Werk

Titel: Die Paläographie des Nillandes in Kreide und Tertiär

Autor: Arldt, Th.

Ort: Leipzig

Jahr: 1918

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?345572157_0009|log28

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

info@digizeitschriften.de

II. Besprechungen.

Die Paläogeographie des Nillandes in Kreide und Tertiär.

Von Prof. Dr. **Th. Arldt** (Radeberg).

Schluß.[1])

Von ganz besonderem Interesse sind die neuentdeckten Funde der Baharijestufe des Cenomans. Ohne paläogeographische Bedeutung sind die meisten marinen Tierformen, wie die Lamniden, Cestracioniden, Myliobatinen und Plesiosauriden. Ein eigenartiger Pristide aff. *Gigantichthys* könnte nach STROMER im Süßwasser gelebt haben. Auf keinen Fall handelt es sich hier aber um ein eigentliches Süßwasserelement, sondern entschieden nur um eine spezielle Anpassung einer an sich marinen Gruppe an das Leben in den Gewässern des Festlandes, also um ein mediterranes Element, zumal die Pristiden von der oberen Kreide an im Mittelmeergebiete gelebt haben. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den Lepidostiern und Pycnodontiden. Die ersteren sind entschieden vom mediterranen Gebiete ausgegangen, in dem seit dem Lias die Familien der Pachycormiden und Aspidorhynchiden in zahlreichen Gattungen und Arten entwickelt sind. Die Lepidosteiden selbst treten ja erst mit dem Obereozän fossil auf, könnten aber wohl auch ein Stück weiter zurückreichen. Eine genauere Einordnung der beiden neuen Gattungen gibt ja STROMER noch nicht an (98). Noch älter sind die Pycnodontiden, die schon im Keuper auch an den Gestaden Südafrikas lebten (*Hydropessum, Cleithrolepis*) und in Jura und Kreide offenbar außerordentlich weite Verbreitung besaßen. Für die mediterrane untere Kreide sind besonders die Gattungen *Coccodus* und *Xenopholis* charakteristisch. Bei dem einen Lepidostier betonte STROMER selbst die engen Beziehungen zu der gleichaltrigen Fauna von Portugal. Marinmediterran sind weiter von Teleostiern der Albulide *Plethodus*, der Euchodontide *Cimolichthys* und der Balistide *Ancistrodon*, also Gattungen aus drei verschiedenen Unterordnungen, den altertümlichen Malakopterygiern, den schon beträchtlich höher stehenden Haplomen und den höchstspezialisierten Plektognathen.

Von größerem Interesse sind die eigentlichen Süßwasser- und Landformen. Unter ihnen fällt zunächst *Ceratodus* auf, der besonders in der Trias auch im Norden weit verbreitet war, hier aber nach dem Jura so

[1]) Schließt an Geol. Rundschau IX, S. 56.

gut wie ganz verschwunden ist, wenn auch von Nordamerika zwei untersenonische Arten *C. hieroglyphicus* und *C. cruciferus* angegeben werden. In Südamerika kommt die Gattung auch noch im Senon vor, ebenso übrigens noch im Nilgebiete, während sich bekanntlich der verwandte *Epiceratodus* in den Flüssen Queenslands bis in die Gegenwart behauptet hat. Als äthiopisches Element kann man also diesen Lungenfisch keinesfalls ansprechen, wenn er auch schon ein sehr alter Bewohner der afrikanischen Gewässer ist, kennen wir doch je eine *Ceratodus*-Art aus dem Lias, der oberen wie der unteren Trias Südafrikas. Von größtem Werte ist dagegen die Auffindung einer fossilen Chelydide in den Baharijeschichten. Lebt doch diese Familie jetzt ausschließlich in Südamerika, Papuasien und Australien. Konnte man schon dadurch auf einen südlichen Ursprung dieser Schildkröten schließen, so wird dieser Schluß durch den neuen Fund erfreulich bestätigt. Er beweist, daß die Familie in der Südatlantis weit verbreitet gewesen ist, ähnlich wie die mit ihr verwandte Familie der Pelomedusiden. In dieser neuen Gattung sehen wir also ein erstes »äthiopisches« Element der ägyptischen Fauna der oberen Kreidezeit vor uns. Ebenso bedeutsam ist der Fund einer wenn auch nicht näher bestimmten Landschildkröte, die den ältesten Rest der Testudinidenfamilie darstellt, die man bisher nur bis zum Mitteleozän fossil zurückverfolgen konnte. Auch früher schon hatte ich aber angenommen (26), daß sie vortertiär nach der Südatlantis gelangt sein müßten. Dieser Schluß wird durch den neuen Fund bewiesen. Die Testudiniden müssen also schon in der mittleren Kreide von Nordamerika her in die Südatlantis eingewandert sein. Sie beweisen so ebenso wie die vorigen die südatlantische Landbrücke, da wir uns keinen anderen Einwanderungsweg für diese doch durchaus nicht leicht verbreitbaren Tiere denken können. Ebenso können sie nur von Westen oder Süden her nach Ägypten gelangt sein, sind also ebenfalls ein äthiopisches Element.

Ganz neu ist noch ein kurzschnauziges Krokodil *Libycosuchus* (96). Dieses möchten wir allerdings nicht als äthiopisches Element ansprechen. Stromer selbst möchte es von europäischen Formen der untersten Kreide ableiten, und auch das Vorkommen verwandter Formen in Patagonien kann nichts gegen den nordischen Ursprung beweisen, zumal die Krokodile überhaupt erst in der Kreide vom marinen Leben zum Leben im brackischen und süßen Wasser übergingen. Dagegen können wir die Dinosaurier (97) wieder für äthiopisch ansehen, den riesigen Theropoden *Spinosaurus*, den großen, vermutlich amphibisch lebenden Sauropoden und den kleinen Ornithopoden. Allerdings handelt es sich bei allen drei Gruppen um auch im Norden weit verbreitete Reptilien, aber da das europäische Mittelmeer in Oberjura und Kreide Afrika scharf von den Norderdteilen abtrennte, so können jene doch auch wieder nur über Südamerika nach Afrika gelangt sein. Dafür spricht auch der Umstand, daß in der Kreide alle drei Dinosauriergruppen

besonders in Nordamerika stark entwickelt waren, während sie in Europa weit weniger Reste aufzuweisen haben. Übrigens haben wir auch das Vorhandensein von Theropoden in Afrika schon früher vermutet (32a). Neben der Süßwasserfauna war also auch die Landtierwelt im Nilgebiete im Cenoman äthiopisch. Zu diesen Landformen gehört dann weiter die Riesenschlange *Symoliophis*, die älteste bekannte Schlange. Auch hier haben wir schon früher die Meinung vertreten, daß trotz noch fehlender fossiler Reste aus der Kreidezeit die Schlangen bis in die Kreidezeit zurückreichen und bereits damals nach der Südatlantis gelangt sein müßten, ganz besonders auch die Boinen. *Symoliophis* ist hierfür wieder eine erwünschte Bestätigung ebenso wie die obenerwähnten Testudiniden.

Endlich hat STROMER in den Baharijeschichten noch einen verwitterten Säugetierunterkiefer gefunden, der leider nicht genauer bestimmbar ist. Es ist das höchst bedauerlich, denn ein kretazeischer Säugetierfund in Afrika wäre in vielfacher Hinsicht von Bedeutung. Daß Afrika in der Entwicklung der mesozoischen Säugetiere eine erhebliche Rolle gespielt hat, ist ja sicher. Wir möchten sogar annehmen, daß die Säugetiere sich in der Trias oder im Perm in Afrika aus therapsidischen Reptilien entwickelt haben, da diese und besonders die säugetierähnlichsten von ihnen, die Cynodontier, so gut wie ganz auf Afrika beschränkt sind und sich hier auch ganz besonders primitive Säugetiere finden. Da diese den Allotherien angehören, die in der Trias auch über Europa verbreitet sind, um sich später auch über Nord- und Südamerika auszubreiten, so müssen diese vielhöckerzähnigen Säugetiere in ganz Afrika verbreitet gewesen sein. Ihnen könnte also zunächst der Rest aus dem Cenomen von Ägypten angehören. Sonst kämen aber auch die Beuteltiere in Frage, die man freilich bisher vom afrikanischen Boden noch nicht kennt, deren Auffindung hier aber nichts Merkwürdiges hätte, müssen wir doch annehmen, daß sich die Vorfahren der lebenden Beuteltierordnungen während des Mesozoikums in Südamerika entwickelt haben. Wenigstens erklären sich so am besten deren Verbreitungseigentümlichkeiten.

