

Biogeographie auf „neuen“ Wegen

Ergebnisse der Paläogeographie und ihre Bedeutung für die Verbreitung von Pflanzen und Tieren

Von Erich Th en i u s

Paläontologisches Institut der Universität Wien

Vortrag, gehalten am 28. April 1976

Z u s a m m e n f a s s u n g : Die Erforschung der gegenwärtigen Verbreitung von Pflanzen und Tieren ist seit langem ein Anliegen der Biogeographie. In zahlreichen Fällen ist das Verbreitungsbild durch heute wirksame ökologische und topographische Faktoren nicht hinreichend zu erklären — es ist historisch bedingt. Besonders deutlich wird dies bei disjunkten Verbreitungsarealen.

Neue Befunde der Erdwissenschaften (Geophysik, Ozeanographie, Geologie, Sedimentologie und Paläontologie) haben in den letzten eineinhalb Jahrzehnten zu wesentlichen Ergebnissen auf dem Gebiet der Paläogeographie und der Stammesgeschichte geführt, die für die Biogeographie von

grundsätzlicher Bedeutung sind. Nicht zuletzt kommt den neuen Befunden der Paläobiogeographie und der Paläoklimatologie besondere Wichtigkeit zu.

Einleitung

Die Biogeographie befaßt sich mit der räumlichen Verbreitung der Pflanzen und Tiere. Ihre Aufgabe besteht nicht nur in der möglichst vollständigen Erfassung der einzelnen Arten und der Registrierung ihres Verbreitungsbildes (deskriptive Biogeographie mit der Chorologie oder Arealkunde), sondern auch in der Erforschung der Ursachen, die zum jeweiligen Verbreitungsbild geführt haben (ökologische bzw. historische Biogeographie) sowie in der biogeographischen Gliederung des Festlandes und der Meere.

Sie wird ergänzt durch die angewandte Biogeographie, die etwa für Fragen der Verbreitung von Parasiten und ihrer Wirtstiere sowie für die Domestikationsforschung von Bedeutung ist.

Die Großgliederung in tiergeographische Regionen geht auf die Zoologen P. L. SCLATER (1858) und A. R. WALLACE (1860) zurück. Sie beruht vornehmlich auf der Verbreitung von Wirbeltieren (Säugetiere, Vögel und Reptilien). Sie ist im Prinzip auch heute noch gültig, obwohl sie seither modifiziert und in Einzelheiten geändert wurde. Allerdings erfolgt die Bewertung und Abgrenzung

durch die einzelnen Zoogeographen nicht einheitlich. Man unterscheidet gegenwärtig meist folgende zoogeographische Regionen (vgl. K. P. SCHMIDT 1954 und P. MÜLLER 1974): Holarktis (mit Nearktis und Paläarktis als Subregionen), Paläotropis (mit Äthiopis und Orientalis), Neogaea mit der Neotropis und die Notogaea (mit der Australis und der Ozeanis [einschl. der Antarktis]), die meist durch Übergangsgebiete miteinander verbunden sind. Ein Vergleich mit den pflanzengeographischen Regionen, wie sie etwa F. FIRBAS (1962) auf Grund der Spermatophyten gibt, zeigt gewisse Unterschiede, indem Südafrika (Capensis) und die Antarktis (Archinotis) als eigene Regionen ausgewiesen werden und die Paläotropis auf Kosten der australischen Region auch Neuguinea, Neukaledonien und Neuseeland umfaßt. Diese Differenzen sind im wesentlichen durch die unterschiedlichen Ausbreitungsmöglichkeiten bedingt.

Das gegenwärtige Verbreitungsbild vieler Arten läßt sich durch die derzeit wirksamen ökologischen und topographischen Faktoren allein nicht hinreichend erklären, es ist zweifellos historisch bedingt. Besonders aufschlußreich sind sog. disjunkte, also nicht zusammenhängende Verbreitungsareale, die auch gegenwärtig zu den am meisten diskutierten Problemen der Biogeographie gehören.

Die Biogeographie war während der deskriptiven Periode der Biologie äußerst aktuell. Sie ver-

lor jedoch mit dem Aufkommen der experimentellen Biologie stark an Bedeutung. Dazu kam noch, daß zahlreiche von den Biogeographen entwickelte Vorstellungen (z. B. Landbrücken, Kontinentalverschiebung) von den Geophysikern als völlig unrealistisch abgelehnt wurden. Erst in jüngster Zeit erlebt die Biogeographie wieder einen Aufschwung, an dem die Erdwissenschaften maßgeblich beteiligt sind. Neue Befunde der Geowissenschaften (Geophysik, Ozeanographie, Geologie und Paläontologie) haben zu überraschenden Erkenntnissen auf dem Gebiet der Paläogeographie und damit indirekt zu einer Renaissance der Biogeographie geführt.

Die hauptsächlich in den letzten zwei Jahrzehnten erzielten Ergebnisse der Erdwissenschaften sind zweifellos nicht so spektakulär wie die der Raumfahrt mit den Mondlandungen, doch sind sie für die Erdgeschichte von ähnlich revolutionärer Bedeutung wie diese für die Geschichte unseres Planetensystems.

Diese Ergebnisse sind den Untersuchungen der Ozeane zu verdanken, die bekanntlich mehr als 70 % der Erdoberfläche ausmachen. Gänzlich neue Befunde der Geophysik mit dem Paläomagnetismus und der Seismik haben gezeigt, daß die Erdkruste im Laufe der Erdgeschichte ein äußerst wechselvolles Geschehen erfahren hat, das im Prinzip die von Alfred WEGENER bereits 1912 vertretenen Vorstellungen von der Kontinental-

verschiebung bestätigt (vgl. WEGENER 1929). Die Lage der Kontinente und Ozeane war in der Vorzeit keineswegs konstant, auch ihre Form unterlag einem ständigen Wechsel. Allerdings weichen die heutigen Vorstellungen über die Ursachen, den Modus und den zeitlichen Ablauf gänzlich oder teilweise stark von der Kontinentalverschiebungstheorie von WEGENER ab. Eine Fülle von Daten und Befunden, die in zahllosen Einzelarbeiten in den verschiedensten Fachzeitschriften verstreut sind, sind meist nur dem Fachmann bekannt und zugänglich. Hier sollen sie in gedrängter Form und soweit sie für die Biogeographie wichtig erscheinen, dargestellt werden. Es ist demnach nicht beabsichtigt, eine Übersicht über die paläogeographische Entwicklung (der Meere) in chronologischer Folge zu geben, wie dies vor fast 70 Jahren der Wiener Geologe Franz TOULA an dieser Stelle getan hat (TOULA 1908).

Abgesehen von der Paläogeographie samt ihren Teildisziplinen, wie Paläogeographie (i. e. S.), Paläoklimatologie und Paläobiogeographie, sind noch folgende Voraussetzungen für eine entsprechende Auswertung biogeographischer Befunde notwendig.

1. Kenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen untereinander. Besonders bei disjunkten Verbreitungsgebieten ist es wichtig, ob es sich entweder um identische Arten (z. B. Löwe [*Panthera leo*] in Afrika und in Indien [Gir-Reservat]) handelt oder um höhere taxonomische

Einheiten (z. B. Gattungen, Familien, Ordnungen), deren monophyletische Entstehung gesichert ist. Fälle von Ähnlichkeit oder Übereinstimmung durch parallele oder konvergente Entwicklung müssen ausgeschlossen werden (z. B. Kolibris in der Neuen und Nektarvögel in der Alten Welt oder Leguane und Agamen als Gegenstücke unter den Reptilien als Beispiele für Konvergenzerscheinungen).

2. Kenntnis der Verbreitungsmöglichkeiten. Diese sind meist von Gruppe zu Gruppe verschieden, weshalb biogeographische Befunde im obigen Sinn nur von jenen Formen oder Gruppen ausgewertet werden sollten, deren aktive und passive Verbreitung begrenzt ist. Als Landformen sind primäre Süßwasserfische, Amphibien, Süßwassermuscheln, Regenwürmer, manche Süßwasserkrebse (z. B. Conchostraca, Bathynellaceen), Tausendfüßer (Myriapoda), Stummelfüßer (Onychophora) und Landsäugetiere (mit Ausnahme driftfähiger Formen, wie Kleinsäuger, Primaten und Raubtiere) verwendbar. Für diese Organismen bilden bereits Meeresstraßen unüberwindliche Hindernisse. Demgegenüber sind die meisten Insekten (Pterygota) und Landpflanzen, flugfähige Vögel, Landschnecken, viele Spinnenartige (Arachnida), Reptilien, sekundäre Süßwasserfische und Süßwasserkrabben weitgehend ungeeignet, wie etwa die Besiedlung ozeanischer Inseln (z. B. Hawaii, Galapagos-Inseln) dokumentiert. Bei den genann-

ten Gruppen spielt, abgesehen von der aktiven Verbreitung, die passive Verbreitung (z. B. Drift, Transport durch Vögel) eine große Rolle.

