6. Die Entdeckung und die Bedeutung der Land und Süsswasser bewohnenden Wirbeltiere im Tertiär und in der Kreide Aegyptens.

Von Herrn Ernst Stromer, München.

Auf Grund eingehender Studien der Literatur über die Geologie Afrikas war ich zu der Ansicht gekommen, daß ein so altes und trotz zeitweiliger Einengungen stets stattliches Festland, das sich jetzt von tropischen bis in nördliche und südliche gemäßigte Breiten erstreckt, den dauernden Wohnort zahlreicher Süßwasser- und Landbewohner gebildet haben müsse. Dort, wo schon in der Trias säugetierähnliche Reptilien und Säugetiere nachgewiesen sind und wo heute ein besonders reiches Leben von Säugetieren sich abspielt, mußten auch in der noch unbekannten Zwischenzeit speziell Säugetiere gelebt und sich entwickelt haben, demnach mußte Afrika als Entstehungszentrum von diesen eine wichtige Rolle gespielt haben. Ich hoffte, daß man die positiven Beweise dafür in den Ablagerungen der großen Binnenbecken Zentral- und Südafrikas in Gestalt von Fossilien finden würde (Stromer 1897, S. 346)[1]) und wollte selbst hinausreisen, um danach zu suchen.

Meine Überzeugung widersprach aber so sehr den herrschenden Ansichten über die nordische Entstehung der Säugetiere, daß eine Autorität auf diesem Gebiete damals meinen diesbezüglichen mündlichen Ausführungen so schroff entgegentrat, daß ich sie nicht zu veröffentlichen wagte. Auch hinderten mich Mangel an Mitteln und Krankheit, meine schon eingeleiteten Reisepläne zu verwirklichen.

Der Gedanke lag aber gewissermaßen in der Luft, denn völlig unabhängig von mir und von einander traten nicht lange danach, 1899 und 1900, Stehlin, Tullberg und vor allem Osborn ebenfalls für Afrika als Entstehungszentrum mancher Säugetiergruppen, aber aus rein paläontologischen Erwägungen ein. In seiner ausgezeichneten, leider zu wenig beachteten Paläontologie der Wirbeltiere hatte ja schon

[1]) Siehe das Literaturverzeichnis am Schlusse der Abhandlung.

Döderlein (1890, S. 816) auf einen solchen Gedanken hingewiesen, indem er erwähnte, daß das Entstehungszentrum der *Proboscidea, Antilopinae, Giraffinae, Hippopotamidae, Simiae, Manidae* und *Orycteropus* nicht in der eurasiatischen, amerikanischen und australischen Region, sondern in einer weiteren noch zu entdecken sei.

Ein seltsamer Zufall wollte es, daß gleichzeitig mit jenen theoretischen Ausführungen die ersten Beweise für ihre Richtigkeit erbracht wurden, indem in Nordägypten mehrere Schweizer 1897 und Blanckenhorn 1898, die ersten Landsäugetiere im Jungtertiär, Andrews und Beadnell aber 1901 die berühmte alttertiäre Säugetierfauna des Fajum entdeckten. All diese Reste stammen jedoch aus fluviomarinen Schichten der einstigen Nordküste des afrikanischen Festlandes; aus dessen Innern wurden erst kürzlich jungtertiäre Säugetiere beschrieben (Haug 1911, II, S. 1727, Taf. 130, Andrews 1911 und 1914).

Sobald ich die nötigen Mittel erlangen konnte, suchte ich die ägyptischen Fundorte auf, bemühte mich aber natürlich auf meinen drei Reisen in die Wüsten Ägyptens, die ich im Winter 1901/2, 1903/04 und 1910/11 ausführte, neue Fundstellen zu entdecken, was mir auch gelang. Im folgenden soll nun neben der kurzen Entdeckungsgeschichte auch die wissenschaftliche Bedeutung der Funde erörtert werden. Ich hebe dabei allerdings fast nur tiergeographische Gesichtspunkte hervor, da sie sich jetzt schon besprechen lassen, während zur Beurteilung spezieller stammesgeschichtlicher Fragen die Untersuchung meistens noch nicht weit genug vorgeschritten ist, teils wegen Lückenhaftigkeit, teils wegen noch ausstehender Bearbeitung des Materials.

Um die Verhältnisse klarzulegen, muß ich zunächst, wenn auch ganz kurz, die geologische Beschaffenheit des Gebietes besprechen. Seine Erforschung ist insofern ungewöhnlich erleichtert, als in den vegetationslosen Wüsten das nackte Gestein, wo es nicht örtlich von Schutt verdeckt oder von Sand überweht ist, fast unzersetzt an der Oberfläche ansteht, und als vielfach sein Fossilinhalt infolge der Abtragungstätigkeit des Windes auf ihm frei herumliegt, also leicht zu finden ist.

Die Kenntnis der Schichten beruht im wesentlichen auf Zittels grundlegender Arbeit (1883). Danach bestehen die Wüstenplateaus Ägyptens aus fast nur marinen Schichten der oberen Kreide und des Tertiärs. Sie lagerten sich

in ziemlich ununterbrochener Reihe ab und fallen beinahe ungestört sehr sanft nach Norden ein, so daß man von der Küste nach Süden zu wandernd immer ältere Schichten anstehend findet.

Bei späteren Untersuchungen, die besonders G. Schweinfurth, den Beamten der ägyptischen Landesanstalt sowie M. Blanckenhorn und R. Fourtau zu danken sind, hat sich das zwar im ganzen und großen als richtig erwiesen. Es zeigte sich jedoch, daß mehrfache Schichtlücken bestehen und daß vor allem während der jüngsten Kreidezeit und des jüngsten Tertiärs ausgedehnte, wenn auch nicht erhebliche Faltungen und Verwerfungen die Schichten störten. Vor allem aber wollte ein eigentümliches Mißgeschick, daß Zittels Reiseweg im Halbkreis um die uns hier interessierenden Aufschlüsse herumführte.

Die jüngsten davon sind die des Mittelpliocäns im **Natrontale**, also westlich des Nildeltas. Hier fanden bei Gelegenheit der Gründung einer Natronfabrik mehrere Schweizer 1897 die ersten fossilen Knochen, die sie nach Bern gaben, wo sie Studer (1898) bearbeitete. Später sammelten Lyons und Beadnell, Blanckenhorn und ich dort, und auf meine Veranlassung hin grub der Sammler R. Markgraf wiederholt für deutsche Sammlungen (München, Frankfurt a. M. und Freiburg i. B.) reichlichere Reste aus.

Es handelt sich um Sande von zum Teil grobem Korn sowie um Tone mit wenigen zwischengelagerten Kalkbänken, um typisch fluviomarine Bildungen. Von Fossilien sind die Wirbellosen größtenteils nur als Steinkerne und die Wirbeltiere nur in einzelnen Zähnen und Knochenstücken erhalten. Die Mollusken sind meistens marin, doch sind auch brackische Formen wie *Hydrobia*, *Potamides* und *Melania* sowie der Ostrakode *Cypris* nachgewiesen. Von den Wirbeltieren[2]) aber, die größtenteils aus den tiefsten sandigen Schichten ausgegraben wurden, sind wohl nur die sehr wenigen Haie und Rochen, sowie eine Seekuh und Robbe, die alle nur in dürftigen Resten vertreten sind, als Meeresbewohner anzusehen.

Viel interessanter ist die Süßwasserfauna, weil sie Vorläufer der heutigen Bewohner des ägyptischen Niles enthält, nämlich sehr häufige Welse, vor allem *Synodontis*, ferner

[2]) Siehe die Tabellen am Schlusse der Abhandlung.

Trionyx, *Crocodilus* und *Hippopotamus*, dazu aber auch Formen, die ihm jetzt fehlen, so *Protopterus*, *(Lepidosirenidae)*. *Sternothaerus (Pelomedusidae)*, einen langschnauzigen Crocodilier *(? Tomistoma)* und *Lutra (Mustelidae)*, Angehörige von Gattungen, die heutzutage (bis auf den Crocodilier?) im tropischen Afrika leben[3]). Dies ist eine völlig einwandfreie Widerlegung Arldts (1915, S. 299), der ohne jede Berücksichtigung solcher Fossilfunde in einer Zusammenstellung aus Arbeiten über rezente Fischfaunen Afrikas kürzlich ebenso wie Haas und Schwarz (1913, S. 607) ausgeführt hat, daß der untere Nil erst in jüngster Vergangenheit, im Quartär, mit der typisch afrikanischen Süßwasserfauna in Beziehung kam und vorher von einer paläarktischen Fauna bewohnt war. Allerdings handelt es sich im Natrontale wie an anderen Fundorten in der libyschen Wüste um den libyschen Urnil (Blanckenhorn 1902), im heutigen Niltale ist der Nil ein verhältnismäßig junger Fluß, der sich erst vom Pliocän an nachweisen läßt (Blanckenhorn 1910. S. 431) und aus dessen Ablagerungen noch zu wenig Wirbeltierreste beschrieben sind.

