

nur zwei sehr große, tief eingestochene in einer Längslinie stehende Punkte. Hinterleib etwas weniger stark und weniger dicht punktiert. Länge: 7,5—8,5 mm.

Bolivien: Mapiri (Bang-Haas) in meiner Sammlung, Yuracaris. Die Stücke aus Yuracaris waren von Fauvel als *ochropygus* Fauv. bezettelt und befinden sich in der Sammlung des naturhistorischen Museums in Hamburg und in meiner eigenen.

Quedius (Cyртоquedius) laeiventris nov. spec.

Von der vorigen Art durch etwas andere Färbung, viel weniger kurzen und breiten Kopf, längeren Halsschild, viel weitläufiger punktierte Flügeldecken und den fast ganz glatten Hinterleib auf den ersten Blick zu unterscheiden. In der Färbung dem vorigen sehr ähnlich, jedoch sind die Fühler gelb und nur die 3 ersten Glieder schwärzlich, das 7. Tergit ist nur an der äußersten Spitze gelb. Der Kopf ist rundlich, nur wenig breiter als lang, die Augen weniger groß, die Schläfen gut entwickelt, der Halsschild ist schmaler und länger, nur wenig breiter als lang, in der Punktierung kaum verschieden, außer den Randpunkten unpunktiert. Flügeldecken viel länger als der Halsschild, in den Naht- und Rückenreihen viel spärlicher punktiert als die vorige Art. In der Nahtreihe sind drei, in der Rückenreihe vier Punkte eingestochen. Hinterleib nahezu glatt, nur in den Basalfurchen mit einer Quer-Punktreihe und am 7. und 8. Tergit spärlich und fein punktiert. Länge 8 mm.

Ein einziges Stück aus West-Kolumbien: Umgebung Cali am Rio Cauca (St. Antonio, 2000 m), entdeckt von A. Fassl.

Die Ausbreitung der Lurche.

Von

Dr. Th. Arldt, Radeberg.

Unter den Klassen der Wirbeltiere nehmen die Lurche in vieler Beziehung eine Sonderstellung ein. Sie sind entschieden eine Tiergruppe, die über den Höhepunkt ihrer Entwicklung längst hinweg ist, ein Seitenzweig, der in der Jetztzeit wie in der jüngsten Vergangenheit verhältnismäßig formenarm neben den reicheren Ästen der Säugetiere, der Vögel, der Reptilien oder auch der Fische steht. Aber auch in den früheren geologischen Perioden, in denen die Amphibien eine reichere Entwicklung gehabt haben müssen, sind wir über sie nur sehr spärlich unterrichtet. Aus ganzen großen Formationen ist uns nicht ein fossiler Rest von ihnen erhalten, so daß wir über ihre ältere Geschichte und

über die Geschlechter, die damals die Erde bewohnten, noch fast ganz im Dunkeln tappen. Den anderen Landwirbeltieren gegenüber sind eben die Lurche mit ihrer geringeren Skelettentwicklung und ihrer Körperkleinheit wenig zur fossilen Erhaltung geeignet. Beim Vergleiche mit den Fischen kommt dagegen in Frage, daß die vorwiegend dem Süßwasser angehörenden Lurche viel weniger leicht in Lagen kommen können, bei denen ihr Körper in Absätze irgend welcher Art eingebettet wird und in ihnen fossilisiert wird. Immerhin läßt sich auch bei den Amphibien aus der Verbreitung der lebenden Formen mancher Schluß über ihre vergangene Geschichte tun und diese Schlüsse werden durch die Beachtung der, wenn auch spärlichen, so doch vorhandenen fossilen Reste ergänzt. Dabei ist bemerkenswert, daß die lebenden Lurchordnungen ein ganz verschiedenes Verhalten zeigen. Denn während die Urodelen eine entschieden nördliche Ordnung bilden, sind die Cäcilier ganz auf den Süden beschränkt, während die Anuren beiden Erdhälften gemeinsam sind.

I. Stegokephalen.

Eine Sonderstellung nehmen unter den Amphibien die vorwiegend paläozoischen Stegokephalen¹⁾ ein, die wir wohl besser mit Jaekel als eine besondere Klasse der Wirbeltiere betrachten oder gar auf mehrere selbständige Klassen verteilen müssen, aus denen sich dann nach verschiedenen Richtungen hin die Reptilien einerseits, die Lurche andererseits entwickelt haben. Die Ansichten über die systematische Stellung und die Einteilung haben ja im Laufe der Zeit außerordentlich gewechselt. Cope stellte 1881 die Embolomeren in Gegensatz zu den eng an die Batrachier angeschlossenen Stegokephalen und Ganokephalen²⁾, 1882 fügte er als neue Unterordnung die Rhachitomen hinzu³⁾. 1884 führte er aus, daß die primitivsten Formen diese Rhachitomen seien. Aus ihnen seien die Embolomeren und Stegokephalen hervorgegangen, von denen wieder eine Linie zu den Anuren führt, eine zweite zu den Proteiden. Aus diesen sind nach der einen Seite die Trachystomaten entsprossen, nach der andern die Urodelen mit der Weiterbildung zu den Gymnophionen.⁴⁾ Schon 1885 modifizierte er aber diese Meinung wieder etwas und leitete die Trachystomaten direkt von den Stegokephalen ab, während er Rhachitomen und Embolomeren auf die noch primitiveren Ganokephalen zurückführte, die die Familien der Trimer-

¹⁾ Th. Arltdt, Die Stegocephalen und ihre Stellung unter den Wirbeltieren. Naturw. Rundsch. XXIV, 1909, S. 353–355. — Die ältesten Landwirbeltiere. Natur VI, 1914, S. 41–44, 64–68.

²⁾ E. D. Cope, Catalogue of the Vertebrata of the Permian Formation of the United States. Am. Nat. XV, 1881, p. 162–164.

³⁾ E. D. Cope, The Rhachitomous Stegocephali, Am. Nat. XVI, 1882, p. 335.

⁴⁾ E. D. Cope, The Batrachia of the Permian Period of North America. Am. Nat. XVIII, 1884, p. 26–39.

rhachiden und Archegosauriden umfaßten.⁵⁾ Die Stegokephalen waren also jetzt in vier Gruppen gegliedert⁶⁾, die Cope auch weiterhin beibehielt, indem er 1889 neben den Ganokephalen, Rhachitomen und Embolomeren die Mikrosaurier unterschied⁷⁾. Dagegen faßte Zittel die beiden mittleren Gruppen zu einer zusammen und unterschied nach der Wirbelverknöcherung Stereospondyle, Temnospondyle und Lepospondyle⁸⁾, eine Einteilung, die sich lange Zeit als herrschend behauptete. Doch stellte Hay⁹⁾ die Mikrosaurier den anderen Stegokephalen gegenüber, die er als Apoecospondylen bezeichnete. Damit wurde zum ersten Male eine entschiedene Zweiteilung der Stegokephalen angebahnt.

Noch schärfer tritt uns diese bei Schwarz und Jaekel entgegen. Schwarz¹⁰⁾ stellt den Temnospondylen die Holospondylen gegenüber, allerdings nur mit dem Range von Ordnungen. Zu den letzteren gehören die Mikrosaurier und Aistopoden. Jaekel¹¹⁾ kommt zu einer ganz entsprechenden Zweiteilung, sieht aber in seinen Teilen besondere Klassen. Bei den Hemispondylen sind die Wirbel nur in Teilstücken verknöchert. Es sind das im wesentlichen die Zittelschen Temnospondylen, d. h. die Rhachitomen und Embolomeren, aber auch die Branchiosaurier und die Labyrinthodonten. Ihnen stehen als Holospondyle die Panzerlurche entgegen, deren Verknöcherung eine hohle Hülse bildet (Lepospondyle). Sie werden von ihm als Mikrosaurier bezeichnet. Später hat Jaekel diese Ansicht etwas modifiziert¹²⁾. Er sieht jetzt die Hemispondylen nach wie vor als besondere Klasse an. Die Mikrosaurier vereinigt er dagegen als Unterklasse mit den Cotylosauriern zu der Klasse der Miosaurier.

Zu einer Dreiteilung der Stegokephalen kommt Moodie¹³⁾. Stereospondylen und Temnospondylen bilden die Unterklasse der eigentlichen Stegokephalen. Eine zweite Unterklasse repräsentieren die Holospondylen, Jaekels Mikrosaurier. Dagegen werden

⁵⁾ E. D. Cope, On the Evolution of the Vertebrata, progressive and retrogressive. Am. Nat. XIX, 1885, p. 140–148, 234–247, 341–353.

⁶⁾ E. D. Cope, Systematic Catalogue of the Species of Vertebrata found in the Beds of the Permian Epoch in North America, with Notes and Descriptions. Am. Phil. Soc. Trans. XVI, 1886, p. 285–297.

⁷⁾ E. D. Cope, Synopsis of the Families of the Vertebrata. Am. Nat. XXIII, 1889, p. 849–877.

⁸⁾ K. v. Zittel, Handbuch der Paläontologie. I. Paläozoologie III, 1887–1890.

⁹⁾ O. P. Hay, Bibliography and Catalogue of the fossil Vertebrates of North America. Bull. N. S. Geol. Survey, Nr. CLXXIX, 1902.

¹⁰⁾ H. Schwarz, Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Lepospondyli). Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients XXI, 1908, S. 63.

¹¹⁾ O. Jaekel, Über die Klassen der Tetrapoden. Zool. Anzeiger XXXIV, 1909, S. 193–212.

¹²⁾ O. Jaekel, Die Wirbeltiere. Berlin 1911, S. 106–121.

¹³⁾ R. L. Moodie, Ancestry of Caudate Amphibia. Am. Nat. XLII, 1908, p. 361–373. — The Microsauria as Ancestors of the Reptilia. Geol. Mag. 5, ser. VI, 1909, p. 216–220.

die Branchiosaurier direkt zu den echten Lurchen (Euamphibien) gestellt als vierte Ordnung neben den Apoden, Caudaten und Salientiern.

Aus diesen Arbeiten, denen wir noch besonders solche von Broili¹⁴⁾, Case¹⁵⁾ und Williston¹⁶⁾ anreihen könnten, geht deutlich hervor, daß die Stegokephalen zum mindesten zu zwei scharf voneinander geschiedenen Linien gehören. Von diesen sind die Hemispondylen ihrem Bau nach entschieden besonders primitiv. Doch sieht Jaekel diesen Zustand nur als sekundäre Anpassung und holospondyle Formen als älteste Landwirbeltiere an. Es wiederholt sich hier der gleiche Unterschied der Auffassung, wie bei den Urodelen, bei denen man auch die Kiemenmolche früher als die ursprünglich auf das Wasserleben beschränkt gebliebenen Stammformen ansah, während man jetzt eher geneigt ist, in ihnen nachträglich ins Wasser zurückgekehrte Nachkommen echter Landsalamander zu sehen. Eine sichere Entscheidung ist freilich bei den karbonischen Stegokephalen sehr schwer, können wir uns doch bei der Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung auch auf das geologisch nachweisbare Alter der einzelnen Gruppen nicht allzusehr verlassen.

Ebenso unsicher wie dieses ist auch unsere Kenntnis von der geographischen Verbreitung der verschiedenen Stegokephalengruppen. Die weitaus meisten Reste kennen wir aus Europa und Nordamerika, dem Gebiete der paläozoischen Nordatlantis. Nur ganz wenige Funde stammen aus anderen Festländern. Damit ist natürlich noch nicht bewiesen, daß die Stegokephalen aus der Nordatlantis stammen, aber bis auf weiteres ist das doch entschieden der nächstliegende Gedanke, zumal auch die diesen Panzermolchen am nächsten verwandten Fische aus der Gruppe der Crossopterygier im Gebiete der Nordatlantis zahlreiche fossile Vertreter aufzuweisen haben.

Wenden wir uns nun den einzelnen Stämmen der Stegokephalen zu, so zeigen unter diesen, wie schon erwähnt, die Hemispondylen den primitivsten Bau. Zweckmäßig unterscheiden wir unter ihnen aber mit Moodie zwei selbständige Hauptgruppen, die primitiveren Branchiosaurier und die spezialisierten Sklerokephalen oder Stegokephalen im engeren Sinne, über die sich nach Jaekel noch die Trematokephalen als besonders hoch entwickelte Stufe erheben. Die Branchiosaurier sind bisher ganz aus-

¹⁴⁾ F. Broili: Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Paläontographica LI, 1904, S. 1—120.

¹⁵⁾ E. C. Case, Description of Vertebrate Fossils from the Vicinity of Pittsburgh, Pennsylvania. Ann. Carneg. Mus. IV, 1908, p. 234—241. — Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Carneg. Instit. Publ. CXLVI, 1911.

¹⁶⁾ S. W. Williston, Faunal Relations of the Early Vertebrates. Journ. Geol. XVII, 1909, p. 389—402. — New or little known Permian Vertebrates. *Trematops*, new genus. Ebend. p. 636—658. — American Permian Vertebrates. Chicago 1911, p. 9—14.

schließlich aus dem Gebiete der Nordatlantis bekannt, deren Süßwasserbecken ihre meist kleinen, salamanderähnlichen Formen in großer Zahl belebt haben müssen. Im Karbon waren die Branchiosauriden besonders in Nordamerika zu finden (*Amphibamus*, *Micrerpeton*, *Batrachiderpeton*, *Eumicrerpeton*). Im Perm kennen wir sie dagegen in noch größerem Reichtum aus Europa, so besonders den artenreichen *Branchiosaurus*, sowie *Pelosaurus*, *Protriton*, *Apateon*, *Pleonura*, *Dawsonia* und *Sparodus*, an die sich weiterhin die Melanerpetontiden, Diskosauriden und Akanthostomiden als weitere rein europäische Branchiosaurierfamilien anschließen. Es hat hiernach den Anschein, als wären die Branchiosaurier ganz auf die Nordatlantis beschränkt gewesen. Indessen müssen wir bedenken, daß es sich meist um wenig gut erhaltungsfähige Tiere handelt, wie dies ja auch in noch sicherem Grade von den jüngeren Molchen gilt. Die Branchiosaurier könnten also recht gut auch auf den anderen Festländern, auf der Angaris Nordasiens und der Gondwanis der tropischen Gebiete gelebt haben, ohne daß uns bisher Spuren von ihren zarten Skeletten in die Hände gefallen sind.

Aus den Branchiosauriern haben sich nun sicherlich die jüngeren, mehr krokodilartigen Sklerokephalen entwickelt, in denen der Stamm der Stegokephalen den Höhepunkt der ihm eigentümlichen Entwicklung erreichte, um dann, unmittelbar nach erreichtem Gipfel, unvermittelt und ohne Nachkommen zu hinterlassen, abzubrechen. Nach den uns vorliegenden Funden ist der Gedanke naheliegend, daß auch diese Entwicklung in der Nordatlantis stattfand. Hier mögen sich zuerst temnospondyle Formen entwickelt haben, vom Typus der Trimerorhachiden, wie er uns in der permischen Gattung *Trimerorhachis* in Nordamerika und den verwandten *Zatrachys* und *Tersomius* entgegentritt. Aus ihnen gingen dann die typischen Rhachitomen hervor, in zahlreiche Familien gespalten, wie in die nordamerikanischen Eryopiden, Dissorophiden, Trematophiden und Aspidosauriden und die europäischen Archegosauriden und Sklerokephaliden, die alle zumeist der Permzeit angehören. Diese Rhachitomen blieben nun aber nicht auf die Nordatlantis beschränkt, sondern gelangten von der Nordatlantis aus schon im Perm nach Südafrika. Hier hat man in Schichten des mittleren Perm den amerikanischen Eryopiden nahestehenden *Rhinosuchus* gefunden,¹⁷⁾ sowie den verwandten *Myriodon*, eine der nicht wenigen Beziehungen zwischen der permischen Fauna Nordamerikas und Südafrikas, die wahrscheinlich durch über Südamerika erfolgte Wanderungen zu erklären sind, da die betreffenden Gruppen in der ziemlich reichen Permfauna Europas nicht bekannt sind.

¹⁷⁾ R. Broom, On a new Labyrinthodont (*Rhinosuchus whaitsi*) from the Permian beds of South Africa. Ann. South Africa Mus. IV, 1908, p. 373—378.

An diesen vereinzelt Rhachitomen Südafrikas schließt sich nun eine ganze Familie an, die ganz auf die Länder der alten Gondwanis beschränkt ist, und die wir daher mit ziemlicher Sicherheit als für diese bezeichnend ansehen dürfen. Es sind das die triadischen Mikropholididen mit den afrikanischen Gattungen *Micropholis* und *Petrophryne*, dem indischen *Brachyops* und der Gattung *Bothriceps*, von der zwei Arten *B. huxleyi* und *B. major* der oberen Trias Südafrikas angehören, während *B. australis* in Australien gefunden worden ist. Diese Funde sind von großer paläobiogeographischer Bedeutung, zeigen sie uns doch, daß die Stegokephalen tatsächlich weltweit verbreitet waren, denn wenn wir auch aus Südamerika noch keine Reste von ihnen kennen, so haben sie doch ohne Zweifel auch dort gelebt. Wenn sich aber die Rhachitomen soweit verbreiten konnten, dann dürfte das wohl auch für mindestens einige der anderen zu unserer Klasse gehörigen Gruppen gelten.

Die viel weniger formenreichen Embolomeren sind uns nur aus der Nordatlantis bekannt, *Diplovertebron* aus dem obersten Karbon Europas, *Cricotus* und *Cricotillus* aus dem Perm von Nordamerika. Sie stellen möglicherweise einen ausschließlich nordatlantischen Seitenzweig der Temnospondylen dar. Als dritten Zweig schließt schließlich Case noch die Gymnarthren an, drei nordamerikanische Familien aus dem Perm umfassend, die Crossocheliden, Gymnarthriden und Pleuristioniden, deren Zugehörigkeit zu den Stegokephalen nicht ganz sicher ist. Case hatte *Gymnarthrus* ursprünglich zu den Reptilien gestellt,¹⁸⁾ während Broom ihn als Amphibium betrachtete.¹⁹⁾

Aus den Rhachitomen leitete schon Cope die Stereospondylen ab, die hauptsächlich die Labyrinthodonten umfassen. Von diesen steht *Plagiosternum* aus der europäischen Trias nach Jaekel noch auf einer relativ sehr niedrigen Entwicklungsstufe, die sich nur wenig über die der Branchiosaurier erhebt. Besonders hat es einen ganz auffällig breiten Kopf und stellt vielleicht einen speziellen Entwicklungszweig der Stereospondylen dar. Im übrigen treten die Stereospondylen bereits im Karbon mit einer ganzen Anzahl von Gastrolepidotiden auf, sowohl in Nordamerika (*Taphetes*, *Eosaurus*) wie in Europa (*Loxomma*, *Megalerpeton*, *Anthracosaurus*, *Pholiderpeton*). Im Perm sind sie dann nur aus Europa bekannt (*Porierpeton*, *Stereorhachis*, *Macromerion*, *Platyops*). Bisher scheinen also die Stereospondylen ganz auf die Nordatlantis beschränkt. In der Trias zeigen sie dagegen in den Labyrinthodontiden außerordentlich weite Verbreitung. Die Mehrzahl der Gattungen ist freilich in Europa heimisch. Aber von hier erstreckt

¹⁸⁾ E. C. Case, New or little known Reptiles and Amphibians from the Permian (?) of Texas. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXVIII, 1910, p. 177.

¹⁹⁾ R. Broom, A Comparison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXVIII, 1910, p. 219.

sich der Verbreitungsbereich von *Capitosaurus*, *Trematosaurus* und *Cyclotosaurus*²⁰⁾ bis Südafrika, wohin sie jedenfalls in der unteren Trias über die das westliche Mittelmeer durchkreuzende Landbrücke gelangt waren. *Capitosaurus* war auch nach Indien gelangt, wie auch der gewaltige *Mastodonsaurus*. In Indien hatten sich als endemische Gattungen schon in der Untertrias *Pachygonia* und *Gonioglyptus* entwickelt, letzterer dem *Trematosaurus* nahestehend. Ebenso hatte auch Südafrika seine charakteristischen Gattungen in *Rhyditosteus* und *Syphonodus* entwickelt. Wieder andere Formen wandten sich nach dem Norden, wo Wiman vier neue Gattungen, *Aphaneramma*, *Lonchorhynchus*, *Lyrocephalus* und *Peltostega* aus der Trias von Spitzbergen beschrieben hat.²¹⁾ Diese Labyrinthodonten sind aber keine reinen Landtiere mehr, sondern sind zum Leben im Meere übergegangen. Ziemlich spärlich sind demgegenüber die Labyrinthodontiden in Nordamerika vertreten. Den 19 altweltlichen Gattungen stehen nur fünf nordamerikanische gegenüber, *Eupelor*, *Pariostegus*, *Dictyocephalus*, *Anaschisma* *Metoposaurus*, die außerdem zumeist nur eine Art aufzuweisen haben, gegen sieben Arten bei *Capitosaurus*, sechs bei *Mastodonsaurus*, fünf bei *Cyclotosaurus*. Es ist hiernach nicht unwahrscheinlich, daß sich die Labyrinthodontiden im östlichen Teile der Nordatlantis im Perm entwickelt und von hier erst in der unteren Trias ebenso nach Nordamerika ausgebreitet haben wie nach Spitzbergen, Indien und Südafrika. Unsicher ist, ob sie auch Australien erreicht haben, eher dürften sie nach Südamerika gekommen sein, das damals ja mit Afrika verbunden war. Ziemlich sicher werden wir das Vorhandensein dieser wichtigsten Amphibien gestalten im angarischen Asien annehmen können.

Die zweite Hauptlinie der Stegokephalen, die in ihrer Weiterentwicklung nach den Reptilien hinführte, bilden die Mikrosaurier Jaekels, die Holospondylen von Schwarz, die Lepospondylen von Zittel. Ihre primitivste Gruppe sind die Haplosaurier, salamander- oder eidechsenähnliche Formen, in denen Jaekel die ältesten Stegokephalen überhaupt sieht. Sie gehören fast ganz dem Karbon an und lebten in diesem in über vierzig Gattungen in der ganzen Nordatlantis, besonders zahlreich in Nordamerika. Nur die beiden Gattungen *Keraterpeton* und *Ichthyropteron* sind zu beiden Seiten des Atlantischen Ozeans gefunden worden, sonst sind die Gattungen in beiden Festländern durchaus voneinander verschieden.

Aus den Haplosauriern haben sich die weiteren Unterordnungen entwickelt. Von diesen sind zwei ebenfalls auf die karbonisch-permische Nordatlantis beschränkt. Hier lebten die fuß-

²⁰⁾ R. Broom, On a new South African Labyrinthodont (*Cyclotosaurus albertyni*). Rec. Albany Museum 1904, p. 178.

²¹⁾ C. Wiman, Ein paar Labyrinthodontenreste aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Inst. Upsala IX, 1908, S. 39. — Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. Ebend. XIII, 1914, S. 25–28.

losen, schlangenartig langgestreckten Aistopoden mit den rein amerikanischen Molgophiden („Molchschiangen“) und den in beiden Hälften des alten Festlandes gefundenen Dolichosomiden („Langleibern“), letztere vorwiegend in Europa vertreten. Sehr gleichmäßig über die Nordatlantis verteilt sind die drei Familien der Urosaurier. Diese umfassen eidechsenartig schlanke Formen mit seitlich zusammengedrücktem Ruderschwanze, lebten also offenbar im Süßwasser. Jede ihrer Familien hat je eine europäische und eine nordamerikanische Gattung aufzuweisen. Bei den Ophiderpetontiden sind dies *Ophiderpeton* und *Thyrsideum*, bei den Urocordyliden *Urocordylus* und *Ptyonius*, dem aber neuerdings zwei Arten aus dem Unterperm Europas angereicht werden, bei den Scincosauriden *Scincosaurus* und *Oestocephalus*.

