

DIE
KULTUR DER GEGENWART

IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE

HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

DRITTER TEIL

MATHEMATIK · NATURWISSENSCHAFTEN
MEDIZIN

VIERTE ABTEILUNG

ORGANISCHE NATURWISSENSCHAFTEN

UNTER LEITUNG VON R. v. WETTSTEIN

VIERTER BAND

ABSTAMMUNGSLEHRE · SYSTEMATIK
PALÄONTOLOGIE · BIOGEOGRAPHIE

UNTER REDAKTION VON
R. HERTWIG UND R. v. WETTSTEIN



ABSTAMMUNGSLEHRE · SYSTEMATIK PALÄONTOLOGIE · BIOGEOGRAPHIE

UNTER REDAKTION VON R. HERTWIG UND R. v. WETTSTEIN

BEARBEITET VON

R. HERTWIG · L. PLATE · R. v. WETTSTEIN · A. BRAUER
A. ENGLER · O. ABEL · W. J. JONGMANS · K. HEIDER
J. E. V. BOAS

MIT 112 ABBILDUNGEN IM TEXT



DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1914

COPYRIGHT 1913 BY B.G. TEUBNER IN LEIPZIG

ALLE RECHTE, EINSCHLIESSLICH DES ÜBERSETZUNGSRECHTS, VORBEHALTEN

TIERGEOGRAPHIE.

VON

A. BRAUER.

Aufgabe der
Tiergeographie.

Die Tiergeographie hat die Aufgabe, die gegenwärtige Verbreitung der Tiere über die Erde darzustellen und zu erklären, d. h. ihre Entwicklung klar zu legen.

Die Lösung der Aufgabe muß unvollkommen bleiben, und zwar aus folgenden Gründen. Erstens ist unsere Kenntnis der Verbreitung der Tiere noch sehr lückenhaft. Dieses gilt nicht nur für die niederen Tiere, sondern auch für die höheren. Wohl können wir heute die Verbreitungsareale der meisten Gattungen und der größeren auffälligen Formen einigermaßen umgrenzen, aber wenn wir auf die Arten und Varietäten eingehen und besonders auch ein Verständnis der Tiere als Produkte der Wechselbeziehungen zwischen ihnen und der Umgebung zu gewinnen versuchen wollen, stoßen wir auf sehr große Lücken. Zweitens ist die Kenntnis der Verbreitung der Tiere in früheren Erdperioden um so dürftiger, in je ältere Zeiten wir zurückgehen, und drittens ist ebenso die Geschichte der geologischen und klimatischen Veränderungen, welche die Verbreitung der Tiere wesentlich beeinflußt haben müssen, in vortertiären Zeiten zum Teil noch sehr hypothetisch, besonders für die Gebiete, die jetzt von tiefen Meeren bedeckt sind.

Außer dieser Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis stellen sich einer befriedigenden Lösung der Aufgabe noch andere Schwierigkeiten in den Weg. Will man eine Übersicht über die heutige Verbreitung der Tiere geben, so kann man zwei Wege gehen. Man kann die Verbreitungsareale aller Tiere angeben und kartographisch festlegen oder man kann die Erde in größere und kleinere Bezirke, Reiche, Regionen, Unterregionen usw. einteilen und sie durch die in ihnen vorkommenden Tiere charakterisieren. Der erste Weg gibt zwar ein vollständiges und sicheres Bild der Verbreitung, aber ein unübersichtliches; der zweite Weg führt zu einem klareren, übersichtlichen Resultat, aber das Bild ist weniger vollkommen und stets mehr oder minder künstlich. Denn die Tiere sind in bezug auf Verbreitungsfähigkeit, Abhängigkeit von den Existenzbedingungen u. a. zu verschieden und infolgedessen können die Grenzen aller Tiere eines Landes nicht zusammenfallen. Weiter ist die Geschichte der Tiere, ihr Alter zu verschieden. Die einen haben zu einer Zeit bereits gelebt, in welcher die anderen noch fehlten. Da auch das Oberflächenrelief der Erde und das Klima dem Wechsel unterworfen gewesen ist, so hat die Verbreitung der ersteren sich unter ganz anderen Verhältnissen vollziehen können als die der letzteren, d. h. also

das Verbreitungsbild kann — soweit die geologischen und klimatischen Faktoren in Betracht kommen — nur für die Formen einigermaßen gleichartig sein, welche gleichalt gewesen sind und unter denselben Bedingungen ihre Hauptverbreitung erlangt haben. So müssen z. B. für die Verbreitung der Säugetiere, die im Tertiär ihre Hauptentwicklung erlangt haben, die Veränderungen der Länder und Meere dieser Periode maßgebend gewesen sein, während die Verbreitung der Reptilien zwar durch diese modifiziert wurde, aber im wesentlichen bereits in der mesozoischen Zeit, in der die Erde ein wesentlich anderes Aussehen hatte, festgelegt worden war. Daraus ergibt sich, daß die Regionen, in die man die Erde einteilen will, anders ausfallen müssen, je nachdem man sie auf die Säugetiere oder auf die Reptilien oder auf die Käfer oder auf eine andere Gruppe gründet. Eine für alle Tiere gültige Einteilung, wie man sie früher versucht hat, ist völlig ausgeschlossen.

Ist es nun, wie in diesem Werke, wegen des geringen Raumes unmöglich, die Verbreitung aller Tierklassen im einzelnen zu behandeln, so kann man nur Unvollkommenes geben, indem man sich auf eine oder wenige Klassen beschränkt und auf Grund ihrer Verbreitung zeigt, wie weit und in welcher Weise die Lösung der oben genannten Aufgabe der Tiergeographie nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse möglich ist. Man wird hierfür naturgemäß diejenige Klasse auswählen, welche am auffälligsten und daher am besten bekannt ist, welche von den topographischen und klimatischen Verhältnissen stark abhängig, also in ihrer Verbreitungsfähigkeit beschränkt ist und deren Vorgeschichte uns durch die Paläontologie einigermaßen aufgeklärt ist. Diese Bedingungen werden fraglos am besten von den Säugetieren erfüllt. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß andere Gruppen, wie z. B. Reptilien, Mollusken, Regenwürmer u. a. in tiergeographischer Hinsicht nicht ebenfalls sehr wichtige Aufklärung über die Geschichte ihrer Verbreitung und der Erde geben können; aber abgesehen davon, daß sie für einen kurzen Überblick über den heutigen Stand unserer tiergeographischen Kenntnisse nicht als geeignete Objekte angesehen werden können, wurzelt ihre heutige Verbreitung in so weit zurückliegenden Zeiten und noch wenig geklärten Verhältnissen der Verteilung von Land und Wasser, daß die Darstellung einen viel zu hypothetischen Charakter annehmen müßte. Für die Säugetiere und für die Erde können wir wenigstens einigermaßen befriedigend bis zum Anfang des Tertiärs ihre Geschichte zurückverfolgen und somit den Regionen eine genetische Begründung geben, sie als Entwicklungszentren fassen und damit natürlicher gestalten. Die Wahl der Säugetiere hat auch noch den Vorzug, daß ihre Regionen in vielen Punkten auch für die Vögel gültig sind. Ich werde deshalb bei der Tiergeographie des Landes auch diese mit berücksichtigen, dagegen von den anderen Tiergruppen nur wenige auffallende Formen der übrigen Wirbeltiere kurz anführen. Die große Verschiedenheit des Mediums und seiner Bewohner bedingt es, daß die Land- und Meeresfauna gesondert behandelt werden müssen.

I. Die Landfauna.

Von den vielen Einteilungen der festen Erde in tiergeographische Regionen haben die von Scater und Wallace gegebenen am meisten Beifall gefunden. Sie unterscheiden 6 Regionen, nämlich die paläarktische, die nearktische, die indo-malayische oder orientalische, die äthiopische, die australische und neotropische. Diese Einteilung hat den Vorzug, daß sie sich im wesentlichen mit der heutigen geographischen Einteilung der Erde deckt, aber es kommt in ihr die Geschichte der Verbreitung der Säugetiere nicht genügend zum Ausdruck. Man hat sie deshalb einer weiteren, die nur drei „Reiche“ umfaßt, eingeordnet und dabei dem Wort „Reich“ den gleichen Sinn wie „Entwicklungszentrum“ gegeben. Die australische Region bildet die „Notogaea“, die neotropische die „Neogaea“ und die übrigen Regionen sind als „Arctogaea“ zusammengefaßt. Diese Einteilung und ihre Begründung muß immer noch als eine vorläufige betrachtet werden; neue paläontologische Funde in Südamerika und besonders in Afrika können sie noch wesentlich modifizieren.

Im folgenden sollen nun zunächst die einzelnen Reiche besprochen und dann weiter der Versuch gemacht werden, die Tatsachen der heutigen Verbreitung auf Grund der Geschichte der Länder und der früheren Verbreitung zu erklären.

Notogaea.

I. Notogaea. Dieses Reich umfaßt Australien mit Tasmanien, Neuguinea nebst dem benachbarten Bismarckarchipel, Admiralitäts- und Salomonsinseln, Neuseeland und Polynesien bis zu den Sandwich- und Marquesasinseln. Lassen wir zunächst Polynesien und Neuseeland, weil sie besondere Verhältnisse bieten, außer acht, so ist dieses Reich in bezug auf Säugetiere leicht zu kennzeichnen durch einen positiven und einen negativen Charakter. Der erstere besteht darin, daß die niedersten Säugetiere, die *Monotremata* oder Kloakentiere, nur hier vorkommen und die *Marsupialia* oder Beuteltiere sehr stark vertreten sind; von etwa 200 Arten leben hier drei Viertel. Der letztere besteht darin, daß außer dem Hund Dingo, zwei Schweinearten und einer größeren Zahl von Fledermäusen und mäuseartigen Nagetieren alle übrigen sogenannten monodelphen Säugetiere fehlen.

Von den Kloakentieren, Monotremen, kommt das Schnabeltier *Ornithorhynchus* nur in Südwestaustralien und Tasmanien, der Beuteligechidna *Echidna* und *Proechidna* auch in Neuguinea vor.

Die Beuteltiere, *Marsupialia*, sind nicht nur sehr reich an Arten, sondern zeigen auch eine so außerordentliche Mannigfaltigkeit in bezug auf Lebensweise und Anpassung an die verschiedenartigen Lebensbedingungen wie sonst die zahlreichen Ordnungen der übrigen Säugetiere in einem Gebiet; wir finden Pflanzen- und Fleischfresser, grabende, schwimmende, auf Bäumen lebende, flatternde, springende usw. Typen, welche an Nagetiere, Bären, Wölfe, Maulwürfe u. a. erinnern. Der größte Teil ist in Australien selbst verbreitet. Der Beutelwolf *Thylacinus* und der „einheimische Teufel“ *Sarcophilus* leben heute nur in Tasmanien, sind fossil aber auch in Australien gefunden worden. Auf Neuguinea, dem Bismarckarchipel, den Admiralitäts- und Salomonsinseln finden

sich noch 39 Arten, weitere 8 auf kleineren, Neuguinea benachbarten Inseln. Von ihnen dehnen einige wie der Kusu *Phalanger* und das Beuteleichhörnchen *Petaurus* ihr Gebiet noch bis zu den Molukken, Ceram, Jobi, Celebes, Saleyer (südlich von Celebes) und Timor aus. Es ist wichtig, daß von diesen 47 Arten 43 in Australien fehlen; von den 10 Arten der Gattung *Phalanger* findet sich nur eine Art in Nordaustralien, alle anderen fehlen dem Festlande.

Von den monodelphen Säugetieren ist das Vorkommen von Fledermäusen wegen ihres Flugvermögens weniger auffallend. Die beiden Schweinearten sind wahrscheinlich durch den Menschen eingeführt, und dasselbe muß man auch für den Dingo annehmen, wenn er auch fossil schon im Pleistocän gefunden ist. Denn sonst ist es ganz unverständlich, daß nicht auch andere Raubtiere, die sehr leicht sich verbreiten und überall, wo die Möglichkeit vorhanden ist, neben Nagetieren mit als erste Tiere einwandern, in Australien gefunden worden sind. Dafür, daß der Dingo als Haushund eingeführt und später verwildert ist, spricht auch, daß er leicht zähmbar ist und mit anderen Hunden sich leicht paart. Dagegen verdienen die Mäuse unzweifelhaft eine andere Beurteilung. Sie können weder durch den Menschen direkt oder indirekt eingeführt noch passiv mit Treibholz u. a. nach Australien gelangt sein. Denn zum Teil leben ihre Verwandten in Gebirgen auf den Philippinen, Borneo und Celebes, zum Teil kommen sie nur in Australien vor und einige leben in Bächen.

Von Vögeln sind 11 Familien dem Gebiete ganz oder fast ganz eigentümlich. In allen Teilen finden sich die Honigsauger *Meliphagidae*, die pinselzüngigen Papageien oder Loris *Trichoglossidae*, die Kakadus *Cacatuidae*, der Edelpapagei *Electus*, die Großfußhühner *Megapodidae*. Zum Teil reichen diese auch noch nach dem malayischen Archipel hinüber. Engere Verbreitung haben die Leierschwänze *Menuridae* (nur in Südaustralien), die Paradiesvögel *Paradisidae* (nur in Nordaustralien, Neuguinea, Aruinseln und Molukken), die Emus *Dromaeidae* (Australien), die Kasuare *Casuaridae* (nur eine Art in Nordaustralien, etwa 20 Arten in Neuguinea, Neupommern, auf den Aruinseln und einigen kleineren benachbarten Inseln und auf Ceram). Reich vertreten sind ferner die Plattschwefelsittiche *Platycercidae* (Wellenpapagei), die Raben, Tauben, unter ihnen die große Kronentaube auf Neuguinea, die Laubenvögel, Eisevögel, Schwalme u. a. Dagegen fehlen ganz die Spechte, die echten Finken, Geier, Fasane u. a.

Von den Reptilien ist bemerkenswert der große Reichtum an giftigen Schlangen, von denen nur die Gruppe der Vipern fehlt, und das gänzliche Fehlen der ungiftigen Colubriden, ferner das Fehlen der sogenannten cryptodiren Schildkröten, zu denen die gewöhnlichen Landschildkröten unserer Gebiete gehören. Krokodile finden sich nur in Nordaustralien, Neuguinea und auf den Salomonsinseln. Von Amphibien fehlen alle Blindwühlen, Schwanzlurche, und außer einer Art alle echten Frösche, von Fischen die sonst sehr weit verbreiteten Weißfische *Cyprinidae*. Bemerkenswert ist der Vertreter der Lurchfische *Dipnoi*, *Neoceratodus*.

Das Vorherrschen der Beuteltiere und Kloakentiere und die weitgehende

Differenzierung auf der einen Seite und das Fehlen der meisten übrigen Säugetiergruppen auf der anderen lassen mit großer Sicherheit auf eine sehr lange und frühe Isolierung der besprochenen Gebiete schließen. Auch fossil sind keine anderen Säugetiere als die der heutigen Gruppen bekannt geworden. Von den Kloakentieren sind bisher in anderen Ländern noch keine Reste gefunden worden, wohl aber von den *Multituberculata*, von denen sie wahrscheinlich abzuleiten sind. Beuteltiere dagegen sind uns aus noch älteren Schichten als aus Australien von der nördlichen Halbkugel bekannt. Dieses läßt schließen, daß sie auch von dort eingewandert sind. Da in der Jurazeit aber der malayische Archipel, wie Tiefseeablagerungen auf Borneo, Celebes u. a. anzeigen, nicht existiert hat, so kann die Einwanderung frühestens nach der Entstehung dieser Inselgruppe nach Australien erfolgt sein. Diese Brücke muß aber wieder unterbrochen worden sein, bevor die übrigen Säugetiere außer den Nagern sich auf der nördlichen Halbkugel entwickelt oder in dieses Gebiet verbreitet haben, also spätestens im Anfang des Tertiärs, da ihr Fehlen sonst ganz unverständlich wäre. Da Beuteltiere heute auch noch in Südamerika vorkommen, haben manche auch eine Einwanderung von hier aus angenommen, indessen wäre es dann ebenso unverständlich, weshalb nicht auch andere südamerikanische Säugetiere nach Australien gelangt sind.

Wie es scheint, ist Neuguinea vielleicht in Verbindung mit Nordaustralien früh vom übrigen Australien isoliert und ein eigenes Entwicklungszentrum geworden, hat aber längere Zeit engere Beziehungen noch zu dem östlichen Teil des malayischen Archipels gehabt. Darauf deutet die Verbreitung und große Spezialisierung der Kusus, der Kasuare, der Paradiesvögel, Fische u. a.

Polynesien umfaßt hauptsächlich vulkanische oder Koralleninseln auf wahrscheinlich vulkanischem Untergrunde, also ursprüngliche Inseln. Dementsprechend finden wir abgesehen von Fledermäusen und einigen sicher eingeführten Mäusen keine Säugetiere, keine Schlangen und Amphibien. Die Vögel, Reptilien u. a. zeigen ihre australische Herkunft an, nur vereinzelt ist eine stärkere Spezialisierung eingetreten, so der Kagu *Rhinochaetes* auf Neu-Kaledonien und die Zahntaube *Didunculus* auf Samoa. Nur die Sandwichinseln verdienen ein besonderes Interesse, weil ihre Fauna, besonders Vögel, Mollusken und Insekten, eine ganz außerordentlich große Zahl von eigentümlichen Arten aufweist und dadurch auf ein sehr hohes Alter und eine sehr lange Isolierung schließen läßt. Von den Landmollusken sind z. B. drei Viertel den Inseln eigentümlich; die Familie der Achatinelliden ist mit 14 eigentümlichen Gattungen in 300 Arten vertreten; ebenso sind von 428 Arten von Käfern nicht weniger als 352 endemisch, welche 99 nur auf diesen Inseln heimischen Gattungen angehören. Da die Verwandten dieser Tiere nicht nur im übrigen Polynesien und Australien, sondern auch in Amerika, selbst Cuba, St. Helena u. a. sich finden, so muß die Besiedelung schon in sehr alter Zeit, als die Verteilung von Land und Wasser von der heutigen stark abwich, vor sich gegangen sein.

