Carabus morbillosus Fabr. und Otala tigri Gerv., eine Anpassungsstudie.

Von

Caesar R. Boettger.

Mit 2 Tafeln (Tafel 30 und 31)

Frankfurt a. M.
1921.

Carabus morbillosus Fabr. und *Otala tigri* Gerv., eine Studie gegenseitiger Anpassung.

Von

Caesar R. Boettger.

Eingegangen 27. Juni 1916.

Unter den *Carabidae* kennt man eine ganze Reihe von Arten, die sich vornehmlich von Schnecken nähren. Um dem Angriff des Käfers zu entgehen, zieht sich die Gehäuseschnecke in ihre Schale zurück. Für den Käfer gibt es nun zwei Möglichkeiten, wenn er dennoch zu seiner Beute gelangen will. Entweder er knackt die Schale entzwei, oder er sucht in das Gehäuse durch die Mündung einzudringen, um das Tier herauszuzerren. Beides kommt in der Natur vor. Es ist nun wenig verwunderlich, wenn sich die Käfer diesem Nahrungserwerb anpassen, falls er häufiger vorkommt. Bei der ersteren Methode des Schneckenfraßes, dem Zerknacken des Gehäuses, kann es sich naturgemäß nur um nicht allzu große Schnecken mit minder dickem Gehäuse handeln, die der Käfer bewältigen kann. Im Mediterrangebiet kommen meist die kleineren Angehörigen der *Xerophilinae*, einer Subfamilie der *Helicidae*, in Betracht, die oft in großen Mengen in den den *Carabidae* zusagenden Gegenden vorkommen. Dort überwältigen die Laufkäfer auch andere Tiere, die eine gewisse Beißanstrengung bedingen, wie z. B. die meist mit einem kräftigen Chitinpanzer ausgerüsteten Larven der *Tenebrionidae*. Gewöhnlich werden aber bald die Schnecken die Hauptnahrung, da sie in großer Individuenzahl dem Käfer zur Verfügung stehen. Diese erhöhte Beißanstrengung erzeugte bei den *Carabidae* dickköpfige Formen, die der Eigenart ihres Nahrungserwerbs natürlich besser angepaßt sind als Formen mit schwächeren Freßwerkzeugen. Als Beispiel führe ich den dickköpfigen *Carabus lusitanicus* Dej. an, der in Nordportugal recht verbreitet ist. Herr Dr. med. K. Flach in Aschaffenburg, der diesen *Carabus* häufig gefangen hat, versichert mir, gesehen zu haben, wie er kleine Schnecken fraß.

Ganz andere Käferformen erzeugt nun die zweite genannte Methode des Schneckenfraßes, die bei größeren Schnecken angewandt wird. Hier ist eine Verdickung des Kopfes nicht nötig, ja sogar recht hinderlich, denn der Käfer fährt durch die Gehäusemündung in die Schale der Schnecke hinein, um sie herauszuzerren. Je schmäler und länger der Kopf ist, desto tiefer kann der Käfer in die Schneckenschale hineinreichen und desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, an den Weichkörper der Schnecke zu gelangen, der sich so tief als möglich in das Gehäuse zurückzuziehen versucht, um dem Räuber zu entgehen. Auch diesem Nahrungserwerb paßt sich der Käfer an, indem er vor allem allmählich den Vorderkörper verschmälert und verlängert. Das Extrem hat man bei der Gattung *Cychrus* Fabr., die sich fast ausschließlich von größeren Gehäuseschnecken nährt. Doch auch bei Vertretern der Gattung *Carabus* L. findet man solche Schneckenfresser, die sich durch Verschmälerung und Ver-

längerung des Vorderendes auszeichnen. Hier soll vor allem über *Carabus morbillosus* Fabr. gesprochen werden, der auch solche langköpfigen Formen ausbildet. Besonders interessant ist der Fall dadurch, weil diese Ausbildung langköpfiger Formen des Käfers parallel geht mit der Ausbildung einer Abwehreinrichtung einer der Schnecken, die die Nahrung dieser Käfer bilden.

