

Biologische Studie über Bau und Lebensweise von Süßwasserschildkröten.

Von

Rainer Schubert-Soldern, Wien.

Mit 7 Textabbildungen.

Problemstellung. Jahrelange Erfahrung mit Süßwasserschildkröten hat mich belehrt, daß man zu Unrecht hier einen einheitlichen Anpassungstypus vermutet. Es treten vielmehr zahlreiche Divergenzen und Konvergenzen zu Tage, die man unmöglich als Zwischenformen zwischen Land- und Hochseeschildkröten deuten kann. Selbst innerhalb der Gruppen der Pleurodiren und Cryptodiren sind offenbar verschiedene Spezialisierungen zu unterscheiden, die unabhängig von einander entstanden sind. In der vorliegenden Arbeit sollen morphologische Unterschiede mit ökologischen Besonderheiten in Einklang gebracht werden, wobei die Anpassung an das Medium und den Nahrungserwerb als Ausgangspunkte der Betrachtung dienen soll. Vor allem soll eine experimentelle Prüfung die Richtigkeit meiner Vermutungen wahrscheinlich machen ¹⁾.

Untersuchungsmaterial. Nomenclatur nach *Boulenger* (Catalogue of Chelonians) und *Siebenrock* (Synopsis der recenten Schildkröten). Namensänderungen sind in Klammer beigefügt und aus Rust (1933 Bl. f. Aqu. u. Terr.-Kunde Bd. 45) entnommen.

1. Superfam. *Cryptodira*

Chelydra serpentina L.

Macroclermys Temmincki Holbr.

Cinosternum (*Kinosternon*) *scorpioides integrum* Lecomte.

Cinosternum (*Kinosternon*) *cruentatum* Dum.

¹⁾ Herrn Prof. Dr. Otto Storch und Herrn Prof. Dr. Wilhelm Marinelli sage ich meinen aufrichtigsten Dank für viele wertvolle Ratschläge und Hinweise, ebenso dafür, daß ich die Schildkröten des zoologischen Institutes der Wiener Universität zu Versuchen benützen durfte. Herrn Hofrat Dr. Holdhaus danke ich für die gütige Erlaubnis, auch das Material des naturhistorischen Museums in Wien studieren und abbilden zu dürfen.

- Cinosternum sternothaerus odoratum* Daud.
Chrysemys picta Schn.
Pseudemys elegans Wied.
Pseudemys dorbigni D et B.
Malayemys subtrijuga Schl. et Müll.
Chinemys revesii Gray.
Siebenrockiella crassicollis Gray.
Clemmys caspica Gm.
Clemmys leprosa Schw.
Clemmys insculpta Leconte.
Emys orbicularis L.
Geoemyda punctularia Daud.
Geoemyda punctularia pulcherrima Gray.
Cuora trifasciata Bell.
Cuora Amboinensis Daud.
Notochelys platynota Gray.
Cinixys homeana Bell.
2. Superfam. *Pleurodira*
- Pelomedusa galeata (subrufa)* Schoepff.
Podocnemys expansa Schw.
Podocnemys unifilis Torsch.
Sternothaerus (Pelusios) niger D et B.
Sternothaerus nigricans Daud.
Sternothaerus adansoni Schw.
Chelys fimbriata Schn.
Hydromedusa tectifera Cope.
Chelodina longicollis Shaw.
Rhinemys (batrachemys) nasuta Schw.
Hydraspis hilarii D et B.
Platemys platycephala Schn.
Platemys radiolata Mik.
Emydura macquarrii Gray.
3. Superfam. *Trionychoidea*
- Emyda (Trionyx) granosa* Schoepff.
Cyclanorbis senegalensis D et B.
Trionyx (Amyda) cartilagineus Bodd.
Trionyx ferox Schn.
Trionyx triunguis Forsk.
Dogania subplana Geoffr.

I. Anpassung an das Medium.

A. Allgemeine Probleme.

Bei den Seeschildkröten ist wohl am vollkommensten die Anpassung an das Leben im Wasser entwickelt. Jedoch geschah diese Anpassung unter teilweiser oder vollständiger Rückbildung des Panzers, wie uns vor allem fossile Kreideformen wie *Archelon* und *Protospargis* zeigen, die praktisch gar keinen Panzer mehr besaßen. Außerdem verlängerten sie die Extremitäten, wobei die Condylen der Phalangen rückgebildet wurden. Mit der Verwandlung der Extremitäten aus Schreitbeinen zu Rudern ging deren ursprüngliche Verwendbarkeit fast vollkommen verloren. Bei den Pleurodiren und Cryptodiren ist überall der Panzer zur Gänze erhalten geblieben und die Extremitäten haben ihre Funktion als Schreitbeine niemals verloren. Trotzdem ist eine weitgehende Anpassung an das Wasserleben erfolgt. Außerdem bot in technischer Hinsicht das Süßwasser andere, viel ungünstigere Bedingungen als das Meer. Dies gilt speziell bezüglich des inneren Reibungswiderstandes. Soll einerseits nicht in Abrede gestellt werden, daß die Süßwasserschildkröten als Vorfahren der Seeschildkröten anzusehen sind, so möchte ich doch die Auffassung vertreten, daß die aquatische Anpassung hier eine ganz andersartige ist. Innerhalb der drei Gruppen von Süßwasserschildkröten hat die Anpassung ganz verschiedene Grade erreicht, die auf ganz verschiedenen Wegen gewonnen wurden.

I. Das spezifische Gewicht. An und für sich ist durch den Panzer eine starke Unterkompensierung gegeben. Wie bei allen luftatmenden Wassertieren wird derselben durch die im Körper gespeicherte Luft entgegengewirkt, jedoch ergibt sich eine neue Schwierigkeit: entweder die Unterkompensation bleibt bestehen, wie bei den Urodelen, dann ist das Tier an den Boden gefesselt und muß ein benthonisches Leben führen oder es tritt Überkompensation ein, dann ist ein müheloser Aufenthalt nur an der Oberfläche möglich. In beiden Fällen kann nur durch dauernde aktive Bewegung Boden oder Oberfläche verlassen werden. Daß gerade bei den übermäßig gepanzerten Cheloniern ein Ausgleich zustandekommen konnte, ist wohl eine ganz einzigartige Leistung der Natur.

Die Funktion der Lunge als gewichtsregulierendes Organ erfuhr in der älteren Literatur vor allem durch *Marcacci* (1895) eine eingehende Erörterung. *Marcacci* betont, daß die Füllung der Lunge das Schweben an der Oberfläche bewirkt. Nur durch Luftabgabe ist es nach *Marcacci* möglich, die Oberfläche zu verlassen. Da in den Atempausen die Glottis den Luftweg verschließt, so sieht *Marcacci* in dem Zusammenwirken zwischen Glottis und der Atemmuskulatur die Ursache für die Gewichtsregulierung im Wasser. An diesen Gedankengang knüpft in neuerer Zeit *Jacobs* (1940, 1942) an. Für *Jacobs* ist jedoch die Tiefe des Atemholens für die Regulierung des spezifischen Gewichtes maßgebend. Wesentlich erscheint vor allem die Feststellung, die *Jacobs* auf Grund seiner Versuche machen konnte, nämlich daß eine einseitige Belastung durch eine entsprechend ungleichmäßige Füllung der Lunge paralisiert werden kann.

Es war mir aufgefallen, wie verschieden sich die verschiedenen Schildkrötenarten im Wasser verhielten, vor allem, daß das Tauchen und Emporsteigen einmal mühelos, einmal nur unter lebhaftem Rudern möglich war. Ferner war der jeweilige Aufenthaltsort in der Horizontalen bei den Arten verschieden, sodaß zwischen ausgesprochen nektonischen und benthonischen Formen Übergänge festzustellen waren. Ich wählte eine Versuchsanordnung, bei der die Schildkröten auf ihr natürliches Verhalten geprüft werden konnten, ohne durch Fluchtreaktionen gestört zu werden. Dementsprechend wurden nur zahme Tiere verwendet, die in die Hand genommen, sich nicht in die Schale zurückzogen. Ferner mußten sie durch eine Art Dressur an Manipulationen im Behälter gewöhnt sein. Das Tier wurde nach längerem Aufenthalt außer Wasser auf die Oberfläche des Wassers gelegt. Blieb es oben, so wurde ihm ein an einer längeren Stange befestigter Bissen gezeigt. Wollte es schnappen, so wurde es mit dem Bissen nach unten gelockt. Zunächst bis zur halben Höhe und festgestellt, ob ein Stehenbleiben möglich war. Ferner wurde beobachtet, ob dieses Stehenbleiben als ein passives Schweben erzielt werden konnte oder ob nur durch lebhaftes Rudern der überkompensierte Körper in dieser Höhe gehalten werden konnte. Dann wurde bis zu dem 1.5 m unter dem Wasserspiegel befindlichen Boden des Behälters gelockt. Umgekehrt wurde eine am Boden liegende Schildkröte mit dem an der Stange befestigten Bissen nach oben gelockt, wiederum in halber Höhe Halt gemacht und dann das endgültige Aufsteigen zur Oberfläche beobachtet. Hatte das Tier währenddessen Luft geholt, so mußte der Versuch von neuem begonnen werden. Das Aufsteigen mußte vom Boden aus erfolgen, d. h. nachdem dem Tiere

ein Aufenthalt am Boden durch Überkompensation möglich gewesen war.

Das außerordentlich verschiedene Verhalten blieb vielleicht nur aus dem Grunde völlig unbeachtet, weil man Süßwasserschildkröten im allgemeinen nur bei wenige Zentimeter hohem Wasserstande hält und beobachtet, ein Umstand, der in keiner Weise den natürlichen Verhältnissen entspricht.

Modus 1 (Cuora amboinensis, Geoemyda punctularia, Siebenrockiella crassicollis, Cinosternum cruentatum).

Nach terristischem Aufenthalt auf das Wasser gelegt, treibt die Schildkröte an der Oberfläche, wobei die Wölbung des hohen Schildes den Wasserspiegel weit überragt. Sie kann hier nun lange Zeit verweilen, Nahrung aufnehmen und umherrudern. Nach unten gestoßen, steigt sie passiv ohne jede Bewegung, an die Oberfläche empor. Es ist demnach klar, daß die Schildkröte überkompensiert ist. Strebt sie aktiv nach unten, so beginnt sie zu rudern, ohne daß es ihr zunächst möglich ist, die Oberfläche zu verlassen. Daraufhin stößt sie mehrfach peroral Luft aus. Bei einem bestimmten Quantum sinkt sie plötzlich passiv zu Boden, ohne daß es ihr auch nur einigermaßen möglich wäre, unterwegs Halt zu machen. Sie ist also nach Entleerung einer bestimmten Luftmenge unterkompensiert. Will sie wieder zur Oberfläche aufsteigen, so kann dies nur durch starkes, meist sogar recht unbeholfenes Rudern bewerkstelligt werden. Auch ein Aufenthalt zwischen Boden und Oberfläche ist dementsprechend nur durch starkes Rudern möglich, wobei es ausgesprochen Schwierigkeiten bereitet, ein bestimmtes Niveau zu halten. Es gibt also demnach zwei Möglichkeiten hinsichtlich der Regulierung des spez. Gewichtes, die in zwei verschiedenen Füllungsgraden zum Ausdruck kommt. Erstens, eine maximale Füllung der Lunge, bei der die Schildkröte leichter als Wasser ist. Diese entspricht einem Aufenthalt außer Wasser und an der Oberfläche des Wassers. Zweitens, eine Minimalfüllung der Lunge, bei der die Schildkröte spezifisch schwerer ist als Wasser und die einem Aufenthalt am Boden entspricht. Daß es da zwei willkürlich von dem Tier zu wählende Füllungsgrade der Lunge gibt, zeigt auch das Atemholen vom Boden kommend, d. h. im Zustande der Überkompensierung. Wie erwähnt, muß das Tier zunächst rudern zur Oberfläche emporsteigen, um schließlich die Nase aus dem Wasser zu strecken, wobei die Längsachse des Körpers vertikal steht. Es gibt nun zwei Möglichkeiten, entweder die Schildkröte

füllt die Lunge auf Respirationsfüllung, d. h. auf Minimalfüllung, dann verharrt die Längsachse in Vertikalstellung, wobei nach dem Atemholen das Tier wieder zu Boden sinkt. Oder, die Schildkröte füllt die Lunge maximal, dann geht die Längsachse aus der Horizontalen in die Vertikale über, wobei die Schildkröte wieder über dem Wasserspiegel erscheint. Um nun Tauchen zu können, muß in der oben geschilderten Weise die Lunge wieder von der Maximal- auf Minimalfüllung gebracht werden. Dieser minimale Füllungsgrad der Lunge, der mit Unterkompensation verbunden ist, reicht für die Respiration vollkommen aus, ist aber nicht maximal. Ich möchte daher die Maximalfüllung mit Überkompensation von der Respirationsfüllung mit Unterkompensation unterscheiden.

