

AUSSTERBEN DER MESOZOISCHEN REPTILIEN.

I. Mitteilung: physiologische Grundlagen.

Von

ALEXANDER AUDOVA

(Dorpat, Estland).

Die zur Erklärung des Aussterbens aufgestellten Hypothesen kann man in drei Gruppen teilen¹⁾. Nach Hypothesen der ersten Gruppe ist das Aussterben als Folge irgendwelcher inneren Ursachen zu betrachten. Zu dieser Gruppe gehört die Annahme, daß die Degeneration oder das Altern (Senilismus) der Art eintrete, auf gleiche Weise wie das Individuum unvermeidlich dem Altern unterliegt. In dieselbe Gruppe sind diejenigen Hypothesen zu zählen, nach welchen die Entwicklung der Art eine unzumutbare Richtung annehme. Die Entwicklung bestimmter Organe oder Organsysteme soll ins Extreme gehen und es komme eine Überspezialisierung zustande, die für die Existenz der Art verhängnisvoll werde.

Zur zweiten Gruppe der Hypothesen gehört die Annahme, daß das Aussterben von der Konkurrenz im Existenzkampf abhängt. Es sollen existenzfähigere Formen entstehen, und diese sollen dann die früher dagewesenen Formen zurückdrängen oder sogar zum Aussterben führen.

Nach den Hypothesen der dritten Gruppe sind die Ursachen des Aussterbens die abgeänderten Lebensbedingungen. Ändert sich das Klima oder die Flora oder stellt sich eine starke vulkanische Tätigkeit ein, so könne das Tierleben dadurch beeinflusst werden.

Oft werden neben diesen äußeren Lebensbedingungen noch eine hohe Spezialisierung oder Konkurrenz als mitwirkende Faktoren angenommen, und so entstehen Komplexhypothesen.

Die Annahme, daß eine Art degeneriere oder altere, ist wenig begründet: es gibt ja viele Arten, die schon seit sehr langer Zeit ihre Existenz unbeschädigt fortführen — seit der paläozoischen oder mesozoischen Ära — (*Lingula*, *Discina*, *Rhynchonella*, *Nucula*, *Natica*, *Nautilus*, *Limulus*, *Accipenser*, *Ceratodus*, *Hatteria* u. a.). Außerdem müssen wir in Betracht ziehen, daß das

¹⁾ E. STROMER v. REICHENBACH, Lehrbuch der Paläozoologie. II. Teil. Leipzig und Berlin 1912. S. 304. — R. HOERNES, Das Aussterben der Arten und Gattungen. Graz 1911.

Aussterben keineswegs zeitlich gleichmäßig geschehen ist, sondern periodisch einen größeren Umfang angenommen hat, um später wieder einen gleichmäßigeren Ablauf anzunehmen. Wären die Ursachen des Aussterbens nur innere, so müßte man wohl annehmen, daß verschiedene Arten mehr oder weniger gleichmäßig zum Absterben gelangen. Es wäre ja in diesem Falle ganz unverständlich, warum verschiedene und insbesondere genetisch voneinander weit abstehende Arten und Gattungen, deren Abstammung keineswegs gleich ist, in gleicher Periode altern, degenerieren und aussterben. Das gleiche Argument fällt in die Wagschale, wenn man die Konkurrenz für das Aussterben verantwortlich machen will. Auch in diesem Falle müßte das Aussterben mehr oder weniger gleichmäßig in Erscheinung treten. Das Altern, die Degeneration, die Überspezialisation oder die Konkurrenz können uns kaum erklären, warum am Ende der Kreidezeit sogar eine beträchtliche Anzahl von größeren systematischen Einheiten zum Aussterben gelangen. Zu schwer wäre es zu erklären, warum in verhältnismäßig kurzer Periode Ammoniten, Belemniten, Rudisten, Dinosaurier, Pterosaurier, Ichthyosaurier, Sauropterygier, viele Lepidosaurier (Wassereidechsen: Dolichosauridae und Mosasauria), bezahnte Vögel u. a. ausstarben. Auch die Fischfauna unterliegt in der Kreidezeit einer starken Erneuerung. An die Stelle der bisher vorherrschenden Ganoiden treten immer mehr Teleostier und in der Tertiärzeit sind sogar die letzteren meistens durch ganz neue Gattungen vertreten. „Thus according to all present knowledge the great majority of the Cretaceous teleost genera had been obliterated by the close of that period. Thus of 75 Cretaceous genera recorded by Woodward only one, namely *Diplo-mystus* (*Histiurus* of Costa) passes from Cretaceous to Eocene beds, 29 genera first appeared in the Lower Eocene, 44 genera first appear in the Upper Eocene, and almost wholly in the remarkable Monte Bolca deposits.“²⁾ Mit einem Worte, es starben viele Land-, Wasser- und Lufttiere aus. Da das Aussterben in diesem Zeitabschnitte sehr viele, in verschiedensten Lebensräumen (Ökumenen) sich aufhaltende und weit verbreitete Arten betraf, so kann die Ursache davon keine eng lokale oder rein individuell bedingte gewesen sein, sondern sie muß wohl von irgendeiner Änderung der Lebensbedingungen auf dem ganzen Erdball abhängig sein.

Die Überspezialisation an und für sich hat in der Tat kaum eine entscheidende Rolle gespielt. „Vor allem aber ist zu betonen, daß die aussterbenden Formen oft gar keine besonderen Spezialisierungen nachweisen lassen, denn ihre letzten Vertreter sind manchmal klein und wenigstens in ihren fossil erhaltenen Teilen durch nichts ausgezeichnet.“³⁾ Ebensowenig wird das Aus-

²⁾ MACFARLANE, The Evolution and Distribution of Fishes. New York 1923, S. 238.

³⁾ STROMER v. REICHENBACH, l. c. S. 315.

sterben der mesozoischen Reptilien durch die Konkurrenz im Lebenskampfe verursacht worden sein. E. HENNIG schreibt darüber folgendes: „Eine übertriebene Anwendung des an sich wahrlich gewichtigen Wortes vom K a m p f e u m s D a s e i n läßt gern den Untergang eines Geschlechtes durch die höhere Lebenstüchtigkeit jüngerer aufstrebender Typen herbeiführen. In dieser Beziehung ist nun aber lehrreich zu sehen, wie oft ein Niedergang schon einsetzt, ehe der vermeintliche ‚Feind‘ recht aufkommt. Noch einleuchtender ist der Fall der Saurier und Säuger, die ja das Mesozoikum bzw. Neozoikum beherrschen und hervorragend kennzeichnen. Die Grenze ist auffallend scharf, das Aufblühen der Säuger im allerersten Tertiär ein selten schöner Beleg für explosive Entfaltung das Aussterben großer bis dahin blühender Reptiliengruppen in der Oberkreide höchst auffallend. Geht aber auch hier das Aussterben deutlich voran, statt höchstens gleichzeitig mit dem Emporblühen des Neuartigen zu sein, so kommt noch hinzu, daß die Säuger schon seit dem Ende der Trias bestehen und entgegen der Regel erst nach der äußerst langen Periode von Jura und Kreide in Front gehen. Ihr Aufkommen will so lange geradezu unterdrückt erscheinen; erst als das Sauriergeschlecht vom Schauplatz ziemlich unvermittelt abtritt, strömen sie in den leergewordenen Raum und dehnen sich mit gewaltiger Geschwindigkeit darin aus.“⁴⁾ STROMER v. REICHENBACH meint: „Ebensowenig ist anzunehmen, daß das Aufkommen spitzzähniger Haifische die Meersaurier der Kreidezeit zurückgedrängt habe, denn die z. T. wehrlosen Wale und Seekühe sind im Tertiär trotz der zunehmenden Häufigkeit solcher Haifische emporgeblüht.“⁵⁾ Also wollte man nur die Konkurrenz für das Aussterben verantwortlich machen, so wäre gar nicht zu erklären, warum die Säuger sehr lange Zeit gar keine Gefahr für Reptilien bildeten und dann mit einem Male sie in verhältnismäßig kurzer Zeit von allen Kontinenten und Meeren verdrängten. Und man muß wohl gestehen, daß die Reptilien gar nicht so konkurrenzunfähig sind. Sie sind gerade in den tropischen Ländern sehr zahl- und formenreich, obgleich namentlich dort die Konkurrenz am heftigsten ist. Nach alledem scheint es vielmehr berechtigt zu sein, von den „kritischen Perioden“, die mit den Änderungen der Lebensbedingungen im Zusammenhange stehen, zu sprechen. Und diese Änderungen, insbesondere der Klimawechsel, führen zur weitgehenden Änderung der Flora und der Fauna, zum Hervortreten dieser und zur Rückdrängung jener oder sogar zum Aussterben bestimmter Arten. Durch die Änderung der Lebensbedingungen wird das Gleichgewicht, das sonst in der Natur herrscht, gestört.

⁴⁾ E. HENNIG, Paläont. Beiträge zur Entwicklungslehre. Tübinger Naturwiss. Abh., 4. Heft, S. 27, 1922.

⁵⁾ STROMER v. REICHENBACH, l. c. S. 309.