Noch problematischer ist die Fauna Neuseelands und der benachbarten kleinen Inseln (Norfolk, Lord Howe's, Chatam- und Aucklandinseln). Von

Säugetieren sind nur 2 Arten Fledermäuse und eine Ratte vorhanden. Da letztere der kosmopolitischen Gattung *Mus* angehört, dürfte sie eingeschleppt sein. Es soll außerdem noch ein otterartiges Tier, von den Maoris „Waitoteke“ genannt, vorhanden gewesen sein, ist aber bis jetzt nicht gefunden worden und daher seine Natur und seine Existenz noch zweifelhaft. Die Vogelwelt ist durch eine große Zahl flugunfähiger oder schlecht fliegender Vögel ausgezeichnet; offenbar handelt es sich um eine Spezialisierung, die erst auf den Inseln sich ausgebildet hat. Unter ihnen sind bemerkenswert der Eulenzapfener *Stringops*, eine Ente, Rallen und der Kiwi *Apteryx*. Es kommen ferner noch 11 verschiedene fossile Arten der Dinornithiden hinzu, unter ihnen die gewaltigen 3½ m großen Moas. Ferner ist der zu den Loris gehörende Papagei *Nestor* bemerkenswert. Von Reptilien ist besonders die sehr alte Gattung *Sphenodon* hervorzuheben, die früher auf Neuseeland zahlreich war, jetzt fast ausgerottet ist. Schlangen fehlen. Ganz auffallend ist die Armut an Schmetterlingen; in einem Areal, das fast so groß wie Italien ist, gibt es nur 11 Arten! Die Geschichte Neuseelands ist noch wenig geklärt. Die Fauna zeigt zwar Verwandtschaft zur australischen, aber mehr zur nordaustralischen und neuguinensischen und indomalyschen, so daß vielleicht in früherer Zeit eine Verbindung mit diesen Gebieten östlich von Australien, wenn auch nur über Inseln, bestanden hat. Andere Verhältnisse weisen auch auf eine engere Beziehung zu Südamerika. Endlich deutet der große Reichtum von Dinornithiden und Apterygiden auf weitgehende Veränderungen der Gestalt und Größe Neuseelands selbst.

2. Neogaea. Dieses Reich umfaßt ganz Südamerika und die tropischen Teile Zentralamerikas, also auch noch die niedrig gelegenen Küstenteile Mexikos, nicht aber seine zentralen Hochebenen. Wie stets, wo zwei Gebiete kontinuierlich zusammenhängen, ist die Grenze Neogaeas gegen Nordamerika nicht scharf, sondern zwischen beiden ist ein Mischgebiet vorhanden, das Typen beider Gebiete besitzt. In der Regel wird auch Westindien Neogaea zugezählt, aber die tiergeographischen Verhältnisse sind hier so eigenartig, daß man diese Inselgruppe besser gesondert betrachtet.

Schon die Tatsache, daß von den in Neogaea vorhandenen 131 Säugetiergattungen nicht weniger als 103, also $\frac{4}{5}$, von 683 Arten Landvögel nicht weniger als 576, also $\frac{5}{6}$, von 170 Familien Wirbeltiere 45 (in Europa-Asien von 136 nur 3!) auf dieses Reich beschränkt sind und auch Insekten, Mollusken u. a. Tiere ähnliche Zahlenverhältnisse zeigen, lehrt ohne weiteres, daß hier eine außerordentliche Spezialisierung der Fauna eingetreten ist, daß Neogaea ein Entwicklungszentrum für viele Gruppen geworden ist. Noch stärker wird dieser Eindruck, wenn wir die heute vorhandenen Wirbeltiere etwas näher betrachten.

Von den Säugetieren sind an erster Stelle die Affen zu nennen, die durchweg der Gruppe der Breitnasen *Platyrrhini* angehören, der rein altweltlichen Gruppe der Schmalnasen *Catarrhini* gegenübergestellt und mit Recht als ein ganz besonderer Zweig der Affen bewertet werden. Die Gruppe umfaßt die Rollaffen *Cebidae* (Brüll-, Klammer-, Woll- und Rollaffen), die Schweifaffen

Pitheciidae und die Krallaffen *Hapalidae*. Ferner sind wichtig die *Xenarthra* (Faultiere, Gürteltiere und Ameisenbären). Man hatte diese früher mit dem Erdferkel und den Schuppentieren zu der Gruppe der Zahnlosen (*Edentata*) vereinigt; diese Vereinigung ist aber jetzt als eine künstliche erkannt und deshalb aufgehoben worden. Sehr zahlreich sind die Nagetiere in der Neogaea vertreten, nämlich die Hälfte aller Familien, und von ihnen sind vier, die der alten Gruppe der *Hystricomorpha* zugehören, endemisch, nämlich die *Caviidae* (zu denen das Meerschweinchen *Cavia*, der Pampashase *Dolichotis* und das größte heute lebende Nagetier *Capybara* gehören), die Agutis *Dasyproctidae*, die *Lagostomatiden* und *Octodontidae*. Von den Fledermäusen ist die Familie der Blattnasen *Phyllostomatidae* fast ganz auf dieses Reich beschränkt. Interessant ist das Vorkommen von Beuteltieren, die sonst nur in der Notogaea sich finden, nämlich die Beuteltiere *Didelphiidae*, die sich in neuerer Zeit auch weit in Nordamerika verbreitet haben, und die *Epanorthidae* mit der Gattung *Caenolestes*. Verhältnismäßig arm sind die Huf- und Raubtiere vertreten. Von ersteren finden wir die zu den Schweinen gehörenden Pekaris *Dicotylinae*, ferner die Lamas *Vicuña* und *Guanaco*, den Tapir und einige kleine Hirsche (*Cariacus*, *Pudu*, *Coassus*). Die Raubtiere gehören den weit verbreiteten Katzen *Felidae* (Jaguar, Puma, Ozelot, Tigerkatze u. a.), den *Ursidae* (nur eine Art, der Brillenbär *Ursus ornatus*, in den Gebirgen Perus und Chiles), den Mardern *Mustelidae*, und Hunden *Canidae* an; allerdings sind die meisten Gattungen endemisch, so von *Canidae* der Waldhund *Icticyon*, der Zwerghund *Notocyon*, der rote Waldwolf *Chrysocyon*. Weit verbreitet sind die Wasch- und Nasenbären *Procyonidae* (*Procyon* und *Nasua*); die Familie ist aber auch in Nordamerika durch *Procyon* und im Himalayagebiet durch die Gattung *Ailurus* vertreten.

Dagegen fehlen in Südamerika vollständig die Spitzmäuse. In Zentralamerika leben zwei Arten der Gattungen *Sorex* und *Blarina*, aber sie sind wahrscheinlich von Norden eingewandert. Es fehlen weiter alle echten, zur Gattung *Sus* gehörenden Schweine, alle Schafe, Ziegen, Rinder, Pferde (die heutigen sind eingeführt), alle echten, zur Gattung *Cervus* gehörenden Hirsche, alle Antilopen, Nashörner, Nilpferde, echte Elefanten, Viverriden, Hyäniden u. a.

Bevor wir auf die Frage der Entwicklung der heutigen Neogaea eingehen, wollen wir noch einen kurzen Blick auf andere Wirbeltiere werfen und das Bemerkenswerteste aus dem enormen Reichtum hervorheben. Von Vögeln gehören dem Gebiet ganz oder fast ganz an die Tukans oder Pfefferfresser *Rhamphastidae*, die Kondore *Sarcorhamphidae*, die Glanzvögel *Galbulidae*, die Sägeracken *Monotidae*, die Hokkos *Cracidae*, die *Tyrannidae* (über 400 Arten), die Steißhühner *Tinamidae*, die Ameisendrosseln *Formicariidae*, die Schmuckvögel *Cotingidae*, die Tanagriden und viele andere der großen Unterordnung *Clamatores*, der dreizehige Strauß oder Nandu *Rhea*; weiter sind sehr charakteristisch, wenn sie auch in Nordamerika vorkommen, die Kolibris *Trochilidae* (mit mehreren hundert Arten) und von Papageien die Keilschwanzsittiche *Couneridae* besonders mit den Araras *Sittace* und von Kurzschwanzpapageien der Amazonenpapagei *Chrysotis*.

Von Amphibien ist besonders die große Zahl der Laubfrösche *Hylidae* (75 Arten, die Hälfte aller lebenden) und das fast gänzliche Fehlen von Schwanzlurchen *Urodela* hervorzuheben; nur die nordamerikanische Gattung *Spelerpes* hat sich bis in die nördlichen Teile des Gebietes verbreitet.

Von Fischen verdient der elektrische Aal *Gymnotus* und der Lurchfisch *Lepidosiren* besonderes Interesse.

Auf den großen Reichtum an Insekten, besonders an Schmetterlingen (*Morpho*, *Heliconidae*, *Pieridae*, *Danaidae*, *Leptalidae* u. a.) möge nur kurz hingewiesen werden.

Um dieses Reich Neogaea tiergeographisch richtig beurteilen und seine Beziehungen zu den anderen Reichen klarlegen zu können, müssen wir uns die Säugetiere der Jetztzeit noch etwas näher betrachten und besonders die Frage mit Hilfe des fossilen Materials zu entscheiden suchen, welche Formen hier ihre Heimat oder wenigstens ihr Entwicklungszentrum gehabt haben, welche eingewandert sind, und wann und woher diese Einwanderung stattgefunden hat? Selbstverständlich scheiden hierbei die Pferde, Haustiere, Mäuse und andere absichtlich oder unabsichtlich durch den Menschen eingeführte Tiere aus der Betrachtung aus.

Das fossile Material, welches besonders durch Ameghino aus Südamerika bekannt geworden ist, ist sehr reich und stammt teils aus dem Miocän, teils aus dem Pleistocän.

Die ältesten Schichten enthalten Reste von platyrrhinen Affen, Nagetieren, die der Gruppe der *Hystricoidea* zugehören, Gürteltieren und Faultieren in Formen, die heute keine Vertreter mehr haben, von Beuteltieren, unter denen aber noch keine Didelphiden sind, und ferner von einer sonst nirgends bekannt gewordenen Gruppe von Huftieren. Es fehlen dagegen Halbaffen, Raubtiere, sowohl ihre Vorfahren, die *Creodontia* als auch die heutigen *Carnivora*, paar- und unpaarzehige Huftiere, also auch die heute in Südamerika vorhandenen Tapire, Hirsche, Schweine, Lamas, und Didelphiden; dagegen sind ihre Reste in den gleich- oder fast gleichaltrigen Schichten Nordamerikas und zum Teil auch Europas vorhanden.

Diese Tatsachen lassen nur den Schluß zu, daß zu dieser Zeit, also etwa im Miocän, Nord- und Südamerika voneinander getrennt gewesen sind. Dieser Schluß wird durch die weitere Tatsache gestützt, daß die marinen Fische und Mollusken zu beiden Seiten der Landenge von Panama dieselben oder einander sehr nahe verwandt sind, was ohne eine Verbindung des Stillen und Atlantischen Ozeans an dieser Stelle unerklärlich ist. Die Verbindung der beiden Kontinente muß aber schon am Ende des Tertiärs eingetreten sein, weil wir in dieser Periode in Nordamerika die Reste von Tieren finden, welche aus älteren Schichten nur aus Südamerika bekannt sind, so z. B. Erdfaultiere, zum Teil in riesigen Formen, und weil wir umgekehrt in Südamerika jetzt Formen finden, die aus älteren Schichten nur aus Nordamerika bekannt sind, so *Didelphis*, Raubtiere, darunter Puma, Waschbären, echte Bären, Pekaris, Tapir, Lamas und Hirsche, alles nördliche Formen. Interessant ist noch, daß in dieser Zeit auch

das echte Pferd, *Mastodon* und viele andere Huftiere nach Südamerika eingewandert sind und daß das heute an Huftieren arme Land damals eine große Fülle von ihnen besessen hat. Der größte Teil ist im Diluvium wieder ausgestorben; alle heutigen Pferde sind durch den Menschen eingeführt.

Die Frage, ob die in den ältesten Schichten Südamerikas gefundenen, oben genannten Tiere hier ihre Heimat gehabt haben oder ob auch sie in noch früherer Zeit vom Norden eingewandert sind, ist heute noch nicht entschieden, wenn es auch für einige wie die Beuteltiere und den besonderen Zweig der Huftiere sehr wahrscheinlich ist, daß sie oder ihre Vorfahren auf der nördlichen Halbkugel ihre ursprüngliche Heimat gehabt haben. Für alle ist aber Südamerika ein wichtiges Zentrum weiterer Entwicklung gewesen.

Manche Forscher nehmen an, daß Südamerika einst aus mehreren durch Meeresstrecken getrennten Teilen bestanden hat; indessen wird diese Ansicht durch die Geologie und Paläontologie bisher wenig gestützt. Nur das La Plata-Gebiet, besonders im südlichen Teil, scheint zeitweise vom Meer bedeckt gewesen zu sein. Es lassen sich zwar auf Grund der heutigen Verteilung der Säugetiere mehrere Unterregionen unterscheiden, wie die Pampas- oder Steppengebiete Patagoniens und Argentiniens, die Urwälder Brasiliens und des nördlichen Südamerikas und Zentralamerikas, die Anden und die subtropischen Küstengebiete Chiles, aber sie scheinen erst durch die heutigen orographischen, klimatischen und Vegetationsverschiedenheiten Neogaeas entstanden zu sein.

Von den Inseln gehören Trinidad und die südlichen kleinen Antillen ganz zur Neogaea, ebenso die Galapagosinseln; aber diese zeigen durch die große Spezialisierung ihrer Fauna, daß sie bereits längere Zeit ihre Beziehungen zum Kontinente gelöst haben. Rätselhaft ist die Herkunft der Riesenschildkröten. Denn nehmen wir selbst an, daß die Größe sich erst auf den Inseln nach ihrer Isolierung ausgebildet hat, so würde ihr Vorkommen doch eine engere Verbindung dieser vulkanischen Inselgruppe mit Südamerika voraussetzen, da ein Durchschwimmen so weiter Meeresstrecken für Landschildkröten ausgeschlossen werden muß. Da Riesenschildkröten fossil auch in Indien, Griechenland, Frankreich, Madagaskar, Südamerika u. a. gefunden sind, so scheinen sie früher eine weite Verbreitung gehabt zu haben; die Galapagostiere wären dann als Relikte aufzufassen, würden aber natürlich auch bei dieser Auffassung eine Landverbindung voraussetzen.

Sehr problematisch ist die Gruppe der Großen Antillen, die man auch als westindische Subregion von Neogaea zusammenfaßt. Ihre Größe, ihr kontinentaler Ursprung und die Nähe von Nord- und Südamerika sollten eigentlich eine reiche Säugetierfauna mit nord- oder südamerikanischem Charakter erwarten lassen. Das ist aber nicht der Fall. Denn abgesehen von den zahlreichen amerikanischen Zugvögeln, die heute auf ihrem Zuge sie besuchen, die über die tiergeographische Stellung wenig aussagen, ist die Fauna sehr eigenartig. Während in Südamerika Insektivoren so gut wie ganz fehlen, findet sich auf Cuba und Haiti eine jetzt allerdings fast vernichtete Gattung *Solenodon*, die aber auch Nordamerika fremd ist und ihre nächsten Verwandten in Madagas-

kar hat. Auch unter den Standvögeln und Mollusken, die besonders reich auf den Inseln vertreten sind, ist ein großer Teil weder nord- noch südamerikanisch. Da fossile Wirbeltiere bisher nur wenig bekannt geworden sind, so läßt sich über die Herkunft der Fauna sehr wenig sagen. Die Inseln müssen sehr alt sein und sich schon früh von dem Festlande abgetrennt haben; sie scheinen, wie aus den reichen marinen Ablagerungen zu schließen ist, eine sehr komplizierte Geschichte gehabt zu haben, in deren Verlauf die alte Fauna, besonders die der Säugetiere, zum größten Teil vernichtet worden sein dürfte.

3. Arctogaea. Die ganze übrige feste Erde, Afrika, Asien, Europa und Nordamerika, faßt man jetzt als ein großes tieergeographisches Reich, Arctogaea, zusammen. Dieses wird zunächst befremden, weil die heutige Fauna in verschiedenen Teilen, z. B. im tropischen Afrika und im gemäßigten Europa-Asien, grundverschieden erscheint und auch ziemlich scharf sich begrenzen läßt. Die Zusammenfassung ist aber begründet in der Verbreitung der Tiere in früheren Erdperioden. Bevor wir hierauf eingehen, wollen wir das heutige Verbreitungsbild skizzieren und dabei werden wir am besten an der alten Einteilung dieses weiten Reiches in die äthiopische, orientalische oder indo-südchinesisch-malayische, in die paläarktische und nearktische Region festhalten.

a) Die äthiopische Region. Sie umfaßt ganz Afrika südlich der Sahara, Abessinien, die Südhälfte Arabiens, die Küstengebiete des Arabischen Meeres bis zur Westgrenze Vorderindiens. Es gehören ihr weiter noch Madagaskar, die Maskarenen, Seychellen, St. Helena und Ascension und einige den afrikanischen Küsten naheliegende Inseln an.

