

## 2. Über Faunendifferenzierung.

Von Karl Holdhaus.

eingeg. 23. Februar 1908.

Die im folgenden entwickelten Anschauungen beschäftigen mich seit mehreren Jahren und wurden an einem breiten Tatsachenmaterial überprüft. Ich veröffentliche dieselben als kleinen Beitrag zum Ausbau der theoretischen Biogeographie.

Unter Faunendifferenzierung verstehe ich den Zerfall eines Areals mit einheitlicher Fauna in zwei oder mehrere Areale mit voneinander abweichender (differenter) Fauna.

Man kann unterscheiden zwischen totaler Faunendifferenzierung, wenn die beiden differenzierten Areale keine gemeinsamen Arten mehr besitzen, und zwischen partieller Faunendifferenzierung, wenn neben den differenten Arten noch ein Grundstock gemeinsamer Arten verbleibt.

Der Vorgang der Faunendifferenzierung muß sich im Laufe der Erdgeschichte außerordentlich oft abgespielt haben, damit sich jene faunistische Mannigfaltigkeit herausbilden konnte, die wir gegenwärtig auf unserer Erde antreffen. Es handelt sich also um ein Prinzip von grundlegender Bedeutung. Gleichwohl fand ich in der Literatur nirgends eine eingehendere Erörterung der Frage, auf welche Weise Faunendifferenzierung zustande kommt, und selbst vorzügliche biogeographische Handbücher bieten diesbezüglich ungeklärte Anschauungen.

### 1. Verschiedene Arten von Faunendifferenzierung.

Nach meinen Erfahrungen entsteht Faunendifferenzierung auf folgende Arten:

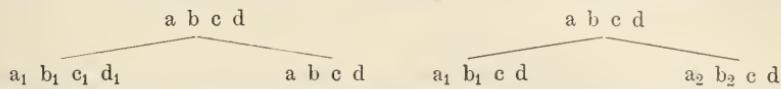
1) Durch Allogenese. Wenn ein Areal mit einheitlicher Fauna durch Separation in 2 Areale zerfällt und nun die ursprünglich beiden Arealen gemeinsamen Arten auf jedem der Areale einen differenten phylogenetischen Entwicklungsgang einschlagen (so daß sich also vikariierende Rassen, Arten usw. bilden), so resultiert eine differente Fauna der beiden Areale.

Schema. Ein Areal A mit den Arten a b c d zerfälle in zwei separate Areale A<sub>1</sub> und A<sub>2</sub>. Auf A<sub>1</sub> bilden sich die Arten a b c d im Laufe ihrer phylogenetischen Weiterentwicklung in a<sub>1</sub> b<sub>1</sub> c<sub>1</sub> d<sub>1</sub> um, auf A<sub>2</sub> nehmen sie einen differenten Entwicklungsgang und verwandeln sich in die Arten a<sub>2</sub> b<sub>2</sub> c<sub>2</sub> d<sub>2</sub>.



Dieses Grundschema läßt natürlich Variationen zu. Es kann der

Fall eintreten daß nur auf dem einen der Areale eine phylogenetische Weiterentwicklung statthat, oder daß auf jedem der Areale nur ein Teil der Arten sich umbildet. Wir erhalten dann die Schemata:



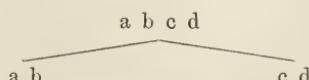
Beispiel. Faunendifferenzierung durch Allogenese ist ein sehr häufiger Fall. Wir können Allogenese überall da voraussetzen, wo wir 2 Areale von vikarierenden Arten besiedelt sehen. Sehr plastische Beispiele liefern namentlich Inselfaunen. So besitzt nach Baur (Festschr. 70. Geburtstag Leuckarts, 1892, S. 259) auf den Galapagos-Inseln fast jede Insel eine endemische Art der Eidechsengattung *Tropidurus*, alle diese Arten sind untereinander nahe verwandt und als Vikarianten aufzufassen.

