

DER LEBENSRAUM GRABENDER TIERE IN SEINER BEZIEHUNG ZU DEN KÖPPEN'SCHEN KLIMAPROVINZEN.

(Ein tiergeographischer Versuch.)

Von

A. RIETH
(Tübingen).

Mit 3 Karten.

Inhaltsverzeichnis.

Vorbemerkung	212
A. Die Lebensräume der Spitzmäuse (Soriciden) und Mulle (Talpinæ) (Humuswühler) in ihrer Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaräumen	214
Lebensraum und Verbreitungstendenz der Soriciden in Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen	214
Lebensraum und Verbreitungstendenz der Talpinæ in Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen	217
Das Verbreitungsgebiet der Spitzmulle, <i>Uropsilus</i> , <i>Urotrichus</i> (<i>Neurotrichus</i>), <i>Scaptonyx</i>	221
Wanderbewegungen und Verbreitungsmöglichkeiten der Spitzmäuse und Mulle im Verlauf des Tertiärs	223
Zur Verschiebung des mitteleuropäischen Lebensraums der Mulle im Verlauf des Diluviums	226
B. Der Lebensraum der Trockenbodenwühler Afrikas, Australiens und Südamerikas in seiner Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen	229
Das Lebensgebiet der <i>Chrysochloridae</i>	229
Das Lebensgebiet der Feuchtbodenwühler Australiens	230
Das Lebensgebiet von <i>Notoryctes</i>	231
Die Lebensräume der Gürteltiere	233
Zur Biologie von <i>Necrolestes patagonensis</i>	235
Zusammenfassung	236
Kartenerklärung	242
Karten (im Anhang).	

Vorbemerkung.

Die vorliegende Arbeit, deren Anregung ich Herrn Professor v. HUENE (Tübingen) verdanke, war ursprünglich nur als Teil einer größeren Veröffentlichung gedacht, einer Veröffentlichung, die sich ganz allgemein und zusammenfassend mit Verplumpungsvorgängen am Extremitätenskelett grabender Tiere hätte befassen sollen. Besonders wäre es mir darauf angekommen, zu zeigen, wie sich die verschiedenen Stadien der Spezialisierung, z. B. von der primitiven Läuferextremität der Soriciden über die verschiedenen Spitzmulltypen (*Urotrichus*, *Scaptonyx*) bis zur extrem verkürzten Vorderextremität der Mulle, untereinander verhalten. Keine andere Gruppe (außer diesen beiden Insektivorenfamilien) gibt diese Möglichkeit eines Überblicks vom primitiven Läufer bis zum hochspezialisierten Wühler; alle übrigen Familien grabender Tiere, z. B. die Gürteltiere, lassen sich in ihren rezenten Vertretern nur in einem mehr oder weniger abgeschlossenen Stadium der Spezialisierung beobachten.

Beim Einarbeiten in die umfangreiche und zerstreute Literatur der obengenannten Insektivorengruppe mußte ich jedoch die Wahrnehmung machen, daß besonders, was die Spitzmulle betrifft, noch gar keine erschöpfenden Beschreibungen dieser Typen vorhanden sind. (A. MILNE-EDWARDS gibt in seinen vorläufigen Beschreibungen von *Uropsilus* und *Scaptonyx* nur sehr wenig osteologisches und kein anatomisches Abbildungsmaterial¹⁾.) DOBSON erwähnt von diesen Formen in seiner großen Monographie ebenfalls nicht mehr; außerdem kam derselbe Autor dort leider nicht mehr zu einer Beschreibung der Soriciden, die zwar bereits angekündigt war, aber durch Tod des Verfassers nicht mehr vollendet werden konnte. Die beiden im morphologischen Jahrbuch erschienenen Arbeiten von A. AERNBÄCK-CHRISTIE enthalten zwar Untersuchungen über die Extremitätenmuskulatur dieser Familie, aber, außer einer Beschreibung des Gebisses, wenig über das Skelett selbst. Alle eben erwähnten Lücken müssen also zuvor noch durch Spezialuntersuchungen ausgefüllt werden, bevor zu der beabsichtigten Zusammenfassung geschritten werden kann.

¹⁾ Bedingt ist das vor allem durch das sehr spärlich vorhandene Material; dabei handelt es sich um nicht allzu seltene Tiere, deren Lebensgebiete nur bis jetzt sehr unzugänglich waren.

Bei der Durchsicht der vorhandenen Literatur (besonders der großen Monographie DOBSON's) konnte ich mich eingehend mit der Biologie dieser Tiere befassen, wobei für mich ein besonders interessanter Punkt ihre geographische Verbreitung wurde. Hier ist es wiederum eine kleine Arbeit DOBSON's (1891) über die Abgrenzung der Lebensräume von Soriciden und Talpiden, die hier von Wichtigkeit war. — Trotzdem schien mir noch nicht genügend betont, daß die Lebensräume grabender Tiere besonders scharfe Abgrenzung durch ihre Abhängigkeit von der Bodenstruktur erhalten haben. Die Bodenstruktur ist wiederum in weitem Maße abhängig vom herrschenden Klima, das heißt von Temperatur und Niederschlagsmenge. „Der Boden ist zu einem guten Teil Produkt des Klimas“ sagt KÖPPEN (1923, S. 112). Die lockerere oder dichtere Bodenstruktur arider bzw. humider Klimazonen bedingte in erster Linie die grundverschiedene Herausbildung, das heißt den entsprechenden Umbau der Vorderextremität zum Graborgan bei den verschiedenen Insektivorenfamilien. Deshalb dürfte man bis zu einem gewissen Grad annehmen, daß Bodenkarten großen Maßstabs (etwa der ganzen Erde, wie sie heute noch fehlen) mit den Umrißlinien der einzelnen Bodenprovinzen auch etwa die Begrenzung der Lebensräume grabender Tiere enthalten könnten. — Bodenprovinzen können natürlich in großen Zügen auch mit Klimaprovinzen übereinstimmen und die Umrisse der letzteren haben neuerdings eine sehr übersichtliche Darstellung erhalten durch W. KÖPPEN. So ging ich also der Frage nach, wie weit die von KÖPPEN gezeichneten Umrißlinien auch Grenzen der Lebensgebiete grabender Tiere darstellen. (Ich war mir allerdings stets bewußt, inwieweit solche klimatische Grenzfürungen eine Schematisierung bedeuten, und wie fließend diese Grenzen in Wirklichkeit im einzelnen noch sind.) Immerhin drängten sich die Fundorte einzelner Familien zum Teil erstaunlich innerhalb der KÖPPEN'schen Umgrenzungen zusammen (s. *Chrysochloridae*, S. 19). Solche Fälle sollen mit entsprechenden biologischen Bemerkungen im folgenden betrachtet werden.

Besondere Beachtung schenkte ich dabei einer kartographischen Darstellung des Spezialisationsraums der Mülle innerhalb des Verbreitungsgebiets der Spitzmäuse. (Zu allen Karten wurden die KÖPPEN'schen Klimaformeln in ihrer einfachsten Fassung benutzt. Soweit es möglich ist, sind kurze Erklärungen gleich hinzugesetzt;

im übrigen siehe die Erklärungen zu den Karten selbst.) Hier möchte ich auch gleich betonen, daß in den Karten, z. B. bei der Darstellung des Verbreitungsgebiets der Spitzmäuse beträchtliche kartographische Verallgemeinerungen unterlaufen mußten. Darauf wird im folgenden Text jeweils besonders hingewiesen werden.

A. Die Lebensräume der Soriciden und Talpinae (Humuswöhler) in ihrer Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaräumen.

(Siehe Karte I und II.)

Lebensraum und Verbreitungstendenz der Soriciden (Spitzmäuse).

Von der besonders durch LYDDECKER und DOBSON gesicherten Tatsache ausgehend, daß Spitzmäuse und Mulle eine gemeinsame genetische Wurzel haben, wird im folgenden versucht werden, die Umrisse der Lebensräume beider Familien in Beziehung zueinander und den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen zu bringen.

Zunächst zum Verbreitungsgebiet der primitiveren der beiden Gruppen, den Soriciden:

Die Familie zerfällt nach DOBSON und anderen Autoren wieder in zwei Unterabteilungen, rotzähnige, die verhältnismäßig kälte liebend sind (*Soricinae*), und weißzähnige, die wärmere Zonen bevorzugen (*Crocidurinae*). Die „Rotzähnigen“ erreichen erstaunlich hohe Nordbreiten; sie gehen in Nordsibirien über den 70. Gr. nördlicher Breite noch hinaus (*Sorex minutus*, am Unterlaufe der Flüsse Olenek und Katanga). Sie sind ferner im nordöstlichen Alaska anzutreffen (z. B. *S. Richardsoni et hydrodomus*) und erreichen den Polarkreis wohl auch im nördlichen Kanada. Sicher verbürgt ist allerdings im östlichen Kanada nur das Vorkommen von *S. sphagnicola* an der Hudsonbai. Was ihre Nordverbreitung in Europa betrifft, so gehen sie an der atlantischen Küste Skandinaviens wohl kaum über den 63. Breitengrad (nach DOBSON) hinaus; dagegen ist *Sorex araneus* wieder sicher in Lappland nachgewiesen (bis 66° Nordbreite).

Als Südgrenze der Verbreitung der „Rotzähnigen“ gibt DOBSON etwa den Verlauf der 15° Jahresisotherme an, die in Eurasien durchschnittlich in einer Breite von 35—40° verläuft. (Sie ist deshalb auch auf der Karte I punktiert eingetragen worden.) Wie weit im einzelnen in Innerasien die rotzähnigen Spitzmäuse nach S, das

heißt in die eigentlichen Trockengebiete hineingehen (auf der Karte mit BS und BW bezeichnet), ist bisher noch nicht bekannt²⁾. Bei den auf der Karte innerhalb dieser Trockengebiete liegenden Vorkommen handelt es sich um Fundorte, die im Bereich großer Ströme liegen, also z. B. *Diplomesodon* im Buchara, im Bereich des Amudarja oder *S. pusillus* in Mesopotamien im Zweistromland von Euphrat und Tigris. Südwärts der Linie der 15°-Isotherme fällt vor allem noch eine Gruppe von Vorkommen an den Südhängen des Himalaya auf, mit einer ganzen Anzahl Arten der Gattung *Soriculus*; doch leben diese Arten nur in Höhengebieten von über 1200 m (Sikkim, Nepal).

In westöstlicher Richtung sind die *Soricinae* von Großbritannien und Irland durch ganz Vorasien bis zur Beringstraße (Kamtschatka, Sachalin) und weiter durch ganz Kanada bis zur Ostküste Amerikas verbreitet. (Über Möglichkeiten und Zeitspanne des Vorgangs dieser Verbreitung soll noch in einem besonderen Abschnitt berichtet werden.)

Den Charakter des oben umschriebenen Gebiets bestimmen nach KÖPPEN im wesentlichen 2 Klimatypen, C- und D-Klimate, d. h. warmgemäßigte und boreale Klimate mit Regen zu allen Jahreszeiten (selten über 1000 mm und selten unter 400 mm pro Jahr). — Innerhalb Nordamerikas sind die *Soricinae* erstaunlich weit nach S bis nach Mittelamerika, das heißt 20° Südbreite, vorgedrungen (*Blarina* und *Notiosorex*); aber alle diese mittelamerikanischen Fundorte befinden sich in Höhenlagen von 1500—4000 m. Das Klima dieser hochgelegenen Gebiete (Hochland von Mexiko, Sierra Nevada) wird durch KÖPPEN mit der Formel Cfa bezeichnet (das heißt ebenfalls noch mit gemäßigtem Charakter, wobei allerdings die Temperatur des wärmsten Monats über 22° beträgt). Diese kälteliebenden nordamerikanischen Vertreter konnten sich also am Verlauf ihrer NS-Wanderung bis heute noch nicht an neue klimatische Verhältnisse anpassen (wie sie etwa in den subtropischen Küstengebieten gleicher Breite herrschen). DOBSON hält ihre N-S-Verbreitung hier für abgeschlossen; nach seiner Ansicht konnten die Tiere die tropisch feuchte Senke der Kanalzone nicht durchqueren. Der Grund ihres

²⁾ Selbstverständlich bedeutet die strichpunktierte Trennung der Df- und BW-Gebiete in Südsibirien an sich schon eine Schematisierung. Wir können deshalb nur sagen, daß die Tiere etwa bis zu dieser Linie sicher vorkommen.