Die Säugetierfauna ist außerordentlich reich an Gattungen, die auf dieses Gebiet beschränkt sind. Zunächst seien die Menschenaffen, der Gorilla und Schimpanse genannt, von denen der erstere von Kamerun, der letztere von Liberia durch das Urwaldgebiet bis zum Tanganjika verbreitet ist. Von Affen sind aus der Familie der Makaken die Paviane (Mandrill, Drill, Pavian, Gelada u. a.), aus der der Semnopitheciden die Seidenaffen der Gattung *Colobus*, die langschwänzigen Mangaben, viele Meerkatzen (*Cercopithecus*) bemerkenswert. Die Halbaffen sind durch die Ohrenmakis, Potto und Awantibo (*Galaginae*) vertreten; ersterer findet sich von Natal nördlich im ganzen äquatorialen Afrika, letzterer nur an der Westküste. Außer Igel und Spitzmäusen gehören dem Gebiet von Insektivoren drei Familien an, die Wasserspitzmäuse *Potamogalidae*, die Goldmaulwürfe *Chrysochloridae*, die Rohrrüssel *Macroscelidae*, von denen nur die letzteren auch in Nordafrika durch eine Art vertreten sind. Von *Chiropteren* sind drei Gattungen von Flughunden, darunter der Palmenflughund, besonders hervorzuheben. Sehr reich sind die Nagetiere im Gebiet. Außer Eichhörnchen, Siebenschläfern, Mäusen, Hamstern, Blindmolls, Stachelschweinen sind der Quastenstachler *Atherura*, der Kaphase *Pedetes*, die Stachelschwanz-eichhörnchen *Anomaluridae*, die wie Maulwürfe lebenden *Bathyergidae*, die Rohrratte *Aulacodus*, die Felsenratte *Petromys*, die Baummäuse *Dendromyinae*, die Breitohrratten *Otomysidae* hervorzuheben. Das Erdferkel *Orycteropus* und das Schuppentier *Manis*, von denen das letztere auch in der orientalischen Re-

gion vorkommt, sind eigenartige Tierformen, die besondere Ordnungen bilden. Die größte Zahl von Formen haben die Raubtiere und Huftiere. Unter den ersteren sind die bemerkenswertesten Formen der Löwe, Leopard, Gepard, Serval, Hyäne, der Hyänenhund *Lycaon*, der Löffelhund *Otocyon*, zahlreiche Zibethkatzen, Ichneumons und Marder, die Zibethhyäne *Proteles*, die durch das stark verkümmerte Gebiß und ihre Nahrung (Termiten, Aas u. a.) interessant ist. Der Löwe verbreitet sich bis zum Indusgebiet, der Leopard bis Sumatra und Java, die gestreifte Hyäne bis Persien und Turkestan; die gefleckte lebt nur südlich der Sahara. Die echten Dachse fehlen, dagegen ist der Honigdachs *Mellivora* weit verbreitet, kommt aber auch in der orientalischen Region vor. In noch größerer Mannigfaltigkeit und Fülle treten uns die Huftiere entgegen. Elefanten, Giraffen (unter ihnen das *Okapi* am oberen Kongo), Schliefer *Procavia*, Nilpferd, Rhinoceros, Zebra, Büffel, Fluß-, Warzen-, Wald- und Pinselohrschwein, Traguliden (*Hyomoshus* in Westafrika) und die zahlreichen Antilopen (Wasserbock, Riedbock, Elenantilope, Gnu, Pferde-, Rappenantilope, Kudu, Buschbock, Leierantilope, Zierböckchen, Springbock, Moschusböckchen, Klippsspringer u. a.) sind die auffallendsten.

Dagegen fehlen ganz, was nicht minder bemerkenswert ist, Hirsche, echte Schweine *Sus*, Bären, Beuteltiere, Wildschafe, Wildziegen, echte Rinder, Biber, Feldmäuse, Pfeifhasen, Murmeltiere, echte Maulwürfe *Talpidae*, Waldspitzmäuse und andere Formen, welche in Europa und Asien verbreitet sind.

Aus den Gruppen der übrigen Wirbeltiere mögen folgende Tiere als bemerkenswert hervorgehoben werden. Von den Vögeln sind ganz auf dieses Gebiet beschränkt der zweizehige Strauß *Struthio*, der Schuhschnabel *Balaeniceps*, die Pisangfresser oder Turakos *Musophagidae*, die Mausvögel *Coliidae*, die Perlhühner *Numidinae* und die Schattenvögel *Scopidae*. Außerdem sind sehr reich vertreten die Nashornvögel *Bucerotidae*, die Webervögel *Ploceidae*, die Sonnenvögel *Nectariniidae*, die Bienenfresser *Meropidae*, die Glanzstare *Sturnidae*, die Frankoline der Gattung *Francolinus*, Lerchen, Ziegenmelker, Würger, Fliegenschnäpper u. a. Die Zahl der Papageien ist nicht groß; für das Urwaldgebiet sehr charakteristisch ist der bekannte Joko *Psittacus erithacus* L. Von Reptilien sind weit verbreitet Geckonen, Chamäleonten, das Krokodil, der große Waran, die Riesenschlange *Python* und Brillenschlange *Naja* und Puffotter *Bitis*.

Von Amphibien fehlen ganz Schwanzlurche *Urodela* und echte Laubfrösche *Hylidae*; gut vertreten sind echte Frösche, besonders *Bufo* *Bufonidae*; weitverbreitet ist der Krallenfrosch *Xenopus*, und auch die Blindwühle *Gymnophiona*.

Unter den Fischen überwiegen solche aus den Familien der *Cyprinidae*, *Siluridae*, *Characinidae* und *Chromidae*. Ihre weite Verbreitung über das ganze Gebiet erklärt sich aus dem Fehlen größerer Gebirgsketten. Auf die äthiopische Region beschränkt sind die elektrischen *Mormyridae*, der elektrische Wels *Malapterurus* und der Lurchfisch *Protopterus*.

Es wird der afrikanische Teil dieser Region noch in besondere Unterregionen eingeteilt, in die südafrikanische, in die westafrikanische, welche das Urwaldgebiet des Kongo, Kameruns und der westlich angrenzenden Küstenstriche

bis Liberia umfaßt, in das ostafrikanische Steppengebiet, welches aber auch zwischen dem Urwaldgebiet und der Sahara weit nach Westen sich erstreckt. Es scheint aber, daß diese Unterregionen weniger einer besonderen geologischen Entwicklung als einer Verschiedenheit der Vegetation ihre Ausbildung verdanken und sich erst verhältnismäßig spät entwickelt haben. Nur der östlich von den großen Seen gelegene Teil scheint einst vom Festlande abgetrennt gewesen zu sein. Wir werden später diese Frage noch einmal zu berühren haben.

Dagegen ist fraglos als ein selbständiges Faunengebiet, das eher den Rang einer Region denn einer Unterregion verdient, Madagaskar mit den benachbarten Inseln zu bezeichnen. Die madagassische Säugetierfauna ist besonders durch den Reichtum von Halbaffen, welche mit 12 Gattungen und etwa 40 Arten fast die Hälfte aller Säugetiere der Insel ausmachen, durch einige eigenartige Viverriden (z. B. *Eupleres*), durch die ihnen verwandte *Cryptoprocta fossa*, das größte Raubtier Madagaskars, durch die zu den *Insektivoren* gehörenden igelartigen *Centetiden*, die mit der Gattung *Solenodon* in Westindien nahe verwandt sein sollen, und durch einige alte Nagetiere, besonders die Nasenratten *Nesomyidae*, charakterisiert. Die 4 Familien der Halbaffen, *Chiromyidae*, *Indrisidae*, *Lemuridae* und *Microcebidae*, sind weder in Afrika noch in der orientalischen Region vertreten. Fossil ist auch noch ein Riesenlemur von der Größe eines Mandrills bekannt geworden. Bemerkenswert ist noch das Vorkommen der Flughundgattung *Pteropus*, weil diese in der orientalischen Region weit verbreitete Gattung auf dem afrikanischen Festlande fehlt.

Madagaskar.

Von Huftieren ist nur das afrikanische Flußschwein *Potamochoerus* und (nur fossil) das Nilpferd bekannt, dagegen fehlen alle anderen heute für Afrika charakteristischen Huftiere, Raubtiere, Affen, Nagetiere, echte Igel, Schuppentiere, Erdferkel usw.

Ähnlich ist das Bild, das die Vogelwelt bietet. Wir finden nämlich, abgesehen von den weit verbreiteten Wasser-, Sumpf- und Stelzvögeln einmal sehr eigenartige, sonst nicht bekannte Formen wie die *Mesitidae*, *Philepittidae*, *Eurycerotidae* und die fossilen *Aepyornithidae*, riesige straußartige, aber den afrikanischen Straußen nicht verwandte Vögel, und die fossilen *Dididae* mit der Dronte, die den Tauben nahe standen und die Größe eines Truthahns hatten und nur auf den Maskarenen lebten, dann sehr wenige von den heute in Afrika weit verbreiteten Formen, z. B. Perlhühner, *Scopidae* und *Psittacinae*, und endlich typisch-indische Formen wie *Palaeornis*; dagegen fehlen ganz die afrikanischen *Musophagidae*, *Coliidae*, *Vulturidae*, *Indicatoridae*, *Bucerotidae*, *Capitonidae*, *Otididae*, *Picidae* u. a. Von Reptilien ist die große Zahl von *Chamaeleonten*, dagegen das Fehlen von giftigen Schlangen und von Amphibien das Fehlen des im ganzen tropischen Afrika gemeinen Krallenfrosches *Xenopus* hervorzuheben.

Auf den Maskarenen waren einst Riesenlandschildkröten in großer Zahl vorhanden, heute leben nur noch Reste auf Aldabra und den Seychellen unter dem Schutze des Menschen. Die letztere Inselgruppe besitzt, obwohl sie kontinentalen Ursprungs ist, außer dem Flughund *Pteropus* keine einheimischen Säugetiere — *Centetes*, Hirsche und Ratten sind eingeführt — aber sie ist sonst

außerordentlich reich an endemischen Arten, und fast jede Insel hat ihre besonderen Arten.

b) Die orientalische oder indo-malayische Region. Vorderindien mit dem tropischen Himalayagebiet und Ceylon, Hinterindien und der Malayische Archipel und ferner das tropische und subtropische südliche China, die Insel Hainan und die Philippinen bilden die Hauptteile dieser Region.

Von Säugetierfamilien sind folgende nur in dieser Region vorhanden: die *Galeopithecidae*, die sogenannten Flattermakis, die den Insektivoren am nächsten verwandt sind (östlich von Siam in Malakka, Borneo, Sumatra und auf den Philippinen), von Insektivoren die Spitzhörnchen *Tupajidae* (besonders in Hinterindien, auf den Sundainseln und auf Hainan), ferner von Halbaffen die Koboldmakis *Tarsidae* (auf den großen Sundainseln, Celebes und den Philippinen) und die den Menschenaffen nahe stehenden Gibbons *Hylobatidae* in Hinterindien, auf den großen Sundainseln und auf Hainan. Die meisten übrigen in dieser Region vertretenen Ordnungen und Familien finden sich auch in Afrika und zum Teil in Europa; aber unter den Gattungen sind viele dem Gebiet eigentümlich und wichtig. In erster Linie ist der Orang-Utan auf Borneo und Sumatra zu erwähnen, weiter von Affen die Nasenaffen *Nasalis*, *Simiops*, die Kleideraffen *Lasiopyga*, von Halbaffen außer den schon angeführten *Tarsidae* die Lemuriden *Stenops* und *Nycticebus* in beiden Indien, auf Ceylon, Sumatra und Java. Eine interessante Tierform ist der Katzenbär oder Panda *Ailurus* im östlichen Himalaya, weil er der einzige altweltliche Vertreter der Waschbären ist. Von echten Bären sind der Lippenbär *Melursus* in Vorderindien und Ceylon und der Malayenbär *Helarctos* im westlichen Hinterindien, Malakka und auf den drei großen Sundainseln zu nennen, von Musteliden der weit verbreitete Palmenroller *Paradoxurus*, der Spitzfrett *Helictis* in Indien, Java und Südchina, der Schweinedachs *Arctonyx* in Indien, Assam und China, und der Stinkdachs *Mydaus* in Java, von den wenig vertretenen Antilopen die gemsenartige Hirschziegenantilope *Nemorhedus* vom östlichen Himalaya bis Sumatra (ihr Gebiet reicht nördlich aber noch bis Japan), die vierhörnige Antilope *Tetraceros* in Indien, das Nylgau *Boselaphus* in Indien und Assam, ferner von den Zwerghirschen *Traguliden*, die sonst nur in Westafrika noch mit einer Gattung vertreten sind, die Gattung *Tragulus* und der zu den Schweinen gehörende Hirscheber *Babyrussa* auf Celebes. Von weit verbreiteten Gattungen und Arten mögen noch erwähnt werden die Affen *Cercopithecus*, *Semnopithecus* und *Macacus*, von denen die letzte Gattung im *M. cynomolgus* auf Celebes ihre östlichste Grenze hat, der Tiger, der nur Ceylon und Borneo fehlt, der Panther, der Nebelparder oder Irbis, ferner sind bemerkenswert: der Honigdachs in Ceylon, der Elefant in beiden Indien und im malayischen Archipel (in Borneo eingeführt), der Tapir in Malakka, Sumatra und Borneo, das einhörnige und zweihörnige Rhinoceros, ersteres im westlichen Hinterindien, Malakka, Java, Kalkutta, letzteres in Birma, Malakka und auf den drei großen Sundainseln, echte Schweine der Gattung *Sus*, von Arten der Gattung *Bos* der Gaur in Indien, der Banteng in Burma, Java, Bali, Lombok, der Karbau im ganzen Gebiet und die Anoa auf Celebes,

von Hirschen der Aristoteleshirsch in Indien, Burma und China, der Axis-hirsch in Indien, der Schweins-, Schomburgh-, Leierhirsch und der Muntjak in der ganzen Region, das Schuppentier und der Flughund *Pteropus* im ganzen Gebiet.

Der Löwe reicht nur vom Westen bis zur Nordwestgrenze von Indien, der Igel noch bis zur Bucht von Bengalen, echte Maulwürfe *Talpidae* fehlen.

Unter den 55 im Gebiet vertretenen Vogelgruppen sind 27 kosmopolitisch, 14 auch in Afrika, 4 in Australien verbreitet und nur 5 sind ausschließlich indomalayisch, nämlich die Pfauen *Pavoinae*, die Fasane *Phasianae*, die Hornrachen *Eurylaeminae*, die Blattvögel *Phyllornithinae* und die Gattung *Irena*. Sehr reich vertreten sind die Nashornvögel, Bienenfresser, Prachtdrosseln, Lerchen, Sonnenvögel, Barendrosseln, Tauben, Eisvögel u. a.

Die gegebene knappe Übersicht über die in der äthiopischen und orientalischen Region heute lebenden Säugetiere und Vögel läßt schon erkennen, wie eng beide faunistisch zusammengehören. Nicht nur viele Familien, sondern auch viele Gattungen sind beiden gemeinsam, so die Affen *Semnopithecus*, *Cercopithecus* und *Macacus*, die Huftiere *Rhinoceros*, *Bos*, ferner *Elephas*, *Mellivora*, *Manis* u. a. Wenn wir von den weit verbreiteten Vögelgruppen absehen, sind von den 28 orientalischen und 27 afrikanischen Familien nicht weniger als 14 beiden Gebieten gemeinsam.

Die Übereinstimmung in der Fauna wächst aber noch bedeutend, wenn wir die fossilen Säugetiere mit in die Betrachtung ziehen. Über die tertiäre Säugetierfauna des tropischen Afrika haben wir allerdings bis jetzt sehr geringe Aufklärung erhalten. Dagegen hat die sogenannte pliocäne Siwalikfauna, die in weiten Gebieten der orientalischen Region gefunden ist, uns reiche Aufschlüsse gegeben. Unter anderen sind in ihr vertreten Schimpanse, Paviane, unter ihnen die Gattung *Papio*, Löwe, Gepard, Wölfe, Viverriden, Hyäne, Nilpferd, ein dem heutigen Warzenschwein verwandtes Schwein, Giraffe, Kudu, Säbel- und Elenantilope, die Gattung *Bubalis* und wahrscheinlich auch der Wasserbock. In Persien sind auch Reste vom Erdferkel gefunden worden.

Wir ersehen daraus, daß in den beiden Regionen nahezu dieselbe Tierwelt vorhanden gewesen ist. Eine ganz ähnliche Fauna hat zu derselben Zeit auch in Südeuropa gelebt, wie die sogenannten Pikermischichten erweisen. Sie enthalten die Reste von Menschenaffen, Affen, Feliden, Hyänen, Wasserzwerghoschustieren, Giraffen, Antilopen, darunter verwandte Formen von Elen-, Kudu-, Schirr-, Säbelantilopen, Gazellen, Rhinoceros, Erdferkel, Klippschliefer u. a.

