



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 3 (2004) 125–132



Systematic Palaeontology (Vertebrate Palaeontology)

A new genus of ‘Ptychogasteridae’ (Chelonii, Testudinoidea) from the Geiseltal (Lutetian of Germany)

Sophie Hervet

*Département ‘Histoire de la Terre’, USM 0203 du Muséum national d’histoire naturelle, UMR 5143 CNRS,
8, rue Buffon, 75005 Paris, France*

Received 15 December 2003; revised and accepted 29 January 2004

Presented by Philippe Taquet

Abstract

Among the fossil turtles from of the Lutetian locality of Geiseltal (Germany), a new taxon of freshwater Testudinoidea is described. This taxon belongs to the ‘Ptychogasteridae’ group, which is diagnosed here. It is a primitive taxon, allowing the polarization of the characters of this group. A hypothesis of relationships between European and North American forms in the ‘Ptychogasteridae’ group is proposed. **To cite this article: S. Hervet, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Résumé

Un nouveau genre de « Ptychogasteridae » (Chéloniens, Testudinoidea) du gisement lutétien du Geiseltal, Allemagne. Parmi le matériel de tortues du gisement lutétien du Geiseltal (Allemagne), un nouveau taxon de Testudinoidea aquatique est décrit. Ce taxon appartient au groupe des « Ptychogasteridae », défini dans ce travail. Il s’agit d’un taxon primitif, permettant de polariser les caractères à l’intérieur de ce groupe. Une hypothèse de relations entre certaines formes européennes et nord-américaines est proposée au sein des « Ptychogasteridae ». **Pour citer cet article : S. Hervet, C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Keywords: Chelonians; Germany; Geiseltal; Lutetian; Testudinoidea

Mots clés : Chéloniens ; Allemagne ; Geiseltal ; Lutétien ; Testudinoidea

Abbreviations: V, vertébrale; SP, suprapygale; Ne, neural; M, marginal; C, costale; PL, pleurale; HP, huméro-pectoral.

E-mail address: hervet@mnhn.fr (S. Hervet).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/j.crpv.2004.01.001

Version française abrégée

1. Introduction

Le gisement éocène du Geiseltal (Allemagne, MP11 à MP14) a livré de nombreux fragments de chéloniens : plusieurs Trionychinae [12], le Testudini-nei (terrestre) *Hadrianus eocenicus* (Hummel, 1935) et des taxons de Testudinoidea d'eau douce, qui sont *Borkenia germanica* (Hummel, 1935) (groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » [7,8]) et deux taxons du groupe des « Ptychogasteridae » : *Geiselemys ptychogasteroides* (Hummel, 1935) et « *Geoemyda* » *saxonica* Hummel, 1935. Trois spécimens inédits du Geiseltal sont rapportés à un nouveau taxon de « Ptychogasteridae », permettant de définir ce groupe et d'identifier du matériel français.

Abréviations : V : vertébrale, SP : suprapygale, NE : neurale, M : marginale, HP : huméro-pectoral.

2. Systématique (voir la version anglaise)

De Stefano [2] a créé la famille des Ptychogasteridae pour le genre *Ptychogaster*. Młynarski [16] l'a modifié en Tribu des Ptychogastrini, ajoutant *Temnoclemmys* [13,14,17]. Chkhikvadze [1] a rectifié en Ptychogasterini avec les genres fossiles et actuels : *Ptychogaster* s.s., *Echmatemys*, *Geiselemys*, *Epiemys*, *Melanochelys*, *Heosemys*, *Rhinoclemmys* et *Hieremys*. Dans ce travail, nous interprétons le groupe en y incluant deux sous-groupes ayant un ancêtre commun asiatique. Un sous-groupe a divergé en Europe occidentale dès le Paléogène avec les formes fossiles *Ptychogaster* s. l., *Geiselemys*, « *G.* » *saxonica* et *Hummelemys* n. g. *Clemmydopsis* a été placé comme groupe-frère de *Ptychogaster* [13], il est ici considéré comme un « Ptychogasteridae » immigrant plus tardif (Miocène, [13,14]) venu d'Europe centrale et sa position est probablement plus basale au sein du groupe. Un autre sous-groupe inclut les formes ayant divergé en Amérique du Nord : il s'agit d'une partie (ou de la totalité ?) des espèces attribuées au genre *Echmatemys* (espèce type *Emys septaria* Cope, 1873), lequel genre doit être polyphylétique [9,14]. Il est possible d'exclure du groupe des « Ptychogasteridae » : *Hieremys* (sans pointes « ptychogastéridiennes ») et *Epiemys* (à plastron de forme plus proche de *Mauremys* ou d'*Ocadia*). *Mela-*

