

Biogeographische Bemerkungen zu K. Mandl's Abhandlung¹⁾ über *Cicindela lunulata* Fabr. und ihre Rassen auf Grund meiner Theorie der morphologisch-progressiven Tier- verbreitung.

Von Hermann Kolbe, Berlin-Lichterfelde.

Die mit zahlreichen neuen Originalangaben bereicherten Beschreibungen der Rassen dieser Cicindelenart durch Carl Mandl hat mir Veranlassung gegeben, meine Theorie der morphologisch-progressiven Tierverbreitung auf diese Rassenverteilung anzuwenden. Die dabei von mir gewonnenen guten Resultate habe ich im folgenden dargelegt.

Bekanntlich bilden weit verbreitete Tierarten, vor allem der Insekten in den verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes mehr oder weniger morphologisch und auch regional abgegrenzte Rassen. Die morphologischen Merkmale dieser Rassen erscheinen denjenigen, die die natürlichen Ursachen, den roten Faden ihrer ursächlichen Bildungen nicht kennen, zwar regellos, sie sind es aber nicht, wie ich immer wieder finde und erkenne, wenn ich die Rassenreihen solcher Arten überschaue. Ich sehe, daß die morphologischen Veränderungen und Unterschiede der Rassen einer Art gesetzmäßig auftreten. Diese Gesetzmäßigkeit kommt mir immer wieder vor die Augen. Ich finde, daß dieses gesetzmäßige Verhalten der morphologisch-progressiven Merkmale in stetiger Verbindung mit der biogeographischen Verbreitung der Art und ihrer Rassen vor sich geht. Das ist bisher nicht erkannt worden. Es sind vor allem die an den Endpunkten der Wanderwege erreichten final abschließenden morphologischen Variationen, welche dann recht deutlich erkannt werden, wenn man sie mit den einfachen morphologischen Bildungen der anfänglichen Stadien des Wanderweges vergleicht. Nur ist es wichtig, den Ausgangspunkt, das Ursprungsgebiet der Art zu kennen und festzustellen. Vom Ursprungsgebiet aus verbreitete sich die Art in verschiedenen Richtungen der Windrose nach geeigneten Plätzen für ihre weitere Entwicklung und Entfaltung, und in ihrem Gefolge entstanden neue Formen, die mit der Entfernung vom Entstehungsorte progressiv sich weiter entwickelten und vervollkommneten.

Die primitivsten Rassen suche ich also in dem Ursprungsgebiet der Art, wo deren einfachste Formen meist noch vorhanden sind. Bei der von hieraus stattfindenden Verbreitung blieb ein Teil der Primärform im Ursprungsgebiet zurück; ich nenne sie Residualform. Sie kommt meist noch jetzt dort vor. Der andere Teil wanderte aus und verbreitete sich weiter, um alsdann an einem passenden Orte wieder stationär zu

¹⁾ Arb. morph. taxon. Ent. Berlin-Dahlem, 1, 124—129, 239—246, 1934.

werden und hier eine neue Form zu bilden. Das ging je nach der Ausbreitungsmöglichkeit so weiter und durch den innewohnenden progressiv wirkenden Entwicklungstrieb und den bildenden Einfluß der Umwelt wurden wiederum neue Formen hervorgerufen. Aber das ist nach der Natur der Gattungen verschieden; z. B. hatten die Arten der schnellfüßigen Angehörigen von *Cicindela* ein größeres Wandergebiet als die langsameren Mitglieder von *Carabus*. Deswegen bildeten diese in demselben Lande zahlreichere Arten aus sich heraus als jene.

Eine besonders weite Verbreitung haben viele Gattungen und Arten des europäisch-asiatischen, kurz eurasiatischen Kontinents, mit Einschluß der mediterraneischen Länder Nordafrikas. Hier in den letzten und äußersten Ländern des Verbreitungsgebietes wohnen die am meisten progressiv entwickelten Arten und Rassen, auch Gattungen und Untergattungen; es sind die fortgeschrittensten Formen einer Arten- oder Gattungsgruppe, die Finalformen, deren primitivste Anfänge in Zentralasien zu suchen sind.

