(Aus dem Forschungsinstitut für Lebensgeschichte in Salzburg.)

Die Erforschung der vorzeitlichen Lebensräume.

Von

Othenio Abel.

(Vortrag, gehalten in der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien am 21. Januar 1942.)

(Mit 1 Abbildung.)

Als ich im Jahre 1911 den Vorschlag machte, „für jenen Zweig der Naturwissenschaften, der sich die Erforschung der Anpassungen der fossilen Organismen und die Ermittlung ihrer Lebensweise zur Aufgabe stellt", die Bezeichnung „Paläobiologie" einzuführen,[1] hatte ich bereits die Absicht, mit aller Kraft darauf hinzuarbeiten, das bis dahin unter der Bezeichnung „Paläontologie" zusammengefaßte Forschungsgebiet in seiner Gesamtheit und nicht nur in einem Teilgebiet, nämlich in der analytischen Anpassungsforschung und deren Anwendung auf die Lebewesen der Vorzeit, auf eine biologische Grundlage zu stellen und die Paläontologie allmählich aus dem Rahmen der sie bis dahin bevormundenden Geologie loszulösen.[2] Deshalb verwies ich auch schon damals darauf, daß es vielleicht richtiger wäre, den Terminus „Biologie" nicht

[1] ABEL, O.: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, S. 15. Stuttgart, 1912.

[2] Diese Bemühungen sind schon von OTTO JAEKEL, allerdings erfolglos, begonnen worden. Er stieß hierbei auf erbitterten Widerstand von seiten der Geologen. — Vgl. OTTO JAEKEL: Über die Beziehungen der Paläontologie zur Zoologie. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. 1893. Leipzig 1894. Den gleichen Standpunkt haben alle führenden Paläontologen der letzten 50 Jahre vertreten. Ich nenne an erster Stelle LOUIS DOLLO, den Vorkämpfer für eine Befreiung der Paläontologie von der Bevormundung durch die Geologie, HENRY FAIRFIELD OSBORN und ARTHUR SMITH WOODWARD, der in seiner Ansprache vor dem Internationalen Congress of Arts and Science, St. Louis, U. S. A., Sept. 22, 1904 (Annals and Magazine of Natural History (Ser.) 18, 312, Oct. 1906, sagte: „Palaeontology, however, is essentially a department of Biology, and it can only be prosecuted with success by a skilled biologist who has had the elementary geological and mineralogical experience just mentioned. It bears, indeed, the same relation to the whole world of life that embryology bears to the structure of an individual organism."

im Sinne der „Ethologie“,[3] sondern für das Gesamtgebiet jener Wissenschaften anzuwenden, die sich die Erforschung des Lebens im weitesten Sinne zur Aufgabe machen. Daher würde sich folgerichtig die Summe aller Disziplinen, die sich auf die Erforschung der heutigen Lebewelt beziehen, als „Neobiologie“, die Erforschung der vorzeitlichen Lebewelt und deren Geschichte als „Paläobiologie“ darstellen.[4]

Seither ist, zwar unter dem beständigen Einspruch von Seite der Geologie, die darum bangte, ihre „Wappentiere“ zu verlieren, die Paläontologie so sehr auf eine biologische Grundlage gestellt worden, daß heute das Gesamtgebiet der Paläontologie den Anspruch darauf erheben darf, als eine „Paläobiologie“, also als die Erforschung der vorzeitlichen Lebewesen, der „Neobiologie“, der Erforschung der Lebewesen der Gegenwart, gegenübergestellt zu werden. So erscheint heute die Paläobiologie wirklich als das, was sie von allem Anfang an hätte sein müssen und sein sollen, als die „Lebensgeschichte“ im Gegensatze zur „Erdgeschichte“.[5]

Sehr treffend hat der ausgezeichnete schottische Paläontologe RAMSAY HEATLEY TRAQUAIR schon vor vielen Jahren den Standpunkt gegeißelt, daß ein fossiler Tierrest in den Arbeitsbereich des Geologen statt in den des Zoologen gehöre:

„Does an animal cease to be an animal because it is preserved in stone instead of spirits? Is a skeleton any the less a skeleton because it has been excavated from the rock, instead of prepared in a macerating trough?“ (Presidential Address to the Section of Zoology. Report of the British Association for the Advancement of Science **70**, 768. Bradford 1900, London 1901.)

Am eingehendsten habe ich meinen Standpunkt zu dieser Frage besprochen in O. ABEL: Die Paläozoologie in Forschung und Lehre. Die Naturwissenschaften, 3. Jg., H. 32, S. 413—419, 6. August 1915:

„Wenn einer Forschungsrichtung ein gesunder Kern innewohnt, so wird sie sich unbedingt zur Blüte entfalten und ihr Aufstieg wird nicht verhindert werden können... Der Aufstieg und die Blüte der Paläozoologie würde im analogen Falle dort erfolgen, wo ihr eine kräftige Förderung zuteil wird, und sie wird, solange die Universitäten ihr ihre Pforten verschließen, ihre Heimstätte an den Museen finden... Künstliche und natürliche Mißverständnisse können vielleicht den Entwicklungslauf der Paläozoologie in engeren Grenzen hemmen, aber nicht mehr unterbinden; sie wird nie mehr auf jene Zeit zurückgeschraubt werden können, da ihr einziges Ziel in der Schaffung einer Grundlage für die geologische Formationskunde bestand.“

[3] LOUIS DOLLO: La Paléontologie éthologique. (Leçon d'ouverture du Cours de Paléontologie animale à l'Université de Bruxelles, 20 oct. 1909). — Bull. Soc. Belge de Géologie, Paléontologie et d'Hydrologie, Tome XXIII (1909), 377—421. — In dieser Abhandlung sagt DOLLO am Schlusse der Einleitung: „En un mot — la Chronologie au géologue, — la véritable Paléontologie au biologiste“ (p. 379).

[4] ABEL, O.: Die Entwicklung der Paläobiologie im Rahmen der Naturwissenschaften. Wiener Rektoratsrede, gehalten am 16. November 1932, S. 12.

[5] EHRENBERG, K.: Die Stellung der Paläobiologie in der Biologie als Gesamtwissenschaft. Biologia Generalis **3**, 213—244. Wien 1927.

Wenn sich ein Forschungsgebiet von einem anderen abzweigt, so geht das nicht immer reibungslos vor sich. Die Geologie hatte viel zu lange den schützenden Schild über die Paläontologie gehalten, wobei freilich als Gegengabe von dem Schützling gefordert wurde, sich vor allem und in erster Linie an die Ziele der Geologie, nämlich an die rein historische Aufgabe einer Erdgeschichte zu halten und in diesem Rahmen die Bedeutung der Überreste der vorzeitlichen Lebewesen als erdgeschichtliche Dokumente darzulegen. Da die überwiegende Mehrzahl der Geologen nicht biologisch eingestellt war und es auch heute noch nicht ist, so konnte man ja auch kaum erwarten, daß die Geologie sich für eine rein biologische Einstellung der Paläontologie begeistern würde.

Die Paläobiologie ist jedoch unbeirrt ihren Weg gegangen. Hatte zwar noch im Jahre 1917 einer ihrer anfänglichen Bekämpfer und Gegner, der nach seinem ausdrücklichen Ausspruch in einer öffentlichen Versammlung im Jahre 1926 in der Paläontologie nichts anderes zu sehen wünschte als eine „Hilfswissenschaft der Geologie", prophezeit, daß sie in Kürze als dürftiges Wässerlein im Sande verrinnen werde, so sah er sich in Anbetracht des Siegeszuges und des Durchbruches der biologischen Methoden in der Paläobiologie bald darauf genötigt, zuzugeben, daß die Paläontologie zur Gänze den Anspruch darauf erheben müsse, als Paläobiologie gewertet zu werden.

Entsprechend dieser wesentlichen Erweiterung ihres ursprünglich mit Absicht sehr enge gesteckten Programmes hat sich die Paläobiologie daran gewagt, ihren Aufgabenkreis von der Ökologie und Ethologie auf die vergleichende Anatomie, Physiologie und Pathologie der vorzeitlichen Lebewesen, vor allem aber auch auf deren Stammesgeschichte auszudehnen und das um so mehr, als gerade die allgemeine und die spezielle Phylogenie den Hauptaufgabenbereich einer Wissenschaft darzustellen hat, die sich die Lebensgeschichte als ihr Forschungsziel gewählt hat und weil das Leben nur aus seiner Geschichte heraus begriffen und beurteilt werden kann.

Lange Zeit hindurch war der Paläobiologie, als sie noch hauptsächlich analytische Anpassungsforschung war, entgegengehalten worden, daß sie zwar auf dem Wege von Analogieschlüssen zu Antworten auf die von ihr gestellten Probleme gelangen könne, aber nicht imstande sei, unmittelbare Forschungsergebnisse zu erzielen. Aus diesem Grunde war es notwendig, die zahllosen Dokumente zusammenzutragen und ihre Deutung zu versuchen, die sich als der Untersuchung unmittelbar zugängliche Lebensspuren erweisen, welche uns eine Antwort auf die Fragen nach dem Aufenthaltsorte und Wohnorte der vorzeitlichen Tiere geben: auf die Fragen nach ihrer Bewegungsart, ihrer Nahrungsweise und Nahrung, ihrer Fortpflanzungsart und ihren Erkrankungen.

So ist allmählich die Möglichkeit geschaffen worden, das Leben der

Vorzeit immer lebendiger vor unsere Augen zu stellen. Es konnte der Versuch gewagt werden, auf wissenschaftlicher Grundlage das Leben der Vergangenheit in seiner einstigen Umwelt als „Lebensbilder" wieder auferstehen zu lassen und Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit und die Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum zu schildern, Aufgaben, die in früherer Zeit fast ausschließlich dilettantische Spekulationen gewesen sind. In engstem Zusammenhang mit diesen Bemühungen wurde daran gegangen, die bildliche Rekonstruktion vorzeitlicher Tiere in den Kreis der wissenschaftlichen Untersuchungen der Paläobiologie einzubeziehen und auch diese Versuche ihres rein dilettantischen Charakters zu entkleiden.

Es war aber noch ein weites Feld übrig geblieben, auf das die Paläobiologie zwar schon früher gelegentlich vorgedrungen war, das aber in der Hauptsache entweder, soweit es die Gegenwart betraf, das ausschließliche Arbeitsgebiet der Zoologen und Botaniker, also der Neobiologen, geblieben war und das teilweise auch als Tiergeographie und Pflanzengeographie in den Kreis der Aufgaben der Geographie einbezogen wurde, oder das in das Untersuchungsgebiet der Geologie fiel, soweit es sich um die zu erforschenden Zustände der erdgeschichtlichen Vergangenheit handelte. Dieses große Arbeitsfeld ist die Erforschung der vorzeitlichen Lebensräume.

Es könnte die Frage aufgeworfen werden, warum sich die Paläobiologie dieses Forschungsbereiches annehmen solle, da ja doch von zwei Seiten her, von der Neobiologie in Beziehung auf die Lebensräume der Gegenwart und von der Geologie in Beziehung auf jene der Vorzeit, ohnedies Bemühungen um die Erfassung des Wesens der Lebensräume gemacht werden. Die Antwort liegt darin, daß zahlreiche Probleme, welche die vorzeitlichen Lebensräume betreffen, mangels der entscheidenden Gesichtspunkte weder von der einen noch von der anderen Seite aufgerollt worden sind und daß es daher berechtigt erscheint, wenn sich die Paläobiologie bemüht, diese Fragen zu beantworten.

Einzelne dieser Probleme sollen im folgenden erörtert werden. Ihre Beantwortung wird einen Teil der Aufgaben bilden, die sich das neue „Forschungsinstitut für Lebensgeschichte" in Salzburg gestellt hat. Wir greifen aus dem Kreise der die vorzeitlichen Lebensräume betreffenden Fragen zunächst heraus:

1. das Alter der Lebensräume;
2. die Ausnutzung der Lebensräume;
3. den verschiedenen Wert der Lebensräume für die stammesgeschichtliche Entwicklung der Tierwelt.

Da trotz wiederholter Bemühungen, in die Begriffsbildung und in die Terminologie aller die Lebensraumforschung betreffenden Fragen eine

Einheitlichkeit zu bringen, eine solche noch immer nicht erzielt worden ist, möchte ich vor Eintritt in die Besprechung der oben genannten drei Probleme meine Einstellung dazu dahin festlegen, daß ich unter dem Begriff eines „Lebensraumes" nicht die gesamte Umwelt eines Einzelwesens oder einer kleineren oder größeren Gesamtheit von Wesen (Flora und Fauna) verstehe, sondern nur den Raum, in dem sich Lebewesen befinden oder befinden können.

Dies wäre in folgender Form zu sagen:

Lebensräume enthalten Lebensmöglichkeiten für Lebensgemeinschaften an bestimmten Lebensstätten. Verschiedene Lebensräume schließen sich zu Lebensgebieten und diese zu Lebensreichen zusammen.

Es erscheint nicht unbedingt notwendig, diese eindeutigen Bezeichnungen durch künstliche und nicht immer glücklich gewählte Wortbildungen zu ersetzen.[6]

Das Alter der Lebensräume.

Würden wir den Begriff des „Lebensraumes" so fassen, wie das mehrfach geschieht, so daß dabei der „Raum" nicht nur im geographischen Sinne, mit seinen klimatischen Besonderheiten und in der Gesamtheit seiner das Leben beeinflussenden Faktoren, sondern auch zusammen mit der ihn bevölkernden Lebewelt betrachtet wird, so würden wir

[6] Wenn man gegen den bevorzugten Gebrauch deutscher Bezeichnungen einwenden sollte, daß ein aus fremdsprachigen Worten gebildeter Fachausdruck eindeutig und unmißverständlich sei, so möchte ich nur daran erinnern, daß beispielsweise die Bezeichnung „Rudiment" in der wissenschaftlichen Literatur nicht nur im Sinne für eine verschwindende Bildung, sondern auch für eine im Entstehen begriffene angewendet worden ist und, allerdings heute nicht mehr sehr häufig, noch immer angewendet wird. Die deutschen und englischen Zoologen, Embryologen, Anthropologen und Paläobiologen haben die Bezeichnung „Rudiment" immer für verschwindende, in Verkümmerung begriffene Bildungen gebraucht; die nordamerikanischen Morphologen und Paläontologen haben dagegen unter „Rudimenten" auch im Entstehen begriffene Gebilde verstanden und haben mit dieser Benennung überhaupt nur eine kleine Bildung bezeichnen wollen. Die europäischen und außereuropäischen Botaniker haben unter „Rudimenten" ebenfalls kleine, im Entstehen begriffene Bildungen verstanden. Deshalb habe ich 1914 für die letzteren die Bezeichnung „Orimente" vorgeschlagen, eine Bezeichnung, die sich seit dieser Zeit eingebürgert hat. Abel, O.: Orimente und Rudimente. Mitt. d. Naturwiss. Vereines d. Univ. Wien, 12. Jg, S. 79—82 (1914).

Aus diesem Grunde liegt also kein Anlaß vor, neue Bezeichnungen einzuführen, die, wie auch das Beispiel der Anwendung der Bezeichnung „Konvergenz" in der letzten Zeit gezeigt hat, ebenso Anlaß zu Verwechslungen des Begriffsinhaltes geben können, wie das mit den „Rudimenten" und vielen anderen Bezeichnungen der Fall war (Schindewolf, Otto H.: „Konvergenzen" bei Korallen und Ammoneen. — Fortschr. d. Geol. u. Paläont. **12**, H. 41. Berlin 1940).

sagen müssen, daß solche Lebensräume außerordentlich veränderlich sind und daß sie ihr Bild im Laufe der Erdgeschichte wiederholt verändert haben.

Wenn wir jedoch den Begriff des „Lebensraumes" rein geographisch fassen und hierbei seinen organischen Inhalt bei dieser Begriffsbildung nicht berücksichtigen, so stellt sich die Antwort auf die Frage nach dem erdgeschichtlichen Alter und der relativen Konstanz der Lebensräume auf der Erde ganz anders dar. Schon bei der ersten oberflächlichen Überlegung wird es klar, daß bei einer solchen Begriffsfassung des „Lebensraumes", der die Lebewelt dieses Raumes ausschließt, ein solcher Lebensraum weit konservativer erscheinen muß als der gleiche Lebensraum mit seiner im Laufe der Lebensgeschichte und der Erdgeschichte wiederholt veränderten Tierwelt.

Wir brauchen als aufklärendes Beispiel nur an den Lebensraum zu denken, den die mehr oder weniger breite Küstenzone des viele Küsten der Festländer und Inseln begleitenden flachen Schlammstreifens des Meeres darstellt, also jene Uferzone, deren Grenzen durch die Ebbelinie und die Flutlinie bezeichnet werden. Das ist jener Raum, der unter dem Namen der „Schorre" bezeichnet zu werden pflegt.

Solange es die Erscheinung der Gezeiten auf der Erde gegeben hat, ist dieser Küstenraum vorhanden gewesen, sowohl in den polaren wie in den äquatorialen Regionen. Wenn sich auch die Lage dieser Räume je nach den Veränderungen der Umrisse von Land und Meer im Laufe der Erdgeschichte wiederholt geändert hat, so ist doch ein solcher Schlammstreifen im Bereiche der Schorre zu allen Zeiten der Erdgeschichte an den Seichtküsten vorhanden gewesen. Auch die Beschaffenheit der Sedimente wird sich im wesentlichen im Laufe der Zeiten gleich geblieben sein, wie die lithologische Beschaffenheit der uns erhalten gebliebenen Ablagerungen aus solchen Küstenzonen früherer erdgeschichtlicher Zeiten beweist.

Etwas ganz anderes ist jedoch die Frage nach der Art der Besiedlung dieses Lebensraumtypus zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte.

Sind auch die Lebensmöglichkeiten durch sehr lange Zeiten in diesem Lebensraume unverändert geblieben, so sind diese doch in sehr verschiedenem Maße ausgenutzt worden.

Denken wir zunächst an eine sehr ausgesprochene Art der Besiedlung dieses Lebensraumes in der Gegenwart: an die Mangroveformation an den seichten Schlammküsten zwischen den Wendekreisen.

