

gehaltenen Flechten aus Pilz und Alge zusammensetzen, Arbeiten, die zu zahlreichen anderen den Anstoß gegeben haben. In München nahm SCHWENDENER an fast allen Forschungen NÄGELIS tätigen Anteil.

Nach 12jähriger Assistentenzeit wurde er 1867 Professor der Botanik und Direktor des botanischen Gartens in Basel. In seine Baseler Zeit fallen die Begründung der physiologischen Pflanzenanatomie durch seine Untersuchungen über das Skelettsystem der Pflanzen und die Arbeiten über die „Theorie der Blattstellungen“. Sein Werk darüber erschien, nachdem er 1877 nach Tübingen übergesiedelt war.

Im Herbst 1878 ging endlich sein Wunsch, eine größere Zahl von Fachbotanikern als Schüler zu haben, durch seine Berufung nach Berlin in Erfüllung. Hier hat er zuerst im botanischen Institut in der alten Börse und später in dem in der Dorotheenstraße (hinter der Universität) eine äußerst segensreiche Tätigkeit entfaltet. Über seine eigenen, sich auf viele Gebiete der Anatomie und Physiologie der Pflanzen erstreckenden Arbeiten geben seine von ihm selbst 1898 in zwei Bänden herausgegebenen „gesammelten Botanischen Mitteilungen“ Aufschluß. Die Veröffentlichungen nach 1898 sind meistens in den Sitzungsberichten der Königl. Preußischen Akademie der Wissenschaften erschienen. Die Zahl der im Institut durch seine Schüler ausgeführten Untersuchungen ist ungewöhnlich groß.

Nach seinem Rücktritt im Herbst 1910 war es ihm vergönnt, noch eine Reihe von Jahren bei dauerndem Wohlbefinden an allem, was ihn sein Leben lang bewegt hatte, rührigen Anteil zu nehmen. Erst in der allerletzten Zeit verschlechterte sich sein Gesundheitszustand. Mit SCHWENDENER ist ein hervorragender Lehrer und Gelehrter und ein aufrechter, gütiger Mensch aus unserer Mitte geschieden. „Er war das Beste, was wir sein können, ein Mann und ein Kind.“

P. CLAUSSEN.

Die Bedeutung der Verbreitung mariner Bodentiere für die Paläogeographie.

Von WILLY KÜKENTHAL, Berlin.

Die Hauptfrage der Paläogeographie, ob die Verteilung der Landmassen und Meere auf der Erdoberfläche in früheren Erdperioden die gleiche war wie heute, hat eine endgültige Beantwortung bis jetzt nicht gefunden. Nicht wenige Forscher haben sich für eine Permanenz der Kontinente durch die geologischen

Zeiten hindurch ausgesprochen, und die unleugbaren Ablagerungen marinen Ursprungs, die wir auf den jetzigen Kontinenten finden, für Produkte ehemaliger, relativ seichter Überflutungen und Randmeere erklärt, die die Konfiguration der großen Landmassen nicht wesentlich verändern konnten, andere Forscher dagegen haben freigebigst hypothetische Landbrücken konstruiert und ganze, die jetzigen Ozeane überquerende Kontinente gefordert, und werden so zu entschiedenen Gegnern der Lehre von der Permanenz der Kontinente.

Zur ersteren Gruppe gehören vorwiegend Geologen, zur letzteren Tiergeographen, wenn es auch einige Ausnahmen gibt wie den Geologen M. NEUMAYR und den Begründer der neueren Tiergeographie A. R. WALLACE. Eine Übereinstimmung der Resultate beider Forschungsrichtungen ist bis jetzt nicht erreicht worden; da aber keine für sich allein zum Ziele führen kann, sind beide auf inniges Zusammenarbeiten angewiesen. Jetzt den Boden des Weltmeeres bildende ehemalige Landmassen sind geologischer Untersuchung nicht zugänglich, und zu ihrer Feststellung ist die Paläogeographie vorwiegend auf tiergeographische Forschungen angewiesen. Aber auch letztere sind häufig genug recht problematischer Natur. Im Prinzip kann jede diskontinuierliche Verbreitung durch die spätere Unterbrechung eines ursprünglich einheitlichen Verbreitungsgebietes erklärt werden, dessen einstige Kontinuität unbedingt gefordert werden muß. Es kann aber auch durch Verschleppung einzelner Individuen eine sekundäre diskontinuierliche Verbreitung erzeugt werden, die von der primären oft nicht zu unterscheiden ist. Bei Landtieren sind solche, durch die verschiedensten Mittel erfolgten Verschleppungen in einer erheblichen Zahl von Fällen festgestellt worden; bei fossilen Bodentieren des Meeres dagegen sind sie nur bei einigen wenigen Gruppen und in vereinzelt Fällen beobachtet worden. Es gibt große Gruppen, bei denen keine einzige Verschleppung hat festgestellt werden können¹⁾, so die Unterklasse

¹⁾ Verschleppung festsitzender Bodentiere. Als Transportmittel kommen Treibholz, Sargassum und andere Algen, von vulkanischen Eruptionen herrührender Bimsstein, der sich jahrelang auf der Oberfläche des Meeres schwimmend erhalten kann, sowie Schiffe in Betracht. Bereits im Challengerbericht (v. I 1835 p. 135) wird eine Zusammenstellung aller Tierarten gegeben, welche auf Sargassum vorkommen und eine eigene Lebensgemeinschaft darstellen. Später hat KELLER (1895 p. 154) eine Anzahl Fälle passiver Wanderung von Meerestieren zusammengestellt, und weitere Angaben finden sich in der Literatur zerstreut. Fassen wir aber die Arten, welche passiv verschleppt werden können, zusammen, so ergibt sich eine nur geringe Zahl von Schwämmen, Hydropolypen, Röhrenwürmern, Moostierchen, koloniebildenden Asciden und ranken-

der Oktokorallen mit ihren drei Ordnungen der Alcyonarien, See- federn und Hornkorallen. In tiergeographischer Hinsicht ist das ein Vorzug, zu dem sich noch andere gesellen. Es sind durchweg festsitzende, freier Ortsbewegung nicht fähige Kolonien von Meerestieren, deren Verbreitung nur durch ihre frei beweglichen Larven erfolgen kann, die als Plankton leben und eine nur wenige Tage dauernde Entwicklungszeit haben²⁾. Ferner sind nahezu alle Arten der Oktokorallen in ihrem Tiefenvorkommen an die Küstenlinien gebunden und fehlen jedenfalls dem eigentlichen Hochseeabysal, das ich von 3000 m abwärts rechne, so gut wie völlig, und schließlich ist es ein nicht geringer Vorzug, daß die Oktokorallen

füßigen Krebstieren, während von zahlreichen anderen großen Gruppen kein einziger Verschleppungsfall bekannt ist. Von den Cirripeden ist es nachgewiesen, daß sie auch an Schiffen festhaften können und durch alle Meere verschleppt werden. Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. HARTMEYER ist das gleiche auch bei einigen Ascidien der Fall. Im Hafen von Fremantle fand er teils bereits angesiedelt, teils aber auch an dort liegenden Schiffen festgewachsen, mehrere Arten mediterrane Ascidien (*Ascidia malaca*, *Asciidiella aspersa*, *Styela partita*, sowie die kosmopolitische, bei Australien aber nur aus Hafestädten bekannte *Ciona intestinalis*). Diese Arten wurden sonst nirgends an den australischen Küsten angetroffen. *Ciona intestinalis* ist nur aus jenen australischen Häfen, welche von Überscedampfern angelaufen werden, bekannt, fehlt aber in den kleineren Hafenplätzen, die lediglich von Küstendampfern besucht werden.

Dagegen ist mir von anderen festsitzenden Tiergruppen, wie z. B. den Oktokorallen, kein Beispiel von Verschleppung bekannt und von Actinien nur eins. Nach G. H. PARKER (1902) ist *Sagartia luciae* von Süden her wahrscheinlich mit Austern nach New Haven eingeschleppt worden und hat sich in wenigen Jahren der Küste entlang ziemlich weit nordwärts ausgebreitet. Wenn sich ganz ausnahmsweise Oktokorallen wie *Telesto* oder *Mopsella* an Schiffe ansetzen, so geschieht das nur an solchen, die seit langer Zeit außer Fahrt sind. Der ganz vereinzelte Fall, den VALLENTIN (1895 p. 421) anführt, wonach sich an losgerissenem und treibendem Tang und Seegras (*Zostera marina*) außer Spirorbis, Hydroiden, Bryozoen und Mollusken auch drei Exemplare der gewöhnlichen Seeanemone (*Anthea cereus*) befanden, könnte nur dann als Verschleppung angesehen werden, wenn sich der Transport über ein größeres Areal erstreckt hätte, das von dem Ausgangspunkt durch eine sonst unpassierbare Barriere getrennt wäre.

