

JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Siebenundachtzigster Jahrgang

Heft 3

Juli

1939

Die Vögel von Celebes.

Von Erwin Stresemann.

Biologische Beiträge von Gerd Heinrich.

Inhalt.

	Seite
Teil I. Die ornithologische Erforschung von Celebes	
Einleitung	301
Erforschungsgeschichte	302
Die Expedition Heinrich 1930—1932	308
Drei Diagramme zur Erforschungsgeschichte	310
<hr/>	
Teil II. Zoogeographie (mit 18 Karten im Text)	
A. Zur Zoogeographie von Celebes	312
Problemstellung	312
Endemische Arten und Gattungen	313
Verzeichnis der endemischen Arten	314
Einwanderungswege der Vögel von Celebes	315
Beziehungen zu den Philippinen	315
Beziehungen zu den Molukken	317
Beziehungen zu den Kleinen Sundainseln	318
Beziehungen zu Borneo	325
Beziehungen zu Java	326
Landbrücken und Leitlinien für Ein- und Auswanderung	326
Allgemeines	326
Geschichte der Makassar-Straße	329
Die Verbindung mit Java	332
Die Verbindung mit den Philippinen	335
Die Verbindung mit den Molukken	337
Die Verbindung mit Flores	338
Die Ausbreitungsrichtungen. Methodik und Kritik ihrer Rekonstruktion	340
Doppel-Einwanderung auf Celebes	346
Celebes als Durchgangsland	346

	Seite
Direkte Beziehungen Philippinen-Halmahera	349
Ueber die zoogeographischen Beziehungen der Säugetiere von Celebes	354
Artbildung auf Celebes	355
Celebes als Bildungsherd und Ausbreitungszentrum	356
Richtung und Tempo der Ausbreitung von Vogelarten als Funktion oekologischer Faktoren	359
Die vertikale Gliederung der Vogelwelt von Celebes	366
Mitteilungen zur Oekologie der Vögel von Celebes, von GERD HEINRICH	368
Herkunft und Alter der Gebirgsvögel von Celebes	378
Ueber die Ausbreitungsweise von Vögeln der Bergwaldzone	380
Rückschlüsse aus der heutigen Gliederung der Vogelwelt auf die Palaeogeographie von Celebes	384
1. Rückschlüsse aus der Verbreitung der Arten	384
2. Rückschlüsse aus der Verbreitung der Unterarten	387
a) Areale der Tieflandrassen	388
b) Areale der Gebirgrassen	391
3. Sind der Tomini-Golf und der Bone-Golf junge Einbrüche?	395
Vergleich mit den Ergebnissen der Geologie	396
Kritik an der Verwendbarkeit der rezenten Fauna für Rückschlüsse auf die Palaeogeographie	398
 B. Allgemeine zoogeographische Anmerkungen	 403
Die Wallace'sche Linie und „Wallacea“	403
Ueber „indo-australische“ Gattungen und Arten	404
Zur Palaeoklimatologie des Malayischen Archipels. Zeugnis der Graslandvögel für Klimaschwankungen	409
Ist der Mensch auf der Graslandstraße vorgedrungen? Die Verbreitung der Rassen des Bankiva-Huhns, <i>Gallus gallus</i>	413
Rückwirkungen der diluvialen Eiszeit auf die Vogelwelt des indo-australischen Gebietes	415
Klima und Merkmalsprägung der Rassen	417
 C. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	 419
Literatur zu Teil I und II	423

*Teil I. Die ornithologische Erforschung von Celebes.***Einleitung.**

Schon vor langen Jahren war es mein brennender Wunsch gewesen, etwas für den Ausbau unserer Kenntnis von Celebes, insonderheit seiner Vogelwelt, tun zu können. Das Studium der zweibändigen, sehr gehaltvollen und schön ausgestatteten Monographie, welche A. B. MEYER & L. W. WIGLESWORTH (1898) den Vögeln von Celebes gewidmet hatten, mußte den aufmerksamen Leser nur allzu bald davon überzeugen, daß unsere Kenntnis noch recht lückenhaft sei; nicht allein waren den Verfassern nur äußerst spärliche Mitteilungen über die Lebensweise selbst der häufigsten Celebesvögel zugeflossen — sogar die Artenkenntnis ließ offensichtlich noch viel zu wünschen übrig, denn das Centrum und der gebirgige Teil des Ostarms und Südostarms waren zu Ausgang des vorigen Jahrhunderts noch völlig unbekanntes Land.

Der Weltkrieg und seine Folgen verhinderten mich daran, selbst nach Celebes zu reisen, wie ich das vordem geplant hatte. Inzwischen hatte eine von Amerika ausgerüstete Expedition, von H. C. RAVEN in den Jahren 1914—18 nach dem Nordarm und ins Gebirge des nördlichen Centralcelebes unternommen, sehr viel Neues zutage gefördert. Ich sah meine Erwartungen bestätigt, ja übertroffen; und in einem Referat konnte ich es mir nicht versagen, zu bemerken: „Künftige Reisen werden gewiß noch manche Ueberraschung bringen, zumal wenn sie die Erforschung des ca. 3400 m hohen Latimodjong-Gebirges zum Ziel haben, auf das bisher noch kein Zoologe den Fuß gesetzt hat“ (Ornith. Monatsberichte 1925, p. 63).

Ein günstiger Stern fügte es, daß schon wenige Jahre darauf mein verehrter Freund Dr. LEONARD C. SANFORD, der bekannte Förderer des American Museum of Natural History in New York, auf den Namen der Ralle *Aramidopsis plateni* aufmerksam wurde, die auf Celebes beschränkt ist. Da dieser seltene Vogel in keinem Museum der Neuen Welt vertreten und weder durch Ankauf noch Tausch zu beschaffen war, faßte Dr. SANFORD den Plan, eine Expedition nach Celebes auszurüsten, die diesem Mangel abhelfen sollte, und setzte sich deswegen mit mir in Verbindung. Das war im Sommer 1929. Wir kamen bald dahin überein, daß ich einen Sammler für diese Aufgabe auswählen und gründlich ausbilden solle, wogegen Dr. SANFORD die finanzielle Regelung zu übernehmen bereit war. Meine Wahl fiel auf Herrn GERD HEINRICH, dessen besondere Eignung für alle jagdlich und sportlich schwierigen Aufgaben mir bestens bekannt war, zumal nach der vor-

bildlichen Durchführung der Expedition ins Elbursgebirge 1927. Diese Wahl war sehr glücklich, wie sich bald zeigen sollte, und Herr HEINRICH hat in fast zweijähriger Tätigkeit ungeachtet größter Entsagungen alle ihm gesteckten Ziele erreicht — einschließlich der Erbeutung von *Aramidopsis*! Die Vogelsammlung, mit der er heimkehrte und in die sich das American Museum mit dem Zoologischen Museum in Berlin geteilt hat, ist die umfangreichste und vollständigste von allen, die je auf Celebes gemacht worden sind. Ueber den Verlauf dieser Expedition sei auf einen späteren Abschnitt (p. 308) verwiesen; ihre Finanzierung hatte, nachdem die dafür anfänglich bereitgestellten Mittel verbraucht waren, von August 1931 ab Mr. RICHARD ARCHBOLD (New York) freundlichst übernommen, der sich damit an der Abrundung der Ergebnisse ein großes Verdienst erworben hat.

Erforschungsgeschichte.¹⁾

Bis zum Jahre 1821 war Celebes in ornithologischer Hinsicht ein völlig unbekanntes Land geblieben. In keinem der vogelkundlichen Werke aus dem 18. Jahrhundert und aus den beiden ersten Dekaden des 19. Jahrhunderts wird Celebes als Heimat eines Vogels genannt, mit einer einzigen Ausnahme: GMELIN (1788) hat einen „*Alcedo flavicans*“ als aus Celebes abkünftig beschrieben, doch war seine Quelle der frei erfundene Bericht eines alten Seefahrers (vgl. STRESEMANN, Orn. Mber. 1938, p. 148).

Freilich waren schon vor 1821 einige Vögel aus Celebes nach Europa gelangt, aber teils als Gefangenschaftstiere unbekannter Herkunft, teils als fundortlose Bälge. Ein kleiner weißer Kakadu, der augenscheinlich *Cacatua sulphurea* gewesen ist, wird bereits in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts von FRISCH und SEBA beschrieben, ja er war anscheinend sogar schon um 1230 dem Stauffenkaiser FRIEDRICH II. „aus Babylonien“ für seine Menagerie zugesandt worden! *Trichoglossus ornatus* wird nach einem Käfigvogel schon 1751 von EDWARDS abgebildet. Bald nach 1800 tauchen in europäischen Museen die ersten Celebes-Vögel auf, ohne daß sich nachweisen läßt, wer sie präpariert hat. So sah LATHAM vor 1802 *Scissirostrum dubium* und *Streptocitta albicollis* (als Balg oder ausgestopft) in London „at Mr. THOMPSON'S,

1) Dieser Abschnitt ist nur ein kurzer Abriß der Erforschungsgebiete und führt nur diejenige Namen auf, deren Träger die Liste der Avifauna von Celebes durch ihre Sammeltätigkeit zu bereichern vermocht haben. Weit vollständiger und ausführlicher ist das entsprechende Kapitel im Werke von MEYER & WIGLESWORTH (1898), das freilich mit dem Jahre 1897 abschließt.

Little Saint Martins Lane“; TEMMINCK'S Cabinet zierte schon vor 1806 ein Exemplar von *Coracias temminckii*, und schon vor 1810 befand sich dort ein *Tanygnathus sumatrensis*. Im Pariser Museum gab es *Ducula paulina* schon vor 1808, und *Prioniturus platurus* schon vor 1817. In allen diesen Fällen aber wurde Celebes als Heimatland nicht einmal vermutet.

1821. So betrat denn CARL REINWARDT¹⁾ „Professor aan het Athenaeum Illustre der Stad Amsterdam en Directeur van 's Lands Kabinet van Natuurlijke Historie“ völliges Neuland, als er auf seiner im Regierungsauftrag unternommenen Reise nach Niederländisch Indien im September 1821, von Ternate kommend, in Gorontalo landete und sich dann weiter in die Minahassa begab, wo er die Vulkane Lokon und Klabat bestieg, um sich schließlich am 14. November in Amoerang nach Batavia einzuschiffen. Da mit vielerlei Aufgaben betraut, sammelte er Vögel nur nebenbei; 16 Arten sind nachweislich von ihm auf Celebes entdeckt worden, und einige unter diesen wurden schon kurz danach von TEMMINCK in den „Planches Coloriées“ beschrieben und farbig abgebildet.

Die Erfolge von REINWARDT'S Reise mögen zu den Gründen gehört haben, die es C. J. TEMMINCK ermöglichten, 1820 die niederländische Regierung zur Einsetzung einer „Naturkundige Commissie“ zu bestimmen, deren Mitglieder mit der Zoologischen Erforschung der überseeischen Besitzungen beauftragt wurden. Von diesen jungen Naturforschern sind zwei auf Celebes tätig gewesen: SALOMON MÜLLER und E. A. FORSTEN.

1828. DR. SALOMON MÜLLER²⁾ hielt sich nur einige Tage auf Celebes auf, und zwar in Makassar, wo er die Reise von Soerabaja nach Neu-Guinea kurz unterbrechen mußte. Er fügte der Vogelliste 12 Arten hinzu.

Im gleichen Jahre landete die von der französischen Regierung ausgerüstete Forschungs Expedition der Korvette „l'Astrolabe“ in Menado, wo sie 5 Tage vor Anker lag. Währenddem sammelten QUOY &

1) CARL REINWARDT, geb. 3. Juni 1773 in Lüttringhausen, Kreis Lennep, gest. 6. März 1854.

2) SALOMON MÜLLER, geb. 7. April 1804 in Heidelberg, gest. in Deutschland (Freiburg i. B.?) nach 1857. — Das Geburtsjahr von SALOMON MÜLLER war bisher unbekannt. Seine Feststellung ist den Bemühungen der Herren Prof. Dr. R. LAUTERBORN und Dr. O. SCHNURRE gelungen. In der mir vorliegenden, von der evang. Kirchengemeinde Heidelberg ausgestellten Geburtsurkunde sind als Eltern angegeben: JOHANN GOTTLIEB MÜLLER, Bürger und Sattlermeister und dessen Frau MARIA ELISABETHA geb. HELFRICHIN.

GAIMARD, die Naturforscher dieser Expedition, 8 neue Vogelarten, die sie größtenteils schon 2 Jahre darauf bekanntgaben.

1840—42. Der erste Versuch zu planmäßigem Vogelsammeln wurde auf Celebes von Dr. ELTIO ALEGONDUS FORSTEN (1811—1843) unternommen, der sich vom 22. März 1840 bis Juni 1841, Sept. 1841 bis 14. April 1842 in Nord-Celebes aufhielt und eine große Anzahl von Vogelbälgen an TEMMINCK nach Leiden sandte. Nicht weniger als 59 Arten hat FORSTEN der Liste der Celebes-Vögel hinzugefügt, also weit mehr als irgend einer vor oder nach ihm, und er darf daher mit vollstem Recht der Begründer celebesischer Ornithologie genannt werden. Seine Reisen führten ihn wie REINWARDT in die Minahassa (1840/41), wo er sein Standquartier in Tondano hatte, und in die Residentschaft Gorontalo (1841/42). Schon ein knappes Jahr, nachdem er Nord-Celebes endgültig verlassen hatte, um die Ornithologie der Süd-Molukken (Ambon, Banda, Seran) zu erforschen, starb der Unermüdlche am 3. Jan. 1843 in Amboina¹⁾. Seine Sammlungen selbst zu bearbeiten, wie es wohl geplant war, ist FORSTEN versagt geblieben, und der alternde TEMMINCK hat nicht einmal die auffälligsten Neuigkeiten darunter bekannt gegeben. Einige wenige wurden von SALOMON MÜLLER um 1843 publiziert, viele (und keineswegs alle!) aber erst ein Jahrzehnt darauf von BONAPARTE im Leidener Museum für die Wissenschaft entdeckt.

1856, 1857, 1859. FORSTENS erfolgreiche Tätigkeit wurde würdig fortgesetzt von ALFRED RUSSEL WALLACE (1823—1913), der auf seiner berühmten Forschungs- und Sammelreise durch den Malayischen Archipel 3 mal unsere Insel besuchte, nämlich die Umgebung von Makassar September bis November 1856 und Juli bis November 1857, und die Minahassa von Juni bis September 1859. In mehreren seiner Veröffentlichungen hat WALLACE als erster eine zoogeographische Analyse der Vogelfauna von Celebes versucht. Auch ist er schon auf Probleme der geographischen Variation eingegangen und hat über die Lebensweise einiger auffälliger Arten (z. B. *Macrocephalon maleo*) mehr oder weniger ausführlich berichtet. 37 Arten und 13 Rassen sind von ihm als Erstem auf Celebes gesammelt worden.

1863—64. Als Beamter im Verwaltungsdienst der niederländisch-indischen Regierung war HERMANN VON ROSENBERG (1817—1888) von April 1863 bis August 1864 auf der Nordhalbinsel, vor allem in der

1) Ausführlichere Angaben über FORSTENS Reisen bei H. J. VETH, Overzicht van hetgeen . . . gedaan is voor de Kennis der Fauna van Nederlandsch Indië. Leiden 1879.

Abteilung Gorontalo, aber auch in der Minahassa, tätig. Er hat dem Leidener Museum, das damals unter HERMANN SCHLEGELS Leitung stand, viele Vögel zugesandt, darunter besonders Sumpf- und Wasservögel von den Gestaden des Limbotto-Sees und vom Küstenstrich bei Gorontalo — Arten, auf die seine Vorgänger wenig geachtet hatten. So kam es, daß seine Sammlungen 21 Spezies (und 1 Subspezies) enthielten, welche für Celebes neu waren.

Je eine Art konnte der Celebes-Liste hinzugefügt werden aus den ohne Fachkenntnis zusammengebrachten Sammlungen von L. D. H. A. VAN RENESSE VAN DUIVENBODE (Naturalien- und Federhändler in Ternate) 1866 und von J. G. F. RIEDEL (Beamter in niederländisch-indischen Diensten) 1869.

1870—71. Dr. ADOLF BERNHARD MEYER (1840—1911), der spätere Direktor des Museums für Tier- und Völkerkunde in Dresden (1874—1906), hielt sich auf seiner in den Jahren 1870—73 unternommenen Forschungsreise nach dem Malayischen Archipel mehrfach auf Celebes auf, nämlich: November 1870 Makassar; November 1870 bis Juli 1871 in Gorontalo; September bis November 1871 in Süd-Celebes. MEYER behauptet, 4000 Vogelbälge auf Celebes gesammelt zu haben, aber es hat den Anschein, daß er die allermeisten davon in Menado und an anderen Plätzen von den eingeborenen Sammlern des Federhändlers RENESSE VAN DUIVENBODE gekauft hat, mit deren Beute damals der Naturalien- und Putzfedernmarkt förmlich überschwemmt wurde. Dieser Verdacht stützt sich auf die Praeparationsweise der „MEYERSchen“ Bälge sowie darauf, daß sie sehr ungenau etikettiert sind und MEYER so gut wie gar keine biologischen Mitteilungen aus eigener Erfahrung zu geben vermocht hat. Durch diese Sammlung, die teils an Lord TWEEDDALE, teils an das Berliner Museum verkauft wurde, erfuhr die Celebes-Liste einen Zuwachs von 13 Spezies und 2 Subspezies.

1874. Eine ansehnliche Sammlung aus der Minahassa, die durch Dr. GEORG FISCHER, Militärarzt in niederländisch-indischen Diensten, 1874 dem Museum in Darmstadt zugesandt und 1876 von BRÜGGEMANN bearbeitet wurde, enthielt als Neuigkeiten zwei Bergtauben: *Ptilinopus fisheri* und *Cryptophaps poecilorrhoea*.

1874. Der italienische Zoologe ODOARDO BECCARI (1843—1920), dessen 3 langwährende Forschungsreisen nach dem Malayischen Archipel (und Neuginea) ihm für immer einen Ehrenplatz unter den naturwissenschaftlichen Pionieren dieser Inselwelt sichern, besuchte 1874 von Februar bis August Kandari auf der bislang gänzlich unbekanntem

Südost-Halbinsel von Celebes. Von dort sandte er an SALVADORI eine für Celebes neue Art (*Turnix maculosa*) und 3 neue Rassen, alle aus dem Tiefland.

1875—76. S. C. J. W. VAN MUSSCHENBROEK (1827—1883) war in den Jahren 1875—76 Resident von Menado. Diesem eifrigen Förderer der Naturwissenschaften ist in der Minahassa die Entdeckung zweier seltener Arten gelungen, nämlich von *Tyto inexpectata* und *Phalacrocorax sulcirostris*.

1877. Bis zum Jahre 1877 war die Vogelwelt des höheren Gebirges von Celebes noch gänzlich unbekannt geblieben, mit Ausnahme derjenigen der Nordhalbinsel (Minahassa, Gebirge der Abt. Gorontalo). Als daher der im Auftrage des Buitenzorger Gartens reisende Botaniker JOH. ELIAS TEIJSMANN (1808—1882) im Jahre 1877 als Erster von Makassar aus einen Nebenkegel des Lompo Batang (Pik von Bonthain), den G. Loka, bestieg¹⁾ und dabei für HERMANN SCHLEGEL in Leiden einige Vögel sammelte, machte er überraschende Entdeckungen (die freilich z. T. erst nach langen Jahren bekannt wurden): *Malia grata* und *Cataponera turdoides* (2 neue Gattungen!), *Rhipidura teijsmanni*, *Turdus javanicus celebensis* sowie 2 neue Rassen.

1884—85. Dr. med. CARL PLATEN (geb. 1843) hat auf seinen Forschungsreisen nach dem Malayischen Archipel deren Ergebnisse zunächst der Vogelsammlung des Braunschweiger Museums zugute kamen, zweimal Celebes besucht: 1878 Makassar und Umgebung, dann wieder 1884/85 die Minahassa, wo er im Bergdorf Rurukan einen längeren Aufenthalt nahm. Seine reiche Ausbeute wurde von W. BLASIUS bearbeitet und enthielt 3 neue Vogelarten, alle aus der Gegend von Rurukan: *Aramidopsis plateni*, *Accipiter nanus*, *Dicaeum nehrkorni*, dazu noch als Erstnachweis *Falco peregrinus ernesti*.

1888. Der Amsterdamer Zoologe Prof. Dr. MAX WEBER (1854—1936) sammelte auf einer Forschungsreise nach dem Malayischen Archipel (1888—89) auf Celebes nebenbei auch Vögel, und zwar in Süd-Celebes und in den Küstenbezirken der Landschaft Luwu, bei Paloppo, dabei außer 3 neuen Subspezies eine für Celebes neue Art: *Tyto longimembris*, beisteuernd.

1892—95. Auf Veranlassung des Dresdener Museums (Dr. A. B. MEYER) und des Tring-Museums sandte CHARLES W. CURSHAM, ein als Händler in Menado ansässiger Engländer, eingeborene Sammler nach der noch ganz unerforschten Ost-Halbinsel, die seitdem bis zum

1) Vgl. SABASIN 1901, S. 277.

heutigen Tage nie wieder mit ornithologischer Zielsetzung betreten worden ist. Diese Jäger machten eine Sammlung an der Küste bei Tonkean und bei Balante. Als Neuigkeiten enthielt sie 2 Arten (*Rhinomyias colonus subsolanus*, *Aplonis mysolensis sulaensis*) und 4 Rassen.

1893—96. Mit den Forschungsreisen der Vettern Dr. PAUL und FRITZ SARASIN nach Celebes, deren erste von 1893—96 währte und 1893—94 nach der Nordhalbinsel, 1895—96 nach der Südhalbinsel führte, setzt in der naturwissenschaftlichen Erkundung von Celebes eine neue Zeit ein, von der auch die Ornithologie reichen Gewinn gehabt hat. Die SARASINS haben bei ihren zoologischen Forschungen vor allem die Klärung der zoogeographischen Stellung von Celebes im Auge gehabt und sind bestrebt gewesen, die Geschichte der Besiedlung dieser Insel durch ihre Tierwelt aufzuzeigen. Wo immer es die Haltung der Eingeborenen möglich machte, sind sie in die höheren Gebirgsregionen vorgedrungen und haben besonders dort ausgiebig gesammelt. Die Vögel sind von A. B. MEYER und L. W. WIGLESWORTH bearbeitet worden, und es ist wohl vor allem die Ausbeute Dr. SARASINS gewesen, die bei diesen beiden den Plan reifen ließ, ihr großes Werk "The Birds of Celebes" zu schreiben. Unter den Neuigkeiten (11 Arten, 8 Rassen) seien hier nur genannt: *Myza sarasinorum*, *Myza celebensis*, *Zosterops montanus sarasinorum*, *Zosterops anomala*, *Hylocitrea bonensis*, *Phyllergates*, *Dendrobiastes hyperythra*, *Muscicapula*, *Phylloscopus trivirgatus*.

1895. Fast gleichzeitig mit den Vettern SARASIN sammelte der englische Ornithologe ALFRED H. EVERETT (1848—1898), veranlaßt durch E. HARTERT, auf dem Lompo Batang und sandte von dort an Neuem: *Pseudozosterops squamiceps*, *Dendrobiastes bonthaina* und *Surniculus lugubris musschenbroekii*.

1895. Dr. CHARLES HOSE, Resident des Baram Districts in Sarawak und erfahrener Ornithologe, legte mit Hilfe seiner Dajak-Sammler eine kleine Sammlung in der Minahassa von September bis November an. Daraus wurde *Dicaeum hosei* als neue Art beschrieben, doch ist mir ihre Provenienz aus Celebes fraglich. Neu für Celebes ferner *Rhipidura nigritorquis* und *Eudynamis honorata*, beide vielleicht nur Irrgäste.

1901—03. Eine zweite Expedition der Vettern SARASIN hatte vor allem die Erkundung von Central- und Südost-Celebes zum Ziele. Dabei trat die ornithologische Sammeltätigkeit diesmal stärker zurück als auf der ersten Reise. Die Ausbeute, von A. B. MEYER (1903, 1904) bearbeitet, enthielt nur 2 neue Species: *Cyornis höevelli* aus Central-Celebes und *Zosterops consobrinorum* aus Südost-Celebes, dazu noch 3 neue Rassen.

1914—18. Mehr als 10 Jahre vergingen, ehe wieder etwas für die vogelkundliche Erforschung von Celebes geschah. Auf Veranlassung von Dr. W. L. ABBOTT bereiste der amerikanische Zoologe HARRY C. RAVEN die Insel während des Weltkrieges. Er hat dort, mit einjähriger Unterbrechung, die Zeit von Juli 1914 bis Februar 1918 zugebracht und anfänglich in den Küstenbezirken der Nordhalbinsel und der Minahassa gesammelt, bevor er (im Januar 1917) seine so erfolgreiche Reise ins Innere des nördlichen Central-Celebes antrat. Diese führte das Tal des Palu-Flusses empor über Koelawi auf den G. Lehio, südwestlich vom Lindoe-See (Rano Lindoe), und zu anderen hochgelegenen Punkten, wie Rano Rano (1800 m) westlich des Posso-Sees. RAVENS Ausbeute, über die RILEY (1924) eine ausführliche Arbeit publiziert hat, hat zur Erweiterung unserer Kenntnis von der Verbreitung der Vögel auf Celebes sehr viel beigetragen. In ihr waren 202 Formen vertreten, darunter 4 neue Arten und 8 neue Rassen. Die neuen Arten, sämtlich aus dem nördlichen Central-Celebes, sind: *Dicrurus montanus*, *Coracornis raveni*, *Edolisoma abbotti*, *Scolopax celebensis*; ferner *Nyroca australis* (neu für Celebes) und *Megalurus timoriensis celebensis* (Art neu für Celebes, Rasse neu).

1918. Der schwedische Ethnologe Dr. WALTER KAUDERN legte eine kleine Vogelsammlung in Nord-Celebes (Fürstentum Bolaang-Mongondouw) und im nördlichen Central-Celebes (Koelawi etc.) an, die ans Leidener Museum gelangte. Ich habe sie dort durchgesehen und das wichtigste daraus für den systematischen Teil verwendet.

Die Expedition Heinrich 1930—1932.

Herr GERD HEINRICH brach im April 1930 von Deutschland auf. Seine Begleitung bildeten seine Gattin, die schon auf der Elburs-Expedition 1927 ihren Mann gestanden hatte, und deren Schwester Fräulein LISELOTTE MACHATSCHKEK, beide im Präparieren von Vogel- und Säugetierbälgen und anderen technischen Dingen am Berliner Zoologischen Museum ausgebildet. Am 16. Mai 1930 trafen die Reisenden in Makassar ein. Den Verlauf der Expedition, die erst Ende 1932 in Celebes endete, hat Herr HEINRICH in einem vielgelesenen Buch „Der Vogel Schnarch“ (Berlin 1932) lehrreich und lebhaft, ja dramatisch geschildert. In ihm nimmt die Schilderung der Biotope mit allem, was für den Zoologen wissenswert sein dürfte, einen breiten Raum ein. Wir fühlen uns daher berechtigt, auf dieses Buch zu verweisen und hier nur einige Tatsachen zusammenzustellen. Ein Itinerar wird dem Teil III (Systematik) vorangestellt werden, ver-

bunden mit einer Karte von Celebes, auf der man die wichtigsten Sammelstationen finden wird.

Das erste größere Unternehmen dieser Expedition war die zoologische Erforschung des Latimodjong-Gebirges, die vom 5. Juni bis 8. August 1930 von Westen (Kalossi) her planvoll durchgeführt wurde. Um alle Lebenszonen gründlich zu erfassen, wurde das Lager etappenweise immer höher verlegt, bis es vom 1.—9. Juli auf dem Bergkamm selbst stand, in etwa 3400 m Höhe. Hier sank das Thermometer nachts unter den Gefrierpunkt. Mit einem Aufenthalt von 4 Wochen (9. August bis 7. September) im Dorfe Oeroe, das in 800 m Höhe unterhalb der Waldgrenze am Westfuß des Latimodjong-Gebirges liegt, fand die Erkundung des südlichen Central-Celebes ihren Abschluß. Sie hat uns mit der Fauna eines weiten Gebietes von Celebes bekannt gemacht, das bis dahin so gut wie unerforscht geblieben war. Im Latimodjong-Gebirge ist Herrn HEINRICH die Entdeckung zweier neuer Vogelgattungen, *Heinrichia* und *Geomalina*; und der Säugetiergattung *Hyosciurus* als Lohn für alle ausgestandenen Strapazen beschieden gewesen.

Nach Makassar zurückgekehrt, brach die Expedition Ende September 1930 nach der Nordhalbinsel auf, mit der Aufgabe, zunächst das Matinan-Gebirge zu besuchen, das die Vetterern SARASIN im Jahre 1894 überschritten hatten. Hierbei waren von ihnen auch einige Vögel gesammelt worden, die ich als Indizien für eine interessante Gebirgsfauna deutete. Das hat sich als zutreffend erwiesen. Am Rücken der höchsten Erhebung, des Ile-Ile, erhob sich mehrere Wochen lang das Standlager der Expedition HEINRICH in 1700 m Höhe; die übrige Zeit wurde, vor allem unweit Paleleh, in der tropischen Zone gesammelt, mit der vergeblichen Erwartung, dort auf *Aramidopsis* zu stoßen. Am 23. Dezember langten die Reisenden in Menado an.

In der Zeit vom 1. Januar bis 14. März 1931 folgte die Erkundung der Minahassa. Erstes Standlages in Rurukan (800 m), zweites Standlager in Koemarsot (250 m). Ausflüge auf alle bewaldeten Krater hinauf. Anschließend von Ende März bis Ende Juli Reise nach den Nord-Molukken: Halmahera und Batjan.

Vom 23. August bis 29. September 1931 führte Herr HEINRICH eine Rekognoscierung des Lompo-Batang (= Pik von Bonthain) in Süd-Celebes durch, nahe dessen Gipfel das Lager 11 Tage lang in 2500 m Höhe stand; im November folgte ein 14tägiger Sammelausflug in die Kalkberge von Maros (Süd-Celebes).

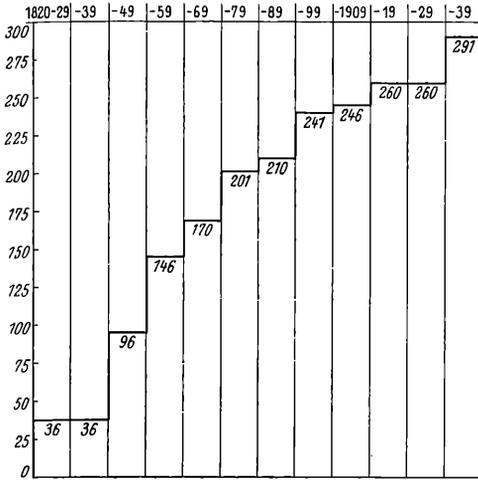
Den Abschluß der Reise bildete die Erkundung von Südost-Celebes, vor allem eines der höchsten Gebirgszüge dieses Armes, des Tanke Salokko. Dort stand das Lager vom 17.—30. Dezember 1930 in der Gipfelregion bei 2000 m und vom 1.—15. Januar 1931 in 1500 m Höhe. Ausflüge von dort bis 2200 m empor. Vor- und nachher, bis zum 23. Februar, Sammeltätigkeit in der tropischer Zone des Südost-Armes. Erbeutung von *Aramidopsis plateni* in einem prächtigen Pärchen bei Wawo am 18. Januar, nur 4 Wochen vor dem längst festgesetzten Termin der endgültigen Heimfahrt.

Ornithologische Ergebnisse. Die Zahl der Vogelbälge, die Herr HEINRICH aus Celebes mitbrachte, übersteigt 5000; fast alle Brutvögel der Insel, nämlich 195 Arten von 220, sind darunter vertreten. Neu: 2 Gattungen (*Heinrichia*, *Geomalia*); 4 Arten (*Heinrichia calligyna*, *Geomalia heinrichi*, *Cyornis sanfordi*, *Eurostopodus diabolicus*) und 45 neue Rassen, davon 5 zu Arten gehörig, die für die Fauna von Celebes neu waren. Genaueste Erforschung der ornithologischen Verhältnisse im Gebirge des südlichen Central-Celebes und der Südost-Halbinsel, deren Bergwaldzonen bis dahin unserer Kenntnis verschlossen geblieben waren. Wesentliche Erweiterung unseres Wissens von der Zusammensetzung und oekologischen Gliederung der Vogelwelt, die den Südarms und Nordarm bewohnt. Wertvolles Alkoholmaterial für anatomische Untersuchungen. Weiter vor allem: Schaffung einer gediegenen Grundlage für eine Biologie der Vögel von Celebes, wie im systematischen Teil dieser Abhandlung ersichtlich werden wird.

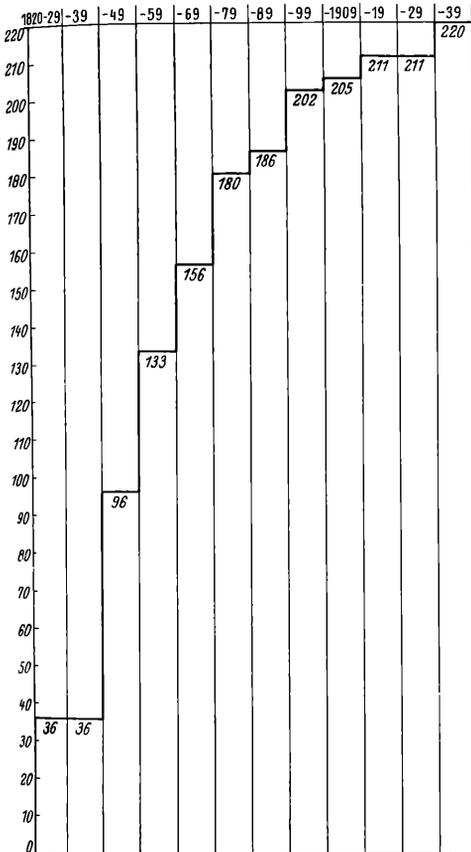
Den Schlußstein zur avifaunistischen Erforschung von Celebes hat auch diese langwierige Expedition noch nicht setzen können; man wird auf weitere Ueberraschungen noch so lange vorbereitet bleiben, bis auch das Gebirge des Ostarms von einem Ornithologen besucht worden ist, der seine Aufgabe mit der gleichen verbissenen Zähigkeit, dem gleichen jägerischen Spürsinn und der gleichen ornithologischen Schulung verfolgt wie GERD HEINRICH! Ihm und seinen beiden unverdrossenen Helferinnen sei an dieser Stelle mein Dank für ihre hervorragende Leistung wiederholt.

Drei Diagramme zur Erforschungsgeschichte.

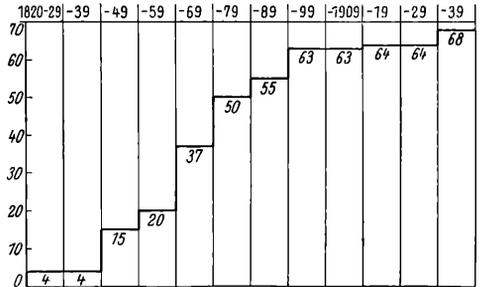
Das Ergebnis der Expeditionen von 1820—1939, nach Dekaden angeordnet. Perioden: 1820—29: REINWARDT, S. MÜLLER, QUOY & GAIMARD; 1840—49 FORSTEN; 1850—59 WALLACE; 1860—69 v. ROSENBERG u. a.; 1870—79 A. B. MEYER u. a.; 1880—89 PLATEN u. a.; 1890—99 P. & F. SARASIN, EVERETT u. a.; 1900—09 P. & F. SARASIN u. a.; 1910—19 RAVEN; 1930—39 HEINRICH.



Diagr. 1. Die Anzahl der für Celebes nachgewiesenen Vogelformen (Spezies und Subspezies) (ohne Berücksichtigung der Durchzügler, Wintergäste und eingeführten Arten).



Diagr. 2. Die Anzahl der von Celebes nachgewiesenen Vogelarten (ohne Berücksichtigung der Durchzügler, Wintergäste und eingeführten Arten).



Diagr. 3. Die Anzahl der für Celebes nachgewiesenen Wintergäste, Durchzügler (und Irrgäste).

Teil II. Zoogeographie.

A. Zur Zoogeographie von Celebes.

Problemstellung.

Mehr als jede andere Insel des Malayischen Archipels, ja vielleicht sogar mehr als jedes andere Gebiet der Erde hat Celebes zu zoogeographischen Untersuchungen und Spekulationen gereizt. Die Marksteine der Entwicklung unserer Anschauungen werden bezeichnet durch die Arbeiten von SALOMON MÜLLER (1846), A. R. WALLACE (1876), P. & F. SARASIN (1901), von Zoologen also, die selbst ihr Teil zur faunistischen Erforschung der Insel beigetragen haben. Zu ihnen tritt noch eine große Zahl von *di minorum gentium*, und es erscheint seit bald 100 Jahren kaum eine allgemeine Darstellung der Zoogeographie, in der nicht die Analyse der Tierwelt von Celebes einen besonders breiten Raum einnimmt. Dabei werden gewöhnlich die Beispiele aus der Vogelwelt in den Vordergrund gestellt, weil die Vögel von jeher vollständiger bekannt waren als andere Tiergruppen.

Alle Untersucher sind sich darüber einig, daß Celebes ein Mischgebiet, oder besser ein Zwischengebiet zwischen einer uralten westlichen und einer uralten östlichen Faunenprovinz darstellt, die man gegenwärtig meist als indo-malayisches und australisch-papuanisches Gebiet bezeichnet. Die Analyse seiner Tierwelt hat stets aufs neue ergeben, daß sich diese nicht streng in Elemente westlicher bzw. östlicher Herkunft gliedern läßt, sondern daß ein beträchtlicher ungelöster Rest verbleibt, als Zeugnis von dem hohen Alter der Insel, das als eigenes Entwicklungszentrum gelten darf.

Celebes ist nach der herrschende Anschauung, die vor allem auf die Untersuchungen der Vetteren SARASIN (1901) zurückgeht, in geologischer Vorzeit mit den Nachbarinseln im Norden, Osten und Süden, also mit den Philippinen, Molukken und dem Sundabogen, vorübergehend verbunden gewesen, und zwar wahrscheinlich nicht nur einmal. Niemals dagegen habe, so wird angenommen, ein unmittelbarer Faunenaustausch mit Borneo stattfinden können, weil der breite Graben der Makassarstraße schon in vortertiärer Zeit eingebrochen ist. Diese Vorstellungen von der Geschichte der Insel Celebes gründen sich auf ein reiches Beweismaterial der Zoogeographie. Sie bedürfen aber noch immer des weiteren Ausbaues, und ich hoffe in den nachstehenden Kapiteln zeigen zu können, daß sich die Mühe gelohnt hat, die bisherigen Ansichten genaustens nachzuprüfen.

Ausgerüstet mit einer Erkenntnis der Vogelwelt von Celebes, die, dank den Forschungen von RAVEN und HEINRICH im Centrum und Südostarm, vollständiger ist als die unserer Vorgänger, wollen wir unsere zoogeographischen Schlußfolgerungen hier ausschließlich auf diese Tiergruppe aufbauen und es den berufenen Spezialisten überlassen, ihre Anwendbarkeit auch auf andere Tiergruppen zu untersuchen.

Bei einem Flächenraum von rund 180 000 km² beherbergt Celebes etwa 220 Arten von Brutvögeln. Das ist wenig. Java (125 000 km²) hat 337, das nur $\frac{1}{3}$ so große Ceylon (65000 km²) 251 Brutvögel. Es ist in diesem Falle nicht die Armut an Biotopen, die zur Erklärung der geringen Artenzahl dienen könnte; sie hat vielmehr historische Gründe: so lange Celebes besteht, ist es von großen Festlandmassen weit entfernt und nur vorübergehend durch Brücken mit anderen Inseln verbunden gewesen, und sein eigener Raum ist schwerlich jemals größer gewesen als heutigentages.

Endemische Arten und Gattungen.

Die Anzahl der für Celebes endemischen Spezies ist sehr groß, nicht nur absolut, sondern auch relativ zur Gesamtzahl der Brutvögel. Wenn wir, wie es wohl aus zoogeographischen Gründen durchaus statt-haft erscheint, als „endemisch“ auch solche Arten bezeichnen, die, außer auf Celebes selbst, auf seinen Inseltrabanten: Peling und Sula-Inseln im Osten; Buton und Muna im Südosten; Saleyer im Süden, Sangi- und Talaut-Inseln im Norden vorkommen, dann erhalten wir mindestens 84 endemische Spezies unter 220 Brutarten = 30,8%, und unter diesen 84 Spezies dürfen 16 Spezies als Vertreter von ebensoviel endemischen Gattungen gelten.

Zum Vergleich diene, daß Java unter 337 Brutvogelarten nur 16 endemische Arten hat, = 4,8%, und nur eine einzige endemische Gattung (*Psaltria*). Nicht besser ist es mit dem Bestand an endemischen Arten auf Sumatra + Borneo bestellt.

Verzeichnis der endemischen Arten.

Wir lassen hier ein Verzeichnis der für Celebes endemischen Vogelarten folgen, in systematischer Reihenfolge. Um Wiederholungen möglichst zu vermeiden, haben wir, einem späteren Abschnitt vorgehend, dieses Verzeichnis gleichzeitig für die faunengeschichtliche Analyse vorbereitet und jeweils einen doppelten Zusatz gemacht. Dabei bedeutet

vor dem Semikolon: Einwanderungsweg, und zwar: ? zweifelhaft, — *S* Beziehung nach Süden — *O* Beziehung nach Osten (Molukken) — *N* Beziehung nach Norden (Philippinen).

hinter dem Semikolon: ob indo-malayisch oder australisch-papuanisch und zwar: ? zweifelhaft — *Im* indomalayisch — *Ap* australisch-papuanisch.

Gesperrt sind die endemischen Gattungen.

Nesocorax typicus (?; ?) — *Streptocitta albicollis* (?; ?) — *Basilornis celebensis* (?; ?) — *Enodes erythrophrys* (?; ?) — *Scissirostrum dubium* (?; ?) — *Dicrurus montanus* (?; ?) — *Myza celebensis* (O; Ap) — *Myza sarasinorum* (O; Ap) — *Dicaeum nehrkorni* (?; Im ?) — *Dicaeum aureolimbatum* (?; ?) — *Zosterops atrifrons* (?; ?) — *Zosterops anomala* (?; ?) — *Zosterops consobrinorum* (?; ?) — *Pseudozosterops squamiceps* (?; ?) — *Pachycephala sulfuriventer* (?; Ap) — *Coracornis raveni* (?; ?) — *Hylocitrea bonensis* (?; ?) — *Rhinomyias colonus* (N; Im) — *Dendrobiastes bonthaina* (?; Im) — *Dendrobiastes rufigula* (?; Im) — *Cyornis sanfordi* (?; Im) — *Cyornis hoëvelli* (?; Im) — *Rhipidura teijsmanni* (O; Ap) — *Hypothymis puella* (?; Im) — *Geokichla erythronota* (S?; ?) — *Cataponera turdoides* (?; ?) — *Malaccocincla celebensis* (?; Im) — *Heinrichia calligyna* (N?; Im) — *Geomalia heinrichi* (?; ?) — *Malia grata* (?; ?) — *Coracina bicolor* (?; ?) — *Coracina leucopygia* (?; Ap) — *Coracina temminckii* (?; ?) — *Edoisoma morio* (?; Ap) — *Edolisoma abbotti* (?; ?) — *Lalage leucopygialis* (?; ?) — *Artamus monachus* (?; Ap) — *Lichtensteinipicus fulvus* (N; Im) — *Dryobates temminckii* (N; Im) — *Penelopides exaratus* (N; Im) — *Rhyticeros cassidix* (N; Im) — *Meropogon forsteni* (?; Im) — *Ceyx fallax* (N; ?) — *Ramphalcyon melanorhyncha* (N ?; Im) — *Halcyon monachus* (?; ?) — *Halcyon princeps* (N; ?) — *Cittura cyanotis* (?; ?) — *Coracias temminckii* (?; Im) — *Eurostopodus diabolicus* (?; Ap ?) — *Ninox perversa* (?; Ap ?) — *Ninox punctulata* (?; Ap ?) — *Tyto rosenbergi* (?; ?) — *Tyto inexpectata* (?; ?) — *Trichoglossus flavoviridis* (?; Ap) — *Trichoglossus ornatus* (O ?; Ap) — *Tanygnathus mülleri* (N; ?) — *Prioniturus platurus* (N; ?) — *Prioniturus flavicans* (N; ?) — *Loriculus stigmatus* (N; Im) — *Loriculus exilis* (?; ?) — *Hierococcyx crassirostris* (N; Im) — *Eudynamis melanorhyncha* (?; ?) — *Phoenicophaus calorhynchus* (?; Im) — *Centropus celebensis* (N; Im) — *Spizaetus lanceolatus* (N; Im) — *Spilornis rufpectus* (N; Im) — *Accipiter griseiceps* (N; Im) — *Accipiter trinotatus* (?; ?) — *Accipiter rhodogaster* (?; ?) — *Accipiter nanus* (?; ?) — *Scolopax celebensis* (?; Im) — *Aramidopsis plateni* (?; ?) — *Gymnocrex rosenbergi* (O; Ap) — *Amaurornis isabellina* (N; Im) — *Turacoena manadensis* (?; ?) — *Gallicolumba tristigmata* (O; Ap) — *Ptilinopus*

subularis (N; ?) — *Ptilinopus fischeri* (N; ?) — *Ducula paulina* (N; Im.) — *Ducula radiata* — (N; ?) — *Ducula luctuosa* (O; Ap) — *Ducula forsteni* (N; ?) — *Cryptophaps poecilorrhoea* (?; ?) — *Macrocephalon maleo* (?; Ap).

Wir fassen das Ergebnis nachstehend tabellarisch zusammen.

Einwanderungsweg der endemischen Arten.