An den tropischen Seichtküsten ist die schlammige oder sandige Schorre der Lebensbereich der „Mangrove", jener merkwürdigen Pflanzengemeinschaft oder Pflanzenformation, die im indopazifischen Küstenbereich durch *Rhizophora mucronata*, im atlantischen Küstenbereich durch *Rhizophora mangle* gekennzeichnet wird. Neben diesen führenden Elementen der Mangrove leben noch im indopazifischen Florengebiet

zahlreiche andere Pflanzen zwischen der Ebbe- und der Flutlinie; im atlantischen Gebiet ist diese Zahl jedoch sehr gering. Immerhin sind die Küsten der Festländer und Inseln zwischen den Wendekreisen allenthalben von den üppig wuchernden Pflanzen der Mangroveformation besiedelt. Nur an wenigen Stellen reicht die Mangrove über die Grenzen des Tropengürtels hinaus; so kommt die Gattung *Avicennia* noch bei 44° S. Br. auf Chatham Island vor, während *Rhizophora mangle* an der Ostküste Floridas bis zum 28° N. Br., an den Küsten der Bermudainseln sogar noch bis zum 32° N. Br. hinaufgreift, hier wie in Florida infolge des Golfstroms; auch an den arabischen Küsten bis zur Sinaihalbinsel wie an den Küsten Beludschistans und Persiens leben die Mangroven noch nördlich des Tropengürtels, weil sie infolge der hohen Wassertemperatur dieser Gebiete in jenen Gegenden noch eine Lebensmöglichkeit finden, die anderswo fehlt. Abgesehen von diesen Ausnahmen kommen aber die Mangroven nur im Bereiche des Tropengürtels vor und so zeigt es sich, daß der sonst in lithologischer Hinsicht gleichartige Schlammstreifen seichter Meeresküsten nur dort von der Mangrovevegetation besiedelt wird, wo sie die ihr zusagenden Temperaturverhältnisse findet.

Wir wissen, daß die Mangroven nicht seit den ältesten Zeiten der Erdgeschichte vorhanden gewesen sind, sondern daß sie nicht früher als im Mesozoikum, und zwar wahrscheinlich erst seit der unteren Kreideformation, aufgetreten sind.[7] Waren die seichten Schlammstreifen der Küsten im Bereiche des Tropengürtels vor dem Auftreten der Mangroven unbesiedelt? Waren es andere Pflanzenformationen, die ihre Stelle einnahmen, bevor die Mangroven erschienen oder standen die Lebensräume dieser tropischen Seichtküsten unbenützt und leer?

Diese Art der Fragestellung führt uns überhaupt zu der Aufrollung der Frage: Sind Lebensräume, die heute mehr oder weniger reich besiedelt sind, in früheren Zeiten in ebensolcher Weise, aber vielleicht mit anderen Lebewesen besiedelt gewesen oder hat es Zeiten gegeben, in denen gewisse Lebensräume mit genau denselben oder doch annähernd denselben Lebensmöglichkeiten wie heute, zwar vorhanden waren, aber schwach oder gar nicht besiedelt, mit anderen Worten, unausgenützt gewesen sind?

Wir werden dieser Frage später nähertreten. Zunächst handelt es sich um die Klarstellung und Feststellung der Frage: Sind die Lebensräume, die wir heute auf der Erdoberfläche, das ist auf dem Lande und im Wasser, sowohl im Meere wie in den kontinentalen und insularen süßen Gewässern, zu unterscheiden haben, von hohem oder von geringem erdgeschichtlichen Alter? Gibt es heute Lebensräume, die es in früheren Zeiten nicht gegeben hat und umgekehrt, gab es früher gewisse Lebensräume, die heute nicht mehr bestehen?

Wenn wir den heute von der Mangrove besiedelten Lebensraum der

[7] Abel, O.: Fossile Mangrovesümpfe. Paläont. Z. 8, 130—139. Berlin 1927.

seichten Schlammküste im Bereiche der Schorre, soweit er sich zwischen den Wendekreisen befindet, ins Auge fassen, so werden wir sagen müssen, daß dieser Lebensraum zweifellos uralt sein und bis in die ältesten Zeiten der Erdgeschichte zurückreichen muß, in denen es zu einer Scheidung zwischen Land und Meer und zur Bildung steiler und flacher Küsten gekommen war. Aber die Besiedlung und die Art der Besiedlung dieser Küstenzone ist nicht so leicht festzustellen. Es hat ziemlich lange gedauert, bis es möglich geworden ist, in den Flyschbildungen der Alpen und Karpathen wie des Appennins und vieler anderer Gebiete, in denen die Ablagerungen sehr seichter Schlammküsten in Gestalt der „Flyschbildungen" erhalten geblieben sind, alte Mangroveböden zu erkennen und auf diese Weise die Besiedlung der atlantischen Küsten durch die allerdings verarmte, aus dem insulindischen Küstengebiete längs der Seichtküsten des ehemaligen mediterranen Meeres der oberen Kreideformation bis nach den atlantischen Küsten gewanderte Mangrovenflora zu erklären. Heute wäre eine solche Ausbreitung der Mangroven aus Insulinde nach Amerika weder durch den pazifischen noch durch den indischen und atlantischen Ozean möglich, weil sowohl die Südspitze Afrikas wie die Südamerikas weit außerhalb des südlichen Wendekreises liegen und daher auf der südlichen Erdhälfte wie auf der nördlichen eine Wanderung aus Insulinde nach Amerika unmöglich wäre.

Ist aber auch für die Flyschbildungen der Oberkreide, die als Inoceramenschichten der Ostalpen und Karpathen bekannt sind, mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit der Nachweis erbracht, daß der Lebensraum, der heute in den Tropen von der Mangrove besiedelt wird, auch schon in der Oberkreidezeit in gleicher oder doch weitgehend ähnlicher Weise ausgenützt worden ist, so fehlt uns einstweilen jeder Anhaltspunkt dafür, daß ebensolche Seichtküsten, also derselbe Lebensraum, vor der Entstehung und der Ausbreitung der Mangrove in gleicher Weise von analogen Pflanzenformationen besiedelt war. Vielmehr werden wir zu der Annahme gedrängt, daß dieser Lebensraum zwar sehr alt ist und daß er seit jeher dieselben Lebensmöglichkeiten geboten hat wie er sie der Mangrove seit der Kreidezeit bis heute darbietet, daß er aber früher wahrscheinlich ganz oder nahezu ganz unausgenützt gewesen ist.

Ließ sich die Besiedlung des heute von der Mangrove besetzten Lebensraumes bis in die Kreideformation zurückverfolgen, so gelingt es in anderen Fällen bei einer Analyse vorzeitlicher Lebensräume, die Besiedlung derselben aus noch viel weiter zurückliegenden Zeiten nachzuweisen. Ein solches Beispiel der Besiedlung sehr flacher Schlammküsten ist die durch die Sandkoralle *(Sabellaria alveolata)*, worüber wir durch die Untersuchungen von R. RICHTER unterrichtet sind. Genau dieselben „Wurmriffe", wie die Bauten der Sandkoralle an der norddeut-

schen Meeresküste im Bereiche des Wattenmeeres genannt werden, hat es schon zur Zeit der Bildung der „Pfeifenquarzite" der Eifel in der Devonformation gegeben, denn die Pfeifenquarzite sind, wie R. RICHTER gezeigt hat, nichts anderes als fossile Sandkorallenriffe.[8] Ja, sie lassen sich in Gestalt der „Scolithen" bis tief hinab in das Kambrium verfolgen. So tritt uns in diesem Lebensraum ein Fall entgegen, der uns das hohe Alter gewisser Lebensräume ebenso bestätigt wie das hohe Alter ihrer Besiedlung und Ausnutzung durch Lebewesen.

Seit es Festländer gibt, gibt es Ebenen und Gebirge, Hochebenen und Tiefebenen, Seen und Sümpfe und Trockenwüsten. Lebensmöglichkeiten, die heute bestehen, hat es in diesen Lebensräumen seit uralten Zeiten immer gegeben. Wir müssen uns nur davor hüten, anzunehmen, daß alle diese Lebensräume in früheren Zeiten in gleicher Weise ausgenutzt waren wie heute und ebenso werden wir vermeiden müssen, ohne weitere Prüfung des Einzelfalles zu vermuten, daß auch heute alle Lebensmöglichkeiten der vorhandenen Lebensräume ausgenutzt erscheinen. Wir werden uns mit dieser Frage später eingehender beschäftigen. Hier soll uns nur ein Beispiel zeigen, daß wir imstande sind, von der Gegenwart ausgehend bis in sehr weit zurückliegende Zeiten der Erdgeschichte ganz bestimmte Lebensräume mit sehr bestimmten und enge begrenzten Lebensmöglichkeiten, mit überraschender Übereinstimmung festzustellen.

Unter den verschiedenen Lebensräumen der Festländer nehmen die Wüsten eine bedeutende Rolle ein. Die physikalischen und klimatischen Bedingungen der „Wüste" sind aber durchaus nicht einheitlich: es gibt, abgesehen von dem Unterschiede der Trockenwüsten von den Eiswüsten und der Kältewüsten von den Hitzewüsten auch innerhalb der Wüstentypen, die man als „Trockenwüsten" zusammenfassen kann, sehr verschiedene Grade, die als Halbwüsten und als Vollwüsten unterschieden worden sind. Daher muß man es vermeiden, von einer „Wüste" schlechthin zu sprechen, wenn man den besonderen Typus nicht genauer kennzeichnet. Die Sandwüste der libyschen Wüste, der Sserir, ist etwas ganz anderes als die steinige arabische Wüste, die Hammada und diese ist wieder sehr verschieden von den zentralasiatischen, mongolischen, australischen und südafrikanischen Wüsten. Und ein durchaus eigenartiger Typus ist jener der ostturkestanischen Wüste des Tarimbeckens.

Wiederholt ist der Versuch gemacht worden, der Frage nach dem Vorhandensein vorzeitlicher Wüsten nachzugehen und JOHANNES WALTHER ist hier bahnbrechend vorangegangen.[9] Gleichwohl ist bei diesen

---

[8] RICHTER, R.: Ein devonischer „Pfeifenquarzit", verglichen mit der heutigen „Sandkoralle" *(Sabellaria, Annelidae)*. Senckenbergiana **2**, H. 6, 215—235 (1920).

[9] WALTHER, JOHANNES: Das Gesetz der Wüstenbildung in Gegenwart und Vorzeit. 4. Aufl. Leipzig 1924.

Versuchen meist übersehen worden, die verschiedenen Wüstentypen entsprechend auseinanderzuhalten. Man muß sich davor hüten, bei einem solchenVersuch das Bild einer fossilen Wüste mit allen Einzelheiten zu rekonstruieren, einen ganz bestimmten Typus einer heutigen Wüste zum Vergleiche heranzuziehen, der durchaus etwas anderes ist als der Typus der vorzeitlichen Wüste, deren Gesamtbild man erfassen will. Nur zu oft ist man bei solchen Vergleichen zu einem ganz verzerrten und unwirklichen Bilde gekommen.

Aus diesem Grunde will ich im folgenden als ein Beispiel für einen Vergleich einer heutigen Wüste mit einer Wüste der Vorzeit jenen Wüstentypus herausgreifen, der uns erst in den letzten Jahren durch die Reisen und Untersuchungen von SVEN HEDIN und seinen Mitarbeitern[10] genauer bekannt geworden ist und der, weil er durch das Flußsystem des Tarim und dessen „wandernde" Endseen gekennzeichnet wird, als der Typus der „Tarimwüste" den anderen Wüstentypen gegenübergestellt zu werden verdient. Wir werden zu untersuchen haben, ob dieser besondere Wüstentypus als Lebensraum auch in vergangenen Zeiten der Erdgeschichte vorhanden war oder nicht und in welchem Ausmaße das der Fall war.

In Ostturkestan dehnt sich in einem von hohen Gebirgen eingeschlossenen Becken in einer Erstreckung von über zwanzig Längengraden bis in die äußere Mongolei eine ungeheure Wüste aus. Ihr westlicher Teil, der nach Osten in den Bereich der Gaschun-Gobi übergeht, wird von einem riesigen abflußlosen Becken gebildet, in das gewaltige Wassermengen einfließen, die sich aber am Ende der Flüsse in großen, sehr seichten Seen verlieren, deren Wasser infolge starker Verdunstung verdampft, so daß eine Anreicherung mit Salzen stattfindet.

Obgleich derartige abflußlose Gebiete auch an vielen anderen Stellen der Erdoberfläche im Bereiche der Festländer auftreten, bietet doch diese große ostturkestanische Wüste, die nach dem aus dem Kun-lun kommenden Hauptfluß Tarim das Tarimbecken genannt wird, eine Besonderheit dar. Die verschiedenen, mit verhältnismäßig schneller Strömung in das Becken einfließenden bedeutenden Wassermengen, die aus dem Tien-schan im Norden und aus dem Kun-lun im Süden stammen, münden in großen, sehr flachen Seen, die aber nach gewissen Zeiten wieder versanden und ihre Lage verändern. Der berühmte, von SVEN HEDIN und seinen Mitarbeitern, besonders von NILS HÖRNER und PARKER C. CHEN erforschte Lop-nor ist deshalb von SVEN HEDIN der „wandernde See" genannt worden. Er hat um das Jahr 330 n. Null durch den Ausbruch des ihn speisenden Kuruk-darja oder, wie er jetzt heißt, Kum-darja, nach Süden seine Zuflüsse verloren, was nicht nur sein vollständiges Austrocknen,

---

[10] HEDIN, SVEN: Der wandernde See. Leipzig 1937.

sondern auch das völlige Absterben alles Lebens im Bereiche des Bettes des Kuruk-darja zur Folge gehabt hat. Erst im Jahre 1921 hat der Kuruk-darja bei Tömenpu sein altes Bett wieder aufgesucht und seit dieser Zeit strömen die Gewässer des heute als Kum-darja bezeichneten Flusses mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von einem Sekundenmeter wieder in die alte Fläche des Lop-nor hinein.

In das riesige Tarimbecken strömt also nicht nur der aus dem Westen und Süden von den Bergwässern des Kun-lun gespeiste Tarim, sondern auch der aus dem Tien-schan kommende Kontsche-darja (der in seinem Unterlaufe heute Kum-darja heißt); aber auch die großen Wassermengen des Tarim versiegen in dem riesigen abflußlosen Wüstenbecken. Zeitweise füllt sich der abflußlose See des Kara-koschun, aber seit 1921 liegt er trocken und seine Rolle nimmt der weiter nordöstlich entstandene Lop-nor ein.

Dieses riesige abflußlose Gebiet ist von ungeheuren Mengen Sandes und Schlammes ausgefüllt, die letzten Endes den Verwitterungsschutt darstellen, der von den Hochgebirgen im Norden, Westen und Süden im Laufe sehr langer Zeiten durch die Flüsse in das Senkungsgebiet herabgeführt worden ist und wiederholte Umlagerungen und Umschwemmungen erfahren hat. Wie Sven Hedin dargelegt hat, hat sich im Laufe der Zeiten durch die von den Flüssen abgelagerten Sedimentmassen immer wieder einer der Flachseen so gefüllt, daß er versandet ist. Von dieser Versandung sind in den letzten Jahrhunderten zahlreiche kleinere und größere Flachseen betroffen worden.

Im nördlichen Teile des Tarimbeckens werden durch die starken Wüstenstürme andauernd Sand- und Staubmassen fortgeweht und der Boden wird dadurch im Laufe der Zeit niedriger, bzw. das Oberflächenniveau wird tiefer gelegt. Daher kommt, nach kürzerer oder längerer Zeit, für das nördliche Tarimbecken immer wieder der Augenblick, in dem der infolge der Versandung des Lop-nor nach dem Süden abgelenkte große Fluß wieder an irgendeiner Stelle sein Ufer durchbricht und in sein altes Bett zurückkehrt, wie das der Kum-darja im Jahre 1921 getan hat. Nun fließt das Wasser wieder in die seinerzeit vom alten Lop-nor eingenommene Senke und während hier ein neuer großer Flachsee im Entstehen begriffen ist, sind die im südlichen Teile des Tarimbeckens gelegenen kleineren und größeren Seen zum Austrocknen verurteilt, bis sich nach einem Zeitraum von vielleicht wieder mehreren hundert Jahren das „Wandern" des Lop-nor wiederholt, wenn der Kum-darja von neuem einen anderen Lauf nimmt.

In einem Gebiete, wie es das Tarimbecken mit seinen Flüssen, Kanälen, Tümpeln, abflußlosen Seen und den von Wüstenstürmen aufgeworfenen Landdünen darstellt, finden wir also nicht nur die Schlammablagerungen der stehenden Gewässer, sondern auch die Schlamm- und

Schlickbildungen der Flüsse und die lockeren Sandmassen der Dünen mit ihrer bezeichnenden „falschen" Schichtung. Diese Sanddünen nehmen nach Osten hin, in der Richtung gegen die Gaschun-Gobi, immer mehr an Bedeutung zu und in demselben Maße verschwinden die lacustrinen und fluviatilen Ablagerungen, bis schließlich die wasserlose Trockenwüste die Tarimwüste ablöst.

Zu den besonderen Eigentümlichkeiten der Tarimwüste gehören die von SVEN HEDIN beschriebenen „Jardangs" So nennt man in Ostturkestan die von Trockenrissen tief zerrissene und zerfurchte Schlammlandschaft an den Ufern der großen Flüsse und der Flachseen. Beim Zurückgehen des Wassers wird der Schlamm durch Trockenrisse, die tief in den Boden hinabreichen und ihn in große Schollen zerlegen, zerrissen und auf diese Weise entsteht eine eigenartige Landschaft, die im Unterlaufe des Kum-darja und an den Ufern des Lop-nor wie der anderen zu gewissen Zeiten austrocknenden Wasserflächen des Tarimbeckens zu den bezeichnenden Landschaftsformen dieses Gebietes gehört.

