*Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

Ueber „Bipolarität“ in der Verbreitung mariner Thiere.

Von

Dr. Arnold E. Ortman,
in Princeton, N. J. — U. S. A.

I. Es hat schon mehrfach Aufmerksamkeit erregt, dass die Fauna der antarktischen Meere oft Beziehungen zu derjenigen der arktischen zeigt, dass gewisse arktische Formen im antarktischen Gebiet wieder auftreten oder durch nahe Verwandte ersetzt sind, während in den dazwischen liegenden tropischen Gebieten die entsprechenden Vertreter fehlen: man sprach davon, dass die Aehnlichkeit der beiden polaren Faunen unter sich grösser sei als mit irgend einer der tropischen. Eine Erklärung dieses Verhaltens wurde besonders von drei Seiten, von THÉEL ¹⁾, PFEFFER ²⁾ und neuerdings von J. MURRAY ³⁾ versucht, und im Wesentlichen decken sich die Ansichten dieser drei Forscher. Dieser Erklärungsversuch bipolarer Verbreitung lässt sich etwa folgendermaassen wiedergeben.

Mit Eintritt einer klimatischen Differenzirung an den beiden Polen (zu Beginn der Tertiärzeit) passten sich ganz bestimmte Formen der damals vorhandenen tropisch-universalen Thierwelt an diese Klimaänderung an, und so geschah es, dass an beiden Polen dieselbe oder eine von denselben Stammformen abgeleitete Fauna von der äquator-

1) THÉEL, in: Challenger Rep. Zool., V. 14, Holothur., 1886, p. 259.

2) PFEFFER, Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Thierwelt, 1891, p. 38 u. 39.

3) J. MURRAY, On the deep and shallow-water marine fauna of the Kerguelen-Region of the Great Southern Ocean, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, V. 38, Part 2, 1896, p. 494.

wärts zurückweichenden alten Fauna abgetrennt wurde. Die Umänderung der äussern Lebensbedingungen wirkte an beiden Polen parallel auf die Umänderung der betreffenden Thierformen, und ferner wirkte „die allmähliche Abkühlung der polaren Gegenden und eine grössere Einförmigkeit der Lebensbedingungen hemmend auf die Umbildungsfähigkeit“¹⁾, so dass die ursprüngliche Identität oder Aehnlichkeit der Arten an beiden Polen besser bewahrt wurde, während ihre Aehnlichkeit mit den tropischen Stammformen, die sich in dem „vielgestaltigern Kampf ums Dasein in den warmen Gegenden“ stärker veränderten, mehr und mehr verloren ging.

Ich habe schon zweimal²⁾ die Gelegenheit benutzt, dieser Auffassung³⁾ zu widersprechen. Zwar gebe ich vollkommen zu, dass es dieselben Formen sowohl im Norden wie auch im Süden gewesen sein können⁴⁾, die das Stammmaterial für die an abnehmende Temperatur resp. starke Temperaturschwankungen sich anpassenden Formen lieferten: ich gebe die Möglichkeit eines derartigen gemeinsamen Ursprungs von Angehörigen beider Polarfaunen zu. Ich bestreite aber, dass die äussern Lebensbedingungen hemmend auf die Umbildung der Formen eingewirkt haben: im Gegentheil, ich behaupte, dass die Umänderung der Lebensbedingungen an den Polen, in Bezug auf Klima, im Laufe der Erdgeschichte eine grössere war als in den Tropen während derselben Zeit und dass die jetzt nahe den Polen lebenden Formen durch eine längere Reihe von Umänderungen hindurchgehen mussten, um mit den sich ändernden klimatischen Bedingungen

1) PFEFFER, l. c. p. 39. — MURRAY (l. c.) drückt sich aus: „In water of a low temperature the metabolism . . . would be much less rapid.“

2) ORTMANN, Crustaceen, in: SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, V. 5, in: Jenaisch. Denkschrift, V. 8, 1894, p. 76 und ORTMANN, Grundzüge der marinen Thiergeographie, 1896, p. 52 Anmerkung.

3) Diese Auffassung oder eine ganz ähnliche wird neuerdings auch für die bipolare Verbreitung gewisser Pflanzen vorgetragen. Vergl. ETTINGSHAUSEN, Zur Theorie der Entwicklung der jetzigen Floren der Erde aus der Tertiärflora, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 103, 1894, p. 303 ff.

4) Aber nicht müssen! In vortertiärer Zeit war allerdings eine in den Hauptzügen allgemein verbreitete Fauna vorhanden, aber es haben doch wohl auch local beschränkte Formen damals existirt, so dass die Möglichkeit vorhanden war, dass an jedem Pol besondere Formen sich abtrennten.

Schritt zu halten, als die jetzt in den Tropen lebenden Arten, welche dort noch dasselbe oder sicher ein sehr ähnliches Klima finden, wie es in vortertiärer Zeit auf der ganzen Erde herrschte.

Die Umänderungen der klimatischen Verhältnisse an den Polen, und von dort äquatorwärts vorschreitend, mussten nothwendiger Weise durch folgende Hauptstufen gehen¹⁾: 1) hohe (tropische) Temperatur mit geringen Schwankungen; 2) Zunahme der Schwankungen mit geringer Abnahme des Mittels; 3) starke Schwankungen verbunden mit starker Abnahme des Mittels; 4) abnehmende bis geringe Schwankungen und niedrigstes Mittel. — In dieser Reihe folgen sich noch jetzt die klimatischen Zonen der Oberflächengewässer der Meere rings um die Erde vom Aequator bis zu den Polen, und die polaren Thiere mussten allmählich diesen Wechsel durchmachen, während die tropischen im Allgemeinen stets unter der ersten Bedingung verblieben. Irgend eine Form, die durch alle vier Stadien hindurchging, durfte demnach in Bezug auf ihre klimatische Anpassungsfähigkeit sicher nicht gehemmt sein: im Gegentheil, sie musste ein weitgehendes Umwandlungsvermögen besitzen, um allen Anforderungen der sich ändernden klimatischen Bedingungen Genüge leisten zu können. Die Annahme einer Abnahme der Umbildungsfähigkeit bei polaren Thieren darf also nicht gemacht werden.

Diese Umwandlung der klimatischen Verhältnisse, wie sie eben constatirt wurde, musste nothwendig dahin wirken, die polaren Formen von ihren tropischen Stammformen, die unverändert bleiben konnten, morphologisch zu entfernen. Man könnte behaupten, dass auf beiden Hemisphären durch parallele, aber von einander unabhängige Umwandlung — da beiderseits die klimatischen Umänderungen in derselben Weise erfolgten — aus dem ursprünglich gleichen Material zwei Faunen, im Norden und Süden, resultiren mussten, die sich ausserordentlich ähneln: in diesem Fall müssten wir aber die weitere Annahme machen, dass die Umwandlung nicht nur der klimatischen Verhältnisse, sondern auch aller übrigen Existenzbedingungen auf beiden Hemisphären nahezu parallel waren. Die Richtigkeit dieser Annahme ist aber äusserst unwahrscheinlich. Die physikalischen Charaktere der Nord- und Süd-Polarmeere sind jedenfalls durchaus nicht völlig analog: schon die Vertheilung von Land und Wasser ist beiderseits so verschieden, dass in dieser Beziehung beide Halbkugeln geradezu Gegensätze bilden, und ferner sind vor allem die wechselnden

1) Vgl. Grundzüge der marinen Thiergeographie, p. 36 ff.

unregelmässigen Verhältnisse der nordischen Meere gegenüber den südlichen, wo alle Erscheinungen mehr regelmässig sind, sehr auffallend. Hiervon mögen noch andere Verhältnisse beeinflusst werden, die für das Thierleben von Wichtigkeit sind, besonders wohl auch die Facies. Wenn also auch die klimatischen Umänderungen auf beiden Erdhälften ziemlich parallel waren, so haben wir doch allen Grund, anzunehmen, dass auf jeder von ihnen andere weitere Bedingungen maassgebend waren, und wir müssen nothgedrungen in den beiden, von einander separirten Polargegenden eine divergente Entwicklung der Faunen annehmen.

Trotzdem ist es möglich, dass in den beiden Polargebieten Formen vorhanden sind, die einander näher stehen als irgend einer anderen in den dazwischen liegenden tropischen Gebieten lebenden: nämlich, wenn die in den Tropen zurückgebliebenen Ahnenformen sich stärker verändert haben oder wenn sie ausgestorben sind. Eine stärkere Umänderung in den Tropen durch andere als klimatische Factoren kann allerdings unter Umständen statt finden, ist aber nicht immer die Regel. Sind nun die tropischen Formen entweder verschwunden oder stark verändert, so dass sie nicht mehr, wie es sonst bei stabil bleibenden Ahnenformen gewöhnlich ist, die morphologische Verbindung zwischen den abgeänderten polaren Abkömmlingen darstellen, so erscheinen dadurch die letztern in verhältnissmässig engerer Beziehung zu einander.

