Verh. Westd. Entom. Tag 1994, S. 89-96, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1995

Die Verbreitung der Gattungen *Trechus* und *Pachydesus* in den Gebirgen Zentral- und Ostafrikas (*Coleoptera, Carabidae, Trechinae*)

Gernot Geginat

Zusammenfassung

Trechus und *Pachydesus* (*Carabidae, Trechidae*) besetzen in den ost- und zentralafrikanischen Gebirge identische ökologische Nischen, zeigen aber ein streng vikariierendes Verbreitungsmuster. Da die afroalpinen Habitate von *Trechus* und *Pachydesus* ein geologisches Alter zwischen 0,5 und 5 Mio. Jahren besitzen, müssen beide Gattungen rezente Elemente der ost- bzw. zentralafrikanischen Fauna darstellen. Das vikariierende Verbreitungsmuster kann daher nicht als Folge allopatrischer Artbildung angesehen werden. Hier wird ein Modell vorgestellt, in dem die vikariierende Verbreitung von *Trechus* und *Pachydesus* unabhängig von hypothetischen Konkurrenzmechanismen auf geologische und klimatologische Ereignisse zurückgeführt wird.

Summary

In the east and central African highlands *Trechus* and *Pachydesus* (*Carabidae, Trechidae*) occupy identical ecological niches, but nevertheless the distribution of both genera is strictly vicariant. The geological age of the afroalpin habitats of *Trechus* and *Pachydesus* in central and east Africa dates between 0.5 and 5 million years. Thus, because both genera represent recent faunistic elements the vicariant distribution pattern of *Trechus* and *Pachydesus* can not be the result of allopatric speciation. Therefore a model is proposed which avoids the assumption of competition for ecological niches and explains the vicariant distribution of *Trechus* and *Pachydesus* as the consequence of geological and climatological events.

1. Einleitung

Die Kenntnis der afroalpinen Coleopteren beruht auf Untersuchungen, die in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts von französischen und belgischen Entomologen unternommen wurden (Übersicht bei Leleup 1964). Von Jeannel wurde Wegeners Kontinentalverschiebungstheorie zur Erklärung der rezenten Verbreitung zahlreicher Koleopterengruppen herangezogen (Jeannel 1946). Die auffallende vikariierende Verbreitung von *Trechus* Clairv. und *Pachydesus* Motsch. wurde wiederholt bemerkt, konnte jedoch nicht erklärt werden (Jeannel 1942, Jeannel 1960, Basilewsky 1962). *Trechus* und *Pachydesus* stellen rezent eingewanderte Elemente dar, deren heutige ost- und zentralafrikanischen Lebensräume geologisch außerordentlich jung sind. Auf dieser Grundlage soll im Folgenden die Besiedlungsgeschichte von *Trechus* und *Pachydesus* in Ost- und Zentralafrika rekonstruiert werden.

2. Material

Material des Musée Royale d'Afrique Centrale Tervuren (MRAC, P. Basilewsky), des Musée de L'Histoire Naturelle Paris (T. Deuve) und des British Museum of Natural History London (S. Hine) wurde berücksichtigt. Mein Dank gilt den genannten Herren und insbesondere P. Basilewsky, der mir das sehr reichhaltige Material des MRAC zur Verfügung stellte. Vom Autor wurden wiederholt Aufsammlungen in den Bergen Ost- und Zentralafrikas durchgeführt.

