

Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens.

Herausgegeben von **Dr. F. Doflein.**

Monographie der Selachier der Münchener Zoologischen Staatssammlung (mit besonderer Berücksichtigung der Haifauna Japans).

Von

Robert Engelhardt.

I. Teil:

Tiergeographie der Selachier.

Mit 1 Karte.

Abhandlungen der math.-phys. Klasse der K. Bayer. Akademie der Wissenschaften
IV. Suppl.-Bd. 3. Abhandlg.

München 1913.

Verlag der K. B. Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth).

Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens.

Herausgegeben von Dr. F. Doffein.

Monographie der Selschier
der Münchener Zoologischen Staatssammlung

(mit besonderer Berücksichtigung der Halbinsel Japans).

Von

Robert Engelhardt.

I. Teil.

Tiergeographie der Selschier.

Mit 1 Karte.

Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Königl. Akademie der Wissenschaften
17. Band, 2. Abhandlung

München 1918.

Verlag der Königl. Akademie der Wissenschaften
in Kommission des G. Franz'schen Verlags W. Held.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde von November 1910 bis Oktober 1912 in der Zoologischen Staatssammlung zu München angefertigt. Sie wurde mir hauptsächlich dadurch ermöglicht, daß mir Herr Professor Doflein aufs liebenswürdigste das überaus reiche Material an Selachiern aus den japanischen Sammlungen Haberer und Doflein zur Verfügung stellte und mir jederzeit in der gütigsten Weise mit Rat und Tat zur Seite stand. Es ist mir ein lebhaftes Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Doflein, dafür meinen allerwärmsten Dank auszudrücken.

Herzlichen Dank schulde ich auch Herrn Professor von Stromer, der mir in paläontologischen Fragen manchen wertvollen Wink erteilte, sowie Herrn Kustos Hellmayr, der mir bei der Beschaffung der Literatur vielfach behilflich war.

Einen kurzen vorläufigen Bericht: „Über einige neue Selachier-Formen“, die ich unter dem Material der Münchener Staatssammlung gefunden hatte, habe ich schon im „Zoologischen Anzeiger“ (Bd. 39, p. 643 ff.) veröffentlicht.

I. Kapitel. Die Grundlagen der Arbeit.

1. Geographische Grundlagen.

A. Literatur.

An Literatur über die Tiergeographie der Selachier ist äußerst wenig vorhanden. Am meisten Brauchbares findet sich immer noch in Günthers „Handbuch der Ichthyologie“ (deutsch von Hagek, 1886). Zwar ist die Verbreitung der Meeresfische ziemlich kurz behandelt, auch stand dem Autor natürlich noch nicht unser heutiges Tatsachenmaterial zur Verfügung. Trotzdem hat die Arbeit auch heute noch hervorragenden Wert, besonders wegen der Verwendung bionomischer Gesichtspunkte. War doch Günther der erste, der die Einteilung der Meeresfauna in Küsten-, Hochsee- und Tiefseetiere durchführte, eine Einteilung, an der wir auch heute noch festhalten. Die Schwäche des maritim-tiergeographischen Teils des Güntherschen Werkes liegt neben seiner Kürze vor allem in dem Mangel einer Verwertung der physisch-geographischen Verhältnisse, deren Bedeutung wir erst seit Ortmann gebührend zu würdigen wissen.

Was sich sonst in der Literatur über die Verbreitung der Fische findet, lehnt sich eng an Günther an. 1891 erschien von Palacky eine „Verbreitung der Fische“. Das Werk ist das Ergebnis einer äußerst fleißigen Literatur-Sammelarbeit. Doch macht sich der Mangel eines persönlichen bionomisch-systematischen Studiums sehr nachteilig bemerkbar: dem Autor fehlt die nötige selbständige Kritik, und so sind seine zahllosen Angaben nur mit großer Vorsicht zu verwenden. An allgemeinen Gesichtspunkten bringt er wenig Neues.

Auch Simroths Arbeiten waren mir von keinem großen Nutzen. Nachdem Simroth schon früher die Selachier in einer kurzen Abhandlung vom Standpunkt seiner Pendulationstheorie aus tiergeographisch behandelt hatte, ging er in seinem Werk „Die Pendulationstheorie“ (1907, p. 164) noch einmal etwas ausführlicher darauf ein. Doch ist diese Arbeit für den Zweck einer objektiven tiergeographischen Untersuchung kaum brauchbar. Auch Simroth hat unsere Tiergruppe nicht persönlich systematisch untersucht. Er stützt sich vielmehr fast lediglich auf die Angaben Günthers und Zittels. Diese verwendet er nun sehr einseitig, um seine Pendulationstheorie zu stützen. Wenn er jedoch meint (p. 179), daß „das sämtliche . . . Material der Selachier in der Pendulationstheorie seine ausreichende Erklärung findet“, so kann ich mich ihm darin durchaus nicht anschließen. Erstens scheinen mir die Schlüsse, die er aus den ziemlich veralteten Literaturangaben zieht, auf die er sich stützt, nichts weniger als zwingend, und zweitens haben unsere

neueren Forschungen eine Unmenge Material an Tatsachen beigebracht, die zum Teil seinen Voraussetzungen direkt widersprechen. Ich erinnere nur an die Scylliidae (= Scyliorhinidae), die vom Standpunkt seiner Pendulationstheorie aus „ein Kabinettstückchen in der Klarheit des Werdegangs“ sein sollen, und über die wir doch heute in systematischer wie chorologischer Beziehung ganz andere Vorstellungen haben, als die, auf die Simroth sich stützt.

Recht brauchbar für allgemeine Gesichtspunkte ist dagegen eine Arbeit von Schmidt: „Die Verbreitung der Fische des Stillen Ozeans“ (1904). Leider sind die Selachier darin sehr wenig berücksichtigt. Ich werde auf diese Arbeit bei Besprechung des Ortmannschen Werks zurückkommen.

Damit ist die Literatur, die sich mit der geographischen Verbreitung der Fische selbst beschäftigt, erschöpft. Es ergibt sich aus dem Gesagten, daß ich für meine Zwecke fast ganz auf eigene Untersuchungen angewiesen war: einerseits auf zoologische, andererseits auf geographische.

Ich will in diesem Abschnitt zunächst die geographischen Grundlagen behandeln. Auf dem Gebiet der allgemeinen marinen Tiergeographie war epochemachend Ortmanns Werk „Grundzüge der marinen Tiergeographie“ (Jena 1896). Der hervorragende Wert dieses Buches liegt wohl hauptsächlich in der nachdrücklichen Betonung zweier Gesichtspunkte: des bionomischen und des physisch-geographischen. Wir sahen vorhin, daß schon Günther die Meeresfische in Küsten-, Hochsee- und Tiefseebewohner einteilte. Aber während diese Einteilung bei Günther als eine mehr äußerliche erscheint, betont Ortmann die tiefgreifende, prinzipielle Bedeutung jener drei „Lebensbezirke“. In mustergültig klarer Weise bespricht er (Kapitel II) die physischen Verhältnisse jedes der drei Lebensbezirke und leitet davon die Anpassung der Organismen ab, die diese Lebensbezirke bewohnen. Und damit wieder begründet er die Notwendigkeit, bei einer tiergeographischen Betrachtung jeden dieser drei Lebensbezirke gesondert zu behandeln und gesondert in Regionen einzuteilen¹⁾. Was nun die regionale Einteilung betrifft, so war auch Günther noch den früher allgemein üblichen Weg gegangen, daß er rein empirisch aus den Verbreitungstatsachen seiner Tiergruppe Regionen bildete. Ortmann sagt demgegenüber, daß diese Methode vielleicht richtig wäre, wenn wir die Verbreitungstatsachen für irgend eine Tiergruppe auch nur einigermaßen erschöpfend kennen würden; daß wir aber heute bei der großen Lückenhaftigkeit unserer chorologischen Kenntnisse eine einigermaßen sichere regionale Einteilung nur von den physischen Verhältnissen ableiten können (Kapitel IV). Und ich muß ihm, nachdem ich mehrmals zwischen den beiden Methoden geschwankt habe, heute im großen und ganzen doch recht geben. Wenigstens bei einer so wenig bekannten Tiergruppe wie den Selachiern, wo man leicht durch eine einzige irrtümliche systematische oder chorologische Angabe zu gänzlich falschen tiergeographischen Schlüssen verleitet werden könnte, ist es das sicherste, sich in erster Linie der viel weiter fortgeschrittenen Ozeanographie als Führerin zu bedienen.

Ortmann geht nun so weit, eine Erdkarte mit tiergeographischen Regionen zu zeichnen,

¹⁾ Über die genaue Begrenzung der drei Lebensbezirke sind sich auch heute die Forscher noch nicht einig. Ich werde zur Begrenzung die 400- bzw. 800 m-Tiefenlinie verwenden, was ich im Abschnitt über den Tiefseebezirk näher begründen werde.

die bis zu einem gewissen Grade für alle marinen Tiere gelten sollen. Seine Methode ist dabei folgende. Zunächst teilt er die gesamte Meeresoberfläche nach thermischen Gesichtspunkten in drei primäre Zonen, eine arktische, eine zirkumtropische und eine antarktische. Die Grenzen werden dabei durch die Grenzen zwischen warmen und kalten Meeresströmen gelegt, sind aber im übrigen sehr willkürlich. Die weitere Einteilung in Regionen ergibt sich nun aus topographischen Gesichtspunkten in Kombination mit dieser thermischen Einteilung. Als verschiedene Regionen eines jeden Lebensbezirks werden nämlich angesehen: im Litoral Küstengebiete, die durch Landmassen, breite Meeresteile oder bedeutende thermische Grenzen voneinander getrennt sind; im Pelagial Meeresgebiete, die durch Landmassen oder bedeutende thermische Grenzen getrennt sind; während das gesamte Abyssal wegen der geringen Temperaturunterschiede als eine einzige Region behandelt wird.

Stimmt nun diese geographische Einteilung wirklich für alle marinen Tiergruppen? Für die dekapoden Krebse soll sie nach Ortmanns eigenen Untersuchungen zutreffen. Doflein hingegen ist für die Brachyuren (1904, p. 267 f.) zu einem ziemlich abweichenden Ergebnis gelangt. Und für die Fische hat Schmidt in der obenerwähnten Arbeit ebenfalls nicht unwesentliche Abweichungen festgestellt. Schmidt fand zunächst, daß die Fischfauna Kaliforniens durchaus nicht jene nahe Verwandtschaft mit der des Beringsmeeres zeigt, wie man nach Ortmanns Karte vermuten könnte. Er betrachtet infolgedessen Kalifornien als Übergangsgebiet und dem analog auch Westeuropa. Und in der Tat fand auch ich in der Fauna Westeuropas eine so große Verwandtschaft mit der des Mittelmeers und Nordwestafrikas, daß ich Ortmanns scharfe Grenze bei Gibraltar auch nicht gut heißen kann. Als Grenzen dieser Übergangsgebiete nach Norden hin will Schmidt die Eisgrenze im Winter verwenden. Diese scheint mir in der Tat eine bessere physische Grenze zu sein als Ortmanns Eisgrenze im Sommer: einmal aus ethologischen Gründen, worauf ich später noch kommen werde; ferner aber finde ich bei den pelagischen Selachiern nicht jene scharfe Grenze zwischen den Ozeanen, wie Ortmann sie für pelagische Tiere annimmt, was gut damit übereinstimmt, daß die Eisgrenze des Südwinters um die Südspitze von Amerika und Afrika herumbiegt, also eine Kommunikation auch der eisscheuen pelagischen Arten erlaubt. Soweit dürfte also Schmidts Vorschlag in der Tat eine Verbesserung des Ortmannschen Systems sein, obgleich es etwas an Übersichtlichkeit dadurch verliert. Wenn aber nun Schmidt auf rein fisch-faunistischer Grundlage weitere Untergebiete bilden will, ein subtropisches und ein subarktisches, so glaube ich, daß diese nicht mehr eine für alle Tiergruppen geltende Bedeutung haben werden.

Damit aber kommen wir eben an die Grenzen der Ortmannschen Methode. Die Regionen Ortmanns sind in der Tat nach so allgemeinen Gesichtspunkten festgelegt, daß sie — in ganz großen Zügen betrachtet — wohl für die meisten marinen Tiergruppen stimmen dürften. Für die Selachier kann ich das — immer von einzelnen, an sich nicht unwichtigen Abweichungen abgesehen — bestätigen. Aber für alle genaueren Untersuchungen sind sie viel zu groß und ungenau umgrenzt. Die Verbreitungsmittel und Verbreitungsgrenzen sind eben doch für verschiedene Tiergruppen zu verschieden, als daß sich deren Geographie nach demselben Schema behandeln ließe.

Die Methode, die ich für tiergeographische Untersuchungen empfehlen möchte und in dieser Arbeit auch durchführen werde, ist folgende. Zunächst orientiert man sich durch mehr allgemeine biologische und tiergeographische Betrachtungen und Untersuchungen,

welche physisch-geographischen Momente wohl für die geographische Verbreitung der vorliegenden Tiergruppe maßgebend sein werden. Einige der zunächst in Frage kommenden Momente wird man meist sehr bald ausschalten können. Die übrigen sucht man nun auf einer Weltkarte möglichst vollständig und übersichtlich zur Darstellung zu bringen. Um aber diese physischen Eigenschaften der verschiedenen Erdgegenden mit den chorologischen Tatsachen der Tiergruppe vergleichen zu können, ist eine gewisse regionale Einteilung nicht zu entbehren. Wir können eben nicht mit Tausenden von geographischen Namen wirtschaften, die jede Übersicht unmöglich machen würden. Darum empfehle ich die Einteilung in physische Provinzen. Im Gegensatz zu Ortmanne nehme ich jedoch für meine Provinzen keine allgemeine theoretische Bedeutung in Anspruch, sondern behandle sie lediglich als praktisches Hilfsmittel zur übersichtlichen Darstellung der geographischen Verbreitung der speziellen, vorliegenden Tiergruppe. Die Anforderungen, die an eine solche Einteilung zu stellen sind, sind folgende: die Provinzen sollen 1. möglichst klein sein, um ein möglichst ins einzelne gehendes Studium zu ermöglichen, 2. in sich physisch möglichst einheitlich, 3. gegeneinander physisch möglichst scharf abgegrenzt. Die Provinz stellt die geographische Einheit dar, wie die Art die biologische Einheit ist. Beide werden sich nie absolut scharf umgrenzen lassen; und doch sind beide praktisch von hoher Bedeutung. Denn aus der Zusammenstellung der Arten mit den von ihnen bewohnten Provinzen erhalten wir das tiergeographische Bild der Tiergruppe.

B. Meine physikalische Erdkarte der Ozeane

(s. Anhang 3).

Es ist jetzt die Frage zu behandeln, welche physikalischen Momente auf der erwähnten Karte der Ozeane zur Darstellung kommen sollen. Ich bespreche zunächst gleich diejenigen Momente, die ich mich entschlossen habe, dabei auszuschalten. Es sind dies: Salzgehalt und Dichte des Seewassers und die Unterschiede der Fazies.

Salzgehalt und Dichte des Seewassers gehen praktisch so sehr Hand in Hand, daß sie gemeinsam besprochen werden können. Die Gründe, warum ich sie auf meiner Karte nicht zur Darstellung gebracht habe, sind folgende. Erstens ergibt schon eine oberflächliche Betrachtung der Verbreitung der einzelnen Arten, daß diese beiden Momente in der geographischen Verbreitung der Selachier sicherlich höchstens eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Denn die Ostsee, das Mittelmeer und das Rote Meer unterscheiden sich in Salzgehalt und Dichte des Seewassers ganz beträchtlich von ihren Nachbarmeeren, und trotzdem nur wenig in ihrer Selachierfauna. Noch bedeutsamer ist aber die Tatsache, daß in den verschiedensten Selachiergruppen sich zahlreiche Arten finden, die in der See und in Flüssen in gleicher Weise vorkommen, also durch die denkbar größten Unterschiede im Salzgehalt nicht beeinflußt werden. — Zweitens aber fallen die Linien gleicher Dichte und gleichen Salzgehalts in ihrem wesentlichen Verlauf mit den Isothermen zusammen, die auf meiner Karte dargestellt sind. Und schließlich wird eine besondere Darstellung auch dadurch überflüssig, daß ich die Gebiete höchster Dichte, nämlich das Mittelmeer und das Rote Meer, als besondere Provinzen behandeln werde, so daß ein Vergleich nach diesem Gesichtspunkt also ohnedies möglich sein wird.

Anders steht es mit der Fazies. Ich bin fest überzeugt, daß die Fazies bei der Verbreitung der Selachier eine ganz bedeutende Rolle spielt. Zahlreiche kleine Unterschiede in der Verbreitung deuten darauf hin und lassen sich nur durch eine solche Annahme erklären. Und ich gebe offen zu, daß ein geographisches Verständnis unserer Tiergruppe immer ein mangelhaftes bleiben wird, solange wir nicht die Faziesunterschiede berücksichtigen. Ich hätte ja nun nach Berghaus' Physikalischem Atlas die verschiedenen Küstenformen auf meiner Karte zum Ausdruck bringen können. Wenn ich es unterlassen habe, so lag das an der Mangelhaftigkeit unserer chorologischen Kenntnisse. Solange wir uns noch zum großen Teil auf so ungenaue Fundortsangaben wie „Chile“, „Australien“ usw. stützen müssen, ist es ganz unmöglich, die Wirkung der Fazies, die oft auf kleinen Strecken mehrfach wechselt, ins einzelne zu verfolgen. Hier liegt also in meiner ganzen Untersuchung eine große Lücke vor, deren wir uns immer bewußt sein müssen.

Die noch übrig bleibenden physikalischen Verhältnisse, die für die Verbreitung mariner Tiere überhaupt in Betracht kommen, nämlich Küstenform, Bodenrelief, Wärmeverhältnisse und Meeresströmungen, habe ich alle kartographisch dargestellt. Über die Bedeutung der Küstenlinie brauche ich nichts zu sagen. Was das Bodenrelief betrifft, so kann man das natürlich nicht in allen Einzelheiten wiedergeben. Wichtig ist vor allem die jeweilige Breite des Flachwasserbezirks oder die Darstellung der Grenzlinie zwischen Flachsee und Tiefsee. Diese Linie wird vom biologischen Standpunkt aus vielleicht in 400—800 m Tiefe zu suchen sein. Nun sind leider die Tiefenlinien zwischen 200 und 1000 m sehr wenig bekannt. Da aber wegen des bekannten Steilabfalls der Küsten unter 200 m Tiefe diese folgenden Tiefenlinien horizontal betrachtet nicht weit von der gut bekannten 200 m-Isobathe abweichen, so habe ich mich entschlossen, auf der Karte diese Linie (punktiert) einzuzichnen.

Von ganz besonderer tiergeographischer Bedeutung ist die Wärme. Kartographisch läßt sie sich am besten durch Isothermen zum Ausdruck bringen. Die Jahresisothermen sind weniger gut bekannt, als die für einzelne Monate. Auch glaube ich, daß physiologisch die Temperatur des für jede Hemisphäre kältesten Monats am wichtigsten ist. Denn die Selachier sind ja doch zum allergrößten Teil an hohe Temperaturen angepaßte Tiere. Wenn aber eine Tierart eine gewisse minimale Temperatur nicht verträgt, so ist es einleuchtend, daß sie sie im allgemeinen auch nicht einen Monat lang ertragen können. Auch kommen allerlei Kontraste, wie sie z. B. durch verschiedene Meeresströmungen bedingt werden, in den Isothermen des kältesten Monats am schönsten zum Ausdruck. Ich wähle daher für die Nordhemisphäre die Februar-Isothermen, für die Südhemisphäre die August-Isothermen von 5° zu 5° (rot gestrichelt).

Daß die Treibeisgrenze des kältesten Monats eine tiergeographisch gut verwendbare Linie ist, habe ich schon oben betont. Ich habe deshalb auch diese Linie (blau gestrichelt) dargestellt.

Ich komme nun zu den Meeresströmungen. Diese kommen für die meist kräftig schwimmenden Selachier wohl weniger wegen ihrer direkt mechanisch transportierenden Tätigkeit in Betracht, als wegen ihrer thermischen Wirkungen. Die Meeresströmungen sind in sich thermisch sehr einheitlich. Andererseits sind die Gegenden, wo zwei aus verschiedenen Breiten kommende Strömungen zusammenstoßen, immer Gebiete äußerst starker Temperaturkontraste und darum tiergeographische Grenzen ersten Ranges. Nun lassen

sich zwar alle diese thermischen Wirkungen der Meeresströme auch aus den Isothermen ablesen. Aber zur besseren Übersicht halte ich es doch für sehr empfehlenswert, auch die Meeresströmungen selbst in die Karte einzuzeichnen.

Schließlich kommt noch ein physikalisches Moment hinzu, das ich nach meinen Untersuchungen — wie ja auch die meisten bisherigen Autoren — für sehr wichtig halte. Es sind das die kalten Auftriebwasser. Diese treten unmittelbar an den Küsten dort auf, wo durch einen von der Küste sich abwendenden Meeresstrom ein starkes Kompensationsbedürfnis hervorgerufen wird, das durch seitliche Strömungen allein nicht befriedigt werden kann, so daß auch (kaltes) Wasser aus der Tiefe heraufgezogen werden muß. Es hängt nun mit der Wirkung der Erdrotation und mit der für alle Ozeane typischen Richtung des Stromkreises zusammen, daß im allgemeinen die Meeresströme auf den Ostseiten der Ozeane von der Küste abgezogen werden, daß also hauptsächlich dort Auftriebwasser auftreten, während die Westküsten der Ozeane im wesentlichen frei davon sind. Da nun also diese Auftriebwasser stark abkühlend wirken und da — auch wieder wegen der typischen Richtung des Stromkreises — fast überall an den Ostküsten der Ozeane polare, kalte Strömungen vorherrschen, so summiert sich die Wirkung dieser beiden Momente und bewirkt es, daß die Ostküsten der Ozeane fast überall wesentlich kälter sind als die Westküsten. Wir werden finden, daß das tiergeographisch von großer Bedeutung ist. Dabei ist zu bemerken, daß die abkühlende Wirkung der kalten Strömungen sich mehr in der freien See geltend macht, während in unmittelbarer Nähe des Landes mehr die Auftriebwasser in Betracht kommen. Darum läßt sich durch Berücksichtigung der Auftriebwasser eine noch schärfere Abgrenzung der Küstenprovinzen durchführen als mit Hilfe der Meeresströmungen allein.

Durch Berücksichtigung aller so dargestellten physikalischen Momente habe ich nun versucht, den Küstenbezirk in möglichst natürliche Provinzen zu teilen. Mit der Begrenzung (durch schwarze Pfeile) und der Numerierung der so gewonnenen 33 Provinzen ist meine tiergeographische Karte vollendet. Daß ich nur den Küstenbezirk regional eingeteilt habe, hat verschiedene Gründe. Einmal ist er ja wegen unserer besseren Kenntnis seiner Fauna und wegen der großen Mannigfaltigkeit seiner physischen Bedingungen überhaupt der tiergeographisch wichtigste. Ferner sind auch die pelagischen und abyssalen Tiere bisher, mit verschwindenden Ausnahmen, ebenfalls nicht weit von der Küste gefangen worden, so daß man ihren Fundort mit ausreichender Genauigkeit durch die benachbarte Küstenprovinz charakterisieren kann. Außerdem haben, wie wir sehen werden, die pelagischen und abyssalen Arten meist eine derartig weite Verbreitung, daß eine so genaue Einteilung wie beim Küstenbezirk für sie gar nicht nötig ist. Und schließlich ist es speziell bei den Selachiern oft so schwer zu sagen, ob eine Art oder Gattung dem Küstenbezirk, der Hochsee oder der Tiefsee angehört, und es gibt so zahlreiche Übergänge, daß eine getrennte Einteilung der drei Lebensbezirke die allergrößten praktischen Schwierigkeiten bei ihrer Anwendung mit sich bringen würde. Die genaue Besprechung meiner 33 Provinzen will ich erst nach der Behandlung der einzelnen bionomischen Selachiergruppen vornehmen, nämlich im III. Kapitel, wo ich dann jede Provinz vom physikalischen und faunistischen Gesichtspunkt zugleich besprechen werde.

Die fortlaufende Numerierung der Provinzen gewährt nun einen weiteren praktischen Vorteil. Bisher ordnete man wohl allgemein chorologische Tabellen so an,

daß in horizontalen Reihen die Arten, in vertikalen Reihen die geographischen Gebiete verzeichnet waren und man in dem so entstehenden Gewirr von kleinen Quadraten durch Kreuze und Striche angab, ob eine bestimmte Art in einem bestimmten Gebiet vorkommt oder nicht. Mir scheint dieses Verfahren, wenigstens wenn es sich um viele Arten und viele geographische Gebiete handelt, etwas unübersichtlich: besonders in den Vertikalreihen irrt man sich zu leicht. Ich möchte deshalb eine andere Methode vorschlagen. Man stelle einfach eine Liste der Arten her und schreibe hinter jede Art die Zahlen aller derjenigen Provinzen, in denen sie vorkommt. Auf diese Weise wird zunächst sehr an Platz gespart, so daß man viele Arten zugleich überblicken kann. Ferner kann man aus der Anzahl der Zahlen, die hinter einer Art stehen, bis zu einem gewissen Grade sofort die Weite ihrer Verbreitung ersehen. Und schließlich wird die Zusammenstellung der Arten, die eine oder mehrere bestimmte Provinzen bewohnen, mit anderen Worten der Faunen bestimmter Länder, dadurch außerordentlich erleichtert: man durchsucht einfach das Verzeichnis nach den betreffenden Provinznummern. Um sich zu orientieren, wird man im Anfang freilich immer die Karte zur Seite haben müssen, auf der die Zahlen der Provinzen deutlich verzeichnet sind. Eine solche chorologische Tabelle für sämtliche Selachierarten in systematischer Anordnung befindet sich am Ende meiner Arbeit (Anhang 1).

2. Zoologische Grundlagen.

Die zoologischen Vorarbeiten für tiergeographische Untersuchungen werden sich immer hauptsächlich auf drei Gebiete erstrecken müssen, nämlich auf Systematik, Paläontologie und Bionomie der betreffenden Tiergruppe.

A. Systematik der Selachier.

Über die Systematik der Selachier existieren in der Literatur zahlreiche wertvolle Arbeiten. Eine moderne vollständige Zusammenstellung der Arten freilich, auf die ich mich hätte stützen können, lag bisher nicht vor. Müller und Henles klassisches Werk („Systematische Beschreibung der Plagiostomen“, 1841) ist zwar noch heute ein Muster an sorgfältiger Behandlung der Einzelheiten, aber im großen und ganzen doch veraltet. Dumérils „Histoire naturelle des Poissons“, 1865, lehnt sich, was die Plagiostomen betrifft, stark an Müller und Henle an. Die letzte Gesamtbeschreibung der Selachier, die bis zu den Arten hinabgeht, findet sich in Günthers „Catalogue of the Fishes in the British Museum“, Bd. 8, 1870. Wenn auch die einzelnen Arten nicht mit der Gründlichkeit behandelt werden, wie bei Müller und Henle, so ist doch die Zahl der beschriebenen Arten viel größer und die systematische Anordnung sehr klar. Besonders wertvoll sind in diesem Werk die Fundortsangaben. Eine Reform der systematischen Anordnung der größeren Gruppen der Selachier versuchte Hasse („Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grund des Baues und der Entwicklung der Wirbelsäule“, 1879). Doch ist wohl auch dieses System heute als überholt anzusehen. Verschiedentliche Verbesserungen in dieser Beziehung verdanken wir den Amerikanern (Garman, Bean, Jordan etc.). Vor allem aber ist es ein Engländer, Regan, gewesen, der neuerdings auf Grund umfassender, vergleichend-anatomischer Untersuchungen ein höchst befriedigendes System für die Selachier

aufgestellt hat („A Classification of the Selachian Fishes“, Proc. Zool. Soc. London 1906, p. 722 ff.). Dieses System, das allerdings auch nur bis zu den Gattungen hinabreicht, habe ich denn auch, mit ganz geringen Abänderungen, meinem Verzeichnis der Arten zu Grunde gelegt.

Regan hat dann auch noch einzelne Familien der Haie bis zu den Arten hinab in neuester Zeit systematisch behandelt. Leider ist auch er vor der Bearbeitung der Rochen und einiger Haifamilien (besonders der überaus komplizierten Familie Carchariidae) zurückgeschreckt. Die Familien aber, die er behandelt hat, sind in so mustergültiger Weise durchgearbeitet, daß ihm schon dafür großer Dank gebührt. Ich habe mich daher in diesen Gruppen Regans System zumeist aufs engste angeschlossen und werde diese Familien, die durch ihn systematisch jetzt so gut bekannt sind, auch in erster Linie meinen tiergeographischen Betrachtungen zu Grunde legen.

Im übrigen konnte ich mich nur noch auf die zahlreichen, in der Literatur verstreuten Angaben über die Faunen einzelner Länder und die Ergebnisse einzelner Expeditionen stützen. Ich werde die wichtigsten Faunenwerke bei der Besprechung der betreffenden Gebiete erwähnen. Bei der Zusammenstellung dieser zahlreichen Erwähnungen in der Literatur aber war eine vorsichtige Kritik unerlässlich, zumal die Nomenklatur bei den verschiedenen Autoren stark abweicht. Schon um mir den dafür nötigen Blick zu erwerben, war es unbedingt nötig, daß ich mich selbständig auf Grund reicheren Alkoholmaterials in die Systematik der Gruppe einarbeitete.

Wie ich schon im Vorwort erwähnt habe, boten mir dazu die 429 Selachierexemplare der Münchener Staatssammlung, die zum größten Teil den japanischen Sammlungen Haberer und Doflein entstammen, reichliche Gelegenheit. Daß ich dabei acht neue Arten entdeckte, scheint mir weniger wichtig, als daß es mir gelang, auf Grund unseres Materials die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse einer weit größeren Anzahl von Arten zu klären. In vielen Fällen konnte ich die Identität von Arten erweisen, die früher als verschiedene beschrieben worden waren. In anderen konnte ich die Verschiedenheit, die bisher noch fraglich war, bezeugen. Man hat es eben bisher, wohl wegen der technischen Schwierigkeiten, gerade bei dieser Gruppe sehr daran fehlen lassen, Exemplare aus weit getrennten Gebieten direkt zu vergleichen. So kamen die zahllosen, systematischen Irrtümer in die Literatur, die eine tiergeographische Behandlung so außerordentlich erschweren. Auch konnte ich als erster das Vorkommen von geographischen Unterarten und von Standortsvarietäten bei Selachiern nachweisen. In eine dieser zwei Kategorien sind nach meinen Untersuchungen vor allem sehr viele, wenn nicht die meisten vermeintlichen Tiefseearten zu stellen, eine Tatsache, die auch Regan in seiner Beschreibung der Squalidae nicht erkannt hat. Überhaupt konnte ich durch genauen Vergleich unserer Sammlungsexemplare einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen der Bionomie und der Phylogenese der kleineren Gruppen feststellen — ein Hauptergebnis meiner Arbeit, zu dem ich durch Literaturstudium allein nie gelangt wäre.

Erst auf Grund des so gewonnenen Einblicks in die Systematik der Tiergruppe konnte ich an die Aufgabe herantreten, als erster seit 1870 wieder ein vollständiges Verzeichnis aller bisher beschriebenen Selachier zusammenzustellen. Dieses Verzeichnis, das den (zweiten) speziellen, systematischen Teil dieser Arbeit ausmacht, enthält die Namen der 567 bisher beschriebenen und einstweilen nicht weiter reduzierbaren Selachier-

arten mit der gesamten Synonymie und allen Literaturnachweisen (seit Günther, 1870), die ich auffinden konnte, sowie allen in diesen Literaturstellen verzeichneten Fundortsangaben und den für tiergeographische Fragen wichtigen bionomischen Angaben. Ferner habe ich jeder Art eine Zusammenfassung der Verbreitung (in der Reihenfolge meiner Provinzen) beigelegt und eine mehr oder weniger ausführliche Besprechung der Exemplare der Münchener Staatssammlung, besonders der japanischen Sammlungen Haberer und Doflein, so daß das Verzeichnis zugleich als Katalog der Selachier der hiesigen Sammlung zu benutzen ist. Aus diesem Verzeichnis ist denn auch meine chorologische Tabelle der Selachier hervorgegangen (Anhang 1).

B. Paläontologie der Selachier.

Es liegt an den besonderen bionomischen Verhältnissen der Selachier, daß gerade in dieser Gruppe die Paläontologie verhältnismäßig wenig zum Verständnis der geographischen Verbreitung beitragen kann. Die Fossilien bestehen hier zum größten Teil nur in einzelnen Zähnen oder ähnlichen Bruchstücken und ihre Klassifizierung ist deshalb mit größter Vorsicht aufzunehmen. Auch läßt sich ihre Identifizierung mit den rezenten Tieren äußerst selten weiter als bis zur Gattung durchführen. Nun sind aber die meisten wichtigeren rezenten Selachiergattungen in allen drei zirkumtropischen Ozeanen zugleich verbreitet, so daß eine Heranziehung der vereinzelt Fundortsangaben für die fossilen Vertreter selten irgendwelchen tiergeographischen Aufschluß liefert. Ich habe deshalb in dieser Arbeit die fossilen Fundorte sehr selten erwähnt, nur da, wo eine Gattung heute ein beschränktes Verbreitungsgebiet hat. Häufiger habe ich das geologische Alter einer Gattung oder Familie zu tiergeographischen Betrachtungen benutzen können. Ich habe mich hierbei besonders auf die Werke von Smith Woodward (1889: Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum, Part 1) und Zittel (1911: Grundzüge der Paläontologie, 2. Auflage) gestützt. Eingehendere Arbeiten über fossile Selachier sind: Jaekel (1894: Die eocänen Selachier vom Monte Bolca), Eastman (1904: Description of Bolca Fishes), Leriche (1906: Contribution à l'Étude des Poissons Fossiles du Nord de la France), Stromer (1910: Die Fische des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten, 1. Teil: Selachier; 1910 A: Reptilien- und Fischreste aus dem marinen Alttertiär von Süd-Togo). — Was schließlich den Verlauf der Küstenlinien in früheren Erdperioden betrifft, der ja bei tiergeographischen Untersuchungen stets berücksichtigt werden muß, so benützte ich hauptsächlich die nach Frech, Koken, Lapparent und Neumayr entworfenen paläogeographischen Karten in Arldts Werk (1907: Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt).

C. Bionomie der Selachier.

Es handelt sich hier um die gleichzeitige Verarbeitung einer ganzen Reihe von Wissensgebieten, über deren Abgrenzung und Benennung die verschiedenen Autoren heute noch sehr voneinander abweichen. Ich muß daher auf die Terminologie etwas näher eingehen. Was zunächst die Namen der hier einschlägigen Wissensgebiete selbst betrifft, so werde ich in dieser Arbeit folgende Nomenklatur anwenden:

Biologie = Zoologie + Botanik.

Bionomie = Ethologie + Chorologie.

(Ethologie = Lehre von den Lebensgewohnheiten.)

(Chorologie = Lehre von den Aufenthaltsorten.)

Morphologie = Lehre von der Gestalt der Lebewesen.

Der Ausdruck „Bionomie“ wird schon von Ortmann sehr viel gebraucht. Soviel ich sehe, versteht er darunter die Lehre von all den Eigenschaften der Tiere, durch die sie mit dem ihnen zukommenden Wohngebiet in irgend einer Beziehung stehen. Da sich aber zeigt, daß wohl alle „biologischen“ Eigenschaften der Tiere, z. B. auch die Art der Fortpflanzung, sich in direktem oder indirektem Kausalkonnex mit den äußeren physischen Bedingungen befinden, so wäre Bionomie mit Biologie (im engeren Sinn) identisch. Dann wäre aber „Bionomie“ vorzuziehen, da ja das Wort Biologie auch schon eine weitere Bedeutung (Zoologie + Botanik) hat. Ich kann mich hier auf Dollo stützen, den Begründer der ethologischen Methode in der Paläontologie. Er schreibt (La Paléontologie éthologique, 1910, p. 386): „Bionomie = Ethologie + Chorologie . . . On désigne, quelquefois, l'Éthologie sous le nom de Biologie. C'est un tort. Il faut réserver ce dernier terme pour l'étude de la Vie dans le sens le plus général du mot.“ Den Begriff Ethologie definiert Dollo folgendermaßen: „Éthologie = étude des Organismes dans leurs relations avec leur milieu naturel (Existenzbedingungen).“ Wenn also G. Schlesinger, dem wir mehrere scharfsinnige Abhandlungen über Bau und Lebensweise von Fischen verdanken, schreibt (1909, p. 140): „Unter Ethologie versteht L. Dollo die Biologie + Morphologie, d. h. die vergleichende Berücksichtigung dieser beiden Disziplinen“, so ist er durch Dollos eigene, kurz nachher erfolgte Erklärung widerlegt. Für das, was Schlesinger Ethologie nennt, würde man wohl besser „ethologische Morphologie“ bzw. „morphologische Ethologie“ sagen.

Zur Einteilung innerhalb der genannten Disziplinen möchte ich nun folgendes Schema aufstellen:

Chorologische Einteilung (marine Lebensbezirke):

1. Litoral,
2. Pelagial,
3. Abyssal.

Ethologische Einteilung:

1. Benthos,
2. Nekton,
3. Plankton { Nektoplankton,
Holoplankton.

Die chorologische Einteilung entspricht durchaus der Günthers und Ortmanns, die, wie sich immer mehr zeigt, äußerst glücklich gewählt war. Die ethologische Einteilung ist bei den verschiedenen Autoren nicht ganz übereinstimmend. Doch dürfte die hier gegebene Einteilung wohl diejenige sein, die von den meisten bedeutenden Tiergeographen unserer Zeit gebraucht wird. Sie beruht auf der verschiedenen Art, wie die Tiere in ihrer Lebensweise — und zwar besonders ihrer Fortbewegung, aber auch Ernährung, Fort-

pflanzung usw. — an ihre Umgebung angepaßt sind. Das Benthos umfaßt diejenigen Tiere, die in hohem Maße an den Boden des Meeres angepaßt sind, so daß sie sich nicht oder nur wenig über ihn zu erheben vermögen. Das Nekton stellt in gewissem Sinne einen Übergang dar zwischen dem Benthos und dem Plankton. Als nektonisch bezeichnen wir nämlich solche Tiere, die zwar den Boden verlassen und frei im Mittelwasser oder an der Meeresoberfläche herumschwimmen können, die dabei aber doch immer noch durch irgendwelche ethologische Beziehungen (Ernährung, Fortpflanzung) in gewissem Maße an den Meeresgrund gebunden sind, so daß sie von Zeit zu Zeit immer wieder zu ihm zurückkehren müssen. Das Plankton schließlich ist die Gemeinschaft derjenigen Lebewesen, die während ihres ganzen Lebens vom Meeresboden unabhängig sind. Dabei kann man nun weiterhin unterscheiden zwischen solchen Formen, die mit kräftiger Eigenbewegung im Meere umherschweben und daher viel Ähnlichkeit mit dem Nekton zeigen: „Nektoplankton“; und solchen, die nur eine minimale Eigenbewegung aufweisen und sich im wesentlichen freischwebend von den Strömungen treiben lassen: „Holoplankton“.

Ich komme nun zur Bionomie meiner speziellen Tiergruppe, der Selachier. Was zunächst die Chorologie betrifft, so stand mir hier in Form von Fundortsangaben bei unseren Sammlungsexemplaren und von Bemerkungen der Autoren ein ziemlich gutes Material zur Verfügung. Viel schwieriger war es mit der Ethologie. In der Literatur sind die Angaben über die Lebensgewohnheiten der Selachier sehr spärlich. Am meisten gibt wiederum Günther in seiner „Ichthyologie“. Sehr genaue ethologische Angaben finden sich in Smith, „Scandinavian Fishes“ (1895), aber eben leider nur für die skandinavischen Arten. Was sich in anderen Arbeiten findet, ist äußerst wenig und nicht immer ganz zuverlässig. Schon das wenige aber, was ich aus diesen Angaben als sicher zusammenstellen konnte, genügte, um eine Reihe klarer Gesetzmäßigkeiten zwischen der Ethologie und der geographischen Verbreitung der Selachier zu finden. Für eine beträchtliche Anzahl auch wichtigerer Gattungen freilich konnte ich aus der Literatur nicht einmal das mit Bestimmtheit ermitteln, ob sie benthonisch, nektonisch oder planktonisch leben. Ich werde mich daher bei der Untersuchung des inneren Zusammenhangs zwischen Lebensweise und Verbreitung der Selachier hauptsächlich auf die nicht sehr zahlreichen ethologisch gut bekannten Formen stützen müssen. Die übrigen werde ich nur zur Ergänzung heranziehen, indem ich sie je nach der habituellen Ähnlichkeit jenen besser bekannten Formen zur Seite stellen werde: also mit Zuhilfenahme vergleichend morphologisch-ethologischer Analogieschlüsse, die daher einen ziemlich beträchtlichen Teil dieser Arbeit ausmachen werden.

Im folgenden Kapitel nun, in dem ich die geographische Verbreitung der Selachier vom bionomischen Gesichtspunkt aus betrachten will, werde ich die Einteilung in erster Linie nach dem chorologischen Prinzip vornehmen, d. h. ich werde die Selachiergattungen nach den drei marinen Lebensbezirken gruppieren, dem Küstenbezirk, dem Hochseebezirk und dem Tiefseebezirk. Innerhalb jedes dieser drei Abschnitte werde ich jedesmal eine für die Bewohner des betreffenden Bezirks besonders charakteristische und besonders gut bekannte Spezies herausgreifen und als Typ aufstellen. An diesem Typ werde ich dann mit möglichster Ausführlichkeit alle die kausalen Zusammenhänge zwischen Ethologie, Morphologie und geographischer Verbreitung auseinandersetzen. Zweitens werde ich für jeden Lebensbezirk als „Paratypen“ diejenigen Formen, die dem Typ in den

wichtigsten bionomischen Eigenschaften gleichen, etwas kürzer besprechen, hauptsächlich nur auf die Analogien und Unterschiede gegenüber dem Typ eingehend. In der Reihenfolge der paratypischen Gattungen werde ich mich im wesentlichen von dem praktischen Gesichtspunkt der übersichtlicheren Darstellung leiten lassen. In ethologischer Beziehung werde ich zumeist die Gattungen als Einheiten behandeln, einmal weil wir überhaupt schon froh sein müssen, wenn wir von einer Art einer Gattung die Lebensgewohnheiten kennen, und dann weil man wohl im allgemeinen annehmen kann, daß die Arten einer Gattung sich ethologisch nicht allzusehr voneinander unterscheiden. In tiergeographischer Hinsicht dagegen werde ich oft die Arten auch einzeln behandeln.

II. Kapitel. Bionomische Betrachtung der Verbreitung der Selachier.

1. Der Küstenbezirk.

Unter den physikalischen Bedingungen des litoralen Lebensbezirks seien als bionomisch besonders wichtig hervorgehoben: das Vorhandensein eines Substrats, des festen Küstenbodens, das also dem Fazieswechsel unterworfen ist; die Brandung und die durch den Gezeitenwechsel hervorgerufenen Wasserbewegungen; ferner die freilich abgeschwächte Wirkung der Meeresströmungen und die manchmal durch diese hervorgerufenen Auftriebwasser; und schließlich die starken klimatischen Unterschiede, die von dem nahen Festland her ihre Wirkung geltend machen. Der Unterschied zwischen Steil- und Flachküste dürfte übrigens — für Fische wenigstens — wohl hauptsächlich deshalb bionomisch von besonderer Bedeutung sein, weil an jener die Brandung ungleich heftiger ist.

A. Typ: *Cestracion* Cuv. (Gen. 35).

Es ist nicht leicht, einen in jeder Hinsicht typischen Küstenselachier zu finden. Die meisten Formen, wie z. B. auch die an unseren europäischen Küsten so häufigen Katzenhaie (*Scyliorhinus*), zeigen gewisse Übergänge nach anderen Lebensbezirken hin. Ich wähle daher aus der Familie der Cestraciontiden, die in früheren Erdperioden eine bedeutende Rolle gespielt haben, heute aber nur noch in einigen pazifischen, ihrem Habitus, ihrer Lebensweise und Verbreitung nach ausgesprochen benthonischen Arten erhalten sind, eine Spezies, nämlich *Cestracion japonicus* Dum., als Typ.

Über die Lebensweise der Spezies schreibt Doflein (1906, „Ostasienfahrt“, p. 209): „Zwischen den Korallen treibt sich eine kleine Haifischart herum, welche sonst sehr selten ist, hier in der Sagamibucht aber ziemlich häufig gefunden wird. Es ist der von den Engländern Port Jackson-Hai genannte *Cestracion japonicus* Dum. . . . Zwischen den Gorgoniden legt er auch seine Eier ab, welche durch ihre absonderliche Form sehr auffallen.“

Von ethologisch-tiergeographischer Bedeutung ist zunächst schon die geringe Körpergröße des Tieres. Exemplare von 1 m Größe scheinen schon sehr selten zu sein, und länger als 1½ m dürfte die Art wohl nie werden. Diese geringe Größe ist eine Eigenschaft, die wir bei allen echten litoralen Formen immer wieder antreffen werden. Sehr

auffallend ist dann weiterhin, wie unsere Figur zeigt, die plumpe, gedrungene Form des ganzen Körpers und ganz besonders des Kopfes. Das liegt vor allem an der für einen Haifisch so auffallenden starken Verkürzung der Schnauze: der Mund ist der Schnauzenspitze außerordentlich genähert. Diese Plumpheit des Körpers und Stumpfheit der Schnauze muß dem Port Jackson-Hai ein rasches, gewandtes Schwimmen unmöglich machen; eine Annahme, die mit dem Leben zwischen den Korallen, wie es Doflein beschreibt, gut übereinstimmt. Der Rumpf und ganz besonders der Kopf sind unten einigermaßen abgeflacht, ebenfalls offenbar eine Folge der benthonischen Lebensweise. Wegen des dicken Kopfes und des nach hinten sich allmählich zuspitzenden Rumpfes ähnelt *Cestracion* einigermaßen der Teleostiergattung *Macrurus*, kann also als ein Vertreter des „macruriformen Anpassungstypus“ bezeichnet werden, der nach Abel (1912, p. 440) eine sehr häufige Anpassung an das benthonische Leben darstellt. Der Mund ist eng, die Zähne stumpf, die vorderen kamm-, die hinteren walzenförmig, alles Eigenschaften, die dem Tier das Fangen und Bewältigen von großen und kräftigen Beutetieren nicht ermöglichen, dagegen zum Ergreifen und Kauen von hartschaligen Mollusken, Crustaceen und Echinodermen ganz die geeigneten Werkzeuge sind. Eine Untersuchung des Magen- und Darminhalts von acht Exemplaren hat dies bestätigt. Ich fand darin folgende Hartkörper: Trümmer von Muschelschalen, von Seeigelschalen, ganze Seeigelstacheln, Arme von Schlangensterne und einen Stein (einen vulkanischen Tuff). Vor allem im Enddarm fanden sich alle möglichen Kalkskelettreste in großer Masse, freilich in stark zertrümmertem Zustand. Es weist also auch die Natur der Nahrung mit Bestimmtheit auf eine benthonische Lebensweise des *Cestracion* hin.

Mit dem Mund sind die Nasenöffnungen verwachsen, eine Erscheinung, die sich auffällig oft bei litoralen Selachiern findet, so bei allen *Orectolobidae* und Rochen. Die Augen stehen ihrer Größe nach etwa in der Mitte zwischen den großen Augen der Tiefseeselachier und den kleinen der planktonischen Selachier.

Ich komme jetzt zu den Flossen unseres Typs. Diese sind ziemlich groß, aber im Gegensatz zu denen der nektonischen Formen sehr stumpf. Besonders die großen, breiten, stark abgerundeten Brustflossen dürften für ein langsames Hingleiten über dem Boden sehr geeignet sein. Jede Rückenflosse trägt zur Verteidigung des Tiers einen kräftigen Stachel, eine Eigenschaft, die für Bodenformen ganz typisch ist.

Die Oberfläche des Tieres ist infolge der kräftigen (in der Aufsicht kreuzförmigen) Schuppen sehr rauh. Auch das findet sich bei anderen Küstenformen vielfach wieder und ist wohl irgendwie als eine Anpassung an den rauhen Boden aufzufassen, auf dem die Tiere leben. Noch mehr läßt sich dies wohl von der Zeichnung der Oberfläche sagen, die in einer Reihe von über den ganzen Körper laufenden dunklen Querbändern besteht. Es ist wohl kein Zweifel, daß diese Zeichnung die Umrisse des Tieres auf seinem natürlichen Boden weniger deutlich hervortreten läßt und ihm dadurch von Nutzen ist¹⁾. Es findet sich ähnliches bei außerordentlich vielen litoralen Formen wieder, und zwar nur bei diesen!

¹⁾ Dabei ist es wohl kein Zufall, daß gerade diejenigen Stellen des Körpers, die das Tier am leichtesten verraten können, wie Schnauze, Augen, Anfang und Ende der Flossen, regelmäßig von dunklen Bändern gekreuzt werden, die ihre Konturen für das Auge des Beschauers einigermaßen verwischen.

In der oben zitierten Bemerkung Dofleins fanden wir auch die seltsamen Eier des *Cestracion* erwähnt. Deren Form wird dann von ihm weiter beschrieben und ihre biologische Bedeutung besprochen. Für uns kommt es hier hauptsächlich auf die Tatsache an, daß der Port Jackson-Hai überhaupt Eier legt. Es ist dies eine für die Charakterisierung der benthonischen Selachier sehr wichtige Eigenschaft: zwar gibt es sehr viele benthonische Selachier, die lebendige Junge gebären, wie die pelagischen; dagegen gibt es wohl kaum einen nicht-benthonischen Selachier, der Eier legt.

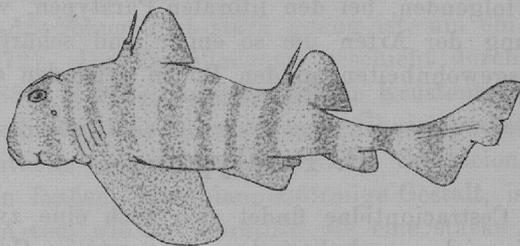


Fig 1. *Cestracion japonicus* Dum. Der Port Jackson-Hai. Länge: 1 m.
Typ der Küsten-Selachier (benthonisch-litoral).

Schließlich müssen wir noch die geographische Verbreitung des *Cestracion* betrachten. Zunächst die unserer Typspezies selbst, *Cestracion japonicus* Dum. Noch Schlegel (1850, p. 304) und Günther (1870, p. 415) nannten die Form *C. philippi*, warfen sie also mit der nah verwandten australischen Form zusammen, der dieser Name zukommt. Erst Macleay und Maclay (1883, P. Linn. Soc., vol. 8, p. 428) wiesen auf den spezifischen Unterschied der beiden Formen hin. Da wir von beiden Exemplare besitzen, so konnte ich dieses Resultat nachprüfen und in der Tat eine Reihe von Unterschieden feststellen. Demnach ist unser Typ also auf Japan beschränkt und zwar auf das südliche. Denn Jordan und Fowler (1903, p. 599) führen als Fundorte auf: Nagasaki, Hakata, Kobe, Wakanoura, Tokio, Misaki, und auch bei den übrigen Autoren finde ich keine anderen Fundorte. Da sich nun ferner in unserer Sammlung auch ein Exemplar aus Formosa befindet, so erstreckt sich somit die Verbreitung der Art genau über eine meiner Provinzen, nämlich die südjapanische Provinz.

Interessant ist es nun, daß dieses Exemplar aus Formosa, wie ich ebenfalls in meiner Beschreibung auseinandergesetzt habe, von sämtlichen Exemplaren der japanischen Hauptinsel einige kleine Abweichungen zeigt. Entsprechend der geringen topographischen Entfernung hat auch der morphologische Unterschied der Tiere höchstens subspezifischen Rang. Immerhin aber ist er deutlich erkennbar: ein schönes Beispiel dafür, wie mit dem raschen physikalischen Wechsel im Küstenbezirk ein entsprechender Wechsel in der Morphologie der tierischen Bewohner Hand in Hand geht.

Auch die übrigen Arten der Gattung *Cestracion* sind auf relativ kleine Verbreitungsgebiete beschränkt: *C. philippi* (Schn.) auf Westaustralien und Tasmanien, *C. zebra* Gray auf China und *C. amboinensis* wahrscheinlich auf den Malayischen Archipel (bisher nur von Amboina bekannt). Dabei ist es wieder interessant, daß nach Jordan und Fowler (1903, p. 599) die chinesische Spezies *zebra* der japanischen *japonicus* näher steht als der

australischen philippi, daß also die systematische Verschiedenheit mit der geographischen Entfernung wächst. Über die genauere systematische Stellung von *C. amboinensis* konnte ich nichts ermitteln.

Diese beiden Grundeigenschaften der Gattung *Cestracion*, nämlich die ausgesprochen benthonische Lebensweise und die verhältnismäßig kleinen, streng von den physikalischen Bedingungen der Küstenlinie abhängigen Verbreitungsgebiete der einzelnen Arten, treten uns in dieser extremen Form wohl bei keiner anderen, gut bekannten litoralen Selachiergruppe entgegen. Daher habe ich denn auch *Cestracion* als Typ für die Küstenselachier gewählt. Aber auch im folgenden, bei den litoralen Paratypen, werden wir immer wieder sehen, daß die Verbreitung der Arten um so enger und schärfer begrenzt ist, je mehr die Tiere in ihren Lebensgewohnheiten an den Boden gebunden sind.

B. Paratypen.

In der Familie der *Cestraciontidae* findet sich noch eine zweite Gattung, ***Gyropleurodus*** Gill (Gen. 34)¹⁾, die sich morphologisch aufs engste an *Cestracion* anschließt. Wie diese Gattung ist auch sie auf den Stillen Ozean beschränkt, nur bewohnt sie im ganzen mehr dessen östliche Küsten. Eine Art freilich, *G. galeatus* (Günth.), kommt in Neu-Süd-Wales vor. Von den anderen beiden bewohnt *G. francisci* (Gir.) die kalifornische Küste südlich von Point Conception und *G. quoyi* (Freminv.) die Küste der Galapagos-Inseln. Und wieder findet sich eine Angabe (Reg. 1908^B, p. 494), daß diese beiden geographisch benachbarten Arten sich auch systematisch besonders nahestehen.

Die Katzenbaie, ***Scyliorhinus*** Blainv. (= *Scyllium* Cuv., Gen. 19) habe ich oben schon erwähnt. Von den bekanntesten Arten wissen wir mit Bestimmtheit, daß sie die meiste Zeit über den Boden der flachen Küstengewässer nicht verlassen, indem sie sich, wie Smitt (1895, p. 1147) berichtet, teilweise in den Sand und Schlamm einwühlen und auf Beute lauern. Diesem Sicheinwühlen ist die Fortbewegungsweise vorzüglich angepaßt. Ich habe auf der Zoologischen Station Neapel längere Zeit ein Exemplar von *S. canicula* in einem Wasserbecken gehalten, konnte daher seine typische Art zu schwimmen gut beobachten. Der Eindruck ist ein durchaus schlangenartiger. Das kommt wohl daher, daß der Körper während der Bewegung gleichzeitig eine Kurve beschreibt, die, physikalisch gesprochen, mehr als eine Wellenlänge beträgt. Das wird ermöglicht durch die schlangenförmige Gestalt des Körpers, der in seiner ganzen Länge die undulierende Bewegung mitmachen kann, während bei den meisten anderen Fischen die deutlich abgesetzte hohe Schwanzflosse in ganz besonders hohem Maße mit der Fortbewegung betraut ist, obgleich auch hier der gesamte hintere Teil der Rumpfmuskulatur noch mithilft. Es ist klar, daß diese schlangenartige Fortbewegungsweise im offenen Wasser nicht sehr zweckdienlich wäre, weil sie dem Tiere zu wenig Stoßkraft gibt. Die schlangenförmige Körpergestalt — oder der „anguilliforme Anpassungstypus“ Abels (1912, p. 444) — findet sich deshalb besonders häufig bei benthonischen Formen. Die Körpergröße in dieser Gattung ist sehr gering: bei *S. canicula* und *S. stellaris* überschreitet sie nach Smitt (1895, p. 1147)

¹⁾ D. h.: 34. Genus in meiner chorologischen Liste (Anhang 1), sowie im systematischen Teil dieser Arbeit.

niemals einen Meter, und auch die vielen Exemplare der übrigen Arten, die das Britische Museum besitzt, erreichen nach Regan (1908^B, p. 456 ff.) höchstens diese Länge. Die Flossen sind, wie jede Abbildung zeigt, alle sehr stumpf, besonders die Schwanzflosse ist stark reduziert. Die Oberfläche ist rauh und hat außer Bändern, ähnlich wie wir sie bei *Cestracion* fanden, auch noch allerlei braune Punkte und Flecken. Diese Färbung kehrt, wenn auch in mannigfach variierender Form, bei allen litoralen Arten der Gattung wieder, wie aus Regans Zusammenstellung der Arten hervorgeht. Bei den Tiefseearten dagegen fehlt sie. Und es ist nun sehr interessant zu sehen, daß die Grenze zwischen den gezeichneten und den einförmig gefärbten Arten etwa in 300—400 m Tiefe liegt, also in derselben Tiefe, bis zu der das Sonnenlicht stark genug ist, um ein Pflanzenleben zu ermöglichen (Chun 1900, p. 472). Die Fortpflanzung geschieht durch Eierlegen. Die Nahrung besteht nach Günther (1886, p. 218) hauptsächlich in Krustentieren und toten Fischen. — Also in all diesen Eigenschaften eine überraschende Übereinstimmung mit *Cestracion*. Der einzige wesentliche habituelle Unterschied gegenüber *Cestracion*, den wir bei den europäischen *Scyliorhinus*-arten fanden, die schlangenförmige Gestalt, ist in dieser Gattung nicht konstant: es finden sich Arten, wie *S. umbratilis*, die eine starke Annäherung an die mehr gedrungene *Cestracion*-gestalt zeigen.