Fassen wir noch einmal die Baharijefauna im ganzen ins Auge, so ergibt sich, daß sich diese aus dreierlei Elementen zusammensetzt. Die marinen Formen unter den Haifischen, Rochen, Knochenfischen und Plesiosauriern haben ganz mediterranen Charakter. Das gleiche gilt von einem beträchtlichen Teile der Süßwasserfauna, wie dem Sägehai, den Lepidostiern und anderen Knochenganoiden und dem Krokodil. Als Rest einer einst über die ganze Erde verbreiteten Sippe ist der Lungenfisch anzusehen. Dagegen sind äthiopisch bzw. südatlantisch die Schildkröten, Dinosaurier, Schlangen und Säugetiere, meist auf dem Lande, vereinzelt aber auch im Süßwasser lebend.

Dem Senon entsprechen die fluviomarinen nubischen Sandsteine Oberägyptens (44, 58, 69), die vorwiegend marine Reste enthalten, in

die aber doch auch einzelne Süßwasserformen eingeschwemmt sind. So finden sich in ihnen ziemlich zahlreiche Reste von Land- und Süßwasserpflanzen, die sich übrigens auch schon im Cenomen fanden. Dazu kommen Muscheln, von denen *Unio* und *Mutela* als Süßwasserformen besonderes Interesse verdienen. Die letztere Gattung ist eine entschieden südatlantische Form und zeigt, wenn die Bestimmung richtig ist, daß auch jetzt noch der äthiopische Charakter in diesen Küstengewässern eine bedeutsame Rolle spielte. Weniger ist mit *Unio* anzufangen, da unter diesem Gattungsnamen noch zu verschiedenartige fossile Elemente zusammengefaßt werden, die in der lebenden Tierwelt längst auf zahlreiche Gattungen und Unterfamilien aufgeteilt sind, von denen die einen nordische, die anderen südliche Verbreitung besitzen (37). Die Wirbeltierreste sind fast durchweg marin und gehören der Mediterranfauna an wie die Lamniden, der Spinacide *Isistius*, von Knochenfischen der Ballistide *Ancistrodon* und der Sparide *Stephanodus*, ferner die unsicheren Reste von Mesosauriern, Ichthyosauriern oder Plesiosauriern. Mediterrane Formen im Süßwasser sind dann vielleicht der Sägehai *Gigantichthys* und vermutlich Lepidostiern angehörige Reste. Die jüngste Art von *Ceratodus* ist ein Rest der alten Fauna. Äthiopische Elemente könnten daher nur unter nicht näher bestimmbaren Resten von Schildkröten, Krokodilen und Dinosauriern zu finden sein. Im ganzen ist also in dieser Fauna der äthiopische Charakter höchstens ganz schwach ausgeprägt. Dies braucht aber nicht an einer Zurückdrängung der südlichen Elemente zu liegen, sondern ist wohl als eine Folge des reinen marinen Charakters der uns allein bekannt gewordenen Schichten anzusehen, der naturgemäß zu einem Vorwiegen der mediterranen Elemente führen mußte.

Auch die mitteleozänen Untermokattamschichten bei Kairo haben noch vorwiegend marinen Charakter und lassen darum von vornherein in erster Linie mediterrane Formen erwarten. Unter den Fischen (82) finden wir von Haien und Rochen den Scylliden *Ginglymostoma*, der im Eozän auch aus Europa und Nordamerika fossil bekannt ist und damals offenbar im großen Mittelmeere heimisch war, von wo sich seine Arten nach dem Atlantischen und dem Indopazifischen Ozean ausbreiten konnten, über die sie jetzt zerstreut sind, ferner Lamniden, Carchariiden, Myliobatinen und Pristiden, von Ganoiden *Pycnodus*, von Knochenfischen den Ballistiden *Ancistrodon*, die Scholle *Solea* u. a. Zweifelhaft erscheint die Bestimmung einer Art als *Perca*, da es sich um lauter marine Formen handeln soll. Sind doch die Perciden in ihrer heutigen engeren Begrenzung eine ausgesprochene Süßwasserfamilie der holarktischen Region. Auf alle Fälle handelt es sich auch hierbei sicher nicht um ein äthiopisches Element.

Aber zu diesen mediterranen Formen kommen doch auch solche, bei denen ein südlicher Ursprung wahrscheinlich ist. So gehören hierher vermutlich die noch unbeschriebenen Welsreste, die Stromer (98) als

vielleicht zu *Arius* gehörend ansieht. Diese Gattung ist nach ihrer ganzen Verbreitung über die tropischen Regionen der Erde als vermutlich südlichen Ursprungs anzusehen, wenn ihr auch eine fossile Art aus dem Mitteleozän Europas angehört. Von Schildkröten sind zu unwesentliche Reste erhalten, als daß man aus ihnen irgendwelche Schlüsse ziehen könnte. Von größerer Bedeutung sind dagegen die Krokodile, von denen die langschnauzigen durch *Tomistoma* vertreten sind. Diese heute auf die indoaustralischen Gebiete beschränkte Gattung ist in Ägypten vom Mitteleozän bis zum Pliozän herauf zu finden. Dazu kommen Arten aus dem europäischen Miozän. STROMER schließt hieraus, daß Afrika ihre Heimat war, und daß sie sich von hier aus erst im Jungtertiär nach Eurasien verbreitete. Diese Ansicht ist tatsächlich sehr wahrscheinlich. Doch stellt *Tomistoma* trotzdem kein eigentlich äthiopisches Element, sondern ein mindestens indirekt mediterranes dar. Denn alle mit ihm verwandten fossilen Gattungen, die die Familie der Rhynchosuchiden bilden, gehören dem Norden an, wo im Senon *Holops* in Nordamerika, *Thoracosaurus* außerdem in Europa, *Pristichampus* im Obereozän, *Gavialosuchus* im Miozän Europas lebte und nur *Gryposuchus* dem Oberpliozän oder Altquartär des Amazonenstromgebietes angehört. Es muß sich hiernach die Familie im Mittelmeere entwickelt haben und von hier aus in die süßen Gewässer der Nord- und Südatlantis eingewandert sein. Dabei mag sich dann im mediterranen Gebiete Afrikas *Tomistoma* entwickelt haben und in der Mitte der Tertiärzeit von hier nach Südeuropa und weiterhin seit dem Miozän nach Südasien gelangt sein.

Neben diesen Fischen und Reptilien finden sich endlich noch die ältesten Wale und Sirenen in den Mokattamschichten, zugleich auch die primitivsten Formen beider Ordnungen, die noch deutlich die Abstammung von typischen Landsäugetieren erkennen lassen, die Protocetiden *Eocetus*, *Protocetus* und *Prozeuglodon* (18) von Creodontiern und die Halicoriden *Eotherium* und *Protosiren* von Huftieren, die den ältesten Proboscidiern nahe gestanden haben müssen. Nach STROMER (86, 87) spricht dies dafür, daß schon damals auf dem Festlande Afrikas derartige Formen, wohl amphibisch, lebten (98). Dieser Schluß ist aber durchaus nicht zwingend. Für die Sirenen möchten wir ihn allerdings zugeben, da an der Zugehörigkeit derselben zur Proboscidiergruppe auch nach ABEL (1, 2, 4, 5) kein Zweifel obwalten kann, und da diese im Alttertiär ausschließlich in der östlichen Südatlantis heimisch sind. Die Seekühe haben sich also jedenfalls an der mediterranen Nordküste Afrikas herausgebildet. Bei den Urwalen liegen doch die Verhältnisse anders. Die Creodontier, von denen sie auch ABEL (2, 5) herleitet, sind zwar vom Oligozän an in Ägypten fossil bekannt, aber sie fehlen diesem noch im Obereozän, und ganz besonders kennt man sie in weit größerem Formenreichtum aus den nördlichen Festländern. Wir können also hier keine Notwendigkeit einsehen, ihre frühere Existenz in Afrika anzunehmen, zumal auch in den fossilreichen Alttertiärschichten Südamerikas jede

Spur von ihnen fehlt. Wenn sie aber erst nach dem Eozän Afrika von Europa her erreicht haben, müssen die Urwale im Norden der Mittelmeerregion aus ihnen hervorgegangen sein. Sie haben sich dann rasch auch nach dem Süden derselben verbreitet und könnten sich hier vielleicht zu den Zeuglodontiden weiterentwickelt haben, die sich dann noch im Eozän über fast alle Meere der Erde ausgebreitet haben müssen. Gerade diese schnelle Ausbreitung bis nach Australien, Neuseeland und dem Grahamlande zeigt, daß das Vorkommen der ältesten Urwalfunde gerade auf ägyptischem Boden sehr leicht auf einem reinen Zufalle beruhen kann.

