

Die Feststellung von Entwicklungsgebieten und Verbreitungszentren.

Von

Dr. Th. Arldt, Radeberg.

Es wird jetzt allgemein anerkannt, daß wir die gegenwärtige Verbreitung der Tier- und Pflanzenwelt nur dann richtig verstehen können, wenn ihre Geschichte in den vergangenen Perioden der Erdgeschichte aufgeklärt wird. Wenn dies auch nie bis in alle Einzelheiten möglich sein wird, so müssen wir doch darnach streben, für die einzelnen Formengruppen Verbreitungszentrum und Wanderungslinien wenigstens in großen Zügen festzulegen. Am einfachsten lägen nun zweifellos die Verhältnisse, wenn wir nur mit einem einzigen, wenn auch noch so großen Verbreitungszentrum und einigen wenigen feststehenden Wanderwegen zu tun hätten. Der in jeder Beziehung größtangelegte und scharf durchdachte Versuch, eine solche einheitliche Erklärung für die Ausbreitung der Lebewesen zu geben und ihre Tatsachen kausal zu begründen, ist die Simrothsche Pendulationstheorie, die wir in diesem Archive bereits eingehend behandelt haben¹⁾. Wir müssen heute noch einmal auf sie zurückkommen, da Simroth hier eine Erwiderung veröffentlicht hat²⁾, die einige Berichtigungen, sowie Ergänzungen der früheren Ausführungen nötig macht.

Es ist mir nicht unbekannt, daß die Pendulationstheorie von Vertretern der Naturwissenschaften, besonders von Biologen als Arbeitshypothese benützt wird. Dies ist auch ganz natürlich, ist doch gerade die biologische Beweisführung Simroths bestechend, wie ich schon früher ausgeführt habe. Die schwache Seite der Hypothese liegt auch gar nicht hier, sie liegt auf der physikalisch-geologischen Seite, und die Schwierigkeiten sind nach meiner Ansicht, mit der ich mich in erfreulicher Übereinstimmung mit maßgebenden Fachmännern befinde, so groß, daß sie unüberwindlich erscheinen. Hier ist nicht der Ort, auf diese Schwierigkeiten näher einzugehen, ich habe sie a. a. O. bereits eingehend entwickelt³⁾. Nur auf einiges werden wir unten Gelegenheit haben, zurückzukommen. Was ich dort angeführt habe, sind die Hauptgründe, die mich zur Verwerfung der Pendulationshypothese gezwungen haben, und diese Gründe hat Simroth noch in keiner Weise zu entkräften vermocht. Was ich hier ausführen konnte,

¹⁾ Th. Arldt. Die Simrothsche Pendulationstheorie. Archiv für Naturgeschichte 1909, I, p. 189—302.

²⁾ H. Simroth. Die Verbreitung der Chitoniden im Lichte der Pendulationstheorie nebst verwandten Bemerkungen. Archiv für Naturgeschichte 1910 I, p. 1—24.

³⁾ Th. Arldt. Die Simrothsche Pendulationstheorie. Beiträge zur Geophysik X, 1909, p. 202—264.

waren demgegenüber nur Kleinigkeiten. Denn daß sich Simroth auf biologischem Gebiete keine groben Fehler würde zu schulden kommen lassen, war ja von vornherein zu erwarten. Das habe ich auch schon in meiner ersten Kritik ausgesprochen, in der ich natürlich dem Zwecke meiner Arbeit entsprechend hauptsächlich meine Einwände hervorheben mußte; die Würdigung dessen, was Simroth Positives geleistet hat, mußte demgegenüber zurücktreten, ohne daß mich deshalb irgend eine Animosität oder das Bestreben leitete, die Theorie durch recht viele Ausstellungen zu diskreditieren. Mir kam es darauf an zu zeigen, daß die von Simroth vom Schwingungskreise hergeleiteten Verbreitungstatsachen sich auch anders erklären lassen, meinem Empfinden nach oft auch einfacher, und daß man deshalb in diesen Tatsachen keinen „Beweis“ der Theorie sehen kann. Gewiß ist eine solche Verbreitung, wie sie Simroth annimmt, möglich, das habe ich nie bestritten. Etwas anderes ist es aber, ob sie wahrscheinlich oder gar wahr ist. Dazu bedarf es anderer und schärferer Beweise als sie Simroth beibringt oder beibringen kann. Selbstverständlich gilt das gleiche auch von jeder anderen Verbreitungshypothese, auch von denen, die ich selbst aufgestellt habe; solche Hypothesen lassen sich überhaupt nicht streng beweisen, sie lassen sich nur mehr oder weniger wahrscheinlich machen. Übrigens ist mir ja Simroth in seiner Antwort ganz beträchtlich entgegengekommen, indem er jetzt nicht mehr alles vom europäischen Quadranten herleitet, wie er das früher tat; ich kann wenigstens seine Ausführungen in seinem Hauptwerke über die Pendulation nicht anders verstehen. Jetzt läßt er wenigstens alle unter dem Schwingungskreise gelegenen Gebiete als möglich gelten, und damit fallen viele meiner biogeographischen Einwände weg. Abgesehen von der Ursache, die ich eben nicht in der Pendulation sehen kann, stimmen wir dann bei einer sehr großen Anzahl von Verbreitungstypen überein, nämlich bei allen die ich nach ihrer Verbreitung als antarktische, südpazifische, nordpazifische, europäische oder äthiopische bezeichne, ja auch bei den nordatlantischen und südatlantischen stehen sich unsere Annahmen nicht allzufern, und nur bei nearktischen, neotropischen, asiatischen, indischen und australischen Formen ergeben sich beträchtliche Abweichungen. In recht vielen Fällen ist also eine Einigung unserer anscheinend so verschiedenen Auffassungen nicht ausgeschlossen.

Unsere Schlüsse über Verbreitungszentren müssen wir in erster Linie auf die lebenden und fossilen Organismen gründen. Es gibt nun zahlreiche Gruppen größeren und kleineren Umfangs, bis hinauf zu den Ordnungen, die eine ganz beschränkte Verbreitung besitzen, die ausschließlich in einer einzigen Region sich finden. Wenn eine solche z. B. lebend und fossil auf Australien beschränkt ist wie die Monotremen, oder auf Südamerika wie die Paucituberculaten, die Ameisenbären und Faultiere, da ist ohne Zweifel die nächstliegende Annahme, daß die betreffende Gruppe hier autochthon ist. Wir müssen also auch als wahrscheinlich bezeichnen, daß jede Region oder mit anderen Worten, jedes gegenwärtig oder früher isolierte Gebiet,

auch ein selbständiges Entwicklungszentrum darstellt. Das muß doch eigentlich jedem als selbstverständlich erscheinen, der auf dem Standpunkte der Entwicklungslehre steht, mag er nun Darwinist im engeren Sinne, oder Lamarckist sein. Nehmen wir an, eine Tiergruppe habe, irgendwoher kommend, z. B. von Europa über beide Amerika sich ausgebreitet, und beide Kontinente werden darauf auf lange Zeiten von einander getrennt, wie das im Laufe der Erdgeschichte ja sehr oft vorgekommen ist. Die fragliche Tiergruppe ist dann in zwei Abteilungen zerlegt. Die eine lebt im Norden im gemäßigten Klima, womöglich noch im Kontakt mit den Formen des Stammlandes, die andere im Süden in einem tropischen Wald- und Savannenlande, also beide in ganz verschiedener Umwelt. Wenn diese nicht überhaupt ganz ohne Einwirkung bleibt, muß sie hier zu einer Spaltung in verschiedene Entwicklungszweige führen, die bei späterer Verbindung sich wieder ausbreiten können. Wir müssen also für den südlichen Zweig doch wohl Südamerika als Verbreitungszentrum gelten lassen.

Wir stehen also auf dem Standpunkte, daß von vornherein zu erwarten ist, daß jeder der rezenten und der alten Kontinente ein selbständiges Entwicklungszentrum war. Dies ist die natürlichste Annahme, die deshalb freilich noch nicht richtig sein muß; aber immerhin können wir verlangen, daß für eine Theorie, die diese Annahme leugnet, strengere Beweise beigebracht werden, als solche, die nur Möglichkeiten vorführen. Simroth findet es merkwürdig, daß ich für alle Organismen europäischen Ursprung gelten lasse, für die er bewiesen ist, für die übrigen nicht, ganz gleichgültig, ob ein anderer festgestellt ist oder nicht. Dies ist einmal nicht in vollem Umfange richtig; ich habe auch einzelne Gruppen von Europa abzuleiten gesucht, die hier nicht fossil belegt sind. Im ganzen freilich, glaube ich, kann Europa als Entwicklungszentrum für Landtiere keine hervorragende Rolle gespielt haben, da es in den meisten geologischen Perioden einen Archipel von Inseln vorstellte, wenigstens soweit paläontologisch ergiebige Gebiete in Frage kommen. Dagegen habe ich immer den europäischen Gewässern eine wichtige Rolle in der Heranbildung der Lebewesen des Meeres zugeschrieben.