nochelys, par la forme de son bourrelet gulaire, pourrait être inclus dans le groupe, mais actuellement nous ne pouvons pas statuer pour les genres actuels inclus dans les Ptychogasterini de Chkhikvadze [1] ainsi que sur le rang précis des « Ptychogasteridae », en l'absence d'un travail plus général sur les Testudinoidea aquatiques.

Le groupe monophylétique des « Ptychogasteridae » (incluant *Echmatemys*, *Ptychogaster* s. l., *Geiselemys*, « *G.* » *saxonica*, *Clemmydopsis* et *Hummelemys* n. g.) est défini par les apomorphies et plésiomorphies suivantes par rapport aux caractères primitifs des Testudinoidea [7,8]. Autapomorphie : fort et long bourrelet gulaire présentant latéralement deux pointes « ptychogastéridiennes ». Il s'agit d'un épaississement du bourrelet gulaire sur toute sa longueur, circonscrit à la partie latérale du bourrelet gulaire, médial à la jonction dorsale gularo-humérale. Ce bourrelet se termine à l'avant en forme de petite pointe en relief, plus ou moins marquée ; les deux petites prolongations pointues pouvant être parallèles ou convergentes. Apomorphies : resserrement gularo-huméral (plus ou moins marqué) ; resserrement fémoro-anal ; étranglement et allongement de l'encoche anale avec des pointes anales saillantes ; développement marqué en largeur et en épaisseur du repli interne des écailles du plastron (surtout au lobe postérieur) ; nucale légèrement allongée vers l'avant et présentant un léger bourrelet interne ; plastron élargi à bords latéraux arrondis ; cervicale et premières marginales assez bien développées en longueur sur la face dorsale de la dossière ; V5 légèrement sur la SP2 ; gulaire sur l'entoplastron ; SP2 hexagonale à angles entre les bords bien marqués ; SP1 légèrement trapézoïdale et étranglée postérieurement ; sillons HP très rectilignes formant un angle en V ouvert. Plésiomorphies : V1 en lyre, plus étroite que la nucale ; V2, V3, V4 étroites par rapport aux costales ; cervicale quadrangulaire avec repli interne court ; sillon HP bien en arrière de l'entoplastron ; série neurale régulière (Ne2 à Ne8 hexagonales à petits côtés antérieurs).

Hummelemys n. g.

Hummelemys ambigua n. g. n. sp.

Localité-type et horizon. Geiseltal (Allemagne) ; Lutétien, Untere Mittelkohle (MP12) et Obere Mittelkohle (MP13) [5].

Matériel type. Coll. GM-MLU. Holotype 10537 (Nw VI, MP12) (Fig 1H et I). Paratypes (MP13) :

XXXV-221-1963 (Fig. 1E–G), XXXVI-45-1962 (Fig. 1A–D).

Diagnose du genre et de l'espèce confondues. « Ptychogasteridae » basal défini par les apomorphies suivantes : sillons HP légèrement postérieurs à l'entoplastron ou chevauchant la suture entohyoplastrale, formant une très légère concavité vers l'arrière ou un angle en V très ouvert ; légère encoche antérieure de la dossière ; encoche anale réduite en longueur et en largeur, à pointe anale convergentes médialement ; resserrement anal bien marqué ; SP1 bien étreinte postérieurement. Présence d'une carène médiane qui commence à la Ne4 environ (caractère non polarisé). Plésiomorphies : série neurale régulière (hexagonale à petits côtés antérieurs) ; V1 en lyre, plus étroite que la nucale.

