

Die lebende Tertiär-Fauna des Ochrida-Sees (Balkan).

Von Dr. Hannes A n d e r L a n, Innsbruck.

Vortrag, gehalten am 17. Februar 1954.

Mit zu den interessantesten Aufgaben der limnischen Hydrobiologie gehört es, die Vorgeschichte und damit die Herkunft unserer heutigen Süßwassertierwelt zu erforschen. Da die meisten Binnengewässer geologisch betrachtet sehr vergängliche Bildungen sind, — unsere meisten Binnengewässer entstanden erst nach der Eiszeit — ist natürlich die in ihnen lebende Fauna verhältnismäßig kurzlebig. Es gibt nur sehr wenige Süßwasserbiotope, die ein längeres geologisches Bestehen erkennen lassen und somit eine Fauna beherbergen können, die entweder Reste einer sonst ausgestorbenen Tierwelt sind oder auf eine solche zurückgeführt werden können.

Im europäischen Raum gibt es ein Gebiet, das auf Grund seiner palaeogeographischen Vergangenheit erwarten läßt, daß in ihm alte Faunenbestände gefunden werden können. Eine solche Gegend ist der Westbalkan. Innerhalb dieser Region bildet der große und vor allem sehr tiefe Ochrida-See einen in sich geschlossenen Lebensraum, dessen Studium

schon viel zur Aufklärung der Vorgeschichte unserer europäischen Süßwasserfauna beigetragen hat. Der Ochrida-See ist einer jener großen Biotope, die verhältnismäßig weit in frühere geologische Perioden zurückreichen und ihrer geographischen Lage wegen weder von palaeogeographischen noch von palaeoklimatischen Veränderungen betroffen wurden. Dieser See zeigt somit Analogien zu dem riesigen Baikalsee, dessen Alter mindestens bis in die ausgehende Kreidezeit zurückreicht. Für die exakte Bestimmung des Alters eines solchen Lebensraumes ist zunächst die Geologie zuständig und im Fall des Baikalsees ist es tatsächlich gelungen, das vorhin angegebene Alter direkt nachzuweisen. Eine russische Erdölgesellschaft stellte in der Nähe des Sees Bohrungen an, die bis in Schichten der ausgehenden Kreide hinabreichten. In diesen Schichten konnten Spongien nachgewiesen werden, die auch heute noch für den Baikalsee charakteristisch sind, so zum Beispiel die Familie der *Lubomirskiidae*. Somit ein eindeutiger Beweis, daß die rezente Spongienfamilie sich seit der ausgehenden Kreidezeit bis in unsere Tage in diesem See erhalten hat.

Eine derart exakte geologische Altersbestimmung liegt für den Ochrida-See allerdings nicht vor, doch ist es aber auch bei ihm gelungen, durch faunistische Untersuchungen den direkten Anschluß seiner Tierwelt an die des ausgehenden Tertiärs herzustellen.

Es würde den Rahmen dieses Vortrages weit überschreiten, wollte ich in systematischer Reihenfolge, an Hand der einzelnen Tiergruppen, die Eigentümlichkeit der ochridschen Fauna charakterisieren. Es sind sehr verwickelte, aber auch außerordentlich interessante Probleme, die sich bei jeder einzelnen systematischen Einheit dem Forscher dieser Gegend offenbaren und ich verweise in diesem Zusammenhang ganz besonders auf die Arbeiten von Stankovič und Komarek (1929), Stankovič (1932) und Komarek (1953).

Um die Besonderheit dieses Lebensraumes möglichst klar vor Augen zu führen, glaube ich, ist es das beste, eine ganz bestimmte Tiergruppe herauszugreifen, um zu zeigen, daß es gerade durch ihr Studium möglich war, die Kontinuität dieses Biotopes bis in das ausgehende Tertiär hinein zu verfolgen. Ich meine die Gruppe der Gastropoden, bei denen wir in der glücklichen Lage sind, auf Grund ihrer fossilisierbaren Hartteile, den palaeontologischen Anschluß an frühere Zeitbaschnitte herzustellen.