Bedeutend reicher als die mitteleozänen Schichten sind an Fossilien die obereozäne Birket el Qerun und Qa'sr es Saghastufe. Von den Fischresten können wir hier und bei den folgenden Stufen absehen, soweit es sich um Selachier und marine Teleostier handelt. Sie bieten kein besonderes Interesse; dagegen sind einige Süßwasserfische von größerer Bedeutung. Der Polypteride ist entschieden ein altes äthiopisches Element, von dem außerhalb Afrikas noch keine näheren Verwandten gefunden worden sind. Das gleiche gilt von den zu den Bagrinen gehörigen Welsen *Fajumia* und *Socnopaea* (80). Sicher hat Stromer recht, wenn er die Vermutung ausspricht, daß die Siluriden schon im Tertiär ihre Hauptentfaltung im Süden hatten (98).

Ziemlich zahlreich sind die Schildkröten vertreten (15, 50, 70). Die Pelomedusiden *Podocnemis* und *Stereogenys* gehören zu einer Familie, die ganz ausgesprochen südatlantisch ist, gehören ihr doch von lebenden Formen nur solche an, die in Südamerika, Afrika und Madagaskar heimisch sind. Fossil kommen dazu zwei Arten im Eozän Indiens, zwei in dem Europas, eine im Miozän von Malta. Diese können nicht hinreichen, den nordischen Ursprung der Familie zu erweisen, von der aus den im Verhältnis zu Europa doch noch ziemlich fossilarmen Schichten Ägyptens 14 Arten beschrieben worden sind, zu denen noch eine vom Untereozän des Kongo kommt. *Trachyaspis* gehört zu den Chelydriden oder Dermatemydiden. Beide Familien müssen vom Norden ausgegangen sein, wiewohl sie heute vorwiegend den südlichen Regionen angehören, die zweiten Mittelamerika, die ersten Neuguinea, Südamerika, aber auch Nordamerika. Die fossilen Formen lassen aber deutlich erkennen, daß sich beide Familien in der Kreidezeit im Norden entwickelt haben müssen (54) und im wesentlichen erst im Jungtertiär nach dem Süden gelangt sind. Bei beiden macht nur *Trachyaspis* eine Ausnahme, und auch er kann daher wohl nur vom Norden herstammen. Dies wird dadurch zur Gewißheit, daß die Gattung auch im europäischen Oligozän fossile Reste hinterlassen hat. Eine Landverbindung im Eozän oder vor ihm werden wir dieser Schildkröte wegen nicht anzunehmen brauchen, handelt es sich doch bei beiden Familien um Süßwassertiere und gute Schwimmer, die auch wohl schmale trennende Meeresstraßen übersetzen konnten. Direkt zu den Meerschildkröten (Cheloniden) ge-

hörte *Thalassochelys*. Sie ist also als mediterranes Element zu bewerten. Das gleiche gilt von der ebenfalls marinen, zu den Dermochelydiden gehörenden Gattung *Psephophorus*, die vom Eozän bis zum Miozän in Europa mehrere Arten aufzuweisen hat und im letzteren auch aus Maryland bekannt ist.

Von Krokodilen tritt uns neben dem schon im Mitteleozän erwähnten *Tomistoma* die typische Gattung *Crocodilus* entgegen, allerdings in nicht ganz sicheren Resten. Diese ist in noch höherem Grade als jene als nordisches Element aufzufassen. Wenn STROMER (98) sie als zu einer alten Reptilgruppe gehörend und darum wenig beweisend ansieht, so können wir dem nicht zustimmen. Crocodiliden reichen allgemein nicht über das Cenoman fossil zurück und schließen sich an unterkretazëische Formen an, so daß wir ihre Entwicklungszeit unbedingt in der Kreide suchen müssen. Ebenso sicher liegt aber auch ihre Heimat im Norden, wo sowohl alle ihre älteren Arten wie auch ihre mutmaßlichen Vorfahren gefunden worden sind, und zwar kommt hiernach in erster Linie Europa als Heimat in Frage. Von hier aus konnte aber *Crocodilus* leicht im Eozän auch nach Nordafrika gelangen.

Endlich finden sich unter den obereozänen Reptilien Ägyptens zwei Riesenschlangen. *Gigantophis* gehört zu den Boinen, deren geographische Verbreitung vorwiegend über die australische Inselwelt, Südamerika, Afrika und Madagaskar beweist, daß sie schon seit Beginn des Tertiär im Süden heimisch sein müssen, wenn sie auch im Eozän noch in Nordamerika, im Miozän in Europa lebten. Letztere Gattung *Bothrophis* könnte übrigens sehr gut erst kurz vorher von Afrika her eingewandert sein. Wir dürfen also hiernach in *Gigantophis* ein entschieden äthiopisches Element sehen. Die zweite Gattung *Pterosphenus* findet sich gleichzeitig auch im Eozän Nordamerikas und gehört zu einer auch noch im eozänen Europa heimischen Unterfamilie der Paläophidinen. Da es sich bei diesem Tiere um eine riesige Seeschlange handelte (98), ist wohl eine Einwanderung über das Meer von Norden her wahrscheinlich.

Unter den Säugetieren treffen wir zunächst wieder die Zeuglodonten (78) und die Sirenen *Eosiren* und *Archaeosiren* an, letztere, wie schon erwähnt, ausgesprochen äthiopische Formen, erstere vielleicht in Afrika zu *Zeuglodon* weiter entwickelt, aber im Grunde nordischen Ursprungs. Dagegen sind entschieden äthiopisch die beiden Landsäugetiergattungen *Moeritherium* und *Barytherium*. Besonders wichtig ist das erstere, das nach OSBORN eine amphibische Lebensweise nach Art der Flußpferde führte (62, S. 203). Nach oben hin ist es entwicklungsgeschichtlich sicher mit den Proboscidiern verknüpft (13, 14, 19, 27, 28 u. a.), ebenso aber auch mit den Sirenen. Nach unten hin aber stehen ihm die südamerikanischen Pyrotherien nahe (6, 7, 8, 9, 23, 24), nicht so, daß deren uns bekannte Formen seine Vorfahren sein könnten. Sie bilden nur einen Parallelzweig, der sich aber verschiedene primitive Züge getreuer bewahrt hat. *Barytherium* gehört einem weiteren Seiten-

zweige an, der aber ohne Zweifel diesen Vorläufern der Proboscidier nahe steht.

Unter den Mollusken des Obereozän finden wir wie bei den Wirbeltieren marine und kontinentale Formen untereinander gemengt. Von letzteren erwähnt Strömer (98) die Melaniiden, *Potamides*, *Modiola* und die Ampullariide *Lanistes*. Letztere ist heute eine ausgesprochen äthiopische Gattung (37) und kann wohl auch schon im Eozän die gleiche Bedeutung gehabt haben. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß auch die Obereozänfauna Ägyptens zahlreiche äthiopische Elemente enthielt, denen sich nur wenige nordische Elemente beimengten, bei denen eine Überschreitung des Meeres möglich erscheint.

In dieser Beziehung zeigt uns ein durchaus anderes Bild die unteroligozäne Qatranistufe, die ganz besonders reiche Beiträge zu unserer Kenntnis der alten Fauna Südafrikas geliefert hat (16, 28, 43). Auch in ihr treffen wir zunächst, wie von vornherein zu erwarten war, marin-mediterrane Formen mit altäthiopischen gemischt. Dazu kommen aber in nicht geringer Anzahl solche, die wir als paläarktisch bezeichnen müssen. Unter den Mollusken sind sicher äthiopisch die Ampullaride *Lanistes*, die Muteliden *Spatha* und *Mutela*. Dagegen sind die Cerithiiden *Cerithium* und *Potamides* als Einwanderer aus dem Mittelmeere anzusehen. Unsicher sind *Melania* und *Unio* (37).

Unter den Fischen des Unteroligozän treten zum ersten Male die Lepidosireniden fossil auf, nicht bloß der auch heute in Afrika weit verbreitete *Protopterus*, sondern auch der heute auf Südamerika beschränkte *Lepidosiren* (90). Das ist eine Beziehung, die sich kaum anders deuten läßt, als durch die Annahme einer mesozoischen Südatlantis, in der sich diese Lungenfischfamilie aus älteren Formen herausentwickeln konnte. Über die Welse der gleichen Schichten wissen wir noch nichts Näheres. Wahrscheinlich dürften sie aber auch deren südlichen Gruppen angehören. Unter den Schildkröten begegnen uns zunächst wieder die oben schon erwähnten Pelomedusiden mit *Podocnemis*, *Stereogenys* und *Pelomedusa*, deren Arten nunmehr ganz deren östlichem Zweige angehören, der sich bei *Podocnemis* nur auf Madagaskar erhalten hat, während sich von den eozänen Arten Ägyptens auch die südamerikanischen Pelomedusiden herleiten lassen. Wie diese Schildkröten können wir auch die Riesenlandschildkröten der Gattung *Testudo* trotz deren weiter Verbreitung als äthiopische Elemente ansehen, da ja die Testudiniden schon seit der mittleren Kreide im Süden heimisch sein mußten. Die Krokodile sind wieder durch *Tomistoma* und *Crocodilus* vertreten, wobei natürlich bei letzterem nicht eine neue Einwanderung angenommen werden muß.

