SONDER 232

Für Mario Schweigger, mit herzlichen Grüssen

ZOOLOGISCHE ABHANDLUNGEN
Staatliches Museum für Tierkunde Dresden

Band 48 | Ausgegeben: 2. Mai 1994 | Nr. 4

Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758)
4. Variabilität und Zoogeographie im pontokaspischen Gebiet mit Beschreibung von drei neuen Unterarten (Reptilia: Testudines: Emydidae)

Mit 25 Abbildungen

UWE FRITZ
Stuttgart

1. Einleitung

In vorausgegangenen, hauptsächlich in dieser Reihe erschienenen Untersuchungen über die geographische Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) konnten bereits große Teile des Areales dieser Art bearbeitet werden: Die Türkei (FRITZ, 1989, 1993a), Südost-, Mittel- und Osteuropa und das angrenzende Westasien (FRITZ, 1992) sowie die Iberische Halbinsel mit Kleinafrika (FRITZ, 1993b). Der Status der Sumpfschildkröten im kaukasisch-südkaspischen Raum konnte jedoch aufgrund des unzureichenden Materials noch nicht völlig befriedigend geklärt werden. Durch wertvolle ergänzende Stücke aus den Sammlungen der Zoologischen Museen in St. Petersburg und Moskau zeichnet sich nunmehr aber ein klares Bild der dortigen Variabilität ab, das hier vorgestellt wird.

Nach den bislang veröffentlichten Ergebnissen sind die Sumpfschildkröten des Kaukasusvorlandes und der nördlichen Krim der Nominatform, *E. o. orbicularis*, zuzuordnen, während auf der südlichen Krim die ostmediterrane *E. o. hellenica* vorkommt (FRITZ, 1992). Im östlichen Transkaukasus und am Südkaspischen Meer leben zwei weitere, nahe miteinander verwandte, aber deutlich differenzierte Subspezies (FRITZ, 1992), die nunmehr in der vorliegenden Arbeit formal beschrieben werden. Des weiteren erhält das schon ausführlich in FRITZ (1993a) diskutierte Taxon aus der Kolchis und der Osttürkei den Rang einer neuen Unterart.

Die hier veröffentlichten Ergebnisse stellen zusammen mit FRITZ (1992, 1993a) eine vollständige Revision der östlichen Unterarten von *E. orbicularis* dar. Um in Zukunft nomenklatorische Änderungen auszuschließen, wird in der vorliegenden Arbeit gemäß Artikel 75 des International Code of Zoological Nomenclature (1985) ein Neotypus für die bislang typuslose *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) bestimmt.

2. Material und Methoden

Zusammengenommen konnte ich inzwischen weit über 1000 konservierte und lebende Sumpfschildkröten aus dem gesamten Artareal untersuchen. An pontokaspischen Sumpfschildkröten standen mir 110 Exemplare zur Verfügung, die unten detailliert aufgeführt werden. Ergänzt wurde dieses Material durch Fotografien von 9 weiteren Präparaten und lebenden Sumpfschildkröten aus dem Untersuchungsgebiet. Material aus folgenden Sammlungen fand für die vorliegende Arbeit Verwendung:

AMNH	American Museum of Natural History, New York
BMNH	British Museum (Natural History), London
GNM	Göteborgs Naturhistoriska Museet
HUJ	Hebrew University of Jerusalem, Zoological Museum
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass.
MHNG	Muséum d'Histoire Naturelle Genève
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
MNM	Museum für Naturkunde, Magdeburg
MTKD	Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden
MZUF	Museo Zoologico „La Specola", Università di Firenze
NMB	Naturhistorisches Museum Basel
NMP	National-Museum Prag
NMW	Naturhistorisches Museum Wien
PM	Potsdam-Museum (Bereich Natur und Umwelt)
RMNH	Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden
SMF	Senckenberg-Museum Frankfurt a. M.
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
ZIN	Zoologisches Museum der Russischen Akademie der Wissenschaften, St. Petersburg
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
ZMB	Zoologisches Museum Berlin
ZMH	Zoologisches Museum Hamburg
ZMMU	Zoologisches Museum der Staatlichen Universität Moskau
ZMUC	Zoologisches Museum Kopenhagen
ZSM	Zoologische Staatssammlung München
ZSM-LM	Zoologische Staatssammlung München, ehemalige Sammlung L. MÜLLER
Lebendsammlung	J. MAIER, Esslingen
Lebendsammlung	D. SCHULZ, Kirchheim/Teck

Im Anschluß wird das für die vorliegende Arbeit relevante Tier- und Fotomaterial nach Fundorten aufgelistet. Soweit bei den betreffenden Stücken nicht anders vermerkt, handelt es sich um Alkohol-Totalpräparate. Die laufenden Nummern beziehen sich auf die in der Karte (Abb. 1) eingezeichneten Fundorte. Die Benennung und Schreibweise der Orte folgt der 10. Auflage von Knaurs Großem Weltatlas, München, 1987. In Klammern werden häufig gebrauchte abweichende Schreibweisen bzw. Ortsnamen angegeben. In Anführungszeichen gesetzte Orte konnten auf keiner mir zur Verfügung stehenden Karte gefunden werden:

1: Gegend von Alushta (Aluschta), Krim, Ukraine: MTKD 29438, 29440, 29443–47, 2 ad. ♂♂, 4 ad. ♀♀, 1 juv., coll. N. ŠČERBAK 1961.
2: Kerch' (Kertsch), Krim, Ukraine: MTKD 29439, 29441–42, 3 ad. ♀♀, coll. N. ŠČERBAK 1961.
3: Anapa, Rußland: ZMMU-R 26, 1 ad. ♂.
4: Gagra, Georgien (Abchasien): ZIN 11302, 1 Kopf + Vorderbein von ad. ♂, ČUGUNOW 25.IV.1911.
5: Sukhumi (Suchumi, Suchum), Georgien (Abchasien): SMF 51896, 1 juv. (Panzer), leg. W. HOHORST 27.IV.1947.
6: Chokhatauri (Čochatauri), Bezirk Kutaisi, Georgien: ZIN 10829, 1 ad. ♂ (stark mazeriert), leg. WOLNUCHIN 19.VII.1911.
7: Batumi (Batum), Georgien (Adzharistan): ZIN 9110a–b, 2 ad. ♂♂, leg. DERJUGIN 2.IX.1898.
8: Fatsa, Vil. Ordu, Türkei: NMW 19000:2, 1 ad. ♂, leg. PRETZMANN 1967.
9: Terme, Vil. Samsun, Türkei: Lebendsammlung J. MAIER, 1 ad. ♂.
10: 5 km SO Samsun, Vil. Samsun, Türkei: RMNH 24108, 1 ad. ♀, leg. C. SWENNEN 14.VII.1959.
11: Bafra, Vil. Samsun, Türkei: MHNG 2006.54–55, 2006.58, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, 1 juv., leg. KRAMER, KRETZ, REGENASS 26.V.1972.
12: zwischen Sarıkamış und Karakurt, Vil. Kars, Türkei: MHNG 2006.57, 1 ad. ♂, leg. KRAMER, KRETZ, REGENASS 24.V.1972.
13: Bismil, Vil. Diyarbakır, Türkei: BMNH 1888.4.24.4–5, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, don. LORTET 1888.
14: Stavropol, Rußland: ZIN 7617, 1 juv., coll. ČERNOWSKIJ 1888.
15: Fluß Dzhurak Sal, Rußland: ZMMU-R 782, 795, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, Fotobelege (einfarbig) von ZMMU-R 783, 790, 878, 1 ad. ♂, 2 ad. ♀♀, Archiv FRITZ (alles Panzerpräparate), coll. V. RAJEVSKY 10.V.1929.
16: Astrakhan (Astrachan), Rußland: ZIN 5776a–b, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, coll. CHLEBNIKOW 1881.

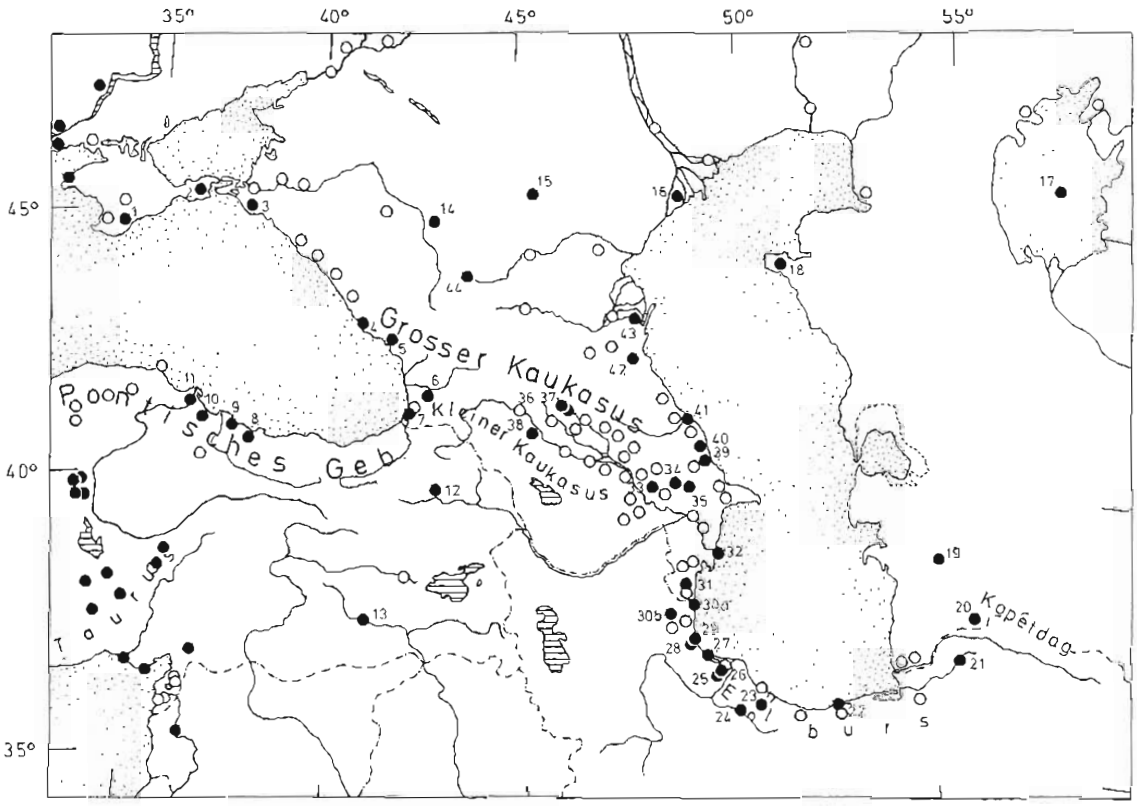


Abb. 1: Verbreitung von *Emys orbicularis* im pontokaspischen Gebiet. Nahe zusammenliegende Fundorte wurden kombiniert.
○ Literaturnachweise, von denen mir kein Material vorlag. Die Fundorte sind folgenden Arbeiten entnommen: Iran: ANDERSON (1979), Türkei: FRITZ (1993a), ehemalige UdSSR: BANNIKOW et al. (1977) und FRITZ (1992).
● mit Material belegte Fundorte. Nur für diese Arbeit relevante Fundorte sind durchnumeriert (Auflistung siehe ‚2. Material und Methoden').

17: Aralsee, Kasachstan: ZIN 70, 1 ad. ♂ (Stopfpräparat, Holotypus zu *E. o. aralensis* NIKOLSKIJ, 1915), 4834, 1 ad. ♂ (Panzer, Paratypus zu *E. o. aralensis*), coll. SEWERZOW 1859. [Für ZIN 70 gibt NIKOLSKIJ (1899) im Unterschied zum Sammlungsetikett als Fundort den Unterlauf der Syrdarja am Aralsee an.]
18: Mangyshlak-Halbinsel (Mangyschlak, Mangyschlack), Kasachstan: ZIN 74, 1 juv., coll. v. BAER 1854.
19: Uzboy (Usboi) Seen, Turkmenien: ZIN 14119a–b, 2 ad. ♀♀, coll. MOLČANOW 26.IX.1928.
20: Fluß Sumbar nahe der Siedlung Sharlauk, Turkmenien: Fotobeleg (Farbe), 1 ad. ♂, N. ORLOW, St. Petersburg, IV.1986, Archiv FRITZ.
21: Gonbad-e-Kavus (Gonbad-e-Cavous), Prov. Mazandaran, Iran: NMW 20320, 1 subad. ♀, PRETZMANN, BILEK, RESSL 26.IV.1972.
22: Babol Sar (Meshed-i-Sir), Iran, Prov. Mazandaran, Iran: AMNH 88434, 1 juv. BMNH 1908.8.7.1, 1 ad. ♂, Pres. WOOSNAU 1908.
23: ?Kelardasht (= „Dasteng Kela, Talarfluß"?), Prov. Mazandaran, Iran: NMB 10874, 1 ad. ♀, Drs. A. ERNIG & R. BUXTORF d. 1932.
24: ?Kata Pusht am Shah Rud (= „Chartschäng am Siahrud"?), Prov. Mazandaran, Iran: NMB 10875, 1 ad. ♀, Drs. A. ERNIG & R. BUXTORF d. 1932.
25: „Zibar Kenar" unweit Rasht, Prov. Gilan, Iran: SMF 61338, 1 ad. ♀, D. BRAMMER l. d. 10.IX.1964.
26: Rasht (Rescht), Prov. Gilan, Iran: NMW 14562:1–2, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, coll. V. PIETSCHMANN 1912.
27: Bandar-e-Anzali (Enzeli, Bandar-e-Pahlevi), Prov. Gilan, Iran: BMNH 1874.11.23.3, 1 ad. ♀ (Panzer und Schädel), 1874.11.23.8, 1 ad. ♀, W.T. BLANFORD, Persian Collection 1872. ZMUC-R 2576, 1 subad., Dr. E. BERTELSEN leg. III.1957.
28: Unterer Schafarud (in Kaspisches Meer mündender Fluß nahe Resvandshar, siehe Ortsbeschreibung und Karte bei MERTENS, 1957), Prov. Gilan, Iran: SMNS 5966:1–2, 1 ad. ♂ (Panzer), 1 Plastronfragment, E. SCHÜZ l. IV.1956.

29: Resvandshar (Resvandeh), Prov. Gilan, Iran: SMF 51457–58, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, SMNS 3814:1–3, 5883, 4 ad. ♂♂, E. SCHÜZ l. III/IV.1956, d. 17.XII.1956.
30a: Astara, Prov. Gilan, Iran: Fotobelege, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀ in PRITCHARD (1967: S. 83, ♀, Farbe, selbe Abb. auf S. 531 in PRITCHARD, 1979; S. 101, ♂, einfarbig, zusätzliche Beschreibung beider Exemplare in PRITCHARD, 1966).
30b: Ardabil, Prov. Azarbaijan, Iran: Fotobeleg (einfarbig), 1 ad. ♀, in ANDERSON (1979: Fig. 6).
31: Lenkoran', Aserbaidshan: ZIN 4689, 1 juv., coll. v. BAER 1877. ZMB 9343, 1 pull., Dr. O. SCHNEIDER.
„Kumbasi", Lenkoran': ZIN 14759, 1 pull., coll. A. IWANOW III.1937.
Gegend von Lenkoran': ZIN 13511, 1 subad. ♂, coll. TUGARINOW 15.III.1934.
32: Bank (Bank Promisl) an der Kura-Mündung, Aserbaidshan: NMW 14554, 14555:1–2, 14556, 14557:1–3, 2 ad. ♂♂, 5 ad. ♀♀, coll. V. PIETSCHMANN 1912.
Kura-Mündung: ZIN 10707a–d, 4 pull., coll. L. BERG 16.V.1909.
33: Fluß Karasu, Aserbaidshan: ZIN 4040a–b, 2 juv., coll. GRIMM 1875.
34: Shemakha (Schemacha), Aserbaidshan: NMW 14558:1–2, 14559:1–3, 14560:1–3, 14561:1–2, 14563:1–3, 3 ad. ♂♂, 9 ad. ♀♀, 1 subad., coll. V. PIETSCHMANN 1912.
35: Kirovka, Kreis Shemakha, Aserbaidshan: ZMB 38108, 1 juv., leg. ALEKPEROW 28.V.1950.
36: Telavi, Georgien: MTKD 25622, 1 juv., Collection OBST, IV.1986.
37: Lagodekhi (Lagodechi), Georgien: ZIN 16572, 1 subad., coll. PORTENKOW VIII.1952.
38: Tiflis, Georgien: MCZ 5309, 1 subad. ♂, don. A. STRAUCH 1885.
39: Liman von Akzybir (Aksibir, Diviči, Diwitschuk), Aserbaidshan: ZMB 49058, 49579–80, 3 Köpfe von ad. ♀♀, leg. ALEKPEROW 11.V.1955.
40: Siedlung Jalama, Umkreis von Khudat, Aserbaidshan: ZMB 38109, 49392, 2 juv., leg. ALEKPEROW 16.VI.1952.
41: Samur-Mündung, Dagestan: ZMMU-R 1694, 1 ad. ♂ (Panzer), leg. A.G. BANNIKOW 1.X.1940.
42: Kumtorkala (Kumtor-Kale), Dagestan: ZMMU-R 328:1–4, 2 ad. ♀♀, 2 juv.
43: Kizlyar, Dagestan: ZIN 5238, 1 pull., coll. BOGDANOW 1879.
„Dorf Tushylovka", Kreis Kizlyar, Dagestan: ZMMU-R 42–43, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀ (Stopfpräparat und Panzer), coll. N. SCHIBANOW 3.VI.1923.
44: Pyatigorsk (Stanitze Pjatigorsk), Rußland: SMF 7608, 1 subad. (Mumie), P. REIBISCH v. 1891.

Die kaukasisch-kaspischen Sumpfschildkröten verteilen sich schon allein durch ihren Gesamthabitus auf mehrere deutlich verschiedene Formen, die zudem geographisch klar vikariieren. Die einzelnen Exemplare lassen sich demnach zu folgenden Fundortgruppen zusammenfassen:

1. Südliche Krimhalbinsel + westlichster Großer Kaukasus: Fundorte 1–3 in Abb. 1, zusätzliches Material: MCZ 5307–08, 2 juv., Krim, A. STRAUCH don. 1885.
2. Kolchis + Osttürkei: Fundorte 4–13, zudem: NMW 19000:3, 1 ad. ♂, Südosttürkei, leg. PRETZMANN 1967.
3. Westliches Kaukasusvorland, südliches Wolga-Gebiet + Kasachstan: Fundorte 14, 16–18.
4. Turkmenien + Nordiran: Fundorte 19–30, zudem: SMF 54872, 1 ad. ♀, Iran, E. SOCHUREK d. 1955. SMF 73488, 1 ad. ♀, Iran, H. PLATZ d. 16.IV.1970.
5. Kura-Niederung (Transkaukasische Senke), Kura-Tal + östlicher Abfall des Großen Kaukasus: Fundorte 32–42, zudem: MTKD 10629, 1 subad. ♀, Südrußland, Tierhandel der DDR ca. 1980. ZMMU-R 1101, 1 juv., Bezirk Makhachkala (Machatschkala), Dagestan. Fotobelege (Farbe) von 2 ad. ♀♀, Aserbaidshan, Tierhandel der DDR 1981, D. ANDRÄ, Taucha, Archiv FRITZ.
6. Östliches und mittleres Kaukasusvorland: Fundorte 15, 43–44, zudem: ZMMU-R 44, 1 ad. ♂ (Panzer), Seen nahe der Eisenbahnstation „Temirgoe", Wladikawkas-Eisenbahn (Umgebung von Makhachkala), Dagestan, coll. A.N. FORMOZOW Sommer 1924.

Aus dem Talysh-Gebiet (Gegend von Lenkoran', Fundort 31) lag mir kein ausreichendes Material vor, um eine sichere Zuordnung vorzunehmen (vgl. Diskussion).

Um abzuklären, ob zwischen Fundortgruppe 1–6 auch quantitativ erfaßbare Proportionsunterschiede bestehen, wurden an jedem adulten Exemplar 18 meß- oder zählbare morphologische Parameter erfaßt, die in FRITZ (1989, 1992) angegeben und näher definiert sind. Die Kopfbreite wurde wie in FRITZ (1992) gemessen. Außerdem wurden standardisierte Aufzeichnungen zur Färbung und Gestalt angefertigt. Die Datenauswertung folgt FRITZ (1993a, 1993b). D.h., juvenile Exemplare blieben für die Statistiken unberücksichtigt und Daten von ♂♂ und ♀♀ wurden grundsätzlich getrennt ausgewertet und nur dann zusammengefaßt, wenn sich keine deutlichen Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern

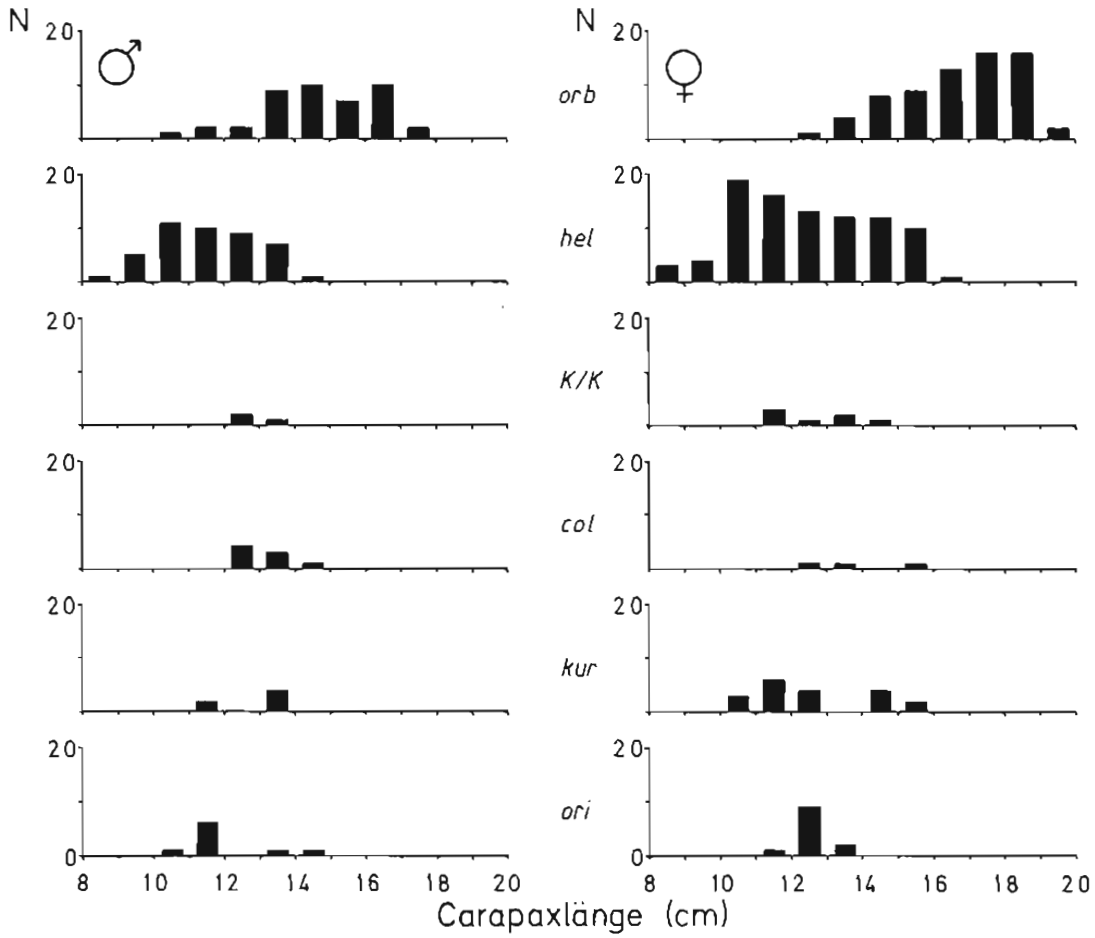


Abb. 2: Verteilung der Carapaxlängen bei verschiedenen Unterarten bzw. Fundortgruppen. *orb: Emys orbicularis orbicularis,* n (♂♂) = 43, n (♀♀) = 69; *hel:* balkanische und kleinasiatische *E. o. hellenica* (großwüchsige Neretva-Population nicht berücksichtigt), n (♂♂) = 44, n (♀♀) = 90; K/K: krim-kaukasische *E. o. hellenica,* n (♂♂) = 3, n (♀♀) = 7; *col: E. o. colchica,* n (♂♂) = 9, n (♀♀) = 3 (2 davon Intergrades zu *E. o. luteofusca*); *kur: E. o. kurae,* n (♂♂) = 6, n (♀♀) = 19; *ori: E. o. orientalis,* n (♂♂) = 9, n (♀♀) = 12. Daten für *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* abgewandelt und erweitert nach (FRITZ, 1992, 1993a, 1993b). Es wurden je zwei Meßwerte für *E. o. kurae* von D. ANDRÄ (pers. Mitt.) bzw. für *E. o. orientalis* von PRITCHARD (1966) hinzugenommen.

ergaben. Zu statistischen Vergleichen wurden die beiden nahe verwandten und geographisch benachbarten Subspezies *E. orbicularis orbicularis* und *E. o. hellenica* herangezogen. Fundortgruppe 3 wurde mit den Daten für *E. o. orbicularis* kombiniert, da sich keine Unterschiede zeigten und die entsprechenden Lokalpopulationen zweifelsohne dieser Subspezies zuzuordnen sind. Bei den Daten von *E. o. hellenica* blieben die ungewöhnlich großwüchsige Population aus dem Einzugsgebiet des dalmatischen Flusses Neretva (vgl. FRITZ, 1992) sowie süditalienische Vorkommen unberücksichtigt.

