

# Physiologische Gesichtspunkte in der Tiergeographie.

Von

J. STROHL.

(Aus der am 29. Dezember 1919 Herrn Prof. Dr. Otto Stoll [Zürich] zu seinem 70. Geburtstag im Manuskript überreichten Festschrift.)

{(Als Manuskript bei der Redaktion eingegangen am 7. September 1920.)

Längst schon besteht in der Tiergeographie neben dem registrierenden Aufzählen der in einem Gelände vorkommenden Faunenvertreter das Bedürfnis nach kausaler Betrachtungsweise. Während die katalogisierende Tiergeographie selbst durch immer feinere Gruppierungen und Kategorienbildungen diesem Erkenntnisdrang zu genügen und allgemeine Gesichtspunkte zu gewinnen sucht, sind ihr in diesem Bestreben vor allem die phylogenetische Forschung und die Paläontologie helfend zur Seite getreten. Zunächst hat Wallace<sup>1)</sup> versucht, die Verteilung der Tiere über die Erde durch Verwertung der Erkenntnisse der Abstammungslehre als Resultat der erdgeschichtlichen Aufeinanderfolge verschiedener Faunen zu erfassen. Er hat damit den Grund zur historischen Tiergeographie gelegt, an deren Ausgestaltung auch heute noch mit Recht gearbeitet wird. Denn ganz zweifellos vermag diese Methode sehr viel zum Verständnis der gegenwärtigen Tierverbreitung beizutragen, namentlich soweit es sich um die hohen systematischen Einheiten (Klassen, Familien) handelt.

In wie weitgehender Weise dies unter Umständen, bei Wirbeltieren z. B., auch für niedrigere Einheiten geschehen kann, hat erst neulich wieder sich erwiesen durch die letzte Publikation August Brauers<sup>2)</sup>, in welcher dieser Forscher unter Berücksichtigung des entsprechenden fossilen Materiales die Verbreitung der Säugetiergattung *Procavia* (Klippschliefer) in Afrika zu erklären vermochte. Durch Feststellung zweier nach ihrem Gebiss und übrigen Schädelmerkmalen distinkten, aber durch Mittelformen verbundenen Unter-

<sup>1)</sup> A. R. Wallace, The geographical distribution of animals. London 1876; deutsche Übersetzung von A. B. Meyer, Dresden, 1876.

<sup>2)</sup> Aug. Brauer, Die Verbreitung der Hyracoiden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1916.

Gattungen, von denen die eine, die ältere, auf Bäumen lebt, die zweite, jüngere, als Grasfresser und Steppenbewohner sich charakterisieren lässt, macht es Brauer wahrscheinlich, dass die Gattung *Procavia*, bei der Zurückdrängung des Waldes und der Ausbreitung der Steppe infolge ihrer Anpassungs- und Variationsfähigkeit sich das letztere Gelände neu eroberte, während für andere Waldtiere, denen diese Plastizität fehlte, durch das Verschwinden des Waldes nur eine Verengung des Wohngebietes eingetreten ist.

Dieser Unterschied in der Variations- und Anpassungsfähigkeit deutet nun aber gleichzeitig darauf hin, dass für eine Vertiefung des tiergeographischen Studiums noch eine andere Betrachtungsweise ergänzend zur paläontologischen und vergleichend-anatomischen Methode hinzukommen muss, eine Betrachtungsweise, die gerade umgekehrt die engeren, jetzt lebenden Kategorien (Art und Individuum) ins Auge fasst, an denen das Wesen von Variations- und Anpassungsfähigkeit allein studiert werden kann. Von hier ausgehend könnte dann letzten Endes auch neues Verständnis entstehen für die Verhältnisse in früheren geologischen Perioden.

Mit allerwünschbaren Deutlichkeit hat im Zusammenhang mit tiergeographischen Problemen schon bald nach dem Erscheinen des Wallace'schen Werkes, Carl Semper<sup>1)</sup> diesen Weg gewiesen, indem er betonte: „Ohne ein genaues Studium der allgemeinen Physiologie werden wir nie im stande sein, die Tiergeographie wirklich wissenschaftlich, d. h. geschichtlich, zu behandeln“. Trotzdem ist bis heute kein frischer Zug aus dieser Richtung in die tiergeographischen Betrachtungen und Untersuchungen hineingekommen. Versuchen wir zunächst zu verstehen, warum sich das so verhalten mag.

Wohl war das Bedürfnis, die Lebenserscheinungen der Tiere im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung zu studieren, allenthalben vorhanden, aber es fehlte an scharfen programmatischen Richtlinien. Mehr und mehr verflossen daher die Forderungen nach physiologischen Gesichtspunkten mit solchen ökologischer Art, wie das in den letzten Jahren vor allem in gewissen, an und für sich sehr wertvollen Materialbefunden („Behavior“-Studien) amerikanischer Forscher (Shelfords z. B.<sup>2)</sup> zum Ausdruck kommt, wo die Begriffe „physiologisch“

<sup>1)</sup> Carl Semper, Über die Aufgabe der modernen Tiergeographie. Virchow-Holtendorffs Sammlg. gemeinverständlicher wissensch. Vortr. (14. Serie, 322. Heft) 1879.

<sup>2)</sup> V. E. Shelford, Physiological animal geography. Journ. of Morphol. (Whitman-Volume) Vol. 22, 1911.

id., Principles and Problems of ecology as illustrated by animals. Journ. of ecology, Vol. 3, 1915.

Auch bei Rich. Hesse, „Die ökologischen Grundlagen der Tiergeographie“ in

und „ökologisch“ bisweilen fast gleichbedeutend verwendet werden. Es werden dabei die Beziehungen und die Reaktionen des Gesamtorganismus zur Umgebung studiert, aber ohne dass das Wesen gerade dieser Lebensäußerungen und die Voraussetzungen dazu, soweit sie im Tiere selbst liegen, hinreichend erforscht wären. So interessant daher die Resultate in einzelnen Fällen auch sein mögen, so fehlt doch zur fruchtbaren Verwertung dieser Arbeitsrichtung im Bestreben nach Klärung des Verbreitungsproblems vorläufig eine prinzipielle Grundlage. Es muss zuvor klar sein, dass die nach aussen sich bemerkbar machenden, für die Verbreitung bedeutsamen Lebensäußerungen des Tieres in inneren organischen Gesetzmässigkeiten ihren Grund haben (Beispiele dafür siehe p. 55 u. 66). Deshalb ist als Voraussetzung biogeographischer Arbeit ebenso wertvoll und notwendig wie die Erforschung und Analyse der klimatischen und faziellen Umgebung, auch diejenige des Organismus selbst, dessen Beziehungen zu dieser Umgebung begriffen werden sollen. Erst wenn wir die beiden Komponenten (Aussenmedium und Organismus), die wir in ihren gegenseitigen Beziehungen erfassen wollen, kennen, werden wir auch für das Verständnis der Beziehungen der einen zur andern die richtige Einstellung gefunden haben. Sonst gelangt man bei „Behavior“-Studien, die im Zusammenhang mit dem Verbreitungsproblem stehen, im besten Fall, wie dies z. B. bei den Untersuchungen von Chenoweth, Weese<sup>3)</sup> u. a. tatsächlich geschehen ist, einfach zur Feststellung, dass die optimalen Bedingungen für die Existenz eines bestimmten Organismus denen entsprechen, die in seinem natürlichen Milieu verwirklicht sind. Erst eine physiologische Einstellung, wie sie Torrey<sup>4)</sup> für das Studium der Tropismen angestrebt

---

Hettner's Geogr. Zeitschr. 19. Jahrg. 1913, finden sich physiologische und ökologische Angaben gleichwertig nebeneinander. Die vermutlich verschiedenen exkretorischen Leistungen von Süßwasser- und Meerestieren (p. 252) sind ebensowohl behandelt wie etwa die Schutzmittel der Brandungstiere gegen Wegschwimmen und Eintrocknung (p. 340). Aber Hesse (s. besonders p. 242), ebenso wie Shelford, Adams u. a. haben zweifellos das Verdienst, die Notwendigkeit einer Weiterentwicklung der Tiergeographie als dringendes Bedürfnis erkannt zu haben. Wo übrigens Shelford wirklich physiologische Fragen behandelt, da unterscheidet er sie sehr wohl (z. B. 1911, l. c. p. 608) als „the more purely physiological problems“. Aber sie treten in seiner „Physiological animal geography“ fast ganz zurück hinter den ökologischen „Behavior“-Studien.