Ich komme nun auf die geographische Verbreitung der *Scyliorhinus*-arten zu sprechen. Die Tiefseearten müssen wir natürlich hier von der Betrachtung ausschließen. Dann finden wir, entsprechend der bionomisch-habituellen Ähnlichkeit mit *Cestracion*, auch die tiergeographische Analogie der relativ kleinen Verbreitungsgebiete: keine Art bewohnt mehr als drei Provinzen; die meisten nur eine oder zwei. Daß die Verbreitung der *Scyliorhinus*-arten nicht ganz so beschränkt ist wie die der *Cestracion*-arten, läßt sich daraus erklären, daß sie sich doch mitunter über den Boden erheben, um Beute zu verfolgen, wie Smitt schreibt, daß sie also doch schon eine etwas mehr nektonische Lebensweise führen, was wieder mit ihrem gestreckteren Körper zusammenhängt. Dadurch ist natürlich auch eine etwas weitergehende Vermischung der Individuen ermöglicht. Aber über bedeutendere physikalische Grenzen, also besonders über die Grenzen zwischen warmen und kalten Strömen, geht nicht eine einzige Art hinaus. Und dieses Ergebnis ist insofern als einigermaßen zuverlässig zu betrachten, als die Systematik der Gattung *Scyliorhinus* in neuester Zeit durch Regan in so befriedigender Weise revidiert worden ist, wie wenige andere. Ferner ist zu beachten, daß die litoralen Arten, im Gegensatz zu den abyssalen derselben Gattung, nie Gebiete bewohnen, die durch Meere voneinander getrennt sind. Man kann aus der Verbreitungstabelle deutlich ersehen, daß diese Arten in der Tat nur an der Küste entlang oder über flache Meeresstraßen hinweg zu wandern vermögen, daß aber das offene, tiefe Meer für sie ein absolut unübersteigliches Hindernis bedeutet. Wir finden wohl Arten, die von Indien oder von Japan bis über den Malayischen Archipel hin verbreitet sind; aber keine Art, die sich von diesem bis nach Australien erstreckt. Die Entfernung ist keine größere, wesentliche Unterschiede in den Strömungen und in den Temperaturen sind nicht vorhanden: die Ursache kann also nur im Bodenrelief des Meeres gesucht werden. Die malayischen Inseln sind nämlich, wie auch unsere Karte erkennen läßt, zum größten Teil untereinander und vom asiatischen Festland durch Meeresteile von weniger als 200 m, von Australien dagegen durch einen wenn auch schmalen Graben von mehr als 1000 m Tiefe getrennt. Dieser genügt also bereits, um eine Vermischung der

Arten zu verhindern. Die kleinen Südseeinseln haben überhaupt keine litorale *Scyliorhinus*-art. Zur Erklärung dieser Tatsache müssen wir noch andere Gesichtspunkte heranziehen. Eine abyssale Spezies (*S. spongiceps*) existiert ja bei Hawaii. Es wäre also an sich denkbar, daß einzelne Individuen dieser Spezies langsam auf dem Küstenabhang von Hawaii in die Höhe wanderten und daß auf diese Weise allmählich eine besondere litorale Art für Hawaii entstünde. Aber es scheint eben — und wir werden für eine solche Annahme noch mehrfach Anhaltspunkte finden —, daß zur Entwicklung einer Spezies ein gewisses Mindestmaß von Lebensraum notwendig ist. Offenbar hängt das mit der geschlechtlichen Vermischung zusammen. Angenommen, bei Hawaii z. B. hätten sich Individuen von *S. spongiceps* an eine mehr litorale Lebensweise angepaßt, so würde doch ihre Zahl wegen der Kleinheit des Küstenstrichs nie sehr groß werden können gegenüber der gewaltigen Zahl von Individuen, die die Tiefsee zu beherbergen vermag. Infolge der fortwährend möglichen Vermischung mit den Tiefseeindividuen müßten sich also die unterscheidenden Charaktere der Küstenindividuen immer sofort wieder verwischen, ehe sie sich noch in besonderer Schärfe ausgebildet hätten: konstante Artcharaktere könnten sich auf diese Weise nicht entwickeln. Anders wäre es z. B. an der australischen Küste. Wenn dort Individuen von Tiefseearten am Küstenabhang in die Höhe wanderten, so könnten sie das wegen der weiten Ausdehnung der australischen Küste gleich in einer Anzahl tun, die groß genug wäre, um gegenüber der Anzahl von Bewohnern der benachbarten Tiefseeräume, mit denen sie sich vermischen könnten, ins Gewicht zu fallen und so, trotz solcher gelegentlicher Vermischungen, die Entwicklung von konstanten Artmerkmalen zu gewährleisten. Und in der Tat halte ich es für wahrscheinlich, daß auf diese Weise Australien mit Katzenhaien bevölkert wurde. Die scharfe Trennung der litoralen Arten des Malayischen Archipels und Australiens läßt es, wie wir sahen, unmöglich erscheinen, daß echte Küstenformen den Graben von über 1000 m Tiefe, der beide Gebiete trennt, direkt durchschwimmen. Aus Regans gewissenhafter Synopsis geht hervor, daß die abyssalen *Scyliorhinus*-arten meist den litoralen sehr nahe stehen, und daher halte ich es für wahrscheinlich, daß jener alte, tiefe Graben, der nach Arldt (1907, Karte 19) seit der Kreidezeit besteht, von der Gattung einfach vermittlems abyssaler Zwischenformen durchwandert wurde, von denen aus sich dann auf der australischen Seite wieder litorale Formen entwickelten.

Das Vorhandensein von Tiefseearten in der Gattung *Scyliorhinus*, die den litoralen Arten nahestehen, gibt uns auch den Schlüssel zur Erklärung der völligen Unregelmäßigkeit in der Verbreitung der *Scyliorhinus*-arten. Cestracion, dessen Systematik übrigens ebenfalls Regan zusammengestellt hat, hat keine abyssalen Arten und dementsprechend sahen wir, daß, soweit wir wissen, die Arten morphologisch um so verschiedener voneinander sind, je weiter ihre Verbreitungsgebiete geographisch voneinander entfernt sind. Bei *Scyliorhinus* hingegen habe ich mich vergeblich bemüht, zwischen der systematischen Anordnung der Arten, wie sie Regan gibt, und deren Verbreitung irgendwelche inneren Zusammenhänge zu finden. So sollte man z. B., entsprechend den geographischen Verhältnissen, zwei große Artengruppen erwarten, eine für die östliche Ländermasse und eine für den amerikanischen Kontinent. Das scheint aber nicht der Fall zu sein. Es scheinen nämlich z. B. der europäische *S. stellaris* (L.) und der ostamerikanische *S. retifer* (Garm.) einander sehr nahe zu stehen. Aber *retifer* geht nach Regan bis 360 m, also mindestens bis an die Tiefseegrenze (Jordan und Evermann bezeichnen ihn sogar ausdrücklich als

Tiefseeart) und auch von *stellaris* sagt Day, daß er manchmal ziemlich tief hinabgeht (genaue Zahlen fehlen leider). So ist ein Übergang durch die Tiefsee recht wahrscheinlich. Da *retifer* nach Jordan und Evermann bis mindestens Virginia, *stellaris* bis zu den Shetlands hinaufreicht, so ist es wohl denkbar, daß eine abyssale Übergangsform existiert oder noch in allerjüngster geologischer Vergangenheit existiert hat, die auf dem weniger als 1000 m tiefen nordatlantischen Rücken (Shetlands—Island—Grönland) den Ozean überquert hat; zumal ja die abyssalen *Scyliorhinus*-arten, wie überhaupt alle Tiefseeformen ganz andere Entfernungen zurückzulegen vermögen als die litoralen, und die klimatischen Unterschiede für sie eine viel geringere Rolle spielen.

Im Anschluß an *Scyliorhinus* kommen wir auf die Familie der *Orectolobidae*. Die älteren Systematiker Müller und Henle und Günther stellten die Gattungen dieser Familie zu ihren „*Scylliidae*“. In der Tat zeigen die *Orectolobidae* mit den *Scyliorhinidae* viele Übereinstimmungen im äußeren Habitus. Da aber Regan in der inneren Anatomie der beiden Familien wesentliche Unterschiede gefunden hat, so dürften jene äußeren Übereinstimmungen wohl als Konvergenzerscheinungen aufzufassen sein: beide Familien sind nämlich im wesentlichen litoral. Und so ist es nicht verwunderlich, daß die meisten Charaktere, die wir bei *Scyliorhinus* als Folgen der litoralen Lebensweise ableiten konnten, bei den *Orectolobidae* wiederkehren. Am deutlichsten kommt dies in der langgestreckten Schwanzflosse und der stumpfen Schnauze zum Ausdruck.

Einen wesentlichen Unterschied gegenüber den *Scyliorhinidae* haben freilich die *Orectolobidae*: sie sind nämlich lebendig gebärend. Wir haben oben ausgeführt, daß die ovipare Fortpflanzungsweise bei den Selachiern zwar auf die benthonischen Formen beschränkt, bei diesen aber durchaus nicht allgemein verbreitet ist. Im Gegenteil: die vivipare Fortpflanzungsweise ist bei den Selachiern so sehr vorwiegend, daß sie selbst unter den benthonischen Formen die häufigere sein dürfte. Die Verschiedenheit in der Fortpflanzungsweise der *Scyliorhinidae* und der *Orectolobidae* führt mich auf folgende Annahme über deren Phylogenese. Beide Familien waren zunächst litoral; für die weitere Ausbreitung in andere Lebensbezirke aber waren ihnen durch ihre verschiedene Fortpflanzungsweise verschiedene Wege gewiesen: den lebendig gebärenden und darum vom Substrat weniger abhängigen *Orectolobidae* stand die freie See offen, während die eierlegenden *Scyliorhinidae* nur auf dem Substrat in die Tiefsee hinabwandern konnten.¹⁾ Während nämlich bei den *Scyliorhinidae* schon die Gattung *Scyliorhinus* selbst einige Tiefseearten enthielt und die beiden anderen Gattungen, *Pristiurus* und *Pseudotriacis*, überhaupt ausgesprochen abyssal zu sein scheinen, finden wir bei den *Orectolobidae* einen fortschreitenden Übergang nach der Hochsee hin: *Orectolobus* und *Chiloscyllium* sind noch als echte Küstenformen aufzufassen, *Stegostoma* zeigt bereits gewisse Übergänge nach dem Pelagial und *Ginglymostoma* und *Rhinodon* schließlich sind echte pelagische Formen.

Trotzdem also das pelagische Element in der Familie der *Orectolobidae* ziemlich stark vertreten ist, glaube ich doch an meiner Vermutung festhalten zu dürfen, daß sich die Familie als solche im Küstenbezirk entwickelt hat: und zwar besonders aus tiergeographischen Gründen. Wenn wir nämlich von den beiden zweifellos pelagischen Gattungen *Ginglymostoma* und *Rhinodon* absehen, so sind sämtliche Arten der Familie aus-

¹⁾ Da die Eier stets an feste Gegenstände befestigt werden.

nahmslos auf den Indik und den südwestlichen Pazifik beschränkt. Die meisten Arten finden sich in der Mitte dieses Gebiets, im Malayischen Archipel. Es liegt also die Vermutung nahe, daß dort die ganze Familie entstanden ist, zumal dieser Archipel mit seinem gewaltigen Flachwassersockel, seiner großen Summe der Strandlinie und seiner hohen und wenig schwankenden Temperatur der Entwicklung von Küstenbewohnern besonders günstig sein muß. Den aus den litoralen Formen entstandenen pelagischen war es natürlich bei ihrer viel größeren Bewegungsfreiheit möglich, sich auch im Atlantik und im östlichen Pazifik auszubreiten. Wären hingegen umgekehrt die litoralen Formen aus den kosmopolitischen pelagischen entstanden, so wäre es nicht einzusehen, warum diese nicht auch die an sich ebenso günstigen mediterranen und mittelamerikanischen Gebiete bevölkert hätten. Mit der Annahme einer Entstehung der Familie im indo-westpazifischen Küstengebiet stimmt auch der paläontologische Befund gut überein. Man kennt nämlich, soviel ich in der Literatur finden konnte, keine Fossilien, die mit Bestimmtheit zu den Orectolobiden gehören (außer dem pelagischen *Ginglymostoma*). Denn die beiden Belege für *Chiloscyllium* (Probst 1879, Molasse, Württemberg: s. Smith Woodward 1889, p. 347) und besonders für *Crossorhinus* (Hasse 1882, bei Cambridge, Smith Woodward 1889, p. 347) dürften wohl noch sehr der Nachprüfung bedürfen. Das indo-westpazifische Gebiet aber, wo man wahrscheinlich Orectolobiden-Fossilien finden wird, ist heute paläontologisch noch wenig erforscht.

Über die Arten von *Orectolobus* Bp. (= *Crossorhinus* MH. Gen. 14) sagt Günther: „Sie sind offenbar Grundhaie, welche auf dem Boden verborgen liegen und auf ihre Beute lauern. Im Einklange mit dieser Lebensweise gleicht ihre Färbung täuschend der eines Felsens oder Steines, der mit kurzem Pflanzen- oder Korallenwachstum bedeckt ist.“ Also offenbar eine ganz ausgesprochen benthonische Lebensweise. Dieser entspricht auch die Körperform: nach Regan sind der Kopf und der vordere Teil des Rumpfes breit, die Schnauze kurz, die Brustflossen breit und abgerundet. Auch die Körpergröße ist nicht bedeutend. Nach Günther (1886, p. 220) erreicht sie in der Gattung 3 m. Und auch das scheint selten zu sein.

Ich komme jetzt zur geographischen Verbreitung. Zunächst ist schon das Gebiet, das die Gattung als ganze bewohnt, ein verhältnismäßig enges: sie ist auf China, Japan und Australien beschränkt. Dieser Unterschied gegenüber dem kosmopolitischen *Scyliorhinus* ist wohl aus dem Fehlen von abyssalen Zwischenformen und aus der noch ausgesprochenen benthonischen Lebensweise zu erklären. Hierin steht *Orectolobus* also *Cestracion* und *Gyroleurodus* nahe. Daß *Gyroleurodus* quer über den Pazifik hinüberreicht, während *Orectolobus* auf dessen westliche Seite beschränkt ist, kann ich mir nur aus dem wohl sicher viel bedeutenderen geologischen Alter jener Gruppe erklären¹⁾. Auffällig ist, daß für den Malayischen Archipel keine *Orectolobus*-art bekannt ist. Und doch ist diese Gegend gerade am besten bekannt und bietet so viel Raum für ausgesprochene Küstentiere. Ein solches Aussetzen gerade in dem scheinbar günstigsten Gebiet werden wir noch wiederholt finden. Ich bin im allgemeinen geneigt, diese Erscheinung in Ermanglung jedes anderen Gesichtspunktes aus der Konkurrenz mit anderen an dieselben Lebens-

¹⁾ Ist doch *Cestracion* + *Gyroleurodus* in zahlreichen Exemplaren bis in den Jura nachgewiesen (Smith Woodward 1889, p. 332 ff.).

bedingungen, aber besser angepaßten Formen zu erklären. So finden sich im malayischen Archipel nicht weniger als acht *Orectolobiden*- und *Scyliorhiniden*arten, die man im Verdacht haben könnte, den *Orectolobus* aus diesem Gebiet verdrängt zu haben. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß keine *Orectolobus*art mehr als zwei Provinzen bewohnt.

„Einer der gemeinsten Küstenfische an den Küsten des Indischen Ozeans“ ist nach Günther (1886, p. 219) *Chiloscyllium* MH. (Gen. 16). Die Körpergröße sei gering. Die Gestalt erinnert stark an die von *Scyliorhinus*.

Die Zeichnung der Oberfläche (bei den Jungen noch deutlich ausgeprägt) scheint bei den ausgewachsenen meist zu verblassen. Diese beiden letzteren Eigenschaften lassen vermuten, daß die Gattung nicht ganz so benthonisch ist wie *Orectolobus*, also auch eine weitere Verbreitung aufweist. Das ist auch wirklich der Fall. *Chiloscyllium* reicht von Südafrika bis zu den Kermadec-Inseln, China und Formosa. Interessant sind die Ost- und Westgrenze. Das Vorkommen auf den Kermadec-Inseln und benachbarten kleinen Eilanden ist ein Zeichen dafür, daß die Tiere lange Zeit auf offener See herumtreiben können, ohne zugrunde zu gehen. Daß sie aus eigener Kraft viele hundert Kilometer weit schwimmen, ist bei ihrem ganzen Körperbau ja nicht anzunehmen. Es ist viel wahrscheinlicher, daß dieser Transport durch die ostaustralische Strömung besorgt wird. Immerhin müssen sie aber doch den langen Transport gut aushalten, um sich in der neuen Heimat weiter vermehren zu können. Im Westen reicht die Gattung bis zum Kap: nie wurde ein Exemplar aus dem Atlantik beschrieben. Die thermischen Schwierigkeiten, wie sie das Auftreten des Benguelastroms und der kalten Auftriebwasser westlich und nördlich vom Kap mit sich bringt, scheinen also für die Gattung unüberwindlicher zu sein als die viele hundert Kilometer breiten und viele tausend Meter tiefen Meeresteile zwischen den Südseeinseln. Was nun die einzelnen Arten betrifft, so bewohnt wohl wieder keine mehr als zwei bis drei Provinzen. Nur von einer wird es behauptet, nämlich von *C. indicum* (Gm.). Diese Art soll (Günther, Regan) am Kap und dann wieder in Hinterindien (Duncker, Regan) und China (Regan) vorkommen. Einstweilen scheint mir eine so weite Verbreitung noch sehr zweifelhaft; denn da nach Regans Untersuchungen die Angaben früherer Autoren für Indien sich auf andere Arten beziehen, so hätten wir in der Verbreitung der Art eine Lücke, die von Südafrika bis Hinterindien reichen würde¹⁾. Das scheint mir für eine litorale Form höchst unwahrscheinlich, und ich möchte lieber annehmen, daß zwischen den südafrikanischen und den ostasiatischen Exemplaren eben doch ein spezifischer Unterschied besteht, der den Autoren bisher entgangen ist.

Im Anschluß an die *Scyliorhinidae* und *Orectolobidae* muß ich eine mit diesen Familien in der schlangenförmigen Gestalt übereinstimmende Gattung besprechen, nämlich *Triakis* MH. (Gen. 29) aus der Familie der *Carchariidae*. Die übrigen Gattungen dieser Familie scheinen, soweit es sich heute beurteilen läßt, alle mehr oder weniger nektonisch bis nektoplanktonisch zu sein und sind daher später zu besprechen. Über *Triakis* selbst nun haben wir keine zuverlässigen bionomischen Angaben. Denn daß sie vielfach als Küstenform bezeichnet wird, würde allein nichts beweisen, da dies, wie wir sehen werden, vielfach auch bei litoral-pelagischen Übergangsformen geschieht, z. B. dem nah verwandten *Mustelus* und *Galeus*. Dagegen sind es folgende morphologische Charaktere, die mich

¹⁾ Also in einem seiner Fischfauna nach recht gut bekannten Gebiet.

bestimmen, Triakis zu den echtlitoralen Formen zu stellen: die geringe Größe (ich finde keine Angabe von mehr als 1 m), die schon betonte schlangenförmig-gestreckte Gestalt, die stumpfe Schnauze, die stumpfen Flossen, der langgestreckte, schwache Schwanz mit kaum entwickelten unteren Flossenlappen, die rauhe Oberfläche und schließlich die dunklen Flecken und Querbänder. Mit dieser so abgeleiteten echtlitoralen Lebensweise stimmt nun auch die geographische Verbreitung sehr gut überein. Erstens ist die ganze Gattung absolut auf den Indopazifik beschränkt, und zweitens bewohnt auch keine Art mehr als ein bis zwei Provinzen: eine so enge Verbreitung, wie sie bei nektonischen Formen nicht vorkommt.

Die letzte litorale Haifischfamilie bilden die „Meerengel“, Squatinidae, mit der einzigen Gattung *Squatina* Dum. (Gen. 50). „Der Meerengel“, schreibt Günther, „nähert sich den Rochen bezüglich seiner Körperform und Lebensweise.“ Der Schwanz ist schwach entwickelt, der Mund befindet sich nahe am Ende der stumpfen Schnauze. Die wichtigsten Merkmale aber sind die stark abgeflachte Gestalt des Körpers und die weit nach vorn sich erstreckenden Brustflossen. Dies ist eine auffallende äußere Analogie zu der Gestalt der Rochen, keine wirkliche Übergangserscheinung, wie wir seit Regans anatomischen Untersuchungen wissen. Wir hatten bisher zwei Typen für die Körperform benthonischer Selachier kennen gelernt: den macruriformen (Cestracion) und den anguilliformen (Scyliorhinus). Nun kommen wir zu dem dritten, dem „depressiformen“ (Abel 1912, p. 431). Es ist ja einleuchtend, daß diese Gestalt Tieren von Vorteil sein muß, die sich am liebsten in den Meeresboden einwühlen, um, auf diese Weise unsichtbar geworden, auf Beute zu lauern, und die nur selten in das freie Wasser emporschwimmen. Und in der Tat schreibt Couch (1862, p. 73) über die Bionomie von *Squatina*: „Er hält sich nahe dem Grunde auf und steigt selten hoch in das Wasser empor, um eine Beute zu verfolgen.“ Was die Nahrung dieses Fisches betrifft, so schreibt Day (1884, p. 327), daß *Squatina* Plattfische bevorzugt; Couch fand im Magen einer *Squatina squatina* Opercula von Trompetenschnecken, ferner kleine Fische und zwei ziemlich große Steine. All das weist auf eine ausgesprochen benthonische Lebensweise hin. Ebenso seine Zeichnung, die in kleineren oder größeren dunklen Flecken besteht, und seine geringe Größe, die nach Günther (1886, p. 225) $1\frac{2}{3}$ m nicht übersteigt.

Damit stimmt nun aber die geographische Verbreitung, wenigstens wie sie sich nach den Literaturangaben darstellt, nicht recht überein. Wir sind gewöhnt, für die litoralen Arten eng begrenzte Verbreitungsgebiete und vor allem zusammenhängende Küstenlinien zu finden. *Squatina squatina* dagegen, die wichtigste Art der Gattung, ist nach Günther (1886, p. 225) „beinahe Kosmopolit, da sie an den Küsten Europas, des östlichen Nordamerikas, Kaliforniens, Japans, Südaustraliens usw. wohl bekannt ist.“ Seit Günther hat kein Autor mehr die Systematik der Gattung zusammenfassend behandelt. Nun haben wir aber glücklicherweise in unserer Sammlung sowohl Exemplare aus Japan als auch solche aus dem Mittelmeer. In dem speziellen Teil dieser Arbeit habe ich eine ganze Reihe von unterscheidenden Merkmalen zwischen diesen beiden Formen zusammengestellt, und so glaube ich mit Sicherheit gegen Günther behaupten zu können, daß in der Tat die japanische *Squatina japonica* Bleekers von der europäischen Form artverschieden ist. Ebenso aber, wie Günther der spezifische Unterschied der japanischen Art entgangen ist, kann ihm dies auch mit der ostamerikanischen, kalifornischen, australischen usw. passiert sein.

Leider fehlt mir das nötige Material, um die Frage endgültig zu lösen. Jedenfalls aber liegt nach alledem einstweilen kein Grund vor, hier eine Ausnahme anzunehmen von unserer vielfach bestätigten Regel der eng umgrenzten Verbreitung litoraler Arten. — Die übrigen Squatinaarten sind übrigens alle nur für je eine Provinz beschrieben worden. Die zirkumtropische Verbreitung der Gattung dürfte wohl auch hier wieder aus dem gelegentlichen Vorkommen in der Tiefe zu erklären sein. Day (1884, p. 387) schreibt von *S. squatina*, sie steige während des Frühlings aus der Tiefsee zu den britischen Küsten empor. Danach könnte man die Art für hemiabyssal halten. Ich habe aber in der ziemlich ausgedehnten Literatur über die Spezies nicht eine einzige Tiefenangabe gefunden, wie sie in neuerer Zeit für Tiefseeformen doch allgemein üblich sind. Auch die Färbung spricht gegen ein abyssales Vorkommen. Aber für eine andere Art, *S. aculeata* Cuv., finde ich unter anderem eine Fundortsangabe mit der Tiefe 550 m (Holt und Byrne 1909). Aus dieser Angabe und Days oben zitierter Bemerkung läßt sich also doch so viel schließen, daß die Tiere gelegentlich in größere Tiefen hinabsteigen können, was vollkommen zur Erklärung der weiten Verbreitung der Gattung genügt. Dazu kommt auch noch das bedeutende geologische Alter der Gattung, die vom Jura ab in allen Formationen in guten Exemplaren gefunden wurde (Smith Woodward 1889, p. 65 ff.).

Wir kommen jetzt zu den litoralen Formen unter den Rochen. Über die bionomische Bedeutung der abgeplatteten Körperform habe ich soeben bei *Squatina* gesprochen. Diese „depressiforme“ Gestalt ist nun für die ganze Ordnung der Rochen das eigentlich bestimmende Merkmal. Dementsprechend kann man sagen, daß auch die benthonische Lebensweise für sie die eigentlich typische ist, jedenfalls in viel höherem Grade als für die Haie die planktonische Lebensweise typisch ist. Unter den Familien sind die Torpedinidae, die Rhinobatidae (außer *Pristis*) und die Raiidae echt benthonisch; und auch unter den Trygonidae gilt dies für die meisten Formen, obwohl sich allerdings in dieser Familie auch einige Formen mit planktonischer Lebensweise finden. Da aber die Raiidae zum großen Teil abyssal sind, so werde ich hier unter den echtlitoralen Formen nur die Torpedinidae, die Rhinobatidae (außer *Pristis*) und die benthonischen Gattungen der Trygonidae besprechen.

Für die Torpedinidae oder Zittorrochen ist in morphologischer oder bionomischer Beziehung ausschlaggebend der Besitz ihrer spezifischen Waffe, des elektrischen Apparats. Daraus läßt sich alles ableiten. Da die Zittorrochen nämlich ihren elektrischen Apparat sowohl zur Verteidigung verwenden als auch um ihre Beute dadurch zu lähmen und dann in Ruhe zu verschlingen, so haben sie weder für die Flucht vor stärkeren Gegnern noch für die Verfolgung ihrer Nahrungstiere eine rasche Beweglichkeit nötig. Und darum konnten sich in dieser Gruppe Formen von einer Plumpheit und Schwerfälligkeit entwickeln, wie wir sie unter den Selachiern nirgends wiederfinden. Es liegt auf der Hand, daß solchen Formen ein anhaltendes Schwimmen im freien Wasser überhaupt gar nicht mehr möglich ist: wir haben extrem benthonische Formen vor uns. „Von diesen Fischen sagt man, sie seien träge und vergraben sich in Sand und Schlamm, wo sie still liegen und auf vorbeikommende Beute warten“, schreibt Day. Man kann diese schwerfälligen Lebensgewohnheiten den Tieren ohne weiteres ansehen: die Scheibe ist nicht nur fast kreisförmig abgerundet, sondern auch so fleischig und wulstig, daß die undulierenden Bewegungen des Randsaums, durch die andere Rochen sich fortbewegen, den Torpediniden

wohl nicht möglich sind. Der Schwanz ist dick und kurz und trägt kleine, stumpfe Flossen, die übrigens in der Reihe der Gattungen einer fortschreitenden Reduktion unterworfen sind. Die kleinen Augen lassen auf die Stumpfheit der Sinne schließen. Die Farbe ist meist braun mit heller oder dunkler Zeichnung, was bei litoralen Formen nicht verwundern kann. Dagegen fällt gegenüber anderen litoralen Selachiern die völlige Nacktheit des Körpers auf. Ob größere Hautverknöcherungen vielleicht die elektrische Wirkung abschwächen würden, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls aber sind solche Dornen und Stacheln, wie andere Selachier sie zur Verteidigung haben, für die Zitterrochen, eben wegen ihrer viel wirksameren elektrischen Waffe, entbehrlich. So ist diese Ausnahme ethologisch leicht zu erklären. Die Größe erreicht nach Günther (1886, p. 231) höchstens einen Meter. Wir sehen also, daß die Torpedinidae in außergewöhnlich typischer Form die Charaktere benthonischer Selachier aufweisen. Da sie außerdem bis auf eine Gattung mit einer Art (*Benthobatis moresbyi* Alc.) alle in geringer Tiefe leben, so würden sie an sich zum Studium der Gesetze, die die Verbreitung echtlitoraler Formen bedingen, außerordentlich geeignet sein. Aber leider läßt bis heute die Systematik dieser Familie noch so viel zu wünschen übrig, daß es einstweilen noch ganz zwecklos wäre, sich auf nähere tiergeographische Untersuchungen einzulassen.

Ich werde daher im wesentlichen nun die Verbreitung der Gattungen besprechen. **Torpedo** Dum. (Gen. 51) kommt zirkumtropisch vor. Worauf diese weite Verbreitung dieser und der nächsten Gattung zurückzuführen ist, weiß ich nicht. Dagegen ist das Fehlen der ganzen Familie auf den Südseeinseln aus der ausgesprochen benthonischen Lebensweise und dem Fehlen von abyssalen Übergangsformen leicht zu erklären. Auch in den kalten Strömungen fehlt die ganze Familie absolut. Sogar Norwegen scheint ihr schon zu kühl zu sein. Dagegen reicht *Torpedo occidentalis* Storer in Amerika nördlich bis zum Kap Cod.

Auch **Narcine** Henle (Gen. 52) kommt zirkumtropisch vor, jedoch (mit Ausnahme einer tasmanischen Art) nur in den heißesten Teilen. Die Ostküsten der Ozeane meidet diese, offenbar gegen Kälte besonders empfindliche Gattung fast völlig; vielleicht wegen der an diesen Küsten ja sehr häufigen kalten Auftriebswässer.

Narce Kaup (Gen. 54) ist auf den Indik und den westlichen Pazifik beschränkt. In dieser Gattung konnte ich zur systematischen Anordnung der Arten einen Beitrag liefern. Herr Dr. Zugmayer hat nämlich kürzlich aus Belutschistan ein Exemplar von *Narce* mitgebracht. Durch einen Vergleich dieses Tieres mit gleich großen japanischen Exemplaren aus den Sammlungen Haberer und Doflein konnte ich nachweisen, daß die Unterschiede der indischen Form *dipterygia* (Schn.) und der japanischen Form *japonica* (Schl.) nicht, wie man früher vielfach geglaubt hat, Altersvariationen, sondern daß diese Formen offenbar gute Arten sind. Also auch hier wieder ergibt die nähere Untersuchung ein kleineres Verbreitungsgebiet für die litoralen Arten, als früher selbst bedeutende Autoren angenommen haben. Und ich bin fest überzeugt, daß eben solche Untersuchungen an einigen Torpedoarten, für die bisher befremdlich große Verbreitungsgebiete angegeben wurden, zu demselben Resultat führen würden.

Es folgen die **Rhinobatidae**. Dabei scheidet wir hier die Gattung *Pristis* aus. Für diese wurde von früheren Autoren eine eigene Familie, von Regan wenigstens eine eigene Unterfamilie gebildet. Und auch in bionomischer Beziehung weicht sie von den

typischen Rhinobatiden ab: wir werden sie unter den halblitoralen Arten besprechen. Von den übrigbleibenden Gattungen sind nur *Rhinobatus* Schn. (Gen. 61), *Rhynchobatus* MH. (Gen. 59) und *Rhina* Schn. (Gen. 60) besser bekannt. Diese drei Genera stehen sich in ihrem Habitus und ihrer Lebensweise so nahe, daß wir sie gemeinsam besprechen können. Gegenüber den Torpediniden fällt vor allem die ungleich schlankere Gestalt auf: die Schnauze ist stark zugespitzt, die Körperscheibe ist weniger breit, der Schwanz ist deutlich vom Rumpf abgesetzt und kräftig entwickelt. Auch sind ihre Augen ziemlich groß, also die Sinne offenbar recht scharf. All das weist auf eine nicht ganz so benthonische Lebensweise hin, wie sie die Zitterrochen haben. Und dieser bionomische Unterschied der Rhinobatidae wieder erklärt sich aus ihrem Mangel eines elektrischen Organs, wodurch sie gezwungen sind, ihre Nahrung selbst aufzusuchen und vor stärkeren Gegnern zu fliehen, d. h. also sich rascher zu bewegen. Doch würde man sicher fehlgehen, wenn man die Gruppe als eigentlich nektonisch auffassen wollte. Für größere Wanderungen, wie wir sie später bei dem nektonisch-litoralen Glatthai kennen lernen werden, ist denn doch wohl der Körper schon viel zu stark abgeplattet. Auch die wenigen bionomischen Angaben in der Literatur sprechen mehr für eine benthonische Lebensweise. Von *Rhynchobatus* und *Rhina* schreibt Günther (1886, p. 227): „sie leben von hartschaligen Tieren und erreichen kaum eine Länge von acht Fuß“. Day berichtet über *Rhina* (1889, p. 42), daß sie langsam, ganz nahe über dem Meeresboden, nicht fern von der Küste schwimmt. Und über *Rhinobatus*: er ziehe sandigen Boden einem schlammigen vor, komme so nahe an den Rand des Wassers, daß die zurückweichende Welle ihn oft im Trocknen zurücklasse, worauf er ganz ruhig warte, bis eine spätere Welle ihn wieder mitnehme. Auch *Rhinobatus* scheint nur selten etwas mehr als 2 m groß zu werden. Die eben geschilderte Lebensweise erklärt auch die Färbung von *Rhinobatus*. Wenn nämlich in dieser Gattung auch Arten mit kräftigen Flecken vorkommen, so herrscht doch eine gleichmäßig helle Farbe vor. Das könnte zu dem irrtümlichen Schluß verleiten, *Rhinobatus* sei nektonisch. Sehen wir uns aber nun einmal so ein gleichmäßig gefärbtes Tier an, so erinnert uns die ganz licht-hellbraune, fein gekörnelte Oberfläche stark an feinen Sand, erscheint also gerade als eine Anpassung an die Bodenform, die die Tiere nach Day bevorzugen sollen. Auch die ziemlich kräftige Stachelreihe auf dem Rücken spricht ja für eine benthonische Lebensweise. Für eine gewisse Hinneigung zu mehr nektonischer Lebensweise, wenigstens der älteren Individuen, dagegen läßt sich die Tatsache anführen, daß bei alten Exemplaren zumeist die Flecken seltener sind, die Farbe mehr dunkelgrau, die Haut glatter und die Dornenreihe schwächer.

Nun verstehen wir auch die Verbreitungsverhältnisse der drei Gattungen. Auch der chorologische Charakter der Gruppe kann nämlich als ein etwas freizügiger, benthonisch-litoraler bezeichnet werden. *Rhynchobatus* und *Rhina* sind auf das indo-westpazifische Küstengebiet beschränkt. Die große Gattung *Rhinobatus* kommt freilich in allen drei Ozeanen vor. Doch haben die einzelnen Spezies zumeist ein ziemlich beschränktes Verbreitungsgebiet. Einige wenige Spezies sollen zwar recht weit verbreitet sein; doch gehen sie nie über einen Ozean hinweg. Und ob wirklich bei den Formen *R. halavi* (Forsk.) und *R. columnae* MH. die atlantischen und die indischen Individuen artgleich sind, scheint mir durchaus noch nicht so einwandfrei festzustehen. Was schließlich noch die Grenzen in der Verbreitung der ganzen Unterfamilie betrifft, so kann man sagen, daß die

drei Gattungen *Rhynchobatus*, *Rhina* und *Rhinobatus* nur selten über die 15°-Isotherme des kältesten Monats polarwärts hinausgehen und wohl niemals über die 10°-Isotherme.

Die beiden Familien früherer Autoren *Trygonidae* und *Myliobatidae* müssen wir heute unter dem gemeinsamen Namen *Trygonidae* zusammenfassen, seitdem Regan (1906, p. 556) die große Übereinstimmung in anatomischer Beziehung nachgewiesen hat. Auch in bionomischer Hinsicht zeigen sich gewisse Übergänge. Im großen und ganzen kann man aber sagen, daß die *Trygoninae* (ich mache aus den ehemaligen Familien Unterfamilien) *litorale*, die *Myliobatinae* dagegen *pelagische* Tiere sind.

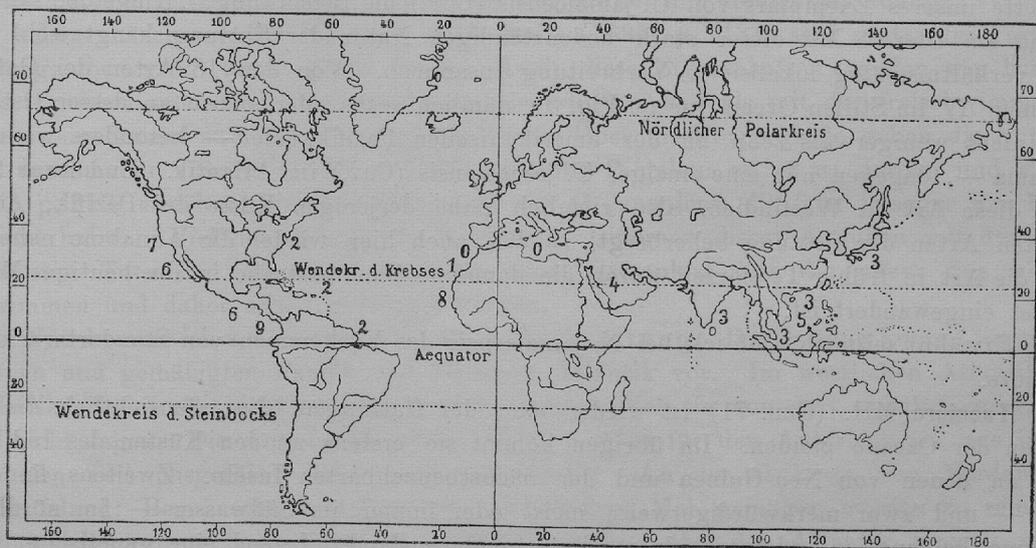
Hier haben wir also einstweilen nur die *Trygoninae*, die Stechrochen, zu besprechen. Smitt (1895, p. 1097) schreibt über diese Gruppe: „Sie leben im allgemeinen in seichtem Wasser, indem sie ihren Körper in Sand und Schlamm einwühlen. — Wenn sie aufgestört werden, ergreifen sie im allgemeinen sofort die Flucht . . ., aber wenn sie zufällig getreten werden, schleudern sie sofort ihren Schwanzstachel in den Fuß oder das Bein und fügen dadurch eine äußerst schmerzhaft, vielleicht sogar tödliche Wunde zu.“ Ferner sagte mir Herr Professor Doflein auf Grund seiner eigenen Beobachtungen, daß die Tiere besonders häufig auf Korallenriffen (zwischen bunten Tieren) vorkommen, sowie auf Schlamm und Sand, auch in Flußmündungen, also überhaupt in der Ebbezone.

In der artenreichen Gattung *Trygon* Adans. (Gen. 72) dürften die einzelnen Arten in bionomischer Beziehung ziemlich stark voneinander abweichen. Was den Habitus betrifft, so ist dieser wohl bei den meisten *Trygon*-Arten, entsprechend der von Smitt und Doflein geschilderten Lebensweise, stark *benthonisch*. Die Körperscheibe ist entschieden breiter als bei den *Rhinobatidae* und der Schwanz dünner. Und gerade das typische Merkmal der Stechrochen, nämlich der Schwanzstachel, kann ja wohl seinen ethologischen Zweck nur am Meeresboden erfüllen. Auch sonst finden sich vielfach Hautverknöcherungen in Form von Dornen. Ferner scheint die Oberfläche meist bunt gefärbt zu sein und deutlich kontrastierende Flecken scheinen nicht selten vorzukommen. Und die Körpergröße dürfte wohl meist nicht viel über 2 m hinausgehen. Mit diesen *benthonischen* Merkmalen stimmt nun auch das enge Verbreitungsgebiet der weitaus meisten Arten überein. Andererseits finden sich aber auch einzelne Arten, für die eine recht weite Verbreitung angegeben wird. Es mag dies nun wohl auch hier wieder zum Teil auf die fehlerhafte Systematik der Rochen zurückzuführen sein. So vermutet z. B. Smitt (1895, p. 1099), daß in der vermeintlichen Spezies *T. pastinaca* (L.) in Wirklichkeit mehrere verschiedene Arten enthalten sind. Zwei Stellen in der Literatur jedoch lassen es mir denkbar erscheinen, daß in der Gattung *Trygon* tatsächlich eine so weite Verbreitung einzelner Arten vorkommen kann, weil sie nämlich auf eine gelegentlich auch mehr *pelagische* Lebensweise hinweisen. Das ist nämlich erstens bei Jordan und Evermann (1896, p. 83) für *T. centurus* (Mitch.) die ziemlich bedeutende Größenangabe „bis 4 m“ (für die meisten anderen Arten geben sie die Größe leider nicht an). Und ferner bei Day (1889, p. 52) für die in der Tat sehr weit verbreitete *T. sephen* (Forsk.) (Spez. 496) die Bemerkung, daß sie während des Südwest-Monsuns an der indischen Küste am häufigsten sei („wenn sie sich der Küste nähert“). Zusammenfassend können wir also vielleicht auch die Gattung *Trygon* so charakterisieren: im wesentlichen *echtlitoral*, jedoch mit einer schwachen Neigung zur *nektonisch-litoral* Lebensweise. Und ganz ähnlich wie bei den *Rhinobatinae* scheint auch die thermische Begrenzung der Gattung *Trygon* zu sein: auch sie überschreitet wohl die

15°-Isotherme nur in wenigen Arten, die 10°-Isotherme aber höchstens ganz vereinzelt in einer einzigen Art, *T. pastinaca* (L.).

Im Gegensatz zu *Trygon* steht für die übrigen Formen der Subfamilie Trygoninae, nämlich die Gattungen *Pteroplatea*, *Urolophus*, *Taeniura* und *Urogymnus*, die ausgesprochen benthonisch-litorale Lebensweise außer Zweifel. Darauf weist schon die Körperform hin, die bei all diesen Formen plumper ist als bei *Trygon*, und zwar im allgemeinen nahezu kreisförmig-längsoval. *Pteroplatea* freilich ist bedeutend breiter als lang und erinnert dadurch ein wenig an die mehr planktonischen Adlerrochen; doch zeigt ein Vergleich mit diesen sofort, daß die Brustflossen von *Pteroplatea* viel stumpfer und plumper sind, so daß sie wohl kaum zum Schwimmen oder Schweben benutzt werden können. Ferner sprechen für die echtbenthonische Lebensweise die sehr mannigfaltigen Oberflächenzeichnungen in fast allen Arten und die sehr geringe Körpergröße: diese geht wohl nie viel über 1 m hinaus, ist meist sogar weit geringer.

Pteroplatea MH. (Gen. 69) kommt an den warmen Küsten aller Ozeane vor. Nach der Verbreitung der Arten (s. Fig. 2) möchte ich annehmen, daß die Gattung im tertiären Mittelatlantik entstanden ist. Wir haben drei Arten (*P. altavela* (L.), *P. hirundo* Lowe und *P. vaillanti* Rochebr.) im Mittelmeer und im benachbarten Teil des Atlantik. Dann kommt eine Art aus dem Roten Meer (*P. tentaculata* MH.). Der Indik und westliche Pazifik sind auffällig arm an Arten: außer einer malayischen Art (*P. zonurus* Bleek.) findet sich nur *P. micrurus* (Schn.) von Indien bis Tokio, als äußerste östliche Ausstrahlung der Gattung. Bis zum Kap ist die Gattung offenbar noch nicht vorgedrungen; ebensowenig bis Australien, wobei wir wieder die Wirkung jenes alten, tiefen, austro-malayischen



Figur 2. Verbreitung der *Pteroplatea*-Arten (Spez. 430—439).

- | | |
|---------------------------------|-------------------------------------|
| 0. <i>P. altavela</i> (L.), | 5. <i>P. zonurus</i> Bleek., |
| 1. <i>P. hirundo</i> Lowe, | 6. <i>P. crebripunctata</i> Peters, |
| 2. <i>P. maclura</i> (Lés.), | 7. <i>P. marmorata</i> Cooper, |
| 3. <i>P. micrura</i> (Schn.) | 8. <i>P. vaillanti</i> Rochebr., |
| 4. <i>P. tentaculata</i> (MH.), | 9. <i>P. rava</i> Jord. und Starks. |

Grabens erkennen können. Die Artenarmut des Westpazifik läßt mich auch vermuten, daß die drei westamerikanischen Arten (*C. crebripunctata* Pet., *P. marmorata* Coop. und *P. rava* Jord. und Starks) in ihre jetzige Heimat nicht über den Pazifik hinweg, sondern durch die noch im Miocän bestehende Panamastraße gelangt sind von Ostamerika aus, wo wir heute die Spezies *P. maclura* (Les.) finden. Vom Mittelmeer nach Ostamerika konnte die Gattung ja während des Tertiärs bei den damaligen hydrographischen Verhältnissen auf den Küstenweg gelangen. Es läßt sich also in der Tat ein symmetrisches Ausstrahlen der Arten vom Mittelmeer nach Osten und Westen beobachten. Daß übrigens die Arten dieser Gattung eine relativ weite Verbreitung haben können, konnte ich selbst nachweisen, indem ich fand, daß die Exemplare unserer Sammlung aus Japan und Java nicht artverschieden sind, daß also der Name *P. japonica* Schleg. kassiert werden muß und *P. micrura* von Ceylon bis Tokio reicht. Wir hätten also hier ein Anzeichen dafür, daß die vorhin erwähnte flügelartige Ausbildung der Brustflossen doch den Tieren eine etwas erhöhte Bewegungsfreiheit verleiht. Wenn dagegen Günther (1870, p. 487) unter *P. hirundo* Lowe als Verbreitung angibt: „China, Japan, Madeira“, so war mir das von vornherein aus theoretischen Gründen sehr zweifelhaft. Und ich konnte auch wirklich zeigen, daß die Exemplare des Britischen Museums aus China und Japan nach Günthers Beschreibung unseren japanischen durchaus ähneln, dagegen von denen, die Lowe aus Madeira beschreibt, sicher artverschieden sind.

Für *Urolophus* MH. (Gen. 70) können wir eine noch mehr benthonische Lebensweise annehmen, als für die vorige Gattung: erstens wegen der noch plumperen Körpergestalt; dann auch, weil die Arten alle nur je eine Provinz bewohnen. Auch fand ich auf der Etikette unseres Exemplars von *U. jamaicensis* (Cuv.) die Bemerkung: „Kingston, sandiger Grund am Ufer.“ Mit dieser stark bodenständigen Natur der Gattung hängt wohl auch ihre verhältnismäßig lokalisierte Verbreitung zusammen. Von den 18 Arten der Gattung kommen 17 im Stillen Ozean vor (s. Fig. 3), nämlich sechs oder sieben an dessen Ostküste und nicht weniger als zehn an der amerikanischen Pazifikküste — besonders viele bei Panama —, dagegen nur eine einzige, *U. jamaicensis* (Cuv.) im Atlantik. Und zwar findet sich diese Art in Westindien, also ziemlich nahe derjenigen Küste des Pazifik, die die meisten Arten der Gattung beherbergt, so daß auch hier wieder die Annahme naheliegt, daß die Art in früher Tertiärzeit durch die damalige Panamastraße in ihr heutiges Wohngebiet eingewandert ist.

Erwähnt sei noch, daß ich bei *N. jamaicensis* das Vorkommen von Standortsvarietäten vermute.

Taeniura MH. (Gen. 71) ist wieder eine der Gattungen, die offensichtlich die Ostküsten der Ozeane meiden. Im übrigen kommt sie erstens an den Küsten des Indik vor und an denen von Neu-Guinea und der nächstbenachbarten Inseln. Zweitens findet sie sich — und zwar merkwürdigerweise meist oder immer im Süßwasser — im nördlichen Südamerika und außerdem in einem Fluß in Queensland. Irgend eine genetische Erklärung dieser Verhältnisse ist mir nicht möglich. Vielleicht liegen auch hier systematische Irrtümer vor.

Urogymnus MH. (Gen. 74) ist nur für den westlichen und nördlichen Indik bekannt.

Ich will nun hier als **Übergangsformen** diejenigen drei Selachiergattungen besprechen, die zwar noch in gewissem Maße von der Küste abhängig sind, andererseits jedoch auch

befähigt, sich gelegentlich selbständig weit auf die hohe See hinauszubegeben, also mit einem Wort: die nektonisch-litoralen.

Am meisten wissen wir noch über *Galeus* Raf. (Gen. 27), den Hundshai. Ich stelle zunächst einmal ganz objektiv alle bionomischen Angaben zusammen, die ich finden konnte. Günther (1886, p. 211) schreibt, *Galeus* sei ein Küstenfisch und lebe auf dem Grund. Couch (1862, p. 45) berichtet, daß er tiefer schwimme als der Blauhai und Lamna; weiter sagt er dann (p. 46), daß die Jungen sich an der Küste aufhalten, die Alten dagegen außer zur Fortpflanzungszeit vielleicht in tieferem Wasser leben. Auch Smitt (1895, p. 1135) hält dies für wahrscheinlich. Und schließlich schreibt Bridge (1910), *Galeus* sei bodenweidend und fresse hauptsächlich Mollusken, Crustaceen und andere benthonische Tiere. — Fassen wir das zusammen, so ergibt sich folgendes Bild. Der Hundshai ist wegen seiner benthonischen Nahrungstiere und seiner litoralen Fortpflanzungsart im allgemeinen auf ein Leben nahe der Küste angewiesen. Doch scheinen die erwachsenen Tiere selbst nicht eigentlich am Grunde zu leben, sondern mehr im Mittelwasser in einiger Entfernung über dem Grund umherzuschwimmen. Daß unter dem „tieferen Wasser“ der Autoren nicht die eigentliche Tiefsee, sondern wohl nur geringe Tiefen gemeint sind, geht mit ziemlicher Sicherheit daraus hervor, daß in der Literatur für *Galeus* nirgends eine Tiefenangabe neben der Fundortsangabe zu finden ist. Wir kämen also auf eine nektonisch-litorale Lebensweise. Nektonisch ist nun besonders auch der Habitus des Tieres. Die Körpergestalt ist jene kräftig schlanke, zum raschen und gewandten Schwimmen so äußerst geeignete, wie wir sie bei den Menschenhaien wiederfinden und näher besprechen werden. Dazu gehört auch die kräftige Schwanzflosse mit dem deutlichen unteren Lappen, die spitzen Brustflossen und die spitze Schnauze. All das ist auf Müller und Henles Abbildung (1841, p. 22) sehr schön zu sehen. Die Haut ist nach Smitt (1895, p. 1134) sehr glatt, die Farbe ist eintönig, oben grau, unten etwas heller. Auch diese Eigenschaften werden wir bei dem typisch nektonischen Menschenhai ebenso wiederfinden und als mit der freischwimmenden Lebensweise kausal zusammenhängend erklären. Über die Körpergröße gehen die Angaben weit auseinander. Smitt (1895, p. 1133) gibt für *P. galeus* an: 2 m; Jordan und Fowler (1903, p. 612) erwähnen einzelne Exemplare von *G. japonicus*, die 5 m, ja sogar 8 m Länge erreicht haben. Vielleicht hängt die bedeutende Differenz dieser Angaben mit der eben-erwähnten Tatsache zusammen, daß die alten Exemplare auf die offene See hinausschwimmen und daher selten gefangen werden.

Nun komme ich zur geographischen Verbreitung. Die Gattung kommt im ganzen warmen und gemäßigten Pazifik und östlichen Atlantik vor. Im westlichen Atlantik und im Indik scheint sie nicht ständig vorzukommen. Was sie von dort abhalten mag, läßt sich nicht sagen. Die Angabe Günthers (1870, p. 379) für den Antarktik ist, wie ich im speziellen Teil ausgeführt habe, sehr fragwürdig. An der Ostküste von Nordamerika (Long Island: Bean) scheint *Galeus* nur ein einziges Mal gefangen worden zu sein. Es scheint sich um ein Individuum zu handeln, das sich über den Atlantik hinweg verirrt hat. Derartige Fälle können natürlich bei nektonischen Tieren gelegentlich vorkommen und das Bild der normalen Verbreitung dieser Tierformen stark trüben; weshalb bei solchen vereinzelt Angaben, besonders für nektonische Formen, immer große Vorsicht geboten ist. Dagegen kommt die Art *G. galeus* (L.) (Spec. 163) auf der europäischen Seite sicher ständig bis Bergen und zu den Orkneys vor und ist vom südlichen Großbritannien bis ins

Mittelmeer hinein sogar gemein. Dann kommen noch einige Nachweise fürs Kap. Hierauf eine große Lücke. Dumérils Angabe für Indien steht ganz vereinzelt da: Day führt in seinen „Fishes of British India“ die Art nicht auf. Es handelt sich also offenbar wieder um ein solches verirrttes Individuum. Dasselbe dürfte für das eine Exemplar gelten, das Günther (1910, p. 482) für Hawaii angibt. Von Formosa bis zum südlichen Japan kommt die Gattung nun wieder mit Bestimmtheit vor, zum Teil ist sie dort sogar gemein. Es soll jedoch eine andere Art sein: *G. japonicus* MH. Pietschmann (1908, p. 51) hat aber nachgewiesen, daß die meisten unterscheidenden Merkmale, die von früheren Autoren aufgeführt wurden, nicht konstant sind, daß die Form überhaupt sehr stark variiert, und daß sie nur vermöge eines geringfügigen Unterschieds im Größenverhältnis der Rückenflossen sich von der Form *Galeus* konstant unterscheidet. Wir haben in unserer Sammlung leider nur einen Kopf mit Brustflossen von der japanischen Form. Da ich also Pietschmanns Ergebnis nicht nachprüfen konnte, so wollte ich auch keine Änderung im System vornehmen. Mir scheint es jedoch das wahrscheinlichste, daß *japonicus* nur eine geographische Unterart von *G. galeus* ist. Und zwar erstens wegen des geringfügigen morphologischen Unterschieds, wie ihn Pietschmann angibt, und zweitens aus einem tiergeographischen Grund: weil nämlich das Verbreitungsgebiet der japanischen Form so ungleich kleiner ist als das von *G. galeus*, daß eine systematische Gleichstellung beider Formen nicht angebracht erscheint.

Dieser Gesichtspunkt läßt sich noch weiter verfolgen. In Südkalifornien kommt eine *Galeus*-Form vor, die sich ebenfalls von *G. galeus* nur sehr wenig unterscheidet, so daß Günther sie mit ihr identifiziert, während Jordan und Evermann (1896, p. 32) sie unter dem Namen *zyopterus* als eigene Art aufführen, aber mit der ausdrücklichen Bemerkung, daß sie *G. galeus* nahestehe und vielleicht von dieser Art nicht zu trennen sei¹⁾. Ähnlich ist es auch für Australien, wo Macleay (1881, p. 354) eine eigene Art, *G. australis*, beschreibt, während Duméril für Australien und Günther für Tasmanien Exemplare von *G. galeus* verzeichnen. Also auch hier offenbar wieder diese geringen morphologischen Abweichungen. Wir bekämen somit drei geographische Unterarten: eine japanische, eine kalifornische und eine australische. Soviel läßt sich mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit sagen. Nun ist noch von Philippi (1887, p. 11) eine Art *G. chilensis* für Chile beschrieben. Da aber dieser Autor, wie er selbst zugibt, nicht einmal die gesamte einschlägige Literatur zum Vergleich zur Verfügung hatte, so ist es sehr leicht möglich, daß seine Form mit *G. galeus* artgleich ist. Dann wäre es aus tiergeographischen Gründen wahrscheinlich eine weitere, vierte geographische Unterart. Und schließlich ist es nach der summarischen Methode, wie sie Duméril und Günther beim Vergleich ähnlicher Tierformen anzuwenden pflegen, durchaus möglich, daß die südafrikanische Form durch gewisse, zwar geringe, aber doch konstante Unterschiede von der europäischen Form abweicht. Dann hätten wir also folgendes systematisches Bild: die Gattung *Galeus* enthält nur eine einzige Spezies, *Galeus galeus* (L.); diese bewohnt die warmen und gemäßigten Küsten aller Ozeane, bildet jedoch folgende sechs geographischen Unterarten: eine europäische, eine südafrikanische, eine australische, eine japanische, eine kalifornische und eine chilensische. Diese Auffassung wäre theoretisch sehr befriedigend, ist aber einstweilen, bis vergleichende Untersuchungen

¹⁾ Obwohl gerade diese Autoren in der Trennung der Arten sehr weit gehen.

am Material selbst vorgenommen sind, noch sehr hypothetisch. Dieses Bild einer zirkumpolischen Art, jedoch mit geographischen Unterarten, würde auch gut mit unseren biologischen Resultaten übereinstimmen, daß die Tierform zwar im freien Ozean sich selbstständig bewegen kann, aber doch noch in einer gewissen Abhängigkeit von der Küste sich befindet.

