

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Dorpat, Estland.)

AUSSTERBEN DER MESOZOISCHEN REPTILIEN.

II. Mitteilung: vorwiegend ökologische und tiergeographische Grundlagen.

Von

ALEXANDER AUDOVA

(Dorpat).

In der ersten Mitteilung über das Aussterben der mesozoischen Reptilien¹⁾ ist die Hypothese aufgestellt worden, daß die Fortpflanzung der Reptilien durch die Temperaturabnahme zu Ende des Mesozoikums stark beeinträchtigt wurde und daß namentlich dadurch das Aussterben der bis dahin herrschenden Reptilienordnungen zu erklären ist. Eine verderbliche Klimawirkung auf die Fortpflanzung ist in der Tat gut denkbar, da durch die Temperaturabnahme die embryonale Entwicklung nicht nur verlangsamt, sondern oft in unnormale Bahnen abgelenkt (Mißbildungen!) oder bei einer weitgehenderen Abkühlung sogar vollständig unterbrochen werden kann. In dem Falle, wenn die Entwicklung nur verlangsamt wird, werden die Jungen (wenigstens der sich langsam entwickelnden Arten) in einer ungünstigeren, kälteren Jahreszeit zur Welt kommen, so daß sogar junge Tiere, die überhaupt oft empfindlicher als Erwachsene sind, in schlechtere Umweltsbedingungen versetzt werden. Außerdem können infolge der Verlangsamung der embryonalen Entwicklung und des Wachstums der Jungen verschiedene lebensbedrohende Umweltfaktoren die noch mangelhaft ausgebildeten Individuen eher treffen oder sie stärker beeinflussen und somit sie eher zum frühzeitigen Tode verurteilen, als das bei den Adulten der Fall ist. Sinkt aber die äußere Temperatur unter das Minimum des für die embryonale Entwicklung nötigen Wärmegrades oder unter den Entwicklungsnullpunkt, so kann die Entwicklung überhaupt nicht mehr stattfinden und somit ist die Fortpflanzung unmöglich geworden. Es ist jedoch gar nicht nötig, daß die Temperatur dauernd oder lange Zeit unter dem Minimum stehe, da sogar eine verhältnismäßig kurzwährende Unterbrechung der embryonalen Entwicklung durch die Temperaturabnahme zum Absterben der Embryonen führen kann, und das ist insbesondere auf den späteren Entwicklungsstadien der Fall. Es ist somit denkbar, daß die Temperaturabnahme zur Übergangszeit zwischen Meso- und Känozoikum für die Fortpflanzung der Reptilienordnungen, welche

¹⁾ A. AUDOVA, Aussterben der mesozoischen Reptilien. I. Mitteilung: physiologische Grundlagen. Diese Zeitschrift 2, 222 (1929).

gegen niedrigere Temperaturen am empfindlichsten waren, verhängnisvoll wurde.

Die erste Mitteilung befaßte sich mit unserer Frage hauptsächlich vom entwicklungsphysiologischen Standpunkt, und es wurde darin das Aussterben infolge der Beeinträchtigung der Fortpflanzung durch die Temperaturabnahme eigentlich als eine Möglichkeit betrachtet. Inwieweit diese Hypothese jedoch den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen oder in welchem Grade sie überhaupt Wahrscheinlichkeit beanspruchen könnte, wurde dort kaum berührt. In der vorliegenden Mitteilung werden wir uns nun mit denjenigen Tatsachen befassen, welche dafür sprechen, daß die Temperaturherabsetzung mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit als Ursache des Aussterbens der mesozoischen Reptilienordnungen anzusehen ist. Zahlreiche ökologische, ethologische, tiergeographische und andere Angaben sprechen dafür, daß eine ziemlich hohe Temperatur für die Reptilien in der Tat von außerordentlich großer Wichtigkeit ist und daß deswegen Klimaänderungen die Reptilienfauna stark zu beeinträchtigen imstande sind. Eine kurze Übersicht über diesbezügliche Angaben zusammenzufassen, ist die Aufgabe der vorliegenden Mitteilung.

Vor allem verdient unsere größte Beachtung die Tatsache, daß die Reptilien Wärmeliebende, das heißt thermophile oder wärmebedürftige Tiere sind, wie das sich durch verschiedene Tatsachen beweisen läßt. Sie sind jedoch nicht nur thermophil, sondern sie sind außerdem „fast nur“ „stenotherme Wärmeliebende“²⁾. Da nun stenotherme Tiere die Temperaturschwankungen nur innerhalb enger Grenzen ohne Schaden ertragen können, so sind sie sehr stark von der Temperatur abhängig und eine außergewöhnliche Herabsetzung derselben kann ihnen große Schäden zufügen. Schon in der ersten Mitteilung haben wir die Wirkung der niedrigeren Temperatur auf die Aktivität und den Appetit der Reptilien verfolgt und wir haben gesehen, daß viele von denselben schon bei einer ziemlich hohen Temperatur (16—24° C) die Nahrungsaufnahme verweigern und lethargisch werden. Die Wirkung der niedrigeren Temperaturen ist nun noch viel mannigfaltiger und sie kann sehr weitgehend sein, so daß die Tiere sogar erkranken und schließlich aussterben. Wie gewöhnlich, sind dabei am empfindlichsten heiße, insbesondere die tropischen Regionen bewohnende Arten³⁾, deren Vertreter in der gemäßigten Zone nur in geheizten Aquarien und Terrarien leben können. In E. ZERNECKE'S Leitfaden für Aquarien- und Terrarienfremde⁴⁾ finden

²⁾ R. HESSE, Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924. S. 388, 527 und 13.

³⁾ H. GADOW, Amphibia and Reptiles. London 1920. S. 68.

⁴⁾ E. ZERNECKE, Leitfaden für Aquarien- und Terrarien-Fremde. Neu bearbeitet von C. HELLER und P. ULMER, Leipzig 1913.

wir folgende beachtenswerte Angaben: „Die meisten Verluste an Schildkröten sind mangelnder Pflege und Wärme zuzuschreiben. Die aus tropischen Ländern stammenden Schildkröten müssen dauernd, Sommer und Winter, in geheizten Behältern untergebracht werden, deren Temperatur im Durchschnitte 25° C beträgt“ (S. 402). — „Alligatoren brauchen zu ihrem Gedeihen eine Temperatur von mindestens 20° C, Krokodile eine solche von 25° C“ (S. 410). — Eine tropische Baumschlange, *Dendrophis pictus* GMELIN, „verlangt während des Winters eine Temperatur von 20—25° C“ (S. 438). — Nach BREHM⁵⁾ sind „Riesenschlangen, die nicht sehr sorgfältig gepflegt, besonders nicht gehörig warm gehalten werden, vielen Krankheiten unterworfen, gehen vor allem an der sogenannten Mundfäule zugrunde“ Im zoologischen Garten zu Hamburg sind die Käfige für Riesenschlangen auf 30° erwärmt⁶⁾.

Aber nicht nur die Reptilien der heißen Gegenden, sondern sogar sehr viele Arten, welche Europa mit seinem kühleren Klima bewohnen, können keine niedrigen Temperaturen vertragen, und auch für ihr Gedeihen ist oft eine ziemlich hohe Temperatur erforderlich. *Chamaeleon vulgaris* DAUD. kann in der Gefangenschaft „nur im geheizten Terrarium längere Zeit durchgebracht werden“ (am besten bei 20—24° R). Sinkt die Temperatur „bis gegen 12°, so gehen sie schon fast regelmäßig ein“⁷⁾. Geckoniden genügt „eine mittlere Wärme von 15 bis 20° R“, aber sie können, „falls sie sich nur gehörig verkriechen können, verhältnismäßig auch niedere Temperaturen überstehen; unter + 5° R gehen sie aber meist auch in diesem Falle ein“⁸⁾. Oft gibt SCHREIBER in seiner „Herpetologia europaea“ an, daß diese oder jene Art „zart“ und „sehr hingällig“ ist, daß die Tiere in der Gefangenschaft „stets warm gehalten“ werden müssen, daß sie „gegen Kälte sehr empfindlich“ sind, „gleichmäßige Wärme“ beanspruchen und keine „plötzlich eintretende Temperaturniedrigung“ vertragen⁹⁾. Durch Zugluft wird bei Eidechsen (*Lacertidae*) Schnupfen hervorgerufen¹⁰⁾. Bei Testudiniden tritt bei Verkühlung ein „schleimiger Ausfluß aus Mund und Nasenhöhlen ein“¹¹⁾. „Schildkröten (namentlich Sumpfschildkröten) werden häufig von Luftröhren- und Lungenkrankheiten heimgesucht, die sie sich fast immer durch Erkältungen zuziehen, hauptsächlich durch Zugluft. Heilmittel: Gleichmäßige, hohe Wärme (25—28° C)“¹²⁾.

⁵⁾ BREHM's Tierleben 5, 274 (1925).

⁶⁾ L. KREHL und F. SOETBEER, Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Pflügers Archiv f. ges. Physiol. 77, 611 (1899).

⁷⁾ E. SCHREIBER, Herpetologia europaea. Jena 1912. S. 296.

⁸⁾ Derselbe, l. c. S. 557.

⁹⁾ Derselbe, l. c. S. 713, 366, 507, 322, 363, 807, 810, 549 u. a.

¹⁰⁾ Derselbe, l. c. S. 337.

¹¹⁾ Derselbe, l. c. S. 782.

¹²⁾ E. ZERNECKE's Leitfaden. . . l. c. S. 446.

Gegen Temperaturen unter 0° scheinen fast alle Reptilien sehr empfindlich zu sein, empfindlicher als andere poikilotherme Tierklassen. In den Regionen mit Winterkälte sind die Tiere der niedrigen Temperatur mehr oder weniger angepaßt, und sehr viele von denselben vermögen eine recht große Kälte zu ertragen, wobei die Körpersäfte zu Eis gefroren sein können. Von den Reptilien aber können sogar diejenigen Arten, die im hohen Norden vorkommen, sichtlich nur ausnahmsweise eine Temperatur von wenigen Graden unter 0° vertragen, gar nicht zu sprechen von den südlichen Arten, deren große Empfindlichkeit schon in den vorgeführten Zitaten ausgedrückt ist. Das Zu-Eis-Frieren der Körperflüssigkeiten, wie das viele Tierarten ohne Schaden vertragen, dürften — wenn überhaupt — nur sehr wenige Reptilien zu überleben imstande sein. Die Blindschleiche (*Anguis fragilis*) geht erst bei einer Temperatur unter -3° R zugrunde, die Schlangen können nicht soviel ertragen und sterben schon bei -1 oder -2° R¹³). Wie bei diesen Beobachtungen, so ist auch bei Versuchen von PICTET, nach welchen eine Schlange noch bei -25° C lebte¹⁴), nicht angegeben, wie es sich dabei mit den Körperflüssigkeiten verhält. Nach BALDWIN'S¹⁵) Untersuchungen fällt die Körpertemperatur der Schildkröten in Wasser von 0° allmählich ab und bleibt bei $+9$ bis $+8^{\circ}$ konstant (die Versuche dauerten bis 6 Stunden). So kann die Differenz zwischen der Körpertemperatur und der Temperatur der Umgebung längere Zeit recht beträchtlich sein, und deshalb haben Versuche, die nicht genug lange dauerten, wenig Wert. Die größte Widerstandsfähigkeit weisen gewisse Schildkröten auf, die das Einfrieren vertragen können. Die Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis* L.) „kann mitunter, selbst wenn sie durch längere Zeit steinhart gefroren war, wieder auftauen und zu ihrer früheren Lebenstätigkeit erwachen“¹⁶). Solche Widerstandsfähigkeit dürfte im ganzen jedoch sehr selten sein, sogar unter den Schildkröten. In BREHM'S Tierleben¹⁷) wird jedenfalls von den Schildkröten geschrieben „sie können wohl glühende Hitze und Dürre, nicht aber Kälte ertragen. Das einzige Mittel, eine Schildkröte schnell zu töten, ohne sie zu öffnen, scheint nach KERSTEN zu sein, sie in eine Kältemischung zu legen; denn gegen Kälte sind die sonst zähen Tiere überaus empfindlich“

¹³) BREHM'S Tierleben 5, 117 (1925). — O. v. LÖVIS, Die Reptilien Kur-, Liv- und Estlands. Riga 1884, S. 20 und 32.

¹⁴) Zitiert nach K. TIGERSTEDT, Die Produktion von Wärme und Wärmehaushalt. Handb. d. vergl. Physiologie, Bd. III, 2, 1910, S. 86.

¹⁵) F. M. BALDWIN, Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (*Chrysemys marginata belli* GRAY) (*Chelydra serpentina* LINN.). Americ. Journ. of Physiol. 72, 210 (1925). Zitiert nach Berichte über ges. Physiol. 39, 196 (1927).

¹⁶) E. SCHREIBER, l. c. S. 807.

¹⁷) BREHM'S Tierleben 4, 380 und 433 (1925).

Ebenda wird über *Testudo radiata* nur berichtet, daß sie eine Temperatur von 0° erträgt. — Und beim Züchten der Reptilien soll das Überwintern in Räumen, deren Temperatur nicht unter den Gefrierpunkt sinkt, stattfinden¹⁸⁾. Nach GADOW kann die Temperatur der Reptilien während des Winterschlafes bis auf den Gefrierpunkt fallen¹⁹⁾. Von *Cistudo carolina* wird berichtet: „Many individuals which have not burried themselves sufficiently deeply, are, however, frozen to death during the winter slumber“²⁰⁾. Das Hartgefrieren von Amphibien sei jedenfalls nach KNAUTHE'S sorgfältigen Untersuchungen unmöglich²¹⁾. Also sogar diejenigen Reptilienarten, welche in Gegenden mit Winterkälte leben, können scheinbar nur ausnahmsweise stärkere und längerdauernde Kälte vertragen. In der freien Natur suchen die Reptilien für den Winter verschiedene versteckte Schlupfwinkel aus, wo sie vor Kälte möglichst geschützt sind, und verbringen dort die ungünstige Jahreszeit im Winterschlaf. Die Blindschleiche (*Anguis fragilis*), eine der nördlichsten Arten, „retires in the autumn under masses of decayed wood or leaves, or into soft, dry soil, where it is covered with heath or brushwood, and penetrates to a considerable depth in such situations by means of its smooth, rounded muzzle and polished body“, wie BELL angibt²²⁾. Unter den beschriebenen Bedingungen dürften die Blindschleichen wohl gut vor den Temperaturen unter 0° geschützt sein.

Größere Widerstandsfähigkeit gegen die Kälte, wie sie von den Schildkröten aufgewiesen wird, dürfte wohl mit dem Wasserleben im Zusammenhange stehen. Die höchsten Temperaturen des Wassers, die durch Sonnenstrahlung hervorgerufen werden, bleiben merklich hinter denjenigen der Erde zurück, und deshalb müssen die Wasserbewohner einer niedrigeren Temperatur besser angepaßt sein als die Landbewohner.