Bevor ich auf einzelne Arten näher eingehe, möchte ich allgemein die ochrid'sche Schneckenfauna kurz in ihrer Zusammensetzung charakterisieren. Von 35 in diesem See auftretenden Arten kommen nur 11 auch außerhalb des Ochrida-Sees vor, alle übrigen nehmen eine sehr isolierte Stellung in der rezenten Molluskenfauna ein. Auch das Ver-

hältnis zwischen Kiemen- und Lungenschnecken in diesem See ist so, daß es mit den sonst in europäischen Gewässern auftretenden Populationen nicht verglichen, wohl aber in analoge Beziehungen zum Baikalsee gebracht werden kann.

Eine der interessantesten Formen unter den im Ochrida-See lebenden Schnecken sind zweifellos die von Polinski (1931) aufgestellten *Carinogyraulus*-Arten (siehe auch Komarek 1953). Diese Arten sind schon lange aus diesem See bekannt, nehmen jedoch eine völlig isolierte Stellung innerhalb der heutigen Süßwasser-Schneckenfauna ein, sodaß Polinski alle lebenden und fossilen Angehörigen dieser Gattungen genauestens untersucht hat, mit dem Ergebnis, daß diese im Ochrida-See lebenden Formen nichts Gemeinsames mit den Teller-schnecken der heutigen Welt erkennen lassen. Wohl sind aber völlig klare und eindeutige Beziehungen zu jenen Formen vorhanden, die früher in Süd- und Südosteuropa weit verbreitet waren und deren Überreste fossil im oberen Miozän und Pliozän zu finden sind. Demnach eines der schönsten Beispiele überhaupt, wonach der Ochrida-See tatsächlich eine Zufluchtstätte darstellt, in der sich Schnecken aus dem ausgehenden Tertiär bis in die Gegenwart erhalten haben. Sie stellen Reste einer früher weit verbreitet gewesenen Population dar, die aber in ihrer damaligen Verbreitung die palaeogeographischen und

palaeoklimatischen Veränderungen der Diluvialzeit nicht überdauert haben.

Ganz ähnlich verhält es sich mit dem im Ochrida-See lebenden Ancyliiden, *Acroloxus improvisus* Pol. (1931). Auch diese Art steht in engster Beziehung zu einer pliozänen Form, nämlich *Acroloxus croaticus* Brus., sodaß wir auch in diesem Fall eine im Ochrida-See lebende Art vor uns haben, die ununterbrochen seit dem Pliozän diesen Lebensraum bewohnt.

Diese direkten Beziehungen der rezenten Gastropodenarten mit jenen der ausgehenden Tertiärschichten, sind noch von einem anderen Gesichtspunkt aus von Bedeutung. Es handelt sich nämlich bei diesen Vertretern der Pulmonata ausschließlich um Süßwasserbewohner, wie dies auch aus der Stratigraphie der Süd- und Südosteuropäischen Tertiärschichten eindeutig hervorgeht. Dies ist aber für die Palaeogeographie des Ochrida-Sees von sehr wesentlicher Bedeutung, da damit feststeht, daß dieser große Biotop seit dem oberen Miozän kontinuierlich Süßwasser geführt hat, nie ausgetrocknet ist oder etwa gar eine Transgression über ihn hinweggegangen wäre.

Analog verhalten sich noch andere Gastropoden, wie etwa *Bythinella stankovici* Pol., die nahe verwandt sind mit *Pyrgola hungarica* und *unicarinata*, die im beginnenden Pliozän im pannonischen Raum lebten.

Das gleiche gilt auch für die tertiären Formen von *Costovalvata*, die in zwei Formen in den Gewässern des Ochrida-Sees zu finden ist.