Im Oligozän tritt uns neben den bisher vorwiegenden Reptilien auch ein Laufvogel *Eremopezus* entgegen, den wir vermutlich in die Gruppe der Straußenvögel zu stellen haben. Diese gehören wohl sicher der alten äthiopischen Fauna an, in der sich ein solcher Typus infolge

des Fehlens gefährlicher Raubtiere am leichtesten entwickeln konnte. Wohl sind Strauße auch aus dem Norden fossil bekannt, aber doch erst im Jungtertiär, in dem sie von Afrika her hätten können eingewandert sein.

Unter den Säugetieren fehlen die marinen Formen bis jetzt noch ganz. Unter den Landtieren treffen wir zunächst eine ganze Reihe von solchen, die als äthiopisch zu bezeichnen sind. Allerdings ist nicht eine von ihnen selbst in Südamerika fossil vertreten, aber wir finden doch dort durchweg Parallelgruppen von ihnen, so daß die südatlantischen Beziehungen auch hier stärker entwickelt sind (38), als das STROMER annimmt (98). An erster Stelle erwähnen wir auch hier die Proboscidier, von denen neben *Moeritherium* auch das schon um eine Stufe spezialisiertere *Palaeomastodon* vorkommt (17, 68, 72). Die ihnen entsprechenden Pyrotherien Südamerikas waren im Oligozän jedenfalls schon erloschen.

Eine ganz isolierte Stellung nimmt unter den Huftieren *Arsinoitherium* ein (41, 42), der einzige bekannte Vertreter einer speziell äthiopischen Unterordnung der Barypoden oder Embrithopoden (16). Sie weisen Beziehungen einmal zu den nordamerikanischen Amblypoden, noch mehr aber zu den südamerikanischen Astropotherien auf. Jedenfalls stehen sie diesen näher als irgendwelchen anderen Ungulaten. Ganz sicher äthiopisch sind weiter die Hyracoiden, von denen die Saghatheriden in nicht weniger als sechs verschiedenen Gattungen im Fajum vertreten sind (71, 72). Zu ihnen hatte AMEGHINO (9) auch die südamerikanischen Acölodiden, Archäohyraciden und Adianthiden gestellt. Wenn diese nun auch jedenfalls den typisch südamerikanischen Notungulaten zugehören, so ähneln doch unter diesen die Typotherien und Toxodontier zweifellos den Hyracoiden von allen Huftieren am meisten, so daß wir eine vollkommene Parallelentwicklung zwischen den neotropischen und den äthiopischen Huftiergruppen feststellen können, die gut zu dem paßt, was wir oben über die Pelomedusen, Chelydiden, Lepidosireniden u. a. feststellen konnten.

Die Chiropteren sind durch *Provampyrus* vertreten, der zu den neotropischen Phyllostomatiden gehört, die wir als alte Bewohner der neotropischen Region betrachten müssen. Ebenfalls als äthiopisch möchten wir mit SCHLOSSER (71, 72) und STROMER (91, 98) die Primaten der Qatranistufe ansehen, vertreten durch drei Cercopitheciden: *Moeripithecus*, *Apidium* und *Parapithecus* und durch den Anthropomorphiden *Propliopithecus* (33, 34). In Europa treten ja die Catarrhinen erst im Miozän fossil auf. Die Platyrhinen aber sind im Oligozän Patagoniens durch die Homunculiden fossil vertreten (9). Hier liegt also ebenfalls eine ausschließliche Beziehung zu Südamerika vor, nach der wir annehmen müssen, daß sich die Affen in der Südatlantis entwickelten und früh in ihre beiden Hauptzweige spalteten, von denen die Schmalnasen in der Mitte der Tertiärzeit nach Europa gelangten.

So entspricht es also nicht ganz den Tatsachen, wenn Stromer betont, es fehlten im Mitteltertiär Patagoniens fast alle eben genannten äthiopischen Säugetiergruppen. Dies stimmt wohl dem Wortlaute, aber nicht dem Sinne nach, indem die äthiopischen in Südamerika durch Parallelgruppen ersetzt werden. Das gleiche gilt umgekehrt für die typisch neotropischen Gruppen, von denen man bisher in Afrika noch keine fossilen Vertreter hat finden können, die aber doch in der lebenden Tierwelt solche Vertreter aufzuweisen haben, die das Vorhandensein alttertiärer Vorläufer notwendig machen, wie bei den hystrikomorphen Nagern und bei den Edentaten. Nur bei den Beuteltieren fehlt vor der Hand jede Andeutung in Afrika (23, 24, 25, 26, 28, 29, 38).

Bei den anderen Säugetieren treffen wir dagegen nur auf Beziehungen zu Europa bzw. zu den Norderdteilen im ganzen. Nicht weniger als fünf Gruppen gehören hierher. Von den Insektivoren sind die sonst nur nordamerikanischen Mixodectiden durch *Metoldobotes* vertreten. Da *Mixodectes* und *Oldobotes* auf das Untereozän beschränkt sind, liegt eine zeitlich ziemlich weitläufige Beziehung vor, die es möglich erscheinen ließe, daß die Familie schon vortertiär über Mittelamerika nach der Südatlantis gelangt sei. Dagegen spricht allerdings wieder der Umstand, daß die Progliren, zu denen die Mixodectiden gestellt werden, bisher in Südamerika noch nicht den geringsten fossilen Rest aufzuweisen haben und daß die Insektivoren in diesem überhaupt eine so geringfügige Rolle spielen, daß ein solcher Schluß wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, wenn man ihn auch nicht als unmöglich bezeichnen kann.

Ziemlich formenreich treffen wir im Fajum die Creodontier an, die in Südamerika, wie schon erwähnt, vollkommen fehlen. Alle bisher gemachten Funde (16, 60, 61) gehören ausschließlich der Familie der Hyänodontiden an. *Metasinopa* und *Ptolemaia* sowie *Phiomia* (?) sind für Ägypten endemisch. *Ptolemaia* steht dabei dem gleichaltrigen *Cynohyaenodon* von Europa nahe. *Apterodon* und *Pterodon* lebten gleichzeitig in Afrika und Europa, *Sinopa* und *Hyaenodon* zugleich noch in Nordamerika. Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, daß alle diese Tiere vor dem Oligozän von Europa her haben nach Afrika gelangen können. Auch Stromer (98) ist dieser Meinung. Dann kann man aber doch erst recht nicht an eine Herleitung der Urwale von äthiopischen Creodontiern denken! Es muß also vor dem Oligozän eine für diese Raubtiere gangbare Brücke von Europa nach Afrika herübergeführt haben, doch kann sie, wie Stromer mit Recht betont, auf keinen Fall lange Zeit bestanden haben, denn sonst müßten die Übereinstimmungen zwischen beiden Festländern noch viel zahlreicher sein. So fehlen z. B. schon von den Creodontiern in Ägypten die Arctocyoniden, Mesonychiden, Oxyaeniden und Miaciden, die im Oligozän noch im Norden lebten, es fehlten ganz besonders auch die im Norden in so großem Formenreichtum entfalteten Perissodactylen und Artiodactylen.

Nur von den letzteren (73) haben zwei einzelne Familien den Weg

nach Afrika gefunden, in größtem Formenreichtum die zu den Suitherien gestellten Anthrakotheriden, die sich darin ganz den Hyänodontiden an die Seite stellen lassen. Keine einzige der ägyptischen Gattungen ist auf Afrika beschränkt. *Rhagatherium* besitzt auch zwei Arten im Unteroligozän Europas, europäisch ist auch *Brachyodus*, außerdem noch nordamerikanisch *Ancodus*. Ebenfalls enge Beziehungen zu Europa weist der Anoplotheride *Mixotherium* auf. Dieser besaß ebenfalls zwei europäische Oligozänarten, und im europäischen Oligozän lebten auch die neunzehn anderen, teilweise sehr artenreichen Gattungen dieser Familie.

