© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Der Schildkrötenpanzer — Anpassung und Stammesentwicklung.

Von **R. Schubert-Soldern**, Wien.

1. Verschiedene Deutung bei Palaeontologen und Zoologen.

Ein so eindeutig gebauter Gewebekomplex, wie der Schildkrötenpanzer, ist eine zweifellos bei allen Schildkröten vom Trias bis jetzt homologe Bildung. Dieses Paradestück an Homologie ist denn auch ein besonderes Paradebeispiel der Paläontologen (E. FRAAS, DOLLO und ABEL) geworden. An ihm wurde einmal das Prinzip der Anpassung diskutiert und von hier aus das „Gesetz der Nicht-Umkehrbarkeit der Entwicklung" bewiesen. Demgegenüber haben sich so bedeutende Zoologen wie BOULENGER, SIEBENROCK, FRANZ WERNER und in neuester Zeit MERTENS mit dem System der Schildkröten befaßt und dasselbe erschöpfend behandelt. Dennoch hat es nicht weiter gestört, daß das eine mit dem anderen Arbeitsgebiet durchaus nicht in Einklang zu bringen ist. Kein Wunder! Ich bin weit entfernt davon, hier etwa eine destruktive Kritik anbringen zu wollen. Wem ist es heute noch möglich, die gesamte Fachliteratur zu beherrschen. Außerdem ist ein jeder an die Objekte gebunden, die er untersucht und zum andern auf die Methoden beschränkt, deren er sich bedient. Der Zoologe als Systematiker und der Paläontologe, selbst dann, wenn er Paläobiologe ist, finden vielleicht nur schwer eine gemeinsame Diskussions-Basis. In dieser Abhandlung sollen die voneinander so abweichenden Erkenntnisse geschildert werden. Dann soll auf einer gemeinsamen Ebene, der Lebendbeobachtung und Funktionsmorphologie, eine Lösung versucht werden (1946 hatte ich in dem Sinne eine Monographie der Schildkröten nach funktionsmorphologischen Gesichtspunkten versucht. Infolge des damals herrschenden Papiermangels mußte ich mir eine nicht von mir durchgeführte Einstreichung gefallen lassen. Die vorliegende Arbeit setzt die Arbeit von damals fort.) Worin besteht nun die wenig beachtete Diskrepanz?

Paläontologisch: Der Chelonier-Panzer entstand als hochgewölbte Knochen- und Hornkuppel als Anpassung an terrestrische Lebensweise. In Anpassung an das Wasserleben wurde die Kuppel zunächst abgeflacht, um dann in dem Kreidemeer vollkommen zu verschwinden. Später wurde ein anderer Panzer bei Küstenformen neu gebildet.

Die morphologische Umwandlung hochgewölbter, schwerer Panzer bis zum flachen und leichten Panzer geht konform mit einem Wechsel des Lebensraumes vom Land zum Wasser. Der Entwicklungsgang verläuft linear. Hochgewölbt ist Hinweis auf Land — flach Hinweis auf Wasser.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zoologisch: Unter den rezenten Schildkröten haben wir als terrestrisch lebende Formen sowohl hochgewölbte als auch ganz flache, mit allen möglichen Übergängen, neben flachschildigen Wasserschildkröten auch hochgewölbte. Die rezenten Formen passen also in keiner Weise in das schöne Konzept der Phylogenese, wie sie von den Paläontologen gelehrt wird. Sollte man hochrückig oder flach gar als Leitform betrachten wollen, käme man, was zumindest die Gegenwart anlangt, zu schrecklichen Irrtümern.

Da die Erkenntnisse oder eigentlich direkten Feststellungen und Beobachtungen, zumindest faunistischen Hinweise des Zoologen auf rezentes Material direkte Beweise sind und daher den Vorrang vor der indirekten Argumentation des Paläontologen haben, ist für den modernen Naturforscher die Frage eindeutig erledigt. Bedenken wir umgekehrt, um wieviel gründlicher die Argumentation des Paläontologen im Gegensatz zur Oberflächlichkeit moderner Sammler von Lebendbeobachtung ist, wie weitgehend ja gerade die Erkenntnisse der Paläontologen dem Zoologen erst die Augen für sein rezentes Material öffneten, so können wir jene alten Argumente nicht negligieren.

Wahrscheinlich wird man erwidern: Wenn beides wahr sein soll, dann ist eben zu Lande eine Flach-Mutation von Landschildkröten entstanden. Diese konnten nun ins Wasser gehen. Und die kuppelschildigen Wasserformen? Das sind eben entweder Rückmutanten, oder jene hochschildigen Wasserformen führen ein Testudo-Leben auf Teiches-Grund. Daß es hier nicht nach der Methode des simpelsten Argumentes geht, dürfte einleuchten.

Versuchen wir nun das Problem in der Weise aufzurollen, daß wir kurz das fossile Material in Konkurrenz zum rezenten betrachten und nun jene strittigen Fälle einzubauen versuchen.

2. Evolutions- und Anpassungsprozeß (Lehrmeinung).

Der Typus der Schildkröte ist nicht nur eine der bizarrsten, sondern auch konservativsten Erscheinungen im Reiche der Wirbeltiere. Daß es sich bei den Cheloniern um eine mono-phyletisch einheitliche Gruppe handelt, wurde niemals bezweifelt. Die Homologie der seit Trias stets wiederkehrenden, gleichen Knochenplatten, von den gleichen Horn-Scuta bedeckt, läßt die Annahme einer phyletisch einheitlichen Gruppe als gesichert erscheinen.

Die ältesten Schildkrötenfunde aber weisen einen hochgewölbten, starken Panzer auf. Sie werden samt und sonders als terrestrische Formen angesehen. Hier gibt es bereits zwei Ordnungen. Bei den rezenten Halswendern (Pleurodira) wird Hals mit Kopf seitlich unter die Schale eingeschlagen. Hier besteht eine feste Verbindung zwischen Becken und Schale. Bei den Cryptodiren hingegen wird der Kopf eingezogen, indem der Hals in der vertikalen Krümmung in S-Form gelegt wird. Hier ist das Becken nicht fest mit dem Panzer verwachsen. Da bei fossilen Funden Kopf und Hals auf diese Fähigkeiten der Krümmung nicht oder nur schwer zu untersuchen sind, so gilt im allgemeinen bei Palaeontologen nun die Verbindung des Beckens mit der Schale als Unterscheidungsmerkmal.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ZITTEL stellte als Urform die Triassochelyden auf, bei denen die Entscheidung nach der einen oder anderen Seite noch nicht gefallen ist. HUENE will die Pleurodiren nur als Seitenzweig der Cryptodiren auffassen. Auch der entgegengesetzte Standpunkt wurde schon vertreten.

Jedenfalls, wie immer man die Abhängigkeit zwischen Pleurodiren und Cryptodiren beurteilt: *Triassochelys* und *Proganochelys* hatten keine feste Beckenverbindungen, waren also Cryptodire. *Proterochersys* hat deutlichen Pleurodiren-Charakter mit fester Becken-Verbindung. Alle diese aber besaßen einen starken hochgewölbten Panzer und werden demnach als terrestrische Schildkröten bewertet.