Fehlens in Südamerika ist also nicht etwa in der langen Abtrennung dieses Kontinents von der nearktischen Region zu suchen. Die Soriciden sind ja im Oligozän Nordamerikas schon vertreten, so daß ihrer Verbreitung nach Südamerika schon seit der Araukanischen Stufe (Obermiozän), als diese Möglichkeit mit dem Auftauchen der mittelamerikanischen Landbrücke gegeben war, an sich nichts im Wege stand. (In jener und in den folgenden Phasen des Tertiärs sind ja sonst sehr viele nordamerikanische Faunenelemente in Südamerika eingewandert).

Schließlich soll hier noch die Bemerkung DOBSON'S (1891, S. 349) zitiert werden, daß „von 11 Gattungen der *Soricinae* 8 in der Alten Welt und nur 3 in der Neuen Welt“ leben. Das könnte ebenfalls für eine Einwanderung dieser Insektivoren in Nordamerika sprechen, die schon vom frühen Tertiär ab (mit Unterbrechung durch ausgedehnte Vereisungen der Länder um die Beringstraße im Spättertiär) bis in die Jetztzeit herein stattfand. (Das Eis baut ja jedes Jahr eine Brücke zwischen den beiden Kontinenten; außerdem können Vertreter, wie sie auf der Pribilof-Insel (Beringmeer) und auf den Aläuten³) vorkommen, zwischen beiden Kontinenten faunistische Verbindungen herstellen.)

Es folgte also einer präoligozänen W-O-Verbreitung in Eurasien eine zeitlich wenig spätere Verbreitung in Nordamerika nach O und weiter nach S hin, wobei diese letztere S-Verbreitung vielleicht erst in diluvialer Zeit vor sich gegangen ist (bedingt durch südliche Verschiebung des Gesamtlebensraumes dieser kleinen Säuger durch die nordamerikanische diluviale Vereisung).

Die Verbreitung der weißzahnigen *Crocidurinae*, die in der beiliegenden Karte I ebenfalls ausgedrückt wurde, soll hier im Text nur ganz kurz behandelt werden. Eine Durchmischung der beiden kälteliebenden und wärmeliebenden Gruppen ist nur im westlichen Europa eingetreten. (Von 100 Arten der *Crocidurinae* kommen 8 im westlichen Europa vor.) Auch in Nordindien (in Gebieten über 1000 m Meereshöhe) kommen rot- und weißzahnige Vertreter (*Soriculus* und *Pachyura*) wieder zusammen vor.

Im übrigen sind die *Crocidurinae* in Südasien überall durch ganz Indien, Hinterindien und über die Inseln Java, Sumatra, Borneo und Timor verbreitet. Die Verbreitung dieser Gruppe in

³) All diese Inseln sitzen noch einem schmalen Schelfsockel auf, der frühere Landverbindungen zwischen Asien und Amerika ebenfalls bestätigt.

Afrika tritt auf der Karte ebenfalls klar heraus. Ihrer Verbreitung in Nordafrika folgte wohl auch ein langsames Vordringen durch das Niltal nach S (Spitzmausmumien in ägyptischen Gräbern). Von hier aus führt eine fast lückenlose Reihe von Fundorten über Kordofan, die hochgelegenen Teile von Ostafrika nach S bis zum Kap der guten Hoffnung und durch Zentralafrika nach W bis Kamerun und Liberia. Aus dem afrikanischen Regenwaldgebiet (mit Af-Klima) sind nur in Westafrika Fundorte bekannt. —

Auf der beiliegenden Karte soll vor allem in großen Zügen heraustreten:

1. Die weltweite Verbreitung dieser noch mit primitiven Läuferextremitäten ausgestatteten Insektivorenfamilie (in zwei Gruppen);

2. die Verbreitung der einen Gruppe (*Soricinae*) nach N, der eine entsprechend weite Verbreitung der *Crocidurinae* nach S gegenübersteht.

Durch diese besondere Aufspaltung in zwei Gruppen und gewisse primitive Merkmale im Skelettbau (besonders der Vorderextremitäten) ist die Verbreitung dieser Familie klimatisch noch nicht so stark beschränkt, wie das bei den ihnen im System nahestehenden Mullen der Fall ist. Von einer direkten Abhängigkeit von der Struktur der Böden kann für die Soriciden noch nicht gesprochen werden.

Lebensraum und Verbreitungstendenz der *Talpinae* (Mulle) in ihrer Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen

(dazu Karte II).

Auf den für diesen Abschnitt geltenden Karten I und II ist der Versuch gemacht worden, besonders die Begrenzung des Spezialisationsraums der Mulle innerhalb des Verbreitungsgebiets der *Soricinae* zu zeigen. Legt man die rot eingezeichneten Daten der Karte II über Karte I, so tritt verhältnismäßig klar heraus, daß die *Soricinae* in Eurasien sogar noch über den Polarkreis hinaus nach N verbreitet sind, während die Nordgrenze des Verbreitungsgebiets der Mulle mindestens mit der Linie der -2° -Jahresisotherme gegeben ist, das heißt mit derjenigen Linie,

nördlich der sich fast das ganze Jahr „Eisböden“ bilden können (Böden, die nur während einiger kurzer Sommermonate oberflächlich aufgetaut sind). Wichtig ist, daß eben der Verlauf dieser Isotherme auch die Nordgrenze des Verbreitungsgebiets der Regenwürmer (KÖPPEN-WEGENER 1929, S. 121 und 126) bildet, die den wesentlichsten Bestandteil der Beutetiere dieser wühlenden Insektivoren ausmachen.

Aus der Karte geht weiter hervor, daß die Mulle (wie die Spitzmäuse) in Nordamerika die Linie der 15°-Jahresisotherme nach S hin überschritten haben, trotzdem aber in Mittelamerika noch nicht so weit nach S verbreitet sind wie die Spitzmäuse.

Nach den in die Karte eingetragenen KÖPPEN'schen Daten herrschen im Verbreitungsgebiet der Mulle hauptsächlich zwei Klimatypen, C- und D-Klimate, das heißt solche mit mäßigen Niederschlägen zu allen Jahreszeiten (wobei die Unterschiede im Jahresmittel der Temperatur einzelner Gebiete sehr beträchtlich sein können). (Z. B. für das Lebensgebiet von *Talpa caeca* in Italien etwa 14°, für *Mogera wogura* in der Umgegend von Wladiwostok nur 4,3°.)

In diesen letzteren Fall handelt es sich um ein Gebiet mit Cw-Klima, das bedeutet, daß hier der Hauptniederschlag im Sommer fällt, was aber für den Winter noch keine ausgesprochene Niederschlagsarmut bedeutet.

In allen diesen Gebieten Eurasiens und Nordamerikas sind Humusböden (Braun- und Schwarzerden) durchaus verbreitet, die das ganze Jahr über mehr oder weniger durchfeuchtet sind. Der dichten, feuchten Struktur dieser Böden entspricht eine ganz bestimmte Spezialisierung der Vorderextremität der Mulle; wobei sich außerdem noch gewisse Abstufungen der Spezialisierung unterscheiden lassen (z. B. zwischen *Condylura* und *Scalops*, zwei nordamerikanischen Vertretern, die aber in denselben Gebieten nebeneinander vorkommen).

Ganz allgemein kann aber gesagt werden, daß die Mulle mit zunehmender Nordbreite von der Jahrestemperatur der betreffenden Lebensgebiete stark abhängig sind; bei ihrer Verbreitung nach S spielt weniger die Temperatur als die Regenmenge eine Rolle, die im Optimum etwa 800 mm, nirgends aber unter 400 mm beträgt. Eine plötzliche starke Zunahme der Niederschläge wirkt sich natürlich ebenso ungünstig aus, z. B. in Nordindien, wo sie zwar in

Gebieten über 1000 m, aber nicht in der Ebene vorkommen. — Innerhalb von Gebieten mit dem oben angegebenen Niederschlag kann das Lebensmilieu der Mulle aber noch recht verschieden sein.

Als Grenzfälle seien hier genannt das Vorkommen von *Talpa micrura* an den Südabhängen des Himalaya, in beträchtlicher Meereshöhe (über 1000 m), in lockeren Schwarzerden und dasjenige von *Condylura cristata* in den nordöstlichen Teilen der Vereinigten Staaten, wo diese Art besonders das feuchte, sumpfige Gelände der Niederungen vorziehen soll (DOBSON 1882, S. 138).

Die Nordgrenze der Verbreitung der Mulle in Eurasien und Nordamerika wurde schon oben ganz allgemein gekennzeichnet durch den Verlauf der -2° -Isotherme. Zur W-O-Verbreitung in Eurasien wäre zuerst zu bemerken, daß *Talpa europaea* zwar in England vertreten ist, aber in Irland fehlt. (Darauf soll noch in einem besonderen Abschnitt eingegangen werden.) In Skandinavien kommt *Talpa* (an der atlantischen Küste) nur im S, etwa bis zum 60. Grad Nordbreite vor. In Schweden könnten die Mulle, nach dem Verlauf der -2° -Isotherme wieder weiter nach N verbreitet sein. Für Nordrußland und die entsprechenden Teile Sibiriens liegen keine Angaben von Fundorten vor.

In Kamtschatka scheinen die Mulle nach einer Feststellung v. DITMARS (1900, II, S. 148) zu fehlen, was ja mit dem Isothermenverlauf übereinstimmt, während Spitzmäuse dort noch recht zahlreich sind. Die Mulle sind also durch Asien in einer relativ schmalen Zone verbreitet, die im S durch Gebiete mit ausgesprochenen Trockenzeiten und geringen Niederschlägen begrenzt wird. (In diesen letzteren Gebieten bilden sich unter dem Einfluß der eben genannten klimatischen Faktoren trockene Steppenböden aus, die [ohne die entsprechenden Beutetiere der feuchten Humusböden] den Mullen nicht zusagen.) In Europa leben ihre südlichsten Vertreter in den sommertrockenen Csa-Gebieten der Mittelmeerländer (Pyrenäen-Halbinsel, Italien, Griechenland); ihr Lebensgebiet beschränkt sich dort ebenfalls auf die nördlichen, etwas feuchteren Teile der betreffenden Gebiete (*T. caeca*, *T. romana*). Eine weitere Verbreitung nach Afrika hinüber war aus klimatischen Gründen ausgeschlossen.

Wie weit *Talpa* in Vorderasien verbreitet ist, ist heute noch nicht bekannt, außer einem Vorkommen in Syrien (Akba), über das MILNE-EDWARDS berichtet. An sich wäre es möglich, daß das Tier auch sonst in den kleinasiatischen Küstengebieten mit Csa-

Klima vorkommt, nicht aber in den zentralen Teilen (Anatolien), deren Klima (BW) mit kaum 400 mm jährlichem Niederschlag entschieden zu trocken ist. Von irgendwelchen Vorkommen in Persien (auch im Hochland) ist nichts bekannt; sie sind nach den dort herrschenden klimatischen Bedingungen auch gar nicht zu erwarten.

In Ostasien, in der weiteren Umgebung von Wladiwostok, haben die Mulle ihren Vertreter in *Mogera wogura*; das Klima dieses Gebiets ist an der Küste nicht ausgesprochen winter trocken (mit 400 mm Niederschlag pro Jahr). Dieselbe Art kommt auch auf Hondo vor (Jokohama, Nagasaki), also in einem Gebiet, dessen jährliche Regenmenge viel höher ist (1500—2000 mm pro Jahr). Für die Südgrenze des Verbreitungsgebiets der Mulle in China hat man bis jetzt fast keine Fundangaben. KÖPPEN faßt diese ostasiatischen Räume mit Cw-Klima in einer großen klimatischen Provinz zusammen, die vermutlich in sich auch noch klimatisch stark differenziert ist. Nur zwei Fundangaben für „*Parascaptor*“ scheinen nach DOBSON (1883, S. 141) dort gesichert zu sein. (*P. leptura* für Nordchina [Peking]; *Parascaptor leucura* für Indo-China und Nordindien.) Interessant ist noch ein einzelner Fundort in den gebirgigen Teilen der Insel Formosa (23° S-Breite), ebenfalls von *Mogera wogura*, in Gebieten mit Niederschlägen über 1500 mm pro Jahr. (Nach den klimatischen Verhältnissen muß *Talpa* in SW-China ebenfalls verbreitet sein, besonders was höhergelegene Gebiete betrifft.)

