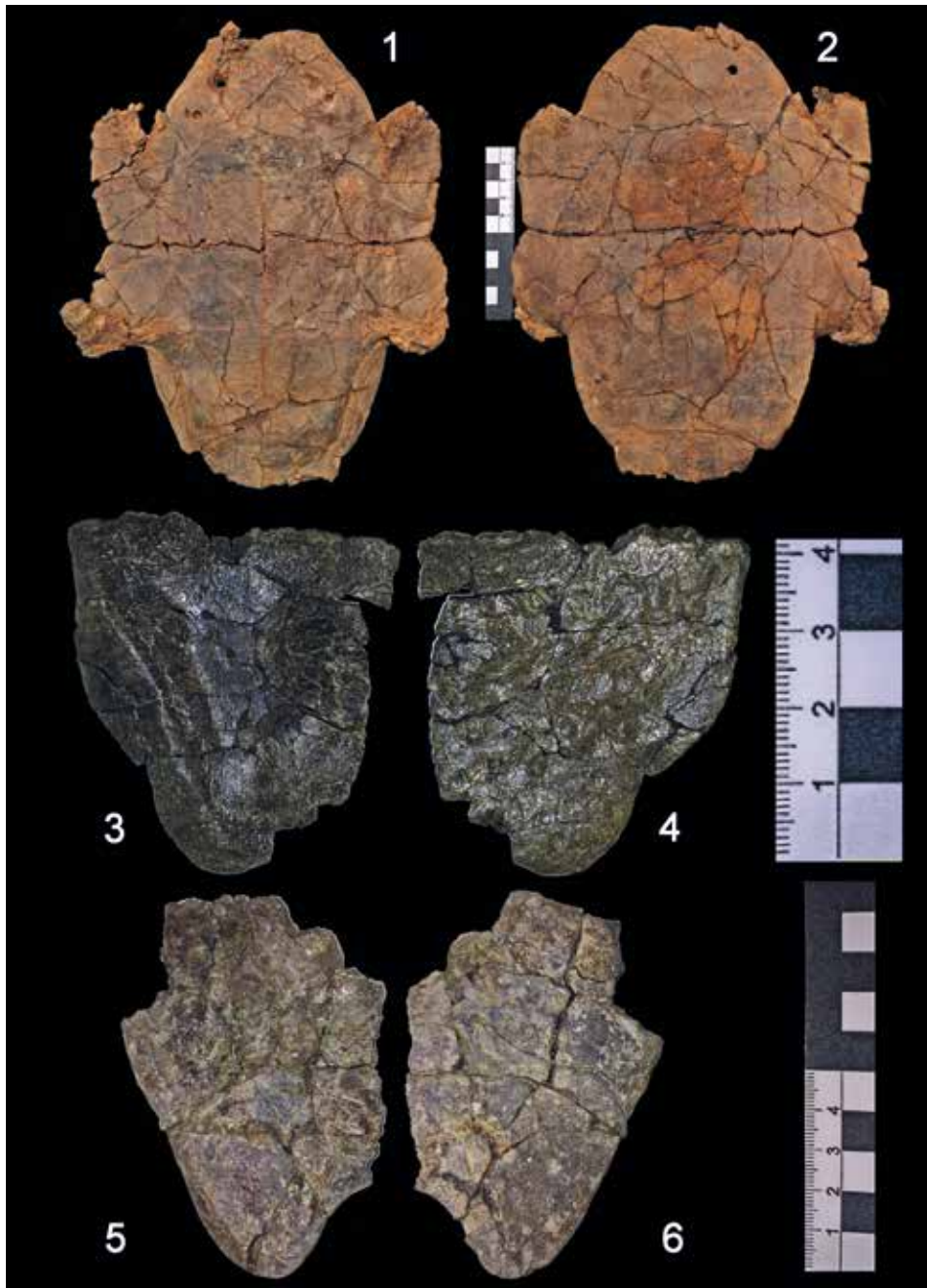
Genus *Borkenia* SCHLEICH, 1994

Species typica: *Ocadia germanica* HUMMEL, 1935, *Borkenia germanica* (HUMMEL, 1935) sensu HERVET (2004).

Holotypus: GM-MLU Leo-100 (LeoI/6977).

Diagnose: Siehe HERVET (2004) und HUMMEL (1935).

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Geiseltalium, Mitteleozän (MP11-13) aus dem Geiseltal bei Halle (Saale) (HERVET 2004, HUMMEL 1935).



Tafel 5: *Borkenia eckfeldense* n. sp.: 1) PW 2011/1-LS: Plastron in Ventralansicht, 2) wie 1 in Ventralansicht, mit Bisslöchern im Frontallappen, *Geislemys ptychogastroides*: 3) PW 1995/o.Nr.-LS: Linkes Xiphiplastron in Ventralansicht, 4) wie 3 in Ventralansicht, *Palaeoemys hessiaca*: 5) linkes PW 1995/29-LS: Xiphiplastron in Ventralansicht, 6) wie 5 in Ventralansicht. Maßstab 5/10 cm.



Tafel 6: *Borkenia eckfeldense* n. sp.: 1) PW 1998/116-LS: Panzer in Dorsalansicht, 2) wie 1 in Dorsalansicht, 3) PW 2006/131-LS: Panzer in Dorsalansicht, 4) wie 3 in Dorsalansicht. Maßstab 10 cm.

Weitere Spezies: *Borkenia oschkinisi* SCHLEICH, 1994

Holotypus: NMK / MSB: Nr. 1992/2.

Diagnose: Siehe HERVET (2004) und SCHLEICH (1994).

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Mitteleozän (MP11-13) von Borken; spätes Oligozän, Chattium, Oberleichtersbach, Unterfranken (HERVET 2004, KARL & MÜLLER 2008, KARL et al. 2012a und SCHLEICH 1994) bis Rumänien (VREMIR 2013).

Bemerkungen: Nach HERVET (2004) unterscheidet sich *Borkenia germanica* von *Borkenia oschkinisi* durch das schmalere Plastron, die schmalere Form des Carapax, den weiter nach posterior gelagerten Humero-Pectoral-Sulcus auf dem Hyoplastron, etwas hinter der Ento-Hyoplastral-Naht, den gut markierten, erhabenen, schmalen, ununterbrochen Mediankiel, das kleinere Entoplastron sowie die kürzere Epiplastralsymphyse. Diese Differenzierungskriterien sind schwierig zu fassen, so dass hier beide Formen als *Borkenia* zusammengefasst, in den Vergleich einbezogen werden. Das Gros der Bachschildkrötenreste vom Eckfelder Maar gehört offensichtlich zu dieser Gattung, unterscheidet sich aber in einigen Merkmalen von den bekannten zwei Arten.

a)



Tafel 7: *Borkenia philippeni* n. sp.: 1) PW 2008/1-LS: Holotypus, Panzer in Dorsalansicht, 2) wie 1 in Ventralansicht. Maßstab 10 cm.

d) *Borkenia eckfeldense* n. sp.
Eckfelder Bachschildkröte
(Abb. 3, Fig. 6)

Holotypus: NMM / LS PW 2011/1-LS: Plastron (Tafel 5, Fig. 1-2).

Paratypen: 1) NMM / LS PW 1998/116-LS: Panzer, 2) PW 2006/131-LS: Panzer (Tafel 6).

Derivatio nominis: *eckfeldense* = Typuslokalität Eckfelder Maar.

Diagnose: Angehörige der Gattung *Borkenia*; Carapax oval, laterale Sulci des Centrale I leicht S-förmig geschwungen, Carapaxoberfläche ohne Kielbildungen, Carapaxlänge etwa 250 mm, Seiten des Frontallobus und der Gularia gerundet.

Locus typicus: Eckfelder Maar, Eifel, Rheinland-Pfalz, Deutschland.

Stratum typicum: Geiseltalium, Mitteleozän (MP11-13).

Material: NMM / LS o.Nr. [VII]: inguinale Brückenperipherale, NMM / LS PW 1998/116-LS: Panzer, PW 1995/32-LS: posterolaterales Peripherale, PW 1995/33-LS: anterolaterales Peripherale, PW 1995/30-LS: Peripherale VII+VIII, PW 1999/46-LS: posterolaterales Peripherale, PW 1997/48-LS: posterolaterales Peripherale, PW 2011/1-LS: Plastron (Abb. 3, Fig. 6); PW 2006/131-LS: Panzer; PW 1995/27-LS: anterolaterales Peripherale; PW 2000/182-LS: anterolaterales Peripherale.

Tabelle 1: Vergleich der beiden rekonstruierten Bäume (Cladogramme 1 und 2) in Abb. 4.

Baum 1 requires a total of 17.000			Baum 2 requires a total of 17.000		
between	and	length	between	and	length
1	2	2,50	1	2	2,50
2	<i>Euroemys</i>	1,00	2	3	2,00
2	3	1,50	3	4	1,50
3	4	1,50	4	<i>Borkenia philippeni</i>	2,00
4	<i>Borkenia philippeni</i>	2,00	4	<i>Borkenia eckfeldense</i>	1,00
4	<i>Borkenia eckfeldense</i>	1,00	4	<i>Borkenia</i>	0,00
4	<i>Borkenia</i>	0,00	3	<i>Euroemys</i>	1,50
3	<i>Juvemys</i>	2,50	2	<i>Juvemys</i>	1,50
1	<i>Francellia</i>	1,50	1	<i>Francellia</i>	1,00
1	<i>Palaeoemys</i>	3.50	1	<i>Palaeoemys</i>	4.00

e) *Borkenia philippeni* n. sp.
Philippen's Bachschildkröte
(Tafel 7, Fig. 1-2)

Holotypus: NMM / LS PW 2008/1-LS: Panzer (deponiert im MMM) (Tafel 7).

Locus typicus: Eckfelder Maar, Eifel, Rheinland-Pfalz, Deutschland.

Stratum typicum: MP13, oberes Geiseltalium, Lutetium, mittleres Eozän.

Derivatio nominis: *philippeni* = in honorem Hans-Dieter PHILIPPEN (11.06.1957-08.05.2016), Herpetologe.

Diagnose: Angehörige der Gattung *Borkenia*; keinerlei dorsale Kielbildungen; Panzerumriss deutlich birnenförmig, beträchtliche Größe gegenüber dem bislang bekannten Material: CL = 490 mm, CB = 432 mm.

Bemerkungen: Nach bisheriger Kenntnis liegen die Carapaxlängen bei regional vergleichbaren paläogenen Süßwasserschildkröten um die 200 mm, im Schnitt von 170 mm (*Borkenia germanica* et *oschkinisi*) bis 220 mm (*Palaeomauremys tuberculata*, *Palaeoemys testudini-formis*), *Achilemys cassouleti* erreichte 370 mm und *Palaeoemys hesiaca* kann mit 420 mm rekonstruiert werden, selbst diese Maße werden durch das vorliegende Exemplar übertroffen (nach Angaben in CLAUDE & TONG 2004, HERVET 2004, KARL et al. 2013, SCHLEICH 1994).

Material: NMM / LS PW 2008/1-LS: etwas verformter vollständiger Panzer.

Cladistische Merkmalsanalyse der Palaeochelyinae von Eckfeld

Im Vergleich mit den bisher für das Lutetium Europas zu erwartenden Gattungen nach HERVET (2004) wurden folgende Panzermerkmale codiert: 1) Carapax oval [0] oder langgestreckt [1]; 2) Cervikale trapezoid [0] oder rechteckig [1]; 3) Axillaria und Inguinalia [0] oder nur Axillaria oder Inguinalia vorhanden [1]; 4) laterale Sulci des Centrale I leicht S-förmig geschwungen [0] oder bogenförmig ausschweifend [1]; 5) Carapax tricarinat [0] oder nicht [1]; 6) nur ein medianer bzw. posteromedianer Kiel vorhanden [0] oder nicht [1]; 7) Carapaxlänge bis um die 250 mm [0] oder bedeutend größer [1]; 8) Seiten des Frontallobus und der Gularia gerundet [0] oder beide gerade [1]; 9) Gularia gewinkelt [0] oder gerade [1]; 10) Analausschnitt stumpfwinklig [0] oder spitzwinklig bzw. gerundet [1]; 11) Axillar- und Inguinalprozess schwach und nach lateral gerichtet [0] oder stark entwickelt und nach dorsal gerichtet, z. T. unter Bildung von s. g. Sternalkammern [1]; 12) Entoplastron durch Gularianaht geschnitten [0] oder nicht [1]; 13) Entoplastron durch Humeropectoralnaht geschnitten [0] oder nicht [1].

Die Merkmalscodierungen sind folgende:
Palaeoemys 110111101001; *Francellia* 1100111110101; *Juvemys* 0000110111101;
Euroemys 1001010110100; *Borkenia* 0000010110000; *Borkenia eckfeldense* 0000010010000; *Borkenia philippeni* 00?0001110000.

Outtree: Two most parsimonious trees of the compared species found by PARS, Discrete character parsimony algorithm, version 3.69©Joseph Felsenstein (1986), prepared by using TreeView©Roderic Page (Abb. 4):

- 1) ((Euroemys:1.00,((Borkenia philippeni:2.00,Borkenia eckfeldense:1.00,Borkenia:0.00):1.50,Juvemys:2.50):1.50):2.50,Francellia:1.50,Palaeoemys:3.50)[0.5000];
- 2) (((Borkenia philippeni:2.00,Borkenia eckfeldense:1.00,Borkenia:0.00):1.50,Euroemys:1.50):2.00,Juvemys:1.50):2.50,Francellia:1.00,Palaeoemys:4.00)[0.5000];

Die beiden Bäume unterscheiden sich lediglich in der Position der unmittelbaren Außengruppe des *Borkenia*-Klade. Einerseits ist es *Juvemys* (Abb. 4, Cladogramm 1), andererseits *Euroemys* (Abb. 4, Cladogramm 2). Zum systematischen Zusammenhang dieser Gruppe unter Berücksichtigung der deutschen Vertreter siehe KARL & WETTLAUER (2011).