Ungewiß	52 Arten	= 61.9 %
Beziehungen nach Norden (Philippinen)	22	= 26.2 %
Unsichere Beziehungen dorthin	2	= 2.4 %
Beziehungen nach Süden (Sundabogen)	0	= 0.0 %
Unsichere Beziehungen dorthin	1	= 1.2 %
Beziehungen nach Osten (Molukken)	6	= 7.1 %
Unsichere Beziehungen dorthin	1 „	= 1.2 %
	<hr/>	
	84 Arten	= 100.0 %

Faunenzugehörigkeit der endemischen Arten.

Ungewiß (celebesisch)	42 Arten	= 50.0 %
Indomalayisch	25	= 28.6 %
Unsicher indomalayisch	1	= 1.2 %
Australisch-papuanisch	13	= 15.5 %
Unsicher austr.-papuanisch	3 „	= 3.6 %
	<hr/>	
	84 Arten	= 99.9 %

In einigen Fällen ist die regionale Beziehung klar, die Faunenzugehörigkeit aber dennoch zweifelhaft. Dies sind fast ausschließlich Arten, die außer auf Celebes nur noch auf den Philippinen vorkommen, und von denen man mit ebenso gutem Recht vermuten kann, sie hätten sich von Celebes aus nach den Philippinen verbreitet, statt die umgekehrte Annahme zu machen.

Zwei Fragezeichen bedeuten zumeist das Vorliegen einer jener vielen Arten, die man am zweckmäßigsten als „celebesisch“ klassifiziert und die von den ältesten, z. T. wohl miocaenen Einwanderern abkömftig sind.

Einwanderungswege der Vögel von Celebes.

Der zoogeographischen Analyse sind 116 unter den 220 Brutvögeln von Celebes zugänglich. Sie ergibt folgendes.

Beziehungen zu den Philippinen.

Die nach den Philippinen weisenden faunistischen Beziehungen übertreffen an Zahl alle anderen weitaus. Mindestens 63 Arten (= 54.3 %

von 116 analysierbaren Arten) sind mit großer Wahrscheinlichkeit von den Philippinen her nach Celebes gelangt. Auf dem gleichen Wege hat eine Anzahl von Celebesvögeln die Einwanderung nach den Philippinen vollzogen, nämlich mindestens 18.

Von den Philippinen nach Celebes.

Aplonis panayensis; *Lonchura atricapilla*; *Erythrura hyperythra*; *Aethopyga siparaja*; *Zosterops montana*; *Eumyias panayensis*; *Muscicapula melanoleuca*; *Dendrobiastes hyperythra*; *Culicicapa helianthea*; *Cyornis rufigastrea*?; *Phylloscopus*; *Saxicola torquata*; *Heinrichia*; *Androphilus*?; *Cisticola exilis*; *Acrocephalus arundinaceus*; [*Criniger*]¹⁾; *Pitta sordida* (entgegengesetzt?); *Lichtensteinipicus*; *Dryobates*; *Chaetura*; *Rhyticeros*; *Penelopides*; *Merops philippinus*; *Ceyx*; *Halcyon (princeps)*²⁾ (entgegengesetzt?); *Halcyon coromanda*; *Caprimulgus macrurus*; *Eurostopodus macrotis*; *Otus scops*; *Tyto longimembris*; *Priorniturus*; *Loriculus (stigmatus)*; *Tanygnathus (sumatranus)*; *Surniculus lugubris*; *Hierococcyx*; *Centropus (celebensis)*; *Centropus bengalensis*; *Eudynamis* (?); *Falco severus*; *Aviceda jerdoni*; *Pernis celebensis*; *Spizaetus*; *Hieraaetus kieneri*; *Spilornis*; *Elanus caeruleus*; *Accipiter (griseiceps)*; *Egretta garzetta*; *Anhinga rufa*; *Nycticorax nycticorax*; *Ixobrychus cinnamomeus*; *Rallina fasciata*; *Rallina euryzonoides*; *Amaurornis (isabellina)*; *Hypotaenidia striata*; *Porzana fusca*; *Porphyrio poliocephalus*; *Turnix sylvatica*; *Ducula bicolor*; *Excalfactoria chinensis*.

Von Celebes nach den Philippinen.

Pachycephala (sulfuriventer); *Edolisoma*; *Megalurus timoriensis*; *Pitta erythrogaster*; *Nycticorax caledonicus*; *Dendrocygna arcuata*; *Dendrocygna guttata*; *Hypotaenidia torquata*; *Hypotaenidia philippensis*; *Irediparra gallinacea*; [*Cacatua (haematuropygia)*]²⁾; *Trichoglossus (flavoviridis)*; *Gallicolumba*; *Ptilinopus melanocephalus*; *Ducula (forsteni)* (entgegengesetzt?); *Ptilinopus (fischeri)*; *Megapodius cumingi*.

Bei vielen dieser Arten, besonders aber bei den durch Sperrdruck hervorgehobenen, ist die Abweichung der Celebes-Form von der entsprechenden Form der Philippinen sehr beträchtlich.

1) In eckige Klammern gesetzt sind die Arten, die nicht mehr zur Fauna des vermuteten Durchgangslandes gehören.

2) Hier und später möge die runde Einklammerung des Speziesnamens darauf hinweisen, daß die Celebes-Art mit der jetzt am anderen Endpunkt der „Brücke“ lebenden Art nicht mehr identisch, die Verwandtschaft beider aber noch kenntlich ist.

Beziehungen zu den Molukken.

Die räumliche Nähe der Molukken hat zur Bereicherung der Celebes-Fauna um mindestens 24 Arten (= 20,7% von 116 analysierbaren Arten) und zur Bereicherung der Molukkenfauna von Celebes her um mindestens 39 Arten geführt.

Von den Molukken nach Celebes.

Aplonis sulaensis; *Lonchura molucca* (?); *Erythrura trichroa*; *Myzomela (chloroptera)*; [*Myza (celebensis)* + *Myza (sarasinorum)*]; *Pachycephala (sulfuriventer)*; *Rhipidura (teijsmanni)*; *Pitta (erythrogaster)*; *Collocalia esculenta*; *Collocalia spodiopygia*; *Scythrops novaehollandiae*; [*Trichoglossus (flavoviridis)* (?)]; *Trichoglossus (ornatus)* (?); *Notophox picata*; *Nycticorax caledonicus*; *Dendrocygna arcuata*; *Dendrocygna guttata*; *Gymnocrex (rosenbergi)*; [*Gallicolumba* (?)]; [*Chalcophaps stephani* (?)]; *Ptilinopus superbis*; *Ducula (luctuosa)*; *Megapodius*; [*Macrocephalon* (?)].

Von Celebes nach den Molukken.

Basilornis (Sula, Seran); *Cinnyris jugularis* (Molukken, Neuguinea etc.); *Cinnyris sericea* (Molukken, Neuguinea etc.); *Zosterops montana* (Molukken); *Zosterops (atrifrons)* (Buru, Ambon, Seran); *Muscicapula melanoleuca* (Seran, Batjan); *Dendrobiastes hyperythra* (Buru, Seran, Batjan); *Eumyias panayensis* (Obi, Seran); *Phyllergates cucullatus* (Buru, Seran, Batjan); *Phylloscopus* (Molukken, Neuguinea); *Cisticola exilis* (Buru); *Acrocephalus arundinaceus* (Buru); *Megalurus timoriensis* (Ambon); *Androphilus castaneus* (Buru, Seran); *Geokichla* (Buru, Seran); *Rhyticeros* (Seran, Nord-Molukken, Neuguinea, Bismarck-Archipel, Salomonen); *Criniger* (Molukken); *Ceyx* (Sula, Molukken); *Alcedo atthis* (Sula, Molukken); *Otus scops* (Sula, Molukken); *Prioniturus* (Buru); *Loriculus stigmatus* (Sula, Batjan, Halmahera); *Surniculus lugubris* (Batjan); *Centropus bengalensis* (Molukken); *Falco moluccensis* (Molukken); *Falco severus* (Molukken, Papuasien); *Ictinaëtus malayensis* (Molukken); *Scolopax (celebensis)* (Obi); *Anhinga rufa* (Buru); *Rallina fasciata* (Buru, Ambon, Seran); *Hypotaenidia torquata* (Sula, Salawatti); *Amaurornis phoenicura* (Sula, Buru); *Amaurornis (isabellina)* (Molukken, Neuguinea etc.); *Gallinula tenebrosa* (Buru, Ambon, Seran); *Chalcophaps indica* (Molukken, Inseln der Geelvink-Bai); *Treeron (pompadora)* (Buru); *Ptilinopus melanocephalus* (Sula, Seran); *Ducula bicolor* (Molukken bis Waigen); *Excalfactoria chinensis* (Seran, Buru, Ternate, Halmahera).

Beziehungen zu den Kleinen Sunda-Inseln.

Von der Avifauna der Kleinen Sundainseln lassen sich 18 Celebes-Arten (= 15,5% von 116 analysierbaren Arten) herleiten; umgekehrt hat Celebes zur Bereicherung der Kleinsunda-Fauna durch Abgabe von etwa 12 Arten beigetragen.

Von Flores nach Celebes:

Aplonis minor (Westgrenze in Java); *Lonchura pallida*; *Anthus novae-seelandiae albidus*; *Zosterops chloris (intermedia)*; *Megalurus timoriensis*; *Eurystomus orientalis connectens*; *Lalage nigra sueurii* (Westgrenze in Ost-Java); *Cacatua sulphurea*; *Milvus migrans affinis*; *Circus assimilis*; *Anas gibberifrons* (Westgrenze in Java); *Gallinula tenebrosa*; *Amaurornis phoenicura (leucomelaena)* [oder umgekehrt]; *Gallinula chloropus*; *Irediparra gallinacea*; *Ducula rosacea*; *Macropygia magna*; *Treron pompadora*.

Von Celebes nach Flores:

Die entgegengesetzte Ausbreitungsrichtung läßt sich einwandfrei belegen durch *Ptilinopus melanocephalus*. Dies ist eine „celebesische“ Art, die von Celebes aus nach 3 Richtungen sich ausbreitete: 1. nach den Philippinen, 2. nach den Sula-Inseln und Seran, 3. nach Flores und von da ostwärts bis Alor, westwärts bis Java (vgl. Abb. 1).

Ein zweites gutes Beispiel liefert die Zwergohreule, *Otus scops*. Von Ost-China aus ist sie über Formosa (Insel Botel Tobago) nach den Philippinen gewandert, weiter nach Celebes, hat hier einen Zweig nach den Molukken abgeschickt und ist dann südwärts nach Flores vorgedrungen, von wo sie sich ostwärts bis Wetar, westwärts bis Lombok ausgebreitet hat (STRESEMANN, Mitt. Zool. Mus. Berlin 12, 1925, p. 195). (Vgl. Abb. 2).

Der Gleitaar, *Elanus caeruleus*, tritt im indoaustralischen Gebiet in zwei deutlich verschiedenen Rassen auf. Die eine, *E. c. caeruleus*, ist über Afrika und Indien bis Burmah verbreitet; die andere, *E. c. hypoleucos*, hat folgendes Wohngebiet: Philippinen, Celebes, Kalao, Sumba, Lombok, Java, Sumatra, Süd-Borneo. Bei dieser Art vermute ich die Ausbreitung von den Philippinen aus nach Süden über Celebes—Flores, von dort ostwärts bis Sumba, westwärts bis Sumatra.

Wahrscheinlich hat auch *Saxicola caprata* diesen Weg genommen. Sie wäre dann vom asiatischen Festland her folgendermaßen vorgedrungen: Philippinen—Celebes—Flores, von da westwärts bis Java, ostwärts bis Timor und Babar (siehe Abb. 3).

Nicht zweifelhaft ist mit mir, daß sich *Cisticola exilis* (Abb. 4), *Turnix sylvatica* und *Excalfactoria chinensis* in dieser Weise ausgebreitet haben, nämlich: Südchina — Philippinen — Celebes — Flores, von da westwärts

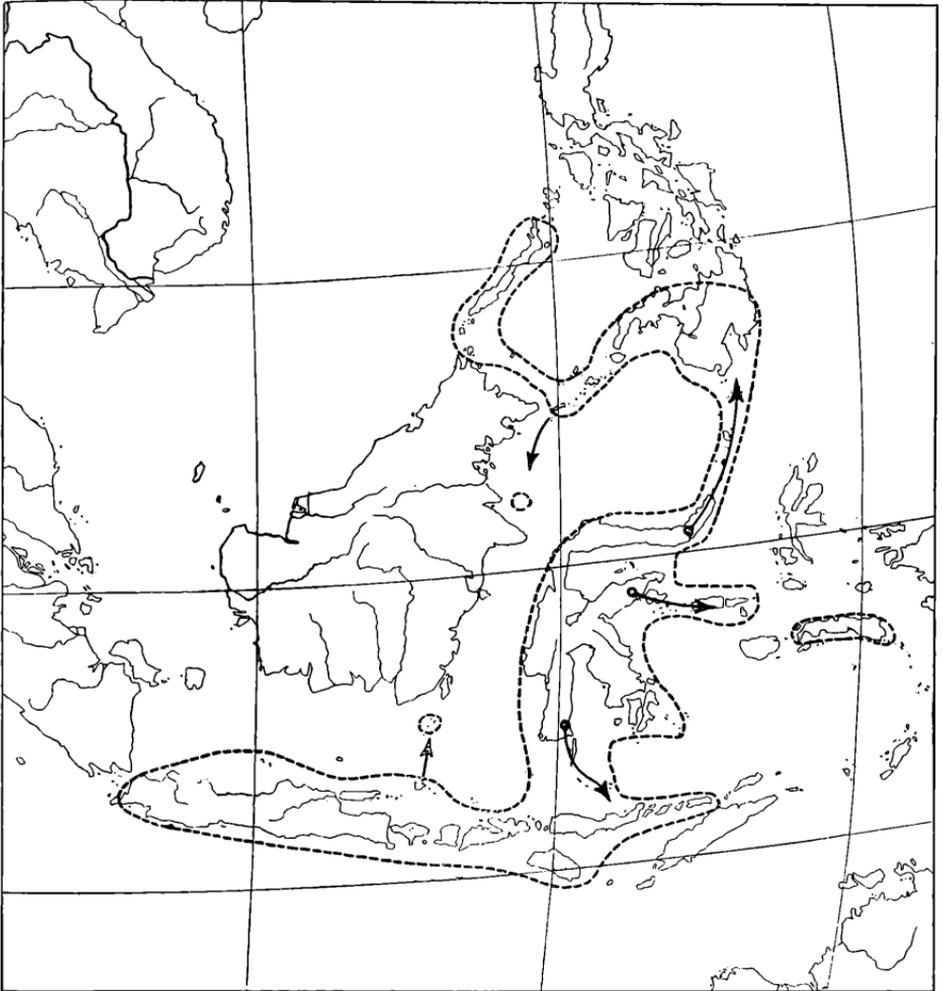


Abb. 1. --- Verbreitungsgebiet von *Ptilinopus melanocephalus*. Diese Fruchttaube hat ihre Artmerkmale anscheinend auf Celebes erworben und sich im Pleistocaen von Celebes aus in Richtung der Pfeile ausgebreitet.

bis Ost-Java, ostwärts über Timor nach Nord-Australien, weiter über Südost-Neuguinea zum Bismarck-Archipel.

[Die beiden folgenden Beispiele liegen weniger klar, doch halte ich es für wahrscheinlicher, daß die betreffenden Arten von Celebes

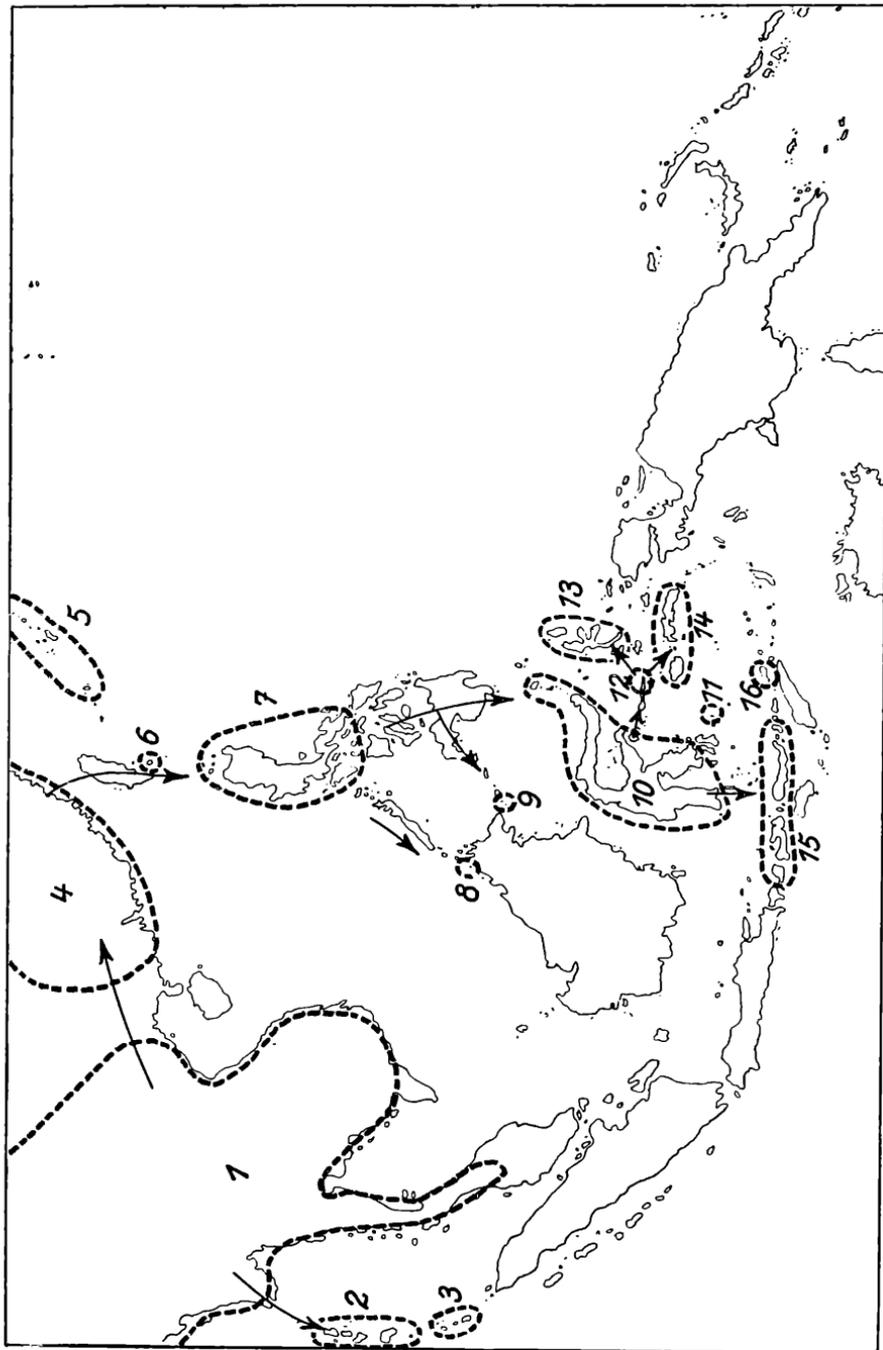


Abb. 2. Verbreitung von *Otus scops*. Erläuterung auf Seite 321.

nach Flores vorgedrungen sind, als daß sie den umgekehrten Weg einschlugen. Es sind:

Der Turmfalk *Falco moluccensis*. Celebes (Rasse *orientalis*). Von dort nach den Molukken (Rasse *moluccensis*). Von Celebes außerdem nach Flores, von da westwärts bis Java, ostwärts über Timor hinaus bis Timorlaut und Babar (Rasse *orientalis*). Keine Turmfalken zwischen Java und Burma!

Der Graskuckuck *Centropus bengalensis*. Auf den Philippinen die Groß-Sunda-Rasse *javanensis*. Von dort nach Celebes (Rasse *sarasinorum*). Von Celebes nach den Molukken (Rasse *medius*). Von Celebes außerdem nach Flores, von dort westwärts bis Lombok (in Bali bereits die kleinere Rasse *javanensis*), ostwärts bis Timor und Moa (Rasse *sarasinorum*).]

Sowohl *Saxicola caprata* wie *Cisticola exilis*, *Excalfactoria chinensis* und *Turnix sylvatica* sind Bewohner der dürren Grassteppe (mit etwas xerophilem Baumwuchs). Ganz den gleichen Weg dürfte weiterhin der ökologisch den Graslandvögeln sehr nahe stehende Drosselrohrsänger, *Acrocephalus arundinaceus*, eingeschlagen haben: Philippinen — Celebes — Kleine Sundaineln, von da westwärts bis Java, ostwärts bis Australien und weiter über Ost-Neuguinea zum Bismarckarchipel und den Salomons-Inseln. Vgl. Abb. 5.

Es scheint im späteren Pleistocaen nur einen Weg gegeben zu haben, der die Verbindung zwischen den Trockengebieten Asiens und denen Australiens und Ost-Neuguinea herstellte. Dieser zog von Süd-China über Formosa und die Philippinen, weiter durch Celebes nach Flores. Einmal dort und in Timor angelangt, konnten sich die Graslandarten über die ariden Flächen des „Sahul-Landes“, also des jetzigen breiten (im Pleistocaen aufgetauchten) Kontinentalsockels, welcher Neuguinea und die Aru-Inseln mit Nord-Australien verband, ungehindert weiter nach Osten ausbreiten. Ich stelle mir vor, daß auf diesem Wege

Abb. 2. --- Verbreitungsgebiet der Zwergohreule, *Otus scops*, im Malayischen Archipel und dem angrenzenden Raum, mit den Rassen: 1. *sumia* + *malayensis* — 2. *balli* — 3. *nicobaricus* — 4. *japonicus* — 5. *elegans* — 6. *botolensis* — 7. *calayensis* + *longicornis* + *mindorensis* + *romblonis* + *cuyensis* — 8. *mantananensis* — 9. *sibutuensis* (= *steerci*) — 10. *manadensis* + *siaoensis* — 11. *kalidupae* — 12. *sulaensis* — 13. *leucospilus* — 14. *magicus* — 15. *albiventris* — 16. *tempestatii*. Ausbreitung vermutlich in Richtung der Pfeile. Weiteres im Text Seite 318.

Nachträglich hat mich Herr Dr. JUNGE im Leidener Museum darauf aufmerksam gemacht, daß die Gruppe *Otus scops* auch auf der Inselkette westlich von Sumatra vertreten ist, und zwar durch die Rassen *umbra* auf Simalur und *enganensis* auf Enggano; vgl. Treubia 16, p. 344 (1938). Diese Zusätze konnten auf der Karte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

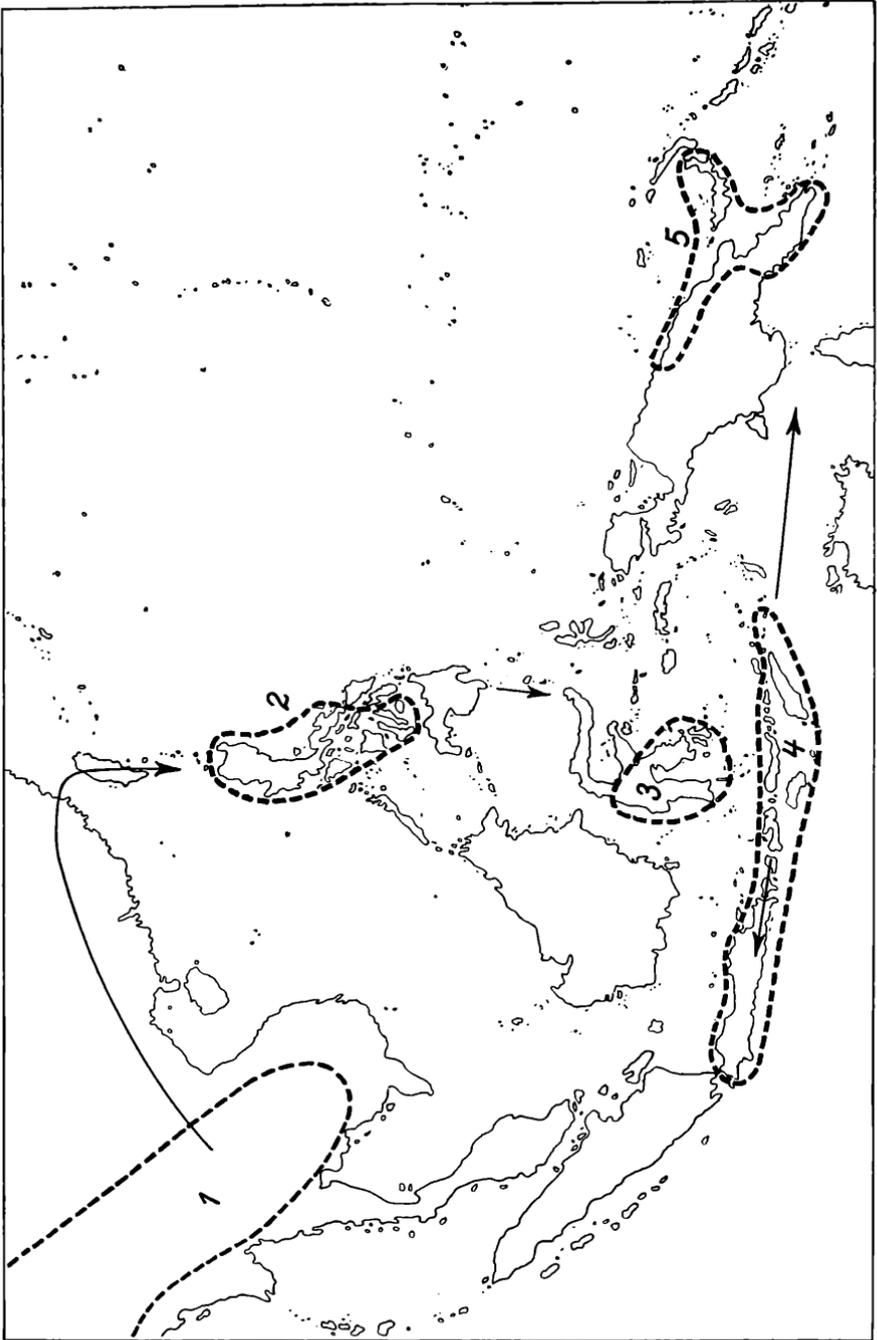


Abb. 3. --- Verbreitungsgebiet des Graslandvogels *Saxicola torquata* mit den Rassen: 1. *bicolor* — 2. *caprata* — 3. *albonotata* — 4. *pyrrhonota + frankii* — 5. *aethiops*.

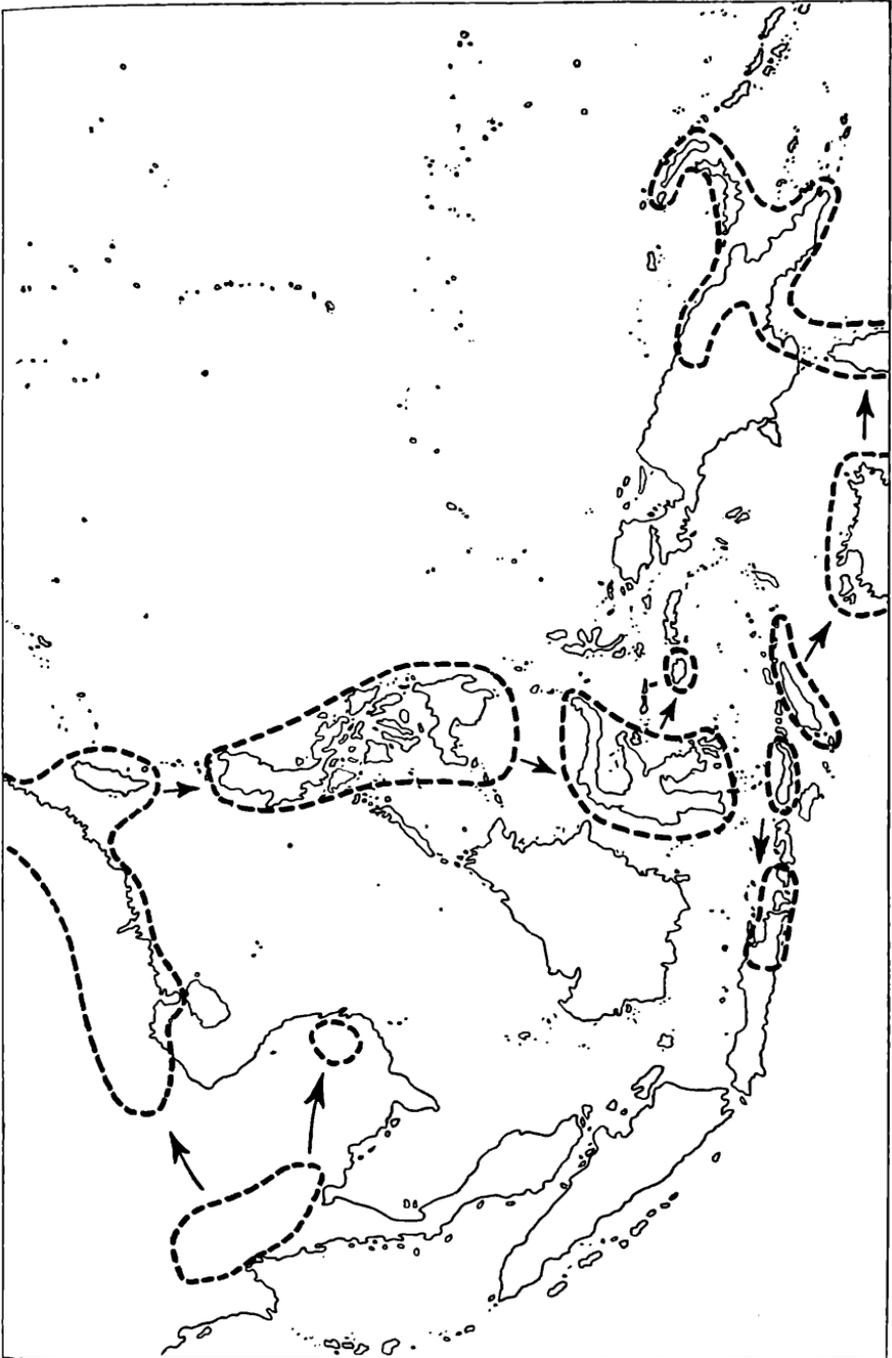


Abb. 4. --- Verbreitungsgebiet des Graslandvogels *Cisticola exilis*. Ausbreitung vermutlich in Richtung der Pfeile.

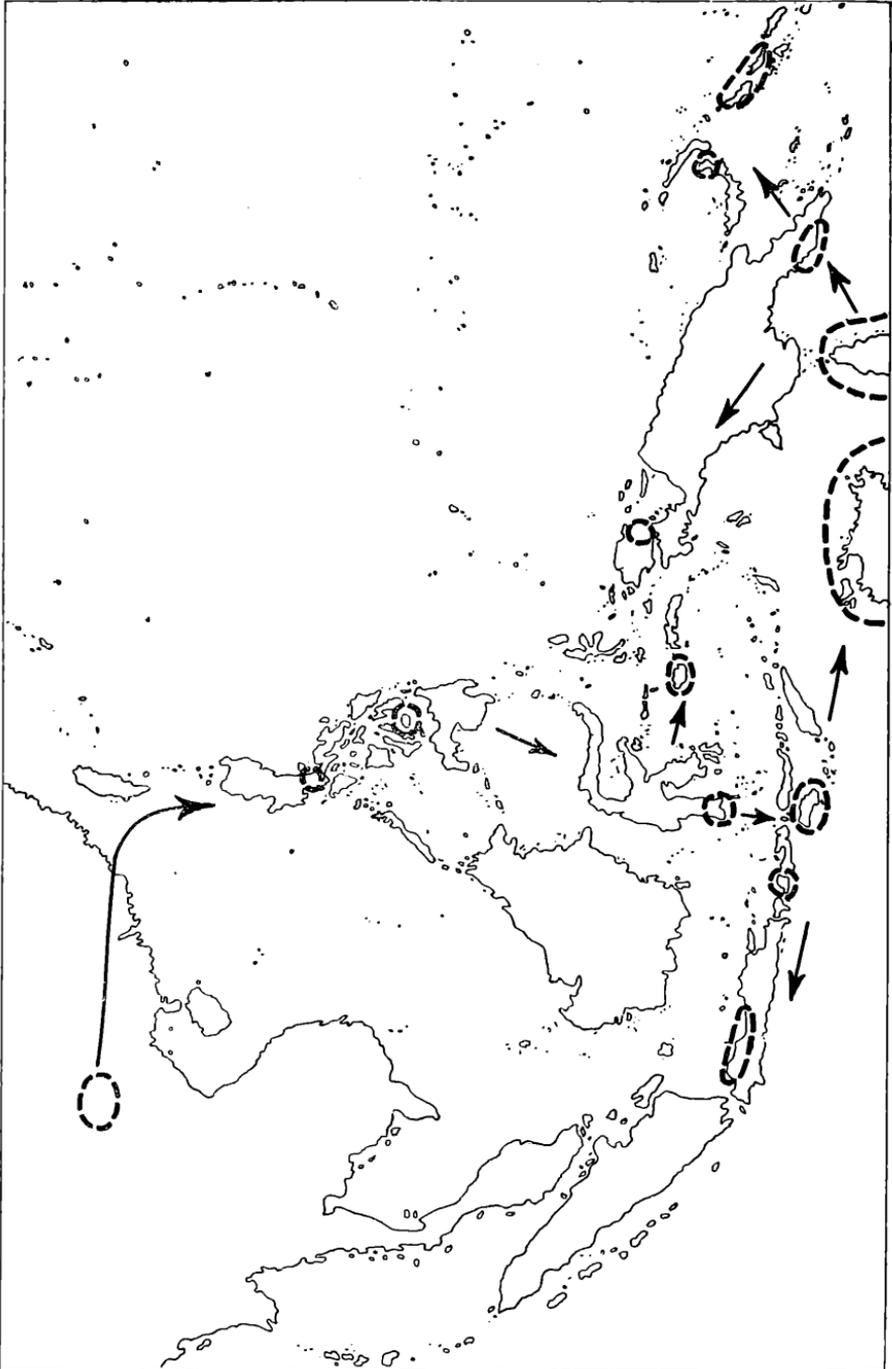


Abb. 5. --- Verbreitungsgebiet der stumpfflügeligen Gruppe des Drosselrohrsängers *Acrocephalus arundinaceus*.

auch *Saxicola caprata*, *Lanius schach* (dieser nur im zweiten Abschnitt; Verbreitungskarte: J. f. Orn. 1939, p. 36), *Merops philippinus* und *Tyto longimembris* nach Ost-Neuguinea und dem Bismarck-Archipel gelangt sind, und umgekehrt *Circus assimilis* von Nord-Australien nach Celebes. Eine direkte Verbindung von den Philippinen nach Ost-Neuguinea war für Graslandvögel im Pleistocaen schwerlich je benutzbar, wenn sie überhaupt bestanden haben sollte (vgl. dazu p. 348), denn das Gebiet der Nordmolukken und des westlichen Neuguinea mit seinem dichten Regenwald muß sich als unüberwindliche Schranke ausgewirkt haben. Ein noch breiterer Waldriegel verschloß nach Eintritt des heutigen Klimazustandes (vgl. unten) das Sundaland (mit der Malayischen Halbinsel, Borneo, Sumatra) allen Graslandvögeln; „xerophile“ Arten konnten also vom jetzigen Festland aus nicht mehr anders als über die Philippinen nach Java gelangen, wenn sie nicht bereits zuvor (wie anscheinend *Lanius schach*) während einer Trockenperiode dorthin vorgedrungen waren, und manche davon fehlen noch heute im Raum zwischen Tenasserim und Java, trotz der in rezenter Zeit verbesserten Ansiedlungsmöglichkeiten (Abbrennen des Waldes usw.), z. B. *Cisticola exilis*, *Megalurus palustris*, *Acrocephalus arundinaceus*, *Saxicola caprata*, *Turnix sylvatica*, *Butastur liventer*, *Pericrocotus cinnamomeus*, *Ploceus manyar*, *Amandava amandava*, *Prinia inornata*, *Dicrurus macrocercus*, usw.

Wir fassen zusammen:

Von Celebes nach Flores.

Acrocephalus arundinaceus; *Cisticola exilis*; *Saxicola caprata*; *Merops philippinus*; *Tyto longimembris*; *Otus scops*; *Centropus bengalensis*; *Elanus caeruleus*; *Falco moluccensis*; *Ptilinopus melanocephalus*; *Turnix sylvatica*; *Excalfactoria chinensis*.

Beziehungen zu Borneo.

Der Faunenaustausch zwischen Borneo und Celebes ist dadurch sehr behindert worden, daß die Straße von Makassar, die schon in vortertiärer Zeit eingebrochen war, sich trotz zeitweiliger starker Verschmälerung (siehe p. 329) ständig zwischen beide Inseln geschoben hat. Fast alle Arten, welche diesen beiden Inseln gemeinsam sind, leben heute entweder auch auf den Philippinen oder auch auf den Kleinen Sundainseln und sind mit größerer Wahrscheinlichkeit auf einem dieser beiden Umwege nach Celebes gelangt.

In einer Anzahl von Fällen jedoch ist der Faunenaustausch teils sicher, teils wahrscheinlich über die Makassarstraße hinweg erfolgt. Es sind dies:

Von SO Borneo nach Celebes.

Gerygone sulphurea (?); *Cacomantis merulinus*; *Chalcites malayanus*; *Hemiprocne longipennis*; *Alcedo meninting*; *Butastur liventer* (?); *Ictinaetus malayensis*; *Ichthyophaga nana*; *Treron vernans purpurea* = 9 Arten oder 7,8 % von 116 analysierten Arten.

Von Celebes nach SO Borneo.

Phalacrocorax sulcirostris; *Irediparra gallinacea*; *Gallinula tenebrosa frontata* = 3 Arten.

Beziehungen zu Java.

Zwei Arten unter den Vögeln von Celebes haben ihre nächsten Verwandten auf Java, nicht aber auf Borneo. Es sind dies: *Acridotheres grandis cinereus* und *Corvus enca celebensis* = 1,7 % von 116 analysierten Arten.

Ueber den vermutlichen Einwanderungsweg vgl. unten, p. 332.

Umgekehrt hat sich der weißäugige Drongo, *Dicrurus hottentottus leucops*, von Celebes aus nach der Küste des pleistocaenen Sunda-Landes ausgebreitet, siehe unten p. 334.

Landbrücken und Leitlinien für Ein- und Auswanderung.

a) Allgemeines.

Die Periode der Zoogeographie ist wohl endgültig vorüber, während welcher die Anschauung herrschte, daß die Ausbreitung von Landvögeln in einem Archipel mit wenigen Ausnahmen nur über Landbrücken habe erfolgen können. Seitdem die Vettern SARASIN als Verfechter der alten Meinung ihre gehaltvolle Monographie (1901) veröffentlichten, sind Tatsachen bekannt geworden, die diese schon vordem erschütterte Theorie schlagend widerlegt haben. Ich denke dabei vor allem an die Neubesiedlung des Krakatau nach der großen, alles Leben vernichtenden Eruption von 1883, die von DAMMERMAN (1922, 1929) genauestens dargestellt worden ist. Die Vögel der Krakatau-Gruppe sind seitdem erneut studiert worden von CHASEN (1937). Bis 1937 hat man 27 Arten nicht wandernder Landvögel auf diesen Inseln angetroffen; mindestens 10 oder 11 davon sind dort zu Brutvögeln geworden (*Chalcophaps indica*, *Amaurornis phoenicura*, *Centropus bengalensis*, *Halcyon chloris*, ? *Caprimulgus affinis*, *Cinnyris jugularis*, *Pycnonotus goiavier*, *Cyornis rufigastra*, *Oriolus chinensis*, *Aplonis panayensis*). Die Inselgruppe ist teils von Sumatra, teils von Java her neu besiedelt

worden; da 19 aus der Gesamtzahl von 27 Arten auf Sumatra und Java in der gleichen Rasse vorkommen, müssen diese für die Analyse ausscheiden. Von den verbleibenden 8 Arten sind 4 von Java, und 3 von Sumatra gekommen, 1 bleibt vorerst fraglich. Dabei hatten sie von Java her mindestens 41 km, von Sumatra her mindestens 15 km übers offene Meer zu fliegen. Seit 1922 haben sich neu angesiedelt *Macropygia phasianella emiliana* (Verlaten Island) und *Gerygone sulphurea* (Krakatau und Verlaten I). Besonders interessant ist, daß *Cyornis rufigastra rhizophorae*, bis 1922 nur von Seseby bekannt, jetzt über die ganze Gruppe verbreitet ist. „It is common on Krakatau; it breeds on Verlaten I., and it occurs on Lang Island. It seems reasonable to believe that fourteen years ago it was very rare and that its present status in the islands has only recently been attained.“

Lehrreich ist auch ein von MAYR (Amer. Mus. Novit. No. 488, 1931) bekannt gegebenes Beispiel. Die Rennell-Insel, südlich von den Salomons-Inseln gelegen, ist ein gehobenes Atoll und vom nächsten Land durch ein oceanisches Becken von 4000—5000 m Tiefe getrennt. Sie hat vermutlich niemals in Landverbindung mit den umliegenden Inseln gestanden, von denen San Christobal 150 km, die Santa Cruz Gruppe 600 km und der Louisiade-Archipel 640 km entfernt sind. Trotzdem brüten dort 19 Vogelarten. Von diesen weisen 48% auf eine Herkunft von den Salomons-Inseln, 30% dagegen scheinen von der Santa Cruz-Gruppe herzustammen. In einer anderen Arbeit hat MAYR (1933) die Ausbreitung der Vögel über Polynesien dargestellt und auseinandergesetzt, daß fast alle Inseln dieses Archipels ihre Landvögel übers Meer hinweg empfangen, z. T. über gewaltige Entfernungen. „Der wichtigste Faktor, der über den Artenreichtum einer Insel bestimmt, ist die Entfernung von der nächsten Festlandmasse oder reich besiedelten Inselgruppe. Die ganz isolierte Osterinsel besitzt überhaupt keinen Landvogel, die sehr isolierte Henderson-Insel (östlich der Tuamotus) hat nur 4 Arten, während das in der Nähe Australiens gelegene Neu-Kaledonien 65 Arten beherbergt.“ Als Verbreitungsmittel spielen nach MAYRS Ansicht kräftige Stürme in Polynesien eine wichtige Rolle. Indessen betont dieser Autor, daß die Fähigkeit, sich aktiv auszubreiten, bei verschiedenen Vogelarten verschieden stark entwickelt sei und „daß die Mehrzahl der Vogelarten ihre Flugfähigkeit weniger zur aktiven Ausbreitung benutzt als vielmehr dazu, sich in Stürmen, in denen Insekten verweht werden, in ihrem Verbreitungsgebiet zu halten.“

Jeder Versuch zu einer Geschichte der Avifauna von Celebes muß daher die Möglichkeit in Rechnung stellen, daß sich ein Teil der Ein-

wanderer und Durchwanderer „aktiv“, d. h. ohne durch eine durchgehende Landverbindung begünstigt zu werden, verbreitet hat, und er muß die Wahrscheinlichkeit dieses Ausbreitungsmodus gegen den anderen Modus in jedem Einzelfalle abzuwägen trachten. Denn darüber, daß beide Möglichkeiten bestanden haben, um nach Celebes zu gelangen und aus Celebes auszuwandern, ist kein Zweifel. Die Existenz früherer Landverbindungen wird, schlagender noch als alle ornithologischen Beispiele es je vermöchten, bewiesen durch die Säugetiere von Celebes, vorab die großen Arten, die zu den altertümlichen Gattungen *Cynopithecus*, *Anoa*, *Babirusa* gehören.

Wenn wir die heutige Verteilung von Wasser und Land zugrunde legen wollen, dann stellen wir fest, daß die Südspitze von Mindanao 400 km von der Nordspitze der Minahassa entfernt ist; Borneo von Nord-Celebes an der schmalsten Stelle der Makassar-Straße 100 km; Flores von Süd-Celebes 280 km. — Der Hiatus zwischen Mindanao und Nord-Celebes wird ausgefüllt durch eine Kette kleiner bis sehr kleiner, zu einer Vulkanreihe angeordneter Inseln, von denen nur Groß-Sangir einigermaßen ansehnlich ist. Der größte Abstand von Insel zu Insel beträgt auf dieser Strecke 160 km (Sarangani — Groß-Sangir). — Der Abstand Borneo — Celebes wird an seiner geringsten Stelle durch Inseln nicht gemindert. — Zwischen Süd-Celebes und Flores sind eingeschaltet die Insel Saleyer und die kleinen Inseln des Djampea-Archipels. Größter Abstand von Insel zu Insel hier: Saleyer—Kajoeadi etwa 60 km, Madoe—Flores etwa 100 km. — Zwischen Ost-Celebes und die Molukken sind mit ziemlich geringem Abstand eingeschaltet der Banggai-Archipel und die Sula-Inseln. Von Sula Besi bis Obi 100 km, bis Buru 50 km offenes Meer.

Geringste Entfernung von Insel zu Insel demnach

zwischen Mindanao und Celebes	160 km
Borneo und Celebes	100 km
Flores und Celebes	100 km
N. Molukken und Celebes	100 km
S. Molukken und Celebes	50 km

Diese Berechnungen können nur dazu dienen zu zeigen, daß zwischen Einwanderungshäufigkeit und jetzigem Abstand der Nachbarinseln gar kein Zusammenhang besteht. Wäre ein solcher vorhanden, dann müßte Mindanao die wenigstens Einwanderer gestellt haben; aber gerade das Gegenteil ist der Fall. Celebes hätte ebenso viel Aussicht gehabt, Einwanderer von Borneo wie von den Nordmolukken zu empfangen; aber auch mit dieser „Erwartung“ stehen die Tatsachen

in schroffstem Widerspruch. Es geht daraus klar hervor, daß die Besiedlung von Celebes unter geographischen Gegebenheiten erfolgt ist, die von den heutigen sehr stark abwichen. Wir wollen versuchen, diese zu rekonstruieren.

b) Geschichte der Makassar-Straße.