Obgleich wir nun die Änderungen der Lebensbedingungen für das Aussterben verantwortlich machen, so erklärt dieser Faktor das Geschehen nur zum Teil. Es sterben ja bei dem Wechsel der Bedingungen keineswegs alle, sondern nur ein gewisser Teil der Arten aus, ein anderer Teil aber kann sich den neuen Bedingungen anpassen und weiterleben. Die Anpassungsfähigkeit ist ohne Zweifel eine Eigenschaft der Art selbst, die von ihrer „Konstitution“ abhängt. Die Empfindlichkeit und Widerstandsfähigkeit der Arten gegen äußere Vorgänge ist ja verschieden. Nur in diesem Sinne ist es berechtigt, von den inneren Ursachen des Aussterbens zu sprechen, und sie spielen zweifellos eine große Rolle, aber sie führen zum Aussterben nur bei Abänderung bestimmter Lebensbedingungen. E. DACQUÉ⁶⁾ charakterisiert die inneren Gründe sehr treffend folgenderweise: „Die inneren Gründe liegen in der Organisation oder Konstitution der Art selbst, welche infolge einseitiger Spezialisierung oder infolge Unvermögens, neu Eintretenden Lebensbedingungen mit entsprechenden Formbildungen und Funktionen zu begegnen, sich nicht mehr anzupassen wissen.“

Von Autoren, die den abgeänderten Bedingungen, insbesondere dem Klimawechsel, eine große Bedeutung zuschreiben, seien SCHUCHERT, STAWROWSKY und JAKOWLEV erwähnt. SCHUCHERT schreibt von „senescent“ oder „old age characters“, von der Degeneration und Überspezialisierung, aber andererseits mißt er eine gebührende Bedeutung dem Bedingungswechsel bei. „When races are senile, or overspecialized, or are the giants of their stocks, they are apt to disappear with the great physiographic and climatic changes that periodically appear in the history of the earth.“⁷⁾ „In this way cycle after cycle of organisms appear and vanish, and their coming and going is brought about by the changing environment.“⁸⁾ Er ist der Meinung, es sei nicht nötig anzunehmen, daß das härtere Klima für die Organismen direkt tödlich sei, sondern daß der Klimawechsel eine Abänderung in der Nahrung und in den Feinden mit sich bringe, so daß eine neue Art des Kampfes ums Dasein entstehe, dem nicht nur senile, sondern auch viele andere Stämme sich nicht anpassen können. Dinosaurier seien ausgestorben, weil die für ihr Leben notwendigen Sümpfe verschwanden und das Klima kälter wurde. „No reptile with the dimensions and habits of dinosaurs could withstand winters, even if they were no colder than those at present in the Dismal Swamp of Virginia.“⁹⁾ Außerdem führt er die Annahme vor, daß die homoeo-

⁶⁾ E. DACQUÉ, Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921, S. 61.

⁷⁾ CH. SCHUCHERT, Historical Geology. New York 1924, S. 12.

⁸⁾ CH. SCHUCHERT in J. BARRELL, CH. SCHUCHERT, L. L. WOODRUFF, R. S. LULL, E. HUNTINGTON, The Evolution of the Earth and its inhabitants. New Haven 1924, S. 73.

⁹⁾ CH. SCHUCHERT, Geology, S. 497.

thermen, aktiveren und intelligenteren Säugetiere die Eier und Jungen von Dinosauriern vertilgen konnten.

Betreffs der Säugetiere sagt er, daß ihr Dominieren im Känozoikum in großem Maße davon abhängig sei, daß die Embryonen sich im Muttertier länger und besser entwickeln konnten.

YAKOWLEV¹⁰⁾ bringt das Aussterben der Reptilien wie auch anderer Organismen mit dem Klimawechsel in Zusammenhang. Die Entstehung der alpinischen Gebirgsketten auf der Grenze zwischen Kreide und Tertiär hatte eine Herabsetzung der Temperatur und eine trockenere Luft zur Folge. „Allein auch die Reptilien waren in ihrer Verbreitung infolge ihrer Kaltblütigkeit beschränkt, und der Klimawechsel in der Periode der alpinischen Gebirgsbildung wurde für sie verhängnisvoll.“¹¹⁾ Nachdem er die Säugetiere als Beispiele vorgeführt hat, sagt er: „Die Verminderung der Individuenzahl der Rassen geht vor sich auch infolge der durch die Temperatur hervorgerufenen Hemmung der Fortpflanzungsfähigkeit. Die Fortpflanzungsperiode, die in den Tropen das ganze Jahr fort dauert, beschränkt sich in den Polarregionen und Hochgebirgen auf bloß zwei Monate oder auf noch kürzere Zeit“¹²⁾. Aber weder er noch SCHUCHERT unterwirft die Klimawirkung einer eingehenden Besprechung.

Nach STAWROWSKY¹³⁾ hat die Änderung in den Temperatur- und Lichtverhältnissen die ganze organische Evolution hervorgerufen.

Wenn wir nun auch der Meinung sind, daß äußere Bedingungen, insbesondere der Klimawechsel, zur Änderung der Reptilienfauna geführt haben, so ist das doch zu allgemein ausgedrückt. Es muß daher diese Auffassung einer näheren Betrachtung unterzogen werden. Der Klimawechsel kann ja sehr verschieden wirken, und dabei können diese oder jene Klimafaktoren — Temperatur, Feuchtigkeit, Lichtmenge, Bewölkung, Niederschläge, Winde usw. — eine größere oder geringere Rolle spielen. Außerdem kann die Klimawirkung eine direkte oder indirekte sein. Welche Klimafaktoren für das Aussterben der Reptilien verantwortlich zu machen sind und wie sie wirkten, das sind Fragen, über welche ich wenig Angaben gefunden habe, teils vielleicht deswegen, weil hier die Literatur nur in beschränktem Maße zu erhalten ist. Immerhin schreiben auch bekannte Sachkenner, daß das Aussterben der Reptilien, insbesondere der Wasserreptilien, noch wenig aufgeklärt ist.

¹⁰⁾ N. N. YAKOWLEV, Der Klimawechsel als Hauptfaktor der Veränderung der Organismenwelt. Naturwiss. Wochenschrift, 37, 681 (1922).

¹¹⁾ YAKOWLEV, l. c. S. 683.

¹²⁾ Derselbe, l. c. S. 686.

¹³⁾ L. STAWROWSKY, Grundursache der Evolution der organischen Welt. Berlin 1923. (Russisch.) Allgemeine Bibliothek Nr. 52—53.

Wie schon gesagt, wird die Herabsetzung der Temperatur für das Aussterben verantwortlich gemacht. Und in der Tat ist in der Kreidezeit, wo das Aussterben einen großen Umfang angenommen hat, eine Abkühlung erfolgt¹⁴⁾. Es seien diesbezügliche Zitate aus ARLDT angeführt: „In der Flora lassen sich auch im Jura die Regionen noch nicht charakterisieren. Soweit wir wissen, ist ihre Zusammensetzung überall ziemlich gleichförmig, was ja auch zum sonstigen Charakter der Formation als tektonisch ruhiger und klimatisch einförmiger Zeit recht gut paßt (S. 1017) Doch könnten die Pole vereist gewesen sein, so daß Eisberge hätten erratische Blöcke verfrachten können, wie sie GREGORY in der englischen Oberkreide glaubt sicher nachweisen zu können (S. 892)

Noch im Laufe des Jura stieg aber die Temperatur wieder beträchtlich an bis zum Malm. Für diesen berechnet v. KERNER aus der Land- und Meer-Verteilung nach NEUMAYR eine Mitteltemperatur der ganzen Erde, die um mehr als 2° höher war als die heutige. Die Südhalbkugel war um 1½° wärmer als die Nordhalbkugel. Das Klima war dabei im wesentlichen feuchter geworden, als in den vorangehenden Perioden, und dieser Zustand eines feuchten und warmen Klimas hielt auch während der Kreidezeit an, ohne daß aber dadurch ein gleichmäßiges Klima zustande gekommen wäre. Die Polargegenden hatten damals ein gemäßigtes Klima. Im ganzen war übrigens die Temperatur gegenüber dem Malm sicher etwas gesunken. Von direkt kalten Klimagebieten hat sich aber kein einziges erweisen lassen. Das Maximum dieser Abkühlung scheint am Ende des Mesozoikums eingetreten zu sein, und es liegt der Gedanke nahe, damit das Aussterben der großen stenothermen Saurier, wie auch vielleicht der Ammoniten und Belemniten und anderer Formen, in ursächlichen Zusammenhang zu bringen (S. 955) So treten im Albien im Mediterranik die riffbauenden Korallen und die Rudisten stark zurück. Letztere kommen nur noch in Texas vor (S. 1067) In der jüngeren Kreide sind die Regionen wieder schärfer ausgeprägt. Die arktische Region umfaßte auch große Teile der nördlichen gemäßigten Zone bis in die Mitte der Union, Südwestsibirien, Nordpersien und bis an Kaukasus, Krim, Balkan und Ostalpen“ (S. 1068) Also in der Kreidezeit, insbesondere in ihrem späteren Teil, entwickeln sich die Klimazonen deutlicher, was ohne Zweifel mit der Abkühlung im Zusammenhange steht.