Die Herleitung der Tierwelt Eurasiens und der Mediterran-Fauna aus Zentralasien ist für mich eine grundsätzliche Annahme, die ich immer wieder mit neuen Beweisen belegen kann. Zentralasien, vom Altai und angrenzenden Gebirgen und Ländern südlich von Sibirien bis zum Himalaya und anschließenden Gebirgsländern, sowie von Turkestan und Pamir bis Ostchina, ist der Entstehungsherd der reichen paläarktischen Lebewelt.

Nunmehr wende ich mich für eine spezielle Betrachtung der geographischen Verbreitung und Morphologie der *Cicindela lunulata* Fabr. zu, einer besonderen eurasiatischen Coleopterenart der Cicindelidenfamilie. Carl Mandl hat diese weit über die paläarktische Region verbreitete Art hinsichtlich ihrer Rassen eingehend bearbeitet und die Rassen nach Merkmalen unterschieden, die recht verborgen an versteckten Organen liegen und bisher weder morphologisch noch systematisch angewandt wurden. Es ist die Schuppenbekleidung des ersten Lappens des Präputialsackes am Penis und die Bildung der Dornenplatte am dritten Lappen desselben Organs. Das untersuchte Material befindet sich im Dahlemer Museum.

Diese Merkmale und noch andere weisen mit der Verbreitung der Rassen sich ändernde Bildungen auf und sind beweisführend für meine Theorie der morphologisch-progressiven Tierverbreitung. Mandl ist auf diese meine Theorie nicht eingegangen und hat die sich daraus für *Cicindela lunulata* ergebenden Resultate hierauf nicht angewandt. Ich hole dies im folgenden nach; denn es ist nicht nur eine wichtige ergänzende morphologisch-biogeographische Studie zur Erkenntnis dieser Käferart, sondern auch wiederum ein wertvolles Zeugnis für die Richtigkeit und den inneren Kern meiner Theorie. Ich werde hier nachweisen, daß die

Lehre der morphologisch-progressiven Tierv Verbreitung; die den Inhalt meiner Theorie bildet, immer mehr durch neue Beweise unterstützt und vertieft wird.

Die primitiven Rassen der *Cicindela lunulata* wohnen in Asien, die primitivste ist auf Zentralasien beschränkt; es ist die Rasse *conjunctae-pustulata* Dokht.

Der Ursprung, die Abstammung der *Cicindela lunulata* Fabr. ist in Dunkel gehüllt, jedenfalls mir unbekannt; Walther Horn kann darüber wohl mehr sagen. Aber die Kenntnis von ihrem Entstehungsgebiet ist nach meiner Ansicht sichergestellt. Die Primärform ist die Rasse *conjunctae-pustulata* Dokht., und diese bewohnt die Ufer der Salzseen Zentralasiens, von der Dsungarei und Transkaspien durch Turkestan, Gobi und Tibet bis Beludschistan und Kaschmir. In Ostchina schließt sich die Rasse *peipingensis* Mndl. an, und in Südwesten die Rasse *aulicoides* J. Sahlb. Der primitive Charakter dieser asiatischen Rassen liegt in der einfachen (schuppenlosen) Beschaffenheit des ersten Lobus des Präputialsackes, der nach und nach, aber erst im westlichen Eurasien, also erst bei den westwärts wohnenden Rassen mit spitzen Schuppen ausgestattet ist. Das ist also ein additives Merkmal, welches von Mandl bei den einzelnen Rassen mit besonderer Genauigkeit beschrieben und durch Abbildungen illustriert ist. Auch die unbehaarte Stirn ist für die inferioren asiatischen Rassen charakteristisch. Die Rasse *conjunctae-pustulata* ist außerdem durch die dreieckige, scharf zugespitzte Dornenplatte am dritten Lobus des Präputialsackes gekennzeichnet.

Die Rasse *peipingensis* in Nordostchina zeigt eine lang dreieckige Dornenplatte mit scharfer Spitze. Sie bewohnt die Provinz Tschili (Peking, Tientsin) und nimmt nach Mandl eine gesonderte Stellung ein.

