

Die geographische Verbreitung der Libytheiden.

Von

Martin Hering.

Mit 2 Tafeln.

Die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen gab mir eine Vorlesung von Herrn Geh. Reg.-Rat. Prof. Dr. W. Kükenenthal im Sommer-Semester 1919 an der Berliner Universität über die geographische Verbreitung der Tiere. Ich erkannte damals die Forderung, die man an die Zoogeographie stellen muß, daß sie in enger Verbindung mit Botanik, Palaeontologie und Geologie arbeiten muß, um zu sichern Resultaten zu kommen, eine Forderung, der in der vorliegenden Studie nachzukommen ich mich bemüht habe. Es ist mir eine besondere Ehre, Herrn Geh. Rat Kükenenthal für diese Anregungen hier meinen Dank auszusprechen, sowie dafür, daß ich durch sein Entgegenkommen in den Stand gesetzt wurde, die reichhaltigen Bestände des Berliner Zoologischen Museums durcharbeiten. Besonderer Dank gebührt ferner Herrn Professor Dr. Karsch, Kustos der Schmetterlings-Abteilung des Museums, der mich mit seiner reichen Erfahrung und seiner umfassenden Literaturkenntnis in weitestem Maße unterstützte. Ferner schulde ich meinen Dank den Herren Prof. Dr. Graebner und Dr. Schlechter vom Botanischen Museum und den Herren Prof. Dr. Gothan und Dr. Nagel von der Geologischen Landesanstalt für die Mitteilung der botanischen und palaeobotanischen Tatsachen; letzterem verdanke ich namentlich die zahlreichen Mitteilungen über fossile *Celtis*-Arten. Zu Danke bin ich noch verpflichtet den Herren Prof. Dr. Pappenheim am Zool. Museum und Herrn cand. phil. A. Remane für Hinweise auf die Zoogeographie der Vertebraten.

Ich schließe mich hauptsächlich in der Arbeit an das fast vollständige Material des Berliner Zoologischen Museums an; nur wo dieses nicht ausreichte, habe ich mich allein auf die Literatur bezogen. In der Nomenklatur folge ich, wenn es nicht ausdrücklich anders bemerkt ist, dem Lepidopterorum Catalogus, Pars 3, Pagenstecher, Libytheidae.

Da eine monographische Darstellung der Familie von Pagenstecher (1) ¹⁾ bereits vorlag, habe ich das Schwergewicht meiner Untersuchungen weniger auf rein systematische als auf zoogeographische

¹⁾ Die Ziffern hinter den Autorennamen beziehen sich auf das am Schlusse der Arbeit gegebene Literaturverzeichnis.

Fragen verlegt; erstere wurden jedoch soweit berücksichtigt, als sie mit letzteren in Verbindung stehen; so wurde auch eine Anzahl synonymischer Irrtümer aufgeklärt. Die Figuren der beiden der Arbeit beigegebenen Tafeln wurden von dem bekannten Schmetterlings-Maler Herrn Th. Reuß, Rüdnitz b. Berlin, nach Stücken des Berliner Zoologischen Museums angefertigt.

Die Familie der Libytheiden eignet sich besonders für eine geographische Studie, weil sie in rein systematischer Hinsicht für so gut wie ganz durchforscht gelten kann; seit 20 Jahren sind keine neuen Arten mehr bekannt geworden, obwohl gerade in diesen letzten 20 Jahren eine große Anzahl von Expeditionen unternommen wurde. Da unser Vaterland noch jetzt an den Nachkriegswehen zu leiden hat, war es mir bedauerlicherweise auch nicht möglich, die gesamte Literatur des Auslandes zu berücksichtigen, so daß ich diese nur bis 1918 einschließlich für vorliegende Arbeit verwenden konnte.

Einleitung.

Systematische Stellung und Vorkommen der Libytheiden.

Die Libytheiden bilden eine Familie der Rhopaloceren, die der systematischen Einordnung der Tagfalter schon seit langer Zeit große Schwierigkeiten entgegengesetzt. Sie sind eine in sich ganz streng gegen andere Verwandtschaftskreise abgegrenzte Familie; Übergänge zu anderen Familien können nicht aufgefunden werden; wo man solche Bindeglieder gefunden zu haben glaubte, handelte es sich immer um rein äußerliche Merkmale, die nur als Konvergenzerscheinungen aufzufassen sind. Man wollte eine nähere Verwandtschaft mit den Riodiniden festgestellt haben, in deren Nähe man die Familie unterbrachte; man schloß darauf aus der analogen Entwicklung der Vorderbeine der ♂, die bei beiden Familien zu „Putzfüßen“ verkümmert, bei den ♀ aber vollständig ausgebildet vorhanden sind. Aber schon Enzo Reuter (32) wies nach, daß auf Grund seiner Palpenuntersuchungen, besonders der des Basalflecks, die Libytheiden von den Riodiniden ganz streng getrennt werden müssen. Neben diesen und noch anderen morphologischen Eigentümlichkeiten spricht aber ein anderes sehr bedeutsames Moment für eine Scheidung dieser beiden Familien, das ist die charakteristische geographische Verbreitung, in der sich die Riodiniden und Libytheiden ganz wesentlich unterscheiden.

Die ganze Familie der Libytheiden enthält nur eine einzige Gattung, die Gattung *Libythea*. Die anderen bisher aufgestellten Gattungen können nur als Untergattungen angesehen werden, wie es auch Pagenstecher (1) getan hat. Es handelt sich hier um *Libythea* F. s. str., *Dichora* Scudd. und *Hypatus* Hb. Die erstere verbreitet sich von Südeuropa über Süd- und Südostasien, den indomalayischen Archipel bis nach der Nordspitze von Australien; die Untergattung *Dichora* ist ganz auf Afrika beschränkt, *Hypatus* kommt nur in Nord- und

Südamerika vor. Daß aber diese Grenzen nicht ganz scharf sind, ergibt sich aus der Tatsache, daß eine *Dichora*-Art in Ceylon gefangen wurde, eine andere, die sogar mit der afrikanischen *Dichora laius* Trimen vollkommen identisch ist, in Stücken von Ceylon und Ostindien vorliegt. Eine Beibehaltung von *Dichora* und *Hypatus* als selbständigen Gattungen ist also aus zoogeographischen Gründen nicht notwendig; die morphologischen Eigentümlichkeiten sind ebenfalls so gering, daß sie höchstens zur Aufstellung von Untergattungen Verwendung finden können.

Wir haben hier also die merkwürdige Tatsache festzustellen, daß eine Gattung über Afrika, Indo-Australien, Südeuropa und Nord- und Südamerika verbreitet ist, ohne daß es sich dabei um einen gewöhnlichen Geopolitismus ¹⁾ handelt. Während nämlich Geopoliten, wie *Pyrameis cardui* L. und *Plutella maculipennis* Curt. unter den Schmetterlingen, die über die ganze Erde verbreitet sind, an allen Orten ihres Vorkommens den gleichen Habitus tragen und nirgends nennenswert abändern, hat sich unsere Gattung *Libythea* in eine Anzahl scharf von einander getrennter Arten gespalten. Andererseits handelt es sich bei Geopoliten immer nur um eine Art einer gewissen Gattung. Während *Pyrameis cardui* L. Geopolit ist, zeichnet sich, soviel mir bekannt wurde, keine andere *Pyrameis*-Art durch erdweite Verbreitung aus. Dasselbe gilt für das andere Beispiel; *Plutella maculipennis* Curt., einer der häufigsten der „Kleinschmetterlinge“, den man in jeder Sammelausbeute finden kann, sei sie aus Australien, Afrika oder Amerika, ist ein typischer Geopolit, während alle andern *Plutella*-Arten auf gewisse Regionen beschränkt, manche sogar sehr eng lokalisiert sind. Zwei Merkmale sind es also, die den echten Geopolitismus ausmachen: die geringe Abänderung der Geopoliten in den verschiedensten Gebieten ihrer erdweiten Verbreitung und die Tatsache, daß es immer nur eine Art der Gattung ist, bei der sich Geopolitismus feststellen läßt. Beide Merkmale treffen auf die Familie der Libytheiden nicht zu, also kann man ihre Verbreitung nicht von dem Gesichtspunkte des Geopolitismus aus abtun.

In ihrer Verbreitung stehen die Libytheiden im schärfsten Gegensatz zu den Riodiniden: Letztere haben keine Gattung, die in der neuen und alten „Welt“ gleichzeitig vorkommt, vielmehr sind sie oftmals in ihren Arten und Gattungen sehr lokalisiert. So ergibt sich ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Familien aus ihrer geographischen Verbreitung.

Ein anderer Gesichtspunkt, von dem aus die Verwandtschaft beider Formenkreise beurteilt werden muß, bezieht sich auf die Ausbildung der morphologischen Merkmale. Während die Riodiniden, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, höher entwickelte Formen darstellen, ergibt eine Untersuchung der Libytheiden ein merkwürdiges Gemisch sehr primitiver Merkmale in Verbindung mit solchen, die auf

¹⁾ Ich ersetze die Bezeichnung Kosmopolitismus durch den sprachlich richtigeren Ausdruck Geopolitismus.

eine hohe Differenzierung hinweisen. So stellt nach Enzio Reuter (32) die Bildung der Palpen, besonders ihres Basalflecks „das Resultat einer recht lange Zeit hindurch nach selbständiger Richtung hin stattgefundenen Differenzierung“ dar, „welche Bildung wegen des Erlöschens der früheren Glieder vorliegender Entwicklungsreihe in der Gegenwart unvermittelt dasteht.“

Es lassen sich hier also an einer Familie zwei Eigentümlichkeiten beobachten, die in dieser Verknüpfung auch bei andern Familien und Ordnungen vorkommen, nämlich die erdweite Verbreitung über Länder hinweg, die jetzt durch unübersteigliche Hindernisse voneinander getrennt sind und das Vorhandensein von Merkmalen, die auf ein hohes geologisches Alter der Tiergruppe hinweisen. So ist die Ordnung der *Dipnoi* unter den Fischen verbreitet über Australien (*Neoceratodus*), Afrika (*Protopterus*), Amerika (*Lepidosiren* in Südamerika); in der Trias- und Juraformation finden wir sie außerdem noch in Europa (*Ceratodus*). Auch die Vertreter dieser Ordnung weisen sehr altertümliche Züge in ihrem Baue auf. Die ebenfalls durch altertümliche Züge gekennzeichnete Familie der *Tapiridae* kommt rezent in Mittelamerika, dem Nordteil von Südamerika, Hinterindien und Sumatra, fossil in Europa und Nord-Amerika vor. (Zittel [42]). Es scheint also die Verknüpfung dieser beiden Merkmale bei den Libytheiden kein zufälliges Zusammentreffen, sondern eine in der Zoogeographie öfter zu beobachtende Erscheinung darzustellen, ohne daß wir über den kausalen Zusammenhang beider etwas Näheres aussagen können.

Haben wir so die Verbreitung der Libytheiden in großen Zügen verfolgt, so können wir noch einige Eigentümlichkeiten speziellerer Natur feststellen, die uns vielleicht weiter unten der Lösung des Problems näher bringen. Vergleichen wir die für die einzelnen Erdteile spezifischen Untergattungen der Familie, so läßt sich unschwer feststellen, daß die afrikanische *Dichora* Scudd. der indo-australisch-europäischen *Libythea* F. s. str. viel näher steht, als den amerikanischen *Hypatus*-Arten. Derartige Unterscheidungen sind infolge der auf geringfügigen Merkmalen beruhenden Abtrennung der einzelnen Untergattungen nur undeutlich ausgeprägt; aber schon Scudder (33) findet diese Tatsache, wenn er von *Dichora* sagt: „It . . . agrees . . . with *Libythea* rather than *Hypatus*, in the more nearly entire margin of the lower half of the wings and the distinctly crenulate outer margin of the hind wings.“ Besonders das zuletzt angegebene Merkmal läßt auf den ersten Blick rein habituell eine Trennung beider Untergattungen ermöglichen. Diese Eigentümlichkeiten, wie auch die später zu besprechenden der Zeichnungsabänderung, scheinen nun allerdings bei erstmaliger Betrachtung ganz unwesentlich und nicht geeignet zu sein, aus ihnen die Phasen der geographischen Verbreitung der Familie abzuleiten. Spielt doch bei Verwandtschaftsuntersuchungen stets das Flügelgeäder, die Palpenbildung usw. eine große Rolle. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß wir in den rezenten Arten und Untergattungen von *Libythea* die Endglieder einer außerordentlich langen

Entwicklungsreihe vor uns haben. Vergleichen wir nun aber unsere rezenten Formen mit dem gefundenen Fossil von *Libythea*, so müssen wir feststellen, daß sich diese fossile Art nicht einmal generisch ganz streng von *Libythea* F. trennen läßt. Die Libytheiden repräsentieren eine außerordentlich persistente Familie, die, da sie wenig Mutations-tendenzen aufwies, sich seit dem Tertiär fast ganz unverändert erhalten hat.¹⁾ Sie erlitt weder tiefgreifende Veränderungen durch den Wechsel der Klimaverhältnisse in den verschiedenen geologischen Epochen, noch durch die verschiedenen Klimata der zum Teil sehr weit von einander entfernt liegenden geographischen Gebiete, bis zu denen sie sich verbreitet hat. Wir müssen dabei allerdings von einem Gebiete absehen, das bei den verschiedensten Tierarten eine Aufspaltung in Rassen und Arten herbeiführte, wie es bei dem indomalayischen der Fall ist. Hier hat auch die Familie der Libytheiden eine große Bereicherung an Rassen und Arten erfahren. Auf den übrigen Kontinenten dagegen, in Afrika, Südeuropa und Amerika, trat eine nennenswerte Abänderung nicht ein; die Familie ist sehr gut charakterisiert und gehört mit zu den auffallendsten Erscheinungen der Tagfalterwelt; man kann also nicht annehmen, daß noch neue Arten aufgefunden werden sollten, welche diesen Satz widerlegen könnten. Es sind seit dem Erscheinen der Monographie der Familie im „Tierreich“ 1901 in den folgenden 10 Jahren bis zum Erscheinen der Bearbeitung der Familie im „Lepidopterorum Catalogus“ 1911 keine neuen Arten und nur einige wenige neue Rassen, die aber auch nicht immer einwandfrei begrenzt sind, beschrieben worden. In den nächsten 10 Jahren, von 1911—1921, ist mir ebenfalls keine Neubeschreibung einer Art bekannt geworden. Die Erforschung dieser Familie scheint in systematischer Beziehung so gut wie abgeschlossen zu sein, und das muß ja die Voraussetzung sein, wenn man erfolgreich zoogeographische Untersuchungen vornehmen will.

Möglichkeiten der Erklärung der eigentümlichen Verbreitung der Familie.

Betrachtet man das Vorkommen der *Libythea*-Arten im Verhältnis zu den verschiedenen Klimazonen, so ergibt sich, daß die Mehrzahl der Arten und Rassen der tropischen und subtropischen Zone angehört; von diesem Gesichtspunkte aus scheinen die wenigen Arten und Rassen der gemäßigten Klimata erst aus den Tropen hierher eingewandert zu sein. Danach hätten wir in der bis nach Tirol kommenden *Libythea celtis* Fuessly, in *Hypatus carinenta bachmanni* Kirtland, in den Vereinigten Staaten und Canada vorkommend, und in der *Dichora laius* Trimen in Südafrika die am weitesten nach Norden bzw. nach Süden

¹⁾ Eine Untersuchung der Genital-Armatur der ♂ ergab, daß diese zur Unterscheidung der Arten hier nicht geeignet ist. Die Unterschiede zwischen Arten von *Dichora* und *Libythea* s. str. sind nicht größer als in der normalen Variationsbreite der einzelnen Art.

vorgestoßenen Formen einer durch die ganzen Tropen der alten und neuen „Welt“ verbreiteten Familie zu sehen. Diejenigen Zoogeographen also, die das Entstehungszentrum für eine Formengruppe dort suchen, wo man die größte Anzahl der Formen findet, müßten hier mit einer holotropischen Entstehung der Libytheiden rechnen. Es kommen von Libytheiden folgende Rassen und Arten in den verschiedenen Klimazonen vor ¹⁾:

Gesamtzahl der Rassen	S.-Genus	In der tropischen Zone	In den Subtropen	In den ge- mäßigten Zonen
35	<i>Libythea</i> F. s. str.	29	5	3
5	<i>Dichora</i> Scudder	4	2	0
6	<i>Hypatus</i> Hb.	3	1	3

Eine Vergleichung der Zahlen in vorstehender Tabelle ergibt also ein zahlenmäßiges Überwiegen der tropischen und subtropischen Formen gegenüber denen der gemäßigten Zonen. Verfolgt man nun weiterhin die Anzahl der Formen in den tropischen Gebieten selbst, so läßt sich feststellen, daß der weitaus größte Teil der Rassen und Arten dem malayischen Archipel angehört. Auf Grund dieser Erscheinungen müßte man nun annehmen, daß der Entstehungsherd der Libytheiden auf der indo-australischen Inselwelt zu suchen sei; von hier aus hätten sie sich zu beiden Seiten des Äquators in der Richtung von Osten nach Westen weiter verbreitet. Eine umgekehrte Wanderung können wir nicht annehmen; denn den indo-australischen stehen die afrikanischen Arten am nächsten; eine Art von Ceylon ist ja identisch mit der in Afrika allgemein verbreiteten *Dichora laius* Trimen. Den afrikanischen Arten stehen wiederum die amerikanischen sehr nahe, wie besonders der fossile Fund der *Prolibythea* Scudd. in Nordamerika beweist. Andererseits weichen die indo-australischen Libytheiden so sehr von den amerikanischen ab, daß eine Besiedelung Amerikas vom malayischen Archipel aus nach Osten nicht möglich scheint.

Diese holotropische Ausbreitung verlief nun nicht ganz streng, sondern es wurden nach beiden Seiten nach der gemäßigten Zone einzelne Arten und Rassen vorgestoßen, die aber nicht allzuweit vordringen konnten. Der weiteste Vorstoß dieser Art gelang den jetzt in Südeuropa und Nordamerika vorkommenden Formen. Schwächere Vorstöße erfolgten in der Richtung auf Japan, Südafrika und Australien.

Die Annahme einer solchen holotropischen Verbreitung wäre wohl geeignet, eine große Zahl der Verbreitungseigentümlichkeiten der Libytheiden zu erklären. Man darf aber nicht vergessen, daß man, um sie genauer zu begründen, einige gewagte Hypothesen aufstellen

¹⁾ Die Einteilung in eine tropische (bis zum 23°), zwei subtropische (bis zum 34°) und zwei gemäßigte Klimazonen ist natürlich völlig willkürlich und kann uns für unsern Fall nur eine annähernde Vorstellung der Verteilung geben. Den Zahlen liegen die Patria-Angaben in Pagenstecher (31a) zu Grunde.

muß. Zwar sind die Libytheiden eine außerordentlich flugtüchtige Familie, tatsächlich unternehmen sie auch öfters große Wanderungen, von denen schon Wallace (39) berichtet hat. Und scheint es nicht außerhalb der Grenzen der Möglichkeit zu liegen, daß solche wanderlustigen Falter von Indien und vom malayischen Archipel nach Afrika hinüberflogen, indem sie auf den dazwischen gelegenen Inseln immer wieder Rast machen konnten, so ist doch ein solches Überfliegen des südatlantischen Ozeans, von Afrika nach Amerika, ganz undenkbar. Ganz abgesehen davon darf man einer solchen Verbreitung durch einfaches Überfliegen zu andern Gebieten wohl sehr skeptisch gegenüberstehen. Wir dürfen nicht vergessen, daß das neue Gebiet klimatisch und floristisch meist einen ganz anderen Charakter trägt als die bisherige Heimat; findet nun wirklich einmal eine solche Wanderung statt, so kann man mit Sicherheit annehmen, daß in den meisten Fällen der Eindringling infolge der so plötzlich auf ihn einwirkenden veränderten Lebensbedingungen zu Grunde gehen wird. Wievielmehr muß das bei den Libytheiden der Fall sein, die ganz streng monophag sind, deren Raupen nur an Celtis gefunden werden.

Wir müßten zum mindesten also, um das Vordringen der Libytheiden von Afrika nach Amerika erklären zu können, das Vorhandensein einer ehemaligen Landverbindung Afrika-Südamerika voraussetzen. Diese Landverbindung scheint aber nicht allgemein anerkannt zu sein. Soergel (35), der zwar die Permanenz der Kontinente und Ozeane behauptet, gibt zu, daß auf Grund geologischer und tiergeographischer Tatsachen die Existenz einiger Landbrücken behauptet werden kann, fährt aber fort: „Ein großer südatlantischer Kontinent vom Paläozoikum bis ins Tertiär hinein ist durch nichts begründet. Einer solchen Annahme widerspricht die Verschiedenheit aller Wirbeltierfaunen Afrikas und Südamerikas vom Mesozoikum bis zur Gegenwart.“ Mit der Unmöglichkeit, das Vorhandensein dieser Landbrücke zu beweisen, bleibt das Vorkommen der Libytheiden in Amerika unerklärlich, und damit fällt die ganze Annahme einer holotropischen Ausbreitung der Familie.