Auch die ganz zum Wasserleben übergegangenen Nektridier sind zumeist aus der Nordatlantis bekannt. Nur Nordamerika gehörten im Perm die Keraterpetontiden und Diceratosauriden an, im Perm die Crossoteliden, wenn diese nicht mit Case zu den Gymnarthren zu stellen sind. Weitere Verbreitung zeigen nur die Diplocauliden. Im Perm lebte *Diplocaulus* in den süßen Gewässern der ganzen Nordatlantis. Bis zur Trias hatte sich seine Familie aber auch nach Südafrika ausgebreitet, wo Broom die Gattung *Batrachosuchus* aus der obersten Trias beschrieben hat.²²⁾

Von den genannten Gruppen der Stegocephalen sind die Temnospondylen und Stereospondylen, die Urosaurier und Nektridier ganz sicher, ohne Nachkommen zu hinterlassen, erloschen. An die Haplosaurier müssen wir mit Jaekel die primitivsten Reptilien anschließen, Cotylosaurier von der Art der Pareiasaurier. Aus den Branchiosauriern lassen sich mit Moodie die echten Molche herleiten und an die Aistopoden hat man die Gymnophionen anschließen wollen. Möglicherweise haben wir aber auch sie als einen erloschenen spezialisierten Seitenzweig der Mikrosaurier anzusehen, dessen Ähnlichkeit mit den Blindwühlen nicht auf Stammesverwandtschaft, sondern auf parallele Anpassung an ähnliche Lebensweise zurückzuführen ist.

II. Urodelen.

Von den fossilen Panzermolchen, den gemeinsamen Vorfahren aller lebenden Landwirbeltiere, wenden wir uns nunmehr den modernen Amphibien zu und unter ihnen wieder der Ordnung, die sich am sichersten und direktesten an die alten Formen anschließen läßt. Es sind dies die Molche. Ihre Heimat können wir ziemlich sicher in der Nordatlantis suchen. Einmal sind die Branchiosaurier, aus denen die Caudaten oder Urodelen hervorgegangen sein müssen, ganz auf dieses alte Festland beschränkt, wie wir

²²⁾ R. Broom, On a new Stegocephalian (*Batrachosuchus browni*) from the Karroo Beds of Aliwal North, South Africa. Geol. Magaz. XL, 1903. p. 499—501.

schon oben erwähnt haben. Dann ist die geographische Verbreitung der lebenden Molche eine derartige, daß für sie auf jeden Fall nur eine nordische Heimat angenommen werden kann, so daß also neben der Nordatlantis nur die nordasiatische Angaris in Frage kommen könnte, aus der wir aber gar keine fossilen Stegokephalenreste kennen, so daß alle Schlüsse in der Luft schweben. Endlich ist aber auch auf dem Boden der Nordatlantis der älteste fossile Urodele in der nordamerikanischen Permgesellschaft *Lysorophus* gefunden worden. Allerdings ist dessen systematische Stellung nicht ganz unbestritten. Cope beschrieb ihn 1877 und reihte ihn unter die Amphibien neben *Cricotus* (Embolomere), *Diplocaulus* (Nektridier) und *Eryops* (Rhachitome) ein.²³⁾ Case beschrieb 1902 weitere Reste von ihm, die ihn als Reptil erscheinen ließen²⁴⁾. Broili stellte ihn ganz entschieden zu den Reptilien und sah ihn als alten Rhynchokephalen an.²⁵⁾ Er stellte ihn zunächst in eine besondere Familie der Paterosauriden und glaubte, daß sich durch ihn ein Teil der Reptilien direkt von den Fischen herleitete, während ein anderer durch die Cotylosaurier an die Stegokephalen angeschlossen sei. Als Case in einer späteren Arbeit *Lysorophus* wieder als Amphibium ansprach,²⁶⁾ stellte Broili in seiner Erwiderung die Gattung zu den Eidechsen in die Nähe der Amphisbaeniden.²⁷⁾ Dagegen führte gleichzeitig Williston unabhängig von Case den Beweis, daß *Lysorophus* ein Amphibium sei und stellte die Familie der Lysorophiden auf, die nach seiner Ansicht den Ichthyoiden anzuschließen ist.²⁸⁾ Damit schied die Auffassung der Gattung als Stegokephale endgültig aus. Case trat dieser Meinung schließlich vollständig bei²⁹⁾ und Jaekel³⁰⁾ sieht die Lysorophen als besondere Ordnung der modernen Amphibien an, aus der Urodelen und Gymnophionen hervorgegangen sind. Hiernach dürfte *Lysorophus* tatsächlich als ältester echter Molch zu betrachten sein, im Sinne von Williston und Case, aber doch wohl im Jaekelschen Sinne, wenn auch vielleicht nicht eine besondere Ordnung, so doch eine den Salamandrinen und Ichthyoiden

²³⁾ E. D. Cope, Descriptions of extinct Vertebrata from the Permian and Triassic Formations of the United States. Proc. Am. Phil. Soc. XVII, 1877, p. 187.

²⁴⁾ E. C. Case, Paleontological Notes. *Lysorophus tricarinatus*. Journ. Geol. X, 1902, p. 256—261.

²⁵⁾ F. v. Broili, Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Paläontographica LI, 1904, S. 94. — Stammreptilien. Anatom. Anzeiger XXV, 1904, S. 585.

²⁶⁾ E. C. Case, Notes on the Skull of *Lysorophus tricarinatus*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXIV, 1908, p. 531—533.

²⁷⁾ F. v. Broili, Systematische und biologische Bemerkungen zu der permischen Gattung *Lysorophus*. Anat. Anz. XXXIII, 1908, S. 290—298.

²⁸⁾ S. W. Williston, *Lysorophus*, a Permian Urodele. Biolog. Bull. XV, 1908, p. 229—240.

²⁹⁾ E. C. Case, Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Carn. Inst. Publ. CXLVI, 1911, p. 143.

³⁰⁾ O. Jaekel, Die Wirbeltiere. Berlin 1911, S. 128.

gleichwertige Unterordnung bilden. Auch Case hält übrigens die Zugehörigkeit zu den Ichthyoiden nicht für erweisbar. Diese spärlichen Reste einiger Schädel und Wirbel sind das einzige, was uns von diesen ältesten Molchen Kunde gibt, deren Schädel noch in seiner Geschlossenheit an die alten Panzermolche erinnert, deren nach vorn gerichtete Augen und wahrscheinlich gliederloser, schlangenartiger Leib den Blindwühlen ähnelt, während sie sonst ganz molchartig waren. Zweifellos sind sie damals weit formenreicher und wohl auch weiter verbreitet gewesen, zum mindesten in der Nordatlantis.

Dann klafft aber wieder eine gewaltige Lücke. Weder aus der Trias noch aus dem Jura kennen wir den geringsten fossilen Rest eines Urodelen. Erst am Beginne der Kreidezeit begegnet uns im europäischen Wealden *Hyaclobatrachus* und im nordamerikanischen Senon folgen ihm *Scapherpeton* und *Hemitrypus*, alle drei Gattungen von unsicherer systematischer Stellung, aber alle drei auf dem Boden der Nordatlantis. Wann die Urodelen die Angaris erreicht haben, wissen wir nicht. Doch dürfte dies schon früh der Fall gewesen sein. Hing doch Nordasien vom oberen Perm bis zur Mitte der Jurazeit mit Europa und damit der Nordatlantis zusammen, so daß kaum anzunehmen ist, daß sich die Urodelen nicht nach ihm hätten verbreiten sollen, zumal in beiden Festländern doch die klimatischen Verhältnisse einigermaßen die gleichen gewesen sein müssen. Im Oberjura und in der unteren Kreide war dann die Angaris isoliert, um in der oberen Kreide von neuem zugänglich zu werden. Damals haben sicher die Urodelen schon alle drei Nord-erdeile bewohnt.

Wenn wir uns nun ihren lebenden Familien zuwenden, so stützen wir uns bei ihnen, wie bei den anderen rezenten Amphibien hauptsächlich auf die Arbeit von Gadow³¹⁾. Die Ichthyoiden oder Perennibranchiaten wurden, wie schon erwähnt, früher als ältere stammesgeschichtliche Entwicklungsstufe betrachtet, während man sie neuerdings lieber als sekundäre Anpassung an das reine Wasserleben betrachtet, als Formen, die einen bei den typischen Molchen embryonalen Zustand das ganze Leben hindurch beibehalten. Dann brauchen die *Ichthyoiden* aber keine genetische Einheit zu sein, wenn sie auch eine ganz gute systematische Einheit bilden. Sie können nicht als einstämmig entstanden angesehen werden, sondern es ist garnicht einzusehen, warum sich der Zustand der Neotenie nicht in verschiedenen Linien selbständig hätte sollen herausbilden können. Ja, wir können nicht einmal mit voller Sicherheit feststellen, ob nicht auch die Familien eine mehrstämmige Entwicklung erfahren haben. Das würde natürlich die Verbreitungseigentümlichkeiten sehr leicht zu erklären gestatten. Vor der Hand scheint es uns aber doch zweckmäßiger zu sein, die Familien noch als Einheiten zu betrachten.

³¹⁾ H. Gadow, *Amphibia and Reptiles*. Cambridge Natural History VIII, London 1901.

Die größte Familie unter den ziemlich formenarmen Ichthyoiden bilden die Amphiumiden. Von ihren lebenden Gattungen findet sich *Amphiuma* im Mississippigebiete, ebenso *Cryptobranchus*. *Megalobatrachus* lebt in Gebirgsgewässern von China und Japan. Dazu kommt der berühmte *Andrias* im Miozän der Schweiz und von Bonn, in dessen zuerst gefundenem Reste man einen vorsintflutlichen Menschen entdeckt zu haben glaubte. In der Mitte der Tertiärzeit waren also die Aalmolche über alle drei Norderdteile verbreitet. Es fragt sich nur, in welchem ihre eigentliche Heimat zu suchen ist. Für Simroth kommt auf Grund seiner Pendulationstheorie ohne weitere Untersuchung nur Europa dafür in Frage. Von hier soll sich die Familie westwärts nach Nordamerika, ostwärts nach Ostasien verbreitet haben, und zwar erst im Jungtertiär³²⁾. Das erstere ist nun nach den paläogeographischen Feststellungen ganz unmöglich. Im Jungtertiär hat sicher keine direkte, für die Amphiumiden gangbare Brücke mehr zwischen Europa und Nordamerika bestanden, am allerwenigsten in den südlichen, mediterranen Breiten. Dazu kommt, daß die europäische Miozängattung durchaus keinen ursprünglichen Charakter aufweist. Schon ihre stattliche Größe spricht dafür, daß es sich nicht um eine Stammform, sondern um eine Seitenlinie handelt, die in *Andrias* ihren Gipfel der Entwicklung erreichte. Entweder handelt es sich bei ihr um den letzten Rest einer alten nordatlantischen Fauna, der dann schon bis zum Alttertiär über die nordatlantische Brücke von Nordamerika nach Europa gelangt sein müßte. Oder *Andrias* war im miozänen Europa ein ganz junger Einwanderer, der dann nur von Asien hergekommen sein könnte, das am Anfange des Miozän durch die Trockenlegung des obischen Meeres mit Europa zu einem großen eurasischen Festlande verschmolzen war. Wir sind geneigt, die letztere Möglichkeit als wahrscheinlicher anzusehen, hauptsächlich deshalb, weil *Andrias* dem ostasiatischen *Megalobatrachus* ganz besonders nahe steht, so daß manche Zoologen sogar eine völlige generische Identität angenommen haben. Damit würde dann Europa als Heimat dieser Familie ausscheiden, und die Wahl könnte nur zwischen Nordamerika und Asien schwanken. Für letzteres spricht die zentralere Lage. Die Amphiumiden hätten sich hier in der jurassisch-kretazeischen Isolierung entwickeln und dann in der oberen Kreide nach Nordamerika ausbreiten können. Auf jeden Fall hat sich das Wohngebiet der Amphiumiden in Nordamerika im Laufe der Tertiärzeit erheblich ausgedehnt, denn beträchtliche Teile davon waren im Alttertiär noch von den Fluten des amerikanischen Mittelmeeres bedeckt, während die nördlichsten im Quartär von den nordischen Inlandeismassen bedeckt wurden. Sehr wünschenswert wäre es, wenn wir von dieser Familie etwas mehr von fossilen Resten kennen, um die Frage der asiatischen oder nordamerikanischen Heimat sicherer entscheiden zu können.

³²⁾ H. Simroth, Die Pendulationstheorie. Leipzig 1907, S. 228—229.

Leider ist wenig Aussicht dafür vorhanden, daß die Zukunft uns wesentlich reichere Funde bringt als die Vergangenheit.

Die Amphiumiden sind unter den Ichthyoiden diejenigen, die am wenigsten embryonalen Charakter zeigen. Fehlen ihnen doch im erwachsenen Zustande die Kiemen. Dafür ist bei ihnen der Oberkiefer erhalten und bezahnt wie bei den typischen Molchen. Nur die Augenlider sind auch bei ihnen schon rückgebildet. Eine Stufe weiter rückgebildet sind die Proteiden, die den Oberkiefer verloren haben, aber noch die Bezahnung des Zwischen- und Unterkiefers besitzen, und im Unterschiede von den vorigen die äußeren Kiemen im ganzen Leben beibehalten. Ihnen gehört in den Karstländern Europas der bekannte Olm (*Proteus*) an, im östlichen Nordamerika bis Kanada herauf der Furchenmolch (*Necturus*), in texanischen Brunnen *Typhlomolge*, der aber auch zu den Salamandriden gestellt wird. Morphologisch steht die texanische Höhlengattung der illyrischen entschieden sehr nahe, doch kann diese Ähnlichkeit sehr leicht nur durch die ähnliche Lebensweise in den lichtlosen Gewässern der Tiefe bedingt sein. Auch *Proteus* und *Necturus* gehen ja stammesgeschichtlich auf auf hoher Stufestehende Molche zurück, und gerade bei dieser Familie ist daher die Möglichkeit der Mehrstämmigkeit von der künftigen Forschung ganz besonders ins Auge zu fassen. Ist die Ähnlichkeit zwischen *Proteus* und *Necturus* nicht nur morphologisch, nicht durch parallele Anpassung verursacht, sondern bilden beide wirklich eine stammesgeschichtlich einheitliche Gruppe, dann könnte diese nur in der Nordatlantis heimisch sein. Ihr heutiges Wohngebiet haben aber alle drei Gattungen sicher erst im Jungtertiär erreicht, denn sowohl Texas und die östlichen Küstenländer Nordamerikas, wie Krain, Istrien, Dalmatien und die Herzegowina waren vorher vom Meere bedeckt. Auf alle Fälle muß *Proteus* von Salamandriden abstammen, die im Osten der Nordatlantis lebten, *Necturus* von solchen der westlichen Nordatlantis. Ob der Verlust der Oberkiefer und Augenlider und das Ausdauern der äußeren Kiemen sich in beiden Gebieten selbständig einstellten oder schon in einem mittleren Gebiete erfolgte, ob also die Ausbreitung über die Nordatlantis erfolgte, als bereits der Proteidentypus ausgebildet war oder vorher, macht schließlich in paläobiogeographischer Beziehung wenig aus. Auch in letzterem Falle waren die Proteiden ein nordatlantischer Typus, nur viel jünger, weil sie dann etwa erst im Miozän entstanden sein müßten, während sie sonst schon im Eozän ausgebildet gewesen sein müßten, allerdings nicht bis zu der extremen Anpassung an das Höhlenleben, die wir bei *Proteus* und *Typhlomolge* finden. Diese müssen wir unbedingt mit Gadow als parallele Anpassung ansehen, während Simroth an engere Beziehungen zu glauben geneigt ist, aber wir können doch unmöglich annehmen, daß Höhlentiere derartig weite Wanderungen hätten ausführen können. Dazu fehlen doch alle Vorbedingungen, besonders alle auf so weite Ausdehnung hin zusammenhängende Höhlengebiete.

Am weitesten zurückgebildet sind die Sireniden, bei denen auch Zwischen- und Unterkiefer noch zahnlos und wie bei Kaulquappen mit einem Hornschnabel bekleidet worden sind. Bei ihnen liegen die geographischen Verhältnisse anscheinend besonders einfach, insofern die beiden lebenden Gattungen *Siren* und *Pseudobranchius* ganz auf das südöstliche und südliche Nordamerika beschränkt sind. Man könnte sie hiernach als eine rein nordamerikanische Familie einschätzen. Nun ist ihnen aber auch die fossile Gattung *Orthophytia* aus dem Obermiozän Europas anzureihen. Dadurch werden sie ebenso wie die Proteiden zu einem nordatlantischen Elemente gestempelt, mögen sie nun aus einer einmaligen oder mehrmaligen Anpassung an das Leben im Wasser hervorgegangen sein. So scheinen uns demnach zwei Familien der Ichthyoiden von der Nordatlantis ausgegangen, eine von der Angaris, was man von vornherein als wahrscheinlicher bezeichnen muß als die Annahme, daß alle drei Gruppen genau die gleichen Ausbreitungswege gegangen wären.

Bedeutend formenreicher als die Ichthyoiden, deren lückenhafte Verbreitung also vielleicht mehr durch lokale Anpassung als durch hohes Alter bedingt ist, sind die Salamandriden. Bei ihnen treten uns die geographischen Beziehungen infolgedessen viel durchsichtiger entgegen. Von ihren vier Unterfamilien sind nur die Salamandrinen in Europa fossil vertreten. Sie erscheinen hier bereits im Unteroligozän mit der Gattung *Megalotriton* in Frankreich. Im Untermiozän folgen dann *Archaeotriton* von Böhmen, *Polysemia* und *Heliarchon* von Bonn, *Chelotriton* von Zentralfrankreich, nebst den lebenden Gattungen *Molge* und *Salamandra*, die in allen drei Gebieten gefunden worden sind. Da nun außerdem auch die lebenden Salamandrinen ganz vorwiegend Europa angehören und nur in sehr wenigen Arten außerhalb von dessen Grenzen vorkommen, so können wir diese Unterfamilie mit großer Sicherheit als ursprünglich europäisch ansprechen. Bei ihr werden wir uns also im wesentlichen an Simroths Ausführungen über die Verbreitung der Molche anschließen können,³³⁾ nur müssen wir eben die unerweisbare Pendulation als Triebkraft bei den Wanderungen außer Betracht lassen.

Die Hauptgattung der Unterfamilie ist *Molge* (*Triton*), die über zwanzig verschiedene Arten besitzt. Da die fossilen Arten bis ins Untermiozän zurückreichen, kann diese Gattung nicht erst im späteren Tertiär entstanden sein, wie Simroth annimmt, dagegen dürfte er recht haben, wenn er sie von Landsalamandern ableitet. Aus einer ersten Stammform entwickelten sich nach ihm zunächst der Teichmolch (*M. vulgaris* s. *punctata*) und der Leistenmolch (*M. palmata* s. *helvetica*). Der letztere hat sich hauptsächlich in Westeuropa ausgebreitet. Er wohnt im nördlichen Spanien, in Frankreich, Großbritannien, den Niederlanden, im Rheingebiete

³³⁾ H. Simroth, Pendulationstheorie. S. 223—228, 230—231.

bis zur Schweiz, im hessischen und westfälischen Berglande, sowie an der oberen Weser, vereinzelt noch im Harze und im Thüringer Walde. Nach Simroth ist er auch bis Portugal vorgedrungen. Das Verbreitungszentrum des Leistenmolches ist also entschieden Frankreich, ohne daß dieses deshalb unbedingt die Heimat der Art sein mußte. Viel weiter verbreitet ist der Teich- oder Streifenmolch. Er bewohnt ganz Europa vom nordöstlichen Spanien bis zum Kaspischen Meere und vom mittleren Norwegen und Schweden bis zum Mittelmeere. Auch in Westasien ist er zu finden. Das mittelmeerische Gebiet hat er offenbar erst später erreicht. Hier haben sich zwei besondere Varietäten entwickelt. In Illyrien, Dalmatien und der Herzegowina finden wir *M. v. meridionalis* und von Süddalmatien bis Griechenland *M. v. graeca*. Auch in Westasien wird er dann erst später eingewandert sein. Seine Heimat lag wohl etwas östlicher als die des Leistenmolches, wohl auch in flacherem Gebiete, da er in der Ebene wie im Mittelgebirge gleich häufig ist, während der Leistenmolch die Ebene meidet. An die genannten Molche schließen sich noch eine Reihe von Lokalformen an. In Süditalien lebt *M. italica*, in den Karpaten von Mähren über Galizien bis Siebenbürgen und Rumänien der Karpatenmolch (*M. montandoni*), in Spanien und Portugal *M. boscai*. Alle stimmen im Besitze eines Rückenkammes überein. Die eigentliche Heimat dieser ganzen Gruppe dürfte in Mitteleuropa zu suchen sein, dessen wechsellagerter Bau mit Hochgebirgen, Mittelgebirgen und Ebenen recht gut geeignet zur Ausbildung eines so weitverbreiteten Zweiges war. Der Teichmolch war hier wohl speziell heimisch, und aus ihm oder ihm nächst stehenden Formen gingen dann nach Südwesten hin der Leistenmolch und weiterhin *M. boscai*, nach Süden hin *M. italica*, nach Südosten der Karpatenmolch, *M. meridionalis* und *M. graeca* hervor.

Eine zweite wichtige Gruppe bilden nach Simroth der Kammolch (*M. cristata*) und der Marmormolch (*M. marmorata*), die beide miteinander Bastarde bilden (*M. blasii*), die man in der Bretagne freilebend findet. Der Marmormolch ist in Frankreich und auf der Pyrenäenhalbinsel heimisch. Der Kammolch bewohnt fast ganz Europa südlich des 60. Breitengrades, selbst Irland hat er erreicht und fehlt nur im äußersten Südwesten auf der Pyrenäenhalbinsel. Dafür ist er nach Südosten bis Transkaukasien und Persien vorgedrungen. Seine Heimat muß also entschieden weiter im Osten gesucht werden, als die des Teichmolchs. Dafür spricht auch der Umstand, daß er die höheren Gebirge meidet. Wenn wir die Heimat des Teichmolches etwa im gebirgrigeren westlichen Deutschland suchen könnten, dann die des Kammmolches im östlichen, flacheren. Wie alt die Arten sind, ist schwer festzustellen. Weiter als bis in das jüngere Pliozän dürften sie aber kaum zurückreichen. Transkaukasien und Persien können jedenfalls erst spät im Quartär erreicht worden sein, da bis dahin das sarmatische Binnenmeer, das sich vom Schwarzen bis zum Kaspischen Meere erstreckte,

den Molchen den Weg hierhin versperrte. Dagegen stand der Weg nach den andern Ländern ihnen ständig offen. Selbstverständlich sind die Molche in den nördlicheren Teilen Mitteleuropas wie in Großbritannien und Skandinavien als Rückwanderer anzusehen, da sie hier unmöglich die Eiszeit überdauert haben können. Die Hauptausbreitung dieser Arten fällt also zum mindesten für diese Gebiete entschieden in das Spätquartär.

Als dritte alte mitteleuropäische Form möchten wir mit Simroth den Alpenmolch (*M. alpestris*) ansehen, dessen Verbreitungszentrum die Alpen bilden, doch reicht er von hier aus auch über das ganze Mittelgebirgsland von Deutschland bis zum Rande der Tiefebene, über die belgischen Ardennen, Ostfrankreich, Norditalien und über Österreich-Ungarn bis zur Balkanhalbinsel. Die Ausbreitung dürfte entsprechend dieser Verbreitung vom südlichsten Deutschland oder auch dem alpinen Gebiete erfolgt sein. Von weiteren Arten ist der Bandmolch (*M. vittata*) in Kleinasien, Syrien und am Kaukasus heimisch. Da wir nach dem vorhergehenden die Heimat der Gattung *Molge* auch in Mitteleuropa suchen müssen, so sind die Vorfahren der Bandmolche sicher in vorquartärer Zeit zwischen dem Mittelmeere und dem sarmatischen Binnenmeere hindurch über die heutige Balkanhalbinsel und die ägäische Landbrücke nach Kleinasien gelangt, in dem wir die spezielle Heimat des Bandmolches suchen möchten.