Mehrfache Analogien zum Hundshai zeigt der Glatthai, *Mustelus* Cuv. (Gen. 32). Aber bei dieser Gattung liegt manches noch wesentlich unklarer als bei *Galeus*. Günther (1886, p. 213) rechnet die Gattung zu den Grundhaien, „welche sich hauptsächlich von Muscheln, Krustentieren und faulenden, tierischen Stoffen nähren“. Auf eine solche Ernährungsweise lassen auch die außergewöhnlich stumpfen Zähne schließen. Auch Couch bestätigt das. Aus anderen Bemerkungen desselben Autors geht aber andererseits wieder hervor, daß die Tiere auch große Wanderungen in der offenen See machen können. Erstens berichtet er nämlich, daß die Art nur in gewissen Monaten an der britischen Küste häufig ist. Dann erzählt er auch, daß dort manchmal Glatthaie gefangen wurden, die in ihrem Maul losgerissene Angelhaken herumschleppten von einer Form, wie sie nur in Spanien bekannt sei. Diese litoral-pelagische Doppelnatur spricht sich nun auch im Habitus aus. Der Körper ist kräftig schlank (fusiform). Die Oberfläche soll nach Day (1884, p. 296) sogar noch glatter sein als bei *Galeus*. Was die Farbe betrifft, so ist sie im allgemeinen oben lichtgrau, unten noch etwas heller. Doch hat der Rücken meist mittelgroße, unregelmäßig verteilte, weißliche Flecke. Es ist dies nach meinen Erfahrungen die einzige Zeichnung, die nicht unbedingt auf benthonische Lebensweise schließen läßt, sondern auch bei nektonischen Formen verschiedentlich vorkommt. Sie scheint also die Tiere an der Oberfläche des Wassers wenigstens nicht leichter sichtbar zu machen. Der Schwanz ist etwas in die Höhe gebogen, aber der obere Lappen ist stumpfer und der untere kleiner als bei *Galeus*. Auch die Schnauze ist stumpfer. Diese Eigenschaften lassen also *Mustelus* als einen schlechteren Schwimmer erscheinen als *Galeus*, doch dürfte der Unterschied gering sein.

Dementsprechend zeigt auch die Chorologie von *Mustelus* eine gewisse, aber nicht völlige Analogie zu der von *Galeus*. Auch *Mustelus* kommt im Indik offenbar nur wenig vor. Dagegen ist er, im Gegensatz zu *Galeus*, an der amerikanischen Ostküste regelmäßig vorhanden. Große Ähnlichkeit zeigt die Verbreitung der wichtigsten Spezies *Mustelus mustelus* (Riss.) mit der von *Galeus galeus*. Auch hier wieder eine Verbreitung um die ganze Erde herum: *Mustelus mustelus* kommt, da ich die Form *canis* hierher rechnen zu dürfen glaube, vor: an der ganzen amerikanischen Ostküste, an allen europäischen Küsten und bis zum Kap, im Roten Meer und an der arabischen Küste, bei Japan und bei Neu-Seeland. Und, waren wir bei *Galeus galeus* durch allerlei Rückschlüsse zu der Vermutung gelangt, daß die Art an den verschiedenen Hauptküsten in etwas von einander abweichenden geographischen Unterarten auftritt, so konnte ich dies für *Mustelus mustelus* an Hand unseres Materials im speziellen Teil dieser Arbeit, zum Teil wenigstens, mit Sicherheit beweisen. Ich fand nämlich, daß die japanische Form, die früher seit Bleeker unter dem Namen *M. manazo* als besondere Art behandelt, dann von Pietschmann (1908, p. 54) mit *M. mustelus* Riss. völlig identifiziert worden war, in einem Punkt (Form der Flossen) eben doch konstant von der westlichen Form abweicht. Da dieser Unterschied zur Trennung in Arten zu gering ist, andererseits aber doch geographisch konstant, so war es das gegebene, beide Formen als geographische Unterarten von *M. mustelus* aufzufassen,

als *M. mustelus mustelus* (Riss.) für den Ostatlantik und das Mittelmeer, *M. mustelus manazo* Bleek. für Japan. Als dritte geographische Unterart konnte ich mit einigem Vorbehalt noch *M. mustelus canis* (Mitch.) für die atlantische Westküste hinzufügen. Bei *Galeus* konnten wir es einigermaßen wahrscheinlich machen, daß alle Arten der bisherigen Autoren nur geographische Formen der einzigen Art *Galeus galeus* sind. Bei *Mustelus* ist es zwar auch möglich, daß noch die eine oder andere vermeintliche Art als Subspezies zu dem weitverbreiteten *Mustelus mustelus* zu stellen ist. Ausgeschlossen ist es aber, daß dies die einzige Art der Gattung ist. Für das Mittelmeer und den Ostatlantik ist nämlich neben *M. mustelus* seit alters noch eine zweite Art, *M. laevis* Riss. bekannt. Er unterscheidet sich von jenem vor allem durch eine seltsame entwicklungsgeschichtliche Eigenschaft, die schon Aristoteles bekannt war, nämlich dadurch, daß bei ihm, wie Günther (1886, p. 213) schreibt, „in der Gebärmutter ein Mutterkuchen für die Befestigung des Embryos entwickelt ist, während die Embryonen von *M. mustelus* ohne einen solchen Mutterkuchen zur Entwicklung gelangen“. Außer diesem tiefgreifenden physiologischen Unterschied hat aber Pietschmann in einer besonderen Arbeit (1908, Z. Anz. 33, p. 159) auch noch eine Reihe konstanter morphologischer Unterschiede zwischen den beiden Formen zusammengestellt, die ich nach meinen eigenen Untersuchungen durchaus bestätigen kann. Die Möglichkeit, daß auch hier zwei Unterarten derselben Art vorliegen, ist ausgeschlossen, einmal weil die Unterschiede dafür zu groß sind, besonders aber weil nach unseren heutigen Anschauungen zwei verschiedene Unterarten derselben Art überhaupt nicht in demselben Gebiet nebeneinander vorkommen können. Wie diese beiden Arten entstanden sind, wissen wir nicht bestimmt. Daß sie sich aus Standortsvarietäten herausgebildet haben, ist bei der großen Beweglichkeit der Tiere sehr unwahrscheinlich. Also werden sie sich wohl in verschiedenen Gebieten aus geographischen Unterarten entwickelt haben, die dann von verschiedenen Seiten her dasselbe Gebiet bevölkerten; aber natürlich erst, als die Unterschiede so scharf geworden waren, daß eine Vermischung nicht mehr möglich war, d. h. eben als sie schon gute Arten waren. Übrigens kommt auch in China und Japan neben *M. mustelus* noch eine andere Art vor, nämlich *M. griseus* Pietschm. Auch das konnte ich an unserem Material nachprüfen. Es müssen also in dieser Gattung höchst komplizierte Wanderungen der Arten vor sich gegangen sein, die wir heute durchaus noch nicht zu überblicken vermögen.

Zu den litoral-pelagischen Übergangsformen glaube ich schließlich als dritte Gattung noch den Sägefisch, *Pristis* Linck (Gen. 58), stellen zu müssen. Für eine einigermaßen benthonische Lebensweise sprechen einzelne Angaben der Autoren, wonach die Gattung an verschiedenen Küsten sehr häufig vorkommen soll und die immerhin ziemlich abgeflachte Form des Körpers. Auch kann ich mir wenigstens die ursprüngliche Entstehung der typischen flachen, sägeförmigen Schnauzenverlängerung nur auf dem Meeresboden denken. Andererseits spricht aber auch wieder vieles für eine mehr nektonische Lebensweise. Zunächst schon die bedeutende Körpergröße. Nach Jordan und Evermann und nach Day sollen mehrere Arten bis 7 m groß werden. Auch scheinen alle Arten sehr eintönig gefärbt zu sein und eine sehr glatte Oberfläche zu haben. Und um schließlich noch einmal auf die ethologische Bedeutung der „Säge“ zurückzukommen, so scheint doch das Aufwühlen des Bodens, um Nahrung zu suchen, jedenfalls nicht der einzige Zweck zu sein. Günther (1886, p. 226 f.) schreibt darüber: „Die Säge, welche ihre Angriffswaffe bildet, macht sie

beinahe allen anderen großen Bewohnern des Ozeans sehr gefährlich. . . . Sägefische benützen ihre Waffe dazu, aus dem Körper eines Tieres Stücke von Fleisch herauszureißen oder demselben den Bauch aufzuschlitzen. Die losgerissenen Stücke oder hervordringenden Weichteile werden dann von ihnen ergriffen und verschlungen. Sie sind besondere Feinde der Cephalopoden.“ Und Day (1889, p. 36) berichtet, daß die Sägefische seitwärts mit ihrer Säge an dem Opfer vorbeistreichen und daß große Exemplare badende Menschen glatt in zwei Stücke zerschnitten haben sollen (?). Solche Gewohnheiten konnten sich natürlich nur bei einer mehr nektonischen Lebensweise herausbilden. Außerdem erzählt schon Linné, er habe einmal in der Säge eines Sägefisches einen Sägezahn, der offenbar von einem anderen Individuum derselben Art stammte, gefunden. Man kann daraus vielleicht schließen, daß bei den Sägefischen Kämpfe innerhalb der Art vorkommen, vielleicht Kämpfe um das Weibchen, woran man ja bei Tieren, die eine Begattung haben, immer denken kann. Schließlich sagte mir Herr Professor von Stromer, er habe an den Sägezähnen von *Pristis* scharfe, tiefe Kritzer gefunden, was wohl wieder für einen Aufenthalt am Meeresgrund (Kanten von Quarzkörnern!) sprechen dürfte.

Wie dem auch sein möge, jedenfalls scheinen sich bei *Pristis* nektonische und benthonische Charaktere zu kombinieren. Im Einklang damit scheinen die einzelnen Arten eine mittelweite Verbreitung zu haben. Weiter auf Einzelheiten einzugehen, hat wieder wegen der mangelhaften Systematik keinen Wert. Die Gattung im ganzen kommt in allen drei zirkumtropischen Ozeanen je an beiden Küsten vor. Doch scheint der Gürtel ihrer Verbreitung thermisch ziemlich eng begrenzt zu sein. Über die 20°-Isotherme scheint die Gattung nur selten hinauszugehen und für Gebiete von weniger als 15° Wintertemperatur findet sich überhaupt keine Fundortsangabe für *Pristis*.

2. Der Hochseebezirk.

Der Hochseebezirk umfaßt die oberflächlichen Schichten des Meeres bis etwa 400 oder 800 m Tiefe, mit Ausnahme des Küstenbezirks. Physikalisch ist er also gekennzeichnet durch das Vorhandensein von Licht einerseits und das Fehlen eines festen Substrats andererseits. An Wasserbewegungen treten nur die Meeresströmungen stärker hervor. Die Temperaturschwankungen sind weit schwächer als an der Küste, jedoch stärker als in der Tiefsee. Auch sie hängen in erster Linie mit den Meeresströmungen zusammen, die also unbedingt das wichtigste physikalische Moment darstellen.

A. Typ: *Cetorhinus* Blainv. (= Selache Cuv.: Gen. 8).

Es liegt auf der Hand, daß die pelagialen Selachier der direkten ethologischen Beobachtung weniger zugänglich sind als die litoralen. Am meisten Berichte haben wir unter den Hochseeselachiern von dem Riesenhai, *Cetorhinus maximus* (Gunn.), der sich auch darum als Typ für die echten Hochseeformen besonders gut eignet, weil er in jeder Hinsicht den planktonischen Charakter besonders schön verkörpert.

Die wichtigsten Eigenschaften des Riesenhaies sind: seine gewaltige Größe, seine Plumpheit und Trägheit und seine planktonische Nahrung.

Wie zahlreiche Autoren versichern, erreicht der Riesenhai eine Körpergröße von

mindestens 13 m, nach Smitt (1895, p. 1144) wird er sogar 15 m lang. Diese Eigenschaft scheint mir in irgend einem inneren Zusammenhang zu stehen mit dem Lebensbezirk, den das Tier bewohnt. Ich sprach oben unter *Scyliorhinus* die Vermutung aus, daß für die Entstehung und Erhaltung einer bestimmten Tierart ein ihr physikalisch zusagender Lebensraum von einer gewissen Mindestgröße nötig sei. Natürlich ist aber dieses Mindestmaß des Lebensraums nicht für alle Tierarten das gleiche, sondern es wird wohl sicher unter anderem von der Körpergröße der Individuen der Tierart abhängen. Große Lebensbezirke können Arten von bedeutender Körpergröße beherbergen, kleine Gebiete nur kleine Arten. Da aber offenbar aus physiologisch-morphologischen Gründen die Körpergröße der geschlechtsreifen Individuen in einer bestimmten Tiergruppe nicht unter ein gewisses Mindestmaß herabgehen kann — bei den Haien vielleicht 40—50 cm —, so wird es Gebiete geben, die zwar ihren übrigen physikalischen Bedingungen nach eine Art aus einer bestimmten Tiergruppe sehr wohl beherbergen könnten, wenn nicht die örtliche Ausdehnung zu gering wäre. So fanden wir z. B. auf Hawaii keine litorale Katzenhaispezies: meiner Ansicht nach, weil die Küstenlinie dieser Inselgruppe dafür zu kurz ist. Das andere Extrem stellt der

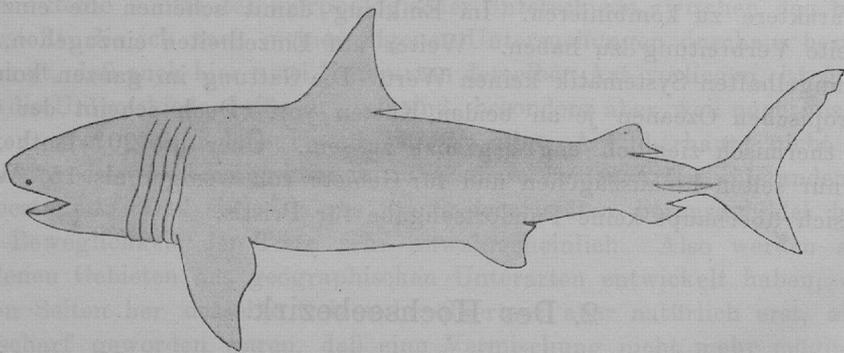


Fig. 3. *Cetorhinus maximus* (Gunn.). Der Riesenhai. Länge: bis 15 m. Typ der Hochsee-Selachier (holoplanktonisch-pelagisch: cetoformer Anpassungstyp). (Etwas schematisiert nach Smitt.)

Riesenhai dar. Er bewohnt, wie wir sehen werden, in einer und derselben Art wahrscheinlich die Oberfläche aller gemäßigten Meere, mindestens aber die des ganzen gemäßigten Nordatlantik: also ein ganz gewaltiges Gebiet. Und darum konnte er auch jene ungeheure Größe erreichen, ohne an Nahrungsmangel aussterben zu müssen. Und diesen Gegensatz finden wir immer wieder: durchweg sind die pelagischen Selachier sehr groß, während die litoralen, wie wir im vorigen Abschnitt sahen, höchstens eine mittlere Größe erreichen. Das dürfte eben damit zusammenhängen, daß der Hochseebezirk in weiter Ausdehnung die gleichen physikalischen Verhältnisse, also Lebensbedingungen für dieselbe Art aufweist, während der Küstenbezirk, der schon an und für sich viel schmaler ist, außerdem auch noch rasch wechselnde physikalische Bedingungen hat, so daß der jeweilige Lebensraum für eine einzelne Art viel kleiner ist.

Cetorhinus heißt zu deutsch Walhai. Und Couch (1862, p. 60) berichtet sogar, daß unser Hai früher mit den Walen verwechselt wurde. In der Tat ist die Ähnlichkeit, besonders mit den Bartenwalen, sehr groß. Wir haben eine sehr interessante Konvergenz-

erscheinung vor uns. Schon die gewaltige Körpergröße des Riesenhaies erinnert an die Wale. Noch weiter läßt sich die Analogie verfolgen, wenn wir seine Körpergestalt betrachten (s. Figur 4). Die Körperform ist plump und besonders die Schnauze sehr stumpf. Das Maul ist sehr groß. Und wie die Bartenwale in ihrem gewaltigen Rachen einen Reusenapparat in Form ihrer Barten haben, der beim Durchziehen des Wassers die kleinen planktonischen Lebewesen zurückhält, so wird bei Cetorhinus derselbe Zweck durch einen an den gewaltig großen Kiemenspalten entwickelten Reusenapparat erreicht, der aus umgebildeten Zähnen besteht (Günther 1886, p. 215). Auch die kleinen Augen und das kleine Gehirn (Jordan und Evermann 1896, p. 50) hat der Riesenhai mit den Walen gemeinsam. Ich will daher die Gestalt des Riesenhaies, die sich auch sonst noch bei pelagischen Haien findet, den „cetiformen Anpassungstyp“ nennen.

Diese morphologischen Eigenschaften des Cetorhinus lassen sich nun mit seiner Lebensweise sehr gut in Einklang bringen. Allgemein wird der Riesenhai als harmlos und träge geschildert. Offenbar bewegt er sich im allgemeinen für seine Körpergröße ziemlich langsam vorwärts: daher die plumpe Gestalt und die stumpfe Schnauze. Ferner schreibt Günther (1886, p. 215): „Zu gewissen Jahreszeiten versammelt er sich scharenweise, und bei ruhigem Wetter kann man zahlreiche Exemplare regungslos, mit dem Obertheil des Rückens über die Wasserfläche hervorragend, nebeneinander liegen sehen, eine Gewohnheit, von welcher dieser Hai seinen englischen Namen erhalten hat (to bask = sich sonnen).“ Die Spezies heißt nämlich auf englisch „Basking Shark“. Infolge der trägen, stark passiven Lebensweise, die sich in all diesen Eigenschaften ausspricht, steht der Riesenhai in starkem Gegensatz zu anderen, äußerst beweglichen planktonischen Haien, die wir später besprechen werden, z. B. den Menschenhaien. Wir können daher den Riesenhai und ähnliche Formen als holoplanktonisch jenen gut schwimmenden oder nekto-planktonischen gegenüberstellen.

Ein Moment, das auch für die Charakterisierung von Cetorhinus sehr bedeutungsvoll ist, ist die ausgesprochen planktonische Nahrung des Fisches, die ich vorhin schon erwähnte. Der Riesenhai jagt nicht nach Beute, er gehört nicht wie die meisten Selachier zu den „Packern“ — um einen Ausdruck Hesses (1910, p. 297) zu gebrauchen —, sondern zu den „Strudlern“: er schluckt wahllos alles hinunter, was sein Reusenapparat aus dem Atmungswasserstrom zurückhält, zum größten Teil kleine planktonische Organismen, aber wohl nur selten kleine Fische (wie auch Day und Smitt annehmen). Diese Ernährungsweise bringt die Trägheit und Plumpheit des Fisches, die geringe Entwicklung seiner Zähne, seiner Sinnesorgane, seines Gehirns, die Größe seiner Mundöffnung und seiner Kiemenspalten mit sich, ist also auch morphologisch von größter Bedeutung. Sie bewirkt aber außerdem auch, daß der Fisch sich in seinen Lebensgewohnheiten, besonders seinem jeweiligen Aufenthaltsort an das Plankton anpassen muß. Day schreibt (1884, p. 305), daß der Riesenhai oft ganz nahe an der Oberfläche schwimmt, so daß der Oberkiefer aus dem Wasser hervorragt, und daß er so mit offenem Maul die Tiere der Meeresoberfläche aufnimmt. Und da ja wohl zweifellos die allerobersten Schichten am reichsten an Plankton sind, so ist diese Gewohnheit in der Tat für einen ausgesprochenen Planktonfresser sehr einleuchtend. Smitt (1895, p. 1146) glaubt, daß Cetorhinus jene mannigfachen, noch nicht völlig erforschten Wanderungen mitmacht, zu denen das Plankton durch physikalische Veränderungen gezwungen wird. Alle Wanderungen des Riesenhais lassen sich aber

dadurch wohl nicht erklären. So soll er nach Day (1884, p. 305) regelmäßig von der Westküste von Irland bis zu den westlichen Inseln Schottlands wandern. Und Smitt (1895, p. 1146) schreibt, er nähert sich im Frühling der irischen Küste; ob dies zum Zweck der Fortpflanzung geschehe, sei unbekannt. Trotzdem wird er allgemein als ausgesprochen pelagisch behandelt. Es ist ja auch einleuchtend, daß für ein so großes, schwerfälliges Tier die Brandung an der Küste äußerst gefährlich sein muß, so daß er diese wohl möglichst meiden dürfte. Daß er wohl auch in die Tiefe des Meeres nicht sehr weit hinabgehen wird, hebt schon Smitt (1895, p. 1146) hervor und führt als Gründe für diese Annahme die feste, dicke Haut und die kleinen Augen an. Man kann noch die Färbung hinzufügen: diese ist nämlich (Day 1884, p. 304) oben schwärzlichbraun bis -blau, unten heller; also eine typische pelagische Färbung. Für eine vorwiegend horizontale Fortbewegungsrichtung sprechen schließlich noch die Seitenkiele an der Schwanzwurzel, die nach Smitt (1895, p. 1144) so stark ausgebildet sind, daß dieser Teil breiter als hoch ist.

Nach allem dem dürfte es sicher sein, daß wir *Cetorhinus* als einen typischen Hochseebewohner zu betrachten haben.

Von diesem Gesichtspunkt aus wollen wir nun seine geographische Verbreitung untersuchen. Die beste Charakterisierung gibt wohl Smitt (1895, p. 1146), indem er *Cetorhinus maximus* als einen typischen Golfstrombewohner bezeichnet. Die Südgrenze auf der amerikanischen Seite ist nach Smitt (1895, p. 1146) und Jordan und Evermann (1896, p. 51) Virginia. Doch kommt die Art nach Goode und Bean (1896, p. 21) vor der amerikanischen Küste überhaupt selten vor. Ganz vereinzelt wurde sie nach denselben Autoren nördlich bis Eastport gefangen, aber bezeichnenderweise auch nur im Sommer. Es dürften diese Exemplare nördlich des Golfstroms also wohl verirrt sein. Daß die Art bei Grönland vorkomme, wie man früher glaubte, hat Lütken als einen Irrtum erwiesen. Auch bei Island ist sie nach ihm nur ein einziges Mal gefangen worden. Für die Murmanküste ist ihr Vorkommen noch fraglich (Knipowitsch 1897, p. 154). Dagegen ist sie sicher vor Norwegen (Smitt 1895, p. 1146) und Großbritannien (Day 1884, p. 303) sehr häufig. Von da ab nimmt ihre Häufigkeit nach Süden sehr ab: bei Frankreich (Moreau 1881, p. 305), Portugal (Smitt 1895, p. 1146) und im Mittelmeer (Goode und Bean 1896, p. 21) ist sie sehr selten, und die Küste von Nordafrika bildet die Südgrenze im Atlantik (Smitt und Jordan und Evermann). Außerhalb des Golfstromgebiets wurde sie nur ganz gelegentlich gefangen: nämlich vor Japan (Jordan und Fowler 1903, p. 625), ferner zweimal vor Ostaustralien (Waite 1901, p. 263 und Kershaw 1902, p. 62), einmal bei Neu-Seeland (Cheseman 1891, p. 126) und gelegentlich bei Kalifornien (Jordan und Evermann 1896, p. 51). Außerdem sagt mir Herr Professor Doflein, daß er in verschiedenen Museen, z. B. in Berlin, *Cetorhinus*-Exemplare aus dem Pazifik gesehen habe.

Die Temperaturgrenzen für die Verbreitung der Spezies scheinen die 0°-Isotherme einerseits und die 20°-Isotherme andererseits zu sein. Am liebsten scheint sie sich jedoch zwischen 5° und 10° aufzuhalten. Was die einzelnen Meere betrifft, so darf man nicht vergessen, daß der Atlantische Ozean bei weitem am besten durchforscht ist. Wenn daher die Art in den anderen Gewässern nur selten gefangen wurde, so läßt sich einstweilen noch nicht sagen, ob es sich hierbei wirklich nur um vereinzelte, verirrte Exemplare handelt, oder ob die Art doch auch hier regelmäßig vorkommt und nur seltener als im Atlantik. Daß jedoch das Golfstromgebiet vom Riesenhai ganz besonders bevor-

zugt wird, scheint mir mit ziemlicher Sicherheit aus den Literaturangaben hervorzugehen. Diese Bevorzugung eines bestimmten Meeresstromgebietes nun läßt sich wohl in Zusammenhang bringen mit der holoplanktonischen Lebensweise der Spezies; zumal man vielfach für andere holoplanktonische Tiere ganz ähnliche Erscheinungen gefunden hat, wie dies z. B. Chun im Valdiviawerk schildert. Man kann sich ja vorstellen, daß Tiere, die größtenteils fast regungslos im Wasser schweben und sich so den Meeresströmungen überlassen, im wesentlichen immer in dem gleichen Stromkreis bleiben müssen; wenigstens wenn, wie dies für den vorliegenden Fall zutrifft, die benachbarten Strömungen (auch äquatorialwärts) Temperaturen aufweisen, die der Spezies offenbar nicht zusagen. Jedenfalls aber tritt, auch wenn wir als Verbreitungsgebiet der Art nur den Golfstrom betrachten, gegenüber den litoralen Arten (besonders den benthonischen) ein scharfer chorologischer Gegensatz vor Augen: dort ein beschränktes Verbreitungsgebiet längs einer zusammenhängenden Küstenlinie, hier eine weite Verbreitung durch ein ganzes Meer, von einer Küste zur anderen, soweit es von einem einheitlichen Strom durchflossen wird.

B. Paratypen.

Die übrigen Gattungen der Familie Lamnidae, nämlich *Lamna*, *Carcharodon* und *Alopias*, sind ebenfalls pelagisch. Doch sind sie mehr nektoplanktonisch. Und daher ist denn auch ihre geographische Verbreitung weniger gut aus physikalischen Faktoren abzuleiten: eine Abhängigkeit von Meeresströmungen ist nicht nachzuweisen.

Lamna Cuv. (Gen. 6) ist in ihrer wichtigsten Art, *L. cornubica* (Gm.), dem Heringshai, von Smitt (1895, p. 1138 ff.) sehr gut beschrieben. Nach ihm erreicht die Art eine Größe von mindestens 6, vielleicht sogar 8 m, was also schon für pelagische Lebensweise spricht. Auch ist die Farbe die aller pelagischen Fische: oben dunkel graublau, unten weißlich. Doch deuten, im Gegensatz zu *Cethorinus*, folgende morphologische Merkmale auf eine mehr nektoplanktonische Lebensweise hin: Körper seitlich komprimiert, Schnauze spitz, Zähne groß und kräftig, ebenso Schwanz und Schwanzflosse. Und damit stimmt auch das überein, was Smitt über seine Lebensweise berichtet: er soll ein guter Schwimmer sein und sich von Fischen und Cephalopoden nähren (also von kräftig schwimmenden Tieren). Mit seiner größeren Beweglichkeit, die ihn der Brandung gegenüber widerstandsfähiger macht, hängt es offenbar zusammen, daß er sich der Küste öfter nähert als *Cetorhinus*, wie mir aus Smitts Darstellung hervorzugehen scheint, und was ich auch daraus schließe, daß er häufig durch den Kattegatt in die Ostsee eindringt, was *Cetorhinus* nicht tut (Smitt 1895, p. 1141).

Wir sehen also, daß *Lamna* gemäß ihrer mehr nektoplanktonischen Lebensweise sich nicht scharf an die Grenzen ihres eigentlichen Lebensbezirks, der Hochsee, hält. Diese Freizügigkeit der Gattung gilt auch sonst in geographischer Beziehung. Im Atlantik kennen wir für *L. cornubica* bis jetzt eine ähnliche Verbreitung wie für *Cetorhinus maximus*. Außerhalb dieses Gebiets aber wird häufiger über das Vorkommen des Heringshaies als das des Riesenhaies berichtet. Das kann ja nun daran liegen, daß *Lamna* an die Angel geht, also leichter und bequemer zu fangen ist als *Cetorhinus*, der harpuniert werden muß (planktonische Nahrung!). Man sollte aber doch meinen, daß ein so riesenhaftes Tier wie *Cetorhinus* — auch wo man nicht gerade auf seinen Fang ausgeht — viel beachtet werden

müßte. Vielleicht ist also der chorologische Unterschied zum Teil wenigstens doch darauf zurückzuführen, daß *Lamna* beweglicher ist und somit weniger an die Grenzen irgend eines bestimmten Stromkreises gebunden. Doch sind erst noch genauere Berichte abzuwarten.

Von *Carcharodon* Smith (Gen. 7) schreibt Günther (1886, p. 214): „Man kennt nur eine Art, *C. rondeletii*, welche der fürchterlichste aller Haie ist. Sie ist ausschließlich pelagisch und scheint in allen tropischen und subtropischen Meeren vorzukommen. Man kennt Exemplare von einer Länge von 40 Fuß.“ Der Autor bildet daneben einen ganz gewaltigen, scharfen Zahn von 6 cm Höhe ab, der über die räuberische, also nektoplanktonische Natur dieser Spezies keinen Zweifel zuläßt. Als Folge dieser Lebensweise ergibt sich eine über alle warmen und gemäßigten Meere ausgedehnte Verbreitung, wie sie aus den völlig unregelmäßig verteilten Fundortsangaben (s. Tabelle) hervorgeht.

Auch *Alopias* Raf. (Gen. 9), der Fuchshai, ist sicher ein guter Schwimmer. Das folgt schon aus seiner Körperform. Das geht aber besonders aus der eigentümlichen Art hervor, wie er seiner Beute nachstellt. Günther schreibt von *A. vulpes* (Gm.) (1886, p. 215): „Er folgt den Scharen der Heringe, Sardinen und Sprotten auf ihren Wanderungen und vertilgt unglaubliche Mengen derselben. Wenn er nach Nahrung ausgeht, benützt er den langen Schwanz dazu, die Oberfläche des Wassers zu peitschen, während er einen Schwarm von Fischen in immer kleiner werdenden Kreisen umschwimmt; er hält so die Fische in einem Haufen zusammen, daß sie ihrem Feinde leicht zur Beute fallen.“ Im Zusammenhang damit hat sich der Schwanz so gewaltig entwickelt, daß er die Hälfte der Körperlänge ausmacht. Diese beträgt etwa 5 m (Günther). Die bedeutende Schwimffähigkeit hat nun auch hier wieder zu einer außerordentlich weiten geographischen Verbreitung der Spezies geführt. Sie kommt wohl in allen gemäßigten Meeren vor, zum großen Teil sogar gemein (und zwar, soweit wir wissen, ohne irgendwelche morphologischen Variationen). Die ausgesprochen tropischen Gebiete scheint sie allerdings nach Möglichkeit zu meiden, vermag sie jedoch zu überschreiten. Geographische Entfernungen spielen offenbar für die Art gar keine Rolle. Daß neben der Spezies *A. vulpes* in Chile noch zwei Arten (*A. burrae* Per. Cant. und *A. longimana* Phil.) vorkommen, halte ich aus theoretischen Gründen für äußerst unwahrscheinlich. Die betreffenden Autoren sind ja auch sonst sehr wenig zuverlässig.

Ganz kurz will ich, im Anschluß an die Lamnidae, aus der Familie der Odontaspidae *Odontaspis* Ag. (Gen. 4) erwähnen. Die Lebensweise scheint der von *Lamna* sehr zu ähneln. Dementsprechend zeigt auch die bekannteste Art, *O. americanus* (Mitch.), eine ähnlich weite Verbreitung. Die spezifische Verschiedenheit der vermeintlichen anderen Arten der Gattung scheint mir noch zweifelhaft.

Ich komme jetzt zur Familie der Orectolobidae. Diese ist, wie ich früher auseinandersetzte, der Hauptsache nach litoral. Nur zwei Genera sind pelagisch geworden; und zwar stellen sie zwei verschiedene Stufen dieser Anpassung dar. Während sich *Rhinodon* so weit an die Hochsee angepaßt hat, daß seine Lebensweise schon ausgesprochen holoplanktonisch ist, ganz ähnlich der von *Cetorhinus*, stellt *Ginglymostoma* eine Übergangsform dar.

Über die Lebensweise von *Ginglymostoma* MH. (Gen. 11) wissen wir nicht viel. Günther (1886, p. 219) nennt die Gattung pelagisch. Jordan und Evermann (1896, p. 26) schreiben von *G. cirratum* (Gm.), es komme bei den Korallenriffen von Westindien und Westmexiko

häufig vor. Die Jungen seien schwarz gefleckt, die Alten einfarbig. Das weist also doch auf eine gewisse Anlehnung an die Küste hin. Was nun den Habitus betrifft, so bildet dieser, wie die Abbildung Days (1889, p. 32) und die Beschreibungen verschiedener Autoren lehren, eine Übergangsform zwischen benthonischem und planktonischem Habitus: die lange Schwanzflosse und die schlangenförmige Gestalt des Hinterkörpers sind vielleicht benthonische Merkmale, die spitze Brustflosse und die kleinen Augen planktonische Charaktere, während die stumpfe Schnauze nur ganz allgemein auf langsame Fortbewegung schließen läßt. Auch die Größe (4 m) ist eine mittlere. Da nun die Gattungen der Familie litoral-benthonisch sind, und eine Gattung, nämlich *Rhinodon*, holoplanktonisch, so dürfte vielleicht *Ginglymostoma* den Weg angeben, wie *Rhinodon* aus einer litoral-benthonischen Form entstanden sein könnte.

Die Verbreitung von *Ginglymostoma* ist sehr interessant. Ich habe oben die Hypothese aufgestellt, daß die ganze Familie *Orectolobidae* im indo-westpazifischen Küstengebiet entstanden sei, da wir alle litoralen Gattungen der Familie auf dieses Gebiet beschränkt fanden. *Ginglymostoma* müßte also auch dort entstanden sein und sich von da aus über die Hochsee der übrigen Ozeane ausgebreitet haben. In der Tat finden wir, daß drei Arten der Gattung (*G. brevicaudatum* Gm., *G. ferrugineum* Less. und *G. concolor* Rüpp.), die noch ein ziemlich beschränktes Verbreitungsgebiet haben, nicht über das indo-westpazifische Gebiet hinausgehen und nur *G. cirratum* (Gm.) östlich bis Westmexiko und westlich bis Westindien und Florida reicht.

Nun komme ich zu *Rhinodon* MH. (Gen. 12). Ich zitiere wieder Günther, der auch eine instruktive Abbildung gibt (1886, p. 216): „Diese kleine Familie“ („*Rhinodontidae*“ bei Günther) „umfaßt nur eine Art, *R. typicus*, der, wie man mit Bestimmtheit weiß, mehr als 50 Fuß lang wird, aber sogar 70 Fuß erreichen soll. Er scheint in den westlichen Teilen des Indischen Ozeans nicht selten zu sein und kommt auch im Stillen Meere vor. Er ist eine der interessantesten Formen, dem Riesenhai der nördlichen Meere nicht unähnlich und wie diese Art Kiemenreusen besitzend; über seinen Bau und seine Lebensweise ist aber nur sehr wenig bekannt. Er ist vollkommen harmlos, da seine Zähne außerordentlich klein und zahlreich, in breiten Bändern angeordnet sind. . . . Die Schnauze ist sehr breit, kurz und flach; die Augen sind sehr klein. . . . Seite des Schwanzes mit einem Kiel.“ Auch Regan schreibt (1908, p. 348): „The resemblances of this shark with the Basking Shark (*Cetorhinus maximus*) which belongs to the family Lamnidae, are very striking.“

Diese ausgesprochene Konvergenzerscheinung hat mich denn auch ermutigt, die holoplanktonischen Formen, obwohl bei den Selachiern nur durch wenige Arten vertreten, als bionomisch besonders bedeutungsvolle Gruppe zu behandeln und an die Spitze der pelagischen Selachier überhaupt zu stellen. Zumal da bei *Rhinodon* auch in chorologischer Beziehung wieder derselbe Charakter auftritt, wie wir ihn für *Cetorhinus* annehmen müßten, nämlich die ausgesprochene Bevorzugung eines bestimmten Stromgebietes. Dabei ist es nun stammesgeschichtlich wieder bezeichnend, daß das bevorzugte Gebiet der Indische Ozean ist, also gerade das Gebiet, wo meiner Hypothese nach *Rhinodon* als Angehöriger der Familie *Orectolobidae* entstanden sein muß. Als hauptsächliche Fundorte von *Rhinodon* werden nämlich angegeben: Kap (sehr viele Autoren), Madagaskar (Sauvage), Seychellen (sehr häufig, nach Günther 1910, p. 487), Ceylon und Madras (Günther). Vereinzelt soll

die Art außerdem noch gefangen worden sein: bei Florida (Bean), Japan (Jordan und Fowler 1903, p. 626, 1 Exemplar), Kalifornien (Regan 1908, p. 353), Panama, Peru, Chile (Regan).

Eine äußerst wichtige Gattung bilden die Menschenhaie, *Carcharias* Raf. (Gen. 22). Für die vielen Arten liegen eine große Zahl von Beschreibungen und Abbildungen vor. Sehr lehrreich ist ein Vergleich des Habitus von *Carcharias* (s. Fig. 4) mit dem der holoplanktonischen Gattungen *Cetorhinus* (Fig. 3) und *Rhinodon*. Dort ein kurzer, plumper Körper, hier ein langgestreckter, schlanker; dort eine breite, stumpfe Schnauze, hier eine lange, oft außerordentlich spitze; dort extrem weite, hier mittelgroße Kiemenöffnungen; dort sehr kleine, hier ziemlich große Zähne und Augen. Damit hängt nun auch die gänzlich andere Lebensweise zusammen. Gegenüber jenen trägen, harmlosen Riesen werden die Menschenhaie allgemein als äußerst gierige, gefräßige Räuber geschildert. Nirgends findet sich eine Angabe, daß sie still auf dem Wasser liegen und sich von der Strömung treiben lassen. Sondern oft wird erzählt, daß sie vielfach lange Zeit den Segelschiffen (Dampfern wohl nicht) nachschwimmen, was jedenfalls eine große Ausdauer im Schwimmen voraussetzt, wenn sie auch nicht gerade sehr schnell schwimmen sollen (Smitt 1895, p. 1131). Aber in tiergeographischer Hinsicht ist ja die Ausdauer viel wichtiger.

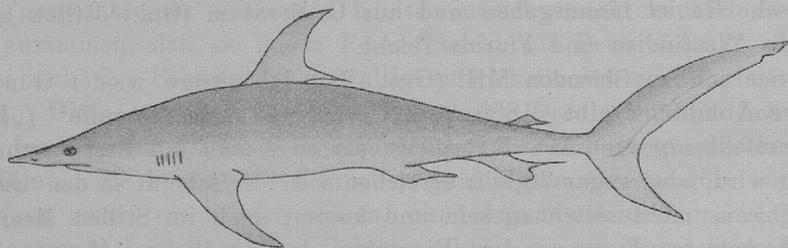


Fig. 4. *Carcharias sorrah* MH. Der indische Menschenhai. Länge: ca. 5 m. Typ der nekto planktonischen Selachier (fusiformer Anpassungstyp). (Etwas schematisiert nach Müller und Henle.)

Übrigens müssen sie doch, wenigstens gelegentlich, eine bedeutende Kraft und Gewandtheit in ihren Körperbewegungen entfalten können. Dafür spricht die Tatsache, daß sie auch sehr große und starke Tiere als Beute zu bewältigen vermögen. Couch (1862, p. 29) fand im Magen eines Blauhais von 2 m Länge einen großen Dornhai (*Squalus acanthias*) und einen Meeraal (Conger), jeden in zwei Stücke zerbissen, also Tiere, die beinahe die Größe des Blauhais selbst hatten. Also auch in bezug auf die Nahrung zeigen die Menschenhaie die denkbar größten Unterschiede gegenüber *Cetorhinus* und *Rhinodon*, die sich von winzig kleinen Planktontieren nähren.

Wir sehen also, daß *Carcharias* in jeder Hinsicht in extremer Form die Merkmale eines guten Schwimmers zeigt. Führt doch auch Schlesinger (1909, p. 142) unter den wenigen rezenten Beispielen für den fusiformen Anpassungstyp an erster Stelle *Carcharias* an. Und der fusiforme Anpassungstyp ist nach Abel (1912, p. 421) „der vorteilhafteste Anpassungstypus eines nektonischen¹⁾ Tieres und zugleich die häufigste An-

¹⁾ Als Nekton faßt Abel unser Nekton + Nektoplankton zusammen.

passungsform: Körper spindelförmig gebaut“. Da wir nun aber gut schwimmende Formen mit ganz ähnlichem Habitus auch schon bei den litoralen Selachiern kennen gelernt haben (z. B. *Galeus*) und ebenso bei den abyssalen wiederfinden werden (*Squalus*), während holoplanktonische Formen unter den Selachiern nur in der Hochsee vorkommen, so scheint es schon dadurch einigermaßen gerechtfertigt, daß ich unter den pelagischen Formen die holoplanktonischen als die eigentlich typischen behandle und nicht die nektoplanktonischen, wie z. B. *Carcharias*. Es ist ja auch leicht, sich vorzustellen, daß gewandte, ausdauernde Schwimmer von ihrer Umgebung viel weniger abhängig sind und daher leichter aus einem Lebensbezirk in den anderen hinüberschwimmen können, als schwerfällige.

Die eigentümliche geographische Verbreitung von *Carcharias* bestätigt das. Von einer derartigen, verhältnismäßig einfachen Gesetzmäßigkeit, wie ich sie in der Verbreitung von *Cetorhinus* und *Rhinodon* gefunden zu haben glaube, kann hier wohl nicht die Rede sein. Vielmehr zeigt sich in der geographischen Verteilung der überaus zahlreichen, bisher beschriebenen *Carcharias*-formen eine auf den ersten Blick geradezu hoffnungslose Systemlosigkeit. Wir haben vorhin gesehen, daß *Carcharias* ein sehr guter Schwimmer ist. Von dieser fundamentalen ethologischen Tatsache müssen wir, wie seine äußere Morphologie, so auch seine Chorologie ableiten. Während holoplanktonische Formen wie *Cetorhinus* wegen ihrer Schwerfälligkeit an der brandungsreichen Küste in hohem Maße der Gefahr ausgesetzt sind, an Klippen zerschellt oder auf den trockenen Sand geschleudert zu werden, ist der gewandte *Carcharias* solchen Gefahren viel eher gewachsen. Er kann ohne Gefahr recht nahe an die Küste herankommen und scheint von dieser Möglichkeit auch ziemlich häufig Gebrauch zu machen. Freilich gilt das wohl für die verschiedenen „Arten“ in sehr verschiedenem Grade. Während manche Formen nur gelegentlich von der hohen See an die Küste herankommen dürften, wird von anderen berichtet, daß sie an dieser oder jener Küste sehr gemein seien (z. B. *C. limbatus* MH., s. Day 1889, p. 17). Diese scheinen sich also ganz an ein litorales Leben angepaßt zu haben. Da jedoch solche Formen in ihrem Habitus nicht wesentlich verändert sind, so ist nicht anzunehmen, daß sie die Fähigkeit an sich verloren haben, auf die hohe See zurückzukehren. Wenn sie das im allgemeinen wohl nicht tun, so ist vielleicht der Grund darin zu sehen, daß sie sich an irgend ein bestimmtes litorales Nahrungstier angepaßt haben („culinische Formen“ Döderleins). Genauere Untersuchungen darüber liegen nicht vor. — Aber die Entfernung von der Hochsee geht noch weiter. Vier „Arten“ von *Carcharias* kommen im Süßwasser vor. So brachte uns kürzlich Herr Müller-Mainz zwei Weibchen aus dem Unterlauf des Pará (Guayara bei Pará) mit, die nach meinen Untersuchungen vollkommen mit der Spezies *C. brevirostris* Poey übereinstimmen, wie sie bisher nur aus dem Meere (Westindien und Florida) beschrieben war. Und andere „Arten“ steigen noch weiter die Flüsse hinauf. So soll *C. gangeticus* MH. (Spez. 113) nach Müller und Henle (1841, p. 39) im Ganges 60 Stunden oberhalb des Meeres vorkommen. Dabei sind diese Formen aber gewöhnlich nicht auf ein bestimmtes Flußgebiet beschränkt. *C. gangeticus* z. B. kommt auch bei Bagdad im Süßwasser vor und ebenso, weit davon entfernt, in süßen Gewässern der Fidschi-inseln; zugleich ist dieselbe „Art“ „the commonest form along the Burmese coasts“ (Day 1889, p. 14), also auch im Seewasser häufig. Man sieht also, daß die Menschenhaie entsprechend ihrer bedeutenden Bewegungsfähigkeit sich weniger an die speziellen Bedingungen eng begrenzter Gebiete angepaßt als vielmehr die Fähigkeit angenommen haben,

einen raschen Wechsel physikalischer Bedingungen, wie der Fazies, des Salzgehalts usw., ohne die Notwendigkeit spezieller Anpassungen zu ertragen. Da somit für die einzelnen Formen, die als „Arten“ beschrieben wurden, im allgemeinen keine scharfen geographischen Grenzen bestehen, so ist zu vermuten, daß auch die phylogenetische Entwicklung in den meisten Fällen nicht bis zur Entstehung scharf gesonderter Arten fortgeschritten ist, sondern daß wir in vielen der sogenannten „Arten“ in Wirklichkeit nur Standorts- oder andere Varietäten vor uns haben.

In der Tat sprechen auch die vergleichend morphologischen Befunde stark für eine solche Annahme. Bei dem Versuch, die vielen *Carcharias*-Exemplare unserer Sammlung zu bestimmen, stieß ich auf große Schwierigkeiten. Obwohl bereits 63 verschiedene Arten beschrieben waren, konnte ich doch fast keines unserer Exemplare mit einer dieser Arten vollkommen identifizieren. In den meisten Fällen waren die Abweichungen unserer Tiere von den Beschreibungen der Autoren gar nicht unbedeutend, wie aus dem speziellen Teil meiner Arbeit hervorgeht. Und bei manchen Exemplaren schwankte ich zwischen mehreren Arten, zu denen ich sie mit ungefähr gleichem Recht hätte stellen können. Man kann also entschieden von Übergangsexemplaren reden. Die Abweichungen betrafen vor allem Flossenstellung, Flossenform und Schnauzenlänge, wonach aber gerade die meisten „Arten“ unterschieden werden. Man sieht also, wie anfechtbar unsere heutige Einteilung der Gattung *Carcharias* ist. Leider sah ich mich gezwungen, den bisher beschriebenen 63 „Arten“ noch zwei neue hinzuzufügen, *C. sancti-thomae* und *C. marianensis*, weil eben diese Formen sich mit keiner der bisher beschriebenen identifizieren lassen und weil ihnen mindestens der gleiche systematische Rang zukommt wie den übrigen, bisher als „Arten“ beschriebenen Formen. Aber das soll nur eine provisorische Bedeutung haben. Es ist dringend zu wünschen, daß die Gattung einer gründlichen Revision unterzogen wird. Dazu wird freilich zunächst sehr viel Material nötig sein, noch weit mehr als mir zur Verfügung stand, und ferner müssen alle morphologischen, ethologischen und chorologischen Tatsachen aus der Literatur herangezogen werden, die sich irgendwie ermitteln lassen. Es muß dann scharf unterschieden werden zwischen guten Arten, geographischen Unterarten, Standortsvarietäten und individuellen Varietäten. Sicher wird die Zahl der Arten in der Gattung dann stark zu reduzieren sein, wahrscheinlich auf ganz wenige, vielleicht auf eine einzige Art.

Solange diese systematische Revision noch nicht vorgenommen ist, läßt sich natürlich auch in tiergeographischer Beziehung wenig aussagen. Die Gattung im ganzen ist zirkumtropisch, und zwar offenbar ohne besondere Bevorzugung eines bestimmten Ozeans. Dagegen ist sie sicher in den Tropen am häufigsten und geht polwärts ungerne über die 15°-, niemals aber über die 0°-Grenze hinaus. Was die Verbreitung der einzelnen Formen betrifft, so scheinen immerhin die Grenzen zwischen den einzelnen Ozeanen eine gewisse Rolle zu spielen, so daß sich vielleicht nach diesem Gesichtspunkt geographische Unterarten werden abgrenzen lassen. Auch gibt es wahrscheinlich eine Reihe von Formen, die auf sehr enge Gebiete beschränkt, dagegen untereinander und mit einer in den dazwischenliegenden Gebieten vorkommenden, weiter verbreiteten Form nahe verwandt sind, die also wieder als irgend eine Unterkategorie der geographischen Subspezies aufzufassen wären. Doch kann man einstweilen nur Vermutungen aussprechen.

Galeocerdo MH. (Gen. 24) scheint nicht nur systematisch sondern auch bionomisch

Carcharias sehr nahe zu stehen. Körpergröße und Habitus erinnern stark an die Menschenhaie, ebenso die wilde Fressgier und die Gewandtheit im Schwimmen, wie sie Day beschreibt (1889, p. 20). So ist denn auch die Verbreitung der Gattung eine ähnliche, nur daß sie im Norden bis Island reicht. Die Zahl der beschriebenen Arten ist freilich viel geringer. Dagegen zeigt sich dieselbe Unbestimmtheit in deren Verbreitung. *G. fasciatus* Kampen und *G. obtusus* Klunz. kommen so lokal beschränkt vor, daß sie wohl kaum als gute Arten aufzufassen sind. *G. rayneri* McDonald und Barron ist nach Day wahrscheinlich nur eine Varietät von *G. arcticus* (Faber). Es bleibt also wahrscheinlich nur diese Art und *G. tigrinus* übrig, die dann beide nahezu kosmopolitisch wären.

Ein sehr seltsames Genus ist **Sphyrna** Raf. (= *Zygaena* Cuv., Gen. 33), die Gattung der „Hammerfische“. Günther schreibt (1886, p. 212): „Man kann nicht selten beobachten, wie Haie dieser Art (*S. zygaena* (L.)) aus der klaren, blauen Tiefe des Ozeans gleich einer großen Wolke in die Höhe steigen.“ Das weist entschieden auf pelagische Lebensweise hin. Und eine solche müssen wir auch in der Tat annehmen. Zwar kann man sich die seltsame hammerförmige seitliche Verlängerung des Kopfes, deren ethologische Bedeutung noch vollkommen problematisch ist, eher am Meeresboden nützlich vorstellen, als im freien Wasser. Aber alle anderen Tatsachen sprechen gegen eine benthonische und für eine nektoplanktonische Lebensweise, ähnlich der von *Carcharias*. Körperform (mit Ausnahme des Kopfes), Körpergröße, Gebiß und Farbe erinnern stark an die Menschenhaie und nach Günther (1886, p. 212) „gehören sie zu den am meisten gefürchteten Fischen des Ozeans“. Auch die zirkumtropische Verbreitung der Arten *S. zygaena* (L.) und *S. tudes* (Cuv.) spricht für eine nektoplanktonische Lebensweise, ebenso wie das häufige Vorkommen von *S. zygaena* bei den Südseeinseln (Günther 1910, p. 484). Die Verbreitung der ganzen Gattung stimmt auffällig mit der von *Carcharias* überein. Auch kommt *Sphyrna*, ebenso wie *Carcharias*, auch im Süßwasser vor.

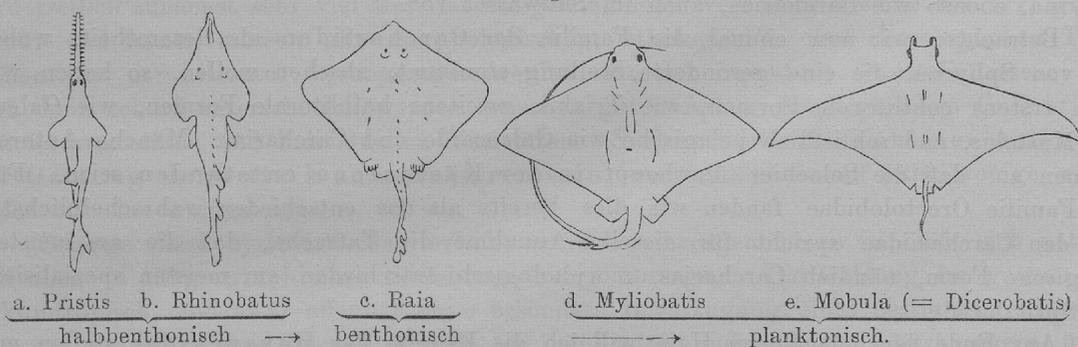
Betrachten wir nun einmal die Familie der Carchariiden als Gesamtheit, wobei wir von *Sphyrna*, die eine gesonderte Stellung einnimmt, absehen wollen, so haben wir darin erstens echtlitorale Formen, wie *Triakis*, zweitens halblitorale Formen, wie *Galeus* und *Mustelus*, und schließlich pelagische wie *Galeocerdo* und *Carcharias*. Manche Autoren nehmen an, daß die Selachier überhaupt in der Küstenzone entstanden seien. Für die Familie *Orectolobidae* fanden wir dies bereits als das entschieden wahrscheinlichste. Bei den *Carchariidae* spricht für dieselbe Annahme die Tatsache, daß die am meisten pelagische Form, nämlich *Carcharias*, morphologisch entschieden am meisten spezialisiert ist (Spritzloch!).

Ans Ende der pelagischen Haie will ich die Familie der *Hexanchidae* stellen mit den beiden Gattungen **Hexanchus** Raf. (Gen. 2) und **Heptranchias** Raf. (Gen. 3), die schon einen gewissen Übergang zum Abyssal darzustellen scheinen. Beide sind sich habituell und wahrscheinlich auch bionomisch sehr ähnlich. Wurden sie doch früher vielfach unter Cuviers Namen *Notidanus* zusammengefaßt. Ihrer Größe (5 m, Günther; bis 9 m, Jordan und Evermann), ihrer Körperform und Bezahnung nach muß man sie für nektoplanktonisch halten. Dafür spricht auch Days Angabe (1884, p. 308): „It is a savage and voracious species“ (*Hexanchus griseus* Gm.). Auch die Färbung weist auf ein Leben in belichteten Wasserschichten hin. Trotzdem liegen einige Angaben für ein tieferes Vorkommen vor. Jordan und Evermann (1896, p. 19) schreiben über *Hexanchus griseus* (Gm.): „A very large

shark, inhabiting deep water.“ Jordan und Fowler bemerken unter *Heptranchias deani* Jordan und Starks: „It was taken at Misaki with hook and line, in deep water.“ Auch Herr Professor Doflein sagt mir, daß die von ihm gefangenen japanischen Exemplare aus beträchtlichen Tiefen stammen. Und kürzlich hatte Herr Dr.-Richard die Liebenswürdigeit, uns aus der Sammlung des Fürsten von Monaco die Haut eines 3 m langen Haies zu übersenden, den ich als *Hexanchus griseus* (Gm.) bestimmte und der in der Umgebung von Nizza aus einer Tiefe von 1000 m heraufgeholt worden war. Es kann also kein Zweifel mehr sein, daß die Gruppe wenigstens gelegentlich auch in der wirklichen Tiefsee auftritt. Welche bionomische Bedeutung aber dieses abyssale Vorkommen der Hexanchidae hat, wie häufig und unter welchen Umständen es in die Erscheinung tritt, wissen wir noch nicht. Auch über die geographische Verbreitung läßt sich nicht viel sagen. Die Gattungen scheinen beide zirkumtropisch zu sein. Auch einzelne Arten haben eine sehr weite Verbreitung. Doch kann das ja ebensowohl auf pelagische wie auf abyssale Lebensweise zurückzuführen sein.