Doch wenden wir uns nunmehr den Kriterien der Heimatsgebiete von Organismengruppen zu. Da kommen hauptsächlich zwei in Frage. Unsere Schlüsse gründen sich in erster Linie auf die fossilen Formen und dann auf die gegenwärtige Verbreitung der Organismen. Beiden stehen aber große Schwierigkeiten entgegen. Was zunächst die fossilen Formen anlangt, so ist deren Erhaltung bekanntlich eine außerordentlich lückenhafte. Zunächst wissen wir absolut nichts von allen Tieren, die nur einen weichen Körper haben, und das sind nicht wenig Gruppen. Von denen aber, die erhaltungsfähige Hartteile besaßen, ist naturgemäß auch nur ein geringer Prozentsatz erhalten geblieben. Fassen wir z. B. die Landtiere ins Auge, mit denen sich ja die Biogeographen in erster Linie befassen, so werden von ihnen nur solche zur Fossilisation gelangen können, die auf irgend eine Weise verunglückten, die bei einer Überschwemmung fortgespült

wurden, in einem Moore oder Sumpfe versanken, bei einem Bergrutsche verschüttet wurden usw. Alle anderen wurden mit samt ihren Hartteilen nach ihrem Tode eine Beute der höheren oder niederen Lebewelt oder auch der Verwitterung. Es ist hiernach erklärlich, daß von Baumtieren, wie z. B. den Affen oder den Faultieren fossile Reste relativ sehr selten sind, es erklärt sich auch, daß die Reste größerer Tiere öfter erhalten sind als die der Mikrofauna, kommt doch zu den oben erwähnten noch hinzu, daß die zarten Knochen kleinerer Tiere wie der Vögel schwerer dem völligen Zerfalle entgehen können. Und sind wirklich mehr oder weniger zahlreiche Reste eines Tier in einer Schicht eingebettet worden und bis zur Gegenwart erhalten, dann müssen diese Schichten auch noch gerade aufgeschlossen werden. Wir sehen, wieviele Zufälligkeiten dabei in Frage kommen. Infolgedessen können wir ja auch aus dem Fehlen einer Gruppe in der fossilen Fauna in den meisten Fällen nicht sehr weittragende Schlüsse ziehen. Nur zu oft bringen uns neue Funde die überraschende Kunde vom fossilen Vorkommen von Tiergruppen in Gegenden, in denen man sie bisher nicht erwarten konnte. Als Beispiele aus der neuesten Zeit seien erwähnt das Auffinden einer echten Antilope *Neotragocerus* im Pliozän Nebraskas¹⁾, das einer echten Springmaus *Dipoides* im Jungtertiär Nevadas²⁾, eines Pfaus im Quartär Kaliforniens³⁾, alles die ersten nordamerikanischen Reste aus Familien bzw. Unterfamilien, die bisher ganz ausschließlich aus der alten Welt bekannt waren. Weniger unerwartet, aber doch auch als erste Vertreter ihrer Gruppe wurden einige Affengattungen, darunter ein Menschenaffe *Propithecus* in den Oligozänschichten Ägyptens nachgewiesen⁴⁾. Ebenso hat Südamerika manchen überraschenden Fund gebracht, der geeignet ist, unsere bisherigen Anschauungen zu revidieren.

Damit kommen wir zu einem zweiten Umstande, der bei der Bewertung des fossilen Materials beachtet werden muß, das ist die ungleichförmige paläontologische Durchforschung des Erdballs. Simroth ist nicht der erste, der Tierformen von deswillen von Europa herleiten möchte, weil sie hier fossile Reste hinterlassen haben. Gewiß sind diese Reste äußerst interessant, insofern sie beweisen, daß die betreffende Gruppe früher in einem Gebiete lebte, in dem sie jetzt fehlt, was auch oft Rückschlüsse auf klimatische Änderungen gestattet. Aber ganz entschieden kann das nun und nimmer beweisen, daß die

¹⁾ W. A. M a t t h e w u. H. J. C o o k. A Pliocene Fauna from Western Nebraska. Bulletin of the American Museum of Natural History Bd. 26 1909, p. 413.

²⁾ L. K e l l o g g. Rodent Fauna of the Lake Tertiary beds at Virgin Valley and Thousand Creek, Nevada. University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology, vol. 5, 1910, p. 481.

³⁾ L. H. M i l l e r. Pavo californicus, a fossil Peacock from the Quaternary Asphalt Beds of Rancho la Brea. University of California Publications. Bulletin of the Department of Geology, vol. 5, 1910, p. 285—289.

⁴⁾ M. S c h l o s s e r. Über einige fossile Säugetiere aus dem Oligozän von Ägypten. Zoologischer Anzeiger Bd. 35, 1910, p. 508.

betreffende Gruppe in Europa ihren Ausgang nahm. Als Beispiel seien die Miozänschichten Europas erwähnt, in denen eine große Anzahl Formen von afrikanischem Typus ganz unvermittelt auftreten. Gewiß können ihre Vorfahren in Europa gelebt haben, ohne daß wir bisher Reste von ihnen gefunden haben, merkwürdig bleibt aber doch, daß sie gerade in diesen gleichen Schichten von Sansans, Allier usw. zum ersten Male auftreten. An erster Stelle seien die Elefanten erwähnt, dann die Menschenaffen und Hundsaffen, die Stachelschweine, von Vögeln besonders die Kurole (Leptosomiden), lebend nur auf Madagaskar, die Pisangfresser (Musophagiden), Nageschnäbler (Trogoniden), die Graupapageien (Psittaciden), die Kranichgeier (Serpentariiden) alles afrikanische Typen, denen sich mit südlichen Beziehungen und erstem Auftreten im Miozän des Nordens die Rallen, Nachtschwalben, Kuckucke, Flughühner, Laufhühner, Tauben, Trappen u. a. anschließen. Nun läßt auch die Untersuchung der afrikanisch-madagassischen Tierwelt es als ziemlich sicher erscheinen, daß vor dem Miozän nordische Formen nach dem Süden gelangt sind, wie das Lydekker gezeigt hat. Es muß also damals eine Landverbindung zwischen Europa und Afrika wenigstens zeitweise bestanden haben. Dann ist aber doch auch ohne weiteres anzunehmen, daß auch südliche Formen nach Europa gelangen konnten, zumal dieses damals mindestens subtropisches Klima besaß. Es widerspräche ganz unseren bisher gewonnenen Ansichten über die allseitige Ausbreitungstendenz der Lebensformen, wenn nicht wenigstens einige äthiopischen Tiere diese Gelegenheit benützt haben sollten. Warum sollen das dann aber nicht die eben erwähnten fossilen Formen sein, die zu einem großen Teile die einzigen Reste sind, die die betreffenden Familien in Europa hinterlassen haben. Diese Überlegungen rechtfertigen also unsere Annahme von einem nur zeitweiligen Vorstoße der südlichen Fauna mindestens in gleichem Maße wie die Simrothsche einer nördlichen Heimat. Immerhin ist es natürlich zunächst nur Glaubenssache, ob wir der einen oder anderen Annahme uns zuwenden wollen. Bei einigen der erwähnten Formen sind wir aber glücklicherweise noch besser daran, wir können für ihren südlichen Ursprung noch weitere Beweise beibringen, nämlich bei den Elefanten und bei den Schmahnasenaffen, indem deren älteste und, was noch wichtiger ist, deren primitivste Formen im ägyptischen Alttertiär gefunden worden sind.

Was nun die geographische Verbreitung der paläontologischen Funde anlangt, so kennen wir von Landtieren, z. B. von Säugetieren reichliche fossile Reste nur aus dem westlichen und südlichen Europa, aus dem Gebiete der Vereinigten Staaten und aus den Schichten Argentiniens und Patagoniens. In allen anderen Gegenden, also in ganz Afrika, Asien, Australien, in der Antarktis, im tropischen Südamerika, in Mittelamerika, im nördlichen Nordamerika, in Nord- und Osteuropa sind unsere Kenntnisse noch äußerst spärliche. Daraus ergeben sich wichtige Schlüsse über die Bewertung paläontologischer Funde. Positive Tatsachen sind natürlich stets wichtig, das Fehlen einer Form kann bei den wenig durchforschten

Gebieten nie als Beweis herangezogen werden. Wenn wir auch aus Afrika bisher noch keine fossilen Erdferkel und Schuppentiere, keine Kammratten und Stachelschweine kennen, dürfen wir trotzdem diese Formen als in Afrika alteinheimisch ansehen. Bedeutend mehr Gewicht kommt dagegen dem Fehlen von fossilen Formen in Europa oder auch in Nordamerika zu, besonders wenn es sich um große Tiere handelt. Schon ehe das *Palaeomastodon* von Fayum gefunden war, durfte man mit vollem Rechte den Schluß ziehen, daß die Dinotherien und Mastodonten nicht in Europa sich entwickelt haben konnten. In den reichen fossilen Fundstätten des Oligozän, die teilweise eine reichere Fauna bergen, als sie heute in Europa lebt, hätte man Reste der Vorfahren von so großen Tieren finden müssen, wenn sie hier gelebt hätten. Diese Tatsache führte schon früher zu dem Schlusse, daß die Elefanten vom Süden stammten, und dieser Schluß hat sich ja auch bewahrheitet.

