

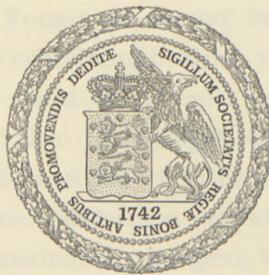
Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XVI**, 4.

ÜBER DAS VERHÄLTNIS ZWISCHEN
VERWANDTSCHAFT UND VERBREITUNG
VON ORGANISMEN IN BEZIEHUNG ZU
ÖKOLOGISCHEN STUDIEN AUF GRUND-
LAGE DER VERBREITUNG

VON

E. STEEMANN NIELSEN



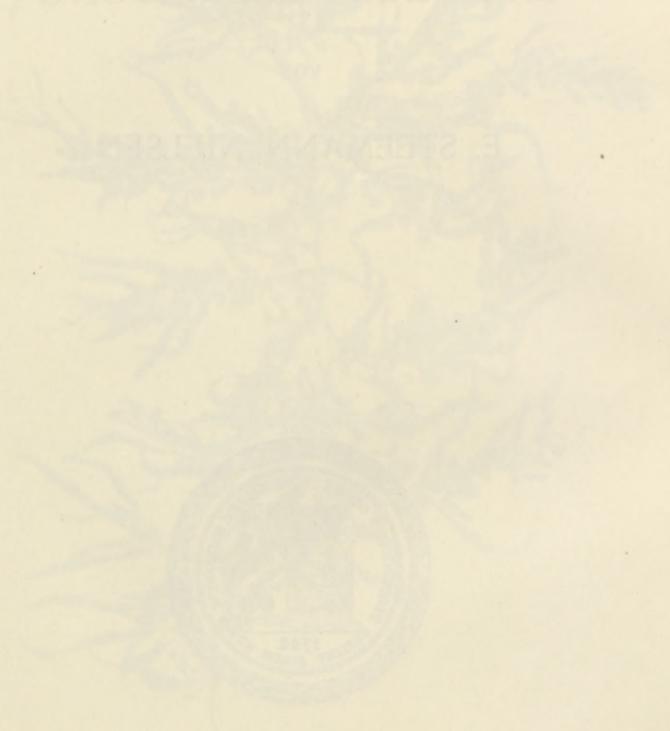
KØBENHAVN

I KOMMISSION HOS EJNAR MUNKSGAARD

1941

ÖBER DAS VERHÄLTNIß ZWISCHEN
VERWANDTSCHAFT UND VERBREITUNG
VON ORGANISMEN IN BEZIEHUNG ZU
ÖKOLOGISCHEN STUDIEN AUF GRUND-
LAGE DER VERBREITUNG

E. STEINMANN



KÖBENHAVN

1 KOMMISSION FOR BOKSALG

Printed in Denmark.

Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

Untersuchungen über die Verbreitung der verschiedenen Organismen sind ein Zweig der biologischen Wissenschaft, der durchaus nicht entbehrt werden kann, wenn man eingehendere Aufschlüsse über die Ökologie der Organismen zu gewinnen sucht.

Dass Verbreitung und Verwandtschaft der Arten in Beziehung zu einander stehen, wurde bereits in der letzten Hälfte des vorigen Jahrhunderts von verschiedenen Botanikern erkannt. Als Pionier auf diesem Gebiete ist D. STURS (1860), zu nennen. R. v. WETTSTEIN hat in seiner Arbeit »Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik« (1898) eine klare Darstellung des Problems gegeben. Als spezielle Grundlage für seine Abhandlung benutzte er vor allem die Verbreitungsverhältnisse bei Arten der Gattungen *Gentiana* und *Euphrasia*. WETTSTEIN und seine Vorgänger waren zu der Anschauung gelangt, dass die Verbreitungsbezirke von zwei sehr nahe verwandten Arten dicht aneinander grenzen, ohne sich jedoch zu decken. Im Übergangsbereich, wenn sich ein solcher findet, kann man auf Hybridisierung zwischen den beiden Arten stossen. Entfernter verwandte Arten dagegen haben meist weit voneinander gelegene Verbreitungsbezirke, oder ihre Verbreitungsbezirke decken sich mehr oder weniger, und die Arten bastardieren nicht miteinander.

Später gelangten die Zoologen, unabhängig von den Botanikern, zu der Erkenntnis der Gültigkeit dieser Regel,

die nach ihrem »Entdecker« oft die JORDANSche Regel genannt wird; so z. B. bei HESSE (1924).

Die biologische Grundlage dieser Regel ist einfach. Denken wir uns, dass eine ursprüngliche Art ein bestimmtes Areal deckt. Entsteht hier nun, z. B. durch Mutationen, eine abweichende Form, wird dieser im allgemeinen die Möglichkeit zum selbständigen Bestehen fehlen, da der Befruchtungsfaktor einen Ausgleich bewirken wird. Nur wenn ein Teil der Population örtlich oder ausnahmsweise zeitlich isoliert wird, kann er sich selbständig weiter entwickeln und eine selbständige Rasse oder Art, wie man es nennen will, bilden.

Die oben angeführte Regel über das Verhältnis zwischen Verwandtschaft und Verbreitung der Arten gilt jedoch keineswegs für alle Organismen. Bei Organismen ohne jegliche geschlechtliche Verpflanzung gilt in grossen Zügen die entgegengesetzte Regel, da hier die Verbreitungsbezirke durchschnittlich umso näher zusammenfallen je enger die Arten verwandt sind. Ferner ist auch bei einer grossen Reihe von Organismen mit geschlechtlicher Verpflanzung die Anwendung der Regel ausgeschlossen. Man findet hier alle möglichen Zwischenstadien zwischen den beiden Regeln.

Der Grund dafür, dass sehr nahe verwandte, ungeschlechtliche Organismen oft den gleichen Verbreitungsbezirk haben, liegt darin, dass infolge der fehlenden Sexualität keinerlei Ausgleich in einem Bestande erfolgt. Auf Grund von Mutation entstandene, abweichende Formen können sich unabhängig von der Hauptpopulation selbständig weiter entwickeln, sofern sie nur lebensfähig sind und sich in der Konkurrenz zu behaupten vermögen.

