

Allgemeine Ergebnisse von Studien über fossile Weichschildkröten (*Trionychia*).

Von K. HUMMEL in Gießen.

(Vorgetragen: Versammlung der Pal. Ges. in Breslau Sept./Okt. 1927.)

Die Untersuchung eines reichhaltigen Fossilmaterials aus dem Eozän von Messel¹⁾ hat mich veranlaßt, die Gruppe der Weichschildkröten eingehender zu studieren. Es handelt sich um eine fossil sehr häufige, aber morphologisch indifferente Gruppe, die scheinbar wenig Probleme darbietet. Die Durcharbeitung des gesamten Materials zeigte aber, daß sich gerade aus der geringen Weiterentwicklung der Gruppe seit dem Ende des Mesozoikums einige Folgerungen von allgemeiner Bedeutung ableiten lassen. Die wichtigsten Ergebnisse meiner Studien sollen hier kurz geschildert werden²⁾.

1. Die palaeoklimatische Bedeutung der *Trionychia*.

Die heutige Verbreitung der Trionychiden, ihr Vorkommen im St. Lorenz-Strom und im Amur, beweist, daß *Trionyx* eine eurytherme Gattung ist. Die Verbreitung von *Trionyx* ist weniger von den Temperaturverhältnissen als von den Niederschlagsverhältnissen abhängig; *Trionyx* kann nur in ständigen Wasserläufen oder Seen gedeihen, Trockengebiete sind der Verbreitung von *Trionyx* hinderlich.

Da sich die seit der Oberkreide auftretenden fossilen *Trionyx*-Formen von den lebenden Formen fast gar nicht unterscheiden, können wir die biologischen Feststellungen von rezenten Formen ohne weiteres auf fossile Formen übertragen. Daraus ergibt sich, daß *Trionyx* ein Anzeichen für humides Klima, bzw. für ständig fließende Gewässer ist.

Das Verschwinden von *Trionyx* aus dem westlichen und mittleren Nordamerika im Jungtertiär hängt mit dem Auftreten eines Trocken-

¹⁾ Vgl. HUMMEL: „Die Schildkröten-Gattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blättersandstein von Münzenberg in der Wetterau. — Abhandl. d. Hess. Geol. Landesanst., 8, Heft 2, 1927.

²⁾ Eine eingehende Darstellung wird in den Geologisch-Palaeontologischen Abhandlungen veröffentlicht werden.

klimas zusammen. Die Verdrängung von *Trionyx* nicht nur aus Mitteleuropa, sondern auch aus den Mittelmeerländern am Ende der Pliozänzeit weist darauf hin, daß diese Gebiete damals mindestens zeitweise unter der Herrschaft eines Trockenklimas gestanden haben müssen. Andererseits zeigt das Auftreten von *Trionyx* in Syrien und Mesopotamien, daß in diesen Gebieten gegen Ende der Tertiärzeit oder während des Diluviums feuchteres Klima vorhanden gewesen sein muß, welches unseren Schildkröten gestattete, aus Afrika und Indien in die genannten Gebiete vorzudringen.

2. Die Stammesgeschichte der Trionychia.

Die Stammesgeschichte der Trionychia kann nur mit Hilfe der ethologischen Methode geklärt werden. Die stratigraphischen Ergebnisse sind irreführend, da die am weitesten differenzierten Formen, die Trionychinae, schon aus Ablagerungen der Oberkreide bekannt sind, während die primitiveren Carettochelyidae erst aus dem Paleozän und die Cyclanorbiniae erst seit dem Jungtertiär bekannt sind. Nur innerhalb des Stammes der Trionychinae stimmt die Reihenfolge des Auftretens in der Schichtenfolge mit der deduktiv ermittelten stammesgeschichtlichen Entwicklung überein; denn die Untergattungen *Aspideretes*, *Amyda* und *Platypeltis* bilden eine Entwicklungsreihe und treten in der genannten Reihenfolge in der Oberkreide, im Paleozän und im Eozän auf.