Wir müssen nun hier auf eine Frage eingehen, die für die Geologen eigentlich keine Frage ist, über die aber Simroth eine abweichende Ansicht vertritt, das ist das Alter der geologischen Schichten. Wie die Geologen alle sehe auch ich die einzelnen Formationen als im wesentlichen synchron an, natürlich nicht im streng mathematischen Sinne, aber doch so, daß etwa die Malmsschichten Neuseelands in den gleichen Jahrtausenden und Jahrhunderttausenden zur Ablagerung kamen wie die europäischer. Simroth nimmt dagegen an, daß die Formationen sich gewissermaßen wellenartig von uns aus ausgebreitet hätten. Selbstverständlich müssen wir bei derart verschiedenen Grundlagen zu grundverschiedenen Folgerungen gelangen. Da Simroth seine Ansicht recht verführerisch darzustellen versteht, so möchten wir bei dieser Gelegenheit den geologischen Standpunkt verteidigen.

Simroth und seine Anhänger stützen sich besonders darauf, daß es in der Gegenwart keine „Leitfossilien“, keine universal verbreiteten Formen gebe. Er behauptet, Australien stecke noch im frühesten Tertiär, ähnlich Südamerika, wenigstens was ihre Säugetierfaunen anlangt. Das ist aber vollständig falsch. Die dortigen Tiere haben sich in ihrer Art ebenso hoch entwickelt als die nordischen. Wenn wirklich die Formationen von uns nach Südosten und Südwesten wanderten, so dürfte es doch in Australien und Südamerika überhaupt keine quartären Schichten geben, da wir das Quartär doch eben noch in Europa haben. Gerade quartäre Schichten sind aber in beiden stark entwickelt und bergen eine ungeheuer reiche Fauna, besonders in den Pampasschichten Argentiniens. Das ist ein Widerspruch gegen die Simrothsche Annahme, der nicht so leicht zu überwinden sein dürfte.

Auf einige weitere Widersprüche soll später noch hingewiesen werden. Zunächst wenden wir unsern Blick auf die Leitfossilien. Simroth nimmt seine Beispiele meist aus den Landtieren. Alle geologischen Leitfossilien sind aber Meerestiere wie Ammoniten, Belemniten, Muscheln, Schnecken, Brachiopoden u. s. w., und hier liegen die Verhältnisse denn doch etwas anders, als es nach Simroths Ausführungen erscheint. Einmal die gleichmäßigeren Lebensverhält-

nisse im Meere und dann ihr allseitiger Zusammenhang lassen hier nicht so schroffe Unterschiede entstehen wie auf dem Lande, die Faunen sind z. T. außerordentlich weit verbreitet, so z. B. die indopazifische, auf die ich in meiner Kritik wiederholt hingewiesen habe; deshalb verstehe ich nicht recht, inwiefern ich die einschlägige Molluskenliteratur z. B. Hedley nicht kennen sollte, wie das Simroth vermutet. Ich habe doch nicht dagegen Einwände erhoben, daß von Ostafrika bis zu den Südseeinseln ein einziges Gebiet sich erstrecke, sondern nur dagegen, daß Simroth dieses ganze große Gebiet für seinen Ostpol heranzieht und sagt: „Ostpolstellung“, wenn eine Form irgendwie in diesem gewaltigen Reiche, also etwa bei Madagaskar oder bei Tahiti vorkommt.

Nun versteht man unter Leitfossilien zunächst nur Formen, die in Europa für eine bestimmte Schicht charakteristisch sind, und die allerdings z. T., aber durchaus nicht alle, auch in anderen Kontinenten eine weite Verbreitung besitzen wie z. B. die rhätische *Avicula contorta*. Es braucht also eine Form durchaus nicht universell verbreitet zu sein, um als Leitfossil gelten zu können, es genügt eine weite Verbreitung etwas in der ganzen nördlichen od. südlichen, östlichen od. westlichen Hemisphäre. Da jede Formation nicht bloß ein, sondern mehrere Leitfossilien zu haben pflegt, so können diese in ihrer verschied. Verbreitung sich gegenseitig ergänzen, sodaß in den meisten Fällen eine Einordnung fremder Schichten in das europäische System sich ermöglichen läßt, aber nicht immer. Die Streitigkeiten über das geologische Alter gewisser paläozoischer und mesozoischer Schichten in Südafrika, Indien und Australien wären ja ganz unmöglich, wenn die Leitfossilien wirklich so universell verbreitet gewesen wären, wie Simroth das anzunehmen scheint. Wie steht es nun in der Gegenwart?

Die Landlebewelt ist in den einzelnen Kontinenten recht verschieden, das war aber auch früher stets so, soweit wir genauere Kunde besitzen; das ist auch die Ansicht der Geologen. Im Meere aber herrscht auch gegenwärtig keine so große Buntheit, wie es nach Simroth scheinen könnte. Hier gibt es auch in der Gegenwart *Kosmopoliten* und zwar gar nicht so wenig, wie die folgende Zusammenstellung beweisen mag, die auf einer flüchtigen Durchsicht über Verbreitungsangaben beruht und durchaus nicht erschöpfend ist. In ihr sind auch einige Landorganismen mit eingeschlossen, um zu zeigen, daß auch hier weite Verbreitung vorkommt. Eine etwa mögliche Spaltung einiger dieser Arten in Varietäten spielt keine Rolle, da diese systematischen Feinheiten bei dem geologischen Material im allgemeinen nicht in Frage kommen können, das wir vielmehr nur mit vollen Arten vergleichen können.

Ganz oder fast kosmopolitisch sind von den Säugetieren nach Trouessart der Pottwal (*Physeter macrocephalus*), die verwandte *Kogia brevipes*, der Schnabelwal (*Ziphius cavirostris*), der Schwertwal (*Orca orca*), *Pseudorca crassidens*, der Delphin (*Delphinus delphis*). Unter den Vögeln besitzen außerordentlich weite Verbreitung der Wasserläufer (*Totanus littoreus*), der Strandläufer (*Tringa canutus*), der Kibitzregenpfeifer (*Squatarola squatarola*), der Steinwälder (*Streptilas*

interpres), die Lachseeschwalbe (*Gelochelidon anglica*, fehlt in Südafrika und dem pazifischen Südamerika), die Sturmschwalbe (*Thalassidroma pelagica*), der Sturmsegler (*Th. leucorrhoea*), der Sturmtaucher (*Puffinus griseus*), der Sichel (*Falcinellus igneus*). Fast alle sind See- oder Strandvögel. Unter den Fischen sei als weit verbreitet der Rauhhai (*Rhinodon typicus*) genannt, unter den Schmetterlingen der Distelfalter (*Pyrameis cardui*). Von den Spinnen sind kosmopolitisch *Theridium tepidariorum*, *Th. rufipes*, *Tegenaria derhami* (fehlt auf Madagaskar), von den Krebsen nach Ortman sehr weit verbreitet die Krabben *Percnon planissimum*, *Pachygrapsus transversus*, *Geograpsus lividus*, *Planes minutus*, *Plagusia depressa*, *Grapsus grapsus*, der Schizopode *Thysanopoda tricuspidata*. Von Mollusken seien erwähnt die Porzellanschnecke *Cypraea caput serpentinis*, die Flügelschnecke *Strombus floridus* und *Terebellum subulatum* und die Muschel *Arca plicata*.

Von Blütenpflanzen wird weite Verbreitung unter anderen von folgenden Arten angegeben, von denen allerdings ein paar vielleicht dem Menschen ihre Verbreitung verdanken mögen. Wir erwähnen die Strandwinde (*Convolvulus soldanella*), die Wolfsmilch *Euphorbia helioscapius*, die Sumpfkresse (*Nasturtium palustre*), die Schuppenmiere (*Spergularia rubra*), das Salzkraut (*Salsola kali*), die Melde (*Atriplex patula* und *Suaeda maritima*), die Hainsimse (*Luzula campestris*), die Simsen *Juncus agglomeratus*, *J. glaucus*, *J. effusus*, *J. bufonius*, die Teichbinse (*Heliocharis palustris*), das Sumpfgras *Cladium mariscus*, die Binsen *Scirpus maritimus*, *S. lacustris*, die Cypergräser *Cyperus laevigatus*, *C. rotundus*, den Hirse *Panicum capillare*, den Hundshirse *Cynodon dactylon*, das Seegrass (*Zostera marina*), die Laichkräuter *Potamogeton fluitans*, *P. natans*, *P. polygonifolius*, *P. pectinatus*, *P. obtusifolius*, die Nixenkräuter *Najas major*, *Zannichellia palustris*, *Ruppia maritima*, die Kolbenrohre *Typha latifolia*, *T. angustifolia*; weiter von den Farnen das Frauenhaar (*Adiantum capillus veneris*), den Adlerfarn (*Pteris aquilina*), *Pt. cretica*, den Streifenfarn *Asplenium niger*, den Schildfarn *Aspidium hirsutum*, den Wurmfarne (*A. filix mas*), *A. aculeatum*. Dazu kommen noch zahlreiche zirkumtropische Arten von *Aspidium*, *Asplenium*, *Pteris*, *Lomaria*, *Polypodium*, *Davallia*, *Nephrodium*, *Nephrolepis* und *Schizaea*. Diese Zusammenstellung dürfte für den Nachweis genügen, daß an weit verbreiteten Formen auch in der Gegenwart kein Mangel ist, daß die Gegenwart recht wohl auch für die Zukunft Leitfossilien hinterlassen kann.