Die praetertiäre Makassar-Straße, welche Borneo von Celebes scheidet, hat ein Ueberwandern von Vögeln von einer Insel zur anderen fast vollkommen verhindert, wie wir oben (p. 325) erfahren haben. Sie hätte sich vielleicht auf die Dauer nicht als so großes Ausbreitungshindernis ausgewirkt, wäre sie nicht während des Tertiärs noch viel breiter gewesen. Den von UMBROVE (1932) zusammengestellten geologischen Unterlagen und der von diesem beigefügten Karte ist zu entnehmen, daß sich die Küsten von Borneo und Celebes bis zum Ende des Pliocaens auf höchstens 300 km genähert haben und zwar auf dem Breitengrad, wo heute der Abstand 100 km beträgt: T. Mangkalihat — T. Siraru; an allen anderen Stellen wichen sie noch viel weiter auseinander (Abb. 6). Auch während der pleistocaenen, durch die Eisbindung an den Kontinenten bedingten Niveausenkung der tropischen Meere um etwa 100 m blieb die Makassar-Straße bestehen, aber ihre Breite war während dieser Zeit sehr viel geringer als zuvor, ja sogar viel geringer als gegenwärtig. Betrachtet man, wie UMBROVE (1929) es tut, das „Große Sunda-Barriereriff“, das von Ostjava zum Ostkap von Ost-Borneo, dem T. Mangkalihat, hinunterzieht, als das Saumriff, das den Ostrand des pleistocaenen Sundalandes anzeigt, dann waren Celebes und Sundaland während des Glazials einander am Kap Ongkono (Süd westliches Central-Celebes) auf knapp 50 km nahe gekommen! (Abb. 7). Es ist wahrscheinlich, daß in dieser Periode des Pleistocaens die oben (p. 326) aufgeführten Vogelarten von einer Insel zur anderen hinübergewandert sind, und obendrein vielleicht noch einige weitere. Wenn nämlich eine auf Celebes vorkommende Sunda-Art außer auf Borneo auch auf den Philippinen oder auf Java lebt (und das ist oft der Fall), dann pflegte bisher die Möglichkeit einer direkten Einwanderung nach Celebes von Borneo her, der „Landbrücken-Theorie“ zuliebe, a limine abgewiesen zu werden. Man zog eben nur das heutige Kartenbild in Betracht, das erst durch das Abschmelzen der diluvialen Eiskappe wieder zustande kam: Steigen des Meeresspiegels um 100 m, Auflösung des Sundalandes in seine Reststücke Java, Borneo, Sumatra, Bangka, Billiton, Natuna-Archipel etc., Zurückweichen der Ostküste von Borneo in solchem Ausmaß, daß ihr Abstand vom Kap Ongkono nun nicht mehr 50 km, sondern 150 km betrug!

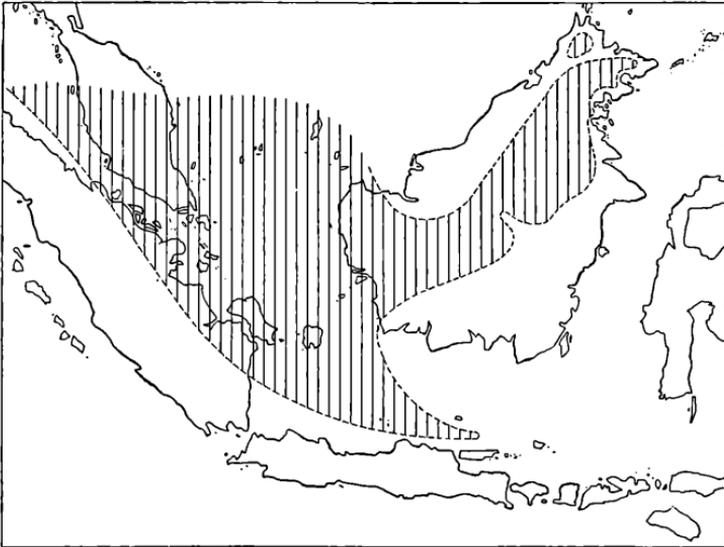


Abb. 6. Die Ausdehnung des Sunda-Landes im Neogen. Nur die schraffierte Fläche ist im Miocaen und Pliocaen über Wasser gewesen, als ein Vorsprung des asiatischen Kontinents. Zur gleichen Zeit waren ansehnliche Teile von Celebes bereits aufgetaucht. Zu beachten der weite Abstand zwischen der Ostküste des Sundalandes und Celebes. Nach UMBGROVE, 1932.

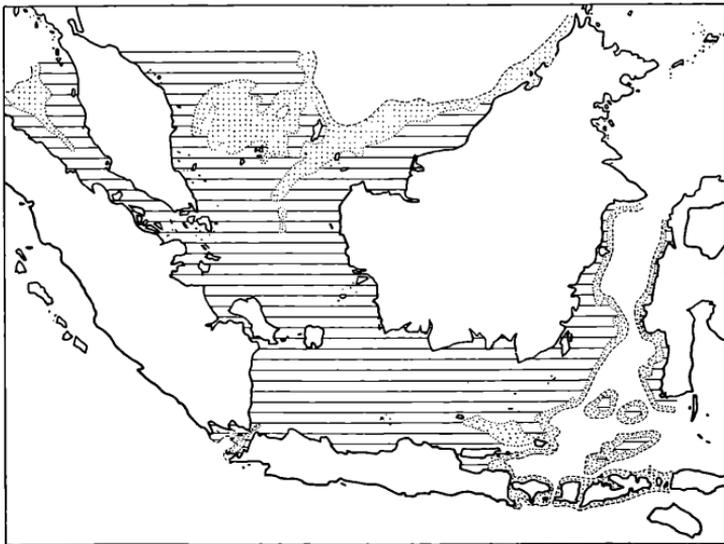


Abb. 7. Die Ausdehnung des Sunda-Landes im Pleistocaen. Zuwachs der heutigen Inseln nach einer Senkung des Meeresspiegels um 70 m (wagerechte Schraffierung) und um 100 m (punktierte Flächen). Nach UMBGROVE, 1929.

Als Südost-Borneo im Pleistocaen derart nahe an Celebes heranreichte, war es in seinem jetzt wieder untergetauchten Ostraum ein völlig flaches Land, das vermutlich eine ähnliche Vegetation trug wie das heutige Tiefland im Stromgebiet des Barito. Seine Küste ist von Mangrovewäldern und Korallenriffen eingefaßt worden. Alle Vögel, die

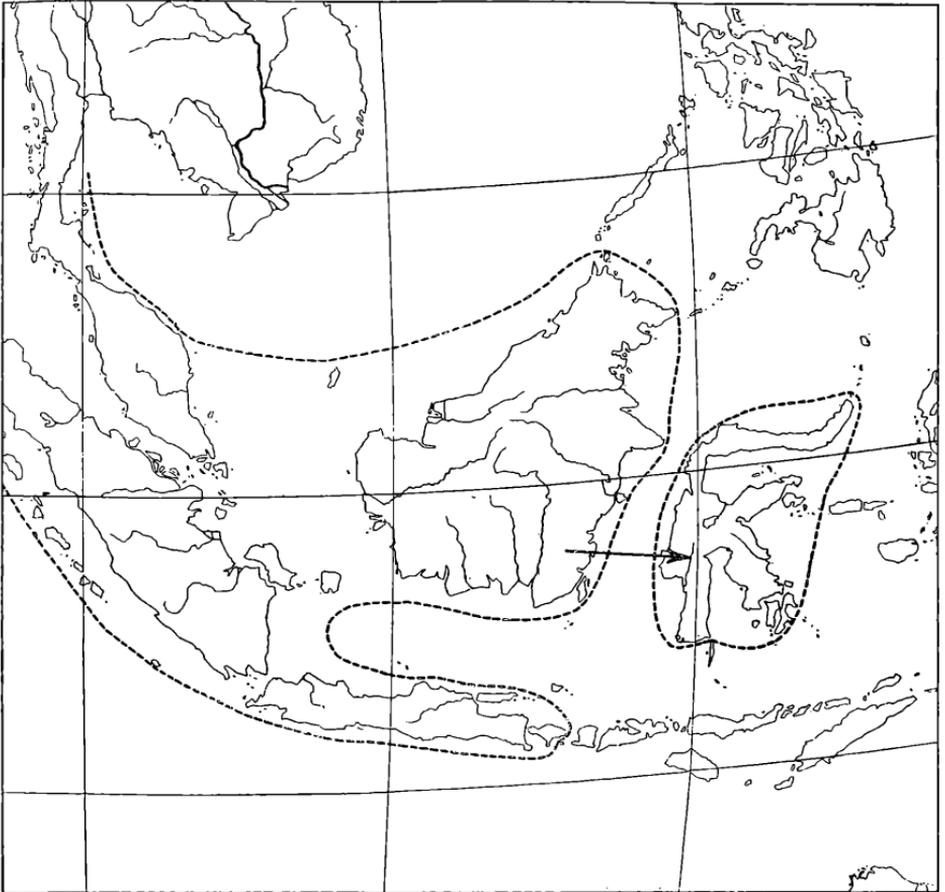


Abb. 8. --- Verbreitungsgebiet des Baumseglers *Hemiprocyne longipennis*. Ein Beispiel für die Verbreitung einer Vogelart über die Makassar-Straße hinweg.

es nach Celebes entsandte und von dort empfing, müssen also Bewohner der Tropischen Zone gewesen sein. Wenn wir die auf S. 326 verzeichneten Einwanderer auf ihre Oekologie hin untersuchen, dann finden wir diese theoretische Erwartung vollauf bestätigt.

Ferner ist folgendes sehr bemerkenswert. In SO Borneo und Celebes leben noch heute in der gleichen Rasse: *Alcedo meninting*,

Ictinaëtus malayensis, *Ichthyophaga nana*, *Butastur liventer*, *Irediparra g. gallinacea*, *Gallinula tenebrosa frontata*, *Phalacrocorax sulcirostris*, *Treron vernans purpurea*.

Es haben sich subspezifisch differenziert: *Gerygone sulphurea*, (*Cyornis rufigastra*?), *Hemiprocne longipennis*, *Cacomantis merulinus*, *Chalcites malayanus*.

Diese Unterschiede sind nicht groß, am bedeutendsten sind sie bei *Gerygone*, aber sie halten sich durchaus im Rahmen dessen, was uns vom Differenzierungsgrad gleichaltriger (seit dem Glacial entstandener) Subspecies aus dem Malayischen Archipel bekannt ist: Natuna-Inseln, Anambas-Inseln, Kangean, Bawean usw.

c) Die Verbindung mit Java.

Auf faunistische Beziehungen zwischen Celebes und Java hatte schon WALLACE hingewiesen; die Vettern SARASIN (1901) sind dem Verbreitungstyp „Java — Celebes, aber nicht Kleine Sunda-Inseln“ in allen Klassen des Tierreichs nachgegangen und haben die Zahl der zufolge ihrer Meinung nach Celebes hinleitenden „pliocänen Landbrücken“ um die „Java-Brücke“ vermehrt, die in ihrer theoretischen Konstruktion über Kangean nach Süd-Celebes führt. Sie wurden dazu wohl vor allem veranlaßt durch ihre Abneigung, eine unmittelbare Einwanderung von Tieren aus Borneo nach Celebes, also über die Makassar-Straße hinweg, in Betracht zu ziehen. MERTENS (1930) ist in dieser Auschauung den SARASINS gefolgt; er läßt eine ganze Anzahl von Amphibien und Reptilien teils „sicher“, teils sehr wahrscheinlich über die „Kangean-Brücke“ nach Celebes gelangt sein. Auch RENSCH (1936, p. 92, 103, 112) meint, an dem ehemaligen Bestehen einer direkten Verbindung Java — Celebes sei wohl nicht zu zweifeln, sie habe aber eine viel geringere Bedeutung gehabt als die Vettern SARASIN annahmen; indessen zählt auch er eine ganze Reihe hierher gehöriger Beispiele (Vögel, Reptilien, Schmetterlinge, Landschnecken) auf.

Soweit ich die Verbreitung der von RENSCH und MERTENS angeführten Beispiele nachschlagen konnte, können sie zu einem erheblichen Teil über die Philippinen eingewandert sein, was ohne Frage mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat; zu einen anderen Teil besteht die Möglichkeit einer Verschleppung über die pleistocaene Makassar-Straße. Unter den Vögeln verbleiben nach kritischer Sichtung lediglich die beiden p. 326 genannten Arten *Acridotheres grandis (cinereus)* und *Corvus enca (celebensis)*. Um ihr Vorkommen auf Java — Celebes, aber nicht Borneo zu erklären, bedarf es keiner „Java-Brücke“. Die auf p. 330

wiedergegebene Karte der pleistocaenen Verteilung von Wasser und Land zeigt, daß Java mit Süd-Borneo breit verbunden war und daß diese Verbindung nach Osten hin um einen jetzt unter Wasser geratenen Sockel des Sunda-Landes verbreitert war. Neben der starken Einschnürung, die die Straße von Makassar gegenüber Kap Ongkono zeigte, gab es noch eine zweite Leitlinie nach Celebes hinüber, die weiter südlich, also mehr nach Java zu, gelegen war: sie führte über die Korallriffe Doang-Doangan, Dewakang und Bankauluang, die damals nach UMBGROVES Berechnungen ansehnliche Inseln in der Makassar-Straße waren, unmittelbar nach der Gegend von Makassar. An diesen Stellen werden die beiden in Frage kommenden Vogelarten, und vielleicht auch noch andere Tierarten, das Hindernis überwunden haben. Beide haben sich subspezifisch differenziert: *Corvus* in sehr geringem Maße, *Acridotheres* in ziemlich auffälliger Weise.

Der einstige (vorübergehende, nur während des Diluviums bestehende) Zusammenhang von Java und SO Borneo wird noch heute bezeugt dadurch, daß einige javanische Tiefland-Arten, die in Borneo nirgends als im Süden gefunden werden, wie: *Zosterops flava*, *Zosterops palpebrosa gallio*, *Dicaeum trochileum*, *Mirafra javanica*, *Oriolus chinensis maculatus*, *Caprimulgus affinis affinis*. Eine überzeugende Bestätigung dieses Zusammenhanges liefert auch die Vogelwelt der Insel Kangean, die jetzt nur 100 km von Java-Madura, aber 300 km von Borneo entfernt liegt und neben typischen Borneo-Arten typische Java-Arten besitzt, nämlich

von Borneo: *Rhopodytes diardi*¹⁾, *Coracina sumatrensis*, *Orthotomus ruficeps (cineraceus)*.
von Java: *Chrysocolaptes strictus*, *Picus vittatus*, *Alcedo coerulescens*, *Tyto alba*,
Psittacula alexandri, *Dicaeum trochileum*.

Im Lichte der Palaeographie wird es ferner wahrscheinlich, daß die merkwürdige Uebereinstimmung in der Verteilung der weißbäuchigen und der schwarzbäuchigen Rassen von *Copsychus saularis* auf Java und Borneo nicht etwa „zufällig“, sondern historisch bedingt ist. Schwarzbäuchige Rassen leben nämlich in Ost- und Südost-Borneo und dann wieder in Ost-Java und Bali, weißbäuchige in Südwest- und West-Borneo und in West-Java. Die jetzt durch die Java-See getrennten Areale haben wohl früher zusammengehangen.

1) Ich habe *Rhopodytes kangeanensis* Vord. von Kangean nicht gesehen, halte ihn aber nach der Beschreibung für eine langschwänzige Rasse von *Rh. diardi*, und nicht, wie CHASEN (Handb. Mal. Birds, 1935, p. 131) möchte, für eine Rasse von *Rh. tristis*.

Unter den Ueberwanderern von Celebes nach dem pleistocaenen Sundaland ist besonders interessant *Dicrurus hottentottus*. Ich halte es für ausgemacht, daß von dem celebesischen *D. hottentottus leucops* die folgenden Rassen abstammen:

D. h. sirensis (Oberh.): Pulu Mata Siri, Laut Ketjil Inseln (Java-See)

D. h. solombensis (Oberh.): Pulu Solombo Besar (Java-See);

D. h. jentinki (Vorderm.): Kangean, Bali, östlichstes Ost-Java;

D. h. termeuleni (Finsch): Tausend Inseln vor Batavia (Java-See).

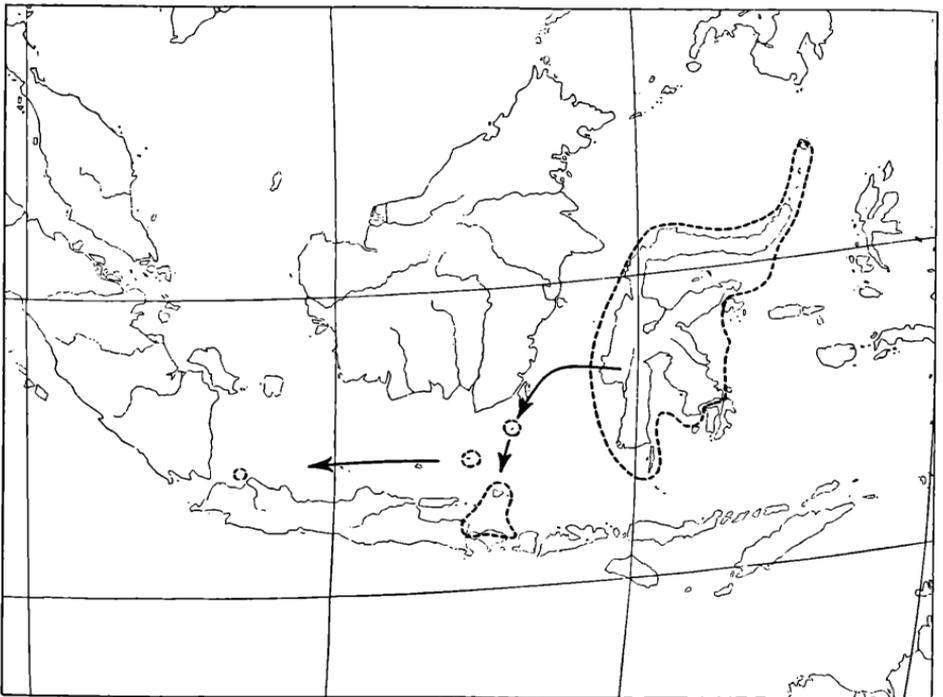


Abb. 9. Verbreitungsgebiet der Gruppe *Dicrurus hottentottus leucops*. Ausbreitung vermutlich in Richtung der Pfeile.

Alle diese Formen sind der Celebes-Rasse *D. h. leucops* überraschend ähnlich und haben wie diese eine milchweiße bis blaß gelbliche Iris, im Gegensatz zu allen anderen *hottentottus*-Formen, die eine rotbraune oder dunkelbraune Iris haben. Auch in der Schnabellänge (groß!), der Form und Größe der Schillerflecken, der relativen Schwanzlänge besteht eine bedeutsame Uebereinstimmung. Wie ein Fremdkörper haben sie sich zwischen die Gebiete anderer *hottentottus*-Gruppen eingeschoben, von denen die *bimaensis*-Gruppe auf den Kleinen Sunda-

Inseln von Lombok bis Alor lebt, und *borneensis* in West- und Nord-Borneo, vorwiegend auf Lichtungen im Gebirge bis über 1200 m. Dagegen sind die weißäugigen Rassen von den Inseln der Java-See nur auf den Koralleninselchen oder, wie auf Bali und in Ost-Java, ganz dicht an der Küste zu finden. Ihre Verbreitung (Abb. 9) macht es mir wahrscheinlich, daß *D. h. leucops*, als er über die Makassar-Straße auswanderte, einer ökologischen Umstellung zur Kleininselform unterworfen wurde und dann als solche dem zurückweichenden Ostrand des pleistocänen Sundalandes weiter nach Westen folgte, auf einigen der über Wasser bleibenden Koralleninseln festen Fuß fassend. In dieser Weise mag die Verbreitung auch anderer Kleininselformen über das Gebiet der jetzigen Java- und Südchina-See erfolgt sein (z. B. *Gerygone sulphurea*, *Zosterops chloris*, *Pachycephala grisola*): sie schlossen sich dem langsam westwärts wandernden Küstensaum an, so wie manche Alpentiere und Alpenpflanzen im Gefolge der abschmelzenden Gletscher nach England und Skandinavien gelangt sind.

d) Die Verbindung mit den Philippinen.

Im vorigen Abschnitt konnte gezeigt werden, daß eine Landverbindung zwischen Celebes und Borneo nicht bestanden hat. Anders liegen die Dinge bezüglich der Philippinen. Es hat ohne Frage eine echte Landbrücke gegeben, die, wenigstens im Tertiär, vorübergehend von Nord-Celebes nach den Philippinen, und zwar sehr wahrscheinlich nach Mindanao, hinüberführte. Den Philippinen verdankt das geologisch jüngere Celebes viele, ja man darf wohl ohne Uebertreibung sagen, den größten Teil seiner Einwanderer, vor allem in den älteren Zeiten seines Inseldaseins¹⁾. Es ist die Brücke, über die an großen Säugetieren meines Erachtens nicht nur *Anoa*, sondern auch *Babirusa* und *Cynopithecus* gekommen sind, und manche unter den alten endemischen Vogelgattungen, die heute nirgendwo nähere Verwandte mehr haben. Die einstige Verbindung wird heute noch angedeutet durch die Vulkanlinie, die von den Vulkanen der Minahassa nach dem Vulkangebiet von Mindanao (Mt. Apo usw.) hinüberzieht, und die noch in der Gegenwart durch die vulkanischen Inseln und Inselchen Tagulandang, Siao, Sangir usw. bezeichnet wird.²⁾ Das Aussehen dieser Brücke hat mit

1) Während der Nordarm von Celebes, als ältester Teil der ganzen Insel, frühestens im Palaeogen über Wasser kam (siehe später), hat es auf den Philippinen schon zur Kreidezeit Land gegeben (MERRILL 1923, p. 1155).

2) Nach SUSS, Antlitz der Erde III, 1, 1901, p. 309 läßt sich diese Linie angeblich bis an die große Vulkanzone des Albai in SO-Luzon verfolgen.

den Perioden vulkanischer Aktivität und Ruhe wahrscheinlich oft gewechselt. Unter optimalen Bedingungen ist sie vielleicht wie das heutige Java mit benachbarten hohen Vulkankegeln besetzt gewesen, die stellenweise vom Fuß bis zum Gipfel mit dichtem Wald bestanden waren. Gleichzeitig oder in Zwischenzeiten wird es auch lockeren Wald und sogar ausgedehnte Grasflächen gegeben haben. Wann diese Brücke für Landtiere, wie die großen Säugetiere, zuerst benutzbar geworden ist, kann auf Grund geologischer Indizien noch nicht angegeben werden. Die ältesten Tuffe, die von eruptiver Tätigkeit in der Minahassa zeugen, scheinen dem Miocæn anzugehören (klastische Bimssteine, nach KOPERBERG 1928); möglich ist es aber wohl, daß der Vulkanismus auf dieser Spalte schon im Palaeogen eingesetzt hat.

Daran, daß die Philippinen-Verbindung im Neogen zeitweise eine „Brücke“ gewesen ist, kann gar nicht gezweifelt werden; sehr fraglich ist mir das aber für das Pleistocæn. Um die jüngeren Beziehungen zwischen den Philippinen (insbesondere Mindanao) und (Nord-)Celebes zu erklären, bedarf es m. E. nicht unbedingt der Annahme einer durchgehenden Verbindung; die ornithologischen Beispiele für jüngeren Faunenaustausch wenigstens verlangen sie nicht. Um sie herzustellen, könnte es auch genügt haben, daß die vulkanische Inselreihe im Pleistocæn dichter geschart war als in der Gegenwart.

Unter den Vögeln, die der Philippinen-Verbindung bzw. der Philippinen-Leitlinie gefolgt sind (sowohl unter den Einwanderern wie den Auswanderern), befinden sich, wie gesagt, auffallend viele altertümliche Elemente, solche, die seit Durchführung dieser Wanderbewegung Zeit gefunden haben, sich hüben und drüben zu zwei so verschieden aussehenden Arten zu differenzieren, daß sie von manchen Autoren sogar zu verschiedenen Gattungen gerechnet werden. Auf den Philippinen selbst sind die Verwandten der von dort eingewanderten Celebesvögel in mehreren Fällen nicht mehr auf Mindanao vorhanden, in anderen Fällen auf allen Philippinen ausgestorben.

Aus der Zahl der alten Elemente, die über die Molukken nach Celebes gelangt waren, sind von hier aus nach den Philippinen weitergewandert: *Megapodius*, *Trichoglossus*, *Gallicolumba*, *Cacatua*. Es wird also wohl die Philippinenbrücke (etwa) gleichzeitig mit der Molukkenbrücke bestanden haben. Die jüngere Einwanderung Molukken-Celebes-Philippinen, wie *Nycticorax caledonicus*, *Dendrocygna arcuata*, *Dendrocygna guttata*, mag im Pleistocæn oder Holocæn eine Inselkette zwischen Nord-Celebes und Mindanao als „Leitlinie“ benutzt haben.

c) Die Verbindung mit den Molukken.

Wie die Verbindung nach Mindanao, so ist auch diejenige nach den Molukken zeitweise eine feste und lückenlose gewesen. Das wird eindeutig bewiesen durch die Verbreitung von *Babirusa*: Celebes-Taliabu-Buru, und das Vorkommen der großen Baumbeutler der Gattung *Phalanger* auf den Molukken und Celebes. Auch diese Verbindung muß im Tertiär bestanden haben und ist wohl erst im Neogen benutzbar gewesen; spätestens im Frühpleistocaen (wahrscheinlich schon im Pliocaen) scheint sie in ihre jetzigen Teilstücke verfallen zu sein.

Hierzu einige Daten über die Geologie der Bindeglieder, nach UMBGROVE (1932):

Banggai-Archipel. Anscheinend kein Eocaen. „Die spätmiocaene Orogenese, die einen Druck aus Norden ausübte, veranlaßte sowohl die Auffaltung des Eocaens und Miocaens des Ostarmes von Celebes als auch des Miocaens des Banggai-Archipels.“

Sula-Inseln. Kein Palaeogen. Zum Neogen wird gerechnet eine kohlenführende Formation, bestehend aus Sandsteinen, feinen Konglomeraten und Lehm.

Die Bedeutung der Molukken-Leitlinie ist für die Besiedlung von Celebes nicht so hoch anzusetzen wie die der Philippinen-Leitlinie, weil ihr Hinterland zu arm war und daher nur wenige Arten abgeben konnte. Dafür ist diese Beziehung von außerordentlicher Bedeutung für die Molukken geworden. Diese Inselgruppe hat Celebes 24 Arten mitgeteilt, dafür aber mindestens 39 Arten als Zuwachs zu ihrem an sich dürftigen Speziesbestand empfangen. Die Zusammensetzung der Avifauna der Molukken kann daher nur richtig verstanden werden, wenn man bei ihrer Betrachtung von Celebes ausgeht.

Sowohl Alter wie Physiographie der Molukkenbrücke haben offenbar viel Ähnlichkeit mit der Philippinenbrücke gehabt, wenngleich ihre geologische Bedingtheit eine völlig andere gewesen ist (kein Gebiet vulkanischer Tätigkeit!). Auf ihr sind nach beiden Richtungen schon im Tertiär, vielleicht im Miocaen Arten gewandert, die sich seither auf beiden Seiten der Brücke zu scharf gekennzeichneten Spezies, ja teilweise zu Gattungen differenzieren konnten. Die Spuren sehr alter Finwanderer offenbar molukkisch-papuanischer Herkunft haben sich im Entstehungsgebiet dieser Formen völlig verloren (*Macrocephalon*, *Trichoglossus flavoviridis*). Zumindest in den späteren Perioden ihres Bestehens hat die Verbindung über die Sula-Inseln hauptsächlich nach

Buru und Seran hingeleitet, doch ist auch eine Beziehung nach Batjan und Obi ganz offensichtlich. Als Bindeglied mit streckenweise ausgesprochenem Gebirgscharakter hat die Molukkenbrücke auch noch den letzten großen Schub pleistocaener Bergwaldvögel hinterindischer Herkunft, den Celebes damals von den Philippinen empfangen hatte, nach den Molukken weitergeleitet. Dort sahen sich diese anscheinend sehr expansiven Arten in eine Sackgasse geraten: Die Südmolukken waren schon längst im Osten gegen Neuguinea weit isoliert, wahrscheinlich auch bereits die Nordmolukken. (Doch haben *Chalcophaps indica*, *Phylloscopus trivirgatus*, die beiden *Cinnyris*-Arten und andere noch eine Möglichkeit gefunden, ins papuanische Gebiet vorzudringen). Darum auch überwiegt auf den Molukken, vor allem auf den Süd-Molukken, der celebesische Anteil der Fauna gegenüber dem papuanischen bei den „jüngeren“ Elementen, und darum auch hat Celebes durch Vermittlung der Molukkenbrücke keine charakteristischen, sondern nur „molukisch abgewandelte“ Neuguinea-Elemente empfangen.

f) Die Verbindung mit Flores.

Anzeichen für eine im Tertiär erfolgte Bereicherung unserer Insel von Flores her haben sich, mit einer fraglichen Ausnahme¹⁾, nicht finden lassen. Alle Vogelarten, die nur von den Kleinen Sundainseln her nach Celebes eingewandert oder nur von Celebes aus nach den Kleinen Sunda-Inseln gelangt sein können, kommen noch immer beiderseits der Flores-See in der gleichen oder doch in wenig verschiedenen Rassen vor. Das zeugt für eine Ueberwanderung während des Pleistocaens oder Holocaens, aber nicht früher.

Die Liste der Vögel, die diesen Weg gezogen sind, ist ziemlich lang (p. 318, 325). Trotzdem erscheint es mir fraglich, ob der Weg über eine echte „Landbrücke“ geführt hat und nicht vielmehr über eine lückige Kette kleiner Inseln, als deren Rest die Insel Saleyer und der Djampea-Archipel gelten dürfen.

Ueber die Geologie dieses kleinen Archipels gibt es bisher nur wenige Angaben. Nach UMBGROVE (1932) kommen auf den Inseln der Flores-See jungtertiäre marine tuffogene Sandsteine vor; sie werden auf Kalao diskordant durch junge Riffkalke überlagert. Djampea ist größtenteils aus Eruptiva aufgebaut.

1) Dies ist die Beziehung von *Geokichla erythronota* (Celebes) zu *Geokichla dohertyi* (Lombok, Sumbawa, Flores, Sumba). Mir scheint, daß diese beiden Arten mit einander näher verwandt sind als mit anderen Arten der *Geokichla*-Gruppe.

Eine gemeinsame Eigenschaft aller Benutzer der Verbindung Celebes-Flores ist es, daß sie zur Fauna der tropischen Zone gehören; es sind sogar durchweg nur Graslandvögel oder Vögel des lockeren Auwaldes und Gestrüpps, dazu noch einige Sumpf- und Wasservögel. In der Liste befindet sich nicht ein einziger Gebirgsvogel und nicht ein einziger Vogel aus dem Inneren des Regenwaldes! Das ist ein sehr bedeutsamer Unterschied von der Philippinenverbindung und der Molukkenverbindung!

Die Verbindung mit (Ost-)Flores muß also hergestellt worden sein durch eine Reihe von Inseln (die vielleicht im Pleistocaen ganz vorübergehend mit einander in Verbindung traten), welche keinen üppigen Wald hervorgebracht und keine nennenswerten Berge getragen haben, sondern mit spärlichem Monsunwald und großen Alang-alang-Flächen bedeckt waren, etwa so wie heute die Inseln Kalao, Kalao tuah und Madu (MEISE 1929, p. 434—437).

Für die Annahme, daß im Pleistocaen eine „echte“ Landbrücke zwischen Celebes und Flores bestanden hätte, weiß ich keinen zwingenden Grund zu nennen; der Hirsch (*Rusa timoriensis*) ist höchstwahrscheinlich durch den Menschen nach Celebes (und weiter nach den Molukken) eingeführt worden; auch das Stachelschwein (*Hystrix brachyura*), das jetzt in Süd-Celebes vorkommt, mag nicht ohne Zutun des Menschen dorthin gelangt sein, doch kommt mir darüber kein Urteil zu. — Gegen diese Annahme läßt sich folgendes ins Feld führen. Während, nach der Fauna zu urteilen, Saleyer zweifellos im Pleistocaen mit Süd-Celebes zusammengehangen hat (denn mit Ausnahme von *Pachycephala pectoralis teysmanni*, einer Kleinsunda-Art, ist seine Vogelwelt rein celebesisch, soweit sie nicht „neutral“ ist), überrascht der Djampea-Archipel durch den fast völligen Mangel echt celebesischer Arten, deren Stelle durch Kleinsunda-Arten oder solche noch anderer Herkunft eingenommen wird. Unter den 20 Singvogelarten der Djampea-Gruppe (MEISE 1930) befindet sich nur eine einzige Celebes-Art: *Myzomela chloroptera*, und diese ist auf die Insel Djampea beschränkt. Unter den Nichtpasseres gibt es dort überhaupt keine einzige typische Celebes-Art! Durchaus „uncelebesisch“ sind: *Dicaeum macklotii*, *Myiagra ruficollis*, *Pitta brachyura*, *Tyto alba*, *Tanygnathus megalorhynchus*, *Trichoglossus haematodus*, *Baza subcristata*, *Accipiter fasciatus*, *Ducula concinna*, *Megapodius reinwardt*.

Das spricht alles für eine einstige intime Verbindung Djampea-Archipel—Flores und Süd-Celebes—Saleyer, bei Fortbestand einer Lücke zwischen Saleyer und Djampea-Archipel, die von

einer Reihe von Vogelarten bei ihrem Vordringen von Celebes nach Flores oder von Flores nach Celebes überflogen worden ist.

Man könnte dagegen einwenden, daß der Djampea-Archipel, nachdem er als Durchgangsstation für die Verbindung Celebes-Flores gedient habe, möglicherweise im Pleistocaen völlig überflutet und dann nur von Flores aus neu besiedelt worden sei. Aber das ist sehr unwahrscheinlich. Die heutige Vogelfauna des kleinen Archipels hat so viele endemische Formen, und darunter recht ausgeprägte wie *Monarcha trivirgata everetti* (Djampea) und *Cyornis djampeana* (Djampea, Kalao), daß zumindesten Djampea und Kalao vom Frühpleistocaen (oder Spätpliocaen) an ununterbrochen für Wald- und Buschvögel bewohnbar gewesen sein müssen.

Die Ausbreitungsrichtungen. Methodik und Kritik ihrer Rekonstruktion.

Manche der vorstehend gemachten zoogeographischen Schlußfolgerungen stehen und fallen mit der Zuverlässigkeit der Vorstellungen, die wir uns von der Ausbreitungsrichtung der Arten gebildet haben. Daher darf der Leser verlangen, die dabei befolgte Methodik in den Grundzügen erklärt und wenigstens an einigen Beispielen kurz ausgeführt zu sehen.

Keine Schwierigkeit pflegen in dieser Hinsicht die Vertreter aller jener Familien oder Gattungen zu bilden, die einwandfrei papuasisch oder australisch sind, wie die Megapodiidae, Meliphagidae, Loriidae, Kakadus; von diesen wurde stets angenommen, daß sie zentrifugal gewandert seien, also z. B. von den Molukken nach Celebes, von Celebes nach den Philippinen, und nicht umgekehrt. Da keinerlei zuverlässige Anzeichen für Faunenaustausch mit den Kleinen Sundainseln in älterer, d. h. vor dem Pleistocaen liegender Zeit gefunden werden konnten, wurde bei Mangel anderer Anhaltspunkte angenommen, alle altertümlichen, des Artzusammenhanges mit östlichen Nachbarn verlustig gegangenen Formen seien von den Molukken her nach Celebes eingewandert, da eine Verbindung dorthin nachweislich schon sehr früh bestanden hat. Irgend eine Wahrscheinlichkeit dafür, daß es außer der über Sula verlaufenden Molukkenbrücke etwa noch eine alte unmittelbare Landverbindung Nordhalbinsel—Halmahera gegeben habe, hat sich aus den Tatsachen der Vogelverbreitung nicht ergeben.

Umgekehrt wurde auch für typische indisch-sundaische Familien, Gattungen oder Arten stets die centrifugale Ausbreitung vorausgesetzt, also etwa für Spechte, Nashornvögel und eindeutig westliche Gattungen

der Passeres wie *Muscicapula*, *Dendrobiastes*, *Phyllergates* usw., und hier, bei Mangel anderer Indizien (wie: sonstiges Vorkommen ausschließlich auf den Philippinen bzw. ausschließlich auf den Kleinen Sundainseln) die Entscheidung bei der Oekologie der fraglichen Formen gesucht, wobei wir uns stützen konnten auf eine größere Zahl von sicheren Belegen für den oekologisch so verschiedenartigen Charakter der beiden Verbindungen, die Celebes mit der Heimat der Westfauna verknüpft haben.

Manche Gattungen haben schon in früher, vielleicht mitteltertiärer Zeit einzelne ihrer Arten in das benachbarte Faunengebiet auf nicht mehr feststellbaren Wegen ausgesandt, woselbst sich diese Arten in einzelnen Fällen vervielfältigten, es dadurch unmöglich machend, die in Rede stehende Gattung diesem oder jenem Faunengebiet zuzurechnen, z. B. *Coracina*, *Zosterops*, *Ducula*, *Lonchura*, *Rhipidura*, *Halcyon*, *Pitta*. In solchen Fällen mußte die Entscheidung darüber, ob eine Art etwa von Celebes nach den Philippinen oder in umgekehrter Richtung gewandert sei, manchmal offen bleiben; die Zweifel wurden zuweilen als behoben angesehen, wenn die betreffende Gattung oder der Rassenkomplex östlich von Celebes viel weiter verbreitet war als westlich davon, z. B. bei *Gallicolumba*, *Hypotaenidia philippensis*, *Pitta erythrogaster* (Abb. 10). Alle Fälle, deren Zweideutigkeit auch mit dieser Methode nicht beizukommen war — es sind leider viele! — wurden als „nicht analysierbar“ beiseitegestellt, um nicht das Verlässliche mit dem Unverlässlichen verdächtig zu machen; ob das mit hinreichender Konsequenz geschehen ist, mag der Leser beurteilen.

Die Entscheidung darüber, ob ein Grassteppenvogel von Nord nach Süd durch Celebes gewandert, also asiatischer Herkunft sei oder ob er von Australien (oder dem Sundabogen) ausgehend von Süd nach Nord vorgedrungen sei, lag bei diesen weit verbreiteten Arten keineswegs stets auf der Hand und erforderte dann eine sorgfältige Prüfung aller erreichbaren Indizien. Es zeigte sich dabei als gemeinsames Merkmal aller Grasvögel asiatischer Herkunft, daß sie im indischen Faunengebiet sehr weit verbreitet, also nicht etwa auf Südchina oder Indochina beschränkt sind, sondern auch Vorderindien (*Tyto longimembris*, *Cisticola exilis*, *Lonchura atricapilla*) oder einen Teil des palaearktischen Gebietes (*Acrocephalus arundinaceus*) und zudem noch die Baumsteppen von Afrika bewohnen (*Turnix sylvatica*, *Excalfactoria*, *Elanus caeruleus*, *Otus scops*). Diese weit in das alte asiatisch-afrikanische Trockengebiet hineinreichenden Beziehungen sind wohl eindeutige Beweise dafür, daß Asien, und nicht Australien, der Ausgangspunkt der Wanderung ge-

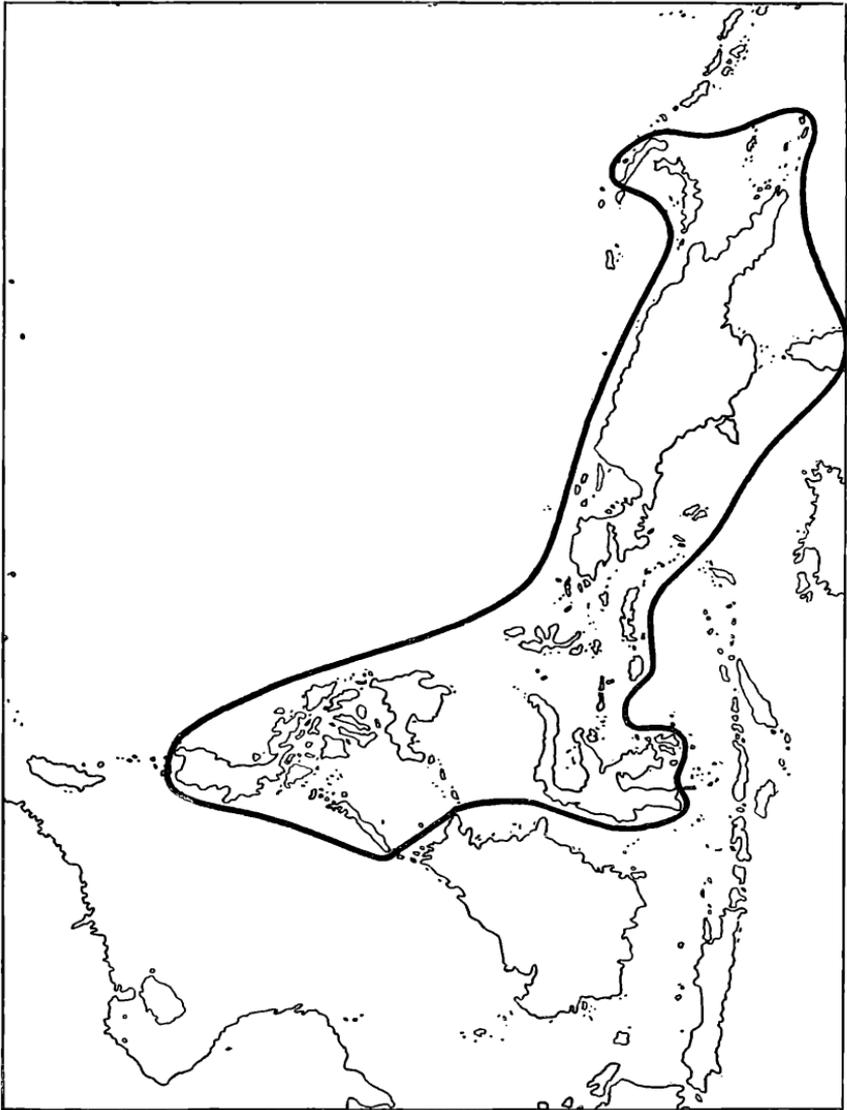


Abb. 10. Das Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *Pitta erythrogastris*, mit dem Schwerpunkt in der papuanischen Region.

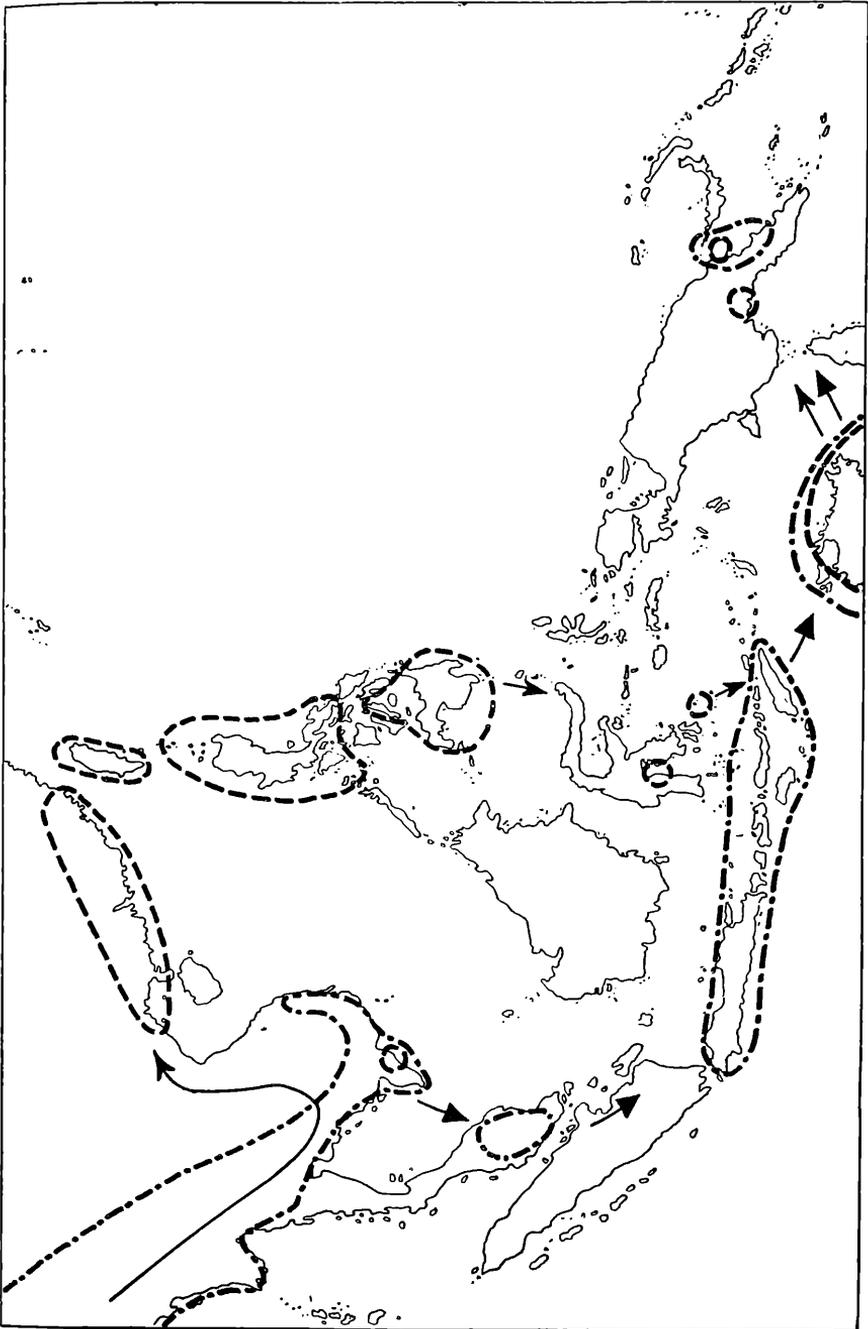


Abb. 11. Verbreitungsgebiete und vermutliche Wanderrichtung von *Tyto alba* und *Tyto longinervis* im indo-australischen Raum. *Tyto longinervis* ist, als Grasland-Bewohner, der „Graslandstraße“ gefolgt.

