

3. Sonderbericht über den Vortrag am 2. November 1921.

Die Verbreitung der Oligochäten

im Lichte der Wegener'schen Theorie der Kontinentenverschiebung
und andere Fragen zur Stammesgeschichte und Verbreitung dieser
Tiergruppe.

Von

W. Michaelsen.

Mit 2 Kartenskizzen im Text.

Eine jüngst veröffentlichte Arbeit J. STEPHENSON's¹⁾, die die Probleme der geographischen Beziehungen der Oligochäten des vorderindischen Gebietes eingehend behandelt und den Versuch einer Lösung dieser Probleme darbietet, veranlaßt mich, meine eigenen neueren Ansichten über die Fragen der geographischen Verbreitung der Oligochäten darzulegen und insbesondere zu zeigen, wie sich die Tatsachen der Oligochäten-Verbreitung zu der A. WEGENER'schen Theorie der Kontinenten-Verschiebung²⁾ stellen. Bevor ich an diese besondere Darlegung gehe, muß ich die STEPHENSON'schen Ausführungen und andere ältere Ansichten über phyletische und geographische Verhältnisse der Oligochäten einer Besprechung unterziehen. STEPHENSON's Arbeit bringt manche wertvolle Aufschlüsse über gewisse Verwandtschaftsbeziehungen indischer Oligochäten — von mir in einer anderen jüngst veröffentlichten Arbeit³⁾ eingehend erörtert — sowie neue

¹⁾ J. STEPHENSON, 1921, Contributions to the Morphology, Classification, and Zoogeography of Indian Oligochaeta; in: Proc. Zool. Soc. London, 1921.

²⁾ A. WEGENER, 1920, Die Entstehung der Kontinente und Ozeane; in: Die Wissenschaft, Vieweg, Braunschweig.

³⁾ W. MICHAELSEN, 1922, Oligochäten vom westlichen Vorderindien und ihre Beziehungen zur Oligochätenfauna von Madagaskar und den Seychellen; in: Mt. Mus. Hamburg, XXXVII.

Gesichtspunkte in Bezug auf Verbreitungsverhältnisse; doch kann ich nicht allen Darlegungen und Schlußfolgerungen STEPHENSON's zustimmen.

Ich behandle die zu erörternden Fragen in den folgenden Kapiteln:

Konvergenzen und angebliche Polyphylye	Seite 4
Art und Weise der Ausbreitung der Oligochäten	„ 11
Vorzeitliche Oligochäten und phyletisch alte Formen	„ 16
Theorie der Verbreitung von Oligochäten über hochnordische Landbrücken bei Konstanz der großen Ozeanbecken	„ 20
Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegener'schen Theorie der Kontinentenverschiebung	„ 27
Schlußbemerkungen zu den verschiedenen Erklärungen über die Verbreitung der Oligochäten	„ 36

Konvergenzen und angebliche Polyphylye.

Im zweiten Kapitel der erwähnten Arbeit (l. c. s. ¹) behandelt STEPHENSON gewisse Konvergenzerscheinungen und Parallelentwicklungen, die angeblich zu einer Polyphylye von Oligochäten-Gattungen geführt haben sollen. Er kommt zu der Ansicht, daß die Aufstellung polyphyletischer Gattungen nicht zu vermeiden sei, da in vielen Fällen eine Konvergenz oder Parallelentwicklung vorkommen möge, ohne nachweisbar zu sein. Dem muß ich im allgemeinen zustimmen; doch ziehe ich nicht den gleichen Schluß aus dieser Erkenntnis, und auch die historische Rechtfertigung für einen Verzicht auf das Erstreben eines natürlichen Systems mit monophyletischen Gruppen kann ich nicht gerechtfertigt finden. Daß das System ursprünglich, in Zeiten, als man an eine phyletische Entwicklung noch nicht dachte, lediglich eine Zusammenfassung der Formengruppen nach rein morphologischen Verhältnissen darstellte, kann nicht für uns bindend sein. Wir müssen entsprechend den Bedürfnissen unserer Zeit andere Anforderungen an das System stellen. Wir dürfen und wollen nicht darauf verzichten, eine für tiergeographische Erörterungen so bedeutsame Tiergruppe wie die Oligochäten für diese Zwecke auszunutzen. Tiergeographische Probleme lassen sich aber nur an der Hand eines Systems lösen, das die verwandtschaftlichen Beziehungen wieder spiegelt. Wie schwierig es auch in manchen Fällen sein mag, wir müssen jedenfalls versuchen, ein natürliches System mit monophyletischen Gruppen zu schaffen. In vielen Fällen ist zur Zeit keine Sicherheit über die phyletischen Verhältnisse zu gewinnen, in manchen wird vielleicht niemals eine

Klarstellung erfolgen. In diesen Fällen müssen wir selbstverständlich vorläufig bezw. endgültig künstliche Gruppen bilden; dazu zwingt uns die Notwendigkeit der Einordnung in das allgemeine System. Doch wäre es gut, wenn in solchen Fällen der fragliche bezw. künstliche Charakter solcher Gruppen — meist kommen wohl Gattungen in Betracht — gekennzeichnet würde, um die für phyletische und geographische Erörterungen nötige Sichtung des Tatsachenmaterials zu erleichtern⁴⁾. Wo sich aber die natürliche Umgrenzung und Stellung einer Gruppe durch neuere Untersuchungen offenbart, müssen wir unweigerlich für die Systematik die entsprechende Schlußfolgerung ziehen. Ich stelle als Vertreter der Tiergeographie für die Bedürfnisse dieser Wissenschaft durchaus die Forderungen einer strengen „Orthodoxie“ — so bezeichnet STEPHENSON den von mir vertretenen Standpunkt der unweigerlichen Anpassung des Systems an die phyletische Erkenntnis —. Das bringt bei dem schrittweisen Steigen unserer Erkenntnis naturgemäß ein häufiges Ändern der systematischen Abgrenzungen und Einordnungen mit sich. Die hierauf beruhenden technischen Schwierigkeiten lassen sich nicht vermeiden: wie könnte man auch ein noch in der Entwicklung begriffenes, stetig wachsendes Wesen, wie unsere Sonderwissenschaft, in ein starres Kleid zwingen⁵⁾.

Wenn ich nun auch in der Erkenntnis der Unvollständigkeit unserer phyletischen Feststellungen durchaus mit STEPHENSON übereinstimme, so teile ich doch nicht seine pessimistische Auffassung, daß wir von keiner Gruppe einen monophyletischen Ursprung sicher annehmen könnten. Schon die guten geographischen Ergebnisse zeigen, daß ihre phyletische Grundlage nicht gar so schlecht sein kann. Zwar gibt uns die geographische Verbreitung der Oligochäten manches bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft anscheinend unlösbare Rätsel auf; aber gerade die zum Schluß folgenden Ausführungen zeigen, wie ein neuer erdgeschichtlicher Gedanke plötzlich die Lösung einiger der schwierigsten Rätsel ermöglicht.

4) Ich bezeichnede solche ihrem Charakter nach fragliche Gattungen als „Surrogatgattungen“; vergl.: W. MICHAELSEN, 1911, Zur Kenntnis der Eodrilaceen und ihrer Verbreitungsverhältnisse; in: Zool. Jahrb., Syst., XXX, p. 548. — Vielleicht ließe sich eine bessere Bezeichnung dafür finden, etwa: „Vorläufige Gattungen“.

5) Ich befürworte mit einer stetigen Anpassung des Systems an die neueren Erkenntnisse nicht zugleich die mit der Prioritätsfrage zusammenhängende Gepflogenheit der häufigen Namensänderungen aus rein formalen Gründen.

Die Gefahr, daß wir die etwaige polyphyletische Entstehung einer Sonderform verkennen könnten, ist meiner Ansicht nach nicht so groß, wie STEPHENSON annimmt, wenn er meint, daß wir von keiner Tochtermuttergattung wissen könnten, ob sie nicht polyphyletisch aus ihrer Muttergattung entsprossen sei. Viele Beispiele zeigen, daß wir doch mit großer Sicherheit die Art der Entstehung gewisser Gruppen, ob monophyletisch oder polyphyletisch, erkennen können. So läßt sich mit einer an Gewißheit grenzenden Wahrscheinlichkeit nachweisen, daß die auf das kleine neuseeländisch-nordqueensländische Gebiet beschränkte Gattung *Rhododrilus* als microscolecine Reduktionsform nur einmal, also monophyletisch, aus der weltweit verbreiteten Gattung *Acanthodrilus* entsprossen ist, während andererseits die microscolecine Reduktionsform der von *Acanthodrilus* durch Schwund des Muskelmagens entstandenen Gattung *Microscolex* (s. 1) an mehreren Stellen ihres subantarktisch-zirkummundanen Gebietes aus der acanthodrilinen Form hervorging, also polyphyletisch, nicht als einheitliche Gruppe bzw. Gattung. Deshalb war in jener Acanthodrilinengruppe mit wohlausgebildetem Muskelmagen die microscolecine Reduktionsform als (monophyletische) Gattung *Rhododrilus* der Wurzelform, Gattung *Acanthodrilus*, gegenüber zu stellen, während in der entsprechenden Gruppe ohne deutlichen Muskelmagen die polyphyletischen microscolecinen Reduktionsformen nicht als besondere Gattung zusammengefaßt werden durften, sondern in der nun acanthodrilinen und microscolecinen Formen umfassenden Gattung *Microscolex* s. l. belassen werden mußten (Vergl. W. MICHAELSEN, l. c. s. 4), p. 533). Durch ähnliche Schlußfolgerungen aus Verbreitungsverhältnissen konnten wir mit genügender Sicherheit der südafrikanisch-magalhaensischen Muttergattung *Chilota* (acanthodrilin) die Tochtermuttergattungen *Yagansia* (microscolecin, magalhaensisch-chilenisch) und *Udeina* (unrein balantin, südafrikanisch) als monophyletische Gattungen gegenüberstellen, während andererseits die große Gattung *Dichogaster* nicht nach diesem Gesichtspunkt zerlegt werden konnte.

In manchen Fällen wird es dem Systematiker allerdings schwer gemacht, den „orthodoxen“ Standpunkt festzuhalten. STEPHENSON führt einige solcher schwierigen Fälle offener Konvergenz an, so die Konvergenz des *Perionyx annulatus* (STEPH.) vom östlichen Himalaya mit der Gattung *Megascolex* durch Auftreten von Mikronephridien neben Meganephridien im postclitellialen Teil, so auch die Konvergenz des Diplocardiinen [Trigastrinen] *Monogaster bidjimensis* (Mich.) vom tropischen Afrika mit der Octochätinen-Gattung *Octochaetus* durch Ver-

schmelzung der ursprünglich zweifellos doppelten Muskelmagen zu einem einheitlichen Organ, das nun dem ursprünglich einfachen Muskelmagen von *Octochaetus* ähnlich (aber nicht homolog) ist. Hier kann aber sicherlich nicht ernstlich die Schaffung polyphyletischer Gattungen (*Megascolex* + *Perionyx annulatus* und *Octochaetus* + *Monogaster bidjumensis*) ins Auge gefaßt werden. *Perionyx annulatus* ist so offenbar ein *Perionyx*, *Monogaster bidjumensis* so offenbar ein *Dichogaster*-Verwandter, daß ein Kenner sofort schon aus der äußeren Tracht ihre richtige Zuordnung treffen muß, und eine Zuordnung zu *Megascolex* bzw. zu *Octochaetus*, die dadurch zu diphyletischen Gattungen würden, ganz ausgeschlossen ist. Die durch jene beiden Arten dargestellten Konvergenzen umfassen doch nicht das Wesen der Gattungen, sondern nur gewisse Bildungen, die in den bisher gebräuchlichen Diagnosen eine hervorragende Rolle spielen. Die Diagnosen sind aber sekundär geschaffene und nur ganz rohe Skizzen der Gattungscharaktere, wie folgendes Beispiel erläutern mag: Es wäre mir nie in den Sinn gekommen, eine Gattung lediglich auf Grund des Charakters „Muskelmagen im 8. Segment“ von einer Gattung mit dem Charakter „Muskelmagen im 5., 6. oder 7. Segment“ zu sondern, und doch sind dies die einzigen Bestimmungen, die einen Unterschied in den Diagnosen der beiden Gattungen *Pheretima* und *Megascolex* bilden. Das Charakteristische dieser beiden Gattungen liegt in ganz anderen Verhältnissen. Tatsächlich habe ich die beiden Gruppen von vornherein als zu sondernde Gattungen erkannt, wie jeder Oligochätenkenner im allgemeinen schon an der äußeren Tracht eine *Pheretima* von einem *Megascolex* unterscheidet. Aber die äußere Tracht ist diagnostisch kaum zu bestimmen, ebensowenig, wie sich etwa ein bestimmtes Menschenantlitz so beschreiben ließe, daß die betreffende Person danach aus einer größeren Menschenansammlung sicher herauszufinden sei. Auch die für den Charakter der Gattung bedeutsamsten Besonderheiten der inneren Organisation können versagen, so bei *Megascolex-Pheretima* der höchst bedeutsame Charakter der Samentaschen-Anordnung, aus dem deutlich hervorgeht, daß *Pheretima* die jüngere, aus *Megascolex* entsprossene Gattung ist. Während sich nämlich die *Megascolex*-Anordnung unmittelbar aus der Anordnung bei der Ahnengattung *Acanthodrilus* ableiten läßt, nach einer Seite hin durch teilweisen Schwund von Samentaschen, nach der anderen Seite durch regelmäßige Anreihung überzähliger Samentaschen nach vorn hin, erklären sich die mannigfaltigen *Pheretima*-Anordnungen meist als verschiedenartig angreifenden