Die dritte inferiore Rasse Asiens ist *aulicoides*, die von den beiden anderen Rassen abgesondert in Südwestasien wohnt (Palästina, Jordantal, am nordöstlichen Ufer des Toten Meeres, Mesopotamien, Küste Ägyptens und Arabiens bis Abessinien. Auch morphologisch steht sie durch die längliche, am Ende abgerundete Dornenplatte und den an der konkaven Seite mit einem Buckel versehenen Penis isoliert.

Von diesen inferioren Rassen Asiens gehen die superioren Rassen des Mediterrangebietes und benachbarter Länder aus. Ich erkenne zwei Wanderwege, welche diese Rassen bei ihrer Verbreitung nach Westen genommen haben, einen nördlichen und einen südlichen; der nördliche beginnt am Kaspischen Meere. Ich finde es sehr bemerkenswert, daß hier drei Rassen von *C. lunulata* auftreten. Die Umgegend des Kaspischen Meeres ist ein wichtiger Entstehungsherd für neue Rassen und Arten, ebenso wie der Kaukasus und Transkaukasien, worüber ich schon früher geschrieben habe (*Carabus*, *Melolontha*). Für die Rassen

der *Cicindela lunulata* ist die Trennung am Kaspischen Meere außerordentlich klar und bezeichnend. Bis an die Ostseite des Sees (Transkaspien) ist die zentralasiatische Rasse *conjunctae-pustulata* vorgedrungen. Am Nordostufer desselben beginnt die westwärts durch Südrußland bis in das südliche Mittel- und Südeuropa (außer Spanien) nach Mandl weit verbreitete Rasse *nemoralis* Oliv. Dagegen erscheint die über Westasien (Armenien, Kleinasien, Cypern, Rhodus, Palästina) und bis Griechenland (Attika) verbreitete Rasse *Winkleri* Mndl. bereits am Süd- und Westufer des Kaspischen Meeres.

Mit den Rassen *nemoralis* und *Winkleri* beginnen also die superioren Formen der *C. lunulata*; der erste Lobus des Präputialsackes ist bereits in der basalen Hälfte mit spitzen Schuppen bewehrt, aber die Stirn ist in beiden Rassen noch haarlos, bei *nemoralis* im Westen teilweise behaart.

Die Rasse *Winkleri* ist vom Kaspi aus südwestwärts verbreitet und nimmt einen spezialisierten Ausdruck an. Die Dornenplatte ist, im Gegensatz zu den anderen Rassen, mit 2 langen Spitzen und zuweilen noch mit einer dritten Spitze versehen. Die Flügeldecken sind stark gewölbt.

Die Rasse *nemoralis* ist vom Kaspi aus westwärts, also äquatorial verbreitet, worauf ich noch zurückkommen werde; denn das ist in morphologisch-biogeographischem Sinne nach wichtig. Bei ihr ist der erste Lobus des Präputialsackes zwar ebenfalls auf der basalen Hälfte mehr oder weniger mit scharf zugespitzten Schuppen stark bewehrt, oft aber auch auf der vorderen Hälfte. Es ist also schon eine Zunahme dieses für die europäischen Rassen neuen Charakters bemerkbar. Die breite Dornenplatte ist nur kurz zugespitzt und zuweilen mit einem kleinen Höckeransatz versehen.

Aber zuletzt sehen wir im äußersten Südwesten des Verbreitungsgebiets der Art die südwärts (in Spanien) sich anschließende Rasse *lunulata*. Sie zeigt die extrem-morphologischen Verhältnisse, und zwar in Verbindung mit dem finalsten Vorkommen. Der erste Lobus des Präputialsackes ist nämlich in der unteren Hälfte mit scharf zugespitzten Schuppen bewehrt. Die Dornenplatte (am 3. Lobus) ist breit dreieckig. Die höckerartige Erhebung am Ende des häutigen Teiles des Penis ist in geringerem Maße als bei der Rasse *barbara* ausgebildet, bei den übrigen Rassen aber kaum angedeutet. Die Stirn und das erste Antennenglied sind stark behaart, auch bei *barbara*, bei den übrigen Rassen aber nur etwas oder schwach oder unbehaart. In der Schuppenbekleidung übertrifft die Formenreihe *nemoralis-lunulata* typ. die *barbara*-Reihe ganz beträchtlich. Beide Endreihen sind aber gegenüber den primitiven Rassen Asiens je nach den Merkmalen ganz final ausgebildet und stehen vollkommen im Gegensatz zu den Asiaten.

