© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Abb. 4. Die Parameren von der Seite gesehen.
,, 5. Mittlere Fühlerglieder von *Debora Bocandei* Power
,, 6. Schmuckfleckenzeichnung der *Debora*-Arten.
,, 7. Penis von *Debora Bocandei* Pow.
,, 8. Mittlere Fühlerglieder von *Debora Thomsoni* Pow.
,, 9. Penis von *Debora Thomsoni* Pow.

Beitrag zur Kenntnis der Dynastiden (Col.).

Von

Paul Minck, Berlin.

(Mit 19 Figuren und 2 Karten im Text.)

8. Palaearktische Oryctiden.

(Nachtrag zu ,,Allgem. Betracht. über Variationen" im Archiv für Naturg. 1916, A. 12, p. 9 sq)

Meinen Ausführungen im Archiv f. Naturgesch. 1916, A, Heft 12 möchte ich zur Frage, wie weit die Beschaffenheit oder die Menge der Nahrung während der Entwicklung auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale Einfluß hat, einige Bemerkungen hinzufügen.

Im Herbst vorigen Jahres trug ich etwa 20 ziemlich ausgewachsene Larven von *Oryctes nasicornis* ein, die ich in einem reichlich großen Gefäß — damit sie kannibalischen Gelüsten nicht frönen konnten — zur Verpuppung bringen wollte. Absichtlich hielt ich die bisher an reichliche Nahrung gewöhnten Tiere etwas knapp, reichlich feucht und ziemlich kühl. Der Erfolg war, daß von den 20 Larven sich nur 2 verpuppten, während die anderen eingingen. Die Käfer schlüpften erst Anfang September und zwar 1♀ und 1♂ mit wenig entwickelten sekundären Geschlechtsmerkmalen. Scheinbar sind also nun doch die Nahrungsverhältnisse und die Temperatur von Einfluß auf die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale, wenn diese eine Beobachtung überhaupt als verläßliche Unterlage dienen kann, was ich bezweifle. Wir sehen zwar bei höheren Tieren auch, daß äußere Einflüsse auf die Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale Einfluß haben, so beim Hirsch der Verlust eines oder beider Hoden, Verletzungen der Gliedmaßen usw., doch sind diese Störungen mit jenen wohl kaum in Vergleich zu ziehen.

Ich habe in meiner Arbeit a. a. O. ausgeführt, daß die Männchen mit stark entwickelten sekundären Geschlechtsmerkmalen die höchste Spezialisierung innerhalb der Art darstellen. Je höher ein Individuum spezialisiert ist, umsomehr ist es an bestimmte, der Spezialisierung angepaßte Daseinsverhältnisse (bezw. umgekehrt)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebunden. Ob diese Individuen in der Lage sind, eine Veränderung der Daseinsverhältnisse zu ertragen und lediglich durch eine geringe Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu reagieren, obgleich der Organismus auf eine andere Entwicklung abgestimmt ist, erscheint doch recht zweifelhaft. Ich traue der Natur derartige Sprünge nicht zu und möchte eher annehmen, daß die Individuen mit geringer ausgebildeten sekundären Geschlechtsmerkmalen, also die der phyletisch älteren Form näherstehenden, einer niedrigeren Spezialisierungsstufe, eher Veränderungen in den Daseinsbedingungen ertragen können. Diese Annahme würde folgendes Bild ergeben: Nicht die Nahrung, das Klima usw. wirkt unmittelbar auf die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale ein, sondern durch sie wird bei einer Veränderung eine Selektion ausgeübt, die bewirkt, daß nur die anpassungsfähigen Individuen, die den veränderten Daseinsverhältnissen gewachsen sind, zur Entwicklung gelangen. Von diesen wird dann eine den Daseinsbedingungen entsprechende neue Spezialisierung ausgehen.

M. E. entspricht diese Annahme mehr den natürlichen Verhältnissen, als die Annahme der unmittelbaren Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale durch die Nahrung usw. Eine genaue Kontrolle werden wir erst haben, wenn wir in der Lage sind, die Larven auf ihr späteres Ergebnis zu beurteilen und außerdem dann die Entwicklung von der Begattung der Elterntiere bis zum Schlüpfen der Nachkommen unter Beobachtung halten. Bis dahin muß die Kombination an die Stelle der Resultate verläßlicher Beobachtungen treten.

H. J. Kolbe, Über die Lebensweise und die Verbreitung der coprophagen Lamellicornier p. 577f. erwähnt, daß *Phanaeus quadridens* Say in der Umgegend von Durango (2042 m hoch) in Mexiko ausnahmslos nur ein kleines Kopfhorn aufweise, auch die größten Exemplare, während die großen Stücke der nur einige Meilen entfernten Sierra bei gleicher Körpergröße stets mit einem sehr langen Kopfhorn versehen sind. Kolbe sagt dazu: „Ich vermute, daß die baumlose Umgebung der Stadt, infolgedessen die Sonne die Dungstoffe stark ausdörrt, die brachyzere Form hervorbringt, während in dem dichtbewaldeten und daher feuchten Gebirge die Dungstoffe, welche noch obendrein von der Sonne nicht oder nur wenig beschienen werden, frischer und nahrhafter bleiben, die makrozere Form stets Aussicht auf gute Ausbildung hat."

Diese Erklärung ist unvollständig. Kolbe sagt ausdrücklich „die großen Stücke" aus der Sierra, also gibt es dort, ebenso wie bei allen Lamellicorniern mit sekundärem Geschlechtsdimorphismus, auch Variationen mit geringer ausgebildeten sekundären Geschlechtsmerkmalen. Die unmittelbare Einwirkung der nahrhafteren und frischeren Dungstoffe auf die stetige Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale ist dadurch nicht vollends erklärt. An sich ist es nicht von der Hand zu weisen, daß der Grund der verschiedenartigen Ausbildung des Kopfhorns in der von Kolbe erwähnten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

unterschiedlichen Beschaffenheit der Nahrung zu suchen ist, aber sollte die Wirkung nicht mittelbar auf dem Wege der Selektion erfolgen bezw. erfolgt sein, daß eine den jeweiligen Daseinsbedingungen angepaßte Spezialisierung vorliegt, die in Generationen vor sich gegangen, dem weiteren Fortschreiten unter dürftigen Verhältnissen eine Grenze setzt? Wenn die Nahrung allein von Fall zu Fall bei den einzelnen Individuen quantitativ und qualitativ auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale unmittelbar einwirkt, wäre das Auftreten langer Reihen gleichmäßig abgestufter Fluktuationen, wie sie mir von ein und demselben Fundort vorliegen, unter natürlichen Verhältnissen wirklich denkbar? Wer sollte da die abgestufte Rationierung vorgenommen haben? Die Annahme erscheint mir wenig wahrscheinlich, obgleich ich nicht bestreiten will, daß gelegentlich Anomalien durch außergewöhnliche Nahrungsverhältnisse zur Entwicklung gelangen können.

9. Phylogenie und geographische Verbreitung der Gattung Oryctes I.

Mit der vorliegenden Arbeit beginne ich auf die Phylogenie und im Zusammenhange damit, auf die geographische Verbreitung der Gattung *Oryctes* einzugehen, um, nach dem vorhandenen Ma-

Fig. 1.

Fig. 2.

terial, die für die Systematik, zur Beurteilung der Beziehungen der Arten zueinander, erforderliche Grundlage zu schaffen. Bei einem Teil der Arten fehlen noch Beobachtungen über die Biologie, auf die jedoch in absehbarer Zeit nicht zu rechnen ist, ich muß daher auch dort beginnen, wo ich glaube einen Anhalt zur Beur-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

teilung finden zu können, ohne Rücksicht auf eine Reihenfolge, die sich ja überhaupt erst am Schluß ergeben kann.

Schließlich gehe ich von dem Standpunkte aus, daß die Schwierigkeit in der Schaffung der Grundlage, nicht aber in der späteren Ergänzung bezw. Berichtigung derselben liegt.

Trotzdem heute bereits eine ganze Reihe fossiler Insekten bekannt ist, so muß doch die Gesamtzahl derselben von etwa 7600 Arten[1]), allein schon zu der Zahl der rezenten Käferarten gering erscheinen. Es wird daher auch nicht weiter auffallen, daß palaeontologisches Material der Gattung *Oryctes* noch nicht vorliegt.

Von fossilen Dynastiden kennen wir nur einige wenige Arten aus dem Tertiär Europas, so *Pentodon Bellerophon* Heyden (Palaeont. XV. 141, t. 2, 3, f. 1)[2]) aus dem oberen Oligocän (Siebengebirge, Rheinland, der in der Bildung der Tibien den rezenten *Pentodon*-Arten gleicht, sowie ferner *Pentodon Proserpinae* Heer (Urwelt d. Schweiz 1865, p. 379)[2]) aus dem oberen Miocän (Oeningen in Baden). Ein fossiler Käfer aus der Jurazeit (Fundort: Eichstätt, Solnhofen in Bayern, Lithogr. Kalk, Malm) wurde *Oryctes Pluto* Weyenbergh (Arch. Mus. Teyl. II. 282, t. 37, f. 49, 1869) benannt, jedoch von Handlirsch II. 544 (T. XLV, f. 10 und 11) zu *Pseudohydrophilus avitus* Heyden gestellt. Handlirsch sagt dazu: „An einen *Oryctes* ist gar nicht zu denken". Tatsächlich zeigt das in der Form dem *Hydrophilus*, jedoch ohne Schwimmbeine, ähnliche Tier, nach der gut erkennbaren Abbildung, in der Form des Halsschildes und der Tibien mit *Oryctes* absolut keine Ähnlichkeit.[2a])

Der älteste bekannte Lamellicornier würde der von Heer, Urwelt der Schweiz (1879), p. 100, t. VII, f. 15 erwähnte und abgebildete *Aphodiites protogaeus* aus dem Lias sein, doch sagt Handlirsch I. 441: „Es ist auch hier keinerlei Anhaltspunkt vorhanden, um die Familie mit einiger Sicherheit erkennen zu können. So gut wie um eine Scarabaeide kann es sich auch um eine Chrysomelide, Tenebrionide usw. handeln." Es gilt hier dasselbe, was Handlirsch I. 545 über *Geotrupoides lithographicus* Deichmüller aus dem Jura sagt: „Wenn auch der Habitus dieses Tieres jenem des *Geotrupes* sehr ähnlich ist, kann man doch nicht sicher sagen, daß die Form zu den Scarabaeiden gehört, so lange weder Fühler noch Beine bekannt sind."

Demnach ließe sich m. W. in dem ganzen vortertiären Material noch kein Lamellicornier bisher mit Sicherheit nachweisen.

Nun stammt tertiäres Material nur aus Europa und Nordamerika,[3]) Trias, Kreide, Eozän und Pliozän haben bisher nur sehr wenig Material geliefert,[4]) ferner sind fossile Insekten, abgesehen von einzelnen Funden aus Indien, China und Australien sowie den afrikanischen Kopalinsekten nur aus dem europäisch-sibirischen Gebiet und aus Nordamerika bekannt.[5])

Europa[6]) gehört zu den jüngsten Verbreitungsgebieten der Gattung *Oryctes* und käme daher für fossiles Material älterer Entwicklungsstände dieser Gattung kaum in Betracht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es kommt ferner hinzu, daß die genannte Zahl der fossilen Insekten die ganze Vorzeit bis zum ersten Auftreten derselben im Oberkarbon umfaßt, während unter Ausschaltung des rezenten Artbegriffes,[7]) vom Gattungsbegriff als Einheit ausgehend, Fossilien mit den Merkmalen der Gattung *Oryctes* nus aus relativ jüngeren Schichten zu erwarten sind.