Die Verteilung der Libytheiden über die drei Kontinentkomplexe Amerika, Afrika und Australien-Asien-Europa läßt sich nun aber vielleicht unter einer andern Annahme erklären. Wir müssen im Mesozoikum einen großen antarktischen Kontinent voraussetzen, der durch Landbrücken mit Australien und Südamerika, vielleicht auch mit Südafrika verbunden war. Nur diese Landbrücke kann z. B. das Vorkommen der *Dasyuridae* in Australien und Südamerika erklären. Vom Gesichtspunkte der Wirbeltierverbreitung wäre also gegen diese Hypothese nichts einzuwenden. Man müßte nun annehmen, daß wir den Entstehungsherd der Libytheiden auf der Antarktis zu suchen hätten; von dort erfolgte später ein Vorstoßen der Familie nach Norden in dem Maße, wie vielleicht das ursprünglich milde Klima des antarktischen Kontinents immer rauber wurde. Es erfolgte somit zunächst eine Ausbreitung der Familie nach Südamerika, die sich späterhin bis nach Nordamerika fortsetzte; eine zweite Zugstraße führte über

Australien in den indomalayischen Archipel, von dort durch das südlichste Asien bis nach Südeuropa, während eine dritte Formen-Gruppe in Südafrika Fuß faßte und von dort aus durch ganz Zentralafrika bis nach Aoessirien vordrang. Da diese afrikanische Formenreihe der fossilen *Prolibythea* Scudd. am nächsten steht, könnte man annehmen, daß die Landverbindung der Antarktis mit Südafrika zuerst abgebrochen ist; es wurde dadurch ein späteres Nachströmen der Falter verhindert, und die afrikanischen *Dichora*-Arten blieben den alttertiären Arten am ähnlichsten.

Eine solche Annahme hat viel für sich, besonders infolge des Umstandes, daß diese Verbreitung der Libytheiden mit vielen Tatsachen der Pflanz- und Tiergeographie übereinstimmt, und daß die Geologie einer solchen Voraussetzung eines antarktischen Kontinentes wenigstens nicht widerspricht. Untersucht man jedoch die Verbreitung der Familie genauer, so müssen schwere Bedenken gegen diese Hypothese aufsteigen. Unerklärlich bleibt nämlich bei diesem Erklärungsversuche die Tatsache, daß in Australien *Libythea*-Arten nur an der nördlichsten Spitze, am Kap York, gefunden wurden, und daß sie ferner im südlichsten Teile von Amerika ebenfalls fehlen. Bei einer Verbreitung, die sich ganz kontinuierlich über die übrigen Teile der von ihnen besiedelten Landstriche erstreckt, wäre es doch sehr verwunderlich, daß gerade an jenen Stellen eine Unterbrechung stattgefunden haben soll, daß gerade in jenen Gegenden, die doch zunächst vor der Familie erobert sein müssen, die Falter wieder ausgestorben sein sollten, Gegenden, die doch nicht polnäher liegen als die nordamerikanischen und japanischen Fundorte von *Libythea*-Arten. Für ein solches Verschwinden würde sich in keiner Beziehung eine Notwendigkeit ergeben.

Es ergibt sich aus den vorstehenden Ausführungen, daß weder die Hypothese einer holotropischen Ausbreitung der Libytheiden noch die Annahme einer Ausbreitung vom antarktischen Kontinent eine befriedigende Erklärung der eigenartigen Verbreitung der Familie geben kann. Aus dem folgenden Teile wird sich ein weiteres Argument ergeben, das gegen diese beiden Hypothesen spricht.

Die Erklärung der Verbreitung der Libytheiden als eine tertiäre Wanderung, parallel verlaufend mit der Verbreitung der Ulmaceen-Gattung *Celtis*.

Das zeitlich erste Auftreten der Gattung *Libythea* F.

Die ersten mit Sicherheit zu deutenden Schmetterlinge überhaupt wurden im Jura gefunden. Handlirsch (18) gibt davon die Gattungen *Palaeontina* Butl., *Phragmatocites* Oppenh., *Limacodites* Handl., *Protopsyche* Handl. u. a. an. Wie man schon aus den Namen ersehen kann, handelt es sich hier noch um äußerst tiefstehende Falter, die in Beziehungen zu den rezenten Familien der Cossiden, Limacodiden usw. stehen, welche ja auch jetzt noch viele Merkmale

besitzen, die auf ein hohes geologisches Alter hinweisen. Eines der auffallendsten dieser altertümlichen Merkmale ist die Erhaltung des basalen Teiles der Media. Diese altertümlichen Formen finden sich sowohl im unteren wie auch im oberen Jura; andere Schmetterlinge sind im Jura nicht gefunden worden, obwohl er verhältnismäßig reich an fossilen Insekten ist. Während der ganzen Jurazeit scheint sich also keine nennenswerte Weiterentwicklung der Lepidopteren vollzogen zu haben.

Die nun folgende kretaceische Formation zeigt uns zum erstenmale das Auftreten von angiospermen Blütenpflanzen. Süßwasserablagerungen sind nach den bisherigen Funden in der Kreide aber nur in sehr geringem Maße festgestellt worden. Daraus erklärt es sich, daß fossile Insekten aus dieser Periode nur in geringer Menge vorhanden sind. Kein einziges Fundstück konnte mit Sicherheit als Rest eines Schmetterlings gedeutet, geschweige denn seine Zugehörigkeit zu irgendeiner Familie erkannt werden. Trotzdem müssen wir aber annehmen, daß in dieser Zeit die Entwicklung der Lepidopteren einen großen Aufschwung nahm; denn das Auftreten der Angiospermen gab ihnen eine Fülle von neuen Lebensbedingungen und Entwicklungsmöglichkeiten, auf die ganz sicherlich diese Falter auch reagiert haben müssen.

Diesen Aufschwung finden wir tatsächlich bestätigt durch die Feststellung, daß im Tertiär die Entwicklung der Schmetterlinge einen solchen Gipfel erreicht hat, wie er auch in der Jetztzeit nicht mehr nennenswert überschritten worden ist. Die „Microlepidoptera“ haben schon in der Gattung *Nepticula* Z., von der ein unverkennbarer Minengarg einer Raupe in einem Blatte fossil erhalten ist, eine außerordentliche Organisationshöhe erreicht; *Nepticula* Z. erweist sich durch eine weitgehende Vereinfachung des Flügelgeäders als eine der am höchsten stehenden Gattungen der „Kleinschmetterlinge“. Ebenso treten die schon weitestgehend differenzierten Tagfalter auf; Papilioniden und Pieriden wurden schon im unteren Oligozän gefunden. So besteht, infolge der dürrtigen Funde aus der Kreidezeit, eine klaffende Lücke zwischen Jura und Tertiär; auf der einen Seite stehen die so außerordentlich primitiven Falter des Jura, auf der andern Seite bringt das Tertiär eine Fülle von sehr hoch entwickelten Schmetterlingen hervor. Diese Entwicklung muß sich in der Kreidezeit vollzogen haben, wenn wir auch keine palaeontologischen Zeugnisse dafür besitzen; ein Teil dieser Entwicklung muß vielleicht aber, wie wir weiter unten sehen werden, in den ersten Anfang des Tertiärs verlegt werden.

Es steht für uns nach dem Gesagten also fest, daß wir den Ursprung der Libytheiden, wie der meisten Tagfalterfamilien, in der oberen Kreide oder im unteren Tertiär zu suchen haben. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird man sich aber für die letztere Annahme zu entscheiden haben. Wenn man die Ökologie der Libytheiden betrachtet, stellt sich heraus, daß die Familie ganz streng monophag ist; alle bisher untersuchten Arten der Gattung leben an *Celtis*, einer Ulmacee. So berichtet Packard (27) von *Lib. carinenta bachmanni* Kirtland: „... feeds exclusively upon *Celtis* in its larval state.“ Moore (25)

hat *Lib. rama* Moore auf *Celtis tetrandra* gefunden, dieselbe Feststellung macht auch Bingham (2). Die Mittelmeerart *L. celtis* Fueßly lebt auf *Celtis australis*. So wissen wir, daß die amerikanische, die europäische und die indo-australische Formengruppe auf *Celtis* leben; unbekannt ist bisher nur die Futterpflanze des afrikanischen Genus gewesen. Wir dürfen wohl aber mit Sicherheit annehmen, daß auch diese Untergattung auf *Celtis* angewiesen ist; sind doch auch aus Afrika eine Anzahl Fundorte von *Celtis*arten bekannt geworden; so führt Thiselton-Dyer (37) *Celtis Franksiae* N. E. Br. von Natal, *C. rhamrifolia* Presl. (= *kraussiana* Bernh.) von Süd-Afrika, Port Elizabeth und Queenstown, Orange River, Pretoria, Natal u. a. O., auch vom tropischen Afrika und von Arabien an. Es liegt also kein Grund vor, anzunehmen, daß die afrikanischen Libytheiden inbezug auf die Futterpflanze eine Ausnahme machen. Dazu kommt, daß in denselben Schichten, in denen die fossile *Prolibythea* Scudd. aufgefunden wurde, auch eine *Celtis*art festgestellt wurde, nämlich *Celtis maccoshi* Lesqu. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die Gattung *Libythea* streng monophag geblieben und in ihrer Verbreitung an das Vorkommen von *Celtis* gebunden ist.

Fossile *Celtis*arten sind nun in größerer Anzahl bekannt. Es versteht sich von selbst, daß von einem Baume leichter Überreste erhalten blieben als von einem Insekt. Zudem sind die Früchte der *Celtis*arten so charakteristisch, daß sie stets mit Sicherheit gedeutet werden können. So sind *Celtis*arten aus dem Tertiär öfter gefunden worden. Die älteste Art, *Celtis americana* Berry, stammt aus dem Eozän von Georgien; aus dem Oligozän sind *C. lotzei* Massalongi, *C. primigenia* Sap. in Frankreich, *C. stiriaca* v. Ettingh. bei Leoben, *C. trachytica* v. Ett. bei Leoben und in Ungarn, *C. latior* Mar. in Frankreich, gefunden worden. Im Miozän wurden *C. vulcanica* Kovats, *C. hyperionis* Ung. in Deutschland, *C. japeti* Ung. in Deutschland, Frankreich und Österreich-Ungarn, festgestellt. Endlich kamen im Pliozän *C. nordensköldii* Nathorst, *C. Soyauzii* Engl. von Jonje, nordöstlich vom Kap Dibudja in Kamerun, vor. Von besonderer Wichtigkeit ist der Fund der schon oben erwähnten *C. maccoshi* Lesqu. im Miozän von Florissant (Colorado) und schließlich eine europäische eozäne Art, *C. nouleti* Sap.-Mar. aus Frankreich. *Celtis* war also durch das ganze Tertiär hindurch über Europa und Amerika verbreitet; einzelne Funde, wie der von *C. Soyauzii* Engl. beweisen, daß sie sogar noch eine weitere Ausdehnung gehabt hat. Die Verbreitung über Europa und Amerika hinweg hat nun zur Voraussetzung das Bestehen eines Brückenkontinentes zwischen Europa und Nordamerika, der damals im Tertiär bestand und Island und Teile Grönlands mit einschloß. An diesem arktotertiären Kontinente, der einheitlichen Landmasse Europa-Nordatlantis-Nordamerika, brauchen wir umso weniger zu zweifeln, als selbst Soergel (35) erklärt, daß für diese Landbrücke nicht nur pflanzen- und tiergeographische, sondern auch geologische Tatsachen sprechen. Auf diesem Kontinente hat nun unsere Gattung *Celtis* eine weite Verbreitung gehabt. Aus vortertiären Schichten, wie aus

der Kreide, ist aber keine einzige Celtisart bekannt geworden. Wir dürfen deswegen voraussetzen, daß in jener Zeit auch noch keine *Libythea*-Art existiert hat und müssen deshalb zeitlich die Entstehung der Libytheiden ins älteste Tertiär verlegen.

Das geographische Entstehungszentrum der Gattung *Libythea* F.

Von größter Bedeutung für die Beurteilung dieser Frage war der glückliche Fund einer fossilen Libytheide, die Scudder als *Prolibythea vagabunda* aus dem Miozän von Florissant (Colorado) beschrieb. Mag man auch im allgemeinen der Deutung vieler Insektenreste, namentlich, wenn nur kleine Bruchstücke des betreffenden Fossils vorhanden sind, sehr skeptisch gegenüber stehen, so läßt sich doch an der Zugehörigkeit dieses Fundes zur Familie der Libytheiden nicht im geringsten zweifeln. Sind doch außer dem wohlerhaltenen Flügelgeäder selbst die typischen *Libythea*-Fleckzeichnungen der Vorderflügel deutlich erkennbar; und das, was die Libytheiden vor allen andern Rhopaloceren auszeichnet, die ungewöhnliche Länge der Palpen, wie wir sie bei keiner andern fossilen oder rezenten Familie der Rhopaloceren wiederfinden, ist so gut erhalten, daß an der Familienzugehörigkeit kein Zweifel bestehen kann.

Vergleicht man nun die fossile *Prolibythea* Scudd. mit den rezenten Untergattungen der Libytheiden, so ergibt sich, daß sie eine vermittelnde Stellung zwischen der für Amerika charakteristischen Untergattung *Hypatus* Hb. und der europäisch-asiatischen *Libythea* F. s. str. einnimmt. Nach Scudder unterscheidet sie sich von *Hypatus* Hb. durch die größere Ausbildung der Fühlerkeule; während bei *Libythea* F. das 3. Glied der Palpen um $\frac{1}{4}$ länger ist als das zweite, bei *Hypatus* Hb. zweimal so lang als das zweite, ist es bei *Prolibythea* Scudd. etwa um $\frac{1}{3}$ länger als das zweite, sie nähert sich also auch darin der europäischen Untergattung. Weiterhin ähnelt sie der *Libythea* F. s. str. in der Anordnung der Flecken der Vorderflügel, in dem etwas gebogenen Verlauf der Costa der Hinterflügel. Andererseits neigt sie in der Ausbildung der Ecke des Analwinkels der Hinterflügel zu *Hypatus* Hb.; der Innenrand beginnt nämlich bei ihr, wie auch bei *Hypatus* Hb., zwischen cu_2 und ax_1 ¹⁾, während er bei *Libythea* F. s. str. an der Spitze von ax_1 beginnt. Nach diesen Ausführungen ergibt sich also, daß wir in *Prolibythea* Scudd. ein Bindeglied beider Gattungen vor uns haben, das aber mehr der europäischen *Libythea* F. als den amerikanischen *Hypatus* Hb. sich nähert. Wir werden auf die Entstehungsgeschichte dieser Annäherung weiter unten noch zurückkommen.

¹⁾ In der Nomenklatur des Flügelgeäders folge ich den von Comstock-Needham-Enderlein gemachten Vorschlägen und bezeichne die Costa mit c., Subcosta mit sc., die Radiusäste mit r 1 — r 5 bezw. den Radialramus der Hinterflügel mit rr., die Äste der Media mit m 1 — m 3, die Cubitaläste mit cu 1 — cu 2, die Analis mit an, die Axillaradern mit ax 1 und ax 2.

Es werden demjenigen, der sich noch nicht genauer mit den Libytheiden befaßt hat, diese Merkmale zu geringfügig erscheinen, als daß eine Beziehung der einzelnen Untergattungen aufeinander daraus abgeleitet werden könnte. Wie aber schon oben erwähnt, gibt uns die Persistenz dieser Gattung, die sich durch lange geologische Zeiträume fast unverändert erhielt, dazu das Recht.

Ob nun tatsächlich die Verwandtschaft zwischen *Prolibythea* Scudd. und *Libythea* F. s. str. näher ist als die zwischen ersterer und *Hypatus* Hb., kann wohl mit Bestimmtheit nicht entschieden werden. Scudder bezeichnet die fossile Gattung als „the common ancestor or one of the immediate ancestors of both the modern genera.“ Der letzteren Ansicht wird man sich wohl anschließen haben. Die nahe Verwandtschaft zwischen den rezenten amerikanischen und den europäischen Formen Gruppen, die durch das Vorhandensein dieses fossilen Bindegliedes noch bekräftigt wird, läßt sich nun nur erklären durch die Existenz der nordatlantischen Landbrücke, auf die wir schon oben durch die Verbreitung der Gattung *Celtis* hingewiesen wurden. Wir haben auch festgestellt, daß das Vorhandensein dieser Landbrücke selbst von Vertretern der Lehre von der Permanenz der Kontinente und Ozeane zugegeben wird, wenn auch ihre Küstenlinien noch nicht mit Sicherheit herausgearbeitet sind; umstritten ist besonders die Frage, wie weit dieser arktotertiäre Kontinent nach Süden gereicht hat, was aber für unsere Untersuchungen weniger in Betracht kommt.

Es läßt sich nun mit Sicherheit annehmen, daß auf diesem nordatlantischen Kontinente und den mit ihm zusammenhängenden Landmassen von Nordamerika und Europa das Genus *Prolibythea* Scudd. im späteren Tertiär allgemein verbreitet war, analog dem allerwärts festgestellten Vorkommen der Futterpflanze seiner Raupen, der Gattung *Celtis*, dieser typisch arktotertiären Pflanze. Die beiden Formengruppen *Libythea* F. s. str. und *Hypatus* Hb. sind nun zwei Zweige, in die sich der *Prolibythea*-Stamm gespalten hat, und die sich, als der nordatlantische Kontinent vom Meere überspült wurde und ein Austausch zwischen beiden Formengruppen nicht mehr stattfinden konnte, in divergierender Richtung entwickelten, bis es zu den heute festzustellenden Verschiedenheiten der beiden Untergattungen kam.

Es läßt sich also mit Sicherheit annehmen, daß die Libytheiden im mittleren Tertiär bereits den ganzen arktotertiären Kontinent besiedelt hatten. Nun wird man von selbst die Frage stellen, ob dieser Kontinent zugleich das Entstehungszentrum der Familie gewesen ist. Zur Lösung dieser Frage müssen wir außer den beiden bisher genannten Untergattungen auch die dritte, die afrikanische *Dichora* Scudd., heranziehen. Da ergibt sich nun die merkwürdige Tatsache, daß gerade diese Gattung der fossilen *Prolibythea* Scudd. am nächsten steht, viel näher als *Hypatus* Hb. und *Libythea* F. s. str. Scudder (33) schreibt: *Dichora* „is allied to *Prolibythea* and to neither of the modern genera mentioned, in the tail-like prolongation of the lower median nervule of the hind wings“; „the tail-like charakter of prominence at the end of the lower median nervule is more marked than in *Prolibythea*“.

bythea, and wholly different from any modern type.“ Diese Verlängerung des Hinterflügels in ein kleines Schwänzchen ist so auffallend und kommt weder bei *Libythea* F. noch bei *Hypatus* Hb. vor, so daß man allein durch dieses Merkmal die Untergattung *Dichora* Scudd. sofort erkennen kann. In einer Anzahl weniger distinkter Merkmale stimmt *Dichora* Scudd. ebenfalls mit *Prolibythea* Scudd. überein. Um unseren Gedankengang weiter fortführen zu können, wollen wir noch einmal das augenfälligste Merkmal bei den verschiedenen Untergattungen der Libytheiden uns vergegenwärtigen: der „tail-like“ Fortsatz der Hinterflügel ist am ausgesprochensten vorhanden bei *Dichora* Scudd., etwas rückgebildet bei *Prolibythea* Scudd. und verschwunden bei *Hypatus* Hb. und *Libythea* F. s. str.

Nehmen wir den arktotertiären Kontinent als Entstehungszentrum und *Prolibythea* Scudd. als die ursprünglichste Gattung darauf an, so müßte man folgern, daß die europäische Gattung sich aus der arktotertiären entwickelt habe; die europäische wanderte dann nach Afrika hinüber und bildete sich zu der Gattung *Dichora* Scudd. um. Oder aber die europäische Art wanderte in Südasien entlang und gelangte bis Indien und Ceylon, von wo aus die Übersiedelung nach Afrika erfolgte. (Es wurde schon erwähnt, daß in Ostindien und Ceylon eine *Dichora*-Art vorkommt, die mit der afrikanischen identisch ist.) Beide Fälle schließen aber meinem Empfinden nach eine Unwahrscheinlichkeit ein; es müßte unter diesen Voraussetzungen eine so auffällige und bedeutungsvolle Bildung, wie es das Schwänzchen der Hinterflügel ist, das bei der fossilen *Prolibythea* Scudd. vorhanden war, beim Formenkreise der *Libythea* F. s. str. rückgebildet worden sein, um später im Verlaufe der Entwicklung wieder so weit ausgebildet zu werden, daß es sogar an Ausdehnung das der Urform übertrifft. Diese Tatsache spricht wohl deutlich genug gegen ein arktotertiäres Entstehungszentrum und eine von dort ausgehende Verbreitung der Familie. Freilich ist eine Anzahl von Fällen bekannt, bei denen im Verlaufe der Entwicklung solche regressiven Bildungen auftraten. Es wird aber weiter unten noch deutlicher gezeigt werden, daß hier andere Zusammenhänge vorliegen.