Ob nun die Temperaturabnahme direkt oder indirekt wirkte, das ist wenig aufgeklärt. Oft wird angenommen, daß zuerst eine Floraänderung erfolgte und erst dieselbe die Faunaänderung nach sich zog. In der Tat haben sich zuerst Blütenpflanzen verbreitet und erst später hat die Reptilien-

¹⁴⁾ Vgl. E. HAUG, *Traité de Géologie*. Paris 1908—1911, T. 2, p. 1361. — E. DACQUÉ, *Grundlagen und Methoden der Paläogeographie*. Jena 1915, S. 423. — TH. ARLDT, *Handb. d. Paläogeographie*. Leipzig 1922.

fauna die herrschende Stellung den Säugern abgetreten. Aber kaum kann die Floraänderung die Hauptursache des Aussterbens der Reptilien sein. Man hätte z. B. wohl annehmen können, daß die Zähne und vielleicht auch Magen- und Darmkanal der Reptilien zur Zerkleinerung und Verdauung neuer Nahrung mangelhaft ausgebildet waren und daß diese Tatsache zum Aussterben der pflanzenfressenden Reptilien und der von diesen sich ernährenden Raubreptilien führte. Es ist aber bekannt, daß eine Reihe von Kreidereptilien von Pflanzen, teils von härteren, lebten (Ornithopodidae, Stegosauridae, Ceratopsidae u. a.)¹⁵⁾. Eine Reihe von Formen werden für herbivor gehalten. Außerdem hätte ja die Spezialisierung der schon vorhandenen Organe sich vervollkommen und so wenigstens einem Teil immer noch die Existenz ermöglichen können.

Gegen die indirekte Klimawirkung spricht noch folgende Tatsache: „Sogar die Dinosaurier und die zahntragenden Urvögel leben in Nordamerika noch lange Zeit zwischen den neuen Gewächsen, bilden gewaltige Riesen und unternehmen große Wanderungen“¹⁶⁾. Das wäre ja ganz unmöglich gewesen, wenn die Existenz der Reptilien von der früher dagewesenen Flora direkt oder indirekt abhängig gewesen wäre. Es ist auch fraglich, ob die für Dinosaurier angeblich notwendigen Sümpfe und Seen in der Tat dermaßen reduziert wurden, daß sie gar nicht mehr existieren konnten. Außerdem kann uns die indirekte Klimawirkung, durch Floraänderung, nicht erklären, warum das Aussterben sogar die Meeresbewohner betroffen hat.

Es ist nun auch die Meinung ausgesprochen worden, daß das Klima wenigstens in gewissen Fällen direkt gewirkt hat. In betreff der Pterosaurier schreibt NOPCSA¹⁷⁾: „As to the Ornithocheiridae, it was, I believe, not so much the rivalry of the birds that led to their extinction (for birds and Pterosauria occur together from Jurassic times onwards), but the change in climate While all mammals and the warm-blooded birds have a heat-preserving integument, the Pterosauria had none. They must, therefore, with a falling temperature have suffered more from cold than mammals or birds; and, since the change of the flora at the end of the Cretaceous Period indicates a cooling of the climate, perhaps we may have here a clue to their disappearance.“

The coincidence of the extinction of Pterosauria in America with the appearance of the Kainozoic flora is a most extraordinary feature, for no direct connexion seems to exist between fish-eating Pteranodontidae and plants. This indicates the direct influence of the climate.“ Aber das Aus-

¹⁵⁾ O. ABEL, Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin, Leipzig 1919.

¹⁶⁾ J. WALTHER, Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig 1908, S. 450.

¹⁷⁾ F. NOPCSA, On the Geol. Importance of the primitive Reptilian Fauna in the Uppermost Cretaceous of Hungary The Quart. Journal of the Geol. Society 79, S. 100 (1922).

sterben der Dinosaurier soll auch nach NOPCSA teils durch die Floraänderung („lack of marsh-vegetation“), teils durch die Invasion asiatischer Säuger hervorgerufen gewesen sein. Und so sei das Aussterben teils direkte, teils indirekte Folge der Temperaturherabsetzung.

Wenn wir nun auch der Meinung sind, daß die Temperaturabnahme für das Aussterben verantwortlich ist, so ist damit die Frage immer noch keineswegs geklärt, weil ja der Klimawechsel auch direkt auf verschiedene Weise wirken konnte. So könnten wir z. B. annehmen, daß die Abkühlung unmittelbar verhängnisvoll wurde:

1. auch für „erwachsene“, d. h. fortpflanzungsfähige Individuen oder
2. hauptsächlich nur für das Leben und das Wachstum der Jungen oder
3. für die Entwicklung der Embryonen.

Es ist schon die Meinung ausgesprochen worden, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit abgeändert worden sei¹⁸⁾, aber eine eingehendere Begründung dieser Annahme habe ich nicht finden können. Eine mögliche und wahrscheinliche Temperaturwirkung auf physiologischer und ökologischer Grundlage eingehender zu behandeln, erschien deshalb notwendig zu sein und das wird hiemit versucht. Leider wird man hier teils mit Vermutungen sich begnügen müssen, da die Reptilien wie in physiologischer so auch in ökologischer Hinsicht viel weniger durchforscht sind als z. B. Vögel und Säuger.

Es ist kaum wahrscheinlich, daß die „erwachsenen“, d. h. schon fortpflanzungsfähigen Reptilien, unter dem Klimawechsel ebenso stark zu leiden hatten wie die Jungen, wenn wir auch annehmen müssen, daß selbst bei jenen eine Abkühlung allerlei Lebensvorgänge beeinflusste. Der Stoffwechsel, die Herztätigkeit, die Zellteilung, die Leitung der Erregung in den Nerven und verschiedene andere Lebensprozesse verlaufen bei einer Erhöhung der Temperatur um 10° C zwei- bis dreimal schneller und umgekehrt, bei der Abkühlung in demselben Maße langsamer (VAN 'T HOFF'SCHE Regel). Es seien folgende Beispiele der Temperaturwirkung auf Reptilien (hauptsächlich nach BREHM) angeführt: „Jede Lebenstätigkeit der Kriechtiere steigert sich mit der zunehmenden Außenwärme; daher ist dieselbe Schlange an einem heißen Sommertage eine ganz andere als an einem kühlen. Da die Werkzeuge der Atmung und des Blutumlaufes nicht vermögen, dem Kriechtiere innere Wärme zu geben, ist es eben von der äußeren mehr oder weniger abhängig. Es nimmt sie in sich auf, in ihr lebt es auf.“¹⁹⁾ — „Nur wenn *Varanus (griseus, d. V.)* gut durchwärmt ist, zeigt sich seine Reizbarkeit; bei +15° R ist er noch ganz apathisch, bei +10° schon nahezu steif. Obgleich die Art absolut nicht empfindlich gegen niedrige Wärmegrade ist, braucht sie doch zur Entfaltung

¹⁸⁾ Vgl. die Zitate auf Seite 226 und STROMER v. REICHENBACH, l. c. S. 310.

¹⁹⁾ BREHMS Tierleben 4, 350 (1920).

ihrer vollen Lebenstätigkeit hohe Temperaturen . . Gibt man ihm im Käfig Temperaturen von über 30°, so wird das Tier überaus lebendig.²⁰⁾ Von *Amphibolurus barbatus* Cuv. (Agame) lesen wir²¹⁾ „Doch hält sie DE GRIJS für nicht so wärmebedürftig wie Sandwüstenbewohner und fand sie auch noch bei 15° R noch verhältnismäßig regsam; tagsüber suchte sein Pflegling die wärmste Stelle des Käfigs auf und wärmte sich stundenlang auf dem geheizten Boden, den Rumpf abplattend und fest der Unterlage anschmiegend, während er im Sonnenschein mit abgeflachtem und gegen die Sonnenstrahlen geneigten Körper hochbeinig zu stehen pflegte.“ Die Ringelagamen *Oplurus torquatus* sind gegen Kälte „ungemein empfindlich und erstarren schon bei 16° R“²²⁾. Von den Eidechsen (Lacertidae) wird folgendes gesagt²³⁾: „Sie sind im eigentlichen Sinne des Wortes abhängig von der Sonne, lassen sich nur dann sehen, wenn diese vom Himmel lacht, und verschwinden, sobald sie sich verbirgt. Um sich zu sonnen, suchen sie stets diejenigen Stellen aus, die ihnen die meiste Wärme versprechen . . Je stärker die Sonne scheint, um so mehr steigert sich ihre Lebhaftigkeit, um so mehr wächst ihr Mut. In den Morgen- und Abendstunden zeigen sie sich zuweilen träge und auffallend sanft, in den Mittagsstunden nicht nur äußerst behende, sondern oft auch sehr mutig, ja förmlich rauflustig . . Auch büßen sie, im Zimmer gehalten, bei herabgehender Wärme ihre Behendigkeit sofort ein und setzen bei den jetzt schleppenden Bewegungen ganz bedächtig einen Fuß vor den anderen, während im Sonnenschein die Bewegungen eine federnde Leichtigkeit annehmen, wie ohne alle Körperschwere. Bei reichlich 20° C im Zimmer und ohne Sonne fühlen sich die südlichen Arten nicht bloß ganz kalt an, sondern bekommen auch ein eingefallenes, mageres Ansehen.“ *Scincus officinalis* LAUR., in Gefangenschaft gehalten, erstarrt schon bei einer Wärme von 18° C²⁴⁾. *Uromastix capensis* AUCT. beginnt bei 15° R²⁵⁾ zu erstarren. Es sei noch GADOW²⁶⁾ angeführt, der über *Uromastix* folgendes schrieb: „Although they love a great amount of heat, and become stiff when cooled down to about 16° C = 60 F., they can stand several degrees of dry frost without injury.“ — Man könnte noch mehr solche Beispiele anführen (*Chamaeleon vulgaris*, *Trachydosaurus asper* u. a.), die alle zeigen, daß die Beweglichkeit der Reptilien durch eine niedrige Temperatur stark beeinträchtigt wird. Dadurch wird nun auch die Konkurrenzfähigkeit mehr oder weniger herabgesetzt.

²⁰⁾ BREHMS Tierleben 5, 131 (1920).