Nach Handlirsch II. 1319 finden sich schon im Diluvium vielfach andere Rassen oder Varietäten, im Tertiär fast durchwegs andere Arten und vielfach fremde Gattungen, im Mesozoikum durchwegs fremde Gattungen und vielfach fremde Familien und im Palaeozoikum begegnen wir kaum mehr einer noch heute lebenden Familie, dagegen sehr oft bereits fremden Ordnungen.

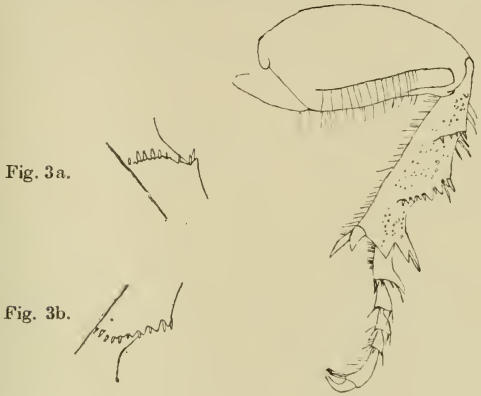


Fig. 3.

Haben wir auch noch keinen Einblick, welche Aufschlüsse uns die Fossilien bisher noch nicht durchforschter Gebiete geben können, so geht aus dem Vorhergesagten doch die progressive Entwicklung der Tierwelt im Laufe der geologischen Zeitperioden hervor. Die notwendige Folge der progressiven Entwicklung erfordert es, daß wir, je weiter wir in der geologischen Vorzeit zurückgehen, die Begriffswerte erweitern müssen, weil sich die mit rezenten Formen übereinstimmenden Merkmale entsprechend verringern, bis zu den Kollektiv oder Mischtypen, denen „Merkmale eigen sind, die nachmals erheblich voneinander abweichenden Gruppen gemeinsam sind".[8]) Nimmt die Variationsbreite bei der progressiven Spezialisierung ab, so muß sie in umgekehrter Richtung zunehmen.

Wenn der Gattungscharakter der rezenten *Oryctes* Arten als Grundlage zum Vergleich mit morphologischen Merkmalen fossiler Gattungsglieder bezw. unmittelbar vorhergehender Vorfahren der Gattung dienen soll, so müssen wir uns sagen, daß die Begriffs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fassung des Gattungscharakters eine sehr weite ist. Es fallen unter ihn sowohl höherspezialisierte als auch primitive Arten ohne die letztgenannten und die Spezialisierung als solche kennzeichnen zu können und damit auf den Ursprung desselben und auf die unmittelbaren Vorfahren und deren morphologische Merkmale hinzuweisen.

Nach Jaekel[9]) sind die Arten, wie die Blätter am Baume nur vorübergehende Erscheinungen und der Artcharakter nicht befähigt, sich zu höheren Einheiten zu entwickeln. Das will mir nicht recht einleuchten. Allenthalben können wir die Entwicklung aus kleinen Anfängen heraus beobachten, daher glaube ich auch annehmen zu können, daß der heutige Gattungscharakter sich aus einem ursprünglichen Artcharakter entwickelt hat, aber vielleicht überhaupt als Eigenheit erst merkbar in die Erscheinung trat, als er bereits Gattungscharakter geworden, also durch die Vererbungsanlage die Richtung zur Ausbildung der sichtbaren bezw. mehr in die Augen fallenden Merkmale gegeben war.

Theoretisch mußte daher die Entwicklung der Gattung auf einen, der Entstehung zunächst stehenden Typus, d. h. auf Individuen zurückzuführen sein, die die Gattungsmerkmale am reinsten zum Ausdruck bringen bezw. die Entwicklungsrichtung der Gattung zeigen und dadurch die spätere Spezialisierung innerhalb der Gattung, sowie ferner auf die Abzweigung neuer Richtungen hinweisen. Theoretisch ist dies sehr schnell zu machen, desto mehr Schwierigkeiten bietet die Praxis, ja es ist überhaupt die Frage, ob wir dies in absehbarer Zeit erreichen werden.

Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, zunächst nur einen Überblick der phylogenetischen Beziehungen innerhalb eines Teiles der Gattung *Oryctes* sowie der dabei in Betracht kommenden Artbildung, geographischen Verbreitung usw. zu geben.

Der Gattungscharakter im Sinne der Phylogenie wird m. E. durch die progressive Spezialisierung ungünstig beeinflußt, so daß derselbe bei den primitiven Arten, also den des entwicklungsgeschichtlich älteren Typus in einer dem Zustande der Entstehung näherstehenden Form zum Ausdruck kommt.

Um die ältesten Arten der Gattung mit den primitivsten Merkmalen, die Beziehungen und Zusammenhänge, die zwischen den Arten bezüglich der morphologischen Merkmale, geographischen Verbreitung, Lebensweise, Daseinsbedingungen usw. bestehen bezw. bestanden haben, ermitteln zu können, ist es sehr wesentlich einen Anhalt dafür zu haben, für welche geologischen Zeiträume etwa die Entstehung der Gattung *Oryctes* anzunehmen und wo der Ausgangspunkt der heutigen Verbreitung, die sich über Europa, Afrika, Madagaskar und Teile von Asien und des zu Australien gehörenden Inselgebietes erstreckt, oder eines Teiles derselben zu suchen ist, ohne dasselbe zugleich mit dem Entstehungszentrum zu identifizieren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Migrationen halte ich nicht für wahrscheinlich, mag auch die heutige Verbreitung in ihren weiten Ausmaßen mitunter das Bild ursprünglicher Migrationen bieten.[9a]) Eine allmähliche, ursprünglich kontinuierliche Verbreitung halte ich für diese relativ schwerfälligen Tiere für sehr viel näherliegend.

Die Annahme der ursprünglichen Kontinuität läßt die heutige Diskontinuität der Verbreitung eines Teiles der Gattung mit den geologischen Erfahrungen in Verbindung bringen. Nach diesen bestand zwischen Afrika, Madagaskar und Indien etwa bis zu Ausgang der Kreidezeit bezw. noch im älteren Tertiär eine alte Landverbindung, die eine kontinuierliche Verbreitung ermöglichte. Wenn daher Arten der Gattung *Oryctes* sowohl in Madagaskar als auch in Indien, ferner auf den zwischen beiden liegenden, unter heutigen Verhältnissen nicht erreichbaren Inseln vorkommen, so ist die Annahme gerechtfertigt, daß ihre Verbreitung nach diesen heutigen Inselgebieten erfolgte, bevor die Landverbindung unterbrochen wurde.

Ferner zeigt die Gattung in ihrer Lebensweise und ihrem Vorkommen eine gewisse Abhängigkeit von den Angiospermen, so daß der Gedanke naheliegt, die Entstehung bezw. Entwicklung der Gattung mit denselben in Zusammenhang zu bringen.

Was nun die Artdifferenzierung innerhalb des Verbreitungsgebietes anbetrifft, so sind die Ursachen derselben nicht in der geographischen Verbreitung an sich, sondern in den jeweilig verschiedenen Daseinsbedingungen infolge derselben zu suchen.[10]) Die jeweiligen Daseinsbedingungen sind, unter der Wirkung der auf die Variabilität gerichteten Selektion, der Bildungs- und Umformungsfaktor, während die Verbreitung nur sekundär dabei tätig ist, insofern als die Individuen durch diese allmählich in neue Daseinsbedingungen hineinkommen, denen sie sich entweder anpassen[11]) oder zu Grunde gehen, genau so, wie in der Pflanzenwelt Samen häufig in andere Bodenformationen (Klima, Feuchtigkeit usw.) übertragen werden, wodurch eine ähnliche Wirkung ausgelöst wird.[12])

Die ältesten als Insekten kenntlichen Fossilien gehören dem Oberkarbon an,[13]) während die ersten Coleopteren wahrscheinlich in der Triaszeit auftraten[14]) und in den untersten Stufen des Mesozoikums schon reichlich vorhanden waren.

Simroth[15]) sagt: „So vollkommen in den Kohlenschiefern die Farnabdrücke und die übrigen Gefäßkryptogamen sich erhalten haben, so fehlen doch, zur größten Überraschung des Biologen, Fraßspuren so gut wie ganz (meiner Kenntnis sogar ganz) und diese palaeontologische Erfahrung findet ihre Bestätigung vollauf in den Verhältnissen der Gegenwart, denn während etwa 250 Insekten unter den Dicotylen von der Eiche ernährt werden, übersteigt die Anzahl der Tiere, welche auf allen unseren Farn und Schachtelhalmarten gefunden werden, kaum ein oder einige Dutzend! Die Tiere verstehen und verstanden jene Nahrungsquellen fast gar nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auszunutzen. Die Beziehungen von Tier zur Pflanze sind erst nachträglich und allmählich erworben." Dann gibt er ein[16]) anschauliches Bild wie die Insekten in der Nahrung eine Stufenleiter durchgemacht haben, so die Käfer zunächst Moderfresser waren, dann nach und nach sich zu Dünger-, Aas-, Faulholz-, Fleisch-, Pflanzenfressern usw. entwickelten.

Dung, Aas, Faulholz, faulende Pflanzenstoffe usw. machen verschiedene Stadien des Verfalls durch. Es läßt sich sehr wohl denken, daß die primitiveren Stände der Insekten, auch der Käfer, sich zunächst an die Stoffe als Nahrung gewöhnten, die in den letzten Stadien des Verfalls waren, dann, je nach dem Wettbewerb und dem Angebot gezwungen, zu frischeren Stadien übergingen. Je frischer die Stadien waren, umso mehr traten die Gegensätze in der Nahrung hervor und vollzog sich eine Spaltung und entsprechend schärfere Spezialisierung[17]) zu mehr oder weniger ausgesprochenen Raubinsekten, Pflanzenfressern, Holzfressern usw.

Ohaus führt nach seinen Beobachtungen in Südamerika (Stett. Entom. Zeitung 1909, p. 107f.) aus, daß die Mist fressenden Käfer und Larven den Mist erst zu einer Zeit als Nahrung benutzen, zu der die infolge der Darmtätigkeit bei der Ausscheidung im Mist enthaltenen Zusätze durch äußere Einflüsse (Atmosphäre usw.) bereits entfernt sind. Sie fressen daher nur die Pflanzen, in entsprechend zersetzter Form, von denen der Mist produzierende Pflanzenfresser lebt. Aus diesem Wechselverhältnis hat sich bei vielen Koprophagen eine mittelbare Abhängigkeit von einer bestimmten Vegetation,[18]) also seine entsprechende geographische Verbreitung herausgebildet.

Daraus wird zugleich verständlich, wie sich auf dem Umwege über die Ernährung von Mist, faulenden Pflanzenstoffen usw. eine Gewöhnung an unmittelbare Pflanzenkost herausbilden kann.

Handlirsch erwähnt II. 1279 die wahrscheinliche Entwicklung der Rynchophoren an der Grenze von Jura und Kreide. „Gleichfalls sehr spät", fährt er fort, „scheint sich aus dem gemeinsamen Stamme der Polyphagen die Gruppe der Lamellicornier abgelöst zu haben, die in drei Familien *Lucanidae, Passalidae* und *Scarabaeidae* zerfällt."

Nach Haeckel[19]) II. 695, 6 erklärt sich die rasch zunehmende Differenzierung der Insekten während des mesozoischen Zeitalters durch die entsprechende Differenzierung der Phanerogamen-Flora.