Endlich sind hier noch zwei Nagetiere, *Phiomys* und *Metaphiomys* anzuschließen, die der fossilen Nagetierfamilie der Theridomyiden einzureihen sind. Diese sind bis auf die eine nordamerikanische Unteroligozängattung *Cylindrodon* jetzt ganz auf Europa beschränkt und müssen daher von diesem nach Afrika gelangt sein. So treten uns denn im Oligozän des Fajum zum ersten Male nordische Formen in größerer Anzahl in der afrikanischen Tierwelt entgegen. Diese Funde haben unsere paläogeographischen Kenntnisse ganz bedeutend erweitert. Aus der lebenden Fauna Afrikas und Madagaskars ergab sich nur die Notwendigkeit, etwa für die Wende vom Oligozän zum Miozän eine vorübergehende Verbindung zwischen Europa und Afrika anzunehmen, und diese Notwendigkeit besteht auch heute noch. Die Anoplotheriden, Anthrakotheriden, Hyänodontiden, Mixodectiden und Theridomyiden des Fajum beweisen aber, daß diese Verbindung eine mehrmalige gewesen sein muß, daß sie auch etwa zwischen Eozän und Oligozän bestanden hat. Das ist aber auch sonst paläogeographisch von Bedeutung, denn dadurch erhalten wir auch für oligozäne Formen Europas die Möglichkeit, sie von Afrika aus eingewandert sein zu lassen. Das gilt ganz besonders von den Maniden und Orycteropodiden, die man wegen ihres Vorkommens im französischen Unteroligozän hat von Europa herleiten wollen, während doch ihre Verbreitung und ihre Beziehungen mehr auf eine äthiopische Heimat schließen lassen (75).

Die eben erwähnte vormiozäne Landverbindung nach Europa hin läßt erwarten, daß auch im Miozän von Ägypten, in den Moghara- und Fareghschichten (10, 81, 84), neue nordische Formen auftreten. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Neben einem Anthrakotheriden *Brachyodus*, der sich an die schon voroligozän eingewanderten Formen anschließt, finden wir als Vertreter der Rhinocerotiden *Atelodus*. Dies ist die älteste Art dieser Gattung, die heute für die äthiopische Region charakteristisch ist und die man daher geneigt sein könnte, für in Afrika herausgebildet anzusehen. Aber zunächst war *Atelodus* im Pliozän und Quartär in der paläarktischen Region weit verbreitet. Besonders aber schließt er sich eng an *Dicerorhinus* an, der schon vom Oligozän an in Europa lebte. Auf alle Fälle ist also *Atelodus* ein nordisches Element, und es wäre höchstens denkbar, daß vormiozän Rhinocerotinen nach

Afrika gelangt wären und sich hier zu *Atelodus* entwickelt hätten, der sich dann im Pliozän nach Europa und Asien hin ausbreiten konnte.

Das *Mastodon* des ägyptischen Miozän können wir dagegen wohl besser als unmittelbaren Nachfolger des oligozänen *Palaeomastodon* ansehen, so daß die leider noch sehr spärlichen Landsäugetiere dieser Stufe alle drei verschiedenen Abteilungen der Fauna angehören. Neben ihnen treten dann auch noch zwei Wale, also Vertreter der Meeresfauna auf. *Cyrtodelphis* ist eine Gattung der Argyrocetinen, die auch in den nordamerikanischen und europäischen Meeren weit verbreitet war. Die Squalodontiden sind eine weit primitivere Familie, die sich wahrscheinlich von den südamerikanischen Meeren her ausgebreitet hat, wo dem oligozänen *Prosqualodon* (3) noch ein eozäner *Proterocetus* vorangeht.

Ähnliche Beziehungen wie bei den Säugetieren treffen wir auch bei den Reptilien (11) an. Die Crocodiliden und Rhychosuchiden mit *Crocodilus* bzw. *Tomistoma*, die Pelomedusiden mit *Podocnemis* und *Sternothaerus* setzen die Oligozänfauna Ägyptens fort, erstere in ihrer letzten Wurzel nordischen Ursprungs, letztere seit sehr langer Zeit in der Südatlantis entwickelt. Als neues Element kommen aber zu ihnen die Trionychiden hinzu, in denen wir ebensogut nordische Einwanderer sehen müssen, wie in den Rhinocerotiden. Die Trionychiden, die durch *Trionyx* selbst vertreten sind, beginnen in Nordamerika schon im Senon, in Europa im Mitteleozän, und zwar hier mit der ebenerwähnten Gattung, die besonders im Oligozän zahlreiche Arten aufzuweisen hat. Im Süden können sie sich auf keinen Fall entwickelt haben, fehlen sie doch in der ganzen neotropischen Region wie in Australien und auf Madagaskar vollständig. Gerade das letztere ist sehr wesentlich, spricht es doch ganz besonders gegen die Möglichkeit einer äthiopischen Heimat. Die durch *Cyclanorbis* vertretenen Emydinen sind zwar fossil nicht früher bekannt als aus dem Miozän, müssen sich aber eng an die Trionychinen anschließen. Immerhin wäre hier ein ähnlicher Entwicklungsgang denkbar, wie wir ihn oben bei *Atelodus* andeuteten, Einwanderung der Vorfahren in vormiozäner Zeit, Entwicklung in Afrika im Miozän, im Pliozän Ausbreitung nach Indien. Während aber auch bei dieser Gruppe keine Ausbreitung nach Madagaskar möglich gewesen ist, schließt sich nach Dacqué (50) die lebende madagassische *Podocnemis* als Tochterart an die Miozänart der gleichen Gattung in Ägypten an. Wie manche andere faunistische Beziehung weist dies darauf hin, daß die Insel bis dahin noch mit Afrika zusammenhing.

Im ganzen ist die Miozänfauna Ägyptens noch sehr dürftig bekannt. Einigermaßen ergänzt wird unsere Kenntnis durch die Funde am Ostufer des Viktoriasees in Britisch-Ostafrika (20, 21, 53). Hier finden wir von Proboscidiern ein *Dinotherium*. Dieses bestätigt den schon früher gezogenen Schluß, daß die Dinotheriden ebenso wie die Mastodonten bereits in Afrika ausgebildet und fertig entwickelt nach Europa gelangt sein müßten. Dazu kommen die schon von Ägypten her bekannten

Rhinocerotiden und Anthrakotheriden, unter den Schildkröten die nordischen Trionychiden und die schon lange äthiopischen Podocnemiden und Testudiniden, unter den Fischen der ebenfalls äthiopische Lungenfisch *Protopterus*. Dagegen haben sich noch keine Reste z. B. von den Viverriden finden lassen, die auch auf alle Fälle im Miozän schon Afrika erreicht haben müssen, da sie sonst nicht in der madagassischen Fauna eine solche Rolle spielen könnten, wie sie dies tatsächlich tun.

Wir kommen nun zu der pliozänen Fauna des Natrontales (12, 81, 84, 99), die besonders in ihren Säugetieren einen noch ausgeprägter nordischen Charakter besitzt. Die alten äthiopischen Elemente treten vollständig zurück, ja sie fehlen vielleicht sogar ganz. Nur bei zweien kämen überhaupt denkbare Beziehungen zu der alten Fauna in Frage. Das sind einmal die Primaten und dann die Proboscidier. Die ersten sind durch den Semnopitheciden *Libypithecus* und eine zweite, noch unbestimmte Gattung dieser Familie vertreten (92). Diese schließen sich aber aufs engste an die Fauna der südeuropäischen und west- und südasiatischen Gebiete an, so daß wir sie unbedenklich als nordische Einwanderer ansehen können, wie das wohl überhaupt von der Mehrzahl aller lebenden afrikanischen Affen gelten wird. Stehen doch diese in so engen Beziehungen sowohl zu in Indien lebenden wie zu hier oder in der paläarktischen Region fossil gefundenen Formen, daß ein genetischer Zusammenhang angenommen werden muß. Natürlich werden sich die Catarrhinen auch in Afrika seit dem Oligozän weiter entwickelt haben, aber keine lebende Gruppe läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit auf einen solchen rein äthiopischen Seitenzweig zurückführen, es müßten denn gerade die Meerkatzen der *Cercocebus*- und *Cercopithecus*-Gruppe sein, die man allein außerhalb des äthiopischen Afrika noch nicht gefunden hat.

Die Rüsseltiere vertritt eine unbestimmte Art von *Mastodon*. Hier läßt sich also nicht entscheiden, ob es sich um einen Überlebenden der alttertiären Tierwelt des Festlandes handelt oder um ein Glied der paläarktischen Fauna. Möglich sind an sich beide Fälle. Die anderen Huftiere zeigen dagegen die engsten Beziehungen zu Europa und sind sicher paläarktischen Ursprungs. Die Perissodaktylen sind durch ein *Hipparion* vertreten, also durch eine Gattung, die für das pliozäne südpaläarktische Gebiet ganz besonders bezeichnend war. Ziemlich zahlreich finden wir Artiodaktylen. Von Boviden ist zunächst ein *Hippotragus* vertreten, der als Unterart eng an eine europäische Pliozänart anzuschließen ist. Die ganze, heute auf die äthiopische Region beschränkte Gattung lebte damals von Deutschland und dem ganzen Mittelmeergebiete bis nach Indien ostwärts. Daran schließt sich eine Tragelaphinengattung, die noch nicht näher bestimmt ist. Auch die Tragelaphinen sind heute ganz vorwiegend äthiopisch mit einer einzigen indischen Gattung *Boselaphus* (*Portax*). Im Pliozän gehörten sie dagegen ebenfalls der Mediterranfauna an und erstreckten sich von hier bis nach

China ostwärts. Man könnte ja nun vermuten, daß sich die Antilopen in Afrika entwickelt hätten, wo sie heute zweifellos am meisten entwickelt sind, und von hier später nach Europa und Asien vorgedrungen wären (75). Aber einmal treten sie mit den Hippotraginen bereits im Obermiozän Europas fossil auf, müßten also schon über die mitteltertiäre Landbrücke mit den Rüsseltieren und Affen nach Norden gelangt sein. Das wäre an sich natürlich möglich. Dagegen spricht aber, daß wir wohl im Norden in den primitiven Cerviden und Traguliden des Miozän und Oligozän Tierformen kennen, von denen sich die Boviden herleiten lassen, daß solche aber im Süden vollkommen fehlen, wie hier überhaupt Artiodaktylen in älteren als pliozänen Schichten noch nicht gefunden worden sind, abgesehen von den obenerwähnten Anthrakotheriden und Anoplotheriden, die als Vorfahren der selenodonten Wiederkäuer nicht in Frage kommen können. So müssen wir unbedingt die Boviden des Natrontales als pliozäne Einwanderer von Vorderasien her ansehen.