Diagnose différentielle. *Hummelemys* n. g. présente une mosaïque de plésiomorphies et d'apomorphies au sein des « Ptychogasteridae » (polarisation effectuée grâce à l'étude d'une forme inédite, [7], Hervet, in prep.). *Hummelemys* n. g. est le « Ptychogasteridae » le plus primitif connu d'Europe occidentale et est considéré comme le groupe frère de (*Geiselemys* + « *G.* » *saxonica* + *Ptychogaster* s. l.). Il se distingue des deux autres « Ptychogasteridae » du Geiseltal (« *G.* » *saxonica* et *G. ptychogastroides*) par les plésiomorphies suivantes : absence de différenciation neurale, sillon HP moins avancé ; repli des écailles du plastron moins important ; bourrelet gulaire large et court pour sa largeur ; plastron moins arrondi, plus étroit, couvrant moins les encoches axillaires et inguinales. *Hummelemys* n. g. se distingue des formes les plus anciennes du genre *Echmatemys* Hay, 1906 [6] par le moindre développement de son bourrelet gulaire et/ou par ses gulaire plus larges et/ou par le moindre développement du repli dorsal des écailles du plastron (plésiomorphies).

cf. *Hummelemys* sp. Guitrancourt (MP13) et Jumentcourt (MP13, [3]), matériel précédemment rapporté à *Palaeochelys* s. l. sp. [15].

3. Discussion

Par la morphologie générale de la face ventrale de son plastron, *Hummelemys* n. g. est proche de la forme indéterminée de l'Éocène inférieur de l'île Ellesmere [4]. Mais celle-ci n'est pas bien figurée [4] ; elle

présente une V5 sur la pygale et une absence de carène sur la dossière. À l'heure actuelle, aucun genre commun de « Ptychogasteridae » n'est reconnu entre l'Amérique et l'Europe. Une forme indéterminée (Éocène supérieur, USA), non figurée, a été rapportée par Hutchison [11] aux Ptychogastrini *sensu* Młynarski [16] (c'est-à-dire à lobe postérieur mobile). En Europe, cette charnière apparaît chez les « Ptychogasteridae » à l'Éocène et n'est pas connue en Asie. Cette charnière a pu apparaître par parallélisme entre les formes européennes et américaines et la forme américaine ne peut pas être rapportée à *Ptychogaster* s. l. Les Testudinoidea d'eau douce américains actuels et fossiles devraient être étudiés de façon à établir leurs relations phylogénétiques avec *Echmatemys* et les « Ptychogasteridae » dans leur ensemble. En ce qui concerne les « Ptychogasteridae » européens, leurs relations seront précisées lors de l'étude d'une forme de l'Éocène basal de France (Hervet, en préparation).