Im 3. Kapitel wird unter einem eigenen Abschnitt für jede untersuchte Fundortgruppe bzw. Subspezies eine detaillierte Merkmalsanalyse gegeben. Des weiteren finden sich dort für die Unterarten Angaben zum Verbreitungsgebiet und eine kurze Übersicht der wichtigsten Arbeiten zur Ökologie. Daran schließt sich eine ausführliche Diskussion insbesondere zur Zoogeographie der Sumpfschildkröte im pontokaspischen Gebiet an.

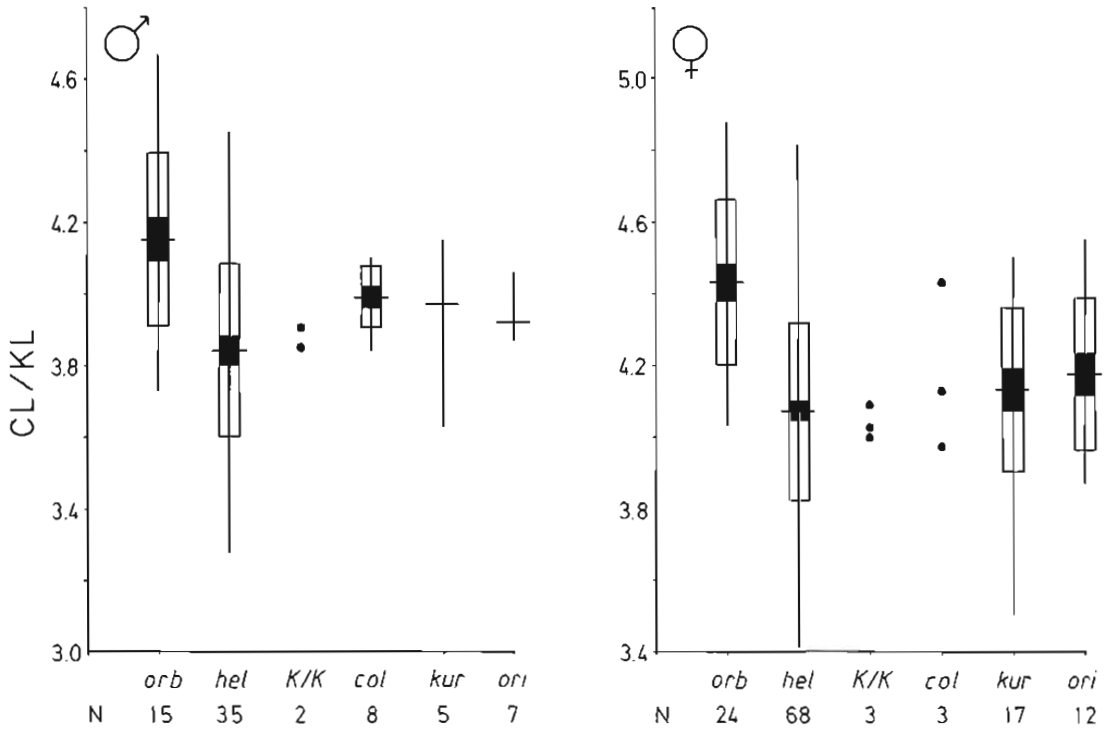


Abb. 3: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Quotienten CL/KL (Carapaxlänge/ Kopflänge). Weitere Abkürzungen und Erläuterungen siehe Abb. 2. Bei kleinen Stichproben sind nur Spanne und Mittelwert eingezeichnet bzw. die individuellen Werte.

3. Ergebnisse

Fundortgruppe 1. Südliche Krimhalbinsel + westlichster Großer Kaukasus:
Emys orbicularis hellenica (VALENCIENNES, 1832)
– Ostmediterrane Sumpfschildkröte –

Krim-kaukasisches Material: 13 Exemplare. MCZ 5307–08, 2 juv.; MTKD 29438–47, 2 ad. ♂♂, 7 ad. ♀♀, 1 juv.; ZMMU-R 26, 1 ad. ♂. Für Fundort- und Sammlerdaten siehe ‚2. Material und Methoden'.

Vergleichsmaterial aus dem übrigen Unterartareal (ohne Süditalien):
225 Exemplare, zudem: ca. 100 Nachzuchttiere in verschiedenen Altersstadien (kroatische Elterntiere).
BMNH 1021, 1 juv., Griechenland; GNM 1930, 1 pull., Türkei; GNM 4609, 1 ad. ♂, Jugoslawien; HUJ-R 16010, 1 ad. ♂, Türkei; Lebendsammlung J. MAIER, 1 ad. ♂, 4 ad. ♀♀, Griechenland; MHNG 1186.45–46, 2006.56, 3 ad. ♀♀, Griechenland; MNHN 400, 458, 1943, 4092, 4113, 1989/3695–96, 2057–58, 1989/3694, 1989/3697–99, 1989/3804, 1989/3807, 2 ad. ♂♂, 4 ad. ♀♀, 9 juv., Griechenland; MTKD 11119, 14346–47, 29449–52, 4 ad. ♂♂, 3 ad. ♀♀, Griechenland; MZUF 829, 7741–43, 2 ad. ♂♂, 2 juv., Albanien; MZUF 7705–06, 7734–35, 7738–39, 1 ♂, 3 juv., 2 pull., Kroatien; NMB 19263, 1 ad. ♀ (Panzer); NMP P6J-57–89, 1 ad. ♀, Jugoslawien; NMW 14577, 14578:1–2, 14579:1–5, 2 ad. ♂♂, 6 ad. ♀♀, Albanien; NMW 14677, 14679:1–2, 14680:1–2, 14687, 2 ad. ♂♂, 4 ad. ♀♀, Griechenland; NMW 11256:1–2, 14580–83, 14586:1–3, 14587, 14588, 14589:1–3, 14590:1–3, 14591:1–4, 14592:1–3, 14594, 14596:1–4, 14600–02, 14669, 14674, 14675:1–2, 14676:1–2, 14678:1–3, 14681:1–2, 19313:1–2, 19314:1–4, 31454, 15 ad. ♂♂, 33 ad. ♀♀, 2 juv., Kroatien; NMW 18838:1, 1 ad. ♂, Jugoslawien; NMW 14566–67, 18549, 2 ad. ♀♀ (1 Panzer), 1 pull., Türkei; RMNH ohne Katalognummern: 1 ad. ♂, 6 ad. ♀♀, Griechenland; RMNH ohne Katalognummern: 2 ad. ♂♂, 2 ad. ♀♀, 1 juv., 11478:1–6, 11479:1–6, 14861, 23209, 6 ad. ♂♂, 8 ad. ♀♀, Kroatien; RMNH 23300, 1 ad. ♂, Türkei; SMF 36671, 36840–43, 37270, 2 ad. ♂♂, 3 ad. ♀♀, 1 juv., Albanien; SMF 56761, 57536, 59595, 1 ad. ♀, 2 juv., Griechenland; SMF 7615, 1 ad. ♀, Kroatien; SMNS 3816:1–5, 7825–43, 7851–53, 7855, 7 ad. ♂♂, 16 ad. ♀♀, 5 juv. (z.T. lebend), Kroatien; SMNS 4688, 1 ad. ♂, Türkei; ZFMK ohne Katalognummern: 2 ad. ♂♂, 2 ad. ♀♀, Griechenland; ZFMK ohne Katalognummern: 2 ad. ♂♂, 2 subad. ♀♀ (lebend), 41704, 1 ad. ♀, Kroatien; ZFMK 44172, 1 juv., Türkei; ZMB 30928:1–2, 32799, 3 ad. ♀♀, Griechenland; ZMB 23765, 23770, 2 ad. ♀♀, Kroatien; ZMUC-R 25219–21, 1 ad. ♀,

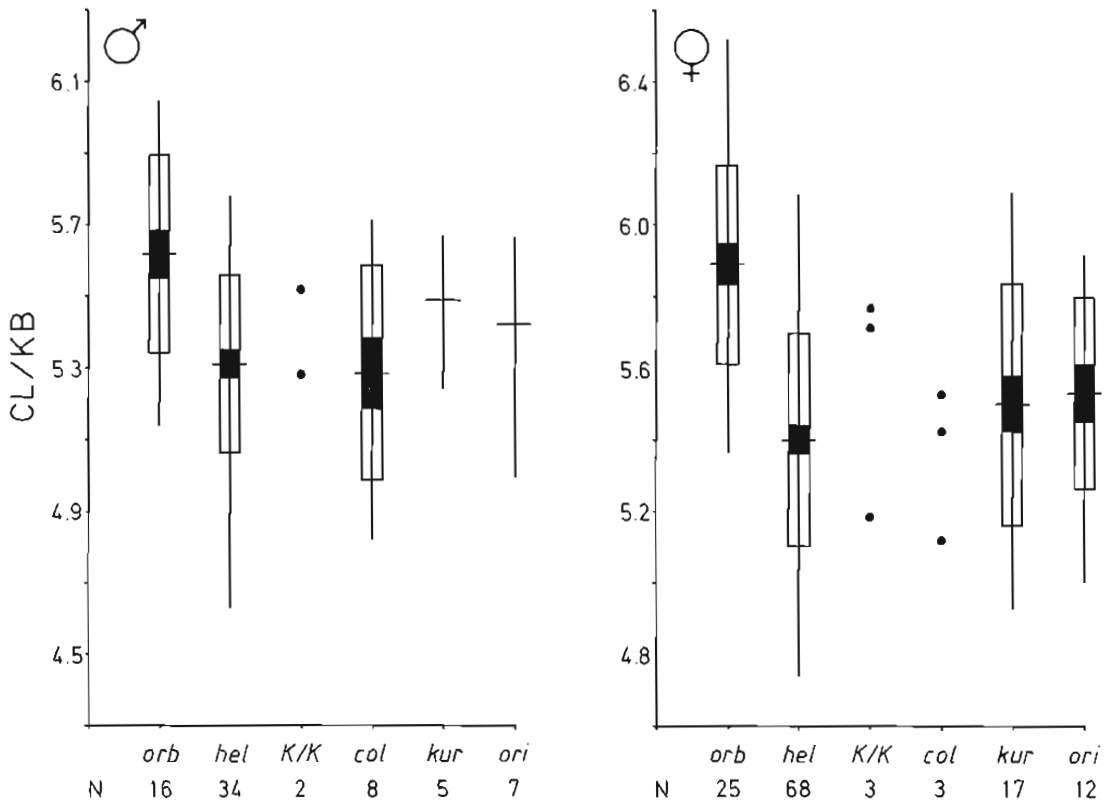


Abb. 4: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Quotienten CL/KB (Carapaxlänge/Kopfbreite). Weitere Abkürzungen und Erläuterungen siehe Abb. 2 und 3.

2 juv., Griechenland; ZSM 400/1978:1–4, 598/1979, 2 ad. ♂♂, 3 ad. ♀♀, Griechenland; ZSM 116/1918, 126/1985, 2 ad. ♀♀, Kroatien; ZSM-LM 162:1–17, 363:1–2, 40/1965, 2 ad. ♂♂, 1 ad. ♀, 17 pull., Kroatien.

Holotypus und Terra typica : MNHN 1943, ad. ♂, Ebene von Nisi am Fluß Pamisos, Zentral-Messina, Peloponnes, leg. BORY DE SAINT-VINCENT und Commission Scientifique de Morée, 1829.

Diagnose : Siehe FRITZ (1992).

Variabilität krim-kaukasischer *E. o. hellenica:* Hinsichtlich der meisten Merkmale fallen die krim-kaukasischen Stücke nicht aus dem Rahmen anderer osteuropäischer oder auch west-kleinasiatischer *E. o. hellenica* (vgl. Abb. 2–5, 8–11). Bei 80 von ŠČERBAK (1966) vermessenen Stücken von der Krim lag die maximale Carapaxlänge bei 16 cm, was an der Obergrenze anderer südosteuropäischer Populationen liegt (FRITZ, 1992). Dabei besteht jedoch durchaus die Möglichkeit, daß gerade ŠČERBAKs Maximalangaben auf Messungen der Nominatform von der nördlichen Krim (vgl. FRITZ, 1992) beruhen.
Bei den von mir untersuchten krim-kaukasischen *E. o. hellenica* besteht im Unterschied zu den anderen Populationen dieser Unterart jedoch eine auffällige Tendenz zu einer kurzen Interhumeralnaht (Abb. 6) und zu einer langen Interpectoralnaht (Abb. 7) bezogen auf die Plastronlänge. Vor allem der Index PL/PecL × 10 (Plastronlänge/Interpectoralnahtlänge x 10) bricht sehr auffällig nicht nur aus der Spannweite der übrigen *E. o. hellenica,* sondern aller untersuchter Populationen aus. Bis mehr krim-kaukasisches Material vorliegt, sollte dieser Befund in taxonomischer Hinsicht noch zurückhaltend bewertet werden.

Verbreitung : Zusätzlich zu den in FRITZ (1992) angegebenen Gebieten ist noch der an die Krim grenzende Westkaukasus dem Areal dieser Subspezies zuzurechnen (Beleg: ZMMU-R 26, Anapa; Abb. 12). Die kolchischen Sumpfschildkröten gehören jedoch einer eigenen Subspezies an, die unten definiert wird. Es ist bislang unbekannt, ob *E. o. hellenica*

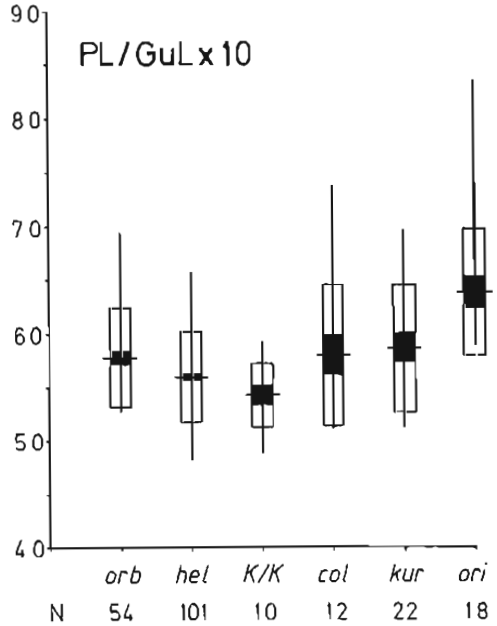


Abb. 5: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Index PL/GuL × 10 (Plastronlänge/Intergularnahtlänge × 10). Weitere Abkürzungen siehe Abb. 2.

mit dieser neuen Subspezies im Westkaukasus intergradiert. Die Zugehörigkeit der westkleinasiatischen Vorkommen zu *E. o. hellenica* kann nunmehr als weitgehend gesichert gelten (FRITZ, 1993a). Wahrscheinlich gehören auch die Sumpfschildkröten aus Süditalien und Sizilien zu *E. o. hellenica* (FRITZ et al., 1993).

Ökologie krim-kaukasischer *E. o. hellenica:* Die ausführlichen Angaben zur Ökologie und auch Verbreitung von *E. orbicularis* auf der Krim bei ŠČERBAK (1966) sind zweifellos hauptsächlich auf *E. o. hellenica* zu beziehen, teilweise aber wahrscheinlich mit Daten zu *E. o. orbicularis* vermischt, die die nördliche Krim bewohnt. Besonders erwähnenswert erscheint ŠČERBAKs Angabe, daß die Sumpfschildkröte (zweifellos vom Fundort her auf *E. o. hellenica* zu beziehen) in einer Meeresbucht bei Sevastopol vorkommt.

Nachtrag zur Nomenklatur: Leider kam es in FRITZ (1992: 62) bei der in altem, schwierigem Französisch abgefaßten Originalbeschreibung von *Cistuda hellenica* VALENCIENNES, 1832 durch einen Übersetzungsfehler zu einem Mißverständnis. Die Mitarbeit von VALENCIENNES bei dem von BIBRON & BORY DE SAINT-VINCENT (1832) verfaßten Reptilienkapitel beschränkte sich nur auf die Herausgabe der vier Schildkrötentafeln im dazu gehörigen Atlas-Band (BORY DE SAINT-VINCENT et al., 1831–1835). BIBRON & BORY (1832) warteten zwar über einen längeren Zeitraum auf ein Manuskript von VALENCIENNES, das ihnen als Grundlage ihres Beitrages dienen sollte, aber sie erhielten dieses nie. Somit wird in FRITZ (1992) die Autorenschaft des Reptilienkapitels zu Unrecht VALENCIENNES zugeschrieben. Da BIBRON & BORY (1832) sich jedoch ausdrücklich bei ihrer Beschreibung von *Cistuda hellenica* darauf berufen, daß sie diesen Namen von den (pikanterweise erst ein Jahr später publizierten) Tafeln von VALENCIENNES (1833) übernommen haben und beibehalten, bleibt die Autorenschaft von VALENCIENNES für *Cistuda hellenica* erhalten.
Des weiteren wurde *Cistudo hoffmanni*, ein Synonym zu *E. o. hellenica* (VALENCIENNES, 1832), von SCHREIBER (1875: 537, 543) für Sumpfschildkröten aus Dalmatien mit rauher Carapaxoberfläche eingeführt und nicht, wie in FRITZ (1992) angegeben, von WERNER (1897). Als Autor von *Cistudo hoffmanni* (non *Emys hofmanni* FITZINGER, 1836) hat folglich SCHREIBER, 1875 zu gelten.

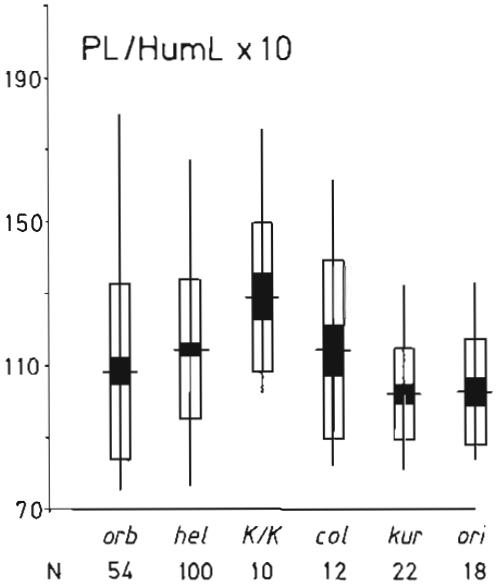


Abb. 6: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Index PL/HumL × 10 (Plastronlänge/Interhumeralnahtlänge × 10). Weitere Abkürzungen siehe Abb. 2.

Fundortgruppe 2. Kolchis + Osttürkei:
***Emys orbicularis colchica* subspec. nov.**
– Kolchische Sumpfschildkröte –

Material: 15 Exemplare.

Holotypus und Terra typica: ZIN 9110a, ad. ♂, Batumi (Batum), leg. K.M. DERJUGIN 2.IX.1898, Abb. 13.

Paratypen: MHNG 2006.57, 1 ad. ♂, SMF 51896, 1 Panzer von juv.; ZIN 9110b, 1 ad. ♂; ZIN 10829, 1 ad. ♂; ZIN 11302, 1 Kopf + Vorderbein von ad. ♂.

Weiteres Material: BMNH 1888.4.24.4–5, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀; Lebendsammlung J. MAIER, 1 ad. ♂; MHNG 2006.54, 1 ad. ♂; NMW 19000:2, 1 ad. ♂; NMW 19000:3, 1 ad. ♂ (Intergrade zu *E. o. luteofusca*?); Intergrades zu *E. o. luteofusca*: MHNG 2006.55, 2006.58, 1 ad. ♀, 1 juv.; RMNH 24108, 1 ad. ♀. Weitere intermediäre Stücke zu *E. o. luteofusca* aus der Umgebung von Kayseri, Zentralanatolien, sind in FRITZ (1993a) aufgeführt.

Diagnose: Mittelgroße, ziemlich dunkel gefärbte Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte mit einer Carapaxlänge bis zu etwa 15 cm bei ♂♂, bei ♀♀ höchstwahrscheinlich etwas darüber (Abb. 2). Unterscheidet sich von *E. o. hellenica* durch die deutlich dunklere Färbung und den relativ zur Carapaxlänge kleineren Kopf (Abb. 3) und die kürzere Interanalnaht (Abb. 8), von krim-kaukasischen *E. o. hellenica* durch die kürzere Interpectoralnaht (Abb. 7). Unterscheidet sich von der nächstverwandten *E. o. orbicularis* durch den relativ zur Carapaxlänge größeren und breiteren Kopf (Abb. 3–4), die längere Interanalnaht (Abb. 8) und die in der Regel insgesamt hellere Färbung.

Beschreibung des Holotypus: Kopflänge 35,0 mm, Kopfbreite 26,8 mm. Dorsal vorn sehr fein braun-schwarz retikuliert, geht nach hinten in gröberes Muster aus bräunlichen bis gelben Fleckchen auf schwarzer Grundfarbe über. Kehle schmutziggelb. Vorderbeine auf braungelber Grundfarbe schwarz retikuliert. Carapax breit, in Aufsicht beinahe rechteckig. Carapaxlänge 134,5 mm, maximale Carapaxbreite auf Höhe des 8. Marginalpaares 108 mm. Größte Panzerhöhe 49 mm auf Höhe der Naht zwischen 2. und 3. Vertebrale. Nuchale mit nach cranial konvergierenden, nach innen geschwungenen Seitennähten. Carapax schwarz mit mäßig vielen, extrem kleinen, regellos angeordneten gelben Fleckchen. Plastronlänge 121 mm. Plastron durch unregelmäßige, verwaschene Färbung überwiegend dunkel, Gularia, Humeralia, Pectoralia und Femoralia mit deutlich gelben Außenkanten.

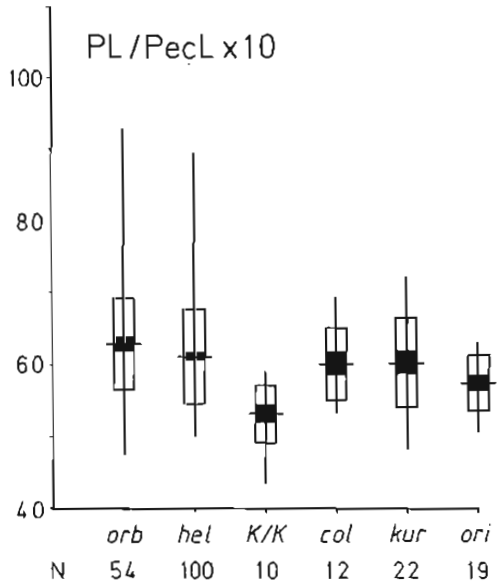


Abb. 7: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Index PL/PecL × 10 (Plastronlänge/Interpectoralnahtlänge × 10). Weitere Abkürzungen siehe Abb. 2.

Derivatio nominis : Der Name leitet sich vom kolchischen Hauptareal dieser Unterart ab.