Unter den Landsäugetieren verdient der im Natrontale nachgewiesene älteste Camelide Afrikas besondere Erwähnung, da die *Camelidae* während des Tertiärs sich in Nordamerika entwickelt haben und erst im Pliocän in die alte Welt eingewandert sein sollen. Ihre Ausbreitung müßte also sehr rasch erfolgt sein, da sie im Mittelpliocän schon in Nordafrika vertreten sind. Sonst schließen sich die Landsäugetiere *(Leporide*, *Machaerodus*, *Hyaenide*, *Hipparion*, *Sus*, *Giraffide*, *Antilopidae*, *Mastodon*, *Semnopithecinae)* im wesentlichen gleichaltrigen Formen Südeuropas und Vorderasiens, der jüngeren *Hipparion*-Steppenfauna, an. Es sind jedoch z. T. andere Arten und auch neue Gattungen, z. B. der Semnopithecine *Libypithecus*, so daß kein ganz enger Zusammenhang anzunehmen ist.

Ein solcher erscheint topographisch insofern gegeben. als die Geologen die Ansicht vertreten, daß während der Pliocänzeit das Mittelmeer zeitweise sehr zusammengeschrumpft war und das Rote Meer im wesentlichen erst entstand. Es konnte also eine breite Landverbindung von Afrika mit Vorderasien und wohl auch mit Südeuropa vorhanden sein.

---

[3]) *Trionyx*, *Crocodilus*, *Hippopotamus* und *Lutra* sind auch im Pliocän Eurasiens nachgewiesen.

Über Ablagerungen, die dem fluviomarinen Mittelpliocän ähnlich sind, wissen wir aus der Zeit des Unterpliocäns bis Mittelmiocäns leider noch fast nichts. Dagegen kennt man von **Moghara** und **Uadi Faregh**, also Gebieten südwestlich und südlich des Natrontales und westlich von Gise sandige und kiesige z. T. eisenschüssige Ablagerungen, untergeordnet auch Tone und ganz wenig Kalksteine, die dem oberen Untermiocän entsprechen. Sie sind an verkieselten Baumstämmen, darunter verhältnismäßig vielen Palmen reich. In ihnen entdeckte Blanckenhorn 1898 die ersten Wirbeltierreste in Moghara, die Andrews, der mit Barron den entlegenen Fundort ebenso wie Beadnell weiter ausbeutete, nur z. T. beschrieben hat. Ich entdeckte 1903 im Uadi Faregh dieselbe Fauna, ließ dann den schon erwähnten Sammler Markgraf dort suchen und suchte 1910 selbst weitere Strecken ab, infolge der sehr schlechten Aufschlüsse leider mit sehr geringem Ergebnis.

Überhaupt fand man bisher in dieser Stufe fast nur vereinzelte Kieferstücke, Zähne und Knochen, keine vollständigen Skelettreste.

Die Konchylien stammen fast ausschließlich von Meeresbewohnern, von den Wirbeltieren sind aber höchstens seltene Reste von Haifischen, darunter Sägehaien, von Zahnwalen und einer Seekuh als solchen zugehörig anzusprechen, doch könnten diese Formen auch in großen Strömen gelebt haben. Von sicheren Süßwasserbewohnern sind neben *Pelomedusidae (Sternothaerus* und *Podocnemis)* die ältesten aus Afrika bekannten *Trionychidae* und die Crocodilier *Crocodilus* und *? Tomistoma*, also fast dieselben Reptilien wie im Mittelpliocän zu erwähnen. Von Sumpf- und Landbewohnern sind nur *Brachyodus*, ein im Untermiocän der alten Welt sehr weit verbreiteter jüngerer Anthracotheriide, *Mastodon*, einer der ältesten Angehörigen dieser Gattung, und ein Rhinocerotide *(Atelodus)*, der älteste aus Afrika bekannte Perissodactyle, beschrieben.

Wichtig ist, daß fast alle diese Wirbeltiergattungen gleichzeitig auch in Europa und Asien nachgewiesen sind, wenn auch wohl in andern Arten. Die dadurch angezeigte verhältnismäßig nahe Beziehung Nordafrikas zum Norden und Osten des Mittelmeergebietes mag dadurch ermöglicht gewesen sein, daß in der Miocänzeit, in der das Rote Meer noch nicht vorhanden war, Vorderasien schon Festland war. Sehr bemerkenswert ist auch, daß im Miocän der Insel Malta Reste von *? Podocnemis*, *Trionyx*, *Tomistoma* und *Masto-*

don und im Miocän Sardiniens von *Tomistoma* gefunden sind. Es mag daher auch im zentralen Teile des Mittelmeers wenigstens zeitweise eine Landbrücke zwischen Afrika und Südeuropa vorhanden gewesen sein. Daß aber auch mit Äthiopien Beziehungen bestanden, beweist die neuerdings beschriebene Fauna vom Victoria-See-Ostufer, denn sie enthält u. a. Reste von *Protopterus*, *Testudo*, *Trionychidae*, *Podocnemis*, *Proboscidea*, *Rhinocerotidae* und *Anthracotheriidae*.

Zur Zeit des älteren Untermiocän bis zu der des Mitteloligocän lagerten sich wohl die Sande ab, welche westlich und südwestlich von Gise bei Kairo über und unter einer Basaltdecke sich finden. Es sind fluviomarine Bildungen, die an Kieselhölzern nicht arm sind und stellenweise marine Konchylien enthalten. Nennenswerte Wirbeltierreste konnte leider weder ich noch einer meiner Vorgänger darin finden.

Wahrscheinlich dem Unteroligocän entspricht die **Qatrani**-Stufe, die südlich von diesen Schichten und unter ihnen auf dem Nordrande des Fajumkessels in Sanden, auch etwas Tonen und wenigen Kalkbänken ausgebildet ist. Sie enthält ebenso wie die gleichaltrige Gebel-Ahmar-Stufe auf dem Mokattam-Gebirge östlich von Kairo sehr zahlreiche und stattliche verkieselte Baumstämme, besonders *Nicolia (Sterculiaceae)*. In ihr entdeckten 1901 Andrews und Beadnell zufällig prächtige Fundstellen fossiler Wirbeltiere und beuteten sie dann in großem Maßstabe aus. Später war Blanckenhorn und ich dort ganz kurze Zeit tätig, mit erheblichen Mitteln Osborn für die Sammlung in New-York und jahrelang der Sammler Markgraf. Ihm danken vor allem deutsche Sammlungen (in erster Linie Stuttgart und München) ihr sehr schönes Material aus der Qatrani-Stufe.

In ihr treten die Konchylien, vor allem solche des Brack- und Süßwassers *(Mutela, Spatha, Unio, Lanistes, Melania, Potamides, Cerithium)*, darunter echt äthiopische Formen, wie *Mutela* und *Lanistes*, sowie vielleicht marine Rochen und Haifische ganz zurück gegen die Reste der Süßwasser- und landbewohnenden Wirbeltiere. Diese finden sich zwar nicht in vollständigen Skeletten, sondern in vereinzelten Skelett-Teilen, aber in so gutem Erhaltungszustande und von einigen wenigen Arten in so großer Zahl, daß sich die Skelette in wesentlichen Teilen rekonstruieren lassen. Die meisten sind allerdings auch hier nur in einzelnen Kieferstücken bekannt.

Von Süßwasserbewohnern sind zunächst außer einigen Welsen formenreiche *Lepidosirenidae*, die ältesten bisher bekannten *Dipnoi dipneumones* zu nennen. Wie im Jungtertiär fanden sich ferner auch in der Qatrani-Stufe *Pelomedusidae (Pelomedusa, Podocnemis* und *Stereogenys)* sowie *Crocodilus* und *Tomistoma*. Ein *Hyaenodontide* endlich dürfte amphibisch gelebt haben.

Die Landfauna umfaßt außer Riesen-*Testudo* vor allem wohl Waldbewohner. Es sind mannigfaltige Säugetiere, nämlich Nager und Insektenfresser, eine Fledermaus, häufige *Hyaenodontidae (Creodonta), Anthracotheriidae, Hyracoidea* und *Proboscidea, Arsinoitherium (? Amblypoda)* und wenige höhere *Primates*.

Man darf annehmen, daß von dieser Fauna die *Lepidosirenidae, Tomistoma*, die *Hyracoidea, Proboscidea, Arsinoitherium* und die höheren *Primates* sich im alttertiärem Afrika entwickelt haben, vor allem, weil sie in gleichälterigen oder älteren Schichten außerhalb dieses Festlandes nicht gefunden sind[4]). Die *Lepidosirenidae*, bisher überhaupt nur in Afrika fossil nachgewiesen, und die *Pelomedusidae*, die im ältesten Tertiär von Europa, Indien und Westafrika gefunden sind, kommen heute nur in Äthiopien (Madagaskar) und Südamerika vor und könnten auf einen festländischen Zusammenhang beider hinweisen. Die andern tertiären Wirbeltiere beider Regionen haben aber nichts miteinander gemeinsam, z. B. fehlen im Mitteltertiär Patagoniens fast alle die oben genannten Säugetiergruppen, in dem Afrikas die für dort so bezeichnenden *Marsupialia*, hystricomorphen Nagetiere, *Edentata, Notoungulata* und *Litopterna*. Die Stämme der *Lepidosirenidae* und *Pelomedusidae* gehen eben wahrscheinlich bis in das jüngere Mesozoikum zurück, während dessen eine erheblich andere Verteilung der Binnenfaunen und von Meer und Land wie im Känozoikum vorhanden war.