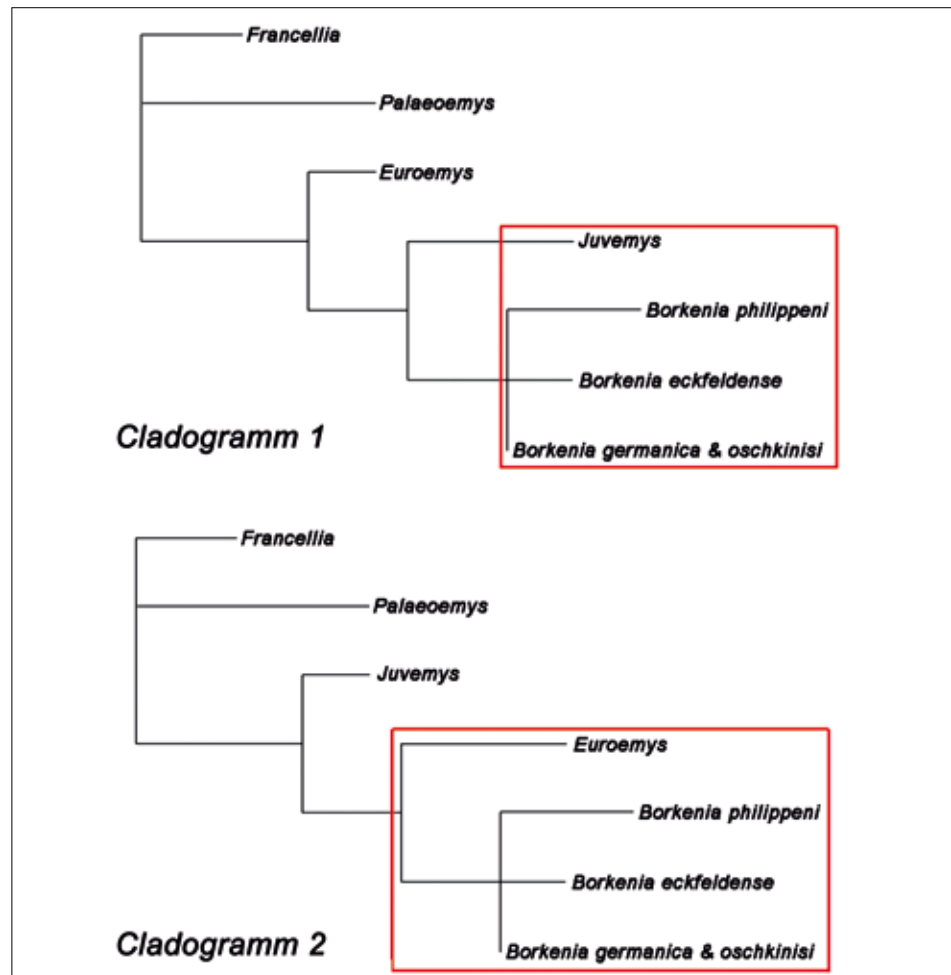


Abb. 4: Cladogramm 1 = Position von *Juvemys* als unmittelbares Schwestertaxon der *Borkenia*-Verzweigungen, Cladogramm 2 = Position von *Euroemys* als unmittelbares Schwestertaxon der *Borkenia*-Verzweigungen.

Subfamilia Ptychogasterinae DE STEFANO, 1903
Genus *Geislemys* KHOSATZKI & MLYNARSKI, 1966

Species typica: *Geoemyda ptychogastroides* HUMMEL, 1935.

f) *Geislemys ptychogastroides* (HUMMEL, 1935)
Geiseltal-Scharnierschildkröte
(Tafel 5, Fig. 3-4)

Derivatio nominis: *Barnesia* = Dr. Ben Barnes, 1903-1969, Geologe, zuletzt Professor an der Bergschule von Ouro Preto, Brasilien: 1927 Erstautor zur Geiseltalfauna inkl. der Schildkröten, seinerzeit im Geiseltalmuseum Halle (Saale), in BARNES (1927).

g) *Barnesia eocaenica* (HUMMEL, 1935) n. comb.
Barnes-Landschildkröte
(Tafel 8-11; Abb. 5, Fig. 2)

Holotypus: Zum Verbleib des Holotypus und anderer Originalbelege siehe auch HAUBOLD & KRUMMBIEGEL (1984).

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Geiseltalium, MP11-13, Lutetium, Eozän des Geiseltalbeckens, Mitteldeutschland.

Beschreibung: Hummel (1935) hebt die Lage der Humero-Pectoralfurche auf dem Entoplastron, das Vorkommen von tetra- und oktogonalen Neuralia sowie die gelenkige Verbindung des Hypoplastrons mit dem Carapax durch ein Ligament hervor.

Bemerkungen: Siehe KHOSATZKI & MLYNARSKI (1966) und CLAUDE et al. (2012). *Hummelemys* ist nach CLAUDE et al. (2012) synonym mit *Geislemys*. Nach HERVET (2003) treten die Ptychogasterinae mit *Merovemys* (Neustrianium-Grauvianium; MP7-10) im Ypresium auf, worauf *Geislemys* (Geiseltalium; MP12-13) folgt und das Schwestertaxon zu *Ptychogaster/Temnoclemmys* (Robiacium-Turolium; MP15-MN12) bildet. Nach CKHIKVADZE (1984) und SCHLEICH (1994) gehören zu den Ptychogasterinae die Gattungen *Ptychogaster* POMEL, 1847, *Echmatemys* HAY, 1906, *Geislemys* KHOSATZKY & MLYNARSKI, 1966, *Epiemys* YEH, 1963, *Melanochelys* GRAY, 1869, *Heosemys* STEJNEGER, 1902, *Rhinoclemmys* FITZINGER, 1835 und *Hieremys* SMITH, 1916, zur aktuellsten Revision dieser Gruppe siehe SCHÄFER (2013).

Material: NMM / LS PW 1995/o.Nr.-LS: Xiphiplastron sin.

Familia Testudinidae BATSCH, 1788
Genus *Barnesia* n. gen.

Species typica: *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935.

Synonyme:

- *Testudo eocaenica* n. sp. in HUMMEL, 1935: 423/17, Abb. 23-29, Taf. IIa, III.
- *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 in KRUMMBIEGEL 1959: 115, fig. 58.
- *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 in KUHN 1964: 117.
- *Testudo eocaenica* HUMMEL, 1935 in ZIMMERMANN-ROLLIUS 1967: 92, Abb. 4-6.
- *Hadrianus eocaenica* (HUMMEL, 1935) in CHKHIKVADZE 1970: 751.
- *Geochelone (Manouria) eocaenica* (HUMMEL, 1935) in AUFFENBERG 1974: 170.
- *Geochelone (Manouria) eocaenica* (HUMMEL, 1935) in MLYNARSKI 1976: 101.
- *Geochelone (Manouria) eocaenica* (HUMMEL, 1935) in MLYNARSKI 1977: 102, Abb. 3-4.
- *Hadrianus eocaenica* (HUMMEL, 1935) in DE BROIN 1977: 241.
- *Geochelone (Manouria) eocaenica* (HUMMEL, 1935) in HAUBOLD 1983: 131, fig. 96-101.
- *Testudo eocaenica* in HAUBOLD & KRUMMBIEGEL, 1984: 32.
- *Geochelone (Manouria) eocaenica* (HUMMEL, 1935) in BACHMAYER & MLYNARSKI 1985: 67.
- *Manouria* aff. *eocaenica* in SCHLEICH 1988: 165.
- *Hadrianus (Manouria) eocaenica* (HUMMEL 1935) in KARL 1996: fig. 5.
- *Hadrianus eocaenica* (HUMMEL, 1935) in DE LAPPARENT DE BROIN 2001: 192.
- *Hadrianus eocaenica* (HUMMEL, 1935) in KARL 2007: fig. 14-1.
- *Pelorocheleon eocaenica* (HUMMEL, 1935), in PEREZ-GARCIA et al. 2016: 660.
- '*Testudo*' *eocaenica* HUMMEL, 1935 in VLACHOS & RABI 2017: 8.

Holotypus: Cecilie NE Nr. 24: Holotypus ist eine zusammengedrückter Panzer in dorsaler Ansicht nach HUMMEL (1935: 473, Abb. 23a-b, Tafel 2a). Über den Holotypus und die Originalpräparate siehe auch HAUBOLD & KRUMMBIEGEL (1984).

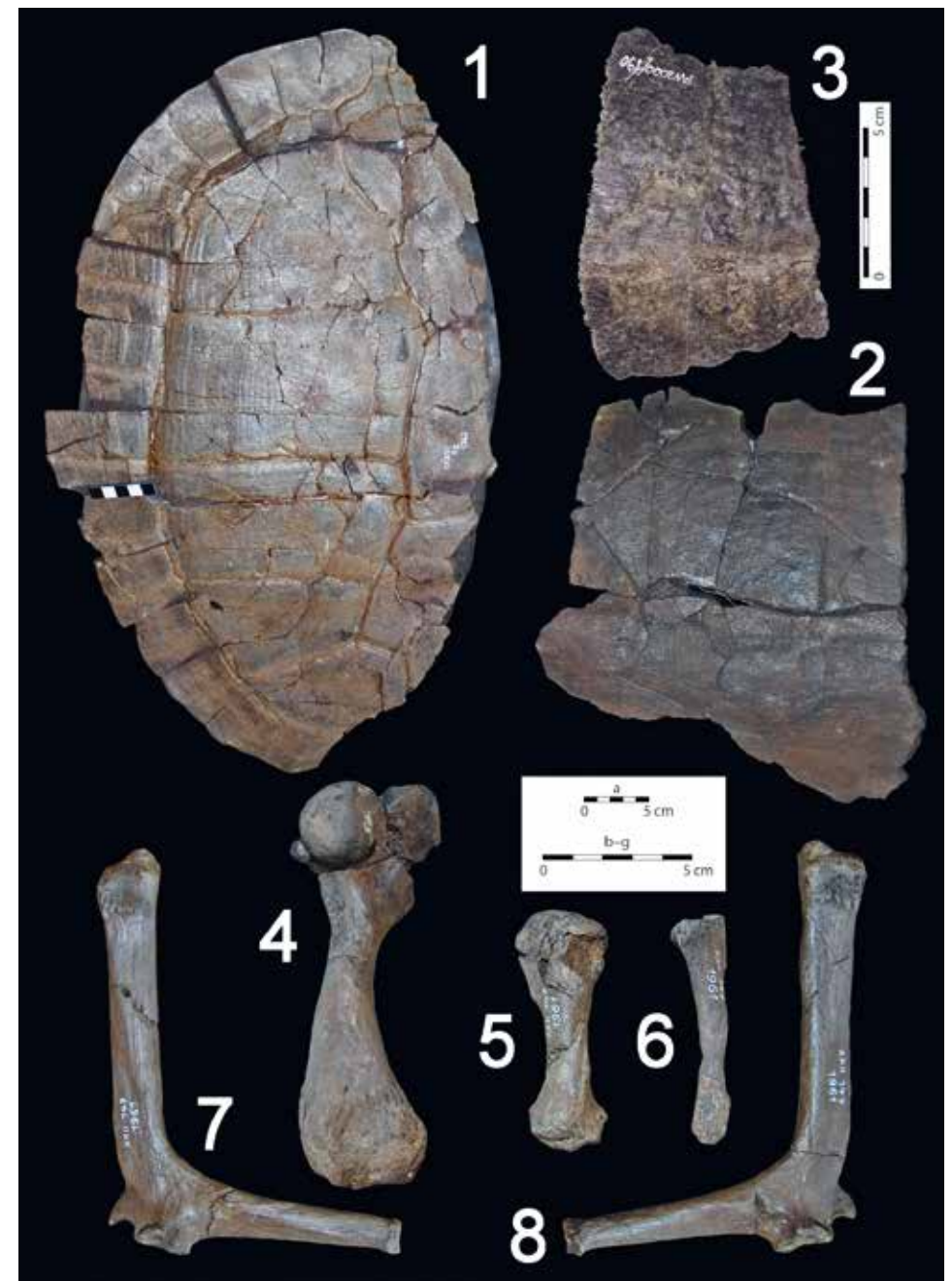
Geographische und stratigraphische Verbreitung: Geiseltalium, MP11-13, Lutetium, Eozän des Geiseltalbeckens, Braunkohlen-

tagebau Cecilie NE, Mitteldeutschland.