Schwund an einer der *Megascolex*-Höchstzahl entsprechenden Anordnung (bei einigen *Pheretima*-Arten hat sich jene *Megascolex*-Höchstzahl noch erhalten, bei einer einzigen Art sogar noch um ein weiteres Paar, nach vorn hin angereicht, vermehrt). Da in diesem Wechsel von Vermehrung und Schwund der Samentaschen⁶⁾ in der absteigenden Linie zum Teil die gleichen Anordnungsweisen auftreten wie in der aufsteigenden, so daß man einer Art an der Samentaschen-Anordnung nicht immer ansehen kann, welcher dieser beiden Linien bzw. Gattungen sie angehört, so müssen wir für die Diagnosenbildung auf diese nur bei Übersicht über die ganzen Massen der Arten in die Augen fallenden, für die Beurteilung der phyletischen Verhältnisse höchst bedeutsamen Charaktere verzichten. Bei einer Gegenüberstellung der beiden a priori als Gattungen erkannten Gruppen ergab sich als diagnostisch verwertbarer Unterschied eben lediglich jener Charakter der Muskelmagen-Lage.

In dem hier erörterten Falle, der den bedeutsamen Unterschied zwischen dem a priori erkannten Gattungscharakter und der sekundär aufgestellten Gattungsdiagnose zur klaren Anschauung bringen sollte, war es möglich, die beiden Gattungen diagnostisch durch eine einfache Bestimmung scharf zu sondern, wenn dieser Bestimmung auch nicht die bedeutsamsten Charaktere zu Grunde lagen. Die Aufgabe, *Monogaster* diagnostisch als Diplocardiinen (s. I., = *Diplocardiinae* + *Trigastrinae*) zu kennzeichnen und von den Octochätinen zu trennen, ebenso wie die, *Perionyx annulatus* diagnostisch an seinen richtigen Platz zu bringen, ist schwieriger, läßt sich aber durch Aufnahme von Ausnahmebestimmungen unter anderseitiger Einschränkung lösen, wie ich es im Falle von *Monogaster* bereits ausgeführt habe. Bei einem weiteren von STEPHENSON angeführten Konvergenzfall eines mutmaßlichen *Plutellus* mit der Gattung *Pontodrilus* läßt sich die Schwierigkeit leicht dadurch vermeiden, daß man die kleine Gattung *Pontodrilus* mit der großen Gattung *Plutellus* verschmilzt, ist *Pontodrilus* doch lediglich ein *Plutellus*, der offenbar durch

6) <i>Acanthodrilus</i>	<i>Megascolex</i>	<i>Pheretima</i>
Samentaschen ausmündend vorn am Segment 9, 8. →	↑ 9 — 8. 9, 8. ↓ 9, 8, 7. 9, 8, 7, 6. ↓ 9, 8, 7, 6, 5. →	↑ Samentaschen ganz geschwunden 9 — 8 — 7 — 6 — 5. 9, 8 — 8, 7 — 7, 6. 9, 8, 7 — 8, 7, 6 — 7, 6, 5. 9, 8, 7, 6 — 8, 7, 6, 5. ↓ 9, 8, 7, 6, 5. ↓ 9, 8, 7, 6, 5, 4.

seine besondere Lebensweise systematisch wenig bedeutsame Abänderungen erfahren hat. Daß die Gattung *Pontodrilus* überhaupt bis jetzt gesondert gehalten wurde, beruht wohl lediglich auf der Abneigung, ohne besondere Nötigung eine altehrwürdige Gattung aufzuheben. Wenn ein *Pontodrilus* jetzt zum ersten Mal gefunden würde, dächte wohl kein Oligochätologe daran, eine neue Gattung für ihn aufzustellen. Ein derartiger Verschmelzungsprozeß zur Vermeidung der Polyphylie scheint STEPHENSON nicht recht zuzusagen, wenn ich bei seiner Erörterung über die von mir vorgeschlagene Verschmelzung der Gattungen *Megascolex* und *Notoscolex* (l. c. s. ¹), p. 120) richtig zwischen den Zeilen lese. Diese Verschmelzung ist aber unvermeidlich, ist doch der Übergang von *Notoscolex* zu *Megascolex* ein so kontinuierlicher und breit angelegter, daß es tatsächlich unmöglich ist, eine auch nur einigermaßen logische Begrenzung beider Gruppen zu finden. Man denke nur an die verschiedenen Arten, die am Vorderkörper das entscheidende Merkmal von *Notoscolex* (lumbricine Borstenanordnung), am Hinterkörper das von *Megascolex* (perichätine Borstenanordnung) aufweisen. Übrigens ist *Megascolex* (s.l.) nicht die erste Gattung, in der Formen mit lumbriciner und solche mit perichätiner Borstenanordnung vereint sind. Die gleiche Verschmelzungsnotwendigkeit lag z. B. bei der Glossoscoleciden-Gattung *Periscolex* vor. Die Umwandlung der lumbricinen in die perichätine Borstenanordnung tritt in so vielen verschiedenen Zweigen des Neooligochäten-Stammbaumes durchaus unabhängig auf, daß man diesen Vorgang als einen verhältnismäßig leicht in die Wege zu leitenden ansehen muß, dem eine hochgradige systematische Bedeutung nicht zukommt. Für die in Erdröhren lebenden und hauptsächlich unter allseitiger Anpressung an die Röhrenwandung sich bewegenden Regenwürmer ist die gleichmäßige Verteilung der Borsten über den ganzen Körperumfang offenbar sehr vorteilhaft; sehen wir doch in dieser Tiergruppe die verschiedensten Anordnungen, die eine solche gleichmäßigere Verteilung selbst unter Beibehaltung der lumbricinen 8-Zahl der Borsten eines Segments bewirken (Trennung der Borsten eines Paares oder Quinkunx-Anordnung durch verschiedene Stellung der Borsten benachbarter Segmente). Die ergiebigste Änderung der Borstenverhältnisse in diesem Sinne gewährt aber die Borstenvermehrung, d. i. die perichätine Borstenanordnung. Diese ist für die Regenwürmer so vorteilhaft, daß man sich höchstens darüber wundern könnte, daß noch in so vielen Zweigen dieser Tiergruppe so starr an der von den wasserbewohnenden Lumbriculiden ererbten lumbricinen Borstenanordnung festgehalten

wird. Übrigens sehe ich, um auf *Megascolex* zurückzukommen, in der Verschmelzung nicht die endgültige Lösung der Schwierigkeit, wie STEPHENSON meint („Michaelsen . . . gets over the polyphyletic difficulty . . .“), sondern nur den ersten, allerdings scheinbar zurückführenden, aber unvermeidlichen Schritt zu einer Lösung. Es mag die endgültige weitere Teilung der Gattung *Megascolex* (s. l.) nach anderen Gesichtspunkten der Zukunft vorbehalten bleiben, etwa Sonderung in kleinere Gruppen wie die neuseeländische Gruppe der Gattung *Tokea* BENH. unter Anschluß der entsprechenden perichätinen Formen und die südindische Gruppe der *Megascolex travancorensis* MICH. — *Notoscolex pomudianus* MICH. Zur Zeit erscheint mir der Versuch einer durchgehenden Zerlegung der Gattung *Megascolex* (s. l.) aussichtslos und auch durchaus nicht dringlich; ist diese Gattung mit ihren ungefähr 160 Arten doch bei weitem nicht so umfangreich wie z. B. die Gattung *Pheretima*. Zeigen doch auch andere Tiergruppen natürliche Gattungen mit weit höherer Artenzahl.

Auch ROSA ^{7 u. 8)} tritt für eine Polyphyly gewisser Oligochätengattungen ein; er benutzt das Auftreten von Arten einer und derselben Gattung (bezw. angeblich der gleichen Gattung) in weit getrennten Sondergebieten als Stütze für seine Hypothese von der Hologenese. Die von ROSA aus dem Kreise der Oligochäten angeführten Beispiele sind jedoch meiner Ansicht nach nicht stichhaltig. Die *Octochaetus* von Neuseeland sind den *Octochaetus* vom vorderindischen Gebiet durchaus nicht ohne weiteres gleichzustellen. Ich sah mich jüngst veranlaßt, die letzteren als besondere Untergattung *Octochaetoides* der neuseeländischen Gruppe, Untergattung *Octochaetus*, gegenüberzustellen (l. c. s. ³⁾, p. 37). Auch die Gattung *Criodrilus* im älteren Sinne, auf deren Vorkommen im amerikanischen und eurasischen Gebiet ROSA sich stützt, habe ich nach näherer Untersuchung in einen eurasischen Teil, Gattung *Criodrilus* s. s., und einen amerikanischen Teil, Gattung *Drilocrius*, spalten müssen, und diese beiden Teile sind anscheinend garnicht unmittelbar mit einander verwandt, sondern erst durch ein mutmaßlich tropisch-afrikanisches Mittelglied in eine weitläufigere, vetterschaftliche Beziehung gesetzt ⁹⁾.

⁷⁾ D. ROSA, 1909, Saggio di una nuova spiegazione dell' origine e della distribuzione geografica delle specie. (Ipotesi della „ologenese“); in: Boll. Mus. Torino, XXIV, Nr. 614.

⁸⁾ D. ROSA, 1918, Ologenese, Nuova Teoria dell' evoluzione e della distribuzione geografica dei Viventi; Firenze.

⁹⁾ W. MICHAELSEN. 1917, Die Lumbriciden mit besonderer Berücksichtigung der bisher als Familie Glossoscolecidae zusammengefaßten Unterfamilien; in: Zool. Jahrb., Syst., XLI, p. 15, 16.

Auch geographisch versagen diese Beispiele, denn es handelt sich nicht um beliebige, von einander unabhängige Sondergebiete, sondern um solche, die in ganz bestimmter geographischer Beziehung zu einander stehen, um größere Verbreitungssysteme, in denen die herausgegriffenen Beispiele nur einzelne Glieder darstellen (siehe unten!).

Art und Weise der Ausbreitung der Oligochäten.