²⁾ Der Transport pelagischer Larven mariner Bodentiere. Die wichtige Frage, wie lange die Larven benthonischer Formen ihr pelagisches Leben führen können, hat GARDINER (1904) behandelt; er kommt zu dem Schlusse, daß Krustaceen- und Trochosphäralarven eine bedeutend längere pelagische Lebenszeit haben wie Planularlarven. Bei Aktinien beträgt die pelagische Larvenzeit etwa 7—8 Tage, und bei Korallen ist sie im Durchschnitt wohl noch etwas kürzer, da sich Korallenlarven niemals weiter als 50 englische Meilen vom nächsten Riff entfernt im Plankton fanden. Ascidienlarven wurden nie weiter als 24 Stunden (nach der Stromstärke berechnet) vom Lande entfernt gefunden.

in neuester Zeit in bezug auf Systematik und Stammesgeschichte eingehend erforscht worden sind. Diesen Vorzügen für tiergeographische Forschung steht allerdings ein Nachteil gegenüber, indem uns paläontologische Urkunden fast völlig fehlen, im Gegensatz zu manchen anderen fossilen Bodenformen, wie z. B. den gestielten Crinoiden.

Bei der Ausbreitung spielen Meeresströmungen eine große Rolle, da der Eigenbewegung der pelagischen Larven keine Bedeutung beizumessen ist. Für die im oberen Litoral lebenden Arten kommen bereits die von den Gezeiten erzeugten, in ihrer Richtung wechselnden Küstenströmungen in Betracht, die eine Ausbreitung längs der Küste nach beiden Richtungen hin bewirken können und auch den Transport von einer Insel zu einer benachbarten anderen bewerkstelligen. So erklärt sich die Verbreitung litoraler Arten innerhalb größerer Inselgebiete, deren Meeresstraßen oft von sehr kräftigen, in der Richtung wechselnden Strömungen durchzogen werden. Für die Verbreitung wichtiger sind aber die großen konstanten Meeresströme, die teils den Küsten entlang laufen, teils aber auch Hochseeareal überqueren, und dadurch den transportierten pelagischen Larven die Möglichkeit gewähren, sich in neuen Litoralgebieten anzusiedeln, die sie sonst nicht hätten erreichen können.

Ein klassisches Beispiel für eine solche Besiedlung bieten uns die Bermudas, jene weit in den atlantischen Ozean vorgeschobene Inselgruppe an der Ostküste Nordamerikas. Von der Festlandsküste wie von den Bahamas und Westindien sind sie durch ein nicht unbeträchtliches Tiefseeareal getrennt, das an sich für die litoralen Hornkorallen eine unüberwindliche Barriere darstellen würde. Dennoch sind von den 16 Arten der Bermudas nicht weniger als 15 auch von Westindien bekannt, wo die Gattungen, zu denen diese Arten gehören, eine reiche Entfaltung aufweisen. Nach den Bermudas gelangt sind sie durch den Antillenstrom, der an der Außenseite der Antillenkette entlang ziehend in seinem weiteren Verlaufe die Bermudas berührt, sowie durch den außerordentlich starken Floridastrom. Daß nur ein Teil der westindischen Hornkorallen den weiten Weg hat zurücklegen können, erklärt sich vielleicht aus der verschiedenen Dauer der pelagischen Larvenzeit; vielleicht sind es aber auch andere physikalische oder ökologische Lebensbedingungen, welche eine Übersiedlung mancher Formen verhindert haben. Auch andere Tiergruppen haben von Westindien und den Bahamas aus die Bermudainseln mit Hilfe der genannten Meeresströmungen erreicht und besiedelt; so sind von

25 Aktinienarten der Bermudas 19 auch westindisch, und eine ganze Anzahl Ascidienarten sind den gleichen Weg gewandert. Weiter als bis zu den Bermudas ist indessen die Besiedelung nicht gegangen; denn die nördlich vom Äquator gelegenen, ostatlantischen Inseln des Warmwassergebietes haben nur geringe Beziehungen zu Westindien und jedenfalls keine, die auf einen Transport durch Meeresströmungen schließen lassen.

Die Wichtigkeit von Meeresströmungen für die Verbreitung mariner Bodentiere läßt sich auch an einem negativen Beispiele dartun. Die südjapanische Oktokorallenfauna ist am nächsten verwandt mit der des malayischen Archipels. Zwischen beide Regionen schiebt sich räumlich die große Inselgruppe der Philippinen ein, und man sollte erwarten, daß auf diesem Wege die Wanderung vor sich gegangen sei. Das ist aber nicht der Fall. So haben malayischer Archipel und chinesisch-japanische Region 37 Gattungen von Hornkorallen gemeinsam, während die Philippinen nur 15 auch malayische Gattungen aufweisen. Die Mehrzahl der chinesisch-japanischen Gattungen muß also einen anderen Wanderweg eingeschlagen haben, der längs der Küste Asiens entlang zu suchen ist. Auf diesem weiten Wege ist eine Umbildung der meisten Arten erfolgt, von denen es nur 15 identische in beiden Regionen gibt, gegenüber nur 5 identischen malayischen und philippinischen Arten. Trotzdem das die Philippinen von den beiden anderen Regionen trennende Tiefseeareal nicht besonders breit ist, konnte es doch von den pelagischen Larven nicht passiert werden, da es an zum Transport geeigneten Meeresströmungen fehlt.

Diese beiden Beispiele, die sich noch reichlich vermehren ließen, mögen genügen, um den ausschlaggebenden Einfluß von Meeresströmungen für die Richtung der Wanderungen fossiler Bodentiere mit pelagischer Larvenzeit darzutun, und zu zeigen, daß selbst relativ schmale Tiefseeareale eine unüberschreitbare Barriere bilden, wenn sie nicht von günstig verlaufenden Meeresströmungen überbrückt werden. Aber auch in letzterem Falle findet die Ausbreitungsmöglichkeit ihre Grenze in der Dauer der Larvenzeit, die bei den verschiedenen Gruppen verschieden ist, und bei den Korallentieren 7—8 Tage kaum übersteigt. Die Breite des Tiefseeareales, das überwunden werden kann, ist also proportional dem Produkt aus der Dauer der Larvenzeit und der Stromschnelligkeit.

Viele Verbreitungstatsachen fossiler Bodentiere finden dadurch ihre Erklärung, aber doch nicht alle! Es gibt Fälle diskontinuierlicher Verbreitung, die sich auch durch den Larventransport vermittelst Meeresströmungen nicht erklären lassen, und die uns für

immer dunkel bleiben würden, wenn wir ihre Ursache in jetzt herrschenden Lebensbedingungen suchen wollten. Licht fällt auf diese Fälle erst durch die historische Betrachtungsweise, wenn wir auf die topographischen Verhältnisse früherer Zeiten zurückgreifen. Da sind es sowohl ehemalige Ozeanverbindungen wie auch Landbrücken, welche in Betracht kommen.

A. Ehemalige Ozeanverbindungen.

Während in der Jetztzeit die beiden großen Becken des atlantischen und des indopazifischen Ozeans nur im hohen Norden und in der subantarktischen Zone in Zusammenhang stehen, sind im Tertiär ihre jetzt getrennten Warmwassergebiete in direkter Verbindung gewesen durch eine mittelamerikanische und eine asiatisch-südeuropäische Meeresstraße, und es ist nun zu untersuchen, ob und in welchem Umfange diese beiden Meeresstraßen von Bodentieren zu Wanderungen benutzt worden sind. Da die große Mehrzahl tropischer litoraler Oktokorallen stenotherm ist, stärkere Temperaturschwankungen also nicht verträgt, ist ihr Eintritt aus einem Ozeanbecken in das andere durch Umwanderung der Kontinente ausgeschlossen, da sie die gemäßigten Zonen mit ihrer hohen Temperaturamplitude nicht passieren konnten, bis auf einige wenige eurytherme, von dem klimatischen Faktor unabhängige Formen.