Modus 2 ist bei der überwiegenden Zahl der von mir beobachteten Cryptodiren und vielen Pleurodiren festzustellen, z. B. *Emys*, *Clemys*, *Chinemys*, *Malayemys*, *Chrysemys*, *Pseudemys*, *Pelomedusa*, *Podocnemys* und *Sternothaerus*. Die Schildkröte ist auf das Wasser gelegt, zunächst ebenfalls überkompensiert. Einmal scheint aber die Überkompensierung nicht so bedeutend zu sein und dann vermag die Schildkröte in kleinen, abgeteilten Mengen die Luft peroral auszustoßen. Daher kann sie sofort die Oberfläche verlassen und kann zwischen Oberfläche und Boden mühelos in jeder beliebigen Höhe Halt machen. Das Wesentliche beim Verhalten dieser Schildkröten ist der Umstand, daß es bei ihnen zwischen Maximal- und Respirationsfüllung eine ganze Skala von mittleren Füllungsgraden gibt. Infolgedessen läßt sich die Überkompensation ganz wesentlich herabsetzen und graduell abstufen, sodaß nach Abgabe einiger Luftblasen ein Schweben in einer gewissen mittleren Höhe durch nur geringe Bewegung der Beine möglich ist. Es läßt sich also das spezifische Gewicht graduieren und jeder Füllungsgrad der Lunge entspricht einem bestimmten Niveau zwischen Oberfläche und Boden. Schließlich kann auch hier eine Unterkompensation erreicht werden, die einem Aufenthalt am Boden entspricht, bei der die Lunge minimal gefüllt, also auf Respirationsfüllung gebracht wurde. Soll nun vom Boden wieder aufgestiegen werden, so ist dies wieder nur durch beständiges Rudern möglich. Ebenso kann sich beim Weg von unten nach oben ein Aufenthalt in mittlerer Höhe genau wie im vorigen Falle, nur durch ständiges Rudern bewerkstelligen lassen, da nun ständiger Abtrieb wirksam

ist. Auf dem Wege von oben nach unten ist ein graduierbarer Auftrieb, auf dem Wege von unten nach oben ein nicht graduierbarer Abtrieb vorhanden. Der Fortschritt zwischen diesem Verhalten und dem Verhalten der Schildkröte nach dem Modus 1 besteht demnach darin, daß es hier zwischen Maximal- und Respirationsfüllung noch eine Skala mittlerer Füllungsgrade der Lunge gibt. Hier haben also die Feststellungen von *Marcacci* und *Jacobs* durchaus Gültigkeit. Es ist also nach alledem ein durchaus nektonisches Leben möglich.

Modus 3 (viele *Cinosternoiden*, *Chelydra*, *Macroclermys*, sowie die benthonischen *Chelyiden*, wie *Chelys*, *Hydromedusa*, *Platemys*, *radiolata* und die *Trionychiden*).

Hier gibt es bei gesunden Tieren stets nur eine Unterkompensation, wobei Luftausstoßen nie zu beobachten war. Gegebenenfalls wird hier dem Abtrieb auf ganz andere Weise entgegengewirkt.

Modus 4 (*Chelodina longicollis*, *Rhinemys nasuta*, *Hydraspis hilarii*).

Von der Oberfläche kommend, gibt *Chelodina* nur ganz minimale Luftmengen ab. Daraufhin aber ist es ihr möglich, in jeder beliebigen Höhe Halt zu machen, ohne jede Bewegung der Beine. Dies gelingt ebenso gut von oben, wie im Gegensatz zu den anderen Arten auch von unten kommend. Da *Chelodina* aber in jeder Höhe schweben kann, so ist sie weder über-, noch unterkompensiert, sondern überall im Gleichgewicht. Dieses von mir oft und genau geprüfte Verhalten versuche ich folgendermaßen zu erklären: Da *Chelodina* nirgends gegen ein Über- oder Untergewicht ankämpfen muß, so kann sie auch, wenigstens nachdem sie die erwähnte geringe Luftmenge nach Verlassen der Oberfläche abgegeben hat, weder schwerer noch leichter als die von ihr verdrängte Wassermenge, sondern nur ebenso schwer sein. Es scheint also bei Maximalfüllung eine geringe Überkompensierung, bei Respirationsfüllung Gleichgewicht erreicht zu sein. Während Schildkröten-typen anderer Art zwischen Oberfläche und Boden stets Kurven beschreiben, da sie gegen Auf- oder Abtrieb ankämpfen müssen, kann *Chelodina* auch in mittlerer Höhe, ebenso wie ein Fisch, in der Horizontalen schwimmen. Genau dieselben Verhältnisse nehme ich bei *Rhinemys* und *Hydraspis* an. Diese Arten suchen zwar, im Gegensatz zu *Chelodina*, im Wasser sofort den Boden auf, ohne

Luft auszustoßen. Dies scheint jedoch nicht durch Überkompensierung, sondern ausschließlich instinktiv bedingt zu sein. Es ist diesen beiden Arten ebenso möglich, von unten wie von oben kommend, sich in mittlerer Höhe schwebend zu halten. Zum Unterschied von *Chelodina* gibt es nur einen Füllungsgrad, bei dem von vorneherein Gleichgewicht herrscht. Dieser Modus stellt also den höchsten Grad nektonischer Anpassung dar, hinsichtlich der Beherrschung des spezifischen Gewichtes.

Pathologische Verhältnisse.

Die Fähigkeit, zu tauchen und Luft abzustößen, kann auch infolge eines durch Tuberkulose oder Pneumonie verursachten Emphysems vollkommen verloren gehen. In diesem Falle schwimmen die erkrankten Schildkröten immer an der Oberfläche. Die pathologisch prall gefüllte Lunge bewirkt stets Überkompensation. Ist die Lunge einseitig erkrankt, so schwimmt die Schildkröte schief im Wasser mit der kranken Seite nach oben. Diese Störungen der Lungenfunktion erscheinen mir auch als Beweis dafür, daß durch den willkürlichen Füllungsgrad der Lunge die willkürliche Regulierung des spezifischen Gewichtes bewirkt wird.

Im Gegensatz zu *Jacobs* nehme ich eine grundsätzlich determinierte Veranlagung an, die bei den verschiedenen Anpassungsformen verschieden entwickelt ist. Dahingegen ist *Jacobs* der Meinung, daß immer nur Über- oder Unterkompensation besteht, ebenso, daß die Regulierung des spezifischen Gewichtes nur durch die Tiefe des Atemholens und allen Arten in gleicher Weise möglich sei. Bezüglich des Atemmechanismus verweise ich auf die ausgezeichnete Arbeit *Lüdicke's* (1936).

Lüdicke konnte bei *Emys* reine Wasseratmung, unabhängig von der Lungenatmung, nachweisen. Außerdem zeigt *Lüdicke*, daß eine verschieden starke Füllung der Lunge und Analblase möglich ist. Darnach wird durch die Füllung der Analblase die jeweilige Weite des Peribranchialraumes bestimmt. Je stärker die Analblase gefüllt ist, desto mehr ist der Peribranchialraum eingengt und desto geringer ist die Ausdehnungsmöglichkeit der Lunge. Allerdings ist die Frage, ob auch eine Luftfüllung der Analblase den Füllungsgrad der Lunge bestimmen kann. In diesem Falle, also bei Landaufenthalt, müßte dann die Lunge minimal gefüllt sein. Wie aus meinen Versuchen hervorgeht, ist aber bei *Emys* (Modus 2), nach einem Landaufenthalt die Lunge stets maximal gefüllt, wie aus der Überkompensierung ersichtlich ist. Es scheint also, wenn die Vermutung *Lüdicke's* zurecht besteht, unter natürlichen Verhältnissen nur die Wasserfüllung der Analblase von Einfluß auf die Lungenfüllung zu sein. Ich möchte weiterhin auf den Kontraktionsgrad des M. diaphragmaticus als die

Hauptursache für den Füllungsgrad der Lunge verweisen. Dieser Muskel umgreift die Lunge wie ein Ring. Seine Kontraktion muß die Lunge zusammendrücken und seine maximale Kontraktion würde dann entweder Entleerung oder Minimalfüllung der Lunge bewirken. Als weiteres Moment mag dann auch die graduell veränderliche Wasserfüllung der Analblase kommen.

2. Die Gleichgewichtslage. Zur aquatisch-nektonischen Anpassung ist es auch notwendig, daß eine passive Drehung um die Längsachse verhindert wird, was durch jede Strömung des Wassers bewirkt werden könnte. Zunächst ist durch die Lage der Lunge ein stabiles Gleichgewicht im Wasser gegeben. Im Verhältnis zu anderen Vertebraten ist bei Schildkröten der Rumpf verhältnismäßig sehr breit. Die Rippen stehen bedeutend lateraler in ihrer Richtung, weniger ventrolateral. Dies beeinflußt die Lage der Lunge im Verhältnis zur Wirbelsäule. Während sonst die beiden Lungenhälften schief lateral von den Brustwirbeln liegen, liegen im Vergleich dazu bei den Schildkröten die Lungen höher, ja bei flachrückigen Arten lateral zu beiden Seiten der Brustwirbel. Daher heben die mit Luft gefüllten Lungen die dorsale Costalregion nach oben. Da dies bei beiden Lungen in gleicher Weise der Fall ist, so muß die zwischen ihnen gelegene Wirbelsäule immer nach oben gekehrt sein. Wenn man eine freischwimmende Schildkröte einseitig mit einem Schildrand nach unten dreht, so kehrt sie automatisch in die stabile Gleichgewichtslage zurück, sobald man sie losläßt. Daß für dieses stabile Gleichgewicht die Lunge verantwortlich ist, ist daran kenntlich, daß einseitig lungenkranke Schildkröten ein ebenso stabiles Gleichgewicht zeigen, nur daß hier immer die eine Seite nach oben drängt. Außerdem muß eine Störung der Gleichgewichtslage im Wasser in besonderer Weise als Reiz empfunden werden. Im Gegensatz zu Landschildkröten ist, wie *Gertrud Pleskot* (1942) gezeigt hat, insoferne ein wesentlicher Unterschied gegeben, als das Labyrinthorgan bei Wasserschildkröten eine viel höhere Entwicklungsstufe zeigt. Nach *Pleskot* sind es zwei Momente, in denen sich die Bogengangapparate der Reptilien unterscheiden. Diese sind aber gleichzeitig maßgebend für die Bremswirkung, die auf die Bewegungen der Endolymphflüssigkeit ausgeübt wird. Als das eine Moment bezeichnet *Pleskot* die relative Länge der Bogengänge, des weiteren ist die Verschiedenheit der inneren Weiten der Bogengänge im Verhältnis zu den inneren Weiten der zugehörigen Ampullen maßgebend. Sind also die Bogengänge kurz und im Verhältnis zu den Ampullen weit, so ist

die Bremswirkung eine sehr geringe; ist dagegen der Bogengang lang und eng im Verhältnis zu der dazugehörigen Ampulle, so ist die Bremswirkung groß. Dazwischen besteht noch die Möglichkeit, daß der Bogengang kurz, aber eng oder lang, aber weit ist. *Pleskot* bringt diese Verhältnisse durch die von ihr berechnete „Bremszahl“ zum Ausdruck. Sehr auffallend ist es nun, daß gerade die durch meine Untersuchungen als extrem nektonisch aufgefaßte *Chelodina* auch die höchste „Bremszahl“ zeigt. Ebenso haben benthonische Formen nach Modus 3, wie *Chelydra*, niedrige Bremszahlen. Am niedrigsten sind die Bremszahlen bei Landschildkröten. Diese weitgehenden Übereinstimmungen können als Beweis für die Richtigkeit der Folgerungen gelten, die *Pleskot* aus ihren Messungsergebnissen zieht, nämlich, daß die hohe Bremszahl einer starken Inanspruchnahme des Bogengangsapparates entspricht, je nach der nektonischen Lebensweise. Das Labyrinthorgan als solches zeigt also ebenfalls eine spezifisch nektonische Anpassung.

3. Formwiderstand. Hier ergibt sich eine ausgesprochene Diskrepanz zwischen den Erfordernissen, denen der Panzer beim aquatischen Leben entsprechen soll. Daher sieht man, daß die Panzer der einzelnen Arten morphologisch nach zwei Extremen hin entwickelt sind. Ein hochgewölbter, landschildkrötenartiger Panzer ist druckresistenter, aber bewirkt einen größeren Reibungswiderstand. Solche Panzer finden sich daher bei den als Benthobathen lebenden Arten. Bei nektonischen Arten ist eine Stromlinienform angestrebt. Dadurch kann der Panzer nicht so hoch sein und verliert an Druckresistenz. Andererseits kann er auch nicht die Massigkeit des benthonischen Panzers besitzen. Dieser Mangel wird durch das Vermögen, schneller schwimmen zu können, ausgeglichen. Ist aber eine Wölbung in der Dorsoventralachse des Körpers beim Schwimmen hinderlich, so ist umgekehrt eine Verbreiterung in der Transversalachse von Vorteil. Denn durch die Breite des Panzers wird dem Absinken ein Formwiderstand entgegengesetzt, der für ein nektonisches Leben entschieden von Vorteil ist. Es wird also in der einen Hinsicht der Formwiderstand vermindert, in der anderen Hinsicht gesteigert. Es ist also ein scheibenartig flacher, breiter Schild die Idealform für die Wasserschildkröte, hinsichtlich des Formwiderstandes. Man sieht ihn verwirklicht bei *Chrysemys*, ferner *Pseudemys*, *Pelomedusa*, *Trionyx*. In

diesem Sinne möchte ich die Verhältnisse durch die Formel
 Schwimmfertigkeit = $\frac{\text{Flachrückigkeit} \times \text{Breite}}{\text{Hochrückigkeit}}$ kennzeichnen.