Anders wird es auch in der Vorzeit nicht gewesen sein. Es gab weitverbreitete Formen, die eben als Leitfossilien dienen können, es hatte aber auch jedes Gebiet seine Lokalfauna. Je weiter unsere geologischen Kenntnisse vertieft werden, umso deutlicher können wir das erkennen. Solche marine Gebiete hat für die Kreidezeit Koken, für den Jura Neumayr nachgewiesen. Erst im letzten Jahre hat Uhlig diese letzte Gliederung weiter entwickelt, und zwar können wir jetzt deutlich erkennen, wie sich die Lokalfaunen an die Ausdehnung der damaligen

Meere anschlossen¹⁾. Ähnliches gilt in der Trias, in den paläozoischen Schichten, selbst im Kambrium. Es sind also die marinen Schichten auch in diesen älteren Formationen in den verschiedenen Gegenden der Erde durchaus nicht gleich, zeigen vielmehr ähnliche Unterschiede wie gegenwärtig. Was soll uns da hindern, diese Schichten als gleichaltrig anzusehen, wenn sie neben ihren Lokalformen die gleichen weitverbreiteten Formen besitzen! Die Ansicht der Geologen scheint uns hiernach doch die natürlichste zu sein, mindestens läßt sich aus dem gegenwärtigen Zustande nichts dagegen ins Feld führen.

Nun wäre es freilich immerhin möglich, daß auch Simroths Deutung denkbar wäre. Mir scheint dies aber unmöglich. Da die Leitfossilien stets Arten sind, so müßte Simroth in der lebenden Tierwelt Arten aufzählen können, hauptsächlich aus dem australischen und dem südamerikanischen Gebiete, die bereits in längstvergangenen Zeiten bei uns fossil vorkämen. Dabei ist aber noch zu beachten, daß in den letzten Perioden vom Tertiär an Leitfossilien eine immer geringer werdende Rolle spielen aus dem einfachen Grunde, weil vom Oligozän an immer häufiger noch lebende Arten auch fossil auftreten, sodaß im Pliozän die marine Tierwelt schon fast ganz der heutigen gleich ist. Und zwar ist dabei noch ein Umstand hervorzuheben. Wenn auch teilweise fremde Faunenelemente beigemischt sind, in der Hauptsache finden wir doch im europäischen Tertiär noch jetzt in Europa lebende Tiere, in Südamerika südamerikanische usw. Hätte Simroth recht, so müßten wir doch erwarten, daß etwa im Oligozän australische und neotropische, im Miozän indische und westindische Formen vorgeherrscht hätten. Gewiß kommen bei uns im Tertiär jetzt südamerikanische, indische u. a. Typen vor, aber das beweist noch nicht, daß die ganzen Faunen sich verschoben haben, denn je weiter unsere Kenntnisse fortschreiten, umsomehr erkennen wir, daß wir auf ähnliche Verhältnisse auch in anderen Kontinenten stoßen. Auch in Nordamerika lebten Formen, die jetzt nur noch in der alten Welt vorkommen, wie die oben erwähnten Antilopen und Springmäuse, in Australien glaubt v. Ettinghausen europäische Pflanzen im Tertiär nachweisen zu können, die jetzt dort fehlen, auch in Südamerika sind Reste mit ähnlichen Beziehungen entdeckt worden. Europa nimmt also durchaus keine Ausnahmestellung ein, wie das früher so scheinen konnte.

Gegen die Simrothsche Annahme lassen sich aber auch zahlreiche Widersprüche ins Feld führen, zu denen man bei ihr kommt und auf die ich schon in den Beiträgen zur Geophysik hingewiesen habe. Hier sei nur auf ein Beispiel hingewiesen, auf die Eiszeiten. Nach der Simrothschen Deutung ist das australische Quartär jünger als das europäische. Wo soll es da aber Platz finden? Und wie sollen wir die australische Eiszeit unterbringen, die nach Ansicht der Geologen der europäischen gleichaltrig ist, die dies auch nach der Pendulation sein

¹⁾ K. U h l i g. The Fauna of the Spiti Shales. Palaeontologia Indica s. 15 v. 4. — Über die Fauna der Spitaschiefer im Himalaya. Sitzungsanzeiger d. K. Akad. d. Wissenschaften Wien 1910, p. 288—295.

müßte, nach Simroths Anschauung über die Formation aber später gekommen sein muß. Ebenso war es im Perm. Noch schwieriger liegen die Verhältnisse, wenn wir Südafrika ins Auge fassen. Hier sind Eiszeit Spuren auch im Perm und im Quartär nachgewiesen worden. In den Zeiten, in die diese Perioden, in Europa fallen, war dieses nach der Simrothschen Lehre polwärts verschoben, Südafrika aber äquatorwärts. Damals kann also Südafrika keine Eiszeit gehabt haben. Vorher war dies nach Simroths Anschauung nicht möglich, weil das südafrikanische Perm jünger als das europäische sein muß, jedenfalls nicht älter sein kann. Folglich kann Simroth die „permische“ Eiszeit Südafrikas nur mit der oberen Kreide Europas synchron betrachten, in der Afrika dem Pol am nächsten lag. Wo soll denn dann aber die quartäre Eiszeit des Kaplandes untergebracht werden? In der Vergangenheit ist kein Platz für sie, denn seit der eben angegebenen Zeit lag nach der Theorie Südafrika nie wieder näher am Pole als gegenwärtig. Ehe Simroth immer neue biogeographische und biologische Tatsachen auf die Pendulation zurückzuführen sucht, sollte er erst einmal einen Ausweg aus diesem Dilemma suchen, denen sich zahlreiche andere anreihen ließen. Ebenso steht es auch mit seinen paläogeographischen Anschauungen, die mit seinen Ansichten über die Formationen ja zusammenhängen. Wieder behauptet Simroth, daß die Untertauchung der Landenge von Panama mit der Pendulationstheorie in Einklang stehe. Und dabei habe ich (Beitr. z. Geophysik 1909, X, S. 254) gerade in diesem Falle besonders eingehend und mathematisch streng bewiesen, daß die Pendulation um die Simrothsche Schwingungsachse nicht hinreicht, die Landenge unter den Meeresspiegel zu senken, selbst wenn wir die unbewiesene und unwahrscheinliche Annahme machen, daß bei der Pendulation die Lithosphäre sich in keiner Weise deformierte. Auch hier möchte zunächst Simroth einmal diese gewichtigsten Einwände widerlegen, denen ich bedeutend größere Bedeutung beilegen muß als allen biogeographischen Beweisen.

Aus den eben entwickelten Gründen müssen wir an der bisherigen Auffassung des Synchronismus der geologischen Perioden festhalten und können uns der Simrothschen Annahme einer wellenförmigen Ausbreitung nicht anschließen. Wollen wir also das Heimatgebiet einer Gruppe feststellen, die fossile Reste hinterlassen hat, so werden wir demnach den nach geologischer Rechnung ältesten Funden große Bedeutung beimessen müssen, ohne Rücksicht darauf, ob sie in Europa oder anderswo gemacht wurden. Natürlich ergibt sich aus den oben ausgeführten Bedenken, daß damit allein die Entwicklungsgebiete noch nicht eindeutig bestimmt sind, daß wir vielmehr noch weitere Erwägungen anstellen müssen. Wenn die ältesten Affen und Rüsseltiere auf afrikanischem Boden nachgewiesen sind, so sehen wir in Afrika ihre Urheimat, weil dazu alle anderen Kriterien stimmen, die bei solchen Feststellungen in Frage kommen. Wenn wir aber von den Erdferkeln und Schuppentieren die ältesten Funde in Europa gemacht haben, so kann das nicht genügen, den europäischen Ursprung der altweltlichen Zahnarmen beweisen, weil hier eben die anderen Kriterien

uns zu völlig abweichenden Schlüssen führen, so die Beziehungen zu den südamerikanischen Xenarthren, und ihr fossiles Vorkommen auf Madagaskar.

Dies führt uns auf die zweite Gruppe von Kriterien über, die in der Hauptsache biogeographischer Natur sind. Aber auch hier gibt es kein allgemeines untrügliches Kriterium, auch hier bleiben zweifelhafte und strittige Fragen übrig. Zunächst kommt in Frage die statistische Methode, die sich auf die Häufigkeit des Vorkommens stützt. In der Regel pflegt man die Heimat in dem Gebiete zu suchen, das die meisten Arten aufweist, und in sehr vielen Fällen hat man damit ohne Zweifel recht. Einige Beispiele mögen das verdeutlichen. Von den syndactylen Diprotodontiern finden sich 119 lebende Arten in der australischen Region, denen nur 5 im Osten der orientalischen gegenüberstehen (4%). Hier wird wohl niemand in Zweifel sein, daß die Heimat wenigstens der lebenden Familien, der Koalas, Kusus, Wombats, Känguruhratten und Känguruhs in Australien zu suchen ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den xenarthen Edentaten; von denen 57 Arten neotropisch sind und nur 1 Art Texas erreicht (2%). Auch bei ihnen müssen wir die Heimat im Gebiete des größeren Formenreichtums suchen, und ähnlich auch bei den hystrikomorphen Nagern, von deren neuweltlichen Arten 205 in Südamerika und nur 6 (= 3%) in Nordamerika leben.