Wenn nicht alle geschlechtlichen Organismen der Regel

folgen, dass sich sehr nahe verwandte nicht in demselben Verbreitungsbezirk befinden, so hat diese Erscheinung verschiedene Ursachen.

Es erscheint deshalb zweckmässig, diese ganze Frage einmal genauer zu beleuchten und anhand verschiedener Beispiele zu untersuchen, inwieweit die Verbreitungsverhältnisse ökologisch ausgewertet werden können.

In erster Linie sollen hier die Verhältnisse bei den ozeanischen und semiozeanischen Organismen berücksichtigt werden, und zwar hauptsächlich deshalb, weil hier die Verhältnisse aus verschiedenen Gründen bedeutend klarer liegen als irgendwo sonst. Vor allem spielt hier das Isolationsproblem nur eine verhältnismässig geringe Rolle, und die Isolationsverhältnisse sind ziemlich klar zu übersehen. Auch sind die Verbreitungsverhältnisse hier eingehender untersucht als in manchen anderen Gegenden, da der Lebensraum über grosse Gebiete hin so gleichartig ist. Selbst wenn die Untersuchungen z. B. auf dem Lande durchgehend viel intensiver durchgeführt wurden, so ist das Resultat der bedeutend sparsameren Untersuchungen im Ozean doch oft zufriedenstellender, da die Untersuchungen an einem einzelnen Punkt des Ozeans in ganz anderem Grade für einen grossen Bezirk repräsentativ sind, als es auf dem Lande der Fall sein kann. Ferner ist die individuelle Aktionsweite bei allen ozeanischen Organismen — auch bei solchen, deren Selbstbeweglichkeit keine Rolle spielt — infolge der Wirkung der Strömungen ausserordentlich gross. Die Verbreitung im Ozean ist schliesslich auch für ökologische Studien viel leichter zu verwerten, da die meisten ökologischen Faktoren im Meere und besonders in den Ozeanen leicht zu übersehen und zu registrieren sind.

Die grossen dänischen ozeanographischen Expeditionen, die auf Veranlassung von J. SCHMIDT während vieler Jahre ausgeführt wurden, — es seien z. B. die Dana-Expeditionen 1921—1922 und 1928—1930 erwähnt —, haben darum ausgezeichnetes Material zum Studium gerade der hier zu behandelnden Probleme beigebracht.

Als Type von Organismen mit geschlechtlicher Verpflanzung wird die Gattung *Stomias* benutzt; Systematik und Verbreitung sind in einer Arbeit von VILH. EGE (1934) behandelt.

Als Musterbeispiel für Organismen ohne sexuelle Verpflanzung soll die Peridineen Gattung *Ceratium* angeführt werden; ihre Verbreitung in den Ozeanen ist vom Verfasser bereits früher behandelt worden (STEEMANN NIELSEN, 1939).

Die Gattung *Stomias*, die zu den primitiven Beifischen gehört, findet sich im tropischen, subtropischen und temperierten Wasser aller Weltmeere. Bekannt sind sechs Arten. Fünf Arten bilden eine mehr oder weniger nahe verwandte Gruppe, während eine einzelne Art, *S. nebulosus*, isoliert dasteht. Zwei Arten der ersten Gruppe sind besonders nahe verwandt, und zwar *S. affinis* und *S. boas*, von denen die letztere verschiedene Rassen oder Unterarten bildet. Der Unterschied zwischen den beiden Arten ist etwas grösser als zwischen den Unterarten der *S. boas*. *S. colubrinus*, *S. brevibarbatus* und *S. danae* sind auch mit den früher erwähnten Arten verwandt, jedoch nach EGE in etwas geringerem Grade.

Bei einer Untersuchung der Verbreitung der nahe verwandten Formen der Gruppe *S. affinis-boas*¹⁾ fällt so-

¹⁾ Siehe Fig. 1. Hier sind nur die Verbreitungsverhältnisse im nördlichen Atlantischen Ozean angegeben. Eine Übersichtskarte der totalen Verbreitung sämtlicher Arten und Rassen der Gattung *Stomias* ist bei EGE, 1934, Tafel 1 zu finden.

gleich auf — worauf auch EGE hinweist —, dass die einzelnen Formen horizontal einander ausschliessen. *S. affinis* ist eine äquatoriale Art, die nur im wärmsten Wasser in der Nähe des Äquators und in den von hier ausgehenden warmen Strömen — dem südlichsten Teil des Golfstromes im Atlantischen Ozean und dem südlichsten Teil des Kuro Shiva im Stillen Ozean — gefunden wird. *S. boa boa* hingegen ist eine subtropische Form; sie findet sich auf beiden Hemisphären im Atlantischen Ozean und ist somit eine bi-subtropische Form. Im Indischen und im Stillen Ozean ist sie aber bisher nur auf der südlichen Hemisphäre gefunden worden. Im Indischen Ozean sind auf der nördlichen Hemisphäre keine Lebensmöglichkeiten für eine solche Form vorhanden; im Stillen Ozean dagegen ist auf der nördlichen Halbkugel *S. boa boa* durch die ihr sehr ähnliche *S. boa atriventer* vertreten.

Im temperierten Wasser kommt im nördlichen Atlantischen Ozean *S. boa ferox* vor. Auf der südlichen Halbkugel dagegen findet sich *S. boa gracilis*, die vorläufig nur im Indischen und im Stillen Ozean beobachtet wurde, aber, wie anzunehmen, sicher auch im südlichen Atlantischen Ozean heimisch ist.

Alle diese *Stomias*-Formen sind in den Wasserschichten der Oberfläche zu finden. Die drei Arten *S. colubrinus*, *S. brevibarbatu*s und *S. danae*¹⁾, die, wie bereits erwähnt, nach EGE den vorher genannten Formen nahe stehen, sind dagegen Bewohner der etwas tieferen Wasserschichten — von etwa 150 m Tiefe nach unten: *S. brevibarbatu*s, die bisher nur im Atlantischen Ozean nachgewiesen werden konnte, kommt dort vor, wo die Temperatur in einer Tiefe

¹⁾ Die Verbreitung von *S. colubrinus* und *S. brevibarbatu*s im Atlantischen Ozean ist in Fig. 2 angegeben.