Dort, wo das neu vordringende Gerinne des Kum-darja die konkaven Ufer bespült, sind diese steil, bis zwei Meter hoch und von den Steilrändern rutschen beständig die unterwaschenen Teile der Uferwände in das Wasser. Dagegen sind die konvexen Ufer der Gerinne sanft geböscht und schlammig. Hinter den Ufersäumen erstrecken sich weite Schilffelder mit reicher Vogelwelt; das Wasser selbst ist von zahlreichen, auffallend großen Fischen bevölkert, die sich selbst in die ganz seichten nördlichen Teile des Lop-nor vorwagen, wo das Wasser so seicht ist, daß die Rückenflossen der oft 1 m langen und manchmal noch größeren Fische über die Oberfläche des Sees vorstehen. Unter den Fischen der Flüsse herrschen Cypriniden vor.[11] Sonderbarerweise hat SVEN HEDIN im Nordteile des Lop-nor, der süßes Wasser führt und anscheinend durch eine große Barre von dem südlichen, salzigen Teile des Sees ge-

[11] Zur Fischfauna des Gebietes vgl. u. a. NIKOLSKI, V.: On the Influence of the Rate of Flow on the Fish Fauna of the Rivers of Central Asia. The Journal of Ecology, Vol. 2, Nr. 2, p. 266—281, Nov. 1933, London.

Untersucht sind die Flüsse Chu, Amu-darja und Nura. Der Chu fließt sehr schnell und hat viele Sinkstoffe; der Amu-darja hat Stromschnellen; er mündet in den Aralsee. Der Chu löst sich im Sommer in zahlreiche Tümpel auf, die sich im Frühjahr wieder vereinigen. Der Nura ist von Chu und Amu-darja sehr verschieden: er führt klares Wasser und seine Tiefe ist gelegentlich sehr groß. Er fließt durch mehrere Seen und mündet ohne Delta in den Kurgoljin-See. Daher sind die Fischfaunen dieser zwei Flußtypen sehr verschieden. Je langsamer die Strömung, desto reicher das Plankton. Ein ausgesprochener Planktonfisch dieser Gewässer ist *Pelecus cultratus*, aber in anderen, planktonärmeren Gewässern führt er eine andere Lebensweise. Hierzu vgl. ferner: die (in russischer Sprache erschienene) Abhandlung von TIKHONOV, V. N.: The Razor-Fish *(Pelecus cultratus)* of the Asov-Sea Basin. Transactions Scient. Exped. in the Asov-Sea and Black Sea, Nr. 3. Moskau 1928.

trennt ist, keine Schaltiere, keine Insekten und keine Algen oder andere Wasserpflanzen angetroffen, so daß er zu der Vermutung geführt worden ist, daß die Fische dieses Gebietes von organischen Stoffen leben müssen, die im Bodenschlamm enthalten sind. Solcher dunkel gefärbter Schlamm schlägt sich nur im Wasser nieder, während die weiten Wüstenstrecken der Tarimwüste vorwiegend von hellgelbgrauen Sanden gebildet werden, die Dünenschichtung aufweisen.

Wenn wir in der Erdgeschichte zurückgehen um festzustellen, ob ein Lebensraum, wie ihn die Tarimwüste in der Gegenwart darstellt, ein Einzelfall ist oder ob solche Lebensräume schon früher vorhanden waren und daher als erdgeschichtlich alt zu bezeichnen sind, so werden wir, wenn wir uns nicht mit nur beiläufigen Parallelen zufrieden geben wollen, sehr weit zurückgehen müssen. Dann aber, im Paläozoikum, finden wir eine bis in Einzelheiten gehende Übereinstimmung zwischen der Tarimwüste Zentralasiens und jenen weiten Wüstengebieten mit Wanderseen, die sich in der Devonzeit im Bereiche der nördlichen Halbkugel ausdehnten und deren Ablagerungen uns in Gestalt des „Old Red Sandstone" erhalten geblieben sind.

Die Frage, welcher Landschaftscharakter in Nordamerika, Kanada und Nordwesteuropa in jenen weiten Gebieten geherrscht hat, in denen die ungeheuren, viele tausend (mindestens 13000) m mächtigen Massen des Old Red Sandstone abgelagert worden sind, ist schon vor langer Zeit aufgerollt und immer wieder zu beantworten versucht worden. Die Antworten auf diese Frage sind verschieden ausgefallen; sie lauteten anders im Arbeitsgebiete der britischen und anders in dem der deutschen Geologen. Der leider so früh verstorbene ausgezeichnete nordamerikanische Forscher Joseph Barrell[12] ist der Lösung dieser Frage am nächsten gekommen; er war allerdings nicht in der Lage, sie zu lösen, weil zu jener Zeit, da er seine Untersuchungen abschloß — im Jahre 1916 — die Verhältnisse der Tarimwüste noch nicht so gründlich bekannt und erforscht waren wie dies heute durch die Ergebnisse der Expeditionen von Sven Hedin der Fall ist.

Vom Ostrande Nordamerikas — von Neuyork bis Neufundland — über Grönland, Spitzbergen, Schottland und England (mit Ausnahme des äußersten Südens) so wie Irland, die Shetlandinseln und Orkneyinseln, zieht sich das Verbreitungsgebiet des Old Red Sandstone herüber auf den europäischen Kontinent, wo er in Südnorwegen, Kurland und Livland gut entwickelt ist. Die weite Verbreitung des Old Red in Großbritannien war die Veranlassung zu einer Reihe eingehender Untersuchungen dieser Devonbildungen durch die Geologen und Paläontologen

[12] Barrell, Joseph: Dominantly Fluviatile Origin under Seasonal Rainfall of the Old Red Sandstone. Bull. Geol. Soc. Amer. **27**, June 5, p. 345 to 386 (1916).

Großbritanniens, in erster Linie durch ARCHIBALD GEIKIE.[13] Die vorherrschende Meinung über die Entstehung dieser gewaltigen Sandsteinmassen und über den Charakter dieses Lebensraumes, in dem sich so viele merkwürdige primitive Wirbeltiere und hochspezialisierte Arthropoden aufhielten, war die, daß es sich um Ablagerungen weiter Seen gehandelt haben müsse.

Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß ein Teil der Ablagerungen, die in ihrer Gesamtheit unter dem Begriffe des „Old Red" zusammengefaßt werden, in der Tat in Seen, und zwar in Seichtwasserseen gebildet worden ist, aber der größte Teil des Old Red hat nichts mit solchen Sedimenten zu tun.

Um eine klarere Vorstellung von den Verhältnissen des „Alten Roten Nordlandes" zu gewinnen, wie es von JOHANNES WALTHER[14] genannt worden ist, ist es notwendig, sich ein Bild über die stratigraphische Gliederung des Old Red in seinem typischen Ausbildungsraume zu machen.

Der Old Red beginnt mit Schichten, die unmittelbar und diskordant über dem Obersilur liegen, das als Downtonian unterschieden wird, und die aus roten und purpurfarbigen Sandsteinen sowie aus grauen „Flagstones" bestehen, denen da und dort grobe Konglomerate eingelagert sind. Die bezeichnenden Fossilreste dieser über dem Downtonian lagernden unteren Abteilung des Old Red gehören den Fischgattungen *Cephalaspis*, *Pteraspis*, *Climatius* und der Merostomengattung *Pterygotus* an. Die Hauptentwicklung des Lower Old Red liegt südlich des 57. Breitegrades; nach ARCHIBALD GEIKIE erreicht die Mächtigkeit dieser Abteilung den bedeutenden Betrag von 6600 m.

Auf den Lower Old Red Sandstone folgen Schichten, die in der Moray Firth Area und in Caithness in Schottland die größte Entwicklung aufweisen und hier eine Mächtigkeit von über 5000 m erreichen. Dieser mittlere Teil des Old Red, der bereits dem Mitteldevon zugerechnet wird, ist durch das Vorkommen folgender Fischgattungen gekennzeichnet: *Dipterus*, *Osteolepis*, *Homosteus*, *Mesacanthus*, *Coccosteus* und *Pterichthys*. Nach dem Vorkommen im Orcadie-Becken im äußersten Nordosten Schottlands hat diese Schichtgruppe des Old Red den Namen Orcadian erhalten. Diese Schichten bestehen im Gebiete des Moray Firth zu einem großen Teile aus Konglomeratmassen, von denen BARRELL einen terrestrischen Ursprung, und zwar unter subaërischen Bedingungen annahm.

---

[13] GEIKIE, ARCHIBALD: On the Old Red Sandstone of Western Europe. Transactions Royal Soc. Edinburgh 28, Part II, p. 345—452 (1878).

[14] WALTHER, JOHANNES: Geschichte der Erde und des Lebens, S. 250, Leipzig 1908.

DACQUÉ, EDGAR: Grundlagen und Methoden der Paläogeographie, S. 407 bis 410. Jena 1915.

Im Gegensatz zu der tiefroten Färbung dieser Schichten des Old Red sind die „Flagstones" grau, blaugrau bis grünlich gefärbt; in ihnen sind die Fischreste auffallend gut erhalten, im Gegensatze zu anderen Schichten

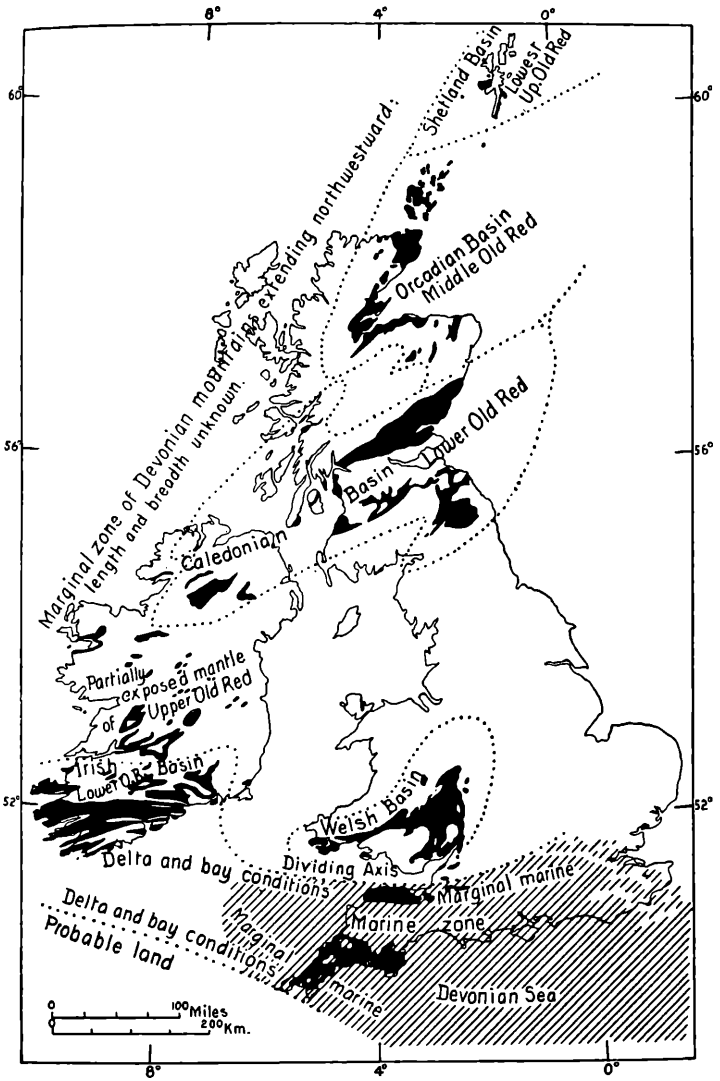

Abb. 1. Die Verteilung der marinen und (in schwarzer Farbe dargestellt) der kontinentalen Devonablagerungen im Bereiche der großbritannischen Inseln (nach JOSEPH BARRELL).

des Old Red, wie beispielsweise an den Ufern der Aa bei Riga, wo nur verstreute Reste von Panzerfischen in sehr lockeren weißen Sanden und Sandsteinen mit ausgeprägter „falscher" Schichtung liegen.

Das Auftreten dünnplattiger unreiner Kalkschichten ist ein wichtiger Hinweis darauf, daß diese Schichten sich in sehr flachen Wasserbecken bei verhältnismäßig starker Verdunstung gebildet haben müssen. BARRELL zieht Vergleiche mit gewissen Schichten des Nildeltas, die heute in Bildung begriffen sind, ebenso mit den sich heute bildenden Ablagerungen im Tulare Lake in Kalifornien oder mit den Ablagerungen im Wulursee in Kaschmir.

Der typische Upper Old Red liegt mit einer zwischen 100 und 1300 m schwankenden Mächtigkeit in Schottland und England diskordant über dem mittleren, durch das Orcadian repräsentierten Old Red. Er besteht in seiner Hauptmasse aus roten und gelben Sandsteinen und Konglomeraten, die nach der Meinung BARRELLS fast ausschließlich fluviatil[15] sein sollen; nach seiner Ansicht kommt ein äolischer oder torrentialer Ursprung dieser Schichten nicht in Frage. In den Konglomeraten sind die Quarzgerölle gut abgerundet und die Fischreste nicht so vollständig und gut erhalten wie in den Flagstones des mittleren Old Red, sondern die Skelette sind auseinandergerissen und die Fischschuppen verstreut. In derselben Zeit haben Vulkane ihre Aschen über das Gebiet ausgebreitet, in dem der Old Red zur Ablagerung kam, ebenso wie dies schon im unteren Old Red der Fall war, der viele Laven, vulkanische Breccien und Aschen enthält.

In den Schichten des Upper Old Red sind *Bothriolepis major* und *Holoptychius nobilissimus* häufig.

Die Meinungsunterschiede der verschiedenen Forscher, die sich um die Erklärung der Vorgänge bei der Bildung des mittleren und des oberen Alten Roten Sandsteins bemüht haben, erklären sich zum großen Teile aus den örtlichen Verschiedenheiten dieses weiten Gebietes, in dem in dem langen Zeitraum vom Obersilur bis zum Unterkarbon mehr oder weniger gleichbleibende Verhältnisse herrschten, die weitgehend mit jenen übereingestimmt haben müssen, die wir heute in der Tarimwüste finden und die allein imstande sind, das Vorkommen, die Lebensweise und das Fossilwerden der Fische in den Ablagerungen des Old Red Sandstone zu erklären.

---

[15] Indessen ist es heute nicht mehr möglich, dieser Auffassung BARRELLS von der fluviatilen Entstehung der Hauptmasse des Alten Roten Sandsteins beizupflichten. Wenn es auch keinem Zweifel unterliegt, daß das Material, das die viele tausend Meter mächtigen Sandsteinmassen zusammensetzt, aus dem gebirgigen Hinterland stammt und durch die Flüsse in jahrhunderttausende langer Arbeit in das Alte Rote Nordland geschafft worden ist, so ist doch die Entstehung der Sandsteinmassen auf gleiche Weise zu erklären, wie dies im Tarimbecken der Fall ist, wo man die ungeheuren Mengen des graugelben Wüstensandes gewiß nicht als fluviatile Ablagerungen ansprechen darf, wenn auch das Material einmal durch die Flüsse aus dem Tian-schan, Kun-lun und den anderen Gebirgen gebracht worden ist, die das Tarimbecken umrahmen.

Sven Hedin berichtet von dem eigenartigen Vorkommen zahlreicher, sehr großer Fische im Nordteile des seit 1921 neu gebildeten Lop-nor und spricht seine Verwunderung darüber aus, auf welche Weise sich diese großen Fische ernähren mögen.[16]

Beim Austrocknen der großen Wasserflächen und der Versandung der Flachseen am Ende des Tarim, des Kontsche-darja, des Tschertschen-darja und der anderen Flußläufe, die sich in das Tarimbecken ergießen, werden naturgemäß die Fische in die immer kleiner werdenden Wasserflächen zusammengedrängt. Schließlich kommt der Augenblick, da diese Tiere verenden müssen. Die Sonne dörrt die Leichen aus und sie bleiben an Ort und Stelle fast unversehrt liegen, bis sie von den Sandstürmen mit Sand und Staub zugedeckt werden.

So ist es zu erklären, daß sich z. B. bei Aroküllа in der Nähe von Dorpat die riesigen Vertreter der Arthrodiren (die Arten der Gattungen *Heterosteus* und *Homosteus*) dicht nebeneinander auf verhältnismäßig sehr engem Raume in den lockeren hellen Sanden des Old Red gefunden haben. Das sind die Überreste von Fischen, die beim Austrocknen von Gewässern sich immer enger zusammendrängten, bis sie vom Tode ereilt wurden. Es sind ähnliche Vorgänge gewesen, wie sie sich beim Austrocknen jener Pfützen und Lachen abgespielt haben, in denen die vielen, dicht gedrängt nebeneinander liegenden, gut erhaltenen Exemplare des *Semionotus capensis* in den Stormbergschichten der Triasformation in der Großen Karroo in Südafrika liegen,[17] die ja überhaupt mit den Verhältnissen der Tarimwüste eine gewisse Ähnlichkeit aufweist.

Ebensolche ausgetrocknete schlammige Seen sind uns aus dem Devon dort erhalten geblieben, wo in den letzten Jahren C. Forster-Cooper die großen Aufsammlungen fossiler Fische im Old Red Sandstone des äußersten Nordostens Schottlands durchgeführt hat.[18] Das alles sind Ab-

---

[16] Hedin, Sven: Der wandernde See. Leipzig: F. A. Brockhaus, 2. Aufl., S. 122 (1938).

[17] Abel, O.: Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, S. 98.

Ich hatte seinerzeit daran gedacht, daß die abgebildete Sandsteinplatte (Abb. 45) mit zwölf Leichen des *Semionotus capensis* ein Beweis dafür sei, daß die Tiere als Leichen eingeschwemmt oder lebend ans Ufer geworfen worden sind. Seither bin ich auf Grund vieler vergleichender Studien zu der Überzeugung gekommen, daß solche Häufungen von Fischen dadurch zu erklären sind, daß die Tiere bei fallendem Wasserspiegel in ein immer kleineres Becken zusammengedrängt werden, bis sie endlich infolge des Sauerstoffmangels des Wassers, dessen zu starker Erwärmung usw. verenden und an Ort und Stelle, wo sie verendet sind, auch fossil werden.

[18] Eine sehr eingehende Übersicht der Fischfauna des Old Red Sandstone in Nord-Schottland, sowie auf den Orkney- und Shetlandinseln hat T. S. Westoll gegeben („The Old Red Sandstone Fishes of the North of Scotland, Particularly of Orkney and Shetland.“ Proceedings of the Geologists Association 48, Part I, p. 13—45. London 1937.)

lagerungen aus ausgetrockneten Wüstengewässern, die zu gewissen Zeiträumen eine reiche Fischfauna beherbergten, bis durch eine Verlagerung der diese Landseen speisenden Flüsse eine Verlandung der Wasserflächen eintrat.