Carabus morbillosus Fabr. ist im westlichen Mittelmeergebiet weit verbreitet und wurde in verschiedenen Formen in Kalabrien, Sizilien, Sardinien, Korsika, Spanien, den Balearen und im nordwestlichen Afrika nachgewiesen. Die ersten Anfänge einer Verlängerung von Kopf und Hals kann man bei Exemplaren von den Balearen beobachten. Dies dürfte wohl ein Anzeichen dafür sein, daß *Carabus morbillosus* Fabr. dort schon recht häufig zur Schneckennahrung übergegangen ist. Ausgesprochen langköpfige Formen bildet *Carabus morbillosus* Fabr. nun in der algerischen Provinz Oran und in Marokko aus. Das Extrem ist als *Carabus riffensis* Fairm. beschrieben worden. Auf Tafel 30, Fig. 1 bilde ich einen *Carabus morbillosus morbillosus* Fabr. aus Constantine in Algerien ab; er zeigt noch nicht die geringste Spur einer Verlängerung des Vorderendes. Taf. 30, Fig. 19 stellt den *Carabus riffensis* Fairm. aus dem Rif in Westmarokko dar, der in hohem Grade die Anpassung an die Schneckennahrung zeigt. Man sollte kaum in Versuchung kommen, beide Käfer für dieselbe Art zu halten. Und doch ist dem so. Nur die Anpassung an einen eigenartigen Nahrungserwerb hat die Form. *riffensis* Fairm. in so hohem Maße umgestaltet und der Grundform unähnlich gemacht. Taf. 30, Fig. 2—18 zeigt eine vollkommene Übergangsserie von *Carabus morbillosus morbillosus* Fabr. zu *Carabus morbillosus riffensis* Fairm., die aus dem Süden der algerischen Provinz Oran stammt. Alle abgebildeten Käfer habe ich der Sammlung des Herrn Dr. K. Flach in Aschaffenburg entnommen, der in liebenswürdiger Weise mir sein umfangreiches Material zur Bearbeitung und Abbildung überließ. Aus der abgebildeten Übergangsserie dürfte die Zusammengehörigkeit der beiden extremen Formen klar ersichtlich sein. Die allmähliche Verlängerung und Verschmälerung des Vorderkörpers ist klar ersichtlich. Gleichzeitig mit diesem Vorgang kann man verfolgen, wie die Rippen und Körnchen auf den Flügeldecken allmählich verflachen und diese somit glatter werden. In der Subspezies *riffensis* Fairm. ist auch die Form erreicht, die die glattesten Flügeldecken besitzt. Auch dies wird dem Käfer irgendwelchen Vorteil bringen. Die Farbe verändert sich bei der abgebildeten Serie allmählich von grünerzfarbig des *morbillosus* Fabr. zu kupferigbraun des *riffensis* Fairm. Taf. 30, Fig. 18 ist schon ein echter *Carabus morbillosus riffensis* Fairm., der auch in der Glattheit der Flügeldecken fast vollkommen an das Stück aus dem Rif heranreicht. Taf. 30, Fig. 16 und 17 entsprechen ungefähr der Form, die als *aumonti* Luc. beschrieben wurde, die in die Serie hineingehört. Bei den abgebildeten Exemplaren kann man mit der weiter fortentwickelten Anpassung an die Schneckennahrung ferner sehen, daß die Käfer allmählich kräftiger werden. Also muß auch die Larve, auf die letzteres zurückzuführen ist, unter günstigen Bedingungen leben und gute Nahrung reichlich zur Verfügung haben. Dies mag dadurch erklärt werden, daß in den in Betracht kommenden Gegenden die Konkurrenz nicht so groß ist, weil sie einer genauen Anpassung bedarf, die mit der Abwehrmaßregel der Schnecken Schritt halten muß.

Doch worin besteht nun die Abwehrmaßregel der Schnecke? Wie schon gesagt, langt der Käfer durch die Gehäusemündung in die Schneckenschale hinein und sucht so den Weichkörper zu fassen, um ihn herauszuzerren. Das Hineinziehen in das Gehäuse, dem schon durch das Volumen des Weichkörpers ein Ziel gesetzt ist, nützt der Schnecke nicht sehr viel, denn der Käfer dringt mit seinen langköpfigen Formen immer weiter in das Innere des Gehäuses vor. Da bleibt der Schnecke nichts anderes übrig, als auf irgend eine Weise die Gehäusemündung zu verschließen oder zu verengern,