Jacobs bringt diese Verhältnisse in der Errechnung eines Höhenindex: (Rückenpanzerhöhe/Rückenpanzerbreite) \times 100 zum Ausdruck und nimmt diesen als Maß für den Grad der aquatischen Anpassung. Darnach berechnet *Jacobs* auch einen Durchschnittswert für die Superfamilien. Innerhalb dieser Gruppen gibt es aber sehr verschieden nektionisch entwickelte Arten, ja sogar Gattungen wie *Cuora* zeigen da die verschiedensten Anpassungsformen. Auch müßte dann *Chelodina* mit dem schmalen, flachen Panzer weniger aquatisch begabt sein als *Chrysemys* mit dem breiten Panzer. Es spielen hier eben mehrere Momente gleichzeitig eine Rolle, und die nektionische Anpassung wird auf verschiedenem Wege erreicht, was durch eine Ziffer schwer zum Ausdruck zu bringen ist.

Bezüglich des spezifischen Gewichtes stellt, wie gesagt, der *Chelodina*-Typus, hinsichtlich des Formwiderstandes *Chrysemys*, *Pelomedusa* und *Trionyx* den Idealtypus dar. Während *Chrysemys* und *Pelomedusa* als dem Modus 2 folgend in der Gewichtslage bedeutend günstiger gestellt sind als *Trionyx*, ist *Trionyx* nach Modus 3 wiederum durch Reduktion des Panzers überlegen.

B. Die Formen der Anpassung.

Es sind also die beiden Momente der Beherrschung des spezifischen Gewichtes und die morphologische Gestaltung des Panzers im Sinne der Ausnützung des Formwiderstandes charakteristisch für eine nektionische Lebensweise. Massigkeit und hohe Wölbung des Panzers mit der dadurch bedingten Druckresistenz sind charakteristisch für ein benthonisches Leben. Hinzu kommt noch die morphologisch und reizphysiologisch bedingte Anpassung an die Gleichgewichtslage und schließlich die hier im allgemeinen nicht näher erörterte Anpassung der Extremitäten. Nun gibt es hier nicht nur zwei Extreme mit Zwischenstufen. Es begegnen dem Beobachter vielmehr verschiedene Typen, die ganz unabhängig von der systematisch-verwandtschaftlichen Stellung bei den verschiedensten Gruppen wiederkehren. Bei diesen treten die im Vorstehenden geschilderten Momente in der verschiedensten Weise kombiniert, auf. Ich versuche nun, die von mir beobachteten *Chelonier* nach ihrem morphologisch und physiologisch bedingten Fähigkeiten zu gruppieren.

1. Der unausgeprägte Universaltypus (*Emys orbicularis*, *Clemys caspica*, *Chinemys reevesii*, *Cuora trifasciata*). Dieser Typus zeigt in unausgeprägter Weise kombiniert alles das, was bei den extremen Spezialisten ausgesprochen und markiert hervortritt. Der Schild ist sanft, nicht hoch gewölbt, die lateralen Marginalia sind vertikal gestellt wie bei den benthonischen Formen, die Phalangen sind nur wenig verlängert.

Auffallend ist die Form des Kopfes in Gestalt einer dreiseitigen Pyramide. Der Kopf dürfte im Gegensatz zu anderen Typen als Wellenbrecher fungieren, denn der Hals ist beim schnellen Schwimmen immer ausgestreckt. Bezüglich des spezifischen Gewichtes ist immer Modus 2 (S. 280) zu beobachten.

Nektonische Anpassungsform.

2. Der cycloide Typus, Abb. 1 (*Pseudemys elegans*, *Chrysemys picta*, *Pelomedusa galeata*, *Podocnemys expansa*, *unifilis*, *Emydura maquarii*, *Trionix cartilagineus*, *ferox*, *Triunguis*, *Dogania subplana*.) *Clemmys leprosa* ist eine Zwischenform zwischen diesem und dem vorigen Typus. Gegen den vorigen Typus ist bezüglich der Regulierung des spezifischen Gewichtes kein Unterschied zu bemerken. Alle richten sich nach Modus 2, außer den *Trionychiden*, die entsprechend Modus 3 (S. 281) überkompensiert sind. Die höchste Vollendung zeigt dagegen die besprochene Ausnützung des Formwiderstandes. Dementsprechend gleicht der Carapax einer nahezu kreisrunden und schwach gewölbten Scheibe. Außer bei *Pelomedusa* ist das Plastron recht schmal und unansehnlich. Bei den hartschaligen Arten zeigt sich eine auffallend horizontale Stellung der Marginalia. Dieselbe horizontale Lage hat bei den *Trionychoiden* der knorpelige Schildrand. Dadurch wird die schwache Wölbung des Schildes nur vom Discus bewirkt. Damit ist im Querschnitt ungefähr flache Linsenform erreicht, bei der der scharfe Rand deutlich hervortritt. Im Verhältnis zu den nicht so nektonisch entwickelten Schildkröten sind die Phalangen enorm verlängert, wodurch eine breitere Ruderfläche zustande kommt. Der Erfolg dieser Anpassungen ist das Vermögen, außerordentlich rasch, wenn auch nicht ausdauernd schwimmen zu können. An Wendigkeit übertreffen diese Formen alle anderen Arten. Sie können sich wie ein Kreisel um ihre eigene Achse drehen. Auffallend ist die Übereinstimmung

in ihrem Verhalten bei so verschiedenen Arten wie *Chrysemys*, *Pelomedusa*, *Emydura* und *Trionyx*. Die Arten liegen ruhig im Sand mit eingezogenen Extremitäten, *Trionyx* sogar vielfach vergraben. Dann wird ganz plötzlich auf eine Beute losgefahren und dabei auf kurze Strecken ungemein schnell geschwommen. Wie bei Raubfischen ist der überraschende Angriff die Spezialität die-

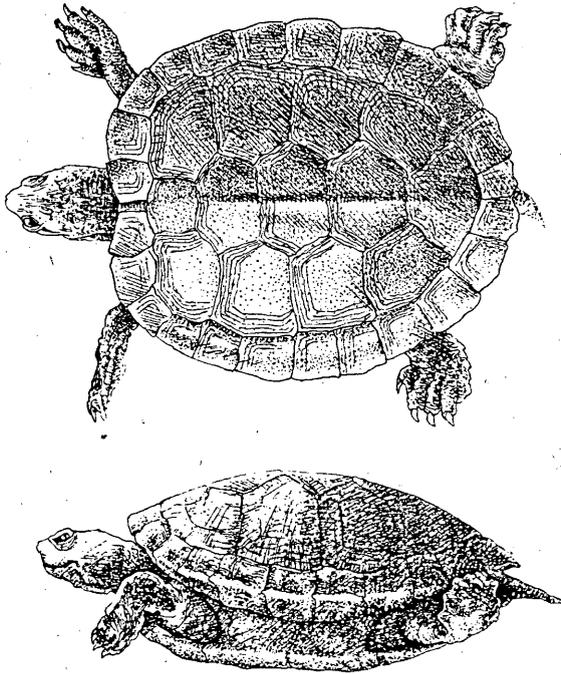


Abb. 1. Cycloider Typus: *Pseudemys floridana* Leconte.

ses Typus. Er stellt in einer Hinsicht den einen Idealtypus nektonischer Anpassung dar.

3. Ovaler Flachboottypus, Abb. 2 (*Chelodina longicollis*, *Hydraspis hilarii*, *Platemys platicephala*, *Batrachemys* = *Rhyemys nasuta*). Unter den von mir beobachteten Arten ist dieser Typus nur bei *Pleurodieren* zu finden und bedeutet den anderen Höhepunkt nektonischer Anpassung. Ganz im Gegensatz zum vorigen Typus ist hier die Schildform längsoval. Der Carapax ist noch flacher. Bei den extremsten Formen wie *Batrachemys* und *Chelo-*

dina ist die Vertebralregion flach oder sogar vertieft. Die Marginalia sind ebenfalls horizontal gestellt, sodaß die Wölbung des Carapax nur durch die Costalia bewirkt wird. Eine für diesen Typus charakteristische Eigenart zeigen die lateralen Marginalia. Diese sind muldenartig von oben her eingebuchtet, wie eingerollt, wogegen die Marginalia über der vorderen und hinteren Schalenöffnung besonders breit sind. Eben dadurch kommt die Oval- bis

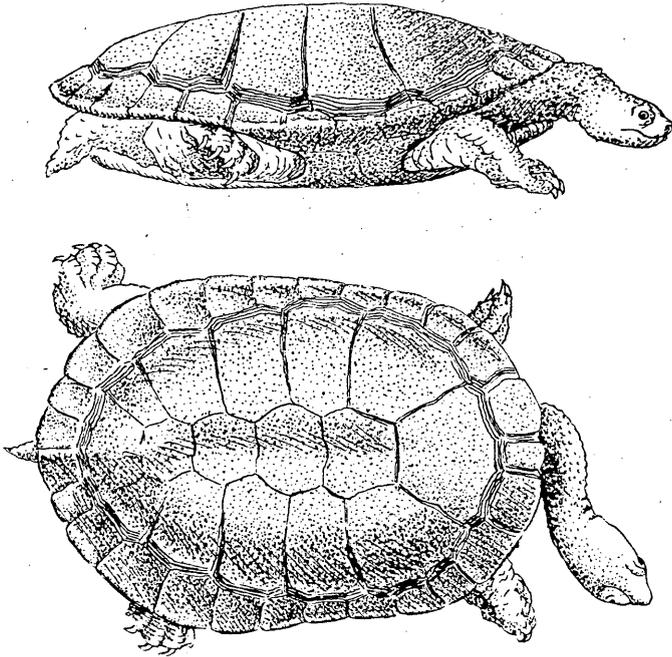


Abb. 2. Ovaler (Flachboot)-Typus *Celodina longicollis* Shaw.

Elipsenform zustande, daß die lateralen Marginalia verschmälert, die rostralen und caudalen hingegen verbreitert sind. Ich möchte in der Einröhlung der lateralen Marginalia eine anpassungsmäßige Verschmälerung des Schildes erblicken, eines Schildes, der ursprünglich breiter war. Beim cycloiden Typus war, wie ich vermutete, Breite des Schildes von Vorteil als Formwiderstand gegen das Sinkgewicht. Dies ist beim ovalen Typus überflüssig geworden, da das spezifische Gewicht hier vollkommen im Gleichgewicht mit dem des Wassers ist. So kann es sich hier ausschließlich um

die Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung handeln, wofür eine schmälere Form zweckdienlich erscheint. Die Verschmälerung ist dann durch die offensichtliche Einrollung der lateralen Marginalia erreicht worden. Zur Verlängerung der Phalangen kommt noch hinzu, daß das Zygopodium abgeflacht ist und auch als Ruderfläche wirkt. Auch lappenartige Verbreiterungen, dermale Hautfalten am Zygopodium sind die Regel. Hinsichtlich des spezifischen Gewichtes richten sich alle diese Formen, wie schon erwähnt, nach Modus 4 (S. 281), also die diesbezüglich idealste Anpassungsform. Das ausdauernde Schwimmen und Schweben im Wasser sind die für den ovalen Typus charakteristischen Fähigkeiten und scheinen mit der Ichthyophagie in Verbindung zu stehen.

Benthonische Formen.

Für diese ist das Schutzbedürfnis charakteristisch, wobei die nektonischen Fähigkeiten in den Hintergrund treten. Ganz verschieden ist die Art und Weise, durch die das benthonische Leben ermöglicht wird.

