

300.

*Dr. Josef Mařan:***VÝZNAM GEOGRAFICKÉ VARIABILITY HMYZÍCH DRUHŮ
PRO ŘEŠENÍ OTÁZEK ZOOGEOGRAFICKÝCH A VÝVOJOVÝCH.****LE ROLE IMPORTANT DE LA VARIATION GÉOGRAPHIQUE DES
INSECTES POUR LES QUESTIONS ZOOGÉOGRAPHIQUES ET
ÉVOLUTIVES.**

(Pracováno s podporou Národní rady badatelské.)

Úvod.

Zoogeografie má za úkol zachytiti nejen dnešní rozšíření živočišstva, nýbrž vysvětliti též toto rozšíření na základě geologické minulosti. V těchto bodech souvisí zoogeografie velmi úzce s paleogeografií, paleontologií, systematikou, ekologií a otázkami vývojovými. Zvláště systematika dnes již poměrně dobře zpracovaných skupin hmyzu, jako jsou na příklad *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Lepidoptera* a j., kde jsou dobře známy i poměry ekologické, skýtá velmi důležitý materiál k řešení těchto otázek.

Problémem vzniku druhů zabývala se do nedávna převážně genetika a experimentální zoologie. Teprve v posledních třiceti letech počalo se při řešení těchto otázek přihlížeti více k výsledkům systematické zoologie. Vedlo k tomu zvláště přesnější rozhraničení systematických kategorií, propracované ruským entomologem SEMENOVEM TIANŠANSKÝM (1910). Ze stanoviska těchto moderních extensivních studií systematických jeví se nám dnes množství živočišných forem v přírodě jako různá stadia tvořících se ras a druhů a my můžeme touto cestou často lépe objasniti mnohé důležité principy vzniku ras a druhů než toho mohla dosáhnouti genetika a experimentální zoologie. RENSCH (1928) upozorňuje na význam systematické zoologie pro řešení těchto problémů, hlavně na základě studií ornithologických a malakkozoologických a vyzvedá tu princip geografické variability jako rozhodujícího činitele vzniku druhů. Je nepochybné, že Renschova škola tento princip geografické variability jakožto převládajícího činitele vývojového poněkud přeceňovala. Dle mých zkušeností (MAŘAN 1941) uplatňuje se tento princip spíše až když druh překročil mez optimálního vývoje a je to tudíž zjev spíše dekadentní, i když velmi hojný, zvláště v oblastech mírného pásma, kde většina druhů hmyzu překročila kulminační vývojový bod již v posledních obdobích terciéru, jak uvádím ve speciální části této práce na četných příkladech.

Na druhé straně má však tento princip nesmírnou důležitost pro řešení otázek zoogeografických a s nimi spojených problémů paleo-geo-

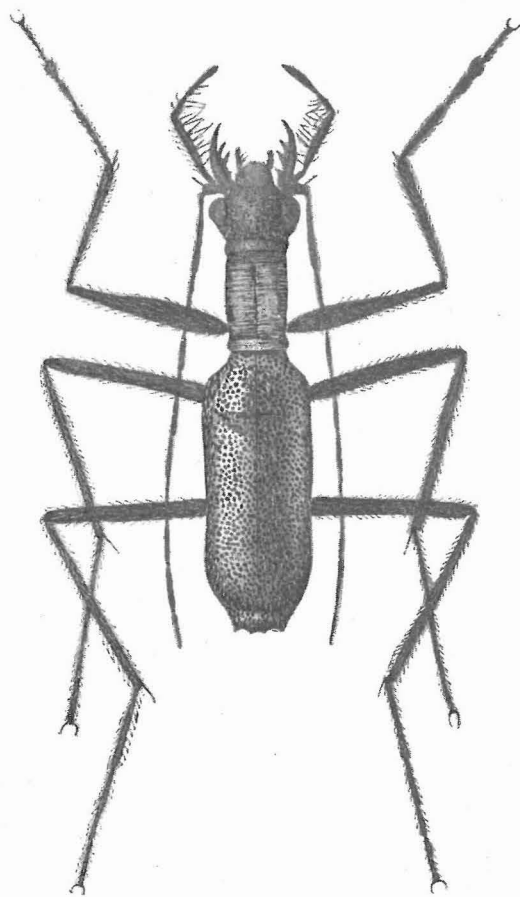
grafických. Výchozím příkladem jsou nám tu ty zjevy geografické variability, které můžeme osvětliti co nejpodrobnějšími znalostmi poměrů, jež tuto variabilitu vyvolaly. V mnohých těchto případech můžeme určit poměrně přesně stáří určitých ras a druhů a na základě těchto zkušeností můžeme přikročiti k řešení složitějších otázek. Za nejvhodnější materiál k řešení těchto otázek a ke studiím zoogeografickým vůbec pokládám ve shodě se SEMENOVEM TIANŠANSKÝM (1936) skupinu *Coleopter*. Jsouť *Coleoptera* nejen jednou z nejpočetnějších a systematicky poměrně nejlépe probádanou skupinou, takže se tu můžeme opřít o velký materiál dokladový, nýbrž i skupinou po ekologické stránce nesmírně rozmanitou, s nejrozličnějším stupněm závislosti na vnějších životních podmínkách. Je to rovněž skupina velmi stará, dle A. MARTYNOVA a HANDLIRSCHÉ dlužno její vývoj hledati již v prvohorách. V druhohorách, hlavně v juře bylo zjištěno již mnoho dnes v plném vývoji stojících skupin. K tomu přistupuje bohatý materiál fosilních druhů *Coleopter* z druhohor, terciéru a v poslední době i řada nálezů pliocenních, z nichž mnohé přispívají značně k osvětlení faunistických poměrů v obdobích ledových a meziledových. Tím poskytuje tento řád hmyzu význačný materiál dokumentující mnohé zákonitosti, podmiňující geografické rozšíření tvorstva vůbec a opodstatňující rozdělení geografických oblastí, které mohou býti dobře aplikovány i na jiné skupiny pozemní fauny.