Mit Europa bestehen Beziehungen der Qatrani-Fauna im gleichzeitigen Vorkommen von *Crocodilus, Testudo*, der Anthracotheriiden *Brachyodus* und ? *Ancodus*, des Anoplotheriiden *? Mixtotherium* und von *Hyaenodon* sowie von *Theridomyidae*. Sie waren wohl dadurch ermöglicht, daß

[4]) Es ist dies allerdings kein wertvolles Argument, da infolge der Unvollständigkeit unserer Kenntnisse negative Befunde sehr wenig beweisen. Bezüglich der höheren Primaten ist übrigens Stehlin (Abh. schweiz. paläontol. Gesellsch. Bd. 41, S. 1549, Zürich 1916) ebenfalls geneigt, Afrika als Heimat anzusehen.

das Oligocän im Mittelmeergebiet (im Gegensatz zu Deutschland) eine Zeit starken Rückganges des Meeres war, so daß Landbrücken sich gebildet haben können. Ein enger und langdauernder Zusammenhang darf aber nicht angenommen werden, denn keine einzige Art ist Ägypten mit Europa gemeinsam gewesen, und die im Oligocän des letzteren so häufigen und formenreichen *Perissodactyla*, *Artiodactyla selenodontia* und *Carnivora fissipedia* fehlen hier völlig, umgekehrt im oligocänen Europa die *Hyracoidea*, *Proboscidea*, höheren *Primates* usw.

Für Nordamerika gilt dasselbe wie für Europa. Mit Asien und Australien aber ist leider ein unmittelbarer Vergleich unmöglich, da altertiäre Land- und Süßwasserfaunen von dort kaum bekannt sind[5]). Daß heute *Tomistoma* nur in Südasien lebt und ein *Pelomeduside* im Alttertiär Indiens nachgewiesen ist, beweist für Landverbindungen im jüngeren Altertiär gar nichts. Da im Eocän Vorderindiens *Perissodactyla* vorkommen, die in Afrika vor dem Miocän zu fehlen scheinen, und da die Paläogeographie des Meeres dafür spricht, daß im Alttertiär das Mittelmeer mit dem indischen verbunden war, ist im Gegenteil eine damalige Landbrücke von Asien nach Afrika sehr unwahrscheinlich. Das Fehlen rezenter und, soweit wir wissen, auch tertiärer Beuteltiere in Afrika läßt auch an Beziehungen mit Australien nicht denken.

Mit Madagaskar, aus dem man tertiäre Binnenfaunen noch nicht kennt, soll nach Ansicht mancher Tiergeographen eine mitteltertiäre Landverbindung bestanden haben, um die Einwanderung der im Norden entstandenen Halbaffen und mancher *Viverridae* und *Insectivora* über Afrika zu ermöglichen. Die Riesen-*Testudo* und die *Pelomedusidae* der Qatrani-Fauna könnten nun als Anzeichen eines Zusammenhanges mit dem madagassischen Gebiete gedeutet werden, da heute dort solche leben. Das Nichtauffinden von Halbaffen und *Carnivora fissipedia* in der Qatrani-Fauna, umgekehrt das Fehlen von *Lepidosirenidae*, *Hyracoidea*, *Proboscidea* und von höheren *Primaten* in der heutigen und diluvialen Fauna Madagaskars sprechen aber

[5]) Neuerdings ist aus mitteltertiären Schichten Belutschistans eine reiche Wirbeltierfauna beschrieben worden. Sie ist im Besitz zahlreicher *Anthracotheriidae* und *Mastodonten* sowie von *Crocodilus* der Qatrani-Fauna verwandt, aber entschieden jünger und durch viele *Perissodactyla* sowie *Carnivora* und *Artiodactyla selenodontia* holarktisch.

gewiß nicht für einen oligocänen Zusammenhang beider Gebiete[6]).

Die Binnenfauna der Qatrani-Stufe ist also nach dem bisherigen Stande des Wissens eine recht eigenartige gewesen, wenn auch nicht in so hohem Maße wie die mitteltertiäre Patagoniens.

Direkt unter der Qatrani-Stufe tritt am Nordrande des Fajum-Kessels die wohl obereocäne **Qasr es Sagha**-Stufe und darunter die **Birket el Qerun**-Stufe in Gestalt von wechsellagernden Ton- und Kalkbänken und wenigen sandigen Schichten zu Tage. Die ersten Wirbeltierreste aus ihnen sind dem Altmeister ägyptischer Landesforschung, Georg Schweinfurth, 1879 und 1886 zu danken, aber erst Andrews und Beadnell, 1898 und 1901, fanden in der Sagha-Stufe Reste von Süßwasser- und Landbewohnern und beuteten die Fundstellen aus. Später war Blanckenhorn, E. Fraas, v. Nopcsa, wiederholt auch ich, die obengenannte Expedition Osborns und am längsten der schon öfters erwähnte Sammler Markgraf dort tätig. Letzterer lieferte die schönsten und reichsten Reste, die vor allem eine Zierde der Stuttgarter, Münchner und Frankfurter Sammlung bilden.

Die Wirbeltiere sind auch in diesen Schichten größtenteils nur in einzelnen Zähnen und Skeletteilen erhalten, von manchen sind aber doch zusammengehörige Reste von Individuen aufgefunden. Der Erhaltungszustand ist nicht so gut als in der Qatrani-Stufe, da Gips- und Salzgehalt der Schichten ihn oft stark beeinträchtigt.

Die Fauna, besonders der Qerun-Stufe, ist im wesentlichen marin, nur in der Sagha-Stufe z. T. dem Süßwasser zugehörig, Landbewohner treten ganz zurück. Es ist eine Fülle mariner Konchylien vorhanden, doch kommen auch *Melaniadae*, *Potamides* und *Modiola* vor und der Ampullariide *Lanistes* weist auf die heutige afrikanische Süßwasserfauna hin. Marin sind auch zahlreiche Haifische und Rochen, die riesige Seeschlange *Pterosphenus*, die Schildkröten *Thalassochelys* und *Psephophorus*, die Urwale *Zeuglodon* und die Seekühe *(Halicoridae)*.

---

[6]) Die Besiedelung Madagaskars mit Wirbeltieren mag durch vereinzelte wiederholte Verschleppungen über einen einst schmaleren Meeresarm von Afrika aus erfolgt sein, wie es Matthew (Ann. New York Acad. Sci, Vol. 24, p. 203) annimmt, so wenig sonst eine derartige Verbreitung von Wirbeltieren eine Rolle gespielt haben dürfte.

Letztere und wohl auch die häufigen Sägehaie *(Pristidae)* können aber ebensogut auch im Süßwasser gelebt haben, wie heute noch eine Seekuh und ein Sägehai in Strömen des tropischen Afrika. Dem Süßwasser gehören wahrscheinlich ferner die häufigen und formenreichen Welse *(Fajumia, Socnopaea* usw.) und ein *Polypteride* an, die Schildkröten ? *Trachyaspis* und *Pelomedusidae (Podocnemis* und *Stereogenys)* und die *Crocodilia Tomistoma* und *Crocodilus*, dem Festlande aber die Riesenschlange *Gigantophis* und die ältesten bekannten *Proboscidea (Moeritherium* und *Barytherium)*[7]), die wahrscheinlich Sumpfbewohner waren.

Sehen wir von den für die Geschichte der marinen Wirbeltiere wichtigen Formen ab, so scheint die Süßwasserfauna so ziemlich dasselbe im wesentlichen äthiopische Gepräge wie die der Qatrani-Stufe zu tragen. Denn statt der hier noch nicht nachgewiesenen *Lepidosirenidae* ist der *Polypteride* als Angehöriger einer rein äthiopischen Ganoidfischfamilie gefunden und auch die Häufigkeit der Welse spricht dafür. Denn diese sind hier wie in jüngeren Tertiärstufen Ägyptens sowie heute noch im Nil und in Äthiopien viel besser vertreten als im Känozoikum Europas und Nordamerikas, was dafür spricht, daß sie schon im Tertiär ihre Hauptentfaltung im Süden hatten.

Der stammesgeschichtlich äußerst wichtige Nachweis der ältesten *Proboscidea* deutet darauf hin, daß auch die Landwirbeltierfauna der Sagha-Stufe im wesentlichen derjenigen der Qatrani-Stufe entsprach, nur sind infolge des marinen Charakters der Schichten die Reste weiterer Landsäugetiere nicht nachgewiesen. Unmittelbare Beziehungen zu gleichalterigen außerafrikanischen Binnenfaunen scheinen nicht bestanden zu haben, denn die *Pelomedusidae*, sowie die nicht ganz sicher festgestellten Gattungen *Crocodilus* und *Trachyaspis* beweisen dafür nichts, da sie alten Reptilgruppen angehören, deren erste Entfaltung und Ausbreitung in früheren Zeiten sich abgespielt hat.