Bei marinen Organismen ist es ähnlich. Während Plankton- und pelagiale Formen meist weit verbreitet und oft nur durch Klimazonen in ihrer Ausbreitung beschränkt werden, sind die Ausbreitungsmöglichkeiten bei Benthosformen viel beschränkter. Sie sind vom Vorkommen und der Dauer planktonischer Larvenstadien abhängig. Letzteres kann wenige Stunden bis zu Wochen andauern. Mit Hilfe von Meeresströmungen kann dadurch eine rasche und weite Ausbreitung stattfinden. Je geringer jedoch die aktive oder passive Ausbreitungsmöglichkeit, desto besser sind sie für die Charakterisierung biogeographischer Provinzen geeignet.

Disjunkte Verbreitungsareale von Pflanzen und Tieren und ihre Problematik

Wie bereits oben angedeutet, kommt disjunkten Verbreitungsarealen von Tieren und auch Pflanzen eine besondere Bedeutung zu. Echt disjunkte Verbreitungsgebiete sind gegenwärtig von zahlreichen Organismen bekannt. Da man zwischen Disjunktionen von Arten, Gattungen, Familien usw. unterscheiden muß, bildet die Kenntnis der genealogischen oder (bluts-)verwandschaftlichen Beziehungen die Voraussetzung, wie die folgenden

Beispiele belegen sollen. Damit ist die enge Verflechtung der Biogeographie mit der Evolutionsforschung aufgezeigt. Ohne entsprechende Kenntnis der stammesgeschichtlichen Entwicklung sind Befunde disjunkter Verbreitungsareale wertlos. In diesem Rahmen können nur die wichtigsten Disjunktionen berücksichtigt werden.

Zahlreiche Gebirgstiere und -pflanzen sind gegenwärtig disjunkt verbreitet (z. B. Gemse, Steinbock, Silberwurz und Edelweiß). Sie waren während der Kaltzeiten der letzten Eiszeit, dem Pleistozän, in den Felssteppen und Tundren Mitteleuropas heimisch, wie Fossilfunde dokumentieren. Erst mit dem Zurückweichen der Gletscher in den Alpen bzw. des skandinavischen Inlandeisschildes durch die Erwärmung des Klimas im Spät- und Postglazial ziehen sich die genannten Arten auf ihre heutigen Verbreitungsgebiete (z. B. Pyrenäen, Alpen, Kaukasus) zurück. Die Silberwurz (*Dryas octopetala*) ist gegenwärtig außerdem noch in Nordengland und in Skandinavien heimisch und bildet ein Beispiel für eine boreo-alpine Disjunktion.

Auch die pontische Alpenrose (*Rhododendron ponticum*) ist disjunkt verbreitet (Kleinasien und Iberische Halbinsel). Verwandte Formen waren während der Warmzeiten der letzten Eiszeit auch in Mitteleuropa heimisch. Erst die pleistozänen Kaltzeiten trennten das ursprünglich einheitliche Verbreitungsgebiet.

Die bisherigen Beispiele bezogen sich ausschließlich auf Arten, also auf natürliche Fortpflanzungsgemeinschaften. An Hand der folgenden Beispiele sollen höhere taxonomische Einheiten berücksichtigt werden. Die Alpenrosen (Gattung *Rhododendron*) sind heute in Eurasien und in Teilen von Nordamerika (*Rb. maximum*) heimisch. Das gleiche gilt für zahlreiche weitere Pflanzengattungen (z. B. *Liquidambar*, *Quercus*, *Carya*, *Juglans*; vgl. WALTER 1970). Ähnliches ist von vielen Tiergattungen bekannt, wie etwa *Panthera*, *Ovis*, *Bison*, *Vulpes*, *Martes*, *Cervus* und *Alces*, um nur einige zu nennen. Die Liste ließe sich beliebig vermehren (s. THENIUS 1972). Die einzelnen Genera sind durch verschiedene Arten in der Alten und Neuen Welt vertreten.

Für andere Tier- und Pflanzengruppen gilt die Disjunktion nur für die (Unter-)Familie, indem die getrennten Areale von verschiedenen Formen besiedelt werden, denen Gattungsrang zukommt. Zu den bekanntesten Beispielen zählen die Kamelartigen (Camelidae), die Riesensalamander (Cryptobranchidae) und die Sumpfyzypressengewächse (Taxodiaceen). Die genannten Familien sind gegenwärtig durch verschiedene Gattungen in der Neuen Welt (*Lama*, *Cryptobranchus* bzw. *Taxodium*, *Sequoia* und *Sequoiadendron*) und in Asien (*Camelus*, *Andrias* [= *Megalobatrachus*] bzw. *Metasequoia* und *Glyptostrobus*) heimisch. Arten von *Andrias* waren zur Tertiärzeit, solche von *Camelus*

im Pleistozän auch in Europa heimisch. Auch die Tapire (Tapiridae) zeigen eine ähnliche Disjunktion (Südostasien, Neotropis), doch wird der südostasiatische Schabrackentapir (*Tapirus indicus*) zur gleichen Gattung gestellt wie die amerikanischen Arten (*T. terrestris* usw.).

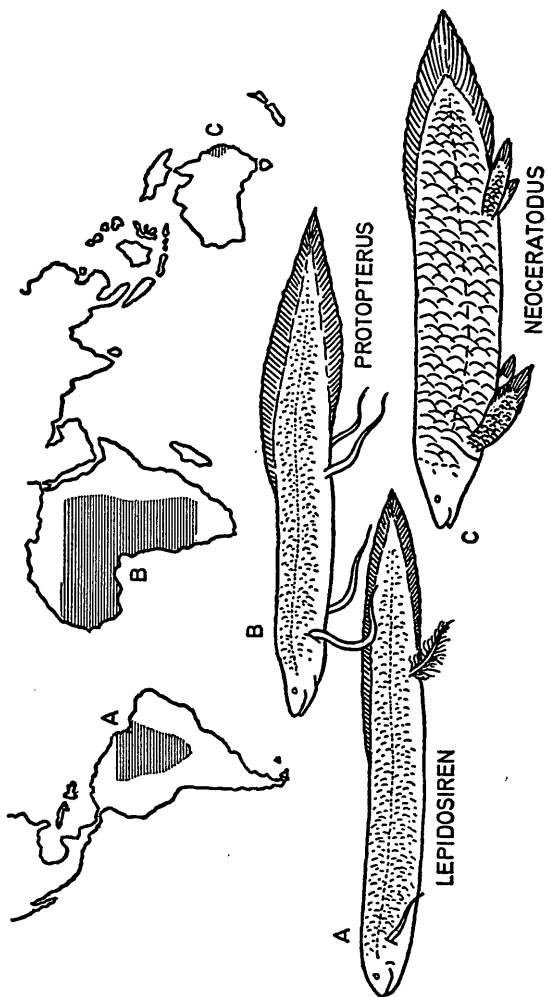
Diese und andere Disjunktionen lassen die engen biogeographischen Beziehungen zwischen den außertropischen Gebieten der nördlichen Hemisphäre erkennen. Sie führten zur Vereinigung von Paläarktis und Nearktis zur Holarktis durch A. HEILPRIN.

Weitere Disjunktionen beziehen sich auf Afrika und Südasien (z. B. Elefanten, Nashörner, Menschenaffen, Nashornvögel, Pfaue), die zusammen mit anderen Formen die nahen tiergeographischen Beziehungen zwischen der äthiopischen und orientalischen Subregion belegen und damit auch den Begriff Paläotropis rechtfertigen. Auf Grund der näheren faunistischen Beziehungen der Holarktis und Paläotropis untereinander und der isolierten Stellung der Neogaea und Notogaea, werden die beiden erstgenannten Regionen auch als Arctogaea zusammengefaßt. Mit dieser Zusammenfassung dürfte die Gleichwertigkeit der erwähnten zoogeographischen Kategorien aufgezeigt sein.