Die rezenten Pleurodiren leben überwiegend aquatisch und steigen nur gelegentlich ans Land. Nach allgemeiner Auffassung sind die Pleurodiren zwar am Lande entstanden und haben sich dem Süßwasser angepaßt. Nur die Süßwasser-Formen sind erhalten geblieben. Bei den Cryptodiren hingegen gibt es von den extremsten Landbewohnern über amphibisch lebende Formen alle nur möglichen Übergänge zu rein aquatischer Lebensweise. Jene äußersten Extreme, die See-bewohnenden Cheloniden, sowie die Süßwasser-bewohnenden Trionychoidea sind ausschließliche Wassertiere,

Wenn wir den Erwägungen von JAECKEL, E. FRAAS und BAUR folgen, so ergibt sich zusammenfassend folgendes Bild. Der Panzer wurde am Land in seiner ganzen Vollständigkeit erworben und angelegt. Von dort hat sich bereits eine Spaltung in pleurodire und cryptodire Schildkröten vollzogen. Sekundär kommt es zum Wasserleben, wobei die beiden Gruppen unabhängig voneinander sich an das Wasser anpassen. Damit ging jene Abflachung des primär hochgewölbten Panzers konform.

Die Pleurodiren kamen nur bis zum Süßwasser (Teich- oder Flußbewohner), niemals ins Meer. Die Cryptodiren hingegen haben den ganzen Weg vom cupuliformen Landbewohner über die scheibenförmige Süßwasserschildkröte bis ins Meer zurückgelegt, wo sie gar den Panzer verloren. Dann in Annäherung an die Küste wurde ein Panzer wie bei *Dermochelys* entwickelt. An diesem Beispiel begründete bekanntlich DOLLO u. ABEL das Gesetz der „Nicht-Umkehrbarkeit" der Entwicklung. Rezent ist aus jedem Stadium der Reihe ein Repräsentant erhalten außer Hochseeschildkröten wie jene ganz panzerlose *Archelon* aus der Ober-Kreide.

3. Landschildkröten.

a) Die cupuliforme Landschildkröte.

Die Auffassung der Palaeontologen, nach der die ersten und ältesten Schildkröten dem Typus der rezenten Hochschildkröte entspricht, scheint mir voll begründet. Dies zeigt zunächst das hohe geologische Alter. Da im Trias außerdem Chelonier mit lockerem und mit festem Beckenanschluß an den Schild bestanden, ist wohl hier schon die Spaltung in Cryptodire und Pleurodire erfolgt. Wie es mit der Einziehbarkeit der Hälse aussah, wissen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wir nicht. Nehmen wir also den Becken-Anschluß als durchgängiges Unterscheidungs-Merkmal (Abb. 1).

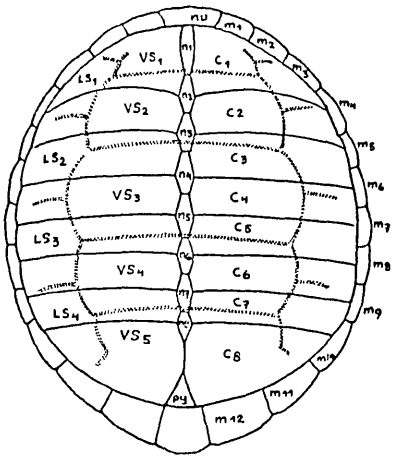

Abb. 1.

Rückenschild von Proterochersis
nu = Nuchalplatte, n_1—n_8 = Neuralplatten, py = Pygalplatte, c_1—c_8 = Costalplatten, m_1—m_{12} = Marginalplatten, VS_1—VS_5 = Vertebralscuta, LS_1—LS_4 = Lateralscuta.
nach E. Fraas.

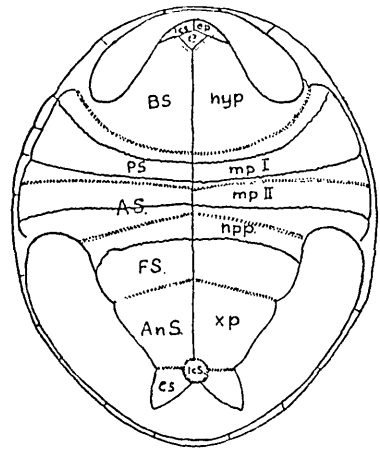

Abb. 1.

Bauchschild von Proterochersis
e = Endoplastron, ep = Epiplastron, hyp = Hypoplastron, mpI = vorderes Mesoplastron, mpII = hinteres Mesoplastron, hpp = Hypoplastron, xp = Xiphiplastron, IGS = Intergularscutum, GS = Gularscutum, BS = Brachialscutum, AS = Abdiminalscutum, FS = Femoralscutum, AnS = Analscutum, IcS = Caudalscutum, CS = Intercaudalscutum.

Der Skelett-Panzer besaß relativ mehr und gleichmäßiger entwickelte Elemente. *Proterochersys*, jene von E. Fraas entdeckte und sehr gut beschriebene Pleurodire, hatte große Mesoplastra, die zwischen Hyo- und Hypoplastra eingeschoben waren. Mesoplastra fehlen dem Großteil der rezenten Chelonier. Nur bei einigen als primitiv anzusehenden Pelomedusoiden liegen sie rudimentartig zwischen den Median-Nähten der Hyo- und Hypoplastra. Diese sind eindeutige Pleurodiren. Der Besitz von 3 den Hinterrand des Plastrons bildenden Schildchen bei Proterochersis muß als primitiv angesehen werden.

Alle hatten hohe Schalen und waren demnach Land-Schildkröten. Gerade Fraas stellt eine Vermutung auf, die mir von einschneidender Bedeutung zu sein scheint. Der große Paläontologe besaß nicht nur eine enorme Formenkenntnis, sondern besaß ein eigenes Feingefühl für funktionsmorphologische Probleme. Er meint, daß die Chelonier als Grabeformen entstanden seien. Auch bei Edentaten ging Hautverkötcherung mit Graben konform.

Bei allen rezenten Landschildkröten ist das Grabevermögen enorm entwickelt. *Gopherus* legt ja direkte unterirdische Gewölbe an. Vor allem stimmen die Landschildkröten auch in einem anderen Merkmal überein.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Vorderbeine sind mit der palmaren Fläche nach außen, der volaren nach innen gekehrt. Dadurch liegt die Ulna des Unterarmes nicht nach der Seite, sondern kranial, der Radius nicht median, sondern nach hinten (Abb. 2).

Abb. 2

li. Vorderfuß

Testudo Emys

Die enormen Condylen der Ulna zeigen, wie wichtig diese nach den Seiten kratzende Bewegung der Hände ist. Die Finger sind kurz und tragen gerade große Krallen. Also sind die Hände Grabschaufeln wie bei Maulwurf oder Maulwurfsgrille. Die Hände können daher gar nicht mit der palmaren Fläche auftreten, wie bei allen anderen Reptilien. Das Tier stelzt vielmehr mit auswärts gekehrter Handfläche auf seinen Krallen. Dadurch kommt der so ungeschickt wirkende Landschildkrötengang zustande. Die festen Hinterbeine stehen dagegen auf den Palmarflächen, wobei die Zehen schräg nach hinten gekehrt sind. Dadurch ergibt sich die gleiche Situation, wie für einen Maulwurf: Die Hinterbeine stemmen nach vorn, die Vorderbeine sind beim ersten Schritt vor dem Kopf volar zusammengelegt und wirken wie ein Pflug. Im zweiten Schritt spaltet sich der Pflug in zwei Grabschaufeln, die das Erdreich mit den palmaren Flächen nach außen schiebt (Abb. 3).