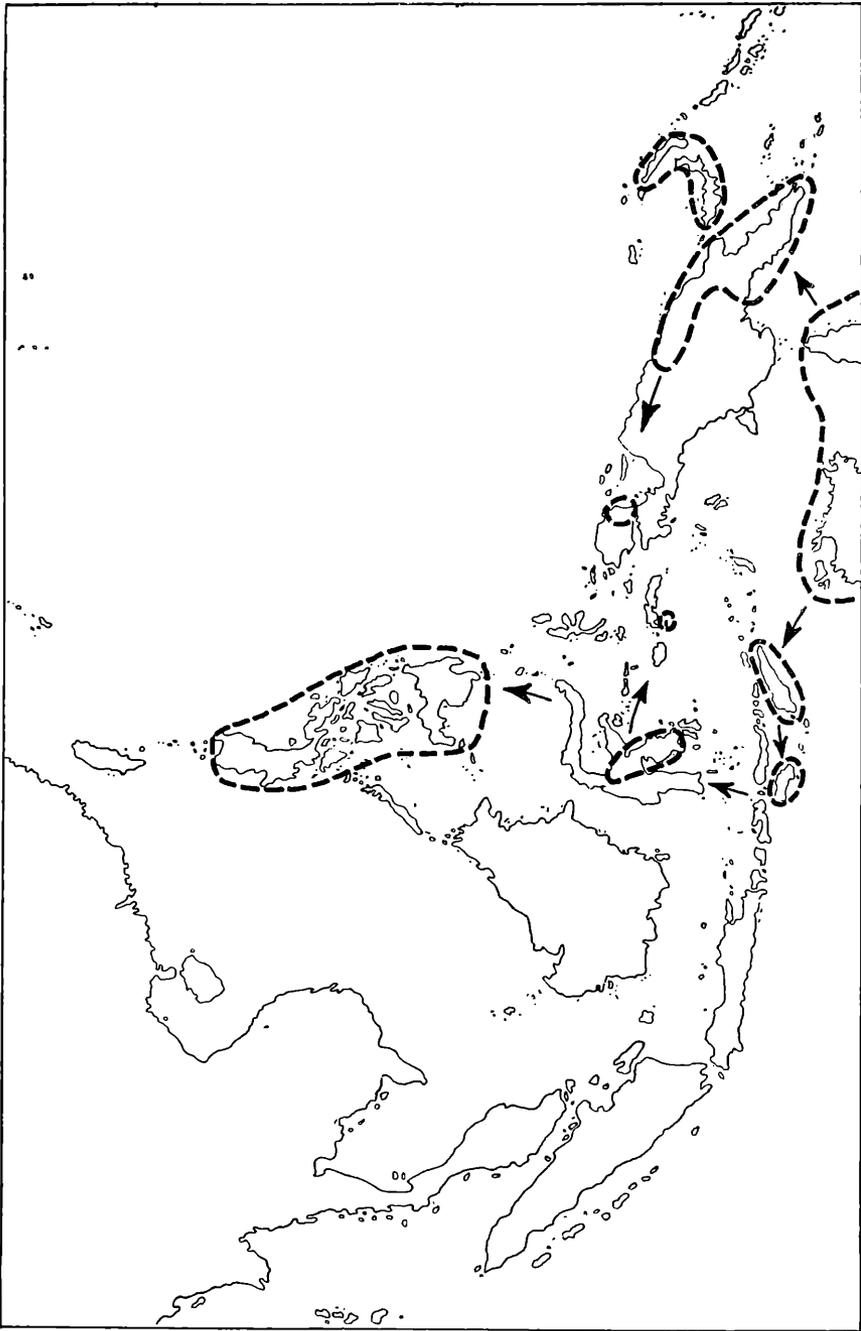


Abb. 12. Verbreitungsgebiete und vermutliche Wanderrichtung des Grasland-Bewohners *Megalurus timoriensis*, dessen Bildungszentrum in Australien liegen dürfte.

wesen ist; ihr Wert kann dadurch nicht gemindert werden, daß es in Australien indigene Vertreter der gleichen Gattung gibt, wie bei *Lonchura*, *Elanus*, *Tyto* und *Turnix*. Diese scheinen mir nichts anderes anzuzeigen, als daß asiatische Gattungen zu wiederholten Malen Vorstöße nach Australien gemacht haben, von denen manche wohl schon

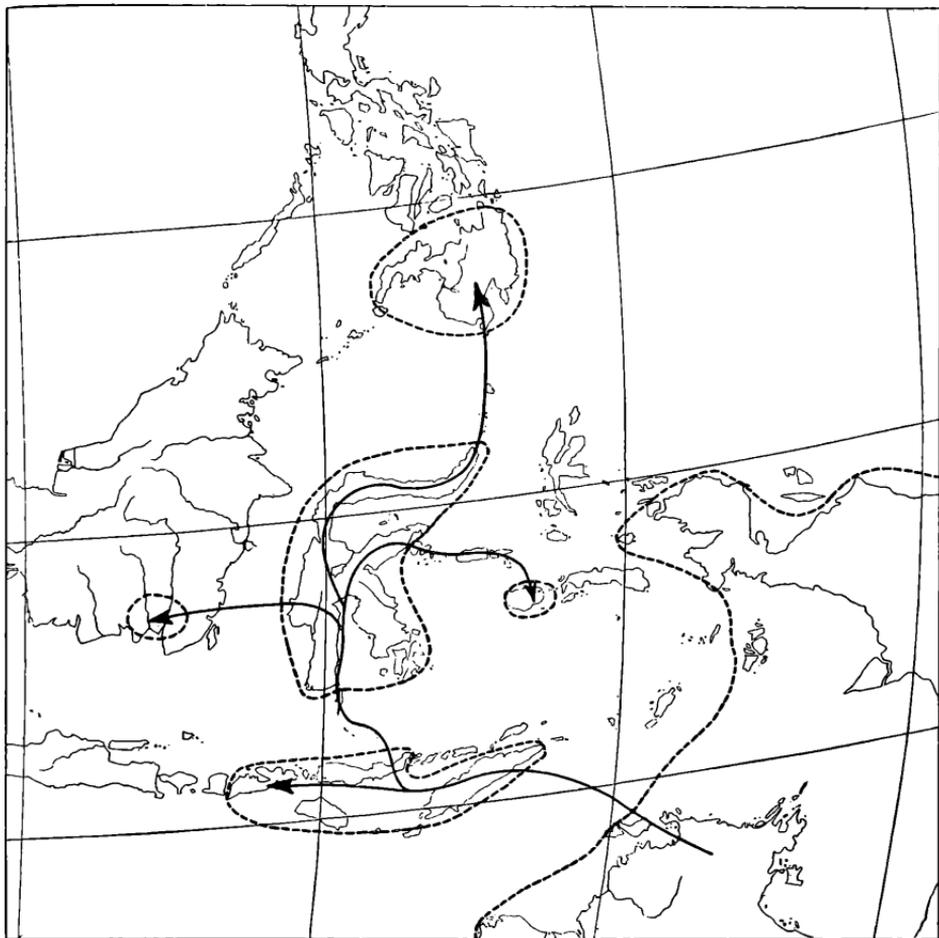


Abb. 13. Verbreitungsgebiete und vermutliche Wanderrichtung des Blatthühnchens *Irediparra gallinacea*.

sehr weit zurückliegen. Bei den Schleiereulen, *Tyto*, lassen sich 3, wenn nicht mehr im australischen Gebiet ausmündende Vorstöße erkennen; davon sind die beiden jüngsten: 1. *Tyto longimembris* auf der „Graslandstraße“ Philippinen-Celebes-Flores usw.; 2. *Tyto alba* senkrecht dazu startend von Hinterindien über die Sundakette (Abb. 11). Ueberbleibsel

älterer Vorstöße sind *Tyto rosenbergi* (Celebes) und *Tyto inexpectata* (Celebes). Aus alten Einwanderern haben sich im australischen Gebiet selbst mehrere Arten entwickelt: *Tyto novaehollandiae*, *Tyto tenebricosa*, *Tyto aurantia*.

Das Verbreitungsbild australischer Auswanderer, die der Gras- oder Sumpffacies angehören, ist ein anderes. Sie blieben auf der „Graslandstraße“ stecken, bevor sie den Rand Asiens erreichten: *Megalurus timoriensis* auf den Philippinen (Abb. 12), *Irediparra gallinacea* in Mindanao (Abb. 13).

Doppel-Einwanderung auf Celebes.

Da Celebes von Westen her durch viele indo-malayische Arten gleichsam umflutet wird, dergestalt, daß diese sowohl auf den Philippinen wie auf den Kleinen Sundainseln Fuß gefaßt haben, ist die Möglichkeit einer Einwanderung der gleichen Spezies einerseits von den Philippinen, andererseits von Flores her in manchen Fällen gegeben. Anhaltspunkte dafür, daß dies wirklich geschehen sein könnte, haben wir aber nur in zwei Fällen gewonnen. Sollte *Caprimulgus macrurus* auch noch auf der Südhalbinsel aufgefunden werden, so wird wohl ein weiteres Beispiel hinzukommen.

1. *Eurystomus orientalis*. In Nord-Celebes die Philippinenrasse *orientalis*, in Süd-Celebes die Kleinsunda-Rasse *connectens* (vgl. STRESEMANN, Novit. Zool. XX, 1913, p. 297—303).

2. *Amaurornis phoenicura*. Die Populationen von Celebes, Buru, Saleyer, Djampea, Flores, Sumbawa sind merkwürdig variabel und haben die morphologische Unbeständigkeit, wie man sie von einer Mischrasse zwischen *A. ph. javanica* (Philippinen; Java-Bali) und *leucomelana* (Sumba, Wetar, Alor, Timor) erwarten sollte (vgl. STRESEMANN, Novit. Zool. XX, 1913, p. 304). Dies läßt daran denken, daß Celebes, ursprünglich aus philippinischen Einwanderern, die Rasse *leucomelana* entwickelt und diese über Flores an die Kleinen Sunda-Inseln abgegeben hatte, dann aber, entweder von Norden oder von Süden her, erneut eine Einwanderung von *A. ph. phoenicura* erlebte. Das Beispiel ist aber noch reichlich unklar, und die Variabilität mag auf andere Ursachen zurückgehen.

Celebes als Durchgangsland.

In den vorangehenden Abschnitten war oft Anlaß gegeben, darauf hinzuweisen, daß Celebes nicht nur von anderen Entwicklungszentren her faunistisch bereichert worden ist, sondern von diesem Zuwachs auch

nach anderen Richtungen wieder abgegeben hat. Wie keine andere Insel ist Celebes infolge seiner zentralen Lage und seiner einstigen 3 Verbindungen dazu berufen gewesen, die Ströme der Einwanderer aus dem Norden nach dem Osten und Süden, aus dem Osten nach dem Süden und Norden, aus dem Süden nach dem Osten und Norden des Archipels zu lenken. Wir wollen hier schon zuvor Gesagtes kurz rekapitulieren und zusammenfassen.

Unter den 3 Verbindungen waren die nach den Philippinen und die nach den Molukken führende weit älter als die dritte und bestanden über einen viel längeren Zeitraum. Ein Faunenaustausch mit Flores wurde erst vom Pleistocaen an aufgenommen, also erst kurz vor Einbrechen der Ost- und Nordverbindung oder gar erst nach diesem Vorgang.

Als wichtigste nicht nur für Celebes, sondern für die ganze Osthälfte des indoaustralischen Archipels hat sich die Philippinenbrücke ausgewirkt. Sie allein hat es wohl ermöglicht, daß asiatisches Faunengut auf dem Wege durch Celebes nach den Molukken und von da vereinzelt bis tief in die papuanische Region eindringen konnte, wo wir es in alten Resten hier und da noch im Gebirge antreffen, wie *Anurophasis*, *Anthus cervicalis*, *Scolopax saturata* usw. Diese alte Wanderwelle ist durch Celebes hindurchgeflutet, ohne dort nachhaltige Spuren zu hinterlassen, gehört also wohl einer sehr frühen Periode an und ist vielleicht kontemporär mit dem Ein- und Durchwandern von *Rhyticeros*, *Turdus*, *Phylloscopus*, *Loriculus*, *Prioniturus*, *Tanygnathus* usw. Nach Herkunft und Richtung läßt sich dagegen ein späterer, wohl pleistocaener Wanderstrom noch fast lückenlos verfolgen: jener, der, von den Gebirgen Hinterindiens und des Sundalands seinen Ausgang nehmend, über die Berge der Philippinen nach Celebes gerichtet war und von dort nach den Molukken weitergeleitet wurde, *Eumyias*, *Muscicapula*, *Dendrobiastes*, *Phyllergates* (also lauter burmesisches Faunengut) über die höheren Berge der Molukken verteilend.

Der Austausch war ein ungleicher; für das, was die Philippinen durch Vermittlung von Celebes an die Molukken abgegeben haben, wurde auf dem gleichen Wege nur wenig „molukisch-papuanische“ für die Philippinen ausgewechselt: *Edolisoma*, *Trichoglossus (johnstoniae)*, *Pitta (erythrogaster)*, *Cacatua*, *Gallicolumba*, *Megapodius* und vielleicht noch einiges mehr an sehr altem Faunengut, dann in junger Zeit noch *Nycticorax caledonicus*, *Dendrocygna*, *Hypotaenidia philippensis* usw.

Von noch weittragenderer Bedeutung wurde die Philippinenverbindung im Pleistocaen, sobald die Verbindung mit Flores enger ge-

worden war. Damals führte durch Celebes hindurch die große Straße, die das Grasland Südasiens mit dem Grasland Australiens verband, beiderseits flankiert durch mächtige Barrikaden tropischen Regenwaldes. Auf diesem Wege, mit den Etappen Burma — Südchina — Formosa — Philippinen — Celebes — Flores — Timor — Nordaustralien, empfing vor allem Südost-Neuguinea und der Bismarckarchipel fast alle seine asiatischen Graslandvögel, nämlich: *Acrocephalus*, *Cisticola exilis*, *Saxicola caprata*, *Merops philippinus*, *Excalfactoria chinensis*, *Turnix sylvatica*, *Tyto longimembris* und möglicherweise noch andere. Von allen diesen Passanten blieben Populationen bis zum heutigen Tage auf Celebes erhalten. In umgekehrter Richtung, von Australien her, wanderte auf der „Graslandstraße“ nach Celebes ein und von da weiter nach den Philippinen: *Megalurus timoriensis*. Die Molukkenverbindung war damals noch eng, und da auch sie für Graslandvögel Verlockendes geboten haben muß, schwenkten kleine Gruppen von *Acrocephalus*, *Cisticola exilis*, *Excalfactoria*, *Megalurus timoriensis* dorthin ein und wurden nach den Molukken, vor allem nach Buru und Ambon, geleitet. Auch Sumpfvögel hielten sich an die Grasstraße: so kam in ihrem Zuge *Irediparra* von Australien-Timor-Flores nach Celebes und weiter nach Buru und Mindanao. An diese Straße hielt sich weiterhin die Zwergohreule, *Otus scops*, die auf solche Weise von Südostasien durch Celebes sowohl nach den Kleinen Sundainseln wie nach den Molukken gelangte.

Diese Beispiele lassen die Bedeutung, die Celebes als Mischkessel, asiatischer, papuanischer und australischer Bestandteile gewonnen hat, wohl hinreichend deutlich werden. Seiner geographischen Lage nach wäre wohl der Sundabogen an sich geeignet gewesen, den Austausch zwischen Südasiens und Australien-Neuguinea aufs wirksamste zu vermitteln. Daß das nicht in größerem Maße geschehen ist, ist einmal zurückzuführen auf das sehr alte Hindernis, das die Lombokstraße gebildet hat, mehr aber wohl noch auf den Umstand, daß die Bewohner der ariden Gebiete Papuo-Australiens und Südasiens auf diesem Wege nicht leicht zusammenkommen konnten, wenigstens nicht im Pleistocaen — bildete doch für sie der Waldgürtel des „Sundalandes“ eine fast unüberwindliche Barrikade. Ebenso wenig waren die östlichen Strecken dieses Landweges, weil flach und vom Charakter einer Steppe oder Waldsteppe, für Wald- und Bergvögel benutzbar. Celebes dagegen mit seinen Verbindungen knüpfte Waldgebirge an Waldgebirge, Grasland an Grasland.

Nicht überbrückt freilich wurde die ökologische Lücke zwischen den Gebirgswäldern der Kleinen Sundainseln (Flores) und denen von

Celebes. Sie haben zwar mancherlei Elemente miteinander gemeinsam, aber nur solche, die dem jungen (altpleistocänen?) Schub der „sundaischen“ Waldfauna angehören und nach Flores über Sumatra — Java Lombok — Sumbawa, nach Süd-Celebes dagegen über Borneo — Philippinen — Nord-Celebes eingewandert sind. Hierzu gehören: *Muscicapula melanoleuca*, *Dendrobiastes hyperythra*, *Phyllergates cucullatus*, *Zosterops montana*, *Erythrura hyperythra* (vgl. unten, p. 395).

An älteren Elementen haben Flores und Celebes nicht einmal in Andeutungen etwas gemeinsam (außer *Geokichla*?). Was davon auf den Kleinen Sundainseln zu finden ist, weist auf sehr alte Beziehungen nach dem Westen oder dem Osten hin, an denen Celebes nicht teilgenommen hat, wie *Zosterops crassirostris*, *Z. dohertyi*, *Z. superciliaris*, *Piprisoma obsoletum*, *Acmonorhynchus annae*, *Stigmatops instincta*, *Meliphaga lombokia*, *Pachycephala nudigula*, *Orthnocichla everetti*, *Pericrocotus lansbergi*, *Edolisoma dohertyi*, *Rhinomyias oscillans*, *Erythromyias dume-toria*, *Halcyon fulgidus*, *Loriculus flosculus*, *Otus alfredi* usw. — ganz zu schweigen von den vielen Arten, die, weil noch heutzutage mit anderen Rassen in Australien bzw. auf den Großen Sundainseln wurzelnd, ihre Herkunft von Osten bzw. von Westen her ohne weiteres zu erkennen geben.

Direkte Beziehungen Philippinen-Halmahera.

Ein unmittelbarer Austausch zwischen den Philippinen und Halmahera (nebst den übrigen Nord-Molukken) hat, soweit sich das aus der Vogelverbreitung ablesen läßt, in der Vergangenheit nicht bestanden, sofern dazu eine Landverbindung nötig gewesen wäre. Diese Feststellung begegnet sich aufs Vollkommenste mit derjenigen des Vulkanologen GOGARTEN (1918, p. 74), der dazu schreibt: „Es kann eine Verbindung der Vulkane von Halmahera mit den Philippinen nicht angenommen werden. Dagegen gehört Halmahera zu Neuguinea, von dem es durch keine tektonische Linie getrennt ist. Die Lage der halmaheraschen Vulkanlinie bis Kofiao (westlich von Salawati) ist ganz sichergestellt“.

Ganz so, wie nach den geologischen Beziehungen der Nord-Molukken zu erwarten wäre, weist deren Fauna im wesentlichen nach Neuguinea. Auch die meisten ihrer sehr alten Endemismen, deren Spuren sich außerhalb der Molukken verwischt oder verloren haben, sind teils wahrscheinlich, teils sicher papuanisch, wie *Habroptila*, *Halcyon funebris*, *Accipiter henicogrammus*, *Melitograis*, *Semioptera*, *Lycocorax*, *Centropus goliath*.

Fast alle deutlich westlichen Elemente werden wohl den Weg über Celebes-Sula genommen haben, bevor sie von den Philippinen nach Halmahera gelangen konnten, und umgekehrt alle deutlich östlichen über Celebes gewandert sein, bevor sie die Philippinen erreichten.

Das gilt wahrscheinlich auch für die folgenden, jetzt auf Celebes ganz oder scheinbar fehlenden Gattungen oder Arten:

Criniger. Eine westliche Gattung. In je einer Form auf Mindanao, Groß-Sangir, Togian-Inseln, Peling, Sula-Inseln, Molukken. Auf Celebes jetzt fehlend, aber Wanderweg nach den Molukken noch ziemlich deutlich.

Cacatua. Eine östliche Gattung. Auf den Philippinen *C. haematuropygia*, jetzt ohne Vertreter auf Celebes, wohin später (von Flores her) *Cacatua sulphurea* eingewandert ist. Es hat also vermutlich (im Pliocaen?) noch eine andere *Cacatua*-Art auf Celebes gegeben.

Amaurornis olivacea. Nach der neuesten Systematik (PETERS, Checklist II, 1934, u. a.) hätte diese Art mit ihren Rassen folgende Verbreitung: Philippinen, Molukken, Neuguinea, Bismarckarchipel, Nord-Australien. Diese Zusammenfassung ist jedoch irreführend. Es gehören vielmehr zusammen: *A. akool* (Nordindien bis Assam, NO-Indochina, SO-China) + *A. olivacea* (Philippinen) + *A. isabellina* (Celebes) + *A. moluccana* (Molukken, Neuguinea etc.) — Die Ähnlichkeit von *olivacea* und *moluccana* sollte nicht höher bewertet werden als die Unähnlichkeit der *A. isabellina* im Vergleich zu beiden, denn sie erstreckt sich lediglich auf oberflächliche Färbungseigentümlichkeiten (aschgraue statt isabellfarbene Unterseite).

Andererseits läßt sich aber auch zeigen, daß die Möglichkeit, von Halmahera aus durch einen weiten Flug übers offene Meer die alten (nicht vulkanischen) Talaut-Inseln oder auch die (vulkanischen) Sangir-Inseln zu erreichen, dann und wann während langer Zeiträume auch wirklich wahrgenommen worden ist. Wenigstens vermag ich mir das Vorkommen der alten endemischen Arten *Pinarolestes sangirensis* (Groß-Sangir), von echt papuanischer Verwandtschaft, und *Eos histrio* (Talaut, Sangir, Nanusa), von nordmolukkischer Verwandtschaft, nicht anders zu erklären. Nach den Philippinen haben sich diese beiden nicht ausgebreitet; das hat aber getan die Gruppe der Taube *Columba vitiensis*, die in einem großen Teil ihres Verbreitungsgebietes zur Kleininsel-Bewohnerin geworden ist und daher ihrer eigenen Ausbreitungsweise unterworfen war. Sie hat von ihrem papuanischen „Stammland“ aus ganz deutlich den direkten Seeweg von den Nord-Molukken nach den Philippinen genommen, und ist von dort aus weiter zu den japanischen

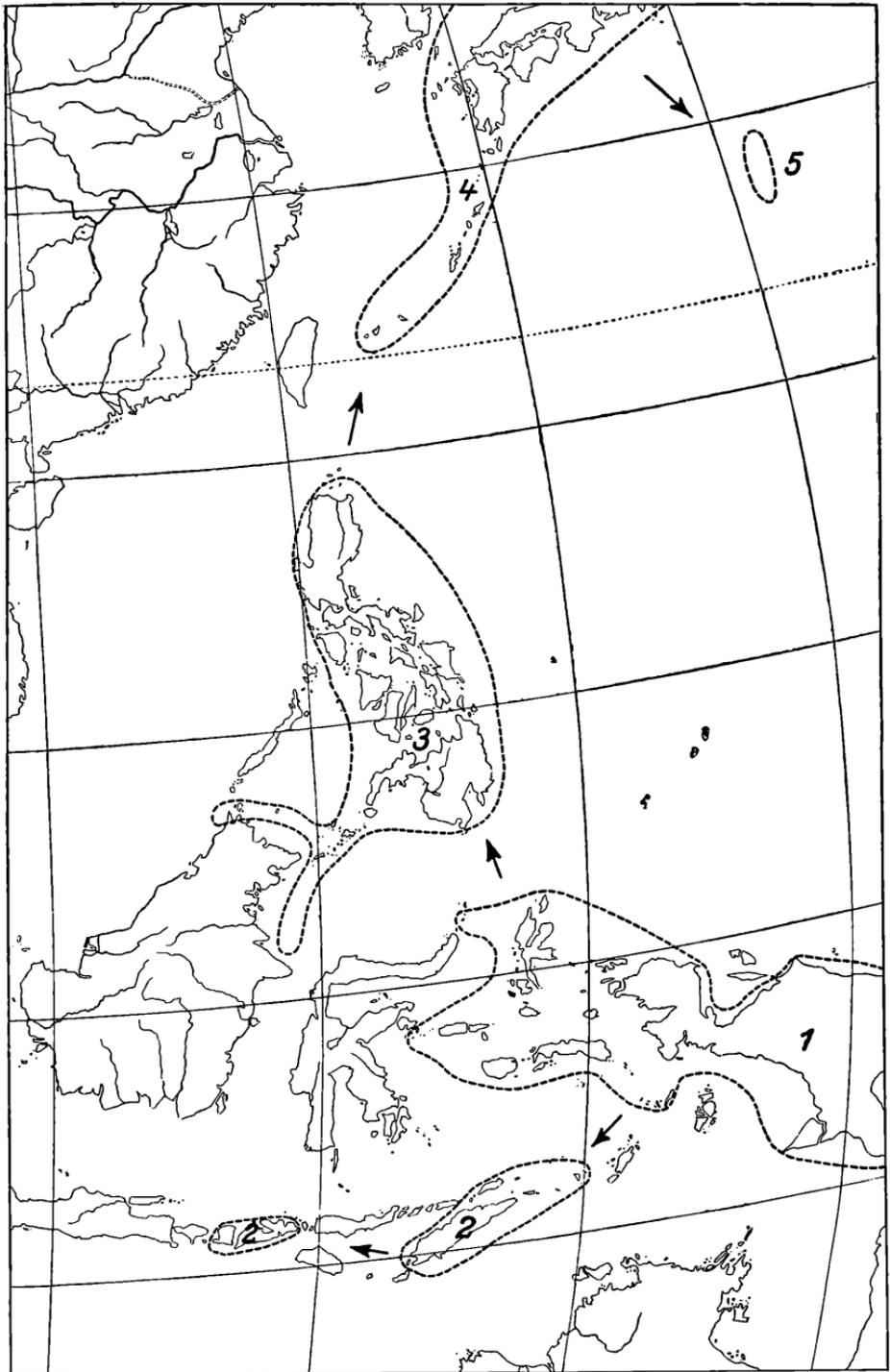


Abb. 13. Verbreitungsgebiete und vermutliche Wanderrichtung des Rassenkreises *Columba vitiensis*, mit den Rassen: 1. *halmahera* — 2. *metallica* — 3. *griseogularis* — 4. *jouyi* + *stejnegeri* + *janthina* — 5. *nitens*.

Inseln gelangt. Dieser Vorgang, der zum ersten Mal vermutlich im Pliocaen oder Frühpleistocaen erfolgte, hat sich im Kleinen während des Holocaens wiederholt: *Columba vitiensis halmaheira* hat von Halmahera aus die beiden Vulkaninselchen Tagulandang und Ruang, nördlich von Celebes, besiedelt, worüber sich interessante Feststellungen bei MEYER & WIGLESWORTH (1898, p. 634) finden (Siehe unsere Karte 13).

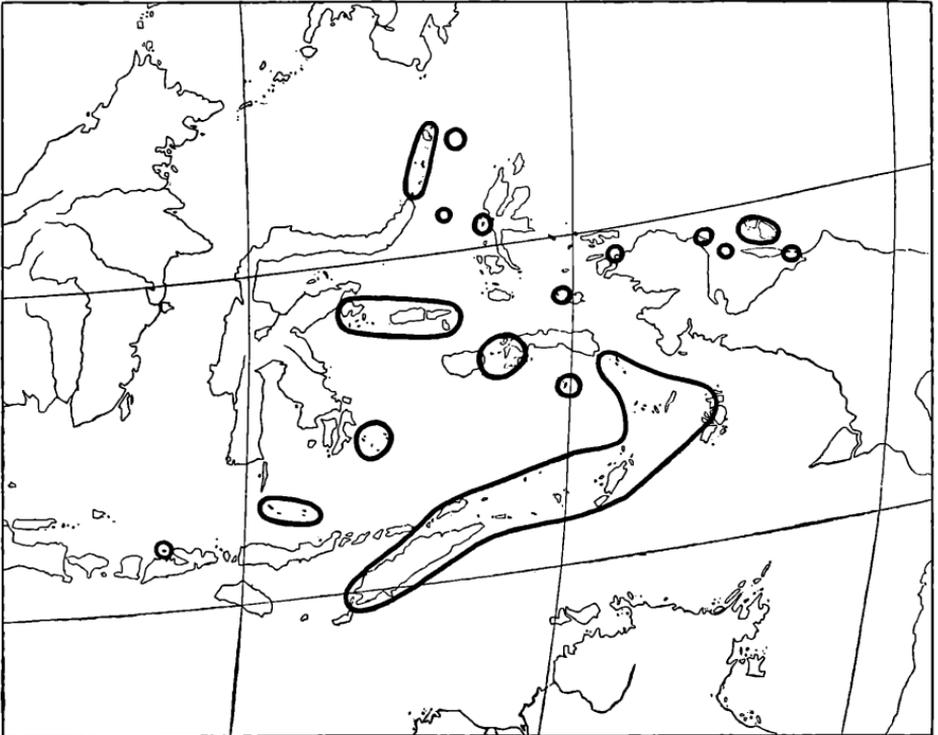


Abb. 14. Verbreitungsgebiete des Kleininsel-Bewohners *Monarcha cinerascens*.

Uebers Meer hinweg ist die Kette vulkanischer Inseln, die sich zwischen der Nordspitze von Celebes und der Südspitze von Mindanao erstreckt, von Halmahera aus auch durch den großen Papagei *Tanygnathus megalorhynchos* erreicht worden; seine Ausbreitung ist genau wie diejenige des Muscicapiden *Monarcha cinerascens* (eines Kleininselbewohners) ein weiteres schönes Beispiel dafür, daß manche Vogelarten von der Benutzung von Landbrücken völlig unabhängig sind (Karten 14, 18). Vor der leichtfertigen Konstruktion hypothetischer Landbrücken zur Verbindung von Fundorten kann daher nicht eindringlich genug gewarnt werden. Jeder Einzelfall verlangt sein individuelles

Studium, ergänzt durch eine möglichst große Vertrautheit mit der Oekologie der fraglichen Spezies.

Angesichts des relativ jungen erdgeschichtlichen Alters der Molukken und von Celebes ist es unwahrscheinlich, daß die Ausbreitung anderer („älterer“) Tiergruppen zu einer Periode stattfand, in der die Lagebeziehungen dieser Insel noch andere waren als zur Zeit ihrer Besiedlung durch Vögel. Unstimmigkeiten in den Ergebnissen der Analyse verschiedener systematischer Kategorien dürften sich also mit der Zeit beheben lassen; sie werden sich wohl zu einem Teil zurückführen lassen auf Verschiedenheiten im gegenwärtigen Stand der Spezialforschung (wobei die Ornithologie noch immer, wie schon seit langem, in Führung ist), zu einem anderen Teil auf Verschiedenheiten in der Benutzung von Verbreitungsmitteln und auf Verschiedenheiten hinsichtlich der maßgeblichen ökologischen Faktoren. Man könnte kaum einen größeren Unterschied konstruieren als den, der zwischen den hier dargelegten zoogeographischen Ergebnissen und der auf das Studium von Insekten sich stützenden Darstellung von K. GÜNTHER (1938) besteht. Unter 20 Käfern und Stabheuschrecken von Sangir haben nach GÜNTHER 50 % Beziehungen nach Celebes, 25 % Beziehungen nur nach den Molukken, 15 % Beziehungen nach den Philippinen. Im Banne der WEGENERSchen Continentalverschiebungs-Theorie stehend, deren Anwendungsmöglichkeit auf die Verhältnisse des Malayischen Archipels höchst fraglich erscheint (vgl. UMBROVE 1935), folgert GÜNTHER hieraus und aus der „seltsamen Erscheinung“, daß 2 Rassenkreise nur auf Sangir und Banggai verbreitet sind, diese Inseln hätten noch im Tertiär wesentlich andere Lagebeziehungen zueinander gehabt als gegenwärtig. „Danach haben sich im jüngeren Tertiär die Nordostspitze von Celebes und als Abkömmling der molukkischen Inselflur der Verband Sanghir-Banggai einander genähert. Dieser Komplex teilte sich unter dem entgegenstehenden Druck der Nordostspitze von Celebes: Banggai driftete südwestwärts ab, zur Ostküste von Celebes hin, während Sanghir nordwestwärts über Celebes hinaustrieb: [denn] beide Inseln sind heute noch durch 2 Rassenkreise, die nicht von Celebes bekannt sind, verbunden.“ Kaum von der Scylla der Landbrücken-Epidemie ausgespien, sieht sich die Zoogeographie von der Charybdis einer ebenso gefährlichen Modekrankheit bedroht!

Wenn GÜNTHER zu dem Ergebnis kommt: „Die Sanghir-, Talaud- und Nanoesa-Inseln vermitteln nicht zoogeographisch zwischen Celebes und den Philippinen“, so läßt sich dieses Urteil m. E. nicht einmal mit seiner eigenen Analyse in Uebereinstimmung bringen (siehe oben).

Zudem läßt sich hier eine Bemerkung anschließen, die wohl nicht nur für Vögel, sondern auch für manche andere Tiergruppen von Gültigkeit ist:

Wer den Tierbestand kleiner Inseln mit solchen großer Inseln vergleicht, wird stets eine ganze Anzahl von Unterschieden finden, die nicht historisch, sondern rein oekologisch bedingt sind. Niemand wird wohl behaupten wollen, daß die Tausend-Inseln vor Batavia, der Karimoen-Djawa-Archipel und die Kangean-Inseln ehemals eine geographische Einheit gebildet hätten, die von Java abgetrennt war; denn hier liegt es klar auf der Hand, daß das, was sie faunistisch verbindet und in Gegensatz zu Java stellt, mit ihrer gemeinsamen Eigenschaft, Kleininseln vor der Küste von Java zu sein, zusammenhängt. Ganz so liegen die Dinge aber auch anderwärts; und nichts wäre verkehrter, als von den kleinen Trümmern einer ehemals breiten Landverbindung zu erwarten, daß ihre Fauna konservativ geblieben sei und sich ganz oder vorwiegend aus Resten derjenigen Fauna zusammensetze, von der sie ehemals, in ihrer „Brücken“-Zeit, bevölkert worden war. Zugleich mit dem Schrumpfen des Areals wandeln sich auch die oekologischen Bedingungen; eingesessene Arten verschwinden, neue wandern übers Meer her ein, vor allem aus den Richtungen, in welchen ebenso kleine, oekologisch gleichwertige Inseln liegen, und es entsteht das bunte verwirrende Mosaik einer neuen Mischfauna.

Ueber die zoogeographischen Beziehungen der Säugetiere von Celebes.

Die Möglichkeit, die Verbreitung und vermutlichen Wanderwege der Säugetiere von Celebes mit den Ergebnissen der Ornithologie zu vergleichen, scheint noch immer, gerade so wie beim Erscheinen der großen Monographie der Vettern SARASIN (1901), nicht gegeben zu sein. Was bisher zoogeographisch einigermaßen sicher beurteilt werden kann, sind nur wenige Vertreter einer ziemlich artenreichen Säugerfauna, deren Kenntnis durch die Sammeltätigkeit des Herrn HEINRICH erheblich gefördert worden ist (vgl. TATE, 1936). Zu einem selbständigen Urteil über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Säugetiere nicht imstande, muß ich mich darauf beschränken, einiges Wenige anzuführen, unter Berufung auf die sachkundige Beratung, die mir durch Herrn Kollegen POHLE zuteil geworden ist.

Tarsius. Verbreitung: Java, Sumatra, Borneo, Philippinen, Sangir, Celebes, Saleyer. — Ein bei Vögeln ziemlich häufiger Verbreitungstyp, der auf Einwanderung über die Philippinenbrücke schließen läßt.

Phalanger ursinus. Verbreitung: Celebes und Peling. Geographischer Vertreter des *Phalanger maculatus*: Cape York, Neuguinea,

Key-Inseln, Süd-Molukken. Kein Vertreter auf den Kleinen Sunda-Inseln. Einwanderung über die Molukkenbrücke deutlich („Alte Einwanderung“, vergleichbar mit *Pachycephala*, *Trichoglossus*, *Gymnocrex* usw.)

Babirusa. Verbreitung: Celebes, Taliabu (Sula-Inseln), Buru. Verwandtschaft „westlich“. Auswanderung über die Molukkenbrücke deutlich („Alte Auswanderung“, vergleichbar mit *Basilornis*, *Prioniturus*, *Geokichla*).

Anoa. Eine sehr alte endemische Gattung; vergleichbar *Scissirostrum*, *Enodes*, *Geomalia*, *Macrocephalon* usw. Nach RAVEN (1935) ist der nächste Verwandte vielleicht *Bos mindorensis* von Mindoro, was wieder auf die Benutzung der Philippinenbrücke hinweisen würde.

Sus celebensis. Borneo, Philippinen, Celebes, Ambon, Seran; vielleicht Einwanderung über die Philippinenbrücke, Auswanderung über die Molukkenbrücke; indessen ist die Systematik und Verbreitung der Schweine des Malayischen Archipels noch zu wenig geklärt, um für solche Untersuchungen herangezogen werden zu können. (Nach RAVEN (1935) soll *S. celebensis* in die *vittatus*-Gruppe gehören).

Acerodon. Eine Gattung der Flughunde. Verbreitung: Philippinen, Talaut, Celebes, Sula-Inseln, Flores, von da westwärts bis Sumbawa, ostwärts bis Timor. Dieser Verbreitungstyp kehrt ähnlich bei Vögeln wieder, z. B. *Elanus hypoleucus*, *Cisticola exilis*, *Saxicola caprata*, *Ptilinopus melanocephalus* etc. (oben p. 348).

Rusa timorensis. Verbreitung: Java, Kleine Sunda-Inseln bis Timor, Celebes, Buru, Ambon, Seran, Batjan. Ein Verbreitungstyp, der in ähnlicher Weise bei Vögeln mehrfach vorkommt, und zwar denen, die die pleistocaene Floresverbindung zur Einwanderung benutzt haben. Die jetzige Verbreitung des Hirsches ist aber z. T. sicher durch den Menschen herbeigeführt worden. Diese Art hat also bei zoogeographischen Untersuchungen auszuscheiden.

Hystrix brachyura. Verbreitung: Südostasien, Sumatra, Borneo, Java, Bali bis Flores, Djampea, Süd-Celebes, was auf die Existenz und Benutzung der pleistocaenen „Flores-Brücke“ hinweisen würde, wenn es sich wahrscheinlich machen ließe, daß die Ausbreitung des Stachel-schweines nach Süd-Celebes eine spontane gewesen ist.

Artbildung auf Celebes.

Größere Inseln, besonders die orographisch und ökologisch reich gegliederten, sind zur Vermehrung ihrer Artenzahl nicht lediglich auf fremde Einwanderung angewiesen. Unter günstigen Bedingungen der biologischen Isolation kann die geographische Variation (Rassenbildung)

im Raum der gleichen Insel bis zur Artspaltung führen, wenn nur die dazu benötigte geologische Zeit ausreicht. Das lehren Beispiele auf Madagascar, Neuguinea, Neuseeland und manchen anderen sehr alten Inselmassen.

Auch Celebes gehört in diese Reihe. In statu nascendi haben wir heute den Artbildungsprozeß am klarsten vor uns bei dem Artenpaar *Cyornis hoevelli* — *Cyornis sanfordi*. In der Gegenwart sind sie noch „vikariierenden Arten“, aus geographischen Rassen entstanden. Die Artspaltung ist bereits vollzogen bei dem Paar *Dendrobiastes rufigula* — *Dendrobiastes bonthaina*; beide leben heute auf der Südhalbinsel (die ursprünglich die Domäne der dort isoliert gewesenen *D. bonthaina* gewesen sein dürfte) nebeneinander. Andere celebesische Artenpaare, deren Gabelpunkt aber sehr viel weiter zurückliegt als bei *Dendrobiastes*, sind *Myza celebensis* und *Myza sarasinorum*; *Dicrurus hottentottus* und *Dicrurus montanus*; *Accipiter rhodogaster* und *Accipiter nanus*; *Prioniturus platurus* und *Prioniturus flavicans*. Wahrscheinlich gehören auch die drei *Zosterops*-Arten *Z. atrifrons*, *Z. consobrinorum* und *Z. anomala* in diese Kategorie.

Celebes als Bildungsherd und Ausbreitungszentrum.

An die Tatsache, daß Celebes eine große Zahl endemischer Arten besitzt, lassen sich weitere Feststellungen und Ueberlegungen anknüpfen.

Zunächst die Feststellungen. Es erscheint sehr bemerkenswert, daß sich gerade im Raum von Celebes Arten stark umgebildet haben, die anderwärts ihre morphologischen Eigenschaften nur wenig veränderten. So wenigsten ist man versucht, die folgenden Beispiele zu deuten:

Der Kuckuck *Eudynamis scolopacea* hat eine sehr weite Verbreitung: in viele Rassen gegliedert, bewohnt er den ganzen Raum des indo-australischen Gebietes, von Indien und Südchina über die Philippinen und Sundainseln ostwärts bis Neuguinea, Bismarck-Archipel und Australien. Man kann alle diese Rassen ohne Zwang zu einem Rassenkreis anordnen; ihr morphologischer Abstand läßt das ohne weiteres zu (vgl. HARTERT, Nov. Zool. X, 1903, p. 235—338). Mitten in diesem Gebiet lebt auf Celebes *Eudynamis melanorhyncha*, der von *E. scolopacea* so stark abweicht, daß ihn die meisten Systematiker nicht als Rasse dazu ziehen, obgleich er diesen geographisch vertritt.

Der Papagei *Trichoglossus haematodus* ist bezeichnend für die Inselwelt östlich der WALLACE'schen Linie. Hier lebt er, rassisch vielfach gegliedert, im Raum vom Bismarckarchipel und Nordaustralien an westwärts über die Kleinen Sundainseln bis Bali, und bis zu den

Molukken. Lediglich auf Celebes hat sich aus diesem Grundstock eine stark differenzierte Form entwickelt, die als eigene Art, *Trichoglossus ornatus*, geführt zu werden verdient (vgl. ROTHSCHILD & HARTERT, Nov. Zool. VIII, 1901, p. 68—71).

Der Eisvogel *Ramphalcyon capensis* bewohnt Vorder- und Hinterindien, Südchina, die Philippinen, die Großen und die Kleinen Sundainseln ostwärts bis Flores. Die Rassen sind wenig von einander unterschieden. (Vgl. OBERHOLSER, Proc. U. St. Nat. Mus. 35, 1909, p. 658—680). Die zweite Art dieser Gattung, *Ramphalcyon melanorhyncha*, ist auf Celebes und die Sula-Inseln beschränkt und weicht von *R. capensis* auffällig ab.

Der Fliegenschnäpper *Hypothymis azurea* hat fast die gleiche Verbreitung: Vorder- und Hinterindien bis Indochina und Hainan, die Philippinen, die Großen und Kleinen Sundainseln ostwärts bis Alor, (vgl. STRESEMANN, Novit. Zool. XX, 1913, p. 293—297), mit undeutlicher Rassenbildung. Eine zweite Art dieser Gattung, *H. puella*, stark von *H. azurea* abweichend, ist auf Celebes mit Sula beschränkt.

Der Fliegenschnäpper *Culicicapa ceylonensis* ist in fast ununterscheidbaren Rassen nahezu so wie die beiden vorigen verbreitet: Vorder- und Hinterindien bis Süd-China, die Großen und Kleinen Sunda-Inseln ostwärts bis Flores. Die zweite, stark abweichende Art dieser Gattung ist auf Celebes und bemerkenswerter Weise auch die Philippinen beschränkt (Ausbreitungszentrum vermutlich die Philippinen).

Der Wespenbussard *Pernis ptilorhynchus* lebt am ganzen Ost- und Westrand Asiens, von SW. Sibirien und Japan bis hinunter nach Hinter- und Vorderindien, sowie auf den Großen Sunda-Inseln und Philippinen. Dagegen haben Celebes und die Philippinen eine andere, stark abweichende Art: *Pernis celebensis* (Ausbreitungszentrum vermutlich die Philippinen). Diese Beispiele ließen sich noch vermehren, z. B. um *Ducula paulina* in ihrem Verhältnis zu *D. aenea*, *Ptilinopus superbus temminckii* im Verhältnis zu der sehr weit verbreiteten *Pt. s. superbus*, *Amaurornis isabellina* im Verhältnis zu *A. moluccana* (möglicherweise auch ein *Tyto rosenbergi* in ihrem Verhältnis zu *Tyto alba*?).

Hierher gehören auch noch die beiden folgenden Fälle: Die Drongos (*Dicrurus*) der Untergattung *Chibia* haben eine Art, *Dicrurus hottentottus*, vom Vorland des Himalaya und West-China über den ganzen indoaustralischen Archipel ostwärts bis zum Bismarck-Archipel und Australien vorgeschickt. Die einzige zweite Art dieser Untergattung lebt, als *Dicrurus montanus*, auf Celebes, und zwar neben dem ihr recht ähnlichen *Dicrurus hottentottus leucops*.

Im ganzen Indo-australischen Archipel sind die langzehigen Sperber (Untergattung *Accipiter*) der Gattung *Accipiter* durch jeweils nur eine einzige Art vertreten (Artenkreis *Accipiter virgatus* + *rhodogaster* + *erythrauchen* + *cirrhocephalus* + *brachyurus*). Celebes aber macht auch hier eine Ausnahme durch den Besitz von zwei Arten: *Accipiter rhodogaster* und *Accipiter nanus*!