<sup>3)</sup> H. E. Chenoweth, The reactions of certain forest mammals to air conditions and its bearing on problems of mammalians distribution. Biol. Bull. XXXII, 1917.

A. O. Weese, An experimental study of the reaction of the horned lizard *Phrynosoma modestum* Gir. a reptile of the semi-desert. Biol. Bull. XXXII, 1917.

<sup>4)</sup> H. B. Torrey, The physiological analysis of behavior. Journ. Animal Behavior VI, 1916.

hat, wird auch die „Behavior“-Untersuchungen für die Probleme der Tierverbreitung fruchtbar gestalten.

Wenn physiologische Untersuchungen einstweilen wenig auf die Bedürfnisse der Tiergeographie hin orientiert wurden und in Beziehung mit derselben kaum gepflegt werden, so mag der Grund dazu ausser in den technischen Schwierigkeiten solcher Untersuchungen, fern von den Laboratorien, z. T. auch in der Entwicklung der entsprechenden botanischen Forschung zu suchen sein. Zwar war gerade in der Botanik in hervorragender Weise durch A. Schimpers<sup>1)</sup> Unternehmung eine bewusste Orientierung nach der physiologischen Seite vorgenommen worden. Aber es blieben nichtsdestoweniger eigentliche für die biogeographische Forschung verwertbare botanische Untersuchungen über die Lebensfunktionen und -bedürfnisse der Pflanzen sehr vereinzelt<sup>2)</sup>, und es wurden auch hier unter Umgehung der eigentlichen physiologischen Probleme gleich die Beziehungen zur Umgebung in den Vordergrund gerückt. Und doch hat Schimper selbst betont: „Nur wenn sie in innigster Föhlung mit der experimentellen Physiologie verbleibt, wird die Ökologie der Pflanzengeographie neue Bahnen eröffnen können, denn sie setzt eine genaue Kenntnis der Lebensbedingungen voraus, welche nur das Experiment verschaffen kann. Dadurch allein wird es möglich werden, die Anpassungslehre dem Dilettantismus, welcher sich in derselben mit Vorliebe breit macht, zu entreissen!“ Wenn Schimper trotzdem relativ wenig Nachfolger in seinem Sinne gehabt hat, so dürfte das nicht so sehr in der dilettantischen Tendenz der Beobachter, als im Wesen der pflanzlichen Organismen selbst gelegen sein, deren Lebensäusserungen auch in den Beziehungen zur Umgebung zu einem guten Teil solche der Form und des Wachstums sind. Diese Form- oder Wachstumsphänomene lassen sich schon durch blosse Inspektion als sog. „Anpassungen“ feststellen und nach Kategorien ordnen, so dass schon auf diese Weise eine Beherrschung und Klärung des Durcheinanders möglich erscheint. Hinter diesen Formäusserungen spielen sich in der Tat bei den einzelnen Gruppen nur relativ schwach oszillierende, energetische Prozesse ab, so dass bei den Pflanzen dem Formenwechsel eine durchaus überwiegende Bedeutung zukommt. Es sei nur daran erinnert, wie verhältnismässig einförmig und gering im

---

<sup>1)</sup> A. Schimper, Lehrbuch der Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1897. — 2. (unveränderte) Auflage 1908.

<sup>2)</sup> Soweit allerdings physiologische Untersuchungen in der Botanik im Zusammenhang mit biogeographischer Problemstellung ausgeführt wurden, handelt es sich meist um ganz besonders wertvolle Leistungen.

ganzen Pflanzenreich die für die Beziehungen der Tiere zur Umgebung so wichtigen Äusserungen des Wärmehaushaltes sind.

Als Äusserung des tierischen Lebens kommt dagegen ein ganz bedeutender Energiewechsel mit mächtigen Ausschlägen zustande, die schon für den naiven Betrachter das gesamte tierische Leben viel bewegter und plastischer erscheinen lassen als das pflanzliche. Gerade diese so wichtigen Lebenserscheinungen nun registrieren sich beim Tier nicht mehr in gleichem Masse dem Auge des Beobachters wahrnehmbar in Wachstumsreaktionen. Die Folge davon ist, dass im Tierreich viel häufiger als bei den Pflanzen hinter äusserlich ähnlicher Form ganz verschiedene Funktionskomplexe sich bergen können. Damit verliert diese äussere Form (die „morphologische Anpassung“), wenn zwar selbstverständlich nicht jede Bedeutung, so doch den auszeichnenden Charakter, der ihr bei den Pflanzen im Verhältnis zur Umgebung eigen ist und in pflanzengeographischen Begriffen, wie „Baumgrenze“ z. B., zum Ausdruck kommt. Dieses Zurücktreten des Indiziencharakters der Form hat aber gleichzeitig in den Beziehungen der Tiere zur Umgebung zur Folge: weites Auseinanderrücken der Momente, die für die physiologische Erforschung einerseits und die ökologische andererseits in Betracht kommen, indem nun erst die hinter der Form versteckten Eigenarten für sich untersucht zu werden verlangen, bevor die Beziehungen und Reaktionen zur Umgebung verstanden sein können.

Dass im Hinblick auf biogeographische Probleme sowohl allgemeiner als spezieller Art (Ausbreitung, Reliktentheorie etc.) Unterschiede zwischen Tier und Pflanze bestehen, dessen ist man sich längst sehr wohl bewusst. Mancherlei Hinweise auf die verschiedene Art der Beziehung zum Boden, der Bewegungs- und Bergungsmöglichkeit der Tiere, verglichen mit denen der Pflanzen, liegen vor. In ausdrücklicher Weise auf prinzipielle Unterschiede solcher Art hingewiesen hat vor allem der Jubilar<sup>1)</sup>, den zu erfreuen und zu interessieren der vorliegende Orientierungsversuch unternommen wurde. Für die verschiedene Art der Verbreitung der Tiere, gegenüber derjenigen der Pflanzen, wesentlich in Betracht kommen dürfte nun auch ein physiologisches Moment, darin bestehend, dass beim Tier das, was man, im Anschluss an Claude Bernards etwas anders verwendeten Ausdruck „milieu interne“, als Innenmedium bezeichnen möchte, sich stärker bemerkbar macht, ja unter Umständen bis zu einem gewissen Grad in Gegensatz tritt zur Aussenwelt, deren mannigfach

<sup>1)</sup> O. Stoll, Über xerothermische Relikten in der Schweizer Fauna der Wirbellosen. Festschrift Geogr.-Ethnogr. Gesellsch. Zürich 1901, p. 13 ff.

wechselnde Bedingungen es für den Organismus zu vereinheitlichen und mehr oder weniger indifferent zu machen bestrebt ist. In der Ausgestaltung des Innenmediums ist prinzipiell für den Organismus die Möglichkeit gegeben, sich auch physiologisch, nicht nur mehr durch die mechanische Flucht, der Einwirkung der Aussenwelt zu entziehen. Dadurch entsteht aber gerade für die biogeographische Forschung eine neue Problemgestaltung.

Ebenso wie längst anerkannt ist, dass die Verbreitung der Wassertiere infolge des relativ konstanten Aussenmediums anderen Prinzipien folgt, als die der Landorganismen, so müssen wir damit rechnen lernen, dass der tierische Organismus infolge seines mehr oder weniger konstanten, in einzelnen wichtigen Gruppen, dank der Reinigung der Körperflüssigkeit durch Respiration und Exkretion, fast unbegrenzt erneuerungsfähigen Mediums, das er in sich trägt, für die Verbreitung über die Erde besondere Verhältnisse darbietet. Dementsprechend gilt es, die physiologischen Faktoren, die für die Verbreitungsverhältnisse in Betracht kommen können, herauszuarbeiten.