Die meiner Ansicht nach nicht haltbare Annahme STEPHENSON's von einem verhältnismäßig jungen geologischen Alter der terricolen Oligochäten (siehe unten!) verlangte von ihrem Verfechter eine besondere Erklärung über die Ausbreitungsart dieser Tiere; denn meine ältere Darstellung dieser Ausbreitungsverhältnisse gründete sich auf Annahme eines viel höheren geologischen Alters der Wurzelformen dieser Tiergruppe. Da für STEPHENSON frühere unmittelbare Landverbindungen zwischen den jetzt durch Meeresstrecken getrennten Sondergebieten gewisser Oligochätengattungen nicht in Rechnung kommen, so erklärt er diese überseeischen Beziehungen als das Ergebnis jüngerer bis rezenter Überseewanderung. STEPHENSON weist auf die treibenden Inselflöße („rafts“) hin, die vielfach mehr als hundert Meilen vor den Mündungen großer tropischer Ströme wie Ganges, Kongo, Amazonas und Orinoko, sowie zwischen den Inseln des Malayischen Archipels beobachtet wurden, und die Überseekolonisation von Tieren, auch von Oligochäten, bewirken könnten. Auch bei diesem Problem hat sich STEPHENSON meiner Ansicht nach zu sehr auf die Berücksichtigung seines besonderen Forschungsgebietes, in dem es sich im allgemeinen um verhältnismäßig geringe Ozeanbreiten handelt, beschränkt. Bei einer Verallgemeinerung versagt die von ihm angegebene Lösung des Problems durchaus. Es ist ausgeschlossen, die offenbaren Beziehungen terricoler Oligochätengruppen über größere Ozeanstrecken hinweg durch solche Inselfloß-Wanderungen erklären zu wollen, wie z. B. die Beziehungen zwischen Kapland und Süd-Patagonien (*Chilota*), zwischen Tropisch-Westafrika und Westindien (*Dichogaster*) und zwischen Süd-Europa und dem östlichen Nordamerika (*Eisenia*, *Bimastus*) über die ganze Breite des Atlantischen Ozeans hinweg. Was bedeutet denn „over a hundred miles“ (natürlich englische Meilen zu ungefähr $1\frac{1}{2}$ km), also eine Strecke wie etwa von Hamburg nach Helgoland, gegenüber diesen Ozeanbreiten! Aber auch für die Verbreitung terricoler Oligochäten über schmalere Meeresstrecken hinweg kommen meiner Ansicht

nach die Inselflöße nicht wesentlich in Betracht. Wäre eine solche Ausbreitungsweise terricoler Oligochäten häufig vorgekommen, so hätten deren Gattungen sich nicht so streng geschlossene Verbreitungsgebiete bilden können, wie sie im allgemeinen jetzt aufweisen. (Von offener, vielfach nachweisbarer Verschleppung durch den Menschen ist hier natürlich abzusehen. Es kommen nur die Gebiete endemischer Arten in Frage). Es hätten kaum gewisse schmale Meeresstraßen wie die Straße von Moçambique und die Torresstraße solche Bedeutung in der Faunenscheidung erlangen können. Sind die von STEPHENSON als Übermittler terricoler Oligochäten angesprochenen Inselflöße ihrer Entstehung und ihrem Wesen nach überhaupt befähigt, terricole Oligochäten zu beherbergen? Wie sind sie entstanden? An einer stromstillen Stelle des Flusses sammelt sich allerlei Treibholz und sonstiger Detritus und wird durch Wasser- und Sumpfpflanzen zu einem festen Ballen verfilzt, der nun bei außergewöhnlichem Hochwasser oder bei Strömungsänderung ins Treiben gerät und ins offene Meer hinausbefördert werden kann. Ihrer Entstehung nach sind diese Inselflöße vom ersten Beginn an wie ein im Wasser liegender Schwamm vollständig von Wasser durchtränkt. Es mag auch wohl ein eben vom Ufer losgebrochener Baumstamm mit geringen Erdmassen in seinem Wurzelwerk sich diesem Pflanzenfilz zugesellen — mit größeren Erdmassen beladene Baumstämme haben sicherlich nicht die nötige Treibfähigkeit —, aber geringe Erdmassen würden bald mit Wasser durchtränkt werden. Diese vom Wasser durchtränkten Pflanzenfilze sind kein Aufenthaltsort für echte Terricolen, die nicht nur gegen Seewasser, sondern auch gegen jegliches in ihre Wohnröhren eindringende Wasser, auch Süßwasser, sehr empfindlich sind; sie können nur in solchen Örtlichkeiten leben, in denen sie etwaigem Eindringen von Wasser auszuweichen in der Lage sind. Daß derartige Pflanzenfilze echte Terricolen beherbergen, bezweifle ich, solange ich nicht durch einen Tatsachennachweis davon überzeugt werde. Nun darf allerdings nicht außer Acht gelassen werden, daß es einige wenige, echten Terricolen nahe verwandte Gattungen oder Artgruppen gibt, die den Unbilden, wie sie bei einer solchen Inselfloß-Wanderung sicher nicht ausbleiben, trotzen können, in erster Linie durch gewisse euryhaline Fähigkeiten. Diese zeigen aber gleich eine solche transozeanische Verbreitung, daß der Ozean sich bei ihnen nicht als Verbreitungsschranke, sondern als bequemster Verbreitungsweg darstellt: z. B. *Microscolex* zirkummundan über die Küsten und Inseln des subantarktischen Meeres verbreitet, die Arten der *Plutellus*-Gruppe weiland *Pontodrilus*

tropisch-subtropisch zirkummundan. Diese schon an der Art ihrer Verbreitung leicht kenntlichen Gruppen sind selbstverständlich bei diesen Erörterungen auszuschließen. Sie sind keine echten Terricolen, sondern eher als Litoraltiere zu bezeichnen, jedenfalls als solche zu behandeln. STEPHENSON führt 4 Ströme auf, vor deren Mündungen Inselflöße beobachtet wurden, und deren Terricolenfauna also in erster Linie die Gelegenheit derartiger Überseebeförderung geboten wäre. Wie steht es nun damit? Das Gebiet des Amazonas und des Orinoko beherbergt an endemischen Terricolen lediglich einige Gattungen der Fam. *Glossoscolecidae*, die außerhalb ihres einheitlich kontinentalen Gebietes von Südamerika und dem südlichen Mittelamerika überhaupt nirgends endemisch auftritt. Der Kongo durchfließt ein Gebiet, in dem an rein terricolen Formen nur die Familie der Eudriliden und die Diplocardiine *Dichogaster* auftritt. Die Eudriliden sind ganz auf das tropische Afrika beschränkt. *Dichogaster* kommt allerdings auch in Westindien und Mittelamerika vor, sicherlich aber nicht vom tropischen Afrika durch Inselflöße aus dem Kongo dorthin verfrachtet, ist doch *Diplocardia*, ihre Ahnengattung, in Nordamerika, ihre Muttergattung *Trigaster* in Mittelamerika und Westindien beheimatet. Sie kann also nur von Mittelamerika-Westindien nach Tropisch-Afrika gelangt sein. Ebenso weist auch das Gebiet des Ganges außer einigen Gattungen, die auf das einheitlich kontinentale Gebiet beschränkt geblieben sind (wie *Eutyphoeus* und *Eudichogaster*), einige Gattungen mit überseeischer Verbreitung auf, die Gattungen *Octochaetus* und *Perionyx*. Aber für die überseeische Verbreitung dieser beiden Gattungen nimmt STEPHENSON selbst nicht die Erklärung der Inselfloß-Wanderung an. Sie sind nämlich nur einerseits im vorderindischen Gebiet und andererseits in Neuseeland bzw. in Neuseeland, Nord- und Südost-Australien samt den Auckland- und Chatham-Inseln endemisch, während sie in dem weiten Zwischengebiet entweder ganz fehlen (*Octochaetus*) oder doch nur durch peregrine, durch den Menschen verschleppte Formen vertreten sind (*Perionyx*)¹⁰⁾.

¹⁰⁾ *Perionyx excavatus* E. PERR. überall im Malayischen Archipel angetroffen, eine typische Verschleppungsform, *P. violaceus* HORST von Sumatra und vom Botanischen Garten Buitenzorg auf Java, dem typischen Verschleppungsherd tropischer Tiere, und schließlich *P. ceylanensis* MICH., ebenfalls von einem solchen Verschleppungsherd, vom Botanischen Garten zu Peradeniya auf Ceylon, der südindischen *P. saltans*-Gruppe angehörig, deren Formen nur als zweifelhafte Arten angesehen werden können und sichere Verschleppungsformen enthalten, (*P. sansibaricus* MICH., zugleich in Südindien und auf Sansibar angetroffen).

Für derartige Verbreitungsvorkommnisse, für die die Erklärung der Inselfloß-Wanderung nun ganz offenbar nicht ausreicht, greift STEPHENSON zu jener Erklärung, die für die Systematik bzw. die Phylogenie der Oligochäten einer Bankrotterklärung gleichkommt: Er erklärt die betreffenden Gattungen als polyphyletisch, als mehrere Male an verschiedenen Orten aus getrennten Wurzeln entsprossen. Damit hätten wir das Chaos in der Phylogenie der Oligochäten, in Anbetracht der im allgemeinen so scharfe und charakteristische Bilder darbietenden geographischen Verbreitung dieser Tiere eine durchaus abzulehnende Ausdeutung der Verhältnisse. Da ich die Theorie der Polyphyly von Oligochäten-Gattungen schon oben (p. 46) erörtert habe, so kann ich mich hier auf einen Hinweis auf diese Ausführungen beschränken.

Bei den in den unten folgenden Kapiteln zu erörternden Theorien über die Verbreitung der Oligochäten über größere Erdstrecken ist in erster Linie die Art und Weise zu beachten, in der die Ausbreitung dieser Tiere vor sich gegangen ist. Bei der hohen Bedeutung dieser Ausbreitungsweise für die dort aufgeworfenen Fragen mag es gerechtfertigt sein, die verschiedenen Ausbreitungsarten nach neueren Gesichtspunkten noch einmal zusammenfassend klar zu stellen.

Die Art der Ausbreitung ist vor allem von der Lebensweise und den Fortpflanzungsverhältnissen der Tiere abhängig, also für verschiedene biologische Gruppen sehr verschieden.

Für euryhaline Strandwürmer, wie sie z. B. die Gattung *Microscolex* darbietet, ist das Meer keine Verbreitungsschranke, sondern ein bequemer Ausbreitungsweg. Sie kommen demnach für Theorien über Kontinentalverbindungen nicht in Betracht.

Für limnische Oligochäten sind die Ausbreitungsverhältnisse ebenfalls noch recht günstig. Offenbar werden die mehr oder weniger lose im Schlamm steckenden oder an Wasserpflanzen haftenden Kokons durch wandernde Schwimmvögel leicht über weitere Strecken verschleppt. Die hervorragende Verbreitungsfähigkeit der limnischen Oligochäten beruht aber wohl nicht allein auf dieser leichten Verschleppbarkeit der Kokons, sondern in bedeutendem Maße auch auf der größeren Zahl der in einem Kokon zur Entwicklung gelangenden Embryonen. In einem Kokon der limnischen *Alma multisetosa* MICH. fand ich 32 ausschläpfrife Embryonen. In solchen Fällen genügt die Überführung eines einzigen Kokons zur Gründung einer neuen Kolonie der Art. Leider kennen wir nur von den wenigsten Arten die Zahl der in

einem Kokon enthaltenen Eier bezw. Embryonen. Bei den uns hier näher interessierenden limnischen Formen der Familienreihe *Lumbricina*, nämlich bei *Criodrilus* und *Sparganophilus*, dürfen wir aber wohl aus der ähnlichen langgestreckten Gestalt und der bedeutenden Größe der Kokons den Schluß ziehen, daß diese Kokons wie die jener *Alma* eine größere Zahl von Tieren zur Entwicklung bringen. Die schlanke Gestalt dieser Kokons hängt ihrerseits mutmaßlich mit dem limnischen Wohnort der Tiere zusammen, der nicht eine kompaktere Gestalt der Kokons benötigt, wie sie charakteristisch ist für die Kokons terricoler Formen, die, im festeren trockeneren Erdboden ruhend, vor der Pressung durch zusammensackende Erdmassen und zugleich vor dem Austrocknen möglichst geschützt sein müssen.

Wenn auch die Gründung neuer, von der Urheimat um beträchtliche Strecken entfernter Kolonien für diese limnischen Oligochäten verhältnismäßig leicht vor sich gehen mag, so sind doch der Reichweite solcher Überführungen Schranken gesetzt. Kleinere Meeresstrecken mögen wohl durch eine solche Überführung übersprungen werden. Bei Verbreiterung der Meeresstrecke wird jedoch einmal ein Grad erreicht, bei dem sie auch für limnische Oligochäten zu einem Verbreitungshindernis wird. Kommen Meeresbreiten wie die des Atlantischen Ozeans in Frage, so dürfen wir neben den transozeanischen Beziehungen terricoler Oligochäten auch die der limnischen, als nicht auf Überseewanderung beruhend, in Rechnung setzen.

Ganz anders als die der limnischen verhalten sich die Ausbreitungsmöglichkeiten der terricolen Oligochäten. Ihre verhältnismäßig kleinen, kompakt eiförmigen bis fast kugligen Kokons enthalten nur eine sehr geringe Zahl von Eiern bezw. Embryonen, von denen in der Regel nur ein einziger zum Ausschlüpfen kommt. Es bedarf also zur Gründung einer neuen Kolonie der gleichzeitigen Überführung mehrerer Kokons, ein Fall, dessen Eintreten um so unwahrscheinlicher wird, als diese in der Regel weit zerstreuten Kokons meist tief versteckt im Erdboden ruhen und für etwaige Übermittler nicht so zur Hand sind. Die selbständige Wanderung ist aber bei terricolen Oligochäten, bei denen jeglicher, selbst schmaler Trockenland-Streifen der Wanderung Schranken setzt, nur sehr wenig ausgiebig.

Tatsache ist, daß die wirklich endemischen, ganz auf eigene Kräfte gestellten (d. h. nicht durch den Menschen verschleppten) Arten terricoler Oligochäten eine sehr beschränkte Verbreitungsweite aufweisen, ja daß vielfach selbst artenreiche Gattungen ein

sehr eng begrenztes Gebiet besitzen. Wir müssen deshalb bei den folgenden Erörterungen und bei der Beurteilung der verschiedenen Theorien über die Verbreitung immer im Auge behalten, daß die Ausbreitung der in des Wortes verwegenster Bedeutung an der Scholle klebenden terricolen Oligochäten eine ungemein langsame ist, die zur Bewältigung weltweiter Strecken längerer Erdperioden bedurfte.