1. Die mittelamerikanische Meeresverbindung.

Diese Verbindung hat bis ins Pliozän hinein bestanden, da erst zu dieser Zeit der Zusammenhang der beiden Ozeane durch das Auftauchen der mittelamerikanischen Landbrücke unterbrochen wurde. Die Benutzung als Wanderstraße für marine Bodenformen ist bei den verschiedenen Tiergruppen eine recht verschiedene gewesen. So gibt z. B. VERSLUYS (1907) an, daß sie ohne Belang gewesen ist für Echiniden wie für die von ihm herangezogene Hornkorallenfamilie der Primnoiden. Dagegen ist nach PAX (1914) die Aktinienfauna Westindiens so nahe verwandt mit der westamerikanischen, daß man von einem pazifischen Charakter der ersteren sprechen kann. Für die von mir in den Mittelpunkt der Untersuchung zu stellende Unterklasse der Oktokorallen hat bereits NUTTING (1909) hervorgehoben, daß west- und ostamerikanische Regionen eine nahe Verwandtschaft zeigen sollen, die sich besonders in der Identität von acht Arten dokumentiert. Bereits 1913 habe ich gezeigt, daß dieses Beweismaterial versagt, da die angebliche Identität der Arten größtenteils auf falschen Bestimmungen beruht, habe aber ganz neuerdings in meiner monographischen Bearbeitung

der Gorgonarien diese Frage aufs neue aufgegriffen und kann nunmehr neues und stichhaltigeres Beweismaterial zugunsten einer Benutzung dieser alten Meeresstraße vorführen³⁾. Danach sind

³⁾ Die Beziehungen der Oktokorallenfauna Kaliforniens zu der Westindiens. Von Alcyonarien führt NUTTING eine Telestide, *T. rigida*, als beiden amerikanischen Küsten gemeinsam auf. Ich konnte indessen nachweisen (1913 p. 229), daß die im Litoral vorkommende kalifornische Form mit der atlantischen, abyssalen *T. rigida* nichts zu tun hat, sondern eine eigene Art darstellt. Die Gattung hat eine sehr weite Verbreitung in fast allen Warmwassergebieten, kommt aber auch in kaltem Wasser, so in der Bass-Straße, vor. Ferner ist die kalifornische Form nebst noch zwei anderen westamerikanischen am nächsten mit bei Japan vorkommenden Arten verwandt und nicht mit den westindischen. Für die Gattung *Telesto* liegt also keinerlei Beweis einer Benutzung der mittelamerikanischen Ozeanverbindung vor.

Die von NUTTING als *Symphodium armatum* WR. STUD. bestimmte kalifornische Form gehört einer neuen Art *Clavularia pacifica* an, fällt also auch als angeblich beiden Meeren gemeinsame Art fort. *Anthomastus ritteri*, der an der kalifornischen Küste vorkommt, kann auch nicht für eine Durchwanderung in Betracht kommen, da in Westindien überhaupt kein *Anthomastus* gefunden worden ist und die nordatlantische Art *A. purpureus* mit der kalifornischen keine nähere Verwandtschaft zeigt, während letztere den japanischen *Anthomastus*-Arten sehr nahe steht. In der Verbreitung der Alcyonarien spricht also nichts für eine Benutzung der mittelamerikanischen Ozeanverbindung als Wanderweg. Anders verhält es sich mit den beiden anderen Ordnungen der Pennatularien und Gorgonarien. Von Seefedern führt NUTTING fünf beiden amerikanischen Küsten gemeinsame Arten auf. Für drei von diesen habe ich nachweisen können, daß die kalifornischen Formen irrtümlich mit atlantischen Arten identifiziert sind; die Bestimmung der vierten als *Acanthoptilum pourtalesii* hat NUTTING selbst mit einem Fragezeichen versehen, und die fünfte, *Acanthoptilum grandiflorum*, ist eine nahezu kosmopolitische Tiefseeform, kommt also schon aus diesem Grunde nicht in Betracht. Mit vollem Rechte konnte ich daher (1913) die behauptete Identität pazifischer und atlantischer Seefederarten der amerikanischen Küsten in Abrede stellen.

Dennoch sprechen gewisse Verbreitungstatsachen bei den Seefedern für eine einstige Durchwanderung, und zwar kommen dafür drei Gattungen in Betracht. Die erste ist *Stylatula*, die sich an beiden amerikanischen Küsten vorfindet, und von der eine Art *St. darwini* bei Rio de Janeiro und in sehr nahestehender, vielleicht sogar identischer Form bei Kalifornien erscheint. Allerdings ist die Art auch im flachen Litoral der Ostküste Patagoniens gefunden worden, so daß eine Umwanderung der Südspitze Amerikas nicht ausgeschlossen ist.

Einwandfreier für ein Durchwandern spricht die Verbreitung der Gattung *Acanthoptilum*, von der 4 Arten auf Kalifornien, 2 auf die Floridariffe beschränkt sind. Für diese dem Litoral des warmen Wassers angehörige Gattung ist ein Durchwandern anzunehmen.

Die dritte dafür in Betracht kommende Gattung ist *Renilla*, ebenfalls dem Litoral und zwar der oberen Zone angehörig, die an beiden Küsten des tropischen Mittelamerikas erscheint. Aber auch für diese Gattung tauchen die gleichen Zweifel auf wie für *Stylatula*; denn auch *Renilla* tritt im kalten Wasser Südamerikas auf, und es ist sogar die gleiche Art, *R. reniformis* (PALL.), von der wir Fundorte bei Kalifornien, Valparaiso, Magelhaenstraße, Rio de Janeiro,

Guatemala und Nicaragua, Südkarolina und längs der Ostküste der Vereinigten Staaten bis Kap Hatteras kennen. Das spricht eher für eine Umwanderung als für ein Durchwandern.

So ist also die mittelamerikanische Meeresstraße von Seefedern nur in bescheidenem Maße und nur von ein paar Litoralformen benutzt worden. Lebhafter haben sich die Gorgonarien an der Durchwanderung beteiligt. Schon die Verbreitung von *Erythropodium* spricht dafür, wenn auch die eine Art in Westindien, die andere erst bei den Marquesasinseln wieder erscheint. Dagegen ist von den anderen atlantisch-amerikanischen Scleraxoniern kein Vertreter von der pazifischen Seite bekannt; höchstens könnte eine angebliche *Anthothela* angeführt werden, die aus großer Tiefe westlich von Mittelamerika stammt, während *Anthothela* sonst nur nordatlantisch ist. Indessen habe ich die Zugehörigkeit der westamerikanischen Form zur Gattung *Anthothela* schon früher stark bezweifelt und halte diesen Zweifel aufrecht.

Von den westindischen litoralen Gattungen *Briareum*, *Titanideum*, *Diodogorgia* und *Iceiogorgia* ist kein einziger westamerikanischer Fundort bekannt.

Etwas beweiskräftigeres Material liefert uns die Familie *Plexauridae*. Zwar sind die westindischen Litoral-Gattungen *Plexaurella*, *Plexaura*, *Pseudoplexaura*, *Plexauropsis* und *Eunicea* ganz auf das ostamerikanische Warmwasserlitoral beschränkt; an der pazifischen Küste Mittel- und Südamerikas kommt aber die nahe verwandte Gattung *Psammogorgia* vor, die ihrerseits nahe verwandt mit der im wesentlichen ostasiatischen *Euplexaura* ist. Von *Euplexaura*, die in einer Art auch bei Kalifornien erscheint, sind aber auch die westindischen Gattungen abzuleiten, so daß wir ein Durchwandern der Stammformen der westindischen Plexauriden vom pazifischen zum atlantischen Ozean anzunehmen haben.

Das wertvollste Material erhalten wir von der Verbreitung der *Muriceidae*. Von den drei Gattungen, welche indopazifischem und atlantischem Ozean gemeinsam sind, müssen wir *Muriceides* deshalb bei Seite lassen, weil diese dem Küstenabysmal zugehörige Gattung ein sehr weit ausgedehntes Verbreitungsgebiet bis zu den Südspitzen Südamerikas und Afrikas hat, so daß eine Umwanderung das weitaus Wahrscheinlichere ist. Dagegen kommen von *Muricea*, einer Gattung des oberen Litorals, 13 sichere Arten an der pazifischen Küste Mittel- und Südamerikas vor, 3 andere in Westindien. Ebenso sind von der gleichfalls litoralen *Eumuricea* 5 Arten pazifisch amerikanisch, eine sechste westindisch. Da alle Arten beider Gattungen dem flachen Litoral angehören und nur ein eng begrenztes Verbreitungsgebiet in beiden amerikanischen Warmwasserzonen haben, kommt nur ein Durchwandern der mittelamerikanischen Ozeanstraße in Betracht.