Variabilität : Carapaxfärbung: Alle reinrassigen *E. o. colchica* besitzen einen sehr dunklen, in der Grundfarbe schwarzen Carapax. Bei jüngeren Tieren sitzen darauf wenige bis mäßig viele gelbe Radiärstrahlen. Bei ♂♂ lösen sich diese mit zunehmendem Alter in einzelne Flecke auf, die bei den ältesten Tieren am kleinsten sind. Ein altes ♂ (ZIN 10829) besitzt statt dessen eine eigenartig retikulierte Carapaxfärbung, die sich mit dem „reticulate melanism" amerikanischer Schmuckschildkröten (*Trachemys, Chrysemys*) vergleichen läßt (FRITZ, 1993a). Die Carapaxfärbung von adulten ♀♀ ist leider bislang unbekannt, da das einzige mir vorliegende reinrassige Exemplar einen durch Grünalgen sehr stark zerfressenen Carapax aufweist (BMNH 1888.4.24.4). Auf die Färbung der Intergrades zu *E. o. luteofusca* wurde schon in FRITZ (1993a) eingegangen.
Plastronfärbung: Jüngere Tiere sowie die Intergrades zu *E. o. luteofusca* tendieren zu einem hauptsächlich gelben Plastron, während die älteren Stücke überwiegend schwarze oder doch zumindest dunkel gefärbte Bauchpanzer besitzen (Ausnahme: ZIN 10829, vgl. Abb. 14).
Weichteilfärbung: Die Kopfoberseite der ♂♂ zeigt eine retikulierte Zeichnung, wobei das Muster bei den älteren Tieren wesentlich feiner ist als bei den jüngeren. Im Nacken bleiben manchmal einige runde gelbe Flecke erhalten (Abb. 15a). Das einzige reinrassige ♀ besitzt eine schwarze Kopfoberseite mit gut entwickelten gelben, runden Flecken (Abb. 15b). Die Färbung der Kehle ist ziemlich variabel und reicht von Tieren mit überwiegend dunkler Kehle bis hin zu einfarbig schmutziggelben Kehlen (vgl. FRITZ, 1993a). Die Vorderbeine der ♂♂ weisen bei den älteren Stücken ein Muster aus kleinen schwarzen Makeln auf heller, braun-gelber Grundfarbe auf. Jüngere ♂♂ zeigen Übergänge von der wohl gestreiften Juvenilfärbung zur eben beschriebenen Adultfärbung. Das einzige reinrassige ♀ zeigt, genau wie ein intermediäres ♀ zu *E. o. luteofusca* (MHNG 2006.55), neben einer gelben Vorderbein-Unterkante einen breiten gelben Streifen auf der Höhe zwischen dem 2. und 3. Finger, darüber liegen noch einige kleine gelbe Punkte (Abb. 11c). Es muß vorerst offengelassen werden, ob dies eine generelle Übereinstimmung mit *E. o. orbicularis*-♀♀ ist.
Augenfarbe im Leben: Das einzige bekannte lebende ♂ besitzt eine rotbraune Iris ohne dunklen Querbalken (FRITZ, 1993a).

Verbreitung : Westkaukasische Kolchis-Region, östliche türkische Schwarzmeerküste und Osttürkei (Abb. 12). Die genauen Arealgrenzen im Landesinneren der Osttürkei sind

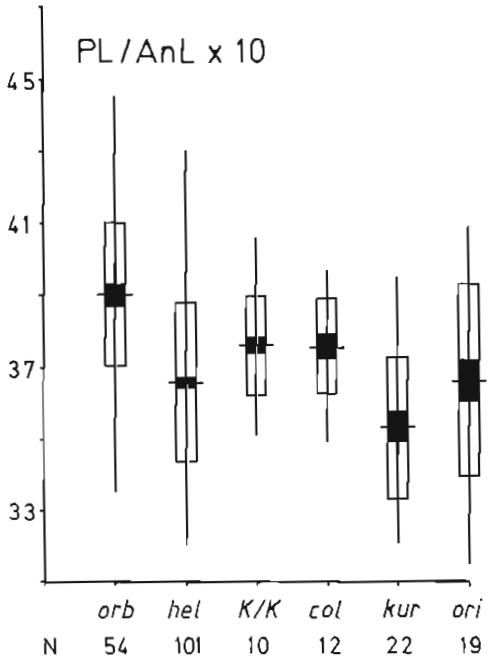


Abb. 8: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Index PL/AnL × 10 (Plastronlänge/Interanalnahtlänge × 10). Weitere Abkürzungen siehe Abb. 2.

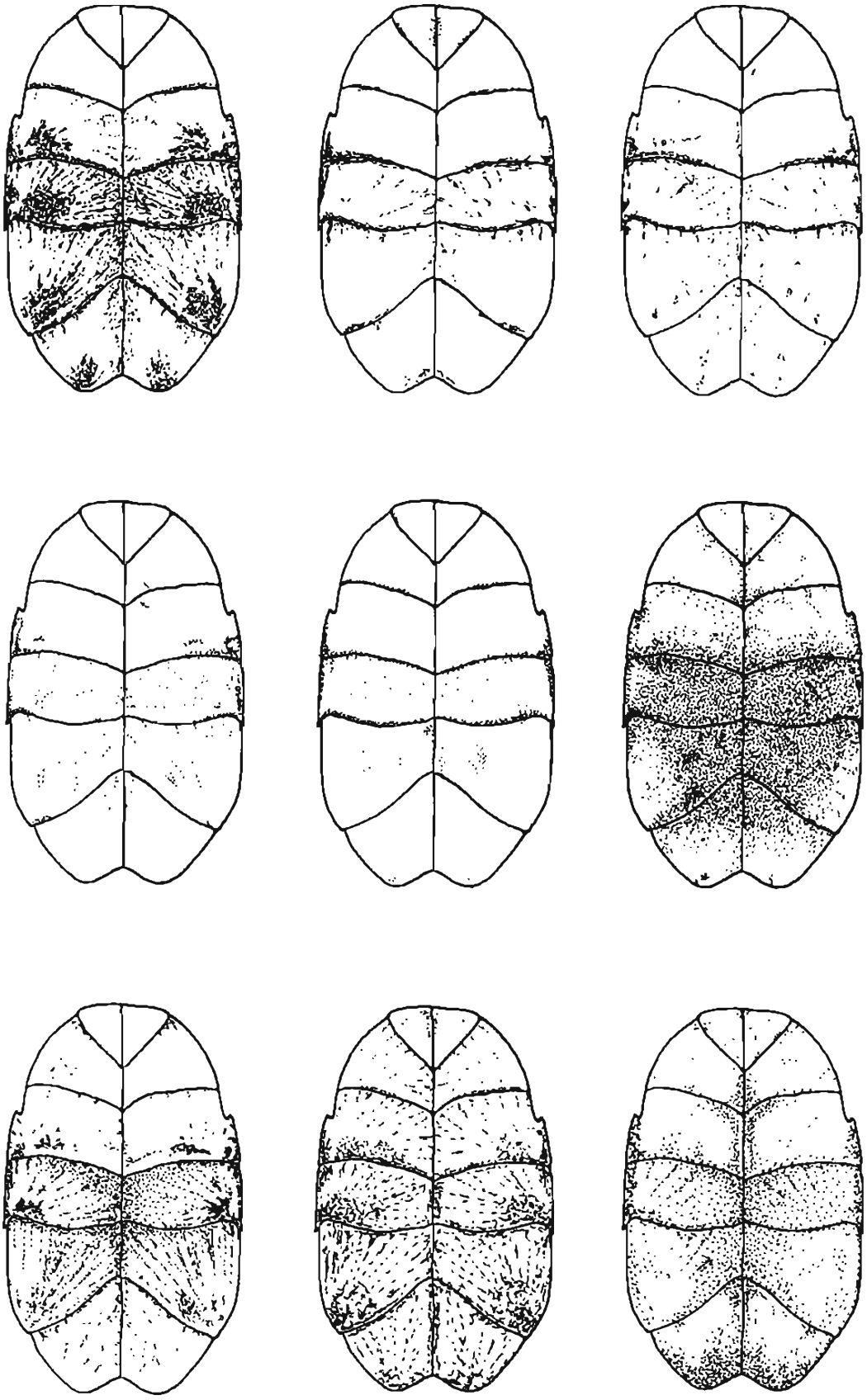
unklar. Das Vorkommen an der zentralen türkischen Schwarzmeer-Küste intergradiert mit *E. o. luteofusca* über das Kızıl-Irmak-Tal bis in das Gebiet von Kayseri.
Detaillierte Verbreitungsangaben bzw. -karten, die teilweise auf *E. o. colchica* zu beziehen sind: NIKOLSKIJ (1915) und BANNIKOW et al. (1977) für die ehemalige UdSSR, FRITZ (1993a) für die Türkei.
Die Vorkommen von *E. o. colchica* in der Türkei östlich des Taurus-Hauptkammes (Einzugsbereiche von Araxes, Euphrat, Tigris) und an der Schwarzmeer-Küste haben reliktären Charakter. Auf die Intergradation mit *E. o. luteofusca* über das Kızıl-Irmak-Tal wurde schon in FRITZ (1993a) eingegangen.

Ökologie: Nicht untersucht. In der Kolchis ist die Sumpfschildkröte schwerpunktmäßig in den Niederungsgebieten nahe der Küste des Schwarzen Meeres verbreitet (DERJUGIN, 1899, 1901; NESTEROW, 1911; NIKOLSKIJ, 1915). Aufgrund des subtropisch-feuchtwarmen kolchischen Klimas sind zumindest in diesem Arealteil deutliche ökologische Unterschiede zu anderen Unterarten zu erwarten.

Fundortgruppe 3. Westliches Kaukasusvorland, südliches Wolga-Gebiet + Kasachstan:
Emys orbicularis orbicularis (LINNAEUS, 1758)
– Pontische Sumpfschildkröte –

Material aus dem westlichen Kaukasusvorland, dem südlichen Wolga-Gebiet und Kasachstan: 6 Exemplare. ZIN 70, 1 ad. ♂ (Stopfpräparat); ZIN 74, 1 juv.; ZIN 4834, 1 ad. ♂ (Panzer, Abb. 16); ZIN 5776a–b, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀; ZIN 7617, 1 juv.

Vergleichsmaterial aus dem übrigen Unterartareal:
139 Exemplare, zudem: 24 + 1 + 1 lebend untersuchte Stücke aus Mittelfrankreich (Brenne), Brandenburg und Polen.
BMNH 1891.6.20.1, 1 ad. ♀, Frankreich; GNM 3059, 1 pull., Deutschland; Lebendsammlung D. SCHULZ, 2 ad. ♂♂, 2 ad. ♀♀, 7 juv., Frankreich; MHNG 568.89, 1 ad. ♀ (Carapax), Schweiz; MNHN ohne Katalognummern: 1 ad. ♂, 1 ad. ♀ (lebend), 9123–24 (Stopfpräparate), 9530 (Stopfpräparat), 9532 (Stopfpräparat), 9583, 9583:A–B, 9584, 9584:A–B, 9585, 9585:A–B, 9586, 9586:A–B, 9587, 9787:A–B, 9588 (Stopfpräparat), 1894/190–91, 1899/47, 1980/1904 (Stopfpräparat), 1980/1906 (Stopfpräparat), 1980/1922–23, 1980/1946–59, 1980/1960–65, 1980/1967–71, 1987/982 (Panzer), 2 ad. ♂♂, 5 ad. ♀♀, 19 juv., 25 pull., Frankreich; MNM Z-4180, 1 ad. ♂ (Stopfpräparat), Deutschland; MTKD 32726, 1 juv., Frankreich; MTKD 29434–37, 1 ad. ♂, 3 ad. ♀♀, Ukraine; MTKD 33708, 1 ad. ♂, Ungarn; NMP P6J-58-89:1–3, P6J-54-89, 2533:a–b,



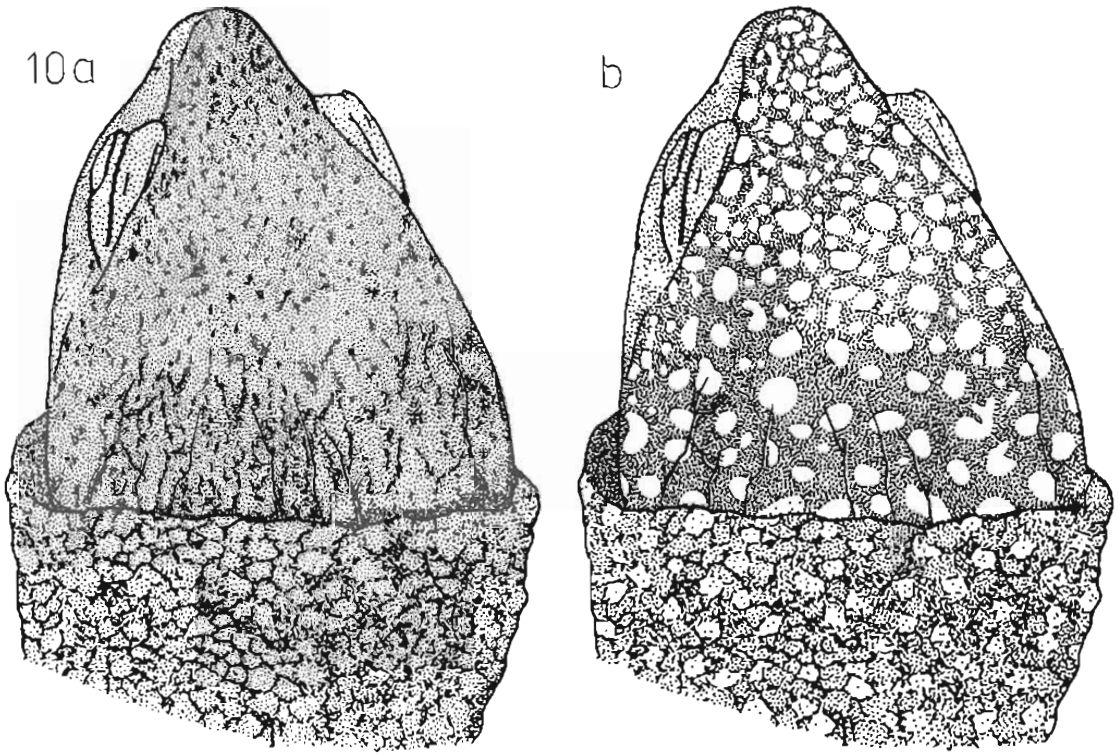


Abb. 10: Kopfzeichnung bei krim-kaukasischen *E. o. hellenica*. a) ♂, MTKD 29446, b) ♀, MTKD 29442.

1 ad. ♂, 1 ad. ♀, 1 juv., 3 pull., Ukraine; NMW 14695, 1 ad. ♂, Deutschland; NMW 27853, 27854:1–3, 4 ad. ♀♀, Kroatien; NMW 1306, 1 subad. ♀ (Stopfpräparat), Ukraine; NMW 14572, 1 ad. ♂, Ukraine (Krim); PM I 91/71 A 3, 1 ad. ♂ (Panzer), SMF 7616, 41197–99, 2 ad. ♂♂, 1 ad. ♀, 1 juv., Deutschland; SMF 7610, 1 ad. ♀, Rußland; SMF 34168, 34471 (Panzer), 37389, 3 ad. ♀♀, Ukraine; SMNS 3812, 1 subad. ♀, Schweiz; SMNS (Paläontologische Sammlung) 57523, 58043–49, 2 Plastra, 2 Carapaces, 4 Panzer von ad., subfossil, Deutschland; ZIN 8198, 1 juv., Rußland; ZMB 16204 (Plastron), 16205 (Skelett), 29455, 29669, 35902 (Mumie), 36353, 37468 (Stopfpräparat), 37578, 2 ad. ♂♂, 5 ad. ♀♀, 1 juv., Deutschland; ZMB 16202 (Carapax), 16206 (Plastron), 36354, 36394, 37362 (Carapax), 37508 (Mumie), 37511 (Carapax), 37520 (Panzer), 37579:1–2, 49054 (Mumie), 49060–61 (Plastra), 1 ad. ♂, 11 ad. ♀♀, ohne Fundort (höchstwahrscheinlich aber aus Deutschland); ZMB 29184, 1 ad. ♀, Litauen oder Lettland; ZMB 25505, 1 ad. ♂, Polen; ZMH-R 00301, 1 ad. ♀ (Panzer), Deutschland; ZMMU-R 27, 1 juv., Rußland; ZMMU-R 29, 1098, 2 juv., Weißrußland; ZSM 100/1934:1–7, 5 ad. ♂♂, 2 ad. ♀♀, Ungarn.

Da von *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) nie ein Typusexemplar existiert hat (FRITZ, 1992), wird hier gemäß Artikel 75 des International Code of Zoological Nomenclature (1985) folgender Neotypus designiert: MNM Z-4180, junges ad. ♂ (Stopfpräparat), Mecklenburg, ohne Sammlerangabe, 1910.

Terra typica restricta (FRITZ, 1992): Mecklenburgisch-Pommersche Seenplatte.

Diagnose: Wie in FRITZ (1992) angegeben, mit folgender Ergänzung: Unterart von *E.*

◀

Abb. 9: Variabilität der Plastronzeichnung bei krim-kaukasischen *E. o. hellenica*. Jeweils von links nach rechts:
1. Reihe: MTKD 29444, junges ♀; MTKD 29443, ♀; MTKD 29442, altes ♀.
2. Reihe: MTKD 29441, ♀; MTKD 29440, ♀; MTKD 29439, ♀ mit altersmelanistischer Verdunklung des Plastrons.
3. Reihe: MTKD 29447, ♂; MTKD 29446, ♂; ZMMU-R 26, altes ♂.

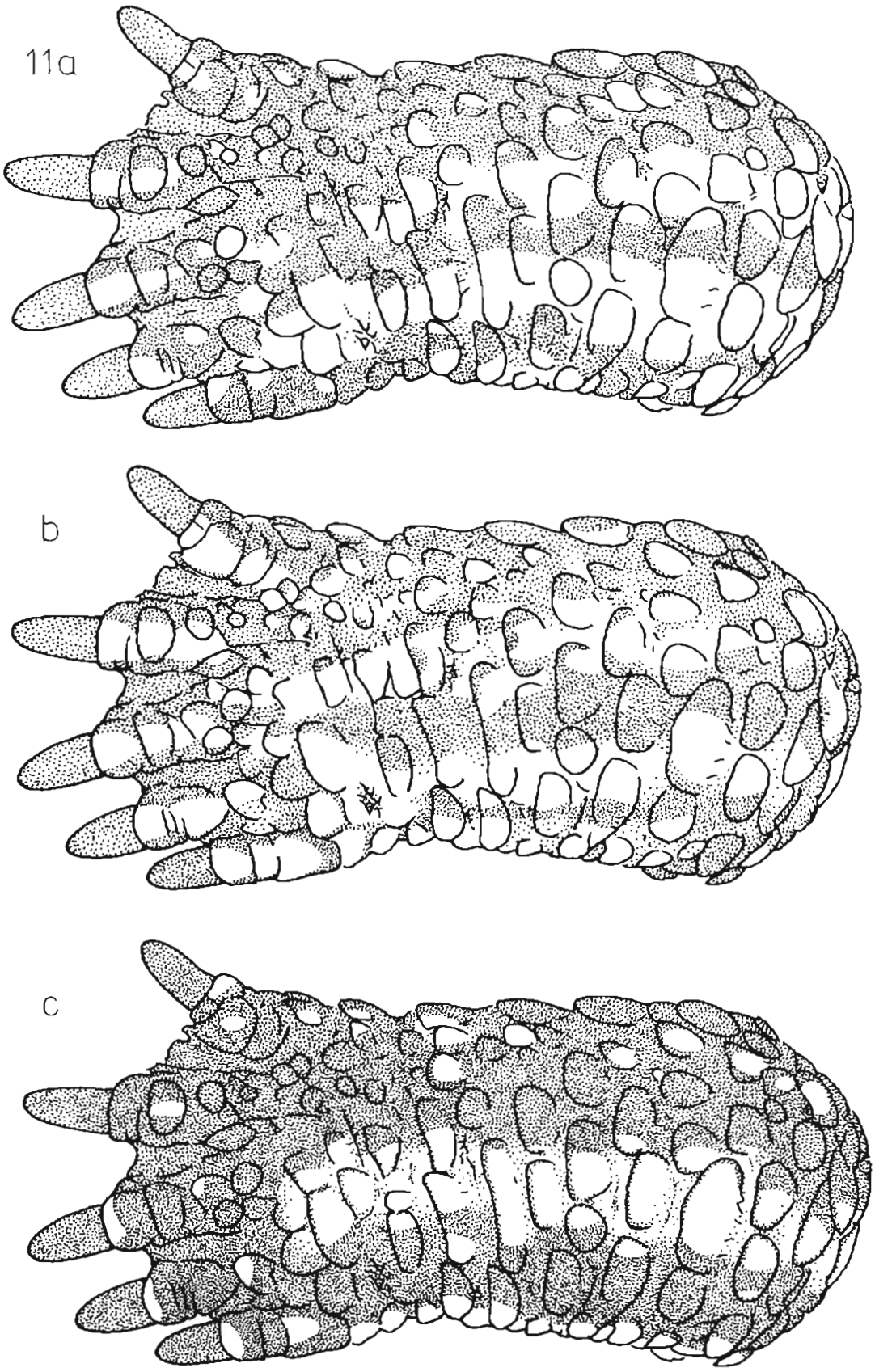
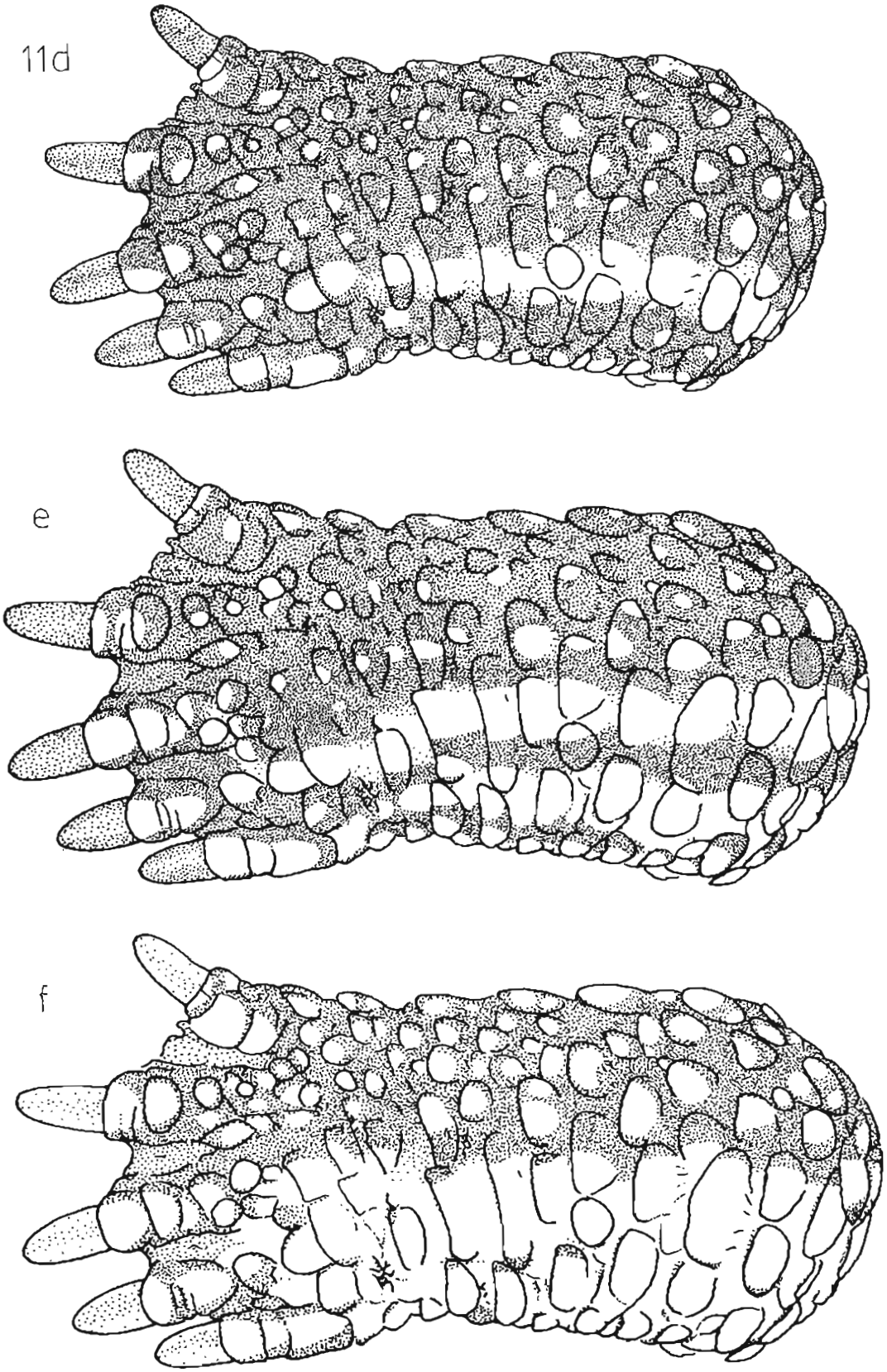
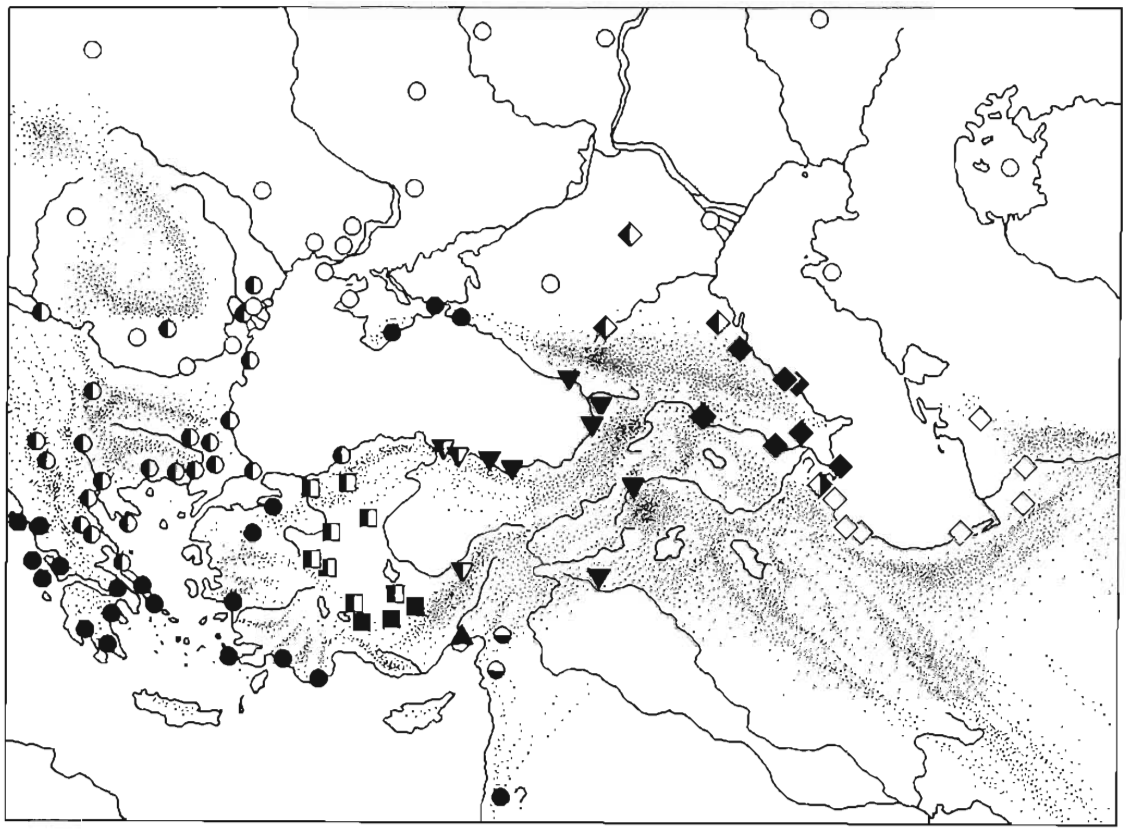