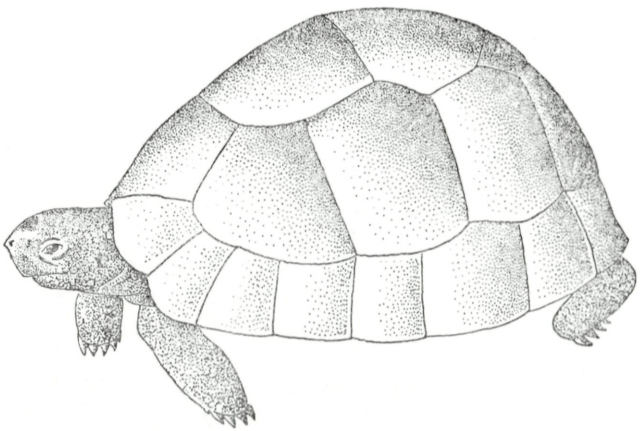

Abb. 3. Cupuliforme Landschildkröte (Testudo radiata).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nun sei mir die Frage erlaubt: Konnte dies durch Anpassung an das Laufen zustande gekommen sein? Also haben wir in der Landschildkröte das typische Grabetier vor uns. Nun kommt der Panzer hinzu, der das Tier gegen oben deckt, vielleicht auch als Buschbrecher dient, wie BÖCKER dies meint. Von hier aus gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder: das Tier geht mit den Grabefüßen reichlich ungeschickt über der Erde. Es kann ja ungeschickt sein. Es besitzt eine Schale und kann sich einziehen und vergraben. Braucht demnach nie zu flüchten. Oder: Es gräbt sich Kopf voran in die Erde ein. In diesem Falle legt es sowohl Wurzeln und Würmer nebst Schnecken frei. Der zahnlose Scherenkiefer kann sowohl Wurzeln als auch Schnecken zerschneiden. Daß nun außerdem schwer-bewaffnete Succulenten zerschnitten werden können, kommt weiterhin dazu. Die Schale mimt außerdem einen Stein, der sich überdies gegen klimatische Unbilden in die Erde versenken kann. So leben die meisten Testudoarten: Leben auf der Erde mit Eingraben.

Die langgestreckten und flacheren Arten können sich um soviel besser eingraben. *Cinixys,* langgestreckt und etwas flach, tut dies bei jedem Schlaf. Sie schiebt dabei die Vorderöffnung der Schale unter die Erde. Die Hinteröffnung kann durch ein Scharnier im Hinterabschnitt des Oberschildes verschlossen werden.

b) Die flache Landschildkröte.

Der Übergang zur flachen Schildform geht über eine langgestreckte Tonnenform zu einer Langtonne mit abgeflachter Vertebralregion bis zu vollkommen flachen Schildformen. Das bei der Kuppel vertikal gestellte Nuchale liegt vollkommen horizontal und geht in die flache Rückenlinie über (Abb. 4). Erst das fünfte Vertebrale ist buckelig abwärts gekrümmt, sodaß die Supracaudalia, wie bei allen Testudinen, vertikal gestellt sind. Die lateralen Marginalia stehen ebenfalls senkrecht. Den Übergang der vertebralen Horizontalebene in die marginale Vertikalebene wird durch die beinahe ausgerundet rechtwinkelig geknickten Costalia besorgt.

Sehr kennzeichnend für die „Flachen" sind die relativ kurzen Oberarme und die viel kürzeren, weniger an Schaufeln erinnernden Krallen. Dem geht ein eigenes Verhalten konform. Sie suchen, um nicht in Fluchtreaktionen zu verfallen, ein Kontaktgefühl für die Oberschale. Das Eingraben ist ein nach langem Flüchten eingeschlagener Notbehelf. Zum richtigen Wohlbefinden gehört ein Kontaktgefühl beider Schalen. Das ist erreicht, sobald sich die Möglichkeit ergibt, sich zwischen zwei festen Körpern einzuschieben. Diese Situation bieten zwei Baumwurzeln oder eine Baumwurzel oder Steinrampe und der Boden. Das Tier will eingeklemmt sein. Ein solcher Zwischenraum kann auch durch Graben erreicht werden. Niemals aber wird ohne Not in die freie Erde gegraben. Schon vor Jahren beobachtete ich dies Verhalten bei Testudo denticulata, einer typischen Waldschildkröte.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

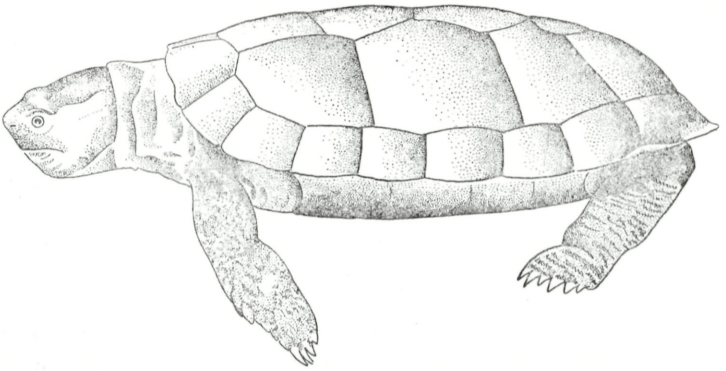

Abb. 4. Terrestrische Flachform (Malacochersus tornieri).

1903 beschreibt beschreibt Siebenrock eine neue Schildkröte, die er Testudo tornieri nennt. Inzwischen wurde sie zur eigenen Gattung erhoben und Malacochersus tornieri benannt. Das untersuchte Exemplar war ein Trockenpräparat des Museums für Naturkunde in Berlin. Das Tier war eine Landschildkröte.

Daß das Tier eine vollkommen flache Schale hatte, hätte den von allen paläontologischen Lehren unbeschwerten, hervorragenden Schildkrötenfachmann nicht so gewundert, als die Tatsache, daß das Präparat eine weiche Schale besaß. Eine pathologische Entartung? Inzwischen wurde *Malacochersus* wiederholt untersucht.

Derzeit befinden sich im Tiergarten „Schönbrunn" zwei Exemplare dieser Art. Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen von Herrn Direktor Dr. FIEDLER hatte ich Gelegenheit, die Tiere genau zu untersuchen und zu beobachten. Es handelt sich um eine ganz flache Landschildkröte mit weich-elastischem Schild. Das seinerzeit von SIEBENROCK beschriebene Exemplar war also durchaus nicht pathologisch verändert. Das Horn des Schildes scheint etwas durch und besitzt die Konsistenz etwa einer ganz feinen Plastikplatte. Der durchscheinende „Knochen" ist ein sehr elastischer Knorpel. Dabei sind alle Schilde und Scuta in allen ihren Grenzlinien vorhanden. Diese Schildkröte schiebt sich nun ganz besonders unter Steinrampen ein. Hier würde ein hoher Schild nur stören. Hätte der Schild ein hartes Relief, würde er in Kollision mit dem harten und unregelmäßigen Relief des Steines kommen. Hier aber schmiegt sich der Schild der überhängenden Steinrampe in vollkommener Weise an, ohne seine Façon zu verlieren.