Wie bei den Plexauriden und Muriceiden, so fehlen auch bei den *Gorgoniidae* identische Arten; die Verbreitung der Gattungen zu beiden Seiten Mittelamerikas spricht aber auch für diese Familie zugunsten eines Durchwanderens. Die pazifische Gattung *Gorgonia* steht der westindischen *Rhipidogorgia* sehr nahe, und den pazifischen mittel- und südamerikanischen Gattungen *Eugorgia* und *Phycogorgia* entsprechen die westindischen *Pterogorgia*, *Xiphogorgia* und *Phyllogorgia*. Ob *Leptogorgia* den gleichen Weg benutzt hat, ist dagegen nicht sicher, da diese weitverbreitete Gattung vielleicht auch eine Umwanderung angetreten hat.

Jedenfalls geht aber aus diesen Angaben hervor, daß die mittelamerikanische Ozeanverbindung von einer gewissen Anzahl Gattungen des Litorales als Wanderweg benutzt worden ist.

in der Tat Vertreter einiger Gattungen hindurch gewandert, die sämtlich nur das obere Litoral bewohnen. Ferner ist die Zahl der Arten jeder dieser Gattungen im pazifischen Gebiet größer als im atlantischen; identische Arten fehlen fast völlig, und in mehreren Fällen ist nicht nur eine Umwandlung der Arten, sondern auch der Gattungen, welche durchgewandert sind, eingetreten.

Es sind daraus folgende auch für die Paläogeographie bedeutende Schlüsse zu ziehen. Die Verbindung beider Ozeane kann nur eine seichte gewesen sein, da sie Formen größerer Tiefen ausnahmslos das Durchwandern verwehrt hat; ferner ist die Wanderung ausschließlich von der pazifischen Seite aus in den atlantischen Ozean erfolgt, da von den zahlreichen charakteristischen, meist endemischen Gattungen des karaischen Meeres kein einziger Vertreter an der pazifisch-amerikanischen Küste vorhanden ist. Es muß daher eine konstante Meeresströmung die Straße durchflutet haben, die von der pazifischen Seite zur atlantischen ging und nur pazifische Larvenformen transportierte, atlantische aber am Passieren hinderte. Die starke Umwandlung der Arten beweist uns, daß die seit Schließung der Straße im Pliozän verflossene Zeit dazu ausgereicht hat. Wir ersehen gleichzeitig daraus, welcher wichtige Faktor für die Entstehung neuer Arten die Isolierung ist.

2. Die asiatisch-europäische Meeresverbindung.

Die Paläogeographie hat uns gelehrt, daß in frühtertiären Zeiten und lange vor der durch Einbruch erfolgten Entstehung des Roten Meeres der indische Ozean mit dem atlantischen Ozean über das Mittelmeer in direkter, über Vorderasien und Südeuropa führender Verbindung gestanden hat, die bis ins Miozän hinein gedauert hat.

Diese Verbindung soll für viele marine Bodentiere ein Wanderweg gewesen sein. In neuerer Zeit hat VERSLUYS (1905) außer den Echiniden noch eine Gruppe von Hornkorallen aus der Familie der Primnoiden als Beweis herangezogen, und zwar sind es drei in größeren Tiefen vorkommende Gattungen *Caligorgia*, *Stachyodes* und *Calyptrophora*, die auf diesem Wege in den atlantischen Ozean gelangt sein sollen. Die Beweiskraft liegt vor allem in der ausschließlich circumtropischen Verbreitung dieser drei Gattungen, welche eine Wanderung um die Südspitzen der Kontinente ausschließt. Auf wie schwachen Füßen aber diese Beweisführung steht, erhellt daraus, daß ich inzwischen für zwei von den drei herangezogenen Gattungen, nämlich *Caligorgia* und *Stachyodes*, Vertreter aus der Antarktis beschrieben habe, so daß also von einer

rein circumtropischen Verbreitung keine Rede mehr sein kann. Es bleibt daher nur der Fall übrig, daß eine sonst indopazifische Gattung größerer Tiefen einen Vertreter im atlantischen Ozean hat, dessen Fundstelle bei Irland liegt. Wenn wir indessen bedenken, wie jede neue Tiefseeexpedition den Verbreitungsbezirk in größeren Tiefen lebender Arten und Gattungen erweitert hat, und wie unzureichend bis heute die südlichen Meeresgebiete durchforscht sind, so dürfen wir auch für die Gattung *Calyptrophora* noch eine bedeutende Vermehrung ihrer Fundstellen erwarten, die vielleicht eine Verbindung zwischen den jetzt so weit getrennten Verbreitungsgebieten von Süden her herstellen. Diese Zweifel haben sich mir bei der Untersuchung der Verbreitungsverhältnisse anderer Gorgonarien und der Seefedern verstärkt⁴⁾, so daß ich zu dem Schlusse

4) Verbreitungstatsachen zugunsten einer ehemaligen asiatisch-europäischen Ozeanverbindung. Wie für andere Bodentiere, so ist auch für die Seefedern eine nahe Verwandtschaft der Mittelmeerfauna mit der des indischen Ozeans behauptet worden, und zwar von BALSS (1910). Besonders auffällig ist das Vorkommen von Veretilliden in beiden Gebieten. Die Verbreitung der Gattung *Veretillum* ist ausgesprochen diskontinuierlich. Wenn wir die früher als *Policella* bezeichnete Gattung zu *Veretillum* ziehen, so kommt die Gattung im indopazifischen Ozean von Vorderindien bis zu den Philippinen und Westaustralien vor, außerdem aber im Mittelmeer und den benachbarten atlantischen Küsten. Nun konnte ich aber die Verbreitung der gleichen Art (*V. cynomorium*) auch bei den Kanaren, den Kap Verden und an der westafrikanischen Küste bis zur großen Fischbucht nachweisen. Wäre *Veretillum* vom indischen Ozean durch die asiatisch-europäische Straße ins Mittelmeer und von da in den atlantischen Ozean eingewandert, so müßten wir annehmen, daß die Wanderung längs der westafrikanischen Küste bis Südwestafrika, der Richtung des Benguelastromes entgegengesetzt erfolgt sei. Das erscheint nun vollständig ausgeschlossen; wüßte ich doch keinen Fall zu nennen, in welchem pelagische Larvenformen der Stromrichtung entgegengesetzt gewandert wären. Das Vorkommen von *Veretillum cynomorium* bei Südwestafrika läßt sich nur durch ein Umwandern Südafrikas vom indischen Ozean her erklären. Zwar sind uns bis jetzt keine Fundorte von Süd- oder Ostafrika bekannt; es ist aber von Belang, daß die primitivsten Veretilliden, die der Gattung *Lituaria* angehören, einen Vertreter bei Mozambique haben. Die Umwanderung Südafrikas ist auch von anderen Litoralformen bekannt. Dem Übertritt aus dem warmen Agulhasstrom in den kalten Benguelastrom steht kein Hindernis entgegen, wenn die Form eurytherm ist, und das ist bei *Veretillum cynomorium*, das im flachen Litoral des Mittelmeers und des Warmwassergebietes Westafrikas wie im kalten Benguelastrom vorkommt, in ganz ausgesprochenem Maße der Fall. Ganz ebenso ist auch die Mittelmeerform *Cavernularia elegans* aus dem atlantischen Ozean ins Mittelmeer eingewandert und nicht auf direktem Wege vom indischen Ozean durch eine asiatisch-europäische Ozeanverbindung. Auch diese Form findet sich an der Westküste Afrikas an zahlreichen Stellen vor. *C. madeirensis* von Madeira und *C. pusilla* von Sizilien mögen endemische Formen sein, während die übrigen Arten der Gattung indopazifisch sind.

Eine andere Gattung, für die man eine Durchwanderung annehmen könnte, ist *Kophobelemnon*. In identischer Art (*K. stelliferum*) kommt sie sowohl im nordatlantischen Ozean und im Mittelmeer wie bei Japan vor. Sehr nahe verwandte Formen finden sich im indischen Ozean. Bei dieser Verbreitung könnte man auch an eine Wanderung längs der arktischen Küsten denken; doch fehlen arktische Fundorte bis jetzt völlig; auch scheint *K. stelliferum* eine ausgesprochene Warmwasserform zu sein, so daß also ein Durchwandern der alten asiatisch-europäischen Meeresstraße das Wahrscheinlichere ist.