Es war schon oben klargelegt worden, daß die afrikanische Untergattung *Dichora* Scudd. in ganz naher Beziehung zu der fossilen arktotertiären *Prolibythea* Scudd. steht. Danach erscheint es nicht ausgeschlossen, daß die eine von der andern ableitbar ist. Freilich ist das nicht so zu denken, daß die fossile Gattung sich direkt von der afrikanischen aus entwickelt hat; wir müssen da vielmehr eine hypothetische Urform voraussetzen, von der sich einerseits die fossile *Prolibythea* Scudd. und andererseits die Vorfahren der rezenten afrikanischen Formengruppe abgezweigt haben; es wird sich später ergeben, daß sogar noch ein dritter Stamm von hier aus seinen Ausgang nahm. Wir setzen nun voraus, daß im ältesten Tertiär, vermutlich schon im Eozän, hier in Afrika, vielleicht in den nördlichen Teilen, die nicht von der Thethys, dem großen Mittelmeere jener Zeit, überspült wurden, die Familie der Libytheiden entstanden ist. Das ist eine willkürliche

Annahme, für die wir natürlich irgendwelche fossilen Zeugnisse nicht beibringen können, die aber geeignet ist, weiter unten, im speziellen Teile, eine Anzahl von Tatsachen der geographischen Verbreitung der Familie zu erklären, für die wir keine andere Deutung haben. Von Afrika aus muß sie über das Mittelmeer nach Europa gelangt sein. Hier besteht allerdings eine große Schwierigkeit. Mit dieser Annahme müssen wir nämlich die Existenz einer alttertiären Landverbindung Europas mit Afrika voraussetzen, eine Behauptung, die um so unwahrscheinlicher klingt, als damals das Mittelmeer eine viel größere Ausdehnung hatte als heute und große Teile des heutigen Nordafrika in sich einbezog. Ohne diese Annahme einer solchen Landbrücke können wir aber nicht auskommen, und ein Vergleich mit anderen Tierordnungen zeigt uns, daß auch manche von ihnen in ihrer Verbreitung nur durch das Vorhandensein einer solchen Brücke zu erklären sind. So tritt nach Zittel (42) die Gattung *Palaeomastodon* im Oligozän von Egypten auf, während im Miozän die nahestehende Gattung *Mastodon* in Nordamerika, im Pliozän in Europa, Persien und Ostindien aufgefunden wurde. Noch auffälliger ist diese Erscheinung bei den Hyracoiden, die jetzt im westlichen und südlichen Afrika, Arabien und Syrien vorkommen. Sie wurden fossil im Oligozän von Egypten festgestellt und traten schon im unteren Pliozän von Samos und Pikermi (Griechenland) auf. Es erscheint ganz undenkbar, daß diese Elephantiden und Hyracoiden, sei es aktiv, sei es passiv, über das Mittelmeer geschwommen sein sollen; es muß im frühen Tertiär dort eine Landbrücke bestanden haben, auf welcher der Übergang zu dem andern Erdteil erfolgte. Über die Ausdehnung dieser Verbindung können wir Genaueres nicht wissen; solche Brücken, wie z. B. die *Tyrrhenis* eine gewesen sein soll, lassen sich vorläufig geologisch nicht sicher begründen; wir wollen daher ganz von der Frage absehen, wo diese Verbindung bestanden hat, ob sie von Spanien oder Italien oder von der Balkanhalbinsel aus mit Afrika zusammenhing, und auch über ihre Ausdehnung wollen wir keine Hypothesen aufstellen. Es genügt für die vorliegenden Untersuchungen, daß wir überhaupt die Existenz einer solchen interkontinentalen Landbrücke annehmen; ohne eine solche Voraussetzung kommen wir bei der Erklärung der Verbreitung der Libytheiden nicht aus.

1. Phase der Verbreitung.

Die Ausbreitung der Libytheiden von dem afrikanischen Entstehungszentrum aus nach Norden.

Im vorangegangenen Kapitel war schon darauf hingewiesen worden, wie sich vermutlich die Familie der Libytheiden in der einen Richtung nach Norden hin ausgedehnt hat, wie es ihr gelang, das Mittelmeer zu überschreiten und so auf den arktotertiären Kontinent zu gelangen. Hier haben sich ihnen vermutlich sehr reiche Entwicklungsmöglichkeiten geboten. Wie wir aus den verschiedensten fossilen Funden von *Celtis* wissen, war diese Pflanze damals in sehr vielen

Arten über den ganzen europäisch-amerikanischen Kontinentalblock verbreitet. Infolge des reichen Vorkommens der Futterpflanze der Raupe hatten die Libytheiden Gelegenheit, diesen ganzen Kontinent zu besiedeln. Die über das Mittelmeer reichende Landverbindung ist aber später sicher, zum mindesten zeitweilig, wieder unterbrochen worden, so daß ein Nachströmen von weiteren Libytheiden von Afrika nicht mehr erfolgen konnte. Infolge dieser geographischen Isolierung entwickelten sich die afrikanischen Ur-Libytheiden und die nach Europa gelangten Glieder dieser Familie divergent; so kam es zur Ausbildung einer neuen Rasse, die sich später zu einer neuen Art und Gattung weiterbildete. Diese auf dem ganzen arktotertiären Kontinente heimisch gewesene Gattung ist die *Prolibythea* Scudd. gewesen, von der wir ein Exemplar in der fossilen *Prolibythea vagabunda* Scudd. besitzen. Sie unterschied sich von unsern hypothetischen afrikanischen Ur-Libytheiden wahrscheinlich nur in wenigen Punkten; einer von diesen war sicher eine gewisse Rückbildung des Schwänzchens der Hinterflügel, wie wir überhaupt feststellen können, daß bei dieser Familie die Tendenz herrscht, bei fortschreitender Entwicklung dieses Merkmal rückzubilden. So finden wir bei den am höchsten entwickelten Vertretern der Familie, bei den *Hypatus*-Arten und bei den Arten der Gattung *Libythea* F. in dem engsten, weiter unten noch zu definierenden Sinne ein völliges Verschwinden dieses Fortsatzes und, damit im Zusammenhange stehend, eine Verlagerung der Wurzel des Hinterrandes der Hinterflügel.

Wir können also als Resultat unserer Untersuchungen bis jetzt feststellen, daß im Tertiär zwei *Libythea*-Untergattungen oder Gattungen bestanden; die eine war ganz auf Afrika beschränkt, während die andere über den ganzen arktotertiären Kontinent verbreitet war, nämlich die Gattung *Prolibythea* Scudd. Beide waren infolge der Trennung durch das Mittelmeer verhindert, weiterhin miteinander zu kommunizieren und entwickelten sich infolgedessen in divergenter Richtung. Aus letzterer entwickelten sich die beiden Gattungen *Hypatus* Hb. und *Libythea* F. im engsten Sinne, während die zurückgebliebene Ur-Libythea eine weitere Aufspaltung erfuhr. Da diese aber in näherer Beziehung zu den rezenten *Libythea*-Arten steht, muß ich erst noch, um zu sicheren Resultaten zu kommen, einige offensichtlichen Irrtümer aus der Nomenklatur der Libytheiden berichtigen.

Zur Synonymie einiger *Libythea*-Arten.

1. *Libythea celtis* var. *lepitoides* Moore ist keine *Libythea*-, sondern eine *Dichora*-Art. Moore hat in Lep. Ind. Vol. V (1901—03) erstmalig diese angebliche Rasse von *Libythea celtis* Fueßly beschrieben und abgebildet. (Pagenstecher (31a) gibt im Lepidopt. Catal. fälschlich Hampson als Autor an, der sie in den Journ. of the Asiatic Soc. Bengal 1888 p. 355 beschrieben haben soll; das ist aber ein Irrtum; an der fraglichen Stelle sind nur 2 *Libythea*-Arten erwähnt, nämlich *L. myrrha* Godart und *L. lepita* Moore.)

Als Fundorte der Art führt er Nilgiris, Südindien und Ceylon an. Nun befinden sich in der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums 2 Exemplare von *lepitoïdes*, die mit dieser angeblichen Rasse von *L. celtis* Fießly einwandfrei identifiziert werden konnten. Die von Moore angegebenen Merkmale des Vorderflügels, „the cell-streak being broken into two portions, and the contiguous discal spots somewhat smaller; both subapical spots entirely white and smaller“, und des Hinterflügels, „a distinct small patch of black scales is present on the disc“ machen die Art genau kenntlich; bei *L. celtis lepita* Moore ist nämlich der Längsfleck in der Diskoidalzelle der Vorderflügel zusammenhängend mit dem quadratischen Fleck an deren Ende; nirgends ist diese Verbindung durch einen Einschnitt unterbrochen. Ebenso auffällig sind die ganz weißen Subapikalfleckchen des Vorderflügels. Außerdem befindet sich zwischen den Ursprungsstellen von m_1 und m_2 bei *lepita* ein charakteristischer schwarzbrauner Fleck, der bei *lepitoïdes* fehlt. Sehr verwunderlich ist es nun, daß Moore zwei außerordentlich wesentliche Merkmale übersehen hat. Vielleicht hat er die Gattung *Dichora* Scudd. überhaupt nicht gekannt, obwohl sie schon 1889 beschrieben wurde, oder aber er hat es nicht für möglich gehalten, daß diese afrikanische Gattung auch in Indien vertreten sein könnte und deswegen *lepitoïdes* gar nicht daraufhin untersucht, zu welcher der Libytheiden-Gattungen sie denn nun eigentlich gehöre. So übersah er die gänzliche abweichende Fühlerbildung; während *Libythea* F. eine allmählich in den Fühlerschaft übergehende Keule besitzt, ist bei *Dichora* Scudd. und unserer *lepitoïdes* die Fühlerkeule scharf abgesetzt. Zwar ist auf der von Moore seiner Beschreibung beigegebenen Abbildung das nicht zum Ausdruck gebracht; das beruht wohl aber darauf daß der Verfertiger dieser Abbildung auf diese Einzelheit weniger Wert gelegt hat. Weiterhin entging ihm die abweichende Form des Vorderflügel-Außenrandes. Dieser ist bei m_2 bei *Lib. celtis* in eine scharfe Spitze ausgezogen, dasselbe gilt für ihre Rasse *lepita* Moore. Bei der *lepitoïdes* ist nun, wie bei den afrikanischen *Dichora*-Arten (wie allerdings auch bei *Libythea geoffroyi* Godart, *libera* de Nicév., *narina* Godart und einigen Formen von *myrrha* Godart) dieser Vorsprung stark abgestumpft, in demselben Maße wie bei *Dichora laius* Trimen. Typisch für *Dichora* Scudd. ist endlich das auffällige Schwänzchen der Hinterflügel, welches auch Moore in der Zeichnung deutlich zum Ausdruck gebracht hat, wovon er aber in der Beschreibung nichts erwähnt. Es besteht also kein Zweifel darüber, daß *Libythea celtis* var. *lepitoïdes* Moore als *Dichora lepitoïdes* Moore bezeichnet werden muß. Sie gehört in den Formenkreis der *Laius*-Gruppe, und wir dürfen uns schließlich über das Vorkommen dieser afrikanischen Gattung in Indien nicht wundern, da ja auch die echte *Dichora laius* Trimen nach Belegstücken des Berliner Zool. Museums in Ostindien und Ceylon gefangen wurde. Die hiesigen Stücke des Museums von *Dichora lepitoïdes* Moore stammen von Ceylon.

2. *Libythea weneri* Fruhst. = *Dichora laius* Trimen. Die von Fruhstorfer (13) in der Berl. Ent. Zeitschr. 48 (1900) p. 112 beschriebene *Dichora weneri* ist nach der Beschreibung vollkommen identisch mit *Dichora laius* Trimen. Im Berliner Zoologischen Museum befindet sich der Fruhstorfer'sche Typus, und es ließ sich seine Identität mit der in Afrika weit verbreiteten *D. laius* Trimen mit Sicherheit feststellen. Fruhstorfer hat diese schon 1879 erschienene Beschreibung wohl nicht gekannt. Daß er sie nicht berücksichtigt hat, geht aus der ganzen Beschreibung hervor, die sich darauf beschränkt, die Unterschiede von der natürlich ganz abweichend gefärbten *Dichora labdacca* Westw. festzustellen; hätte er sie mit *D. laius* Trimen verglichen, so hätte er überhaupt keine Unterschiede herausfinden können; ich vermute deswegen, daß er die schon 24 Jahre früher beschriebene Art unbeachtet ließ. Es liegt also in diesem Falle kein Grund vor, den wissenschaftlich nicht haltbaren Namen Fruhstorfers beizubehalten. Im übrigen liegt bei der Beschreibung der merkwürdige Fall vor, daß diese mit dem Aussehen des typischen Tieres nicht übereinstimmt. Fr. behauptet, daß sich seine *weneri* u. a. von *labdacca* Westw. unterscheide, indem „bei ihr die Grundfarbe schwarz statt rotbraun ist.“ Ein Vergleich des reichhaltigen Materials im Berliner Zool. Museum mit Fruhstorfers Typus ergibt aber, daß eine solche Abweichung der Grundfarbe, abgesehen vielleicht von vereinzelt individuellen Eigentümlichkeiten, nicht vorkommt, sondern daß beide Arten darin nahezu übereinstimmen. Wollte man sehr geringe graduelle Unterschiede berücksichtigen, so müßte man eher die Grundfarbe des Fruhstorfer'schen Typus im Vergleiche mit sehr dunklen *labdacca*-Stücken als rotbraun bezeichnen. Es muß die Subspezies *weneri* Fruhst. eingezoogen und als synonym zu *laius* Trimen gesetzt werden.

3. *Libythea hybrida* L. Martin = ♀ von *L. libera* de Nicév. Martin gibt selbst an (D. E. Z. Iris IX p. 353 [1896]), daß die von ihm beschriebene *L. hybrida* am nächsten der birmanischen *L. libera* de Nicév. stehe. Sie soll sich von dieser durch die geringere Größe und durch die abweichend gefärbte Unterseite der Hinterflügel unterscheiden: „ihre Unterseite, an der die weißen Bänder und Flecken von *Libera* und *Narina* fehlen, gleicht viel mehr der von *Myrrha*.“ Es ist Martin nicht bekannt gewesen, daß sich bei fast allen Libytheiden ein Geschlechtsdichromismus in der Weise zeigt, daß bei oft ganz gleich gefärbter und gezeichneter Oberseite die Hinterflügel auf der Unterseite differieren, daß beim ♂ die ganze Färbung lebhafter und kontrastreicher wird, so daß die beschriebenen hellere Binden und Flecke scharf hervortreten; beim ♀ dagegen wird die Unterseite fast ganz einfarbig, die Streifen und Flecke verschwinden, und oftmals stellt sich auch eine andere Tönung der Grundfarbe ein. Martin hat nunnach der Beschreibung eines ♂ von *libera* de Nicév. seine Art verglichen und dabei die angegebenen Unterschiede herausgefunden. In der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums befinden sich 3 Stücke der typischen *libera* von Burma, davon sind 2 ♂ und 1 ♀. Ein Vergleich dieses ♀ mit der Martin'schen Beschreibung ergibt eine völlige Über-

einstimmung; das Tier ist ebenfalls kleiner als die zugehörigen ♂ und weist dieselbe graurosa getönte einfarbige Unterseite der Hinterflügel, wie sie Martin von seiner *hybrida* angibt, auf. Es fällt damit die Berechtigung der *L. hybrida* L. Martin als einer eigenen Art, und sie muß als synonym zu *L. libera* de Nicév. aufgefaßt werden.

4. *Libythea hatami* Kenrick = *L. narina* Godart. Diese von Kenrick (21) in den Tr. ent. Soc. London 1911 p. 20 beschriebene und pl. IV fig. 2 abgebildete Art ist vollkommen identisch mit der gewöhnlichen *L. narina* Godart. Es ist nicht möglich, auf Grund der Beschreibung irgendwelche Unterschiede von *narina* herauszufinden. Anscheinend hat der Autor die schon beschriebene *narina* gar nicht gekannt; er hätte sonst diese Art zum mindesten erwähnt und Unterscheidungsmerkmale angegeben, da er doch die auffallende Ähnlichkeit der beiden bemerken mußte. Sowohl in der Abbildung wie auch in der Beschreibung stimmen beide Arten bis in die kleinsten Details überein; selbst die Angabe: „fringes of both wings whitish“ trifft für beide Arten zu. Es muß also *Libythea hatami* Kenrick synonym zu *Lib. narina* Godart gesetzt werden.

5. *Lib. myrrha* var. *Nicévillei* Olliff = var. von *geoffroyi* Godart. (?) O. B. Lower (23) setzt in „New Australien Lepidoptera, with Synonymic Notes,“ No. XXIV Tr. & Proc. and Reports of the Royal Soc. of South Australia Vol. XXXI. (1907) p. 169 ohne weiteres *L. nicévillei* Oll. synonym mit *L. geoffroyi* Godart. Er gibt eine Beschreibung vom ♂ und ♀ dieser Art; doch ist anscheinend dabei ein Druckfehler vorgekommen, wenn er schreibt: „The male being tawny yellow, with several large semi-transparent wing spots, whilst the female is a beautiful lilac-blue“ usw. Bei *L. geoffroyi* und ihren Variationen ist es immer umgekehrt, das ♂ ist blau und das Weibchen hat die angegebene Zeichnung, so daß diese Art wohl keine Ausnahme machen wird. Das blaue ♂ weist aber darauf hin, daß *L. nicévillei* tatsächlich zu *L. geoffroyi* anstatt zu *L. myrrha* gehört.

2. Phase.

Die Ausbreitung der Libytheiden von Afrika nach Indomalayien und die Entwicklung der indo-australischen Formengruppe von *Libythea* F.

Nach der vorangegangenen synonymischen Erörterung wollen wir wieder zu der Verbreitung der Familie zurückkehren. In diesem zweiten Teile der Verbreitung müssen wir auf einzelne Tatsachen des dritten Teiles, der Verbreitung in Afrika, oftmals hinweisen oder uns einzelne Punkte für diesen dritten Teil vorbehalten, da, wie wir weiter unten sehen werden, die indo-australische Fauna aufs engste mit der von Afrika verknüpft ist. Auffallend ist zunächst eine Tatsache: *Dichora laius* Trimen kommt in Ostafrika (als *L. werneri* Fruhst. beschrieben), in Natal und Madagaskar vor. In der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums befinden sich außer Faltern von diesen Fundorten noch zwei Stücke, von denen das eine aus Ceylon, das andre aus Ostindien stammt. An der Identität dieser Stücke

mit der echten *Laius* Trimen besteht kein Zweifel: es lassen sich keine Unterschiede irgendwelcher Art zwischen den Tieren dieser beiden verschiedenen Landstriche herausfinden. Es läßt sich also hier die in zoogeographischer Hinsicht außerordentlich wichtige Tatsache feststellen, daß eine in Ceylon und Ostindien vorkommende Art vollkommen identisch mit einer in Afrika seit langem heimischen Art ist. Es wird sich später herausstellen, daß diese Art nicht vollkommen isoliert auf diesem neuen Fundort sich befindet, daß sie vielmehr in einer nahen Beziehung zu den übrigen Arten dieser Region steht. Diese Art sehen wir dargestellt auf Tafel II, Fig. 6. Sie unterscheidet sich von der afrikanisch-madagassischen *Tsiandava* Grose Sm. (Tafel II, Fig. 7) nur durch den zwischen rr und m_1 der Hinterflügel gelegenen Fleck, der auf der Abbildung zwischen dem Costalfleck und der Diskalbinde zu sehen ist.

Es ergibt sich nun die schwierige Frage, wie diese Art von Afrika nach Indien gelangt ist. Zwei Möglichkeiten bleiben offen. Nachdem im Beginne des Miozäns das große Mittelmeer im südlichen Teile von Europa und Asien sich beträchtlich verkleinert hatte, bildeten sich zwischen Afrika und Südwest-Asien größere Landgebiete heraus. Auf diesen Gebieten müßte sich dann die Wanderung der *laius*-ähnlichen Vorfahren von Afrika nach Indien vollzogen haben. Ob Ceylon kurze Zeit nach der Ankunft von Indien aus besiedelt wurde oder ob das erst in jüngster Zeit geschah, läßt sich bei der geringen Entfernung dieser Insel vom Festlande nicht entscheiden, ist auch für den weiteren Verlauf unserer Untersuchungen gleichgültig. Ob der angegebene Weg aber wirklich die Wanderstraße der *Laius*-Formengruppe ¹⁾ gewesen ist, erscheint noch sehr fraglich. Es ist über den Umfang dieser Landgebiete so wenig Sicheres bekannt, namentlich wissen wir nicht, wie weit damals Nordafrika vom Meere frei wurde, daß die Annahme einer solchen Wanderung zu sehr den Charakter einer Hypothese tragen würde. Dazu kommt ein wichtiger Einwand, der aus der heutigen Verbreitung der *Laius*-Gruppe hervorgeht: *Dichora laius* Trimen und ihre nächsten Verwandten sind nur von Deutsch-Ostafrika, Ost-Natal und Madagaskar bekannt, kommen also nur im südöstlichen Teile von Afrika vor. Hätte sich die Verbreitung auf dem eben geschilderten Wege vollzogen, so ist nicht einzusehen, warum die dazwischen liegenden Gebiete, in denen das Klima ebenfalls nicht allzu abweichend ist, nicht auch besiedelt worden sind. Es wäre ja möglich, daß sich dort die Tiere nicht halten konnten, weil in diesen Gegenden keine *Celtis*-Arten vorkommen. Wir wissen ja, daß die Verbreitung der Libytheiden mit der von *Celtis* parallel gehen muß. Nun kommt aber dieselbe *Celtis*-Art, die in Natal heimisch ist, und an der vermutlich die Raupen der *Laius*-Gruppe leben werden, *Celtis rhamnifolia* Presl.