Damit möchte ich die Betrachtung der Ochrid-Gastropoden abschließen, obwohl sich noch eine Reihe von Arten erwähnen ließen, besonders im Zusammenhang mit anderen tiergeographischen Fragen. Daß der Ochrida-See tatsächlich ein Lebensraum des europäischen Gebietes ist, der Tieren aus der Tertiärzeit eine Zufluchtstätte bieten konnte, hat seinen Grund in der Beschaffenheit dieses Sees selbst, vor allem wegen seiner großen Tiefe (287 m). Es ist den physikalischen Eigenschaften des Wassers zu verdanken, daß sich die Thermik tieferer Wasserschichten nicht ändert, sondern stets gleich bleibt. Und dieses Gleichbleiben aller Faktoren, die zusammengenommen die Milieubedingungen für die im See lebenden Tiere ausmachen, sind die wesentlichste Voraussetzung bei der Betrachtung all dieser Fragen. Damit ist auch geklärt, warum die im Ochrida-See auftretenden Arten nicht auch in den anderen großen Seen des Balkans zu finden sind, wie z. B. im Prespa- oder im Janinasee, die als seichte Gewässer durch klimatische Schwankungen stark beeinflußt wurden und wahrscheinlich auch einmal völlig austrockneten, sodaß die in ihnen lebende Fauna zugrunde gehen mußte. Reliktformen sind in solchen Gewässern nicht zu erwarten.

S v e n E k m a n bezeichnet Organismen dann als Relikte, wenn ihr Auftreten in der heutigen Tierwelt nur so zu verstehen ist, daß sie oder ihre Vorfahren in einer Gegend unter Verhältnissen zurückgelassen wurden, wie sie anderwärts heute nicht mehr gegeben sind. Die Lebensräume, in die sie sich zurückgezogen haben oder in denen sie seit jener Zeit kontinuierlich weiterleben konnten, werden als Reliktbiotope bezeichnet. In unserem speziellen Fall ist demnach der Ochrida-See ein Reliktsee, so wie etwa der Baikalsee.

Damit habe ich an einzelnen Gastropoden gezeigt, worauf es bei der ökologischen Betrachtung des Ochrida-Sees im wesentlichen ankommt, nämlich auf die Kontinuität dieses Lebensraumes vom Tertiär bis in die Gegenwart. Ich betone nochmals, daß die bei den Gastropoden fossil erhaltbaren Hartteile unsere tiergeographischen Arbeiten wesentlich erleichtern.

Schwieriger werden die Untersuchungen an anderen Tiergruppen, die keine solchen fossil erhaltbaren Hartteile besitzen. Will man auch unter ihnen Angehörige einer lebenden tertiären Tierwelt feststellen, so müssen neben tiergeographischen und rassischen Erwägungen, morphologische und vergleichend anatomische Befunde genauestens geprüft werden. Nur so ist es möglich, ursprüngliche Formen von anderen zu trennen. Von solchen ursprünglichen Formen können unter Umständen Arten ab-

geleitet werden, die heute Familien angehören, bei denen kaum mehr Gemeinsamkeiten zu erkennen sind.

Ich möchte nun auf einige sehr interessante Vertreter anderer Tiergruppen aufmerksam machen und führe als besonders interessante Art einen Lumbri- culiden-Vertreter vor, *Lamprodrilus pygmaeus* Mich. Diese Art wurde seinerzeit schon im Baikalsee gefunden (Mich a e l s e n 1905) und man war lange Zeit der Meinung, daß sie eine rein baikalische Form sei. Später wurde jedoch nachgewiesen (H r a b e 1931), daß die in den Tiefen des Ochrida- Sees lebende Form mit der aus dem Baikalsee iden- tisch ist. Diese diskontinuierliche Verbreitung der Art in zwei so weit voneinander entfernten, alten Süßwasserbiotopen ist nur so zu erklären, daß sie seinerzeit über ganz Eurasien verbreitet war und wegen palaeogeographischen und palaeoklimatischen Veränderungen im Zwischengebiet verschwand. Sie konnte sich nur dort halten, wo ihre Umweltsbedin- gungen unverändert blieben, nämlich in den tiefen Wasserschichten dieser beiden Seen. Daß dieser *Lamprodrilus pygmaeus* im Ochrida-See in zwei For- men vorkommt, in der *f. ochridana* und *f. inter- media*, bestärkt die Annahme, daß dieses Tier schon seit geraumer Zeit im Ochrida-See lebt und sich dabei allmählich zu neuen Unterarten umgestaltet hat. Eine Eigentümlichkeit, die einer ganzen Reihe von Tieren des Ochrida-Sees zukommt.