²¹⁾ Ebenda 5, 59 (1920).

²²⁾ BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI, Abt. III, 2, Leipzig, Heidelberg 1890, S. 1353.

²³⁾ BREHMS Tierleben 5, 155, 156 (1920).

²⁴⁾ BREHMS Tierleben 5, 203 (1920).

²⁵⁾ H. G. BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Ebenda, S. 1349.

²⁶⁾ H. GADOW, Amphibia and Reptiles. London 1920, S 525.

Unter anderem verdient unsere Beachtung die Tatsache, daß sogar das Nahrungsbedürfnis bei der Temperaturherabsetzung eine Abnahme erleiden kann. Von Agame *Calotes versicolor* DAUD. lesen wir in BREHM²⁷⁾ folgendes: „Ersterer (DE GRIJS) findet, daß diese Eidechse, obwohl sie die Wärme außerordentlich liebt, doch gegen niedrige Temperaturen nicht so empfindlich ist wie die Wüstenagamen und noch bei 15° R, wenn diese schon ganz lethargisch sind, regelmäßig, wenn auch nicht so viel wie an sonnigen Tagen, Nahrung annimmt.“ Gürtelchsen, *Zonurus giganteus* SMITH, sind „bei hellem Sonnenschein und einer Lufttemperatur von nicht unter 18° R... sehr gefräßig...“²⁸⁾ „Die meisten Lacertilien fressen unter normalen Umständen, d. h. wenn sie nicht ausgehungert sind, nicht sehr viel auf einmal, dafür aber — Wärme vorausgesetzt — täglich, und sogar mehrmals am Tage.“²⁹⁾ Die Brückenechse, *Sphenodon punctatus* GRAY, „nimmt noch bei einer Temperatur Nahrung an, bei der sogar unsere einheimischen Eidechsen gar nicht oder nur mit Unlust fressen“³⁰⁾. Für *Uromastix hardwicki* GRAY sei schon eine Wärme von 22° C genügend, um seinen vollen Appetit anzuregen³¹⁾. Über *Python reticulatus* SCHN. wird berichtet³²⁾: „Während der heißen Zeit betrug die Dauer der Verdauung 8, bei kälterer Witterung 38 Tage. In der kalten Zeit wurde 113 Tage lang jede Nahrung zurückgewiesen...“ GADOW³³⁾ hat *Crocodylus porosus s. biporcatus* gezüchtet und sagt: „The most favourable temperature of the water was 85° F; if below 75° F (= 24° C) they refused to eat, but a continued exposure to 60° F did hurt them. When the temperature rose above 95° F they left the water...“ Diese Beispiele ließen sich noch vermehren (*Moloch horridus* u. a.). E. S. HATHAWAY hat festgestellt, daß auch Fische, von 20° nach 10° überführt, viel weniger fraßen (ein Drittel und noch weniger)³⁴⁾. Die Tatsache, daß die nördlichen Individuen einer Reptilienart kleiner sind als südliche, steht wahrscheinlich mit der Abnahme des Appetits im Zusammenhange. — Also, wir sehen, daß die Temperaturabnahme rezente Reptilien stark beeinflussen kann, indem dadurch die Beweglichkeit und der Appetit herabgesetzt wird. Vielleicht wird so auch die Disposition zu Infektionen erhöht.

Obgleich nach alledem auch die erwachsenen mesozoischen Reptilien von der Abkühlung bis zu einem gewissen Grade direkt beeinflußt werden

27) BREHMS Tierleben 5, 41 (1920).

28) Ebenda 5, 109 (1920).

29) Ebenda 5, 133 (1920).

30) Ebenda 4, 369 (1920).

31) BREHMS Tierleben 5, 67 (1920).

32) Ebenda 5, 279 (1920).

33) H. GADOW, l. c. S. 460.

34) E. S. HATHAWAY, The relation of temperature to the quantity of food consumed by fishes. Ecology 8, 428 (1927). Zitiert nach Berichte über die wiss. Biologie 6, 506 (1927).

mußten, so darf doch angenommen werden, daß sie widerstandsfähiger waren als Embryonen oder junge Tiere. Der Körper eines adulten Tieres ist verhältnismäßig groß und demgemäß ist die Oberfläche im Vergleiche zum Gewicht geringer. Der Inhalt einer Kugel wächst bekanntlich mit der dritten Potenz des Radius, die Oberfläche aber mit dem Quadrat und infolgedessen ist bei einer großen Kugel die Oberfläche verhältnismäßig kleiner als bei einer kleinen. Ebenso steht es mit den Tieren. So findet bei großen Tieren die Wärmestrahlung von der relativ kleineren Oberfläche langsamer statt als bei kleinen. Da nun viele mesozoischen Reptilien gerade sehr groß waren, so erfolgte bei ihnen Wärmestrahlung von der Körperfläche nicht so schnell wie bei kleineren Formen und bei jüngeren Tieren. Die Wärme, die bei den Bewegungen des Tieres entstand, strahlte bei erwachsenen Tieren verhältnismäßig langsam, bei Jungen aber schneller aus. Es ist deshalb höchst wahrscheinlich, daß unter der Temperaturabnahme junge, sich noch entwickelnde Tiere viel mehr zu leiden hatten, da von deren verhältnismäßig größerer Körperoberfläche die Ausstrahlung schneller stattfinden konnte. Zudem finden wir Angaben dafür, daß die Jungen jetziger Reptilien in der Tat empfindlicher sind als Erwachsene. „Die Jungen sind gegen Kälte sehr empfindlich und müssen deshalb besonders sorgsam davor geschützt werden, während die Erwachsenen dagegen wenig empfindlich sind“ — so wird in BREHM von Lesueurs Höckerschildekröte (*Malaclemys lesueuri* GRAY) geschrieben³⁵). Also, obgleich die Temperaturabnahme sogar das Leben der erwachsenen Reptilien bis zu einem gewissen Grade beeinträchtigen konnte, müssen wir dennoch annehmen, daß auf diese Weise noch mehr das Leben und das Wachstum der Jungen und dadurch die Fortpflanzung beeinträchtigt wurden.

Wir müssen nun noch in Betracht ziehen, daß die Temperaturabnahme insbesondere die embryonale Entwicklung verlangsamen oder sie sogar vollständig aufheben konnte. Wie allerlei andere Lebenserscheinungen, so wird auch die embryonale Entwicklung durch die Temperaturabnahme verlangsamt. Es seien einige Beispiele betreffs der Reptilien angeführt: „Alle Schildkröten legen Eier, einige kaum ein Dutzend, andere über Hundert und mehr. Die Jungen schlüpfen nach Verlauf von ein paar Wochen bis einigen Monaten, je nach der Temperatur, aus.“³⁶) „Die Brutdauer scheint (*Chelone viridis* s. *midas*) ungefähr drei Wochen zu betragen, je nach der Wärme des Brutplatzes etwas mehr oder weniger.“³⁷) „Eine Ausnahme bildet *Emys orbicularis*, bei der das Schlüpfen

³⁵) BREHMS Tierleben 4, 406 (1920).

³⁶) BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6, Abt. 3, 1, Leipzig 1890, S. 409.

³⁷) Ebenda, S. 425.

erst nach ca. 11 Monaten erfolgt. Die Entwicklung ist allerdings schon im Herbst beendet, das Junge überwintert gewissermaßen nur noch in der Schale. In Gefangenschaft bei höherer Temperatur sind deshalb auch viel kürzere Entwicklungszeiten beobachtet worden (es werden 95 [KAMMERER], sogar 48 bis 50 Tage angegeben).³⁸⁾ Von der Ringelnatter *Tropidonotus natrix* L. lesen wir³⁹⁾: „Die Entwicklung dauert 7—10 Wochen, kann aber bei warmem Wetter auch viel schneller vor sich gehen.“

Es ist lehrreich, in dieser Hinsicht die Entwicklungsgeschwindigkeit der Hühnereier in Betracht zu ziehen. PRZIBRAM⁴⁰⁾ hat nach Angaben von FÉRE den betreffenden Temperaturkoeffizienten für das Intervall von 10° (Q¹⁰) berechnet und ihn gleich 2,94 gefunden, d. h. bei einer Temperaturabnahme um 10° C findet die Entwicklung beinahe dreimal langsamer statt. Das Optimum für die Entwicklung des Hühnerembryos ist 38—39° C. Eine nur wenige Grade höhere Temperatur (42—43° C) ist für die Embryonen schon tödlich. Die Temperaturabnahme ist wohl nicht so schädlich, aber auch keineswegs gleichgültig. Die minimale Temperatur für Entwicklung beträgt 25° C⁴¹⁾. Nach Untersuchungen von FÉRE⁴²⁾ kommt die Entwicklung der Embryonen bei einer (wenn auch nur um wenige Grade) von dem Optimum (38°) niedrigeren Temperatur oft überhaupt nicht zustande und es werden häufiger Mißbildungen hervorgerufen. Es entwickelten sich von Hühnereiern zu normalen Embryonen

bei 38° C	—	79,16%,
36° C	—	59,45%,
35° C	—	56,52%,
34° C	—	41,66%.

Also, bei einer Abnahme der Temperatur um nur 4° C wurden schon beinahe zweimal weniger normale Embryonen gebildet! Bei der Temperatur von 2—3° C verläuft auch bei *Rana virescens* die Entwicklung anormal⁴²⁾. Ähnliches ist auch bei anderen Tieren beobachtet worden.

Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, daß das Temperaturminimum für die Entwicklung der Hühnereier 25° C beträgt, d. h. bei einer niedrigeren Temperatur findet überhaupt keine Entwicklung statt (Eier bei Zimmertempe-

³⁸⁾ A. REMANE, Reptilia in P. SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands. Teil 50, S. 24, 1924.

³⁹⁾ E. SCHREIBER, Herpetologia europaea. Jena 1912, S. 745.

⁴⁰⁾ H. PRZIBRAM, Temperatur und Temperatoren im Tierreiche. Leipzig-Wien 1923, S. 165.

⁴¹⁾ Vgl. C. HERBST, Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Tiere. Handb. d. Naturwissenschaften 3, Jena 1913, S. 542.

⁴²⁾ CH. FÉRE, Note sur l'influence de la température sur l'incubation de l'oeuf de poule. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie 30, 352 (1894).

⁴³⁾ Siehe CH. G. ROGERS, Textbook of comparative Physiology. New York, London 1927, S. 566.

ratur!). Von den angeführten Tatsachen ausgehend, können wir nun annehmen, daß das Temperaturminimum für die Entwicklung der Reptilienembryonen ziemlich hoch lag, gleich wie jetzt bei den Vogeleiern. Es ist dann sehr gut möglich, daß die Temperaturabnahme für die Entwicklung der Embryonen verhängnisvoll wurde.

Doch nur ein Teil der Arten könnte deswegen ausgestorben sein, weil die Temperatur schon auf jenes Minimum gesunken war. Denn die Abkühlung am Ende der Kreidezeit war offenbar, absolut genommen, nicht sehr groß, da ja keine außer Zweifel stehenden Glazialsuren gefunden worden sind; nur relativ, insbesondere im Vergleich mit der warmen Jurazeit, konnte die Temperaturabnahme immerhin beträchtlich gewesen sein. Aber eine sehr weitgehende Temperaturabnahme ist gar nicht nötig, da schon eine geringe beträchtliche Folgen zeitigen kann: die Entwicklung kann oft aufgehoben oder in anormale Bahnen gelenkt werden und außerdem kommt eine Verlangsamung der Entwicklung zustande. Nehmen wir z. B. an, daß Q_{10} gleich 2,5 ist und daß die Entwicklung des Eies bis zum Ausschlüpfen der Jungen 125 Tage (4 Monate) dauerte, so braucht bei einer mittleren Temperaturabnahme von 4° C die Entwicklung des Eies um 60 Tage, d. h. um ganze 2 Monate länger! Infolge der Verlangsamung der embryonalen Entwicklung kommen die Jungen nun in einer beträchtlich kälteren Jahreszeit zur Welt, was ihr Leben stark beeinträchtigen muß. Es ist möglich, daß die Entwicklung bei einem Teile der mesozoischen Reptilien sogar über 4 Monate dauerte. Wurde nun in solchem Falle die Entwicklungszeit durch die Temperaturabnahme noch verlängert, so konnte schon eine Temperaturabnahme von 2° eine beträchtliche Verschiebung des Ausschlüpfens auf eine kältere Jahreszeit zur Folge haben, und wo früher vielleicht das ganze Jahr die Fortpflanzung möglich war, wurde sie nun auf die wärmere Jahreszeit eingeschränkt. Es wäre denkbar, daß gerade solche Arten, deren Entwicklung lange dauerte, durch die Temperaturabnahme besonders stark beeinträchtigt wurden. Die in unserem Beispiele vorgeführte Entwicklungszeit ist für die jetzigen Verhältnisse nicht zu groß genommen, da es Arten gibt, bei denen sie noch länger dauert. Es seien einige Beispiele vorgeführt. Die Entwicklung gerade eines primitiven Reptils, der Brückenechse (*Sphenodon*), dauert ein ganzes Jahr, obgleich das Klima auf Neu-Seeland ziemlich warm ist⁴⁴). Das Ausschlüpfen des *Chamaeleon vulgaris* findet nach 130 Tagen statt⁴⁵), und die Entwicklungsdauer der Chamäleoneier beträgt allgemein 4—6 Monate⁴⁶). Bei *Testudo vicina* (auf Seychellen) schlüpfen die Jungen 120—130 Tage nach der Ei-

⁴⁴) BREHMS Tierleben 4, 363 (1920).

⁴⁵) GADOW, l. c. S. 572.

⁴⁶) E. G. BOULENGER, Reptiles and Batrachians. London, New York 1914, S. 93

ablage aus⁴⁷⁾. Von der Teichschildkröte *Emys orbicularis* L. lesen wir in BREHM⁴⁸⁾: „Es kommt aber auch vor, daß sie erst im Frühling des nächsten Jahres, elf Monate nach der Eiablage, ausschlüpfen, also ganz ähnlich, wie dies vom Spenodon bekannt ist, im Ei überwintern. Nach ROLLINAT legt die Teichschildkröte in Mittelfrankreich Ende Mai, im Juni oder Juli 3—14 Eier, die Jungen schlüpfen Ende September oder Anfang Oktober aus, bleiben aber bis zum folgenden Frühling in der Erde. Ist aber der Herbst warm, so verlassen sie ihr Erdloch Ende Oktober oder im November Ähnliches finden wir über diese Schildkröte bei GADOW⁴⁹⁾ „The young are hatched, according to locality and the kind of season, either in the same autumn or not until the next spring. Eggs laid in a garden at Kieff, in Russia, were hatched eleven months later.“ Diese Art muß also der Kälte gut angepaßt sein, wenn die Jungen im Ei, ohne Schaden zu nehmen, unter derartigen klimatischen Verhältnissen überwintern können. Wir haben kein Recht, anzunehmen, daß alle Arten so widerstandsfähig sind. Außerdem hängt noch höchstwahrscheinlich die Eibildungszeit von der Temperatur ab, so daß bei der Abkühlung auch die Tragzeit verlängert wird. Diesbezügliche Belege werden später beigebracht.

Außer den schon vorgeführten Tatsachen kommt ferner bei der Entwicklung noch die Unterbrechungsmöglichkeit in Betracht⁵⁰⁾. „Die Unterbrechungsmöglichkeit der Entwicklung durch Erniedrigung der Temperatur unter das Minimum ist eine nicht nur in theoretischer, sondern auch in praktischer Hinsicht wichtige Frage, welche namentlich beim Huhn genau untersucht worden ist, und zwar am eingehendsten von KAESTNER. Derselbe fand, daß die Unterbrechungsmöglichkeit abnimmt, je weiter die Entwicklung fortschreitet. In den ersten 3 Tagen sinkt das Maximum der Unterbrechungsmöglichkeit rasch, dann langsamer bis zum zehnten Tage und von da an kaum merklich. Nach sechsstündiger Bebrütung konnte die Entwicklung 16 Tage lang unterbrochen werden. Freilich entstehen dann Mißbildungen, die jedoch ausbleiben, wenn die Unterbrechung nur bis zu 7 Tagen gedauert hat. Am Ende der Bebrütung kann die Entwicklung noch 24 Stunden unterbrochen werden. Daß in allen, auch den spätesten Stadien, die Entwicklung bei der Abkühlung wirklich still steht, zeigt sich, wenn man nach Wiederaufnahme der Bebrütung diese bis zu Ende durchführt; das Auskriechen des fertigen Hühnchens geschieht dann regelmäßig um so viel Tage nach Ende der normalen Bebrütungsdauer, als die Unterbrechung gedauert hat, einerlei, ob dies in einem frühen oder späten Stadium geschehen war.

⁴⁷⁾ Ebenda, S. 33.

⁴⁸⁾ BREHMS Tierleben 4, 416, 417 (1920).

⁴⁹⁾ H. GADOW, Amphibia and Reptiles. London 1920, S. 355.

⁵⁰⁾ C. HERBST, l. c. S. 598.

Bei *Rana fusca* fand O. SCHULTZE dasselbe wie KAESTNER beim Huhn: „Die Entwicklung kann um so weniger lange unterbrochen werden, je weiter sie bereits vorgeschritten ist, doch konstatierte er, daß bei 0° die Entwicklung zwar arg verlangsamt, aber doch nicht völlig sistiert ist.“ Die Tatsache, daß die Unterbrechungsmöglichkeit mit dem Entwicklungsgang abnimmt, erhöht noch ihrerseits die Gefahren für den Embryo: sinkt während der späteren Entwicklungsstadien die Temperatur auch nur für einige Tage unter das für die Entwicklung notwendige Minimum, so verfällt der Embryo dem Tode. Solche periodisch kältere Zeiten liegen durchaus im Bereiche der Möglichkeit. Wenn wir nun die Tatsache, daß das Ausschlüpfen der Jungen durch die Temperaturerniedrigung noch auf eine kältere Jahresperiode verschoben wird, in Betracht ziehen, so ist die Gefahr für die sich entwickelnden Embryonen desto größer: in einer kühleren Jahreszeit kann die Temperatur, wenigstens auf einige Tage, viel eher unter das Minimum sinken als in der wärmeren.

Wir sehen somit, daß die Temperaturabnahme die embryonale Entwicklung stark verlangsamen, beeinträchtigen (Mißbildungen!), sogar vollkommen aufheben und somit für die Art verhängnisvoll werden kann. Wir haben schon aus den vorher angeführten Zitaten gesehen, daß die Temperaturabnahme die Lebenstätigkeit der jetzigen Reptilien stark beeinflußt und daß schon bei einer ziemlich hohen Temperatur (18—20° C) viele Arten lethargisch, unbeweglich werden und den Appetit verlieren. Deshalb haben wir Grund genug zur Annahme, daß auch die Entwicklung der mesozoischen Reptilienembryonen bei einer Temperaturerniedrigung stark leiden konnte.