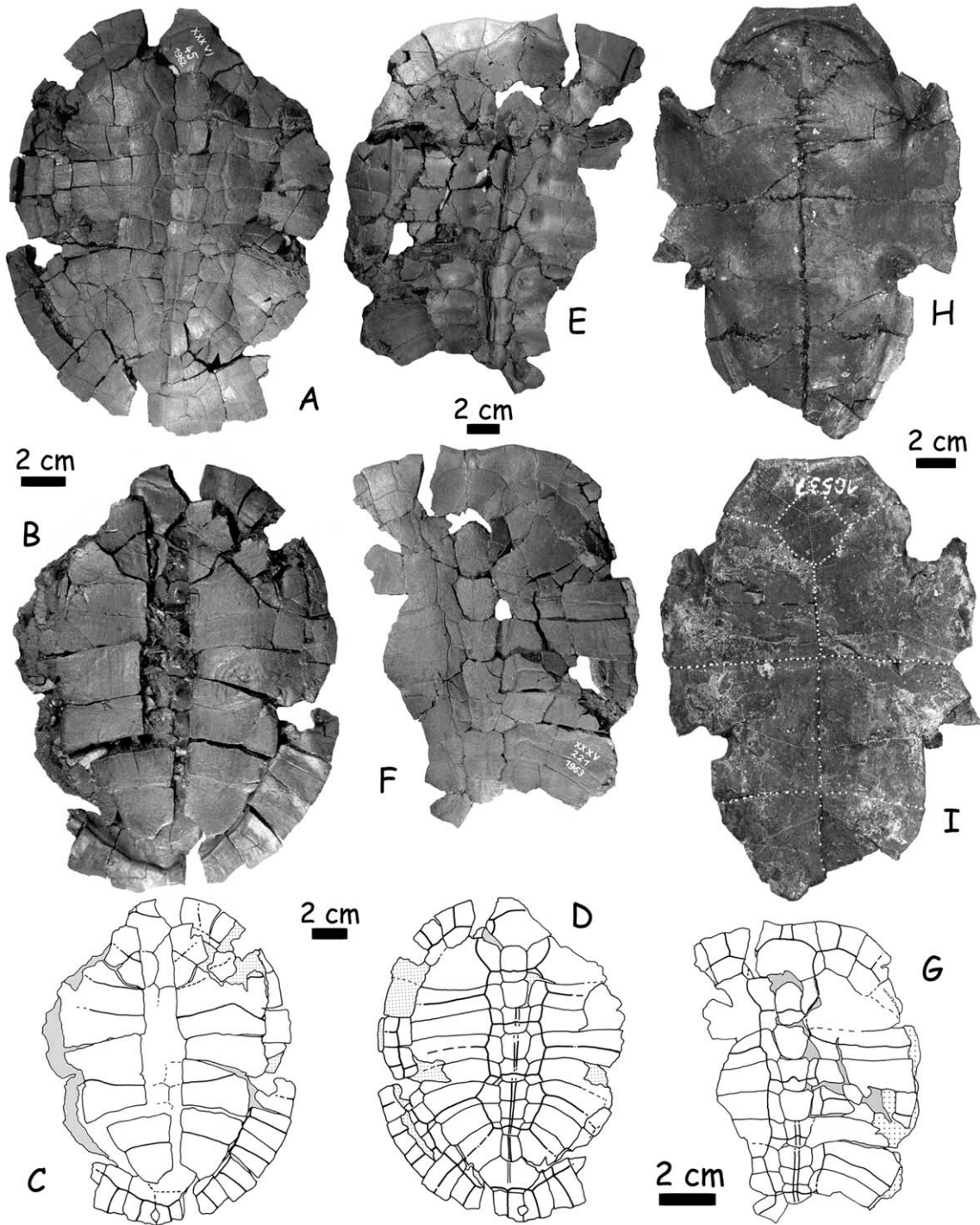
1. Introduction

The Eocene locality of the Geiseltal Formation (Germany, MP11 to MP14) has yielded several fragments of chelonians nearly all studied by Hummel [10]: several Trionychinae [12]; a Testudinini (terrestrial) *Hadrianus eocenicus* (Hummel, 1935) and taxa of freshwater Testudinoidea: *Borkenia germanica* (Hummel, 1935), which belongs to the '*Palaeochelys* s. l.–*Mauremys*' group [7,8] and two taxa of the 'Ptychogasteridae' group: *Geiselemys ptychogastroides* (Hummel, 1935) and '*Geoemyda*' *saxonica* Hummel, 1935. These two taxa must be redefined and their interrelationships examined. Within this Geiseltal material, three unpublished specimens are attributed to a new genus and a new species of 'Ptychogasteridae'. This discovery allows us to rediagnose French material, previously studied by Lapparent de Broin et al. [15].

Abbreviations: V, vertebral; SP, suprapygale; Ne, neural; M, marginal; C, costal; PL, pleural; HP, humero-pectoral.

2. Systematic

Order Chelonii Brongniart, 1800 (Latreille, 1800)
 Infra-Order Cryptodira Cope, 1868