Auch die ontogenetische Entwicklung der Trionychiden gibt kein klares Bild der Phylogenese; denn während die stammesgeschichtliche Entwicklung offenbar mit einer allmählichen Reduktion des Panzers verbunden war, zeigt die Ontogenese regelmäßig das umgekehrte Bild. Der Panzer ist bei jungen Tieren am unvollständigsten und bei älteren Tieren immer geschlossener.

Wenn wir die Gesamtheit der Trionychia rein morphologisch betrachten, so ergibt sich wohl eine klare Reihenfolge der Formen, aber es bleibt unklar, ob die Entwicklung von den Carettochelyidae über die Cyclanorbiniae zu den Trionychinae gegangen ist, oder ob ein umgekehrter Entwicklungsgang vorliegt, wie er durch die erwähnten stratigraphischen und ontogenetischen Befunde nahegelegt wird.

Ein klares Ergebnis bekommt man erst durch Anwendung der ethologischen Methode. Der Panzer der Trionychia weist auf landbewohnende Vorfahren hin. Die Meerschildkröten beweisen, daß der Schildkrötenpanzer durch Anpassung an das Wasserleben rückgebildet wird. Daß die Trionychiden einen rückgebildeten Panzer besitzen, ergibt

sich aus der Lage des Schultergürtels innerhalb des Panzers; diese Lage des Schultergürtels innerhalb der Rippen ist nur verständlich bei einem Panzer, der einmal vollständig geschlossen war wie bei den Testudiniden. Ebenso weist die gedrehte Form des Humerus von *Trionyx* auf die grabende Lebensweise der Vorfahren hin. Die Trionychiden leben zwar fast dauernd im Wasser, sie laichen aber, ebenso wie die Meerschildkröten, am Ufer; auch dies weist auf landbewohnende Vorfahren hin.

Daraus ergibt sich klar, daß die Entwicklung von den Carettochelyiden über cyclanorbinenartige Formen zu den Trionychinen gegangen ist. Die Carettochelyiden stehen den Dermatemydiden, bezw. der ganzen Gruppe der Chelydroidea sehr nahe. Sie müssen sich aus landbewohnenden, testudinidenartigen Schildkröten des Mesozoikums entwickelt haben.

3. Der scheinbare Widerspruch zwischen Ontogenese und Phylogenese.

Junge Trionychiden haben einen weniger geschlossenen Panzer als ältere Tiere. Die älteren Tiere ähneln also mehr als die Jugendformen den Vorfahren; die Jugendformen nehmen Ausbildungen vorweg, die bei älteren Tieren erst in späteren Stadien der phylogenetischen Entwicklung erreicht werden. Dies widerspricht dem biogenetischen Grundgesetz in der alten, starren Fassung. Wenn wir jedoch die neue Fassung zugrunde legen, welche NAEF³⁾ diesem Gesetz gegeben hat, so besteht kein Widerspruch mehr; denn wenn die jungen Trionychiden die Panzerentwicklung ihrer Vorfahren rekapitulieren wollten, so müßten sie Panzerteile entwickeln, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gegangen sind; diese Teile müßten später wieder resorbiert werden; dies widerspricht der Ökonomie der organischen Entwicklung und tritt daher nicht ein. „Die historische Treue der Ontogenese bezieht sich nur auf den Weg der Abänderung erhaltener, aber nicht auf Reminiszenz verlorener Bildungen“ (NAEF).

Entspricht nun das Jugendstadium des *Trionyx*-Panzers einem Vorfahren-Stadium? Vermutlich ist diese Frage zu bejahen, jedoch muß es sich dabei um ein Vorfahren-Stadium handeln, das noch weiter zurückliegt als die Stadien der Carettochelyiden-Dermatemydiden-Testudiniden, von denen bisher die Rede war. Der jugendliche *Trionyx*-Panzer ist ein Erbstück aus den Anfängen des Schildkrötenstammes.