Die bisher erwähnten Disjunktionen auf dem Gattungs- und Familienniveau lassen sich durch die (vorübergehende) Existenz der Beringbrücke

zur Tertiär- bzw. Quartärzeit und der Panama-brücke im Quartär sowie durch eine auch für Urwaldformen gangbare Landverbindung zwischen Nordostafrika und Südwestasien erklären. Die Beringbrücke bestand fast die ganze Tertiärzeit hindurch. Während des Pleistozäns war sie infolge eustatischer Meeresspiegelschwankungen zu den Warmzeiten überflutet, ähnlich wie gegenwärtig. Die Panamabrücke entstand im ausgedehnten Tertiär. Nordostafrika und Westasien waren im älteren Jungtertiär (Miozän) landfest miteinander verbunden. Der Wüstengürtel lag damals weiter nördlich.

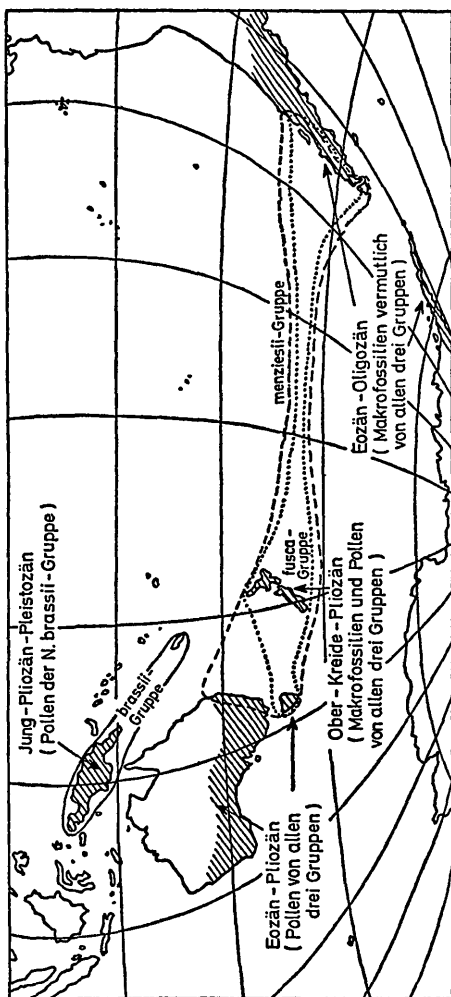
Nun einige weitere Disjunktionen auf dem (Unter-)Familienniveau, wie sie von Südamerika und Afrika bekannt sind. Zu diesen gehören etwa die Pipidae unter den Amphibien (Krallenfrösche [*Xenopus*] in Afrika, Wabenkröten [*Pipa*] in Südamerika), die Lungenfische (Lepidosirenidae mit *Protopterus* in Afrika und *Lepidosiren* in Südamerika; s. Abb. 1), die Knochenzüngler (Osteoglossidae mit *Heterotis* [= *Clupisudis*] einerseits, *Arapaima* und *Pantodon* andererseits) und die Salm-ler (Characoidea mit den afrikanischen Hydrocynidae und den neotropischen Characidae) als primäre Süßwasserfische (vgl. KEAST 1973). Auch Angehörige der Unterfamilie Benhaminae (Acanthodrilidae) unter den Oligochaeten sind aus der neotropischen Region und Afrika nachgewiesen (OMODEO 1963).



Bevor eine Erklärung dieser Disjunktionen versucht sei, noch ein anderes Verbreitungsbild, das die Biogeographen seit langem beschäftigt, nämlich die sog. AS-Gruppen und damit das Problem der transantarktischen Verbreitung. Die AS-Gruppen sind nämlich in Australien und Südamerika heimisch.

Auch hier stellvertretend für weitere nur eine kleine Auswahl. Die Gattung *Nothofagus* (Südbuche) ist heute mit ungefähr 50 Arten in Neuguinea, Australien, Neuseeland und im südlichen Südamerika (Chile) verbreitet (Abb. 2). Innerhalb von *Nothofagus* stehen die australisch-neuseeländischen Formen (*menziesii*- und *fusca*-Gruppe) näher als jenen aus Neuguinea (*brassii*-Gruppe). Ähnliche Verbreitungsbilder zeigen die Araucarien und die Podocarpaceen als Koniferen, die Proteaceen als Angiospermen sowie die Beuteltiere (Abb. 3) und verschiedene Gruppen von Insekten (z. B. Peloriidiidae, Chironomidae [Podonominae]) und Süßwasserkrebschen (Bathynellaceen) (s. THENIUS 1975). Für die Chironomiden (Zuckmücken) kommt L. BRUNDIN (1967) auf Grund seiner Untersuchungen nach dem Hennig'schen Prinzip der Schwestergruppen zu dem Ergebnis, daß die

Abb. 1: Die gegenwärtige Verbreitung der Lungenfische. Beachte Übereinstimmung von *Protopterus* (Afrika) und *Lepidosiren* (Südamerika) gegenüber *Neoceratodus* (Australien). Nach KEAST (1973), umgezeichnet.



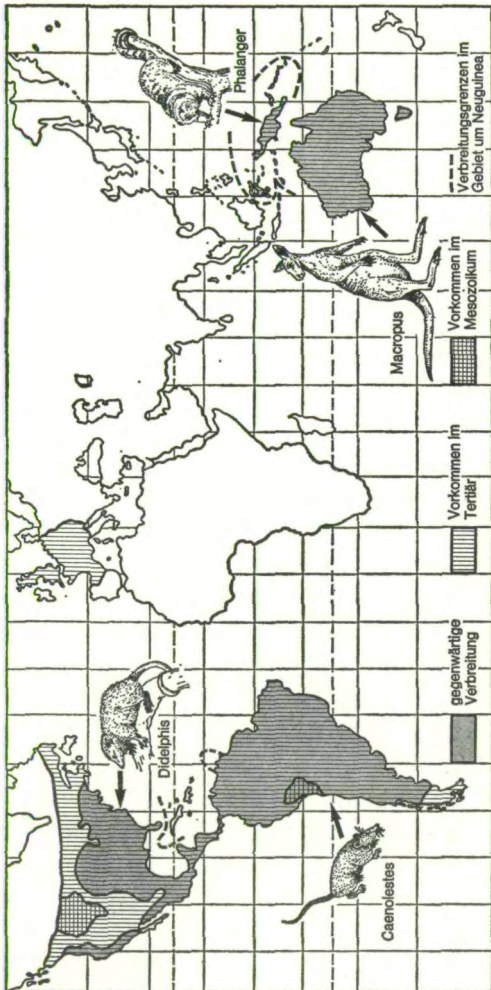
verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den australischen und südamerikanischen Formen enger sind, als jene zwischen Afrika und Südamerika. Nach G. G. SIMPSON (1948) lassen sich sämtliche Beuteltiere der australischen Region und von Celebes auf neuweltliche Formen aus der Verwandtschaft der Beutelrattenartigen (Didelphidae) zurückführen. Zur Diskussion steht lediglich der Wanderweg (Südostasien- oder Antarktis-Route?).

Eine Lösung dieser und der oberwähnten biogeographischen Probleme bieten die neuen paläogeographische Erkenntnisse an.