Wie diese Tatsachen zu erklären sind, ob sie verbreitungsgeschichtliche Gründe haben oder ob tatsächlich die Entwicklungsgeschwindigkeit auf Celebes eine größere gewesen ist als anderwärts, kann gegenwärtig noch nicht und vielleicht niemals entschieden werden — wie dem aber auch sei: Die Bedeutung von Celebes als Bildungsherd neuer Arten wird dadurch deutlich gemacht.

Diese neuen Arten haben die Möglichkeit gehabt, sich über die Nachbargebiete auszubreiten, und werden um so weniger durch Konkurrenten der gleichen Verwandtschaftsgruppe in diesem Umkreis an der Ausbreitung gehindert worden sein, je stärker sie sich biologisch (und nicht nur morphologisch!) differenziert hatten. Das ist seitens echt celebesischer Arten selten, aber doch vielleicht häufiger geschehen als sich aus der heutigen Verbreitung der Arten folgern läßt. Wir konnten schon früher eine nach den Molukken vorgedrungene Gattung und eine weitere Spezies als „celebesische“ hinstellen, nämlich *Basilornis* und *Androphilus castaneus*¹⁾, und ließen die Frage offen bezüglich einiger Artengruppen, welche Celebes mit den Philippinen teilt. Hier wäre noch nachzutragen *Cinnyris sericea*. Dieser Honigsauger ist weit über die Molukken und das papuasische Gebiet verbreitet und hat in Celebes sein westlichstes Vorkommen. Da die Familie Nectariniidae ohne Frage rein „westlich“ ist, muß sich auch *Cinnyris sericea* von Westen nach Osten ausgebreitet haben und in Celebes schon länger ansässig gewesen sein als in den Molukken und dem Gebiet von Neuguinea. Die westlichen Verwandten dieser Art erblicke ich in *Cinnyris sperata* (Philippinen) und *Cinnyris brasiliiana* (Gebiet des pleistocänen Sundalandes). Bevor also dieser Honigsauger seine Ostwanderung über Celebes hinaus begann, muß er sehr lange auf Celebes beschränkt gewesen sein, so lange, bis der jetzige große Abstand von *Cinnyris sperata* erreicht war.

Es bleibt noch eine weitere Art zu nennen, die ganz offensichtlich eine celebesische ist und sich von Celebes aus über 3 Brücken hinüber verbreitet hat: die schon früher (p. 318, Abb. 1) erwähnte Fruchttaube *Ptilinopus melanocephalus* — ein wahres Paradebeispiel für zentrifugale Aus-

1) Ein Analogon unter den Säugetiere liefert *Babirusa* (Celebes-Taliabu-Buru).

breitung. Den schlüssigen Beweis dafür, das Celebes der Ausgangspunkt war und nicht etwa eine Philippinen-Insel, muß die Forschung freilich schuldig bleiben; keine andere Hypothese aber kann so viel Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen.

**Richtung und Tempo der Ausbreitung
von Vogelarten als Funktion ökologischer Faktoren.**

Stellen wir die Zahl jener Arten, die auf den 4 Wegen nach Celebes einwanderten, mit der entsprechenden Auswandererzahl zusammen, dann finden wir, von Celebes aus betrachtet:

	Philippinen	Molukken	Flores	Borneo
Einwanderer	63 (54.3 ‰)	24 (20.7 ‰)	18 (15.5 ‰)	11 (9.5 ‰)
Auswanderer	18 (28.5 ‰ d. Einwand.)	39 (162.5 ‰ d. Einwand.)	12 (66.6 ‰ d. Einwand.)	4 (36.4 ‰ d. Einwand.)
Summe	68	54	36	15

Es geht daraus die vielleicht selbstverständlich scheinende, aber doch wohl einer Kontrolle werthe Tatsache hervor, daß die Größe des in einem Gebiete auftretenden Wanderdruckes eine Funktion seines Artenreichtums ist. Celebes, weit ärmer an Vogelarten als die aus dem Hinterland ständig neu gespeisten Philippinen, empfing weit mehr als es gab; die Molukken dagegen, schon früh von dem großen Bildungszentrum Neuguinea abgelöst und mit einer ziemlich dürtigen Avifauna auf sich selbst gestellt, nahmen selbst von einem so armen Nachbarn, wie Celebes es ist, mehr als sie dafür zu liefern vermochten. Umgekehrt verhält es sich wieder mit der Beziehung von Flores zu Celebes, zu einer Zeit, als Flores sowohl von Westen (Sundaland) wie von Osten (Australien) her Nachschub erhalten hatte.

Es ist nun nicht etwa die absolute Artenzahl eines gegebenen Gebietes, die darüber entscheidet, ob und wie stark dieses einen Anreiz zur Einwanderung weiterer Arten bietet; das hängt vielmehr davon ab, in welchem Maße die Biotope, die dieses Gebiet enthält, bereits mit Tierarten aus der gleichen systematischen und zugleich ökologischen Gruppe, zu der die potentiellen Einwanderer gehören, gesättigt sind. Die Kapazität eines Gebietes für Tierarten ist durchaus nicht etwa eine Funktion seines Flächenraumes; das gilt nur, und auch dann nur mit Einschränkungen, wenn der Biotopreichtum der verglichenen Gebiete gleich ist. MEISE (1930, p. 204) hat dazu

lehrreiche Gegenüberstellungen gegeben, die aber erst im Zusammenhang mit einer ökologischen Darstellung ihre volle Bedeutung erhalten werden.

Die obenstehende Tabelle und die auf den Seiten 316—326 zusammengestellten Artenlisten scheinen mir zweierlei anzuzeigen:

1. daß die Philippinen stärker gesättigt sind als Celebes, und dieses wieder stärker gesättigt als die Molukken.
2. daß von weither durch Celebes durchwandernde Arten mehr Aussicht haben, von den Nachbargebieten unserer Insel aufgenommen zu werden, als „celebesische“ Arten.

Die zweite Wahrnehmung ist offenbar sehr bedeutsam. Sie hängt innig zusammen mit der Erscheinung, daß zwei Formen in um so entschiedenerer Konkurrenz mit einander zu treten pflegen, je näher sie verwandt sind. Daher liefert denn auch umgekehrt der Grad dieses Wettbewerbes um den Lebensraum dem Systematiker ein Kriterium für die Bewertung des Abstandes zweier einander ähnlicher Tierformen, dem er in Zweifelsfällen mehr vertraut als dem Zeugnis der Morphologie. Die Gleichheit der ökologischen Ansprüche zweier mit einander verwandter Formen kann noch einhergehen mit guter *Uebereinstimmung aller zur Anpaarung und zur Aufzucht des Nachwuchses ausgebildeter Instinkte*; in solchem Falle kommt es zum Entstehen einer Bastardpopulation in der Kontaktzone, und die moderne Systematik stellt diese beiden Formen als Rassen zur gleichen Spezies.

Die auf Verwandtschaft beruhende Uebereinstimmung kann aber auch reduziert worden sein zu einer Uebereinstimmung nur noch ihrer ökologischen Ansprüche, bei *divergenter Entwicklung ihrer sexuellen Handlungen*¹⁾. Zwei Formen, die sich so verhalten, machen sich gegenseitig dem Raum streitig, und wo sie bei ihrer Ausbreitung zusammenprallen, grenzen sie scharf aneinander, ohne Bastarde zu bilden. Die moderne Systematik beurteilt solches Verhalten als ein Zeugnis artlicher (= spezifischer, nicht rassischer = subspezifischer) Verschiedenheit. Beispiele hierfür sind wahrscheinlich viel häufiger als man weiß²⁾. In

1) Auch das umgekehrte Verhalten kommt vor: Divergenz des ökologischen Verhaltens bei Erhaltenbleiben der sexuellen Affinität. Beispiel *Passer domesticus* und *Passer hispaniolensis* (MEISE, J. f. O. 1936, p. 631—672).

2) Um ein Beispiel zu nennen: MEISE hat bei seiner verdienstvollen Revision der Gattung *Gerygone* (Novit. Zool. 36, 1931) der Tatsache der Vikarianz zweier Formengruppen mitunter meines Erachtens eine falsche Deutung gegeben. Sie allein kann noch nicht die Konzeptspezifität beweisen. Ich halte z. B. *Gerygone sulphurea* und die *dorsalis*-Gruppe für 2 verschiedene Arten, würde dagegen kein Bedenken tragen, die *inornata*-Gruppe zu *sulphurea* zu stellen.

Europa gehört hierher das Verhältnis von Nachtigall und Sprosser (*Luscinia megarhynchos* zu *Luscinia luscinia*), anderwärts z. B. das Verhältnis von *Oenanthe leucomela* zu *Oe. hispanica* (GROTE, Orn. Mber. 1939, p. 54), oder von *Poicephalus senegalus* zu *P. meyeri* und *P. rufiventris* (GROTE, J. f. Orn. 1926, p. 743—749), oder von *Lamprocolius chalybaeus*, *L. chalcurus* und *L. sycobius* zueinander (STRESEMANN & GROTE, Verh. VI. Internat. Ornith.-Kongreß Kopenhagen 1926, (1929) p. 349 bis 362) usw. — In Celebes mögen sich die 3 von verschiedenen Seiten her eingedrungenen Stare der Gattung *Aplonis* geographisch ausschließen, obwohl sie verschiedenen Spezies angehören. Diese Frage bedarf aber noch weiterer Untersuchung, ebenso die nach dem Verhalten von *Zosterops consobrinorum*, *anomala* und *atrifrons* zueinander.

Der nächste Entwicklungsschritt führt zu einer *Divergenz* auch der *ökologischen Ansprüche*. Ist dieser in hinreichender Größe vollzogen, dann vermögen diese nahe verwandten Arten, sofern sie aufeinandertreffen, ihre Wohngebiete übereinanderzuschieben. Dies entweder im wörtlichen Sinne, indem sie im gleichen geographischen Gebiet verschiedene Höhenstufen besetzt halten, oder im übertragenen Sinne, indem sie die gleiche Höhenstufe einnehmen und sich dabei nicht umeinander kümmern. Wenn ein solcher „ökologischer Abstand“ immerhin noch gering geblieben ist, dann wird dieses Neutralitätsverhalten sogleich in Konkurrenzverhalten umschlagen, sobald der Lebensraum stark eingeengt und die Biotop-Auswahl damit beschnitten wird. So erklärt es sich, daß zuweilen auf Gruppen kleiner Inseln eine jede davon, in anscheinend ganz regelloser Weise, von nur einer einzigen Art eines Artenpaares besetzt gehalten wird, das sich auf den benachbarten großen Inseln keine merkliche Konkurrenz macht.¹⁾

Hierfür hat MAYR (1933, p. 322) lehrreiche Beispiele bekannt gegeben. „So finden wir z. B. in der Tonga-Gruppe, daß *Pachycephala* auf die nördlicheren Inseln (Late und Vavau-Inseln) beschränkt ist, während *Clytorhynchus* nur auf den südlichen Inseln (Haapai-Gruppe etc.) vorkommt. Die beiden Gattungen werden hier nirgends auf derselben Insel gefunden. Die Santa Cruz-Gruppe — um ein zweites Beispiel zu erwähnen — wurde von zwei Seiten her durch die Gattung *Aplonis* besiedelt (*Aplonis zelandica* und *tubuensis*). Auf keiner Insel leben aber beide Arten nebeneinander.“

1) Vgl. hier auch die Verteilung der beiden Steinschmätzer-Arten *Oenanthe oenanthe* und *Oe. hispanica* über die ägäischen Inseln (v. WETTSTEIN, J. f. Orn. 1938, p. 23).

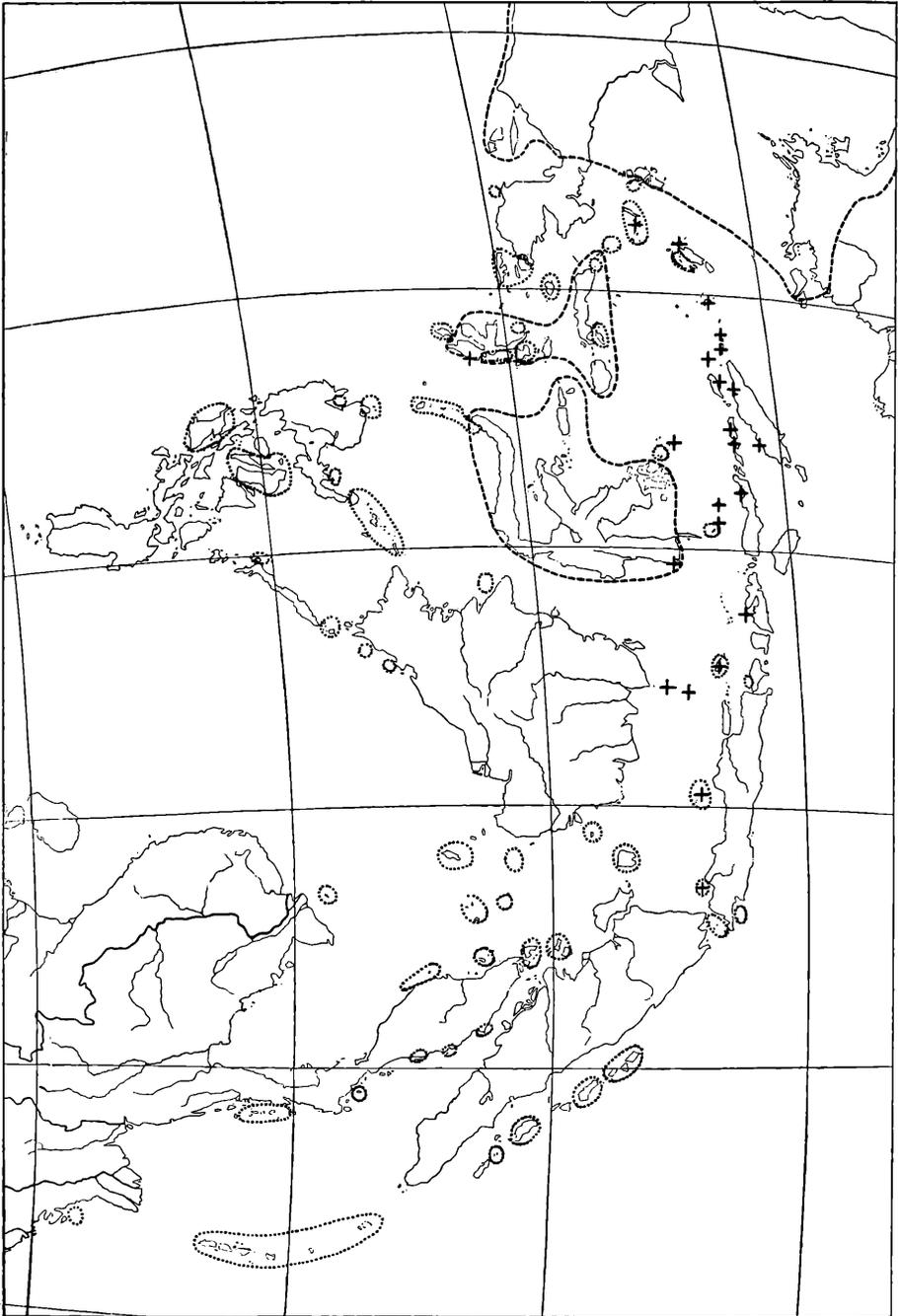


Abb. 16. Artkonkurrenz auf Kleininseln. Verbreitung der Fruchttauben *Ducula spilorrhoa* + *melanura* + *luctuosa*; *Ducula bicolor*; + *Ducula rosacea*.

Mir scheint, daß auch die wunderliche Lücke in der Verbreitung der Kleininseltaube *Ducula (Myristicivora) bicolor* als eine Folge der Artkonkurrenz zu verstehen ist. Diese Taube fehlt auffälliger Weise im Gebiet der Kleinen Sunda-Inseln. Dort nimmt in ökologischer Hinsicht eine sehr verschieden aussehende andere Fruchttaube, *Ducula rosacea*, ihren Platz ein. In den Grenzgebieten kommen beide Arten stellenweise im gleichen Miniaturarchipel nebeneinander vor, z. B. auf Djampea, im Kangean-Archipel, im Karimoen-Djava-Archipel und auf den Tausend-Inseln vor Batavia; im allgemeinen aber schließen sie sich gegenseitig aus, wahrscheinlich weil zwei Scharen so großer Fruchtverschlinger auf dem gleichen Inselchen nicht zusammen existieren können (vgl. Karte, Abb. 15).

Auch in der Papageiengattung *Tanygnathus* gibt es einen solchen Fall. Diese Gattung ist höchstwahrscheinlich „westlich“, nämlich philippinisch, und hat wohl über Celebes die Molukken erreicht, wo jetzt die beiden Arten *T. gramineus* (Buru) und *T. megalorhynchus* (von weiter Verbreitung) leben. Letzterer hat sich von den Nordmolukken aus erneut nach Westen, nämlich nach der Inselkette zwischen Celebes und Mindanao, ausgebreitet und ist auf solche Weise in das Wohngebiet des dort seit alters wohnenden *T. sumatranus* eingedrungen: Die Folge war, daß *T. megalorhynchus*, als der größere und stärkere, seinen Vetter *T. sumatranus* von allen Inseln zwischen der Nordspitze von Celebes und Sangir verdrängt hat; beide haben sich nur noch nebeneinander gehalten auf den größten Inseln dieser ganzen Gruppe, nämlich Groß Sangir und Talaut. Siehe Karte, Abb. 16.

Konkurrierende Arten sind wahrscheinlich meist solche, die nahe mit einander verwandt sind. Sie brauchen das aber durchaus nicht zu sein, wie die unerwarteten und unwillkommenen Erfahrungen gelehrt haben, die nach der Einführung fremder Tierarten in bis dahin biologisch ausbalancierte Gebiete gesammelt worden sind. Dieses Experiment hat bekanntlich oft mit der völligen Verdrängung einer einheimischen Tierart durch eine biologisch ähnliche fremde geendet oder umgekehrt. Man sollte diese Erfahrung mehr, als dies zu geschehen pflegt, auf die Beurteilung zoogeographischer Gegebenheiten anzuwenden suchen und nicht ohne weiteres erwarten, den Speziesbestand einer Insel vergrößert zu sehen lediglich als Folge des geologischen Vorgangs der Angliederung einer Nachbarinsel. Von den dort lebenden Arten wird die Mehrzahl aus historischen Gründen mit solchen der ersten Insel nahe verwandt sein, also zu ihnen in Konkurrenz treten, was auf

die Dauer mit der Vernichtung des numerisch oder biologisch unterlegenen Kampfparkers enden kann. Ferner wird dann, wenn beide Inseln ökologisch mit einander übereinstimmen, auch der ökologische Raum beider bereits mehr oder minder ausgefüllt sein, sei es auch nur durch Angehörige systematisch entfernterer Spezies. Dadurch ergibt sich auch zwischen solchen Spezies ein Konkurrenzverhältnis (wie es möglicherweise in Süd-Celebes zwischen *Lalage nigra sueurii* und *Lalage*

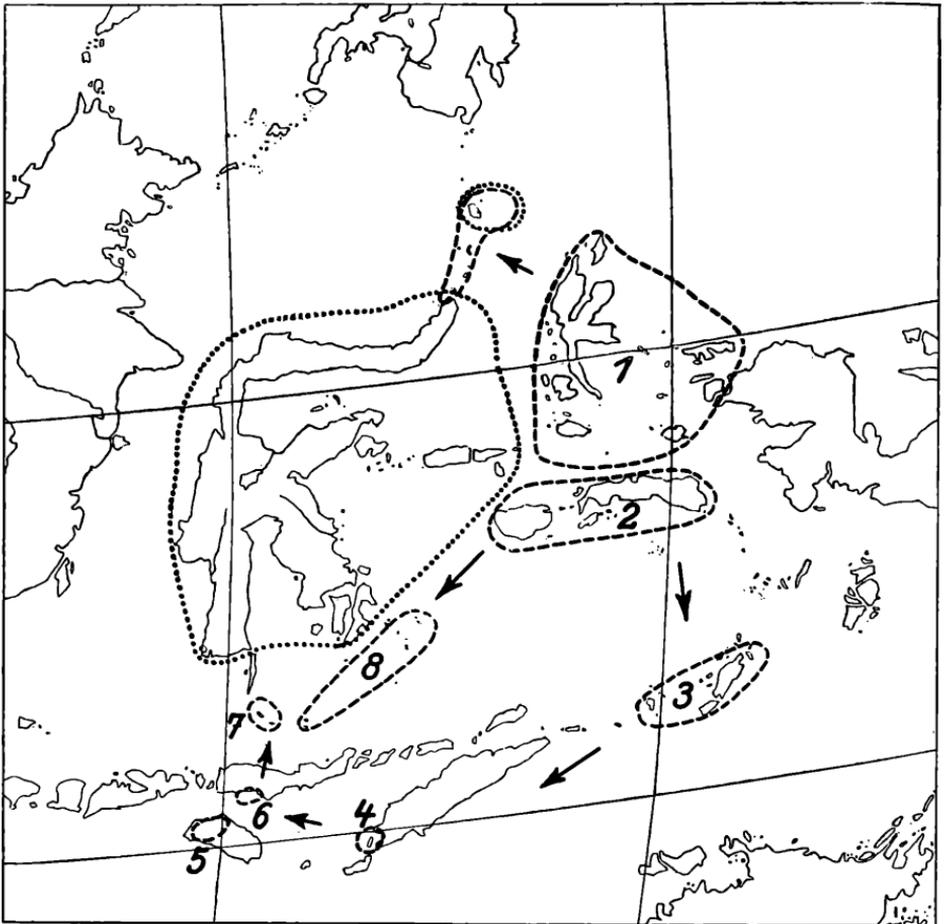


Abb. 16. Verbreitung der Papageienarten *Tanygnathus sumatramus* und ---- *Tanygnathus megalorhynchus*, mit den Rassen: 1. *megalorhynchus* — 2. *affinis* — 3. *subaffinis* — 4. *subsp.?* — 5. *sumbensis* — 6. *floris* — 7. *djampeae* — 8. *viridipennis*.

T. megalorhynchus ist, von Halmahera kommend, auf den Inseln nördlich von Celebes ins Gebiet *T. sumatramus* eingedrungen und hat diesen auf den kleinen Inseln zwischen Nord-Celebes und Sangir völlig verdrängt.

leucopygialis, sowie zwischen *Macropygia longa macassariensis* und *Macropygia amboinensis albicapilla* besteht, worauf in Zukunft zu achten wäre).

Alles dies kann wohl mit zur Erklärung der Erscheinung dienen, daß gegebene Einwanderungsmöglichkeiten nur in sehr beschränktem Maße in der Vergangenheit wahrgenommen wurden und auch noch unter unseren Augen wahrgenommen werden (worüber mehr auf p. 354).

Anders liegen die Dinge nur dann, wenn ein Weg geöffnet wird in ein Gebiet, das aus historischen Gründen noch weit davon entfernt war, faunistisch gesättigt zu sein (Sula-Inseln, Molukken; Leichtigkeit der „Aklimatisation“ europäischer Vogelarten in Neuseeland, verglichen mit dem fast ausnahmslosen Versagen dieses Versuchs in Nordamerika usw.).

Das Entstehen neuer Biotope innerhalb eines Inselgebietes schafft sofort ein oekologisches Vakuum, das nur nach sehr langen Zeiträumen durch autochthone Elemente ausgefüllt werden kann und meist, bevor dies geschehen konnte, fremde, an dieses Milieu bereits angepaßte Einwanderer angezogen hat. Solche neuen Biotope sind z. B.: Die Entstehung von Graslandflächen innerhalb eines ausgedehnten Regenwaldgebietes, als Folge einer Klimaänderung oder menschlicher Einwirkung. Oder: das Auftreten einer alpinen Zone oberhalb des Waldgürtels, als Folge verringerter Niederschläge, einer Klimadepression usw.

Die Entwicklungszeit, die zu derart großen oekologischen Umstellungen benötigt wird, wie sie die Umwandlung eines Waldbewohners zu einem Bewohner von offenem Grasland oder der alpinen Hochflur erfordern würde, ist allen Anzeichen nach eine sehr lange. Im malayischen Archipel und auf Neuguinea scheinen *Stasiasticus* (Java, Timor, Luzon) und *Anurophasis* (Neuguinea) die einzigen „autochthonen“ Gattungen der alpinen Flur zu sein; alle seine anderen alpinen Gattungen aber und alle seine Gattungen der Graslandbewohner hat dieses weite Gebiet anscheinend „fertig bezogen“, und zwar aus zwei Quellen: dem alten Trockengebiet Südasiens—Afrikas (und in geringerem Maße) demjenigen Australiens—Ostneuguineas.

Das Wandertempo mancher Graslandarten ist daher, nach Ausweis ihrer meist äußerst geringen morphologischen Differenzierung über sehr weite Räume hinweg, ein geradezu stürmisches gewesen. Die Klimaänderung, die vielen von ihnen die Existenzmöglichkeiten im Malayischen Archipel schuf, möchten wir ins Pleistocaen verlegen. Ohne auf einheimische Konkurrenz zu stoßen, ergoß sich der Strom der Graslandvögel, und in deren Gefolge auch einiger Arten des lichten Trocken-

waldes, quer durch das Herz des einstigen Waldlandes von Nord nach Süd und auch in entgegengesetzter Richtung und schickte Seitenzweige aus, wo immer sich für ihn eine Lücke geöffnet hatte (vgl. p. 321/325).

Dies ist nur ein extremes Beispiel; ein Beispiel dafür, daß es Einwanderer aus fernen Gebieten sehr oft viel leichter haben, ihren Weg zu machen, als Einwanderer aus der nahen Umgebung.

Die vertikale Gliederung der Vögel von Celebes.

Schon vor 25 Jahren hatte ich (STRESEMANN 1914) versucht, die vertikale Verteilung der Vogelwelt eines Tropengebietes in einem Schema darzustellen. Auf Grund eigener Erfahrungen gliederte ich damals die Waldornis der Molukkeninsel Buru (Gipfelhöhe 2060 m) in 4 Höhenstufen, die ich klimatologisch, botanisch und avifaunistisch zu charakterisieren trachtete, und unterschied dabei

die 1. Stufe 0—500 m: Hochwald der Küstenebene und unterer Bergwald

die 2. Stufe 500—1000 m: Mittelgebirge und Abhänge des Hochgebirges

die 3. Stufe 1000—1600 m: Beginnend mit der unteren Grenze des temperierten Regenwaldes

die 4. Stufe 1600—2060 m: „Die Region der Krummholzwäldchen, der dichten blütenreichen Bergvegetation und der Alpenflora, dreier Pflanzengesellschaften, welche die steilen Hänge und Grate des Hochgebirges oberhalb 1600 m bedecken“.

Eine andere Einteilung (ohne botanische Unterbauung) wurde 1918 durch die Ornithologen ROBINSON & KLOSS für das Gebiet des fast 4000 m hohen G. Korinchi in West-Sumatra vorgenommen. Sie teilten die Höhenspanne von 700—4000 m in 5 Unterabschnitte.

Die Zoologen ARCHBOLD & RAND (1935) haben neuerdings ihre Erfahrungen im Hochgebirge von Südost-Neuguinea (Gipfelhöhe 4000 m) der folgenden Staffelung zugrunde gelegt:

Tropical Zone 0—1500 (2000) m

Subtropical Zone 1500 (2000)—2300 m

Temperate Zone 2300—3900 m

Alpine Zone 2800—3200 upwards („the alpine grassland of the top of the ranges“).

Im gleichen Jahr (1935) hat der Botaniker VAN STEENIS die Vertikalgliederung, die den Hochgebirgen des indo-australischen Gebietes, Afrikas und des tropischen Amerika vonseiten der Botaniker und Zoologen widerfahren war, zusammengestellt und den zeitgemäßen Vorschlag zu einer Vereinheitlichung der Gliederung und Nomenklatur gemacht, wobei er in Anlehnung an JUNGHUHNS für Java entworfenes Schema die folgende Einteilung empfiehlt:

- 0—1000 m Tropische Zone (Tropical Zone)
 500—1000 m Unterzone des Vorgebirges (Colline Subzone)
 1000—2400 m Bergwaldzone (Montane Zone)
 1000—1500 m Unterzone des unteren Bergwaldes (Submontane Subzone)
 2400—4000 m Subalpine Zone (aufwärts bis zur oberen Baumgrenze)¹⁾
 4000—4500 m Alpine Zone (von der Baumgrenze bis zur klimatischen

Schneegrenze)

4500 m aufwärts Schneezone (oberhalb der klimatischen Schneegrenze).

Diese Einteilung stimmt mit derjenigen von ARCHBOLD & RAND insofern gut überein, als beide eine Stufe von 2300 (2400) m — 3900 (4000) m herausheben, die als „Temperate Zone“ bzw. „Subalpine Zone“ unterschieden wird. Die mangelnde Uebereinstimmung in der Unterteilung des nach unten folgenden Gürtels geht wohl wesentlich darauf zurück, daß ARCHBOLD & RAND dieser Zone keine besondere Aufmerksamkeit schenkten („Our work in the tropical zone did not provide us with data enough to determine altitudinal distribution within that zone“.)

Wir können daher die Einteilung von VAN STEENIS' unbedenklich auch für Celebes übernehmen. Sie läßt sich aufs beste in Einklang bringen mit der zonalen Gliederung, die Herr HEINRICH nach seinen Erfahrungen vorgenommen hat (siehe das nächste Kapitel). Wir wollen beide einander gegenüberstellen.

HEINRICH (für Celebes)	VAN STEENIS (generell)
0—1000 m Tropische Zone	0—1000 m Tropische Zone
1000—1500 m mittlere Bergwaldzone	1000—1500 m Unterzone des unteren Bergwaldes
1500—2500 m obere Bergwaldzone	1500—2400 m Unterzone des oberen Bergwaldes
2500—3500 m Subalpine Zone	2400—4000 m Subalpine Zone

Bei der Bewertung lokaler Unstimmigkeiten der Höhenverbreitung hat man folgende Erscheinung in Rücksicht zu nehmen, auf die VAN STEENIS (1935, p. 298—300) näher zu sprechen kommt. Es ist der „Massenerhebungseffekt“. Je ausgedehnter ein Gebirgsmassiv ist, um so breiter und um so weiter aufwärts verschoben sind die Vegetationszonen, weil die Massenerhebung eine thermische Begünstigung zeigt. Wir treffen daher den Mooswald auf niederen isolierten Gipfeln

1) „Seine untere Grenze ist gekennzeichnet durch den Beginn des niederen, dünnstämmigen, moosbehangenen, krummwüchsigen lichten Waldes“.

statt bei 2400 m schon auf wesentlich geringerer Höhe an, so in Buru am Kapala Madang (Fogha) schon wenig oberhalb 1000 m auf Ambon am Gipfel des Tunahuhu schon bei 900 m (K. MARTIN, Reisen in den Molukken, Leiden 1894, p. 22). Und auf dem höchsten Gipfel von Seran, den G. Pinaya (3150 m) beginnt die alpine Zone bereits bei etwa 2800 m und nicht, wie auf weit höheren Gebirgen, erst bei 4000 m.

Es scheint aber auch für die Vögel im wesentlichen zuzutreffen, was nach VAN STEENIS für die Pflanzen gilt: daß die durch den Massenerhebungseffekt notwendig werdende Korrektur erst bei etwa 1000 m (oder sogar darüber) einzusetzen hat, weil es unterhalb dieser Höhe keine stenothermen Gebirgsformen gibt, mögen die Berge hoch sein oder mögen sie die 1000 m-Grenze knapp überragen.

Mitteilungen zur Ökologie der Vögel von Celebes von Gerd Heinrich.

Wer sich die Vögel von Celebes „lebendig“, d. h. inmitten ihrer heimischen Umwelt vorzustellen wünscht und die Verschiedenheit ihrer ökologischen Ansprüche erkennen und verstehen möchte, der muß zunächst von der Beschaffenheit der Hauptbiotope der Insel sich eine klare Anschauung bilden.

Das Ziel der nachfolgenden Ausführungen ist es, eine solche zu vermitteln, und gleichzeitig zu erläutern, wie sich die einzelnen Biotope über die bereisten Teile von Celebes verteilen. Es soll ferner auf die vertikale Verbreitung der einzelnen Vogelarten und im Zusammenhang damit auf die Verschiedenheit ihrer ökologischen Ansprüche hingewiesen werden.

In ganz groben Zügen läßt sich zunächst einmal die gesamte Oberfläche des Landes in zwei Hauptteile gliedern: in die entwaldeten Gebiete und die bewaldeten Flächen. Beide Hauptteile setzen sich wiederum aus einer ganzen Reihe ökologisch verschiedenartig nüancierter Regionen zusammen, aber im großen und ganzen ist ihre Avifauna gegeneinander ziemlich scharf getrennt und in sich geschlossen.

Die reichste und interessanteste Vogelwelt, und zugleich die bisher am mangelhaftesten bekannte, beherbergen zweifellos die geschlossenen Urwälder. Wir haben sie nicht nur flüchtig durchstreift, sondern mitten in ihnen — in ihren heißen Tiefen und kalten Höhen — Jahr und Tag gelebt. Ihre gefiederten Bewohner habe ich am genauesten beobachtet und kennengelernt, und so will ich auch von ihnen an erster Stelle berichten.

Der geschlossene Urwald.

Alle Hochgebirge und hohen Kratermassive von Celebes tragen noch heute geschlossene Urwälder, aber die von ihrem Fuße aus fortgeschrittene Entwaldung ist nicht überall bis zu der gleichen Höhe vorgedrungen. Am Pik von Bonthain finden sich geschlossene Wälder eigentlich nur noch in der Gipfelregion. Bis zu etwa 1000 m hinauf ist dieses Kratermassiv ringsherum völlig entwaldet, und dann schließen sich bis gegen 2000 m hinauf von Grasflächen unterbrochene Waldbezirke an. Das Latimodjonggebirge ist wenigstens von Westen, der Seite unseres Anstieges her, ebenfalls bis zu 1000 m hinauf waldlos. Dann aber beginnen unmittelbar seine ungeheuren bis zum Gipfel hin geschlossenen Wälder. In der kultivierten Minahassa ist die Entwaldung in gleicher Weise bis gegen den Gipfel ihrer mächtigen Kraterkegel vorgeschritten. Der Kalabat, Mahawu, Masarang und Lokon tragen nur noch auf ihren Häuptern eine Waldmütze. Im Norden und Nordosten des Kalabat aber gibt es auch in der Minahassa noch ausgedehnte Urwälder niedrigster Höhenlage, in ihrer Mitte die völlig waldbedeckten und zum Naturschutzgebiet erklärten Zwillingkegel der Dua Sudara. Westlich der Minahassa dagegen reichen die geschlossenen Urwälder der nördlichen Halbinsel, darunter auch diejenigen des gewaltigen Matinangebirges, bis fast zur Küste hin, und nur schmale Streifen entwaldeter Hügel trennen sie hier vom Meeresufer. Ganz ähnlich verhält es sich auch im Mengkokagebirge auf der südöstlichen Halbinsel, das fast bis zum Strande hin mit lückenlosen Urwäldern bedeckt ist. Der Waldbestand des Kalkgebirges von Maros, das ja ebenfalls genauer untersucht wurde, kann nicht als „geschlossener Urwald“ angesehen werden. Die Beschaffenheit dieser Kalkfelsformation von wildester Romantik kann man am besten veranschaulichen, wenn man sich eine verlassene Großstadt vorstellt, zwischen und auf deren Häuserblöcken sich eine wildwuchernde tropische Vegetation angesiedelt hat.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß weder im Latimodjonggebirge noch auf der südlichen Halbinsel überhaupt geschlossene Urwaldgebiete unterhalb 1000 m untersucht werden konnten, während im Matinangebirge, in der Minahassa und im Mengkokagebirge geschlossene Urwälder der ganzen vertikalen Scala erforscht wurden. Dafür sind das Latimodjonggebirge und der Pik von Bonthain die einzigen Bergmassive, deren Höhe auch eine Untersuchung von Waldregionen über 2000 m möglich machte. Aus dieser Tatsache ergibt sich von selbst

das Fehlen einiger Bestandteile der celebesischen Avifauna im Lati-modjonggebirge und auf der südlichen Halbinsel und das alleinige Vorhandensein von *Turdus celebensis* in der Gipfelregion beider Gebirge.

Es gibt einige Vogelarten, die sowohl im geschlossenen Urwald, als auch in einzelnen Waldstücken des offenen Geländes vorkommen. Die überwiegende Mehrzahl der gefiederten Waldbewohner aber ist ganz und gar an den feuchten, dämmrigen Schatten des Waldinneren gebunden. Nur diese ausgesprochenen Urwaldvögel und mit ihnen einige wenige Arten, die ganz offenbar ebenfalls im geschlossenen Urwald daheim sind, obwohl sie vielleicht gelegentlich auch einmal außerhalb desselben, aber höchstens an seinem Rande oder in seiner unmittelbaren Nähe gesehen werden, sollen zunächst behandelt werden. Arten, die in den Baumpartien und Waldstücken des offenen Geländes leben, zuweilen aber auch im Innern des Waldes vorkommen, seien dabei nicht einbegriffen.

Wenn man erst mehrere celebesische Gebirge erstiegen und als Ornithologe längere Zeit genau untersucht hat, so genügt später schon ein Blick auf den Höhenmesser, um in jeder Höhenlage eines neubestiegenen Bergmassivs zu wissen, welche Arten hier zu erwarten sind, und umgekehrt genügt irgendeine bestimmte Vogelstimme, um anzukündigen, welche Höhe man ungefähr erreicht hat. Es ergibt sich, daß die Vögel des geschlossenen Urwaldes in ihm eine sehr bestimmte vertikale Verbreitung besitzen. Ehe wir die ökologischen Faktoren betrachten, von denen diese bedingt ist, sei in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt, wie sich die einzelnen Urwaldvogelarten auf den vertikalen Raum verteilen:

	1—250	250—500	500—750	750—1000	1000—1250	1250—1500	1500—1750	1750—2000	2000—2250	2250—2500	2500—2750	2750—3000	3000—3250	3250—3500
<i>Coracornis raveni</i>								■	■	■				
<i>Phyllergates cucullatus</i>				■	■	■	■	■	■	■				
<i>Cataponera turdoides</i>				■	■	■	■	■	■	■				
<i>Enodes erythrophrys</i>			■	■	■	■	■	■	■	■				
<i>Halcyon princeps</i>			■	■	■	■	■	■	■	■				
<i>Myzomela chloroptera</i>			■	■	■	■	■	■	■	■				
<i>Cryptophaps poecilorrhhoa</i>				■	■	■	■	■	■	■				
<i>Pseudozosterops squamiceps</i>					■	■	■	■	■	■	■			
<i>Malia grata</i>					■	■	■	■	■	■	■			
<i>Myza celebensis</i>					■	■	■	■	■	■	■			
<i>Scolopax celebensis</i>					■	■	■	■	■	■	■			
<i>Phylloscopus trivirgatus</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Zosterops montanus</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Cyornis hoëvelli</i>							■	■	■	■	■			
„ <i>sanfordi</i>							■	■	■	■				
<i>Muscicapula melanoleuca</i>					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Dendrobiastes hyperythra</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Hylocitrea bonensis</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Androphilus castaneus</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Heinrichia calligyna</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Erythrura hyperythra</i>							■	■	■	■	■	■	■	■
„ <i>trichroa</i>						?	■	?						
<i>Edolisoma abbotti</i>							■	■	■	■				
<i>Ptilinopus fischeri</i>					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Geomalialia heinrichi</i>								■	■	■	■	■	■	■
<i>Myza sarasinorum</i>									■	■	■	■	■	■
<i>Turdus javanicus</i>												■	■	■
<i>Cacomantis variolosus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Prioniturus platurus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Otus scops</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Spizaetus lanceolatus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

Den Angaben der obenstehenden Tabelle sind nicht nur die Daten der Fundortetiketten der erbeuteten Vögel zugrunde gelegt, sondern auch zahlreiche Tagebuchnotizen und die reiche Fülle eigener Anschauung. Bei den häufigeren Arten dürften also die gemachten An-

gaben die tatsächliche vertikale Verbreitung ziemlich genau umreißen, während bei seltenen Spezies (nämlich *Pitta sordida*, *Ceyx fallax*, *Ninox perversa*, *Coracornis raveni* und *Gymnocrex rosenbergi*) diese nur approximativ gefunden sein kann. Bei *Eurostopodus diabolicus* und *Erythrura trichroa*, die je nur in einem Exemplar erbeutet wurden, ist die vertikale Verbreitung noch als unbekannt zu betrachten.

Aus dem Inhalt dieser Tabelle ergibt sich nun etwas, was mir im langen Aufenthalt in celebesischen Gebirgswäldern sozusagen schon längst in Fleisch und Blut übergegangen war: eine Einteilung der Avifauna dieser Wälder in ganz bestimmte Zonen.

Die tropische Zone erscheint am schärfsten umrissen. Sie reicht von der Ebene bis etwa zu 1000 m über Meereshöhe hinauf und ist gekennzeichnet durch die Hornvögel (*Rhyticeros* und *Penelopides*), durch die langschwänzigen Kuckucke (*Phoenicophaus* und *Centropus celebensis*), durch die Großfußhühner (*Macrocephalon* und *Megapodius*), durch die prächtigen Erddrosseln (*Pitta*), eine Reihe von Waldfischern (*Cittura*, *Ceyx* und *Halcyon monachus*) und den seltsamen Urwaldbienenfresser (*Meropogon*).

Wir finden hier also alle jene Arten und Gattungen vereinigt, die sich durch besonders seltsame und groteske Gestalt auszeichnen und die eigentlichen Vertreter der „tropischen“ Avifauna sind. Auffällig ist die Armut dieser Zone an Singvögeln: *Malacocincla*, *Hypothymis* und *Dendrobiastes rufigula* sind hier eigentlich die einzigen Vertreter dieser Familie.

Die ökologischen Faktoren dieser niedrigen Zone sind bedingt durch ihre hohe Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Es ist das Gebiet des „Rimbu“, des schwülheißen, wildwuchernden Tropenwaldes. Gewaltige Baumriesen kennzeichnen ihn, vor allem die *Ficus*arten, sowie das Heer der Lianen, die sich zu den Wipfeln hinaufschwingen und mit ihren oft grotesk gewundenen und verdrehten Seilen den ganzen Waldbestand zu einem geschlossenen Dickicht verflechten. Die eigentliche Bodenvegetation des Rimbu ist, abgesehen von einzelnen Rottangdickichten, spärlich und besteht in der Hauptsache aus jungem Palmenaufschlag (Pinang- und Rottangpalmen). Mooswuchs fehlt in dieser Region vollständig.

Etwa von 1000 m an aufwärts beginnt die mittlere Bergwaldzone. Das vertikale Verbreitungsgebiet der bizarren Bewohner des heißen Rimbu endet fast mit einem Schlage, und an ihre Stelle treten verschiedene Taubenarten (*Ducula forsteri* und *radiata*, *Ptilinopus*

superbus), ferner *Coracina temmincki* und *Dicrurus montanus*, deren Wohngebiet allerdings schon im heißen Rimbu begonnen hat, sich aber noch bis weit über die 1000 m Zone hinauf erstreckt. Diese mittlere Zone ist nicht so scharf umrissen wie die tiefgelegene und leitet allmählich in die obere Bergwaldzone.

Die obere Bergwaldzone beginnt etwa bei 1500 m und ist gekennzeichnet durch das Auftreten einer großen Zahl von Passeriformes, darunter *Malia*, *Geomalia*, *Heinrichia*, *Rhipidura*, *Androphilus* u. a., sowie von *Scolopax celebensis* und *Edolisoma abbotti*. Die Taubenarten der mittleren Lagen sind abgelöst von *Ptilinopus fischeri* und *Cryptophaps poecilorrhoea*, während *Ducula radiata* noch weit bis in die Hochgebirgsregion hinein vorkommt.

Der klimatische und ökologische Unterschied zwischen dem „Rimbu“ und der Subalpinen Zone von 1500 bis 2500 m ist etwa ebensogroß wie der zwischen Europa und Celebes. — Fast täglich rauschen Niederschläge auf die Hochgebirgswälder hernieder oder lagern sich feuchte Nebel zwischen ihnen. Dabei ist an die Stelle der tropischen Hitze des Rimbu eine empfindlich kühle Temperatur getreten, wohl dazu angetan, gelegentlich Frösteln und Zähneklappern zu verursachen. Die Bäume hier oben erreichen nicht mehr die gigantischen Ausmaße, die der Rimbu hervorbringt, und sie nehmen von 2000 m an aufwärts zunehmend an Größe ab. Verschwunden sind die Lianen, aber dafür beginnt schon bei 1500 m hier und da an den Baumstämmen ein grüner Moosbehang sich zu zeigen, und von hier an bis hinauf zu 2500 m nimmt der Mooswuchs ständig zu, bis jene phantastische Mooswaldregion erreicht ist, in der der ganze Baumwuchs in Moosfluten zu ertrinken scheint.

Die Subalpine Zone oberhalb 2500 m ragt bereits aus den ewigen Nebel- und Regenwolken hervor. Die Kälte steigert sich hier bis zu Nachtfrosten, doch ist die Feuchtigkeit gering und deshalb auch die Macht der Moose weniger überwältigend als bei 2500 m. Der Wald ist niedrig, krüppelhaft, auf den Bergkuppen unterbrochen.

Oekologisch scheint also die Subalpine Zone scharf von den übrigen Waldregionen getrennt zu sein. Und doch gibt es nur eine einzige Vogelart, welche ihr allein eigentümlich ist: *Turdus celebensis*. Die wenigen anderen Arten, die hier vorkommen, sind ebenso oder vielleicht eigentlich in der oberen Bergwaldzone zwischen 1500 und 2500 m heimisch. Es sind ihrer so wenige, daß man sie an den Fingern abzählen kann: *Zosterops montana*, *Phylloscopus trivirgatus*, *Muscicapula*

melanoleuca, *Myza sarasinorum*, *Dendrobiastes hyperythra*, *Hylocitrea bonensis*, *Erythrura hyperythra*, *Heinrichia* und *Geomalina*.