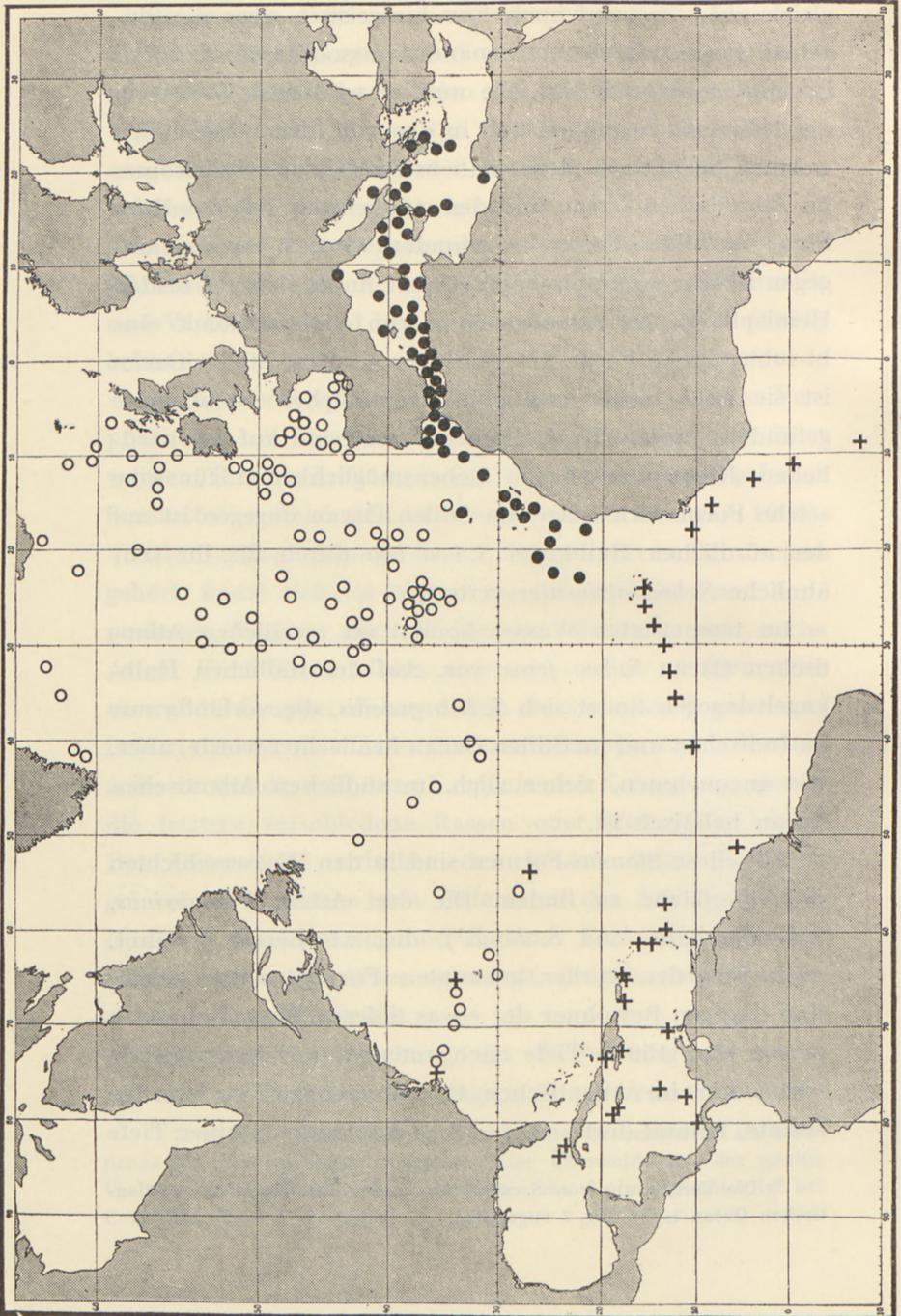


Fig. 1. Verbreitung von ● *Stomias boa boa*, ○ *Stomias boa ferax* und + *Stomias affinis*, nahe verwandten Oberflächenformen (nach EGE).

