

# Aedoeagus-Studien an Cicindeliden- gattungen (Col.)

Von Prof. Dr. Karl Mandl, Wien

(Mit 4 Tafeln und 3 Text-Abbildungen)

Die Cicindeliden wurden von einzelnen namhaften Forschern des klassischen Zeitalters der Entomologie, wie Dejean, Erichson, später auch von Schrödter, als eine Gruppe der Carabiden aufgefaßt und zu einer Subfamilie *Cicindelinae* vereinigt. Erst Leconte hat auf Grund des von ihm erstmalig erwähnten Merkmals der Einlenkung der Fühler innerhalb der Wurzeln der Oberkiefer diese Gruppe zu einer Familie erhoben. Bei der Familie *Carabidae* sind die Fühler bekanntlich hinter den Wurzeln der Oberkiefer eingelenkt. Der Ansicht, daß dieser Eigenschaft für die Aufstellung einer Familie entscheidende Bedeutung zukommt, schloß sich auch Ganglbauer an, und W. Horn hat gleichfalls diese Meinung vertreten. Erst in seinen späteren Jahren hat er in Verfolgung seiner Neigung zur Zusammenziehung von Gruppen die Familie *Cicindelidae* wieder zu einer Unterfamilie der *Carabidae* degradiert. Im Gegensatz zu dieser Tendenz hat Jeanne die letztere geradezu zerpfückt (ein französischer Autor spricht von „pulverisation“) und 26 Familien geschaffen, deren siebente die *Cicindelidae* sind. So wenig ich der Zerschlagung der Carabiden zuzustimmen vermag, so sehr begrüße ich die Wiederherstellung der Familie *Cicindelidae*.

Zu dem oben angeführten Merkmal kommen noch einige weitere hinzu, die ich ebenfalls als familienbedingend betrachte, wenn sie sich auch nicht auf das Imaginalstadium beziehen. Die Larven der Cicindeliden haben eine ihrer Lebensweise in Röhren aus Sand oder Holz angepaßte Eigenschaft, indem sie am fünften Dorsalsegment zwei nach vorn gerichtete, dornige Häkchen tragen. Außerdem besitzen sie im Gegensatz zu den Carabiden-Larven, die nur vier Ozellen haben, deren sechs Einzelheiten darüber sind bei Schrödter, Schaum und Ganglbauer zu finden. Zu diesen längst bekannten Dingen füge ich noch ein weiteres hinzu, das mir im Laufe meiner Untersuchungen immer wieder aufgefallen ist, nämlich die Symmetrie der Parameren. Bei den

Carabiden sind sie immer asymmetrisch, bei genauerer Betrachtung auch bei dem Genus *Notiophilus*, bei dem Netolitzky symmetrische Parameren beobachtet haben wollte. Dieses Merkmal ist als primitiv zu werten, die Familie *Cicindelidae* daher als ein zwar einer gemeinsamen Wurzel entstammender, jedoch älterer Zweig der Carabiden zu betrachten.

Die weltweite Verbreitung der Cicindeliden läßt jede morphologisch-systematische Beschäftigung mit dieser Gruppe deshalb als besonders reizvoll erscheinen, weil auf Grund der Ergebnisse solcher Forschungen Verwandtschaften von Gattungen und Artgruppen erkennbar werden, die ihrerseits wieder auf die Ausbreitung in gewissen Erdperioden Rückschlüsse zu ziehen gestatten. Dadurch werden weite Perspektiven eröffnet. Vor allem aber erhält die Systematik eine sicherere Grundlage und oft auch eine Korrektur dort, wo sie bloß auf Grund äußerer Merkmale aufgebaut wurde. Naturgemäß muß bei solchen Schlüssen Bedacht darauf genommen werden, daß manchmal Primitivität vorgetäuscht wird, wo in Wirklichkeit Reduktionen vorhanden sind.

Mit voller Absicht habe ich bei meinen Untersuchungen das Hauptgewicht auf das männliche Kopulationsorgan gelegt. Die Eigenschaften der Genitalorgane überhaupt werden schon seit langem bei Insekten, vorwiegend bei Lepidopteren, mit größtem Erfolg für systematische Forschungen verwendet. Auffallenderweise werden sie jedoch nicht oder nur in beschränktem Umfang zur Stützung phylogenetischer Hypothesen herangezogen. Dies ist umso auffällender, als mancher Forscher, wie z. B. W. Horn zur Stützung solcher Hypothesen oft weit weniger charakteristische Eigenschaften, wie die Behaarung oder sogar die Zeichnung heranzieht.

Bezüglich des mir für meine Untersuchungen zur Verfügung gestandenen Materials möchte ich erwähnen, daß es äußerst umfangreich war. Es stand mir außer meiner eigenen Sammlung noch die des Naturhistorischen Museums in Wien uneingeschränkt zur Verfügung und W. Horn ließ mir bereitwilligst Vertreter jener Gattungen, die ich mir anderswo nicht beschaffen konnte. Meine Bemühungen, möglichst alle Gattungen in den Bereich meiner Forschungen einzubeziehen, waren daher erfolgreich. Nur ganz wenige Gattungen mußten ausgeschlossen bleiben, da ich die wenigen vorhandenen Stücke dieser höchst seltenen Käfer keiner Bruchgefahr aussetzen wollte. Durch solche noch fehlende Einzelergebnisse kann das Gesamtbild keine wesentliche Veränderung mehr erfahren. Andererseits habe ich bei häufigen Arten oft Dutzende

von Individuen untersucht, um Fehlschlüsse, die auf Grund zu wenig erforschten Materials vorkommen können, auszuschließen. Nebenbei konnte ich so wertvolle Erkenntnisse für die Rassenforschung erzielen.

Viele Veröffentlichungen über den Bau des Penisinnensacks sind noch nicht vorhanden. Im Livre du Centenaire der Soc. Ent. de France, 1932, schrieb W. Horn: „Das schwierige Studium des sehr komplizierten Baues des Penis (Internal-Sack) der Cicindeliden wird voraussichtlich für ihre Systematik noch sehr viel Wichtiges ergeben. Da bisher fast nichts darüber bekannt ist, kann ich hier nur Andeutungen geben.“ Es folgen Abbildungen und Erklärungen einiger Haupttypen von *Cicindela*, *Odontochila* und *Collyris*, im ganzen 9 Figuren. Weitere Veröffentlichungen über dieses Thema hat W. Horn in den Entomol. Beiheften, Berlin-Dahlem, Bd. 5, 1938, auf Tafel 87 (*Prothyma* und *Chilonycha*), Tafel 88, 89 und 90 (*Oxychila*) und Tafel 29 und 30 (*Collyris*) vorgenommen.

Ich selbst habe in folgenden Publikationen Penisinnensackbilder gebracht: Arbeiten über morph. und taxonom. Entomologie, Berlin-Dahlem, Bd. 1, 1934, S. 129 u. 130; *ibid.* Bd. 2, 1935, S. 285, 292, 294, 296; *ibid.* Bd. 4, 1937, S. 237. Koleopt. Rundsch. Bd. 21, 1935, S. 17, 18; Bd. 21, 1935, S. 179, 181; Bd. 22, 1936, S. 118; Bd. 39, 1944, S. 175 und 176.

Ausgezeichnete Abbildungen hat dann E. Rivalier in der Revue Française d'Entomologie im Bd. 15, 1948, S. 49—74; Bd. 17, 1950, S. 93—96 und Bd. 17, 1950, S. 217—244 gebracht.

### Technik der Untersuchung.

Die Käfer werden im Weichkasten aufgeweicht und sind in der Regel nach 24 bis 48 Stunden weich genug, um den Penis mit Hilfe einer nadelspitzen Pinzette durch Einführung dieser in die Analöffnung herausziehen zu können. Waren die Käfer verfault, was bei Tieren aus alten Sammlungen leider sehr häufig der Fall ist, dann bricht dabei oftmals das ganze Abdomen ab. Doch kann dieses nach Entnahme des Penis, was jetzt vom inneren Ende geschehen kann, leicht wieder so angeklebt werden, daß kein Schaden sichtbar bleibt. In Alkohol getötete Tiere sind meist derart gehärtet, daß das Aufweichen in kochendem, destilliertem Wasser erfolgen muß. Durch diese Prozedur werden manchmal Fettreste zum Schmelzen gebracht, die dann die Oberfläche des Tieres oft gröblich verunstalten. Ein Einlegen in Trichloräthylen für 24 Stunden läßt die Tiere unter allen Umständen schöner werden als zuvor.

Der so herauspräparierte Penis wird von anderen meist verfaulten Eingeweideteilen mit einem Borstenpinsel oder mit einer Nadel gereinigt und unter dem Mikroskop betrachtet, allenfalls mit dem Abbe'schen Zeichenapparat gezeichnet. Eine 40- bis 70-fache Vergrößerung genügt in allen Fällen. Das äußere Erscheinungsbild des Penis gibt einen allgemeinen Überblick über die erstaunliche Variationsbreite dieses Organs innerhalb dieser Familie, andererseits aber auch über die spezifische Konstanz.