Eine ganze Anzahl von besonderen Arten von *Molge* treffen wir im Mittelmeergebiet. In den Pyrenäen und in den Gebirgen Spaniens ist *M. aspera* heimisch. In Südspanien schließt sich der Rippenmolch (*M. waltlii*) an, auch als besondere Gattung *Pleurorodeles* aufgefaßt, der auch in Marokko vorkommt. Hier haben wir den deutlichsten Hinweis auf die Ausbreitungswege der Molche. Sie sind von Spanien nach Nordafrika gelangt, als noch nicht die Straße von Gibraltar beide Länder voneinander schied, also etwa im oberen Pliozän. In Algerien sind aus dem Rippenmolch die Zwergformen der *M. hagenmülleri* und *M. poireti* hervorgegangen.

Andere Molche haben das alte tyrrhenische Land erreicht, für das *M. montana* von Korsika und *M. rusconii* von Sardinien charakteristisch sind. Auch diese Ausbreitung möchten wir noch in das Pliozän setzen, denn wir müssen annehmen, daß sich die Tyrrhenis damals vom Festlande abgetrennt hat. Da sich Korsika und Sardinien erst im Quartär voneinander geschieden haben, so dürften die beiden Arten als solche auch nicht älter als quartären Alters sein.

Alle diese Arten gehören ganz entschieden zur alten europäischen Fauna. Nur ganz wenige begegnen uns in größerer Ferne. In Ostasien leben *M. pyrrhogastra* und *M. sinensis*. Sie können nur von Europa hergeleitet werden. Ihre Vorfahren sind im Miozän nach dem Verschwinden des obischen Meeres nach Nordasien und durch dieses nach Ostasien gelangt. Die Aufstauung der Hochgebirge Hochasiens, die damit zusammenhängende Bildung gewaltiger Länderstrecken mit trockenem, für Wassermolche un-

geeignetem Klima und die Kältewirkung des Quartär in Sibirien isolierten dann die ostasiatischen Arten völlig von ihren europäischen Verwandten.

Endlich haben zwei *Molge*-Arten auch Nordamerika erreicht. *M. viridescens* und *M. torosa*, letztere auf Kalifornien beschränkt. Auch sie müssen von Europa stammen und entweder im Jungtertiär über Asien oder schon im Alttertiär direkt über die Nordatlantis in ihre jetzige Heimat gelangt sein. Da sich die Gattung *Molge* zunächst nur bis zum Untermiozän zurückverfolgen läßt, in dem eine direkte Verbindung zwischen Europa und Nordamerika nicht mehr angenommen werden kann, hat die erstere Annahme mehr Wahrscheinlichkeit für sich. Man hat übrigens diese nordamerikanischen Arten auch als besondere Gattung *Diemyctylus* zusammengefaßt.

An *Molge* schließen sich eine Anzahl von kleinen Lokalgesellschaften an, die offenbar als Abzweigungen vom gleichen Stamme zu betrachten sind. Dem Mittelmeergebiet gehört *Bradybates* an. Als miozäne Einwanderer in Asien sehen wir *Pachytriton* an, der in China heimisch ist, sowie *Tylototriton*, der in Birma und Yunnan, aber auch auf den Liukuinseln lebt. Beide schließen sich also etwa südwärts an die obengenannten ostasiatischen *Molge*-Arten an. Anzunehmen, daß diese Formen etwa schon vortertiär nach Asien gelangt wären, liegt gar keine Veranlassung vor, zumal sie nur mäßig von *Molge* abweichen, mit der Simroth *Tylototriton* am liebsten verschmelzen möchte. Die von ihm betonte Ähnlichkeit mit dem Rippenmolche möchten wir allerdings nur als konvergente Anpassung auffassen. Daß die spitzen Rippenenden seitlich durch die Haut durchtreten können, ist doch eine Anpassung, die leicht an verschiedenen Stellen selbständig erworben werden konnte. Keinesfalls liegt irgend eine zwingende Veranlassung vor, mit Simroth anzunehmen, daß diese Anpassung in Europa unter dem „Schwingungskreise“ erworben worden sei, und daß dann erst die Gattungen bis nach Marokko und nach Ostasien auseinander gewichen wären.

So zeigen die Wassermolche und ihre Verwandten auf eine von Europa aus erfolgte Ausbreitung hin. Das gleiche gilt erst recht von den Landmolchen, den eigentlichen Salamandern, die ganz auf das europäische Gebiet beschränkt sind. Die Hauptgattung *Salamandra* tritt, wie erwähnt, im Untermiozän von Böhmen und im Obermiozän von Frankreich fossil auf, war also damals über ganz Mitteleuropa verbreitet. Heute zeigt besonders weite Verbreitung der Feuersalamander (*S. maculosa*). Er wohnt von Deutschland über Belgien, Frankreich und die Pyrenäenhalbinsel und über die Schweiz und Italien bis Nordwestafrika, über Österreich-Ungarn und die Balkanhalbinsel bis Kleinasien. Alle anderen Salamanderarten sind lokal beschränkt, der Alpensalamander (*S. atra*) auf das alpine und oberschwäbische Gebiet, den Karst und die Herzegovina, *S. corsica* auf Korsika, *S. luschani* auf Klein-

asien und *S. caucasica* auf den Kaukasus. Der letztere ist hiernach wohl über Kleinasien, nicht über Südrußland erreicht worden. Die Ausbreitung der Gattung dürfte also auch der ägäischen Landbrücke gefolgt sein und südlich um das sarmatische Becken herumgeführt haben. Als Zeit der Ausbreitung haben wir wohl das Pliozän anzunehmen.

Aus *Salamandra* sind die anderen Landsalamandergattungen lokal hervorgegangen, in Oberitalien der Stummel- oder Brillensalamander (*Salamandrina*), auf der Pyrenäenhalbinsel der Goldstreifensalamander (*Chioglossa*). Die Heimat des letzteren in Mitteleuropa zu suchen, wie das Simroth tut, liegt nicht die geringste Veranlassung vor. Die morphologische Ähnlichkeit mit *S. caucasica* ist doch keinesfalls ein hinreichender Grund für diese Annahme. Weder die Ausbildung der kupferglänzenden Flecken, noch die Lebensgewohnheiten, das engere Gebundensein an das Wasser, sind Merkmale, die eine gemeinsame Entwicklung beider Formen nötig machten. Gerade der Übergang zu einem mehr aquatischen Leben ist doch im Bereiche der Molche sicher in breitester Front vollzogen worden.

Ganz andere geographische Beziehungen zeigen die anderen Unterfamilien der Salamandriden. Während die Salamandrinen in Nordamerika beinahe ganz fehlen, sind die Desmognathinen fast vollständig auf dieses Festland beschränkt und können darum als nearktischer Parallelzweig der europäischen Salamandrinen betrachtet werden, der sich hier während der ganzen Tertiärzeit gleichmäßig weiter entwickeln konnte. Beide Unterfamilien gehören gemeinsam der alten Nordatlantis an. Dafür spricht schon der Umstand, daß die Desmognathinen für den Osten der Union charakteristisch sind. Hier lebt die Hauptgattung *Desmognathus* in weiter Verbreitung, *Leurognathus* lokal in Nordkarolina, während *Typhlotriton* in die Höhlen von Missouri vorgedrungen ist. In spätertertiärer Zeit ist dann die Gruppe ein wenig nach Südwesten vorgedrungen und hier hat sich im neotropischen Mexiko die Gattung *Thorius* entwickelt.

Vorwiegend amerikanisch sind heute auch die Plethodontinen, die den Desmognathinen ziemlich nahe stehen, aber im Gegensatz zu ihnen und den Salamandrinen amphicoele Wirbel besitzen wie die Ichthyoiden. Ihre bei weitem formenreichste und weitest verbreitete Gattung bildet *Spelerpes*. Nicht weniger als 15 Arten sind im nearktischen Gebiete heimisch, vorwiegend in dessen Osten. Von hier haben sie sich im Jungtertiär auch nach Südwesten vorgeschoben. Nicht wenige Arten sitzen im nearktischen Mexiko, wie *S. belli*, *S. leprosus*, *S. orizabensis*, *S. chiropterus*, *S. variegatus*. Noch etwas weiter südlich kamen bis in das neotropische Mexiko *S. lineolus*, bis Kostarika *S. subpalmatus* und *S. uniformis*, bis Kolumbien *S. parvipes*, bis ins Amazonenbecken nach Nordperu *S. altamazonicus*, während *S. infuscatus* Haiti erreichte. Die letztere Ausbreitung ist ziemlich auffällig, da *Spelerpes* weder von Kuba

noch von Jamaika bekannt ist, über die er von Nordamerika bezw. von Mittelamerika aus am leichtesten hätte nach Haiti gelangen können. Die Gattung muß wohl ursprünglich auf den Antillen weiter verbreitet gewesen sein, was auch Scharff³⁴⁾ annimmt. Wahrscheinlich ist sie dann von Mittelamerika her nach Westindien gelangt, da beide Gebiete unbedingt im Jungtertiär in enger Verbindung miteinander gestanden haben. An eine vortertiäre Ausbreitung zu denken, liegt keine Veranlassung vor. Scharff zieht eine solche in Erwägung, um das Vorkommen des isolierten Höhlensalamanders *S. fuscus* zu erklären, der auf Sardinien und den Gebirgen wohnt, die den Golf von Genua umgeben, also ein Einwohner der alten Tyrrhenis ist. Daß er auf Korsika fehlt, kann nur auf nachträgliches Erlöschen zurückzuführen sein. Scharff meint nun, daß *Spelerpes* schon in vortertiärer Zeit über eine mittelatlantische Landbrücke nach Südeuropa gelangt sei. Aber einmal läßt sich diese Landbrücke überhaupt nicht erweisen und dann ist es doch sehr zweifelhaft, ob wir eine lebende Molchgattung soweit zurückdatieren dürfen. Die fossilen Nachweisungen von *Salamandra* und *Molge* sprechen jedenfalls nicht dafür, und andere Gattungen sind erst recht nicht so alt. Daher scheint uns Gadow's Ansicht glaubhafter, der *Spelerpes* sich über die nordatlantische Landbrücke, etwa im Oligozän, ausbreiten läßt.³⁶⁾ Daß *Spelerpes* heute in Nordamerika nur bis Maine nordwärts reicht und in Europa nur bis Südfrankreich, beweist nichts gegen diese Annahme, haben sich doch im Tertiär sehr viele Formen nachweislich viel weiter nach Norden erstreckt als heute, was auch von vornherein aus dem damaligen wärmeren Klima folgt. Daß aber in Europa keine fossilen Reste von *Spelerpes* gefunden worden sind, kann uns bei der geringen Erhaltungsfähigkeit der Salamander nicht weiter verwundern. So sehen wir also *Spelerpes* als einen alttertiären Einwanderer in Europa an, der bis zum Pliozän bis zur Tyrrhenis vorgedrungen war, und dann wahrscheinlich im Quartär in Korsika ebensogut wieder erlosch, wie in den nordwestlichen Ländern Europas und im nördlichen Nordamerika.

Diese Ausbreitung der Plethodontiden nach Europa läßt es möglich erscheinen, daß ihre Heimat zwischen der der rein amerikanischen Desmognathinen und der der europäischen Salamandrinen gelegen war. Doch übertrafen sie erstere außerdem auch an Ausbreitungsenergie. Dann neben *Spelerpes* ist noch eine zweite Gattung nach Südamerika vorgedrungen und zwar noch weiter als jene Gattung. *Plethodon* gehört nämlich mit seinen meisten Arten den Vereinigten Staaten an. Dazu kommt aber die vereinzelte Art *P. platense* von Argentinien, die Simroth fälschlich von

³⁴⁾ R. F. Scharff, Distribution and Origin of Life in America. [London 1911, p. 281.

³⁵⁾ Ebenda p. 221.

³⁶⁾ H. Gadow, The Distribution of Mexican Amphibians and Reptiles. Proc. Zool. Soc. London II, 1905, p. 244.

Nordperu angibt; durch eine weite Strecke von allen ihren Verwandten getrennt. Scharif möchte deshalb seine alttertiäre, von Mexiko über die Galapagosinseln nach Chile führende Landbrücke zur Erklärung heranziehen. Aber auch hier erfordert dies ein für eine lebende Gattung viel zu hohes Alter. Nicht zu den vortertiären Einwanderern der Sparassodontierschicht dürfen wir *Plethodoa* stellen, sondern nur zur jungtertiären Felidenschicht, die im Pliozän über Mittelamerika nach Südamerika kam. Das Quartär mit seinem mehrmaligen Wechsel von kalten und warmen, von feuchten und trockenen Zeiten konnte recht wohl *Plethodon* im nördlichen Südamerika wie in Mittelamerika wieder zum Erlöschen bringen. Jedenfalls ist aber *Plethodon* früher nach Südamerika gelangt als *Spelerpes*, der viel geschlossenere Wohnsitze aufweist und weniger weit verbreitet ist. Es erklärt sich das am einfachsten durch die Annahme, daß *Plethodon* in der Nordatlantis weiter westlich heimisch war als *Spelerpes* und daher früher und weiter in Südamerika eindringen konnte, während *Spelerpes* leichter nach Europa gelangte.

An beide Hauptgattungen schließen sich kleinere und lokalere Gattungen an. So steht dem *Plethodon* die Gattung *Autodax* nahe, indem bei beiden die Zunge bis vorn angewachsen ist. Sie lebt in Kalifornien, ebenso wie die dritte hierher gehörende Gattung *Batrachoseps*. Auch das stimmt zu der Annahme einer mehr westlichen Heimat der *Plethodon*-Gruppe. Eine ringsherum freie, vorschnellbare Zunge besitzt wie *Spelerpes* auch der Zwergsalamander *Manculus*, der im Südosten der Union heimisch ist. Andere Gattungen in Nordamerika sind *Gyrinophilus*, *Stereochilus*, *Hemidactylium* und *Heredia*.

Während die bisher erwähnten drei Unterfamilien nur von der Nordatlantis ausgegangen sein können, weisen die Amblystomatinen oder Quersalamolche ebenso entschieden nach Asien. Ihre meisten Arten sind in diesem Festlande heimisch. In Sibirien wohnt vom Ural bis zum Amurlande die kleine *Salamandrella*, die selbst bei Werchojansk, also am kältesten Punkte der bewohnten Erde vorkommt. Auch die Gattungen *Isodactylium*, *Pachytriton* und *Ranidens* werden in Sibirien gefunden. Fünf Gattungen schließen sich in Ostasien an. In China, Korea und Japan findet man die Gattung *Hynobius*. Japanisch ist der Krallensalamolch (*Onychodactylus*), in dem Simroth die altertümlichste Molchgattung sieht, denn die Zehenbewaffnung hat unmittelbar als Reptilrest zu gelten.³⁷⁾ Das ist natürlich eine nicht haltbare Annahme, denn unmöglich können wir die Molche als Nachkommen echter Reptilien ansehen, denn die fossilen Funde schließen sie ja in einwandfreier Weise an die paläozoischen Panzersalamolche nach der Art der Branchiosaurier an. Immerhin können die Krallen eine Erinnerung an einen alten Zustand darstellen, wie wir ihn

³⁷⁾ H. Simroth, Pendulationstheorie. S. 222.

sonst unter den Amphibien nur bei ein paar zungenlosen Fröschen wiederfinden. Ostasiatisch sind weiter *Batrachyperus*, *Geomolge* und *Ellipsoglossa*, durchweg wie alle Asiaten, monotype Gattungen und offenbar von ziemlich hohem Alter. Auch Nordamerika hat in *Chondrotus*, *Linguelapsus* und *Dicamptodon* kleine formenarme Gattungen aufzuweisen. Dazu kommt aber noch die artenreiche Gattung *Amblystoma*. Sie ist in Kanada, den Vereinigten Staaten und dem nearktischen Mexiko weit verbreitet. Merkwürdigerweise schließt sich aber an diese 15 nearktischen Arten eine einsame Art in Siam an, *A. persimile*, die beweist, daß diese Hauptgattung der Unterfamilie früher auch in Ost- und Nordostasien gewohnt und sich über das Gebiet der Beringstraße ausgebreitet haben muß. Schwieriger ist die Richtung dieser Ausbreitung festzustellen. Die zahlreichen monotypen Gattungen sprechen bei der Unterfamilie unbedingt dafür, daß sie sich in Asien verzweigt hat und von hier aus erst nach Nordamerika gelangt ist. Die Heimat von *Amblystoma* könnte aber dann doch trotzdem in Nordamerika liegen und die Gattung von hier nach Asien zurückgewandert sein. Wahrscheinlicher ist es aber wohl, daß sie sich etwa im Beringgebiete entwickelt hat und von hier nach beiden Seiten südwärts vorgeschoben hat. Merkwürdig ist nur ihr Verschwinden in Ostasien, wo man der Verbreitung nach die monotypen Gattungen für jünger halten möchte, während sich in Nordamerika *Amblystoma* entschieden als der jüngste lebenskräftigste Zweig der Unterfamilie erkennen läßt.

So bietet die Verbreitung der Salamandriden noch vieles Unsichere. Das gilt auch von der Entwicklung der Familie im ganzen. Daß diese in einem der Norderdteile erfolgt ist, kann keinem Zweifel unterliegen, ob aber in der mesozoischen Nordatlantis oder Angaris, ist sehr schwer zu entscheiden. Daß die meisten Unterfamilien der Nordatlantis zugehören, spricht natürlich für diese. Die Amblystomatinen müßten dann im Mesozoikum nach Asien gelangt sein. Vergleichen wir sie mit den anderen Unterfamilien, so besitzen sie wie die Plethodontinen amphicoele Wirbel, die Desmognathinen und Salamandriden opisthocoele. Die Gaumenzähne stehen in Querreihen im Gegensatz zu den Salamandriden. Dagegen stimmen die Amblystomatinen mit diesen in der Zahnlosigkeit des Parasphenoids überein. Im ganzen stimmen sie aber entschieden am meisten mit den Plethodontinen und nächst dem mit den Desmognathinen überein, und auch dies bestätigt unsere aus der Verbreitung der Unterfamilie gefolgerte Annahme von einer nordpazifischen Ausbreitung. Es heißt, um einer Hypothese willen den Tatsachen Gewalt antun, wenn man bei diesem Befunde mit Simroth die Unterfamilie, wie die Familie im ganzen von Europa herleiten will und gar annimmt, daß auch *Amblystoma* von hier über eine atlantische Brücke nach Nordamerika und über Westasien und Indien nach Siam gewandert sei.

Über die mesozoischen Molche sind wir so gut wie nicht unter-

richtet. Daß die Salamandriden aber bis in den unteren Jura und selbst in die Trias zurückreichen müssen, dürfte aus dem oben Gesagten zur Genüge hervorgehen. Auch der Übergang zum reinen Wasserleben, die Ausbildung der ichthyoiden Typen muß etwa um diese Zeit erfolgt sein, hat sich aber sicherlich zu wiederholten Malen vollzogen. Der Übergang von *Molge* ins Wasser, der erst im Tertiär erfolgt sein dürfte, ist vielleicht als der erste Schritt zu der Ausbildung eines neuen ichthyoiden Typus zu bewerten.

III. Anuren.

Außerordentlich viel formenreicher und besonders auch viel ausbreitungskräftiger als die Urodelen zeigen sich die Anuren, in denen wir den Entwicklungsgipfel der rezenten Amphibien zu sehen haben. Sie haben allein unter deren Ordnungen alle überhaupt von höheren Landtieren erreichbaren Regionen zu besiedeln vermocht. Sie sind offenbar auch die entwicklungsgeschichtlich jüngste Gruppe der ganzen Klasse der Amphibien. Lange Zeit konnte man sie auch für geologisch sehr jung ansehen. Ihre fossilen Reste gehörten alle der Tertiärzeit an, und auch ihre geographische Verbreitung machte es nicht nötig, ihnen ein höheres Alter zuzuschreiben, als ein Zurückreichen bis zur mittleren Kreidezeit. Ein glücklicher neuer Fund oder vielmehr eine bessere Deutung eines älteren Fundes hat uns aber auch hier gezeigt, daß die wahre Lebensdauer der Ordnung beträchtlich größer ist, als man dies früher annahm. Es ist nämlich von Moodie³⁸⁾ im obersten Malm von Nordamerika ein fossiler Frosch *Eobatrachus agilis* nachgewiesen worden. Also schon im oberen Jura gab es zum mindesten in der Nordatlantis schon echte Frösche, ja sie waren damals wohl schon in einzelne Familien geschieden, läßt sich doch dieser Urfrosch schon ziemlich sicher in die Familie der Kröten einreihen. Solange nicht andere Funde uns zu einer Änderung in unserer Ansicht zwingen, können wir annehmen, daß sich die Frösche in der Nordatlantis aus älteren Molchen entwickelt haben, indem u. a. der Schwanz rückgebildet wurde und die Hintergliedmaßen sich zu Springbeinen entwickelten. Die Zungenfrösche haben sich dann wahrscheinlich nicht vor der oberen Kreide über die anderen Kontinente ausgebreitet, wenigstens ist eine andere Annahme als diese nicht notwendig, wenn auch selbstverständlich nicht vollkommen ausgeschlossen.

Eine Sonderstellung nehmen die sogenannten Zungenlosen (Aglossen) ein. Sie zeigen in mancherlei Merkmalen primitive Züge. So besitzen sie durchweg opisthocoele Wirbel, wie wir sie bei vielen Molchen antreffen und haben an jeder Seite ein Kiemenloch aufzuweisen. Von den anderen Froschlurchen unterscheiden sie sich einmal durch das Fehlen einer Zunge und dann durch die unpaare Ausmündung der eustachischen Röhren in der Mittellinie des Schlundes. Es ist recht wohl möglich, daß die Zungenlosen

³⁸⁾ R. L. Moodie, An American Jurassic Frog. Am. Journ. Science XXXIV, 1912, p. 286—288.

eine selbständige Weiterbildung des Lurchtypus darstellen, daß sie nicht zusammen, sondern parallel mit den Zungenfröschen sich aus den älteren Molchen entwickelt haben, in vieler Beziehung die gleichen oder ähnliche Umwandlungen erfahrend wie jene, in manchen aber auch entgegengesetzte Wege einschlagend, wie z. B. in der Entwicklung der Zunge, die ja bei den Molchen wohl entwickelt, ja teilweise herausklappbar ist wie bei den Zungenfröschen. Wenn die Zungenlosen sich selbständig aus Molchen entwickelt haben, dann kann dies nur innerhalb der Südatlantis geschehen sein. Auch wenn sie aber mit den Zungenfröschen gemeinsamen Ursprung besitzen sollten, ist ihre weitere Entwicklung in dem gleichen Kontinente erfolgt, in den sie dann schon früh gelangt sein mußten, wohl kaum erst am Ende der Kreidezeit. Nun war aber die Südatlantis in der unteren Kreide, im ganzen Jura und in der oberen Trias durch das breite Mittelmeer von der Nordatlantis geschieden. Die ältesten Zungenlosen hätten also dann schon in der älteren Trias im Süden einwandern müssen. Sonst gehörte dagegen dieser Zeit wohl die Einwanderung der Molche an, aus der sich im Süden die Zungenlosen entwickelten.

Ob auch die Spaltung der Zungenlosen in ihre Familien schon sehr alt ist, läßt sich bei dem vollständigen Fehlen von fossilen Resten und den wenigen lebenden Formen nicht mit einiger Sicherheit feststellen. Auf jeden Fall sind die neotropischen Formen scharf von den äthiopischen geschieden. Diese Scheidung könnte natürlich seit der in der Mitte der Eozänzeit erfolgten Trennung beider Festländer durchgeführt worden sein. Da es sich aber um eine derart isoliert stehende und ziemlich lückenhaft verbreitete Gruppe handelt, sind wir geneigt, die Differenzierung in eine frühere Periode zurückzudatieren. Schon in der Mitte der Kreidezeit waren Südamerika und Afrika einmal voneinander getrennt und damals könnten sich recht wohl schon die Unterschiede beider Familien herausgebildet haben.