Das Mitteleocän bis zur obersten Kreide, der Danien-Stufe, ist aus Ägypten nur in marinen Ablagerungen bekannt. Wirbeltierreste sind bisher fast nur in dem mitteleocänen Kalksteine des Untermokattam bei Kairo gefunden. Die z. T. prächtigen Reste sind größtenteils nur in deutschen Sammlungen, vor allem in Stuttgart, aber auch

[7]) Die systematische Stellung von *Barytherium* ist noch unsicher.

in München und Frankfurt a. M. vertreten. Sie sind der unermüdlichen Tätigkeit des Sammlers Markgraf in den Steinbrüchen Kairos zu danken, wozu ihn E. Fraas angeleitet hatte. Es sind vor allem Fischreste, aber auch solche von *Tomistoma*, sowie von den primitivsten Seekühen *(Halicoridae)* und Urwalen *(Protocetidae)*. Letztere beweisen die Abstammung der wasserbewohnenden Seekühe und Zahnwale von Landsäugetieren, von Formen, die den *Proboscidea*, bzw. den Urraubtieren *(Creodonta)* nahestehen. Dies spricht dafür, daß schon damals auf dem Festlande Afrikas derartige Formen, wohl amphibisch, lebten. Außerdem sind noch unbeschriebene Welse und *Tomistoma* zu nennen, die auf die damalige Binnenfauna Schlüsse zulassen. Daß *Tomistoma* im Alttertiär nur aus Ägypten bekannt ist und dort auch noch im Jungtertiär vorkommt, gleichzeitig aber auch in Europa und gegenwärtig nur in Südasien, läßt vermuten, daß sein Entwicklungszentrum Afrika war, von wo es sich erst im Jungtertiär nach Eurasien verbreitete.

Als fluviomarin erwies sich auf Grund neuerer Funde der **nubische Sandstein** Oberägyptens, welcher der oberkretazischen Senonstufe angehören dürfte. Unmittelbar auf den zersetzten altkristallischen Gesteinen des ersten Nilkataraktes, auf der einstigen Oberfläche des Festlandes, lagern hier eine Geröllschicht und dann wechselnde Sandstein- und Tonbänke. In ihnen sind außer zahlreichen Resten von Land- und Süßwasserpflanzen wenige Muscheln, Meeres- und Süßwasserformen *(Unio, Mutela)*, und nur einige marine Wirbeltierreste gefunden worden. Darüber folgt eine Phosphatschicht mit Fischzähnen, die bis auf *Ceratodus* marinen Formen angehören.

Bis in die Neuzeit galt der nubische Sandstein als äußerst fossilarm, erst Blanckenhorn entdeckte 1906 bei Mahamid einige Schichten mit zahlreichen Wirbeltierresten. Darauf erkundete ich 1910 noch weitere und ließ auch den Sammler Markgraf mehrere Tage dort suchen. Leider ist das Gesamtergebnis ein sehr dürftiges, denn es fanden sich bisher nur einzelne Zähne und häufige zerbrochene Knochen.

Ein Teil der Reste gehört offenbar Meeresbewohnern an, besonders Haifische und Saurier *(? Mosasaurus, ? Plesiosauria, ? Ichthyosaurus)*. Aber nicht näher bestimmbare Reste von *Chelonia, Crocodilia* und vielleicht auch *Dinosauria* könnten ebensogut einer Binnenfauna angehören, und

besonders gilt dies von einem Ganoidfisch und dem Lungenfisch *Ceratodus*, dem jüngsten fossilen Vertreter der *Dipnoi monopneumones* in der alten Welt. Sein Vorkommen wie das der typisch äthiopischen Muschelgattung *Mutela*[8]) deutet an, daß die Binnenfauna Ägyptens in der Senonzeit eine eigenartige und speziell von der europäischen verschiedene war.

Die nächstälteste Turonstufe ist in Ägypten nur in mariner Entwicklung bekannt, und bis in die neueste Zeit galt dies auch für die mittelkretazische Cenomanstufe, die älteste mesozoische Stufe Nordostafrikas. Auf Grund theoretischer Erwägungen und geologischer Beschreibungen erschien es mir aber wahrscheinlich, daß in der Baharije-Oase fluviomarine Schichten mit Wirbeltierresten aufgeschlossen seien. Eigens deshalb zog ich im Januar 1911 zu der entlegenen Oase, und es gelang mir auch, diese Vermutung zu bestätigen. Der Nachweis der fluviomarinen Wirbeltierfauna der **Baharije**-Stufe, die im Alter Grenzschichten der Cenoman- und Albienstufe entspricht, ist also nicht wie die bisher erörterten Entdeckungen von Wirbeltierfundorten dem Zufall zu danken. Ich hielt den neuen Fundort mehrere Jahre geheim, bis der bewährte Sammler Markgraf ihn für die Münchener Sammlung reichlich ausgebeutet hatte. Leider fand seine Tätigkeit, die er dank des Entgegenkommens des Survey of Egypt jahrelang in den Wüsten Ägyptens ausüben konnte, durch den Weltkrieg ein trauriges Ende. Es gelang übrigens auch hier nicht, vollständige Skelette zu finden, sondern meistens nur Einzelteile, immerhin mehrere umfangreiche Skelettreste, die Individuen angehören. Vor allem erwies sich die Gesamtfauna von Wirbeltieren als erheblich mannigfaltiger als die so berühmte Fauna der unterkretazischen Tendaguruschichten Deutschostafrikas, obwohl zu ihrer Ausbeutung nicht ein Dreißigstel an Mitteln aufgewendet wurde wie für die großzügige Erschließung jener Fundorte.

Es handelt sich um wechselnde Schichten von Tonen und feinkörnigen Sandsteinen mit häufigen eisenschüssigen Lagen, die am Grunde und an den Steilrändern des großen Baharije-Kessels aufgeschlossen sind. Von Konchylien fanden sich nur einige marine Arten, von Pflanzen sind

[8]) Ganz einwandfrei ist der Nachweis von *Mutela* nicht, da es sich nur um einen einzigen unvollständigen Schalenrest handelt.

Baum-Farne und eine *Nymphaeacee*, die älteste bisher bekannte Blütenpflanze Afrikas, erwähnenswert.

Unter den zahlreichen Wirbeltierformen, die zum größten Teile noch nicht bearbeitet sind, gehören der Marinfauna mannigfaltige Haifische und Rochen und auch höhere Fische sowie ein Plesiosaurier an. Auch im Süßwasser könnten ein sehr eigenartiger ältester Sägehai (n. g. aff. *Gigantichthys*) und stattliche *Lepidostei* gelebt haben, mit Sicherheit gehören hierher die sehr häufigen und großen Lungenfische *Ceratodus*, eine chelyidenartige Schildkröte, ferner ein Crocodilier mit procölen Wirbelkörpern und ein großer *Sauropode (Dinosauria)*, der wohl amphibisch lebte. Eine Riesenschlange *(Symoliophis)*, ein kleiner Crocodilier *(Libycosuchus)* mit platycölen Wirbelkörpern, ein fraglicher kleiner *Testudinide*, ein riesiger *Theropode*, ein kleiner *Ornithopode (Dinosauria)* und ein sehr fragliches Säugetier endlich waren wohl Landbewohner.

Die hier nachgewiesene Binnenfauna ist von größter Bedeutung, denn sie ist nicht nur für Afrika, sondern überhaupt fast ganz neu. Eine ganz ähnliche gleichalterige Fauna ist zwar aus Djua im Süden von Tunesien und Bellas bei Lissabon schon bekannt, und auch im Cenoman Englands fand man einige Dinosaurierreste, aber all die bisherigen Funde sind sehr dürftig. Reichliche, gut erhaltene Reste von süßwasser- und landbewohnenden Wirbeltieren in der mittleren Kreide (Aptien-, Albien- und Cenoman-Stufe) waren bisher nirgends nachgewiesen, so daß eine sehr weite Lücke zwischen den aus der untersten und obersten Kreide bekannten Faunen bestand. Deshalb kann es nicht verwundern, wenn es sich in der Fauna von Baharije um großenteils für die Wissenschaft ganz neue Arten, Gattungen und zum Teil auch Familien handelt, und selbstverständlich lassen sich bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse tiergeographische Schlüsse noch kaum ziehen.