Da nur wenige Reptilienarten niedrige Temperatur vertragen können, sind für die meisten von ihnen ziemlich hohe Temperaturen nicht nur gut zuträglich, sondern oft geradezu notwendig. Es ist dabei bemerkenswert, daß der höchste für Reptilien dauernd zuträglich Wärmegrad der Körpertemperatur der Säuger und Vögel gleichkommt. „J. v. FISCHER, der neuerdings mehrfach Chamäleons im Käfig hielt, nennt sie gegen Kälte überaus empfindlich und empfiehlt deshalb für sie Wärmegrade von 27—35° C“²³⁾.

¹⁸⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 907 und E. ZERNECKE, l. c. S. 448.

¹⁹⁾ H. GADOW, l. c. S. 68, vgl. auch S. 369.

²⁰⁾ R. LYDEKKER, The Royal Natural History. London, New York 1922. Bd. V, S. 68.

²¹⁾ K. FLOERICKE, Kriechtiere und Lurche Deutschlands. Stuttgart 1920. S. 21.

²²⁾ R. LYDEKKER, l. c. S. 148.

²³⁾ BREHM'S Tierleben 5, 220 (1925).

P. KAMMERER²⁴⁾ züchtete verschiedene Eidechsen (*Lacerta muralis*, *fumana*, *viridis*, *agilis*, *oxycephala*, *serpa*, *taurica*, *jonica*, *Bedriagae*, *mossorensis* und *vivipara*) bei 37° C (*Lac. vivipara* bei 30—37° C), wobei jedenfalls bei *Lac. agilis* und *viridis* eine Hemmung des Geschlechtstriebes erfolgte. Es ist dabei sehr beachtenswert, daß sogar für die noch im hohen Norden vorkommenden Landreptilienarten eine Temperatur von 37° C erträglich ist. *Lacerta serpa* und *Chalcides ocellatus* können sogar 40° C ertragen. Nach ANDERSEN'S²⁵⁾ Untersuchungen steigt bei Eidechsenembryonen die Herzschlagzahl bis ungefähr 35° C, um bei weiterer Temperatursteigerung in schnelleres Fallen überzugehen. Die ersten Anzeichen der Störung durch die hohe Temperatur (vorübergehende Schlagzahlminderung) wurden bei über 25° beobachtet. Unregelmäßigkeiten als Ausdruck der Schädigung durch die hohe Temperatur traten zwischen 30° und 46° ein, wobei die jüngsten Embryonen am empfindlichsten waren (Stillstand schon bei 33°). Über *Varanus griseus* DAUD. lesen wir in BREHM²⁶⁾: „Die Temperaturgrenze nach oben, die *griseus* noch ertragen kann, liegt wahrscheinlich sehr hoch, denn die Sonne Nordafrikas vermag den Sand auf über 40° R zu erwärmen. Gibt man ihm im Käfig Temperaturen von über 30° (= 37,5° C), so wird das Tier überaus lebendig“ *Phrynosoma coronatum* sonnen sich und „in the afternoon, long before sunset, when the sand is warmed up to 40° C, or feverheat, they prepare to go to bed²⁷⁾. Außerordentlich hohe Temperatur soll *Anolis* ertragen können: „. . . it is said that the sun temperature reaches 150° F (= 65,6° C) or 160° F (= 71,1° C) which often seems no exaggeration“²⁸⁾. Nach MÉNÉTRIES findet sich *Clemmys caspica* Gm. in Schwefelquellen bei einer Temperatur von 32° R (= 40° C)²⁹⁾. Im Terrarium mit *Coluber scalaris* SCHINZ. darf die Temperatur „niemals unter 20° R sinken, dagegen aber auch bis 40° (= 50° C) ansteigen kann, ohne ihr Unbehagen oder gar Nachteil zu

²⁴⁾ P. KAMMERER, Künstlicher Melanismus bei Eidechsen. Zbl. f. Physiol. 20, 261 (1907). — Derselbe, Vererbung erzwungener Farbenveränderungen. Archiv für Entw.-Mech. 29, 456 (1910). — Derselbe, Erzwungene Fortpflanzungsveränderungen und deren Vererbung. Zbl. f. Physiol. 21, 253 (1907). — Derselbe, Geschlecht, Fortpflanzung und Fruchtbarkeit. München 1927. S. 199. — Derselbe, Die Wirkung äußerer Lebensbedingungen auf die organische Variation. Archiv f. Entw.-Mech. 30, 379 (1910).

²⁵⁾ K. Th. ANDERSEN, Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl bei Eidechsenembryonen (*Lacerta agilis* L.) von der Keimgröße und der Temperatur. Z. f. vergl. Physiol. 9, 178 (1929).

²⁶⁾ BREHM's Tierleben 5, 135 (1925).

²⁷⁾ H. GADOW, l. c. S. 534.

²⁸⁾ TH. BARBOUR, Reptiles and Amphibians. London 1923.

²⁹⁾ Zitiert nach A. M. NIKOLSKIJ, Herpetologia rossica (russisch). Petersburg 1905. S. 5.

bringen³⁰⁾. Für amphibische Reptilien dagegen sind Temperaturen von 37° C und darüber auf die Dauer unerträglich. Krokodile, Alligatoren (auch Frösche) „vertragen Temperaturen über 30—36° ganz schlecht und sind deren schädlichen Wirkung in wassergesättigter Luft wehrlos preisgegeben“³¹⁾.

Wir sehen somit, daß sogar recht hohe Temperaturen für Reptilien als zuträglich angegeben werden. Die meisten Reptilien dürften jedoch die Temperaturen von 50 und mehr Grad nur verhältnismäßig kurze Zeit ertragen können, und nur besonders angepaßte Arten dürften so widerstandsfähig sein, daß sie unter solchen Bedingungen lange Zeit aushalten können. Es ist auch denkbar, daß die Widerstandsfähigkeit der Reptilien gegen Wärme ebenso von der Luftfeuchtigkeit abhängt, wie das bei den Insekten der Fall ist³²⁾. Gewöhnlich jedoch vermeiden die Reptilien sehr hohe Temperaturen, und es werden Anpassungen beobachtet, die vor Überhitzung des Tierkörpers schützen³³⁾. Steigt die Temperatur der in der Sonne liegenden Wüsteneidechse *Uromastix* bis 41° C, so wird die Haut hell, wodurch die Absorption der Sonnenwärme beschränkt und weitere Erwärmung erschwert wird. Bei *Uromastix acanthirinus* und *Varanus arenarius* tritt zur Vorbeugung der Überhitzung eine starke Verstärkung der Atmung ein. Erreicht die Körpertemperatur 39°, so nimmt die Atmungsfrequenz von 70—80 auf 180—360 pro Minute zu. Bei Schildkröten wird ein wässriges Sekret aus der Mundhöhle ausgeschieden, sobald ihre Körpertemperatur 39° erreicht. So wird bei ihnen durch Wasserverdunstung überflüssige Wärme abgegeben und vor Überwärmung geschützt.

Die Reptilien gehören überhaupt zu den gegen die Wärme widerstandsfähigsten poikilothermen Wirbeltieren. Sogar *Lacerta vivipara* und *agilis*, welche zu den am weitesten nach Norden vordringenden Arten gehören, hat P. KAMMERER mit Erfolg bei 37° gezüchtet. Ich habe wohl keine Angaben über die optimale Temperatur für Reptilien gefunden, aber bei den meisten von ihnen dürfte sie jedenfalls nicht viel von 37° C abweichen. An der Temperaturkurve liegt das Optimum gewöhnlich recht nahe dem Maximum, und deswegen kann 37° C, was sogar für ausgesprochen nördliche Arten gut erträglich ist, keineswegs merklich über dem Temperaturoptimum betragen (falls es dasselbe überhaupt erreicht). Das Temperaturoptimum der Reptilien liegt jedenfalls recht hoch, höher als bei anderen

³⁰⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 674.

³¹⁾ L. KREHL und F. SOETBEER, l. S. 630, 633. — Vgl. auch F. M. BALDWIN, l. c.

³²⁾ Siehe z. B. H. NECHELES, Über Wärmeregulation bei verschiedenen Tieren. Pflügers Archiv f. ges. Physiol. 204, 72 (1924).

³³⁾ Vgl. R. ISENSCHMID, Physiologie der Wärmeregulation. Handb. d. norm. und pathol. Physiol. 17, 5 (1926). — L. KREHL und F. SOETBEER, l. c.

Poikilothermen. „Bei den in unseren Breiten lebenden Kaltblütern liegt es jedenfalls wesentlich unter der Bluttemperatur der Homiothermen, ja in der Regel unterhalb 30°³⁴⁾. Für Fische und Frösche der höheren Breiten dürfte die Temperatur von 37—40° C in der Regel ganz unerträglich sein³⁵⁾. Es verdient in diesem Zusammenhange der Beachtung, daß nach VERNON'S Untersuchungen die Erregbarkeit der Skelettmuskeln bei Amphibien schon bei einer um einige Grade niedrigeren Temperatur erlischt als bei Reptilien, sogar bei Wasserschildkröten³⁶⁾. Schon diese Tatsache weist auf tiefgreifendere physikalisch-chemische Unterschiede in der Beschaffenheit der Amphibien und Reptilien.

Für die Reptilien, sogar für die im hohen Norden vorkommenden Arten, ist eine ziemlich hohe Temperatur nicht nur erträglich, sondern geradezu notwendig. Nur bei genügender Wärme entfaltet sich ihre volle Lebenstätigkeit, bei niedrigeren Temperaturen sind sie träge und werden lethargisch. Die Wärmebedürftigkeit der Reptilien tritt schon dadurch klar hervor, daß sie hauptsächlich Tagtiere sind, die gewöhnlich schon durch die Kühle der Nächte träge und unbeweglich werden. Die Nacht verbringen sie in den Verstecken, wo die Temperaturabnahme keineswegs solche Grade erreicht wie in der freien Luft, und somit sind sie vor stärkeren Temperaturschwankungen weitgehend geschützt. In einer sehr interessanten Weise sichert sich *Testudo polyphemus* eine ziemlich hohe und gleichmäßige Temperatur für das ganze Jahr. Diese Schildkröte lebt in Höhlen, die sie nur an sehr heißen Tagen verläßt. Die Gallerien dieser in den Sand eingegrabenen Höhlen „descend at an angle of 35°, and reach a vertical depth of about nine feet from the surface of the ground, measuring often as much as eighteen feet in length. The temperature at the lower end does not vary much throughout the year, not falling below 70° F (= 21,1° C) in winter nor rising above 80° F (= 26,7° C) in the summer“³⁷⁾. Selbst an trüben und regnerischen Tagen kommen Kriechtiere selten zur Sicht. Erst an sonnigen und warmen Tagen sieht man zahlreiche Reptilien herumhuschen oder sich an der Sonne wärmen, wobei ihre Körperwärme merklich über die Temperatur der umgebenden Luft steigt³⁸⁾. Insbesondere die eigentlichen Eidechsen (*Lacertiden*) „are veritably creatures of the sun, delighting to bask in its rays on some warm sandy bank, wall, or rock, and retiring to their holes and crannies in cloudy or rainy weather. The more powerful and

³⁴⁾ R. ISENSCHMID, l. c. S. 8.

³⁵⁾ R. TIGERSTEDT, l. c. S. 90. — Vgl. dazu L. KREHL und F. SOETBEER, l. c. S. 618 und 630.

³⁶⁾ Zitiert nach R. TIGERSTEDT, l. c. S. 91.

³⁷⁾ E. G. BOULENGER, *Reptiles and Batrachians*. London, New York 1914. S. 30.

³⁸⁾ L. KREHL und F. SOETBEER, l. c. S. 622.

bright is the sun, the more active, indeed, do these reptiles become, since most of them are dull and listless in the mornings and evenings, and only wake to full activity in the midday glare³⁹⁾. Auf die genannten Besonderheiten der Reptilien wird die Aufmerksamkeit der Sammler gerichtet: „Da die Reptilien ohne Ausnahme die Wärme und den Sonnenschein lieben, so ist ein schönes und vor allem windstilles Wetter zu einem erfolgreichen Fange eine unerlässliche Bedingung und müssen dann einzelne von der Sonne durchwärmte Stellen, besonders freiliegende größere Steine, kahle Felsen und altes Mauerwerk sowie auch die stehengebliebenen Stumpe gefällter Bäume einer genauen Besichtigung unterzogen werden⁴⁰⁾. Eidechsen, Chamäleonen, terrestre Schildkröten, ungiftige Schlangen sind typische Tagtiere, die sich sehr an der Sonne zu wärmen lieben⁴¹⁾. *Coluber scalaris* SCHINZ. ist ein so wärme- und sonnenliebendes Tagtier, daß es „erst spät am Vormittage herauskommt und lange vor Sonnenuntergang wieder verschwindet⁴²⁾. Nur in heißen Gegenden verbringen die Reptilien die wärmste Jahreszeit versteckt im Sommerschlaf oder sie wärmen sich in solchen Gegenden wenigstens in den Vor- und Nachmittagsstunden, wo die Temperatur ihnen mehr zusagt. Während so z. B. *Viperidae* „in kalten Klimaten oder im Frühjahr und Herbst nur bei Tage herauskommen, bleiben dieselben Arten bei hoher Temperatur oder in warmen Gegenden um diese Zeit verborgen und kommen in der Regel nur in den frühen Morgen- oder späten Nachmittagsstunden, um sich zu sonnen, aus ihren Schlupfwinkeln heraus⁴³⁾. Die in der Nacht auf die Jagd gehenden Reptilien, die der niedrigen Temperatur besser angepaßt sein müssen, sommen sich ebenso (Geckonen, *Vipera berus* u. a. Ophidier)⁴⁴⁾. Die Blindschleiche *Anguis fragilis* läßt „die Wohltat der warmen Strahlen durch dichtes Laubdach oder Moospolster hindurch auf sich wirken⁴⁵⁾. Nach SCHREIBER's Angaben ist die Blindschleiche bei Tag meistens in ihren Verstecken. „In der Sonne liegend trifft man sie nur ausnahmsweise an kühlen Frühlings- oder Herbsttagen sowie auch an frühen Morgen- oder späten Nachmittagsstunden an; sonst ist sie, namentlich während der heißen Tageszeit, ständig verborgen⁴⁶⁾. In BREHM wird von der Blindschleiche folgendes gesagt: „Am Tage liegt sie, wie andere Kriechtiere, stundenlang im

³⁹⁾ R. LYDEKKER, l. c. S. 159. — Vgl. auch H. GADOW, Amphibia and Reptiles. London 1920. S. 551. — BRONNS, Klassen und Ordnungen VI, 3. S. 1338.

⁴⁰⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 846.

⁴¹⁾ BREHM's Tierleben 4, 352 (1925). — Vgl. auch H. GADOW, l. c. S. 368.

⁴²⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 674.

⁴³⁾ E. SCHREIBER, S. 585.

⁴⁴⁾ Derselbe, S. 555, 582 und 621. — A. M. NIKOLSKIJ, l. c. S. 39.

⁴⁵⁾ K. FLOERICKE, Kriechtiere und Lurche Deutschlands. Stuttgart 1920. S. 64.

⁴⁶⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 528.