Aus diesen Verhältnissen, wie sie uns die Tarimwüste heute zeigt, erklärt sich aber auch eine ganze Reihe weiterer Erscheinungen, die aus der Analyse des Alten Roten Sandsteins zu entnehmen sind. Ein von Gebirgen, zum Teil sogar wahrscheinlich von Hochgebirgen umgebenes sehr weites Gebiet, das an Ausdehnung die riesigen zentralasiatischen Wüsten der Gegenwart noch übertroffen hat, war ein abflußloses Becken, so wie heute das Becken des Lop-nor und des Kara-koschun sowie der vielen kleinen Schilfsümpfe und Seen in dieser flachen Sandwüste. Flüsse strömten in dieses „Alte Rote Nordland" ein, in denen sich viele Fische aufhielten. Früher haben wir nicht verstanden, was für eine sonderbare Anpassung an die Lebensweise in den „Schulterorganen" der *Antiarchi* zu erblicken ist,[19] die sich wahrscheinlich als Einrichtungen darstellen, die den Tieren das Festhalten an Wasserpflanzen in einem verhältnismäßig rasch strömenden Gewässer ermöglichten, wie dies bei gewissen

---

In dieser Studie hat WESTOLL (S. 32ff.) in dem Abschnitte: „Environment and Habits of the Fishes" die Frage des Lebensraumes des mittleren und des oberen Old Red Schottlands in einer Richtung erörtert, die meiner Auffassung von dem Charakter des alten Roten Nordlands als einer Wüste vom Charakter der heutigen Tarimwüste mit den wandernden Seen sehr nahe kommt, obwohl er diesen Vergleich mit der großen Wüste Zentralasiens nicht gemacht hat. Indessen ist es für meine Ansicht eine sehr wertvolle Bestätigung, daß er von einem „Rhythmus" in den Ablagerungen spricht, der weitgehend an die rhythmische Verlagerung des Lop-nor erinnert, über die SVEN HEDIN berichtet hat. Ferner ist der obere Abschluß einer solchen rhythmisch verlaufenden Schichtserie mit den merkwürdigen „nodule-beds", die aus den „rolled mud-balls" bestehen, sowie das abschließende „sun-cracked bed" eine überraschende Übereinstimmung mit den ostturkestanischen „Jardangs", von denen SVEN HEDIN berichtet.

[19] Die Stellung der Schulterorgane (die ich seinerzeit als „Seitenorgane" bezeichnet hatte, was zu Verwechslungen und Mißverständnissen geführt hat), hat WALTER GROSS in seiner eingehenden Studie (*Asterolepis ornata* EICHW. und das *Antiarchi*-Problem. Palaeontographica **75**, S. 1—62, 1931) endgültig aufgeklärt. Er hat das „Schulterorgan" Arthropterygium genannt (l. c., S. 52). Daß dieser Apparat (GROSS wendet sich gegen die Anwendung der Bezeichnung des Gebildes als „Organ") nichts mit Rudern und ebensowenig etwas mit Stützen auf dem Boden der Gewässer, aber auch nichts mit der Funktion als Waffe zu tun hat, dürfte nunmehr endgültig festgestellt sein. Ich hatte seinerzeit (Verh. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien **57**, S. 168, 1907) an eine Funktion als Greiforgan gedacht, aber die von mir vermutete Stellung ist, wie GROSS gezeigt hat, unmöglich. Daher ist die von mir jetzt angenommene Funktion des Arthropterygiums wohl die einzig mögliche Erklärung (ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 322. Berlin: Deutscher Verlag, 1939.)

südamerikanischen Siluriden der Fall ist. Aber es ist trotzdem nicht wahrscheinlich, daß die Gesteine des Old Red in ihrer Hauptmasse als fluviatile Ablagerungen anzusehen sind, als Gesteine, die sich in Überschwemmungsgebieten gebildet haben sollen, wie dies JOSEPH BARRELL nachzuweisen bemüht war. Das ist sicher ebensowenig der Fall gewesen wie bei den sich heute in der Tarimwüste bildenden Ablagerungen, denn die Flußläufe und deren Sedimente, ja selbst die große Fläche des Lop-nor nehmen im Vergleiche zu der Ausdehnung der Tarimwüste nur einen verschwindend kleinen Raum ein und die graugelben und rötlichen Wüstensande der weiten Flächen der Tarimwüste sind äolische und nicht fluviatile Ablagerungen. Genau dasselbe ist aber wahrscheinlich auch in der weiten Wüste des Alten Roten Nordlands der Fall gewesen, in dem die roten Sande des Old Red weitaus die Hauptrolle spielen, während die fischreichen dunkleren, tonigen Sedimente daneben von untergeordneter Bedeutung sind.

Nun erklärt sich auch bis in die letzten Einzelheiten die ausgezeichnete Erhaltung der Fischskelette in diesen dunklen Schiefern des Old Red im Gegensatz zu dem Vorkommen in den roten und weißen Dünensanden in Gestalt von windverblasenen Panzerfragmenten. Diese Sandmassen des Old Red sind niemals der Aufenthaltsort der Panzerfische gewesen.

Die großen, schwer gepanzerten Arthrodiren haben, wie aus dem Charakter ihrer Brechscherengebisse hervorgeht, wahrscheinlich von den gepanzerten Merostomen gelebt, die sich im gleichen Lebensraum aufhielten. Neben diesen dürften aber auch andere gepanzerte Tiere ihre Nahrung gebildet haben, die sie, wie die Untersuchungen von EUGEN GEUENICH gezeigt haben, vom Boden der Gewässer aufgenommen haben müssen.[20]

Die starke Panzerung der ältesten Wirbeltiere steht nach ALFRED S. ROMER[21] in Zusammenhang mit dem Vorhandensein gefährlicher Gegner, als die für die Fische in erster Linie die gepanzerten Merostomen in Betracht kamen. Die Eurypteriden sind räuberische Arthropoden gewesen und manche unter ihnen, wie der im Unterdevon Schottlands häufige *Pterygotus anglicus*, der Mannslänge (180 cm) erreichte, sind als wahre Riesen zu bezeichnen. Indessen haben sich im Laufe der mittleren und der oberen Devonzeit die Panzerfische nicht nur durchzusetzen verstanden, sondern sind selbst zu gewaltiger Körpergröße herangewachsen, wie die Riesenpanzerfische *Heterosteus*, *Homosteus*, *Titanichthys*, *Dinichthys* usf.[22] zeigen, während die Merostomen zu dieser Zeit bereits in ausgesprochenem Niedergang waren.

---

[20] GEUENICH, EUGEN: Paläobiologische Studien an Arthrodiren. Palaeobiologica 8, H. 1, S. 10—29.

[21] ROMER, ALFRED S.: Eurypterid Influence on Vertebrate History. Science 78, Nr. 2015, p. 114—117. August 11, 1933.

[22] Von den vielen, diese Panzerfische betreffenden Studien nenne ich nur

ROMER hat die Auffassung abgelehnt, daß die Panzerung der ältesten Fische irgendetwas mit dem Aufenthalt in rasch fließenden Gewässern zu tun haben könnte. Indessen mag in diesem Zusammenhange doch darauf hingewiesen werden, daß sich bei den Siluriden Südamerikas auffallend viele gepanzerte Formen, wie die aus den nackten Welsen hervorgegangenen und sekundär gepanzerten Loricariiden[23] finden, die besonders in Stromschnellen der Andengewässer anzutreffen sind. Schon vor längerer Zeit habe ich auf die merkwürdige Ähnlichkeit eines südamerikanischen Panzerwelses aus der Unterfamilie der *Hypophthalminae*, *Auchenipterus magdalenae*, mit *Cephalaspis* hingewiesen;[24] ich möchte

---

die folgenden: ANDERSSON STENSIÖ, ERIK: On the Head of the Macropetalichthyids, etc. Field Museum of Natural History, Publication 232, Geol. Ser. **4**, Nr. 4, p. 87—197, Pl. XIX—XXXI. Chicago, U. S. A., Oct. 1925; HEINTZ, ANATOL: Eine neue Rekonstruktion von *Heterostius* ASM. Sitz.-Ber. d. Naturforscher-Ges. bei der Universität Tartu (Dorpat) **36**, H. 3—4, S. 3—7 (Sep.-Abd.) (1930); A New Reconstruction of Dinichthys. American Museum Novitates, Nr. 457. New York, Feb. 11, 1931; Untersuchungen über den Bau der Arthrodira. Acta Zoologica, Stockholm **12**, 225—239; Revision of the Estonian Arthrodira. Part I. Family *Homostiidae* JAEKEL. Eesti Loodusteaduse Arhiivist, I. seeria, X köide, 4 vihk, Tartu (Dorpat), p. 1—115, Plate I—XXIII (1933).

[23] DOLLO, LOUIS: Poissons. Expédition Antarctique Belge, p. 139. Anvers 1904.

[24] ABEL, O.: Paläobiologie der Wirbeltiere, l. c., S. 433, Fig. 313.

Diese Ähnlichkeit ist schon dem großen englischen Morphologen TH. H. HUXLEY nicht entgangen, wie aus seinen Bemerkungen auf S. 29 seiner Abhandlung hervorgeht: „Preliminary Essay upon the Systematic Arrangement of the Fishes of the Devonian Epoch.“ — Memoirs Geol. Survey of the United Kingdom. — Decade X, London 1861, pag. 1—40. — HUXLEY hatte sogar daran gedacht, daß *Clarias* das Verständnis für die Organisation von *Coccosteus* geben könnte, ebenso die anderen südamerikanischen Panzerwelsgattungen *Bagrus*, *Arius* usw. (l. c., pag. 33). Indessen legte er sich doch die Frage vor, ob diese weitgehenden Ähnlichkeiten nicht nur äußerliche seien (l. c., pag. 36). Daher stellte HUXLEY die Cephalaspidae doch als eine „very distinct family“ zu den Chondrostei.

Über die gepanzerten Loricariidae vgl. die Monographie von C. TATE REGAN in den Transactions der Zool. Soc. London, Vol. XVII., Part III., No. 1, pag. 191—324, Pl. IX—XXI, October 1904.

Aus älterer Zeit sind namentlich die Abhandlungen von F. STEINDACHNER wichtig, obgleich sie leider nicht die geringsten Mitteilungen über die Lebensweise und den Aufenthaltsort der von ihm beschriebenen südamerikanischen Panzerwelse enthalten und sich auf eine bloße systematische Beschreibung und Abbildung der äußeren Körpergestalt dieser Fische beschränken (z. B. STEINDACHNER, F.: Zur Fischfauna des Magdalenenstromes. — Denkschr. math.-nat. Klasse d. K. Akad. d. Wiss. Wien, 39., 1879, pag. 19—72. Weiter ist zu vergleichen: R. KNER und F. STEINDACHNER in den Denkschriften d. Bayer. Akad. d. Wiss. München, 1866.

Beachtenswert ist die Tatsache, daß bei den Männchen der gepanzerten Loricariiden die Brustflossenstacheln stärker entwickelt sind als bei den

heute noch weiter gehen und die Vermutung aussprechen, daß dieser Anpassungstypus der Cephalaspiden ebenso wie jener der südamerikanischen Panzerwelse in schnellfließenden Gebirgsbächen der Gebirge entstanden ist, die ihre Gewässer in die weiten wüstenartigen Ebenen vom Charakter der heutigen Tarimwüste ergossen haben und daß diese Gruppe von Wirbeltieren keineswegs mariner, sondern ausgesprochen kontinentaler Herkunft ist.

In diesem Zusammenhange möchte ich an die Beobachtung DARWINS[25] über den „Armado" genannten Panzerwels aus dem Uruguayfluß erinnern, der die Fähigkeit besitzt, sowohl mit dem starken Stachel seiner Brustflossen wie mit dem seiner Rückenflosse irgendeinen Gegenstand, „so die Platte eines Ruders oder die Angelleine festzuhalten" Diese Fähigkeit eines die Stromschnellen der südamerikanischen Gewässer bewohnenden Panzerwelses, der in seiner Gesamtgestalt einem Cephalaspiden auffallend gleicht, erklärt vielleicht auch am ehesten die Funktion der eigentümlichen „Schulterorgane" oder „Arthropterygien" der Asterolepiden wie der Spinalia der ältesten Arthrodiren, während bei den höher spezialisierten Arthrodiren diese Stacheln wahrscheinlich infolge der Besiedelung anderer Lebensstätten und der damit verbundenen Funktionsänderung verkümmerten und allmählich verloren gingen. Die Gestalt, Lage und Bestachelung der Spinalia bei *Lunaspis heroldi*, einem unterdevonischen Arthrodiren aus den Dachschiefern von Gemünden und Bundenbach im Hunsrück (Rheinland)[26] ist so ähnlich dem Aussehen des Brustflossenstachels eines südamerikanischen Panzerwelses *(Auchenipterus magdalenae)* aus dem Magdalenenstrom in Columbia, daß es schwer ist, bei einer so weitgehenden Ähnlichkeit nicht an eine konvergente Anpassung zu denken. Das gleiche gilt auch für die anderen *Acanthaspida* wie *Jaekelaspis*, *Arctaspis*, *Monaspis*, *Huginaspis* usw.,[27]

Weibchen (C. TATE REGAN, l. c., 1904, pag. 198—199, z. B. bei Plecostomus spinosissimus).

Über den Aufenthaltsort der Loricariiden vgl. besonders EIGENMANN, CARL H.: The Fish Fauna of the Cordillera of Bogota. — Journal Acad. Sciences Washington, X., No. 16. pag. 463, 1920. — The Nature and Origin of the Fishes of the Pacific Slope of Ecuador, Peru and Chili. — Proceed. Amer. Philos. Soc., LX., No. 4., pag. 503—523, Pl. VIII—X, 1921.

[25] DARWIN, CHARLES: Reise eines Naturforschers um die Welt (deutsche Ausgabe), S. 155 (Bericht vom 12. Okt. 1833). Stuttgart 1885.

[26] BROILI, F.: Acanthaspiden aus dem rheinischen Unterdevon. Sitz.-Ber. Bayer. Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., S. 143—161 (1929).; Neue Beobachtungen an *Lunaspis*. Ebenda, S. 47—51 (1930).

[27] HEINTZ, ANATOL: Die downtonischen und devonischen Vertebraten von Spitzbergen, II. *Acanthaspida*. Skrifter om Svalbard og Ishavet. Nr. 22, Oslo 1929. Nachtrag, ebenda, Nr. 23. Oslo 1929; Revision of the Structure of *Coccosteus decipiens* AG. Norsk geologisk tidsskrift **12**, 291—313 (1931); Some Remarks about the Structure of *Phlyctaenaspis acadica* WHITEAVES.

die durch die Untersuchungen von ANATOL HEINTZ in den letzten Jahren genauer bekannt geworden sind und zeigen, daß schon im Unterdevon bei den ältesten bekannten Arthrodiren die oft stark bezahnten Seitenstachel vorhanden gewesen sind, die „Spinalia", lange, hohle Stachel, die mit den angrenzenden Rumpfpanzerplatten fest verwachsen erscheinen. Bei dem mitteldevonischen *Coccosteus* sind diese Spinalia zwar frei beweglich, aber verkümmert. Von der Funktion eines „Ruderorgans", wie O. JAEKEL seinerzeit vermutet hatte,[28] kann allerdings nicht die Rede sein.

Nicht nur die Cephalaspiden,[29] sondern auch die einem ganz anderen Stamme angehörenden Arthrodiren haben so große Ähnlichkeiten mit den südamerikanischen Panzerwelsen aufzuweisen, daß wir berechtigt sind, konvergente Anpassungen an dieselbe Lebensweise anzunehmen. Freilich erscheint zunächst die Vorstellung schwierig, sowohl in den Cephalaspiden als auch in den Arthrodiren Fische zu erblicken, deren Anpassungen auf das Leben in reißenden Gebirgsflüssen weisen, während sie uns aus den Ablagerungen des Old Red Sandstone und zum Teil aus rein marinen Ablagerungen, wie z. B. aus den schwarzen Bundenbacher Schiefern bekannt geworden sind.

Wenn wir aber überlegen, daß die Umrahmung des „Alten Roten Nordlands" von hohen Gebirgen gebildet gewesen sein muß, von denen wir das Caledonische Gebirge am klarsten in Beziehung zum Alten Roten Nordland erkennen können, und wenn wir bedenken, daß auch das Tarimbecken im Norden vom Tien-schan und im Süden vom Kun-lun und Altintagh begrenzt wird, Bergketten, von denen zahlreiche Gebirgsbäche und Bergflüsse in das Tarimbecken einfließen, so können wir uns leicht vorstellen, daß Fische, die ursprünglich in solchen Gewässern des caledonischen Gebirges beheimatet waren, auch in die Flüsse und Seen der Niederungen des weiten wüstenartigen Gebietes gelangten, in dem die viele tausend Meter mächtigen Schichten des Old Red Sandstone abgelagert wurden. Da ein Teil des Alten Roten Nordlands im Süden an das Meer

---

Ebenda **14**, 127—144 (1933); How the Fishes Learned to Swim. Smithsonian Report for 1934, p. 223—245; Notes on Arthrodira. Norsk geol. tidsskrift **18**, 1—27 (1938). Hier ist durch eine Nebeneinanderstellung der Rekonstruktionen der Ventralansichten von *Jaekelaspis* und *Coccosteus* die Reduktion der Spinalia, die bei *Jaekelaspis* noch sehr groß, bei *Coccosteus* aber sehr klein sind, besonders deutlich gemacht; im umgekehrten Verhältnis steht die Ausbildung der Brustflossen, die bei *Jaekelaspis* noch sehr klein, bei *Coccosteus* aber schon sehr groß sind; WATSON, D. M. S.: The Interpretation of Arthrodires. Proc. Zool. Soc., p. 437—464. London 1934.

[28] JAEKEL, OTTO: Neue Wirbeltierfunde aus dem Devon von Wildungen. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, S. 73—85. Berlin 1906.

