Eine neue *Trionyx* (Reptilia, Chelonia) aus der oberen Süsswassermolasse von Oerlikon, Kanton Zürich

Von OLIVIER RIEPPEL

Einleitung

Die Gattung *Trionyx* zählt heute 13 Arten, die in Nordamerika, Afrika und Asien verbreitet sind (WERMUTH und MERTENS, 1961). Fossil ist die Gattung seit der oberen Kreide aus Nordamerika bekannt und war vor allem vom Eozän bis zum Miozän in Europa und in Nordamerika durch zahlreiche Arten vertreten (HUMMEL, 1929). Im Pliozän ist ein starker Rückgang der Trionychiden in Nordamerika und in Europa festzustellen. Die Gattung starb während der diluvialen Trockenperiode (Pleistozän) in Europa gänzlich aus (HUMMEL, 1929).

Fossile *Trionyx* sind bisher von verschiedenen Fundorten aus der Schweiz bekanntgeworden. PORTIS (1882) beschrieb die gut erhaltenen Formen *Trionyx lorioli, T. rochettiana* und *T. valdensis* aus dem Stampium (oberes Oligozän) von La Rochette, Kanton Waadt. MEYER (1839) beschrieb unbenannte *Trionyx*-Reste aus dem Aquitanium (unteres Miozän) des Kantons Aargau, während PICTET und HUMBERT (1856) solche vom Aquitanium der Umgebung von Yverdon, Kanton Waadt, erwähnen. JACCARD (1888) erwähnt *Trionyx*-Reste aus den Oehninger Schichten (obere Süsswassermolasse) von Locle (Kanton Neuenburg). WINKLER (1869) stellte ein unvollständig erhaltenes Fossil, bestehend aus Teilen des Plastrons, des Extremitätenskelettes und des Schädels, aus der oberen Süsswassermolasse von Oehningen, zur Gattung *Trionyx (T. teyleri* WINKLER, 1869).

In der Sammlung des Paläontologischen Institutes und Museums der Universität Zürich fanden sich verschiedene *Trionyx*-Reste aus der oberen Süsswassermolasse der Umgebung, worunter auch ein grosser, vollständiger Carapax, der in der Folge beschrieben werden soll. Das Stück war beim Bau des Schulhauses Gubel in Oerlikon in den Jahren 1903–1904 geborgen und vom damaligen Gemeindepräsidenten von Oerlikon, Herr ERNST FREI, dem Paläontologischen Institut geschenkt worden. Es war ursprünglich als *Emys (Ocadia) turiciana* ROL. bestimmt worden

und wird als solche von HEIM (1919, 153) aufgeführt. Das Exemplar bestand aus zwei Teilstücken, ein Steinkern mit wenigen Fragmenten des Carapax, mit Wirbeln und mit teilweise freigelegten Knochen des Schultergürtels, und ein zweites Teilstück, das die Innenseite des Carapax aufzeigte. Die weitere Präparation des Stückes wurde von Herrn U. OBERLI in den Monaten Februar und März 1977 durchgeführt. Die Carapax-Innenseite wurde in Gips kopiert (Fig. 3), die beiden Teilstücke zusammengeklebt und die Aussenseite des Carapax sowie der Schultergürtel und die Wirbelsäule durch mechanische Präparation freigelegt (Fig. 1 und 2). Das Stück wurde schliesslich in verdünnter Ameisensäure gereinigt.

Systematische Paläontologie

Klasse REPTILIA
Unterklasse ANAPSIDA
Ordnung TESTUDINES
Unterordnung CRYPTODIRA
Parvordnung EUCRYPTODIRA
Überfamilie TRIONYCHOIDEA
Familie Trionychidae
Gattung *Trionyx* GEOFFROY, 1809
Untergattung *Amyda* HAY 1908
Trionyx (Amyda) reticulatus n.sp.

Holotyp: Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, A/111 502 a und b. a) Carapax mit Teilen des Schultergürtels und der Wirbelsäule. b) Ausguss der Carapax-Innenseite.

Zugeordnete Stücke: A/111 91: Abdruck eines Carapax-Fragmentes.
A/111 92: Fragment zweier Costalplatten.

Horizont und Fundort: Knauer-Sandstein der Oberen Süsswassermolasse, oberes Miozän, Gubel Schulhaus, Oerlikon.

Diagnose: *Trionyx reticulatus* ist eine relativ gross werdende Art. Der Carapax ist länger als breit. Das Neurale 5 ist in vermittelnder Stellung, das Neurale 1 ist knapp 2,5mal so lang wie breit, das Costale 3 ist marginal deutlich verbreitert, die Ornamentierung des Carapax ist durchwegs netzförmig.

Derivatio nominis: *reticulatus,* von der netzförmigen Ornamentierung des Carapax abgeleitet.

Beschreibung: *T. reticulatus* hat sieben Neuralplatten, wovon die 5. die vermittelnde Stellung einnimmt. Mit jederseits 8 Costalplatten und mit einer Nuchalplatte ist der Carapax aus 24 Knochenplatten aufgebaut. Diese Merkmale stellen *T. reticulatus* zur Untergattung *Amyda.*

Der Panzer (Fig. 1) misst vom Vorderrand des frontal eingebuchteten Nuchale bis zum Hinterrand der 8. Costalia 344 mm. Seine grösste Breite erreicht der Carapax in seiner hinteren Hälfte, und zwar über die 4. Costalia hinter den dazugehörenden