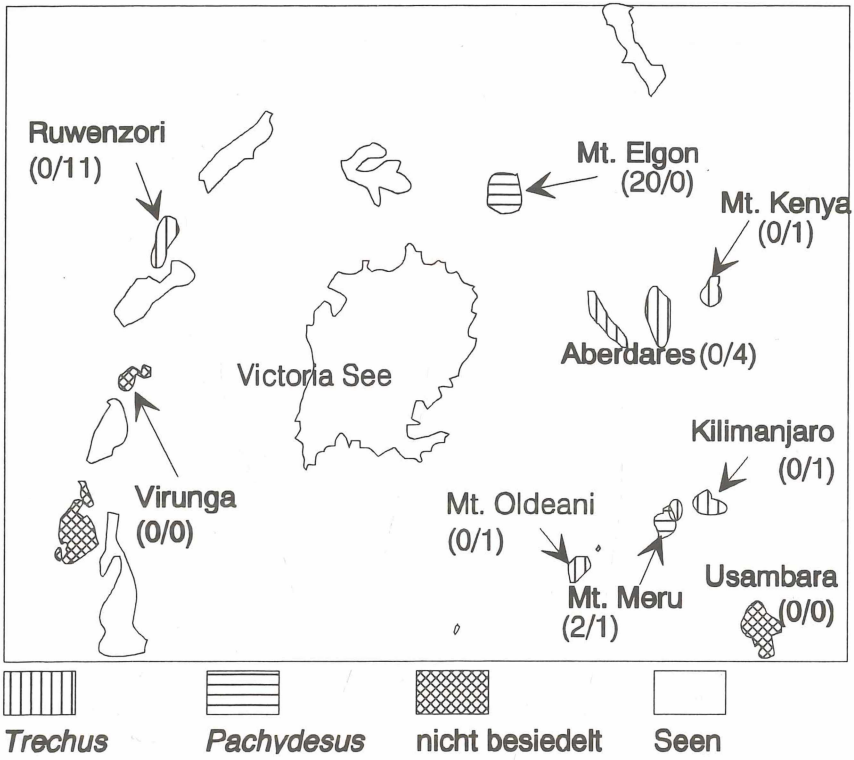

Abb. 1: Verbreitung von *Trechus* und *Pachydesus* in den Gebirgen Ost- und Zentralafrikas. In Klammern ist die Zahl der vorhandenen *Trechus*- bzw. *Pachydesus*-Arten angegeben (*Trechus*/*Pachydesus*). Mt. Meru (2/1) bedeutet, daß von dort zwei *Trechus*- und eine *Pachydesus*-Art bekannt sind.

3. Verbreitung von *Pachydesus* und *Trechus* in Zentral- und Ostafrika

Die Verbreitung beider Gattungen in Ost- und Zentralafrika ist in Abbildung 1 dargestellt, die ost- und zentralafrikanischen Arten von *Trechus* und *Pachydesus* sind in den Tabellen 1 und 2 aufgelistet. Weitere Arten von *Trechus* und *Pachydesus*

kommen im Hochland von Äthiopien sowie in den nordafrikanischen Gebirgen beziehungsweise der Kapprovinz vor.

Tab. 1: Die ost- und zentralafrikanischen Arten der Gattung *Pachydesus* (nach JEANNEL 1960, sowie eigene Beobachtungen).

Gruppe	Arten	Verbreitung	Biotop
P. alluaudi-Gruppe	*alluaudi* Jeannel	Ruwenzori	2500-3000m
	edwardsi Jeannel		
	fletcheri Jeannel		
	rotundatus Jeannel		
	n.sp		
	bucculentus Alluaud	Ruwenzori	4000m
P. celisi-Gruppe	*celisi* Jeannel	Ruwenzori	2500-3000m
P. burgeoni-Gruppe	*burgeoni* Alluaud	Ruwenzori	4000m
	robustus Alluaud	Ruwenzori	3000-4000m
	n.sp.	Ruwenzori	3200m
P. rufipes-Gruppe	*rufipes* Boh.	Kapberge, Rhodesien, Mt. Meru, Mau, Äthiopien	2000-3000m
	gravis Per.	Kapberge	1000m
	leleupi Jeannel	Mt. Oldeani	2700m
	kilimanus Jeannel	Kilimanjaro	2700-4600m
	kenyensis Jeannel	Mt. Kenya	>4000m
	kinangopinus Jeannel	Aberdares	2700m
	unisetosus Jeannel		
	chappuisi Jeannel		
	altipeta Jeannel	Aberdares	3700m
	ruwenzoricus Alluaud	Ruwenzori	>4200m

4. Ökologie von Trechus und Pachydesus in den Gebirgen Ost- und Zentralafrikas

Die Areale von *Trechus* und *Pachydesus* treffen im Bereich der ostafrikanischen Vulkane aufeinander. *Trechus* und *Pachydesus* besiedeln hier weitgehend identische Biotope, kommen aber in der Regel nicht sympatrisch vor. Die Arten leben edaphisch und werden durch das Aussieben feuchter Bodenstreu oder unter Steinen aufgefunden. *Trechus* und *Pachydesus* besitzen einen ähnlichen Habitus und lassen konvergente Entwicklungstendenzen erkennen, z.B. auffallend große Formen in

alpinen Lagen oberhalb 4000m (*T. chappuisi*, *P. bucculentus*) oder Anpassung an endogene Lebensweise (*T. oligophthalmus*, *P. n.sp.*).