Abb. 11: Vorderbeinzeichnung bei ♀♀ mehrerer Subspezies von *E. orbicularis*. a) balkanische *E. o. hellenica* (Albanien), SMF 36841, b) krim-kaukasische *E. o. hellenica*, MTKD 29443, c) *E. o. colchica*, BMNH 1888.4.24.4, d) *E. o. orbicularis* (Astrakhan), ZIN 5776a, e) *E. o.*



orientalis, SMF 61338, f) *E. o. kurae*, NMW 14557:2. Dieser Zeichnungstyp tritt auch bei ♂♂ und alten ♀♀ von *E. o. orientalis* auf.



○ *Emys orbicularis orbicularis*

◐ intermediäre Populationen zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica*

● *E. o. hellenica*

◧ intermediäre Populationen zwischen *E. o. hellenica* und *E. o. luteofusca*

■ *E. o. luteofusca*

▼ intermediäre Populationen zwischen *E. o. luteofusca* und *E. o. colchica*

▼ *E. o. colchica*

◒ *E. orbicularis* subspecies "D" (s. FRITZ, 1993a)

▲ *E. orbicularis* subspecies "E" (s. FRITZ, 1993a)

◆ *E. o. kurae*

◆ intermediäre Populationen zwischen *E. o. kurae* und *E. o. orbicularis*

◆ wahrscheinlich intermediäre Population zwischen *E. o. kurae* und *E. o. orientalis*

◇ *E. o. orientalis*

Abb. 12: Verbreitung der Unterarten von *Emys orbicularis* im pontokaspischen Gebiet. Fundorte in Osteuropa und Kleinasien erweitert mit neuen Daten nach FRITZ (1992, 1993a). Nahe zusammenliegende Fundorte wurden zusammengefaßt. Alle eingezeichneten Fundorte markieren ausschließlich Lokalitäten, von denen mir Material vorlag.

orbicularis mit relativ kurzer Interanalnaht bezogen auf die Plastronlänge und ziemlich kleinem, schlankem Kopf bezogen auf die Carapaxlänge.

Beschreibung des Neotypus : Kopflänge 30,8 mm, Kopfbreite 24,9 mm. Dorsal schwarz mit rundlichen gelben Flecken. Kehle schwarz mit gelben Flecken. Vorderbeine bei schwarzer Grundfarbe mit gelber Linie zwischen 1. und 2. Finger und sehr schütteren gelben Punktreihen zwischen dem 2. und 3., dem 3. und 4. und dem 4. und 5. Finger. Carapaxlänge 130,5 mm. Maximale Carapaxbreite an Naht zwischen dem 7. und 8. Marginale 101 mm. Größte Panzerhöhe 48 mm auf Höhe von 3. Vertebrale. Nuchale schmal mit paral-

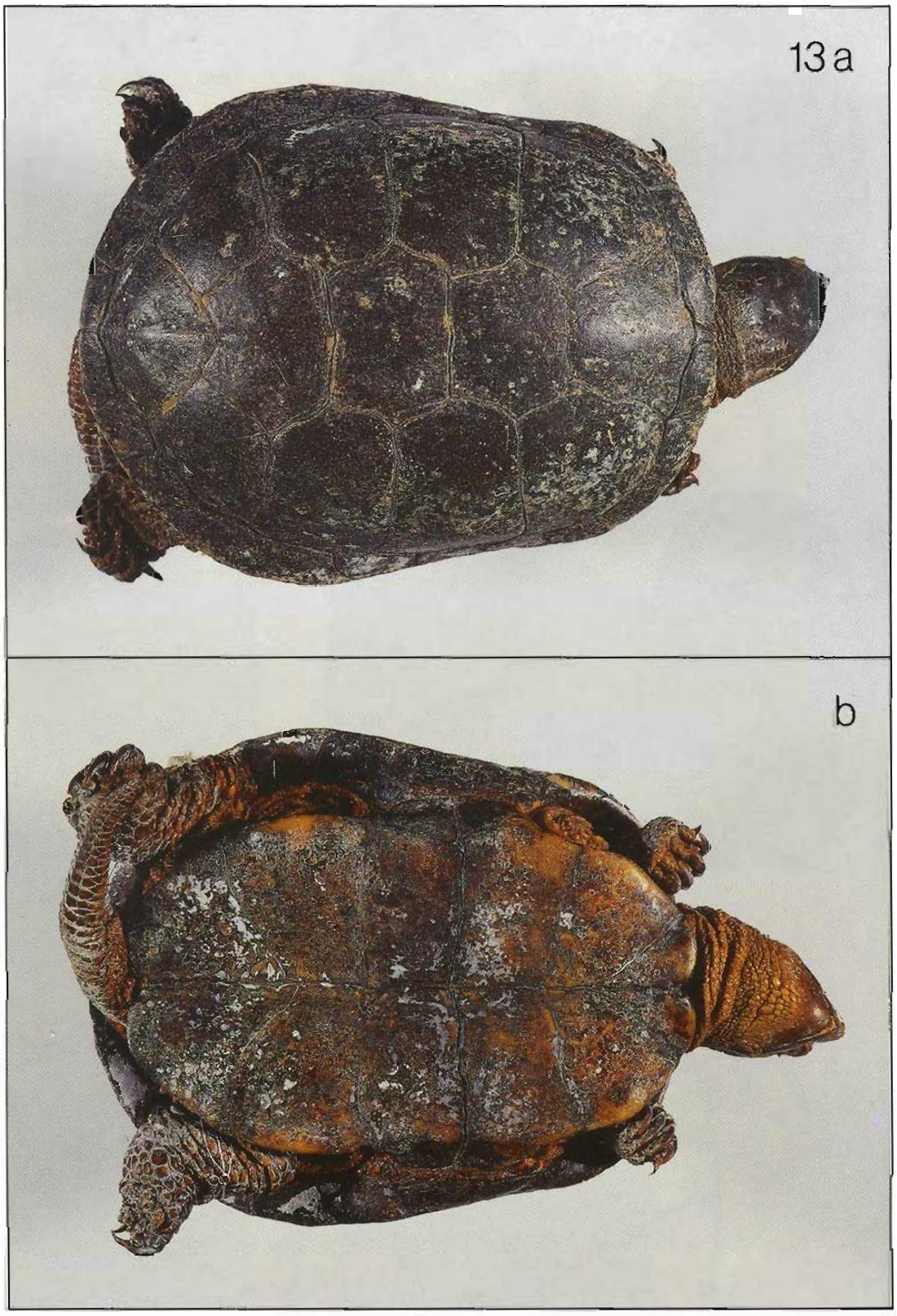
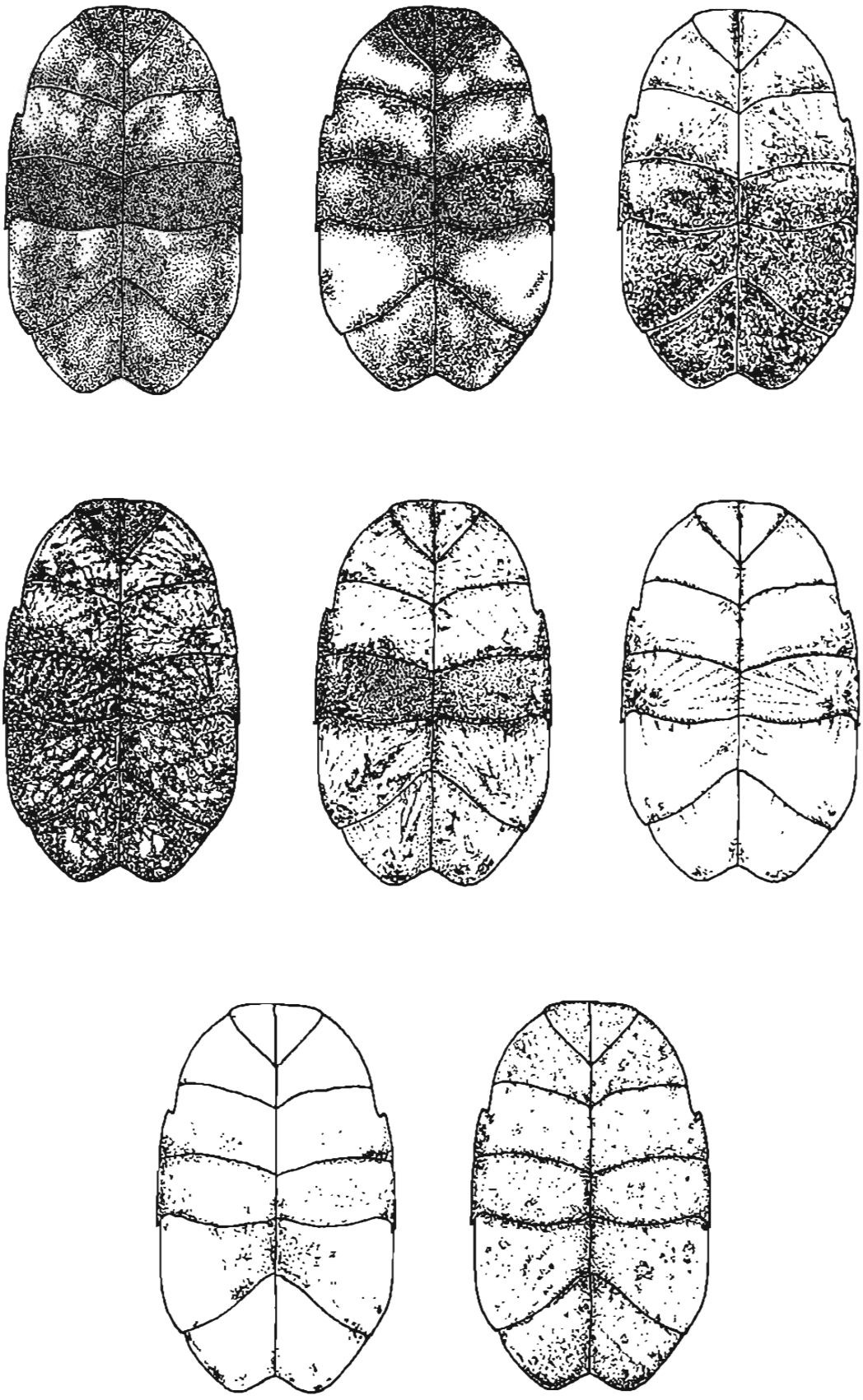


Abb. 13: Holotypus von *E. o. colchica* subspec. nov. (ZIN 9110a), ad. ♂, Batumi, Georgien (Adzharistan). a) Dorsal-, b) Ventralansicht.



lelen Seitennähten. Carapax schwarz mit wenigen runden gelben Punkten. Plastronlänge 117 mm. Grundfarbe gelb. Jedes Schild mit auf die gesamte Fläche ausstrahlenden, langen schwarzen Radiärstrichen, die jeweils von der Areole ausgehen.

Variabilität: Im Unterschied zu den anderen hier untersuchten Formen handelt es sich bei der großwüchsigen *E. o. orbicularis* (vgl. Abb. 2) um eine Unterart mit einem relativ zur Carapaxlänge kleinen und schmalen Kopf (Abb. 3–4). Dies ist zweifellos mit auf einen Allometrie-Effekt zurückzuführen (intersubspezifische Allometrie). Genauso fällt eine recht deutliche Tendenz zu einer kurzen Interanalnaht auf (Abb. 8).
Die pontokaspischen *E. o. orbicularis* zeigen keinerlei Unterschiede zum mir vorliegenden Vergleichsmaterial aus Deutschland, Polen und der gesamten ehemaligen Sowjetunion. Etwas aus dem Rahmen fallen allerdings die mittelfranzösischen Stücke. Nachfolgend sollen daher in Ergänzung zu FRITZ (1992) einige neue Befunde zur Variabilität von *E. o. orbicularis* mitgeteilt werden.
Färbung: Bei mittelfranzösischen ♀♀ können bei ansonsten unterartcharakteristischer Färbung gelegentlich völlig gelbe Plastra und eine im Verhältnis 1:1 gelb-schwarz gefleckte oder sogar eine überwiegend gelbe Kehle vorkommen (Einfluß von südfranzösisch-italienischer Unterart?).
Auf dem Vorderbein zeigen *E. o. orbicularis*-♀♀ neben einzelnen gelben Punkten meist nur einen gelben Streifen oder statt dessen sogar nur eine dichte gelbe Punktreihe. Eine vergleichbare dunkle Färbung findet sich bei den östlichen Unterarten wahrscheinlich nur noch bei ♀♀ von *E. o.* subspecies „D" (FRITZ, 1993a), *E. o. colchica* und bei manchen alten ♀♀ von *E. o. hellenica*. *E. o. orbicularis*-♂♂ besitzen eine unregelmäßigere Vorderbeinfärbung als ♀♀, die gerade bei älteren Stücken häufig nur aus einzelnen gelben Punkten besteht.
Maximale Panzerlänge: Trotz gezielter Anfragen bei osteuropäischen Kollegen konnte noch kein Nachweis für eine Carapaxlänge von ca. 30 cm für diese Unterart erbracht werden (vgl. FRITZ, 1992). Die bislang größten rezenten Exemplare meldet MŁYNARSKI (mündl. Mitt.) mit 23 cm für Polen. Ein einziges Stück derselben Größe ist auch subfossil aus Dänemark bekannt (DEGERBØL & KROG, 1951). Auch die bei ŠČERBAK & ŠČERBANJ (1980) für die West-Ukraine angegebene Maximallänge von 22 cm ist höchstwahrscheinlich auf *E. o. orbicularis* zu beziehen (alternativ käme hier südlich der Waldkarpaten eine intermediäre Population zu *E. o. hellenica* in Frage). Bei 92 von mir selbst ausgemessenen adulten *E. o. orbicularis* maß das größte Tier gut 19 cm (♀). Mittelfranzösische Tiere bleiben etwas kleiner als Tiere aus dem übrigen Unterartareal.

Verbreitung: Wie in FRITZ (1992) angegeben, mit folgender Ausnahme: Die Vorkommen der Kolchis und Osttürkei und aus dem türkisch-syrischen Amik-Maraş-Graben sind zwei eigenständigen Subspezies zuzurechnen und müssen daher aus dem Areal von *E. o. orbicularis* ausgeklammert werden (Abb. 12).

Ökologie: Gemäß dem gewaltigen Areal dieser Unterart existiert eine Vielzahl von Untersuchungen zu ihrer Ökologie, die hier nicht aufgeführt werden.

◀
Abb. 14: Variabilität der Plastronzeichnung von *E. o. colchica*. Jeweils von links nach rechts:
1. Reihe: BMNH 1888.4.24.4, altes ♀; BMNH 1888.4.24.5, altes ♂; MHNG 2006.57, ♂.
2. Reihe: MHNG 2006.54, ♂; NMW 19000:2, ♂; ZIN 9110b, junges ♂.
3. Reihe: NMW 19000:3, ♂ (Intergrade zu *E. o. luteofusca?*); ZIN 10829, altes ♂.

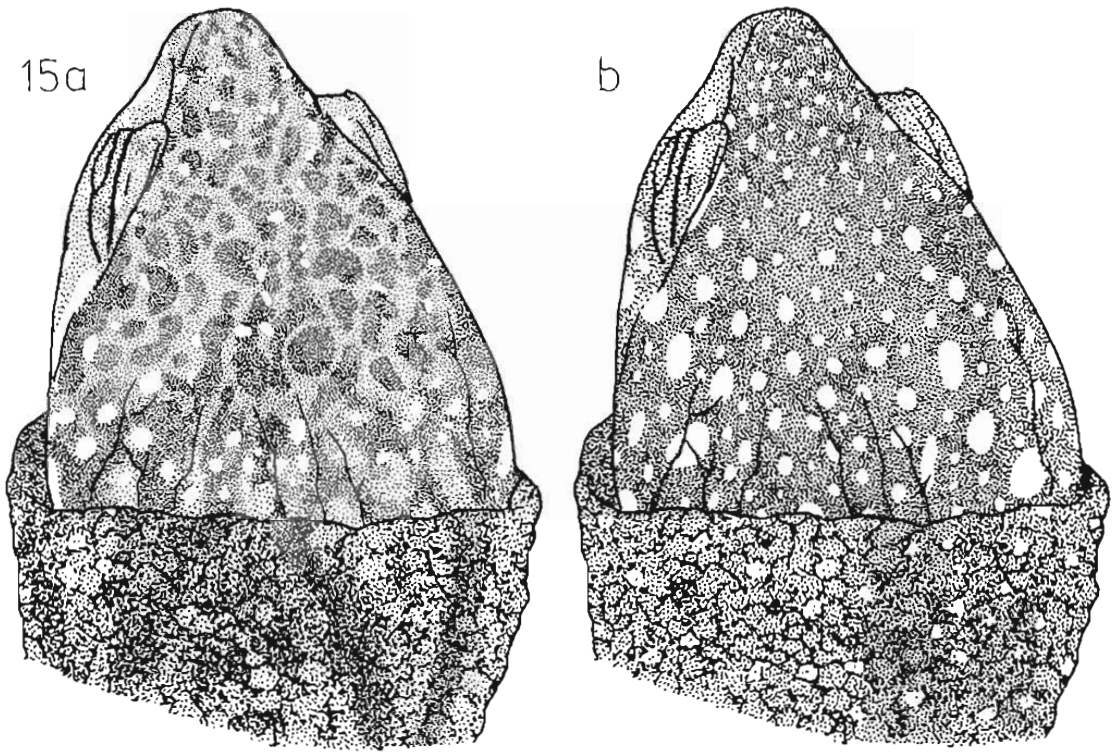


Abb. 15: Kopfzeichnung von *E. o. colchica*. a) ♂, ZIN 11302, b) ♀, BMNH 1888.4.24.4.

Fundortgruppe 4. Turkmenien + Nordiran:
***Emys orbicularis orientalis* subspec. nov.**
– Östliche Sumpfschildkröte, Südkaspische Sumpfschildkröte –

Material: 23 Exemplare.

Holotypus und Terra typica: BMNH 1874.11.23.8, ad. ♀, Bandar-e-Anzali (Enzeli), Prov. Gilan, Iran, W.T. BLANFORD, Persian Collection 1872, Abb. 17.

Paratypen: AMNH 88424, 1 juv.; BMNH 1874.11.23.3, 1 ad. ♀ (Panzer + Schädel); BMNH 1908.8.7.1, 1 ad. ♂; NMB 10874–75, 2 ad. ♀♀; NMW 14562:1–2, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀; NMW 20320, 1 subad. ♀; SMF 51457–58, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀; SMF 54872, 1 ad. ♀; SMF 61338, 1 ad. ♀; SMF 73488, 1 ad. ♀; SMNS 3814:1–3, 3 ad. ♂♂; SMNS 5883, 1 ad. ♂; SMNS 5966:1, 1 ad. ♂ (Panzer); ZIN 14119a-b, 2 ad. ♀♀; ZMUC-R 2576, 1 subad.

Weiteres Material: SMNS 5966:2, 1 Plastronfragment.

Fotobelege: 4 Exemplare. 1 ad. ♂, Archiv FRITZ (Fundort 20 in Abb. 1); 1 ad. ♂, 1 ad. ♀ (Fundort 30a; PRITCHARD, 1967: 83, 101; 1979: 531); 1 ad. ♀ (Fundort 30b; ANDERSON, 1979: Fig. 6).

Diagnose: Mittelgroße, insgesamt relativ hell gefärbte Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte mit einer Carapaxlänge von etwa 10–15 cm bei ♂♂ (Abb. 2), bei ♀♀ nach SCHAMMAKOW (1981) und ATAJEW (1985) 12–15 cm, sehr selten bis 18 cm. Plastronfärbung ausgesprochen variabel (Abb. 18). Unterscheidet sich von allen Unterarten durch die im Mittel sehr kurze Intergularnaht (Abb. 5), vielleicht außer der noch namenlosen Subspezies im türkisch-syrischen Amik-Maraş-Graben (*E. orbicularis* subspecies „D", FRITZ, 1993a). Unterscheidet sich von der zu *E. o. orientalis* nächstverwandten *E. o. kurae* zudem durch die oft deutlich dunklere Färbung, von *E. orbicularis* subspecies „D" durch die wesentlich hellere Färbung.