In Südamerika entwickelten sich die Wabenkröten (*Pipiden*). Die Zahnlosigkeit ihrer Kiefer, die Verschmelzung des ersten und zweiten Wirbels, die Ausbildung der Fingerfortsätze und besonders die eigenartige Brutpflege sind spezielle jüngere Anpassungen. Wir könnten ihre Entwicklung als eine gewisse Parallele zu der der Ichthyoiden ansehen, deren Entwicklung ja auch schließlich bei den Sireniden zu vollständiger Zahnlosigkeit führt. Auch die Pipiden sind ja, wie die Aglossen überhaupt, vollständig zum Wasserleben übergegangen. Heute sind die Pipiden ganz auf Guayana beschränkt, d. h. auf das Land zwischen dem Orinoko und dem Amazonasstrome. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie in früherer Zeit weiter verbreitet gewesen sind, wahrscheinlich über das ganze atlantische Südamerika, da sich nur so ein Anschluß an die äthiopischen Zungenlosen über die südatlantische Landbrücke gewinnen läßt. Später sind sie dann in ihre heutigen Wohnsitze zurückgedrängt worden, wahrscheinlich durch die Ein-

wanderung der nordischen Zungenfrösche am Ende der Kreidezeit.

Viel besser vermochten sich die Aglossen in Afrika zu behaupten, das erst in zweiter Linie von den Phaneroglossen überflutet wurde. Einmal bewohnen sie noch heute das äthiopische Afrika in seiner ganzen Ausdehnung von der Wüste bis zum Kaplande und dann haben sich hier zwei selbständige Familien erhalten. Von diesen sind die Hymenochiriden entschieden die spezialisierteren, die auf etwa der gleichen Entwicklungsstufe stehen, wie die Pipiden. Wie diese, besitzen sie keine Zähne und die beiden ersten Wirbel sind auch bei ihnen verschmolzen, je in der Wirbelverschmelzung sind sie sogar noch ein Stück weitergegangen, indem bei ihnen auch der Kreuzbeinwirbel mit dem Steißbein verwachsen ist. Dagegen besitzen die Hymenochiriden ein primitiveres Merkmal in den hornigen Krallen der drei Innenzehen. Die Verbreitung der Familie ist auf das westliche und mittlere Afrika beschränkt, auch umfaßt die Familie nur die monotype Gattung *Hymenochirus*. Viel artenreicher und über die ganze äthiopische Region verbreitet sind die Spornfrösche (Xenopodiden), mit der einzigen Gattung *Xenopus* oder *Dactylethra*, von der besonders *X. laevis* über Südwest-, Süd- und Ostafrika weit verbreitet ist. Sie stellen im ganzen eine ältere Entwicklungsstufe dar, die noch bezahnte Oberkiefer und normale unverschmolzene Wirbel besitzt. Die Innenzehen tragen Krallen, den Fingern fehlen die bei *Hymenochirus* vorhandenen Schwimmhäute. Primitiv ist auch der lange Fühler unter jedem Auge der Larven, der bei den erwachsenen Tieren als Stummel ausdauert, kommen doch solche Fühler auch bei Molchlarven vor. Auch in Südamerika dürften früher neben *Pipa* solche ursprünglichere Formen gelebt haben, doch sind sie dort eben dem Wettbewerbe der Zungenfrösche vollständig erlegen.

Die Zungenfrösche (Phaneroglossen) zerfallen wieder in zwei Hauptabteilungen, indem bei den einen die beiden Hälften des Schultergürtels nicht fest verbunden sind, sondern einander überlagern, im Gegensatz zu den andern. Die ersteren, die Schiebrustfrösche (Arciferen) sind natürlich die älteren, bei denen die Anpassung an das Springerleben noch weniger weit fortgeschritten ist. Zu ihnen gehört auch der jurassische *Eobatrachus*, unter ihnen finden wir auch die meisten sonstigen fossilen Reste. So gehören zu ihnen als vollständig fossile Familie die Paläobatrachiden, die ausschließlich aus dem Oberoligozän und Untermiozän Europas bekannt sind, in dem *Palaeobatrachus* in nicht weniger als elf Arten vertreten ist, während der monotype *Protopelobates* einen zweifelhaften Rest darstellt. Diese Familie ist also ein speziell nordatlantischer Zweig der Arciferen, dessen Heimat vielleicht weniger das Festland als die großen Inseln waren, die in Europa dem nordatlantischen Festlande vorgelagert waren.

Vorwiegend nordisch sind auch die Scheibenzüngler (Diskoglossiden), die am zweiten bis vierten Wirbel kurze Rippen besitzen und deren Wirbel opisthocoele sind, Zeichen für eine noch

wenig fortgeschrittene Entwicklung. Auf alle Fälle gehören die Scheibenzünger zu den ältesten Froschlurchen, was sich auch an ihrer Verbreitung erkennen läßt, ist es doch ihnen allein gelungen, nach dem schon in vortertiärer Zeit isolierten Neuseeland zu gelangen. Sehen wir uns nun die räumliche und zeitliche Verbreitung der Gattungen im einzelnen an. Die ersten fossilen Diskoglossiden erscheinen im Untermiozän Europas. In diesem findet sich eine Art des noch lebenden Feßlers (*Alytes*). Im Obermiozän folgen ihm die beiden fossilen Gattungen *Latonia* und *Pelophilus*, letzterer der Unke nahe stehend. Der eben erwähnte *Alytes* wohnt vom Harz und Thüringerwald über Westdeutschland, die Niederlande, Belgien, die Schweiz und Frankreich bis Spanien und Portugal, wo sich ihm *Ammoryctes* anschließt. Diese Gattung ist also entschieden europäisch und ihre Heimat könnte recht wohl in Mitteleuropa liegen, wie das Simroth annimmt. Die deutliche Ausbildung des Trommelfells wie die komplizierte Brutpflege lassen diese Gattung als ein spezialisiertes Glied der Familie erscheinen.

Weit primitiver ist die Gattung *Discoglossus*, die mit ihrer einzigen Art ebenfalls dem Westen Europas angehört, wo sie südlich von *Alytes* heimisch ist. Sie zieht sich von Südfrankreich über die Pyrenäenhalbinsel nach Nordafrika, wo sie von Marokko über Algerien bis Tunis lebt, findet sich dann weiter auf Sizilien, Malta, Sardinien und Korsika, fehlt aber auf dem festländischen Italien. Hiernach ist *Discoglossus* nach Nordafrika sicher über Spanien gelangt. Daneben muß bei seiner Verbreitung die alte Tyrrhenis eine bedeutende Rolle gespielt haben. Diese hat ja nach ihrer Tier- und Pflanzenwelt sicher einerseits über Sizilien mit dem Atlasgebiete, andererseits aber wohl auch mit Ligurien und Südfrankreich in Verbindung gestanden, während Mittelitalien damals vom Meere überspült war. Die heutige Verbreitung von *Discoglossus* geht so wohl mindestens bis auf die Miozänzeit zurück. Daß sich die Gattung später, als die Tyrrhenis zeitweilig mit Italien in Verbindung trat und dieses mit Europa verschmolz, nicht auch nach der Apenninhalbinsel ausbreitete, ist bei einer derart altertümlichen Gattung nicht weiter verwunderlich.

Im Gegensatz zu diesen beiden lokal westeuropäischen Gattungen ist die Unke (*Bombinator*) von Mitteleuropa bis an die Gestade des Großen Ozeans verbreitet. Die Tieflandsunke (*B. igneus*) bewohnt die Ebenen von Südschweden, Dänemark, Norddeutschland, Niederösterreich, Ungarn, Rumänien und Rußland zwischen 47 und 56° N. Südlich von ihr ist im Hügellande und Gebirge die Bergunke (*B. pachypus*) heimisch, von Frankreich bis Unteritalien und über Süd- und Mitteldeutschland, Ungarn und die Balkanhalbinsel bis Rumänien und Mittelgriechenland. Dazu kommen zwei Arten aus Ostasien. *B. orientalis* bewohnt Korea, die Mandschurei und Nordchina, *B. maximus* die Provinz Yunnan. Auch die Unken müssen wir als wenig spezialisierte Formen bezeichnen. Das Trommelfell fehlt ihnen, die Öffnungen der eusta-

chischen Röhren sind sehr klein. Sie führen uns in geographischer Beziehung zu den beiden letzten Gattungen der Diskoglossiden.

Im Yellowstone-Nationalpark Nordamerikas hat man einen Scheibenzüngler *Ascaphus* gefunden, der eine Anzahl von primitiven Merkmalen aufweist, so einen ausdauernden Larvenschwanz³⁹⁾. Seine Einwanderung in Nordamerika läßt sich zeitlich kaum sicherfestlegen, doch braucht sie durchaus nicht sehr früh erfolgt zu sein.

Endlich ist, wie schon erwähnt, eine Gattung *Liopelma* von Neuseeland bekannt, ein merkwürdiger Umstand, da die Familie in Hinterindien und Australien, wie auf den malaischen und melanesischen Inseln vollkommen fehlt. Trotzdem kann sie nur von Asien her nach Neuseeland gelangt sein. Dies könnte nun in zwei weit voneinander getrennten Zeiten erfolgt sein, nämlich im Pliozän über die Inselbrücke, die den Tieren der Muridenschicht den Weg in die australische Region wies oder bereits bis zur Mitte des Mesozoikums zusammen mit den Vorfahren der Monotremen. Im ersteren Falle müßten die Diskoglossiden zu den frühesten Einwanderern dieser Schicht gehört haben, auch dann bliebe aber die Erreichung Neuseelands und das vollständige Verschwinden in einem so weiten Gebiete immerhin höchst auffällig. Freilich ist auch ein mittelmesozoisches Alter der Familie wenig gesichert, aber doch nach der Auffindung des *Eobatrachus* durchaus möglich. Die Gattung steht in vieler Beziehung *Bombinator* nahe und besitzt z. B. wie die Unken und *Discoglossus* eine dreieckige Pupille, während *Alytes* eine senkrechte Pupille zeigt. Trommelfell und eustachische Röhren fehlen der Gattung noch ganz.

Wo ist nun die Heimat unserer Familie zu suchen? Simroth sucht sie seiner ganzen Auffassung der Entwicklungsgeschichte nach in Europa. Von hier soll *Ascaphus* auf der atlantischen Landbrücke nach Westen ausgewichen sein,⁴⁰⁾ ja er glaubt, daß sogar alle einzelnen Arten, wie der iberische *Alytes*, die chinesische Unke und das neuseeländische *Liopelma* als solche aus Mitteleuropa stammen.⁴¹⁾ Diese extreme Ansicht muß man auf das entschiedenste ablehnen. Eine derart weite Verschiebung von Arten ohne umfassendste Veränderungen müssen wir als absolut unmöglich bezeichnen. Auch Scharff ist übrigens geneigt, die Heimat der Scheibenzüngler in Südeuropa zu suchen⁴²⁾, von wo sie sich schon früh ausgebreitet hätten. Dagegen sieht Stejneger ihre Heimat in der Gegend des Himalaja bzw. südwestlich von diesem, von wo sie sich in vorkretazeischer Zeit nach Neuseeland ausgebreitet hätten⁴³⁾. Die letztere Ansicht hat entschieden viel für sich, nur

³⁹⁾ J. van Denburgh, Notes on *Ascaphus*, the Discoglossid Toad of North America. Proc. Calif. Acad. Scienc. III, 1912. p. 259—264.

⁴⁰⁾ H. Simroth, Pendulationstheorie. S. 593.

⁴¹⁾ Ebend. S. 234.

⁴²⁾ R. F. Scharff, Life in America, p. 204.

⁴³⁾ L. Stejneger, A resumé of the Geographical Distribution of the Discoglossoid Toads, in the Light of ancient Land Connections. Bull. Am. Geogr. Soc. XXXVII, 1905, p. 91—93.

möchten wir uns nicht entschieden auf südasiatische Gebiete festlegen. Aber Asien würde als Heimat der Familie deren Verbreitung entschieden am einfachsten erklären. Im Jura konnte von hier aus die australische Region erreicht werden, im Miozän Europa. Ob auch Nordamerika erst während des Tertiärs besiedelt wurde oder schon in der Kreide, ist kaum zu entscheiden. Der untere Jura kommt dagegen für diese Einwanderung wohl keinesfalls in Frage.

Auch die Pelobatiden sind in die australische Region eingedrungen, aber nur bis Neuguinea. Das ist eine Verbreitung, die für eine junge Einwanderung mit der Muridenschicht spricht. Die Verbreitung der Familie ist ebenfalls ziemlich lückenhaft, ein Zeichen für ihr relativ hohes Alter. Ein erstes Wohngebiet liegt in Europa. Hier lebt die Hauptgattung *Pelobates* bereits seit dem Untermiozän, primitiv durch das Fehlen des Trommelfells und die kleinen eustachischen Röhren. Sehr weit verbreitet ist die Knoblauchkröte (*P. fuscus*), die von Südschweden und Jütland bis Oberitalien und von Belgien und Nordfrankreich bis über den Ural und nach Nordwestpersien reicht.

In Südwestfrankreich und auf der Pyrenäenhalbinsel schließt sich der Messerfuß (*P. cultripes*) an; in Kleinasien und Syrien *P. syriacus*. Die Heimat dieser Gattung dürfte also wohl in Europa zu suchen sein, wie das Simroth annimmt, und die südwestliche wie die südöstliche Art sind offenbar Abzweigungen der im Norden so weit verbreiteten.

Höchst lückenhafte Verbreitung zeigt die Gattung *Pelodytes*, die ebenfalls dem europäischen Bezirke angehört. Von ihren beiden Arten lebt *P. punctatus* in Frankreich und auf der Pyrenäenhalbinsel und *P. caucasicus* im Kaukasus. Simroth ist geneigt, auch hier eine alte Stammart in Mitteleuropa anzunehmen. Sicherlich kann er damit recht haben. Es ist aber auch möglich, daß die Ausbreitung weiter im Süden erfolgt ist, und daß die Gattung dann im Alpen- und Balkangebiet wieder verschwunden ist. Auf alle Fälle möchten wir die Heimat von *Pelodytes* südlich von der des *Pelobates* suchen.

Dem *Pelobates* steht die amerikanische Gattung *Scaphiopus* außerordentlich nahe, so daß beide wohl aus einem Stamme entsprossen sind, der dann der Nordatlantis angehört haben dürfte. Nur das Brustbein ist bei dieser amerikanischen Gattung ganz knorpelig, im Gegensatz zu allen anderen Pelobatiden. Von den Arten von *Scaphiopus* leben zwei im Osten der Union, die anderen in Mexiko, wo sie bis in dessen neotropischen Teil südwärts reichen (*S. multiplicatus*).

Das dritte Gebiet der Pelobatiden liegt in Südasien. Hier ist die Hauptgattung *Leptobrachium*, froschartig und mit freien Zehen versehen wie *Pelodytes*. Besonders formenreich ist die Gattung in Hinterindien und auf den malaiischen Inseln. Einzelne Arten sind ziemlich weit verbreitet, wie *L. hasselti* über Hinterindien, Malakka, Sumatra, Java, Borneo und Palawan. Diese Art muß also

entschieden bis in die Zeit zurückreichen, in der alle diese Inseln noch mit dem asiatischen Festlande verbunden waren, also bis an den Anfang des Quartär. Jünger ist wohl *L. gracile* von Malakka und Borneo. Ähnliche Verbreitung zeigt auch die Gattung *Megalophrys*, von der *M. montana* auf den malaiischen Inseln und Ceylon zu finden ist. Die Wirbel sind bei dieser Gattung im Unterschiede von fast allen Pelobatiden opisthocoel, während sie bei diesen vorn ausgehöhlt sind. An diese beiden indischen Gattungen schließen sich schließlich *Ranaster*, *Batrachopsis* und *Asterophrys* nach Osten hin an, letztere auf Neuguinea lebend und wie *Megalophrys* mit opisthocoelen Wirbeln versehen und auch sonst besonders primitiv.

Suchen wir diese Verbreitung biotogenetisch auszudeuten, so kommt auch hier die Angaris als Heimat der Familie in Frage. Die geringere Ausbreitung nach Australien hin macht es aber wahrscheinlich, daß sie nördlicher lag als die der Diskoglossiden. Während aber diese wohl von Asien her das westliche Nordamerika erreichten, muß bei den Pelobatiden der Weg über Europa nach dem östlichen Nordamerika geführt haben. Diese Ausbreitung kann dann natürlich nicht erst im Miozän erfolgt sein, denn in diesem bestand ja die Nordatlantis nicht mehr. Dann kann die Einwanderung der *Pelobates*-Gruppe in die Nordatlantis nicht nach der oberen Kreide erfolgt sein. Aus damals in die Nordatlantis gelangten Formen haben sich hier jedenfalls etwa im Alttertiär die beiden Gattungen *Pelobates* und *Scaphiopus* entwickelt. Die Gruppe des *Pelodytes* und *Leptobrachium* weist dagegen auf einen asiatischen Ursprung. Dann könnte die europäische Gattung erst im Jungtertiär eingewandert bzw. aus damals eingewanderten Formen in Südeuropa hervorgegangen sein. Die lückenhafte Verbreitung macht kein höheres Alter notwendig. Die zeitweilige Untertauchung Italiens, wie die fortschreitende Gebirgsaufaltung sind möglicherweise für die Spaltung des alten Verbreitungsgebietes der Gattung verantwortlich zu machen. Die primitivste Gruppe mit opisthocoelen Wirbeln endlich ist ganz auf Südostasien und seine Nachbarländer beschränkt und spricht ebenfalls für eine asiatische Heimat der Familie.

Wir kommen nun zu den großen und formenreichen Familien der Froschlurche, die zumeist über alle Regionen verbreitet sind. Als erste sind die echten Kröten, die Bufoniden zu erwähnen. Da ihnen, wie schon erwähnt, jedenfalls der jurassische *Eobatrachus* angehört, so müssen sie ebenfalls bis in die Mitte des Mesozoikums zurückreichen. Da sie damals in der Nordatlantis lebten, so ist es höchst wahrscheinlich, daß sie sich auch auf der Nordatlantis entwickelt und von ihr aus ausgebreitet haben. Sowohl die Südkontinente, wie die Angaris können von den Bufoniden erst spät erreicht worden sein. Dies zeigt schon das Fehlen der Kröten auf den meisten australischen Inseln, selbst auf Tasmanien und Neuguinea, wie auch auf Madagaskar. Fossile Reste sind auch von dieser Familie sehr spärlich. Im Miozän Europas kennen wir die

fossilen *Protophrynus* und *Platosphus*, schon im Unteroligozän die lebende *Bufo*, deren Alter aber vielleicht noch etwas höher ist. Wenigstens sprechen einzelne Verbreitungstatsachen dafür. Die Heimat müssen wir wohl im Norden suchen und ganz sicher auf der atlantischen Erdhälfte, da die Gattung in Australien vollkommen fehlt. Von den beträchtlich mehr als hundert Arten ist freilich nur eine kleine Zahl in den ehemaligen Teilen der Nordatlantis zu finden, doch finden wir ja auch sonst vielfach die Tatsache, daß sich Formen gerade in neubesiedelten Gebieten in besonders zahlreiche Arten spalten. Keinesfalls können wir das Entwicklungszentrum mit Gadow deshalb nach Südamerika verlegen, weil dort die meisten Arten (etwa 45) zu finden sind. Wir müßten dann enge Beziehungen zwischen Südamerika und Afrika erwarten, die aber nicht vorhanden sind. Außerdem zeigen besonders die eurasischen Arten viel weitere Verbreitung, was auch ein recht gutes Kriterium für die Feststellung der Heimat einer Gruppe ist.

Unter den Krötenarten nennen wir an erster Stelle unsere Erdkröte (*B. vulgaris*). Diese bewohnt ganz Europa südlich von 65° N, abgesehen von Irland und einigen Mittelmeerinseln, wie den Balearen, Sardinien und Korsika. Von Spanien ist sie auch nach Nordwestafrika übergegangen. Im Osten hat sie sich quer durch das ganze gemäßigte Mittelasien bis China und Japan ausgebreitet und steigt im Himalaja bis 3000 m Höhe empor. Diese Ausbreitung nach Asien dürfte etwa im Pliozän erfolgt sein, kaum später, da dann doch das innerasiatische Hochland der Ausbreitung eine schwer überschreitbare Schranke entgegengestellt haben würde. Viel höheres Alter möchten wir aber dieser Art auch wieder nicht zuschreiben. Auffällig ist sicher ihr Fehlen auf Irland, das sie an sich hätte müssen ebensogut auf dem Landwege erreichen können wie Nordafrika, hat sich doch Irland sicher auch erst im Quartär von Schottland abgetrennt, kaum früher als die Bildung der Straße von Gibraltar erfolgte, wie dies Scharff anzunehmen geneigt ist.⁴⁴⁾ Auf alle Fälle muß aber Irland schon von Schottland getrennt gewesen sein als die Erdkröte nach Großbritannien kam, denn sie bewohnt dieses in seiner ganzen Ausdehnung. Wenn die Kröte hiernach wohl ganz Großbritannien ziemlich spät erreicht hat, dürfte ihre Heimat nicht in den unmittelbar benachbarten Gebieten Europas zu suchen sein. Dann lag sie aber wohl mehr im Osten, denn wenn auch Scharff angibt, daß *B. vulgaris* in Syrien fehle, so gibt sie doch Kobelt⁴⁵⁾ nach Böttger⁴⁶⁾ so wohl für dieses Land wie für die Insel Cypern an. Die Heimat

⁴⁴⁾ R. F. Scharff, *European Animals, their Geological History and Geographical Distribution*. London 1907, p. 63.

⁴⁵⁾ W. Kobelt, *Studien zur Zoogeographie II*. Wiesbaden 1898, S. 189, 190.

⁴⁶⁾ O. Böttger, *Reptilien und Amphibien aus Syrien*. Jahresber. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 1878—1879, S. 57.

suchen wir nach der Lebensweise des Tieres wohl eher im Mittelgebirgslande als in der Ebene, also vielleicht in der Gegend des böhmischen Massivs, von wo sie sich nach allen Richtungen hin bequem ausbreiten konnte. Nach Süden fand sie ja den Weg schon während der Eiszeiten frei, während sie Schweden wie auch Großbritannien erst nach dem Abschmelzen der großen Inland-eismassen erreichen konnte.

Weniger weit ist die Wechselkröte (*B. viridis* s. *variabilis*) verbreitet. Sie ist besonders in Westeuropa seltener zu finden, wo sie besonders der Pyrenäenhalbinsel fehlt, auf der sie aber durch die Abart *B. v. balearica* vertreten wird. Ebenso fehlt sie in Mitteleuropa westlich der unteren Weser und des mittleren Rhein und ebenso natürlich in Großbritannien. Dagegen hat sie Nordafrika erreicht und dringt sogar bis in die nördlichen Oasen der Sahara vor. Sie kann hierher nur über Italien gelangt sein. Ihr Hauptgebiet ist entschieden Osteuropa, von wo aus sie auch über das westliche Asien bis Syrien und Tibet vorgedrungen ist. Ihre Heimat lag hiernach ersichtlich östlicher als die von *B. vulgaris*, etwa in den Gebieten der Ukraine. Sie hat sich dann im Süden der gemeinen Kröte hauptsächlich nach Süden und Südosten hin ausgebreitet, wie diese nach Westen, Osten und Norden.

Die dritte mitteleuropäische Art, die Kreuzkröte (*B. calamita*) wohnt von Portugal bis zur Weichsel und von Dänemark bis zur Straße von Gibraltar hauptsächlich im Flachlande und im niederen Mittelgebirge. In den Alpen, in Österreich-Ungarn und in Italien scheint sie vollständig zu fehlen. Dagegen hat sie nicht bloß Schottland sondern auch Irland erreicht. Scharff sieht in ihr hier ein lusitanisches Element,⁴⁷⁾ und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir ihre Heimat südwestlich von der der ersten beiden Arten zu suchen haben. Deshalb braucht sie aber noch nicht über eine tertiäre Landbrücke von Spanien aus direkt nach Irland gekommen sein. Ebensogut möglich ist auch, daß ihre Heimat in Frankreich lag. Jedenfalls hat sie Großbritannien früher erreicht als die gemeine Kröte und mag in Irland wenigstens die letzte Eiszeit, wenn auch vielleicht nicht die Haupteiszeit überdauert haben.