Nach Gothan[20]) (p. 434) scheinen die ersten Spuren der Gymnospermen bereits bis ins oberste Karbon zu reichen. Ihre Glanzepoche fällt ins Mesozoikum, die Periode vom Zechstein bis Wealden. Die hier in Frage kommenden Angiospermen, sowohl die monokotylen Palmen, wie die Dikotyledonen treten erst gegen Ende der Kreidezeit auf.[21])

Nach Gothan (p. 445) zeigt in Deutschland, Österreich und den meisten Ländern Europas die Wealden- und Neocomflora noch ausschließlich Gymnospermen und Pteridophyten, die sich eng

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den jurassischen anschließen, aber keine Spur einer Angiospermenpflanze. Im Cenoman finden sich dagegen auf einmal eine Menge Angiospermen, Dicotylen sowie Monocotylen (Palmen).

Sehr bemerkenswert sagt Handlirsch I. 662: „Bezüglich der Kreideflora muß hier als hochwichtige Tatsache hervorgehoben werden, daß die ersten Laub- und Blütenpflanzen, die Angiospermen, in den Potomac-Schichten[22]) Amerikas auftreten, in Europa dagegen erst im Cenoman, daselbst aber gleich in großer Menge.“ Diese seitlichen Unterschiede sind für die wahrscheinliche Verbreitungsrichtung sehr wesentlich, bieten aber für die hier in Frage kommen-

Fig. 4.

Fig. 4a.

den Gebiete in Ermangelung des entsprechenden Materials keinen Anhalt.

Es ist allgemein bekannt, daß unser einheimischer *Oryctes nasicornis* L. wie seine Larve, in faulender Eichenlohe sowie im Mulm alter, hohler Laubbäume vorkommt. Wir finden ihn aber auch in Komposthaufen, wo er von faulenden Pflanzenstoffen lebt, sowie in verrottetem Dung, ja selbst in reinem Pferdemist, der allerdings längere Zeit in der Erde gelegen hat, habe ich ihn gefunden. So verschiedenartig die Nahrung äußerlich erscheint, mag sie ihm im Grunde genommen allenthalben dasselbe bieten: In einem bestimmten Zersetzungsstadium befindliche Stoffe von Pflanzen, die den Angiospermen angehören. Nicht aber ist von ihm bekannt, daß er oder seine Larve an frische Teile lebender Pflanzen herangeht und dadurch Schaden anrichtet, wie nach Mulsant[23]), leider ohne nähere Angabe in welcher Form, die Larve von *Oryctes laevigatus* Heer an Eichen und Ölbäumen in Südfrankreich.

Von den afrikanischen Arten, *Oryctes boas* und *monoceros*, sowie dem Indien und die großen asiatischen Inseln, ferner Samoa

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bewohnenden *Oryctes rhinoceros* wissen wir, daß der Käfer durch Anlegen von Fraßgängen in den Palmen, namentlich Kokospalmen, diese schädigt, ja zugrunde richtet, wenn der Fraßgang auf das Herz trifft, und durch die im verlassenen Fraßgang sich ansammelnde Feuchtigkeit Herzfäule hervorgerufen wird. Die Larve lebt wie die anderer *Oryctes*-Arten in feuchtem, vermodernden Pflanzenmaterial, in Abfallhaufen, Dunggruben, faulenden Stämmen abgestorbener Palmen usw., an welchen Orten auch der Käfer größtenteils, namentlich z. Zt. der Begattung u. Eiablage, gefunden wird.

Über die Lebensweise der dem *Oryctes rhinoceros* nahestehenden Arten der *owariensis*- und *erebus*-Gruppe fehlen bisher noch genauere Angaben im allgemeinen, doch soll nach Preuss (Kolbe, Ark. f. Zoologie, Bd. II, No. 18, p. 16) *Oryctes owariensis* an der Bamba-Palme, *Raphia vinifera*, leben und seine Metamorphose im Stamme und den Blattstielen durchmachen. Die breiten hobelmesserartigen Mandibeln der Arten der *erebus*- und *owariensis*-Gruppe lassen mich vermuten, daß diese Arten imstande sind, sich von relativ fester, also frischerer Pflanzenkost zu nähren, worunter ich allerdings auch mehr oder weniger holzartige Bestandteile der Pflanzen einschließe.

Ganz offenbar ist hier, ähnlich der von Simroth a. a. O. geschilderten Nahrungsstufenleiter, innerhalb der Gattung die Tendenz erkennbar, von einfacherer (verwesenden Pflanzenteilen) zu komplizierterer Nahrung (frischeren Pflanzenteilen) überzugehen. Danach würde sich auch ein Hinweis auf das relative Alter der betr. Arten im Verhältnis zu denen mit primitiverer Ernährungsweise ergeben.

Kolbe, Geograph. Verbreit. d. coproph. Lamellicorn., p. 483, sagt zwar über *Lethrus cephalotes*: „Die Lethri erscheinen als direkte Nachkommen der Ur-Coprophagen, welche noch frische Pflanzen einsammelten, aber bereits dadurch das Dungfressertum einleiteten, daß sie die eingetragenen Pflanzenteile der Zersetzung überließen", doch will mir das Eintragen von frischen Pflanzenteilen, also die Erzeugung einer für den Organismus geeigneten Nahrung, komplizierter erscheinen als das Dungfressertum, also die Anpassung an eine bereits in Zersetzung befindliche Pflanzenkost (vergl. Ohaus a. a. O.). Außerdem geschieht das Eintragen der frischen Pflanzenteile für die Larven, die das entwicklungsgeschichtlich ältere Stadium darstellen.[24]) Demnach halte ich diese Gewohnheit des *Lethrus cephalotes* für eine spätere Erwerbung, was sich auch mit Kolbes weiteren Ausführungen, „sie sind aber nicht für primitive Formen ihres Stammes zu halten, weil ihre komplizierte Brutpflege und ihr Sexualdimorphismus dagegen sprechen", decken würde. Es ist kaum anzunehmen, daß eine Tierart ohne äußeren Zwang durch die Daseinsbedingungen die Lebensweise und Nahrung ändert. Erst die Notlage, die häufig oder meist eine Folge der weiteren Ausbreitung ist, durch die die Individuen in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

andere Existenzbedingungen hineinkommen, wird eine Anpassung an den geeignetsten Ersatz der bisherigen Lebensbedingungen, soweit dieselben andere als in dem bisherigen Verbreitungsgebiet sind, und eine entsprechende Abänderung des Organismus bewirken, die mehr oder weniger auch im Habitus zum Ausdruck kommt. Naturgemäß muß die Veränderung den bereits vorhandenen Körperbau zur Grundlage haben. Wenn daher heute mehrere Arten derselben Gattung dasselbe Verbreitungsgebiet bewohnen, so dokumentiert ihr verschiedener Körperbau, daß sie, selbstverständlich in Generationen, verschiedene Daseinsbedingungen durchgemacht haben und vielleicht auch in verschiedener Richtung bezw. zu verschiedenen Zeiten in das jetzt gemeinsame Verbreitungsgebiet gelangt sind.[25]) Einen erheblichen Einfluß auf die Entwicklung der Gattung und die Artbildung muß das Klima ausgeübt haben, insofern als die Verteilung der Zonen, vielleicht auch Verschiebungen derselben in Frage kommen.

In welcher Weise und bis zu welchem Grade die hier in Betracht kommenden Gebiete in den verschiedenen Epochen der Vorzeit davon betroffen wurden bezw. wieweit die einzelnen Verbreitungsgebiete gegeneinander darin differierten und dementsprechend auf die Artbildung einwirkten, läßt sich nach den von mir nachgeschlagenen Werken nicht übersehen.[26]) Nach Eckardt[27]), Palaeoklimatologie p. 10 sollen in mesozoischer Zeit bereits Klima-Differenzierungen wahrscheinlich sein.

Nach den gegenwärtigen Verhältnissen zu urteilen, sind die Folgen der klimatischen Einwirkungen unmittelbar erkennbar.

Wir sehen dem relativ lange Zeit währenden Larvenstadium der palaearktischen *Oryctes*-Arten ein bedeutend kürzeres der tropischen Arten gegenüberstehen. So braucht unser *Oryctes nasicornis* etwa 4 Jahre, *Oryctes rhinoceros* dagegen nur etwa 12 Monate[28]) bis zum Verlassen der Puppenhülle. Die Folge davon ist eine schnellere Generationsfolge der Arten wärmeren Klimas, mit der eine entsprechend schnellere Spezialisierung bezw. Erwerbung bestimmter Vererbungsmerkmale bei den Nachkommen Hand in Hand gehen muß. Innerhalb der Gattung ist daher dadurch die Möglichkeit einer stärkeren Differenzierung dieser Arten von denjenigen kälterer Gegenden gegeben.

Die Arten wärmerer Gegenden verlassen die Puppenhülle in geschlechtsunreifem Zustande.[29]) In dieser Zeit der Geschlechtsunreife gehen die Käfer namentlich die Palmen an, während sie geschlechtsreif zur Fiablage bezw. zur Begattung[30]) die Orte, in denen später die Larven gefunden werden, also Abfallhaufen, Dunggruben, faules Holz abgestorbener Palmen usw. aufsuchen.

Bevor die Individuen daher zur Fortpflanzung schreiten können, sind sie längere Zeit Gefahren ausgesetzt, denen sie, je nach der individuellen Veranlagung, mehr oder weniger erfolgreich begegnen können. Die Art unterliegt also noch im Imaginalstadium längere Zeit vor der Fortpflanzung einer natürlichen Auslese, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es ermöglicht, daß nur die den jeweiligen Daseinsbedingungen angepaßten Artmerkmale zur Vererbung kommen. Dieser Umstand muß ebenfalls zu einer ausgeprägteren Differenzierung der Arten beitragen.

Andererseits ist den Individuen in der Zeit vom Schlüpfen bis zur Fortpflanzung die Möglichkeit gegeben, sich über einen größeren Raum zu verteilen. Wenn sich daher das Fortpflanzungsgeschäft nicht auf einem zu beschränkten Raume abspielt,[31]) wird die Konkurrenz um den Besitz der Weibchen entsprechend geringer sein, so daß auch schwächere Männchen mit geringer ausgebildeten sekundären Geschlechtsmerkmalen zur Begattung kommen werden. Die Folge davon muß sich in der mehr oder weniger in Erscheinung tretenden Variabilität der sekundären Geschlechtsmerkmale bei der Nachkommenschaft bemerkbar machen.

Demgegenüber verlassen die palaearktischen *Oryctes*-Arten in geschlechtsreifem Zustande die Puppenhülle, sind also, ohne erst längere Zeit einer auf dem Kampf ums Dasein beruhenden Selektion unterworfen zu sein, in der Lage, sich dem Fortpflanzungsgeschäft zu widmen. Dementsprechend wird sich im Verein mit der langsameren Generationsfolge bei den palaearktischen Arten ein relativ einheitlicherer Typus im Imaginalstadium bemerkbar machen. Andererseits muß m. E. das auf relativ engem Raum sich abspielende Fortpflanzungsgeschäft infolge der starken Konkurrenz im Vergleich zu den tropischen Arten eine schärfere Auslese in der Vererbung der sekundären Geschlechtsmerkmale bewirken.[32]) Daraus erklärt sich auch, daß im Gegensatz zu der geringen Artdifferenzierung im Gesamthabitus, also relativen Konstanz bzw. langsamen Umbildung desselben, die Entwicklung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale zu den Extremen, die mit den tropischen Arten konkurrieren können, verhältnismäßig viel schneller vor sich gehen konnte und in ihnen der Schwerpunkt der Spezialisierung, als Folge der Sexualselektion in Verbindung mit dem Einfluß der jeweiligen Daseinsbedingungen liegt.