Ebenso haben wir Reste aus derselben Zeit aus Ägypten, die das Vorhandensein derselben Fauna auch für diesen Teil Afrikas erweisen. Aus dem tropischen Afrika dagegen sind tertiäre Säugetierreste erst in neuester Zeit sehr spärlich, aus dem größten Teil sogar gar nicht bekannt geworden, so daß wir keine klare Antwort auf die Frage erhalten, ob die für das heutige tropische Afrika so charakteristischen Tierformen auch hier ihre Heimat gehabt haben oder erst im Pliocän aus Südeuropa und Südasien, wo sie sicher gelebt haben, eingewandert

sind. Aber wir erhalten von anderen Seiten die Möglichkeit, auch auf diese Frage etwas bestimmter zu antworten, nämlich einmal durch die Fauna Madagaskars und dann durch alttertiäre Ablagerungen in Ägypten und durch die Geologie. Wie wir gesehen haben, ist die Fauna Madagaskars besonders gekennzeichnet durch folgende zwei Eigentümlichkeiten: 1. durch das Vorhandensein und die starke Entwicklung von Halbaffen, *Viverriden* und *Insectivoren* und 2. durch das Fehlen der für das heutige Afrika charakteristischen Huftiere, Affen, Raubtiere u. a. Zwar sind oder waren noch das Warzenschwein und Nilpferd vorhanden, aber es dürfte kaum eine andere Deutung ihres Vorkommens möglich sein als daß sie in verhältnismäßig neuer Zeit vermöge ihres großen Schwimmvermögens nach der Insel gelangt sind. Woher hat nun Madagaskar seine Fauna erhalten? Die einen nehmen an, daß die Insel durch ein Land, Lemuria, das über die Seychellen und Chagosinseln mit dem Malayischen Archipel (nicht mit Ceylon) verbunden gewesen sei. Diese Annahme läßt sich stützen. Ich führe hier nur die Flughundgattung *Pteropus*, den Papagei *Palaeornis*, das wandelnde Blatt *Phyllium* und die Kannenpflanze *Nepenthes* an, welche in der indomalayischen Region, auf den Seychellen (*Palaeornis* ist hier ausgerottet) und Madagaskar verbreitet sind, nicht aber in Afrika. Diese Verbreitung — und Mollusken und Käfer liefern andere Beweise — ist nur durch die Existenz einer einstigen kontinuierlichen oder wenigstens durch nahe gelegene Inseln gebildeten Landbrücke zwischen Madagaskar und dem Malayischen Archipel erklärlich. Aber es ist auch sicher, daß sie im Tertiär nicht mehr existiert haben kann, weil sonst auch andere Säugetiere nach der Insel hätten gelangen müssen. Für die Säugetiere Madagaskars ist es viel wahrscheinlicher, daß sie von Afrika gekommen sind. Hat die Insel aber mit diesem Kontinent zusammengehungen, so kann es nur in einer Zeit gewesen sein, als die Huftiere, Affen, Raubtiere u. a. des heutigen Afrikas noch nicht daselbst lebten, da sie sonst auch in Madagaskar vorhanden sein müßten; d. h. also, Afrika hat vor der Einwanderung der Pikermi- und Siwalikfauna bereits Säugetiere gehabt, nämlich die, welche in Madagaskar heute noch leben, und weiter auch, wie die alttertiären Funde in Ägypten erweisen, Vorfahren der Elefanten und Schliefer *Hyracoidea*. Auch die Geologie lehrt uns, daß Afrika vor der Tertiärzeit durch das Mittelmeer, das aber viel breiter war, von Europa-Asien isoliert gewesen ist, und daß die Verbindung erst im Tertiär eingetreten ist. Über diese neue Landbrücke, die besonders im östlichen Teile gelegen war, ist dann die Pikermi- und Siwalikfauna eingewandert. Zugleich muß eine Ablösung Madagaskars von Afrika erfolgt sein.

Ob die Einwanderung der Affen, Huftiere, Raubtiere usw. nach Afrika erst in der jüngeren Tertiärzeit oder schon früher erfolgt ist, läßt sich, weil wir keine Reste, die älter sind als die pliocäne Siwalikfauna, aus dem tropischen Afrika kennen, nicht entscheiden. Es wäre auch möglich, daß sie schon vor der Ablösung Madagaskars erfolgt ist, nämlich unter der Voraussetzung, daß Madagaskar noch längere Zeit mit dem Teil Ostafrikas, der östlich der großen Seenkette gelegen ist, in Verbindung gewesen wäre und mit demselben eine große

Halbinsel gebildet hätte. Es würde dieses aber nur eine leichte Modifikation des Schlusses bedeuten, daß die Fauna Afrikas aus zwei Komponenten, aus früh eingewanderten oder in Afrika entwickelten und aus später eingewanderten Elementen sich zusammensetzt und daß die alten Formen, verdrängt durch die neuen, in Afrika nur in geringen Resten noch erhalten geblieben sind, dagegen in Madagaskar infolge der Isolierung in ähnlicher Weise wie die Beuteltiere in Australien sich stark weiter entwickelt und differenziert haben. Die Einwanderung der neuen afrikanischen Tierwelt scheint über Arabien und die Nilländer erfolgt zu sein und zwar vielleicht, weil Ostafrika damals eine mit Madagaskar verbundene Insel war, zunächst nach Westen und von hier weiter auch nach Süden, da Westafrika manche indische Formen besitzt, die dem übrigen Afrika fehlen. Eine Einwanderung von Norden aus dem Mittelmeergebiet und Nordafrika scheint nur in geringem Grade im westlichen Küstengebiet vor sich gegangen zu sein. Wenn auch die Sahara nicht, wie man früher annahm, einst Meer gewesen ist, sondern ein großes Seengebiet, so scheint sie doch eine Schranke gebildet zu haben, da sonst die Unterschiede der Fauna Nordafrikas und der südlich der Sahara gelegenen Gebiete nicht verständlich sind. Dieser Schranke wird man wohl wenigstens zum Teil auch das gänzliche Fehlen der Hirsche, Bären und echten Schweine zuzuschreiben haben. Weshalb sie aber nicht aus der indomalayischen Region mit den anderen Huf- und Raubtieren eingewandert sind, erscheint schwer erklärlich. Topographische Schranken dürften kaum die Ursache sein, vielleicht aber biologische oder klimatische. Es wäre z. B. möglich, daß die große Zahl der Antilopen, andere Raubtiere, besonders Katzen, und andere Schweinegattungen die Hirsche, Bären und echten Schweine nicht aufkommen ließen, oder daß Hirsche und Bären hauptsächlich im gemäßigten Klima die günstigsten Bedingungen für eine kräftige Entwicklung finden.

Bevor wir zum palä- und nearktischen Teil der Arctogaea übergehen, möge noch ein Blick auf die Geschichte der indomalayischen Region geworfen werden, soweit sie die Säugetiere betrifft. Die lange Zeit herrschende Ansicht, daß diese Region von der australischen durch eine scharfe Linie, die sogenannte Wallacesche Linie, die den Malayischen Archipel durchschneiden sollte, getrennt sei, mußte aufgegeben werden, weil ihre Grundlage sich durch die neueren Forschungen, besonders der beiden Sarasin, Kükenthals, Webers u. a., als falsch erwiesen hatte. Vielmehr stellen die Inseln Celebes, die Molukken, die kleinen Sundainseln, Philippinen u. a. ein Mischgebiet dar. In der Jurazeit ist dort, wo heute der Archipel liegt, ein tiefes Meer gewesen. In der Kreidezeit begannen starke Hebungen und über die so entstandene Brücke ist wahrscheinlich die heutige Säugetierfauna Neu-Guineas und Australiens, also Monotremen, Beuteltiere und die altertümlichen Mäusegattungen, nach diesen Gebieten eingewandert. Am Ende der Kreidezeit oder am Anfang des Tertiärs hat wahrscheinlich in Verbindung mit starker eruptiver Tätigkeit eine Senkung besonders der östlichen Hälfte stattgefunden, durch die Neu-Guinea und Australien isoliert worden sind (und auch die Lemuria wahrscheinlich bis auf die heutigen Reste [Seychellen, Madagaskar u. a.] versunken ist). Einige Formen wie der Kusu, die

alten Mäuse, Kasuar, Kakadus u. a., haben sich vielleicht auf Gebirgen, die als Inseln aus dem neuen Meere hervorragten, erhalten, sie wären also als Relikte aus jener Zeit zu betrachten. Im Miocän sind neue Veränderungen eingetreten, welche wieder stärkere Hebungen veranlaßten, so das Gebiet der drei großen Sundainseln entstehen ließen und mit Hinterindien verbanden und ferner auch Celebes den Ursprung gaben. In dieser Zeit und im Pliocän wanderte die Siwalikfauna ein, und zwar, wie die reichen pliocänen Funde besonders auf Java, die die Reste vieler heute nicht mehr auf den Sundainseln lebenden Tiere wie die des Axishirses, eines Riesenschuppentieres, eines Nilperdes, einer Hyäne, von Rindern u. a. enthalten, erweisen, in weit stärkerem Maße als die heutige Fauna schließen läßt. Auch die heute nur auf Celebes noch lebenden *Anoa*, *Babyrussa*, *Macacus maurus*, *Cynocephalus nigrescens* sind damals von Java über eine jetzt nicht mehr vorhandene Brücke nach dieser Insel gewandert und haben sich hier allein erhalten. Von den großen Sundainseln hat Java sich am frühesten von Sumatra gelöst, dann Sumatra und zuletzt Borneo vom Festlande, wie sich aus der Verschiedenheit der Säugetierfauna der drei Inseln erschließen läßt. Weil Java manche Formen besitzt, die auf Borneo und Sumatra sich nicht finden, wohl aber in Hinterindien, so *Helictis*, das Nashorn, *Lepus kurgosa* und 5 Vogelgattungen, so haben manche eine besondere Verbindung Javas mit Hinterindien angenommen, doch ist es auch möglich, daß die fraglichen Arten auf Sumatra und Borneo gelebt haben, aber ausgestorben sind. Celebes hat die wechselvollste Geschichte gehabt, indem es bald nach dieser, bald nach jener Richtung mit anderen Inseln in Verbindung getreten ist, so ungleichzeitig mit Java, mit den kleinen Sundainseln, den Molukken und Philippinen. Sie ist bald Durchgangsgebiet für Tiere, die von Westen nach Osten, bald für solche, die von Osten nach Westen wanderten, gewesen. So erklärt sich die eigentümliche Mischfauna dieser Insel und auch der Molukken, kleinen Sundainseln und Philippinen; teils sind es Einwanderer aus älterer Zeit (Kreidezeit oder Anfang der Tertiärzeit), die von Asien nach Australien wanderten und hier als Reste erhalten geblieben sind, teils Einwanderer in der jüngeren Zeit (Miocän- oder Pliocänzeit), die aus Asien über Hinterindien und die mit ihnen verbundenen großen Sundainseln oder von China über Hainan und die Philippinen nach diesem östlichen Teile des malayischen Archipels auf zeitlich verschieden sich bildenden, zum Teil schmalen und nur kurze Zeit bestehenden Brücken gelangten.

Paläarktische
und nearktische
Region.

c) Der noch übrig bleibende Teil der Arctogaea ist der größte; er umfaßt ganz Nordamerika und die nördlichen Teile von Mexiko, besonders seine Hochebenen, Europa, Nordafrika, das ganze nördlich der indomalayischen Region gelegene Asien und die arktischen Landmassen. Manche fassen diese Gebiete auch als die holarktische Region zusammen, andere trennen die arktischen, nördlich der Baumgrenze liegenden Teile als die arktische ab und unterscheiden weiter eine paläarktische (die altweltlichen) und eine nearktische Region (die neuweltlichen Gebiete), wieder andere bewerten das südliche Nordamerika und die Mittelmeerländer als eigene Region und nennen erstere die sonorische, letz-

tere die mediterrane. Diese Verschiedenheit rührt zum großen Teil daher, daß die einen Forscher mehr die heutigen Verhältnisse zugrunde legen, die anderen dagegen den Ergebnissen, welche die reichen Fossilien über die Geschichte der Gebiete geliefert haben, mehr Geltung zu verschaffen suchen. Aber auch im ersten Falle sind so scharfe Grenzen wie zwischen Noto- und Arctogaea und zwischen Neo- und Arctogaea nicht zu ziehen. In erster Linie sind es praktische Gründe, nämlich die Übersicht zu erleichtern, welche zu der Einteilung des ganzen Gebietes in Untergebiete geführt haben.

Über die heutige Säugetier- und Vogelfauna wollen wir uns einen kurzen Überblick verschaffen, indem wir von Nord nach Süd vorgehen.

Im Gebiete, das nördlich von der Baumgrenze und von der Südgrenze der Eisscholle gelegen ist, finden wir von Säugetieren vorwiegend den Eisbären, Eisfuchs, Eishasen, Lemming, Moschusochsen und das Renntier und vereinzelt auch noch den Wolf und das Hermelin, von Meeressäugtieren, soweit sie noch auf das Land angewiesen sind, also von Robben das Walroß und die Klappmütze *Cystophorus*. Von Vögeln sind besonders aus den Familien der Alken, Möven, Regenpfeifer, Enten, Gänse, Taucher und Strandläufer viele Gattungen vertreten, so der Taucher *Urinator*, die Möven *Rissa*, *Xema*, *Pagophila*, der Strandläufer *Phalaropus*, die Eiderente *Somateria*, ferner auch die Schneeeule *Nyctea*, der Schneeammer *Passerina*, der Birkenzeisig *Acanthis* und das Schneehuhn *Lagopus*. Reptilien und Amphibien fehlen ganz. Von Fischen sind besonders die *Salmoniden* vorherrschend.

Die angegebene Südgrenze ist natürlich keine scharfe. Manche Formen sind auch weiter südlich verbreitet, so der Schneehase, das Renntier, der Lemming, das Schneehuhn u. a. und ebenso reichen südliche Formen weiter nördlich, aber dieses kommt für unsere Betrachtung, die nur eine Übersicht geben soll, nicht in Betracht.

Die genannten Säugetiere sind zirkumpolar verbreitet; der Moschusochse findet sich zwar heute nur im arktischen Amerika bis nach Grönland nordwärts, aber wie Funde aus dem Diluvium erweisen, gehörte er einst auch der Fauna der Alten Welt an. Von den Vögeln sind unter 66 Gattungen von Brutvögeln die Hälfte, von 150 Arten nicht weniger als ein Drittel zirkumpolar verbreitet.

An dieses arktische Gebiet schließt sich südlich das Waldgebiet der gemäßigten Zone an, dessen Südgrenze in Europa etwa mit der Nordgrenze der Mittelmeerländer, in Asien mit der Nordgrenze Persiens und Afghanistans und des Wüstengürtels, der diesen Kontinent durchzieht, zusammenfällt. In Amerika ist es weniger scharf bestimmbar, im allgemeinen reicht es etwa bis zum 45. Grad n. Br., erstreckt sich aber in den hohen Gebirgen der Rocky Mountains, Alleghannies, Sierra Nevada weiter südlich, dagegen in den Ebenen des Saskatchewan nur bis zum 54. Grad n. Br. Im Vergleich mit dem arktischen Gebiet ändert sich das Bild insofern, als einmal die Zahl der Säugetiere bedeutend zunimmt, die Zirkumpolarität dagegen abnimmt. Zwar ist die Zahl der gemeinsamen Gattungen immer noch groß, aber die Artverschiedenheit ist beträchtlicher und

weiter treten daneben Gattungen auf, die nur auf die Alte oder Neue Welt beschränkt sind. Von Säugetieren sind beiden Teilen dieses Gebietes gemeinsam die Gattungen Rothirsch *Cervus*, Elch *Alces*, Renntier *Tarandus*, *Bison* (Wisent, Büffel), Schaf *Ovis*, Schwein *Sus*, Biber *Castor*, *Lepus* (Kaninchen und Hase), Pfeifhase *Lagomys*, Eichhörnchen *Sciurus*, Fischotter *Lutra*, *Canis* (Wolf und Fuchs), *Mustelus* (Iltis, Nörz), Vielfraß *Gulo*, Bär *Ursus*, Luchs *Lynx* und die Fledermäuse *Microtus*, *Vesperugo* und *Vespertilio*. Auf die Alte Welt sind beschränkt die Gattungen Igel *Erinaceus*, Maulwurf *Talpa*, Rüsselmaus *Myogale*, Dachs *Meles*, Siebenschläfer *Myoxus*, Hamster *Cricetus*, *Mus* (durch den Menschen und seine Verkehrsmittel erst in Amerika eingeschleppt), Ziege *Capra*, Gemse *Rupicapra*, Reh *Capreolus*, Esel, Pferd *Equus*, Kamel *Camelus*, Murmeltier *Arctomys*. Auf die Neue Welt sind dagegen beschränkt von Nagern der Urson *Erethizon*, *Haplodon*, *Neotoma*, der Präriehund *Cynomys*, die Hüpfmaus *Jaculus*, die Bisamratte *Fiber*, die Taschenratte *Geomys*, von Insektenfressern der Sternmaulwurf *Condylura*, die Erdspitzmäuse *Blarinae*, von Huftieren die Gabelgemse *Antilocapra*, die Schneegemse *Haplocerus*, von Raubtieren der Puma *Felis concolor*, der Dachs *Taxidea*, das Stinktief *Mephitis*, der Waschbär *Procyon*.

Gehen wir noch weiter südlich, so bietet die Fauna dadurch ein anderes Bild, daß von den bisher genannten Formen die der gemäßigten Zone angehörigen mehr und mehr verschwinden, dagegen südlichere subtropische und tropische Formen, die zum großen Teil auch in der benachbarten Neogaea und in der indomalayischen Region sich finden, zahlreicher werden und in einzelnen geographisch abgeschlosseneren Gebieten auch neue Formen auftreten. So finden wir z. B. im südlichen Nordamerika, das man auch als die sonorische Region bezeichnet hat, neben *Antilocapra*, *Mephitis*, *Lynx*, *Procyon*, *Neotoma*, *Erethizon* u. a. auch die Beutelratte *Didelphis*, das Gürteltier *Tatusia*, das Pekari *Dicotyles*, den Nasenbären *Nasua*, den südlichen Hirsch *Cariacus* und viele südliche *Geomyidae* und andere Nager und Fledermäuse. Eine solche Mischung ist hier nicht auffallend, da keine von Ost nach West verlaufenden Gebirge eine Schranke bilden. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch im östlichen Asien, wo ebenfalls einer Mischung von paläarktischen und indomalayischen Formen kein Hindernis in den Weg tritt. So finden wir hier und ebenso im südlich der Tsugarustraße liegenden Japan, das früher fraglos mit dem Festlande durch eine Landbrücke verbunden war, neben dem Wolf, Bär, Fuchs, Ziesel, Maulwurf, Dachs, Igel auch die südlichen *Macacus*, *Nemorhedus*, das Wasserreh *Hydropotes*, das Moschustier *Moschus*, den Sikahirsch, den Tiger, Leopard, Irbis, den Viverrenhund *Nyctereuthes*, den schwarzen Bären *Ursus tibetanus*, das Stachelschwein *Hystrix*. Dagegen besitzt Zentralasien, besonders das Hochland Tibet, eine große Zahl von besonderen Formen. Außer dem Tiger, *Irbis*, Leopard, *Nyctereuthes*, Gazellen, Springmäusen *Dipodidae*, Moschusspitzmäusen *Myogalidae*, *Makaken* und anderen auch östlich, wie schon erwähnt, vorkommenden Tieren ist hier die Heimat des Wildesels und des Wildpferdes, der wilden Kamele (Wüste Gobi), vieler Wildziegen und Wildschafe, des Yaks (Tibet), des Bambusbären *Aeluropus* (Tibet).