Zvláště vhodným objektem k těmto studiím jsou čeledi podřádu *Carabidoptera* (MAŘAN 1930, p. 20—24), jež jest vyznačen od ostatních *Coleopter* řadou archaistických znaků. Mnohé z těchto znaků jeví se v primitivní organizaci určitých orgánů a nasvědčují velkému fylogenetickému stáří této skupiny. Archaistickými znaky jsou zvláště zachování notopleurální sutury na pronotu a primitivní vytvoření druhého abdominálního sternitu. Rovněž tubulosní vytvoření samčích pohlavních orgánů a meroistický tvar ovarí jsou rozhodně původnější než follikulosní testes a holoistická ovaria ostatních vývojových linií *Coleopter*. K tomu přistupují archaistické znaky larev *Carabidoptera*, u nichž je na rozdíl od ostatních skupin *Coleopter* zachován článek (carpus) mezi femorem a tibií, právě tak jako jej nalézáme u *Trichopter*, *Thysanur* a dokonce u *Myriapodů* (JEANNEL 1938, p. 225).

Znaky na žilnatině křídel, které dosvědčují velmi staré oddělení této skupiny od ostatních vývojových skupin *Coleopter*, jež spadá pravděpodobně již do prvohor (nejstarší zbytky *Coleopter* jsou známy z permu), jsem se zabýval v úvodních kapitolách své práce „Fylogenetická a systematická studie o čeledi *Cerambycidae* ...“ (1930, p. 20—24).

Velmi důležitý moment ve vývoji druhů i rodů způsobuje u *Coleopter* a hmyzu vůbec redukce křídel, na níž jest vázána podstatná změna i jiných důležitých znaků (MAŘAN 1927). Zvláště zkrácení episterna zadohrudí jakožto oporné plošky pro křídelní svaly u druhů s redukovánými křídly, jež vyvolává zkrácení celého metathoraxu a tím i zkrácený a jaksi rozšířený tvar celého těla, jest pro pochopení vývojových vztahů určitých druhů a rodů *Coleopter* nesmírně důležité. Dle mých zkušeností postihuje redukce křídel často druh v celé oblasti jeho rozšíření. Příkladem může tu býti na příklad *Carabus granulatus* L., *Pterostichus vulgaris* L., *Poecilus lepidus* L. a j. (MAŘAN 1927). Jen místy zachovávají se individua s plně vyvinutými křídly, jako konservativní formy primárního

makropterismu, v některých případech snad i jako formy atavistické. Téměř ve všech případech, které jsem měl možnost přezkoušeti, a bylo to několik set druhů, není plynulých přechodů od formy makropterní k brachypterní, případně mikropterní a jen vzácně se vyskytují intermediární exempláře. Redukce křídel je též jedním z nejdůležitějších



Obr. 1. *Pogonostoma tortipenis* W. H. Zástupce archaistického madagaskarského rodu Cicindel ze skupiny *P. elegans* BRULL.

činitelů při vzniku geografických ras nejen u podřádu *Carabidoptera*, nýbrž i u jiných skupin *Coleopter* a nesmíme ztratiti tento moment ze zřetele, chceme-li pochopiti správně vznik a původ těchto ras, jakož i vysvětliti geografické rozšíření určitých druhů a skupin.

V podstatě možno říci, že mnohé druhy zaujaly v hrubých rysech své geografické rozšíření v době, kdy byly okřídlené, tedy na vrcholu svého vývoje, což bylo u množství druhů skupiny *Carabidoptera* i jiných

skupin *Coleopter* palearktické oblasti hlavně v starších teplejších obdobích geologických. V chladnějších obdobích postpliocenních jsou mnohé skupiny postiženy redukcí křídel a tím úžeji vázány k biotopu, specializují se ekologicky a jejich vagilita je značně snížena. Na určitých izolovaných biotopech dochází pak k vzniku geografických ras případně vikarizujících druhů. Tento zjev umožňuje nám využití morfologických vztahů jednotlivých forem v určitých oblastech k závěrům paleogeografickým. Tyto závěry budou tím přesnější, čím půjde o formy z geologicky mladších období. Vznik druhů geografickou variabilitou je tedy v oblasti palearktické zjev velmi obvyklý a dnes převládající. Vysvětluje to jasně z toho, že druhy vikarizující neb rasy téhož druhu žijí dnes v od sebe oddělených areálech a jen výjimkou přesunují se tyto areály rozšíření přes sebe tam, kde nastalo po odstranění překážky způsobující izolaci opětné spojení areálů.

V oblasti tropů žije však celá řada skupin, rodů i druhů hmyzu, které jsou dosud na vrcholu vývoje. Tu se děje v podstatě vývoj druhů ještě převážně štěpením druhu na místě z příčin pravděpodobně vnitřních na základě fyziologické izolovanosti. Byl jsem na tuto myšlenku uveden studiem archaického madagaskarského rodu *Pogonostoma* KLUG (obr. 1) z čeledi *Cicindelidae* a našel jsem později mnohé analogie i u jiných skupin *Coleopter* i jiných řádů hmyzu v tropické oblasti, že se mi zdá, že můžeme v tomto zjevu vývoje spatřovati základní princip vývoje druhů v tropických krajinách — vývoje, který probíhal v končinách palearktických analogicky v minulých teplejších obdobích geologických.

Máme-li na mysli tyto dva rozdílné principy vývojové, můžeme správně pochopiti dnešní stupně vývojové a dnešní geografické rozčlenění fauny. Zabývám se oběma těmito principy v dalších speciálních kapitolách, hlavně však principem vzniku geografických ras a druhů a s nimi spojenými výsledky zoogeografickými a paleogeografickými v oblasti střední Evropy a Balkánského poloostrova. Podkladem bylo mi téměř dvacetileté studium systematiky skoro všech čeledí *Coleopter*, se stálým zřetelem k jiným skupinám hmyzu a živočichů vůbec.