Deshalb kann nur einiges Vorläufige bemerkt werden. Die Ganoidfische scheinen noch eine ziemliche Rolle zu spielen und die Fauna sich hierin sowie in der Häufigkeit von *Ceratodus* älteren mesozoischen Fischfaunen anzuschließen. Denn von der oberen Kreidezeit an herrschen die Knochenfische, während in der unteren, also vor dem Cenoman, die Ganoidfische noch gut vertreten sind. Allerdings bezieht sich dies fast nur auf die marinen Faunen, und der Übergang ist auch in ihnen bei weitem nicht so schroff,

wie es E. Hennig[9]) neuerdings darstellte, denn er übersah mehrere sehr wichtige und seit langem bekannte Fundorte von marinen Fischen, vor allem die Dalmatiens und Italiens. Daß es sich in Baharije um *Lepidostei* handelt, ist bemerkenswert, denn es sind die jüngsten aus Afrika bekannten Vertreter dieser im älteren Mesozoikum universell herrschenden Teleostomengruppe. *Ceratodus* ist zwar auch im älteren Mesozoikum ziemlich allgemein verbreitet gewesen, aber im Gegensatz zu ihnen in Europa, Asien und Nordamerika nach der Jurazeit nicht mehr nachgewiesen. In Afrika lebte er aber nicht nur im Cenoman, sondern, wie wir oben sahen, auch noch im Senon, in Südamerika ist er in der obersten Kreide gefunden (St. Jorge-Stufe Patagoniens), und in Australien lebt bekanntlich *Epiceratodus*, eine ihm sehr nahestehende Form, heute noch, wenn auch nur in zwei Flüssen Queenslands, und war im Quartär dort noch weiter verbreitet. Mag auch bei der Zufälligkeit unseres derzeitigen Wissens über fossile Wirbeltiere noch große Vorsicht geboten sein, so kann man doch die Vermutung aussprechen, daß hier ein Beispiel der allmählichen Einschränkung auf immer isoliertere Gebiete und des beginnenden Aussterbens einer einst blühenden Wirbeltiergruppe vorliegt. Denn Afrika ist nachweisbar, wie ich bei Besprechung der tertiären Faunen bemerkte, wenigstens zur jüngeren Alttertiärzeit ziemlich eigenartig gewesen, Südamerika war es, nach der patagonischen Tertiärfauna zu schließen, noch mehr, und Australien ist dem Charakter seiner heutigen Fauna nach am eigenartigsten. Dies weist auf entsprechend lange und starke Isolierung dieser Festländer hin.

Sehr bemerkenswert sind die Reste eines Schildkrötenschädels, der dem seltsamen von *Chelyidae* gleicht. Derartige Schädel sind fossil überhaupt noch nicht nachgewiesen, und afrikanische *Chelyidae* sind fossil wie rezent unbekannt. Heute leben sie im Süßwasser Südamerikas, Australiens und Neuguineas, fossil ist die Familie außer im Quartär ihrer jetzigen Wohngebiete nur im Untereocän Vorderindiens in wenigen Panzerresten nachgewiesen. Da Afrika in der Paleocänzeit *Pelomedusidae* mit Vorderindien gemein hat, könnte man den Schluß ziehen, daß sich die ursprünglich afrikanischen *Chelyidae* damals auf Landbrücken nach Südasien und von hier aus in ihr heutiges

[9]) Die Fischfauna der Kreidezeit. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1912, S. 483 ff.

australisches Wohngebiet verbreiteten. Andererseits ist hervorzuheben, daß Afrika gegenwärtig manches mit Südamerika gemein hat, daß im Tertiär die *Lepidosirenidae* und *Pelomedusidae* auf das heutige Südamerika hinweisen, in der Kreide nun der *Chelyide*. Solche Andeutungen einstiger Beziehungen bedürfen aber zu ihrer Bestätigung sorgfältiger Untersuchungen und vor allem Vergleiche gleichalteriger Faunen.

Ebenso interessant ist der Fund eines *Testudiniden*, leider nur in sehr dürftigen Resten, denn nach dem bisherigen Stand des Wissens soll sich *Testudo* in Nordamerika während des Alttertiärs aus einer kretazischen Form entwickelt haben. Die älteste bekannte Schlange *(Symoliophis)* weist wie ein *Lepidostier* mit komplizierter Schuppenstruktur auf Beziehungen der Fauna Baharijes zu der von Bellas in Portugal hin, wo die gleichen Formen vorzukommen scheinen. Der kleine Crocodilier *Libycosuchus* und der große Theropode *Spinosaurus* aber sind ganz der Baharije-Fauna eigentümliche Formen. Nur ist erwähnenswert, daß der erstere von kleinen kurzschnauzigen *Crocodilia* der untersten Kreide Europas abstammen könnte und in manchen Säugetier-ähnlichen Merkmalen einer Form aus der obersten Kreide Patagoniens gleicht. *Spinosaurus* ist in seinem Gebiß, einfachen Kegelzähnen, von allen bisher bekannten Theropoda verschieden, sein auffälligstes Merkmal sind aber enorm große Dornfortsätze der Rückenwirbel. Solche kommen auch, was noch wenig bekannt zu sein scheint, bei rezenten Eidechsen, z. B. zwei Arten von *Chamaeleo* in Kamerun, vor und dienen hier als Stützen eines Rückenkammes.

Ein vermutlicher Säugetier-Unterkiefer aus Baharije endlich ist leider zu stark verwittert, um irgend welche Aufschlüsse zu geben. Die eingangs gestellte Frage nach der Rolle Afrikas als Entstehungszentrum von Säugetieren ist also für die Kreidezeit noch offen. Immerhin weiß man jetzt wenigstens, wo man zu suchen hat, um positive Beweise zu finden.

Fassen wir die **Gesamtergebnisse** der Ausführungen zusammen, so sehen wir, daß aus Ägypten in den letzten zwei Jahrzehnten eine ganze Reihe fluviomariner Ablagerungen mit Wirbeltierresten von der jüngsten Tertiärzeit an bis in die mittlere Kreidezeit nachgewiesen worden ist. Es sind aber nicht nur sehr große Lücken zwischen ihnen vorhanden, sondern ein Teil, besonders das Untermiocän und

Senon, hat bisher nur allzu wenige und dürftige Wirbeltierreste geliefert. Überhaupt ist nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl fossiler Wirbeltiere aus Ägypten wie übrigens auch anderwärts in vollständigen Skelettresten bekannt.

Die Kenntnis der einstigen Süßwasser- und Landfaunen Ägyptens ist also noch eine sehr ungleichmäßige und lückenhafte. Wenn weitergehende Schlüsse aus den bisherigen Funden gezogen werden, so ist außerdem zu erwägen, daß bisher fast nur ganz lokale Faunen bekannt wurden, die aus den Mündungsgebieten von Flüssen in das Meer, also aus mehr oder minder wasserreichen und meist wohl bewaldeten Niederungen stammen. Was außerdem gleichzeitig in Afrika, in anderen tiergeographischen Provinzen, und in anderer Vorwelt (Binnenseen, Steppen, Wüsten, Hochländern und Gebirgen) lebte, wissen wir nur ganz ausnahmsweise*).

Nur mit allem Vorbehalte läßt sich deshalb sagen, daß Ägypten in der mittleren Kreidezeit Beziehungen zu außerafrikanischen Gebieten gehabt haben kann, daß es zur jüngeren Eocänzeit isoliert war, im Unteroligocän eine schwache Verbindung zum Norden gewann und im Miocän und Pliocän innig damit verbunden wurde. Heute gehört es bekanntlich vor allem in seiner Säugetierfauna tiergeographisch nicht zu Äthiopien, sondern zu den Mittelmeerländern[10]).

Die ägyptische Nilfauna dagegen hat jetzt ein im wesentlichen äthiopisches Gepräge. Dasselbe scheint nach allen Fossilfunden entgegen den Ansichten mancher Tiergeographen schon mindestens seit der Obereocänzeit der Fall zu sein. Die auf Seite 408 erwähnte *Mutela* des Senon deutet sogar an, daß schon in der oberen Kreidezeit eine „nilotische Süßwasserfauna" in Ägypten vorhanden war, niemals eine eurasiatische.

---

*) Anmerkung: Die starke Verschiedenheit der Wald- und Steppenfauna des heutigen Aethiopien tritt sehr lehrreich in einer Abhandlung von Waibel: Lebensformen und Lebensweise der Tierwelt im tropischen Afrika (Mitt. geogr. Ges., Bd. 27. S. 1 ff., Hamburg 1913) hervor. Auch in früheren Zeiten mußten entsprechend große Unterschiede vorhanden sein.

[10]) Zur Diluvialzeit hatte die nordafrikanische Säugetierfauna ein mehr äthiopisches Gepräge (Osborn in Ann. New York Acad. Sci. Vol. 26, pag. 223, New York 1915) und auch jetzt noch sind manche äthiopische Elemente darin enthalten (Matschie in Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 1901. S. 525).

Über die einzelnen Tiergruppen ist nur wenig Zusammenfassendes zu bemerken, besonders da viele noch nicht gründlich genug durchgearbeitet worden sind. Gewisse altertümliche Wirbeltiergruppen erhielten sich in Ägypten bis in verhältnismäßig späte Zeit, *Lepidostei* allerdings nur bis mindestens in die mittlere Kreidezeit, *Polypteridae* aber bis heute, *Ceratodus* bis in die Senonzeit, *Lepidosirenidae*, *Tomistoma*, *Pelomedusidae* und *Mastodon* bis in das Mittelpliocän, *Crocodilus* sogar bis heute[11]). Wie anderswo herrschten übrigens in Ägypten während der Kreidezeit offenbar die Reptilien und waren auch in der Tertiärzeit noch viel mannigfaltiger als heute neben den herrschenden Säugetieren vertreten.