Sonnenschein⁴⁷⁾. Sogar die wasserbewohnenden Reptilien (Krokodile, Schildkröten) lieben gewöhnlich Sonnenwärme⁴⁸⁾. Eine Hochseeschildkröte, *Thalassochelys caretta*, kommt „nur zum Ruhen und Sonnen in die wärmeren Ober-schichten des Wassers herauf“⁴⁹⁾. „Die Anakonda (*Eunectes murinus*), eine Riesenschlange Südamerikas, verläßt das Wasser der Seen, Sümpfe und Flüsse nur, um sich zu sonnen und zu schlafen“⁵⁰⁾. Thermophilie ist bei Reptilien so allgemein, daß selbst „ausgesprochene Nachttiere“, wie *Ancistrodon piscivorus* und *A. contortrix* „sehr wärmeliebend“ sind, obgleich sie direktes Sonnenlicht meiden⁵¹⁾. Im Dienste der Wärmebedürftigkeit scheinen auch die Pigmentation und der Farbenwechsel der Reptilien zu stehen, indem durch sie die Wärmeaufnahme gesteigert wird. Die Wüsteneidechsen (*Uromastix*), die vorher grauweiß sind, werden während der Erwärmung „dunkel, fast schwarz, sie befördern also dadurch ihre eigene Wärmeabsorption in hohem Grade. Wächst nun ihre Temperatur über 41°, so wird die Haut hell, fast weiß, das heißt, sie setzt nun weiterer Erwärmung den größtmöglichen Widerstand entgegen und schützt das Tier dadurch vor Überwärmung. Aus der Sonne in den Schatten an kühlere Orte gebracht, werden die Tiere schnell wieder dunkel — sie strahlen also nur wenig Wärme aus — und bleiben noch stundenlang wesentlich höher temperiert als ihre Umgebung und dadurch lebensfrisch, munter und beweglich“⁵²⁾. *Anolis carolinensis* ist bei einer Temperatur unter 60° F (= 15,6° C) „almost invariably green in colour, while at a temperature over 80° F (= 26,7° C), dark brown, irrespective of illumination“⁵³⁾. In den Gebirgen sind die Reptilien dunkler gefärbt als in der Ebene, und dadurch können sie die Wärmestrahlen des Sonnenlichtes ausnützen. „Diese Dunkelfärbung hat aber eine lebenswichtige Bedeutung für die Tiere solcher Höhenstufen. Denn Schwarz besitzt unter allen Farben die größte Wärmekapazität, eine fast doppelt so große wie Grün. Besonders in der Nivalstufe sind helle Tiere spärlich“⁵⁴⁾.

Die meisten Reptilien der höheren Breiten sind dermaßen wärmebedürftige Tiere, daß sie im Frühling gewöhnlich erst dann aus den Schlupfwinkeln herauskriechen, wenn das Wetter schon recht warm geworden ist, um im

47) BREHM's Tierleben 5, 118 (1925).

48) BREHM's Tierleben 4, 502 (1925). — NIKOLSKIJ, l. c. S. 12.

49) K. FLOERICKE, l. c. S. 65.

50) R. HESSE, l. c. S. 488.

51) BREHM's Tierleben 5, 539, 544 (1925).

52) L. KREHL und F. SOETBEER, l. c. S. 623.

53) E. G. BOULENGER, l. c. S. 66.

54) R. HESSE, l. c. S. 518, 539. — Vgl. dazu E. SCHREIBER, l. c. S. 298, 573; K. FLOERICKE, Kriechtiere und Lurche fremder Länder. Stuttgart 1920. S. 10 und R. LYDEKKER, l. c. S. 162.

Herbst, wenn lange noch kein Frost da ist, sich wieder vorzeitig in die Erdlöcher zu begeben. Die Lacertiden verbringen in dem größten Teil Europas sehr lange Zeit in ihren Schlupfwinkeln „and with the commencement of October retire for their winter sleep, from which they do not awake till spring is well advanced“⁵⁵⁾. *Psammotromus hispanicus* zieht sich „im Herbste schon sehr früh zurück und ist zu Zeiten, wo sich andere Eidechsen noch lebhaft herumtummeln, oft schon lange nicht mehr zu sehen“⁵⁶⁾. — „ von den Landreptilien zieht sich selbst in der Region der Orangen noch eine beträchtliche Anzahl in den Wintermonaten in Schlupfwinkel zurück“⁵⁷⁾. Auch die Tatsache, daß oft viele Individuen gemeinsam oder gesellig im Winterquartier sind (*Anguis fragilis*, *Vipera berus*, Eidechsen⁵⁸⁾), dürfte teils durch die Wärmebedürftigkeit zu erklären sein. In Schlupfwinkeln dürfte die Temperatur durch die infolge der Lebensprozesse erzeugte Wärme etwas steigen, insbesondere wenn viele Individuen beisammen sind. Die Amphibien dagegen sind weniger wärmebedürftig: Sie erscheinen im allgemeinen im Frühling schon recht früh, sobald die Gewässer eisfrei geworden sind⁵⁹⁾. Insbesondere die embryonale Entwicklung der Amphibien findet in kühlerem Lebensbereich, im Wasser, statt, und sie sind an niedrigere Temperaturen merklich besser angepaßt als die Reptilien.

Höchst beachtenswert ist die Ökologie der Reptilien. Sie bevorzugen die wärmsten Stellen und Lebensstätten, und man findet sie hauptsächlich unter Umweltsbedingungen, wo eine genügend hohe Temperatur vorzufinden ist. In einer und derselben Gegend ist z. B. die mittlere Temperatur der Gewässer niedriger als diejenige des festen Landes (während des Sommers, was allein für die aktive Tätigkeit der Reptilien in Betracht kommt). Weiter im Walde ist während der wärmeren Jahreszeit (insbesondere an sonnigen Tagen) die mittlere Temperatur des Bodens und der Luft beträchtlich niedriger als an waldlosen Stellen. Die Temperatur der vegetationslosen Böden ist höher als diejenige der mit Pflanzen bedeckten. Trockene Böden werden durch Sonnenstrahlung stärker erwärmt als feuchte. An den südlichen Hängen der Berge, Dünen, Gräben usw. steigt die Bodentemperatur höher als an den nördlichen. Unter derselben Breite sind Regionen mit Landklima durchschnittlich wärmer als dieselben mit Seeklima (ausgenommen hohe Breiten); der Sommer des Landes mit kontinentalem Klima kann recht

⁵⁵⁾ R. LYDEKKER, l. c. S. 159. — Vgl. dazu BREHM's Tierleben 5, 206 (1925).

⁵⁶⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 362.

⁵⁷⁾ W. KOBELT, Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902. S. 384. — Vgl. auch H. GADOW, l. c. S. 573.

⁵⁸⁾ K. FLOERICKE, Kriechtiere und Lurche Deutschlands S. 65, 91, 105. — E. SCHREIBER, l. c. S. 528.

⁵⁹⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 845 und 846.

hohe Temperaturen aufweisen. Alle diese Unterschiede sind von großer Bedeutung für die Verbreitung und Fortpflanzung der Reptilien: reichlich sind sie an warmen Orten vertreten. Die Reptilien wählen „mit geringen Ausnahmen mehr sonnige und trockene Orte zu ihrem Aufenthalt, namentlich sind es die Ränder der Wälder sowie steinige, teilweise mit Buschwerk bestandene Gegenden, welche dem Sammler die meiste Aussicht auf Erfolg versprechen“⁶⁰⁾ Eisenbahndämme, Abhänge sonniger Hügel, Mauern, Steinhäufen, steinige Gebiete, Felsen, trockene buschige Gehänge, trockene und lichte Orte sind beliebte Wohnstätten der Reptilien und gerade solche Stellen werden von der Sonne besonders stark durchwärmt⁶¹⁾. Im Gebirge bewohnt die Kreuzotter (*Vipera berus*) sonnige Berghänge⁶²⁾. Im Walde mit seiner gegenüber offenem Lande niedrigeren Temperatur, wohnen wohl ziemlich viele Kriechtiere, „doch sind viele Arten auf Lichtungen und Waldblößen beschränkt und meiden den eigentlichen, sonnenwarmen Wald“⁶³⁾. Insbesondere ist das offene Land „die bevorzugte Heimat für sehr viele Reptilien“⁶⁴⁾. Die meisten Reptilienarten gehören zu den Landtieren, und die Zahl der ständig wasserbewohnenden Arten ist verhältnismäßig klein⁶⁵⁾. Sehr viele an das Wasserleben angepaßte Kriechtiere sind eigentlich amphibisch und ihre Fortpflanzung findet auf dem Lande statt. Meeresbewohnende Reptilien sind nur in den wärmeren Gürteln vertreten, das heißt der niedrigeren Temperatur des Meereswassers der höheren Breiten hat sich keine Art anpassen können⁶⁶⁾. Auch die geographische Verbreitung der Reptilien spricht dafür, daß sie zu den thermophilen oder wärmebedürftigen Tieren gehören. In BREHM⁶⁷⁾ wird geschrieben: „Weit aus die meisten Kriechtiere hausen in Niederungen der Äquatorländer; denn mehr als alle übrigen Wirbeltierklassen nehmen sie nach den Polen zu an Anzahl ab. Dasselbe gilt für die verschiedenen Gürtel der Höhe Den Polarkreis überschreiten sehr wenige Arten.“ R. HESSE⁶⁸⁾ schreibt: „Reptilien haben in den Tropen ihre eigentliche Heimat. In Europa finden sich 64 Arten und wieder ebenso viele in Trinidad. Hinterindien mit Siam beherbergt 221 Arten, Borneo 207, Vorderindien mit Ceylon und Burma

⁶⁰⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 846; vgl. auch S. 603.

⁶¹⁾ F. WERNER, Amphibien und Reptilien. Stuttgart 1910. II. Bd., S. 2. — E. SCHREIBER, l. c. S. 308. — BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI. Bd., III. Abt. II. Leipzig, Heidelberg 1890. S. 1338. — A. REMANE, Reptilia in Schulzes „Biologie der Tiere Deutschlands“ Teil 50. Berlin 1924. S. 1.

⁶²⁾ BREHM's Tierleben 5, 486 (1925).

⁶³⁾ BREHM's Tierleben 4, 348 (1925).

⁶⁴⁾ R. HESSE, l. c. S. 460.

⁶⁵⁾ BREHM's Tierleben 4, 348 (1925).

⁶⁶⁾ R. HESSE, l. c. S. 500.

⁶⁷⁾ BREHM's Tierleben 4, 347 (1925).

⁶⁸⁾ R. HESSE, l. c. S. 412 und 388. — Vgl. auch E. SCHREIBER, S. 835 usw.

sogar 536 Arten. Die Zunahme der Schlangen gegen die Tropen zeigt folgende Zusammenstellung von WALLACE für Australien: es kommen vor in Tasmanien 3, in Viktoria 12, in Südaustralien 15, in Westaustralien 15, in Neusüdwaales 31 und im tropischen Queensland 42 Schlangenarten“ (S. 412)

„Während im ganzen Mittelmeergebiet über 140 Arten und in Südeuropa deren 59 vorkommen, sind es in Mitteleuropa insgesamt 21, in Nordeuropa nur 6; bei St. Petersburg kommen nur 2 Arten vor. Und während Deutschland mit 540.000 km² 12 Arten beherbergt, hat Java mit 132.000 km² deren 122“ (S. 388). Sogar schon in Deutschland finden sich „im Norden bedeutend weniger Arten als im Süden“⁶⁹⁾. Unsere Beachtung verdienen noch folgende Sätze W. KOBELT'S⁷⁰⁾ „... erst südlich der Alpen finden sie (Reptilien) die Wärme und die Trockenheit, welche sie für ihre Entwicklung brauchen, nördlich derselben erscheinen sie mit geringen Ausnahmen als Fremdlinge, welche den größeren Teil des Jahres schlafend in Verstecken zubringen und nur für wenige Monate sich ihres Lebens freuen können. Auch sind die Arten keine eigentümlichen, und für viele ist die Einwanderungsstraße noch nachweisbar“ (S. 15). „Immer bleiben die beiden südlichen Formen (*Lac. viridis* und *muralis*) noch mehr als unsere Zauneidechse auf die wärmsten und trockensten Stellen beschränkt. So auch im Süden, aber dort sind diese Stellen so häufig, daß man Eidechsen fast überall herumhuschen sieht“ (S. 232). Schon in den vorigen Sätzen ist die Meinung ausgesprochen, daß die nördlichen Reptilienarten keine eigentlich bodenständigen sind. Ähnliches wird in LYDEKKER ausgedrückt⁷¹⁾ „As air-breathing, cold-blooded animals they are unable to withstand prolonged cold; they are therefore entirely absent in the Arctic and Antarctic zones; and such as escape the effects of the winter months in temperate zones by passing them in a torpid condition in well-sheltered places are not peculiarly organised forms, but offshoots from those inhabiting warmer climates.“

Es ist kaum zu zweifeln, daß in den westlichen Teilen Nordeuropas Reptilien deswegen unter höheren Breiten vorkommen, weil dort die Temperaturverhältnisse für sie günstiger sind. So sind *Lacerta agilis*, *Anguis fragilis* und *Tropidonotus natrix* in Finnland bis 62 oder 63° n. Br. vertreten, am Ural dagegen bis 58 oder 60 n. Br.⁷²⁾. An der atlantischen Küste Norwegens erreichen „die Verbreitungsgrenzen vieler Reptilien (*L. agilis*, *A. fragilis*, *N. natrix*, *C. austriaca*) wesentlich nördlichere Breitengrade als im übrigen Europa“⁷³⁾, was sich durch die Wirkung des

⁶⁹⁾ A. REMANE, l. c. S. 27.

⁷⁰⁾ W. KOBELT, l. c. S. 15 und 232.

⁷¹⁾ R. LYDEKKER, l. c. S. 8 und 9.

⁷²⁾ A. M. NIKOLSKIJ, l. c. S. 87 und 113.

⁷³⁾ R. MERTENS, Reptilia in „Die Tierwelt der Nord- und Ostsee“, Teil XII, 1926. S. 13.

Golfstromes auf das Klima erklären läßt. Das Klima Sibiriens ist für manche europäische Reptilien zu rauh. Die Ringelnatter erreicht bloß den Baikalsee, die Zauneidechse ist nur im südwestlichen Sibirien vertreten. Die Blindschleiche kommt scheinbar nur bis zum Ural vor⁷⁴⁾.