Super-Family Testudinoidea Batsch, 1788

Group ‘Ptychogasteridae’ De Stefano, 1903

De Stefano ([2], p. 92) erected the family Ptychogasteridae for the genus *Ptychogaster* Pomel, 1847. Mlynarski ([16], p. 83) used it as the Tribe of Ptychogastrini for *Temnoclemmys* Bergounioux, 1938 and *Ptychogaster*, both constituting the *Ptychogaster* complex (or *Ptychogaster* s. l.) [13,14,17]. Chkhikvadze ([1], p. 110) rectified in Ptychogasterini, including the extant and fossil genera: *Ptychogaster* s. s.; *Echmatemys* Hay, 1906; *Geiselemys* Khosatzky & Mlynarski, 1966; *Epiemys* Yeh, 1963; *Melanochelys* Gray, 1869; *Heosemys* Stejneger, 1902; *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835 et *Hieremys* Smith, 1916. In this work, the ‘Ptychogasteridae’ group has two sub-groups with an Asiatic common ancestor. One sub-group diverged in western Europe, and the other in North America. The fossil forms that evolved in the Palaeogene of Western Europe are: *Ptychogaster* s. l., *Geiselemys*, ‘*G.*’ *saxonica* and the new form here described. *Clemmydopsis* Boda, 1927 has been placed as the sister-group of *Ptychogaster* [13] and is here regarded as a late immigrant ‘Ptychogasteridae’ (Miocene, [13,14]), which has come from central Europe and has a probably more basal position within the group. The North-American sub-group is a part (or the whole?) of species attributed to the genus *Echmatemys* (type-species *Emys septaria* Cope 1873), which must be polyphyletic [9,14] owing to the diversity of specific morphologies. In the ‘Ptychogasteridae’ group, we exclude: *Hieremys* without ‘ptychogasterid’ spikes, *Epiemys* with a plastron similar to those of *Mauremys* or *Ocadia*. *Melanochelys* could be included in the group by its dorsal epiplastral lip, but we cannot decide for the extant genera included in the Ptychogasterini of Chkhikvadze [1] without a general work on freshwater Testudinoidea. This work could also establish the good taxonomic rank of the ‘Ptychogasteridae’ group. The phylogenetic relationships between the European forms will be clarified in a further work (Hervet, in prep.).

The monophyletic group of ‘Ptychogasteridae’ (including *Echmatemys*, *Hummelemys* n. g., *Geiselemys*, ‘*G.*’ *saxonica*, *Ptychogaster* s. l. and *Clemmydopsis*) is diagnosed by the following apomorphies and plesiomorphies (in comparison with primitive characters of Testudinoidea [7,8]). Autapomorphy: strong and long dorsal epiplastral lip with two ‘ptychogasterid’ spikes laterally. These spikes are a thickening of the dorsal epiplastral lip, which takes all the length of the lip and is limited to its lateral part, medially to the dorsal gularo-humeral sulcus. The dorsal epiplastral lip ends latero-anteriorly by two short and more or less definite prominent points, which are well parallel or slightly convergent. Apomorphies: gularo-humeral narrowing always present but more or less definite; femoro-anal narrowing; narrowing and lengthening of the anal notch with salient anal points; development of the plastral dorsal scute overlap in width and thickness (more pronounced at the posterior lobe); nuchal slightly elongated anteriorly with a slight internal thickening; widened plastron with rounded lateral borders; cervical and first marginals well developed in length on the dorsal part of the dorsal shell; V5 few on the SP2; gular overlapping the entoplastron; hexagonal SP2 with well definite angles between borders; SP1 few trapezoidal and posteriorly narrowed; rectilinear HP sulci forming an open V. Plesiomorphies: V1 is lyre shaped; V1 narrower than nuchal; V2, V3, V4 narrow with respect to costals; cervical quadrangular with short and broad internal overlap; HP sulcus well backward the entoplastron; regular neurals (Ne2 to Ne8 hexagonals with short anterior sides). The apomorphies are present from the basis of the ‘Ptychogasteridae’ clade. Their majority will be present later in time by homoplasy in the ‘*Palaeochelys* s. l.–*Mauremys*’ group [7,8].

***Hummelemys* n. g.**

Etymology: for Karl Hummel. **Type-species:** *Hummelemys ambigua* n. sp. **Diagnosis:** see the type-species diagnosis.