Beschreibung des Holotypus: Kopf kurzschnäuzig. Kopflänge 30,2 mm, Kopfbreite 24,2 mm. Dorsal schwarz mit kräftigen rundlichen, nach caudal größeren gelben

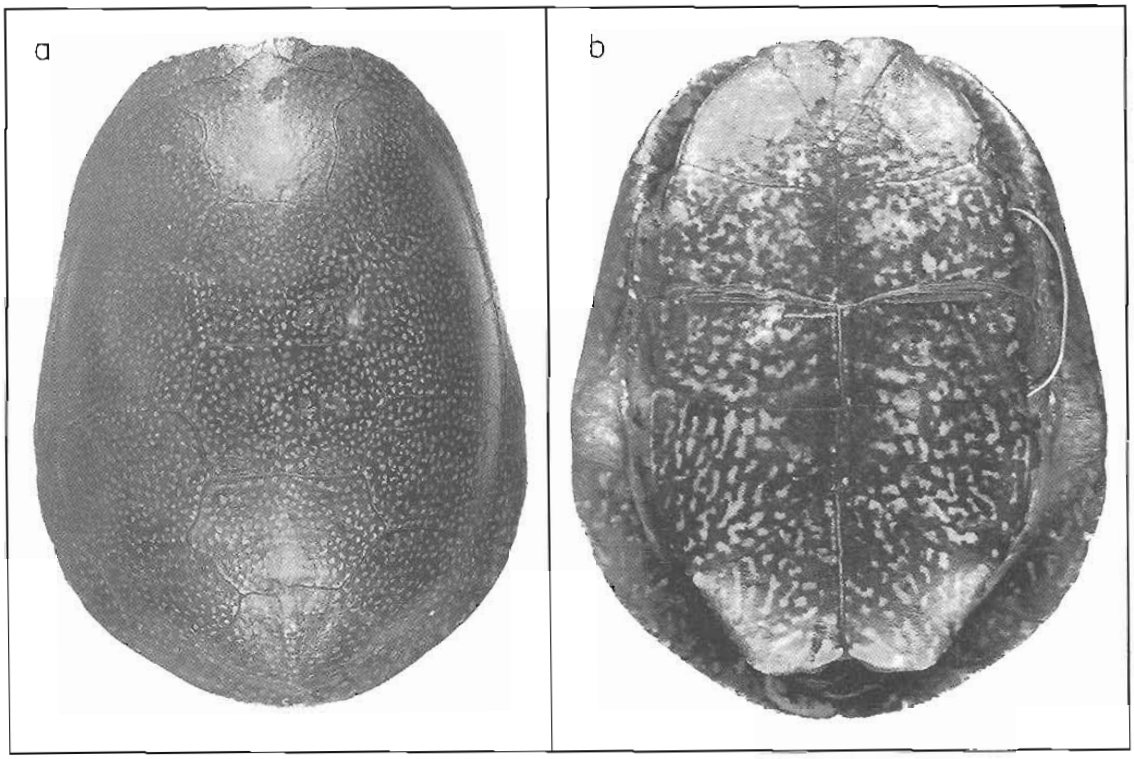


Abb. 16: *E. o. orbicularis* (ZIN 4834), ad. ♂, Aralsee, Kasachstan. a) Dorsal-, b) Ventralansicht.

Punkten. Kehle und Halsunterseite einfarbig gelb. Vorderbeine von vorn überwiegend gelb. Insgesamt entsteht der Eindruck eines breiten gelben Bandes, das die Vorderfläche der Unterarme vom 2. Finger abwärts bedeckt. Oberhalb dieses Bandes liegen auf schwarzem Grund zahlreiche große gelbe Flecke. Carapax länglich, hinten etwas ausladend. Carapaxlänge 123,5 mm, maximale Carapaxbreite an Naht zwischen 7. und 8. Marginale 93 mm. Größte Panzerhöhe 52 mm auf Höhe der Naht zwischen 2. und 3. Vertebrale. Nuchale klein mit nach innen geschwungenen Nähten. Carapaxgrundfarbe schwarz, darauf befinden sich zahlreiche kleine rundliche gelbe Flecke, die regellos angeordnet sind. Plastronlänge 114 mm. Plastron gelb mit großer schwarzer Zentralfigur entlang der Schildnähte (Altersmelanismus). Dunkler Flächenanteil etwa 50 %.

Derivatio nominis: Der Unterartname von lateinisch *oriens*, der Osten, weist darauf hin, daß diese Form die östlichste Subspezies von *E. orbicularis* darstellt.

Variabilität: Carapaxfärbung: Die drei mir vorliegenden Jungtiere (AMNH 88424, Carapaxlänge 8,3 cm; NMW 20320, 9,1 cm; ZMUC-R 2576, 9,8 cm) besitzen einen schwarzen Carapax mit gelben radiären Zeichnungselementen, die bei AMNH 88424 an den distalen Rändern der Costalia zusammenfließen und einen schmalen gelben Ring am Costal-Marginal-Übergang bilden. Eine derartige Färbung kommt wahrscheinlich hin und wieder bei allen Subspezies mit schwarzer Carapaxgrundfarbe vor. Geschlechtsreife ältere ♂♂ und alte ♀♀ zeigen dann eine sehr auffällige, sehr bis extrem fein gelb gesprenkelte Zeichnung auf schwarzem Grund (vgl. Abb. 17a für den Holotypus, altes ♀), wobei der Flächenanteil der Gelbfärbung dominant werden kann. Auf diese ungewöhnliche Färbung wurde schon von BLANFORD (1876), WERNER (1902) und MERTENS (1957) ausdrücklich hingewiesen. Jüngere adulte ♀♀ zeigen dagegen die Jugendfärbung aus auf jedem Schild radiär angeordneten gelben Streifen, wobei auch der gelbe Costal-Marginal-Ring erhalten bleiben kann (vgl. Abbildungen in PRITCHARD, 1967: 83, 1979: 531; ANDERSON, 1979: Fig. 6). Bei einigen Stücken (NMB 10874–75, ♀♀; SMNS 3814:2, 5883, ♂♂; ZIN 14119b, ♀) bleicht die

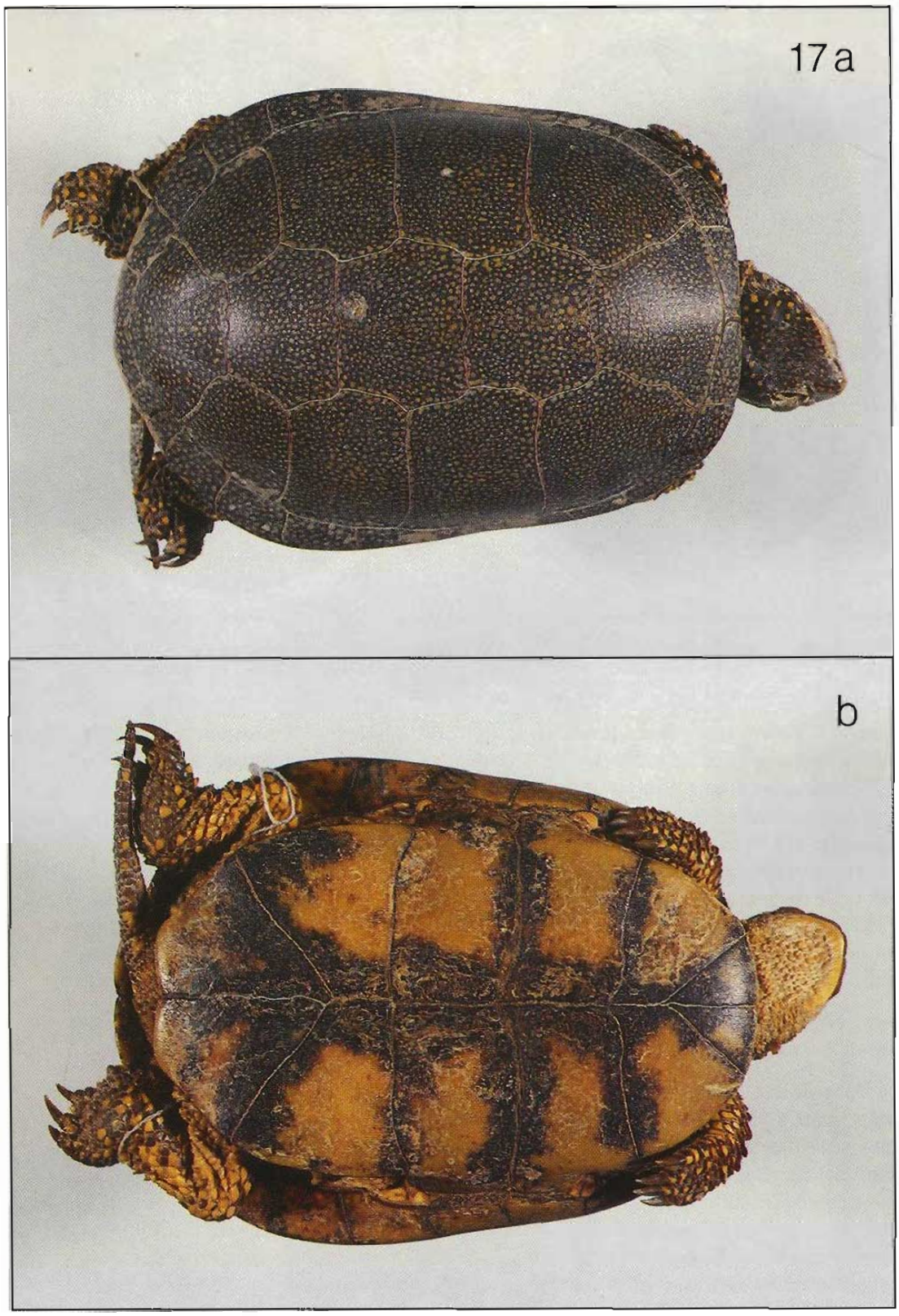


Abb. 17: Holotypus von *E. o. orientalis* subspec. nov. (BMNH 1874.11.23.8), ad. ♀, Bandar-e-Anzali, Provinz Gilan, Iran. a) Dorsal-, b) Ventralansicht.

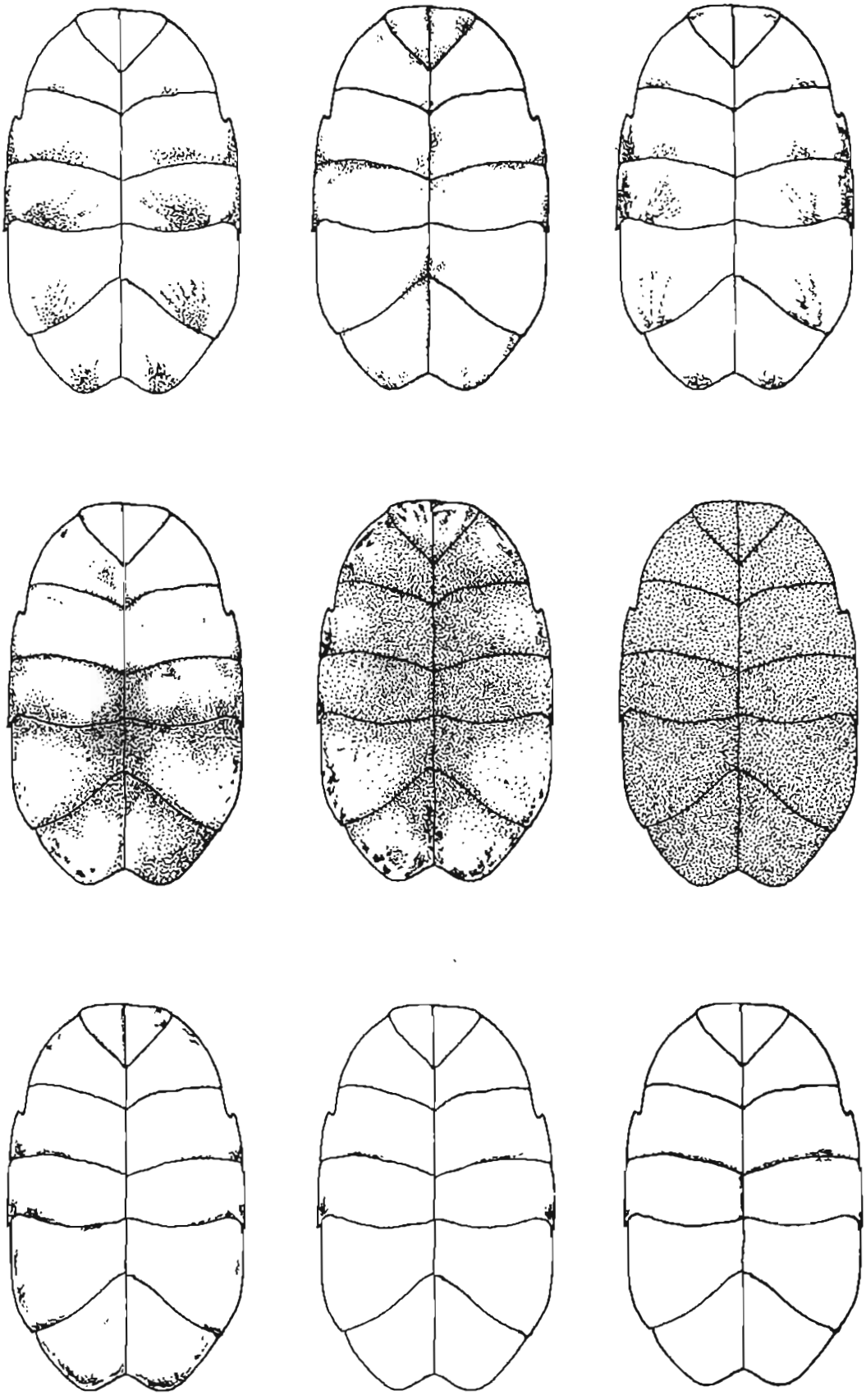
Schwarzfärbung insbesondere auf den Costalia flächig zu gelb oder braungelb aus. Offenbar kommt diese Färbung durch das gelbliche Durchschimmern des weißen Knochenpanzers durch die Hornschilde zustande. Gewöhnlich ist dies nur im Bereich der gelben Carapaxzeichnung der Fall, wodurch Schwarz als Carapaxgrundfarbe erscheint. Verblassen aber die normalerweise den schwarzen Farbeindruck hervorrufenden Melanophoren der Hornschilde zwischen den gelben Zeichnungselementen, kommt es zu derartigen flächigen Aufhellungen. Dieses Verblassen der Schwarzfärbung ist bei *E. o. orientalis* offenbar fakultativ, da auch mehrere mir vorliegende alte Adulttiere eine sehr kräftige schwarze Carapaxgrundfarbe ohne oder nur mit sehr geringen Aufhellungen besitzen (BMNH 1874.11.23.3, 1874.11.23.8, ♀♀; NMW 14562:1–2, ♂, ♀; SMF 73488, ♀; SMF 51458, ♂; SMNS 3814:1, 3, 5966:1, ♂♂). Nur zwei Stücke (NMB 10875, ZIN 14119b, ♀♀) besitzen einen annähernd so stark ausgeblichenen Carapax wie bei *E. o. kurae* üblich.

Plastronfärbung: Die Bauchpanzerfärbung ist bei dieser Unterart ausgesprochen variabel (Abb. 17b, 18). Die Spannweite reicht von Tieren mit einfarbig gelbem Plastron über Zwischenstufen bis hin zu einem vollständig schwarzen Plastron. Offenbar entwickeln einige Exemplare eine altersmelanistische schwarze Plastronfärbung unterschiedlichen Ausmaßes (BMNH 1874.11.23.8, ♀; NMW 14562:2, ♀; SMF 51458, ♂; SMNS 3814:3, 5966:1, ♂♂), während andere Stücke zeitlebens ein gelbes oder fast ganz gelbes Plastron behalten (BMNH 1874.11.23.3, ♀; BMNH 1908.8.7.1, ♂; NMB 10874–75, ♀♀; NMW 14562:1, ♂; SMF 51457, 54872, 61338, 73488, ♀♀; SMNS 3814:1–2, 5883, ♂♂; ZIN 14119a–b, ♀♀).

Weichteilfärbung: Die Kopfoberseite trägt bei Jungtieren und adulten ♀♀ ziemlich kräftige rundliche gelbe Flecke auf schwarzem Grund, wobei die Fleckengröße nach caudal oft zunimmt. Bei geschlechtsreifen ♂♂ wird diese Färbung durch eine oft extrem fein braun-schwarz retikulierte Zeichnung auf der vorderen Kopfoberseite abgelöst, die nach hinten häufig gröber wird. Im Nacken bleiben oft einige auffallende, meist große, schwarz eingefaßte gelbe Flecken erhalten, die rundlich oder auch etwas in die Länge gestreckt sein können (Abb. 19). Kehle, Halsunterseite und meist auch die Unterkieferäste sind ganz auffällig leuchtend gelb gefärbt. Ausnahmen hiervon bilden lediglich drei Tiere: Ein adultes, insgesamt sehr dunkel gefärbtes ♀ (NMW 14562:2) mit einer deutlich schwarz-gelb gefleckten Kehle sowie je ein subadultes Tier (NMW 20320) und ein ♂ (SMF 51458) mit einer ganz leicht hellgrau gefleckten, aber fast schon einfarbig gelben Kehle.

Die Vorderbeine jüngerer Tiere zeigen ein Streifenmuster, das dem von vielen *E. o. hellenica* ähnelt: Oberhalb einer gelben Unterkante liegen auf schwarzem Grund zwei kräftige gelbe Streifen. Darüber befinden sich noch zahlreiche, mehr oder weniger große gelbe Flecke, die zu ein oder zwei Punktreihen oder dünnen gelben Linien angeordnet sein können. Diese Juvenilfärbung bleibt bei den meisten ♀♀ erhalten (Abb. 11e), während sich die Vorderbeine von ♂♂ nach der Geschlechtsreife umfärben. Dabei tritt die schwarze Grundfarbe weitgehend zurück, so daß Gelb ganz klar dominiert. Der ursprüngliche gelbe Doppelstreifen und die gelbe Vorderbein-Unterkante verschmelzen völlig, wodurch die untere Hälfte des Vorderbeines von der Höhe des 2. oder 3. Fingers an abwärts ganz gelb wird. Auch einige alte ♀♀ zeigen eine den ♂♂ gleichartige Färbung (BMNH 1874.11.23.8, SMF 73488, ZIN 14119a; Übergangsfärbung bei ZIN 14119b, Virilisierungseffekt?). ♂♂ neigen aber grundsätzlich zu einer etwas unregelmäßigeren und weniger scharf abgegrenzten Zeichnung als die ♀♀. Der eben für *E. o. orientalis* beschriebene Zeichnungstyp stellt bei *E. o. kurae* in beiden Geschlechtern die normale Vorderbeinfärbung dar (s. u.). Das in Abb. 11 f gezeigte Vorderbein von *E. o. kurae* ist daher auch beispielhaft für gleichartig gezeichnete *E. o. orientalis*.

Augenfarbe im Leben: PRITCHARD (1966) erwähnt bei einem ♂ aus Astara eine rote, für ein ♀ vom selben Fundort eine gelbe Augenfarbe (vgl. die Farbabbildung des wohl damit identischen ♀ in PRITCHARD, 1967: 83 und 1979: 531). Hinsichtlich dieses geschlechtsspezifischen Irisdichromatismus dürfte *E. o. orientalis* somit also zu den in männlichen Geschlecht rotäugigen Unterarten gehören (*E. o. orbicularis, E. o. colchica*, höchstwahrscheinlich auch *E. o. luteofusca, E. o. kurae* und die Form im Amik-Maraş-Graben).



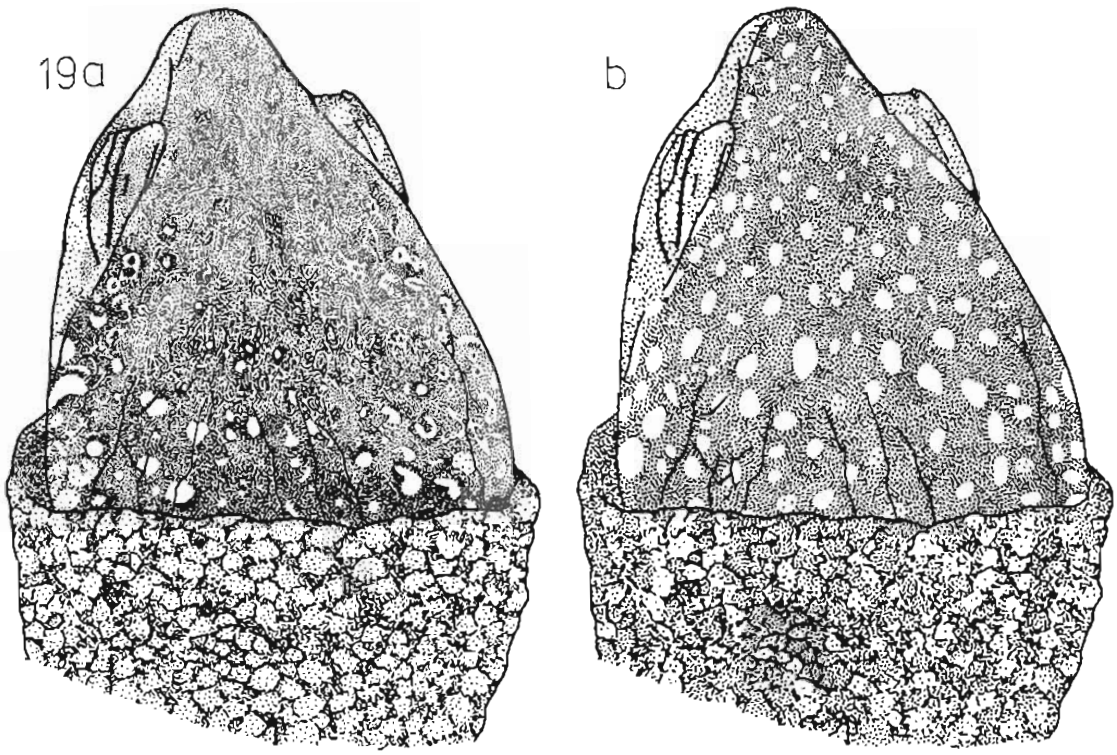


Abb. 19: Kopfzeichnung von *E. o. orientalis*. a) ♂, SMNS 3814:1, b) ♀, SMF 51457.

Verbreitung : Vom Einzugsgebiet des Atrek mit seinen Nebenflüssen Chandyr und Sumbar an der turkmenisch-iranischen Grenze längs der Südküste des Kaspischen Meeres bis zur iranisch-aserbaidshanischen Grenze. Nach Süden hin wird das Verbreitungsgebiet durch das Elburs-Gebirge begrenzt. Im Uzboy-Gebiet (Turkmenien), also schon im Randbereich der Wüste Karakum, existiert ein Reliktvorkommen. *E. o. orientalis* intergradiert mit *E. o. kurae* wahrscheinlich am Fuß des Talysh-Gebirges (Abb. 12).
Detaillierte Verbreitungsangaben bzw. -karten: SCHAMMAKOW (1981) und ATAJEW (1985) für Turkmenien, ANDERSON (1979) für Iran.

Ökologie : Die für die iranischen Vorkommen spärlichen Kenntnisse wurden von ANDERSON (1979) zusammengefaßt. Angaben zu den turkmenischen Populationen finden sich in SCHAMMAKOW (1981), ATAJEW (1985) und ATAJEW & SCHAMMAKOW (1988). Übereinstimmend wird von den turkmenischen Autoren darauf hingewiesen, daß bei syntopen Vorkommen *Mauremys c. caspica* stets dominiert. Erwähnenswert ist, daß *E. o. orientalis* brackige Gewässer zu besiedeln vermag (Uferbereich des Kaspischen Meeres, versalzende Steppenseen des Uzboy). Nach DE FILIPPI (1865: 88, 352) soll im Nordiran zwischen *Mauremys c. caspica* und *E. o. orientalis* eine ökologische Trennung bestehen. *M. c. caspica* soll in fließenden Gewässern mit reinem Süßwasser vorkommen, während *E. o. orientalis* Brackwasser bevorzuge, namentlich das Haff Mordáb (Murdab) bei Bandar-e-Anzali. Diese verschiedene Einnischung konnte von SCHÜZ (pers. Mitt.) während seiner Forschungsaufenthalte in den 1950er Jahren nicht bestätigt werden. ANDERSON (1979)

◀
Abb. 18: Variabilität der Plastronzeichnung von *E. o. orientalis*. Jeweils von links nach rechts:
1. Reihe: ZMUC-R 2576, subad.; SMNS 5883, altes ♂; SMF 51457, ♀.
2. Reihe: SMNS 5966:1; SMF 51458; SMNS 3814:3, alles ♂♂ mit altersmelanistischer Färbung.
3. Reihe: SMNS 3814:1, altes ♂; NMB 10874, junges ♀; NMB 10875, altes ♀.

weist auf ein angebliches Vorkommen auf 2400 m ü.d.M. im Talysh hin (Neur-See, iranisch-aserbaidshanisches Grenzgebiet, Belegexemplare im Naturkundemuseum Teheran). Dabei könnte es sich schon um eine Übergangspopulation zu *E. o. kurae* handeln. Dieser Nachweis, der den absoluten Höhenrekord für die Art darstellen würde, sollte jedoch zurückhaltend bewertet werden, da er alle anderen Maximalangaben zur vertikalen Verbreitung von *E. orbicularis* um rund 700–1000 Höhenmeter übertrifft (Kaukasus, Ost-Georgien: 1500 m, MUSCHELIŠVILI, 1970; Mittlerer Atlas, Marokko: 1700 m, PASTEUR & BONS, 1960; Basilicata, Italien: 1370 m, FRISENDA & BALLASINA, 1990; Nebrodi-Gebirge, Sizilien: 1400 m, FRITZ et al., 1993). Im Kopetdag in Turkmenien erreicht *E. o. orientalis* sogar nur 600 m Höhe (ATAJEW, 1985).