Am Penis hängen noch die an seinem inneren Ende eingelenkten Parameren. Es ist gut, auch diese zu skizzieren. Der Penis wird dann vom Objektträger genommen und in etwa 10 bis 20%iger Kalilauge gekocht. Aus der Lauge kommt er in reines Wasser, um die Lauge abzuwaschen, dann wieder auf den Objektträger und muß nun derart behandelt werden, daß der Innensack aus der Peniströhre heraustritt. Dies zu erreichen ist nicht immer leicht, bei besonders alten Tieren manchmal unmöglich. Am besten gelingt es, wenn man mit einem Finger auf das im Körperinnern gelegen gewesene Ende kurz aber kräftig drückt. Der Druck pflanzt sich auf das in der Peniströhre vorhandene Wasser fort, wodurch der Innensack herausgepresst, d. i. ausgestülpt wird. In wenigen Fällen, z. B. bei ganz frischen Tieren, wird die Ausstülpung als ideal zu bezeichnen sein, das heißt alle Einzelheiten des Innensacks werden so liegen, wie sie im Augenblick des natürlichen Gebrauchs dieses Organs beim lebenden Tier liegen dürften. Dies gilt besonders für die oft enorm langen Spiralfäden, die im Ruhezustand aufgerollt erscheinen. Aber auch wenn dieser Idealzustand nicht erreicht werden sollte, lassen sich die Einzelteile einwandfrei beobachten und zeichnen. Natürlich muß bedacht werden, daß alle diese Gebilde keine ebenen Flächen darstellen und daß überdies ein Chitinelement ein unter ihm liegendes anderes verdecken kann. Man mache sich deshalb zur Gewohnheit, das Präparat von beiden Seiten zu betrachten und beim nachherigen Zeichnen auch die verdeckten aber doch halbwegs durchschimmernden Gebilde in die Zeichnung zu bringen. Verwendet man zum Zeichnen ein Pauspapier, dann kann man nach dem Zeichnen der einen Seite des Präparates sowohl dieses, als auch das Zeichenpapier umdrehen und beobachtete Einzelheiten der zweiten Seite an der richtigen Stelle der Zeichnung nachtragen.

Das nicht mehr benötigte Präparat wird in Kanadabalsam eingeschlossen oder besser mit Insektenleim auf ein Klebeplättchen geklebt und an der Nadel des zu ihm gehörigen Tieres angebracht.

Eine nochmalige Untersuchung kann nach Aufkochen in Kalilauge jederzeit wiederholt werden.

### Bau des Penis und des Innensacks

Wird der Penis in der beschriebenen Weise präpariert, dann verbleiben außer der stark chitinisierten und pigmentierten Penisröhre nur die Parameren, während die übrigen, zum Teil häutigen Organe weggelöst oder abgetrennt werden. Die Parameren zeigen, wie bereits gesagt, symmetrischen Bau, sind aber weiter kaum als Unterscheidungsmerkmal zu gebrauchen. Die Penisröhre ist vielgestaltig und von Gattung zu Gattung verschieden, meist auch von Art zu Art innerhalb einer Gattung. Manchmal ist der Penis stark gekrümmt, manchmal gerade gestreckt. Die Regel ist eine kommaförmige Gestalt, im obersten Drittel am breitesten, am Ende verjüngt, breit abgerundet. Der Penis kann aber auch die Form einer Keule haben oder er kann in der Mitte bauchig erweitert sein; das Ende kann spitz schnabelförmig, manchmal auch zurückgekrümmt oder knopfförmig abgesetzt sein. Auf alle Einzelheiten einzugehen ist in diesem Rahmen unmöglich, es wird aber notwendig sein, in künftigen Monographien die Gestalt des Penis als spezifisches Merkmal genauestens zu beschreiben und zu verwenden. Man kann mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Form des Penis auf die Art schließen.

Im Innern des Penis liegt eingestülpt der Innensack. Bei der Betrachtung im Mikroskop sieht man Einzelheiten durchschimmern, doch können infolge der starken Pigmentierung der Penisröhre die Form und Lage dieser Gebilde nicht ausgemacht werden. Zum Teil decken sie sich auch gegenseitig. Darauf ist es z. B. zurückzuführen, daß W. Horn von einer Dornenplatte sprach, weil er glaubte, eine mit Dornen besetzte Chitinplatte vor sich zu haben, während in Wirklichkeit die Platte vollkommen glatt, doch mit einem kleinen, mit Dornen dicht besetzten Hautsack bedeckt war.

Zum Zweck der Betrachtung wird der Innensack auf die erwähnte Weise zur Ausstülpung gebracht. Er zeigt dann entweder eine einfache, sackartige Gestalt oder aber eine kleinere, oder größere Anzahl kleiner, wulstartiger Vorsprünge, die zum Teil oder auch zur Gänze mit verschiedenen großen Höckern, Dornen oder Stacheln manchmal schütter, manchmal dichter besetzt sein können. Man kann direkt von Höcker-, Dornen- oder Stachelfeldern sprechen. Häufig findet man auch noch häutige Auswüchse oder solche von zahnförmiger Gestalt. Es ist ohne Zweifel die

Aufgabe all dieser Bewehrungsgebilde als Haft- und Reizorgane zu wirken.

In weitaus den meisten Fällen sind einzelne der Hautwülste durch Chitineinlagerung versteift oder es bilden sich Chitinleisten, vermutlich auch durch Umwandlung häutiger Teile des Innensackes. Die primitivste Form dieser Leiste ist komma- oder sichelförmig. Bald aber verlängert sich der eine Schenkel bei gleichzeitiger Verschmälerung, so daß er die Form einer Geißel erhält, die auch im eingestülpten Innensack manchmal aus der Penisröhre herausragt. Im Normalzustand, das heißt bei eingestülptem Innensack, ist diese Geißel spiralförmig aufgerollt. Deswegen und wegen Ihrer fadenförmigen Gestalt hat W. H o r n dieses Organ als Spiralfaden bezeichnet, ein Ausdruck der recht zutreffend ist, und den ich beibehalten werde. Auch der Spiralfaden kann nur als Reizorgan aufgefaßt werden.

Bei fortlaufender Höherentwicklung bilden sich noch weitere Chitinleisten, von denen zwei schon ihrer Lage wegen als Versteifungsrippen zu fungieren scheinen, die die Aufgabe haben, den ausgestülpten Sack durch Anpressung zu verankern. Eine weitere Platte, die gelenkartig mit den anderen Chitinleisten verbunden ist, hat anscheinend die Aufgabe, das richtige Zusammenspiel all dieser Leisten zu gewährleisten, besonders dann, wenn sich noch eine weitere, dornförmige Leiste mit gewöhnlich spitzem Ende ausgebildet hat. Daß dieser Dorn aus einem Hautsack hervorgegangen ist, steht außer Frage, da bei manchen Arten an Stelle dieses Dornes ein ganz oder auch nur teilweise chitinisierter Hautsack vorhanden ist.

Mit der Vergrößerung dieses dornförmigen Organs und mit dessen Aktivierung zum Reizorgan geht oft eine Rückbildung des Spiralfadens parallel, die manchmal zu einer vollkommenen Reduktion führt.

In einigen Fällen sind noch weitere Partien des Innensacks chitinisiert, bzw. werden weitere kleine Leisten und Platten ausgebildet. Ziel und Richtung dieser Entwicklung ist nicht deutlich ersichtlich. Auch scheint eine Vielzahl solcher Chitingebilde nicht den höchsten Entwicklungsgrad zu bedeuten, da die phylogenetisch jüngsten Formen auf eine ganz bestimmte Zahl von Leisten ziemlich einheitlich ausgerichtet erscheinen.

Im Zuge meiner systematischen Vorarbeiten für eine Monographie der paläarktischen Cicindelen habe ich bis auf ganz wenige Ausnahmen alle Arten in der vorbeschriebenen Weise untersucht. Die dabei auftauchenden phylogenetischen Aspekte haben mich

veranlaßt, diese Forschungen auch auf die äthiopischen, später auf die orientalischen und australischen, endlich auch auf die amerikanischen Arten beider Hemisphären auszudehnen. Ganz zwangsläufig kam dann die Notwendigkeit hinzu, auch die übrigen Genera dieser Familie in dieser Hinsicht zu untersuchen, so daß ich ein fast lückenloses Bild über den allgemeinen Bauplan des Aedoeagus bei den Cicindelen erhalten habe. Mit vorliegender Arbeit beabsichtige ich die gewonnenen Ergebnisse systematisch auszuwerten, vorerst in großen Umrissen, es späterer Zeit und vielleicht auch anderen Autoren überlassend, diese Ergebnisse in Einzelheiten zu ergänzen und allenfalls auch zu revidieren.

### Systematischer Teil

Den einfachsten Bau des Aedoeagus zeigen die *Mantichorini*. Die eine Art, *Mantichora latipennis* G. R. Waterh. (T. Ia, F. 1) zeigt eine fast überall gleich breite Penisröhre mit abgerundetem Ende und einem, fast am Ende liegenden, weichen Häutchen, das ist jene Stelle, wo der Innensack eingestülpt ist. In der Literatur finden sich für diese Stelle verschiedene Bezeichnungen, z. B. Präputialfeld, was unzutreffend ist, da dieser Sack mit einem Präputium nichts zu tun hat. Bei der Begattung wird der Innensack (für den häufig auch die Ausdrücke „Internalsack“, „Präputialsack“ oder „sac interne“ gebraucht werden) ausgestülpt. Er allein wird in die Vagina des Weibchens eingeführt, die Penisröhre bleibt völlig ausserhalb. Bei den *Mantichorinae* ist nun dieser Innensack ein kurzes, sackartiges Hautgebilde mit einem runden Loch, einigen Falten oberhalb dieses und einem sekundären Hautsäckchen, das an seiner ganzen Oberseite mit feinen Stacheln besetzt ist. Die Funktion dieses Organs als Reizorgan steht wohl außer Frage.

Bei einer zweiten Art, *M. tuberculata* Geer (T. Ia, F. 2) ist die Penisröhre im allgemeinen enger, in der Mitte verjüngt, am Ende knopfförmig ausgebildet. Das häutige Feld liegt wesentlich tiefer als bei der erstgenannten Art. Die Primitivität dieser Tribus ist offensichtlich und wird durch ein zweites Merkmal, nämlich durch die Behaarung der ganzen Oberseite des Tieres, bestätigt.