Fig. 1. *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp., Geiseltal (Germany). **A–D** : Paratype GM-MLU XXXVI-45-1962, Obere Mittelkohle (MP13). Shell, dorsal (**A** and **D**) and ventral (**B** et **C**) views. **E–G** : Paratype GM-MLU 10537 (NwVI), Obere Mittelkohle (MP13). Dorsal shell, ventral (**E**) and dorsal (**F** and **G**) views. **H** and **I** : Holotype GM-MLU XXXV-221-1963, Untere Mittelkohle (MP12). Plastron, dorsal (**H**) and ventral (**I**) views. Fig 1. *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp., Geiseltal (Allemagne). **A–D** : Paratype GM-MLU XXXVI-45-1962. Carapace, faces dorsales (**A** et **D**) et ventrales (**B** et **C**). **E–G** : Paratype GM-MLU 10537 (NwVI). Dossière, faces ventrale (**E**) et dorsales (**F** et **G**). **H** et **I** : Holotype GM-MLU XXXV-221-1963. Plastron, faces dorsale (**H**) et ventrale (**I**).

***Hummelemys ambigua* n. g. n. sp.**

Etymology: *ambigua* from *ambiguus* (Latin: doubtful).

Type-locality and horizon: Geiseltal Formation (Halle, Saale, Germany); Lutetian, Untere Mittelkohle (MP12) and Obere Mittelkohle (MP13) [5].

Type-material: holotype and two paratypes (GM-MLU: Geiseltalmuseum Geologisch-Paläontologisches Institut der Martin-Luther Universität, Halle, Germany). Holotype: GM-MLU 10537 (Nw VI, MP12), plastron (Fig. 1H and I). Paratypes (MP13): GM-MLU XXXV-221-1963: dorsal shell (Fig. 1E–G); GM-MLU XXXVI-45-1962: shell (Fig. 1A–D).

Diagnosis of the species and genus: basic ‘Ptychogasteridae’ with following apomorphies: HP sulci posterior to entoplastron or just on the ento-hyoplastral suture; HP sulci forming a concavity or a V angle; dorsal shell slightly notched anteriorly (notch on nuchal and lengthening of Per1); well reduced anal notch (length and width) with convergent medially anal points; femoro-anal narrowing well developed; SP1 well reduced posteriorly. Median carina from Ne4 to SP2, narrow with rounded top (unpolarized character). Plesiomorphies: regular neurals (Ne2 to Ne8 hexagonals with short anterior sides); V1 lyre shaped, narrower than nuchal.

Differential diagnosis: *Hummelemys* n. g. shows a mosaic of plesiomorphies and apomorphies within the ‘Ptychogasteridae’ (polarization made with the study of an unpublished French form, [7], Hervet, in prep.). By the short dorsal epiplastral lip, by the anteriorly broad nuchal and by the shape of the plastron not very well rounded, *Hummelemys* n. g. is the sister-group of the other European ‘Ptychogasteridae’ (*Geiselemys* + ‘*G.* *saxonica* + *Ptychogaster* s. l.). It means that the advance of the HP sulcus on the entoplastron is homoplastic and happened several times within the ‘Ptychogasteridae’. *Hummelemys* n. g. differs from the two other forms of ‘Ptychogasteridae’ from the Geiseltal, ‘*G.* *saxonica* and *G.* *ptychogastroides* by following plesiomorphies: absence of neural differentiation; HP sulcus less advanced on hyoplastra and entoplastron; internal scute overlap less developed on the dorsal face of plastron; dorsal epiplastral lip broad and short for its length; plastron less rounded, narrower, with wider axillary and inguinal notches. *G.* *ptychogastroides* is a form with differentiated neurals (with quadrangular

Ne1), with the HP sulcus on the entoplastron (more or less advanced) and gularo-humeral sulcus reaching at last the anterior part of the entoplastron. ‘*G.* *saxonica* is a form with differentiated neurals (hexagonal Ne1 with anterior short sides), with HP sulcus well advanced on the entoplastron and gularo-humeral sulcus not reaching the entoplastron. By the presence of a well-developed dorsal epiplastral lip and by the presence of ‘ptychogasterid’ spikes, *Hummelemys* n. g. shares an Asiatic common ancestor with at least a part of the North-American forms placed in the polyphyletic [9,14] genus *Echmatemys* Hay 1906. *Hummelemys* n. g. is different from the older forms of *Echmatemys* (*E. lativertebralis* (Cope, 1875), *E. cibolensis* (Cope, 1902), *E. euthneta* (Cope, 1873), *E. testudinea* (Cope, 1872), [6]) by the lesser development of the dorsal epiplastral lip and/or by the lesser development of the internal dorsal scute overlap on the plastron and/or by the broad gulars (plesiomorphies).