Auch für andere Seefedern des Küstenabysalls läßt sich ein solches Durchwandern vermuten, so für *Funiculina quadrangularis*, für *Protoptilum*, dessen indische Art *P. medium* der nordatlantischen *P. carpenteri* sehr nahe steht und vielleicht mit ihr identisch ist, ebenso für *Distichoptilum gracile* und *Scleuroptilum grandiflorum*; doch muß daran erinnert werden, daß alle diese küstenabyssalen Formen eine weite Verbreitung haben und vielleicht annähernd kosmopolitisch sind, so daß also auch eine Umwanderung von Süden her in Frage käme. Für *Virgularia* und *Anthoptilum* können wir eine Umwanderung Südafrikas als sicher annehmen. Wirklich zwingende Beweise für ein Durchwandern der asiatisch-europäischen Meeresstraße liefern also die herangezogenen Beispiele aus der Ordnung der Seefedern nicht.

Ganz das gleiche gilt für die Gorgonarien. Außer den bereits von VERSLUYS herangezogenen Primnoiden kommen noch folgende Beispiele in Betracht. Für *Paragorgia* liegen die Verbreitungsverhältnisse ganz ähnlich wie für *Kophobelemnon*. Die einzige nordatlantische Art *P. arborea* kehrt bei Japan wieder, während andere Arten aus dem indopazifischen Ozean beschrieben worden sind. Natürlich denkt man zunächst an eine Umwanderung längs der arktischen Küsten; aber auch in diesem Falle fehlen Fundorte, und so scheint das Durchwandern auch für *Paragorgia* das Wahrscheinlichere zu sein. Auch *Primnoa resedaeformis* ist nordatlantisch und nordpazifisch; die Gattung fehlt aber im übrigen pazifischen Ozean wie im indischen völlig, so daß für diese Form eine arktische Wanderung anzunehmen ist, wenn auch rein arktische Fundorte bis jetzt nicht bekannt sind. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß das Küstenabyssal der arktischen Festlandsküsten noch sehr wenig auf seine Fauna hin untersucht worden ist.

Die Gattung *Corallium* hat ebenfalls eine Verbreitung, die für die vorliegende Frage in Betracht zu ziehen ist. Die Hauptentwicklung ist im Küstenabyssal Japans erfolgt, von wo einzelne Formen südlich bis St. Paul und zur subantarktischen Prinz-Edward-Insel gelangt sind. Dagegen liegen im atlantischen Ozean sämtliche Fundorte nördlich des Äquators und sind auf den östlichen Teil der Warmwasserzone und das Mittelmeer beschränkt. Diese Verbreitung spricht zugunsten der Benutzung der direkten Meeresverbindung. Von Muriceiden sollen die Gattungen *Bebryce* und *Acampyogorgia* in identischen Arten auch im indischen Ozean vorkommen. Das ist zwar nach meiner Auffassung nicht der Fall; wohl aber stehen die beiden indischen Gattungen den beiden mediterranen recht nahe, so daß ein Durchwandern nicht unwahrscheinlich ist, wobei diese ausgesprochenen Litoralformen sich nicht nur artlich, sondern auch generisch umgewandelt haben.

Von Gorgoniiden ist *Stenogorgia miniata* sowohl bei den Azoren und Antillen wie im indischen Ozean gefunden worden, fehlt aber in beiden Ozeanen südlicheren Breiten. Von Chrysoforgiiden könnten die in größeren Tiefen lebenden Gattungen *Iridogorgia* und *Radicipes* für ein Durchwandern heran-

komme, daß wirklich zwingende Gründe für eine Benutzung der alten Meeresstraße durch diese Tiergruppen bis jetzt nicht erbracht werden können. Besonders auffällig erscheint es mir, daß in einer ganzen Anzahl von Fällen die im indopazifischen und im circumtropischen atlantischen Ozean vorkommenden Arten identisch sind. Das spricht durchaus gegen eine so lang andauernde, seit dem Miozän einsetzende Isolierung und vielmehr dafür, daß noch jetzt die Verbreitungsbezirke dieser Arten, die fast sämtlich in größeren Tiefen liegen, einheitliche sind, daß sie also irgendwo in höheren südlichen Breiten zusammenhängen.

Zu ähnlichen Schlüssen ist auch PAX (1914) für die Aktinien gelangt. Die auffällige Ähnlichkeit der Tiefseeaktinien des bengalischen Meerbusens mit atlantischen Tiefseeformen kann zwar auf einer Durchwanderung der asiatisch-europäischen Meeresstraße beruhen, läßt aber auch die Erklärung einer Umwanderung von Süden her zu, wenn wir annehmen, daß die betreffenden Arten weit verbreitet und nahezu kosmopolitisch sind, und daß wir von der Fauna größerer Tiefen in südlichen Breiten noch sehr wenig wissen.

Dagegen scheint die Verbreitung anderer Bodenformen mehr für ein ehemaliges Durchwandern zu sprechen, so z. B. der Echiniden; doch will ich darauf nicht näher eingehen, da ich mich auf sessile Bodentiere beschränken und auch keineswegs behaupten will, daß diese alte Meeresstraße nicht von diesen benutzt worden ist. Vielmehr habe ich nur zu zeigen versucht, wie wenig spruchreif diese Frage noch ist, und welche Unsicherheiten dem Heranziehen in größeren Tiefen lebender Formen noch heute anhaften, da deren Verbreitung noch längst nicht genügend erkannt worden ist.

3. Verbindung zwischen Rotem Meer und Mittelmeer.

Ganz unabhängig von der bis ins Miozän reichenden asiatisch-europäischen Ozeanverbindung hat im Pleistozän eine Verbindung zwischen Rotem Meer und Mittelmeer über die Landenge von Suez bestanden. Die des öfteren behauptete Verwandtschaft der Bodenfaunen beider Gebiete trifft aber für die Oktokorallen auf keinen Fall zu. Die Alcyonarien des Roten Meeres sind fast ausschließlich Riffbewohner und schon dadurch von denen des Mittelmeeres grundverschieden; von den Seefedern kommt nur die sonst rein indo-

gezogen werden, von *Isididen* die Gattungen *Acanella* und *Ceratoisis*. Aber vollgültige Beweise sind das schon deshalb nicht, weil wir mit Sicherheit annehmen können, daß diese Arten ein viel weiteres Verbreitungsgebiet haben, als uns bis jetzt bekannt ist.

pazifische Gattung *Pteroeides* in Betracht, von der eine Art mediterran ist. Da diese aber mit der im Roten Meere vorkommenden Art keine nähere Verwandtschaft zeigt, ist vielleicht ihre Einwanderung schon früher durch die alttertiäre Meeresverbindung erfolgt. Im übrigen sind die Seefedern wie auch die Hornkorallen beider Meere total verschieden, und wir müssen daher eine Verwandtschaft beider Oktokorallenfaunen vollkommen in Abrede stellen. Von irgend welcher Bedeutung ist also die jedenfalls nur seichte und unvollkommene pleistozäne Meeresverbindung für die Verbreitung der Oktokorallen nicht geworden. Vielmehr ist das Rote Meer von einer relativ geringen Anzahl aus dem Indischen Ozean stammender Arten besiedelt worden, während das Mittelmeer seine Oktokorallen größtenteils aus dem Atlantischen Ozean erhalten hat.

Auch andere festsitzende Bodentiere des Litorals zeigen in beiden Meeren diese große Verschiedenheit, wie z. B. MICHAELSEN (1919 p. 5) ganz kürzlich erst für die litoralen Ascidien nachgewiesen hat. Das gleiche gilt auch für die Aktinien.

B. Ehemalige Landverbindungen.

Die Rekonstruktion ehemaliger Landbrücken, welche jetzt weit getrennte Festlandsgebiete verbunden haben, gründet sich vorwiegend auf Verbreitungstatsachen von Pflanzen und Landtieren, und ist vielfach noch recht hypothetisch. Besonders bei der Verbreitung von Landtieren ist es mitunter unmöglich zu entscheiden, ob nicht doch eine nachträgliche Verschleppung in ein der Art sonst unzugängliches Gebiet vorliegt. Dieser Zweifel fällt bei der Mehrzahl mariner Bodentiere fort, so auch bei den Oktokorallen, die wir der Prüfung der Frage zugrunde legen wollen, ob sich aus ihrer Verbreitung Schlüsse auf ehemalige Landverbindungen ergeben. Da fast alle Arten in ihrem Vorkommen an die Küste gebunden sind, ist die Tiefsee von etwa 3000 m an für sie eine unüberwindbare Schranke, und ihre Verbreitung muß im wesentlichen den Küstenlinien entlang erfolgt sein, und zwar entweder den jetzigen oder denen, die in der Vergangenheit bestanden haben. Gehen wir von den wichtigsten ehemaligen Landbrücken aus, so ist die von allen Seiten anerkannte die über den nordatlantischen Ozean führende.