[29] ANDERSSON STENSIÖ, ERIK: The Cephalaspids of Great Britain. British Mus. Nat. Hist. London 1932.

herangereicht haben muß, wo sich in Südwales in der unteren Devonzeit Lagunen und Deltabildungen ausgebreitet zu haben scheinen, wie heute allgemein angenommen wird — JOHANNES WALTHER hat diese Gebiete mit den Terigebieten in Südindien verglichen, wo die breite Küstenzone von Wanderdünen karminroter Sande bedeckt wird, die bis 60 m hoch werden — läßt sich ohne weiteres annehmen, daß hier die Möglichkeit bestanden haben muß, daß die aus den Gebirgsflüssen des caledonischen Gebirges ausgewanderten, in die flachen Wüstengebiete des Alten Roten Nordlands gelangten und dort heimisch gewordenen Panzerfische, in erster Linie die Arthrodiren, auch in das Meer gelangten und sich dort hoch differenzierten, wie die Panzerfischfauna aus dem Devon von Wildungen beweist. Die *Antiarchi* sind dagegen im Meere nie recht heimisch geworden, was daraus zu entnehmen ist, daß sie sich zwar in großer Zahl im mittleren und oberen Old Red, aber nur sehr selten in marinen Ablagerungen dieser Zeit gefunden haben.

So stellt sich die Fischfauna des Old Red Sandstone als eine rein kontinentale dar, die, was die Panzerfische aus den Gruppen der Cephalaspiden und der Arthrodiren anbetrifft, wahrscheinlich in den Bergflüssen jener Gebirgsketten entstand, von denen die Gewässer in das Wüstenland des Old Red Sandstone herabgeflossen sind.

In den Gewässern dieses Wüstengebietes haben sich allerdings außer den genannten gepanzerten Fischen auch die ältesten uns bekannten Teleostomen aufgehalten, die uns in Gestalt der Crossopterygier und der Dipneusten des Old Red entgegentreten. Daneben haben aber auch die eigentümlichen Acanthodier mit ihren planktonophagen Anpassungen[30] sowie einzelne echte Acanthopterygier *(Cheirolepis)* in den Stromness Beds und vielleicht auch in den Rousay Beds auf den Orkneyinseln, in

---

[30] Das Vorhandensein von Filterapparaten im Kiemenkorb der Acanthodier, die als eine Reuse für Planktontiere wirkten, ist von D. M. S. WATSON im Jahre 1937 nachgewiesen worden (The Acanthodian Fishes. Philosoph. Transactions, Roy. Soc., London, Ser. B., Nr. 549, p. 49—146).

Bei einem unter dem Namen *Gnathodus integer* beschriebenen Fisch aus dem Oberkarbon von Hemer wurden von HERMANN SCHMIDT gleichfalls Kiemenfilter beobachtet und gezeigt, daß diese Reusen nicht anderes sind als die „Conodonten". (Conodontenfunde in ursprünglichem Zusammenhang. Paläont. Z. **16**, 76—85, 1934.)

Bei *Coelacanthus lepturus* beobachtete F. DEMANET ebenfalls einen solchen Filterapparat. (Filtering Appendices on the Branchial Arches of Coelacanthus lepturus Agassiz. Geological Magazine, Vol. **76**, 215—219, May 1939.)

Die Acanthodier haben in den Gewässern des Alten Roten Nordlands genau dieselbe Rolle gespielt wie der planktonfressende *Pelecus cultratus* in den langsamer fließenden und daher planktonreicheren Flüssen Zentralasiens. Über die Rolle von *Pelecus cultratus* vgl. die oben zitierte Abhandlung von V. NIKOLSKI (J. Ecology, II, p. 266—281. London 1933).

Achanarras in Nordschottland und im Moray Firth, und *Stegotrachelus finlayi* WOODW. and WHITE) in den Brindister Flags im Mittel-Old-Red von Exnaboe auf den Shetlandsinseln) gelebt.

Die Herkunft der genannten Acanthopterygier ist noch nicht aufgeklärt. Es scheint jedoch, daß auch sie nicht aus dem Meere gekommen sind, sondern in festländischen Gewässern ihren Ursprung genommen haben. Überhaupt hat sich in den letzten Jahren immer mehr die Überzeugung Bahn gebrochen, daß die Wirbeltiere überhaupt nicht, wie man früher gemeint hat, im Meere, sondern in festländischen, süßen Gewässern entstanden sind. Diese Theorie ist zuerst vor vierzig Jahren von THOMAS CHROWDER CHAMBERLIN[31] in einer lange Zeit nicht in ihrer Bedeutung gewürdigten Schrift dargelegt worden. Der ausgezeichnete nordamerikanische Forscher JOSEPH BARRELL hat sich dieser Auffassung angeschlossen[32] und gezeigt, daß auch die Acanthodier und die Elasmobranchier ursprünglich festländische Süßwasserfische gewesen sein müssen, die erst später die Meere erobert haben.

In letzter Zeit hat sich auch ALFRED S. ROMER[33] in demselben Sinne geäußert.[34]

---

[31] CHAMBERLIN, THOMAS C.: On the Habitat of the Early Vertebrates. J. Geology, Vol. 8, 400—412 (1900).

[32] BARRELL, JOSEPH: Influence of Silurian-Devonian Climates on the Rise of Air-Breathing Vertebrates. Bull. Geol. Soc. Amer., Vol. 27, 388 (1916): „It is shown to be probable that fishes arose in land waters. As such they constituted primarily a river fauna. The fossil record, as known at present, shows that about the middle of Ordovician time fragments of armored fishes were occasionally drifted out to sea and worn by waves and currents. . . .Not until the beginning of the Middle Devonian, as powerful sharks and arthrodires, did the fishes first really begin to conquer the ocean and its former rulers."

[33] ROMER, ALFRED S.: Eurypterid Influence on Vertebrate History. Science, August 11, 1933, 78, Nr. 2015, p. 114—117.

[34] Diese Überlegungen rücken aber überhaupt den Bereich der festländischen Gewässer in ihrer Bedeutung für die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere in ein anderes Licht, als wir es bisher zu sehen gewohnt waren. Wir haben in manchen Fällen auch dort, wo die Zusammenhänge ziemlich klar zutage liegen, die Bedeutung der festländischen Gewässer als Lebensräume unterschätzt. Man hat meist davon gesprochen, daß sich die beiden noch aus dem Paläozoikum überlebenden Crossopterygiergattungen *Polypterus* und *Calamoichthys* als Relikte in die afrikanischen Flüsse „gerettet" hätten und daß die merkwürdige, blinde *Platanista gangetica* aus dem Ganges, *Stenodelphis* aus dem Rio de La Plata, *Inia* aus dem Amazonas und *Lipotes* aus China (erst 1918 beschrieben) die letzten versprengten Reste eines im Miozän noch marin gewesenen Stammes der Odontoceten seien, der sich in die Flüsse „zurückgezogen" und dort ein „Asyl" gefunden hätte. Bei sorgfältigerer Analyse stellt sich jedoch heraus, daß diese altertümlichen Zahnwale mit den extrem verlängerten Schnauzen den ausgesprochenen Gavialtypus der Krokodile repräsentieren, der uns ja nicht nur bei diesen fluviatilen Krokodilen, sondern auch bei den ausgestorbenen Parasuchiern der Trias-

Diese Betrachtungen und Erwägungen über die biologische Bedeutung des „Alten Roten Nordlands", die wir angestellt hatten, um an diesem Beispiel das erdgeschichtlich hohe Alter eines Lebensraumes und seiner Lebensmöglichkeiten zu zeigen, haben uns schon jetzt einen Einblick in die Bedeutung gewisser wüstenartiger Lebensräume für die Lebensgeschichte gegeben, eine Bedeutung, die größer zu sein scheint als die mancher von reicher Vegetation und Tierwelt erfüllter Lebensräume tropischer Zonen, die früher so oft als die Geburtsstätten allen festländischen Lebens angesehen worden sind.

Die Ausnutzung der Lebensräume.

Wenn man sich einerseits nur mit der Frage der Besiedlung der Lebensräume durch die Lebensgemeinschaften der Gegenwart oder anderseits nur mit der Frage nach der Tatsache der Besiedlung der vorzeitlichen Lebensräume beschäftigt, ohne sich die Frage nach dem Grade der Ausnutzung der Lebensräume durch die Lebewesen vorzulegen, kann man leicht zu der Meinung verführt werden, daß jeweils in irgendeiner Zeit der Erdgeschichte, sowohl heute als in der Vorzeit, die auf der Erde verfügbaren Lebensräume voll ausgenutzt sind oder gewesen sind.

Wenn man einem Neobiologen die Frage vorlegt, wie er sich zu dem Problem der vollständigen oder unvollständigen Ausnutzung der heutigen Lebensräume stellt, so wird er, wie mich die Erfahrung gelehrt hat, zunächst von einer solchen Fragestellung betroffen sein, dann aber vielleicht erklären, daß man kaum in der Lage sei, etwas über den heutigen Zustand auszusagen. Umso skeptischer wird sich der Gefragte verhalten, wenn ihm die Frage vorgelegt wird, wie dieses Problem hinsichtlich der vorzeitlichen Lebensräume zu beantworten sei.

Trotzdem ist es möglich, in beiden Fällen eine befriedigende Antwort zunächst auf die prinzipielle Frage zu finden. Freilich sind wir derzeit noch nicht in der Lage, in allen Fällen eine zuverlässige Antwort geben zu können.

Wir wissen ja aus zahlreichen Einzelbeispielen, daß zu gewissen Zeiten Einwanderer aus anderen Lebensgebieten in einen Lebensraum eindringen und sich in diesem so ausbreiten, daß die erbeingesessenen Arten aus ihren Wohnsitzen verdrängt, ihrerseits zur Auswanderung veranlaßt und in vielen Fällen von den Eindringlingen vernichtet werden, wenn es ihnen nicht gelingt, sich der Eindringlinge durch erfolgreichen Kampf zu erwehren.

---

formation (*Mystriosuchus* usw.) und der Rhynchocephaliergattung *Champsosaurus* entgegentritt, die ausnahmslos Süßwasserbewohner und nicht Meerestiere gewesen sind. Daraus ergibt sich wohl auch für die langschnauzigen Odontoceten die Wahrscheinlichkeit einer Entstehung in Gewässern des Festlandes.

Diese Fälle gehören nicht in den Kreis der Frage, ob ein Lebensraum jeweils voll oder ungenügend oder gar nicht ausgenutzt erscheint, denn er war ja von den erbeingesessenen Arten besiedelt, als der Einbruch der Eindringlinge erfolgte. Hier handelt es sich um eine Verdrängung aus einem schon ausgenutzt gewesenen Teil eines Lebensraumes und um die bereits vorhanden gewesene Auswertung einer bestimmten Lebensmöglichkeit, wenn eine eingesessene Art durch eine andere verdrängt und abgelöst wird. Etwas anderes liegt jedoch vor, wenn sich eine eingewanderte Art oder Artengruppe in einem Lebensraum ausbreitet, in dem bestimmte Lebensmöglichkeiten wenig oder gar nicht ausgenutzt gewesen sind.

Ein solcher Fall liegt bei dem sogenannten Porto Santo-Kaninchen vor. Auf der wahrscheinlich 1413 entdeckten Insel Porto Santo bei Madeira wurden (wahrscheinlich 1418 oder 1419) von J. GONZALES ZARCO Hauskaninchen auf der Insel ausgesetzt, auf der sich bisher weder ein Raubtier noch irgend ein Landtier aufgehalten hatte. 37 Jahre später hatten sich die Nachkommen der wenigen ausgesetzten Kaninchen ins Ungeheure vermehrt. DARWIN hat diesen Kaninchen von Porto Santo besondere Aufmerksamkeit geschenkt und die Frage der Beziehungen zu der Ausgangsform und der Stammform untersucht.[35]

Hier liegt ohne Zweifel die Eroberung eines vor der Aussetzung der Kaninchen unausgenutzt gewesenen Lebensraumes vor.

Noch krasser ist diese Erscheinung bei der katastrophalen Vermehrung der in Australien und Neuseeland zwecks Schaffung eines „Jagdwildes" ausgesetzten europäischen Wildkaninchen, die zu einer großen Gefahr für die australischen Ansiedlungen geworden sind. Sie haben sich ungeheuer vermehrt und einen Lebensraum erobert, aus dem sie, soweit wir dies heute feststellen können, zunächst keine australische eingeborene Säugetierart verdrängt haben. Auch hier liegt also die Tatsache vor, daß ein Lebensraum, der schon vor der Aussetzung der europäischen Wildkaninchen eine ausreichende Lebensmöglichkeit für Säugetiere mit einer kaninchenartigen Lebensweise abgegeben hätte, faktisch unausgenutzt war und leer stand.

Unter den kleineren australischen Beuteltieren sind einige Arten vorhanden, die sich mit den Kaninchen in ihrer Lebensweise durchaus vergleichen lassen, wie z. B. *Peragale lagotis*, der Ohrenbeuteldachs, der ja auch das „Kaninchenbandikut" genannt worden ist, oder die gleichfalls etwa kaninchengroße Opossumratte *Bettongia penicillata*, die zu den sehr wenigen Beuteltieren gehören, die sich unterirdische Höhlen in das Erdreich graben. Obwohl jedoch die letztgenannte Art über ganz Australien verbreitet ist, so hat sie doch niemals eine so ungeheure Häufigkeit er-

---

[35] DARWIN, CHARLES: Das Variieren der Tiere und Pflanzen, I. Bd. (deutsche Übersetzung von VICTOR CARUS), S. 123ff. Stuttgart 1886.

reicht wie das heute überall in Australien sich behauptende Wildkaninchen. Auf den Sandflächen und Sandhügeln Südwestaustraliens ist eine andere Art der Gattung *Bettongia*, *B. lesueuri*, die in ihren Lebensgewohnheiten dem Kaninchen weitgehend gleicht, häufig. Trotzdem hat sie weite Räume in Australien, in denen sich das europäische Wildkaninchen zu ungeheuren Massen vermehrt hat, unausgenutzt gelassen. Dieser Lebensraum ist also vom Kaninchen nicht durch Verdrängung eines erbeingesessenen Beuteltiers erobert, sondern ohne Konkurrenzkampf besetzt worden.

Merkwürdigerweise sind die Nachkommen der im Jahre 1859 durch Autin im Basseon Park bei Geelong im Staate Victoria ausgesetzten Kaninchen zu Tieren geworden, die nicht mehr so viel graben wie ihre europäischen Ahnen, sondern ausgesprochene Klettertiere darstellen. Hierbei sind die Läufe schlanker, dünner und schärfer bekrallt geworden, wie Tegetmeyer schon im Jahre 1888 in den Proceedings der Zoological Society in London berichtet hat. Sonderbarerweise haben die Kaninchen an manchen Orten Australiens die Gewohnheit aufgegeben, sich unterirdische Baue anzulegen; sie werfen ihre Jungen in oberirdischen flachen Nestern, was mit dem allmählichen Aufgeben der ursprünglichen grabenden Lebensweise zusammenhängt.

Ebenso drastisch wie dieser Fall zeigt die Eroberung weiter Räume in Australien und Afrika durch die aus Südamerika stammenden Opuntien, daß diese Kaktaceen Lebensräume auszunutzen verstehen, die vor ihrer Einschleppung unausgenutzt gestanden sind. Freilich kann man beispielsweise in den Gebirgen Südafrikas sehen, daß die Opuntien sich nicht allein mit dem vor ihrer Ansiedlung unausgenützt gewesenen Raume begnügen, sondern sich auch nach allen Seiten hin ausdehnen und dabei die einheimischen südafrikanischen Pflanzen verdrängen; aber diese Seite des Problems interessiert uns nicht in diesem Zusammenhange. Das Wesentliche ist und bleibt, daß an vielen Orten Lebensmöglichkeiten nicht ausgenutzt werden und daß somit auch heute noch Lebensräume entweder ganz oder zum Teil unausgenutzt sind.

Es ist klar, daß wir das gleiche auch für die Lebensräume der Vorzeit annehmen müssen, denn es ist nicht einzusehen, warum ein Gesetz, das für die Besiedlung der heutigen Lebensräume gilt, nicht in genau derselben Weise auch für die Vergangenheit der Erdgeschichte bestanden haben sollte. So werden wir uns an die Vorstellung gewöhnen müssen, daß auch in der Vorzeit manche Räume voll ausgenutzt, andere nur zum Teil ausgewertet und manche überhaupt unausgenutzt und leer gestanden sind.

Wir brauchen hierbei nur an die in der Gegenwart so weit verbreiteten Grasebenen zu denken, die seit dem Beginne der Tertiärzeit eine so große Rolle gespielt und die Entwicklung zahlreicher grasfressender Säugetierstämme ermöglicht haben, eine Entwicklung, die in jenen Zeiten der

Erdgeschichte, in der es noch keine Gramineen und damit die Möglichkeit der Bildung von Grasfluren gab, noch nicht möglich war.

Die Lebensmöglichkeiten für die Entstehung von Pflanzenformationen, wie sie heute durch die Grasfluren der Prärien, der Pampas, der Llanos, der Steppen, des Süßveldes in Südafrika usw. vertreten sind, haben zweifellos auch in älteren Formationen als der Tertiärzeit bestanden. Aber welche Pflanzen haben diese Fluren besiedelt? Waren sie von konvergent angepaßten Kryptogamen besiedelt oder waren sie Ödland?

Es ist wahrscheinlich, daß diese zweifellos vorhanden gewesenen großen und weiten Ebenen der früheren Formationen keine Vegetation wie die jetzigen Grasfluren trugen und daß diese erst im Alttertiär entstanden sind, worauf schon vor langen Jahren der Paläobotaniker Graf SAPORTA aufmerksam gemacht hat, wie einer Mitteilung des Paläontologen ALBERT GAUDRY an WOLDEMAR KOWALEVSKY zu entnehmen ist.[36]

Daß weite, wüstenartige Ebenen in der Kreideformation, Juraformation, Triasformation, ja im Perm und noch weit früher vorhanden gewesen sein müssen, geht aus dem Vorhandensein zahlreicher bipeder, springender, schreitender und laufender Dinosaurier aus ganz verschiedenen Stämmen hervor. Diese Bipedie, die zur Ausbildung von bipeden Reptilien von ausgesprochenem Känguruhtypus geführt hat, ist nur im ebenen Trockenland möglich, das in späterer Zeit zu einer Grasflur geworden wäre, vor dem Auftreten der Gramineen oder sagen wir, Grasflurenbildnern aber unausgenutzt gewesen sein muß, denn die vielen herbivoren bipeden Dinosaurier zeigen keine ausgesprochenen Anpassungen des Gebisses an Gramineennahrung.[37] So ist es also wahrscheinlich,

---

[36] KOWALEVSKY, WOLDEMAR: Monographie der Gattung *Anthracotherium* CUV. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Hufthiere. Palaeontographica (N. F.) **22**, 276 (1874).