Vorläufig klafft aber zwischen den chinesischen Vertretern und den nordindischen Vorkommen noch eine breite Lücke.

Die nordindischen Mulle (*T. micrura*) sind auf eine schmale Zone an den Südabhängen des Himalaya (Nepal, Sylhet, Khasia Hills, Tennasserim) beschränkt. Dort finden sich günstige klimatische Bedingungen und entsprechende Bodenverhältnisse vor. In der nach S anschließenden nordindischen Tiefebene sind die Niederschläge bereits wieder viel zu hoch, um eine Verbreitung mullartiger Insektivoren zuzulassen.

Für Nordamerika ist die Nordgrenze ihres Verbreitungsgebiets theoretisch ebenfalls durch den Verlauf der —2°-Jahresisotherme gegeben. (In Wirklichkeit erreichen sie aber diese Linie dort wohl kaum irgendwo.) Östlich der Rocky Mountains wurden *Scalops* und *Condylura* noch am Südufer der Hudsonbai beobachtet, also etwa auf 55° N-Breite. (Es soll hier vorweggenommen werden, daß der

spitzmullartige *Urotrichus* im W des Felsengebirges, in einem schmalen Wüstenstreifen bis etwa 50° Nordbreite [Kaskadengebirge] verbreitet ist.)

Das Verbreitungsgebiet der Mulle in Nordamerika wird durch eine Zone mit trockenem BS-Klima, die in nord-südlicher Richtung verläuft (s. beiliegende Karte), zweigeteilt, in einen schmalen Küstenstreifen im W und einen breiten Raum je mit Df- bzw. Cf-Klima im O. Östlich der Rocky Mountains, in den atlantischen Staaten, von Maine im N bis Florida im S sind *Scalops* und *Parascalops* verbreitet (Gebiete mit über 1000 m Niederschlag pro Jahr, soweit sie an der Küste liegen). Hauptsächlich auf den N (das heißt Gebiete mit geringeren Niederschlägen, 800 mm im Durchschnitt) von Oregon an der Westküste bis Neu-Schottland im O ist *Condylura* verbreitet. (Es wurde schon oben erwähnt, daß die Vorderextremität von *Condylura* noch lange nicht in dem Maße verplumpt ist wie bei *Scalops aquaticus*.)

Mit *Urotrichus* auf dem westlichen Küstenstreifen (mit Cfb-Klima) beschränkt ist *Scapanus*, der von Kalifornien bis in die höhergelegenen Teile von Nordmexiko nach S geht. Er zeigt also ein ähnliches Verhalten wie die nach Mittelamerika vordringenden Spitzmäuse, deren Lebensgebiet hier auf dieselbe hochgelegene Zone mit Cfa-Klima beschränkt ist.

Das Verbreitungsgebiet der Spitzmulle, *Uropsilus*,
Urotrichus, *Neurotrichus*, *Scaptonyx*.

(Karte II.)

A. MILNE-EDWARDS, der diese drei Typen kurz beschrieben hat, sagt zu diesen drei Gattungen, daß sie etwa in der Reihenfolge der Überschrift ihrer Spezialisierung nach zwischen den Spitzmäusen und den Mullen stehen müßten (DOBSON 1882, S. 142). *Uropsilus soricipes*, wie der Name schon sagt, noch mit „*Sorex*“ ähnlich gebauter Vorderextremität, aber bereits mit dem Schädel eines echten Talpiden (Jochbogen vorhanden). Das Tier unterscheidet sich in seiner Lebensweise sicher wenig von gewöhnlichen Spitzmäusen; sein Lebensgebiet ist auf Westchina und Nordosttibet beschränkt.

Einen Schritt weiter in der Spezialisierung sind schon *Urotrichus* und *Neurotrichus* gegangen, besonders was Vorderextremität und Schultergürtel betrifft. Der letztere ist nach dem Urteil LORDS

bereits ein richtiger Wühler (DOBSON 1882, S. 143); er bevorzugt die sandigen Ufer der Flüsse, die die Chiluweyuk-Prärien durchfließen (Cascade Mts.). Der Bau der erst schwach verbreiterten Vorderextremität steht wohl auch im Zusammenhang mit dieser sandigen, lockeren Bodenstruktur. Bei diesen Formen beginnen sich eben die Klavikeln zu verkürzen. Der Anlage der Grabgänge nach, die in kurzen Abständen (8—10 cm) immer wieder an die Oberfläche führen (ohne besondere Materialaufschüttung) ist das Tier noch ein relativ gewandter Oberflächenläufer. (Bei Nacht übt es seine Jagd größtenteils an der Oberfläche aus.) Das Lebensgebiet dieser Gattung erstreckt sich 52° nördlicher Breite nach S bis nach Kalifornien in einem schmalen Küstenstreifen der Westküste.

Dieser Gattung steht die andere, *Urotrichus talpoides* in Japan sehr nahe. Nach DOBSON findet man auf Hondo *Urotrichus* nie in der Ebene, sondern immer in den Bergen; wahrscheinlich bevorzugt das Tier die lockeren Waldböden der gebirgigen Gegenden. (In den Ebenen der japanischen Inseln leben die eigentlichen Mulle, *Mogera wogura* und *Talpa europäa*.) Schließlich muß noch *Scaptonyx fuscicaudatus* genannt werden als derjenige Vertreter der Spitzmulle, der den eigentlichen Mullen am nächsten steht; im spezialisierten Bau der Vorderextremität hat sich diese Gattung den *Talpinae* schon stark genähert. Die Lebensweise, über die MILNE-EDWARDS weiter nichts erfahren konnte, wird auch entsprechend ähnlich sein. Das Lebensgebiet des Tieres deckt sich etwa mit dem von *Uropsilus*, ebenfalls Westchina und Tibet, das heißt die Gebiete zwischen dem Kukunoor und Setschuan. Für diese letzteren Gebiete kommen zum Teil Meereshöhen von über 2000 m in Frage (z. B. Umgebung des Kukunoors), wobei wir im einzelnen keineswegs über die nähere Beschaffenheit des Fundortes unterrichtet sind. Die KÖPPEN'sche Karte zeigt hier ein abgeschlossenes Gebiet kühlgemäßigten Hochlandklimas mit der Formel DWa., das heißt, daß dort ein kontinentales Hochlandklima mit starken Temperaturextremen von Sommer und Winter und nicht besonders hohen (meist im Sommer fallenden) Niederschlägen herrscht. Wesentlich wäre es natürlich, wenn wir über die Böden der betreffenden Gebiete unterrichtet wären; bis jetzt kann man nur den klimatischen Bedingungen nach annehmen, daß sie keineswegs dem feuchten verlehmtten Charakter der Humusböden der paläarktischen Region haben. Besondere klimatische Umstände und entsprechende Bodenstruktur müssen also be-

wirken, daß dort diese Typen heute noch in diesem Zwischenstadium verharren. Diese letztere Annahme ergibt sich allerdings nicht ohne weiteres aus dem Nebeneinander der Lebensgebiete von *Urotrichus* und *Mogera* auf Hondo; die höherliegenden zentralen Gebiete der japanischen Inseln, die *Urotrichus* bewohnt, haben nach KÖPPEN Df-Klima im Gegensatz zum Cf-Klima der tieferliegenden Gebiete (das heißt zwar Unterschiede in der Jahrestemperatur, aber weniger in der Niederschlagsmenge).

Für das Lebensgebiet von *Neurotrichus*, das ebenfalls oben schon näher gekennzeichnet wurde, gibt KÖPPEN die Klimaformel Cfb an, die auch zugleich das Lebensgebiet des mullartigen *Scapanus* bezeichnet. Auffallend ist also, daß in den beiden letzten Fällen (*Urotrichus* und *Neurotrichus*) ein Klima mit beträchtlichen Niederschlägen vorhanden ist, das sich im Grunde nicht von dem im Verbreitungsgebiet der Mulle vorherrschenden unterscheidet. Speziellere Umweltverhältnisse müßten hier die Weiterspezialisierung zum extremen Wühler hin aufgehalten haben oder haben sie uns die Reste einer früher viel weiter verbreiteten Insektivorenfauna erhalten. — Über die Frage der Einwanderung solcher Typen nach Nordamerika, bei der vor allem paläoklimatische Fragen erwogen werden müssen, soll nachstehend berichtet werden.

Wanderbewegungen und Verbreitungsmöglichkeiten der Soriciden und *Talpinae* im Verlauf des Tertiärs.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde unter anderem auch die bekannte Tatsache erwähnt, daß die Soriciden bereits seit dem Oligozän in Europa und Nordamerika bekannt sind. Wichtig ist weiterhin, daß für die Mulle erste sichere Funde in Europa ebenfalls aus dem Oligozän, in Nordamerika aus dem Untermiozän bekannt sind. (Bei den tertiären europäischen Vertretern handelt es sich bereits um extrem spezialisierte Mulle, die sich von den rezenten Vertretern kaum unterscheiden.) Dieser Vorgang der Spezialisierung zur fossorialen Lebensweise muß in Europa in präoligozäner Zeit unter ganz bestimmten klimatischen Umständen (besonders was die Niederschlagsverhältnisse betrifft) vor sich gegangen sein. (Für Nordamerika wären noch weitere Funde abzuwarten, die dann ähnliche Schlüsse erlauben könnten. Ein von MATTHEW aus dem Untermiozän von Colorado beschriebener Schädel

von *Proscalops* entspricht dem rezenten Vertreter *Scalops* soweit, daß auch für die unbekannte Vorderextremität dieser fossilen Form entsprechende Übereinstimmung mit rezenten amerikanischen Formen angenommen werden könnte.)

Für beide Familien, Soriciden und Talpiden, will DOBSON gemeinsame Ausgangsformen annehmen, die sich in präoligozäner Zeit (z. T. unter dem Druck bestimmter klimatischer Verhältnisse, etwa durch allmähliches Anwachsen der Niederschläge in Mittel- und Nordosteuropa)⁴⁾ in die beiden Gruppen aufgespalten hatten. Er sprach auch die Ansicht aus, daß die Mulle aus der paläarktischen Region über die nordasiatische Landbrücke nach Nordamerika eingewandert seien (wobei vorauszusetzen wäre, daß damals dort eine feste Landverbindung vorhanden war und die klimatischen Verhältnisse dort nicht so boreal gewesen sein dürfen, wie das heute der Fall ist). Seiner Ansicht entspricht also, daß sich der Vorgang ihrer Spezialisierung in der paläarktischen Region vollzogen hätte, und daß erst dann allmählich in prämiozäner Zeit ihre Verbreitung nach Nordamerika hinüber erfolgt wäre.

Die zweite Möglichkeit wäre die, daß spitzmullartige Typen aus der paläarktischen Region nach Nordamerika eingewandert wären, als geschicktere Läufer, die in ihrer Lebensweise noch nicht so stationär geworden sind wie die wirklichen Mulle. In beiden Erdteilen, Eurasien und Nordamerika, wäre dann im frühen Tertiär unter dem Einfluß ähnlicher klimatischer Faktoren die weitere Spezialisierung erfolgt, die in Nordamerika bei *Scalops* sogar noch extremere Formen angenommen hat als in Eurasien bei *Talpa*. Die beiden Spitzmullvorkommen, *Urotrichus* in Japan und *Neurotrichus* an der pazifischen Küste Nordamerikas, könnten dann die letzten Reste einer alten Insektivorenfauna sein, die noch im frühen Tertiär in beiden Kontinenten verbreitet war.