¹⁾ Als Formengruppe bezeichne ich in vorliegender Arbeit der Kürze halber die Vorfahren der betreffenden Art einschließlich rezenter Formen, die der betreffenden Spezies nahestehen, da wir nie wissen können, ob diese rezenten Arten von jenen Vorfahren schon abweichen.

(= *kraussiana* Bernb.) nicht nur in Natal, sondern, nach Thiselton-Dyer (37), auch im tropischen Afrika und Arabien vor. Namentlich in Arabien hätte sich *Laius* Trimen denn doch ganz gut ansiedeln können. So scheint die Annahme eines solchen Wanderweges nicht die richtige Erklärung für die Verbreitung der Formengruppe zu sein.

Eine zweite Erklärung, die auf dem letzten Einwande basiert, wäre die einer Wanderung über das hypothetische „Lemurien“ von Südostafrika über Madagaskar und die dazwischen liegenden Inselgruppen nach Ceylon und Vorderindien. Es ist bekannt, daß eine ganze Anzahl von zoogeographischen Tatsachen, es sei besonders an die Verbreitung der Flugfrösche erinnert,¹⁾ für die Annahme einer solchen Landverbindung sprechen, wenn diese auch andererseits vielfach bestritten wird. Neumayr (26) hat sogar den Versuch gemacht, diese Landbrücke auf Grund geologischer Tatsachen zu begründen. Das, was meistens gegen die tier- und pflanzengeographischen Übereinstimmungen zwischen Indien-Ceylon und Afrika geltend gemacht wird, ist der Einwand, daß ein Austausch beider Faunen und Floren über den mit Asien zusammenhängenden Nordteil von Afrika erfolgen konnte; beide Erdteile wurden ja erst in viel späterer Zeit durch den Grabenbruch des Roten Meeres getrennt. Wie oben aber bereits festgestellt wurde, ist diese Annahme für unseren Fall sehr unwahrscheinlich; es spricht das Fehlen der *Laius*-Gruppe in allen nördlich von Deutsch-Ostafrika gelegenen Gebieten dieses Erdteiles durchaus dagegen. Die Verbreitung von *Dichora laius* Trimen kann also für die Existenz der lemurischen Landbrücke²⁾ als Zeugnis dienen; wollen wir sie nicht anerkennen, so bleibt uns die Verbreitung dieser Falterart unerklärlich.

Es ist schon das Nebeneinandervorkommen zweier Formen von *Laius* erwähnt worden, die früher als Lokalrassen aufgefaßt wurden, nämlich *Dichora laius laius* Trimen und *D. laius tsiandava* Grose Sm. Es hat sich im Verlaufe dieser Untersuchung herausgestellt, daß es keine echten Rassen sind, daß sie nebeneinander vorkommen, sowohl *D. laius laius* Trimen auf Madagaskar, wie auch *D. laius tsiandava* Grose Sm. in Natal. Wir haben weiterhin festgestellt, daß *D. laius laius* Trimen, vermutlich über die lemurische Kontinentalverbindung nach Ceylon und Indien hinüberging und haben nun den Verbleib der *tsiandava* zu erforschen, die wir ja als die ältere der beiden Rassen angesehen haben. Da kommen wir zu der überraschenden Feststellung, daß auch diese Form den Weg nach Ceylon und Indien mitgemacht hat.

¹⁾ Nach Werner (41) kommt von der Gattung *Rhacophorus* Kuhl auf Madagaskar *Rh. tephraeomystax* A. Dum., auf Ceylon *Rh. reticulatus* Gthr., und in ganz Südostasien *Rh. leucomystax* Gravh., einige andere Arten in Indien u. Japan, vor. Die Verbreitung der Halbaffen, nach denen diese Landbrücke den Namen erhielt, ist infolge der Auffindung fossiler Halbaffen in Europa nicht mehr beweisend.

²⁾ Es ist für vorliegende Untersuchung unwesentlich, ob man einen eigentlichen Brückenkontinent annimmt, oder ob man mit Wegener eine Verschiebung größerer Landmassen voraussetzt.

Freilich lassen sich nirgends in den Sammlungen *Tsiandava*-Stücke von diesen Örtlichkeiten auffinden. Die Frage ist aber sofort gelöst, wenn man die von Moore als *Libythea lepitoides* beschriebene *Dichora*-Art näher untersucht. Auf Tafel II ist Fig. 7 die *Dichora tsiandava* Grose Sm., Fig. 8 *Dichora (Libythea) lepitoides* Moore abgebildet. Im folgenden seien die geringfügigen Unterscheidungsmerkmale zusammengefaßt: die Subapikalflecke der Vorderflügel sind bei *lepitoides* Moore etwas größer und reiner weiß als bei *tsiandava* Grose Sm., die Grundfarbe aller Flügel ist etwas grünlich schimmernd im Gegensatz zu den einfach braunen *Tsiandava*-Stücken. Auf den Hinterflügeln ist bei *Tsiandava* der 2. Fleck der Diskalbinde größer als der erste (was diese Art auch von *Laius laius* Trimen unterscheidet), bei *D. lepitoides* Moore ist das nicht der Fall. Im allgemeinen läßt die Diskalbinde der Hinterflügel die einzelnen Flecke nicht so scharf umrissen erscheinen wie es bei *Tsiandava* Grose Sm. der Fall ist; *D. tsiandava* Grose Sm. ist ja die ältere Form, und bei der jüngeren *Lepitoides* Moore zeigt sich, eine Beobachtung, die wir früher schon gemacht hatten, die Tendenz, mit fortschreitender Entwicklung die Flecke zu Bändern zu verschmelzen. Weiterhin ist auf der Vorderflügelunterseite der innerhalb der Diskoidalzelle distal gelegene Fleck kaum größer als auf der Oberseite, im Gegensatz zu *D. laius laius* Trimen und *laius tsiandava* Grose Sm., bei denen er unterseits deutlich größer ist. Er ist, was damit im Zusammenhange steht, von dem proximalen Längswisch immer deutlich geschieden, wenn auch mit ihm in Zusammenhang stehend, während er bei *Laius* Trimen und *Tsiandava* Grose Sm. völlig mit ihm verfließt. Während die ♂ von *D. laius* Trimen stets zwischen cu_2 und ax im Vorderflügel unterseits einen gelben Fleck, zum mindesten eine gelbe Aufhellung haben (die auch zuweilen bei den ♀ vorkommen kann), ist bei unsern *Lepitoides*-Stücken an den ♂ keine Spur einer solchen Aufhellung zu bemerken. Das einzige ♀ von *Tsiandava* Grose Sm., das mir zur Verfügung stand, besitzt ebenfalls diesen gelben Fleck, also werden ihn vermutlich auch die ♂ dieser Art haben. Die Annäherung an *Tsiandava* Grose Sm. geschieht auf Grund des fehlenden Fleckes zwischen rr und m_1 der Hinterflügel, ein konstantes Merkmal, welches beide Formen von *Laius* Trimen trennt. Schließlich differieren sie auch etwas in der Größe: während *Tsiandava* Grose Sm. kleiner als *Laius* Trimen ist, ist *Lepitoides* Moore noch kleiner als *Tsiandava* Grose Sm. Es betragen Vorderflügelänge und Flügelspannung bei *Dichora laius laius* Trimen 26 und 50 mm, bei *D. laius tsiandava* Grose Sm. 25 und 45 mm, bei *D. lepitoides* Moore 24 und 42 mm. Als Resultat dieser Untersuchung ergibt sich, daß von Südostafrika 2 Formengruppen nach Indien gingen, die in naher Beziehung zu den heutigen *D. laius* Trimen und *D. tsiandava* Grose Sm. standen. Die *Laius*-Gruppe erhielt sich nahezu unverändert, während die *Tsiandava*-Gruppe sich weiter zu der heutigen *Lepitoides* Moore entwickelte.

Will man das Schicksal dieser Formengruppe in ihrer geographischen Verbreitung weiter verfolgen, so muß man einen in systematischer

Beziehung sehr gewaltsamen Schritt unternehmen: es müssen eine Anzahl Arten und Rassen, die bisher dem Subgenus *Libythea* F. s. str. angehört haben, von diesem abgetrennt und in nähere Beziehung zu *Dichora* Scudd. gebracht werden. Die Einordnung dieser Formen unter *Libythea* erschien mir immer gekünstelt; sie besitzen keine so ausgesprochen deutlich in den Fühlerstiel übergehende Fühlerkeule, wie es die Bestimmungstabellen immer angeben, und wie es ja tatsächlich bei *Lib. celtis* Fueßly zutrifft. Will man die Arten nur nach der Fühlerkeule bestimmen, so kommt man viel öfter auf *Dichora* Scudd. als auf *Libythea* F., und auch das noch ziemlich deutlich erkennbare Schwänzchen der Hinterflügel weist auf *Dichora* hin. Diese Formen nehmen also in systematischer Hinsicht eine Mittelstellung zwischen der echten *Libythea* F. (*celtis*) und *Dichora* Scudd. ein. Es läßt sich auch nahezu vollständig die Entwicklung der übergewanderten *Dichora* zu diesen Arten hin nachweisen.

Ohne daß eine weitere geographische Isolierung erfolgte, entwickelte sich *Dichora lepitoides* Moore zu *Libythea myrrha* Godart *rama* Moore (Taf. II Fig. 9). Sie bewohnt Ceylon und Südindien, kommt also ziemlich am selben Orte vor, wie *D. lepitoides*, die Moore ebenfalls in Südindien und Ceylon fand. Die erlittenen Abänderungen sind, entsprechend der Tatsache, daß eine größere Wanderung oder Isolierung nicht eintrat, ganz unbedeutend. Noch sind alle Subapikalflecke weiß geblieben, noch sind die einzelnen Flecke der Diskalbinde der Hinterflügel zu unterscheiden, obwohl die Verschmelzung mit der weitergegangenen Entwicklung nun weiter vorgeschritten ist. Zwei neue Tendenzen künden sich aber hier an. Einmal beginnt auf den Vorderflügeln der das Innere der Diskoidalzelle ausfüllende Fleck mit dem zwischen m_3 und cu_2 gelegenen Diskalfleck zu verschmelzen; beide Flecke werden länger und schmaler und nähern sich infolgedessen; eine Trennungslinie bleibt nur noch in der Cubitalader bestehen. Andererseits beginnt sich die Form des am Außenrande der Vorderflügel vorspringenden Zipfels zu verändern; die Spitze wird etwas schärfer als bei den vorigen Arten.

In der nächsten Periode der Ausbreitung gewann diese Gruppe nun anscheinend eine große Expansionskraft. Es erfolgte ihre Wanderung von Vorderindien nach Java, Borneo, Bali, Lombok und Sumbawa; Stücke des Berliner Zoologischen Museums von Sumatra und Ceram vervollständigen das Bild dieser Wanderung. Die Ausbreitung dieser Rasse ist ebenfalls wieder ein Argument gegen „Wallace's line“, die scharfe Trennungslinie der indischen und australischen Lebewelt, die zwischen Bali und Lombok verlaufen soll. Die Form, um die es sich hier handelt, ist *Libythea myrrha myrrha* Godart. (Taf. I, Fig. 1). Vergleichen wir sie mit der von Südindien und Ceylon gefundenen Form *myrrha rama* Moore, so erkennen wir deutlich eine viel weitergehende Verschmelzung aller Binden und Flecken. Der Diskoidal-fleck jedes Vorderflügels hat sich vollständig mit dem Diskalfleck vereinigt; die beiden hinteren Subapikalflecke sind verschmolzen; die Flecke der Diskalbinde des Hinterflügels sind völlig zu einer Binde

vereinigt; die einzelnen Flecke sind nur noch an seichten Einschnitten erkennbar; alle Flecken und Binden sind breiter geworden, wieder ein Zeichen einer fortgeschrittenen Entwicklung. Die gelbe Färbung auf den Vorderflügeln dehnt sich hier nun zum erstenmale auch auf die bisher stets weißen Subapikalflecke der Vorderflügel aus.

Auf dieser Wanderung trennte sich auf Sumatra eine Form ab, die sich zu einer eigenen Rasse entwickelte, die *Lib. myrrha myrrhina* Fruhst. Sie stellt eine Weiterentwicklung der vorigen Rasse dar. (Taf. I, Fig. 2). Die Tendenz bleibt dieselbe: Verschmelzung der Binden und Flecken in Verbindung mit einer Vergrößerung und Verbreiterung derselben. So verfließen jetzt die Subapikalflecken der Vorderflügel zu einem zusammenhängenden Bande, die Verbindung zwischen Diskoidalfleck und Diskalfleck wird noch inniger, auf den Hinterflügeln ist das Diskalband nur noch mit Spuren von Einkerbungen als Rest der ehemaligen Fleckelemente versehen; ein neuer Fleck tritt zwischen rr und m_1 auf, der mit der Diskalbinde verschmolzen ist und diese auf solche Weise fast bis zum Apex der Hinterflügel fortsetzt. Dieser zwischen rr und m_1 liegende Fleck ist in der Entwicklungsreihe, die wir jetzt betrachtet haben, etwas Neues, zugleich aber auch etwas Bekanntes. Er mutet an wie eine plötzliche Rück Erinnerung an die alten afrikanischen Vorfahren dieser Formengruppe, von denen ja *Dichora laius* Trimen einen gleichen Fleck besaß. Die Tendenz, diesen Fleck auszubilden, hat wohl latent auch in der *Tsiandava*-Rasse gelegen, von der die bis jetzt genannten Formen abstammen. Infolge des Strebens, mit fortschreitender Entwicklung die Bänder zu vergrößern, wurde dies latente Merkmal hervorgezogen und diente nun zur Verlängerung der Diskalbinde. Gleichzeitig wurde das andere Merkmal, die schärfere Eckung der Spitze des Vorderflügelaußenrandes, deutlicher; *Myrrhina* Fruhst. besitzt, abgesehen von der folgenden Art, der ich eine Sonderstellung einräumen muß, Individuen mit der schärfsten Spitze in diesem Formenkreise.

Sehr schwierig ist sowohl in morphologischer wie auch in tiergeographischer Hinsicht die richtige Beurteilung der nächsten Form, *Lib. myrrha sanguinalis* Fruhst. (Tafel I, Fig. 3). Vergleichen wir sie einfach mit der vorhergehenden *Myrrhina* Fruhst., so kann man sie unschwer als eine Weiterentwicklung in der bisher eingeschlagenen Richtung ansprechen: Alle Flecken sind inniger verschmolzen und sehr viel breiter geworden, die Spitze des Außenrandes ist plötzlich viel schärfer geworden, sie ist so ausgeprägt wie bei *Lib. celtis* Fueßly und *lepita* Moore, so daß wir in diesem Merkmale eine Konvergenzerscheinung zu jenen Formenreihen vor uns haben. Das wäre aber vorschnell geurteilt, und da muß auch die Tiergeographie ein Veto einlegen. Wir haben vorhin schon erfahren, daß die *Myrrhina* Fruhst. sich auf Sumatra entwickelt hat; es gelang ihr, von dort weiter vorzudringen, und sie kam, wie ich an Stücken des Berliner Zoolog. Museums feststellen konnte, nach der Halbinsel Malacca über die ja ziemlich schmale Straße von Malacca und sogar bis nach Borneo. Doch blieb sie auf den südlichen Teil von Malacca beschränkt.

Dagegen sind als Fundorte der *Sanguinalis* Frust. bekannt: West- und Ost-Himalaya, Süd-Indien, Ceylon, Birma, Siam, Tonkin, Malacca, West-China. Auf Grund der Exemplare des Berliner Museums muß ich noch Java hinzufügen. Das ist eine auffallend weite Verbreitung, und es widerstrebt mir, anzunehmen, daß von jener Stelle Sumatra-Malacca-Borneo der Falter einmal so weit nach Norden gegangen und bis China vorgedrungen sein soll, andererseits auch in entgegengesetzter Richtung die Landschaften, von denen die Entwicklung der Formenreihe ihren Ausgang nahm, bevölkert haben soll. Man kann allerdings auch glauben, daß die Entwicklung dieser Rasse parallel der *Myrrha myrrha* Godart verlaufen sei, und daß sie schon in Südindien und Ceylon begonnen habe. Dann müssen wir aber voraussetzen, daß sie sich spätestens von *Myrrha myrrha* Godart abgetrennt habe, da ja *Myrrhina* Fruhst. erst auf Sumatra sich herausbildete. Das widerspräche aber dem alten Satze: *Natura non facit saltus*. Warum sollte die Entwicklung an dieser Stelle den großen Sprung getan haben, der sich schon in der Ausdehnung der Bänder, noch mehr in der auf die Spitze getriebenen Ausbildung der Spitze am Vorderflügelaußenrande, zeigt? Es wäre zwar die bequemste Lösung, wir hätten nach dieser Annahme in *Sanguinalis* Fruhst. das letzte Glied dieser langen Reihe vor uns; aber tiergeographisch erscheint mir diese Lösung unmöglich.

Es bleibt aber noch ein anderer Ausweg, um dieses Rätsel erklären zu können. Am auffallendsten und fremdartigsten bleibt an der *Sanguinalis* Fruhst. die so scharf vorgezogene Vorderflügelspitze. Wir erinnern uns, sie in gleicher Deutlichkeit nur bei *Libythea celtis* Fueßly und ihrer Rasse *lepita* Moore zu kennen. Vielleicht ist *Sanguinalis* Fruhst. gar keine Rasse von *Myrrha* Godart, sondern eine von *Celtis* Fueßly. Wenn wir hier die Tiergeographie befragen, so stoßen wir auf keine Widersprüche. Das Verbreitungsgebiet beider deckt sich ziemlich, nur geht *Lepita* Moore weiter nach Osten, *Sanguinalis* Fruhst. weiter nach Süden. Genauere Feststellungen werden sich bei der Besprechung von *Libythea celtis* Fueßly ergeben.

Wenn wir von der letzten Art absehen und die geschilderte Formenreihe betrachten, kommen wir also zu dem Ergebnis, daß über die lemurische Landbrücke Formen, die der *Dichora laius* Trimen und *tsiandava* Grose Sm. nahestanden, nach Indien einwanderten; erstere waren am meisten persistent und erlitten fast keine Abänderungen, letztere entwickelten sich in Ceylon und Indien zur *D. leptoides* Moore, aus der, ohne daß eine Wanderung erfolgte, sich *Lib. myrrha rama* Moore herausbildete. Ein jetzt auftretender Wanderungstrieb brachte die Formen unter gleichzeitiger Entwicklung zur *myrrha myrrha* Godart bis Sumbawa und Ceram, während sich, von Sumatra ausgehend, eine neue Rasse abzweigte, die noch in das benachbarte Malakka und Borneo eindrang, die *Myrrha myrrhina* Fruhst.; die Hand in Hand mit dieser Verbreitung gehenden äußeren Veränderungen bestehen in einer Verschmelzung und Verbreiterung aller Bänder und Flecken, einer schärferen Zuspitzung der Ecke des Vorderflügel-

saumes und einer progressiven Verkleinerung des Hinterflügel-schwänzchens, das bei *Lib. myrrha myrrhina* Fruhst. endlich ganz verschwunden ist.

Die nun folgenden Formengruppen des indo-australischen Gebietes haben einen gemeinsamen Zug: es tritt ein Geschlechtsdichromismus auf, der darin besteht, daß die ♂ die typische Libytheiden-Zeichnung auf der Oberseite mehr und mehr verlieren, und daß diese ein fast einfarbiges irisierendes Blau annimmt. Es scheint, als ob diese Eigenschaft keine absolute Neuerwerbung ist, Andeutungen eines solchen Schillers finden wir schon bei den afrikanischen *Labdaca*-Formen; vermutlich ist dieses Merkmal in Indo-Australien nur weiter ausgeprägt worden, bis es schließlich zu einer völligen Verfärbung der Vorderflügel-Oberseite führte. Die ♀ sind darin, mit einer Ausnahme, noch nicht gefolgt; wir werden also, wenn wir die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Rassen feststellen wollen, vorwiegend auf die ♀ zurückgehen müssen. Im übrigen scheinen die hierher gehörigen Tiere sich nicht einheitlich entwickelt zu haben; die blaue Verfärbung der ♂ ist wahrscheinlich nur eine auf gleiche Ursachen zurückgehende Konvergenzerscheinung.