Über die pelagischen Rochen kann ich mich kürzer fassen, da die wenigen pelagischen Formen nur ungenau bekannt sind. Echt pelagische Rochen kommen nämlich nur in der Unterfamilie Myliobatinae vor. Das ausschlaggebende Moment im Habitus sind die außerordentlich weit nach beiden Seiten ausgezogenen und dort zugespitzten Brustflossen. Ich möchte sagen, das typische Rochenmerkmal, die Verbreiterung der Körperscheibe sei hier über ihr Ziel hinausgeschossen. Verfolgen wir einmal die Entwicklung dieser Körperscheibe in großen Zügen (Fig. 5). 1. Bei *Pristis*, dem noch ganz haiähnlichen Sägefisch, ist nur eine geringe Abflachung des Bauches eingetreten, aber noch keine Ver-

Fig. 5.



Schema der allmählichen Verbreiterung der Körperscheibe der Rochen im Zusammenhang mit der veränderten Lebensweise. (Etwas schematisiert nach Abbildungen von Day, Smitt und Schlegel.)

breiterung des Körpers zu einer Scheibe. Dementsprechend sahen wir auch oben, daß die Lebensweise von *Pristis* einen Übergang darstellt zwischen der nektonischen bzw. nektoplanktonischen Lebensweise der typischen Haie und der benthonischen, wie sie sich nun bei den übrigen Rochen immer mehr anbahnt. 2. *Rhinobatus* hat schon einen deutlich verbreiterten Körper: die Scheibe beginnt. Und im Zusammenhang damit fanden wir auch vorhin, daß *Rhinobatus*, obwohl gelegentlich noch nektonisch vorkom-

ment, doch im wesentlichen bereits benthonisch ist. 3. Bei *Raia* hat die Anpassung an die benthonische Lebensweise ihren Höhepunkt erreicht: das Ideal der Flachform, der Rhombus ist erreicht. *Raia* ist ja auch der typische, ausgesprochen benthonische Rochen, wie wir später sehen werden. 4. *Myliobatis* zeigt nun eine noch weiter verbreitete Körperscheibe: die Breite der Scheibe ist größer geworden als deren Länge. Aber man kann nicht sagen, daß damit eine noch weitergehende Anpassung an die benthonische Lebensweise erreicht sei. Im Gegenteil: da die Verbreiterung der Körperscheibe wohl zweifellos ursprünglich den Zweck hat, die Tiere vor dem Einsinken in den weichen Schlamm des Meeresbodens zu bewahren, so dürfte dieser Zweck wohl am vollständigsten erreicht werden bei Formen, die eine nach Länge und Breite ungefähr gleichweit ausgedehnte Scheibe haben, wie eben z. B. *Raia* (oder auch bei nahezu kreisförmig elliptischen Formen, wie *Torpedo*, *Urolophus* etc.). Aber wie nach einem phylogenetischen Trägheitsgesetz ging die Entwicklung über das Optimum, die rhombische Form, hinaus. Sicher hätten derartig übertrieben angepaßte Formen im Wettbewerb mit den normal angepaßten aussterben müssen, hätte sich ihnen nicht, eben infolge ihrer extrem breiten Körperscheibe, ein neuer Lebensraum eröffnet. Die beiden schlanken, flügelähnlichen Brustflossen machen den Tieren, wie wir gleich näher sehen werden, ein „Fliegen“ und Schweben im freien Wasser möglich: sie konnten sich vom Boden erheben und wieder wie ihre haiähnlichen Vorfahren an die Oberfläche des Meeres aufsteigen, d. h. sie wurden pelagisch. Da jedoch das Schweben bei ihnen eine größere Rolle spielen dürfte, als das selbständige „Fliegen“, so glaube ich, daß wir sie im Gegensatz zu ihren nektonischen Vorfahren besser als holoplanktonisch bezeichnen werden. 5. Dieser Charakter, der bei *Myliobatis* erst begonnen hat, ist nun bei *Mobula* zu höchster Entfaltung gelangt: die „Flügel“ sind noch breiter und schlanker geworden, der Schwanz fast verkümmert: die Gestalt des Tieres erinnert stark an die eines Vogels. *Mobula* ist ein ausgesprochener Hochseebewohner.

Das ist die Entwicklungsgeschichte des Hochseerochens. Dabei will ich aber noch ausdrücklich betonen, daß ich die aufgeführten Gattungen nur als Symbole aufgefaßt wissen will für Entwicklungsstadien, wie sie wahrscheinlich durchlaufen wurden, nicht aber als Glieder einer wirklichen, natürlichen Ahnenreihe. Von *Pristis* z. B. wissen wir ziemlich sicher, daß er von rhinobatusähnlichen Formen abstammt und nicht umgekehrt: es handelt sich wahrscheinlich um einen Rückschlag auf die ehemalige nektonische Lebensweise der gemeinsamen, hypothetischen Ahnen (Jäckel 1894, p. 75 und 80; Lutter 1909, p. 159). Das oben gegebene Schema (Fig. 5) soll eben auch nur eine ethologisch-chorologische Parallele veranschaulichen, keine stammesgeschichtliche. Immerhin aber dürfte mit Ausnahme von *Pristis*, der erst seit der Kreide bekannt ist (Zittel 1911, p. 65), wenigstens die zeitliche Aufeinanderfolge für die genannten Gattungen zutreffen: wir kennen nämlich *Rhinobatus* schon seit dem Jura (Smith-Woodward 1889, p. 78; Zittel 1911, p. 66), *Raia* dagegen seit der oberen Kreide (p. 85 bzw. p. 66), *Myliobatis* sogar erst aus dem Eocän (p. 154 bzw. p. 68), während *Manta* (= *Dicerobatis*) meines Wissens überhaupt noch nicht fossil nachgewiesen wurde. Diese Angaben sind durch eine lange Reihe von Fossilien gestützt und treffen zumeist auch für die jeweils nächst verwandten Gattungen zu.

Ich komme jetzt näher auf die einzelnen Gattungen der *Myliobatinae* zu sprechen. Von *Myliobatis* Dum. (Gen. 75), dem Adlerrochen, schreibt Moreau (1881, p. 446:

M. aquila): „Le Myliobate semble plutôt voler que nager; bien souvent, à l'aquarium d'Arcachon, nous avons observé, les évolutions d'un individu très-développé qui tantôt nageait lentement au milieu du bassin, tantôt s'approchait du bord qu'il frappait de l'une de ses ailes“. Smitt (1895, p. 1096) nennt ihn einen weniger ausgesprochenen Bodenfisch als die „echten“ Rochen (*Raia*). Durch die Nahrung dürfte der Adlerrochen aber doch an den Boden gebunden sein: nach Jordan und Fowler (1903, p. 663) und Jordan und Evermann (1896, p. 89) fressen die Tiere hauptsächlich Mollusken (Austern), wofür ja auch schon die sehr breiten, platten, mosaikartig angeordneten Zähne sprechen. Wir erhalten also ein ähnliches bionomisches Bild wie für *Mustelus*, der ja auch flache Zähne hat: eine ziemlich große Beweglichkeit im Mittelwasser gemäß ihrem Körperbau, zugleich aber infolge der benthonischen Nahrung eine gewisse Abhängigkeit vom Meeresboden. Die Farbe, die meist gleichmäßig dunkel ist, manchmal aber, zumal bei den Jungen, mehr oder weniger deutliche Flecken und Streifen aufweist, bestätigt das. Auch in der Verbreitung sollte man also ein ähnliches Bild erwarten, wie bei *Mustelus*, nämlich wenige, weitverbreitete Arten mit gut erkennbaren geographischen Unterarten. Wieweit dies zutrifft, läßt sich noch nicht recht sagen: wir kennen wieder einmal die Systematik zu wenig. Heute bestehen nicht weniger als 12 Arten. Doch kommt diesen wohl zum Teil nur subspezifischer Rang zu. Auch Günther schreibt (1910, p. 497): „Die Zahl der Arten ist unbedeutend, aber nicht mit einiger Sicherheit zu bestimmen.“ Daß sich die Zahl der Arten reduzieren läßt, dafür spricht schon ein Ergebnis, zu dem ich auf Grund unseres Materials gelangte, daß nämlich die Arten *M. aquila* (L.) und *M. tobije* Bleek. identisch sind. Daß die große Beweglichkeit der Tiere auch hier wieder zu einer weiten Verbreitung der Arten führt, zeigt *M. aquila* (L.), eine nahezu zirkumtropische Spezies: für Rochen ein sehr seltener Fall.

Mit noch mehr Bestimmtheit als bei *Myliobatis* können wir eine Artenarmut bei *Aëtobatus* Blainv. (Gen. 76) annehmen. Günther schreibt neuerdings (1910, p. 496), daß er zwischen den vermeintlichen Arten *A. narinari* Bl. Schn., *A. fagellum* Bl. Schn., *A. latirostris* Dum. und *A. guttata* (Shaw) Übergänge gefunden habe, daß also alle diese Formen unter dem Namen *A. narinari* zusammenzufassen seien. Ich glaube, eine genauere Untersuchung wird auch hier wieder zur Aufstellung von geographischen Unterarten führen. Außer *A. narinari* will Günther höchstens noch *A. punctatus* (Macl.) als Art gelten lassen. *A. narinari* ist auch wieder nahezu zirkumtropisch. In ethologischer Beziehung ist die Gattung übrigens dem *Myliobatis* sehr ähnlich, soviel sich wenigstens aus der morphologischen Ähnlichkeit schließen läßt.

Auch *Rhinoptera* Kuhl (Gen. 77) ist morphologisch *Myliobatis* sehr ähnlich. Für eine ähnliche Lebensweise spricht auch Jordan und Evermanns Angabe, daß sie sich von Mollusken nährt (1896, p. 90). Daher dürfte wohl auch hier die bedeutende Artenzahl stark zu reduzieren sein. Die Gattung ist zirkumtropisch.

Ich komme jetzt zu den Formen mit den extrem spitz seitlich ausgezogenen Brustflossen (vgl. Fig. 5). Es sind das die beiden Gattungen ***Mobula*** Raf. (= *Dicerobatus* Blainv. = *Cephaloptera* Cuv.: Gen. 78) und ***Manta*** Bancroft (= *Ceratoptera* MH.: Gen. 80). Da diese beiden Gattungen, die unter dem deutschen Namen „Teufelrochen“ zusammengefaßt werden, sich bionomisch sehr ähneln dürften, so will ich sie hier gemeinsam be-

handeln. Es kann kein Zweifel darüber herrschen, daß bei den Teufelrochen der Übergang zur pelagischen Lebensweise, der sich bei den Adlerrochen erst angebahnt hat, bereits vollkommen durchgeführt ist. Nirgends finden wir einen Bericht, daß sie irgendwo an einer Küste regelmäßig vorkommen und Jordan und Starks (1895, p. 394) bemerken ausdrücklich, daß sie vor Mazatlan auf offener See gefangen wurden. Auch die Farbe spricht dafür: oben blaugrün, unten weiß (Day 1884, p. 354). Es fragt sich nun, ob die Tiere mehr als nekto- oder als holoplanktonisch zu bezeichnen sind. Wie ich schon oben sagte, möchte ich sie eher für holoplanktonisch halten. Zwar scheint jene elegante Biegung an den Enden der Brustflossen dazu angetan zu sein, die flugartigen Schwimmbewegungen der Tiere rascher und gewandter zu machen. Aber derartige vereinzelte nektoplanktonische Charaktere haben wir ja auch bei dem holoplanktonischen Cetorhinus (Flossen!). Im ganzen aber machen doch die kurzen, breiten Teufelrochen durchaus nicht den Eindruck von besonders guten Schwimmern. Es ist mechanisch nicht recht vorstellbar, wodurch Tiere von einer solchen Gestalt eine bedeutendere Geschwindigkeit erlangen sollten. Auch müßte der außerordentlich breite Kopf mit den beiden ohrenartigen Anhängen bei einer raschen Bewegung sehr hinderlich sein (s. Fig. 5 e). Dagegen dürften die großen Brustflossen mit ihren breiten, ebenen Flächen wohl zweifellos ein andauerndes passives Schweben nahe der Oberfläche in hohem Maße begünstigen. Erinnern sie doch ganz auffällig an die typischen Schwebevorrichtungen zahlloser kleiner Planktonorganismen. Für eine mehr holoplanktonische Lebensweise sprechen ferner auch ihre äußerst kleinen, in vielen Reihen stehenden Zähne (Günther 1910, p. 498). Auch darin erinnern sie also an die Riesenhaie, deren Kiemenreusen-Apparat sie freilich nicht haben. Eine weitere Ähnlichkeit mit diesen ist dagegen ihre gewaltige Größe, die von allen Autoren hervorgehoben wird: „Largest of all rays and among the largest of all fishes“, schreiben Jordan und Evermann (1896, p. 91). *Manta birostris* (Walb.) soll eine Breite von nahezu 7 m erreichen (Jordan und Evermann 1896, p. 92). Ich will die Körpergestalt der Teufelrochen wegen ihrer Ähnlichkeit mit der eines Vogels als „aviformen Anpassungstyp“ (an die holoplanktonische Lebensweise) bezeichnen. Über die einzelnen Arten dieser äußerst interessanten Gattungen wissen wir leider ganz wenig. Erstens scheinen sie überhaupt ziemlich selten zu sein. Vor allem aber macht ihre ungeheure Größe schon den Fang sehr umständlich, der übrigens auch nicht ungefährlich sein soll, da die Tiere leicht das Boot umwerfen können. Ein weiterer Transport aber zum Zweck eines eingehenden Studiums oder gar eines Vergleichs von Exemplaren aus verschiedenen Ozeanen ist natürlich mit den größten Schwierigkeiten verbunden. So ist denn auch, wie Günther schreibt, die Unterscheidung der Arten sehr unsicher. Es sind von *Mobula* neun, von *Manta* zwei beschrieben. Wahrscheinlich werden sich auch hiervon wieder etliche als identisch erweisen. Beide Gattungen sind zirkumtropisch. Ob aber dabei vielleicht, wie bei den Riesenhaien, gewisse Stromgebiete bevorzugt werden und die übrigen Fundorte nur auf verirrtten Exemplaren beruhen, oder ob die Verbreitung wirklich eine gleichmäßige ist, läßt sich heute noch nicht sagen.

Die Gattungen *Ceratobatis* Boul., *Brachioptera* Grazian. und *Phanerocephalus* Grazian. stehen wahrscheinlich in bionomischer Beziehung den eben besprochenen sehr nahe. Auch sie erreichen eine gewaltige Körpergröße.

3. Der Tiefseebezirk.

Die wichtigsten physikalischen Eigenschaften des Abyssals sind das Vorhandensein eines Substrats (daher kommen neben nektonischen und planktonischen Formen benthonische vor) und das Fehlen von Licht (daher großer Nahrungsmangel und geringe Temperaturschwankungen). Wenn auch sicher in der Fazies und auch in den Temperaturen gewisse Unterschiede vorkommen, so ist der Tiefseebezirk doch zweifellos in physikalischer Beziehung viel einheitlicher als der litorale und vielleicht sogar als der pelagische.

A. Typ.

Chimaera L. (Gen. 86) mit der einzigen Spezies *C. monstrosa* L., der Seekatze, wird von Abel (1912, p. 440) als ein typischer Vertreter des sogenannten macruriformen Anpassungstypus an die benthonische Lebensweise aufgeführt. Benannt ist dieser Anpassungstypus nach der Teleostier-Gattung *Macrurus*, die von Brauer (1906, p. 339 ff.) einer sehr eingehenden Behandlung unterzogen worden ist. Mit dieser Gattung hat *Chimaera* in der Tat in ihrem ganzen Habitus sehr viel Ähnlichkeit. Vergleichen wir unsere Fig. 6 mit

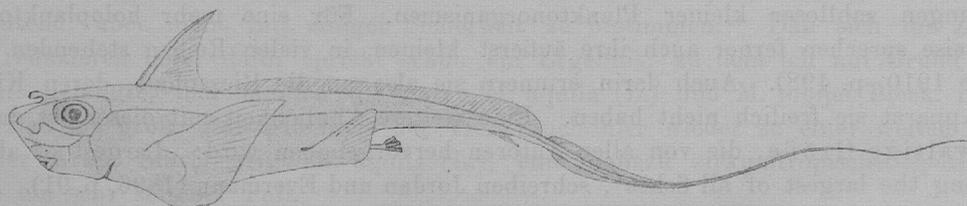


Fig. 6. *Chimaera monstrosa* L. Die Seekatze. Länge: 1 m. Typ der Tiefsee-Selachier (benthonisch-abysal; macruriformer Anpassungstyp). (Nach Garman aus Abel; etwas schematisiert.)

den zahlreichen Abbildungen von *Macrurus*arten, die Günther im Challengerwerk gibt, so finden wir folgende Übereinstimmungen: in beiden Gattungen ist die Schnauze ziemlich stumpf, der Kopf groß und plump, während der Körper nach hinten zu an Umfang ständig und gleichmäßig abnimmt, bis er schließlich in einem langen, fadenförmigen Schwanz endigt. Von Flossen ist in beiden Gattungen die große, mit einem starken Stachel bewaffnete Rückenflosse besonders auffallend. Der hintere Teil des Rückens und der Schwanz sind mit einem langen, gleichmäßig niedrigen Flossensaum versehen. Als spezielle Anpassung an die Tiefsee sind dann ferner die sehr großen Augen zu betrachten, die bei *Macrurus* und *Chimaera* in gleicher Weise auffallen. Auch durch ihre geringe Körperlänge (etwa 1 m) erinnert *Chimaera* an *Macrurus*. Ferner durch die ziemlich weiche Beschaffenheit des Skeletts, die Günther im Challengerwerk (1887, p. XXIV) für die Tiefseefische betont und auf den hohen Druck zurückführt. Ein wichtiges Merkmal schließlich, das *Chimaera* zwar weniger mit *Macrurus*, aber mit manchen anderen Tiefseefischen teilt, ist die starke Entwicklung des Seitenliniensystems. Über die Färbung schreibt Smitt (1895, p. 1083): „The Northern *Chimaera*, when alive, is a brightly coloured fish of a beauty more striking than agreeable. The back is reddish brown, lighter or darker; the

sides are for the most part silvery, shading above into blue; the lower parts of the body white.“ Eine so bunte Färbung ist sonst bei Tiefseeselachiern ziemlich selten, kommt aber im übrigen, wie Brauers Abbildungen im Valdiviawerk (1906) zeigen, bei Tiefseefischen mitunter vor: zumal den silbernen Ton finden wir auf diesen Tafeln recht häufig.

Abels Anschauung, daß *Macrurus* und die ihm im Habitus so ähnliche *Chimaera* ausgesprochene Bodenbewohner seien, stützt sich wohl hauptsächlich auf theoretische Betrachtungen. Mit derartigen Schlüssen muß man aber sehr vorsichtig sein. Schreibt doch Chun nach den Erfahrungen der Deutschen Tiefseeexpedition (1900, p. 522): „Wir konnten mit aller Schärfe den Nachweis führen, daß viele bisher für typische Grundbewohner gehaltene Formen pelagische Lebensweise führen.“ (Womit natürlich nicht das Ortmannsche Pelagial, sondern Dofleins intermediäre Schichten gemeint sind.) Doflein schreibt (1906, p. 258) über *Chimaera* und ähnliche Vertreter der intermediären Fauna (das sind Tiere, welche die Schichten zwischen der Meeresoberfläche und dem Tiefseegrund bewohnen): „In diesen stillen Tiefen können die Fische viel mehr schwebend dahingleiten als im bewegten Wasser der oberflächlichen Schichten, wo sie jeden Augenblick einer neuen Möglichkeit ausweichen müssen. Die Schwebefähigkeit des Körpers wird durch die langgestreckte Spindel- oder Bandform gesteigert; dabei muß der Körper aber vielfach Formveränderungen erleiden, um das Gleichgewicht erhalten zu können. Bei manchen Arten wird zu diesem Zweck ein großer Schwanzfaden ausgebildet (z. B. bei *Chimaera*), bei anderen wird das Vorderende verändert, der Kopf erhält einen schnabelartigen Fortsatz (z. B. *Mitsukurina*, *Rhinochimaera*, vielleicht einige Arten von *Macrurus*)“¹⁾. Zwar meint Brauer (s. Doflein 1906, p. 259), daß gewisse *Macrurus*-arten, die ein verlängertes Rostrum haben, „sicher nicht freischwebende Tiere, sondern Bodenbewohner“ sind. Doch braucht das ja nur eben für einige wenige Arten zu gelten. Für *Chimaera* nimmt Herr Professor Doflein, wie er mir sagte, nach seinen persönlichen Beobachtungen mit Bestimmtheit an, daß sie nicht benthonisch sind.

Im übrigen konnte ich wenig über die Lebensweise der Gattung ermitteln. Nach Schlegel ist in Nordjapan die *Chimaera* im Herbst am häufigsten, wenn sie die Heringscharen bis an die Mündungen der Flüsse verfolgt. Auch das läßt also auf eine gewisse freie Beweglichkeit schließen. Ein besonders guter Schwimmer aber dürfte die *Chimaera* ihrer ganzen Körperform nach wohl sicher nicht sein. Auch gegen eine vorwiegend räuberische Lebensweise sprechen die großen, plumpen Zähne in dem sehr engen Maul. Smitt (1895, p. 1184) nennt denn auch neben Fischen als Nahrung: Testaceen, Crustaceen, Echinodermen und Würmer, also Tiere, die zumeist leicht zu erbeuten sind. Schließlich sei zu Gunsten einer gewissen Abhängigkeit vom Meeresboden noch die Gewohnheit des Eierlegens erwähnt.

Ich muß nun zunächst einiges Allgemeine einschieben über die **Bestimmung der Tiefe**, in der eine Spezies vorkommt und über die **Abgrenzung der Tiefsee** gegen die oberen Schichten. Es ist in vielen Fällen sehr schwer zu sagen, in welcher Tiefe eine Art lebt. Die bis auf 1 m genauen Angaben in der Literatur können hier leicht irreführen. In Wirklichkeit besitzen wir erst in allerletzter Zeit die technischen Hilfsmittel, um die Tiefe

¹⁾ Ob der lange, fadenförmige Schwanz wirklich zur Erhaltung des Gleichgewichts dient oder ob er nicht vielmehr doch nur zur Fortbewegung da ist, scheint mir freilich noch ungewiß.

eines Fanges genau zu bestimmen. Den meisten, zumal früheren Angaben in der Literatur kommt also nur ein relativer Wert zu. Immerhin wird man Arten, für die, zumal aus neuerer Zeit überwiegend bedeutende Tiefenangaben vorliegen, mit ziemlicher Sicherheit als Tiefseearten betrachten dürfen. Es lassen sich ja zur Kontrolle auch noch andere Gesichtspunkte heranziehen. Zunächst ist zu prüfen, ob die Tiefenangaben der verschiedenen Autoren einigermaßen übereinstimmen, wobei jedoch zu beachten ist, daß man normalerweise wegen der thermischen Verhältnisse für eine Art in den Tropen eine größere Tiefe erwarten muß als in höheren Breiten. Ferner wird für eine Art, die mit ausgesprochenen Tiefseeformen nahe verwandt ist, eine gewisse Wahrscheinlichkeit bestehen, daß sie dasselbe Vorkommen zeigt. Und schließlich läßt sich auch hier wieder der Habitus sehr gut verwenden; dunkle Färbung, auffallend vergrößerte Augen und das Vorkommen von Leuchtorganen sind in den verschiedensten Tiergruppen derartig für die Tiefsee charakteristisch, daß man mit einiger Sicherheit aus ihrem Vorhandensein auf eine abyssale Lebensweise der Tierform schließen kann, ohne daß aber umgekehrt diese Merkmale notwendigerweise bei Tiefseetieren vorhanden sein müßten. Besonders kompliziert werden die Verhältnisse auch dadurch, daß viele Fische regelmäßige vertikale Wanderungen ausführen, indem sie sich tagsüber in der Tiefe, nachts an der Oberfläche aufhalten (Günther 1887, p. XXXIV) oder im Sommer an der Oberfläche, im Winter in der Tiefe, was nach Smitt (1895) speziell bei Selachiern vielfach festgestellt wurde. — In welcher Tiefe ist nun die Grenze zwischen Tiefsee und hohen Schichten zu ziehen? Man wird zwischen 400 und 800 m schwanken. Chun (1900, p. 473) und Brauer (1906, p. 6) nehmen als obere Grenze 400 m an, da das Licht höchstens bis zu dieser Tiefe eindringe. Nun haben freilich neuere Untersuchungen (Hjort 1911, p. 347) ergeben, daß die violetten und ultravioletten Strahlen des Spektrums auch noch in einer Tiefe von 1000 m nachzuweisen sind. Aber es ist doch sehr die Frage, ob diesen ganz minimalen Lichtmengen noch irgendwelche biologische Bedeutung zukommt. Wenn die „Valdivia“ (Chun 1900, p. 472) unter 350 m keine assimilierenden Organismen mehr finden konnte, so kann man doch sicher annehmen, daß unterhalb 400 m ein Pflanzenleben von irgendwelcher größeren Bedeutung für die Tierwelt nicht existiert. Und das dürfte doch immer einer der wichtigsten Gesichtspunkte bleiben. Auch liegt bei Scyliorhinus, wie ich oben schon hervorhob, die Grenze zwischen den gefleckten oder gestreiften und den einfarbig dunklen Arten in 300–400 m. Eine andere, sehr wichtige Eigenschaft der Tiefen freilich, die Gleichmäßigkeit der Temperatur und des Salzgehalts, ist erst von etwa 800 m ab deutlich ausgeprägt, wie v. Drygalski hervorhebt und wie auch aus Schotts Atlas zum Valdiviawerk hervorgeht. Ganz ausgesprochene Tiefseeformen dürfen wir also mit Sicherheit erst unterhalb 800 m erwarten. Die Schichten zwischen 400 und 800 m sind vielleicht als eine Übergangsregion aufzufassen, in der Oberflächenformen und abyssale Formen nebeneinander vorkommen. Da wir aber überhaupt über die charakteristischen Merkmale der Tiefseetiere noch keine völlige Klarheit haben und da ferner auch die Tiefenangaben meist nicht absolut zuverlässig sind, so dürfte es das sicherste sein, in einer Besprechung von Tiefseetieren alle Arten heranzuziehen — freilich mit einem gewissen Vorbehalt — für die einigermaßen verlässige Angaben vorliegen, daß sie zumeist unterhalb 400 m vorkommen. Provisorisch will ich also in dieser Arbeit die Schichten unterhalb 400 m kurz als „Tiefsee“ bezeichnen. Lokale Abweichungen der Tiefseegrenze, wie sie besonders für die Sagamibai

Doflein in seiner „Ostasienfahrt“ eingehend besprochen hat, konnte ich bei der Größe des hier behandelten Gebiets leider nicht berücksichtigen.

Um nun wieder zu Chimaera zurückzukehren, so findet sich eine Angabe Smitts (1895, p. 1083), daß die Seekatze zwar gelegentlich an der Oberfläche vorkommt, ihr eigentlicher Aufenthalt aber in der Tiefe zu suchen ist. In der Tat liegen auch in der Literatur sehr zahlreiche, zum Teil ganz bedeutende Tiefenangaben vor bis zu 2190 m. Es scheint mir also sicher gerechtfertigt, wenn ich Chimaera als typischen Tiefseebewohner behandle.

Ehe ich nun die horizontale Verbreitung der Gattung bespreche, muß ich erst auf ihre Systematik, ihre Einteilung in Arten näher eingehen. Bisher hat man nämlich die Gattung Chimaera in nicht weniger als 15 Arten eingeteilt, denen ich aus unserem Material noch eine sechzehnte als gleichwertig zur Seite stellen könnte. Ich bin jedoch auf Grund meiner Untersuchungen an den zahlreichen Alkohol-exemplaren unserer Sammlung zu dem Resultat gelangt, daß den unterscheidenden Merkmalen all dieser Formen kein spezifischer Wert zukommt und daß man daher nur von einer einzigen Seekatzenart, *Chimaera monstrosa* L., sprechen kann. Eine ausführliche Begründung dieser Behauptung werde ich im zweiten, speziellen Teil der vorliegenden Arbeit geben. Hier will ich nur kurz die wichtigsten Gründe anführen.

Als ich versuchte, unsere Chimaera-exemplare auf Grund der zahlreichen Artbeschreibungen in der Literatur zu bestimmen, stieß ich sofort auf ganz ungewohnte Schwierigkeiten. Kaum eines der vielen Exemplare, die zumeist aus der Sagami-Bai stammen, glich dem anderen oder einer der vorliegenden Beschreibungen auch nur in den wichtigsten Merkmalen. Überall zeigten sich Übergangsformen. Der scheinbar bedeutendste Unterschied zwischen den verschiedenen Formen liegt darin, daß das männliche Begattungsorgan bei den einen dreiteilig, bei den anderen zweiteilig ist. Man hat daraufhin früher sogar die Gattung in zwei Gattungen zerlegt. Ich fand jedoch in unserer Sammlung ein ausgesprochenes Übergangsexemplar, ein Männchen nämlich, bei dem zwei von den drei Stücken des Organs in beginnender Verwachsung begriffen sind. Daraufhin habe ich mir nun in einer Tabelle alle bisher beschriebenen Chimaera-„Arten“ und ihre unterscheidenden Merkmale zusammengestellt und habe dann die einzelnen Merkmale auf ihren systematischen Wert hin betrachtet. In dem speziellen Teil werde ich das ausführlich besprechen. Das Resultat war, daß keines der Merkmale zu einer Unterscheidung brauchbar ist und daß eine auch nur einigermaßen klare Abgrenzung der Arten schon rein praktisch unmöglich ist. Das Bild ist vielmehr das eines regellosen Schwankens aller Charaktere in einem Umfang, wie ich es von Küstenselachiern her auch nicht entfernt kenne.

Es läßt sich demnach zunächst soviel sagen: die Gattung Chimaera hat nur eine einzige, freilich sehr stark variierende Spezies: *Chimaera monstrosa* L. — Was kommt nun aber diesen verschiedenen Variationen der Spezies für ein systematischer Wert zu, oder mit anderen Worten: wie sind sie entstanden? Da müssen wir nun wieder die Chorologie heranziehen. Wir finden, daß von den Formen manche, wie z. B. einige der japanischen, auf ein ganz kleines Gebiet, nämlich auf eine einzige Bucht oder eine kurze Küstenstrecke (aber natürlich in großer Tiefe) beschränkt sind. Da es sich hierbei nicht um geographische Unterarten handeln kann, weil die Formen vielfach auch wieder in derselben Gegend nahe beieinander vorkommen, so werden es wahrscheinlich Stand-

ortsvarietäten sein. Nachdem ich aber fand, daß die japanischen Formen dem allgemeinen Eindruck nach untereinander eine gewisse Ähnlichkeit gegenüber den europäischen zeigen, so kam ich zu der Vermutung, daß es trotzdem primäre geographische Unterarten gibt, von denen dann sekundär erst jene vorliegenden Formen als Standortsvarietäten abzuleiten seien. Ich konnte aber einstweilen diese Vermutung auf keinen bestimmten morphologischen Befund stützen. Da war es Dr. Ernst Schwarz, der, als ich mich mit ihm darüber unterhielt, mich auf charakteristische Unterschiede in der Form der zweiten Dorsale aufmerksam machte, in der ich dann auch tatsächlich bei genauem Vergleich aller Exemplare ein Merkmal fand, das genau mit der geographischen Verbreitung der Formen Hand in Hand geht. Ich konnte daraufhin vier morphologisch und geographisch gut begründete Unterarten aufstellen:

- Chimaera monstrosa monstrosa L. für den Nordatlantik,
- Chimaera monstrosa mediterranea Riss. für das Mittelmeer,
- Chimaera monstrosa phantasma Jord. und Snyd. für Japan,
- Chimaera monstrosa collieri Bennett für den Ostpazifik,

von denen aber jede wieder ihre Standortsvarietäten bildet, die oft denen der anderen Unterart recht ähnlich sehen.

Geographische Unterarten haben wir schon oben einmal gefunden. Bei Galeus und Mustelus waren wir zu der Annahme gelangt, daß hier zirkumtropische Arten vorkommen mit geographischen Unterarten, deren Verbreitungsgebiete ungefähr denen der Chimaera monstrosa-Unterarten glichen. Diese Gattungen haben ja auch mit Chimaera das gemeinsame, daß ihnen zwar das weite Wasser zur Bewegung offensteht, daß sie aber doch durch Nahrung und andere ethologische Beziehungen bis zu einem gewissen Grade an den Boden geknüpft sind. Das erste Moment verhindert die Entstehung guter Arten, das zweite bedingt die Herausbildung geographischer Unterarten. Nun waren aber Galeus und Mustelus sehr gute Schwimmer, während Chimaera das sicher nicht ist. Wenn sie trotzdem eine ähnliche Verbreitung zeigt, so liegt das wahrscheinlich an den gleichmäßigeren physischen Bedingungen der Tiefsee. Denn wenn diese auch nicht absolut gleichförmig sind, so sind sie es doch sicher in viel höherem Maße als die des Küstengebiets. Doch vermag uns die Ozeanographie auf diese Fragen noch keine endgültige Antwort zu geben.

Ich würde auf diese Verhältnisse weniger Wert legen, wenn Chimaera damit unter den Tiefsee-Selachiern allein dastünde. Aber wie ich im folgenden noch zeigen werde, sind mir ganz ähnliche Erscheinungen unter den verschiedensten abyssalen Gattungen auf Schritt und Tritt wieder entgegengetreten. Und zwar im allgemeinen um so deutlicher, je mehr Material ich dafür zur Verfügung hatte (für Chimaera hatte ich am meisten). Immer wieder dasselbe Resultat: die sogenannten „Arten“ der Autoren sind zum Teil nur Standortsvarietäten, die Zahl der Arten ist also stark zu reduzieren und die einzelne Art bewohnt ein viel größeres Gebiet, als man früher annahm: ungleich größer als litorale Arten von ähnlichem ethologischen Charakter.

Dieses Resultat nun, das auch mit den physischen Bedingungen der Tiefsee gut übereinstimmen würde — im allgemeinen sehr gleichmäßige Bedingungen (weitverbreitete Arten), daneben aber vielfacher lokaler Fazieswechsel (Standortsvarietäten) — steht in

scharfem Gegensatz zu Brauers Ergebnissen über die Verbreitung der Tiefseefische. Brauer meint, daß die Tiefseegattungen im allgemeinen viele Arten mit einem relativ engen Verbreitungsgebiet haben, ähnlich wie die litoralen Arten. Er setzt das ausführlich an der sehr gut bekannten Gattung *Macrurus* auseinander (1906, p. 399 ff.). Nun ist es freilich sehr wohl möglich, daß trotz der auffallenden Ähnlichkeit im Habitus, die ich oben hervorhob, die beiden Gattungen irgend einen tiefgreifenden Unterschied in der Lebensweise aufweisen. Wenn dies jedoch nicht der Fall ist, so kann ich mir den fundamentalen Unterschied in den Ergebnissen über die Verbreitung nur aus zwei Möglichkeiten heraus erklären. Entweder eine ähnlich detaillierte Untersuchung, wie ich sie für *Chimaera* durchgeführt habe, würde auch für *Macrurus* das Resultat liefern, daß viele der vermeintlichen Arten in Wirklichkeit nur Unterarten oder Standortsvarietäten sind (eine solche Untersuchung würde allerdings bei dem ungeheuren Material einen sehr großen Zeitaufwand erfordern). Oder aber der Unterschied ist darauf zurückzuführen, daß die *Chimaera*-formen in der Tiefe entstanden sind, die *Macrurus*-formen dagegen an der Oberfläche und dann erst in die Tiefe gewandert. Die letztere Annahme hat viel für sich. Für die Gattung *Macrurus* führt Brauer sehr anschaulich aus, wie sie stufenweise vom Litoral in die Tiefsee hinabgewandert ist, oder richtiger: wie sie dies heute noch vor unseren Augen tut, da einige Arten noch litoral sind, andere mehr oder weniger sich schon der Tiefsee genähert, zum Teil auch schon die größten Tiefen erreicht haben. Also jedenfalls eine Wanderung von oben nach unten. Und Brauer selbst hält es für möglich, daß die Arten von *Macrurus* litoral entstehen und dann erst in die Tiefe wandern (1906, p. 341). *Chimaera* hingegen scheint in unserer Zeit umgekehrt von unten nach oben zu wandern, denn die meisten und zumal die ursprünglicheren Formen leben in beträchtlicher Tiefe, während die zweifellos am meisten differenzierte Form (*f. collicei* Benn.) ganz nahe an der Oberfläche sich aufhält. So wäre es wohl denkbar, daß aus dieser verschiedenen vertikalen Wanderungsrichtung der beiden Gattungen deren verschiedene Formenbildung zu erklären wäre. Ich möchte jedenfalls auf Grund meiner Untersuchungen einstweilen annehmen, daß die Entstehung neuer Arten in der Tiefsee selbst zum mindesten sehr erschwert ist.

B. Paratypen.

Die übrigen Holocephalen scheinen in ihrer Lebensweise und Verbreitung viel Ähnlichkeit mit *Chimaera* zu haben. Alle vier Gattungen der Chimaeriden dürften als Tiefseetiere zu betrachten sein. Von *Rhinochimaera* Garm. (Gen. 83), der Nasenchimäre, schreibt Doflein, ebenfalls bei Besprechung der intermediären Fauna (1906, p. 257): „Unter den japanischen Chimaeriden ist wohl die seltsamste *Rhinochimaera pacifica* Mits. Dieses Tier ist durch einen langen Nasenfortsatz ausgezeichnet, welcher durch einen Knorpelstab gestützt ist. Gemeinsam mit den breiten flügelartigen Flossen und dem langgestreckten Körper verleiht dieser Fortsatz dem Tier eine phantastische Erscheinung.“ Und, wie eine Abbildung Dofleins (p. 258) zeigt, in der er die beiden Formen nebeneinander darstellt, sind sich *Chimaera* und *Rhinochimaera* in ihrem Habitus sehr ähnlich. Die Lebensweise der Nasenchimäre ist noch weniger als die der Chimäre bekannt.

Die einzelnen Arten von *Rhinochimaera* sind sehr wenig untersucht. *R. pacifica* (Mits.) war bisher nur von der Sagamibai aus einer Tiefe von über 360 m bekannt. In

unserer Sammlung befindet sich ein Exemplar aus der Surugabai. Nach Dean (1905, p. 13) soll die Gattung bis 1200 m Tiefe vorkommen. *R. atlantica* Holt und Byrne, die möglicherweise mit *pacifica* identisch ist, kennt man nur nach einem einzigen Exemplar von West-Irland und *R. indica* (Garm.) gar nur nach einer Eikapsel aus dem Indik.

Harriotta Goode und Bean (Gen. 84) ist, wie die Abbildungen Goode und Beans zeigen (1896, pl. 11), im Habitus *Chimaera* und *Rhinochimaera* sehr ähnlich. Ich verstehe nicht, warum Abel (1912, p. 434) die Gattung unter den Beispielen für den depressiformen Anpassungstyp aufführt. Meiner Ansicht nach ist *Harriotta* ebenso wie *Chimaera* ausgesprochen macruriform gebaut. Auch kann ich mich ihm nicht anschließen, wenn er schreibt, daß „*Harriotta* neben ihrer benthonischen Lebensweise auch eine gute Freischwimmerin ist“. Auf ein gutes Schwimmvermögen scheint mir am ganzen Habitus der Gattung nichts hinzudeuten. Dagegen kann ich mir es sehr wohl denken, daß auch sie sich freischwebend (holoplanktonisch) in den intermediären Schichten aufhält. Systematisch-chorologisch wissen wir auch von *Harriotta* sehr wenig. *H. raleighana* ist in einigen Exemplaren vor der Küste von Neu-England in Tiefen von 1290—1980 m gefangen worden. Und ganz neuerdings wurde von Tanaka für Japan (vor Okinose) eine neue Art *H. chaetirhamphus* beschrieben. Es wäre natürlich gänzlich zwecklos, an derart vereinzelt Angaben theoretische Betrachtungen anknüpfen zu wollen.

Etwas besser bekannt ist **Callorhynchus** Gronov. (Gen. 85), der ebenfalls einen Nasenfortsatz trägt. *C. callorhynchus* (L.) hat eine bemerkenswert weite Verbreitung, ohne aber kosmopolitisch zu sein. Er wurde gefangen am Kap, bei Süd- und Westaustralien, Neu-Seeland, Peru, Chile und Kap Horn. Die Art scheint also die südlichen kälteren Gewässer zu bevorzugen, dringt aber auch bis in gemäßigte Gebiete vor. Die beiden anderen Arten sind ganz wenig bekannt.

Ich komme nun zu den Tiefseehaien. Während die Holocephalen vielleicht alle als mehr oder weniger abyssal zu betrachten sind, kommen unter den Haien Tiefseeformen nur in vier Familien vor, nämlich unter den Chlamydoselachidae, Odontaspidae, Scyliorhinidae und ganz besonders den Squalidae.

Die Familie Chlamydoselachidae hat nur eine Gattung **Chlamydoselachus** Garm. (Gen. 1) mit einer einzigen Art *Chlamydoselachus anguineus* Garm., dem Schlangenhai. Er ist der primitivste der lebenden Haie und ist nach den nordamerikanischen Forschern ganz nahe mit dem devonischen *Cladodus* verwandt. In seinem Habitus, den eine Abbildung Dofleins (1906, p. 257) sehr schön zeigt, ist er ein typischer Vertreter des anguilliformen Anpassungstypus, der nach Abel eine Anpassungsform an benthonisches Leben darstellt und den Abel (1912, p. 444) folgendermaßen charakterisiert: „Körper außerordentlich verlängert, schlangenartig, paarige Gliedmaßen stark verkümmert oder fehlend.“ Das trifft für den Schlangenhai alles zu; zumal die Brustflossen sind auffällig klein und schwach. Trotzdem ist auch hier wieder die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß das Tier — vielleicht neben der benthonischen Lebensweise — auch oft holoplanktonisch vorkommt. Herr Professor Doflein hat mich auf verschiedene Beispiele aufmerksam gemacht, die zeigen, daß Bandform bei pelagischen Fischen gar nicht selten ist (*Regalecus*; ein Teil der Muränen). Und er selbst hat den *Chlamydoselachus* in der Sagami-Bai in den intermediären Schichten gefangen (1906, p. 257). Und auch die überaus weite Verbreitung der Spezies spricht dafür, daß ein solches Vorkommen keine Ausnahme ist.

Chlamydoselachus anguineus wurde nämlich gefangen: im Varangerfjord (Collett), bei Madeira (Collett), vor Südjapan (Jordan und Fowler u. a.), Yeddo (Günther) und Neusüdwales (Stead). Das ist also ungefähr jene gleichmäßige kosmopolitische Verbreitung, wie man sie früher für Tiefseetiere allgemein annahm. Übrigens scheint der Schlangenhai, wenigstens in höheren Breiten, auch ziemlich nahe an die Oberfläche zu kommen: im Varangerfjord wurde er aus nur 270 m Tiefe heraufgeholt. Im ganzen ist er aber wohl als ein ausgesprochenes Tiefseetier zu betrachten, wie auch manche äußere Eigenschaften — große Augen, dunkelbraune Farbe, stark ausgebildete Seitenlinie — verraten.

In der Familie *Odontaspidae* ist *Scapanorhynchus* Smith Woodw. (Gen. 5) abyssal. Die Gattung wurde vor einigen Jahren von Jordan in Japan entdeckt und von ihm Mitsukurina genannt, bis der englische Paläontologe Smith Woodward (1899) nachwies, daß sie mit der von ihm 1889 in Eocän fossil aufgefundenen Gattung *Scapanorhynchus* identisch ist. Über das Äußere des „Nasenhaies“ schreibt Doflein (1906, p. 257): „Er wird mehrere Meter lang, hat ebenfalls die langgestreckte Form und die purpurbraune Farbe, welche so viele Fische der Tiefe auszeichnen, und noch dazu einen ganz merkwürdigen Nasenfortsatz. Derselbe ragt als stumpfes, von oben nach unten abgeflachtes Rostrum am Vorderrande des Schädels nach vorn, und an dem Schädel hängen nun die Kiefer des Haifisches mit den scharfen Zahnreihen als seltsam bewegliche Einheit.“ Bemerkenswert ist die bedeutende Größe des Tieres, da Tiefseeselachier im allgemeinen ziemlich klein bleiben, sehr selten über 2—3 m lang werden, was vielleicht mit der geringen Nahrungsmenge zusammenhängt. In Bezug auf die Ethologie liegt hier dieselbe Frage vor, wie für die bisher genannten abyssalen Formen. Besonders rätselhaft ist aber die Verbreitung der drei Arten von *Scapanorhynchus*. Nachdem nämlich Jordan (1898) in der Tiefsee der Sagamibai seine Spezies *owstoni* entdeckt hatte, fand Hussakof (1909) ebenfalls für das japanische Abyssal eine zweite, stark abweichende Art, *S. jordani*. Zu meinem großen Erstaunen fand ich nun, daß ein 2 m langes Exemplar der Sammlung Doflein (gleichfalls aus der Sagamibucht) von den beiden bisher beschriebenen Arten noch bedeutend stärker abweicht als diese voneinander (Form und Größe des Spritzlochs, Kiemenöffnungen!). Da eine Alters- oder Geschlechtsvariation ausgeschlossen ist, so beschrieb ich die Form als neue Art unter dem Namen *S. dofleini* (1912, Zool. Anz. 39, p. 644). Eine bionomische Erklärung dieser Verhältnisse jedoch vermag ich nicht zu geben. Ist es denkbar, daß auf so engem Gebiet in der Tiefsee drei verschiedene Arten einer Gattung nebeneinander leben, noch dazu bei so bedeutender Körpergröße? Oder sollten vielleicht diese drei Formen trotz ihrer großen Abweichungen, ähnlich wie die *Chimaera*-formen, doch nur als Standortsvarietäten aufzufassen sein? Eine künftige Lösung dieser Frage dürfte nicht ohne allgemeines Interesse sein.

Die Familie *Scyliorhinidae* gehört nicht ausschließlich der Tiefsee an, aber wir können in ihr gewissermaßen eine zunehmende Tendenz zu abyssalem Leben beobachten. Wie diese Ausbreitungsrichtung, im Gegensatz zur pelagischen Ausbreitung der Familie *Orectolobidae*, vielleicht mit der benthonischen Fortpflanzungsart (Eierlegen) zusammenhängt, habe ich oben ausgeführt. Zu den *Scyliorhiniden* gehören drei Gattungen: *Scyliorhinus* ist teils litoral teils abyssal, die beiden anderen dagegen, *Pristiurus* und *Pseudotriacis*, wahrscheinlich ganz abyssal. Die litoralen Arten von *Scyliorhinus* (= *Scyllium*) habe ich schon im Abschnitt über den Küstenbezirk ausführlich besprochen. Die ebenfalls

ziemlich zahlreichen abyssalen Arten sind weniger gut bekannt. Bemerken will ich nur, daß alle die Arten von *Scyliorhinus*, für die weit voneinander entfernte Fundortsangaben vorliegen, der Tiefsee angehören.

Über die Lebensweise von *Pristiurus* Bp. (Gen. 20) ist so gut wie nichts bekannt, abgesehen davon, daß die Fortpflanzung ovipar ist. Der Habitus ist stark anguilliform, was ja auch schon bei *Scyliorhinus* der Fall ist. Mit der abyssalen Lebensweise hängen die großen Augen und die schwarz gefärbten Körperöffnungen zusammen (daher *melanostomus*). Die Körpergröße dürfte kaum 1 m überschreiten. Von Arten ist nur *P. melanostomus* Bp. etwas besser bekannt. Sie kommt im östlichen Nordatlantik von der Murmanküste bis Madeira vor. Dabei läßt es sich recht gut verfolgen, daß sie im allgemeinen im Norden in höheren Wasserschichten gefangen wird als im Süden. Außer dieser Art und *P. murinus* Coll., der nur nach einem einzigen jungen Exemplar von den Hebriden bekannt ist, sind noch vier Arten beschrieben, seltsamerweise alle von Japan. Ich selbst sah mich gezwungen, für fünf Exemplare aus der Sagamibai, die von den bisherigen Beschreibungen ziemlich stark abweichen, eine neue Art, *P. hertwigi*, aufzustellen (Zool. Anz. 39, p. 644). Da ich jedoch, ebenso wie Smitt, überall in der Gattung sehr starke Variationen gefunden habe, so halte ich es auch hier für sehr möglich, daß diese vermeintlichen Arten in Wirklichkeit nichts anderes als Standortvarietäten sind.

Weitsaus die zahlreichsten Tiefseeformen unter den Haifischen enthält die Familie der Squaliden (= Spinaciden früherer Autoren) oder wenigstens die Unterfamilie der Squalinae; denn die Pristiophorinae sind ja, wie wir sahen, litorale Formen. Wohl die Mehrzahl der Gattungen und Arten sind ausgesprochene Tiefseebewohner, und auch diejenigen Formen, die sich heute hauptsächlich an der Oberfläche aufhalten, zeigen noch gewisse Anklänge an eine abyssale Vergangenheit. Die stammesgeschichtlichen Veränderungen in der Lebensweise der Familie lassen sich mit Hilfe vergleichend morphologisch-ethologischer Betrachtungen mit einiger Sicherheit verfolgen. Ursprünglich sind die Squalidae, ebenso wie alle anderen Selachiergruppen, wie auch andere Autoren annehmen, höchstwahrscheinlich im Küstenbezirk entstanden. Vielleicht haben sie sich schon im Paläozoicum von Cestraciontiden abgezweigt, mit denen sie nach Jaekel (1891) nahe verwandt sind, und die ja bekanntlich in alten Formationen eine außerordentliche Bedeutung hatten, heute aber von jüngeren litoralen Selachiern fast gänzlich verdrängt sind. Daß die Auswanderung der Squalinae in die Tiefsee schon früh erfolgt sein muß, geht auch daraus hervor, daß heute keine einzige litorale Form mehr in der Gruppe bekannt ist. Solange muß die Gruppe also rein benthonisch gewesen sein. Und auch heute weist der Habitus noch bei der Mehrzahl ihrer Vertreter auf eine stark benthonische Lebensweise hin (sehr raue Haut, flache Schnauze, Rückenstacheln). Allmählich aber haben sie wahrscheinlich auch die intermediären Schichten bevölkert, aber nicht, wie die bisher besprochenen Formen, schwebend, holoplanktonisch — wenigstens weist in ihrem ganzen Habitus nichts darauf hin —, sondern offenbar nektoplanktonisch. So sind sie langsam wieder nach oben gewandert. In der Gattung *Squalus* haben sie, offenbar vor nicht allzu langer Zeit die Oberfläche wieder erreicht; aber diesmal, entsprechend der planktonisch gewordenen Lebensweise, nicht im Küstenbezirk, sondern auf der hohen See. *Squalus* ist seiner ganzen Morphologie nach entschieden der am stärksten differenzierte Squalide und manches seiner äußeren Merkmale läßt Rückschlüsse auf seine Phylognese zu: die Rücken-

dornen erinnern an die Cestracion-ähnlichen litoralen Urahnern, die großen Augen an die spätere abyssale Lebensweise seiner Vorfahren, der schlanke Körperbau zeigt den Übergang zur freischwimmenden Lebensweise und die helle Farbe seiner Unterseite schließlich zeigt ihn uns als heutigen Bewohner der Meeresoberfläche — falls meine Schlüsse wirklich richtig sind. Die Paläontologie läßt uns hier fast gänzlich im Stich und auch die Ethologie ist sehr mangelhaft bekannt. Immerhin werde ich im folgenden noch mancherlei zur Stützung meiner Theorie anführen können.

Hier will ich einstweilen nur noch ein systematisches Moment berühren. Eine Tatsache, die wir schon bei den bisher besprochenen Tiefseeformen sahen, wird uns auch unter den Squaliden vielfach wieder entgegnetreten, daß nämlich die sogenannten Arten sich größtenteils äußerst nahestehen und daß sich oft Übergänge finden, so daß sie wahrscheinlich zumeist nur als Unterarten oder Varietäten betrachtet werden dürfen. Aber das geht noch weiter. Bei den Squaliden stehen sich auch die Gattungen auffällig nahe. Die Unterschiede liegen fast nur in der Bezahnung und sind hier nicht größer als die Unterschiede, nach denen man *Carcharias* nur in Untergattungen zerlegt. Auch Smitt (1895, p. 1158) betont diese Ähnlichkeit der Genera; und ich fand in unserer Sammlung ein Exemplar aus Madeira, das Charaktere der Gattungen *Centrophorus* und *Squalus* in sich vereinigt und für das ich daher den neuen Artnamen *Centrophorus squaloideus* aufstellte. Diese Tatsachen bestärken mich in der Annahme, daß in der Tiefsee die Differenzierung neuer Formen sehr erschwert ist.

Ich bespreche jetzt die einzelnen Gattungen der Squalinae in der systematischen Reihenfolge nach Regan. — *Centroscyllium* MH. (Gen. 36) zeigt den für die meisten Formen der Gruppe typischen Habitus sehr schön. Die Körpergröße ist gering: sie dürfte wohl kaum 1 m erreichen. Der Kopf ist sehr breit und stark abgeplattet, die Haut sehr rauh, die Rückenflossen tragen Stacheln: alles Merkmale, die auf eine vorwiegend benthonische Lebensweise hindeuten. Daß jedoch das Schwimmvermögen nicht ganz unbedeutend sein kann, zeigt der ziemlich kräftige Schwanzstiel. Tiefseecharaktere dagegen sind die großen Augen, die Farbe der Unterseite, die dunkler ist als die der Oberseite (fast schwarz) und möglicherweise die vielen Poren am Kopf, falls diese als Ausführungsgänge von Leuchtdrüsen zu deuten sind. *Centroscyllium* ist eine der ganz wenigen Selachiergattungen, über deren geographische Verbreitung sich bereits in der Literatur eine theoretische Betrachtung findet. Brauer bespricht sie nämlich (1906, p. 348) bei der Erörterung der Frage, ob die Bipolarität einiger Gattungen und Arten zu erklären sei nach Pfeffer und Murray (früher kosmopolitisch, dann durch Klimawechsel auf die polaren Gebiete beschränkt) oder nach Ortman und Chun (an einem Pol entstanden und durch die Tiefsee nach dem anderen gewandert) oder ob sie äquatorial entstanden und dann nach den beiden Polen gewandert seien, was er selbst für die meisten Formen als das wahrscheinlichste ansieht. Er schreibt: „Ob aber die Auffassung, daß von einem Pol zum anderen durch die Tiefsee die Ausbreitung vor sich gegangen ist, für alle Fälle ähnlicher Verbreitung“ (*Gymnelis*, *Melanostigma*) „zutrifft, muß bezweifelt werden. So z. B. ist von *Centroscyllium* *C. Fabricii* im arktischen Gebiet bis zu einer Tiefe von 1100 m gefunden, bei den Falklandinseln *C. granulatum* in 630 m, im Zwischengebiet ist *C. Fabricii* auf der Banc d'Arguin vom Talisman in 1495 m, *C. ornatum* in der Bucht von Bengalen und im Arabischen Meer vom Investigator in 740—1262 m, in relativ warmem Wasser, und *C. nigrum* in 998—1014 m

im Golf von Panama vom Albatros nachgewiesen, also überall nur in der Tiefsee. Auch hier liegt es nahe, dieselbe Verbreitungsweise wie für *Lycodes* anzunehmen, und zwar vom arktischen Gebiet aus, wozu besonders die Art *C. Fabricii* Anlaß gibt, aber andererseits läßt der Umstand, daß eine Art in den Tropen in relativ warmem Wasser gefunden ist, und alle Arten der Tropen voneinander verschieden sind, auch annehmen, daß diese Gattung auch aus dem tropischen Litoral in die Tiefsee eingewandert ist, hier aber den Zusammenhang mit ihm bereits verloren hat.“ Dagegen möchte ich zunächst einwenden, daß man vielleicht auf ein gelegentliches Vorkommen einer Tiefseeform in höheren, wärmeren Schichten kein so großes Gewicht legen sollte: wir kennen eben die vertikalen Wanderungen dieser Tiere noch zu wenig. Vor allem aber ist auch in dieser Gattung die Zahl der Arten stark zu reduzieren. Regan (1908^c, p. 40 f.) vereinigt nach seinen Untersuchungen an Exemplaren des British Museum *granulosum* und *ritteri* mit *fabricii*, *ruscosum* mit *nigrum* und läßt daher nur noch drei Arten gelten: *C. fabricii* Reinh., *C. nigrum* Garm. und *ornatum* (Alc.). Die Identität von *ritteri* mit *fabricii* kann ich nach Untersuchungen an unseren Exemplaren bestätigen. Ja ich halte es sogar nach den bedeutenden Variationen, die ich hier gefunden habe, für sehr möglich, daß auch die drei Arten Regans, die nach ihm selbst einander sehr ähnlich sind, miteinander identisch wären, daß wir also in der Gattung nur eine Spezies hätten. Was zunächst die häufigste Form, *C. fabricii*, betrifft, so habe ich dafür folgende Verbreitung zusammengestellt: gelegentlich vor Massachusetts; gelegentlich vor Neu-Schottland und Gloucester; häufig Grönland, Hebriden und Faröer, Nordwestafrika, Südjapan, Falklandinseln, Magellan. Bei Grönland dürfte sie wohl nahe der Oberfläche ziemlich häufig vorkommen, sonst wäre sie nicht schon den alten Autoren (Reinhard, Müller und Henle, Duméril) bekannt gewesen. Überhaupt scheint sie, von wenigen Ausnahmen abgesehen, in polaren Breiten oberflächlicher vorzukommen als in äquatorialen Breiten. Ihr Hauptverbreitungsgebiet sind entschieden die nördlichen Meere, in äquatorialen und antarktischen Gebieten scheint sie viel seltener zu sein. Es hindert uns also in diesem Falle tatsächlich nichts, anzunehmen, daß die Spezies arktisch entstanden ist und erst allmählich durch die tropische Tiefsee hindurch auch nach dem Südpol wandert. Die beiden anderen Formen, *nigrum* und *ornatum*, können sehr wohl Unterarten oder Standortsvarietäten sein, die infolge der etwas anderen physikalischen Bedingungen in den Tropen, wo sie ausschließlich vorkommen, entstanden sind. Im ganzen aber wird es sehr schwer zu entscheiden sein, wo die Tiefseehaie entstanden sind. Da wahrscheinlich das Hinabwandern schon im Paläozoicum, spätestens im Mesozoicum begonnen hat, so sind inzwischen so viele klimatische und tektonische Veränderungen über die Erde hingegangen, daß tiergeographische Erörterungen allein hierüber jedenfalls keinen Aufschluß geben werden.