Wir sahen also, daß es zu Lande nicht nur flache, sondern sogar weiche Schildkröten gibt.

c) Die sekundäre Landschildkröte.

Diese flachen Testudinen als sekundär aus dem Wasserleben an die terrestrische Lebensweise angepaßte Formen zu betrachten, wäre zweifellos abwegig. Es sei vor allem an die eigenartige Drehung der Handfläche

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erinnert, die die „Flachen“ mit den cupuliformen gemein haben. Dies gilt umsomehr, als wir tatsächlich sekundäre Landschildkröten kennen. Es ist die auf Amerika beschränkte Gattung *Terrapene*. An Emydinen erinnern die gebogenen Krallen, die vorn und hinten cranial gerichtet sind. Ebenso tritt *Terrapene* volar auf, ist also ein Sohlengänger, wie alle Wasserschildkröten. Sie ist lebhaft und schnell wie alle Emydinen und verfolgt mit räuberischem Interesse nicht nur Würmer, sondern Eidechsen. Eine *T. carolina major* hat bei mir sogar mit einer großen Eidechse um eine Maus gekämpft, die Beute der Eidechse (*Egernia*) weggenommen und aufgefressen. Dasselbe Tier sitzt auch stundenlang im Wasser. Manche Arten besitzen noch dazu Schwimmhäute zwischen den Zehen.

Testudo-ähnlich wirkt der Scherenkiefer, den viele Emydinen ebenfalls besitzen, sowie die Schildform, die sanft gewölbt ist. Dies soll uns nach dem gesagten und noch zu sagenden allein kein Hinweis phyllogenetischer Art sein. Das Leben spielt sich auf dem Lande ab. Mit allen Herpetologen seit SIEBENROCK stimme ich zur Auffassung, daß es sich hier um eine Emydine handelt, die sekundär zur terrestrischen Lebensweise übergegangen ist und demnach gewisse Konvergenzen zu Testudinen erkennen läßt. HUENE rechnet sie allerdings zu den Testudinen, wohl allein mit Rücksicht auf den Schild.

Oder sollte *Terrapene* ein Zwischentypus zu echten Wasserschildkröten, ein missing linc sein? Aus dem noch folgenden wird klar werden, daß ich eine solche Vermutung nicht teile.

4. Die ökologische Frage.

(Lebensraum der Urformen und Schritt ins Wasser.)

Mit einem gewissen Enthusiasmus, dem ich nur beipflichten kann, betont ROMER, daß „die Schildkröte“ mit ihrem Panzer schon im Trias fertig dastand und sich bis heute halten konnte, während die Dinosaurier z. B. den Säugern Platz machten. Ja nicht nur das: von der Wüste über die Küste, ja bis in die Hochsee hat sich dieses „gelungene“ Panzertier durchgesetzt. Ich möchte im Folgenden einen Versuch machen, die Forschungsergebnisse aus der Paläontologie und Zoologie zu einer Synthese zu bringen und damit die Divergenzen zwischen den verschiedenen vertretenen Ansichten über die Herkunft der Schildkröten überbrücken. Bei meiner Erörterung gehe ich von einer Betrachtung über den mutmaßlichen ursprünglichen Biotop zur Zeit der Entstehung der Schildkröten und von meinen Erfahrungen über die Anpassung verschiedener Schildkrötenformen an das Wasserleben aus.

Geht man vom Standpunkt von E. FRAAS aus, so muß man annehmen, daß die Urschildkröte ein „Grabetier“ war. Obwohl bei den von ihm gefundenen fossilen Schildkröten die „Handform“ nicht erkennbar war, veranlaßte ihn die Wichtigkeit der Frage der Handausbildung, sich für das Extremitätenskelett rezenter Schildkröten zu interessieren. Die ältesten Schildkrötenfunde zeigen einen hochgewölbten Panzer und wurden nach den bisher als zureichend anerkannten Kriterien als „terrestrisch“ gedeu-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tet. Eine hierzu passende „Spalt-Pflug-Extremität", die bei einer terrestrischen Lebensweise wohl am vorteilhaftesten funktioniert, muß ich allerdings zunächst hypothetisch annehmen und sie zur Grundlage für die folgenden Erörterungen nehmen.

Die Funde von *Proganochelys* und *Proterochersis* im Stuben-Sandstein und Knollenmergel des Keuper Württembergs, sowie von *Triassochelys* weisen auf einen Bodengrund hin, der als sogenannte „Delta-Aufschüttung" aufzufassen ist.

Herrn Doz. Dr. G. Frasl und Herrn Prof. Dr. J. Fink danke ich für wichtige geologische Auskünfte bezüglich der wahrscheinlichen Lebensraumform in den Stubensandstein- und Knollenmergel-Formationen. Ihre Angaben haben meine Vermutungen, die ich als Nichtgeologe hatte, weitgehend bestätigt.

In einem solchen Delta-Gebiet, als Übergangsregion zwischen den großen Flüssen und dem Meer, herrschten sicherlich sehr abwechslungsreiche Bedingungen mit zeitweiliger Wasserbedeckung, kleinen Tümpeln, Stillwasser usw. Die Bedingungen in einem solchen Gebiet entsprechen meiner Meinung nach genau jenen, die man als besonders günstig für die Entstehung eines gepanzerten, luftatmenden Grabetieres sich vorstellen kann. Wenn in diesem Lebensstandort einmal eine Trockenperiode eintritt, ist es sicherlich von Vorteil, dem Futter, z. B. *Avicula, Trigonodus, Myophoria vestitata* und Schnecken, aber auch Algen nachzugraben und dabei selbst zu verschwinden.

Bei Wasserbedeckung hingegen muß man auftauchen, findet zwar hier alles, was man braucht, ist aber dafür den gefräßigen Blicken ausgesetzt. Es ist dann von Vorteil, sich in eine mächtige Schale (man denke an *Triassochelys dux,* die wie ein Felsen wirken mußte) zurückziehen zu können. Bei weiterer Austrocknung des Geländes war eine ähnliche Lebensweise möglich. Digitigrades Gehen mußte beibehalten werden, sonst war Graben nicht möglich. Die Gefahr, die durch die dementsprechende Langsamkeit besteht, wird durch entsprechende Entwicklung des Panzers und die Fähigkeit, die Extremitäten sowie Kopf und Schwanz einzuziehen, nahezu gebannt.