Neue Befunde für die Kontinentalverschiebung

Diese neuen Erkenntnisse sind der erdwissenschaftlichen Untersuchung der Ozeane zu verdanken. Sie beruhen z. T. auf der erst während oder nach dem 2. Weltkrieg entwickelten Technologie (z. B. Protonen-Magnetometer für paläomagnetische Messungen, Seismographen zur genauen Feststellung der Tiefe von Bebenzentren, Tiefseetauchboote zur Erforschung des Meeresgrundes und schließlich Tiefseebohrschiffe, wie die „Glomar Challenger“, die in Meerestiefen bis zu 6000 m Tiefseebohrungen im Meeresboden durchführen kann). Diese Untersuchungen führten zu

Abb. 2: Die gegenwärtige und einstige Verbreitung der Südbuchen (*Nothofagus*). Nach MÜLLER (1974), ergänzt umgezeichnet.



einem völligen Umdenken der Geophysiker. Anlaß zu diesem Umschwung war der sog. Paläomagnetismus (vgl. RUNCORN 1970). Als fossiler oder remanenter Magnetismus wird der in Gesteinen an Hand eingeregelter Eisenmineralien (z. B. Magnetit in vulkanischen, Hämatit in Sedimentgesteinen) nachweisbare Magnetismus bezeichnet, der von seiner Entstehung bis zur Gegenwart stabil geblieben ist — sofern das Gestein nicht eine Aufwärmung über den Curie-Punkt (jene Temperatur, unterhalb welcher der Ferromagnetismus eines Eisenminerals beibehalten wird) erfahren hat. Die an Hand von gleichartigen Gesteinsproben aus verschiedenen Kontinenten (z. B. Europa, Vorderindien, Nordamerika) berechnete Pollage zeigte keine Übereinstimmung. Auch die seither für die Vorzeit berechneten „Polwanderwege“ für die einzelnen Kontinente — die ebenso gut durch eine Verschiebung der Erdkruste vorgetäuscht sein können — stimmten nicht überein. Dies bedeutet, daß — unter der Voraussetzung, das geomagnetische Feld war immer ein geozentrisches, \pm parallel zur Rotationsachse der Erde angeordnetes Dipolfeld — die Lage der einzelnen Kontinente zueinander während der Vorzeit nicht konstant war, d. h., daß eine Art Kontinentalverschiebung stattgefunden haben muß.

Abb. 3: Die gegenwärtige und einstige Verbreitung der Beuteltiere. Nach THENIUS 1972.

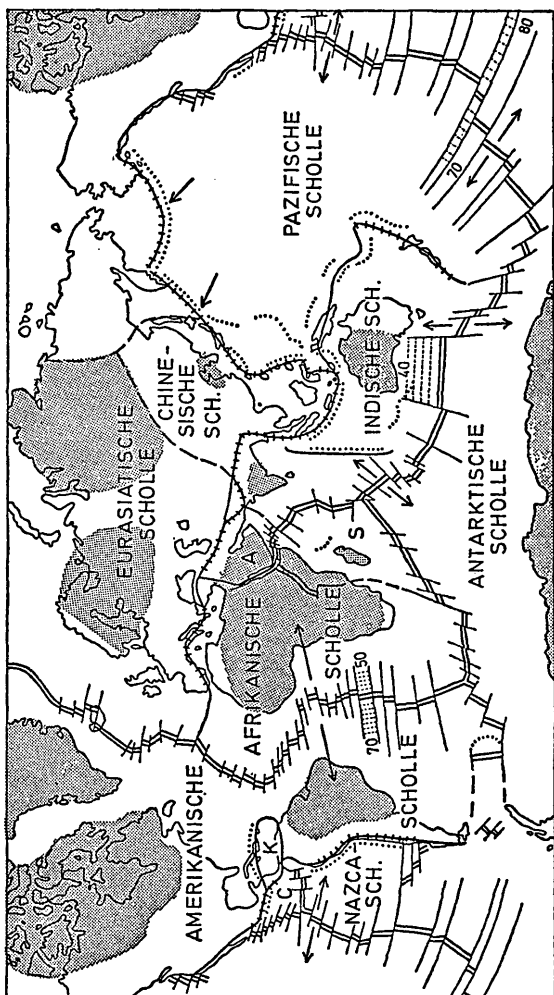
Die an dieser „Beweisführung“ verschiedentlich geübte Kritik läßt die paläomagnetischen Daten jedoch nur mit Vorbehalt als Indizien für eine Kontinentalverschiebung gelten.

Die seitherigen Befunde, die unabhängig voneinander gewonnen wurden, bestätigen jedoch nicht nur die Kontinentalverschiebung, sondern liefern noch zahlreiche weitere Daten über Art und Verlauf dieser „Drift“. Die ozeanographischen Untersuchungen, an denen Geophysiker, Ozeanographen, Geologen, Sedimentologen und Paläontologen beteiligt sind, zeigten nämlich, daß mittelozeanische Rücken für sämtliche Ozeane typisch sind. Im Atlantik war bereits in den zwanziger Jahren der mittelatlantische Rücken durch das deutsche Forschungsschiff „Meteor“ nachgewiesen worden, der ein submarines Gebirge mit einem zentralen Graben („rift-valley“) darstellt. Diese zentralen Gräben der mittelozeanischen Rücken bilden ein zusammenhängendes, weltumspannendes System, das durch die abweichenden Laufzeitgeschwindigkeiten seismischer Wellen und durch die aktive Bebenstätigkeit charakterisiert ist. Die seismische Aktivität, der hohe Wärmefluß und die im Vergleich zum übrigen Ozeanboden geringe Schwere weisen darauf hin, daß im „rift-valley“ der mittelozeanischen Rücken Material aus dem Erdmantel aufsteigt. Die zentralen Gräben bilden riesige Dehnungsfugen der Erdkruste (Lithosphäre), die

nicht nur zu einem Wachsen des Ozeanbodens führen, sondern gleichzeitig zu einer Kontinentalverschiebung (s. HALLAM 1973). Amerikanisch-französische Tauchfahrten im Bereich des zentralen Grabens des mittelatlantischen Rückens bei den Azoren haben dies u. a. durch tiefe Schluchten und durch den Nachweis von submariner Kissenlava („pillow lava“) bestätigt.

Diese Feststellungen werden durch sog. magnetische Anomalien gestützt. Sie haben zu dem erstmals von H. HESS im Jahre 1960 formulierten „sea-floor spreading“-Konzept geführt, was soviel wie Meeresbodenverbreiterung bedeutet (s. DIETZ 1961). Dieses „ocean-floor spreading“ entspricht einem horizontalen Wachstum des Ozeanbodens, das auch durch paläontologische Untersuchungen über das Alter der Meeresbodenablagerungen bestätigt wird. Die Sedimente der Ozeane werden nämlich von den Kontinentalrändern zu den mittelozeanischen Rücken immer jünger. Damit stehen auch die bereits erwähnten magnetischen Anomalien in Einklang (Abb. 4).

Diese magnetischen Anomalien, die von den Meßgeräten in Streifenform zweiseitig symmetrisch von den mittelozeanischen Rücken registriert werden können, beruhen auf wiederholten Umpolungen des erdmagnetischen Feldes, die sich dank des remanenten Magnetismus (s. o.) bis heute erhalten haben. Die magnetischen Anomalien entstehen



durch das Auseinanderweichen des Ozeanbodens. Dank absoluter Datierungsmethoden mit Hilfe radioaktiver Elemente kann man heute diese magnetischen Anomalien auch altersmäßig einstufen. Damit konnten erstmalig exakte Angaben über die Ausdehnungsrate der einzelnen Ozeane gewonnen werden, die zwischen zwei und acht Zentimeter pro Jahr und Rücken schwankt, indem die größten Werte für den Pazifik, die geringsten für den Atlantik festgestellt wurden. Die Ausdehnungsrate ist jedoch nicht konstant, wie die Magnetostratigraphie belegt. In wenigen Jahren konnten eine geomagnetische Zeitskala für die jüngsten 70 Millionen Jahre mit mehr als 170 Feldumkehrungen (die kurzdauernden werden als sog. „events“ bezeichnet) geschaffen werden, die seither noch weiter in die Vorzeit ausgebaut wurde.

Mit dem „sea-floor spreading“-Konzept war vor allem ein Problem verknüpft. Eine ständige

Abb. 4: „Sea-floor spreading“ und Plattentektonik (Schema). Die durch Blattverschiebungen versetzten mittel-ozeanischen Rücken mit den zentralen Gräben als Dehnungsfugen der Lithosphäre und ihre Gliederung in Großschollen. Tiefseegräben bzw. Gebirgsketten als Subduktions- bzw. Einengungszonen. A = Arabische Scholle, C = Cocos-Scholle, K = Karibische Scholle, S = Somalische Scholle. Pfeile = Bewegungsrichtungen der Schollen, Zahlen = Jahrmillionen (Ausdehnungswerte der Ozeane nach magnetischen Anomalien). Nach LE PICHON (1968) und MORGAN (1971) verändert und ergänzt umgezeichnet.