Fundortgruppe 5. Kura-Niederung (Transkaukasische Senke), Kura-Tal + östlicher Abfall des Großen Kaukasus:

***Emys orbicularis kurae* subspec. nov.**

– Westkaspische Sumpfschildkröte –

Material: 42 Exemplare.

Holotypus und Terra typica: NMW 14557:1, ad. ♀, Bank (Bank Promisl) an der Kura-Mündung, Aserbaidshan, V. PIETSCHMANN coll. 1912, Abb. 20.

Paratypen: MCZ 5309, 1 subad. ♂; MTKD 10629, 1 subad. ♀; MTKD 25622, 1 juv.; NMW 14554, 1 ad. ♀; NMW 14555:1–2, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀; NMW 14556, 1 ad. ♀; NMW 14557:2–3, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀; NMW 14558:1–2, 2 ad. ♀♀; NMW 14559:1–3, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀, 1 subad.; NMW 14560:1–3, 1 ad. ♂, 2 ad. ♀♀; NMW 14561:1–2, 2 ad. ♀♀; NMW 14563:1–3, 1 ad. ♂, 2 ad. ♀♀; ZIN 4040a-b, 2 juv.; ZIN 10707a-d, 4 pull.; ZIN 16572, 1 subad. ♀; ZMB 38108, 1 juv.; ZMB 38109, 1 juv.; ZMB 49392, 1 juv.; ZMB 49058, 49579–80, 3 Köpfe von jungen ad. ♀♀; ZMMU-R 328:1–4, 2 ad. ♀♀, 2 juv.; ZMMU-R 1101, 1 juv.; ZMMU-R 1694, 1 ad. ♂ (Panzer).

Fotobelege: 2 Exemplare. 2 ad. ♀♀ (Aserbaidshan), Archiv FRITZ.

Diagnose: Mittelgroße Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte mit einer Carapaxlänge bis zu etwa 14 cm bei ♂♂ und bis zu etwa 16 cm bei ♀♀ (Abb. 2), nach MUSCHELIŠVILI (1970) bei ♀♀ bis zu 18,2 cm. Zeichnet sich durch einen drastischen ontogenetischen Farbwechsel aus (dunkle Jugendphase mit schwarzer Carapaxgrundfarbe, sehr licht gefärbte Adultphase mit einfarbig horngelbem Carapax). Unterscheidet sich von der zu *E. o. kurae* nächstverwandten *E. o. orientalis* durch die wesentlich hellere Adultfärbung sowie die im Mittel deutlich längere Intergularnaht (Abb. 5). Adulti unterscheiden sich von allen Unterarten, außer manchen *E. o. orientalis*, durch die charakteristische, sehr helle Vorderbeinfärbung mit einem breiten gelben Band, das die gesamte Fläche von der Höhe des 2. oder 3. Fingers abwärts einnimmt (Abb. 11 f).

Beschreibung des Holotypus: Kopflänge 35,0 mm, Kopfbreite 26,6 mm. Kopf dorsal mit kräftigen runden, nach caudal größeren gelben Punkten. Kehle und Halsunterseite einfarbig gelb. Vorderbeine von vorn überwiegend gelb mit gleichartiger Zeichnung wie beim Holotypus von *E. o. orientalis*, d. h. an jedem Vorderfuß wird die Vorderfläche vom 2. Finger an abwärts durch ein breites gelbes Band bedeckt. Carapax länglich, hinten etwas ausladend. Carapaxlänge 147,5 mm, maximale Carapaxbreite an Naht zwischen 7. und 8. Marginale 109,5 mm. Größte Panzerhöhe 64 mm auf Höhe der Naht zwischen 2. und 3. Vertebrale. Nuchale klein mit nach cranial konvergierenden Seitennähten. Carapax nahezu einfarbig gelbbraun mit ganz wenigen unauffälligen Rudimenten eines dunkleren Retikulums. Plastronlänge 137 mm. Plastron einfarbig gelb.

Derivatio nominis: Der Unterartname ist abgeleitet vom kaukasischen Fluß Kura, dessen Einzugsgebiet das Hauptareal dieser Subspezies darstellt.

Variabilität: Carapaxfärbung: Die mir vorliegenden Schlüpflinge zeigen bei eintönig braunem Carapax eine gut entwickelte gelbe Halbmondfärbung auf den Marginalia. Der

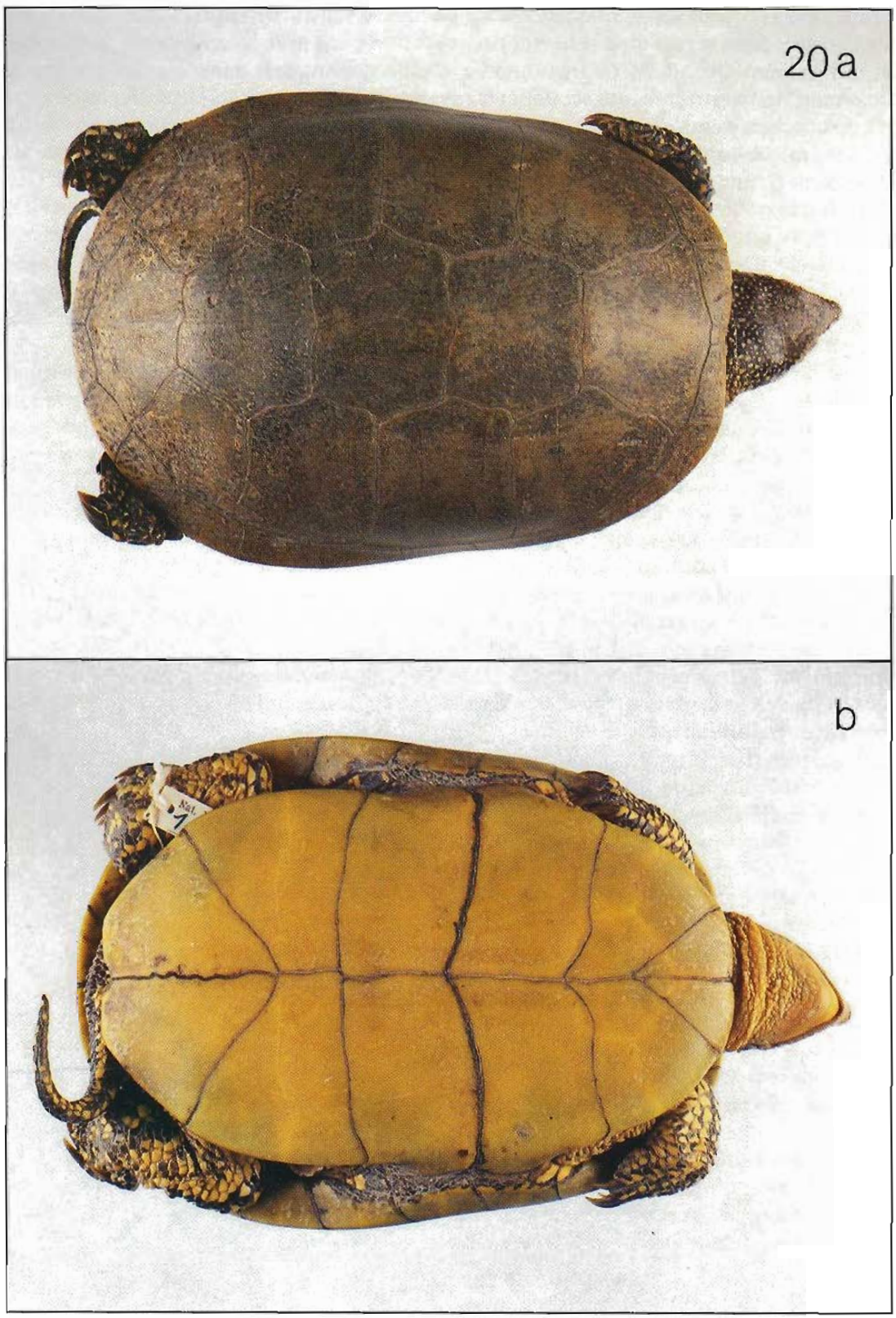


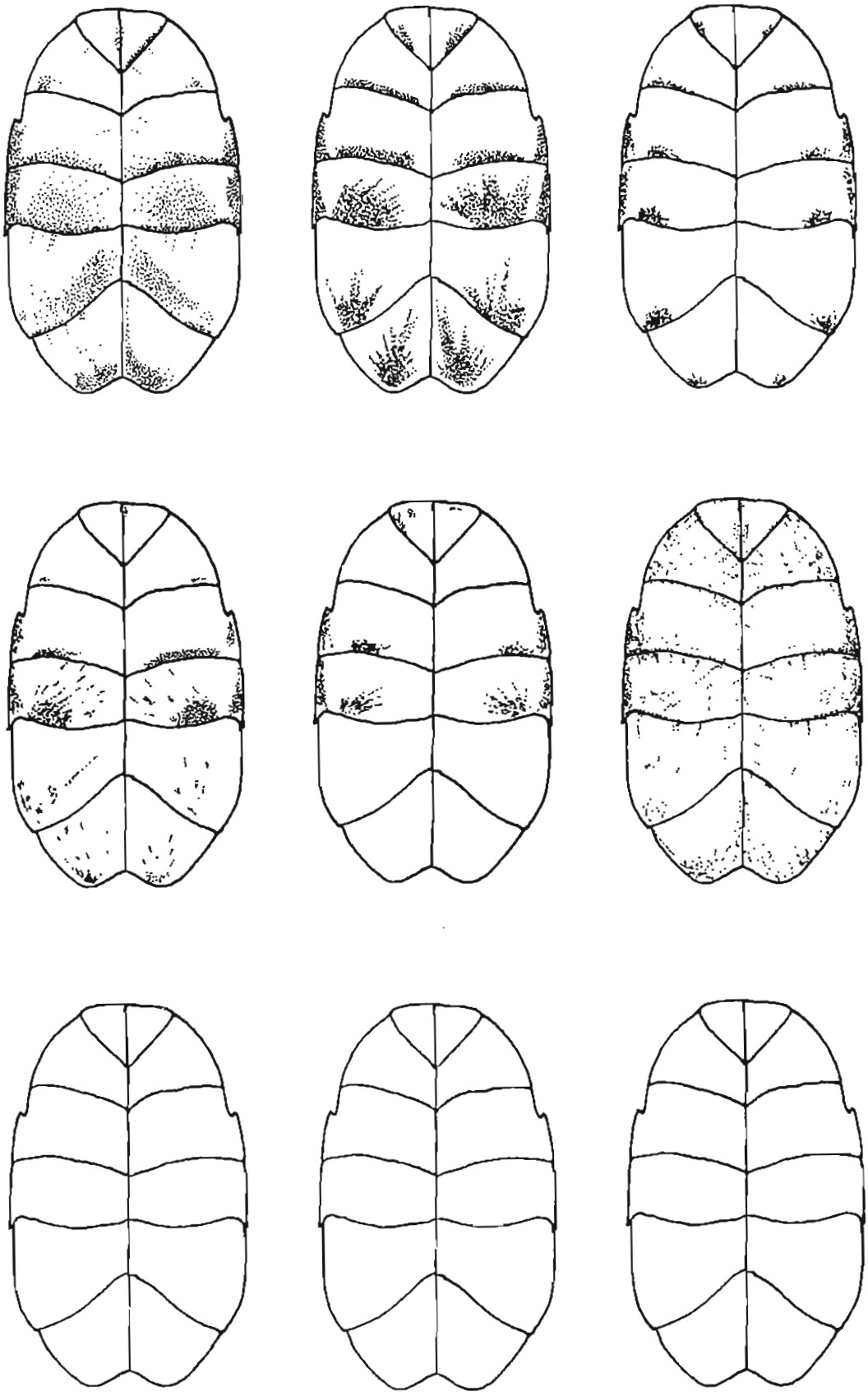
Abb. 20: Holotypus von *E. o. kurae* subspec. nov. (NMW 14557:1), ad. ♀, Bank an der Kura-Mündung, Aserbaidshan. a) Dorsal-, b) Ventralansicht.

Carapax eines Tieres weist zusätzlich einige größere schwarze Tüpfeln auf. Etwas ältere Tiere zeigen dann schon eine sehr intensive Färbung aus groben schwarzen Radiärstreifen auf gelbem Grund. Mit zunehmender Größe dominieren dann immer stärker die schwarzen Radiärstreifen, die schließlich zusammenfließen und als Grundfarbe des Panzers erscheinen. Semiadulte und junge adulte Tiere besitzen daher keine besonders auffällige Carapaxfärbung (mehr oder minder feine gelbe Radiärstrahlen oder -punkte auf schwarzem Grund). ♂♂ und etwas ältere ♀♀ tendieren dabei zu einer eher gepunkteten als gestreiften Färbung. Bei geschlechtsreifen Tieren kommt es dann mit fortschreitendem Alter zu einem drastischen Farbwechsel, der obligat zu sein scheint: die Schwarzfärbung bleicht flächig aus, wodurch die zuvor nur bei den Radiärstreifen bzw. -punkten durchschimmernde Gelbfärbung hervortritt. Dies führt über Zwischenstufen schließlich zu einem nahezu oder sogar völlig einfarbig gelbbraunen Carapax (Abb. 20a, vgl. auch Abb. 11 in FRITZ, 1989: ontogenetische Reihe; Abb. 44 links in MUSCHELIŠVILI, 1970).
Plastronfärbung: Schlüpflinge zeigen die für viele Subspezies typische dunkle, große zentrale Plastronfigur. Diese zerfällt bei älteren Tieren schnell in einzelne, manchmal radiär ausstrahlende dunkle Zeichnungselemente, die jeweils an den hinteren Schildrändern sitzen. Mit fortschreitendem Alter verblaßt die Dunkelfärbung zunehmend. Alle adulten Tiere mit hellem Carapax besitzen ein einfarbig gelbes Plastron (Abb. 20b, 21).
Weichteilfärbung: Die mir vorliegenden Schlüpflinge und Jungtiere weisen keine ausgeprägten Unterschiede zu gleichgroßen *E. o. hellenica* oder *E. o. orientalis* auf. Bei Jungtieren und jüngeren adulten ♀♀ zeigt die Kopfoberseite runde, oft große gelbe Flecke auf schwarzer Grundfarbe. Ältere ♀♀ neigen zu einer feineren gelben Zeichnung, die zur Schnauzenspitze hin retikuliert erscheinen kann. Ausgefärbte ♂♂ zeigen eine insgesamt retikulierte, jedoch recht grobe und kontrastreiche Färbung (Abb. 22).
Während bei Jungtieren und subadulten Tieren die gelbe Kehle einige größere schwarze Flecken tragen kann, ist bei allen älteren Tieren die Kehle und Halsunterseite einfarbig, sehr kräftig gelb gefärbt.
Die Vorderbeinzeichnung jüngerer Exemplare entspricht völlig dem oben für Jungtiere und ♀♀ von *E. o. orientalis* beschriebenen Zeichnungstyp (kräftiger gelber Doppelstreifen auf schwarzem Grund). Adulte Exemplare beiderlei Geschlechtes zeigen dagegen ausnahmslos die in Abb. 11 f dargestellte, sehr helle Vorderbeinfärbung, die oben schon für *E. o. orientalis*-♂♂ eingehend beschrieben wurde.
Durch die sehr hellen Weichteil-Unterseiten und das gelbe Plastron zeigen adulte *E. o. kurae* in Ventralansicht eine sehr auffällige, einfarbig gelbe Färbung (Abb. 20b).
Augenfarbe im Leben: Bei ♂♂ unbekannt. Die beiden lebenden ♀♀, von denen mir Farbbilder vorliegen, besitzen eine gelbe Iris ohne schwarzen Querbalken.

Verbreitung: Im Kura-Tal und seinen Seitentälern (Alazani, Iori und kleinere Nebenflüsse) etwa von Gori an ostwärts bis zur Kura-Mündung, von dort aus entlang der Küste des Kaspischen Meeres nordwärts über den Fluß Samur bis in das östliche Kaukasusvorland (Gegend von Makhachkala, Dagestan). Intergradiert mit *E. o. orbicularis* im Kaukasusvorland in den Einzugsbereichen der Flüsse Terek, Kuma und Sal (Abb. 12). Status der Populationen südlich der Kura-Mündung unklar, wahrscheinlich intergradiert *E. o. kurae* mit *E. o. orientalis* im Talysh-Gebiet. *E. o. kurae* fehlt im Araxes-Tal völlig und kommt nur in der Kura-Araksinsker Niederung vor, dort allerdings sehr häufig. Nach DAL (1954: 298) erreicht sie ausschließlich im Tal des Agstev, einem Nebenfluß der Kura, armenischen Boden.

▶

Abb. 21: Variabilität der Plastronzeichnung bei *E. o. kurae*. Jeweils von links nach rechts:
1. Reihe: ZIN 16572, subad.; NMW 14559:3, subad.; NMW 14560:1, junges ♂.
2. Reihe: NMW 14563:1, junges ♂; NMW 14558:1, junges ♀; NMW 14555:1, junges ♂.
3. Reihe: NMW 14557:2, ♀; ZMMU-R 328:1, ♀; NMW 14557:3, ♂.



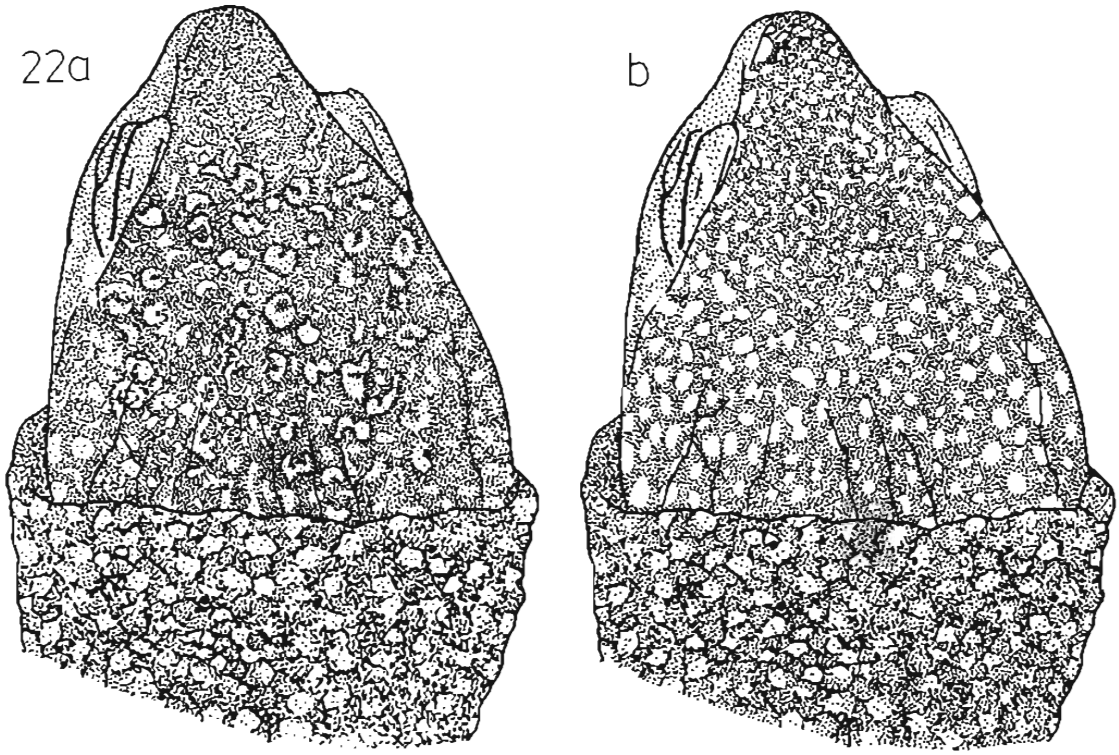


Abb. 22: Kopfzeichnung von *E. o. kurae*. a) ♂, NMW 14555:1, b) ♀, NMW 14557:2.

Detaillierte Verbreitungsangaben bzw. -karten, die ganz oder teilweise auf *E. o. kurae* zu beziehen sind: DAL (1954) für Armenien, MUSCHELIŠVILI (1970) für Ost-Georgien, BANNIKOW et al. (1977) für die ehemalige UdSSR, ALEKPEROW (1978) für Aserbaidshan.

Ökologie: Durch die eingehenden Untersuchungen von BANNIKOW (1951) vor allem im Gebiet der Samur-Mündung, Dagestan, und die ergänzenden Daten von ALEKPEROW (1978) für Aserbaidshan und MUSCHELIŠVILI (1970) für Ost-Georgien ist *E. o. kurae* in ökologischer Hinsicht die am besten bekannte Unterart der Sumpfschildkröte. *E. o. kurae* besiedelt bevorzugt stehende und langsam fließende Gewässer in der Halbwüste sowie in der Steppen- und Waldzone, fehlt aber auch in schnell fließenden Gewässern nicht (BANNIKOW, 1951; MUSCHELIŠVILI, 1970; ALEKPEROW, 1978). MUSCHELIŠVILI (1970) weist explizit darauf hin, daß *E. o. kurae* brackige Gewässer bewohnen kann. ALEKPEROW (1978) bezeichnet sie dagegen als Bewohnerin von Süßgewässern. Bei ungünstigen Umweltbedingungen wandert *E. o. kurae* offenbar weit über Land. ALEKPEROW (1978) traf sie im Frühjahr in der Milsker Steppe in 7–8 km Entfernung vom nächsten Gewässer an. In Ost-Georgien kommt *E. o. kurae* bis zu einer Höhe von 1500 m (MUSCHELIŠVILI, 1970), im armenischen Agstev-Tal bis zu 960 m (DAL, 1954) und in Aserbaidshan bis zu 1000 m ü.d.M. vor (ALEKPEROW, 1978). Nach MUSCHELIŠVILI (1970) erreicht die Sumpfschildkröte in Ost-Georgien wesentlich geringere Populationsdichten als *Mauremys c. caspica*.

Fundortgruppe 6. Östliches und mittleres Kaukasusvorland:
Intergrades zwischen ***Emys o. orbicularis*** und ***E. o. kurae***

Material: 7 Exemplare. SMF 7608, 1 subad. (Mumie); ZIN 5238, 1 pull.; ZMMU-R 782, 795, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀ (beides Panzer); ZMMU-R 42–43, 1 ad. ♂, 1 ad. ♀ (Stopfpräparat und Panzer); ZMMU-R 44, 1 ad. ♂ (Panzer).

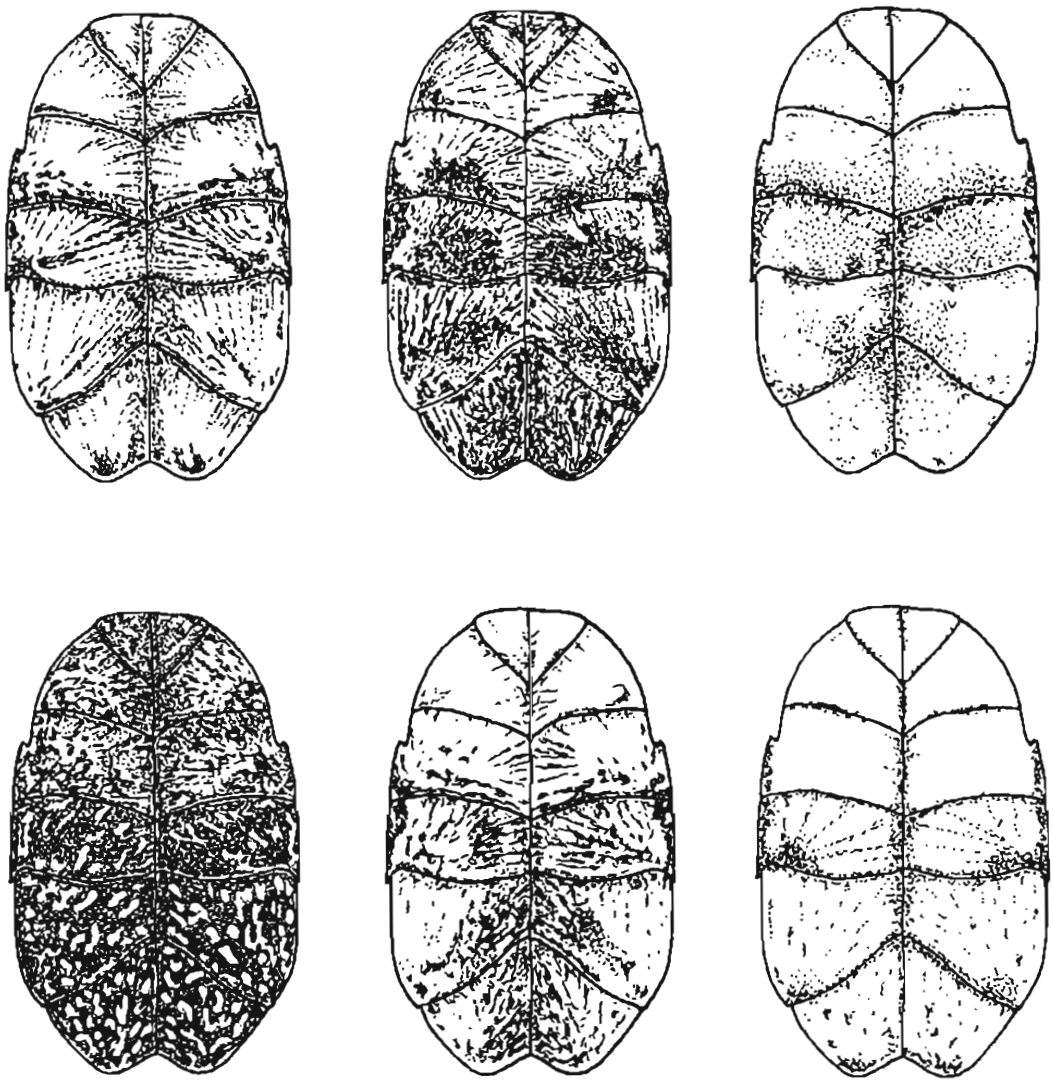


Abb. 23: Variabilität der Plastronzeichnung bei *E. orbicularis* aus dem östlichen und mittleren Kaukasusvorland. Jeweils von links nach rechts:
1. Reihe: ZMMU-R 878, junges ♀; ZMMU-R 782, ♀; ZMMU-R 783, altes ♀.
2. Reihe: ZMMU-R 790, ♂; ZMMU-R 795, ♂; ZMMU-R 44, ♂.