um so dem Eindringen des Käfers einen Widerstand zu leisten. Und in der Tat verschließt die Schnecke allmählich die Mündung ihres Gehäuses durch Ausbildung zweier Zähnchen in der Schalenmündung, eines am Basal- und eines am Oberrand. Taf. 31, Fig. 5—16 zeigt die vollständige Übergangsserie einer Schnecke mit fast zahnloser Mündung, bei der nur am Basalrand innen eine abgestumpfte, zahnartige Falte vorhanden ist, bis zu einer Schnecke, deren Schalenmündung durch zwei starke Zähne verschlossen ist. Früher wurden diese Schnecken als eine Anzahl verschiedener Arten angesehen, die zum großen Teil von Bourguignat beschrieben worden sind. Tatsächlich handelt es sich natürlich nur um eine Art, deren verschiedene Gehäuseformen durch alle Übergänge verbunden sind. Aus meinen Abbildungen dürfte das klar hervorgehen. Die Schnecke muß den ältesten Namen *Otala (Dupotetia) tigri* Gerv. führen. In ihren verschiedenen Gehäuseformen lebt die Art in dem Steppengebiet des Südens der algerischen Provinz Oran und im östlichen Marokko, vom Gebiet westlich Géryville über den Schott el Tigri bis in den Distrikt der Beni Mattar. Nach meinem umfangreichen Material hat es den Anschein, als ob die Ausbildung und Verstärkung der Zähne von Osten nach Westen fortschritte. Das Verbreitungsgebiet der *Otala (Dupotetia) tigri* Gerv., wie ich die Art fasse, ist nun das hauptsächlichste Gebiet der Ausbildung des *Carabus morbillosus* Fabr. mit verlängertem Kopf in seinen verschiedenen Abstufungen. *Otala tigri* Gerv. ist in ihrem Verbreitungsgebiet recht individuenreich und bildet die hauptsächlichste Nahrung des dort lebenden *Carabus*. Letzterer bildet allmählich Formen mit verlängertem Kopf aus, und die Schnecke arbeitet dem entgegen durch Ausbildung von Zähnen in der Gehäusemündung. Jede weitere Verengerung der Schalenmündung bei den Schnecken bedingt ein weiteres Verlängern und Verschmälern des Thorax bei dem Käfer. So entsteht bei der Schnecke *Otala tigri surrodonta* Bourg. und bei dem Käfer *Carabus morbillosus riffensis* Fairm. Bei einer *Otala tigri surrodonta* Bourg. dürfte einem Käfer das Eindringen schon sehr schwer gemacht sein.

Doch ich muß noch auf die Gehäuseformen der *Otala (Dupotetia) tigri* Gerv. eingehen, auf die eine Anzahl von „Arten" gegründet sind, die aber tatsächlich nichts anderes vorstellen als Abweichungen in der Bezahnung und der Höhe der Schale, während sonst keine Unterschiede vorhanden sind. Die am wenigsten bezahnte Form ist *odopachia* Bourg., die im Extrem nur am Basalrand innen eine abgestumpfte zahnartige Falte besitzt. Taf. 31, Fig. 15 stellt eine typische *odopachia* Bourg. dar. Der Name *flattersiana* Anc. ist synonym zu *odopachia* Bourg. Auf Taf. 31, Fig. 6 ist eine Schnecke abgebildet, die noch zu *odopachia* Bourg. zu rechnen ist, aber am Oberrand schon die schwachen Anfänge einer Verdickung aufweist, an der Stelle, wo die weiteren Formen den zweiten Zahn ausbilden. Bei Taf. 31, Fig. 7 ist der Basalzahn schon etwas größer geworden und der Zahn des Oberrandes ist schon schwach als solcher erkennbar. Diese Schnecke entspricht ungefähr der *subbidentata* West. Auf Taf. 31, Fig. 8 ist eine Schnecke abgebildet, bei der die Zähne bereits stärker werden. Sie ist von Bourgnignat als *burini* Bourg. beschrieben worden. Die Tendenz der weiteren Verstärkung und Vergrößerung der Zähne wird nun beibehalten. Taf. 31, Fig. 9 stellt *dastuguei* Bourg. dar, und auch Fig. 10 ist noch zu dieser Form zu rechnen. Taf. 31, Fig. 11 ist schon ein starker Übergang zu *Otala tigri tigri* Gerv. Taf. 31, Fig. 12 und 13 sind dann echte *tigri* Gerv. Die auf Taf. 31, Fig. 14 abgebildete Schnecke hat die Zähne noch weiter verstärkt und nähert sich bereits sehr stark der Form *stereodonta* Bourg. Taf. 31, Fig. 15 zeigt nun *stereodonta* Bourg., bei welcher Form der Verschluß der Mündung durch zwei Zähne schon sehr vorgeschritten ist. Taf. 31, Fig. 16 zeigt endlich das Extrem in der Tendenz des Verschließens der Gehäusemündung.