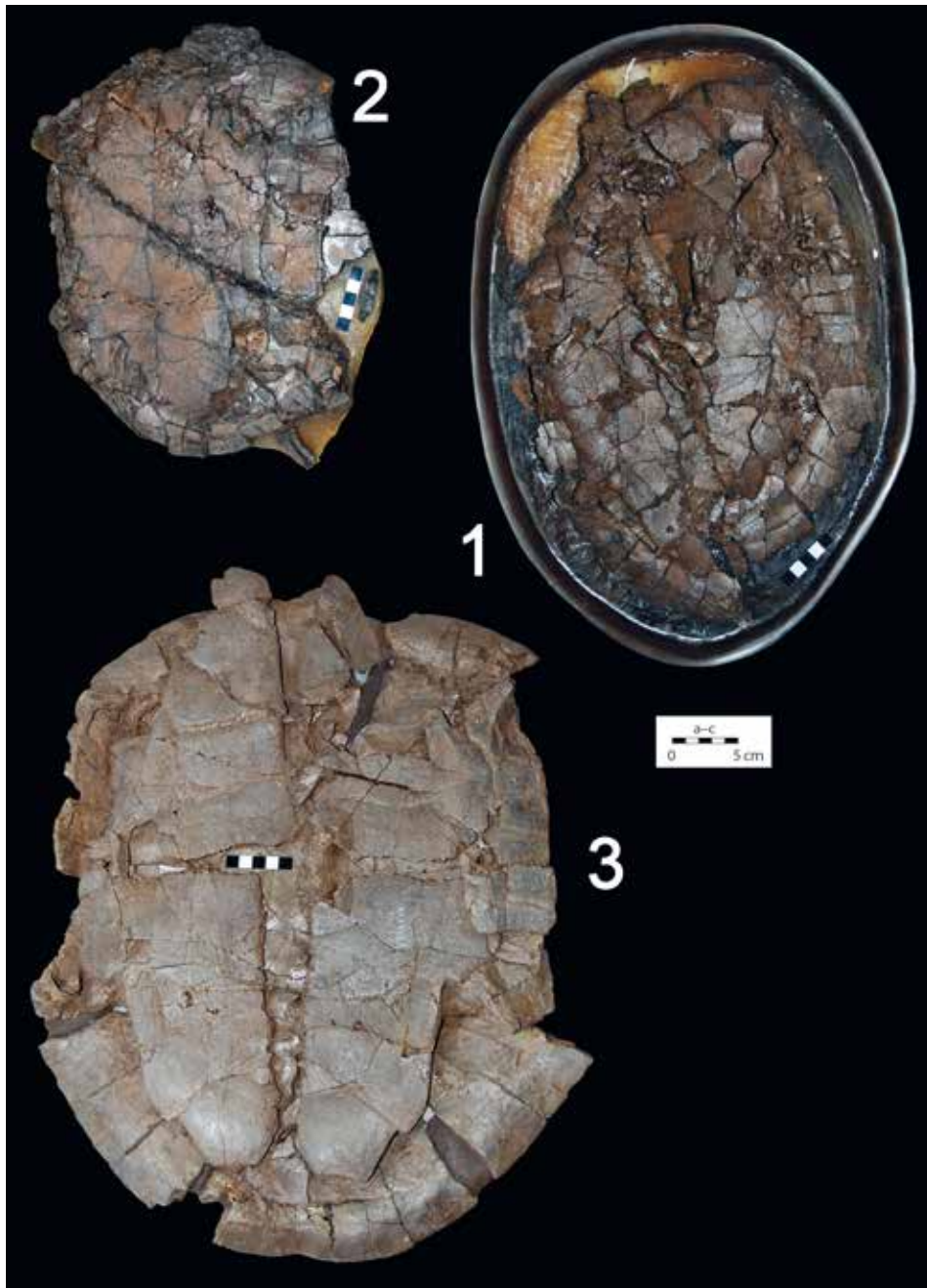
Diagnose: Mittel- bis große Landschildkröten (Carapax 50-60 cm) ohne dorsale Verlängerung der Epiplastrallippe; tiefer und scharfer eckiger Gular-Ausschnitt vorhanden; Panzerplatten sehr dünn; tiefer und scharfer Analausschnitt vorhanden; Brückenkiel fehlt; Scapularwinkel 98°, beide Processi ausgehnt und aufgerichtet.



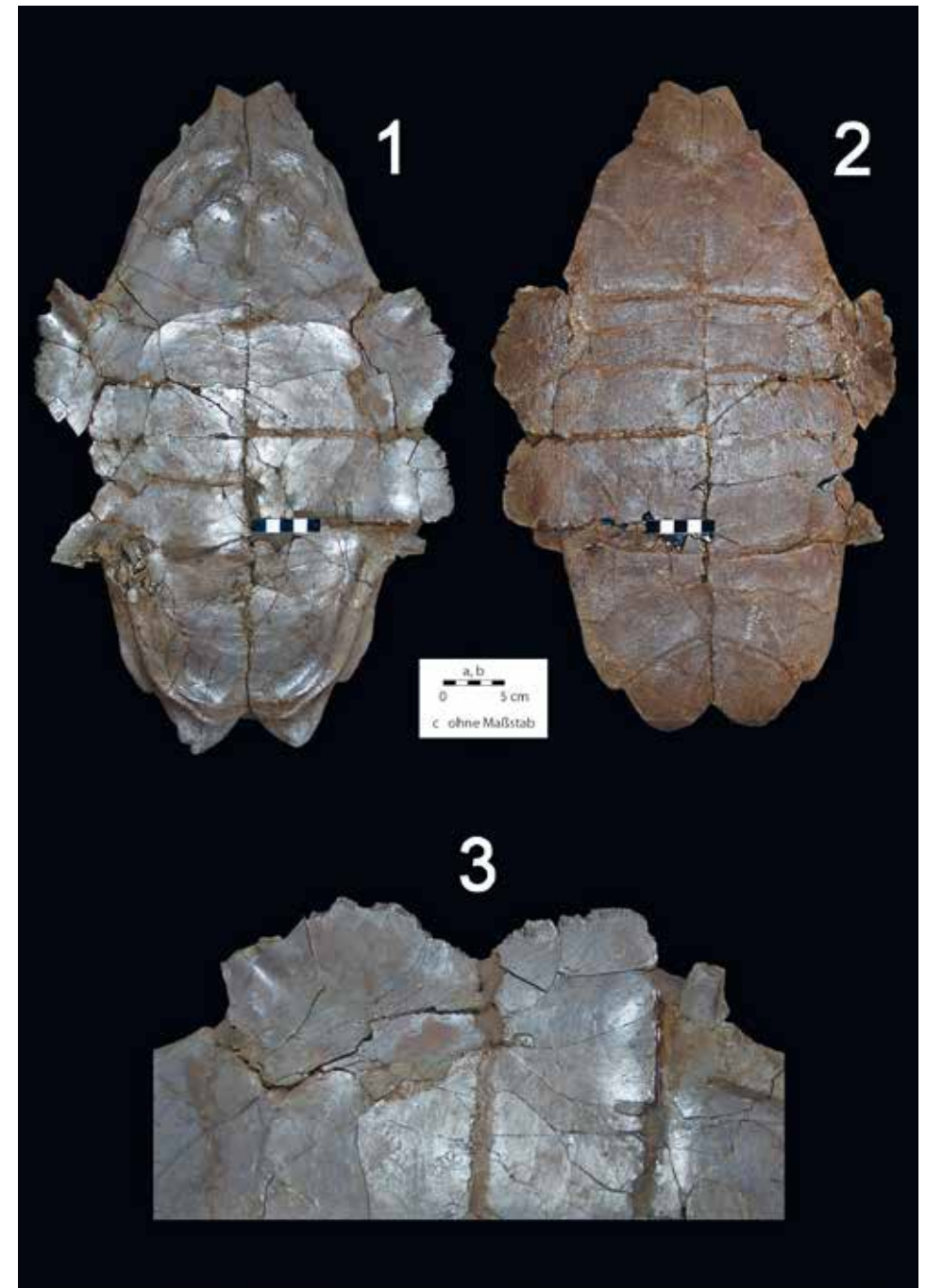
Tafel 8: *Barnesia eocaenica* n. comb.: GMH-XXXVI 63/1962, Panzer in Dorsalansicht, Original exemplar zu HAUBOLD (1983: Fig. 99). Maßstab 5 cm.



Tafel 9: *Barnesia eocaenica* n. comb.: 1) GMH XXXVI 42 1962: Carapax, linke Hälfte, 2) GMH XVIII 3174 57 Ns 1957: linke Brückenperipheralia III-IV, 3) FW 2000/190: Brückenperipherale, 4) GMH XXII 147 1961a: linker Humerus, 5) GMH XXII 147 1961a: linke Ulna, 6) XXII 147 1961a: linker Radius. 7+8) GMH XXII 147 1961: beide Scapulae. Maßstab 5 cm.



Tafel 10: *Barnesia eocaenica* n. comb.: 1) GMH Cec 6781 1933: zerdrücktes Exemplar in Ventralansicht, aktueller Zustand, dieselbe Abbildungsvorlage wie in HUMMEL (1935: Tafel III), 2) GMH 6783: zerdrücktes Exemplar in Ventralansicht, 3) GMH XXXVI 63 1962: zerdrücktes Exemplar in Ventralansicht, dieselbe Abbildungsvorlage wie in HAUBOLD (1983: Figur 99). Maßstab 5 cm.



Tafel 11: *Barnesia eocaenica* n. comb.: 1) GMH XXXVI 248 1962: Plastron in Viszeralansicht, 2) wie 1 in Ventralansicht, 3) wie 1, rechte Brücke in Viszeralansicht, ax = Axillarpfeiler, ing = Inguinalpfeiler. Maßstab 10 cm.

Beschreibung: Schädelmerkmale unbekannt, wenige Überreste meist zerstört; Panzerplatten sehr dünn; Plattenoberfläche feinkörnig oder glatt; Nuchale konkav mit breitem Cervikale; Metaneurale I umfasst das metaneurale II fast vollständig; Caudale ist

geteilt; Pleuralia keilförmig; Sulci der Marginalia auf den Peripheralia gelegen; Centralia länger als breit; Brückenkiel schwach oder nicht ausgebildet; Epiplastrallippe lang gestreckt, sehr flach, mit scharfem spitzem Ausschnitt; Sulcus humeralis und Sulcus pectora-

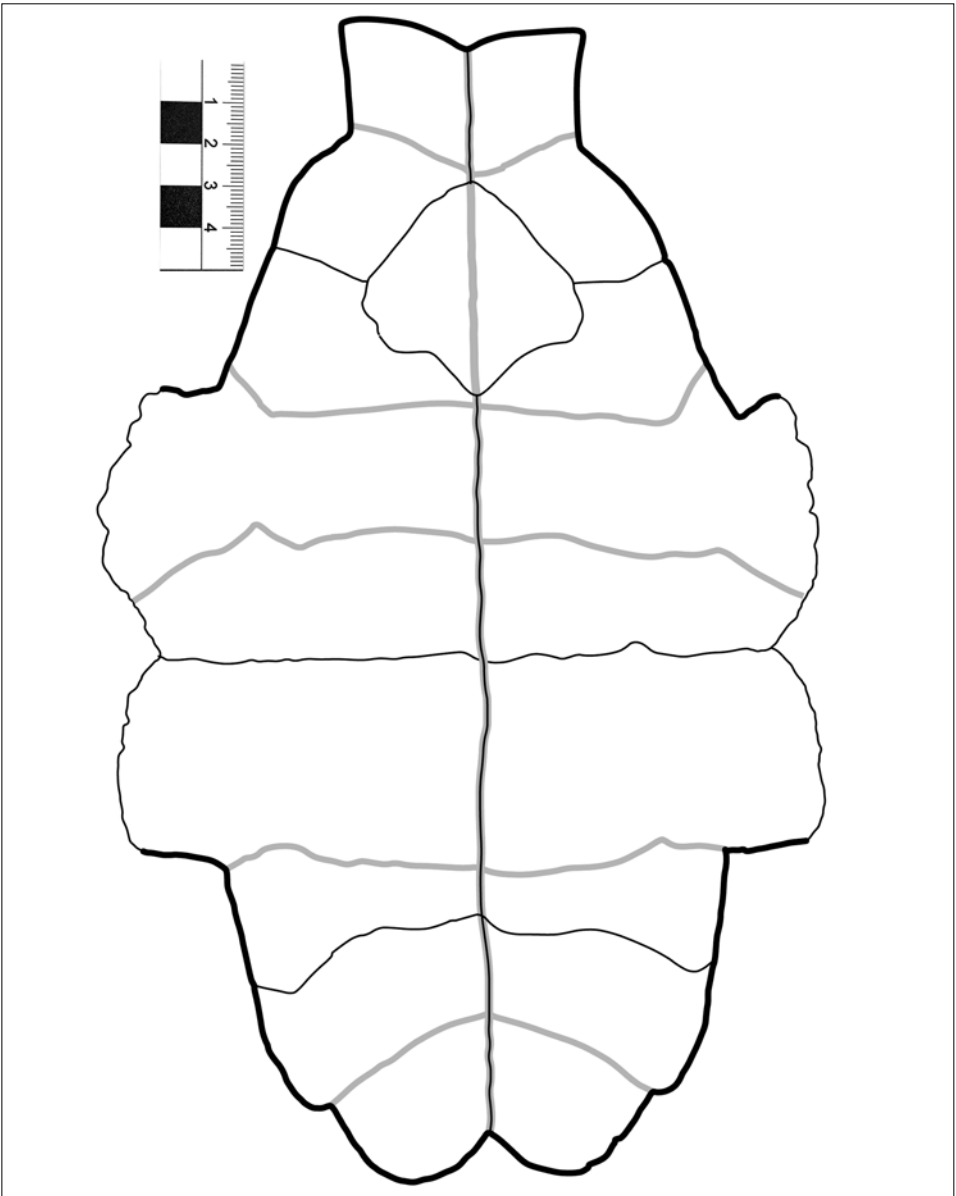


Abb. 5: Plastronrekonstruktion in Ventralansicht von *Barnesia eocaenica* nach GMH XXXVI 248 1962 (Tafel 10, Fig. b).