Wir kommen somit zu dem Resultat, dass unter der Annahme einer gemeinsamen Abstammung der bipolaren Formen und der Annahme, dass dieselben sich an jedem Pol isolirt und divergent entwickelten, die Entstehung von Arten an beiden Polen, die mit einander näher verwandt sind als mit irgend einer andern in den Tropen lebenden, sehr wohl verständlich ist. Es ist jedoch höchst unwahrscheinlich, dass auf diese Weise identische Arten als „Relicten“¹⁾ in beiden Polarmeeren erhalten bleiben können; jedenfalls müssen derartige Fälle sorgfältig begründet werden, ehe man diese Thatsache als erwiesen betrachten darf.

II. Ich bin aber weit davon entfernt, die eben ausgeführte Ursache für die einzige zu halten, die nahe Beziehungen der beiden polaren Faunen erklären könne: in vielen Fällen ist die Aehnlichkeit

1) Unter „Relicten“ verstehe ich zunächst identische Arten in vollkommen separirten Gebieten. Vgl. Grundzüge etc., p. 34 u. 36. — Natürlich lässt sich dieser Begriff auch auf höhere systematische Gruppen übertragen.

zwischen nord- und süd-polarer Fauna erst eine secundäre Erscheinung und beruht auf Migration der Bewohner eines Poles zum andern. Diese Behauptung klingt zunächst wohl etwas paradox, da man sich die Meeresgebiete beider Pole als vollständig von einander isolirt, und zwar durch die breite und unüberwindliche Barriere der Tropen, vorzustellen gewohnt ist. Ich werde weiter unten die Wege angeben, auf denen diese Migration, der gegenseitige Austausch der Faunen, statt gefunden hat; zuvor muss ich jedoch einige Bemerkungen darüber vorausschicken, ob die gesammte polare Meeresfauna den gleichen Bedingungen unterliegt oder nicht, und zwar untersuche ich diese Frage im Anschluss an die oben citirte Arbeit von J. MURRAY, in der die Bipolarität der Polarthiere discutirt ist. Da ich mit den Hauptresultaten dieser Arbeit, die aus statistischen Zusammenstellungen der Challenger-Fänge abgeleitet sind, durchaus nicht einverstanden bin, so dürfte eine kurze Darlegung und Kritik dieser Resultate nothwendig sein.

MURRAY bestreitet vor allen Dingen, dass die gewöhnlich gemachte Annahme einer welt-weiten horizontalen Verbreitung der Tiefseethiere begründet sei: er behauptet im Gegentheil, dass die Challenger-Fälle beweisen, dass die Verbreitung der meisten Formen eine locale ist¹⁾. Dieses Urtheil gründet sich auf zahlenmässige Beweise. So ist z. B. die Verbreitung der vom Challenger in den antarktischen Meeren gefundenen Arten die folgende. Von 523 Tiefseeformen²⁾ der südlichen Hemisphäre sind

336 Arten nur in diesen Meeren in der Tiefe gefunden worden

(64 Proc.),

28 Arten nur in diesen Meeren, aber auch in flacherem Wasser (5 Proc.),

37 Arten erstrecken sich in die Tropen (7 Proc.),

41 Arten erstrecken sich in die Tropen und auf die nördliche Halbkugel (8 Proc.),

43 Arten fehlen in den Tropen, finden sich aber auf der nördlichen Halbkugel wieder (8 Proc.).

Nehmen wir an³⁾, dass die auf die südliche Hemisphäre be-

1) Vgl. l. c. p. 487: „There was little evidence to show that deep-sea species had a world-wide distribution.“

2) Vgl. l. c. p. 402 und 483. — Ich bemerke, dass die Addition nicht stimmt.

3) Diese Annahme mag willkürlich erscheinen: aber ebenso willkürlich ist die Gruppierung der Tiefseeformen nach Klimazonen (nordische,

schränkten Arten als local verbreitet, die andern dagegen als weitverbreitet anzusehen sind, so bekommen wir 23 Proc. der gefundenen Formen, die weit verbreitet sind.

Dieser Procentsatz mag allerdings auf den ersten Blick als ein geringer erscheinen. Vergegenwärtigen wir uns aber die Umstände, unter denen die Challenger-Fänge gemacht werden, so erscheint diese Thatsache in einem andern Lichte. Der Challenger machte auf seinen Kreuzfahrten durch die verschiedenen Meere bald hier, bald da seine Fänge; die Auswahl der Localitäten war — in Bezug auf die zu erwartende Fauna — rein zufällig; die Fänge selbst sind im Verhältniss zur Flächenausdehnung der Tiefsee und besonders im Verhältniss zur Reichhaltigkeit der Tiefseefauna viel zu gering an Zahl; und berücksichtigt man ferner die Eigenthümlichkeit des Vorkommens der meisten Tiefseeformen, dass sie nicht zahlreich und in Schaaren, sondern meist nur einzeln leben¹⁾, so wird man zugeben, dass diese Fänge unmöglich im Stande sind, uns ein zutreffendes Bild von der Verbreitung der Tiefseethiere zu geben. Es würde etwa ein ähnliches Verhältniss sein, wie wenn man sich von den faunistischen Verhältnissen z. B. der litoralen indo-pacifischen Region ein Bild machen wollte, indem man kleinere Sammlungen, die bei Suez, Bombay, Ceylon, Hongkong, Hawaii, Neu-Caledonien, Torresstrasse, Gangesmündung und Natal in aller Eile am Strande gemacht wurden, studiren wollte: diese würden wohl nur wenige Arten aufweisen, die an mehr als einer Localität gefunden wurden. Und doch ist die indo-pacifische Fauna eine sehr einheitliche.

Trotzdem finden sich im Challenger-Material unter den in antarktischen Meeren erhaltenen Tiefseeformen 23 Proc., also nahezu ein Viertel, die weiter verbreitet sind, und nach allem, was eben gesagt wurde, müssen wir zunächst diesen Procentsatz als einen ungewöhnlich hohen ansehen. Ferner, wenn so schon die Reiseausbeute dieses einen Schiffes eine, im Vergleich zu litoralen Thieren, unerwartet hohe Zahl weitverbreiteter Tiefseeformen nachgewiesen hat,

tropische und antarktische), die MURRAY seinen Zahlen zu Grunde legt, obgleich bekannt ist, dass Klimadifferenzen für Tiefseethiere unmaassgebend sind. Besser würde eine Gruppierung nach Meeresbecken sein, und eine solche würde noch viel deutlicher die weite Verbreitung vieler Formen zeigen!

1) Vgl. l. c. p. 487: „The Challenger researches did not indicate the existence of large numbers of individuals belonging to any one species in deep water beyond 1000 fathoms.“

so ist anzunehmen, dass fernere Untersuchungen der Tiefsee die Zahl dieser Arten mit weiter Verbreitung erhöhen müssen: und das ist in der That der Fall. Ganz besonders wichtig sind in dieser Beziehung die Resultate, die einerseits von den amerikanischen Tiefseeuntersuchungen (Blake, Albatross) und andererseits von denen des „Indian Marine Survey“ (Investigator¹) erhalten wurden. Ziehen wir diese in Betracht, so wird die Zahl der identischen Formen, die sowohl im Atlantischen als auch im Pacifischen oder Indischen Ocean vorkommen, eine ungemein hohe, wenn auch andererseits immer wieder neue Arten gefunden werden, die zunächst noch beschränkt in ihrer Verbreitung — so weit wir sie jetzt kennen — sind. Ich will nicht in Abrede stellen, dass in der Tiefsee eine Reihe von Arten vorkommt, die wirklich local beschränkt sind, aber trotzdem ist und bleibt es ein Charakterzug der Tiefsee, dass ihre Bewohner sehr häufig eine weltweite Verbreitung haben. Schon die Befunde des Challengers deuteten unverkennbar solche Verhältnisse an, und durch nachfolgende Tiefseeuntersuchungen wurden sie in ausgedehntem Maasse bestätigt. Die gegentheilige Ansicht MURRAY's stützt sich allerdings auf statistisches Material, diese Statistik ist aber in einem sehr wesentlichen Punkte mangelhaft: sie erstreckt sich über eine viel zu geringe Zahl von Beobachtungen, nämlich nur über diejenigen des Challengers. Statistiken aber, die nur ein beschränktes Beobachtungsfeld decken, sind entweder ganz unbrauchbar oder nur mit äusserster Vorsicht anzuwenden²).