Charles-Insel . . . .	<i>Tropidurus grayi</i> Bell.
Barrington-Insel . . . .	<i>barringtonensis</i> Baur.
Indefatigable-Insel . . . .	<i>indefatigabilis</i> Baur.
James-Insel }	<i>jacobii</i> Baur.
Jervis-Insel }	
Albemarle-Insel . . . .	<i>albemarlensis</i> Baur.
Hood-Insel }	<i>delanonis</i> Baur.
Gardner-Insel }	
Duncan-Insel . . . .	<i>duncanensis</i> Baur.
Abingdon-Insel . . . .	<i>pacificus</i> Steind.
Blindloe-Insel . . . .	<i>habelii</i> Steind.
Chatam-Insel . . . .	<i>bivittatus</i> Peters.

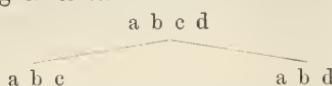
Ähnliches gilt für die Riesenschildkröten, Vögel usw., sowie für eine Anzahl Pflanzen der Galapagos-Inseln. Fauna und Flora dieser Inseln differenzieren sich sonach durch Allogenese.

2) Durch Allothanie. Wenn ein Areal mit einheitlicher Fauna durch Separation in 2 Areale zerfällt und nun auf dem einen oder auf beiden Arealen eine partielle Dezimierung (Verarmung) der Fauna eintritt, wobei auf dem einen Areal Arten überleben, die auf dem andern ausstarben und umgekehrt, so resultiert eine differente Fauna beider Areale.

Schema. Das Areal A mit den Arten a b c d zerfalle in die separierten Areale A<sub>1</sub> und A<sub>2</sub>. Auf A<sub>1</sub> tritt Faunaverarmung ein und es überleben von den ursprünglich einheimischen Arten a b c d nur die Arten a b, auf A<sub>2</sub> wird die Fauna gleichfalls dezimiert und es überleben die Arten c d.



Dieses Schema erfährt eine Modifikation, wenn nur partielle Faunendifferenzierung eintritt.



Beispiel. Faunendifferenzierung durch Allothanie ist ein sehr häufiger, von vielen Autoren nicht genügend gewürdigter Vorgang. Durch Allogenese differenzierte Faunen erkennt man an dem Auftreten von Vikarianten, durch Allothanie differenzierte Faunen an dem Auftreten von Relictendemiten. Auch hier bieten namentlich Inseltafauen eine Fülle von Beispielen, da fast alle Inseln eine sekundär verarmte Fauna besitzen. Als Beispiel gebe ich eine Gegenüberstellung der montanen Pselaphiden<sup>1</sup> von Elba und Korsika. Beide Inseln zeigen sehr übereinstimmende bionomische Bedingungen und standen wahrscheinlich noch im Mitteltertiär untereinander in Landverbindung. Im Zusammenhang mit seiner viel geringeren Größe ist Elba artenärmer als Korsika.

#### Pselaphiden von Korsika.

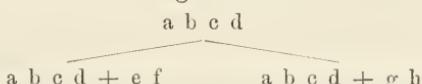
<i>Faronus lafertei</i> Aub.	—
- <i>insularis</i> Dev.	—
<i>Imirus permirus</i> Sley. Endemisch.	—
Die Gattung enthält nur noch eine Art in Südfrankreich.	
<i>Aphilioips aubei</i> Reitt. Endem. Genus.	—
<i>Trimium diecki</i> Reitt.	<i>Trimium diecki</i> Reitt.
<i>Trogaster heterocerus</i> Sauley. - <i>aberrans</i> Sauley. Endemisch.	<i>Trogaster heterocerus</i> Sley. var.
<i>Amaurops corsica</i> Sley. s. l. Endem.	<i>Amaurops</i> —
—	- <i>moczarshii</i> Holdh. Endem.
<i>Machaerites</i> sp. ined. (in Coll. Raffray- Rom.)	—
<i>Bythinus revellierei</i> Reitt.	<i>Bythinus</i> —
- <i>myrmidon</i> Reitt.	—
- <i>koziorowiczi</i> Croiss.	—
- —	—
- —	—
- <i>verrucula</i> Reitt. Endemisch.	- <i>majori</i> Holdh. Relictendem.
- <i>aelista</i> Reitt. Vielleicht Vi- kariant des <i>B. italicus</i> .	- <i>ludyi</i> Reitt.
- —	- <i>italicus</i> Baudi
- —	- <i>insularis</i> Holdh. Endemisch.
	Vikariant des <i>B. latebrosus</i> Reitt. aus der Provence.