Die Feststellung DOBSON's, daß von 17 bekannten Arten der *Talpinae* (Mulle) nur 4 in der Neuen Welt leben, spricht nicht (wie er meint) ohne weiteres dafür, daß die Mulle als solche später in Nordamerika eingewandert sind. Die vielfältigere artliche Aufspaltung dieser Familie in Eurasien ist wohl vor allem auch darauf zurückzuführen, daß hier eben mehr klimatische und damit auch

⁴⁾ Auf diesen Vorgang übte natürlich auch die Verbreitung der hauptsächlichsten Beutetiere der Mulle, die Regenwürmer, einen wesentlichen Einfluß aus.

mehr Varianten des Gesamtmilieus vorhanden sind als in Nordamerika.

Es wurde schon oben betont, daß unter den heutigen klimatischen Verhältnissen überhaupt keine Verbreitung der Mulle über die Beringstraße nach der Neuen Welt erfolgen könnte. Der Grund dafür liegt im borealen Klima jener Breiten, das „Eisböden“ entstehen läßt (also Böden, die auch im Sommer nur ganz oberflächlich auftauen).

Nach den paläoklimatischen Feststellungen KÖPPENS (1924, S. 95) bestand aber eine klimatische Verbreitungsmöglichkeit während des ganzen Frühterziärs bis in das beginnende Miozän hinein. (Nach seinen Angaben⁵) müßte das Klima Alaskas im frühen Tertiär mindestens warmgemäßigt gewesen sein.) Im mittleren und Spättertiär soll dann das Klima Nordasiens und Alaskas immer kühler und schließlich ausgesprochen „polar“ geworden sein. Dafür sprechen die Tillite (1924, S. 113) und fossilen Reste einer Inlandeisdecke (Steineisreste an der Nordküste Alaskas).

Die große nordamerikanische, ebenso wie die europäische diluviale Vereisung haben die Umrisse des Lebensgebiets der Mulle in beiden Kontinenten nachträglich stark verändert. In Mitteleuropa werden sie beim Stand maximalsten Vordringens der skandinavischen Gletscher zeitweise überhaupt gefehlt haben, das heißt in süd- und osteuropäische Gebiete ausgewichen sein.

Auffallend ist noch im Zusammenhang mit diesen Wanderbewegungen, daß die Mulle an der ostasiatischen Küste überall auf den Inseln, sogar auf Formosa vorkommen. Besonders das Vorkommen auf dieser letzteren Insel ist außerordentlich interessant. Das Vorkommen dieser Mullart bestätigt die relativ sehr junge Abtrennung Formosas vom asiatischen Kontinent, denn die einwandernden Mulle selbst müssen die Insel noch mit dem Festland vereinigt vorgefunden haben⁶).

Mogera (T. insularis) lebt in den gebirgigen Teilen Formosas (mit Cfa-Klima) mit ziemlich hohen Niederschlägen zu allen Jahres-

⁵) KÖPPEN lehnt KREICHGAUER's Annahme einer frühtertiären Vereisung Alaskas ab; er führt vor allem die Funde einer eozänen ziemlich warmen Flora an verschiedenen Punkten Alaskas dagegen an.

⁶) Die Insel ist noch dem Schelfrand aufgesetzt und liegt heute 150 km vom Festland ab.

zeiten. Etwa zur selben Zeit müssen die Mulle auch auf den japanischen Inseln eingewandert sein, die im S zwischen Korea und Hondo noch im Schelfsockel die ehemalige Verbindung zum Kontinent hinüber erkennen lassen.

Eine andere Frage der Verbreitung der Mulle in Asien wäre noch, ob die nordindischen Vertreter über Ostasien in ihr heutiges Lebensgebiet eingewandert sind oder auf direktem durch Vorderasien. Unter den heute in Asien herrschenden klimatischen Umständen scheint nur die Route von O her durch Südwestchina möglich zu sein. Nach W hin schließen breite trockene Gebiete mit Bs-Klima (die persischen und westasiatischen Wüsten) jede Verbreitungsmöglichkeit nach Indien ab. Über das Klima, das in jenen Gebieten im Tertiär herrschte, ist bis heute kaum etwas bekannt.

Zur Verschiebung des mitteleuropäischen Lebensraums der Mulle im Verlauf des Diluviums.

Schon im vorhergehenden Abschnitt wurde darauf hingewiesen, daß die großen diluvialen Vereisungen in Europa die Umrisse des Lebensgebiets der Mulle beträchtlich verändert haben. Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang die durch DOBSON und andere Autoren erwähnte Tatsache, daß die Mulle in Irland heute überhaupt fehlen, andererseits aber in England und Schottland vorkommen; dabei sind auf beiden Inseln Böden und Klima sehr ähnlich. Dabei kann man annehmen, daß vor der Vereisung schon Mulle in England und wohl auch in Irland vorhanden waren. (Sicher trifft das auf die Soriciden zu, die in einer Art, *Sorex minutus*, heute noch in Irland vertreten sind.)

Vorausgeschickt werden muß noch, daß nach COLE (1917, S. 329) der irische Kanal schon vor der diluvialen Vereisung vorhanden war. Wir hätten also folgenden Vorgang: die großen skandinavischen Vergletscherungen, zu denen noch lokale Vereisungen in Schottland und Irland traten, bedingen auf den britischen Inseln eine langsame Klimaverschlechterung; in den Randzonen der Vereisung kommt es zur Bildung von Eisböden. Damit im Zusammenhang stand wohl ein langsames Ausweichen der Insektivorenfaunen nach S hin, besonders der Mulle, die auf so starke Temperatursenkungen empfindlich reagierten. Nun konnten die englischen Mulle

wohl langsam nach S zurückgehen und schließlich auf dem Kontinent ausweichen; nicht aber die irischen Mulle, die nur in den äußersten S ihrer Insel zurückweichen konnten, bis schließlich das Eis auch diese Gegenden erreichte und überdeckte. So mußte der Vereisung in Irland wenigstens dieser Teil der Insektivorenfauna zum Opfer fallen; nur die Soriciden konnten die Eiszeit hier in einer besonders kältehartem Art, *S. minutus*, überdauern.

Nach dem Zurückweichen des Eises war natürlich in Irland ein sekundäres Nachwandern nicht mehr möglich; nun bildete der irische Kanal ein unüberwindliches Hindernis. In England konnten Mulle und Soriciden nach dem Rückgang des Eises wieder nachwandern; von den letzteren sind dort nur kälteliebende Formen vertreten⁷⁾. Auch in Mitteleuropa muß das Verbreitungsgebiet der Mulle während der großen Vereisungen Einschränkungen erfahren haben, wie oben schon erwähnt wurde. Einen interessanten Beitrag zu dieser Frage haben KOKEN's Untersuchungen der diluvialen Knochenablagerungen in süddeutschen Höhlen ergeben (1912, S. 169). Er stellt z. B. für das Profil des Sirgenstein fest, daß die Mulle bis zur Solutréstufe nicht vertreten sind; sie treten erst nach dieser Periode (im Magdalénien) wieder auf, in der nach SÖRGEL der zweite Hauptvorstoß der Würmvereisung erfolgte. Dieser Vorstoß hatte eine beträchtliche Erweiterung der Tundrangebiete zur Folge (in deren Bereich unser Fundort gelegen haben muß), aber wohl kaum die Ausbildung von wirklichen Eisböden. (Zur Ausbildung der letzteren ist wohl überhaupt eine höhere Breite mit geringerer sommerlicher Insolation nötig.) Aber auch ohne die Bildung solcher fast das ganze Jahr über gefrorener Böden können tiefe Temperaturen, die einen Mangel an Beutetieren zur Folge haben müssen, diese Humuswühler zum Ausweichen in wärmere Gebiete gezwungen haben.

Auch für Schweizersbild stellt KOKEN fest, daß die Mulle in der dem Magdalénien voraufgehenden Tundrenschiebt (Schicht 5) eben wieder vertreten sind. Für die kleine Scheuer gibt K. weitere Angaben und eine kleine Tabelle, die sich auf ein in 14 Lagen eingeteiltes Profil bezieht:

⁷⁾ Wichtig wäre es, wenn die vorstehenden Schlüsse durch fossile, also prädiluviale Mullreste Irlands ihre endgültige Bestätigung erhalten würden.

		Lage 14	8	3	1
<i>Talpa</i>	+	0	3	6	150
<i>Myodes</i>	+	50	200	100	50

Dabei kommt ganz klar heraus, wie „in den tieferen Lagen die nordischen Nager vorherrschen, Mulle aber gänzlich fehlen; in den obersten Lagen treten plötzlich Mulle in großer Häufigkeit wieder auf, während die Lemminge ihrerseits stark zurückgehen. Leider war eine genauere zeitliche Parallelisierung der einzelnen Lagen mit einzelnen Kulturperioden unmöglich, da nur unbedeutende Reste von menschlichen Artefacten gefunden wurden (1912, S. 176).

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch das heutige Verbreitungsgebiet der *Myogalinae*, die heute auf Nordspanien und Nordportugal (*Myogale pyrenaica*) und in Südrußland auf die untere und mittlere Wolga, ferner die Nebenflüsse des Don (*Myogale moschata*) beschränkt sind. (Beide Gattungen stimmen in ihrer halb schwimmenden, halb grabenden Lebeweise überein.) Die beiden weit auseinanderliegenden Gebiete stellen natürlich nur die Reste eines früher weit größeren Verbreitungsgebietes dar. Daß dieses Lebensgebiet tatsächlich früher viel größer war, das heißt sich über ganz Mitteleuropa erstreckte, wird bestätigt durch einen in England gemachten Fund, der aus pleistozänen (präglazialen) Ablagerungen stammt (Süßwasserablagerungen von Westrunton). (NEWTON 1881, S. 259.)

Weitere Funde aus französischem Untermiozän (*Echinogale*) sind zwar noch zweifelhaft; trotzdem aber ist an der Verbreitung dieser Form in ganz Mitteleuropa in präglazialer Zeit nicht zu zweifeln. Ihr Lebensgebiet hat im Verlauf des Diluviums wohl ähnliche Einschränkungen erfahren wie das der Mulle. Klimaverschlechterung und immer stärkere Vereisung der Flüsse während des Diluviums zwangen die Tiere zu immer stärkerem Zurückweichen nach dem Süden. Nach dem Rückzug der Eismassen waren die Tiere nicht mehr imstande, in ihre früheren west- und mitteleuropäischen Lebensgebiete zurückzuwandern. Sie waren an die ihnen verbliebenen Stromgebiete gefesselt; für Wanderung über Land sind die Tiere ja bereits zu hoch spezialisiert⁸⁾.

⁸⁾ BREHM sagt, „daß der Desman nur höchst ungern kleine Wanderungen von einem Bach zum andern unternimmt“.

B. Der Lebensraum der Trockenbodenwöhler Afrikas, Australiens und Südamerikas (*Chrysochloridae*, *Notoryctidae*, *Dasypodidae*) und die Verteilung dieser Familien über die KÖPPEN'schen Cw-, Bs- und Bw-Klimaräume

Das Lebensgebiet der *Chrysochloridae* in seiner Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen.

(Dazu Karte III.)