So zweigte sich von der alten *Laius*-Gruppe eine Form ab, die *Lib. geoffroyi batchiana* Wall. (Tafel I, Fig. 8). Die Flecke haben hier beim ♀ eine bedeutende Ausdehnung erfahren; der Diskalfleck der Vorderflügel hat sich zwischen cu_2 und dem Innenrande in eine große aufgehellte Fläche verbreitert, nur der Fleck in der Diskoidalzelle ist noch am distalen Ende erhalten. Alle Flecke sind gelb geblieben, selbst die Subapikalflecke sind gelb geworden. Der Fleck zwischen rr und m_1 auf den Hinterflügeln obliteriert zuweilen. Das ♂ zeigt das oben geschilderte schimmernde Blau; bei ihm sind aber alle Adern noch breit schwarz gerandet, ebenso ist der Saum aller Flügel noch deutlich schwarz. Wenn auch die nahe Beziehung zur *Laius*-Gruppe durch die gelben Flecken der Vorder- und Hinterflügel zum Ausdruck kommt, ist doch der Übergang zwischen beiden Formen recht wenig vermittelt. Dieselbe Tatsache wird uns auch bekräftigt, wenn wir die Verbreitung der Art betrachten. Sie ist von Batjan bekannt, im Berliner Zoolog. Museum befinden sich weitere Stücke von Halmaheira und Java. Wir können, um uns das Vorkommen in so weiter Entfernung von der *Laius*-Gruppe zu erklären, nur annehmen, daß die Zwischenformen sich nicht erhalten haben, daß also Batchiana der letzte Ausläufer eines Vorstoßes der *Laius*-Gruppe nach Osten ist, dessen Zwischenglieder nicht mehr erhalten sind. Befriedigend ist diese Lösung aber nicht ganz, obwohl für eine längere Entwicklung auch die Tatsache spricht, daß das ♂ die Subapikalflecke ganz verloren hat.

An *L. batchiana* Wall. schließen sich zwei Formen an, von denen *Lib. geoffroyi ceramensis* Wallace wohl aus einer späteren Wanderung nach Südosten, *Lib. geoffroyi celebensis* Stdgr.-Boisd. aus einer solchen in etwa nordwestlicher Richtung hervorging. Erstere führte zur Besiedelung von Ceram und Amboina, letztere zu der von Celebes.

Beide gleichen im ♂ noch der *L. batchiana* Wall. in der breiten Ausdehnung des schwarzen Saumteiles, dem Reste der früheren schwarzbraunen Grundfarbe der Flügel. Das ♀ von *L. ceramensis* Wall. besitzt wie das von *L. batchiana* Wall. den großen Wisch unter cu_2 der Vorderflügel. Zu einer weiteren Aufspaltung dieses Stammes ist es nicht gekommen.

Eine Parallelentwicklung ging gleichzeitig aber von einem andern Stamme aus. Auf der lemurischen Landbrücke war eine zweite Art heimisch gewesen, die der heutigen *Dichora Cinyras* Trimen nahestand. Ihre Nachkommen sind die heutigen Formen *D. cinyras* Trimen und *Dich. cinyras ancoata* Grose Sm., erstere auf Mauritius, letztere auf Madagaskar heimisch. Sie erinnern etwas an die kontinentalafrikanische *Dich. labdaca* Westw. (Taf. II, Fig. 5) im Verlöschen des proximalen Teiles des Diskoidalfleckes, in der Verdüsterung der ganzen Färbung, sind aber von ihr unterschieden durch das Fehlen der Aufhellung zwischen cu_2 und ax im Vorderflügel. Die primitivere von beiden Formen ist wohl die noch mehr mit *D. labdaca* Westw. übereinstimmende *D. ancoata* Grose Sm.; bei *D. cinyras* Trimen ist der proximale Teil des Diskoidalfleckes ganz verschwunden, und jetzt lassen sich zwischen ihr und der indischen *Lib. libera* de Nicév. nur noch wenige Unterschiede feststellen. Eine große Veränderung ist freilich vor sich gegangen, das Schwänzchen der Hinterflügel ist fast gänzlich geschwunden; im übrigen ist aber die Ähnlichkeit recht auffallend. Während die Vorfahren von *D. cinyras* Trimen auf dem lemurischen Kontinente bis Vorderindien gelangten, vollzog sich später von hier aus die Ausbreitung und Abwandlung zur Form *Libera* de Nicév.; sie ist nachgewiesen von Birma, Siam und Malakka.

Mit dem Übergang auf die Inselwelt des malayischen Archipels vollzog sich mit ihr eine Änderung. Sie spaltete sich in zwei neue Rassen auf, von denen die erste, *Libythea narina* Godart *rohini* Marshall nur wenig über das Gebiet der *Libera* de Nicév. sich hinaus verbreitete; sie gelangte nur nördlich bis Assam, südlich bis Sumatra. Sie unterscheidet sich durch das Vorhandensein des weißen Fleckes zwischen rr und m_1 der Hinterflügel, eine Annäherung an die madagassische *D. ancoata* Grose Sm. Es besteht nun die Möglichkeit, daß diese auch bis hierher auf der lemurischen Landverbindung vorgedrungen ist, und daß ihr Nachkomme die *Narina rohini* Marsh. ist. Ich glaube jedoch, daß man auf Grund des sehr nahen Verwandtschaftsverhältnisses zwischen *Libera*, *Narina* und *Rohini* diese 3 Rassen auf eine gemeinsame Urform zurückführen muß. Wir haben vorhin bei *L. batchiana* Wall. festgestellt, daß der fragliche Fleck der Hinterflügel zuweilen obliteriert, also nicht immer ein wesentliches Merkmal sein kann.

Der zweiten Rasse jedoch, die sich von der *L. libera* de Nicév. abspaltete, der *Lib. narina* God. (Tafel I, Fig. 4) gelang ein viel weiterer Vorstoß. Sie ist bekannt von Ost-Java, Lombok, Sumbawa, Sumba, und Palawan, wozu ich als Fundorte der Berliner Museumssammlung noch Siam, Allor, Celebes (Minahassa) und Mindanao fügen kann.

Trotz ihrer weiten Verbreitung blieb diese Rasse doch ziemlich in sich konstant. Hierher haben wir auch das von Martin als *hybrida* beschriebene ♀ von Sumatra zu rechnen, so daß wir hier, wie bei *Myrrha myrrha* Fruhst., ebenfalls eine kontinuierliche Wanderstraße von Hinterindien über Sumatra, Java, die kleinen Sundainseln bis Allor, feststellen können, wieder ein Argument gegen „Wallace's line“. Von Allor an biegt die Wanderstraße nach Norden ab und führt zur Besiedelung der östlich und nördlich von Borneo liegenden Inseln. Einige Ausläufer drangen in der eingeschlagenen Richtung weiter fort und eroberten sogar den Westrand von Neu-Guinea, von wo sie als *L. hatami* Kenn. beschrieben wurden, ohne auch dort irgendwie abzuändern. Wir haben also in *L. narina* Godart eine außerordentlich persistente Art vor uns.

Als sie nun aber von Neuguinea aus sich weiter verbreiten wollte, begann sie doch abzuändern.¹⁾ In das Innere von Australien konnte sie nicht eindringen, weil dort *Celtis*, die Futterpflanze der Raupe, nicht mehr vorkommt; sie dehnte sich also in derselben Richtung annähernd aus, in der sie gekommen war. So wurde Neu-Guinea weiter von ihr besiedelt, und es bildete sich hier *Libythea geoffroyi eugenia* Fruhst. (Taf. I, Fig. 5) heraus. Sie unterscheidet sich im ♀ von *Narina* God. durch das verloschene Diskalband der Hinterflügel, sowie durch eine Aufhellung am Innenrand der Vorderflügel. Gleichzeitig tritt zwischen rr und m_1 der Hinterflügel der weiße Fleck wieder auf, der im Laufe der Entwicklung nun nicht mehr verschwindet, während der Costalfleck der Hinterflügel obliteriert. Das ♂ ist aber abweichend gefärbt; wir haben hier eine Konvergenzerscheinung zu den ♂ von *L. batchiana* Wall.; es tritt hier ebenfalls eine Blaufärbung der Vorderflügeloberseite ein. Der ursprüngliche Charakter zeigt sich aber noch deutlich in der unveränderten Beibehaltung der drei weißen Subapikalpunkte.

Eine Weiterentwicklung dieses Typus bedeutet *Lib. geoffroyi quadrinotata* Butler. Sie fliegt auf den Loyalitätsinseln und zeigt beim ♂ im Apex noch die drei weißen Flecke; das ♀ gleicht *L. eugenia* Fruhst., höchstens ist die Aufhellung am Innenrande der Vorderflügel etwas deutlicher geworden. In naher Beziehung zu ihr steht die ganz ähnlich gefärbte *Lib. pulchra* Butl. von Neupommern. Hier hat aber das ♂ schon die weißen Subapikalflecke verloren.

Gleichzeitig mit der Entwicklung dieser Rassen entstand eine neue Form auf Neu-Guinea und in Nordaustralien, die zu weiterer Verbreitung gelangte, *Lib. geoffroyi geoffroyi* Godart (Tafel I, Fig. 6).

¹⁾ Die nahe Verwandtschaft der sich im folgenden anschließenden Formen mit *narina* bzw. ihrer Rasse *rohini* Marshall hat schon Olliff erkannt; er sagt (Pr. Ent. Soc. N. S. W. 1891 p. 29): „The latter species,“ (*L. rohini* Marsh.) „indeed, would appear to be its nearest ally. . . .“ Es handelt sich dabei um *Lib. ni villei* Olliff, die synonym mit *Lib. geoffroyi* Godart ist.

Das ♀ ist nur wenig von *L. eugenia* Fruhst. unterschieden; das Merkmal aber, das die beiden unterscheidet, bezeichnet die Tendenz der künftigen Entwicklung: das schimmernde Blau des ♂ geht jetzt auch auf das ♀ über; an der Aufhellung am Innenrande der Vorderflügel bildet sich ein blauer Fleck, der hier bei dieser Rasse noch sehr klein ist. Das gelbbraune Diskalband auf den Hinterflügeln der ♂ von *L. eugenia* Fruhst. verschwindet fast völlig; die weißen Subapikalflecken der Vorderflügel sind verschwunden oder schimmern nur ganz schwach durch; die breiten schwarzen Säume und Adern sind sehr eingeschränkt, die Tendenz der ganzen Entwicklung liegt darin, daß das Blau auf der Vorderflügeloberseite alles Andere verdrängt. Diese Form, bisher von Java, Sumbawa, Sumba und Timor bekannt, befindet sich im Berliner Zoolog. Museum auch in Stücken von Neu-Guinea, Wettar, Borneo, so daß eine vollständige Verbindung zwischen Neu-Guinea und Malakka hergestellt wird, was für die Beurteilung der beiden folgenden Arten besonders wichtig ist. Auf dem Wege von Neu-Guinea nach Malakka zweigte sich, vielleicht in der Gegend von Timor, eine neue Rasse ab, die nach Norden vordrang und die Philippinen einschließlich von Palawan eroberte. Es ist die *Libythea geoffroyi philippina* Stdgr. (Tafel I, Fig. 7). Die Abweichung besteht beim ♀ darin, daß die Zeichnung dieselbe bleibt; die blauschimmernde Bestäubung am Innenrande des Vorderflügels gewinnt aber beträchtlich an Ausdehnung. Das abgebildete Stück stammt von Mindanao, es zeichnet sich durch das Auftreten eines Flecks zwischen cu_2 und ax im Vorderflügel aus, ein Analogon zu dem Vorkommen dieses Fleckes bei der afrikanischen *Dichora labdaca* Westw. Das ♂ gleicht im wesentlichen dem von *L. geoffroyi geoffroyi* Godart.

Die zweite Rasse, die sich von *L. geoffroyi geoffroyi* Godart ableiten läßt, entstand während des letzten Stadiums dieser Zurückflutung auf Malakka hin; es ist die *Lib. geoffroyi alompra* Moore. Sie kommt auf Timor (nach Stücken des Berliner Museums) und in Siam vor. In den dazwischen liegenden Gebieten wird sie vielleicht ebenfalls noch gefunden werden. Hier ist die Bläuung der Flügel am weitesten vorgeschritten; sie erstreckt sich beim ♀ sogar über den proximalen Teil der Flügel; der Fleck in der Zelle und die Subapikalflecke des Vorderflügels sind — es standen mir drei Exemplare der Museumsammlung zur Verfügung — nur in einem Falle deutlich erkennbar, sonst reduziert. Dementsprechend weitgehend ist auch das ♂ auf der Oberseite fast einfarbig blau, mit vollkommen verschwundenen Flecken.

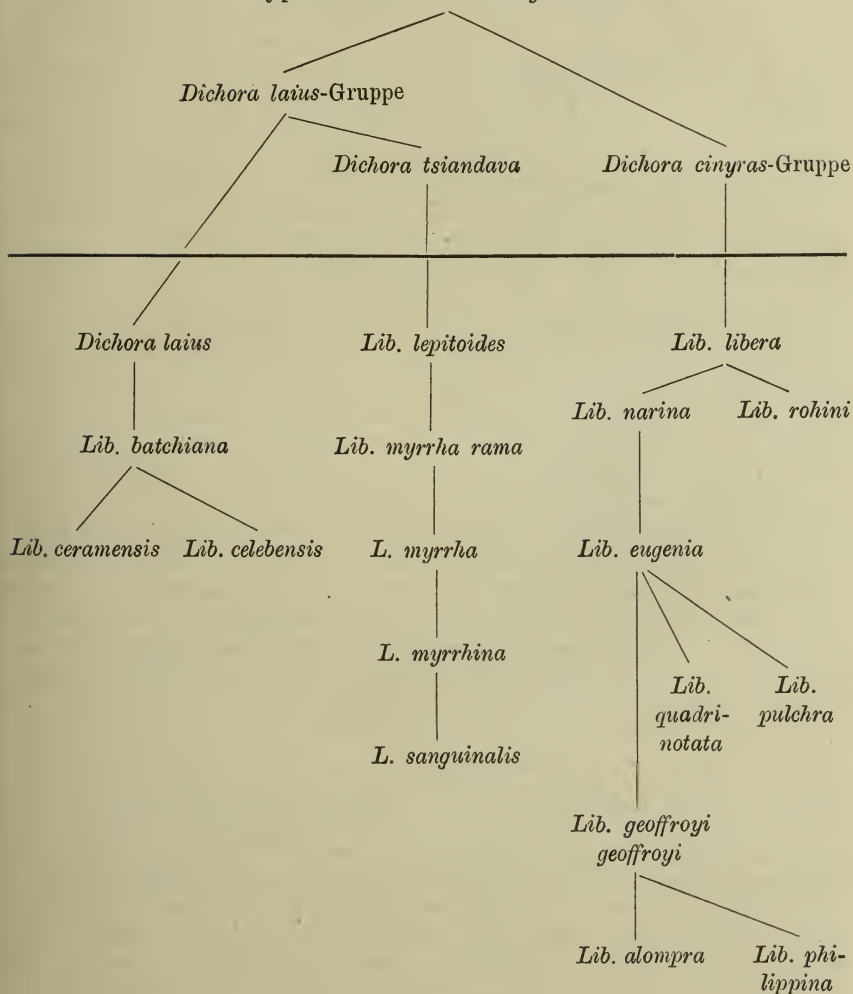
Betrachten wir noch einmal zusammenfassend das Schicksal der lemurischen *Cinyras*-Gruppe: Die vermutlich bis Nordindien von Madagaskar aus vorgedrungenen Ahnen der heutigen *Cinyras* Trimen und *Ancoata* Grose Sm. begannen später eine nach Südosten gerichtete Wanderung zu unternehmen. Es erfolgt am Beginne derselben eine Aufspaltung der in Birma, Siam und Malakka heimisch gewesenen *Libera* de Nicév. in die *Rohini* Marsh., die im großen und ganzen die Grenzen des Gebietes der *Libera* nicht überschritt und nur im Nord-

westen sich bis Assam, im Südosten bis Sumatra ausdehnte, und die *L. narina* Godart, die bis Allor und Palawan, ja bis zum australischen Festland vordringen konnte. Hier mußte die Gruppe aber anhalten; ein weiteres Vordringen war infolge des Fehlens von *Celtis* unmöglich; es erfolgte deshalb eine Rückwanderung, die über Neu-Guinea erfolgte. Von der hier heimisch gewordenen *L. eugenia* Fruhst. zweigten sich *L. quadrinotata* Butl. und *L. pulchra* Butl. ab, die aber vereinzelte Ausläufer blieben und sich von ihren Fundorten aus, den Loyalitätsinseln und Neupommern; nicht mehr weiter verbreiteten. Indem die *L. eugenia* Fruhst. sich zur *L. geoffroyi geoffroyi* God. entwickelte, wanderte sie zurück von Neu-Guinea bis nach Malakka, unterwegs zwei neue Rassen abgebend, *L. philippina* Stdgr. nach den Philippinen und *L. alompra* Moore, zuerst auf Timor auftretend, ihre Hauptverbreitung dann auf dem Festland erreichend. Die Veränderungen, die mit dieser Wanderung Hand in Hand gehen, bestehen in der Tendenz, die Grundfarbe der Flügel in ein schimmerndes Blau zu überführen; sie wirkt zuerst nur auf die ♂, deren letzte Formen ganz einfarbig blau mit nur ganz schmalem schwarzen Saume sind; der Prozeß übertrug sich später auch auf die ♀ und führte auch dort schließlich zu einer ausgedehnten Blaufärbung der Oberseite der Flügel. Im folgenden will ich den Versuch machen, auf Grund dieser Studien den Stammbaum der indo-australischen Rassen darzustellen. Es muß aber dabei berücksichtigt werden, daß man nicht annehmen darf, die einzelnen Arten seien nun direkt, eine aus der andern, hervorgegangen, sondern wir wollen dadurch nur ihre nahe verwandtschaftliche Beziehung zum Ausdruck bringen und annehmen, daß ihre Vorfahren sich von einander ableiten ließen. Da aber die Libytheiden eine ungemein persistente Familie sind, brauchen wir darauf keine Rücksicht zu nehmen; wir können mit Sicherheit annehmen, daß jene Formen im Vergleiche mit den heutigen nur ganz unbedeutend von ihnen unterschieden waren.

Stammbaum der indo-australischen Libythea-Formen.

Die über dem wagerechten Strich stehenden Formen sind im indo-australischen Gebiete nicht gefunden worden. Dieser Strich bezeichnet also den Übergang der Formengruppen vom alten Lemurien nach dem heutigen Indo-Australien.

Es bleibt nun noch die Frage zu beantworten, wann die Aufspaltung der indischen Formen und ihre Wanderung bis nach Australien erfolgt ist. Was den ersten Teil dieser Wanderung anbetrifft, müssen wir annehmen, daß das Vordringen der Formengruppen auf der lemurischen Landbrücke nach Indien nicht einheitlich gewesen ist. Die *Lairus*-Gruppe ist älter als die *Cinyras*-Gruppe; jene bestand schon lange vor dem Miozän, als Madagaskar noch mit Afrika zusammenhing, diese scheint sich erst ganz kurz vor dem Miozän herausgebildet zu haben, so daß eine Besiedelung Afrikas von ihr nicht mehr erfolgen

Hypothetische *Ur-Libytheide*

konnte. Der zweite Schritt, das Vordringen auf der jetzigen indo-australischen Inselwelt, ist aber erst in späterer Zeit getan worden. Vergleichen wir nämlich das Vorkommen der einzelnen Rassen mit den geologischen Tatsachen, die zur Bildung des malayischen Archipels führten, so zeigt sich, daß sich die Libytheiden im allgemeinen an den von Elbert (5) für den Archipel nachgewiesenen einheitlichen Gebirgsbögen entlang verbreitet haben. Elbert (5) sagt: „Im wesentlichen wurde Australien erst gegen Ende des Tertiärs bzw. Beginn des Diluviums durch die Entstehung des burmanischen Doppelbogens und die sich von ihm abzweigenden bzw. ihn kreuzenden west- und ostmalayischen Gebirgsbögen, von denen je ein Paar sich in der Süd-

west- und Südosthalbinsel von Celebes vereinigt, zum Festland, und im Quartär zerbrochen zu einer Unzahl von Inseln und Eilanden, den Strebepfeilern des Gebirgsgerüsts.“ Elbert führt dann weiter aus, wie im Miozän der äußere Teil des „burmanischen“ Gebirgszuges sich bildete, der in Hinterindien einsetzte und über Sumatra, Java nach Timor ging, von dort nach Key und Ceram abschwänkte. Im jüngeren Pliozän bzw. Altdiluvium entstand ein diesem Bogen paralleles Gebirge, das sich über Flores, Wettar nach Banda erstreckte. Zur selben Zeit entstanden die ost- und westmalayischen Bögen, der Wettarbogen, der von Wettar nach der südöstlichen Halbinsel von Celebes, der Bima-bogen, der von Ost-Sumbawa nach derselben Halbinsel ging, der Salayerbogen, der von Alor nach der südwestlichen Halbinsel verlief und der Madurabogen, der von Madura ausging und auf West-Celebes endigte. Von Sumbawa zweigte sich der Sumbabogen nach Sumba ab. Diese Gebirgslinien sind auf Grund geologischer Untersuchungen festgestellt worden. Sie geben einen Anhalt für die zeitliche Verbreitung der indo-australischen Formengruppen. Die *Laius*-Gruppe folgte dem miozänen burmanischen Gebirgszuge bis an sein Ende und gelangte so bis Ceram, wo noch ihre letzten Ausläufer als *L. myrrha myrrha* God. vorkommen. Die oben angegebenen Fundorte dieser Rasse, Java, Bali, Lombok, Sumbawa, vervollständigen diese Linie, die dadurch mit der von Elbert auf seiner geotektonischen Karte des indo-australischen Archipels vollkommen übereinstimmt. Einen ähnlichen Weg hat die zweite indische Formengruppe genommen, die auf Cinyras-ähnliche Vorfahren zurückging, deren Nachkommen, die Verwandten von *Libythea narina* God. darstellen. Fundorte der *L. narina* God. waren Siam, Java, Lombok, Sumbawa Allor, Sumba, Celebes, Mindanao und Palawan und Neu-Guinea. Sehen wir von dem letzten, vereinzelt Fundorte ab, so ergibt sich eine kontinuierliche Verbreitung von Hinterindien bis Allor, von dort biegt die Art nach Norden ab, gelangt nach Celebes und von dort nach den Philippinen. Vergleicht man die Wanderstraße mit Elberts Gebirgsleitlinie, so läßt sich feststellen, daß die Formengruppe zuerst dem burmanischen Bogen folgte, in der Mitte desselben aber nach Norden abschwänkte, dem Salayer-, Bima- oder Madurabogen folgend nach Celebes gelangte und von dort aus die Philippinen erreichte. Ich halte es aus diesem Grunde nicht für ausgeschlossen, daß die von Elbert angegebenen west- und ostmalayischen Bögen sich von Celebes noch weiter nach Norden, bis zu den Philippinen, erstreckt haben, wenn diese Tatsache auch geologisch nicht nachgewiesen ist. Aus dieser Feststellung ergibt sich nun, was wir bereits vorher gefunden hatten, daß nämlich die Cinyras-Gruppe jüngeren Ursprunges ist als die *Laius*-Gruppe, daß die Verbreitung der letzteren zum mindesten in früherer Zeit erfolgt sein kann als die der ersteren, wenn es auch nicht der Fall sein muß. Der burmanische Gebirgsbogen entstand schon im Miozän, es kann also schon zu jener Zeit die Besiedelung dieses Gebirgszuges von der *Laius*-Gruppe erfolgt sein. Die ost- und westmalayischen Bögen, die sich erst im Pliozän bildeten, wurden von der Cinyras-Gruppe

als Verbreitungsweg benutzt; es ergibt sich daraus, daß diese nicht vor dem Pliozän die Inselwelt besiedeln konnte, genauer, daß sie bei einer vorpliozänen Verbreitung nur bis Allor gelangen konnte. Die von Neu-Guinea aus sich in rückläufiger Richtung entwickelnde Gruppe ist vermutlich erst sehr viel später, im Diluvium, auf denselben Wegen, die einst die *Laius*-Gruppe in umgekehrter Richtung einschlug, wieder nach Hinterindien gelangt. Daß es sich hier um geologisch viel jüngere Formen handelt, zeigt sich an dem auffallenden Sexualdichromismus, der vermutlich erst eine sehr späte Erwerbung ist. Auch hier geht ein Zweig nach Norden ab, vielleicht am Wettarbogen entlang, *Lib. geoffroyi philippina* Stgr.