Wichtig sind noch folgende Beobachtungen: Bezüglich *Terrapene carolina* wird in BREHM⁵¹⁾ berichtet: „Sehr häufig geschieht es, daß die Durchschnittswärme des pennsylvanischen Sommers nicht ausreicht, um Embryonen zu zeitigen und der hereinbrechende Winter sie noch in der Eischale überrascht. In solchem Fall erliegen sie der Kälte selbstverständlich weit leichter als die Alten, die, wenn sie sich nicht tief genug eingegraben haben, durch den Frost oft ebenfalls sehr gefährdet werden.“ — „Wirklich kalte Witterung scheint ihnen sehr nachteilig werden zu können: so beobachtete schon PALLAS, daß in der Krim nach drei hintereinander folgenden kalten Sommern die früher äußerst zahlreiche Taurische Eidechse (*Lacerta taurica*) fast verschwunden war.“⁵²⁾ Über die Smaragdeidechse (*Lacerta viridis* LAUR.) lesen wir in KOBELT⁵³⁾: „Die Verbreitung ist vielfach lückenhaft; in warmen Perioden dringt das Tier weiter vor, in kalten geht es an den un-

⁵¹⁾ BREHMS Tierleben 4, 421 (1920).

⁵²⁾ BREHMS Tierleben 5, 156 (1920).

⁵³⁾ W. KOBELT, Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902, S. 231.

günstigeren Stellen zugrunde und hält sich nur an den günstigsten, die dann, als isolierte Inseln im Gebiet unserer heimischen Eidechsen erscheinen.“ Über die Klapperschlange (*Crotalus horridus* L.) finden wir ebenda: „Doch findet sie sich einzeln noch fast überall in den mittleren und südlichen Vereinigten Staaten. Wo es Winter wird, erstarrt sie bei Kälte; strengeren Wintern soll sie oft massenhaft erliegen.“⁵⁴⁾

Die vorgeführten Beispiele zeigen uns, daß schon eine außergewöhnlich niedrigere Temperatur einiger Jahre oder der in Betracht kommenden Jahreszeiten für die normale Fortpflanzung verhängnisvoll werden und zum lokalen Aussterben führen kann. Also können sogar kleinere Temperaturschwankungen von großer Bedeutung sein. Diese Beispiele zeigen uns überdies, daß Reptilien sich in Ländern aufhalten können, wo die Temperatur während der Fortpflanzungszeit dem für sie notwendigen Minimum ziemlich nahe liegt. Es ist deshalb sehr gut möglich, daß die Temperatur in der Kreidezeit ziemlich nahe dem für die Entwicklung der Reptilienembryonen nötigen Minimum lag und daß deshalb eine weitere Abkühlung nicht überstanden werden konnte.

Die Klimawirkung wird noch dadurch erhöht, daß in gewissen Jahren die Temperatur in der Fortpflanzungszeit ausnahmsweise niedrig sein kann. Die Schwankungen der mittleren Temperaturen der Jahre und der gleichnamigen Jahreszeiten können ja ziemlich beträchtlich sein. Nach Untersuchungen in tropischen Stationen erreicht die Schwankung der mittleren Temperatur verschiedener Jahre eine Amplitude von 0,4^o⁵⁵⁾. Also solche periodische Schwankungen der mittleren Jahrestemperaturen kommen sogar in der äquatorialen Zone zur Wirkung, wo sonst der Unterschied zwischen dem wärmsten und dem kältesten Monat kaum 1^o beträgt. Addiert sich diese periodisch eintretende Temperaturabnahme zu der allgemeinen mittleren, so kann die Wirkung desto stärker sein und desto eher kann das für die Entwicklung nötige Minimum unterschritten werden.

Verschiedene Tatsachen sprechen dafür, daß die Temperaturabnahme nicht unbedingt bis zum Minimum gehen mußte, sondern daß schon bei einer noch etwas höheren Temperatur die embryonale Entwicklung stark beeinträchtigt werden konnte. Eine derartige für die Entwicklung schädliche Temperaturabnahme muß jedenfalls auch die tropischen Regionen betroffen haben, da sonst die ausgestorbenen Reptilien daselbst hätten weiterleben können.

Bezüglich der für die Entwicklung der Reptilienembryonen nötigen minimalen Temperatur und des Q₁₀ habe ich leider keine Angaben finden

⁵⁴⁾ W. KOBELT, l. c. S. 384.

⁵⁵⁾ J. v. HANN, Lehrbuch der Meteorologie. Leipzig 1915, S. 646.

können. Höchstwahrscheinlich sind solche Untersuchungen bisher überhaupt noch nicht ausgeführt worden, da sogar bei PRZIBRAM, der eine große Anzahl von diesbezüglichen Tatsachen anführt, bezüglich der Reptilien solche Angaben fehlen. Für die hier zu behandelnde Frage wären die Angaben über das Minimum der tropischen Formen von größter Bedeutung.

Es ist jedenfalls sehr wahrscheinlich, daß die meisten mesozoischen Reptilienarten gegen die niedrigeren Temperaturen bedeutend empfindlicher waren als die jetzigen, weil ja die Vorfahren der letzteren außer den kretazischen sogar die pleistozenen Kälteperioden überlebt haben, die eine starke Auslese der gegen die Kälte widerstandsfähigeren Arten bewirken mußten. Wenn wir also annehmen, daß das für die embryonale Entwicklung nötige Minimum für mesozoische Reptilien ziemlich hoch lag, so läßt sich das Aussterben der eierlegenden Reptilien sehr leicht damit erklären, daß bei der Temperaturabnahme die embryonale Entwicklung sowie das Leben und Wachstum der Jungen stark beeinträchtigt wurden.

— Die Temperatur der Luft unterliegt großen und ziemlich raschen Veränderungen. Die Temperatur des Wassers aber unterliegt infolge dessen größerer Wärmekapazität viel kleineren und langsameren Schwankungen. Besonders wegen dieser Verhältnisse hat die Erklärung des Aussterbens der Meeresreptilien große Schwierigkeiten bereitet⁵⁶⁾. „... wir können heute noch keinen triftigen Grund angeben, warum z. B. die dem Leben im Meere so vorzüglich angepaßten und so trefflich bewaffneten Ichthyosaurier so plötzlich am Ende des Mesozoikums verschwinden.“⁵⁷⁾ ABEL⁵⁸⁾ schreibt zu dieser Frage folgendes: „Der Niedergang des Ichthyosaurierstammes ist eines der vielen Rätsel der Geschichte der Tierwelt; welche Ursachen ihr Aussterben herbeigeführt haben, ist einstweilen noch vollständig unaufgeklärt. Dagegen haben die Plesiosaurier, die ebenso wie die Ichthyosaurier zum ersten Male in der Triasformation erscheinen, den Niedergang der Ichthyosaurier überdauert und noch neben den Mosasauriern gelebt; ihr Aussterben scheint mit dem der Mosasaurier zeitlich zusammenzufallen. Auch der Untergang der Plesiosaurier ist ebenso wie der der Ichthyosaurier und der Mosasaurier ein unaufgeklärtes Problem... Bei Meeresbewohnern ist ein so durchgreifender Wechsel der Lebensverhältnisse, wie er zu wiederholtenmalen die Bewohner der verschiedenen Lebensgebiete des Festlandes betroffen hat, kaum anzunehmen... In den oberflächlichen Schichten des Meeres sind dagegen solche Umwälzungen der Temperaturverhältnisse und der gesamten Lebensbedingungen kaum anzunehmen (wie Einbruch des

⁵⁶⁾ O. ABEL, Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena 1922, S. 549.

⁵⁷⁾ TH. ARLDT, l. c. S. 1186.

⁵⁸⁾ O. ABEL, l. c. S. 549 ff.

Kaltwassers in die Meerestiefen in der Eiszeit, d. V.); die heutige Verbreitung der Riffkorallen zeigt, daß sich zwar die Zonen der warmen Meere bedeutend gegen den Äquator zu verschoben haben, daß sie aber hier diesen sehr empfindlichen Tieren noch immer eine Heimstätte zu bieten vermögen. Wir werden annehmen müssen, daß die Meere der mesozoischen Periode im allgemeinen viel wärmer gewesen sind als die heutigen und daß in den Breiten, in denen die fossilen Meeresreptilien gefunden werden, heute keine Lebensmöglichkeit für sie bestehen könnte, weil die Temperatur des Wassers bedeutend niedriger geworden ist; aber dieser Temperaturrückgang kann nicht die Ursache des Aussterbens der verschiedenen Meeresreptilien gewesen sein, da die Korallen und andere Warmwassertiere noch heute, wenn auch in niederen Breiten leben und gedeihen. Auch Futtermangel kann kaum als Ursache des Aussterbens in Betracht kommen.“