Das Mittelmeergebiet erscheint besonders in seinen nordafrikanischen,

syrischen, kleinasiatischen und südrussischen Teilen auch als Mischgebiet, indem wir hier auf der einen Seite typische europäische Formen wie Dachs, Iltis, Hirsch (Damhirsch), Ziege, Bär (nur fossil) finden, auf der anderen südliche Formen wie Löwe, Schakal, Leopard, Hyäne, Ginsterkatze und Ichneumon, die sogar bis nach Frankreich und Spanien nördlich verbreitet sind oder waren, Renmäuse *Gerbillidae*, Kammfinger *Ctenodactylus*, Rüsselspitzmaus *Macroscelides*, Klippschliefer *Procavia*, *Macacus* und die Antilopen *Oryx*, *Addax* und Gazellen. Besonders im Nilgebiet, wo keine Wüste, kein Gebirge oder eine andere Schranke sich findet, ist die Grenze zwischen dem Mittelmeergebiet und der äthiopischen Region weniger scharf.

Ein ähnliches Bild wie für die heutigen Säugetiere bieten uns auch die anderen Landwirbeltiere; also je mehr wir weiter nach Süden in Nordamerika und in Europa-Asien vorschreiten, um so geringer wird die Zahl der in beiden Gebieten vorkommenden gleichen Gattungen und nimmt die Zahl der südlichen auch in der Neogaea, in der äthiopischen und indomalayischen Region verbreiteten Formen zu. Nur vereinzelt sind ganze Familien nur auf den alt- oder nur auf den neuweltlichen Teil beschränkt. Während in dem arktischen Gebiet, wie wir bereits gesehen haben, eine sehr große Zahl von Gattungen und selbst Arten zirkumpolar verbreitet sind, sind im gemäßigten und subtropischen Gebiet von 41 Vogelgruppen, die sich im neu- und altweltlichen Teil finden, nur 17 beiden gemeinsam, 24 sind nur in Eurasien, 16 nur in Nordamerika, aber von 54 Familien Nordamerikas sind nicht weniger als 25 südlicher Herkunft, und zwar 17 südamerikanisch, die anderen zirkumtropisch; der größte Teil ist selbst in vielen Gattungen noch in Südamerika vertreten, so die Kolibris (*Trochilidae*), *Tyrannidae*, *Cathartidae*, *Cracidae*, *Crotophagidae*, *Icteridae* u. a. Nur eine Unterfamilie, die *Meleagrinae*, hat ihre Heimat im gemäßigten Nordamerika. Ebenso sind von den 69 Familien und Unterfamilien in der paläarktischen Region 9 auch arktisch, 23 kosmopolitisch (meist auch afrikanisch und indomalayisch), 32 tropisch (12 afrikanisch) so Wiedehopfe *Upupidae*, Flamingos *Phoenicopteridae*, Geier *Vulturidae*, Lerchen *Alaudidae*, Sonnenvogel *Nectariniidae*, Bienenfresser *Meropidae*, Trappen *Otididae*, Kraniche *Gruidae*, Störche *Ciconiidae*, Honigkuckucke *Indicatoridae* und Flughühner *Pteroclididae* oder indomalayisch, wie die Fasanen *Phasianidae*; nur zwei Unterfamilien, die Grasmücken *Sylviinae* und die Alpenkrähen *Fregilinae* und die Gattung *Tetrao* haben ihre Heimat in diesem Gebiet. Von bekannteren Formen mögen als nur in Europa-Asien weit verbreitet die Stare *Sturnidae*, Fliegenfänger *Muscicapidae*, Schwirrsänger *Locustella*, Gartenspötter *Hypolais*, Braunellen *Accentorina*, Nachtigall, Rot- und Blaukehlchen *Luscininae*, Steinschmätzer *Saxicolinae*, echte Finken *Fringilla*, Stieglitz *Carduelis*, Gimpel *Pyrrhula* genannt sein, ferner als alt- und neuweltlich verbreitet die Drosseln *Turdidae*, Elster *Pica*, Nußhäher *Nucifraginae*, Seidenschwanz *Ampelis*, Kreuzschnabel *Loxia*, Hänfling *Linota*, Eichelhäher *Garulus*, Meisen *Paridae*, Goldhähnchen *Regulinae* u. a.

Von den Reptilien möge nur hervorgehoben werden, daß auf der ganzen nördlichen Halbkugel pleurodire Schildkröten, d. h. solche, die ihren Kopf nicht

unter den Schild zurückziehen, sondern nur seitwärts legen können, fehlen, daß Alligatoren und Krokodile, Ringelnatter *Tropidonotus*, *Coluber* im ganzen gemäßigten und subtropischen Gebiet vorkommen, Eidechsen *Lacertiden*, Blindschleiche *Anguis*, Natter *Coronella*, Kreuzotter *Vipera berus* nur altweltlich sind, die Klapperschlange *Crotalus* und die Leguane *Iguaniden* nur neuweltlich.

Von Amphibien fehlen dem Gebiet die Blindwühlen *Gymnophiona*, dagegen sind die der südlichen Halbkugel so gut wie ganz fehlenden Schwanzlurche *Urodela* reich vertreten. Echte Laubfrösche sind spärlich. Alt- und neuweltlich sind die Gattungen Kröte *Bufo*, Laubfrosch *Hyla*, Frosch *Rana* und *Spelerpes*; nur altweltlich der Olm *Proteus*, Unke *Bombinator*, Geburtshelferkröte *Alytes*, Teichunke *Pelobates* und der in Japan lebende Riesensalamander *Megalobatrachus*, nordamerikanisch *Desmognathinae*, *Plethodontinae*, Axolotl *Amblystoma*, *Sirenidae*, *Amphiumidae*. Von Süßwasserfischen verdienen besonders hervorgehoben zu werden die Störe *Acipenseridae*, Hechte *Esocidae*, Lachse *Salmonidae*, die ihr Haupt- oder alleiniges Verbreitungsgebiet im gemäßigten Nordamerika und Eurasien haben. Sehr zahlreich sind ferner die auch andere Gebiete der Erde bewohnenden Barsche *Percidae*, karpfenartige Fische *Cyprinidae* (Karpfen, Weißfische), Schlammpeitzger u. a., Neunaugen *Petromyzontidae* und Welse *Siluridae* vertreten.

Dieser kurze Überblick über die Wirbeltierfauna der paläarktischen und nearktischen Region läßt schon klar die große Übereinstimmung der Tierwelt in beiden erkennen und zeigt, wie berechtigt es ist, beide zu einem Reich zu vereinigen. Die Übereinstimmung wird aber durch die Hinzuziehung der fossilen Tierwelt noch größer. Die außerordentlich reichen Funde aus dem Tertiär in beiden Gebieten lassen uns nicht nur viele Familien, ja selbst Gattungen in ihrer Verbreitung und Geschichte weit zurückverfolgen, sondern zeigen uns auch, wie die Formen, die heute nur auf diese oder jene Region beschränkt sind, früher auch in der anderen gelebt haben. Ich erwähne nur, daß die Gattungen Pferd und Kamel auch in der Neuen Welt verbreitet gewesen sind, ja sogar hier ihre Heimat gehabt haben und erst später von hier nach der Alten Welt gewandert, in der neuen aber ausgestorben sind, ferner daß Elefanten, Rhinocerosse, Tapire, Moschusochs, Halbaffen, Beuteltiere u. a. beiden Gebieten angehört haben.

Diese Tatsache der großen Übereinstimmung der heutigen und der fossilen Tierwelt ist nur dadurch erklärlich, daß die Alte Welt im Tertiär im Osten und Westen über Island und das Beringsmeer mit Amerika in breitem Zusammenhang gewesen ist und über diese Brücken ein reicher Austausch stattgefunden hat, und ferner daß, wie uns ebenfalls die Paläontologie lehrt, im Tertiär bis weit nach Norden in den heute gemäßigten und subarktischen Gebieten ein wärmeres, subtropisches Klima geherrscht hat, und somit auch keine klimatische Schranke den Austausch gehindert hat. Auf Grund der reichen tertiären Reste müssen wir sogar weiter schließen, daß die nördliche Halbkugel ein großes Entwicklungszentrum für die meisten heutigen Säugetiere gewesen ist.

Indessen der Zusammenhang der Alten und Neuen Welt und die klimatische

Verschiedenheit derselben im Tertiär erklären uns noch nicht alle Erscheinungen der Verbreitung der Tierwelt in der palä- und nearktischen Region. Einmal bleibt noch unerklärt die reiche Mischung mit südlichen Formen, ferner das Vorkommen vieler arktischer Formen in den Gebirgen Mitteleuropas, so des veränderlichen Hasen, des Schneehuhns, des Schneeammers, der Salmoniden und vieler wirbelloser Tiere und auch sehr vieler Pflanzen, dann die Erscheinung des Wanderns des Renntiers, der Zugvögel und mancher Fische, besonders des Lachses.

Um für diese ein Verständnis zu gewinnen, müssen wir noch zwei Faktoren in Betracht ziehen, nämlich den Menschen und die Eiszeit. Die Einwirkung des Menschen beschränkt sich zwar nur auf die Vernichtung vieler besonders großer Formen durch seine Waffen und die mit ihm vordringende Kultur, aber sie ist trotzdem nicht hoch genug einzuschätzen, und besonders in der Gegenwart sind durch ihn viele alte und zoologisch und tiergeographisch wichtige Tiere bereits ausgerottet oder gehen sicher ihrem Untergange entgegen. Man denke nur an die Veränderung des tiergeographischen Bildes im Kapland, wo Elefant, Giraffe, Quagga, Rhinoceros, viele Antilopen u. a. bereits gänzlich verschwunden sind!

Aber noch weit eingreifender war die Eiszeit, unter welchem Namen die verschiedenen Kälteperioden, die im Diluvium auf der nördlichen Halbkugel einander gefolgt sind, zusammengefaßt werden mögen. Wenn auch manche früheren Ansichten über die Tiefe der Temperatur, die Größe der Vergletscherung u. a. sich als übertrieben herausgestellt haben, so kann doch darüber kein Zweifel sein, daß für die meisten Säugetiere und noch mehr für die Vögel Gebiete, in denen sie in der Tertiärzeit gelebt haben, während der Eiszeit nicht bewohnbar waren. Die starke Ausdehnung der Gletscher, wie ihre Spuren so deutlich beweisen, und damit das Herabrücken der Schneegrenze sind nicht zu bestreitende Tatsachen und die vielen Reste der im Diluvium gefundenen nordischen Tiere bis zu dem Fuß der Pyrenäen und Alpen südwärts, wie Eisfuchs, Moschusochs, Lemming, Renntier u. a., reden ebenso wie das Verschwinden der meisten pliocänen und pleistocänen, an wärmeres Klima gebundenen Säugetiere eine zu deutliche Sprache. Diese starken Verschiebungen lassen sich nur auf klimatische Veränderungen zurückführen, und andere als die Eiszeit sind uns nicht bekannt. Versuchen wir nun in Kürze ein Bild von den Wirkungen der Eiszeit zu gewinnen, wobei ich hauptsächlich Europa berücksichtigen will! Als erste Wirkung ist die Verdrängung der Tiere nach dem Süden und von den Gebirgen in die Ebenen zu verzeichnen. Die nordischen Tiere wanderten zum Teil, wie schon erwähnt, bis zum Fuß der Pyrenäen und Alpen, wo wahrscheinlich tundrenartige Ebenen ihnen noch Nahrung und Unterkunft boten. Alle früheren Bewohner dieser nördlich der Gebirge liegenden Gebiete, welche sich dem kalten Klima nicht anpassen konnten, wurden weiter südlich gedrängt, oder, was für einen großen Teil wahrscheinlicher ist, vernichtet, weil die Gebirge für eine große Strecke eine unübersteigbare Schranke bildeten. Nur dort wo die nördlichen Länder nach dem wärmeren Süden breit sich öffneten, wie besonders im Südosten Europas, dürfte die Wanderung von größerem Erfolg begleitet ge-

Einfluß der
Eiszeit.

wesen sein. Allerdings ist dabei nicht zu vergessen, daß diese südlichen Gebiete bereits durch eine reiche Tierwelt besetzt waren, die den neuen Einwanderern das Land nicht ohne direkten und noch mehr indirekten Kampf überlassen haben dürfte, anderseits wird sie aber durch den Druck der neuen Einwanderer ebenfalls zu Bewegungen in südlicher Richtung veranlaßt worden sein, die je weiter südlich um so mehr an Intensität verloren. An diesen großen Wanderungen werden alle Tiere beteiligt gewesen sein, soweit sie über größere aktive Bewegungsorgane verfügten; wo diese fehlten, dürften sie dem Untergang kaum entgangen sein.

Hatten naturgemäß die Interglazialzeiten auch Rückwanderungen in das wieder bewohnbar gewordene Land zur Folge, so erfolgten diese doch erst in größerem Maße und führten allmählich zu den heutigen Verhältnissen hinüber, als die Periode der Eiszeiten ihr definitives Ende erreichte. Wenn die Studien auch noch keineswegs abgeschlossen sind, so lassen sich doch schon jetzt diese Rückwanderungen für manche Tiere und ebenso die Neubildung der Wälder und die Verschiebung ihrer Nordgrenze auf Grund der postglazialen Ablagerungen verfolgen. Die nordischen Tiere wanderten allmählich wieder dem Norden, ihrer einstigen Heimat zu, einige blieben aber in den gebirgigen Teilen, wo sie ähnliche zusagende Lebensbedingungen fanden, so der veränderliche Hase, das Schneehuhn, so die Forelle, der Saibling, die Maräne und viele wirbellose Tiere, die, durch die Eiszeit nach Süden getrieben, in die Flüsse aufwärts gewandert waren, die dann aber nach der stärkeren Erwärmung der Unterläufe nicht mehr in das Meer zurückwandern, sondern nur in den kalten Gebirgsbächen, in den Quellengebieten oder in den kalten Tiefen der Seen eine neue Heimat finden konnten. Die neueren Forschungen weisen überall im Zwischengebiet zwischen dem Norden und den Gebirgen besonders aus der wirbellosen Fauna Relikte der Eiszeit nach.

Infolge der Rückwanderung nach den nördlichen Gebieten wurde im Süden Neuland frei, das dann auch allmählich wieder bevölkert wurde. Von Säugetieren sind es zum Teil die Formen gewesen, welche in präglazialer Zeit hier gelebt haben, zum Teil aber sind besonders von Osten und Südosten andere Tiere eingedrungen, so z. B. manche Steppentiere, wie Wildesel, Springmaus, Ziesel, Murmeltier, Hamster, Pfeifhase, Saigaantilope u. a., wie ihre mit den Knochen von Renntier, Schneehase, Eisfuchs, Gemse, Moschusochs u. a. zusammen gefundenen Reste beweisen; ein großer Teil ist allerdings später, als das Klima wieder feuchter wurde und der Wald sich wieder entwickelte, wieder zurück gewandert. Ob man auch die in der Mittelmeerregion heute lebenden südlichen Formen wie Ginsterkatze, Schakale, Gazellen, Klippschliefer, Affen, Hyänen u. a. als postglaziale Rückwanderer aus Afrika oder dem südlichen Asien oder als Relikte der präglazialen Fauna bewerten soll, läßt sich noch nicht sicher entscheiden, vielleicht treffen beide Möglichkeiten zu. In Nordamerika dürfte, da hier im Süden von Ost nach West ziehende Gebirge keine Schranke bildeten, die Neueinwanderung südlicher Tiere eine stärkere gewesen sein als in Europa und Asien.

Diese Bewegung vom Süden nach dem Norden hat auch in historischer Zeit noch fortgedauert und scheint auch jetzt noch nicht ihr Ende erreicht zu haben. Besonders das Rhone- und Rheintal und Ungarn und Schlesien scheinen die wichtigsten Eingangsstraßen zu bilden.

Die gleiche Bewegung vom Norden nach dem Süden mit der Ausbildung der Eiszeit und die rückläufige Bewegung mit ihrer Abnahme zeigen uns auch die Vögel, nur dürfte hier der Prozentsatz der vernichteten Formen geringer gewesen sein als bei den Säugetieren, weil sie vermöge ihrer größeren Beweglichkeit leichter und sicherer nach Süden ausweichen konnten. Wie schon hervorgehoben wurde, ist die Zahl der südlichen indischen und äthiopischen Elemente in den gemäßigten Teilen der paläarktischen Fauna sehr groß. Ist es auch kaum fraglich, daß diese erst nach der Eiszeit eingewandert sind, so ist es doch auch wahrscheinlich, daß sie vor der Eiszeit, wenigstens zum großen Teil, diese damals warmen Gebiete bewohnt hatten; es sind also nicht neue ihnen fremde Elemente, sondern vielmehr die alten Bewohner, welche in ihre alte tertiäre Heimat, aus der sie die Eiszeit vertrieben hatte, wieder zurückkehrten.

Auch die Wanderungen des Renttiers, der Zugvögel und auch mancher Fische, besonders der Lachse, sind, wie hier nur noch kurz hervorgehoben sei, als Wirkungen dieser großen klimatischen Erscheinung aufzufassen. Es ist sehr wohl möglich, daß die Vogelwanderungen auch in früheren Zeiten, wo immer es klimatisch verschiedene Gebiete mit jährlichem größerem Temperaturwechsel gegeben hat, stattgefunden haben, aber das heutige Bild in den nördlich gemäßigten Teilen der Alten und Neuen Welt kann sich erst nach ihrer erneuten Besiedlungsfähigkeit ausgebildet haben. Dafür spricht auch der Verlauf der Zugstraßen.

Die antarktische Region ist ein an Arten armes, aber doch an eigenartigen Formen verhältnismäßig reiches Gebiet, das eine Sonderstellung verlangt. Eine besondere tiergeographische Bedeutung hat sie dadurch erlangt, daß sie mit den drei südlichen Kontinenten in Verbindung gewesen sein und so eine Brücke für einen Austausch der Tiere zwischen ihnen gebildet haben soll.