Tabelle 2: Variationen in der Neuralreihe von *Barnesia eocaenica* im Geiseltal.

Material	Fundort	N I	N II	N III	N IV	N V	N VI	N VII	N VIII
Holotypus	Geiseltal	6P	6P	6P	4	6A	8	6P	4
Variation	Geiseltal	6P	6P	4	6A	6A	6A	6A/8	4
n	Geiseltal	2	2	4	4	4	4	2/1	3
PW 1997/83-LS	Eckfeld	6P	4	8	4	8	-	-	-
Übereinstimmung	50%	+	-	-	+	-	+	?	?

lis kontaktieren das Entoplastron nicht, dieses länger als breit; Frontallobus und Caudallobus des Plastrons gleich breit; Stacheln und andere Hautelemente sind von Vorder- und Hintergliedmaßen bekannt. ZIMMERMANN-ROLLIUS (1967) führt weiterhin große Abdominalia und relativ kleine Analia an.

Variation: Variationen treten in der Morphologie der Epiplastrallippen und der Neuralreihen auf (MEYNARSKI 1977, ZIMMERMANN-ROLLIUS 1967), für die Terminologie siehe KARL & TICHY (2005):

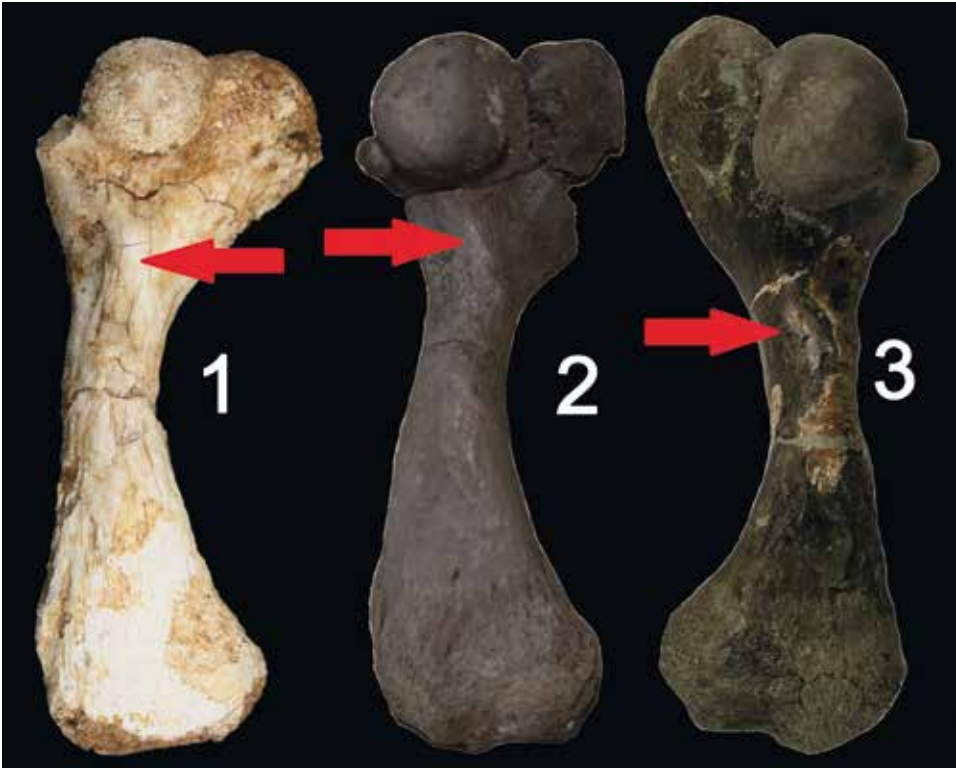


Abb. 6: Vergleich der Humerusmorphologie zur Differenzierung der relevanten fossilen Gattungen *Manouria*, *Hadrianus* und *Barnesia*: 1) *Manouria oyamai* TAKAHASHI, OTSUKA & HIRAYAMA, 2003, 2) *Barnesia eocaenica* (HUMMEL, 1935), 3) *Hadrianus corsoni* (LEIDY, 1871). Kalibrierte Größe ohne Maßstab. 1) ESK-6150: eines der Typusexemplare nach TAKAHASHI et al. (2003) (fig. 4, 7a-c); 2) GMH XXII 147 1961a, Originalmaterial zu dieser Studie; 3) YPM VP 010285: North America, USA, Wyoming, Uinta County, Smith Fork, Bridger Basin, Tertiary, Eocene; Bridgerian, Bridger Fm, Princeton 1878 Expedition, Courtesy of the Peabody Museum of Natural History, Division of Vertebrate Paleontology, Yale University: peabody.yale.edu. Roter Pfeil = Latissimus dorsi- sowie Teres major-Insertion am medialen Humerusprocessus.

Material aus dem Geiseltal: GMH-XVIII Cecilie NO 24, stark verdrückter Panzer mit Schädel- und Extremitätenresten, Holotypus zu HUMMEL (1935: fig. 23a-b, Taf. IIa, pl. III); GMH-Cecilie I, Plastron, Originalexemplar zu HUMMEL (1935: fig. 24); GMH-XVIII Cecilie, anteriore Plastronhälfte, Originalexemplar zu HUMMEL (1935: fig. 25a-b); GMH-Cecilie NE 39, Plastron, Originalexemplar zu HUMMEL (1935: fig. 26); GMH-Cecilie NE 25, Carapax und Plastronreste, Originalexemplar zu HUMMEL (1935: fig. 27a-b); GMH-XXVI Cecilie, posteriore Carapaxreste, Originalexemplar zu HUMMEL (1935: fig. 28); GMH-XXII 147/1961, linker Humerus, Radius, Ulna, linke und rechte Scapula (Taf. 1c-g hier); GMH-XXXVI 248/1962, Plastron (Taf. 3a-c hier, Abb. 5); GMH-XXXVI 63/1962, Plastron und Carapax, Originalexemplar zu HAUBOLD (1983: fig. 99); GMH-XLII/12, posteriorer Frontallobus, Originalexemplar zu HAUBOLD (1983: fig. 97); GMH-XVIII 987/ 1958, verdrückter Panzer, Originalexemplar zu ZIMMERMANN-ROLLIUS (1967: fig. 5-6); GMH-XIV 783/1957, 2 Brückenperipheralia; GMH-XVIII 3174/57/ Ns/1957, Carapaxreste, Originalexemplar zu ZIMMERMANN-ROLLIUS (1965); linke Brückenperipheralia III-IV (Taf. 1b hier); GMH-10894, verdrückte Panzerreste; GMH-XVIII 913/ Ns/1958, Plastronreste; GMH-XXXVI 42/1962, linke Carapaxhälfte (Taf. 1a hier); GMH-XVIII 913/Ns/1958, Plastron, Originalexemplar zu ZIMMERMANN-ROLLIUS (1967: fig. 4); GMH-Cec 6781/1933, verdrücktes Exemplar in Ventralansicht zu HUMMEL (1935: Taf. III) (Taf. 2a hier); GMH-6783, verdrücktes Exemplar in Ventralansicht (Taf. 2b hier); GMH-XXXVI 63/1962, verdrücktes Exemplar in Ventralansicht (Taf. 2c hier).

Genus *Eochersina* n. gen.

Species typica: *Cheirogaster steinbacheri* KARL, 1996

Synonyma:

- *Geochelone* spec., VOGELTANZ et al. 1974: 23, Abb. S. 25.
- *Manouria* (*Hadrianus*) cf. *eocaenica* (HUMMEL, 1935) in BACHMEYER & MLYNARSKI 1985: 67, Tafeln 1-3.

- *Manouria* (*Hadrianus*) sp., SCHLEICH 1988: 168, Fig. 2-4.
 - *Cheirogaster steinbacheri* n. sp., KARL 1996: 393-395, Abb. 4, Taf. IV;
 - *Titanochelon steinbacheri* (KARL, 1996) n. comb., PÉREZ-GARCÍA & VLACHOS 2014: 257.
- Derivatio nominis:** *Eo* = Eozän = Stratum typicum; *chersina* = Schnabelbrust-Schildkröten.

h) *Eochersina steinbacherae*
(Karl, 1996) n. comb.
Steinbacher's Landschildkröte
(Fig. 7-1)

Holotypus: HNS, o.Nr. (Schausammlung): fast vollständiger Panzer, Carapax und Plastron.

Locus typicus: Haunsberg bei Skt. Pankratz, Bundesland Salzburg, Österreich.

Stratum typicum: Schwarzerzschicht, unt. Lutetium, Mitteleozän, Tertiär.

Derivatio nominis: *steinbacherae* = Hilda Steinbacher, Berchtesgaden, FINDERIN und SPENDERIN; ursprünglich als *steinbacheri* benannt und hier in die korrekte feminine Form gebracht.

Diagnose: Gularregion anterior ausgezogen; Carapaxplatten dick, keine Fontanellen; Cervikale fehlt; Neuraliaformel: [4]/ 6A/ 6B/ 6B/ 6B/ 6B/ 4 (siehe Abb. 8, Fig. 1 und Abb. 9).

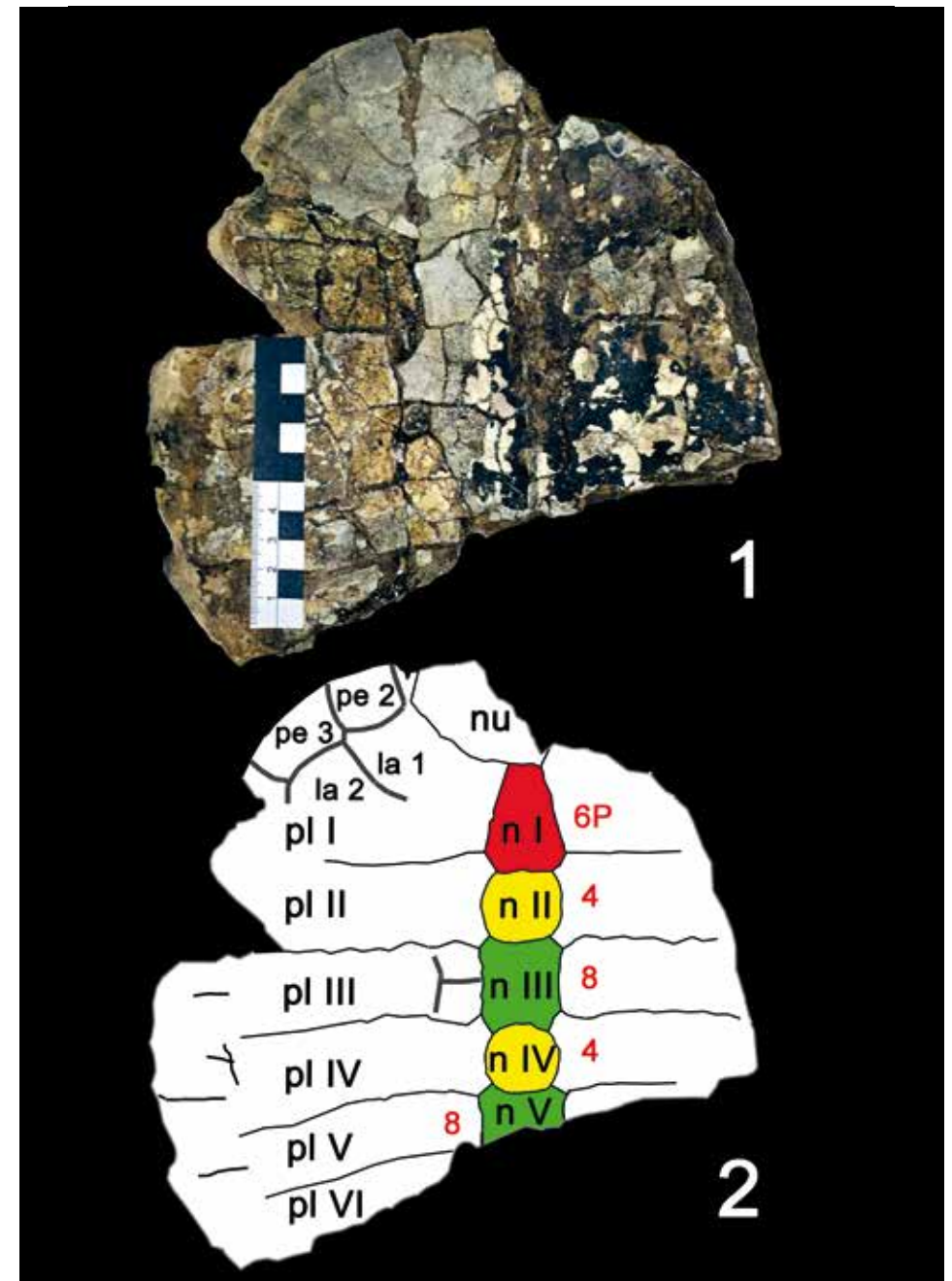
Beschreibung: Siehe KARL (1996), Neubeschreibung in Vorbereitung.

Bemerkungen: Wie aus der Neuraliareihe in Abb. 8, Fig. 1 und dem Farbcode in Abb. 9 ersichtlich, zeigt *Eochersina steinbacherae* auch nicht annähernd, eine Beziehung zu den mehr neogenen *Titanochelon*-Formen. Unter allen eozänen Vertretern nimmt sie wegen des Vorherrschens von Hexagonalia-B und dem vollständigen Fehlen von Hexagonalia-A und B sowie Oktogonalia eine Sonderstellung ein.

Genus *Eochersis* n. gen.

Species typica: *Eochersis eiflaensis* n. sp.