Short description: shell anteriorly quadrangular-oval. Cordiform pleural disk and posteriorly narrowed. Slightly narrowed nuchal, with broad anterior side. Cervical covering 35% of the nuchal length. Pygal as long as broad (more or less). Peripherals longer than marginals. Rather good pleuro-peripheral coincidence. V1 broad at the rounded postero-lateral part. V5-M12 sulci on the posterior part of SP2. Contact C4-5 with M10-11. Epiplastra long medially and broad posteriorly. Hyoplastra long medially. Gular very broad, overlapping the anterior beginning of the entoplastron. HP sulci slightly backward the entoplastron (GM-MLU 10537) or on the ento-hyoplastral suture (GM-MLU XXXVI-45-1962). Presence of axillary scutes (inguinal scutes and musc ducts cannot be controlled). Anals long in regard to the xiphiplastra.

***cf. Hummelemys* sp.**

Guitrancourt (Yvelines, France); MP13, Middle Eocene, basis of Upper Lutetian [15]. Material figured by Lapparent de Broin et al. (Figs. 24 and 25 in [15]) was determined as *Palaeochelys* s. l. sp. This material is: a SP2 with the M12 sulci at the posterior part (as *Hummelemys* n. g.) and a fragment of xiphiplastron with a femoro-anal narrowing and a plastral internal well-developed scute overlap.

Jumencourt (Aisne, France); MP13 [3], Middle Eocene, Upper Lutetian. The material of Jumencourt was also attributed to *Palaeochelys* s. l. sp. by Lapparent

ent de Broin et al. [15]. A xiphiplastral fragment (MNHN CGR 100, 1855 Cat. 20) shows: a well-developed dorsal overlap of the anal and femoral scutes; a strong femoro-anal narrowing; a narrow anal notch with rounded lateral borders. But the plastral internal scute overlap is stronger than in the other specimens we know (possibly specific or individual variations). A hyoplastral fragment (MNHN CGR 99, 1855 Cat. 20) shows a HP sulcus slightly on the posterior part of the entoplastron.

3. Discussion

The plesiomorphic ‘Ptychogasteridae’ condition is to have plastral processes that are broad and slightly notched medially and vertically. In *Hummelemys* n. g., the axillary processes reach about a third to half of the PL1 with a slight thickening medially. This thickening reaches the rib. The inguinal processes are stronger, they reach the half of the PL5/6 with a slight thickening, which does not reach the rib. These inguinal processes are very similar to those of *Palaeoemys* Schleich, 1994, but they are more developed (apomorphy).

The state of the dorsal epiplastral lip in *Hummelemys* n. g. is here considered as the primitive state for the ‘Ptychogasteridae’: broad and short for his length, slightly shorter medially than laterally.

The general morphology of the ventral face of the plastron, *Hummelemys* n. g. is close to the undetermined form from the Lower Eocene of Ellesmere Island [4]. But this last one shows a V5 reaching pygal and no carina on the carapace. Moreover, the dorsal epiplastral lip and dorsal shell are not figured. At the present time, no common genus of ‘Ptychogasteridae’ is known between Europe and America. An undetermined form from Late Eocene of America is referred by Hutchison [11] (but not figured) to the *Ptychogastri* *sensu* Młynarski [16], which means with a kinetic posterior plastral lobe. The kinetic posterior lobe appeared within the European ‘Ptychogasteridae’ at the Eocene and this kinetics is not known in Asiatic forms. For us, this particular hinge could appear by parallelism between Europe and America and this American form cannot be referred to the *Ptychogaster* complex. Extant American (Emydidae) and fossil freshwater

Testudinoidea forms, as well as the extant genus *Rhinoclemmys* (attributed to Geoemydinei), should be studied to establish the phylogenetic relationships between *Echmatemys* and the European ‘Ptychogasteridae’. The relationships of the European forms will be clarified with the study of an unpublished form from the Lower Eocene of France ([7], Hervet, in prep.).