Es ergibt sich also über die Zeit, in der die räumliche Verbreitung der indo-australischen Formen erfolgte, daß wahrscheinlich schon im Oligozän von zwei auf der lemurischen Landverbindung vorkommenden Gruppen eine Besiedelung Indiens stattfand, und zwar drang die *Laius*-Gruppe früher als die *Cinyras*-Gruppe vor. Die Ausbreitung über den jetzigen malayischen Archipel nach Australien hin kann nicht vor dem Miozän bei der *Laius*-Gruppe, nicht vor dem Pliozän bei der *Cinyras*-Gruppe erfolgt sein. Die Rückwanderung von Australien nach Hinterindien vollzog sich dann frühestens im Diluvium. Während wir für die Wanderungen im Miozän und Pliozän eine gleichzeitige Ausbreitung von *Celtis* über diese Gebiete annehmen müssen, können wir deren Existenz bei der Rückwanderung von Neu-Guinea aus schon voraussetzen. Vielleicht läßt sich aber später, wenn von allen Rassen die spezifischen Futterpflanzen — Arten von *Celtis* — gefunden worden sind, für diese *Ulmaceen*-Gattung eine ähnliche Rückwanderung feststellen.

3. Phase.

Die Verbreitung der Libytheiden auf dem afrikanischen Kontinente.

Auch dieses Stadium der Ausbreitung unserer Familie dürfen wir uns zeitlich nicht unterschieden denken von den beiden übrigen Stadien. Es vollzog sich zur selben Zeit, als die Libytheiden einen Vorstoß nach Norden machten, der zur Besiedelung des arktotertiären Kontinentes durch die Gattung *Prolibythea* Scudd. führte, während andererseits gleichzeitig eine Ausbreitung nach Nordosten erfolgte, die zur Entwicklung der indo-australischen Formengruppe, die jetzt mit dem Subgenus *Libythea* F. s. str. vereinigt ist, den Anlaß gab. Nur ein Unterschied zwischen den 3 Phasen bildete sich heraus; während die ersten beiden Formenkreise durch die Unterbrechung der Verbindung zwischen ihrer neuen Heimat und ihrem Entstehungszentrum keine neue Auffüllung durch später nachdrängende Züge der Ur-Libytheiden erhielten, konnten die in Afrika verbleibenden Formen, da die Gestalt dieses Kontinentes, abgesehen vom nördlichen Teile, wo ja auch jetzt keine Libytheiden mehr vorkommen, annähernd dieselbe blieb, sich viel mehr kontinuierlich entwickeln; so erklärt es sich, daß die heutigen afrikanischen Libytheiden, das Subgenus *Dichora* Scudd., die größte Ähnlichkeit mit der fossilen tertiären

Prolibythea Scudd. besitzen. Beide, *Dichora* Scudd. und *Prolibythea* Scudd., gingen vermutlich direkt aus einer gemeinsamen Wurzel, unserer hypothetischen Ur-Libytheide hervor. Ob diese nun der afrikanischen *Dichora* näher stand als der arktotertiären *Prolibythea*, läßt sich jetzt nicht mehr entscheiden; denn wir müssen doch annehmen, daß das afrikanische Subgenus, wenn es auch keiner geographischen Isolierung ausgesetzt war, sich weiter entwickelte und sich heute von den damaligen Formen mehr oder weniger unterscheidet.

Als die der ursprünglichsten *Libythea* am meisten genäherte Art dürfen wir wohl *Dichora laius* Trimen (Tafel II, Fig. 6) annehmen. Sie zeigt die ursprünglichen Zeichnungsmerkmale, es ist bei ihr noch keine Verdüsterung der bei den meisten Libytheiden gelbgetönten Fleckzeichnungen eingetreten. Wir haben oben schon festgestellt, daß diese Art es war, die den Übergang nach Indien fand. Dieser Übergang scheint jedoch erst später erfolgt zu sein; vermutlich hat vor dieser Wanderung, die man wohl ins Oligozän verlegen muß, schon eine Verbreitung der Art innerhalb Südost-Afrikas stattgefunden. Diese Entwicklung müssen wir mindestens bis ins Oligozän zurückverlegen; als nämlich Madagaskar sich von Afrika loslöste, was frühestens gegen Ende des Oligozäns geschehen sein kann, war diese jetzige Insel bereits von der *Dichora laius* Trimen, sogar in zwei Formen, besiedelt worden. Die *Dichora laius* Trimen s. str. ist aus Deutsch-Ost-Afrika (*L. werneri* Fruhst.) und Ost-Natal bekannt; in der Sammlung Arnold Schultze, z. Zt. im Berliner Zoologischen Museum, befinden sich ebenfalls typische Stücke von Madagaskar. Andererseits ist eine Rasse von *D. laius* Trimen, nämlich *D. tsiandava* Grose Sm. (Taf. II, Fig. 7), von Madagaskar beschrieben worden, von der sich in der Sammlung des Zoologischen Museums auch ein Stück von Natal befindet. Das übereinstimmende Vorkommen beider Formen auf Madagaskar und in Ost- und Südafrika weist auf ein vormiozänes Auftreten von *D. laius* hin. Welche der beiden Formen nun die ältere ist, läßt sich sehr schwer entscheiden; meinem Empfinden nach ist die var. *tsiandava* Grose Sm. die ursprünglichere Form, da die moderneren Arten stets das Bestreben zeigen, vorhandene Fleckenreihen zu größeren gleichmäßigen Binden verschmelzen zu lassen (nach Botke [3]); bei *D. tsiandava* Grose Sm. sind jedoch die einzelnen Flecke der Hinterflügelbinde deutlich zu unterscheiden.

Nicht direkt ableitbar von dieser Art ist eine andere, *Dichora cinyras* Trimen. Auch ihr werden wir ein hohes Alter zuerkennen müssen, wie ja auch aus ihren nahen Beziehungen zu dem indischen *Narina*-Formenkreise hervorgeht. In ihrer Verbreitung unterscheidet sie sich von der vorigen nicht wesentlich. Sie kommt in ihrer typischen Form rezent nur noch auf Mauritius, als var. *ancoata* Grose Sm. noch auf Madagaskar vor. Beide unterscheiden sich nur in der Färbung der Flecken, und zwar bildet die grauliche Grundfarbe derselben bei *ancoata* einen Übergang zu der kontinentalen *D. labdacca* Westw., während die gelbliche Farbe der Flecke bei *cinyras* eine Annäherung an *D. laius* Trimen bedeutet. Beide Rassen, die von Mauritius und die von Madagaskar, sind wahrscheinlich von einem gemeinsamen

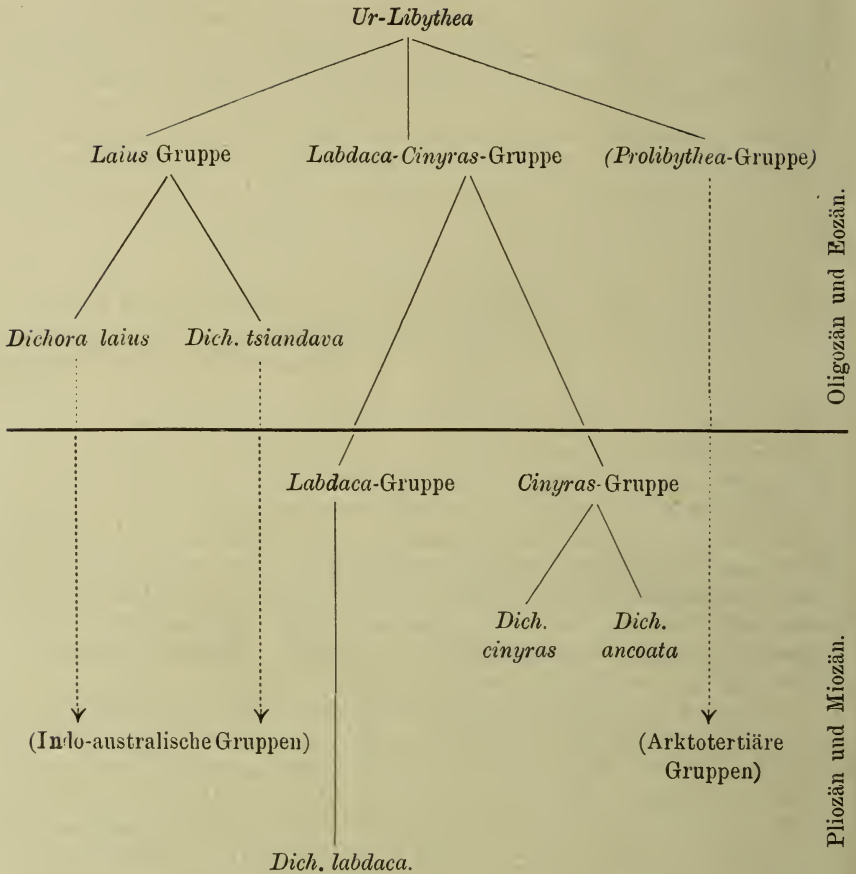
Verfahren abzuleiten, der in naher Beziehung zu den Ahnen der *D. labdacæ* Westw. stand, vielleicht waren das dann die unmittelbaren Nachkommen unserer hypothetischen Ur-Libytheide. Es ergibt sich daraus, daß diese schon vor dem Ende des Oligozäns sich in eine Anzahl von Arten gespalten hat, die dann auf Madagaskar und die übrigen Teile von Lemurien übergingen; auf dieser Landverbindung erreichten die beiden Gruppen, die *Laius*- und die *Cinyras*-Gruppe, eine weite Verbreitung. Ihre Bedeutung für die Besiedelung von Indo-Australien ist im vorigen Teile ausführlich dargelegt worden.

Es bleibt von den afrikanischen Arten nun noch eine zu besprechen, *Dichora labdacæ* Westw. (Tafel II, Fig. 5). Sie ist die häufigste *Libythea*-Art in Afrika, sie ist die *Libythea* Afrikas überhaupt. Die bekannten Fundorte von ihr, in Verbindung von Fundorten in der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums, ergeben eine Verbreitung von Sierra Leone an über Goldküste, Togo, Kamerun, Span. Guinea, Gabun, Angola, Deutsch-Ostafrika, Viktoria-See, Abessinien und Erythraea. Im allgemeinen geht also die Verbreitung dieses Falters an den Küsten entlang, nur ein Fundort, die Stanley-Fälle, ist aus dem eigentlichen Innerafrika bekannt. Das beruht wohl nur auf der mangelhaften Durchforschung Zentral-Afrikas; man wird mit Sicherheit annehmen können, daß *D. labdacæ* Westw. über ganz Afrika, mit Ausnahme des Nordens und des äußersten Südens, verbreitet ist. Ihre Entstehung müssen wir frühestens ins Miozän verlegen; auf Madagaskar findet sich die Art nicht mehr.

Fassen wir die Entwicklung der afrikanischen Libytheiden zusammen, so ergibt sich, daß die Nachkommen der hypothetischen *Urlibythea*, *Laius*- und *Labdacæ*-Gruppe, bis zum Oligozän über ganz Afrika und Lemurien verbreitet waren, daß die Abtrennung Madagaskars dann die Entstehung eines dritten Formenkreises begünstigte, der *Cinyras*-Gruppe, die von der *Labdacæ*-Gruppe abzuleiten ist. Infolge der geographischen Isolierung spaltete sie sich in 2 Rassen, *D. ancoata* Grose Sm. und *D. cinyras* Trimen.

Auf Grund dieser Ergebnisse hat man sich den Stammbaum der afrikanischen Libytheiden unter Berücksichtigung der bei den indo-australischen Vertretern angegebenen Gesichtspunkte folgendermaßen zu denken: ¹⁾

¹⁾ Nach der Niederschrift dieses Teiles erschien der die Libytheiden behandelnde Abschnitt von Seitz, Tagsschmetterlinge, (II. Hauptteil, III. Abteilung) des ganzen Werkes 286. Lieferung, bearbeitet von Aurivillius, der aber keine neuen Tatsachen mehr bringt. Es ist dort auf Taf. 61a als *L. ancoata* var.? ein Falter abgebildet, der unzweifelhaft *L. cinyras* Trimen ist, und dessen ganzer Habitus dem von *L. narina* God. gleicht. Die angeblich ebenfalls an gleicher Stelle abgebildete *Dich. laius* Trimen ist nicht aufzufinden; an 1. Stelle steht *Dich. labdacæ* Westw., worauf als viertes Stück noch einmal *Dich. labdacæ* abgebildet ist, die aber gar nicht zu identifizieren ist und keinesfalls mit *Dich. laius* Trimen übereinstimmt. Diese Unstimmigkeiten zeigen wieder, mit welcher geringer Sorgfalt dieses großangelegte Werk in Einzelheiten durchgeführt wird.



Die horizontale Linie bedeutet den Übergang vom Oligozän zum Miozän und die zu jener Zeit erfolgte Abtrennung Madagaskars. Es hatten sich also bereits *Dich. laius* Trimen und *tsianidava* Grose Sm., getrennt; die Herausbildung der *Cinyras*-Gruppe und der *Labdaca*-Gruppe erfolgte erst nach dieser Ablösung, deswegen finden wir *Dich. labdaca* Westw. nicht außerhalb des kontinentalen Afrikas. Eingeklammerte Namen bezeichnen Gruppen, die in Afrika nicht vorkommen und vermutlich nicht vorkamen, aber von afrikanischen Formen abzuleiten sind. Die punktierten Striche geben nicht das Verhältnis zu den geologischen Epochen an, sondern verweisen nur auf die Endziele der betreffenden Entwicklungsrichtung.

4. Phase.

Die Weiterentwicklung der arktotertiären Formengruppen.

Es war im Anfang dieser Untersuchung festgestellt worden, daß von den hypothetischen *Ur-Libytheiden* in Afrika ein Vordringen in nördlicher Richtung über das Mittelmeer hinweg erfolgte, das zur

Besiedelung des arktotertiären Kontinentes führte. Hier fanden, wie die vielen Celtis-Funde beweisen, die Falter günstige Lebensbedingungen, die zu einer Ausbreitung über den ganzen Kontinent hinweg führten. Sie entwickelten sich damals zu einer Formengruppe, von der wir einen Vertreter in der miozänen *Prolibythea vagabunda* Scudd. vor uns haben. Daß damals schon eine Sonderung in verschiedene Arten oder gar Untergattungen erfolgte, erscheint bei dem gleichmäßigen Klima jener Zeit unwahrscheinlich. Findet man doch bei Nachkommen jener Gruppe, den heutigen amerikanischen *Hypatus* Hb., eine so geringe Differenzierung, daß die ganze Untergattung nur eine gute Art, *H. carinenta* Cram. gebildet hat, obwohl sie von Canada bis Südbrasilien und Argentinien verbreitet ist, also Gegenden durchwandern mußte, die in klimatischer Hinsicht viel mehr verschieden sind, als es weit von einander entfernt liegende Örtlichkeiten des arktotertiären Kontinentes wohl je gewesen sein mögen.

Das wurde nun anders, als gegen Ende des Miozäns oder im Anfange des Pliozäns die Verbindung des östlichen und des westlichen Teiles des arktotertiären Kontinentes aufgehoben wurde, indem der atlantische Ozean sich viel weiter nach Norden erstreckte. Es trat jetzt eine vollkommene Trennung der amerikanischen und der europäisch-südasiatischen Formen ein, die sich, da sich nun auch die ersten Klimaverschiedenheiten herausbildeten, in divergenter Richtung zu den beiden Untergattungen *Hypatus* Hb. in Amerika und *Libythea* F. s. str. in Europa und Südasien entwickelten. Daß die Auflösung des arktotertiären Kontinentes schon sehr früh erfolgt sein muß, dafür spricht in unserm Falle der Umstand, daß beide neu entstandenen Untergattungen trotz ihrer Persistenz schon in relativ vielen Punkten von einander verschieden sind, im Zusammenhang mit der Tatsache, daß jede von ihnen eine Anzahl Merkmale mit der miozänen *Prolibythea* Scudd. gemeinsam hat.

Verfolgen wir nun das Schicksal der amerikanischen Formengruppe weiter. Ein langer Zeitraum liegt zwischen der Entwicklung der arktotertiären *Prolibythea* Scudd. zur rezenten *Hypatus* Hb. Die Bindeglieder fehlen uns vollkommen, wir können uns auch von ihnen keine Vorstellung machen, da sich keine anderen Formenkreise von ihnen ableiten lassen; *Hypatus* Hb. steht jetzt vollkommen isoliert da. Als die den früheren Formen am nächsten stehende haben wir *Hyp. carinenta* Cram. (Taf. II, Fig. 1) aufzufassen; ihr primitiver Charakter besteht in der unvollkommenen Entwicklung der Binden und Fleckzeichnungen, die hier alle noch schmal und sehr wenig ausgedehnt sind. Sie besitzt eine große Verbreitung; bekannt ist sie nach der Literatur und den Fundorten der Stücke der Museumssammlung von Canada, Arizona, Texas, Mexiko, Guatemala, Honduras, Costarica, Panama, Columbien, Venezuela, Surinam, Bolivia, Para, Bahia, Espirito Santo, Parana, Paraguay, Uruguay und Argentinien. Auffallend ist bei dieser Aufzählung, daß die Art durch ganz Nordamerika von Canada an bis nach Südamerika, in Argentinien, vorkommt, daß sie aber in keinem Stücke aus Peru und Chile bekannt ist, eine Tatsache, die

schon Scudder (33) aufgefallen ist, wenn er sagt: „in the New World they are found exclusively east of the Cordilleras“ Es kommt auch keine andere Rasse von *Libythea* in jenen Staaten vor. Das erklärt sich aber daraus, daß diese Gebiete außerordentlich trocken sind, der Gattung *Celtis* also kaum das Fortkommen ermöglichen; mit der fehlenden Futterpflanze muß also auch der auf sie angewiesene Falter jene Länder meiden. Schon bei dieser Art hat sich eine weitgehende Differenzierung von allen anderen *Libytheiden* herausgebildet. Ein Vergleich der Taf. II, Fig. 1 abgebildeten Art zeigt das Auftreten eines neuen Zeichnungselementes, eines Subapikalflecks, der außerhalb der Reihe der drei übrigen typischen *Libytheiden* flecken liegt; wir können ihn nicht mit irgendeinem der bei *Dichora* Scudd. oder *Libythea* F. gefundenen Flecken homologisieren, da diese drei ja auch hier vorhanden, wenn auch in geraderer Linie angeordnet sind. Eine weitere Eigentümlichkeit der Gattung besteht darin, daß nie zwischen r_1 und m_1 der Hinterflügel ein Fleck auftritt, wie wir ihn so häufig bei afrikanischen und indo-australischen Formen fanden. Die Binde der Hinterflügel ist zwar noch oftmals durch dunkle Adern geteilt, eine Auflösung in einzelne Flecken kommt aber nicht mehr vor, ein deutliches Anzeichen einer weit vorgeschrittenen Entwicklung. Diese drückt sich auch in dem Vorhandensein eines aufgetheilten Fleckes zwischen cu_1 und dem Innenrande des Vorderflügels aus, der auf die Tendenz zur Vermehrung der Fleckzeichnung hinweist.