Die *Chrysochloridae* sind typische Lockerbodenwöhler der Südhemisphäre. Ihr Lebensgebiet weist entsprechend der besonderen Spezialisierung ihrer Vorderextremität auch besondere klimatische Verhältnisse auf, das heißt ein Klima, das nicht so feucht ist wie die nördlich gemäßigten Klimate, dessen Niederschlag vor allem nicht regelmäßig über das ganze Jahr verteilt ist, das andererseits aber noch nicht den trockenen steppenhaften Charakter der Lebensbezirke z. B. von *Notoryctes* trägt. Zuerst bekannt wurden die *Chrysochloridae* aus dem eigentlichen Südafrika, und zwar aus Gebieten, die von Kapstadt ostwärts der Küste immer verhältnismäßig nahe liegen (Natal, Kaffreria). (Die Tiere sind jenseits der Kämmen der Randgebirge der Drakensberge, also etwa aus dem Oranje-freistaat nicht bekannt.) Ihr Verbreitungsgebiet zieht sich weiter nach N an der Küste bis zum 24. Breitengrad (Inhambane, Delagoa-bai) hin. Zwischen diesen letzteren Fundorten und einem weiteren von *Chrysochloris Stuhlmanni* in der Landschaft Ugogo von Deutsch-Ostafrika klafft allerdings bis heute eine große Lücke, die aber ähnliche klimatische Bedingungen aufweist, so daß wir hier (in den höhergelegenen Teilen von Rhodesia mit teilweise bis 800 mm Niederschlag) wohl noch Funde von *Chrysochloris* erwarten dürfen. Aber auch in Südwestafrika scheint die Familie verbreitet zu sein. *Chrysochloris* findet sich dort einmal in den mittleren Teilen Portugiesisch-Angolas und nach S daran anschließend im nördlichen bergigen Teile Südwestafrikas (Damaraland) mit durchschnittlich noch 400 mm Jahresniederschlag. Zwischen den Fundorten des O und W könnten sich ebenfalls noch Funde von *Chrysochloris* ergeben. Weiter nach S, entlang der Westküste, scheint das Tier infolge ungünstigen wüstenartigen Klimas nicht vorzukommen (Namib, Kalahari). Alle diese Fundorte liegen auf der Klimakarte KÖPPEN's eingetragen innerhalb der Klimaprovinz mit Cw-Klima, einer Zone, die sich in einem Dreiviertelkreis um

das Trockengebiet der Kalahari herumlegt. Selbst das vereinzelte äquatornahe Vorkommen von *Chrysochloris Stuhlmanni* macht hier keine Ausnahme; es handelt sich eben in diesem Fall um ein Gebiet mit über 1000 m Meereshöhe, dessen Niederschläge (meist Winterregen) nicht allzu hoch sind (Kilossa in Ugogo 710 mm pro Jahr). Diese Insektivorenfamilie ist also auf Gebiete mit Cw-Klima beschränkt, die wieder ganz bestimmte Böden locker sandigen Charakters aufweisen müssen. In schweren feuchten Böden konnte eine derartige Spezialisierung der Vorderextremität keineswegs vor sich gehen. Andererseits scheint das Tier die Trockensteppen der Kalahari im allgemeinen zu meiden. In dem an sich recht trockenen Südwestafrika kommt das Tier nur in den bergigen Teilen mit etwas höheren Niederschlägen vor. Wesentlich ist, daß das wirkliche Verbreitungsgebiet von *Chrysochloris* viel größer zu sein scheint als bisher angenommen wurde. — Nach übereinstimmenden Beobachtungen und nach der Ausbildung des Gebisses sind die Tiere ausgesprochen insektivor. Sie sind ganz ähnlich wie *Notoryctes oberflächennaher*, häufig an die Oberfläche tauchende Sandwühler. Oberirdisch schreibt ihnen der Bau der Hand auch eine ähnliche Art plumper Fortbewegung vor, nämlich ein Fortgleiten auf dem Rücken der dritten Klaue.

Das Lebensgebiet der Feuchtbodenwühler der australisch-polynesischen Region (*Phascolomys*, *Echidna*).

(Karte II a.)

Außer *Notoryctes* (s. S. 231), dessen Vorderextremität dem Trockenklima und den Lockerböden seines engbeschränkten Lebensraumes entsprechend spezialisiert ist, weist Ost- und Südostaustralien noch zwei andere grabende Typen auf, *Phascolomys* und *Echidna*, von denen der erstere extrem fossorial geworden ist. Der Wombat (*Phascolomys*) ist auf Südostaustralien (Victoria, Neusüdwaes) und dort auf die Ost- und Südabhänge der australischen Alpen beschränkt. (SEMON's, des genauen Beobachters, Angaben bestätigen dies durchaus; er fand das Tier in den australischen Alpen besonders in einer Höhenlage von 1400—1600 m.) Weiter stimmen alle Beobachter darin überein, daß *Ph.* als Milieu den dichten Wald allem anderen vorzieht.

Das oben angedeutete Verbreitungsgebiet ist ziemlich feucht (durchschnittlich mit 750 mm Niederschlag). KÖPPEN gibt ihm die Formel Cfa, wobei f wieder Regen zu allen Jahreszeiten bedeutet.

Mit dieser Regenmenge können in starkbewaldeten Gebieten dichte humusreiche Böden entstehen, die mitunter auch stark verlehmen können. Eben solche schwere Lehm Böden scheinen dem Wombat besonders zuzusagen; diese Bodenstruktur verhindert natürlich auch ein Einstürzen seiner weitverzweigten Gänge, die er tagsüber nie verläßt.

Wir haben es also hier wieder mit einem Typ zu tun, der in mancher Beziehung wieder an die nordhemisphaerischen Humuswühler erinnert, auch was den Bau der Grabhand betrifft.

Der andere Typus, die Schnabeligel, darf eigentlich gar nicht mehr zu den eigentlich fossorialen Tieren gerechnet werden. Das Tier ist ein reiner Oberflächenwühler, das allerdings nur in Gebieten mit stark durchfeuchtetem Boden vorkommt. Die drei Arten sind in Tasmanien, Ostaustralien und Neu-Guinea verbreitet, also in einem Gebiet, das von S nach N beträchtliche klimatische Unterschiede, von feucht gemäßigt, ziemlich kühlem bis zu ausgesprochen tropischem Klima aufweist (600 mm bis 2000 mm Niederschlag pro Jahr). In Gegenden mit so hohem Niederschlag kann sich natürlich nur ein Tier halten, das keine unterirdischen Gänge anlegt. Der halb fossoriale Typ *Proechidna* ist das einzige Tier, das in tropischen Breiten zwar wühlt, aber doch im allgemeinen über der Erde lebt. Diese Vorkommen von *Phascolomys* und *Echidna* zeigen besonders deutlich, daß der fossoriale *Ph.* auf ein Gebiet mit bestimmter Niederschlagsmenge und bestimmten Böden beschränkt ist, während die halb fossoriale *Echidna* über Gebiete von mäßigen bis sehr hohen Niederschlägen verbreitet sein kann (siehe die beiliegende Karte).

Das Lebensgebiet von *Notoryctes typhlops* und seine Beziehung zur KÖPPEN'schen Klimaeinteilung.

(Karte II a.)

Nicht umsonst ist dieser kleine Beutler dem beobachtenden Auge des Menschen solange verborgen geblieben. Der Hauptgrund dafür liegt in der außerordentlichen Abgeschlossenheit des Lebensgebietes dieser Tiere in Zentralaustralien. STIRLING gibt in seiner Beschreibung die folgenden Fundorte an: Idracowra-Station, Undoolya-

Station, beide südlich der Macdonell-Range, ferner Tempe Downs, westlich Alice Springs. Der Hauptfundort scheint jedoch Idracowra-Station zu sein, unmittelbar südlich James Range; alle drei Fundorte verteilen sich, relativ nahe zusammenliegend, auf ein kaum 100.000 km² großes Gebiet Zentralaustraliens, das wegen seiner großen Trockenheit bis heute noch ganz wenig besiedelt ist. Der durchschnittliche Jahresniederschlag beträgt hier wenig über 200 mm. KÖPPEN zeichnet hier auf seiner Karte einen kleinen, elliptischen Fleck⁹⁾ BS-Klimas inmitten weiter BW-Gebiete; seinen Angaben und der Ausdehnung der Bergketten entsprechend, die die Regenfänger dieser Gebiete sind, könnte das Verbreitungsgebiet von *Notoryctes* noch etwas weiter nach W ausgedehnt werden. So bildet dieses Gebiet floristisch und faunistisch eine Insel inmitten weiter lebensarmer Trockensteppen und Wüsten.

Auch über die Frage, wie eine derartige Isolation zustandekommen konnte, gibt die KÖPPEN'sche Karte Antwort. Die rundumlaufende Zone eigentlichen Wüstenklimas BW ist nach O hin am schmalsten (rund 500 km); eine weitere Zone (West-Queensland) mit BS-Klima von ähnlicher Breite, leitet dann schnell zum feuchten C-Klima der Ostküste über. Hier im O und SO lebt heute die große Mehrzahl der Beuteltiere Australiens. Es liegt daher sehr nahe, *Notoryctes* mit dieser Faunengruppe in Verbindung zu bringen. So ist man beinahe gezwungen, anzunehmen, daß die Vorfahren von *Notoryctes* als primitivere, insektivore Beutler von SO oder O her Zentralaustralien erreicht haben. Die klimatischen Verhältnisse waren zu diesem noch unbekanntem Zeitpunkt sicher noch nicht so trocken wie heute. Eine langsam einsetzende immer extremer sich äußernde Austrocknung dieser Gebiete zwang die Tiere zum allmählichen Übergang zu grabender, unterirdischer Lebensweise. Schließlich ging die Austrocknung soweit, daß sich die Tiere nur noch an der feuchteren Luvseite der Macdonellrange halten konnten und damit war ihr Verbreitungsgebiet auf den heutigen Umfang beschränkt. Die geringen Niederschläge, die hier hauptsächlich im Sommer fallen, bewirken hier immerhin periodisch wasserführende Flußläufe und wohl auch eine Höheverlegung des Grundwasserspiegels. Damit ist hier auch

⁹⁾ Auf der neuen Klimawandkarte von KÖPPEN ist hier allerdings keine besondere Bs-Klimaprovinz unterschieden; es ist nur ein fein gestrichelt umgrenztes Gebiet angedeutet mit 270 mm Niederschlag; dieses Mehr an Regen muß natürlich gegenüber der trockenen Umgebung einen etwas anderen Vegetationscharakter bedingen.

ein gewisser Vegetationsbestand gesichert; für das Verbreitungsgebiet von *N.* sind bestimmte Akazien charakteristisch, deren Wurzeln die Wirte weißer Insektenlarven sind. Eben diese Maden sollen nach STIRLING die Hauptnahrung des Tieres bilden.

Nach zuverlässigen Beobachtern, wie BISCHOF und STIRLING, kann *Notoryctes* in lockerem, aber feuchtem Sand flach wühlend beobachtet werden; er scheint, auftauchend, über der Erde schwerfällig auf seinen Hornklauen fortzuschleifen, um dann wieder wenige Zentimeter unter dem Sand sich vorwärtszudrücken. Die Gänge sollen wie bei *Chrysochloris* hinter ihm einstürzen und so oberflächlich eine deutliche Spur hinterlassen. Sichtbar wird das Tier nur in der kurzen Sommerregenzeit; in der übrigen Zeit des Jahres hält es wohl wie andere subtropische Insektivoren (zum Beispiel *Centetes* auf Madagaskar) eine Trockenruhe ab.

Die Lebensräume der Gürteltiere in Süd- und Nordamerika in ihrer Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen.

(Karte Ia.)

Zur Verbreitung der Gürteltiere in Südamerika hat sich erst kürzlich H. KRIEG in einer sehr übersichtlichen Darstellung geäußert (KRIEG 1929, S. 166). (Die Ergebnisse dieser kleinen Arbeit werden auch im folgenden verwertet werden.)

Die Vertreter dieser Familie sind alle mehr oder weniger zum Graben spezialisiert. Man unterscheidet ja im allgemeinen die Unterfamilien

1. der *Dasypodinae*, die neben der Fähigkeit sich einzuwühlen, noch gute Läufer geblieben sind,

2. der *Euphractinae*, die mehr und mehr zu ausschließlichen Wühlern geworden sind und sich oberflächlich nicht mehr sehr schnell, zum Teil sich sogar wie *Priodontes giganteus* recht schwerfällig fortbewegen,

3. *Chlamydephorinae*, die ganz zu extremen Wühlern geworden sind und sehr selten (wohl nur bei Nacht) an die Oberfläche kommen.