Eine weitere, tiergeographisch sehr interessante Form finden wir unter den Süßwasserschwämmen. S t a n k o v i ć entdeckte in den Tiefen von 30 und 70 m einen Schwamm, der von A r n d t als *Ochrida-spongia rotunda* beschrieben wurde. Dieser Forscher hat sehr eingehende Untersuchungen in verwandtschaftlicher Hinsicht bezüglich dieses Schwammes geführt und hat festgestellt, daß diese Art nichts mit unserer rezenten Süßwasser-Spongienfauna zu tun hat, wohl aber Beziehungen zu der im Tiberias-See vorkommenden *Cortispongilla barroisi* Topsent erkennen läßt. Diese Form nimmt systematisch gesehen eine verbindende Stellung zu den im Baikalsee vorkommenden *Lubomirskia*- und *Baikalospongia*-Arten ein. Nach der Ansicht A r n d t s ist dieser Ochrida-Schwamm mindestens tertiären Alters. A r n d t stützt sich bei seinen Arbeiten auf die Untersuchungsergebnisse russischer Geologen, die, wie ich schon eingangs erwähnte, das Alter des Baikalsees unmittelbar bestimmt haben. Diese damals durchgeführten Tiefenbohrungen ließen erkennen, daß die Gattungen *Spongilla* und *Ephydatia* unter Umständen älter als die Gattungen *Lubomirskia* und *Baikalospongia* sind und wahrscheinlich schon während der Kreidezeit gelebt haben. Es würde zu weit führen, alle tiergeographischen Probleme zu erörtern, die durch das Vorkommen dieses Schwammes im Ochrida-See aufgeworfen werden.

Damit habe ich an einzelnen Tiergruppen gezeigt, daß der Ochrida-See eine sehr interessante Tierwelt beherbergt und daß verschiedenste Probleme, vor allem phylogenetischer und tiergeographischer Art, hier ineinander greifen.

Und nun möchte ich mir erlauben, noch kurz auf meine eigenen Arbeiten in diesem See einzugehen. Ich selbst bearbeitete dort im Jahre 1937 die rhabdocoelen Turbellarien (A n d e r L a n 1939), die bis zu jenem Zeitpunkt noch nicht untersucht waren. In Analogie zu anderen Tiergruppen dieses Sees durfte man annehmen, auch bei den Rhabdocoelen eine Reihe neuer, altertümlicher Formen zu finden. Ich darf vorwegnehmen, daß sich dies auch bewahrheitet hat. Ich möchte gleichzeitig aber auch betonen, daß alle Probleme bei den rhabdocoelen Turbellarien bedeutend schwieriger zu lösen sind, da aus dem ganzen Westbalkan bis heute überhaupt noch keine anderen Funde beschrieben wurden. Außerdem fehlen für tiergeographische Betrachtungen entsprechende Funde aus dem klein- und mittelasiatischen Raum und auch aus dem Gebiet des Baikals ist nur sehr wenig bekannt.

Meine Untersuchungen im Ochrida-See, die noch keineswegs abgeschlossen sind, haben zur Feststellung einer Reihe interessanter Formen geführt. Insgesamt konnte ich an rhabdocoelen Turbellarien — die Trikladen waren ja schon von Stanković und Komarek 1927, (Stanković 1932) bearbeitet

worden — 25 sichere Arten feststellen, davon 11 neue. Die übrigen 14 Arten scheiden aus unserer tiergeographischen Betrachtung aus, da sie sich auch außerhalb des Reliktgebietes finden. Während 5 von den 11 neuen Arten in bereits bekannte Genera, nämlich *Macrostomum*, *Dalyellia*, *Strongylostoma* (*Vraniella*)¹⁾, *Castrada* und *Castradella* einzureihen waren, mußten für 6 Arten 5 neue Genera geschaffen werden.