Echinorhinus Blainv. (Gen. 37) ist wenig bekannt. Nach Goode und Bean und Jordan und Evermann kommt die Gattung meist in beträchtlichen Tiefen vor. Nach Smith (1838) ist sie träge und kommt selten an die Oberfläche. Im ganzen scheint sie *Centroscyllium* ähnlich zu sein (Regan 1908^c, p. 41); doch spricht das Fehlen der Rückenstacheln und die bedeutendere Größe (bis 3 m) vielleicht für eine etwas mehr intermediäre Lebensweise. Es ist eine einzige Spezies bekannt, *E. spinosus* (Gm.). Diese hat eine weite Verbreitung: gelegentlich Kap Cod; selten Großbritannien, Frankreich, Mittelmeer, Kap, Ostarabien, Australien, Neuseeland. Daß die Autoren hier nicht so viele Arten aufgestellt haben,

spricht für eine große morphologische Gleichmäßigkeit, d. h. für das Fehlen von Unterarten und Varietäten, was vielleicht mit der mehr nektonischen Lebensweise zusammenhängt.

Noch weniger wissen wir über *Oxynotus* Raf. (Gen. 38) mit der einzigen Spezies *O. centrina* (L.), von der wir nicht einmal eine gute Abbildung besitzen. Ihre Zugehörigkeit zur Tiefseefauna ist noch nicht einwandfrei festgestellt (Goode und Bean 1896, p. 15).

Besser bekannt ist *Spinax* Cuv. (= *Etmopterus* Raf.: Gen. 39). Der Habitus ist dem von *Centroscyllium* sehr ähnlich. Wir können also dieselben ethologischen Schlüsse daraus ziehen. Die Körpergröße der Tiere ist äußerst gering: sie werden wahrscheinlich kaum länger als ein halber Meter. Das Auge von *Spinax* hat V. Franz (1905) einer gründlichen Untersuchung unterworfen und hat es für ein ausgesprochenes Tiefseeauge erklärt. Auch die chorologischen Angaben für die verschiedenen Arten zeigen, daß die Gattung fast gänzlich auf die Tiefsee beschränkt ist. Smitt schreibt von *Spinax spinax* (1895, p. 1165): „The Sagre is strictly a deep-sea fish, and it consequently shares with several other fishes the peculiarity of having been found in widely separated localities without being discovered in the interjacent regions.“ Der Gattung kommen auch Leuchtorgane zu. Jordan und Fowler schreiben darüber (1903, p. 634): „The pale areas on the side of the belly cover a glandular substance, said to be luminous in life.“ In letzter Zeit ist sogar ganz einwandfrei die Leuchtfähigkeit dieser Organe durch genaue Untersuchungen festgestellt worden. Ich habe neun Arten von *Spinax* zusammengestellt. Doch sind auch hier wieder die Grenzen nicht sehr scharf. Eine neue Art z. B., die ich für Japan aufgestellt habe, *S. unicolor* (1912, p. 645), steht dem europäischen *S. spinax* (L.) ziemlich nahe und wird sich vielleicht bei künftigen Untersuchungen auf Grund von noch mehr Material als eine pazifische Subspezies dieser Form darstellen. Und ähnlich wird es möglicherweise auch noch für einige andere „Arten“ kommen. Denn ob jene geringen Unterschiede in den Proportionen, wie sie Regan in seiner „Synopsis of the Species“ zur Unterscheidung benützt, wirklich als spezifische Charaktere angesehen werden dürfen, scheint mir noch sehr zweifelhaft. Ich möchte eher Smitt recht geben, wenn er die Vermutung ausspricht, daß die Arten *pusillus* und *granulosus* mit *S. spinax* identisch sind (1895, p. 1166).

Eine sehr interessante Gattung ist *Squalus* L. (= *Acanthias* Riss.: Gen. 40), der Dornhai. Wie die Gattung, trotz ihrer nahen Verwandtschaft mit den anderen Squalinen, unter diesen die am meisten spezialisierte ist (Smith 1895, p. 1157) und wie sie, ein echt nektoplanktonisches Tier, von der Tiefe an die Oberfläche des Meeres emporgestiegen ist und sich heute stark an diese angepaßt hat, das habe ich alles schon oben bei der allgemeinen Betrachtung der Familie erwähnt. Die Anpassung an die nektoplanktonische Lebensweise geht in der Tat so weit, daß der Dornhai von dem Menschenhai (*Carcharias*), dem ausgesprochensten nektoplanktonischen Fisch, auf den ersten Blick kaum zu unterscheiden ist; trotz der gänzlich anderen Abstammung. Die Gestalt des ganzen Körpers, die konische Schnauzenform, die Stellung und Form der Flossen, die glatte Haut, die oben graue, unten weißliche Farbe: das sind alles Merkmale, die den Habitus der beiden Haie so merkwürdig ähnlich machen. Daß auf der Oberfläche von *Squalus* oft unregelmäßig verstreute, weiße Flecke vorkommen, kann uns nicht wundern. Fanden wir doch ganz dasselbe schon bei *Mustelus*, einer ebenfalls zumeist an der Oberfläche lebenden Form. Mit der freischwimmenden Lebensweise hängt auch die Ernährungsweise zusammen:

nach Smitt (1865, p. 1161) ist nämlich der Dornhai ein wilder Räuber. Trotzdem deuten noch gewisse Eigenschaften auf die Herkunft aus der Tiefsee hin: mit seinen abyssalen Verwandten hat *Squalus* außer der ganzen inneren Anatomie und dem Fehlen der Afterflosse die zwei Rückenstacheln gemeinsam. Rückenstacheln, wie alle derartigen Hautverknöcherungen kommen bei den Selachiern fast ausschließlich benthonischen Formen zu. Man kann sich ja auch leicht vorstellen, daß sie für planktonische Tiere bei weitem keinen so großen Wert haben, im Gegenteil sogar beim Schwimmen hindern können. Und so finden wir auch wirklich bei *Squalus* die Rückendornen kürzer als bei den meisten Squaliden; wir können sie also wohl als Rudimente betrachten, Überbleibsel aus ihrer ehemaligen benthonischen Epoche. Das frühere abyssale Leben bringt dem Dornhai übrigens heute noch Nutzen. Er zieht sich nämlich, wie Smitt (1895, p. 1161) schreibt, im Winter in die Tiefsee zurück. So entgeht er den starken Temperaturschwankungen. Die konstante Kälte der Tiefsee scheint ihm, gemäß seiner Abstammung, nicht zu schaden. Mit diesen vertikalen Wanderungen hängt es wohl auch zusammen, daß das Auge des Dornhais noch relativ groß ist. Dabei ergibt sich ein interessanter Unterschied für die verschiedenen Arten. Für *S. acanthias*, der meist in geringen Tiefen lebt, hat V. Franz eine Struktur des Auges nachgewiesen, wie bei anderen Oberflächenformen auch (1905); bei *S. blainvillii* dagegen, der nach Günther (1910, p. 490) bis in eine Tiefe von 510 m nachgewiesen wurde, fand er ein typisches Tiefseeauge.

Was die einzelnen Arten betrifft, so möchte ich in dieser Gattung gegenüber den acht Arten Regans (1908^c, p. 46 ff.) eine ganz bedeutende Reduktion der Artenzahl empfehlen. Wie ich im speziellen Teil dieser Arbeit eingehend begründen werde, ist nach meinem Befund an unserem reichlichen Material mit *S. blainvillii* sicher *S. mitsukurii*, wahrscheinlich auch *acutipinnis* und *japonicus* zu vereinigen; ferner mit *S. acanthias* wahrscheinlich *S. fernandinus* und *sucklii*. Selbst der Unterschied von *S. acanthias* und *blainvillii* ist möglicherweise nicht spezifischer Natur. Dann würden — die Beschreibung von *S. megalops* Macl. war mir nicht zugänglich — in der Gattung nur die zwei wesentlich verschiedenen Arten *S. acanthias* L. und *S. uyatus* Raf. übrig bleiben. Das ist aber dasselbe Ergebnis, zu dem — wohl mehr nach dem allgemeinen Eindruck — Günther gelangt ist (1910, p. 489). Dieses Resultat aber ist auch vom bionomischen Standpunkt aus betrachtet, entschieden befriedigender als Regans Vielheit der Arten. Denn bei einer Gattung, die nektoplanktonisch lebt, die sich früher in der Tiefsee aufgehalten hat, heute die Meeresoberfläche bewohnt, ist es wirklich nicht vorzustellen, welcher äußere Einfluß eine Spaltung in so viele verschiedene Arten bewirkt haben sollte.

Ich muß hier auf einen Fall von Bipolarität zu sprechen kommen. Günther (1886, p. 222) schreibt nämlich, daß *S. acanthias* und *S. blainvillii* „in den gemäßigten Meeren der nördlichen und südlichen Halbkugel vorkommen, nicht aber in der dazwischenliegenden Tropenzone.“ Das stimmt nun bei unseren heutigen Kenntnissen nicht mehr ganz: wenn auch die Bestimmungen nicht ganz zuverlässig sind, so können wir doch als wahrscheinlich annehmen, daß die genannten beiden Arten gelegentlich auch in den Tropen vorkommen; allerdings wissen wir nicht, in welcher Tiefe. Sicher ist aber, daß sie im wesentlichen die Tropen meiden. Wir werden auf ein solches Zusammentreffen von Bipolarität und halbabyssaler Lebensweise (bzw. abyssaler Abstammung) noch öfter stoßen.

Scymnodon Boc. und Cap. (Gen. 41) ist *Centrophorus* sehr ähnlich und wahrscheinlich wie dieser ausgesprochen abyssal. Doch ist über die zwei Arten wenig bekannt. Eine gute Abbildung gibt Günther im Challengerwerk (1887, pl. 2).

Bei *Centroscymnus* Boc. und Cap. (Gen. 42) konnte ich eine sehr interessante Beobachtung machen, die wieder die Artenarmut der Tiefsee bestätigt. In der Sammlung Doflein befindet sich ein Exemplar aus Aburatsubo, das zunächst als *C. owstoni*, eine von Garman für Japan beschriebene Art, zu bestimmen wäre. Nun erhielten wir kürzlich durch die Liebenswürdigkeit Herrn Dr. Richards aus der zoologischen Station Monaco zwei als *C. coelolepis* bestimmte Exemplare, die vor Tanager (36° 14' N., 8° 06' W.) in einer Tiefe von 1400 m gefangen worden waren; also beide waren mit einem Fang heraufgekommen, beide haben außerdem dasselbe Geschlecht und nahezu gleiche Größe. Trotzdem sind sie sehr verschieden voneinander und bei einem Vergleich mit dem japanischen Exemplar ergab sich die seltsame Tatsache, daß das eine atlantische Exemplar in jeder Beziehung zwischen dem anderen atlantischen und dem japanischen steht (Schuppen, Schnauzenform, zweite Dorsale, Farbe). Im speziellen Teil werde ich das noch genauer ausführen. Das Ergebnis dieses Befundes ist, daß die beiden Arten *C. coelolepis* und *C. owstoni* unter dem älteren Namen *C. coelolepis* Boc. und Cap. zu vereinigen sind und daß den verschiedenen Formen nur der Wert von Varietäten innerhalb dieser Spezies zukommt. Die Identität des Fundortes für die beiden atlantischen Exemplare spricht nun stark für rein individuelle Variation, doch läßt sich darüber nach Untersuchung von so wenig Exemplaren natürlich nichts Bestimmtes aussagen. — Übrigens dürfte wohl keine scharfe Grenze zwischen rein individueller Varietät und Standortsvarietät zu ziehen sein. Die Standortsvariationen sind ja auch individuelle Variationen in weiterem Sinne, insofern sie von jedem Individuum wieder neu erworben werden müssen (im Gegensatz zu den erblich fixierten Charakteren der geographischen Unterarten), allerdings aber erst unter der Einwirkung der spezifischen physikalischen Eigenschaften des Standorts. Standortsvarietäten wird also im allgemeinen wohl nur eine solche Art bilden, die auch sonst stark individuell variiert, doch werden diese Variationen unter dem Einfluß der Standortunterschiede noch wesentlich markanter werden. Soviel aber scheint mir jedenfalls sicher, daß *Centroscymnus coelolepis*, ebenso wie *Chimaera monstrosa* und viele andere Spezies der Tiefseeselachier, eine um die ganze Erde herum verbreitete Art ist, die jedoch stark variiert.

Wenn, wie ich annehme, auch die Arten *macracanthus* und *cryptacanthus* mit *coelolepis* zu vereinigen sind, erhalten wir als Fundorte für diese Art außer zahlreichen Punkten im nördlichen Atlantik und Japan auch noch Magellan (Regan). Wie die beiden anderen Arten, *C. obscurus* Vaill. (Westafrika) und *C. crepidator* (Boc. und Cap.) (Nordatlantik) zu *C. coelolepis* stehen, weiß ich nicht. Ich will noch eine bionomische Angabe Günthers (1886, p. 223) zitieren, die zeigt, in wie hohem Maße diese Tiere an die Tiefsee angepaßt sind. Er schreibt, daß *Centroscymnus coelolepis* von den portugiesischen Fischern in etwa 1000 m Tiefe mit der Leine gefangen wird und fährt dann fort: „Diese Haie fielen, als sie in das Boot eingeholt wurden, in dasselbe wie ebenso viele tote Schweine; man konnte an ihrem Körper nicht die mindeste Bewegung wahrnehmen. Man kann vernünftigerweise nicht daran zweifeln, daß sie Bewohner derselben großen Tiefe wie *Hyalonema* waren

und daß sie in der Tat durch das Emporholen an die Oberfläche aus dem Wasserdruck, unter dem sie lebten, getötet wurden.“

Ganz ähnlich ist *Centrophorus* MH. (Gen. 43). Auch hier finden wir wieder sehr große Augen, eine lange, platte Schnauze und außerordentlich starke Beschuppung der dunkelbraunen Oberfläche. Nach diesem Habitus wie auch nach den chorologischen Angaben müssen wir *Centrophorus* als eine ausgesprochene Tiefseeform ansehen. Auch hier wurden sehr viele Arten beschrieben. Regan (1908^c, p. 51 ff.) führt deren, trotz starker Reduktion, noch 13 auf. Und ich selbst sah mich gezwungen, für Exemplare unserer Sammlung, die sich mit anderen Arten nicht identifizieren ließen, noch zwei neue Arten aufzustellen, *C. squaloideus*, die obengenannte Übergangsform, und *C. drygalskii*. Aber auch die Bestimmung der übrigen Exemplare war äußerst schwierig. Fortwährend traten mir bedeutende Abweichungen der Exemplare untereinander sowie zwischen den Exemplaren und den Artbeschreibungen und schließlich auch zwischen den Beschreibungen verschiedener Autoren entgegen, wie ich im speziellen Teil zeigen werde. Ein paarmal fand ich auch ausgesprochene Übergangsformen zwischen den beschriebenen Arten. Ich erhielt daher auch hier wieder den deutlichen Eindruck, daß eine Zersplitterung der Gattung in so viele Arten, wie dies bisher geschah, den natürlichen Verhältnissen nicht entspricht. Ich konnte eine Vereinfachung des Systems natürlich nur so weit durchführen, als ich mich dabei auf tatsächliche Befunde an unserem Alkoholmaterial stützen konnte. So vermochte ich die Identität von *C. eglantinus* (Jord. und Sn.) mit *C. calceus* (Lowe) und von *C. dumerilii* (Johns.) mit *C. squamosus* (Gm.) mit großer Bestimmtheit darzutun. Ich hätte aber sicher, wenn ich im Besitz von noch mehr Material gewesen wäre, diese Reduktion noch viel weiter durchführen können; denn die von den Autoren angegebenen Artunterschiede sind zumeist nicht größer und von ganz ähnlicher Art, wie die, die ich vielfach innerhalb der Arten angetroffen habe. Eine Reihe von Arten, deren Existenzberechtigung mir besonders zweifelhaft scheint, habe ich hier wie auch in vielen anderen Gattungen auf der Verbreitungsliste (s. Anhang 1) mit Fragezeichen versehen.

Ähnlich ist auch die Gattung *Scymnorhinus* Bp. (Gen. 44), die nach Brauer (1906, p. 367) in großen Tiefen vorkommen soll. Die einzige Art, *S. licha* (Bonaterre), die im Mittelmeer und nördlichen Atlantik vorkommt und in einem Exemplar auch vor Japan gefangen worden sein soll, ist sehr unvollständig bekannt.

Weit mehr wissen wir über die interessante Gattung *Somniosus* Les. (= *Laeomargus* MH.) (Gen. 45). Offenbar befindet sich auch diese Gattung, ähnlich wie *Squalus*, auf dem Übergang von abyssaler zu pelagischer Lebensweise. Aber während *Squalus* sich an eine nektoplanktonische Fortbewegungsweise angepaßt hat, ist *Somniosus* mehr holoplanktonisch geworden. Dafür spricht schon die sehr plumpe Körpergestalt, die kurze, stumpfe Schnauze, die geradezu rudimentären Flossen und die gewaltige Größe des Tieres (bis 8 m nach verschiedenen Autoren). Die Farbe ist hell. Was die Lebensweise betrifft, so konnte ich nur über die eine Spezies, *S. microcephalus* (Bl. Schn.), den Eishai oder Grönlandshai, etwas finden. Dieser wird allgemein (Günther, Smitt, Jordan und Evermann) als träge geschildert. Gelegentlich soll er freilich Walen ganze Stücke Fleisch aus dem Leibe reißen. Doch spricht das nicht unbedingt für eine hervorragende Schwimmfähigkeit. Nach Günther (1886, p. 224) soll er oft Aas von Walen fressen, was seiner trägen Natur wohl am meisten zusagen dürfte. Über seine Fortpflanzungsweise schreibt

Bridge (1910, p. 456): „He is unique among Sharks in producing eggs devoid of a horny shell, which are deposited on the sea-bottom.“ So sehen wir also, daß der Eishai, ähnlich dem Dornhai (*Squalus*), durchaus nicht auf die Oberfläche beschränkt ist, sondern gemäß seiner abyssalen Abstammung in die Tiefe hinabsteigen kann: in der Literatur finden wir bei den Fundorten sehr verschiedene Tiefenangaben, hinab bis 550 m (Günther 1887, p. 7). Wahrscheinlich ist sogar, wie Günther und Smitt annehmen, sein Vorkommen in der Tiefe noch häufiger als das an der Oberfläche. Die Verbreitung des Eishaies ist ausgesprochen arktisch. In Gegenden, die von den weitaus meisten Selachiern gänzlich gemieden werden, ist er sogar sehr häufig. So wird nach Ehrenbaum (1901, p. 145) bei Grönland, Spitzbergen, Island und Norwegen eine regelrechte Fischerei nach ihm betrieben. Sonst kommt er noch vor: an der amerikanischen Küste von Kap Cod nördlich, im nordamerikanischen Eismeer, im Weißen Meer, an der Murmanküste, in der Nordsee, gelegentlich bei Großbritannien und vor Westfrankreich, ferner gelegentlich bei Japan (ein Exemplar), bei den Aleuten und schließlich vor der amerikanischen Westküste von Alaska bis Oregon. Sein eigentliches Wohngebiet scheint also das Nördliche Eismeer zu sein, von wo er auch in die nördlichen Teile des Atlantischen und Stillen Ozeans eintritt. Doch scheint er schon die 10°-Isotherme ungern zu überschreiten. Diese ausgesprochene Vorliebe des *Somniosus* für das kalte Wasser hängt wohl sicher mit seiner abyssalen Herkunft zusammen.

Die zweite Art, *S. rostratus* (Riss.), scheint gemäßigtere Gebiete zu bewohnen (Portugal, Mittelmeer), ist jedoch sehr wenig bekannt.

Ebenso wie *Somniosus* sind wohl auch die zwei letzten Gattungen der *Squalinae*, nämlich *Isistius* und *Euprotomicrus*, als hemipelagische Übergangsformen anzusehen. Mit *Somniosus* haben sie das Fehlen der ja auch schon bei *Squalus* rudimentären Rückenschacheln gemeinsam, was also wohl sicher mit der mehr pelagischen Lebensweise zusammenhängt. *Isistius* Gill (Gen. 46) hat eine einzige Art, *I. brasiliensis* Quoy und Gaim., von der Günther (1910, p. 490) schreibt: „Dieses ist eine echt pelagische Form, über den tropischen Atlantischen sowohl als den Indopazifischen Ozean bis zu 50° vom Äquator verbreitet. . . . Die großen Augen und die leuchtende Beschaffenheit seiner Haut sowie die Umstände, unter welchen dieser kleine Hai beobachtet wurde, scheinen darauf hinzudeuten, daß er einer der pelagischen Fische ist, welche in geringer Tiefe leben und während der Nacht an die Oberfläche kommen.“ Auch von *Euprotomicrus* Gill (Gen. 47) mit der einzigen Spezies *E. bispinatus* (Quoi und Gaim.), für die nur Inseln (Madagaskar, Mauritius, Réunion, Campbell-Inseln) und ein Hochseepunkt (vor Kap Horn) als Fundorte angegeben werden, und zwar ohne Tiefenangabe, ist wahrscheinlich schon als mehr oder weniger pelagisch anzusehen.

Unter den Rochen kommen für die Tiefsee nur zwei Gattungen in Betracht, das ist zunächst die wenig bekannte Gattung *Benthobatis* aus der Familie der *Torpediniden* und zweitens die äußerst wichtige Gattung *Raia*. Von *Benthobatis* Alc. (Gen. 53) ist nur zu sagen, daß sie den Gattungen *Narcine* und *Discopyge* ziemlich nahesteht. Die einzige Spezies, *B. moresbyi* Alc., wurde vor der Travancoreküste in 790 m Tiefe gefangen.

Ich komme nun zum Schluß zu *Raia* L. (Gen. 66), der Gattung der „echten Rochen“. Die zentrale bionomische Stellung dieser Gattung unter den Rochen habe ich oben an Hand einer schematischen Figur dargelegt. Der „depressiforme Anpassungstyp“ Abels (1912, p. 431), die beste Anpassung an die benthonische Lebensweise, ist in der Ordnung

der Rochen zur weitesten Entfaltung gelangt und ist ja auch für diese systematische Gruppe überhaupt das charakteristischste Merkmal. Die beste Ausbildung des depressiformen Anpassungstyps nun, der „ideale Anpassungstyp“, soll nach Abel (1912, p. 641) *Myliobatis* sein. Das kann ich, wie wir oben sahen, nicht anerkennen: *Myliobatis* neigt vermöge der allzu weit getriebenen Verbreiterung der Körperscheibe schon wieder mehr zu pelagischer Lebensweise. Dagegen ist das Ideal der das Einsinken in den Schlamm verhindernden Abplattung des Körpers die rhombische Gestalt, wie sie eben in *Raia* verkörpert ist. Insofern ist also der deutsche Name „echte Rochen“ sehr glücklich gewählt. Analog könnte man die Menschenhaie (*Carcharias*) als „echte Haie“ bezeichnen, da die Gattung ja als schönstes Beispiel für den fusiformen Anpassungstyp als idealer Anpassungstyp an die freischwimmende Lebensweise gelten kann, nach der gewissermaßen die Ordnung der Haie hintendiert. Die Analogie läßt sich ziemlich weit verfolgen: bei *Raia* nämlich wie bei *Carcharias* haben wir eine außerordentlich weite Verbreitung und einen ungeheuren Formenreichtum im Zusammenhang mit einer weitgehenden Anpassungsfähigkeit der Gattungen.

Als Anpassung der Echten Rochen an die benthonische Lebensweise sind übrigens auch die meist sehr stark entwickelten Dornen der Rückenfläche aufzufassen. Über die Lebensweise von *R. clavata* und vieler ähnlicher Arten schreibt Smitt (1895, p. 1107): „It lives almost invariably at the bottom and extremely seldom ascends to a higher level.“ Im Frühling und Sommer finde man sie meist an der Küste in geringer Tiefe, im Winter dagegen stiegen sie in die Tiefsee hinab. Wir finden also auch hier wieder regelmäßige vertikale Wanderungen, doch dürfen wir uns diese bei *Raia* sicher nicht buchstäblich in vertikaler Richtung denken, sondern am Küstenabhang entlang. Doch scheinen die einzelnen Formen sich in bionomischer Beziehung sehr verschieden zu verhalten. — Die Fortpflanzung durch Eier hängt natürlich auch hier mit der benthonischen Lebensweise zusammen. Wieweit vielleicht die genannten Wanderungen durch geschlechtliche Vorgänge bedingt sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die Systematik der Gattung ist äußerst kompliziert. Einstweilen ist es ganz unmöglich, die natürliche Artenzahl auch nur einigermaßen genau anzugeben. Ich habe 95 Arten zusammengestellt, worunter sich eine neue Art, *R. siamensis*, befindet. Doch ist diese Zahl sicher viel zu groß. Die Schwierigkeit, Varietäten von guten Arten zu unterscheiden, wie wir sie so viel bei Tiefseegattungen fanden, erreicht hier ihren Höhepunkt. Selbst Smitt, der doch gewiß an der norwegischen Küste reichlich Gelegenheit zu einem gründlichen Studium der Echten Rochen hatte, schreibt (1895, p. 1100), daß die Arten oft schwer zu unterscheiden sind. Und auch ich hatte bei der Bestimmung unserer Arten die allergrößten Schwierigkeiten wegen der geringen Unterschiede zwischen den Arten einerseits und der starken Variabilität innerhalb der Arten andererseits. Kleine Änderungen im System habe ich ausgeführt, indem ich *R. maderensis* Lowe als geographische Subspezies zu *R. clavata* L. stellte und *R. capensis* (MH.) wieder als Varietät zu dieser Subspezies *R. clavata maderensis* Lowe. Für die Spezies *R. clavata* habe ich überhaupt den Eindruck gewonnen, daß hier eine Anzahl geographischer Unterarten vorkommen, deren jede wieder Standortsvarietäten bildet, ähnlich wie wir das für *Chimaera* fanden. Und dasselbe gilt wahrscheinlich auch noch für viele andere Arten. Zahlreiche Spezies hat auch Smitt kassiert. Eine durchgreifende Revision der Gattung jedoch würde die gründ-

liche Bearbeitung eines sehr umfangreichen Materials aus allen Meeren und eine besondere Monographie erfordern.

Wenn in einer solchen künftigen Bearbeitung noch mehr Arten miteinander vereinigt sein werden, wird sich auch ein weiteres Verbreitungsgebiet für die einzelnen Arten ergeben. Schon nach der heutigen Systematik bewohnen ja einige Arten sehr große Gebiete. Aber auch die vertikale Ausdehnung einzelner Arten ist, wohl wegen der vertikalen Wanderungen, eine bedeutende und dürfte wohl bei mehreren über 1000 m betragen. Eine Raia-Art, *R. abyssicola* Gilb. und Thob., erreicht unter allen Selachiern die größte Tiefe, nämlich 2900 m. Aber mehrere andere Arten der Gattung dürften nicht weit dahinter zurückbleiben. Auffallend ist nun, daß sich in derselben Gattung Raia einige Arten finden, die auch im Süßwasser auftreten. Diese große Verschiedenartigkeit des Vorkommens bestätigt unsere Annahme von der großen Anpassungsfähigkeit der Gattung. Fanden wir doch, ganz dem analog, daß die an die freischwimmende Lebensweise am besten angepaßte Gattung *Carcharias*, neben ihrem dominierenden Vorkommen auf der hohen See, ebenfalls verschiedentlich in süßen Gewässern erscheint.

Das wichtigste Moment in der Verbreitung der Echten Rochen ist die ausgesprochene Bevorzugung der kälteren Gewässer. In den Tropen kommen sie nur ganz vereinzelt vor. Sehr viele Formen finden sich in den gemäßigten Gebieten, wo sie schon eine bedeutende faunistische Rolle spielen, wie z. B. in den westeuropäischen Gewässern. Wenn man aber bedenkt, wie oft sie selbst in den wenig bekannten, ausgesprochen arktischen und antarktischen Gebieten gefangen wurden, dann kann man vielleicht annehmen, daß sie dort noch häufiger vorkommen, jedenfalls im Vergleich zu der übrigen Tierwelt dieser öden Gebiete. Raia dringt wohl sicher unter allen Selachiern am weitesten gegen die Pole vor. Ich erinnere nur an die verschiedenen Arten von Spitzbergen und aus dem Beringsmeer, an die zwei Arten von den Kerguelen (*R. murrayi* Günth. und *R. eatoni* Günth.) und an *R. arctowskyi* Dollo, die von der „Belgica“ dreimal hintereinander in etwa 70° 20' S.Br. und 82°—87° W.L., also schon nahe dem antarktischen Kontinent in Tiefen von 400—500 m gefangen wurde. Wo aber in polaren Gebieten außer Raia noch andere Selachier auftreten, da sind dies ausschließlich abyssale oder halbabyssale Formen, meist Squalinen. Der Grund ist natürlich zunächst der, daß die polaren Gebiete mit der Tiefsee die niedrige Temperatur gemein haben; zweitens aber wohl der, daß die halbabyssalen Fische, auch wenn sie zeitweise bis zur Oberfläche emporsteigen, doch im Winter vor der Vereisung der Meeresoberfläche in die Tiefe flüchten können. Man kann wegen dieses ziemlich übereinstimmenden Vorkommens in polaren Breiten und in der Tiefsee solche Formen wie Raia, die Squaliden usw. sehr zweckmäßig nach Dofleins Vorschlag (1904, p. 276) als „Kaltwasserformen“ bezeichnen.

III. Kapitel. Geophysikalische Betrachtung der Verbreitung der Selachier.

Die 33 Provinzen des Küstenbezirks.

Nachdem wir jetzt die wichtigsten Selachierformen ihrer Ethologie und ihrer geographischen Verbreitung nach kennen gelernt haben, will ich nun einmal umgekehrt vom geographischen Gesichtspunkt ausgehen und jene 33 Provinzen, in die ich nach rein physikalischen Gesichtspunkten den Küstenbezirk eingeteilt habe, ihrer physischen Beschaffenheit und ihrer Selachierfauna nach besprechen. Ich werde dabei also, aus den früher erwähnten Gründen, im wesentlichen nur auf den Küstenselachier eingehen und die pelagischen und abyssalen Formen nur nebenbei erwähnen.

1. Die Brasilien-Provinz wird durchaus von warmen Meeresströmungen beherrscht. Der Südatlantische Äquatorialstrom überquert wenige Grade südlich vom Äquator den Atlantik von Osten nach Westen. Wo er auf die Küste von Brasilien auftritt, teilt er sich in zwei Ströme. Der südliche Zweig, der Brasilienstrom, zieht an der Küste von Brasilien nach Süden. Etwa bei der Mündung des La Plata wendet er sich von der Küste ab nach Osten zurück. Südlich von der La Plata-Mündung treffen wir auf einen kalten, polaren Strom, den Falklandstrom. Wir haben also an der La Plata-Mündung eine jener scharfen Temperaturgrenzen zu erwarten, und deshalb habe ich diese Stelle als Südgrenze der Brasilien-Provinz gewählt. Der nördliche Zweig des Südäquatorialstroms fließt an der Nordostküste von Südamerika entlang, vereinigt sich dort mit dem Nordäquatorialstrom, um mit ihm gemeinsam gegen die Antillen hinzuziehen. Doch kommen wir damit schon in eine neue Provinz, denn bei der Insel Trinidad habe ich, wie ich nachher begründen will, die Nordgrenze der Brasilien-Provinz festgelegt. Diese ist also charakterisiert durch ein Auseinandertreten äquatorialer Strömungen. Wir haben also gleichmäßig warme Temperaturen in der Provinz zu erwarten. Und in der Tat zeigt unsere Karte, wie Hand in Hand mit den Strömungen auch die Isothermen auseinandertreten.

Soweit das Physische. Was nun die Selachierfauna der Provinz betrifft, so sind unsere Kenntnisse darüber nicht allzu eingehend. Einiges Allgemeine läßt sich aber doch sagen. Entsprechend der äquatorialen Lage ist die Artenzahl ziemlich groß, und zwar sind es natürlich vorwiegend äquatoriale Formen¹⁾. Irgend eine öfter wiederkehrende Grenze in der Verbreitung der Selachier innerhalb der Provinz läßt sich nicht finden, was ja bei der erwähnten Gleichmäßigkeit der physischen Bedingungen auch verwundern müßte.

2. Die Antillen-Provinz. Wenn ich das Gebiet der Antillen und die Küsten des Karibischen Meers und des Golfs von Mexiko von der vorigen Provinz getrennt habe, so bewegen mich dazu nicht thermische Gründe. Denn der Antillenstrom und die Strömungen,

¹⁾ Neben einer Reihe weitverbreiteter pelagischer (*Ginglymostoma*, *Carcharias*, *Galeocerdo*, *Sphyrna*, *Mobula*) und abyssaler Formen (*Scyliorhinus retifer*; einige *Raia*-Arten), die also alle wenig typisch sind, finden sich in der Brasilien-Provinz besonders die litoralen Rochen recht zahlreich vertreten (*Narcine brasiliensis*, mehrere Arten von *Pristis* und *Rhinobatus*; besonders aus fast sämtlichen Gattungen der *Trygoninae* zahlreiche Arten; s. Verbreitungstabelle, Anhang 1).

die das amerikanische Mittelmeer durchfließen, sind nichts anderes als eine Fortsetzung des nordbrasilianischen Stroms. Und so ist auch die Temperatur, wie der Verlauf der 25°-Isotherme deutlich erkennen läßt, nicht wesentlich von der der vorigen Provinz verschieden. Dagegen finden wir einen wesentlichen Unterschied beider Provinzen in topographischer Beziehung. Während wir nämlich in der vorigen Provinz eine ziemlich einförmige Küstenlinie hatten, finden wir in Mittelamerika den großen Archipel der Antillen und damit eine große Kompliziertheit der Küstenlinie, also eine große Mannigfaltigkeit der physischen Verhältnisse auf engem Raum.

In faunistischer Beziehung wird man also nach den physischen Verhältnissen folgendes Bild erwarten: große Verwandtschaft mit der Brasilien-Provinz; aber größere Artenzahl; viele eng lokalisierte Formen. Was den letzten Punkt betrifft, so sind unsere chorologischen Kenntnisse heute noch nicht weit genug gediehen, um ihn nachprüfen zu können. Die beiden anderen Erwartungen aber werden in der Tat durch ein Studium der Verbreitungstabelle bestätigt. Obgleich beide Gebiete etwa gleich gut erforscht sein dürften und die Antillen-Provinz doch an Ausdehnung bedeutend gegen die andere zurücksteht, so ist die Zahl ihrer Küstenarten doch etwas größer (etwa 17 gegen 15); doch sind die meisten Arten davon beiden gemeinsam.

3. Die Florida-Provinz, vom Süden Floridas bis zum Kap Hatteras, steht ganz unter dem Einfluß des äußerst starken, warmen Floridastroms. Die ausgleichende Wirkung dieses Stroms bedingt denn auch eine große faunistische Verwandtschaft der Florida-Provinz mit der Antillen-Provinz, aus der er kommt. Die Florida-Provinz dürfte wohl kaum eine ihr allein zukommende Selachierart haben, dagegen ist die Anzahl der Arten, die sie mit der vorigen Provinz gemeinsam hat, ziemlich groß.

4. Die Neu-England-Provinz, von Kap Hatteras bis Kap Cod, ist ein äußerst wichtiges Übergangsgebiet. Der Floridastrom („Golfstrom“) wendet sich nördlich von Kap Hatteras von der Küste weg nach Nordosten. Früher nahm man an, daß der kalte Labradorstrom bis zum Kap Hatteras herabfließe. Heute ist man davon abgekommen. Wie weit nun eigentlich dieser Strom nach Süden vordringt und in welcher Weise er dann aufhört, darüber sind sich die Ozeanographen noch nicht einig (vgl. Schotts „Weltkarte der Meeresströmungen“ und Krümmels „Ozeanographie“, 1911). Soviel aber ist sicher, daß an der Neu-England-Küste der warme Floridastrom und der kalte Labradorstrom einander entgegenwirken. Dies wird sehr schön veranschaulicht durch das außerordentlich nahe Zusammentreten der Isothermen von 20°—5° auf einem ganz kleinen Gebiet: wir haben in der Neu-England-Provinz einen rapiden Temperaturabfall.

Im Einklang damit hat auch die Fauna typischen Übergangscharakter. Wir können diese Verhältnisse hier deshalb recht gut verfolgen, weil wir eine sehr gründliche und sachverständige Zusammenstellung von Jordan und Evermann besitzen: „The Fishes of North and Middle America“, 1896 (Bull. N. S. Nat. Mus. 47). Daraus ist deutlich zu ersehen, daß die südlichen Formen (Carchariiden, Torpediniden, Rhinobatiden, Trygoniden), die ohne große Unterschiede von Brasilien bis Kap Hatteras vorkommen, zum großen Teil schon am Kap Hatteras sehr plötzlich aufhören, während der Rest (mit verschwindenden Ausnahmen) höchstens noch bis Kap Cod reicht. Andererseits treten in der Neu-England-Provinz allmählich eine Reihe von Kaltwasserformen auf, ganz nahe verwandt oder sogar identisch mit denen, die wir bis hinauf nach Grönland und Spitzbergen finden: besonders

Squaliden (*Centroscyllum fabricii*, *Squalus acanthias*, *Centroscymnus coelolepis*) und Raia-Arten (*R. radiata*, *R. circularis*, *R. erinacea*). Die einzige Scyliorhinus-Art, die hier noch vorkommt, *S. profundorum*, ist abyssal (1490 m).

5. Die Labrador-Provinz. Hiermit kommen wir in das ausgesprochen kalte Gebiet. Schon an der Küste von Neu-Schottland und Maine entlang zieht wohl sicher ein kühler Strom. Von Neufundland ab nördlich aber beginnt das Gebiet des sehr kalten Labradorstroms. Die Temperatur liegt denn auch, wie die Karte erkennen läßt, im Winter unter 0°.

Bei der vorigen Provinz sprachen wir von dem Auftreten der Kaltwasserfauna. Diese ist nun in der Labrador-Provinz die einzig vorhandene. Sehen wir uns aber die Tiere auf ihre Bionomie näher an, so finden wir, daß es durchweg entweder abyssale oder halbabyssale Formen sind, die sich also wenigstens zeitweise in die Tiefe flüchten können (Squaliden; Raia-Arten) oder pelagische, die also auf offener See Wanderungen auszuführen vermögen (*Lamna*, *Cetorhinus*). Echte Küstenformen fehlen vollkommen. Auch das wird aus der physikalischen Karte verständlich. Wir sehen nämlich, daß die Labrador-Provinz (5) vollkommen von der Treibeisgrenze im Winter (blau gestrichelt) umfaßt wird. Hand in Hand damit geht aber auch eine starke Vereisung der Küsten im Winter. Und man kann sich denken, daß echte Küstenformen, die also diesen ungünstigen Bedingungen im Winter nicht ausweichen können, dort einfach nicht zu existieren vermögen. Aber auch unter den übrigen Formen fällt die große Artenarmut auf. Die Selachier sind eben, wie gesagt, im wesentlichen Warmwassertiere, und nur sehr wenige Formen haben sich an niedrige Temperaturen angepaßt.

6. Die Arktische Provinz umfaßt Grönland, Jan Mayen und Spitzbergen; von den übrigen außereuropäischen Teilen des Nördlichen Eismeers kennen wir keine Selachier. Die physischen Verhältnisse sind denen der vorigen Provinz sehr ähnlich. Wir haben fast durchaus kalte Ströme. Nur die Südspitze von Spitzbergen wird von einem letzten, schwachen Ausläufer der Golfstromtrift berührt, was auch eine Ausbuchtung der 0°-Isotherme bewirkt. Doch berührt diese selbst Spitzbergen nicht. Wie auch das ganze Gebiet nördlich der Treibeisgrenze liegt.

Daher ist denn auch die Fauna (s. Ehrenbaum 1901, *Fauna arctica*) der der Labrador-Provinz sehr ähnlich, zumal wir ja (schon wegen der insularen Lage) natürlich auch hier nur pelagische und abyssale Formen haben, denen die trennenden Meeresteile keine Verbreitungsschwierigkeiten bereiten. Auch hier ist wieder die Artenzahl sehr gering. Es sind im wesentlichen immer wieder dieselben Typen, denen wir begegnen: Dornhaie (Squaliden) und Echte Rochen (Raia-Arten), beides Formen, die sehr gern in die Tiefsee hinabsteigen. (Wir haben diese Beziehung zwischen Tiefsee und polaren Breiten schon bei dem Tiefseebezirk besprochen.) Doch scheint die Individuenzahl in den polaren Regionen nicht in gleichem Maße wie die Artenzahl herabzusinken. Die wenigen Arten, die in diesen hohen Breiten noch vorkommen, scheinen dort zumeist sehr häufig zu sein (*Centroscyllum fabricii*, *Squalus acanthias*; besonders aber *Somniosus microcephalus* und drei Raia-Arten, *R. radiata*, *R. fyllae* und *R. hyperborea*). Denn jede dieser Arten wird von mehreren Forschern für diese Gegend angegeben. Die geringe Zahl der Arten, die wir dort kennen, dürfte also wohl nicht an der mangelhaften Erforschung dieser Gebiete liegen, sondern an der Einförmigkeit der polaren Fauna, die ja auch für andere Tiergruppen beobachtet wurde.

7. Die Island-Provinz, nur Island umfassend, ist wieder ein Übergangsgebiet. Einerseits liegt sie im Winter nördlich der Eisgrenze, weshalb echte Küstenformen auch hier fehlen. Andererseits aber wird sie durchaus von warmen Strömungen, Ausläufern der Golfstromtrift, umflossen, weshalb südliche, pelagische Formen, wenigstens im Sommer, hierher gelangen können (*Cetorhinus*, *Galeocерdo*).

8. Die Murman-Provinz, nämlich die europäische Eismeerküste bis zum Nordkap, ist ebenfalls ein Übergangsgebiet. Das Gebiet liegt zur Hälfte innerhalb, zur Hälfte außerhalb der Treibeisgrenze und der 0°-Isotherme. Und die Wirkung des Golfstromausläufers, der dort nachgewiesen wurde, dürfte sehr gering sein. Was die Selachierfauna des Gebiets betrifft, so kennen wir nur die der Murmanküste (Halbinsel Kola) etwas näher (durch Knipowitsch 1897, p. 144 ff.). Wie auf Island finden wir noch keine litoralen Arten, dagegen ein spärliches Auftreten einiger pelagischer Golfstromformen (*Lamna cornubica*, *Cetorhinus maximus*).

9. Die Norwegen-Provinz führt uns in das gemäßigte, europäische Gebiet. Die Provinz steht durchaus unter dem Einfluß des recht starken und warmen Norwegenstroms, einer Fortsetzung der Golfstromtrift. Wir sehen das starke Ausbiegen der 0°- und der 5°-Isotherme. Das Treibeis trifft die Provinz auch im Winter nicht mehr. Mit dieser Provinz vereinige ich aus praktischen Gründen das Gebiet der Ostsee. Diese dürfte in ihren Wintertemperaturen von der norwegischen Küste nicht sehr stark abweichen; sie unterscheidet sich freilich bedeutend in ihrem Salzgehalt, doch scheint dies, wie ich früher schon betont habe, auf die Verteilung der Selachierfauna keinen großen Einfluß zu haben.

Über die Fische dieser Provinz besitzen wir eine mustergültige Monographie von Smitt: „History of the Scandinavian Fishes“, 1895. Die wichtigste faunistische Erscheinung der Provinz ist das Wiederauftreten echter Küstenformen, was eben mit dem Fehlen von Küsteneis zusammenhängt. Natürlich sind es aber nur wenige litorale Arten, die die verhältnismäßig noch niederen Wintertemperaturen (0°—5°) ertragen können. So finden sich in Norwegen der großgefleckte und der kleingefleckte Katzenhai (*Scyliorhinus stellaris* und *canicula*). Auch unter den pelagischen Formen werden die typischen Golfstrombewohner allmählich häufiger¹⁾. Daneben sind aber noch immer die ausgesprochen nordischen Formen sehr stark vertreten. Zumal von *Raia* finden sich noch außerordentlich viele Formen, während die Squaliden etwas seltener zu werden scheinen.

10. Die westeuropäische Provinz steht noch unter dem direkten Einfluß der Golfstromtrift. Deswegen und wegen der südlicheren Lage sind auch die Temperaturen etwas höher als in der vorigen Provinz. Zur Trennung von dieser veranlaßte mich außerdem eine Bemerkung Krümmels (1911, p. 596), daß sich bis zu den Hebriden die erwärmende Wirkung des ausströmenden Mittelmeerwassers bis in Tiefen von 800 m bemerkbar macht. Ich beziehe nun freilich aus praktischen Gründen die Nordsee noch in die westeuropäische Provinz ein, indem ich die Grenze bei Jütland mache, was übrigens auch durch den Verlauf der 10°-Isotherme einigermaßen gerechtfertigt wird.

Auch diese Provinz ist ichthyologisch sehr gut bekannt, was wir besonders den englischen Forschern zu verdanken haben (Couch 1862 und Day 1884; außerdem Moreau 1881). Faunistisch steht sie der vorigen sehr nahe. Der Unterschied besteht wesentlich darin,

¹⁾ *Lamna*, *Cetorhinus*, *Galeocерdo*, *Galeus*; gelegentlich auch *Alopias*, *Carcharias glaucus*, *Mustelus*.

daß die nordischen Formen seltener werden (wenigstens relativ), die südlichen dagegen bedeutend häufiger. *Alopias*, *Carcharias* und *Mustelus* treten von hier ab regelmäßig und sogar recht häufig auf; neue pelagische Gattungen (*Odontaspis*, *Sphyrna*, *Mobula*) kommen hinzu. Besonders aber wird die Küstenfauna ungleich reicher (*Squatina*, *Torpedo*, *Rhinobatus*, *Trygon*, *Myliobatis*). Interessant ist es, die beiden letzten Provinzen (9 + 10) zusammengenommen mit dem Gebiet zu vergleichen, das ihnen in thermischer Beziehung an der Westküste des Atlantik entspricht, nämlich mit der Neu-England-Provinz. Es zeigt sich in der Tat auch in faunistischer Beziehung eine große Ähnlichkeit. Es ist dies natürlich — wenigstens für den Küstenbezirk — nur eine Analogie; identische litorale Arten für die beiden atlantischen Küsten existieren selbstverständlich nicht. Aber die Art und Weise, wie nördliche und südliche Tierformen sich vermischen und wie die Fauna im ganzen nach Süden reicher wird, ist die gleiche. Nur daß dieser Übergang auf der amerikanischen Seite sich sehr rasch, auf einem kleinen Gebiet vollzieht, auf der europäischen dagegen ganz allmählich, über eine weite Küstenlinie verteilt: ganz entsprechend dem Verlauf der Isothermen, die im Westen ganz nahe zusammentreten, im Osten dagegen weit auseinanderweichen. Die Ursache für diesen Unterschied ist natürlich im Verlauf der Meeresströmungen zu suchen.

II. Die Mittelmeer-Provinz steht mit einer Wintertemperatur um 15° herum thermisch ziemlich genau zwischen der vorigen und der folgenden Provinz. Morphologisch ist sie ziemlich scharf gegen die Nachbargebiete abgeschlossen, doch ist die Straße von Gibraltar immerhin breit genug, um einen Individuenaustausch mit dem Atlantik zu ermöglichen. Dagegen tritt im Salzgehalt des Wassers ein ganz bedeutender Unterschied gegenüber den benachbarten Meeresteilen auf.

Die Fischwelt des Mittelmeers ist seit langer Zeit von den verschiedensten Nationen gründlich durchforscht worden, auch sind sehr oft die Exemplare direkt mit den entsprechenden westeuropäischen verglichen worden. Auch ich selbst hatte in mehreren Fällen dazu Gelegenheit. Wenn sich also aus alledem ergibt, daß die Fischfauna des Mittelmeers der westeuropäischen sehr nahe verwandt ist, so dürfen wir diesem Resultat schon trauen¹⁾. Und diese Tatsache ist sehr wichtig. Einmal beweist sie, wie schon früher erwähnt, daß für die Verbreitung der Selachier der Salzgehalt des Seewassers sicher keine wichtige Rolle spielt, sondern daß immer wieder die thermischen Verhältnisse das wichtigste sind. Außerdem zeigt sie, daß Ortmanns regionale Einteilung, wonach das Mittelmeer zur äquatorialen, Westeuropa zur polaren Zone gehören, beide also scharf getrennt sein sollten, keine Gültigkeit für die Selachier hat. Der große Artenreichtum des Mittelmeers ist wohl wieder aus der großen Mannigfaltigkeit der Küstenlinie zu erklären.

12. Die Kanarien-Provinz ist durch den relativ kalten Kanarienstrom charakterisiert. Wir sehen dementsprechend auch ein Ausbiegen der Isothermen nach Süden, d. h. die Temperatur ist für die geographische Breite des Gebietes ziemlich niedrig. Be-

¹⁾ Ich zähle genau 50 Arten, die in beiden Provinzen zugleich vorkommen. Es sind überhaupt nur verhältnismäßig wenige Arten, die nur für die eine Provinz angegeben werden und nicht zugleich auch für die andere; und dann handelt es sich meist um Arten, die überhaupt noch wenig bekannt sind. Dies alles gilt für litorale ebensowohl wie für pelagische und abyssale Formen. Also eine große faunistische Verwandtschaft beider Provinzen.

trachten wir die westeuropäische und die Kanarien-Provinz zusammen, so erhalten wir ein Bild, ähnlich dem bei Brasilien: auch hier spaltet sich ein warmer Meeresstrom, die Golfstromtrift, und verteilt dadurch eine ziemlich gleichmäßige Temperatur über ein sehr großes Gebiet. Der durch die Erdrotation nach Westen, also von der Küste hinweg abgelenkte Kanarienstrom, verursacht außerdem an der nordwestafrikanischen Küste das Auftreten von kalten Auftriebwassern, wodurch er seine abkühlende Wirkung noch erhöht. Am Kap Verde scheint seine Wirkung zu verschwinden, denn nach Krümmel (1911, p. 591) hören dort die Auftriebwasser ziemlich plötzlich auf, und deshalb habe ich auch dorthin die Südgrenze der Provinz gelegt.

Die Fauna der Kanarien-Provinz kennen wir nun leider nicht entfernt so genau wie die der beiden vorhergehenden Provinzen. Immerhin ist die nahe faunistische Verwandtschaft mit dieser ganz unverkennbar. Auf meiner Verbreitungstabelle wird man hinter vielen echten Küstenarten die Zahlenkombination 10, 11, 12 finden, was also heißt, daß die Art von Westeuropa bis Nordwestafrika und im Mittelmeer vorkommt. Das zeigt ganz deutlich, wie wenig allgemeinen Wert Ortmanns Hauptgrenze zwischen der arktischen und der äquatorialen Zone hat. Diese seine Grenze fällt nämlich annähernd mit meiner 5°-Isotherme zusammen. Berechtigter ist schon Schmidts Methode, der meine Provinzen 14, 9, 10 als eine Übergangsregion zusammenfaßt. Aber auch das ist mir zu schematisch: scharfe natürliche Grenzen sind da nicht zu finden. Man tut eben doch am besten, bei tiergeographischen Betrachtungen sich möglichst unmittelbar auf die physischen Verhältnisse zu stützen und eine regionale Einteilung, wie meine Provinzen, nur als Hilfsmittel zur ersten Orientierung zu benützen und bei der Erforschung der allgemeinen Gesetze möglichst rasch wieder zu eliminieren.

13. Die Guinea-Provinz wird vom Guineastrom, dem atlantischen Äquatorial-Gegenstrom, beherrscht. Gelegentlich, aber in untergeordnetem Maße, treten auch hier kalte Auftriebwasser auf. Von der Selachierfauna dieses Gebiets wissen wir leider so gut wie gar nichts.

14. Die Benguela-Provinz wird durch den sehr starken und kalten Benguelastrom beherrscht. Dieser erstreckt sich nach Krümmel (1911, p. 611) von der Tafelbai bis über die Kongomündung hinaus und ruft in seiner ganzen Länge sehr kräftige, kalte und konstante Auftriebwasser hervor. Die starke Abkühlung, speziell des Küstenbezirks, wird auf unserer Karte sichtbar durch das Auftreten der 15°-Isotherme an der Küste, mitten im wärmeren Gebiet. Leider kennen wir aus dieser Provinz überhaupt keinen Selachier.

15. Die Agulhas-Provinz ist nun wieder recht gut bekannt. Es handelt sich eben hier wieder um ein höher zivilisiertes Land. Wir kommen hier physisch in ein ganz anderes Gebiet. Ich habe die Provinz auf die eigentliche Agulhasbank beschränkt, also vom Kap der Guten Hoffnung bis etwa zur Mündung des Großen Fischflusses. Die breite Agulhasbank, die sich weit ins Meer hinaus erstreckt, bringt es mit sich, daß der Agulhasstrom selbst an der Küste nicht bemerkbar wird, sondern allerlei, mehr unregelmäßige lokale Strömungen auftreten (Krümmel). Thermisch aber wirkt der Agulhasstrom, denn die Isothermen biegen, wie allerdings erst eine Isothermenkarte von 1 zu 1 Grad gut erkennen läßt, um Südafrika herum. Erst am Kap treten mit einem Schlag die oben besprochenen, gänzlich anderen physischen Bedingungen auf.

Dementsprechend finden wir auch in faunistischer Beziehung am Kap eine äußerst scharfe Grenze. Die Fauna der Agulhas-Provinz ist mit der des Indischen

Ozeans nahe verwandt, dagegen mit der des Atlantischen sehr wenig. Daß für alle Küstenspezies die Fundortsangaben am Kap plötzlich abbrechen, sagt ja natürlich gar nichts, da wir eben aus der Benguela-Provinz überhaupt keine Angaben über Selachier besitzen, was sicher rein praktische Ursachen hat. Es wäre also wohl denkbar, daß die südafrikanischen Arten trotzdem um das Kap herum sich wieder nach Norden ausdehnten. Aber dann müßten wir sie doch in Westafrika wieder antreffen. Denn wenn sie einmal die große Temperaturschranke am Kap überwunden hätten, wäre nicht einzusehen, wovor sie dann noch haltmachen sollten. Nun finden wir aber, daß größere litorale Gruppen, wie die Gattungen *Narce* und *Urogymnus*, vor allem aber sämtliche litorale Gattungen der *Orectolobidae*, mit ihren vielen Arten einzig auf den Indik und den westlichen Pazifik beschränkt sind. Im mittleren Atlantik würden sie sicher wieder ihnen zusagende Bedingungen finden. Aber sie können eben nicht dorthin gelangen, weil zu ungünstige Gebiete dazwischenliegen. Ortman hat also vollkommen recht, wenn er am Kap eine scharfe Grenze für die Küstentiere annimmt. Wenn er dagegen meint, daß auch die pelagische Tierwelt des Indik und des Atlantik durch Südafrika scharf voneinander geschieden würden, so kann ich ihm, wenigstens für die Selachier, nicht recht geben. Ich finde die bekannteren pelagischen Selachierarten, auch die schwerfälligen und stenothermen, für alle drei Ozeane verzeichnet¹⁾. Sie scheinen also sehr wohl um Südafrika herum kommunizieren zu können. Was auch verständlich wird, wenn man auf der Karte sieht, wie die 15°-Isotherme um Südafrika herumkurvt und auch die Treibeisgrenze diesen Kontinent nicht berührt.