Diese letztere Familie ist auf die trockensten Teile West- und Nordwestargentiniens beschränkt. Sie sind ausgesprochene Trockenbodenwühler und kommen mit Ausnahme eines Fundorts (Santa Cruz de la Sierra im N) alle in Gebieten mit Bs-Klima, z. B. in der Umgebung von Mendoza, sogar in solchen mit höchstens 150 mm

Niederschlag vor. In Bs-Klima-Räumen kommen in Nordpatagonien ebenfalls einzelne Arten der *Euphractinae* wie *Zaëdius minutus* relativ häufig vor; diese Gattung findet sich nach KRIEG besonders auch in den wintertrockenen Teilen des westlichen Chaco. Doch sind die geschickteren Wühler, die *Euphractinae* (*Dasypustyp* nach KRIEG) keineswegs auf die KÖPPEN'schen Gebiete mit Bs-Klima beschränkt; sie treten vielmehr besonders häufig in den südlichen und mittleren Teilen der großen argentinischen Cf-Klimaprovinz auf, in Nordpatagonien, in der Provinz Buenos Aires und in der Provinz Santa Fé. In allen diesen Gebieten herrscht eine besondere Landschaftsform, „der baumlose Camp“, vor, den KRIEG als die eigentliche Heimat des *Dasypus*-Typs bezeichnet. Viel seltener, aber doch vereinzelt vertreten sind in dieser Zone die *Dasypodinae*, als bessere Läufer (Tatu-Typ nach KRIEG). Die offene Landschaftsform des „Grascamp“ geht nach N (Provinzen Santiago del Estero, Gobernacion del Chaco) langsam in eine andere über, die immer mehr durch größere Baumgruppen unterbrochen, schließlich parkartigen Charakter zeigt. Und damit ist auch das eigentliche Lebensgebiet von *Tatus hybridus* und besonders von *T. novemcinctus* erreicht. Die extremen Wühler treten hier ihrerseits stark zurück (etwa dasselbe gilt auch für die anschließenden südbrasilianischen Küstengebiete und für die Provinz Minas Geraes). Diese Veränderung der Landschaftsform von S nach N ist natürlich vor allem bedingt durch ein langsames Zunehmen der Niederschläge (zwei Niederschlagswerte, für Bahia Blanca mit 530 mm im S und z. B. Corrientes im N 1250 mm pro Jahr, mögen dies verdeutlichen).

Merkwürdigerweise kommt der extreme Wühler *Priodontes giganteus* in Gebieten mit relativ hohen Niederschlägen (Formosa 1450 mm) vor, die allerdings fast ausschließlich im Sommer fallen. Wir haben hier eben eine besonders kräftige, für Wühlen in Waldgebieten spezialisierte Form vor uns. Vermutlich ist das Riesengürteltier nach N hin auf Gebiete wie das eben beschriebene mit wintertrockenem Charakter (Cw) beschränkt. (Bestätigt wird das durch eine Angabe KRIEG's, der *Priodontes* auch in der Nähe der Stadt Santa Cruz de la Sierra feststellen konnte.) Ein vereinzelter Fund bei Villa Nueva (zwischen Rosario und Cordoba) zeigt aber, daß das Tier auch in Gegenden mit ausgesprochenem Bs-Klima vorkommen kann. Es ist nun weiter eine bekannte Tatsache, daß die Gattung *Dasypus novemcinctus* (*Tatusia novemcincta*) und ähn-

liche Formen vom Läuferotyp weit nach N, bis nach Texas in den Vereinigten Staaten verbreitet¹⁰⁾ ist. Die Verbreitung der letzteren Form scheint wohl entlang der Ostküste Südamerikas erfolgt zu sein. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieser ersten Wanderbewegung von S nach N, an der Ostküste, eine zweite spätere folgte, die an der Westküste umgekehrt von N nach S vor sich ging, worauf sichere Funde von *Tatusia pilosa* (*Cryptophractus*) in Ecuador (Guayaquil) schließen lassen. (Diese Annahme ist jedenfalls viel wahrscheinlicher als eine Verbreitung dieser Tiere von Bolivien über die Andenpässe anzunehmen.) Zur Verbreitung der Gürteltiere innerhalb der KÖPPEN'schen Klimaräume könnte man zusammenfassend bemerken, daß es dieser Gruppe grabender Tiere durch verschiedene (3) Spezialisierungsstufen möglich ist, sowohl Bs- als auch Cf- (resp. Af-) Klimaräume als Lebensgebiet zu wählen.

Zur Karte der Verbreitung der Gürteltiere muß hinzugesetzt werden, daß sie nur in ganz großen Zügen die Verbreitung der *Euphractinae* (○) und der *Tatusinae* (+) zeigen soll, wobei einerseits das Fehlen der letzteren in Westargentinien herauskommt, anderseits das Fehlen bzw. die geringere Häufigkeit der *Euphractinae* in Nordargentinien und Südbrasilien zum Ausdruck kommen soll. (Der Übersichtlichkeit halber wurden die Fundorte für *Tolypeutes* und *Lysiurus* nicht eingezeichnet. Das Lebensgebiet der letzteren Form deckt sich ja zum Teil mit dem von *Prionodontes*.)

Zur Biologie von *Necrolestes patag.* AMEGHINO.

Das Tier ist nach WINGE ein fossiler Beutelwöhler; zuerst aufgefunden wurde es durch AMEGHINO, näher beschrieben wurden weitere Reste durch SCOTT. Es ist bis jetzt nur aus der Gegend von Santa Cruz in Patagonien bekannt.

Nach den vorhandenen Resten zu schließen, wird das Tier vielleicht eine Länge von rund 20 cm erreicht haben. Der Bau seiner Vorderextremität erinnert stark an den von *Chrysochloris*, vor allem zeigt das distale Ende des Humerus deutlich die Ansatzstelle für ein drittes Unterarmelement (wie bei *Chrysochloris*); Verwandtschaftserscheinungen konvergenter Art bestehen aber auch zu *Notooryctes*, besonders was den Bau der Hand betrifft. Auffallend ist, daß

¹⁰⁾ Besonders ein mexikanisches Vorkommen (Guanajuato) in über 2000 m Meereshöhe ist bemerkenswert für die hohe Anpassungsfähigkeit dieser Form.

Niederschlag vor. In Bs-Klima-Räumen kommen in Nordpatagonien ebenfalls einzelne Arten der *Euphractinae* wie *Zaëdius minutus* relativ häufig vor; diese Gattung findet sich nach KRIEG besonders auch in den wintertrockenen Teilen des westlichen Chaco. Doch sind die geschickteren Wühler, die *Euphractinae* (*Dasypustyp* nach KRIEG) keineswegs auf die KÖPPEN'schen Gebiete mit Bs-Klima beschränkt; sie treten vielmehr besonders häufig in den südlichen und mittleren Teilen der großen argentinischen Cf-Klimaprovinz auf, in Nordpatagonien, in der Provinz Buenos Aires und in der Provinz Santa Fé. In allen diesen Gebieten herrscht eine besondere Landschaftsform, „der baumlose Camp“, vor, den KRIEG als die eigentliche Heimat des *Dasypus*-Typs bezeichnet. Viel seltener, aber doch vereinzelt vertreten sind in dieser Zone die *Dasypodinae*, als bessere Läufer (Tatu-Typ nach KRIEG). Die offene Landschaftsform des „Grascamp“ geht nach N (Provinzen Santiago del Estero, Gobernacion del Chaco) langsam in eine andere über, die immer mehr durch größere Baumgruppen unterbrochen, schließlich parkartigen Charakter zeigt. Und damit ist auch das eigentliche Lebensgebiet von *Tatus hybridus* und besonders von *T. novemcinctus* erreicht. Die extremen Wühler treten hier ihrerseits stark zurück (etwa dasselbe gilt auch für die anschließenden südbrasilianischen Küstengebiete und für die Provinz Minas Geraes). Diese Veränderung der Landschaftsform von S nach N ist natürlich vor allem bedingt durch ein langsames Zunehmen der Niederschläge (zwei Niederschlagswerte, für Bahia Blanca mit 530 mm im S und z. B. Corrientes im N 1250 mm pro Jahr, mögen dies verdeutlichen).

Merkwürdigerweise kommt der extreme Wühler *Priodontes giganteus* in Gebieten mit relativ hohen Niederschlägen (Formosa 1450 mm) vor, die allerdings fast ausschließlich im Sommer fallen. Wir haben hier eben eine besonders kräftige, für Wühlen in Waldgebieten spezialisierte Form vor uns. Vermutlich ist das Riesengürteltier nach N hin auf Gebiete wie das eben beschriebene mit wintertrockenem Charakter (Cw) beschränkt. (Bestätigt wird das durch eine Angabe KRIEG's, der *Priodontes* auch in der Nähe der Stadt Santa Cruz de la Sierra feststellen konnte.) Ein vereinzelter Fund bei Villa Nueva (zwischen Rosario und Cordoba) zeigt aber, daß das Tier auch in Gegenden mit ausgesprochenem Bs-Klima vorkommen kann. Es ist nun weiter eine bekannte Tatsache, daß die Gattung *Dasypus novemcinctus* (*Tatusia novemcincta*) und ähn-

liche Formen vom Läuferotyp weit nach N, bis nach Texas in den Vereinigten Staaten verbreitet¹⁰⁾ ist. Die Verbreitung der letzteren Form scheint wohl entlang der Ostküste Südamerikas erfolgt zu sein. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieser ersten Wanderbewegung von S nach N, an der Ostküste, eine zweite spätere folgte, die an der Westküste umgekehrt von N nach S vor sich ging, worauf sichere Funde von *Tatusia pilosa* (*Cryptophractus*) in Ecuador (Guayaquil) schließen lassen. (Diese Annahme ist jedenfalls viel wahrscheinlicher als eine Verbreitung dieser Tiere von Bolivien über die Andenpässe anzunehmen.) Zur Verbreitung der Gürteltiere innerhalb der KÖPPEN'schen Klimaräume könnte man zusammenfassend bemerken, daß es dieser Gruppe grabender Tiere durch verschiedene (3) Spezialisierungsstufen möglich ist, sowohl Bs- als auch Cf- (resp. Af-) Klimaräume als Lebensgebiet zu wählen.

Zur Karte der Verbreitung der Gürteltiere muß hinzugesetzt werden, daß sie nur in ganz großen Zügen die Verbreitung der *Euphractinae* (○) und der *Tatusinae* (+) zeigen soll, wobei einerseits das Fehlen der letzteren in Westargentinien herauskommt, anderseits das Fehlen bzw. die geringere Häufigkeit der *Euphractinae* in Nordargentinien und Südbrasilien zum Ausdruck kommen soll. (Der Übersichtlichkeit halber wurden die Fundorte für *Tolypeutes* und *Lysiurus* nicht eingezeichnet. Das Lebensgebiet der letzteren Form deckt sich ja zum Teil mit dem von Priodontes.)

Zur Biologie von *Necrolestes patag.* AMEGHINO.

Das Tier ist nach WINGE ein fossiler Beutelhühler; zuerst aufgefunden wurde es durch AMEGHINO, näher beschrieben wurden weitere Reste durch SCOTT. Es ist bis jetzt nur aus der Gegend von Santa Cruz in Patagonien bekannt.

Nach den vorhandenen Resten zu schließen, wird das Tier vielleicht eine Länge von rund 20 cm erreicht haben. Der Bau seiner Vorderextremität erinnert stark an den von *Chrysochloris*, vor allem zeigt das distale Ende des Humerus deutlich die Ansatzstelle für ein drittes Unterarmelement (wie bei *Chrysochloris*); Verwandtschaftserscheinungen konvergenter Art bestehen aber auch zu *Notooryctes*, besonders was den Bau der Hand betrifft. Auffallend ist, daß

¹⁰⁾ Besonders ein mexikanisches Vorkommen (Guanajuato) in über 2000 m Meereshöhe ist bemerkenswert für die hohe Anpassungsfähigkeit dieser Form.

von allen drei Typen *Necrolestes* trotz seiner aufwärtsgebogenen Schnauze den primitivsten Schädel, sowohl dem Bau als auch der Bezahnung nach, besitzt.