Bereits wesentlich mehr differenziert ist der Aedoeagus bei den *Pogonostomini*. Die Penisröhre ist keulenförmig verdickt, am Ende meist nur einfach abgerundet, bei manchen Arten aber mit einer rekurven Spitze versehen (T. Ia, F. 3—7). Der Innensack hat eine Anzahl einzelner sekundärer Ausstülpungen, die in der verschiedensten Weise bewehrt sind. Daran lassen sich z. B. einzelne

Arten bereits deutlich unterscheiden. Nicht bewehrt ist der Hautsack von *Pogonostoma chalybaeum* Klug, ganz schwach an zwei Ausstülpungen bewehrt ist der von *P. elegans* Brullé (T. Ia, F. 13). Der Innensack von *P. pubescens* Cast. & Gory (T. Ia, F. 9) zeigt an einer Hautausstülpung ein Stachelfeld, an drei anderen Chitinisierungen reibeisenartiger Natur. Bei *P. auripennis* W. Horn (T. Ia, F. 12) zeigt der Hautsack an einer Ausstülpung in Wellenlinien angelegte, spitze Schüppchen, an einer zweiten ganz ähnlich angelegte, nur etwas größere Stachel. Irgend welche Chitinleisten im Innern des Innensacks sind bei keiner einzigen Art vorhanden.

Wesentlich anders ist der Penis bei den *Ctenostomini* gebaut. Die Röhre ist bedeutend kürzer, plump und gedrunge. Vier Ausstülpungen des Innensacks sind mit Stachelfeldern bewehrt, z. T. mit kleineren, z. T. mit größeren Stacheln versehen, ein Säckchen auch noch mit stumpfen Höckerchen. Im Innensack ist der Beginn einer Chitinisierung bemerkbar. Abgebildet ist der Penis von *Ctenostoma ichneumon* Dej. (T. Ia, F. 8, 8a und 11). Die chitinierte Stelle ist oberhalb des untersten Stachelfeldes.

Einen merklichen Fortschritt in der Entwicklung zeigt die Tribus *Collyrini*. Die äußere Gestalt der PenISRöhre ist bei den einzelnen Gruppen von Arten grundverschieden und mag später einmal zur Aufteilung in Untergattungen führen. Vorderhand seien nur die allgemeinen Formen aufgezeigt: Keulenförmig mit stumpfem oder spitzem Ende, größte Dicke im oberen Drittel, *Collyris Bonelli* Guér. (T. Ib, F. 1) und *C. tuberculata* M'Leay (T. Ib, F. 2); kommaförmig, spitz knopfförmig abgesetzt, überall fast gleich breit, *C. formosana* Bates (T. Ib, F. 3); verkehrt keulenförmig mit der größten Dicke im unteren Drittel, *C. Horsfieldi* M'Leay (T. Ib, F. 4). Der Prozentsatz an mit Stachelfeldern bewehrter Oberfläche des Innensacks ist groß. Im Innensack ist entweder nur eine Geißel mit langem, dünnen Endteil vorhanden, *C. Horsfieldi* M'Leay (T. Ib, F. 5), oder eine aus zwei scharnierartig verbundenen Einzelteilen bestehende Chitinleiste sichtbar, die als fortgeschrittenere Entwicklungsstufe zu betrachten ist, *C. Bonelli* Guér. (T. Ib, F. 15) und *C. formosana* Bates (T. Ib, F. 16).

Einen ähnlichen Bau wie bei *Collyris Horsfieldi* M'Leay zeigt auch der Penis der *Tricondyla*-Arten. Er ist derb, kommaförmig, mit der größten Dicke im unteren Drittel, *Tricondyla aptera* Ol. (T. Ib, F. 6, 17 und 19). Der Innensack ist auf seiner Außenseite zum größten Teil mit kleineren, ein Hautsack aber mit langen, sehr spitzen, fast nadelförmigen Stacheln bewehrt, *Tricondyla ap-*

tera Ol. (T. Ib, F. 13). Im Innern des Innensacks findet sich eine, ähnlich wie bei einzelnen *Collyris*-Arten aus zwei Teilen bestehende, scharnierartig verbundene Chitinplatte, *T. aptera* Ol. (T. Ib, F. 18).

Einen einfachen, geraden, kurz gedrungen gebauten Penis besitzt *Aniaria sepulcralis* F. (T. Ib, F. 11). Der Innensack ist nur an einer Stelle mit einem kleinen Dornenfeld bewehrt, im Innern desselben befinden sich aber bereits drei Chitinleisten. Zwei sind ähnlich den bei *Tricondyla* vorhandenen, eine dritte, etwas kleinere, liegt abseits (T. Ib, F. 12).

Das Genus *Omus* Eschschtz. zeigt eine Penisröhre, die im großen und ganzen ziemlich gerade, am oberen Ende aber breit verrundet, am unteren Ende stark gebogen ist. Stellenweise, bei den einzelnen Arten verschieden, zeigt die Penisröhre buckelförmige Ausstülpungen. Abgebildet sind *Omus Dejeani* Reiche (T. Ib, F. 7) und *O. Audouini* Reiche (T. Ib, F. 8). Der Innensack zeigt drei, mit Stachelfeldern stark bewehrte Hautlappen und im Innern eine aus zwei Teilen bestehende, scharnierartig verbundene Chitinleiste, *O. Dejeani* Reiche (T. Ib, F. 14).

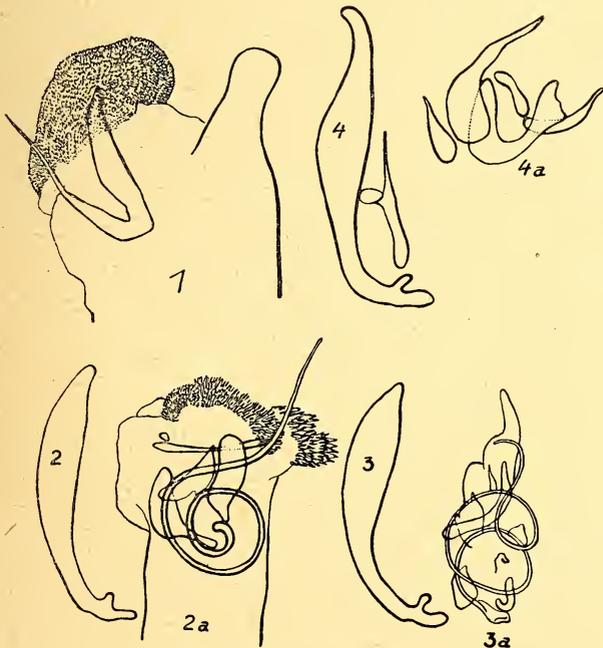


Abb. 1 Fig. 1: *Pycnodila fallaciosa* Chevr.; Fig. 2: *Cicindela jastidiosa* Jordaniana W. Horn; Fig. 2a; dto. ausgestülpter Innensack mit Chitinleisten; Fig. 3: *C. bicolor haemorrhoidalis* Wied.; Fig. 3a: dto. Chitinleisten; Fig. 4: *Eurymorpha cyanipes* Hope; Fig. 4a: dto. Chitinleisten.

Einen ähnlichen Bau der Penisröhre zeigt auch die Gattung *Amblychila* Say. Bei *A. cylindriformis* Say (T. Ib, F. 9) ist das Penisende ebenfalls knopfartig aufgetrieben. Fast die gesamte Oberfläche des Innensacks ist mit schuppenartigen Elementen bedeckt oder stellenweise flächenartig chitinisiert. Ein Hautlappen von ganz merkwürdiger Gestalt ist vollkommen chitinisiert; seine Verbindung mit dem Innensack ist an der unteren, offenen Stelle (T. Ib, F. 10). Er erinnert etwas an den Bau der v-förmigen Platte bei der im folgenden Absatz zu besprechenden *Pycnochila fallaciosa* Chevr., doch ist der eine Teil stark reduziert.

*Pycnochila fallaciosa* Chevr. zeigt einen an der Spitze etwas verdickten, breit abgerundeten Penis mit einem fast ganz bewehrten, großen Hautlappen des Innensacks und eine zweiteilige v-förmige Leiste (Abb. 1, F. 1). Die beiden Teile sind verwachsen (im Gegensatz zu *Tricondyla*) und zeigen also einen fortgeschritteneren Bau.

Einen sehr einheitlichen Bau, sowohl hinsichtlich der äußeren Form der Penisröhre als auch hinsichtlich des Baues des Innensacks zeigt das Genus *Megacephala* Latr. Die Penisröhre ist keulig mit der größten Dicke in oder etwas vor der Mitte, das Ende ist stumpf, selten nur etwas knopfförmig ausgezogen (T. IIa, F. 1—13). Der Innensack zeigt eine Bewehrung meist nur eines oder zweier Hautlappen mit einem Stachelfeld (T. IIa, F. 14 und 18), auch flächig chitinisierte Hautstücke, im Innern des Sackes finden sich ziemlich einheitlich vier, allenfalls fünf Chitinleisten: Eine große, rundliche, breite Platte, exzentrisch gelegen; zwei Leisten, scharnierartig verbunden, zentral gelegen; eine längere Platte an der Außenseite und oft eine ganz kleine, eirunde Leiste, die der v-förmigen Doppel-leiste anliegt (T. IIa, F. 16). *Megacephala Waterhousei* Cast. (T. IIa, F. 14) zeigt diese letztgenannte kleine Leiste nicht, desgleichen auch nicht *M. Bennigseni* W. Horn (T. IIa, F. 15). Bei *M. euphratica* Latr. & Dej. (T. IIa, F. 16) ist sie vorhanden, sie fehlt wieder bei *M. senegalensis* Latr. (T. IIa, F. 17). Bei *M. spinosa* Brullé (T. IIa, F. 18) ist sie vorhanden, bei *M. Germaini* Chaud. (T. IIa, F. 19) fehlt sie wieder. Bei *M. chilensis* Cast. ist noch eine zweite, ähnliche Leiste vorhanden (T. IIa, F. 20), während bei *M. Klagesi* W. Horn (T. IIa, F. 21) diese kleine Leiste fehlt, dafür aber der eine Teil der v-förmigen Leiste gespalten ist. Diese wenigen Beispiele zeigen die primitivere Gestaltung bei den australischen und afrikanischen Arten und der auch sonst phylogenetisch alten südamerikanischen Art *Germaini*, hingegen eine Höherentwicklung durch Vermehrung

der Chitinleisten bei der einzigen europäischen Art *euphratica* und den amerikanischen Arten. Einzigartig steht die auch sonst aus dem Rahmen fallende *M. Klagesi* W. Horn durch ihre dreispaltige Leiste da.