Das gleiche gilt auch von den Giraffiden, deren Heimat Döderlein (75) ebenfalls in Afrika zu sehen geneigt war. Sie sind im Natrontale durch *Libytherium* vertreten, das sich eng an Gattungen vom Mittelmeergebiete bis nach Indien hin anschließt. Gerade die Verbreitung der neun bisher fossil bekannten Giraffengattungen ist sehr bezeichnend und beweist, daß sich im Pliozän eine ziemlich gleichmäßige Säugetierfauna nicht bloß über Südeuropa, Westasien und Indien, sondern wahrscheinlich auch über ganz Afrika ausbreitete, hat man doch in dessen tropischen Teilen z. B. das ursprünglich nur als mediterran bekannte *Helladotherium* wiedergefunden. Die ältesten Formen dieser Familie nun gehören dem indischen Obermiozän an (*Progiraffa*, *Giraffokeryx*), und da diese gleichzeitig die Brücke nach den holarktischen Paläomerycinen schlagen, so kann man nicht wohl daran zweifeln, daß auch bei dieser Seitenlinie des Artiodaktylenstammes die Ausbreitung vom Norden nach dem Süden zu erfolgt ist.

Noch sicherer gilt dies von den auch in der Natrontalfauna vertretenen Cameliden. Diese können sich ja nur in Nordamerika entwickelt haben, von wo *Procamelus* im Miozän Asien erreicht hat. Hier mag sich aus ihm die Gattung *Camelus* entwickelt haben (40), die dann im Unterpliozän anfing, in Afrika einzuwandern. Auch die durch *Sus* selbst vertretenen Schweine schließen sich an nordische Formen aus dem Oligozän und Eozän an, so daß auch nur im paläarktischen Gebiete ihre Heimat gesucht werden kann. Höchstens bei den Hippopotamiden (93) könnte man Zweifel über ihr eigentliches Ursprungsgebiet hegen. Sie sind heute ausschließlich äthiopisch, im Pliozän und Quartär aber auch madagassisch, indisch (bis Sumatra und Java) und europäisch. Ganz sicher schließen sie sich an die Suitherien an und gehören damit einer im Grunde nordischen Huftiergruppe an. Deshalb könnten sie sich natürlich trotzdem in Afrika entwickelt haben, um so mehr, als die meist als

ihre Stammform betrachteten Anthrakotheriden seit dem Oligozän in Afrika heimisch waren. Die Frage nach der Heimat von *Hippopotamus* läßt sich hiernach jedenfalls mit Sicherheit noch nicht entscheiden. Auf alle Fälle scheidet wohl Europa dafür aus, da wir sonst mehr Zwischenformen zu kennen erwarten müßten. Die Wahl kann nur zwischen Südasien und Afrika schwanken. Auch wenn aber die Flußpferde in Afrika heimisch waren, können wir sie doch noch nicht als äthiopisches Element betrachten. Ihr Vorhandensein im pliozänen Nil gibt dessen Fauna keinesfalls ein südliches Gepräge.

Durchaus nordischen Charakter haben auch die im Natrontale gefundenen Raubtiere (92). *Lutra* ist eine in Europa bis zum Obermiozän zurückreichende Gattung, die Lutrinen sind sogar aus dem Untermiozän bekannt, während die ganze Familie in zahlreichen Gattungen und Arten bis in das Unteroligozän zurückreicht. Auf der anderen Seite fehlt sie Madagaskar völlig, was unseren Schluß eines nordischen Ursprungs nur bestätigen kann. Ebenso haben nordischen Charakter die Hyäniden, die zwar auch in Europa und Asien erst seit dem Unterpliozän fossil bekannt sind, aber durch Zwischenformen an die in Europa bis zum Unteroligozän zurückreichenden Viverriden angeschlossen werden. Den in der Mitte der Tertiärzeit nach dem Süden gelangten Viverriden, wie wir sie besonders auf Madagaskar antreffen, stehen sie ganz fern. Als drittes Raubtier wird ein *Machairodus* angegeben. Hier reicht schon die Gattung in Europa bis zum Unteroligozän zurück, so daß damit die Einwanderung fast in noch höherem Maße gesichert ist.

Von Nagetieren kennen wir aus dem ägyptischen Pliozän nur eine *Lepus*-Art, leider ohne jede nähere Bestimmung. Auf alle Fälle gehört aber auch sie der pliozänen Einwandererschicht an, sind doch die Leporiden im ganzen im Norden seit dem Unteroligozän fossil bekannt. Ihre Heimat müssen wir nach den uns bekannten Fossilien in Nordamerika suchen, von wo sie sich zunächst nach Asien ausbreiteten. Europa wurde wahrscheinlich ebenso wie Afrika erst im Pliozän erreicht.

An diese Landsäugetiere schließen sich noch zwei marine Formen an, wie nicht anders zu erwarten, von durchaus mediterranem Charakter. Eine gehört zu den Halicoriden, die seit dem Eozän das Mittelmeer bewohnten, die zweite zu der Monachinengattung *Pristiphoca*, die im Pliozän außer im Mittelmeere auch in den westeuropäischen Meeren lebte.

Fassen wir alle diese Tatsachen zusammen, so sehen wir, daß tatsächlich im Pliozän Ägypten derart von nordischen Landtieren überflutet worden war, daß daneben die alten äthiopischen Elemente vollkommen zurücktreten. Unter den Säugetieren ist nicht ein einziges solches mit Sicherheit zu erkennen. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den anderen Wirbeltieren. Unter den Vögeln begegnet uns insbesonders eine *Struthio*-Art. Auch der Strauß war ein Glied der damaligen südaltweltlichen Fauna, gleichwie *Hipparion* oder die Giraffiden, denn man kennt Pliozänarten von ihm ebensowohl aus dem Mittelmeergebiet

und aus Indien. Diese Ausbreitung dürfte aber, wie wir schon oben angeführt haben, von Afrika ausgegangen sein. Die Übereinstimmung in der Verbreitung innerhalb eines bestimmten Zeitraumes braucht durchaus nicht auf die gleichen Ursachen zurückzugehen. Ein nordischer Ursprung der Strauße, den einzelne Forscher, wie Lydekker, anzunehmen geneigt sind, ergibt sich jedenfalls aus dieser Verbreitung allein noch nicht.

Unter den Reptilien setzen *Crocodilus* und *Tomistoma* die alttertiäre Süßwasserfauna des Nilgebietes auch ins Pliozän hinein fort, das gleiche gilt von der Pelomeduside *Sternothaerus*, die ein wirklich altäthiopisches Element darstellt (50). Neben ihr treffen wir ein nordisches in der schon seit dem Miozän in Ägypten heimischen Gattung *Trionyx* und einen noch jüngeren Einwanderer in der Emydine *Ocadia*. Diese ist heute ganz auf Ostasien beschränkt, lebte aber vom Eozän bis zum Miozän auch in Europa. Endlich kommt in den Schichten des Natrontales auch noch eine nicht näher bestimmte Pythonide vor, deren Herkunft sich daher nicht feststellen läßt. Denn während die Bovinen im Süden ihre Hauptentwicklung erfahren haben, müssen sich die Pythoninen im Norden herausgebildet und verzweigt haben. So können wir auch in der Reptilfauna des ägyptischen Pliozän durchaus kein Vorherrschen äthiopischer Formen feststellen. Auch hier sind diese schon stark durch nordische Einwanderer in den Hintergrund gedrängt. Auch die Pelomedusiden verschwinden mit dem Pliozän aus der Nilfauna.