So bilden die drei Hauptarten Europas eine geographische Reihe, indem auf die westeuropäische *B. calamita* die mitteleuropäische *B. vulgaris* und die osteuropäische *B. viridis* folgen. An die nach Nordafrika gelangten Arten schließen sich nun zunächst eine größere Anzahl von afrikanischen Formen an. Im Atlasgebiete treffen wir auf *B. mauretanicus*. Von Syrien zieht sich über Ägypten bis zum tropischen und südlichen Afrika die Pantherkröte (*B. pantherinus*) hin. Die Verbreitung zeigt uns noch deutlich den Weg, auf dem diese Art aus dem paläarktischen Gebiete im Pliozän oder im Frühquartär nach Afrika gelangt ist.

⁴⁷⁾ R. F. Scharff, *European Animals*, p. 49.

Eine ziemlich große Anzahl von *Bufo*-Arten gehört der äthiopischen Region ausschließlich an, meist deren Osten wie *B. carens*, *pentoni*, *arabicus*, *dodsoni*, *vittatus* und Süden wie *B. angusticeps*, *vertebralis*, *granti*. Diese Arten dürften ebenfalls von Formen abstammen, die über Syrien nach Afrika gelangten. Dies ist natürlich auch bei den westafrikanischen Arten möglich, wie bei *B. preussi* von Togo, *B. superciliosus* und *B. tuberosus* von Kamerun, doch könnten sich diese auch im Westen Nordafrikas südwärts vorgeschoben haben. In den quartären Pluvialzeiten haben jedenfalls die Kröten den Wüstengürtel hier ebensogut kreuzen können wie im Osten.

Eine Sonderstellung kommt unter den äthiopischen Arten *B. andersoni* zu, die auch aus der orientalischen Region angegeben wird. Dies spricht für eine Einwanderung der Art von Indien her. Dies führt uns zu den asiatischen *Bufo*-Arten. Zunächst haben sich solche durch Mittel- nach Ostasien verbreitet, auf den gleichen Wegen wie *B. vulgaris* und *B. viridis*. Innerasien gehört *B. latastei* an, Ostasien *B. raddei* und *B. formosus*. Über Iran hat sich ein anderer Zweig ausgebreitet, dem *B. surdus* von Beludschistan angehört. Dann folgen zahlreiche orientalische Arten im ganzen festländischen Indien und auch auf Ceylon (*B. kelaarti*) und auf den malaiischen Inseln bis zu den Philippinen und Celebes. Auf den ersteren treffen wir *B. breviceps*, *B. philippinicus* und *B. muelleri*, auf Celebes *B. celebensis* und den auch über die malaiische Unterregion und Hinterindien weit verbreiteten *B. biporcatus*. Die Ausbreitung von *Bufo* im Gebiete der Sundainseln scheint also immerhin schon im Pliozän erfolgt zu sein, aber doch wohl später als die anderer Lurche, die auf dem gleichen Wege bis Neu-guinea und Australien gekommen sind, wo *Bufo*, wie schon erwähnt, vollkommen fehlt.

Nordamerika hat nur wenige *Bufo*-Arten aufzuweisen, wie *B. cognatus*, *lentiginosus*, *alvarius*, *punctatus*, *debilis*, die aber den Kontinent in ziemlich weiter Verbreitung besiedeln. Bewohnen sie doch noch den ganzen Süden von Alaska und das ganze Gebiet der Großen Seen vom Großen Bärensee bis nach Kanada. Wir müssen in diesen nordamerikanischen weitverbreiteten Arten Reste der alten Fauna der Nordatlantis sehen ebenso wie in den ähnlich weitverbreiteten Formen Europas. Von Nordamerika aus konnte *Bufo* seit dem Pliozän auch nach Südamerika vordringen, wo die Gattung selbst bis zum Feuerlande gekommen ist und zahlreiche Arten entwickelt hat. Auch die westindischen Inseln sind von ihnen, jedenfalls von Mittelamerika her erobert worden. Merkwürdigerweise fehlt aber *Bufo* ganz auf Jamaika. Barbour glaubt deshalb, daß die Einwanderung der Kröten in Westindien von Mittelamerika her über Kuba erfolgt sei,⁴⁸⁾ doch ist diese Erklärung nicht ganz sicher. Die Verbreitung der Landschnecken West-

⁴⁸⁾ Th. Barbour, Notes on the Herpetology of Jamaica. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard LII, 1910, p. 277—285.

indiens ist jedenfalls nicht derart, daß eine besonders frühe Isolierung von Jamaika angenommen werden könnte. Es müssen da jedenfalls noch andere Gründe mitgewirkt haben, die der Gattung das Eindringen in Jamaika verwehrten bzw. sie hier wieder verschwinden ließen.

Endlich wird noch eine Art *B. dialojus* von Hawaii angegeben. Auch diese Verbreitung läßt sich paläogeographisch recht gut erklären. Am Anfange der Tertiärzeit muß aus den mannigfachsten Gründen eine Landmasse angenommen werden, die sich von Hawaii in der Richtung nach Mexiko hin erstreckte und mit der Landbrücke in Verbindung stand, die von Nordmexiko westlich des heutigen Mittelamerika etwa über die Gegend der Galapagosinseln nach Südamerika führte. Auf diesem Wege, der allerdings im Tertiär wohl schon an einer oder auch an mehreren Stellen unterbrochen war, konnten Elemente der Fauna und Flora der Nordatlantis die jetzt so einsam liegenden Inseln erreichen, auf denen man sie nach den heutigen Verhältnissen in der Verteilung von Land und Meer keinesfalls erwarten sollte. Allerdings müßte dann *Bufo* mindestens schon im Eozän vorhanden gewesen sein, was an sich schon sehr leicht vorstellbar ist, da ihre fossilen Reste bis ins Unteroligozän zurückreichen, erst recht aber, weil die Bufoniden im ganzen ganz sicher noch weit ältere Bewohner der gesamten Nordatlantis sind.

Die anderen Gattungen der Bufoniden sind ziemlich formenarm und meist wenig weit verbreitet. Eine Ausnahme bildet nur *Nectophryne*. Die meisten Arten von ihr gehören den malaischen Inseln an. Dazu kommen Arten von Südindien (*N. tuberculosa*), von Kamerun (*N. parvipalmata* und *N. atra*) und neuerdings von Deutsch-Ostafrika (*N. tornieri*). Früher reihte sich die Gattung den zahlreichen Formen an, die enge tiergeographische Beziehungen zwischen Westafrika und dem Osten der orientalischen Region aufweisen, Beziehungen, die man nur durch die Annahme erklären kann, daß einst die Waldländer der beiden Gebiete durch ähnliche Wälder miteinander verbunden waren, die die heutigen offenen Gelände von Ostafrika und Vorderindien bedeckten. Die Auffindung der deutsch-ostafrikanischen Art läßt diese Beziehung weniger rein hervortreten, zeigt aber doch ebensogut die indisch-äthiopischen Beziehungen an und beweist, daß *Nectophryne* im Pliozän mit der Antilopidenschicht von Indien her nach Afrika gelangt sein muß. Andere indische Gattungen sind *Calohyla*, *Cophophryne* von Sikkim und *Nectes* von den Sundainseln, alle offenbar in ihren heutigen Gebieten einheimisch und in ihnen aus etwa im Miozän eingewanderten Formen entwickelt. Wenn *Nectes* dabei vollständig zum Wassertiere geworden ist, so möchten wir hierin ebenso wie bei den ichthyoiden Molchen eine sekundäre Anpassung sehen.

Zwei weitere Gattungen haben sich im Norden der neotropischen Region entwickelt. Da *Rhinophrynus* dem neotropischen

Mexiko angehört, so lebt er auf einem Boden, der schon vor dem Pliozän mit Nordamerika verbunden war, kann sich also noch beträchtlich früher entwickelt haben. *Engystomops* kommt aber außer in Mittelamerika auch in Ecuador vor. Wir sehen deshalb in ihr eine in Mittelamerika entwickelte Gattung, die seit dem Pliozän auch ein Stück in Südamerika eingedrungen ist. Daß sie schon der vortertiären Sparassodontierschicht angehören sollte, ist nach ihrer Verbreitung wenig wahrscheinlich. Auf der anderen Seite liegt aber der Gedanke sehr nahe, daß auch über die oben erwähnte Galapagosbrücke Bufoniden schon einmal nach dem Süden vorgedrungen sind. Dafür spricht einmal das hohe Alter der Familie und dann besonders auch ihr Vorkommen auf Hawaii. Direkte Spuren von solchen alten neotropischen Bufoniden kennen wir allerdings nicht, wohl aber scheinen auch die Bufoniden Australiens auf sie hinzuweisen.

Hier kennen wir die drei Gattungen *Pseudophryne*, *Notaden* und *Myobatrachus*, alle ausschließlich auf dem Festlande vorkommend und selbst auf Tasmanien fehlend. *Notaden* besitzt noch Gaumenzähne, als einzige aller Bufonidengattungen, und ist in dieser Beziehung entschieden altertümlich. Wenn aber daraus Simroth den Schluß zieht, als altertümlichste Gattung sei sie eben am weitesten nach Osten abgedrängt worden, so widerspricht dem doch ganz das auffällige Fehlen der Bufoniden auf Neuguinea und den Molukken, über die allein die Kröten hätten nach Australien gelangen können, wenn wir uns Simroths Annahme anschließen wollten. Auch sind die beiden anderen Gattungen durchaus nicht in gleichem Maße primitiv. Das Fehlen der Bufoniden im Zwischengebiete der orientalischen und australischen Region erscheint uns hier als ein ursprüngliches, so daß also die indischen Formen von Asien, die australischen nur von Südamerika hergekommen sein könnten. Dann müssen aber eben auch Bufoniden vor dem Tertiär nach Südamerika gelangt sein.

Eine ganz andere Verbreitung nach Zeit und Raum wie die Bufoniden zeigen die Laubfrösche, die Hyliden. Während jenseit dem Jura in der Nordatlantis relativ reichliche fossile Reste hinterlassen haben, fehlen solche von den Hyliden vollständig. Während jene im papuanischen Gebiete eine grundsätzliche Verbreitungslücke besitzen, fehlen die Hyliden im äthiopischen Gebiete so gut wie ganz. Während jene in Südamerika erst spät heimisch geworden sind, besitzen die Hyliden hier eine ganz überragend vielseitige Entwicklung. Nächstdem sind die Hyliden in Australien häufig. Hieraus geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß sie nicht aus der Nordatlantis stammen. Auch die Angaris kommt als ihre Heimat nicht in Frage. Die Südatlantis im ganzen kann sie aber wegen ihres Fehlens in Afrika ebensowenig beherbergt haben. Am besten paßt zu ihrer Verbreitung die Annahme, daß sie sich im südlichen Südamerika entwickelt haben, in der v. Jheringschen Archiplata, die mehrfach von der eigentlichen

Südatlantis durch einen Meeresarm getrennt war. Von hier haben sie sich dann erst nach dem Mitteleozän über das übrige Südamerika ausgebreitet, als dieses bereits von Afrika durch den südatlantischen Ozean geschieden war. Im Pliozän wurde dann auch Nordamerika erreicht.

Fast alle kleineren Gattungen sind heute auf Amerika beschränkt. Ausschließlich südamerikanisch sind die monotypen Amphignathodontiden von Ecuador, die auch im Unterkiefer Zähne tragen und darin primitiver sind als die nur im Oberkiefer bezahnten Hylinen. Dafür ist die Bruttasche des *Amphignathodon* wieder eine spezielle Erwerbung. Unter den Hylinen stimmt *Nototrema* mit der genannten Gattung in dem Besitze eines dorsalen Brutsackes überein, der aus seitlichen Hautfalten durch Emporwachsen gebildet worden ist. Die Gattung ist im tropischen Südamerika ziemlich verbreitet, noch weiter *Phyllomedusa*, die im Norden bis Mexiko, im Süden bis Argentinien geht. Ersteres Land kann erst seit dem Pliozän erreicht worden sein. Die senkrechte Pupille läßt diese Gattung von den meisten anderen Laubfröschen abweichen und schließt sie an den Diskoglossiden *Alytes*, an die Pelobatiden und an die australische Kröte *Myobatrachus* an. Wir sehen hieraus, daß dieses Merkmal kaum irgendwelche genetische Bedeutung besitzen dürfte, da diese Gattungen durchaus nicht als besonders primitive Formen ihrer Familien anzusehen sind, im Gegenteil, wie wir z. B. bei den Diskoglossiden sahen. Auch *Phyllomedusa* ist als hochspezialisierte Gattung zu betrachten. Es sei in dieser Beziehung besonders an die eigenartige Eiablage an Blättern erinnert, von denen herab die sich entwickelnden Larven ins Wasser fallen, sodaß wir diese Gattung als eine der extremsten Anpassung der Frösche an das Leben im Laubmeere der Bäume bezeichnen müssen.

Viele andere Gattungen sind reine Lokalformen. *Corythomantis* und *Thoropa* sind beide in Brasilien heimisch, *Diaglena* in Ecuador. Letztere Gattung ist durch den Besitz von Zähnen am Parasphenoid und an den Gaumenbeinen als primitiv gekennzeichnet. Ihr schließt sich durch Parasphenoidzähne auch *Tripurion* von Yukatan an, der auch dadurch mit *Diaglena* und *Corythomantis* zusammengehört, daß bei allen dreien der Schädel eine knöcherne Kapsel mit breiter flacher, spatelförmiger und weit vorspringender Schnauze bildet.⁵⁰⁾ Auch *Pternohyla* von Mexiko zeigt eine ähnliche Kopfbildung, die in ihrer Lebensweise aber darin stark von den anderen Hyliden abweicht, daß sie eine Bodenform ist. Besonders die Parasphenoidzähne bei *Tripurion* und *Diaglena* sind von besonderem Interesse, da sie sich sonst bei keinem anderen Anuren, außer bei einem Cystignathiden, finden. Mittelamerikanisch ist weiter *Agalychnis* mit einer vertikalen Pupille wie *Phyllomedusa*,

⁵⁰⁾ F. Werner, Das Tierreich, III. Reptilien und Amphibien. Leipzig 1908, S. 168.

sonst aber *Hyla* sehr ähnlich. *Chlorophilus* besitzt eine Art in Peru, sieben im nearktischen Nordamerika. Wie er, ist auch der rein nearktische Heuschreckenfrosch (*Acris*) eine Bodenform, die nicht vor dem Pliozän Nordamerika erreicht haben kann, ebenso wie *Smilisca*.

Von großem biogeographischen und biogenetischem Interesse ist der Umstand, daß mehrere Gattungen australisch-neotropische Beziehungen aufzuweisen haben. *Nyctimantis* besitzt eine Art in Ecuador (*N. rugiceps*), die zweite auf Neuguinea (*N. papua*). Von *Hylella* leben vier Arten im tropischen Amerika, z. B. *H. parvula* in Brasilien, zwei in Australien, so *H. bicolor*. Auch *Litoria* wird als australisch-neotropische Gattung angegeben. Alle diese Gattungen sprechen dafür, daß die Hyliden sich von der Archiplata aus über die ozeanische Landbrücke nach Australien ausgebreitet haben.

Alle anderen Hyliden gehören der großen Gattung *Hyla* an, die über 160 Arten umfaßt. Davon gehören etwa 107 der neotropischen Region, 44 der australischen an, nur 7 der nearktischen, 3 der paläarktischen, je eine der orientalischen und äthiopischen. Nicht weniger als 93% aller Arten leben also zu beiden Seiten des südlichen pazifischen Ozeans. Auch hier spricht also alles dafür, daß die Laubfrösche sich im südlichen Südamerika entwickelten. Freilich fehlen sie, wie überhaupt die Hyliden, in dessen äußerstem Süden, südlich vom 40. Breitengrade. Dies kann aber nichts gegen eine Heimat in der Archiplata beweisen, da ja die quartäre Klimaverschlechterung auch hier viele Formen äquatorwärts zurückdrängen mußte. Sonst hat sich der Laubfrosch aber über die ganze neotropische Region ausgebreitet, ohne freilich die isolierteren Inseln, wie die Galapagosinseln, zu erreichen. Dafür hat er ganz Westindien besiedelt und ist im Pliozän auch weit nach Nordamerika vorgedrungen.

Weit früher, vor oder am Anfange der Tertiärzeit muß *Hyla* über die süd pazifische Landbrücke Australien erreicht haben, wo besonders das Festland zahlreiche Arten aufzuweisen hat. Aber auch im papuanischen Gebiete sind sie nicht selten, kommen sie doch sogar auf den Salomonen vor (*H. thesaurensis*). Zwei der papuanischen Arten reichen auch in die orientalische Region herein. *H. dolichopsis* bewohnt den Bismarckarchipel, Neuguinea, die Molukken und Java, und ähnliche Verbreitung zeigt *H. caerulea*. Sie zeigen uns den Weg der Ausbreitung der Hyliden an. Ihnen schließt sich im nördlichen Hinterindien *H. annectens* an. Dann folgt in Ostasien *H. steffeni*. Eine einzige Art ist nach Europa gelangt, unser bekannter Laubfrosch *H. arborea*. Er bewohnt ganz Mittel- und Nordeuropa, Nordwestafrika, West- und Ostasien von den Kanarischen Inseln und Portugal bis Japan und von Südschweden bis zum Mittelmeer, fehlt aber in Mittel- und Südasien, in Nordrußland, fast ganz Skandinavien und in ganz Großbritannien und Irland. In diesem weiten Gebiete haben sich einige Unterarten

herausgebildet, *H. a. chinensis* in China, *H. a. savignyi* auf Sardinien sowie in Asien und *H. a. meridionalis* auf den Kanarischen Inseln, in Nordwestafrika und Südwesteuropa, also durchweg an der Südgrenze des Verbreitungsgebietes von *Hyla arborea*. Nach der sonstigen Verbreitung der Hyliden müssen wir in unserem Laubfrosch unbedingt einen späten Einwanderer sehen. Auch Simroth sieht ja *Hyla* als aus wärmerem Klima stammend an und sucht die Heimat des Laubfrosches wenigstens südlich der Alpen. Doch kann diese Annahme noch kaum genügen. Ganz besonders kann die Gattung nicht von dieser Gegend ausgegangen sein, denn dann blieben die australisch-neotropischen Beziehungen vollständig unerklärt. Wir können doch unmöglich annehmen, daß sich Gattungen wie *Nyctimantis* bereits in Europa fix und fertig entwickelt haben und dann über ganz Asien bis Neuguinea und über Nordamerika bis Ecuador gewandert seien, ohne sich dabei wesentlich zu verändern und ohne in den Zwischengebieten die geringsten Spuren zu hinterlassen. Selbst für die Art *H. arborea* ist ein europäischer Ursprung nicht sehr wahrscheinlich, der sie ganz abseits aller anderen Hyliden stellen würde. Da der Laubfrosch auch in Asien weit verbreitet ist, möchten wir seine Heimat eher hier, im Anschlusse an die anderen Arten suchen. Die Gattung *Hyla* wäre dann etwa am Anfange der Pliozänzeit von Australien nach Hinterindien gelangt, hätte sich dann über Ostasien und Nordasien nach Europa ausgebreitet, das noch im Pliozän erreicht worden sein muß, da die Kanarischen Inseln bereits in diesem isoliert wurden. Mitteleuropa ist damals vielleicht auch schon besiedelt worden, endgültig aber sicher erst nach dem Rückgange der nördischen Eismassen.

Es kommt aber noch eine andere Ausbreitungsmöglichkeit ernsthaft in Frage. Die Hyliden fehlen vollständig in ganz Vorderindien, im größten Teile von Hinterindien, auf Sumatra, Borneo, Celebes und den Philippinen. Es klafft also eine breite Verbreitungslücke zwischen den paläarktisch-hinterindischen Arten und den sundanesisch-australischen. Während man die letzteren nur zu den neotropischen Arten in Beziehungen setzen kann, könnte man die ersteren vielleicht auch von den nearktischen Arten herleiten und annehmen, daß solche im Pliozän über das Beringstraßengebiet nach Asien gelangt wären. Freilich hätten dann die Arten von *Hyla* im Pliozän den riesigen Weg von Mittelamerika über die Beringstraße, Sibirien und ganz Europa bis zu den Kanaren zurücklegen müssen, bei unserer ersten Annahme nur von den Molukken aus, ein Weg, der kaum halb so lang ist. Darum ist uns das nachträgliche Verschwinden von *Hyla* in den indischen Gebieten doch wahrscheinlicher. In gewissen Gebieten ist ja *Hyla* sicherlich wieder verschwunden. Das beweist die neue Art, die Nieden in Abessinien entdeckt hat. Sie zeigt uns, daß der Laubfrosch auch

⁵¹⁾ Nieden, Sitzungsber. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin 1911.

einen Vorstoß gegen Afrika unternommen hat, wahrscheinlich in einer quartären Pluvialzeit, nach der er sich nur in dem regenreicheren Gebirgslande erhielt, in den austrocknenden Ländern Arabiens, Irans und Vorderindiens aber wieder verschwand. Trockenheit könnte nun freilich in Hinterindien und Indonesien kaum das Verschwinden der Laubfrösche bedingt haben. Aber vielleicht ist dieses doch nur scheinbar und auch hier wird noch einmal eine Art gefunden wie im tropischen Afrika, das bis vor kurzem als vollständig frei von allen Hyliden galt. Selten sind ja die Hyliden in ganz Eurasien sicher immer gewesen, so daß sie auch recht gut allen bisherigen Untersuchungen entgangen sein könnten.

Während die Hyliden und Bufoniden in allen Regionen vorkommen, wenn auch in ihnen sehr verschieden stark vertreten, sind die Pfeiffrosche (Cystignathiden) ausgesprochen süd-pazifisch, d. h. fast ganz auf die australische und neotropische Region beschränkt, so daß wir in einer von diesen die Heimat der Familie suchen müssen. Bei näherer Betrachtung kommt dafür nur Südamerika in Frage und zwar wohl ein Gebiet nördlich der Heimat der Hyliden im eigentlich tropischen Teil der Region. Einmal stehen die Cystignathiden den in Südamerika entstandenen Hyliden ziemlich nahe, weisen allerdings auch Beziehungen zu den Bufoniden und Pelobatiden auf, so daß wir sie wohl am ehesten als Parallelzweig zu den Hyliden aufzufassen haben. Dann sind von den drei Unterfamilien zwei ganz auf Südamerika beschränkt. Die Hemiphraktinen, durch den Besitz von Unterkieferzähnen als ursprünglich gekennzeichnet, leben in Brasilien (*Amphodus*), Ecuador (*Ceratohyla*) und Columbien (*Hemiphractus*). Die erste Gattung besitzt sogar noch Parasphenoidzähne, wie wir sie sonst nur bei zwei Hylidengattungen kennen. Auch haben alle Gattungen opisthocoele Wirbel. Sind diese Tiere als ursprünglichste Cystignathiden zu betrachten, so die Dendrophryniscinen von Brasilien (*Dendrophryniscus*) und Peru (*Batrachophrynus*) als die spezialisiertesten. Haben sie doch alle Zähne verloren und sind vollkommen ins Wasser übergegangen.

Auch bei den nur im Oberkiefer bezahnten Cystignathinen leben die meisten Gattungen in Südamerika, nämlich 23 von 32, von denen einige auch ein wenig nach Nordamerika hinübergreifen. 8 Gattungen sind australisch und dazu kommt eine neuerdings in Südafrika gefundene Gattung *Heleophryne*⁵²⁾, die ganz besonders scharf darauf hinweist, daß Südamerika allein das Entwicklungszentrum der Familie gewesen sein kann, die von Australien niemals hätte Afrika auf direktem Wege erreichen können.

⁵²⁾ J. Hewitt, A Comparative Review of the Amphibian Faunas of South Africa and Madagascar with Suggestions regarding their former Lines of Dispersal. Ann. Transvaal Mus. 1911, p. 3.

In Südamerika sind die Cystignathinen bis zur Magellanstraße zu finden und haben in der patagonischen Unterregion in *Hylorhina* auch eine endemische Gattung aufzuweisen, die mit ihrer einzigen Art in Chile lebt. Die großen Gattungen, wie *Leptodactylus*, *Paludicola*, *Hylodes* sind zumeist sehr weit verbreitet. Auch Westindien ist von den Cystignathinen erreicht worden, so von *Leptodactylus* und *Hylodes*. Lückenhafte Verbreitung zeigt *Calyptocephalus* mit je einer Art in Chile (*C. gayi*) und bei Panama (*C. testudiniceps*). Tiefer nach Mittelamerika ist *Leptodactylus* vorgeedrungen. Auch Nordamerika hat *Hylodes* erreicht, offenbar im Pliozän über Mittelamerika nach Nordmexiko, vielleicht auch von Westindien her bis Südflorida.