4. Mimetischer Typus (Lauerformen) Abb. 3 und 4 (*Hydromedusa tectifera*, *Chelydra serpentina*, als Extreme: *Chelys fimbriate* einerseits, *Macrolemmys temincki* andererseits. *Platemys radiolata* eine Zwischenform zwischen diesem und dem vorigen Typus.) Dieser Typus dürfte ausschließlich in Anpassung an den Nahrungserwerb entstanden sein. Alle hierher gehörigen Formen sind arge Räuber. Die Mimese besteht darin, daß in der Form des Carapax Steine oder Baumstrünke imitiert werden. Daher zeigt der Carapax eine unregelmäßig runzelige, zackige Form. Überall finden sich Promineszenzen in Gestalt von Höckern, auch der Schildrand ist gezackt. Bei *Hydromedusa* nur angedeutet, bei *Macrolemmys* fortgeschritten, zeigt sich bei *Chelys* die Mimese im Extrem, indem auch Hals und Kopf mit Dermalanhängen besetzt sind und der Kopf einem dürren Blatt gleicht. Der beim Liegen im Schlamm unsichtbare Plastron beteiligt sich nie an diesen mimetischen Bildungen und ist bei *Chelydra* und *Macrolemmys* rudimentär geworden. Dies ist zweifellos aus der Überflüssigkeit des Panzers zu erklären. Die beiden Arten sind äußerst wehrhaft und ziehen bei Gefahr Kopf und Beine niemals ein. *Macrolemmys* kann dies auch gar nicht mehr. Daß trotzdem der Carapax im

Gegensatz zum Plastron nicht rückgebildet wurde, hängt sicher nicht mit einer irgendwie gearteten nektonischen Anpassung zu-

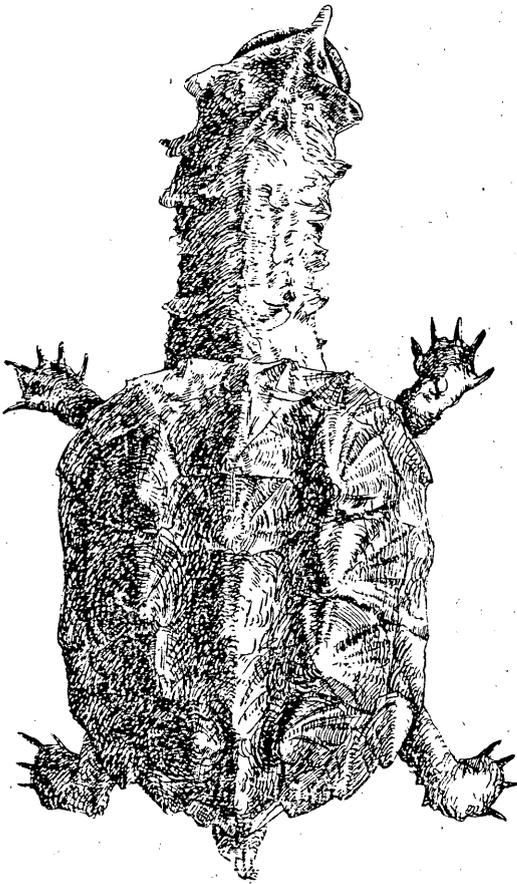


Abb. 3.

Abb. 3. Mimetischer Typus: *Chelys fimbriata* Schn.

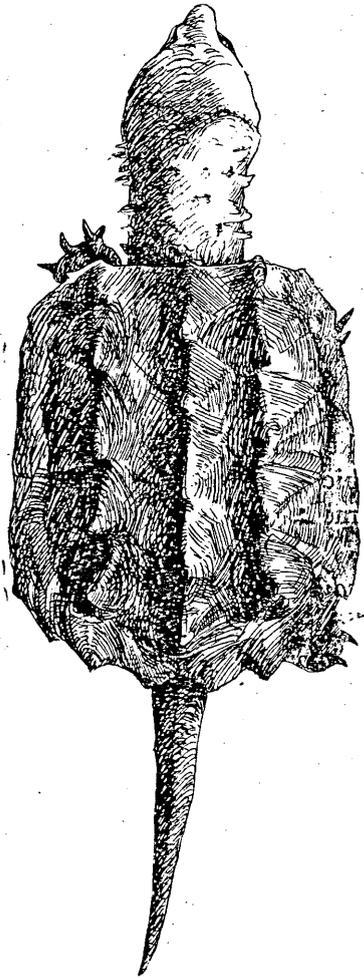


Abb. 4.

Abb. 4. Mimetischer Typus: *Macroclermys Temmincki* Holbr.

sammen. Durch seine Zackenbildungen gleicht er einem verwitterten Rindenstück und bedeutet eine vorzügliche Tarnung. So ist der Carapax als eine Art Maske bei diesen beiden Arten erhalten ge-

blieben. Im Gegensatz zu der ruhigen und unauffälligen Lebensweise erweisen sich die Extremitäten als hochentwickelte Ruder mit verlängerten Phalangen, und abgeflachtem Zygopodium mit Dermalverbreiterungen. Dieser Widerspruch erklärt sich aus dem psychischen Verhalten und aus der durch alle diese Anpassungen bedingten Lebensweise. Die Formen sind dunkelheitsliebend und sonnen sich niemals. Sie suchen sich stets ein bestimmtes Versteck, an dem sie zäh festgehalten und von dem sie sich niemals freiwillig fortbewegen. Bei keinem anderen Typus zeigt sich der Ortssinn in so hervorragender Weise entwickelt. Tritt nun in ihrem Lebensraum eine ihnen auffällige Veränderung ein, so beginnen sie ganz ausgezeichnet zu schwimmen, bis sie einen neuen zusagenden Winkel gefunden haben. Es wird also nur gelegentlich, aber dann mit allem Nachdruck geschwommen. Als ausgesprochene Bodentiere sind sie stark überkompensiert und richten sich in ihrem Verhalten nach Modus 3 (S. 281).

5. Oblonger Typus, Abb. 5 (*Sternothaerus niger, nigricans adansoni* *Cinosternum scorpioides* andeutungsweise *odoratum*). Der Schild ist gestreckt und schmal und nur in lateraler Hinsicht gewölbt. Der Carapax stellt ein langgestrecktes Tonnengewölbe dar. Die lateralen Marginalia stehen wie bei den echt benthonischen Arten vertikal. Der lange schmale Schild ermöglicht ein schnelles Vorwärtskommen, auch ein Einschleichen in Pflanzenwuchs. Besonders geeignet ist er für das Eingraben in den Bodengrund, was häufig praktiziert wird. Bei alledem würde ein hochgewölbter Schild hinderlich sein. Auffallend ist die Kürze der Beine. Durch die starke Streckung des Rumpfes sind Vorder- und Hinterbeine weit voneinander entfernt und halten sich beim Gehen unter dem Schild verborgen. Die entsprechend der Schmalheit des Beckens nahe beisammen stehenden Hinterbeine sind beim Gehen ganz nach hinten gerichtet und werden vor allem im Kniegelenk bewegt, wobei der Femur nur einen ganz spitzen Winkel beschreibt. Dadurch wird die Vorwärtsbewegung ausschließlich durch den Rückstoß der Hinterbeine besorgt, wobei die Vorderbeine die Richtung angeben. Rasches Kriechen ist die besondere Fähigkeit dieses Typus. Umgekehrt sind die Oblongen sehr schlechte Schwimmer. Das ganze Autopodium ist kurz, daher auch die Ruderfläche klein. Im spezifischen Gewicht verhalten sie sich nach Modus 3, sind also

stets überkompensierte Bodentiere. Habituell erinnern sie stark an eine Landassel oder ein Gürteltier.

6. Cupuliförmiger Typus, Abb. 6 (*Cuora Amboinensis*, *Notochelys platynota*, *Cinosternum cruentatum*, *Chrysemys dorbigni*). Von landschildkrötenartigem Habitus mit hochgewölbtem Carapax. Der kuppelförmig gewölbte und nur wenig länger als breite Panzer ist

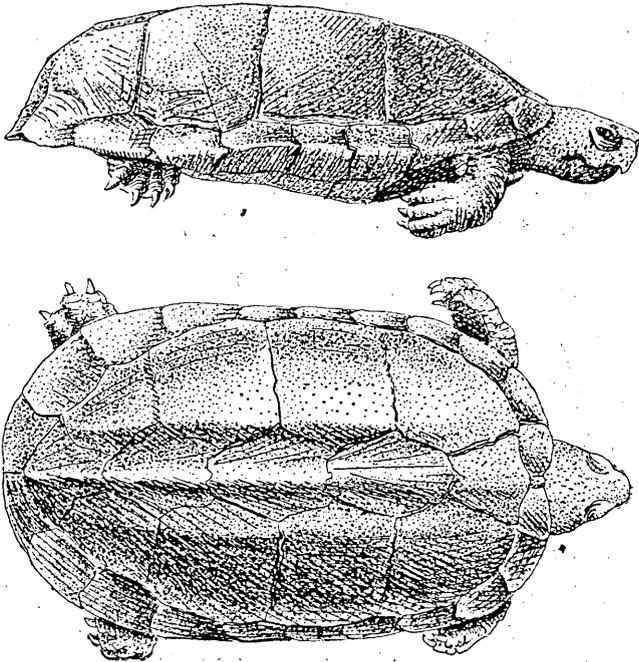


Abb. 5. Oblonger Typus: *Cinosternum scorpioides* Leconte.

schwer und massig und dient unter Verzicht auf die Schnelligkeit der Fortbewegung ausschließlich dem Schutzbedürfnis. Im extremen Fall ist wie bei *Cuora Amboinensis* der Carapax seitlich stark nach unten gezogen, sodaß der Plastron wie ein Deckel dem Carapax von unten aufgesetzt ist. Es berühren daher bei eingezogenen Extremitäten die ganz vertikal gestellten lateralen Marginalia den Boden. Überdies ist vielfach noch der Plastron durch ein Scharniergelenk in zwei Teile zerlegt und nach oben aufklappbar, sodaß er beide Schalenöffnungen verschließt. Demnach ist hier ein Extrem an Schutzanpassungen entwickelt unter Verzicht auf alles

Übrige. Dieser Unbeholfenheit, die eine starke Überkompensierung mit sich brächte, ist wenigstens bei *Cuora* dadurch Abhilfe geschaffen, daß bei Maximalfüllung der Lunge ein Schweben an der Oberfläche möglich ist (S. 279). Diese beiden für sie einzig möglichen Regionen des Wassers bewohnt *Cuora* auch ausschließlich. *Cin. cruen-*

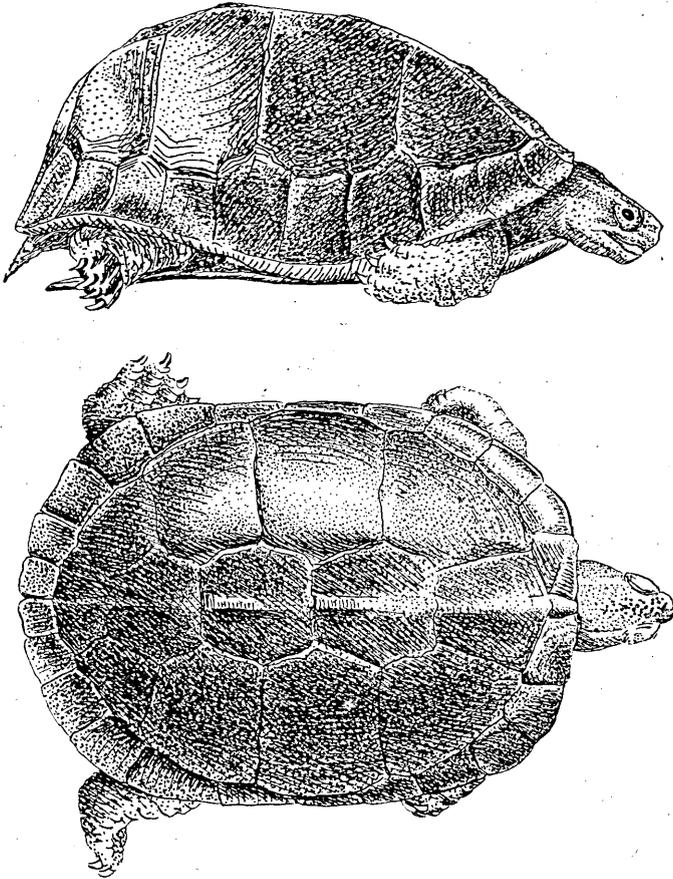


Abb. 6. Cupuliformer Typus: *Cuora amboinensis* Daud.

tatum besitzt dasselbe Vermögen, macht aber von der Fähigkeit, an der Oberfläche zu schweben, praktisch kaum Gebrauch, da sie ausschließlich am Boden fressen kann. *Notochelys* ist immer überkompensiert. *Chrysemys dorbigni*, die am wenigsten spezialisierte Form verhält sich nach Modus 2, ist noch keine extreme Bodenform. Be-

achtenswert sind die Verhältnisse innerhalb der Gattung *Cinosternum*. Die Arten stellen eine kontinuierliche Reihe von extrem Oblongen, über Mittelformen zu extrem cupuliformen Gestalten dar. Der Form entspricht auch die Lebensweise. *Siebenrock* machte in seiner Monographie der Cinosternoiden darauf aufmerksam, daß manche Arten einen kleinen kreuzförmigen, andere einen großen gutschließenden Plastron haben. Er vermutet, daß die Arten mit kleinem Plastron Schlammformen, die Arten mit großem Plastron Klarwasserformen sind. Für die von mir beobachteten Arten jedenfalls möchte ich feststellen, daß der Plastron umso größer und festschließender, je cupuliformer der Carapax entwickelt ist. Es besteht also eine Korrelation innerhalb dieser Gattung zwischen Schnelligkeit der Ortsbewegung mit oblongem und Schwerfälligkeit mit cupuliformen Carapax, zu welchem letzterem auch der große Plastron gehört. Überdies scheint es extreme Schlammformen mit reduziertem Plastron wie *Cin. odoratum* zu geben, bei denen der Plastron beinahe reduziert erscheint.