Tab. 2: Die ost- und zentralafrikanischen Arten der Gattung *Trechus* (nach JEANNEL 1954, sowie eigene Beobachtungen).

Gruppe	**Arten**	**Verbreitung**	**Höhenstufe**
UG. *Trechus* s.str			
T. chappuisi- Gruppe	*chappuisi* Jeannel	Mt. Elgon	3900-4000m
	arambourgi Jeannel		3100-4000m
T. elgonicus- Gruppe	*elgonicus* Jeannel	Mt. Elgon	3900-4000m
	amblus Jeannel		3500m
	stenoderus Jeannel		3500m
UG. *Elgonotrechus* Jeannel 1954			
T. phaeocerus- Gruppe	*phaeocerus* Jeannel	Mt. Elgon	3100-3800m
	hylonomus Jeannel		3000m
	cyclomus Jeannel		2500m
	amblygonus Jeannel		3500-3900m
	metrius Jeannel		3500m
T. oodes- Gruppe	*oodes* Jeannel	Mt. Elgon	3700-4100m
	enoplus Jeannel		3700-4100m
	enoploides Jeannel		3840m
T. cryobius- Gruppe	*cryobius* Jeannel	Mt. Elgon	3900m
	promeces Jeannel		3900m
T. lampros- Gruppe	*lampros* Jeannel	Mt. Elgon	3000-4000m
	oligophthalmus Jeannel		3500m
	nannus Jeannel		3500-3900m
	compsus Jeannel		3900-4000m
UG. *Elgonophyes* Jeannel 1954			
T. leleupi- Gruppe	*leleupi* Jeannel 1954	Mt. Elgon	3800-4000m
UG. *Meruitrechus* Jeannel 1960			
T. sjoestedti- Gruppe	*sjoestedti* Alluaud	Mt. Meru	3000-3900m
	basilewskyi Jeannel		2700m

5. *Trechus* und *Pachydesus* in Afrika

Die Verwandtschaft von *Trechus* und *Pachydesus* führt zu den Wurzeln der Überfamilie *Trechidae* zurück. *Pachydesus* gehört zu den *Trechodinae*, *Trechus* hingegen zu den *Trechinae* (CASALE und LANEYRIE 1982). Die heutige Verbreitung der *Trechodinae* (Südamerika, Australien, Neuseeland, Indien, Afrika) läßt vermuten,

daß Formen dieser Gruppe den früheren Südkontinent Gondwanaland besiedelten und später auf dessen Bruchstücke verteilt wurden (JEANNEL 1946). *Pachydesus* selbst ist auf den afrikanischen Kontinent (einschließlich Madagaskar) mit zahlreichen Arten im Bereich der Kapgebirge beschränkt (JEANNEL 1960, JEANNEL 1964, CASALE und LANEYRIE 1982). Das Kapgebirge entstand durch Auffaltung beim Auseinanderbrechen des Südkontinents und stellt das ältesten Gebirge Afrikas dar (CLIFFORD 1970). Nur hier konnte eine, an gemäßigte Temperaturen und reichliche Niederschläge angepaßte Insektenfauna ein dauerhaftes Refugium finden (KINGDOM 1989).

Die holarktische Gattung *Trechus* mit zahlreichen Arten in den Gebirgen Europas, Asiens und Nordamerikas erreichte nach dem Schluß der Parathetys vor ca. 15-20 Millionen Jahren den afrikanischen Kontinent und besiedelte die nordafrikanischen Gebirge (JEANNEL 1926-1930, JEANNEL 1946).