Dagegen ist ein typisch äthiopisches Element die Welsgattung *Synodontis*, die zu der heute auf die neotropische, äthiopische und orientalische Region beschränkten Unterfamilie der Doradinen gehört. Diese haben sich offenbar in der Südatlantis entwickelt und waren darum über alle afrikanischen Binnengewässer verbreitet. Ein engerer Zusammenhang des Nilgebietes mit dem innerafrikanischen Systeme ist damit noch nicht bewiesen. Auffällig könnte ja erscheinen, daß wir diese Gattung erst im Pliozän fossil antreffen. Man könnte die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß *Synodontis* doch erst später aus dem Süden eingewandert sei, vielleicht in Zusammenhang mit der Abfangung des unteren Bahr el Abiad, die dann schon im Unterpliozän erfolgt sein müßte. Aber das Fehlen der Doradinen in den älteren Schichten kann mindestens ebenso wahrscheinlich auf Zufälligkeiten in der fossilen Erhaltung beruhen. Ebenso wie die Bagrinen können auch die Doradinen im alttertiären Nil gelebt haben und erst nachträglich wieder aus dessen Fauna verschwunden sein.

Ein ebenfalls altäthiopisches Element in der Fauna des Natrontales bildet der *Protopterus* (94), der sich ebenfalls nach dem Pliozän ganz aus Unterägypten zurückgezogen hat. Die Süßwasserfischfauna hatte also in Ägypten entschieden äthiopischen Charakter, soweit sie uns Reste hinterlassen hat. Aber es handelt sich eben nur um zwei Gattungen und neben diesen hat es doch entschieden noch eine Menge anderer

Formen gegeben. Solange wir von diesen nicht wenigstens eine größere Anzahl kennen, kann man auf den »äthiopischen« Charakter der damaligen Nilfauna keine sicheren Schlüsse aufbauen. Der neben den beiden genannten Gattungen vorkommende Sparide *Dentex* muß als ein mariner Einwanderer aus dem Mittelmeer angesehen werden. Schon im Obereozän Italiens kennen wir mehrere fossile Arten von ihm.

Auch die Wirbellosen der Natrontalschichten weisen keinen äthiopischen Charakter auf. Sie sind fast durchweg marin oder höchstens brackisch. Von letzteren hat STROMER (95) die Schnecken *Hydrobia*, *Potamides* und *Melania* und den Muschelkrebs *Cypris* erwähnt. Es sind also tatsächlich nur *Sternothaerus* und *Protopterus*, die die altägyptische Fauna im Pliozännil vertreten; daran schließen sich allenfalls als sicher seit dem Tertiär afrikanisch, aber von Norden herstammend, *Tomistoma*, *Crocodilus*, *Trionyx* und vielleicht *Hippopotamus* an; von allgemein äthiopischem Charakter der Schichten kann also keine Rede sein.

Sehr spärlich sind fossile Reste im Quartär Ägyptens vertreten. Bezeichnenderweise sind es durchweg nordische Formen, die uns da entgegentreten. Die äthiopischen Protopteriden, Doradinen, Pelomedusiden, aber auch *Ocadia*, *Tomistoma*, *Struthio* sind verschwunden. Die Pliozänfauna setzt sich fort in *Hippopotamus* und *Trionyx*. Dazu kommen einige neue Formen. Die Boviden sind nur durch *Bubalus* vertreten, dessen indische Beziehungen ihn deutlich als von Südasien herstammenden Einwanderer erkennen lassen; die Giraffiden durch *Giraffa* selbst, die schon im Unterpliozän vom Mittelmeergebiete bis Südchina lebte. An Stelle von *Mastodon* tritt uns die moderne Gattung *Elephas* entgegen, deren Heimat mit aller nur denkbaren Sicherheit in Indien ermittelt worden ist, wo sie schon im Unterpliozän sich über *Stegodon* aus *Mastodon* entwickelt hat. An Stelle des Hasen tritt uns das Kaninchen (*Oryctolagus*) fossil entgegen, das europäische Beziehungen aufzuweisen hat. Von besonderem Interesse sind schließlich zwei Welse. Während die Siluriden vom Eozän bis zum Pliozän durchweg Gruppen mit südlicher Verbreitung angehörten, haben wir nunmehr Formen vor uns, die ebenso entschieden auf eine nordische Heimat hinweisen. *Clarias* tritt zuerst im Unterpliozän von Indien auf und hat sich über die äthiopische und orientalische Region weit verbreitet, nur im ehemals äthiopischen Teile des Mittelmeergebietes sonst noch heimisch. Seine ganze Unterfamilie zeigt ähnliche Verbreitung, hat aber auch Australien erreicht, was besonders beweist, daß diese Clariinen von Asien ausgegangen sein müssen. *Bagrus* gehört zwar zu einer Unterfamilie, die schon im Alttertiär im Süden heimisch war, wie wir oben gesehen haben, die aber zugleich auch im Norden gelebt hat. Das beweisen einmal fossile Reste, dann aber auch die Verbreitung vieler Gattungen. *Bagrus* selbst steht indischen Gattungen nahe und ist daher wohl sicher von Indien her nach Afrika eingewandert, ebenso wie der verwandte, jetzt rein tropisch-

äthiopische *Chrysichthys*, dem auch eine fossile Art im indischen Unterpliozän angehört.

Wir haben nun gesehen, wie die altäthiopische Fauna seit dem Obereozän allmählich immer mehr mit nordischen Formen durchsetzt wurde, besonders entschieden im Pliozän und Quartär, und wie die alte Fauna dabei mehr und mehr zurückgedrängt wurde. Nun erübrigt sich nur noch ein ganz kurzer Blick auf die heutige Fauna des ägyptischen Nil zu werfen, um an der Hand des bisher Ausgeführten ihre Wurzeln festzustellen. Unter den aquatischen Säugetieren ist das Flußpferd heute aus dem unteren Ägypten ganz verschwunden. Es ging ebenso auf paläarktische Einwanderer zurück wie *Lutra*. Die Landsäugetierwelt Ägyptens hat noch ausgeprägter nordischen Charakter. Nur die Hyracoiden sind mit *Procavia* und die Stachelschweine mit *Hystrix* als letzte Überbleibsel der altäthiopischen Fauna bis in die Gegenwart erhalten geblieben, aber auch nur mit einer einzigen Art. Bei diesen Tieren hat sich also der im Jungtertiär beginnende Prozeß der Zurückdrängung äthiopischer Formen bis in die Gegenwart fortgesetzt.

Unter den Reptilien ist *Crocodilus* offenbar seit dem Eozän ein ständiger Bewohner der ägyptischen Gewässer gewesen. Unter den Schildkröten gilt das gleiche für *Trionyx* seit dem Miozän. *Testudo* hat zwar schon vortertiär Afrika erreicht, die heutigen Bewohner Ägyptens sind aber nach ihren Beziehungen als junge Einwanderer anzusehen. Die Pelomedusiden sind heute im Sinaigebiete durch eine Art von *Pelomedusa* vertreten. Da diese Gattung schon im Unteroligozän in Ägypten lebte, könnte man an eine Reliktenverbreitung denken. Dem steht aber einmal der Umstand entgegen, daß die Gattung aus dem Miozän und Pliozän nicht bekannt ist, ganz besonders aber die Tatsache, daß es sich nicht um eine besondere Art handelt, sondern um die über die ganze äthiopische Region und selbst über Madagaskar verbreitete *P. galeata*. Das Alter dieser Art können wir unmöglich so weit zurückdatieren. Es ist darum wahrscheinlicher, anzunehmen, daß die Pelomedusen erst nachträglich wieder nach Nordostägypten vorgedrungen sind, daß sie, dem Nilgebiete im Jungtertiär zeitweilig fremd geworden, erst im Quartär wieder einwanderten, als der Sudan in das Nilgebiet einbezogen wurde, und daß der nach Suez zu fließende Nil ihnen dann den Weg nach der Sinaihalbinsel wies.

Unter den Schlangen Ägyptens bilden ein entschieden äthiopisches Element besonders die Glauconiiden, die ihrer Verbreitung nach nur in der Südatlantis heimisch gewesen sein können. Sie mögen ebenso alte Bewohner des Nillandes sein wie die Boinen. Sonst sind meist nordische Gruppen vertreten, wie die Viperiden, Erycinen, die meisten Colubrinen, Elapinen u. a. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Eidechsen, bei denen wir leider durch keine fossilen Reste in unseren Schlüssen gestützt werden, bei denen wir aber nach ihrer Verbreitung doch deutlich nordische Familien wie die Lacertiden und Varaniden

von südlichen wie den Amphisbäniden und Chamäleontiden unterscheiden können.