1. Die nordatlantische Landbrücke.

Die ehemalige Existenz einer Nordeuropa mit Nordamerika verbindenden nordatlantischen Landmasse wird nicht nur von Seiten

der Tier- und Pflanzengeographen angenommen, sondern diese Annahme findet auch bei Geologen und Geographen volle Zustimmung. Diese Brücke hat weit über das Tertiär hinaus noch im Pleistozän bestanden. An ihr können wir den Wert erproben, den die Verbreitung mariner Bodentiere für paläogeographische Fragen hat. Bleiben wir bei den Oktokorallen, so zeigt sich zwischen der nord-europäischen und ostamerikanischen Fauna eine sehr weitgehende Verwandtschaft. So ist von Gorgonarien die Mehrzahl der Gattungen beiden Küsten gemeinsam, und 6 Arten sind identisch. Diese nahe Verwandtschaft zeigen auch die beiden anderen Ordnungen der Alcyonarien und der Pennatularen, und auch bei anderen sessilen Gruppen des Litorals wie den Aktinien und den Ascidien findet sie sich (siehe Anmerkung⁵⁾). Da das Tiefseeareal, welches beide Küsten trennt, viel zu breit ist, um ein Überwandern mit Hilfe von Meeresströmungen zu gestatten, so kann nur die Existenz einer ehemaligen Küstenlinie angenommen werden, die beide jetzt so völlig getrennte Gebiete verbunden hat und der entlang die Wanderungen erfolgt sind. Diese Wanderlinie ist aber in der Südküste der Nordatlantis gegeben.

2. Die südatlantische Landbrücke.

Die Annahme einer weiteren Landbrücke quer über den tropischen atlantischen Ozean, die Afrika mit Südamerika verbunden haben soll, begegnet noch immer mancherlei Zweifeln. Da erscheint es wertvoll, wenn neue Beweise zugunsten dieser Landverbindung erbracht werden können. Das ist nun in der Tat auf Grund der Verbreitung der marinen Bodentiere der Fall. Einer der eifrigsten Verfechter der südatlantischen Landbrücke, v. IHERING, der ihr den Namen Archhelenis gab, nimmt an, daß sie bis ins Eocän hinein bestanden hat⁶⁾. Ihre Nordküste soll einen

⁵⁾ Beziehungen der Hornkorallenfauna der nordamerikanischen und der nordeuropäischen atlantischen Küsten. Von Hornkorallen sind beiden Regionen gemeinsam folgende 6 Arten: *Anthothela grandiflora*, *Paragorgia arborea*, *Paramuricea placomus*, *Prinnoa resedaeformis*, *Chryso-gorgia agassizii* und *Acanella arbuscula*. Wenn man bedenkt, daß in der nordamerikanischen Region 6 Arten, in der nordeuropäischen 25 Arten vorkommen, so ist die Zahl der identischen Formen auffällig hoch. Die Ähnlichkeit wird gesteigert durch die fast völlige Identität aller amerikanischen Gattungen mit nordeuropäischen; nur eine Gattung mit einer Art (*Titanideum suberosum*) ist als Immigrant von der Antillenregion her zu betrachten.

⁶⁾ Beziehungen der westindischen zur atlantisch-europäischen und mediterranen Fauna. Es sind nunmehr bereits 4 identische Arten von Hornkorallen aus beiden Regionen bekannt. Die Bearbeitung des von HART-

ungefähren Verlauf zwischen Marokko und Westindien gehabt haben, und dieser Küstenlinie entlang muß auch eine etwaige Wanderung von Litoraltieren erfolgt sein. Es fragt sich nun, ob sich aus einem Vergleich der mediterranen und der westindischen Oktokorallenfauna Anhaltspunkte für eine solche Annahme ergeben. Das ist in der Tat in überraschend hohem Maße der Fall. Da Alcyonarien und Pennatularien in Westindien nur schwach vertreten sind, haben wir uns an die Gorgonarien zu halten. Von den 9 sicheren Arten des Mittelmeeres kommen nicht weniger als 4 auch in Westindien vor, und für die mediterrane Gattung *Isidella* tritt vikariierend die sehr nahe verwandte westindische *Lepidisis* ein. Auch von Aktinien berichtet PAX (1914), daß 6 vikariierende Arten und eine vikariierende Gattung in beiden Regionen vorhanden seien, und auch die Ascidienfaunen zeigen nach HARTMEYER verwandtschaftliche Beziehungen. Nun hat man allerdings für die beiden letzteren Gruppen angenommen, daß ihre Verbreitung mit Hilfe treibender Algen erfolgt sei, welche von Meeresströmungen von einer atlantischen Küste zu anderen getragen wurden. Dem widerspricht aber der tatsächliche Verlauf der in Betracht kommenden atlantischen Meeresströmungen, und für eine solche passive Verschleppung der in Betracht kommenden Arten fehlt es außerdem an Beobachtungen. Auch ein etwaiger Larventransport quer über das Tiefseeareal des atlantischen Ozeans ist völlig ausgeschlossen, schon wegen der beschränkten Dauer des Larvenlebens, die zu dem zurückzulegenden Wege in gar keinem Verhältnis steht. Dagegen gibt uns die Annahme einer Wanderung längs der Nordküste von Archhelenis eine in jeder Hinsicht befriedigende Erklärung. Aller-

MEYER und mir in Westindien gesammelten Materials hat ergeben, daß die beiden mediterranen Arten *Bebryce mollis* und *Paracamptogorgia bebrycoides* auch bei den Antillen vorkommen. Ferner ist beiden Gebieten eigen *Caligorgia verticillata* und *Paramuricea placomus*; denn die westindische Art *P. hirta* dürfte in den Formenkreis von *P. placomus* gehören. Von Mittelmeergattungen kommen nur *Corallium* und *Eunicella* nicht in Westindien vor, während für *Isidella* eine ihr sehr nahestehende Gattung *Lepidisis* in Westindien vikariiert. Auch die in Westindien reichlich vertretene Gattung *Leptogorgia* hat einen mediterranen Vertreter.

Weniger ausgesprochen ist die Ähnlichkeit von südamerikanischer und südafrikanischer atlantischer Oktokorallenfauna; vorhanden ist sie aber auch. So hat *Suberia* einen Vertreter an der südafrikanischen Küste, einen zweiten an der Ostküste Südamerikas. *Leptogorgia* ist an beiden Küsten wohl entwickelt; ebenso ist *Nicella* und *Muriceides* an beiden Seiten des südatlantischen Ozeans vertreten. Schließlich darf darauf hingewiesen werden, daß die südafrikanische Gattung *Spongioderma* die ihr am nächsten stehende Gattung *Diodogorgia* in Westindien hat.

dings müssen wir annehmen, daß die Verbindung noch in viel späterer Zeit für die marinen Bodentiere vorhanden war, auch nachdem die Landbrücke für Landtiere durch teilweisen Einbruch unpassierbar geworden war. Wahrscheinlich sind einzelne Pfeiler und Untiefen noch sehr lange bestehen geblieben, die als Etappen auf der Wanderung benutzt werden konnten. Auch für Wanderungen längs der Südküste von Archhelenis finden sich Anzeichen in verwandtschaftlichen Beziehungen der südafrikanischen und südlichen ostamerikanischen Fauna.

Die Verbreitung mariner Bodentiere liefert also zweifellose Beweise für die einstmalige Existenz von Archhelenis.