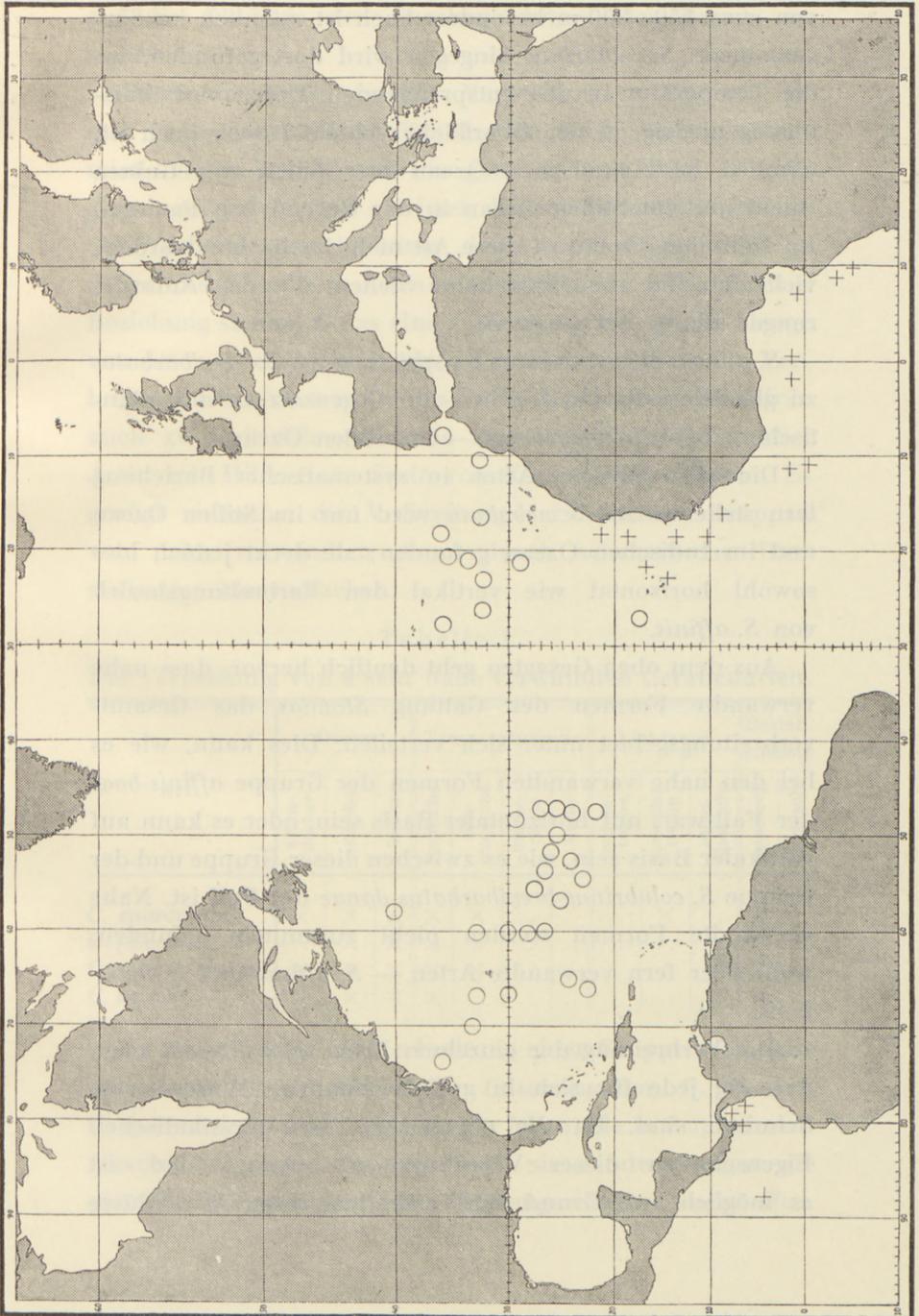


Fig. 2. Verbreitung von + *Stomias colubrinus* und O *Stomias brevibarbadus*, nahe verwandten Tiefenformen (nach EGE).

von etwa 150—200 m besonders hoch ist, nämlich im Sargassomeer. *S. colubrinus* hingegen wird dort gefunden, wo die Temperatur in den entsprechenden Tiefen verhältnismässig niedrig, in der Oberflächenschicht jedoch hoch ist, nämlich im Atlantischen Ozean im Gebiete der Guinea Bucht und im Stillen Ozean in der Gegend von Panama. Im Indischen Ozean ist diese Art nicht beobachtet worden; vielleicht sind auch hier keine Stellen, die den Anforderungen dieser Art genügen.

S. danae scheint in ihren Ansprüchen der *S. brevibarbatus* zu gleichen; sie findet sich — im Gegensatz zu der atlantischen Art *S. brevibarbatus* — im Stillen Ozean.

Die allen übrigen Arten in systematischer Beziehung fern stehende Art *S. nebulosus* wird nur im Stillen Ozean und im Indischen Ozean gefunden; sie deckt jedoch hier sowohl horizontal wie vertikal den Verbreitungsbezirk von *S. affinis*.

Aus dem oben Gesagten geht deutlich hervor, dass nahe verwandte Formen der Gattung *Stomias* das Gesamtverbreitungsgebiet unter sich verteilen. Dies kann, wie es bei den nahe verwandten Formen der Gruppe *affinis-boas* der Fall war, auf horizontaler Basis sein, oder es kann auf vertikaler Basis sein, wie es zwischen dieser Gruppe und der Gruppe *S. colubrinus-brevibarbatus-danae* der Fall ist. Nahe verwandte Formen werden nicht zusammen gefunden, wohl aber fern verwandte Arten — *S. affinis* und *S. nebulosus*.

Die Verbreitung der einzelnen Arten oder Rassen zeigt, dass sie jede für sich in ganz bestimmten Wassersorten heimisch sind. Da die chemischen und physikalischen Eigenschaften dieser Wassermassen bekannt sind, ist es möglich, auf Grund der Verbreitung bündige Schlüsse

auf die Ökologie der einzelnen Arten oder Rassen zu ziehen.

Betrachtet man nun die Verbreitungsverhältnisse bei den ungeschlechtlichen Ceratien verglichen mit den Stomatiden, so erhält man ein ganz anderes Bild. Im allgemeinen, jedoch mit gewissen Einschränkungen, werden die Verbreitungsverhältnisse desto gleichartiger sein, je näher die einzelnen Arten zueinander in systematischer Beziehung stehen. Da es eine ausserordentlich grosse Menge von Arten — etwa 70 — gibt, ist es nicht möglich, die Verbreitung aller Arten auf einer Karte darzustellen. Es würde auch zu weit führen, wollte man die Verbreitung aller Arten mit Hilfe einer Serie von Karten verdeutlichen. Es genügt vielmehr, die Verbreitung verschiedener Gruppen von nahe verwandten Arten durch schematische Darstellungen klarzumachen.

Tabelle 1.

Die Verbreitung von 4 sehr nahe verwandten Ceratienarten.

Art	Ozean			Temperaturzone				Lichtzone			Bezieh. z. Küste	
	Atlan- tischer	Indischer	Stiller	tropische	sub- tropische	tempe- rierte	kalte	eupho- tische	mesopho- tische	oligo- photische	ozeanisch	neritisch
<i>C. euarquatum</i> ..	×	×	×	×	×	×	..	×	..
<i>C. filicorne</i>	×	×	×	×	×	..
<i>C. symmetricum</i> ..	×	×	×	×	×	×	×	..
<i>C. axiale</i>	×	×	×	×	×	×	..

In Tabelle 1 ist die Verbreitung einer Gruppe sehr nahe verwandter Arten dargestellt: *C. euarquatum*, *C. filicorne*, *C. symmetricum* und *C. axiale*. Sie leben alle in den warmen Meeren und sind rein ozeanisch; sie werden so gut wie niemals in den eigentlichen Küstengewässern angetroffen.