Verbreiterung des Ozeanbodens würde eine Expansion der Erde bedeuten, sofern dieser nicht wieder verschwindet. Nach ozeanographischen und seismischen Untersuchungen verschwindet Ozeanboden tatsächlich und zwar im Bereich von Tiefseegräben, wie sie gegenwärtig am Rand von Kontinenten (z. B. Peru-Chile-Graben), von Inselbögen (z. B. Aläutengraben) oder in den Ozeanen selbst (z. B. Tonga-Kermadec-Graben) auftreten. Der spezifisch schwerere Ozeanboden sinkt im Bereich dieser Tiefseegräben schräg ab, um in größerer Tiefe wieder aufgeschmolzen zu werden. Diese Vorstellung von der sog. Subduktion wird durch seismische Befunde gestützt, indem in derartigen seismisch aktiven Zonen (sog. Benioff-Zonen) die Bebenherde von wenigen Kilometern bis in eine Tiefe von 700 km registriert werden können.

Die durch die Bohrtätigkeit der „Glomar Challenger“ seit dem Jahr 1968 im Rahmen des Joides-Tiefseebohrprogrammes in sämtlichen Weltmeeren gewonnenen Bohrkerne der Meeressedimente lassen sich durch Mikrofossilien (Planktonforaminiferen, Radiolarien und Nannoplankton) altersmäßig einstufen und mit der Magnetostratigraphie abgleichen. Die unabhängig voneinander gewonnenen paläomagnetischen und paläontologischen Befunde zeigen, daß kein Ozeanboden älter als Jura ist und sich die heutigen Ozeane (Atlantik, Indik, Pazifik) erst im Laufe des Jura

bzw. der Kreidezeit zu bilden begannen. Dies bedeutet zugleich, daß die präjurassische Geschichte von Ozeanen und Kontinenten nicht durch ozeanographische Methoden rekonstruierbar ist, sondern nur mit Hilfe der bis dahin üblichen geologisch-paläontologischen Befunde an Gesteinen der Kontinente. Diese zeigen, daß Lage und Gestalt der Kontinente auch im Präkambrium und Paläozoikum ähnlichen Veränderungen unterworfen waren und daß es einst nicht nur einen Proto-Pazifik und einen Proto-Atlantik gab, sondern auch noch weitere „Ur“-Ozeane.

Der Verlauf der mittelozeanischen Rücken wird durch Blattverschiebungen, also horizontale Verschiebungen („transform faults“), die quer zu den Rücken verlaufen, wiederholt gestört. Derartige Blattverschiebungen haben in Verbindung mit dem „sea-floor spreading“-Konzept von der schwereren ozeanischen und der leichteren kontinentalen Kruste im Jahre 1967 zum „plate tectonics“-Konzept von McKENZIE & PARKER geführt, nachdem bereits 1965 J. Tuzo WILSON erstmalig den Begriff Platten („plates“) im heutigen Sinn gebrauchte. Nach diesem Konzept besteht die Lithosphäre aus mehreren Platten, die sowohl Kontinente als auch Ozeanböden umfassen können und die durch gegenseitige Verschiebung zu Gebirgsbildungen und zur Entstehung von vulkanischen Inselbögen führen.

Der Gondwana-Kontinent und sein „Zerfall“ als Lösung mancher biogeographischer Probleme

Die einstige direkte Verbindung heute getrennter Kontinente wird durch weitere ozeanographische Befunde bestätigt. War für A. WEGENER und seine Vorläufer, wie etwa Antonio SNIDER-PELLEGRINI, die weitgehende Übereinstimmung der Atlantikküsten Südamerikas und Afrikas mitbestimmend, so haben ozeanographische Untersuchungen gezeigt, daß der „fit“ der Kontinente im Bereich der Kontinentalsockelränder noch größer ist als in der heutigen Küstenlinie. Diese Paßform gilt nicht nur für Afrika und Südamerika, wo es lediglich an drei Stellen (Niger- und Kongomündung bzw. im Bereich des Walfischrückens vor Südwestafrika) zu geringfügigen und zweifellos nachträglich entstandenen Überschneidungen kommt, sondern auch für Nordamerika und Westafrika samt Europa, sofern man geringfügige Veränderungen (z. B. Drehung der Iberischen Halbinsel entgegen dem Uhrzeigersinn) annimmt (BULLARD, EVERETT & SMITH 1965; SMITH & HALLAM 1970) oder für die Ostantarktis und Südastralien (SPROLL & DIETZ 1969).

Zu diesen Feststellungen kommen noch eine Unzahl geologisch-petrographischer Befunde sowie paläobiogeographische Daten. Erstere beziehen sich nicht nur auf die gesteinsmäßige Übereinstimmung

heute durch Ozeane getrennter Kontinentalgebiete, sondern auch auf deren tektonische Strukturen und auf die im Bereich des einstigen Südkontinentes nachgewiesenen Spuren ausgedehnter Inlandsvereisungen. Gemeinsamkeiten im geologischen Bau und der fossilen Flora (sog. *Glossopteris*-Flora) waren bereits 1885 für den Wiener Geologen Eduard SUESS ausschlaggebend, den Begriff Gondwanakontinent für einen einstigen Südkontinent zu prägen, der Südamerika, Afrika, Madagaskar und Vorderindien umfaßt haben soll. E. SUESS nahm allerdings heute längst versunkene Landbrücken zwischen den einzelnen Landmassen an.

Durch die oben erwähnten Befunde kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß einst ein einheitlicher Südkontinent existierte. Dieser Gondwanakontinent umfaßte Südamerika, Afrika, Madagaskar, Vorderindien, Australien und die Antarktika. Allerdings besteht über die Position Madagaskars und Vorderindiens innerhalb des Gondwanakontinentes sowie des antarkto-australischen Kontinentes zum afro-südamerikanischen Kontinent noch keine Einhelligkeit. Dieser Gondwana-Kontinent existierte im Jung-Paläozoikum und zur Trias-Zeit. Er bildete damals mit dem einstigen Nordkontinent (Laurasia) die Pangaea (Abb. 5), die meist als Ur-Kontinent bezeichnet wird, eine irreführende Bezeichnung, da die Pangaea nur ein vorübergehendes Stadium bildete. Die Pangaea entstand im Zuge der variszischen



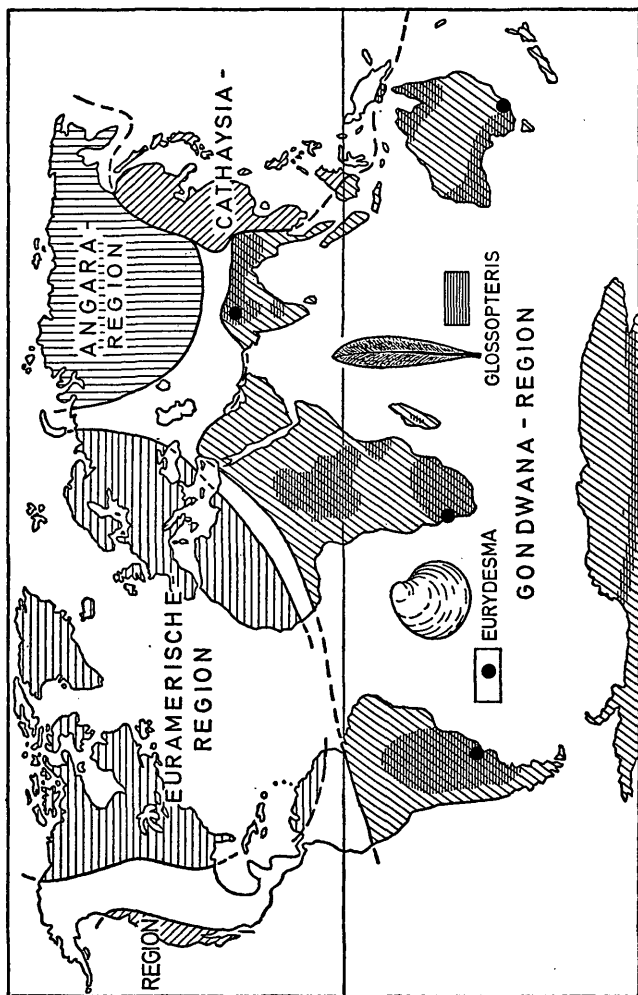
Abb. 5: Die Pangaea (Gondwana und Laurasia) an der Perm-Trias-Wende. Rekonstruktion nach dem „fit“ der Kontinentalsockelränder, Übereinstimmung tektonischer Strukturen, einstigen Geosynklinalen und Vereisungsspuren. Position von Madagaskar und Vorderindien hypothetisch, jene von Antarkto-Australien zu Afro-Südamerika nicht ganz gesichert. Nach BULLARD & al. (1965) und SMITH & HALLAM (1970) kombiniert und umgezeichnet.