Bei den Provinzen des Indischen und Pazifischen Ozeans kann ich mich nun kürzer fassen: einmal, weil wir von diesen Ozeanen in ozeanographischer und faunistischer Beziehung weniger wissen; dann aber auch, weil wir auf Schritt und Tritt auf Verhältnisse stoßen werden, die den atlantischen analog sind.

16. Die Moçambique-Provinz mit Madagaskar wird von dem starken und warmen Moçambiquestrom bespült. Am besten ist noch die Fauna von Madagaskar bekannt (Sauvage, Poissons, in: Histoire de Madagascar par Grandidier, 1891). Die Fauna scheint reich zu sein und mit denen der übrigen Provinzen des Indischen Ozeans nahe verwandt²⁾. Diese Provinzen stehen sich überhaupt alle untereinander sehr nahe. Das liegt an den gleichmäßigen thermischen Verhältnissen. Die Strömungen sind alle als warme zu bezeichnen. Vielfach wechseln sie mit den Monsunen nach Jahreszeiten ihre Richtung, was natürlich alles einen Wärmeausgleich mit sich bringt. Vielleicht sind auch, wenigstens was die Küstenselachier betrifft, die bekannten geologischen Veränderungen in diesem Gebiet noch heute für die geographische Verbreitung maßgebend.

17. Die arabische Provinz habe ich nach zwei Gesichtspunkten abgetrennt: nach den Auftriebwassern und nach den Salzgehaltsverhältnissen. An der Küste des Somalilandes und an der Südostküste von Arabien sollen nämlich kalte Auftriebwasser auftreten. Allerdings nur im Sommer. Immerhin ist es denkbar, daß diese Erscheinung auch hier auf die Verbreitung der Meerestiere eine Wirkung ausübt. Und ferner ist dieses Gebiet,

¹⁾ *Alopias vulpes*, *Ginglymostoma cirratum*, *Rhinodon typicus*, *Carcharias lamia*, *Galeus galeus*, *Mustelus mustelus*, *Sphyrna zygaena* u. v. a.

²⁾ Viele Arten der *Torpedinidae*, *Rhinobatidae* und *Trygoninae* sind gemeinsam.

ähnlich wie das Rote Meer, infolge der Regenarmut der angrenzenden Länder, durch einen sehr hohen Salzgehalt des Meereswassers ausgezeichnet.

Eine Zusammenstellung der Fische dieses Gebiets verdanken wir Steindachner (1902, „Fische aus Südarabien und Sokotra“). Daraus geht jedenfalls so viel hervor, daß der fischfaunistische Charakter der Provinz von dem der benachbarten Gebiete nicht sehr verschieden ist¹⁾. Daß der Salzgehaltsunterschied nicht viel für die Tiergeographie der Selachier ausmacht, haben wir schon mehrfach gefunden. Aber auch die geringe Wirkung der Auftriebwasser in dieser Gegend kann uns nicht in Erstaunen setzen, wenn wir wissen, wie inkonstant diese hier sind, was auch die Monats-Isothermenkarten im Atlas der Deutschen Seewarte zeigen.

18. Das Rote Meer ist ähnlich wie das Mittelmeer topographisch und durch höheren Salzgehalt vom benachbarten Ozean geschieden. Die Fischfauna des Roten Meeres ist schon seit langer Zeit leidlich gut bekannt. Daß sie von der des Indik nicht besonders stark abweicht, habe ich schon früher hervorgehoben. Bedenkt man, daß das spezifische Gewicht des Seewassers (nach dem Atlas der Seewarte) im Roten Meer bis nahezu 1,03, an der Bengalenküste dagegen unter 1,025 beträgt, also für einen Ozean ein recht bedeutender Unterschied, und daß trotzdem die beiden Gebiete eine sehr große Anzahl von identischen Arten haben, so spricht dies besonders deutlich für eine geringe tiergeographische Bedeutung der Dichte und des Salzgehalts bei den Selachiern. Noch mehr das Vorkommen einer und derselben Art, nämlich *Pristis pectinatus* Lath., im Roten Meer und im Süßwasser (Mississippi), also in Gewässern, die in Dichte und Salzgehalt die äußersten Extreme darstellen.

19. Die indische Provinz hat wegen ihrer äquatorialen Lage und der jahreszeitlich wechselnden Meeresströme hohe und gleichmäßige Temperaturen. Die Fischfauna dieser Provinz hat Day (1889, „The Fishes of British India“) sehr schön und gründlich beschrieben. Es geht daraus der große Artenreichtum des Gebiets hervor²⁾.

20. Die malayische Provinz ist das Gebiet des breiten hinterindischen Küstenschelfs, soweit es von warmen, jahreszeitlich wechselnden Strömungen beherrscht wird. Ich rechne dazu die malayische Halbinsel, den ganzen Malayischen Archipel und Siam. Mit Ausnahme weniger, ichthyologisch kaum erforschter Inseln sind alle Küsten dieses Gebiets durch Gewässer von weniger als 200 m, größtenteils sogar weniger als 50 m Tiefe miteinander verbunden. Durch diese ungeheuer breite Flachwasserzone ist die Provinz von der indischen und von der chinesischen wesentlich verschieden. Bedenkt man nun noch die durch den Archipel bedingte, gewaltig lange Küstenlinie (als Summe aller insularen Küstenlinien) und die äquatoriale Lage, sowie die warmen Strömungen, so kann man erwarten, daß dieses Gebiet die reichste Küstenfauna der Erde hat. In der Tat, was die echtlitoralen Selachier betrifft, so zähle ich für die doch ebenfalls sehr günstig gelegene Antillen-Provinz nur 16 Arten, dagegen für die malayische Provinz etwa 33, also doppelt so

¹⁾ Unter den sehr vielen Arten, die aus den betreffenden Meeresteilen beschrieben sind, ist nur ein verschwindend kleiner Teil endemisch. Auch von den streng benthonisch-litoralen Formen finden sich viele bis zur indischen Küste.

²⁾ Besonders charakteristisch für diese und die folgende Provinz ist die auffallend große Zahl von Arten aus den Gattungen *Carcharias* und *Trygon*.

viel. Freilich die indische Provinz hat auch ungefähr 33 echtlitorale Selachierarten; aber dabei ist zu bedenken, daß diese Provinz wohl faunistisch viel besser erforscht ist als die malayische, über die wir ichthyologisch seit Bleeker (Mitte des vorigen Jahrhunderts) nicht viel Neues gelernt haben. Immerhin zeigt ein Vergleich der Artenzahl der indischen Provinz mit der der Antillen-Provinz, daß der bedeutende Unterschied im Artenreichtum von Ostindien und Westindien wohl nicht nur auf physische Ursachen zurückzuführen ist, sondern wahrscheinlich auch auf phylogenetische. Wie ich oben bei Besprechung der einzelnen litoralen Selachierformen ausgeführt habe, sind eben offenbar die meisten litoralen Gattungen und Familien der Selachier an den Küsten von Süd- oder Ostasien entstanden, wohl infolge besonders günstiger Bedingungen in früheren geologischen Epochen, und sind zum großen Teil noch nicht bis Amerika vorgedrungen¹⁾.

21. Die chinesische Provinz umfaßt die Küsten von China und Annam. Charakteristisch ist die relativ kalte Strömung, die an dieser ganzen Küste vom Gelben Meer bis Cochinchina entlang zieht. An der Küste von Cochinchina soll diese Strömung sogar Auftriebwasser hervorrufen, mit deren Aufhören im Süden also zugleich eine gute Grenze gegen die malayische Provinz gegeben ist, zumal ungefähr in derselben Gegend der Flachwassersockel beginnt. Auch die 25°-Isotherme ist sehr schön als Grenze zu verwenden. Freilich muß gerade hier besonders hervorgehoben werden, daß die thermischen Gegensätze im Sommer weit geringer sind. Immerhin ist während des größten Teils des Jahres der Temperaturabfall längs der chinesischen Küste recht bedeutend. In gewissem Sinn haben wir also auch hier ein thermisches Übergangsgebiet, ähnlich dem neu-englischen, nur daß es weiter ausgedehnt ist und daß die Minimaltemperatur höher liegt. Dementsprechend haben wir denn auch offenbar ein starkes Abnehmen der Artenzahl vom Malayischen Archipel her gegen Norden, aber kein so vollkommenes Aufhören südlicher Arten wie in Neu-England. Doch wissen wir leider über die Fischfauna dieser thermisch so interessanten chinesischen Küste noch viel zu wenig.

22. Die südjapanische Provinz reicht von Formosa bis etwas nördlich von Tokio. Wir kommen damit in jenes Gebiet des nordwestlichen Pazifik, das in hohem Maße dem entsprechenden Gebiet des nordwestlichen Atlantik analog ist. Japan liegt ziemlich genau in derselben Breite wie die Küste der Neu-England-Staaten. Wie wir in Amerika den nördlichen Zweig des atlantischen Äquatorialstroms, den Floridastrom, mit großer Stärke und Regelmäßigkeit an der nordamerikanischen Küste bis Kap Hatteras entlang nach Nordost ziehen sahen, so finden wir in Japan von Formosa bis Tokio den ebenso starken und regelmäßigen, nördlichen Zweig des pazifischen Äquatorialstroms, den Kuroshio, ebenfalls nach Nordosten gerichtet. Und so haben wir denn auch in Japan wieder eine Selachierfauna, die mit der der südlich angrenzenden Provinz, nämlich der malayischen, sehr nahe verwandt ist. Für die litoralen Formen liegt aber hier das Problem doch wesentlich schwieriger als bei Amerika. Während wir nämlich dort eine fortlaufende Küste von Florida bis Kap Hatteras hatten, ist Japan von der malayischen Provinz her auf jedem Wege nur durch einen Meeresübergang zu erreichen. Es ist also von vornherein zu erwarten, daß die südjapanische Provinz mit der malayischen keine so große Übereinstim-

¹⁾ So die ganze Familie Orectolobidae; ferner die Gattungen Triakis, Narce, Rhynchobatus, Rhina, Urogymnus u. v. a.

mung in der Küstenfauna zeigt, wie die Florida-Provinz mit der westindischen. Und das ist auch zweifellos der Fall: von einer so großen Anzahl identischer Arten, wie wir sie für dort fanden, kann hier gar nicht die Rede sein. Immerhin aber gibt es solche zwischen der malayischen und der süd-japanischen Provinz¹⁾. Und da die Meeresteile, die Japan vom Festland trennen, weniger als 200 m tief sind, so ist ein solches Kommunizieren einiger litoraler Arten ja auch nicht verwunderlich. Daneben aber treten sehr viele neue litorale Formen in Süd-japan auf. Überhaupt ist die Selachierfauna in dieser Provinz äußerst vielgestaltig. Doflein betont ja dasselbe auch für andere Tiergruppen und bespricht in seiner „Ostasienfahrt“ ausführlich die Ursachen dieser Erscheinung. Von den 86 Selachiergattungen, die wir kennen, finden sich in Japan 44, also mehr als die Hälfte und noch weit größer ist die Zahl der Arten (etwa 78), da sehr viele Gattungen in Japan durch mehrere Arten vertreten sind. Freilich sind die Selachier Japans auch ganz besonders gründlich bearbeitet worden: vor allem durch Jordan und Fowler (1903); und neuerdings hat Pietschmann (1908, „Japanische Plagiostomen“) noch einen äußerst gewissenhaften Beitrag dazu geliefert. Auch ich selbst hatte aus Japan ganz besonders viel Material zur Verfügung, da die überaus reichen Sammlungen Haberer und Doflein unter den Selachiern der Münchener Staatssammlung den bedeutendsten Teil ausmachen. Von großem Wert war es mir vor allem, daß ich dadurch die Möglichkeit hatte, japanische Exemplare mit solchen aus anderen Gebieten, besonders aus Europa, direkt zu vergleichen. Im Anschluß daran konnte ich, wie oben erwähnt, eine Reihe von Veränderungen in der Systematik der Arten durchführen. Besonders wichtig war mir die Beobachtung, daß diejenigen japanischen Formen, die ich als identisch mit außerjapanischen Arten (meist atlantischen und mediterranen) erkannte²⁾, die also eine weitere Verbreitung haben, als man bisher annahm, zumeist Tiefseebewohner oder gute Schwimmer sind, während diejenigen japanischen Formen, die ich als verschieden von außerjapanischen Arten erkannte, mit denen sie früher vielfach zusammengeworfen wurden³⁾, die ich also als endemische, japanische Arten nachwies, fast ausnahmslos benthonisch-litoral sind. Diese Erfahrung, für die ich dann auch in anderen Gebieten Analogien fand, war es, was mich zuerst veranlaßte, eine eingehende bionomische Betrachtung der einzelnen Selachierformen zur Grundlage meiner tiergeographischen Untersuchung zu machen, wie es im vorigen Kapitel geschehen ist.

23. Die nordjapanische Provinz. Wie im Nordwest-Atlantik der Floridastrom^m bei Kap Hatteras von der amerikanischen Küste ab- und nach Nordosten biegt, so wendet sich im Nordwest-Pazifik der Kuroshio nördlich von Tokio von der japanischen Küste ab, ebenfalls nach Nordost. Und wie wir in Amerika nördlich vom Kap Hatteras zunächst in ein Übergangsgebiet kamen, die Neu-England-Provinz, so ist auch Nordjapan, nördlich von Tokio, als ein solches thermisches Übergangsgebiet aufzufassen, wie schon auf der Karte aus dem nahen Zusammentreten der Isothermen (15° bis 5°) zu erkennen ist. Nach den gründlichen Untersuchungen Schotts (1891, Archiv der Seewarte, Hamburg) und Makaroffs soll

¹⁾ Z. B. *Chiloscyllium plagiosum*, *Scyliorhinus buergeri*, *Discobatus sinensis*, *Trygon zugei*.

²⁾ Z. B. *Mustelus manazo* = *M. mustelus*, *Squalus mitsukurii* = *S. blainvillii*, *Centrophorus eglantinus* = *C. calceus*, *Centroscyllium owstoni* = *C. coelolepis*.

³⁾ Z. B. *Cestracion japonicus*, *Squatina japonica*, *Narce japonica*, *Trygon akajei*.

der Ojashiwo, analog dem Labradorstrom, nicht bis Tokio südlich vordringen, wie man früher annahm, sondern in der Breite von Yesso nach Osten umkurven (im Winter; im Sommer soll er ganz fehlen. — Vgl. auch Krümmel 1911; Doflein 1906; ferner Atlas des Stillen Ozeans 1896, Hamburg). — Wegen des Verlaufs der Isothermen rechne ich übrigens das ganze Japanische Meer, das aber ichthyologisch sehr wenig bekannt ist, zu dieser Provinz.

Betrachten wir nun wieder die Verbreitungstabelle, so fällt die ganz enorme Abnahme der Artenzahl gegenüber Süd-japan in die Augen. Diese Abnahme ist sicher zum Teil daraus zu erklären, daß Nord-japan ichthyologisch weniger gut erforscht ist. Sehen wir uns aber die wenigen Arten, die für Nord-japan verzeichnet sind, näher an¹⁾, so finden wir gerade solche Formen, die auch in anderen Gegenden weiter gegen die Pole hin vordringen, und die auch ihrem bionomischen Charakter nach offenbar gegen Kälte widerstandsfähiger sind, und unter den pelagischen und abyssalen Formen auch schon ausgesprochen nordische Arten. Das gibt also auch in faunistischer Beziehung eine Analogie zur Neu-England-Provinz. Die Kenntnis der Fischfauna dieser und der folgenden Provinz verdanken wir übrigens hauptsächlich Schmidt (1904).

24. Die Ojashiwo-Provinz, von Yesso bis zur Westküste von Alaska, entspricht physikalisch wie faunistisch durchaus der Labrador- und der arktischen Provinz zusammengekommen; physikalisch: die ausschließlich kalten Strömungen, die Temperaturen um Null herum, Treibeis und Küstenvereisung; faunistisch: wenige Arten, und zwar nur abyssale und halbabyssale²⁾.

25. Die Australien-Provinz, die Küsten von Australien, Tasmanien und Neu-Guinea umfassend, scheint auf den ersten Blick thermisch recht heterogen zu sein. Hat doch auch Ortman Südaustralien und Tasmanien zur antarktischen, den Rest zur äquatorialen Zone gerechnet. Nun wird aber der größte Teil der südaustralischen Küste von einem Meeresstrom gespült, der eher als warm, denn als kalt zu bezeichnen ist. An der Westküste zieht ein Strom entlang, der zwar aus höheren Breiten herabkommt, der aber von Schott auf seiner Weltkarte der Strömungen als warmer Strom gezeichnet wird und von dem auch Krümmel sagt, daß er relativ recht warm und auch sehr schwach sei. So hätten wir also nur einen kalten Strom bei Australien, die antarktische Westwindtrift, die auch einen schwachen Zweig durch die Bassstraße senden soll. Doch scheint nach dem Verlauf der Isothermen auch dieser Strom keine bemerkenswerte thermische Wirkung zu haben. Im Einklang damit steht, daß ich auffallend oft für eine Spezies die Verbreitungsangabe fand: „Neu-Süd-Wales, Victoria und Tasmanien“, also gerade über jene vermeintliche Temperaturgrenze hinweg. Ich glaube daher berechtigt zu sein, ganz Australien und Tasmanien zu einer Provinz zusammenzufassen. Neu-Guinea aber nehme ich hinzu, weil des mit Nordaustralien durch einen ungeheuer breiten Flachwassersockel verbunden ist, der in der Torresstraße sogar weniger als 20 m tief ist.

Im ganzen scheint das Gebiet, entsprechend seiner äquatorialen Lage, ziemlich artenreich zu sein. Die auffallend geringe Verwandtschaft der australischen Küstenselachier

¹⁾ *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias*, *S. blainvillii* (gemein), mehrere Raia-Arten, *Myliobatis aquila*, *Mobula japonica*, *Chimaera monstrosa*.

²⁾ *Squalus acanthias*, *S. sucklii*, *S. blainvillii*, *Somniosus microcephalus*, 7 Raia-Arten.

mit den malayischen habe ich schon oben unter *Scyliorhinus* besprochen und auf den tiefen und alten Graben zwischen beiden Gebieten zurückgeführt.

26. Die Neu-Seeland-Provinz ist wieder ein Übergangsgebiet: im Norden wird sie von einem Ausläufer des warmen ostaustralischen Stroms, im Süden von der Westwindtrift bespült. Aber wir haben ja soeben gesehen, daß der Temperaturunterschied dieser beiden Ströme nicht sehr groß ist; und auch bei Neu-Seeland sehen wir die Isothermen nicht besonders nahe zusammentreten. Die Selachierfauna Neu-Seelands, obwohl nicht besonders gut bekannt, entspricht im wesentlichen diesen physischen Verhältnissen: sie ist einigermaßen mit der australischen verwandt, dabei aber viel ärmer an äquatorialen Formen (z. B. *Carcharias*-Arten). Zugleich kommt nun auch der insulare Charakter zum Ausdruck. Echt litorale Arten sind ziemlich selten, weil doch für sie der Übergang vom australischen Festland her mit ziemlichen Schwierigkeiten verbunden ist, obwohl der Ostaustralische Strom hierbei etwas zu Hilfe kommen dürfte. Die *Orectolobidae*, die an der australischen Küste noch sehr stark vertreten sind, fehlen hier völlig. Einige andere australische Arten sind zwar auch für Neu-Seeland angegeben worden¹⁾. Doch wird nach neueren Untersuchungen angenommen, daß es sich bei den drei ersten Arten um einen Irrtum handelt; und die vierte, *Scyliorhinus laticeps*, ist vielleicht gar nicht litoral, sondern abyssal. Es ist also sehr zweifelhaft, ob Australien und Neu-Seeland gemeinsame, benthonisch-litorale Arten haben. Wohl aber haben wir einige endemische, litorale Selachierarten bei Neu-Seeland (*Torpedo fairschildi*, *T. fusca*, *Narce aysoni*). Es scheint mir hier in der Tat ein schönes Beispiel für die Entstehung neuer Arten durch geographische Isolierung vorzuliegen, indem die wenigen Exemplare, die von Australien nach Neu-Seeland verschlagen wurden, infolge des breiten und tiefen Meeresarms nicht mehr die Möglichkeit hatten, sich mit den in Australien gebliebenen zu kreuzen und sich daher (aus inneren Gründen oder unter dem Einfluß der veränderten Lebensbedingungen) zu neuen Arten entwickeln konnten.

27. Die polynesische Provinz, ganz Polynesien mit Ausschluß von Hawaii umfassend, wird von den beiden ostwestlich ziehenden Äquatorialströmen und dem zwischen beiden westöstlich zurückströmenden Äquatorial-Gegenstrom beherrscht. Es liegt also, da die Ströme in gleichen Breiten bleiben, keine Ursache für scharfe Temperaturgegensätze vor, und, wie die Isothermen zeigen, treten solche auch nicht auf. Die charakteristischen physischen Momente sind hauptsächlich topographischer Natur: die zahllosen kleinen Inseln mit ihren kurzen und weit voneinander getrennten Küstenlinien bringen Verhältnisse mit sich, wie sie sich in so ausgesprochener Form nirgends auf der Erde wiederfinden.

In der Fauna (s. Günther 1910: „Fische der Südsee“) kommt der insulare Charakter sehr schön zum Ausdruck. Gegenüber der ziemlich großen Zahl pelagischer Formen (*Ginglymostoma*, *Sphyrna*, *Aëtobatus*, 6 *Carcharias*-Arten) ist die Anzahl litoraler Arten verhältnismäßig klein (*Chiloscyllium ocellatum*, *Rhinobatus armatus*, *Taeniura lymma*, *Trygon kuhlii*). Und unter letzteren findet sich keine einzige, die den Südseeinseln eigentümlich wäre; immer sind es solche, die auch in der australischen oder malayischen Provinz vorkommen, oft sogar eine recht weite Verbreitung haben. Auch hören die litoralen

¹⁾ *Cestracion philippi*, *Rhinobatus banksii*, *Trygonorhina fasciata*, *Scyliorhinus laticeps*.

Formen immer mehr auf, je weiter wir von Westen nach Osten in den freien Ozean vorrücken.

28. Die Hawaii-Provinz, nur die Sandwichinseln umfassend, trägt den insularen Charakter in der ausgeprägtesten Form. Da sie von den übrigen Südseeinseln und von den Kontinenten sehr isoliert liegt, so habe ich für diese Inselgruppe eine besondere Provinz gebildet, um die tiergeographischen Wirkungen der extrem insularen Lage bequem untersuchen zu können.

Die Verbreitungstabelle zeigt denn auch, wie das typische Bild für insulare Gebiete, das wir bei der vorigen Provinz abgeleitet haben, bei Hawaii noch viel klarer hervortritt. Es sind für Hawaii zwar ziemlich viele pelagische und abyssale Formen bekannt, dagegen auch nicht eine einzige, streng litorale Art (denn *Scyliorhinus spongiceps* (Gilb.) ist abyssal). Und auch von halblitoralen Formen ist für Hawaii nur ein einziges Exemplar bekannt, nämlich von *Galeus galeus* (L.), das bei der Lebensweise der Gattung *Galeus* leicht verschlagen sein kann.

Das Bild für die topographischen Bedingungen für die Verbreitung litoraler Arten, das ich unter *Scyliorhinus* rein theoretisch entwickelt habe, wird durch einen Vergleich der insularen Provinzen Neu-Seeland, Polynesien und Hawaii noch deutlicher. Soll ein Inselgebiet litorale Arten haben können, so muß eine der beiden Bedingungen gegeben sein: entweder muß das Inselgebiet groß genug sein, um eine ganze Spezies allein zu beherbergen, wie z. B. Neu-Seeland; oder es muß nahe genug an einer Festlandsküste gelegen sein, damit noch ein regelmäßiger Individuenaustausch mit den Küstenspezies des Kontinents stattfinden kann, wie bei den westlichen Südseeinseln. Im ersteren Fall finden wir auf der Inselgruppe endemische Arten, im anderen Fall dieselben Arten wie am Festland. Bei Hawaii ist keine der beiden Bedingungen erfüllt: und darum finden wir dort auch keine litoralen Arten.

29. Die kalifornische Provinz, von der Halbinsel Alaska bis zum Kap S. Lukas, führt uns auf die pazifische Ostküste. Trotz der gewaltigen Ausdehnung dieses Gebiets ist eine weitere Einteilung nicht möglich wegen der gleichmäßigen thermischen Bedingungen. Das liegt auch hier wieder an der Spaltung eines Meeresstroms. Die Kuroshiwotrift, die östliche Fortsetzung des Kuroshiwostroms, teilt sich beim Auftreffen auf den amerikanischen Kontinent in einen nördlichen Ast, der den Golf von Alaska umströmt, und einen südlichen, den Kalifornienstrom, der an der kalifornischen Küste südwärts bis Kap S. Lukas zieht. Und auch hier sehen wir wieder zugleich mit dem Meeresstrom die Isothermen auseinander-treten. Der Strom erhöht seine ausgleichende Wärmewirkung noch weiter dadurch, daß er im Süden, der ja an sich wärmer ist, kalte Auftriebwasser hervorruft, etwa bis herab zum Kap S. Lukas, das also in jeder Hinsicht als die gegebene Südgrenze erscheint. — Eine gewisse Analogie besteht zwischen der kalifornischen Provinz einerseits und andererseits der norwegischen und westeuropäischen Provinz zusammengenommen. Zwar bedingt der andere Verlauf der Küste andere Strömungsverhältnisse und damit auch etwas andere thermische Verhältnisse. So bringt das kalifornische Auftriebwasser in nächster Nähe des warmen Golfs von Kalifornien einen so scharfen Temperaturunterschied gegenüber der nächsten Provinz mit sich, wie wir ihn an der Südgrenze der westeuropäischen Provinz nicht kennen. Gemeinsam ist beiden Gebieten jedoch der äußerst langsame Übergang (innerhalb der Provinzen) von arktischen zu subtropischen Verhältnissen.

Die Fische dieser und der nächsten Provinz kennen wir wieder aus dem schon erwähnten Werk Jordan und Evermanns (1896) recht gut. Wir erhalten auch hier wieder das Bild eines ganz allmählichen Übergangs einer arktischen Fauna in eine subtropische und damit zugleich eines ständigen Anwachsens der Artenzahl von Norden nach Süden, ganz ähnlich, wie wir es in Europa fanden. Irgend eine scharfe Grenze innerhalb des Gebiets läßt sich auch in tiergeographischer Beziehung nicht finden. Entsprechend jedoch der ebenerwähnten, ziemlich scharfen thermischen Sonderung dieser Provinz von der folgenden sind auch die Faunen der beiden Gebiete weit weniger nahe miteinander verwandt als z. B. die Westeuropas mit der des Mittelmeeres: identische Arten an der kalifornischen und mexikanischen Küste werden wenige erwähnt¹⁾, obwohl doch die Fischfaunen beider Gebiete von denselben Autoren, Jordan und Evermann, bearbeitet worden sind.

30. Die Panama-Provinz, von Kap S. Lukas bis Punta Pariña, hat jahreszeitlich wechselnde, warme Ströme und daher gleichmäßige, hohe Temperaturen. Die Fauna ist im wesentlichen die typische äquatoriale (neun *Carcharias*-Arten!). — Für andere Tiergruppen wurde schon von verschiedenen Autoren die auffällige Verwandtschaft zwischen den Faunen der Ost- und Westküste Mittelamerikas hervorgehoben. Ortman erklärt diese Erscheinung wohl mit Recht dadurch, daß die Landenge von Panama erst seit dem Miocän aus dem Meere emporgetaucht ist, daß also bis in eine ziemlich junge geologische Vergangenheit eine offene Wasserverbindung zwischen dem Karibischen Meer und dem Golf von Panama bestand. Um auf die Selachier zu kommen, so sind deren Gattungen zumeist soweit verbreitet, daß sich die tiergeographische Wirkung jener Erscheinung nur sehr selten noch mit einiger Sicherheit erkennen läßt. Das beste Beispiel scheint mir noch *Urolophus* MH., der im Pazifik an verschiedenen Küsten vorkommt (s. Fig. 7, Anhang 3), bei weitem am häufigsten aber in der Panama-Provinz; im übrigen weder im westlichen Indik noch im Atlantik — außer in Westindien, also gerade der Provinz, die im Tertiär mit der Panama-Provinz direkt verbunden war. Da die Gattung in einem Maße wie wenige andere an den Boden der Küste gebunden und gegen Kälte offenbar sehr empfindlich ist, so daß weite Wanderungen ausgeschlossen sein dürften, so scheint mir in diesem Fall in der Tat die Ortman'sche Erklärung die natürlichste. Ferner stellen ein interessantes Beispiel für die nahe Verwandtschaft der Bewohner der beiden amerikanischen Küsten die Arten *Torpedo occidentalis* und *T. californica* dar. Die erste kommt von Kuba bis Kap Cod, die andere an der kalifornischen Küste vor. Und beide sind sich so ähnlich, daß Jordan und Evermann, die sonst sehr zur Artspaltung neigen, die Frage offen lassen, ob sie vielleicht identisch sind. Wobei ich bemerke, daß auch die Gattung *Torpedo* ausgesprochen benthonisch-litoral und sehr stenotherm ist. Dagegen kann ich keinen einzigen Fall von wirklich identischen, benthonisch-litoralen Selachier-Arten der amerikanischen Ost- und Westseite finden. Das ist wieder einmal (ähnlich wie bei Asien—Australien und Australien—Neuseeland) ein Beispiel dafür, daß wir zumeist auf den beiden Seiten einer geographischen Schranke, wenn sie lang genug besteht und wirklich sehr schwer von den betreffenden Selachiern zu überwinden ist, keine identischen Arten finden; eine Tatsache, auf die ich am Schluß dieser Arbeit noch einmal zurückkommen werde.

¹⁾ *Rhinodon typicus*, *Sphyrna zygaena*, *Urolophus halleri*, *U. goodei*, *Myliobatis californicus*.
Abh. d. II. Kl. d. K. Ak. d. Wiss. IV. Suppl.-Bd. 3. Abh.

31. Die Peru-Provinz, von Punta Pariña bis Kap Horn, weist recht eigentümliche thermische Verhältnisse auf. Ausschlaggebend ist auch hier wieder der Meeresstrom, der kalte Perustrom. Nirgends auf der Erde dringt ein polarer Strom so weit gegen den Äquator vor und nirgends sehen wir dementsprechend die 20°-Isotherme so weit äquatorial ausgebuchtet wie beim Kap Pariña. Dazu treten auch hier wieder kalte Auftriebwasser, deren Wirkung wieder in dem Auftreten einer Küstenisotherme von 15° zum Ausdruck kommt, ganz ähnlich wie an der afrikanischen Küste, nur eben hier in viel niederen Breiten. Wenn wir also im ganzen die Provinz als eine relativ kalte zu charakterisieren haben, so dürfen wir sie trotzdem nicht mit anderen kalten Provinzen, wie etwa der Labrador-Provinz, auf eine Stufe stellen. Das weite Vordringen des Perustroms zum Äquator hin ist doch immerhin von einer bedeutenden Erwärmung begleitet. Während die Maximaltemperatur beim Labradorstrom (immer im kältesten Monat!) 0° beträgt, ist sie beim Perustrom 20°. Dieser Unterschied ist bei den tiergeographischen Betrachtungen wohl im Auge zu behalten. Viel größer ist die thermische Ähnlichkeit mit der kalifornischen Provinz, wiewohl bei der Peru-Provinz die Kontraste an der Grenze schärfer sein dürften. Alles in allem aber ist auch die Peru-Provinz als ein Übergangsgebiet zu betrachten.

Die Fischfauna der Provinz ist nicht besonders gut bekannt. Trotzdem tritt die Analogie mit der kalifornischen Provinz deutlich zutage. Eine Menge von tropischen Gattungen, die die ausgesprochen kalten Gebiete, wie die Labrador- und die Ojashiwo-Provinz, streng meiden, ja zum großen Teil sogar in den schroffen Übergangsgebieten, wie der Neu-England- und der nordjapanischen Provinz, fehlen, breiten sich doch symmetrisch bis zur kalifornischen und Peru-Provinz aus¹⁾. Einmal dürften es hier die langsameren Übergänge der Temperaturen sein, die ihnen ein Eindringen bis in die Kaltstromgebiete ermöglichen, dann aber auch die nicht sehr niedrigen Temperaturen selbst, wie eine Betrachtung der Isothermen lehrt. Der einzige physische Unterschied der Peru-Provinz gegenüber der kalifornischen, den ich eben erwähnte, nämlich die schärfere Äquatorialgrenze, tritt nun auch wieder tiergeographisch hervor. Fanden wir zwischen der kalifornischen und der Panama-Provinz einige wenige identische litorale Arten, so kennen wir zwischen dieser und der Peru-Provinz nicht eine einzige. Auch wird von Starks (1906, P. N. S. Nat. Mus. 30), der die Grenzgebiete vergleichend ichthyologisch untersucht hat, die Schärfe der Grenze ausdrücklich hervorgehoben.

32. Die Falkland-Provinz, vom Kap Horn bis zur La Plata-Mündung, wird beherrscht vom kalten Falklandstrom, der, wie ich schon früher erwähnt habe, bei der La Plata-Mündung allmählich nach Osten umbiegt. Doch ist, den Isothermen nach, eine scharfe Temperaturgrenze hier nicht vorhanden. Die Temperaturen sind in der Provinz gleichmäßig niedrig. Die Fischfauna Patagoniens ist sehr wenig bekannt. Etwas mehr wissen wir durch einige Expeditionen aus dem Magellangebiet (in der Tabelle als 31/32 bezeichnet)²⁾. Der schon ziemlich polare Charakter des Gebiets kommt darin zum Ausdruck, daß einwandfreie litorale Arten völlig fehlen, denn die zwei dort vorkommenden Seyliorhinus-Arten dürften wohl wieder halbabyssal sein.

¹⁾ Rhinodon, Carcharias, Sphyrna, Torpedo, Rhinobatus, Urolophus, Myliobatis.

²⁾ Seyliorhinus bivius, S. chilensis, Centroscyllium fabricii, Spinax paessleri, Psammobatis rudis und vier Raia-Arten.

33. Die antarktische Provinz schließlich, die Küste des antarktischen Festlandes umfassend, liegt ganz innerhalb der kalten Westwindtrift und der Treibeisgrenze. Dieses freilich überhaupt noch wenig erforschte Gebiet ist sicher sehr arm an Selachiern. Herr Professor v. Drygalski sagte mir, daß von der von ihm geleiteten Deutschen Südpolarexpedition bestimmt Selachier gefangen worden wären, wenn sie in dem Expeditionsgebiet auch nur einigermaßen häufig vorkämen. Von der antarktischen Küste selbst kennen wir überhaupt keine Selachier, und auch aus dem gesamten Südlichen Eismeer nur drei Arten. Es ist wohl kein Zufall, daß alle diese Arten Echte Rochen sind, d. h. derselben Gattung *Raia* angehören, die auch in arktischen Gegenden die häufigste Selachierform darstellt. Es sind dies nämlich zwei Arten (Spez. 404 und 407) von den Kerguelen und eine Art, *Raia arctowskyi* Dollo (Spez. 410), die von der „Belgica“ 1898 in 400–569 m Tiefe an drei verschiedenen Punkten etwa 70° 85° W. L. und 70° S. B., also südwestlich von Grahamland gefangen wurden. Wir sehen wiederum den inneren Zusammenhang zwischen polaren und abyssalen Formen.

Anhang: Der Süßwasserbezirk. Sowohl Haie wie Rochen kommen auch im Süßwasser vor. Ich zähle nicht weniger als 22 Arten, für die Süßwasserfundorte angegeben werden. Gegenüber der Anzahl der Selachierarten überhaupt ist freilich diese Zahl recht klein. Das eigentliche Element der Selachier ist und bleibt natürlich das Meer. Das kommt auch darin zum Ausdruck, daß die weitaus meisten jener Süßwasserarten zugleich auch im benachbarten Gebiet des Meeres vorkommen. Um nun dem tiergeographischen Problem der Süßwasserselachier näher zu treten, müssen wir wieder von jenen beiden Gesichtspunkten ausgehen, dem physisch-geographischen und dem systematisch-bionomischen. Es sind also hier zwei Fragen zu beantworten: 1. welche süßen Gewässer werden von Selachiern bewohnt und was für eine physikalische Beschaffenheit haben sie? 2. welche Selachierformen bewohnen süße Gewässer, und was für einen bionomischen Charakter haben sie?

Betrachten wir zunächst die Gegenden, in denen Süßwasserselachier vorkommen (Fig. 8, Anhang 3). Weitaus die meisten Arten beherbergen die gewaltigen südamerikanischen Stromsysteme, die sich in den Atlantischen Ozean und in das Karibische Meer ergießen, vom La Plata bis zum Rio Magdalena. Es sind zusammen zwölf Arten (Spez. 101, 192, 291, 402, 403, 462, 463, 464, 465, 476, 492, 516). Der Nicaraguasee mit seinem Ausfluß, dem Rio S. Juan, hat eine Art (Spez. 142), ebenso die Gewässer Floridas (Spez. 489) sowie der untere Mississippi (Spez. 291). In Afrika hat der Senegal drei Arten (Spez. 286, 289, 484), der Sambesi eine Art (Spez. 286). Der Tigris wird von einer Art (Spez. 113), die indischen Flüsse werden von fünf Süßwasserselachiern bewohnt (Spez. 102, 113, 286, 288, 300), der Burdekinfluß in Queensland hat eine Art (Spez. 467) und schließlich die süßen Gewässer von Viti Levu, einer Fidschi-Insel, ebenfalls eine Art (Spez. 113). — In dieser Zusammenstellung fällt vor allem das völlige Fehlen von Süßwasserselachiern in den höheren Breiten auf. Keine Art geht über den 35. Grad nördlicher oder südlicher Breite hinaus, nur wenige über den 30. Grad; aus Europa, aus den großen Stromsystemen Nordasiens kennen wir keine einzige. Man wird das einmal darauf zurückführen können, daß überhaupt die höheren Breiten ärmer an Selachiern sind; vor allem aber wohl darauf, daß auf den außertropischen Kontinenten, also auch in den süßen

Gewässern dieser Gegenden Temperaturschwankungen vorkommen, wie sie die ursprünglich ausgesprochen marinen Selachier vom Meere her nicht gewöhnt sind. Das bestätigt auch eine Karte der Isoamplituden, der Linien gleicher mittlerer jährlicher Wärmeschwankung (z. B. Andrees Handatlas, 1899 p. 8); die von den Süßwasserselachiern am meisten bevorzugten Gebiete haben meist nur bis 5° , selten bis 10° jährliche Wärmeschwankung, sehr selten darüber.

Ich komme jetzt zur bionomischen Natur der Süßwasserselachier. Im Süßwasser kommen folgende Gattungen vor: *Carcharias* (vier Arten), *Sphyrna* (eine Art), *Pristis* (vier Arten), *Rhinobatus* (eine Art), *Raia* (zwei Arten), *Taeniura* (fünf Arten), *Trygon* (vier Arten), *Ellipesus* (eine Art). Die eulitoralen Formen sind also nicht, wie man zunächst erwarten sollte, weit vorherrschend, sondern machen nur die Hälfte aus. Besonders die hemilitoralen (*Pristis*) und hemipelagischen (*Carcharias*, *Sphyrna*) treten stark hervor. Es ist das eben auf die auch sonst zutage tretende große Anpassungsfähigkeit dieser Formen zurückzuführen. Bezeichnend ist es auch, daß unter den hemilitoralen und hemipelagischen Arten des Süßwassers nur eine einzige (*Carcharias nicaraguensis* aus dem Nicaraguasee und dessen Ausfluß, dem S. Juan) auf das Süßwasser beschränkt ist, unter den eulitoralen dagegen sechs Arten; sie sind eben als benthonische Tiere in höherem Maße an den Wohnort, den sie einmal eingenommen haben, gebunden. Auch glaube ich, daß die eulitoralen Süßwasserselachier je nach der physischen Natur der Gewässer, die sie bewohnen, stark variieren, daß sie geographische Unterarten und Standortvarietäten bilden. Bei *Trygon* wenigstens konnte ich nachweisen, daß eine Reihe von Formen aus den Flüssen Südamerikas, die als verschiedene Arten beschrieben worden waren, durch Übergänge verbunden sind. Wie weit nun diese Variationen geographisch bedingt, also als Unterarten aufzufassen sind, das zu ermitteln war leider unser Material zu klein. Bei mehreren *Taeniura*-Arten aber, die für verschiedene benachbarte südamerikanische Flußläufe beschrieben und die sich offenbar alle sehr ähnlich sind, glaube ich, daß es sich in der Tat um geographische Unterarten handelt. Im System habe ich jedoch diese Vermutungen, soweit sie nicht direkt auf Untersuchungen am Material selbst gestützt sind, einstweilen nicht zum Ausdruck gebracht.

IV. Kapitel. Zusammenfassung der tiergeographischen Ergebnisse und Ableitung allgemeiner phylogenetischer Gesetze.

Bei der zusammenfassenden Darstellung der allgemeinen Ergebnisse dieser Arbeit will ich mich zunächst auf folgendes Schema stützen, wobei ich die Arten, die im Süßwasser leben, hier außer acht lassen werde.

Schema für die Bionomie der Selachier.

Lebensbezirke	Litoral	Pelagial	Abyssal	Außerdem in jedem der 3 Lebensbezirke
Geophysik:				
Substrat	vorhanden	fehlt	vorhanden	} verschieden
Licht	vorhanden	vorhanden	fehlt	
Thermische Unterschiede	groß (Strömungen, Auftriebwasser, Landnähe!)	geringer (Strömungen!)	sehr gering	
Ethologie:				
Lebensweise	(charakteristisch) benthonisch	(charakteristisch) holoplanktonisch	(charakteristisch) benthonisch bis holoplanktonisch	nektonisch bzw. nektoplanktonisch
Morphologie:				
Anpassungstypen (Körpergestalt)	1. macruriform (Cestracion) 2. anguilliform (Scyliorhinus) 3. depressiform (Squatina, Torpedo, Trygon)	1. cetoform (Cetorhinus) 2. aviform (Mobula)	1. macruriform (Chimaera) 2. anguilliform (Chlamydoselachus) 3. depressiform (Raia)	fusiform (litoral: Galeus; pelagisch: Carcharias; abyssal: Squalus)
Körpergröße	gering	bedeutend	meist gering	verschieden
Auge	mittel	klein	groß (oft Leuchtorgane)	mittel
Oberfläche	meist rauh (oft Stacheln, Dornen)	glatt	meist rauh	glatt
Färbung	mannigfaltig gezeichnet und gefärbt	oben einfarbig hellgrau, unten einfarbig weißlich	meist einfarbig braun bis schwarz	oben einfarbig hellgrau, unten einfarbig weißlich
Chorologie:				
Artgebiete	klein	groß	groß	groß
Artenzahl	groß	gering	gering	gering?
Variabilität der Arten	mäßig	gering?	sehr groß	groß
Geographische Begrenzung	sehr scharf	wenig scharf	sehr unscharf	unscharf

Was die Ethologie der Selachier betrifft, so kann man sowohl in der Ernährung wie in der Fortpflanzung als auch in der Lokomotion Unterschiede nach den Lebensbezirken finden. Weitaus am wichtigsten für alle anderen Gesichtspunkte ist die Lokomotion. Die nektonischen bzw. nektoplanktonischen Formen, d. h. die guten Schwimmer, finden sich mit ganz ähnlichen ethologischen und morphologischen Eigenschaften in allen drei Lebensbezirken (litoral: Galeus, pelagisch: Carcharias, abyssal: Squalus, der sicher zeitweise, in einer Art wohl sogar dauernd in der Tiefsee lebt). Holoplanktonische Formen, die also imstande sind, längere Zeit mit geringer Eigenbewegung frei im Wasser zu schweben, kommen wahrscheinlich gar nicht so selten in den intermediären Schichten der Tiefsee vor. Besonders charakteristisch aber sind sie für das Pelagial, die Hochsee, wo sie sich gern von den Meeresströmungen treiben lassen. Im Küstenbezirk, wo sie bei ihrer Schwerfälligkeit von der Brandung zerschellt würden, können sie nicht leben. Benthonische Formen schließlich, d. h. solche, die sich ohne die Stütze eines festen Substrats nicht fortbewegen können, finden sich unter den Selachiern nur im Litoral und im Abyssal (da man auf Sargassokraut, Eisbergen etc. keine Selachier gefunden hat). Während nun die benthonischen und holoplanktonischen Formen wegen ihrer langsamen Fortbewegung von den physikalischen Bedingungen ihrer Umgebung sehr abhängig und daher für den jeweiligen Lebensbezirk besonders charakteristisch sind, lassen sich die freizügigen nektonischen und nektoplanktonischen Formen für allgemeine tiergeographische Betrachtungen weniger gut verwenden.

Die Ernährungsweise der Selachier steht insofern in innerem Zusammenhang mit ihrer Lokomotionsweise, als im allgemeinen die Nahrungstiere eines Selachiers dieselbe Fortbewegungsweise haben wie der betreffende Selachier selbst. Die schwerfälligen benthonischen Formen mit ihren mittelgroßen, oft pflasterförmigen Zähnen fressen auch meist nur benthonische Tiere, oft solche mit sehr harten Schalen. Die gewaltigen, plumpen, holoplanktonisch lebenden Selachier sind vielfach durch Verkümmern der Zähne, Erweiterung des Mauls und Ausbildung von Reusenapparaten, ganz ähnlich wie die Wale, in hohem Maße an die wahllose Aufnahme des Meeresplanktons angepaßt. Die nektonischen und nektoplanktonischen Selachier dagegen können bei ihrer großen Gewandtheit und Kraft und mit ihren fürchterlichen Zähnen auch andere kräftige und schnellschwimmende Tiere bewältigen, die zum Teil fast so groß sind wie sie selbst.

In Bezug auf die Fortpflanzungsweise der Selachier fanden wir, daß die vivipare Fortpflanzung bei weitem überwiegt. Die nektonischen und planktonischen Formen pflanzen sich, entsprechend ihrer freischwimmenden Lebensweise, ausschließlich lebendiggebärend fort. Den benthonischen Formen, die auf einem Substrat leben, steht die Möglichkeit, Eier zu legen, offen. Und es geschieht dies auch in einer Reihe von Selachiergruppen. Im ganzen aber dürfte selbst bei den benthonischen Selachiern die vivipare Fortpflanzung überwiegen.

Ich komme nun zur Morphologie der Selachier (s. Schema S. 85), soweit sie mit deren Ethologie einerseits und mit ihrer Chorologie andererseits in innerer Beziehung steht. Wie ich oben erwähnte, hat Abel für die einzelnen ethologischen Gruppen (Benthos etc.) eine Reihe von „Anpassungstypen“ aufgestellt; das sind also typische Körperformen, die bei Tieren mit einer bestimmten Lebensweise besonders häufig vorkommen und daher als Anpassungen an diese Lebensweise aufgefaßt werden können. Ich habe in dieser Arbeit den Anpassungs-

typen Abels noch zwei neue für die Selachier hinzugefügt, den „cetoformen“ und den „aviformen“. Es ist nun wichtig, daß z. B. die benthonischen Formen im Litoral und im Abyssal genau dieselben Anpassungstypen aufweisen, daß ferner die nektonischen bzw. nektoplanktonischen Formen in allen drei Lebensbezirken immer nach dem nämlichen Anpassungstyp, dem fusiformen, gebaut sind, während andererseits im Litoral die benthonischen und die nektonischen oder im Pelagial die holoplanktonischen und die nektoplanktonischen Formen in gänzlich verschiedenen Typen auftreten. Mit anderen Worten: die Körpergestalt ist abhängig von der Lebensweise, nicht vom Lebensbezirk. Beim Benthos findet sich: 1. der macruriforme Anpassungstyp (Cestracion; Chimaera?) mit dickem Kopf und gleichmäßig nach hinten sich verjüngendem Rumpf, der oft in einen langen Schwanzfaden übergeht; 2. der anguilliforme (Scyliorhinus; Chlamydoselachus?) mit schlangenartiger bis bandförmiger Gestalt und kurzen Flossen; 3. der depressiforme (Squatina, Torpedo, Trygon; Raia) mit dorsiventral abgeplatteter Gestalt, wohl die vollkommenste Anpassung an das Bodenleben. Beim Holoplankton haben wir: 1. den cetoformen Anpassungstyp (Cetorhinus) mit walartig plumpem Rumpf und auffallend stumpfer Schnauze; und 2. den aviformen (Mobula), der wie der depressiforme ebenfalls eine dorsiventral abgeplattete Körperscheibe, außerdem aber zum Schweben seitlich weit ausgezogene Brustflossen aufweist. Daneben kommt sicher der macruriforme Typ, der ja dem cetoformen sehr ähnlich ist, auch beim Holoplankton, zumal in den tieferen Schichten, vor. Die nektonischen und nektoplanktonischen Selachier endlich treten nur in einem einzigen Anpassungstyp auf, dem fusiformen (Galeus; Carcharias; Squalus) mit der spindelförmigen Gestalt, die ja überhaupt für jede schnelle Fortbewegung die geeignetste ist.

Während somit die Körpergestalt lediglich von der Lebensweise abhängt, scheint die Körpergröße in unserer Tiergruppe hauptsächlich durch die Natur des Lebensbezirks bedingt zu sein, den das betreffende Tier bewohnt. Im Küstenbezirk, der ja schon an sich nur einen relativ schmalen Streifen darstellt, außerdem aber wegen seiner rasch wechselnden physikalischen Bedingungen den einzelnen Arten noch ganz besonders kleine Lebensgebiete darbietet, haben wir ausschließlich kleinere Formen von wenigen Dezimetern bis etwa 3 m Körperlänge. Dagegen werden auf der Hochsee mit ihrer gewaltigen horizontalen Ausdehnung und ihren gleichmäßigeren physikalischen Bedingungen jene ungeheuren Haie und Rochen von 3 bis über 15 m Länge gefunden. Es scheint also in der Tat die Körpergröße einer Spezies in einem direkten mathematischen Verhältnis zur Größe des von ihr bewohnten Gebiets zu stehen. Da hingegen in der Tiefsee hauptsächlich kleinere Formen vorkommen (Ausnahmen wie *Scapanorhynchus* sind verschwindend), obwohl doch das Abyssal eine ebenso große horizontale Ausdehnung hat wie das Pelagial und sogar noch geringere physikalische Unterschiede, so scheinen doch auch noch andere Momente für die Körpergröße der Tiere bestimmend zu sein; vielleicht die Nahrungsmenge, die ja in der Tiefsee sehr gering ist.

Die Augengröße scheint einerseits ethologisch, andererseits auch chorologisch bedingt. Daß holoplanktonisch-pelagische Formen wie der Riesenhai, *Cetorhinus*, ganz winzig kleine Augen haben, hängt wohl mit der planktonischen Nahrung dieser Tiere zusammen, die überall reichlich vorhanden ist und ganz wahllos aufgenommen wird, also eine besondere Schärfung der Sinne überflüssig macht. Dagegen darf man nicht umgekehrt aus einer besonders starken Entwicklung der Augen auf eine extrem räuberische Lebensweise des

betreffenden Tieres schließen. Denn die gefährlichsten Räuber, wie die Menschenhaie (Carcharias), haben nur mittelgroße Augen, während Formen, die durch ihre monströs großen Augen sofort auffallen, wie Chimaera, meist träge, bodenweidende Tiere sind. Bei diesen Formen ist vielmehr, wie wohl allgemein anerkannt wird, die bedeutende Größe der Augen mit der geringen Lichtmenge der tiefen Meeresschichten in Zusammenhang zu bringen, denen diese Tiere ausnahmslos angehören. Formen mit rückgebildeten Augen, wie sie sonst bei den Tiefseefischen vielfach vorkommen, kennt man unter den Selachiern gar nicht. Dagegen treten ab und zu, wenn auch nicht in besonders guter Ausbildung, Leuchtorgane auf.

Die Körperoberfläche der Selachier und deren Färbung ist am besten zu verstehen als Anpassung an die allernächste Umgebung, in der die Tiere leben. Wir müssen hier vor allem zwischen benthonischen und nichtbenthonischen Formen unterscheiden: die benthonischen sind an die Farbe und Struktur des Substrats angepaßt, auf dem sie leben¹⁾, die nichtbenthonischen dagegen an das Aussehen des freien Wassers. Da dieses freie Wasser überall ungefähr gleich aussieht, so sind auch die nichtbenthonischen Tiere, wozu also die nektonischen und die planktonischen gehören, alle ziemlich gleichartig gefärbt, nämlich auf der Oberseite einfarbig hellgrau (auch hellblau oder hellbraun), auf der Unterseite weißlich (wegen der ausgleichenden Wirkung des Schattens, ganz analog der Färbung bei den Landtieren). Ferner ist bei den nichtbenthonischen Selachiern die Oberfläche meist sehr glatt, was zumal für die nektonischen und nektoplanktonischen Formen auch noch den Vorteil mit sich bringt, daß beim Schwimmen die Reibung am Wasser dadurch vermindert wird. Die benthonischen Formen dagegen leben auf einem Substrat, das je nach Fazies und Beleuchtungsverhältnissen die allergrößten Unterschiede im Aussehen aufweist. Daher finden wir beim Benthos neben wenigen Formen mit glatter sehr häufig solche mit sehr rauher Oberfläche, neben einfarbigen zumeist bunte, mannigfaltig gezeichnete (Punkte, Ringe, Streifen). Diese Verschiedenartigkeit gilt allerdings hauptsächlich für die litoralen Formen; die abyssalen sehen meist einfarbig dunkelbraun bis schwarz aus. Doch kommen seltsamerweise auch hier mitunter bunt gefärbte und besonders silbern glänzende vor²⁾ (Chimaera). Äußerst häufig sind schließlich bei den benthonischen Selachiern allerlei besonders vergrößerte Hautverknöcherungen in Form von Dornen und Stacheln auf Rücken und Schwanz. Es ist einleuchtend, daß solche Verteidigungswaffen für die meist stillliegenden benthonischen Tiere von großem Wert sind, während sie bei den freischwimmenden eher hemmend wirken würden.

In der Chorologie³⁾ ist zunächst die Abhängigkeit der Größe der Artgebiete von der Natur des Lebensbezirks leicht zu verstehen. Unter den drei Lebensbezirken ist zweifellos der litorale der physisch mannigfaltigste: das Vorhandensein eines Substrats bringt hier Faziesunterschiede mit sich, das Vorhandensein von Licht und die Nähe des

¹⁾ Herr Professor Doflein hält es sogar für nicht ausgeschlossen, daß bei einigen Rochen Veränderlichkeit der Farbe in Anpassung an die Färbung des Untergrunds vorkommt.

²⁾ Letztere sind nach Doflein für die intermediären Schichten besonders charakteristisch.

³⁾ Unsere moderne Auffassung chorologischer Tatsachen, wie sie auch meinen vorliegenden Untersuchungen zu Grunde liegt, verdanken wir in erster Linie den Tiergeographen Döderlein (1902), Ortman (1896), Doflein (1904 und 1906), Chun (1900) und Brauer (1906). Auch Jordan (1905) hat neue Gedanken über diese Fragen veröffentlicht.

festen Landes bedeutende thermische Unterschiede. Meeresströmungen, Auftriebwasser, Gezeitenströmungen, Brandung, die wechselvollsten Küstengestalten: alles wirkt zusammen, um im Küstenbezirk eine ungeheure Menge von verschiedenen Lebensbedingungen zu bieten, die einander geographisch in rascher Folge ablösen. Da aber eine jede Spezies eine Anpassungsform an eine bestimmte Kombination von physischen Bedingungen darstellt, so müssen mit den physischen Verhältnissen auch die Tierarten im Küstenbezirk geographisch rasch wechseln, d. h. die einzelnen Artgebiete werden klein sein. In der Tat konnte ich im Abschnitt über die Küstenselachier ausführlich nachweisen, daß in den echtlitoralen Gruppen die Verbreitungsgebiete der einzelnen Arten fast ausnahmslos relativ klein sind (z. B. Westindien oder Südjapan etc.). Dadurch unterscheiden sich die benthonischen Selachier recht auffällig von sehr vielen anderen bodenbewohnenden Meerestieren (Crustaceen, Echinodermen u. a.), bei denen infolge der Verbreitung durch Larvenformen die Gebiete der einzelnen Arten oft sehr groß sind. In der Tatsache, daß bei den Selachiern absolut keine Larven vorkommen, ist daher wohl eine Hauptursache dafür zu sehen, daß die geographische Verbreitung, zumal der litoralen Selachier, einer kausalen Erklärung verhältnismäßig so leicht zugänglich ist. — Schwieriger ist es im Pelagial. Hier fehlt zunächst das Substrat und damit die Faziesunterschiede. Sonnenlicht ist zwar in diesem Bezirk ebenfalls vorhanden und bewirkt klimatische Unterschiede, die ferner noch durch die, indirekt ebenfalls durch die Sonnenwärme hervorgerufenen Meeresströmungen stark modifiziert werden. Immerhin sind infolge der regelmäßigeren Strömungen, der fehlenden Auftriebwasser und der Ferne der thermisch stark schwankenden Kontinentalmassen auch die Wärmeverhältnisse in der Hochsee viel einheitlicher als im Küstenwasser. So kommt es also, daß die Artgebiete im Pelagial ungleich größer sind als im Litoral. Man findet z. B. fast alle Hochseeselachierarten, die vor der englischen Küste vorkommen, auch vor Florida wieder. Da im Pelagial die thermischen Grenzen die einzigen sind, unter diesen aber wieder die Grenzen zwischen verschiedenen Meeresströmungen die wichtigsten, so kann man im allgemeinen innerhalb eines und desselben Meeresstromkreises eine einheitliche pelagische Fauna erwarten. Für Planktonorganismen hat man ja in zahlreichen Fällen nachgewiesen, daß gewisse Arten für eine ganz bestimmte Meeresströmung absolut charakteristisch sind. Unter den Selachiern weisen die holoplanktonischen Arten zwar keine ganz so scharfen Verbreitungsgrenzen auf; wohl wegen der immerhin doch bedeutenderen Bewegungsfähigkeit. Trotzdem aber scheint es, daß einzelne Arten (z. B. *Cetorhinus maximus*) bestimmte Stromgebiete (z. B. das des Golfstroms) bevorzugen. — Die Tiefsee schließlich hat zwar ein Substrat, aber kein Licht. Dementsprechend sind Faziesunterschiede vorhanden, obgleich weniger scharf ausgeprägt als an der Küste; nennenswerte thermische Differenzen dagegen finden sich, wenigstens in der eigentlichen Tiefsee, d. h. unter 800 m, kaum. Was nun Artgebiet und Artenzahl im Abyssal betrifft, so hat man bisher in den abyssalen Selachiergattungen eine große Menge verschiedener Arten beschrieben. Ich konnte demgegenüber in der vorliegenden Arbeit — besonders für Chimaera, aber auch für andere Tiefseeselachier — den Nachweis erbringen, daß viele, vielleicht die Mehrzahl dieser vermeintlichen Arten durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden, also nicht als gute Arten, sondern nur als Unterarten oder Varietäten aufzufassen sind. Damit aber bin ich auch zu einer gänzlich veränderten Anschauung über die Verbreitung der Tiefseearten gelangt: sehr viele

abyssale Selachierarten kommen sicher in allen drei großen Ozeanen vor, vielleicht sind sie sogar kosmopolitisch.