Alle Arten sind Bewohner der etwas tieferen Wasserschichten, durchgehend in 50—100 m Tiefe. Sie sind sogenannte oligophotische und mesophotische Arten. *C. euarquatam*, *C. symmetricum* und *C. axiale* werden im Atlantischen Ozean, im Indischen und im Stillen Ozean gefunden, während *C. filicorne* nur in den beiden letztgenannten vorkommen. Wir sehen indessen, dass das hauptsächliche Verbreitungsgebiet der vier nahe verwandten Arten das gleiche ist. Wir haben hier keinen Befruchtungsfaktor, der die Population innerhalb eines einzelnen Bezirks zu homogenisieren sucht. Entsteht durch Mutation aus einer Form eine neue, so kann sich diese unabhängig von der Hauptpopulation weiter entwickeln. Da in den morphologischen Charakteren nahe Verwandte natürlich in erster Linie auch in bezug auf die physiologischen Charaktere nahe verwandt sein müssen, so ist es selbstverständlich, dass nahe verwandte, ungeschlechtliche Organismen in der Regel in ökologischer Beziehung ungefähr dieselbe Verbreitung haben. Nahe Verwandte werden oft — doch nicht immer — dieselbe Verbreitung in Hinsicht auf Licht, Temperatur und den ozeanisch-neritischen Faktor haben. Bei der geographischen Verbreitung sind noch andere Umstände von Bedeutung, so im besonderen die Isolationsfrage, die in der Regel durch geomorphologische Ursachen bestimmt wird. Ist ein ozeanisches Warmwasserceratium im Stillen Ozean entstanden, wird es auch bis zum Indischen Ozean Verbreitung finden; diese beiden Ozeane sind durch warme Wassermassen miteinander verbunden. Sofern die Art sowohl in dem sehr warmen, äquatorialen Wasser als auch in dem weniger warmen, subtropischen Wasser leben kann, ist es sehr wohl möglich, dass eine Verbreitung vom Atlantischen zum Indischen Ozean oder umgekehrt

stattfindet. Alle ozeanischen Ceratienarten, die sich im subtropischen Wasser finden, kommen gleichermassen in allen drei Ozeanen vor. Dies gilt jedoch nicht immer für jene Arten, die ausschliesslich in dem ausgeprägt warmen, äquatorialen Wasser heimisch sind. Einige dieser Arten, jedoch nicht der grössere Teil, finden sich entweder im Atlantischen oder im Indischen und im Stillen Ozean. Dies ist z. B. der Fall bei der bereits erwähnten Art *C. filicorne*, die nicht im Atlantischen Ozean gefunden wird.

Wie wir im vorstehenden gesehen haben, sind die ökologischen Forderungen aller Arten der obenerwähnten Ceratien-Gruppe einigermassen gleichartig, wonach auch ihr Hauptverbreitungsgebiet zusammenfällt. Betrachten wir die Verbreitung der Arten im einzelnen, sehen wir jedoch, dass Gradverschiedenheiten in den ökologischen Ansprüchen der einzelnen Arten vorliegen. *C. symmetricum* hat seine Verbreitung sowohl in den ausgeprägt warmen wie weniger warmen, subtropischen Wassermassen. Ähnlich verhält sich *C. euarcuratum*. *C. filicorne* und *C. axiale* sind dagegen reine Warmwasserarten; sie werden weder im Mittelmeer noch bei Neu-Seeland gefunden.

Alle vier Arten sind Schwachlicht-Organismen, wenn auch in verschiedener Abstufung (s. STEEMANN NIELSEN, 1939, Tab. 4—6). Drei sind oligophotische Arten; sie kommen sowohl auf planktonarmen wie planktonreichen Stationen durchweg in einer Tiefe von mehr als 50 m vor. Dies trifft vor allem auf *C. filicorne* und *C. axiale* zu. *C. euarcuratum* muss als eine mesophotische Art bezeichnet werden. Auf den planktonarmen Stationen fand sie sich nur etwas häufiger unterhalb 50 m Tiefe, auf den planktonreichen Stationen am häufigsten oberhalb 50 m. Man sieht somit bei einer genaueren Untersuchung dieser nahe ver-

wandten Arten, die in den Hauptzügen sowohl die horizontale wie die vertikale Verbreitung gemeinsam haben, dass sich doch geringfügige Verschiedenheiten hinsichtlich der ökologischen Ansprüche bemerkbar machen. Dies ist auch der Fall bei den Arten der meisten anderen Gruppen von nahe verwandten Ceratien. Nur verhältnismässig selten hat

Tabelle 2.

Die Verbreitung von 4 sehr nahe verwandten Ceratienarten.

Art	Ozean			Temperaturzone				Lichtzone			Bezieh. z.Küste	
	Atlantischer	Indischer	Stiller	tropische	sub-tropische	temperierite	kalte	euphotische	mesophotische	oligophotische	ozeanisch	neritisch
<i>C. inflatum</i>	×	×	×	×	×	×	..	×	..
<i>C. longirostrum</i>	×	×	×	×	×	×	×	..
<i>C. falcatum</i>	×	×	×	×	×	×	×	..
<i>C. falcatiforme</i>	×	×	×	×	×	×	×	..

eine Gruppe von sehr nahe verwandten Arten eine fast absolut identische Verbreitung. Dies ist z. B. der Fall bei den Arten *C. inflatum*, *C. longirostrum*, *C. falcatum* und *C. falcatiforme* (Tabelle 2). Näheres über die Verbreitung der Ceratien findet man bei STEEMANN NIELSEN 1939.

Hieraus wird ersichtlich, dass, obgleich bei nahestehenden Arten die Verbreitungsverhältnisse im grossen und ganzen die gleichen sind, dies keineswegs in allen Einzelheiten gilt; man findet sogar sehr nahe verwandte Arten mit völlig verschiedener Verbreitung. *C. tripos* ist eine Art der temperierten Zonen, die vor allem in neritischen Gebieten häufig auftritt. Die ihr sehr ähnliche Art *C. tripodoides* dagegen ist eine ozeanische Warmwasserart. Wie bei allen Untersuchungen über die Verbreitung der Orga-