Fotobelege: 3 Exemplare. 1 ad. ♂, 2 ad. ♀♀ (Panzer, ZMMU-R 783, 790, 878, Fundort 15 in Abb. 1), Archiv FRITZ.

Variabilität: In der Gegend von Makhachkala ist ein scharfer Bruch im Erscheinungsbild der mir vorliegenden Sumpfschildkröten festzustellen. Bei den Stücken von der Samur-Mündung und auch noch teilweise aus der Umgebung von Makhachkala handelt es sich eindeutig um völlig charakteristische *E. o. kurae* (ZMMU-R 328:1–4, 1101, 1694). So zeigen die adulten Stücke ZMMU-R 328:1–2 eine verblassende Dunkelfärbung des Carapax, ZMMU-R 1694 weist einen einfarbig gelbbraunen Carapax auf. Nahe der Terek-Mündung kommen dagegen ziemlich dunkel gefärbte, etwas kräftigere Tiere vor, die schon deutlich an *E. o. orbicularis* erinnern (ZMMU-R 42–43). Das Material aus dem Bereich der Flüsse Kuma und Sal ist noch dunkler gefärbt (SMF 7608, ZMMU-R 782–83, 790, 795, 878). Die Carapaxlängen liegen zwischen 11,3 cm bis knapp 14 cm bei den ♂♂ und 12,7 bzw. 16,3 cm bei den ♀♀. Das einzige vollständige Adulttier (ZMMU-R 42), ein ♂ mit fast 14 cm Carapaxlänge, besitzt im Unterschied zu der sehr dunklen *E. o. orbicularis* jedoch fast einfarbig gelbe Beine und einen genauso hell gefärbten Schwanz. Dieses Stück zeigt außerdem, ge-

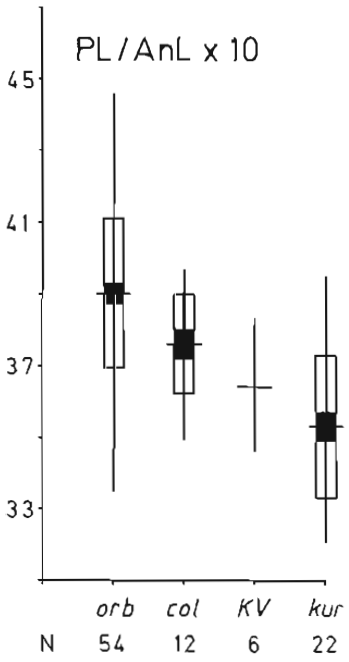


Abb. 24: DICE-LERAAS-Diagramm zur Variabilität des Index PL/AnL × 10 (Plastronlänge/Interanalnahtlänge × 10) bei *E. o. orbicularis* (*orb*), *E. o. colchica* (*col*), Sumpfschildkröten aus dem östlichen und mittleren Kaukasusvorland (Fundortgruppe 6, KV) und *E. o. kurae* (*kur*).

nau wie ein Panzer aus der Umgebung von Makhachkala (ZMMU-R 44), ziemlich viel gelbe Färbungsanteile auf dem Carapax. Auch die anderen Exemplare von Fundortgruppe 6 machen von der Carapaxfärbung her einen etwas helleren Eindruck, als es bei *E. o. orbicularis* die Regel ist. Die Plastronfärbung (Abb. 23) ist dagegen bis auf ZMMU-R 44 ziemlich dunkel und wäre für *E. o. orbicularis* nicht weiter auffällig. Vom nördlichsten Fundort Dzhurak Sal (Abb. 1: Fundort 15) befindet sich eine Serie von über 100 Exemplaren in der Sammlung des Zoologischen Museums Moskau, die in Kürze detailliert bearbeitet werden soll (FRITZ, ORLOWA & KUZMIN, in Vorb.). Nach vorläufigen Befunden vermittelt diese Population zumindest hinsichtlich der Größe zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. kurae*. Besonders erwähnenswert ist, daß sich die mir vorliegenden Exemplare des östlichen und mittleren Kaukasusvorlandes auch hinsichtlich des Index PL/AnL × 10 perfekt intermediär zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. kurae* verhalten. Dasselbe gilt allerdings auch für *E. o. colchica* (Abb. 24). Aufgrund des insgesamt intermediären Eindruckes zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. kurae* fasse ich hier die Sumpfschildkröten des östlichen und mittleren Kaukasusvorlandes als Intergrades zwischen diesen beiden Unterarten auf.

4. Diskussion und zur Zoogeographie von *Emys orbicularis* im pontokaspischen Gebiet

Von *E. o. colchica* konnte ich bislang vergleichsweise wenige Stücke untersuchen. Insbesondere ist zu betonen, daß mir nur drei ♀♀ zur Verfügung standen, von denen zwei noch dazu als Intergrades zu *E. o. luteofusca* aufzufassen sind (MHNG 2006.55, RMNH 24108, vgl. FRITZ, 1993a). Deshalb kann in dieser Arbeit nur eine vorläufige Beschreibung gegeben werden, die ergänzt werden muß, sobald mehr Material zur Verfügung steht.

Neben den schon in FRITZ (1993a) geäußerten und unten nochmals diskutierten zoogeographischen Argumenten sprechen noch weitere Gründe für die subspezifische Eigenständigkeit von *E. o. colchica*, obwohl diese Unterart besonders zu *E. o. orbicularis* relativ schwach abgegrenzt erscheint. Als alternative Entstehungshypothese für die *E. o. colchica* zugeordneten Populationen böte sich nämlich an, sie als Übergangsform in einer sekundären Intergradationszone zwischen *E. o. orbicularis* und einer benachbarten pontokaspischen Subspezies aufzufassen (krim-kaukasische *E. o. hellenica*, *E. o. luteofusca* oder ost-

transkaukasische Taxa, letzteres habe ich in FRITZ, 1992 vermutet). Gegen einen jungen Austausch mit den osttranskaukasischen Subspezies (*E. o. kurae, E. o. orientalis*), wie in FRITZ (1992: Abb. 14–15) angenommen, spricht jedoch, daß das östliche und zentrale Araxes-Tal und das Gebiet um die Wasserscheide zwischen Rioni und Kura (die einzig möglichen Besiedelungspforten) nicht von *E. orbicularis* bewohnt werden (DAL, 1954; BANNIKOW et al., 1977; ALEKPEROW, 1978). Im westlichen Einzugsbereich des Araxes finden sich dagegen völlig charakteristische *E. o. colchica* (FRITZ, 1993a, Beleg: MHNG 2006.57), die keinerlei Ähnlichkeit zu *E. o. kurae* oder *E. o. orientalis* zeigen.

E. o. orientalis scheidet für eine mögliche Vermischung mit *E. o. orbicularis*, die zur Entstehung von *E. o. colchica* geführt haben könnte, ohnehin aus. *E. o. colchica* verhält sich weder vom Gesamthabitus noch hinsichtlich des Index PL/GuL × 10 intermediär zwischen diesen beiden Subspezies (Abb. 5). Auch die in Zentralanatolien durch das Pontische Gebirge weitgehend abgeschirmte, sehr stark differenzierte *E. o. luteofusca* kommt nicht in Frage. Sollte der Ursprung von *E. o. colchica* in einer Vermischung krim-kaukasischer *E. o. hellenica* mit *E. o. orbicularis* zu suchen sein, wäre theoretisch eine morphologische Ähnlichkeit der kolchischen Sumpfschildkröten mit Tieren aus den beiden europäischen Intergradationszonen zwischen *E. o. hellenica* und *E. o. orbicularis* (Südosteuropa, Po-Ebene, FRITZ, 1992) zu erwarten. Dies ist nicht der Fall. Somit scheint (zumindest ein junger, also postglazialer) Ursprung von *E. o. colchica* aufgrund von Intergradationsprozessen unwahrscheinlich und ihre subspezifische Abtrennung gerechtfertigt.

Die Herpetofauna der westkaukasischen Kolchis besitzt kaum Übereinstimmungen mit derjenigen der Transkaukasischen Senke, und so finden sich in beiden Regionen auch verschiedene Subspezies von *E. orbicularis:* Im westlichen Transkaukasus *E. o. colchica,* im östlichen *E. o. kurae*. Hier spiegeln sich die grundlegenden naturräumlichen Unterschiede zwischen beiden Gebieten und eine verschiedene Besiedelungsgeschichte beeindruckend wider: Während die inselartige Kolchis mit ihrem feuchtwarmen, teilweise subtropischen Klima eine ausgesprochene Fauna des Arboreals mit einigen miozänen Reliktformen, aber auch jüngeren, subspezifisch differenzierten Endemiten besitzt (TUNIYEV, 1990; zu den jüngeren Endemiten ist auch *E. o. colchica* zu zählen), weist die Transkaukasische Senke eremische Faunenelemente auf. Sie sind selten taxonomisch differenziert und stehen in Verbindung mit den Hauptarealen der jeweiligen Arten in den weiten mittelasiatischen Steppen. Eine Ausnahme stellt die endemische Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte, *E. o. kurae*, dar, die nicht zuletzt aufgrund ihrer Ähnlichkeit zu *E. o. hellenica* als Faunenelement des mediterranen Arboreals aufzufassen ist. Als aquatische Form war sie durch den mindestens seit dem Pleistozän bestehenden Steppen- und Halbwüstencharakter des Lebensraumes, genau wie eine ganze Reihe in Kura und Araxes endemischer Cypriniden, zwangsläufig Isolations- und damit verbunden Differenzierungsprozessen unterworfen, die für echte eremische bzw. terrestrische Arten überhaupt nicht existieren (vgl. BANARESCU, 1960; FRENZEL, 1960, 1968).

Das auf das Kura-Tal, die Transkaukasische Senke und den östlichen Abfall des Großen Kaukasus beschränkte Areal von *E. o. kurae* deckt sich in diesen Gebieten weitgehend mit der Verbreitung von *Mauremys c. caspica, Testudo graeca ibera, Stellio caucasius, Ophisaurus a. apodus, Eumeces schneideri, Eremias velox, Erem. arguta deserti, Lacerta strigata, Ophisops elegans, Typhlops vermicularis, Eryx jaculus, Eirenis collaris, Eir. modestus, Coluber ravergieri, Elaphe dione, El. quatuorlineata sauromates, Malpolon monspessulanus insignitus, Telescopus fallax iberus* und *Daboia lebetina obtusa* (vgl. die Verbreitungskarten in BANNIKOW et al., 1977). Zu dieser Gruppe sind des weiteren auch die Reliktvorkommen von *Ablepharus pannonicus* im Kura-Tal zu rechnen. Viele dieser Arten besiedeln aber im Unterschied zu *E. o. kurae* auch das Gebiet des Araxes. Insgesamt sind diese Arten als Elemente einer echten Steppenfauna zu bewerten, die mit einzelnen Gebirgsformen und ostmediterranen Spezies durchsetzt ist. Viele Steppenarten sind mittelasiatisch-turanoeremischen Ursprungs und erreichten die Transkaukasische Senke

durch Umwanderung des Kaspischen Meeres von Süden oder Norden her. Andere Arten, wie gerade *E. orbicularis* oder auch *El. quatuorlineata, M. monspessulanus, T. fallax* und *L. strigata* sind dagegen von Westen her eingewanderte, ursprünglich ostmediterrane Faunenelemente, die sich erst sekundär an die Verhältnisse des Steppen-Lebensraumes angepaßt haben.

Von *E. o. kurae* abzuleiten ist eindeutig die nordiranische *E. o. orientalis,* deren Vorfahren von der Transkaukasischen Senke aus die Südküste des Kaspischen Meeres besiedelt haben müssen. Die Differenzierung zwischen *E. o. orientalis* und *E. o. kurae* wurde mit Sicherheit durch die plio-pleistozänen Wechsel zwischen Hoch- und Tiefständen des Kaspischen Meeres und die pleistozänen Klimaschwankungen stark begünstigt (vgl. DE LATTIN, 1967), die zu wiederholten Disjunktionen zwischen den Populationen im heutigen Nordiran und in der Transkaukasischen Senke geführt haben müssen. Es kann davon ausgegangen werden, daß auch andere ostmediterrane Faunenelemente im Nordiran eine gleichartige Besiedelungs- und Entstehungsgeschichte aufweisen. Hier sind beispielsweise namentlich *Triturus karelinii, Testudo graeca ibera, L. strigata, M. monspessulanus insignitus, El. quatuorlineata sauromates* und die aus *El. longissima* hervorgegangene *El. persica* aufzuführen, wobei bei diesen Taxa vermeintlich fehlende spezifische oder subspezifische Differenzierungen vielleicht nur Ausdruck eines Untersuchungsdefizits sind.

Das Reliktvorkommen von *E. o. orientalis* im turkmenischen Uzboy-Gebiet wurde wahrscheinlich erst durch die zunehmende Aridisierung Mittelasiens im Postglazial vom Einzugsbereich des Atrek bzw. dem an der Südostecke des Kaspischen Meeres beginnenden Hauptareal von *E. o. orientalis* abgeschnitten. Offenbar bestand aber niemals Kontakt zu den Vorkommen der Nominatform im Gebiet des Aralsees, da sowohl die mir vorliegenden *E. o. orientalis* aus dem Uzboy-Gebiet (ZIN 14119a–b) als auch die *E. o. orbicularis* aus der Gegend des Aralsees (ZIN 70, 4834, vgl. Abb. 16) und von der Mangyshlak-Halbinsel (ZIN 74) keinerlei Einschläge der jeweils anderen Unterart zeigen. Wahrscheinlich intergradiert *E. o. orientalis* dagegen mit *E. o. kurae* im Talysh-Gebiet. Das einzige mir von dort vorliegende adulte Stück (ZIN 13511) ist ein noch nicht ausgefärbtes junges ♂. Ob seine ziemlich helle Carapaxfärbung tatsächlich richtig als intermediäres Merkmal interpretiert ist, wie in der Verbreitungskarte (Abb. 12), wird erst in Zukunft anhand weiteren Materials zu entscheiden sein.

Ursprünglich vermutete ich, die zu *E. o. orbicularis* nächstverwandte Unterart sei *E. o. hellenica* (FRITZ, 1992). *E. o. hellenica* weist aber hinsichtlich der Kopfproportionen und des Index PL/AnL × 10 wesentlich größere Übereinstimmungen mit *E. o. orientalis* und *E. o. kurae* als mit *E. o. orbicularis* auf (Abb. 3–4, 8). *E. o. hellenica* erinnert auch in der Größe (Abb. 2) und in der Weichteilfärbung durch den gleichartigen, strengen Sexualdimorphismus und die gelbe Kehle mehr an die beiden osttranskaukasischen Unterarten. Dies deutet auf eine nähere Verwandtschaft zu diesen Subspezies hin. Vermutlich bilden alle drei, *E. o. hellenica, E. o. kurae* und *E. o. orientalis,* eine Unterartengruppe ostmediterranen Ursprungs, die der osteuropäisch-nordpontischen *orbicularis*-Gruppe (*E. o. orbicularis, E. o. colchica, E. orbicularis* subspecies „D" aus dem türkisch-syrischen Amik-Maraş-Graben, vgl. FRITZ, 1993a) gegenüberzustellen ist.

Die gemeinsame Vorläuferform sowohl der *hellenica*- als auch der *orbicularis*-Gruppe muß im späten Tertiär im osteuropäisch-westasiatischen Tiefland nördlich der Paratethys gelebt haben. Es erscheint plausibel, die von CHKHIKVADZE (1983, 1989) aus wenig überzeugenden Gründen in die rezent rein nearktische Gattung *Emydoidea* eingeordneten Fossilien („*Emydoidea*" *tarashchuki* CHKHIKVADZE, 1980: oberes Sarmat, „*Emydoidea*" *tasbaka* CHKHIKVADZE, 1989: frühes Sarmat, *Praehipparion*-Fauna?) genauso wie die mäotische *Emys sukhanovi* CHKHIKVADZE, 1983 aus der Ukraine, Ostgeorgien und Kasachstan in die Verwandtschaft dieses Vorläufers einzuordnen. Die *hellenica-Gruppe* und auch die sehr eigenständige zentralanatolische *E. o. luteofusca* sind als Abkömmlinge die-

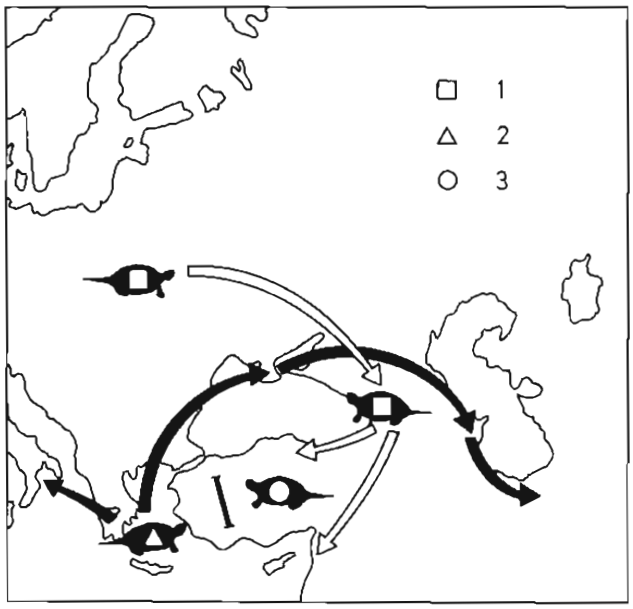


Abb. 25: Prinzipielle Ausbreitungswege der *orbicularis*- (weiße Pfeile) und der *hellenica*-Gruppe (schwarze Pfeile) von *E. orbicularis* (schematisch). 1: *orbicularis*-Gruppe, 2: *hellenica*-Gruppe, 3: Vorläufer von *E. o. luteofusca*. In Anatolien werden die *hellenica*-Gruppe und der Vorläufer von *E. o. lutoefusca* durch die Barriere des Westanatolischen Berglandes voneinander getrennt. Bei der *orbicularis*-Gruppe sind nur nach Süden gerichtete Ausbreitungswege eingezeichnet.

ses Vorläufers zu bewerten, die im oberen Tertiär nacheinander auf der von Tethys und Paratethys umschlossenen kleinasiatisch-balkanischen Halbinsel entstanden. Sie erlangte in dieser Zeit wiederholt über die Alpen-Dinariden-Brücke Kontakt zu dem nördlich der Paratethys gelegenen Europa, wodurch sich mehrmals Besiedelungsmöglichkeiten ergaben (STEININGER et al., 1985). *E. o. luteofusca* geht (genau wie das stark differenzierte, alte europäische Faunenelement der anatolischen Ichthyofauna; KOSSWIG, 1973) auf eine frühe Besiedelungswelle zurück. Im sich später auffaltenden Westanatolischen Bergland entstand für diese Formen eine geographische Barriere, die einen Austausch mit später erneut von Westen her einwandernden Populationen wirksam unterband und eine Eigenentwicklung gestattete (vgl. KOSSWIG, 1951, 1955, 1964, 1973; FRITZ, 1993a). Vielleicht spielte als trennender Faktor auch die im mittleren bis späten Torton stattgefundene Transgression eine Rolle, die zu einer zeitweisen Flutung der Ägäis führte (vgl. STEININGER et al., 1985). Die *hellenica*-Gruppe entstand als Resultat einer solchen jüngeren Besiedelungswelle im Gebiet des Südbalkans bzw. der heutigen Ägäis und breitete sich später über die Krim bis an die Südwest- und Südküste des Kaspischen Meeres aus, wo sich *E. o. kurae* und *E. o. orientalis* differenzierten (Abb. 25).

Die rezenten krim-kaukasischen Vorkommen von *E. o. hellenica* müssen allerdings auf einer späteren Neukolonisation beruhen, da auf der Krim während der kältesten Glazialperioden (Elster/Mindel- und Saale/Riß-Kaltzeit) thermophile Reptilien wie die Sumpfschildkröte zweifellos ausgelöscht wurden. Andererseits sind aber die auffälligen Abweichungen krim-kaukasischer *E. o. hellenica* im Vergleich zu anderen Populationen dieser Unterart bei den Indizes PL/HumL × 10 und PL/PecL × 10 (Abb. 6–7) als Hinweis auf eine lange Isolation des krim-kaukasischen Vorkommens zu verstehen. In diesem Zusammenhang sind die von FRENZEL (1960) auf das letzte Glazial datierten subfossilen Funde von Sumpfschildkröten von der Krim (Fuß des Jaila-Gebirges unweit Simferopol; KHOSATZKY, 1946) von Interesse. Demnach müßte während der Weichsel-Vereisung (Würm) ein Reliktvorkommen von *E. o. hellenica* auf der Krim bestanden haben, eine Möglichkeit, die auch ich explizit nicht ausgeschlossen habe (FRITZ, 1992). Jedoch ist die Altersangabe

von FRENZEL (1960) problematisch. KHOSATZKY (1946) selbst schreibt seine Funde zwar dem Paläolithikum zu. Er nennt aber als Fundstratum eine Kulturschicht aus dem Tardenoisien. Somit ergibt sich für die Fossilien ein mesolithisches Alter und sie sind im frühen Postglazial (Boreal) anzusiedeln (vgl. REINERTH, 1926; TSCHUMI, 1949; KINDER & HILGEMANN, 1974). Daher sind sie nicht als eindeutiger Beleg für ein würmglaziales Überdauern von *E. o. hellenica* auf der Krim verwendbar, sondern lassen sich genau so gut als Zeugen einer mit einer Klimaverbesserung einhergehenden Radiation vom südbalkanischen Refugium aus interpretieren (vgl. FRITZ, 1992).