Wenn man die Avifauna der geschlossenen Wälder in die vorerwähnten drei bis vier Zonen teilt, so darf auch nicht unerwähnt bleiben, daß einzelne Arten von auffällig großer vertikaler Verbreitung vom Rimbu an bis in die Subalpine Zone hinauf gefunden werden. Neben den durch besonderes Flugvermögen ausgezeichneten Waldadlern und dem Spatelschwanzpapagei (*Prioniturus platurus*), deren weite vertikale Verbreitung nicht gerade verwunderlich ist, gehören in diese Gruppe auch *Otus scops manadensis*, *Cacomantis variolosus*, *Lichtensteinipicus fulvus*, *Macropygia amboinensis*, *Culicicapa helianthea* und merkwürdigerweise auch die Erdtaube *Gallacolumba tristigmata*.

Innerhalb der einzelnen Höhenregionen der Gebirgsurwälder teilen sich die Vögel wiederum in deren „vertikalen“ Raum zwischen dem Boden und den höchsten Wipfeln. Die Art dieser Verteilung entzieht sich einigermaßen der Beobachtung, soweit es sich um den Raum der hohen und höchsten Baumkronen handelt, denn die Beobachtung der Vögel, die sich dort oben umhertreiben, ist schwierig, und es werden im allgemeinen nur diejenigen Exemplare erlegt, die gerade einmal etwas tiefer herabgestiegen sind. Dagegen ist die Beobachtung der in Bodennähe lebenden Vögel umso genauer möglich. Es ergibt sich die folgende Verteilung der Waldvögel auf den bewohnbaren Raum ihrer Heimatgebiete:

	Tropische Zone 0—1000 m	Obere Bergwald- zone 1500—2500 m	Subalpine Zone 2500—3500 m
Höchste Baumwipfel	<i>Rhyticeros cassidix</i>	<i>Edolisoma abbotti</i> <i>Cyornis hoevelli</i> <i>Muscicapula melano- leuca</i> <i>Myzomela chloroptera</i> <i>Trichoglossus flavovi- ridis</i>	
Bäume mittlerer Höhe	<i>Meropon forsteni</i> <i>Hierococcyx crassi- rostris</i> <i>Penelopides exaratus</i> <i>Ptilinopus subgularis</i> <i>Accipiter trinotatus</i> <i>Coracina temmincki</i> <i>Dicrurus montanus</i> <i>Macropygia amboinensis</i>	<i>Rhipidura tejsmanni</i> <i>Pachycephala sulphu- rivenier</i> <i>Malia grata</i> <i>Pseudozosterops squa- miceps</i> <i>Zosterops montanus</i> <i>Hylocitrea bonensis</i> <i>Myza sarasinorum</i> <i>Cacomantis variolosus</i> <i>Erythrura hyperythra</i>	

	Tropische Zone 0—1000 m	Obere Bergwald- zone 1500—2500 m	Subalpine Zone 2500—3500 m
Hohes Gebüsch und niedrige buschige Bäume	<i>Hypothymis puella</i> <i>Ceyx fallax</i> <i>Halcyon monachus</i> <i>Cittura cyanotis</i> <i>Centropus celebensis</i> <i>Phoenicophaus calorhynchus</i> <i>Culicicapa helianthea</i>	<i>Halcyon princeps</i> <i>Coracornis raveni</i> <i>Myza celebensis</i>	<i>Zosterops montanus</i> <i>Phylloscopus trivirgatus</i> <i>Myza sarasinorum</i> <i>Muscicapula melano-leuca</i>
Niedriges Gebüsch	<i>Dendrobiastes rufigula</i>	<i>Dendrobiastes hyperythra</i>	<i>Dendrobiastes hyperythra</i>
Gestrüpp am Boden	<i>Malacocincla celebensis</i>	<i>Phyllergates cucullatus</i> <i>Cataponera turdoides</i>	<i>Turdus javanicus</i>
Am Boden	<i>Macrocephalon maleo</i> <i>Megapodius cumingi</i> <i>Gymnocrex rosenbergi</i> <i>Gallinula tristigmata</i> <i>Geokichla erythronota</i> <i>Pitta erythrogaster</i> <i>Pitta sordida</i>	<i>Scolopax celebensis</i> <i>Gallinula tristigmata</i> <i>Geomalina heinrichi</i> <i>Heinrichia calligyna</i> <i>Androphilus castaneus</i>	<i>Geomalina heinrichi</i> <i>Heinrichia calligyna</i> <i>Androphilus castaneus</i>

Die nicht „geschlossenen“ Waldformationen: einzelne Waldstücke, bewaldete Schluchten, Waldränder, einzelne Baumpartien und Baumgärten.

Alle „geöffneten“, wenn auch im Einzelnen noch so verschiedenen Wald- und Baumformationen haben ihre charakteristische Avifauna. Sie ist von derjenigen der geschlossenen Urwälder recht gut zu trennen, obwohl sich natürlich am Rande der letzteren die Grenzen beider ökologischer Regionen etwas verwischen.

Die klimatischen Merkmale des mehr oder weniger offenen Geländes sind bedingt durch den Zutritt der Sonnenstrahlen und gekennzeichnet durch Wärme und Trockenheit. Ihre avifaunistische Besonderheit kommt vor allem in dem Auftreten der Sturniden, Corviden, Nectariniiden sowie einiger Fruchttauben und Papageien zum Ausdruck.

Eine Einteilung dieser Gebiete in vertikale Zonen ist nicht in dem Maße möglich wie innerhalb der geschlossenen Wälder, da ja das geöffnete Gelände im allgemeinen nicht erheblich über eine Höhe von 1000 m hinausgeht. Die meisten Bewohner des geöffneten Baumgeländes sind über dessen ganze vertikale Ausdehnung verbreitet, einige Spezies scheinen jedoch nur in den tiefsten, heißesten Regionen vorzukommen. Zu den letzteren gehören:

Ducula luctuosa, *Ducula paulina*, *Tanygnathus sumatranus*, *Scythrops novaehollandiae*, *Coracina bicolor*, *Surniculus lugubris*, *Cacatua*.

Offenbar eine etwas größere vertikale Verbreitung besitzt das Gros der hierher gehörigen Arten, die alle etwa bis 1000 m hinaufsteigen:

Die Stare: *Aplonis*, *Basilornis*, *Streptocitta*, *Scissirostrum*, und *Oriolus*, die Tauben: *Turacoena*, *Treron* und *Ptilinopus melanocephalus*, die Papageien: *Prioniturus flavicans*, *Trichoglossus ornatus* und *Loriculus stigmatus*. Ferner *Coracias*, *Corvus*, *Nesocorax*, *Edolisoma morio*, *Dicrurus leucops*, *Eudynamis*, und die *Zosterops*-Arten: *chloris*, *anomala*, *atrifrons* und *consobrinorum*, sowie die Nectariniiden.

Ein paar Arten kommen sowohl im offenen Gelände wie im geschlossenen Urwald vor und besitzen eine auffallend große vertikale Verbreitung. So fand ich *Gerygone flaveola* von der Küste bis zu 2200 m und *Dryobates temmincki* in den gleichen Höhen.

Als Bodenvogel des geöffneten und mit Baumgruppen durchsetzten, also nicht vollständig savannenartigen Geländes sind einige Rallenarten zu nennen: *Hypotaenidia torquata celebensis*, *Amaurornis isabellina* und *Rallina eurizonoides minahassa*. Auch *Amaurornis phoenicura* liebt die Nähe von Baumwuchs und Gesträuch, ist aber an Bachufer gebunden.

Lyncornis temminckii macropterus jagt zwar mit Vorliebe im offenen Gelände, gelegentlich aber auch über den Wipfeln des geschlossenen Urwaldes, in dem er auch bei Tage schläft. Man könnte diese Art also ebenso gut zu den eigentlichen Waldbewohnern rechnen.

Das offene, aber dennoch an Baumgruppen und Waldstücken reiche Gelände ist auch das Wohngebiet der meisten Raubvögel von Celebes. Man trifft in ihm *Spilornis rufipectus*, *Pernis celebensis*, *Butastur liventer*, *Haliastur indus*, *Milvus migrans*, *Baza jerdoni celebensis*, *Falco peregrinus*, *Falco severus*, *Falco moluccensis* und *Circus assimilis*, die letztere Art allerdings nur am Rande von Gras- oder Kultursteppen.

Waldloses Gebiet.

Völlig entwaldete Landstriche befinden sich in großer Ausdehnung vornehmlich auf der südlichen Halbinsel. Man kann diese Gebiete einteilen in die bergigen Grassavannen, wie sie den ganzen Westhang des Latimodjonggebirges und das vorgelagerte Hüggelland bedecken, und in die Kultursteppen oder genauer gesagt „Kultursümpfe“ der mit Reis bebauten südcelebesischen Ebene.

Die Avifauna der Grassavannen ist außerordentlich arm. *Saxicola caprata*, *Cisticola*, *Centropus bengalensis*, *Excalfactoria chinensis* und *Turnix* sind ihre typischen Bewohner.

Die Reisfelder der Kulturbene beherbergen zahlreiche Reiher, darunter auch *Notophox picata*, ferner *Hypotaenidia philippensis* und die Schwärme der Reisfinken (*Lonchura*), welche letztere aber gelegentlich auch die Grassavanne aufsuchen und mit besonderer Vorliebe die trockenen Reisfelder des Berglandes brandschatzen.

Herkunft und Alter der Gebirgsvögel von Celebes.

Die Auskunft, welche die Geologie über die Vorgeschichte der Inseln des Malayischen Archipels zu erteilen vermag, erstreckt sich auf Fragen wie die, wann sie zuerst endgültig als festes Land auftauchten, welche Teile auch dann zunächst noch vom Meere bedeckt blieben und wie lange dies noch währte usw.; weiterhin ist die Geologie in der Lage anzugeben, in welchen Perioden eine Gebirgsbildung durch Faltung oder Hebung erfolgte, und oft auch, welches Ausmaß diese etwa gehabt hat. Dagegen wird sie in den meisten Fällen die Antwort schuldig bleiben müssen auf die Frage nach der Höhe, die die Gebirge im Tertiär und Quartär hatten, ebenso wie ihr Urteil über etwaige vorzeitliche Landverbindungen zwischen den heutigen Inseln sehr unsicher bleiben muß, sofern es sich um Gebiete starker Störungen handelt. Hier hat die Biogeographie als unentbehrliche Hilfswissenschaft einzugreifen; sie ist dazu berufen, unsere palaeogeographischen Vorstellungen in dieser Hinsicht zu ergänzen und auf sichereren Boden zu stellen.

Die Ergebnisse geologischer Untersuchungen haben uns damit bekannt gemacht, daß Nord-Celebes mindestens vom Miocän ab, wahrscheinlich sogar schon im Paläogen, als Festland, wie es scheint als Inselkette, bestanden hat, und daß auch Teile des heutigen Süd- und Ost-Arms, möglicherweise auch des Centrums, im Miocän endgültig aus dem Meere aufgetaucht waren (vgl. unten). Den Zoogeographen interessiert nun die Frage, ob Celebes bereits im älteren Neogen hohe Gebirge nach Art und Höhe der heutigen getragen hat, oder ob diese das Produkt späterer, jungpliocäner oder gar pleistocäner Faltung sind.

Eine Antwort darauf, und wie ich glaube eine eindeutige Antwort erteilt die Analyse der Gebirgsornis von Celebes, derjenigen Vogelarten nämlich, die für die „Zone des oberen Bergwaldes“ (1500—2500 m) und die „Subalpine Zone“ (2500—3500 m) unseres Schemas bezeichnend und oekologisch an sie gebunden sind (vgl. p. 374).

Unter ihnen befinden sich sowohl Mitglieder der ältesten Einwanderung wie späterer Einwanderungen.

Zu den ältesten Einwanderern gehören die endemischen Gattungen: *Enodes*, *Myza*, *Hylocitrea*, *Coracornis*, *Cataponera*, *Heinrichia*,

Geomalia, *Malia*, ferner die isolierten Arten *Pseudozosterops squamiceps*, *Edolisoma abbotti*, *Cyornis hoevelli*, *Androphilus castaneus*, *Ptilinopus fischeri*, *Scolopax celebensis*.

Junge (pliocäene oder z. T. wohl sogar pleistocäene) Einwanderer sind: *Zosterops montana*, *Muscicapula melanoleuca*, *Dendrobiastes hyperythra*, *Eumyias panayensis*, *Turdus javanicus*, *Phyllergates cucullatus*.

Es ist auffallend, daß sich unter den ausgesprochenen Gebirgsvögeln, also denen, die kaum je unter 1500 m, am zahlreichsten aber bei 2000 m und darüber gefunden werden, so viele sehr alte Faunenelemente befinden. Deren Anpassung an die Bergwaldzone geht so weit, daß sie das Ergebnis eines langen Entwicklungsvorganges gewesen sein muß. *Malia* z. B. paßt mit ihrer düster grünen Färbung und mit ihrer ganzen Lebensweise nur in den nebelfeuchten Mooswald. Ich schließe daraus, daß Celebes schon im Miocän Gebirge trug, die den heutigen an Höhe nicht nachgaben, also mindestens 2000 m hoch, wenn nicht höher waren.

Der Herkunft nach können die Gebirgsvögel folgendermaßen eingeteilt werden:

Von den Philippinen: 1. Sicher: *Zosterops montana* (jung), *Muscicapula melanoleuca* (jung), *Dendrobiastes hyperythra* (jung), *Eumyias panayensis* (jung), *Cyornis hoevelli* (alt), *Phylloscopus trivirgatus* (mittel), *Phyllergates cucullatus* (jung), *Androphilus* (alt), *Heinrichia* (alt), *Scolopax celebensis* (alt). — 2. wahrscheinlich oder fraglich: *Cataponera* (alt).

Von den Molukken: 1. Sicher: *Erythrura trichroa* (mittel), *Myzomela chloroptera* (mittel), *Myza* (alt), *Rhipidura teijsmanni* (mittel), *Edolisoma abbotti* (alt). — 2. wahrscheinlich oder fraglich: *Hylodictya* (alt), *Coracornis* (alt), *Ptilinopus fischeri* (alt).

Hieraus geht hervor, daß die Einwanderung der Gebirgsvögel von den Philippinen her seit den ältesten Zeiten bis etwa ins Pleistocän vor sich gegangen ist, während sie von den Molukken her spätestens im Pliocän zum Stillstand gekommen sein dürfte.

Die ökologische Bindung der hier verzeichneten Gebirgsvögel an die ihnen gemäße Umwelt ist so innig, daß man sich zu der Annahme genötigt sieht, auch die Philippinen-Brücke und die Molukken-Brücke seien mit Bergen von etwa 2000 m Höhe besetzt gewesen, als diese Arten nach Celebes einwanderten.

Es besteht kein Anlaß zu vermuten, daß diese Arten ursprünglich Bewohner der tropischen Zone gewesen seien und sich erst mit der Zunahme der Orogenese an Klima und Vegetation der höheren Zone

angepaßt hätten. Wenn wir einen Beweis für unsere Behauptung für die ganz isoliert stehenden unter den ältesten Einwanderern wie *Cataponera*, *Geomalina*, *Malia*, *Coracornis* auch schuldig bleiben müssen, und diese daher, als möglicherweise aus alten Einwanderern der tropischen Zone entstanden, beiseite stellen wollen, so verbleiben zu ihrer Stütze doch noch genügend andere Arten. Soweit wir nämlich die Artenkreise oder Rassenkreise celebesischer Gebirgsvögel über das indo-australische Gebiet verfolgen können, setzen sie sich mit 2 Ausnahmen ganz aus Formen gleicher stenoeker Ansprüche zusammen, z. B. die weit verbreiteten Arten *Zosterops montana* (vgl. J. f. Orn. 1939, p. 161), *Dendrobiastes hyperythra*, *Muscicapula melanoleuca*, *Eumyias panayensis*, *Phyllergates cucullatus*, *Phylloscopus trivirgatus* — sie sind nirgends in ihrem ganzen Verbreitungsgebiet anderswo als im Montanwald zu finden. Diese ökologische Entsprechung gilt auch für vikariierende Arten, wie *Scolopax celebensis* (Celebes) und *Scolopax rochusseni* (Obi), aber nicht immer (*Ptilinopus fischeri* im Bergwald von Celebes; *Ptilinopus occipitalis* in der tropischen Zone der Philippinen; hier handelt es sich freilich auch um 2 morphologisch weit getrennte Arten).

Die Ausnahmen sind: 1. *Turdus javanicus*, der im Osten, auf Neuguinea, durch die nahe verwandte Hochgebirgsart *Turdus melanarius* abgelöst wird, welcher noch weiter im Osten, in Melanesien, Arten hervorgebracht hat, die zu Bewohnern flacher Inseln geworden sind (MAYR, Amer. Mus. Novit, No. 486, 1931, p. 22). — 2. *Erythrura trichroa*, die den gleichen Entwicklungsgang genommen hat: auf den Molukken und in Neuguinea noch Gebirgsbewohner wie auf Celebes, weiter im Osten dagegen (Micronesien, Melanesien) Flachlandbewohner. (MAYR, Amer. Mus. Novit. No. 489, 1931, p. 4—6). Es sind aber gerade diese beiden Spezies keine eigentlichen Vögel des Gebirgswaldes, sondern mehr der offenen Landschaft oberhalb der Baumgrenze; sie verhalten sich also an der Ostgrenze ihres Verbreitungsgebietes wie jene Montanpflanzen, die stellenweise tief herabgestiegen und zu Ruderalpflanzen geworden sind.

Ueber die Ausbreitungsweise von Vögeln der Bergwaldzone.

Wir haben im vorigen Kapitel die innige Bindung der Bergwaldvögel an die ihnen gemäße Umwelt betont. In diesem Zusammenhang drängt sich die Frage nach ihrer Ausbreitungsweise auf. Sind sie ausnahmslos auf Bergwald-„Brücken“ angewiesen, um ihr Areal erweitern zu können? Solange diese Frage ungeprüft bleibt, oder solange ihre

Beantwortung nur mittels einer vorgefaßten Meinung erfolgt, bleiben alle Rekonstruktion einstiger Landverbindungen ein Spiel der Willkür.

Der unmittelbaren Beobachtung dürfte das Verhalten von Bergwaldvögeln in solchen Situationen unzugänglich bleiben. Der Fall, daß Vögel der montanen Zone innerhalb der Wendekreise ihr eigentliches Reich verlassen und sich auf weite Wanderschaft begeben, tritt anscheinend ungemein selten ein. Es würde aber genügen können, daß sich in langen Zeiträumen dann und wann ein Paar oder ein kleiner Verband so verhält, damit eine „diskontinuierliche Besiedlung“ zustande kommt. Wir tun darum gut, einmal von dieser Annahme auszugehen und zu untersuchen, ob sich Anzeichen dafür finden lassen, daß die Ausbreitung über Niederungstrecken hinweg erfolgen kann.

Ein solch gutes Testobjekt, wie es die verheerende Explosion des Krakatau geliefert hat, um die Besiedlungsweise der *tropischen* Zone durch Vögel (und andere Tiergruppen) zu prüfen, ist mir hinsichtlich der *Gebirgsvögel* nicht bekannt. Soviel ich weiß, gibt es im Malayischen Archipel keinen völlig isolierten, ans dem Meer aufgestiegenen Vulkankegel, von dem es sich mit Bestimmtheit sagen läßt, daß er stets in dieser Weise isoliert gewesen sei und der dazu noch hoch genug und bewaldet genug ist, um für Vögel der Bergwaldzone in Betracht zu kommen. Der G. Api in der Banda-See erfüllt nur die ersten beiden Bedingungen, nicht die dritte. Der Pik von Ternate erfüllt die beiden letzten Bedingungen; ob auch die erste, ist fraglich; aber es scheint doch, daß die großen Ausbrüche des Jahres 1770 dort alle Vegetation in den höheren Lagen vernichtet haben. REINWARDT, der 1821 diesen Berg bestiegen hat, betonte, daß seine Oberfläche durch eine neue Vegetation bedeckt sei. „Men vindt omtrent den top niet, gelijk toch reeds op den bijna even hoogen berg van Tidore plaats heeft, die oude, mosrijke, kreupelige stammen van *Melastoma*, *Celtis*, *Fragraea* enz., en toch groijen deze selfde boomen op den berg van Ternate. Zij zijn alle echter nog klein; de *Fragraea* was nog niet eens zoo ver gevordert, dat zij bloeide. Dit bewijst zeker wel niet het jeugdige van den berg, maar alleen dit, dat de vegetatie nog zeer jong is“ (REINWARDT, Reis... Amsterdam 1858, p. 495). Bisher ist erst ein Gebirgsvogel vom Pik von Ternate bekannt: *Zosterops obstinata ternatana* aus der Gruppe des *Z. montana*. Er ist dort zuerst gesammelt worden durch WALLACE 1859. Es dürfte sich lohnen, die Tier- und Pflanzenwelt des Piks von Ternate sehr genau aufzunehmen, um für spätere Zeiten eine Grundlage zu Vergleichen zu schaffen. Das Problem lautet: findet unter

unseren Augen eine Bereicherung der Montanfauna und -flora dieses isolierten Kegels statt und von woher?

Wir brauchen aber wohl gar nicht so weit von unserer Insel abzuschweifen, um diese Frage zu untersuchen; denn aller Wahrscheinlichkeit nach hält Celebes selbst ein lehrreiches Beispiel bereit, das uns die Antwort gibt. Ich meine das vulkanische Bergmassiv des Südarms, den Lompo-Batang mit seinen Nebengipfeln. Anzeichen für eruptive Tätigkeit lassen sich dort bis ins Miocaen zurückverfolgen (p. 397); wir werden weiter unten aus der Verbreitung und Rassengliederung der Tieflandvögel folgern, daß die Südhälfte des Südarms als Insel bestanden haben müsse, die erst im Pleistocaen den Anschluß an das Zentrum gewann; wir stellen aber gleichzeitig fest, daß die Differenzierung einiger Bergwaldvögel des Lompo-Batang für eine pliocaene Besiedlung spreche. Diese Besiedlung kann aber nur über eine Strecke hinweg erfolgt sein, die damals vom Meere bedeckt war, zumindest die Senke von Tempe. Aber bevor und selbst nachdem diese aufgetaucht war, muß zwischen Lompo Batang und der südlichsten Montanwaldzone des Zentrums, nämlich den Südausläufern des Latimodjong-Gebirges, eine ökologische Lücke von mindestens 160 km Breite verblieben sein, die nur überflogen bzw. ganz rasch durchwandert werden konnte. Trotzdem hat der Lompo-Batang nicht weniger als 22 Vogelarten mit dem Latimodjong gemeinsam, die in der tropischen Zone von Celebes nicht vorkommen. Unter der Liste dieser Spezies sind sämtliche „jungen“ Montanwaldvögel zu finden, die von Celebes aus auch nach den Molukken gelangt sind, nämlich: *Zosterops montana*, *Muscicapula melanoleuca*, *Dendrobiastes hyperythra*, *Eumyias panayensis*, *Turdus javanicus*, *Phyllergates cucullatus*, *Phylloscopus trivirgatus*, *Androphilus castaneus* — und dazu noch eine Reihe anderer Arten, denen zwar die Ueberwindung der kleinen Distanz nach dem Lompo-Batang geglückt ist, die aber nicht imstande waren, die viel weiteren Lücken zu überspringen, welche sie von den hohen Bergen der Molukken trennten.

Unter den 8 jüngeren Bergwaldvögeln, die von Celebes nach den Molukken kamen, sind nur zwei, nämlich *Phylloscopus* und *Turdus*, bis in die Gebirge von Neuguinea weitergewandert; für die anderen ist offenbar die ökologische Lücke dort hinüber zu breit gewesen (oder sie sind erst erschienen, nachdem diese sich verbreitert hatte).

Wir sind daher wohl berechtigt, die Gebirgsvögel zu gruppieren nach ihrem Ausbreitungsmodus, d. h. nach dem Grad ihrer Fähigkeit, sich über ökologische Lücken hinwegzusetzen. Auf der einen Seite der Skala stehen solche Arten, die dazu fast gar nicht imstande zu sein

scheinen (auf Celebes: *Geomalia*, *Heinrichia*), auf der anderen Seite stehen diejenigen, die erstaunlich weite Zwischenräume überfliegen: *Phylloscopus*, *Turdus*, *Zosterops montana*. Wer diese Unterschiede übersieht oder außer Betracht läßt, muß zu palaeogeographischen Vorstellungen kommen, die sich von der Wirklichkeit weit entfernen.

Es muß offen zugegeben werden, daß es einem Kenner der Lebensweise solcher Schlüpfer des dichten Montanwaldes, wie *Androphilus* und *Phyllergates* es sind, äußerst schwer fällt, daran zu glauben, daß sie ihr Reich gelegentlich verlassen und in eine andere Lebenszone hinabsteigen — aber die Gegebenheiten der geographischen Verbreitung scheinen mir eine so klare Sprache zu reden, daß wir unsere Theorien nach diesen Tatsachen zu formen haben; wenn wir es anders machen, stützen wir unsere Anschauungen auf eine Theorie!

Was der Zoogeograph für die Ausbreitung mancher Montanwaldvögel zu fordern hat, sind also nicht kontinuierliche Gebirgsbrücken, die über 1500 m aufragen, sondern es sind Reihen von Gebirgen, die möglichst in Sichtweite von einander liegen und sich auf diese Weise zu einer „Leitlinie“ anordnen. Dieser „Wink“ wird, wohlgemerkt, nur von gewissen Arten der Gebirgsvögel aufgegriffen, aber keineswegs von allen; und wie breit diese Lücke im Höchsthfall sein darf, das richtet sich nach den Ansprüchen der einzelnen Spezies, die sich darin ganz verschieden verhalten.

Wenn man sich zu dieser Anschauung bekennt, dann kann es nicht mehr überraschen, daß gerade manche Gebirgsvögel sich leichter über geomorphologische Schranken hinweggesetzt haben als Vögel der tropischen Zone. Unter den *Passeres* haben Timor und Java 12 Gebirgsvögel gemeinsam, dagegen nur 10 Vögel der tropischen Zone (obwohl die tropische Zone auf beiden Inseln die meisten Arten beherbergt). Diese 12 Gebirgsarten sind: *Parus major*, *Zosterops montana*, *Phylloscopus trivirgatus*, *Seicercus montis*, *Muscicapula melanoleuca*, *Dendrobiastes hyperythra*, *Phyllergates cucullatus*, *Horeites montanus*, *Stasiasticus montis*, *Brachypteryx leucophrys*, *Pnoëpyga pusilla*. — Die Wohngebiete solcher Arten sind stets, ökologisch gesehen, in Inseln aufgelöst; wenn sie sich von einer Wohninsel zur anderen ausbreiten wollen, dann ist es für sie belanglos, ob die Trennung nur durch Senken erfolgt, oder ob diese Senken noch obendrein vom Meere überflutet sind. Hierauf hat bereits VAN STEENIS mit vollem Recht hingewiesen (dazu kommt wohl noch, daß im Malayischen Archipel die Artkonkurrenz in den Gebirgen geringer ist als in der Tropischen Zone).

RENSCH (1930, p. 36) hat an der Vorstellung festgehalten, daß die Wohngebiete der indo-australischen Bergwald-Tiere in geologischer Vorzeit mit einander verbunden gewesen seien, und hat versucht, dies — wie schon vor ihm WALLACE — durch die Theorie einer pleistocänen Klimadepression wahrscheinlich zu machen. RENSCH stellte sich vor, daß die Temperatur im Eiszeitalter auch im Malayischen Archipel so stark gesunken sei, daß eine Ausbreitung der betreffenden Arten von Asien her möglich war. „Vor allem aber war in dieser Zeit der Meeresspiegel so weit gesenkt, daß die heutigen Inseln in landfester Verbindung standen und die Ebenen zwischen den Vulkanen höher lagen als heute. Als das Klima dann wieder wärmer wurde und der Meeresspiegel stieg, kamen die Ebenen zwischen den Vulkanen wieder tiefer zu liegen und wurden nun von Tropentieren besiedelt, während sich die in der Eiszeit eingewanderten Elemente nur noch auf den kühlen Gipfeln der hohen Berge erhalten konnten. Es handelt sich also um Eiszeitrelikte, wie wir sie aus den Hochgebirgen Europas kennen.“

Diese Ansicht steht aber, wie VAN STEENIS (1935, p. 391 ff.) ausführlich dargelegt hat, in Widerspruch zu dem Zeugnis zoologischer und botanischer Dokumente aus dem Pleistocæn von Java, die insgesamt für eine nahezu unveränderte Temperatur des Malayischen Archipels (wenigstens Javas) zeugen; und sie steht weiterhin in Widerspruch zu der Tatsache, daß ja die stenotherme Flora und Fauna der tropischen Zone das ganze Pleistocæn in diesen Breiten überdauert hat. Die von WALLACE versuchte Lösung besticht zunächst durch ihre Eleganz; aber indem sie eine theoretische Schwierigkeit scheinbar beseitigt, schafft sie gleichzeitig eine neue und ebenso große.

Rückschlüsse aus der heutigen Gliederung der Vogelwelt auf die Palaeogeographie von Celebes.

1. Rückschlüsse aus der Verbreitung der Arten.

Das bizarre Kartenbild von Celebes kann die Vorstellung erwecken, es sei dieser Stern durch die sekundäre Vereinigung mehrerer ursprünglich getrennter Inseln zustande gekommen, — es seien also die 4 Arme dem Zentrum erst später angefügt worden.

Würden heute die Wurzeln der vier großen Halbinseln überflutet und diese 4 Arme dadurch isoliert werden, dann erhielten wir 5 Inseln, deren jede ihre avifaunistischen Besonderheiten besitzen würde.

Nord-Halbinsel.

Nur hier 7 Arten:

Cyornis sanfordi (ohne Beziehungen)
Pitta sordida (Beziehungen zu Philipp.)
Chactura gigantea (Bez. zu Philipp.)
Eurostopodus diabolicus (ohne Bez.)
Tyto inexpectata (ohne Bez.)
Prioniturus flavicans (ohne Bez.)
Gymnocrex rosenbergi (Bez. z. Halmahera)

Es fehlen 16 in C vorkommende Arten:

Nesocorax typicus
Lonchura pallida (Grasland)
Coracornis raveni
Cataponera turdoides
Saxicola caprata (Grasland)
Cisticola juncidis (Grasland)
Megalurur timoriensis (Grasland)
Collocalia spodiopygia
Cacomantis merulinus
Chalcites malayanus
Butastur liventer
Gallinula chloropus
Turnix sylvatica (Grasland)
Aplonis minor
Caprimulgus affinis
Ichthyophaga nana

Ost-Halbinsel (fast unerforscht).

Nur hier 2 Arten:

Aplonis sulacensis (Bez. zu Sula)
Rhinomyias colonus (Bez. zu Sula)

Es fehlen ? in C vorkommende Arten

Südost-Halbinsel.

Nur hier 1 Art:

Zosterops consobrinorum (ohne Bez.)

Es fehlen 7 in C vorkommende Arten:

Aplonis
Erythrura hyperythra
Ptilinopus subularis
Eumyias panayensis
Lonchura pallida
Lonchura punctulata
Lonchura atricapilla

Centrum (= C).

Nur hier 1 Art:

Erythrura trichroa (Bez. zu Molukken)

Süd-Halbinsel.

Nur hier 7 Arten:

Acridotheres grandis (Bez. zu Java)
Anthus novaeseelandiae (Bez. zu Flores)
Dendrobiastes bonthaina (ohne Bez.)
Edolisoma tenuirostre (Bez. zu Djampea)
Lalage nigra (Bez. zu Flores)
Macropygia magna (Bez. zu Djampea)
Ducula rosacea (Bez. zu Djampea)

Es fehlen 30 in C vorkommende Arten:

Aplonis panayensis
Enodes erythrophrys
Dicrurus montanus
Myza sarasinorum
Coracornis raveni
Cyornis hoëvelli
Megalurus timoriensis
Heinrichia calligyna
Geomalia heinrichi
Edolisoma abbotti
Coracina temminckii
Meropogon forsteni
Ramphalcyon melanorhyncha
Halcyon princeps
Cittura cyanotis
Ninox perversa
Accipiter nanus
Scolopax celebensis
Hypotaenidia striata
Hypotaenidia torquata
Rallina eurizonoides
Rallina fasciata
Aramidopsis plateni
Gymnocrex rosenbergi
Amaurornis isabellina
Ptilinopus subularis
Cryptophaps poecilorrhhoa
Turnix sylvatica
Macrocephalon maleo
Megapodius cumingi

Aus diesen Zusammenstellungen, die lediglich die Unterschiede im Artenbesitz, nicht auch die Unterschiede im Rassenbesitz berücksichtigen, geht die Sonderstellung der Südhalbinsel klar hervor. Sie äußert sich in relativ großer Artenarmut und im Besitz von 7 lediglich hier vorkommenden Spezies.

Auch die übrigen Halbinseln haben ihre Besonderheiten. Wie stark die Besonderheiten der Ost-Halbinsel ausgeprägt sind, kann noch nicht angegeben werden, da sie noch immer nahezu unerforscht geblieben ist. — Die Südost-Halbinsel schließt sich in avifaunistischer Hinsicht eng an das Zentrum an, bei weitem enger als die Nord-Halbinsel mit ihren 7 Endemismen und dem Mangel an 16 Arten

des Zentrums (unter denen freilich 5 Graslandbewohner sind, die vielleicht aus ökologischen, nicht aus historischen Gründen fehlen).

Wenn wir die auf eines der 5 Gebiete beschränkten Arten sowie die dort fehlenden Arten auf ihre vermutliche Herkunft hin prüfen, unter Benutzung der oben p. 315 ff. gegebenen Hinweise, dann zeigt sich, daß fast alle für die Südhalbinsel charakteristischen Spezies Einwanderer von Süden oder Südwesten her sind, und ein großer Teil der auf der Nordhalbinsel fehlenden Arten ebenfalls zur Süd-Immigration gehören. Machen wir dagegen die Gegenprobe, dann stellen sich die Dinge nicht so klar dar: Die Herkunft sowohl der für die Nordhalbinsel bezeichnenden Arten wie der auf der Südhalbinsel fehlenden Arten ist in über 50 % aller Fälle „unklar“, d. h. sie gehören offenbar zu den alten Endemismen von Celebes. Wir können daraus folgern, daß die Nordhalbinsel das alte Kernland von Celebes ist oder doch zumindest dazu gehört hat, während die Südhalbinsel ein späteres Anfügsel darstellt, das im wesentlichen erst nach seiner Vereinigung mit Ur-Celebes von Teilen der Celebes-Fauna besetzt wurde, nachdem es schon zuvor einige Arten von Süden (Flores usw.) her empfangen hatte.

Was uns an dieser Gliederung der Celebes-Fauna Wunder nehmen kann, ist das dabei offenbar werdende langsame Ausbreitungstempo so vieler Arten, das sich mit ökologischen Schranken nicht erklären läßt, sondern wohl lediglich ein Ausdruck geringen Expansionsdranges ist.

Es gibt aber außerdem einige Spezies, die sich nicht an die hypothetischen Grenzen der Süd- und der Nord-„Insel“ gehalten haben, sondern über diese hinaus mehr oder weniger weit ins Zentrum vorgedrungen sind, nachdem dazu die Möglichkeit gegeben war. So leben jetzt außer in S auch noch in den südlichen (aber nicht in den nördlichen) Teilen des Zentrums die Tieflandarten: *Zosterops anomala*; *Butastur liventer*; *Gallinula chloropus*.

Umgekehrt sind, außer von der Nordhalbinsel, auch von den unmittelbar anschließenden Teilen des Zentrums bekannt die Tieflandarten: *Aplonis panayensis* und *Rallina fasciata*.

Der Einblick in die Besiedlungsgeschichte von Celebes, den die Kenntnis der ungleichmäßigen Verbreitung der Arten ermöglicht, wird in wesentlichen Zügen ergänzt und vertieft durch die Untersuchung der Unterarten nach Verbreitung und Differenzierungsgrad. Davon soll der nächste Abschnitt handeln.

2. Rückschlüsse aus der Verbreitung der Unterarten (Rassen).

Bei wenigstens 50 unter den 220 auf Celebes brütenden Spezies ist es auf unserer Insel selbst zu einer Aufspaltung in Rassen gekommen,

von denen wir bisher meist 2, nicht selten 3, im Höchsthalle 5 kennen. Eine Erhöhung dieser Höchsthiffer wird sehr wahrscheinlich dann eintreten, wenn die Vogelwelt aller Gebirgszüge der großen Insel erforscht ist. Der morphologische Abstand zwischen diesen celebesischen Rassen ist naturgemäß sehr verschieden und variiert von Differenzen, die nur beim Vergleich von größeren Reihen auffallen, bis zu Unterschieden, die hart an der Grenze von Spezies-Unterschieden stehen, (z. B. *Cataponera turdoides turdoides* und die *abditiva*-Gruppe; *Phylloscopus trivirgatus sarasinorum* und die *nesophilus*-Gruppe). Ja in einem Falle weichen zwei geographische Vertreter auf Celebes schon so stark von einander ab, daß man sie als 2 verschiedene Species behandeln muß: *Cyornis hoevelli* und *Cyornis sanfordi*.

Die 170 celebesischen Vogelarten, die nicht zu Rassen aufgespalten haben, sind leicht bewegliche Großvögel wie die Reiher, Raubvögel, alle Papageien, die meisten Tauben, Sumpf- und Wasservögel, oder es sind, soweit zu den *Passeres* zählend, fast durchweg Bewohner der Tiefebene (besonders des Kulturlandes) und der unteren Waldzone. Aber es gehören, als seltene Ausnahmen, auch Waldvögel der höheren Gebirgszonen in diese Kategorie: z. B. *Dicaeum nehrkorni* und *Androphilus castaneus*.

Unter den 50 rassenbildenden Spezies sind über die Hälfte, nämlich 28, in der mittleren oder der oberen Bergzone zu Hause, und von diesen 28 gehören 25 zu den *Passeres*. Diesen 25 rassenbildenden *Passeres*-Arten des Gebirges stehen nur 11 rassenbildende *Passeres*-Arten des Tieflandes und Kulturlandes gegenüber.

Es finden sich an *Passeres*-Arten mit weiterer Verbreitung auf Celebes

im Tiefland	27 nicht rassenbildende	11 rassenbildende
im Gebirge	5	25

Der Ausbreitung der Tieflandvögel stehen auf Celebes im allgemeinen ökologische Schranken nicht im Wege; die Gebirgsvögel aber scheinen meist von der Weiterleitung durch Bergzüge abhängig zu sein. Das Verbreitungsbild beider Gruppen ist daher grundsätzlich verschieden, und wir tun gut daran, sie getrennt zu behandeln.

A. Areale der Tiefland-Rassen.

Es ist zunächst zu untersuchen, ob die Sonderstellung der Südhalbinsel und der Nordhalbinsel, die wir aus der Artenverbreitung gefolgert hatten, auch in der Rassenverbreitung zum Ausdruck gelangt. Hierbei ist wiederum auf zweierlei zu achten:

1. Auf die Lage der Grenze, die zwei Rassen von einander scheidet — dies ist wichtig für die Beurteilung der Lage einstiger Ausbreitungsschranken (marine Transgressionen usw.).

2. Auf den Grad des morphologischen Abstandes der aneinander grenzenden Rassen — dies ist wichtig für die Beurteilung des geologischen Alters einer vorangegangenen räumlichen Trennung.

Zum ersten Punkt lassen sich vorerst meist nur ziemlich ungenaue Angaben machen; ihre Vervollständigung wird Aufgabe der zukünftigen Forschung sein. — Bei der Erörterung des zweiten Punktes wollen wir uns hier auf allgemeine Charakterisierungen wie „schroffer Gegensatz“ und „geringer Gegensatz“ beschränken, und überdies noch den Ausdruck „gemilderter Gegensatz“ dann verwenden, wenn die Extreme durch Zwischenstufen (als Folge der Bastardierung im Kontaktgebiet?) verbunden sind. Genaue Beschreibungen der Rassenunterschiede sind im systematischen Teil dieser Arbeit nachzuschlagen.

a) Sonderstellung der Nordhalbinsel.

1. Schroffer Gegensatz N gegenüber C + O + SO + S.

Beispiele:

a) *Cinnyris sericea*. Rasse *grayi* in N bis dicht an deren Wurzel; Rassen *porphyrolaema* + *tonkeana* im ganzen übrigen Celebes, nordwärts mindestens bis ins Tal des Palu-Flusses (Gimpoe).

b) *Lichtensteinipicus fulvus*. Rasse *fulvus* in N, westlich mindestens bis zum Fuß des Matinan-Gebirges; Rasse *wallacei* im ganzen übrigen Celebes, nordwärts mindestens bis an die Wurzel der Nordhalbinsel (Dongala, Parigi).

c) *Penelopides exaratus*. Rasse *exaratus* in N, westwärts bis mindestens Paleleh; Rasse *sanfordi* im ganzen übrigen Celebes.

d) *Centropus celebensis*. Rasse *celebensis* in N; Rasse *rufescens* im ganzen übrigen Celebes.

e) *Aethopyga siparaja*. Rasse *flavostriata* in N; Rasse *beccarii* in S, SO und C. Zugehörigkeit der Population in Cn noch ungewiß.

2. Gemilderter Gegensatz N gegenüber C + O + SO + S.

a) *Oriolus chinensis*: Rasse *celebensis* nur in N; dagegen in C, SO, S die Rasse *macassariensis*. Ueberbrückung des Gegensatzes durch individuelle Variation von *macassariensis*.

b) *Malacocincla celebensis*: Rasse *celebensis* in N, Rasse *finschi* in S. Nahe *finschi* stehen *rufusca* und *sordida* von Cs, SO und O. In Cn

(Tal des Palu-Flusses) die Rasse *connectens*, die von *rufofusca* zu *celebensis* überleitet und wahrscheinlich eine Bastardpopulation ist.

c) *Halcyon monachus*. Rasse *monachus* (mit dunkelblauem Kopf) in N; Rasse *capucinus* (mit schwarzem Kopf) in S, SO und O. In Cn (Laboea Sore, Parigi, Tawaya) die vermittelnde Rasse *intermedius*, die wahrscheinlich eine Bastardpopulation ist.

d) *Gallicolumba tristigmata*. Rasse *tristigmata* (Nackenband vollständig) in N; Rassen *bimaculata* und *auripectus* (Nackenband unvollständig) in S, SO, Cs. In Cn (Tal des Paloe-Flusses) anscheinend eine Bastardpopulation zwischen beiden Gruppen.

b) Sonderstellung der Südhalbinsel.

Während die Nordhalbinsel 5 Rassen beherbergt, die ihr anscheinend in ihrer ganzen Erstreckung eigentümlich sind und nicht ins Centrum vordringen können, weil dieses bereits von einer anderen Rasse der gleichen Spezies besetzt ist, hat die Südhalbinsel kaum eine einzige ihr eigentümliche Tiefland-Rasse aufzuweisen. Das muß sehr überraschen, weil sich ja gerade dieser Arm der Insel durch seinen Speziesbestand als etwas Besonderes erweist (siehe oben S. 386). Ich kenne nur 1 Rasse, die ausschließlich, und 2 Rassen, die hauptsächlich auf der Südhalbinsel wohnen; diese letzteren sind bis ins südliche Central-Celebes vorgezogen und demnach etwa so wie *Zosterops anomala* und *Butastur liventer* (oben S. 387) verbreitet. Bei allen dreien sind die Rassenmerkmale nur ziemlich schwach ausgeprägt:

Wenig schroffer Gegensatz S gegenüber Cs.

Malacocincla celebensis: Rassen *fmschi* und *rufofusca*.

Wenig schroffer Gegensatz S + Cs
gegenüber N + Cn + O + SO.

a) *Anthreptes malacensis*: Rassen *celebensis* und *citrinus*.

b) *Cinnyris jugularis*: Rassen *plateni* und *meyeri*.

Daraus darf vielleicht gefolgert werden, daß 1. die Anzahl der Tieflandspezies, die dem Centrum und der Südhalbinsel schon vor der Anfügung dieses Armes gemeinsam gewesen sind, recht gering war, und daß 2. die Anfügung erst in geologisch junger Zeit geschehen ist.

c) Grenzverlauf quer durch Central-Celebes.

Noch nicht erklärbar ist das folgende, einzigartige Beispiel: *Streptocilla albicollis*. Rasse *torquata* in N und Cn (hier südwärts

mindestens bis ins Tal des Paloe-Flusses) sowie in O; Rasse *albicollis* in S, SO und Cs, hier nordwärts mindestens bis an den Fuß des Latimodjong-Gebirges.

B. Areale der Gebirgrassen.

Während das Wohngebiet der meisten Tieflandarten auf Celebes keine nennenswerte Unterbrechung durch oekologische Schranken erfährt, sind die Gebirgsvögel auf viele isolierte Populationen verteilt. Daß diese Populationen ausgiebiger mit einander in Verbindung treten, ist nur bei größeren und unsteten Spezies wahrscheinlich. Für die Mehrzahl dagegen darf diese Möglichkeit verneint werden, solange das Klima einigermaßen stabil bleibt. Wir wissen nicht, ob diese Bedingung in Celebes das ganze Pleistocän über bestanden hat; jedenfalls aber ist die Rassenbildung bei den Gebirgsvögeln im allgemeinen reich und auffällig. Sie spiegelt anscheinend wieder: 1. die gegenwärtigen orographischen Verhältnisse (nicht wie bei den Tieflandvögeln die einstige Konfiguration des Landes!), 2. deren geologisches Alter.

Bisher ist nur ein Teil der höheren Gebirge von Celebes erforscht (in Central-Celebes nur das Latimodjong-Gebirge und das Gebirge um den Posso-See; von den vielen isolierten Bergzügen an der Wurzel der Nordhalbinsel nur das Matinan-Gebirge; von den Bergzügen der Ost-Halbinsel kein einziger). Unsere Darstellung wird sich daher in Zukunft noch viele wesentliche Abänderungen und Berichtigungen gefallen lassen müssen.