nismen, muss man auch da, wo es sich um ungeschlechtliche Organismen handelt, mit der systematischen Behandlung sehr gründlich verfahren. Untersuchungen über die Verbreitung, bei denen nicht absolut systematisch zu Werke gegangen wird, sind verwerflich. Auf alle Fälle muss vermieden werden, solche Ergebnisse ökologisch zu verwerten. Auch darf man sich nicht dazu verleiten lassen, auf Grund scheinbar übereinstimmender Verbreitung von Naheverwandten bei ungeschlechtlichen Organismen Sammelarten zu bilden, wenngleich eine Systematik bei ungeschlechtlichen Organismen oft ganz besonders schwierig ist, da nahe verwandte Arten natürlich nur mit grossen Schwierigkeiten voneinander zu unterscheiden sind. Man muss oft die Statistik zu Hilfe nehmen, und, wenn dies infolge der Spärlichkeit einzelner im Material vorhandener Arten unmöglich ist, sollte man am besten ganz darauf verzichten, die Verbreitungsverhältnisse ökologisch zu verwerten. Dies ist auch der Fall bei Ceratien mehrerer Gruppen. Es ist mir z. B. nicht geglückt, die Verbreitungsverhältnisse bei der *Depressum*-Gruppe klar zu legen, da nur in vereinzelt Fällen hinreichendes Material zur Verfügung stand, um die einzelnen Arten dieser Gruppe statistisch zu trennen; vorläufig ist es nicht möglich, diese Arten auf andere Weise zu trennen. Anders gestaltet sich die Sache, wenn man die Reaktion der einzelnen Arten gegenüber den verschiedenen Faktoren kennt. So kann man, selbst wenn das Material einer einzelnen Art in einer Probe sehr dürftig ist, durch Analogieschluss die Variationstendenz bei der seltenen Art bestimmen und so eine systematische Bestimmung ausführen.

Vergleicht man nun die Verbreitungsverhältnisse der geschlechtlichen Stomatiden mit denen der ungeschlecht-

lichen Ceratien, so sieht man deutlich, dass beide Gruppen sich völlig verschieden verhalten; bei der ersten Gruppe haben nahe verwandte Formen nicht dasselbe Verbreitungsgebiet, während dies gerade bei der anderen Gruppe ganz allgemein der Fall ist.

Zur Verdeutlichung des Zusammenhanges zwischen Verbreitung und Verwandtschaft bei geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Organismen wurde sowohl ein ozeanisches Fischgeschlecht wie ein ozeanisches Geschlecht von Einzellern benutzt, und es konnte gezeigt werden, dass sich diese beiden Gruppen ganz und gar verschieden verhalten. Es erhebt sich also die Frage, ob alle übrigen Organismen das gleiche Verhältnis von Verbreitung zu Verwandtschaft aufweisen, d. h., ob sie sich entweder wie die Fischgattung *Stomias* oder wie die Algengattung *Ceratium* verhalten.

Bei vielen Organismen machen zahlreiche Faktoren die Frage recht verwickelt, sodass nicht immer gleich zu sehen ist, ob die Regeln zutreffen. Für die ungeschlechtlichen Arten liegen die Verhältnisse im Prinzip immer so wie bei den Ceratien: nahe verwandte Arten werden in allen Gruppen mit fehlender Sexualität nebeneinander leben können, und die Verbreitung wird in der Hauptsache desto ähnlicher sein, je näher verwandt die Arten sind, obgleich es natürlich auch hier wie bei den Ceratien nahe verwandte Arten mit verschiedener geographischer und ökologischer Verbreitung gibt. Ich will nicht näher hierauf eingehen, sondern nur auf die zahlreichen, namentlich skandinavischen Arbeiten über Verbreitung von apogamen Samenpflanzen, z. B. *Taraxacum*, *Hieracium*, *Alchimilla* u. a., hinweisen.

Bei den echten ozeanischen, sexuellen Organismen kommt die Regel, dass nahe verwandte Arten einander

ausschliessen, immer klar zum Ausdruck. Jedenfalls ist dies bei allen jenen Gruppen, die auf dieses Problem hin behandelt worden sind, der Fall; es können hier z. B. die fliegenden Fische erwähnt werden, die von BRUUN (1935) untersucht worden sind. Aber auch auf ozeanische Organismen, bei denen die Eigenbewegung keine Bedeutung für die Verbreitung hat — wie z. B. die Copepoden — trifft die Regel absolut zu (vergl. DAHL 1921).

Im Ozean bewirken die Meeresströmungen, dass die Organismen eine fast maximale individuelle Aktionsweite haben. Demnach können eigentliche Lokalrassen bei diesen Organismen nicht entwickelt werden, und die Verhältnisse sind dadurch leichter zu übersehen. Bei jenen Organismen dagegen, bei denen die individuelle Aktionsweite sehr klein ist, können erstens Lokalrassen entstehen, zweitens kann sich eine Art ohne scharfe Grenzen allmählich von einer Gegend zur andern ändern, und die Regel über das Verhältnis zwischen Verbreitung und Verwandschaft tritt folglich nicht immer so augenfällig wie bei den ozeanischen Organismen hervor. Auch sind die ökologischen Faktoren über grosse Strecken sonst meist nicht so einheitlich wie im Ozean.

Noch einige Beispiele mögen hier angeführt werden. Die zwei dänischen *Geum*-Arten, *G. urbanum* und *G. rivale*, die miteinander sehr nahe verwandt sind, da sie unter Kulturbedingungen leicht bastardieren, können in der Natur dicht nebeneinander wachsen. Sie sind indessen ganz verschiedene ökologische Typen; Bastarde findet man in der Natur ausserordentlich selten, wahrscheinlich weil diese weder mit der einen noch der andern Art konkurrieren können.

Bei Organismen, die in irgendeiner Weise an andere

Organismen gebunden sind (parasitische Würmer z. B.), können sehr nahe verwandte Formen geographisch nebeneinander leben, wenn die beiden nahe verwandten Arten an verschiedene Wirtsorganismen gebunden sind; sie haben ja eine verschiedene Ökologie. Selbst dann, wenn die Möglichkeit vorhanden ist, dass sich die nahe verwandten Arten kreuzen, braucht dies nicht dazu zu führen, dass sie ineinander aufgehen, da die Bastarde wohl entweder überhaupt bei keinem der Wirtsorganismen leben können oder sich nur nicht in der Konkurrenz behaupten können.

Die angeführten Beispiele stehen daher nicht in Widerspruch zu der Regel über das Verhältnis zwischen Verwandtschaft und Verbreitung bei den sexuellen Organismen; die Regel kommt nur nicht unmittelbar deutlich zum Vorschein. Bei anderen sexuellen Organismen ist es dagegen überhaupt nicht möglich, die Regel anzuwenden.