Derivatio nominis: *Eo* = Eozän = Stratum typicum; *chersis* = terrestrische Schildkröte.



Tafel 12: *Eochersis eiflaensis* n. gen., n. sp.: 1) PW 1997/83-LS: anteriores Carapaxfragment, 2) schematische Umzeichnung der Plattennähte soweit verfolgbar, Bezeichnungen in schwarz wie in Abkürzungen angegeben, rote Bezeichnung = Codes der Neuralia-Seitennähte, zusätzlich farblich markiert: rot = Hexagonalia mit kurzen Seiten posterior, gelb = Tetragonalia, grün = Oktogonalia. Maßstab 10 cm.

i) *Eochersis eiflaensis* n. gen., n. sp.
Eifel-Landschildkröte
(Tafel 12, Fig. 1-2)

Holotypus: NMM / LS PW 1997/83-LS: Carapaxfragment (Tafel 12).

Paratypus: NMM / LS PW o.Nr.[XIII]: Brückenperipherale (Tafel 8, Fig. 3).

Derivatio nominis: *eiflaensis* = Typusregion Eifel.

Diagnose: Die Landschildkrötenreste von Eckfeld unterscheiden sich prinzipiell vom Geiseltalmaterial. Die Formel von 6P/ 4/ 8/ 4/ 8/- der ersten fünf Neuralia verweist auf einen deutlich progressiveren Typ.

Bemerkungen: Im Vergleich zu *Barnesia* bestehen nur drei Übereinstimmungen bei drei Differenzen (50 %) bezogen auf die vergleichbaren Merkmale. *Eochersis eiflaensis* stellt eine morphologische Übergangsform dar, bei der das erste Neurale noch durch ein ursprüngliches Hexagonale-P gebildet wird, danach aber die zweiten bis fünften Neuralia als Tetragonalia und Oktogonalia wechseln, wie das erst bei der Gattung *Cheirogaster* auftritt, dort aber beginnend mit einem Tetragonale (Tafel 12, Abb. 9).

Material von Eckfeld: NMM / LS PW o.Nr. [XIII]: Brückenperipherale m. Sutura; PW 1997/83-LS: Panzerfragment in Tuff (Entoplastron l>b, 6P/ 4/ 8/ 4/ 8/-); PW o.Nr.: Peripherale (h = 55,83, bprox = 46,75, bdist = 53,09, dprox = 17,30 mm); PW 1997/48-LS: posterolaterales Peripherale; PW 1997/40-LS: posterolaterales Peripherale; PW 2000/190-LS: Brückenperipherale.

Cladistische Merkmalsanalyse der Testudinidae von Eckfeld

Im Vergleich mit den bisher für das Eozän zu erwartenden Landschildkröten- Gattungen wurden folgende Panzermerkmale codiert (Abb. 7-8): 1) Neurale I hexagonal-P [0] oder 4 [1]; 2) Neurale II hexagonal-P bzw. 4 [0] oder hexagonal-A bzw. 8 [1]; 3) Neurale III hexagonal-P bzw. 4 [0], hexagonal-A bzw. B [1] oder oktogonal [?]; 4) Neurale IV hexagonal-A bzw. B [0] oder tetragonal bzw. 8 [1];

5) Neurale V hexagonal-A bzw. B [0] oder tetragonal bzw. oktogonal [1]; 6) Neurale VI hexagonal-A [0], B [1] oder oktogonal [?]; 7) Neurale VII hexagonal [0] oder tetragonal bzw. oktogonal [1]; 8) Neurale VIII hexagonal [0] oder tetragonal [1]; 9) Neurale IX vorhanden [0] oder fehlend [1].

Die Merkmalscodierungen sind folgende: *Palaeoemys hessiaca* 2333333310 (outgroup); *Barnesia eocaenica* HT 112341210; *Barnesia eocaenica* VO 1123334210; *Barnesia eocaenica* VH 1123333210; *Hadrianus castrensis* 1123335500; *Hadrianus corsoni* 1123355500; *Pelorocheleon soriana* 1233335210; *Eochersis eiflaensis* 12424???0; *Asturichelys multicostatus* 2123333500; *Kansuchelys tsiyuanensis* 2333352010; *Eochersina steinbacheri* 2355555211; *Cheirogaster maurini* 243355?010; *Hadrianus sharanensis* 2423355500; *Cheirogaster kaiseni* 2424255210.

Outtree: Three most parsimonious tree of the compared species found by PARS, Discrete character parsimony algorithm, version 3.69©Joseph Felsenstein (1986), prepared by using TreeView©Roderic Page (Abb. 9):

- 1) (((((Cheirogaster kaiseni:3.00, Cheirogaster maurini:1.00):1.00, Eochersina steinbacheri:3.00):1.00, Kansuchelys tsiyuanensis:2.00):1.00, (Eochersis eiflaensis:3.00, Pelorocheleon soriana:0.00, (Asturichelys multicostatus:2.00, Hadrianus castrensis:0.00, (Hadrianus sharanensis:2.00, Hadrianus corsoni:0.00):1.00):2.00, Barnesia eocaenica VH:1.00, Barnesia eocaenica VO:1.00, Barnesia eocaenica HT:4.00):2.00):2.00, Palaeoemys hessiaca:2.00)[0.0333];
- 2) (((((Cheirogaster kaiseni:3.00, Cheirogaster maurini:1.00):1.00, Eochersina steinbacheri:3.00):1.40, Kansuchelys tsiyuanensis:1.80):1.40, (Eochersis eiflaensis:3.00, Pelorocheleon soriana:0.60, (Asturichelys multicostatus:1.20, (Hadrianus castrensis:0.00, (Hadrianus sharanensis:2.00, Hadrianus corsoni:0.00):1.00):0.80):2.00, Barnesia eocaenica VH:0.20, Barnesia eocaenica VO:1.00, Barnesia eocaenica HT:4.00):2.20):2.00, Palaeoemys hessiaca:1.40)[0.0333];

Tabelle 3: Vergleich der drei rekonstruierten Bäume (Cladogramme 1 bis 3) in Abb. 9.

Baum 1 requires three total of 34.00			Baum 2 requires three total of 34.00			Baum 3 requires three total of 34.00		
between – and - length			between – and - length			between – and - length		
1	5	1,00	1	6	1,4	1	7	1,00
5	6	1,00	6	7	1,4	7	8	1,00
6	8	1,00	7	9	1,00	8	10	1,00
8	<i>Cheirogaster kaiseni</i>	3,00	9	<i>Cheirogaster kaiseni</i>	3,00	10	<i>Cheirogaster kaiseni</i>	3,00
8	<i>Cheirogaster maurini</i>	1,00	9	<i>Cheirogaster maurini</i>	1,00	10	<i>Cheirogaster maurini</i>	1,00
6	<i>Eochersina steinbacheri</i>	3,00	7	<i>Eochersina steinbacheri</i>	3,00	8	<i>Eochersina steinbacheri</i>	3,00
5	<i>Kansuchelys tsiyuanensis</i>	2,00	6	<i>Kansuchelys tsiyuanensis</i>	1,00	7	<i>Kansuchelys tsiyuanensis</i>	2,00
1	4	2,00	1	4	2,00	1	4	1,67
4	<i>Eochersis eiflaensis</i>	3,00	4	<i>Eochersis eiflaensis</i>	3,00	4	5	0,67
4	<i>Pelorocheleon soriana</i>	0,00	4	<i>Pelorocheleon soriana</i>	0,60	5	<i>Eochersis eiflaensis</i>	3,00
4	2	2,00	4	2	2,20	5	<i>Pelorocheleon soriana</i>	0,00
2	3	2,00	2	5	2,00	4	2	1,67
3	<i>Asturichelys multicostatus</i>	2,00	5	<i>Asturichelys multicostatus</i>	1,20	2	3	2,00
3	<i>Hadrianus castrensis</i>	0,00	5	3	0,80	3	<i>Asturichelys multicostatus</i>	0,00
3	7	1,00	3	<i>Hadrianus castrensis</i>	0,00	3	6	0,50
7	<i>Hadrianus sharanensis</i>	2,00	3	8	1,00	6	<i>Hadrianus castrensis</i>	1,50
7	<i>Hadrianus corsoni</i>	0,00	8	<i>Hadrianus sharanensis</i>	2,00	6	9	1,00
2	<i>Barnesia eocaenica</i> VH	1,00	8	<i>Hadrianus corsoni</i>	0,00	9	<i>Hadrianus sharanensis</i>	1,50
2	<i>Barnesia eocaenica</i> VO	1,00	2	<i>Barnesia eocaenica</i> VH	2,00	9	<i>Hadrianus corsoni</i>	0,50
2	<i>Barnesia eocaenica</i> HT	4,00	2	<i>Barnesia eocaenica</i> VO	1,00	2	<i>Barnesia eocaenica</i> VH	1,00
1	<i>Palaeoemys hessiaca</i>	2,00	2	<i>Barnesia eocaenica</i> HT	4,00	2	<i>Barnesia eocaenica</i> VO	1,00
			1	<i>Palaeoemys hessiaca</i>	1,40	2	<i>Barnesia eocaenica</i> HT	4,00
						1	<i>Palaeoemys hessiaca</i>	2,00

- 3) (((((Cheirogaster kaiseni:3.00, Cheirogaster maurini:1.00):1.00, Eochersina steinbacheri:3.00):1.00, Kansuchelys tsiyuanensis:2.00):1.00, (Eochersis eiflaensis:3.00, Pelorocheleon soriana:0.00):0.67, (Hadrianus castrensis:0.00, (Asturichelys multicostatus:1.50, (Hadrianus sharanensis:1.50, Hadrianus corsoni:0.50):1.00):0.50):2.00, Barnesia eocaenica VH:1.00, Barnesia eocaenica VO:1.00, Barnesia eocaenica HT:4.00):1.67):1.67, Palaeoemys hessiaca:2.00)[0.0333].

6. Diskussion

In der Vergangenheit wurden die meisten der eozänen Landschildkrötentaxa unter *Manouria* geführt (z. B. AUFFENBERG 1971, 1974, CRUMLY 1984, KARL 1996, KARL & STAESCHE, 2007). VLACHOS & RABI (2017) argumentieren hingegen, dass sie von *Manouria* unterschieden werden sollten. Auch korreliert diese Gruppe bei zwei klaren Synapomorphien mit einer sehr weiten Verbreitung in der nördlichen Hemisphäre (paläarktisch und

nearktisch). Auch wird die Monophylie dieser Klade in allen Analysen durch VLACHOS & RABI (2017) bestätigt. Unabhängig von ihrer Taxonomie, ob sie einen Stamm bilden oder nicht, werden diese Taxa von VLACHOS & RABI (2017) als Stamm-Testudiniden aufgefasst. Einige von ihnen haben moderate Körpergrößen, wie *Hadrianus castrensis* und *Hadrianus sharanensis*. Andere zeigten bereits eine gewisse Größenzunahme, wie *Barnesia eocaenica* und *Hadrianus corsoni*. Eine signifikante Zunahme der Panzergröße zeigte *Pelorochelon soriana*. Letzteres ist wiederum ein weiteres Differenzierungskriterium gegenüber *Barnesia eocaenica*. An der Basis der Kronen-Testudinidae, erhöht (*Manouria emys*) oder verringert sich (*Manouria impressa*, *Geochelone costaricensis*) die Körpergröße deutlich, während *Gopherus* seine erhält. Die ältesten Ereignisse des Riesenwuchses bei den Testudinidae sind im späten Eozän Afrikas (*Gigantochersina ammon*) und im frühen Oligozän Europas (*Cheirogaster gigas*) nachgewiesen. Das Gigantismus-Ereignis des späten Eozäns

fällt mit dem ersten Höhepunkt in der Vielfalt der Cladi zusammen. Die Geocheloniden entwickelten Riesengrößen mehrfach unabhängig voneinander, während des Miozäns von Afrika (*Namibchersus namaquensis*), Nordamerika (*Hesperotestudo osborniana*) und Europa (*Titanochelon*) sowie während des Pliozäns von Europa (*Titanochelon*) und Asien (*Megalochelys atlas*) sowie des Pleistozäns von Nord- und Südamerika (*Hesperotestudo cassiscutata*; Galapagos-Schildkröten). Innerhalb der Geochelona finden sich die größten Unterschiede in der Körpergröße und zu dieser Gruppe gehört auch die größte bekannte Schildkröte *Megalochelys atlas* mit Carapaxlängen von 2,5 bis 2,7 m. Einige Geochelonidae durchliefen jedoch im Pleistozän von Nordamerika und Afrika (*Hesperotestudo bermudae*, *Kinixys*, *Psammobates oculiferus*) autapomorphen Nanismus (VLACHOS & RABI 2017). Schon nach TAKAHASHI et al. (2003) könnten die von AUFFENBERG (1974) zu fossilen „*Manouria*“ gerechneten Arten polyphyletisch sein, da *Hadrianus corsoni*, *H. majusculus*, *H. tumidus*