Aus den eben genannten Genera möchte ich eine Art herausgreifen, nämlich *Strongylostoma* (*Vraniella*) *gonophthalma* An der Lan. Diese Art aus dem Ochrida-See ist deshalb von Interesse, da sie als Stammform von der in Europa lebenden *Strongylostoma elongatum* var. *spinosa* Luther. angesehen werden kann. Die beiden Genitalapparate (siehe An der Lan 1939 und Luther 1950) stimmen im Prinzip überein, eine Abweichung ist nur dort festzustellen, wo an den Ductus communis das Receptaculum seminis anschließt. Bei der ochrid'schen Form ist eine Geschlechtstrakt-Darmverbindung gegeben, d. h. das Darmgewebe übernimmt die Funktion eines Receptaculum seminis, und zwar genau

¹⁾ Das Genus *Vraniella* muß eingezogen werden, da sich durch eine Arbeit Luthers (1950) gezeigt hat, daß diese neue Art dem Genus *Strongylostoma* zugeordnet werden muß. Die Begründung wird andernorts veröffentlicht.

dort, wo bei *Strongylostoma elongatum* var. *spinosa* dieser in das Receptaculum seminis führt.

Auf Grund sehr zahlreicher Untersuchungen ist dieses anatomische Merkmal ein sicheres Kennzeichen dafür, diese ochrid'sche Form als ursprünglich zu bezeichnen. In Übereinstimmung mit Steinböck, Reisinger und Bresslau betrachte ich die Turbellarien als eine der primitivsten Metazoen-
gruppen überhaupt. In einer im Erscheinen begriffenen Arbeit Steinböck's wird auf Grund eines sehr zahlreichen Untersuchungsmaterials dargelegt, daß unter den Turbellarien die Darmlosen, im wesentlichen synzital gebauten (Acoela) als die ursprünglichsten zu gelten haben. Mit dem Übergang vom verdauenden Parenchym zu einem geweblich differenzierten Darm geht Hand in Hand auch eine Differenzierung des Geschlechtssystems. Das heißt, daß sich ein Teil der Bursae copultrices und ein Teil der Receptacula seminis vom verdauenden Gewebe ableiten lassen. Es kann somit der Differenzierungsgrad und die Art und Weise der Abgrenzung gegenüber dem verdauenden Gewebe als Maß für die Organisationshöhe angesehen werden. Unter den von mir im Ochrida-See neu entdeckten und europäischen Genera zugeordneten Arten ist außer dem eben besprochenen *Strongylostoma gonophthalma* noch *Castrada ochridense* An der Lan anzuführen.

Castrada ochridense zeigt dies nämlich ebenso deutlich. Die Castraden sind eine in sich wohl abge-

schlossene Gruppe mit einem im Prinzip sehr einheitlich gebauten Genitalapparat und einem gut ausgebildeten Receptaculum seminis. *Castrada ochridense* besitzt ebenfalls ein solches, jedoch von ganz besonderem histologischen Bau, der deutlich zeigt, daß dieses Receptaculum seminis gerade im Begriff steht, sich von dem ihn umgebenden Darmgewebe abzugrenzen, was als ursprüngliches Merkmal zu werten ist.

Unter jenen Formen, für die neue Genera geschaffen werden mußten, verdienen *Promacrostomum paradoxum* An der Lan, *Proamphiboella simplex* und *St. naumi* An der Lan, *Jovanella balcanica* An der Lan und *Archopistomum mazedonicum* An der Lan besonderes phylogenetisches Interesse.