I. Vývoj druhů hmyzu v tropických oblastech.

Obecně převládá názor, že hmyz dosáhl svého kulminačního vývojového bodu v miocénu, případně v pliocénu. Materiál, který nahromadila systematická entomologie, dokazuje však, že mnohé skupiny hmyzu v tropických oblastech jsou i dnes na vrcholu svého vývoje. Mamnoze můžeme tu pozorovati, že i u skupin archaických, jako na příklad u starých primitivních rodů *Coleopter*, jsou určité druhy, které právě dnes stojí na vrcholu svého vývoje a štěpí se na místě v četné druhy. Tento vývojový moment u recentní fauny je nesmírně důležitý pro pochopení vývoje v jiných obdobích geologických. Je v plné shodě s doklady, které nám skýtá paleontologie, kde takový zjev bývá označován jako „explose“ určité skupiny, případně rodu nebo druhu. Klasickým příkladem jsou trilobiti z čeledi *Phacopidae*, jejichž četné druhy v českém devonu možno nalézt na téže lokalitě. Podobně i náhlé objevení určitých skupin pozemních živočichů, jejichž fosilní zbytky četných blízce příbuzných druhů nalézáme na téže lokalitě, nelze vysvětliti jinak, než že vývoj se udál ze

společného původu v určité více nebo méně izolované oblasti geografické. Taková vývojová centra vznikala dle Wegenerovy theorie posunem kontinentálních ker a přelivy šelfových moří. Jak se děje tento vývoj v recentní době, lze nejlépe pozorovati na fauně některého velkého ostrova v tropickém pásmu. Nejvhodnějším objektem k těmto studiím zdála se mi býti hmyzí fauna ostrova Madagaskaru, jež jest též ve sbírkách Národního musea velmi dobře zastoupena. Jsou to starší sběry v coll. Nickerl a zvláště rozsáhlé materiály z posledních let před válkou, zakoupené od výborného madagaskarského sběratele pana LAMBERTONA.

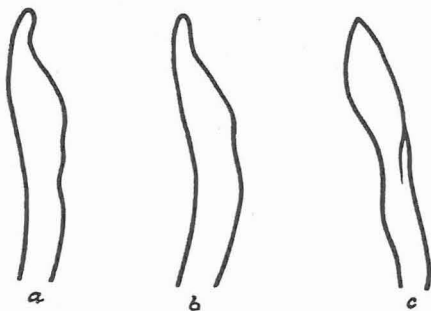
Fauna ostrova Madagaskaru má ráz typické ostrovní fauny, t. j. je poměrně chudá na rody, na druhé straně však u některých, zvláště u endemických rodů, vykazuje často značné bohatství forem. Dlouhodobá izolovanost jak od Asie, tak od kontinentu afrického, způsobila, že tu dnes schází mnoho druhů a rodů hojných na protilehlém africkém pobřeží. Na druhé straně však při bedlivém zkoumání fauny můžeme zjistiti v mnohých typech Madagaskaru společný původ s dnešními faunistickými elementy orientálními, neotropickými a zvláště s africkými. Ovšem vlivem dlouhodobé izolovanosti vyvíjely se tyto formy samostatně a divergence vývoje zastiňuje zde často společný původ. Tato zvláštnost fauny opravňuje plně zařaditi Madagaskar po zoogeografické stránce jako samostatnou madagaskarskou oblast, jak to též učinil HOLDHAUS (1929, p. 778). Vedle ostatně nepříliš četných ethiopských prvků [na základě výskytu některých druhů hmyzu soudí HOLDHAUS (1929, p. 784), že není vyloučeno, že krátkodobé spojení mezi Afrikou a Madagaskarem nastalo ještě v mladším terciéru, mnohem pravděpodobnější je však domněnka, že úžina oddělující Madagaskar od Afriky byla mnohem užší než dnes, a že dovozovala výměnu druhů, které byly schopny letu neb přenesení na přirozených vorech] jsou tedy komponentem madagaskarské fauny mnohé typy, jichž původ musíme hledati až v dávném kontinentálním spojení jižních pevnin. Jsou to tak zvané gondwanské faunistické elementy. Některé z nich náležejí k prastarým primitivním typům a mají zřejmě reliktní charakter. Sem náleží na příklad z čeledi *Cicindelidae* na Madagaskaru endemický rod *Pogonostoma* KLUG. z tribu *Ctenostomini*, který můžeme pokládati za jeden z velmi primitivních broučích rodů, druhý rod tohoto tribu, *Ctenostoma* KLUG., obývá neotropickou oblast, kdežto příbuzný tribus *Collyrini*, náleží indické oblasti. Také z tribu *Cicindelini* subtribus *Prothymina* samotným rodem *Prothyma* HOPPE dokumentuje příslušnost ke gondwanskému původu. Rod *Prothyma* HOPPE jest totiž vlastní oblasti indické a ethiopské, včetně Madagaskaru, jeden druh rodu *Prothyma*, a to *P. leptalis* BATES, je znám i z jižního Mexika. Druh tento má však uprostřed rodu *Prothyma* jaksi izolované postavení systematické. Ostatní rody subtribu *Prothymina* náležejí indické, austrálské a neotropické oblasti. Rod *Odontochila* CAST., zastoupený na Madagaskaru dvěma endemickými druhy, jest společný oblasti indické, ethiopské a neotropické. I tu jde o gondwanský faunistický element. Konečně čtvrtý a poslední zástupce čeledi *Cicindelidae* na Madagaskaru jest vlastní rod *Cicindela*. Tento rod vykazuje tu jednak druhy endemické, jednak však i druhy velmi blízce příbuzné nebo dokonce shodné s druhy africkými, na příklad druhy ze skupiny *Cicindela melancholica* F. U těchto posledních můžeme předpokládati, že se dostaly

na Madagaskar v době mnohem pozdější z kontinentu afrického, právě tak, jako některé druhy motýlů, ptáků a snad i některé drobné druhy ssavců, které mohly prodělati menší putování na přirozených vorech (DAHL 1921, p. 78). Tento poslední způsob zdá se býti pro zástupce rodu *Cicindela* docela přijatelným, jsouť jeho druhy obyvateli pobřežních končin a při velkých záplavách mohly býti odplaveny do moře a s plovoucími vegetabiliemi poměrně snadno až k protilehlým břehům ostrova.