³⁾ A. NAEF: Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Kritische Betrachtungen über das sog. biogenetische Grundgesetz. Jena 1917, S. 60.

Bezeichnenderweise hat der Rückenpanzer des von VERSLUYS⁴⁾ gezeichneten Procheloniens sehr viel Ähnlichkeit mit dem *Trionyx*-Rückenpanzer.

Scheinbar steht es in Widerspruch mit dem DOLLO'schen Gesetz, daß die Trionychia vom Stadium der vollständig gepanzerten Landschildkröten in ihrer Panzerentwicklung wieder zu einem weit zurückliegenden Vorfahren-Stadium zurückgekehrt sind. Wenn wir jedoch die neue Fassung berücksichtigen, welche O. ABEL⁵⁾ dem DOLLO'schen Gesetz gegeben hat, so löst sich der scheinbare Widerspruch: Es handelt sich in unserem Falle nicht um die Wiederkehr eines verlorenen Organs, sondern um Rückbildung später erworbener Organe, also um eine Entwicklungshemmung. Die Spezialisierung der Trionychiden liegt (soweit der Panzer in Betracht kommt) in einer stetig zunehmenden Hemmung der ontogenetischen Entwicklung. Die Feststellung, daß es sich um eine Hemmung handelt, erklärt uns auch, weshalb die älteren Tiere den Vorfahren ähnlicher sind als die jungen Tiere: die Hemmung ist noch nicht vollkommen, und so läuft die ontogenetische Entwicklung entsprechend der früheren phylogenetischen Entwicklung weiter; diese zielte im Prochelonier-Stadium auf eine Vervollständigung des Panzers, und deshalb treffen wir dieselbe Entwicklung auch bei der Ontogenese der Trionychiden. Die Ontogenese rekapituliert den aufsteigenden Ast der Panzerentwicklung, während die uns lebend und fossil bekannten Vertreter der Trionychia die absteigende Entwicklung des Panzers repräsentieren. Die Trionychiden geben uns also ein vortreffliches Beispiel dafür, wie durch derartige Entwicklungshemmungen das ontogenetische Spiegelbild der Phylogenese verschleiert werden kann.

4. Die Ursachen des konservativen Charakters vieler Süßwasserbewohner.

Die Trionychia sind ein gutes Beispiel für die bekannte Tatsache, daß viele Bewohner des Süßwassers besonders alten, lange Zeit unverändert bleibenden Stämmen angehören. HESSE⁶⁾ führt das Überleben alter Formen im Süßwasser auf mangelnde Konkurrenz zurück. Ich halte diese Deutung nicht für richtig; denn die Konkurrenz anderer Formen fehlt im Süßwasser gar nicht. Neben den primitiven Ganoidfischen des Süßwassers leben zahlreiche moderne Knochenfische; zusammen mit den Trionychia findet man zahlreiche andere wasserbewohnende Schildkröten.

⁴⁾ Paläont. Ztschr., I, 1914, S. 341.

⁵⁾ O. ABEL: Grundzüge der Paläontologie der Wirbeltiere. 1912, S. 616.

⁶⁾ Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924, S. 25.

Die wahre Ursache der Langlebigkeit vieler Süßwasser-Tiere scheint mir darin zu liegen, daß die Süßwasserbewohner eine Auslese besonders elastischer Lebewesen darstellen, die infolge ihrer Elastizität alle Wechselfälle der Erdgeschichte unverändert überdauern können. Die Lebensbedingungen im Süßwasser sind viel stärkerem Wechsel unterworfen als die Lebensbedingungen anderer Lebensbezirke. Die Umwelt wirkt durch häufige, starke Stöße auf die Bewohner des Süßwassers ein und bewirkt dadurch eine Auslese der elastischsten Formen. Diese reagieren auf die Veränderungen der Umwelt durch Bildung individueller Variationen oder reversibler Rassen; gerade dafür sind die *Trionychia* ein sehr gutes Beispiel. Es handelt sich jedoch bei den Einwirkungen der Umwelt um Stöße, die zwar häufig und stark, aber im allgemeinen nur von kurzer Dauer sind, es kommt daher nur verhältnismäßig selten zur Bildung neuer, erblich fixierter Formen; diese werden viel leichter durch die zwar schwächeren aber stetigeren, länger dauernden Veränderungen anderer Lebensbezirke erzeugt.