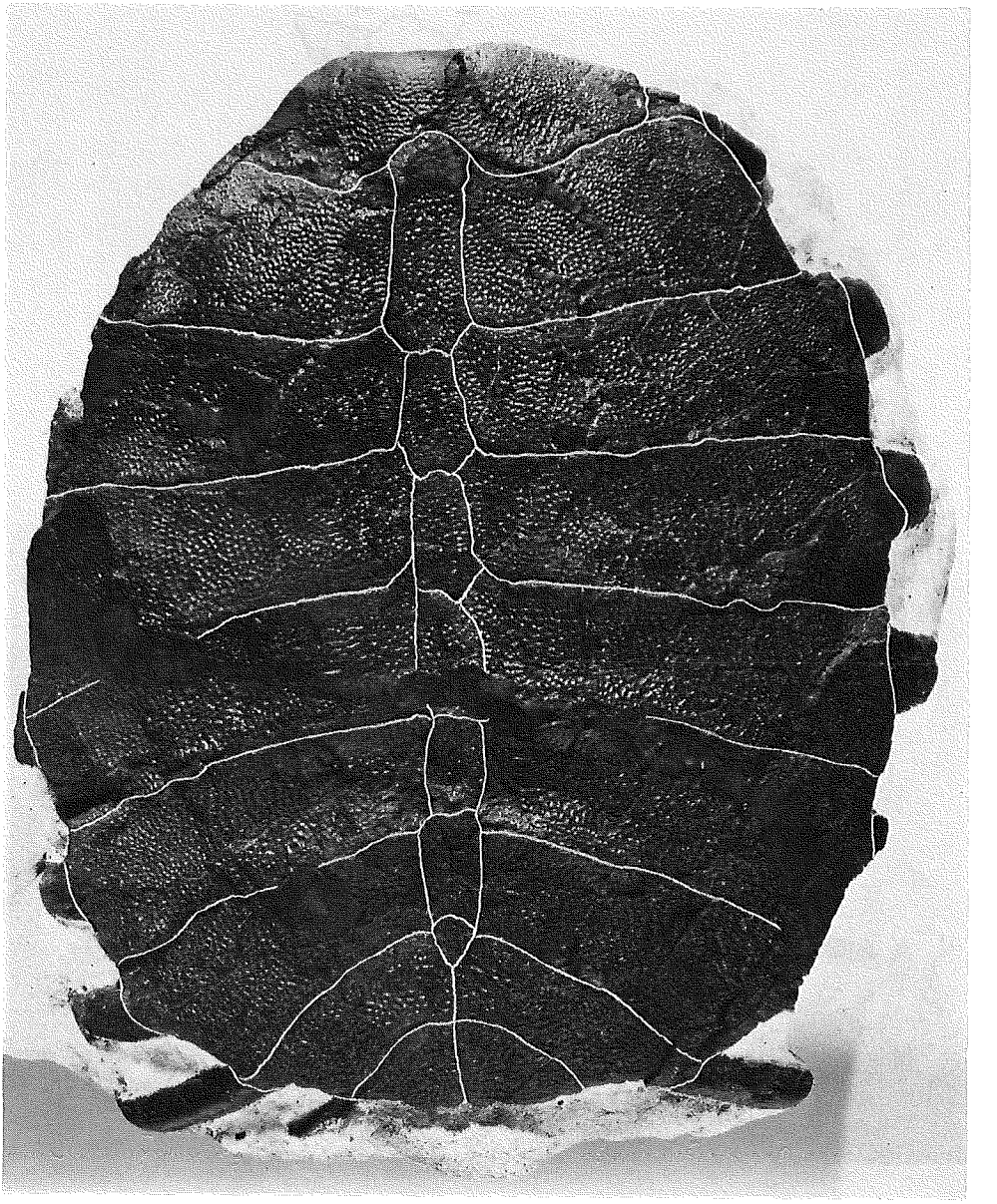

Fig. 1 Der Carapax von *Trionyx reticulatus* n. sp. (Holotyp, A/111 502 a) in Dorsalansicht. x 3/8.

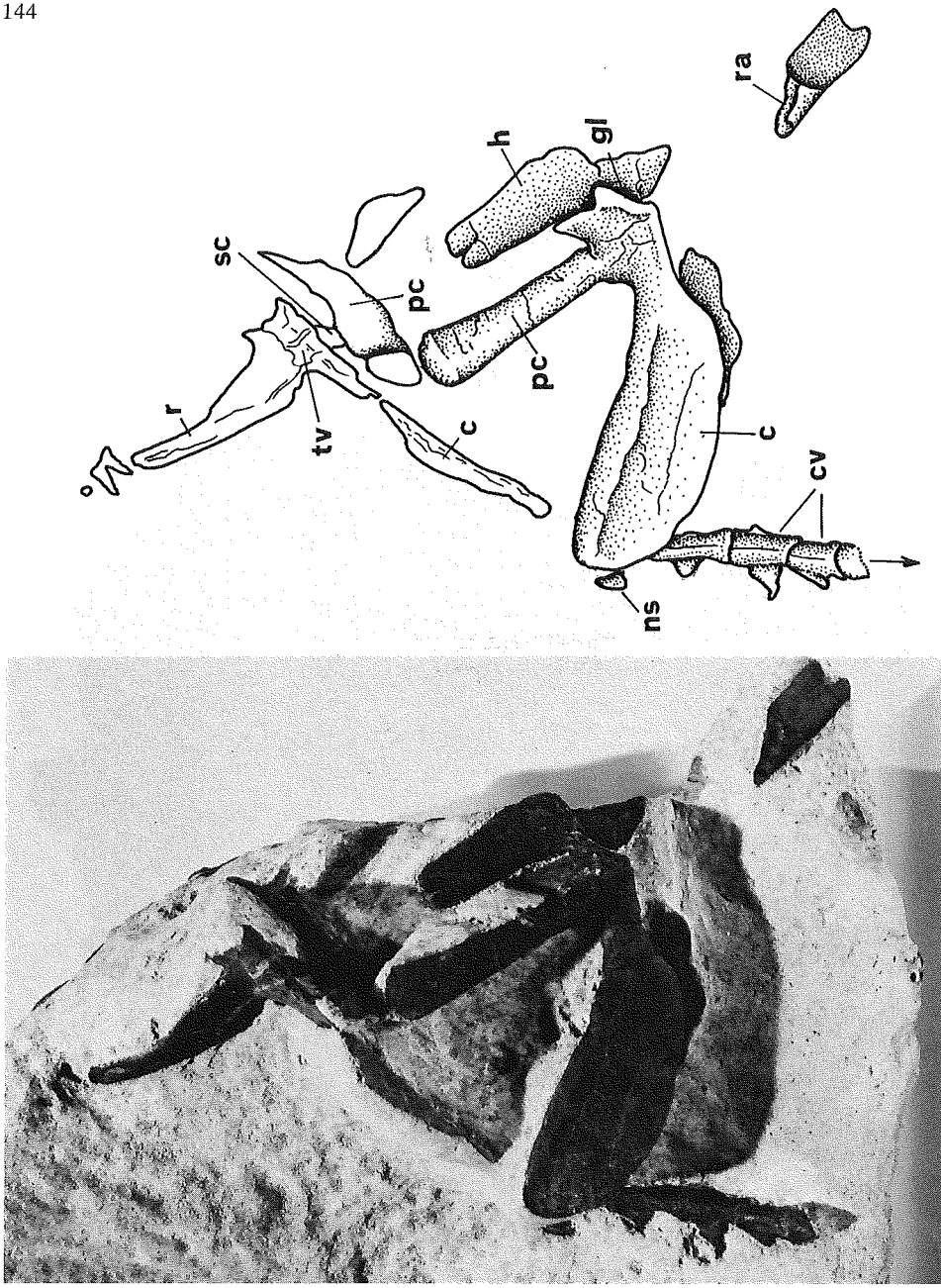

Fig. 2 Der Schultergürtel von *Trionyx reticulatus* n. sp. (A/111 502 a in Ventralansicht). x ¼. Abkürzungen: c, Coracoid; cv, Schwanzwirbel (der Pfeil gibt die Längsrichtung des darüberliegenden Carapax in caudaler Richtung an); gl, Glenoid; h, Humerus; ns, Neuralfortsatz eines Schwanzwirbels; pc, Procoracoid; r, Rippe; ra, Radius; sc, Scapula; tv, Rumpfwirbel.