Konnte nun aus solchen ausgesprochenen Land- und Grabetieren ein Wassertier entstehen? Hier bietet sich von selbst ein Vergleich an. Graben und Schwimmen liegt bei Insectivoren, Rodentiern, aber auch bei marderartigen Raubtieren sehr nahe beisammen. Ja, das eine ist mit dem andern beinahe schon gegeben. Ein ins Wasser geworfener Maulwurf schwimmt wie ein geborenes Wassertier. Er führt einfach seine Grabebewegungen im Wasser aus. Dabei leisten ihm seine Grabschaufelhände den Dienst vortrefflicher Ruder. Auch die Landschildkröte besitzt solche palmar nach außen gekehrte Grabschaufeln. Von *Cynixys* wurde einmal behauptet, sie könne schwimmen und sogar tauchen, obwohl sie eine typische Testudine ist.

Dennoch ist ein Analogon zum Maulwurf unmöglich. Für alle Süßwasserschildkröten gilt von allem Anfang an, daß vor allem die Hinterbeine zu Rudern verwendet werden. Vorderbeine kommen erst bei Trionychiden und Cheloniden, also erst in weitgehender Spezialisation, in Betracht.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Betrachten wir den Unterschied zwischen Testudinen einerseits und den sonst so verschiedenen Cryptodiren und Pleurodiren des Wassers andererseits. An den sehr verlängerten Zehen ist eine Schwimmhaut sehr variabler Ausbildung entstanden. Was aber alle auszeichnet, ist die Vorder-Extremität,

Die palmare Fläche der Hand ist bodenwärts gerichtet. Damit ist die Ulna lateral, der Radius median gedreht. Die bei *Testudo* steifen geraden Krallen, die den Körper trugen, sind scharfe, palmarwärts gekrümmte Sicheln geworden. Außerdem sind die steifen Finger mit den kurzen zylindrischen Phalangen zu ausgezeichneten Roll-Gelenken gekommen.

Wie Katzen-Krallen können die Krallen der Finger und Zehen dieser Schildkröten palmar eingeschlagen werden. Mit dem Gewinn des einen geht der Verlust des anderen konform. Das Grabevermögen hat damit ganz wesentlich verloren. An seine Stelle ist ein Klettervermögen getreten. Testudo-Typus konnte sich auf ebener Erde eingraben. Nun können die Tiere auf unebenem Boden hochklettern und sich auf einer Unterlage festhalten. Auch kann „Stütz" genommen werden, wie bei allen Wasser-Cryptodiren und Pleurodiren.

Stellen wir uns den Mergel oder Sandsteinboden als Urbiotop vor, so sind auf plastischem ebenem Boden die Testudo-artigen, im Trias, wohl auch Proterochersis, im Vorteil. Ist der Boden steinig und uneben, ist ein Krallenklettern erforderlich. Bei einer solchen Delta-Ausschüttung kommt es zu kleineren und größeren Wasseransammlungen, sobald das Terrain uneben ist. So kam es wahrscheinlich nach dem Klettern erst ganz allmählich zum Schwimmen.

Das amphibische Wassertier muß ja auch aus dem Wasser klettern, wenn es nicht springen oder schlängeln kann.

Eine Remineszenz und damit ein Beweis für die primär grabend-terrestrische Lebensweise ist bei allen Cheloniern zurückgeblieben, mögen sie noch so aquatisch, ja marin geworden sein. Wie die meisten Amphibien selbst von den höchsten Bäumen zur Eiablage ins Wasser steigen müssen, so müssen alle Schildkröten zur Eiablage ans Land; sie graben dort ihre Eier meist ein. Sicherlich ist die Eiablage ein gefährliches Unternehmen, bei dem viele Tiere umkommen. Wenn man die Extremitäten einer *Caretta* betrachtet und bedenkt, wie schwierig mit solchen flossenartigen Füßen das Graben sein mag, versteht man, daß nur an einem Strand mit einem Boden ganz bestimmter Konsistenz die Eiablage möglich ist. Daher die sehr wichtige Frage: ist das „An-Land-Gehen" zum Zwecke der Eiablage als „Atavismus" zu deuten? Man muß auch bedenken, daß die Jungtiere sich nach dem Schlüpfen ausgraben müssen, um sich auf den ungmein gefährlichen Weg zum Wasser zu begeben. So groß die Leistungsqualitäten einer erwachsenen Schildkröte auch sind und so gut der Panzer auch schützen mag, der Neonatus ist immer klein und hat einen weichen Panzer. Das Aussterben vieler Seeschildkröten und das Zurückweichen der Pleurodiren auf die südliche Halbkugel der Erde könnte u. U. ohne weiteres mit geringfügigen Änderungen des „Landweges" der neonaten Schildkröten im Zusammenhang stehen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Es ergibt sich auf jeden Fall für wasserlebige Schildkröten die Notwendigkeit, für die Unterbringung ihrer Eier an Land zu gehen und graben zu müssen. Vielleicht handelt es sich dabei um eine Remineszenz an eine Lebensweise, die in allen Stadien primär terrestrisch-grabend war. Man könnte dieses Argument als Beweis für eine terrestrische Herkunft der Wasserschildkröten verwenden.

5. Wasserschildkröten.
a) Der benthonische Typus.

Nach dem Gesagten war der erste Schritt beim Übergang von Landschildkröten ins Wasser mit einer Umwandlung der Extremitäten verbunden. Als primäre Landform muß man sich eine Schildkröte vorstellen, deren Extremitätenspitze mit Krallen bewaffnet war; sie konnte klettern, jedoch nicht schwimmen. Ein solches Tier würde zufolge seines schweren Panzers, sobald es in ein natürliches Gewässer entsprechender Tiefe gelangt, auf den Grund sinken und könnte sich dann auf dem Boden des Gewässers kriechend fortbewegen; es wäre vergleichsweise eine *Testudo*, die den Bodengrund als Unterlage für ihre Fortbewegung in gleicher Weise wie beim Fortbewegen auf dem Lande verwendet. Für eine solche sich am Bodengrund eines Gewässers fortbewegende Schildkrötenform kommt als Aufenthaltsraum Tiefwasser natürlich nicht in Betracht. Der Wasserspiegel muß immer so niedrig sein, daß mit ausgestrecktem Hals leicht Luft geholt werden kann. Rezent gibt es solche „benthonische Wanderer" nicht, denn alle rezent lebenden Wasserschildkröten können — wenn häufig auch nur sehr schlecht — schwimmen. In die Nähe des Extrems des „benthonischen Wanderers" gehören unter den rezenten Formen alle *Sternotherus*- und *Cinosternum*-Arten. Auch *Chelydra* und *Macroclemmys* sind nach meinen Erfahrungen nicht weit von diesem Extrem entfernt. Die genannten Formen liegen zufolge ihrer Schwere benthonisch auf dem Boden eines meist seichten Gewässers und wählen als Aufenthaltsorte meist Standorte aus von denen aus sie ohne Schwimmbewegung die Wasseroberfläche zum Atemholen erreichen können. Daß gerade unter ihnen die sogenannten „Lauer-Formen" —was Mimese, Mundbewaffnung und Beuteanlockung anlangt — hochspezialisiert sind, hat mit der von uns hier behandelten Frage der Entstehung des Schildkrötenpanzers und dem Schwimmvermögen nicht viel zu tun. Allgemein gilt, daß phylogenetisch alte Formen häufig meist nur in hochspezialisierter Anpassung anzutreffen sind (vgl. z. B. *Ornithorrhynchus, Struthio* oder *Lepidosiren*). Jedenfalls erzählt uns der Schild der oben genannten Schildkröten nichts von einer „aquatischen Abflachung". So könnte man allein auf Grund der Wölbung des Schildes versucht sein, Cinosternum cruentatum als rein terrestrish aufzufassen, was keineswegs der Fall ist. Wir müssen auf Grund unserer Erfahrungen mit zahlreichen Wasserschildkröten jedenfalls feststellen, daß die Art der Wölbung des Schildes nichts über den Lebensraum (aquatisch oder terrestrisch) von Schildkröten auszusagen vermag. Die vorhin genannten Formen sind konsequent aquatisch und ortstreu! Nach ihrer Schildform sollten sie jedoch terrestrisch sein.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

b) Der nektonische Typus.
(„Flachboot".)