Beide Zähne haben sich etwas genähert und solche Dimensionen angenommen, daß durch sie die Gehäusemündung merklich verschlossen wird. Bourguignat hat diese Form *surrodonta* Bourg. benannt. Abweichungen in der Höhe der Schale kommen bei allen diesen Formen vor und sind ebenfalls restlos durch Übergänge untereinander verbunden. So hat die Form *dicallistodon* Bourg. eine etwas aufgeblasene Schale mit ziemlich herabgebogenem letzten Umgang. In der Bezahnung des Gehäuses ist sie eine *Otala tigri tigri* Gerv. mit etwas kräftigen Zähnen, die zu keiner besonderen Benennung Anlaß gibt. Synonym zu *Otala tigri tigri* Gerv. sind *muresi* Crosse und *tigriana* Bourg., unbedeutende Abweichungen dieser Form *crassidens* Bourg., *seignetti* Bourg. und *mattarica* Let. Eine kleine Abänderung von *Otala tigri stereodonta* Bourg. ist *sublaevis* West. Nun bleiben noch die beiden Formen *brocha* Bourg. und *romalaea* Bourg. aus den Beni Mattar in Ostmarokko. Sie gehören meiner Meinung nach noch zu *Otala tigri* Gerv. und nicht zu der nach Nordwesten anschließenden *Otala alabastra* Pech. Die Form *brocha* Bourg. scheint mir eine kräftige *Otala tigri tigri* Gerv. zu sein, während *romalaea* Bourg. sich etwas mehr *Otala tigri stereodonta* Bourg. nähert. Somit haben wir in dem Gebiet, in dem sich *Carabus morbillosus morbillosus* Fabr. allmählich zu *Carabus morbillosus riffensis* Fairm. entwickelt, auch die Veränderung von *Otala tigri* Gerv. von *Otala tigri odopachia* Bourg. über *Ot. tig. subbidentata* West., *Ot. tig. burini* Bourg., *Ot tig. dastuguei* Bourg., *Ot. tig. tigri* Gerv. und *Ot. tig. stereodonta* Bourg. zu *Otala tigri surrodonta* Bourg.

An das Verbreitungsgebiet der *Otala (Dupotetia) tigri* Gerv. schließt sich nach Nordwesten (Gebiet um Udjda, Muluja-Gebiet) dasjenige der verwandten Art *Otala (Dupotetia) alabastra* Pech. an. Auch diese Schnecke verschließt die Gehäusemündung durch zwei Zähne. Von ihr kennen wir aber korrespondierende Formen zu *Otala tigri odopachia* Bourg. nicht. Nach dem mir zur Verfügung stehenden Material kann ich von *Otala alabastra* Pech. Formen entsprechend der auf Taf. 31, Fig. 11 bis 16 von *Otala tigri* Gerv. abgebildeten Bezahnungsvariationen aufstellen. Unbedeutende Formen von *Otala alabastra* Pech. sind *subjobeana* Kob., *subcarinata* Pall., *aidae* Pall. mit der Form *minor* Pall. Im Gebiet von *Otala alabastra* Pech. lebt ebenfalls *Carabus morbillosus riffensis* Fairm.