3. Die nordpazifische Landverbindung.

Ebenso wie im nordatlantischen Ozean, so hat auch im nordpazifischen eine direkte Landverbindung der Festlandsmassen bis ins Pleistozän hinein bestanden, die über die Beringstraße geführt hat. Diese Landbrücke wird von allen Seiten angenommen, auch von jenen Forschern, welche sonst den pazifischen Ozean für ein seit den ältesten Zeiten vorhandenes Meeresbecken halten. Eine Prüfung der Faunen der in Betracht kommenden Gebiete liefert den Nachweis, daß auch die Verbreitung der marinen Bodentiere für die einstige Existenz dieser Landbrücke spricht. Wenn wir die einigermaßen ausreichend bekannten Meeresfaunen von Japan und von Kalifornien miteinander vergleichen, so ergibt sich als Parallellfall zu den Verhältnissen im nordatlantischen Ozean, daß auch diese beiden pazifischen Regionen weitgehende Ähnlichkeiten ihrer Faunen aufzuweisen haben. Es sind nicht nur mehrere Gattungen der Oktokorallen beiden Gebieten gemeinsam, sondern auch eine größere Zahl von Arten⁷⁾. Das Vorkommen von nicht

⁷⁾ Beziehungen der kalifornischen Oktokorallenfauna zu der Ostasiens, speziell des südlichen Japans. Von Alcyonarien sind die Gattungen *Telesto* und *Anthomastus* beider Regionen gemeinsam. Wenn auch ihre Verbreitung eine sehr ausgedehnte ist, so fällt doch ins Gewicht, daß die kalifornischen Arten *Telesto nuttingi* und *Anthomastus ritteri* mit den japanischen Arten am nächsten verwandt sind. Von Pennatularien kommen 5 identische Arten in beiden Gebieten vor: *Pavonaria willemoesi*, *P. californica*, *Virgularia bromleyi*, *Umbellula huxleyi* und *Pennatula phosphorea*. Letztere weist allerdings in der kalifornischen Form gewisse kleine Differenzen gegenüber der japanischen auf und stimmt mehr mit einer antarktischen Varietät überein.

Auch die Hornkorallen haben 5 identische Arten aufzuweisen: *Plumarella longispina*, *Caligorgia flabellum*, *Stenella doederleini*, *Muricella complanata* und *Elasmogorgia filiformis*, und von anderen Gattungen treten nahe verwandte Arten in beiden Gebieten auf, so von *Euplexaura*, *Anthomuricea*, *Stenogorgia* und der Untergattung *Amphilaphis*.

weniger als 10 identischen Arten legt den Gedanken nahe, ob nicht die Wanderungen noch jetzt stattfinden können, auch nachdem die Brücke im Pleistozän eingebrochen ist; man könnte an eine noch jetzt vor sich gehende Wanderung längs des südlich der Beringstraße ziehenden Inselbogens der Kurilen und Aleuten denken. Die Transportmöglichkeit der Larven ist uns in dem mächtigen Strome des Kuro Shiwo gegeben, der, von Ostasien kommend, den nordpazifischen Ozean überquert, um an der amerikanischen Westküste nach Süden zu verlaufen und, mit kaltem Wasser vermischt, als Kaliforniastrom bis zum südlichen Kalifornien zu ziehen. Der Stromrichtung entsprechend muß die Wanderung von Ostasien her erfolgt sein, womit alle Verbreitungstatsachen übereinstimmen. Eine Entscheidung der Frage, ob die ganz außer Zweifel stehenden Wanderungen längs der nordpazifischen Landbrücke an deren Südküste erfolgt sind und mit deren Zusammenbruch im Pleistozän aufgehört haben, oder ob vielleicht einzelne Arten noch jetzt längs der Inselkette ostwärts zu wandern vermögen, wird erst eine genauere Untersuchung der Litoralfaunen dieser Inselkette zu geben vermögen.

Dagegen wird die marine Tierwelt kaum einen Beitrag von Belang zur Lösung der Frage geben können, ob eine südlicher gelegene Landverbindung in frühtertiärer Zeit Ostasien und Westamerika verknüpft hat, wie sie von manchen Tiergeographen, so von SCHARFF (1911) gefordert wird. Zur Erklärung der jetzigen Verbreitung mariner Bodenformen in diesen Gebieten brauchen wir jedenfalls auf die stark hypothetische, alttertiäre Landbrücke SCHARFFS nicht zurückzugreifen.

4. Antarktische und subantarktische Landbrücken.

Die vielfachen Beziehungen, welche sich zwischen den Landfaunen südlicher Landmassen wie Patagonien, Neuseeland, Australien, Südafrika, Kerguelen und Madagaskar ergeben haben, sind Veranlassung zur Aufstellung einer ganzen Anzahl von oft recht luftigen Landbrücken geworden, die entweder direkte Verknüpfungen quer durch die südlichen Ozeane darstellen oder nach dem antarktischen Kontinent geschlagen werden, der diese Wanderungen vermittelt haben soll.

Das bis jetzt vorliegende Material an Verbreitungstatsachen mariner Bodentiere reicht zwar noch nicht aus, um den vermutlichen Verlauf dieser Landbrücken in allen Einzelheiten festzulegen, gestattet uns aber den sicheren Schluß, daß unzweifelhaft Verbindungen des antarktischen Festlandes mit den Südspitzen der

Kontinente bestanden haben müssen. Vor allem sind es zwei Familien der Gorgonarien, die Primnoiden und die Isididen, welche uns wertvolles Material liefern. Von diesen haben 3 Gattungen ihr Entstehungszentrum im antarktischen Gebiete gehabt, sind nordwärts nach verschiedenen Richtungen gewandert und haben die südlichen Küsten der Kontinente erreicht. Als Meeresströmungen, welche den Larventransport besorgt haben, kommen die von der Westwindtrift sich abzweigenden kalten Ströme in Betracht, die an die Südküsten der Kontinente herantreten, um dann als Humboldtstrom und Benguelastrom längs der Westküsten von Südamerika und von Afrika äquatorwärts zu verlaufen. Auch der südliche Teil der Ostküste Südamerikas wird von einem kalten Strom, dem Falklandsstrom, gespült, und an der australischen Festlandsmasse geht der kalte, von der Westwindtrift stammende Strom der Südküste entlang, im Westen wie im Osten ein Stück weit umbiegend, um der Küste entlang nordwärts zu verlaufen. Da sich ein weites Tiefseeareal südlich von den Festlandsmassen erstreckt, das für die in Betracht kommenden Arten eine absolute Barriere darstellt, kann die Wanderung nur durch die antarktischen Strömungen erfolgt sein. Die zurückzulegende Strecke war aber um das Vielfache weiter, wie die Larvendauer und Stromstärke zuläßt. Höchstens die Südspitze Südamerikas könnte man sich allenfalls als innerhalb der Reichweite gelegen denken. Im allgemeinen muß man aber annehmen, daß die Wanderung nur entlang von Küstenlinien erfolgt sein kann, und damit kommen wir zur Forderung ehemaliger Landbrücken, welche die Antarktis mit den nördlich davon gelegenen Inseln und Kontinenten verbunden haben. Am stärksten vertreten sind antarktische Formen an der Südspitze Südamerikas und an der Südküste Australiens, am schwächsten an der Südküste Afrikas. Es läßt sich nun sehr schön verfolgen, wie einzelne dieser Formen längs der Küsten der Kontinente mit Hilfe der daran entlang streichenden kalten Meeresströme weiter nach Norden vorgedrungen sind; ich will mich hier aber damit begnügen, auf die eigenartigen Verhältnisse an der australischen Südküste zu verweisen, deren Gorgonarienfauna total von der der anderen australischen Küsten abweicht. Während die nördlichen Küsten Australiens Vertreter von 9 Familien aufzuweisen haben, fehlen 8 dieser Familien der Südküste völlig, und die letzterer zukommenden 7 Gattungen sind wieder bis auf eine, vielleicht zwei, nicht an der Nordküste vertreten. Es ist das eine Faunenverschiedenheit, wie man sie sich nicht größer denken kann, und die darin ihre Erklärung findet, daß antarktische, kalte Strömungen bei der Besiedelung der Süd-

küste tätig gewesen sind, während die anderen Küsten einem ausgesprochenen Warmwassergebiet zugehören. Von den 7 südaustralischen Gattungen sind bis jetzt nicht weniger als 5 auch in der Antarktis gefunden worden⁸⁾. Das ist ein glänzender Beweis für die Wichtigkeit, welche Meeresströmungen für die Verbreitung sessiler Bodentiere mit pelagischer Larvenzeit haben. Ausstrahlungen dieser südaustralischen Kaltwasserfauna finden wir sowohl im südlichen Teile der Westküste wie an der Südküste bis etwa zur Höhe von Sydney. Wenn auch aus letzterem Küstenabschnitt bis jetzt ein Zweig der kalten Strömung nicht beobachtet worden ist, welcher längs der Küste nach Norden zieht, so muß er doch auf Grund der vorliegenden Verbreitungstatsachen vorhanden sein. Damit stimmt auch die Verbreitung anderer sessiler Bodentiere, so der Ascidien, überein.