War nun, wie zugegeben wird, die Temperatur des Meereswassers — und nur diejenige des Meeresoberflächenwassers kommt für Reptilien in Betracht — in der mesozoischen Periode bedeutend höher als heute, so scheinen uns gar keine Schwierigkeiten vorzuliegen, um auch das Aussterben der Meeresreptilien durch die schädliche Wirkung der Temperaturabnahme zu erklären. Kam eine Abkühlung zustande und entwickelten die Klimazonen sich deutlicher, so mußte wohl selbst in der Äquatorialzone die Temperatur eine Abnahme erleiden. Obgleich nun die Wärmekapazität des Wassers groß ist und seine Abkühlung infolgedessen viel langsamer stattfindet als diejenige der Luft und der Erde, kann sich sogar die Temperatur des Meereswassers ziemlich schnell verändern. Die tägliche Temperaturamplitude der Meeresoberfläche beträgt 0,5°! Die jährliche Amplitude des Meeresoberflächenwassers unter 10° nördlicher Breite, wo also die Lufttemperatur keine großen Schwankungen erleidet, beträgt 2,2°. Das zeigt uns, daß das Meereswasser in der Tat ziemlich schnell seine aufgenommene Wärme wieder abgeben kann. Wenn schon eine merkbare Abkühlung des Meereswassers in kurzer Zeit zustande kommen kann, so wird die Herabsetzung der Temperatur des Meeresoberflächenwassers mit der allgemeinen mittleren Temperaturabnahme mehr oder weniger Schritt halten und ihr gegenüber nicht sehr viel und auf sehr lange Zeit zurückbleiben. Deshalb muß man annehmen, daß gleichzeitig mit der starken Abkühlung im Norden (dieselbe ist für höhere Breiten durch überzeugende Angaben festgestellt worden) zu Ende der Kreidezeit sogar die Temperatur der Äquatorialzone eine merkbare Herabsetzung erlitt. Nahm nur die Temperatur des Meereswassers ab, so konnten dadurch das Leben und insbesondere die Fortpflanzung der stenothermen Tierarten stark beeinflusst werden. Wenn wir nun annehmen, daß für die Meeresreptilien eine höhere Temperatur notwendig war als für die jetzt in den

tropischen Meeren verbreiteten Warmwassertiere, so ist ihr Aussterben gut verständlich. Die vorgeführte Annahme liegt im Bereiche des Möglichen, da die Empfindlichkeit der Arten gegen die Temperaturabnahme in der Tat verschieden ist. Durch die verschiedene Empfindlichkeit gegen die Abkühlung läßt sich vielleicht sogar erklären, warum die Ichthyosaurier früher ausstarben als Plesiosaurier und Mosasaurier⁵⁹⁾.

Die Meeresreptilien hatten gegen die abkühlende Wirkung des kälteren Wassers wahrscheinlich keine Schutzmittel. Die Haut war in dieser Beziehung ungeeignet, und auch eine Speckschichte, wie die Säuger, werden diese Reptilien, die Millionen von Jahren in ziemlich gleichmäßig warmem Wasser lebten, kaum besessen haben. Da nun die Wärmeleitfähigkeit des Wassers viel größer ist als diejenige der Luft, so wird sogar die Wärme, die im Tierkörper bei der Muskeltätigkeit, insbesondere bei der Lokomotion entsteht, sehr schnell an das umgehende Wasser abgegeben. Es konnten also die Meeresreptilien ihre Körpertemperatur kaum merklich höher als die des Wassers halten. Die Folge der Temperaturabnahme mußte die Verlangsamung der verschiedensten Lebensprozesse sein. Sogar die embryonale Entwicklung mußte wohl langsamer erfolgen und dadurch kamen die Jungen in einer kälteren Jahreszeit zur Welt, womit sie in viel schlechtere Lebensbedingungen gesetzt wurden. Vieles spricht dafür, daß die embryonale Entwicklung auch bei viviparen Arten — zu ihnen werden z. B. Ichthyosaurier gezählt — durch die Abkühlung verlangsamt wird. Von Wichtigkeit sind in dieser Hinsicht folgende Beobachtungen. Von der Bergeidechse *Lacerta vivipara* JACQUIN wird folgendes berichtet⁶⁰⁾ „...die Zeit, in der sie ihre bereits im Mutterleibe gezeitigten Eier legt oder ihre Jungen zur Welt bringt, sehr verschieden ist. MEJAKOFF sah im Wologdischen Gouvernement schon am 29. Juni Junge und fand noch am 1. August trüchtige Weibchen. Möglicherweise gebären ältere Weibchen früher als jüngere; vielleicht beeinflußt auch die in einem Jahre herrschende Witterung das Fortpflanzungsgeschäft in erheblicher Weise.“ Die letzte Annahme ist sehr wahrscheinlich. „Andererseits soll *Lacerta vivipara* durch Halten in hohen Temperaturen zum früheren Ablegen ihrer Eier gebracht werden.“⁶¹⁾ Die Paarung

⁵⁹⁾ ABEL (l. c. S. 546) hält Plesiosaurier für vivipare Formen, obgleich sie wahrscheinlich aus dem Wasser herauskommen und auf der Erde zu gehen imstande waren. — Sollten sie aber ovipar gewesen sein, so ist das spätere Aussterben durch die auf dem Lande während der wärmeren Jahreszeit ziemlich hohe Temperatur zu erklären. Legten die Mosasaurier ihre Eier „in seichten Buchten und Ästuarien, möglicherweise auch in Flüssen“ (ZITTEL, Grundzüge der Paläontologie, II, München, Berlin 1918, S. 248) ab, so konnte die Fortpflanzung leichter stattfinden, da in kleineren Wasserbecken die Temperatur im Sommer höher steigt.

⁶⁰⁾ BREHMS Tierleben 5, S. 173 (1920).

⁶¹⁾ A. REMANE, l. c. S. 22.

der Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) geschieht im Mai, aber „die Geburt der Jungen . fällt in die zweite Hälfte des August oder in die erste Hälfte des September, kann sich aber noch weiter verzögern“⁶²⁾. Die Ringelnattern paaren sich Ende Mai oder Anfang Juni. „Auf die Austragung der Eier im Mutterleibe scheint die Witterung nicht ohne Einfluß zu sein, da man frisch gelegte Eier zu verschiedenen Jahreszeiten findet, die ersten Ende Juli, die letzten im August und September.“⁶³⁾ GADOW⁶⁴⁾ schreibt vom *Chamaeleon* folgendes: „For instance, the pairing of *Ch. vulgaris* takes place in the month of August. The eggs are laid in the last week of October, about fifty to sixty days later. Sometimes, however, the eggs are retained much longer, since I have received specimens with ripening eggs in July which did not lay until the end of October.“ Augenscheinlich hängt das von der Temperatur ab. Wie die Eiablage kann auch das Gebären der Jungen je nach der Temperatur nach kürzerer oder längerer Zeit stattfinden. Da nun die Temperatur bei der Entwicklung eine sehr große Rolle spielt, so ist es sehr naheliegend, daß mit der Temperaturabnahme das Zur-Weltkommen der Jungen später erfolgte. Die schädliche Wirkung einer Abkühlung ist um so wahrscheinlicher, als die Meeresreptilien infolge der seinerzeitigen, andauernd warmen, ziemlich gleichmäßigen Wassertemperatur zu sehr stenothermen, und zwar wärmeliebenden Tieren werden konnten. Man hätte nun vielleicht annehmen können, daß eine Anpassung der Wärmetiere an kälteres Wasser stattgefunden haben könnte. Aber die Anpassungsfähigkeit hat ohne Zweifel bestimmte Grenzen: es ist ja bekannt, daß viele Reptilien bei einer Temperaturabnahme sich an kälteres Klima nicht haben anpassen können und in niedere Breiten zurückgedrängt worden sind. Nach alledem ist es sehr wahrscheinlich, daß auch vivipare Meeresreptilien und insbesondere ihre embryonale Entwicklung und ihre Jungen durch die Temperaturabnahme stark beeinträchtigt wurden.

Man wird annehmen müssen, daß infolge der Abkühlung auf der ganzen Erde die Temperatur dem für die Entwicklung von Wasserreptilien nötigen Minimum wenigstens ziemlich nahe rückte und so eine erfolgreiche Fortpflanzung unmöglich wurde, da sonst zumindest in den Äquatorialländern eine genügende Anzahl von Individuen hätten überleben können.

— Wir sind hier von der Annahme ausgegangen, daß die mesozoischen Reptilien poikilotherme oder wechselarme Tiere gewesen sind. Wohl ist die Meinung ausgesprochen worden, daß gegen Ende der mesozoischen Ära die Körperwärme bei weitaus der Mehrzahl der Reptilien sich der Körperwärme der Vögel und Säuger angenähert hatte (STEINMANN), aber das ist unwahr-

⁶²⁾ BREHMS Tierleben 5, 119 (1920).

⁶³⁾ Ebenda, S. 336.