Po stránce všeobecných poznatků systematických a vývojových jsou *Cicindelidae* ostrova Madagaskaru nesmírně zajímavé a skýtají látku k řešení velmi důležitých všeobecně zoologických otázek. Je to především zmíněný rod *Pogonostoma* HOPPE, jehož druhy jsou lesními obyvateli, žijícími jako imaga vesměs na stromech a křoví. Na Madagaskaru vykazuje tento endemický rod 32 dosud známých druhů. Při tom však HORN (1934, p. 15—18) zahrnuje pod druh *elegans* BRULLÉ 16 forem, které označuje jako subspecie, jen proto, že znaky oddělující je od sebe navzájem, jsou poměrně subtilní a více méně relativní. Toto pojetí subspecií nezdá se mi dosti šťastně voleno, zvláště ne proto, že jak HORN sám píše v úvodních statích (l. c., p. 11) v lesích u Perinetu vyskytuje se společně 7 ras a to *P. coeruleum* C. et G., *chalybaeum* C. et G., *rugosoglabrum* W. H., *tortipenis* W. H. (obr. 1), *hamulipenis* W. H., *elegans* BRULLÉ, a *spinipenne* C. et G. Podobný společný výskyt několika forem na stejné lokalitě mohu potvrditi i ze studia sběrů p. LAMBERTONA (MAŘAN 1942, p. 65). Tak z lokality Lamandraka mám 3 rasy a sice *tortipenis* W. H., *chalybaeum* C. et G. a *rugosoglabrum* W. H. Z okolí Rogez dokonce 4 formy a to *coeruleum* C. et G., *chalybaeum* C. et G., *elegans* BRULLÉ a *rugosoglabrum* W. H. Také z lokality Ankazoabo, izolovaného to lesa v jihozápadní části ostrova, jsou mi známy tři formy tohoto rodu. Podobný výskyt několika forem na stejné lokalitě potvrzuje i OLSOUFIEFF (1934, p. 36) na základě svých vlastních pozorování a na základě pozorování sběratele J. VADONA. Je tedy zřejmo, že zde nejde o variabilitu geografickou. Rovněž se nelze domnívat, že by šlo o geografické rasy, které své areály rozšíření sekundárně přes sebe přesunuly. Z bohatého materiálu několika set kusů *Pogonostom*, který jsem měl po ruce ke studiu, zdá se, že tato individuální variabilita a zvláště variabilita samčího kopulačního orgánu daleko není tak veliká, jak předpokládal W. HORN. Vezmeme-li v úvahu i klimatické poměry Madagaskaru, jehož tropické podnebí je asi takové, jaké vládlo v našich končinách v teplých obdobích terciéru, máme tu snad zachycen moment ve vývoji druhů, který bychom marně hledali mezi recentní faunou *Coleopter* palearktické oblasti. Je to prostě rozštěpení druhů na místě, v několik druhů blízcě příbuzných. Zjev obdobný, „explosí“ druhu, jak jej známe z paleontologie. Prvním stupněm tohoto vývoje jest pravděpodobně fyziologická izolace určitých jedinců, jevíci se později morfologickými rozdíly na kopulačních orgánech a to nejen samců, nýbrž i samic, jak jsem mohl zjistiti na některých preparátech. Ovšem rozdíly na kopulačních orgánech samic jsou méně nápadné a lze je popisem těžko zachytiti. Rozhodně nelze udržeti názor HORNŮV (HORN 1932), že v případě formy *hamulipenis* W. H. a *tortipenis* W. H. jde o dimorfismus samčího kopulačního orgánu (viz obr. 2). S ním ve shodě je i změna na kopulačních orgánech samic a máme zde právě tak jako

u ostatních forem ze skupiny druhu *elegans* BRILL. prostě blíže systematicky příbuzné druhy diferencované ze společného kmene¹⁾.

Společný výskyt mnohých těchto druhů na těchto biochorech nás poučuje, že zde nejde o geografické rasy, rozdíly na kopulačním orgánu samců dokazují, že nejde o variabilitu individuální. Zbývá tu tedy jediný výklad, že tyto druhy vznikly na místě ze společného kmene, a že jejich vývoj dodnes není ukončen. Při tom není tento zjev nikterak ojedinělým. V samotné fauně *Coleopter* ostrova Madagaskaru můžeme uvést celou řadu dalších příkladů. Je to rod Buprestidů *Polybothris* SPIN., který vytváří na ostrově velký počet druhů a právě tak jako u rodu *Pogonostoma* mnohé z těchto druhů jsou spolu blíže příbuzné a žijí na společných



Obr. 2. Ukázka různého tvaru samčích kopulačních orgánů u blíže příbuzných druhů ze skupiny *Pogonostoma elegans* BRILL.