Zusammenfassung.

Es ist klar, daß diese Ausführungen vielfach noch hypothetischen Charakters sind, daß neue Funde sie beweiskräftiger zu gestalten und in mancher Hinsicht auch zu modifizieren vermögen. Ich möchte sie daher mehr als Anregungen betrachtet wissen. Immerhin lassen sich aus ihnen folgende Schlüsse schon jetzt ziehen.

1. Die Verbreitung der sessilen, an den Verlauf der Küsten gebundenen Bodentiere, welche eine kurze Dauer ihrer pelagischen Larvenzeit haben, hängt vor allem von Meeresströmungen ab und wird durch deren Verlauf bestimmt.

⁸⁾ Beziehungen der antarktischen Hornkorallenfauna zu der der Südküste der Kontinente. Die drei dafür in Betracht kommenden antarktischen oder doch subantarktischen Gattungen sind *Thouarella*, *Primnoella* und *Primnoisis*.

Alle vier Untergattungen von *Thouarella* haben ziemlich scharf gesonderte Verbreitungsgebiete, die sich aber in der antarktischen Region zum Teil überdecken. Die von hier ausgegangene Wanderung hat sich in strahlenförmiger Ausbreitung nach Südamerika, nach Südastralien und nach Südafrika erstreckt und ist von da in vereinzelt Fällen längs der Küsten weiter nordwärts gegangen. Von *Primnoella* ist gleiches zu berichten; nur fehlt die Gattung bis jetzt in Südafrika, erscheint aber in einer sonst australischen Art bei Neuseeland. Von Interesse ist die Verbreitung von *Primnoella distans*, die in Südostaustralien und im pazifischen Ozean auf der Breite des südlichen Wendekreises, aber auch im südatlantischen Ozean an der Ostküste von Südamerika und weiter nördlich im Antillenmeer vorkommt. Die antarktische Gattung *Primnoisis* erscheint auch an den Küsten von Kerguelen und Prinz-Eduard-Insel, vor der la Platamündung, sowie bei Südafrika und im südlichen Polynesien, fehlt aber Südastralien. Dagegen haben sich an der südaustralischen Küste 2 Gattungen entwickelt: *Pseudoplumarella* und *Mopsea*, von denen einzelne Vertreter in den malayischen Archipel gelangt sind.

2. Aus der Verbreitung dieser Formen sind auch Schlüsse auf das Vorhandensein noch nicht bekannter Meeresströmungen zu ziehen.
3. Das Hochseeabyssal bildet für diese Formen eine Barriere, die nur dann überschritten werden kann, wenn geeignete Meeresströmungen die Larven über ihr Areal hinweg transportieren können.
4. Eine Überschreitung des sonst unpassierbaren Tiefseeareals ist nur dann möglich, wenn dessen Ausdehnung dem Produkt aus der Schnelligkeit des überbrückenden Meeresstromes und der Dauer der Larvenzeit entspricht.
5. Nicht für alle Verbreitungstatsachen reichen die jetzt herrschenden physikalischen Bedingungen zur Erklärung aus; für die übrig bleibenden müssen wir annehmen, daß in früheren Zeiten andere Bedingungen in Kraft gewesen sein müssen, die Wanderungen ermöglicht haben, die jetzt nicht mehr stattfinden können.
6. Solche Bedingungen sind sowohl ehemalige direkte Ozeanverbindungen, die jetzt unterbrochen sind, wie auch ehemalige Landbrücken, längs deren Küsten Wanderungen erfolgen konnten.
7. Für beide vermag die marine Tiergeographie sichere Beweise zu erbringen.
8. Diese Beweise erhalten dadurch besonderen Wert, daß für manche Tiergruppen der Einwand späterer Verschleppung nicht gemacht werden kann, während dieser Einwand bei der Verbreitung von Landtieren eine große Rolle spielt.
9. Die marine Tiergeographie ist daher berufen, zur Lösung wichtiger Fragen der Paläogeographie in viel höherem Maße beizutragen, als man bisher annahm.

Literaturverzeichnis.

- BALSS, H., Japanische Pennatuliden, in: Abh. Bayer. Akad. Supplem. v. 1. 1910.
- CLARK, A. H., On the Deep sea and Comparable Faunas, in: Internat. Rev. Hydrobiologie. 1913.
- CLARK, A. H., The Circulation of the Abyssal Waters of the Oceans, as indicated by the Geographical and Bathymetrical Distribution of the Recent Crinoids, in: Bull. Inst. Oceanogr. Nr. 285. 1914.
- GARDINER, J. St., Notes and Observations on the Distribution of the Larvae of marine Animals, in: Ann. Nat. Hist. Ser. 7, v. 14 p. 403. 1904.
- HARTMEYER, R., Ascidier, in: Consp. Faunae Groenlandicae. Med. om Grönland v. XXIII. 1914.
- HARTMEYER, R., Die geographische Verbreitung der Ascidien, in: Verh. d. Zool. Ges. 1911.

- v. IHERING, H., Les mollusques fossiles du Tertiaire et du Crétacé supérieur de l'Argentine, in: An. Mus. Buenos Aires v. 14. 1907.
- KELLER, C., Die Wanderung der marinen Tierwelt im Suezkanal, in: Zool. Anz. Nr. 283 u. 284. 1888.
- KÜKENTHAL, W., Über die Alcyonarienfauna Kaliforniens und ihre tiergeographischen Beziehungen. Zool. Jahrb. Syst. v. 35. 1913.
- KÜKENTHAL, W., u. BROCH, H., Pennatularia, in: Wiss. Ergeb. d. Tiefseeexped v. 13. 1911.
- KÜKENTHAL, W., Gorgonaria, in: Wiss. Ergeb. d. Tiefseeexp., v. 13 pars 2. 1919.
- ORTMANN, A. E., Tertiary Archhelenis, in: Am. Nat. v. 44. 1910.
- PAX, F., Die Actinien. Ergeb. u. Fortschr. der Zool. v. 4. 1914.
- PARKER, G. H., Notes on the dispersal of *Sagartia luciae* Verr., in: Amer. Natur. v. 36. 1902.
- SCHARFF, R. F., European Animals, London. 1907.
- SCHARFF, R. F., Distribution and Origin of life in America, London 1911.
- SEMPER, C., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. 1880.
- SOERGEL, W., Das Problem der Permanenz der Ozeane und Kontinente. Stuttgart 1917.
- VALENTIN, R., Some Remarks on the Dispersal of marine Animals by means of Sea weeds. Ann. Nat. Hist. ser. 6, v. 16. 1895.
- VERSLUYS, J., Jets over Zoogeographie. Handelingen van het tiende Nederlandsch Natur-en Geneeskundig Congres te Arnhem 1905 p. 490—511.

Skizze zur Verbreitung einiger flugunfähiger Blattkäfer (*Metalotimarcha*).

VON H. KUNTZEN.

Einen Zweig der die stattlichsten europäischen und mediterranen echten Blattkäfer enthaltenden Gattung *Timarcha* bilden die *Metalotimarchen*. Wie alle *Timarchen* sind sie in Abhängigkeit von ihrem montan-petrophilen Lebensmilieu schon vor der Abzweigung von ihren Verwandten in der stammesgeschichtlichen Entwicklung ihrer Flügel beraubt worden und bilden so eine jener Gruppen unter den Käfern, die bei ihrer beträchtlichen Schwerfälligkeit als für eine Verbreitungsstudie besonders geeignet erscheinen muß. Sie gehören zu jenen Formenkreisen, von denen HOLDHAUS 1910 sagt „Die ungeflügelten montanen Coleopteren sind innerhalb der einheimischen Fauna das bodenständigste Element. Die geographischen und klimatischen Verhältnisse der geologischen Vergangenheit spiegeln sich in der rezenten Verbreitung der Montanfauna am getreuesten wieder, da sehr viele montane Tiere infolge ihrer reduzierten Migrationsfähigkeit eben nicht in der Lage waren, auf jede spätere Änderung der äußeren Verhältnisse durch große Wanderungen zu antworten und dadurch das Bild der älteren Einflüsse vollkommen zu verwischen.“ Es gilt von ihnen also das gleiche,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [1919](#)

Autor(en)/Author(s): Kükenthal Wilhelm

Artikel/Article: [Die Bedeutung der Verbreitung mariner Bodentiere für die Paläogeographie. 208-228](#)