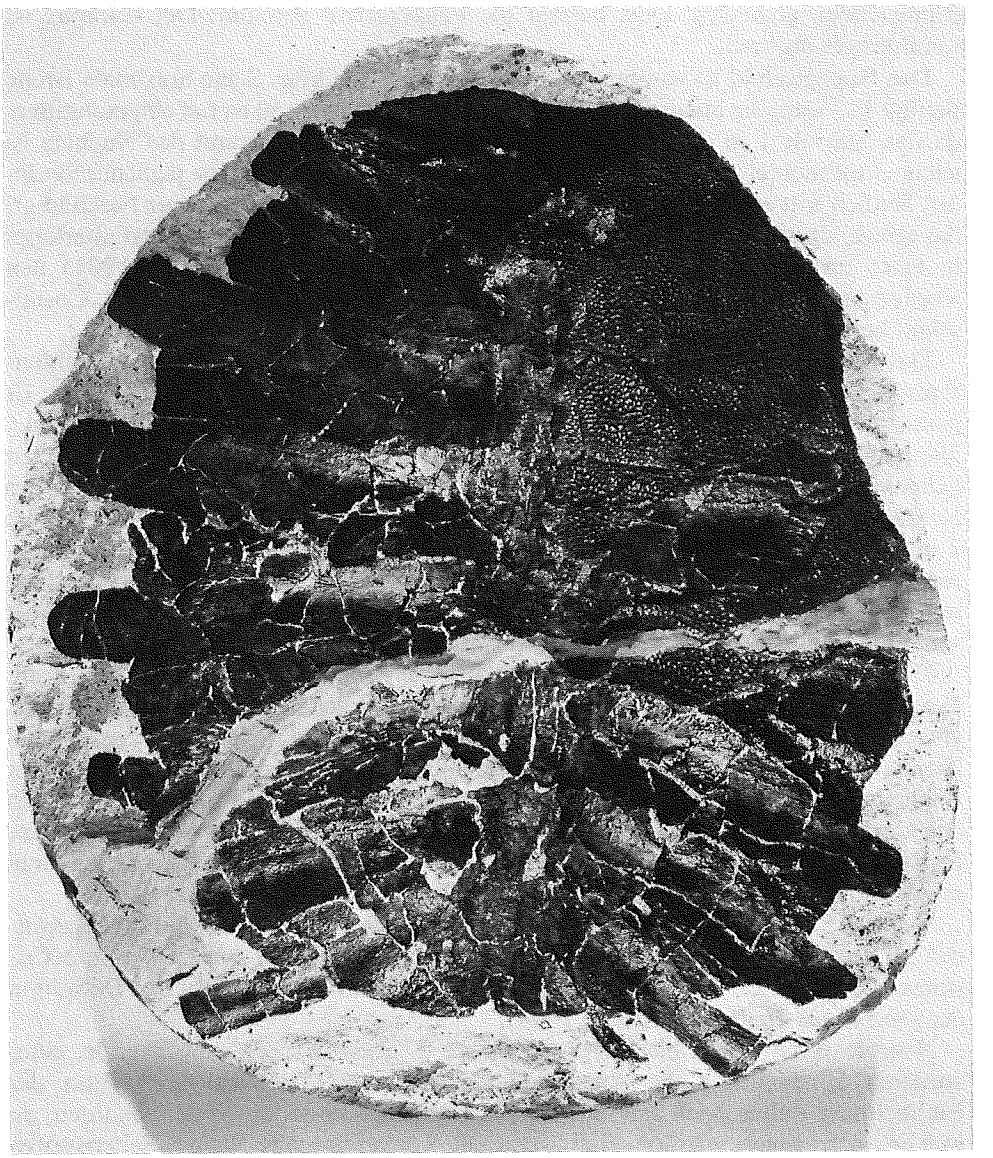

Fig. 3 Der Ausguss der Carapax-Innenseite von *Trionyx reticulatus* n. sp. (A/111 502 b). x 3/8.

Rippenenden gemessen. Dort beträgt die Panzerbreite 306 mm. Der Carapax ist somit länger als breit.

Das Nuchalschild ist von breiter, trapezförmiger Struktur. Seine maximale Breite beträgt 117 mm, die maximale Länge 46 mm. Der Hinterrand ist tief eingeschnitten, da das Neurale 1 in das Nuchalschild vorstösst. Der Vorderrand des Nuchale ist leicht eingebuchtet und entbehrt auf einer 12 mm breiten Randzone jeglicher Skulptur. Seitlich tritt auf der rechten Seite (die linke Seite ist in dieser Region beschädigt) das spitze, distale Ende der 1. Rippe unter dem Nuchalschild hervor und überlappt in einer für die Gattung *Trionyx* charakteristischen Art (GADOW, 1901) den Vorderrand des distal frei stehenden Endes der 2. Rippe, die unter dem 1. Costalschild hervortritt.

Das Neurale 1 ist für *T. reticulatus* kennzeichnend. Der vordere Kopf ist beulenförmig aufgetrieben, ein Merkmal der *protringuis*-Reihe REINACHS (1900). Er passt mit der abgerundeten Vorderkante in einen hinteren Einschnitt des Nuchale. Die langen Seitenkanten des Neurale 1 divergieren leicht gegen caudal, die kurzen Seitenkanten konvergieren stärker gegen caudal. Den hinteren Abschluss des Neurale 1 bildet eine Einbuchtung, welche die gerundete Vorderkante des Neurale 2 aufnimmt. Das Verhältnis der langen divergierenden zu den kurzen konvergierenden Seitenkanten des Neurale 1 ist gleich 1:0,2. Das Neurale 1 misst entlang seiner Mittellinie 66 mm; seine maximale Breite beträgt 27 mm. Das Neurale 1 ist somit 2,44mal so lang wie breit.

Die Neuralia 2 bis 4 nehmen in ihrer Grösse von vorne nach hinten leicht ab. Neurale 2 ist 1,45mal so lang wie breit, es ist vorne leicht abgerundet und hinten eingebuchtet, und die lange gegen caudal divergierende Seitenkante ist 2,5mal länger als die kurze, konvergierende Seitenkante. Neurale 3 entspricht in seiner Länge Neurale 2, ist jedoch schlanker. Neurale 4 ist von einem Riss, der quer durch den Carapax läuft, getroffen und kann daher in seiner Länge nicht beurteilt werden. Es ist jedoch klar, dass bei den Neuralia 2 bis 4 die lange, divergierende Seitenkante mindestens 2,5mal die Länge der kurzen konvergierenden Seitenkante enthält.

Neurale 5 nimmt die vermittelnde Stellung ein. Es ist vorne und hinten abgerundet, im gesamten von einer ovalen Form und liegt vollständig zwischen dem 5. Costalpaar eingebettet. Die Lage des vermittelnden Neurale entspricht der Definition der *protringuis*-Reihe (REINACH, 1900).