Nun sei noch ein weiterer Fall aufgeführt, der sich ebenfalls um eine nahe verwandte Schneckenart handelt. Es ist *Otala (Dupotetia) dupotetiana* Terv. Sie bewohnt hauptsächlich die Küstenzone der algerischen Provinz Oran in großer Individuenzahl. Wenn man von Südspanien absieht, wohin die Art eingeschleppt wurde, so ist sie verbreitet im Osten von Mostaganem bis nach Ostmarokko in das Muluja-Gebiet hinein und bildet hier überall eine große Anzahl von Schalenvariationen aus, die meist als Arten beschrieben sind. Die größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung von Schalenvariationen findet sich im Westen ihres Verbreitungsgebietes. Ihre Anatomie aber beweist, daß es sich um nichts anderes handelt als um Gehäusevariationen einer einzigen Art. Auf alle diese hier einzugehen, würde zu weit führen und gehört auch garnicht in den Rahmen dieser Arbeit. Hier sei nur die Form genannt, die eine Abwehreinrichtung gegen Käfer auszubilden versucht. Sie findet sich in dem Gelände südlich Lalla Marnia und bei Udjda. Und es ist erstaunlich, daß auch gerade hier, wo die Schnecke ungeheuer individuenreich ist, sich der Beginn einer Verlängerung und Verschmälerung des Vorderkörpers bei *Carabus morbillosus* Fabr. zeigt. Ich bilde auf Taf. 31, Fig. 1—4 eine Serie solcher Schnecken ab. Es ist eine Übergangsreihe von *Otala dupotetiana doubleti* Pech. zu *Otala dupotetiana anoterodon* Pech. Sie zeigt dieselbe Tendenz wie *Otala tigri* Gerv., nämlich die Verstärkung der schon vorhandenen abgestumpften, zahnartigen Falte am inneren Basalrand zu einem Zahn und die Ausbildung eines solchen am Oberrand. Wie aus den Abbildungen klar ersichtlich ist,

bleibt die Ausbildung von Formen mit den beiden Zähnen in der Gehäusemündung bei *Otala dupotetiana* Terv. in den Anfangsstadien stecken und erreicht bei weitem nicht die Vollkommenheit wie bei *Otala tigri* Gerv. und *Otala alabastra* Pech. Im übrigen Verbreitungsgebiet von *Otala dupotetiana* Terv. ist *Carabus morbillosus* Fabr. auch weit verbreitet, ohne jedoch besonders langköpfige Formen auszubilden.

Bei der vierten Art der Untergattung *Dupotetia* Kob. des Genus *Otala* Schum. ist von der Ausbildung eines Zahnes am Oberrand der Gehäusemündung nichts beobachtet worden. Es ist *Otala (Dupotetia) abrolena* Bourg., die die der Provinz Oran und dem östlichen Marokko vorgelagerten Inseln bewohnt. Sie ist in der Gehäuseform sehr konstant, steht aber anatomisch der *Otala dupotetiana* Terv. recht nahe.

Nun bleibt noch *Otala catodonta* Bourg. (= *arichensis* Kob.) aus dem Süden der Provinz Oran übrig. Leider ist ihre Anatomie noch unbekannt, um über ihre Artberechtigung entscheiden zu können. Mir sieht sie manchen Formen der *Otala dupotetiana* Terv. sehr verwandt aus, so daß sie mir als eine Wüstenform dieser Art erscheint. Doch ist zurzeit noch keine Entscheidung darüber zu treffen. Nicht gerechtfertigt aber erscheint mir die neuerliche Auffassung der Gruppe *Deserticola* Hesse, in welcher Hesse die weiter oben genannten Formen der *Otala tigri* Gerv. und *Otala alabastra* Pech., meist als Arten, mit *Otala catodonta* Bourg. vereinigt. Mir erscheint eine weitere Einteilung der Untergattung *Dupotetia* Kob. des Genus *Otala* Schum. nicht für zweckmäßig. Als Arten von *Dupotetia* Kob. sehe ich nur folgende an: *dupotetiana* Terv., *abrolena* Bourg., *tigri* Gerv., *alabastra* Pech. und vielleicht *catodonta* Bourg. Alles übrige sind bloß Gehäusevariationen.

Außer dem Schutz gegen die Angriffe der Käfer bietet die Ausbildung der Zähne in der Gehäusemündung den Schnecken noch einen weiteren Vorteil. Durch die Verengerung der Schalenmündung wird die Verdunstung der Feuchtigkeit herabgesetzt, was dem Tier in dem trockenen Klima auch sicher sehr zu statten kommt. Ob die Zahnbildung in der Mündung ursprünglich als Verdunstungsschutz oder als Abwehrmaßregel gegen Käferfraß entstand, ist schwer zu entscheiden. Sicher ist auf jeden Fall, daß mit zunehmender Verengerung der Mündung zunehmende Verschmälerung des Vorderendes des Körpers Hand in Hand geht und somit ein ursächlicher Zusammenhang zwischen beiden Vorgängen als bewiesen gelten darf. Auffallend ist nur, daß das stehengebliebene Stadium der Zahnausbildung bei *Otala dupotetiana anoterodon* Pech. noch keinen Schutz gegen Austrocknung gewähren kann, während es doch schon Käfer mit breitem Thorax abzuhalten vermag.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß sich bezahnte Arten des Subgenus *Dupotetia* Kob. bereits im Oligocän der algerischen Provinz Constantine finden. Da dort heute keine Vertreter von *Dupotetia* Kob. mehr vorkommen, so hat sich die Verbreitung dieser Untergattung im Tertiär weiter nach Westen ausgedehnt, als es heute der Fall ist.