Gebirgsbildung im Ober-Karbon. Sie wurde nach dem heutigen Stand unserer Kenntnis spätestens im Jura durch die Tethys in einen Nord- und

Südkontinent getrennt und zerfiel seither in die heutigen Kontinente, wobei Vorderindien als einstiger Teil des Gondwanakontinentes an Laurasia herandrifftete und somit ein Teil Asiens wurde.

Bevor jedoch der „Zerfall“ des Gondwanakontinentes besprochen sei, noch ein Hinweis auf einen von VALENTINE & MOORES (1970) vermuteten Zusammenhang zwischen der Zahl der Kontinente und der Diversität von marinen Benthosfaunen. Die beiden Autoren begründen ihre Auffassung mit der deutlichen Parallele zwischen Paläogeographie und Zahl der Familien von benthonischen Meeresorganismen. Die Kurve zeigt zur Perm- und Triaszeit, als die Pangaea existierte, einen deutlichen Tiefpunkt. Selbst wenn diesem Vergleich manche Mängel anhaften, so ist doch ein gewisser Zusammenhang nicht zu übersehen, der mit der durch räumliche Trennung (Separation) bedingten Artenbildung bei benthonischen Meeresorganismen ebenso erklärt werden kann, wie es nach B. KURTÉN (1969) auch für die terrestrischen mesozoischen Reptil- und die känozoischen Säugetierfaunen anzunehmen ist.

Wie bereits im vorigen Abschnitt angedeutet, waren für A. SNIDER-PELLEGRINI, E. SUESS und A. WEGENER auch paläontologische Kriterien für ihre Vorstellungen entscheidend. Der wichtigste Befund kam zweifellos von der Pflanzengeographie des Ober-Karbon und Unter-Perm. Bereits frühzeitig erkannte man die damaligen



pflanzengeographischen Regionen. Während für den einstigen Südkontinent (einschließlich Vorderindien) die sog. *Glossopteris*-Flora (benannt nach einer kennzeichnenden und häufigen Farnsamergattung) charakterisiert ist, sind für Europa und das östliche Nordamerika die euramerische, für Zentralasien die Angara- (alter Name für Sibirien) und für Südostasien sowie Teile des westlichen Nordamerika die Cathaysia-Flora (benannt nach China) typisch (s. PLUMSTEAD 1973; Abb. 6). Eine Deutung der heute disjunkten Areale dieser Floren stößt ohne Annahme einer Kontinentalverschiebung auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Wie man heute weiß, ist diese floristische Gliederung im wesentlichen auf klimatologisch bedingte Unterschiede zurückzuführen. Die euramerische und auch die Cathaysia-Flora entsprechen der damaligen tropischen Zone, während die Angara-Flora in der nördlichen, die *Glossopteris*-Flora in der südlichen gemäßigten Zone liegen. Dies wird u. a. durch das Vorkommen von Jahresringen an den Baumgewächsen der *Glossopteris*-Flora bewiesen. Diese fehlen den Bäumen der euramerischen

Abb. 6: Floren-Regionen und marine Kaltwasserfaunen (mit *Eurydesma*) im Jung-Paläozoikum (O-Karbon — U-Perm). *Glossopteris*-Flora und *Eurydesma*-Fauna. Disjunktes Verbreitungsbild der *Glossopteris*-Flora nur durch seitherige Kontinental„drift“ verständlich. Nach PLUMSTEAD (1973), verändert und ergänzt umgezeichnet.

Flora ebenso wie ruhende Stadien in Form von Knospen. Anzeichen, die zusammen mit der Stammbürtigkeit für tropische Bedingungen sprechen.

Auch die damaligen epikontinentalen Marinfauen des Gondwana-Kontinentes mit der Muschel *Eurydesma*, einer Kaltwasserfauna, bestätigen die Ergebnisse der Paläobotanik. Weitere Argumente für einen einheitlichen Südkontinent zur Perm- und Triaszeit liefern die Reptilien. *Mesosaurus*, eine aquatische Reptilgattung, ist bisher nur aus dem U-Perm von Südafrika und Südbrasilien nachgewiesen. *Lystrosaurus*, eine Gattung aus der älteren Triaszeit, ist in z. T. identischen Arten aus Südafrika, der Antarktika und Vorderindien nachgewiesen (COLBERT 1974). Auch die Begleitfauna zeigt große Übereinstimmung.

Alle diese Befunde — zu denen auch noch der Verlauf der jungpaläozoischen Samfrau-Geosynklinale kommt, die sich nach DU TOIT (1937) in Form aufgefalteter Gebirge von Argentinien über das Kapland bis nach Ostaustralien verfolgen läßt — dokumentieren die einst landfeste Einheit des Gondwanakontinentes. Für den Paläogeographen und Biogeographen ist jedoch der Zeitpunkt der Trennung der einzelnen Kontinentalschollen wesentlich. Paläobiogeographisch fundierte Angaben lassen sich für die Trennung von Südamerika und Afrika und damit zugleich für die Entstehung des Südatlantiks machen.

Aus der jüngsten Jura- und der ältesten Kreidezeit konnte K. KRÖMMELBEIN (1966) erstmals aus Erdölbohrungen weitgehend übereinstimmende Abfolgen mit nichtmarinen Ostracodenfaunen mit z. T. identischen Arten aus Nordostbrasilien (Reconcavo-Graben, Prov. Sergipe) und aus Gabun in Westafrika nachweisen. Diese, durch seitherige Untersuchungen auch für Angola bestätigten Ergebnisse durch Mikrofossilien dokumentieren, daß noch zur älteren Kreidezeit („Wealden“) ein Brackwasserbecken existierte, das Teile Nordostbrasilien und Westafrikas bedeckte. Südamerika und Afrika bildeten damals noch eine zusammenhängende Landmasse. Über diesem nichtmarinen Wealden liegen in den heutigen Küstenbecken Nordostbrasilien und Westafrikas marine Ablagerungen der jüngeren Unter-Kreide (Ober-Apt und Alb), welche die vom Süden her vordringende marine Transgression belegen. Wie jedoch REYMENT & TAIT (1972) an Hand der (marinen) Ammonitenfaunen zeigen konnten, bestand damals noch keine direkte Meeresverbindung zu der vom Norden her bis in den Golf von Guinea reichenden Meeresbucht. Die Ammonitenfaunen weichen voneinander ab (Vascoceratiden im Süden, Selwynoceras-Assoziation im Norden). Sie gehören zwei verschiedenen Faunenprovinzen an. Erst in der älteren Ober-Kreide (jüngeres Unter-Turon) kam es nach REYMENT & TAIT zur ersten durchlaufenden Meeresverbindung zwischen dem nördlichen und

südlichen „Südatlantik“. Erst ab diesem Zeitpunkt sollte man von einem Südatlantik sprechen. In Übereinstimmung mit diesen Befunden steht auch der Nachweis, daß die ältesten Meeresbodensedimente im Südatlantik zur Oberkreidezeit abgelagert wurden. Ältere marine Sedimente sind — wie erwähnt — Spuren randlicher Transgressionen oder Reste epikontinentaler Meere.

Durch den Nachweis, daß Südamerika und Afrika noch bis in die Ober-Kreidezeit landfest miteinander verbunden waren, wird nicht nur das gegenwärtige Verbreitungsbild der oben erwähnten Tiergruppen (z. B. Characoidea, Lepidosirenidae, Osteoglossidae, Pipidae, Oligochaeten) verständlich, sondern auch der erst in den letzten Jahren gelungene Nachweis einer *Xenopus*-Art aus dem ältesten Tertiär (Paleozän) von Brasilien. Krallenfrösche (Gattung *Xenopus*) sind gegenwärtig nur aus Afrika bekannt. Ihre nächsten rezenten Verwandten sind die Wabenkröten (Gattung *Pipa*) Südamerikas. *Xenopus romeri* aus dem Paleozän Brasiliens steht *X. tropicalis*, einer rezenten westafrikanischen Art, die in einer nahestehenden Form auch aus dem Miozän Marokkos bekannt wurde, nahe. Dies ist wohl nicht so zu erklären, daß *X. romeri* erst im Paleozän von Westafrika per Drift (etwa durch Bauminselfn) nach Südamerika gelangte, sondern eher dadurch, daß die Gattung *Xenopus* bereits zur jüngeren Kreidezeit entstanden war und *X. romeri* nach der Trennung

Afrikas von Südamerika dort verblieb, jedoch seither in Südamerika wieder ausstarb. Ähnliches gilt auch für die Blindwühlen oder Gymnophionen, einer Gruppe schleichenähnlicher, fußloser Amphibien aus dem Paleozän Brasiliens. Auch sie stehen heutigen westafrikanischen Formen (*Geotrypetes*) näher als den neotropischen.