Auf Grund derselben Statistik giebt MURRAY ferner an, dass auch für die Tiefseethiere sich eine engere Beziehung zwischen nord- und südpolarer Fauna ergebe als zwischen jeder dieser Faunen und den Tropen³). Dieser Schluss ist zunächst schon nach den oben citirten, von ihm gegebenen Zahlen völlig ungerechtfertigt. Von den Tiefseearten der südlichen Hemisphäre, die in den Tropen nicht ge-

1) Besonders von letzterem Schiff sind im tropischen Indischen Ocean eine ganze Reihe von Arten nachgewiesen, die bisher nur aus dem nördlichen Atlantischen Ocean bekannt waren. Solche Nachweise sind aber ganz ausserordentlich wichtig und zeigen für jede der betreffenden Formen entschieden eine auffallend weite Verbreitung an.

2) Schlüsse in der Thiergeographie, die sich auf Statistiken stützen, sind stets bedenklich, und der vorliegende Fall ist ein eclatantes Beispiel dafür. Eine einzige Tiefseeform, die als weit verbreitet nachgewiesen ist, ist, wenn die Ursachen dieser Verbreitung erkannt sind, wichtiger und beweist mehr als Tausende von Fällen, die statistisch das einmalige Gefundensein angeben.

3) Vgl. l. c. p. 492 und die Listen VI und VIa auf p. 451—457.

funden wurden, erscheinen nur 8 Proc. wieder in der nördlichen Hemisphäre, während in den Tropen (und z. Th. darüber nordwärts hinaus) 15 Proc. gefunden wurden. Selbst wenn wir also diese Statistik als brauchbar ansehen, so wird durch sie eine engere Beziehung der südpolaren Fauna zu den Tropen angedeutet, nicht aber zu den nordpolaren Gegenden. Die Annahme von bipolaren Tiefseeformen ist aber gänzlich unzulässig. Wie wir eben gesehen haben, müssen wir die weite Verbreitung der Tiefseethiere als in zahlreichen Fällen bewiesen ansehen, und wir kennen die Ursachen dieser Erscheinung. Deshalb haben wir eben diese angeblich bipolaren Formen als weit verbreitete Formen anzusehen, die nur zufällig noch nicht in den Tropen entdeckt worden sind, aber jeder Zeit dort noch aufgefunden werden können¹⁾.

Bei Tiefseeformen können wir uns absolut keine Ursache für Bipolarität vorstellen. Die Gleichmässigkeit der Lebensbedingungen in der Tiefe von Pol zu Pol ist ja allgemein bekannt, und ich habe²⁾ es als unmöglich befunden, in der Tiefsee auf Grund topographischer oder klimatischer Verhältnisse eine Eintheilung in Regionen vorzunehmen, da thatsächlich keine Factoren vorhanden sind, die eine Isolirung von Theilen der Tiefsee von einander herbeiführen. Deshalb müssen wir auch theoretisch eine allgemeine Ausbreitung der Tiefseefauna annehmen, da der Migration der betreffenden Formen überall hin, wo sich die passende Facies findet, keine bedeutenden Hindernisse entgegenstehen.

Eine bipolare Verbreitung von Tiefseethieren ist demnach theoretisch und erfahrungsgemäss auszuschliessen, und wo eine solche in einer ganz verschwindenden Minderzahl (8 Proc.) von Fällen scheinbar vorhanden ist, beruht diese Erscheinung offenbar auf unserer mangelhaften Kenntniss. Dass diese Arten bisher nur im Norden und Süden gefunden worden sind, ist rein zufällig; sie müssen auch in den dazwischen liegenden Gegenden vorhanden sein.

1) Das ist für verschiedene dieser Formen schon durch spätere Tiefseeforschungen geschehen. So ist z. B. die von MURRAY (p. 372) als bipolar angeführte *Munidopsis subsquamosa* HEND. sowohl im Indischen Ocean als auch in der Panama-Region nachgewiesen; die bisher als bipolar bekannte Gattung *Boreomysis* ist im Golf von Californien gefunden worden.

2) Grundzüge etc., p. 55 f.

III. Eine Discussion der Ursachen bipolarer Verbreitung hat sich demnach auf die Litoral-Thiere¹⁾ zu beschränken. Auch bei den letztern ist die Häufigkeit des Vorkommens von Bipolarität, meiner Meinung nach, ganz bedeutend überschätzt worden. Es liegt mir fern, alle die in dieser Beziehung gemachten Angaben controliren zu wollen und zu können: ich beschränke mich deshalb auf diejenige Thiergruppe, die mir selbst hinreichend bekannt ist, um eine Prüfung vornehmen zu können, die Decapoden-Krebse.

Listen bipolarer Litoralthiere sind sowohl von PFEFFER²⁾ als auch von MURRAY gegeben. Ein Ueberblick über dieselben zeigt nun zunächst, dass unter den Decapoden keine einzige bipolare Art aufgeführt ist. Nimmt man meine etwas erweiterte Fassung³⁾ der arktischen und antarktischen Faunen an, die dann natürlich eine grössere Anzahl von Formen einschliessen, so sind auch dann kaum irgend welche Fälle bekannt, wo ein und dieselbe Art auf der nördlichen und der südlichen Halbkugel, getrennt durch die Tropen, mit Sicherheit vorkommt. Zwar habe ich selbst⁴⁾ vom Südende von Afrika (Port Elizabeth) eine *Maja* erwähnt, die ich spezifisch nicht von der mediterranen *Maja squinado* trennte: dennoch war sie nicht völlig identisch, so dass ich sie wenigstens als Varietät abtrennen musste. Dieser Fall würde also wohl besser unter die bipolaren verwandten Formen zu rechnen sein (vergl. unten). Als ein weiterer Fall, der hierher gerechnet werden könnte, liesse sich vielleicht das Vorkommen des *Leander affinis* (M. E.) ansehen, der einerseits bei Neu-Seeland und Australien (Port Jackson), andererseits bei den Bermuda-Inseln gefunden wurde⁵⁾: die Identität dieser Formen dürfte

1) Ich sehe vorläufig von den pelagischen Thieren ab, da die antarktische Hochseefauna noch sehr mangelhaft bekannt ist.

2) Die niedere Thierwelt des antarktischen Ufergebiets, in: Internat. Polarforsch. Deutsch. Exped., V. 2, 1890, p. 520—572.

3) Ich bemerke, dass PFEFFER seine antarktische und arktische Fauna enger umgrenzt als ich. Vgl. SEMON's Forschungsreisen etc., V. 5, p. 77 und Grundzüge etc., p. 47. — Nach SCHOTT's neuester Arbeit (Die jährlichen Temperaturschwankungen des Oceanwassers, in: PETERMANN's Geogr. Mittheil., V. 41, 7, 1895, tab. 10) verschiebe ich sogar die Haupt-Temperaturgrenzen noch mehr äquatorwärts, bis in die Rossbreiten.

4) in: SEMON, Forschungsreisen etc., p. 40.

5) Vgl. Decapoden und Schizopoden der Plankton-Exped., 1893, p. 47.

sicher gestellt sein¹⁾. Da aber die nördliche Localität (Bermuda) entschieden tropisch ist (und vielleicht auch die südlichen), so ist Bipolarität hier kaum anzunehmen, und diese extrem weit von einander liegenden Fundorte dürften wohl später durch neue Funde verbunden werden, so dass wir es hier nur mit einer Art von weiter Verbreitung zu thun haben, von der aber bisher nur wenige, sehr weit von einander entfernte Localitäten bekannt geworden sind.

Echt bipolare Arten oder auch nur Arten, die nach unserer jetzigen Kenntniss bipolar erscheinen, sind unter den Decapoden bisher noch nicht aufgefunden worden.

Anders steht es mit dem Auftreten nahe verwandter Arten in der arktischen und antarktischen Fauna. Allerdings sind die Gattungen *Munida* und *Hippolyte*, die nach PFEFFER'S Angaben als hierher gehörig erscheinen könnten, zunächst ganz entschieden auszuschliessen, da beide nachgewiesenermaassen echt litorale Vertreter in den Tropen besitzen und bei *Munida* von keiner der südpolaren Arten nachzuweisen ist, dass sie nordpolaren näher steht als tropischen²⁾, und die antarktische *Hippolyte* sogar gerade in echt tropischen, indo-pacifischen Arten ihre nächsten Verwandten findet³⁾. Es bleiben somit noch die folgenden Gattungen übrig, von denen bipolare Verbreitung behauptet worden ist: *Crangon*, *Lithodes* und *Pandalus*, und ich füge diesen eine vierte, *Pontophilus*, hinzu, die oft mit *Crangon* vereinigt wird.

Hiervon ist *Pandalus* in systematischer Beziehung noch recht schlecht bekannt, und die Gattung, resp. die ganze Familie der *Pandalidae*, bedarf einer eingehenden Revision, bevor sie in Bezug auf ihre geographische Verbreitung untersucht werden kann. Aber für den vorliegenden Fall will ich es als erwiesen voraussetzen, dass litorale Arten dieser Gattung nur in den Nord- und Süd-Polarmeeren gefunden werden.