7. Tectiformer Typus (*Geomyda punctularia*, *Siebenrockiella crassicollis*). Hier sind die Vertebralia in ihrer Mittellinie kantenartig erhöht. Diese Mittelkante ist durch eine schiefe ebene Fläche mit den Marginalia verbunden, sodaß die Costalia in diesem Falle beinahe eben und ungewölbt sind. Dadurch kommt die Dachform des Carapax zustande. Im Verhalten stimmen diese Arten weitgehend mit dem vorigen Typus überein. Ich vermute daher, daß hier auf einem anderen Wege derselbe Effekt erzielt ist, wie beim cupuliformen Typus. Ist der gewölbeartige cupuliforme Panzer druckresistenter, so ist der tectiforme schwer angreifbar, denn eingezogen erinnert die Schildkröte an ein dreiseitiges Prisma. Der Angreifer bekommt immer eine Kante zu fassen, falls er die Schildkröte nicht ganz zwischen die Kiefer klemmen kann. Dadurch muß ihm das Opfer immer entgleiten. Man denke, wie schwer Paranüsse zu knacken sind. Nach dem spezifischen Gewichte verhalten sich alle Arten nach Modus 1 (S. 279).

8. Schlammgräber (*Cyclanorbis senegalensis*, *Emyda granosa* und die *Trionychniden* im allgemeinen). Viele Schildkröten, speziell die oblongen, haben die Neigung, sich einzugraben. Eine ganz besondere Rolle spielt dies im Leben der *Trionychniden*, die einen großen Teil desselben im Schlamm verbringen. Bei den *Trionyx-*

arten und *Dogania* geschieht dies nur, um sich ausruhen oder verbergen zu können. Der Nahrung wird stets im offenen Wasser nachgegangen. Bei der selten lebend beobachteten *Cyclanorbis* konnte ich feststellen, daß dieselbe als absolutes Schlammtier aufzufassen ist. Sie sucht nur im Schlamm eingegraben und nur in diesem nach Nahrung und kommt ohne ihn nicht zur Ruhe. Ähnlich verhält sich unter natürlichen Verhältnissen *Emyda granosa*. So halte ich die langgestreckten, mit Femoralklappen versehenen Trionychoiden für Grabformen, die echten Trionychiden mit flachem beinahe kreisrundem Schilde für nektonische Formen. Zu dieser Auffassung brachten mich folgende Beobachtungen: Jede Weichschildkröte bedarf, um im Aquarium zur Ruhe kommen und sich sicher fühlen zu können, eines mechanischen Druckgefühles. Dieses wird durch Graben angestrebt und ist erreicht, sobald das Tier eingegraben ist. Ich habe dieses Druckgefühl experimentell geprüft und variiert. *Trionyx* genügt ein auf ihrem Carapax liegendes Stück Holz vollkommen, um sich sicher zu fühlen. Kopf und Beine bedürfen nicht der Bedeckung, jedoch darf das Holz nicht den Rücken bloß berühren, es muß einen gewissen Druck ausüben. Damit kombiniert, muß sich der Kopf im Schatten befinden. Direkte Belichtung des Kopfes, also ein optischer Reiz, wirkt beunruhigend. Der Zustand muß selbständig herbeigeführt sein. Legt man dem Tier das Stück Holz auf den Rücken, so wird das sogar als Bedrohung empfunden, es muß selbst darunter gekrochen sein. Dieses durch Druck bedingte Sicherheitsgefühl ist bei *Cyclanorbis* wesentlich anders entwickelt. Hier müssen auch Kopf und Beine vollkommen von einem Kontaktgefühl betroffen sein. Ein weiteres Erfordernis ist die Weichheit des Materials, im übrigen braucht das Kontaktgefühl nicht kontinuierlich jede Stelle des Körpers zu treffen. Daß es sich um einen mechanischen Druckreiz, nicht um einen optischen Reiz handelt, zeigte sich, als ich den Schlamm durch Gummischläuche ersetzte, unter denen die *Cyclanorbis* vollkommen zur Ruhe kamen, wenn die Schläuche von oben durch ein Gewicht beschwert waren. Seitliche Belichtung, selbst wenn sie den Kopf traf, wirkte nicht als wesentliche Störung: Als diese wurde dagegen die Entfernung des Gewichtes empfunden. Äste konnten den Schlamm nicht ersetzen, womit dieser Hautreiz nunmehr eindeutig abgegrenzt erscheint. Hier liegt eine spezifische Reizanpassung an das Schlammgraben vor, die bei *Cyclanorbis* aus einer

rein mechanischen, bei *Trionyx* außerdem auch aus einer optischen Komponente besteht. Spezifische Empfangsorgane für erstere sehe ich in den Sinnespapillen, die die ganze Rückenhaut der Trionychoiden bedecken und unter dem Namen Hoffmann'sche Organe bekannt sind. Dieselben wurden von *Hoffmann* (1878) und (1890) entdeckt, von *Goette* (1889) durch Verwechslung mit cuticularen

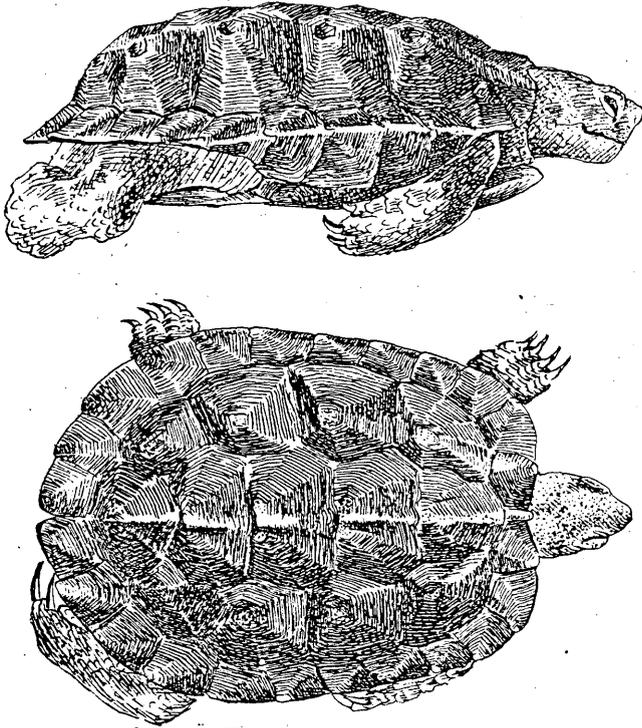


Abb. 7. Amphibischer Typus: *Clemmys insculpta* Leconte.

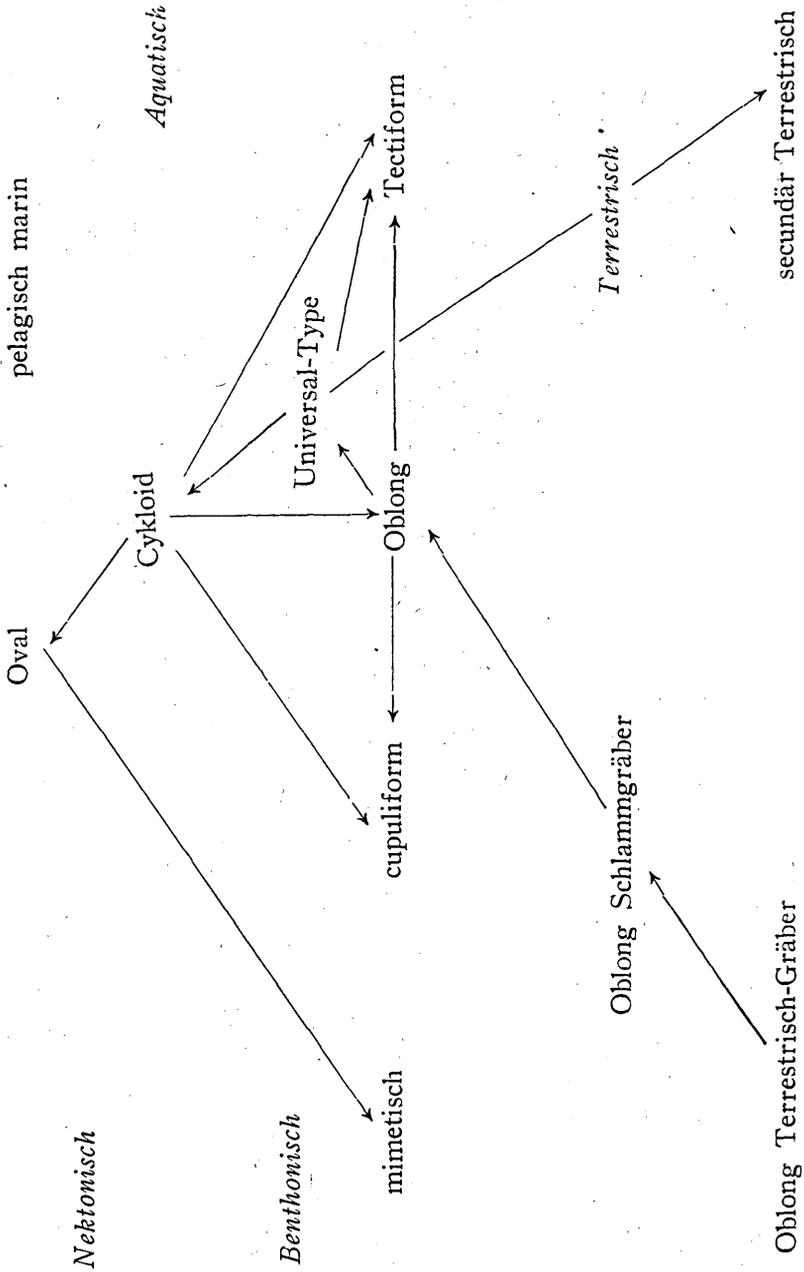
Schuppenbildungen als Sinnesorgane bezweifelt, jedoch von *W. J. Schmidt* (1920) abermals als Sinnesknospen der Haut nachgewiesen. Ein lädiertes Exemplar von *Emyda granosa*, der die Rückenhaut fehlte, reagierte nur in sehr beschränktem Maße auf die Kontaktreize.

9. Amphibischer Typus. Abb. 7. (*Clemmys insculpta*). Auffallend ist die konische Wölbung sämtlicher Vertebrae und Costalia. Dieselbe begegnet uns sonst nur bei Landschildkröten.

Die einheitliche Wölbung des Carapax scheint in viele Einzelkuppeln aufgelöst, die offenbar auch als Druckresistenten wirken. Die außerordentliche Geschicklichkeit, ja Kletterfähigkeit, weisen ebenfalls auf ein terrestrisches Leben hin. Als Besonderheit möchte ich noch die Fähigkeit erwähnen, am Lande fressen zu können. Die übrigen Wasserschildkröten können wohl außer Wasser einen Bissen ergreifen, müssen daraufhin aber das Wasser aufsuchen, um schlucken zu können. Ist der Oesophagus vollkommen mit Luft, nicht mit Wasser gefüllt, dann ist ein Schlucken unmöglich. *Clemmys insculpta* hingegen läßt sich ganz terrestrisch halten, ohne irgendwie bei der Nahrungsaufnahme gestört zu sein. Gleichzeitig ist nichts von ihren aquatischen Fähigkeiten verloren gegangen. Außer der geringen Entwicklung der Schwimmhäute unterscheidet sie sich darin nicht von ihren Gattungsverwandten. Es dürfte zu einer schon vorhandenen aquatischen, eine weitere terrestrische Anpassung hinzugekommen sein. Dahingegen sind die übrigen hier behandelten Arten aquatische Tiere, denen ein vorübergehender Aufenthalt auf dem Lande möglich ist. Der Name Waldbach-Schildkröte läßt darauf schließen, daß *Clemmys insculpta* nur in kleinen Gewässern zu finden ist und zwischendurch lange Landwanderungen unternehmen muß. Eine gewisse Hinneigung zu diesem Typus zeigt auch *Geomyda punctularia pulcherrima*, die aber noch durchaus den tectiformen Typus, wenn auch etwas abgewandelt, zeigt.

C. Versuch einer Ableitung der einzelnen Typen.

E. Fraas und *Böker* stimmen darin überein, daß der Besitz des Panzers nur am Lande erworben sein konnte. *Böker* sieht überdies in einer grabenden Lebensweise die Ursache für seine Entstehung. Dafür spricht die Handhaltung mit nach außen gekehrter Handfläche, ebenso wie das hervorragende Grabevermögen der Landschildkröten. Dieser Auffassung nach, die mit den Arbeiten grundlegender Art von *Hay* und *Versluys* durchaus im Einklang steht, sind landschildkrötenartige Formen als die ursprünglichsten Chelonier anzusehen. Die von mir geschilderten Anpassungstypen kehren innerhalb der verschiedensten Gruppen von Süßwasserchelonieren immer wieder, was den Gedanken nahe legt, daß die einzelnen Typen unabhängig von einander aus Landformen ent-



standen sein könnten. Zweifellos, wie ich bei anderer Gelegenheit zeigen will, sind die Trionychiden unabhängig von den übrigen Cheloniern Wassertiere geworden. Was das diesbezügliche Verhältnis zwischen Pleurodiren und Cryptodiren anlangt, sind rezent nur aquatische Pleurodiren bekannt. *Proterochersis* aus dem Keuper Württembergs erweist sich durch die feste Verbindung des Beckens mit beiden Schalen als Pleurodire, war aber nach allgemeiner Auffassung eine Landschildkröte. Demnach ist also wohl die Trennung zwischen Pleurodiren und Cryptodiren bereits vor der aquatischen Anpassung noch am Land erfolgt. Diese beiden Gruppen hatten sich also unabhängig von einander dem Wasserleben angepaßt. Andererseits scheinen die Anpassungstypen innerhalb der Gruppen aus einander hervorgegangen zu sein. Zumindest verweise ich auf die zahlreichen Übergangsformen. Selbst Rudimente einer ehemals anders gearteten aquatischen Lebensweise sind zu erkennen.