Neurale 6 ist spiegelbildlich zu Neurale 5 orientiert. Es empfängt in einer vorderen Einbuchtung die abgerundete Hinterkante des Neurale 5. Von der Einbuchtung ziehen nach caudolateral stark divergierende, kurze Seitenkanten, an welche sich gegen caudomedial schwach konvergierende lange Seitenkanten anschliessen. Caudal ist Neurale 6 schwach eingebuchtet, um die abgerundete Vorderkante des Neurale 7 aufzunehmen. Bei Neurale 6 ist die lange Seitenkante 3,1- (rechts) bis 2,9- (links) mal so lang wie die kurze Seitenkante.

Neurale 7 ist ein kleiner, triangulärer Knochen, dessen Spitze nach hinten weist und dessen Basis nach vorne abgerundet ist. Die Spitze des Neurale 7 tritt zwischen das 7. Costalpaar.

Das 1. Costalpaar ist jederseits nur mit der langen Seitenkante des Neurale 1 in

Kontakt. Es ist nach anterolateral gerichtet. Die 2. Costalia sind schmäler als die 1. Costalia und ebenfalls nach anterolateral gerichtet. Medial treten sie mit Neuralia 1 und 2 in Kontakt.

Die 3. Costalia sind distal deutlich divergierend: Die Sutur zwischen Costalia 3 und 2 verläuft nach anterolateral, die Sutur zwischen Costalia 3 und 4 verläuft nach posterolateral. Medial sind die Costalia 3 mit den Neuralia 2 und 3 in Kontakt.

Die 4. Costalia sind schmaler als die Costalia 1 bis 3 in longitudinaler Richtung, es sind aber die breitesten Costalia in transversaler Richtung. Sie sind leicht nach posterolateral gerichtet und medial mit Neuralia 3 und 4 in Kontakt.

Die 5. Costalia, deutlich nach posterolateral gerichtet, stossen medial an die Neuralia 4 bis 6. Sie nehmen das vermittelnde Neurale 5 zwischen sich auf.

Die 6., 7. und 8. Costalia nehmen an der Bildung des gerundeten Hinterrandes des Carapax teil. Sie sind in steigendem Masse nach posterolateral gerichtet. Die 6. Costalia grenzen medial an die Neuralia 6 und 7. Die caudale Spitze des Neurale 7 trennt die 7. Costalia entlang der Mittellinie für weniger als die Hälfte von deren Breite. Die 8. Costalia treffen entlang der Mittellinie gänzlich aufeinander.

Auf dem Abguss der Carapax-Innenseite lassen sich entlang der Mediallinie die mit der Unterseite der Neuralia verschmolzenen Wirbelkörper erkennen (Fig. 3). Die Wirbelkörper sind stark zusammengepresst, weshalb keine diagnostischen Merkmale mehr zu erkennen sind. Als deutliche Schwellung auf der Unterseite der Costalplatten sind die Rippen erkenntlich, die von den Wirbelkörpern nach marginal verlaufen (Fig. 3). Die proximalen Köpfe der Rippen liegen in der Mittelzone der Costalia, doch distal sind die Rippenenden gegen den Vorderrand der Costalia verschoben (Fig. 1 und 3). Deutlich ausgeprägt ist dies bei der 7. Rippe, deren distales Ende unter die posterolaterale Ecke des Costale 6 zu liegen kommt (Fig. 1). Die Rippen treten distal unter der Randzone der Costalia hervor, wobei die Rippen 5, 6 und 7 in zunehmender Länge frei unter dem Carapax hervortreten. Besonders deutlich tritt der schlanke distale Teil der 7. Rippe hervor. Die 8. Rippe ist auffällig verkleinert und gegenüber Costale 8 so stark verschoben, dass sie unter der hinteren Zone des Costale 7 hervortritt. Die stark hervortretenden Rippen von *Trionyx reticulatus* mögen den caudal der 8. Costalia als lederige Haut ausgebildeten Carapax gestützt haben, wie dies bei rezenten Formen der Fall ist.

Der Panzer von *Trionyx reticulatus* ist gegen oben aufgewölbt, mit einer deutlichen Vertiefung entlang der Mediallinie. Vom Rande des Carapax her steigen die Costalia für zwei Drittel ihrer Breite gegen ein Maximum auf; ihr innerstes Drittel fällt in eine Vertiefung ab, in deren Basis die Neuralia liegen. Charakteristisch ist, wie die Vorder- und Hinterenden der Neuralia jeweils beulenförmig aufgetrieben sind, so dass die transversalen Suturen zwischen den Neuralia auf einer Erhebung liegen.

Kennzeichnend für die Trionychiden ist die Ornamentierung der Carapax-Oberfläche. Bei *Trionyx reticulatus* ist eine durchwegs netzförmige Ornamentierung ausgebildet. Das Relief ist am kräftigsten und das Netz am weitmaschigsten auf der inneren Hälfte der Costalia ausgebildet, wo sich um den Punkt der höchsten Erhebung konzentrische Figuren bilden können. Auch die mediale Vertiefung des

Carapax ist durch stark hervortretende Ornamentierung gekennzeichnet. Auf der äusseren Hälfte der Costalia, gegen die Peripherie des Carapax, nimmt die Ornamentierung in der Deutlichkeit ab. Das Muster bleibt netzförmig, doch das Netz wird feinmaschiger und das Relief tritt zurück.

Von *Trionyx reticulatus* sind auch Reste des Schultergürtels erhalten. Der Schultergürtelapparat ist unter dem Carapax nach links abgedreht und nach hinten unter die Region der Costalia 4 bis 6 verlagert worden. Das Scapulocoracoid ist in der für Schildkröten typischen Weise dreistrahlig. Die Scapula ist ein schlanker Knochenstab, der in dorsomedialer Richtung zum Carapax hinaufzieht. Sie liegt im Falle des linken Schultergürtels (untere Hälfte in Fig. 2) unter dem Coracoid, senkrecht zur Zeichenebene stehend. Das Coracoid besteht aus einer verbreiterten Platte, das Procoracoid besteht aus einem sich gegen die Spitze hin verbreiternden Knochenstab. In der Ventralansicht links vom Schultergürtel liegen freie Wirbel (Fig. 2), die in der Längsrichtung des Carapax unter den hintersten Costalia liegen. Aufgrund ihrer gut ausgebildeten frei endenden Querfortsätze und wegen der leicht gekielten Unterseite der Centra werden sie als freie Schwanzwirbel interpretiert. Infolge zu geringer Variabilität im Vergleich verschiedener Arten kommt dem Postkranialskelett auf dem Artniveau keine diagnostische Funktion zu (HUMMEL, 1927, 1929).

Zugeordnete Stücke: Aufgrund ihrer Grösse und der vergleichbaren Ornamentierung der Carapax-Oberfläche werden folgende Carapax-Fragmente zu *Trionyx reticulatus* gestellt:

A/111 91 (Fig. 4a): Der Abdruck der Neuralia 4, 5 und, teilweise, 6 und der rechten Costalia 4 bis 7. Das Stück stammt aus der oberen Süsswassermolasse von Käpfnach, Kanton Zürich.