Tafelerklärung.

Tafel 30.

Fig. 1. *Carabus morbillosus morbillosus* Fabr. Constantine. (Coll. Mus. Senckenb., ex coll. K. Flach.)

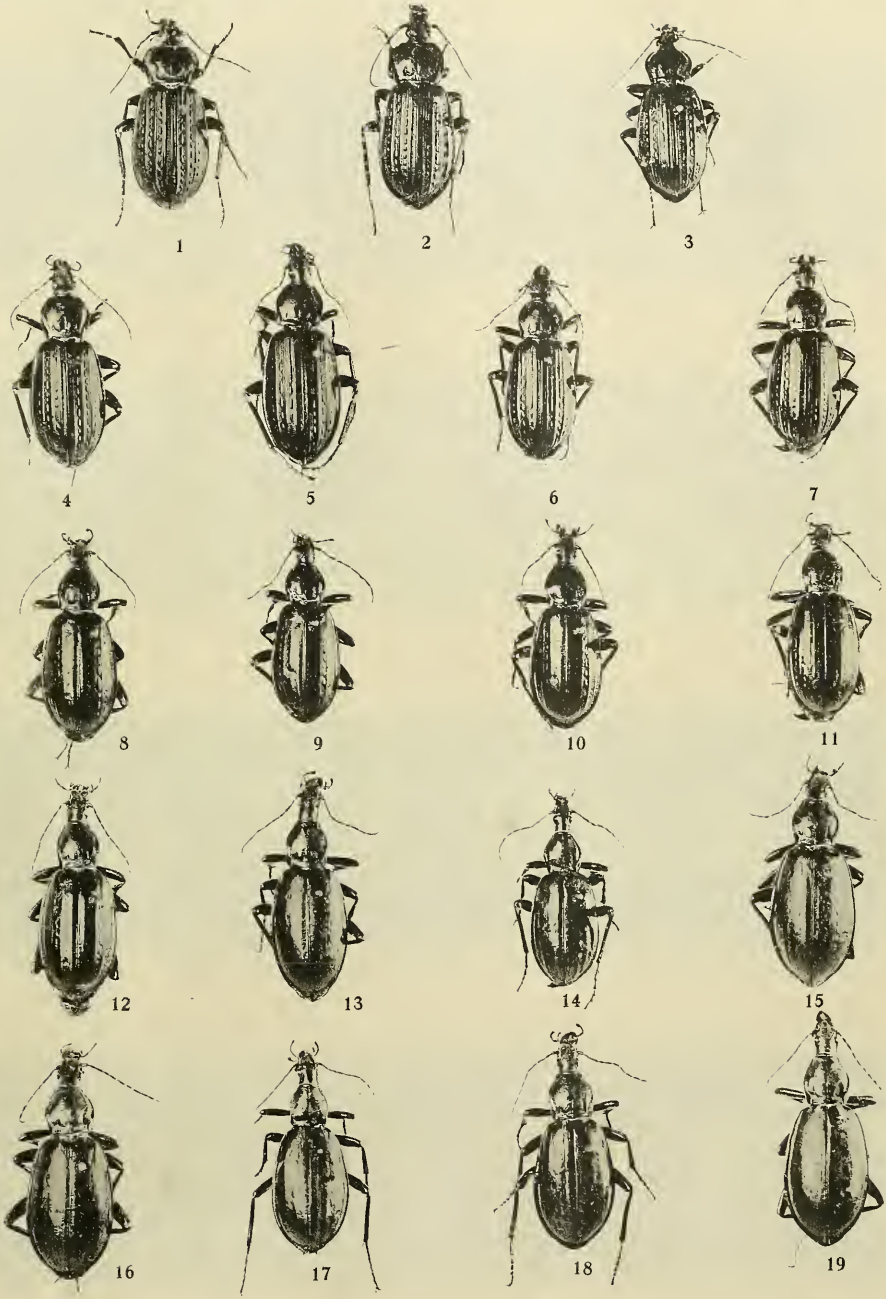
Fig. 2—18. Übergangsserie von *Carabus morbillosus morbillosus* Fabr. bis *Carabus morbillosus riffensis* Fairm. Süden der Provinz Oran. (Coll. Mus. Senckenb., ex coll. K. Flach.)