Andrerseits kann diese Methode auch trügen. So ist von Lydekker darauf hingewiesen worden, daß eine Vielheit von Arten gerade in neubesiedelten Gebieten sich entwickeln kann, wo die Tiere fremdartigen Bedingungen sich anpassen müssen. Im Stammlande hat dagegen die länger wirksame Auslese viele der wenig abweichenden Formen bereits eliminiert, sodaß nur wenige aber dafür weitverbreitete Arten sich finden. Ein recht gutes Beispiel hierfür liefern die altweltlichen Stachelschweine, von denen 7 Arten aus der äthiopischen, 2 aus der paläarktischen u. 11 aus der orientalischen Region beschrieben sind. Es wäre falsch, hieraus auf eine indische Heimat der Stachelschweine zu schließen. Die orientalischen Arten sind fast alle wenig weit verbreitet, die meisten sogar auf ganz kleine Gebiete beschränkt. Dagegen breitet sich *Hystrix africae-australis* nicht bloß über Südsondern auch über Ostafrika aus und ihre Abart *senegalica* findet sich in Westafrika. Hier in Afrika müssen wir aber die Heimat der Stachelschweine sicher eher sehen als in Indien, schon wegen der engen Beziehungen zu den südamerikanischen Nagetieren. Wir müssen also bei der statistischen Methode immer ins Auge fassen, einmal ob es sich um ein ganz bedeutendes Überwiegen der Formenzahl in einer Region handelt, denn geringe Zahlenunterschiede können natürlich nichts beweisen; dann ob die wenigeren Formen eines Gebietes vielleicht sehr weite, die zahlreicheren eines anderen nur lokale Verbreitung haben. Dann kommt aber auch der spezifische Charakter der einzelnen Region in Frage. Gerade Südamerika zeichnet sich ja bei fast allen in ihm wohnenden Familien durch großen Formenreichtum aus. So treten ja z. B. die Sigmodontinen, die sicher nordischen Ursprungs sind, in

Südamerika mit viel größerer Artenzahl auf als nördlich des amerikanischen Mittelmeeres. Es ergibt sich also, daß die rein statistisch-biogeographische Methode leicht zu Trugschlüssen führen kann; wohl aber unterstützt sie wesentlich Folgerungen, die auf anderem Wege gefunden werden.

Günstiger liegen schon die Verhältnisse, wenn man auch fossile Formen mit in Rechnung setzen kann, dann ergibt sich z. B. für die Kamele oder für die Tapire der nordamerikanische Ursprung ohne weiteres. Bei Formengruppen, die keine fossilen Reste hinterlassen haben, sind wir aber schlimmer daran und müssen nach weiteren Kriterien suchen, die Schlüsse aus der lebenden Tierwelt gestatten. Da kommt zunächst die Entwicklungshöhe in Frage. Auch hier stehen sich aber die Meinungen gegenüber. Die einen möchten die Heimat einer Gruppe dort suchen, wo die primitivsten Formen sich finden, die anderen dagegen dort, wo die fortgeschrittensten leben. Zu den Vertretern der letzteren Richtung gehört auch Simroth, und sicher haben diese auch in sehr vielen Fällen recht, aber doch wohl kaum in allen. Das gibt ja Simroth auch selbst indirekt zu; denn während nach seiner Theorie die primitiven Formen in den Schwingpolgebieten leben sollen und dort gewissenhaft registriert werden, zählt er doch ebenfalls sorgfältig primitive Formen vom Schwingungskreise auf, wie die Zwergspitzmaus (*Pachyura etrusca*), während hier doch eigentlich nur fortgeschrittene Formen leben sollen.

Daß die primitiven Formen nicht das Heimatgebiet bezeichnen müssen, mögen ein paar Beispiele zeigen. Niemand wird die Säugtiere von Australien herleiten wollen, weil hier die Monotremen leben, oder die Primaten vom malayischen Archipel wegen des *Tarsius*, oder die Lepidosaurier von Neuseeland wegen der hier vorkommenden Brückenechse. Andererseits ist aber ohne Zweifel recht gut möglich, daß im ursprünglichen Wohngebiete Reste der Stammform sich unverändert erhalten, wenn hier die äußeren Einwirkungen nicht wesentlich wechseln, sodaß wir auch nicht ohne weiteres behaupten können, primitive Formen bewiesen, daß in ihrem Wohngebiete nicht die Heimat der Formengruppe zu suchen sei. Auch hier muß der spezifische Charakter eines Gebietes in Betracht gezogen werden. Gibt es doch zahlreiche Gebiete, die wir erfahrungsgemäß als Rückzugsgebiete ansehen können, wie z. B. Neuseeland, Australien, Madagaskar, in etwas geringerem Maße Süd- und Westafrika, Celebes u. s. w.

Auf der anderen Seite brauchen aber die fortgeschrittensten Formen ebensowenig die Heimat der Gruppe zu bezeichnen. Wir können die Elefanten nicht von Indien herleiten, weil der *Elephas indicus* unter den lebenden Rüsseltieren am spezialisiertesten ist. Ebensowenig bezeichnet der hochspezialisierte Tiger die Heimat der Katzenfamilie. Auch die Spezialisierung gibt also kein sicheres Kennzeichen ab, nach dem man das Heimatsgebiet scharf abgrenzen könnte. Dazu bedarf es noch weiter gehender Untersuchungen. Ganz besonders muß betont werden, daß sich die Heimat einer kleinen Gruppe für sich allein überhaupt nicht mit einiger Sicherheit ermitteln läßt, stets

werden da eine mehr oder weniger große Anzahl von Variationen möglich sein, von denen eine so gut denkbar ist als die andere. Wenn irgend wo, so ist hier eine großzügigere Behandlung notwendig. Wir müssen jede Gruppe im Rahmen ihrer Verwandtschaft ins Auge fassen. Dann vermindern sich aber die Möglichkeiten meist ganz beträchtlich, ja bei schärferer Untersuchung bleiben meist nur wenige Zweifel übrig, wie ich bei den Oligohäten, verschiedenen Arachnidenordnungen und Dekapodengruppen zu zeigen versucht habe. Allerdings müssen wir uns auf Gruppen beschränken, deren Systematik und Phylogenie gut durchgearbeitet ist und von denen wir genügendes Material aus allen in Frage kommenden Gebieten besitzen.

Hierin liegt ja auch die Bedeutung und der große Wert der Simrothschen Untersuchungen, daß er auch für eine großzügige Behandlung der biogeographischen Probleme eingetreten ist. Die größte Bedeutung kommt jedenfalls seiner „transversalen Symmetrien“ zu, die sich ja durch die Pendulation erklären würden, ebensogut freilich auch, wenn wir ohne diese an eine Ausbreitung von Europa, Afrika, oder dem pazifischen oder antarktischen Gebiete denken. Auch die „meridionale Symmetrie“ verdient als prägnante Bezeichnung biogeographischer Tatsachen Beachtung, wenn sie auch durch die Pendulation sich nicht erklären läßt, wenn diese nicht viel bedeutender war als dies Simroth annimmt, wie schon in unserer ersten Kritik ausgeführt worden ist (S. 193). Nichts anzufangen ist dagegen mit den identischen Punkten (vgl. ebenda S. 195), so frappant die von Simroth zusammengestellten Beziehungen sind. Wenigstens hat Simroth bisher noch nichts gegen meine logischen Bedenken geäußert.

Wir sehen also aus allen diesen Schwierigkeiten, daß wir es bei der Feststellung von Entwicklungszentren mit sehr verwickelten Problemen zu tun haben, sodaß Meinungsverschiedenheiten erklärlich sind. Besonders anfangs handelt es sich in vielen Fällen um Glaubenssachen, ob man der einen oder anderen Deutung den Vorzug gibt. Dies gilt besonders bei Gruppen ohne fossile Reste. Durch immer gründlichere Untersuchung der engeren verwandtschaftlichen Beziehungen unter Berücksichtigung dessen, was Paläogeographen und Paläontologen festgestellt haben, wird sich aber doch allmählich ein Ausgleich und eine größere Sicherheit gewinnen lassen.

Im Anschluß an diese Ausführungen sei nun auf einige Beispiele eingegangen und zwar wenden wir naturgemäß unsere Aufmerksamkeit zunächst den Gruppen zu, die Simroth in seiner Erwiderung herangezogen hat. Am eingehendsten widmet er sich den Chitoniden. Nach den obigen Erörterungen ist es klar, daß ich mich hier mehr auf den Standpunkt Thieles stellte, den Simroth bekämpft. Der kürzeren Bezeichnung wegen seien aber, ehe wir auf Einzelheiten eingehen, die wichtigsten Kriterien für die Lage der Entwicklungszentren zusammengestellt, und auf diese Gruppierung soll dann im folgenden nur kurz verwiesen werden. Wir können als positive Kriterien für die Heimat einer Gruppe ansehen:

1. Das Vorkommen der ältesten fossilen Form.
2. Das Vorkommen der primitivsten fossilen Form.
3. Das Vorkommen der relativ meisten fossilen Formen.
4. Das Vorkommen der großen Mehrzahl der Formen gegenüber wenigen in anderen Gebieten.
5. Das Vorkommen weitverbreiteter Formen gegenüber lokal beschränkter in anderen Gebieten.
6. Das Vorkommen primitiver lebender Formen.
7. Zentrale Lage des Gebietes.
8. Geographische Beziehungen, die sich paläogeographisch erklären lassen.