A/111 92 (Abb. 4b): Fragmente zweier Costalia, des Hyo- und des Hypoplastron. Obere Süsswassermolasse von Käpfnach, Kanton Zürich.

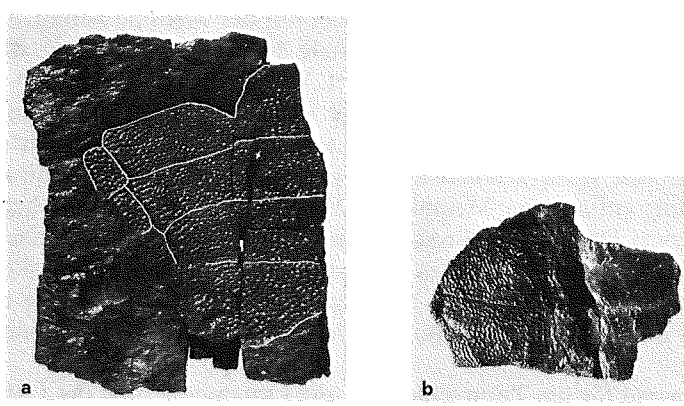

Fig. 4 *Trionyx reticulatus* n. sp., zugeordnete Fragmente, x ½.
a) A/111 91, Käpfnach, Kanton Zürich
b) A/111 92, Käpfnach, Kanton Zürich

Vergleich von *Trionyx reticulatus* mit anderen *Trionyx*-Arten vergleichbaren Alters

Im folgenden soll *Trionyx reticulatus* mit anderen *Trionyx*-Funden aus dem Miozän und aus dem oberen Oligozän verglichen werden. *Trionyx reticulatus* stammt aus den Oehninger Schichten, d.h. aus dem Sarmatium des Miozäns. Vergleichbaren Alters wäre *T. vindoboensis* aus der unteren sarmatischen Stufe von Hernals bei Wien (PETERS, 1855). Ebenfalls aus dem Sarmatium stammt die *T. bamboli*-Gruppe *(T. bamboli, senensis, portisi, propinquus),* die von RISTORI (1895) aus dem Miozän des Montebamboli, Toskana, Italien, beschrieben wurde. Diese Gruppe scheidet für den Vergleich aus, da bei den Formen Neurale 6 die vermittelnde Stellung einnimmt.

Etwas älter, aus dem Tortonium (oberes Vindobonium) stammend, ist die *T. partschii*-Gruppe. Sie beinhaltet *T. rostratus* ARTHABER, 1898, und *T. partschii* FITZINGER, die nur von wenigen Fragmenten her bekannt ist, welche von PETERS (1855) abgebildet werden. Die Formen stammen aus dem tortonischen Leithakalk von Au und Loreto bei Wien. Aus dem Helvetium (unteres Vindobonium) stammt *T. sardus,* die von PORTIS (1901) aus Sardinien beschrieben wurde.

Aus dem Burdigalium (unteres Miozän) stammt *T. antracotherium* vom Piemont, Italien (PORTIS, 1883). Sie ist nur durch unvollständige Carapax-Fragmente vertreten. Die wichtigste Burdigalische Fundstelle stellen aber zweifellos die Braunkohleschichten von Eibiswald in der Steiermark dar. Aus diesen Schichten stammt eine unerhörte Formenvielfalt, welche HUMMEL (1929) in der *stiriacus*-Gruppe zusammenfasst: *T. stiriacus* PETERS, 1855 (und 1858); *T. petersi* HOERNES, 1881; *T. hilberi* HOERNES, 1892; *T. hoernesi* HERITSCH, 1909; *T. peneckei* HERITSCH, 1909; *T. siegeri* HERITSCH, 1909; *t. sophiae* HERITSCH, 1909; *T. boulengeri* REINACH, 1900; *T. petersi* var. *siegeri* MOTTL, 1967. Entgegen HUMMEL, 1929, sollte *T. septemcostatus* HOERNES, 1881, nicht in die *stiriacus*-Gruppe gestellt werden, da die Art durch nur 7 Costalplatten von den anderen Arten mit 8 Costalplatten deutlich abgetrennt ist und Beziehungen zur Untergattung *Platypeltis* aufweist.

Aus dem unteren Miozän (Aquitanium) von Preschen in Böhmen (heute Tschechoslowakei) stammt die *preschnensis*-Gruppe: *T. preschnensis* LAUBE, 1898 und 1900; *T. aspidiformis* LAUBE, 1900; *T. bohemicus* LIEBUS, 1930; *T. elongatus* LIEBUS, 1930. Aus dem unteren Miozän von Brüx in Böhmen wurde *T. pontanus* LAUBE, 1896, beschrieben.

Aus dem Aquitanium von Münzenberg in Oberhessen beschrieb HUMMEL (1927) *T. münzenbergensis.*

Aus dem Aquitanium des Pariser Beckens beschrieb BERGOUNIOUX (1935) die nur fragmentarisch erhaltenen Formen *T. aquitanus* DELFORTRIE und *T. sansaniensis* n.sp. Aus dem Miozän von Venetien, Italien, machte BERGOUNIOUX (1954) *T. subangularis* bekannt.

Schliesslich stammt aus dem Mittelmiozän von Voca in Kroatien die schlecht bekannte Form *T. croaticus* KOCH, 1915.

Aus dem Stampium (oberes Oligozän) von Trifail, Steiermark, beschrieb TEPPNER (1913) *T. stadleri.*

T. pedemontana wurde von PORTIS (1879) aus Ceva bei Mondovi, Piemont, Italien, beschrieben. Der Fundort ist gekennzeichnet durch das Vorkommen von *Elomeryx borbonicus* (SCHAUB, 1948) und ist daher dem Stampium (oberes Oligozän) zuzuordnen. Aus La Rochette (Kanton Waadt, Schweiz) beschrieb PORTIS (1882) die Arten *T. lorioli, T. rochettiana* und *T. valdensis.* Der Fundort von La Rochette ist gekennzeichnet durch das Auftreten von *Microbunodon* und ist daher ebenfalls dem Stampium zuzurechnen (HÜNERMANN, 1967). Eine grosse Zahl von oligozänen *Trionyx*-Arten aus Frankreich wurde von BERGOUNIOUX (1935) beschrieben.

Die aufgeführten *Trionyx*-Arten lassen sich in einer gewissen Weise gruppieren. *T. septemcostatus* HOERNES (1881) und *T. valdensis* PORTIS (1882) sind beide durch nur 7 Paare von Costalplatten von allen anderen Formen mit 8 Paaren von Costalplatten abgetrennt. *T. septemcostatus* und *T. valdensis* zeigen somit Beziehungen zu der Untergattung *Platypeltis,* während alle anderen Formen der Untergattung *Amyda* angehören. Bei *T. septemcostatus* sind die Neuralia 4 und 5 asymmetrisch ausgebildet, während bei *T. valdensis* das Neurale 6 die vermittelnde Stellung einnimmt.