Die Verbreitung von *Crangon* und *Pontophilus* habe ich schon früher besprochen⁴⁾. Beide Gattungen sind in der That nach unserer jetzigen Kenntniss im Litoral ausgesprochen bipolar, und zwar liegt

1) Ich habe selbst Exemplare von Bermuda und von Neu-Seeland in Händen gehabt, allerdings nicht gleichzeitig.

2) *Munida* ist ausserdem zahlreich in der Tiefsee vertreten.

3) Vgl. SEMON, Forschungsreisen etc., p. 77.

4) A study on the systematic and geographic distribution of the Decapod-family Crangonidae, in: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1895, p. 189—197.

für beide die Hauptverbreitung der litoralen Arten in der nördlichen Hemisphäre. *Crangon*, speciell die typische Untergattung *Crangon*, besitzt im Norden zwei Arten und zwei Varietäten, *Pontophilus* ebenda etwa ein Dutzend Arten. Von *Crangon* findet sich eine Art in Süd-Georgien (*Cr. antarcticus* PFEFF.) und eine Art am Cap (*Cr. capensis* STPS.). Von *Pontophilus* treten zwei Arten im Litoral der südlichen Hemisphäre auf: *P. australis* (THOMSON) in Neu-Seeland und *P. intermedius* (BATE) in Süd-Australien. A. a. O. habe ich bereits darauf hingewiesen, dass gerade die letztere Gattung (*Pontophilus*) schon bei ihren litoralen nordischen Vertretern eine entschiedene Tendenz zeigt, in tieferes Wasser hinabzusteigen, und dass es ferner in ihr eine ganze Reihe von echten Tiefseeformen giebt, von denen einige¹⁾ die charakteristische weltweite horizontale Verbreitung zeigen. Es besteht somit eine gewisse Continuität im Verbreitungsgebiet der Gattung *Pontophilus*: die Gattung ist kosmopolitisch verbreitet, findet sich aber in den Tropen fast nur²⁾ in tiefem Wasser und steigt sowohl auf der nördlichen als auch auf der südlichen Halbkugel in den gemässigten und kalten Gegenden ins Litoral auf. Ich stehe nicht an, auf Grund dieser Verbreitung anzunehmen, dass in der Tiefsee eine Verbindung zwischen dem Litoral der nördlichen und der südlichen Polargebiete liegt und dass nordische Formen, die in die Tiefsee einwandern, sich dort nach Süden verbreiten und im antarktischen Gebiete wieder in flacheres Wasser aufsteigen können. Wir hätten somit den ersten Weg festgestellt, auf dem, wie ich oben andeutete, ein Austausch beider Polarfaunen stattfinden kann: den Weg durch die Tiefsee. Auf diese Weise kann es herbeigeführt werden, dass verwandte Formen im arktischen und antarktischen Litoral vorkommen, während im tropischen Litoral nähere Verwandte fehlen. Natürlich müssen die betreffenden Formen bei der allmählichen Migration, bei der sie sich allerdings an

1) *Pontophilus gracilis* SMITH, ca. 200—700 Fad., N.-Atlantic und Bengalischer Meerbusen; *Pontophilus abyssii* SMITH, ca. 1700—2200 Fad., N.-Atlantic und Bengalischer Meerbusen; *Pontophilus challengerii* ORTM., ca. 1100—2700 Fad., Nord-, Central- und Süd-Atlantic, Antarctic und West-Pacific.

2) Einige litorale Arten dringen von Norden her etwas in die Tropen ein (Japan, China, Senegambien). Vielleicht ist die tropisch-litorale Gattung *Pontocaris* von *Pontophilus* nicht verschieden: dann würden wir echt litorale Tropenformen in dieser Gattung haben, und sie würde dann gänzlich von den bipolaren Gattungen auszuschliessen sein.

annähernd ähnliche Temperaturverhältnisse binden, sonst aber wohl sicher mehrfach die Lebensbedingungen wechseln müssen, sich erheblich umwandeln, und wir können demnach — wie es auch bei *Pontophilus* der Fall ist — in beiden Erdhälften nur ähnliche und verwandte, nicht aber identische Arten erwarten.

Diese Gattung legt die Vermuthung nahe, dass es bei *Pandalus* ähnliche Verhältnisse sind, welche die anscheinende Bipolarität bedingen: auch *Pandalus* dürfte wohl nur in Bezug auf die litoralen Arten bipolar sein, besitzt aber ausserdem eine Reihe von Tiefseearten, so dass hier wohl dieselbe Erklärung der Verbreitung wie bei *Pontophilus* zulässig wäre. Doch dürfte es gerathen sein, vorerst die Gattung *Pandalus*, und überhaupt die *Pandalidae*, monographisch zu revidiren, bevor man dasselbe Verhalten als sicher annimmt.

Wenden wir uns nun zur Gattung *Crangon*. Die in Süd-Georgien vorkommende Art, *Crangon antarcticus*, wird von PFEFFER ganz besonders als beweisend für die Bipolarität der Gattung angesehen, und das ist auch durchaus richtig¹⁾. Es ist nun sehr interessant, dass ich für diese Art nachweisen konnte, dass sie nicht mit einer beliebigen nordpolaren Form in Beziehung steht, sondern dass der nächste Verwandte eine ganz bestimmte, local beschränkte Art ist, nämlich der californische *Crangon franciscorum* STIMPSON. Von Süd-Georgien bis Californien haben wir eine fast ununterbrochene, meridian sich erstreckende Küstenlinie: die Westküste Amerikas. Nun ist aber bekannt, dass diese Küstenlinie in ihren tropischen Theilen unter ganz eigenthümlichen Temperaturverhältnissen steht, die uns zwar in ihren Einzelheiten noch unvollkommen bekannt sind, im Allgemeinen aber sich als nicht typisch-tropisch bezeichnen lassen, d. h. es existirt hier auffallend kälteres Wasser, als es sonst für tropische Gebiete zu erwarten ist. Ich habe schon in der citirten Monographie (p. 191) und dann wieder in meiner marinen Thiergeographie (p. 86) auf diese Eigenthümlichkeit dieser Küste, dass ihre Temperaturverhältnisse meridiane Verbreitung von der nördlichen Halbkugel, durch die Tropen hindurch, zur südlichen begünstigen, hingewiesen und ähn-

1) Ich muss betonen, dass von naher Verwandtschaft irgend welcher Formen nur nach sorgfältigem Vergleich aller Angehörigen der betreffenden Gattung gesprochen werden kann. Nimmt man PFEFFER's engere Begrenzung der arktischen und antarktischen Fauna an, so hat *Cr. antarcticus* keinen Vertreter in der arktischen Fauna, sondern nur in der borealen. Alle arktischen *Crangon*-Arten gehören zur Unter-gattung *Sclerocrangon*, nicht zu *Crangon typ.*

liche — wenn auch vielleicht nicht so ausgesprochene — Verhältnisse für die westafrikanische Küste angenommen. Und in der That haben wir am Cap der guten Hoffnung ¹⁾ eine andere *Crangon*-Art (*capensis*), die in ihrer Verwandtschaft auf den europäischen *Crangon crangon* (L.) hinzudeuten scheint. Das Merkwürdigste bei dem Vorkommen dieser beiden antarktischen *Crangon*-Arten ist nun aber, dass längs der tropischen Theile der westamerikanischen und der westafrikanischen Küste überhaupt noch keine Vertreter dieser Gattung gefunden worden sind. In meiner Monographie habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass solche in morphologischem und geographischem Sinn verbindende Formen vielleicht noch aufgefunden werden können, und es sollte mich durchaus nicht wundern, wenn diese Prophezeiung in Erfüllung ginge: jedoch ist es nicht unmöglich, dass eben an diesen verbindenden Localitäten die betreffenden Formen nicht mehr vorhanden sind. Sollte das Erstere sich bestätigen, so würde *Crangon* keine bipolare Gattung mehr sein; bestätigt sich das Letztere, so ist sie typisch bipolar, und in diesem Fall erkläre ich die Bipolarität durch Migration von der nördlichen Halbkugel zur südlichen längs der Westküste Amerikas resp. Afrikas, und wir hätten hiermit den zweiten Weg, auf dem ein Austausch beider Polarfaunen stattfinden kann.