Diese Region umfaßt einmal den jetzt sicher nachgewiesenen antarktischen Kontinent und ferner die ihm anliegenden, subantarktischen Inseln, wie Kerguelen, Crozet, Südgeorgien u. a. Die Fauna besteht aus folgenden Säugetieren und Vögeln. Von ersteren kommen nur Meeressäuger in Betracht, und zwar Robben, von denen die Roßrobbe, Weddelrobbe, Seeleopard, Krabbenfresser ganz auf diese Region beschränkt sind. Von Vögeln haben drei Familien hier ihr Verbreitungszentrum, nämlich die Pinguine *Spheniscidae*, Sturmvoegel *Procellaridae* und Scheidenschnäbel *Chionidae*. Außerdem sind noch einige Enten, Kormorane und ein Pieper *Anthus* wichtig. Von etwa 53 Arten findet sich die Hälfte nur in dieser Region. Das antarktische Festland besitzt nur den Kaiserpinguin *Aptenodytes forsteri*, den Adolie-Pinguin *Pygoscelis adeliae*, die Sturmvoegel *Pagodroma nivea* und *Thalassoeca antarctica*, die Raubmöve *Stercorarius maccormicki* und die Seeschwalbe *Sterna antistrophe*, die anderen gehören den subantarktischen Inseln an. Die meisten

Antarktische
Region.

sind zirkumpolar verbreitet, nur die Scheidenschnäbel, die nicht auf die hohe See gehen, haben sich auf deneinzeln Inseln zu besonderen Arten differenziert.

Was nun die Frage einer ehemaligen Verbindung der drei südlichen Kontinente durch oder ohne Vermittlung der Antarktis betrifft, so ist eine Verbindung der Antarktis mit Südamerika noch in der Tertiärzeit wahrscheinlich und mit Neuseeland vielleicht vorhanden gewesen, dagegen nicht mit Afrika und Australien, wenigstens nicht mehr vom Anfang der Tertiärzeit an. Das außerordentlich tiefe Meer, das die deutsche Valdiviaexpedition zwischen Afrika und der Antarktis nachgewiesen hat, macht eine Verbindung zwischen beiden Ländern sehr unwahrscheinlich. Auch die tiergeographischen Gründe sind, soweit sie sich auf Wirbeltiere stützen, nicht ausreichend. Es werden besonders folgende angeführt: 1. das Vorkommen der Beuteltiere in Australien und Südamerika, 2. die Verbreitung der straußartigen Vögel in den drei Kontinenten, 3. das Vorkommen der sogenannten Edentaten, Erdferkel, Schuppentier in Afrika und Gürteltier, Ameisenbär und Faultiere in Südamerika, 4. der Riesenschildkröten auf den Maskarenen und Galapagos und aller pleurodiren Schildkröten in den drei südlichen Kontinenten, 5. der drei Lurchfische in den drei Kontinenten, 6. das Vorkommen der Fischgattung *Galaxias* in den drei Kontinenten. Was zunächst die Beuteltiere betrifft, so haben wir schon früher gesehen, daß ihre ältesten Reste der nördlichen Halbkugel angehören und daß deshalb wahrscheinlich von hier aus ihre Einwanderung in Australien und Südamerika stattgefunden hat. Wäre eine Verbindung zwischen beiden Ländern noch in der Tertiärzeit vorhanden gewesen, so wäre das Fehlen anderer südamerikanischer Säugetiere in Australien völlig unverständlich. Neuseeland und Afrika müßte man aber sicher von dieser Verbindung ausscheiden, da hier bisher noch keine Reste von Beuteltieren gefunden sind.

Die sogenannten Edentaten Südamerikas und Afrikas und ebenso die straußartigen Vögel können nicht mehr für die uns beschäftigende Frage in Betracht kommen, seitdem die neueren Untersuchungen ergeben haben, daß es sich um völlig künstliche Gruppen handelt, die Elemente enthalten, die gar nicht oder nur sehr entfernt mit einander verwandt sind. Die Verwertung der heutigen Verbreitung der pleurodiren Schildkröten wird dadurch unmöglich gemacht, daß fossile Formen auch auf der nördlichen Halbkugel in weiter Verbreitung gefunden sind. Ebenso sind die heutigen Lurchfische nur die kümmerlichen Reste einer einst zahlreichen und weit verbreiteten Klasse. Von den Galaxiiden gehen noch heute einige Arten zum Laichen ins Meer, eine Art ist ganz marin. Daraus ergibt sich die Möglichkeit einer anderen Erklärung für die heutige Verbreitung in den drei südlichen Kontinenten, nämlich, daß die Galaxiiden unabhängig voneinander in die Flüsse der drei Länder eingewandert sind. Mithin liegt auf Grund der rezenten und fossilen Verhältnisse der Wirbeltiere keine Veranlassung vor, die drei südlichen Kontinente durch Brücken direkt miteinander oder durch Vermittlung der Antarktis zu verbinden, wenigstens nicht von der Tertiärzeit ab. Es ist aber sehr wahrscheinlich, besonders auf Grund der Verbreitung fossiler Saurier und von wirbellosen Tieren, daß vor dieser Zeit Verbindungen vorhanden gewesen sind.

II. Meeresfauna.

Von den Bewohnern der Hydrosphäre zeigen die Süßwassertiere außer den Planktonten der Seen, einigen wirbellosen Tieren der Uferregion und den Fischen noch enge Beziehungen zum Lande, so daß ihre Verbreitung noch wesentlich von denselben Faktoren bestimmt wird wie die der Landtiere. Dagegen stellen die Meerestiere eine fast völlig selbständige Einheit dar. Denn abgesehen von den Robben, Vögeln, Schildkröten und einigen besonders auf Korallenriffen lebenden Schlangen, die nur ihre Nahrung in oder auf dem Meer suchen, sonst aber vor allem zur Fortpflanzungszeit auf das Land angewiesen sind, und abgesehen von manchen Fischen und Krebsen, die aus dem Meer in die Flüsse und umgekehrt wandern, ist die Meeresfauna nur an das Meer gebunden, und ihre Zusammensetzung und die ihre Verbreitung bedingenden und gestaltenden Faktoren sind wesentlich andere als für die Land- und Süßwassertiere.

Diejenigen Formen, welche in der Landfauna am stärksten hervortreten, in der Tiergeographie die Hauptrolle spielen und für die Erklärung der Entwicklung des heutigen Verbreitungsbildes besonders in Betracht kommen, die Wirbeltiere, treten außer den Fischen in der Meeresfauna ganz in den Hintergrund. Die Wale allein sind echte Meeresbewohner. Die Insekten sind nur durch die Meerwanzen, die Halocariden, vertreten. Dagegen dominieren die Fische, Krebse, Würmer, Moostierchen Bryozoen, Schwämme Spongien, Hydrozoen und Protozoen (*Radiolaria*, Globigerinen, Tintinnen, Flagellaten u. a.); ausschließlich marin sind die Stachelhäuter Echinodermen, Tintenfische Cephalopoden, Flossenfüßer Pteropoden, Kielfüßer Heteropoden, Armfüßer Brachiopoden, Manteltiere Tunicaten, Rippenquallen Ctenophoren, Lappenquallen Scyphomedusen, Korallen Anthozoen, Röhrenquallen Siphonophoren.

Nicht minder groß sind die Verschiedenheiten in bezug auf die Faktoren, die die Verbreitung bedingen. Die ganze Oberflächengestaltung des Landes mit ihrer Mannigfaltigkeit durch Hoch und Niedrig, durch die Verschiedenheiten der Vegetation und des Klimas, durch den Wechsel der Jahreszeiten und die durch diese Faktoren oft bedingte Begrenzung der Verbreitungsmöglichkeit, der Einfluß der geographischen Isolierung auf die Ausbildung von Arten, ein ähnlicher Faktor wie der enge Zusammenhang der Verbreitung der Tiere mit der Geschichte des Landes, dieses und vieles andere fehlt zwar nicht ganz, tritt aber uns in ganz anderer Art und meist schwächerem Grade entgegen. Die Küsten der Kontinente geben die alleinigen festen Grenzen ab, Inseln, die im Ozean sich erheben, stören, so groß sie auch sein mögen, das gleichförmige Bild wenig. Der Boden der Ozeanbecken ist zwar nicht gleichmäßig glatt, sondern auch hier haben wir ein Hoch und Niedrig oft selbst in großer Abwechslung, aber dieses Oberflächenrelief kann nur selten zur Geltung kommen, weil es zu tief gelegen ist und das Meer ringsum dieselben Bedingungen bietet. Nur dort können Höhenzüge wirksam sein, wo sie so nahe zur Oberfläche reichen, daß sie als Querriegel verschieden temperiertes Wasser scheiden. Ebenso haben Hebungen und Senkungen des Landes, die für die Landfauna ihre Gebiete verbreitern oder ver-

engern, die Tiere vermischen oder isolieren und zu großen Wanderungen Anlaß geben, für die Meeresfauna so gut wie keine Bedeutung. Selbst die Verbindung zweier Länder oder die Zerstörung von Landbrücken führen wohl zur Vereinigung oder Trennung von zwei Ozeanen und zur Vermischung ihrer Faunen oder zur Unterbrechung des früher einheitlichen Gebietes, bleiben sonst aber für die Fauna meist ohne Bedeutung, da die Tiere nicht neuen Existenzbedingungen ausgesetzt werden.

Dagegen sind andere Faktoren, die auf dem Lande eine geringere oder gar keine Rolle spielen, im Meere von großer Bedeutung. Weniger kommt eine Verschiedenheit der chemischen Zusammensetzung des Seewassers in Frage, weil diese abgesehen von einigen mehr oder weniger scharf vom Ozean getrennten Becken, die durch den Mangel oder durch den Reichtum des Zuflusses von Süßwasser oder durch den Mangel einer genügenden Zirkulation besondere Verhältnisse bieten, wie z. B. die Ostsee, das Mittelmeer, das Schwarze Meer, im Ozean nur sehr geringe Schwankungen aufweist, die auf die Verbreitung der Tiere keinen großen Einfluß auszuüben scheinen. Dagegen sind drei Faktoren von sehr großer Bedeutung, die Strömungen, die Temperatur und das Licht.

Die Temperatur zeigt zunächst in den Oberflächenschichten große Verschiedenheiten nach den Breiten, und diese Unterschiede gewinnen dadurch besonders auf die Verbreitung großen Einfluß, daß das Oberflächenwasser in permanenter Bewegung ist und die kalten und warmen Strömungen je nach ihrer Geschwindigkeit dort, wo sie aufeinander treffen, mehr oder weniger scharfe Grenzen schaffen, welche für die meisten Tiere, besonders alle diejenigen, die stenotherm sind, d. h. die nur geringe Schwankungen der Temperatur zu ertragen vermögen, wie starke Schranken wirken. Die Bedeutung dieser Schranken, die die Temperatur setzt, wächst noch dadurch, daß ein sehr großer Teil der Tiere passiv durch die Strömungen fortbewegt wird, ihre Verbreitungsmöglichkeit daher durch die Ausdehnung und den Verlauf der kalten und warmen Ströme direkt bestimmt wird. Innerhalb der Warm- und Kaltwassergebiete sind die Differenzen der Temperatur im allgemeinen weniger plötzlich und bedeutungsvoll. Dagegen treten uns solche wieder in vertikaler Richtung entgegen, zwar nicht in den polaren Gebieten, weil hier nur im Sommer das Oberflächenwasser sich etwas mehr erwärmt als das tiefere Wasser, wohl aber in den Warmwassergebieten. Hier finden wir, daß von der Oberfläche an bis 400—600 m die Abnahme der Temperatur verhältnismäßig rasch erfolgt; z. B. bei den Capverden von 25—29 C an der Oberfläche bis auf 8—9° in 400 m Tiefe, während sie von hier an gleichmäßig und langsam bis auf 3½° in 2000 m und bis auf 2° am Boden sinkt. Wir haben eine verhältnismäßig dünne Oberflächenschicht mit warmem Wasser, die über einer mächtigen kühleren Schicht lagert. Dieses gilt nur im allgemeinen. Im einzelnen gibt es Gebiete, in denen die Schichtung des warmen Oberflächenwassers und des kühleren Tiefenwassers anders gestaltet ist, das erstere tiefer reicht oder das letztere höher hinaufsteigt. Darauf kann hier nicht eingegangen werden. Es möge nur hervorgehoben werden, daß in abgetrennten Becken, in die das kalte Tiefenwasser infolge eines hohen Quer-

riegels nicht eindringen kann, eine hohe Temperatur bis zum Grunde erhalten bleibt, so z. B. im Mittelmeer von 300 m bis 3700 m 13° , in der Sulusee zwischen den Philippinen und Borneo von 730 m bis 4660 m $10,3^{\circ}$ beträgt. Daß dieser Unterschied der Temperatur in den Oberflächenschichten bis etwa 400 m und in den tieferen Schichten auch einen großen Einfluß auf die vertikale Ausbreitung vieler Formen haben muß, ist fraglos, weil alle Meerestiere außer den Walen wechselwarm und daher von der Temperatur ihrer Umgebung sehr abhängig sind. Allerdings gilt dieses nur für die sogenannten stenothermen Formen, nicht für die eurythermen, die die Differenz der Temperatur ihrer Umgebung und ihres Körpers leicht auszugleichen vermögen und deren Existenz deshalb innerhalb großer Differenzen der Temperatur möglich ist. Steno- und Eurythermie ist aber nicht auf bestimmte Gruppen beschränkt, sondern fast jede Gruppe enthält sowohl steno- wie eurytherme Formen. Daß die Tiefseetiere in den Ozeanen beim Fang fast stets tot an die Oberfläche kommen, hat sicher zum großen Teil in der verschiedenen Temperatur der Tiefsee und der Oberflächenschichten seinen Grund.

Außer durch die kalten und warmen Strömungen und außer durch die höhere Temperatur sind die Oberflächenschichten noch dadurch verschieden von den tieferen, daß sie den Winden und Niederschlägen ausgesetzt sind. Wenn auch ihr Einfluß nur vorübergehend ist und kaum bis zu 100 m im besten Fall sich bemerkbar machen kann, so kommen sie doch für die Oberflächentiere insofern in Betracht, als sie diese zwingen, in die Tiefe zu gehen, oder wenn dies nicht möglich ist, selbst vernichtend auf sie wirken können. Wichtiger aber noch als die bisher besprochenen Faktoren ist das Licht. Auf Grund der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen besonders mit photographischen Platten dringt das Sonnenlicht nur wenig tief in das Meer ein, wobei die roten Strahlen sehr bald, die blauen erst spät absorbiert werden. Bereits in 80 m Tiefe muß das Meer lichtarm genannt werden und 400 m ist die Grenze, bis zu welcher Pflanzen noch zu assimilieren vermögen. Ob das Licht, wenn auch in sehr geringen, für uns mit photographischen Platten nicht mehr feststellbaren und für das Gedeihen nicht mehr genügenden Quantitäten, nicht doch noch tiefer dringt, diese Frage muß noch offen bleiben. Wenn die Tiefen lichtlos wären, müßten wir erwarten, daß ihre Bewohner ebenso wie die der Höhlen blind wären oder verkümmerte Augen hätten. Das ist aber nicht der Fall. Im Gegenteil, die meisten Tiere, besonders Fische, die sicher in großen Tiefen leben, haben wohl entwickelte Augen, sie müssen also sehen können. Die Ansicht, daß die Tiefen durch das Licht, das die Tiere selbst erzeugen, erhellt werden, steht mit der Tatsache, daß die meisten leuchtenden Tiere nicht in den tiefen Schichten leben, nicht im Einklang. Die leuchtenden Tiere leben vorwiegend in den lichtarmen Schichten von etwa 400—800 m und steigen nachts zum großen Teil sogar an die Oberfläche. Wir kennen z. B. keinen Fisch und keinen Krebs, der am Grunde lebt und leuchtet. Es wäre aber möglich, daß leuchtende Bakterien am Grunde in großer Zahl verbreitet wären, doch ist hierüber nichts Sichereres bekannt. Wie dem aber auch sei, es ist Tatsache, daß in den Tiefen unter 400 m kein für die Assimilation der Pflanzen genügendes Licht vorhanden ist. Das ist eine sehr wichtige

Tatsache, weil damit für alle tiefer lebenden Tiere die Pflanzen als Nahrung nicht in Betracht kommen können.

Auf Grund dieser Betrachtungen über die für die Verbreitung der Meeresfauna in Betracht kommenden Faktoren ergibt sich die Abgrenzung folgender Gebiete in den Ozeanen: 1. die Oberflächenschichten bis zu 400 m (höhere Temperatur [außer in den polaren Gebieten], Bewegung, Licht und Pflanzenleben), 2. die unter 400 m liegenden Schichten (niedrige Temperatur, sehr geringe Bewegung¹⁾, kein Pflanzenleben). Weiter teilen sich die Oberflächenschichten in die kalten und warmen. Die Grenzen bilden im Atlantischen Ozean der kalte Labrador- und der warme Golfstrom im Norden, der kalte Falkland- und Benguelastrom und die kalte Osttrift und der warme Brasilstrom im Süden, im Stillen Ozean der warme Kuroschivo- und der kalte Kurilenstrom im Norden und der warme ostaustralische Strom und Ausläufer der kalten Osttrift im Süden. Der Indische Ozean hat nur warmes Wasser und ist im Süden durch die kalte zirkumpolar verlaufende Osttrift begrenzt.