Wie schon erwähnt ist keins dieser Kriterien ein absolutes, auch kann die Zusammenstellung keine erschöpfende sein. Doch nun wenden wir uns den Chitoniden nach ihrer neuen Systematik zu. Bei den Lepidopleuriden könnte das Entwicklungszentrum nach Krit. 5 recht wohl außerhalb des Großen Ozeans gelegen haben, auf den die sieben lokalen Gattungen beschränkt sind. Immerhin liegen die Verhältnisse hier etwas anders als bei den Hystriciden, da die weitverbreitetste Gattung *Lepidopleura* auch im pazifischen Gebiete nicht fehlt, sodaß die Entwicklung ebensogut nach Krit. 4 vom Großen Ozean ausgegangen sein könnte. Hier läßt sich ohne genaue Vergleichung der Entwicklungsstufe der einzelnen Gattungen nichts sicheres feststellen. Bei den Trachydermoninen nimmt das arktische Becken eine zentrale Lage ein (Krit. 7), das ja auch Simroth eine wichtige Rolle spielen läßt. Auf jeden Fall ist ihre Heimat auf der nördlichen Halbkugel zu suchen, nach Krit. 4 und 5, finden sich hier doch 6 teilweise weiter verbreitete Gattungen, während die 3 südlichen nur ganz lokal sich finden. Sie wie auch die meisten nordischen scheinen auf dem pazifischen Wege nach Süden sich ausgebreitet zu haben, worin ich ja auch mit Simroth übereinstimme. Nur möchte ich auch bei *Trachydermon* am pazifische Ausbreitung denken, von welcher kalifornischen Gattung nur eine Art vor dem Pliozän zwischen beiden Amerika Westindien erreicht hat (Krit. 4). *Tonicella* ist von allen Gattungen allein in beide großen Ozeane gelangt, wobei sich schwer feststellen läßt ob das zentrale arktische oder das nordatlantische Becken die Heimat dieser Gattung ist. Möglich ist beides. Sicher atlantisch sind dagegen *Craspedochilus* und *Middendorfia*.

Bei den Callochitoninen spricht Krit. 9 für eine südliche Heimat (4 gegen 1 Gatt.), Krit. 7 für den Indischen Ozean, in dessen Randgebiete die sämtlichen Gattungen mindestens hereinreichen, und dem auch Krit. 5 nicht widerspricht. Die merkwürdige Beziehung von *Tachyradsia* (Südafrika, Tasmanien) könnte sich durch Ausbreitung von den nördlichen Gebieten des Indischen Ozeans her erklären, aber es kommt auch noch eine andere Möglichkeit in Frage. Die Chitoniden sind uralt und reichen in sicheren Resten bis zum Silur zurück. Nun werden sich ja freilich die fossilen Arten bei ihrem oft nur mangelhaften Erhaltungszustande nur schwer in die neue Systematik einordnen lassen,

da so feine Unterschiede bei ihnen oft nicht nachweisbar sind. Immerhin gestattet die Tatsache des hohen Alters der Familie anzunehmen, daß auch die Unterfamilien und wohl auch manche Gattungen bereits weit zurückreichen. Noch im Keuper hätte aber *Tachyradia* längs der Südküste des Gondwanalandes sich direkt zwischen Südafrika und Tasmanien ausbreiten können, noch im Jura wäre dies wenigstens bedeutend leichter gewesen als gegenwärtig (Krit. 8).

Bei den Mopaliden stehen sich Nord- und Südhalbkugel etwa gleichwertig gegenüber, der Süden überwiegt etwas durch die weit verbreitete Gattung *Plaxiphora* (Krit. 5). Dagegen überwiegt das indopazifische Gebiet mit 7 Gattungen beträchtlich über das atlantische (mit 2 Gattungen, sodaß wir in ihm die Heimat der Familie zu suchen geneigt sind und zwar hauptsächlich in ihrem Süden, in den australischen Gewässern (Krit. 4), während der nordpazifische Ozean ein sekundäres Entwicklungszentrum darstellt. Wenn also Simroth die Gruppe vom pazifischen Schwingungskreise darleitet, wie es seinen Ausführungen nach möglich erscheint, so werden wir völlig übereinstimmen. Dagegen ist es mir unerfindlich inwiefern bei *Plaxiphora* (Ostafrika bis Australien, Neuseeland, Magellanstraße, Tristan da Cunha durch die Verbreitung die Herkunft vom Schwingungskreis auf der nordafrikanischen Seite wahrscheinlich wird. Hier fehlt doch gerade jeder Nachweis völlig. Der geographische Verbreitungsmittelpunkt dieser Gattung liegt im südwestlichen Indischen Ozean in der Nachbarschaft der Antarktis (Krit. 7), Krit. 4 spricht für einen australischen Ursprung. Von hier aus hätte die Gattung sich bequem entlang der Kontinentalküsten ausbreiten können, die wir für die obere Kreide und das Eozän annehmen (Krit. 8), also zu einer Zeit, in der wir die Existenz der Gattung ziemlich sicher voraussetzen können.

Auch bei den Acanthochitoninen spricht keins unserer Kriterien für europäischen Ursprung, kommt hier doch nur eine einzige der 7 Gattungen in Ausläufern vor. Krit. 4, 5, 6 und 7 sprechen für einen Ursprung im indopazifischen Gebiete etwa in der Nähe Australiens, wie dies auch Thiele annimmt. Finden sich doch hier nicht nur die meisten und primitivsten Gattungen, sondern auch sämtliche weit verbreiteten. Was nun Krit. 8 anlangt, so konnte *Notoplax* bis zum Miozän zwischen beiden Amerika hindurch nach Florida gelangen, ebenso *Cryptoconchus* nach Westindien. Über den Großen Ozean dürften sie entlang des kretazeischen Ozeaniens gelangt sein, für dessen einstmalige Existenz nicht etwa bloß biogeographische, sondern auch geologische Gründe sprechen. Nach Europa kann *Acanthochites* noch durch das alttertiäre Mittelmeer gelangt sein und auch bei dem *Craspedochiton* von Liberia ist mir die gleiche Ausbreitung wahrscheinlich, in Übereinstimmung mit Simroth, nur daß ich keinen zwingenden Grund einsehe, seine Heimat gerade im Mittelmeer selbst zu suchen. Immerhin muß die Möglichkeit dieser Annahme zugegeben werden. Dagegen wird *Cryptoconchus* (Sulu-Inseln, Neuseeland, Westindien) wohl nur jemand von Europa herleiten, der von vornherein von der europäischen Heimat aller Tiergruppen überzeugt ist. Übrigens liegen die Fundorte

in der angegebenen Reihenfolge auf einer annähernd geraden Linie, die gerade über Mittelamerika wegführt, also gerade über die Stelle, über die der Paläogeograph die Ausbreitung erfolgen lassen wird. Zwischen Sulu-Inseln und Westindien direkt ist dagegen eine viel größere Strecke zu überbrücken, auch läßt die Paläogeographie eine solche Ausbreitung weniger wahrscheinlich erscheinen, da sie über das Gebiet der Beringstraße wegführt, wo zumeist eine Landbrücke den Weg zwischen dem arktischen und dem pazifischen Becken sperrte, ganz abgesehen davon, daß dann die Ausbreitung fast durchweg noch jetzt existierenden Küstenlinien hätte folgen müssen, an denen dann ihr völliges Verschwinden viel merkwürdiger und erklärungsbedürftiger ist, als wenn wir annehmen, daß die Diskontinuität der Verbreitung durch das Versinken der verbindenden Küsten bedingt wurde.

Auch bei den Cryptoplacinen kann Simroth recht haben, wenn er die Gruppe vom Mittelmeer herleitet. Unrecht hat er aber ganz sicher, zu sagen: Es lohnt nicht eine andere Hypothese zu erörtern, gründet er doch diese Behauptung darauf, daß die kürzeste Verbindung zwischen den Wohngebieten der beiden Gattungen durch das Mittelmeer führe. Wenn dies allein schon ein ausschlaggebendes Kriterium wäre, so würde Simroth sich damit ja selbst schlagen, wie wir eben bei *Cryptoconchus* erwähnten, wo Simroth die Heimat gerade in der größten Lücke sucht. Ebenso könnte er doch dann auf Australien bez. Neuseeland und Patagonien entwickelte Formen unmöglich von Europa herleiten, da hier die kürzeste Verbindungslinie eben durch den südpazifischen Ozean hindurch geht. Ausgeschlossen ist aber auch bei den Cryptoplacinen nicht eine Ausbreitung ähnlich der von *Cryptoconchus*, auch andere Möglichkeiten sind noch denkbar, doch bin ich selbst geneigt, in den Cryptoplacinen ein ursprünglich mediterranes Äquivalent der indopazifischen Mopaliiden zu sehen.