Mehr und mehr in der aufsteigenden Tierreihe gewinnt jenes Moment des eigenartigen Innenmilieus an Bedeutung, um etwa bei Säugern und Vögeln eine derartige Selbständigkeit zu erlangen, dass es seine Träger, innerhalb gewisser Grenzen, z. B. der Temperatur des Aussenmediums gegenüber, völlig unabhängig macht.

Es kann wohl für die Probleme der allgemeinen Tiergeographie nicht gleichgültig sein, dass diese zwei grossen Klassen des Tierreiches, die im Wallace-Sclatterschen Faunen-System sogar fast ausschliesslich Berücksichtigung gefunden haben, eine konstante, eigene, von der der Aussenwelt unter Umständen in weiten Grenzen abweichende Wärme aufweisen, wodurch sie in scharfen Gegensatz zu sämtlichen Organismen treten, mit denen es die Pflanzengeographie zu tun hat. Auch die Wärmeverhältnisse der kaltblütigen Organismen sind mannigfach verschieden. An anderem Ort<sup>1)</sup> wurde darauf hingewiesen, dass ein bestimmter Erwärmungsgrad zweier Kaltblüter auf verschiedene Weise zustande kommen kann, und es wurde dort u. a. auf die Bedeutung der Verdunstung für den Wärmeentzug hingewiesen. Trockenheit der Umgebungsluft wirkt im Hinblick auf die Wärmeverhältnisse eines poikilothermen Organismus in gleichem Sinne, wie Herabsetzung der Aussentemperatur. In einfachen Versuchen schon lässt sich nachweisen (Prof. O. Stoll in litteris), dass z. B. jene schwarmbildenden kleinen Fliegen, die an schönen Wintertagen sich zeigen, *Trichocera*

<sup>1)</sup> J. Strohl, Poikilothermie und Homoiothermie. Festschrift für F. Zschokke. Basel, 1920.

*hiemalis*, ebenso empfindlich sind gegen 0° Kälte wie gegen den Aufenthalt in einem trockenen Gefäss. In der Tat ist durchaus damit zu rechnen, dass poikilotherme Organismen in feuchter Umgebung eher Kälte auszuhalten vermögen als in trockenem Milieu. Derartige für die Verbreitungsmöglichkeiten einer Tiergruppe sehr wichtigen Erscheinungen gehen auf Gesetzmässigkeiten in den inneren Lebensfunktionen der Organismen zurück. Eine rein ökologische Betrachtungsweise hätte hier nur die Abhängigkeit des Vorkommens vom Grad der Feuchtigkeit des Milieus einerseits und andererseits vom Grad der Aussentemperatur festzustellen vermocht. Das die beiden Momente im Hinblick auf den Organismus verbindende Motiv wäre aus der Art der Beziehungen zur Umgebung nicht zu erkennen und doch zum Weiterkommen in dieser Frage wesentlich.

Und die Wärmeverhältnisse sind nur ein Punkt, bei dem das besondere Gewicht des inneren Milieus deutlich zu Tage tritt. In gleichem Sinn auf Verselbständigung ihrer Träger gerichtet, wie die Wärmeregulation, sind auch andere Regulationsmechanismen z. B. in der Verteilung des osmotischen Druckes, des Nahrungs-, Atmungs- und Ausscheidungsmaterials.

Im Zusammenhang mit dem Wesen dieser inneren Prozesse wird beim Tier bekanntlich auch das Verhältnis zum Aussenmedium rein äusserlich ein anderes, was z. B. in der Notwendigkeit der Aufnahme organischer Nahrung und dem Fehlen der spezifischen, für CO<sub>2</sub>-Assimilation notwendigen Beziehung zum Sonnenlicht der Fall ist. Das alles bedingt ein ganz anderes Verhältnis des Tierreiches zu Erde, Licht und Luft, den wesentlichen Bestandteilen des bei biogeographischen Betrachtungen so wichtigen Begriffes des Klimas. Gewiss bestehen auch für den tierischen Organismus noch Beziehungen zum Sonnenlicht und Bedürfnisse nach anorganischem Material, auch die Tiere sind durch die pflanzlichen Organismen, die vielen von ihnen zur Nahrung dienen, indirekt an den Boden und an gewisse Gesetzmässigkeiten der Pflanzenverbreitung gebunden und auch die konstante Wärme ist bei den Homoiothermen nur auf Kosten von Stoffwechselfvorgängen (Verbrennungsprozessen) zu erzielen, deren Regulation durch die Aussentemperatur bedingt wird, aber diese Beziehungen zum Aussenmilieu haben im Gesamtbild eine andere Bedeutung und Stellung als bei den Pflanzen. Wie stark verschieden ist doch z. B. im pflanzlichen und im tierischen Haushalt die Bedeutung der dem Aussenmedium gegenüber weitgehend von gleichen physikalischen Gesetzmässigkeiten beherrschten Transpiration: beim Tier hauptsächlich

wärmeregulierend, bei der Pflanze im Zusammenhang mit der Nährsalzlieferung in ausgiebigem Masse nutritiver Art.

Massgebend für die Bewertung des Einflusses der Aussenwelt auf Organismen kann nur die Art der Reaktion sein, und hierfür sind beim Tier mannigfache bei den Pflanzen nicht verwirklichte Möglichkeiten gegeben. Während z. B. die steigende Temperatur für gewöhnlich eine Beschleunigung der chemischen Prozesse und damit auch des organischen Stoffwechsels zur Folge hat, wird bei den höheren Wirbeltieren durch das Dazwischentreten des zentralen Nervensystems ein derart beschleunigt eintreffender Reiz höchstwahrscheinlich auf hemmenden Bahnen weitergeleitet; jedenfalls ist das Resultat eine Verlangsamung gewisser Stoffwechselprozesse. Dasselbe Prinzip, das hier direkte Umkehrung der Reizwirkung zustande kommen lässt, ist aber durch die Existenz eines, allerdings verschieden leistungsfähigen Nervensystems auch sonst in der Tierreihe verwirklicht und vermag mannigfach-kombinierte Reaktionsmöglichkeiten zustande zu bringen. Es kommt bei den Tieren hinzu: die gleichzeitige Existenz von Sinnesorganen und Bewegungsfähigkeit. Mit Hilfe ihrer Sinnesorgane können sich auch niedere tierische Organismen über Temperatur und Feuchtigkeit ebenso wie über mannigfache andere Eigenschaften der Umgebung (Stille, Unruhe etc.) orientieren und infolge ihrer Bewegungsfähigkeit unter Umständen ungünstigen Verhältnissen sich entziehen. Dazu kommen die im verschiedenen Entwicklungszyklus der beiden Organismen typen gelegenen Momente, etwa im Fall der Insekten die zahlreichen mit der Metamorphose zusammenhängenden Erscheinungen (Larvenleben, Verpuppung, Kokonbildung etc.), bei denen ebenfalls wieder innerlich und äusserlich bedingte Faktoren beteiligt sind.

Gewiss hat Pagenstecher <sup>1)</sup> Recht, wenn er sein Werk über die Verbreitung der Schmetterlinge mit den Worten beginnt: „Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge ist aufs innigste verknüpft mit derjenigen der Pflanzenwelt.“ Wir werden aber diese Beziehungen nur dann richtig in Rechnung stellen und damit für die Verbreitung der Schmetterlinge Verständnis erlangen, wenn wir ihre und ihrer Raupen Konstitution und Funktionsweise berücksichtigen, die von derjenigen der Pflanzen und anderer Tiere ganz verschieden sein können, ganz ebenso wie es uns selbstverständlich erscheint, ihr hohes Alter (etwa den Säugetieren gegenüber) im Auge zu behalten.

---

<sup>1)</sup> A. Pagenstecher, Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge. Jena 1909. Zwar werden auch bei Pagenstecher organisch-physiologische Faktoren als neben den klimatischen für die Verbreitung bedeutsam erwähnt, wirklich berücksichtigt werden sie aber weiter nicht, weil eben hier zu wenig vorgearbeitet ist.