Nichts wäre irreführender, als die Ausbreitung dieser Terricolen mit der Ausbreitung beweglicherer Tiere, wie etwa der Wirbeltiere, in Parallele zu setzen. Wenn wir in Feuerland und Kapland die gleiche Gattung rein terricoler Oligochäten antreffen, so will das etwas ganz anderes besagen, als wenn es sich um eine gleiche Gattung von Säugetieren oder Reptilien handelte. Da sich die Tiergeographie hauptsächlich mit diesen beweglicheren Wirbeltieren befaßt, so liegt die Gefahr einer irrthümlichen Beurteilung der ganz eigentümlichen Ausbreitungsverhältnisse der Oligochäten nahe.

Vorzeitliche Oligochäten und phyletisch alte Formen.

Im Gegensatz zur bisher herrschenden Anschauung will STEPHENSON (l. c. s. ¹), p. 130) die terricolen Oligochäten als eine rezente Gruppe angesehen wissen, deren Ursprung und üppige Entwicklung mit der Ausbreitung der dicotyledonen Pflanzenwelt zusammenhänge und deshalb nicht viel früher als die Tertiärzeit anzusetzen sei. Mir will ein solcher Zusammenhang zwischen der besonderen jüngeren Pflanzenwelt und den Oligochäten nicht recht einleuchten. Wir kennen nicht einen Oligochäten, der an eine besondere Pflanzenform gebunden wäre, sind doch kaum allgemeinere pflanzliche Charakterformen, wie Laubwald, Nadelholzwald, Grassteppe, Moor, durch besondere Regenwurm-Arten ausgezeichnet. Die Nahrung dieser Tiere besteht im allgemeinen aus Pflanzenresten, die, dem durchwühlten Boden innig beigemischt, so weit zerfallen sind, daß ihre Herkunft kaum noch von Belang sein kann. Beobachtungen darüber, ob etwa die Reste von Cryptogamen für Oligochäten nicht in Betracht kämen, liegen meines Wissens nicht vor. Sollte das Auftreten der Angiospermen tatsächlich einen günstigen Einfluß auf die Entwicklung terricoler Oligochäten gehabt haben, so würde das eine gute Erklärung für das besonders üppige Aufblühen mancher jüngeren und jüngsten Formen darbieten; es würde die jüngere geologische Zeit als eine Periode besonders üppiger Entwicklung dieser Tiergruppe erklären, aber nicht gegen das hohe geologische

Alter der Wurzelformen und der älteren Glieder sprechen. Einer Regenwurm-Gattung mit der weltweiten, zersprengten Verbreitung in typischen Reliktengebieten, wie sie die Gattung *Acanthodrilus* [*Eodrilus*] aufweist¹¹⁾, müssen wir ein sehr hohes geologisches Alter zumessen.

STEPHENSON hat sich für die Beurteilung dieser Verhältnisse meiner Ansicht nach zu einseitig an die Besonderheiten Vorderindiens gehalten, eines Gebietes mit eigentümlichen und vielfachen Verbreitungsverhältnissen, ein Konglomerat von Distrikten, deren jeder seine Eigenheit hat, in denen sich, manchmal neben spärlichen Relikten phyletisch alter Formen, verschiedene Gruppen der sich in der Entfaltungskraft die Wage haltenden mittelalten bis jüngeren Formen in ziemlich strenger Isolierung, und ohne durch eine beherrschende jüngste Form eingeengt zu werden, üppig entfalten konnten. Es ist ein Gebiet mit so besonderen und schwierigen Verbreitungsverhältnissen, daß es alleine, ohne gleichzeitige Berücksichtigung anderer Gebiete mit andersartigen, mehr allgemeingültigen Verbreitungsverhältnissen, nicht wohl zur Erlangung allgemeiner Schlüsse dienen kann.

Als Grund für seine Anschauung von dem jungen geologischen Alter der terricolen Oligochäten führt STEPHENSON außer den eigentümlichen Verbreitungsverhältnissen Vorderindiens die schwankende Natur vieler morphologischer Verhältnisse und die damit zusammenhängende Unsicherheit bezw. Unschärfe systematischer Abgrenzung an. Aber die von STEPHENSON als Belege für eine besonders üppige junge Entfaltung angegebenen Gattungen sind entweder gerade die jüngsten phyletischen Zweige ihrer Sonderstämme, wie *Drawida* (jüngster Zweig der Fam. *Moniligastridae*) und die *Lumbricidae* (jüngster Zweig der Familienreihe *Lumbricina*), oder doch ziemlich junge Zweige, wie *Megascolex* (die Muttergattung des jüngsten Megascoleciden-Zweiges *Pheretima*) und wahrscheinlich *Erythraeodrilus* [*Hoplochaetella*, STEPH.] (Phyletische Stellung noch fraglich). Es ist kaum zu verwundern, daß diese phyletisch jüngeren Gruppen noch in üppiger Weiterentwicklung begriffen sind. Ich sehe aber nicht ein, warum nicht auch phyletisch ältere Gruppen ihre Entwicklungsfähigkeit sollten erhalten, oder eine dem Johannistrieb vergleichbare neue Blüteperiode sollten

¹¹⁾ Verbreitung der Gattung *Acanthodrilus*: Neuseeland, Queensland, spärliche Vorkommnisse im Wüstengebiet von Zentral-Australien, West- und Nordwest-Australien, Madagaskar, südliches Kapland, Kamerun-Berg, Magalhaensisches Gebiet und Chile, Cordilleren von Mittelamerika.

erfahren können, gekennzeichnet durch eine besondere Verbreitungskraft einzelner Arten oder durch eine üppige Aufteilung einzelner Arten in viele, mannigfaltige neue Formen (Zersprengung in Varietäten und Unterarten bzw. neue Arten). Als anschauliches Beispiel für den letzten Vorgang mag das Auftreten der zahlreichen *Acanthodrilus*-Formen auf Neu-Caledonien dienen, die augenscheinlich sämtlich in jüngerer Zeit aus einer einzigen Art dieser phyletisch sehr alten Gattung hervorgegangen sind, und die ich als das Ergebnis der Zersprengung dieser Art bezeichne¹²⁾. Das wäre besonders leicht erklärbar, wenn wir mit STEPHENSON in dem Aufblühen der phanerogamen Pflanzenwelt einen bedeutsamen Antrieb für eine solche üppigere Entfaltung annehmen dürften.

Ich habe im allgemeinen vermieden, bestimmte geologische Zeiten für die verschiedenen phyletischen Vorgänge im Kreis der Oligochäten festzustellen. Dagegen hat ARLDT auf Grund meiner Zusammenstellung des Tatsachenmaterials geographischer Verbreitung eine geologische Geschichte des Oligochätenstammbaumes ausgearbeitet.¹³⁾ Diese ARLDT'sche Ausführung bedarf schon wegen vieler Änderungen in der Erkenntnis phyletischer Zusammenhänge, zumal in der Familienreihe der *Lumbricina*, einer gründlichen Umarbeitung. Wenn ich in Hinsicht der geologischen Geschichte Vorderindiens und seiner Oligochätenfauna¹⁴⁾ ARLDT folgte und für die betreffenden phyletischen Vorgänge bestimmte Zeitangaben machte, so muß ich auch das, wie die ARLDT'sche Ausarbeitung, als verfrüht bezeichnen. Der von A. WEGENER (l. c. s.²⁾ erbrachte ganz neue Gesichtspunkt verlangt naturgemäß auch eine ganz neue Bearbeitung der geologischen Geschichte der Oligochäten. Meine Ansicht, daß die Wurzelformen der terricolen Oligochäten in ein recht weit zurückliegendes geologisches Zeitalter zurückreichen, steht mit der WEGENER'schen Theorie in guter Harmonie. Doch ist es meiner Ansicht nach auch jetzt noch nicht an der Zeit, den Versuch genauerer Zeitbestimmungen für die phyletischen Vorgänge in der Herausbildung der rezenten Oligochätenfauna zu unternehmen.

¹²⁾ W. MICHAELSEN, 1913, Die Oligochäten von Neu-Caledonien und den benachbarten Inselgruppen; in: SARASIN & ROUX, Nova Caledonia, Zool., I, p. 186.

¹³⁾ TH. ARLDT, 1908, Die Ausbreitung der terricolen Oligochäten im Laufe der erdgeschichtlichen Entwicklung des Erdreliefs; in: Zool. Jahrb., Syst., XXVI.

¹⁴⁾ W. MICHAELSEN, 1910, Die Oligochätenfauna der vorderindisch-ceylonischen Region; in: Abh. Ver. Hamburg, XIX, p. 45.

So bedauerlich es ist, daß die Oligochäten ihrer Körperbeschaffenheit nach nicht befähigt waren, Fossilien und damit vorzeitliche Dokumente ihrer Stammesgeschichte zu hinterlassen, so schätzenswert ist für die Feststellung ihrer Stammesgeschichte eine andere Eigenart, die bei dieser Tiergruppe einen Ersatz für die fehlenden vorzeitlichen Reste bietet: Neben der reichen und übersichtlichen Gliederung, die auch die Richtung der Entwicklung in den meisten Fällen klar erkennen läßt, zeigt sie in gewissen Gliedern eine auffallende Formenbeständigkeit, die uns die phyletisch ältesten Formen meist in weit zersprengten Reliktengebieten bis auf die Jetztzeit wenig verändert erhalten hat, so daß wir in der rezenten Oligochäten-Fauna fast die sämtlichen phyletischen Glieder, auch die älteren Mittelglieder, bis auf die ältesten Wurzelformen der größeren Gruppen, z. B. der Familienreihen der Neooligochäten, repräsentiert finden. In manchen großen Gruppen können wir aus der Mannigfaltigkeit der Formen mit sicherer Folgerichtigkeit die gemeinsame Ahnenform konstruieren, so z. B. aus der Mannigfaltigkeit der Familienreihe *Megascolecidae* die allen gemeinsame „acanthodriline Urform“, aus der Mannigfaltigkeit der sämtlichen jüngeren Familienreihen der Neooligochäten die gemeinsame „phreoryctide Urform“¹⁵⁾. Wenn sich

¹⁵⁾ In einer jüngst veröffentlichten Arbeit, der Fortsetzung der s-1) zitierten (in Proc. Zool. Soc. London, 1922, p 133), will STEPHENSON die Familie *Moniligastridae* phyletisch noch niedriger als die Fam. *Phreoryctidae* stellen und als die Wurzelform sämtlicher jüngerer Neooligochäten einschließlich der Phreoryctiden ansprechen. STEPHENSON erklärt die bisher als Testikelblasen bezeichneten Organe der Moniligastriden als besondere Hodensegmente, die wie das Ovarialsegment auf enge Kammern reduziert und bei manchen Gattungen durch Verschmelzung mehrerer entstanden seien. So soll bei *Drawida* jenes Testikelblasen-Paar ein 10.—12. Segment darstellen, und als problematischen Ur-Moniligastriden konstruiert STEPHENSON eine Form mit 3 Paar Samentaschen im 7.—9. Segment, 2 Paar Hoden im 10. u. 11. Segment und 2 Paar Ovarien im 13. u. 14. Segment. Es stehen aber einige bedeutsame Tatsachen dieser Darstellung entgegen: Bei *Drawida willsi* MICH. findet man die Rudimente eines vorderen Paares männlicher Geschlechtsorgane im 9. Segment vor dem Dissepiment der Testikelblasen. Es kann also nicht dieses Testikelblasen-Paar als das Ergebnis der Verschmelzung der ursprünglichen beiden Hodensegmente angesprochen werden. Ebenso schwerwiegend ist ein anderer Umstand, der Verlauf der Samenleiter. In STEPHENSON's Zeichnungen treten die Samenleiter stets aus den Testikelblasen unmittelbar in das nächst folgende normale Segment ein, und nur dieser Verlauf würde der STEPHENSON'schen Deutung entsprechen. Tatsächlich treten aber die Samenleiter bei den Moniligastriden aus den Testikelblasen stets in das vorhergehende Segment und erst nach Durchbohrung des Testikelblasen-Dissepiments in das Ausmündungssegment. Es ist also unweigerlich das vor dem Testikelblasen-Dissepiment liegende Segment als das Samentrichter-Segment anzusprechen und jene Hoden

nun die folgerichtig konstruierten Diagnosen der problematischen Urformen mit den Diagnosen rezenter Gattungen, z. B. *Acanthodrilus* bzw. *Phreoryctes*, decken, sollte es da nicht erlaubt sein, jene Urform mit den entsprechenden rezenten Formen in einer Gattung zu vereinen und dann z. B. von der Gattung *Acanthodrilus* bzw. *Phreoryctes* als der Ahnengattung der phyletisch jüngeren Gattungen zu sprechen? Die hier gewählten Beispiele widersprechen allerdings einem auf der Betrachtung anderer Tiergruppen gegründeten Behauptung, daß Gattungen nicht über eine verhältnismäßig junge geologische Periode zurück reichen. Kann man aber eine solche Feststellung verallgemeinernd von einigen Tiergruppen auf andere übertragen? Läßt sich überhaupt der Gattungsbegriff bei einer Tiergruppe mit dem in einer anderen Tiergruppe ohne weiteres in Parallele setzen? Denke ich z. B. an die Wandlung, die die Anschauung über Art- und Gattungsbegriff bei den Säugetier-Spezialisten in den letzten Jahrzehnten erfahren hat, so glaube ich mich berechtigt, eine von den Spezialisten anderer Tiergruppen aufgestellte Norm der geologischen Reichweite einer Gattung für die Oligochäten abzulehnen und damit zu rechnen, daß das, was wir Oligochätologen zur Zeit unter Gattung verstehen, z. B. die Gattungen *Acanthodrilus* und *Phreoryctes*, in eine weit ältere geologische Periode zurückreichen, als die Gattungen im Sinne der Wirbeltier-Spezialisten.