- a *P. elegans* BRILL.
- b *P. chalybaeum* KLUG.
- c *P. tortipennis* W. H.

lokalitách. Tak je tomu i u rodů *Anochilia* BURM., *Coptomia* BURM. a u rodu *Pygora* BURM. z čeledi *Cetonidů*, u některých rodů z čeledi *Alleculidae*, *Cerambycidae* atd. Z jiných řádů jsou to na př. *Phasmidae*, mezi nimiž některé rody na Madagaskaru vykazují velký počet endemických druhů. Z řádu *Heteropter* ostrova Madagaskaru je známa rovněž řada druhů, jichž vznik bylo by těžko vysvětliti geografickou nebo ekologickou variabilitou. Je to na př. rod *Rhagovelia* MAYR. z čeledi *Veliidae*, jehož některé druhy systematicky velmi blíže příbuzné, jako na př. *Rhagovelia madagascariensis* HOB. a *R. hovana* HOB. vyskytují se u Vohemaru na společné lokalitě. Podobně ze skupiny *Emesinae* vyskytují se na Madagaskaru 3 blíže příbuzné druhy rodu *Schidium* BERGR., které rovněž přicházejí na řadě společných lokalit. Také u druhu *Nesita* BERGER přicházejí velmi blíže příbuzné druhy *polymorphus* a *annulosus* na Madagaskaru. Ale i v jiných skupinách živočišných nalezneme na Madagaskaru dosti příkladů druhového rozšíření, jež nelze vyložit geografickou variabilitou. Připomínám na př. bohaté zastoupení poloopic na Madagaskaru.

¹⁾ Nově monograficky zpracoval rod *Pogonostoma* JEANNEL, jenž uvádí 17 druhů ze skupiny *P. elegans* BRILL. Faune de l'empire Français VI, 1946, p. 120—130.

Také v jiných tropických oblastech možno nalézt příklady podobného výskytu blízce příbuzných druhů na společné lokalitě. Na př. u jihoamerického rodu Chrysomelidů *Desmogramma* ERICHS. přichází v oblasti u Sao Paola 8 příbuzných druhů.

Je tedy vznik druhů na místě v krajinách teplých, jak můžeme vidět z dokladů systematické zoologie, něčím zcela běžným a obvyklým a můžeme jej přijímat jako naprosto převládající princip vývoje²⁾. Tím máme jasné nastíněn obraz, jakým způsobem se dál vývoj druhů a snad i vyšších kategorií systematických ve faunistických centrech v minulých obdobích geologických, z nichž pro vývoj hmyzu je zvláště důležitá stará pevnina gondwanská, druhorní faunistické centrum angarské, jehož fauna hrála důležitou roli v osídlení palearktické oblasti i mladší centra vývojová v Evropě, jako byly obě Egeidy, oblast hercynská, ibero-mauretánská a j. Při tom zůstává lhostejné pro naše úvahy, dál-li se tento vývoj druhů před singulární mutanty nebo projevoval-li se spon-tánně na celých velkých komplexech individuů.

II. Vývoj ras a druhů v oblasti mírného pásma.

Zcela jiný obraz skýtá dnešní fauna mírného pásma, na př. fauna palearktické oblasti. Fauna tato prodělala vrchol svého vývoje v minulých obdobích geologických, hlavně v třetihorách, v několika faunistických, mořem od sebe oddělených centrech. Není jisté protismyslné představit si, že vývoj fauny v těchto jednotlivých větších nebo menších centrech probíhal docela obdobně jak to dnes vidíme na př. na fauně ostrova Madagaskaru. I tu vznikaly v příznivém teplém klimatu u mnohých skupin „explose“ druhů. Posun pevninných ker, transgrese a ústup šelfových moří způsobily, že mezi těmito faunistickými centry došlo několikrát k výměně fauny, při čemž druhy dle svých schopností lokomočních (vagility) a ekologických (ekologická valence) zaujaly větší nebo menší areály rozšíření. Asi tak, jako kdyby dnes nastalo spojení mezi Madagaskarem a Afrikou a nastalo tu smíšení obou těchto faun. Ovšem ochlazení klimatu, které nastalo v palearktické oblasti již v miocénu a pliocénu, a zvláště rušivé zásahy ledových období vyhubily mnohé z teplomilných druhů, takže dnes máme v této oblasti jen torsi této staré fauny. Že však tomu skutečně tak bylo, svědčí nálezy paleontologické. Na příklad podčeleď Lucanidů, *Chiasognathinae*, má 7 recentních rodů v oblasti australské, 4 rody v oblasti neotropické, 1 rod v oblasti etiopské. Fosilní druh této podčeledi *Palaeognathus succini* NAG. je znám z Baltického jantaru. Z čeledi *Cerambycidae* jest z baltického jantaru známo několik druhů rodu *Nothorrhina*, kdežto dnes přichází v Evropě jen jediný reliktní druh *Nothorrhina muricata* DALM. Takovychto příkladů mohli bychom uvést celou řadu. Zajímavým nálezem podobného druhu byl i nález otisku krovky druhu z rodu *Pentodon* (*Coleoptera*) z terciérních lupků, který jsem označil jako *Pentodon bohemicum*, bohužel byl tento cenný dokladový exemplář zničen při bombardování Národ. musea.

²⁾ Tím není však tvrzeno, že v teplých krajinách nevznikají i rasy geografické a tím i vikarisující druhy, jak to na př. RENSCH uvádí u fauny Molusků a u avifauny Sundských ostrovů; a jak to známe, i u *Coleopter*, *Lepidopter* i jiných řádů hmyzu v téže i jiných tropických oblastech.

Ochlazení klimatu způsobilo v palearktické oblasti přirozeně i zhoršení podmínek pro život fauny. Kulminační bod vývoje byl tu překonán a vznik druhů štěpením na místě, tak jak se s ním setkáváme v tropech, dokumentovaný výskytem mnoha příbuzných druhů na společné lokalitě, marně bychom hledali mezi recentní faunou chladnějšího klimatu palearktické oblasti. Vývoj druhů v posledních obdobích geologických dál se tu skoro všeobecně přes geografické (případně ekologické) rasy. Jen velmi zřídka přicházejí tu druhy velmi blízce příbuzné na společné lokalitě. Jsou to buď relikty oně staré fauny neb častěji rasy neb vikariující druhy, vzniklé geografickou variabilitou tam, kde nastaly z nějakých příčin opětně přesuny fauny.