Wir haben gesehen, daß die Zahl der Arten in höheren Breiten stark abnimmt. Man muß aber gestehen, daß eigentlich nicht die Artenzahl, sondern die Individuen- oder Stückzahl und noch mehr das Gesamtgewicht (Masse) einer Tiergruppe auf einer Erdoberflächeneinheit als Grundlage zur Beurteilung gelten darf, ob die Lebensbedingungen für diese systematische Einheit günstig oder ungünstig sind. In Regionen mit niedrigeren Temperaturen ist nun nicht nur die Artenzahl der Reptilien, sondern auch die Zahl der Individuen oder Stückzahl sehr klein. Außerdem sind die Reptilienarten der höheren Breiten und größeren Höhen von kleinem Wuchs. Krokodile, Riesenschildkröten, große Echsen (*Iguana*, *Varanus*) und Riesenschlangen sind hauptsächlich auf die Tropen beschränkt. Gewöhnlich sind sogar die Individuen einer und derselben Art in südlichen Regionen merklich größer als in nördlichen⁷⁵⁾. Also infolge kleiner Stückzahl und geringer Körpergröße sind die Reptilien in Regionen mit niedrigen Temperaturen auf einer Oberflächeneinheit mit einer verhältnismäßig sehr geringen Gesamtmasse oder mit geringem Gesamtgewichte vertreten. Die Säugetiere und Vögel sind unter den gleichen Bedingungen nicht nur recht stückreich, sondern sie sind noch durch Arten vertreten, die eine ziemlich große Körpermasse besitzen (Renntier in Polarländern usw.). Wenn wir also, vom Standpunkte des Gesamtgewichtes oder der Masse auf Erdoberflächeneinheiten bezogen, die Frage betrachten, so wird es besonders deutlich, daß die Regionen mit niedrigen Temperaturen — polare Zonen und Gebirge — für das niedrige Reptilienleben höchst ungünstig sind.

Die meisten Reptilienarten sind recht empfindlich gegen niedrige Temperaturen, sie bedürfen zu ihrem Gedeihen gewöhnlich einer ziemlich hohen Wärme, sie sind Tag- und Landtiere, die gewöhnlich die trockensten und wärmsten Stellen bewohnen. Die heißen Regionen beherbergen von ihnen die meisten und größten Arten in großer Stückzahl. Und wärmebedürftig sind nicht nur die Arten, die heiße Länder bewohnen, sondern sogar diejenigen, welche im hohen Norden vorkommen, und solche mehr oder weniger dem kälteren Klima angepaßte Formen sind recht spärlich. Selbst die nördlichsten Arten haben sich keineswegs sehr weitgehend der niedrigen Temperatur anpassen können, was dadurch bewiesen wird, daß die Aktivitätsperiode wie auf die wärmste Tages-, so auch

⁷⁴⁾ W. HAACKE und W. KUHNERT, Das Tierleben der Erde II. Berlin 1901. S. 64.

⁷⁵⁾ Vgl. R. HESSE, l. c. S. 392 und 408, und auch BREHM's Tierleben 4, 347 (1925).

auf die wärmste Jahreszeit beschränkt wird und sich nicht auf die ziemlich lange dauernden Frühlings- und Herbstperioden erstreckt, wo die Temperatur nur wenige Grade über 0 steht.

Wir haben uns bisher mit ausgebildeten Reptilien befaßt, und wir haben gesehen, daß für dieselben eine ziemlich hohe Temperatur von außerordentlich großer Bedeutung ist. Aber eine genügende Wärme ist von ausschlaggebender Wichtigkeit nicht nur für adulte Tiere und Jungen, sondern noch insbesondere für die sich entwickelten Embryonen. In der ersten Mitteilung haben wir schon gesehen, daß die embryonale Entwicklung sehr stark von der Temperatur abhängig ist. Außer den dort angeführten Tatsachen sprechen noch verschiedene andere Beobachtungen, insbesondere diejenigen über die Fortpflanzung, in dem Sinne, daß eine recht hohe Temperatur für die Entwicklung der Reptilienembryonen geradezu eine Notwendigkeit ist. Bei der Fortpflanzung der eierlegenden Reptilien verdient die größte Beachtung die Tatsache, daß die Eier mit Vorliebe an solchen Stellen abgelegt werden, welche von der Sonne gut erwärmt werden. Sehr viele Arten legen ihre Eier in den Sand oder in die trockene Erde und insbesondere an solchen Stellen, die der direkten Sonnenstrahlung zugänglich sind. So wird vegetationslose oder vegetationsarme Erde von der Sonne viel stärker durchwärmt als diejenige mit dichterem Pflanzenbedeckung. Die Temperatur des Sandes kann auch deswegen beträchtliche Höhe erreichen, weil der Wassergehalt des Sandes gewöhnlich sehr klein ist. In der oberflächlichen Sandschicht ist die Temperaturschwankung wohl beträchtlich, da der Sand während der Nacht sich stark abkühlt, in etwas größerer Tiefe findet sich aber für die Entwicklung der Eier eine ziemlich hohe und recht gleichmäßige Temperatur, was für die embryonale Entwicklung sehr günstig ist. Nicht nur die verschiedensten Eidechsen, sondern auch Krokodile, Schlangen und Schildkröten suchen zur Eiablage sandige Stellen aus⁷⁶⁾. Die Schildkröten findet man in der Fortpflanzungszeit oft massenhaft auf den sandigen Ufern. „Die meisten Eidechsen pflanzen sich durch Eier fort, die von den Weibchen unter Moos, in hohle Bäume, in Felsenritzen, Mulm, Ameisenhaufen, unter Steine und überhaupt an solche Orte gelegt werden, wo sie durch die daselbst herrschende natürliche Wärme leicht zur Reife gelangen“⁷⁷⁾. Die Kolubridenweibchen setzen ihre Eier stets an solchen Orten ab, „wo sie durch die Wärme der Umgebung zur Reife gelangen können“⁷⁸⁾. „Die Eier der Kriechtiere werden im Freien in Fels- oder Mauerspalten, in lockere Erde und Sand, in hohle Bäume oder unter Moos, ja selbst in Düngerhaufen und nur ausnahms-

⁷⁶⁾ BREHM's Tierleben 4 (1925), S. 503, 532, 381.

⁷⁷⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 309.

⁷⁸⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 634.

weise frei auf den Boden abgelegt. ⁷⁹⁾ Die Eier von *Psammodomus hispanicus* werden „fast immer an den südlichen Hängen der Dünen verscharrt“⁸⁰⁾. Nach NIKOLSKIJ soll *Emys orbicularis* LINN. ebenso trockene Orte an südlichen Hängen zur Eiablage auswählen⁸¹⁾. Die Temperatur des Bodens ist nun an südlichen Hängen infolge stärkerer Strahlungswirkung ansehnlich höher als an den nördlichen Hängen oder sogar in der Ebene⁸²⁾. FLOERICKE schreibt⁸³⁾ „Die Plätze für die Eierablage werden von den Tieren sehr sorgfältig ausgewählt, denn die Eier bedürfen ganz bestimmter und sehr eng begrenzter Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse, um zur Entwicklung zu gelangen, weshalb ihre Züchtung im Terrarium nicht eben leicht ist. Auf Grund seiner in Dalmatien angestellten Beobachtungen behauptet TOMMASINI, daß Eidechseneier stets der direkten Sonnenbestrahlung entrückt werden, da sie sonst gerinnen müßten, während SIBER, der seine Studien in Ostpreußen machte, ganz im Gegenteil dazu angibt, daß eine kräftige Mitwirkung der Sonnenstrahlen zur Ausbrütung der Eier unerlässlich sei. Dieser krasse Widerspruch dürfte sich wohl einfach aus den so grundverschiedenen klimatischen Verhältnissen der beiden Länder erklären.“ Wie viele andere Arten, so wählt auch die Brückenechse (*Sphenodon punctatus*) zur Eiablage „solche Stellen, welche nicht beschattet sind, sondern dem Sonnenschein freien Zutritt gewähren; hier graben sie sich ein Loch von ungefähr 5—8 cm Durchmesser und 15—18 cm Tiefe“⁸⁴⁾.

Eine Reihe von Reptilien legt die Eier in verwesende pflanzliche Substanzen ab, wo durch die Verwesungswärme die Entwicklung der Eier beschleunigt wird. So z. B. schreibt A. REMANE in der Biologie der Tiere Deutschlands⁸⁵⁾: „Die Schlangen suchen zur Eiablage mit Laub bedeckte Stellen auf, besonders solche, an denen sich pflanzliche Verwesungsprozesse abspielen; so findet man die Eier häufig in Misthaufen gelegt.“ Es ist kaum zu zweifeln, daß nur die bei der Verwesung entstehende Wärme der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) im hohen Norden eine genügende Fortpflanzung ermöglicht. Eine ziemlich hohe Temperatur wird für die embryonale Entwicklung von wesentlicher Bedeutung sein: „As the eggs are deposited under a mass of decomposing leaves, or in manure heaps, those laid in captivity should be placed under similar surroundings and kept at a high temperature. It is by no means easy to hatch the eggs under artificial conditions, for, unless kept moderately damp and at a uniform temperature

⁷⁹⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 904.

⁸⁰⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 362.

⁸¹⁾ A. M. NIKOLSKIJ, l. c. S. 12.

⁸²⁾ G. KRAUS, Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.

⁸³⁾ K. FLOERICKE, Kriechtiere und Lurche Deutschlands... S. 105.

⁸⁴⁾ BREHM's Tierleben 4, 362 (1925).

⁸⁵⁾ A. REMANE, l. c. S. 21.

of about 90° (= 32,2° C), they soon shrivel up and die⁸⁶⁾. Über dieselbe Art schreibt FLOERICKE⁸⁷⁾: „... es ist nichts anderes als die Stallwärme, die die Ringelnatter, namentlich an kalten Herbsttagen, oder wenn sie ein geeignetes Plätzchen zur Ablage ihrer Eier sucht, in die Ställe der Gehöfte zieht...“ Nach W. SCHREIBER⁸⁸⁾ werden von *Tropidonotus natrix* zur Ablage der Eier „Moospolster, Düngerhaufen, alte tiefe Laublagen, Anhäufungen von Sägespänen an Bretterschneiden, mit Mulm und faulenden Blättern angefüllte Baumhöhlungen u. dgl. gewählt; da derartig geeignete Legestätten öfters nur vereinzelt vorhanden sind, so werden dieselben häufig von allen Ringelnattern der Umgebung gemeinsam benützt und kann man dann an solchen Plätzen mitunter mehrere hundert Eier angehäuft finden, ja in einem Falle wurden einem alten Fichtenstrunke gegen 1500 derselben entnommen“ Nach R. LYDEKKER⁸⁹⁾ sollen die Eier der Ringelnatter zuweilen durch die Sonnenwärme ausgebrütet werden. Es ist aber immerhin höchst wahrscheinlich, wie schon gesagt, daß die Ringelnatter sich im hohen Norden nur deswegen in genügendem Maße fortpflanzen kann, weil sie zur Beschleunigung der Entwicklung Verwesungswärme pflanzlicher Massen ausnützt. Aber nicht nur im hohen Norden, sondern sogar in wärmeren Ländern findet die Entwicklung in manchen Fällen bei einer gegenüber der Umgebungstemperatur höheren Wärme statt. *Alligator mississippiensis* DAUD.⁹⁰⁾ baut sein Nest auf einer Erhöhung, die im allgemeinen ein sonniger Fleck ist, aus einer großen Menge von pflanzlichem Material (Haufen bis 1 m Höhe und 2 m Durchmesser). Die Eier werden in ein Loch solcher feuchter und faulender Pflanzenmassen gelegt und zugedeckt. Die Temperatur inmitten der Pflanzenmassen ist wahrscheinlich recht gleichmäßig, da eine bei Nacht oder frühmorgens in das Nest gesteckte Hand sich „entschieden warm anfühlte“, dagegen bei hoher Mittagstemperatur das Nest „ganz kalt erschien“. Unter künstlichen Verhältnissen ist eine regelrechte Entwicklung der Alligatoreneier bei 23° und bei 35° C beobachtet worden. Ebenfalls durch Sonnenbestrahlung und Verwesungswärme werden die Eier von *Caiman niger* in einem Neste „aus dünnen zerknitterten und zerbrochenen Papyrusstengeln ausgebrütet“⁹¹⁾, wo die Temperatur nach der Schätzung „der menschlichen Körpertemperatur annähernd gleich zu stehen kommt“ Unser besonderes Interesse verdient noch die Tatsache, daß einige Reptilienarten ihre Eier bebrüten, wobei ihre Körpertemperatur erhöht wird. Die Riesenschlangen *Python sebae*,

⁸⁶⁾ E. G. BOULENGER, Reptiles and Batrachians. London, New York 1914. S. 130.

⁸⁷⁾ K. FLOERICKE, Kriechtiere und Lurche Deutschlands... S. 77.

⁸⁸⁾ E. SCHREIBER, l. c. S. 745.

⁸⁹⁾ R. LYDEKKER, l. c. S. 202.

⁹⁰⁾ BREHM's Tierleben 4, 556 (1925).

⁹¹⁾ BREHM's Tierleben 4, 567 (1925).

Python molurus schlingen sich um ihre Eier und verharren in zusammengerolltem Zustande einige Monate⁹²). Das Brutfieber kann so hoch sein, daß dabei die Differenz zwischen der Temperatur der umgebenden Luft und der Körpertemperatur über 10° C, ja sogar bis 20° C betragen kann. „ ein brütendes Pythonweibchen kann eben so warm werden wie ein Mensch mit hohem Fieber“⁹³). Bei einer Lufttemperatur von 15,6 bis 26,1° C ist zwischen den Schlingen des Weibchens eine Temperatur von 28,4 bis 35,6° C beobachtet worden.

Die zuletzt angeführten Fälle beweisen, daß selbst ein ziemlich warmes Klima für die Fortpflanzung wärmebedürftiger Formen noch immer nicht genügend günstig ist und daß auch dort zuweilen besondere Vorrichtungen getroffen werden, um der embryonalen Entwicklung eine genügende Temperatur zu bieten. Es kann kein Zweifel bestehen, daß alle diese angeführten Anpassungen entstanden sind, um namentlich der embryonalen Entwicklung bessere Bedingungen zu schaffen.

Daß die Temperatur gerade für die Fortpflanzung der Reptilien von außerordentlich großer Bedeutung ist, wird noch durch sehr beachtenswerte Angaben über die alpinen und polaren Reptilienarten bewiesen. Diese Arten sind meistens vivipar, was gerade für die Entwicklung von Wichtigkeit ist. „Die Reptilien sind fast durchweg stenotherm wärmeliebend und kommen deshalb, entsprechend der niedrigen Temperatur in bedeutenden Höhen, im Hochgebirge nur spärlich vor. In den mitteleuropäischen Alpen reichen nur drei Arten in die alpine Stufe hinauf; das sind: die Bergeidechse (*Lacerta vivipara*), die Kreuzotter (*Vipera berus*), und die Blindschleiche (*Anguis fragilis*) Es muß auffallen, daß die drei alpinen Arten, obgleich zu verschiedenen Familien oder gar Ordnungen gehörig, alle lebendiggebärend sind. Diese Eigenschaft ist wesentlich, um ihnen das Eindringen in die alpine Stufe zu ermöglichen. Eierlegende Reptilien würden in dem kühlen Hochgebirge für die Entwicklung ihrer Eier nicht genug Wärme finden (meine Sperrung); denn im Laufe des Tages wird jeder Platz nur eine bestimmte Zeitlang der Besonnung ausgesetzt sein, um dann mehr oder weniger bald in Schatten zu kommen. Ein vivipares Weibchen aber folgt dem Sonnenschein, um sich selbst zu sonnen, und bringt dabei auch seine Eier in den Genuß der Sonnenbestrahlung“ — so äußert sich R. HESSE über diese Frage⁹⁴). Von der Blindschleiche (*Anguis fragilis*) wird folgendes geschrieben: „Like other vivi-

⁹²) BREHM's Tierleben 5, 280 und 288 — E. G. BOULENGER, l. c. 115.