Theorie der Verbreitung von Oligochäten über hochnordische Landbrücken bei Konstanz der großen Ozeanbecken.

Die kaum anzuzweifelnde Feststellung der Geologen, daß der Boden der eigentlichen Tiefsee, abgesehen von ganz unbedeutlichen lokalen Vorkommnissen, nicht zu kontinentaler Höhe aufsteigen könne, bereitete dem Oligochätologen große Schwierigkeiten, insofern nach dem bis vor kurzem eingenommenen Stande der Wissenschaft aus dieser Feststellung auf eine Konstanz der großen Ozeanbecken geschlossen werden mußte. Der

und Samentrichter enthaltenden Räume als abgesonderte Teile dieses vorhergehenden Segments, also als echte Testikelblasen. Es spricht auch nichts gegen diese meine ältere Deutung. Eine Loslösung der Testikelblasen samt den Hoden von dem ursprünglichen Ort ihrer Anlage und Zurückverlagerung ist nichts ungewöhnliches; kommt es doch bei vielen *Pherelima*-Arten vor. Auch eine Verschiebung der Geschlechtsorgane mit Ausnahme der Samentaschen ist bei anderen Oligochäten in voller Sicherheit festgestellt, so bei einigen Enchyträiden (*Buchholzia appendiculata* BUCHH. u. a.). Ich muß die STEPHENSON'sche Deutung, so sinnreich sie ist, deshalb ablehnen und die Anordnung der Geschlechtsorgane auch bei den Moniligastriiden auf den *Phreoryctes*-Zustand zurückführen,

Oligochätologe aber verlangte für die Erklärung transozeanischer Beziehungen terricoler Oligochäten kontinuierliche Landverbindungen.

Die größten Schwierigkeiten bereitete danach die Erklärung der vielfachen transozeanischen Beziehungen terricoler Oligochäten in dem ersten, größeren der beiden Hauptverbreitungssysteme, der transatlantischen Beziehungen zwischen der Neuen und Alten Welt. Da die Hauptbecken des Atlantischen und Pazifischen Ozeans für unüberbrückbar angesehen werden mußten, so blieben als Verbindungswege zwischen Amerika und der Alten Welt nur die von den Geologen nicht beanstandeten hochnordischen Landbrücken, einerseits die atlantische Island-Brücke von Nordwest-Europa nach Grönland, andererseits die pazifische zwischen Ost-Asien und Alaska, die Bering-Brücke.

Die Erklärung der transatlantischen Beziehungen erscheint schwierig, wenn man eine Verbreitung über die nordatlantische Island-Brücke annimmt; müßten doch z. B. die äußersten Glieder, die Gattung *Chilota*, jederseits fast die ganze Länge des Atlantischen Ozeans durchwandert haben, um zu ihren jetzigen Sondergebieten (Südrand Afrikas einerseits, Chilenisch-Magalhaensisches Gebiet andererseits) zu gelangen. Die Erklärung erscheint aber noch schwerer annehmbar, wenn man mit G. PFEFFER (Hamburg)¹⁶⁾ auch die atlantische Island-Brücke ablehnt und nur die pazifische Bering-Brücke gelten lassen will. Nach PFEFFER's Ansicht lag der Entstehungsherd der verschiedenen Terricolen-Gruppen im großen Eurasischen Kontinent. Von hier aus sollen sich diese nach einander entstandenen Gruppen, Welle auf Welle, über die ganzen Kontinentalmassen verbreitet haben, soweit die Landverbindung es zuließ und soweit nicht breitere Trockenland-Strecken ihrem Vorwärtsdringen Einhalt geboten: zunächst nach dem Ur-Megascolecinen *Acanthodrilus* die unmittelbar aus ihm entsprossene Gattung *Chilota* einerseits ostwärts über Ostasien, die Bering-Brücke und ganz Amerika bis nach Feuerland und den Falkland-Inseln, andererseits über den komplementären Teil Eurasiens und durch ganz Afrika bis zu dessen Südküste; die folgenden Gruppen auf den gleichen, nur

¹⁶⁾ Mündliche Erörterung G. PFEFFER's nach dem Vortrag von W. MICHAELSEN: „Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der WEGENER'schen Theorie der Kontinentenverschiebung“, im Naturw. Ver. zu Hamburg, am 2. Nov. 1921. sowie G. PFEFFER's Vortrag: „Die zoologische, paleontologische und klimatologische Bedeutung der Bering-Brücke für zoogeographische Fragen“, ebend. am 25. Jan. 1922.

um geringes kürzeren, aber immerhin noch weltweiten Wegen bis zu ihren jetzigen Gebieten. Die jüngeren Wellen verschlangen auf ihrem weiten Wege im allgemeinen restlos die Spuren ihrer Vorgängerinnen. So schwer annehmbar der Gedanke dieser vielen weltweiten Wanderzüge ist, so auffallend ist das angebliche Endergebnis: Die auffallend regelmäßige Aneinanderreihung der rezenten Überreste der 5 (terricole Formen) bzw. 8 (terricole + limnische Formen) in Betracht kommenden Oligochäten-Gruppen rechts und links vom Atlantischen Ozean, in amerikanischen und eurasisch-afrikanischen Sondergebieten, die in genau oder fast genau gleichen Breiten sich gegenüber liegen, wie die Tabelle auf Seite 65 zeigen mag.

Neben diesem eigenartigen Endergebnis der problematischen weltweiten Wanderzüge ist noch besonders beachtenswert, daß von keiner dieser Gruppen auf den weiten Verbindungsstrecken zwischen den jetzigen Sondergebieten irgend welche offenbare Relikte zurückgeblieben sind. Als einziger hier in Rechnung zu setzender Fall könnte der Fund des *Chilota exul* ROSA von der kleinen Kap Verde'schen Insel S. Antonio angeführt werden; doch ist kaum anzunehmen, daß wir es hierbei mit einem endemischen Vorkommnis zu tun haben. Derartige winzige ozeanische Inseln entbehren im allgemeinen endemischer Terricolen, die hier keinen genügenden Spielraum haben, um dem Andrängen eingeschleppter kräftigerer Formen dauernd standzuhalten oder auszuweichen. Zumal eine solche ganz aus Laven und vulkanischer Asche aufgebaute waldlose Insel mit einem dem Saharaklima ähnlichen Trockenklima, wie S. Antonio, ist kaum als Heimat endemischer Terricolen anzusprechen. Mutmaßlich ist *Ch. exul*, wie schon ROSA annahm, eine eingeschleppte Form, beheimatet in Kapland oder im Magalhaensischen Gebiet (deshalb der Name „*exul*“). Nun ist ja allerdings das Nichtvorkommen einer bestimmten Form im bestimmten Gebiet nicht beweiskräftig. Sie mag durch irgend welchen uns unbekanntem Umstand vernichtet worden sein. Hier aber handelt es sich nicht um eine einzige Formengruppe, sondern um eine beträchtlich große Zahl verschiedener Gruppen, die in ihrem ganzen Auftreten durchaus nicht den Eindruck der Schwäche gewähren, zum Teil um große Familien, die eine reiche Entfaltung von Gattungen und Arten aufweisen, wie die Glossoscoleciden des tropischen Südamerika (15 Gattungen mit zusammen 114 Arten) und die terricole Abteilung der Microchätiden in dem beschränkteren Raum Südafrikas samt Madagaskar (3 Gattungen mit zusammen etwa 39 Arten). Es ist schwer einzusehen, daß diese offenbar entfaltungskräftigen

<p>Terricole Formen. <i>Chilota-Chilota</i></p>	<p>Amerika. Feuerland, Süd-Patagonien, Falkland-Inseln, Süd- und Mittel-Chile</p>	<p>Afrika-Eurasien. Südrand Kaplands, Ost-Kapland, Natal und Zulu-Land.</p>
<p><i>Glossoscolecidae-</i> terricole <i>Microchaetidae</i></p>	<p>La Plata, Brasilien, Guayana bis Peru, Ecuador, Columbia und südl. Mittelamerika (<i>Glossosc.</i>)</p>	<p>Ganz Kapland, Oranje-Kol., Natal, Zulu-Land u. Madagaskar (terr. <i>Microch.</i>).</p>
<p><i>Dichogaster-Dichogaster</i></p>	<p>Westindien, Ecuador, Columbien, Mittelamerika bis Mittel-Mexico</p>	<p>Senegambien bis Liberia bis Französkongo, ostw. bis N.-Rhodesia, westl. Deutsch- und Britisch-Ostafrika, Gallaländer bis Harrar.</p>
<p><i>Bimastus-Bimastus</i></p>	<p>Georgia bis Pennsylvania, westwärts bis Illinois</p>	<p>Europa, Südwest-Asien, Bengalen.</p>
<p><i>Eisenia-Eisenia</i></p>	<p>Florida bis North Carolina</p>	<p>Europa, Südwest-Asien bis O.-Turkestan.</p>
<p>Limnische Formen. <i>Jlyogenia-Jlyogenia</i></p>	<p>Trop.-Amerika von Paraguay bis Nieder-California und Mexico</p>	<p>Wärmeres Afrika von Natal u. Rhodesia bis westl. Britisch-Ostafrika.</p>
<p><i>Spartganophilus-Spartganophilus</i></p>	<p>Florida und Pennsylvania bis Guatemala, Mexico und California</p>	<p>Süd-England.</p>
<p><i>Drilocrus-Nima</i></p>	<p>Brasilien, Ecuador, Columbia und Costa Rica (<i>Drilocr.</i>)</p>	<p>Belgisch-Kongo bis Kamerun, Senegambien, ostw. bis Rhodesia, westlich Deutsch-Ostafrika, Ober- und Nieder-Ägypten (<i>Nima</i>).</p>

Gruppen nirgends in den problematischen weiten Zwischenstrecken Relikte sollfen zurückgelassen haben; finden sich auf diesen weiten Strecken doch manche Distrikte, die wohl für die Erhaltung von Relikten geeignet scheinen: so einerseits das Cordilleren-Gebiet Mittelamerikas, andererseits der Kamerun-Berg, die eine zum Teil beträchtliche Reliktengruppe der noch älteren, überhaupt nur noch in typischen Reliktengebieten vorkommenden Gattung *Acanthodrilus* aufweisen. Selbst die nachweislich verbreitungskräftigsten Terricolengruppen, die Fam. *Lumbricidae* und die Gattung *Pheretima*, haben nicht vermocht, ihr Gebiet von älteren terricolen Konkurrenten ganz zu reinigen und mußten Relikte derselben dulden, so die Lumbriciden die kleine Reliktengattung *Xormogaster* im Tyrrhenischen Gebiet, *Pheretima* gewisse Moniligastriden-Gattungen sowie einzelne Vertreter älterer Gattungen ihres eigenen Megascoleciden-Stammes. Aber nur ein Teil des problematischen Nordbrücken-Weges zwischen den Gebieten der unmittelbar mit einander verwandten terricolen Microchätiden und Glossoscoleciden fällt in den Bereich einer dieser beiden verbreitungskräftigen Formen, nämlich der Lumbriciden, fast die Hälfte des Weges ist frei von solchen notorischen Bedrängern.

Auch gewisse speziellere Verbreitungsverhältnisse sprechen mehr für unmittelbare transatlantische Verknüpfung der Beziehungsglieder als für jene weit spannende Verknüpfung.