Im osteuropäisch-nordpontischen Bereich schließen sich an die oben erwähnten miozänen Fossilien eine ganze Reihe jüngerer, pliozäner Fossilfunde an: *Emys semjonovi* CHKHIKVADZE, 1983 (mittleres Pliozän, Ukraine), *Emys antiqua* KHOSATZKY, 1956 (mittleres bis oberes Pliozän, Kaukasusvorland, Ukraine, Polen, Moldavien, wahrscheinlich auch Rumänien und Slowakei, vgl. CHKHIKVADZE, 1983; MŁYNARSKI, 1966, 1984) und *Emys wermuthi* MŁYNARSKI, 1956 (mittleres Pliozän, Polen, vgl. MŁYNARSKI, 1956, 1980, 1984). Zahlreiche noch jüngere Fossilien aus dem oberen Pliozän werden dann bereits *E. orbicularis* zugeordnet (für Übersichten vgl. CHKHIKVADZE, 1983 für die ehemalige UdSSR; MŁYNARSKI, 1966, 1980 und ULLRICH & MŁYNARSKI, 1978 für Mittel-Osteuropa). Allerdings wird teilweise auch schon *E. antiqua* als allochrone Subspezies von *E. orbicularis* betrachtet, so in der Originalbeschreibung (KHOSATZKY, 1956), oder sogar nomenklatorisch gar nicht von der rezenten Art unterschieden (z. B. MŁYNARSKI, 1966, 1984). Alle diese Fossilien sind in der unmittelbaren Verwandtschaft der Vorfahren der *orbicularis*-Gruppe anzusiedeln, wobei MŁYNARSKI (1980, 1984) jedoch *E. wermuthi* explizit den Status einer eigenständigen Lokalform einräumt. Jedenfalls verlief die nach Süden gerichtete Ausbreitung der *orbicularis*-Gruppe von einem osteuropäisch-nordpontischen Radiationszentrum ganz analog wie schon in FRITZ (1992) für *E. o. orbicularis* angegeben (siehe auch Abb. 25). Sie fand jedoch wahrscheinlich schon wesentlich früher, nämlich im Pliozän statt. *E. o. colchica* dürfte sich im endemitenreichen Westkaukasus (vgl. TUNIYEV, 1990) differenziert haben, von wo aus sie sich später über den türkischen Fluß Çoruh und das westliche Araxes-Tal bis in die Einzugsbereiche von Euphrat und Tigris ausgebreitet hat. Vom Euphrat aus wurde dann schließlich der Amik-Maraş-Graben besiedelt, ein auch für andere Tiergruppen gut belegter Ausbreitungsweg (KINZELBACH, 1987; KRUPP, 1987; POR, 1987). Dort entstand schließlich mit *E. orbicularis* subspecies „D" (vgl. FRITZ, 1993a) eine eigene Lokalform.

Eine weitere Ausbreitungsrichtung führte von der Kolchis westwärts entlang der südlichen Schwarzmeer-Küste. Der Austausch zwischen der Kolchis und den türkisch-schwarzmeerischen Vorkommen wurde später sicherlich noch durch die pleistozänen Meeresspiegel- und Salinitätsschwankungen begünstigt. *E. o. colchica* dürfte zeitweise, genau wie viele Süßwasserfische (vgl. BANARESCU, 1960; KOSSWIG, 1964) an der Südküste des glazial weitgehend ausgesüßten und flacheren Schwarzen Meeres ideale Lebensbedingungen gefunden haben. Längs dieser Ausbreitungsschiene drang *E. o. colchica* in Gegenrichtung zu den Süßwasserfischen europäischer Herkunft (sogenannte „Donaufaunau"; KOSSWIG, 1964) bis zur zentralen türkischen Schwarzmeer-Küste vor. Heute dagegen bietet die schroffe und steile östliche türkische Schwarzmeer-Küste keine geeigneten Lebensbedingungen für Sumpfschildkröten mehr, so daß hier wahrscheinlich eine reale Disjunktion besteht.

Eine beeindruckende Parallele findet das unterartgleiche Vorkommen von Sumpfschildkröten in der Kolchis und dem östlichen Schwarzmeer-Bereich der Türkei übrigens in den engen Beziehungen der pontokaukasischen Ostracoden-Fauna mit den Ostracoden der türkischen Flüsse Yeşil Irmak, Kelkit und Çoruh (BRINKMANN, 1976), die gleichfalls auf das Spättertiär zurückgeführt werden.

Die rezente Verbreitung von *E. o. orbicularis*, die sich von Mittelfrankreich bis zum Aral-

see erstreckt, beruht dagegen eindeutig auf einer postglazialen Radiation, die von einem höchstwahrscheinlich im Kaukasusvorland gelegenen Refugium ausging (FRITZ, 1992). Postglazialen Ursprungs ist wahrscheinlich auch die Intergradation zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. kurae*.

Zusammenfassung

Anhand von 110 Exemplaren aus dem Untersuchungsgebiet und insgesamt mehr als 1000 Stücken aus dem gesamten Artareal wird die geographische Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) im pontokaspischen Gebiet untersucht. Es lassen sich hier fünf Subspezies unterscheiden, von denen drei neu beschrieben werden. Für *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) wird ein Neotypus designiert.
1.) *Emys orbicularis hellenica* (VALENCIENNES, 1832) lebt auf der südlichen Krim und im angrenzenden Westkaukasus. Die krim-kaukasischen *E. o. hellenica* unterscheiden sich etwas von den übrigen südosteuropäischen Vorkommen dieser Unterart.
2.) *E. o. colchica* subspec. nov. ist eine mittelgroße, dunkel gefärbte Unterart aus der westkaukasischen Kolchis-Region. Isolierte Vorkommen existieren zudem in der Osttürkei und an der türkischen Schwarzmeerküste.
3.) *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) kommt im westlichen Kaukasusvorland, auf der nördlichen Krim und nördlich des Schwarzen und des Kaspischen Meeres bis zum Aralsee vor.
4.) *E. o. orientalis* subspec. nov., eine mittelgroße, relativ hell gefärbte Unterart, ist unter anderem durch die kurze Intergularnahtlänge charakterisiert. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich an der Südküste des Kaspischen Meeres von der turkmenisch-iranischen Grenze bis zur iranisch-aserbaidshanischen Grenze. Ein Reliktvorkommen liegt im turkmenischen Uzboy-Gebiet.
5.) *E. o. kurae* subspec. nov. ist eine mittelgroße, mit *E. o. orientalis* nahe verwandte Unterart. Sie unterscheidet sich von *E. o. orientalis* deutlich durch die längere Intergularnaht. *E. o. kurae* zeichnet sich durch einen drastischen ontogenetischen Farbwechsel von einer dunkel gefärbten Juvenil- zu einer sehr hell gefärbten Adultphase aus. Ihr Areal schließt das Kura-Tal, die transkaukasische Senke und den östlichen Abfall des Großen Kaukasus ein. *E. o. kurae* intergradiert mit *E. o. orbicularis* im östlichen und mittleren Kaukasusvorland (Einzugsbereiche der Flüsse Terek, Kuma und Sal). Mit *E. o. orientalis* intergradiert *E. o. kurae* wahrscheinlich im Talysh-Gebiet.
E. o. orbicularis, E. o. colchica und die namenlose Unterart aus dem türkisch-syrischen Amik-Maraş-Graben lassen sich wahrscheinlich auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückführen, der nördlich der Paratethys (Osteuropa, benachbartes Westasien) beheimatet war. *E. o. orientalis* und *E. o. kurae* bilden dagegen zusammen mit *E. o. hellenica* eine Gruppe vermutlich ostmediterranen Ursprungs.

Summary

On the intraspecific variation of *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758)
4. Variation and zoogeography in the Pontocaspian Region
with description of three new subspecies
(Reptilia: Testudines: Emydidae)

Based on 110 specimens from the study region and more than 1.000 specimens from the entire range, geographic variation in *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) is analysed in the Pontocaspian Region. Five subspecies occur there, three of which are described for the first time. For *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) a neotype is designated.
1.) *Emys orbicularis hellenica* (VALENCIENNES, 1832) is distributed on the southern Crimean Peninsula and the neighbouring western Caucasus. The *E. o. hellenica* from the Crimea and the western Caucasus are slightly different from other populations of this subspecies from southeastern Europe.
2.) *E. o. colchica* subspec. nov. is a medium-sized, darkly coloured subspecies inhabiting the Colchis region in the western Caucasus. Additional isolated populations occur in eastern Turkey and on the Turkish Black Sea coast.
3.) *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) occurs in the western Precaucasus, on the northern Crimea, and north of the Black and Caspian Seas. The eastern boundary of this subspecies lies in the region of the Aral Sea.
4.) *E. o. orientalis* subspec. nov., a relatively light coloured, medium-sized subspecies, occurs on the southern coast of the Caspian Sea from the Turkmenian-Iranian border to the

Iranian-Aserbaidshanian border. A relict population exists in the Uzboy region of Turkmenia. This subspecies is characterized in part by a short intergular seam.
5.) *E. o. kurae* subspec. nov. from the Kura Valley, the Transcaucasian Depression, and the eastern slope of the Greater Caucasus is a medium-sized subspecies, closely related to *E. o. orientalis* from which it is clearly distinguished by the longer intergular seam. Another characteristic of *E. o. kurae* is the drastic ontogenetic colour change from a dark juvenile to a light adult phase. *E. o. kurae* intergrades with *E. o. orbicularis* in the eastern and central Precaucasus (Terek, Kuma, and Sal River basins) and probably with *E. o. orientalis* near the Talysh Mountains.
E. o. orbicularis, E. o. colchica, and the unnamed subspecies occurring in the Amik-Maraş rift valley probably represent a natural group with a hypothetical dispersal center north of the Paratethys Sea (East Europe and neighbouring West Asia). *E. o. hellenica, E. o. orientalis,* and *E. o. kurae* form a second natural group which originated in the eastern Mediterranean region.

Резюме

К внутривидовой изменчивости у *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758)
4. Изменчивость и зоогеография в понтокаспийской области с описанием трех новых подвидов (Reptilia: Testudines: Emydidae)

С помощью 110 экземпляров из понтокаспийской области и более 1.000 экземпляров из всего видового ареала проведены исследования к географической изменчивости у *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) данной области. Можно выделить 5 подвидов, три из них новые для науки. Для *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) выдвигается неотип.
1. *Emys orbicularis hellenica* (VALENCIENNES, 1832) обитает на юге Крыма и в прилегающихся частях Западного Кавказа. *E. o. hellenica* с Крыма и Кавказа несколько отличается от других представителей этого подвида в юго-восточной Европе.
2.) *E. o. colchica* subspec. nov. является темнокрашенным подвидом среднего размера из области Колхиды Западного Кавказа. Кроме того существуют изолированные местообитания во восточной Турции и у турецкого черноморского побережья.
3.) *E. o. orbicularis* (LINNAEUS, 1758) обитает в западном Предкавказъе, на севере Крыма и севернее Черного и Каспийского морей до Арала.
4.) *E. o. orientalis* subspec. nov. является относительно светлокрашенным подвидом средних размеров, характеризованным коротким интергулярным швом. Он распространен у южного побережья Каспийского моря от границы Туркемнии с Ираном до границы Ирана с Азербайджаном. Как реликт он обитает в области Узбоя в Туркменни.
5.) *E. o. kurae* subspec. nov. – близко родственный с *E. o. orientalis* более длинным интергулярным швом. *E. o. kurae* характеризуется резкой сменой окраски во время онтогенезы от темнокрашенной ювенильной фазы до очень светлокращенной взрослой фазы. Его ареал охватывает долину реки Куры, Закавказкую низменность и восточный склон Большого Кавказа. *E. o. kurae* интерградирует с *E. o. orbicularis* в восточном и среднем Предкавказьях (бассейны Терека, Кумы и Сала). С *E. o. orientalis* он по всей вероятности интерградирует в регионе Тальша.
E. o. orbicularis, E. o. colchica и подвид без названия из турецко-сирийского рифта Амик-Мараса вероятно имели общего предка, который обитал себернее паратетиса (восточная Европа, прилегающая Западная Азия). *E. o. orientalis* и *E. o. kurae* образуют вместе с *E. o. hellenica* общую группу восточносредиземноморского происхождения.

Danksagung

Diese Arbeit hätte nicht ohne die vielfältige Unterstützung von Herrn Dipl.-Biol. F.J. OBST und die Übersetzungstätigkeit von Frau Dipl.-Biol. K. SCHNIEBS entstehen können. Frau SCHNIEBS übersetzte unermüdlich zahlreiche wichtige russische Arbeiten und übertrug auch die deutsche Zusammenfassung ins Russische. Mein herzlicher Dank gilt ferner allen Kuratoren der in „Material und Methoden" aufgezählten Museen und den Herren D. ANDRÄ, Dr. W. BÖHME, Dr. R. BÖTTCHER, Dipl.-Biol. R. BOUR, J. BUSKIRK, Dipl.-Biol. A. GEIGER, Dr. R. GÜNTHER, F. HÖHLER, Dr. S.L. KUZMIN, J. MAIER, Prof. Dr. M. MŁYNARSKI, Dr. N. ORLOW, Dr. P.C.H. PRITCHARD, Dr. J. SERVAN, Dipl.-Biol. N. SCHNEEWEISS, D. SCHULZ und Prof. Dr. E. SCHÜZ (†).

Literatur

ALEKPEROW, A.M. (1978): Zemnowodnyje i presmykajuščijesja Azerbajdžana. – Baku (Elm), 264 S.

ANDERSON, S.C. (1979): Synopsis of the turtles, crocodilians, and amphisbaenians of Iran. – Proc. California Acad. Sci., 4. Ser., San Francisco, **41** (22): 501–528.

ATAJEW, Č.A. (1985): Presmykajuščijesja gor Turkmenistana. – Aschchabad (Ylym), 344 S.

– & SCHAMMAKOW, S. (1988): O bolotnoij čerepache (*Emys orbicularis*) na ozerach zapadnogo Uzboja. – Izv. Akad. Nauk Turkmensk. SSR, Ser. Biol. Nauk, Aschchabad, 1988 (5): 74.

BANARESCU, P. (1960): Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süßwasserfischfauna der europäisch-mediterranen Unterregion. – Arch. Hydrobiol., Stuttgart, **57** (1/2): 16–134.

BANNIKOW, A.G. (1951): Materialy k poznaniju biologij kawkazskich čerepach. – Učenye Zapiski, Moskowsk. Gorod. Pedagog. Inst. W.P. Potemkina, Moskau, **18**: 131–166.

–, DAREWSKIJ, I.S., IŠČENKO, W.G., RUSTAMOW, A.K. & ŠČERBAK, N. N. (1977): Opredelitelj zemnowodnych i presmykajuščichsja fauny SSSR. – Moskau (Prosweščenije), 414 S.

BIBRON, G. & BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. (1832): Reptiles et Poissons. – Expédition Scientifique de Morée, Paris & Strassbourg, **3** (1): 1–109.

BLANFORD, W.T. (1876): Eastern Persia, an Account of the Persian Boundary Commission 1870–71–72. Vol. II. The Zoology and Geology. – London (MacMillan), VIII, 516 S.

BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. et al. (1831–1835): Expédition Scientifique de Morée. – Paris & Strassbourg, Atlas.

BRINKMANN, R. (1976): Geology of Turkey. – Stuttgart (Enke), IX, 158 S.

CHKHIKVADZE, V.M. (1980): O sistematicheskom poloschenij presnowodnych čerepach neogena Moldawij, Ukrainy i nekotorych stran Zentralnoj Ewropy. – Soobšč. AN GSSR, Tiflis, **99** (3): 721–724.

– (1983): Iskopajemye čerepachi kawkaza i severnogo pričernomorja. – Tiflis (Metsnierba), 149 S.

– (1989): Neogenowjie čerepachi SSSR. – Tiflis (Metsnierba), 102 S.

DAL, S.K. (1954): Schiwotnyj mir Armjanskoj SSR. Tom I. Pozwonočnyje schiwotnyje. – Erewan (Izdateljstwo Akad. Nauk Armjansk. SSR), 415 S.

DE FILIPPI, F. (1865): Note di un viaggio in Persia nel 1862. – Mailand (Daelli), VIII, 396 S.

DEGERBØL, M. & KROG, H. (1951): Den europaeiske Sumpskildpadde (*Emys orbicularis*) i Danmark. – Danmarks Geol. Undersøg., II. Raekke, Kopenhagen, **78**: 5–130, 3 Tafeln.

DE LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. – Stuttgart (Fischer), 602 S.

DERJUGIN, K.M. (1899): Otčet o putešestwij zoologisčeskich issljedowanijach w Čorochskom kraje (jugo-zapadnoje Zakawkazje) i okrestnostjach Trapezonda. – Trudy SPb. o-wa jestestwoispyt., **30** (2): 49–116.

– (1901): Materialy po gerpetologij jugo-zapadnago Zakawkasja i okrestnostej Trapezonda. – Ezhegodnik Zool. Muz. Akad. Nauk, St. Petersburg, **6**: 84–111.

FRENZEL, B. (1960): Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Teil. Rekonstruktionsversuch der letzteiszeitlichen und wärmezeitlichen Vegetation Nord-Eurasiens. – Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Naturw. Kl., Wiesbaden, 1960 (6): 290–453.

– (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. – Wiesbaden (Steiner), 326 S., 2 Einlege-Karten.

FRISENDA, S. & BALLASINA, D. (1990): Le statut des chéloniens terrestres et d'eau douce en Italie. – Bull. Soc. Herp. Fr., Paris, **53**: 18–23.

FRITZ, U. (1989): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 1. Eine neue Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte aus Kleinasien, *Emys orbicularis luteofusca* subsp. nov. – Salamandra, Bonn, **25** (3/4): 143–168.

– (1992): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 2. Variabilität in Osteuropa und Redefinition von *Emys orbicularis orbicularis* (LINNAEUS, 1758) und *E. o. hellenica* (VALENCIENNES, 1832). – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden, **47** (5): 37–77.

– (1993a): Weitere Mitteilung zur innerartlichen Variabilität, Chorologie und Zoogeographie von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) in Kleinasien. – Herpetozoa, Wien, **6** (1/2): 37–55.

– (1993b): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 3. Zwei neue Unterarten von der Iberischen Halbinsel und aus Nordafrika, *Emys orbicularis fritzjuergenobsti* subsp. nov. und *E. o. occidentalis* subsp. nov. – Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden, **47** (11): 131–155.

–, PICARIELLO, O., GÜNTHER, R. & MUTSCHMANN, F. (1993): Zur Herpetofauna Süditaliens. Teil 1: Flußmündungen und Feuchtgebiete in Kalabrien, Lucanien und Südapulien. – Herpetofauna, Weinstadt, **15** (84): 6–14.
KHOSATSKY, L.I. (1946): Ostatki presnowodnoj čerepachi *Emys orbicularis* L. iz četvertičnych otloschenij Kryma. – Bjull. Kom. izuč. četvertič. perioda, Akad. Nauk SSSR, Moskau, **8**: 78–81.
– (1956): Ostatki bolotnoj čerepachi iz pliozena Stavropolja. – Ezhegod. Vser. Pal. Obshch., Moskau, **15**: 321–327, 1 Tafel.
KINDER, H. & HILGEMANN, W. (1974): dtv-Atlas zur Weltgeschichte, Band I. – 10. Auflage, München (dtv), 287 S.
KINZELBACH, R. (1987): Faunal history of some freshwater invertebrates of the Northern Levant (Mollusca, Crustacea). – In: KRUPP, F., SCHNEIDER, W. & KINZELBACH, R. (eds.), Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East, Mainz 1985, Beihefte zum TAVO, Wiesbaden, A **28**: 41–61.
KOSSWIG, K. (1951): Contributions to the knowledge of the zoogeographical situation in the Near and Middle East. – Experientia, Basel, 7 (11): 401–406.
– (1955): Zoogeography of the Near East. – Syst. Zool., Washington, **4**: 49–73.
– (1964): Bemerkungen zur Geschichte und zur Ökologie der Ichthyofauna Kleinasiens, besonders seines abflußlosen Zentralbeckens. – Zool. Anz., Jena, **172** (1): 1–15.
– (1973): Über die Ausbreitungswege sogenannter perimediterraner Süßwasserfische. – Bonn. zool. Beitr., **24** (3): 165–177.
KRUPP, F. (1987): Freshwater Ichthyogeography of the Levant. – In: KRUPP, F., SCHNEIDER, W. & KINZELBACH, R. (eds.), Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East, Mainz 1985, Beihefte zum TAVO, Wiesbaden, A **28**: 229–237.
MERTENS, R. (1957): Weitere Unterlagen zur Herpetofauna von Iran 1956 (Ergebnisse der Orientreise Schüz 1956, Nr. 3, und der Entomologischen Reisen Willi Richter, Stuttgart, im Iran 1954 und 1956 – Nr. 11). – Jahreshefte Ver. vaterl. Naturkd. Württ., Stuttgart, 1957: 118–128.
MŁYNARKSI, M. (1956): On a new species of Emydid-Tortoise from the Pliocene of Poland. – Acta Palaeontol. Polon., Warschau, **1** (2): 153–164.
– (1966): Die fossilen Schildkröten in den ungarischen Sammlungen. – Acta zool. Cracov., Krakau, **11** (8): 223–288, Tafeln XV–XXI.
– (1980): Die pleistocänen Schildkröten Mittel- und Osteuropas (Bestimmungsschlüssel). – Folia Quaternaria, Krakau, **52**: 1–44.
– (1984): Fossil chelonians of Poland. – Stud. Geol. Salmant., Salamanca, Vol. esp. 1 (Stud. Palaeocheloniol. I): 189–203.
MUSCHELIŠVILI, T.A. (1970): Presmykajuščijesja Wostočnoj Gruzij. – Tiflis (Metsnierba), 241 S. + Erratum.
NESTEROW, P.V. (1911): Materialy po gerpetologij jugo-zapadnago Zakawkasja (Čorochskij kraij). – Ezhegodnik Zool. Muz. Akad. Nauk, St. Petersburg, **16**: 1–18.
NIKOLSKIJ, A.M. (1899): Herpetologia turanica. – Moskau & Berlin (Friedländer u. Sohn), 84 S., 9 Tafeln.
– (1915): Presmykajuščijesja, 1, Chelonia i Sauria. – Fauna Rossii i sopredjelnych stran, Petrograd, 532 S.
PASTEUR, G. & BONS, J. (1960): Catalogue des reptiles actuels du Maroc. – Trav. Inst. Scient. Chérif., Sér. Zool., Rabat, **21**: 1–132, 5 Tafeln.
POR, F.D. (1987): The Levantine Landbridge: Historical and present patterns. – In: KRUPP, F., SCHNEIDER, W. & KINZELBACH, R. (eds.), Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East, Mainz 1985, Beihefte zum TAVO, Wiesbaden, A **28**: 23–28.
PRITCHARD, P.C.H. (1966): Notes on Persian turtles. – Brit. J. Herpetol., London, **3** (11): 271–275.
– (1967): Living Turtles of the World. – Neptune, N.J. (t.f.h. Publ.), 288 S.
– (1979): Encyclopedia of Turtles. – Neptune, N.J. (t.f.h. Publ.), 895 S.
REINERTH, H. (1926): Die jüngere Steinzeit der Schweiz. – Augsburg (Filser), 288 S.
SCHAMMAKOW, S. (1981): Presmykajuščijesja rawninnogo Turkmenistana. – Aschchabad (Ylym), 308 S.
ŠČERBAK, N.N. (1966): Zemnowodnyje i presmykajuščijesja Kryma. Herpetologia Taurica. – Kiew (Naukowka Dumka), 240 S.
– & ŠČERBANJ, M.I. (1980): Zemnowodnyje i presmykajuščijesja Ukranskich Karpat. – Kiew (Naukowka Dumka), 266 S.
SCHREIBER, E. (1875): Herpetologia Europaea. – Braunschweig (Viehweg u. Sohn), 639 S.
STEININGER, F., RABEDER, G. & RÖGL, F. (1985): Land mammal distribution in the Mediterranean Neogene: A consequence of geokinematic and climatic events. – In: STANLEY, D.J. & WEZEL, F.-C. (eds.), Geological Evolution of the Mediterranean Basin, New York (Springer), 259–271.

TSCHUMI, O. (1949): Die Mittelsteinzeit (Mesolithikum). – In: TSCHUMI, O. (Hrsg.), Urgeschichte der Schweiz, Frauenfeld (Huber), S. 525–568.
TUNIYEV, B.S. (1990): On the independence of the Colchis Center of amphibian and reptile speciation. – Asiatic Herpetol. Research, Berkeley, **3**: 67–84.
ULLRICH, H. & MŁYNARSKI, M. (1978): Reptilienreste aus dem jungpleistozänen Travertin von Burgtonna in Thüringen. – Quartärpaläontologie, Berlin, **3**: 97–102.
VALENCIENNES, A. (1833): [Tafel 8–9]. – In: BORY DE SAINT-VINCENT, J.B.G.M. et al. (1831–1835): Expédition Scientifique de Morée, Paris & Strassbourg, Atlas.
WERNER, F. (1897): Die Reptilien und Amphibien Oesterreich-Ungarns und der Occupationsländer. – Wien (A. Pichler's Witwe & Sohn), 160 S.
– (1902): Die Amphibien- und Reptilienfauna von Kleinasien. – Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., Abt. I, **111**: 1057–1121, 3 Tafeln.

Anschrift des Verfassers:
Wilhelma, Zoologisch-Botanischer Garten,
Postfach 501227, D-70342 Stuttgart

(Bei der Redaktion eingegangen am 12.XI.1993)