Nach allen diesen Skelettmerkmalen zu schließen, muß das Milieu des Tieres ganz ähnlich dem von *Notoryctes* gewesen sein; das Tier wühlte wohl ebenso flach, in ähnlich lockerem, sandigem Boden. Beim Einwühlen mag dem Tier besonders die aufwärtsgebogene Schnauze zustatten gekommen sein; es war aber unter der Erde mit dem Schädel beweglicher als *Notoryctes* und *Chrysochloris*, die sich durch den aufgelockerten Sandboden mit dem breiten Schädeldach durchdrücken müssen. Das Gebiß von *Necrolestes* hat durchaus insektivoren Charakter und zeigt, wie gesagt, sehr primitive Merkmale sowohl der Zahnform als dem Zahnbau nach. SCOTT weist vor allem auf die fremdartige Stellung dieser Tiere den übrigen Faunenelementen dieser Zeit gegenüber hin, so daß es sich hier nur um den hochspezialisierten Rest einer alten Fauna insektivorer Beutler handeln kann, die weiter im N schon früher durch andere Faunenelemente überschichtet, hier in den damals feuchten Gebieten Patagoniens sich noch bis ins Miozän hinein gehalten haben (nach dem Bau der Vorderextremitäten zu urteilen, wohl unter ähnlichen klimatischen Bedingungen wie *Chrysochloris*). Der Grund zum Aussterben lag wohl in dem immer trockener werdenden Klima, dem die Gürteltiere deshalb gewachsen waren, weil sie nicht so ausschließlich auf Insektennahrung angewiesen waren wie *Necrolestes*. Aber auch sie sind in diesen Trockengebieten ziemlich spärlich vertreten. SCOTT denkt ferner an die Möglichkeit, daß *Necrolestes* mit afrikanischen Faunengruppen zusammenhängen könnte, was aber, nachdem WINGE *Necrolestes* den Beutlern zugewiesen hat, weniger wahrscheinlich geworden ist. Damit ist auch sein Gedanke, für *Necrolestes* und *Chrysochloris* eine gemeinsame Wurzel anzunehmen, hinfällig. (RÜTTMEYER und SCOTT nehmen aber für die Sandwühler der Südhemisphäre ein eigenes Entstehungszentrum an.)

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Der Hauptzweck der Arbeit war eine mehr ins einzelne gehende kartographische Darstellung der Lebensräume grabender Insektivoren. Übersichtskarten in größerem Maßstab waren bereits vor-

handen; doch konnten auf ihnen nähere Einzelheiten nicht zum Ausdruck kommen.

Für die vorliegende Darstellung wurde die übliche Einteilung in Humuswühler (Feuchtböden) (*Talpinae*) und Sandwühler (trockene Lockerböden) (*Dasypodidae*, *Chrysochloridae*, *Notoryctidae*) ebenfalls übernommen.

Zunächst wurde auf Karte I und II versucht, die Lebensgebiete der Mulle und der ihnen sehr nahestehenden (aber noch nicht fossorialen Spitzmäuse) zueinander in Beziehung zu bringen.

Besonders plastisch wird dieser Versuch, wenn man als Kartenunterlage die Klimakarte von KÖPPEN (1923) benützt.

Dabei kam deutlich heraus, daß die Lebensgebiete bestimmter grabender Tiere mit den von KÖPPEN abgegrenzten klimatischen Räumen zusammenfallen können. Diese Tatsache wurde ja schon ganz allgemein in der Vorbemerkung erörtert, besonders auch was die Abhängigkeit von der Bodenstruktur betrifft. Zunächst wird auf Karte I die weltweite Verbreitung der Soriciden gezeigt, die in kälteliebende (*Soricinae*) und wärmeliebende Formen (*Crocidurinae*) zerfallen. Besondere Beachtung wurde dabei der Verbreitung der *Soricinae* geschenkt. Dabei wird deutlich, daß die Verbreitung dieser Unterfamilie in Asien sehr hohe (über den Polarkreis hinausgehende) Nordbreiten (bis 70°) erreichen kann. (Für Amerika läßt sich eine ähnlich hohe Nordverbreitung vermuten.) Die Südgrenze des Lebensraums der *Soricinae* soll nach DOBSON in Eurasien (schematisch) durch den Verlauf der +15°-Jahresisotherme gegeben sein. (In Nordamerika haben besondere klimatische Verhältnisse und große Höhenlage der betreffenden Gebiete eine weitere Südverbreitung bedingt.)

Für die spezialisierten Mulle ergab sich eine viel höhere Empfindlichkeit gegen tiefe Temperaturen, die in höheren Breiten die Ausbildung von Eisböden im Gefolge haben können. Für sie wird eine ziemlich klare Nordgrenze der Verbreitung durch den Verlauf der -2°-Jahresisotherme gegeben sein, die zugleich auch die Nordgrenze der Verbreitung der Regenwürmer (als Hauptbeutetiere der Mulle) darstellt. Nicht nur von der Jahrestemperatur des betreffenden Gebiets, sondern auch von seiner Niederschlagsmenge, die möglichst regelmäßig über das ganze Jahr verteilt sein muß, sind die

Mulle abhängig. Dabei konnte ein Niederschlagsminimum von rund 400 mm bestimmt werden (Ostasien, Wladiwostok); das Optimum wird für die meisten Vorkommen (in Mitteleuropa und Nordamerika) bei 800—1000 mm liegen.

In hochliegenden Teilen Nordindiens (über 1000 m Höhe), Sikkim, Nepal, und einigen ostasiatischen Inseln (z. B. Formosa) können Mulle in Gebieten sogar mit über 2000 mm Niederschlag vorkommen. Das Verbreitungsgebiet der Mulle in Sibirien ist daher einerseits nach N hin durch die tiefe Jahrestemperatur (gefrorene Böden), nach S hin durch die starke Austrocknung der zentralasiatischen Räume etwa auf eine zwischen dem 50. und 60. nördl. Breitengrad liegende Zone beschränkt.

Auf den ostasiatischen Inseln und vermutlich auch in China konnten die Mulle ihr Lebensgebiet nach S, über den 30. Breitengrad hinaus (Formosa), ausdehnen. In Nordamerika gehen die Mulle infolge bestimmter klimatischer Bedingungen (größere Meereshöhe der betreffenden Gebiete, Hochland von Nordmexiko) ebenfalls weiter nach S als gewöhnlich. Im Zusammenhang mit spitzmullartigen Formen, deren Fundorte in Westchina, Japan und an der nordamerikanischen Westküste liegen, wurden auch die Wanderbewegungen der Mulle im Verlauf des Fröhertertiärs erörtert, wie sie wohl von Eurasien nach Nordamerika hinüber erfolgt sein müssen. Dabei müssen, damit solche Wanderungen überhaupt möglich waren, in jenen prämiozänen Zeiträumen in Nordasien andere (mildere) klimatische Bedingungen geherrscht haben als heute, was nach den paläoklimatischen Zusammenfassungen von KÖPPEN und WEGENER sehr wahrscheinlich ist.

In einem besonderen Abschnitt wurden die Verschiebungen des Lebensgebiets der Mulle in Mitteleuropa während der großen diluvialen Vereisungen erörtert. Bei dieser Gelegenheit wurde auch versucht, das Fehlen der Mulle in Irland zu erklären, das mit einer Klimaverschlechterung bzw. vollständigen Vereisung der Insel zusammenhängen muß.

Erwähnt wird auch ein fossiles (prädiluviales) Vorkommen von *Myogale* in England, das uns eine frühere größere Verbreitung dieser heute auf Nordspanien und Südrußland beschränkten Formen wahrscheinlich macht.

Die Beziehung zu den KÖPPEN'schen Klimaprovinzen kann kurz etwa so ausgedrückt werden, daß die Mulle ausschließlich auf Cf- und Df-Klimate (gemäßigte und boreale Klimate mit Regen zu allen Jahreszeiten) beschränkt sind. — In derselben Weise wurden auch die einzelnen Vertreter der anderen großen Gruppe der Sand- und Trockenbodenwühler betrachtet; es handelt sich dabei um Familien, die ausschließlich auf die Südhalbkugel beschränkt sind. Die afrikanische Insektivorenfamilie der *Chrysochloridae* ist dabei, wie Karte III zeigt, ganz auffällig auf diejenigen Klimagebiete Süd- und Ostafrikas verbreitet, denen KÖPPEN die Formel Cw (ausgesprochene Wintertrockenheit) gab. Trotzdem diese Gebiete durchschnittlich überall noch über 600 mm Niederschlag pro Jahr haben, wäre hier eine Spezialisierung spitzmausartiger Tiere zu Mullen unmöglich, weil die Niederschläge unregelmäßig über das ganze Jahr verteilt sind. Einzelne Fundorte von *Chrysochloris* in Damaraland (nördlich Deutsch-Südwestafrika) und Deutsch-Ostafrika liegen in größerer Meereshöhe; das bedingt im ersten Fall ein Mehr an Niederschlägen, verglichen mit den Niederungen der anschließenden Kalahari, im zweiten Fall ein Nachlassen der Niederschläge gegenüber den tropisch feuchten ostafrikanischen Küstengebieten.

Die fossorialen Wirbeltiere Australiens sind deshalb von besonderem Interesse, weil innerhalb ein und desselben Kontinents Sandwühler (*Notoryctidae*) und Feuchtbodenwühler (*Phascolomys* und *Echidna*) vertreten sind; der letztere Typ ist allerdings nur ein Oberflächenwühler, der eben deshalb im Bereich der Cf-Klimate Südostaustraliens wie in den feuchtesten warmen Teilen Neu-Guineas vorkommen kann. Streng gebunden an hochgelegene Gebiete Australiens und Tasmaniens (mit Cf-Klima und stark verlehmtten Böden) ist *Phascolomys*. Noch viel enger beschränkt auf ein bestimmtes Gebiet Zentralaustraliens ist der kleine Beutelmull *Notoryctes*; das Gebiet liegt innerhalb eines schmalen Flecks mit Bs-Klima (Trockenklima mit steppenhaftem Charakter und geringen Niederschlägen) in Zentralaustralien. Es handelt sich hier um ein letztes hochspezialisiertes Faunenrelikt einer früher weiter nach O hin verbreiteten Gruppe von kleinen insektivoren Beutlern.

Als mehr oder weniger extrem fossoriale Vertreter grabender Tiere in Südamerika wären einerseits in fossilen und rezenten Vorkommnissen die Dasypoden (Gürteltiere) zu nennen, anderseits (in einer einzigen fossilen Gattung bekannt) ein grabender Beutler, *Necrolestes*, mit ähnlich spezialisierter Vorderextremität wie *Chrysochloris*. Auch hier handelt es sich wohl um den fossilen (miozänen) Vertreter einer früher weiter nach N verbreiteten Gruppe. (Das Klima Patagoniens war in jener Stufe des Tertiärs wesentlich feuchter als heute.) Nach den erhaltenen Resten der Vorderextremität wird man sagen dürfen, daß das Klima des Lebensgebiets dieses kleinen (miozänen) Beutlers wohl ein ähnliches gewesen sein muß wie das von *Chrysochloris*, jedenfalls waren die Böden beider Lebensgebiete recht ähnlich in der Struktur.

Schließlich wird auch noch in großen Zügen auf die Verbreitung der Gürteltiere eingegangen. Dabei wurde festgestellt, daß es dieser Familie durch verschiedene Spezialisierungsstufen (*Euptracinae* bessere Wühler, *Darypodinae* geschicktere Läufer) möglich ist, sowohl Bs- als Cf- (bzw. Aw-) Klimaräume als Lebensgebiet zu wählen.

Bemerkenswert ist, daß diese Tiere in Mittelamerika noch in über 2000 m Höhe, aber auch an der mexikanischen Golfküste anzutreffen sind, also zwei Gebieten von sehr verschiedenem Klima und sicher auch verschiedener Bodenstruktur. (Die Tiere sind ebenso Wühler wie waldliebende Oberflächenläufer.)