Es erscheint darnach nicht wohl angezeigt, die Probleme der Verbreitung der Tierwelt allzu sehr nach den Gesichtspunkten zu orientieren, die für das Studium der Verbreitung der Pflanzen in den Vordergrund gerückt worden sind, so stark die Versuchung dazu auch sein mag, beim Anblick der so viel geschlossener auftretenden und so systematisch durchgeführten pflanzengeographischen Forschung. Wie man kaum geneigt sein wird, die Gesetzmässigkeiten der Pflanzenverbreitung ohne weiteres auf diejenige der Verbreitung des Menschen anzuwenden, so ist ähnlich auch Zurückhaltung gegenüber entsprechender Anwendung auf die Tiergeographie angezeigt. Auch beim Menschen bestehen sicherlich Beziehungen zu Boden und Klima, sie sind aber durchkreuzt und in mannigfacher Weise beherrscht durch andere Momente (psychischer, sozialer, wirtschaftlicher, konstitutioneller, physiologischer Art).

Vom biogeographischen Standpunkt stellen Mensch und Pflanze in gewisser Hinsicht zwei extreme Punkte dar, zwischen die in vielfältiger Ausgestaltung das Tierreich sich einschleibt. Innerhalb des letzteren beginnt das Gegengewicht des Innen- gegenüber dem Aussenmedium sich physiologisch anzumelden, ohne noch die vielfältige Sicherung seiner Selbständigkeit, die es beim Menschen erlangt hat, aufzuweisen. Aufgabe der tiergeographischen Forschung muss es sein, durch geeignete physiologische Untersuchungen festzustellen, wie weit diese Eigentümlichkeit für die Gesetzmässigkeiten der Verbreitung in Betracht kommt. Letzten Endes werden ja dabei auch Gesichtspunkte gewonnen werden, die zur Bereicherung der Kenntnis von den Verbreitungsgründen der Pflanzen dienen können, da natürlich die dabei in Betracht kommenden physiologischen Momente den Pflanzen keineswegs abgehen, nur bei den Tieren eben verstärkt, mannigfaltiger und deutlicher in den Vordergrund gerückt sind. Es würde so die Pflanzengeographie wertvolle und, wie Schimpers Werk zeigt, wohlempfundene Bedürfnisse befriedigen können und für vielfache fruchtbare Anregung entschädigt werden, die sie der Tiergeographie hat zugute kommen lassen. Klagt doch auch Wangerin<sup>1)</sup> bei seinem Bestreben, dem Wesen und den Gründen gewisser Pflanzenverbreitung nachzugehen: „Man kommt immer wieder auf die grosse Unbekannte, die innere Konstitution und biologische Eigentümlichkeit der einzelnen Art, worüber sich bislang leider wenig Positives aussagen lässt“. Aber viel ist schon gewonnen, wenn dieses Moment als wichtig erkannt und nicht überhaupt der vorzeitigen Schlussfolgerung zuliebe übersehen

<sup>1)</sup> W. Wangerin, Reliktenbegriff und Konstanz der Pflanzenstandorte. Festschr. 50-jähr. Best. preuss. Bot. Verein, 1912, p. 158 ff.

wird. Uns davor zu bewahren, dazu dürfte im besonderen Masse beitragen: Verwertung und Ausbau der physiologischen Einsichten im Hinblick auf biogeographische Probleme.

\* \* \*

Praktisch wird für die Zoologie die Aufgabe zunächst lauten: physiologische Charakterisierung möglichst vieler Tierformen und zwar solcher, die besonders geeignet erscheinen zur Lösung bestimmter tiegeographischer Probleme. Es gälte z. B. festzustellen:

1. Was die besondere Eignung eines Tieres oder ganzer Tiergruppen als Wüstenbewohner ausmacht? Allererste Aufmerksamkeit wird natürlich hier den biothermischen Verhältnissen zuzuwenden sein, im besonderen dem Grad der Komplizierung und der Wärmeempfindlichkeit der nervösen Apparate. Ausserdem aber wird sich als nötig erweisen, das Bestehen verschiedener Stoffwecheltypen bei den einzelnen Tiergruppen im Auge zu behalten und die Bedeutung der bei einer Tiergruppe verwirklichten Kombination bestimmter nervöser Funktionen und Stoffwechselprozesse zu würdigen. So wird z. B. bei den in der Wüste viel vertretenen Reptilien zu untersuchen sein, wie weit etwa neben den thermischen Verhältnissen die wenig Wasser verlangende Exkretion von Harnsäure hier in Betracht kommt, die nach A. P. Mathews (zitiert bei Shelford l. c. 1911, p. 688) infolge ihres niedrigen osmotischen Druckes bei Wüstentieren besonders günstige Verhältnisse schafft. Bis jetzt war das Vorkommen von Wüstenreptilien meist nur im Zusammenhang mit erdgeschichtlichen Motiven erörtert worden;

2. wie sich physiologisch etwa zwei nahverwandte Formen (z. B. Schneckenarten des Genus *Bulimus*) unterscheiden, von denen die eine auf feucht-schattige, die andere auf heiss-trockene Umgebung angewiesen ist;

3. worin sich, physiologisch, tropische Formen von ihren Verwandten in den gemässigten und kalten Regionen unterscheiden;<sup>1)</sup>

4. wie sich ein bestimmter nivaler Typus physiologisch charakterisieren lässt;

<sup>1)</sup> Pütter z. B. erörtert in seiner Studie „Über den Stoffwechsel des Blutegels“ (Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7, 1908) die möglichen Beziehungen zwischen der vermutlich kohlehydratreicheren Nahrung der Tropenblutegel und ihrer Befähigung zu anaerobem Leben und sagt zum Schluss p. 56: „Durch die Erforschung des Stoffwechsels der Tropenblutegel würde es möglich sein, festzustellen, wie diese Tiere die „Anpassung“ an die verschiedenen Existenzbedingungen vollbracht haben, auf welchem der vielen möglichen Wege die Natur in diesem Falle den tatsächlichen Zustand geschaffen hat. Ein europäischer Blutegel würde unter den Lebensbedingungen, die die Tropenegel auszuhalten haben, nicht lebensfähig sein“.

5. wie weit das ausschliessliche Vorkommen der Korallen innerhalb einer Meereszone von bestimmter Wärme eventuell mit gewissen physiologischen Eigentümlichkeiten dieser Tiere (punkto Kalkabsonderung und dgl.) zusammenhängt [vgl. Pfeffer<sup>1)</sup> oder Simroth<sup>2)</sup>];

6. ob nicht Begriffe wie „Vorposten“ und „Relikte“, die im Hinblick auf die erdgeschichtlichen und klimatischen Verhältnisse entstanden sind, bei Berücksichtigung der physiologischen Betrachtungsweise durch solche wie „optimale Nutzniesser“ etc. ergänzt und korrigiert werden könnten.

Solche und zahllose ähnliche Klärungsversuche würden dazu beitragen, die verschiedenen Organismen nicht nur als morphologisch und historisch zu verstehende und unterscheidbare Einheiten, sondern auch als physiologische Komplexe verschiedener Leistungsgrade erkennen zu lassen, deren entsprechende Berücksichtigung ergänzend auch dort von Wert sein würde, wo die geologisch-paläontologische Deutung im Stich lässt oder — allein berücksichtigt — in die Irre führen würde.

Das sich gegenseitige Bedingen von Bauplan und Leistung ist für die biogeographische Forschung gerade auch von der Seite der „Leistung“ her von Bedeutung. Dass es z. B. keine kiemenatmenden Warmblütler gibt, hängt nicht einseitig nur vom Formzwang des Bauplanes beim Vogel oder Säugetier ab, sondern ist ebenso auch dadurch bedingt, dass diese Baupläne an einen gewissen physiologischen Leistungsgrad, etwa den der Warmblütigkeit, gebunden sind, welcher letzterer wieder nur durch Bestehen der hochwertigen Lungenatmung möglich ist. Bietet doch offenbar nur die atmosphärische Luft mit ihrem zirka 30 mal grösseren Sauerstoffgehalt die nötige Grundlage für das energetische Spiel, das den warmblütigen Organismus auszeichnet. Dass die betr. Organismen an Land oder für die atmosphärische Luft entstanden sind, ist dafür nicht entscheidend, denn andere, ebenfalls als Landtypen entstandene Formen, die Insekten z. B., vermochten sich bei sekundärem Übergang ins Wasser sehr wohl mit der Kiemenatmung zu begnügen<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Gg. Pfeffer, Über die gegenwärtigen Beziehungen der arktischen und antarktischen Faunen. Verhdl. deutsch. zool. Gesellsch. 9. Vers. Hamburg (1899) p. 270.