<sup>1</sup> Die Pselaphiden sind kleine Coleopteren. Die Familie enthält sehr viele, exklusiv montane, d. h. nur im Gebirgsterrain vorkommende Arten. Die montanen Pselaphiden leben in Wäldern unter tiefen Laublagen oder unter größeren Steinen; viele sind ungeflügelt und sehr lokalisiert. — Die minder interessanten gesteins-indifferenten Pselaphiden beider Inseln (*Brachygluta*, *Tychus*, *Reichenbachia* usw.) wurden in das Verzeichnis der Kürze halber nicht aufgenommen.

<i>Pselaphus kiesenwetteri</i> Reitt.		<i>Pselaphus</i>	—
- <i>revelierei</i> Reitt.	Endem.	-	—
- <i>argutus</i> Reitt.		-	—
- <i>ganglbaueri</i> Reitt.		-	<i>conosternum</i> Holdh. Endemisch. Mit <i>Ps. ganglbaueri</i> nahe verwandt.

3) Durch Allembanie. Wenn ein Areal mit einheitlicher Fauna durch Separation in 2 Areale zerfällt und nun das eine oder beide Areale durch Immigration Zuzug fremder Faunenelemente erhalten, so zwar, daß die in das eine Areal immigrierenden Arten das andre nicht betreten (und umgekehrt), so resultiert eine differente Fauna beider Areale.

Schema. Das Areal A mit den Arten a b c d zerfälle in die separierten Areale A<sub>1</sub> und A<sub>2</sub>. Sekundär immigrieren in A<sub>1</sub> die Arten e f, in A<sub>2</sub> die Arten g h. Es entsteht dadurch partielle Faunendifferenzierung der beiden Areale, von denen das erste nun die Arten a b c d e f, das zweite die Arten a b c d g h besitzt.



Beispiel. Faunendifferenzierung durch Allembanie wird namentlich als Folge weitergehender geographischer Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte, Entstehung neuer Landverbindungen, klimatischer Verschiebungen usw. eintreten. Ein sehr klares Beispiel liefert die Fauna des Aspromonte in Calabrien und der Mti Peloritani in Sizilien. Aspromonte und Mti Peloritani sind beides alte kristallinische Schollen, die bis in postmiocene Zeit, d. i. bis zum Einbruch der Straße von Messina in Landverbindung standen. In postpliocäner Zeit (also nach Einbruch der Straße von Messina, die für Landschnecken, ungeflügelte Insekten usw. eine Barriere bildet) wurde der Aspromonte an den übrigen Apennin angegliedert, von dem er bisher durch einen Arm des Neogenmeeres getrennt war. Gleichfalls erst in postpliocäner Zeit nahm Sizilien seine heutige Konfiguration an, indem die Gebirge am Nordrand der Insel und die Miocäntafel Südostsiziliens sich aneinander schlossen. Zur Diluvialzeit scheint auch zeitweise eine Verbindung Siziliens mit Nordafrika bestanden zu haben. Es kam also nach Einbruch der Straße von Messina zu einer Faunendifferenzierung zwischen Aspromonte und Mti Peloritani, indem in das Aspromonte-Massiv zahlreiche alpin-apenninische Arten einwanderten, während die Mti Peloritani der Immigration aus dem westlichen und südlichen Sizilien (und zeitweise vermutlich aus Nordafrika) offen standen<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> Vgl. Kobelt, Studien zur Zoogeogr. II. S. 277; Geogr. Verbr. Moll. im pal. Gebiet, S. 41 und Holdhaus, Anz. kais. Akad. Wiss. Wien 1907. Nr. VIII.