⁶⁴⁾ H. GADOW, Amphibia and Reptiles. London 1920, S. 572.

scheinlich, da keine Mittel — weder Haare noch Federn — zum Wärmeschutz bei ihnen zu finden sind. Ihre Körpertemperatur konnte gewiß höher sein als die ihrer Umgebung, insbesondere während stärkerer Lokomotion, aber wir haben keinen Grund zur Annahme, daß sie gleichmäßig, mehr oder weniger konstant, wie bei homoeothermen Tieren, gewesen sei. Auch wenn die Pterosaurier im Besitze einer höheren Körpertemperatur waren, wie angenommen wird⁶⁵), so war dieselbe kaum so gleichmäßig und unveränderlich wie bei den Säugern und Vögeln. Selbst wenn wir annehmen, daß die Temperaturregulation bei den Pterosauriern recht vollkommen ausgebildet worden war, müssen wir mit der Tatsache, daß dieselbe bei Jungen unvollkommen sein konnte, rechnen. Es ist ja bekannt, daß in den ersten Tagen bei neugeborenen Säugern und Vögeln die Wärmeregulation oft unvollkommen funktioniert⁶⁶). Die Wärmeregulation bei Jungen ist „um so weniger entwickelt, je unfertiger das Tier als Ganzes zur Welt kommt“. Wenn nun die Pterosaurier ihre Eier auch bebrüteten und ihre Jungen pflegten, wie angenommen wird⁶⁷), so unterlag bei einem rauheren Klima die embryonale Entwicklung und das Leben der Jungen dennoch einer viel größeren Gefahr. Wenn auch vielleicht keine mit Gefahren verbundene Abkühlung der Eier stattfinden konnte, so konnte wenigstens die Abkühlung der Jungen verhängnisvoll werden. Letzteres konnte eintreten, wenn die Eltern ihre Pflege nicht verstärkten, obgleich die Temperaturabnahme das erfordert hätte. Es ist nun aber nicht anzunehmen, daß diese Tiere dermaßen intelligent waren, ihre Eier und Jungen sorgfältiger und länger zu erwärmen. War aber sogar die Temperaturregulation der erwachsenen Tiere mangelhaft, so war die Gefahr noch größer: das Erwärmen der Eier und der Jungen konnte ungenügend sein und außerdem wurde die Eiablage oder das Gebären auf die kältere Jahreszeit verschoben. Es ist deshalb sehr gut möglich, daß sogar die Fortpflanzung der Pterosaurier durch die Temperaturabnahme allzu großen Hindernissen begegnete. So ist NOPCSA's⁶⁸) Meinung, daß das Aussterben der Pterosaurier durch direkte Temperaturwirkung hervorgerufen sei, die wahrscheinlichste (vgl. S. 7).

SPILLMANN⁶⁹) dagegen ist jedenfalls der Ansicht, daß ein Bebrüten der

⁶⁵) Vgl. z. B. C. WIMAN, Aus dem Leben der Flugsaurier. Bull. of the geol. Institution of the Univ. of Upsala. 19, 115 (1925). — NOPCSA, l. c.

⁶⁶) W. v. BUDDENBROCK, Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1924, S. 383.

⁶⁷) Siehe WIMAN, l. c.

⁶⁸) F. NOPCSA, l. c. — Vgl. auch FR. NOPCSA, Bemerkungen und Ergänzungen zu G. v. ARTHABERS Arbeit über Entwicklung und Absterben der Pterosaurier. Paläont. Zeitschr. 6, 80 (1924).

⁶⁹) FR. SPILLMANN, Beiträge zur Biologie des Flügels und der Lebensweise der Pterosaurier. Paläont. Zeitschr. 7, 185 (1926).

Eier fast ausgeschlossen sei und er hält es für möglich, „daß die Flugsaurier vivipar waren und ein für den bereits hochentwickelten Neonaten bewegliches Becken besaßen,“ gleichwie die Fledermäuse. Über diese Frage diskutierend sagt NOPCSA⁷⁰⁾: „Ich habe schon vor langer Zeit darauf hingewiesen, daß die Formen, bei denen die Epipubis medial verknöchert war, früher ausstarben, dagegen diejenigen weiterleben, bei denen die Symphyse ihre Ausdehnungsfähigkeit behält. Es scheint, als ob dies mit den Geburtsvorgängen zusammenhängen könnte, indem die Formen, bei denen die Dilatationsfähigkeit unterbunden wurde, ausstarben.“ Sollten nun die Pterosaurier in der Tat teils vivipar gewesen sein, so gelten auch in diesem Falle die angeführten Erwägungen betreffs der Temperaturregulation der Jungen. Jedenfalls würden die viviparen Formen gegen die Temperaturabnahme widerstandsfähiger als die eierlegenden sein, da die Temperatur- und Schutzverhältnisse bei diesen günstiger sind, und deshalb würden die oviparen Formen bei einer Temperaturabnahme früher aussterben.

Es ist also sehr wahrscheinlich, daß durch die Temperaturabnahme zu Ende der mesozoischen Ära die Fortpflanzung der Land-, Wasser- und Luftreptilien beeinträchtigt wurde und daß dadurch das Aussterben hervorgerufen wurde. Insbesondere durch direkte Wirkung der Temperaturabnahme auf die embryonale Entwicklung läßt sich das Aussterben vieler Reptilienordnungen zu Ende der mesozoischen Ära am ungezwungensten erklären. Alle vorgeführten Tatsachen sprechen dafür, daß die direkte Klimawirkung eine viel größere Rolle spielen konnte, als man gewöhnlich angenommen hat. Gewiß, es ist auch möglich, daß die indirekte Klimawirkung (Abänderung der Ernährungsbedingungen, der Feinde usw.) in vielen Fällen eine große, vielleicht sogar die Hauptrolle gespielt hat. Aber im großen ganzen dürfte dennoch der direkten Klimawirkung die Hauptrolle zukommen. Größere Rolle könnte unter anderem den Feuchtigkeitsverhältnissen zukommen, da die Entwicklung der Reptilieneier recht stark von einem bestimmten Feuchtigkeitsgrade abhängig ist. Durch Verlangsamung der Entwicklung (Temperaturwirkung!) konnte dieselbe auf eine zu feuchte oder bzw. zu trockene Jahreszeit verschoben werden. Die durch die Temperaturabnahme hervorgerufenen Feuchtigkeitsbedingungen konnten nun das Embryo stark schädigen (sekundäre Temperaturwirkung!).

⁷⁰⁾ NOPCSA, Paläont. Zeitschr. 7, 192 (1926).

Z u s a m m e n f a s s u n g.

Durch innere Ursachen (Degeneration, Senilismus, Überspezialisation u. ä.) und durch die Konkurrenz ist es kaum zu erklären, warum das Aussterben in manchen verhältnismäßig kurzen Zeitabschnitten viele größere systematische Einheiten, die genetisch voneinander weit abstehen, betroffen hat.

Das Aussterben wird durch Abänderung der Lebensbedingungen hervorgerufen, wobei namentlich solche Arten aussterben, die dadurch beeinträchtigt werden und die sich den neuen Bedingungen nicht anpassen können. Das Aussterben der Reptilien ist mit der am Ende des Mesozoikums stattfindenden Temperaturabnahme in Zusammenhang gebracht worden. Eingehender ist die Temperaturwirkung nicht behandelt worden.

Die Temperaturabnahme ist kaum so gefährlich für die erwachsenen wie für die jungen, sich noch entwickelnden Tiere gewesen, da bei den Jungen die Oberfläche relativ größer ist und dadurch die Abgabe der Wärme, die bei der Lokomotion entsteht, schneller erfolgt. Nach einigen Beobachtungen sind die Jungen jetziger Reptilien in der Tat empfindlicher als die Erwachsenen.

Vor allem aber konnte durch die Temperaturabnahme die embryonale Entwicklung beeinträchtigt werden, da dieselbe dadurch verlangsamt, in unnormale Bahnen gelenkt (Mißbildungen!) und bei einer weitgehenden Abkühlung sogar ganz unterbrochen wird. Wurde aber die Entwicklungszeit verlängert, so kamen die Jungen in einer kälteren Jahreszeit zur Welt und dadurch wurden sie in viel schlechtere Bedingungen versetzt. Durch die Annahme, daß die für die Entwicklung der Reptilienembryonen nötige minimale Temperatur ziemlich hoch lag, ungefähr wie heute bei den Vogelembryonen, läßt sich das Aussterben der mesozoischen Reptilien am einfachsten erklären. Wenn während der späteren Entwicklungsstadien die Temperatur auch nur auf einige Tage unter das Minimum sinkt, so tritt beim Embryo der Tod ein. Das wie auch die Verlangsamung und Beeinträchtigung der Entwicklung konnte zum Aussterben vieler Reptilienordnungen führen.

Die Reptilien sind in der Tat empfindlich gegen niedrigere Temperaturen. Viele Arten werden lethargisch schon bei einer Temperatur von $+18^{\circ}$ bis $+20^{\circ}$ C und fressen nicht mehr. Oft werden kältere Jahre oder Sommer für bestimmte Arten verhängnisvoll (lokales Aussterben). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die meisten mesozoischen Reptilienarten gegen die niedrigeren Temperaturen empfindlicher waren als die jetzigen, deren Vorfahren kretazische und pleistozene Kälteperioden überlebt haben (Auslese!).

Auf gleiche Weise läßt sich auch das Aussterben der Meeresreptilien erklären. Jedenfalls mußte die Temperatur sogar in der Äquatorialzone eine Erniedrigung erleiden, da sonst dort eine genügende Anzahl von Individuen hätte überleben können. Die Meeresreptilien besaßen wahrscheinlich gegen die abkühlende Wirkung des Wassers keine Schutzmittel, und so wurde die entstehende Wärme schnell dem umgebenden Wasser abgegeben und die Fortpflanzung durch die Abkühlung beeinträchtigt.

Selbst wenn die Pterosaurier warmblütige Tiere waren und ihre Jungen bebrüteten, wie angenommen wird, so konnte auch deren Fortpflanzung beeinträchtigt werden. Die Wärmeregulation der Jungen ist unvollkommen und sie konnten bei der Temperaturabnahme stark gelitten haben, wenn die Eltern ihre Pflege nicht verstärkten. Das letztere ist jedoch nicht anzunehmen. Sollten aber die Pterosaurier vivipar gewesen sein, so gelten auch in diesem Falle die Betrachtungen betreffs der Wärmeregulation der Jungen.

Vieles spricht dafür, daß die direkte Wirkung der Temperaturabnahme eine viel größere sein konnte, als man gewöhnlich annimmt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [2](#)

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

Artikel/Article: [Aussterben der mesozoischen Reptilien. 222-245](#)