⁹³) C. WIMAN, Aus dem Leben der Flugsaurier. Bull. of the Geol. Inst. of Upsala, Vol. 19, 1925. S. 118.

⁹⁴) R. HESSE, l. c. S. 527.

parous reptiles, the female is much given to basking in the sun during the period of pregnancy, in order that its heat may aid in developing the eggs contained in her body⁹⁵). „Von den ostafrikanischen Chamäleons sind solche, die im Hochgebirge oder Hochlande leben, vivipar, z. B. *Chamaeleo bitaeniatus* (in Gurni bis 3200 m Meereshöhe), *jacksoni*, *fuellborni*, *werneri* u. a.; die Eidechse *Mabuia varia*, die die oberen Bergwiesen des Kilimandscharo bis über 4000 m Höhe belebt, ist ebenfalls vivipar. Eine lehrreiche Reihe bilden die asiatischen *Phrynocephalus*-Arten: die in Nordwesttibet bis 5400 m aufsteigenden Arten der Gattung, z. B. *Ph. erythrorus*, sind lebendiggebärend; *Ph. theobaldi* ist im Hochlande von Westtibet und Ladak vivipar, seine var. *forsythi* in tieferen wärmeren Gebieten legt Eier; *Ph. axillaris*, unter 2000 m, ist ovipar. In Mexiko wurden von GADOW in Höhen über 3300 m 12 Arten Reptilien gefunden; bei 9 davon ist Viviparität nachgewiesen; von der Gattung *Scleropopus*, die teils ovipare, teils vivipare Arten enthält, steigen nur die viviparen Formen zu solcher Höhe auf. Ebenso bringen die in den Anden von Chile in Höhen von über 3000 m vorkommenden Eidechsen *Liolaemus bürgeri* und *Phymaturus palluma* lebende Junge zur Welt⁹⁶). Durch solch einen Zusammenhang zwischen Viviparität und dem Vorkommen in Gebirgen wird es zur Gewißheit, daß die Viviparität unter niedrigeren Höhentemperaturen zur erfolgreichen Fortpflanzung von wesentlicher Bedeutung ist. Den Polarkreis überschreiten in Europa im ganzen 2 Reptilien (neben 6 Batrachiern), die beide lebendiggebärend sind (Bergeidechse und Kreuzotter)⁹⁷). Auch hier ist die Temperatur im Spiele.

Die Viviparität hat sich ohne Zweifel aus der Oviparität entwickelt. Es ist nun höchst beachtenswert, daß nach Untersuchungen von KAMMERER⁹⁸) die Temperatur auf die Fortpflanzungsweise einen weitgehenden Einfluß auszuüben imstande ist. Hielt er *Lac. vivipara* längere Zeit unter einer für diese Art ungewöhnlich hohen Temperatur (ständig bei 25—30° C), so wurden Eier gelegt, aus denen nicht wie gewöhnlich schon nach Minuten oder Stunden, sondern erst nach 9—12 Tagen, die Jungen ausschlüpfen. Dabei sind die in der Wärme gebildeten Eier (zweite Legeperiode) mit einer pergamenthäutigen Schale, unter gewöhnlichen Verhältnissen dagegen nur von der zarten Eimembrane umgeben. In ähnlicher Weise, wie bei der Bergeidechse, hängt die Viviparität auch bei einigen Amphibien von der Temperatur ab. *Proteus*, in einer Temperatur über 15° C gehalten, legt Eier, normalerweise

⁹⁵) R. LYDEKKER, l. c. S. 148.

⁹⁶) R. HESSE, l. c. S. 527 ff.

⁹⁷) R. HESSE, l. c. S. 537.

⁹⁸) P. KAMMERER, Geschlecht, Fortpflanzung, Fruchtbarkeit. München 1927. S. 208.

aber, bei einer niedrigeren Temperatur, ist er lebendiggebärend. Der Feuer salamander wird ovipar unter dem Einflusse hoher Temperaturen (von 30 bis 37°), bei den niedrigeren Temperaturen ist er aber ovovivipar oder vivipar (larvengebärend). Der Alpensalamander gebiert bei erhöhter Temperatur (von 25—30°) Larven, sonst aber ist er vollmolchgebärend⁹⁹⁾.

Es kann also kein Zweifel bestehen, daß die Temperatur die Fortpflanzungsweise zu beeinflussen imstande ist. Und die Tatsache, daß bei den genannten Arten gerade bei der höheren Temperatur die primitivere Fortpflanzungsweise — die Oviparität — und dagegen bei niedrigeren Temperaturen die Viviparität (bei den Reptilien oft eigentlich Ovoviviparität) zur Erscheinung kommt, scheint darauf zu deuten, daß die Viviparität eine Anpassung an weniger günstige Wärmeverhältnisse ist. Unter den niedrigeren Temperaturen sind zur Fortpflanzung spezielle Anpassungen erforderlich, wie sich durch verschiedene Tatsachen beweisen läßt. „In der Wärme können alle leben, nicht aber in der Kälte; hiefür sind Anpassungen und Umwandlungen nötig“¹⁰⁰⁾. Insbesondere ist dieser Satz gültig für die embryonale Entwicklung und somit auch für die Fortpflanzung. Die Eiablage in die für die Sonnenstrahlung zugängliche Erde (vorzugsweise in den Sand), das Bevorzugen der trockenen Erde und der südlichen Hänge, Eiablage in die verwesenden pflanzlichen Massen, das Brutfieber, die Viviparität — alles das ist zu denjenigen Anpassungen zu zählen, welche die embryonale Entwicklung in den Regionen mit kühlerem oder kaltem Klima — Gebirge, höhere Breiten — begünstigen und beschleunigen und somit dort bei der Fortpflanzung notwendig gewesen sind. Selbst die Arten, die im hohen Norden oder auf hohen Bergen vorkommen, haben sich keineswegs sehr gut dem kälteren Klima anpassen können; ihre Fortpflanzung kann nicht unter ziemlich niedrigen Temperaturen, wie das bei zahlreichen Kältetieren der Fall ist, stattfinden, und sie sind somit in recht hohem Grade von veränderlichen äußeren Temperaturbedingungen abhängig. Wärme der verwesenden pflanzlichen Massen und direkte Sonnenwärme auszunützen, wird für sie geradezu notwendig sein.

Außer den Tatsachen, die aus dem Leben der rezenten Reptilien vorgeführt wurden, lassen sich auch manche Angaben der geographischen Verbreitung während früherer Perioden im Sinne der weitgehenden Wärmebedürftigkeit deuten. Es hat sich erwiesen, daß bei der Ver-

⁹⁹⁾ P. KAMMERER, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, I. u. II. Archiv f. Entw.-Mech. 25, 7 (1908).

¹⁰⁰⁾ E. DACQUÉ, Grundlagen und Methoden der Paläogeographie. Jena 1915. S. 392.

schlechterung des Klimas verschiedene nördliche Reptilienarten in wärmere Regionen zurückgedrängt werden. Beachtenswert in dieser Hinsicht ist die Verbreitung der Reptilien im Känozoikum. Das Klima des Paläogens ist warm, dasjenige des Neogens ist aber schon kühler und arider gewesen bis im Quartär die Temperaturabnahme ihr Maximum erreichte. Es haben nun während der wärmeren Perioden, insbesondere während des früheren Tertiärs, unter höheren Breiten Reptilien gelebt, welche später daselbst nicht mehr vertreten waren und sind. So z. B. lebten in Europa während des Tertiärs Krokodile, Alligatoren, Gaviale, Vertreter der Pythoniden, Iguaniden, Varaniden und verschiedene jetzt fehlende Schildkrötengattungen (*Ocadia*, *Chelydra*, Vertreter aus den Familien *Cinosternidae*, *Cheloniidae*, *Dermochelyidae*, *Trionychidae*)¹⁰¹). Ein ähnliches, reicheres Reptilienleben während des Tertiärs ist auch in Nordamerika zu konstatieren, und selbst die noch jetzt Europa bewohnenden Arten sind früher während der wärmeren Perioden weiter verbreitet gewesen, was, wie z. B. aus LYDEKKER's Sätzen zu ersehen, auf die Klimawirkung zurückgeführt wird: „During the Pleistocene period, when the climate of Northern Europe must at certain times have been much more genial, the pond tortoise had a much more extensive distribution, its fossilised remains having been found in the superficial deposits of Belgium, Denmark, Germany, Lombardy, Norfolk, Sweden and Switzerland“ (S. 69). Eine ähnliche Zurückdrängung von höheren Breiten nach wärmeren Regionen hat zu Ende des Mesozoikums stattgefunden, wie an der Verbreitung der Krokodilier und Mesosuchier festgestellt worden ist¹⁰²). Auch hier wird man in der ersten Reihe an eine direkte Temperaturwirkung denken müssen. Die Tatsache, daß die geographische Verbreitung während des Känozoikums stark von dem Klimawechsel abhängig gewesen ist, läßt sich kaum anders als durch die außerordentliche Temperaturempfindlichkeit der Reptilien erklären.

Es hat sich gezeigt, daß Krankheiten bei Wirbeltieren während der geologischen Perioden nicht gleichmäßig zur Erscheinung kommen, sondern zeitweise häufiger, zeitweise seltener zu beobachten sind. Es ist nun beachtenswert, daß die größeren Frequenzen der Krankheiten mit den kälteren Perioden zusammenfallen, und man ist deshalb berechtigt anzunehmen, daß es sich auch hier sehr wahrscheinlich um die direkte Temperaturwirkung handelt. Es seien ein paar diesbezügliche

¹⁰¹) R. LYDEKKER, l. c. S. 20, 29, 31, 74, 78, 80, 86, 100 u. a. — Vgl. auch H. GADOW, l. c. S. 332—333, 454, 501 u. a.

¹⁰²) F. NOPCSA, On the Geological Importance of the Primitive Reptilian Fauna in the uppermost Cretaceous of Hungary. Quart. Journ. of the Geol. Soc. 79, 113 (1923).

Zitate nach R. L. MOODIE¹⁰³) angeführt. „It will be seen that the line a—b, representing the history of disease, follows a base level for the first twelve periods of the earth's history. Then the curve gradually rises until during the Cretaceous at „C“ diseases and accidents — such as caries, osteoperiostitis, deforming arthritides, necroses, hyperostosis, osteophytes, osteomata, fractures, and many infective processes reached a maximum of development among the dinosaurs, mosasaurs, crocodiles, plesiosaurs and turtles. The curve suddenly and sharply descends from „C“, since with the close of the Cretaceous and the sudden extinction of large groups of reptiles, the incidence of disease also decreased. It seems quite probable that many of the diseases which afflicted the dinosaurs and their associates became extinct with them.

The mammals of the Cretaceous and early Tertiary periods do not seem to have been so generally afflicted with disease as were the preceding groups of giant reptiles nor as were the later mammals“ (S. 37).

„Necrotic processes are first evident among fossil vertebrates in the Permian long-spined reptiles, in a Triassic phytosaur and in a Jurassic crocodile. Necrotic sinuses are abundant among the fossil vertebrates from the Cretaceous and fairly common throughout the Tertiary, reaching a climax, so far as extinct animals are concerned, in the Pleistocene. This is due, not to any actual increase of disease during the later Tertiary perhaps, but to the fact that we know the Pleistocene vertebrates better“ (S. 243).

Wenn wir nun der Meinung sind, daß zu Ende des Mesozoikums viele Reptilienordnungen wegen der Temperaturherabsetzung ausstarben, so müssen wir wohl annehmen, daß sie wärmebedürftiger waren als die jetzigen. Man wird annehmen müssen, daß für sie wahrscheinlich Temperaturen zumindest von ungefähr 30° C notwendig waren (wenigstens periodisch). Es ist nicht zu vermuten, daß die Temperaturabnahme in der Übergangszeit zwischen Meso- und Känozoikum sehr weitgehend war. In den tropischen Regionen dürfte auch zu dieser Zeit eine ziemlich hohe Temperatur geherrscht haben, und nicht außerordentlich wärmebedürftige Reptilien hätten genügend hohe Wärme zur Entwicklung und zum Leben vorfinden können. Es ist deshalb nicht überflüssig, noch kurz die Frage zu behandeln, ob es hinreichend wahrscheinlich ist, daß die mesozoischen Reptiliengruppen gerade wegen der Temperaturherabsetzung ausstarben, obgleich zwischen den Wendekreisen immerhin eine ziemlich hohe Temperatur geherrscht haben dürfte. Ist es nicht allzu unwahrscheinlich, daß die Fortpflanzung und insbesondere die embryonale Entwicklung schon bei recht hohen Temperaturen stark beeinträchtigt worden sei? In der ersten Mitteilung haben wir die Wirkung der Temperatur auf die Ent-

¹⁰³) R. L. MOODIE, Palacopathology. Urbana 1923.

wicklung der Hühnerembryonen vorgeführt, und wir haben gesehen, daß schon bei einer um wenige Grade gegenüber der optimalen niedrigeren Temperatur die embryonale Entwicklung ansehnlich beeinträchtigt wird. Aber es handelt sich bei diesem Beispiel um ein homoiothermes Tier, dessen embryonale Entwicklung normalerweise unter sehr gleichmäßiger Temperatur stattfindet. Die Reptilienembryonen können unmöglich so konstante Temperaturen vorfinden und sie müssen wohl weniger stenotherm sein als die Vogelembryonen. Ist es deshalb ein passendes Beispiel und ist es überhaupt berechtigt, auf diesem Beispiele die Annahme aufzubauen, daß auch die Entwicklung der Reptilien bei der Temperaturabnahme stark beeinträchtigt werden konnte?

Die Notwendigkeit einer recht hohen Temperatur zur embryonalen Entwicklung ist nun keineswegs nur auf Vögel oder auf Homoiotherme beschränkt. Es ist festgestellt worden, daß z. B. bei verschiedenen Insekten der Entwicklungsnullpunkt, das heißt die Temperatur, bei welcher die Entwicklung praktisch stillsteht, ziemlich hoch ist, 15 bis 20° C betragen kann¹⁰⁴).

Mit einer höheren Wärmebedürftigkeit werden auch manche Formen der Brutpflege im Zusammenhange stehen. Die Ameisen z. B. tragen ihre Brut am Tage in höhere Nestabteilungen, die von der Sonne erwärmt werden, und für die Nacht wird die Brut in die tieferen, sich weniger abkühlenden Nestgänge untergebracht. Die Bienen erzeugen bei kühler Witterung bekanntermaßen durch ihre Bewegungen und Zusammendrängen in denjenigen Abteilungen des Stockes, wo die Brut gelegen ist, eine ziemlich hohe Temperatur (35 bis 36° C)¹⁰⁵). In der Kolonie der Wachsmottenraupen steigt die Temperatur im Innern derselben auf 40° C, an der Peripherie auf 35° C, wobei die Zimmertemperatur 22° C beträgt¹⁰⁶).