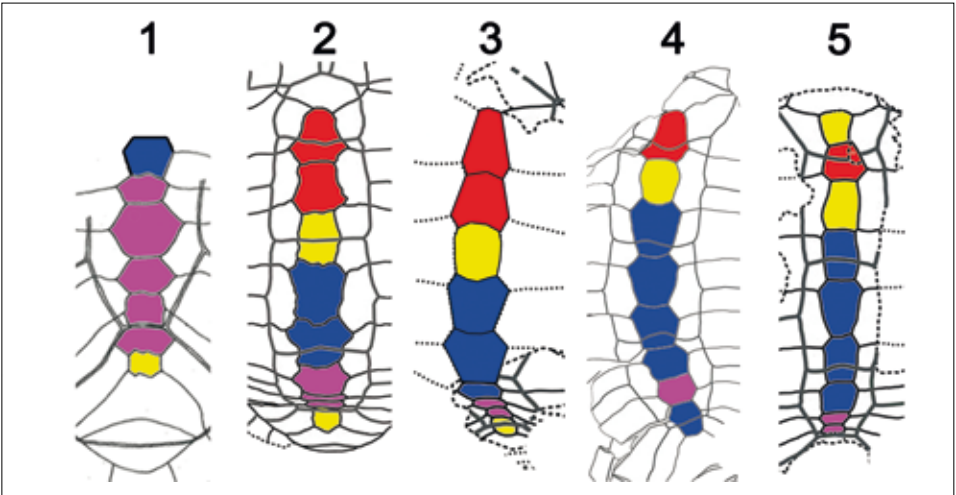


Abb. 7: Vergleich der Neuralreihen von Eozänen Landschildkröten ohne Oktogonalia: 1 = *Cheirogaster steinbacheri* / HNS o.Nr. / Holotypus aus dem Cuisium von Skt. Pankraz (Salzburg, Österreich). 2 = *Hadrianus corsoni* / AMNH 6027 / Bridger Formation des Mitteleozän von Wyoming (USA); 3 = *Testudo castrensis* MNHN.F CAT 1 / Holotypus aus dem Mitteleozän von Castrais (Tarn, Frankreich). 4 = *Pelorochelon soriana* / STUS 14223 / Holotypus aus dem Mitteleozän von Mazaterón (Castilla y León, Spanien). 5 = *Asturichelys multicostatus* / MNCN 73849 / Holotypus aus dem Mittel-Obereozän von Llamaquique (Asturias, Spanien) nach KARL (1996) und PEREZ-GARCIA et al. (2016), verändert, Größe generalisiert. Farbcode: rot = 6P/ Hexagonalia mit kurzen Seiten posterior, blau = 6A/ Hexagonalia mit kurzen Seiten anterior, violett = 6B/ Hexagonalia mit etwa gleichlangen Seiten und Gelb = 4/ Tetragonalia.

und *Testudo margae* in mancherlei Hinsicht von *Manouria* hergeleitet werden können. Auch diese Autoren sind sich einig, dass die früher „*Manouria*“ zugeordneten Landschildkröten primitive Testudiniden sind, einige sich aber von *Manouria* sensu stricto dadurch unterscheiden, dass sie nur ein Inguinale und eine Latissimus dorsi- sowie eine Teres major-Insertion am medialen Humerusprocessus haben, wie auch *Barnesia eocaenica* n. comb. (Abb. 6). Auch unter Berücksichtigung von Elementen des Schultergürtels und des Humerus ist eine Trennung möglich und eine Gültigkeit von *Testudo eocaenica* auf Gattungsniveau angezeigt. Erhebliche Unterschiede in Länge und Form von Processus acromialis und Scapularis bestehen zwischen der *Barnesia eocaenica* n. comb. des Geiseltals, der nordamerikanischen Gattung *Hadrianus* aus dem Paläogen und dem späten Neogen bis zur rezenten Gattung *Manouria*. Die Scapularprocessi von *Hadrianus* sind deutlich unterschiedlich lang. Darüber hinaus sind besondere Eigenschaften, beispielsweise in Bezug auf die Gularia und andere Panzerbereiche nachweisbar (Abb. 5).

VLACHOS & RABI (2017) fassen die Arten *Hadrianus corsoni* (LEIDY, 1871), *Hadrianus castrensis* (BERGOUNIOUX, 1935), *Testudo sharanensis* YEH, 1965 und *Testudo eocaenica* (HUMMEL, 1935) in einem Cladus der Stamm-Testudinidae zusammen, welcher durch mehr oder weniger sichere Synapomorphien gekennzeichnet sein soll: 1) gerundete Humero-Pectoral-Sulci, 2) Präsenz von neun Neuralia und 3) posteriorer Sulcus des Vertebrale 4 liegt auf dem Neurale IX – *Barnesia eocaenica*

hat nur 8 Neuralia! Innerhalb dieser Gruppe seien *Testudo sharanensis* und *Testudo eocaenica* wiederum gekennzeichnet durch: 1) posteriorer Sulcus des Vertebrale V schneidet das Suprapyge transversal – es schneidet aber das Neurale VIII, die Metaneuralia werden nicht erreicht! 2) Gularia springen nicht nach anterior vor sowie 3) Femoro-Anal-Sulcus median spitzwinklig – bei *Barnesia eocaenica* ist er aber stumpfwinklig. Auch legen LUJÁN et al. (2017) ein Cladogramm vorwiegend basierend auf Extremitätenreste vor, in dem *Pelorochelon soriana* und „*eocaenica*“ mit *Cheirogaster maurini* eine Gruppe bilden, die wiederum *Hadrianus* und der Gruppe *Titanochelon* als Schwestertaxon gegenüberstehen. Im Gegensatz zu PEREZ-GARCIA et al. (2016) wird *Testudo eocaenica* von VLACHOS & RABI (2017) nicht als Schwestertaxon von *Pelorochelon soriana* aufgenommen. Auch *Hadrianus castrensis* wurde von ersteren als Nomen dubium angesehen, aber VLACHOS & RABI (2017) meinen, dass das Material genügend anatomische Informationen enthält, um eine sichere Diagnose und Bewertung seiner verwandtschaftlichen Beziehungen zu ermöglichen. Aus taxonomischer Sicht legen ihre Ergebnisse nahe:

- 1) das Material von *Testudo eocaenica* kann nicht zur Gattung *Pelorochelon* gestellt werden,
- 2) dass entweder alle diese Taxa als Angehörige von *Hadrianus* betrachtet werden, oder
- 3) alle eine eigene generische Positionen bekommen sollten.

Taxon	NI	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Barnesia eocaenica</i> HT	6P	6P	6P	4	6A	6	6P	4	
<i>Barnesia eocaenica</i> VB	6P	6P	4	6A	6A	6A	6A	4	
<i>Barnesia eocaenica</i> VB	6P	6P	4	6A	6A	6A	6	4	
<i>Hadrianus castrensis</i>	6P	6P	4	6A	6A	6A	6B	6B	4
<i>Hadrianus corsoni</i>	6P	6P	4	6A	6A	6A	6B	6B	4
<i>Pelorochelon soriana</i>	6P	4	6A	6A	6A	6A	6B	4	
<i>Eochersia effloensis</i>	6P	4	6	4	6				
<i>Asturichelys multicostatus</i>	4	6P	4	6A	6A	6A	6A	6B	6B
<i>Kansuichelys talyuanensis</i>	4	6A	6A	6A	6A	6B	4		
<i>Eochersia steinbacheri</i>	4	6A	6B	6B	6B	6B	6B	4	
<i>Cheirogaster maurini</i>	4	6	6A	6A	6B	6B			
<i>Cheirogaster sharanensis</i>	4	6	4	6A	6A	6B	6B	6B	4
<i>Cheirogaster kalieni</i>	4	6	4	6	4	6B	6B		

Abb. 8: Farbcodierung der Neuralreihen der Eozänen Landschildkröten der Clusteranalysen. Farbcode: rot, blau, violett und gelb wie in Abb. 7, grün = 8 / Oktogonalia.

Die vorliegenden Clusteranalysen bestätigen diese Auffassung im Wesentlichen. Entscheidend hierbei ist die Wahl der Außengruppe, welche bei eozänen Landschildkröten

eben auch höchstens eine eozäne Schildkröte sein kann. Die Auswahl der Bäume erfolgte nach der Geschlossenheit der drei *Barnesia*-Cluster. Demnach gliedern sich alle drei

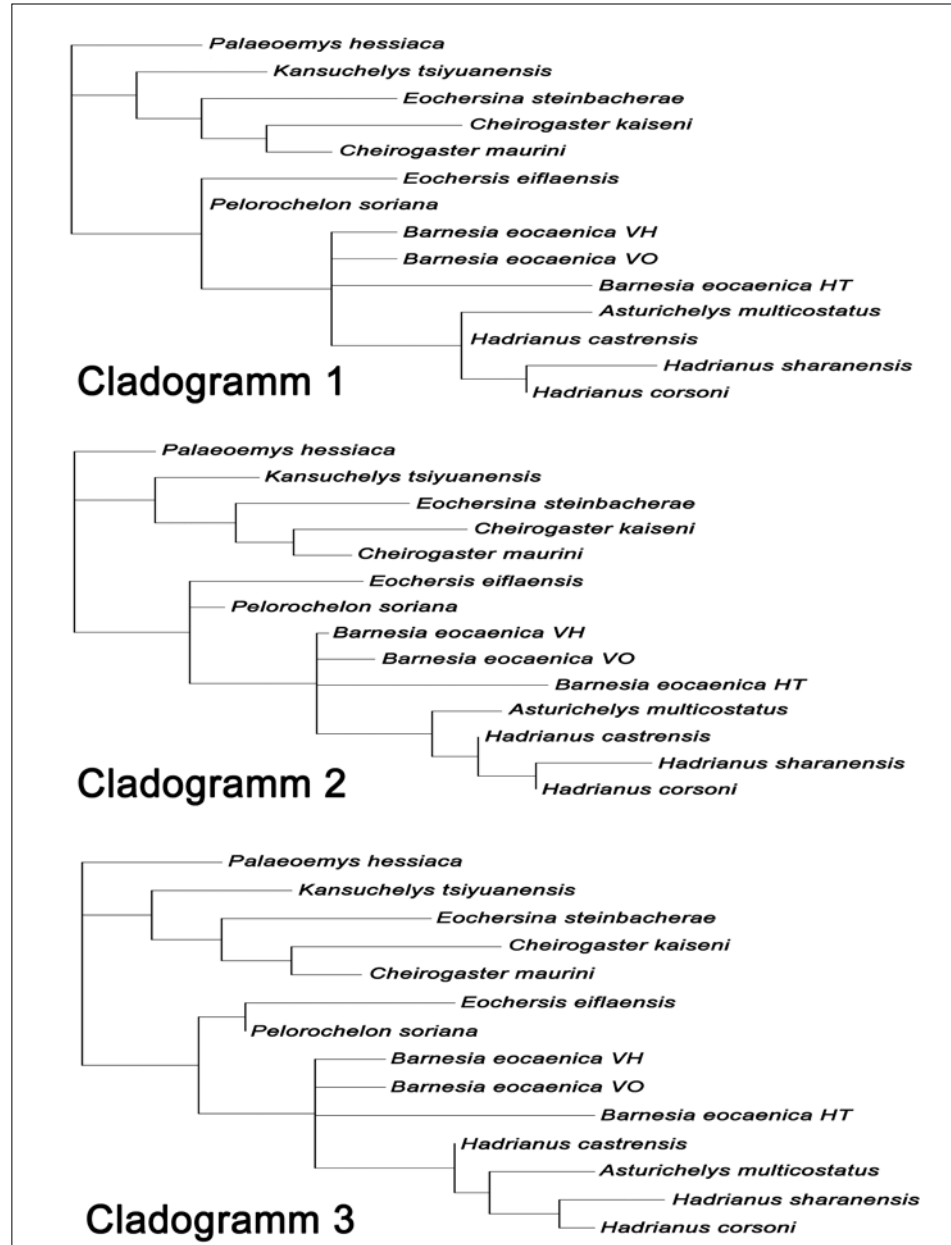


Abb. 9: Cladogramme aus den Clusteranalysen der Eozänen Landschildkröten nach Neuraliareihen.

plausiblen Cladogramme (Abb. 9) in die Außengruppe *Palaeoemys hessiaca*, eine folgende Klade mit *Cheirogaster* und eine weitere mit *Hadrianus* auf. Sie zeigen folgende Struktur:

- 1) Außengruppe ist *Palaeoemys hessiaca*
- 2) *Kansuchelys tsiyuanensis* ist Nebengruppe von *Eochersina steinbacheræ* n. comb. flankiert die *Cheirogaster*-Klade mit den Schwesterarten *Cheirogaster kaiseni* n. comb. und *Cheirogaster maurini*.
- 3) *Eochersis eiffaensis* n. gen. et sp. steht der ganzen Gruppe gegenüber, *Pelorochelon soriana* ist Nebengruppe einerseits der Geiseltalcluster mit *Barnesia eocaenica* n. comb. in Variation mit *Hexagonalia* (VH), Variation mit *Oktogonia* (VO) und Holotypus (HT) sowie der *Hadrianus*-Klade mit *Asturichelys multicostatus* als Nebengruppe der Adelphotaxa *Hadrianus castrensis*, *Hadrianus sharanensis* n. comb. und *Hadrianus corsoni*.