Besonders schwerwiegend erscheinen mir die Verbreitungsverhältnisse der Unterfam. *Diplocardiinae* (Kartensk. 1, nordwestl. Viertel). Die Stammgattung *Diplocardia* findet sich lediglich im gemäßigten Nordamerika von Nebraska und Illinois bis Nieder-California, Mexico und Florida. Die Tochtergattungen *Trigaster* und *Zapotecia* sind beide beschränkt auf Mexico und Westindien. Die Enkelgattung *Dichogaster*, entsprossen aus *Trigaster*, ist endemisch einerseits in Mittelamerika und angrenzenden kleinen kontinentalen Distrikten, nordwärts bis Mittel-Mexico, südwärts bis Ecuador, sowie in Westindien, andererseits im tropischen Afrika von der atlantischen Küste (Gambia, Portugiesisch- und Französ.-Guinea, Liberia, Togo, Kamerun, Französisch- und Belgisch-Kongo) ostwärts in den südlicheren und mittleren Breiten ungefähr bis zum ostafrikanischen Graben (Nyassa-Land, westliches Deutsch- und Britisch-Ostafrika), in den nördlicheren Breiten in schmalem Vorstoß über die Galla-Länder bis Harrar, also fast bis an die Küste des Indischen Ozeans. Die besonderen Verhältnisse der afrikanischen *Dichogaster* sprechen nun nicht für eine nord-südliche, sondern für eine westöstliche, von der atlantischen

Küste gegenüber Westindien ausgehende Verbreitung quer über das tropische Afrika. In Gambia, Portugiesisch- und Französisch-Guinea sowie in Sierra-Leone ist *Dichogaster* mit großer Artenzahl allein herrschend. In Liberia stößt sie auf die ersten spärlichen Vorposten der vom Osten her vorrückenden Eudriliden, mit denen sie sich in ihrem ganzen übrigen afrikanischen Gebiet durchschnittlich etwa gleichwertig in die Herrschaft teilt. *Dichogaster* geht aber im allgemeinen nur bis zu der oben erwähnten Linie, ungefähr durch den ostafrikanischen Graben markiert, ostwärts; in den ostwärts davon gelegenen Küstendistrikten fehlt sie¹⁷⁾. Dagegen sind die Eudriliden, deren Verbreitungsherd offenbar in der Nähe des ostafrikanischen Grabens liegt, und die eher zur Stelle waren, auch in die Küstendistrikte Britisch- und Deutsch-Ostafrikas eingertückt, und zwar, wie die örtliche Aneinanderreihung gewisser, eine Entwicklungsreihe bildender Gattungen zeigt, vom Norden, dem Gebiet des Weißen Nils und den Galla-Ländern her, von jenem Gebiet, in das *Dichogaster* nur seine äußersten, spärlicher werdenden Vorposten vortreiben konnte, die sich damit als die jüngsten, noch auf dem Vormarsch begriffenen Pioniere ihrer vom Westen einrückenden Gattung kennzeichnen. Bei unmittelbarer Inbezugsetzung von Amerika und Afrika ergäbe sich also eine ungemein einfache Verbreitung der Diplocardiinen (Stammgattung *Diplocardia*, gemäßigtes Nordamerika bis Mexico, Tochtergattungen *Zapotecia* und *Trigaster*, Mittelamerika, Westindien, Enkelgattung *Dichogaster*, Mittelamerika, Westindien und Tropisch-Afrika von Senegambien-Liberia ostwärts). Es hält schwer, im Hinblick auf diese Verbreitungsverhältnisse auf die Annahme einer unmittelbaren Beziehung zwischen den *Dichogaster*-Faunen von Westindien und Gambia-Liberia zu verzichten und diese Parallelität in den beiderseitigen Gebieten als das gewissermaßen zufällige Ergebnis zweier von einander unabhängiger Wanderzüge zu betrachten. Wollte man trotzdem die Verbreitung der Diplocardiinen als wellenförmige Einwanderung vom Norden her erklären, so stellte sich dem auch noch der Umstand entgegen, daß die Stammgattung (*Diplocardia*) im amerikanischen Gebiet die nördlichere Strecke in ganzer Breite des Kontinents, die jüngere Gattung *Dichogaster* hier nur die südlicheren Strecken besetzt

¹⁷⁾ Die angeblich im Küstendistrikt Deutsch-Ostafrikas (Wanga) endemische *D. wangaënsis* MICH. ist kaum als selbständige Art anzusehen, sondern höchstens als besondere Form der *D. austeni* (BEDD.), einer ziemlich stark peregrinen, in Deutsch-Ostafrika eingeschleppten Art, zu betrachten. Sie ist offenbar wie diese von Westen her eingeschleppt worden. — W. MICHAELSEN, 1905, Die Oligochäten Deutsch-Ostafrikas; in: Zeitschr. wiss. Zool., L. XXXII, p. 313,

hält, daß sich also die Stammgattung auf dem problematischen Nordbrücken-Wege zwischen dem amerikanischen und dem afrikanischen Sondergebiet der Enkelgattung *Dichogaster* einschleibt und hier in verhältnismäßig guter Entfaltung fortlebt, während man annehmen müßte, daß ihre nachweislich sehr verbreitungskräftige Enkelgattung hier verschwunden sei. Es wäre aber schwer, eine Ursache für diese Vernichtung, die nicht zugleich auch die Ahnengattung *Diplocardia* getroffen hätte, zu finden. Kräftigere Konkurrenten kommen, abgesehen von dem kleinen Ostwinkel mit endemischen Lumbriciden, jedenfalls nicht in Frage, und für anderweitige Vernichtungsursachen, etwa eine Krankheitsepidemie, die wohl in kleinen abgeschlossenen Bezirken (etwa auf kleineren Inseln) vernichtend wirken könnte, ist der Raum zu umfangreich. Diese Verbreitungsverhältnisse von *Diplocardia* und *Dichogaster* würden rätselhaft bleiben.

Auch die transatlantische Beziehung der terricolen Glossoscoleiden des tropischen Südamerikas zu den unmittelbar aus ihnen entsprossenen terricolen Microchätiden Süd-Afrikas gewinnt an Unmittelbarkeit, wenn man in Rücksicht zieht, daß die speziellere Mutterform der Microchätiden, die Gruppe der Gattung *Glossoscolex*, ausgesprochen atlantisch ist, allein herrschend und sowohl in kleinen, großen und riesigen Formen vorkommend in den atlantischen Küstendistrikten von La Plata bis Mittel-Brasilien (Rio de Janeiro), während sie in den westlichen Cordillerengebieten, den Gebieten der älteren Arten (*Thamnodrilus*, *Andiodrilus* etc.), nur durch einzelne zerstreute und ausschließlich winzige Formen vertreten ist.

Für die Verbreitungsverhältnisse in dem zweiten, kleineren der beiden Hauptverbreitungssysteme, die sich hauptsächlich im Indomalayisch-Australischen Gebiet abspielen und die große Fam. *Megascolecidae* sowie die kleinere Acanthodriliden-Unterfam. *Octochaetinae* betreffen, kommt nur eine der hochnordischen Landbrücken, und zwar die Bering-Brücke, in Frage, insofern sie eine gute Erklärung für das Hinüberschweifen der sonst australisch-indischen Gattungen *Plutellus* und *Megascolides* nach den westlichen Küstendistrikten Nord- und Mittelamerikas von British-Columbia (Queen-Charlotte-Insel) bis Guatemala darbietet. Im übrigen sind auch für die Verhältnisse dieses Verbreitungssystems die älteren Erklärungen meiner Ansicht nach nur wenig befriedigend. Zumal die überseeischen Beziehungen der Oligochätenfauna Vorderindiens (Nördliches Vorderindien-Neuseeland, Westliches Vorderindien-Madagaskar,

Südliches Vorderindien-Südaustralien) liessen sich bisher wenigstens nicht einleuchtend erklären.

Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegener'schen Theorie der Kontinentenverschiebung.

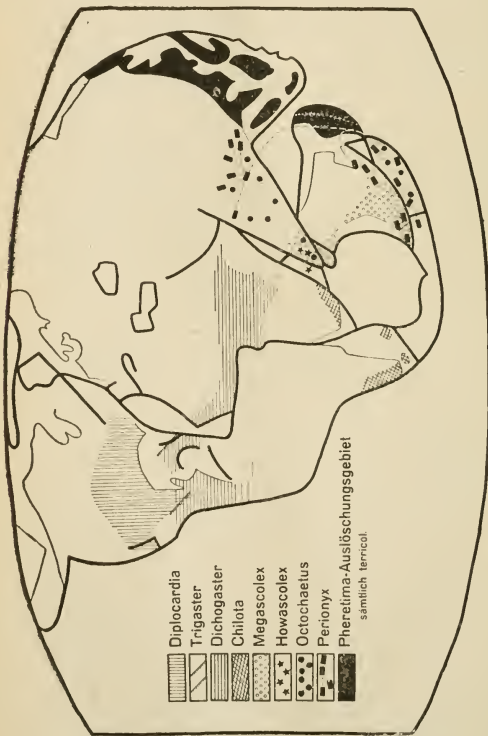
Die oben dargelegten Schwierigkeiten der Erklärung überseeischer Beziehungen terricoler Oligochätengruppen wären mit einem Schlage gehoben, wenn man die WEGENER'sche Theorie der Kontinentenverschiebung (l. c. s.²) als erwiesen ansehen dürfte, rechnet sie doch mit einem Wechsel der kontinentalen Aneinanderlagerungen und Trennungen, ohne den Lehrsatz der Geologen über die Natur des Tiefseebodens anzutasten. Die geographische Verbreitung der Oligochäten entspricht nämlich in geradezu überraschender Weise den Sonderausführungen WEGENER's über den Hergang der Kontinentenverschiebung.

Im Folgenden will ich darlegen, wie sich die wesentlichsten Züge der geographischen Verbreitung der Oligochäten durch die Theorie der Kontinentenverschiebung auf einfache Weise erklären liessen. Wenn ich hierbei die WEGENER'sche Theorie gewissermaßen als erwiesen behandle, so geschieht es nur, um eine bequemere Form der Darstellung zu gewinnen, ohne meinen anderenorts dargelegten Standpunkt in dieser Frage ändern zu wollen.

Zur graphischen Darstellung der betreffenden Verbreitungsverhältnisse benutze ich zwei von Dr. A. WEGENER entworfene und mir freundlichst von ihm zur Verfügung gestellte Kartenskizzen, die WEGENER's Ansicht von der mutmaßlichen ungefähren Konfiguration der Kontinente im Karbon und im Eozän darlegen. Bei den Originalskizzen nimmt (besonders in der australisch-neuseeländischen Region im Eozän) der Schelf, der von Flachsee überspülte Teil der Kontinente, einen sehr breiten Raum ein, auch nach WEGENER's Ansicht einen breiteren, als er wohl tatsächlich besessen hat. Dies beruht auf der Lückenhaftigkeit unserer geologischen Kenntnisse (zumal von dem besonders erwähnten Gebiet, das zweifellos auch im Eozän landfeste Teile darbot; sonst hätten die älteren Land- und Süßwasserformen, die wir jetzt in diesem Gebiet finden, so die zweifellos ein höheres geologisches Alter besitzenden Wurzelformen der terricolen Oligochäten [*Acanthodrilus*], nicht das Eozän überdauern können). Es fehlen aber die geologischen Dokumente für die Kartographierung dieser landfesten Teile. Ich habe deshalb in meinen Kopien der WEGENER'schen Kartenskizzen keinen Unterschied zwischen landfestem Kontinent und Schelf gemacht.

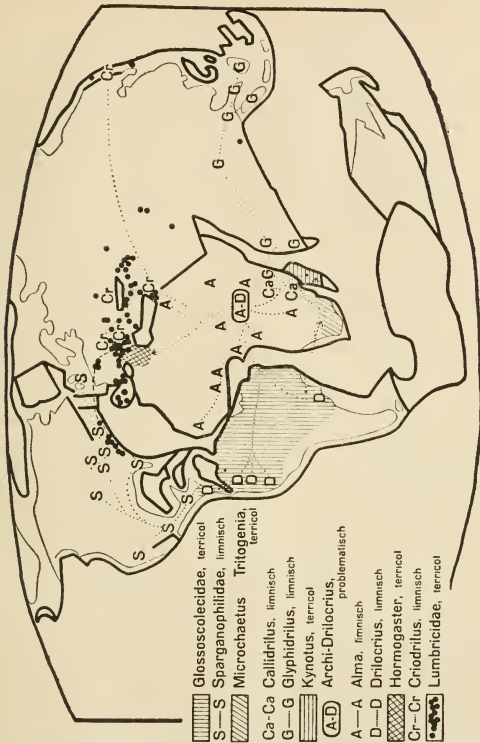
Die Verbreitung der terricolen Oligochäten spielte sich auf zwei großen Gebieten ab, die nur in einzelnen Randteilen übereinander greifen, und die gesondert, jedes für sich, betrachtet werden können.