Notochelys gehört zum benthonischen Typus, ebenso wie *Siebenrockiella*. In beiden Fällen wird die Wölbung, resp. das Dach nur vom Diskus des Carapax gebildet, wogegen die Marginalia einen scharfen Horizontalrand um den Diskus liefern, der so sehr für den cycloiden Typus charakteristisch ist. Zweifellos haben wir in diesem Rande ein Rudiment einer ehemals nektonischen Anpassung zu erblicken, während *Notochelys* und *Siebenrockiella* heute ein rein benthonisches Leben führen. Es bleibt also die Frage, welcher der angegebenen Typen wäre von einer terrestrischen Form ableitbar? Zwei Übergänge wären denkbar. Es ähneln habituell und dem Verhalten nach die cupuliformen Süßwasserchelonier ebenso hochgewölbten Landschildkröten. Dieser Weg scheint wenig wahrscheinlich, da die von mir beobachteten Cupuliformen deutlich ihre Herkunft von nektonischen Formen erweisen. Selbst *Cuora Amboinensis* hat in der Jugend einen ausgesprochen flachen, cycloiden Schild. Ich halte es für durchaus möglich, daß die oblong-benthonischen Formen von oblong-terrestrischen abzuleiten sind. Beobachtungen an der Landschildkröte *Cinixys homeana* legten mir diesen Gedankengang nahe. Diese stark oblonge Art neigt, wie alle anderen oblongen Testudininen stark zur grabenden Lebensweise. *Cinixys* bevorzugt aber besonders einen sumpfigen, schlammigen Boden, in dem sie sich eingraben kann. Auch suchte sie freiwillig das Wasser auf und verzehrte unter Wasser

Wasserpflanzen. Natürlich ist das Scharniergelenk im caudalen Teil des Carapax eine Anpassung für sich, sodaß *Cinixys* gewiß nicht als Übergangsform gelten kann. Immerhin zeigt sie den Weg, in der sich die Anpassung vollzogen haben dürfte. Im Wasser ist sie überkompensiert, wie alle Landschildkröten, und geht im tiefen Wasser wie ein Stein unter. Wie *Jacobs* zu einer gegenteiligen Auffassung kommen konnte, ist mir rätselhaft. Rein terrestrisch gehalten fühlt sich *Cinixys* offensichtlich nicht wohl. Die Fähigkeit oblonger Landchelonier, im Sumpf liegen zu können, sowie die ausgesprochen benthobathische Anpassung oblonger Wasserchelonier, läßt mich da einen Zusammenhang vermuten, bzw. eine Möglichkeit erblicken. Die Anpassung hätte sich dann auf folgendem Wege abgespielt: Erdgräber—Sumpfgräber—Benthobath—nektonischer Wasserbewohner. Natürlich können manche Arten des oblongen Typus auch sekundär aus nektonischen Formen entstanden sein. Man hätte demnach zwischen primär und sekundär oblongen Formen zu unterscheiden. Da sich jedoch die oblongen Wasserschildkröten im allgemeinen ebenso wie die Landschildkröten jederzeit als überkompensiert erweisen, so möchte ich auch darin primitive Verhältnisse vermuten.

II. Anpassung an den Nahrungserwerb.

War schon bezüglich der Anpassung an das Medium die vorhandene Literatur sehr spärlich, so wurde der weiteren Anpassung an den Nahrungserwerb noch weniger Interesse entgegengebracht. Die zahnlosen Kieferschneiden in Verbindung mit der Tatsache, daß in Gefangenschaft nur mit Säugetierfleisch gefüttert wird, läßt ja wohl vermuten, daß wir hier eine ganz einheitliche Schablone vor uns haben. Ich will in diesem Zusammenhang wieder nur einen Teil meines Beobachtungsmaterials in Betracht ziehen und die reizphysiologisch-psychologische Seite einer späteren Arbeit vorbehalten. Es handelt sich hier wiederum um die auffallende Correlation morphologischer Eigentümlichkeiten unter differenter Lebensweise.

A. Anpassung der Kiefer.

Im allgemeinen kann man zwei Grundtypen unterscheiden: Den Winkelkiefer, bei dem sich die Unterkieferäste in der Symphyse in einem mehr oder weniger spitzen Winkel treffen.

Eine dementsprechende Form hat dann gleichzeitig der Oberkiefer (Praemaxillaria, Maxillaria und das ganze Gaumendach).

Der hufeisenförmige Kiefer, bei dem der Unterkiefer die Gestalt eines Hufeisens zeigt, in dem die beiden Unterkieferäste in sanftem Bogen ineinander übergehen, ohne profilierte Symphyse. Die erste Form findet sich bei allen Superfamilien der Chelonier, auch bei den Cheloniiden. Die zweite Form kommt bei dem Großteil der Pleurodiren vor.

a) *Winkelkiefer.*

1. Scherengebiss. Dieses stellt den Grundtypus dar, von dem alle weiteren Spezialisierungen abzuleiten sind. Die Kaufläche ist im Ober- und Unterkiefer als Kante entwickelt. Bei den Trionychiden dient der nackte Kiefer allein zum Zerbeißen der Nahrung. Bei den übrigen Cheloniern ist der Kiefer von einer Hornscheide bekleidet, die der Kaufläche als messerartig scharfe Schneide aufliegt. Mit wenigen Ausnahmen beißen die Kauflächen nicht aufeinander, sondern der Unterkiefer gleitet an dem Oberkiefer vorbei und liegt bei geschlossenem Munde dem Oberkiefer von innen an. Die Kieferränder funktionieren wie die beiden Blätter einer Schere. Die Kieferform eignet sich daher besonders zum Zerschneiden der Nahrung und ist für alle herbivoren Arten im allgemeinen und die Testudininen im besonderen charakteristisch. Auch viele Wasserschilddröten zeigen ein solches Gebiß (*Curoa*). Jedoch ermöglicht es ihren Besitzern neben Pflanzennahrung nur das Fressen von Aas oder langsam beweglichen Tieren. Das rasche Töten einer schnellen oder wehrhaften Beute ist den Trägern solcher Kiefer unmöglich. Nach lebenden Fischen wird zwar geschnappt, es besteht aber keine Möglichkeit, sie zur Strecke zu bringen.

2. Dolchgebiss. Dieses stellt eine spezifische Raubanpassung dar. Es handelt sich bei allen Räubern, die durch einen Biß ihr Opfer töten, darum, auf der Kaufläche eine Spitze zu besitzen, die beim Beißen in das Opfer dringt und es dadurch tötet. Bei allen zahntragenden Vertebraten sind alle oder einzelne Zähne als Spitzen entwickelt. Bei den zahnlosen Cheloniern hingegen war diese Möglichkeit ebenso wie bei den Vögeln nicht gegeben. Es gibt nun zwei Wege, die bei den Schilddröten eingeschlagen wer-

den. In einem Fall ist der Unterkiefer in seinem Symphysenteil in eine Spitze ausgezogen. Der Oberkiefer, resp. Gaumen stellt das Widerlager für diese Spitze dar, sodaß die vom Räuber erfaßte Beute zwischen dem spitzen Unterkiefer und seinem Widerlager eingeklemmt und dabei durchbohrt wird, wie von einer Lochzange (Schaffnerzange). Im übrigen Verlauf der Kiefer bleibt die Scherenschneide erhalten. Weiter geht meist die Spezialisierung nicht. Die größte Zahl der *Emydinae* bleibt auf dieser Stufe stehen. Von den Pleurodiren zeigen diese Kieferform *Podocnemys expansa* und *unifilis*. Auf diese Art ist es möglich geworden, das Opfer mit einem Biß zu töten. Hier kommen auch Fische und Anuren als Nahrung in Betracht. Auch Schneckenhäuser können so viel wirksamer zerbrochen werden. Dagegen ist die Fähigkeit, Blätter zu zerschneiden, geringer geworden. Seine Vollendung erreicht das einseitige Dolchgebiß bei den *Chrysemys*- und *Pseudemys*-Arten und bei *Emydura* unter den Pleurodiren. Hier konvergiert der Unterkiefer bereits in seinem ganzen vorderen Abschnitt und endet an der Symphyse mit einer scharfen Spitze. Auch erscheint er in seiner halben Länge nach oben gebogen. Dadurch entsteht ein scharfrandiger, spitzer Haken. Dieser gekrümmte Dolch wird bei geschlossenem Munde vom Oberkiefer wie in einem Futteral geborgen. Der ganze Kopf paßt sich der Länge und Krümmung an, wodurch das für die *Pseudemys*- und *Chrysemys*-Arten so sehr charakteristische Bulldoggenprofil entsteht; denn es ist auch die Kaulade des Oberkiefers vom Mundwinkel bis zum Praemaxilare nach oben gekrümmt. Es erscheint mir sehr bemerkenswert, daß wir im Kreise der Schlangenhäse bei *Emydura* dasselbe Verhältnis finden. Auffallend ist, daß *Emydura* als einzige unter den Pleurodiren sich durch Beißen zu verteidigen sucht. Bei diesem extremen Dolchgebiß haben die Kiefer ihre Scherenqualitäten fast ganz verloren, wofür sie an Wirksamkeit als Raubgebiß bedeutend gewonnen haben. Diese Entwicklung geht meist mit der cycloiden Schildform parallel. Beide Anpassungen dürften daher als Raubanpassungen zu deuten sein.

3. Das Spatengebiß. Bei *Siebenrockiella crassicollis* und *Malayemys subtrijuga*. Bei *Siebenrockiella* stand ich lange Zeit vor einem Rätsel. Ihre Fähigkeiten, die Form der Kiefer, die Ernährungsweise, schienen mir in einem Widerspruch zu stehen. Der

Bulldoggenkopf ist im Vergleich zu *Pseudemys* mehr abgerundet. Aber auch hier ist die Alveolarfläche des Unterkiefers stark verjüngt, dieser ist ebenfalls nach oben gebogen und in eine Spitze ausgezogen. Nach den gewonnenen Erfahrungen würde das zunächst auf eine Raubanpassung hinweisen. Damit steht aber die Schwerfälligkeit des Tieres in Widerspruch. Wenn auch Züge des cykloiden Typus (vgl. S. 286) unverkennbar sind, so überwiegt doch der tekti-forme Habitus (vgl. S. 294). Dem entspricht auch das ganze Geben, das sehr an das von *Cuora Amboinensis* erinnert. Doch erwiesen sich die Kiefer als ungewöhnlich ungeschickt im Nahrungserwerb. *Chrysemys*-artig eine lebhaft bewegliche, kräftige Beute zu bewältigen, erwies sich *Siebenrockiella* als vollkommen unfähig. Selbst leblose Brocken konnte sie nur nach vergeblichen Versuchen in den Rachen bekommen. Es war mir ein Rätsel, wie sich das Tier in der Freiheit ernähren kann. Als Fingerzeig diente mir, daß diese Art die Nahrung stets am Boden suchte, nie über sich wie *Crysemys* oder *Pseudemys*. Ich versah nun den Behälter mit reichlichem Bodengrund und konnte feststellen, daß die Ernährungsweise auf ganz anderem Wege vonstatten geht. *Siebenrockiella* schaufelt mit weit geöffnetem Mund mittels des Unterkiefers den Bodengrund durch und fördert dabei ihre aus Würmern und Schnecken bestehende Beute zu Tage. Sie gräbt nicht etwa auf gut Glück, sondern kontrolliert den Bodengrund, indem sie nach Schweineart den Kopf in den Sand oder Schlamm steckt. Dabei leitet sie offenbar ausschließlich ihr Geruchsvermögen. (*Honigmann* konnte dasselbe erstmalig durch Versuche bei Schildkröten nachweisen). Wie bei Schlangen, vermutet man seinen Sitz im *Jacobsonschen* Organ. *Siebenrockiella* erweist sich als Meisterin im Suchen versteckter Beute. Selbst einige tief vergrabene Tubifex veranlassen sie, sofort zu eifrigem Schaufeln. Die Ähnlichkeit in der Form der Kiefer mit den eigentlichen Dolchgebissen ist sicher nicht zufällig. Schon die andeutungsweise erkennbare Scheibenform des Schildes weist auf einen genetischen Zusammenhang hin. Hier ist eine ursprünglich cycloide räuberische Form mit Dolchgebiß zum Leben am Grunde eines schlammigen Gewässers übergegangen und der Kiefer fand mit einer gewissen Umformung eine neue Verwendung, wobei gleichzeitig eine psychische Anpassung an die neue Nahrung stattfand. Dem Schutzbedürfnis wurde dagegen durch Entwicklung der Dachform des Schildes Rechnung getragen. Bei

Malayemys subtrijuga geht die Spezialisierung nicht so weit. Diese schaufelt und schnüffelt ebenfalls im Schlamm und besitzt in ihrem Unterkiefer ebenfalls einen aufgebogenen Haken. Jedoch kann sie sich auch anders ernähren, wenn sie auch in der Hauptsache Bodengräber und Kleintierfresser ist. In einem wie im anderen Falle ist der Spatenkiefer vom Dolchgebiß abzuleiten.