<sup>2)</sup> H. Simroth, Die Pendulationstheorie, Leipzig 1907, p. 38.

<sup>3)</sup> Man vergleiche übrigens zu dieser Frage L. Döderleins Ausführungen „Über Wassertiere und Landtiere“ (Zool. Anz. Bd. 40, 1912). Erörterungen wie die, warum es keine ständig in der Luft sich schwebend erhaltenden Tiere gibt (als Gegenstück zu entsprechenden, schwebenden Formen im Wasser), muten hier ebenso klassisch an, wie es als modern überrascht, wenn man der Erwähnung der Tatsache, dass es keine solchen Lufttiere gibt, im I. Buch der aristotelischen Tiergeschichte begegnet.

Ist aber eine solche Art des gegenseitigen Bedingtseins von Gesamtbau und Leistung einmal anerkannt, so dürfen bei verschiedenem Bauplan zweier Formen gewisse Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten funktioneller wie morphologischer Art nicht ohne weiteres in den Vordergrund gedrängt werden. Hier hat vielmehr die Untersuchung erst einzusetzen, um unter dem verdeckenden, äusseren Moment den Grad der Leistungsverschiedenheit festzustellen und danach die entsprechende Eignung im Hinblick auf die Verbreitungsverhältnisse zu würdigen. Erst solche Analyse und Feststellung wäre wohl Aufgabe einer „physiologischen Tiergeographie“.

Das, was Leo Waibel gelegentlich so genannt hat<sup>1)</sup>, entspricht wohl ebensowenig wie Shelfords Verwendung des Begriffes (s. S. 50) den hier zu stellenden Anforderungen. In einem kürzeren, frisch geschriebenen Artikel zu Beginn einer Forschungsreise nach Afrika, auf der er dem Tierleben viele und wertvolle Beachtung geschenkt hat<sup>2)</sup>, beschäftigt sich dieser Forscher 1912 mit der Bedeutung der Lebenserscheinungen der Tiere für den Biogeographen. Vom Schiff aus auf das Leben der im Kielwasser sich tummelnden Delphine aufmerksam gemacht, meint er z. B.: „Die gleiche äussere Gestalt von Fisch und Delphin beruht auf Convergenz in Folge physiologisch gleicher Bedingungen und dies interessiert uns Geographen viel mehr als Unterschiede im Bau zwischen beiden. Durch diese physiologische Betrachtungsweise erhalten wir einen ganz neuen Begriff für die Tiergeographie.“ In Wirklichkeit dürfte kaum etwas anderes als Ausgangspunkt für eine neue Betrachtungsweise in der Tiergeographie gefährlicher sein als eine solche Einstellung. Durch die Berücksichtigung einer einzigen Funktion (äussere Gestaltausbildung) wird eine solche Betrachtungsweise in der Tat nicht zu einer physiologischen. Abgesehen von dieser einzelnen, Ähnlichkeit schaffenden Funktion nehmen bei dem von Waibel erwähnten Beispiel die beiden konvergierenden Formen: der kiemenatmende, wechselwarme Fisch und der warmblütige, luftatmende Delphin mit ihren ganz verschiedenen nervösen und innersekretorischen Regulationssystemen im gleichen Medium wesentlich verschiedene Plätze ein. Auch in physiologischer Hinsicht weichen diese beiden Einheiten so stark auseinander, wie die den beiden Organismen zugrunde liegenden Baupläne. So verwirrend also die Vereinigung analoger Strukturen für die morphologische Systematik

<sup>1)</sup> L. Waibel, Physiologische Tiergeographie. Hettners Geogr. Zeitschr., Bd. 18, 1912.

<sup>2)</sup> Idem, Lebensformen und Lebensweise der Tierwelt im tropischen Afrika. Versuch einer geographischen Betrachtungsweise der Tierwelt auf physiologischer Grundlage. Mitteil. Geogr. Gesellsch. Hamburg Bd. 27, 1913.

sich gezeigt hat, so wenig geeignet erscheint sie letzten Endes auch in physiologischer Hinsicht. Ein Arbeiten nach solchen Gesichtspunkten würde auch für die Tiergeographie wenig Förderung bedeuten.

Biogeographische Einteilungen nach äusseren, sog. Anpassungsmerkmalen vornehmen, hiesse in einer als nötig empfundenen Forderung zu früh zum Schaden der Gesamterkenntnis Halt machen. Niemand, der — um ein extremes Beispiel zu wählen — etwa das Kamel, ein bestimmtes Reptil und eine bestimmte Schneckenart zu einer xerothermen Gruppe vereinigt hätte, dürfte den Eindruck haben, damit eine wissenschaftliche Erkenntnis gewonnen zu haben. Werden doch die tatsächlich bestehenden, einer solchen Vereinigung widerstrebenden biologischen Unterschiede zwischen den drei Tierformen zu wohl gehahnt. Ebensovienig dürfen wir uns dann begnügen, die Feststellung des Kletter-, Grab- oder Laufcharakters einer Wald-, Steppen- oder Wüstenfauna für etwas anderes als einen ganz vorübergehenden Haltepunkt in unserm Suchen nach einer kausalen Erfassung der Tierverbreitung anzusehen. So verstanden und angewandt, wie es bisher geschah, hängt der Begriff der Charakterform in der Luft. Er bedeutet einstweilen einfach die nachträgliche Registrierung schon früher gemachter Erfahrungen über das Vorkommen einer bestimmten Form, während er wohl nur dann eine wesentliche und wissenschaftliche Erkenntnis darstellen dürfte, wenn wir ihn aus Momenten heraus verstehen werden, die dem Organismus selbst eigen, also physiologisch zu ergründen sind. Gewiss können wir, wenn wir bestimmten „Charakterformen“ begegnen, aus bereits gemachten Erfahrungen auf ihre Umgebung, auf Steppe, Wüste, Alpen schliessen, wir vermögen aber vorerst nicht zu sagen, warum sie und warum nicht andere daneben oder an ihrer Stelle an diesen Zusammenhang gebunden sind; warum z. B. die Hühner, nicht aber die Tauben, alpine Formen ausgebildet haben. Nahrung, Konstitution der nackten, nesthockenden Jungen kommen wohl in diesem Falle, als Motive der Nicht-Ausbildung alpiner Tauben, vor allem in Betracht; daneben ist aber zweifellos die ganze physiologische Struktur und ihre verschieden grosse Plastizität weitgehend zu berücksichtigen. Wissen wir doch z. B., dass der Höhengaufenthalt an Herz, Kreislauf, Atmung und Exkretion, an den ganzen Stoffwechsel, Ansprüche besonderer Art stellt, die wohl nicht von jeder Tierform in gleicher Weise erfüllt werden können. Wir machen gewöhnlich bei solchen Problemen ganz allgemein gehaltene, physiologische Voraussetzungen über bestimmte Kälte-, Wärme-, Feuchtigkeits- und Nahrungsbedürfnisse, die stillschweigend nebenhergehen. Indem wir diesen Gesichtspunkten selbständige Bedeutung zuerkennen, werden wir den

Einblick in die mannigfache Bedingtheit der Verbreitung der Lebewesen noch um ein bedeutendes erweitern auf Gebieten, wo die zoologischen Objekte günstigere Verhältnisse aufweisen als die botanischen.

Gerade weil das funktionelle Getriebe der Tiere so viel mannigfachere und stärkere Ausschläge zeigt als dasjenige der Pflanzen, muss hier, an diesem Material, das Bestreben walten, hinter den Maskencharakter der äusseren sog. Anpassungsmerkmale zu gelangen und an geeigneten Beispielen das Lebensbedürfnis der Individuen einer Art zu ergründen, um deren Stellungnahme im Milieu dann zu begreifen, d. h. vom physiologischen zum ökologischen Verständnis vorzugehen.