6. Geologische und klimatologische Ereignisse

Die süd- und nordafrikanischen Gebirge waren noch vor 20 Millionen Jahren durch die "große afrikanische Ebene" getrennt. Diese Ebene zeichnete sich durch ein gleichmäßiges Oberflächenrelief und eine mit dem Abstand zum Äquator zunehmende Trockenheit aus. Das Kapgebirge im Süden, sowie die nordafrikanischen Randgebirge besaßen hingegen Bereiche mit stabilem feucht-gemäßigtem Klima (KINGDOM 1989).

Gegen Ende des Tertiärs wurde das Relief durch plattentektonische Verschiebungen und Faltungen und damit einhergehende vulkanische Tätigkeit grundlegend verändert. Mit der Ausbildung der afrikanischen Grabensysteme ging eine allgemeine Aufwölbung im östlichen Afrika von den Kapbergen Südafrikas bis zum ostafrikanischen Hochland und weiter zum äthiopischen Hochland einher. Faltengebirge (Ruwenzori) und einzelne Vulkanberge (Mt. Elgon, Mt. Meru, Mt. Kenya, Kilimanjaro) erreichten eine Höhe von über 4000m (CLIFFORD 1970, KING 1970). Das geologische Alter der verschiedenen Bergmassive ist unterschiedlich. Das Ruwenzori stellt die älteste und der Kilimanjaro die jüngste Bergregion dar. Angaben zur Geologie Afrikas sind in Tabelle 3 zusammengefaßt.

Diese Reliefveränderungen ließen Korridore entstehen, durch die unter günstigen klimatischen Verhältnissen Arten aus den gemäßigten Standorten der Randgebirge nach Zentralafrika vordringen konnten. Neben den geologischen Veränderungen ermöglichten Klimaschwankungen, d.h. Pluviale und Interpluviale, parallel zu den Eis- und Warmzeiten der nördlichen Halbkugel die Ausbreitung feuchtigkeitsbedürftiger Tier- und Pflanzengesellschaften (MOREAU 1963). Für die letzten 500000 Jahre sind Klimaschwankungen z.B. am Ruwenzori und Kilimanjaro durch Gletscherspuren dokumentiert (OSMASTON 1989) die klimatischen Verhältnisse Afrikas in noch weiter zurückliegender Zeit sind jedoch weitgehend unbekannt. Die Zuordnung von Kaltzeiten zu Perioden gesteigerter Humidität (Pluviale) bzw. Aridität (Interpluviale) ist unklar, was eine absolute zeitliche Zuordnung der paläokli-

matischen Verhältnisse in Afrika zusätzlich erschwert (SCHWARZBACH 1974, NILSSON 1983).

Tab. 3: Geologische Ereignisse in Afrika während der letzten 200 Millionen Jahre (nach CLIFFORD 1970, KING 1970, STANLEY 1989).

Zeit (Mio Jahre)	**geologische Ereignisse**
0.5-1	Mt. Kenya, Mt. Oldeani, Aberdares, Kilimanjaro
2-5	Mt. Elgon, Mt. Meru
5-8	Ruwenzori
10-20	ausgedehnte Hebungsvorgänge in Ostafrika und Äthiopien Entstehung der afrikanischen Grabenbrüche
20-15	Eurasia und Afrika kollidieren, Schluß der Paratethis
20-30	nordafrikanische Faltengebirge entstehen (Atlas)
100-200	Gondwanaland bricht auseinander Kapgebirge entsteht

7. Die Besiedlung der Gebirge Ost- und Zentralafrikas durch *Trechus* und *Pachydesus*

Wie kommt nun das heutige Verbreitungsmuster von *Trechus* und *Pachydesus* im Bereich der Ost- und Zentralafrikanischen Gebirge zustande?

Einzelne Massive werden entweder von *Trechus* oder *Pachydesus* besiedelt. Nur am Mt. Meru konnte *P. rufipes*, die einzige makroptere und am weitesten verbreitete Art der Gattung zusammen mit *T. sjoestedti* beobachtet werden (BASILEWSKY 1962). Dieses Verbreitungsmuster kann nicht durch Vikarianz, als Folge einer allopatrische Artbildung erklärt werden, da *Trechus* und *Pachydesus* ihren Lebensraum erst sekundär besiedelt haben und nicht als nahe verwandte Schwesterngruppen angesehen werden können.