Es scheint mir von Wichtigkeit, namentlich im Hinblick auf die geohistorische Verwertung des biogeographischen Tatsachenmaterials, die angeführten verschiedenen Arten der Faunendifferenzierung scharf auseinander zu halten. Namentlich die Bedeutung der Allothanie wird vielfach sehr unterschätzt, und viele Autoren denken an Allogenese in Fällen, wo reine Allothanie vorliegt. Allothanie kann aber unter Umständen in kürzester Zeit einen Grad der Faunendifferenzierung hervorrufen, an dessen Hervorbringung Allogenese durch sehr lange Zeiträume arbeiten müßte.

In den meisten Fällen von Faunendifferenzierung wird nicht nur ein einziger der oben genannten Faktoren am Werke sein, sondern man wird ein Zusammenwirken, beispielsweise von Allothanie und Allogenese (siehe das obige Beispiel der Pselaphidenfaunen von Korsika und Elba: neben Relictendemiten auch mehrere Vikarianten) oder aller 3 Faktoren nachweisen können, in der Regel wohl mit Prävalenz des einen oder andern dieser Faktoren.

## 2. Die Rolle der Separation bei Faunendifferenzierung.

Als Separation<sup>3</sup> zweier Areale bezeichnet man das Vorhandensein von Bedingungen, welche den Bewohnern (oder einem Teil der Bewohner) eines Areals die Immigration in das andre Areal unmöglich machen.

Faunendifferenzierung ohne Separation der sich differenzierenden Areale scheint mir unmöglich.

Diese Separation kann in zweifacher Weise erreicht werden:

1) Durch Vorhandensein einer unüberschreitbaren Barriere zwischen 2 Arealen (Geographische Isolation).

2) Durch Differenzen in den bionomischen Verhältnissen zweier Gebiete, also beispielsweise durch Klimadifferenzen, Gesteinsunterschiede, Vegetationsdifferenzen usw. Die Grenzlinie zwischen den beiden in abweichende Facies gekleideten oder ein differentes Klima besitzenden Arealen (Faciesgrenze, Klimagrenze) übernimmt die topographische Rolle einer Barriere.

Einer der beiden Faktoren — geographische Isolation oder Verschiedenartigkeit der bionomischen Bedingungen — muß also vorhanden sein, damit Faunendifferenzierung eintreten kann. Oft wird ein Zusammenwirken beider Faktoren zu beobachten sein. Daß ein solches Zusammenwirken aber nicht unbedingt erforderlich ist, sei im folgenden skizziert:

---

<sup>3</sup> In derselben Fassung verwendet den Terminus »Separation« A. E. Ortmann, Grundzüge der marin. Tiergeographie, Kap. III und Amer. Journ. Science IV. Ser. Vol. II. 1896. p. 63. — Separation und Barriere sind natürlich relative Begriffe, abhängig von der Migrationsfähigkeit der ins Auge gefaßten Organismen.

1) Faunendifferenzierung kann eintreten infolge der Verschiedenartigkeit der Lebensbedingungen in 2 Arealen, — ohne geographische Isolation. Das ist ein ganz geläufiger, in zahllosen Fällen zu beobachtender Vorgang. Überall, wo bedeutsame Facies- oder Klimagrenzen ein zusammenhängendes Areal durchschneiden, läßt sich diesseits und jenseits der Grenze eine differente Fauna beobachten, und in vielen Fällen kann man nachweisen, daß dieses Areal in früheren Zeiten eine einheitliche Fauna (oder Flora) unter einheitlichen bionomischen Bedingungen beherbergte.