Nummehr werfen wir einen Blick auf den südlichen Wander-

weg der Art (Rasse *barbara* Cast.), der sich an das Verbreitungsgebiet der primitiven Rasse *aulicooides* J. Sahlb. (Südwestasien, Küsten Ägyptens bis Abessinien) ansetzt, die südlichen Küstenländer des Mediterrans verfolgt und im westlichen Marokko endet. Die Form *reductemaculata* Mndl. der Cyrenaika gehört als Unterrasse zu *barbara*. Ihren morphologischen Fortschritt bekundet *barbara* westwärts. Durch das teilweise herrschende Merkmal des mit welligen Feldern bedeckten, aber unbewehrten, nicht mit spitzen Schuppen besetzten ersten Lobus des Präputialsackes lehnt sich *barbara* an die primitiven Rassen Asiens an; aber es kommt bei den nordafrikanischen Rassenangehörigen auch vor, daß die hinterste Stelle mit sehr kleinen, kurz zugespitzten Schuppen versehen ist (Mandl). Das ist bereits ein Merkmal der superioren Rassen, noch mehr aber die starke Behaarung der Stirn. Dazu kommt das Merkmal der sehr schmalen, scharf zugespitzten Dornenplatte, wodurch sich die Rassen des südlichen Wanderweges von jenen des nördlichen unterscheiden. Auch *barbara* ist im übrigen spezialisiert. Der Körper ist kräftig gebaut. Die Flügeldecken sind hinten etwas verbreitert, glänzend schwarz, zuweilen braun, ihre Zeichnung verschieden entwickelt.

Übrigens kommt *barbara* auch in Sizilien vor. Das ist sehr interessant, schon wegen des früheren geologischen Zusammenhanges dieser Insel mit Afrika. Es war immer schon für den denkenden Forscher eine auffallende Tatsache, daß ein beträchtlicher Prozentsatz der Coleopterenarten Siziliens in Europa auf diese Insel beschränkt ist und sonst nur in Nordafrika wohnt.

Paläogeographisch ist Sizilien nur ein abgeschmürtes Anhängsel Nordafrikas. Diese Insel war während der Miozänzeit mit der vorgeschobenen Küste Nordafrikas kontinental verbunden. Das ist gerade gegenwärtig wichtig bei der Betrachtung der geographischen Rassen der *Cicindela lunulata*. Nicht nur Sizilien, auch andere Inseln, z. B. Malta, sind Reste des alten ehemals weiter ausgedehnten nordafrikanischen Küstenlandes. Auf Malta lebten Zwergformen von *Elephas* und *Hippopotamus* (Neumayr), was allein schon beweist, daß diese Insel der Rest eines großen Kontinents ist.

Nach Arldt scheint Sizilien vom Festlande Afrika gegen das Ende der Pliozänzeit getrennt worden zu sein, da viele Gattungen Siziliens in Nordafrika fehlen. Sizilien muß auch lange Zeit mit Malta verbunden gewesen sein; denn 43% seiner Mollusken (Kobelt) hat es mit jener Insel gemeinsam. Malta bildete wohl einen Teil Ostsiziliens. Westsizilien muß eine Zeitlang von Ostsizilien getrennt gewesen sein. Diese insularen Veränderungen kamen in der Quartärzeit vor.

Die Beziehungen Siziliens zu Sardinien treten für die *lunulata*-Rasse *Fiorii* Grandi in den Vordergrund. Es würde sonst weniger wahr-

scheinlich sein, daß diese Rasse zu dem südlichen Wanderwege gehört, obgleich sie im Bereich des nördlichen Wanderweges der Art liegt. Allein schon die Form der schmalen zugespitzten Dornenplatte erscheint ausschlaggebend für die Zugehörigkeit zu den Rassen des südlichen Wanderweges, der von Asien westwärts führt, also zu der Reihe *aulicooides-barbara*.

Sardinien (mit Korsika) war während der Quartärzeit länger mit Sizilien als mit dem Festland Italien verbunden (Holdhaus für die Coleopteren, Kobelt für die Mollusken).