Von dieser typischen *L. carinenta* Cramer läßt sich ungezwungen die *L. carinenta larvata* Strecker (Tafel II, Fig. 2) ableiten. Sie ist nur aus Texas bekannt und ist eine Weiterentwicklung der vorigen insofern, als bei ihr die Neigung herrscht, die vorderen beiden Subapikalflecken verschmelzen zu lassen, während das Rotbraun der Flecke feuriger wird. Einen Übergang zu ihr bedeuten die Stücke von Mexiko, bei denen die Flecke oberseits noch getrennt, unterseits schon verschmolzen sind, und ihre Weiterentwicklung wird durch *H. carinenta Bachmanni* Kirtland dargestellt, bei der die vordersten beiden Subapikalflecken ganz verbunden sind; sie ist eine nördlichere Rasse; ihre Heimat sind die Vereinigten Staaten und Canada. Bei allen diesen Formen gelingt es aber nicht, eine Verbindung zwischen der Veränderung und der geographischen Verbreitung herzustellen.

Schließlich haben wir noch der insularen Rassen der Gattung *Hypatus* Hb. zu gedenken. Den nächsten Anschluß an die bisher besprochenen Formen weist *Hyp. carinenta fulvescens* Lathy auf. Sie steht in mancher Hinsicht noch der *Hyp. larvata* Strecker nahe; so sind die beiden costalwärts gelegenen Subapikalflecken noch nicht verschmolzen. Andererseits ähnelt sie auch schon der *Hyp. terena* Godart (Taf. II, Fig. 4) namentlich sollen die Hinterflügel beider Arten nach Lathy (22) übereinstimmen, wenn auch das Gelb bei der *H. fulvescens* nur diskal ausgebreitet ist. Die Rasse ist von Dominica bekannt.

Schwierig ist die Frage nach den Beziehungen der folgenden beiden Rassen zueinander zu beantworten; es handelt sich hier um

Hyp. carinenta motya Boisd. u. Lec. (Taf. II, Fig. 3) und *terena* Godart (Taf. II, Fig. 4). Schon Hübner vereinigte beide Formen zu seiner *Hecaeerge motya* Hb., und es besteht auch hier die Möglichkeit, daß Hübner doch das Richtige getroffen hat, wie ja oft jene Altmeister der Entomologie, ohne unsere jetzigen Untersuchungsmethoden zu kennen, rein intuitiv die richtigen Beziehungen erkannten. Vergleicht man die Abbildungen beider Rassen, so wird man wesentliche Unterschiede kaum auffinden können; in der Farbe, was hier wenig zum Ausdruck kommt, ist allerdings *H. motya* Boisd. u. Lec. trübweiß auf allen Stellen, die bei *H. terena* rotgelb gefärbt sind. Die Zeichnungen sind aber bei beiden Rassen annähernd gleich, die Weiterentwicklung zeigt sich in der innigen Verschmelzung der beiden vorderen Subapikalflecken und in der allgemeinen Ausdehnung der hellen Zeichnungselemente auf Vorder- und Hinterflügeln. In zoogeographischer Hinsicht ist festzustellen, daß *H. motya* Boisd. u. Lec. von Portorico, S. Domingo und Cuba, *H. terena* Godart von Portorico und S. Domingo bekannt ist. In der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums befindet sich noch ein Stück von *H. terena* God. von Para und eine *H. motya* Boisd. u. Lec. von Guatemala. Diese Exemplare sind aber sicherlich, wenn überhaupt mit dem richtigen Fundortetikett versehen, abgeirrte Stücke,¹⁾ da andere Nachrichten über das Vorkommen an jenen Orten nicht bekannt geworden sind. Man hat diese beiden Rassen in eine zusammenfassen wollen und die abändernde Färbung als Sexualdimorphismus aufgefaßt. Es muß wieder betont werden, daß davon nicht die Rede sein kann. Von den von mir untersuchten Stücken im Zoologischen Museum von *H. motya* Boisd. u. Lec. war 1 ♀ von Guatemala, 1 ♂ von S. Domingo, je 3 ♂ und 3 ♀ von Cuba. Allerdings waren (zufällig?) von *H. terena* God. 2 ♂ von S. Domingo, 3 ♂ von Portorico und 1 ♂ von Para. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß die ♂ der Libytheiden immer häufiger gefangen werden als die ♀. Bei beiden Geschlechtern ist die Unterseite stark mimetisch ausgebildet, sitzend sind die einem dünnen Blatt gleichenden Falter fast unmöglich zu erkennen; da die ♂ lebhafter sind als die ♀, fallen sie auch öfter dem Sammler in die Hände.

Aus zoogeographischen Gründen müssen wir jedoch beide Rassen vereinigen; aus den oben gegebenen Fundorten geht hervor, daß beide in keiner Beziehung geographisch von einander getrennt sind, daß sie gemeinsam über die großen Antillen verbreitet sind. Es besteht die Möglichkeit, daß es sich bei *H. motya* Boisd. u. Lec. um eine albinotische Form der *H. terena* God. handelt; es ist auch nicht ausgeschlossen, daß *H. motya* nur eine ältere, deshalb schon ausgebleichte Generation der *H. terena* God. ist, gerade so, wie z. B. bei unserem

¹⁾ Vielleicht ist dieser Fund doch von geographischer Bedeutung; nach Ch. Schuchert bei Scharff (34a) bestand während des Pliozäns eine Landverbindung zwischen Cuba und Yukatan. Es wäre dann mit einer gesonderten Einwanderung der *Motya* zu rechnen, und ihre Ähnlichkeit mit *H. terena* wäre nur eine Konvergenzerscheinung.

Trauermantel der gelbe Saum nach der Überwinterung weiß wird. Volle Sicherheit werden in dieser Hinsicht erst eingehende Beobachtungen an Ort und Stelle und die Zucht des Falters ergeben können.

Die Frage nach der zeitlichen Entstehung der amerikanischen *Libythea*-Rassen ist äußerst schwierig zu beantworten. Die im Verlaufe der geologischen Epochen oftmals vorhanden gewesene, dann wieder unterbrochene Verbindung von Nord- und Südamerika macht eine sichere Beantwortung dieser Frage nicht möglich. Ob die Besiedelung Südamerikas von Nordamerika aus schon im Tertiär, oder ob sie erst im Pleistozän oder in neuerer Zeit erfolgt ist, können wir in keiner Art und Weise aus irgendwelchen Tatsachen folgern. Ein Vergleich der insularen Formen ergibt jedoch, daß die Besiedelung der Antillen von der Nordspitze von Südamerika aus erfolgte. Als primitivste Form haben wir *H. carinenta* Cramer aufzufassen; die Flecke und Binden ähneln hier am meisten denen der miozänen *Prolibythea vagabunda* Scudd. Es müssen, wie schon mehrfach betont wurde, Rassen mit ausgedehnterer heller Zeichnung als weiter entwickelte Formen aufgefaßt werden. Es bildet nun die *H. fulvescens* Lathy einen Übergang von den primitiven kontinentalen *H. carinenta* Cr. zu der weiter entwickelten *Terena-Motya*-Gruppe. Die Wanderung dieser Gruppe muß also etwa von Venezuela über die kleinen Antillen bis Cuba verlaufen sein. Wann diese Wanderung aber stattfand, ob schon im Miozän, als eine solche Landbrücke bestand, oder erst in späterer Zeit, kann bei der geringen Entfernung der einzelnen Inseln von einander und ihrem wenig unterschiedenen Klima nicht festgestellt werden. Es ist in diesem Falle wohl möglich, daß die Falter von Insel zu Insel weiter vorgedrungen sind. Jedenfalls erfolgte die Besiedelung der Antillen von Südamerika, nicht von Nordamerika aus, was wegen der nahen Beziehungen von Cuba zur Halbinsel Florida etwas verwunderlich erscheint. Es läßt sich aber dieselbe Tatsache an der Verbreitung der westindischen *Celtis*-Art feststellen. Nach Engler-Prantl (6) kommt *Celtis* (*Momisia* Dumortier) *aculeata* Sw. von Westindien bis Peru vor, ist also wohl ebenfalls eine von Südamerika aus eingedrungene Art, die vielleicht sogar als Futterpflanze der *Motya-Terena*-Gruppe in Betracht kommt. Eine parallele Verbreitung weisen auch die Farne auf; nach Christ (4) stehen die der Antillen ebenfalls in naher Beziehung zu den im Nordteil von Südamerika vorkommenden Formen, sind aber streng von denen Floridas geschieden. Zu den gleichen Ergebnissen kommt auch Scharff (34a). Er gibt an, daß „the affinity of the Antilles with South America, however, is much more pronounced than with North America“ (p. 256), daß „the presence of large fossil mammals of South American type (*Amblyrhiza* and *Loxomylus*) in Pliocene deposits of Anguilla demonstrates that the whole Caribbean chain of islands was elevated into a ridge connected with South America during the Pliocene Period“ (p. 267), und daß nach Engler „a direct land connection between the West Indies and North America by way of Florida could never existed, because

the latter had been submerged beneath the sea until the end of Tertiary times . . .“ (p. 168).

Verlassen wir nun die amerikanischen Formen und wenden uns den nach dem Zerfall des arktotertiären Kontinentes in Europa verbliebenen Rassen zu, so muß festgestellt werden, daß hier eine ähnliche Lücke zwischen *Prolibythea* Scudd. und *Libythea* F. s. str. klafft, wie es zwischen ersterer und *Hypatus* Hb. der Fall war. Hier haben wir aber dafür eine Erklärung in der weitgehenden Abkühlung Europas in der Eiszeit. Die vor der Eiszeit in Europa heimisch gewesenen *Libythea*-Arten sollen als die *Lepita*-Gruppe bezeichnet werden, weil sie vermutlich der jetzigen *Libythea celtis lepita* Moore (Taf. I, Fig. 10) am ähnlichsten gewesen sind. Die Abweichung vom arktotertiären *Prolibythea*-Stamm äußert sich besonders in der scharfen Ausbildung der Spitze des Vorderflügelsaumes und in dem Verschwinden des Schwänzchens der Hinterflügel. Als die Eiszeit einsetzte, wurde diese Gruppe nach Süden gedrängt; dort bot aber das Mittelmeer ein nicht zu überschreitendes Hindernis, sie mußte infolgedessen nach Südosten ausweichen und gelangte vielleicht bis zum Himalaya, wo sie bis zum Eintreten einer Periode mit gesteigerter Wärmeentwicklung verblieb. Ist doch dieses Gebiet für viele Arten, auch unter den Pflanzen, ein Refugium gewesen, wo sie die Eiszeit überstanden. Es ist aber natürlich auch möglich, daß einige Rassen der *Lepita*-Gruppe in Südeuropa verblieben, was aber wenig wahrscheinlich erscheint; da diese Gattung in der Jetztzeit, die doch erheblich wärmer ist, noch nicht weiter vordringen konnte, wird es ihr in der so viel kälteren Eiszeit nicht möglich gewesen sein, weiter in Europa zu verbleiben. Nach der Eiszeit drang sie wiederum vor und gelangte als *Libythea celtis* Fueßly bis Kleinasien und Südeuropa. Auf der Abbildung (Taf. I, Fig. 9) läßt sich feststellen, daß die Art schon hochspezialisiert ist; die Flecken haben alle an Ausdehnung gewonnen, auf den Vorderflügeln ist unter cu_2 ein Fleck entstanden, der zur Vergrößerung des Längsbandes beiträgt, zuweilen sind auch die Subapikalflecken sämtlich verschmolzen. Auf den Hinterflügeln tritt der für die Weiterentwicklung typische Fleck zwischen rr und m_1 auf, der sich mit der Diskalbinde vereinigt.

Unterdessen hatten sich auch die Nachkommen der eiszeitlichen *Lepita*-Gruppe weiter verbreitet; ihre rezente Form ist die *Lib. lepita* Moore (Taf. I, Fig. 10). Ursprüngliche Charaktere hat sie noch in der geringen Ausbildung der hellen Flecke bewahrt; auf den Vorderflügeln fehlt der zwischen cu_2 und ax gelegene, auf den Hinterflügeln der zwischen rr und m_1 gelegene. Diese Rasse breitete sich strahlenförmig nach allen Richtungen aus, so daß jetzt als Fundorte von ihr Himalaya, Bombay, Assam, Sikkim, West- und Zentral-China und Japan bekannt sind. Von Japan sind eine Anzahl Rassen beschrieben worden, die mangels genauer Umgrenzung hier nicht verwendet werden sollen. Sicherlich sind sie erst in jüngerer Zeit über die Korea-Straße geflogen und haben zur Besiedelung Japans geführt; unter diesen Gesichtspunkt fällt auch das Vorkommen von *Lib. lepita* Moore in Japan (Matsumura [24a]).

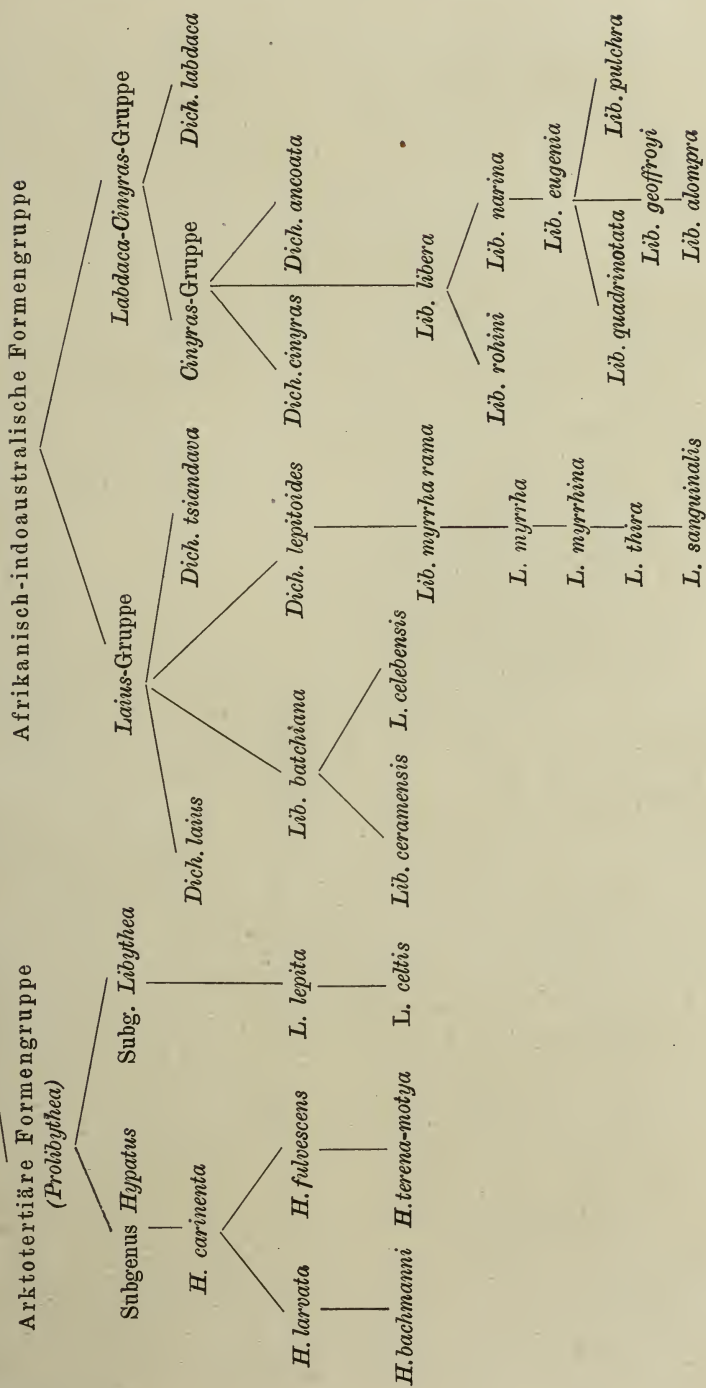
Es muß jetzt Stellung genommen werden zu der Beziehung von *Lib. sanguinalis* Fruhst. zu den übrigen *Libythea*-Rassen. Es war die Frage offen gelassen worden, ob diese Rasse von dem afrikanischen-indo-australischen oder von dem arktotertiären Formenkreise abzuleiten sei. Vergleicht man nun *L. sanguinalis* Fruhst. (Taf. I, Fig. 3) mit den arktotertiären *Lib. celtis* Fueßly (Taf. I, Fig. 9) und *lepita* Moore (Taf. I, Fig. 10), so erscheint der Sprung doch zu groß, um die drei miteinander in Beziehung zu setzen. Die Ausbildung der Fühlerkeule, die bei *L. celtis* Fueßly und *L. lepita* Moore ganz charakteristisch ist, finden wir nicht in gleichem Maße bei *L. sanguinalis* Fruhst., letztere schließt sich darin vielmehr an die indischen Formen an. Auch die Ausbildung der Zeichnung gestattet nicht, die eine Rasse von einer der beiden andern abzuleiten, so daß man zu dem Schluß kommen muß, daß *L. sanguinalis* Fruhst. sich aus *L. myrrhina* Fruhst. entwickelt hat; das mag vielleicht auf Sumatra und Java geschehen sein; da sie infolge gewisser, uns unbekannter Umstände für eine weite Verbreitung geeignet war, gelang es ihr, von jenem Entstehungszentrum aus ihr Fluggebiet über Hinterindien bis Vorderindien und China hin auszudehnen. So ist auch die später beschriebene *L. thira* Fruhst. eine Übergangsform, die in Tonkin vorkommt; ihre Binden sind breiter als bei *L. myrrhina* Fruhst. und schon so gelb wie bei der *L. sanguinalis* Fruhst. gefärbt.

Im nachfolgenden will ich keinen gesonderten Stammbaum der arktotertiären *Libytheiden* aufstellen, diesen vielmehr mit dem der afrikanischen und indo-australischen auf Grund der in den vorangegangenen Kapiteln gewonnenen Ergebnisse zu einem Gesamtstammbaum der Familie verbinden.

Im Verlaufe der Verbreitung bei den *Libytheiden* erfolgte Abänderungen.

Es soll im Anschluß an diese Untersuchungen noch der Abweichungen gedacht werden, denen unsere Familie bei ihrer erdweiten Wanderung ausgesetzt war. Es läßt sich überall feststellen, daß mit der Ausbreitung einer Tierfamilie über größere Landstrecken oder bei einer geographischen Isolierung sich das Aussehen der betreffenden Tiere ändert. Dasselbe müßte man bei den *Libytheiden* erwarten, die sich viele hunderte von Kilometern von ihrem Entstehungszentrum entfernt haben. Das ist aber nicht der Fall. Es herrscht bei ihnen einer Persistenz aller Merkmale, die nur ganz geringfügige Abweichungen zuläßt, die man bei anderen Familien vielleicht nur als individuelle Aberrationen bezeichnen würde. Es wurden bei dem Material des Berliner Zoologischen Museums von 27 Rassen der *Libytheiden* aus Afrika, Indo-Australien, Amerika und Europa die Schuppen der Ober- und Unterseiten der Vorder- und Hinterflügel, die der Palpen und der Beine mikroskopisch untersucht, ohne daß sich auch nur die geringste Verschiedenheit feststellen ließ; selbst bei den Untergattungen der Familie war eine solche nicht aufzufinden. Dasselbe gilt natürlich für andere Merkmale, wie

Stammbaum der Libytheiden.

Hypothetische *Ur-Libythea*.