4. Das Zangengebiß stellt den anderen Weg dar, durch den Spitzen auf der Kaufläche gebildet werden können. Es handelt sich hier ebenfalls um eine Raubanpassung: Während im ersten Falle nur der Unterkiefer zu einem Dolch entwickelt wird, bildet hier sowohl die Unterkiefersymphyse als auch die Praemaxillarregion eine Spitze, wobei die untere beim Schließen des Mundes unter die obere geschoben wird. Die Wirkung ist die einer spitzen Zange und stellt ein Analogon zum Raubvogelschnabel dar. Ein solches Gebiß erfüllt zwei Aufgaben zugleich: einmal wie das Dolchgebiß, eignet es sich vorzüglich zur Überwältigung einer schnellen oder wehrhaften Beute, daher gehören die furchtbarsten Räuber wie *Chelydra* und *Macroclermys* hierher. Dann aber eignet es sich hervorragend zum Zerbeißen von Gehäusen. Diese Fähigkeiten können gleichzeitig miteinander ausgeübt werden (Cinosternoiden), können aber wohl auch zu Spezialisierungen nach zwei verschiedenen Richtungen hin führen. Bei *Chelydra* und *Macroclermys* überwiegt die Raubkomponente, bei *Cinosternum scorpioides* die Durophagie. Erwähnt sei, daß *Sternothaerus niger* einzig innerhalb seiner Familie ein Zangengebiß zeigt und sich auch ebenso ernährt, wie die entsprechend bewaffneten Cryptodiren. Es gibt auch Zangenkiefer, bei denen die obere Spitze zweigeteilt ist. Dieser obere Haken mit Doppelspitze ist durchaus nicht aus dem Haken mit einfacher Spitze hervorgegangen zu denken. Sehr häufig trägt die Hornschneide über dem Praemaxillare einen kleinen Einschnitt. Denkt man sich nun die Praemaxillarregion als Haken ausgezogen, so muß dieser Haken bei Beibehaltung des Einschnittes zwei Spitzen tragen. In dieser Form begegnet uns der Kiefer bei *Notochelys*. Unter den Clemmysarten zeigt ihn einzig *Clemmys insculpta*. Der primitive Charakter kommt in beiden Fällen dadurch zum Ausdruck, daß in den Seitenteilen des Oberkiefers noch die Scherenschneide erhalten geblieben ist. *Clemmys insculpta* macht entsprechend ihrer schon im ersten Teil

erwähnten Vielseitigkeit auch von diesen beiden Qualitäten ihrer Kiefer Gebrauch, indem sie sowohl zur Durophagie, als auch zur Pflanzennahrung neigt. Die vielseitige Verwendbarkeit des Zangengebisses im allgemeinen ist bemerkenswert. Meist schließen sich Raubgebiß und Durophagengebiß aus. Man denke an den durophagen Heterodontus, an Raya, die Chimären oder die Plectognaten, die niemals in der Lage wären, auf andere Fische Jagd zu machen.

5. Das Nußknackergebiß und die Verhältnisse bei den Trionychoiden. Den Trionychoiden fehlen die Hornschneiden über den Kiefern, daher beißen sie, wohl einzig dastehend unter den rezenten Vertebraten, mit dem nackten Kieferknochen. Nichtsdestoweniger begegnen wir auch hier denselben Anpassungen. Auf diese Gruppe beschränkt ist das stumpfe Nußknackergebiß, das ausschließlich der Durophagie dient. Es wirkt nie wie eine Brechzange, sondern eben wie ein Nußknacker, indem das Gehäuse oder der Panzer einfach zwischen den beiden Alveolarflächen der Kiefer eingeklemmt wird. Beide Kiefer besitzen glatte Flächen. Die Beißkraft übertrifft dabei die der übrigen Schildkröten bei weitem. Große, harte Gehäuse, wie von *Paludina* oder *Helix pomatia*, werden ohne jede Mühe zerbrochen, was keiner anderen gleich großen Schildkröte auch nur annähernd möglich ist. Ein solches Gebiß findet sich vor allem bei *Cyclanorbis*, aber auch bei *Dogania*, einer echten Trionychide. Im übrigen finden wir bei dieser Gruppe auch noch Zangengebisse, die genau so gebaut sind und funktionieren wie die Zangengebisse der übrigen Chelonier, obwohl sie nur aus dem bloßen Kiefer bestehen.

Auch hier wirkt das Zangengebiß in Verbindung mit den Krallen und der außerordentlichen Behendigkeit zusammen, um einen ausgesprochenen Räuber zustande zu bringen. Selbstverständlich kann es sich im Verhältnis zu den hartschaligen, ähnlich gestalteten Formen nur um eine Konvergenz handeln. Sehr interessant ist nun die Verteilung des Durophagen- und des Zangengebisses innerhalb der Familien und der Individuen. Alle Schlammgräber mit Femoralklappen tragen das stumpfe Nußknackergebiß. Diese Arten können Fischen überhaupt nicht beikommen. Ebenso trägt innerhalb der Trionychiden *Dogania* das stumpfe Gebiß. Bei den Arten der Gattung *Trionyx* kommt es, wie schon *Siebenrock*

zeigte, zu einem Unterschied innerhalb der Individuen einer Art. Ich fand die Ansicht *Siebenrock's* durchaus bestätigt: daß die jungen Tiere alle ein Zangengebiß tragen, verbunden mit einer schmalen und spitzen Schnauzenpartie. Dann kommt es zu einer Art Entscheidung. Gelangt das jugendliche Exemplar zu Fischnahrung, so wird die schmale Schnauzenform beibehalten. Kommt es dagegen zum Fressen von Crustaceen oder Mollusken, so stumpfen sich die Schneiden und Haken der Kiefer ab und die Schnauze wird breit und flach, mit einer dementsprechend breiten und stumpfen Kaufläche. *Siebenrock* kam zu dieser Auffassung auf Grund eines Vergleiches zwischen zahlreichen Museumsexemplaren. Ich konnte diesen Werdegang an lebenden Tieren studieren und gleichzeitig feststellen, daß ein durophages Tier nicht mehr in der Lage ist, Fische festzuhalten und zu töten. Es gibt also eine Art unfreiwilliger „Berufswahl“. Die Ichthyophagen können später vielleicht noch zur Durophagie übergehen, der umgekehrte Weg aber dürfte unmöglich sein. Dieses individuelle Entweder-Oder bedeutet, daß in demselben Jungtier zwei Potenzen vorhanden sind. Sobald die eine aktualisiert ist, geht die andere verloren. Ich konnte ferner feststellen, daß der nackte Kieferknochen nicht nur ständig abgenützt, sondern unabhängig von seiner Abnützung weiter gebildet wird, etwa wie bei den Incisiven der Rodentier. Ein Exemplar von *Dogania* war von mir überwiegend durophag ernährt worden. Als ich dann gezwungen war, nur mit weicher Nahrung zu füttern, degenerierte der Kieferknochen ganz auffällig. Es kam zu einer Erhöhung der Kauflächen, sodaß das Tier schließlich den Mund nicht mehr schließen konnte. Der Unterkiefer hatte außerdem eine ganz unsymmetrische Kaufläche bekommen, wogegen vorher die Kiefer genau aufeinandergepaßt hatten. (Das Exemplar befindet sich in der Sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums).

b) *Hufeisengebisse.*

Es sei mir gestattet, im allgemeinen die Verhältnisse bei den Pleurodiren kurz zu erwähnen. Es treffen sich, wie gesagt, die beiden Unterkieferäste nicht in einem Winkel, sondern der ganze Unterkiefer hat Hufeisenform. Dem entspricht in der Form der Oberkiefer. Daher sind die gegebenen Möglichkeiten ganz andere

als bei den bisher besprochenen Tieren. Rein äußerlich erscheint der Kopf niemals eckig, sondern stets dorsoventral abgeflacht und nach den Seiten hin abgerundet. Diese Kopfform ist wieder bedingt durch die Notwendigkeit, den Kopf seitlich unter dem Schild über ein Bein legen zu müssen, und außerdem fungiert der Kopf als Wellenbrecher. Daß es jedoch in erster Linie der Kiefer ist, der diese Kopfform bedingt, beweist die Tatsache, daß die wenigen Pleurodiren mit Winkelkiefer auch die eckige Kopfform der übrigen Schildkröten tragen. Es ist hier nicht der Ort, zu zeigen, daß ich die winkelige Form des Unterkiefers für die ursprüngliche halte. Ich beschränke mich hier auf den bloßen Hinweis. Demnach ist also der winkelige Kiefer von *Sternothaerus niger*, *Podocnemys* und *Emydura* als der auch bei Pleurodiren ursprüngliche anzusehen.

1. Das **Baggergebiss** ist für die *Sternothaerus*-Arten außer *niger* charakteristisch. Auffallend ist die ventrale Lage des Mundes, der von der weit vorgezogenen Nasenpartie überragt wird. Die Ventralseite des Kopfes stellt eine breite ebene Fläche dar, in der die U-förmige Mundöffnung wie ein Einschnitt wirkt. Somit ist die Mundöffnung nicht nach vorne, sondern nach unten gerichtet. Der Unterkiefer wird demnach nicht nach unten, sondern nach hinten aufgeklappt. Im Präparat zieht sich die Nasenpartie etwas zurück, obwohl auch hier die Verhältnisse deutlich erkennbar sind. Ein solcher Mund ist ungeeignet, um nach vorne zu schnappen. Dagegen ist er sehr wohl geeignet, um einen am Boden liegenden Brocken aufheben zu können. Diese Arten kauen mit ihrem eigenartigen Mund den ganzen Bodengrund durch, wobei sie nach jedem Zusammenbeißen einen Großteil der aufgenommenen Masse mit dem Wasser ausstoßen und nur animalische Partikel zurückhalten. Bemerkenswert ist dabei die große und sehr bewegliche Zunge. Als Kleintierfresser und Schlammgräber sind sie Meister im Suchen verborgener Nahrung. Die enorme Entwicklung des *Jacobsohnschen* Organs weist ebenso wie die direkte Beobachtung darauf hin, daß die Nahrung mehr mit dem Geruch als mit dem Gesicht gefunden wird. Wir haben also im Baggergebiss wie im Spatengebiss zwei verschiedene Methoden entwickelt, nach denen das Bodengründeln betrieben werden kann. In voller Übereinstimmung mit *Honigmann* und im Gegensatz zu *Henning*

glaube ich, daß Schildkröten absolut ungeeignet sind, im trüben, schlammigen Wasser gut zu sehen und hier ausschließlich auf den Geruch angewiesen sind.

2. Das Fangeisengebiß. Dieses ist für die zweite Pleurodiren-Familie, die Chelyiden und Pelomedusa charakteristisch. Hier ist der Mund nach vorn gerichtet und die Kiefer tragen außerordentlich scharfe Ränder. Das Erfassen der Beute geschieht plötzlich und ruckartig. In Verbindung mit diesem Gebiß wird entweder der Kopf beim Zubeißen vorgeschneilt oder durch die noch zu besprechende Vacuumfalle die Beute in den Oesophagus befördert. Die erste Methode überwiegt bei *Chelodina*, die zweite bei *Chelys*. Bei den übrigen Arten treten beide Methoden kombiniert auf. Daß dies die bei den Schildkröten wirksamste Fangmethode für Fische ist, steht außer Zweifel. Meist kommt es auch hier zur Entwicklung einer Spitze an der Unterkiefersymphyse. Jedoch ist diese Spitze ganz verschieden von ähnlichen Bildungen an der Symphyse der winkelförmigen Unterkiefer. Die Symphyse ist nicht in einen Haken ausgezogen, sondern die Spitze sitzt dem U-förmigen Unterkiefer wie ein einziger Zahn am Scheitel seiner Krümmung auf. Sie ist als durchaus selbständige Bildung aufzufassen. Eine besondere Erwähnung verdienen die Verhältnisse bei *Rhinemys* und *Pelomedusa*. In beiden Fällen erscheint die Kieferpartie mit der sie bekleidenden Hornschneide bedeutend verstärkt. Die Spitze an der Unterkiefersymphyse ist stark und bei *Rhinemys* sind auch gegenüber zwei zahnartige Erhebungen zu beiden Seiten eines Einschnittes im Praemaxillare vorhanden. In beiden Fällen handelt es sich um eine Steigerung der Raubanpassung und um eine Anpassung an größere und stärkere Beutetiere. Ganz eigenartig liegen die Verhältnisse bei *Pelomedusa*. Ihre nächsten Verwandten, die *Podocnemys*arten sowie die *Sternothaeren* haben teils Dolchgebisse oder vor allem Baggergebisse. Letzterem Typus steht *Pelomedusa* näher. Es erinnert daran noch die vorgezogene Nasenpartie und die nicht tief gespaltene Mundöffnung. Auch das Schnüffeln am Bodengrund zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit den *Stenothaeren*. Mit *Podocnemys* ist schon wegen der andersartigen Grundform der Kiefer gar keine Ähnlichkeit vorhanden. Die Augen sind schräg nach oben gerichtet, was zusammen mit den enormen Kiefern auf eine ganz andere Lebensweise schließen läßt als die ihrer

Verwandten. Hinzu kommen noch die enorm entwickelten Krallen und die cycloide Schildform. Alles dies hat aus *Pelomedusa* einen ganz gefährlichen Räuber werden lassen. Wie die Würger unter den Passeriden hat sich dieser Typus inmitten eines harmlosen Kleintierfresserkreises heraus entwickelt. Außerdem wirken die Kiefer nicht nur im Sinne eines Fangeisens, sondern schneiden der Beute Stücke ab. *Pelomedusa* richtet auch seine Aggressionen gegen höhere Wirbeltiere, wie vor allem gegen Schlangen. Selbst ziemlich große Schlangen kann *Pelomedusa* in kürzester Zeit bewältigen. Im übrigen vermute ich, daß gerade bei *Pelomedusa* der Übergang zwischen dem Winkelkiefer und dem Fangeisengebiß stattgefunden hat. Die Form des Unterkiefers erscheint als eine Art Zwischenstufe. Den zweiten Übergang vermute ich innerhalb der Chelyiden von *Emydura*artigen Formen aus.