Hier dürfte es nur volle Übereinstimmung auf allen Seiten geben. Bei dem Schnellschwimmer ist bei kräftigen Ruderbeinen eine Abflachung des Schildes unverkennbar. Dennoch gibt es auch hier mehrere Grade. In einem Falle, den ich den discoiden Typus nannte, ist der Carapax flach. Die Marginalia stehen nahezu horizontal und bilden einen scharfen Rand. Der Marginalrand ist in seinem Umfang nahezu ein Kreis. Die Ausschärfung des Marginalrandes wird erreicht, indem das Plastron auffallend schmal wird. Dadurch wird der periphere Schildrand nur durch den Oberschild gebildet. Damit ist der Umriß der Schale eine scharfrandige Scheibe mit Linsenquerschnitt. Der Marginalrand schiebt sich wie ein Keil in den Reibungswiderstand des Wassers hinein. Ideal wird dieser Typus convergent bei *Pseudemys* unter den Cryptodiren und *Hydraspis* oder *Phrynops* bei Pleurodiren erreicht. Sowie dem Schwimmen in der Horizontalen der geringste, so wird dem Absinken in Vertikalen der größte Widerstand entgegengesetzt.

Das entspricht genau dem, was Fraas für *Thalassemys* postuliert. Ergänzend sei bemerkt, daß bei einigen Schnellschwimmern wie *Chelodina* die vorderen und hinteren Marginalia horizontal gestellt, die Seiten etwas flach sind. Dadurch wird hier die Vor-Rückwärtsbewegung der Seitwärtsbewegung gegenüber etwas bevorzugt (Abb. 5).

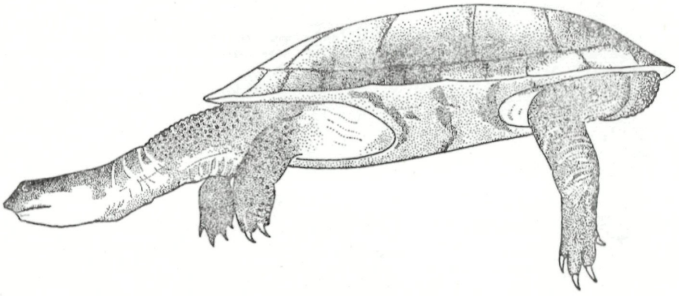

Abb. 5. Aquatische Flachform (Chelodina longicollis).

Auch von den meisten Trionychiden ist dieser „Discoidal-Typus" repräsentiert. Zum Verständnis des folgenden sei erwähnt, daß hier bei Höchstgeschwindigkeit der Kopf eingezogen wird, um dem Marginalrand seine volle Wirksamkeit zu verschaffen.

Das Verschwinden der Neuralia im Knochenskelett dient auch der Abflachung der Scheibe. Unter rezenten Formen sind bei allen australischen Pleurodiren des „Schlangenhals-Typus" die Neuralia reduziert. Unter den Seeschildkröten gilt dasselbe für einen Teil der Gruppe wie *Desmemys* (Wealden, untere Kreide).

Wiederum ist es Fraas, der den Typus der Herzform des Schildes charakterisiert. Von der Scheibe aus wird nun der Nuchalrand eingezogen,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sodaß der Gesamtumriß Herzform bekommt. Dies gilt vor allem für Seeschildkröten. Daß es parallel auch bei Trionychiden auftritt, möge ein Bild einer rezenten *Trionyx hurum* zeigen. Ergänzend sei hiezu bemerkt, daß bei Erreichung der Herzform sozusagen der Kopf bloßgelegt wird. Hier dient der keilförmig zugespitzte Kopf als Wellenbrecher. Im Gegensatz zum Diskoidtypus wird der Kopf beim raschen Schwimmen nicht eingezogen (Abb. 6, 7 und 8).

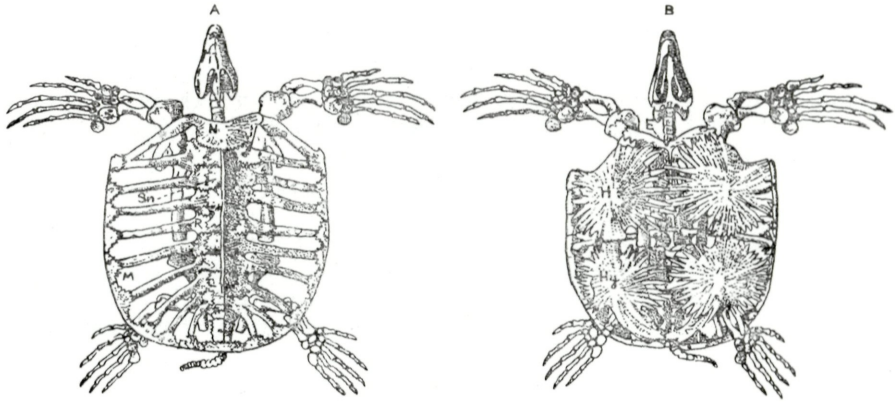

Abb. 6. Herzform (Archelon Ischyros, Ob. Kreide, Dakota).
A von oben, B von unten. N = Nuchalplatte, hinter derselben 11 Sn = Supraneuralplatten und eine Pygalplatte, R = Rippen, M = Marginalia, E = Entoplastron, H = Hypoplastron, Hy = Hypoplastron.

nach Wieland aus Zittel.

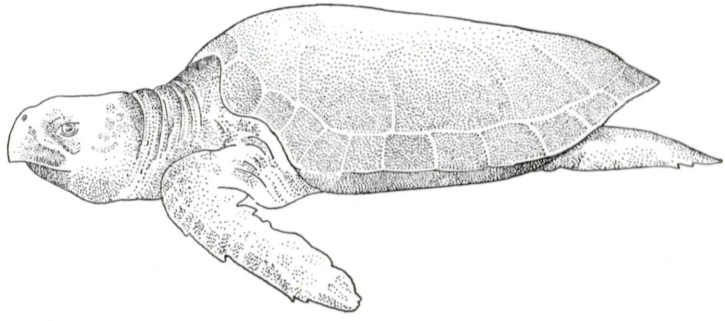

Abb. 7. Herzform (Caretta caretta) Seeschildkröte nach dem Leben.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

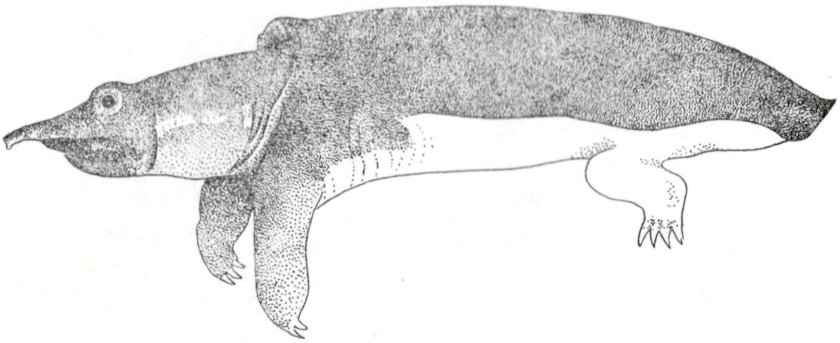

Abb. 8. Herzform (Trionyx hurum), Weichschildkröte des Wassers nach dem Leben.

c) Ein aquatisch-cupuliformer Typus.