Nicht nur für die Entwicklung, sondern auch für verschiedene andere Lebensprozesse sind oft recht hohe Temperaturen notwendig. S. HATAI¹⁰⁷) hat gefunden, daß die Kontraktionen der Erdwurmmuskulatur stark von der Temperatur abhängig sind. So wird der vordere Teil des *Allobophora* sp. bei 25° erregbar; von 27° C an sind die rhythmischen Kontraktionen stark ausgeprägt, und solch eine hohe Erregbarkeit wird bis 37° C beobachtet. Bei der weiteren Temperatursteigerung werden die rhythmischen Kontraktionen

¹⁰⁴) F. S. BODENHEIMER, Über die Voraussage der Generationszahl von Insekten, III. Z. f. angew. Entomologie 12, 91 (1927).

¹⁰⁵) K. FRISCH, Aus dem Leben der Bienen. Berlin 1927. S. 31. — W. R. HESS, Die Temperaturregulierung im Bienenvolk. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 4, 465 (1926). Zitiert nach Berichte über ges. Physiol. 40, 364 (1927).

¹⁰⁶) A. HASE, Über Wärmeentwicklung in Kolonien von Wachsmottenraupen. Naturwissenschaften 14, 995 (1926).

¹⁰⁷) S. HATAI, Contributions to the Physiology of Earthworms. I. Japanese Journ. of Zool. 1, 1 (1922).

kleiner, und völlig verschwindet die Erregbarkeit bei 40° C. Bei *Perichaeta*- und *Branchiura*-Arten beginnt die hohe Erregbarkeit der Muskulatur bei 20 bis 25° C und erlischt bei 36° oder bei einer noch höheren Temperatur. Auch bei *Clepsine* sind die rhythmischen Muskelkontraktionen bei 25 bis 40° C am stärksten ausgeprägt. Die Untersuchungen von VERNON¹⁰⁸⁾ und anderen Forschern haben gezeigt, daß bei wechselwarmen Tieren die Kohlen säureabgabe „bei niedrigeren Temperaturen im allgemeinen ziemlich langsam erfolgt, um bei Temperaturen über etwa 20° C sehr schnell stattzufinden“ Solch eine starke Beschleunigung des Stoffwechsels bei Temperaturen über 20° C ist gerade bei Reptilien, an *Anguis fragilis* und *Cycloides gigas*, festgestellt worden. Die Pillendreher *Scarabaeus sacer* werden bei bedecktem Himmel „erst etwa bei + 25° C lebhafter“¹⁰⁹⁾.

Die vorgeführten Beispiele, deren Zahl sich vermehren ließe, beweisen uns, daß für Lebensäußerungen (Entwicklung, Bewegungen usw.) verschiedener wärmebedürftiger Tiere in der Tat oft recht hohe Temperaturen unbedingt notwendig sind. Schon bei einer niedrigeren Temperatur als 25 oder 20° C verlaufen verschiedene Lebensprozesse bei ihnen sehr langsam oder sie werden so gut wie ganz stillgelegt. Die Reptilien sind unter den Heterothermen in Hinsicht der Wärmebedürftigkeit keineswegs vereinzelt dastehende Formen. Und da nun auch bei Reptilien verschiedene Lebensprozesse (Beweglichkeit, Nahrungsaufnahme, Atmung, Verdauung usw.) erst bei einer ziemlich hohen Temperatur zur stärkeren oder vollen Entwicklung kommen, so sind wir durchaus berechtigt anzunehmen, daß auch zur embryonalen Entwicklung für Reptilien eine ziemlich hohe Temperatur unbedingt notwendig ist. Es ist deshalb außerordentlich wahrscheinlich, daß jede Temperaturabnahme für wärmebedürftigere Formen verhängnisvoll werden konnte und werden kann. Die niedrigste mit einem bestimmten Lebensprozesse zu vereinbarende Temperatur, das Minimum, ist, wie auch das Optimum, jedenfalls bei verschiedenen Arten verschieden, und es wird wohl von der physikalisch-chemischen Konstitution der Art abhängig sein.

Es wird gemutmaßt, daß die Körpertemperatur der Säuger und Vögel der Temperatur des Meereswassers der früheren Perioden gleichkommt¹¹⁰⁾.

¹⁰⁸⁾ Zitiert nach R. TIGERSTEDT, I. c. S. 33.

¹⁰⁹⁾ R. HEYMONS und H. v. LEMBERGEN, Biol. Untersuchungen an coprophagen Lamellieorniern, I. Z. f. Morph. u. Ökol. der Tiere, 14, 542 (1929).

¹¹⁰⁾ C. G. ROGERS, Textbook of comparative physiology. New York, London 1927. S. 158: „It appears possible that there is in the body temperature of the birds and mammals an indication of the temperature of the sea at the time when the ancestral forms left the sea.“

In Analogie damit können wir annehmen, daß auch die Thermophilie der Reptilien auf die Nachwirkung der früheren warmen Perioden zurückzuführen ist. Die Reptilien sind demgemäß gewissermaßen Wärmerelikte aus den früheren Perioden. Da die Säuger und Vögel mit Reptilien durch nahe Verwandtschaftsbande verbunden sind, so ist der gleiche Ursprung der Notwendigkeit einer ziemlich hohen Temperatur zur Entwicklung der Embryonen äußerst wahrscheinlich. Es ist somit sehr wahrscheinlich, daß die Reptilien, aus recht thermophilen Vorfahren entstanden, selbst immer recht wärmebedürftig waren und insbesondere unter den günstigen klimatischen Bedingungen sich üppig entwickeln konnten. Die Thermophilie der rezenten Reptilien wäre nachdem bis zu einem gewissen Grade von den Vorfahren vererbt worden. Die jetzigen Reptilien werden jedenfalls weniger thermophil sein als die mesozoischen, da die ersteren känozoische Kälteperioden durchlebt haben. Wenn wir nun annehmen, daß die optimale Temperatur für die mesozoischen Reptilien wohl nicht mehr gleich der Bluttemperatur der homoiothermen Tiere war, aber immer noch über 30° C betrug, und daß insbesondere die zur Entwicklung und anderen Lebensprozessen nötige minimale Temperatur ziemlich hoch, beispielsweise über 25° C war, so ist es wohl ungezwungen denkbar, daß durch die Herabsetzung der Temperatur zu Ende des Mesozoikums die Fortpflanzung der Reptilien gefährdet wurde.

In diesem Falle war ja sogar das Klima der wärmsten Regionen nicht genügend wärmer als die für Reptilien nötige minimale Temperatur und deswegen konnte ihre Fortpflanzung beeinträchtigt werden.

Bei Behandlung unserer Frage verdienen noch besondere Beachtung die Arbeiten von HANDLIRSCH, die auf einen Zusammenhang zwischen dem Klima einerseits und zwischen dem Riesenwuchs und Holometabolie der Insekten andererseits hinweisen. Die größten Insektenarten findet man in den tropischen Ländern, und „jene Gruppen, welche nicht zur Kleinheit verurteilt sind, fast ausnahmslos um so mehr ansehnliche und um so größere Formen entwickeln, je mehr wir uns dem Äquator nähern“¹¹¹⁾. Die in den kälteren Gebieten vorkommenden einzelnen ansehnlichen Arten sind „noch immer klein im Vergleiche zu den tropischen“ und sie sind „meist Relikte aus einer wärmeren Zeit“ Das warme Klima ist also günstig für die Entstehung der Riesenformen, und es ist nach HANDLIRSCH berechtigt anzunehmen, daß es in den Perioden, die sich durch Größe der Insektenarten auszeichnen, auch warm gewesen ist. Nach HANDLIRSCH beträgt nun die durchschnittliche Länge eines Insektenvorderflügels jeweils:

¹¹¹⁾ A. HANDLIRSCH, Einige interessante Kapitel der Paläo-Entomologie. Verhandlungen der k. k. zool-bot. Ges. in Wien, 60, 178 (1910). — Derselbe, Beiträge zur exakten Biologie. Sitzungsber. Akad. Wiss. zu Wien. Math.-nat. Kl., Abt. I, 122, 361 (1913).

im unteren und mittleren Oberkarbon	51 mm
oberen Oberkarbon	20
Perm	17
Trias	14
Lias	11
Dogger und Malm	22
in der Gegenwart in Mitteleuropa	7
im tropischen Asien	(16)

Nach jenem Abschnitte des Karbons, in welchem die größten Insektenarten gelebt haben, nimmt die durchschnittliche Flügellänge stark ab, um ein zweites Maximum im Oberen Jura aufzuweisen. Demnach wäre das Klima am günstigsten während des Karbons und des Jura gewesen. HANDLIRSCH weist auch darauf hin, daß der Zusammenhang zwischen Größe und Klima auch für andere Tiergruppen (Nummiliten, Medusen, Myriapoden, Arachniden, Krustazeeen u. a.) zutrifft. So sind auch die größten rezenten Reptilien (Iguaniden, Varaniden, Riesenschildkröten, Boa, Python, Krokodile u. a.) an die wärmeren Gebiete gebunden. Außerdem ändert sich die Größe der mesozoischen Reptilien im gleichen Sinne wie diejenige der Insekten. „Von Dinosauriern findet man in der Trias große Formen, im Lias sind sie spärlich, im Oberen Jura sehr groß und reichlich vorhanden. Die Pterosaurier erreichen im oberen Mesozoikum (Jura und Kreide) ihre bedeutende Größe“¹¹²⁾. Die rezenten Formen sind im allgemeinen ziemlich klein.

Im Zusammenhange mit der Verschlechterung des Klimas ist auch eine Änderung in der Fortpflanzungsweise der Insekten entstanden. Namentlich die Holometabolie oder vollkommene Metamorphose erscheint „unmittelbar nach der umfassenden permischen Eiszeit“¹¹³⁾. Diesbezügliche Untersuchungen haben bewiesen, daß die rezenten Insekten mit vollkommener Metamorphose (Holometabolen) in Gegenden mit kühlerem Klima stark vertreten sind, dagegen sind die Insekten mit unvollkommener Metamorphose (Heterometabolen), besonders alle ursprünglicheren Formen, ausgesprochen thermophil und bewohnen hauptsächlich Regionen mit warmem Klima. „Die Holometabolie steht also mit der Temperatur in Beziehung, nicht mit der durch die Temperatur bedingte Kürze der Fraßperiode, wie ich früher anzunehmen geneigt war, denn kurze Fraßperioden gibt es auch in heißen Ländern“¹¹⁴⁾. Dabei meint HANDLIRSCH, „die Einwirkung der Kälte hat also nicht eine zweckentsprechende Anpassung erzielt, sondern einfach eine Anomalie in der

¹¹²⁾ A. HANDLIRSCH, Einige interessante Kapitel . . . , l. c. S. 182.

¹¹³⁾ A. HANDLIRSCH, Die postembryonale Entwicklung. Schröder's Handb. der Entomologie. Bd. I. 1928. S. 1175.

¹¹⁴⁾ A. HANDLIRSCH, Beiträge . . . l. c. S. 394.

Entwicklung bewirkt, welche sich ganz zufällig als vorteilhaft erwies¹¹⁵⁾.

Wie in der Fortpflanzungsweise der Insekten, so können wir auch in derjenigen der mesozoischen Reptilien eine Änderung konstatieren. Viele, insbesondere wasserbewohnende mesozoische Reptilien werden für vivipar gehalten. Es ist nun außerordentlich wahrscheinlich, daß die Viviparität im Zusammenhange mit dem kälteren permischen und triassischen Klima entstanden ist. Die Fortpflanzung der viviparen Formen wird nicht nur dadurch begünstigt, daß diese sich viel sonnen können, sondern auch die durch die Dissimilationsprozesse (insbesondere in den Muskeln bei der Muskelätigkeit) erzeugte Wärme schafft eine einigermaßen günstigere Temperatur für die Entwicklung der Embryonen.

Gleich wie bei den Insekten, scheinen auch bei den Reptilien die primitiveren thermophiler zu sein¹¹⁶⁾. So z. B. lebt der Rhynchocephalier *Sphenodon punctatus*, der zu den recht primitiven Reptiliengruppen gehört, in einer wärmeren Region. Geckonen, die unter den rezenten Eidechsen die altertümlichsten Formen sind, bewohnen nur wärmere Länder, während modernere Eidechsen in höheren Breiten ziemlich zahlreich vertreten sind. Die altertümlichen Schildkröten sind hauptsächlich tropische Formen. Ähnlich verhalten sich auch andere ältere Familien (*Scincidae*, *Zonuridae*, *Gerrhosauridae* u. a.). Die älteren Familien der Schlangen sind zirkumtropisch (*Typhlopidae*, *Boidae*).

Die Wahrscheinlichkeit, daß die Vorfahren wie der Reptilien so auch der Vögel und Säuger ziemlich thermophile Tiere gewesen sind, das häufigere Vorkommen der Krankheiten in kälteren Perioden, die Zurückdrängung in Kälteperioden von höheren Breiten nach niedrigeren, die Beschränkung größerer Formen auf wärmere Regionen und die größere Thermophilie primitiverer Reptilien machen es also außerordentlich wahrscheinlich, daß auch die großen mesozoischen Reptilien in der Tat recht wärmebedürftige Tiere waren, welche insbesondere während des Jura warmes Klima vorfanden, so daß ihre Fortpflanzung wie auf dem Lande so auch im Wasser erfolgreich stattfinden konnte. Sehr günstige Lebensbedingungen haben auch die Größenausbildung gefördert, so daß die mesozoischen Reptilien nicht nur unter den Reptilien, sondern überhaupt unter den Tieren zu den größten gehören. Wenn sie nun aber recht wärmebedürftig waren, so bietet die Annahme keine Schwierigkeit, daß die Temperaturabnahme für sie verhängnisvoll werden konnte.

¹¹⁵⁾ HANDLIRSCH, ebenda S. 396.

¹¹⁶⁾ V. FRANZ, Geschichte der Organismen. Jena 1924. — A. JACOBI, Tiergeographie. Samml. Göschen. Berlin, Leipzig 1919. — H. GADOW, l. c. S. 294, 331—338, 500—503, 559—560, 565, 586.

Jedoch gegen die Annahme, daß mesozoische Reptilien immer noch stenotherm und thermophil waren, lassen sich scheinbar schwerwiegende Bedenken erheben. Man muß ja in Betracht ziehen, daß schon Perm und Trias ein kaltes Klima aufgewiesen haben. Das permische Klima ist wahrscheinlich sogar kühler gewesen als dasjenige zu Ende des Mesozoikums. Wegen des ungünstigen Klimas hätten nun aber alle stenothermen, thermophilen Tierarten aussterben müssen, und nur solche Formen müßten also Jura und Kreide erreicht haben, die entweder nicht thermophil waren oder sich an niedrigere Temperaturen anpassen konnten. In der Tat sind schon in Perm und Trias einige größere Reptiliengruppen ausgestorben. Mit dem Perm verschwinden Protorosauridae, Paterosauridae und Mesosauria, mit der Trias Parasuchia, Theromorpha und Placodontia. Falls aber auch schon vor der größten Blütezeit der Reptilien die stenothermsten und thermophilsten unter ihnen ausgestorben sein sollten, so bedeutet das noch nicht, daß überhaupt keine thermophilen und stenothermen Arten hätten überleben können: sogar die meisten jetzigen Reptilien sind recht stenotherm-thermophil, obgleich ihre Vorfahren kretazische und pleistozäne Kälteperioden überlebt haben. Es ist deshalb auch möglich, daß ein Teil der verhältnismäßig thermophilen Formen die kälteren Perioden vom Perm und Trias überleben konnte, um dann in Jura und Kreide zu außerordentlichem Individuen- und Formenreichtum zu gelangen.