Acknowledgements

The author thanks F. de Lapparent de Broin (‘Muséum national d’histoire naturelle’, Paris, France) for her help and constructive advices; J.F. Parham (University of California, Museum of Paleontology) for the review of this paper, H. Maindorf (Geiseltalmuseum) and E. Gaffney (American Museum of Natural History) for their welcome and for the material.

References

- [1] V.M. Chkhikvadze, Classification de la famille des Emydidae et leurs liens phylogénétiques avec d’autres familles, Stud. Geol. Salm., Stud. Palaeochel. 1 (1985) 105–113.
- [2] G. De Stefano, *Ptychogaster* miocenici della Francia conservati nel Museo di Storia naturale di Parigi, Palaeontol. Ital. 9 (1903) 61–94.
- [3] M. Duprat, Les faciès à Mammifères (MP6 à MP16) dans le Nord-Est du bassin de Paris (France) : argumentation du modèle tectono-sédimentaire des dépôts paléogènes, in: J.-P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux (Eds.), Actes du Congrès BiochroM’97, 21, Mém. Trav. Inst. EPHE 21, Montpellier, 1997, pp. 315–336.
- [4] R. Estes, J.H. Hutchison, Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago, Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 30 (1980) 325–347.
- [5] H. Haubold, Die Referenzfauna des Geiseltalium, MP Levels 11 bis 13 (Mittelozeän, Lutetium), Palaeovertebrata 19 (3) (1989) 81–93.
- [6] O.P. Hay, The fossil turtles of North America, Publ. Carnegie Inst. 75 (1908) 1–568.
- [7] S. Hervet, Le groupe « *Palaeochelys sensu lato*–*Mauremys* » dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d’Europe occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie, thèse, MNHN, Paris, 2003, pp. 406.
- [8] S. Hervet, Systématique du groupe « *Palaeochelys sensu lato*–*Mauremys* » (Chelonii, Testudinoidea) du Tertiaire d’Europe occidentale : principaux résultats, Ann. Paléontol. 90 (1) (2004) 13–78.

- [9] R. Hirayama, Cladistic Analysis of Batagurine Turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea): a preliminary result, *Stud. Geol. Salmant., Stud. Palaeochel* 1 (1985) 141–157.
- [10] K. Hummel, Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales, *Nova Acta Leop. (n. ser.)* 2 (5) (1935) 457–483.
- [11] J.H. Hutchison, Testudines, in: D.R. Prothero, R.J. Emry (Eds.), *The terrestrial Eocene–Oligocene Transition in North America*, Cambridge University Press, New York, 1996, pp. 337–353.
- [12] G. Krumbiegel, Trionychidenfunden (Flußschildkröten) der Gattung *Trionyx* Geoffroy 1809 aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales, *Geol. Jahrb.* 12 (2) (1963) 196–223.
- [13] F. de Lapparent de Broin, Les Chéloniens de Sansan, in: L. Ginsburg (Ed.), *La faune miocène de Sansan et son environnement*, *Mém. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 183, 2000, pp. 219–261.
- [14] F. de Lapparent de Broin, The European turtle fauna from the Triassic to the Present, *Dumerilia* 4 (3) (2001) 155–217.
- [15] F. de Lapparent de Broin, D. Merle, M. Fontana, L. Ginsburg, P. Hervat, Y. Le Calvez, J. Riveline, Une faune continentale à vertébrés dans le Lutétien supérieur de Guitrancourt (Yvelines) et son environnement, *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris* 30 (4) (1993) 3–16.
- [16] M. Mlynarski, Testudines, in: O. Kuhn (Ed.), *Hanbuch der Paläoherpetologie*, 7, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1976, pp. 1–130.
- [17] X. Murelaga, X. Pereda Suberbiola, F. de Lapparent de Broin, J.-C. Rage, S. Duffaud, H. Astibia, A. Badiola, Amphibians and reptiles from the Early Miocene of the Bardenas Reales of Navarre (Ebro basin, Iberian Peninsula), *Geobios* 35 (3) (2002) 347–365.