Flügelgeäder und Palpenbau, Ausbildung der Beine u. a.; außer den bereits bekannten Unterscheidungsmerkmalen der Subgenera, die auch nur relativ und nicht immer sicher umschrieben sind, konnten Verschiedenheiten der Rassen auf diese Weise nicht ermittelt werden. Abweichungen zeigen sich nur in der Färbung und Zeichnung der Flügel. Dort ist es aber eine Tendenz, die wir immer verfolgen können, und auf die in vorliegender Untersuchung schon mehrfach hingewiesen wurde: mit fortschreitender Ausbreitung der Arten geht Hand in Hand eine Verbreiterung und Vergrößerung der hellen Fleck- und Bindenzeichnung der Flügel, die zuletzt zu einem Verfließen derselben führt. Wollte man mit einer überreichen Phantasie bis ans Ende dieser Entwicklung sehen, so könnte man als mutmaßliches Produkt derselben die Ausbildung ganz heller gelber oder weißer Falter bezeichnen, auf denen vielleicht nur einzelne schwarze Stellen vorhanden sind, analog der Entwicklung bei den ♂ der *Lib. geoffroyi*-Rassen, nur daß dort das Blau diese Rolle spielt. Aber das sind nur Spekulationen die sich auf eine unabsehbar ferne Zukunft beziehen. — Ein zweites Abänderungsmotiv ist der sich bei den indoaustralischen Rassen herausbildende Sexualdichromismus. Während die ♀ im allgemeinen den alten Typus beibehalten, verfärben sich die ♂ in ein schillerndes Blau, das zuletzt sogar zum Teil auf die ♀ übergeht. Wie hat man sich diesen Prozeß zu erklären? Moore (25) sagt p. 60: „It probably more or less mimics one of the blue *Euploeas* when flying“ Ob eine solche Nachahmung wirklich stattfindet, muß stark bezweifelt werden. Es gibt keine *Euploea*-Art, die auch nur annähernd denselben Habitus hat wie eine der *Geoffroyi*-Rassen, ganz abgesehen davon, daß letztere ja ganz beträchtlich kleiner sind. Die von Moore herausgefundene Ähnlichkeit beruht einzig und allein auf der Abtönung der blauen Farbe, die, wenn auch nie so ausgedehnt, auch bei einigen Euploeen vorkommt. Gerade diese Arten sind aber im Habitus den Rassen der Libytheiden nicht im geringsten ähnlich, und es erscheint ganz unmöglich, hier von Nachahmung zu sprechen. Andererseits muß man auch bedenken, daß, wenn eine solche vorläge, sie sich doch in erster Linie auf die ♀ erstrecken müßte. Ihr auf die ♂ beschränktes Vorkommen bliebe doch dann unerklärlich. Es handelt sich bei dem Vorkommen des gleichen Blautones wohl nur um eine Konvergenz-Erscheinung bei beiden Gattungen. Eine Erklärung für diese auffallende Abänderung können wir nur bei dem mit Unrecht so oft geschmähten Darwin finden; nur unter dem Gesichtspunkt der sexuellen Selektion ist diese abweichende Färbung der ♂ zu verstehen. Gewiß sind gegen diese Selektion gerade bei Schmetterlingen Beobachtungen geltend gemacht worden, denen zufolge Weibchen auch mit stark beschädigten abgeflogenen und zerfetzten ♂ eine Kopula eingingen; solche Beobachtungen können wohl aber nur als Einzelfälle gelten, durch die das große Prinzip nicht berührt wird. Ohne sexuelle Selektion ist jedenfalls diese Abänderung nicht zu erklären. Nachdem dann die ♂ diese Entwicklungsrichtung eingeschlagen hatten, übertrug sie sich später durch orthogenetische Weiterentwicklung auch

auf die am weitesten fortgeschrittenen ♀. Auffallend bleibt nur die Tatsache, daß bei wenigen Rassen einer sonst durchaus persistenten Familie ein so ausgesprochener Sexualdichromismus in Erscheinung tritt, während die übrigen Rassen davon garnicht berührt werden. Ein Dichromismus bei allen Rassen zeigt sich allerdings auf der Hinterflügelunterseite; diese ist meist bei den ♂ kontrastreich, wodurch Flecke und Binden deutlich hervortreten, während die ♀ dort meist gleichmäßig und mehr diffus gefärbt sind, eine Tatsache, die z. B. bei *Lib. hybrida* L. Martin zur Beschreibung eines ♀ als einer neuen Art geführt hat.

Zur systematischen Einordnung der Libytheiden.

Wenn man alle in der vorliegenden Untersuchung angegebenen Merkmale berücksichtigt, um Beziehungen zu andern Familien der Rhopaloceren aufzufinden, kann man nur feststellen, daß die Organisation der Libytheiden ganz einzigartig unter den Tagfaltern dasteht. Es ist namentlich die so auffällige Länge der Palpen, die sich in keiner andern Familie vorfindet, dazu kommt die vorspringende Zacke des Vorderflügelrandes und das Schwänzchen der Hinterflügel. Sharp (34) hat geglaubt, in der Gattung *Ourocnemis* Bak. einen Übergang von den Libytheiden zu den Riodiniden vor sich zu haben: „The recently described genus *Ourocnemis* to some extent connects *Erycinides* with *Libytheides*.“ Er bezieht sich dabei auf die langen Palpen und die geschwänzten Hinterflügel dieser Riodinide. Das sind aber einfache Parallelerscheinungen; die Palpen von *Ourocnemis* sind zwar relativ groß, haben aber in ihrer Form und ihrer Behaarung nicht die geringste Ähnlichkeit mit denen der Libytheiden; das Schwänzchen der Hinterflügel ist kein Fortsatz des Flügels wie bei den Libytheiden, sondern besteht nur aus langen Haarschuppen. Ebenso sind die Antennen ganz verschieden geformt. Die Familie steht unter den rezenten Formen gänzlich isoliert da; sie muß sich schon in frühester Zeit von jetzt unbekannten Vorfahren unserer heutigen Falter, vielleicht von dem alten Pieriden-Stamme der Autoren, abgezweigt und isoliert entwickelt haben, so daß wir über ihre Stellung nichts Bestimmtes aussagen können. Vielleicht gelingt es später einmal, fossile Zwischenglieder dieser Reihe aufzufinden, die die Beziehungen zu den anderen Familien klären; vorkommende Fälle von Ähnlichkeit (bei der Satyridengattung *Gnophodes* Westw. finden sich Arten mit gleichem Außenrandszacken der Vorderflügel und geschwänzten Hinterflügeln) sind nur Konvergenzerscheinungen.

Zusammenfassung und Ergebnisse.

1. Die Eigentümlichkeit der Verbreitung der Libytheiden liegt in ihrem Vorkommen in Amerika, Europa, Asien, Afrika und Australien in Arten ein und derselben Gattung, die wenig von einander abweichen.

2. Diese Verbreitung läßt sich durch Geopolitismus nicht erklären, da die Gattung je nach den Arten ihres Vorkommens in eine Anzahl scharf umschriebener Arten zerfällt.

3. Die Verbreitung der Familie ist nicht erklärbar durch die Hypothese einer holotropischen Ausbreitung von Indo-Australien bis Amerika, da dafür die frühere Existenz einer afrikanisch-amerikanischen Landverbindung angenommen werden muß, die geologisch nicht haltbar ist.

4. Sie läßt sich ferner nicht durch eine vom antarktischen Kontinent nach Norden — Australien, Südamerika und Afrika — ausstrahlende Wanderung erklären, da in den südlichsten Teilen dieser Kontinente die Familie fehlt.

5. Sie ist nur erklärbar durch eine Parallele mit der Verbreitung der Ulmaceen-Gattung *Celtis*, die als typisch arktotertiäre Pflanze von der im Tertiär vorhanden gewesenen Landverbindung Europa-Nordamerika ausgegangen ist.

6. Das Entstehungszentrum der Familie ist jedoch nicht auf diesem arktotertiären Kontinente, sondern in Afrika zu suchen, da die afrikanische Untergattung die meisten Beziehungen zu dem fossilen Vorläufer der rezenten *Libytheiden* aufweist.

7. Von Afrika aus erfolgte eine doppelte Wanderung der Familie. Die erste Phase muß ins Alt-Tertiär verlegt werden; es gelang den Vorfahren unserer heutigen *Libytheiden*, zu jener Zeit das Mittelmeer zu überschreiten und auf den arktotertiären Kontinent zu gelangen, auf dem sie infolge günstiger Lebensbedingungen — reiches Vorkommen von *Celtis* — sich sehr weit verbreiteten.

Die zweite Phase begann mit einem Vordringen der südafrikanischen Vertreter der Familie über eine frühere Landverbindung Südafrika-Madagaskar-Ceylon-Vorderindien und führte zur Besiedelung Indiens mit afrikanischen Arten, von denen noch heute zwei dort vorkommen.

8. Von zwei afrikanischen Stämmen wurde, von Ceylon-Indien ausgehend, die australisch-indische Inselwelt besiedelt, von denen es dem einen sogar gelang, bis nach Australien vorzudringen. Die Verbreitung über den malayischen Archipel hinweg erfolgte streng in der Richtung der geologisch festgestellten malayischen Gebirgsbögen und vollzog sich für die eine Gruppe nicht vor dem Miozän, für die andere nicht vor dem Pliozän. Der Übergang von Afrika nach Indien geschah bei der ersten spätestens im Oligozän, bei der anderen erst nach dem Oligozän.

9. Frühestens im Pleistozän erfolgte eine Rückwanderung der Formen von Australien und Neu-Guinea, bedingt durch das Fehlen von *Celtis* in Zentralaustralien, verbunden mit dem Auftreten eines Sexualdichromismus; dieses Zurückströmen führte bis zur Besiedelung Hinterindiens mit den abgewandelten Formen.

10. Die Verbreitung der malayischen Formengruppen spricht gegen die Existenz der Wallace'schen Linie.

11. Der Einwand gegen die Annahme einer madagassisch-vorderindischen Landverbindung, daß die Arten durch einfaches

Überfliegen der betreffenden Meeresteile in ihre neue Heimat gelangt sein können, ist nicht stichhaltig, da es nicht einmal der häufigsten afrikanischen Art gelingt, die Straße von Mozambique zu überfliegen.

12. Gegen die Annahme einer Verbreitung dieser Artengruppen über Nordafrika hinweg nach Indien spricht die Tatsache, daß diese Arten nur im südöstlichsten Teile Afrikas vorkommen.

13. Die dritte Phase der Verbreitung bezieht sich auf die Entwicklung zu den rezenten Vertretern der Familie in Afrika. Aus der hypothetischen *UrLibythea* gingen zwei Formengruppen hervor, von denen die eine schon vor Ende des Oligozäns Südostafrika und „Lemurien“ besiedelt hatte, und aus der sich dann später die eine indomalayische Formengruppe entwickelte, während die andere nach der Loslösung Madagaskars von Afrika, also nach dem Oligozän, sich in divergierender Richtung entwickelte; der madagassische Zweig entwickelte sich zum zweiten indoaustralischen Stamme, während der kontinental gebliebene als einziger und letzter Ausläufer *Dichora labdaca* Westw. aufzuweisen hat.

14. Die vierte Phase bezieht sich auf die mit dem Zerfall des arktotertiären Kontinentes beginnende divergierende Entwicklung der europäischen und der amerikanischen *Libythea*-Arten. Das amerikanische Genus gelangte zu einer Besiedelung des nord- und südamerikanischen Kontinentes; von der Nordostspitze Südamerikas aus erfolgte die Besiedelung erst der kleinen, dann der großen Antillen. Die kontinentalen Rassen weichen kaum von einander ab.

15. Die europäischen Formen wurden durch die Eiszeit bis nach Nordindien zurückgedrängt; hier bildete sich ein sekundärer Ausstrahlungsherd, der zur Besiedelung Klein-Asiens und Südeuropas durch die eine, zu der von Ostasien bis Japan durch die andere Rasse führte.

16. Rein systematisch ergeben sich folgende Richtigstellungen:
Libythea lepitoides Moore muß heißen *Dichora lepitoides* Moore.
Libythea werneri Fruhst. synonym mit *Dichora laius* Trimen.
Libythea hybrida L. Martin ist das ♀ von *Libythea libera* de Nicév.

Libythea hatami Kenrik synonym mit *Libythea narina* God.
Libythea nicévillei Olliff ist keine Form von *Lib. myrrha* Godart, sondern von *Lib. geoffroyi* Godart.

17. Die auf der Wanderung erlittenen Veränderungen äußern sich bei den Libytheiden in der Tatsache, daß mit fortschreitender Entwicklung eine Vergrößerung der hellen Flecke und Binden eintritt; gleichzeitig herrscht die Tendenz, das Schwänzchen der Hinterflügel rückzubilden, die Spitze des Außenrandes der Vorderflügel dagegen zu verschärfen. Bei einigen modernen malayischen Rassen prägt sich ein Sexualdichromismus aus, bestehend in einer Bläuung der Flügeloberseiten der ♂, während die ♀ den alten Typus beibehalten. Mit fortschreitender Entwicklung geht diese Tendenz auch auf die ♀ über.

18. Die abweichende Färbung der ♂ ist durch geschlechtliche Zuchtwahl zu erklären.

19. Echte verwandtschaftliche Beziehungen der Libytheiden zu andern Tagfaltern sind nicht festzustellen; die Ähnlichkeit mit *Ourocnemis* Bak. und *Gnophodes* Westw. beruhen nur auf Konvergenz.

20. Die Verbreitung der Libytheiden kann nur erklärt werden durch die Existenz tertiärer Landbrücken zwischen Afrika und Vorderindien, Hinterindien und Australien, Europa und Nordamerika und Südeuropa und Nordafrika.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. Ein ausführliches Verzeichnis der gesamten über die Libytheiden erschienenen Literatur befindet sich in Pagenstecher, Libytheidae in „Tierreich“ 14. (1901), das ich hier nicht wiederholen will und auf das ich verweise.

Außerdem wurden benutzt:

2. **Bingham, C. T.** The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Butterflies Vol. I (1905).

3. **Botke, J.** Les motifs primitifs du dessin des ailes des Lepidoptères et leur origine phylétique. Tijdschrift Ned. Dierkunde. Ver. 2, Tl. XV (1916/17).

4. **Christ, H.** Die geographische Verbreitung der Farne. Jena 1910.

5. **Elbert, J.** Australien und die Entwicklungsgeschichte der australischen Inselwelt vom Tertiär bis zur Gegenwart. Sunda-Exped. des Ver. für Geogr. u. Statistik, Frankfurt a. M. Bd. II, 1912.

6. **Engler, A. und Prantl, K.** Die natürlichen Pflanzenfamilien, nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere der Nutzpflanzen. III. Tl., 1. Hälfte, Leipzig 1894.

7. **Dyar, H.** A List of North American Lepidoptera and key to the Literature of this order of insects. Bull. of Unit. Stat. Nat. Museum. Washington 1902, Nr. 52.

8. **Fruhstorfer, H.** Libythea celtis in Südtirol. Stuttg. Entom. Zeitschr. 22. (1909).

9. Derselbe. Lepidopterologisches Pêle-Mêle. Ibidem.

10. Derselbe. Drei neue Libythea-Rassen. Ibidem.

11. Derselbe. Eine neue Libythea-Rasse. Societ. Entomol. Steglitz 24 (1909).

12. Derselbe. Neue Libythea-Rassen. Ibidem.

13. Derselbe. Eine neue Libythea aus Afrika. Berliner Entom. Zeitschrift 1903.

14. **Gerstäcker, A.** Über den Charakter der Insektenfauna des Sansibargebietes nebst Bemerkungen über die Verbreitung der Insekten in Afrika. Von der Deckens Reise Bd. III, Abt. II, p. 438 ff.

15. **Goodrich, E. S.** Vertebrata Craniota, I. fasc. Cyclostomes and Fishes. (A Treatise on Zoology IX).

16. **Graebner.** Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1910.

17. **Grünberg.** Rhopalocera, in Wissenschaftl. Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907—08 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg Bd. III, Zoologie I. Lieferung 17.
18. **Handlirsch, A.** Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1906/08.
19. **Hofmann, Ernst.** Isoporien der europäischen Tagfalter. Stuttgart 1873.
20. **Jacobi, Arnold.** Lage und Form biogeographischer Gebiete. (Zeitschrift der Gesellsch. für Erdkunde XXXV, No. 3, 1900.)
21. **Kenrick, G. H.** On some undescribed Butterflies from Dutch New Guinea. Transact. Entomol. Soc. Lond. 1900.
22. **Lathy, P. J.** A Contribution towards the Knowledge of the Lepidoptera Rhopalocera of Dominica. Proceed. Zool. Soc. London 1904 (I).
23. **Lower, O. B.** New Australian Lepidoptera, with Synonymic Notes. No. XXIV. Trans. & Proceed. and Rep. of the Royal Soc. of South Australia. Vol. XXXI (1907).
24. **Manders, N.** The Butterflies of Mauritius and Bourbon. Trans. Entom. Soc. London 1907.
- 24a. **Matsumura.** 1000 Insekten Japans. H. IV, p. 106 (1907) pl. LXXIII, f. 5.
25. **Moore, F.** Lepidoptera Indica Vol. V, 1901—03.
26. **Neumayr, M.** Erdgeschichte. Leipzig 1887.
27. **Packard, A. S.** On Insects injurious to forest and shade trees. Washington 1900.
28. **Pagenstecher, A.** Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge. Jena, 1909.
29. Derselbe. Beitrag zur Lepidopterenfauna des Malayischen Archipels. V. Verzeichnis d. Schmetterlinge von Amboina. Wiesbaden 1888.
30. Derselbe. Tagfalter. Aus Wissensch. Result. der Reise des Freih. Carlo v. Erlanger durch Süd-Sahara, d. Galla- u. Somaliländer in 1900/01. Nassau. Verein f. Naturkd. Jhrg. 55, 1902.
31. Derselbe. Über die geographische Verbreitung der Tagfalter im Malay. Archipel. Nass. Verein f. Naturkd. 53 (1900).
- 31a. Derselbe. Libytheidae. Lepidopterorum Catalogus. Pars 3. Berlin 1911.
32. **Reuter, Enzo.** Über die Palpen der Rhopaloceren. Ein Beitrag zur Erkenntnis der verwandtschaftl. Beziehungen unter den Tagfaltern. Acta Societatis Scient. Fennica. Tom. XXII No. 1.
33. **Scudder, S. H.** The Fossil Butterflies of Florissant. (U. S. Geological Survey 1889).
34. **Sharp, D.** Insects. Pt. II. (The Cambridge Natural History). London 1899.
- 34a. **Scharff, R. S.** Distribution and origin of life in America. London 1911.
35. **Soergel, W.** Das Problem der Permanenz der Ozeane und Kontinente. Stuttgart 1917.

36. **Schneider, C. K.** Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Bd. I. Jena 1906.
37. **Thiselton-Dyer.** Flora Capensis Vol. V, Sect. II, Pt. III, London 1920.
38. **Wagner, W.** Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Basel 1889.
39. **Wallace, A. R.** Die geographische Verbreitung der Tiere. Deutsch v. A. B. Meyer. Dresden 1876.
40. **Waterhouse, G. A.** Note on *Libythea geoffroyi nicévillei* Olliff. Entomol. Mag. XLI. 1905.
41. **Werner, Franz.** Reptilien und Amphibien. Leipzig, Göschen, 1908.
42. **Zittel, K. A. v.** Grundzüge der Palaeontologie II. Abt. Vertebrata. 3. Aufl. 1918.

Inhaltsangabe.

Vorwort. p. 248.

Einleitung. Eigentümlichkeiten der Verbreitung der Libytheiden. Analoga bei andern Tiergruppen. p. 249.

Hauptteil. Erklärung dieser Verbreitung.

1. Möglichkeiten einer Erklärung durch die Annahme einer holotropischen Ausbreitung und durch eine solche vom antarktischen Kontinente aus. Gründe und Gegengründe. p. 252.
 2. Erklärung der Verbreitung durch eine tertiäre Wanderung parallel mit der der Ulmaceen-Gattung *Celtis*. p. 255.
 - a) Das Entstehungszentrum der Familie. p. 258.
 - b) Erste Phase der Verbreitung, Besiedelung des arktotertiären Kontinentes. p. 261.
 - c) Zweite Phase, Besiedelung von Indo-Australien. Berichtigung nomenklatorischer Irrtümer p. 265.
 - d) Dritte Phase, Besiedelung Afrikas. p. 279.
 - e) Vierte Phase, Besiedelung Amerikas und Europa-Asiens. Stamm-
baum der Familie. p. 282.
 3. Die auf der Wanderung erfolgten Abänderungen. p. 288.
 4. Die systematische Einordnung der Familie. p. 291.
- Schluß. Zusammenfassung und Ergebnisse. p. 291.
- Verzeichnis der benutzten Literatur. p. 294.
-



Fig. 1.

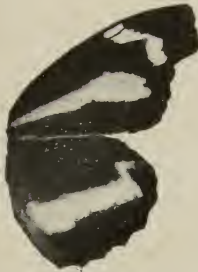


Fig. 2.

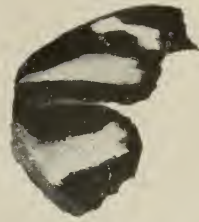


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

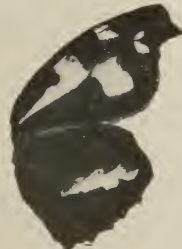


Fig. 10.

Fig 1. *Libythea myrrha* God. Fig. 2. *L. myrrha myrrhina* Fruhst. Fig. 3. *L. myrrha sanguinalis* Fruhst. Fig. 4. *L. narina* God. Fig. 5. *L. eugenia* Fruhst. Fig. 6. *L. geoffroyi* God. Fig. 7. *L. geoffroyi philippina* Stdr. Fig. 8. *L. geoffroyi batchiana* Wall. Fig. 9. *L. celtis* Fuessly. Fig. 10. *L. c. lepita* Moore.

Hering: Die geographische Verbreitung der Libytheiden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [87A_4](#)

Autor(en)/Author(s): Hering Erich Martin

Artikel/Article: [Die geographische Verbreitung der Libytheiden. 248-296](#)