„Als den Hauptgrund dieser merkwürdigen Modifikation der Zähne müssen wir freilich die Anpassung an die Eigenthümlichkeiten der Ernährung bezeichnen und in dieser Hinsicht haben sich alle großen Gruppen der Ungulaten stark specialisirt. Wahrscheinlich waren es die Veränderungen, denen die Pflanzenwelt im Laufe der geologischen Perioden unterworfen war, welche diesen Nahrungswechsel bedingt haben. Herr Professor GAUDRY hat mir einmal mitgeteilt, daß nach den Untersuchungen des Grafen SAPORTA, dieser letztere zu dem Schlusse gelangte, daß die große Verbreitung der Gramineen erst am Ende der eocänen Periode geschehen ist, und wenn dies wirklich der Fall ist, so ist das Räthsel als gelöst zu betrachten. Ein solches Ereignis, wie das Auftreten der Gramineen, mußte ganz gewaltige Veränderungen in der Thierwelt hervorrufen..."

„Dies wäre freilich eines der großartigsten Beispiele davon, wie die Veränderung der äußeren Bedingungen, welche in diesem Falle durch das Auftreten der Gramineen gegeben wäre, ganz kolossale Umwälzungen im Thierleben hervorrufen kann."

[37] Die Frage der Beschaffenheit des Gebisses und seiner Aufgabe bei den pflanzenfressenden Dinosauriern oder Ornithischiern ist von Baron FRANZ

daß die Ebenen der mesozoischen Epoche, die von bipeden Dinosauriern bewohnt waren, zwar nicht allen Pflanzenwuchses entbehrten, aber wohl vorwiegend einen Vegetationscharakter besessen haben wie etwa manche Gegenden im östlichen Südafrika, wo vereinzelte Cycadeen, deren Vorhandensein beispielsweise aus nordamerikanischen Dinosaurierschichten belegt ist, die Vorherrschaft in einem Gelände wüstenartigen Charakters besaßen und noch besitzen.

Ich habe in früheren Jahren die Meinung vertreten, daß gewisse Lebensräume wie etwa die Hochgebirge, auch in der mesozoischen und paläozoischen Periode eine alpine Flora getragen haben, die freilich nicht von Phanerogamen, sondern von Kryptogamen gebildet worden sein müßte. Ich möchte diese Meinung heute nicht mehr in dieser strikten Form aufrecht halten, sondern die Möglichkeit offen lassen, daß ebenso wie die zahlreichen Ebenen und Fluren dieser früheren Erdperioden, die erst seit dem Alttertiär zu Grasfluren geworden sind, früher aber unausgenutzt waren, auch andere Lebensräume wie etwa die Hochgebirge, nicht notwendigerweise mit Kryptogamen von alpinem Habitus besiedelt gewesen sein müssen, sondern daß es auch möglich ist, daß diese Lebensräume nicht ausgenutzt gewesen sind.

Freilich wird man in diesem Falle sagen können, daß es müßig ist, sich mit solchen einstweilen weder in der einen noch in der anderen Form zu beantwortenden Frage den Kopf zu zerbrechen. Aber es gibt doch eine Anzahl von Fällen, in denen es nicht notwendig ist, sich in Spekulationen zu verlieren, sondern in denen es möglich ist, auf eine präzise gestellte Frage nach der Ausnutzung oder Nichtausnutzung eines vorzeitlichen Lebensraumes mit bestimmten Lebensmöglichkeiten eine Antwort zu finden.

Nopcsa einer Untersuchung unterzogen worden („Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns." J. d. kgl. Ungarischen Reichsanstalt **23**, 17. Budapest 1915).

Die herbivoren Dinosaurier produzierten eine sehr große Anzahl von Zähnen, um die rasche Abnutzung derselben infolge der harten Pflanzennahrung auszugleichen. Bei den Säugetieren geschah dieser Ausgleich durch eine zunehmende Komplikation der Kronen (Erhöhung der Krone, Ausbildung von Falten, Kämmen, Pfeilern des Schmelzes, Einlagerung von Zement in den Tälern, Vermehrung der Schmelzhöcker und der Zahnjoche usw.) bei einem praktisch nur aus zwei aufeinanderfolgenden Dentitionen bestehendem Zahnwechsel, während die Dinosaurier einen unbegrenzten Zahnwechsel besaßen, so daß die Notwendigkeit einer Komplikation der Schmelzkronen als Ausgleich für die starke Abnutzung und rasche Außerdienststellung der Zahnindividuen nicht bestand.

Nopcsa ist der Meinung, daß die Hauptnahrung der herbivoren Dinosaurier aus dem Danien Siebenbürgens (namentlich der Gattungen *Rhabdodon* und *Orthomerus*) aus Pflanzen der Gattungen *Arundo* und *Pandanus* bestand (l. c., S. 20).

Wir wissen, daß sich in den Meeren der Gegenwart ungeheure Mengen von passiv treibenden Organismen aufhalten, die in ihrer Gesamtheit als das Plankton bezeichnet werden.

Das Plankton ist nicht überall in den Meeren gleichmäßig verteilt. Wir wissen, daß die arktischen und antarktischen Meeresregionen viel planktonreicher sind als etwa weite Strecken der äquatorialen Meere. Wie verschieden der Planktongehalt der Meere je nach bestimmten Lebensmöglichkeiten für das Plankton ist, zeigt ein Blick vom Leuchtturm auf dem Kap der Guten Hoffnung nach dem Süden.[38]

Sieht man nach Süden, so dehnt sich zur linken Hand die tiefblaue Fläche des Indischen Ozeans aus, dessen Fluten, die False Bay füllend, entlang der Ostküste Afrikas durch den Agulhas-Strom nach Süden geführt werden. Über der False Bay sieht man ganz vereinzelte Meeresvögel fliegen, die gelegentlich nach Beute herabstoßen.

Zur Rechten aber erstreckt sich die Fläche des Atlantischen Ozeans, dessen Wogen in grüner Farbe leuchten. Während nun über der False Bay nur vereinzelte Meeresvögel fliegen, ist das Meer im Westen von Vogelschwärmen wie von Wolken überdeckt. Diese ungeheuren Mengen von Meeresvögeln finden überreiche Nahrung in den Fischen und diese wieder in den planktonischen Lebewesen, die in unvorstellbaren Mengen die Fluten bevölkern; von der kalten Benguellaströmung werden sie von Süden nach dem Norden, der Westküste Südafrikas entlang, bis zum Äquator geführt.

Dieses Beispiel zeigt, daß die Besiedlung der Meere sehr verschieden ist, und daß die Anwesenheit einer reichen Fischfauna und deren Verfolger von den Lebensmöglichkeiten abhängt, die durch die Kleintiere und die Welt der kleinsten Meereslebewesen überhaupt gegeben werden.

Diese Gegensätze, die heute bestehen, hat es aber ohne allen Zweifel auch in früheren Zeiten gegeben, wenn auch nicht an genau denselben Stellen wie heute.

Seitdem es Meeresplankton gibt, konnte es als Nahrung für größere Tiere dienen, so für Fische, und diese wieder als Nahrung für größere Raubtiere.

Gewisse Meeressäugetiere, die Bartenwale, leben heute mit wenigen Ausnahmen nur von Planktontieren. Im Magen eines erlegten Blauwals *(Balaenoptera musculus)* sind einmal 1500 l Planktontiere gefunden worden.

Man darf sagen, daß die Ausnutzung der riesigen Planktonmassen durch die Bartenwale eine Lebensmöglichkeit für große Meeresbewohner darstellt, die verhältnismäßig auch heute nur sehr wenig ausgenutzt erscheint, wenn man bedenkt, welche ungeheuren Massen von Plankton-

[38] ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 297. Berlin: Deutscher Verlag 1939.

wesen, die unabsehbaren Scharen von planktonfressenden Tieren zur Nahrung dienen könnten, unausgesetzt „wie ein ununterbrochener Regen" nach ihrem Tode durch die Tiefen der Weltmeere auf deren Boden herabsinken.

Neben den zu riesigen Körperdimensionen herangewachsenen Bartenwalen (der Blauwal erreicht über 31 m Körperlänge) gibt es unter den Fischen mit ganz wenigen Ausnahmen keine marinen Planktonfresser und auch diese sind verhältnismäßig sehr jungen geologischen Alters. Das sind zwei hochspezialisierte Haiarten: *Rhineodon typus*, der sogenannte „Walhai"[39] und ein mit ihm verwandter Hai, *Cetorhinus maximus*.

Abweichend von den übrigen Haien (mit Ausnahme von *Chlamydoselachus anguineus*, dem sogenannten Aalhai), steht bei *Rhineodon* und bei *Cetorhinus* die Mundspalte nicht auf der Unterseite des Schädels, sondern am Vorderende des Kopfes. Die zahlreichen Zähne von *Rhineodon* sind hochgradig reduziert und rudimentär geworden. Hingegen sind die Kiemen in merkwürdiger Weise umgestaltet: sie sind zu Planktonfiltern geworden, denn im inneren Teil der Kiemenbögen stehen lange, gekrümmte Fortsätze, so daß die Kiemen wie Kämme wirken, die das Kleingetier zurückhalten. Sonderbarerweise bleiben die weiten Kiemenspalten von *Rhineodon* immer offen und nur die untersten Teile derselben schließen und öffnen sich in regelmäßigen Zwischenräumen.

Beebe[40] hat *Rhineodon* — und man kann *Cetorhinus* anschließen — als die am höchsten spezialisierten Haie bezeichnet, die heute leben. Das größte bekannt gewordene Exemplar von *Rhineodon typus* erreichte eine Körperlänge von 20 m.

Fossile Vertreter von *Rhineodon* sind bis jetzt nicht bekannt. Dagegen kennt man fossile Vertreter von Riesenhaien *(Cetorhinus)* schon aus dem Pliozän Italiens und Belgiens.[41] Wahrscheinlich gehören Reste aus dem Oligozän Europas auch in die Verwandtschaft von *Cetorhinus*, der sich gerne an der Oberfläche des Meeres sonnt (daher der Name „basking

---

[39] White, E. Grace: The Whale Shark, Rhineodon Typus. Description of the Skeletal Parts and Classification Based on the Marathon Specimen Captured in 1923. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **61**, Art. IV, p. 129—160. New York 1930.

[40] Beebe, William: Das Zaca-Abenteuer. Forscherfahrt in die Fischgründe des Pazifik, S. 127ff. Leipzig 1940.

[41] Leriche, M.: Les Poissons Néogènes de la Belgique. Mémoires du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique, Mémoire No. 32, p. 428, pl. XXXVII. Bruxelles 1926.

Die von van Beneden unter dem Namen *Hannovera aurata* 1871 und 1876 beschriebene Riesenhaiart aus dem Scaldisien (Mittelpliozän) von Antwerpen ist nach den Untersuchungen von M. Leriche mit *Cetorhinus maximus* identisch. Es liegt ein ausgezeichnet erhaltener Kiemenkorbteil (l. c., pl. XXXVII, fig. 1) vor, der mit dem des rezenten Riesenhaies weitgehend übereinstimmt.

shark"). Der Riesenhai bleibt mit nur 12 m größter Körperlänge hinter seinem Verwandten *Rhineodon typus* zurück. Er ist aber ebenso wie dieser in allen Meeren eine seltene Erscheinung, obwohl ein japanischer Kapitän angab, daß man in pazifischen Gewässern gelegentlich bis zu zehn Stück an einem Tage zählen kann. Der Riesenhai vereinigt sich übrigens manchmal wie die Wale zu sogenannten Schulen. Am häufigsten scheint *Rhineodon* bei den Philippinen zu sein; dann folgt an Häufigkeit die mexikanische und kalifornische Küste, während er sonst nur vereinzelt aufzutreten scheint.[42]

Jedenfalls würden die riesigen, unerschöpflichen Planktonmassen der Weltmeere ausreichen, um ganz andere Mengen von Walhaien und Riesenhaien mit Nahrung zu versorgen, ebenso wie weit mehr Bartenwale, als dies tatsächlich der Fall ist. Dieses Beispiel zeigt somit in klarster Weise, daß es heute Lebensräume gibt, deren Lebensmöglichkeiten bei weitem nicht voll ausgenutzt erscheinen und daß bedeutende Existenzmöglichkeiten ununterbrochen unausgenutzt und unverbraucht bestehen.

Und ebenso können und müssen wir zu der Erkenntnis kommen, daß dasselbe, was für die Gegenwart gilt, in noch weit höherem Maße für die Vergangenheit gegolten hat, in der es vor dem Oligozän weder Bartenwale noch Walhaie, noch Riesenhaie gab, die wenigstens in der Gegenwart einen kleinen Teil dieser Nahrungsmassen ausnutzen. Aber die unvorstellbaren Mengen des Planktons, das in früheren Formationen die Meere bevölkert hat, sind infolge des Fehlens der großen Planktonfresser, wie sie heute leben und wenigstens zu einem kleinen Teile den Reichtum an Plankton ausnutzen, fast ganz unausgenutzt geblieben, denn die kleinen planktonfressenden Fische und die anderen Planktonfresser sind und waren nicht imstande, die Planktonmassen heute und in der Vorzeit restlos auszunutzen.

Damit erscheint der überzeugende Beweis dafür geliefert, daß es Lebensräume gibt und in der Vorzeit gegeben hat, in denen die vorhandenen Lebensmöglichkeiten nicht voll, sondern nur zu einem größeren oder kleineren Teil, ja unter Umständen überhaupt nicht ausgenutzt worden sind.

Der verschiedene Wert der Lebensräume für die stammesgeschichtliche Entwicklung der Lebewelt.

Die zahlreichen Lebensräume, die mit ihrer Fülle von Lebensmöglichkeiten den Organismen seit sehr langen Zeiten der Erdgeschichte zur Verfügung stehen, sind im Laufe dieser ungeheuren Zeiträume in verschieden hohem Maße von den Lebewesen ausgenutzt worden.

---

[42] Während *Rhineodon typus* die wärmeren Meere bewohnt, und zwar vorzugsweise die rein tropischen Zonen des Pazifik, Indik und Atlantik (am

Manche Lebensräume sind heute in reichstem Maße bevölkert und erscheinen uns voll ausgenutzt, während andere hingegen nur in geringem Maße ausgenutzt erscheinen, ja manche sogar, wie wir gesehen haben, überhaupt leer stehen. Das gleiche werden wir auch für die Vorzeit der Erdgeschichte anzunehmen haben, da wir an einigen Beispielen zeigen konnten, daß gewisse Lebensräume, die heute mit ihren Lebensmöglichkeiten eine große Rolle im Lebenshaushalt spielen, wie die weiten Ebenen als Grasfluren, durch ungeheure Zeiträume unausgenutzt gewesen sind, ebenso wie die unvorstellbaren Mengen des Planktons heute nur zu einem sehr geringen Teile, in der Vorzeit aber in ganz verschwindendem Maße, zum Teile aber überhaupt nicht ausgewertet worden sind.

Daß nicht immer die wärmsten Teile der Meere die lebensreichsten sind, zeigt gerade das Verhalten des Planktons. Hingegen wird immer in den Lebensräumen des Tropengürtels nicht nur, übrigens nicht mit vollem Recht, das Optimum der Lebensmöglichkeiten erblickt, sondern die Ursprungsstätte des Lebens und der Entstehungsort aller neuer Tier- und Pflanzenstämme gesucht. Im Tropenwald hat man immer wieder die Geburtsstätte alles höheren Lebens zu sehen gemeint und hat lange Zeit gedacht, daß die Entstehung der ersten vierfüßigen Landwirbeltiere, der Stegocephalen, in einem tropischen Sumpfwaldklima zu suchen sei. Ebenso hat man die Entstehung der Reptilien dorthin verlegt, die Entstehung der Vögel und der Säugetiere, und hat wiederholt die Ansicht vertreten, daß auch der Mensch ein Kind der Tropen sein müsse.

Bei einer genaueren Analyse ergibt sich jedoch, daß dem Tropenwald eine solche lebens- und entwicklungsfördernde Rolle keineswegs zugeschrieben werden darf. Die Menschwerdung ist nicht im tropischen Sumpfwald oder Regenwald, sondern anderswo zu suchen. Und das gleiche ergibt eine genauere Überprüfung aller uns bekannten Tatsachen aus der lebensgeschichtlichen Vergangenheit auch für alle anderen genannten Wirbeltierstämme.

So überraschend ein solches Ergebnis im ersten Augenblick sein mag, so ist die Ursache dieser Erscheinung doch nicht schwer zu verstehen.

Bei äußeren Umständen einer Umwelt, die nach jener Richtung hin eine lebensfördernde zu sein scheint, weil sie sich infolge des Überflusses an Nahrung und in anderen Belangen als ein Optimum der Existenzbedingungen darstellt, sollte man ja gerade ein reiches Aufblühen, reichste Variabilität und damit die Möglichkeit einer Zerteilung in zahlreiche aufstrebende Stämme in einem solchen Lebensraume für gegeben erachten. Aber eben dieser Nahrungsüberfluß in einem Lebensraume, in dem der

---

häufigsten scheint er im Indik zu sein), ist *Cetorhinus* ein Bewohner der kälteren Meere. Am eingehendsten ist Rhineodon von E. W. GUDGER untersucht und beschrieben worden. (Literatur bis 1930 bei E. GRACE WHITE, l. c., p. 159—160.)

Daseinskampf keine scharfen Formen besitzt, weil die Lebensbedürfnisse für die verschiedenen Mitglieder einer in diesem Raume lebenden Gemeinschaft leicht befriedigt werden können, führt zu einem Nachlassen des Daseinskampfes. Das ist ja nicht nur in den Tropen, beispielsweise im Regenwalde mit seinem üppigen Pflanzenwuchs und dem reich entfalteten Tierleben der Fall; die Analyse der Lebensbedingungen für den Höhlenbären in der letzten Zwischeneiszeit hat gezeigt, daß auch in diesem Falle von einem Existenzoptimum für dieses Säugetier gesprochen werden kann. Ein solches Existenzoptimum wird überall dort erreicht, wo nicht nur die allgemeinen klimatologischen Verhältnisse und die Nahrungsmengen eine gedeihliche Entwicklung gewährleisten, sondern auch durch den Fortfall des Daseinskampfes infolge des Fehlens gefährlicher Feinde einem Tiere, wie es der Höhlenbär war, praktisch so gut wie keine Gegner gegenüberstanden.