Bei ihnen zeigt sich besonders deutlich, in welcher Weise sogar Beziehungen zu den Acoela gegeben sind (*Promacrostomum*) und wie sich gewisse Receptacula seminis vom Darmgewebe ableiten lassen. Das von mir im Ochrida-See gefundene *Archopistomum mazedonicum* zeigt als ursprüngliches Merkmal genau an der Stelle, wo das in Europa vorkommende *Opistomum pallidum* O. Schm. das Receptaculum seminis besitzt, eine deutliche und schön ausgebildete Darmbursa; es übernimmt also hier das verdauende Gewebe die Aufgaben des Receptaculum seminis.

Während die bisher besprochenen Arten zu europäischen Formen in direkte Beziehungen zu bringen

waren, zeigte eine der von mir neu beschriebenen Turbellarienarten aus dem Ochrida-See keinerlei Beziehungen zu heute in Europa lebenden Formen. Für dieses Turbellar mußte daher eine neue Familie geschaffen werden. Es vereinigt in sich anatomische Merkmale der *Dalyellioida* und *Typhloplanoida*, die untereinander keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen erkennen lassen. Demnach könnte das neue Turbellar, *Mesovortex Stankovici* An der Lan, als sehr alte Form angesprochen werden.

Damit habe ich kurz auch meine eigenen Arbeiten am Ochrida-See gestreift, und gezeigt, wie schwierig es ist, tiergeographische und phylogenetische Schlüsse hinsichtlich der Turbellarien zu ziehen, um so mehr, als aus dem Westbalkan und dem asiatischen Raum vergleichbare Funde fehlen. Ich schließe nun meine Ausführungen über diese interessanten Fragen der ochrid'schen Fauna und fasse nochmals kurz zusammen:

Im eurasiatischen Raum gibt es zwei große Zufluchtstätten lebender tertiärer Tierwelt, den Baikalsee und den Ochrida-See. Beide beherbergen eine Fauna, die mindestens in das Tertiär zurückreicht und die uns Hinweise gibt, wie die Süßwassertierwelt dieses Raumes seinerzeit ausgesehen haben mag und inwieweit einzelne Arten sich kontinuierlich bis in unsere heutige Zeit gehalten oder sich während dieses Zeitraumes bereits in neue Unterarten oder Arten aufgespalten haben. Zwischen

Baikalsee und Ochrida-See gibt es nur wenige direkte Beziehungen, was bei der überaus großen Entfernung von 8000 km nicht Wunder nimmt. Auch die rezente Süßwassertierwelt des eurasiatischen Gebietes zeigt ja in ihrer regionalen Zusammensetzung beachtliche Unterschiede. Ebenso dürften auch seinerzeit bei der tertiären Süßwassertierwelt dieses Kontinents regionale Unterschiede bestanden haben. Über die Art ihrer Unterschiede geben uns die Funde aus den großen relikitären Seen Kunde.

Ich habe aus der Fülle der Probleme einige besonders interessante herausgegriffen und hoffe, ihnen gezeigt zu haben, daß gerade die limnische Tiergeographie ganz besonders dazu angetan ist, durch die Erforschung relikitärer Lebensräume Licht in die Phylogenie palaeontologisch nicht faßbarer Tiergruppen zu bringen.

Literaturverzeichnis.

- A n d e r L a n, H. 1939; Zur rhabdocoelen Turbellarienfauna des Ochrida-Sees (Balkan). Sitz.Ber. Akad. d. Wiss. Wien Mathem.-naturw. Kl. Bd. 148, H. 5/6.
- Der Ochrida-See (Balkan) und seine hydrobiologische Station. „Natur und Volk“, Bd. 69.
- K o m a r e k, J. 1953; Herkunft der Süßwasser-Endemiten der dinarischen Gebirge, Revisionen der Arten, Artentstehung bei Höhlentieren. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 48, H. 3.
- L u t h e r, A. 1950; Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien IX u. X. Acta Zoologica Fennica 60.

- Stanković, Sinisa u. Komarek, J. 1927; Die Süßwassertrikladen des Westbalkans und die zoogeographischen Probleme dieser Gegend. Zoolog. Jahrb., Abtlg. Syst. Bd. 53.
- Stanković, Sinisa, 1932; Die Fauna des Ochridasees und ihre Herkunft. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 23, H. 4.