Die Gruppe *Oxychila*, *Pseudoxychila*, *Chiloxia* ist nahe verwandt mit der Gattung *Megacephala*. Die Penisröhrenbildung ist ähnlich, also keulenförmig, mit der größten Dicke in oder vor der Mitte, das Ende ist bei einigen Arten stark verjüngt (T. IIb, F. 1—4). Der Innensack ist teilweise mit dichten Stachelfeldern bewehrt. Die Zahl der Hautlappen ist verschieden: *Oxychila* Dej. zeigt drei, desgleichen auch das Genus *Pseudoxychila* Guér.; *Chiloxia* Guér. zeigt hingegen nur zwei Hautlappen (T. IIb, F. 11). Im Innensack befinden sich zumeist vier bis fünf Chitinleisten, von denen eine wieder von v-förmiger Gestalt ist, bei *Oxychila* und *Pseudoxychila* nur aus einem Stück bestehend (T. IIb, F. 10), aus zwei scharnierartig verbundenen bei *Chiloxia* (T. IIb, F. 11). Letztere ist demnach als die phylogenetisch älteste Gattung unter diesen dreien zu betrachten. Die Ähnlichkeit der Anlage der Chitinleisten im Innensack ist bei den einzelnen Arten derart groß, daß eine Artentrennung auf Grund dieses Merkmals allein nicht leicht durchführbar zu sein scheint. Man müßte Serienuntersuchungen anstellen, was bei der Seltenheit der meisten Arten vorläufig ausgeschlossen ist.

Wesentlich anders als die bisherigen, relativ einfach gestalteten Innensackformen sind die bei der Tribus *Dromicini*. Die Penisröhre selbst ist kurz, gerade, gedrunken, am Ende meist verjüngt (T. IIb, F. 5—8). Der Innensack ist an vielen Hautlappen stark bewehrt; manchmal sind diese Hautlappen kugelförmig ausgebildet und allseits mit Stacheln bedeckt, wie z. B. bei *Dromica invicta* Péring. (T. IIb, F. 13), oder spitz, dornförmig, mit langen Stacheln besetzt, wie bei *D. clathrata* Klug (T. IIb, F. 12). Die Zahl der Leisten im Innensack ist verschieden: bei *D. clathrata* z. B. sind es drei, von denen zwei scharnierartig verbunden sind (T. IIb, F. 12), bei *D. invicta* sind es vier, von denen gleichfalls zwei zu einer v-förmigen Leiste verbunden sind (T. IIb, F. 13).

Auch bei *Peridexia hilaris* Fairm. (T. IIb, F. 9 und 14) ist die Penisröhre plump, gerade und kurz, der Innensack nur wenig bewehrt (drei Hautlappen nur teilweise); die Zahl der Chitinleisten hingegen ist auf sechs vermehrt.

Die Gattung *Caledonica* Chaud. zeigt einen keulenförmigen Penis (T. IIIa, F. 1 und 2) mit einem stark bewehrten Innensack (zwei Hautlappen) und einer Vielzahl von Chitinleisten, beispielsweise

sechs bei *C. Mniszeczki* J. Thoms. (T. IIIa, F. 10). Eine dieser Leisten ist aus der v-förmigen Leiste der früheren Triben hervorgegangen, wobei der eine Ast wesentlich reduziert wurde, während sich der andere zu einer Geißel verlängerte. Im Prinzip gleichartig gebaut ist die Anlage bei *C. lunigera* Chaud. (Taf. IIIa, Fig. 3).

Bei *Distipsidera* Westw., z. B. bei *D. undulata* Westw. ist das Ende des Penis knopfartig (T. IIIa, F. 4), der Innensack zeigt zwei igelartig bewehrte Hautlappen und im Innensack findet man ein merkwürdig flächenartiges, ganz mit Schuppen bedecktes Chitin gebilde, eine lange Geißel und zwei weitere Leisten (T. IIIa, F. 11). Diese Chitinplatte ist mit der Geißel verwachsen, was bei dieser Gruppe zum erstenmal in Erscheinung tritt.

Das Genus *Euprosopus* Dej. ist bestimmt näher mit den *Megacephalini* verwandt, denn es zeigt einen fast gleichen Bau der Penisröhre (T. IIIa, F. 5) und auch des Innensacks: Drei Hautlappen sind mit Stachelfeldern bewehrt, im Innern finden sich eine verwachsene, v-förmige Chitinleiste, daneben drei kleine Leistchen (T. IIIa, F. 12).

Die Gattung *Iresia* Dej. zeigt eine Penisröhre von ähnlicher Gestalt (T. IIIa, F. 6), einen Hautsack, der an drei Stellen bewehrt ist, zwei durch ein Gelenk verbundene Chitinleisten und ein weiteres Leistchen (T. IIIa, F. 13).

Bei der Gattung *Therates* Latr. (T. IIIa, F. 14—16) ist der Penis wesentlich plumper gebaut, das Ende breit abgerundet. Der Innensack trägt an seinem obersten Teil einen pinselartig bewehrten Sack, im Innern sechs Chitinleisten, von denen eine wieder v-förmig gestaltet ist (T. IIIa, F. 17).

Eine völlig andere, modifizierte und weitgehend abgeleitete, daher als phylogenetisch sehr jung zu bezeichnende Bauweise zeigt wenigstens teilweise das Genus *Odontochila* Cast. Schon die Penisröhre ist bei einigen Arten, z. B. bei *O. Bennigseni* W. Horn (T. IIIa, F. 7 und 8), fast genau in der Mitte stark verdickt, gegen das Ende zu auffallend verjüngt und am Ende selbst vogelkopfförmig ausgebildet. Der Innensack ist bei *O. Bennigseni* ein weicher, unbewehrter Hautsack mit einer langen, am inneren Ansatz gekrümmten Geißel, einer zweiten Chitinleiste, einem Dorn und einer in einer Reihe angeordneten Vielzahl von langen Stacheln. Diese letzteren sind sicher nichts anderes als an einer Falte des Hautsackes konzentrierte, ins riesenhafte vergrößerte Stacheln der Außenbewehrung der Lappen (T. IIIa, F. 9 und 18). Auffallenderweise ist auch die Außenwand der Penisröhre an der Spitze bewehrt.

Bei anderen, zum Genus *Odontodila* gehörenden Arten z. B. *O. cayennensis* F. ist die Bildung der Penisröhre ganz anders, man möchte fast sagen, normal (T. IIIb, F. 1 und 2), wieder anders bei *O. nodicornis* Dej. (T. IIIb, F. 8). Bei dieser Art erinnert die Gestalt des Penis an jenen bei dem Genus *Omus*. Bei *O. nodicornis* ist der Innensack mit drei Stachelfeldern normal bewehrt, im Innern des Sackes finden sich drei Chitinleisten, eine als kurze Geißel ausgebildet (T. IIIb, F. 9). Bei *O. cayennensis* F. (T. IIIb, F. 10) oder bei *O. fulgens* Klug ist die äußere Bewehrung der Hautlappen ähnlich; die Gestaltung der Chitinleisten hingegen wesentlich anders. Die hier vielleicht mit mehr Berechtigung als Spiralfaden bezeichnete Geißel ist besonders lang, an der inneren Anheftungsstelle blasig aufgetrieben. Dann findet sich noch eine recht ansehnlich lange und eine weitere, sattelförmig gewölbte Leiste. Überdies ist noch ein kleines Leistchen vorhanden. Bei *O. fulgens* Klug (T. IIIb, F. 11) ist die Zahl der Chitinleisten auf drei reduziert, die Geißel ist gleichfalls ein langer Spiralfaden.

Die zur Untergattung *Heptodonta* Hope gehörende Art  *analis* F. (T. IIIb, F. 3 und 4) hat einen auffallend verkürzten, dicken am Ende breit verrundeten Penis, während *Heptodonta yunnana* Fairm. (T. IIIb, F. 5) ein zugespitztes Penisende besitzt. Der Innensack ist bei der erstgenannten Art außen durch ein fast die ganze Oberfläche bedeckendes Stachelfeld bewehrt und überdies noch mit zwei Reihen großer und spitzer Zähne versehen. Im Innern finden sich nur vier relativ kleine Leistchen bei *H. analis* F. (T. IIIb, F. 13) und eine als Zahn ausgebildete Leiste bei *H. yunnana* (T. IIIb, F. 14). Die Basis dieser zahnförmigen Chitinleiste zeigt eine auffallend unregelmäßige Begrenzung.

Man könnte versucht sein und vermutlich mit großer Berechtigung, diese Gattung auf Grund der Penisbildung in einige Untergattungen, vielleicht sogar Gattungen, aufzuspalten. Dazu würde auch schon die geographische Verbreitung Anreiz geben. Die Berechtigung hiezu kann allerdings nur eine Serienuntersuchung an allen Arten geben. Jedenfalls bietet das Innere des Innensacks das Bild einer sehr jungen, in allen Merkmalen in voller Entwicklung begriffenen Gruppe.

Bizarr gestaltet ist die Penisröhre bei dem Genus *Oxygonia* Mannerh. Abgebildet ist der Penis von *O. moronensis* Bates (T. IIIb, F. 6) und der von *O. Batesi* W. Horn (synonym mit *O. prodiga* ssp. *Schaumi* W. Horn) (T. IIIb, F. 7). Die größte Dicke ist am unteren (innen gelegenen) Ende, die Spitze ist stark verjüngt und ganz

eigenartig neuerlich verdickt. Der Innensack zeigt bei *O. Batesi* (T. III b, F. 12) einen an zwei Stellen mit Stachelfeldern bewehrten Lappen, einen besonders dicht mit Stacheln besetzten Sack und im Innern sechs Chitinleisten, von denen eine ein langer Geißelfaden ist; drei kleinere Leisten und zwei länglich gestaltete, recht dünne Leisten, die auf einer Seite ganz, bzw. zu einem Drittel sägeblattähnlich mit Zähnen begrenzt sind, vervollständigen das Bild.