Das permische und triassische Klima trug einen ausgesprochenen ariden Charakter und steht somit im Gegensatz zu dem milden und gleichmäßigen karbonischen Klima. Wegen dieses Klimawechsels hatten die spätpaläozoischen Reptilien aller Wahrscheinlichkeit nach in erster Linie unter den größeren Temperaturschwankungen und unter der größeren Trockenheit zu leiden. Die ältesten Reptilien werden ja für „sumpfliebende“ Tiere gehalten¹¹⁷⁾, und somit waren sie wohl auch hygrophil. Das gleichmäßige und feuchte karbonische Klima ist sehr günstig für die stenotherm-thermophilen Formen gewesen. Wegen der größeren Temperaturschwankungen und größeren Trockenheit starben nun wahrscheinlich während der Übergangszeit zwischen Paläozoikum und Mesozoikum in erster Reihe sehr stenotherme und hygrophile (stenohygre) Arten aus. Immerhin dürfte den permischen und triassischen Reptilien wenigstens in einzelnen Gegenden eine höhere Temperatur nicht ganz gefehlt haben. In den wärmsten Gegenden mit kontinentalem Klima dürfte die Temperatur, wenigstens während der wärmsten Jahreszeit und insbesondere in der trockeneren Erde, eine für die embryonale Entwicklung genügende Höhe erreicht haben. Wegen der Aridität des Klimas

¹¹⁷⁾ V. FRANZ, l. c. S. 699.

mögen Regionen mit ziemlich großer (wenigstens periodischer) Hitze nicht gerade selten gewesen sein und in diesen dürfte eine Anzahl der Reptilien hinreichend hohe Temperaturen zur Fortpflanzung vorgefunden haben. Selbstverständlich konnten aber an solchen trockenen Orten nur Arten existieren, welche der größeren Trockenheit mehr oder weniger angepaßt waren. In diesem Zusammenhange sei noch eine Tabelle vorgeführt, die uns beweist, daß im Sande die Temperatur in einer bestimmten Tiefe recht gleichmäßig und ziemlich hoch und somit auch recht günstig für die embryonale Entwicklung sein kann. C. B. WILLIAMS hat in der Wüste bei Kairo im Sande folgende Temperaturen beobachtet¹¹⁸⁾:

	Max.	Min.
Im Sande 1 cm tief	58,20° C	17,50° C
5	46,80° C	27,10° C
10	40,60° C	27,80° C
18	37,80° C	28,60° C
28	34,50° C	32,70° C

In einer Tiefe von 28 cm ist also die Temperaturschwankung recht klein, die Temperatur aber recht hoch.

Es ist auch möglich, daß insbesondere diejenigen Arten Kälteperioden überlebten, deren Entwicklungszeit keine zu lange war, das heißt deren Entwicklung in der wärmeren Jahreszeit ziemlich schnell abgeschlossen wurde und deren Junge schon während der günstigeren Jahreszeit bis zu einem gewissen Maße widerstandsfähig werden konnten. Es wäre noch denkbar, daß vorwiegend solche Arten überlebten, welche kleine Eier legten, da die Entwicklung der kleinen Eier im allgemeinen schneller verläuft. Unter den permischen Reptilien sind jedenfalls Formen vertreten gewesen, die nur kleine Eier legen konnten. So z. B. *Ophiacodon mirus*, bei welchem „the true pelvis is narrow, the greatest diameter of its brim being scarcely more than an inch, and its depth is less than 2 inches. And this is the outlet through which the eggs of a creature nearly 6 feet in length must have passed“¹¹⁹⁾.

Es wäre denkbar, daß selbst unter allgemein ungünstigen Temperaturverhältnissen gewisse thermophile Reptiliengruppen sich in den wärmsten Gegenden genügend entwickeln konnten und daß erst das wärmere Klima des Jura dem für ihre Entwicklung nötigen Optimum näher lag und somit das Aufblühen begünstigte. Während der mesozoischen Wärmeperioden dürften sich jedenfalls diejenigen Formen am reichlichsten haben fortpflanzen können (ceteris paribus), welchen höhere Temperaturen am meisten zusagten, ins-

¹¹⁸⁾ Zitiert nach F. S. BODENHEIMER, l. c. S. 106.

¹¹⁹⁾ E. C. CASE, S. W. WILLISTON and M. G. MEHL, Permocarboneferous Vertebrates from New Mexico. Washington 1913. Carnegie Inst. Publ. N 181. S. 54.

besondere aber optimal für den Verlauf der embryonalen Entwicklung waren¹²⁰).

Obgleich somit Landreptilien unter ziemlich günstigen Temperaturverhältnissen überleben konnten, so ist es immerhin sehr möglich und wahrscheinlich, daß die mesozoischen Reptilien dennoch etwas weniger wärmebedürftig waren als die karbonischen, insbesondere aber dürften sie weniger stenotherme und weniger stenohygre, das heißt gegen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen widerstandsfähigere Formen gewesen sein. Aber dabei scheint alles dafür zu sprechen, daß die mesozoischen Reptilien im Vergleiche mit den jetzigen immer noch recht stenotherm-thermophil waren.

Unsere größte Beachtung verdient die Tatsache, daß zur Wendezeit zwischen Mesozoikum und Känozoikum wechselwarme Tiere, zu denen auch die Reptilien gehören, die herrschende Stellung den gleichwarmen — den Säugern und Vögeln — abgetreten haben. Die Reptilien waren während des Mesozoikums sehr arten- und individuenreich. Sie waren in allen Lebenskreisen oder Biozyklen — im Meere, in Binnengewässern und auf dem Lande, sogar in der Luft — vertreten, und überall erreichten sie sehr oft gewaltige Dimensionen, so daß sie die mächtigsten und charakteristischsten Tiere des Mesozoikums waren. Aber ungeachtet ihrer Stärke und Größe verloren sie ihre herrschende Stellung ganz, und mit Beginn des Känozoikums traten Säugetiere an ihre Stelle, die bis zu dieser Zeit eine ganz unansehnliche Rolle spielten. Klein, schwach, unwehrhaft waren die mesozoischen Säuger, aber dessen ungeachtet entwickelten sich aus solchen Vorfahren ziemlich schnell starke, große, individuen- und artenreiche Lebewesen, welche die herrschende Stellung in der Tierwelt einnahmen. Schon in der ersten Mitteilung wurde darauf hingewiesen, daß kaum angenommen werden kann, daß die Reptilien in dem Konkurrenzkampfe durch Säugetiere verdrängt worden wären. Die mesozoischen Reptilien unterlagen zuerst dem Niedergange und erst das gab den Säugern freie Möglichkeit zur Entfaltung. Wir sind nun keineswegs berechtigt anzunehmen, daß es bloß ein Zufall gewesen wäre, daß an der Wende von Mesozoikum und Känozoikum die wechselwarmen Tiere die herrschende Stellung den gleichwarmen abtreten mußten. Wie jede Veränderung in dem Tierbestande ihre Ursache hat, so muß auch hier eine solche dagewesen sein, und wir sind wohl berechtigt zu glauben, daß dabei namentlich die Temperaturabnahme zu Ende der Kreidezeit die größte Rolle gespielt hat, da durch diesen Faktor die ganze Faunaänderung sich am ungezwungensten erklären läßt. Wir können uns die Sache folgendermaßen vorstellen:

¹²⁰) Es wäre wohl noch denkbar, daß während des Mesozoikums auch mutativ thermophile Formen entstanden, aber kaum sind wir berechtigt anzunehmen, als ob die Mutationen in dieser Richtung zu diesen Zeiten eine große Rolle gespielt hätten.

Durch die Temperaturerniedrigung wurde vor allem die Fortpflanzung der thermophilen mesozoischen Reptilien beeinträchtigt, da die embryonale Entwicklung und das Leben der Jungen sehr stark von dem verschlechterten Klima beeinflusst wurde. Die Fortpflanzung der gleichwarmen Säugetiere dagegen hatte durch die Verschlechterung des Klimas gar nicht oder sehr wenig zu leiden, da die Embryonen im Mutterleibe eines Säugers vor niedrigeren Temperaturen gut geschützt sind. Die mesozoische Ära mit ihrem warmen Klima war selbst für die Fortpflanzung wechselwarmer Tiere günstig. Nach dem Eintreten schlechterer Klimaverhältnisse hingegen mußten sich diese entweder an niedrigere Temperaturen anpassen oder sie starben aus, wenn sie nicht genug Widerstandsfähigkeit besaßen. „Aber gerade die Notwendigkeit ganz bestimmter Anpassungen wirkt bei der Auslese wie ein Sieb von ganz bestimmter Maschenweite: es läßt nur mehr oder weniger gleichartige Formen durch“¹²¹⁾. Schon vor der Kreidezeit ist die Notwendigkeit der Anpassung an niedrigere Temperaturen dagewesen: „Mindestens müssen solche Temperaturwechsel in merklichem Umfang schon zur Triaszeit bestanden haben; denn sie bilden die notwendige Voraussetzung für die Entstehung eigenwarmer (homöothermer) Tiere, also der Vögel und Säuger; ohne äußeren Temperaturwechsel ist eine konstante Binnentemperatur bedeutungslos“ „Für die Entstehung eigenwarmer Tiere waren die Bedingungen am ehesten in Gegenden mit niedrigerer Temperatur oder mit bedeutenden Temperaturschwankungen im Laufe des Tages oder Jahres gegeben“¹²²⁾. Obwohl eine Auslese der Reptilien schon durch die permische und triassische Temperaturherabsetzung erfolgen mußte (Aussterben einiger Ordnungen, wie schon angeführt!), kann aber die Anpassung an das kältere Klima jedenfalls nicht weit fortgeschritten gewesen sein, wenigstens nicht bei allen Formen. Erst später, am Ende der Kreidezeit, mit Eintritt einer neuen kälteren Periode, wurden das Leben und die Fortpflanzung der Reptilien, die während der vorangegangenen langen warmen Periode üppig gedeihen konnten, abermals sehr stark beeinträchtigt, so daß viele Ordnungen sich den neuen Bedingungen nicht mehr anpassen konnten und ausstarben.

Wir haben gesehen, daß in Regionen mit kälterem Klima (in Gebirgen, unter höheren Breiten) verschiedene besondere Anpassungen zur Fortpflanzung ausgebildet worden sind. Ausnützung der Sonnenstrahlung und der Verwesungswärme wie die Viviparität sind da notwendig gewesen. Gleich wie in Gegenden mit kälterem Klima, ebenso muß in den früheren Perioden bei der Temperaturherabsetzung die Fortpflanzungsfrage bei den Repti-

¹²¹⁾ R. HESSE, l. c. S. 24.

¹²²⁾ R. HESSE, l. c. S. 116.

lien die wichtigste Tagesfrage gewesen sein. Weiter existieren konnten nur diejenige Formen, welche sich unter neuen Verhältnissen immer noch genügend erfolgreich fortpflanzen konnten. Es ist beachtenswert, daß zu Ende des Mesozoikums gerade die wasserbewohnenden Reptilien am meisten zu leiden hatten. Wahrscheinlich erreichte beim Abkühlen die Wassertemperatur, welche ohnehin niedriger als die Lufttemperatur ist, das für die Reptilienentwicklung nötige Minimum oder rückte demselben wenigstens so nahe, daß eine erfolgreiche Fortpflanzung beeinträchtigt wurde. Viele Landreptilien konnten sich noch fortpflanzen, da auf dem Lande, wenigstens während der wärmeren Jahreszeiten, die Temperatur immer noch ziemlich hoch stieg, jedenfalls bedeutend höher als in großen Wasserbecken.

Aber selbst auf dem Lande stand es mit der Fortpflanzung keineswegs vorzüglich. Auch hier, insbesondere unter höheren Breiten, waren zur Sicherung der embryonalen Entwicklung noch verschiedene spezielle Anpassungen notwendig. Vermutlich konnten nur diejenigen Arten, deren Entwicklungszeit verhältnismäßig kurz und auf die wärmere oder sonst günstigere Jahreszeit eingeschränkt war, fortexistieren, wobei durch die Wirkung der Auslese die Abkürzung und Einschränkung der Entwicklungszeit allmählich weitere Steigerung erlitt. Wahrscheinlich hatten insbesondere Formen mit großen Eiern zu leiden, da deren Entwicklung lange dauert. Vielleicht ist es teils damit zu erklären, daß gerade die größeren Reptilienformen aussterben mußten, und daß die gigantischen Sauropodier früher ausstarben, „long, long before the final extinction of the dinosaurs as a whole“¹²³).

Die Einschränkung der Entwicklungszeit erfolgte insbesondere in den kälteren Regionen. Aber selbst in den Regionen mit dem ungünstigsten Klima sind die Reptilien bis jetzt immer noch ziemlich wärmebedürftig geblieben, da sie zur Fortpflanzung die wärmste Zeit und die wärmsten Stellen auswählen müssen oder aber vivipar geworden sind. Es ist möglich, daß bei den Vorfahren der Pythonen gerade an der Wende von Mesozoikum und Känozoikum das Brutfieber zur Ausbildung kam und daß gerade deswegen diese Tiere sich fortpflanzen konnten. Es sei hier vermerkt, daß eine Temperatur, welche mehrere Monate gleich dem Brutfieber merklich über 30° C (bis 35,6° C und vielleicht noch mehr) beträgt, nur in sehr trockenen Klimagebieten vorkommen kann und somit sind solche Gegenden eigentlich zum Leben untauglich. Formen, für welche aber so hohe Temperaturen notwendig waren, konnten vielleicht in den Kälteperioden keine passenden Lebensstätten oder Biotope finden.

Es wird, wie schon gesagt, angenommen, daß die Homöothermie im Zusammenhange mit der Temperaturabnahme entstanden ist. Gleich wie nun

¹²³) R. S. SULL, Organic evolution. New York 1922. S. 225.

die Temperaturabnahme an der Wende von Paläozoikum und Mesozoikum zum Entstehen der für die Fortpflanzung sehr vorteilhaften Homöothermie Veranlassung gab, so war die folgende Temperaturabnahme — in der Übergangszeit zwischen Mesozoikum und Känozoikum — günstig für die Fortpflanzung der homöothermen Tiere, da dieselbe von der äußeren Temperatur wenig abhängt. Es ist äußerst wahrscheinlich, daß gerade die Fortpflanzungsweise den Homöothermen den Siegeslauf eröffnete.