\* \* \*

Eine solche physiologische Fundierung der Tiergeographie setzt nun gründliches, systematisches Experimentieren voraus. Auch Schimper hatte das, wie wir gesehen haben, als Forderung für die ihm vorschwebende Pflanzengeographie aufgestellt. Es ist aber gerade heute bei den Biogeographen (zoologischer wie botanischer Richtung) die Auffassung ziemlich verbreitet, dass Einsichten in das funktionelle Getriebe des Organismus, wie sie vor allem in Laboratorien (allerdings auch ausser-europäischen) gewonnen werden müssen, nicht viel von Bedeutung für die Erkenntnis der Verbreitung zu vermitteln vermögen, da bei solchen Versuchen nur ein oder wenige Faktoren isoliert betrachtet werden können. In der freien Natur aber, wo sie als Klima für die Organismen und deren Verbreitung von Bedeutung sind, wirken die Einflüsse nur mannigfach verknüpft und gleichzeitig ein. Was da gemeint wird, ist an und für sich gewiss berechtigt, lässt sich jedoch als Fehlerquelle in weitem Masse mit berücksichtigen. Mit den einzelnen Resultaten der physiologischen Experimente ist aber der Wert dieser Arbeitsart keineswegs erschöpft. Ein ganz wesentliches, daraus erwachsendes Ergebnis liegt darin, dass wir den Organismus als ein lebendiges System, als einen funktionellen Komplex respektieren und in Rechnung stellen lernen, der in seinen Dispositionen ebenso variabel ist, wie das von aussen her einwirkende Milieu. Daher einem dann auch die eigentlich ganz selbstverständliche Tatsache ständig bewusst bleibt, dass die Verbreitung der Lebewesen nicht das Ergebnis der Einwirkung verschiedener Klimate auf eine einheitliche Organismen-Masse ist, sondern das gegenseitige Ausbalancieren zweier Gesetzmässigkeitskomplexe, nämlich von Aussen- und Innenmilieu. Mit andern Worten: eine Tiergeographie, die ihre Objekte nicht nur als gegebene und gewordene morphologische Einheiten hin-

nimmt, sondern auch nach ihren Leistungen betrachtet, deutet an, dass es sich bei der Verbreitung der Organismen nicht nur um Aufnahme und Duldung dieser Organismen in einem bestimmten Gelände handelt, sondern auch um Ausnützung und Beherrschung dieses Geländes durch die Organismen.

Wir sind einstweilen noch viel zu ausschliesslich geneigt, die Verbreitungsweise der Organismen durch Wanderungen und zeitliche Veränderungen der Umgebung zu erklären und das zu vergessen, worauf Agassiz<sup>1)</sup> in seinen Erörterungen über tiergeographische Probleme immer wieder hinauskam, dass nämlich weite Verbreitung und Beschränkung des Vorkommens, Gemeinheit einzelner Tiere und Seltenheit anderer, nicht durch wechselnde Umgebung bestimmt werden, sondern von Anfang an mit zu den betr. Tieren gehörten, wir würden heutzutage sagen, mit ihr Wesen ausmachen. Dieses Wesen müssen wir auf jeden Fall möglichst vollständig mit in Rechnung zu stellen bemüht sein und es ist sehr verschieden, gerade im Hinblick auf die Verbreitungsverhältnisse. Ganz abgesehen von den Unterschieden grosser Kategorien, wie Kosmopoliten und Spezialisten, Xerothermen, Stenothermen und Eurythermen, die physiologisch auch erst noch ergründet werden müssen, spielt schon bei den einzelnen Arten eines Geländes das funktionelle Moment eine gewichtige Rolle.

So kommt Dahl<sup>2)</sup> bei seiner Untersuchung der Spinnen Deutschlands zum Schluss: „dass es unter den einheimischen Spinnen nicht zwei Arten gibt, welche genau die gleiche Stelle im Haushalt der Natur einnehmen“; und in ähnlichen Zusammenhang gehört sicherlich folgende Erwägung, zu der Thienemann<sup>3)</sup> durch das Studium der Fischverbreitung gelangt. „Aber noch wäre das Problem des örtlichen

<sup>1)</sup> Louis Agassiz, a) Notice sur la géographie des animaux. Neuchâtel 1845.

b) Principles of Zoology Pt. I Comparative Physiology by Agassiz and Gould, Boston 1848, p. 154 ff.

c) The geographical distribution of animals. Edinburgh New Phil. Journal vol. 46, 1850 (deutsch in Verhdl. Naturhist. Ver. preuss. Rheinlande Bd. 7, 1850).

Agassiz ging in den oben erwähnten Vorstellungen so weit, dass er p. 8 des unter a) genannten Aufsatzes schrieb: „Les animaux n'ont pas été adaptés à des conditions d'existence données à la surface du globe, mais notre terre a été modifiée en vue des êtres qui devaient l'habiter.“ (Wegen dieser mit dem Schöpfungsgedanken verbundenen Vorstellungen, siehe auch den Schluss der Anmerkung 3 auf S. 65.)

<sup>2)</sup> F. Dahl, Die physiologische Zuchtwahl im weiteren Sinne. Biol. Centrbl. Bd. 26, 1906.

<sup>3)</sup> Aug. Thienemann, Der Wechsel in der Zusammensetzung der Fauna. Mitteil. Fischereiverein Prov. Brandenburg, Bd. 5, 1913.

und zeitlichen Wechsels in der Zusammensetzung der Faunenverhältnisse verhältnismässig leicht zu beantworten, wenn es wirklich nur die chemische Zusammensetzung und die physikalischen Eigenschaften des Wassers, sowie geographisch-geologische Momente wären, von denen die Verbreitung der Organismen abhängig ist. Aber es kommt ein drittes hinzu, etwas Biologisches, das aus dem Wesen des Organismus heraus wächst, und unserm Probleme erst seine tiefste und eigentliche Komplikation verleiht“. Thienemann sieht dieses Spezifische in der Summe all der Beziehungen, durch die Pflanzen und Tiere einer bestimmten Oertlichkeit, einer Lebensgemeinschaft aneinander gebunden sind, d. h. er weist auf das Problem der Biocoenose hin. In Wirklichkeit dürfte aber auch dieses Moment, so wertvoll seine Mitberücksichtigung an und für sich ist, nur ein Teilmoment eines weiteren Komplexes sein und jene eigentliche Vertiefung in die Gründe der Verbreitung der Tiere nicht bringen. Diese Gründe sind, wie Thienemann richtig vermutet, im Wesen der Organismen selbst gelegen. Und damit ist wohl dasselbe gemeint, was Alex. von Humboldt<sup>1)</sup> mit seinem Zahlengesetz zu treffen suchte, demzufolge die Arten jeder Ordnung in einer bestimmten Zone einen gegebenen unveränderlichen Bruchteil der Gesamtfauuna ausmachen sollen. Dasselbe, was letzten Endes an eigentlicher Erkenntnis bei der Verwendung des „generischen Koeffizienten“ gewonnen wird. (Jaccard, Monard, Piaget)<sup>2)</sup>, mittels dessen in interessanter Weise Beziehungen festgestellt werden zwischen der Zahl der Arten und Genera und der klimatisch faziellen Verschiedenheit resp. Einheitlichkeit des Areal, in dem sie vorkommen. Dasselbe, was die vordarwinsche Tiergeographie (s. z. B. Bourdon)<sup>3)</sup> mit der Erschaffung der einzelnen For-

<sup>1)</sup> Alexander von Humboldt, Ansichten der Natur. 2. Bd. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Cotta, Stuttgart 1860, p. 84—97, 97—101.

<sup>2)</sup> P. Jaccard, Bull. Soc. vaud. sc. nat. Lausanne vol. 38, 1902, vol. 44, 1908. — Le Coefficient générique dans la distribution des espèces animales. Atti Soc. elvetica Sc. Nat. 1919, Congresso di Lugano Pt. II, p. 123. [In letzterer Notiz Erwähnung Piagets.]

A. Monard, La faune profonde du lac de Neuchâtel. Thèse ès sciences Neuchâtel 1919. (Bull. Soc. neuch. Sc. nat. XLIV, 1919.)

Vgl. dazu auch: Aug. Thienemann, Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien, in: Festschrift für F. Zschokke, Basel 1920. [Der Inhalt dieser letztgenannten Arbeit konnte allerdings hier nicht mehr berücksichtigt werden.]