Beispiel: Gegenwärtig sind die immergrünen Laubhölzer (und damit auch zahlreiche Faunenelemente) im festländischen Europa auf die Mittelmeerländer beschränkt. Noch zur Pliocänzeit war diese immergrüne Vegetation, wie wiederholte Fossilfunde beweisen, weit über Mitteleuropa verbreitet. Die seither eingetretene Klimaverschlechterung brachte in Mitteleuropa die immergrünen Laubwälder zum Aussterben. Die gegenwärtige Nordgrenze der mediterranen Fauna und Flora ist im wesentlichen eine reine Klimagrenze, geographische Barrieren fehlen auf weite Erstreckung.

2) Faunendifferenzierung kann eintreten infolge von geographischer Isolation, — bei vollständig übereinstimmenden Lebensbedingungen in den isolierten Arealen. Daß Faunendifferenzierung durch Allembanie auch bei Gleichartigkeit der beiden sich differenzierenden, geographisch isolierten Areale möglich ist, erscheint ohne weiteres verständlich (obiges Beispiel: Aspromonte — Mti Peloritani). Aber auch Allothanie kam trotz Gleichartigkeit der isolierten Areale eintreten. Man denke daran, daß das Aussterben von Arten, z. B. auf kleineren Inseln, nicht immer die Folge andauernd ungünstiger Lebensbedingungen zu sein braucht, sondern auch durch Seuchen, Waldbrände, vulkanische Eruptionen und ähnliche ganz accidentelle Vorgänge veranlaßt werden kann. Ich halte auch die Spaltung von Arten in vikariierende Formen (Allogenese) trotz übereinstimmender Lebensbedingungen für möglich.

### 3. Über Faunenegalisation.

Der Gegensatz von Faunendifferenzierung ist Faunenegalisation. Ich versteh darunter den Zusammenschluß zweier Areale mit differenter Fauna zu einem Areal mit einheitlicher Fauna.

Man kann unterscheiden zwischen totaler und partieller Faunenegalisation, je nachdem die beiden Areale nach Ablauf des Egalisierungsprozesses alle oder nur einen großen Teil ihrer Arten gemeinsam besitzen.

Die Grundbedingung jeder Faunenegalisation ist Gleichartigkeit der Lebensbedingungen der sich egalisierenden Areale.

Auch der Vorgang der Faunenegalisation hat sich oftmals abgespielt. Es scheint mir daher von Interesse, zu untersuchen, auf welche Weise Faunenegalisation zustande kommt. Ich wage die im folgenden vorgebrachten Anschauungen nicht für abschließend zu halten, doch dürften sie immerhin eine Klärung der Frage anbahnen.

Nach meinen Erfahrungen kommt Faunenegalisation auf folgende Arten zustande:

1) Durch Wanderung (Migration). Der Terminus bedarf keiner Erklärung. Die äußere Veranlassung zu Faunenegalisation durch Wanderung ist entweder das Fallen der Barriere zwischen zwei bisher geographisch isolierten Arealen oder aber — bei geographischer Kontinuität — ein Wechsel der bionomischen Bedingungen in einem oder in beiden Arealen, welcher zur bionomischen Gleichartigkeit beider Areale führt.

Bei Faunenegalisation durch Wanderung sind 2 Grundtypen zu unterscheiden.

a. Faunenverschmelzung (Fusion). Wenn bei 2 Arealen mit bisher differenter Fauna die Arten des einen Areals sich auch in das andre ausbreiten und umgekehrt, so resultiert eine einheitliche Fauna beider Arealen.

Schema: Das eine Areal besitze die Arten a b c, das andre Areal die Arten d e f. Durch Faunenverschmelzung entsteht eine einheitliche Fauna mit den Arten a b c d e f<sup>4</sup>.