Betrachten wir nunmehr die Fauna! Zunächst möge die Frage kurz gestreift werden, ob in allen den genannten Gebieten Tierleben möglich ist. Früher wurde sie dahin beantwortet, daß unter 550 m kein Tier wegen des großen Druckes und wegen Mangel an Licht und an Pflanzennahrung existieren könne. Diese Ansicht hat sich als falsch erwiesen. Der verschiedene Druck in den verschiedenen Tiefen ist für die Tiere wirkungslos, weil derselbe Druck auch im Innern des Tieres vorhanden ist. Er kann nur dann für die Tiefentiere in Betracht kommen, wenn sie in höhere oder tiefere Schichten steigen oder sinken und nicht imstande sind, einen Ausgleich zwischen dem jetzt verschiedenen werdenden inneren und äußeren Druck herbeizuführen. Letzteres vermögen aber sehr viele, besonders wirbellose Tiere, welche keine festen Körperpanzer und keine mit Gasen erfüllte Räume im Innern haben, sehr leicht, wie ihre große vertikale Verbreitung und ihre vertikalen Wanderungen beweisen. — Das Licht macht nur jenen Tieren das Leben in größeren Tiefen unmöglich, in deren Körper Algen symbiontisch leben, wie es z. B. bei manchen Protozoen und Würmern der Fall ist. Als Nahrung können freilich für die Tiefseetiere Pflanzen nicht mehr in Betracht kommen, sondern nur andere Tiere oder die in den Oberflächenschichten sterbenden und in die Tiefen niedersinkenden Pflanzen und Tiere. Auch die Ansicht, daß wohl am Boden Tierleben möglich, aber die zwischen dem Boden und der Tiefe von 400 m liegenden Wasserschichten nicht von Organismen belebt seien, ist besonders von Chun einwandfrei als falsch nachgewiesen, wenn auch keine Frage sein kann, daß das Leben in diesen Tiefen viel weniger reich ist als in den oberflächlichen belichteten Schichten. Leben ist aber überall bis zu den größten Tiefen vorhanden mit Ausnahme einiger weniger Becken wie z. B. des Schwarzen Meeres und einiger norwegischer Fjorde. Diese sind aus-

1) Auch in vertikaler Richtung bewegt sich das Wasser, indem das kalte in den polaren Gebieten sich zum Boden senkt, in niedere Breiten sich bewegt und am Äquator wieder aufsteigt, aber diese Bewegung ist so langsam, daß sie für die Verbreitung der Tiere kaum in Betracht kommen dürfte.

gezeichnet durch starken Süßwasserzufluß und geringe Kommunikation mit dem Meere. Infolgedessen lagert sich das leichte Süßwasser auf dem schweren Salzwasser und es fehlt für die Tiefe die Vertikalzirkulation. Durch Verwesung und Zersetzung der schwefelhaltigen Eiweißstoffe der toten, von oben herabsinkenden Organismen wird das tiefe Salzwasser schwefelwasserstoffhaltig in so hohem Grade, daß Organismen nicht existieren können.

Schaffen wir uns jetzt über die Verbreitung der Meerestiere einen allgemeinen Überblick! Wir müssen zunächst zwei große Gruppen unterscheiden, das sind die Bodentiere und die vom Boden unabhängigen Tiere. Die ersteren fassen wir als das „Benthal“, die letzteren als das „Pelagial“ zusammen. Zum Benthal rechnen wir nicht nur die am Boden festsitzenden oder am Boden kriechenden Tiere, sondern auch diejenigen, die in einer schmalen Schicht über ihm leben, sei es, daß sie nur wie viele Fische vom Boden sich vorübergehend lösen, um ihren Platz zu verändern, sei es, daß sie dauernd über ihm schwimmen, vom Boden aber ihre Nahrung nehmen. Ferner ist es für die Zurechnung zum Benthal gleichgültig, in welcher Tiefe die Tiere leben, ob in der belichteten Uferzone, in der nur Pflanzenleben möglich ist, oder in den unter 400 m liegenden Schichten der Abhänge der Kontinente und Inseln und auf dem Boden der Ozeanbecken, nur wird man beide als Untergruppen des Benthals sondern, die ersteren als das litorale Benthal, die letzteren als das Bathybenthal.

Ebenso kann man im Pelagial zwei große Untergruppen auf Grund derselben Verschiedenheit der Hochsee oder des Pelagos in vertikaler Richtung unterscheiden, nämlich die in den 0—400 m umfassenden Schichten lebenden als das superfizielle Pelagial und die zwischen 400 m und dem Boden lebenden als das Bathypelagial.

1. Das litorale Benthal. Die belichteten Abhänge der Kontinente und Inseln sind durch eine große Mannigfaltigkeit der Existenzbedingungen ausgezeichnet, indem starker Wechsel des Bodens (sandig, sumpfig, felsig, bewachsen oder kahl, glatt oder klippenreich), große Verschiedenheit in der Bewegung des Wassers (Gezeitenwechsel, Brandung oder gegen die Wirkungen des bewegten Wassers geschützte Lage), große Differenzen der Temperatur, an den Einmündungen von Flüssen Vermischung mit Süßwasser und sehr günstige Ernährungsbedingungen (außer der Produktion von Nahrung im Gebiet selbst noch reiche Zufuhr durch die Wellen) vorhanden sind. Dementsprechend finden wir hier auch die größte Mannigfaltigkeit des Tierlebens und der Anpassungen an die verschiedenen Existenzbedingungen. Ein großer Teil ist festsitzend oder von Röhren oder anderen Gehäusen umschlossen oder im Sand vergraben, mit großen Fang- und Wimperapparaten zum Herbeistrudeln versehen, ausgezeichnet durch starkes Regenerationsvermögen und durch freischwimmende Jugendstadien oder Geschlechtstiere; ein anderer Teil ist kriechend oder auch frei schwimmend, aber mit Klammerorganen zum Schutz gegen Fortgeschwemmtwerden versehen. Foraminiferen, Spongien, Echinodermen, Hydroidpolypen, Anthozoen, Bryozoen, Crustaceen, Mollusken außer Ptero- und Heteropoden, Brachiopoden, festsitzende Ascidien und Fische sind am meisten im litoralen Benthale vertreten.

Einteilung
der Meerestiere
nach ihrer
Verbreitung.

Litorales
Benthale.

Das großartigste Tierleben und die größte Tiergemeinschaft bietet im Benthalthal unstreitig das Korallenriff. Infolge der starken Abhängigkeit von der Temperatur, die nicht unter 20° C betragen darf, und der Notwendigkeit einer reichen Nahrungszufuhr ist die Verbreitung der Rifftiere auf frei in den Ozean vorragende Küsten von Festländern oder von Inseln in den Tropen beschränkt. Die Südsee und der Indische Ozean sind am reichsten an Riffen, im Atlantischen Ozean finden wir sie nur im Westindischen Archipel und an den Bermudas. Man unterscheidet das ringförmig eine Lagune umschließende Atoll, das der Küste direkt angelagerte Küstenriff und das von ihr durch eine Lagune getrennte Wallriff. Diese verschiedenen Formen sind in erster Linie durch die Gestalt des Untergrundes, auf dem sie sich erheben, dann durch die Geschichte desselben, ob er eine Senkung oder Hebung durchgemacht hat, und durch die Bauweise der Korallen nach oben und außen bedingt. So verschieden aber auch die Form und so verschieden die Lage der Riffe ist, außer den westindischen Riffen finden wir durchweg die gleiche Zusammensetzung der an ihrem Bau und ihrer Zerstörung beteiligten Tierwelt. Es kommen besonders die massigen Poritiden, die stark verzweigten Madreporiden und die zu den Hydrozoen gehörenden Milleporiden in Betracht, außerdem viele andere wie Astraciden, Gorgoniden usw. Im Westindischen Ozean treten die Gorgoniden stark hervor. An jedem Riff muß man einen lebenden und einen toten Teil unterscheiden. Der lebende bildet die dem Meer zugewandte Außenseite; er steigt steil aus 30—40 m Tiefe auf, hängt oft über und reicht bis zur Ebbegrenze. Dieser Teil liegt ganz in der Brandungszone und damit im Gebiet der reichsten Nahrungszufuhr. Daher ist hier das üppigste Wachstum und reiches Tierleben. Außer den Korallen finden wir Fische, Krebse, Echinodermen, Würmer u. a., welche in der verschiedensten Weise dem Leben zwischen den Korallen und dem Festhalten auch in der stärksten Brandung angepaßt sind, zum Teil wie die zu den Echinodermen gehörenden Euryaliden mit verzweigten Armen die Korallen umklammern oder wie viele Fische mit zu Saugnäpfen umgewandelten Brustflossen versehen sind oder wie Krebse abgeplattet sind, so daß sie gerade zwischen die einzelnen Polypen eines Korallenstockes sich einklemmen können, oder wie manche Würmer und Rankenfüßer von der Koralle umwachsen werden bis auf eine Öffnung, durch die sie sich Nahrung herbeistrudeln können, u. a. Die Korallen, die nicht der Brandung widerstehen, werden nach der Küste oder Lagune geworfen, hier allmählich mehr und mehr zerrieben, zum Teil wieder verkittet, und das feinere Material als Korallensand der Küste zugeführt oder in der Lagune abgelagert. Bei frei im Ozean liegenden Riffen ist der Teil, der an den verhältnismäßig schmalen lebenden Teil nach innen sich anschließt, tot; er setzt sich in den tieferen Schichten aus den abgestorbenen Korallen, in den oberflächlichen aus den durch die Brandung losgerissenen Blöcken zusammen. Tot ist dieser Teil aber nur in bezug auf die riffbauenden Korallen, im übrigen ist hier ein außerordentlich reiches Tierleben, an dem die verschiedensten Gruppen beteiligt sind. Eine große Zahl hat sich in den toten Korallenblöcken eingenistet, besonders Echinodermen, Würmer, Muscheln, Krebse, andere leben in den ruhigen zahllosen Lücken zwi-

schen den Blöcken, über die die Brandungswelle hinwegbraust, Nahrung bringend, aber ohne ihnen zu schaden, so viele Einzelkorallen, Schwämme, Manteltiere, Schnecken, Stachelhäuter, Würmer, Moostierchen, Krebse, Fische u. a.

Eine andere große Tiergemeinschaft bilden die Austernbänke der gemäßigten Zone. Im Gegensatz zu den stenothermen Rifftieren sind sie eurytherm, da sie die großen Differenzen der Temperatur im Sommer und Winter aushalten können.

Was nun die Verbreitung der das litorale Benthals zusammensetzenden Tiere betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, daß man nicht wie für die Landfauna Gebiete abgrenzen kann, auf welche bestimmte größere Gruppen beschränkt sind, vielmehr finden wir im allgemeinen eine ziemlich gleichmäßige Verbreitung innerhalb der warmen und kalten Gebiete aller Ozeane und erst für Familien, meist sogar erst für Gattungen tritt eine stärkere Spezialisierung hervor. Im Atlantischen Ozean sind die westlichen, amerikanischen Küsten des Warmwassergebiets faunistisch verschieden von den östlichen, europäisch-afrikanischen; ähnliches gilt für den Pazifischen Ozean. Dagegen scheint eine solche Sonderung im Indischen Ozean nicht möglich zu sein, sondern hier bildet die ganze Küstenfauna nur eine Region. Die Fauna der Kaltwassergebiete ist im antarktischen Teil zirkumpolar verbreitet, ebenso, wie es nach den bis jetzt vorliegenden, aber noch sehr lückenhaften Untersuchungen scheint, auch im arktischen Teil; nur im Beringsmeer scheint eine stärkere Differenzierung der Formen eingetreten zu sein. Diese Gliederung ist in erster Linie wohl dadurch bedingt, daß im Atlantischen und Stillen Ozean die Küsten der Inseln, welche die West- und Ostküsten der Kontinente in Verbindung setzen könnten, im Kaltwassergebiet gelegen sind und deshalb einen Austausch der westlichen und östlichen Tiere des Warmwassergebiets nicht gestatten. Da im Indischen Ozean die die östlichen und westlichen Küsten verbindende kontinuierliche Brücke auch von warmem Wasser bespült wird, so ist hier eine Ursache zur Spezialisierung nicht vorhanden, und die litoralen Tiere an den ostafrikanischen wie indo-malayischen Küsten sind im allgemeinen sehr gleichartig. Weil viele Bewohner des litoralen Benthals wie Echinodermen, Würmer, Hydrozoen, Mollusken, Fische, Krebse, Brachiopoden dauernd oder als Larven frei schwimmend sind oder besondere der Verbreitung dienende Geschlechtstiere ausbilden, könnte man erwarten, daß durch sie ein Austausch direkt durch den Ozean durch die Strömungen ermöglicht würde, und die genannten Gegensätze zwischen dem östlichen und westlichen Litoral sich nicht ausbilden könnten. Indessen scheint diese Ansicht nicht zuzutreffen. Entweder können die Larven sich nicht so lange schwebend erhalten, um zum andern Ufer zu gelangen, oder sie bleiben im Kreislauf der Strömungen, ohne geeigneten Boden für ihre Niederlassung zu finden, oder sie werden durch Strömungen wie z. B. durch die nördlichen Ausläufer des Golfstromes in das Kaltwassergebiet geführt und gehen hier zugrunde. Es scheint ein solcher Austausch von Ufer zu Ufer direkt durch die Hochsee des Ozeans sogar so wenig in Betracht zu kommen, daß wir in den Fällen, wo Teile des litoralen Benthals der östlichen und westlichen Küsten sehr weitgehende

Übereinstimmungen zeigen wie z. B. die Mollusken, Brachiopoden u. a. der westindischen und der nördlichen westafrikanischen Küsten, mit größerer Wahrscheinlichkeit diese Übereinstimmung auf das Vorhandensein einer früheren Landbrücke zwischen beiden Gebieten zurückführen dürfen, an deren Küsten die Tiere sich von Westen nach Osten haben verbreiten können. Daß die Gleichheit der Fauna auf beiden Seiten der Landenge von Panama ihren Grund in einer früheren Verbindung beider Ozeane hat, wurde früher schon hervorgehoben.

Die Verteilung des litoralen Benthals innerhalb derselben Region ist natürlich keine gleichmäßige, sondern richtet sich nach der verschiedenen Gestaltung des Bodens. Ebenso wie wir auf dem Lande Wald-, Wüsten-, Gebirgstiere usw. unterscheiden können, haben wir eine Sand-, Schlick-, Klippenfauna u. a.

Im einzelnen die Bewohner für die westatlantische, ostatlantische, indische, west- und ostpazifische, arktische und antarktische Region anzuführen ist hier wegen des geringen zur Verfügung stehenden Raumes nicht möglich; man müßte dann bis auf die Arten eingehen.

Bathybenthal.

Das Bathybenthal besitzt zwar einige Tiergruppen, welche im litoralen gar nicht oder nur sehr schwach vertreten sind, so die Glasschwämme Hexactinelliden, die Haarsterne Crinoiden, von Fischen die Macruriden, die Onchocephaliden u. a., oder es sind einige Gruppen sehr schwach vertreten wie z. B. die kurzschwänzigen Krebse Brachyuren; aber die Zahl der Tierformen, welche auch im litoralen Benthal vertreten sind, überwiegt derart, daß man es nur als ein verarmtes litorales Benthal bezeichnen kann. Zum Teil sind die Gattungen oder selbst die Arten noch bis in die belichteten Zonen hinauf verbreitet oder sind hier durch nahe verwandte vertreten. Selbst im Falle größerer Verschiedenheit ist ihre Abstammung von litoralen Formen doch noch so deutlich, oder wird durch fossile Formen vermittelt, daß über die Herkunft des Bathybenthal von dem litoralen kein Zweifel sein kann. Die Tiere sind aus der belichteten Zone allmählich an den Abhängen der Kontinente und Inseln in die Tiefe gewandert und haben sich je nach dem Grade dieser Wanderung differenziert, so daß im allgemeinen die Verschiedenheit von ihren litoralen Verwandten wächst, je weniger Beziehungen noch zu der belichteten Zone erhalten geblieben sind. Während z. B. die litoralen Fische auf beiden Seiten der Landenge von Panama dieselben Arten sind, sind die in die Tiefsee eingewanderten von den litoralen und von denen der anderen Seite mehr weniger stark verschieden. Die Differenzierung hat aber nur selten eine neue Richtung eingeschlagen, welche die Formen als Bewohner des Bathybenthals charakterisieren würde, im Gegenteil muß die Gleichförmigkeit mit den litoralen Formen auffallen. So zeigen z. B. die Seitenschwimmer Pleuronectiden der Tiefsee unter den Fischen ebenso wie die der belichteten Zone eine gefärbte Ober- und eine lichte Unterseite, so ist der Angler *Lophius* in größeren Tiefen nicht anders gebaut als in der Uferzone. Selbst die Wirkungen des Lichtmangels geben sich nur in vergrößerten Augen, die aber auch nur bei einigen Formen vorhanden sind, und in der permanenten Dunkelstellung des Retinapigments, im Fehlen von Zapfen und in der größeren Länge und Zahl der Stäbchen kund.

Alle anderen Eigentümlichkeiten sind solche, wie wir sie auch bei Bodentieren der belichteten 400 m-Zone finden.

Aus dieser Herkunft des Bathybenthals aus dem litoralen erklärt sich auch, soweit die bisherigen Untersuchungen ein Urteil gestatten, die Übereinstimmung in der Verbreitung. Auch hier sind die meisten Familien zirkumpolar und zirkumtropisch, dagegen sind die Gattungen wieder an den östlichen und westlichen Küsten des Atlantischen und Stillen Ozeans verschieden, an allen des Indischen Ozeans aber gleich. Die frühere Annahme, daß die Tiefseegrundfauna völlig kosmopolitisch sei und daß sie auch über die Böden der Tiefseebecken ebenso reich verbreitet sei wie an den Abhängen, ist dagegen nicht richtig. Die Böden wirken vielmehr etwa wie die Wüsten auf dem Lande als Schranken, weil sie an den meisten Stellen von einem derartig tiefen Schlamm in dichter und feinerer Verteilung bedeckt sind, daß sie nur für wenige Tiere wie einige Echinodermen, Würmer, Protozoen u. a. bewohnbar sind. Nur dort, wo sich die Böden zu Bänken erheben, und sandig oder steinig sind, ist eine reichere Fauna zu finden. Ebenso sind auch die Abhänge der Kontinente in den Tiefen je nach dem Grade der Steilheit und nach der Natur ihres Bodens verschieden stark besiedelt. So sind z. B. die Abhänge der tropischen westafrikanischen Küste sehr arm an Tierleben, die der ostafrikanischen dagegen sehr reich, weil jene steil abfallen und von einem zähen Schlick bedeckt sind, diese dagegen langsam abfallen und einen sandigen, für die Ansiedlung von Tieren sehr günstigen Boden haben.