Die Gegenüberstellung dieser Unterschiede zeigt folgendes Bild:

Imaginalstadium der tropischen Arten

(Geschlechtsunreife längere Zeit nach dem Schlüpfen, schnelle Generationsfolge =) Scharfe Differenzierung der Artmerkmale, schnelles Verschwinden von Übergängen. (Geringere Begattungskonkurrenz infolge Verteilung auf ein größeres Gebiet =) Im Verhältnis zum Gesamthabitus relativ langsamere progressive Entwicklung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale.

Imaginalstadium der palaearktischen Arten

(Sofortige Geschlechtsreife nach dem Schlüpfen, langsamere Generationsfolge =) Konservierung des Gesamthabitus, relativ

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einheitlicher Typus, geringere Artdifferenzierung. (Stärkere Begattungskonkurrenz auf engem Raum =) Schnellere progressive Entwicklung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale zu extremer Ausbildung, die gewissermaßen dem Gesamthabitus in der Entwicklung vorauseilen und dadurch mit den der tropischen Arten konkurrieren können.

Koken (p. 46) sagt: „Die Länge der geologischen Perioden kann nicht genug betont werden;[33]) erst in solchen Zeiten konnten die Erfolge der Anpassung und der regionellen Umformung, der gebirgsbildenden und zerstörenden Kräfte hervortreten, erst durch den Nachweis fast unbeschränkter Zeiträume konnte die Umprägungslehre zur Abstammungstheorie ausgebildet werden". Die

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Dauer der einzelnen Erdperioden halte ich für lange genug, um weitgehende Differenzierungen auch bei einer Entstehung in entwicklungsgeschichtlich relativ später Zeit, wie etwa im Tertiär oder zu Ausgang der Kreidezeit zu ermöglichen.

Unter den vielen Arten, die auf Madagaskar leben, zeigt *Oryctes colonicus* im Habitus eine auffällige Ähnlichkeit mit den palaearktischen Arten der *nasicornis-grypus*-Gruppe, die so weit geht, daß ♂♂ mit weniger stark entwickelten sekundären Geschlechtsmerkmalen sowie ♀♀ bei flüchtigem Vergleich mit diesen Arten sehr leicht verwechselt werden können. Auch bei der auf den Komoren lebenden Art *Oryctes comoriensis* findet sich diese habituelle Ähnlichkeit, nur daß diese Art sich durch eine, auch auf die Flügeldecken sich erstreckende schwarze Färbung von den palaearktischen Arten und *colonicus* äußerlich unterscheidet. Diese Ähnlichkeit, die durch die fast übereinstimmenden Größenverhältnisse verstärkt wird, legt den Gedanken nahe, die Arten in unmittelbare verwandtschaftliche Beziehungen miteinander zu bringen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein unterscheidendes Merkmal, durch das die Arten leicht auseinander zu halten sind, findet sich jedoch in den Endzacken der Tibien der letzten beiden Beinpaare.

Bei *Oryctes colonicus* und *comoriensis* sowie allen anderen Madagaskar bezw. das madagassische Verbreitungsgebiet bewohnenden *Oryctes*-Arten, ferner den afrikanischen *Oryctes*-Arten *monoceros, boas, sjöstedti* u. a. laufen die Tibien der letzten beiden Beinpaare in drei freistehende Endzacken aus. Demgegenüber zeigen die Arten *Oryctes rhinoceros, tridentatus* u. *gigas* sowie die der *owariensis* und *erebus*-Gruppe nur zwei freistehende Endzacken, während die Tibien der Arten der palaearktischen *nasicornis-grypus*-Gruppe eine Übergangsform darstellen, insofern als dieselben eine freistehende und zwei miteinander verwachsene Endzacken aufweisen.

Dadurch, daß diese unterscheidenden Merkmale mehreren Arten gemeinsam sind, haben sie den Wert von, den Artcharakteren gegenüber, relativ konstanteren Gattungsmerkmalen. Es lassen sich daher die unmittelbaren verwandtschaftlichen Beziehungen und die gemeinschaftliche Abstammung bezw. die Entstehung der zweizackigen Arten aus den dreizackigen in der Weise, daß die Tibien der palaearktischen Arten mit zwei verwachsenen und einer freistehenden Endzacke als zeitweise Übergangsform aufzufassen sind, nicht von der Hand zu weisen.

Ich erkläre mir die Entstehung der Art und Gattungsmerkmale in folgender Weise. Bei der durch die jeweiligen Daseinsbedingungen notwendigen Anpassung werden nicht alle Organe und Körperteile gleichmäßig in Mitleidenschaft gezogen werden, vielmehr kann es vorkommen, daß ein durch Selektion erworbenes Merkmal dadurch konstant wird, daß bei der weiteren Ausbreitung und Eintritt in veränderte Daseinsbedingungen dasselbe der Selektion nicht mehr unterliegt, weil die jeweilige Form dieses Merkmals auf den Bestand der Individuen keinen Einfluß hat bezw. kleine Abweichungen in der Form, die durch die Variation bedingt werden, weder einzelne Individuen begünstigen noch benachteiligen, während die Vererbung der Formen anderer Körperteile weiterhin, den Daseinsbedingungen entsprechend, der Selektion unterliegt.[34]) Der Endeffekt muß einer Differenzierung entsprechen, bei der einzelne Merkmale ihre einmal erworbene Form behalten, andere dagegen weiter abändern, die also in der Art und Gattungsbildung ihren Ausdruck findet. Es bliebe hier noch die Frage offen, wie weit gelegentliche individuelle Abweichungen auf die Vererbung von Einfluß sind.

Vielen Dynastiden, so *Phyllognatus, Pentodon* usw. fehlen die Endzacken an den Tibien, dagegen tragen dieselben einen Kranz steifer, kurzer Borsten. Über diesem Borstenkranz stehen ziemlich gleichmäßig voneinander entfernt an der Außenseite der Tibien zwei bis drei Borstenreihen, die auch die Arten der Gattung *Oryctes* aufweisen, nur daß die Stärke der Borsten und die Anordnung der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Borstenreihen artlich differiert. Bei *Oryctes monoceros* haben sich nun durch Überwuchern der Borstengrubenränder, in denen die Borsten stehen, spitze Zacken gebildet, die die Annahme gerechtfertigt erscheinen lassen, daß die Endzacken der Tibien in ähnlicher Weise durch Überwuchern der Borstengrubenränder aus solchen mit einem Borstenkranz ohne Zacken, die beiden Enddorne aus den Borsten selbst, die sich im Laufe der Generationen, den an sie gestellten Ansprüchen gemäß verdickt haben, entstanden sind. Wir hätten also hier eine Erklärung für eins der Gattungsmerkmale

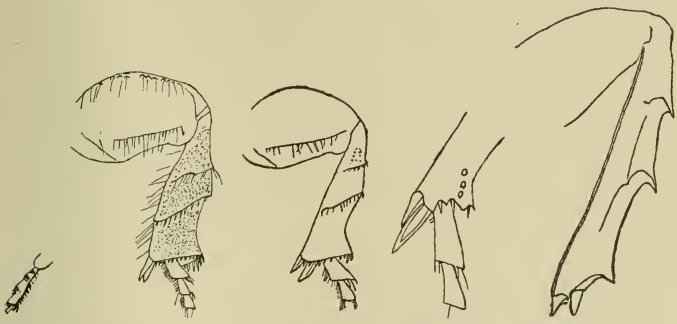


Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10. Fig. 11. Fig. 12.

und den Anschluß an die entwicklungsgeschichtlich ältere Form des betreffenden Körperteils, wobei die Gedanken des Vergleiches der morphologischen Merkmale mit den vorhergehend ausgeführten der Nahrungsstufenleiter in Verbindung zu bringen sind (s. Abbild. 1—12).

Es muß darauf hingewiesen werden, daß auch andere Gattungen Endzacken an den Tibien tragen, so *Megaceras, Trichogomphus,* einige Arten von *Heterogomphus* usw., die also auf einen gemeinsamen Ursprung mit der Gattung *Oryctes* hinzuweisen scheinen.

Von den Mundteilen kennzeichnen die zahnlosen Ober- und Unterkiefer die Gattung[35]), dagegen ist namentlich die Unterlippe unter Wahrung der gattungseigentümlichen Form artlicher Differenzierung unterworfen.

Ein weiteres sehr wesentliches Merkmal für die Gattung *Oryctes* ist die Gestaltung des Halsschildes, bei der sich in Verbindung mit dem Kopfhorn ein sehr stark in die Erscheinung tretender Geschlechtsdimorphismus herausgebildet hat, der wiederum artlich spezialisiert ist. Dieser Spezialisierung unterliegen bei den ♂♂ das Kopfhorn (s. Abb.), nicht allein in der Form selbst, sondern auch in der Stellung zum Clipeus und Scheitel, ferner die area retusa und die areola apposita, letztere von einfacher Runzelung bezw. Punktierung bis zur Ausbildung von spitzen Erhöhungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(*radama* Coq.). Die ♀♀ zeigen innerhalb der Gattung einen relativ einheitlicheren Typus, den meisten Arten fehlt das Horn, in diesem Falle auch eine stärkere Ausbildung der area retusa, ferner ist die areola apposita nur durch eine, an deren Stelle dafür stehende Runzelung oder Punktierung mehr oder weniger gekennzeichnet. Allen Arten ist die fovea eigen, die allerdings bald größer, bald kleiner, mitunter nur undeutlich markiert ist, doch sind diese Abweichungen Arteigentümlichkeiten.

Näher auf die ferneren Gattungseigentümlichkeiten sowie die Spezialisierungen innerhalb der Gattung einzugehen, liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit.

Die verschiedenartigen Spezialisierungen des männlichen Teiles des sekundären Geschlechtsdimorphismus, der in der Ausbildung des Kopfhorns, der area retusa und der areola apposita zum Ausdruck kommt, bestärken mich in der Annahme, daß der sekundäre Geschlechtsdimorphismus keine ursprüngliche Gattungseigentümlichkeit, sondern eine spätere Erwerbung ist, deren allmähliche Entwicklung in der Weise vor sich ging, daß eine artliche Spezialisierung möglich war, die eigentliche bezw. vollständige Ausbildung des sekundären Geschlechtsdimorphismus erfolgte also erst innerhalb der Arten. Daraus, daß einzelne Merkmale bald mehreren Arten gemeinsam sind, bald stark voneinander abweichen, was namentlich in den Extremen, also unter Berücksichtigung der Variabilität[36]) den höchsten Stufen der Spezialisierung, zum Ausdruck kommt, läßt sich vielleicht schließen, in welchem Entwicklungsstadium des sekundären Geschlechtsdimorphismus der Gattung bezw. deren Repräsentanten die Abzweigung der Arten und die Spezialisierung auf Grund der ererbten Anlage erfolgt ist, und in welchen Beziehungen die Arten zueinander stehen. In der Entwicklung der Gattung halte ich die Gestalt der ♀♀ für den Typus, der der ursprünglichen Stammform der Gattung, der noch kein sekundärer Geschlechtsdimorphismus eigen war, am nächsten steht. Die fovea des Halsschildes erscheint daher als eine ursprüngliche Gattungseigenschaft, während Kopfhorn, areola apposita und area retusa in den verschiedenen artlichen Differenzierungen, aus einer ererbten Anlage hervorgegangen, eine spätere Erwerbung darstellen, die durch die geschlechtliche Zuchtwahl und durch die jeweiligen Daseinsbedingungen beeinflußt zur heutigen Ausbildung gelangte.[37])

Soweit die in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Arten in Betracht kommen, ist noch zu erwähnen, daß die Form des Clipeus von der Form und Stellung der Mundteile und von der Nahrung in Abhängigkeit zu stehen scheint und daß ferner die Tibien innerhalb der Gattung, wie aus den beigefügten Abbildungen ersichtlich, in der Stärke, Länge usw., wahrscheinlich von einer entsprechend anderen Lebensweise, Aufenthaltsort usw. abhängig, differenziert sind.