Die Zugehörigkeit der Rasse *Fiorii* zu dem südlichen Wanderwege ist durch die quartärzeitliche Verbindung Sardiniens mit Sizilien wahrscheinlich gemacht. Der Zusammenhang Siziliens mit Nordafrika scheint schon vorher gelöst worden zu sein. Nach der Isolierung Siziliens bildete sich in der Pleistozänzeit auf Sardinien und Korsika die Rasse *Fiorii* aus. Diese morphologischen und paläogeographischen Beweismittel sprechen also für meine eben dargelegte Ansicht von der Herleitung dieser Rasse aus der *Barbara*-Reihe. Die Rasse *Fiorii* erscheint gut spezialisiert; sie ist durch ihre Körpergröße und die stark behaarte Stirn ausgezeichnet, ebenso durch den sehr stark pigmentierten und robusten Penis. Der erste Lobus des Präputialsackes ist auf der hinteren Hälfte mit kleinen, scharf zugespitzten Schuppen besetzt. Die Spitze der ziemlich schmalen Dornenplatte ist scharf abgesetzt.

Mit dem Abschluß der vorstehenden Darlegungen kommt mir noch ein Gedanke über einen Ausblick auf den Verlauf und die Richtung der Verbreitungswege der *Lunulata*-Rassen, der die Progressiv- und Finalbildungen der Rassen noch illustriert. Mir ist es oft aufgefallen, daß Arten und Rassen Eurasiens in äquatorialer Richtung längere Verbreitungsbahnen haben als die Rassen in meridianer oder ähnlicher Richtung.

Wo die äquatorial weit nach Westen und Südwesten (Südfrankreich) verbreitete Rasse *nemoralis* im äußersten Südwesten aufhört und südwärts (Spanien bis Marokko) in die Rasse *lunulata* übergeht, zeigt sich eine solche Abänderung mit kürzerer Wanderbahn. Ebenso hat sich ein im Osten nach Süden gerichteter Zweig in die Rasse *Winkleri* umgewandelt.

Die Rasse *barbara*, die quer durch die Küstenländer Nordafrikas zieht und auch in Sizilien vorkommt, sendet einen Seitenzweig, *Fiorii*, nordwärts als besondere Rasse in Sardinien und Korsika.

In Asien ist die Rasse *aulicooides* als südwestliche Abzweigung von der zentralasiatischen *conjunctae-pustulata* zu betrachten.

Die Ursache der langen äquatorial gerichteten Wanderbahnen ist im Klima zu suchen, welches in den meridian gerichteten Verbreitungsarealen verschiedenartiger ist als in den äquatorial gerichteten langen Verbreitungsarealen mit größtenteils ähnlichem Klima.

Über Eurasien sind einige *Cicindela*-Arten ebenfalls weit verbreitet;

sie geben ähnlichen Betrachtungen Raum, wie die oben behandelte Art. Es sind im besonderen *campestris* und *hybrida* L. Die meisten anderen Arten sind nicht so weit verbreitet.

Interessante Betrachtungen in ähnlichem Sinne gewährt schließlich auch die Cicindelidengattung *Tetracha* (*Megacephala*), die am reichhaltigsten auf der Südhemisphäre ausgebildet ist; sie wurzelt aber in Asien (Transkaspien). Sie ist teils nach Afrika, teils bis Australien verbreitet. Ein weiterer Vorstoß ging über den Südpolarkontinent während des mesozoischen Zeitalters nach Südamerika und weiter nordwärts in vielen Arten.