Ein ganz anderes Bild als das Benthals bietet uns dagegen das Pelagial. Das superfizielle ist zwar ganz aus dem litoralen Benthals, das Bathypelagial zum größten Teil aus dem superfiziellen Pelagial und zum kleinsten Teil aus dem Bathybenthal entstanden, aber trotz dieser Herkunft ist das Pelagial doch infolge der völligen Unabhängigkeit vom Boden und damit des Zwanges, sich dauernd schwimmend oder schwebend zu erhalten, wesentlich verschieden zusammengesetzt. Die meisten sind Tiere, die dem Benthals jetzt ganz fehlen, ein kleinerer Teil ist zwar mit verwandten Formen auch dort vertreten, aber sie sind dann fast durchweg in eigenartiger Weise den Bedingungen des Pelagos angepaßt. Das Pelagial setzt sich hauptsächlich zusammen 1. aus Pteropoden, Heteropoden, Ctenophoren, Siphonophoren, Scyphomedusen, Salpen, Appendicularien, den Würmern Sagitten, Alciopiden, Tomopteriden, den einzelligen Radiolarien, Tintinnen, Globigerinen und Flagellaten, 2. aus Walen, Fischen, Krebsen, besonders Copepoden, Schizopoden und Decapoden. Die erste Gruppe ist ganz dem Pelagial eigentümlich, die letztere hat auch verwandte Formen im Benthals. Wir können unter diesen Tieren zunächst wieder zwei Gruppen sondern, nämlich 1. solche, welche unabhängig von den Bewegungen des Wassers durch ihr starkes Schwimmvermögen sich verbreiten können und 2. solche, deren Verbreitung ganz von den Bewegungen des Wassers bestimmt wird, weil sie entweder gar nicht schwimmen, sondern nur schweben, oder weil ihre Schwimmstärke so gering ist, daß sie die Wirkung der Strömungen nur unterstützen, selten abschwächen, aber nicht überwinden können. Die ersteren, zu denen die

Wale, Fische und größeren Tintenfische und im Bathypelagos und in Gebieten der Oberfläche mit ruhigem Wasser wegen des Fehlens stärkerer Strömungen auch Krebse, gehören, bilden das Nekton, die letzteren, alle übrigen das Plankton; von Metazoen kommen am meisten die kleinen, zu den Krebsen gehörenden Copepoden in Betracht, da sie 90 % aller mehrzelligen Tiere des Planktons ausmachen. Eine scharfe Grenze ist zwischen Nekton und Plankton aber nicht vorhanden. — Das Gebiet, das vom Pelagial bewohnt wird, ist zwar infolge seiner Ausdehnung in horizontaler und vertikaler Richtung das größte der Erde, gliedert sich aber, wie schon angegeben wurde, in sehr einfacher Weise, nämlich 1. in die 400 m tiefe, belichtete, auch von Pflanzen bewohnte Schicht und 2. in die unter 400 m liegende; weiter sondert sich das erstere Gebiet wieder in das der kalten polaren Wasser und in das des warmen Wassers. Ferner läßt sich das superfizielle Pelagial noch in ein Küsten- oder litorales und Hochseepelagial oder Eupelagial sondern, indem die Eier und Larven von Echinodermen, Krebsen, Fischen, Anthozoen, Bryozoen, Mollusken, Würmern u. a., die Medusen der Hydroidpolypen und andere freischwimmende Stadien von litoralen Tieren vorzugsweise in der Nähe der Küsten pelagisch leben, bis sie ihre Entwicklung beendet haben und zu Gliedern der Bodenfauna werden. Ein Teil von ihnen wird allerdings durch Ströme auch in die Hochsee passiv hinausgeführt und geht wahrscheinlich zum größten Teil nach mehr oder minder längerer Zeit zugrunde, ohne den geeigneten Boden zur Niederlassung gefunden zu haben. Eine Scheidung dagegen nach den Ozeanen scheint sich nicht begründen zu lassen, vielmehr stellt sich, je weiter die Untersuchung des Pelagials der Ozeane fortschreitet, mehr und mehr heraus, daß die Verbreitung der Nektonten und Planktonten der kalten Wassergebiete eine zirkumpolare, die der warmen Wassergebiete eine zirkumtropische ist. Die Verteilung des Bathypelagials scheint sogar infolge des Mangels verschieden temperierter Gebiete eine kosmopolitische zu sein.

Um einige auffallende Formen des Atlantischen Ozeans zu nennen, sei erwähnt, daß für den Golfstrom besonders die Meduse *Pelagia*, die Siphonophoren *Physalia*, *Velella* und *Porpita*, die Schnecken *Glaucus* und *Ianthina* und die Salpe *Salpa confederata* charakteristisch sind, für die arktische Region die Medusen *Aglaura digitalis* und *Mertensia*, die Pteropoden *Limacina helicina* und *Clione limacina* u. a., für die antarktische die Salpe *S. magellanica*, die Pteropoden *Clio sulcata* und *Spongiobranchaea australis*, die auf *Macrocystis* lebenden Tiere u. a. Außer dieser großen Einteilung lassen sich in den Warmwassergebieten noch kleinere Gebiete unterscheiden, so diejenigen Flächen ruhigen Wassers, die innerhalb des Zirkels der Ströme liegen. Das bemerkenswerteste Untergebiet letzterer Art ist die Sargassosee im Atlantischen Ozean. Durch Stürme wird der Tang *Sargassum bacciferum* aus den Uferzonen Westindiens losgerissen und von dem Golfstrom als „Golfkraut“ auf das hohe Meer geführt, sammelt sich schließlich in dem ruhigen Gebiet zwischen den Azoren und Bahamas und bildet hier große allerdings wenig dichte Wiesen. Diese Sargassosee hat ihre eigene Fauna. Zum Teil sind es Tiere, die an dem Kraut schon an den Küsten

festsaßen und mit ihm in die Hochsee geführt sind, so Seerosen, Rankenfüßer *Lepas*, Bryozoen, Hydroiden, zum Teil sind es Bewohner des Pelagials, welche zwischen dem Kraut Schutz suchen, so kleine Fische, Krebse, Würmer u. a. Manche von ihnen sind in interessanter Weise sogar dem Leben zwischen dem Tang angepaßt.

Von den Nektonten des superfiziellen Pelagials sind wohl die interessantesten Formen die fliegenden Fische *Exocoetus* und *Dactylopterus*, welche auf die Warmwassergebiete beschränkt sind. Sie schnellen sich durch einen kräftigen Schlag der Schwanzflosse aus dem Wasser und vermögen sich, indem die verlängerten Brustflossen wie Fallschirme wirken, verhältnismäßig sehr weite Strecken außerhalb des Wassers zu erhalten. Weit stärkere Umbildungen lassen viele Nektonten des Bathypelagials erkennen, sowohl die Fische wie die Tintenfische und manche Decapoden und Schizopoden. Wenn auch andere Farben vorkommen, so herrscht unter den Fischen doch die schwarze, unter den Krebsen die rote Farbe vor. Viele Fische sind durch Schuppenlosigkeit und den Mangel einer Schwimmblase ausgezeichnet; beides erleichtert ihnen wahrscheinlich einen Ausgleich zwischen dem äußeren und inneren Druck rasch herbeizuführen; dadurch sind die Tiere imstande, in vertikaler Richtung über größere Gebiete sich rasch zu verbreiten, was wegen der spärlichen Nahrung besonders für Raubfische notwendig ist. Die letzteren fallen ferner durchweg durch ein starkes Gebiß, ein weites Maul und einen sehr ausdehnungsfähigen Magen auf. Die interessantesten Anpassungen bieten entschieden die Leuchtorgane und Augen bei vielen Fischen, Krebsen und Tintenfischen. Die Leuchtorgane sind umgebildete Drüsen, deren Sekret im Wasser oder durch Berührung mit dem Sauerstoff des Blutes aufleuchtet. Die Tiere scheinen hauptsächlich in den Tiefen zwischen 400 und 800 m am Tage zu leben, bei Nacht aber steigt ein großer Teil auch in die Oberflächenschichten auf, dagegen scheinen sie die größeren Tiefen nicht aufzusuchen. Die biologische Bedeutung der Leuchtorgane ist eine sehr mannigfaltige, indem sie zum Anlocken von Beutetieren, zum Ableuchten der Umgebung, zur Erkennung der Geschlechter und Artgenossen dienen.

Offenbar unter der Einwirkung des geringen Lichtes hat sich bei vielen Nektonten eine besondere Augenform ausgebildet, welche bei Tieren in der oberen 400 m-Zone fast gar nicht verbreitet ist. Es ist das Teleskopauge, wie Chun diese Form bezeichnet hat. Es ist bei allen durch starke Verlängerung der Sehachse und durch große Gesichtswerte, bei Fischen und Tintenfischen auch noch dadurch ausgezeichnet, daß die Augenachsen parallel zueinander gestellt sind und damit binokuläres Sehen ermöglichen. Außerdem sind im einzelnen noch viele Eigentümlichkeiten vorhanden, auf die hier aber nicht eingegangen werden kann. Die Hauptbedeutung der Umbildung des Auges dürfte in der möglichst starken Ausnutzung des in der Tiefsee vorhandenen schwachen Lichtes liegen.

Abgesehen von diesen Eigentümlichkeiten, die ein Teil der Nektonten zeigt, finden wir bei ihnen keine Unterschiede, die nicht auch bei anderen schwimmenden Tieren vorhanden sind. Dagegen ist dieses der Fall beim Plankton. Die

meisten Planktonten besitzen Einrichtungen, um sich schwebend im Wasser zu erhalten. In Fischeiern finden wir häufig Fettkugeln, durch welche ihr spezifisches Gewicht so erleichtert wird, daß sie nicht untersinken. Bei Radiolarien ist der Gallertmantel, der sie außen umhüllt, mit Vakuolen durchsetzt und in ihnen findet sich eine Flüssigkeit, welche leichter als Seewasser ist. Eine Entleerung der Vakuolen ermöglicht den Tieren ein Sinken, eine Füllung ein Steigen. Medusen, Salpen sind durch starke Entwicklung von Gallerte, Siphonophoren durch besondere Gasbehälter ausgezeichnet; bei anderen ist durch Verbreiterung der Oberfläche z. B. durch Fortsätze, Membranen, verlängerte und verbreiterte Borsten, flügelartige Lappen u. a. der Reibungswiderstand erhöht und ein Sinken verhindert oder verlangsamt. Je mehr die Planktonten bekannt werden, um so mehr Anpassungen in dieser Richtung werden bekannt.

Da die meisten Planktonten nicht ihre Beute aufsuchen, sondern nur die Pflanzen oder Tiere nehmen können, welche ihnen zufällig in den Weg schwimmen, so sind weiter oft besondere Einrichtungen zum Fangen derselben ausgebildet in Gestalt von Wimperapparaten zum Herbeistrudeln, von langen Tentakeln, die mit Saugnäpfen oder mit Nesselzellen, wie bei Tintenfischen, Medusen, Siphonophoren besetzt sein können, von Reusenapparaten von kompliziertem Bau wie bei Appendicularien, von Leuchtorganen zum Anlocken, von Fangborsten und Haken u. a.

Eine andere Gruppe bilden die Schutzeinrichtungen, lange Stacheln z. B. bei vielen Krebslarven, Durchsichtigkeit der Gewebe, Ausstoßung aufleuchtender Sekrete (bei Krebsen), Schutzfarben u. a. Von den Planktonten haben eine ganz besondere Bedeutung die vielen einzelligen Organismen von meist mikroskopischer Größe, und zwar als die Urnahrung für alle Organismen des Meeres. Den Hauptbestandteil bilden Pflanzen, in den Kaltwassergebieten die Diatomeen, Phytoflagellaten, Peridineen, Silicoflagellaten u. a., in den Warmwassergebieten die Oscillarien, Coccolithophoriden und Gymnodinien. Ihre Zahl überwiegt derart, daß auf ein Protozoon nicht weniger als 10—20 pflanzliche einzellige Organismen kommen. Von einzelligen Tieren kommen in allen Gebieten Globigerinnen, Radiolarien, nackte Flagellaten, Tintinnen und andere Ciliaten in Betracht.

Die Schicht, in der die größte Zahl dieses kleinsten Planktons lebt, ist die Oberflächenschicht von 0—200 m, von hier nimmt die Zahl sehr rasch ab. Die Menge ist im Vergleich mit den mehrzelligen Tieren derart groß, daß auf eines der letzteren in den kühlen Gebieten nicht weniger als 814, in den Tropengebieten nicht weniger als 482 Protisten kommen. Diese Zahlen lassen schon erkennen, welche Rolle dieses kleinste Plankton als Nahrung spielt. Die Planktonpflanzen sind die Produzenten, welche, die Energiequellen des Mediums ausnutzend, neue lebendige Substanz aufbauen und so die Nahrung für die Planktontiere schaffen. Von diesen ernähren sich wieder viele mehrzellige Tiere, die wieder größeren als Nahrung dienen. „Die Planktonbakterien führen die Stoffwechselprodukte von Pflanzen und Tieren und deren abgestorbenen Körper wieder in anorganische Pflanzennahrung über. Man kann daher vom

biologischen Standpunkte aus auch die Pflanzen als Produzenten, die Tiere als Konsumenten und die Bakterien als Reduzenten bezeichnen“ (Lohmann). Dieser Satz kennzeichnet trefflich den vollständigen Kreislauf des Lebens, der von den Planktonorganismen gebildet wird, und ihre hohe Bedeutung für die ganze Meeresfauna. Es möge noch das interessante Resultat hervorgehoben werden, das schon die Planktonexpedition gewonnen hatte und in neuester Zeit Lohmann bestätigt hat, daß nämlich das Plankton in den kühlen Gebieten des Atlantischen Ozeans weit reicher ist als in den tropischen Meeren. So sind z. B. in 1 km Wasser aus 0—200 m Tiefe im kühlen Wasser 6000 Copepoden, in den Tropen nur 3000 gefunden worden; auch die oben angeführten Zahlen zeigen dasselbe.

Es möge noch kurz auf eine andere eigenartige Erscheinung in der Verbreitung der Meerestiere hingewiesen werden, nämlich auf die der bipolaren Verbreitung mancher Formen, d. h. derselben oder sehr nahe verwandter Arten in den polaren Meeren, ohne daß sie in den warmen Gebieten vorkommen. Solche Fälle sind vereinzelt bei Fischen, Pteropoden, Mollusken, Brachiopoden, Kalkschwämmen, Ascidien, Appendicularien, Hydroiden, Polychaeten u. a. festgestellt worden. Da ein doppelter Ursprung und eine Entstehung der Übereinstimmungen im Bau durch Konvergenz infolge der gleichen Lebensbedingungen sicher ausgeschlossen werden muß, so ist eine Erklärung nur durch die Annahme möglich, daß entweder diese jetzt bipolaren Tiere früher auch im warmen Gebiet verbreitet gewesen, hier aber ausgestorben sind, oder daß sie durch die kühle Tiefsee der Tropen von einem polaren Gebiet zum andern sich verbreitet haben. Eine sichere Entscheidung der Frage ist heute noch nicht möglich. Es scheint, daß verschiedene Wege zum Resultat dieser Diskontinuität geführt haben.

Bipolare
Verbreitung.

Zum Schluß möge noch die Frage beantwortet werden, woher die große Übereinstimmung des Pelagials und die zwar nicht so große, aber immerhin auch sehr auffallende nahe Verwandtschaft des Benthals in allen Ozeanen kommt. Da das superfizielle Pelagial und das litorale Benthos der drei Ozeane durch die Kontinente und durch die zum Teil scharf aufeinander treffenden kalten und warmen Strömungen heute scharf geschieden sind, und nur eine sehr geringe Vermischung der Faunen der Ozeane möglich ist, so muß die Ursache in einer anderen Verteilung von Land und Wasser in früheren Erdperioden liegen. Das ist auch der Fall. In der mesozoischen Zeit haben alle drei Ozeane zirkumtropisch in breiter Verbindung gestanden und es war dadurch eine gleichmäßige Verbreitung der marinen Fauna durch alle Ozeane ermöglicht. Wenn auch später durch die neu sich bildenden Landbrücken dieser große gemeinsame Ozean in drei geteilt wurde, so lag für eine weitgehende verschiedene Differenzierung der pelagischen Formen in jedem Ozean kein Grund vor, weil die Lebensbedingungen in allen nahezu dieselben sind. Nur für das Benthos ist sie beträchtlicher geworden, weil, wie schon hervorgehoben wurde, hier die umbildend wirkenden äußeren Faktoren weit mannigfaltiger sind.

Literatur.

- CHUN, C., *Atlantis. Biblioth. zoologica*, H. 19. 1896.
— *Aus den Tiefen des Weltmeeres*. Jena 1902.
- KOBELT, W., *Studien zur Zoogeographie*. Wiesbaden 1897.
— *Die Verbreitung der Tierwelt*. Leipzig 1902.
- LOHMANN, H., *Die Probleme der modernen Planktonforschung. Verhandlg. der Deutsch. Zoolog. Gesellsch.* Leipzig 1912.
- LYDEKKER, R., *Die geographische Verbreitung und zoologische Entwicklung der Säugetiere*. Jena 1897.
- ORTMANN, A., *Grundzüge der marinen Tiergeographie*. Jena 1896.
- REICHENOW, A., *Die Begrenzung zoogeographischer Regionen vom ornithologischen Standpunkt*. Zool. Jahrb. Syst. Abt. B. III, 1888.
- SCHMARDA, L. K., *Die geographische Verbreitung der Tiere*. Wien 1853.
- STEUER, A., *Planktonkunde*. Berlin u. Leipzig 1910.
- WALLACE, A. R., *Die geographische Verbreitung der Tiere*. Dresden 1876.
— *Island Life*. London 1892.
- WEBER, M., *Die Säugetiere*. Jena 1904.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Monografien Allgemein](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [0016](#)

Autor(en)/Author(s): Brauer August

Artikel/Article: [Tiergeographie 264-302](#)