Von einer Reihe von Wirbeltieren, die jetzt noch in Afrika leben, ist nunmehr festgestellt, daß sie schon im Alttertiär dort vorkamen, nämlich *Pristis*, *Polypteridae*, *Protopterus*, Welse, *Pelomedusidae*, *Testudo*, *Crocodilus*, *Halicoridae*, *Proboscidea*, *Hyracoidea* und *Simiae*. Natürlich ist keineswegs anzunehmen, daß ihre derzeitigen ältesten Vorkommnisse tatsächlich ihrem ersten Auftreten entsprächen; im Gegenteil ist mehrfach schon bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse gesichert, daß ihre Vorgeschichte noch weiter zurückreicht, z. B. bei *Testudo* und *Crocodilus*.

Sehr wichtig ist, daß jetzt ziemlich wahrscheinlich gemacht ist, daß *Tomistoma*, die *Mastodonten* und die höheren *Primates* sich zur Alttertiärzeit in Afrika entwickelten und an deren Schlusse sich nach Eurasien verbreiteten, wo sie im Untermiocän unvermittelt auftreten. Umgekehrt scheint Afrika damals die *Trionychidae* und *Perissodactyla* (speziell die Nashörner) von dort empfangen zu haben. Es ist deshalb unrichtig, wenn Brauer[12]) meint, nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse müsse man die Menschenaffen, Affen, Nashörner usw. als erst im Pliocän nach Afrika eingewandert ansehen. Auch die *Lepidosirenidae*, zeitweise auch die *Pelomedusidae*, *Archaeoceti* und *Halicoridae* und die *Hyracoidea* dürften sich im alttertiären Afrika entwickelt haben. Damit ist dessen eingangs vermutete Bedeutung als eigenes Entwicklungszentrum schon bis zu einem erheblichen Grade erwiesen.

---

[11]) *Lepidostei* und *Ceratodus* sind in Südafrika schon in Süßwasserablagerungen der Trias nachgewiesen, ein allerdings nicht näher bestimmbarer *Pelomeduside* im ältesten Tertiär an der Kongomündung.

[12]) Die Verbreitung der Hyracoiden. Sitz.-Ber. k. preuß. Akad. Wiss., Bd. 19, S. 437, Berlin 1916.

Stammreihen aufzustellen, sind wir begreiflicherweise nur ausnahmsweise und nur in beschränktem Maße in der Lage. Deshalb ist unter anderm auch die gerade für Tiergeographen wichtige Frage, ob auch Wirbeltiergenera sich als polyphyletisch entstanden annehmen lassen, wie es für zahlreiche Gattungen der Wirbellosen neuerdings wahrscheinlich gemacht worden ist, mit einigermaßen sicherem Erfolge noch kaum anzugreifen.

Immerhin scheinen die Reste von Sägehaien in Ägypten etwas Licht auf deren Entwicklung zu werfen, die Entfaltung der *Pelomedusidae* ist in manchem geklärt, die Abstammung der *Archaeoceti* von monodelphen Landsäugetieren erwiesen und ihre Entwicklung in wesentlichen Punkten bekannt geworden, ebenso die Abstammung der *Mastodonten* von *Palaeomastodon* und wiederum dessen Ableitung, wenn auch kaum unmittelbare Abstammung von *Moeritherium*. Endlich wird die Geschichte der alttertiären *Halicoridae* in der Hauptsache festgelegt werden und ist ihre Verwandtschaft mit primitiven *Proboscidea (Moeritherium)* schon sehr wahrscheinlich gemacht.

Ob die im Mitteltertiär Afrikas sehr reich entfalteten *Anthracotheriidae* als Vorläufer der Flußpferde *(Hippopotamidae)* in Betracht kommen, ist noch unbeweisbar, denn eine genauere Kenntnis der Miocänfaunen Afrikas fehlt uns noch. Es ist übrigens auch nicht wahrscheinlich. Jedenfalls erscheint aber schon für einen erheblichen Teil der Tiergruppen, für die Döderlein, wie auf Seite 398 erwähnt, ein Entstehungszentrum außerhalb Eurasiens vermutete, ein solches in Afrika äußerst wahrscheinlich gemacht.

Dieses Ergebnis widerspricht allerdings, wie viele meiner Andeutungen über einstige Landverbindungen den Ausführungen, die neuerdings Matthew in großzügiger Weise zu Gunsten der Theorie einer im wesentlichen holarktischen Entwicklung der Wirbeltiere bei Konstanz der großen Meere und Festländer machte[13]). Matthew geht wie Haake, der Begründer der Theorie der nordischen Entstehung, davon aus, daß an den Entwicklungszentren die höchst stehenden Formen vorkommen müßten, während die niederen an die Peripherie verdrängt seien, und sucht an vielen Beispielen zu zeigen, daß in der holarktischen Region die höheren Wirbeltiere sich vorfinden, in den südlichen Festländern

[13]) Climate and evolution. Ann. New. York Acad. Sci., Vol. 24, pag. 171, New York 1915.

die niederen. Dies letztere trifft in der Tat vielfach zu, aber bei den Süßwasserfischen z. B. ist eher das Gegenteil der Fall. Die *Ceratodontidae* nämlich kann man zwar noch für seine Anschauung anführen, obwohl keine Wahrscheinlichkeit besteht, daß der australische *Epiceratodus* sich aus einer holarktischen *Ceratodus*-Art entwickelt hat, denn es liegt viel näher, ihn von den Formen abzuleiten, die schon im älteren Mesozoikum seines Wohngebietes nachgewiesen sind. Für die *Lepidosirenidae* und *Polypteridae* besteht aber keinerlei Anhalt, daß sie vom Norden stammten und unter den sonstigen Teleostomen sind gerade die weitaus niedersten, die Knorpelganoiden jetzt holarktisch, die *Lepidostei* und *Amioidei* nearktisch und unter den Welsen die spezialisiertesten nur im Süden zu finden.

An allgemeinen Erwägungen ist vor allem einzuwenden, daß bei der Ausbreitung vom holarktischen Zentrum aus nach Süden, selbst wenn sie vor allem zu Zeiten eines ziemlich gleichmäßigen Klimas statthatte, die Wirbeltiere in veränderte Lebensbedingungen, nämlich zum mindesten in andere Lebensgemeinschaften, geraten mußten. Nach allem, was wir über die Ursachen der Entwicklung wissen, sind aber Veränderungen der Lebensbedingungen ein Hauptantrieb. Es ist also unwahrscheinlich, daß gerade die Formen, die vom Norden bis in die Südkontinente vordrangen, sich dabei im wesentlichen unverändert primitiv erhalten, während die im Norden bleibenden sich stark verändern sollen.

In unserem besonderen Falle spricht gegen Matthews Ansicht eine ganze Anzahl positiver Befunde in Afrika und die durch Vergleiche der Marinfaunen im wesentlichen klar gelegte Geschichte des Mittelmeeres und des Roten Meeres. Auch ist doch von Bedeutung, daß älteste Säugetiere zusammen mit Reptilien, von welchen sie abstammen könnten, in der Trias Südafrikas vertreten sind, und daß die Schlüsse, welche aus dem Charakter der tertiären Binnenfaunen Ägyptens auf einstige Landverbindungen gezogen wurden, sehr gut mit denen übereinstimmen, die völlig unabhängig davon und schon vor ihrem Bekanntwerden aus der Verbreitung mariner Ablagerungen und aus dem Vergleich ihrer Faunen gewonnen wurden.

Matthew sucht allerdings die Bedeutung der ägyptischen Funde dadurch herabzudrücken, daß er betont, sie seien im südlichen Grenzgebiete der heutigen paläarktischen Region gemacht. Ich habe selbst schon vor längerer Zeit

darauf hingewiesen[14]), möchte jetzt aber nur noch hervorheben, daß die tertiäre Nilfauna noch ausgesprochener als die heutige äthiopischen Charakter trägt und daß die oligocäne Landfauna Ägyptens den gleichalterigen holarktischen so fremd gegenübersteht, daß niemand sie zu derselben tiergeographischen Region rechnen wird.

Gerade die Gegenüberstellung von Theorien, wie die oben erwähnte von Arldt sowie die von Matthew sehr geschickt vertretene, mit den auf positive Befunde gemachten Einzeldarstellungen zeigt den großen Fortschritt, der durch die Erkundung der einstigen Wirbeltierfaunen Ägyptens gemacht worden ist. Daß deutsche Forschung daran einen ganz hervorragenden Anteil nahm, wie schon das Literaturverzeichnis zeigt, möge zum Schlusse hervorgehoben werden.

---

[14]) Afrika als Entwicklungszentrum für Säugetiere. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., **55**, Protokoll, S. *65*, Berlin 1903.

[Manuskript eingegangen am 30. August 1916.]

Wichtigste Literatur.

1. Vermutungen über Afrika als Entstehungszentrum.

Döderlein in Steinmann und Döderlein: Elemente der Paläontologie S. 860, Leipzig 1890.