Z. B. liegt eine Gruppe von Naheverwandten ganz ausserhalb dieser Regel. Das ist diejenige, bei der der Unterschied zwischen zwei Naheverwandten nur in einem einzelnen Gen besteht, wo dieser jedoch so gross ist, dass die Systematik diese beiden Organismen als verschiedene Varietäten bezeichnen muss. So findet man nach WINGE (1928) ausser der gewöhnlichen Form der Mohnpflanze *Papaver rhoeas* mit abstehender Behaarung am Blütenstengel zuweilen eine Varietät mit anliegenden Haaren, var. *strigosa*. Es besteht nur ein einziger Genunterschied zwischen diesen beiden. Das Gen für anliegende Behaarung ist dominierend. Diese beiden Arten können an ihrem natürlichen Standort nebeneinander wachsen, da bei einer Kreuzung in der F_2 -Generation eine gewöhnliche Mendelsche Spaltung eintreten wird. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Gartenschnecke *Helix hortensis* mit

einer gestreiften und einer ungestreiften Varietät, bei der die ungestreifte dominierend ist.

Die zytologische Forschung der letzten Jahre hat erwiesen, dass bei einander nahestehenden Pflanzenrassen die eine in manchen Fällen aus der anderen durch Chromosomenverdoppelung entstanden ist. Ein typisches Beispiel findet man z. B. bei *Oxycoccus* (HAGERUP, 1940). Solche nahestehenden Formen können naturgemäss nebeneinander wachsen, da sie sehr schwer miteinander bastardieren können. Dagegen hat bei der Entwicklungsgeschichte der Tiere allem Anschein nach Chromosomenverdoppelung keine Bedeutung gespielt.

Bei den Fischen ist die Beobachtung gemacht worden, dass einander sehr nahe verwandte Arten oder Rassen nebeneinander leben können, wenn sie verschiedene Laichzeiten haben. Als typisches Beispiel mag die Gattung *Ammodytes* erwähnt werden, von der in den dänischen Gewässern zwei sehr nahe verwandte Arten gefunden werden, nämlich *A. marinus* und *A. Tobianus*. Morphologisch unterscheiden sich die beiden Arten nur durch die verschiedene Anzahl der Wirbel; sie können jedoch nicht in der Natur bastardieren und dadurch ineinander aufgehen, da die erste im Winter laicht, die andere im Frühling und im Sommer (KÄNDLER, 1937). Die beiden miteinander sehr nahe verwandten Arten können demnach nebeneinander leben.

Auch bei sexuellen Pflanzen können zwei sehr nahe verwandte Arten nebeneinander wachsen, ohne dass die Bestände homogenisiert werden, wenn ihre Blütezeit verschieden ist.

Die beiden häufig vorkommenden dänischen *Rhinantus* Arten — *R. major* und *R. cristagalli* —, die im Mai-Juni

blühen, haben Varietäten, die neben den Hauptformen wachsen, aber erst im Spätsommer blühen. Bastardierung zwischen den Hauptformen und den Varietäten ist demnach unmöglich. Ein ganz ähnliches Verhältnis findet man bei *Odontites rubra*, die bei uns in zwei Formen vorkommt: var. *verna*, die im Hochsommer blüht, und var. *serotina*, die im Spätsommer blüht. Endlich soll noch *Galium verum* erwähnt werden; neben der Hauptform wird die Varietät *Wergeni* gefunden, die früher als die Hauptform blüht.

Bei anderen Organismen (Tieren) kann die Ursache des Nebeneinandervorkommens der sehr nahe verwandter Arten daran liegen, dass eine einzelne Art während der Eiszeit in verschiedene Bestände getrennt wurde, und jede sich dann für sich weiter entwickelt hat, jedoch in etwas auseinandergender Richtung. Nach dem Rückgang des Eises haben sie sich wieder über dasselbe Gebiet verbreitet, waren aber nicht mehr imstande, mit einander zu kopulieren, weil sich z. B. die Genitalwerkzeuge in verschiedener Richtung entwickelt hatten. Unter den Feldheuschrecken findet man nach HESSE, 1924, Seite 71 ein typisches Beispiel. Die drei Arten der Gattung *Stenobothrus*, *S. stigmaticus*, *micromaculatus* und *lineatus* bildeten wahrscheinlich vor der Eiszeit eine Art mit derselben Verbreitung; während der Eiszeit wurde diese in verschiedene Bestände, die sich verschiedenartig weiter entwickelten, isoliert, und zwar eine nach Südwesten, eine nach Südosten und eine nach Nordosten. Nun kommen sie in fast ganz Europa nebeneinander vor, ohne dass die Arten bastardieren.

Die Regel über das Verhältnis zwischen Verwandtschaft und Verbreitung bei den sexuellen Organismen ist natürlich nur unter stabilen natürlichen Verhältnissen anzuwenden, wenn es auch eine bekannte Tatsache ist, dass

es sogar in Botanischen Gärten sehr oft unmöglich ist, nahe verwandte sexuelle Pflanzen zusammen anzubauen. Nach wenigen Jahren sind die verschiedenen Arten durch Bastardierung mehr oder weniger verändert. Auf Kulturland (Grasfeldern z. B.) wird bei der Aussaat auch eine Menge von Unkräutern verbreitet. Da das Samenmaterial oft von weit entlegenen Gegenden stammt, können nahe verwandte Unkräuter (verschiedene Rassen z. B.) auf diese Weise nebeneinander zum Wachsen kommen. Dies ist jedoch kein stabiler Zustand. Würde das Kulturland sich selbst überlassen und könnten solche nahe verwandten Unkräuter unter diesen Bedingungen überhaupt ihren Platz behaupten, würden die Bestände im Laufe kürzerer oder längerer Zeit durch Bastardierung ineinander aufgehen. Ein sehr interessantes Beispiel wird von TURESSON (1925) angeführt. Von *Plantago major* gibt es in Skandinavien zwei Typen, eine ursprüngliche Küstenform und eine Inlandsform, die erst mit dem Ackerbau nach Skandinavien gekommen ist. Nur in Gegenden, in denen der Ackerbau die Küste noch nicht erreicht hat, wird die ursprüngliche Form gefunden. Wo der Ackerbau die Küste erreicht hat, ist die ursprüngliche Küstenform durch Bastardierung in der neuen Form aufgegangen. Es wird natürlich einige Zeit vergehen, bevor zwei nahe verwandten Formen, die durch Wandern der einen oder beider schliesslich zusammentreffen, ganz und gar ineinander aufgehen. Die Zeitdauer wird unter anderem davon abhängen, wie lange die einzelnen Generationen dauern. Unter sonst gleichen Verhältnissen muss dieser Prozess z. B. bei einjährigen Pflanzen bedeutend schneller verlaufen als bei Bäumen.