<sup>3)</sup> „Admettant, avec la plupart des zoologistes, des centres de création distincts pour les différentes espèces animales, nous ne pouvons reconnaître aux climats qu'une influence secondaire sur la distribution des animaux à la surface du globe. Chaque espèce habite une certaine région jusqu'aux limites de laquelle elle a par conséquent



men an ihren jeweiligen Zentren erklärte, was ja auch Louis Agassiz, wie wir sahen, der Schöpfungs-idee zuschrieb. Dasselbe endlich, was Friedmann<sup>4)</sup> im Auge hat, wenn er im Zusammenhang mit tiergeographischen Problemen von psychischen Beziehungen der Organismen zur Umgebung spricht. Dem allem dürfte in wesentlicher Weise gedient sein und zugleich diesen Zusammenhängen gegenüber stets der nötige Grad von Objektivität gewahrt bleiben, wenn im Hinblick auf die Verbreitungsprobleme den phy-ologischen und kon-stitutionellen Eigenschaften der Organismen nachgegangen wird.

Gerade diese Seite des Problems ist, worauf wir immer wieder zurückgeführt werden, bei den Tieren deutlicher erkennbar und sollte daher hier näher verfolgt werden. Sie drängt sich z. B. direkt auf, wo der vom Organismus in die Gemeinschaft mit der Aussenwelt für gewöhnlich stillschweigend eingebrachte Anteil einmal, auch für uns erkennbar, ausbleibt. Das ist dort etwa der Fall — und dieser Fall ist häufig verwirklicht —, wo in einem bestimmten Gelände zwar alle erkennbaren Eigenschaften gegeben zu sein scheinen, damit ein bestimmter Organismus vorkomme, dieser aber trotz wiederholter Ansiedelungsversuche (Einschleppung durch den Menschen, Wanderung, Wellentransport etc.) sich nicht zu halten vermag. Entsprechend der einstweilen beim Biogeographen bestehenden bevorzugten Einschätzung der Aussenwelt (Klima, Terrain), (deren Bedeutung ja hier nicht geleugnet oder unterschätzt werden soll), ist man geneigt, an ungenügende Übersicht über die wirksamen und notwendigen Aussenfaktoren zu glauben und die Ursache für die erwähnte Erscheinung im Fehlen irgend eines Gliedes im Aussenkomplex zu suchen. Hier müsste nun aber auch fragend an den andern Komplex, den Organismus, herangetreten werden, der nur zu oft als viel zu sehr passiv und ein für allemal konstant hingenommen wird. Und doch, wie mannigfach und labil sind die Gesetzmässigkeiten und Reaktionen desselben! Z. B. hat Barfurth<sup>5)</sup> (schon 1886) bemerkt, dass die

pu s'étendre à partir d'un point central où se trouve son origine; le climat n'a pu évidemment exercer aucune influence sur la position de ce point central, antérieurement déterminée par la nature; mais l'espèce étant créée, le climat a agi, avec d'autres causes, pour fixer les limites de la région dans laquelle elle a pu se répandre". J. Bourdon, De l'influence des climats sur les phénomènes de la vie. (Mémoire couronné) Annales des Universités de Belgique 1854, p. 1. — Dadurch, dass später im Gefolge der Darwin-Wallaceschen Epoche bei Behandlung naturwissenschaftlicher Probleme der Begriff der Schöpfung als Erklärung beiseite gerückt wurde, sind natürlich die Probleme selbst, die früher damit erklärt wurden, nicht verschwunden.

<sup>4)</sup> H. Friedmann, Die Konvergenz der Organismen. Berlin 1904, p. 169 ff. und vorangehende.

<sup>5)</sup> D. Barfurth, Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Arch. mikr. Anat. 27. Bd., 1886.

Forellen nicht laichen, wenn ihnen nicht ein bestimmter Untergrund (Kieselboden) zur Verfügung steht. Auf Schlamm Boden z. B. behalten sie die Eier im Körper zurück und diese werden dann allmählich resorbiert, was bei guter Ernährung der Tiere lange Zeit, monate- und jahrelang dauern kann. Solange aber die Resorption der zurück-behaltenen Eier nicht vollendet ist, werden keine neuen gebildet. Es kann also geschehen, dass in der auf die Periode der verhinderten Eiablage folgenden Laichzeit, trotz nunmehr günstigen Untergrundes, wieder kein Laich abgesetzt wird, weil diesmal überhaupt keiner gebildet wurde. Da haben also Gesetzmässigkeiten in den Funktionen des Organismus die Beziehungen zur Umgebung in deutlicher Weise beherrscht. Eine ökologische Untersuchung hätte wohl die Abhängigkeit des Laichens von der Natur des Untergrundes, auch die für eine oder mehrere weitere Laichperioden bedeutsame Rückwirkung eines Aufenthaltes über schlammigem Boden festzustellen erlaubt, dagegen nicht die eigentlich wesentlichen Zusammenhänge zu erkennen gestattet (hier noch weniger als im Fall der Wirkung von Feuchtigkeit und Kälte auf den Organismus s. p. 55). Prinzipiell ähnliche Feststellungen wie Barfurth an Forellen hat kürzlich Stieve<sup>1)</sup> an Haushühnern gemacht, bei denen Transport, Einschliessen in Käfige etc., vor allem offenbar psychisch wirksame Momente<sup>2)</sup> eine Resorption der in Bildung begriffenen Eianlagen und länger dauernde Unfruchtbarkeit zur Folge haben. Bei der grossen Bedeutung, die der Fortpflanzungsfunktion für die Ansiedlung zukommt, sind diese Vorgänge sicher vom tiergeographischen Gesichtspunkt weiterer Untersuchung wert. Und wie vielfach würden bei näherer Betrachtung diese Phänomene sich wieder im funktionellen Getriebe mit andern verknüpft zeigen, die ebenfalls für die Verbreitung in Betracht kämen! Vor allem würde die verschiedene Periodizität in den Lebensfunktionen des Organismus in dieser Hinsicht Beachtung verdienen; so ist den Physiologen längst bekannt, dass z. B. ein Winterfrosch etwas ganz anderes darstellt als ein Sommerfrosch. Nur im Winter genügt dem Frosch z. B. die Hautatmung zum Leben. Entsprechend hat kürzlich Portier<sup>3)</sup> nachgewiesen, dass gewisse im Holz lebende Raupen nur zu bestimmter Zeit

<sup>1)</sup> H. Stieve, Über experimentelle, durch veränderte äussere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhns. Arch. f. Entw. Mch. Bd. 44, 1918. — Stieve ist es auch, der zuerst wieder, ausserhalb der Fischereiliteratur, auf Barfurths Arbeiten aufmerksam gemacht hat.

<sup>2)</sup> Vergleiche hiezu auch Wallace Craig, The stimulation and the inhibition of ovulation in birds and mammals. Journ. Animal Behavior III, 1913 (p. 219/220).

<sup>3)</sup> P. Portier, Recherches sur la résistance au froid des chenilles de Cossus et de Carpocapsa. C. R. Soc. Biol. Paris t. 79, 1916, p. 774.

im Jahr, nämlich im Winter, eine vollständige Durchfrierung ohne Schaden zu ertragen vermögen, während sie unter gleichen Versuchsbedingungen im Sommer alsbald zu Grunde gehen. Auch solche Periodizität der Lebensfunktionen wäre bei Besiedlungsfragen zu berücksichtigen. Ebenso mag daran erinnert werden, wie in zahlreichen Fällen, wo in neuerer Zeit europäische Insekten nach Amerika ausgeführt wurden, sich dem Beobachter der labile Charakter des Organismus im Hinblick auf Verbreitungsprobleme aufdrängt. Wie viele von diesen Neuansiedlern haben doch, aus den Bedingungen der alten Umgebung gelöst, ganz neue Gewohnheiten und damit Stellungen im Gesamtbild angenommen.

Wir müssen durchaus daran denken, dass bei wechselnden Aussenverhältnissen auch der lebende Organismus, der diesen Änderungen ausgesetzt ist, in gewissem Sinne ein anderer werden kann.