Die Artenzahl innerhalb einer Gattung steht natürlich, wie wir auch eben sahen, bei konstantem Verbreitungsgebiet der Gattung im umgekehrten Verhältnis zum Gebiet der einzelnen Arten (außer wenn im selben Gebiet mehrere verschiedene Arten derselben Gattung nebeneinander leben; ein Fall, der selten vorkommt und eine komplizierte Deutung erheischt). Nun kann man zwar im ganzen annehmen, daß auch die einzelnen Gattungen im Litoral weniger weit verbreitet sind als im Pelagial und im Abyssal. Aber bei manchen, zumal geologisch sehr alten Gruppen (*Squatina*) haben sich doch auch Gattungen, die sehr an den Boden gebunden und wenig beweglich sind, mit der Zeit rund um die Erde ausgebreitet, also ein ebenso großes Gebiet bevölkert wie pelagische oder abyssale Gattungen. Da aber trotzdem die einzelnen Arten aus geophysikalischen Gründen nur verhältnismäßig kleine Gebiete bewohnen können, so ist in solchen litoralen Gattungen (*Scyliorhinus*, *Trygon*) die Artenzahl sehr groß. Beim Pelagial dagegen und beim Abyssal mit ihrer gleichmäßigen Geophysik kann auch in zirkumtropischen, beim Abyssal selbst in kosmopolitischen Gattungen die Artenzahl sehr gering sein (*Chlamydoselachus*).

Die Verschiedenheit in der Variabilität der Arten ist nicht so leicht zu verstehen. Daß die Variabilität der holoplanktonisch-pelagischen Selachier offenbar — exakte Untersuchungen liegen infolge der Größe dieser Tiere wenige vor — ziemlich gering ist, kann man aus den gleichmäßigen Bedingungen ihres Lebensbezirks zwar leicht erklären. Überraschend auf den ersten Blick ist dagegen das Resultat für das Litoral und das Abyssal. Für den physikalisch heterogenen Küstenbezirk würde man doch eine große, für die einheitliche Tiefsee eine geringe Variabilität der Arten erwarten. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse jedoch gerade umgekehrt. Aber man darf eben nicht die Arten der verschiedenen Lebensbezirke miteinander vergleichen, da ja schon diesen selbst ein ganz verschiedener Wert zukommt. Sondern man muß größere Gruppen betrachten, zum mindesten Gattungen. Dann findet man, daß litorale Gattungen, z. B. *Trygon*, zumeist sehr viele „gute Arten“ gebildet haben, während die abyssalen, z. B. *Chimaera*, meist nur höchstens ebenso viele Varietäten aufweisen. Als Ergebnisse der Variation entsprechen also den Arten im Küstenbezirk die Varietäten in der Tiefsee; d. h. die Differenzierung ist im Litoral weiter gegangen als im Abyssal; oder, die Variabilität ist bei den Küstenbewohnern größer als bei denen der Tiefe. Und dieses Resultat entspricht nun auch den physikalischen Bedingungen in den beiden Bezirken.

Schließlich hängt auch die Schärfe der geographischen Begrenzung der einzelnen Artgebiete von den speziellen physikalischen Verhältnissen der verschiedenen Lebensbezirke ab. Im Litoral mit seinem oft plötzlichen Wechsel in den Lebensbedingungen (Auftriebwasser, Fazieswechsel) lassen sich für die Verbreitungsgebiete der Arten meist sehr genaue Grenzen angeben. Wenn dies in den beiden anderen Lebensbezirken zumeist nicht der Fall ist, so möchte ich diesen Unterschied nur zum Teil auf unsere bessere Kenntnis der Küstenfauna zurückführen. Im Pelagial, das noch ziemlich scharfe physische Grenzen hat, ist die Schwierigkeit, die Verbreitungsgebiete der Selachierarten geographisch scharf zu umgrenzen, wie ich oben ausführte, daraus zu erklären, daß auch die relativ trügsten Formen doch immer noch eine nicht unbedeutliche Bewegungsfähigkeit

haben. In den Tiefsee dagegen hat dieselbe Erscheinung ihre Ursache wohl hauptsächlich in der größeren Gleichmäßigkeit der physikalischen Bedingungen.

Die Chorologie der nektonischen bzw. nektoplanktonischen Formen will ich kurz noch gesondert behandeln. Daß Tiere von so bedeutender Schwimffähigkeit große Gebiete bewohnen, daß zahlreiche Arten rings um die Erde herum vorkommen, ist nicht zu verwundern. Dagegen hat man auch hier wieder bisher sehr viele Arten beschrieben. Für litorale und abyssale Formen nun (*Mustelus*; *Squalus*) konnte ich es sehr wahrscheinlich machen, daß in Wirklichkeit weniger Arten bestehen. Aber auch für die pelagischen (*Carcharias*) halte ich es für höchst wahrscheinlich. Die Variabilität bei den gut schwimmenden Selachiern ist sicher bedeutend. Das jeweils von einer Art bewohnte Gebiet ist eben so ausgedehnt und mannigfach gestaltet, daß offenbar die Art sich den verschiedenen Bedingungen wenigstens durch Bildung von Varietäten anpassen muß. Vielleicht handelt es sich hier um adaptive Formen im Sinne Döderleins (1902, p. 419), also mit nicht erblichen Charakteren. Daß bei guten Schwimmern sich keine scharfen geographischen Grenzen für die Verbreitung aufstellen lassen, ist leicht verständlich. —

Jetzt möchte ich kurz die verschiedene **tiergeographische Bedeutung der einzelnen physikalischen Erscheinungen** des Meeres, wie sie sich mir aus der chorologischen Betrachtung der Selachier ergeben hat, besprechen. Was zunächst Salzgehalt und Dichte des Wassers betrifft, so sprechen zahlreiche Gründe dafür, diesen beiden Momenten keine große tiergeographische Bedeutung für die Selachier beizumessen. Man kann also sicherlich die Selachier, jedenfalls in ihren weitaus meisten und wichtigsten Gruppen (einzelne Ausnahmen mögen ja vielleicht vorkommen), als ausgesprochen euryhaline Tiere bezeichnen. Den Einfluß der Fazies vermochte ich wegen der Ungenauigkeit unseres heutigen chorologischen Materials nicht bis ins einzelne zu untersuchen. Doch sprechen mancherlei systematische Verschiedenheiten, die sich anders nicht erklären lassen, dafür, daß er gar nicht gering ist. Zumal die große faunistische Einheitlichkeit des Pelagials dürfte zum großen Teil auf das Fehlen der Faziesunterschiede zurückzuführen sein. Bei weitem die wichtigsten tiergeographischen Momente aber sind zweifellos die geomorphologischen und die thermischen Verschiedenheiten.

In der Geomorphologie zunächst ist wiederum der Verlauf der Küstenlinie am bedeutungsvollsten. Vor allem gilt das natürlich für die litoralen Formen, die ja durch ihre ganze Lebensweise an die Küste gebunden sind. Es ist eine Regel, auf die wir bei allen echten Küstenselachiern stoßen, daß eine Art jeweils nur an einer Küste vorkommt. Sie findet sich weder an der gegenüberliegenden Küste desselben Ozeans noch an der entgegengesetzten Küste derselben Kontinentalmasse wieder. Die letztere Möglichkeit wird dadurch ausgeschlossen, daß die großen Südkontinente, Südamerika und Afrika, kalte Küstenstriche haben, die für die nördlicheren litoralen Arten absolut unpassierbar sind: in Südamerika die ganze Südspitze, in Afrika die Südwestküste mit dem kalten Benguelastrom und den Auftriebwassern. Das indowestpazifische Gebiet, das durch keine derartige durchgehende Meridionallinie geteilt wird, hat demgemäß auch eine sehr einheitliche Küstenfauna. Für die pelagischen und abyssalen Selachier läßt sich eine so bedeutende Abhängigkeit vom Verlauf der Küstenlinie nicht nachweisen. Sehr viele Hochsee- und Tiefseearten finden sich im Atlantik ebenso wie im Indopazifik. Für die Hochseebewohner wird das aus der Karte verständlich, wenn man sieht, daß das Kaltwassergebiet bei Süd-

afrika sich eng an die Küste hält (Auftriebwasser), daß aber auf hoher See um Afrika herum sich ziemlich warmes Wasser findet. Hier ist also eine Kommunikation sehr wohl möglich und damit eine Artidentität in den verschiedenen Ozeanen, wie dies ja auch Doflein (1904, p. 272) hervorhebt. Und in der Tiefsee sind ja die thermischen Kontraste noch viel geringer. Dagegen konnte ich bei Chimaera deutlich verschiedene Unterarten nachweisen, die geographisch durch den Verlauf der Küstenlinie getrennt werden; und auch bei den nektoplanktonisch-pelagischen Arten vermute ich das Vorkommen von verschiedenen Unterarten für die verschiedenen Ozeanbecken. Echt ozeanischen Inseln, wie Hawaii, fehlt eine echtlitorale Fauna gänzlich. Bei all diesen Betrachtungen ist übrigens immer der geologische Gesichtspunkt zu berücksichtigen, da Verbreitungsschranken eine um so größere tiergeographische Wirkung haben, je älter, im geologischen Sinne, sie sind. So fanden wir z. B., daß der malayische Graben, trotzdem er verhältnismäßig schmal ist, wegen seines bedeutenden geologischen Alters auf die Verbreitung der Küstenarten in hohem Grade trennend wirkt. Schließlich ist in der Geomorphologie auch noch die Form des Bodenreliefs zu berücksichtigen. Zumal die Breite des Küstenschelfs ist wichtig. So konnten wir den großen Reichtum des Malayischen Archipels an Küstenarten teilweise aus der ungeheuren Breite erklären, den der Flachwassersockel dort hat.

Ich komme jetzt zu dem zweiten physikalischen Moment, das für die Tiergeographie der Selachier von größter Bedeutung ist: das ist die Wärme. Die überaus starke Wirkung dieses Faktors hat man ja in der letzten Zeit auch in der geographischen Verbreitung vieler anderer Tiergruppen nachzuweisen vermocht (Doflein 1904, p. 269). In Betracht kommen hier in erster Linie die klimatischen Unterschiede: die allgemeine Abnahme der Temperatur vom Äquator nach den Polen zu. Die Selachier sind der Hauptsache nach Warmwassertiere: in den Tropen findet sich eine große Menge von Formen; in den gemäßigten Gebieten nimmt deren Zahl ständig ab; und in den arktischen und antarktischen Meeren begegnen wir nur noch ganz wenigen Arten. Doch laufen die Verbreitungsgrenzen nicht parallel den Breitengraden, sondern werden wesentlich bestimmt durch den Verlauf der Meeresströmungen, die auch sonst tiergeographisch äußerst wichtig sind. Wo ein Meeresstrom auf eine Festlandküste auftrifft und sich infolgedessen nach zwei Seiten über eine weite Küste hin ausbreitet, da haben wir regelmäßig eine auf weite Strecken sehr einheitliche Fauna (Westküste von Nordamerika). Wo hingegen zwei verschieden temperierte Meeresströme zusammenstoßen, da finden wir stets einen sehr raschen Wechsel in der gesamten Meeresfauna (Neu-England-Küste). An der Küste kommt noch die Wirkung der kalten Auftriebwasser in Betracht. Wie alle diese thermischen Momente sich mit den geomorphologischen kombinieren, um tiergeographisch ziemlich scharf gesonderte Gebiete abzutrennen, haben wir soeben gesehen. Aber auch unabhängig von der Küstenlinie stellen die Wärmeunterschiede eine oft unübersteigliche Grenze dar. So habe ich guten Grund anzunehmen, daß bei den Selachiern die Verbreitungsgrenze vieler Arten, Gattungen und selbst Familien ziemlich genau mit einer bestimmten Isotherme (für den kältesten Monat) zusammenfällt. Wichtig ist ferner die Eisgrenze. Es ist für die Selachier eine absolut gültige Regel, daß in Gebieten mit regelmäßiger Küstenvereisung im Winter echtlitorale Formen vollkommen fehlen. Die arktische und antarktische Oberflächenfauna besteht daher neben wenigen wanderungsfähigen pelagischen Arten, die aber in den eigentlich polaren Gebieten auch verschwinden, ausschließlich aus hemiabyssalen Formen, die

gelegentlich vor den klimatischen Unbilden in die Tiefe flüchten können. Dieser auffällige innere Zusammenhang zwischen Tiefsee und Polargebieten¹⁾ beruht sicher auf der thermischen Ähnlichkeit dieser beiden Lebensräume (niedrige, aber gleichmäßige Temperatur). — Schließlich sei noch auf eine chorologische Erscheinung aufmerksam gemacht, die ebenfalls wahrscheinlich aus thermischen Ursachen zu erklären ist. Eine ganze Reihe von Selachiergruppen nämlich meidet sichtlich die Ostküsten der Ozeane. Ich führe das darauf zurück, daß die Ostküsten der Ozeane wegen der dort allgemein auftretenden kalten Strömungen und der indirekt damit zusammenhängenden kalten Auftriebwasser (s. S. 9) thermisch viel ungünstiger gestellt sind als die entsprechenden Westküsten.

Mein Bestreben bei dieser ganzen vorliegenden Arbeit ist es gewesen, für die Selachier alle hier in Betracht kommenden Disziplinen, nämlich die Morphologie, die Ethologie und die Chorologie, gleichzeitig zu berücksichtigen und so durch wechselseitige Vergleichung jedes dieser einzelnen Wissensgebiete zu bereichern. Und wenn auch sicherlich von den so erlangten Ergebnissen viele noch mehr oder weniger hypothetisch sind, so glaube ich doch, daß durch eine solche vergleichende Methode etwas zur Lösung der zahlreichen Einzelprobleme beigetragen werden kann. Die Morphologie und ihre Anwendung, die Systematik, lehrt uns die Organismen selbst kennen und ordnen; die Ethologie zeigt uns die Eigenschaften der Organismen, durch die sie mit ihrer Umgebung in Beziehung stehen, und damit auch den Grad ihrer Abhängigkeit von den physikalischen Bedingungen ihres Lebensraums; die Chorologie schließlich gibt uns den Lebensraum selbst, den jede einzelne Lebensform bewohnt, und damit die physikalischen Bedingungen, denen sie angepaßt ist. So hängen alle diese Wissensgebiete aufs innigste miteinander zusammen, und es sollte daher auf keinem derselben geforscht werden ohne Berücksichtigung der anderen. So selbstverständlich diese Forderung erscheint, so wenig wird sie doch leider noch heute beachtet. Zumal auf dem Gebiet der Systematik wird — soweit ich das wenigstens nach ichthyologischen Werken beurteilen kann — vielfach noch viel zu einseitig fast nur der morphologische Gesichtspunkt berücksichtigt.

Über die Einzelresultate hinaus aber ist es ganz besonders mein Ziel gewesen, ein möglichst klares Gesamtlebensbild der Selachiergruppe zu geben, d. h. jene gesetzmäßigen Beziehungen selbst aufzuklären, die zwischen den einzelnen Lebenserscheinungen, der Morphologie, der Ethologie und der Chorologie, bestehen. Zu diesem Zweck scheint mir die tiergeographische Betrachtungsweise besonders geeignet zu sein. Als die Aufgabe der Tiergeographie möchte ich es bezeichnen, durch vergleichende Betrachtung der morphologisch-ethologischen Natur der Lebensformen und der physikalischen Natur der ihnen zukommenden Lebensräume die allgemeinen Gesetze zu suchen, nach denen die verschiedenen Lebensformen als Anpassungen an die mannigfaltige physikalische Beschaffenheit der Erdoberfläche entstanden sind. Die klare Erkenntnis dieser Gesetze liegt natürlich noch in weiter Ferne. Aber es sollte doch wohl in jeder einzelnen tiergeographischen Arbeit ein wenig zur Annäherung an dieses letzte Ziel beigetragen und daher irgendwie zu diesen allgemeinen theoretischen Fragen Stellung genommen werden.

¹⁾ Es sind dieselben Gattungen, die hier auftreten: „Kaltwasserformen“ nach Doflein.

Ich will also zum Schluß noch in aller Kürze ein Bild davon geben, wie ich mir nach meinen Untersuchungen an den Selachiern die tiergeographischen Gesetzmäßigkeiten vorstelle, die bei der Entstehung neuer Lebensformen maßgebend sind.

Was die größeren Selachiergruppen bis herab zu den Gattungen betrifft, so sind diese zumeist so weit verbreitet, daß eine tiergeographische Betrachtung keinen Aufschluß über ihre Entstehung geben kann. Hier können uns nur Vergleiche der Lebensweise und der Lebensbezirke ein wenig zum besseren Verständnis verhelfen. Die beiden Hauptgruppen, die Rochen und die Haie, müssen sich schon frühzeitig ethologisch differenziert haben, indem die Rochen mit ihrer vorwiegend depressiformen Körpergestalt sich in hohem Maße an die benthonische Lebensweise angepaßt haben, während die Haie mit ihrem gestreckteren Körper von jeher eine größere Neigung zur nektonischen Fortbewegungsweise gezeigt haben. In den einzelnen Familien ist die Anpassung an eine bestimmte Lokomotionsweise noch viel deutlicher. Außerdem kann man bei den Familien fast immer die deutliche Bevorzugung eines bestimmten Lebensbezirks wahrnehmen. Oft sieht man auch sehr schön, wie eine Familie schrittweise aus einem Lebensbezirk in einen anderen übergeht, mit allen dazu gehörigen morphologischen und ethologischen Anpassungen (Carchariidae). Die Gattungen stellen dabei die einzelnen Stufen dieses Prozesses dar.

Sicherlich sind derartige ethologische Differenzierungen auch innerhalb der Gattungen vorhanden und phylogenetisch von Bedeutung. Da die Unterschiede jedoch sehr gering sind, so waren sie meiner Untersuchung nicht zugänglich. Dafür konnte ich hier ein anderes Moment, nämlich die geographische Differenzierung, um so besser untersuchen und seine phylogenetische Bedeutung gut erkennen. Denn wenn wir immer wieder beobachten, daß die Verbreitungsgrenzen der Arten und Unterarten mit scharfen physikalischen Grenzen zusammenfallen, so können wir das doch für keinen Zufall halten, sondern müssen beides in einen genetischen Zusammenhang bringen. Da aber jeweils die größeren Gruppen aus weiter differenzierten kleineren Gruppen entstanden sein müssen (Gattungen aus Arten etc.), so ist ein Studium der Entstehung der kleinen Gruppen bis zu einem gewissen Grade auch für das Verständnis der großen Gruppen von Bedeutung.

Die kleinsten morphologischen Unterschiede sind die individuellen Variationen¹⁾. Es sind dies (zumeist geringe) morphologische Unterschiede, wie sie jedes Individuum einer Art gegenüber allen anderen derselben Art aufweist und die sich durch Kreuzung meist sehr bald wieder verwischen. Gewöhnlich läßt sich für das Auftreten und die Richtung dieser Variationen keine Regel finden. Manchmal aber beobachtet man, daß an bestimmten Fundorten bestimmte Varietäten besonders häufig vorkommen, während für andere Fundorte wieder andere Varietäten typisch sind. Dann sprechen wir von Standortsvarietäten. Besonders schöne Beispiele dafür entdeckte ich in den japanischen Chimaeraformen. Die Standortsvariationen müssen auch noch als individuelle Variationen (im weiteren Sinn) betrachtet werden, insofern sie nicht oder nur wenig erblich sind. Man findet nämlich für jeden Standort neben den typischen Standortsformen auch alle möglichen Übergänge zu anderen Formen; ja, wenn man viele Exemplare von verschiedenen Standorten eines Gebiets zusammenstellt, so kann man sogar eine gewisse (oft primitivere) Form besonders

¹⁾ Ich gebrauche „Variation“ als Abstraktum, „Varietät“ als Konkretum.

häufig wiederfinden: es ist das offenbar die Grundform, von der aus sich die verschiedenen Standortsvarietäten entwickelt haben und auf die sie daher bei Kreuzungen auch immer wieder zurückschlagen. Auch das konnte ich an unseren Chimaera-Exemplaren gut beobachten. Physikalisch dürften für die Entstehung von Standortsvarietäten wohl hauptsächlich Faziesunterschiede maßgebend sein.

Im Gegensatz zu den Standortsvarietäten unterscheiden sich die Unterarten durch erbliche Charaktere voneinander. Freilich, wenn irgendwie Exemplare von zwei Unterarten derselben Art zusammengeführt werden, so können sie sich kreuzen. In ihrer normalen Verbreitung aber sind dieselben Individuen der zwei Gruppen — wenigstens zum überwiegenden Teil — durch räumliche Trennung an einer Vermischung verhindert, und so können sich in der Tat dauernde Unterschiede herausbilden. Die Unterart ist also rein geographisch bedingt. Wir fanden Unterarten bei Chimaera, Raia, Galeus, Mustelus etc. Überall waren kleinere Unterschiede, denen man spezifischen Rang noch nicht beimessen kann, innerhalb gewisser sehr großer Gebiete (ganzer Meeresbecken, weiter Küstenlinien) konstant. Und zwar scheinen Unterarten besonders bei ethologischen Übergangsformen vorzukommen, die einerseits in gewissem Grade auf den Boden ihres Wohngebiets angewiesen und daher einigermaßen an ihn angepaßt sind, andererseits aber auch — aktiv oder passiv — große Strecken zurücklegen und daher sehr weite Gebiete bevölkern können, wie dies ja bei den genannten Gattungen durchweg der Fall ist. Wichtig scheint mir, daß, soviel ich finden konnte, die Wohngebiete der Unterarten jedesmal ungleich größer sind als die der Standortsvarietäten. Es weist das wieder auf ein phylogenetisches Gesetz hin, für das ich auch sonst mancherlei Anhaltspunkte gefunden habe: daß nämlich zur Ausbildung einigermaßen konstanter Charaktere eine gewisse Mindestzahl von Individuen erforderlich ist, was wohl mit der verschieden großen Möglichkeit der Charakterverwischung durch Kreuzung zusammenhängt. Übrigens kann jede der verschiedenen geographischen Unterarten einer Spezies wieder Standortsvarietäten bilden, wie ich dies auch wieder für Chimaera fand.

Der wichtigste systematische Begriff, die eigentliche systematische Einheit ist die Art, insofern gute Arten sich als ziemlich scharf unterscheidbare Gruppen gegenüberstehen, also ohne Übergangsexemplare (von ganz besonderen Fällen abgesehen). Im Gegensatz zu den (geographischen!) Unterarten ist bei den Arten die Differenzierung so weit gegangen, daß eine Vermischung absolut unmöglich geworden ist — auch unabhängig von geographischen Verhältnissen. Also, auch wenn die Arten in demselben Verbreitungsgebiet zusammenkommen, werden sich die unterscheidenden Merkmale nicht mehr durch Kreuzung verwischen können. Wenn man daher aus demselben Gebiet zwei Formen einer Gattung hat, die keine Übergänge zeigen, so kann man sie mit Sicherheit als verschiedene Arten betrachten. Wo hingegen zwei nah verwandte Formen verschiedene Gebiete bewohnen, da ist es nur nach der Größe der Unterschiede zu beurteilen und daher einigermaßen dem systematischen Takt des Untersuchers überlassen, ob er sie als Unterarten oder als gute Arten betrachten will.

Was die Herausbildung und weitere Differenzierung neuer Formen betrifft so hat sich mir immer wieder der Eindruck aufgedrängt, daß es dafür von großer Bedeutung ist, in wie hohem Maße die Individuen der neuen Gruppe an einer Kreuzung mit denen der alten Gruppe verhindert werden. Das kann direkt durch räumliche Trennung

geschehen: z. B. durch tiefe Meeresteile für litorale Formen, durch Kontinente für pelagische. Speziell bei meinen Untersuchungen konnte ich die Wirkung der Isolierung am besten an der faunistischen Differenzierung beobachten, wie sie für die litoralen Formen durch den räumlichen Abstand zwischen den Inseln und den Kontinenten hervorgerufen wird. Ich fand da folgende Verhältnisse. Ist die Trennung sehr gering, so dehnt die Art ohne irgendwelche nachweisbare morphologische Veränderung ihr Verbreitungsgebiet auf die Insel aus: so bei den meisten Inseln, die durch einen Flachwassersockel mit dem Festland verbunden sind (Großbritannien, Indischer Archipel). Ist die Trennung mäßig, so bildet die Art auf der Insel eine Unterart: Cestracion auf Formosa. Ist dagegen die Absonderung so bedeutend, daß ein regelmäßiger Austausch von Individuen nicht mehr stattfinden kann, so kommt die Größe der Insel in Frage: auf einer großen Insel kann sich eine neue Art bilden (Neu-Seeland); auf einer kleinen dagegen, wo — offenbar wegen der minimalen Individuenzahl — eine konstante Art nicht entstehen kann, ist die Gattung überhaupt nicht vertreten: so auf den festlandfernsten Südseeinseln, z. B. auf Hawaii, wo gar keine Küstenseelachier bekannt sind.

Die Isolierung kann aber ebensowohl durch alle anderen physikalischen Unterschiede im Ozean bewirkt werden, die wir als tiergeographisch wichtig erkannten (besonders durch Temperaturverhältnisse: *Orectolobidae* u. v. a.). Das systematisch-chorologische Bild, das durch die verschiedenen physikalischen Momente hervorgerufen wird, ist im wesentlichen immer dasselbe. Man darf eben offenbar die Bedeutung der „Anpassungen“ nicht zu sehr überschätzen. Weitaus die meisten der Unterschiede, auf die wir unsere systematische Einteilung aufbauen, sind ja — soweit wir es beurteilen können — rein zufällig, d. h. lassen sich in keiner Weise als Anpassungen an die jeweiligen Lebensbedingungen verstehen. Es scheinen eben die den Lebewesen innewohnenden Entwicklungsmöglichkeiten so unendlich mannigfaltig zu sein, daß immer oder doch fast immer eine Form, wenn sie in zwei räumlich getrennte Gruppen geteilt wird, sich mit der Zeit zu zwei verschiedenen Formen entwickeln muß.

Wir sehen also, eine wie bedeutende Rolle bei der Entstehung neuer Formen die physiogeographischen Momente spielen. Ob dieser Gesichtspunkt überall anwendbar ist, und wieweit auch andere Momente dabei mitsprechen, vermag ich nicht zu entscheiden. Soviel aber glaube ich mit Bestimmtheit sagen zu können, daß der geographischen Isolierung Moritz Wagners, freilich in viel weiterem Sinn als der Begriff gewöhnlich gefaßt wird, für die Lösung phylogenetischer Probleme eine ganz hervorragende Bedeutung zukommt.

Anhang 1. Verbreitungsliste der Selachier-Arten.

Erklärungen: 1. Die Zahlen hinter jedem Artnamen bedeuten die Zahlen der tiergeographischen Provinzen (s. Karte, Anhang 3), in denen die Art vorkommt.

2. Ist die Zahl eingeklammert, so kommt die Art selten; ist sie fett gedruckt, so kommt die Art häufig in der betreffenden Provinz vor.

3. Durch Klammern zusammengefaßte Arten sind nahe miteinander verwandt.

4. Ein Sternchen (*) vor dem Artnamen bedeutet, daß die Art in der Münchener Staatssammlung vertreten ist.

Reihe I. Trematopnea.

Ord. 1. Pleurotremata, Haie.

Unterord. 1. Notidanoidei.

Fam. 1. Chlamydoselachidae.

1. *Chlamydoselachus* Garm. — 8, 12, 22, 26. — (abyss.).
*1. *C. anguineus* Garm. — 8, 12, 22, 26. — (abyss.).

Fam. 2. Hexanchidae.

2. *Hexanchus* Raf. — 2; 10, 11; 16; 29. — (auch abyss.).
*2. *H. griseus* (Gm.) — 2; 10, 11; 16. — (auch abyss.).
3. *H. corinus* Jord. u. Gilb. — 29.
3. *Heptranchias* Raf. — 10—12; 14/15, 15, 16, 19; 22; 25; 29; 32 — (auch abyss.?).
*4. *H. cinereus* (Gm.) — 10, 11, 12, ?14/15.
5. *H. deani* Jord. u. Starks. — 22. — (abyss.?).
6. *H. indicus* (Cuv.) — 15, 16; 19; 25.
7. *H. maculatus* (Ayres). — 29.
?8. *H. platycephalus* (Tenore). — 11.
?9. *H. pectorosus* Garm. — 32.

Unterord. 2. Galeoidei.

Fam. 3. Odontaspidae.

4. *Odontaspis* Ag. — 3, 4; 10, (11); 15; 17, 19; 25.
10. *O. americanus* (Mitch.) — 3, 4; ?(11); 15; 17; 25.
11. *O. ferox* (Riss.). — (11).
12. *O. nasutus* Carlos de Braganza. — 10.
?13. *O. tricuspidatus* (Day). — 19.
5. *Scapanorhynchus* Smith Woodw. — 22. — (abyss.).
14. *S. owstoni* Jord. — 22. — (abyss.).
*15. *S. dofleini* sp. n. — 22.
16. *S. jordani* Hussakof. — 22.

Abh. d. II. Kl. d. K. Ak. d. Wiss. IV. Suppl.-Bd. 3. Abh.

Fam. 4. Lamnidae.

6. *Lamna* Cuv. — 2—4, (5); 8—12; 14, 15, 17—19; 22; 25, ?26; 28, 29; 31.
17. *L. cornubica* (Gm.). — (4), (5), 8, 9, 10, 11; ?22; 25; ?26; 29.
18. *L. oxyrhynchus* (Raf.) — (3); (9), (10), 11, 12, 17, 18, 19.
?19. *L. huidobrii* Phil. — 31.
*20. *L. glauca* (MH.). — 14, 15; 17; 22; 28.
21. *L. deKayi* (Gill.). — 2, 3, 4.
7. *Carcharodon* Smith. — (3, 4); 11; 15; (22); 25, 26, 28, (29).
23. *C. carcharias* (L.). — (3, 4); 11; 15; (22); 25, 26, 28, (29).
8. *Cetorhinus* Blainv. — (4), (5); (7), (8), 9, 10; (11), (12), (22); (25), (26), (29).
24. *C. maximus* (Gunn.). — (4), 5, (7); (8), 9, 10, (11), (12), (22); (25), (26), (29).
9. *Alopias* Raf. — (4), (9), 10, 11; 15—17, (19), 22, (26), 28, 29; 31.
*25. *A. vulpes* (Gm.). — 4, (9), 10, 11; 15, 16, 17, (19); 22, (26), 28, 29; 31.
?26. *A. burrae* (Per. Cant.). — 31.
?27. *A. longimana* (Phil.). — 31.

Fam. 5. Orectolobidae.

10. *Parascyllium* Gill. — 25.
} 28. *P. collare* (Rams. u. Ogilby). — 25.
} 29. *P. variolatum* (Dum.). — 25.
11. *Ginglymostoma* MH. — 1—3; 16—20, 27, 30.
30. *G. cirratum* (Gm.). — 1, 2, 3; 12/13, (16); 30 (!).
31. *G. brevicaudatum* (Günth. u. Playf.). — 16.

32. *G. ferrugineum* (Less.). — 16, 17, 18, 19, 20; 27.
 33. *G. concolor* (Rüpp.). — 18; 19, 20.
 12. *Rhinodon* MH. — 3; 15, 16, 19; (22); 29—31.
 34. *R. typicus* Smith. — 3; 15, 16, 19; (22), 29, 30, 31.
 13. *Brachaelurus* Ogilby. — 25.
 35. *B. modestus* (Günth.). — 25.
 14. *Orectolobus* Bp. — 21, 22; 25.
 { 36. *O. barbatus* (Gm.). — 25.
 { 37. *O. japonicus* Reg. — 21, 22.
 38. *O. ornatus* (De Vis). — 25.
 39. *O. tentaculatus* Pet. — 25.
 15. *Eucrossorhinus* Reg. — 21.
 40. *E. dasypogon* (Bleek.). — 21.
 16. *Chiloscyllium* MH. — 15; 19—22, 25, 27.
 41. *O. ocellatum* (Gm.). — 25, 27.
 42. *C. trispeculare* (Rich.). — 25.
 43. *C. freycineti* (Quoy u. Gaym.). — 20.
 *44. *C. punctatum* MH. — 20, 25.
 45. *C. griseum* MH. — 19, 20.
 46. *C. plagiosum* (Benn.). — 20, 21, 22.
 47. *C. indicum* (Gm.). — 15, ?19, 20, 21.
 17. *Stegostoma* MH. — 16—22, 25.
 *48. *S. tigrinum* (Gm.). — 16, 17, 18, 19, 20, 21, (22); 25.
 18. *Heteroscyllium* Reg. — 25.
 49. *H. colcloughi* (Ogilby). — 25.

Fam. 6. *Scyliorhinidae*.

19. *Scyliorhinus* Blainv. — (1—4); 9—12; 15—17; 19, 20; 22; 25, (26); (28), 29—31, (32).
 50. *S. africanus* (Gm.). — 15, 16.
 51. *S. pantherinus* (Smith). — 15, 16.
 *52. *S. stellaris* (L.). — (9), 10, 11.
 53. *S. retifer* (Garm.). — 1, 2, 3. — (70—360 m).
 *54. *S. rudis* Pietschm. — 22.
 55. *S. capensis* (MH.). — 15.
 *56. *S. canicula* (L.). — 9, 10, 11, 12.
 57. *S. laticeps* (Dum.). — 25, 26.
 58. *S. ventriosus* (Garm.). — ?29; 31. — (?abyss.).
 *59. *S. umbratilis* (Jord. u. Fowl.). — 22.
 60. *S. indicus* Brauer. — 10; 17. — (1290—1840 m).
 61. *S. brunneus* (Gilb.). — (30). — (abyss.).
 62. *S. spongiceps* (Gilb.). — 28. — (570—1460 m).
 63. *S. profundorum* Goode u. Bean. — 4. — (1490 m).
 64. *S. analis* (Ogilby). — 25.
 65. *S. hispidus* (Alc.). — 17, 19. — (340—630 m).
 66. *S. xaniurus* (Gilb.). — 29. — (340—1250 m).
 67. *S. cephalus* (Gilb.). — 30. — (660—840 m).
 68. *S. canescens* (Günth.). — 17/19; 31. — (730—1260 m).
 69. *S. buergeri* (MH.). — 20, 22.

70. *S. quagga* (Alc.). — 19.
 71. *S. natalensis* (Reg.). — 15, 15/16.
 72. *S. bivius* (Smith). — 15; ?31, ?32.
 73. *S. chilensis* (Guich.). — 31, 31/32.
 74. *S. maculatus* (Schn.). — 25.
 *75. *S. marmoratus* (Benn.). — (19), 20.
 *76. *S. edwardsii* (Cuv.). — 15.
 { *77. *S. macrorhynchus* Tan. — 22.
 { *?78. *S. platyrhynchus* Tan. — 22.
 79. *S. habereri* (Hilgend.). — 22.
 20. *Pristiurus* Bp. — 8—12; 22. — (abyss.).
 80. *P. melanostomus* Bp. — 8, 9, 10, 11, 12. — (70—940 m).
 81. *P. murinus* Coll. — (10). — (1100—1300 m).
 *82. *P. eastmani* Jord. u. Snyder. — 22. — (abyss.).
 { 83. *P. sauteri* Jord. u. Rich. — 22.
 { 84. *P. pilosus* (Garm.). — 22. — (790 m).
 *85. *P. hertwigi* sp. n. — 22.
 21. *Pseudotriacis* Cap. — (4); (10); (22). — (abyss.).
 { 86. *P. microdon* Cap. — (4); (10).
 { ?87. *P. acrales* Jord. u. Snyder. — (22). — (abyss.).

Fam. 7. *Carchariidae*.

22. *Carcharias* Raf. — 1—4, (9), 10, 11, 12—15, 16—20, 21, 22, 25, 26, 27, 28, (29), 30, (31).
 88. *C. laticaudus* MH. — 19, 20, 21, ?22.
 *89. *C. acutus* Rüpp. — 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, ?22, 25.
 90. *C. dumerilii* Bleek. — 16; 20.
 *91. *C. walbechmi* Bleek. — 19, 20, 22.
 92. *C. terrae-novae* (Rich.). — 1, 2, 3, 4.
 *93. *C. longurio* Jord. u. Gilb. — ?2; 30(!).
 94. *C. crenidens* Klunz. — 25.
 *95. *C. mülleri* MH. — 19.
 96. *C. brevipinna* MH. — 17; 20; 22.
 97. *C. isidon* MH. — 2; 4.
 98. *C. acutidens* Rüpp. — 16; 18, 19.
 99. *C. munzingeri* Kossm. u. Räuber. — 18.
 *100. *C. macloti* MH. — 19, 20, 25.
 *101. *C. brevisrostris* Poey. — 1, 2, 3. — (auch Süßw.).
 102. *C. hemiodon* MH. — 17, 19; (25). — (auch Süßw.).
 103. *C. playfairii* Günth. — 16.
 104. *C. signatus* (Poey). — 2.
 *105. *C. glaucus* (L.). — 1; (9); 10, 11; 22; 26, ?27, 28, (29).
 106. *C. munsing* Bleek. — 19.
 107. *C. porosus* Ranzani. — 1.
 108. *C. obscurus* (Les.). — 3, 4; 12, 13, 14.
 *109. *C. sorrah* MH. — 16; 18, 19, 20; 27, 28.
 110. *C. sancti-thomae* sp. n. — 2.
 111. *C. marianensis* sp. n. — 27.

112. *C. dussumieri* MH. — 19, 20, 21.
 113. *C. gangeticus* MH. — 17, 19; ?22; 27. —
 (auch Süßw.).
 114. *C. amblyrhynchus* Bleek. — 20.
 115. *C. fasciatus* Bleek. — 20.
 116. *C. brachyurus* Günth. — 26.
 117. *C. melanopterus* Quoy u. Gaim. — 15, 16, 17,
 18, 19, 20; 25; 28.
 118. *C. bleekeri* Dum. — 16; 19.
 119. *C. albomarginatus* Rüpp. — 18.
 *120. *C. menisorrhah* MH. — 17, 18, 19, 20,
 ?22; 25.
 121. *C. bornecensis* Bleek. — 20.
 122. *C. amboinensis* MH. — 20.
 123. *C. lamia* Raf. — 2, 3; ?10, 11; 15; 17;
 ?19; 21, 25, 27, 28.
 124. *C. lamiella* Jord. u. Gilb. — 29, 30.
 125. *C. glyphis* MH. — ?
 126. *C. limbatus* MH. — 1, 2, 3; 12; 16, 17; 19,
 27; ?30.
 127. *C. aethalorus* Jord. u. Gilb. — 30.
 128. *C. pleurotaenia* Bleek. — 20.
 129. *C. temminckii* MH. — 19.
 130. *C. oxyrhynchus* MH. — 1.
 131. *C. zambezensis* Peters. — 16.
 132. *C. falciformis* MH. — 2.
 133. *C. henlei* Dum. — 1.
 134. *C. remotus* Dum. — 2.
 *135. *C. caeruleus* (Mitch.). — 3, 4; 11.
 136. *C. maou* Less. — 27.
 137. *C. platyrhynchus* (Gilb.). — 30, 31.
 138. *C. acronotus* (Poey). — 2.
 139. *C. perezi* (Poey). — 2.
 *140. *C. platyodon* (Poey). — 1, 2, 3.
 141. *C. fronto* Jord. u. Gilb. — 30.
 142. *C. nicaraguensis* (Gilb. u. Bransford). — 2.
 — (nur Süßw.).
 143. *C. caudalis* (Jord. u. Everm.). — 30.
 144. *C. velox* (Jord. u. Everm.). — 30.
 145. *C. tephrodes* Fowl. — 20.
 146. *C. odontaspis* (Fowl.). — Indik.
 147. *C. ellioti* Day. — 17, 19.
 ?148. *C. murrayi* Günth. — 17, 19.
 149. *C. insularum* Snyder. — 27, 28.
 150. *C. nesiotus* Snyder. — 28.
 151. *C. siamensis* Steind. — 20.
 152. *C. azureus* Gilb. u. Starks. — 30.
 153. *C. galapagensis* Snodgr. und Heller. —
 ?30/31.
 23. *Loxodon* MH. — 16, 18.
 154. *L. macrorhinus* MH. — 16, 18.
 24. *Galeocerdo* MH. — 1, 2, (4); 7, 7/10, 9; 16—20,
 (22), 25, 25/27, 28, 29/30, 30.
 155. *G. arcticus* (Faber). — 7, 7/10, 9.
 ?156. *G. rayneri* Mc Donald u. Barron. — 19; 25,
 25/27.
 *157. *G. tigrinus* MH. — 1, 2, (4); 16, 17, 18,
 19, 20, (22), 28, (29/30), 30.
 ?158. *G. fasciatus* Kampen. — 20.
 ?159. *G. obtusus* Klunz. — 18.
 25. *Thalassorhinus* MH. — (10), (11).
 160. *T. vulpecula* MH. — (10), (11).
 161. *T. platyrhynchus* MH. — ?
 26. *Dirrhizodon* Klunz. — 18.
 162. *D. elongatus* Klunz. — 18.
 27. *Galeus* Raf. — (4), 9, 10, 11; 15; 22; 25, (28), 29, 31.
 163. *G. galeus* (L.). — (4), 9, 10, 11; 15; ?25;
 (28), ?29.
 *?164. *G. japonicus* MH. — 22.
 ?165. *G. australis* Maccl. — 25.
 ?166. *G. chilensis* Per. Cant. — 31.
 28. *Trienodon* MH. — 16, 18—20; 27.
 167. *T. obesus* Rüpp. — 16, 18, ?19, 20; 27.
 ?168. *T. obtusus* Day. — (19).
 29. *Triakis* MH. — 15; 22; 29.
 *169. *T. scyllium* MH. — 22.
 170. *T. felis* (Ayres). — 29.
 ?171. *T. henlei* (Gill.). — (29).
 172. *T. smithii* (MH.). — 15.
 30. *Scylliogaleus* Boul. — 15/16.
 173. *S. queketti* Boul. — 15/16.
 31. *Hemigaleus* Bleek. — 4/5; 19, 20; 31.
 174. *H. microstoma* Bleek. — 20.
 175. *H. macrostoma* Bleek. — 20.
 176. *H. balfouri* Day. — 19.
 177. *H. pectoralis* Garm. — 4/5.
 ?178. *H. heterodus* Phil. — 31.
 ?179. *H. isodus* Phil. — 31.
 32. *Mustelus* Cuv. — 32/1, 1—4; (9), 10, 11, 12; 15;
 17, 18, (19); 21, 22, 23; 25, 26; 29, 30,
 31, ?31/32.
 ?180. *M. laevis* Riss. — 4; 10, 11, 12; 15; 18.
 ?181. *M. mustelus* (Riss.). — ?32/1, ?1, ?2, ?3, ?4;
 (9), 10, 11, 12; 15; 17, 18, (19); 22, 23; ?26;
 ?31/32.
 182. *M. antarcticus* Günth. — 25, 26.
 183. *M. maculatus* Kner u. Steind. — 30, 31.
 184. *M. californicus* Gill. — 29.
 185. *M. lunulatus* Jord. u. Gilb. — 30.
 186. *M. megalopterus* Smith. — 15.
 187. *M. mento* Cope. — 31.
 ?188. *M. griseus* Pietschm. — 21, 22.
 ?189. *M. edulis* Per. Cant. — 31.
 33. *Sphyrna* Raf. — 1—4; 10—12; 16—22; 25;
 27—31.
 *190. *S. blockii* (Cuv.). — 19, 20.

- *191. *S. zygaena* (L.). — 1, 2, 3, 4; 10, 11, 12; 16, 17, 18, 19, 20; 21, 22; 25; 27, 28; 29, 30, (31).
 *192. *S. tudes* (Cuv.). — 1, 2; 11; 16; 19, 20; 30. — (auch Süßw.).
 *193. *S. tiburo* (L.). — 1, 2, 3, 4.
 194. *S. mokarran* (Rüpp.). — 18; 19.
 ?195. *S. leeuweni* (Griff.). — ?
 ?196. *S. peruana* (Phil.). — 31.

Unterord. 3. Squaloidei.

Fam. 8. Cestraciontidae.

34. *Gyroleurodus* Gill. — 25; 29; 30/31.
 { 197. *G. francisci* Gir. — 29.
 { 198. *G. quoyi* (Fréminv.). — 30/31.
 { 199. *G. galeatus* (Günth.). — 25.
 35. *Cestracion* Cuv. — 20—22; 25, ?26.
 { *200. *C. philippi* (Schn.). — 25, ?26.
 { *201. *C. japonicus* (Macl.). — 22.
 { 202. *C. zebra* Gray. — 21.
 { 203. *C. amboinensis* Reg. — 20.

Fam. 9. Squalidae.

a) Squalinae.

36. *Centroscyllium* MH. — (4), (5), 6, 7/10; 12; 17/19, 19, 22; 28; 30/31, 31/32. — (60—1260 m).
 { *204. *C. fabricii* (Reinh.). — (4), (5), 6, 7/10; ?12; 22; 31/32. — (60—1100 m).
 { 205. *C. nigrum* Garm. — 28; 30/31. — (670—1010 m).
 { 206. *C. ornatum* (Alc.). — 17/19, 19. — (520—1260 m).
 37. *Echinorhinus* Blainv. — 10, 11; 15; 17, (19); 25, 26. — (abyss.).
 207. *E. spinosus* (Gm.). — 10, 11; 15; 17, (19); 25, 26. — (abyss.).
 38. *Oxynotus* Raf. — 10, 11; 25. — (abyss.).
 208. *O. centrina* (L.). — 10, 11; ?25. — (abyss.).
 39. *Spinax* Cuv. — 2; 9, 7/10, 10—12; 22; 28, 31, 31/32. — (0—1100 m).
 { *209. *S. spinax* (L.). — 9, 7/10, 10, 11. — (70—560 m).
 { 210. *S. unicolor* sp. n. — 22.
 { 211. *S. paessleri* (Lönnb.). — 31/32.
 { 212. *S. pusillus* (Lowe). — ?2; 10, 11, 12.
 { 213. *S. frontimaculatus* (Pietschm.). — 22.
 { 214. *S. hillianus* Poey. — 2. — (380 m).
 { 215. *S. princeps* (Coll.). — 7/10. — (750—1100 m).
 { 216. *S. granulatus* Günth. — 28; 31. — (220—900 m).
 { *217. *S. lucifer* (Jord. u. Snyder). — 22.
 40. *Squalus* L. — 2—12; 15, 16; 21—24; 25, 26; 28—32. — (bis 510 m).
 { ?218. *S. fernandinus* Molina. — 25, 26; 31, 32.
 { *219. *S. acanthias* L. — 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11; ?15, ?16; 23; ?24, 25; ?30, ?31, ?31/32.
 { ?220. *S. sucklii* (Gir.). — 24, 29.
 { *221. *S. blainvillii* (Riss.). — 10, 11; ?15, ?16; 21, 22, 23, 24; ?25; 28; ?31. — (bis 510 m).

222. *S. uyatus* Raf. — (10), 11, 12.
 41. *Scymnodon* Boc. u. Cap. — 10; 22. — (abyss.).
 223. *S. ringens* Boc. u. Cap. — 10. — (abyss.).
 224. *S. squamulosus* (Günth.). — 22. — (630 m).
 42. *Centroscymnus* Boc. u. Cap. — (4/5), (5); 7/10, 10, 12, 13; 17/19; 22; 31/32. — (360—1430 m).
 *225. *C. coelolepis* Boc. u. Cap. — (4/5), (5); 7/10, 10; 12; 22; ?31/32. — (360—1400 m).
 226. *C. obscurus* Vaill. — 13. — (1400—1430 m).
 227. *C. crepidater* (Boc. u. Cap.). — 7/10, 10, 12, 17/19. — (750—780 m).
 43. *Centrophorus* MH. — 7; 10, 11, 12; 20; 22. — (bis 1400 m).
 228. *C. squaloideus* sp. n. — 12.
 { ?229. *C. hystricosus* (Garm.). — 22.
 { *230. *C. calceus* (Lowe). — (7), 10, 12; 22. — (750—1400 m).
 { ?231. *C. rostratus* (Garm.). — 22.
 { *232. *C. squamosus* (Gm.). — 7, 10, ?11, 12. — (390—1170 m).
 { 233. *C. foliaceus* Günth. — 22. — (630 m).
 { *234. *C. drygalskii* sp. n. — 22.
 { 235. *C. steindachneri* Pietschm. — 22.
 { ?236. *C. lusitanicus* Boc. u. Cap. — 10. — (abyss.).
 { 237. *C. granulatus* (Schn.). — 10, 11, 12; 22. — (600 m).
 { ?238. *C. bragancae* Reg. — 10. — (510—840 m).
 { ?239. *C. tessellatus* Garm. — 22. — (730 m).
 { ?240. *C. moluccensis* Bleek. — 20.
 44. *Scymnorhinus* Bp. — ?5; 10, 11, 12; (22). — (abyss.).
 241. *S. licha* (Bonaterre). — ?5; 10, 11, 12; (22). — (abyss.).
 45. *Somniosus* Les. — 5, 6, 7—11; 24, 29. — (abyss.).
 *242. *S. microcephalus* (Schn.). — 5, 6, 7, 8, 9, 10; 24, 29. — (0—550 m).
 *243. *S. rostratus* (Riss.). — 10, 11. — (abyss.).
 46. *Isistius* Gill. — 1; 12/13, 13; 16; 25; 30, 31, 31. — (hemiabyss.).
 244. *I. brasiliensis* (Quoy u. Gaim.). — 1; 12/13, 13; 16; 25; 30/31, 31. — (hemiabyss.).
 47. *Euprotomicrus* Gill. — 16; 26; 31/32.
 245. *E. bispinatus* (Quoy u. Gaim.). — 16; 26; 31/32.

b) Pristiophorinae.

48. *Pristiophorus* MH. — 22; 25.
 246. *P. cirratus* (Lath.). — 25.
 247. *P. nudipinnis* Günth. — 25.
 *248. *P. japonicus* Günth. — 22.
 49. *Pliotrema* Reg. — 15.
 249. *P. warreni* Reg. — 15.

Fam. 10. Squatinidae.

50. *Squatina* Dum. — 1—4; 10—12; 15, 18; 22; 25, 29; 31.

- { ?250. *S. australis* Reg. — 25.
 *251. *S. squatina* (L.). — 1, 2, 3, 4; 10, 11, 12; 18;
 ?25; ?29; ?31.
 *252. *S. japonica* Bleek. — 22.
 253. *S. nebulosa* Reg. — 22.
 254. *S. aculeata* Cuv. — 11. — (bis 550 m).
 255. *S. africana* Reg. — 15.
 ?256. *S. armata* (Phil.). — 31.

Ord. 2. Hypotremata, Rochen.

Unterord. 4. Narcobatoidei.

Fam. 11. Torpedinidae.

51. *Torpedo* Dum. — 2—4; 10—12/13; ?15, 16—19;
 22; 26; 29; 31.
 { 257. *T. hebetans* Lowe. — 10, 11, 12.
 258. *T. occidentalis* Storer. — 2, 3, 4.
 { *?259. *T. californica* Ayres. — 29.
 260. *T. tokionis* (Tan.). — 22.
 261. *T. narke* Riss. — 10, 11, 12, 12/13.
 { 262. *T. torpedo* (L.). — 10, 11, 12; 16, 17, 18.
 263. *T. sinus-persici* Kaempfer. — 16; 18.
 { *264. *T. zugmayeri* sp. n. — 19.
 265. *T. smithii* Günth. — ?15.
 266. *T. fuscomaculata* Peters. — 16.
 *267. *T. chilensis* Guich. — 31.
 268. *T. suessi* Steind. — 18.
 269. *T. fairchildi* Hutton. — 26.
 270. *T. fusca* Parker. — 26.
 52. *Narcine* Henle. — 1, 2; ?15; 17, 19—21, 25; 30.
 271. *N. tasmaniensis* Rich. — 25.
 272. *N. timlei* (Schn.). — 19, 20, 21.
 273. *N. mollis* Lloyd. — 17.
 274. *N. lingula* Rich. — 21.
 *275. *N. brasiliensis* (Ölf.). — 1, 2; ?15.
 276. *N. entemedor* Jord. u. Starks. — 30.
 53. *Benthobatis* Alc. — 19. — (790 m).
 277. *B. moresbyi* Alc. — 19. — (790 m).
 54. *Narce* Kaup. — 15, 16; 19—22; 26.
 278. *N. capensis* (Gm.). — 15, 16.
 *279. *N. dipterygia* (Schn.). — 19, 20.
 *280. *N. japonica* (Schleg.). — ?21, 22.
 281. *N. aysoni* (Hamilt.). — 26.
 55. *Temera* Gray. — 20.
 282. *T. hardwickii* Gray. — 20.
 56. *Discopyge* Heckel. — 30, 31.
 283. *D. tschudii* Heckel. — 31.
 284. *D. ommata* Jord. u. Gilb. — (30).
 57. *Hypnos* Dum. — 25.
 285. *H. subnigrum* Dum. — 25.

Unterord. 5. Batoidei.

Fam. 12. Rhinobatidae.

a) Pristininae.

58. *Pristis* Linck. — 1—2/3; 11—12/13; 15—20;
 25; 30.
 286. *P. perotteti* Val. — ?2; 12/13; 16; 19, 20;
 ?30. — (auch Süßw.).
 287. *P. zephyreus* Jord. u. Starks. — 30.
 288. *P. cuspidatus* Lath. — 19, 20. — (auch Süßw.).
 *289. *P. antiquorum* Lath. — 11; 12/13; 16. —
 (auch Süßw.).
 290. *P. woermanni* Fischer. — ?12, ?13.
 *291. *P. pectinatus* Lath. — 1, 2, 2/3; 15, 16, 17,
 18, 19. — (auch Süßw.).
 292. *P. zysron* Bleek. — 19, 20; ?25.
 293. *P. amandalei* Chaudhuri. — 19/20.
 294. *P. clavata* Garm. — 25.

b) Rhinobatinae.