Tento sekundární vývojový princip spočívající na geografické variabilitě, je jak pro otázky vývojové, tak pro řešení problémů zoogeografických takového významu, že si zaslouží bližšího osvětlení. K jeho zjištění dospěla systematika. Linneovský pojem druhu, kde druh byl charakterisován řadou znaků a oddělen od jiných druhů zřetelnými morfologickými rozdíly, ztrácel s přibývajícím znalostí bohatství hmyzích forem na své jasnosti. Byly zjištěny a popsány formy, které se mohly zcela dobře přiřčení jako variety ke dvěma neb i více druhům. Mezi autory docházelo velmi často k rozdílným názorům na pojem druhu. Zatím co jedni charakterisovali pojem druhu šířeji, zahrnující v něj často jako synonyma i formy, které dnes označujeme jako subspecies či geografické rasy, jiní autoři pokládaly tyto formy za samostatné druhy. Tím vznikal do jisté míry nomenklatorický chaos, způsobený hlavně tím, že druhy byly charakterisovány většinou jen čistě morfologicky a bylo-li udáváno naleziště druhu, bylo tak činěno spíše jen ze sběratelských důvodů než proto, aby bylo zachyceno geografické ohraničení druhu. Teprve moderní systematika asi od padesátých let minulého století přináší vedle morfologického vyznačení druhu i přesnější údaje jeho geografického rozšíření. Tím se ukázalo, že mnoho forem, které byly pokládány za příbuzné druhy, jsou vlastně geografickými rasami, které na hranici svého rozšíření morfologicky se k sobě velmi přibližují a mohou býti shrnuty do větší nebo menší skupiny. Ony nejasné případy přechodních forem, s nimiž si nevěděla rady stará systematika, staly se právě dokladem, že ty formy náležejí k téže systematické jednotce. Tak vznikl pojem geografického druhu (*species geographica*) či rasového cyklu (RENSCH 1929). Mnohé doklady tohoto nového pojetí druhů nalezeme na př. již v pracích GANGLBAUEROVÝCH, REITTEROVÝCH a zvláště v novějších koleopterologických pracích JEANNELOVÝCH, HOLDHAUSOVÝCH, MÜLLEROVÝCH atd. Rovněž u jiných skupin hmyzu stalo se toto pojetí druhu běžným, právě tak jako v ornithologii, mamalogií, herpetologii, malakozoologii a j.

Na základě systematické zoologie dospělo se zde tedy k objasnění pojmu druhu ve smyslu fylogenetickém, dospělo se však i k zjednodušení systematiky, když bylo možno zahrnouti geografické formy do rasových cyklů, jež nad to představují přirozenou jednotku systematickou (*species geographica*). Jednotlivé geograficky ohraničené formy téhož rasového cyklu označují se dnes běžně v systematické zoologii jako subspecies či geografické rasy. Vedle toho označují se i slaběji vyhraněné geografické formy jako podrasy. SEMENOV TIANŠANSKIJ (1910) zavedl na základě

systematických studií hlavně u velkého rodu *Carabus* s. l. pro kategorie nižší než druh označení: 1. *subspecies* pro geografické rasy s vlastním areálem rozšíření proti příbuzným rasám téhož druhu vyhraněným zřetelnými morfologickými rozdíly, které jen v oblastech, kde hraničí na sousední nejbližší příbuznou rasu vykazují přechodní formy. 2. *natio*, podrasy, které bývají sice více či méně ohraničeny geograficky na určitých často dosti omezených biochorech, avšak morfologicky blízké sousedním geografickým formám, s nimiž bývají často spojeny hojnými přechody. 3. *Morpha* je forma přicházející na určitých biotopech, často i mezi exempláři jiné geografické formy téhož rasového cyklu nebo i častěji se vyskytující nápadnější odchylka. Tento pojem není tedy zcela jednotný, v prvním případě může znamenati soubor singulárních mutantů rasy in statu nascendi, v druhém případě může to býti bezvýznamná individuální odchylka bez geograficko-vývojového významu. Tato SEMENOVEM TIANŠANSKIM navržená označení byla přejata nejen mnohými entomology, nýbrž i celou řadu zoologů, hlavně ruských (na př. BERG v ichthyologii).

Velmi vhodné je toto označení zvláště u geografických ras Carabidů, kde je ho dnes též běžně užíváno. Nelze přirozeně zatajiti, že není vždy možno přesně rozhodnouti hranici mezi geografickou rasou a druhem. Plyne to z poznatku, že není vlastně absolutního rozdílu mezi znaky ras a druhů. Jsou to tytéž znaky, které dělí obě tyto systematické kategorie od sebe a rozdíl mezi nimi je jen relativní, neboť právě tak jako znaky druhů jsou aspoň hlavní znaky ras dědičné, jak bylo pokusy dokázáno. (GOLDSCHMIDT, STANDFUSS, FEDERLEY u ras motylů.) Jedním z nejdůležitějších rozlišovacích znaků druhů jsou kopulační orgány a to jak samčí tak i samice. Obojích je v systematice hmyzu k stanovení druhů hojně užíváno. Avšak geografické rasy liší se ve svých krajních formách tvarem kopulačního orgánu mnohdy právě tak nápadně, jako samostatné druhy. V posledních letech, hlavně na základě prací HOLDHAUSOVÝCH, JEANNELOVÝCH přihlíží se v systematice k vnitřní armatuře samčích kopulačních orgánů a podařilo se touto cestou dospěti v mnohých případech k dobrým druhovým, mnohdy i rodovým kritériím. Ukázalo se však, že v celé řadě jiných případů jsou i tato kritéria závislá na geografické variabilitě a nemůžeme ani tento znak pokládati za absolutní. To vede k tomu, že v některých případech, zvláště tam, kde není plynulejších přechodů, zůstává více méně na systematickém talentu neb libovůli autora pokládati určitou formu ještě za geografickou rasu nebo již za samostatný druh. Jde v těchto případech zvláště o formy, jejichž souvislé rozšíření bylo rozděleno nějakou změnou přírodních poměrů, na př. mořskou transgresí, poklesem pohoří a pod., čímž vymizely plynulejší přechodní formy. Formy takové bývají pak obyčejně podle stupně morfologických rozdílů označovány jako geografické rasy nebo vikarisující druhy. Označíme-li je jako druhy, je nezbytno zařaditi je do vyšší přirozené jednotky, aby byl zachován požadavek geografického principu v systematice a nevznikal tu opět zmatek. RENSCH (1934, p. 47) na základě systematické ornithologie a malakozoologie navrhuje tu název *genus geographicum* pro takové případy. Případy takové mohou býti pak komplikovány tím, že do *genus geographicum* náležejí jednak jednotlivé vikarisující druhy, jednak ale také celé rasové cykly či *species geographicae*. Na příklad u rodu *Gonodera* (Coleoptera, čeleď Alleculidae —