Schon vor dem Mitteleozän sind die Cystignathiden nach Afrika gelangt, wo ihnen die schon oben erwähnte Gattung *Heleophryne* angehört. Andere Formen haben den Weg nach Australien gefunden, wahrscheinlich über Ozeanien, doch wäre auch eine Ausbreitung über die Antarktis denkbar. Auf alle Fälle werden wir annehmen dürfen, daß die Cystignathiden, wie die Hyliden und Bufoniden die Antarktis im Alttertiär von Südamerika aus erreicht haben, da sie bei dem damaligen wärmeren Klima doch sicher weiter polwärts gereicht haben als heute. Dagegen ist es in höchstem Grade zweifelhaft, ob sie von der Antarktis aus hätten Australien erreichen können. Freilich ist auch bei einer Benützung der ozeanischen Brücke der Umstand auffällig, daß die Cystignathiden in Melanesien vollständig fehlen, durch das sie dann doch hindurchgewandert sein müßten. Daß aber die Cystignathinen von Südamerika her nach Australien gelangt sind, zusammen mit den anderen Tieren der „Marsupialier“-Schicht, und nicht von Indien her, kann kaum einem ernsthaften Zweifel unterliegen, fehlt es doch nicht an direkten Beziehungen zwischen beiden Festländern. So steht die australische Gattung *Chiroleptes* dem obenerwähnten *Calyptocephalus* von Chile und Panama besonders nahe. Man kann solche Beziehungen doch unmöglich von Europa her erklären wollen. Auch die anderen australischen Gattungen sind streng auf das Festland einschließlich Tasmanien beschränkt, wo sie zum Teil außerordentlich häufig sind wie *Limnodynastes*.

Betrachten wir nun die Arciferen noch einmal im ganzen, so müssen wir die Heimat der Cystignathiden und Hyliden in der westlichen Südatlantis sehen, die der Bufoniden und Paläobatrachiden in der Nordatlantis, die der Pelobatiden und Diskoglossiden in der Angaris. Da die Entwicklung der Bufoniden mindestens bis zum Jura zurückreicht, müssen die primitiveren Familien der Angaris noch älter sein, und auch die südatlantischen Familien sind sicherlich nicht viel jünger, da sie sich sonst nicht hätten von Südamerika nach Australien ausbreiten können. Ihre Vorfahren müssen spätestens in der mittleren Kreide nach Südamerika gelangt sein. Es ist aber recht wohl möglich, daß diese Familien genau soviel älter sind, als es jetzt den Anschein hat, wie

das bei den Bufoniden nachgewiesen worden ist. Dann müßten die Vorfahren der Hyliden und Cystignathiden bereits in der unteren Trias nach der Südatlantis gelangt sein, was durchaus im Bereiche der Möglichkeit liegt. Die Arciferen im ganzen stammen wohl sicher aus dem Norden, auf den die Molche so ausschließlich beschränkt sind. Daß die primitiveren Familien auf die Angaris hinweisen, läßt diese auch als Heimat der ganzen Unterordnung am ehesten in Frage kommen.

Vollkommener als Springtiere und damit genetisch jünger als die Arciferen sind die Starrbrustfrösche (Firmisternier), bei denen die beiden Hälften des Brustgürtels in der Mittellinie fest miteinander verbunden sind. Von ihren beiden Familien müssen wir die Engmaulfrösche (Engystomatiden) entschieden als südliche Familie betrachten. Keine ihrer Unterfamilien besitzt mehr volle Bezahnung. Bei den Dyscophinen sind Zähne nur im Oberkiefer vorhanden. Ihr Hauptgebiet ist heute die madagassische Region, leben doch auf Madagaskar nicht weniger als acht verschiedene Gattungen, meist monotyp mit Ausnahme von *Dyscophus*. Weiterhin hat man neuerdings in Südafrika *Cacosternum* als endemische Gattung nachgewiesen. Dazu kommen noch drei artenarme Gattungen im Osten der orientalischen Region. Von Pegu kannte man schon länger *Calluella guttulata*. Eine zur gleichen Gattung gehörige Art (*C. falcata*) wurde dann auf der Insel Nias im Westen von Sumatra gefunden. Auf Sumatra selbst ist *Dyscophina volzi* heimisch, auf Borneo *Colpoglossus brooksi*. Diese Verbreitung läßt sich am besten erklären, wenn wir in den Dyscophinen alte Bewohner der östlichen Südatlantis oder auch der Lemuris sehen. Nach Indien könnten sie im Pliozän oder auch schon während der Kreide gelangt sein. Im ersteren Falle wären sie über Südarabien und Vorderindien gewandert, im letzteren über die lemurische Landbrücke. Es kommt schließlich darauf an, in welche Zeit wir die Einwanderung oder Entwicklung der Engystomatiden setzen wollen. Sie hätten in der Kreide von der Nordatlantis her nach Südamerika und Afrika gelangen können, und dann könnten sie Indien sicher erst im Pliozän erreicht haben. Es ist aber auch möglich, daß die Einwanderung der Familie im unteren Jura von der Angaris her erfolgte, die damals über Westasien mit Afrika zusammengehangen hat. Dann wäre die Ausbreitung der Dyscophinen über die Lemuris bereits im Mesozoikum möglich gewesen. Hinterindien und die Malais hätten allerdings auch erst im Jungtertiär erreicht worden sein können. Die letztere Annahme ist schließlich etwas wahrscheinlicher, zumal wenn wir auch noch die Verhältnisse bei den Raniden in Betracht ziehen, deren einer Zweig, wie wir noch sehen werden, ebenfalls als südatlantisch angesehen werden muß und daher nicht nach der oberen Kreide nach der Südatlantis gekommen sein kann, aber wahrscheinlich doch in ihr ein jüngerer Bewohner als die Engystomatiden ist. Wenn auch für sich allein nichts beweisend, so ist doch im Zusammenhang

damit beachtenswert, daß die lemurischen Dyscophinen primitiver sind als die westlicher heimischen Engystomatinen.

Die Engystomatinen entbehren der Zähne vollkommen und sind dadurch von allen Unterfamilien unserer Gruppe am weitesten spezialisiert. Sie zeigen die Verbreitung der ganzen Familie. Eine Anzahl von Gattungen ist auf die neotropische Region beschränkt; so *Brachycephalus* (Brasilien), *Orephrynella*, *Atelopus* (auf Mittelamerika), *Rhinoderma*, *Stereocyclops*, *Dermatognotus*. Nordamerika wurde sicher erst im Pliozän erreicht und ausschließlich über Mittelamerika, denn sie fehlen in Westindien überhaupt ganz. Bis Nordmexiko, Texas und Louisiana sind die neotropischen *Engystoma*, *Phryniscus* und *Hypopachus* vorgekommen. Eine höchst merkwürdige Verbreitung zeigt die Gattung *Phrynella*, die von Peru und von der Halbinsel Malakka und Sumatra angegeben wird. Dies spricht für eine Ausbreitung der Engystomatinen über die ozeanische Landbrücke, die sie unter Vermeidung von Australien über Neuguinea nach dem malaiischen Inselgebiete führte.

Andere Engystomatinen breiteten sich in der östlichen Südatlantik aus. Hiervon zeugen der allgemein äthiopische *Hemisus* und der süd- und ostafrikanische *Breviceps*, sowie die madagassischen *Rhombophryne* und *Scaphiophryne*. Zwei Gattungen zeigen weitere Beziehungen. *Calophrynus* besitzt zwei Arten auf Madagaskar und weitere in Indien bis nach Neuguinea. Dies ist eine Verbreitung, die man als lemurisch bezeichnen möchte, und die nach dem oben Gesagten recht wohl auch durch die kretazeische Lemuris erklärt werden könnte. Noch eigenartiger ist *Phrynomantis* verbreitet. Von dieser Gattung leben zwei Arten, *P. bifasciata* und *P. microps*, im äthiopischen Afrika, *P. fusca* auf der Molukkeninsel Amboina. Hier ist eine lemurische Verbreitung wenig wahrscheinlich, da die Gattung auf Madagaskar fehlt. Eher käme schon eine pliozäne Verbreitung über Südarabien und Indien in Frage. Das Aussterben einer Gattung in diesen Zwischengebieten ist ja in vielen anderen Fällen auch anzunehmen. Es kommt aber noch eine andere Möglichkeit in Frage. Die Engystomatiden könnten sich schon im Jura im südlichen Asien entwickelt haben und von hier einerseits nach Afrika, andererseits in die Malaiis gelangt sein, so ähnlich wie dies Ortmann für die Süßwasserkrebs-Familie der Parastaciden ausgeführt hat⁵³). Für eine Gattung erscheint uns aber doch das jurassische Alter zu hoch, so daß wir hier lieber die Annahme einer pliozänen Ausbreitung vorziehen möchten. Auch hätten wir dann wohl für das jurassische Indien eher bezahnte Engystomatiden als zahnlose Engystomatinen anzunehmen.

⁵³) A. E. Ortmann, The Geographical Distribution of Freshwater Decapods and its Bearing upon ancient Geography. Proc. Am. Phil. Soc. Philadelphia XLI, 1902, p. 291—295.

An die beiden genannten Gattungen schließt sich eine ganze Reihe von orientalischen Gattungen an. Vorderindisch ist z. B. *Cacopus*, südindisch *Melanobatrachus*. Im Irawadidelta ist *Glyphoglossus* heimisch. Über die ganze orientalische Region hat sich *Callula* verbreitet, die bis Celebes vorgedrungen ist. Hier findet sich *C. baleata*, eine Bewohnerin ganz Indonesiens einschließlich der Philippinen, auf denen allein *C. picta* heimisch ist. Bis in das malaiische Gebiet und selbst bis zu den Molukken ist auch *Microhyla* vorgedrungen. Nordwärts schließt sich in China *Cacopoides* an, auf Celebes *Sphenophryne*. Endlich leben noch zahlreiche Gattungen auf Neuguinea, wie *Xenobatrachus*, *Xenorhina*, *Stenophryne*, *Callulops*, *Liophryne*, *Mantophryne*. Diese Gattungen sind wohl zumeist an die orientalischen Gattungen anzuschließen und dann wohl im Pliozän in die papuanische Unterregion eingewandert. Freilich ist es auch nicht ausgeschlossen, daß einzelne von ihnen auf Formen zurückgehen, die mit *Phrynella* von Südamerika hergekommen sind.

An die lemurischen Dyscophinen und die südatlantischen Engystomatinen schließen sich endlich die papuanischen Genyophryninen an, mit ihrer einzigen Art *Genyophryne thompsoni* auf die Südostinsel zwischen Neuguinea und den Louisiaden beschränkt. Man könnte nach der Verbreitung allein auf den Gedanken kommen, daß sich diese aus in der Kreide von Südamerika her eingewanderten Engystomatiden entwickelt hätten. Doch ist dies nicht wohl möglich, wenigstens könnten diese Formen keine Engystomatinen gewesen sein. Denn die Genyophryninen sind in mehrfacher Beziehung primitiver. Während jene gänzlich zahnlos sind, besitzen diese Zähne am Gaumen und am Unterkiefer, wenn auch nicht im Oberkiefer wie die Dyscophinen. Sonst sind sie den Engystomatinen ziemlich ähnlich. Eine horizontale Pupille haben von diesen z. B. der afrikanische *Breviceps* und der neotropische *Ateolopus*, eine Hautfalte quer über den Gaumen der amerikanische *Engystoma* und der äthiopisch-molukkische *Phrynomantis*, ein verborgenes Trommelfell *Engystoma*, dem auch die Präcoracoide fehlen. Wir treffen also Beziehungen zu *Genyophryne* in allen wichtigeren von Engystomatinen bewohnten Gebieten, am meisten allerdings bei *Engystoma*. Wenn nun auch *Genyophryne* nicht von Engystomatinen abstammen kann, so könnten doch deren noch bezaunte Stammformen über die ozeanische Landbrücke nach Neuguinea gelangt sein und sich hier zu der neuen Unterfamilie entwickelt haben. Eine zweite Möglichkeit wäre die oben schon angedeutete, daß sich die Engystomatiden schon in Südasien entwickelt hätten und von hier im Jura wie nach der Südatlantis so auch nach Papuasien vorgedrungen wären. Man kann diese Annahme nicht als unmöglich bezeichnen. Wahrscheinlicher ist aber wohl die erstere.

Die letzte Familie der Anuren, die der Raniden, hat ebenfalls drei Unterfamilien aufzuweisen. Die Familie im ganzen ist

sicher nordisch, doch müssen schon in der oberen Kreide Angehörige von ihr von der Nordatlantis aus nach Südamerika gelangt sein und sich von hier über die ganze Südatlantis ausgebreitet haben. Es sind dies die Dendrobatinen oder Baumfrösche, vollständig zahnlos und in dieser Beziehung spezialisierter als alle anderen Raniden. Ihre Verbreitung ist ganz ausgesprochen südatlantisch. Vom Amazonasgebiet bis Mittelamerika lebt *Dendrobates*, in Westafrika *Cardioglossa*, auf Madagaskar finden wir *Mantella* und *Stumpfia*. Gadow ist hier geneigt, an konvergente Züchtung zu denken und *Dendrobates* von dem in Columbien und Ecuador heimischen Raninen *Prostherapis*, *Mantella* von dem äthiopisch-madagassischen *Megalixalus* herzuleiten. Diese Annahme ist möglich, aber nicht notwendig. Simroth läßt alle Gattungen gemeinsam aus den südlichen Mittelmeerländern stammen. Von hier soll *Cardioglossa* direkt südwärts gewandert sein, *Dendrobates* über eine mittelatlantische Brücke nach Südamerika, *Mantella* über Indien und die Lemuris nach Madagaskar. Die einfachste Annahme ist aber entschieden die, daß sich die Unterfamilie in der Südatlantis entwickelt hat, auf die sie vollständig beschränkt erscheint.

Sind die Dendrobatinen ihrer Bezeichnung nach am weitesten spezialisiert, so stellen die Ceratobatrachinen ebenso entschieden die ursprünglichste Gruppe der Raniden dar, denn sie tragen am Ober- und Unterkiefer, wie am Pflugscharbein Zähne. Sie sind mit ihrer einzigen Art *Ceratobatrachus guentheri* auf die Salomonsinseln beschränkt, also lokal papuanisch, wie die Genyophryninen. Auch hier könnte man an eine jurassische Einwanderung von Asien her denken; doch ist es ebensogut möglich, daß die bezahnten Raniden zunächst der Fauna der Angaris angehörten und erst im Pliozän nach Papuasien gelangten, wenn auch vielleicht als eine der ersten Wellen der damals in die australische Region flutenden Muridenschicht, denn nach Analogie der anderen Unterfamilien können wir ihnen kaum ein jurassisches Alter zuschreiben.

Als Heimat der Raninen, bei denen der Unterkiefer seine Zähne verloren hat, möchten wir die Nordatlantis ansehen, in der sie sich seit dem Beginne der Tertiärzeit entfalten konnten, wie die Dendrobatinen in der Südatlantis, die Ceratobatrachinen in Asien. Im Untermiozän von Böhmen tritt uns der fossile *Osphaerion* entgegen, dem sich als zweifelhafte Firmisternier im Obermiozän *Bufo* und *Rana*, im Untermiozän *Batrachus*, im Oberoligozän *Amphirana* anreihen. Der lebende Wasserfrosch (*Rana*) geht sogar bis ins Unteroligozän fossil zurück und hat neun fossile Arten in Europa aufzuweisen.

Rana ist mit ihren über 160 Arten in allen Regionen zu finden, dringt aber in die australische und neotropische nur wenig weit ein, während sie in Afrika und Madagaskar sehr artenreich vertreten ist. Dies spricht für eine Heimat der Gattung in der östlichen Nordatlantis, von der sich die Gattung vorwiegend öst-

wärts ausgebreitet hat; gehören doch nur 16 Arten Amerika an, während 66 in Europa und Afrika und 81 in Asien und Australien zu finden sind. Besonders weite Verbreitung besitzt der Wasserfrosch (*R. esculenta*). Er reicht etwa von 60° N bis 30° N vom Atlantischen bis zum Großen Ozean über den größten Teil Europas, mit Ausnahme von Irland, über Nordafrika, Kleinasien, Syrien und Transkaspien und dann wieder über die Mongolei, Mandschurei, China, Japan und Indochina, fehlt aber in Hochasien, wo die spätpliozäne Erhebung nachträglich das Verbreitungsgebiet der Art auseinandergerissen hat. In den beiden so getrennten Gebieten haben sich aus dem Wasserfrosch zwei Varietäten entwickelt, in Ostasien *R. e. chinensis*, in Europa der größere Seefrosch (*R. e. ridibunda*), der von Mittel- über Südeuropa bis Nordwestafrika, Westasien und Turkestan reicht. Dieser fehlt aber in Dänemark, Großbritannien, Nordfrankreich, am Rhein und in Italien, so daß das Wohngebiet schon teilweise lückenhaft geworden ist. *R. e. lessonae* lebt von Nordfrankreich bis Ungarn nördlich der Alpen sowie in Oberitalien, *R. e. typica* von Südschweden bis Italien. Von den drei europäischen Varietäten ist also die letzte die nördlichste, die erste die südlichste, und entsprechend mögen ihre engeren Heimatgebiete gelegen gewesen sein. Die Ausbreitung der Art müssen wir sowohl der Erreichung Ostasiens wie der Überschreitung des Gebietes von Gibraltar wegen ins Pliozän setzen.

Fast noch weiter verbreitet ist der Grasfrosch (*R. temporaria*, s. *muta* s. *fusca*), allerdings nur nach Norden, denn nach Süden ist er kaum in das Mittelmeergebiet eingedrungen, indem er nur die Pyrenäen, Alpen, Bosnien und Dalmatien erreichte. Dafür hat er Irland erreicht, ist im Norden bis zum Nordkap, also über den 70. Grad vorgedrungen und reicht auch im Osten bis Sachalin und Japan. Er könnte hiernach mit dem typischen Wasserfrosch verglichen werden, ist aber eher noch weiter nördlich heimisch als dieser. Ihm steht der Moorfrosch (*R. arvalis*) nahe. Sein Gebiet erstreckt sich vom Rhein, vom Elsaß und der Schweiz über Mittel- und Osteuropa bis tief nach Asien hinein, bis Mittelsibirien, vielleicht bis an den Großen Ozean, geht aber nicht über den 60. Breitengrad hinaus und auch im Süden nur bis zu den bayrischen Alpen und bis zur Donau. Die Verbreitung ist derart, daß wir die Heimat dieser Art wohl eher in Ost- als in Mitteleuropa zu suchen haben.

| Eine südlichere Heimat ist wieder für den Springfrosch (*R. agilis*) anzunehmen. Er lebt in Frankreich, Elsaß-Lothringen, am Kaiserstuhl, in Bayern, der Schweiz, Italien, Österreich, Böhmen, Schlesien, Ungarn, Südrußland, der Balkanhalbinsel und Nordkleinasien. Nach Deutschland scheint er am Rhein abwärts und an der Donau aufwärts vorgedrungen zu sein. Das zentrale Gebiet seiner Verbreitung sind hiernach die mittleren Donauländer, also etwa Ungarn. Denn sicher ist er von einem ebenen trockenen

Lande ausgegangen, da er noch heute trockenen Boden bevorzugt und nicht ins höhere Gebirge eindringt.

An die vier genannten, weitverbreiteten paläarktischen Hauptarten schließen sich im Süden eine ganze Anzahl von lokaleren Arten an. Auf der Pyrenäenhalbinsel ist aus dem Springfrosch *R. iberica*, in Oberitalien *R. latastei* hervorgegangen, letzterer im Süden bis Florenz, im Norden in die südliche Schweiz und Südtirol, nach Osten in Illyrien eingedrungen. Auf der dinarischen Hälfte der Balkanhalbinsel suchen wir die Heimat der aus dem Grasfrosch hervorgegangenen *R. graeca*, die außer in Griechenland, Montenegro, der Herzegowina und Bosnien auch in Mittel- und Süditalien vorkommt, südlich von *R. latastei*. Da *R. graeca* in Oberitalien wie im Karstgebiete fehlt, ist sie kaum nördlich um das Adriatische Meer herum nach Italien gekommen. Ihre Verbreitung erinnert vielmehr an zahlreiche Pflanzen und auch Tiere, die auf das Vorhandensein einer alten Landbrücke hinweisen, die im Jungtertiär von Albanien über Unteritalien und Sizilien nach Nordafrika führte. Auf dieser Landbrücke ist offenbar auch *R. graeca* nach Italien gelangt. Andere mediterrane Arten sind *R. macrocnemis*, *camerani*, *ehrenbergi*, *cyanophycitis*. In Nordasien haben sich *R. cruenta* und *R. dybowskii* entwickelt, gegen 14 Arten in Ostasien, darunter *R. japonica*, die ebenfalls dem Springfrosche nahesteht und diesen in Ostasien ersetzt.

Nordamerika wird fast in seiner ganzen Ausdehnung von der Gattung *Rana* bewohnt, auch das Mackenziegebiet und Südalaska, wo sie so ziemlich mit ihren Gattungsgenossen von Nordostasien zusammenstößt. Einmal dieser Umstand, dann aber auch die verhältnismäßig so geringe Entwicklung der Raninen in Nordamerika machen es wahrscheinlich, daß die Gattung von Asien her über das Beringgebiet eingewandert ist, wenn auch einzelne Arten der alten Fauna der Nordatlantis entstammen könnten. *R. silvatica* steht dem europäischen Springfrosch nahe, aber auch der *R. japonica*. Da nun die Art für das westliche Nordamerika charakteristisch ist, scheint sie uns zu den asiatischen Einwanderern zu gehören, die im Obermiozän das Festland erreicht haben könnten. Eher könnte auf eine europäische Einwanderung im Alttertiär der Ochsenfrosch, *R. catesbyana*, hinweisen, der dem Osten der Vereinigten Staaten angehört. Auch bei *R. clamata* und *R. palustris* kommt eine solche Einwanderung in Frage. Sie reichen beide aus der Union bis nach Kanada. Dagegen sind mutmaßlich asiatischen Ursprungs die nordmexikanischen Arten *R. palmipes*, *montezumae*, *halecina*, *pustulosa*. Auch der Leopardenfrosch, *R. virescens*, ist ihnen vielleicht anzuschließen, der über Mexiko bis Mittelamerika vorgedrungen ist. *R. chrysoprasina* ist eine in Costarika heimische Art. Ein paar weitere sind in das nördliche Südamerika bis zum Amazonasstrom vorgedrungen.