Es sei zum Schluß noch einmal erwähnt, daß man unter Benützung von Bodenkarten großen Maßstabes wohl zu ganz ähnlichen Resultaten kommen würde, wie sie sich oben mit der KÖPPEN'schen Klimakarte ergaben, nämlich:

Je extremer ein Tier zum Graben spezialisiert ist, desto mehr deckt sich sein Lebensgebiet mit einer bestimmten Klima- bzw. Bodenprovinz.

Zu den beiliegenden Karten sollen hier einige Bemerkungen angeführt werden. — Die Unterlagen sind der KÖPPEN'schen Klimakarte (1923) entnommen, ebenso die Bezeichnungen der Klimaprovinzen.

Die Fundorte der einzelnen Arten sind größtenteils nach den Angaben TROUSSEART's (1899) eingetragen worden. Bei Karte I (Lebensgebiet der Spitzmäuse) beabsichtigte ich zuerst mit Zahlen die einzelnen Arten zu unterscheiden, doch hätte darunter die Übersichtlichkeit der Karte stark gelitten, so daß die Ziffern weggelassen wurden. Ein gewisser Schematismus der mit gestrichelten Schraffen bezeichneten Lebensgebiete konnte natürlich nicht vermieden werden. So ist es z. B. leicht möglich, daß die Soriciden tiefer in die zentralasiatischen Bs-Räume hineinverbreitet sind als auf der Karte angegeben wurde. Ebenso ist ihre Verbreitung in West- und Zentralafrika wohl etwas zu ausgedehnt dargestellt. Andererseits erscheint es noch fraglich, ob man aus ihrem Vorkommen am Olenek und Katangafluß und dem auf der Insel Pribiloff im Beringmeer eine Ausdehnung des Lebensgebiets auf das gesamte Nordasien annehmen darf. Ganz ähnlich liegt der Fall bei den nördlichsten Teilen Kanadas, von denen wir bis heute keine Funde haben. — Das Vorkommen von *Sorex araneus* von Westeuropa bis in die Gebiete des Amur reichend, mußte ohne genauere Angabe der Fundorte entsprechend schematisch quer durch Sibirien hindurch eingezeichnet werden.

Legt man nun Blatt II mit dem Verbreitungsgebiet der Mulle über das I. Blatt, so ergibt sich klar, wie etwa der Spezialisationsraum der Mulle innerhalb des Lebensgebiets der Spitzmäuse aussehen muß. Die Nordgrenze ist wiederum schematisch, aber doch ziemlich richtig mit dem Verlauf der -2° -Isotherme angenommen. Der Verlauf dieser Kurve muß aber im frühen Tertiär in Nordasien ein anderer gewesen sein, entsprechend dem wärmeren Klima, das damals dort geherrscht haben muß. Selbstverständlich muß auch zu dieser Karte bemerkt werden, daß die Mulle in Südsibirien möglicherweise auch jenseits der Linie, die die Bs-Zone begrenzt, vorkommen können. Während für die amerikanischen und ostasiatischen Mulle die einzelnen Vorkommen nach dem Fundort relativ genau eingetragen wurden, wurde die Verbreitung von *Talpa europaea* mehr schematisch angegeben (besonders im asiatischen Bereich seiner Lebensgebiete).

Zeichenerklärung zu Karte I.

- Af = Tropisches Regenwaldklima
 BS = Steppenklima
 BW = Wüstenklima
 Cf = Feuchttemperiertes Klisma
 Cw = Sinisches (wintertrocken gemäß.) Klisma
 Df = Feuchtwinterkaltes Klisma
 Dw = Transbaikalisches Klisma
 • = Fundorte von *Sorex* (kälteliebende)
 ◇ = *Crocidura* (wärmeliebende) } Spitzmäuse

Zeichenerklärung zu Karte II.

- T = Fundorte von *Talpa europaea*
 M = *Mogera wogura*
 U□ = *Urotrichus talpoides*
 Sp△ = *Scaptonyx fuscicaud.*
 Tp = *Parascaptor leucura*
 Up△ = *Uropsilus soricipes*
 C = *Condylura cristata*
 S = *Scalops aquaticus*
 Sc = *Scapanus Townsendi*
 N□ = *Neurotrichus Gibbsii*
- } sämtliche in Eurasien
 } sämtliche in Nordamerika
- $\overset{-2}{\underbrace{\quad}} = \text{Verlauf der } -2^\circ \text{ Jahresisotherme}$

Zeichenerklärung zu Karte Ia.

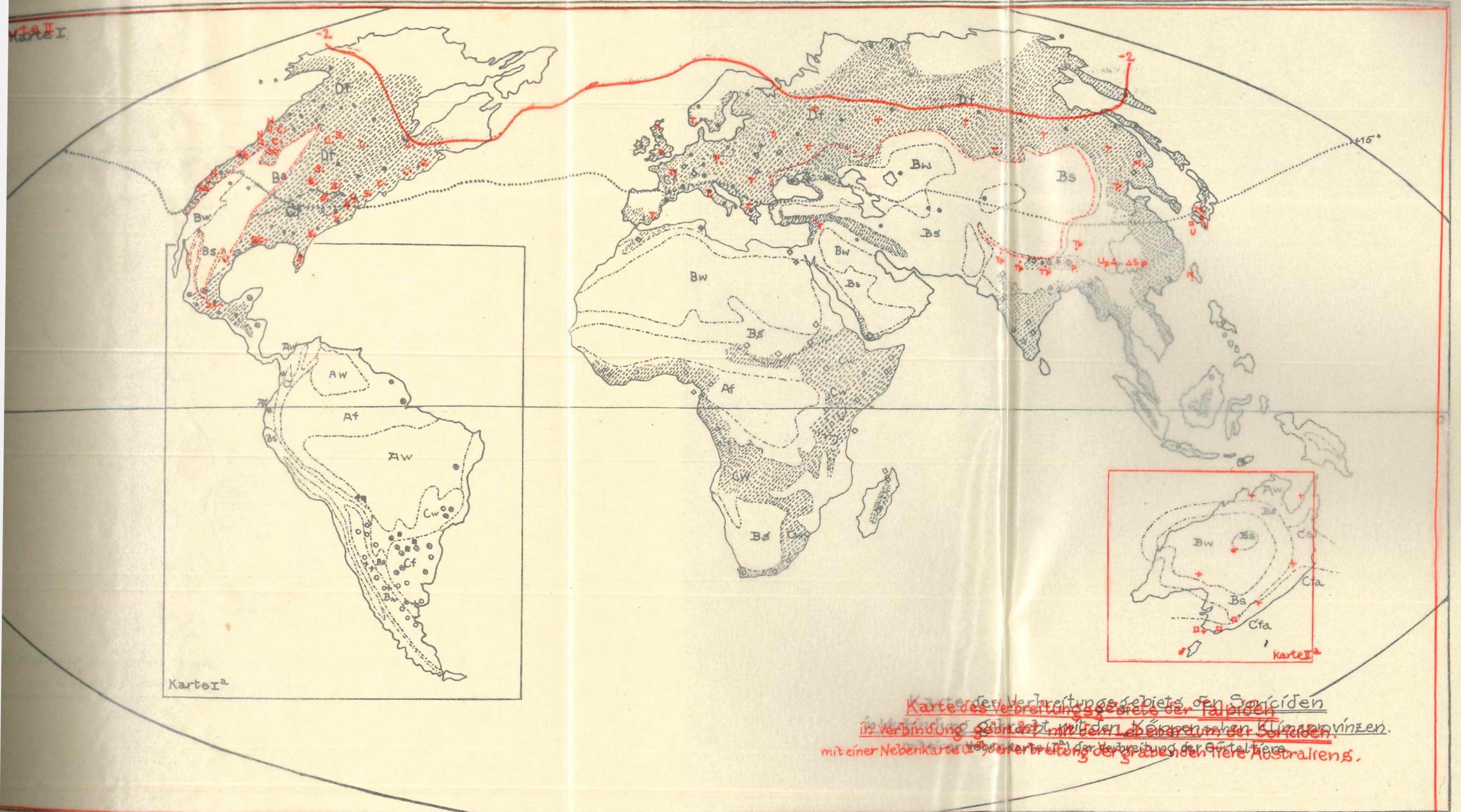
Erklärung der KÖPPEN'schen Klimaformeln siehe Karte I.

- = Fundorte einzelner Arten der *Euphractinae* (*Zaëdus minutus*, *Euphractus sexcinctus*, *villosus* w. a.)
 ⊙ = Fundorte einzelner Arten der *Dasypodidae* (*Tatus novemcinctus*, *hybridus*)
 ■ = Fundorte von *Priodontes giganteus*
 + = Fundorte von *Chlamyphorus truncatus*, *retusus*

Zeichenerklärung zu Karte IIa.

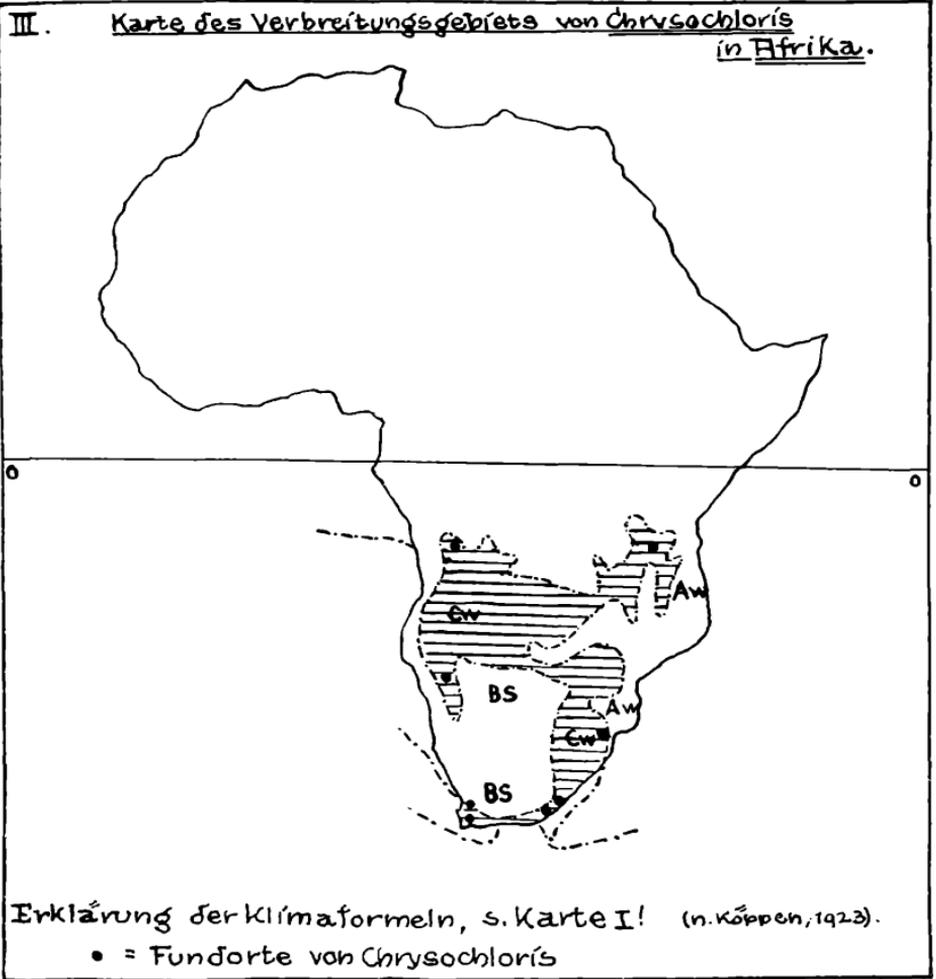
- = Fundort von *Notoryctes*
 □ = *Phascalomys*
 + = *Echidna*.
-

A. Rieth, Der Lebensraum grabender Tiere in seiner Beziehung zu den Köppen'schen Klimaprovinzen.



Karte des Verbreitungsgebietes der Falpiiden
 in Verbindung mit den Köppen'schen Klimaprovinzen.
 mit einer Nebenkarte über die Verbreitung der grabenden Tiere Australiens.

.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Rieth Alfred

Artikel/Article: [Der Lebensraum grabender Tiere in seiner Beziehung zu den Köppen'schen Klimaprovinzen. 211-242](#)