59. *Rhynchobatus* MH. — 16—20; 22; 25; ?27.
 *295. *R. djiddensis* (Forsk.). — 16, 17, 18, 19, 20;
 22; 25; ?27.
 60. *Rhina* Schn. — 16—21.
 296. *R. ancylostomus* Schn. — 16, 17, 19, 20, 21.
 61. *Rhinobatus* Schn. — 1—3; 10—13; 15—22; 25;
 ?26, 27; 29—31.
 297. *R. thouini* MH. — 18, 19, 20.
 298. *R. spinosus* Günth. — ?2.
 { 299. *R. halavi* (Forsk.). — 11; 12/13, 13; ?15;
 17, 18, 19; 20, 21.
 { *300. *R. rhinobatus* Schn. — 19, 20, 25. — (auch
 Süßw.).
 301. *R. armatus* Gray. — 19, 20; 27.
 302. *R. obtusus* MH. — 15; 19.
 { *303. *R. percellens* (Walb.). — 1, 2.
 { *?304. *R. cemiculus* Geoff. — 11; ?18.
 ?305. *R. horkelii* MH. — 1.
 306. *R. productus* Ayres. — 29.
 { 307. *R. leucorhynchus* Günth. — 30, 30/31.
 { 308. *R. glaucostigma* Jord. u. Gilb. — 30.
 309. *R. lentiginosus* Garm. — 3.
 310. *R. bougainvillii* MH. — 25.
 *311. *R. schlegeli* MH. — ?16; ?17; 22.
 312. *R. banksii* MH. — 25, ?26.
 *313. *R. columnae* MH. — 10, 11, 12/13; 15, 16; 19.
 ?314. *R. polyophthalmus* Bleek. — 22.
 315. *R. blochii* MH. — 15.
 316. *R. brevirostris* MH. — 1.
 317. *R. planiceps* Garm. — 30/31, 31.
 ?318. *R. jaram.* Montrouzier. — 25/27.
 ?319. *R. dumerilii* Casteln. — 25.
 ?320. *R. vincentianus* Haake. — 25.

321. *R. stellio* Jord. u. Rutl. — 2.
 322. *R. rasmus* Garm. — 13.
 323. *R. acutus* Garm. — 19.
 62. *Zapteryx* Jord. u. Gilb. — 29, (30).
 324. *Z. exasperatus* (Jord. u. Gilb.). — 29.
 325. *Z. xyster* Jord. u. Everm. — (30).
 63. *Platyrhinoidis* Garm. — 29.
 326. *P. triseriatus* (Jord. u. Gilb.). — 29.
 64. *Discobatus* Garm. — 12/13; 19—22.
 327. *D. sinensis* (Schn.). — 20, 21, 22.
 328. *D. schoenleimii* (MH.). — ?12/13; 19.
 65. *Trygonorhina* MH. — 25, ?26.
 329. *T. fasciata* MH. — 25, ?26.
 330. *T. alveata* Garm. — ?

Fam. 13. *Raiidae*.

66. *Raia* L. — (1), (2), 3—8, 9, 10, 11, 12; 15, (16), (17); (19), (20); 21—23, 24; 25, (26); 29, (30), 31, 32, (33).
 *331. *R. clavata* L. — 8, 9, 7/10, 10, 11, 12; 15, 16. — (bis 360 m).
 332. *R. maculata* Montag. — 10; ?15.
 333. *R. punctata* Riss. — 10, 11.
 334. *R. undulata* Lac. — 10, 11, 12.
 335. *R. radiata* Donovan. — 4; 6, 7, 8, 9, 10. — (0—840 m).
 *336. *R. asterias* MH. — 10, 11, 12; 16.
 *337. *R. miraletus* L. — 10, 11; 12/13.
 338. *R. atra* MH. — 11.
 339. *R. radula* De la Roche. — ?10, 11.
 *340. *R. kenojei* MH. — 21, 22, 23.
 341. *R. eglanteria* Lac. — 3, 4.
 { 342. *R. circularis* Couch. — 4, 7/10, 9, 10, 11, 12. — (0—940 m).
 343. *R. naevus* MH. — ?10, 11.
 344. *R. lemprieri* Rich. — 25.
 *345. *R. batis* L. — 7, 7/10; 9, 10, ?11. — (0—910 m).
 346. *R. agassizii* MH. — 1.
 347. *R. marginata* Lac. — 10, 11.
 348. *R. lintea* Fries. — 9, 10.
 349. *R. maroccana* Schn. — ?3, ?4; 12.
 350. *R. smithii* MH. — 15.
 *351. *R. fullonica* L. — 8, 9, 10, 11, 12. — (0—610 m).
 352. *R. macrorhynchus* Bp. — 10, 11, 12; 15.
 353. *R. vomer* Fries. — 9, 10, 11.
 *354. *R. oxyrhynchus* L. — 9, 10, 11, 12. — (40—680 m).
 355. *R. nasuta* MH. — 26.
 *?356. *R. brasiliensis* MH. — 1.
 357. *R. jojenia* Cocco. — (11).
 358. *R. ocellata* Mitch. — 3, 4.
 359. *R. desmarestia* Les. — ?3, ?4.
 360. *R. lima* Poeppig. — 31.
 *361. *R. meerdervoorti* Bleek. — 22, 23.
 ?362. *R. chinensis* Basil. — 21.
 ?363. *R. cooperi* Gir. — ?
 364. *R. scobina* Phil. — 31, 31/32.
 365. *R. laevis* Mitch. — 3, 4.
 366. *R. mosaica* Cap. — 10.
 367. *R. erinacea* Mitch. — 4, 5.
 368. *R. fyllae* Lütke. — 5/6, 6; 8, 8/9. — (150—1010 m).
 369. *R. plutonia* Garm. — 3. — (420—610 m).
 { 370. *R. ackleyi* Garm. — 2. — (abyss.).
 ?371. *R. ornata* Garm. — 2/3, 3.
 372. *R. senta* Garm. — 3, 4. — (hemiabyss.).
 373. *R. rhina* Jord. u. Gilb. — 29.
 374. *R. binocolata* Gir. — 24, 29.
 375. *R. inornata* Jord. u. Gilb. — 29.
 376. *R. equatorialis* Jord. u. Bollm. — 30, 30, 31.
 377. *R. parmifera* Bean. — 24.
 378. *R. stellulata* Jord. u. Gilb. — 24, 29.
 379. *R. aleutica* Gilb. u. Thoburn. — 24. — (hemiabyss.).
 380. *R. trachura* Gilb. — 29. — (1140—1500 m).
 381. *R. abyssicola* Gilb. u. Thoburn. — (29). — (2900 m!).
 382. *R. isotrachys* Günth. — (22). — (670 m).
 ?383. *R. hyperborea* Coll. — 6, 7; 9. — (640—2390 m).
 384. *R. nidrosiensis* Coll. — 9. — (0—550 m).
 385. *R. mamillidens* Alc. — 19. — (1090 m).
 *386. *R. fusca* Garm. — 22.
 *387. *R. tengu* Jord. u. Fowl. — 23.
 388. *R. oxyptera* Phil. — 31, 31/32.
 389. *R. chilensis* Steind. — 31.
 390. *R. hollandi* Jord. u. Rich. — 22.
 391. *R. blanda* Holt. — 10.
 392. *R. bicolor* Riss. — 11.
 393. *R. ocellifera* Reg. — ?15.
 394. *R. rhizacanthus* Reg. — ?15.
 395. *R. philipi* Lloyd. — 17.
 396. *R. reversa* Lloyd. — 19. — (1500 m).
 397. *R. bathyphilus* Holl. u. Byrne. — 10. — (?abyss.).
 398. *R. porosa* Günth. — 21.
 399. *R. trigonoides* Casteln. — 25/27.
 400. *R. dentata* Klunz. — 25.
 401. *R. australis* Macl. — 25.
 402. *R. platana* Günth. — 32/1. — (Süfsw.).
 403. *R. microps* Günth. — 32/1. — (Süfsw.).
 404. *R. murrayi* Günth. — 15/33 (Kerguelen).
 405. *R. brachyura* Günth. — 31/32, 32.
 406. *R. nitida* Günth. — 25.
 407. *R. eatoni* Günth. — 15/33 (Kerguelen).
 408. *R. mira* Garm. — 31.
 ?409. *R. flavirostris* Phil. — 31.
 410. *R. arctowskyi* Dollo. — 33. — (400—570 m).

411. *R. magellanica* Phil. — 31/32.
 412. *R. fossada* Riss. — 11.
 413. *R. scabra* Douglas-Ogilb. — 25.
 414. *R. rosispinis* Gill u. Townsend. — 24.
 415. *R. obtusa* Gill u. Townsend. — 24.
 416. *R. interrupta* Gill u. Townsend. — 24.
 417. *R. ingolfiana* Lütke. — 6. — (580 m).
 418. *R. powelli* Alc. — 19/20.
 419. *R. johannis-davisi* Alc. — 17/19, 19. — (460—520 m).
 { 420. *R. badia* Garm. — 30. — (850—2320 m).
 { 421. *R. borea* Coll. — 7/10. — (730—1110 m).
 422. *R. cyclophorus* Reg. — 1.
 423. *R. kincaindii* Garm. — 29.
 ? 424. *R. siamensis* sp. n. — 20.
 ? 425. *R. sp. indeterminata* Holt u. Byrne — 10. — (570 m).
67. *Psammobatis* Günth. — 31, 31/32.
 426. *P. rudis* Günth. — 31/32.
 427. *P. brevicaudatus* Cope. — 31.
68. *Sympterygia* MH. — 32/1.
 428. *S. bonapartii* MH. — ?
 429. *S. acuta* Garm. — 32/1.
- Fam. 14. **Trygonidae.**
 a) Trygoninae.
69. *Pteroplatea* MH. — 1—4; 11, 12, 12/13; 18—22; 29, 30.
 * 430. *P. altavela* (L.). — ? 1; 11, 12.
 431. *P. hirundo* Lowe. — 12.
 432. *P. maclura* (Les.). — 1, 2; 4.
 * 433. *P. micrura* (Schn.). — ? 18, 19, 20, 21, 22.
 434. *P. tentaculata* (MH.). — 18.
 435. *P. zonurus* Bleek. — 20.
 436. *P. crebripunctata* Peters. — 30.
 437. *P. marmorata* Cooper. — 29.
 438. *P. vaillanti* Rochebr. — 12/13.
 439. *P. rava* Jord. u. Starks. — (30).
70. *Urolophus* MH. — 2; 20—22; 25; 29, 30, 31.
 { 440. *U. cruciatus* (Lac.). — 25.
 { * 441. *U. fuscus* Garm. — 22.
 { 442. *U. halleri* Coop. — 29, 30.
 { 443. *U. nebulosus* Garm. — 30.
 { 444. *U. armatus* MH. — (25/27).
 * 445. *U. jamaicensis* (Cuv.). — 2.
 446. *U. testaceus* [MH.]. — 25.
 447. *U. javanicus* (Martens). — 20.
 448. *U. chilensis* Günth. — 31.
 449. *U. mundus* (Gill.). — 30.
 450. *U. goodei* Jord. u. Bollm. — 29, 30. — (?hemibabys).
 451. *U. aspidurus* Jord. u. Gilb. — 30.
 452. *U. asterias* Jord. u. Gilb. — 30.
453. *U. bucculentus* Macl. — 25.
 ? 454. *U. marmoratus* Phil. — 31.
 455. *U. rogersi* Jord. u. Starks. — 30.
 456. *U. umbrifer* Jord. u. Starks. — 30.
 457. *U. kaianus* Günth. — ? 20.
71. *Taeniura* MH. — 1, 2; 16—20; 25, 27. — (auch Süßw.).
 * 458. *T. lymma* (Forsk.). — 16; 18, ? 19, 20, 25, 27.
 459. *T. meyeri* MH. — 16.
 460. *T. melanospilos* Bleek. — 17, 18, 19, 20.
 461. *T. grabata* (Geoff.). — 18.
 * 462. *T. motoro* Casteln. — 1. — (meist Süßw.).
 463. *T. orbigny* Casteln. — 1. — (Süßw.).
 464. *T. magdalenae* Dum. — 2. — (Süßw.).
 465. *T. humboldtii* (Roulin). — 1/2. — (Süßw.).
 466. *T. atra* Macl. — 25.
 467. *T. mortoni* Macl. — 25. — (Süßw.).
72. *Trygon* Adans. — 1—3, (4), (5); ? 9, 10—13; 15—22, ? 23; 25—27, (28), (29), (30).
 { * 468. *T. uarnak* (Forsk.). — 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21.
 { 469. *T. gerrardi* (Gray). — 20; (22).
 { 470. *T. punctata* Günth. — ? 20.
 471. *T. bleekeri* Blyth. — 19.
 472. *T. walga* MH. — 17, 18, 19, 20.
 473. *T. polylepis* Bleek. — 16; 19, 20.
 474. *T. nuda* Günth. — 19, 20.
 475. *T. hastata* Dekay. — 1, 2, 3, (4).
 476. *T. strongylopterus* Schomb. — 1. — (Süßw.).
 477. *T. thalassia* Columna. — 11, 12.
 478. *T. bruceo* Bp. — 11.
 * 479. *T. violacea* Bp. — 11.
 { * 480. *T. pastinaca* (L.). — ? 9, (10), 11, 12, 12/13; 15, 16.
 { * 481. *T. akajei* MH. — 22, ? 23.
 { 482. *T. say* (Les.). — 1, 2, 3, (4).
 { 483. *T. kuhlü* MH. — 16; 19, 20, 25, 27.
 { 484. *T. marginata* Günth. — 12/13. — (Süßw.).
 { 485. *T. rudis* Günth. — 13.
 { 486. *T. ukpam* (Smith.). — 13.
 { 487. *T. bennetti* MH. — ? 1; ? 18, 19; 21, ? 22.
 * 488. *T. tuberculata* Lac. — 1.
 489. *T. sabina* Les. — 2, 3. — (auch Süßw.).
 * 490. *T. imbricata* (Schn.). — 19, ? 20.
 491. *T. zugei* MH. — 19, 20, 21, 22.
 { * 492. *T. hystrix* MH. — 1, 2. — (meist Süßw.).
 { 493. *T. schmardae* Wern. — 2.
 { * 494. *T. orbicularis* (Schn.). — 1.
 ? 495. *T. guttata* (Schn.). — 1.
 496. *T. sephen* (Forsk.). — 16, 17, 18, 19, 20.
 497. *T. purpurea* Smith. — 15.
 ? 498. *T. spinocissima* Dum. — ?
 ? 499. *T. atrocissima* Blyth. — ?

- { ?500. *T. longa* (Garm.). — 30.
 501. *T. dipterurus* (Jord. u. Gilb.). — 29.
 502. *T. centrurus* (Mitch.). — 4, 5.
 503. *T. fai* (Jord. u. Seale). — ?
 504. *T. lata* Garm. — (28).
 ?505. *T. ponapensis* Günth. — 27.
 506. *T. navarrae* Steind. — 21.
 507. *T. sinensis* Steind. — 21.
 508. *T. microps* Annand. — 19.
 509. *T. oxyrhynchus* Sauv. — 21.
 510. *T. breviceaudata* Hutton. — 26.
 511. *T. liocephalus* Klunz. — 18.
 512. *T. thetidis* (Waite). — 25.
 513. *T. varidens* (Garm.). — 21.
 514. *T. hawaiiensis* (Jenk.). — (28).
 515. *T. brevis* Garm. — ?3, ?4.
 ?73. *Ellipesus* Schomb. — 1. — (Süßw.).
 516. *E. spinicauda* Schomb. — 1. — (Süßw.).
 74. *Urogymnus* MH. — 16—10.
 517. *U. asperrimus* (Schn.). — 16, 17, 18, 19, 20.
 518. *U. rhombeus* Klunz. — 18.
 b) Myliobatinae.
 75. *Myliobatis* Dum. — 32/1—4; (9), 10—12; 15, 16;
 18—23; 25; 29—31.
 *519. *M. aquila* (L.). — 32/1; (9), 10, 11, 12;
 15, 16; 22, 23; ?25.
 520. *M. vespertilio* Bleek. — ?18; ?19; 20.
 521. *M. maculatus* Gray. — 19, 20.
 522. *M. bovinus* Geoff. — 11, 12.
 *523. *M. nieuhofii* (Schn.). — 19, 20; (?22).
 524. *M. milvus* Val. — ?18; 20, 21.
 525. *M. freminvillei* Les. — 1, 2, 3, 4.
 526. *M. goodei* Garm. — ?2, ?30.
 527. *M. asperrimus* (Gilb.). — 30.
 528. *M. californicus* Gill. — 29, 30, 31.
 529. *M. australis* Macl. — 25.
 ?530. *M. chilensis* Phil. — 31.
 76. *Aëtobatus* Blainv. — 1—3; 16—20; 25—28, 30.
 { 531. *A. narinari* (Euph.). — 1, 2, 3; 16, 17, 18,
 19, 20; 25, 27, 28; ?30.
 { ?532. *A. punctatus* (Macl.). — 27.
 ?533. *A. tenuicaudatus*. (Hector). — 26.
 77. *Rhinoptera* Kuhl. — 1; 3, 4; 11, 12/13; 17, 19,
 20; 29/30.
 534. *R. marginata* Cuv. — 11.
 535. *R. jussieni* (Cuv.). — 1.
 536. *R. lalandii* Val. — 1.
 537. *R. javanica* MH. — 19, 20.
 538. *R. bonasus* (Mitch.). — 3, 4.

539. *R. adspersa* Val. — 19, 20.
 540. *R. polyodon* Günth. — ?
 541. *R. peli* Bleek. — 12/13.
 542. *R. ensenadae* Rosa Smith. — (29/30).
 543. *R. steindachneri* Everm. u. Jenk. — 30.
 544. *R. jayakari* Boul. — 17.
 78. *Mobula* Raf. — 1, 2; 10, 11; 16—20, 22, 23; 28, 31.
 545. *M. giornae* (Lac.). — (10), (11).
 *546. *M. japonica* (MH.). — (22), (23), (?28).
 547. *M. eregoodoo* (Cant.). — 17, 19, 20.
 548. *M. kuhlii* (Val.). — 16; 19, 20.
 549. *M. hypostomus* (Bancroft). — ?1, 2.
 550. *M. draco* Günth.
 551. *M. thurstoni* Lloyd. — 19.
 552. *M. monstrum* Klunz. — 18.
 ?553. *M. tarapacana* (Phil.). — 31.
 79. *Ceratobatis* Boul. — 2.
 554. *C. robertsii* Boul. — 2.
 80. *Manta* Bancroft. — 2, 3, 4; 18—20; 29, 30.
 555. *M. birostris* (Walb.). — 2, 3, 4; 29, 30.
 556. *M. ehrenbergii* (MH.). — 18, ?19, 20.
 81. *Brachioptera* Gratzian. — 20.
 557. *B. rhinoceros* Gratzian. — 20.
 82. *Phanerocephalus* Gratzian. — 19.
 558. *P. ellioti* Gratzian. — 19.

Reihe II. Chasmatopaea.

Ord. 3. Holocephali, Chimären.

Fam. 14. Chimaeridae.

83. *Rhinochimaera* Garm. — (10); 22; Indik. (abyss.).
 { *559. *R. pacifica* (Mits.). — 22. — (über 360 m).
 { ?560. *R. atlantica* Holt u. Byrne. — (10).
 561. *R. indica* (Garm.). — Indik.
 84. *Harriotta* Goode u. Beane. — 4; 22. — (abyss.).
 562. *H. raleighana* Goode u. Beane. — 4.
 563. *H. chaetirhamphus* (Tan.). — 22. — (1290
 —1800 m).
 85. *Callorhynchus* Gronov. — 15; 19; 25, 26; 31,
 31/32. — (abyss.).
 564. *C. callorhynchus* (L.). — 15; 25, 26; 31, 31/32.
 ?565. *C. dasycaudatus* Colenso. — 26.
 ?566. *C. indicus* Garm. — 19. — (? abyss.).
 86. *Chimaera* L. — 2; 5; 7; 9—13; 15; 19, 20, 22,
 23; 25, 26; 28, 29; 31. — (0—2190 m).
 *567. *C. monstrosa* L. — 2; 5; 7, 7/10, 9, 10, 11,
 12, 13; 15; 19, 20; 22, 23; 25, 26; 28,
 29; 31. — (0—1290 m).

Anhang 2. Literaturverzeichnis.

Vorbemerkungen: Von systematischen Werken über die Selachier sind nur die wichtigeren aufgeführt; die übrigen sind bei den einzelnen Spezies genau zitiert.

* (Ein Stern) bedeutet, daß sich in der Arbeit — ausschließlich oder neben systematisch-chorologischen Angaben — allgemeine ozeanographische oder tiergeographische Betrachtungen finden.

- Abel O. 1912. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
- * Alcock. 1889. Natural History Notes on the „Investigator“. No. 13: Bathybial Fishes from the Bay of Bengal; in: Ann. Mag. Nat. Hist. (6) 4, p. 376 ff.
- * — 1891. Natural History Notes on the „Investigator“. Pisces; in: Ann. Mag. Nat. Hist. (6) 8, p. 16 ff.
- 1899. Descriptive Catalogue of the Indian Deep-Sea Fishes in the Indian Museum. Calcutta
- 1892—1900. Ill. Zool. „Investigator“. Fishes. Calcutta.
- * Arldt Th. 1907. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig.
- Bean T. H. 1906. Catalogue of the Fishes of the Bermudas; in: Publications of the Field Columbian Museum. Zool. Series 7, p. 21 ff.
- Bean und Weed. 1910. Notes on Antelochimaera and related Genera of Chimaeroid Fishes; in: Proc. U. S. Nat. Mus. 37, p. 661 ff.
- Beneden. 1871. Les Poissons des Côtes de Belgique; in: Mem. Ac. Belg. 38.
- Bleeker. 1859. Enumeratio specierum piscium hucusque in Archipelago Indico observatarum. Bataviae.
- Bonaparte, Prince Ch. L. 1832—1841. Iconografia della Fauna Italica. Roma.
- 1846. Catalogo metodico dei Pesci Europei. Napoli.
- * Brauer A. 1906. Die Tiefsee-Fische; in: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. 15. Jena.
- * Bridge T. W. 1910. Fishes in: Fishes, Ascidians etc., von Harmer, Herdman, Bridge, Boulenger. London.
- Caraffa T. de. 1902. Essai sur les Poissons des Côtes de la Corse; in: Bull. Soc. Corse 22.
- * Chun C. 1900. Aus den Tiefen des Weltmeers. Schilderungen von der Deutschen Tiefsee-Expedition. Jena.
- Collett R. 1896. Poissons; in: Monaco, A. Prince de, Résultats des Campagnes Scientifiques. Monaco.
- 1902—1905. Meddelelser om Norges Fiske. Kristiania.
- Couch J. 1862—1865. A History of the Fishes of the British Islands. London.
- Cuvier G. L. 1829—30. Le Règne Animal. 2. Édit. Paris.
- Day J. 1865. The Fishes of Malabar. London.
- 1878. The Fishes of India. London.
- 1884. The Fishes of Great Britain and Ireland. London.
- 1887. The Fauna of British India. Fishes, vol. 1. London.
- * Dean B. 1895. Fishes, Living and Fossil. New York.
- 1903. Science (2) 17.
- 1904. Notes on the Long-Snouted Chimaeroid of Japan; in: Journ. Coll. Sci. Tokio 19, Art. 4.
- * — 1905. Chimeroid Fishes and their Development. Washington.
- Dekay. 1842. New York Fauna. Fishes.
- * Döderlein L. 1902. Über die Beziehungen nahe verwandter „Tierformen“ zueinander; in: Zeitschr. Morph. Anthropol. 4, p. 394 ff.
- * Doflein F. 1906. Ostasienfahrt. Leipzig und Berlin.
- * — 1906^A. Fauna und Ozeanographie der japanischen Küste; in: Verh. D. Zool. Ges. Leipzig.
- * — 1904. Brachyura; in: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. 6. Jena.
- Abh. d. II. Kl. d. K. Ak. d. Wiss. IV. Suppl.-Bd. 3. Abh.

- Dollo L. 1904. Poissons; in: Résultats du Voyage de S. Y. „Belgica“. Anvers.
- * — 1910. La Paléontologie Éthologique; in: Bull. Soc. belge Géol. 23, p. 377—421.
- Duméril A. 1865. Histoire Naturelle des Poissons. Tom. I: Élasmobranches. Paris.
- Duncker G. 1903. Die Fische der malayischen Halbinsel; in: J.-B. Hbg. wiss. Anst. 21, 2. Beiheft, p. 135 ff.
- Eastman C. R. 1904. Description of Bolca Fishes; in: Bull. Mus. C. Z. Harv. 46, No. 1.
- Ehrenbaum E. 1901. Die Fische; in: Fauna Arctica (Römer und Schaudinn), Bd. 2. Jena.
- Engelhardt R. 1912. Über einige neue Selachier-Formen; in: Z. Anz. 39, p. 643—648.
- Faber. 1829. Naturgeschichte der Fische Islands. Frankfurt.
- Fages L. 1907—08. Essai sur la Faune des Poissons des Iles Baléares; in: Arch. Zool. Exp. (4) 7. Paris.
- Fowler H. W. 1905. Some Fishes from Borneo; in: Proc. Ac. Philad. 57, p. 455 ff.
- 1908. Notes on Sharks; in: Proc. Ac. Philad. 60.
- * Franz V. 1905. (Augen der Selachier); in: Jen. Zeitschr. Naturw. 40.
- * — 1910. Die japanischen Knochenfische der Sammlungen Haberer und Doflein; in: Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens (Doflein): Abh. Bayer. Ak. Wiss., math.-phys. Abt., IV. Suppl.-Bd., 1. Abh.
- Garman S. 1884. An Extraordinary Shark: *Chlamydoselachus anguineus*; in: Bull. Ess. Inst. 16.
- 1884^A. Science 1884, p. 345, 481.
- 1885. *Chlamydoselachus anguineus*, a living species of cladodont Shark; in: Bull. Mus. C. Z. Harv. 12, No. 1.
- 1899. Fishes; in: Reports on an Exploration . . . „Albatross“, Bd. 26. Cambridge; in: Mem. Mus. C. Z. Harv. 24.
- 1904. The Chimeroids; in: Bull. Mus. C. Z. Harv. 41, No. 2.
- 1906. New Plagiostomia; in: Bull. Mus. C. Z. Harv. 46.
- 1908. New Plagiostomia; in: Bull. Mus. C. Z. Harv. 51.
- Gilbert. 1891. Scientific Results . . . „Albatross“; in: Proc. U. S. Nat. Mus. 14, p. 539 ff.
- Gilchrist D. F. 1901. Catalogue of Fishes from South Africa; in: Cape of Good Hope, Marine Investigations. Cape Town.
- Gill. 1861. Ann. Lyc. New York.
- 1882. Bibliographie of the Fishes of the Pacific Coast of the U. S.; in: Bull. U. S. Nat. Mus. 11.
- 1884. Science 1884.
- * — 1893. Comparison of antipodal Faunas; in: Mem. Ac. Sci. 6, p. 91 ff.
- Gmelin. 1788. Systema naturae (Linné). Edit. 13.
- Goode und Beane. 1896. Oceanic Ichthyology; in: Reports on the Results of Dredging . . . „Blake“. Mem. Mus. C. Z. Harv. 22.
- Gratzianow V. 1906. Über eine besondere Gruppe der Rochen; in: Z. Anz. 30, p. 399 ff.
- Günther A. 1870. Catalogue of the Fishes in the British Museum, Bd. 8. London.
- 1878. In: Ann. Mag. Nat. Hist. (5) 2.
- 1880. Shore Fishes; in: Report on the Scientific Results of the „Challenger“. London, vol. 1.
- * — 1886. Handbuch der Ichthyologie (Introduction to the Study of the Fishes); übersetzt von Hayek. Wien.
- * — 1887. Deep-Sea Fishes; in: Report on the Scientific Results of the „Challenger“, vol. 22. London.
- 1889. Pelagic Fishes; in: Report on the Scientific Results of the „Challenger“, vol. 31. London.
- 1910. Fische der Südsee; in: Journ. Mus. Godeffroy, Bd. 3.
- Günther und Playfair. 1866. Fishes of Zanzibar. London.
- * Hasse C. 1879. Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena.
- * Hay O. P. 1902. On the chronological Distribution of Chondropterygiens; in: Trans. Amer. phil. Soc. (2) 20, p. 63 ff.
- Hemprich und Ehrenberg. 1899. Symbolae Physicae. Fische (Hilgendorf). Berlin.
- * Hesse R. 1910. Der Tierkörper als selbständiger Organismus; Bd. 1 von: Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. Leipzig und Berlin.
- Hilgendorf. 1904. Ein neuer Scyllium-artiger Haifisch; in: SB. nat. Fr. 1904, p. 39.
- * Hjort. 1911. Die Tiefsee-Expedition des „Michael Sars“; in: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 4, p. 335 ff.
- Holt und Byrne. 1909. Preliminary Notes on the Fishes from the Irish Atlantic Slope; in: Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 3, p. 279 ff.

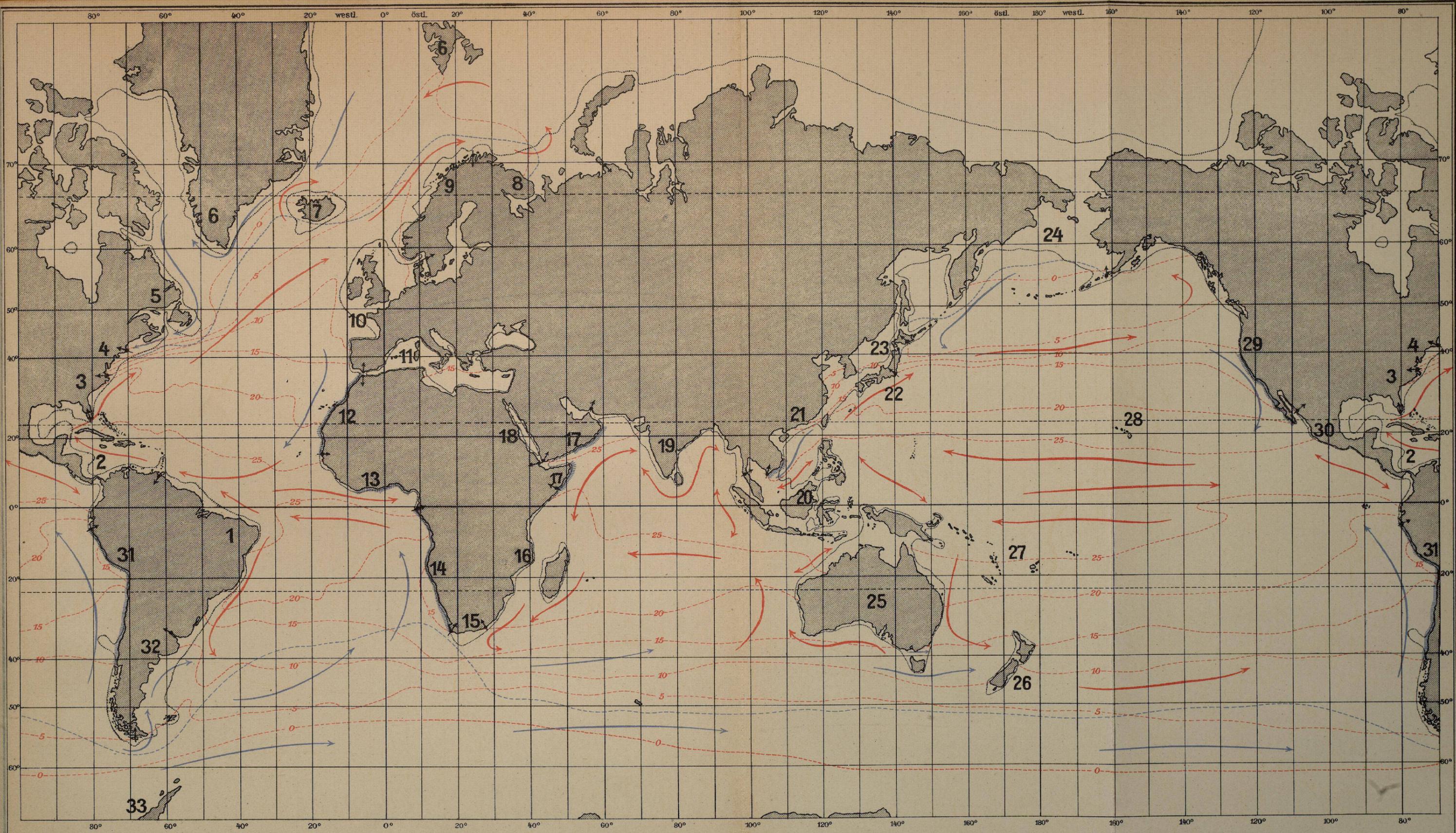
- Holt und Byrne. 1909. The Fishes; in: Wolfenden, Scientific and Biological Researches in the North Atlantic; in: Mem. Chall. Soc. 1, p. 195 ff., p. 225 ff.
- Holt und Calderwood. 1895. Trans. R. Dublin Soc. (2) 5.
- Hussakof. 1909. A new Goblin Shark, *Scapanorhynchus jordani*; in: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 26, Art. 19, p. 25.
- Ishikawa. 1897. A Preliminary Catalogue of Fishes (Japan). Tokio.
- 1908. New Species: *Squalus japonicus*; in: Proc. Ac. Philad. 60.
- *Jaeckel O. 1891. Über die Gattung *Pristiophorus*; in: Arch. f. Nat. Gesch. 57, Bd. 1.
- * — 1894. Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Berlin.
- Jenkins O. P. Report on Collections of Fishes made in the Hawaiian Islands; in: Bull. U. S. Fish Comm. 22 (1902), 1904.
- Jordan A. St. 1898. Description of a Species of Fish (*Mitsukurina owstoni*); in: Proc. Calif. Ac. (3) 1.
- * — 1905. The Origin of Species through Isolation; in: Science (2) 22, p. 545 ff.
- Jordan und Evermann. 1896. The Fishes of North and Middle America; in: Bull. U. S. Nat. Mus. 47.
- 1904. Descriptions of Fishes from Hawaiian Islands; in: Bull. U. S. Fish. Comm. 22 (1902), 1904.
- Jordan und Fowler. 1903. A Review of the Elasmobranchiate Fishes of Japan; in: Proc. U. S. Nat. Mus. 26.
- Jordan und Gilbert. 1880. In: Proc. U. S. Nat. Mus. 1880.
- 1883. Synopsis of the Fishes of North America; in: Bull. U. S. Nat. Mus. 16.
- Jordan und Richardson. 1909? Catalogue of the Fishes of Formosa; in: Mem. Carnegie Mus. 4, No. 4.
- Jordan und Seale. 1905. List of Fishes collected at Hongkong; in: Proc. Davenport Ac. Sci. 10, p. 1.
- Jordan und Snyder. 1899. A Preliminary Check List of the Fishes of Japan; in: Ann. Zool. Jap. 3, Part 1.
- 1903. On a Collection of Fishes made by Owston; in: Smith. Misc. Coll. 45, p. 230.
- Jordan und Starks. 1895. The Fishes of Sinaloa; in: Proc. Ac. Philad. (2) 5, p. 377.
- 1901. Description of 3 new Species of Fishes; in: Proc. Cal. Ac. (3) 2.
- *Knipowitsch. 1897. Verzeichnis der Fische des Weißen und Murman-Meerer; in: Ann. Mus. zool. Ac. Petersb. 2, p. 144.
- Kossmann und Räuber. 1877. Pisces; in: Zoologische Ergebnisse einer Reise in die Küstengebiete des Roten Meeres. Leipzig.
- *Krümmel O. 1911. Handbuch der Ozeanographie. 2. Auflage. Stuttgart.
- Lacépède. 1798—1803. Histoire Naturelle des Poissons, Bd. 1—5. Paris.
- *Leavitt. 1907. Geographical Distribution of closely related Species; in: Amer. Natural. 41.
- Leriche. 1906. Contribution à l'Étude des Poissons fossiles du Nord de la France. Lille.
- Linné. 1758. Systema Naturae. Edit. 10, Bd. 10.
- Lloyd. 1907. Notes on a Collection of Fishes from Akagab; in: Rec. Ind. Mus. 1, p. 219.
- Lohberger J. 1910. Über zwei riesige Embryonen von *Lamna*; in: Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens (Doflein); Abh. Bayer. Ak. Wiss., math.-phys. Abt., IV. Suppl.-Bd., 2. Abh.
- *Lohmann. 1912. Die Probleme der modernen Planktonforschung; in: Verh. D. Zool. Ges. 1912, p. 16—109.
- Lönnerberg. 1907. Ergebnisse der Hamburger Maghellaens-Sammelreise. 8. Lieferung, Nr. 6. Hamburg.
- Macleay und Macleay. 1883. In: P. Linn. Soc. N. S. Wales 8.
- 1885. *Plagiostoma* of the Pacific; in: P. Linn. Soc. 10.
- McCoy. 1880. *Notidanus indicus*; in: Prodr. Zool. Vict. 1, 5. Dec., p. 16.
- Moreau E. Histoire Naturelle des Poissons de la France. Paris.
- Müller und Henle. 1841. Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin.
- Ogilby (Douglas). 1888. Catalogue of the Fishes in the Collection of the Australian Museum. Part 1. Sydney.
- *Ortmann. 1896. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena.
- *Palacky. 1891. Die Verbreitung der Fische. Prag.
- Pelegrin. 1904. In: Bull. Soc. zool. France 29.
- 1905. In: Bull. Soz. zool. France 30.
- Philippi R. A. 1887? Abbildung und Beschreibung einiger chilenischer Fische. Leipzig.
- 1887A. Vorläufige Nachricht über einige Fische der chilenischen Küste; in: Zool. Gart. 28, p. 84.
- Pietschmann V. 1908. Japanische Plagiostomen; in: SB. Ak. Wien., Abt. 1, Bd. 117.
- P. P. C. H. 1904. Catalogue des Poissons du Nord de l'Europe; in: Publ. de Circonstance (Cons. perman. intern. Explor. de la Mer). Kopenhagen.

- Quoy und Gaimard. 1824. Poissons; in: Voyage „Urania“. Paris.
- Rafinesque C. S. 1810. Caratteri di alcuni nuovi generi della Sicilia. Palermo.
- Ranzani C. 1844. Memorie di Storia Naturale. Bologna.
- Regan T. 1904. In: Ann. Mag. N. H. (7) 14.
- * — 1906. A Classification of Selachii; in: Proc. Zool. Soc. 1906, p. 722 ff.
- 1906A. Description of some new Sharks; in: Ann. Mag. N. H. (7) 18, p. 435.
- 1907. Note on Raia undulata; in: Ann. Mag. N. H. (7) 20, p. 403.
- 1908. A Revision of Family Orectolobidae; in: Proc. Zool. Soc. 1908, p. 347.
- 1908A. A Synopsis of Family Scyliorhinidae; in: Ann. Mag. N. H. (8) 1, p. 453.
- 1908B. A Synopsis of Family Cestraciontidae; in: Ann. Mag. N. H. (8) 1, p. 493.
- 1908C. A Synopsis of Family Squalidae; in: Ann. Mag. N. H. (8), 2 p. 39.
- Risso. 1810. Ichthyologie de Nice. Paris.
- 1826. Histoire Naturelle de l'Europe méridionale, Bd. 3. Paris.
- Rüppell. 1840. Neue Wirbeltiere. Fauna Abessinien. Amphibien und Fische, Bd. 2. Frankfurt.
- Sauvage. 1891. Poisson; in: Grandidier, Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar, Bd. 16. Paris.
- Schlegel. 1850. Pisces; in: Siebold, Fauna Japonica. Paris.
- *Schlesinger G. 1909. Der sagittiforme Anpassungstypus nektonischer Fische; in: Verh. Zool.-botan. Ges. Wien. 1909.
- *Schmidt. 1904. Verbreitung der Fische des Stillen Ozeans; in: Compte-rendu des Séances du 6. Congr. intern. Zool. Berne, p. 561.
- Schneider. 1801. Blochs Systema Ichthyologiae. Berlin.
- *Schott G. 1891. Temperaturen und Strömungen der ostasiatischen Gewässer; in: Arch. d. Seewarte 14, Nr. 3.
- * — 1902. Ozeanographie; in: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. 1, Text u. Atlas. Jena.
- * — Weltkarte der Meeresströmungen.
- *Simroth H. 1907. Die Pendulationstheorie. Leipzig.
- Smith. 1849. Illustrations of the Zoology of South Africa. Pisces. London.
- Smith-Woodward. 1889. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part 1: Elasmobranchii. London.
- *Smitt. 1895. A History of Scandinavian Fishes (Fries, Eckström, Sundevall). 2. Edit., Text und Atlas. Stockholm und London.
- Starks. 1906. On a Collection of Fishes made in Equador and Peru; in: Proc. U. S. Nat. Mus. 30, p. 761.
- Steindachner F. 1882. Beiträge zur Kenntnis der Fische Afrikas; in: Denk. Ak. Wien 44, p. 19; 45, p. 1.
- 1902. Fische aus Südarabien und Sokotra; in: Denk. Ak. Wien., math.-nat. Klasse, Bd. 71
- *Steuer. 1910. Planktonkunde.
- Stromer. 1910. Die Fische des Eocäns von Ägypten; 1. Teil: Selachier; in: Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. 62, Nr. 7.
- 1910A. Reptilien- und Fischreste aus dem marinen Alttertiär von Süd-Togo; in: Mon. Ber. d. D. Geol. Ges. 62, Nr. 7.
- Sucker L. 1895. Die Fische der Adria. Triest.
- Tanaka S. 1905. On Two New Species of Chimaera; in: Journ. Coll. Sci. Tok. 20.
- 1908. Notes on some Japanese Fishes; in: Journ. Coll. Sci. Tok. 23, Art. 7.
- 1909. Description of 10 new Species of Japanese Fishes; in: Journ. Coll. Sci. Tok. 27, Art. 8.
- Vaillant L. 1888. Poissons; in: Cape Horn, Mission Scientifique, Bd. 6. Paris.
- 1893. Contribution à l'Étude de la Faune ichthyologique de Borneo; in: Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (3) 5, p. 23.
- 1907. Poissons; in: Expédition antarctique française. Paris.
- Waite. 1901. In: Rec. Austr. Mus. 4.
- Werner F. 1904. Die Fische der Sammlung der Wiener Universität; in: Zool. JB., Syst. 21.
- *Zittel. 1911. Grundzüge der Paläontologie. 2. Auflage. 2. Abt.: Vertebrata. München und Berlin.

I n h a l t.

	Seite
Vorwort	3
I. Kapitel: Die Grundlagen der Arbeit.	
1. Geographische Grundlagen:	
A. Literatur	4
B. Über meine physikalische Erdkarte der Ozeane	7
2. Zoologische Grundlagen:	
A. Systematik der Selachier	10
B. Paläontologie der Selachier	12
C. Bionomie der Selachier	12
II. Kapitel: Bionomische Betrachtung der Verbreitung der Selachier.	
1. Der Küstenbezirk:	
A. Typ: Cestracion	15
B. Paratypen: Gyropleurodus, Scyliorhinus (p. 18), Orectolobus (p. 22), Chilosecyllium, Triakis (p. 23), Squatina (p. 24), Torpedo, Narcine, Narce (p. 26), Rhinobatus, Rhynchobatus, Rhina (p. 27), Trygon (p. 28), Pteroplatea (p. 29), Urolophus, Taeniura, Urogymnus (p. 30), Galeus (p. 31), Mustelus (p. 33), Pristis (p. 34).	
2. Der Hochseebezirk:	
A. Typ: Cetorhinus	35
B. Paratypen: Lamna (p. 39), Carcharodon, Alopias, Odontaspis, Ginglymostoma (p. 40), Rhinodon (p. 41), Carcharias (p. 42), Galeocerdo (p. 44), Sphyrna, Hexanchus, Heptranchias (p. 45), Myliobatis (p. 47), Aëtobatus, Rhinoptera, Mobula, Manta (p. 48), Ceratobatis, Brachioptera, Phanerocephalus (p. 49).	
3. Der Tiefseebezirk:	
A. Typ: Chimaera	50
B. Paratypen: Rhinochimaera (p. 55), Harriotta, Callorhynchus, Chlamydoselachus (p. 56), Scapanorhynchus (p. 57), Pristiurus (58), Centroscyllum (p. 59), Echinorhinus (p. 60), Oxynotus, Spinax, Squalus (p. 61), Scymnodon, Centroscymnus (p. 63), Centrophorus, Scymnorhinus, Somniosus (p. 64), Isistius, Euprotomicrus, Benthobatis, Raia (p. 65).	
III. Kapitel: Geophysikalische Betrachtung der Verbreitung der Selachier.	
1. Brasilien-Provinz. — 2. Antillen-Provinz (p. 68). — 3. Florida-Provinz. — 4. Neu-England-Provinz (p. 69). — 5. Labrador-Provinz. — 6. Arktische Provinz (p. 70). — 7. Island-Provinz. — 8. Murman-Provinz. — 9. Norwegen-Provinz. — 10. Westeuropäische Provinz (p. 71). — 11. Mittel-	

meer-Provinz. — 12. Kanarien-Provinz (p. 72). — 13. Guinea-Provinz. — 14. Benguela-Provinz. — 15. Agulhas-Provinz (p. 73). — 16. Moçambique-Provinz. — 17. Arabische Provinz (p. 74). — 18. Rotes Meer. — 19. Indische Provinz. — 20. Malayische Provinz (p. 75). — 21. Chinesische Provinz. — 22. Südjapanische Provinz (p. 76). — 23. Nordjapanische Provinz (p. 77). — 24. Ojashiwo- Provinz. — 25. Australische Provinz (p. 78). — 26. Neu-Seeland-Provinz. — 27. Polynesische Provinz (p. 79). — 28. Hawaii-Provinz. — 29. Kalifornische Provinz (p. 80). — 30. Panama-Provinz (p. 81). — 31. Peru-Provinz. — 32. Falkland-Provinz (p. 82). — 33. Antarktische Provinz (83).	
Anhang: Der Süßwasser-Bezirk	83
IV. Kapitel. Zusammenfassung der tiergeographischen Resultate und Ableitung allgemeiner phylogene- tischer Gesetze	
	85
Anhang: 1. Verbreitungsliste der Selachierarten	97
2. Literaturverzeichnis	105
3. Karten:	
A. Tafel mit Verbreitungskärtchen.	
B. Physikalische Erdkarte der Ozeane.	



Physikalische Erdkarte der Ozeane.

..... 200m Tiefenlinie
 - - - - - kaltes Auftriebwasser

- - - - - 25 (25° Isothermie)
 - - - - - Treibeisgrenze } im kältesten Monat

→ warme Strömung
 ← kalte Strömung

↔ jahreszeitlich wechselnde Strömung
 (12) tiergeographische Provinz (Küstengebiet!)
 mit ihren beiden Grenzen (↓)

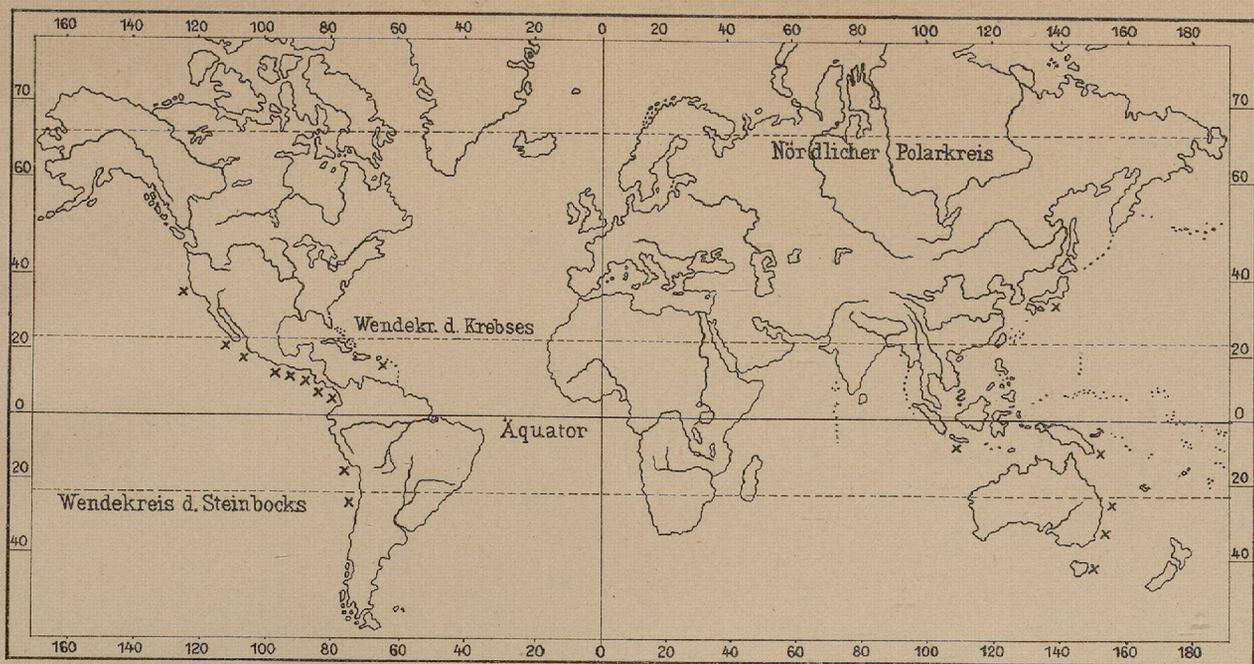


Fig. 7. Verbreitung der Urolophus-Arten.

× je eine Art.

Zu Engelhardt, Tiergeographie der Selachier.

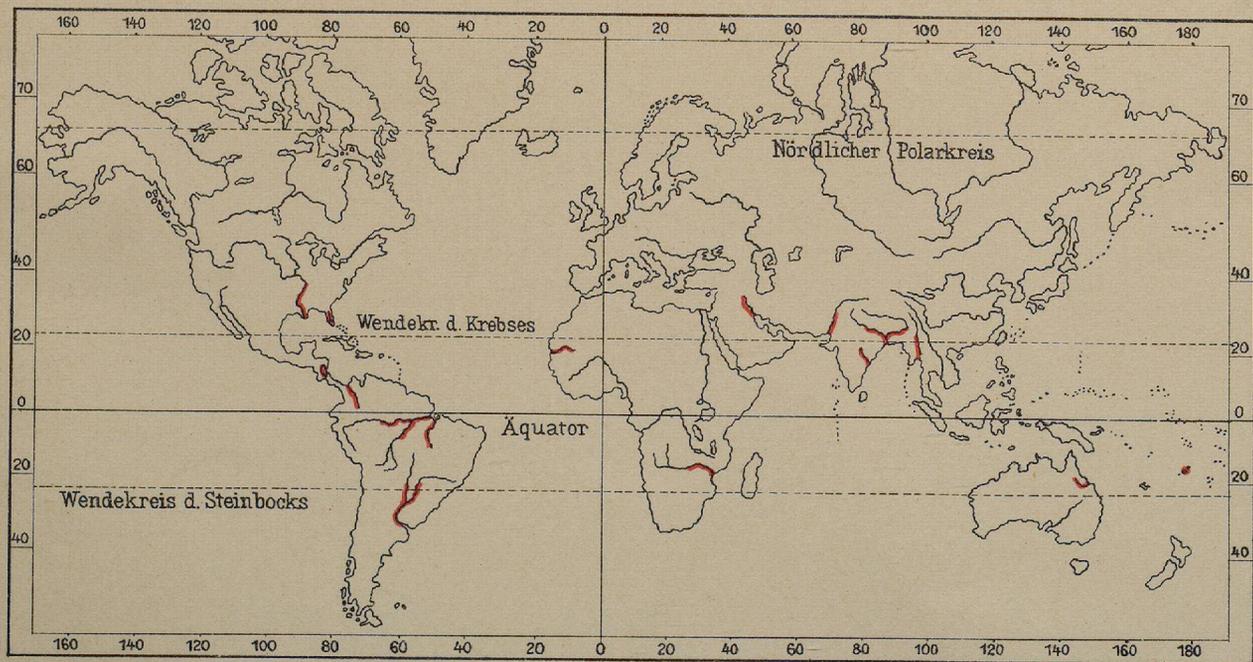


Fig. 8. Die Verbreitung der Selachier in süßem Gewässern.

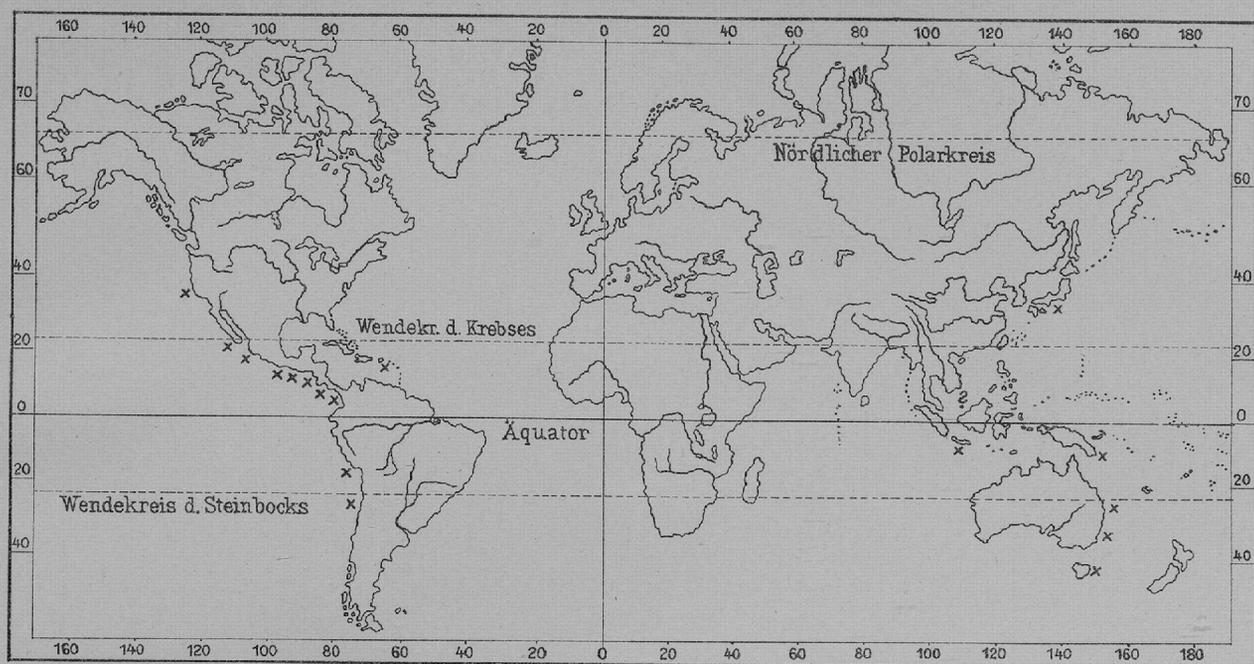


Fig. 7. Verbreitung der Urolophus-Arten.

× je eine Art.

Zu Engelhardt, Tiergeographie der Selachier.

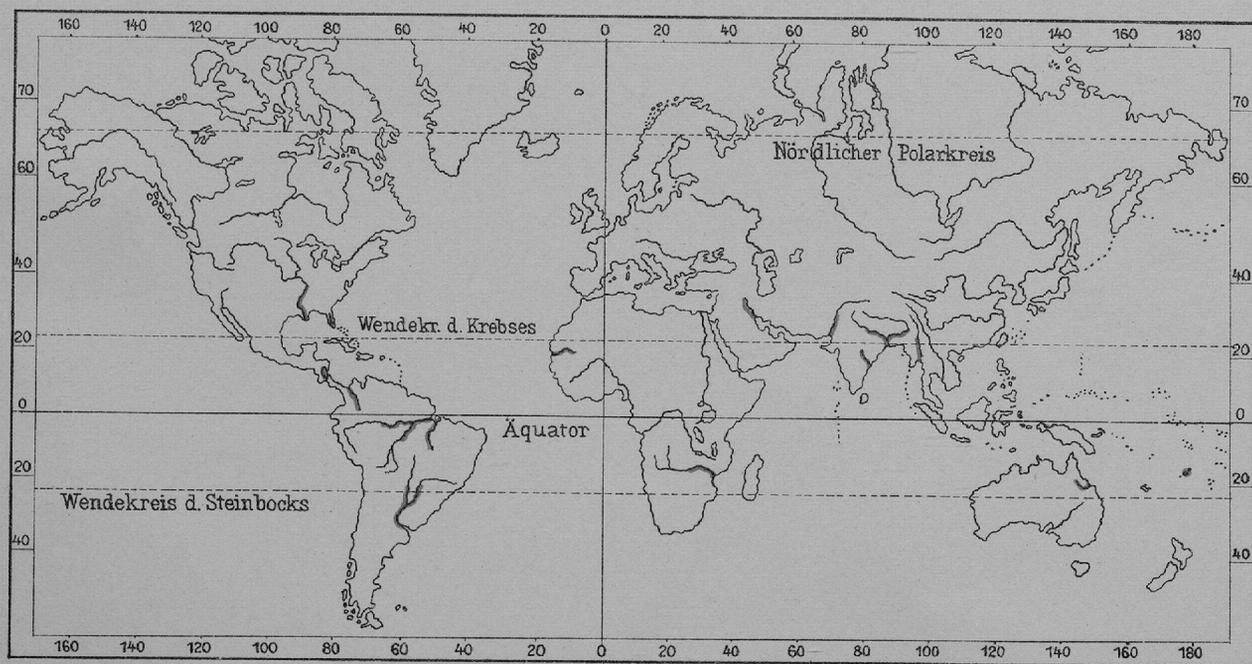


Fig. 8. Die Verbreitung der Selachier in süßen Gewässern.