In dem ersten Gebiet — ganz Amerika, Afrika und Europa sowie Asien mit Ausnahme seiner Süd- und Südost-Teile — kamen zur Verbreitung einzelne Gruppen der Familienreihe *Megascolecina* (Kartensk. 1, westliche Hälfte) und die ganze



Kartenskizze 1. Jetzige Verbreitung einiger Gattungen der Familienreihe *Megascolecina*, eingezeichnet in die WEGENER'sche Skizze von der mutmaßlichen ungefähren Konfiguration der Kontinente im Karbon.

Familienreihe *Lumbricina* (Kartensk. 2) mit Ausnahme einiger



Kartenskizze 2. Jetzige Verbreitung der Familienreihe Lumbricina, eingezeichnet in die WEGENER'sche Skizze von der mutmaßlichen ungefähren Konfiguration der Kontinente im Eozän.

Arten der limnischen Gattung *Glyphidrilus*, die in das zweite Gebiet eingedrungen ist. Für die Eigenart der Verbreitung innerhalb dieses Gebietes kommt hauptsächlich die Kontinentenspaltung und -Trennung in Betracht, die nach WEGENER zur Bildung des Atlantischen Ozeans führte. Ich habe oben (p. 64) eingehend dargelegt und durch eine tabellarische Zusammenstellung (p. 65) veranschaulicht, wie sich eine große Anzahl von

Beziehungslinien, nämlich 5 terricole und 3 limnische Formen-
gruppen betreffend, quer über den Atlantischen Ozean spannen,
eine Häufung regelmäßiger, annähernd paralleler Beziehungen,
die es höchst wahrscheinlich macht, daß man es hier mit un-
mittelbaren, d. h. transatlantischen Beziehungen
zu tun habe. Diese transatlantischen Beziehungen sind durch
die WEGENER'sche Theorie ohne weiteres zu erklären. Denkt
man sich den nach dieser Theorie von Europa-Afrika abge-
brochenen und westwärts abgeschobenen amerikanischen Konti-
nent wieder zurückgeschoben und an Europa-Afrika angeschmiegt,
so würden die jetzt weit getrennten Sondergebiete rechts und
links vom Atlantischen Ozean meist zu einem einheitlichen Ge-
biet zusammenfließen. Es würde dadurch ein höchst einfaches
Verbreitungssystem erzielt werden. Für die südlichste Gruppe,
den Acanthodrilinen *Chilota* (Kartensk. 1), müßte man vielleicht
die Antarktische Scholle als vermittelndes Glied in Anspruch
nehmen, falls man nicht annehmen darf, daß sich das Kapland
einstmals weiter südwärts bis zu dem amerikanischen Distrikt
der jetzigen Falkland-Inseln erstreckt habe.

Was die zeitlichen Verhältnisse anbetrifft, so kann
die Trennung der Kontinente im nördlichen Teil des Gebiets nur
eine verhältnismäßig junge sein, handelt es sich hier doch um
die jüngste Gruppe der Familienreihe *Lumbricina*, die Familie
Lumbricidae (*Bimastus* und *Eisenia*), der wir nur ein verhält-
nismäßig geringes geologisches Alter zumessen dürfen. Im süd-
lichen Teil müssen wir dagegen ein verhältnismäßig hohes Alter
der Kontinententrennung vermuten, hat sich doch nach der Trennung
aus dem Stamm der südafrikanischen Microchäten der ganze
Stammbaum der mittleren und jungen Lumbricinen von *Xynotus*
über den problematischen Archi-*Drilocrius* (l. c. s. ⁹), p. 31) zu
Alma und *Drilocrius*, sowie über *Criodrilus* zu den Lumbriciden
entwickeln können. Das Hinüberschweifen des mittelalten *Drilo-
crius* von Tropisch-Afrika nach Brasilien bedurfte vielleicht keiner
ganz kontinuierlichen Landverbindung, da *Drilocrius* eine limnische
Form ist. Ihr genügte vielleicht bei geringerer Entfernung zwischen
den Kontinenten eine Inselbrücke. Auch die Verhältnisse der
südlichsten Gruppe, der *Chilotacea*, sprechen, wenn auch nicht
geradezu beweisend, für ein höheres Alter der atlantischen Kon-
tinententrennung im südlichen Teil des Gebietes. Es hat sich
nämlich die aus dem südamerikanisch-afrikanischen *Chilota* ent-
sprossene Tochtergattung *Yagansia* nur im amerikanischen
Sondergebiet, also mutmaßlich nach der Trennung der Gebiete
entwickelt, und zwar hier in so üppiger und räumlich weiter

Entfaltung, daß man eine recht lange Dauer ihrer Entwicklung, also auch der Zeit nach der Kontinententrennung, annehmen dürfte.

Einen ganz anderen, viel mannigfaltigeren Charakter zeigt das System der geographischen Beziehungen zwischen den verschiedenen Distrikten terricoler Oligochäten in dem zweitgrößten Verbreitungsgebiet, Süd- und Südost-Asien, den Malayischen Archipel und Australien mit Neuseeland umfassend, und diesem Charakter entsprechen auch die komplizierteren erdgeschichtlichen Vorgänge, die nach WEGENER's Theorie in diesem Gebiet stattgefunden haben, und durch die ich diese eigenartigen Beziehungen glaube erklären zu können: die Verschiebungen, Schrumpfungen und Zerrungen der Kontinente, zumal die eigenartige Wanderung der australischen Scholle.

Als Oligochätenmaterial (Kartensk. 1, östl. Hälfte) kommen hier hauptsächlich nur 2 Gruppen der Megascolecinen-Familienreihe in Betracht, die Acanthodriliden-Unterfam. *Octochaetinae*, zumal deren Stammformen *Nowascolex* und *Octochaetus*, und einige mittlere und jüngere Glieder der Fam. *Megascolecidae*. Die älteren Glieder dieser Familie, *Plutellus* und *Megascolides*, kommen hier nicht in Betracht, da sie sich noch während des ursprünglichen Zusammenhanges über das ganze Gebiet und über diese Grenze hinaus nach der Westseite Nordamerikas hin verbreiten konnten, eine Verbreitung, die sich sehr wohl durch eine nordische Landbrücke zwischen Ost-Asien und Alaska erklären ließe. Einige mittlere Gattungen der *Megascolecidae* kommen deshalb nicht in Frage, weil sie überhaupt keine beträchtliche Verbreitung über ihren Entstehungsherd hinaus gefunden haben (z. B. die *Digaster*-Gruppe), oder auch, weil ihre verwandtschaftlichen Beziehungen sich nicht sicher feststellen lassen.

Am bedeutsamsten in den Verbreitungsverhältnissen dieses Gebietes sind die eigenartigen und weitausgreifenden überseeischen Beziehungen der verschiedenen Distrikte Vorderindiens, deren jeder seine eigene Oligochäten-Fauna mit ihren besonderen Beziehungen aufweist.

Der Süddistrikt Vorderindiens samt Ceylon ist vor allem charakterisiert durch die üppige Entfaltung der Gattung *Megascolex* s. l. (*Megascolex* s. s. + *Notoscolex*). Nach Norden nimmt ihre Vorherrschaft schnell ab, und schon in Curg und Mysore ist sie nur noch sehr spärlich vertreten. Weiter nach Norden verliert sich *Megascolex* zunächst ganz, um jedoch plötzlich im östlichen Himalaya-Gebiet (Abor) in einer kleinen Kolonie verwandter Arten (*Notoscolex stewarti*-Gruppe) wieder

aufzutreten. Diese Gruppe zeigt aber eine solche Besonderheit (Verschiebung der Organe des Vorderkörpers um ein Segment nach vorn hin), daß ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Megascolex* sehr zweifelhaft erscheint. Sie bedarf jedenfalls noch einer näheren Untersuchung und muß hier unberücksichtigt bleiben, denn ihre geographischen Beziehungen stehen sicherlich nicht in Zusammenhang mit der in Vorderindien nach Norden offensichtlich sich verlierenden eigentlichen Gattung *Megascolex*. Ein zweites üppiges Entwicklungsfeld für *Megascolex* bilden die Süddistrikte des Australischen Kontinents, von Südwest-Australien (hier in mehreren Arten auf den südlichsten Bezirk beschränkt) über Südaustralien, Victoria und Tasmanien bis New South Wales, und hier, nordwärts an Artenzahl stark abnehmend, bis in Queensland hineinreichend. Sie geht in sehr spärlicher Vertretung bis in den Cairns-Distrikt von Nord-Queensland. Außerhalb des Australischen Kontinents tritt sie dann noch auf Neu-Caledonia, der Norfolk-Insel und der Nordinsel von Neuseeland auf. Auf der Südinsel von Neuseeland fehlt sie.

Wesentlich andere geographische Beziehungen zeigen gewisse Charakterformen des mittleren Westdistriktes von Vorderindien, die anscheinend sehr nahe miteinander verwandten beiden Octochäten-Gattungen *Erythraeodrilus* (s. l. : *Erythraeodrilus* + *Xoplochaetella* STEPH., non MICH.), deren erste auf diesen Distrikt beschränkt ist, während die letztere zugleich auch in Madagaskar vorkommt und zwar im südlichen Teil dieser Insel.

Wieder andere und nicht weniger merkwürdige Beziehungen zeigt schließlich die Oligochäten-Fauna des nördlichen Vorderindiens. Diese ist charakterisiert einenteils durch gewisse Gattungen der Unterfam. *Octochaetinae*, von denen aber *Octochaetus* auch außerhalb Vorderindiens und des angrenzenden Birmas vorkommt, und zwar auf Neuseeland, Nord- und Südinsel, anderenteils durch die Megascoleciden-Gattung *Perionyx* s. l. (*Perionyx* s. s. + *Diporochaeta*), die außerhalb des vorderindischen Gebietes in Neuseeland samt Chatham- und Auckland-Inseln endemisch ist und außerdem noch ziemlich üppige Kolonien an zwei weit von einander gesonderten Distrikten Ost-Australiens, nämlich im nördlichen Queensland und in Victoria samt Tasmania, bildet, während sie im Zwischengebiet von New South Wales, Süd- und Mittel-Queensland fehlt. Zu beachten ist, daß die hier in Erörterung befindlichen Gattungen *Octochaetus* und *Perionyx* tatsächlich typisch nord-

indisch sind, wenngleich sie auch in Mittel- und Süd-Indien, *Perionyx* außerdem auch in Ceylon auftreten. Es handelt sich hier offenbar um junge Einwanderung vom Norden her (*Octochaetus*), wenn nicht gar lediglich um Verschleppung durch den Menschen (*Perionyx*). Das geht nicht nur hervor aus der Abnahme der Häufigkeit nach Süden zu, sondern für *Octochaetus* auch aus dem Umstand, daß er auf Ceylon fehlt, dessen Oligochäten-Fauna doch sonst ganz südindischen Charakter aufweist. *Octochaetus* gehört eben nicht zu den südindischen Charakterformen, sondern ist erst nach der Loslösung Ceylons vom Festland in Süd-Indien eingerückt. Die *Perionyx*-Arten Süd-Indiens und Ceylons andererseits gehören einer Gruppe an (Nephridialporen jederseits unregelmäßig abwechselnd in zwei Längslinien angeordnet), die peregrinatorische Fähigkeiten zeigt (*P. sansibaricus* MICH. sowohl in Vorderindien wie auch auf Sansibar gefunden). Wie ja auch der Fundort des *P. ceylonensis* MICH.: „Botanischer Garten zu Peradeniya“, ein typischer Peregrinatoren-Herd ist. Auch die *Perionyx*-Arten, die auf Inseln des Malayischen Archipels gefunden worden sind, *P. excavatus* E. PERR. und *P. violaceus* HORST, sind ganz zweifellos peregrine, von Menschen verschleppte Arten.