Ich bemerke, dass ich diesen beiden Verbindungen im Litoral ganz bedeutendes Gewicht beilege und sie als die Hauptwege bezeichnen möchte, durch die nordische Thiere nach Süden, und umgekehrt, gelangen können, und dass ich es für möglich halte, dass identische Arten auf diese Weise auf beiden Halbkugeln verbreitet werden können. Allerdings wird dies nicht durch die besprochenen Beispiele nachgewiesen, wenn auch *A. antarcticus* und *franciscorum* so nahe mit einander verwandt sind, dass nur eine genauere Vergleichung beider ihre Verschiedenheit ergibt. Nun kennen wir aber zahlreiche Beispiele von absolut identischen Arten, die sich von Californien bis nach Chile erstrecken und als typisch westamerikanisch anzusehen sind, so dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass weit verbreitete, arktische Arten, die auch in Californien vorkommen, unverändert das südliche Ende Amerikas erreichen können. Sollte dann ihre Verbindung in den tropischen Theilen der Westküste Amerikas aus irgend einem Grunde unterbrochen werden, so könnten wir dann identische

1) Hierher gehört wohl dann auch der oben erwähnte Fall der *Maja squinado capensis*. Vgl. auch weiter unten.

bipolare Arten erhalten, die als Relicten einer allgemeineren Verbreitung aufzufassen wären. Wir sehen aber wiederum, dass die Möglichkeit der reellen Existenz bipolarer Arten von nur schwer erfüllbaren Bedingungen abhängig gemacht wird und dass man äusserst vorsichtig in diesem Punkte sein muss und nur nach sorgsamer, kritisch-systematischer Prüfung ein definitives Urtheil über die Bipolarität von Arten abgeben darf.

Die bei der Gattung *Crangon* angenommene Verbreitungslinie längs der Westküste von Amerika wird nun aber in ihrer thatsächlichen Existenz für andere Formen positiv bestätigt. Ich habe hier vor allem die letzte der oben genannten, angeblich bipolaren Gattungen zu nennen: *Lithodes*. Diese Gattung wird sowohl von PFEFFER als auch von MURRAY als bipolar angeführt, und zwar sagt letzterer, dass der *Lithodes murrayi* HEND.¹⁾ von den Prince-Edward Inseln zum nordatlantischen *L. maja* die nächste Beziehung zeigt. Diese Behauptung geht wohl etwas zu weit. Ihr gegenüber steht die Angabe bei FAXON²⁾, der den *L. murrayi* mit dem japanischen *L. turritus* ORTMANN und dem *L. panamensis* FAXON von der Westküste Amerikas (458 Fad.) in engere Beziehung bringt. Zum mindesten geht hieraus hervor, dass die Gruppe des *L. maja* und *murrayi* sowohl in Japan als auch an der Westküste Amerikas Vertreter besitzt, und hierzu kommt noch eine verwandte Art an der Südspitze Amerikas, der *L. antarcticus* JACQ. et LUC. Durch diese Daten wird eine continuirliche Verbreitung längs der amerikanischen Westküste für die Gattung wahrscheinlich gemacht, und dazu kommt noch, dass für die ganze Familie der *Lithodidae* es längst bekannt ist, dass ihre Hauptverbreitung im nördlichen Pacific liegt und von dort längs der Westküste Amerikas bis zur antarktischen Zone geht. Wir können also die Gattung *Lithodes* nicht zu den bipolaren rechnen, da an der Westküste Amerikas eine Verbindung der nördlichen und südlichen Localitäten quer durch die Tropen hindurch vorhanden ist.

Diesem Beispiel kann ich ein vollkommen paralleles hinzufügen, nämlich das, welches die Gattung *Cancer* darbietet³⁾. Dieselbe ist

1) Vgl. l. c. p. 406 und 456. MURRAY rechnet ihn zu den Tiefseeformen (200—500 Fad.). Die Arten der Gattung *Lithodes* ziehen im Allgemeinen das tiefere Litoral vor, und ihre Verbreitung schliesst sich deutlich an die der Litoralthiere an.

2) in: *Mém. Mus. Compar. Zool.*, V. 18, 1895, p. 51.

3) Vielleicht gehört hierher auch *Maja*: doch fehlt mir zur Zeit das Material, um die Verbreitung dieser Gruppe correct feststellen zu

zunächst im Litoralgebiet der arktischen Region weit verbreitet: sie ist in Europa, an der Nordost-Küste Amerikas, im Nord-Pacific bei Japan vertreten und erstreckt sich dann in einer Reihe von Arten längs der Westküste Amerikas bis zur antarktischen Region, wo sie die ganze Südspitze Amerikas und noch andere Theile des antarktischen Litoralgebietes bewohnt. Also auch in diesem Fall ist die Verbreitung längs der amerikanischen Westküste ganz unzweifelhaft: in den warmen Tropen und in der Tiefsee fehlt diese Gattung ganz¹⁾.

Ueberall scheint hier die Richtung der Verbreitung von Norden nach Süden gewesen zu sein, da die Hauptentwicklung in Norden vorhanden ist. Doch auch in umgekehrter Richtung ist dieselbe Erscheinung zu beobachten: allerdings sind mir zur Zeit keine Beispiele bei Decapoden bekannt, die letzteres unzweifelhaft zeigen. Dagegen haben wir diesen Fall, dass eine antarktische Gattung längs der Westküste Amerikas nach dem arktischen Gebiet gewandert ist, offenbar in der Isopoden-Gattung *Serolis*, die in einer Art die californischen Gewässer erreicht, sich aber sonst auf der nördlichen Hemisphäre nicht weiter ausgebreitet hat.

Aus dem Voranstehenden ersehen wir nun, dass die Anzahl der sogenannten bipolaren Formen unter den Decapoden bei kritischer Prüfung ganz erheblich zusammenschmilzt. Nach dem Stande unserer jetzigen Kenntniss ist keine einzige bipolare Art bekannt. Von den Gattungen ist nur *Crangon* bipolar. In Bezug auf die litoralen Arten ist *Pontophilus* und vielleicht auch *Pandalus* bipolar: für beide ist aber die Verbindung in der Tiefsee hergestellt, und wahrscheinlich ging bei beiden auch die Verbreitung von der nördlichen zur südlichen Halbkugel durch die Tiefsee hindurch²⁾. Die Gattung *Lithodes*, an die sich die ganz gleich sich verhaltende Gattung *Cancer* (und vielleicht auch *Maja*) anschliesst, ist zwar auf beiden Halbkugeln vorhanden, aber ihre Verbindung längs der Westküste Amerikas ist so gut wie sicher. Die übrigen, sonst als bipolar bezeichneten Gattungen, *Munida* und *Hippolyte*, sind nicht bipolar, und auch ihre ant-

können. Sie kommt sicher in Europa, Japan, am Cap und bei Neu-Seeland vor. FAXON (l. c. p. 11) hat eine sehr nahe verwandte Gattung, *Majopsis*, von der Westküste Amerikas beschrieben.

1) Allerdings gehen einzelne Arten von *Cancer* bisweilen in ziemlich tiefes Wasser hinab: aber echte Tiefseearten sind nicht bekannt.

2) Vgl. auch die Mysiden-Gattung *Pseudomma* (Grundzüge etc., p. 20 Anmerkung).

arktischen und arktischen Arten stehen durchaus nicht in einem besonders nahen Verwandtschaftsverhältniss.

Auf Grund dieser Thatsachen können wir beurtheilen, wie weit für die Decapoden der Satz zutrifft, dass die antarktische Litoral-fauna zur arktischen nähere Verwandtschaft zeigt als zu irgend einer der dazwischenliegenden Faunen. Selbst wenn wir alle die Formen als bipolar bezeichnen, die — abgesehen davon, auf welche Weise sie diese Verbreitung erlangt haben — auf beiden Hemisphären in den kalten Meeren vorkommen, in den warmen Tropenmeeren dagegen fehlen, so würden wir die Gattungen *Crangon*, *Pontophilus*, *Pandalus*, *Lithodes*, *Cancer* und vielleicht auch *Maja* erhalten. Die so hergestellten Beziehungen der antarktischen zur arktischen Fauna genügen aber durchaus nicht, die Behauptung zu rechtfertigen, dass diese Beziehungen die häufigern seien. Am ehesten hätte diese Behauptung vielleicht für Süd-Georgien einige Begründung, wo nur zwei Decapoden (*Crangon antarcticus* und *Hippolyte antarctica*) vorkommen, aber gerade von diesen weist die Hälfte (*Hippolyte*) deutlich auf das tropische indo-pacifische Gebiet hin. Schliessen wir nun aber in die antarktische Fauna, wie ich es mit guten Gründen vorgeschlagen habe, die Südenden der drei Continente, Süd-Amerika, Süd-Afrika und Süd-Australien, ein, so finden wir hier überall eine antarktische Fauna entwickelt, die in der Mehrzahl der Formen zwar eigenthümlich ist, aber sonst wohl mindestens ebenso viele Beziehungen zu den Tropen wie zum arktischen Gebiete aufweist. Mir sind jedenfalls solche Beziehungen schon zahlreich bekannt. Auf der andern Seite müssen wir dann ferner in Betracht ziehen — und dieser Punkt wird allgemein übersehen —, dass zahllose Angehörige der nordischen Fauna absolut keine Repräsentanten auf der südlichen Halbkugel haben: selbst in dem Falle also, dass wir zugeben wollten, dass die antarktische Fauna in ihrer Gesamtzusammensetzung grosse Aehnlichkeit mit der arktischen hat, so würde doch diese Beziehung nur eine einseitige sein, in so fern als dann nur die antarktischen Formen sich in der Mehrzahl mit den arktischen in Zusammenhang bringen liessen, nicht aber umgekehrt.