Aus dem Vorhergesagten läßt sich entnehmen, daß diejenige Art mit der Stammform unmittelbar zu identifizieren ist, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keinen sekundären Geschlechtsdimorphismus aufweist. Allen *Oryctes*-Arten ist jedoch heute der sekundäre Geschlechtsdimorphismus eigen, der sich offenbar innerhalb der Arten progressiv entwickelt hat, infolgedessen kann auch keine der rezenten Arten als Stammform der Gattung unmittelbar in Betracht kommen.

Wenn auch der Habitus der einzelnen Arten selbständig, also in voneinander unabhängiger Richtung der Veränderung im Laufe der Zeiten unterworfen gewesen sein kann, Bindeglieder, die die ursprüngliche, gemeinsame Abstammung der Arten erkennen lassen, durch die in Generationen erfolgte progressive Anpassung nicht mehr existieren, weil die, die Merkmale der allmählichen Anpassung tragenden Individuen ausgestorben, d. h. von den nach-

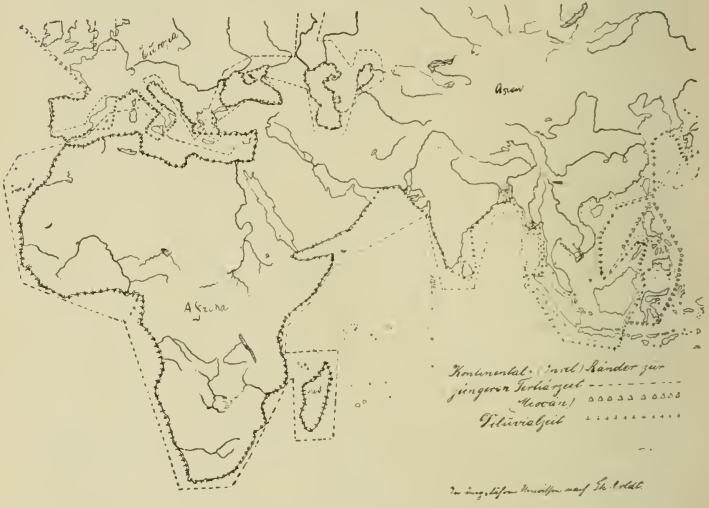
folgenden, besser angepaßten Generationen abgelöst sind, so läßt die Verbreitung die nahen Beziehungen, die ursprünglich bestanden haben müssen, unzweifelhaft erkennen.

Dr. Th. Arldt, Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewesen, stellt am Schlusse seines Werkes auf mehreren Karten, die ich auf beigefügten Skizzen in ungefähren Umrissen für die in Frage kommenden Gebiete und Zeiten wiedergebe, die Verteilung der Land- und Wassermassen in den verschiedenen geologischen Zeitperioden dar. Danach war Afrika zur Kreidezeit über Madagaskar durch eine Landbrücke verbunden, die die hier in Betracht kommende kontinuierliche Verbreitung von Madagaskar nach Indien erlaubte, während Afrika und Indien nach der europäisch-asiatischen Seite vom Meer begrenzt war, Europa und Asien noch kein den heutigen Verhältnissen entsprechendes zusammenhängendes Landgebiet bildete. Im Laufe der folgenden Perioden wurde die Verbindung Indiens mit Madagaskar unterbrochen, während andererseits eine Ausbreitung von Indien in südwestlicher Richtung nach West- bis Ost-Afrika, nördlich und nordwestlich nach Asien

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Europa, südöstlich nach den Inseln Asiens nach und nach ermöglicht wurde.

Wenn ich nach der auffallenden habituellen Ähnlichkeit der die Komoren und Madagaskar bezw. die madagassische Region bewohnenden Arten *comoriensis* und *colonicus* mit den palaearktischen Arten vermute, daß zwischen diesen Arten in früherer Zeit nahe Beziehungen bestanden haben müssen, so findet diese Vermutung durch die zu Ausgang der Kreidezeit bezw. im älteren Tertiär in der Verteilung der Landmassen gegebenen Verbreitungsmöglichkeit eine weitere Unterlage.



Die Entwicklung der, zwei Endzacken an den Tibien tragenden Arten aus Vorfahren der heutigen Arten *comoriensis* und *colonicus* des madagassischen Verbreitungsgebietes einerseits, die Konservierung des ursprünglichen Habitus der palaearktischen Arten und die Ähnlichkeit desselben mit den vorgenannten erkläre ich mir etwa in folgender Weise.

Durch Zerfall der Landbrücke Madagaskar-Indien wurde die kontinuierliche Verbreitung einer dem *Oryctes colonicus* etwa ähnlichen Form unterbrochen, so daß sich das Verbreitungsgebiet dieser Form nunmehr nur noch diskontinuierlich auf Indien und die madagassische Region erstreckte. Während die im alten Verbreitungsgebiet verbliebene Form unter gleichen Daseinsbedingungen verbleibend, sich nicht veränderte, sondern nur noch der geschlechtlichen Selektion unterworfen war, begann die auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Indien beschränkte Form sich infolge äußerer Einflüsse (Selektion) oder individueller Veranlagung zu differenzieren. Zunächst nur in der Weise, daß zwei Endzacken der Tibien am Grunde zusammenwuchsen. In dieser Entwicklungsphase, die entsprechend lange Zeit währte, also sich über viele Generationen ausdehnte, erfolgte, gleichfalls ursprünglich kontinuierlich, die Weiterverbreitung in nordwestlicher Richtung nach Asien und Europa. Möglicherweise wichen die Daseinsbedingungen des außerhalb Indiens liegenden europäisch-asiatischen neuen Verbreitungsgebietes von den Indiens ab, und enthielten nicht die Ursache der auf die Veränderung der Tibienendzacken gerichteten Selektion, machten infolgedessen ein weiteres Verwachsen derselben nicht erforderlich, ohne indessen das einmal Erworbene wieder zu verlieren. Es ist auch möglich, daß die Individuen der hier in Betracht kommenden Entwicklungsphase, der heute verschiedenen Arten, sich

Fig. 13.

Fig. 14.

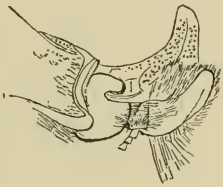


Fig. 15.

in der Tertiärzeit von Indien über Asien-Europa verbreiteten, und daß die verschiedenen klimatischen Einflüsse in dem gemeinsamen Verbreitungsgebiet, die vielleicht seit der ebenfalls in der Tertiärzeit erfolgten Auffaltung weiterer, trennender Gebirgszüge stärker divergieren, eine differenzierende Wirkung auf die weitere Entwicklung ausübten.[38])

Bei den palaearktischen Arten oder deren Vorgängern wirkte einerseits die durch das kältere Klima bedingte lange Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Käfer und dadurch entsprechend langsamere Generationsfolge, andererseits die sofort nach dem Verlassen der Puppenhülle des Käfers eintretende Geschlechtsreife konservierend auf den Habitus. Die sofortige Geschlechtsreife insofern als die sofort bezw. kurze Zeit nach dem Schlüpfen erfolgende Begattung, in Verbindung mit der relativ versteckten Lebensweise, nur eine beschränkte, durch den Kampf ums Dasein bedingte Selektion in der Vererbung der Imaginaleigenschaften und eine dementsprechende geringe bezw. langsame habituelle Artveränderung ermöglicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Selbstverständlich wird die geschlechtliche Selektion, die sich bei der Begattung in der Konkurrenz um den Besitz des ♀ betätigt, dadurch nicht berührt.[32])

Bei dem in Indien dagegen verbliebenen Teil der damaligen Art nahm die Anpassung an die dortigen Daseinsverhältnisse, bzw. die Veränderung der letztgenannten, ihren weiteren Verlauf, so daß die vorhergenannte Entwicklungsphase durch besser angepaßte Generationen, also die Form mit zwei verwachsenen und einer freistehenden Endzacke an den letzten beiden Tibienpaaren durch solche mit nur zwei freistehenden Tibienendzacken abgelöst wurden. Hand in Hand ging damit eine Veränderung des Habitus, die durch das wärmere Klima und dadurch beschleunigte Generationsfolge, sowie ferner durch die im Imaginalstadium während der relativ langen Zeit der Geschlechtsunreife ermöglichte Selektion im Kampfe ums Dasein schneller von statten ging.

Fig. 16.

Fig. 17.

Als der Habitus der Indien bewohnenden Form etwa dem heutigen *Oryctes rhinoceros* ähnlich geworden, die Umbildung der Endzacken zu zwei freistehenden abgeschlossen war, erfolgte zu Ausgang des Tertiärs oder in der Diluvial- bezw. Pluvialperiode die Ausbreitung über Arabien nach Ost-Westafrika, dort die Arten der *owariensis*- und *erebus*-Gruppe, ferner die ebenfalls zwei Endzacken tragende Art *Oryctes gigas* bildend.

Es ist wohl denkbar, daß diese Verschiebungen bezw. Ausbreitungen bereits im Laufe des Tertiärs erfolgt sind und die heute das indische Gebiet bewohnende Art *Oryctes rhinoceros* mit den naheverwandten, vorher erwähnten afrikanischen Arten Zentralafrikas einem gemeinsamen Ursprungslande, etwa Ostafrika, entstammt, in welches die vorher erwähnte Entwicklungszwischenform, die im Habitus den palaearktischen Arten am nächsten stand, eingewandert war. Dann hätte die Zwischenform ein kontinuierliches Verbreitungsgebiet von Indien über Europa, Teile Asiens bis Ostafrika innegehabt. Die Vollendung der Tibien-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

veränderung und die Abänderung des Habitus wäre dann in einem afrikanischen Gebiet, etwa in Ostafrika erfolgt, von wo aus die Vorfahren des *Oryctes rhinoceros* sich wieder nach Indien verbreiteten. Dann müßte die Zwischenform in Indien ausgestorben sein, ohne in einen anderen Habitus überzugehen, das will mir aber nicht recht einleuchten. Individuen sterben wohl in natürlicher Weise, eine Tierform stirbt aber nur scheinbar aus, indem sie durch Anpassung in einen anderen Habitus weiterlebt, also als andere Art vielleicht sogar Gattung usw. Eine Tierform kann nur dann aussterben, wenn in dem betreffenden Verbreitungsgebiet eine Anpassungsmöglichkeit nicht mehr vorhanden ist. Ein Grund zu dieser Annahme scheint mir hier nicht vorzuliegen, vielmehr spricht nichts gegen die Annahme, daß die Abänderung zu der heutigen Art *rhinoceros* in Indien vor sich gegangen ist.

Fig. 18.

Fig. 19.