Noch ein Wort über *Manticora*. Wie ist das abgesonderte Vorkommen dieser abenteuerlich erscheinenden Riesencicindelide in Afrika (nur Südafrika) zu erklären? Sie ist nebst *Mantica* offenbar ein terminaler Zweig einer alten Gruppe. Beide Gattungen sind offenbar in Südafrika entstanden, aber von außerhalb herzuleiten. Nach Walther Horn haben sie Beziehung zu *Omus* und *Amblychila* Kaliforniens. Hinweise auf die Herkunft dieser Gattungen aus Asien sind unbekannt. Die kalifornische Fauna ist eigenartig; ich halte sie für einen Rest des untergegangenen Teiles des nordpazifischen Kontinents, der sicher nahe Beziehungen zu Asien hatte. Der Wanderweg für Abstammlinge der kalifornischen Gattungen nach der Südhemisphäre ist zwar lang, aber nicht unwahrscheinlich. Dazu kommt, daß wir dann auf dem Wege zum Südpolarkontinent im äußersten Süden Archiplatas, nämlich im Feuerland, eine nahe verwandte Cicindelide, den *Agrilus fallaciosus*, finden, aus dem eine lange Historie spricht. Auf der Antarktis werden sich dann in mesozoischer Zeit Gattungen entwickelt und entfaltet haben, welche die Prototypen der obengenannten Endformen *Mantica* und *Mantichora* in Südafrika waren, die noch jetzt hier existieren. Sie sind die morphologisch-progressiv am meisten gehobenen Gattungen der Familie. Die finale Gattung zeigt den Abschluß des morphologischen Aufstiegs und zugleich das Endziel der geographischen Verbreitung. Darin liegt das gesetzmäßige Verhalten, das hier immer wieder in die Erscheinung tritt.

Weitere derartige Studien an Cicindeliden und anderen Coleopteren können später folgen.

Literatur.

- Kolbe, H., Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Coleopteren. Hamburg 1907, 125 S. Mit 3 Karten.
- , Tiergeographie und Morphologie, neue Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiergattungen. Zool. Anzeiger, **77**, 195—209, 1928.
- , Über progressiv-morphologische Tierverbreitung. Ebenda, **81**, 177—189, 1929.
- , Die biogeographische Betrachtung der Coleopterengattung *Pterostichus* Bon. im Sinne meiner Anschauungsweise über progressiv-morphologische Tier-

- verbreitung. Festschrift f. Dr. G. Th. Oudemans. Tijdschr. v. Entomologie, **75**, Supplement, 211—222, 1932.
- Kobelt, W., Studien zur Zoogeographie. II. Die Fauna der meridionalen Subregion. Wiesbaden 1898.
- Holdhaus, K., Wissenschaftliche Ergebnisse einer 1906 nach Italien unternommenen Forschungsreise. Vorläufige Mitteilung. Wiener Akadem. Anzeiger, **8**, 106—111, 1907.
- , Coleopteren-geographische Studien in Italien. Entom. Wochenbl., **25**, 58—60, 1908.
- Mandl, Karl, *Cicindela lunulata* Fabr. und ihre Rassen. Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie aus Berlin-Dahlem, **1**, 124—129, 239—246, 1934.
- Ardt, Th., Handbuch der Paläogeographie. 2 Bände, Leipzig 1919, 1922.

„Aus der entomologischen Welt“.

Professor Dr. Heymons ist pensioniert worden, sein Nachfolger ist Professor Dr. von Lengerken. Der Name seines Institutes ist umgewandelt worden in Institut für landwirtschaftliche Zoologie, Universität Berlin.

Der Tachiniden-Spezialist Oberlehrer Heinrich Kramer ist am 7. April 1935 im 63. Lebensjahre in Niederoderwitz (Oberlausitz) gestorben. X

Paul Heckel, ist 79 Jahre alt, am 9. März 1935 in Stralsund gestorben.

Dr. Otto Schubart hat eine Fischerei-Anstellung in Pernambuco, Brasilien, angenommen.

Dr. V. Székessy ist neuerdings koleopterologischer Assistent am Nationalmuseum in Budapest.

Dr. Stephan Breuning, der durch verschiedene Handlungen in den letzten Jahren recht unangenehm von sich hat reden lassen, publiziert jetzt in Frankreich unter dem Namen Etienne de Breuning.

Professor Dr. Carlos E. Porter is publishing an illustrated synonymical Catalogue (without descriptions) of the Fauna of Chile. For the following groups he likes to get still specialists:

- I. Coleoptera: Carabidae, Gyrinidae, Staphylinidae, Silphidae, Scydmaenidae, Malacodermidae, Dermestidae, Mordellidae, Scolytidae, Tenebrionidae.
- II. Diptera: Muscidae, Ortalidae, Trypetidae.
- III. For many groups of other orders (except Cicadidae and Ichneumonidae) specialists are also still missing.

Each collaborator would receive 50 reprints of his part which had to be written in English or French.

Walther Horn.