Für die Reptilien war die Abkühlung schädlich, die Säuger aber hatten direkt darunter kaum zu leiden und außerdem hatten sie keine starken und gefährlichen Konkurrenten und Feinde mehr. So wurde durch das kältere Klima die herrschende Stellung der Reptilien aufgehoben, den Säugetieren aber die Möglichkeit zum Aufblühen gegeben, da sich die Eigenwärme bei der Fortpflanzung außerordentlich nützlich erwies. Die Säuger waren an neue Temperaturbedingungen besser angepaßt.

Die Anpassungen, welche nun die Fortpflanzung der Säugetiere direkt oder indirekt stark begünstigen, sind recht mannigfach. Wie schon gesagt, spielt dabei ihre Körpertemperatur eine außerordentlich große Rolle, da die ziemlich hohe und gleichmäßige Körperwärme die Entwicklung beschleunigt und die Unterbrechung der Entwicklung durch — gelegentlich oder ständig — zu niedrige Außentemperatur ausschließt. Von den Anpassungen, die nun zur Entstehung und Erhaltung einer eigenen hohen Körpertemperatur notwendig sind, seien folgende genannt: die Lungen mit sehr kleinen Alveolen, sehr kleine Erythrozyten (große Gesamtoberfläche zum ergiebigen Gasaustausch!), vollständig getrennte Herzventrikel, gut ausgebildete Verdauungsorgane zur reichlicheren Ernährung, komplizierter Mechanismus zur Wärmeregulation (Haarbedeckung, Unterhautfettgewebe, Schweißdrüsen, nervöse Zentren usw.). Alle diese zur Erhaltung einer hohen Körpertemperatur entstandenen Anpassungen stehen indirekt auch im Dienste der Fortpflanzung. Die Entwicklung der Embryonen und Föten in der dazu speziell ausgebildeten Gebärmutter oder im Beutel schließt deren Schädigung durch niedrige Temperatur oder andere äußere Faktoren auf recht lange Zeit aus, da die Neonaten schon recht gut ausgebildet zur Welt kommen oder sich wenigstens noch längere Zeit im Beutel entwickeln. Die zur Welt gekommenen Jungen sind nun wegen ihrer Größe und Ausbildung besser zum Lebenskampfe vorbereitet. Außerdem sind die Jungen der Säugetiere gewöhnlich noch im Genuß einer mehr oder weniger weitgehenden Brutpflege, was die Fortpflanzung ebenfalls begünstigt. Gewiß, die angeführten Anpassungen dürften zur vollen Ausbildung erst während der kälteren Perioden des Känozoikums (insbesondere des Pleistozäns) gekommen sein, aber schon seit dem Ende des Mesozoikums mußte eine Reihe dieser Anpassungen dermaßen ausgebildet gewesen sein, daß dadurch die

Fortpflanzung der Säugetiere selbst unter ungünstigen Temperaturverhältnissen einen gewaltigen Vorzug erhielt. Solch eine Mannigfaltigkeit der Anpassungen, die für die Fortpflanzung von Wichtigkeit ist, ist für Säugetiere wohl vorteilhaft gewesen und das gerade wegen der Temperaturherabsetzung. Die Reptilien dagegen haben Sonnenwärme und Verwesungswärme möglichst auszunützen versucht und nur ausnahmsweise ist das Brutfieber zur Ausbildung gekommen. Die Anpassungen also, welche die Fortpflanzung bei niedrigeren Temperaturen begünstigt hätten, sind bei ihnen mangelhaft entwickelt. Das hat wohl ihr Schicksal entschieden.

Gegen die hier dargestellte Ansicht könnte man vielleicht einwenden, daß die Embryonen und junge Tiere nicht eigentlich durch die Temperaturherabsetzung und andere daraufhin folgende physikalische und chemische Bedingungen beeinträchtigt worden sind, sondern daß die Wirkung eine indirektere, durch die Veränderung in der Flora und auch Fauna hervorgerufen sei. Es wäre denkbar, daß durch die Änderung der umgebenden Lebewelt die Ernährungsbedingungen der Jungen verschlechtert worden seien. Die Säugetiere sind nun in der Pflege der Jungen viel weiter fortgeschritten — das Säugen mit Milch, Versorgung mit Nahrung usw. — als die Reptilien, und es liegt deshalb die Vermutung nahe, daß namentlich die besseren Ernährungsbedingungen entscheidend waren. Aber eine so gewaltige Änderung in den Ernährungsbedingungen, daß von allen den verschiedenen ausgestorbenen Reptilienordnungen keine Vertreter da wären, welche als Junge ihre Nahrung hätten finden können, ist schwer anzunehmen. Es ist nicht einzusehen, warum auf dem Lande wie im Wasser in verschiedenartigen Biotopen keine passende Nahrung für die Jungen der aussterbenden Reptilien mehr dagewesen wäre. Insbesondere dürften die Jungen der Wasserbewohner in ihren verschiedenartigen reichbewohnten Lebensstätten Jagdtiere oder Pflanzen haben finden können. Es wird angenommen, daß die mesozoischen Wasserreptilien vivipar waren. In diesem Falle dürften auch ihre Jungen schon hinlänglich entwickelt zur Welt gekommen sein, und es ist gar nicht einzusehen, warum sie sich nicht erfolgreich ernähren hätten können. Die gleiche Schwierigkeit entsteht bei den Pterosauriern, bei welchen eine ziemlich weitgehende Brutpflege angenommen wird. Warum hätten ihre Jungen unter dem Nahrungsmangel zu leiden gehabt? Oder waren sie außerordentlich stenophag und starben alle betreffenden Jagdtiere und Nahrungspflanzen aus? Warum konnten keine Arten aus den untergehenden Ordnungen sich an neue Ernährungsweisen anpassen? Mit einem Worte, es entstehen starke Bedenken. Es scheint uns, daß wenigstens manche Vertreter der ausgestorbenen Reptilienordnungen ungeachtet der abgeänderten Ernährungsbedingungen hätten überleben können. Man wird zugeben müssen, daß bei den

rezenten Reptilien kaum ebenso bemerkenswerte und zahlreiche Anpassungen an die Ernährungsbedingungen wie an diejenigen der Fortpflanzung zu beobachten sind, und das berechtigt uns zur Annahme, daß die Anpassungen an Fortpflanzung von viel größerer Bedeutung gewesen sind.

In der ersten Mitteilung haben wir gesehen, daß die Fortpflanzung (insbesondere die embryonale Entwicklung) der Reptilien durch die Temperaturabnahme stark beeinträchtigt werden kann. Die in der vorliegenden Mitteilung dargestellten Angaben lassen sich alle dahin deuten, daß in der Übergangszeit zwischen Meso- und Känozoikum die Fortpflanzungsfähigkeit in der Tat die wichtigste Tagesfrage war und daß viele Reptiliengruppen aller Wahrscheinlichkeit nach deswegen ausstarben, weil das verschlechterte Klima — niedrigere Temperatur, größere Temperaturschwankungen, kürzere Fortpflanzungsperiode — zur Entwicklung ihrer Embryonen und zum Gedeihen der Jungen nicht mehr ausreichte.

Zusammenfassung.

Reptilien sind meistens stenotherm-thermophile Tiere. Ziemlich hohe Temperaturen sind notwendig insbesondere für tropische Arten; aber sogar viele europäische Formen sind recht wärmebedürftig. Nur sehr wenige Arten können längere Zeit Temperaturen von 0 und weniger Grad ertragen, wobei das Gefrieren der Körperflüssigkeiten, wenn überhaupt, so nur für einzelne Formen erträglich sein dürfte. Die Wasserreptilien scheinen an niedrigere Temperaturen am besten angepaßt zu sein.

Das Überwintern erfolgt in Verstecken, die vor Kälte recht gut geschützt sind. Strengere Kälte wird zuweilen dessenungeachtet verhängnisvoll.

Dagegen kommt der für die meisten, insbesondere für terrestre Reptilien andauernd zuträgliche Wärmegrad der Körpertemperatur der Säuger gleich. Selbst im hohen Norden vorkommende Arten können unter 37° C gedeihen. Zum Schutze vor Überwärmung wird Temperaturregulation (durch Farbenwechsel, Atmungsfrequenz und Wasserverdunstung) beobachtet, die bei wasserbewohnenden Formen bei niedrigeren Temperaturen anfängt als bei terrestren.

Die Wärmebedürftigkeit der Reptilien äußert sich darin, daß sie hauptsächlich Tagtiere sind, welche sich zu sonnen lieben und die trüben und regnerischen Tage meistens in ihren Verstecken verbringen. Selbst die in der Nacht auf die Jagd gehenden Arten sonnen sich gewöhnlich gerne. Zu hohe Hitze wird vermieden (Sonnen nur in den Vor- und Nachmittagsstunden). Die meisten Reptilienarten bevorzugen trockene und von der Sonne

gut durchwärmte Stellen. Im Dienste der Wärmebedürftigkeit scheint auch dunkle Pigmentation vieler Reptilienformen zu stehen. Wegen ziemlich großer Wärmebedürftigkeit kriechen Reptilien aus Winterquartieren im Frühling ziemlich spät heraus, um dieselben im Herbst wieder frühzeitig aufzusuchen. Selbst in Regionen mit recht warmem Klima verbringen viele Reptilien die kältere Jahreszeit in Verstecken. Auch das gemeinsame Überwintern dürfte teils mit der Wärmebedürftigkeit im Zusammenhange stehen.

Die meisten Reptilienarten bevorzugen trockene und sonnige Stellen, die am wärmsten sind. Der sonnenarme Wald wird von vielen waldbewohnenden Reptilienarten vermieden. Es gibt nur wenige ständig wasserbewohnende Reptilien und dieselben leben nur in Meeren der wärmeren Gürtel.

Die meisten Reptilien bewohnen tropische Länder, und unter hohen Breiten sind nur sehr wenige Arten vertreten. In den westlichen Teilen Nordeuropas kommen sie unter höheren Breiten wohl deswegen vor, weil dort das Klima milder ist. Zieht man das Gesamtgewicht auf einer Oberflächeneinheit in Betracht, so stellt sich heraus, daß die Regionen mit niedrigeren Temperaturen für Reptilien sehr ungünstig sind.

Ziemlich hohe Temperaturen sind insbesondere für die Entwicklung der Reptilienembryonen notwendig. Die Eier der Reptilien werden mit Vorliebe an solchen Stellen abgelegt, welche verhältnismäßig hohe Temperaturen aufweisen (trockene, sandige Orte, südliche Hänge usw.). Eine Reihe von Arten nützt zur Beschleunigung der Entwicklung die Verwesungswärme der pflanzlichen Substanzen aus. Bei einigen Riesenschlangen tritt zu diesem Zwecke das Brutfieber auf. Die in den hohen Gebirgen und in hohen Breiten vorkommenden Reptilien sind meistens vivipar und somit können sie von der Sonne bestrahlte Stellen aussuchen und sich dort wärmen, was für die Entwicklung unter niedrigeren Temperaturen sehr wichtig ist. Die Viviparität ist eine Anpassung an niedrigere Temperaturen, das heißt, sie ist unter diesen Verhältnissen vorteilhaft.

Bei Verschlechterung der Temperaturverhältnisse sind verschiedene nördliche Reptilienarten in wärmere Regionen zurückgedrängt worden.

Die Krankheiten unter den fossilen Wirbeltieren werden öfter in den kälteren Perioden beobachtet.

Außer den Säugern und Vögeln brauchen auch verschiedene Insekten zu ihrer Entwicklung ziemlich hohe Temperaturen (Entwicklungsnullpunkt 15 bis 20° C), so daß die Reptilien in dieser Hinsicht keineswegs vereinzelt dastehen.

Da bei Reptilien verschiedene Lebensprozesse (Beweglichkeit, Nahrungsaufnahme, Atmung, Verdauung usw.) erst bei einer ziemlich hohen Temperatur zur vollen Ausbildung kommen, so ist es berechtigt anzunehmen, daß auch zur embryonalen Entwicklung eine ziemlich hohe Temperatur unbe-

dingt notwendig ist. Jedenfalls weisen verschiedene, oben angeführte Tatsachen darauf hin, daß die Reptilien recht thermophil sind. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Reptilien aus wärmebedürftigen Vorfahren entstanden sind und noch während des Mesozoikums thermophiler waren als jetzt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die primitiven Reptilien thermophiler als die modernen zu sein scheinen. Das günstige Klima des Mesozoikums sagte den wärmebedürftigen Formen zu und förderte ihre Größenentwicklung.

An der Wende von Paläozoikum und Mesozoikum hatten wahrscheinlich in erster Linie die Reptilien unter der größeren Trockenheit und den größeren Temperaturschwankungen zu leiden. Doch dürften ihnen wegen der Aridität des Klimas, wenigstens periodisch und an gewissen Orten, damals noch ziemlich hohe Temperaturen zur Verfügung gestanden sein, so daß das Überleben sehr thermophiler Arten möglich war. Es ist wahrscheinlich, daß insbesondere solche Arten Kälteperioden überlebten, deren Entwicklungszeit keine lange war, und das ist insbesondere bei Arten der Fall, welche kleine Eier legen. Jedenfalls dürften ungeachtet der vorangegangenen Kälteperioden mesozoische Reptilien recht thermophil gewesen sein und somit konnte für sie eine Verschlechterung des Klimas sehr gefährlich werden.

Von der Klimaverschlechterung sind insbesondere Wasserreptilien betroffen worden. Große Formen sind vielleicht teils deswegen zuerst ausgestorben, weil ihre Entwicklung lange Zeit dauerte und somit größere Möglichkeiten zu schädlichen Beeinflussungen vorlagen.

Wahrscheinlich gelangten die Säugetiere nur deswegen zur Herrschaft, weil ihre Fortpflanzung von der äußeren Temperatur unabhängig verlaufen konnte, dagegen aber die Fortpflanzung der großen und für sie gefährlichen Reptilien durch die Temperaturabnahme verhindert wurde.

Die zur Fortpflanzung nötigen Anpassungen sind recht mannigfach. Bei Säugern sind sie reichlich entwickelt, bei Reptilien dagegen sind die Anpassungen zur Fortpflanzung bei niedrigeren Temperaturen zwar mannigfaltig, aber nur mangelhaft ausgebildet. Dies spricht dafür, daß gerade die Fortpflanzungsfrage von außerordentlicher Bedeutung gewesen ist. Bei rezenten Reptilien sind die Anpassungen an Ernährungsbedingungen wenig ausgebildet. Die Abänderung der Ernährungsbedingungen ist also wahrscheinlich bei weitem nicht von so großer Bedeutung gewesen wie die Beeinträchtigung der Fortpflanzung thermophiler Formen durch das kältere Klima.

Es ist also äußerst wahrscheinlich, daß die Herabsetzung der Temperatur zu Ende des Mesozoikums die Fortpflanzung der thermophilen Reptilien stark beeinträchtigte und somit das Aussterben vieler Ordnungen verursachte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Audova Alexander

Artikel/Article: [Aussterben der mesozoischen Reptilien. 365-401](#)