Nehmen wir aber den Erklärungsversuch von PFEFFER und MURRAY als den einzig möglichen an, so müssten wir erwarten, dass der gegenseitige Parallelismus der beiden polaren Faunen ein viel ausgedehnter wäre, besonders dürfte dann auf beiden Halbkugeln, und zwar vorwiegend auf der nördlichen, nicht eine so sehr eigenthümliche Fauna vorhanden sein. Ich gebe zu, dass der Grundgedanke jenes

Erklärungsversuches unter Umständen zulässig ist, nämlich dass bei Beginn der klimatischen Differenzirung an beiden Polen dieselben oder sehr ähnliche Litoralformen sich an die veränderten Existenzbedingungen anpassten. Diese wurden aber dadurch völlig isolirt von einander und mussten sich in der Folge unabhängig weiter entwickeln und verändern. Dass solche Formen sich späterhin überhaupt nicht veränderten, ist wenig wahrscheinlich, wenngleich möglich: und wenn es wirklich identische Formen an beiden Polen geben sollte, die seit dieser Trennung unverändert geblieben, also als separirte Relicte aus der ältern Tertiärzeit anzusehen sind, so muss in jedem Fall dieser Beweis erst geliefert werden. Ich wiederhole, ich halte solche Fälle für möglich, aber unter den Decapoden kenne ich keine und werde meinen Zweifel an der reellen Existenz solcher Fälle bei andern Thiergruppen aufrecht erhalten, bis an der Hand eingehender systematisch-monographischer Bearbeitung der betreffenden Formen, mit Berücksichtigung ihrer geologischen Entwicklung, nachgewiesen wird, dass die von mir angenommenen Verbindungswege zwischen nördlicher und südlicher Halbkugel für sie nicht in Frage kommen können und dass sie thatsächlich als Relicte aus dem Anfang der Tertiärzeit anzusehen sind. Ein solcher Beweis ist meines Wissens für keine einzige Thierform bisher auch nur versucht worden. Für die Decapoden glaube ich im Vorausstehenden nachgewiesen zu haben, dass für bestimmte Formen theilweis der Weg durch die Tiefsee, theilweis die beiden Wege im Litoral längs der Westküste von Amerika und von Afrika eine Verbindung der nordischen und südlichen Litoral-Faunen ermöglichen. Der Umstand, dass *Lithodes* und *Cancer* (dasselbe gilt von *Serolis*) Gattungen sind, die das tiefere Wasser des Litoralgebietes, ja selbst die Tiefsee oft vorziehen, deutet darauf hin, dass gerade für solche Formen der Weg an der Westküste der Continente durch die tropischen Breiten hindurch erleichtert wird: ist es doch bekannt, dass manche Arten, die in Californien und in Chile in verhältnissmässig flachem Wasser gefunden werden, unter dem Aequator, in der Nähe von Panama, in bedeutender Tiefe auftreten¹⁾. Da dieser Verbreitungsweg für gewisse Formen thatsächlich existirt, so wurde ich dazu geführt, anzunehmen, dass die einzige Gattung der Decapoden, *Crangon*, die nach unserer derzeitigen Kenntniss wirklich bipolar ist und für die der Weg durch die Tiefsee nicht wahrscheinlich ist, ebenfalls längs der Westküste der Continente ihre Verbreitung

1) Vgl. FAXON, in: Mem. Mus. Comp. Zool., V. 18. 1895, p. 235.

genommen hat. Diese Annahme wird in ganz besonderm Maasse dadurch gestützt, dass der capische *Crangon* mit dem europäischen, der südgeorgische aber mit dem californischen die nächste Verwandtschaft zeigt.

Unter den Decapoden findet sich demnach keine einzige Form, für die die PFEFFER-MURRAY'sche Erklärung, selbst in der von mir veränderten Fassung, Anwendung finden könnte. Keine einzige Decapodenform, die im Litoral der nördlichen und südlichen Halbkugel vorkommt, ist als Relict aus der Alt-Tertiärzeit aufzufassen, sondern alle derartigen Formen fanden ihren Weg von der einen auf die andere Halbkugel erst secundär, d. h. später, als die ursprüngliche Trennung der Klimate eintrat. Für *Crangon* ist letzteres auch nach den morphologischen Charakteren wahrscheinlich: diese Gattung, wie überhaupt die *Crangonidae*, kann nicht sehr alt sein, und sie entstand vielleicht erst in der jüngern Tertiärzeit, da ihre Charaktere äusserst extreme sind. Derartige Fälle jedoch, wo nahe verwandte Arten in beiden Polargebieten sich finden, sind unter den Decapoden vergleichsweise selten: die polaren Faunen besitzen im Allgemeinen vorwiegend ihnen eigenthümliche Arten, Gattungen und selbst Familien. Eine Statistik jedoch, ob die bipolaren oder die eigenthümlichen oder die, welche zu den Tropen Beziehungen zeigen, die häufigeren sind, halte ich für völlig überflüssig: wir vermögen alle drei Fälle auf natürlichem Wege zu erklären, und das genügt vollständig. Wollen wir noch einen Schritt weiter gehen, so können wir, nach der erdgeschichtlichen Entwicklung der Polargebiete, die Vermuthung aussprechen, dass wahrscheinlich die eigenthümlichen Formen in jedem Polargebiet die Oberhand an Zahl haben werden. Doch das ist ganz nebensächlich: wichtiger ist es, für jede einzelne Form genau ihre Verwandtschaftsbeziehungen und ihre Geschichte festzustellen. Statistik ist im günstigsten Falle nur ein untergeordnetes Hilfsmittel der thiergeographischen Wissenschaft, niemals aber die Wissenschaft selbst, und das einseitige Hervorkehren dieser Seite hat in der Thiergeographie schon genügend Unheil angerichtet, sodass es nunmehr an der Zeit wäre, die statistische Behandlung thiergeographischer Fragen fallen zu lassen und sich der wissenschaftlichen zuzuwenden.

IV. Als Anhang möchte ich noch eine eigenthümliche Decapodengruppe besprechen, die eine bipolare Verbreitung zeigt, wie sie wohl nirgends klarer bekannt ist. Jedoch ist diese Gruppe keine marine, sondern eine Süsswassergruppe, und die Erklärung ihrer Bipolarität

finde ich in Ursachen, die total verschieden sind von den oben für marine Thiere genannten. Ich meine die Süßwasser-Krebse, welche die beiden Familien (bisher als Unterfamilien unterschieden) der *Parastacidae* und *Potamobiidae* bilden. Die Thatsachen sind die folgenden. Die eine dieser Familien (*Potamobiidae*, mit den Gattungen *Potamobius*¹⁾ und *Cambarus*) findet sich nur auf der nördlichen Halbkugel (Europa, Ost-Asien, Nord-Amerika), die andere (*Parastacidae*, mit etwa einem halben Dutzend Gattungen) nur auf der südlichen (Neuseeland, Tasmanien, Australien, Madagascar und gemäßigtes Süd-Amerika). In den Tropen ist eine weite Lücke in der Verbreitung²⁾. Natürlich muss das Verbreitungsgebiet der Vorfahren dieser beiden Familien einst zusammenhängend gewesen sein: es handelt sich aber hier darum, zu entscheiden, ob beide Familien, jede gesondert für sich, sich ans Süßwasserleben gewöhnt haben, so dass wir ihre allgemein verbreiteten Vorfahren als marine Formen anzusehen haben, oder ob beide Familien aus denselben Süßwasserformen abzuleiten sind, die dann natürlich durch die Tropen hindurch im Süßwasser verbreitet gewesen sein müssen.