Beispiel. Der Fall ist so klar, daß es kaum nötig scheint, Belege anzuführen. Ein großzügiges Beispiel bietet der partielle Faunaustausch zwischen Süd- und Nordamerika nach Aufstauung der mittelamerikanischen Landbrücke.

b. Faunenverdrängung. Wenn bei 2 Arealen mit bisher differenter Fauna die Arten eines der Areale in das andre eindringen und die daselbst autochthone Fauna daraus verdrängen, so resultiert eine einheitliche Fauna beider Areale.

Schema. Das Areal A besitze die Arten a b c, das Areal B die Arten d e f. Die Arten a b c des Areals A immigrieren in B und verdrängen daraus die Arten d e f, so daß dann beide Areale nur von a b c bewohnt sind:

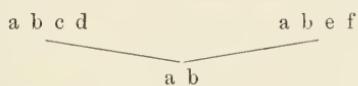


<sup>4</sup> Dieses und die folgenden Schemata gelten für totale Faunenegalisation und würden sich bei partieller Faunenegalisation etwas modifizieren.

Beispiel: Dieser Vorgang vollzieht sich vor unsren Augen auf manchen ozeanischen Inseln, wo die durch die Europäer eingeschleppten Pflanzen und Tiere die autochthone Fauna und Flora so überwuchern, daß viele autochthone Arten zum Aussterben gebracht werden (z. B. St. Helena). Klare Beispiele liefern auch die postglazialen Faunenverschiebungen in Mitteleuropa. Während der auf die Eiszeit folgenden Steppenperiode überflutete die osteuropäische (pontische) Steppenfauna den größten Teil von Mitteleuropa. Später verschwand diese pontische Fauna bis auf wenige Relicte an xerothermischen Lokalitäten wieder aus unsren Gegenden und machte der baltischen Fauna Platz.

2) Durch Faunenverarmung<sup>5</sup> (Dezimierung). Wenn in 2 Arealen, die von einem Komplex gemeinsamer Arten und von einer Anzahl nur auf das eine oder andre Areal beschränkter Endemiten bewohnt sind, alle diese Endemiten zum Aussterben gebracht werden, so resultiert eine einheitliche Fauna beider Areale.

Schema. Das Areal A besitze die Arten a b c d, das Areal B die Arten a b e f. Faunenverarmung führt zum Untergang der Arten c d und e f, so daß nur die beiden Arealen gemeinsamen Arten a b erhalten bleiben.



Beispiel. Dieser Fall dürfte wohl nur sehr selten eintreten. Die monotone Fauna der mitteleuropäischen Gebirge — im Gegensatz zu der faunistischen Mannigfaltigkeit der südeuropäischen Montanfauna — ist auf weitgehende Faunendezimierung durch die Eiszeit zurückzuführen. Migrationsvorgänge spielen hierbei eine durchaus sekundäre Rolle.

### 3. Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Höhlenfauna.

(Mitteilung aus der zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

#### III. Ein neuer Höhlencopepode, *Cyclops crinitus* nov. spec.

Von Eduard Gräter.

(Mit 3 Figuren.)

eingeg. 25. Februar 1908.

Im »Zoologischen Anzeiger« vom 25. Juni 1907 beschrieb ich einen blinden Höhlencopepoden, den ich wegen seiner abnormen Stellung unter den Süßwassercyclopiden *Cyclops teras* nannte, und der sich von

<sup>5</sup> Faunenegalisation durch Faunenverarmung ist denkbar bei geographischer Isolation dieser Areale. Faunenegalisation durch Wanderung ist nur möglich bei Kontinuität der Areale, — abgesehen von Ausnahmefällen bei Eingreifen des Menschen (s. obiges Beispiel bezüglich St. Helena).

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Holdhaus Karl

Artikel/Article: [Über Faunendifferenzierung. 38-45](#)