MAŘAN 1943—44, p. 184—196) druh *G. luperus* HBST. je rozšířen téměř po celé mírné Evropě, v Řecku tvoří rasu *hellenica* MAŘ. a na Peloponesu je zastoupen vikarusujícím druhem *G. bicolor* RTT. Byl by tu tedy genus geographicum tvořen l. geografickým druhem *G. luperus* HBST. s rasami *G. luperus luperus* HBST. a *G. luperus hellenica* MAŘ. a vikarusujícím druhem *G. bicolor* RTT. Podobně u rodu *Haptotapinus* RTT. byl by genus geographicum (conf. MAŘAN 1943—44, p. 153—172) tvořen na jednotlivých izolovaných pohořích Malé Asie vikarusujícími druhy: *H. Všečková* MAŘ., *bitheniensis* MAŘ., *oblongoparallelus* MAŘ., *reissi* MÜLL., *odontocnemis* MÜLL. a geografickou specii *H. crassiusculus* CHAUD. s rasami *crassiusculus crassiusculus* CHAUD., *crassiusculus daghensis* JEDL. a *crassiusculus goekensis* JEDL.

V systematické entomologii se však označení genus geographicum všeobecně nevžilo. Avšak v mnohých moderních pracech systematických jest k principu geografickému přihlíženo a druhy diferencované geograficky jsou zahrnovány v přirozené celky, rasové cykly, druhové cykly, skupiny druhů a pod. Je to materiál, který basíruje již na tisících podrobně studovaných formách a dokazuje nesporně, že geografická variabilita je zcela normální, velmi hojně se vyskytující zjev. U celých velkých skupin je dokonce hojnějším zjevem, že formy přicházejí v rasových cyklech, než že se vyskytují jako druhy samy o sobě. V hmyzí fauně palearktické oblasti jsou vlastně vzácnější případy, kde se geografická variabilita nevyskytuje, čili kde existují rody, jejichž druhy stojí samy o sobě. Vyloučíme-li druhy vikarusující, jejichž vznik geografickou variabilitou jest jasný, můžeme ostatní geograficky nevarírující druhy rozdělit do tří kategorií.

První kategorii tvoří druhy vývojově velmi starých skupin, jejichž znaky jsou dnes velmi ustáleny. Na př. mnohé druhy *Plecopter* a druhy takové mohou se přizpůsobiti různým biotopům, aniž by to u nich vyvolalo morfologických změn. Vzácně vyskytují se takové druhy u výše vyvinutých mladších skupin. JEANNEL (1939, p. 227) na příklad se domnívá, že takovým starým druhem, který se nezměnil od triasu, je mezi *Coleopterami* *Trechin* (nadčeleď *Caraboidea*), *Perileptus testaceus* PUTZ., jehož dnešní rozšíření jest: východní Austrálie, Kapsko a Habeš. JEANNEL spatřuje v tomto druhu formu, která přečkala nezměněna dlouhá období geologická, podobně jako ryby z rodu *Ceratodus*. Je to však jen jediný příklad, který může JEANNEL uvést k této své theorii a nezdá se mi příliš přesvědčivý. Není vyloučena možnost, že byl tento při březích vod žijící, drobný druh zavlečen lodmi a že tudíž je jeho dnešní rozšíření zcela recentního původu. Právě tak jako byl pravděpodobně lodmi a se zbožím do Evropy z Ameriky zavlečen jiný druh *Carabidů*, *Nomius pygmaeus* DEJ. z tribu *Nomiini*. Druh tento je v severní Americe velmi hojný a vniká často v množství do lidských příbytků, které činí pro svůj odporný zápach často neobyvatelnými. Druh tento byl zjištěn v jižní Francii, ve Fontainebleau, na Korsice, Sardinii, v Bosně, v Řecku, v Uhrách, v Rusku, na Cypru a v Maroku. Ježto létá v noci na světla, jeho zavlečení lodmi je velmi pravděpodobné. Podobně byla člověkem zavlečena celá řada živočišných druhů, na př. suchozemská planarie *Bipalium kewense*, drapčík *Philonthus rectangulus* a j. dnes i v naší fauně běžné druhy (MAŘAN 1942).