Stromer in: Deutschland und seine Schutzgebiete 1896, S. 346. Berlin 1897.

Stehlin: Das Gebiß der Suiden. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 29, S. 477 ff., Zürich 1899, 1900.

Tullberg: Über das System der Nagetiere. Nova Acta R. Soc. Sci. III, Vol. 18, p. 483, Upsala 1899.

Osborn: Correlation between tertiary Mammal horizons of Europe and America. Part. II. Ann. N. Y. Acad. Sci., Vol. 13. pag. 45. New York 1900.

2. Über die ersten Wirbeltierfunde aus dem Tertiär des tropischen Ostafrika.

Haug: Traité de Geologie II, 2. p. 1727, Paris 1911.

Andrews: Proceed. zool. Soc., London 1911, pag. 943, und Quart. Journ. geolog. Soc., Vol. 70, pag. 163. London 1914.

3. Geologie Ägyptens.

Zittel: Beiträge zur Geologie und Paläontologie der libyschen Wüste usw. Paläontographica 30. Kassel 1883.

Blanckenhorn: Neues zur Geologie und Paläontologie Ägyptens. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 52 u. 53. Berlin 1900 und 1901.

Geological Reports of the Survey of Egypt., Cairo 1901—1907.

Stromer: Die Topographie und Geologie der Strecke Gharaq—Baharije nebst Ausführungen über die geologische Geschichte Ägyptens. Abhandl. math.-phys. Kl. kgl. bayer. Akad. Wiss., Bd. 26. Abh. 11. München 1914.

4. Geschichte des Niles.

Blanckenhorn: Die Geschichte des Nilstroms usw., Zeitschr. Ges. f. Erdkunde. 1902. S. 694 ff., Berlin 1902. und Neues zur Geologie Palästinas und des ägyptischen Niltals. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 62. S. 405 ff., Berlin 1910.

Kobelt: Das Nilrätsel. Nachrichtsbl. deutsch. malakozool. Ges. 43. S. 49 ff., Frankfurt a. M. 1911.

Haas u. Schwarz: Zur Entwicklung der afrikanischen Stromsysteme. Geol. Rundschau, Bd. 4. S. 603 ff., Berlin 1913.

Arldt: Zur Entwicklungsgeschichte der großen afrikanischen Seen. Archiv für Hydrobiol. und Planctonkunde. Bd. 10. 1914/15.

5a. Natrontal: Geologie.

Blanckenhorn: Neue geologisch-stratigraphische Beobachtungen in Ägypten. Sitz.-Ber. math.-phys. Kl. kgl. bayer. Akad. Wiss., Bd. 32, S. 429 ff., München 1902.

Stromer: Geographische und geologische Beobachtungen im Uadi Natrun und Faregh in Ägypten. Abh. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 29, S. 69 ff., Frankfurt a. M. 1905.

5 b. Natrontal: Fossile Wirbeltiere.

Studer: Über fossile Knochen von Uadi Natrun. Mitteil. naturf. Ges., Bern 1898, S. 72 ff.

Andrews: A pliocene Vertebrate fauna from the Wadi Natrun. Geolog. Magaz. Dec. 2, Vol. 9, pag. 433. London 1902.

Stromer: Fossile Wirbeltierreste aus dem Uadi Faregh und Uadi Natrun, Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. 29. S. 108 ff., Frankfurt a. M. 1905., und Mitteilungen über die Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 65, S. 350 ff., 66. S. 1 ff. und Monatsber. S. 420 ff., Berlin 1913 u. 1914.

Dacqué: Die fossilen Schildkröten Ägyptens. Geol. u. paläont. Abhandl., Bd. 10. S. 52 ff., Jena 1912.

6 a. Moghara und Uadi Faregh: Geologie.

Blanckenhorn: Siehe unter 3. Bd. 53, 1901. S. 96 ff.

Stromer: Siehe unter 5 a, 1905, S. 83 ff.

6 b. Moghara und Uadi Faregh: Wirbeltierfauna:

Andrews: Fossil Mammalia of Egypt. I and II, und On a new species of Chelonian etc. Geolog. Magaz., Dec. 4. Vol. 6. pag. 481, Vol. 7, pag. 1 and 401. London 1899 und 1900.

Stromer: Siehe unter 5 b, 1905, S. 99 ff.

Dacqué: Siehe unter 5 b, 1912, S. 46 ff.

7 a. Qatrani-Stufe: Geologie.

Beadnell: The topography and geology of the Fayum province of Egypt., pag. 53. Cairo 1905.

7 b. Qatrani-Stufe: Wirbeltiere.

Andrews: A descriptive catalogue of the tertiary Vertebrata of the Fayum. Egypt. London 1906, und On the skull. mandible and milk dentition of Palaeomastodon. Philos. Trans. R. Soc., Ser. B, Vol. 199, pag. 393, London 1908.

Osborn: New fossil Mammals from the Fayum Oligocene. Egypt. und New carnivorous Mammals from the Fayum Oligocene. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 24. pag. 265. und 25. pag. 415. New York 1908 u. 1909.

Pontier: Observations sur le Palaeomastodon Beadnelli. Ann. Soc. geol. du Nord. Vol. 38. pag. 166. Lille 1909.

Stromer: Über das Gebiß der Lepidosirenidae usw. R. Hertwig Festschrift Bd. 2, S. 613 ff., Jena 1910.

Schlosser: Beiträge zur Kenntnis der oligocänen Landsäugetiere aus dem Fajum, Ägypten. Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients. Bd. 24, S. 51 ff., Wien 1911.

Dacqué: Siehe unter 5 b 1912, S. 30 ff.

Schmidt, M.: Über Paarhufer der fluviomarinen Schichten des Fajum. Geolog. u. paläontol. Abhandl., N. F., Bd. 11. S. 155ff., Jena 1913.

8 a. Qasr es Sagha- und Birket el Qerun-Stufe: Geologie.

Schweinfurth: Reise in das Depressionsgebiet im Umkreise des Fajum im Januar 1886. Zeitschr. Ges. f. Erdkunde, Bd. 21, S. 96 ff., Berlin 1886.

Blanckenhorn: Siehe unter 5 a, 1902. S. 376 ff.

Beadnell: Siehe unter 7 a, 1905, pag. 41.

Stromer: Geologische Beobachtungen im Fajum und am unteren Niltale in Ägypten. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 29. S. 135 ff., Frankfurt a. M. 1907.

5 b. Qasr es Sagha und Birket el Qerun-Stufe: Süßwasser- und Land-Wirbeltiere.

Stromer: Nematognathi aus dem Fajum und dem Natrontale in Ägypten. Neues Jahrb. f. Mineral. 1904. I, S. 3 ff., Stuttgart 1904. und die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten. Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients. Bd. 18, S. 184. Wien 1905.

Reinach: Schildkrötenreste aus dem ägyptischen Tertiär. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges.. Bd. 29, S. 1 ff., Frankfurt a. M. 1903.

Andrews: Siehe unter 7 b 1906. pag. 99.

Dacqué: Siehe unter 5 b 1912. S. 7 ff.

9. Nubischer Sandstein Oberägyptens: Geologie und Wirbeltierreste.

Beadnell: The relations of the eocene and cretaceous systems in the Esna Aswan reach of the Nile valley. Quart. Journ. geol. Soc.. Vol. 61, pag. 667. London 1905.

Blanckenhorn: Der Hauptbuntsandstein ist keine echte Wüstenbildung. Zeitschr. deutsch. geol. Ges.. Bd. 59. Monatsber., S. 299—301. Berlin 1907.

Newton: On some fossils from the Nubian sandstone series of Egypt. Geolog. Magaz.. Dec. 5. Vol. 6. pag. 357. London 1909.

Stromer: Siehe unter 3. 1914. S. 47—49.

Priem: Sur des Vertébrés du Crétacé et de l'Eocène d'Egypte. Bull. Soc. géol. France. Ser. 4. T. 14. pag. 366. Paris 1914.

10 a. Baharije-Stufe: Geologie.

Ball und Beadnell: Baharia-Oasis. its topography and geology. Cairo 1903.

Stromer: Siehe unter 3. 1914. S. 20 ff.

10 b. Baharije-Stufe: Wirbeltiere.

Dacqué Siehe unter 5 b. 1912. S. 6, 7. 40.

Stromer: Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. 1. Einleitung, 2. Libycosuchus und 3. Das Original des Theropoden Spinosaurus aegyptiacus nov. gen. nov. spec. Abhandl. math.-phys. Kl. kgl. bayer. Akad. Wiss., Bd. 27, Abh. 3 und 28. Abh. 3. München 1914 und 1915.