In der vorliegenden Abhandlung wurden zwei typische, leicht übersehbare Beispiele für das Verhältnis zwischen

Verwandschaft und Verbreitung ausführlich behandelt, denn solche Beispiele haben immer dann besondere Bedeutung, wenn über ein Problem Klarheit geschaffen werden soll. Durch verschiedene Beispiele aus dem Tier- und Pflanzenreich wurde weiter gezeigt, dass man zwischen den Grenzfällen des Verhältnisses zwischen Verwandschaft und Verbreitung Übergänge findet. Die angeführten Regeln gelten nicht absolut, sondern bilden nur Richtlinien, denen bei der Behandlung aller hierher gehörenden Fragen zu folgen ist. Als am Ende des vorigen Jahrhunderts WETTSTEIN und seine Vorgänger das Verhältnis zwischen Verwandschaft und Verbreitung bei den sexuellen Pflanzen entdeckten, wurde das Problem gewissermassen umgekehrt und die Verbreitung als Mittel zur Bestimmung der Verwandschaft benutzt (WETTSTEIN). Hierdurch ist das eigentliche Fundament dieser Forschungsmethode bei vielen Botanikern verständlicherweise etwas in Misskredit gekommen. Es ist sehr gewagt, von der Verbreitung von Arten auf deren Verwandschaft zu schliessen, da ja auch viele andere Faktoren bestimmend sind. Es ist sehr oft recht schwierig oder gar unmöglich, den Verwandschaftsgrad zwischen verschiedenen Organismen zu bestimmen. Man darf auch nur mit den allerkleinsten systematischen Einheiten arbeiten.

Die moderne Fischereibiologie, vor allem der dänische Fischereibiologe JOHNS. SCHMIDT, der Leiter der Dana-Expeditionen, hat ausserordentlich viel zum Verständnis der Verwandschafts- und Verbreitungsverhältnisse beigetragen. Es wurden vor allem eine Reihe von Merkmalen bei den Fischen statistisch erfasst, z. B. die Anzahl von Wirbeln und Finnenstrahlen. Die *Stomias*-Arten wurden auch gerade als Typenexempel für die Verbreitung der sexuellen Orga-

nismen benutzt, da die Unterschiede zwischen den systematischen Einheiten statistisch erfasst werden können.

Für Untersuchungen über die Verbreitung, die ökologische Schlüsse zum Ziel haben, eignen sich die Organismengruppen mit grosser individueller Aktionsweite, wie z. B. die ozeanischen Stomatiden und Ceratien, am besten, da man es bei diesen mit gleichartigen Arten oder Rassen zu tun hat. Hier kann man tatsächlich aus den Verbreitungsverhältnissen ökologische Schlüsse ziehen.

Für derartige Untersuchungen sollte man deshalb besonders solche Organismen wählen, die sich den oben genannten Typen anschliessen. Bei sexuellen Organismen, die einen geringen individuellen Aktionsradius haben, sodass die Bestände innerhalb des Gesamtareals der Grossart oder des Rassenkreises sehr ungleichartig sind, machen sich mancherlei Erscheinungen geltend, die die ökologischen Schlussfolgerungen erschweren. Geht man von einem Gebiet zu einem anderen über, hat man keinerlei Sicherheit dafür, dass man noch mit denselben Organismen zu tun hat, selbst wenn sie sich anscheinend genau gleichen. In ökologischer Beziehung sind es unter Umständen doch verschiedene Typen. Übergänge von einer Type zur anderen sind oft so unmerklich, dass man unmöglich bestimmte Grenzen ziehen kann. Aus dem Pflanzenreich können leicht Beispiele herangezogen werden, die beweisen, dass eine »Art« ein recht unbestimmter Begriff sein kann. Bei solchen Organismen empfiehlt es sich demnach, die Verbreitungsverhältnisse nicht ohne weiteres als Grundlage für ökologische Schlüsse zu verwenden.

Untersuchungen über die Verbreitung der Arten sind nur eine Form von ökologischen Studien. Von nicht geringerer Bedeutung sind die experimentellen Untersuchungen. Beide

Forschungswege müssen Hand in Hand gehen. Die meisten ozeanischen Organismen (z. B. die Ceratien) sind vorläufig ungeeignet für experimentelle ökologische Untersuchungen, da diese Organismen nicht gezüchtet werden können. Hier muss die ökologische Forschung sich vorläufig mit den Resultaten begnügen, die durch die Verbreitungsuntersuchungen geschaffen werden. Es ist daher ein glücklicher Zufall, dass die Untersuchungen über die Verbreitungsverhältnisse gerade bei den ozeanischen Organismen infolge der grossen individuellen Aktionsweite sehr geeignet für ökologische Schlüsse sind.

STUDIEN ÖBER
Literatur.

- BRUUN, A. F., 1935: Flying-Fishes (Exocoetidae) of the Atlantic, systematic and biological studies. Dana-Report 6.
- DAHL, F., 1921: Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena.
- EGE, V., 1934: The Genus *Stomias* Cuv., taxonomy and bio-geography. Dana-Report 5.
- HAGERUP, O., 1940: Studies on the significance of Polyploidy IV. *Oxycoccus*. *Hereditas* XXVI.
- HESSE, R., 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- KÄNDLER, R., 1937: Beobachtungen über die Laichzeiten der *Amodytes*-Arten in Nord- und Ostsee. *Zoolog. Anz.* Bd. 118.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1939: Die Ceratien des Indischen Ozeans und der Ostasiatischen Gewässer. Dana-Report 17.
- STURS, D., 1860: Beiträge zu einer Monographie des Genus *Astrantia*. Sitzber. d. Math. naturw. Klasse der Akademie der Wissensch. in Wien. XL. Bd.
- TURESSON, G., 1925: The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* VI.
- v. WETTSTEIN, R., 1898: Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena.
- WINGE, Ø., 1928: Arvelighedslære paa eksperimentelt og cytologisk Grundlag. København.