Innerhalb der erwähnten Formen der Untergattung *Amyda* hat bei *T. rochettiana* PORTIS, 1882, bei *T. subangularis* BERGOUNIOUX, 1954, und bei der *T. bamboli*-Gruppe (RISTORI, 1895) das Neurale 6 die vermittelnde Stellung inne. *T. subangularis* hat zusätzlich ein Neurale 8.

Bei den verbleibenden *Amyda*-Formen hat Neurale 5 die vermittelnde Stellung inne. Sie gehören somit in die von REINACH (1900) definierte *protringuis*-Reihe (TEPPNER, 1914). Hier lassen sich im grossen zwei Gruppen unterscheiden. Die eine Gruppe ist gekennzeichnet durch eine durchwegs netzförmige Ornamentierung des Carapax. Es sind dies die Formen *T. bohemicus* LIEBUS, 1930; *T. pontanus* LAUBE, 1896; *T. partschii* FITZINGER bei PETERS, 1855; *T. preschnensis* LAUBE, 1896 (Formen der *preschnensis*-Gruppe) und *T. pedemontanus* PORTIS (1879). Es ist hier zu betonen, dass auch *T. rochettiana* PORTIS (1882) sowie einige der oligozänen Formen aus Frankreich (BERGOUNIOUX, 1935) eine durchwegs netzförmige Ornamentierung des Carapax aufweisen. Bei allen übrigen Vertretern der *protringuis*-Reihe bildet die Ornamentierung des Carapax auf der Randzone deutlich hervortretende, der Peripherie des Carapax parallel laufende Leisten.

Trionyx reticulatus ist gekennzeichnet durch die netzförmige Ornamentierung und durch das im Verhältnis zu seiner Breite sehr lange Neurale 1. Ein solches verlängertes Neurale 1 kommt unter den zum Vergleich herangezogenen Trionychiden nur bei *T. rochettiana* PORTIS (1882) und bei *T. pedemontana* PORTIS (1879) vor, beide aus dem Stampium (oberes Oligozän). *T. rochettiana* unterscheidet sich aber in einem nicht ganz so stark verlängerten Neurale 1, das vorne schwach abgerundet ist und nur wenig in das Nuchale vorstösst. Auch liegt bei *T. rochettiana* das Neurale 6 in vermittelnder Stellung, und der Carapax ist breiter als lang.

Auch bei *T. pedemontana* ist das Neurale 1 nicht ganz so stark verlängert wie bei *T. reticulatus*. Es ist rostral nicht keulenförmig aufgetrieben und schliesst in einer geraden, transversalen Sutur an den Hinterrand des Nuchale an. Auch ist das Costale 3 bei *T. pedemontana* distal nicht verbreitert wie bei *T. reticulatus*, so dass die Sutur zwischen den Costalia 3 und 4 bei *T. pedemontana* transversal verläuft und nicht gegen caudolateral wie bei *T. reticulatus*.

Aufgrund der Ornamentierung weist *T. reticulatus* Beziehungen zu den unter-Miozänen Formen der *preschnensis*-Gruppe aus Böhmen und zu den ober-Oligozänen Formen *T. rochettiana* aus der Schweiz und *T. pedemontana* aus Piemont (Italien) auf. Das verlängerte Neurale 1 zusammen mit Neurale 5 in der vermittelnden Stellung stellt *T. reticulatus* unter allen ober-Oligozänen und Miozänen Trionychiden am nächsten zu *T. pedemontana*. Aber nicht nur morphologische Unterschiede, sondern auch die zeitliche Trennung rechtfertigen eine artliche Abtrennung von *T. reticulatus*.

Weitere Trionychiden-Reste aus der oberen Süsswassermolasse des Kantons Zürich

A/111 90 (Fig. 5a): Fragmente der linken Costalia 5–8. Das Exemplar ist kleiner als das Typusexemplar von *T. reticulatus*. Auf der Peripherie der Costalia sind schwach und undeutlich ausgebildete Leisten sichtbar. Die Zuordnung des Fragmentes zu *T. reticulatus* ist unsicher. Das Stück stammt aus der oberen Süsswassermolasse von Käpfnach, Kanton Zürich.

A/111 503 (Fig. 5b): Am gleichen Fundort wie *T. reticulatus* wurde ein Steinkern mit dem Innenabdruck eines Trionychiden-Carapax gefunden. Der Steinkern trägt keine diagnostischen Merkmale. Hingegen wurden ebenfalls am gleichen Ort Frag-

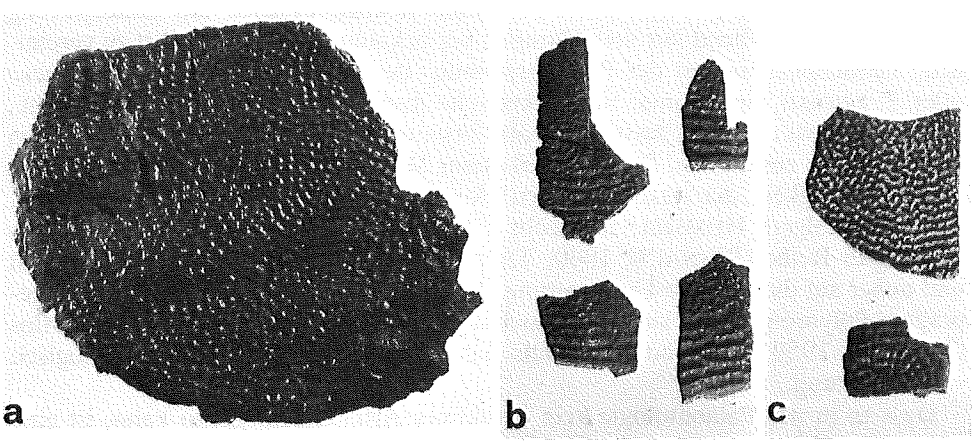

Fig. 5 *Trionyx* cf. *stiriacus* PETERS, Carapax-Fragmente, x ½.
a) A/111 90: Käpfnach, Kanton Zürich
b) A/111 503: Oerlikon, Kanton Zürich
c) A/111 142 und A/111 144: Benken, Kanton Zürich.

mente von Costalplatten gefunden (Fig. 5b), welche grössenmässig zu dem Steinkern des kleineren Carapax passen. Die Fragmente dieser Costalplatten zeigen auf der Randzone die Bildung deutlicher, der Peripherie parallel laufender Leisten.