Einzelne Individuen der Art *owariensis* mit sehr wenig entwickelten sekundären Geschlechtsmerkmalen, die allerdings relativ selten zu haben sind, zeigen im Habitus die nahe Verwandtschaft mit *rhinoceros*, aus der zu entnehmen ist, daß die Vorfahren des *owariensis* dem *rhinoceros* sehr ähnlich gewesen sein müssen. Es könnten aus diesem Grunde Zweifel wegen der Verbreitungsmöglichkeit entstehen, insofern als in sehr schnell erscheinender Folge einerseits die Verbreitung der Zwischenform in dem den palaearktischen Arten ähnlichen Habitus nach Asien-Europa, andererseits in vollendeter Veränderung in dem *rhinoceros* ähnlichen Habitus nach Afrika angenommen wird. Ich habe aber im Vorhergehenden nach Koken auf die lange Dauer der verschiedenen Erdperioden hingewiesen, so daß auch der „Ausgang" einer Erdperiode einem, nach menschlichen Begriffen, unermeßlichen Zeitraum entspricht, in dem sehr wohl verschiedene Veränderungen in der Tierwelt vor sich gehen konnten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Etwa um die Zeit der Ausbreitung nach Afrika erfolgte auch diejenige nach dem Inselgebiete Südostasiens.

Nach den heutigen Arten mußte zu einer Zeit, also etwa im jüngeren Tertiär bezw. nach dem Vorhergesagten entsprechend später, eine mehr oder weniger kontinuierliche Verbreitung der dem *Oryctes rhinoceros* ähnlichen Arten durch Landverbindungen in folgender Weise ermöglicht gewesen sein:

Inselgebiet Südostasien (*Oryctes rhinoceros, trituberculatus* [*blucheaui*], *centaurus* [*gigas*] *nestor*).

Indien (*Or. rhinoceros*).

Ostafrikanisches Waldgebiet (*Or. gigas* [*centaurus*], *stolzi*, *owariensis*?).

Westafrikanisches Waldgebiet (*Or. owariensis, gigas* [*centaurus*], Arten der *erebus*-Gruppe.)

Madagaskar (*Oryctes blucheaui* [*trituberculatus*]).

Ich habe die heute in den Gebieten vorkommenden Arten angeführt und die im Habitus ähnlichen Arten aus anderen Gebieten in eckigen Klammern hinter die entsprechenden Arten gesetzt.

Im ost- und westafrikanischen Waldgebiet, ferner auf Madagaskar und den Seychellen kommt noch der dem *Or. rhinoceros* und *owariensis*, namentlich aber der erstgenannten Art sehr ähnliche *Oryctes monoceros* vor, der jedoch zu den vorgenannten Arten in keinen unmittelbaren Beziehungen steht. Auf seine Verbreitung sowie die der anderen Arten mit drei Tibienendzacken komme ich in einer besonderen Arbeit zurück.

Man könnte vielleicht annehmen, daß die vorgenannten Arten aus unmittelbaren Vorfahren des *Oryctes monoceros* hervorgegangen sind, und zwar entweder in der gleichen Verbreitungs-Richtung Madagaskar-Indien-Afrika oder in einer jungtertiären Madagaskar-Afrika-Indien. Diese Annahme will mir nicht recht brauchbar erscheinen, worauf ich ebenfalls später zurückkomme.

Wie ich im Vorhergehenden bereits erwähnte, scheint sich die Spezialisierung jeder Art, progressiv durch die geschlechtliche Selektion beeinflußt zu bewegen, so daß sie dadurch in den engen Grenzen des Artcharakters einer fortlaufenden allmählichen Veränderung unterworfen ist und zwar in der Hauptsache auf den Habitus des Männchens, weniger dagegen auf den des Weibchens einwirkend.

Wenn ich daher zur Ermittelung des wahrscheinlichen Verbreitungsausgangspunktes und der Richtung die habituelle Ähnlichkeit der Arten *comoriensis* und *colonicus* mit den palaearktischen Arten in Verbindung mit einzelnen morphologischen Merkmalen als Grundlage gewählt habe, so ist das nicht in der Weise aufzufassen, daß ich diese beiden Arten allein, mit Stammformen eines Formenkreises identifiziere, vielmehr ist der Stammformenbegriff bei rezenten Arten entsprechend weit zu fassen. Es kommen in Madagaskar noch einige andere, *Oryctes colonicus* und *comoriensis* habituell sehr ähnliche Arten vor, wie etwa *insularis, anguliceps*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

usw., so daß man sich auf eine bestimmte Art nicht festlegen kann, vielmehr sollen die beiden, namentlich bezeichneten Arten für den ganzen Formenkreis stehen.

Die habituelle Ähnlichkeit der beiden madagassischen mit den palaearktischen Arten lediglich als Konvergenzerscheinung abzutun, halte ich nicht für gerechtfertigt, Coquerel, Ann. de la Soc. Entom. de France 1851, p. 371, berichtet, daß *colonicus* in Nossi-Bé sehr gemein sei. Wenn wir auch über seine Lebensweise nichts genaueres wissen, so läßt sich doch wohl annehmen, daß die Daseinsbedingungen in seinem Verbreitungsgebiet auch in klimatischer Hinsicht wesentlich bessere, als die der palaearktischen Arten sind. Wenn wir nun die vielen bedeutend größeren Arten Madagaskars in Vergleich ziehen und der relativ kleinen Gestalt und der habituellen Ähnlichkeit mit den palaearktischen Arten des *colonicus* entsprechend, dieser Art eine, den palaearktischen Verhältnissen ähnlich dürftige bezw. anspruchslose Lebensweise eigen ist, so kann man nur annehmen, daß es sich hierbei um eine alte Anpassung, also eine Art handelt, die bereits lange Zeit unter gleichen Daseinsverhältnissen lebt. Ohne Zwang wird eine Tierart sich nicht anderen Daseinsverhältnissen anpassen, noch wird sie ohne Zwang bessere mit schlechteren vertauschen. Daß dieser Zwang kaum anzunehmen ist, lehrt uns das gleichzeitige Vorkommen unverhältnismäßig größerer Arten, deren Größenwachstum das Vorhandensein entsprechend besser gestellter Daseinsbedingungen voraussetzen läßt. Sollte hier nicht auch die Regel der Größenzunahme in den Stammesreihen, die allerdings auch Ausnahmen kennt, in Betracht zu ziehen sein?[89])

Aus dem Vorhergehenden glaube ich folgende Schlußfolgerung ziehen zu können. Die Gattung *Oryctes* Ill. zerfällt in 3 Untergattungen.

1. *Rykanoryctes* subg. nov. mit 3 Endzacken an den Tibien der letzten beiden Beinpaare (Verbreitungsgebiet: Madagaskar, Afrika u. südwestl. Grenzgebiete Asiens). } älteres Element
2. *Oryctes* s. str., mit zwei am Grunde zusammengewachsenen und einer freistehenden Endzacke an den Tibien der letzten beiden Beinpaare (Verbreitungsgebiet: Europa, Nordafrika, Kleinasien, Asien bis nach Turkestan, südlich bis zum Hochlande von Pamir.
3. *Rykanes* subg. nov. mit zwei freistehenden Endzacken an den Tibien der letzten beiden Beinpaare (Verbreitungsgebiet: Waldgebiet Ost- und Westafrikas, Indien, Süd-Ostasien, Neuguinea, Madagaskar).

} jüngeres Element

Die Gattung *Oryctes* entwickelte sich etwa in der jüngeren Kreidezeit mit dem Auftreten der Angiospermen. Sekundäre Geschlechtsunterschiede wiesen die ältesten Gattungsglieder noch nicht auf. Gegen Ende der Kreidezeit bezw. im älteren Tertiär verbreitete sich die Gattung auf dem damaligen Landwege von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Madagaskar nach Indien und von dort aus, in einem Zwischenstadium, etwa gegen Ausgang des älteren Tertiärs nach Asien und Europa (Nordafrika). Von Indien erfolgte später, nachdem der dort verbliebene Teil der Gattung in der Anpassung an die Daseinsverhältnisse weiter vorgeschritten und sich habituell verändert hatte, die Verbreitung über Afrika (Ost und West) bis nach Madagaskar, ferner nach Südostasien und Neuguinea etwa gegen Ende der Tertiärzeit oder in der Diluvial-Pluvialperiode[40]).

H. J. Kolbe, Über die Entstehung der zoogeographischen Regionen auf dem Kontinent Afrika. Naturw. Wochenschr. 1901, I. Band, Heft 13 bezeichnet p. 15 unter II. 2. die in Frage kommende Kontinentalperiode genauer, nachdem er im vorhergehenden Text auf die Verbreitungsmöglichkeit in dieser näher eingegangen ist. Auch in Deutsche Zentralafrika-Expedition V. Scarabaeiden von demselben Verfasser, p. 274ff. finden sich entsprechende Hinweise.

Was die asiatisch-europäische Verbreitung anbetrifft, so würde nach H. J. Kolbe, Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente p. 452f. die Gattung *Oryctes* als „lemurisches Element Südasiens" anzusehen sein, wenn auch der Habitus der heute dort wohnenden Gattungsvertreter nur mittelbar auf diese ursprüngliche Verbreitungsrichtung hinweist. In Europa müssen wir dagegen zwei Verbreitungsrichtungen unterscheiden und zwar die der zum „sibirischen Element" (a. a. O. p. 458ff.) gehörigen *nasicornis*-Gruppe und die der *grypus*-Gruppe, die zum „jungtertiären westasiatischen Element" (a. a. O. p. 460ff.) Europas gehört. Auf die Einzelheiten in der Verbreitung, ferner auf die systematische Stellung der Arten beabsichtige ich bei der Bearbeitung der Untergattungen ausführlicher einzugehen.

Anmerkungen.

[1]) **Anton Handlirsch,** Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1907, II. 1143. Aus dem Palaeozoikum etwa 880, aus dem Mesozoikum etwa 960, aus dem Kainozoikum etwa 5800 Arten, davon Coleopteren: im Mesozoikum 352, im Tertiär und Quartär 2286, hiervon im Tertiär und Quartär 105 Lamellicornier.

[2]) Ders. II. 841.

[2a]) *Oryctites fossilis* (Oppenheim, Palaeont. XXXIV, 238, t. 31, f. 2. — 1888). Fundort: Eichstätt, Bay. Lithogr. Kalk-Malm, ist ebenfalls nach Handlirsch I. 547 kein *Oryctes*.

[3]) Ders. II. 1173.

[4]) Ders. II. 1144.

[5]) Ders. II. 1143.

[6]) Vergl. auch hierzu: **H. J. Kolbe,** Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente (The Transactions of the Second Entomological Congress 1912) p. 454ff.

[7]) Prof. Dr. **Karl Diener,** Paläontologie u. Abstammungslehre (Samml. Göschen, Leipzig 1910), p. 15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

[8]) Ders. p. 45.

[9]) Ders. p. 19.

[9a]) Sehr treffend sagt **H. J. Kolbe,** Über die Lebensweise und die Verbreitung der coprophagen Lamellicornier p. 573: „Das Einwandern in neue Gebiete ist nur ein Ausbreiten des bisherigen Verbreitungsgebietes, nicht aber ein Auswandern aus dem letzteren"

[10]) **Handlirsch** II. 1331. Dagegen sehe ich nicht ein, warum eine Abänderung der Organismen durch Wanderung erfolgen sollte, wenn dieselben durch Wanderung neue Wohnplätze finden können, welche in jeder Beziehung ihren bisherigen Lebensbedingungen entsprechen.

[11]) Dr. **L. Plate,** Selektionsprinzip u. Probleme d. Artbildung. Leipzig u. Berlin 1913, p. 551. „Passive Form" der extensiven Wirkung des Kampfes ums Dasein und der Variabilität.

[12]) In Abänderungen der Pflanzen auf anderen Bodenarten kann häufig die Abänderung der Daseinsbedingungen der von diesen abhängigen Tierwelt begründet sein.

[13]) **Handlirsch** II. 1145.

[14]) Ders. II. 1274, sagt: „wenn wir uns vorstellen, daß die permische Eiszeit auf solche Formen, welche schon zu Coleopteren prädestiniert waren, einwirkte und den Impuls zur Erwerbung der Holometabolie gab, so werden wir wohl begreifen können, wie aus einer blattoidenähnlichen Form ein tiefstehender triassischer Käfer entstehen konnte.