So erklärt es sich, daß einzelne Gattungen und sogar Arten im Süßwasser besonders lange unverändert bleiben. Es handelt sich dabei sehr häufig um primitive Formen; auch die *Trionychia* haben ja trotz der wechsellvollen stammesgeschichtlichen Entwicklung noch manche sehr primitive Merkmale bewahrt⁷⁾. Das häufige Auftreten primitiver Formen im Süßwasser hängt damit zusammen, daß Primitivität häufig mit guter Anpassungsfähigkeit und biologischer Elastizität gepaart ist. Die Primitivität ist also für die Lebewesen des Süßwassers von Vorteil, aus diesem Grunde halten sich primitive Merkmale bei Süßwasserbewohnern besonders leicht. Gerade die *Trionychia* zeigen jedoch, daß die Primitivität in manchen Merkmalen nicht unvereinbar ist mit höherer Spezialisierung in anderen Merkmalen. Die Spezialisierung darf aber nur derart sein, daß die Elastizität dadurch nicht verloren geht. Sobald die Formen in der Spezialisierung erstarrt sind, ist die Gefahr des Unterganges vorhanden.

5. Die *Trionychia* und das Aussterben der mesozoischen Saurier.

Die *Trionychia* geben uns einige Grundlagen für die Beurteilung des rätselhaften Verschwindens der mesozoischen Saurier-Stämme am Ende des Mesozoikums; denn die *Trionychia* sind mit den ausgestorbenen Sauriern verhältnismäßig nahe verwandt und sie haben trotzdem dieses einschneidende Ereignis fast unverändert überdauert.

⁷⁾ Vgl. Diskussionsbemerkung SCHMIDTGEN.

Wir haben eben gesehen, daß es die besondere biologische Elastizität der Süßwasserbewohner ist, welcher die Trionychia ihre Langlebigkeit verdanken. Auch diese Elastizität hat ihre Grenzen. Auch die Süßwasserbewohner sind nur den normalerweise auf sie einwirkenden Einflüssen gewachsen, außergewöhnlichen Einflüssen müssen sie unterliegen.

Wenn die Süßwasserbewohner die Wende von Kreide- und Tertiärzeit überlebt haben, die Reptilien anderer Lebensgebiete aber größtenteils vernichtet wurden, so läßt dies den Schluß zu, daß das Ereignis, welches die Vernichtung bewirkte, nach Art und Stärke nicht verschieden war von den Ereignissen, welchen die Süßwasserbewohner im allgemeinen ausgesetzt sind.

Jedes gewaltsame Ereignis scheidet somit aus. Auch Epidemien können nicht in Betracht kommen, denn die Süßwasserbewohner wären ihnen nicht weniger ausgesetzt als die Bewohner anderer Lebensgebiete. Es kann sich dagegen um ein Ereignis gehandelt haben, welches normalerweise innerhalb örtlich beschränkter Gebiete auftritt, und welches ausnahmsweise einmal alle bewohnten Teile der Erde betraf.

Ein örtliches Ereignis führt nicht zum Aussterben weltweit verbreiteter Stämme, weil eine Ergänzung aus anderen Gebieten möglich ist. Tritt jedoch ein derartiges Ereignis, z. B. eine Klimaschwankung, auf der ganzen Erde gleichzeitig ein, so werden nur diejenigen Formen eine derartige Katastrophe überleben, welche auch durch eine örtlich beschränkte Einwirkung nicht vernichtet worden wären. Das sind in vielen Fällen die Süßwasserbewohner, die infolge der normalen Wechselfälle des Süßwasserlebens an derartige Schwankungen der Lebensbedingungen gewöhnt sind.