A/111 142 und A/111 144 (Fig. 5c): Aus der oberen Süsswassermolasse von Benken, Kanton Zürich, liegen zwei Carapax-Fragmente vor. Bei diesen Stücken treten ebenfalls auf der Randzone der Costalia deutliche, der Peripherie parallel laufende Leisten auf. Eine solche Ornamentierung ist typisch für die *stiriacus*-Gruppe (*T. stiriacus* PETERS, 1885) aus den Braunkohleschichten von Eibiswald (Steiermark). Sie tritt aber auch bei Vertretern der *preschnensis*-Gruppe auf (*T. aspidiformis* LAUBE, 1898) aus dem unteren Miozän Böhmens sowie bei der aquitanischen Form *T. münzenbergensis* HUMMEL (1927) aus Oberhessen. Ferner zeigen italienische (*T. sardus* PORTIS, 1901, und *T. anthracotherium* PORTIS, 1883) sowie französische Formen aus dem Miozän (BERGOUNIOUX, 1935) dieselbe Ornamentierung, nebst weiteren österreichischen Exemplaren (ARTHABER, 1898, PETERS, 1885, TEPPNER, 1913). Zur genauen Bestimmung sind die oben erwähnten Fragmente von Käpfnach, Oerlikon und Benken zu unvollständig. Sie werden daher als *Trionyx* cf. *stiriacus* PETERS, 1885, bezeichnet.

Kritik des Artbegriffes

«Helft die Arten ausmerzen», schreibt SHAW (1969). Warum also eine neue *Trionyx*-Art?

Die Frage stellt sich um so mehr, als dass der Polymorphismus rezenter *Trionyx*-Arten, zumindest soweit es die Morphologie des Carapax betrifft, derart ausgeprägt ist, dass HUMMEL (1927) bereit wäre, alle fossilen Formen der Untergattung *Amyda,* die weitgehend nur vom Carapax her bekannt sind, in einer Art zu vereinigen. Tatsächlich umfasst der Polymorphismus der rezenten *Trionyx cartilagineus* oder *T. sinensis* die gesamte Variationsbreite fossiler *Amyda*-Formen (HUMMEL, 1927). HUMMEL (1929) fasst daher alle Formen eines Fundortes in sogenannten Artengruppen zusammen. Der Nachteil dieser Methode ist, dass dadurch die biologische Wertigkeit der taxonomischen Aussage in keiner Weise erhöht wird. Immerhin folgert HUMMEL zu Recht (1927, 1929), dass sich der Begriff der *protringuis*-Reihe (REINACH, 1900; TEPPNER, 1914) nicht aufrechterhalten lässt und daher auf die gesamte Untergattung *Amyda* auszuweiten ist. Infolge des ausgeprägten Polymorphismus sind denn auch die *Trionyx*-Arten stratigraphisch wertlos (THENIUS, 1959). Sie sind bestenfalls paläoökologisch und paläoklimatologisch von Bedeutung.

Dass es in der Paläontologie kein objektives Artkriterium geben kann, ist eine schon lange bekannte Tatsache (SYLVESTER-BRADLEY, 1956). Dagegen werden rezente Arten als objektiv anerkannt, da bei ihnen mindestens potentiell der Test der Kreuzbarkeit durchgeführt werden könnte. Allerdings erweist sich im Lichte neuerer Erkenntnisse auch die biologische Artdefinition, die auf der aktuellen oder

potentiellen Kreuzbarkeit der Populationen beruht (MAYR, 1942), als nicht absolut (WHITE, 1978).

«The concept of species in paleontology is governed by the purpose for which the paleontologist erects the species», schreibt SHAW (1969, 1085). Die bewusst oder unbewusst vorweggenommene Fragestellung wird die Abgrenzung der Arten beeinflussen. Die Art (oder jede andere taxonomische Kategorie) ist in der Zeitachse «sowohl als Kontinuum (als sich entwickelnde) als auch als Diskontinuum (als relativ sich nicht-entwickelnde)» anzusehen (SUCKER, 1978, 43). Wir sind aber bloss in der Lage, die Art als Gegebenheit im Zeitquerschnitt zu erkennen, als Merkmalsträger im Zeitquerschnitt (Semaphrodont: HENNIG, 1950). Merkmale der Art sind diejenigen Eigenschaften, aufgrund derer wir die Art erkennen. Artmerkmale sind somit nicht als testbare Hypothesen anzusehen (PATTERSON, 1978). Nun besitzt aber jede Art eine ungeheure Fülle potentieller Merkmale, die in der Zeitachse nicht konstant bleiben. Wir erkennen jedoch die Merkmale als Konstante im Zeitquerschnitt, und wir wählen für die Diagnose einer Art aus der ungezählten Fülle potentieller Merkmale jene heraus, die unter dem Gesichtspunkt unserer Fragestellung am günstigsten erscheinen. So kommt es, dass Artabgrenzungen «immer nur (einige) Merkmale der Art in einem bestimmten Zusammenhang» (SUCKER, 1968, 79) umfassen. Es hat daher wenig Sinn, eine biologische und eine paläontologische Artdefinition zu suchen. Sinnvoller ist es, Arten bewusst im Hinblick auf eine bestimmte Fragestellung zu umgrenzen. Für stratigraphische Zwecke wird eher ein typologisches Artkonzept zur Anwendung kommen. Für phylogenetische Zwecke sind Arten durch gemeinsam abgeleitete Merkmale zu charakterisieren (HENNIG, 1950, 1966). Im vorliegenden Falle von *T. reticulatus* dient der Artname lediglich dazu, um den Fund eines vollständigen Trionychiden-Panzers zu diagnostizieren und um ihn morphologisch, chorologisch und chronologisch von anderen solchen Funden abzutrennen, damit die Kommunikation über das Zürcher Exemplar möglich wird.

Zusammenfassung

Eine neue *Trionyx, Trionyx reticulatus* n.sp., aus der oberen Süsswassermolasse des Kantons Zürich wird beschrieben. Die Art ist charakterisiert durch das stark verlängerte Neurale 1, durch die vermittelnde Stellung des Neurale 5, durch die starke marginale Verbreitung des Costale 3 und durch die netzförmige Ornamentierung des Carapax.

Weitere *Trionyx*-Fragmente aus der oberen Süsswassermolasse der Nordostschweiz werden zu *Trionyx* c.f. *stiriacus* PETERS gestellt.

Das Artkonzept, auf welchem die Benennung einer neuen Trionychiden beruht, wird diskutiert.

Abstract

A new trionychid turtle, *Trionyx reticulatus* n. sp., from the Upper Miocene of the Kanton Zurich, Switzerland, is described. The species is characterised by a distinctly elongated first neural plate, the fifth neural plate is the diaphragmatic, the third costal plate is characteristically widened marginally and the ornamentation of the carapax is reticulate.

Further fragments of fossil trionychids from the Upper Miocene of Northeastern Switzerland are referred to *Trionyx* c.f. *stiriacus* PETERS.

The meaning of the species concept underlying the naming of a new trionychid is discussed.

Danksagung

Ich danke Herrn H. FURRER für seine Recherchen zur Herkunft des Holotypus von *Trionyx reticulatus* n.sp. Herr Dr. K.A. HÜNERMANN beriet mich in Fragen der Stratigraphie. Die Präparation von *Trionyx reticulatus* besorgte Herr U. OBERLI, die photographischen Arbeiten Herr H. LANZ.

Literaturverzeichnis

ARTHABER, G. (1898): Über *Trionyx rostratus* n.sp. von Au am Leithagebirge. Beitr. Geol. Paläont. Österr.-Ungarn *11,* 179–198.