Der erstere Gedanke hat an und für sich nichts unwahrscheinliches. Wir können uns denken, dass die Vorfahren dieser Süßwasser-Krebse zunächst in der Vortertiärzeit allgemein verbreitete, tropische Litoralthiere waren, die etwa den noch jetzt lebenden *Nephropsidae* entsprochen haben dürften. Von diesen trennten sich mit Beginn der Abkühlung der Pole gewisse Formen sowohl im Norden als auch im Süden ab, die als die Stammeltern dieser beiden Familien anzusehen sind und die vielleicht auch schon eine gewisse Tendenz besaßen, euryhalin zu werden, d. h. in Brackwasser und an Flussmündungen existiren konnten; weiterhin wanderten dann die Abkommen dieser Formen ins Süßwasser ein, und zwar, da beide Gruppen durch die Tropen völlig von einander separirt waren, musste die Anpassung ans Süßwasser unabhängig von einander geschehen, d. h. auf jeder Halbkugel entwickelten sich bei den resp. Formen eigenthümliche Charaktere, die es veranlassten, dass ihre Unterschiede jetzt derartige sind, dass wir sie in zwei besondere Familien trennen. Beide Familien stehen sich aber einander näher als irgend einer andern jetzt lebenden *Nephropsidea*-Form.

1) Gewöhnlich fälschlich als *Astacus* bezeichnet.

2) Vgl. FAXON, in: Mem. Mus. Compar. Zool., V. 10, 1885, p. 2
Anmerk. — Das Vorkommen von Parastaciden in Mexico und auf den Fidji-Inseln ist höchst unwahrscheinlich.

Es würden die *Parastacidae* und *Potamobiidae* demnach ein gutes Beispiel für die PFEFFER-MURRAY'sche Theorie, mit der von mir vorgeschlagenen Abänderung, abgeben, nämlich dass bipolare Verbreitung auf die Anpassung einer ganz bestimmten, vorher tropisch-kosmopolitischen Stammgruppe, an Klimadifferenzen an beiden Polen zurückzuführen ist. Jede dieser an je einem Pol isolirten Gruppen entwickelte sich dann besonders weiter¹⁾ und erlangte differente Charaktere. Beide haben jedoch die gemeinsame Eigenthümlichkeit, dass sie ins Süßwasser übergangen: ein allerdings auffälliger Parallelismus, der aber genugsam dadurch verständlich wird, dass man annimmt, dass schon die kosmopolitische Stammgruppe sich gewöhnt hatte, verminderten Salzgehalt zu ertragen²⁾.

Diese Erklärung der Verbreitung der Süßwasser-*Parastacidae* und -*Potamobiidae* ist möglich: sie erscheint mir aber nicht die richtige aus folgenden Gründen.

Die Umwandlung dieser Familien aus tropisch-kosmopolitischen Meeresbewohnern, die euryhalin waren, muss nothwendiger Weise in der kurzen Spanne Zeit, die seit Anfang des Tertiärs verflossen ist, vor sich gegangen sein. In dieser Zeit ist die ursprüngliche Stammgruppe dieser beiden Familien, die ebenfalls eurytherm³⁾ gewesen sein muss, da von ihr sich die an die polaren Differenzen sich gewöhnenden Formen ableiteten, vollständig von der Erdoberfläche verschwunden, und nur diese beiden rein fluvialen⁴⁾ Familien sind übrig geblieben. Es giebt keine diesen Süßwasserformen nahestehende Gruppe, die noch jetzt beide Eigenschaften vereinigt zeigt, dass sie nämlich eurytherm und euryhalin ist. Die nächsten, noch jetzt existirenden Verwandten sind die Angehörigen der Familie der *Nephropsidae*, die theils im Litoral der Tropen (*Enoplometopus*), theils im nördlichen Litoral [*Astacus*⁵⁾] und z. Th. *Nephrops*], theils in der

1) Auch HUXLEY (in: Proc. Zool. Soc. London, 1878) nimmt an, dass schon die marinen Vorfahren in einen parastacinen Typus auf der südlichen und einen potamobiinen auf der nördlichen Halbkugel differenzirt waren.

2) Vgl. PFEFFER, Versuch etc., 4. Stück, p. 46—53.

3) Euryhalines und eurythermes Verhalten findet sich oft vereinigt, aus dem einfachen Grunde, dass die Küstengewässer, die häufigen Schwankungen des Salzgehalts ausgesetzt sind, d. h. besonders die Flussmündungen, auch bedeutendere Temperaturschwankungen aufweisen.

4) Abgesehen von einigen wenigen Formen, die sich secundär wieder ans Salzwasser gewöhnt haben (Asowsches Meer und Caspi-See).

5) Gewöhnlich fälschlich *Homarus* genannt.

Tiefsee leben und dort weit verbreitet sind (z. Th. *Nephrops*, *Nephropsis*, und *Phoberus*). Es ist das sehr auffallend, wenn man bedenkt, dass von den meisten übrigen Süßwasser-Decapoden (z. B. *Palaemonidae*, *Sesarminae*, *Thelphusidae*) stets noch gewisse Formen in Brackwasser und oft noch in der See vorhanden sind. Nur die *Atyidae* machen hiervon eine Ausnahme, deren nächste Verwandte sich in der Tiefsee finden¹⁾, während im Litoral und im Brackwasser keine Vertreter vorhanden sind. Dieser Umstand legt es uns nahe, die Existenz der vermittelnden Formen, d. h. der brackwasserbewohnenden *Nephropsidea*, die sicher einmal vorhanden gewesen sein müssen, in ferne Vergangenheit zurück zu verlegen (ganz wie bei den *Atyidae*): wäre jene Umwandlung im Laufe der Tertiärzeit erfolgt, so wäre es sonderbar, dass zur Zeit jede Spur von vermittelnden Formen vernichtet ist. Legen wir aber die Umwandlung in frühere Zeit zurück, so wird die Annahme einer solchen vermittelnden Gruppe überflüssig: die Süßwasserkrebse konnten dann direct aus einer tropisch-litoral Stammgruppe hervorgehen, und ausserdem wird es dann begreiflicher, dass diese Gruppe jetzt völlig ausgestorben ist.

Dazu kommt, dass die übrigen jetzt lebenden *Nephropsidea* nicht die geringste Spur einer bipolaren Verbreitung zeigen. Eine einzige Gattung (*Enoplometopus*) ist in den Tropen erhalten geblieben, und die zwei litoral Gattungen (*Astacus* und *Nephrops*), die eurytherm sind, also eventuell auf die eurythermen Vorfahren, die mit Beginn der Klimaänderung sich an beiden Polen abtrennten, hinweisen könnten, sind ganz einseitig und nordpolar: auf der südlichen Halbkugel findet sich nicht eine Spur eines Vertreters von ihnen²⁾, und somit wird die Trennung einer supponirten eurythermen und euryhalinen Stammform jener beiden Süßwasserfamilien in eine nördliche und eine südliche Gruppe ebenfalls sehr unwahrscheinlich.

Diese beiden Ueberlegungen weisen gemeinsam darauf hin, dass die Anpassung der betreffenden Formen ans Süßwasser in sehr früher, vortertiärer Zeit erfolgte und dass dem entsprechend eine Trennung derselben, als sie noch Litoralbewohner waren, in eine nördliche und südliche Gruppe unwahrscheinlich ist. Die morphologischen Charaktere

1) Vgl. ORTMANN, in: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1894, p. 397 ff.

2) *Homarus capensis*, der von MILNE-EDWARDS auf die Autorität des alten HERBST hin aus den Bergflüssen des Caplandes angeführt wird, ist ein ganz zweifelhaftes Ding, das von Niemand seitdem wieder gesehen wurde.

der *Parastacidae* und *Potamobiidae*, wie überhaupt der ganzen Abtheilung der *Nephropsidea*, widersprechen dem durchaus nicht: diese Abtheilung ist eine der primitivsten des ganzen Decapodenstammes, und ihre Existenz in vortertiärer Zeit, rückwärts bis zum Jura, und vielleicht selbst bis zur Trias, ist paläontologisch sichergestellt. Nehmen wir nun an, dass die Stammformen der beiden jetzt lebenden Süßwasserfamilien schon in vortertiärer Zeit ins Süßwasser einwanderten ¹⁾, so müssen wir die oben erwähnte zweite Möglichkeit vor uns haben, dass nämlich diese Stammformen in vortertiärer Zeit eine allgemeinere Verbreitung im Süßwasser gehabt haben, vor allem: sie müssen auch in den Tropen vorhanden gewesen sein.