Der Vergleich der Gebirgrassen zeigt vor allem, daß ein scharfer Gegensatz besteht zwischen dem Vulkanriesen Lompo Batang (= Pik von Bonthain) und den Gebirgen des Centrums mit seinem Südost, (Ost?-) und Nordarm. Beispiele, nach dem Differenzierungsgrad angeordnet:

Auffälliger morphologischer Rassenabstand:

Lompo Batang gegenüber C + SO + N

<i>Phylloscopus trivirgatus</i>	<i>Eumyias panayensis</i>
<i>Cataponera turdoides</i> (nicht N)	<i>Pseudozosterops squamiceps</i>
<i>Ptilinopus fischeri</i>	<i>Rhipidura teijsmanni</i>
<i>Hylocitrea bonensis</i>	<i>Myza celebensis</i>
<i>Myzomela chloroptera</i>	<i>Pachycephala sulfuriventer</i>

Die zerklüftete Gebirgsmasse C + SO + N ist auch ihrerseits wieder avifaunistisch reich gegliedert. Es gibt Arten, die fast auf jedem hohen Gebirgszug eine eigene Rasse ausgebildet zu haben scheinen, wie *Phylloscopus trivirgatus*, *Heinrichia calligyna*, *Cataponera turdoides*, *Myza*

sarasinorum, *Pseudozosterops squamiceps*, *Phyllergates cucullatus*, *Halcyon princeps*. Wir kennen hier gewiß bisher nur einen Bruchteil der wirklich existierenden Rassen.

Man könnte erwarten, einen ausgeprägten Gegensatz zwischen Rassen des Gebirges der Nordhalbinsel und solchen der centralen Gebirge zu finden; das ist aber nicht der Fall. Häufig stimmt die Rasse des Matinan-Gebirges mit der Rasse des Gebirges am Posso-See ganz oder doch nahezu überein, mit Ausnahmen wie:

Art	Matinan-Gebirge	Posso-Gebirge	Rassen-Unterschied
<i>Enodes erythrophrys</i>	<i>erythrophrys</i>	<i>centralis</i>	deutlich
<i>Pseudozosterops squamiceps</i>	<i>heinrichi</i>	<i>striaticeps</i>	"
<i>Cyornis</i>	<i>sanfordi</i>	<i>höevelli</i>	sehr groß
<i>Phyllergates cucullatus</i>	<i>riedeli</i>	<i>meisei</i>	deutlich
<i>Malia grata</i>	<i>recondita</i>	<i>stresemanni</i>	
<i>Coracina temminckii</i>	<i>temminckii</i>	<i>tonkeana</i>	
<i>Ptilinopus fischeri</i>	<i>fischeri</i>	<i>centralis</i>	

Im ganzen genommen sind die subspezifischen Gegensätze zwischen Lompo-Batang und Centralgebirge größer als zwischen Matinan-Gebirge und Centralgebirge. Läßt sich aber aus Rassenunterschieden bei Gebirgsvögeln überhaupt viel mehr entnehmen als eben die Tatsache, daß es sich um Populationen handelt, die schon seit längerem von einander isoliert waren? Man sieht sich versucht, diese Frage zu verneinen angesichts der offenbaren Willkürlichkeit und Regellosigkeit der subspezifischen Differenzierung, wie sie aus folgenden Beispielen spricht:

Halcyon princeps: No — Nw + Cn + Cs — SO

Myza sarasinorum: Nw — Cs — SO

Phylloscopus trivirgatus: Nw + SO — Cn — Cs

Geomalialia heinrichi: Nw + SO — Cs

Enodes erythrophrys: N — Cn + SO — Cs

Malia grata: Nw — Cn + Cs + SO

Cyornis sanfordi + *höevelli*: Nw — Cn + Cs + SO

Hier schließt sich SO manchmal an Nw, manchmal an C an, manchmal hat es seine eigene scharf ausgeprägte Rasse. Sogar innerhalb der Nordhalbinsel kann ein Unterschied bestehen: zwischen Matinan-Gebirge und Minahassa bei *Halcyon princeps*. Regeln lassen sich aus so widersprechenden Befunden nicht ableiten. Diese zeigen nur erneut, daß die Rassenbildung oft durch zufällig irgendwo aufspringende Mutationen ausgelöst wird, die um so größere Aussicht haben, sich allmählich bei der ganzen Population durchzusetzen, je individuenärmer und gleichzeitig je strenger isoliert diese ist. Auch gibt die

Größe des morphologischen Abstandes zweier Rassen an sich noch keinen sicheren Maßstab ab für die Dauer der räumlichen Trennung. Bei kleinen Populationen kann die Rassendifferenzierung sehr rasch vor sich gehen, wie viele sehr scharf ausgeprägte Kleininselrassen des Malayischen Archipels von sicher pleistocäenem Alter beweisen. Gut vergleichbar miteinander sind bei solcher Fragestellung lediglich große Populationen (und dazu kann man wohl fast alle Populationen celebesischer Gebirgszüge zählen); aber auch dabei wird sich die Vorsicht bewähren, zoogeographische Schlußfolgerungen nur dann zu ziehen, wenn mehrere Beispiele in die gleiche Richtung weisen.

Selbst bei Beachtung dieser gebotenen Zurückhaltung wird man den Schluß wagen, daß solche Unterschiede, wie sie zwischen *Cyornis sanfordi* (Matinan-Gebirge) und *Cyornis höevelli* (Gebirge am Posso-See etc.) bestehen, für ein mindestens altpleistocäenes Alter der beiden Gebirgszüge als selbständiger orographischer Einheiten zeugen.

Zusammenfassung.

Aus der Verbreitung der Arten und Rassen auf Celebes ergibt sich:

Die Nord-Halbinsel hat 7 ihr eigentümliche Arten, von denen 4 zur ältesten Fauna von Celebes gehören. Es fehlen ihr 16 von den in Central-Celebes vorkommenden Arten. 9 Rassen des Tieflandes sind diesem Arm eigentümlich und werden schon im nördlichen Central-Celebes durch eine andere Rasse ersetzt, die in 5 Fällen erheblich abweicht. Die Gebirgsfauna der Nordhalbinsel ist mit einer einzigen Ausnahme nicht in Rassen gegliedert, dagegen gibt es mehrere Beispiele für erhebliche subspezifische Unterschiede zwischen Nordhalbinsel und Centrum. Diese Unterschiede gehen in einem Falle sogar über bloße Rassenunterschiede hinaus (*Cyornis sanfordi* und *Cyornis höevelli*).

Die Südost-Halbinsel schließt sich eng an Central-Celebes an. Im Gebirge einige endemische Rassen.

Die Ost-Halbinsel ist noch so gut wie unerforscht.

Die Süd-Halbinsel nimmt eine noch selbständigere Stellung ein als die Nordhalbinsel. Ihr eigentümlich sind 7 Arten, von denen 6 von Flores bzw. Borneo her eingewandert sind. Es fehlen ihr 30 in Central-Celebes vorkommende Arten. Das Tiefland hat nur 3 schwach differenzierte endemische Rassen, das Gebirge dagegen mehr als 10 endemische Rassen, die teilweise sehr ausgeprägte Eigentümlichkeiten besitzen.

Dem Centrum eigentümlich scheint nur 1 Art zu sein. Die Rassen der Gebirge im nördlichen und im südlichen Central-Celebes sind nicht immer dieselben.

Vergleich mit der Verbreitung der Schlupfwespen.

Die soeben zusammengefaßten Ergebnisse des Ornithologen stimmen aufs beste überein mit den Ergebnissen, zu denen G. HEINRICH (1934)

heim Studium der artenreichen Gruppe der Ichneumoninae gelangt war. Er schreibt (p. 16):

„Ebenso wie bei der übrigen Fauna von Celebes, insbesondere bei den Vögeln, Säugetieren und Schnecken, läßt sich auch bei den Ichneumoninae der Insel eine auffallend starke Gliederung in Einzelrassen verfolgen. Das Ergebnis ihrer Betrachtung deckt sich durchaus mit dem der übrigen zoologischen Forschung: von dem Gesamtareal der Insel erweist sich der Pik von Bonthain (= Lompo Batang) als dasjenige Teilgebiet, in dem sich in stärkstem Maße die Ausbildung eigener geographischer Rassen feststellen läßt. Unter den 12 Spezies, die am Pik von Bonthain und außerdem noch in anderen Teilen von Celebes erbeutet wurden, befindet sich keine, die nicht auf dem Pik von Bonthain wesentlich anders gefärbt resp. anders gezeichnet ist als in allen anderen Gebieten der Insel.“

Subspezifische Unterschiede zwischen den Ichneumoninae des Matinan-Gebirges und der Minahassa waren nirgends nachweisbar, dagegen sind die Rassen, welche die nördliche Halbinsel gemeinsam bewohnen, gegenüber dem Latimodjonggebirge und der südöstlichen Halbinsel zumeist deutlich ausgeprägt. Auch die Bewohner des Latimodjong-Gebirges und der südöstlichen Halbinsel sind in vielen Fällen subspezifisch verschieden, doch scheint die Trennung hier keine so scharfe zu sein wie gegenüber dem Pik von Bonthain einerseits und der nördlichen Halbinsel andererseits; in mehren Fällen besteht sogar eine völlige Uebereinstimmung.“

Vergleich mit der Verbreitung der Gebirgspflanzen.

VAN STEENIS (1936) hat die Pflanzen seiner montanen Zone (unserer mittleren und oberen Bergwaldzone), also des Gürtels oberhalb 1000 m, einer genauen Herkunftsanalyse unterzogen. Die Sonderstellung, die der Lompo Batang unter den Gebirgen von Celebes einnimmt, ergibt sich aus dem Studium der Flora noch klarer als aus dem Studium der Avifauna; gleichzeitig scheint aber auch zu Tage zu treten, daß die Ausbreitung der Gebirgspflanzen in anderer Weise erfolgt ist als die der Vögel.

Von den 67 Gebirgspflanzen, die bisher aus Süd-Celebes bekannt sind, kommen 39 auch in Java und den Kleinen Sunda-Inseln vor; 12 sind bisher noch nicht auf den Kleinen Sunda-Inseln angetroffen worden, sind aber von Java bekannt; 1 Art ist den Kleinen Sunda-Inseln und Süd-Celebes gemeinsam und kommt auf Java nicht vor;

16 Arten sind weder von den Kleinen Sunda-Inseln noch von Java bekannt, kehren dagegen auf anderen Gebirgen von Celebes wieder (von ihnen weisen 10 nach den Philippinen, 4 nach Neuguinea — Molukken). Höchstens 3 Arten von 68 sind für Süd-Celebes endemisch (4%), aber selbst von diesen dürften 2, weil von philippinischer Verwandtschaft auch noch in Central-Celebes gefunden werden.

Im Gegensatz zu dem, was wir bei den Vögeln fanden, überwiegt also unter den Gebirgspflanzen nach der Darstellung von VAN STEENIS die Einwanderung von Java — Kleine Sunda-Inseln her ganz bedeutend, entsprechend den nahen räumlichen Beziehungen. Unter den Vögeln aus dem Gebirgswald des Lompo Batang fanden wir überhaupt keine Einwanderer von Süden her mit der einzigen vermutlichen Ausnahme von *Turdus javanicus*, der auch von Java und Timor bekannt ist. Allerdings muß zugegeben werden, daß es auf dem Lompo Batang einige Arten gibt, die ebenso nahe Beziehungen zu Flores wie zu den Philippinen haben, nämlich *Dendrobiastes hyperythra*, *Muscicapula melanoleuca*, *Phyllergates cucullatus*, *Phylloscopus trivirgatus*, *Zosterops montana*, *Erythrura hyperythra*. Diese haben wir allesamt zur philippinischen Einwanderung gerechnet, weil sie auch auf den Gebirgen der Nord-Halbinsel vorkommen und weil die beiden verbleibenden nachweislich westlichen Gebirgsvögel des Lompo-Batang (nämlich *Eumyias panayensis* und *Androphilus castaneus*) sicher über die Philippinen eingewandert sind. Die Differenz unserer Ergebnisse ist vielleicht nur eine Differenz der angewandten Vergleichsmethode und keine tatsächliche. Sie würde vielleicht sehr erheblich zusammenschrumpfen, wenn man auch den Gebirgspflanzen des Lompo-Batang einen philippinischen (und nicht einen südlichen) Ursprung in allen denjenigen Fällen zuschreiben wollte, in denen das mit 50% Wahrscheinlichkeit geschehen könnte.

3. Sind der Tomini-Golf und der Bone-Golf junge Einbrüche?

Die Vetter SARASIN haben angenommen (1901, p. 45, 133), daß während des Höhepunktes der „pliocänen Festlandsperiode“ Celebes bedeutend größer gewesen sei als heute und von gedrungener Gestalt, da die jetzigen, tief einschneidenden Golfe noch fehlten oder erst leise angedeutet waren. Ihr Einschneiden verlegen sie in eine weit spätere Periode, wobei sie anscheinend an das Pleistocaen denken.

Die Verbreitung der Vögel bietet dieser Hypothese keine Stütze. Wir haben im Gegenteil gesehen, daß unter 8 Fällen, in denen ein scharfer Unterschied zwischen den Tiefland-Rassen des Nordarmes und

des Centrums besteht, der Ostarm in 7 Fällen sich dem Centrum, nicht aber dem Nordarm anschließt (*Cinnyris sericea*, *Lichtensteinipicus*, *Penelopides*, *Centropus celebensis*, *Aethopyga*, *Malacocincla*, *Halcyon monachus*). Anders verhält sich lediglich *Streptocitta*, aber hier kehrt die Nordrasse nicht etwa nur im Ostarm, sondern als Verbindung beider auch im nördlichen Teil des Centrums wieder. — Ebenso scharf ist der faunistische Gegensatz zwischen Südarm und Südostarm ausgeprägt. Ich leite daraus ab, daß Tominigolf und Bonegolf einen sehr langen Bestand haben. Es sind mir keine tiergeographischen Anzeichen dafür bekannt, daß sie in einer früheren Periode der Erdgeschichte nicht existierten.

Vergleich mit den Ergebnissen der Geologie.

Einer umfangreichen Arbeit UMBGROVES (1932), die die bisherigen Ergebnisse geologischer Forschung im Malayischen Archipel zusammenstellt, soweit sie das Tertiär und Pleistocaen betreffen, und die daher für den Zoogeographen von größter Wichtigkeit ist, sei das folgende hier entnommen:

Unter den 5 geographisch herausgehobenen Teilen von Celebes ist anscheinend der Nordarm der älteste. Von hier kennt man kein marines Palaeogen (= Eocaen + Oligocaen). Das Neogen, soweit vorhanden, liegt diskordant auf Praetertiär, das stark gefaltet ist. Auf jeden Fall muß dieses Gebiet im Palaeogen über dem Meeresniveau gelegen haben. Das Neogen besteht hauptsächlich aus marinen Kalksteinen, die stets sehr deutlich das Gepräge von Riffkalk tragen. Hieraus leitet KOPERBERG (1928) ab, daß während ihrer Ablagerung Nord-Celebes bereits als ein O—W ziehender Landrücken bestand, sei es auch von geringerer Breite als gegenwärtig und in mehrere Inseln aufgelöst. Die orogenetische Bewegung, am Ende des Mesozoicums oder im Eocaen begonnen, hatte also im Alt-Neogen eine O—W verlaufende Kette von Inseln hervorgebracht, um welche längs der Küsten Riffkalk und weiter nach außen Sedimente abgelagert wurden. Da (nach KOPERBERG) das gegenwärtige Landrelief hauptsächlich im Miocaen entstanden und über Wasser gekommen sein muß, beginnen seitdem auch klastische Bimssteine aufzutreten. Diesen Gesteinen wird eine terrestrische oder fluviatile Entstehungsweise zugeschrieben.

Das Centrum ist geologisch noch sehr mangelhaft bekannt. Man hat im Gebiet des Karama-Flusses kohlenhaltige Ablagerungen von wahrscheinlich alttertiärem Alter gefunden, die stark gefaltet sind,

und analoge Ablagerungen östlich von Enrekang. Die Gebirgsbildung hat sich stellenweise bis ins Pleistocaen energisch fortgesetzt. In der Senke des Posso-Sees, die von den meisten Autoren als tektonischer Graben aufgefaßt wird, liegen jung neogene bis pleistocaene Sedimente. Hier sind in jungpleistocaener Zeit Riffkalke bis ungefähr 1000 m, sicher 850 m über das Meeresniveau emporgehoben worden (KOPFERBERG 1929).

Ost-Arm. KOOLHOVEN (1929) gibt an: „Pliocaene Sedimente wurden nur gefunden an der Südküste und als ein schmaler Streifen an der Nordküste der Bualemo-Halbinsel. Die Frage, ob das Pliocaen einst eine ununterbrochene Sedimentdecke bildete, muß m. E. negativ beantwortet werden. Es dünkt mich wahrscheinlicher, daß ein großer Teil der eocaenen, miocaenen und der Gabbrolandschaft vom Jung-Miocaen an stets über das Meer aufgeragt hat und das typische, auf \pm 1300 m liegende centrale Eocaen-Plateau eine Denudationsfläche ist, nämlich eine altpliocaene Fastebene, emporgehoben nach der intrapliocaenen Progression, aber vor allem in quartärer Zeit“.

Südost-Arm. Vermutlich war zu der Zeit, als in Buton das Mesozoikum und älteste Neogen gefaltet wurde, Südost-Celebes infolge einer spätjurassischen oder frühkretazeischen Faltung bereits Festland geworden (BOTHÉ 1927). Diese Angaben gründen sich aber nur auf die Erkundung des allersüdlichsten Teils dieses Armes.

Süd-Arm. Der Ostteil war vom mittleren Miocaen bis einschließlich Pliocaen um mindestens 3000 m abgesunken, während der Westteil schon damals über Wasser aufragte. „Man muß sich vorstellen, daß, nachdem im mittleren Miocaen die ältere Kalkbildung aufgehört hatte, dort [im Westteil] einzelne Vulkangebiete aus dem Meer aufragten“ (T HOEN & ZIEGLER 1915).

Zusammenfassend können wir diesen Daten für unsere Zwecke vor allem folgendes entnehmen.

Die geologische Forschung vermag die zoogeographische Sonderstellung des Nordarmes und des Südarmes zu erklären. Der Nordarm, auf den eine Anzahl von den ältesten Endemismen von Celebes noch immer beschränkt ist, scheint auch am frühesten Festland geworden zu sein, nämlich vom Palaeogen (vielleicht schon vom Eocaen) an. Im Miocaen stellte sich Nord-Celebes als eine Anzahl O—W aneinandergereihter Inseln dar; es ist seitdem nicht wieder überflutet worden. Im Miocaen Beginn der vulkanischen Tätigkeit im Gebiet der heutigen Minahassa. — Der Westteil des Südarms tauchte schon

im Miocaen aus dem Meere auf, als isolierte Vulkankegel. Wann der Anschluß an Central-Celebes erfolgte, läßt sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen; als Zoogeograph möchte man annehmen, daß er erst im Mittel-Pleistocaen oder noch später erfolgt sei. Die SARASINS (1905, I, p. 253) vermuten, daß Süd-Celebes im Pleistocaen an der Stelle der heutigen Tempe-Senkung quer durchschnitten worden sei.

Auch andere Teile von Celebes haben mindestens schon vom Jung-Miocaen an über Wasser aufgeragt, so im Ost-Arm. Wann sie zu der heutigen Konfiguration von Celebes verbunden wurden, kann noch nicht angegeben werden. Pleistocaene orogenetische Faltung von großer Intensität im Ostteil des Südarms, im Ostarm und anscheinend auch im Centrum.

Kritik an der Verwendbarkeit der rezenten Fauna für Rückschlüsse auf die Palaeogeographie.

Alle zoogeographischen Untersuchungen wie die vorliegenden werden, sobald sie die Sphaere des Statistischen und Statischen verlassen und in das Gebiet des dynamischen Vorganges der Faunenwerdung vorzudringen trachten, mit einem Gutteil Hypothese belastet, das manchem ihre Ergebnisse verdächtig oder doch bis zu einem gewissen Grade zweifelhaft erscheinen läßt. Es soll daher zum Schluß versucht werden, diese erklärlichen Bedenken auf das richtige Maß zu reduzieren. Wir wollen dafür als Beispiel die jüngere Faunengeschichte von Java wählen und einen Vergleich anstellen zwischen dem Bild, das sich der Zoogeograph gemacht hatte, bevor der Spaten des Palaeontologen eine reiche Fauna aufdeckte, die über die wirklichen faunistischen Beziehungen Javas im Pleistocaen und Pliocaen wichtige und unanfechtbare Aufschlüsse erteilt hat.

Aus der Verbreitung der rezenten Tierformen hatte WALLACE 1880, also lange vor der Aufdeckung der Trinil-Schichten, folgende Schlüsse gezogen: „Java has had a history of its own, quite distinct of the other portions of the Malayan area. We find a series of remarkable similarities between Java and the Asiatic continent, quite independent of the typical Malay countries — Borneo, Sumatra and the Malay Peninsula, which latter have evidently formed one connected land, and thus appear to preclude any independent union of Java and Siam. The great difficulty in explaining these facts is, that all required changes of sea and land must have occurred within the period of existing species of mammalia. Sumatra, Borneo, and Malacca have a great similarity as regards their species of mammals and birds, while Java, though it

differs from them in so curious a manner, has no greater degree of speciality, since its species, when not Malayan, are almost all North Indian or Siamese“.

Durch die Aufdeckung einer Reihe von ergiebigen Fundstätten haben wir nun in den letzten drei Jahrzehnten einen höchst überraschenden Einblick in die Frühgeschichte der Fauna von Java gewonnen, die v. KOENIGSWALD (1935) übersichtlich zusammengefaßt hat. Seiner Darstellung sei folgendes entnommen. Es sind bisher 7 Faunenhorizonte nachgewiesen worden, die, beginnend mit dem Neolithicum und endend mit dem Altpliocaen, u. a. folgendermaßen charakterisiert werden:

1. Sampoeng-Fauna. Alter: 3000—4000 Jahre. Neolithicum. An seither auf Java ausgestorbenen Arten: *Elephas*. *Cervus eldi*, heute auf Siam und Vorderindien beschränkt. Ein sehr großer Büffel, größer als der Kerbau. Neben *Felis bengalensis* eine zweite gleichgroße Katzenart, im übrigen lauter Vertreter der heutigen Fauna von Java.

2. Ngandong-Fauna. Alter: Jungpleistocaen. An ausgestorbenen Formen ein sehr großer Kerbau. Neben *Rusa hippelaphus timorensis* noch *Cervus axis*. *Hippopotamus namadicus*, fossil auch aus Indien bekannt. *Stegodon trionocephalus*. *Elephas namadicus* (gleichfalls aus Indien bekannt). Ein Wildhund, *Cuon crassidens*. Menschliche Werkzeuge jung palaeolithisch.

3. Trinil-Fauna. Alter: Mittelpleistocaen. *Pithecanthropus*. *Hippopotamus*, Nashorn, *Stegodon*, *Elephas* wie in Ngandong. *Axis lydekkeri* häufig. Ferner 3 ausgestorbene Gattungen: eine kleine Antilope *Duboisia kroesenii* (verwandt mit dem indischen *Tetraceros*), ein Canide *Megacyon trinilensis*, ein Proboscidiere *Cryptomastodon martini*.

4. Djetis-Fauna. Alter: Altpleistocaen oder oberstes Pliocaen. *Elephas*, primitiver als *namadicus*, auch *Stegodon* und *Hippopotamus* primitiver. 2 bis 3 Arten Antilopen, ein Tapir, ein Säbeltiger (*Epi-machairodus*). Neben *Bubalus* noch ein zweites Rind, der auch aus dem älteren Pleistocaen Indiens bekannte *Leptobos*.¹⁾

5. Kali Glagah-Fauna. Alter: Jungpliocaen. Leitform *Mastodon bumiajuensis*. Ferner *Stegodon*, *Hippopotamus* usw.

6. Tji Djoelang-Fauna. Alter: Wahrscheinlich Mittelpliocaen. Leitform *Merycopotamus* (ein Anthracotheriide), in Indien im Mittel- und Oberpliocaen. Ferner *Hippopotamus* usw.

1) In den Djetis-Schichten ist im Februar 1936 der Schädel eines Hominiden, *Homo modjokertensis* v. Koen., gefunden worden.

7. Tji Sande-Fauna. Alter: nicht jünger als Altpliocaen. Einziger Säugetierrest der Zahn eines primitiven Rhinocerotiden, *Aceratherium boschi*.

VON KOENIGSWALD schließt aus dieser Fundreihe: „Das *Aceratherium* von Tji Sande, der älteste bisher von Java bekannte Säugetierrest, beweist uns, daß um die Wende Miocaen-Pliocaen an der Stelle des heutigen Java nicht ein isoliertes Eiland bestand, sondern ein Stück Land vorhanden war, das bereits eine direkte oder indirekte Verbindung mit Asien hatte. Die Oberpliocaenfauna von Kali Glagah enthält kein *Merycopotamus* mehr, wir sehen nichts von den im indischen Pliocaen so zahlreich vorhandenen spezialisierten Schweinen und Raubtieren. Desgleichen fehlen, was sehr wichtig ist in dieser Zone auch die bereits in gleichaltrigen Schichten in Indien vorhandenen Elefanten, wodurch vielleicht *Mastodon* auf Java bis zum Ende des Pliocaen hat aushalten können. Die für Asien typischen Equiden und Giraffiden fehlen uns überhaupt. Alles zusammengenommen kann somit die Verbindung mit Asien kaum sehr innig und wohl nur eine sehr zeitweilige gewesen sein. Erst im Mittelpleistocaen scheint wieder eine innigere Verbindung mit Asien zustande gekommen zu sein, wie aus dem unvermittelten Auftreten des spezialisierten *Elephas ex. aff. namadicus* abzuleiten ist. Mit ihm zusammen dürfte auch der *Pithecantropus* nach Java gelangt sein. Zugunsten einer Einwanderung mehr aus dem Norden läßt sich hier das Vorkommen von *Sinanthropus* in der Gegend von Peking und *Elephas namadicus* in Japan anführen.“ Gleichzeitig aber innige Beziehungen zu Indien (*Hippopotamus*, Rinder). „Die junge Sampoeng-Fauna weist endlich auf einen Zusammenhang mit Malakka hin: *Cervus eldi* lebt heute noch in Malakka und Siam“.

Darüber hinaus folgert v. KOENIGSWALD indessen noch weiteres. Er meint aus dem Umstand, daß Sumatra bisher weder tertiäre noch sichere pleistocaene Säugetierreste geliefert hat, darauf schließen zu dürfen, daß Sumatra (und Malakka) nicht in die pliocaene und pleistocaene Verbindung zwischen Java und Asien einbezogen gewesen sei, sondern daß man diese Verbindung in nördlicher Richtung suchen müsse, über Borneo und die Philippinen. Erst zur Zeit der jungen Sampoeng-Fauna, so meint dieser Autor, dürften Sumatra—Malakka eine vermittelnde Rolle nach Asien hin gespielt haben, wobei Sumatra z. B. das javanische Nashorn (*Rhinoceros sondaicus*) empfing, das auf Java wohl seit dem Altleistocaen vorhanden war.

Hier lassen sich zwei Fragen anschließen. Erstens, ob der Zoogeograph, der es nur mit der gegenwärtigen Fauna zu tun hat, be-

rechtigt ist, die Vorstellungen des Palaeontologen zu korrigieren, der sich nur auf einen kleinen Ausschnitt aus früheren Lebenswelten und auf Zufallsfunde stützen kann. Zweitens, in welchem Grade die Funde des Palaeontologen dazu geführt haben, die faunengeschichtlichen Vorstellungen des Zoogeographen zu korrigieren.

Die Wichtigkeit des Ineinandergreifens beider Forschungsgebiete liegt auf der Hand. Was zunächst die erste Frage betrifft, so wird der Zoogeograph, sofern er nicht überhaupt das Faunenbild tropischer Gebiete als äußerst labil und den jetzigen Zustand im wesentlichen als das Ergebnis allerjüngster Tierwanderungen ansehen will (und dazu liegt durchaus kein triftiger Grund vor), der Meinung v. KOENIGSWALDS nachdrücklich widersprechen und eine mittel- oder gar jungpleistocaene Landverbindung Asien — Philippinen — Borneo oder auch nur Indochina — Borneo — Java, in welche Sumatra bis nach Ausgang des Pleistocaens nicht einbezogen war, für unmöglich, weil unvereinbar mit den Lehren der heutigen Faunenverteilung, erklären; und er wird weiter folgern, daß das Argument v. KOENIGSWALDS gar kein Gewicht habe, da es schon durch den ersten auf Sumatra gemachten Zufallsfund entkräftet werden kann.

Auf der anderen Seite aber wird der Zoogeograph einräumen müssen, daß die Vorstellungen, die er sich von der jüngeren Vorgeschichte seines Untersuchungsgebietes geformt hatte, sehr unvollkommene waren, und daß er mit einer solchen Schnelligkeit der Faunenveränderung, wie sie sich etwa aus dem Vergleich der rezenten Säugetierfauna Javas mit der jungpleistocaenen Ngandong-Fauna ergibt, nicht gerechnet hatte. Diese Faunenveränderung, vorerst nur an den großen Säugetieren nachweisbar, ist aber vermutlich im wesentlichen nur eine Faunenverarmung, seit dem Mittelpleistocaen in rasch fortschreitendem Maße mit herbeigeführt durch die Einwirkung des Menschen als Jäger (daneben vielleicht auch noch durch vulkanische Eruptionen und, nach der Abtrennung Javas als Insel, durch die bedeutende Einengung des Wohnraumes) und wird die Kleintierwelt, darunter die Vögel, nicht in gleichem Maße betroffen haben. Was aber die faunengeschichtlichen Beziehungen Javas zu seinen Nachbargebieten anlangt, so werden auch durch so viele unerwartete Funde die bisherigen Vorstellungen schwerlich in irgend einem wesentlichen Punkte berichtigt; sie haben nur dazu geführt, sie zu vervollständigen und der Ueberzeugungskraft der Indizien aus rezenter Zeit größeres Gewicht zu verleihen. Eine weitere Lehre, die aus den Fossilfunden des javanischen Pleistocaens gezogen werden darf, ist die, daß sie uns einen gewissen Anhalt gibt für das Ent-

wicklungstempo der Formen, das die Zoologen heute eher zu unterschätzen als zu überschätzen neigen. Auch zeigt z. B. das Vorkommen des *Cervus eldi* auf Java noch in neolithischer Zeit, daß auffällige diskontinuierliche Verbreitung das Ergebnis einer sehr jungen Faunenveränderung sein kann.

Die geographischen Rassen, deren Studium die ornithologische Systematik heute in so großem Maße beschäftigt, sind wohl fast durchweg, auch dann, wenn sie stark differenziert sind, recht jungen Alters, höchstens altpleistocaen, die Mehrzahl aber erheblich jünger; und standortstreue Arten, die bei weiter und lückenloser Verbreitung nur schwache Rassenbildung erkennen lassen, haben sich aller Wahrscheinlichkeit nach erst im Spätpleistocaen so weit ausgebreitet, wie *Eurystomus orientalis*, *Artamus leucorhynchus* und andere Vögel der offenen Waldformation. Ueberraschend ist im Lichte dieser Betrachtungsweise nicht so sehr der Umstand, daß es im indoaustralischen Gebiet Gattungen und Arten mit lückenhafter Verbreitung gibt, als vielmehr, daß solche Fälle nicht noch häufiger sind und daß die Zahl altertümlicher Endemismen nicht noch größer ist. Die Verdrängung und Auslöschung alter Faunenbestandteile durch die Konkurrenz junger Einwanderer ist wahrscheinlich vielerorts ein unaufhörlicher und ziemlich rascher Vorgang; vor diesem Schicksal bewahrt am wirksamsten frühzeitige Isolierung (Madagascar) oder schwere Zugänglichkeit über schmale, oft unterbrochene Landverbindungen hinweg (Celebes).

B. Allgemeine zoogeographische Anmerkungen.**Die Wallace'sche Linie und „Wallacea“.**

Wir wollen hier keinen neuen Beitrag zur Kritik der „Wallace'schen Linie“ liefern. Sie ist bereits von vielen Anderen zur Genüge angegriffen oder verteidigt worden. Daß diese Grenzziehung, die, zwischen Bali—Lombok, Borneo—Celebes, Philippinen—Celebes verläuft und die „indo-malayische“ von der „australisch-papuanischen“ Faunenwelt sondern soll, für die Bedürfnisse der Schematisierung jeder anders gezogenen „Linie“ an biogeographischer Fundierung überlegen ist, hat sie immer aufs neue bewiesen; aber ebenso wenig wird noch bestritten werden können, daß sie nur in ihrem mittleren Verlauf, nämlich zwischen Borneo und Celebes, eine von Landtieren nur ganz selten überwundene geomorphologische Schranke anzeigt, während sie im Süden, zwischen Bali und Lombok, von vielen Lebewesen nach beiden Richtungen überflutet worden ist. Im Norden gar, zwischen den Philippinen und Celebes, kreuzt sie ganz willkürlich eine ehemalige Landbrücke, die für den Austausch zwischen West und Ost, vor allem auch zwischen Nord und Süd, eine fundamentale Bedeutung besessen hat. Da durch diese „Hintertür“ hindurch Celebes, und damit auch sein Hinterland, mit einer so großen Zahl westlicher und nordwestlicher Elemente beliefert worden ist, muß jede den Archipel teilende Linie, wie sie auch immer verlaufen möge, den naiv-gläubigen Betrachter in die Irre führen.

Man hat nun neuerdings den Tatsachen besser gerecht zu werden gesucht dadurch, daß man, statt eine Linie durch den Indo-australischen Archipel zu ziehen, hier ein größeres theoretisches Zwischengebiet einschaltete, die „Wallacea“. Die Wallacea soll das Mischgebiet zwischen Ost und West bezeichnen und sich außerdem noch durch eigene alte Elemente als ein Komplex lange isoliert gewesener „Lebensheimaten“ ausweisen (WOLTERECK 1937, p. 138). In ursprünglicher Umgrenzung (vor seiner Benennung) schloß dieses Zwischengebiet „Celebes, die Kleinen Sunda-Inseln, Timorlaut und die Molukken (wenigstens die Süd-Molukken)“ ein (RENSCH 1936 a, p. 265); neuerdings (DICKERSON 1928) sind auch noch die Philippinen dazugeschlagen worden. Auf der Grundlage der avifaunistischen Analyse von Celebes ist dazu folgendes zu sagen: Wenn schon einmal eine Schematisierung der zoogeographischen Gegebenheiten durchgeführt werden soll, dann läßt es sich nur vertreten, die Philippinen + Celebes + Molukken zu vereinigen, da diese einen Teil ihrer faunistischen Frühgeschichte mit

einander gemeinsam hatten — wenschon die Gemeinsamkeiten der Molukken mit Neuguinea diejenigen mit Celebes bedeutend übertreffen und entsprechendes für die Philippinen gilt, die mit Celebes weit weniger Uebereinstimmung aufweisen als mit dem Sundaland, vielleicht sogar weniger als mit Südasien. In diesen schematischen Komplex aber auch noch gar die Kleinen Sundainseln einbeziehen heißt m. E. der Bedeutung ihres jungen Faunenaustausches mit Celebes ganz ungebührlich viel Gewicht beimessen. Zwischen Flores und Celebes scheiden sich zwei alte Faunenprovinzen, und über diesen Riß sollte man sich auch durch die Schminke, die das Pleistocaen darübergerlegt hat, nicht täuschen lassen.¹⁾

So wird man denn wohl auch in Zukunft gut daran tun, es bei den alten Begriffen der Geographen zu belassen und nur von Celebes, den Philippinen, den Molukken, den Kleinen Sunda-Inseln zu sprechen — statt durch eine künstliche zoogeographische Nomenklatur gewisse faunistische Gemeinsamkeiten weit über Gebühr zu betonen und an der verwirrenden Mannigfaltigkeit des einmal Gegebenen eine in Wahrheit entstellende Retouche vorzunehmen.

Ueber „indo-australische“ Gattungen und Arten.

Jedem, der die Verbreitung der Familien, Gattungen, Arten der Vögel im Malayischen Archipel nachgeprüft hat, ist die Tatsache geläufig, daß es in manchen Fällen unmöglich scheint zu bestimmen, ob eine Gattung oder Art sich aus dem großen Ostkontinent (Neuguinea + Australien) nach Westen oder aus dem (um das Sundaland vergrößerten) Westkontinent nach Osten ausgebreitet habe. Oft schien das in dieser Arbeit verfolgte Bestreben, die Einwanderungs- und Auswanderungswege celebesischer Vögel nach Möglichkeit zu ermitteln, zunächst nicht durchführbar zu sein. Daß die Zahl der als „nicht analysierbar“ beiseite gestellten Fälle mit dem Fortschreiten und der Vertiefung meiner Untersuchungen ständig abnahm, betrachte ich als eines der wichtigeren Ergebnisse dieser zoogeographischen Studien; denn solange die Verbreitung nur als etwas Gegebenes, und nicht auch als etwas Gewordenes, betrachtet werden kann, vermag sie die konstruktive und ordnende Phantasie nur wenig zu beschäftigen.

Es hat sich im Verlaufe meiner Studien zur Faunengeschichte von Celebes mehr und mehr gezeigt, daß der Gegensatz zwischen einem

1) Das gilt auch für die Verbreitung der Gebirgspflanzen; vgl. das lehrreiche Diagramm bei van STEENIS (1934, p. 149 fig. 2).

östlichen und einem westlichen Bildungszentrum noch größer ist, als es mir ohnehin schon schien; und daß, an ihrer Bedeutung gemessen, die Wirksamkeit der „intermediären Zone“ (Celebes + Philippinen + Molukken + Kleine Sundainseln) als eines schöpferischen Mittelpunktes weit zurücktritt.

Nahezu aller Austausch zwischen Ost und West muß, wie die voranstehenden Kapitel deutlich machen sollten, durch Celebes oder die Kleinen Sundainseln, oder durch beide Bindeglieder zugleich vor sich gegangen sein. Dieser Austausch hat möglicherweise zuerst schon im Frühtertiär oder gar noch früher stattgefunden, zu einer Zeit, als die Verteilung von Wasser und Land im indoaustralischen Gebiet wesentlich von der heutigen abwich. Von jenen ältesten Einwanderern sind vermutlich abzuleiten die noch heute typisch australisch-papuanischen Familien, wie die Casuarii, Loriidae, Meliphagidae, Paradisaeidae, Ptilonorhynchidae, Pachycephalidae usw.¹⁾

Es ist nun aber keineswegs so, daß nach dieser ersten Besiedlung des Ostkontinents der Faunenaustausch zwischen Ost und West auf lange Zeit in völligen Stillstand geraten und erst dann durch spätere Dazwischenkunft von Celebes, Molukken, Kleine Sundainseln, wieder in Fluß gekommen wäre; vielmehr ist er, wenigstens was die Vögel anlangt, wohl niemals völlig unterbrochen worden, wenn auch niemals sehr rege gewesen, und, das darf wohl hinzugefügt werden, niemals zuvor so rege wie im jüngsten Zeitabschnitt der Erdgeschichte, im Pleistocaen. Dabei ist, im Ganzen gesehen, die Einwanderung von Westen nach Osten stärker gewesen und hat weiter geführt als die entgegengesetzte Wanderbewegung.

Die Tatsache indessen, daß nicht nur eine, sondern mehrere Wanderwellen von West nach Ost und auch von Ost nach West über den Malayischen Archipel hinweggingen, hat in manchen Fälle das

1) UMBROVE (1935 p. 22—23) weist darauf hin, daß das Tertiär im Malayischen Archipel überall, wo wir es kennen, diskordant auf Praetertiär liegt. In Verbindung mit Schweremessungen leitet er daraus ab, daß in praetertiärer Zeit hier ein ausgedehntes Kontinentalgebiet bestand, ohne daß eine Grenze zwischen zwei Kontinenten, Asien und Australien, gegeben war. Dieses „Sialgebiet“ wäre dann zu gewissen Zeiten im Tertiär von mehr oder minder ausgedehnten Flachmeeren bedeckt gewesen, bis die intensiven Faltungen einsetzten, eine jung-cretaceische, eine altertäre und eine jungmiocaene, von denen die letztere die ausgiebigste war und die Inseln empordrückte, welche jetzt die Celebes-See und die beiden Banda-Becken umgeben. Unter dem Einfluß dieser vertikalen Kraft erst seien diese heutigen Tiefseebecken abgesunken.

Bild der Verbreitung von Familien, Gattungen, Arten sehr kompliziert gestaltet. Wir kamen darauf schon einmal bei der Gattung *Tyto* kurz zu sprechen (p. 345 und Abb. 10), ohne dort dies Problem bis zur letzten Konsequenz zu verfolgen. Das sei nunmehr nachgeholt, da der Fall *Tyto* typisch ist für mehrere.

Die Schleiereulen sind in einer Art, *Tyto alba*, über Eurasien Afrika, Madagaskar, Australien, Amerika verbreitet. Asien hat noch eine zweite Art, *T. longimembris*, die von Südasien über die Graslandstraße bis Australien usw. verbreitet ist, ebenso hat Madagaskar noch eine weitere Art (*T. soumagnii*). Alle übrigen Arten wohnen in Australien + Papuasien (*T. novaehollandiae*, *T. tenebricosa*, *T. aurantia*) oder in der Celebes-Region (*T. rosenbergii*, *T. inexpectata*, *T. nigrobrunnea*). Eine zweite anscheinend nahe verwandte Gattung, *Photodilus*, lebt im indomalayischen Gebiet. Die morphologische Sonderstellung der Schleiereulen ist so ausgeprägt, daß eine allen *Tyto*-Arten gemeinsame Stammform mit voller Sicherheit angenommen werden kann. Diese hat sich entweder in Australien oder in Asien + Afrika entwickelt; in welchem von beiden Zentren, kann wohl nicht mehr entschieden werden. Unter allen Umständen aber hat Australien mehrere Einwanderungen von *Tyto* erlebt (zuletzt *T. alba* und *T. longimembris*); die Einwanderung der Gattung ist also hier unter Umständen eine rückläufige gewesen. Ganz ähnlich liegt der Fall bei den Laufhühnchen der Gattung *Turnix*, bei *Pitta* und *Dendrocygna*.

Rückläufige Bewegungen von Gattungen sind, wenn sie auch Ausnahmen bleiben, dennoch anscheinend nicht ganz selten. Ein schönes Beispiel dafür liefern die weißen Fruchttauben (*Ducula*) der „Untergattung *Myristicivora*“. Wie anscheinend die ganze Taubengruppe *Ducula* + *Ptilinopus* ist auch *Myristicivora* im Osten entstanden (im Gegensatz zu der afrikanisch-asiatischen *Treron*-Gruppe, gleicher Lebensweise). Während „das Gros“ der weißen Fruchttauben (mit dem Artenkreis *spilorrhoea* + *melanura* + *luctuosa*) in der „Osthälfte“ des indoaustralischen Gebietes verblieben ist, hat sich eine Art, *M. bicolor*, von diesem Zusammenhang gänzlich losgelöst und ist weit nach Westen vorgestoßen, über Sumatra hinaus bis zu den Nicobaren und Andamanen. In diesem Westgebiet hat *Myristicivora* eine ökologische Umwandlung zur „Kleininseltaube“ durchgemacht und ist als solche wieder nach Osten zurückgewandert, in das Wohngebiet ihrer Verwandten *M. luctuosa* und *melanura* hinein, von denen sie sich morphologisch nur sehr wenig (am deutlichsten durch den Mangel schwarzer Federspitzen an den Schenkel-federn), deutlich dagegen in ökologischer Hinsicht unterscheidet, so daß sie sich streng genommen überall aus dem Wege gehen (Karte p. 362).

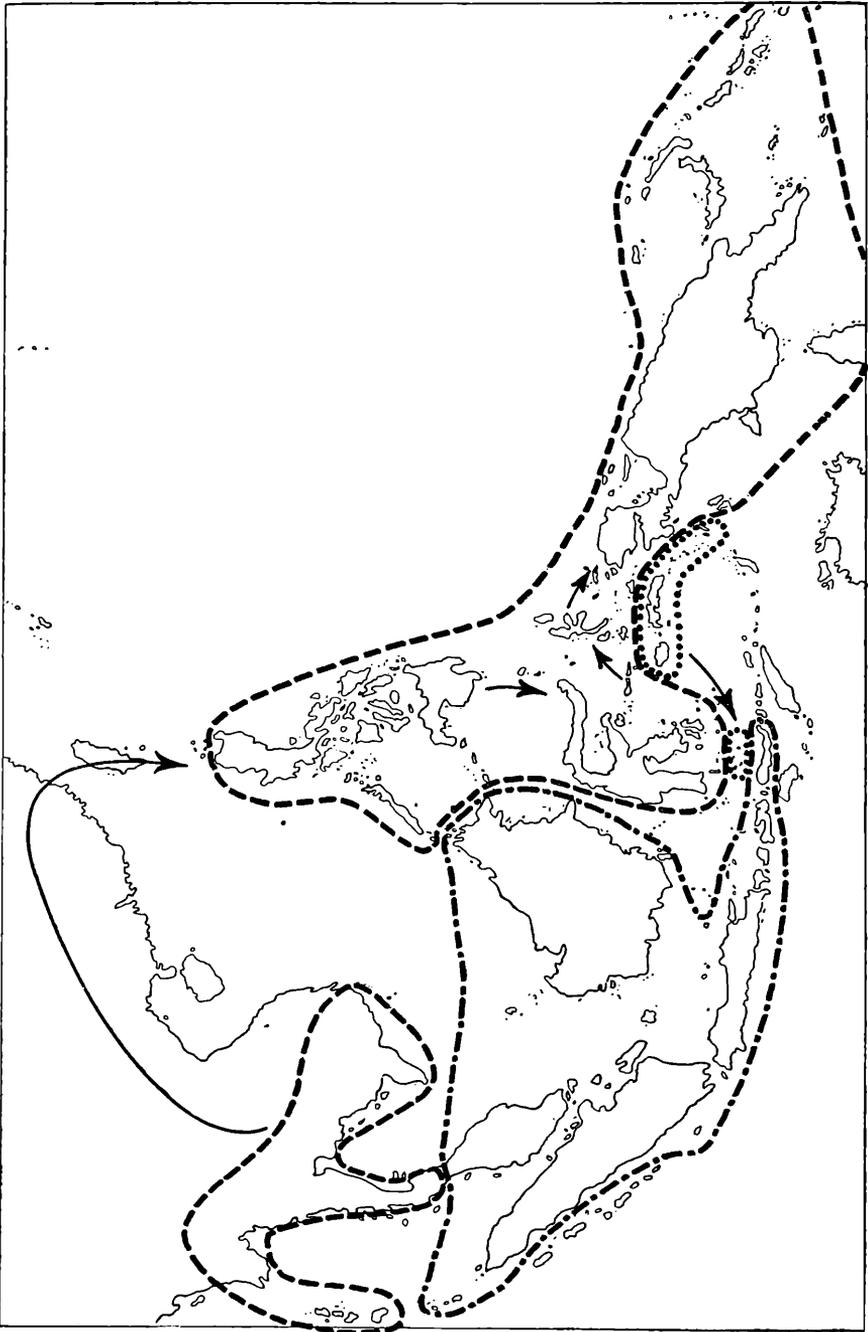


Abb. 17. Verbreitung und vermutliche Wanderrichtung von *Cinnerys jugularis*. - - - - - *jugularis*-Gruppe; — — — *ornata*-Gruppe; — · — · — *clementiae*-Gruppe. Die letztere hat sich rückläufig nach dem Djampea-Archipel ausgebreitet.