Außerordentlich zahlreich sind die in der orientalischen Region lebenden Arten. Sie sind hier besonders in Hinterindien und

Indonesien häufig, fehlen aber auch westlich des Meerbusens von Bengalen nicht. Zwei Arten, *R. corrugata* und *R. greeniei*, sind für Ceylon charakteristisch, 14 für das festländische Südindien, drei für das Indusgebiet. In Indonesien lassen sich sowohl einige lokale, wie manche weiter verbreitete Arten hervorheben. Zu den ersten gehören *R. nicobariensis* von den Nikobaren, die, schon im Miozän isoliert, wohl nur transmarin erreicht werden konnten, *R. similis*, *R. luzonensis* von den Philippinen, *R. celebensis*, *modesta*, *macrops*, *mocquardi*, *microtympnum* von Celebes. Von den weiterverbreiteten Arten geht der auch auf dem Festlande weitverbreitete Tigerfrosch (*R. tigrina*) nur bis zu den Sundainseln, ohne Celebes oder die Philippinen zu erreichen, ebenso die auch Japan erreichende *R. limnocharis*. Dagegen ist *R. kuhli* auch auf Celebes gelangt. *R. everetti*, *R. varians* und *R. leytenensis* sind Borneo, den Philippinen und Celebes gemeinsam. Wir möchten deren Heimat in Borneo sehen, von wo die beiden anderen Gebiete im Pliozän noch erreicht werden konnten. *R. palawanensis* zeigt ganz ähnliche Verbreitung, ist aber von Borneo außer nach Celebes nur nach Palawan gekommen, ohne die Philippinen selbst zu erreichen. Diese Art ist tiergeographisch wie paläogeographisch besonders wichtig, zeigt sie doch, daß die Sarasinsche Annahme nicht ohne weiteres allgemein gültig ist, daß Borneo mit Celebes keine Art gemeinsam habe, die nicht zugleich auch auf den Philippinen oder auf Java lebte und die deshalb alle solche Verbreitungen durch Wanderungen über eine Philippinen- bzw. Javabrücke zu erklären sucht und das Vorhandensein einer alten Verbindung zwischen Borneo und Celebes scharf ablehnt⁵⁴). Bei unserer Art kann nicht wohl von einem Vorkommen auf den Philippinen und einer Benutzung der Philippinenbrücke die Rede sein. Hier muß unbedingt an eine direkte Ausbreitung von Borneo nach Celebes gedacht werden, wie auch bei der oben erwähnten *R. kuhli*, bei *R. erythraea*, die von Hinterindien oder *R. microdisca*, die von der malaiischen Unterregion bis Celebes reicht.

Aus Indonesien sind die Raniden im Pliozän auch in die papuanische Unterregion vorgedrungen. Beiden gemeinsam ist *R. novaebritanniae*, heimisch hauptsächlich auf dem Bismarckarchipel und Neuguinea, aber auch aus dem malaiischen Gebiete angegeben. *R. papua*, *arfaki*, *guppyi*, *opisthodon* leben dann weiter auf Neuguinea, *R. krefftii* auf den Salomonen, über die die Gattung nicht hinausgekommen ist.

Wie diese Arten von Indien nach Südosten führen, so weisen andere von dort nach dem Westen. *R. cyanophlyctis* ist nicht bloß in der ganzen festländischen orientalischen Region bis Malakka verbreitet, sondern auch durch Iran bis in das äthiopische Arabien und deutet so den Weg an, der wie so viele andere Tiere auch die

⁵⁴) P. u. F. Sarasin, Über die geologische Geschichte der Insel Celebes auf Grund der Tierverbreitung. Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes III. Wiesbaden 1901, S. 97.

Raniden im Pliozän von Indien nach Afrika geführt hat. Auch der äthiopische *R. occipitalis* steht dem indischen Tigerfrosch nahe und dürfte daher von Indien herkommen. Indessen ist dies wohl nicht bei allen äthiopischen Arten der Fall. *R. mascareniensis* z. B. kommt außer im ganzen tropischen Afrika und auf Madagaskar auch in Ägypten vor, was auf eine Einwanderung aus dem östlichen Teile des Mittelmeergebietes, also aus Syrien entlang des Nil hinweist. Außer dieser ist noch eine zweite Art Afrika mit Madagaskar gemeinsam. Sonst hat diese große Insel noch 15 endemische Arten aufzuweisen, fast so viel wie das ganze Festland Amerika; dies zeigt uns, daß die Raninen in Afrika kaum ganz junge Bewohner sind und nicht alle erst im Pliozän hierher gelangt sind, wie die oben erwähnten Arten. Einzelne Formen sind sicher schon mit der Viverridenschicht an der Grenze vom Oligozän zum Miozän von Europa nach Afrika und durch dieses nach Madagaskar gelangt, das damals noch mit dem Festlande verbunden war. Dagegen sind die äthiopisch-madagassischen Arten vielleicht erst transmarin über die im Pliozän noch weit schmalere Straße von Mozambique nach Madagaskar gelangt, ebenso wie Wasserschwein und Flußpferd.

Wenden wir uns nun den anderen Gattungen der Raninen zu, so hat die Holarktis nicht eine von ihnen aufzuweisen. Für alle müssen wir eine südliche Heimat und teilweise Rückwanderung nach dem Norden annehmen. Die fünf neotropischen Gattungen können dann nur auf eine pliozäne Einwanderung zurückzuführen sein. Von ihnen hat sich *Phyllobates* von Guayana aus nach Trinidad und Westindien ausgebreitet. *Prostherapis*, *Colostethus*, *Phyllodromus* und *Hylixalus* gehören in der Hauptsache Columbien und Ecuador an.

Dagegen können die äthiopisch-madagassischen Gattungen z. T. schon auf miozäne Einwanderer zurückzuführen sein. Dies möchten wir besonders für die auf Madagaskar stark entwickelten Gattungen annehmen. Auf dieses ist *Mantidactylus* beschränkt, ebenso der monotype *Sooglossus* auf die Seychellen. Letzterer steht dem westafrikanischen *Dimorphognathus* von Kamerun und Gabun und der Gattung *Arthrolepis* nahe, die außer acht vorwiegend westäthiopischen Arten auch eine Art auf Madagaskar besitzt, die wir deshalb ebenfalls der Viverridenschicht einreihen möchten. Auch bei *Rappia* (*Hyperolius*) kommt diese Annahme als höchstwahrscheinlich in Frage, eine Gattung, die *Mantidactylus* nahesteht. Sie besitzt neben 18 äthiopischen auch sechs madagassische Arten. Äthiopisch-madagassisch ist auch die Gattung *Megalixalus* und daher wohl ebenfalls seit dem Miozän im Süden heimisch.

Während alle diese Gattungen außerhalb Afrikas fehlen, zeigt der Ruderfrosch *Rhacophorus* weitere Verbreitung. Diese nächst *Rana* artenreichste Gattung, die gegen 80 Formen umfaßt, bewohnt mit der reichlichen Hälfte ihrer Arten die äthiopische

und die madagassische Region (24 bzw. 18 Arten), so daß wir das Entwicklungszentrum dieser Gattung wohl in Afrika suchen müssen. Die zahlreichen Arten der orientalischen Region müssen dann erst in der Pliozänzeit nach Indien gekommen sein. Mehr als zehn Arten sind der Insel Ceylon eigentümlich, ebenso besitzen die Philippinen (*Rh. appendiculatus*, *hecticus*, *surdus*) und Celebes (*Rh. edentulus*, *monticola*, *georgii*) endemische Arten. *Rh. pardalis* ist von Borneo nach den Philippinen vorgedrungen. Am weitesten verbreitet ist *Rh. leucomystax*, der die ganze orientalische Region und auch Ostasien bewohnt, wo *Rh. schlegeli* als endemische Art Japan bewohnt.

Rhacophorus betrachten wir als einen ursprünglich afrikanischen Zweig von *Rana*, der die Gattung sehr ähnlich ist. Ihm steht *Chiromantis* sehr nahe. Bei den anderen äthiopischen Gattungen ist es nicht leicht festzustellen, ob wir sie als schon im Miozän von Europa her eingewandert anzusehen haben, oder ob sie erst im Pliozän ins Land gekommen sind, in welchem Falle hauptsächlich Indien als Ursprungsland in Frage kommt. Nichts sicheres können wir über *Hylambates*, *Gampsosteonyx*, *Trichobatrachus* (s. *Astylosternus*) und *Cassina* sagen, die im tropischen Afrika zum Teil mit ziemlich zahlreichen Arten weiter verbreitet sind. Wir sind aber mehr geneigt, für sie eine spätere Einwanderung anzunehmen, noch mehr bei dem ostafrikanischen *Phrynopsis* von Mozambique und erst recht bei *Rothschildia* von Abessinien, gehören doch die auf dieses beschränkten Formen fast durchweg der letzten Einwandererwelle an.

Andere Gattungen zeigen deutliche Beziehungen zu indischen Formen. Der äthiopische *Phrynobatrachus* steht dem orientalischen *Ixalus* nahe. Beiden fehlen die Gaumenzähne, wie übrigens auch *Megalixalus*. *Petropedates* aus Westafrika schließt sich durch die eigentümliche Gestalt seines Omosternums, das mit gegabeltem, knöchernem Stiel den Präcoracoiden aufsitzt, an die Gattung *Cornufer* an, die ebenfalls in Kamerun eine Art besitzt (*C. johnstoni*), aber sonst ganz orientatisch-papuanisch ist. Diese Gattungen können nur von Indien her nach Afrika eingewandert sein.

Von den indischen Gattungen, die seit dem Miozän von Europa her eingewandert sein oder besser aus von dort einwandernden Formen sich entwickelt haben müssen, ist zunächst *Ixalus* in zahlreichen Arten weit verbreitet. Er hat Ceylon ebenso gut erreicht wie die Philippinen (*I. acutirostris*, *bimaculatus*), wird aber von Celebes nicht angegeben. An ihn schließen sich zahlreiche Gattungen an. *Oxyglossus* und *Micrixalus* sind etwas weiter verbreitet, letzterer über Südindien, Borneo und die Philippinen, also in Vorder- und Hinterindien offenbar nachträglich wieder verschwunden. Dagegen ist *Nannophrys* auf Ceylon beschränkt, *Nannobatrachus* und *Nyctibatrachus* leben nur im Süden des Dekhan, *Chirixalus* und *Phrynoderma* in Hinterindien, *Oreobatrachus* auf Borneo. Ihnen reiht sich noch *Nyctixalus* an. Daß

diese Gruppe Celebes nicht erreicht hat, spricht dafür, daß sie zu den jüngeren Einwanderern in der orientalischen Region gehört, und darum ist wohl auch *Phrynobatrachus* verhältnismäßig spät nach Afrika gekommen.

Viel weiter ist *Cornufer* nach Südosten vorgedrungen. Er fehlt direkt dem festländischen Indien, wo er doch schon der westafrikanischen Art wegen unbedingt früher gelebt haben muß. Er ist hier anscheinend durch die später einwandernde *Ixalus*-Gruppe ebenso verdrängt worden, wie zum größten Teile aus der äthiopischen Region. Sein Gebiet beginnt im wesentlichen bei den Philippinen und reicht von hier tief nach Papuasien herein. Selbst eine Art *C. corrugatus* reicht von den Philippinen bis Neuguinea und zum Bismarckarchipel, und andere Arten sind weiterhin bis zu den Salomonen (*C. salomonis*) und selbst bis zu den Fidschiinseln (*C. vitianus*) vorgedrungen. *Cornufer* ist hier das einzige Amphibium und abgesehen von dem Scheibenzüngler *Liopelma* überhaupt der am weitesten nach Südosten vorgedrungene Lurch. Wir müssen wohl annehmen, daß diese Ausbreitung transmarin erfolgt ist, denn in der Zeit, in der die Fidschi-Inseln landfest mit Neuguinea verbunden waren, höchstens bis zum Eozän, können die Raninen unmöglich von Asien her nach Melanesien gelangt sein, da damals ein breites Meer an der Stelle der malaiischen Inseln den Indischen mit dem Großen Ozean verband. Eine derartige Annahme steht auch mehr in Einklang mit der auffälligen Isoliertheit des Fidschi-*Cornufer*. Ein Zufall hat ihn hierher verschlagen, als einzigen aller Frösche und auch nur gerade nach dieser Inselgruppe, während Neukaledonien und die Neuen Hebriden nicht erreicht wurden, die sich doch sicher auch nicht früher von dem alten melanesischen Lande abgetrennt haben. Auf den Salomonen treffen wir schließlich noch den monotypen *Batrachylodes vertebralis*, den wir natürlich ebenso gut wie *Cornufer* und *Ceratobatrachus* der pliozänen Muridenschicht zuzählen, nur mag er nach dem Grade seiner Differenziation zwischen diesen beiden Gattungen eingewandert sein, nach *Ceratobatrachus* und vor *Cornufer*.

Die Heimat der Raninen hatten wir in der Nordatlantis angenommen, und hier könnten sich auch die Raniden im ganzen entwickelt haben, ebensogut aber auch in der Angaris. Aus dieser müssen jedenfalls die Vorfahren der Engystomatiden stammen, wenn diese schon im Jura nach der Südatlantis gelangt sind. Dann ist aber die Herausbildung des Firmisterniertypus jedenfalls auch in der Angaris erfolgt, und diese hat in der Entwicklung der phaneroglossen Anuren eine ganz hervorragende Rolle gespielt. Ob freilich der Firmisterniertypus genetisch einheitlich ist, läßt sich nicht sagen. Er könnte recht wohl auch durch parallele Entwicklung zustandegekommen sein.

IV. Apoden.

Als letzte Ordnung der Lurche bleiben uns nun noch die Apoden, Gymnophionen, Pseudophidier, Peromelen oder Coecilier

übrig, die Blindwühlen, die von Molchen und Fröschen stärker abweichen als diese voneinander. Daß man sie von den paläozoischen Aistopoden hat ableiten wollen, wurde oben schon erwähnt, ebenso, daß wohl nur eine konvergente Anpassung an die wühlende Lebensweise vorliegt. Auf alle Fälle haben sich aber die Blindwühlen in den ihrer Haut eingelagerten Kalkschüppchen Reste der alten Stegokephalenpanzerung erhalten. Auch sonst lassen sie sich deutlich als ein besonderer Zweig der Amphibien erkennen und sind nicht von den Urodelen abzuleiten. Das Alter der Ordnung muß hiernach sehr hoch sein und reicht vermutlich bis ins Perm, wenn nicht gar bis ins Karbon zurück. Ob sie früher weiter verbreitet waren als jetzt, läßt sich nicht feststellen. Jedenfalls liegt aber die Heimat der lebenden Familie sicher in der Südatlantis, wofür auch R. v. Jhering eingetreten ist.⁵⁵⁾

Fast alle Blindwühlen leben auch heute noch im Bereiche der alten Südatlantis, die meisten in deren amerikanischer Hälfte. Hier treffen wir *Rhinatrema* in Guayana und Ecuador, *Coecilia* außerdem in Columbien und bei Panama, *Typhlonectes* von Brasilien über Venezuela bis Columbien, *Chthonerpeton* im Amazonasgebiete, *Siphonops* in Brasilien, Guayana, Ecuador und Peru, während *Gymnophis* von Guayana bis Costarika und Guatemala nordwärts vorgedrungen ist.

Zu diesen endemisch neotropischen Gattungen kommen zwei weitere mit ausgesprochen südatlantischen Beziehungen. Von *Dermophis* leben drei Arten in Peru und Bolivia (*D. crassus*) in Ecuador (*D. albiceps*), Mittelamerika und Südmexiko (*D. mexicanus*), zwei in Ostafrika (*D. gregorii*) und auf der westafrikanischen Insel Sao Thomé (*D. thomensis*). Von *Herpele* aber ist *H. ochrocephala* bei Panama zu finden, *H. squalostoma* aber ist dem tropischen Südamerika mit Westafrika gemeinsam. Dazu kommt schließlich noch eine neuerdings in Assam gefundene Art.

Westäthiopisch ist *Geotrypetes* von Lagos, ostäthiopisch sind *Boulangerula*, *Scolacomorphus* vom Nyassagebiet und *Bdellophis* aus Deutsch-Ostafrika. *Hypogeophis* ist in der äthiopischen Region (*H. guentheri* von Sansibar) und auf den Seychellen (*H. rostratus*, *alternans*) zu finden, auf denen der monotype *Cryptopsophis multiplicatus* endemisch ist. Auf Madagaskar sind die Blindwühlen dagegen noch nicht nachgewiesen worden, ein ziemlich auffälliger Umstand, da die Seychellen nur über diese Insel mit Afrika landfest verbunden waren. Wir müssen wohl annehmen, daß es einstmals auch auf Madagaskar Coeciliiden gegeben hat.

Die Blindwühlen sind schließlich auch noch in die orientalische Region gelangt. Zwei Gattungen sind dieser mit der äthiopischen Region gemeinsam. Eine ist die bereits erwähnte *Herpele* von Assam, die andere die Gattung *Uraeotyphlus* mit *U. seraphini* von Kamerun und *U. oxyurus* und *U. malabaricus* von Südindien.

⁵⁵⁾ R. v. Jhering, Os Amphibios do Brazil. 1. Ordem. Gymnophiona. Rev. Mus. Paulist. VIII, 1910, p. 89—111.

In Südindien ist weiter *Gegenophis carnosus* endemisch, während sich *Ichthyophis* über die ganze orientalische Region bis Java und Borneo ausbreitet. Diese ganze Fläche bewohnt die Hauptart *I. glutinosus*, während *I. monochrous* auf Südindien, Borneo und Java beschränkt ist. Weder die Philippinen noch Celebes sind von den Blindwühlen erreicht worden, ebenso erst recht nicht Australien, wie sie auch in Südamerika dem alten Archiplata fehlen.

Nach Indien können sie ihrer ganzen Verbreitung nach nur von Afrika hergekommen sein, entweder im Pliozän über die arabische Landbrücke oder schon in der Kreide über die Lemuris. Nach dem hohen Alter der Familie möchte man das letztere vermuten, indessen sprechen doch verschiedene Umstände mehr für die erstere Annahme, so die engen Beziehungen zwischen Westafrika und dem Osten der orientalischen Region, wie sie uns bei *Uraeotyphlus* und *Herpele* entgegentreten, die geringe Entwicklung der Familie in der südlichen Lemuris, ihre geringe Verbreitung im indischen Archipel. So scheinen tatsächlich die Blindwühlen im Mesozoikum und Tertiär auf die Südatlantis beschränkt gewesen zu sein. Merkwürdig bleibt dann freilich ihre spätere Ausbreitung, die durch ganz besonders günstige Bedingungen veranlaßt worden sein muß.

V. Zusammenfassung.

Wir fassen nun auch bei den Amphibien, wie bei früher untersuchten Tiergruppen, unsere Resultate noch einmal übersichtlich zusammen. Zunächst trennen wir die nordischen von den südlichen Formen, dabei die fossilen Gruppen durch ein † bezeichnend!⁵⁶⁾.

Nordische Formen

Südliche Formen

1. Sklerokephalen.

†Trimerorhachiden (Nordamerika) P †Micropholididen (Gondwanis) T
†Eryopiden (Nordamerika) P,
auch Südatlantis

†Dissorophiden (Nordamerika) P
†Trematophiden (Nordamerika) P
†Aspidosauriden (Nordamerika) P
†Archegosauriden (Europa) P
†Sklerokephaliden (Europa) C P

†Cricotiden (Nordatlantis) C P

†Crossoteliden (Nordamerika) P
†Gymnarthriden (Nordamerika) P
†Pleuristiontiden (Nordamerika) P

†Pleurosterniden (Europa) T
†Gastrolepidotiden (Nordatlantis) C P

⁵⁶⁾ Dabei bedeutet C: Carbon, P: Perm, T: Trias, J: Jura K: Kreide, E: Eozän, O: Oligozän, M: Miozän, Pl: Pliozän.

†Labyrinthodontiden (Holarktis) T,
auch Südatlantis.

2. Mikrosaurier.

†Microbrachiden (Nordatlantis) C P

†Ophiderpetontiden (Nordatlantis) C

†Urocordyliden (Nordatlantis) C

†Scincosauriden (Nordatlantis) C

†Dolichosomiden (Nordatlantis) C

†Molgophiden (Nordamerika) C

†Diceratosauriden (Nordamerika) C

†Ceraterpetontiden (Nordamerika) C

†Diplocauliden (Nordatlantis) P,
auch Südatlantis T

3. Branchiosaurier.

†Acanthostomiden (Europa) P

†Discosauriden (Europa) P

†Melanerpetontiden (Europa) P

†Branchiosauriden (Nordatlantis) C P

4. Urodelen.

†Lysorophiden (Nordamerika) P

Salamandrinen (Europa)

Desmognathinen (Nordamerika)

Plethodontinen (Nordatlantis)

Amblystomatinen (Angaris)

Amphiumiden (Angaris)

Proteiden (Nordatlantis)

Sireniden (Nordatlantis)

5. Aglossen.

Xenopodiden (Afrika)

Hymenochiriden (Afrika)

Pipiden (Südamerika)

6. Arciferen.

†Paläobatrachiden (Europa) O M

Discoglossiden (Angaris: Süden)

Pelobatiden (Angaris: Osten)

Bufoniden (Nordatlantis), seit J

Amphignathodontinen (Süd-
amerika)

Hylinen (Archiplatis)

Hemiphractinen } (Archa-
Cystignathinen } ma-
Dendrophyniscinen } zonis)

7. Firmisternier.

Dyscophinen (Lemuris)

Genyophryninen (Papuasien)

Engystomatinen (Südatlantis)

Ceratobatrachinen (Angaris)
Raninen (Nordatlantis)

Dendrobatinen (Südatlantis)

8. Apoden.

Coeciliiden (Südatlantis).

Hiernach gehören die Sklerokephalen, Mikrosaurier, Branchiosaurier und Urodelen dem Norden an, die Aglossen und Apoden ebenso sicher dem Süden und nur die beiden Abteilungen der Phaneroglossen verteilen sich in ihrer Entwicklung auf beide Erdhälften. Bei den Arciferen überwiegt dabei etwas der Norden, bei den Firmisterniern der Süden. Die Heimat von beiden Gruppen müssen wir aber im Norden suchen. Von den großen Gruppen der Amphibien bleiben also nur die Apoden als südlichen Ursprungs übrig, während die Anuren wie die Urodelen vom Norden stammen. Die Entwicklung der Anuren scheint dabei in der Angaris eingesetzt zu haben, die der Urodelen eher in der Nordatlantis.

Wir verteilen nun die Amphibiengruppen für die einzelnen Regionen auf die verschiedenen für diese anzunehmenden Schichten:

I. Australische Region.

N: Neuseeland, H: Hawaii, F: Fidschi, P: nur Papuasien, * in der Region entstandene Gruppen.

Perm (von Südafrika): 1 Micropholididen u. a.

Jura (von Indien): 6 Discoglossiden: **Liopelma* N

Obere Kreide (von Südamerika): 6 Bufoniden: *Bufo dialofus* H, *Notaden* u. a.; Hylinen; Cystignathinen, 7 **Genyophryninen*, Engystomatinen: †*Phrynella*.

Unterpliozän (von Indien): 7 *Ceratobatrachinen P

Mittel-Pliozän (von Indien): 6 Pelobatiden P, 7 Engystomatinen P; Raninen: **Batrachylodes* P

Ober-Pliozän (von Indien): 7 Raninen: *Cornufer* P F, *Rana* P.

II. Neotropische Region.

M: nur Mittelamerika.

Perm (von Nordamerika): 1 (†Eryopiden), (†Micropholididen), 8 Coeciliiden.

Untertrias (von Nordamerika): 5 Pipiden, 6 Amphignathodontinen, Hylinen, Hemiphractinen, Cystignathinen, Dendrophryniscinen.

Trias (von Afrika): 1 (*†Labyrinthodontiden), 2 (*†Diplocauliden).

Jura (von Afrika): 7 Engystomatinen.

Obere Kreide (von Nordamerika): 6 Bufoniden, 7 Dendrobatinen.

Pliozän (von Nordamerika): 4 Desmognathinen: **Thorius* M; Plethodontinen: *Plethodon* (älter), *Spelerpes* (jünger), 6 Pelobatiden: *Scaphiopus* M; Bufoniden: *Bufo*, **Engystomops*, **Rhinophrynus* M, 7. Raninen.

III. Madagassische Region.

S: nur Seychellen.

Perm (von Afrika): 1 (*†Rhachitomen), 8 Coeciliiden?

Trias (von Afrika): 1 (*†Labyrinthodontiden), 5 Aglossen?

Jura (von Afrika): 7 Dyscophinen.

Kreide? (von Afrika): 7 Engystomatinen.

Alttertiär (von Afrika): 7 Dendrobatinen: **Mantella*, **Stumpfia*,
8 Coeciliiden: *Hypogeophis* S, **Cryptopsophis* S

Miozän (von Afrika): 7 Raninen: *Rana*?, *Rappia*, **Sooglossus* S,
**Mantidactylus*, *Arthroleptis*, *Rhacophorus*, *Megalixalus*.

Pliozän (von Afrika): 7 Raninen: *Rana mascareniensis*.

IV. Aethiopische Region.

W: nur Westafrika, S: nur Südafrika.

Perm (von Europa?): †Micropholididen S: *†*Micropholis*, *†*Bothriceps*, *†*Pet. ophryne*.