Weitaus die größten Differenzen, sowohl im äußeren Bau der Penisröhre als auch im Bau des Innensacks zeigen die Arten der Gattung *Cicindela*. Der Penis ist oft schlank, gerade, dann wieder dick, plump und keulenförmig, sehr häufig auch kommaförmig, das Ende abgerundet oder spitz, knopfförmig, rekurv oder anderswie gestaltet. In dieser Vielgestaltigkeit mag man vielleicht das Vorhandensein verschiedener Genera erblicken oder die Mannigfaltigkeit der Formbildung einer phylogenetisch jungen Gruppe. Im Rahmen dieser Arbeit ist es unmöglich auf die Einzelheiten des Baues jeder untersuchten Art einzugehen. Dies kann nur gelegentlich einer monographischen Bearbeitung geschehen. Wohl aber gestatten mir meine Untersuchungen an vielen Dutzenden von Arten aller Regionen dieser weltweit verbreiteten Gattung den gemeinsamen Bauplan zu erkennen. Der Innensack besitzt eine variable Zahl von Ausstülpungen (Hautsäcken), die kugelig oder ellipsoidisch geformt auf ihrer ganzen Oberfläche mit größeren oder kleineren Stacheln bewehrt sind. Eine teilweise Bedeckung übriger Teile der Außenseite des Innensacks mit Stachel- oder Höckerfeldern ist überdies noch vorhanden. Eine Verwendung dieser Eigenschaften für systematische Unterscheidungen ist selten möglich. Wirklich brauchbar hingegen sind die Chitinleisten im Innensack. In der Regel sind fünf solcher in ihrer Gestalt total verschiedener Leisten vorhanden. Ich habe sie seinerzeit bei meinen ersten systematischen Arbeiten an paläarktischen Arten mit folgenden Ausdrücken bezeichnet: Zentralplatte, kleine Leiste, große Leiste, Spiralfaden, Zahn. Auf diese fünf Einheiten lassen sich fast alle Chitinleisten bei allen Arten zurückführen, nur sind bei der einen oder der anderen Art noch zusätzliche Leisten oder Platten vorhanden. Die Wandelbarkeit des Aussehens einzelner Leisten ist unwahrscheinlich groß und es ist nicht immer leicht, den Ursprung eines Chitingebildes einwandfrei zu ermitteln, besonders dann nicht, wenn ein Funktionswechsel von einer Leiste auf eine andere stattgefunden hat. So kann z. B. die große Leiste zu einem zweiten

Dorn umgestaltet, oder der Spiralfaden zu einer ganz kleinen, kaum bemerkbaren Platte reduziert worden sein. Bemerkenswert ist aber immer die Konstanz der Form der Leisten bei einer Art oder Rasse, wodurch ihre Brauchbarkeit für systematische Forschungen überhaupt erst gegeben ist.

Zum leichteren Verständnis sei nachfolgend eine mikrographische Aufnahme eines Penisendes mit ausgestülptem Innensack einer *Cicindela campestris* L. wiedergegeben; in unten gezeichneten

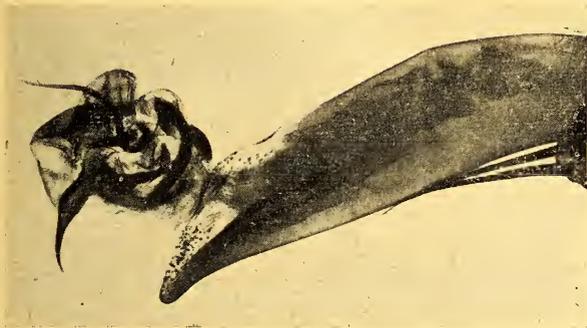


Abb. 2. Penis von *Cic. campestris campestris* L.  
mit aus-gestülptem Innensack und fünf Chitinleisten

schematischen Bildern sind die Platten mit Ziffern versehen, die im folgenden Text zur Charakterisierung der jeweils gemeinten Chitinleisten Verwendung finden werden.

Bei den meisten äthiopischen und auch australischen *Cicindela*-Arten ist der Spiralfaden mit einer Haut verwachsen, bzw. er bildet die Kante eines Hautsackes, wie es die Figuren 2, 4, 7, 16 und 17 der Tafel IVa deutlich zeigen. Auch der Dorn ist in den Figuren 4 und 9 sehr gut zu sehen, desgleichen die Längsleiste und das kleine Leistchen auf den Figuren 4, 7, 9, 17 und 18. In Figur 2 ist eine zweite, einen kleinen Spiralfaden vortäuschende, pfeifenförmig gekrümmte Leiste zu beobachten, die vermutlich aus der Längsleiste entstanden ist. Die Figuren 19 und 20 zeigen den Spiralfaden bereits frei. Es ist dies ein fortgeschrittenes Stadium der Entwicklung, während der mit der Haut verwachsene Spiralfaden die primitivere Entwicklungsstufe darstellt. Bei Fig. 18 (*C. intricata* Dej.) ist der Spiralfaden stark reduziert, doch ist auch dieses Rudiment noch mit der Haut verwachsen.

Ein den äthiopischen und australischen Cicindelen ähnliches Bild zeigt auch die Mehrzahl der orientalischen Arten. Der ver-

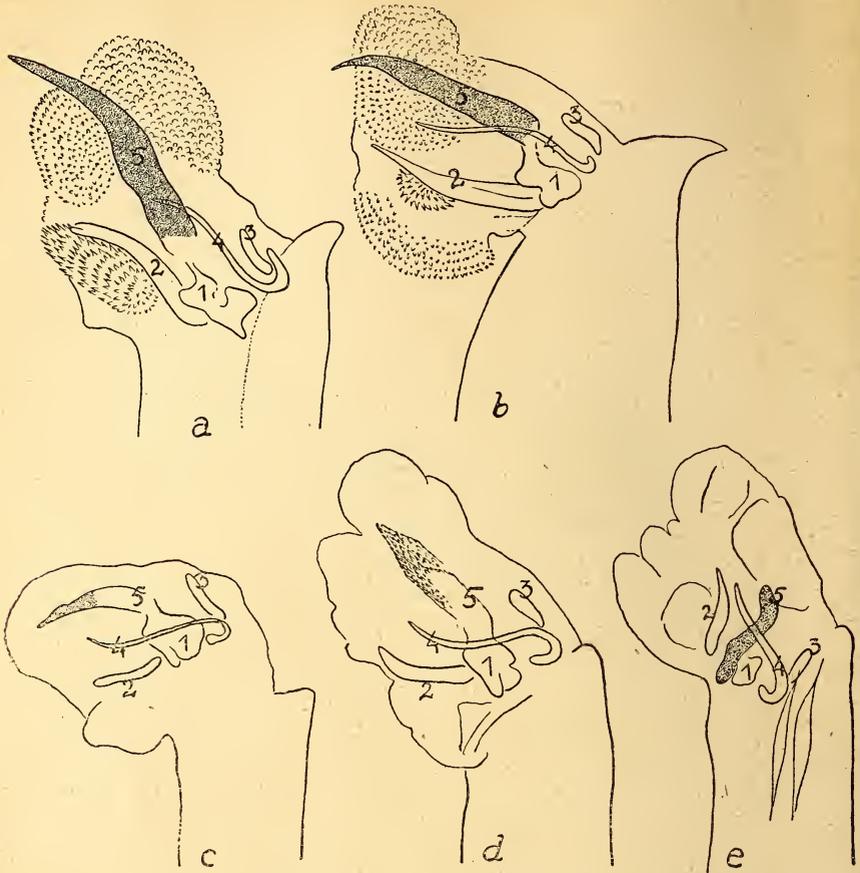


Abb. 3. Penisspitzens mit ausgestülptem Innensack und Chitinplatte der 5 in eine Gruppe gehörigen *Cicindela*-Arten: a) *Cic. hybrida* L. — b) *Cic. coerulea nitida* Licht. — c) *Cic. transbaicalica* Motsch. — d) *Cic. altaica* Geb. u. Motsch. — e) *Cic. maritima* Dej.

1 Zentralplatte. — 2 Versteifungsrippe (groß). — 3 Versteifungsrippe (klein). — 4 Spiralfäden. — 5 Chitinzahn (früher von mir Dornenplatte genannt).

wachsene Spiralfaden ist besonders deutlich an den Fig. 13, 15 und 16 der Tafel IVb zu erkennen. Auch ist an diesen Figuren die allerdings sehr kleine zentrale Platte zwischen den beiden parallel liegenden Längsleisten, von denen die eine den Dorn darstellt, gut zu beobachten. Das kleine Leistchen ist gleichfalls überall vorhanden.

Zwei Arten mit vollkommen freiem, sehr langen Spiralfaden sind *C. fastidiosa Jordaniana* W. Horn (Abb. 1, Fig. 2 und 2a) und *C. bicolor haemorrhoidalis* Wied., (Abb. 1, Fig. 3 und 3a) erstere aus der äthiopischen, letztere aus der orientalischen Region.

Besonders eindrucksvoll wirkt die Figur 4, der Tafel IVb, welche einen vollständig ausgestülpten Innensack mit Dorn und weit herausragendem Spiralfaden zeigt. Er ist bereits vollkommen frei. Auch die übrigen Chitinleisten und ihre gegenseitige Lage sind deutlich zu erkennen. Taf. IVa, Fig. 18 (*C. chinensis* Geer) zeigt die Bewehrung der Außenseite mit Stachelfeldern besonders gut.

Die nord- und zentralamerikanischen Arten wurden in gleicher Weise von Dr. Helga Papp untersucht (Dissertationsschrift, deren Veröffentlichung in der Österr. Zool. Zeitschrift, Wien, Jahrg. 1952 erfolgt ist). Vorweggenommen sei, daß das gleiche Schema wie bei den *Cicindela*-Arten der alten Welt sich auch dort wiederfindet, allerdings mit einem stark erhöhtem Prozentsatz des phylogenetisch jüngeren Ausbildungstypus (freier Spiralfaden).