Für die folgende Rekonstruktion wird davon ausgegangen, daß die ost- und zentralafrikanischen Gebirge in Ausbreitungsschüben besiedelt wurden, die unter klimatisch günstigen Bedingungen (Pluviale) stattfanden. Es wird angenommen, daß die geologisch älteren Gebirge (Ruwenzori, Mt. Elgon), die sich durch eine hohe Artenzahl auszeichnen, früher besiedelt wurden als die artenarmen jungen Vulkanberge. Bemerkenswert erscheint die außerordentlich hohe Artenzahl der Gattung *Trechus* am Mt. Elgon. Separationsmechanismen im Zusammenhang mit erruptiver vulkanischer Tätigkeit mögen hier eine Rolle gespielt haben (MACHADO 1976).

Das Ruwenzori, als ältestes zentralafrikanisches Gebirge wurde von *Pachydesus* besiedelt, als die ostafrikanischen Vulkane noch nicht bestanden bzw. noch keinen geeigneten Lebensraum boten. In einer späteren Trockenperiode wurde die Population separiert. In den Refugien divergierte die Entwicklung der separierten Populationen; es kam zur allopatrischen Speziation.

In einem der Pluviale, nach Entstehung der alten Vulkane Mt. Elgon und Mt. Meru, aber noch vor Entstehung der jungen Vulkane Mt. Kenya, Mt. Oldeani,

Kilimanjaro (und Aberdares) breitete sich *Trechus* vom äthiopischen Hochland nach Ostafrika aus. Mt. Elgon und Mt. Meru wurden besiedelt. Im folgenden Interpluvial wurden die Gründerpopulationen des Mt. Elgon wiederum separiert, in einer adaptiven Radiation wurden zahlreiche ökologische Nischen besiedelt.

Nach der Entstehung der geologisch jungen Vulkane (Mt. Kenya, Mt. Kilimanjaro, Mt. Oldeani), breitete sich eine Art der *P. rufipes*-Gruppe aus. Mt. Kenya, Mt. Oldeani, Kilimanjaro Aberdares, Mt. Meru und Ruwenzori wurden besiedelt.

8. Folgerungen

Das vorgestellte Modell macht Annahmen über das Alter der *Trechus*- bzw. *Pachydesus*-Populationen im ost- und zentralafrikanischen Verbreitungsgebiet. Diese Annahmen können mit geeigneten Methoden, z.B. Bestimmung von Polymorphismen auf Gen- oder Enzymebene, überprüft werden. Demnach sollte z.B. der Polymorphismus innerhalb der *P. rufipes*-Gruppe geringer sein als in der *P. alluaudi*- oder der *P. robustus*-Gruppe.

Das Vorkommen einer makropteren *Pachydesus*-Art ist sehr bemerkenswert. Die *Pachydesus*-Arten besiedeln stabile, separierte Areale, wobei eine Arealerweiterung in den meisten Fällen erfolglos sein wird. Es liegen also Bedingungen vor, unter denen flugfähige Individuen keinen Selektionsvorteil haben und daher ein apterer Phänotyp selektioniert wird (Den Boer 1980). Der makroptere Phänotypus von *P. rufipes* läßt sich am ehesten mit der Annahme erklären, daß es sich hier um eine in Ausbreitung begriffenen Art handelt. Bei *P. rufipes* könnte es sich demnach um die jüngste Adventivart der Gattung *Pachydesus* handeln. Die einzelnen Populationen dieser ausgesprochen disjunkt verbreiteten Art (s. Tabelle 1) wurden verschiedenen Subspezies zugeordnet (Basilewsky 1962). Da von diesen bisher nur die Typusserien bekannt sind, muß sich die Konstanz der beschriebenen Merkmale noch erweisen. Distinkte morphologische Differenzierungen sind bei einer in Ausbreitung begriffenen Art jedenfalls nicht zu erwarten.