Diese eigenartigen Beziehungen der verschiedenen Distrikte Vorderindiens zu weit entfernten überseeischen Gebieten waren bisher schwer erklärbar, zumal die zwischen dem nördlichen Vorderindien und Neuseeland unter Ausschaltung des Australischen Kontinents sowie der ganzen Zwischenstrecke des Malayischen Archipels und Hinterindiens, wie schwer erklärbar, das mag daraus ersehen werden, daß ROSA (l. c. s. 7) und 8) und STEPHENSON (l. c. s. 1) keinen anderen Ausweg wußten, als die Annahme einer Polyphylie der betreffenden Gattung. Diese Annahme mochte zu rechtfertigen sein, solange nur die eine Gattung *Octochaetus* in Frage kam, wurde aber so gut wie unhaltbar, als BENHAM¹⁵⁾ das Vorkommen einer zweiten nordindischen Gattung, *Perionyx*, im Neuseeland-Gebiet (zunächst auf den Auckland-Inseln) nachwies. Die Angabe BURR's¹⁹⁾ über die Dermapteren-Gattung *Pseudisolabis*, die zwei Arten im nördlichen Vorderindien aufweist, während die dritte Art zusammen mit der einzigen Art der nahe verwandten Gattung *Parisolabis* Neuseeland bewohnt, zeigt, daß diese eigenartigen Beziehungen durchaus nicht auf die Oligochäten beschränkt sind. Es handelt sich hier also nicht um ein einzelnes

¹⁵⁾ W. B. BENHAM, 1909, Report on Oligochaeta of the subantarctic Islands of New Zealand; in: Subantarct. Isl. New Zealand, XII, p. 288.

¹⁹⁾ M. BURR, 1910, Dermaptera; in: Fauna of the british India, London; p. 103.

Vorkommen, sondern um eine Gruppe paralleler, von einander unabhängiger Vorkommnisse, um ein ganzes Verbreitungssystem.

Die WEGENER'sche Theorie von der Kontinentenverschiebung bietet eine auffallend einfache Erklärung für diese verschiedenen überseeischen Beziehungen der Oligochäten-Fauna Vorderindiens. Betrachten wir die WEGENER'sche Kartenskizze über die mutmaßliche ungefähre Konfiguration der Kontinente im Karbon (Kartenskizze 1, östliche Hälfte), so sehen wir zunächst, daß das vor Auffaltung des Himalaya langgestreckte Vorderindien bis nach Madagaskar reichte und sich mit seiner Westseite, dem jetzigen *Howascolex*-Distrikt (Curg-Mysore), unmittelbar an Madagaskar, den zweiten Fundort von *Howascolex*, anschmiegte: Einfache Erklärung für die transozeanische Beziehung des West-Distriktes von Vorderindien. Ferner sehen wir, daß die Australisch-Neuseeländisch-Neuguineensische Scholle, südlich mit der Antarktischen Scholle im Zusammenhang stehend, mit ihrem nördlichen Kopfende (Neuguinea) in den Meeres-Winkelraum (den späteren Golf von Bengalen) zwischen Vorderindien und Hinterindien samt der Malayischen Scholle hinein ragt. Es ist anzunehmen, daß diese Australische Scholle in noch früherer Zeit mit ihrer Westseite an die Ostseite Vorderindiens angelagert gewesen sei. Es konnten sich in diesem Zusammenhang die einfachen und ununterbrochenen Verbreitungslinien vom südlichen Vorderindien über Ceylon nach dem südlichsten West-Australien usw. (*Megascolex*) und vom nördlichen Vorderindien über Neuguinea nach Neuseeland (*Octochaetus*, *Pseudisolabis*) bzw. nach Nord-Queensland, Neuseeland, Südost-Australien (*Perionyx*) bilden. Zu beachten ist, daß Neuguinea ein vollwertiges Glied dieser nördlichen Verbreitungslinie darstellt. Nachdem sich dann die Australische Scholle von der Antarktischen losgelöst hatte, wurde sie nordostwärts abgedrängt und mit ihrem nordostwärts vorragenden Kopf Neuguinea in die Malayische Scholle hineingeschoben. Man sieht in der Aufrollung der teils submarinen Höhenrücken, Flores-Banda-Inseln und Timor-Ceram an der Westseite, Neu-Pommern an der Ostseite, noch jetzt die Folgen dieses Zusammenstoßes. Bei diesem katastrophalen Vorgang wurde nun der in innigste Berührung mit der Malayischen Scholle kommende Rammkopf Neuguinea von der jüngsten, verbreitungskräftigen Megascoleciden-Gattung *Pheretima*, die mittlerweile auf der Malayischen Scholle zur Herrschaft gelangt war, überschwemmt und seiner älteren Oligochäten-Fauna (*Octochaetus*, *Perionyx* u. a.) beraubt. Auf diese Weise, durch den Ausfall Neuguineas, vergrößerte sich die Lücke in der Verbreitungslinie Nordindien—Neuseeland und nahm eine Weite an, die eine Erklärung durch einstige unmittelbare Landverbindung

fast unmöglich erscheinen ließ. Neuseeland muß bei dieser *Pheretima*-Katastrophe schon von Neuguinea getrennt gewesen sein, und auch der australische Kontinent war wohl kaum noch mit Neuguinea in länger dauernder unmittelbarer Landverbindung, mutmaßlich schon durch eine schmale Flachsee davon getrennt; denn es konnte höchstens eine einzige *Pheretima*-Art (*Ph. queenslandica*, anscheinend in Nord-Queensland endemisch) nach dem Australischen Kontinent gelangen. Auch die Trennung Neuseelands von Australien, wenigstens durch eine Flachsee, muß schon ziemlich früh stattgefunden haben, denn Neuseeland zeigt nur geringe Beziehungen zum Australischen Kontinent. Die Octochäten fehlen in Australien gänzlich, ebenso die auf Neuseeland beschränkten Gattungen der Acanthodriliden-Unterfam. *Maoridrilinae*. Die sonst ganz auf das Neuseeland-Gebiet beschränkte Acanthodriliden-Gattung *Rhododrilus* weist nur eine einzige Art auf der Australischen Nord-Halbinsel Cape York auf, eine Beziehung, die mutmaßlich durch Neuguinea vermittelt wurde, ein Mittelglied in der Verbreitung von *Rhododrilus*, das durch die eindringende *Pheretima* eliminiert wurde. Nur *Perionyx* weist neben einer ähnlichen, mutmaßlich ebenfalls durch Neuguinea vermittelten Beziehung von Neuseeland zu Nord-Queensland noch eine zweite südlichere Beziehung von Neuseeland zu Südost-Australien (Tasmania, Victoria) auf. Andererseits konnte die typisch südindisch-südaustralische, aber bis Queensland nordwärts gehende Gattung *Megascolex* noch auf der Nordinsel von Neuseeland Fuß fassen. Wahrscheinlich lösten sich zuerst die mittleren Teile Neuseelands bogenförmig vom Australischen Kontinent los, während das Südende mit Tasmania, das Nordende mit Neuguinea zunächst noch in Zusammenhang blieb. Dann sonderte sich das Südende von Tasmania und erst eine beträchtliche Zeit später das Nordende von Neuguinea ab. In dieser Auffassung von der Lostrennung Neuseelands stimme ich vielleicht nicht ganz mit A. WEGENER überein, der noch im Eozän Neuseeland innig verbunden mit dem Australischen Kontinent zeichnet; doch ist hierbei zu beachten, daß meine Anschauung nicht eine kontinentale Abtrennung, sondern nur eine Sonderung durch beliebig flache Meeresteile verlangt. Neuseeland mag noch lange mit dem Australischen Schelf in Verbindung gestanden haben, als es schon durch einen für terricole Oligochäten unüberschreitbaren, wenn auch wenig tiefen Meeresarm von Australien getrennt war. Eine etwas länger dauernde, vielleicht Isthmus-artige Landverbindung hat wahrscheinlich noch durch Vermittlung Neu-Caledonias und die Nordfolk-Insel zwischen Süd-Queensland und der Nordinsel von Neuseeland stattgefunden

und die Überwanderung von *Megascolex* ermöglicht. Der Weg über Neuguinea scheint mir für *Megascolex* nicht annehmbar, weil *Megascolex* eine typisch südaustralische Form ist, die zwar bis zum Cairns-Distrikt in Nord-Queensland nordwärts geht, hier aber schon so spärlich auftritt, daß wir diesen Distrikt als dem Endpunkt ihrer Nordwärtsverbreitung nahe liegend ansehen müssen. Vielleicht handelt es sich bei dem *Megascolex* von Neuseeland-Nord auch um eine spärliche einseitige Faunenzuschiebung durch eine auf schaukelartig sich hebendem Schelfgrunde vor sich gehende, zu keiner Zeit kontinuierliche Landverbindung in der oben genannten Linie Neu-Caledonia—Norfolk-Insel.

Schlußbemerkungen zu den verschiedenen Erklärungen über die Verbreitung der Oligochäten.

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich an der Hand eines reichen Tatsachenmaterials die verschiedenen Erklärungen über die Verbreitung hauptsächlich der terricolen Oligochäten, soweit diese Erklärungen nicht mit allgemein anerkannten Lehrsätzen der Geologie in Widerspruch stehen, einer eingehenden Prüfung unterzogen. Das Ergebnis dieser Prüfung war einerseits die Feststellung, daß es zum Zustandekommen der jetzigen transoceanischen Verbreitung terricoler Oligochäten einer ununterbrochenen Landverbindung bedurfte, andererseits die Feststellung, daß sowohl die Theorie der Kontinentenverschiebung wie die Theorien der hochnordischen Landbrücken eine mehr oder weniger einleuchtende Erklärung darbieten. Es handelt sich bei einer Entscheidung darüber, welche der verschiedenen Erklärungen die zutreffende sei, bis jetzt nur um Wahrscheinlichkeitsverhältnisse.

Die Erklärungen durch die Theorien der hochnordischen Landbrücken leiden unter einer Häufung der Unwahrscheinlichkeiten (z. B.: Regelmäßige Aneinanderreihung der Komponenten der 5 bzw. 8 transatlantischen Beziehungen rechts und links am Atlantischen Ozean). Diese Unwahrscheinlichkeiten werden meiner Ansicht nach übergroß, wenn man die nordatlantische Island-Brücke ablehnt und sich ganz auf die pazifische Bering-Brücke beschränkt. Die Erklärung durch die Theorie der Kontinentenverschiebung stellt dagegen die Verbreitungsverhältnisse der Oligochäten im allgemeinen in sehr einfacher und einleuchtender Weise dar, vielleicht mit der einen Ausnahme des Hinüberschweifens der alten Gattungen *Plutellus* und *Megascolides* von Australien-Südasiens (nördlichste

Fundorte im östlichen Himalaya) nach der Westküste Nordamerikas, eine Verbreitung, die sehr für die zeitweise Existenz der Bering-Brücke spricht.

Eine lückenlose Erklärungsweise wäre gegeben, wenn wir die Theorie der Kontinentenverschiebung mit der Theorie der pazifischen Bering-Brücke kombinieren könnten. Bei der komplizierten Geschichte, die nach WEGENER die Australische Scholle durchmachte, dürfte vielleicht auch bei den veränderlichen Verbindungen Nordamerikas an Komplikationen zu denken sein, die eine zeitweilige nordpazifische Landbrücke zustande brachten.

Ich glaube die Ergebnisse meiner Untersuchungen dahin formulieren zu sollen, daß die Verbreitung der Oligochäten keinesfalls gegen die WEGENER'sche Theorie der Kontinentenverschiebung spricht, daß sie im Gegenteil als eine gute Stütze derselben anzusehen ist, und, falls von anderer Seite der endgültige Beweis für diese Theorie erbracht würde, in manchen Einzelheiten zu einem weiteren Ausbau der Theorie benutzt werden könnte.

Was die Einzelheiten der WEGENER'schen Theorie anbetrifft, so ist zu beachten, daß die zur Zeit vorliegende Darstellung WEGENER's nur einen ersten Entwurf von der mutmaßlichen ungefähren Konfiguration der Kontinente und ihrer geologischen Geschichte darstellt, einen Entwurf, der in manchen Punkten nach Maßgabe geologischer und biologischer Tatsachen einer Nachprüfung bzw. einer verbesserten Anpassung bedarf, wie es auch im Sinne WEGENER's liegt.

Es mag zum Schluß noch gesagt werden, daß die zu den oben abgedruckten Verbreitungskarten benutzten und diesen Ausführungen zu Grunde gelegten WEGENER'schen Kartenskizzen ohne Berücksichtigung der Oligochäten-Verbreitung entstanden sind. Erst nachdem ich ihn auf den bemerkenswerten Einklang der Oligochäten-Verbreitung mit den seiner Theorie entsprechenden früheren Landverbindungen hinwies, nahm WEGENER bei der zweiten, umgearbeiteten Auflage seines Werkes über die Kontinentenverschiebung einzelne Tatsachen der Oligochäten-Verbreitung in die Begründung seiner Theorie auf. Ich erwähne diese Tatsache, weil sie mir geeignet scheint, die Stützkraft der Oligochäten-Verbreitung für die WEGENER'sche Theorie zu stärken.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [29](#)

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

Artikel/Article: [3. Sonderbericht über den Vortrag am 2. November 1921. Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegener'schen Theorie der Kontinentenverschiebung und andere Fragen zur Stammesgeschichte und Verbreitung dieser Tiergruppe 45-79](#)