[15]) Dr. **Heinrich Simroth,** Die Ernährung der Tiere im Lichte der Abstammungslehre (gemeinverständl. darwinistische Vorträge u. Abhandl., herausg. v. Dr. Wilh. Breitenbach, Odenkirchen 1901, Heft 3) p. 4f.

[16]) Ders. p. 15ff.

[17]) Die Spezialisierung beschränkt sich nicht nur auf die Mundteile, die die Nahrung verarbeiten, sondern auch auf die Körperform, die zur Erlangung der Nahrung durch entsprechende Auslese geeignet gestaltet wird. Nicht allein in der Konkurrenz mit den Art- und Gattungsgenossen um die Nahrung usw., sondern auch gegen natürliche Feinde betätigt sich im Kampfe ums Dasein die Selektion, bei letzteren in der Weise, daß die Individuen mit ungeeigneter Körperform oder Farbe den Zugriffen natürlicher Feinde am meisten ausgesetzt sind, wodurch deren, den Bestand der Art gefährdende Körpereigenschaften, nicht zur Vererbung gelangen.

[18]) Dr. **Fr. Ohaus,** Stettin. entom. Zeit. 1909, p. 108, berichtet, daß in Gefangenschaft gehaltene Coprophagen mit Menschenkot, der sonst gern von ihnen genommen wird, sich auf die Dauer nicht erhalten lassen.

[19]) **E. Haeckel,** Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere (*Invertebrata*). Berlin 1896.

[20]) **W. Gothan,** Palaeobotanik (Handwörterbuch d. Naturwissensch. VII. Jena 1912, p. 408 u. ff.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

[21]) **K. Zittel,** Handbuch d. Palaeontologie II. Abt. Palaeophytologie, beg. v. W. P. Schimper, fortges. u. voll. von A. Schenk. München u. Leipzig 1890.

[22]) Nach der von **Handlirsch** a. a. O. gegebenen Übersicht Potomac-Neocom (untere Kreide).

[23]) **M. E. Mulsant,** Histoire Naturelle des Coleopteres de France. Paris 1842 (Lamellic.) p. 375: „Sa larve vit dans le tan des serres, les couches des jardins; elle attaque divers arbres, principalement le chêne, l'olivier et l'amandier; on l'accuse même de nuire aux champs de luzernes, en coupant les racines de cette plante. (De Fonscolombre, Mém. de l'Académie d'Aix t. 4)". — S. a. Dr. **W. F. Erichson,** Naturgesch. d. Ins. Deutschlands, III. Berlin 1848, p. 574.

[24]) Wenn Kolbes Auffassung richtig wäre, also *Lethrus* von Blattnahrung zum Dungfressertum übergegangen wäre, so müßten die Larven, als das entwicklungsgeschichtlich ältere Stadium von Blattnahrung, das Imaginalstadium von faulenden Stoffen leben. Diese Übergangsfolge halte ich für unwahrscheinlich. Ich möchte hier als ein anderes Bild zeigendes Beispiel nach Ohaus, Stettin. ent. Zeit. 1909, p. 17 den Übergang der Larven bei den Geniatiden erwähnen, die zuerst Erde, dann Wurzeln von Kräutern, oder die Larven von *Pelidnota*, die erst Erde, dann Faulholz (Wurzeln abgestorbener Bäume) fressen, während die Käfer sich von denBlättern etc. verschiedener Pflanzenarten nähren.

[25]) Ich erinnere hier an *Oryctes boas, monoceros, owariensis, pygmaeus* usw., die z. B. gemeinschaftlich in Kamerun vorkommen.

[26]) Die Schwierigkeit der Beurteilung der klimatischen Verhältnisse in der Vorzeit zeigen die Ausführungen in Dr. **Ernst Koken,** Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte, Leipzig 1893, p. 532: „Wenn *Abies* schon im Wealden vorkommt, heute aber wesentlich den nördlichen Ländern angehört, so müssen die Anhänger der Theorie, welche noch der Kreidezeit eine gleichmäßige tropische Hitze zuschrieben, auch annehmen, daß diese und ähnliche Typen vom heißen zum kalten Klima übergegangen sind, ohne sich wesentlich zu verändern". Ferner p. 553: „So würde auch der Schluß, daß das Vorhandensein zahlreicher Tannen und Koniferen in allen fossilen Floren ein Anzeichen geringerer Temperatur sei, ebenso irrig sein, wie jener, der aus dem Vorkommen jetzt streng tropischer gezogen wird.

[27]) Dr. **Wilh. R. Eckardt,** Paläoklimatologie (Samml. Göschen, Leipzig 1910).

[28]) Dr. **K. Friedrichs,** Tropenpflanzer XVII. (Jahrg. 1913, No. 10, 11, 12) p. 44. Die Gesamtentwicklung des *Oryctes rhinoceros* dauert nach Ghosch etwa 350 Tage.

[29]) Es ist bemerkenswert, daß nach **Friedrichs** a. a. O. die Ausfärbung bei *Or. rhinoceros* innerhalb 24 Stunden nach dem Schlüpfen vor sich geht. Im Gegensatz dazu berichtet Ohaus, Stett. ent. Zeitschr. 1909 von südamerikanischen Coleopteren, daß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die vollständige Ausfärbung erst nach Eintritt der Geschlechtsreife erfolgt, so p. 19 von *Bolax salticola*, p. 67, daß die später pechschwarzen Coprophagen während des geschlechtsunreifen Stadiums braun sind. Nach Friedrichs p. 46 vergingen bei *Or. rhinoceros* von der Zeit des Schlüpfens bis zur Eiablage in zwei beobachteten Fällen 69 bis 78 Tage. Weibchen, die aus Palmen heraus geholt waren, hatten größtenteils ganz unentwickelte Eierstöcke. „Es scheint", sagt er weiter, „daß der noch nicht geschlechtsreife Käfer sich stets in der Fraßhöhle (i. d. Kokospalme) aufzuhalten pflegt und sie nur verläßt, um eine neue zu bohren oder eine fremde aufzusuchen".

[30]) Dr. **K. Friedrichs** a. a. O. p. 46. Die Kopula wurde einige Male im Fanghaufen beobachtet und da viele ♂♂ darin gefunden wurden, wird sie wahrscheinlich oft darin stattfinden. Auch daß die Begattung in einer Fraßhöhle vor sich gegangen war, wurde beobachtet.

[31]) Der Ort, an dem der Begattungsakt bezw. der Wettbewerb um den Besitz des ♀ sich abspielt, also Fang- oder Abfallhaufen usw. ist an sich eng und sicher genügend Konkurrenz im allgemeinen vorhanden. Dadurch aber, daß das Fortpflanzungsgeschäft nicht sofort nach dem Schlüpfen, sondern längere Zeit nachher erst vor sich geht, haben die Individuen Gelegenheit, sich über ein größeres Gebiet, also über eine größere Anzahl Abfallhaufen usw. bis zum Fortpflanzungsgeschäft zu verteilen. Infolgedessen wird die Konkurrenz nicht allenthalben gleich stark sein. Aus dieser Verbreitungsmöglichkeit bis zum Fortpflanzungsgeschäft erklärt sich vielleicht das Fehlen der Kopulations-Korrelation bei *Xylotrupes gideon*, von dem Hesse (Hesse u. Doflein, Tierbau u. Tierleben I) p. 498 berichtet, daß nach Beobachtungen das Weibchen zwischen großen und kleinen Männchen keinen Unterschied macht. Auch nach den von Friedrichs, Tropenpflanzer, XVII. Jahrg. 1913, No. 10, 11, 12, Tafel 1, in Kopula abgebildeten Pärchen läßt sich annehmen, daß die Weibchen von *Oryctes rhinoceros* gleichfalls bei den Männchen (bezw. umgekehrt) keinen Unterschied in der Größe machen. Möglicherweise kommt für die palaearktischen Arten eine Kopulations-Korrelation, ähnlich der bei *Doryphora decemlineata* beobachteten, in Frage. Die Erklärung derselben ist vielleicht mit verschiedenen Umständen, wie der sofortigen Geschlechtsreife nach dem Schlüpfen, dem früheren Schlüpfen der Männchen im Gegensatz zu den Weibchen, dem früheren Schlüpfen der stärker entwickelten Individuen und dem relativ stärkeren Wettbewerb um den Besitz der Weibchen auf engem Raum in Verbindung zu bringen, vorausgesetzt, daß alle diese Umstände für die palaearktischen *Oryctes*-Arten in Betracht kommen.

[32]) Vergl. dazu: **P. Minck,** Beitrag zur Kenntnis der Dynastiden 8. Archiv f. Naturgesch. 1916, A, Heft 12, S. 11 f. Nach meiner Annahme geht die Begattung und der Wettbewerb um den Besitz der ♀♀ unter der Erde in den Aufenthaltsorten (Mulm, Kompost-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haufen, faulende Eichenlohe usw.) vor sich. Die sekundären Geschlechtsmerkmale der ♂♂ stellen m. E. Hilfsmittel (Spitzhacke und Pflug) dar, um an das ♀ leichter heran zu kommen. Sie haben sich offenbar durch Selektion entwickelt. (Danach sind sie zwar auch ein Mittel zum Zweck geworden, zunächst aber immer erst eine Folgeerscheinung.) Vergl. auch die Beobachtung Friedrichs Anm. 30.

[33]) **Koken** a. a. O. führt eine Reihe von Beispielen an, um eine Vorstellung von der Dauer der Erdperioden zu vermitteln, so die Rückwärtswanderung des Niagarafalls (p. 51), dessen Wassermassen eine etwa 12000 m lange, bis 80 m tiefe und von senkrechten Wänden begrenzte Schlucht von Queenstown aufwärts bis zur Stelle des Falles ausgespült haben und dieses Werk ständig fortsetzen. Das Zurückschreiten der Fälle soll jährlich um etwa ⅓ m erfolgen und die bisher geleistete Arbeit, die noch durchaus der geologischen Jetztzeit angehört, etwa 36000 Jahre beansprucht haben. Er fügt noch hinzu, daß die berechnete Zahl unter gewissen Umständen zu niedrig oder zu hoch ist. — Aus der Länge dieser Zeiträume kann man wohl ermessen, daß die allmähliche Veränderung der Tierformen sich so langsam vollzieht, daß sie sich dem Auge des Beobachters vollständig entzieht. Es sind auch Beispiele einer relativ schnellen Umformung gewisser Tierformen bekannt. Koken erwähnt u. a. p. 50 die relativ schnelle Veränderung der im 16. Jahrhundert auf der Insel Porto Santo bei Madeira ursprünglich ausgesetzten zahmen Kaninchen, die sich heute von den wilden Kaninchen Europas stark unterscheiden.

[34]) Man kann sich vorstellen, daß unter gewissen Daseinsbedingungen eine bestimmte Form der Tibien sehr wesentlich sein kann, unter anderen Verhältnissen ist sie vielleicht nebensächlich. Die vorher erworbene Form der Tibien konserviert sich dadurch.

[35]) **Hermann Burmeister,** Handbuch der Entomologie V, p. 186.

[36]) Vergl. dazu **L. Plate,** „Fluktuationen" in „Deszendenztheorie", Handwörterb. d. Naturw. II, p. 906 u. Abbild. p. 905.

[37]) Je primitiver die sekundären Geschlechtsmerkmale der Form waren, von der die Abzweigung neuer Arten erfolgte, um so größerer Spielraum war den sich neu bildenden Arten in der Spezialisierung bei der Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale gegeben.