Wichtiger sind für unsere Frage die Süßwasserfische, mit denen sich besonders BOULENGER (48, 49) und PELLEGRIN (64, 65, 66, 67) befaßt haben: nach letzterem (66) gehört der Nil, abgesehen von den abessinischen Gebieten und dem Viktoriasee, seiner Fischfauna nach der mesopotamischen subäquatorialen Unterregion an, die alle großen Flüsse nördlich vom Äquator umfaßt. Unter den im Nil jetzt heimischen Fischfamilien müssen viele als spezielle Einwanderer aus dem Meere betrachtet werden, wie die Tetrodontiden, Gobiiden, Serraniden, Anguilliden (39). Andere sind sicher nordische Einwanderer, die von Westasien oder Indien her gegen Afrika vorgedrungen sind. Hierher gehören die Mastacembeliden und Cypriniden, von den Siluriden die Clariinen und wenige Bagrinen, sowie einige Cyprinodontinen, wie *Fundulus*. Alle diese Formen sind als seit dem Pliozän eingewandert anzusehen.

Eine ganze Reihe von Familien gehört der alten äthiopischen Fauna an. Von diesen neun Familien finden sich aber sechs nicht im unteren Nil, die Mormyriden bis Oberägypten, die Polypteriden und Characiniden bis Nubien, die Lepidosireniden und Osteoglossiden bis Chartum und die Cromeriiden nur im Weißen Nil. Von diesen Familien haben, wie wir sahen, nur zwei in Ägypten fossile Reste aufzuweisen, die Polypteriden im Obereozän, die Lepidosireniden im Oligozän und Pliozän. Bei den ersteren ist also ein Durchhalten der Familie in der Nilfauna bis in die Gegenwart durchaus nicht gesichert. Es läßt sich nach den fossilen Resten durchaus nichts gegen die Annahme einwenden, daß die Polypteriden im isolierten Urnilgebiete durch die Neueinwanderer verdrängt wurden und erst wieder etwas an Boden gewannen, als die an diesen Fischen reichen innerafrikanischen Gewässer mit dem Nil in Verbindung traten. Auch bei *Protopterus* ist diese Annahme einer Zurückdrängung seit dem Pliozän glaubhaft, fehlt dieser doch im Urnilgebiete noch heute vollständig. Diese beiden fossil vertretenen Familien sprechen also nicht gegen unsere anfangs vertretene Annahme. Bei den anderen vier Familien ist aber erst recht eine spätere, quartäre Einwanderung wahrscheinlich.

Bis in den Unternil kommen nur drei Familien, die wir als äthiopisch bezeichnen können. Von diesen sind die formenreichen Cichliden fossil aus Ägypten nicht bekannt. Da sie in Afrika vom Mittelmeer her eingewandert sein müssen, kommen sie doch in dessen oberer Kreide vor, so liegt die Annahme nahe, daß sie auch im Urnil heimisch waren. Aber die heutigen Nilchromiden können doch nicht auf so alte Formen zurückgehen, gehören sie doch der äthiopisch-madagassischen Gattung *Tilapia* an, meist sogar äthiopischen Arten, so daß auch bei dieser Familie eine quartäre Einwanderung höchst wahrscheinlich ist. Das gleiche gilt von den Cyprinodontiden. Von den Siluriden endlich sind die äthiopischen Doradinen wieder aus der ägyptischen Nilfauna verschwunden,

ebenso von den Bagrinen die ihr im Eozän angehörigen Formen, so daß es zweifelhaft ist, ob wir überhaupt eine im Nil lebende Gattung dieser Unterfamilie als äthiopisch bezeichnen können.

Die Fischfauna widerspricht also unter voller Berücksichtigung der fossilen Formen ganz gewiß nicht unserer Annahme, daß der Urnil zunächst von äthiopischen Formen bewohnt war, die dann durch paläarktische und indische Formen zurückgedrängt wurden, bis im Quartär das äthiopische Element durch die Einbeziehung des Sudannils eine neue Verstärkung erfuhr. Von einer »völlig einwandfreien Widerlegung« unserer Ansichten durch die fossilen Funde (98, S. 400) kann nicht im geringsten die Rede sein, eher schon von einer ganzen Reihe von wertvollen Bestätigungen.

Auch bei den Mollusken können wir keinen Widerspruch zu unseren Ansichten erkennen. Kobelt gibt im ganzen 113 Arten aus Ägypten an. Darunter sind nur 11 als sicher äthiopisch anzusehen, möglicherweise noch dazu die drei Arten der Landschnecke *Succinea* und eine der Ferrusacide *Coelostele*, die zwar auch vom Norden herstammen muß, aber wahrscheinlich schon im Mesozoikum nach Afrika gelangt ist (37, S. 28). Die sicher äthiopischen Formen gehören alle der Nilfauna an. Es sind dies unter den Muscheln die Ätheriide *Aetheria*, die Muteliden *Mutela*, *Spatha* und *Eupera*, von Deckelschnecken die Ampullariden *Ampullaria*, *Cleopatra* und *Lanistes*. Von diesen sieben Gattungen waren drei im ägyptischen Oligozän, je eine im Eozän und Senon vertreten. Das ist ganz natürlich, da wir in diesen Formationen andere als äthiopische Formen im Nil nicht wohl erwarten können. Im Pliozän erfolgte dann die Überschwemmung mit nordischen Formen von Syrien her. Ob die äthiopischen Formen damals noch weiter zurückgedrängt wurden als gegenwärtig und dann wieder im Quartär vorstießen, läßt sich auf Grund der Fossilfunde überhaupt nicht entscheiden. Nach der Analogie der Fischfauna ist es jedenfalls nicht unwahrscheinlich. Besonders bei *Aetheria* ist es übrigens noch gar nicht ausgemacht, ob selbst ihre Familie dem alttertiären Nil angehört hat.

So können wir auch auf Grund der paläontologischen Daten an der Annahme festhalten, daß das heutige Nilgebiet aus drei verschiedenen Elementen zusammengeschweißt worden ist. Das eine umfaßte den Nil etwa von Chartum abwärts, den tertiären Urnil. Das abessinische Gebiet gehörte einem erythräischen Flußsysteme an, der größte Teil des Weißen Nils dem Urscharisystem. In dem letzteren Gebiet haben wir das eigentliche Entwicklungszentrum der typisch äthiopischen Süßwasserfauna zu sehen, die sich hier, ungestört durch fremde Einflüsse, weiter entwickeln konnte und auch seit dem Pliozän nur verhältnismäßig wenige nordische Elemente in sich aufnahm. Im Urnilgebiete machte sich der paläarktische Einfluß früher und stärker geltend und drängte den äthiopischen weit zurück. Die Verbindung mit dem Weißen Nil gestattete aber weiteren äthiopischen Formen, sich stromabwärts auszubreiten.

Am stärksten wurde das erythräische Gebiet beeinflußt, dem z. B. die Polypteriden fehlen, während die Mormyriden, Characiniden und Cichliden sehr spärlich vertreten sind, die Cypriniden dagegen sehr reich (49). Die späte Abfangung dieses Gebietes durch den Nil und die größere Schwierigkeit für die äthiopische Fauna, sich stromaufwärts auszubreiten, haben es verhindert, daß hier bis heute eine wesentliche Faunenmischung eintrat. Die spärlichen hier vorkommenden äthiopischen Formen, wie z. B. auch die Lepidosireniden, Siluriden, Kneriiden, Cyprinodontiden sind eher als Überbleibsel der alttertiären Fauna anzusehen. Diese wesentliche Verschiedenheit zwischen den abessinischen Gewässern und den ägyptischen und erst recht dem Sudannil spricht entschieden gegen die Annahme von Tristram (100), Gregory (51) und Kobelt (56, S. 99; 57), nach der der obere Nil einstmals ostwärts von Abessinien nach dem Roten Meere hin abgeflossen sein soll.

So zeigt uns diese Übersicht über die Paläogeographie des Nillandes in den letztvergangenen Perioden, wie weder die stratigraphische Geologie noch die Morphologie, weder die Paläontologie noch die Biogeographie allein die sichere Grundlage für paläogeographische Feststellungen geben kann, sondern wie es der Zusammenarbeit aller dieser Wissensgebiete bedarf, um in den verschiedenen Fragen zur Klarheit zu kommen. Jede einzelne Lösungsmethode läßt zahlreiche Probleme unbestimmbar, ja sie verleitet oft direkt zu Trugschlüssen, die erst bei vergleichender Anwendung der anderen Methoden als solche erkannt werden. Deshalb müssen auch diese Methoden in ihrer Bedeutung voll gewürdigt werden, und es geht nicht an, eine als nebensächlich ganz beiseite zu schieben, wie das wohl gelegentlich geschieht, sei es, daß die Biogeographen die geologischen und paläontologischen Feststellungen nicht genügend beachten, sei es, was in neuerer Zeit besonders festzustellen ist, daß die Geologen die Folgerungen und Forderungen der Biogeographen bei ihren Rekonstruktionen nicht mit berücksichtigen.