Dagegen weist bei den Chaetopleurinen nichts auf Europa. Krit. 4 spricht vielmehr für die südamerikanischen Gewässer, ebenso Krit. 7 und 5, letzteres mehr für seine pazifische Seite. Von hier mag sich *Chaetopleura* längs der Küsten des Großen Ozeans ausgebreitet haben, und hat vielleicht auch entlang der Nordküste der Südatlantis nach Westafrika gelangen können. *Dinoplax*, *Calloplax* und *Callistoplax* möchte ich dann mit Simroth für jüngere Formen ansehen, von denen die erste nach dem Zerfalle der Südatlantis, die anderen nach der Vereinigung beider Amerika sich entwickelten.

Ganz ungewiß ist die Heimat der Ischnochitoninen. Krit. 4 u. 6 spricht jedenfalls für einen pazifischen Ursprung, Krit. 5 nicht dagegen. Doch mag Afrika mindestens ein sekundäres Entwicklungszentrum darstellen. *Stenoplax* ist jedenfalls ausgesprochen pazifisch (Philippinen, Japan, Westküste Amerikas, Westindien), da ja das Karibische Meer bis zum Miozän dem Großen Ozeane zuzuordnen war. Es liegt also kein Grund vor, hier eine zweiseitige Ausbreitung von Europa her anzunehmen. Wenn wir einen australischen Ursprung der ganzen Gruppe annehmen, so brauchen wir deshalb doch nicht die verschiedenen Landbrücken als zu gleicher Zeit bestehend annehmen, da sich die

Ausbreitung auf einen großen Zeitraum erstreckt haben kann. Auch ist nicht recht klar, warum den Tieren „der Südpol verschlossen“ war, da doch nachweislich die Antarktis bis zum Tertiär wärmeres Klima besessen hat, wie die dort gefundenen fossilen Tiere und Pflanzen beweisen, notabene, ohne daß in anderen südlichen Gebieten Eiswirkungen zu finden wären, sodaß wir nicht an eine Polverschiebung denken können.

Die *Callistochiton*gruppe ist ausgesprochen indopazifisch (Krit. 4, 5, 7); Florida konnte von *Callistochiton* bis zum Miozän leicht erreicht werden. Bei den Chitoninen spricht Krit. 6 für südlichen Ursprung, auch Krit. 4 paßt zu dieser Annahme, besonders auch die Verbreitung von *Clathropleura*, immerhin ist ein europäischer Ursprung bei diesen wenigstens denkbar. Dagegen sind die *Acanthopleurinen* wieder ausgesprochen indopazifisch und Krit. 4 bis 7 sprechen für eine etwa australische Heimat. Das gleiche gilt auch von *Tonicia*, und den anschließenden Gattungen. Natürlich liegt uns fern, die hier gemachten Annahmen über die Heimat der einzelnen Gruppen als unbedingt richtig hinstellen zu wollen. Aus unseren obigen Ausführungen geht vielmehr klar hervor, daß der Palaeobiogeograph bei seinen Schlüssen immer die größte Vorsicht walten lassen muß, und seine Ansichten nicht anders als möglich oder wahrscheinlich hinstellen darf, solange er keine positiveren Beweise anführen kann. Dies ist es auch hauptsächlich, weshalb wir uns gegen die Simrothsche Universalmethode wenden, die jedes kritische Erwägen nur so weit gelten läßt, als es zu ihren vorgefaßten Meinungen stimmt.

Auf die anderen von Simroth herangezogenen Gruppen kann ich hier nicht im einzelnen eingehen, ich würde dabei zuviel wiederholen müssen, was schon früher hier ausgeführt worden ist. Unsere verschiedene Auffassung ist eine notwendige Folge der verschiedenen Grundlage, auf der wir stehen. Von seinem Standpunkte aus hat Simroth alles ganz vorzüglich entwickelt, von dem der Geologen, der auch der meine ist, kann ich aber die Richtigkeit seiner Schlußfolgerungen nicht zugestehen. Nur auf zwei Fälle will ich hier noch etwas näher eingehen, nämlich auf die Alligatoren und auf die Riesensalamander.

Was zunächst die Alligatoren anlangt, so behauptet Simroth, früher hätten bei uns massenhafte Krokodile gelebt, von denen einige jetzt nur südostasiatisch sind. Damit hat er zweifellos recht, soweit es sich um die Gaviale oder eigentlich nur um die Rhyneosauriden handelt. Wenn aber diese von Europa aus nach Südostasien gelangt sind, muß das gleiche deshalb auch von den Alligatoren gelten? Das wäre doch etwa das gleiche, als wollten wir behaupten, Amerika könne nur von Europa, nicht auch von Asien her eine Einwanderung erfahren haben, weil wir wissen, daß Europäer sicher den ersteren Weg benutzt haben. Wollen wir die Verbreitung der Alligatoren feststellen, so müssen wir uns zunächst auf deren fossile Reste selbst stützen. Wie steht es nun damit? Offenbar liegt ihre Heimat in der alten Welt nach Krit. 3, zumal hier auch die primitiveren Familien der kurzschnauzigen

Krokodile lebten. Krit. 1 würde allerdings für Nordamerika sprechen, doch ist *Bottosaurus* aus dem Senon Nordamerikas nicht ganz sicher. Von dieser Gattung kennen wir zwei fossile Arten. Dann sind bekannt 15 Arten von *Diplocynodon*, der vom oberen Eozän bis zum oberen Miozän in Europa lebte. Dagegen ist keine fossile Art von *Alligator* bekannt, der in je einer Art im Jangtsekiang und in Nordamerika lebt und auch von dem südamerikanischen *Caiman*, die sich beide ziemlich nahe stehen. Wenn ich nun auch in Bezug auf das Heimatgebiet der Familie mit Simroth übereinstimme, so kann ich doch gleiches nicht in Bezug auf die Gattung *Alligator* tun. Hier sprechen alle Kriterien dagegen. Gerade die Krokodile haben sehr reichliche fossile Reste in Europa und Nordafrika hinterlassen, so nicht weniger als 16 Arten von *Crocodylus*, 15 von *Diplocynodon*, 1 von *Gavialis*, 5 von *Tomistoma*, je eine von *Gavialosuchus* und *Pristichampus*, also 39 Arten allein im Tertiär dieser Gebiete, alle nicht ganz lokal beschränkten lebenden Gattungen finden sich darunter, nur gerade nicht die lebenden Alligatoren. Bei dieser Fülle von fossilen Resten haben wir nicht mehr das Recht, uns hinter die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung zu versteifen, zumal es sich doch um ziemlich große im Wasser lebende Tiere handelt, die leicht fossil erhalten werden. Hier haben wir einen Fall, wenn es überhaupt einen solchen gibt, in dem auch der negative Befund etwas beweist. Solange kein *Alligator* in Europa gefunden wird, spricht dies entschieden gegen Simroths Annahme; sollte einer gefunden werden, so würden wir selbstverständlich unsere bisherige Auffassung der veränderten Sachlage anzupassen haben, aber vorläufig kann Simroth dies nicht mit Recht verlangen. In Wahrheit sprechen bei *Alligator* alle Kriterien dafür, daß er in den Kontinenten am nordpazifischen Ozeane sich entwickelte, sei es nun in Nordamerika oder in Ostasien. Daß ich ersteres als Heimatgebiet ansehe, hat paläogeographische Gründe. Asien war nachweislich in der älteren Tertiärzeit von Europa durch Meer getrennt, während Nordamerika mit ihm damals zusammenhing. Da nun der nordatlantische Kontinent der Kreidezeit sicher schon littorale Krokodile besaß, so ist doch der Gedanke naheliegend, daß sich bei seinem allmählichen Zerfall im Alttertiär in seinen beiden sich trennenden Gebieten zwei parallele Gattungen, *Diplocynodon* in Europa und *Alligator* in Amerika, entwickelten. Wie Simroth mir vorhalten kann, daß es in Nordwestamerika keine Alligatoren gibt, verstehe ich nicht. Meines Wissens leben in Europa und in Vorderasien auch keine. Was kann also dies Fehlen gegen meine und für Simroths Annahme beweisen? Auch die Weite des Weges beweist nichts, zumal Simroth bei mir einfach den Abstand Mississippi-Jangtsekiang einsetzt, bei sich beidemal von Europa aus mißt. Ja, habe ich denn behauptet, daß gerade der Mississippi die Heimat von *Alligator* ist? Sie kann doch ebensogut weiter nördlich in dem tertiären Nordamerika gelegen haben, ja sogar im Gebiete des Beringmeeres, nehme ich doch, wie ja Simroth weiß, an, daß Asien auch im Alttertiär schon mit Asien hier in Verbindung stand. Dann kehrt sich aber das Zahlenverhältnis sofort um!