Ein Gleiches gilt auch für die *Cicindela*-Arten der paläarktischen Region. Die Penisbilder habe ich zum Teil in meinen bisherigen Veröffentlichungen (Vorarbeiten für eine neue Monographie der paläarktischen Cicindelen) bereits gebracht, die Penisbilder von fünf recht charakteristischen Arten sind in dieser Arbeit neuerlich wiedergegeben, während die aller übrigen Arten in meiner beabsichtigten Monographie erscheinen werden.

Die letzte Gattung, im System dem Genus *Cicindela* folgend, ist *Eurymorpha* Hope mit ihrer einzigen Art *cyanipes* Hope (Abb. 1, Fig. 4 und 4a). Sie zeigt wieder 5 Leisten, von denen der Zahn, die kleine Platte und allenfalls noch die Zentralplatte als korrespondierend zu den analogen Platten beim Genus *Cicindela* zu erkennen sind, welche jedoch als große Versteifungsrippe und welche als Spiralfaden anzusehen sind, fällt schwer. Man wird hier gezwungen sein, die entsprechenden Schlüsse aus der Lage der Leisten zueinander zu ziehen.

### Zusammenfassung.

Die weitaus häufigste Ausbildung des Innensacks bei den rezenten *Cicindela*-Arten der paläarktischen Region ist die, wie sie die in Abb. 3 gezeigten Bilder aufweisen. Die Funktion der einzelnen Chitinleisten habe ich folgendermaßen zu erklären versucht: Die mit 1 bezeichnete, eigentlich aus zwei, im Bilde einander deckenden Teilen bestehende Platte, die ich als „Zentralplatte“ gekennzeichnet habe, ist mit bandförmigen Gelenken mit allen anderen Chitinleisten verbunden, wodurch eine gleichzeitige Streckung bei einer Ausstülpung des Innensacks gewährleistet wird. Die

mit 2 bezeichnete Leiste (von mir als „große Leiste“, „Längsleiste“ oder auch „große Versteifungsrippe“ gekennzeichnet) dürfte die Aufgabe haben, den der Penisspitze abgekehrten Teil des Innensacks gestreckt zu erhalten, während die gleiche Aufgabe auf der gegenüberliegenden Seite dem kleinen Leistchen 3 zukommt („kleine Leiste“, „kleine Längsleiste“, „kleine Versteifungsrippe“), weshalb ich beide als Versteifungsleisten oder auch als Versteifungsrippen bezeichnet habe. Die pfeifenkopfförmig geschwungene, in eine Geißel endigende Leiste 4 wurde von W. Horn als „Spiralfaden“ benannt, welchen Ausdruck ich beibehalten habe, da dieses Organ zwar nur mehr ein Rudiment eines bei stammesgeschichtlich älteren Arten wesentlich längeren, aber tatsächlich zu einer Spirale zusammengerollten, fadenförmigen Gebildes ist. Die Zusammenrollung zu einer Spirale ist allerdings nur im nicht funktionellen Zustand anzunehmen. Die letzte, für systematische Forschungen wertvollste Leiste, ist die mit 5 bezeichnete, von mir als „Chitinzahn“, früher auch als „Dorn“ und „Dornenplatte“ gekennzeichnet. Dieser Ausdruck wurde seinerzeit in Anlehnung an W. Horn gewählt, der die bei der Aufsicht auf diese Platte projizierten Dornen (Stacheln) der Außenwand des Innensacks als auf dieser Platte befindlich betrachtete.

Jede einzelne dieser Leisten kann im Laufe der Entwicklung ihre Funktion und damit ihre Gestalt ändern. Die Platte 5, also der Chitinzahn, hat zweifellos die Funktion eines Reizorgans, kann aber gleichfalls seiner Funktion verlustig gehen und der Reduktion verfallen, wie es deutlich bei *C. maritima* Dej. (Fig. 3, Abb. e) zu beobachten ist. Bei einer anderen Art, *C. Lewesi* Bates, erscheint die große Stützleiste zu einem zusätzlichen Zahn umgestaltet. Beides stellt einen entwicklungsgeschichtlich fortgeschrittenen Zustand gegenüber dem oben angeführten Typus dar.

Als Urheimat der Cicindeliden und damit auch der Gattung *Cicindela* ist wohl zweifellos Afrika zu betrachten. Wie schon erwähnt, dürften die primitivsten Formen jene sein, bei denen die spirale Leiste im Innensack mit einer Haut verwachsen ist. Diesen Bau zeigt der größte Prozentsatz aller äthiopischen Arten, vor allem jene, die auch sonst primitive Charaktere zeigen. Einen Übergang zwischen diesem Typus und jenem, bei dem der Spiralfaden völlig frei ist, scheinen jene Formen zu bilden, bei denen ein langes Endstück des Spiralfadens nicht mehr verwachsen ist, und jene, die den Spiralfaden bis auf ein kurzes Stück reduziert zeigen, an welchem nur mehr Rudimente angewachsener Hautreste beobachtbar sind.

Der Zusammenhang orientalischer Arten mit äthiopischen ist einwandfrei bewiesen durch das Vorhandensein der gleichen Art in Kamerun einerseits und in Vorderindien andererseits (*C. sexguttata* F.)

Sekundäre Entwicklungszentren haben sich dann in Asien in jenen Gebieten gebildet, die optimale Lebensbedingungen für Cicindelen bieten, das sind z. B. die Mandchurei, Südostasien, Turkmenien und das Pontusgebiet. In diesen Gebieten sehen wir überall die machtvollste Entwicklung neuer Arten, die naturgemäß einen phylogenetisch fortschrittlichen Bau der Chitingebilde im Penisinnensack zeigen.

Die Besiedlung Amerikas wird über zwei Wege erfolgt sein: Einerseits über die Beringstraße, über die die phylogenetisch jüngste Gattung *Cicindela* einwanderte und den Weg über Zentralamerika nach Südamerika fand, andererseits über eine von vielen Forschern angenommene südliche Landbrücke, die den Urformen phylogenetisch älterer Gattungen, wie *Ctenostoma*, *Megacephala*, *Pycnochila*, *Aniaria* und *Odontochila* eine Besiedlungsmöglichkeit schuf. Einige Gattungen fanden den Weg nach Norden, wie die Urformen von *Amblychila* und *Omus* und sind heute nicht mehr in Südamerika anzutreffen. Auf alle Fälle sind die Gattungen beider Hemisphären des neuen Kontinents in ihren Eigenschaften weit fortgeschrittener gebaut als die in Afrika.

## Erklärung zu Tafel I

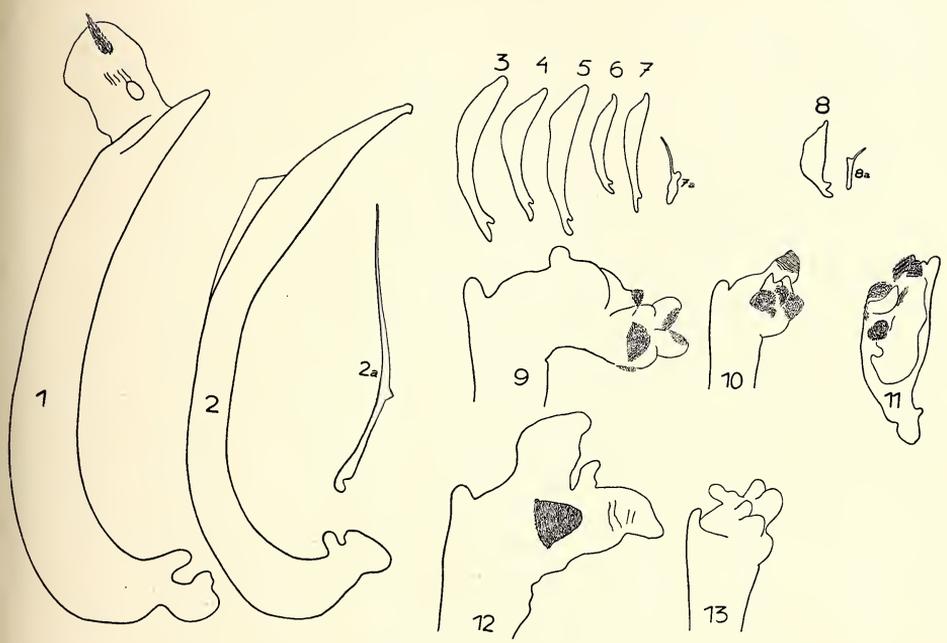
a

Fig. 1: *Mantichora latipennis* G. R. Waterh.; Fig. 2: *M. tuberculata* Geer; Fig. 2a: Paramere; Fig. 3: *Pogonostoma coerulea* Cast. & Gory; Fig. 4: *Pog. pubescens* Cast. & Gory (= *dalybaevu* Klug); Fig. 5: *Pog. septentrionale auripenne* W. Horn; Fig. 6: *Pog. elegans* Brullé; Fig. 7: dto.; Fig. 7a: dto., Paramere; Fig. 8: *Ctenostoma idneumon* Dej.; Fig. 9: *Pogonostoma pubescens* Cast. & Gory; Fig. 10: dto.; Fig. 11: *Ctenostoma idneumon* Dej.; Fig. 12: *Pog. septentrionale auripennis* W. Horn; Fig. 13: *Pog. elegans* Brullé.