Und wie das funktionelle Moment für die Verbreitung der Individuen ein und derselben Art in Betracht kommt, so besteht es auch zu Recht für die Verbreitung der höheren systematischen Kategorien (Arten, Gattungen, Familien). Darauf deuten schon morphologische Feststellungen, wie die, dass etwa ein Organ in einer Gruppe sehr variabel, in einer andern dagegen ganz unplastisch erscheint. So konnte z. B. Eisig bei den Capitelliden eine ungewöhnlich grosse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Nephridien feststellen, während in einer andern Polychaetenfamilie, bei den Ariciiden, die Exkretionsorgane so wenig verschieden sind, dass sie geradezu als systematischer Familiencharakter Verwendung finden konnten. Dass solche Verhältnisse unter Umständen auf die Leistung der Organe und infolge davon auch auf die Verbreitungsmöglichkeit von Einfluss sein können, ist eine naheliegende Annahme.

Aber auch zahlreiche physiologische Erfahrungen, darunter etwa die folgenden, sind geeignet, uns in solchen Auffassungen über die verschiedene Eignung einzelner Gruppen für die Ansprüche des einen oder andern Milieus zu bestärken: Polimanti<sup>1)</sup> z. B. hat auf interessante Zusammenhänge zwischen dem Fettgehalt der Fische und ihrem vertikalen Aufenthaltsort im Wasser (Erleichterung des Schwimmens) oder auf solche zwischen Atemrhythmus und Umgebung hingewiesen. Die Folgerung ist naheliegend, dass, da auf Grund ihres Konstitutions-typus eine Form eher als eine andere zu Fettbildung befähigt ist, sie

<sup>1)</sup> O. Polimanti, Über den Fettgehalt und die biologische Bedeutung desselben für die Fische und ihren Aufenthaltsort. Biochem. Zeitschr. Bd. 56, 1913 u. Bd. 69, 1915.

O. Polimanti, Studi di Fisiologia etologica. IV. Influenza dell' „Habitat“ sul ritmo respiratorio nei pesci. Rivista di Biologia vol. 2, 1919.

auch für einen bestimmten Aufenthaltsort besser geeignet erscheint. Oder: Portier <sup>1)</sup> hat bei einem in den Fjorden Spitzbergens lebenden Fisch, der durch das Schmelzwasser der im Meere schwimmenden Eisberge ausserordentlich veränderlichem Salzgehalt des Wassers ausgesetzt ist, also bald in fast reinem Süsswasser, bald in normalem Meerwasser zu leben veranlasst wird, eigenartige, stark wechselnde osmotische Eigenschaften des Blutes festgestellt. Der Beobachter gelangt im weiteren Verlauf seiner Untersuchungen zur Annahme eines spezifischen Regulationsmechanismus, der an die Anwesenheit cholesterin-artiger Lipide in den Geweben [Blutkörperchen?] gebunden ist. Es liesse sich auch hier durchaus damit rechnen, dass solches Verhalten bei bestimmten Organisationstypen eher zu verwirklichen ist, als bei anderen. Und um nur noch einen Fall anzuführen, sei daran erinnert, wie schon vor längerer Zeit Krehl und Soetbeer <sup>2)</sup> gezeigt haben, dass gewisse, den tropischen Regionen angehörende Reptilarten bei steigender Temperatur pro Zeit- und Körpergewichtseinheit eine relativ geringere Wärmeproduktion aufweisen, als gleiche Gewichtseinheiten einer der gemässigten Zone angehörenden, allerdings mit der ersten nicht näher verwandten Form. Beide werden sich also der Temperatur der Umgebung gegenüber ganz verschieden verhalten. Dergleichen bringt nicht nur eine Präzision und Vertiefung des Begriffes „Anpassung“, sondern hilft auch die Vorstellung korrigieren, als ob nur die äusseren Verhältnisse sich änderten, das Organismenmaterial aber in seinen Funktionen weitgehend sich gleich bliebe, Reptil und Reptil, Wurm und Wurm eine bei tiergeographischen Kategorienbildungen stets gleich einzusetzende Einheit repräsentiere. Diese Verschiedenheit der physiologischen und konstitutionellen Einheit, auf die an und für sich schon alle unsere modernen Erfahrungen hinweisen, lassen sich auch aus Feststellungen entnehmen, wie derjenigen der so ungleichen Variabilität verschiedener Haustiere, etwa bei Hund, Taube und Ente einerseits und bei Gans, Katze und Esel andererseits (die einen: zahlreiche verschiedene Rassen, die andern: äusserst wenige bildend), und weisen übrigens auf die eingangs dieser Studie erwähnten Argumentationen Brauers zurück (p. 50).

\*  
\*  
\*

<sup>1)</sup> P. Portier, Adaptation du „Cottus groenlandicus“ aux variations salines du milieu extérieur. IX<sup>e</sup> Congrès Intern. de Physiol. Groningue, 1913. Vide Centralbl. f. Physiol. XXVII (Erg.-Bd.) p. 346 oder Arch. intern. Physiol. T. 14, p. 23 und Exposé des Titres et Travaux scientifiques de M. le Dr. Portier; Paris, Jouve et Cie., 1919, p. 36.

<sup>2)</sup> L. Krehl und F. Soetbeer, Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Pflüger's Archiv ges. Physiol. Bd. 77, 1899.

Zum Schluss seien einige Hauptgesichtspunkte unserer prinzipiellen Erörterungen nochmals hervorgehoben.

Gegenüber den vielfachen, Tier und Pflanze gemeinsamen Grundeigenschaften, die eine Ausgestaltung der Tiergeographie parallel derjenigen der Pflanzengeographie könnten naheliegend erscheinen lassen, sollten hier gewisse Probleme beleuchtet werden, in denen sich Unterschiede zwischen Tier und Pflanze bemerkbar machen, welche für die kausale Erkenntnis der Verbreitungsverhältnisse der Organismen im allgemeinen und speziell für die Begriffsbildung in der Tiergeographie von Bedeutung sein dürften.

Solche Unterschiede (quantitativer und kombinatorischer Art) bestehen vor allem in physiologischer Hinsicht. Durch die Art der Ausbildung seines Innenmediums tritt das Tier in eigenartige Beziehungen zur Aussenwelt, deren Einflüssen gegenüber es unter Umständen weitgehend indifferent zu werden vermag. Diese Momente sind im Leben des Tieres infolge Überwiegens des Energiewechsels besonders markant.

Es müssen demnach gerade hier die Gesetzmässigkeiten der Innenfunktionen, diese physiologischen Momente, berücksichtigt werden, wenn die Beziehungen zur Aussenwelt, also die ökologischen Momente, und darnach auch die Verbreitung im Raum richtig begriffen werden sollen.

Für die Probleme der Biogeographie ist also der Organismus nicht nur als morphologische und historisch gewordene Einheit, sondern auch als funktioneller Komplex zu würdigen.

Zu dem Gleichgewicht, in das er mit der Umgebung gelangt, steuert der Organismus einen funktionell-aktiven, nur aus der jeweiligen Eigenart seines Trägers heraus zu verstehenden Anteil bei, der gegebenenfalls ganz oder teilweise ausbleiben kann, auf jeden Fall jedoch prinzipiell in Rechnung gestellt werden muss.

Es gilt ferner, nicht nur sog. Anpassungstypen festzustellen und zu klassifizieren, sondern diese „Anpassungen“ vor allem als Indizien zu verwerten, um daraufhin zu untersuchen, was gerade eine gegebene Organismenform zum Leben in einer bestimmten Umgebung befähigt hat, während andere von den gleichen Zusammenhängen ferngehalten werden.

Dadurch würde auch grössere Sicherheit gewonnen für die Beurteilung und Anwendung von biogeographischen Begriffen, wie „Relikt“ und „Vorposten“ etc., die zu einem guten Teil entstanden sind aus der Vorstellung räumlicher Verschiebungen von Faunaelementen, die gegenüber der wechselnden Aussenwelt als unabänderlich angesehen wurden.

Letzten Endes würde durch solche Orientierung der tiergeographischen Forschung eine Erweiterung des zoologischen Arbeitsfeldes geschaffen, bei der die morphologisch-historische und die physiologisch-kausale Betrachtungsart in glücklichster Weise sich zu gemeinsamer Aufgabe zusammenfänden.

---