B. Die Vacuumfalle der Chelyiden.

Die Vacuumfalle der Chelyiden tritt in Verbindung mit dem Fangeisengebiß auf. Während alle Schildkröten ihr Opfer mit einem Biß ergreifen und töten, bereiten die Chelyiden den Biß vor, indem sie ein Vacuum in ihrem Oesophagus erzeugen. Dies Verhalten ist allbekannt, ohne daß nähere Angaben darüber gemacht wurden. Ist dann das Opfer in Reichweite, so wird plötzlich der Mund geöffnet und das Opfer stürzt mit dem Wasserstrom in den Rachen der Chelyide. Um dieses Verhalten zunächst auf seine Funktion zu untersuchen, wurde im Wasser Aluminiumstaub verteilt. Dann wurde eine starke Lampe bis auf ein kleines Loch verdunkelt und der aus dem Loch austretende Lichtstrahl auf den Kopf der zu untersuchenden Schildkröte gerichtet. Man kann so jede Strömung des Wassers durch den fein verteilten Aluminiumstaub markieren. Auch ohne Freßabsichten wird oft Wasser in dem Oesophagus aufgenommen und wieder ausgestoßen. Jedenfalls ist in der Ruhe der Oesophagus stets mit Wasser gefüllt. So erklärt es sich auch, daß nach längerem Aufenthalt auf dem Lande zunächst überhaupt nicht gefressen werden kann. Erscheint nun vor der in Ruhe befindlichen Schildkröte eine Beute, so wird durch Retroperistaltik im Oesophagus ein Vacuum hergestellt. Das Ausstoßen des Wassers aus dem nur wenig geöffneten Munde ist sofort ersichtlich, auch wenn die Beute noch weit entfernt ist. Der

Vorgang erfolgt so lebhaft und energisch, daß bei *Hydraspis* Kopf und Hals in zitternde Bewegung versetzt werden. Wird die Beute wieder entfernt, ohne daß geschnappt werden konnte, so wird der Oesophagus wieder mit Wasser gefüllt. Es muß also der Angriff auf die Beute vorbereitet werden. Dementsprechend ist keine Chelyide in der Lage, eine plötzlich vorgehaltene Beute ohne diese Vorbereitungen zu packen. *Chelys* geht außerdem dem Opfer mit keinem Schritt entgegen, wogegen andere Arten auch aktive Schwimmbewegungen ausführen. Bei *Chelys* aber scheint instinktiv das Aufsuchen der Beute vollkommen durch das Bestreben, die Vacuumfalle zu bilden, ersetzt worden zu sein. Ist dann das Opfer in entsprechender Nähe, so wird mit einer etwas schnappenden Bewegung der Mund geöffnet. Dabei kann eine große Beute zunächst nur zwischen die Kiefer gelangen und erst durch Vorstoßen des Kopfes in den Rachen befördert werden. Jedenfalls muß der Bissen in den Oesophagus gelangen. Dann bereitet es weiter keine Schwierigkeit, ihn nunmehr in den Magen zu bringen. Für diesen Schluckakt aber ist eine weitere enorme Aufnahme von Wasser peroral notwendig. Eine aufs Land gebrachte Schildkröte ist nicht in der Lage, einen im Oesophagus befindlichen Bissen in den Magen zu befördern und führt hilflos erscheinende Bewegungen mit Kopf und Hals aus. Ist nun der Bissen glücklich im Magen gelandet, so wird wieder eine ungeheure Wassermenge abgegeben, ohne daß dadurch ein Vacuum entsteht. Nachdem der erste Fisch gefressen ist, kann nunmehr ein weiterer aufgenommen werden, wobei zu seinem Fange wieder die Vacuumfalle in Aktion tritt. Ist der zweite Fisch zu groß, um im Magen Platz zu finden, so muß er im Oesophagus verbleiben. Soll nun ein dritter Fisch gefressen werden, so macht die Evakuierung des Oesophagus etwas Schwierigkeiten. Wenn das Wasser durch Retroperistaltik hinausbefördert wird, taucht der zweite Fisch in der Mundöffnung auf. Nach wiederholtem Hin- und Herpumpen gelingt es auch, den zweiten Fisch im Oesophagus zu halten und außerdem noch ein Vacuum für den Fang des dritten Fisches vorzubereiten. Wesentlich erscheint mir, daß der erste Fisch stets im Magen verbleibt und von der Saugwirkung des Oesophagus niemals erfaßt wird. Es müßte dies zur Voraussetzung haben, daß der Magen gegen den Oeseophagus jederzeit willkürlich abgeschlossen werden kann. Dies läßt sich aus Vergleichen mit anderen Tieren

schwer verstehen und außerdem geht es aus den anatomischen Befunden keineswegs hervor. Nach *Hoffmann* „erfolgt der Übergang des Magens in den Oesophagus ganz allmählich“. Hier besteht ein Widerspruch zwischen der Funktion und dem anatomischen Befund, den vielleicht weitere Untersuchungen noch lösen werden. So umständlich nun auch die Vacuumfallenmethode, die sonst auch bei *Hippocampus* und seinen Verwandten, außerdem auch bei vielen Pinnipediern vorkommt, zu sein scheint, so wirksam ist sie andererseits. Als Ichthyophagen sind die Chelyiden allen anderen Cheloniern weit überlegen. Füttert man Chelonier aller Kategorien gemeinsam mit lebenden Fischen, so sieht man die große Überlegenheit der Chelyiden. Ich möchte daran erinnern, daß ich vorher die winkelige Kieferform von *Emydura* als Ausnahme innerhalb der Chelyiden glaubte annehmen zu müssen. Gleichzeitig vermutete ich, daß sie darin ebenso wie *Sternothaerus niger* und *Podocnemys* als primitiv im Vergleich zu den übrigen Pleurodiren aufzufassen sei. Obwohl *Emydura* zu den Chelyiden gerechnet wird und sogar einen ziemlich langen Schlangenhals besitzt, geht ihr diese Fähigkeit des Oesophagus ab. *Emydura* schnappt genau wie die Cryptodiren. Für uns wichtig ist, daß *Emydura* auch nicht ichthyophag ist. Sie betrachtet Fische ebenso wie *Cyclanorbis* überhaupt nicht als mögliche Beute. Nichtsdestoweniger ist der anatomische Vergleich zwischen dem Oesophagus von *Emydura* und *Hydromedusa* in keiner Weise aufschlußreich darüber, worin das wesentliche Moment der Vacuumfalle, nämlich der willkürliche Abschluß des Oesophagus gegen den Magen, bestehen könnte.

Zusammenfassung.

Die Süßwasserchelonier zeigen eine große Vielseitigkeit der Anpassung.

1. Das spezifische Gewicht kann in manchen Fällen gar nicht, in anderen aber beliebig reguliert werden. Außerdem ist bei einigen Arten ein Gewichtsausgleich zwischen dem Körpergewicht und der verdrängten Wassermenge zustande gekommen.

2. Die Entwicklungsstufe des Labyrinthorgans entspricht durchaus dem Grad der nektonischen Anpassung.

3. Dem Reibungswiderstand ist entsprechend dem Ausmaß der nektonischen Anpassung durch Abflachung und Verbreiterung des

Schildes Rechnung getragen. Umgekehrt ermöglicht Hochwölbung des Schildes ein benthonisches Leben durch gesteigerte Druckresistenz.

4. Diese Komponenten wirken zusammen und ergeben durch die Verschiedenheit der Kombination zwei nektonische und 5 benthonische Idealtypen, außer einem universellen, vielseitigen, nicht spezialisierten Typus. Auch eine terrestrische Anpassung wurde beobachtet.

5. Von einem einfachen Scherengebiß ausgehend, lassen sich drei verschiedene Raubanpassungen, zwei Durophagen- und zwei Kleintierfressertypen ableiten. Als weitere Spezialisierung kommt die Entwicklung einer Vacuumfalle zustande.

6. Alle diese Anpassungstypen stellen keine systematisch-phylogenetische Gruppen dar, sondern sind unabhängig von einander innerhalb der verschiedensten systematischen Einheiten entstanden.

Literatur.

- Abel, O. (1912): Paläobiologie, Stuttgart; (1924): Lehrbuch der Paläozoologie, Jena. — Bettini, M. (1941): Sul peso specifico di alcuni piccoli animali. *Nuova Vet.* 20, pag. 38—40. — Böker, H. (1935, 1937): *Vergl. biol. Anatomie der Wirbeltiere*, Jena. — Boulenger, G. A. (1889): *Catalogue of the Chelonians Rhynchocephaliens and Crocodiles*, London. — Fraas, E. (1899): *Proganochelys Quenstedtii* Baur, Jahreshefte d. V. f. vaterl. Naturfreunde in Württemberg. — (1913): *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper, ebenda 69. — Goette, A. (1889): Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax der Schildkröte), *Z. f. wiss. Zoologie* 66, 407—437. — Hansemann (1915): Die Lungenatmung der Schildkröten., *Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin* fol. 661. — Hay, O. P. (1898): On the protostega, the systematic position of *Dermochelys* and the morphogeny of the chelonian carapace and plastron, *Americ. Natur.* 32, 929—948. — (1905): On the group of fossil turtles known as the Amphichelidia, *Mus. Nat. Hist.* 21, 137—175. — (1908): *The fossil turtles of North America*, Carnegie-Inst. Public. 7 5 Washington. — Henning, H. (1919): *Physiologie und Psychologie des Geruches*, *Ergebnisse d. Physiologie od. Asher u. Spiro.* — (1920): Optische Versuche an Vögeln und Schildkröten über die Bedeutung der roten Ölkugeln im Auge, *Pflügers Arch.* 178. — Oghuski, K. (1914): Über histologische Besonderheiten bei *Trionyx japonicus* u. ihre physiologische Bedeutung, *Anat. Anz.* 1914, 45, 193—215. — Hoffmann, C. K. (1878): Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere, *Niederl. Arch. für Zoologie* 4, 112—248. — (1890): Reptilien in Bronns: „*Klassen und Ordnungen*“, 6, III Abt. I. — Honigmann, H. (1921): Zur Biologie der Schildkröten, *Biol. Z. Bl.* 41, 241—249. — Jacob, W. (1940): Die Lunge der Seeschildkröte *Caretta caretta* als Schwebeorgan, *Z. f. vergl. Physiol.* 27, 1—28. — (1942): Über die hydrostatische Bedeutung der Lungenfüllung bei Wasserschildkröten, ebenda, 29, 246—282. — (1942): Studien an

Wasserschildkröten, Beziehungen zw. Körperbau und Bewegungsweise, Z. f. Morphologie u. Ökologie 38, 118—146. — *De Kleyn u. Magnus*, (1921): Über die Funktion d. Otolithen, Pflügers Archiv 186. — *Lüdicke, M.* (1936): Über die Atmung an *Emys orbicularis*, Zool. Jb. Atb. Physiol. 56, 83. — *Marcacci, A.* (1895): Les rapports des organes de la respiration et de la natation chez les pulmones aquatiques, Arch. ital. de Biol. 22/—, 118—146. — *Milani, A.* (1897): Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge, Zoolog. Jb. Abt. Anatomie 10, 93. — *Pleskot, G.* (1940): Untersuchungen über Beziehung zw. Form u. Funktion d. Bogenapparates der Reptilien, Zool. Jb. 60. — *Schmidt, W. J.* (1920): Über Schuppenrudimente u. Hautsinnesorgane bei *Emyda granosa*, Zool. Anz. 3, 10. — *Siebenrock, F.* (1907): Die Schildkrötenfamilie d. Cino-sternidae, Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Wien 116. — (1906): Trionychoiden, ebenda, 1, 1. — (1909): Synopsis d. rezenten Schildkröten, Spengels zool. Jahrbücher, Jena. — *Versluys, J.* (1914): Über Phylogenie des Panzers d. Schildkröten u. über d. Verwandtschaft d. Lederschildkröte, Paläont. Zeitschr. 1, Heft 3. — *Werner, F.* (1925): Reptilien in Brehms Tierleben, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: [01](#)

Autor(en)/Author(s): Schubert-Soldern Rainer

Artikel/Article: [Biologische Studie über Bau und Lebensweise von Süßwasserschildkröten. 275-313](#)