Allerdings harren noch verschiedene biogeographische Probleme einer Lösung, wie etwa die Herkunft der Neuweltaffen (Platyrrhina) und der neuweltlichen Hystricomorpha (= Caviomorpha). Handelt es sich um Parallelbildungen zu den Altweltaffen (Catarrhina) und den „echten“ Hystricomorpha der Alten Welt, indem sie unabhängig von diesen, aus nordamerikanischen Wurzelgruppen hervorgingen, oder sind sie doch gemeinsam mit letzteren aus jeweils einer Wurzelgruppe entstanden? Die ältesten Funde der Platyrrhinen und der Caviomorphen stammen aus dem Deseadense (älteres Oligozän) Südamerikas. Demnach müßten die Stammformen beider spätestens im Jung-Eozän nach Südamerika gelangt sein. Während G. G. SIMPSON und WOOD & PATTERSON (1959) eine Ableitung der Caviomorphen von den Paramyiden und damit eine Herkunft vom Norden annehmen, leiten sie R. LAVOCAT (1969) und R. HOFFSTETTER (1970) von westafrikanischen Nagetieren (Phiomyidae) ab. Letztere Auffassung wird gestützt durch anatomische Gemeinsamkeiten der rezenten altweltlichen Hystricomorphen und

der Caviomorphen, die nur als Spezialhomologien im Sinne von REMANE (= apomorphe Merkmale HENNIG's) gedeutet werden können. Für die Platyrrhinen gilt ähnliches. Hier haben Fossilfunde aus dem Oligozän Nordafrikas in den letzten Jahren die Herkunft der Neuweltaffen von primitiven Altweltaffen aus der Verwandtschaft der Parapitheciden wahrscheinlich gemacht. Die Richtigkeit dieser Annahmen vorausgesetzt, würde bedeuten, daß die Vorfahren der Caviomorphen und Platyrrhinen spätestens vor 40 bis 45 Millionen Jahren per Drift von Westafrika nach Südamerika gelangt sind. Der Südatlantik hatte damals mehr als ein Drittel seiner Breite, d. h. etwa 1.600 km erreicht. Eine auch für etwas driftfähige Landtiere, wie es Nagetiere und Kleinaffen sind, zweifellos breite Meeresstraße. Nach dem besonderen Verlauf beider Küsten und auf Grund der Tatsache, daß Afrika keine reine Ostdrift, sondern zugleich eine leichte Rotation gegen den Uhrzeigersinn erfahren hat, erscheint die Annahme einer Drift nicht völlig unwahrscheinlich, zumal die damaligen Meeresströmungen von Westafrika gegen Südamerika verliefen und der Minimalabstand 400 bis 500 km betrug.

Abschließend noch einige Bemerkungen zur paläogeographischen Entwicklung der übrigen Kontinentalschollen des Gondwana-Kontinentes und damit zum Problem der AS-Gruppen. Nach marinen Sedimenten war Madagaskar vom afri-

kanischen Festland zumindest seit dem Jura durch eine Meeresstraße getrennt. Einzelne Autoren nehmen eine bereits seit dem Ende des Paläozoikums andauernde Trennung an. Nach paläomagnetischen Daten waren Australien und die Antarktika noch bis in das ältere Tertiär (Eozän) landfest miteinander verbunden (Abb. 7). Da bis damals auch eine Verbindung zwischen Südamerika und der antarktischen Halbinsel — zumindest in Form einer Inselkette — existierte und die Antarktika auch noch nicht unter einer Eismasse begraben war, wie alttertiäre Floren auf der Seymour-Insel, auf den Kerguelen und auf der Antarktika selbst dokumentieren, war eine Ausbreitung von Landtieren von Südamerika über die Antarktika bis nach Australien noch zu einem späteren Zeitpunkt möglich, als ein Faunenaustausch zwischen Südamerika und Afrika. Diese Ergebnisse werden durch ozeanographische Befunde bestätigt, wonach eine zirkumantarktische Meeresströmung erst im jüngeren Alttertiär einsetzt. Allerdings ist hier auch die Drake-Passage zwischen Südamerika und der West-Antarktika als Meeresstraße zu berücksichtigen.

Während der australische Kontinent seit dem Eozän langsam nordwärts „driftete“, wurde die Antarktika gegen Süden in ihre heutige Position verschoben. Durch die erst im jüngeren Känozoikum erfolgte Annäherung Australiens und Neuguineas an Südostasien wird auch die Wallace-

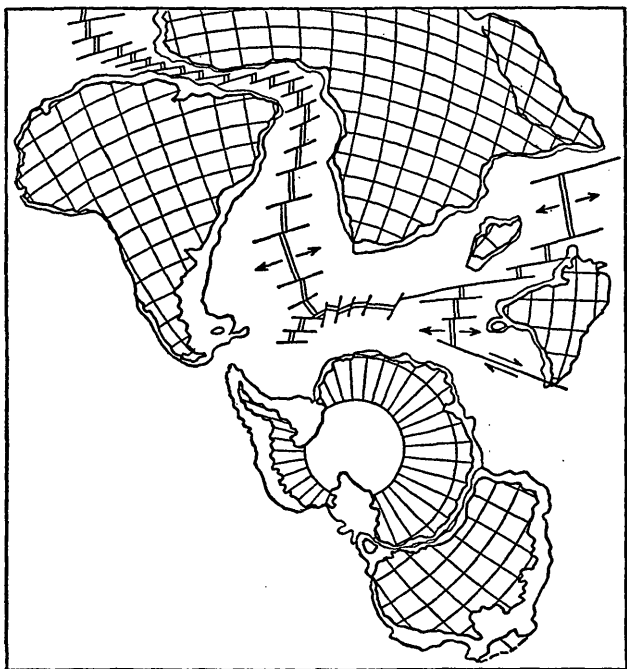


Abb. 7: Die Lage der Südkontinente zur jüngsten Kreidezeit bzw. ältestem Tertiär. = mittelozeanische Rücken, — Blattverschiebungen, Pfeile = Bewegungsrichtung. Nach MCKENZIE & SCLATER (1971) verändert umgezeichnet.

Linie, die für Landsäugetiere eine Grenze ersten Ranges darstellt, verständlich.

Die placentalen Säugetiere Australiens sind erdgeschichtlich junge Einwanderer. (Die Fledertiere als flugfähige Formen sind hier nicht berücksichtig.)

sichtigt.) Es sind ausschließlich Nagetiere (Rodentia), die mit den Muriden als Driftformen von Südostasien nach Neuguinea und von dort nach Australien gelangten (s. THENIUS 1972). Der Dingo, der australische Wildhund, ist zweifellos ein verwilderter Haushund, der mit dem Menschen in prähistorischer Zeit in Australien eingeführt wurde. Die Muriden haben sich in Australien — entsprechend offener ökologischer Nischen — formenreich entwickelt.

Wie eine Analyse der rezenten Beuteltierfauna Neuguineas und der westlich bzw. östlich angrenzenden Inselwelt zeigt, sind es junge Einwanderer bzw. Formen (Peramelidae), für die Neuguinea in Anbetracht der postglazialen Austrocknung des australischen Festlandes ein Rückzugsgebiet darstellt. Dies wird auch durch das disjunkte Vorkommen von Amphibien und verschiedenen Pflanzen im Inneren Australiens und an der Nordostküste bestätigt. Gegen die Herkunft der Beuteltiere von Südostasien spricht nicht nur das völlige Fehlen fossiler Beuteltierfunde in Asien (die beuteltierähnlichen Merkmale der Deltatheriiden aus der Ober-Kreide der Mongolei sind als plesiomorph zu bewerten), sondern auch das Fehlen rezenter Beutler in Südostasien. Wären hier einst Beuteltiere heimisch gewesen, so wären solche als „lebende Fossilien“ zweifellos dort in einzelnen Arten erhalten geblieben.