Letztere Annahme wird auch sonst wahrscheinlich gemacht, und zwar besonders durch das Verhalten der lebenden Formen gegenüber den Temperaturverhältnissen, in so fern als sie vielfach auch tropisches Süßwasserklima ertragen können. Alle die hierher gehörigen Formen sind natürlich stark eurytherm, eine Eigenschaft, die ihnen von Alters her zukommen muss, da die vortertiären süßen Gewässer jedenfalls schon — im Gegensatz zur See — bedeutendern Temperaturschwankungen unterworfen waren. Für solche Thierformen ist die Gewöhnung an die Temperaturverhältnisse, wie sie in höhern Breiten im Süßwasser herrschen, nicht eben besonders schwierig. Diese früher allgemein verbreiteten Süßwasserformen gewöhnten sich also schnell an das Klima der höhern Breiten in der Tertiärzeit, und ausserdem wurden sie offenbar aus den Tropen zurückgedrängt. Diese zurückdrängende Macht wirkte an den verschiedenen Stellen der Erde verschieden stark, und so kam es, dass die jetzige Verbreitung an gewissen Punkten noch nahe an die Tropen herangeht und selbst noch in diese hineinreicht (Mexico, Cuba, nördliches Australien, Madagascar, Süd-Brasilien). In Folge dieses Zurückweichens aus den Tropen wurde das vorher zusammenhängende Verbreitungsgebiet zunächst in ein nördliches und ein südliches getrennt, in dem sich je eine besondere Familie entwickelte, und ferner trat dann, besonders auf der südlichen Halbkugel, aus topographischen Ursachen eine weitere Separation ein, die eine gesonderte Entwicklung von Gattungen verursachte.

Es bleibt uns nur noch übrig, nach der Ursache zu fragen, die es veranlasste, dass diese Krebse aus den Tropen sich zurückzogen.

1) Wichtig ist ausserdem, dass echte *Potamobiidae* schon zur ältern Tertiärzeit in Süßwasser, resp. Aestuarien existirt haben. Vgl. FAXON, l. c. p. 155.

Schon von MILNE-EDWARDS¹⁾ wurde angedeutet, dass die Abwesenheit von *Potamobiidae* im südlichen Asien vielleicht mit der Anwesenheit von Süßwasserkrabben aus der Familie der *Thelphusidae* im Zusammenhang steht, und ferner constatirt auch FAXON²⁾, dass Flusskrebse im Allgemeinen dort fehlen, wo Flusskrabben häufig sind. Diese letztere Thatsache ist nun in der That so auffallend, dass ich keinen Anstand nehme, das Zurückweichen der *Potamobiidae* und *Parastacidae* aus den Tropen der Concurrenz der Flusskrabben, vorwiegend aus der Familie der *Thelphusidae* in der alten Welt und der *Bosciidae* in der neuen Welt, zuzuschreiben: vielleicht kommen auch noch andere Süßwasserkrabben, wie z. B. die *Sesarninae*, in Betracht.

Die südliche Grenze des Verbreitungsgebietes der *Potamobiidae* fällt in Europa fast genau mit der Nordgrenze der *Thelphusidae* zusammen. In Asien kommen im Amurgebiete Flusskrebse vor, in China, wo Thelphusen vorhanden sind (z. B. im Blauen Flusse) sind sie unbekannt. Von Japan besitzt nur die Nordinsel (Yesso) Flusskrebse, auf der Hauptinsel (z. B. bei Tokio) finden sich Thelphusen und besonders Sesarmen. Nord-Amerika ist von der Gattung *Potamobius* (im Westen) und *Cambarus* (im Osten) occupirt; die letztere Gattung geht bis nach Florida, dringt bis nach Mexico ein und findet sich selbst noch in Cuba. Ueberall fehlen hier (mit Ausnahme von Cuba) die kräftigen Süßwasserkrabben³⁾, die erst von Central-Amerika an (Gattung *Boscia* und Verwandte) auftreten und von dort an durch das ganze tropische Süd-Amerika allgemein verbreitet sind. Erst wo sie im Süden verschwinden, also in Süd-Brasilien und Chile, treten wieder Flusskrebse, hier Vertreter der Familie *Parastacidae*, auf. Auf Madagascar kommen allerdings beide Thierformen vor, doch finden sich die *Thelphusidae* mehr an der Küste, der dort heimische Parastacide (*Astacoides madagascariensis*) im Gebirge. In Australien sind die Verhältnisse sehr interessant. Hier finden sich *Parastacidae* auch in den nördlichen Theilen (z. B. in Queensland), also in den echten Tropen: es fehlen aber hier die kräftigen Thelphusen, die sonst in Indo-Malaysien sehr häufig sind, und es finden sich hier nur, und zwar im nördlichsten Zipfel von Australien (Cap York und Queensland), einige schwächere, zur Untergattung *Geothelphusa* gehörige Arten, die

1) Hist. Natur. Crust., V. 3, 1840, p. 584.

2) Vgl. l. c. p. 177.

3) Die hier vorkommenden Sesarmen sind klein und schwach, leben ausserdem durchweg nahe dem Meer, so dass sie wohl kaum mit *Cambarus* in Concurrenz kommen.

mehr terrestrische Lebensweise zu führen scheinen und deshalb wohl mit den Flusskrebse weniger in Berührung kommen werden. Das Verhältniss, dass das Vorkommen grösser Süswasserkrabben die Süswasserkrabse aus den Familien der *Potamobiidae* und *Parastacidae* ausschliesst, ist somit ganz allgemein bestätigt¹⁾. Diese Süswasserkrabben sind nun wohl sicher arge Räuber, und besonders ist ihre Scheerenbewehrung ein äusserst wirksames Angriffsmittel, das sie auch — wie ich aus eigener schmerzhafter Erfahrung weiss — nachdrücklich und geschickt zu gebrauchen wissen, während die allerdings ebenfalls kräftigen Scheeren der Flusskrabse zum Angriff oder zur Abwehr nicht sehr tauglich sind: jedenfalls macht ein solcher Flusskrebs, wie ich mich an europäischen und nordamerikanischen Arten überzeugen konnte, den Eindruck, als wisse er seine Waffe nicht recht zu gebrauchen; er benimmt sich recht ungeschickt damit. So ist es denn kein Wunder, wenn die trägen und unbeholfenen Flusskrabse den lebhaften, geweckten und flinken Flusskrabben im Kampfe ums Dasein unterlagen: so wurden sie aus den Tropen vertrieben, und die letzteren bilden somit weder eine topographische noch eine klimatische Barriere für die Flusskrabse, sondern es ist hier eine biocoenotische Barriere²⁾ vorhanden, gebildet durch Anwesenheit von Feinden in den Tropen in Gestalt von Süswasserkrabben. Diese Süswasserkrabben sind auch phylogenetisch jünger als die Süswasserkrabse, und auch dieser Grund unterstützt die Annahme, dass letztere früher, bevor die ersteren erschienen, eine weitere, durch die Tropen hindurch gehende Verbreitung besessen haben.

Selbstverständlich ist diese meine Annahme nicht völlig über jeden Zweifel erhaben, ich halte sie aber aus den oben angeführten Gründen für die wahrscheinlichere. Aus diesem allen geht aber hervor, dass jeder einzelne Verbreitungsfall besonders untersucht werden muss und dass es nicht zulässig ist, aus theoretischen Gründen allgemeine Schlüsse über Thierverbreitungen abzuleiten. Es würde nun sehr interessant sein, zu untersuchen, wie sich andere, marine und fluviale,

1) Es ist interessant, dass gewisse Süswassergarneelen, wie *Atyidae* und *Palaemonidae*, mit den Krabben zusammen vorkommen. Vielleicht ist dies dem Umstand zuzuschreiben, dass diese Garneelen ungleich beweglicher und flinker sind und den Nachstellungen der Krabben durch ihre ausgezeichnete Schwimmfähigkeit entgehen können, während die vergleichsweise trägen Flusskrabse, deren Schwimmfähigkeit ebenfalls sehr zurücktritt, den Krabben unterliegen mussten.

2) Vgl. Grundzüge etc., p. 41 und p. 80.

Thiergruppen in dieser Beziehung verhalten: ich betone aber nochmals, nur auf Grund von thiergeographischen Untersuchungen, die mit den eingehendsten vergleichend-systematischen Studien verbunden sind, können wir bei derartigen Fragen zu befriedigenden Resultaten kommen; die einfache statistische Aufzählung der chorologischen Thatsachen, besonders bei solchen Thierformen, deren System und Verwandtschaft noch mangelhaft bekannt ist¹⁾, genügt durchaus nicht, um uns eine sichere Untersuchungsbasis zu schaffen.

Princeton, N. J., April 1896.

1) Besonders ist die wirkliche Verwandtschaft der betreffenden bipolaren Formen, nicht nur ihre habituelle Aehnlichkeit, zu constatiren. Aehnlichkeit (in Folge von Convergenz) scheint öfter vorhanden zu sein, wo von Verwandtschaft keine Rede ist. Vgl. THÉEL (in Bezug auf Holothurien): „The shallow water fauna possesses much the same features“, und MURRAY (l. c. p. 431 Anmerk. 1, in Bezug auf Fische): „Yet there is no such relation between the representative forms as might be considered to be genetic.“

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Ortmann Arnold Eduard

Artikel/Article: [Über "Bipolarität" in der Verbreitung mariner Thiere. 571-595](#)