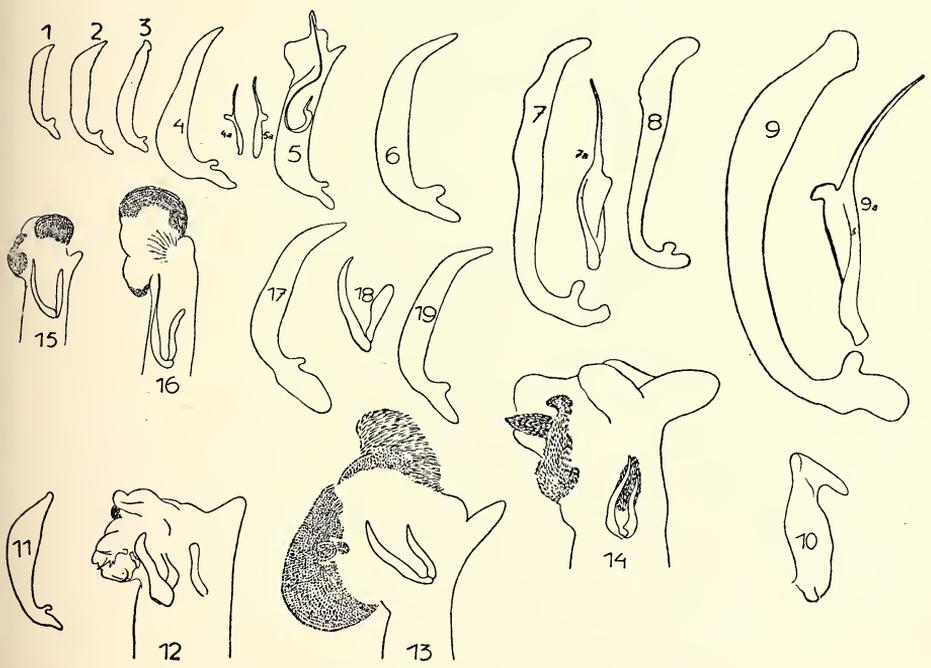
b

Fig. 1: *Collyris Bonelli* Guér.; Fig. 2: *Coll. tuberculata* M'Leay; Fig. 3: *Coll. formosana* Bates; Fig. 4: *Coll. Horsfieldi* M'Leay; Fig. 4a: dto., Paramere; Fig. 5: *Coll. Horsfieldi* M'Leay; Fig. 5a: dto., Paramere; Fig. 6: *Tricondyla aptera* Ol.; Fig. 7: *Omus Dejeani* Reiche; Fig. 8: *Omus Audouini* Reiche; Fig. 9: *Amblydila cylindriformis* Say; Fig. 9a: dto., Paramere; Fig. 10: dto., Chitinplatte; Fig. 11: *Aniaria sepulcralis* F.; Fig. 12: dto.; Fig. 13: *Tricondyla aptera* Ol.; Fig. 14: *Omus Dejeani* Reiche; Fig. 15: *Collyris Bonelli* Guér.; Fig. 16: *Coll. formosana* Bates; Fig. 17: *Tricondyla aptera* Ol.; Fig. 18: dto., Chitinplatte; Fig. 19: *Tricondyla aptera* Ol.

a



b







## Erklärung zu Tafel II

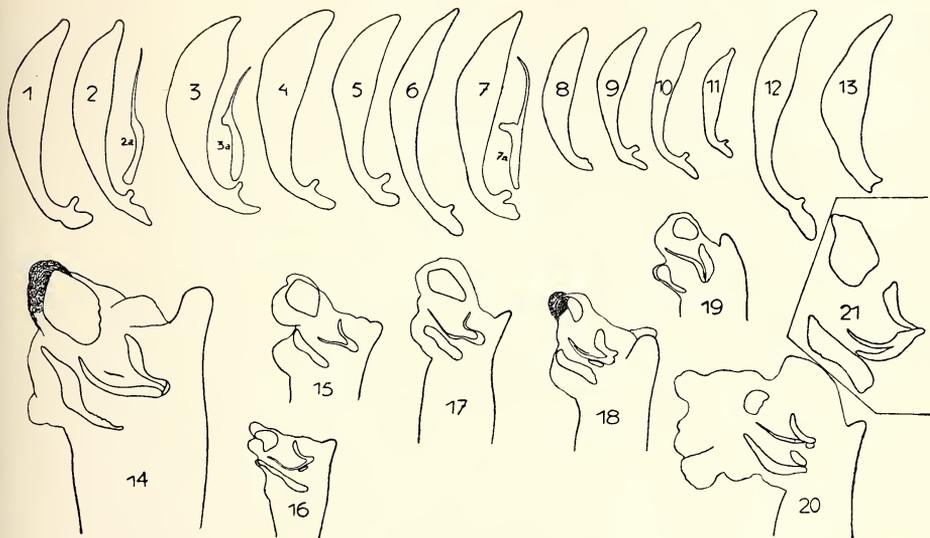
a

Fig. 1: *Megacephala australis* Chaud.; Fig. 2: *Meg. australis Waterhousi* Cast.; Fig. 2a: Paramere; Fig. 3: *Meg. senegalensis* Latr. (= *megacephala* Ol.); Fig. 4: *Meg. regalis Beunigseni* W. Horn; Fig. 5: *Meg. euphratica* Latr. & Dej.; Fig. 6: *Meg. Klugi* Chaud.; Fig. 7: *Meg. virginica* L.; Fig. 7a: dto., Paramere; Fig. 8: *Meg. carolina* L.; Fig. 9: *Meg. carolina chilensis* Cast.; Fig. 10: *Meg. spinosa* Brullé; Fig. 11: *Meg. Germaini* Chaud.; Fig. 12: *Meg. Klagesi* W. Horn; Fig. 13: *Meg. brasiliensis* Kirby; Fig. 14: *Meg. australis Waterhousi* Cast.; Fig. 15: *Meg. regalis Beunigseni* W. Horn; Fig. 16: *Meg. euphratica* Latr. & Dej.; Fig. 17: *Meg. senegalensis* Latr. (= *megacephala* Ol.); Fig. 18: *Meg. spinosa* Brullé; Fig. 19: *Meg. Germaini* Chaud.; Fig. 20: *Meg. carolina chilensis* Cast.; Fig. 21: *Meg. Klagesi* W. Horn. (Chitinplatten).

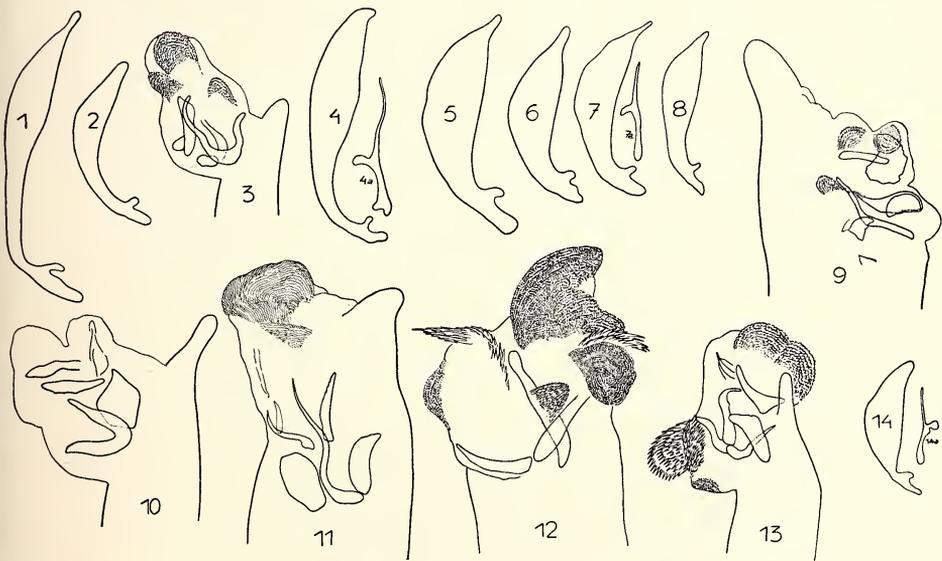
b

Fig. 1: *Oxydila tristis* F.; Fig. 2: *Pseudoxydila tarsalis* Bates; Fig. 3: dto.; Fig. 4: *Chiloxia longipennis* W. Horn; Fig. 4a: dto., Paramere; Fig. 5: *Dromica clathrata* Klug.; Fig. 6: *Dr. Maudii purpurascens* Bates; Fig. 7: *Dromica* spec.; Fig. 7a: dto., Paramere; Fig. 8: *Dr. invicta* Péring.; Fig. 9: *Peridexia hilaris* Fairm.; Fig. 10: *Oxydila tristis* F.; Fig. 11: *Chiloxia longipennis* W. Horn; Fig. 12: *Dromica clathrata* Klug.; Fig. 13: *Dr. invicta* Péring.; Fig. 14: *Peridexia hilaris* Fairm.; Fig. 14a: dto., Paramere.

a



b







## Erklärung zu Tafel III

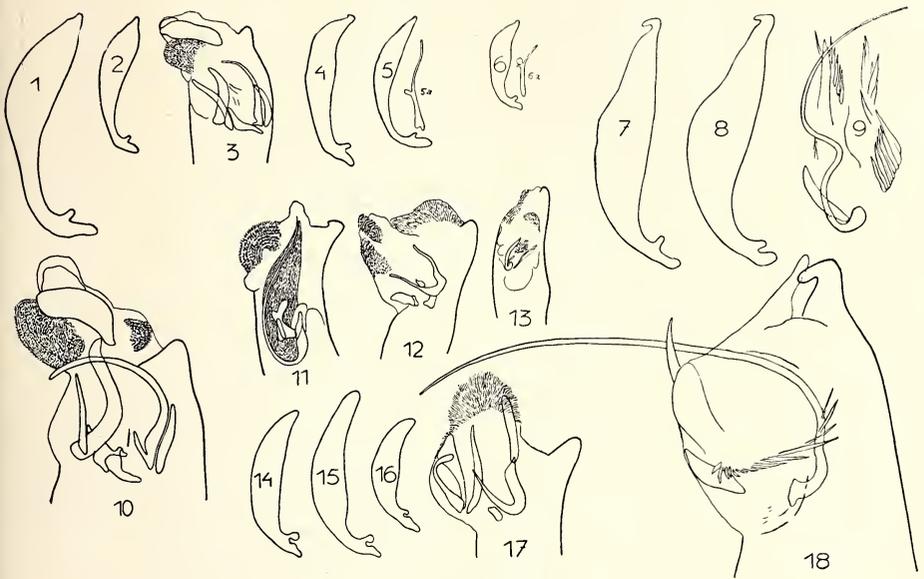
a

Fig. 1: *Caledonica Mniszechi* J. Thoms.; Fig. 2: *Cal. lunigera* Chaud.; Fig. 3: dto.; Fig. 4: *Distipsidera undulata* Westw.; Fig. 5: *Euprosopus Chaudoiri* J. Thoms.; Fig. 5a: dto., Paramere; Fig. 6: *Iresia binotata* Klug; Fig. 6a: dto., Paramere; Fig. 7: *Odontochila Bennigseni* W. Horn; Fig. 8: dto.; Fig. 9: dto.; Fig. 10: *Caledonica Mniszechi* J. Thoms.; Fig. 11: *Distipsidera undulata* Westw.; Fig. 12: *Euprosopus Chaudoiri* Latr. & Dej.; Fig. 13: *Iresia binotata* Klug; Fig. 14: *Therates labiata* F.; Fig. 15: dto.; Fig. 16: *Ther. labiata sulvipennis* Chaud.; Fig. 17: *Ther. spec.*; Fig. 18: *Odontochila Bennigseni* W. Horn.