Entgegen allen Erwartungen prinzipieller Art gibt es hochgewölbte Schilde bei ausgesprochen nektonischen Tiefwasserformen. Hier sei vor allem *Cuora amboinensis* oder *Geoemyda punctularia* erwähnt. Sind dies etwa primitive Merkmale, Atavismen, die vom benthonischen Typus her beibehalten wurden? Das wäre eventuell anzunehmen, wenn es sich um eine Art *Testudo* auf Teichesgrund handelte. Sicher würde ein jeder Paläontologe dank der Schildwölbung sie für terrestrisch halten.

Wenn wir der Systematik nur einigermaßen vertrauen und vermuten, daß sie ein Spiegel der natürlichen Verwandtschaft sei, so stehen diese Typen neben ganz anderen Gattungsverwandten. *Cuora trifasciata* und *Geoemyda pulcherima* sind Gegenstücke zu *C. amboinensis* und *G. punctularia*. Flache und hohe Schilde. Wie zur Verdeutlichung zeigt bei *C. amboinensis* die Ontogenese, daß es sich hier um einen Anpasungstypus eigener Art handelt: Aus dem Ei kriecht eine flache Schildkröte mit drei Kielen. Diese wirkt etwa genau so wie eine junge *Clemys*. Erst wenn der Panzer etwa 10 cm an Länge überschritten hat, glättet sich die Vertebral-Region. Vom Nuchale steigt der Schild bis zum zweiten Vertebrale an, um mit Vertebrale 4 steil abzusinken. Das 5. Vertebrale steht beinahe senkrecht, ebenso wie die Supracaudalia. Costale 1 steigt schräg zur Kuppel empor, 2 und 3 krümmen sich von ihrer Naht mit den Vertebralia aus der horizontalen in die vertikale Ebene. Bei einer Länge von 20 cm und größter Breite 13,8 cm mißt die Höhe 8,5 cm. Das sind Verhältnisse, die einer *Testudo* alle Ehre machen würden. Wenn man einigermaßen das biogenetische Grundgesetz ernst nimmt, so ist nicht anzunehmen, daß sich der primitive Typus aus dem spezialisierten entwickelt. Jedenfalls handelt es sich hier wohl um eine Anpasung an das Wasserleben, die äußerlich dem cupuliformen Landtypus convergent scheint (Abb. 9).

Diese Wahrscheinlichket erlangt Gewißheit, wenn man die lebenden Tiere beobachtet. Das Jungtier ist ein flaches Zappeltier, wie eine kleine

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

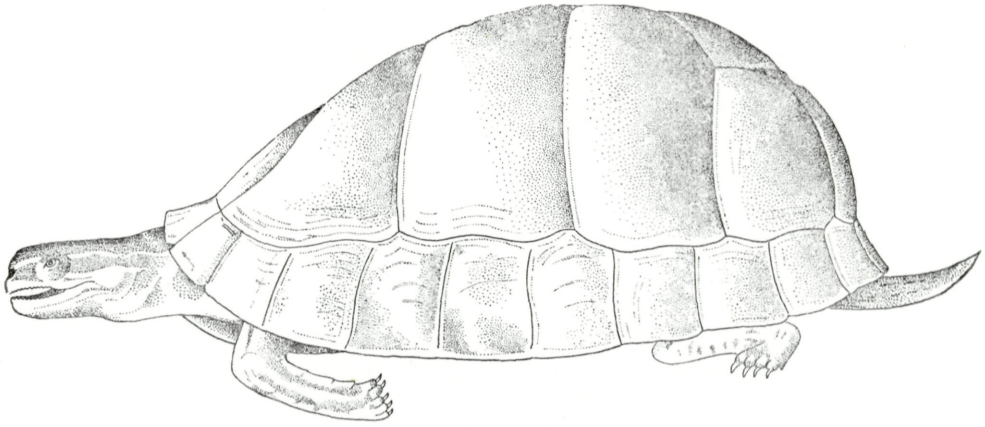

Abb. 9. Cupuliforme Wasserschildkröte (Cuora amboinensis).

Emys. Die gewölbte, also erwachsene Cuora liegt zunächst ruhig benthonisch am Boden. Hier ruht sie (ortstreu), hier kann sie auch herumgehen und Nahrung am Boden suchen. Beim Luftholen gibt es, wie ich bereits 1948 zeigte, zwei Möglichkeiten.

1. Respirationsfüllung: das Tier entleert so viel Luft, als es in sich hatte. Dann atmet es dasselbe Minimalquantum ein und bleibt infolge des Übergewichtes benthonisch am Boden. Abb. 10, 1.

2. Maximalfüllung: Abb. 10, 2. Im Moment des Atemholens hebt sich ohne Bewegung der Füße die Carapax-Kuppel über den Wasserspiegel. Nun kann sie in dieser Schwebestellung bleiben und die Füße nur zur Fortbewegung verwenden, bedarf aber keiner Anstrengung, um die Schwere des Panzers gegen das Absinken zu bremsen. Bei *Siebenrockiella* und *Geoemyda* verhält es sich ähnlich. Die cupuliformen Wasserschildkröten haben also zwei Möglichkeiten, zwischen denen sie willkürlich durch den Füllungsgrad der Lunge wählen können. Aus der Schwebefüllung können sie willkürlich in die Minimalfüllung übergehen, indem sie Luft spucken. In Schwebefüllung können sie nur nach Atemholen aus der benthonischen Füllung aufsteigen, können aber nun dauernd schwebend bleiben und hier etwa von der Oberfläche Nahrung aufnehmen. *Cuora amboinensis* klappt nach schwerer Beunruhigung ihre durch ein Scharnier beweglichen beiden Hälften des Plastrons hoch und schwebt nun als „glatter und unbeweglicher Stein" an der Oberfläche. Also auch schwere Beunruhigung veranlaßt sobald als möglich eine Maximalfüllung der Lungen. Wir sehen also, daß im Gegensatz zum nektonischen Typus Auf- und Absteigen nur geringfügig durch Bewegung veranlaßt wird. Bei Gefahr zieht die flache nektonische Schildkröte Kopf und Beine ein, um abzusinken. *Cuora* tut dies nur, wenn sie vorübergehend am Boden beunruhigt wird. Sonst, etwa wenn sie durch Stöße an die Oberfläche befördert wurde, schließt sie sich und stellt sich planktonisch tot.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