— (von Südamerika): 1 †Eryopiden S: *†*Rhinesuchus*, *†*Myriodon*.

Untertrias (von Europa): 1 †Labyrinthodontiden S: †*Capitosaurus* S, †*Trematosaurus*, †*Cyclotosaurus*, *†*Rhytidosteus*, *†*Syphonodon*; 2 †Diplocauliden S: *†*Batrachosuchus*.

Trias (von Südamerika): 5 Xenopodiden, Hymenochiriden;
8 Coeciliiden: **Geotrypetes* W, **Uraeotyphlus* W, **Bdellophis*, **Scolacomorphus*, **Boulangerula*.

Unterjura (von Asien): 7 Dyscophinen: **Cacosternum* S; Engystomatinen.

Untereozän (von Südamerika): 6 Cystignathinen, **Heleophryne* S, 7 Dendrobatinen: **Cardioglossa* W; 8 Coeciliiden: *Dermophis*, *Herpele* W.

Miozän (von Europa): 7 Raninen: *Rana*, **Rappia*, **Dimorphognathus* W, **Arthroleptis*, **Rhacophorus*, **Chiromantis*, **Megalixalus*.

Pliozän (von Indien): 6 Bufoniden: *Bufo andersoni*, *Nectophryne*; 7 Hyliden: *Hyla*; Raninen: **Phrynobatrachus*, *Cornufer* W, **Petropedetes* W, **Phrynopsis*, **Hylambates* u. a.

— (von Europa u. Westasien): 6 Bufoniden: *Bufo*; 7 Raninen: *Rana mascareniensis*, **Rothschildia*?

V. Orientalische Region.

P: auf Philippinen, C: auf Celebes, M: nur auf Molukken.

Perm (von Nordatlantis): 1 †Rhachitomen: *†*Gondwanosaurus*; †Micropholididen: †*Brachyops*; †Labyrinthodontiden: *†*Pachygonia*, *†*Gonioglyptus*

Trias (von Nordatlantis): 1 †Labyrinthodontiden: †*Mastodonauros*, †*Capitosaurus*.

Jura (v. Asien): 4 Amblystomatinen: *Amblystoma*; 6 (Discoglossiden), Pelobatiden.

Kreide (von Lemurien): 7 Dyscophinen: **Calluella*, **Colpoglossus*, **Dyscophina*; Engystomatinen: *Calophrynus*.

Miozän (von Europa): 6 Bufoniden: **Nectophryne*, **Nectes*, **Calohyla*, **Cophophryne*, *Bufo andersoni*; 7 Raninen: **Ixalus* P, **Micrixalus* P, **Cornufer* P, *Rana*? P C

Pliozän (von Asien): 4 Salamandrinen: **Tylototriton*; 6 Bufoniden: *Bufo* P C, 7 (Ceratobatrachinen?), 7 Raninen: *Rana* P C

- (v. Afrika): 7 Engystomatinen: *Phrynomantis* M, **Callula* P C, **Microhyla*, **Sphenophryne* C, **Cacopus*, **Glyphoglossus*, **Melanobatrachus*; Raninen: *Rhacophorus* P C; 8 Coeciliiden.
 — (von Australien): 6 Hyliden: *Hyla*; 7 Engystomatinen: *Phrynella*.

Holarktische Region.

N: nearktisch, P: paläarktisch.

- Alteinheimisch: 1 †Trimerorhachiden N, †Eryopiden N, †Dissorophiden N, †Trematopsiden N, †Aspidosauriden N, †Archegosauriden P, †Sclerocephaliden P, †Cricotiden N P, †Crossoteliden N, †Gymnarthriden N, †Pleuristiontiden N, †Plagiosterniden P, †Gastrolepidotiden N P, Labyrinthodontiden N P, 2 †Microbrachiden N P, †Ophiderpetontiden N P, †Urocordyliden N P, Scincosauriden N P, †Dolichosomiden N P, †Molgophiden N, †Diceratosauriden N, Ceraterpetontiden N, †Diplocauliden N P, 3 †Branchiosauriden N P, †Melanerpetontiden P, †Discosauriden P, †Acanthostomiden P; 4 †Lysorophiden N, Salamandrinen N P, Desmognathinen N, Plethodontinen N P, Amblystomatinen N P, Amphiumiden N P, Proteiden N P, Sireniden N † P; 5. Paläobatrachiden P, Discoglossiden N P, Pelobatiden N P, Bufoniden N P; 7 (Ceratobatrachinen P); Raninen: *Rana* N P, †*Osphaerion* P.
 Pliozän (von Südamerika): 6 Hyliden: *Hyla* N; Cystignathinen: *Hylodes* N; †Engystomatinen: *Engystoma* N, *Phryniscus* N, *Hypopachus* N.
 — (von Australien über Indien): 6 Hyliden: *Hyla* P.
 — (von Äthiopien über Indien): 7 Engystomatinen: *Cacopoides* P; Raninen: *Rhacophorus* P.

An diese zoogeographischen Tafeln schließen wir nun paläobiogeographische an, um die Verbreitung der Amphibien noch mehr im einzelnen zu zeigen.

Devon.

Nordatlantis: 2 Mikrosaurier.

Angris, Holonotis: —

Karbon.

Nordatlantis: 1 Rhachitomen, Embolomeren; (Plagiosterniden), Gastrolepidotiden; 2 Microbrachiden, Ophiderpetontiden, Urocordyliden, Scincosauriden, Dolichosomiden; 3 Branchiosauriden.

Nearktis: 1 (Rhachitomen); (Embolomeren), Gastrolepidotiden; 2 Microbrachiden, Ophiderpetontiden, Urocordyliden, Scincosauriden; Dolichosomiden, Molgophiden; Diceratosauriden, Ceraterpetontiden; 3 Branchiosauriden.

Angris, Holonotis: 1 Sklerokephalen, 2 Mikrosaurier, 3 Branchiosaurier?

Perm.

Nearktis: 1 Trimerorhachiden, Eryopiden, Dissorophiden, Trematopsiden, Aspidosauriden, Cricotiden, Crossoteliden, Gymnarthriden, Pleuristiontiden; 2 Diplocauliden; 4 Lysorophiden.

Skandis: 1 Sklerocephaliden, Archegosauriden, Cricotiden, (Plagiosterniden), Labyrinthodontiden; 2 Microbrachiden, Diplocauliden; 3 Branchiosauriden, Melanerpetontiden, Discosauriden, Acanthostomiden.

Angaris: 1 Sklerokephalen, 2 Mikrosaurier, 6 Arciferen.

Holonotis: 1 Eryopiden, Micropholididen, 8 Coeciliiden.

Trias.

Nordatlantis: 1 Labyrinthodontiden, 4 Salamandriden, 6 Bufoniden.

Eurasien: 1 Plagiosterniden, Labyrinthodontiden, 6 Discoglossiden, Pelobatiden.

Südatlantis: 1 Micropholididen, Labyrinthodontiden, 2 Diplocauliden; 5 Aglossen; 6 Hyliden, Cystignathiden, 8 Coeciliiden.

Gondwanis: 1 Micropholididen.

Jura.

Nordatlantis: 4 Salamandriden, Desmognathinen, Plethodontinen, 6 Bufoniden: *Eobatrachus*; 7 Raninen.

Angaris: 4 Amblystomatinen, Amphiumiden; 6 Discoglossiden, Pelobatiden, 7 Ceratobatrachinen.

Südatlantis: 5 Propipiden (W), Xenopodiden (O), 6 Hyliden (W) Cystignathiden (W), 7 Engystomatinen; 8 Coeciliiden.

Lemuris: 5 Aglossen?, 7 Dyscophinen, 8 Coeciliiden?

Australien: 6 Discoglossiden.

Untere Kreide.

Nordatlantis: 4 Salamandriden, Desmognathinen, Plethodontinen, Proteiden; 6 Bufoniden: *Bufo*; 7 Raninen.

Angaris: 4 Amblystomatinen, Amphiumiden, 6 Discoglossiden, Pelobatiden, 7 Ceratobatrachiden.

Südatlantis: 5 Pipiden (W), Xenopodiden (O), Hymenochiriden (O), 6 Amphignathodontinen (W), Hylinen (W), Hemiphractinen (W), Cystignathinen (W), Dendrophryniscinen (W); 7 Engystomatinen; 8 Coeciliiden.

Lamuris: 7 Dyscophinen; 8 Coeciliiden?

Australien: 6 Discoglossiden.

Mittlere und obere Kreide.

Nordatlantis: 4 Desmognathinen, Plethodontinen, Amblystomatinen (W), Amphiumiden (W), Proteiden, Sireniden; 6 Discoglossiden: *Ascachus* (W)?; Bufoniden: *Bufo*; 7 Raninen.

Eurasien: 4 Salamandriden (W), Amblystomatinen (O), Amphiumiden (O), 6 Discoglossiden, Pelobatiden: *Leptobrachium* (O), *Pelobates* (W); Bufoniden: *Bufo* (W); 7 Ceratobatrachinen (O), Raninen.

Australien: 6 Discoglossiden, Bufoniden, Hylinen, Cystignathinen.

Ozeanis: 6 Bufoniden: *Bufo* (Hawaii), Hylinen, Cystignathinen, 7 Genyophryninen, Engystomatinen: *Phrynella*.

Südamerika: 5 Pipiden (N); 6 Bufoniden; Amphignathodontinen, Hylinen; Hemiphractinen, Cystignathinen, Dendrophryniscinen; 7 Engystomatinen, Dendrobatinen; 8 Coeciliiden.
 Afrika: 5 Xenopodiden, Hymenochiriden; 7 Dyscophinen: *Cacosternum* S, Engystomatinen, 8 Coeciliiden: *Geotrypetes*, *Uraeotyphlus* u. a.
 Lemuris: 7 Dyscophinen, Engystomatinen: *Calophrynus*.

Alttertiär.

Nordamerika: 4 Desmognathinen, Plethodontinen, Amblystomatinen, Amphiumiden, Proteiden, Sireniden, 6 Discoglossiden: *Ascaphus*, Pelobatiden: *Scaphiopus*, Bufoniden: *Bufo*, 7 Raniden: *Rana*.
 Europa: 4 Salamandrinen, Plethodontinen, Proteiden, Sireniden, 6 Paläobatrachiden: *Palaeobatrachus*, Pelobatiden: *Pelobates*, Bufoniden: *Bufo*, 7 Raninen: *Rana*.
 Asien: 4 Amblystomatinen, Amphiumiden; 6 Discoglossiden, Pelobatiden: *Leptobrachium*, 7 Ceratobatrachinen.
 Südamerika: 5 Pipiden (N), 6 Bufoniden?, Amphignathodontiden, Hylinen, Hemiphractinen, Cystignathinen, Dendrophryniscinen, 7 Engystomatinen, Dendrobatinen, 8 Coeciliiden, *Dermophis*, *Herpele*, *Coecilia*, *Siphonops*, *Gymnophis* u. a.
 Afrika: 5 Xenopodiden, Hymenochiriden, 6 Cystignathinen: *Heleophryne*; 7 Dyscophinen: *Cacosternum*; Engystomatinen; 7 Dendrobatinen: *Cardioglossa*; 8. Coeciliiden: *Dermophis*, *Herpele*, *Geotrypetes*, *Uraeotyphlus* u. a., *Hypogeophis*.
 Madagaskar: 7 Dyscophinen; Engystomatinen: *Calophrynus*, *Rhombophryne*, *Scaphiophryne*.
 Seychellen: 8 Coeciliiden: *Hypogeophis*, *Cryptopsophis*.
 Dekhan: 7 Dyscophinen, Engystomatinen: *Calophrynus*.
 Melanesien: 6 Hylinen: *Hyla*, *Nyctimantis*; 7 Genyophryninen; Engystomatinen: *Phrynella*.
 Australien: 6 Bufoniden: *Notaden* u. a.; Hylinen: *Hyla*, *Hylella*, *Litoria*; Cystignathinen.
 Neuseeland: 6 Discoglossiden: *Liopelma*.
 Hawaii: 6 Bufoniden: *Bufo dialofus*.

Miozän.

Nordamerika: 4 Salamandrinen: *Molge*; Desmognathinen; Plethodontinen, Amblystomatinen, Amphiumiden, Proteiden, Sireniden; 6 Discoglossiden: *Ascaphus*; Pelobatiden: *Scaphiopus*. Bufoniden: *Bufo*.
 Europa: 4 Salamandrinen: *Molge*, *Salamandra*; Plethodontinen: *Spelerpes*, Amphiumiden: *Andrias*; Proteiden; Sireniden: *Orthophrya*; 6 Paläobatrachiden: *Palaeobatrachus*, *Protopelobates*; Discoglossiden: *Alytes*, *Pelophilus*, *Latoria*, *Discoglossus*; Pelobatiden: *Pelobates*, *Pelodytes*; Bufoniden: *Platosphus*, *Protophrynus*, *Bufo*; 7 Raninen: *Rana*, *Osphaerion*.

- Asien: 4 Salamandrinen: *Molge*, *Pachytriton*; Amblystomatinen, Amphiumiden; 6 Discoglossiden: *Bombinator*; Pelobatiden: *Leptobrachium*; Bufoniden: *Bufo*; 7 Raninen: *Rana*.
- Südamerika: 5 Pipiden (N); 6 Amphignathodontinen, Hylinen, Hemiphractinen, Cystignathinen, Dendrophryniscinen; 7 Engystomatinen, Dendrobatinen: *Dendrobates*; 8 Coeciliiden: *Dermophis*, *Herpele*, *Coecilia*, *Siphonops*, *Gymnophis* u. a.
- Afrika: 5 Xenopodiden, Hymenochiriden, 6 Cystignathinen: *Heleophryne* (S); 7 Dyscophinen: *Cacosternum*; Engystomatinen, Dendrobatinen: *Cardioglossa*; Raninen: *Rappia*, *Dimorphognathus*, *Arthroleptis*, *Chiromantis*, *Rhacophorus*, *Rana*, *Megalixalus*; 8 Coeciliiden: *Dermophis*, *Herpele*, *Geotrypetes*, *Uraeotyphlus*, *Hypogeophis*.
- Madagaskar: 7 Dyscophinen, Engystomatinen: *Calophrynus*, *Rhombophryne*, *Scaphiophryne*; Dendrobatinen: *Mantella*, *Stumpfia*; Raninen: *Rappia*, *Mantidactylus*, *Arthroleptis*, *Rhacophorus*, *Rana*, *Megalixalus*.
- Seychellen: 7 Raninen: *Sooglossus*; 8 Coeciliiden: *Hypogeophis*, *Cryptopsophis*.
- Dekhan: 6 Bufoniden: *Bufo andersoni*, *Nectophryne* u. a.; 7 Dyscophinen, Engystomatinen: *Calophrynus*; Raninen: *Ixalus*, *Micrixalus*, *Cornufer*.
- Hinterindien: 7 Amblystomatiden: *Amblystoma*; 6 Pelobatiden: *Leptobrachium*, *Megalophrys*; 7 Ceratobatrachinen, Raninen: *Ixalus*, *Micrixalus*, *Cornufer*.
- Melanesien: 6 Hylinen: *Hyla*, *Nyctimantis*; 7 Genyophryninen, Engystomatinen: *Phrynella*.
- Australien: 6 Bufoniden: *Notaden* u. a.; Hylinen: *Hyla*, *Hylella*, *Litoria*; Cystignathinen.
- Neuseeland: 6 Discoglossiden: *Liopelma*.
- Hawaii: 6 Bufoniden: *Bufo dialofus*.

Pliozän.

- Nordamerika: 4 Salamandrinen: *Molge*; Desmognathinen; Amblystomatinen: *Amblystoma* u. a.; Amphiumiden: *Cryptobranchus*, *Amphiuma*; Proteiden: *Typhlomolge*, *Necturus*; Sireniden: *Siren*, *Pseudobranchus*; 6 Discoglossiden: *Ascaphus*; Pelobatiden: *Scaphiopus*; Bufoniden: *Bufo*, Hylinen: *Acris*, *Chlorophilus*, *Smilisca*, *Hyla*; 7 Engystomatinen: *Engystoma*, *Phrynisca*, *Hypopachus*; Raninen: *Rana*.
- Europa: 4 Salamandrinen: *Molge*, *Bradybates*, *Salamandra*, *ChioGLOSSA*, *Salamandrina*; Plethodontinen: *Spelerpes*; Proteiden: *Proteus*; 6 Discoglossiden: *Discoglossus*, *Bombinator*, *Alytes*, *Ammoryctes*; Pelobatiden: *Pelobates*, *Pelodytes*; Bufoniden: *Bufo*; Hylinen: *Hyla*; 7 Raninen: *Rana*.
- Asien m. Indien: 4 Salamandrinen: *Molge*, *Tylototriton* (S), *Pachytriton* (O); Amblystomatinen: *Amblystoma* (S), *Hynobius* (O), *Salamandrella* (N) u. a., Amphiumiden: *Megalobatrachus*;

- 6 Discoglossiden: *Bombinator*; Bufoniden: *Bufo*, *Nectophryne*, (S), *Cophophryne* (S), *Calohyla* (S); Hylinen: *Hyla*; 7 Dyscophinen: *Callula*; Engystomatinen: *Callula* (S), *Cacopsis* (S), *Glyphoglossus* (S), *Melanobatrachus* (S), *Cacopsides* (O); Raninen: *Nannophrys*, *Oxyglossus* u. a., *Micrixalus*, *Rhacophorus* (S O), *Rana*; 8 Coeciliiden: *Ichthyophis* (S), *Uraeotyphlops*, *Herpele*, *Gegenophis*.
- Südamerika: 4 Desmognathinen: *Thorius*; Plethodontinen: *Plethodon*, *Spelerpes*; 5 Pipiden (N); 6 Pelobatiden: *Scaphiopus*; Bufoniden: *Bufo*, *Engystomops*, *Rhinophrynus*; Amphignathodontinen, Hylinen, Hemiphractinen, Cystignathinen, Dendrophryniscinen; 7 Engystomatinen: *Engystoma* u. a., Dendrobatinen: *Dendrobates*; Raninen: *Prostherapis* u. a., *Rana*; 8 Coeciliiden (siehe Miozän).
- Afrika: 5 Xenopodiden, Hymenochiriden, 6 Bufoniden: *Bufo*, *Nectophryne*; Cystignathinen: *Heleophryne*; 7 Dyscophinen: *Cacosternum*; Engystomatinen: *Hemisus*, *Breviceps*, *Phrynomantis*; Dendrobatinen: *Cardioglossa*; Raninen: *Rappia*, *Dimorphognathus*, *Arthroleptis*, *Phrynobatrachus*, *Cornufer*, *Petropedetes*, *Chiromantis*, *Rhacophorus*, *Rana*, *Megalixalus*, *Hylambates* u. a., *Rothschildia*; 8 Coeciliiden (siehe Miozän).
- Madagaskar: 7 Dyscophinen: *Dyscophus* u. a., Engystomatinen: *Calophrynus*, *Rhombophryne*, *Scaphiophryne*; Dendrobatinen: *Mantella*, *Stumpfia*; Raninen: *Rappia*, *Mantidactylus*, *Arthroleptis*, *Rhacophorus*, *Rana*, *Megalixalus*.
- Seychellen: 7 Raninen: *Sooglossus*; 8 Coeciliiden: *Hypogeophis*, *Cryptopsophis*.
- Malaiis: 6 Pelobatiden: *Leptobrachium*, *Megalophrys*; Bufoniden: *Bufo*, *Nectophryne*, *Nectes*; Hylinen: *Hyla*; 7 Dyscophinen: *Colpoglossus*, *Dyscophina*; Engystomatinen: *Calophrynus*, *Callula*, *Microhyla*, *Chaperona*, *Phrynella*; Raninen: *Ixalus*, *Oreobatrachus*, *Micrixalus*, *Rhacophorus*, *Rana*; 8 Coeciliiden: *Ichthyophis*.
- Philippinen: 6 Bufoniden: *Bufo*; 7 Engystomatinen: *Callula*; Raninen: *Ixalus*, *Micrixalus*, *Cornufer*, *Rhacophorus*, *Rana*.
- Celebes u. Molukken: 6 Bufoniden: *Bufo*; 7 Engystomatinen: *Phrynomantis*, *Callula*, *Microhyla*, *Sphenophryne*; Raninen: *Cornufer*, *Rhacophorus*, *Rana*.
- Neuguinea: 6 Pelobatiden: *Ranaster*, *Asterophrys*, *Batrachopsis*, Hylinen: *Hyla*, *Nyctimantis*; 7 Genyophryninen, Engystomatinen: *Calophrynus*, *Callulops*, *Xenobatrachus* u. a.; Raninen: *Cornufer*, *Rana*.
- Salomonen: 6 Hylinen: *Hyla*; 7 Ceratobatrachinen; Raninen: *Cornufer*, *Rana*, *Batrachylodes*.
- Australien: 6 Bufoniden, Cystignathinen: *Pseudophryne*, *Notaden*, *Myobatrachus*; 6 Hylinen: *Hyla*, *Hylella*, *Litoria*.
- Fidschi: 7 Raninen: *Cornufer*.

Neuseeland: 6 Discoglossiden: *Liopelma*.
 Hawaii: 6 Bufoniden: *Bufo dialofus*.

Wir sehen, daß sich die biogenetische Entwicklung der Lurche ziemlich bis in Einzelheiten verfolgen läßt, fast durchweg bis zu den Gattungen, teilweise bis zu den Arten herunter. Selbstverständlich ist auch hier noch manche Einzelheit dunkel, auf verschiedenem Wege zu deuten. Aber in den weitaus meisten Fällen sehen wir doch schon ziemlich klar und erkennen, wie auch bei den Amphibien fast alle größeren Landmassen eine Rolle als Entwicklungszentren gespielt haben. Nur in Australien hat sich keine größere Amphibiengruppe herausbilden können; nur kleine äußerst formenarme Abteilungen sind auf melanesischem Boden (Genyophryninen), keine einzige auf dem Festlande von Australien herangewachsen, während z. B. Madagaskar die Dyscophinen, Afrika die Xenopodiden, Hymenochiriden und Engystomatiden entstehen sah und Südamerika, Nordamerika, Europa und Asien zahlreiche Familien und Unterfamilien aus sich hervorgehen ließen. Uns erscheint eine derartige Entwicklung viel natürlicher als die Annahme, daß alle Familien aus dem gleichen Entwicklungszentrum hervorgegangen seien, mag man dieses nun in den Nordpolargegenden, in Europa oder sonst in irgend einem anderen Festlande suchen. Ebenso ist es aber auch keinesfalls nötig, bei Gruppen mit zerstreutem Verbreitungsgebiete wie den Dendrobatinen die Formen der einzelnen Gebiete aus diesem Grunde als durch konvergente Züchtung entstanden anzusehen. Immerhin müssen wir bei manchen Gruppen mit der Möglichkeit rechnen, daß sie nur morphologisch, nicht genetisch begründet sind, daß sie nicht einer einzigen Stammlinie angehören, sondern Entwicklungsstufen darstellen, die quer über mehrere Stämme hinweg verlaufen, wie dies die Paläontologie nun schon für eine ganze Anzahl von systematischen Gruppen gezeigt hat.

Rezensionen.

Nur Schriften, die zu dem Zweck an die Redaktion des Archivs für Naturgeschichte eingesandt werden, können hier besprochen werden. Außerdem werden sie in den Jahresberichten behandelt werden. Zusendung von Rezensionsschriften erbeten an den Herausgeber des Archivs:

Embrik Strand, Berlin N. 4, Chausseestr. 105.

Aries, Elisabeth. Die rentable Ziegenzucht. Aus der Praxis für die Praxis. Mit 15 Abbild., 52 pp. Aus der Sammlung von Einzeldarstellungen „Haus und Hof“ des Volksvereins-Verlags G. m. b. H., M. Gladbach. 1915. Preis 80 Pfg.

— Die rentable Nutzgeflügelzucht. Mit 76 Abbild., 100 pp. Aus derselben Sammlung und demselben Verlag. 1915. Preis M. 1.20.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [82A_6](#)

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

Artikel/Article: [Die Ausbreitung der Lurche. 94-151](#)