Die Positionen der einzelnen Taxa sind in den drei Cladogrammen nur geringfügig quantitativ verschieden, aber qualitativ stabil. Nur *Asturichelys multicostatus* erscheint in den Cladogrammen 1 und 2 als Nebengruppe der *Hadrianus*-Klade, in Cladogramm 3 als Bestandteil davon, was die große verwandtschaftliche Nähe zeigt. *Eochersina steinbacheri* (KARL, 1996) aus dem Lutetium von Sankt Pankraz in Österreich, zeigt eine der ursprünglichsten Neuralformeln mit [4]/6B/6B/6B/6B/6B/4, der miozäne *Titanochelon bolivari* (HERNÁNDEZ-PACHECO, 1917) zeigt hingegen die fortgeschrittenste Reihe mit 4/8/4/8/4/8/4 bei Reduktion von N VIII (JIMÉNEZ-FUENTES 1984, 1990, ROYO & GÓMEZ, 1935). Diese beiden demonstrieren die Entwicklungstendenz der großen Testudiniden des Tertiärs. Die Barnes-Landschildkröte erreichte eine Carapaxlänge von 50-60 cm, die Eckfeld-Landschildkröte war wohl um die 30-40 cm, beide waren wie die Erd-

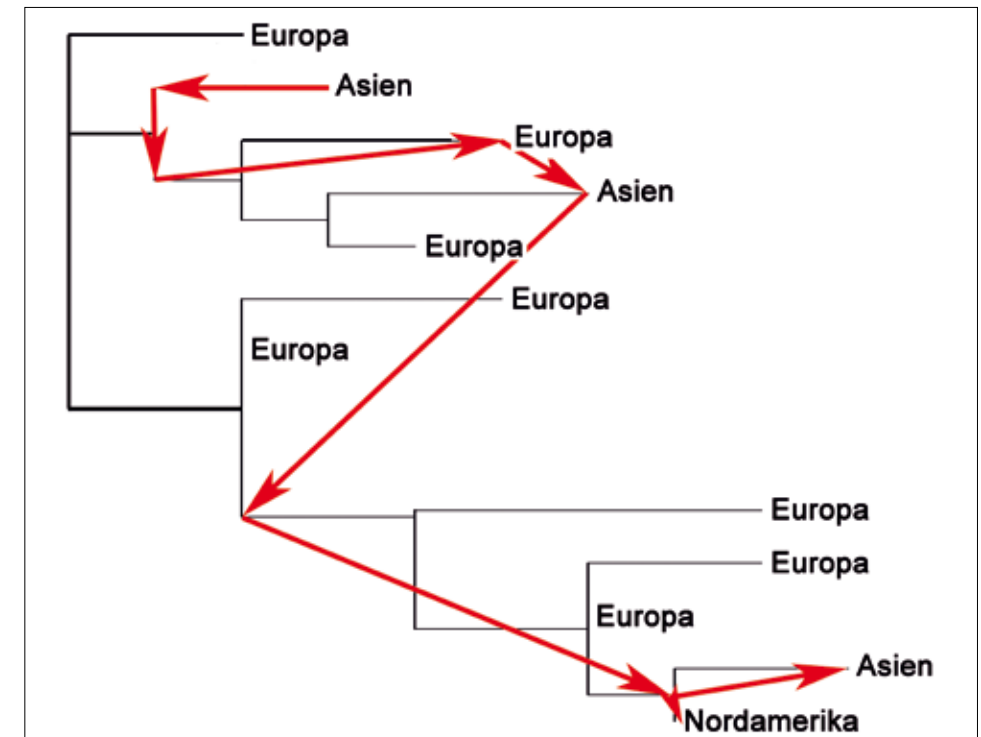


Abb. 10: Darstellung zur Migration der Basis- bzw. Pan-Testudinidae auf der nördlichen Hemisphäre

schildkröten Bewohner des Waldbodens, im Umfeld des eutrophierenden Braunkohlensumpfes wie des Maarsees. Alle in Eckfeld besetzten Ökotypen von Schildkröten sind charakteristisch für eutrophierende Waldseebiotop, die zu Beginn der Expansion des Wald-Bioms der Alten Welt, besonders im Neogen dann später für weite Teile Eurasiens bestimmend waren. Als ein aktuelles Modell für die Geiseltal-Landschildkröte kann die Gattung *Manouria* aus Ost- und Südostasien gelten. Basierend auf der vorliegenden Taxon-Auswahl liegt der Ursprung der Basis- bzw. Pan-Testudinidae ausschließlich auf der nördlichen Hemisphäre und primär schwerpunktmäßig in der Paläarktis mit einer sekundären Expansion in die Nearktis (Abb. 10).

Reine Süßwasserelemente in Eckfeld und dem Geiseltal sind nur die Weichschildkröten, die aber nur im Einzugsgebiet eines Baches im Geiseltal als isolierte Läsionen vorkommen. Ein vorläufiger Abundanzvergleich der Schildkröten tertiärer Schildkrötenfundstellen zeigt nach bisheriger Kenntnis, dass die Fundstellen Eckfeld und Eppelsheim das breiteste Spektrum an Schildkrötentypen ergaben, wobei in ersterer kleine Landschildkröten, in zweiter große Bachschildkröten fehlen. Pelomedusen-Schildkröten kommen nur in Messel vor, diese und Schnappschildkröten fehlen im Geiseltal.

Der Holotyp von *Borkenia eckfeldense* n. sp. (PW 2011/1-LS), ein isoliertes Plastron, zeigt mehrere Bisslöcher im Frontallappen (Abb. 3, Fig. 6 und Tafel 5, Fig. 1-2). An Fischresten wurden vorwiegend sehr variable Percoidei teils mit Weichteilerhaltung beschrieben (MICKLICH 1994, MICKLICH & WUTTKE 1988a,b). Größere Fische mit entsprechend derber Bezahnung als Verursacher sind bislang unbekannt. Die relativ häufigen Crocodilier von Messel und dem Geiseltal *Diplocynodon darwini* (LUDWIG, 1877) und *Diplocynodon deponiae* (FREY, LAEMMERT & RIESS, 1987) besaßen längliche Schädel, eine eher runde Schnauze hatte *Allognathosuchus* MOOK, 1921, ein mittelgroßer Alligatoride von bis zu 1,5 m Länge mit kräftigen Kiefern und hinteren Knollenzähnen. Schon ABEL (1928) stellte eine Beziehung zwischen *Allo-*

gnathosuchus und Chelonophagie her, KARL (2012) und KARL & TICHY (2004) untersuchten Zahnformen von chelonophagen Krokodilen. Für eine nähere Bestimmung sind die Impressionen nicht tief genug um Zahnmerkmale zu zeigen. Die Bisslöcher scheinen symmetrisch angeordnet zu sein, was einen Zubiss von posterior vermuten lässt, mit dem Unterkiefer des Krokodils zum Bauchpanzer der Schildkröte. Dadurch wären auch die schwachen Bisslöcher erklärbar. Es sind sicher Krokodilbissspuren, aber momentan ohne taxonomische Ansprachemöglichkeit, auf Grund der geringen Größe sicher ein Jungtier.

Danksagung

Ich danke meinem Kollegen Akio Takahashi von der Okayama University of Science, Japan für die Genehmigung zur Wiedergabe seiner Abbildung des Humerus in Abb. 6-1, sowie der Yale University für die Generalfreigabe zur freien Nutzung des Humerus in Abb. 6-3. MEINOLF HELLMUND vom Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle (Saale) und MARTIN KOZIOL vom Maarmuseum Manderscheid sowie HERBERT LUTZ und THOMAS ENGEL, Naturhistorisches Museum Mainz / Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz (NMM / LS), danke ich für die Überlassung ihres Materials zur wissenschaftlichen Bearbeitung und die Betreuung in den Sammlungen. Mein Dank gilt nicht zuletzt dem Land Rheinland-Pfalz, das diese langjährigen systematischen Grabungen des Naturhistorischen Museums Mainz / Landesammlung für Naturkunde RLP überhaupt ermöglicht hat. Erst dadurch wurden diese Funde und Ergebnisse möglich.

Literatur

- ABEL, O. (1928): *Allognathosuchus*, ein an die chelonophage Nahrungsweise angepaßter Krokodiltypus des Nordamerikanischen Eocäns. – Paläontologische Zeitschrift **9** (4): 367-374. Berlin.
- AUFFENBERG, W. (1971): A New Fossil Tortoise, with Remarks on the Origin of South American Testudinines. – Copeia **1971** (1): 106-117. Lawrence.

- AUFFENBERG, W. (1974): Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). – Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences **18** (3): 121-251. Gainesville, Fla.
- BACHMAYER, F. & MEYNARSKI, M. (1985): *Manouria* (*Hadrianus*) cf. *eocaenica* (HUMMEL, 1935) aus dem Eozän von St. Pankraz am Haunsberg, Salzburg. – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1 (Biologische Wissenschaften und Erdwissenschaften) **194** (5): 65-71. Wien.
- BARNES, B. (1927): Eine eozäne Wirbeltier-Fauna aus der Braunkohle des Geiseltals. – Jahrbuch des Halleschen Verbandes für die Erforschung der Mitteldeutschen Bodenschätze und ihre Verwertung, N. F. **6**: 5-24. Halle (Saale).
- BERGGREN, W., KENT, D., SWISHER, C. & AUBRY, M.-P. (1995): A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. – SEPM Special Publication **54** (1): 129-212. Tulsa, Okla.
- BROIN, F. DE (1977): Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. – Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série C **38**: 1-366. Paris.
- BULLWINKEL, V. (2003): Organische Petrologie und Mikrofazies der mitteleozänen Seesedimente des Eckfelder Maares (Südwesteifel). Dissertation Georg-August-Universität zu Göttingen: 123 S., Göttingen.
- CADENA, E. (2016): *Palaeoamya messeliana* nov. comb. (Testudines, Pan-Trionychidae) from the Eocene Messel Pit and Geiseltal localities, Germany, taxonomic and phylogenetic insights. PeerJ **4**: e26477 <https://doi.org/10.7717/peerj.2647>
- CHKHIKVADZÉ, V. M. (1970): The earliest Cainozoic Turtles of the Georgian SSR. – Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR **60** (3): 749-752. Tbilisi [in Russian].
- CHKHIKVADZÉ, V. M. (1984): Classification des tortues de la famille des Emydidae et leurs liens phylogénétiques avec d'autres familles. – Studia Palaeocheloniologica **1**: 105-114. Salamanca.
- CHKHIKVADZÉ, V. M. (1989): Neogene turtles of the USSR. – Wissenschaftliche Beiträge der Akademie der Wissenschaften der Grusinischen SSR: 102 pp., 19 figs., Mecniereba. Tbilisi [in Russian].
- CLAUDE, J., ZHANG, J.-Y., LI, J.J., MO, J.-Y., KUANG, X.-W. & TONG, H. (2012): Geoemydid turtles from the Late Eocene Maoming basin, southern China. – Bulletin de la Société Géologique de France **183** (6): 641-651. Paris.
- CLAUDE, J. & TONG, H. (2004): Early Eocene Testudinoid Turtles from Saint-Papoul, France, with Comments on the Early Evolution of modern Testudinoidea. – Oryctos **5**: 3-45. Espéraza.
- CRUMLY, CH. R. (1984): A hypothesis for the relationships of land tortoise genera (family Testudinidae). – Studia Palaeocheloniologica **1**: 115-124. Salamanca.
- DANILOV, I. G., ZVONOK, E. A., SYROMYATNIKOVA, E. V. & UDOVICHENKO, N. I. (2011): A new species of soft-shelled turtle (Trionychidae) from the Middle Eocene of Ukraine. – Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences **315** (4): 399-411. St. Petersburg.
- FELSENSTEIN, J. (1986): Phylip/Pars-Discrete character parsimony © Copyright 1986-2000 by the University of Washington. Written by Joseph Felsenstein.
- FIELDING, S., MARTILL, D. M. & NAISH, D. (2005): Solnhofen-Style Soft-Tissue Preservation in a New Species of Turtle from the Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of North-East Brazil. – Palaeontology **48** (6): 1301-1310. London.
- FRANKENHÄUSER, H., GWOSDEK, S. & LUTZ, H. (1997): Forschungsprojekt Eckfelder Maar: 1996. – Mitteilungen der Rheinischen Naturforschenden Gesellschaft **18**: 41-45. Mainz.
- FRANZEN, J. L. (1993): Das biostratigraphische Alter der Fossilagerstätte Eckfelder Maar bei Manderscheid (Eifel). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv **31**: 201-214. Mainz.
- FRANZEN, J. L. (1994): Neue Säugerfunde aus dem Eozän des Eckfelder Maares bei Manderscheid (Eifel). – 189-211. In: NEUFFER, F. O., GRUBER, G. & LUTZ, H. [Hrsg.]: Fossilagerstätte Eckfelder Maar. Schlüssel zur eozänen Entwicklungsgeschichte der Eifel. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft **16**: 222 S., Mainz.
- GODFREY, S. J., WEEMS, R. E. & PALMER, B. (2017) Turtle Shell Impression in a Coprolite from South Carolina, USA. – Ichnos, doi: <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1386662>
- GRÖNING, E. & BRAUCKMANN, C. (1996): Schildkröten-Reste (Testudines) aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maares (SW-Eifel, Deutschland). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv **34**: 45-53. Mainz.
- HAUBOLD, H. (1983): Wirbeltiere. – 110-208. In: KRUMMBIEGEL, G., RÜFFLE, L. & HAUBOLD, H. (1983): Das eozäne Geiseltal. – Die Neue Brehm-Bücherei **237**: 227 S., Wittenberg Lutherstadt.
- HAUBOLD, H. & KRUMMBIEGEL, G. (1984): Typenkatalog der Wirbeltiere aus dem Eozän des Geiseltals. – 67 S., Geiseltalmuseum an der Martin-Luther-Universität. Halle (Saale).
- HERVET, S. (2003): Le groupe « *Palaeochelys* sensu lato – *Mauremys* » dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie. – Museum National d'Histoire Naturelle, Département Histoire de la Terre, USM 0203 – UMR 8569 CNRS, Paléontologie (Diss.). 407 S., Paris.
- HUMMEL, K. (1927): Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blätersandstein von Münzenberg in der Wetterau. – Abhandlungen der Hessischen Geologischen Landesanstalt **8** (2): 5-96. Darmstadt.
- HUMMEL, K. (1928): Allgemeine Ergebnisse von Studien über fossile Weichschildkröten (Trionychia). – Paläontologische Zeitschrift **10** (1): 53-58. Berlin.
- HUMMEL, K. (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. – Geologische und Paläontologische Abhandlungen, N.F. **16** (5): 359-487. Jena.