Jedenfalls ist durch die geschilderte paläogeographische Situation die Antarktisroute wahrscheinlich gemacht und damit zugleich auch das Problem der AS-Gruppen sowie der transantarktischen Verbreitung gelöst. Daß die Wallace-Linie für Pflanzen, Insekten, Landschnecken und auch für viele Vögel keine Verbreitungsschranke darstellt, liegt an den oben bereits diskutierten abweichenden Verbreitungsmöglichkeiten gegenüber Landsäugetieren.

Aber auch manche zoogeographische Eigenheit Madagaskars läßt sich durch die Paläogeographie deuten. Auf Madagaskar sind nämlich einige sonst nur aus Südamerika bekannte Tiergruppen heimisch (z. B. Boinae und Leguane). Ihr Vorkommen auf Madagaskar läßt sich dadurch erklären, daß die Boinae und Leguane erst zur Oberkreidezeit entstanden sind und sich über die Antarktika bis nach Madagaskar ausbreiten konnten. Madagaskar mußte allerdings damals noch landfest mit der Antarktika verbunden gewesen sein.

Aus Zeitmangel kann in diesem Rahmen nicht näher auf die Entwicklung der Tethys und ihrer Faunen eingegangen werden. Es sei hier nur erwähnt, daß mit der Entwicklung des Atlantiks in der Kreidezeit auch der Provinzialismus innerhalb der Tethys unter den Benthosfaunen deutlich wird. So war die Karibik im Neokom noch Teil der mediterranen Provinz, in der Ober-Kreide ist sie bereits eine eigene Faunenprovinz.

Für einige Hinweise bzw. die Überlassung von Diapositiven sei auch an dieser Stelle Herrn Dr. Fred RÜGL, Naturhistorisches Museum Wien, herzlichst gedankt.

Literaturverzeichnis

- BENIOFF, H., 1954: Orogenesis and deep crustal structure: Additional evidence from seismology. — Bull. Geol. Soc. Amer. 85, 385—400, Boulder.
- BRUNDIN, L.: 1967: Transantarctic relationships and their significance as evidenced by Chironomid midges. — Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. (4) 11, 1—472, Stockholm.
- BULLARD, E., J. E. EVERETT & A. G. SMITH, 1965: The fit of the continents around the Atlantic. — Philos. Transact. (A) 258, No. 1088, 41—51, London.
- COLBERT, E. H., 1974: Wandering lands and animals. — London (Hutchinson).
- DIETZ, R. S., 1961: Continent and ocean basin evolution by spreading of the sea floor. — Nature 190, 854—857, London.
- DU TOIT, A., 1937: Our wandering continents. An hypothesis of continental drift. — London (Oliver & Boyd).
- FIRBAS, F., 1962: Pflanzengeographie. — In: STRASBURGER, E. & al.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 28. Auf., Jena (G. Fischer), 653—681.
- HALLAM, A., 1973: A revolution in the Earth Sciences. From continental drift to plate tectonics. — Oxford (Clarendon Press).
- HEILPRIN, A., 1882: On the value of the "Nearktis" as one of the primary zoological regions. — Proc. Acad. natur. Sci. Philadelphia 316—334, Philadelphia.

- HOFFSTETTER, R., 1970: L'histoire biogéographique des marsupiaux et la dichotomie marsupiaux-placentaires. — C. R. Acad. Sci. (D) **271**, 388—391, Paris.
- KEAST, A., 1973: Contemporary biotas and the separation sequence of the Southern continents. — In: TARLING, D. H. & S. K. RUNCORN (eds.): *Implications of Continental-Drift to the Earth Sciences I*, 309—343, London (Acad. Press).
- KRÖMMELBEIN, K., 1966: Probleme des Gondwanalandes. — Zool. Anz. **177**, 1—39, Leipzig.
- KURTÉN, B., 1969: Continental drift and evolution. — Scientific Amer. **220** (3), 54—64, USA.
- LAVOCAT, R., 1969: La systématique des rongeurs hystricomorphes et la dérivée des continents. — C. R. Acad. Sci. (D) **269**, 1496—1497, Paris.
- LE PICHON, X., 1968: Sea-floor spreading and continental drift. — J. Geophys. Res. **73**, 3661—3697, Richmond.
- MCKENZIE, D. P. & R. L. PARKER, 1967: The North Pacific: an example of tectonics on a sphere. — Nature **216**, 1276—1280, London.
- MCKENZIE, D. P. & J. G. SCLATER, 1971: The evolution of the Indian ocean since the late Cretaceous. — Geophys. J. Roy. Astron. Soc. **24**, 437—528, Oxford.
- MORGAN, J. W., 1972: Deep mantle convection plumes and plate motions. — Bull. Amer. Assoc. Petrol. Ges. **56**, 203—253, USA.
- MÜLLER, P., 1974: Aspects of Zoogeography. — The Hague (Junck Publ.).
- OMODEO, P., 1963: Distribution of the terricolous oligochaetes on the two shores of the Atlantic. — In: LOVE, A.: *North Atlantic biota and their history*. 127—151, New York (Pergamon Press).

- PLUMSTEAD, E. P., 1973: The late Palaeozoic Glossop-
teris Flora. — In: HALLAM, A. (ed.): Atlas of
Palaeobiogeography, 187—205, Amsterdam (Elsevier).
- REYMENT, R. A. & E. A. TAIT, 1972: Biostratigraphi-
cal dating of the Early history of the South Atlantic
Ocean. — Philos. Transact. Roy. Soc. (B) **264**, 55—95,
London.
- RUNCORN, S. K. (ed.), 1970: Palaeogeophysics. — Lon-
don & New York (Acad. Press).
- SCHMIDT, K. P., 1954: Faunal realms, regions, and
provinces. — Quart. Rev. Biol. **29**, 322—331, Balti-
more.
- SCLATER, P. L., 1858: On the general geographic
distribution of the members of the class Aves. —
J. Linnean Soc. London, Zool. **2**, 130—145, London.
- SIMPSON, G. G., 1948: The beginning of the age of
mammals in South America. — Bull. Amer. Mus.
Natur. Hist. **91**, 1—80, New York.
- SIMPSON, G. G., 1965: The geography of evolution. —
Philadelphia & New York (Chilton Publ.).
- SMITH, A. G. & A. HALLAM, 1970: The fit of the
Southern Continents. — Nature **225**, 139—144, London.
- SNIDER-PELLEGRINI, A., 1858: La Création et ses
mystères dévoilés. — Paris (Franck & Dentu).
- SPROLL, W. P. & R. S. DIETZ, 1969: Morphological
continental drift fit of Australia and Antarctica. —
Nature **222**, 345—348, London.
- SUESS, E., 1885: Das Antlitz der Erde I. — Prag &
Leipzig (Tempsky & Freytag).
- THENIUS, E., 1972: Grundzüge der Verbreitungsge-
schichte der Säugetiere. — Jena (G. Fischer).
- THENIUS, E., 1975: Biogeographie in der Sicht der
Erdwissenschaften. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1974,
358—372, Stuttgart.

- TOULA, F., 1908: Das Wandern und Schwanken der Meere. — *Schr. Ver. Verbreitg. naturw. Kenntn.* **48**, 291—349, Wien.
- VALENTINE, J. W. & E. M. MOORES, 1970: Plate tectonics regulation of faunal diversity and sea level: a model. — *Nature* **228**, 657—659, London.
- WALLACE, A. R., 1860: On the zoological geography of the Malay Archipelago. — *J. Linnean Soc. London* **4**, London.
- WALTER, H., 1970: Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. — 2. Aufl., neu bearb. von H. STRAKA, Stuttgart (Ulmer).
- WEGENER, A., 1912: Die Entstehung der Kontinente. — *Geol. Rundschau* **3**, 276—292.
- WEGENER, A., 1929: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. — *Die Wissenschaft* **66**, 4. Aufl. Braunschweig (Vieweg & Sohn).
- WILSON, J. T., 1965: A new class of faults and their bearing on continental drift. — *Nature* **207**, 343—347, London.
- WOOD, A. E. & B. PATTERSON, 1959: The rodents of the Deseadense Oligocene of Patagonie and the beginnings of South American rodent evolution. — *Bull. Mus. Compar. Zool.* **120**, 279—428, Cambridge.