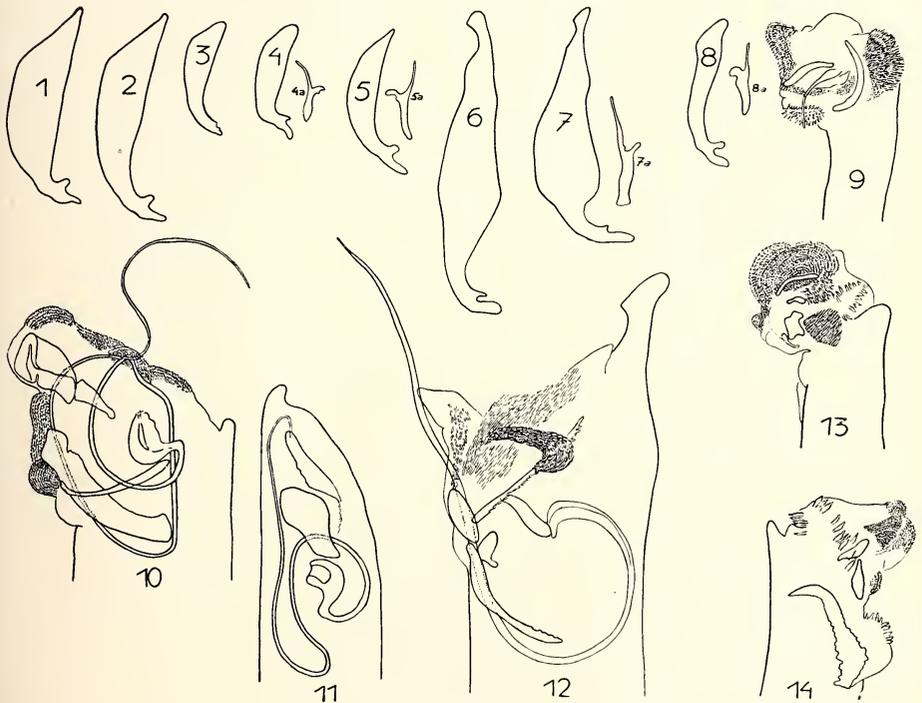
b

Fig. 1: *Odontochila cayennensis* F.; Fig. 2: dto.; Fig. 3: *Heptodonta analis* F.; Fig. 4: dto.; Fig. 4a: dto., Paramere; Fig. 5: *Heptodonta yunnana* Fairm.; Fig. 5a: dto., Paramere; Fig. 6: *Oxygonia moronensis* Bates; Fig. 7: *Oxyg. Batesi* W. Horn; Fig. 7a: dto., Paramere; Fig. 8: *Odontochila nodicornis* Dej.; Fig. 8a: dto., Paramere; Fig. 9: dto.; Fig. 10: *Odont. cayennensis* F.; Fig. 11: *Odont. fulgens* Klug; Fig. 12: *Oxygonia Batesi* W. Horn; Fig. 13: *Heptodonta analis* F.; Fig. 14: *Hept. yunnana* Fairm.

a



b







## Erklärung zu Tafel IV

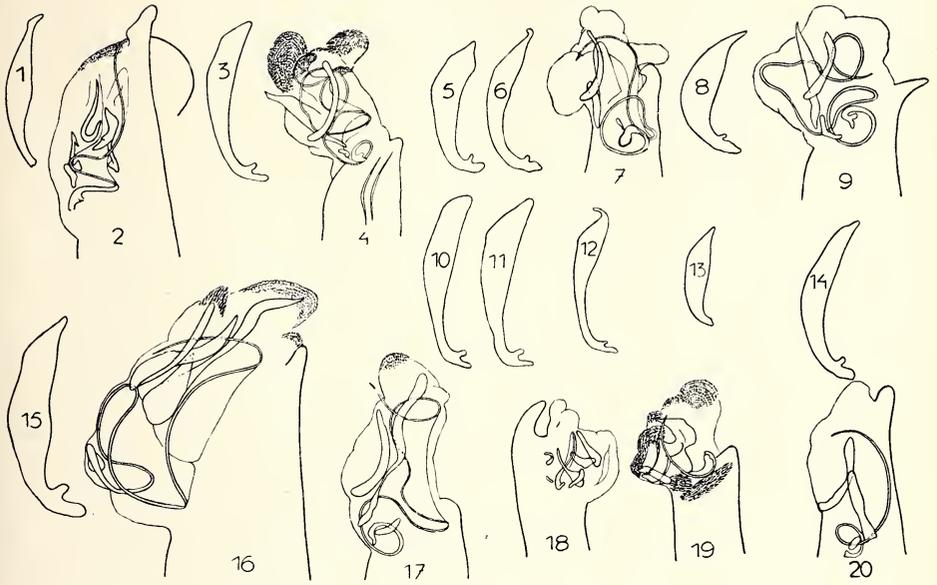
a

Fig. 1: *Cicindela funerata* Boisd.; Fig. 2: dto.; Fig. 3: *C. decemguttata* Urvillei F.; Fig. 4: dto.; Fig. 5: *C. clathrata* Dej.; Fig. 6: *C. capensis* L.; Fig. 7: dto.; Fig. 8: *C. quadriguttata* Wied.; Fig. 9: dto.; Fig. 10: *C. Andriana* Alluaud; Fig. 11: dto.; Fig. 12: *C. intricata* Dej.; Fig. 13: *C. angusticollis* Boh.; Fig. 14: *C. hexasticta* Fairm.; Fig. 15: *C. Strachani* Hope; Fig. 16: dto.; Fig. 17: *C. Andriana* Alluaud; Fig. 18: *C. intricata* Dej.; Fig. 19: *C. angusticollis* Boh.; Fig. 20: *C. hexasticta* Fairm.

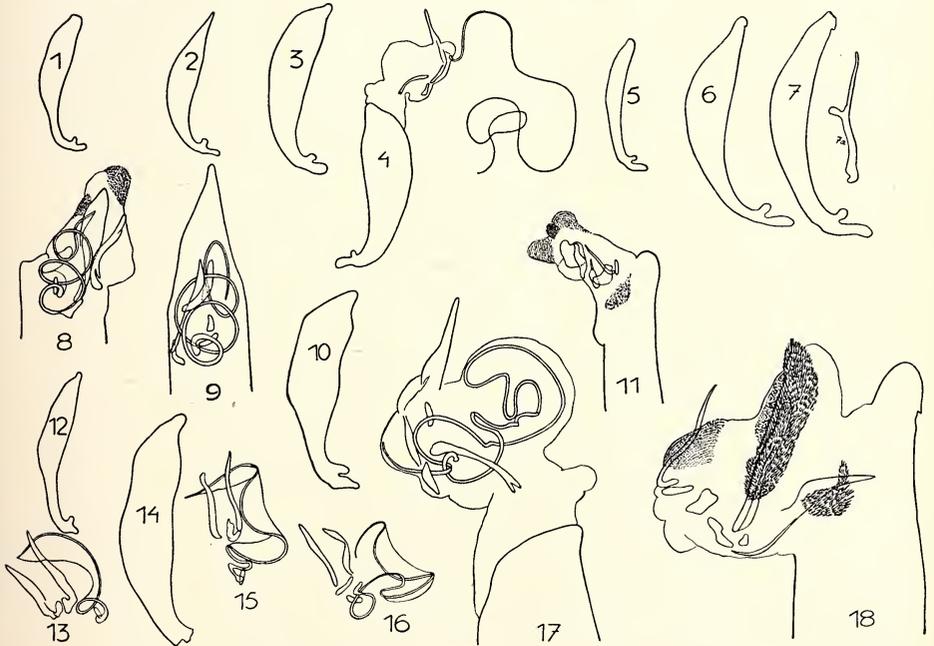
b

Fig. 1: *Cicindela angulata* F.; Fig. 2: *C. cancellata* Dej.; Fig. 3: *C. cancellata* Candei Chevr.; Fig. 4: dto.; Fig. 5: *C. longipes* F.; Fig. 6: *C. chinensis* Geer; Fig. 7: dto., Paramere; Fig. 8: *C. angulata* F.; Fig. 9: *C. cancellata* Dej.; Fig. 10: *C. discrepans lacrymans* Schaum; Fig. 11: *C. longipes* F.; Fig. 12: *C. sexpunctata* F.; Fig. 13: dto.; Fig. 14: *C. heros* F.; Fig. 15: dto.; Fig. 16: *C. discrepans lacrymans* Schaum; Fig. 17: *C. cancellata* Candei Chevr.; Fig. 18: *C. chinensis* Geer.

a



b



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Arbeiten Museum G. Frey](#)

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Mandl Karl

Artikel/Article: [Aedoeagus-Studien an Cicindelidengattungen \(Col.\). 1-19](#)