Ich bin mir zwar des hypothetischen Charakters derartiger Überlegungen bewußt, ich möchte es aber für wahrscheinlich halten, daß die Vernichtung der mesozoischen Fauna mit einem Klimawechsel zusammenhängt, dessen Ausmaß sich nicht wesentlich von anderen Klimaschwankungen unterschied, der sich aber durch weltweite Verbreitung auszeichnete. Es dürfte sich dabei wohl um ein kosmisch bedingtes Ereignis, eine Schwankung in der Strahlungsintensität der Sonne oder dergleichen gehandelt haben. Die mesozoischen Saurier wurden von diesem Ereignis vernichtet, weil sie ihre Elastizität verloren hatten und in der Spezialisierung erstarrt waren. Die süßwasserbewohnenden Trionychia und andere primitive oder doch wenigstens genügend elastisch gebliebene Tiergruppen überdauerten die Katastrophe und konnten sich weiter entwickeln.

Diskussion. O. SCHMIDTGEN, J. F. POMPECKJ.

O. SCHMIDTGEN:

Ich will nur darauf hinweisen, daß die anatomischen Verhältnisse bei den Schildkröten dieser Phylogenie nicht entsprechen. Meine Beobachtungen beziehen sich auf den Urogenitalapparat und da stellt *Trionyx* die niedrigste Stufe der Entwicklung dar, die sich besonders darin zeigt, daß noch kein Sinus urogenitalis vorhanden ist. Eine verschwindend kleine Hautfalte auf jeder Seite deutet auf die beginnende Bildung hin. Diese Hautfalten sind bei *Carettochelys* wesentlich stärker.

J. F. POMPECKJ:

Mit lebhafter Zustimmung begrüße ich die Darlegung des Herrn Vortragenden, daß die auffallend diskontinuierliche geographische Verbreitung der lebenden Trionychiden auf die Einwirkung von Trockenzeiten erd- und geologischen Vergangenheit des Stammes zurückzuführen ist. Der Einfluß von Trockenzeiten ist für das Leben, für die Umgestaltungsvorgänge der Tetrapoden ganz gewiß von der allergrößten Bedeutung gewesen. Für den besonderen Fall der in die Meere gedrängten Reptilien und Säuger versuchte ich in meiner Rektoratsrede (Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung) den gewaltigen Einfluß von Trockenzeiten auf die Wohnsitzänderungen und die dadurch hervorgerufenen Formänderungen darzutun.

Von großem Interesse war es mir, den Herrn Vortragenden ausprechen zu hören, daß er den Formkonservatismus der Trionychiden dem Aufenthalt in Fluß- und Süßwässern zuschreibt, daß er die Landwässer für formkonservierender erklärt als das Meer. In zwei verdienstvollen Arbeiten über die „Paleontology of arrested Evolution“ hat RUEDEMANN durch statistische Feststellungen gezeigt, daß die allermeisten Konservativformen marine Evertebraten sind; unter den Tetrapoden nannte er 1916 nur die eine marine Schildkrötengattung *Chelone*. Er betont demgemäß, daß die stabilen Bedingungen des offenen Ozeans und der Tiefsee in erster Linie die Persistenz der Formen fördern. Unter den wenigen kontinentalen Konservativtypen — von verhältnismäßig viel kürzerer Dauer — sieht auch RUEDEMANN die limnischen und fluviatilen an Zahl über die terrestrischen überwiegen. Grabende und bohrende Lebensweise wird ebenfalls als persistenzfördernd erkannt.

Es wäre eine recht dankenswerte Aufgabe, wenn einmal die mehr oder weniger nahen Verwandten eines Stammes daraufhin exakt untersucht würden, in welchen verschiedenen schnellen Schritten marine und limnische bezw. fluviatile Formen ihre Gestalten abgeändert haben.