- HUMMEL, K. (1932): Trionychia fossilia. – Fossilium Catalogus I: Animalia, 52: 1-106. Junk. Berlin.
- HUMMEL, K. (1935): Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. – Nova Acta Leopoldina, Neue Folge 2 (3/4) 5: 457-483. Halle (Saale).
- JIMÉNEZ-FUENTES, E. (1984): Cheloniens géantes fossiles de l'Espagne. – Studia Palaeocheloniologica I: 159-167. Salamanca.
- JIMÉNEZ-FUENTES, E. (1990): La Tortuga gigante de Arévalo. – Notas Informativas 14. Salamanca.
- JOYCE, W. G. (2016): A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clade Pan-Chelydridae. – Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 57 (1): 21-56. New Haven, Conn.
- KARL, H.-V. (1996): Einige Bemerkungen über die fossilen Schildkröten (Reptilia, Testudines) des Bundeslandes Salzburg, Österreich / Some remarks on the fossil turtles (Reptilia, Testudines) from the federal country of Salzburg, Austria. – Mitteilungen der Gesellschaft für Salzburger Landeskunde 136: 389-426. Salzburg.
- KARL, H.-V. (1998): Zur Taxonomie der känozoischen Weichschildkröten Österreichs und Deutschlands (Trionychidae: Trionychinae). – Mitteilungen Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum 56: 273-328. Graz.
- KARL, H.-V. (1999): Die Zoogeographie der känozoischen Weichschildkröten *Trionyx triunguis* FORSKÄL 1775 (Testudines: Trionychidae). – Joannea Geologie und Paläontologie 1: 27-60. Graz.
- KARL, H.-V. (2007): The fossil reptiles (Reptilia: Chelonii, Crocodylia) from the marine Early Oligocene of the Weissenlster Basin (Central Germany: Saxonia). – Studia Geologica Salmantica 43 (1): 25-66. Salamanca.
- KARL, H.-V. (2012): Bite traces in a turtle shell fragment from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Northern Germany. – Studia Palaeocheloniologica 4: 25-30. Salamanca.
- KARL, H.-V. (2017): Die Schildkröten aus den Dinotheriensanden von Eppelsheim (Oberes Miozän, Deutschland, Rheinland-Pfalz, Mainzer Becken). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 54: 5-47. Mainz.
- KARL, H.-V., GRÖNING, E. & BRAUCKMANN, C. (2012a): New Oligocene turtle remains of the Oberleichtersbach doline filling (Lower Franconia, Germany) and a revision of the genus *Palaeomauremys* (Testudines: Geoemydidae). – Studia Geologica Salmantica 47 (2): 175-194. Salamanca.
- KARL, H.-V., GRÖNING, E., BRAUCKMANN, C., REICH, M. & GEHLER, A. (2012b): Revision of *Chelydra traussii* SCHMIDT, 1966 (Testudines: Chelydridae: Chelydrosinae) from the Late Pliocene of Willershausen, Germany. – Studia Palaeocheloniologica 4: 217-230. Salamanca.
- KARL, H.-V. & MÜLLER, A. (2008): New Fossil Reptile Material (Reptilia: Chelonii, Crocodylia) from the lower Oligocene of Borken (Central Germany: Hesse). – Studia Geologica Salmantica 44 (1): 41-58. Salamanca.
- KARL, H.-V. & STAESCHE, U. (2006): Fossile Riesen-Landschildkröten von den Philippinen und ihre paläogeographische Bedeutung. – Geologisches Jahrbuch, Reihe A 160: 171-197. Hannover.
- KARL, H.-V. & TICHY, G. (2004): The structure of fossil teeth of chelonophagous crocodiles (Diapsida: Crocodylia). – Studia Geologica Salmantica 40: 115-124. Salamanca.
- KARL, H.-V. & TICHY, G. (2005): About the structure of the axial shell elements of turtles. – Studia Geologica Salmantica 41: 29-37. Salamanca.
- KARL, H.-V. & WETTLAUFER, M. (2011): Eine Bachschildkröte (Testudines: Geoemydidae) aus dem Oberoligozän von Enspel (Westerwald, Rheinland-Pfalz). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 48: 171-186. Mainz.
- KHOSATZKI, L. I. & MLYNARSKI, M. (1966): Fossil tortoises of the genus *Geoemyda* Gray, 1834 (s. lat.) of Europe. – Acta Zoologica Cracoviensia 11: 397-421. Kraków.
- KRUMMBIEGEL, G. (1959): Die tertiäre Pflanzen- und Tierwelt der Braunkohle des Geiseltales. – Die Neue Brehm-Bücherei 237: 156 S., Wittenberg Lutherstadt.
- KUHN, O. (1964): Testudines. – In: WESTPHAL, F. (ed.): Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 107. 299 S., Junk. Berlin.
- LAMICHHANEY, S., FAN, H., WEBSTER, M. T., ANDERSSON, L., GRANT, B. R. & GRANT, P. R. (2018): Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. – Science 359: 224-228. doi 10.1126/science.aao4593
- LAPPARENT DE BROIN, F. DE (2001): The European turtle fauna from the Triassic to the Present. – Dumerilia 4 (3): 155-217. Paris.
- LUJÁN, Á. H., ALCOVER, J. A., IVANOV, M., TORRES, E. & ALBA, D. M. (2017): Revisión taxonómica de "*Testudo*" *gymnesica* BATE, 1914 (Testudines, Testudinidae) a partir de la descripción del material tipo de Menorca (Islas Baleares). [Taxonomic revision of "*Testudo*" *gymnesica* BATE, 1914 (Testudines, Testudinidae) based on the description of the type material from Menorca (Islas Baleares)]. – Spanish Journal of Palaeontology 32 (2): 261-278. Madrid.
- LUTZ, H. (1993): *Eckfeldapis electrapoides* nov. gen. n. sp., eine „Honigbiene“ aus dem Mittel-Eozän des „Eckfelder Maares“ bei Manderscheid/Eifel, Deutschland (Hymenoptera: Apidae, Apinae). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 31: 177-199. Mainz.
- MERTZ, D. F., SWISHER, C. C., FRANZEN, J. L., NEUFFER, F. O. & LUTZ, H. (2000): Numerical dating of the Eckfeld maar fossil site, Eifel, Germany: a calibration mark for the Eocene time scale. – Naturwissenschaften 87 (6): 270-274. Berlin, Heidelberg.
- MEYER, H. v. (1852): Ueber *Chelydra murchinsoni* und *Chelydra decheni*. – Palaeontographica 2: 237-247. Stuttgart.
- MEYER, H. v. (1867): Individuelle Abweichungen bei *Testudo antiqua* und *Emys europaea*. – Palaeontographica 15: 202-221. Stuttgart.
- MICKLICH, N. (1994): Die Fischfauna des Eckfelder Maares. – 167-176. In: NEUFFER, F. O., GRUBER, G. & LUTZ, H. [Hrsg.]: Fossilagerstätte Eckfelder Maar. Schlüssel zur eozänen Entwicklungsgeschichte der Eifel. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft 16: 222 S., Mainz.
- MICKLICH, N. & WUTTKE, M. (1988a): Ein Percoideifund mit „Weichteilerhaltung“ aus dem Eozän von Eckfeld bei Manderscheid (SW-Eifel, Bundesrepublik Deutschland). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 26: 75-106. Mainz.
- MICKLICH, N. & WUTTKE, M. (1988b): Weitere Fischfunde aus dem Eozän von Eckfeld bei Manderscheid (SW-Eifel, Bundesrepublik Deutschland). – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 26: 107-149. Mainz.
- MLYNARSKI, M. (1969): Fossile Schildkröten. – Neue Brehm-Bücherei 396: 128 pp., Wittenberg-Lutherstadt.
- MLYNARSKI, M. (1976): Testudines. – In: KUHN, O. (ed.): Encyclopedia of Paleoherpology, Part 7. 130 pp., Gustav Fischer. Stuttgart, New York.
- MLYNARSKI, M. (1977): Bemerkungen über die Schildkröten (Testudinoides) des Geiseltales. – In: MATTES, H. W. & THALER, B. (Hrsg.): Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales. – Wissenschaftliche Beiträge Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg 1977 (2) (P 5): 99-105. Halle-Wittenberg.
- MLYNARSKI, M. (1980): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil II. Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. B. Chelydridae mit einem Nachtrag zu den Testudinoiden. – Palaeontographica, Suppl. 8 (Teil II, B): 1-35. Stuttgart.
- MURELAGA, X., LAPPARENT DE BROIN, F., PEREDA XUBERBIOLA, X. & ASTIBIA, H. (1999): Two new chelonian species from the Lower Miocene of the Ebro Basin (Bardenas Reales of Navarre). – Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série IIA Sciences de la terre et des planètes 328 (6): 423-429. Paris.
- NICKEL, B. (1994): Neue palynologische Untersuchungen am mitteleozänen Ölschiefer von Eckfeld bei Manderscheid/Eifel. – Erste Ergebnisse. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv 32: 7-25. Mainz.
- NICKEL, B. (1996): Die mitteleozäne Mikroflora von Eckfeld bei Manderscheid/Eifel. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft 18: 1-146. Mainz.
- NUTAPHAND, W. (1979): The Turtles of Thailand. 222 S., Mitbhadang Press. Bangkok.
- PÉREZ-GARCÍA, A., ORTEGA, F. & JIMÉNEZ FUENTES, E. (2016): Taxonomy, systematics, and diversity of the European oldest testudinids. – Zoological Journal of the Linnean Society 177 (3): 648-675. London.
- PETERS, K. F. (1858): Beitrage zur Kenntniss der Schildkrötenreste aus den oesterreichischen Tertiärlagerungen. – Beiträge zur Palaeontologie von Österreich 1: 59-64. Wien.
- REINACH, A. v. (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten ungefähr gleichaltrigen Ablagerungen. – Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 28: 1-135. Frankfurt a. M.
- ROYO Y GÓMEZ, J. (1935): Las grandes tortugas del sedodiluvial Castellano. – Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural XXXV: 463-486. Madrid.
- SACHSE, M. & LUTZ, H. (2001): Forschungsprojekt Eckfelder Maar: Jahresbericht 2000. – Mitteilungen der Rheinischen Naturforschenden Gesellschaft 22: 36-41. Mainz.
- SCHÄFER, D. (2013): Die Schildkröten der Gattung *Pythagaster* POMEL, 1847: Reptilia, Testudines. Dissertation der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität München. 381 S., München. DOI: <http://dx.doi.org/10.23689/fid-geo-2103>
- SCHLEICH, H. H. (1994): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eozänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen) (Reptilia: Crocodylia, Testudines). – Courier Forschungsinstitut Senckenberg 173: 79-101.
- STAESCHE, K., KARL, H.-V. & STAESCHE, U. (2007): Fossile Schildkröten aus der Türkei. – Geologisches Jahrbuch, Reihe B 98: 91-149. Stuttgart.
- STEYERMARK, A. C., FINKLER, M. S. & BROOKS, R. J. (2008): Biology of the Snapping Turtle (*Chelydra serpentina*). X+225 S., John Hopkins University Press. Baltimore.
- TAKAHASHI, A., OTSUKA, H. & HIRAYAMA, R. (2003): A new species of the genus *Manouria* (Testudines: Testudinidae) from the Upper Pleistocene of the Ryukyu Islands, Japan. – Paleontological Research 7 (3): 195-217. Tokyo.
- VLACHOS, E. & RABI, M. (2017): Total evidence analysis and body size evolution of extant and extinct tortoises (Testudines: Cryptodira: Pan-Testudinidae). – Cladistics 33 (6): 1-32. Oxford.
- VOGELTANZ, R., STEINBACHER, H. & JANICK, R. (1974): Eine versteuerte Landschildkröte (*Geochelone* sp.) aus dem Eozän von St. Pankraz am Haunsberg, Salzburg. – Berichte aus dem Haus der Natur 5: 23-25. Salzburg.
- VREMIR, M. M. (2013): An Early Eocene Freshwater Turtle Assemblage from the Şimleu Basin (NW Romania): Paleobiogeographic Significance. – Terra Sebus. Acta Musei Sabiensis 5: 597-625. Sebeş.
- WAGNER, C. E. (2018): Improbable Big Birds. – Science 359: 157-159: doi 10.1126/science.aar4796
- ZIMMERMANN-ROLIUS, S. (1967): Beiträge zur Schildkrötenfauna der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. – Hercynia 4 (1): 83-104. Halle (Saale).

Anschrift des Verfassers

Hans-Volker Karl
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Seminar für Ur- und Frühgeschichtliche Archäologie
Löbdergraben 24a
D-07743 Jena
E-Mail: hvkarl@icloud.com

Manuskript eingegangen: 06.02.2018

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mainzer naturwissenschaftliches Archiv](#)

Jahr/Year: 2018

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Karl Hans-Volker

Artikel/Article: [Die Schildkröten aus den Mitteleozänen Sedimenten des Eckfelder Maares mit taxonomischen Notizen zu Testudo eocaenica Hummel, 1935 \(Mitteleozän, Deutschland, Rheinland-Pfalz, Vulkaneifel\) 61-95](#)