Ein solches Existenzoptimum aber muß durch den Umstand, daß infolge des Fortfalles des Daseinskampfes die Auslese der tüchtigen Individuen nicht mehr besteht, weil unter so günstigen Lebensverhältnissen auch die inferioren, kranken und schwachen Individuen am Leben bleiben können, das Alter der Geschlechtsreife erreichen und nun fortgesetzt durch Generationen zur Verschlechterung der Rasse beitragen, unweigerlich zur Degeneration führen und damit in weiterer Folge zum Untergang und zum Aussterben einer Art.

Es ist daher klar, daß wir in jenen Lebensräumen, in denen das Leben leicht und die Nahrung reichlich ist, kaum eine Geburtsstätte neuer, aufstrebender und für eine lange stammesgeschichtliche Entwicklung geeigneter Stämme zu erblicken haben werden. Wenn wir also nach den Lebensräumen suchen, in denen sich die für die Stammesgeschichte der verschiedenen Wirbeltierstämme folgenschwersten Ereignisse vollzogen haben, so werden wir zunächst daran festzuhalten haben, daß es sich hierbei um Lebensräume gehandelt haben muß, in denen das Leben nicht ein optimales, sondern ein unter einem gewissen Daseinskampf stehendes gewesen ist.

Freilich ist aber die Voraussetzung für eine solche stammesgeschichtliche Entwicklung einer Tiergruppe in einem bestimmten Lebensraum, daß sie die erforderliche Eignung zu einer gesunden Weiterentwicklung mitbringt. Wenn es sich um Vertreter von Tierstämmen handelt, die nicht mehr in der Lage sind, auf Anstöße und Anreize der Umwelt entsprechend zu reagieren, dann ist eine Weiterentwicklung in einem solchen Lebensraum, der Abwehrkräfte im Daseinskampf erfordert, selbstverständlich unmöglich.

Diese zwei Voraussetzungen sind es aber nicht allein, die eine gedeihliche stammesgeschichtliche Entwicklung bedingen. Es ist noch ein dritter Umstand, der keineswegs eine kleine Rolle spielt. Und dieser

besteht darin, daß die Lebensmöglichkeiten eines solchen Lebensraumes, der zu einer Geburtsstätte neuer Stämme wird, nicht zu einseitig ausgebildet sind, sondern daß es verschiedene nebeneinander bestehende Lebensmöglichkeiten gibt, die den Bewohnern des betreffenden Lebensraumes einen Übergang von einer Lebensmöglichkeit zur anderen gestatten. Mit anderen Worten, jene Lebensräume, in denen es den Bewohnern möglich ist, verschiedene Lebensmöglichkeiten auszunutzen, werden sich für Geburtsstätten neuer Stämme besser eignen als jene, in denen sich die Bewohner noch so weitgehend an ganz besondere, einseitig ausgebildete Lebensmöglichkeiten im Laufe langer Generationen angepaßt haben, weil bei einer auch nur geringen Störung dieser Lebensmöglichkeiten eine Reaktion auf diese Störungen infolge hochgradiger einseitiger Anpassung an eine ganz bestimmte Lebensmöglichkeit nicht mehr möglich erscheint.

Nach dieser Klarstellung der maßgebenden Gesichtspunkte für die Beurteilung der gestellten Frage nach dem verschiedenen Wert der Lebensräume für die Stammesgeschichte wollen wir uns der Analyse bestimmter Fälle zuwenden.

Wenn wir uns die Frage nach der Entstehung der Amphibien aus den Fischen vorlegen und zu ermitteln versuchen, in welchem Lebensraume diese für die Weiterentwicklung des Wirbeltierstammes so bedeutsame Umgestaltung eines aquatischen zu einem amphibiotischen, vierfüßigen Lebewesen erfolgt ist, so werden wir zunächst festzustellen haben, ob heute noch irgendwo Vertreter eines Tierstammes aus alten Zeiten der Erdgeschichte leben, die auf dem Entwicklungsstadium der Fische zwar stehen geblieben sind, aber doch einen entscheidenden Schritt auf dem Wege zu einem amphibiotischen Wirbeltier zurückgelegt haben. Die Umwelt, in der diese Überbleibsel aus alten Zeiten der Erdgeschichte leben, müßte uns eine Antwort darauf geben können, in welchem Lebensraum die Amphibien entstanden sind.

In der Tat sind aus diesen Geburtszeiten der amphibiotischen Vertebraten drei Gattungen bis heute am Leben geblieben, die wir unter dem Begriffe der Lungenfische oder Dipneusten zusammenzufassen pflegen. Das ist die Gattung *Neoceratodus* in Ostaustralien, der „Djelleh" der Eingeborenen, der nur mehr im Burnett-River und Mary-River in Queensland lebt; die zweite Gattung ist *Protopterus* in den großen Flüssen Afrikas zwischen dem Zambesi und Kongo im Süden und dem Senegal und dem Weißen Nil im Norden. Die dritte Gattung ist *Lepidosiren*, die im Amazonenstrom und einigen seiner größeren Zuflüsse, ferner in den Sümpfen des Gebietes Gran Chaco und im Paraguayfluß lebt.

Wie die vielen Funde fossiler Dipneusten zeigen, waren diese Fische früher über die Erdoberfläche in süßen Gewässern weit verbreitet. Die

drei lebenden Gattungen sind die letzten Relikte eines bis in die untere Devonformation zurückreichenden Stammes, der seine stammesgeschichtliche Entwicklung schon im Paläozoikum im wesentlichen abgeschlossen[43] und sich seit der Triasformation, aus der ein naher Verwandter des lebenden australischen Lungenfisches, *Ceratodus sturi* TELLER,[44] bekannt geworden ist, nur ganz unerheblich verändert hat. *Neoceratodus* ist im wesentlichen auf der Stufe stehen geblieben, die der triadische *Ceratodus sturi* erreicht hatte. Dieser ist in Ablagerungen gefunden worden, die in Küstenlagunen gebildet worden sind; *Ceratodus sturi* ist dorthin wahrscheinlich bei einem Hochwasser aus einem der Küstenflüsse als Leiche verschwemmt worden, so wie ja auch die vielen Zähne von *Ceratodus*, die in Schichten des marinen Deutschen Muschelkalkes gefunden worden sind, nicht von marinen Vertretern dieser Gattung stammen, sondern die Reste von Dipneusten sind, die in festländischen Gewässern lebten; ihre Leichen sind von den Küstensümpfen bis in das Meer geschwemmt worden, wo die sehr widerstandsfähigen Zähne trotz der Abrollung an der Küste der Zerstörung solange trotzten, bis sie das schützende Gestein einhüllte.

Wir dürfen daher mit Recht annehmen, daß der Lebensraum, in dem heute noch der australische *Neoceratodus* lebt, kaum wesentlich von jenem der triadischen Flüsse und Sümpfe verschieden sein kann. Es handelt sich hierbei um Gewässer, die zu Zeiten ganz austrocknen, wobei alle jene Wassertiere zugrunde gehen, die nicht imstande sind, diese Trockenzeit zu überdauern.

Daß dieser Lebensraum, also Gewässer, die zu gewissen Zeiten austrocknen, das ursprüngliche Wohngebiet der Lungenfische gewesen sein muß, geht ferner daraus hervor, daß *Lepidosiren* und *Protopterus* Einrichtungen besitzen, die es den Fischen ermöglichen, Trockenzeiten zu überdauern. Wenn die Trockenzeit hereinbricht, so umgibt sich *Protopterus* mit einer Schleimkapsel, die eine enge Öffnung mit nach innen eingebogenem Rande besitzt, die dem Munde des Fisches anliegt; die Öffnung gibt ihm die Möglichkeit zu atmen und die Kapsel schützt ihn vor dem Austrocknen. So verbringt der eng zusammengerollte afrikanische Molchfisch, etwa einen halben Meter tief im Schlamm verborgen, die trockene Jahreszeit und verbraucht dabei das in der feuchten, nahrungsreichen Zeit aufgespeicherte Körperfett und Muskelfleisch, das „eingeschmolzen" wird, um ihn am Leben zu erhalten.

---

[43] DOLLO, LOUIS: Sur la Phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge de Géologie, Paléontologie et d'Hydrologie, Tome IX, Mémoires, p. 79—128. Brüssel 1895.

[44] TELLER, FRIEDRICH: Über den Schädel eines fossilen Dipnoers, Ceratodus Sturii, nov. spec., aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. Abh. d. k. k. Geol. Reichsanst. in Wien, **15**, H. 3, S. 1—39. Wien 1891.

Solche Schutzeinrichtungen gegen das Austrocknen in der Trockenzeit, wie sie *Protopterus* besitzt, fehlen allerdings dem südamerikanischen *Lepidosiren*, aber auch dieser vergräbt sich, wie das ja auch andere Tiere in der Trockenzeit tun, beispielsweise die Alligatoren in den Sümpfen Floridas sowie manche Amphibien und Schildkröten, in den Schlamm, wo er seine Höhle mit einem Schlammstück verschließt, das durch mehrere kleine runde Löcher mit der Außenluft in Verbindung steht. Hingegen ist es nicht bekannt, daß *Neoceratodus* in der Trockenzeit auch außerhalb des Wassers wie seine Verwandten zu leben vermag. Der Djelleh zieht sich nur beim Kleinerwerden der Tümpel in jene zurück, in denen noch immer ein wenig Wasser steht und wenn auch ein solcher Tümpel mit verendeten und verwesenden Fischen oft so gefüllt ist, daß kein anderer Fisch darin leben könnte, so vermag dies doch noch der Djelleh, weil er in diesem Zustande des Tümpelwassers nicht mehr durch die Kiemen, sondern mit seiner unpaaren Lunge atmet. Der Umstand, daß *Neoceratodus*, soweit bekannt, niemals das Wasser verläßt und im trockenen Schlamm die Trockenzeit nicht überdauern kann, hat es wahrscheinlich mit sich gebracht, daß das Verbreitungsgebiet des Djelleh im Laufe der Zeit immer mehr eingeengt worden ist.

Man hat in früherer Zeit die Meinung vertreten, daß bei den Knochenfischen ursprünglich nur eine Kiemenatmung vorhanden war und daß das Vorhandensein der Lungenatmung bei den Dipneusten eine sekundäre Erwerbung infolge der Annahme einer Lebensweise darstellt, wie sie *Neoceratodus*, *Protopterus* und *Lepidosiren* noch heute besitzen. Indessen ist schon seit langem klar geworden, daß die Schwimmblase der Teleostomen nichts anderes ist als eine ursprüngliche Lunge,[45] die aber infolge des Überganges zur ausschließlichen Kiemenatmung ihre ursprüngliche Funktion verloren und eine andere Aufgabe übernommen hat. So wird man bei den Dipneusten nur von einer Beibehaltung der von ihren Vorfahren ererbten Lunge, aber nicht von einer Neuerwerbung sprechen dürfen.

Wenn wir aber die Lunge der ältesten Teleostomen als eine ursprüngliche Einrichtung anzusehen haben, dann geht daraus hervor, daß diese aquatischen Tiere in einem Lebensraum oder sagen wir genauer in Gewässern gelebt haben müssen, in denen es eine Lebensnotwendigkeit bildete, mit Hilfe der Lunge atmen zu können, weil die Atmung in diesen Gewässern durch die Kiemen allein nicht besorgt werden konnte. Das beweist, daß die Entstehung der Knochenfische nicht im offenen Meer oder in großen, tiefen Seen oder Flüssen erfolgt sein kann, sondern nur in süßen Gewässern, die einen Teil des Jahres verschlammt und für eine Kiemenatmung unbenutzbar waren, so daß die Bewohner dieser

[45] Morris, Charles: The Origin of Lungs, a Chapter in Evolution. Amer. Naturalist, Vol. **26**, p. 975—986 (1892).

Gewässer, wenn sie in ihnen leben wollten, auf die Lungenatmung als Zusatzatmung zur Kiemenatmung angewiesen waren.[46] Die ältesten Crossopterygier, die Vorfahren der Dipneusten, der jüngeren Teleostomen und der Amphibien, lebten also in schlammigen, wahrscheinlich sehr seichten Gewässern, in Seen und Tümpeln, die in der Trockenzeit eintrockneten und Lebensmöglichkeiten ungefähr in demselben Ausmaße boten wie die Gewässer, in denen die lebenden Dipneusten vorkommen, besonders Gewässer vom Charakter der ostaustralischen Flüsse, die in der Trockenzeit versiegen und nur wenige tiefere Tümpel übriglassen, in denen *Neoceratodus* die Trockenzeit zu überdauern vermag.

Zu derselben Zeit und wahrscheinlich im gleichen Lebensraume, wo sich die Dipneusten aus Crossopterygiern entwickelten, haben aber auch die Amphibien aus einer mit der Wurzel der Dipneusten verwandten und ihr nahestehenden Ursprungsgruppe ihre Entwicklung genommen. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir auch die Wurzel der Amphibien in die nächste Nähe der Gattung *Osteolepis* aus dem Old Red Sandstone der Moray Firth Area Schottlands verlegen. Die Ahnengattung selbst ist noch nicht bekannt; aber es steht fest, daß sie in die durch *Osteolepis* vertretene Gruppe der Crossopterygier gehören muß. Auch für diese Entwicklung der Amphibien aus Crossopterygiern sind allem Anscheine nach die gleichen Faktoren der Umwelt wie für die Entstehung der Dipneusten bestimmend gewesen.

Wie diese ältesten Amphibien ausgesehen haben, das wird uns durch die Entdeckung des von D. M. S. WATSON in seiner großen stammesgeschichtlichen Bedeutung erkannten *Eogyrinus attheyi* aus der Steinkohlenformation Englands vor Augen geführt. Das Tier muß eine langgestreckte, durchaus an einen der lebenden Dipneusten erinnernde Körperform besessen haben und hat auch wahrscheinlich eine ähnliche Lebensweise geführt. So haben sich die Lücken zwischen den Fischen und den Amphibien geschlossen, denn zwischen *Osteolepis macrolepidotus* aus dem mittleren Devon Schottlands (mittleres Old Red) und dem von WATSON beschriebenen *Palaeogyrinus* aus dem mittleren Oberkarbon Englands (Middle Coal Measures) bestehen keine unüberbrückbaren Gegensätze mehr, wenn wir den Bau des Schädels der beiden Formen miteinander vergleichen.

Wir haben im ersten Abschnitte dieser Untersuchung die allgemeinen Verhältnisse des „Alten Roten Nordlands" besprochen und gezeigt, daß sie außerordentlich weitgehend mit den Verhältnissen übereingestimmt haben müssen, wie sie heute in der Tarimwüste herrschen. Das ist gewiß kein Lebensgebiet und kein Lebensraum, irgendwie mit einem Lebensraum

[46] BARRELL, JOSEPH: Influences of Silurian-Devonian Climates on the Rise of Air-Breathing Vertebrates. Bull. Geol. Soc. Amer., Vol. 27, p. 387 to 436 (1916).

vergleichbar, wie einem in tropischen Breiten liegenden Sumpf oder einem anderen stehenden oder fließenden Gewässer in einem Klima wie heute etwa am Amazonas oder in den Sümpfen bei den Nilquellen oder in den insulindischen Dschungeln.

Und doch ist in diesem Lebensraum vom Charakter der Tarimwüste ein Schritt in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Wirbeltiere getan worden, der die Entstehung der Reptilien und aller anderen später aus ihnen hervorgegangenen höher spezialisierten Wirbeltierstämme ermöglicht hat.

Auch die Reptilien sind keineswegs, wie man zunächst vermuten würde, in einem Tropensumpf oder Tropenwald mit üppiger Vegetation und mit einer reichen Fülle von Lebensmöglichkeiten entstanden. Ihre Entstehung hängt mit einer von den Fischen und von den Amphibien abweichenden Beschaffenheit der Eihüllen zusammen.[47]

Kein Amphibium und kein Lungenfisch kann die Feuchtigkeit für den Laich entbehren. Auch die Lungenfische, die eine oft lange Trockenzeit überdauern müssen wie *Lepidosiren* und *Protopterus*, können sich nur fortpflanzen, wenn sie wieder ins Wasser zurückkehren und dort ihren Laich ablegen können. Alle Amphibien bedürfen für ihren Laich, mag er auch weit entfernt von Wasserflächen abgelegt werden, eines besonderen Feuchtigkeitsschutzes. Das gilt auch für jene Amphibien, die reine „Landtiere" geworden sind. Die Geburtshelferkröte trägt ihren Laich um die Hinterbeine gewickelt herum; das Männchen des chilenischen Nasenfrosches schleppt den befruchteten Laich in einem großen Kehlsack mit sich, bis die Jungen das Ei verlassen; bei einem Engmaulfrosch aus Neuguinea trägt das Männchen die Eier auf dem Rücken mit sich herum und so übernimmt bei den Amphibien die Brutpflege nicht immer das Weibchen, wie bei der Wabenkröte, sondern auch gelegentlich das Männchen. Immer aber zielt das Bestreben des einen oder des anderen Elternteiles dahin, die Eier feucht zu erhalten und den Laich, auch wenn er auf dem Lande abgelegt wird, vor dem Austrocknen zu bewahren. Das geschieht auch bei allen Blindwühlen, wo sich die Mutter entweder den Laich um den Körper wickelt oder sich selbst um den Laich wie ein Ring herumlegt, um ihn vor dem Trockenwerden zu bewahren. Und der brasilianische Laubfrosch, der die Eiablage nicht mehr im Wasser, sondern auf Bäumen vollzieht, legt den Laich in eine mit Baumharz abgedichtete schüsselförmige Grube ab, in der sich das Regenwasser sammeln und die daher als Brutbecken dienen kann.

Das Reptilei bedarf dagegen keiner Feuchtigkeit mehr zum Heranreifen des Embryos. Dazu war aber die Ausbildung einer harten Eischale erforderlich, die nur soweit porös sein muß, um dem heranwachsenden

---

[47] Abel, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, l. c., S. 310 (1939).