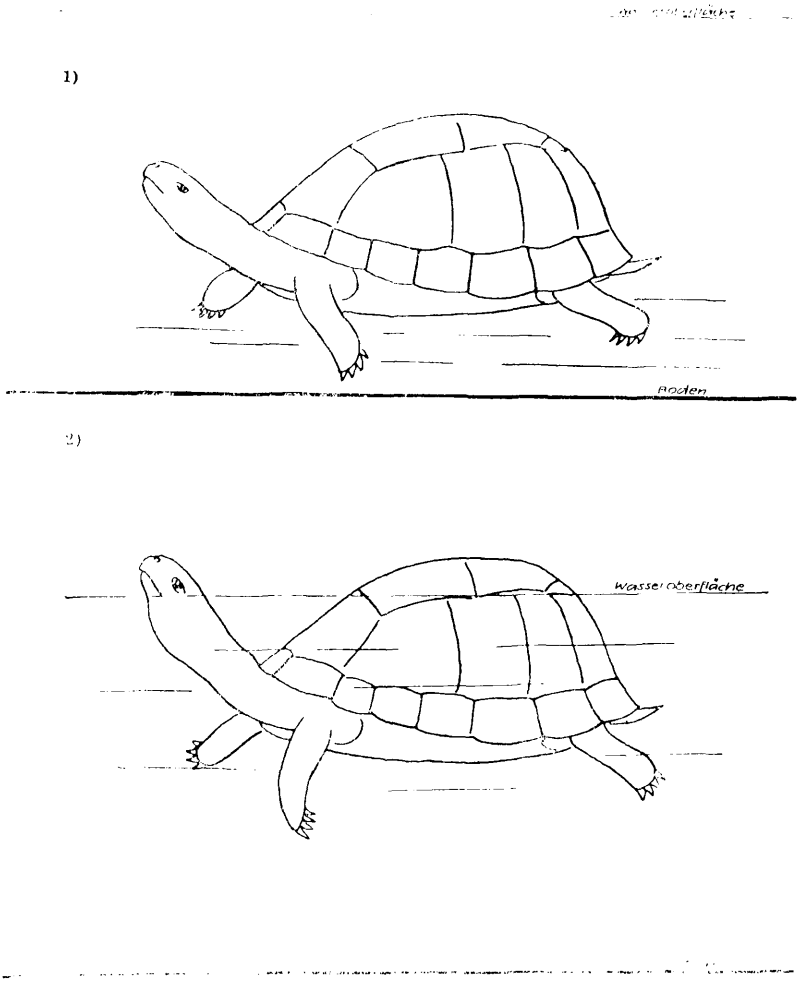

Abb. 10. Cuora amboinensis.
1) bei Respirationsfüllung, 2) bei Maximalfüllung der Lunge.

Nur in Parenthese sei bemerkt, daß auch die Dachform des Schildes eine typische Wasseranpassung ist, die unter Umständen hoch wirkt und als terrestrisch mißdeutet werden könnte. Über diesen Typus soll bei anderer Gelegenheit die Rede sein.

Zusammenfassung.

Nach Meinung der Paläeontologen ist ein kuppelförmiger Schild Hinweis auf terrestrische, ein Flachschild Hinweis auf aquatische Lebensweise. Diese Ansicht wird widerlegt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Urformen der Schildkröte entstanden nach meiner Ansicht am Land und paßten sich sekundär dem Wasser an.

Dazu wird ergänzend bemerkt:

1. Die Urformen waren Grabetiere mit Vorderbeinen nach dem Prinzipe eines spaltbaren Pfluges, als pflügende Schaufel. Palmar nach außen, Ulna nach vorn.
2. Bei terrestrischen Testudinen wird die ursprüngliche Handform beibehalten.
3. Der Schild kann bei terrestrischem Formen die Kuppelform bewahren oder Flachform annehmen.
4. Beim Übergang zum Wasser vollzog sich eine Drehung der Vorderbeine (palmar nach unten, volar nach oben). Neben aquatischen Flachschilden gibt es auch ausgesprochen aquatische Kuppelschilde. Der aquatische Kuppelschild kann primären Charakter tragen (benthonische Seichtwasserformen), kann aber eine ausgesprochene Wasseranpassung sein (Abwechslung zwischen benthonischem Kriechen und nectobenthonischem Schweben).
5. Kuppel- oder Flachform kann daher allein nicht Hinweis auf terrestrische oder aquatische Lebensweise sein, da es beide Schildformen als terrestrische und aquatische Anpassungen gibt.
6. Kuppelschild kommt bei Landschildkröten sowie bei benthonisch lebenden und abwechselnd benthonisch-nectonisch lebenden Formen vor. Flachschild gibt es außer nectonisch-aquatischen auch bei unterkriechenden Landschildkröten.

Literatur.

ABEL, O.: (1912) Paläobiologie, Stuttgart; (1924) Lehrbuch der Paläozoologie, Jena; (1924) Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit, Jena.

BAUR: (1890) Amer. Naturalist vol. 24, p. 486.

BÖKER, H.: (1935, 1937) Vergl. biol. Anatomie der Wibeltiere, Jena.

BOULENGER, G. A.: (1889) Catalogue of the Chelonians, Rhynchoephaliens and Crocodiles, London.

FRAAS, E.: (1903) Thalassemys marina E. FRAAS aus dem oberen weißen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 59, Stuttgart.

(1913) Proterochersis, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper, ebenda 69.

GREGORY, W. K.: (1951) Evolution Emerging, New York, vol. 1 u. 2.

HUENE, F. v.: (1956) Palaeontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden, Jena.

(1926) Schildkrötenreste aus der obersten Trias Württembergs, Zentralbl. f. Min. etc.

(1943) Bemerkungen über Valéns Ausführungen über den Schildkrötenpanzer. Jb. f. Min. etc. Montash. p. 198.

JAEKEL, O.: (1916) Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt, Bd. II, Berlin.

MERTENS, R. u. WERMUTH, W.: (1961) Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen, Jena.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ROMER, A. S.: (1947) Vertebrate Palaeontology, Chicago Illinois.
(1959) The vertebrate story, Chicago Ill.
SCHUBERT-SOLDERN, R.: (1948) Biologische Studie über Bau und Lebensweise von Süßwasserschildkröten, Österr. Zool. Zeitschr. Bd. 1, p. 273.
SIEBENROCK, F.: (1909) Synopsis der rezenten Schildkröten, Spengels Zool. Jahrb., Jena.
(1903) Zwei interessante und eine neue Schildkröte etc. Sber. Akad. d. Wiss. math. naturw. Kl. (1) 112: 443.
WERNER, F.: (1914) Amphibien und Reptilien, Brehms Tierleben, Leipzig.
ZITTEL, K. A. v.: (1911) Grundzüge der Palaeontologie, II. Abt. Vertebrata, München u. Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1962

Band/Volume: 101-102

Autor(en)/Author(s): Schubert-Soldern R.

Artikel/Article: Der Schildkrötenpanzer- Anpassung und Stammesentwicklung 32-49