P. rufipes kommt am Mt. Meru gemeinsam mit *T. sjoestedti* vor. Bei eigenen Aufsammlungen am Mt. Meru konnten - im Gegensatz zu der Beobachtung von Basilewsky und Leleup, die beide Arten vergesellschaftet beobachteten (Basilewsky 1962) - zwar *Trechus* zahlreich festgestellt werden, nicht jedoch *P. rufipes*. Ob hier eine zeitliche Separation beider Arten vorliegt, oder aber *P. rufipes* als Adventivart am Mt. Meru nur zeitweise auftritt, bleibt offen.

9. Literatur

Basilewsky, P. (1962): Mission zoologique de l'IRSAC en Afrique orientale. LX. Coleoptera Carabidae. Annales du Musée Royale de l'Afrique Centrale, Serie in 8°, Sciences Zoologiques, 107:48-337.

Casale, A. und Laneyrie, R. (1982): Trechodinae et Trechinae du monde. Memoires de Biospéologie, 9: 1-226.

CLIFFORD, T.N. (1970): The structural framework of Africa. 1-26, in CLIFFORD T.N. and GASS I.G. (Hrsg.) African magmatism and tectonics. Oliver & Boyd, Edinburgh.

DEN BOER, P.J., VAN HUIZEN, T.H.P., DEN BOER-DAANJE, AUKEMA, B. und DEN BIEMAN, C.F.M. (1980): Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process. Entomologia Generalis 6: 107-134.

JEANNEL, R. (1926-1930): Monographie des Trechinae, L'Abeille 32: 224-550, id. 33: 1-592, id. 35: 1-808, id. 34: 59-123.

JEANNEL, R. (1942): La genese des faunes terrestres. Presses Universitaires de France, Paris.

JEANNEL, R. (1954): Les *Trechus* du Mont Elgon. Memoirs du Museum National d'Histoire Naturelle, Serie A, Zoologie, 7: 147-178.

JEANNEL, R. (1960): Revision des *Plocamotrechina*, sous-tribu nouvelle. Mission zoologique de l'IRSAC en Afrique orientale. V. Coleoptera, Carabidae, Trechinae. Annales du Musée Royale de l'Afrique Centrale, Serie in 8°, Sciences Zoologiques, 81: 53-76.

JEANNEL, R. (1961): La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. Annales du Musée Royale de l'Afrique Centrale, Serie in 8°, Sciences Zoologiques, 102: 1-161.

JEANNEL, R. (1964): Les *Plocamotrechini* de l'Afrique australe. Revue de Zoologie et de Botanique Africaines, 69: 231-278.

KING, B.C. (1970): Vulcanicity and rift tectonics in East Africa. 263-283, in CLIFFORD T.N. and GASS I.G (Hrsg.): African magmatism and tectonics. Oliver & Boyd, Edinburgh.

KINGDOM, J. (1989): Island Africa. Collins, London.

LELEUP, N. (1965): La faune entomologique cryptique de l'Afrique intertropicale. Annales du Musée Royale de l'Afrique Centrale, Serie in 8°, Sciences Zoologiques, 141: 1-185.

MACHADO, A. (1976) Introduction to a faunal study of the "Canary Islands" laurisilva with special reference to the ground beetles (*Coleoptera Carabidae*). 347-412 in Kunkel, G. (Hrsg.) Biogeography and ecology of the Canary Islands. Monographiae Biologicae, Junk Publishers, The Hague.

MOREAU, P. (1963): Viccissitude of african biomes in the late Pleistocene. Proceedings Zoological Society London, 141.

NILSSON, T. (1983): Geology and life in the Quarternary. Stuttgart, Enke.

OSMASTON, H. (1989): Gaciers, glaciations and equilibrium line altitudes on the Ruwenzori. 31-104 in MAHANEY W.C. (Hrsg): Quarternary and environmental research on east african mountains. Balkema, Rotterdam.

SCHWARZBACH, M. (1974): Das Klima der Vorzeit. Enke, Stuttgart.

STANLEY, S.M. (1989): Earth and life through time. Freeman, New York.

Dr. Gernot Geginat
Brückenstr. 28
D 69120 Heidelberg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 1994

Autor(en)/Author(s): Geginat Gernot

Artikel/Article: Die Verbreitung der Gattungen Trechus und Pachydesus in den Gebirgen Zentral- und Ostafrikas (Coleoptera, Carabidae, Trechinae) 89-96