Bei den Riesensalamandern haben wir ja einen europäischen Rest in *Andrias*, ich habe aber schon früher auseinandergesetzt (Archiv f. Naturgesch. 1909, I, p. 235), daß um diese Zeit kein direkter Verkehr mehr zwischen Nordamerika und Europa möglich war. Was nützt uns das geologische Alter, wenn der *Andrias* eben nicht nach Nordamerika gelangen konnte. Simroth macht mich ja bei anderer Gelegenheit auf die isländische Landbrücke aufmerksam, deren Existenz ich selbst bis ins Quartär hinein angenommen habe, und hält für möglich, daß auf dieser auch im Jungtertiär Formen nach Nordamerika gelangt seien. Indessen übersieht er dabei, daß diese Brücke nur bis Grönland reicht, und daß wir annehmen müssen, daß dieses vom übrigen Nordamerika durch einen tiefen Einschnitt getrennt war. Eine Scheidelinie muß jedenfalls zwischen Europa und Nordamerika existiert haben, sonst hätte die Entwicklung von deren Säugetierfauna vom Miozän nicht so verschiedene Wege einschlagen können, während sie im Alttertiär ziemlich viele übereinstimmende Formen besitzen. Auch die von Guppy angenommene mediterran-mittelamerikanische Brücke ist noch nicht genügend gesichert, nicht biogeographisch und erst recht nicht geologisch; auch die Verbreitung der Seebeben spricht nicht für die Existenz von jungtertiären oder gar quartären Landgebieten westlich der Azoren. Eine Herleitung von *Cryptobranchus* von *Andrias* ist also höchstens auf dem östlichen Wege über Asien möglich (Krit. 1). Dagegen sprechen die Kriterien 4 bis 8 für einen amerikanischen Ursprung. In einem kann ich allerdings Simroth entgegenkommen. Ich habe angenommen, daß *Andrias* erst im Miozän nach Europa gelangte, als Asien mit diesem in Verbindung trat. Es ist aber recht wohl möglich, daß *Andrias* einen weit älteren Seitenzweig der Familie darstellt.

Und nun wenden wir uns noch einem Beispiele aus dem Bereiche der Säugetiere zu, auch wenn es Simroth nicht in seiner Arbeit herangezogen hat. Dies sind die Beuteltiere, über deren Entwicklung immer noch geologisch ganz unhaltbare Anschauungen weit verbreitet sind. Man will sie bekanntlich vielfach von Norden herleiten, weil hier im Mesozoikum und Tertiär auch echte Beuteltiere lebten. Wie steht es nun damit in Wirklichkeit? Wir können unter den nordischen Metatherien zwei Gruppen unterscheiden. Zu der einen gehören die Triconodontiden, Stagodontiden, Amphitheriden und Amblotheriden, die fast ganz auf Nordamerika und Europa beschränkt sind, wo sie vom Dogger bis zum Senon lebten, nur zwei monotype Gattungen der Triconodontiden *Argyrolestes* und *Nemolestes* kommen im untersten Eozän Patagoniens vor, wohin ihre Vorfahren wohl kurz vorher gelangt waren. Aber diese Tiere haben mit den lebenden Beuteltieren nichts zu tun. Schon die ältesten von ihnen können nicht deren Vorfahren sein, da sie eine reduziertere Bezahnung aufweisen. Nie haben sie mehr als vier Schneidezähne, während bei den südlichen Beuteltieren bis zu fünf Schneidezähne vorkommen. Diese Prodidelphyier, Urbeutelratten des Nordens, sind nicht als die Stammformen der Beutelratten, sondern eher als die der Plazentalier anzusehen, ja viele nord-

amerikanische Paläontologen stellen eine große Anzahl von ihren Gattungen direkt zu den Insektivoren. Diese Tiere können also für den nordischen Ursprung der lebenden Beuteltiere nichts beweisen, deren Vorfahren müssen also bereits im Dogger irgendwo auf der Erde existiert haben. Daß wir von ihnen aus dem Norden noch keine fossilen Reste kennen, ist ja natürlich noch kein zwingender Beweis für einen südlichen Ursprung, aber mindestens ziemlich verdächtig, kennen wir doch z. B. aus dem Jura 42 *Prodidelphy*arten, ihre Erhaltung ist also durchaus keine schlechte. Die einzigen echten Beuteltiere des Nordens sind Beutelratten, die in etwas zweifelhaften Resten im Senon Nordamerikas auftreten, und dann aufweisen an Arten

	in Nordamerika	in Europa
im Eozän	1	—
im Oligozän	7	10
im Miozän	—	11

Krit. 1 und 2 spricht also für ihren nordamerikanischen Ursprung, den wir auch annehmen möchten, Krit. 3 für einen europäischen, aber wir dürfen nicht vergessen, daß dieses europäische Maximum erst in den jüngsten Schichten erreicht wird. Da nun die *Didelphyiden* unter allen lebenden Beuteltieren die primitivsten sind, so glaubt man damit den nordischen Ursprung der gesamten Beuteltiere bewiesen zu haben. Dabei vergißt man aber ganz anzugeben, wie seit dem Oligozän die Beuteltiere haben nach Australien gelangen und sich dort so vielseitig differenzieren können, man erklärt nicht, wie in Südamerika fossile Beuteltiere in noch älteren Schichten finden können, als im Norden, man übersieht, daß die südamerikanischen Beuteltiere überhaupt nicht von den *Didelphyiden* abgeleitet werden können, weil diese nachweislich erst im Pliozän nach Südamerika gelangt sind; man kann endlich auch nicht erklären, daß diprotodonte Beuteltiere nicht bloß in Australien leben, sondern auch in Südamerika, daß dagegen im Norden noch nicht der kleinste Rest gefunden worden ist, der sich hätte auf sie beziehen lassen. Jeder, der das vorhandene paläontologische Material kennt, ist überzeugt, daß die Beutelratten ebensowenig in den Stammbaum der anderen Beuteltiere gehören, wie die *Prodidelphyer*. Sie sind ein nordischer Seitenzweig, dessen Vorfahren in der Mitte der Kreidezeit vom Süden nach dem Norden kamen. Ihre gegenwärtige Verbreitung zeigt wieder einmal, wie vorsichtig man bei seinen Schlüssen sein muß. Stehen doch 89 neotrop. Arten nur 4 nearktische gegenüber. Krit. 4 spricht also für südamerikanischen Ursprung, während die ersten Kriterien, die auf fossile Formen sich stützen, entschieden den nordischen Ursprung beweisen.

Der eben erwähnte Trugschluß ist aber andererseits auch ganz erklärlich. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die *Didelphyiden* der Wurzel der anderen Beuteltiere noch sehr nahe stehen. Diese selbst aber wird durch ihre Parallelfamilie der *Microbiotheriden* vertreten, von der wir 19 Arten aus Südamerika kennen, wo sie bereits im Turon, also früher als die nordischen *Didelphyiden*, mit *Proto-*

didelphys praecursor erscheinen und bis zum Oberoligozän sich behaupten. Von ihnen lassen sich nicht nur die Polyprotodontier, sondern auch die Diprotodontier ableiten. Betrachten wir nun die Beuteltiere nach Ausscheidung der isolierten Didelphyiden, so sprechen alle Kriterien für einen südlichen Ursprung, denn nur in Südamerika und Australien sind lebende und fossile Formen gefunden worden. Ebenso sprechen die wichtigeren Kriterien für Südamerika als Heimat. Hier fanden sich die ältesten (Krit. 1) und primitivsten (Krit. 2) fossilen Reste in beiden noch lebenden Ordnungen. Auch Krit. 3 stimmt dazu. Infolge der Verdrängung der südlichen Beutler durch die Beutleratten, die in Südamerika seit dem Pliozän eingetreten ist, steht allerdings dieser Erdteil mit 140 Arten gegen die 246 australischen stark zurück (36 %), aber schon bei den Gattungen hat Südamerika 66 gegen 57 australische aufzuweisen (54 %), bei den Familien 13 gegen 11 (57 %), bei den Ordnungen 3 gegen 2 (100 %). Auch die anderen Kriterien widersprechen nicht unserer Annahme. Soweit wir eine solche Hypothese fossil beweisen können, ist dies bei der Entwicklungsgeschichte der Beuteltiere der Fall. Nach der Abspaltung der Didelphyiden haben die Microbiotheriden in Südamerika sich zu den Polyprotodontiern, Diprotodontiern und Sparassodontiern entwickelt, von denen die beiden ersten über die Antarktis oder Ozeanien nach Australien gelangten.

Diese Beispiele mögen genügen, um die Methoden und Kriterien zu illustrieren, die unserer Meinung nach allein zu nicht von Vorurteilen beeinflussten Resultaten führen können. Gewiß können neue fossile Funde unser Gebäude gelegentlich mehr oder weniger erschüttern, oder wohl gar seinen völligen Neubau nötig machen, ebenso wie neue systematische Revisionen. Aber ist dies nicht das Schicksal der meisten wissenschaftlichen Hypothesen? Nicht die Wahrheit schlechthin gefunden zu haben, über die hinaus es keinen Fortschritt gibt, kann der Ehrgeiz des Forschers sein, er wird sich bescheiden einen Beitrag zum allgemeinen Fortschritte zu liefern, und sei es auch nur durch den Widerspruch, den seine Hypothese herausfordert hat.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [77-1_1](#)

Autor(en)/Author(s): Arldt Theodor

Artikel/Article: [Die Feststellung von Entwicklungsgebieten und Verbreitungszentren. 211-231](#)