BERGOUNIOUX, F.-M. (1935): Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens: Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. Mém. Soc. Geol. France *11,* 1–215, pl. 1–16.

BERGOUNIOUX, M. (1954): Les chéloniens fossiles des Terrains tertiaires de la Vénétie. Mém. Inst. Géol. Mineral. de l'Univ. de Padove *18,* 1–115, pl. 1–18.

GADOW, H. (1901): Amphibia and Reptiles (The Cambridge Nat. Hist. Vol. 8). McMillan & Co., London.

HEIM, A. (1919): Geologie der Schweiz, Bd. 1. Molasseland und Juragebirge. Chr. Herm. Tauchnitz, Leipzig.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. Univ. of Illinois Press, Urbana, Chicago, London.

HERITSCH, F. (1909): Jungtertiäre *Trionyx*-Reste aus Mittelsteiermark. Jb. k.k. Geol. Reichsanst. *59,* 333–382.

HOERNES, R. (1881): Zur Kenntnis der mittelmiocaenen *Trionyx*-Formen Steiermarks. Jb. k.k. Geol. Reichsanst. *31,* 479–482.

HOERNES, R. (1892): Neue Schildkrötenreste aus steirischen Tertiärablagerungen. Verh. k.k. Geol. Reichsanst., 242–246.

HUMMEL, K. (1927): Die Schildkrötengattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blättersandstein von Münzenberg in der Wetterau. Abh. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt *7,* 1–96, Tafeln 1–11.

HUMMEL, K. (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia): Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. Geol. Palaeont. Abh. NF *16,* 359–487.

HÜNERMANN, K.A. (1967): Der Schädel von *Microbunodon minus* (Cuvier) (Artiodactyla, Anthracotheriidae) aus dem Chatt (Oligozän). Eclogae Geol. Helv. *60,* 661–688.

JACCARD, A. (1888): Sur les animaux vertébrés fossiles de l'étang Oehningien du Locle. Bull. Soc. Sci. nat. Neuchâtel *16,* 1–6.

KOCH, F. (1915): Über *Trionyx croaticus* n.sp. aus dem Mittelmiozän von Voca in Kroatien. Glasnik Hrvatskoga Prirodoslovnoga Drustva *27,* 203–211.

LAUBE, G.C. (1896): Schildkrötenreste aus der böhmischen Braunkohleformation. Abh. d. dt. Naturwiss.-med. Ver. f. Böhmen, «Lotos» *1,* 1–19, Tafeln 1–4.

LAUBE, G.C. (1898): Bericht über einen neuen *Trionyx* aus den aquitanischen (plastischen) Thonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. Abh. k.k. Geol. Reichsanst., 232–233.

LAUBE, G.C. (1900): Neue Schildkröten und Fische aus der Böhmischen Braunkohleformation. Abh. d. dt. Naturwiss.-med. Ver. f. Böhmen, «Lotos» *2,* 35–56, Tafeln 2–4.

LIEBUS, A. (1930): Neue Schildkröten aus den Tertiären Süsswassertonen von Preschen bei Bilin in Böhmen. Rozpravy Statniko Geologickeho Ustavu Ceskoslov. Rep. *4,* 1–57, Tafeln 1–4.

MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.

MEYER, H. v. (1839): Die Säugetiere, Reptilien und Vögel aus den Molasse-Gebilden der Schweiz. N. Jb. Min. Geol. Paläont., 1–9.

MOTTL, M. (1967): Neue Schildkrötenreste aus dem Mittelmiozän SW-Österreichs. Carinthia *77,* 169–182.

PATTERSON, C. (1978): Verifiability in Systematics. Syst. Zool. *27,* 218–222.

PETERS, K.F. (1855): Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiär-Ablagerungen. Denkschr. Math.-Naturw. Kl. Akad. Wiss. *9,* 1–22, Tafeln 1–6.

PETERS, K.F. (1858): Beiträge zur Kenntnis der Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiär-Ablagerungen. Beitr. Palaeont. Österr. *1,* 59–64.

PICTET, F.J. und A. HUMBERT (1856): Monographie des Chéloniens de la Molasse Suisse. Mat. Paléont. Suisse *1* (3), 1–71, pl. 1–22.

PORTIS, A. (1879): Di alcuni Fossili Terziarii del Piemonte e della Liguria appartenenti all'ordine dei Chelonii. Mem. d. R. Accad. Sci. Torino (2) *32,* 1–24, pl. 1–4.

PORTIS, A. (1882): Les chéloniens de la Mollasse Vaudoise. Mém. Soc. Paléont. Suisse *9,* 1–78, pl. 1–24.

PORTIS, A. (1883): Nuovi chelonii fossili del Piemonte. Mem. d. R. Accad. d. Sci. di Torino (2) *35,* 3–12, pl. 1–2.

PORTIS, A. (1901): Il *Procyclanorbis sardus* PORT., nuovo trionichide fossile della Sardegna. Boll. Soc. Geol. ital. *20,* 51–79.

REINACH, A. v. (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten ungefähr gleichaltrigen Ablagerungen. Abh. senckenberg. naturf. Ges. *28,* 1–135, Tafeln 1–44.

RISTORI, G. (1895): Cheloniani fossili di Montebamboli e Casteani. Pubbl. d. R. Inst. Stud. Sup. Firenze, 1–104.

SCHAUB, S. (1948): *Elomeryx minor* (DEPERET), ein Bothriodontine aus dem schweizerischen Aquitanien. Eclogae Geol. Helv. *41,* 342–347.

SHAW, A.B. (1969): ADAM and EVE, Paleontology, and the Non-Objective Arts. J. Paleont. *43,* 1085–1098.

SYLVESTER-BRADLEY, P.C. (1956): The species concept in Palaeontology. Syst. Ass. Publ. 2. London.

SUCKER, U. (1978): Philosophische Probleme der Arttheorie. VEB Gustav Fischer, Jena.

TEPPNER, W. (1913): Südsteirische *Trionyx*-Reste im Kärntner Landesmuseum in Klagenfurt. Verh. k.k. Geol. Reichsanst., 322–332.

TEPPNER, W. (1914): Zur phylogenetischen Entwicklung der «protringuiden Trionychiden» des Tertiäres und *Trionyx petersi* R. HOERNES var. *trifailensis* no. var. aus dem Miozän von Trifail in Steiermark. Centralbl. Min. Geol. Palaeont., 628–638.

WERMUTH, H. und R. MERTENS (1961): Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen. Gustav Fischer, Jena.

WHITE, M.J.D. (1978): Modes of speciation. W.H. Freeman & Co., San Francisco.

WINKLER, T.C. (1869): Des tortues fossiles conservées dans le Musée teyler. Arch. Mus. Teyler *2,* 1–51.

Adresse des Autors:
Dr. OLIVIER RIEPPEL, Paläontologisches Institut und Museum der Universität, Künstlergasse 16, 8006 Zürich.