Jungen das Luftatmen zu ermöglichen. Ferner muß dem Reptilienembryo eine größere Menge von Dottersubstanz zur Verfügung stehen als dies bei dem Amphibienembryo nötig ist.

Daher liegt die Grenze zwischen Amphibium und Reptil letzten Endes nur in dem verschiedenen Verhalten der Beschaffenheit des Eies und seiner Schale. Das Reptil ist morphologisch, wie wir seit der Entdeckung zahlreicher Zwischenformen zwischen permischen Stegocephalen und Reptilien wissen, von einem Stegocephalen, also von einem Amphibium, nicht durchgreifend verschieden, sondern nur graduell. Das Reptil war in dem Augenblick aus einem Amphibium hervorgegangen, als das „Problem" der Reptilwerdung mit der Vermehrung des Dotters im Ei und der Bildung einer Hartschale gelöst war.

Da aber diese Veränderung der Schalenbeschaffenheit des Reptileies in Zusammenhang mit dem Schutze vor dem Austrocknen steht, ist es nicht wahrscheinlich, daß der Übergang vom Amphibium zum Reptil im Wasser oder in einem zum mindesten feuchten Klima erfolgte, also etwa in einem tropischen Ufersumpf oder in einem Tropenwald, sondern es ist vielmehr anzunehmen, daß ebenso wie die Entstehung der Lungenfische und die von diesen unabhängig erfolgte Entstehung der Amphibien auch die Entstehung der Reptilien in einem Lebensraum erfolgte, dessen Charakter von dem des Ursprungsgebietes der Amphibien und Dipneusten nicht allzuweit verschieden war.

Immer wieder sehen wir bei einer genaueren Analyse dieser Probleme, daß nicht die feuchten Tropenregionen in Gestalt der Tropensümpfe und der Tropenwälder für die Stammesgeschichte der Wirbeltiere von höchster Bedeutung gewesen sind, sondern daß es vielmehr jene Gebiete waren, die man zuerst gewiß nicht als Geburtsstätten der wichtigsten Stämme der Vertebraten anzusehen gewagt hätte: die Wüsten der großen Festlandsgebiete mit den weiten abflußlosen Seen und den in sie mündenden Gewässern vom Charakter der Tarimwüste, als die uns die ungeheure Wüste des Alten Roten Nordlands in der Devonformation entgegentritt und wo wir vielleicht auch an der Wende der Devonzeit und der Steinkohlenzeit die Entstehung der Reptilien vermuten dürfen.

Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Vögel von Reptilien abstammen, die bereits von der vierfüßigen Bewegungsart zur Bipedie übergegangen waren, als sie daran gingen, das Flugvermögen zu erwerben. Wir kennen bis heute noch keine fossile Form, die wir mit einem höheren Grade von Wahrscheinlichkeit als Vogelahnen ansprechen dürfen, aber wir kennen bereits verschiedene Gattungen aus der ausgestorbenen Gruppe der Pseudosuchier, die der Abzweigungsstelle der Vögel von den Reptilien nicht allzuferne stehen. Dazu kommt, daß noch bei den theropoden Dinosauriern der Triasformation der Bau der

Gliedmaßen so weitgehende Übereinstimmungen mit den morphologischen Verhältnissen von Hand und Fuß der Vögel zeigt, daß wir imstande sind, uns schon heute eine befriedigende Vorstellung von dem Bau und dem allgemeinen Aussehen eines Vogelahnen zu machen. Diese uns leider noch immer in ihren Fossilresten unbekannte, aber in vergleichend-anatomischer Hinsicht nicht mehr problematische Ahnengruppe der Vögel habe ich 1910 als „Avidinosaurier" bezeichnet.[48] Die Bipedie der Pseudosuchier und damit der Vorläufer der Vogelahnen beweist, daß sie in einem offenen Gelände erworben worden sein muß; sie kann nicht in einem tropischen Sumpfwald oder in Dickichten erfolgt sein.

Würden jedoch die Vögel, wie es seinerzeit Baron Franz Nopcsa[49] wahrscheinlich zu machen versucht hat, in einer Ebene entstanden und nicht von oben nach unten, sondern von unten nach oben, vom Boden in die Luft, zu Fliegern geworden sein, so müßten die ältesten Vögel Umformungen der hinteren Gliedmaßen erfahren haben, wie sie uns in den Extremitäten der typischen Laufvögel entgegentreten. Sie hätten, um als schnelle Läufer sozusagen Wind unter die Arme zu bekommen und sich vom Boden zu erheben, bereits Anpassungen an das Schnellaufen erworben haben müssen, wie sie die verschiedenen straußartigen Laufvögel aufweisen, mögen sie auch den verschiedensten Stämmen angehören. Indessen beweist der Fußbau der *Archaeopteryx* ebensowohl wie der nicht zu den Laufvögeln gehörenden primitiveren Vogelstämme in klarer Weise, daß von einer so weitgehenden Anpassung an das Laufen bei den Vogelahnen nicht die Rede sein kann.

Ich war daher seinerzeit zu dem Schlusse gekommen, daß die Vogelahnen aus dem Stamme der theropoden Dinosaurier abstammen, und daß diese Tiere noch Kletterformen gewesen sein müssen, die sich auch mit Hilfe ihrer drei scharf bekrallten Finger im Geäst festzuhalten verstanden und also nicht nur mit den Füßen, sondern auch mit den Händen zu klettern vermochten, wie das übrigens der lebende Hoatzin *(Opisthocomus hoatzin)* Südamerikas noch zu tun imstande ist.

Baron Franz Nopcsa hat gegen meine Auffassung eingewendet,[50] daß die Verlängerung des Mittelfußes, wie sie ja auch im Metapodialabschnitt der *Archaeopteryx* zu beobachten ist, gegen eine baumkletternde Lebensweise spreche, hingegen mit seiner Hypothese gut in Einklang zu bringen sei, daß die Vogelahnen Lauf- oder Springtiere waren. In der Tat stimmte diese Verlängerung des Mittelfußabschnittes bei den ältesten

---

[48] Abel, O.: Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. Verh. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. in Wien **61**, 144 (1911).

[49] Nopcsa, Fr.: Ideas on the Origin of Flight. Proc. Zool. Soc. London, p. 223—236 (1907).

[50] Nopcsa, Fr.: On the Origin of Flight in Birds. Proc. Zool. Soc. London, p. 463—477 (1923).

und primitivsten Vögeln nicht gut mit der Theorie von einer arborikolen, kletternden Lebensweise der Vogelahnen überein. Die Lösung des Problems war also damals infolge der verschiedenen Widersprüche noch nicht restlos gelungen.

In Südafrika[51] gibt es heute weite Strecken im gebirgigen Gelände und in den Halbwüsten, in denen sich zwar kein Wald, wohl aber Buschvegetation auf den Berghängen findet. Ein solcher Landschaftstypus war es nun wahrscheinlich, in dem sich die Vogelahnen aufgehalten haben. Das erklärt die Verschmelzung von Anpassungen, die einerseits für eine springende, anderseits für eine kletternde Bewegungsart sprechen. Die kleinen Tiere, ursprünglich zweifellos Fleischfresser, hielten sich ebensowohl auf den Zweigen niedriger Gebüsche wie auf den Felsblöcken des buschigen Geländes auf. So erklärt sich die Kombination von Sprung- und Kletteranpassungen. Und es erklärt sich weiter die Tatsache, daß die Vögel, wenn auch erst verhältnismäßig spät in ihrer Geschichte, zahnlos geworden sind. Ursprünglich Jäger, wurden sie beim fortdauernd gesteigerten Aufenthalt auf den Zweigen von Gebüschen allmählich zur vegetarischen Nahrung geführt, wahrscheinlich zuerst zur Frucht- und Blütennahrung. So fällt die Geburtsstunde des Vogels wahrscheinlich in die Zeit, in der die Herrschaft der Kryptogamen von jener der Blütenpflanzen abgelöst wurde. Damit ist nicht gesagt, daß dieser Zeitpunkt in die untere Kreide zu verlegen ist. Denn irgendwo in der Welt haben sich die Blütenpflanzen schon viel früher entfaltet als zu der Zeit, da sie zuerst in größerer Artenzahl in den Schichten der unteren Kreideformation auftreten: in bereits hoch differenzierten und spezialisierten Gattungen, die eine lange Stammesgeschichte hinter sich haben müssen, bevor sie uns als Fossilreste zum erstenmal als vorherrschendes Element in der Erdgeschichte gegenübertreten.

Diese Überlegungen erklären uns auch die Entstehung der ersten Anpassungsstufen an das Fliegen in befriedigender Weise. Von Zweig zu Zweig hüpfend und gelegentlich im Gezweig auf der Nahrungssuche kletternd, dann wieder herab auf einen Stein springend und sich auf dem Boden laufend und springend fortbewegend, ist der Vogel entstanden zu denken, nicht als ein „running Proavis", wie es NOPCSA wollte, sondern als ein „climbing and jumping Proavis", als ein kletternder und hüpfender Vogelahne.

Wir stehen noch immer unter dem Eindruck der Funde der *Archaeopteryx* in den lithographischen Schiefern der oberen Juraformation Bayerns und vergessen dabei, daß durch den geologisch ältesten uns bekannt gewordenen Fund eines Fossils zwar der Zeitpunkt seines ältesten

---

[51] ABEL, O.: Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum, S. 243—259. Berlin: Deutscher Verlag, 1939.

uns überlieferten dokumentarischen Nachweises festgelegt erscheint, daß aber dadurch noch nichts über den Zeitpunkt der Entstehung dieser Form ausgesagt werden kann. Ich habe schon 1910 die Vermutung ausgesprochen, daß die Entstehung der Vögel aus Avidinosauriern viel weiter zurückliegen muß als die obere Juraformation und jedenfalls schon in die Triasformation fällt. Vielleicht ist sogar schon im obersten Perm aus bipeden Reptilien die Abzweigung in der Richtung zum Vogelstamm hin erfolgt.

Jedenfalls können wir aus den uns heute vorliegenden Tatsachen und aus den auf sie aufgebauten Erwägungen den Schluß ziehen, daß der Lebensraum, in dem die Entstehung der Vögel vor sich gegangen sein dürfte, am Rande einer Wüste gelegen gewesen sein muß. Die Bipedie der Vogelahnen, die zweifellos vorhanden gewesen sein muß, wie die morphologischen Übereinstimmungen des Gliedmaßenbaues bei den ältesten Dinosauriern und bei den Vögeln beweisen, spricht mit aller Entschiedenheit für eine Entstehung dieser bipeden Reptilien in steppenartigen Ebenen, wenn es auch, wie wir früher gesehen haben, keine Grasebenen gewesen sein können. Aber die Bipedie der ältesten Theropoden, die in die Verwandtschaft der Vogelahnen gehören müssen, ist nur durch einen Aufenthaltsort und eine Bewegungsart erklärlich, wie sie heute bei Bewohnern von Steppen oder flachen Wüstenebenen vorhanden ist. Wir kommen also auch bei diesem Problem wieder zu dem Punkte, an dem wir sehen, daß nicht in feuchten Tropensümpfen oder Tropenwäldern die Geburtsstätte des stammesgeschichtlich später zu unerhörter Blüte aufsteigenden Vogelstammes zu suchen ist, sondern daß sie in Gebieten mit einer verhältnismäßig armen Vegetation lag.

Wenn wir es für möglich betrachten, daß die Abzweigung der ersten Vögel von bipeden Reptilahnen an den Anfang der Triasformation, ja vielleicht schon an das obere Ende der Permformation fällt, so nähern wir uns damit der Zeit, in der auch die Säugetiere aus Reptilien hervorgegangen sind.

In den oberpermischen Wüsten- und Steppenbildungen Südafrikas und in anderen Teilen der Welt bis hinauf an die Ufer der Dwina in Nordrußland liegen zahlreiche Reste von Wirbeltieren begraben, die uns den Weg weisen, auf dem die Entstehung der Säugetiere erfolgt sein muß. Das sind die fossilen Therocephalier, die man in einer großen Zahl von Gattungen und Arten aus den oberpermischen und triadischen Ablagerungen der südafrikanischen Karrooformation kennen gelernt hat. Die Landschaft und der Lebensraum dieser merkwürdigen Reptilfauna, die in den braunen und braungrünen „mudstones" der Großen Karroo begraben liegt, ist, wie ich schon bei einer anderen Gelegenheit wahrscheinlich zu machen versucht habe,[52] eine ausgesprochene Wüstenland-

[52] Abel, O.: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, 2. Aufl. Jena 1927.

schaft gewesen, in der sich die Dicynodontier an sukkulenten Pflanzen ästen und wo auch die Schildkröten entstanden sind, die erst viel später von diesen Wüstengebieten aus in die Sümpfe und Flüsse eingewandert sind und in ihnen die Meeresküste erreicht haben, um endlich auch in der Hochsee heimisch zu werden. Freilich haben auch die schon so hochgradig an das Hochseeleben angepaßten Seeschildkröten in ihrem Panzer noch die Erinnerung an die Zeit bewahrt, da sie, ähnlich wie die merkwürdigen, aus den Gürteltieren Südamerikas hervorgegangenen Glyptodonten während ihres Lebens in einem wüstenartigen, ebenen offenen Gelände ihren geschlossenen Panzer erworben haben.

Die Therocephalier zeigen uns den Weg, auf dem die Säugetiere entstanden sind, denn sie stehen in morphologischer Hinsicht den echten Säugetieren so nahe, daß man versucht ist, sie als einen eigenen, wenn auch blind endigenden Seitenstamm den Säugetieren einzugliedern. Ihre Entstehung ist aber sicherlich nicht in tropischen, feuchten, von üppiger Vegetation besetzten Lebensräumen zu suchen, sondern in einer Landschaft, die sich in ihrem Gesamtcharakter kaum wesentlich von der heutigen Karroowüste unterschieden haben wird, wenn wir von dem heutigen Vegetationscharakter der Karroo absehen.

Wenn wir die hier in großen Umrissen skizzierten vorläufigen Ergebnisse unserer Untersuchungen über die Verschiedenwertigkeit der vorzeitlichen Lebensräume in stammesgeschichtlicher Hinsicht zusammenfassen, so ergibt sich schon jetzt die Feststellung, daß in keinem der hier erörterten Fälle als Geburtsstätten der neuen großen Stämme Tropenräume mit hohen Feuchtigkeitsgraden und reichem Pflanzenwuchs in Betracht kommen. Weder die Entstehung der ältesten Fische, noch die der Amphibien, Reptilien und Vögel, noch die der Säugetiere ist in die feuchten Tropenräume der Vorzeit zu verlegen. Zu dem gleichen Ergebnisse kommen wir, wenn wir uns die Frage vorlegen, in welchem Lebensraume die Geburtsstätte des Menschengeschlechtes zu suchen ist, worauf ich schon an anderer Stelle eine Antwort zu geben versucht habe. Auch diese ging dahin, daß wir die Ausbildung des bipeden Menschenahnen nicht in einem feuchten Tropenraume, sondern in einem felsigen, trockenen Gelände zu suchen haben, das wahrscheinlich in dem heute freilich noch weit unwirtlicher gewordenen gebirgigen Teile Zentralasiens lag, das zur Zeit der Menschwerdung noch nicht so lebensfeindlich gewesen ist wie heute. Auf jeden Fall aber vermögen wir schon jetzt zu erkennen, daß die Lebensräume in stammesgeschichtlicher Hinsicht sehr verschiedenwertig sind und daß es für die Entstehung lebenskräftiger, sich gedeihlich weiter entfaltender Stammeslinien von grundlegender Bedeutung war, aus einem Lebensraume hervorzugehen, der an seine Bewohner zwar harte Anforderungen im Daseinskampfe stellte, aber ihnen doch volle

Freizügigkeit und Bewegungsfreiheit gestattete. Tierstämme, deren Angehörige es nicht vermocht oder verstanden haben, ihre Bewegungsfreiheit auszunutzen und sie zu steigern, sind nach kürzerer oder längerer Dauer ihrer Stammesgeschichte immer wieder zugrundegegangen.

Fassen wir die Ergebnisse der Besprechung der drei Gesichtspunkte zusammen, die ich als Richtungslinien für einige der nächsten Arbeiten des Forschungsinstitutes für Lebensgeschichte in Salzburg gewählt hatte, so betrifft dies zunächst die Frage nach dem relativen Alter der verschiedenen Lebensräume und der in ihnen vorhandenen Lebensmöglichkeiten. Wir haben hierbei gesehen, daß es bei eingehender Analyse der einen oder anderen Einzelheit möglich ist, eine Antwort auf gewisse Probleme zu finden, die nur bei Anwendung der paläobiologischen Untersuchungsmethoden gefunden werden kann. Die zweite Frage, deren Untersuchung besonders reizvoll erscheint, ist die nach der verschiedenen Ausnutzung der Lebensräume im Laufe der Erdgeschichte. Sie hat uns schon jetzt die Feststellung ermöglicht, daß es zu allen Zeiten der Erdgeschichte, heute sowohl wie in der Vorzeit, Lebensräume und Lebensmöglichkeiten gibt und gegeben hat, die nicht ausgenutzt oder nur unvollkommen ausgenutzt bis voll ausgenutzt sind oder waren. Es gibt Lebensräume, die leer stehen und solche, die in früheren Zeiten der Erdgeschichte leer gestanden sind. Über die Ursachen dieser Erscheinung vermögen wir uns einstweilen kein abschließendes Urteil zu bilden. Die dritte Frage, die gleichfalls in dieser Form bisher noch nicht aufgerollt worden war, ist die nach der Verschiedenwertigkeit der Lebensräume in stammesgeschichtlicher Hinsicht, die zu einigen unerwarteten Erwägungen und Feststellungen geführt hat. Glücklicherweise liegen auf verschiedenen Teilgebieten, wie auf dem Forschungsgebiete über die vorzeitlichen Wüsten, bereits wertvolle Vorarbeiten vor, die uns erhoffen lassen, die Erforschung der vorzeitlichen Lebensräume in den angedeuteten Richtlinien nach Kräften fördern zu können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Abel Othenio

Artikel/Article: Die Erforschung der vorzeitlichen Lebensräume. 349-393