Fig. 19. *Carabus morbillosus riffensis* Fairm. Rif. (Coll. Mus. Senckenb., ex coll. K. Flach.)

Tafel 31.

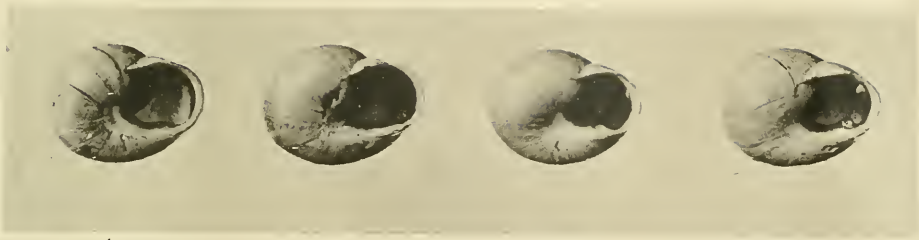
Fig. 1—4. Übergangsserie von *Otala dupotetiana doubleti* Pech. bis *Otala dupotetiana anoterodon* Pech. Südlich Lalla Marnia. (Coll. Mus. Senckenb., ex coll. C. R. Boettger.)

Fig. 5—16. Übergangsserie *Otala tigri odopachia* Bourg. bis *Otala tigri surrodonta* Bourg. Fig. 5 und 8 von Sebka Namaa; Fig. 6, 10 und 11 von Ain Sefra; Fig. 7 und 9 von Ain ben Kelil; Fig. 12 bis 16 vom Schott el Tigri. (Coll. Mus. Senckenb., ex coll. C. R. Boettger.)

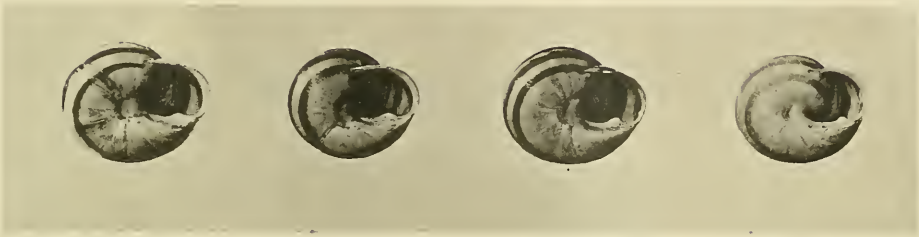


Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

C. R. Boettger: Carabus morbillosus Fabr.

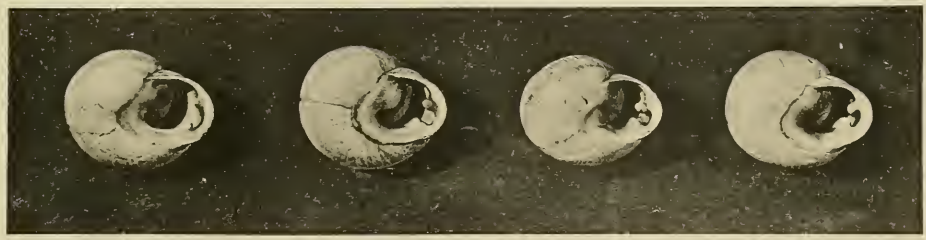


1 2 3 4



5 6 7 8

9 10 11 12



13 14 15 16

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

C. R. Boettger: Otala dopotetiana Terv. und tigri Gerv.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Jahr/Year: 1920-1921

Band/Volume: 37_1920-1921

Autor(en)/Author(s): Boettger Cäsar Rudolf

Artikel/Article: Carabus morbillosus Fabr. und Otala tigri Gerv., eine Anpassungsstudie. 319-326