Tabelle der wichti

Nr.		Haie und Rochen	Sägehaie	*Ganoidei*	*Dipne*
1	Gegenwart	—	—	*Polypterus* 1 sp.	—
2	Quartär	—	—	—	—
3	Mittelpliocän (Natrontal)	*Myliobatine* 1 sp. indet. *Lamnide* g. et sp. indet.	—	—	*Protopte* 1 sp.
4	Oberes Untermiocän (Moghara und Uadi Faregh)	*Carcharodon* 1 sp. indet.	*Pristis* 1 sp. indet.	—	—
5	Unteroligocän (Qatrani-Stufe)	*Carcharodon* u. *Aetobatis* 1 sp. indet.	—	—	*Protopter* sp. *Lepidosir.* sp.
6	Obereocän (Qasr es Sagha und Birket el Qerun-Stufe)	*Ginglymostoma* 1 sp. indet. viele *Lamnidae*, *Carchariidae* u. *Myliobatinae*	*Pristis* 1 sp. *Oxypristis* 1 sp. *Propristis* 1 sp.	*Polypteride* 1 g. et sp. indet.	—
7	Mitteleocän (Unter-Mokattam)	*Ginglymostoma* 1 sp. viele *Lamnidae*, *Carchariidae* und *Myliobatinae*	*Pristis* 1 sp. *Oxypristis* 1 sp.	*Pycnodus* 2 sp.	—
8	Senon (Nubischer Sandstein v. Oberägyptens)	*Isistius* 1 sp. *Lamnidae*	(*Gigantichthys* 1 sp.)	*Lepidostier* g. et sp. indet.	*Ceratod.* 1 nov. s
9	Unterstes Cenoman (Baharije-Stufe)	*Lamnidae*, *Cestracionidae* u. ? *Myliobatinae*	nov. g. aff. *Gigantichthys* 1 sp.	*Lepidostei* 2 g. 2 nov. sp. *Pycnodonte* g. et sp. indet.	*Ceratod.* 1—2 sp

Teleostei	*Nematognathi* (Welse)	*Pleurodira*	*Trionychidae*	*Testudinidae*	Sonstige Schildkröten
racinidae, *prinidae*. *lidae* etc.	*Clarias* 8 sp., *Schilbe* 2 sp. *Bagrus* 3 sp. *Synodontis* 13 sp. etc.	—	*Trionyx* 1 sp.	*Testudo* 1 sp.	—.
—	*Bagrus* 1 sp. *Clarias* 1 sp.	—	*Trionyx* sp. indet.	—	—
ntex sp.	*Synodontis* sp. etc.	*Sternothaerus* 1 sp.	*Trionyx* sp. indet.	? *Ocadia* sp. indet.	—
—	—	*Sternothaerus* 1 sp. *Podocnemis* 1 sp.	*Trionyx* sp. indet. ? *Cyclanorbis* sp. indet.	—	—
—	g. et sp. indet.	*Podocnemis* 1 sp. *Stereogenys* 1 sp. ? *Pelomedusa* 1 sp.	—	*Testudo* 3 sp.	—
ycephalus ? *Encho-* p. indet. *rhynchus* indet. *iodon*). etc.	*Fajumia* 1 sp., *Socnopaea* 1 sp. etc.	*Podocnemis* 2—3 sp. *Stereogenys* 2 sp.	—	—	? *Trachyaspis* sp. indet. *Thalassochelys* 1 sp. *Psephophorus* 1 sp.
gonodon *Ancistro-* 1 sp. *a* 1 sp. *omirus*). etc.	? *Arius* sp.	—	—	—	g. et sp. indet.
hanodus sp., *istrodon* s etc.	—	—	—	—	g. et sp. indet.
olichthys *Plethodus* *cistrodon* s etc.	—	? *Chelyide* sp.	—	? *Testudinidae* g. et sp. indet.	g. et sp. indet.

Tabelle der wichtig

Nr.	*Crocodilia*	*Dinosauria*	Schlangen	Mesozoische Meeres-saurier	Vögel
1	*Crocodilus* 1 sp.	—	*Glauconia* 1 sp., *Eryx* 2 sp., viele *Colubridae*, *Viperinae* 2 g 3 sp.	—	(*Struthio* 1 s viele Wass vögel usw
2	—	—	—	—	—
3	*Crocodilus* sp. indet. ? *Tomistoma* sp. indet.	—	*Pythonide* g. et sp. indet.	—	*Struthio* s indet. un Wasservö
4	*Crocodilus* sp. indet. *Tomistoma* sp. indet.	—	—	—	—
5	*Crocodilus* 2 sp. *Tomistoma* 1 sp.	—	—	—	*Eremopez* 1 sp. (Rat
6	*Crocodilus* 1 sp. *Tomistoma* 1 sp.	—	*Gigantophis* 1 sp. *Pterosphenus* 1 sp.	—	—
7	*Tomistoma* nov. sp.	—	—	—	—
8	g. et sp. indet.	?	—	? *Mosasaurus*	—
9	1 g. et sp. nov. *Libycosuchus* 1 sp.	*Spinosaurus* 1 sp., *Sauropode* 1 g. nov. *Ornithopode* g. et sp. indet.	*Symoliophis* 1 sp.	*Plesiosaurier* 1 g.	—

getiere	*Insectivora* u. *Chiroptera*	*Carnivora* (*Fissipedia*, *Pinnipedia* u. *Creodontia*)	Zahnwale (*Denticeti* u. *Archaeoceti*)	*Halicoridae*	*Proboscidea*
us, *Muri-* *Spalax* *laculidae*, *ix* 1 sp., *us* 5 sp.	*Erinaceus* 2 sp., *Crocidura* 3 sp., *Pteropodidae*, viele *Microchiroptera*	*Felis* 3 sp., *Genetta* 1 sp., *Herpestes* 2 sp., *Hyaena* 2 sp., *Canidae*, *Mustelidae*, *Monachus* 1 sp.	*Delphinus* 2 sp.	*Halicore* 1 sp.	—
yctolagus indet.	—	—	—	—	*Elephas* 1 sp.
Lepus indet.	—	*Hyaenide* g. et sp. indet. *Machaerodus* 1 sp. *Lutra* 1 sp. *Pristiphoca* 1 sp.	—	g. et sp. indet.	*Mastodon* sp. indet.
—	—	—	*Cyrtodelphis* 1 sp. ? *Squalodontide* g. et sp. indet.	g. et sp. indet.	*Mastodon* ? nov. sp.
nys 1 sp. *aphiomys* (*Theri-* *nyidae*)	*Metoldobotes* 1 sp. *Provampyrus* sp. indet.	*Ptolemaia* 1 sp., *Pterodon* 3 sp., *Apterodon* 3—4 sp., *Sinopa* 1 sp., *Metasinopa* 1 sp., *Hyaenodon* 1 sp.	—	—	*Palaeomastodon* 2—4 sp., *Moeritherium* 1 sp.
—	—	—	*Zeuglodon* 4 sp.	*Eosiren* 1 sp. *Archaeosiren* 1 sp.	*Moeritherium* 1 sp.
—	—	—	*Eocetus* 1 sp. *Protocetus* 1 sp.	*Eotherium* 1 sp. *Protosiren* 1 sp.	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—

Tabelle der wichtigs

Nr.	? *Amblypoda*	*Hyracoidea*	*Perissodactyla* (*Equidae* und *Rhino cerotidae*)
1	—	(*Procavia* 1 sp.)	*Equus* 1 sp.
2	—	—	—
3	—		*Hipparion* sp. indet.
4	—	—	*Atelodus* sp. indet.
5	*Arsinoitherium* 1 sp.	*Sagatherium* 4 sp., *Pachyhyrax* 1 sp., *Mixohyrax* 3 sp. *Megalohyrax* 3 sp., *Bunohyrax* 2 – 3 sp., *Geniohyus* 1 sp.	—
6	? *Barytherium* 1 sp.	—	—

Artiodactyla *dontia* (*Suidae* u. *Hippopotamidae*)	*Artiodactyla bunoselenodontia* (*Anthracotheriidae* u. *Anoplotheriidae*)	*Artiodactyla selenodontia*	*Simiae*
(*Sus* 1 sp.) *ppopotamus* 1 sp.)	—	*Capra* 1 sp., *Ovis* 1 sp., (*Bubalis* 1 sp., *Oreotragus* 1 sp.), *Gazella* 4 sp., (*Giraffa* 1 sp.)	(*Papio* 1 sp.)
Hippopotamus 1—2 sp.	—	*Giraffa* sp. indet., *Bubalus* 1 sp. indet.	—
Sus 2 sp. *popotamus* 1 sp.	—	*Camelid·* g. et sp. indet., ? *Libytherium* sp. indet., ? *Hippotragus* sp. indet., *Tragelaphine* g. et sp. indet. etc.	*Libypithecus* 1 sp., *Semnopithecine* g. et sp. indet.
—	*Brachyodus* 1 sp.	—	—
—	*Brachyodus* 5 sp., *Rhagatherium* 1 sp., ? *Ancodus* sp. indet. *Mixtotherium* 1 sp.	—	*Propliopithecus* 1 sp., *Parapithecus* 1 sp., *Moeripithecus* 1 sp., ? *Apidium* 1 sp.
	—	—	—

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 68

Autor(en)/Author(s): Stromer Ernst

Artikel/Article: 6. Die Entdeckung und die Bedeutung der Land und Süsswasser bewohnenden Wirbeltiere im Tertiär und in der Kreide Aegyptens. 397-425