[38]) Vergl. dazu **Leunis** Synopsis der drei Naturreiche, 2. Abt. Geognosie (Hannover 1878), p. 1127ff.

[39]) Vergl. **Diener** a. a. O. p. 117.

[40]) Herr Prof. **Kolbe,** mit dem ich mehrfach brieflich meine Gedanken über die Verbreitung der Gattung *Oryctes* ausgetauscht habe, hatte die Liebenswürdigkeit, in seinen Briefen aus dem Schatz seiner reichen zoogeographischen Erfahrungen interessante Einzelheiten über die Verbreitungsmöglichkeit in den in Frage kommenden Erdperioden niederzulegen, namentlich werden letztere genauer umschrieben, als es mir in der vorliegenden Arbeit möglich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist. Ich gebe aus diesem Grunde die in Frage kommenden Textstellen als wertvolle Ergänzung meiner Arbeit — umsomehr als die beiderseitigen Anschauungen sich unabhängig von einander gebildet haben — nachstehend im Wortlaut wieder. (6. IV. 17). „Für Ihre Studien über die Verbreitung der *Oryctes nasicornis*-Gruppe von Osten (Himalaya, Kaschmir etc.) her nach Europa finde ich Grundlagen hinsichtlich der Verbreitung und der geologischen Zeiten der Wanderungen. Das mediterrane Meer war während des ganzen mesozoischen Zeitalters und noch früher viel breiter und länger als jetzt; es reichte durch Südasien (aber nördlich von Arabien und nördlich von Vorderindien) bis China und Hinterindien. Später nahm das Festland zu, aber das lange Mittelmeer mündete noch während der älteren Zeit der Tertiärperiode (Eozän, Oligozän) durch einen breiten Arm in den bengalischen Golf. Schon zu Beginn der Miozänzeit wurde dieses lange zentrale Mittelmeer im östlichen Teile trocken gelegt (Neumayr), aber es erstreckte sich noch während der Miozänzeit durch Südpersien und Beludschistan (Südafghanistan) bis an die Grenze Indiens. Darauf wurde es mehr und mehr eingeengt und hatte während der älteren Pliozänepoche seine geringste Ausdehnung. Ich denke mir nun, daß sich in den Norduferländern des zentralen Mittelmeeres, vom Himalaya bis Westasien, während der Tertiärzeit eine reiche Fauna ausbildete, welche sich nach und nach bis Südosteuropa verbreitete. Es wanderten zahlreiche Tierarten von Nordindien (Himalayagebiet, Kaschmir) durch Afghanistan, Südturkestan, Persien und westwärts über Südwestasien nach Europa und schließlich mit zunehmender Einengung des Mittelmeeres nach Nordostafrika. Das kann nur während der Tertiärperiode und nicht früher gewesen sein, da das Festland in Südeuropa, besonders in Südosteuropa, noch nicht ausgebildet war. Wahrscheinlich erst während der Miozänzeit und später, wie ich begründeter Weise annehme. Sie werden sich nun vorstellen, daß die Ausbreitung unserer *Oryctes nasicornis*-Gruppe aus den äußersten Ländern des Ostens, wo sie noch jetzt lebt (während der Pliozänzeit), durch Turkestan, Persien, das Kaukasusgebiet, Kleinasien bis Europa und (während der Pluvialzeit) bis N.-O.-Afrika, wo sie noch überall ihre Etappen aufweist, mit den geologischen Verhältnissen während der Tertiärzeit in Einklang steht. Hinsichtlich der *rhinoceros*-Gruppe und deren Beziehung zur *nasicornis*-Gruppe vermisse ich Mittelformen. Übrigens habe ich noch nicht danach gesucht, aber soviel ich weiß, gibt es (dort) keine derartige bekannte Art in Südasien—Südostasien. Sie müßte noch zu entdecken oder ausgestorben sein. Da während der ältesten Epoche der Tertiärperiode Vorderindien mit Madagaskar und Südafrika verbunden gewesen scheint, so mag dies einiges Licht auf die merkwürdige *Oryctes*-Gesellschaft Madagaskars mit den übrigen Inseln werfen. Die nahe Beziehung des *Oryctes rhinoceros* und der anderen indischen Art zu afrikanischen Arten ist wohl klar. (Verbreitung während

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Miozänzeit.)" — Ferner (31. V. 17): „Sie sind im Zweifel wegen des Fehlens von Zwischenformen zw. der *rhinoceros*- und *nasicornis*-Gruppe im Indischen Gebiet. Das denke ich mir ganz anders. Die *nasicornis*-Gruppe stammt aus den Gegenden der Norduferländer des großen Mittelmeeres: Himalaya-Afghanistan und verbreitete sich über Nordpersien-Kleinasien teils nord- und nordwestwärts (Turkestan, Kaukasus, Südosteuropa), teils südwestwärts nach Nordostafrika. Im tropischen Afrika hat sich die *nasicornis*-Gruppe in eine Reihe von Arten um- und ausgebildet, die teilweise nahe Beziehungen zu *nasicornis* noch zeigen, andere nicht. Während der Tertiärzeit sind tropisch-afrikanische Angehörige der *owariensis*-Gruppe und *monoceros* über die ostafrikanisch-indische Kontinentalverbindung nach Indien verbreitet und haben sich dort zu einigen wenigen Arten ausgebildet. Dieses halte ich für sehr wahrscheinlich und ist nach meiner Meinung als Tatsache anzusprechen. Es ist eine nüchterne und genügende Erklärung für die tiergeographischen Verhältnisse der *Oryctes*-Arten Indiens-Neu-Guinea." — Meine in der vorliegenden Arbeit dargelegte Auffassung weicht von Kolbes Auffassung in einzelnen Punkten erheblich ab. Es kommt dies, soweit ich beurteilen kann, daher, weil Kolbe nicht von *Oryctes* unmittelbar ausgehend, sondern nach seinen zoogeographischen Erfahrungen, die er bei der Untersuchung nahestehender Coleopteren gesammelt hat, urteilt. Auf die Einzelheiten gehe ich bei der Bearbeitung der geographischen Verbreitung der Untergattungen ein.

Figurenverzeichnis.

Fig. 1. Hinterbein von *Oryctes colonicus*.
„ 2. Hinterbein von *Oryctes tarandus*.
„ 3. Hinterbein von *Oryctes monoceros* (Exempl. a. D.-O.-Afrika).
„ 3a. Mittlere Borstenreihe d. Hintertibie v. *Or. monoceros* (Senegambien).
„ 3b. Mittlere Borstenreihe d. Hintertibie v. *Or. monoceros* (Uganda).
„ 4. Hinterbein von *Oryctes nasicornis*.
„ 4a. Hintertibien-Endzacken von *Oryctes nasicornis*.
„ 5. Hinterbein von *Oryctes rhinoceros*.
„ 6. Hinterbein von *Oryctes bifoveatus*.
„ 7. Mittelbein von *Oryctes pygmaeus*.
„ 8. Hintertibie von *Pentodon Bellerophon* aus dem Tertiär nach Heyden Palaeontogr. XV, t. 2, 3.
„ 9. Hinterbein von *Pentodon punctatus*.
„ 10. Hinterbein von *Phyllognatus silenus*.
„ 11. Hintertibienendzacken von *Heterogomphus Schönherri* (mit zwischen den Zacken stehenden Borsten).
„ 12. Hintertibie von *Xylotrupes gideon* zeigt die vollständige Umbildung der Borstenreihen zu Zacken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 12 P. pheretia Hew.
Borneo.

Fig. 13 P. pharyge Hew.
Borneo.

Fig. 14 Deramas livens Dist.
Sumatra.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1 P. hewitsoni Moore. Sikkim.

Fig 4 P. phaluke Druce. Borneo.

Fig. 6 P. philots Hew. Sumatra.

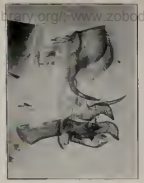


Fig. 9 P. phalena javanica Fruhst. Java.

Fig. 12 P. pheretia Hew. Borneo.

Fig. 2 P. pleurates Hew. W. Java.

Fig. 5 P. phama manilia Fruhst. Sumatra.

Fig. 7 P. plateni Stgr. Borneo.

Fig. 10 P. veturia Fruhst. Siam.

Fig. 13 P. pharyge Hew. Borneo.

Fig 3 P. elegans Fruhst. Sumatra.

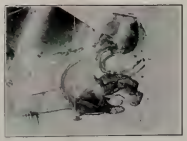


Fig. 8 P. sumatrae Feld. Sumatra.

Fig. 11 P. pavonica Nicev. Sumatra

Fig. 14 Deramas livens Dist. Sumatra.

Fruhstorfer: Poritia.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Seitenansicht des Kopfes (meist nach Entfernung der Mundteile).
Fig. 13. *Oryctes tarandus* Ol. ♂.
„ 14. *Oryctes colonicus* Coq. ♂.
„ 15. *Oryctes sjöstedti* Kolbe ♂.
„ 16. *Oryctes monoceros* Ol. ♂.
„ 17. *nasicornis* L. ♂.
„ 18. *Oryctes rhinoceros* L. ♂.
„ 19. *Oryctes pechueli* Kolbe ♂.

Über einige kaukasische Heliciden.

Von

Zdenko Frankenberger, Prag.

(Mit 6 Textfiguren.)

Durch die Güte meiner Freunde, †Dr. H. Veselý, Dr. V. Javůrek und Dr. J. Komárek, die mir von ihren in den Jahren 1910 und 1913 unternommenen Exkursionen auf den Kaukasus auch einige Mollusken gebracht haben, ist mir Gelegenheit geboten, einige ziemlich interessante Neuigkeiten zu veröffentlichen. Das Material, das mir gelegentlich — wie es bei einer einem anderen Zwecke gewidmeten Reise selbstverständlich ist — gesammelt wurde, ist zwar zu klein, um eine bedeutendere Bereicherung unserer Kenntnisse der kaukasischen Molluskenfauna hervorzubringen, aber es ist hauptsächlich der Umstand, daß es sich um gut konservierte und somit dem anatomischen Studium zugängliche Tiere handelte, der die gefundenen Tatsachen einer Publikation würdig erscheinen läßt.

Das Material, das mir bei der Verfassung dieser Abhandlung vorgelegen ist, besteht einmal aus einigen Repräsentanten der Helicidengattung *Fruticocampylaea* Kob. aus der Subfamilie der Fruticicolinen, sowie aus einigen Exemplaren von *Helix* (*Tachea*) *atrolabiata* Kryn. Was den ersten Teil anbelangt, so liegen mir mehrere Exemplare von *Fruticocampylaea appelinsi* (Mss.) Bttg. var. *mediata* W. vor, die bei Cageri in Swanetien von D. H. Veselý und Dr. J. Komárek im Jahre 1913 gesammelt wurden. Ich muß gleich hier mit vollem Nachdruck hervorheben, daß Westerlund (13) vollkommen recht hat, wenn er (S. 104) sagt: „. . freilich hat das Geh. (namentlich die Var. *mediata*) äußerlich eine gar täuschende Ähnlichkeit mit der *fruticum*, aber unter den Euloten, nach meiner Auffassung, gibts ihr doch keinen Platz wegen ihrer Mikroskulptur.“ Dieser Satz zeigt von neuem, was für ein scharfes Auge dieser Autor hatte und wie genau auch eine rein konchyliologische Methode im Aufstellen eines Systems sein kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 83A_2

Autor(en)/Author(s): Minck Paul

Artikel/Article: Beitrag zur Kenntnis der Dynastiden (Col.). 37-67