Abb. 18. Verbreitung und vermutliche Wanderrichtung des Artenkreises *Pitta sordida* (—) + *Pitta macroura* (· · ·) + *Pitta versicolor* (---), letztere mit den Rassen: 1. *versicolor* — 2. *concolor* — 3. *elegans* — 4. *vigorii* — 5. *virginialis* — 6. *iris*.
○ weiße Kehle; ▲ schwarze Kehle; ◻ schwarzes Kinn. Die Ausbreitungswege von 3 und 4 haben sich überkreuzt!

Weitere Beispiele für rückläufige Bewegung veranschaulichen die Karten 13 (p. 351) und 16 (p. 364). Hier handelt es sich um die vermutlich „westliche“ Gattung *Tanygnathus*, die in einer Art, *T. megalorhynchos*, von Ost nach West vorstößt, sowie um die sicher westliche Gattung *Columba*, die, im papuanischen Gebiet angelangt, dort die Art *C. vitiensis* entwickelt hat; diese Art hat sich dann von Ost nach West bis Japan verbreitet!

Rückläufige Wanderung einer *Zosterops*-Art veranschaulicht das Ausbreitungsdiagramm für *Z. chloris* in J. f. Orn. 1939, p. 161.

Ganz unklar liegen die Dinge vorläufig noch für die Dicaeiden, manche Zosteropiden, Alcediniden, Sturniden und Eulen (*Ninox*).

Aber abgesehen von diesen und vielleicht noch einigen weiteren Fällen ist in Bezug auf die allgemeine Wanderrichtung kaum ein Zweifel möglich; und die Notwendigkeit, alle Celebesarten unter diesem Gesichtspunkt streng zu prüfen, hat gute Früchte getragen und einige bis dahin von mir kaum vermutete Zusammenhänge deutlich werden lassen (worüber mehr im systematischen Abschnitt). Die Zahl der Gattungen, ja der Familien, die als ausschließlich westlicher bzw. ausschließlich östlicher Herkunft bestimmt werden konnten und unter denen es keine Arten gibt, die sich „rückläufig“ ausgebreitet haben, konnte dadurch noch weiter vermehrt werden.

Zur Palaeoklimatologie des Malayischen Archipels. Zeugnis der Graslandvögel für Klimaschwankungen.

In einer neuerlich erschienenen Untersuchung über den Ursprung der indo-australischen Bergflora, die durch wahrhaft encyclopädische Vielseitigkeit und Genauigkeit hervorrägt, hat VAN STEENIS (1935) der Frage pleistocaener Klimaschwankungen in „Malaysia“ ein eigenes Kapitel gewidmet. Er führt eine längere Reihe von Autoren an, die sich, die einen als Geographen, die anderen als Geologen, Palaeobotaniker, Palaeozoologen oder Biologen zu diesem Thema geäußert haben. Nach seiner Ansicht geht daraus hervor: „In the present state of our knowledge there is hardly any reason to accept a serious effect of the Glacial Period in Malaysia as is shown by our statements of the present as well as of the fossil phanerogamic flora which has been continuously tropical during the Tertiary and the Quarternary Periods“. Ja, VAN STEENIS geht so weit zu behaupten, daß auch eine so unbedeutende Klimaänderung, wie anzusetzen wäre, um eine Ausbreitung der Grasflur zu erklären, nicht wahrscheinlich sei, „as even now the driest parts of Java and the Lesser Sunda Islands have no original savannahs, to my mind, monsoon forest representing the natural climax

vegetation“. Diese Ansicht kehrt auch bei anderen Forschern wieder; was Celebes anlangt, so scheint sie auch von den Vettern SARASIN geteilt worden zu sein (Reisen II, 1905, p. 204). Der Botaniker O. WARBURG (cit. bei STRESEMANN 1914, p. 372) hat sie in Bezug auf die Waldarmut von Seranlaut ausgesprochen, und nach ARCHBOLD & RAND (1935, p. 535) hat der Botaniker LANE POOLE sogar für Südost-Neuguinea das gleiche angenommen („LANE POOLE, The Forest Resources of the Territories of Papua and New Guinea, 1925, p. 68 has stated his belief that all the high country in Papua, except very steep rocky slopes, was once completely wooded, the present grassland being the results of native-set fires“).

Demgegenüber muß betont werden, daß es unter den Graslandvögeln des malayischen Archipels scharf ausgeprägte Rassen, ja sogar Arten von beschränkter Verbreitung gibt. Diese haben ohne allen Zweifel nicht nur lange vor dem Menschen in ihrer jetzigen Heimat gelebt, sondern zum Teil (wenigstens soweit es sich um Arten handelt) schon im Pliocaen oder noch früher.

Die ältesten ausgedehnten Grasflächen hat es, nach der Differenzierung und dem Artenreichtum der Vögel zu urteilen, außerhalb Indiens, Hinterindiens und Australiens an 3 Stellen gegeben:

Erstens in Neuguinea. Dort als endemische Arten die auf Grasland angewiesenen Webervögel *Lonchura tristissima*, *grandis*, *caniceps*, *vana*, *stygia*, *nevermanni*, *monticola*, *leucosticta*. Dort im Hochgebirge die endemische Art und Gattung der Webervögel *Oreostruthus fuliginosus*. — Zweitens auf den Philippinen. Dort auf Luzon die endemische Laufhühnchenart *Turnix ocellata*, dort der endemische Graslandkuckuck *Centropus viridis*, über alle Inseln dieser Gruppe verbreitet. — Drittens auf Java. Dort an Vögeln des offenen, vorwiegend mit Alang-Alang-Gras bestandenen Geländes endemisch die Arten *Centropus purpureus* und *Prinia polychroa*. Ferner wahrscheinlich nur hier und auf Bali endemisch der Reisfink *Lonchura (Padda) oryzivora* sowie *Lonchura leucogastroides*.

Aber auch in manchen anderen Gebieten finden wir untrügliche Anzeichen für ein sehr langes Bestehen der Grasflur.

Borneo. Dort endemisch der Webervogel *Lonchura fuscans*, zu finden in Reisfeldern oder im Alang alang.

Timor. Dort endemisch *Lonchura (Padda) fuscata* und *Oreicola melanoleuca*.

Kleine Sunda-Inseln. Dort ursprünglich endemisch *Lonchura pallida* und *L. quinticolor*.

Alle übrigen Inseln oder Inselgruppen haben keine endemische Graslandart. *Lonchura molucca* ist über die Molukken, Celebes und die Kleinen Sundainseln verbreitet; in welchem dieser 3 Gebiete ihr Ausbreitungszentrum zu suchen ist, muß fraglich bleiben.

Einen anderen sicheren Beweis für langen Bestand der Grasflächen liefert die Rassenbildung der Graslandvögel. Wie wir oben (p. 365) betonten, ist diese bei manchen Arten auf weite Strecken hin äußerst gering oder sie fehlt sogar ganz, was wir als Zeichen sehr rascher Ausbreitung dieser Spezies betrachtet haben. Aber neben solchen jungen Einwanderern gibt es andere, die eine lange, sicher weit ins Pleistocaen zurückreichende Seßhaftigkeit offenbaren, z. B. *Centropus bengalensis* mit 3 sehr deutlichen Größenrassen (1. Große Sundainseln und Philippinen; 2. Celebes, Sula und Kleine Sundainseln; 3. Molukken), oder *Saxicola caprata*, die auf Celebes konstant abweicht von der Sunda-Rasse, oder gar *Turnix suscitator*, dessen Rassen so scharf ausgeprägt sind, daß sogar RENSCH (1931) einige davon zu Spezies erheben möchte (er gliedert diesen Komplex in den „Artenkreis“ *Turnix suscitator*: Hinterindien bis Bali + *Turnix powelli*: Lombok bis Alor + *rufilatus*: Celebes + die Philippinenformen). Von den Beziehungen der an der Lombokstraße aneinandergrenzenden Rassen von *Turnix sylvatica* schreibt der gleiche Autor „Die Färbungsdifferenz der benachbarten Formen *T. sylvatica bartelsorum* Neum. von Java und *T. maculosa rufescens* Wall. von den Kleinen Sunda-Inseln ist so groß, daß nicht an eine Verschmelzung beider Rassenkreise zu einem einzigen gedacht werden kann.“

Wenn ich auch in dieser Beziehung anderer Ansicht bin als RENSCH, so besteht seine Hervorhebung der Färbungsverschiedenheit dennoch vollkommen zu Recht. Nun sind die Kampfwachteln in ihrem Vorkommen ganz auf ausgedehnte Alang-alang Flächen angewiesen; sie begnügen sich nicht etwa mit kleineren Lichtungen. Solche erheblichen Rassenunterschiede, wie sie hier und in anderen Fällen, die nicht alle aufgezählt werden sollen, bestehen, sind lange entstanden, bevor der Mensch siegend und rodend in das Landschaftsbild eingegriffen hat.

Besonders aufschlußreich ist die Rassenbildung in Neuguinea, weil sie anzeigt, daß es schon lange vor der Ankunft des Menschen weite Grasflächen sowohl in der Tiefebene wie oberhalb des Waldgürtels gegeben hat, getrennt durch Waldbarrikaden. Sowohl auf der Huon-Halbinsel, wie in SO Neuguinea ist *Megalurus timoriensis* in eine Tiefland- und eine Hochgebirgsrasse gegliedert; die Graslandwachtel *Synoicus ypsilophorus* hat in SO Neuguinea gar drei Vertikalrassen ausgebildet, *Lonchura caniceps* zwei (MAYR & RAND, 1937).

Aus dem Differenzierungsgrad beschränkt verbreiteter Graslandvögel des Malayischen Archipels vermögen wir also mit völliger Sicherheit zu folgern, daß es größere Flächen von Grasflur (*Alang-alang*, *Imperata cylindrica* Beauv.) schon seit mindestens pliocaener Zeit vielerorts gegeben hat, und daß sie während eines pleistocänen Pluvials nicht zum völligen Verschwinden gebracht wurden. (Vgl. auch RENSCH, 1936 a, p. 30.)

Das haben übrigens für ihr Untersuchungsgebiet, SO Neuguinea, auch ARCHBOLD & RAND (1935, p. 535) bereits angenommen: „From our observations it seems that though the extent of the alpine grassland has been increased by the burning of the forest, alpine grassland is an old, primary condition on top of the Wharton range. The original timber line probably was about 3800 meters, determined perhaps as much by the paucity of the soil as by climatic condition, and even at 3800 meters the forest probably did not present a solid front, but was broken by glades and seepage slopes which could not support grassland cover, even as we find it penetrating into the forest to-day.“

Selbst dort, wo Klima und Boden waldbegünstigend und grasflurfeindlich waren, ist mancherorts gewiß immer wieder der Wald durch Naturereignisse neu zerstört und sein Platz dann zunächst durch die Savanne eingenommen worden, wie an Vulkankegeln nach großen Eruptionen, an durch Erdrutsche entblößten Berghängen (in Gebieten starker Erdbeben), im Ueberschwemmungsbereich der Bergströme usw.

Das Ueberdauern großer pliocaener Grasflurflächen möchte ich aus der Verbreitung der Vögel folgern für mindestens folgende Gebiete: Süd-Borneo, Ost-Java, Kleine Sunda-Inseln, (Süd-)Celebes, Luzon, Ost-Neuguinea.

Die zoogeographischen Feststellungen lassen sich in folgende Arbeitshypothese einfügen.

Im Früh-Pleistocän ist die Grasflur vorübergehend von größerer Ausdehnung gewesen (erste Trockenperiode). Während dieses Intervalls standen den Graslandvögeln zwei Wege offen, die unmittelbar von Asien nach Australien führten:

1. Von Tenasserim über Malakka—Sumatra—Kleine Sunda-Inseln.
2. Von Südchina über Formosa—Philippinen—Celebes—Kleine Sunda-Inseln.¹⁾

1) VAN STEENIS (1934, p. 147) hat diese beiden Einwanderungswege auch für Pflanzen verfolgen können. Er unterscheidet sie als „Sumatra migratory track“ und „Formosa-Luzon migratory track“. Durch die Vereinigung beider entsteht mitunter eine ringförmige Verbreitung rund um Borneo. [So auch bei Vögeln: z. B. *Cisticola cisticola*, *Turnix suscitator*.]

Es folgte ein erstes Pluvial, das die Ausbreitung des Regenwaldes in Malakka, Sumatra, Nord- und West-Borneo, auf den Philippinen und in Nordcelebes in solchem Maße zur Folge hatte, daß praktisch alle Savannen verschwanden, und mit ihnen die Graslandvögel, die dort Fuß gefaßt hatten.

Eine zweite Trockenperiode, nicht so extrem wie die erste, erschloß den Graslandvögeln Südasiens abermals einen direkten Durchgang nach Australien. Dieser führte nur noch über Formosa — Philippinen — Celebes — Kleine Sundainseln, während der frühere Weg über Malakka — Sumatra weiterhin durch Regenwald versperrt blieb. Damals standen die Inseln dieser Kette noch in Landverbindung. Gleichzeitig stießen viele endemische Graslandvögel von ihren Rückzugsgebieten aus wieder vor.

Danach rückte in einem Zweiten Pluvial der Wald abermals vor, etwa bis zu seiner Ausdehnung in rezenter Zeit, die durch menschliche Einwirkung vielerorts in rascher Abnahme begriffen ist, zugunsten der Grasflur, die von dem entblößten Terrain Besitz nimmt.

Ueber eine der Ursachen, die zu pleistocaenen Trockenperioden geführt haben mögen, finde ich bei VAN STEENIS (1935, p. 398) folgendes (in Uebersetzung): „Es steht auf jeden Fall fest, daß während der Eiszeit viel mehr Land zwischen Asien und Australien war als gegenwärtig. Dr. BERLAGE teilt mir in diesem Zusammenhang mit, daß der (zweifellos bedeutende) Zuwachs an Landoberfläche wahrscheinlich automatisch ein trockeneres Klima zur Folge gehabt hat. Beide Monsune waren kälter und trockener. Der Grad der Trockenheit ist allerdings nicht bekannt. Die Monsune müssen auch einen anderen Verlauf genommen haben, der von ihrer heutigen Richtung abweicht. Möglicherweise haben Java, das damalige Land in der Java-See und die Kleinen Sundainseln unter der Zunahme der Trockenheit besonders stark gelitten.“

Ist der Mensch auf der Graslandstraße vorgedrungen ?

Die Verbreitung der Rassen des Bankiva-Huhns, *Gallus gallus*.

Die Annahme liegt nahe, daß der Mensch bei seinem Vordringen von Asien her nach Osten den dichten Regenwald nach Möglichkeit umging, und daß es die Waldlichtungen und das offene Land waren, die ihn anzogen und seine raschere Ausbreitung begünstigten. Welcher Wanderweg den mittelpleistocaenen *Pithecanthropus* von Java mit dem ihm so überraschend nahe stehenden altpleistocaenen *Sinanthropus* von Peking verbunden hat, wage ich nicht einmal als Vermutung auszu-

sprechen. Darüber werden uns vielleicht in Zukunft weitere Funde belehren.¹⁾ Auf die Ausbreitungsrichtung von *Homo sapiens* während einer späteren Menschheitsperiode scheint mir aber die folgende Tatsache einen brauchbaren Fingerzeig zu geben.

Die Verteilung der Rassen des Bankivahuhns (*Gallus gallus*) über die malayische Inselwelt hat mir schon vor Jahren ein Rätsel aufgegeben, das unlösbar schien (STRESEMANN, Orn. Monatsber. 1926, p. 50). Hier haben wir nämlich folgende deutlich unterschiedene Rassen:

1. *Gallus gallus bankiva*: Nur auf Java und Bali.
2. *Gallus gallus gallus*: Hinterindien, Siam, Indochina, Hainan, Sumatra; Philippinen, Celebes, Lombok, Timor, Wetar (vgl. auch RENSCH 1931, p. 471—472).

Meine bisherige Ansicht war folgende: Das Wildhuhn ist auf den Philippinen, Celebes sowie auf Lombok, Timor, Wetar nicht einheimisch, „sondern durch den Menschen aus Sumatra oder vom Festland (aber nicht aus Java!) eingeführt“ worden (l. c. 1926). Ferner betonte ich schon damals: „Es kann niemandem, der die Unterschiede zwischen *Gallus gallus bankiva* und *Gallus gallus gallus* gesehen hat, zweifelhaft sein, daß das Bankivahuhn schon lange auf Java heimisch war, bevor der Mensch dazu überging, das Huhn zum Haustier zu machen.“

Der aus so vielen Tatsachen der Vogelverbreitung gezogene Schluß, daß es bis ins Spätpleistocaen hinein eine Graslandstraße gegeben haben muß, die von Südchina nach Celebes und Flores zog, wirft m. E. auch auf das Vorkommen von *Gallus gallus gallus* „im Rücken“ von *Gallus gallus bankiva*, und damit auch auf die Wanderwege des Menschen, oder doch zumindest der menschlichen Kultur, ein überraschendes Licht.

Wir tragen kein Bedenken, folgende Hypothese aufzustellen: Im Gefolge des Menschen ist das Wildhuhn aus Hinterindien-Indochina einerseits nach Sumatra, andererseits über Südchina nach den Philippinen, von dort nach Celebes in halbdomestiziertem Zustand eingeführt worden; von Celebes wurde es weiter mitgenommen nach den Kleinen Sundainseln, wo es nur auf Lombok, Timor und Wetar wieder verwilderte, während es auf Flores und Sumbawa seine Bindung an den Menschen nicht wieder aufgab (RENSCH 1931, p. 472). Auf Bali und Java gab es das Bankivahuhn schon vor der Ankunft des haustierbesitzenden

1) v. KOENIGSWALD (1935, p. 197) vermutet, daß *Pithecanthropus* im Mittelpliocen zusammen mit *Elephas aff. namadicus* während einer innigeren Verbindung Javas mit Asien „mehr aus dem Norden“ gekommen sei.

Menschen, und zwar in einer Rasse, die sich vermutlich während einer früheren (unserer „ersten“) Trockenzeit unmittelbar von Hinterindien aus dorthin verbreitet hatte. — Von den Philippinen aus wurde das Bankivahuhn weiterhin in vorhistorischer Zeit nach den Südsee-Inseln eingeführt, wo es als Haustier schon lange vor der Ankunft der ersten Europäer bis nach Hawaii verbreitet worden war (BALL 1933). Der einst rege Austausch von Kulturgut zwischen Polynesien und den Philippinen ist ja bekannt und ethnographisch belegt; die Bewohner der Karolinen kamen in ihren großen seetüchtigen Segel-Boten öfter bis nach den Philippinen.

Rückwirkungen der diluvialen Eiszeit auf die Vogelwelt des indo-australischen Gebietes.

In den vorangehenden Abschnitten sind wir an mehreren Stellen auf Eiszeitfolgen zu sprechen gekommen, die sich in der heutigen Verbreitung indo-australischer Vögel zu erkennen geben. Alles dies möge kurz zusammengestellt und durch einige weitere Angaben ergänzt werden.

1. Senkung des Meeresspiegels.

Die weitaus bedeutsamste Folge ergab sich aus der allgemeinen Senkung des Meeresspiegels um etwa 100 m. Ausgehend von einer Berechnung der mittleren Dicke der Eisschicht in den von der diluvialen Vergletscherung erfaßten Regionen hatte PENCK theoretisch gefordert, daß sich die tropischen Ozeane im Pleistocaen um 100 m gesenkt haben müßten. Diese Berechnung trifft nach UMBGROVE (1929) mit den Tatsachen aufs genaueste überein: sie wird voll bestätigt durch die submarine Topographie des Sunda-Schelfs in der Süd-China-See, in der Java-See und in der Straße von Malakka, aus denen sich die Tiefe der Einmündungen der pleistocaenen Flüsse ablesen läßt (MOLENGRAAF, 1922, u. A. hatten die Senkung auf nur 70 m geschätzt). Malakka, Sumatra, Borneo, Java waren daher im Pleistocaen vorübergehend zu einer großen Halbinsel Asiens, dem Sundaland zusammengefloßen; diesem Landkomplex gehörten auch die Inseln der jetzigen Java- und Süd-China-See an, einschließlich der Anambas und Natuna-Inseln und des Kangean-Archipels. Die dort endemischen Vogelrassen haben sich daher offenbar erst seit dem Pleistocaen entwickelt; es muß aber zugegeben werden, daß einige davon schon vorher bestanden haben mögen und sich auch in der Periode des pleistocaenen „Sundalandes“ erhalten konnten infolge von ökologischer Isolierung (z. B. auf dem G. Ranai auf Groß-Natuna und an anderen aufragenden Punkten). Die Berg-

fauna der großen Inseln blieb zweifellos weiterhin ökologisch isoliert; denn das Gebiet der jetzigen Javasee ist ein flaches, niederes und sicher zu einem großen Teil auch sumpfiges Land gewesen (UMBROVE). Dem Faunenaustausch hinderlich war weiterhin die Artkonkurrenz (oben, p. 360 ff.). Wir brauchen uns also nicht zu wundern, daß die faunistischen Übereinstimmungen von Java mit Borneo so gering geblieben sind. Einige Elemente seiner Vogelfauna hat Java aber höchstwahrscheinlich vom damaligen Sundaland bezogen (ich denke dabei an *Centropus sinensis bubutus*, *Microtarsus atriceps*, *Orthotomus ruficeps*, *Chrysocolaptes guttacristatus* usw.).

Auch für die Besiedlung von Celebes ist die pleistocaene Senkung des Meeresspiegels nicht ohne Folgen geblieben. Obschon die Straße von Makassar erhalten blieb, wurde sie doch an einer Stelle so schmal, daß sie von einer Anzahl von Vogelarten überflogen wurde. Diese gehören seitdem zur Fauna von Celebes (oben p. 329 ff.). In der Flores-See nahm der Abstand von Insel zu Insel beträchtlich ab, und das gleiche muß der Fall gewesen sein hinsichtlich der Inselreihe zwischen Mindanao und Celebes, sofern die Verbindung nicht bereits eine feste und durchgehende gewesen sein sollte. So wurde denn das Pleistocaen eine Periode besonders lebhafter Ausbreitung nach und von Celebes, aber auch in den meisten anderen Teilen des indoaustralischen Archipels.

Wahrscheinlich wird sich, den Hauptvereisungsperioden entsprechend, die sich auch noch im Himalaya nachweisen lassen (siehe den folgenden Abschnitt), der Vorgang während des Pleistocaens 4 mal wiederholt haben; was uns jetzt noch an Zeichen und Andeutungen erhalten geblieben ist, gehört wohl der letzten Eiszeit an.

2. Klimaschwankungen.

Daß das Klima im Malayischen Archipel von der Eiszeit nicht unbeeinflusst geblieben ist, erscheint sehr naheliegend. In einem früheren Kapitel (p. 412) habe ich die Tatsachen dargelegt, die den Ornithologen veranlassen, in diesem Gebiet mit dem Bestehen von mindestens 2 Trockenperioden und 2 Pluvialperioden während des Pleistocaens zu rechnen, welche für die Ausbreitung der Vögel von großer Bedeutung waren. Seitdem dies geschrieben war, fand ich in einer Veröffentlichung von H. DE TERRA (1938), die sich mit dem eiszeitlichen Zyklus in Südasien befaßt, eine mögliche Stütze für meine Annahmen. DE TERRA vermochte sowohl in Kaschmir wie in Ober-Burma die PENCKSCHE Lehre von den 4 Hauptvereisungen zu bestätigen und ihr für seine Forschungs-

gebiete eine Erweiterung nach der klimatischen Seite zu geben. Er zeigte weiterhin, daß sich die von TEILHARD DU CHARDIN in Süd-China (Yangtse-Becken) gemachten Feststellungen ebenfalls in diesen Zyklus einfügen lassen. Die eiszeitlichen Klimaschwankungen äußern sich im Gebirge in einem Rhythmus von Vereisungen; in der Ebene (Irrawaddy-Becken bei Chauk) in einem Zyklus, der durch dreimaliges Auftreten von „pluvialen“ Perioden gekennzeichnet ist, die durch Trockenzeiten von einander getrennt werden.

3. Verlängerung der Wanderwege.

Es bestehen deutliche Anzeichen dafür, daß viele Vogelarten während des Pleistocaens weiter wanderten als in der Gegenwart. Was sie dazu veranlaßt haben könnte, ist noch nicht hinreichend untersucht worden. Diese Anzeichen bestehen auch für das indo-australische Gebiet. Ich habe in den „Aves“ (1934, p. 642) mehrere hierher gehörige Beispiele zusammengestellt; aus ihnen geht hervor, daß gewisse Vögel, die heute schon in der nördlichen gemäßigten Zone ihren Winteraufenthalt nehmen, im Pleistocaen bis nach Australien gezogen sind: *Botaurus stellaris*, *Podiceps cristatus*, *Recurvirostra*, *Porzana pusilla*. Alle diese brüten in Rassen, die, obgleich durch den ganzen tropischen Gürtel geschieden, nur wenig verschieden sind, einerseits im kontinentalen Asien, andererseits im australischen Gebiet — ohne jetzt noch das Zwischengebiet auf ihrer rhythmischen Wanderung zu berühren.

Klima und Merkmalsprägung der Rassen.

Es ist in neuerer Zeit viel von der unmittelbaren oder mittelbaren Einwirkung klimatischer Faktoren auf die Entstehung und Ausprägung von Vogelrassen die Rede gewesen und dabei von RENSCH (1936b) wiederholt hingewiesen worden auf Parallelitäten der Merkmalsbildung, feststellbar an einer größeren Anzahl von Tierarten, die den gleichen Einflüssen äußerer (klimatischer) Faktoren ausgesetzt sind.

„Das Klima von Süd-Celebes“, so lesen wir bei den SARASINS (Reisen II, p. 203) „ist von dem des Nordens der Insel sehr verschieden, da hier eine ausgesprochene Trockenperiode herrscht, was im Norden nicht in dieser Weise der Fall ist. In Makassar und in der westlichen Hälfte der Südhalbinsel überhaupt währt diese Trockenzeit von Mitte April bis Mitte November; es ist die Periode des Südost-Monsuns. Die regenreichsten Monate sind dann Dezember bis März, wo westliche und nordwestliche Winde herrschen. In diesen 4 Monaten fallen von

der für Makassar angegebenen Gesamtregenmenge von 3042 ccm nicht weniger als 2373. Die hohen Gebirge, welche die Süd-Halbinsel durchziehen, bringen es mit sich, daß die Ostküste ein anderes Klima hat als die westliche. Die regenreichsten Monate gehören dort der Zeit des Ostmonsuns an. In Balangnipa z. B. fallen in den vier Monaten April bis Juli von der Gesamtregenmenge von 2451 ccm volle 1583 ccm¹⁾.

Parallelität zwischen Klima und Färbung. — Nach den anderwärts gemachten Erfahrungen könnte man erwarten, daß sich diese klimatischen Differenzen in der Färbung der Tieflandvögel widerspiegeln: also dunklere, sattere Färbung (Zunahme der Melanine und der Lipochrome) im (Centrum und) Norden; blässere Färbung im Süden.

Zunächst seien Beispiele zusammengestellt, die sich dieser „Erwartung“ fügen.

I. Tropische Zone.

1. *Lonchura atricapilla* (sehr deutlich!) — 2. *Lonchura pallida* —
3. *Lonchura molucca* — 4. *Cinnyris jugularis* — 5. *Edolisoma morio* —
6. *Phoenicophaus calorhynchus*.

II. Bergwald-Zone.

1. *Myzomela chloroptera* (sehr deutlich!) — 2. *Pachycephala sulfuriventer* —
3. *Cataponera turdoides* (deutlich) — 4. *Ptilinopus fischeri* (deutlich) —
5. *Hylocitrea bonensis* ♀.

III. Subalpine Zone.

Turdus javanicus (deutlich).

Gegenbeispiele: Es fügen sich nicht der „Erwartung“:

I. Tropische Zone.

1. *Anthreptes malaccensis* (?) — 2. *Malacocincla celebensis* —
3. *Centropus celebensis*.

II. Bergwald-Zone.

1. *Myza celebensis* — 2. *Dendrobiastes hyperythra* — 3. *Muscicapula melanoleuca* ♀ —
4. *Rhipidura teijsmanni* — 5. *Phyllergates cucullatus* —
6. *Malia grata*.

1) G. HEINRICH (1934, p. 18) äußert sich wie folgt: „Der Pik von Bonthain ist bis hoch hinauf mit Grassteppen unterbrochen — ein Bild, das mit Sicherheit auf geringere Niederschlagsmenge schließen läßt als sie z. B. zweifellos das Matinan- oder Mengkoka-Gebirge mit seinem wildwuchernden, bis tief zum Meeresstrand hinabreichenden „Rimbu“ und seinen schäumenden Bächen und Flüssen empfängt“.

In sehr vielen Fällen sind die ins Auge fallenden Rassenmerkmale solche, auf deren Ausbildung oder Unterdrückung das Klima schwerlich eingewirkt haben dürfte, z. B. bei: *Oriolus celebensis*, *Streptocitta albigollis*, *Cinnyris sericea*, *Halcyon monachus*, *Lichtensteinipicus fulvus*, *Penelopides exaratus*, *Gallucolumba tristigmata* — alles Arten, die ausschließlich oder vorwiegend im Tiefland (also in der Zone der größten klimatischen Gegensätze zwischen Nord und Süd) leben. Dieser Umstand und die Häufigkeit von Gegenbeispielen der „Klimaregel“ lassen deren untergeordnete Bedeutung für die Merkmalsprägung erkennen.

Parallelität zwischen Klima und Körpergröße. — In einer Anzahl von Fällen sind Größenunterschiede zwischen den Populationen von Nord- und Süd-Celebes die wichtigsten oder gar die einzigen Rassenunterschiede.

Es sind in S größer als in N

I. Tropische Zone.

1. *Eurystomus orientalis* — 2. *Dryobates temminckii*.

II. Bergwald-Zone.

1. *Eumyias panayensis* (sehr deutlich!) — 2. *Cacomantis variolosus*.

Es sind in S kleiner als in N oder C:

I. Tropische Zone.

Artamus leucorhynchus.

II. Bergwald-Zone.

1. *Turdus javanicus* — 2. *Cataponera turdoides*.

Das Bestehen einer Parallelität zwischen „Klima“ und Körpergröße ist also auf Celebes nicht sicher feststellbar, vielleicht weil die Gegensätze zu komplizierter Natur sind. Zu dem gleichen negativen Ergebnis ist E. BANKS (1937, p. 485) gelangt, als er Vogelrassen aus dem Gebirge von Nord-Borneo mit ihren Vertretern im Gebirge von Central- und West-Borneo verglich.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Die Analyse der Vogelfauna von Celebes nach folgenden Gesichtspunkten: verwandtschaftliche Beziehungen, Verbreitung der Arten auf Celebes und außerhalb der Grenzen dieser Insel, Differenzierungsgrad der celebesischen Arten gegenüber ihren nächsten Verwandten, Differenzierungsgrad der im Raum von Celebes entstandenen Rassen, Oekologie der Arten hat zu einer Anzahl von Schlüssen geführt, die sich beziehen 1. auf die Besiedlungsgeschichte von Celebes, 2. auf die Palaeogeographie von Celebes und des umgebenden Raumes, 3. auf die Besiedlungsgeschichte des indo-australischen Gebietes überhaupt, 4. auf die Palaeoklimatologie des Malayischen Archipels.

1. Zur Besiedlungsgeschichte von Celebes.

Celebes ist von 4 Seiten her besiedelt worden, nämlich aus Richtung Mindanao, aus Richtung Molukken, aus Richtung Flores und aus Richtung Borneo.

Bei weitem die stärkste Einwanderung ist von den Philippinen (Mindanao) her erfolgt. Unter den Einwanderern dieser Gruppe befinden sich viele sehr altertümliche, aber auch einige rezente sowie zeitliche Uebergänge. Diese Gruppe enthält Vögel aller Biotope und Vertikalzonen.

An zweiter Stelle steht die Einwanderung von den Molukken her, mit vorwiegend altertümlichen Elementen. Auch in dieser Gruppe sind Vögel aller Biotope und Vertikalzonen vertreten.

Aus Richtung Flores ist eine schwache Welle nur junger Einwanderer gekommen, unter denen sich nur Bewohner der tropischen Zone, und unter diesen nur solche des lichten Waldes, des Buschwerks oder der Grasformation sowie Sumpf- und Wasservögel befinden.

Aus Richtung Borneo ist eine kleine Anzahl junger Einwanderer nach Süd-Celebes gelangt, und zwar nur solche der tropischen Zone: Vögel des lichten Waldes und des Buschwerks.

Eine direkte Einwanderung aus Richtung Java hat keine Wahrscheinlichkeit für sich. Alle „direkten“ avifaunistischen Beziehungen von Celebes zu Java sind gleichzeitig solche zu dem pleistocaenen Sundaland und können aus der pleistocaenen Konfiguration der Makassar-Straße erklärt werden.

2. Zur Palaeogeographie von Celebes und des umgebenden Raumes.

Aus der Verbreitung der Arten und Rassen auf Celebes und aus ihrem Differenzierungsgrad, sowie aus den unter (1) zusammengefaßten Befunden wird abgeleitet:

Der Nordarm ist der älteste Teil von Celebes. Er bekundet eine gewisse faunistische Sonderstellung gegenüber dem Zentrum. Der Südostarm stimmt mit dem Zentrum weitgehend überein. Der Südarml hat sich erst spät an das Zentrum angefügt und bis dahin eine Zeitlang als Insel bestanden, die von Rumpf-Celebes her, also übers Meer, mit Vögeln besiedelt worden war. Die Gebirgswaldvögel des Südarms sind sämtlich celebesisch, aber zum Teil stark differenziert. — Der Tomini-Golf und der Bone-Golf sind keine jungen Einbrüche, sondern dürften von altersher bestanden haben.

Unter Bezugnahme auf geologische Feststellungen wird die erste Besiedlung des Nordarms spätestens ins Frühmiocaen, die des Zentrums, Ostarms und Südostarms ins Miocaen, die des Südarms ins Pliocaen verlegt. Den Gebirgen des Nordarms wird schon im Miocaen eine Höhe von teilweise 2000 m oder mehr zugeschrieben.

Die Verbindung des Nordarms mit Mindanao ist zum wenigsten im Neogen, zeitweise vielleicht auch noch im Pleistocaen, durch eine echte „Landbrücke“ hergestellt worden. Diese durchgehende Verbindung hat sich auf der Vulkanlinie Minahassa—Sangir—Mt. Apo erhoben, die temporär mit dichtstehenden und hohen Vulkanen besetzt gewesen ist.

Die Verbindung des Ostarms mit den Molukken (zum wenigsten mit Buru) hat gleichfalls, wahrscheinlich im Neogen, als Landbrücke bestanden, die in ihrem ganzen Verlauf (über Banggai—Sulainseln hinweg) ziemlich hohe Gebirge trug.

Der faunistische Austausch zwischen Flores und Celebes ist erst im Pleistocaen erfolgt und hat sich auf Tieflandvögel beschränkt. Eine „Landbrücke“ braucht hier nicht gefordert zu werden; es werden Gründe für die Vermutung vorgebracht, daß sich die Lücke zwischen Saleyer und Djampea niemals geschlossen hat.

Der faunistische Austausch zwischen Borneo (Java) und Celebes erfolgte über die Makassar-Straße hinweg, die im Pleistocaen an ihrer schmalsten Stelle, in der Höhe des celebesischen Kaps Ongkono, nur knapp 50 km breit gewesen ist.

3. Zur Besiedlungsgeschichte des indo-australischen Gebietes.

Celebes-Vögel haben sich im Neogen nach den Philippinen und den Molukken, im Pleistocaen auch nach Flores und Borneo ausgebreitet und sind von diesen Inseln aus zum Teil noch weiter vorgedrungen. Diese Auswanderer sind größtenteils solche, die Celebes kurz vordem aus anderer Richtung empfangen hatte; es sind also „Durchwanderer“. Die stärkste Auswanderung ist diejenige nach den Molukken gewesen, wohin Celebes weit mehr abgab als es dafür erhielt.

Es wird gezeigt, daß im Pleistocaen eine von vielen Vogelarten benutzte „Graslandstraße“ in Nord-Süd-Richtung durch Celebes zog, mit den Endpunkten Südchina und Ost-Neuguinea und den Zwischenstrecken Formosa, Philippinen, Celebes, Flores, Timor, Nordaustralien.

Es wird dargetan, daß die „Zwischenregion Wallacea“ ein künstlicher Begriff ist, mit dem der Zoogeograph nicht mit Vorteil arbeiten kann.

4. Zur Palaeoklimatologie des Malayischen Archipels.

Die von VAN STEENIS vertretene Ansicht, daß das Klima des Malayischen Archipels während des Pleistocaens (nahezu) stabil geblieben sei, wird angezweifelt. Es werden Tatsachen der Vogelverbreitung zusammengestellt, die für einen, wahrscheinlich mehrfachen Wechsel zwischen Perioden größerer und geringerer Niederschläge sprechen, — die ihrerseits zu alternierender Ausbreitung von Regenwald und Grasflur geführt haben. Diese Perioden sind vielleicht in den Rhythmus der 4 Glazialvorstöße eingefügt gewesen.

Literatur zu Teil I und II.

- ARCHBOLD, R. & A. L. RAND (1935). Results of the Archbold Expeditions No. 7 Summary of the 1933—1934 Papuan Expedition; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 68, p. 527—579.
- BALL, S. C. (1933). Jungle Fowls from Pacific Islands; Bishop Museum Bulletin 108. Honolulu.
- BANKS, E. (1937). The Distribution of Bornean Birds; Sarawak Museum Journal 4, p. 453—496.
- BEAUFORT, L. F. DE (1926). Zoogeographie van den Indischen Archipel. Haarlem.
- BRONGERSMA, L. D. (1936). Some comments upon H. C. RAVEN's paper: „WALLACE's line and the distribution of Indo-Australian Mammals“; Arch. Neerl. Zoologie II, p. 240—256.
- CHASEN, F. N. (1935). A Handlist of Malaysian Birds; Bull. Raffles Museum Singapore No. 11, 389 pp.
- , (1937). On a collection of Birds from the Krakatau Group of Islands, Sunda Strait; Treubia 16, p. 245—259.
- DAMMERMAN, K. W. (1922). The Fauna of Krakatau, Verlaten Island and Sebesy; Treubia 3, p. 61—112.
- , (1929a). Krakatau's new Fauna. Reprint from „Krakatau“, publ. for the Fourth Pacific Science Congress, Java 1929, p. 83—118.
- , (1929b). On the Zoogeography of Java. Treubia 11, p. 1—88.
- DICKERSON, R. E. (1928). Distribution of Life in the Philippines. Monogr. Bureau of Sciences, Manila, No. 21.
- ES, L. J. C. VAN (1918). De voorhistorische verhouding van land en zee in den Oost-indischen Archipel, en de invloed daarvan op de verspreiding der diersoorten; Jaarboek v. h. Mijnwezen in Ned. Oost-Indië 45, 1916, Verh. Tweede Gedeelte.
- GOGARTEN, E. (1918). Die Vulkane der Nördlichen Molukken; II. Ergänzungsband zur Zeitschr. f. Vulkanologie. Berlin.
- GÜNTHER, K. (1938). Die von Prof. WOLTERECK auf den Nanoesa-, Talaud- und Sanghir-Inseln und auf Celebes gesammelten Rüsselkäfer, mit zoogeographischen und faunenhistorischen Studien über die Stellung der Nanoesa-, Talaud- und Sanghir-Inseln, sowie über die Verbreitung einiger Curculioniden-Tribus in der Wallacea; Intern. Revue ges. Hydrobiol. 38, p. 1—53.
- HEINRICH, G., (1934). Die *Ichneumoninae* von Celebes; Mitt. Zoolog. Mus. Berlin 20, Heft 1, p. 1—263.
- KOENIGSWALD, G. H. R. VON (1935). Die fossilen Säugetierfaunen Javas; Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Proceed. vol. 38, No 2.
- MAYR, E. (1933). Die Vogelwelt Polynesiens; Mitt. Zoolog. Museum Berlin 19, p. 306—323.
- , & A. L. RAND (1937). Results of the Archbold Expeditions No. 14: Birds of the 1933—1934 Papuan Expedition; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 73, p. 1—248.
- MEISE, W. (1929, 1930). Die Vögel von Djampea und benachbarten Inseln nach einer Sammlung Baron PLESSENS; J. f. Orn. 77, p. 431—480; 78, p. 180—214.

- MERRILL, S. D. (1923). The Correlation of Biological Distribution and Geological History of Malaysia; Proc. Pan-Pacific Sci. Congress Australia 1923. Vol. II p. 1148—1155.
- MERTENS, R. (1930). Die Amphibien und Reptilien der Inseln Bali, Lombok, Sumbawa und Flores; Abh. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. 42, p. 117—344.
- MEYER, A. B. & L. W. WIGLESWORTH (1898). The Birds of Celebes and the Neighbouring Islands. Berlin, 2 Bände. 4°.
- MÜLLER, S. (1846). Ueber den Charakter der Thierwelt auf den Inseln des indischen Archipels; Arch. f. Naturgesch. 12, p. 109—128.
- MOREAU, R. E. (1933). Pleistocene Climatic Changes and the Distribution of Life in East Africa; Journ. of Ecology 21, p. 415—435.
- PETERS, J. L. (1931—37). Check-List of Birds of the World. Vols. I—III. Cambridge (Mass.)
- RAVEN, H. C. (1935). WALLACE'S Line and the Distribution of Indo-Australian Mammals; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 68, p. 179—283.
- RENSCH, B. (1930). Eine biologische Reise nach den Kleinen Sundainseln. Berlin. 8°. 236 pp.
- , (1931). Die Vögel von Lombok, Sumbawa und Flores; Mitt. Zoolog. Mus. Berlin 17, p. 451—637.
- , (1936 a). Die Geschichte des Sundabogens. Eine tiergeographische Untersuchung. Berlin. 8°. 318 pp.
- , (1936 b). Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern; Archiv f. Naturgesch. (N. F.) 5, p. 317—363.
- SARASIN, P. & F. (1901). Ueber die geologische Geschichte der Insel Celebes auf Grund der Thierverbreitung; Materialien Naturgesch. Celebes III. Wiesbaden. 4°. 169 pp.
- , (1905). Reisen in Celebes, ausgeführt in den Jahren 1893—1896 und 1902—1903. 2. Bände. Wiesbaden. 8°.
- STEENIS, C. G. G. J. van (1934, 1935, 1936). On the Origin of the Malaysian Mountain Flora; Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, (III) 13, p. 135—263 und 289—417; (III) 14, p. 258—274.
- , (1936 b). Cycles of Drought and Reafforestation in the U. S. A. seen in the light of a new botanical hypothesis on the origin of deserts in general; Bull. Jard. Bot. Buitenzorg (III) 14, p. 50—55.
- STRESEMANN, E. (1913). Die Vögel von Bali; Novit. Zool. 20, p. 325—387.
- , (1914). Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Buru; Novit. Zool. 21, p. 358—400.
- , (1934). Aves in: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie Bd. VII, 2. Hälfte. 4°. 899 pp.
- , (1936). A Nominal List of the Birds of Celebes. The Ibis (13) 6, p. 356—369.
- TATE, C. H. H. (1936). Some Muridae of the Indo-Australian Region; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 72, p. 501—728.
- TERRA, H. DE (1938). Der eiszeitliche Zyklus in Südasien und seine Bedeutung für die menschliche Vorgeschichte; Zeitschr. Gesellsch. Erdkunde Berlin, p. 285—296.
- UMBROVE, J. H. F. (1929). Die Koralariffen der Duizend-Eilanden (Java-Zee); Dienst v. h. Mijnbouw in Ned. Indië, Wetensch. Mededeel. No. 12, Bandoeng.

- UMBGROVE, J. H. F. (1932). Het neogeen in den Indischen Archipel; Tijdschr. v. h. Nederl. Aardrijkk. Genootsch. (II) 49, p. 769—833.
- , (1935). Over het ontstaan van den Indischen Archipel; Tijdschr. Kon. Nederl. Aardrijkk. Genootsch. (II) 52, p. 17—24.
- WALLACE, A. R. (1876). The Geographical Distribution of Animals. London. 2 Bände.
- , (1880). Island Life. London.
- WOLTERBECK (1937). Das „Zwischengebiet Wallacea“ (DICKERSON-MERRILL); Intern. Revue ges. Hydrobiol. 34, p. 137—142.
-