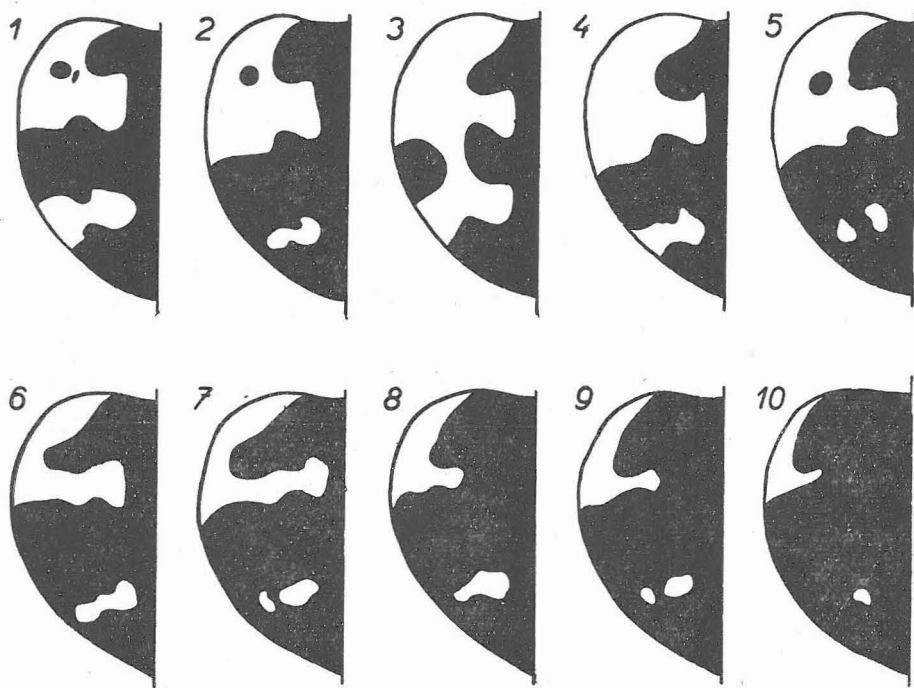
Druhou kategorií druhů tvoří druhy reliktní, t. j. druhy z minulých geologických období, které měly kdysi značné rozšíření, které však v přítomné době vymírají, zachovaly se jen tu a tam na některých dnes namnoze dislokováných biotopech. Takovými relikty ze starší doby pravděpodobně již z terciéru, jsou na př. v Evropě některé druhy kraseů, jako *Dicerca herbsti* KIESW. nebo *Buprestis splendens* F., vyskytující se vzácně v Evropě od Švédska až po Řecko. Příbuzný druh, *Buprestis aurulenta* L., žije v severní Americe a byla zjištěna i v Chile. V usurijské oblasti jest nápadným reliktem na př. *Callipogon relictus* SEM. (ostatní druhy tohoto rodu žijí v jižní Americe). Rovněž do čeledi Cerambycidů náležející *Nothorrhina muricata* DELM. je dnes v Evropě takovýmto reliktem; příbuzné druhy, žijící tu v oligocénu, vymřely. U některých reliktních druhů jest však nedostatek geografických ras způsoben tím, že geografické formy těchto druhů vymřely a zůstala z nich zachována jen jediná neb několik posledních forem. Mezi takovéto reliktní druhy náleží na př. balkánský *Callisthenes relictus* APFB., omezený svým výskytem na pohoří Šara a Koráb, jehož příbuzný druh, *Callisthenes pentheri* APFB. žije na Prokletija planina na albánských hranicích. Oba tyto druhy jsou velmi blízké příbuzné a vznikly jistě cestou geografické variability. Podobným reliktem v Alpách je na př. *Carabus olympiae* SELLA, omezený dnes svým výskytem na jedinou lokalitu. Je tedy zřejmo, že i mnohé reliktní druhy inklinovaly k tvoření geografických ras, a že jejich neproměnnost je jenom zdánlivá, způsobená tím, že většina geografických forem těchto druhů vymřela a zachovaly se jen formy ojedinelé.

Třetí kategorií tvoří druhy většinou velmi pohyblivé, rozšířené po velkých areálech, kde stálé mísení populací zabraňuje vzniku ras. Sem náleží na př. *Dolichus halensis* SCHLL. rozšířený od Japonska až do západní Evropy, tam však, jak se zdá, proniká teprve v poslední době, neboť chybí v Anglii. Ještě větší rozšíření má *Ophonus rufipes* GER. (*Pseudophonus pubescens* O. MÜLL.) rozšířený od Japonska až na Azory nebo *Ophonus griseus* PANZ. rovněž téměř po celé palearktické oblasti rozšířený. Takových druhů je celá řada, řadí se k nim i ty druhy, které teprve nedávno dosáhly svého dnešního rozšíření, jako na př. náš obyčejný chroust *Melolontha melolontha* a celá řada jiných plantikolních a vůči podkladu indiferentních druhů. Rovněž některé druhy boreoalpinů nevarírují geograficky, ač jejich areály rozšíření jsou dnes dislokovány. Tu však jest nedostatek geografické variability způsoben tím, že rozdělení souvislého areálu rozšíření mnohých těchto druhů nastalo v době poměrně nedávné. Ostatně lze téměř u poloviny zjištěných boreoalpinních druhů pozorovati na určitých biotopech menší nebo větší sklon k tvoření geografických forem. To však jsou již poznatky, které náležejí do příštích kapitol.

1. Rozdíl mezi individuální a geografickou variabilitou.

Zjistiti hranice individuální variability je první podmínkou pro každého systematika. Vyžaduje především dostatek materiálu a to pokud možno materiálu z různých lokalit a z různých ročních období. Po morfologické stránce může se individuální variabilita týkati nejrůznějších

orgánů, na př. celkové velikosti, délky jednotlivých tělních článků a to jak absolutní tak relativní, tvaru určitých orgánů atd. Nejčastěji je však vyjádřena barvou, skulpturou a jinými méně podstatnými znaky. Její šíře je charakteristická pro každý druh. Dle toho rozeznáváme druhy silně varírující individuálně a druhy velmi ustálené, individuálně nepatrně varírující. Pokud se týče individuální variability vyjádřené barvou, případně kresbou, lze tuto při dostatečných seriích exemplářů z četných lokalit poměrně snadno rozeznati od variability geografické, která bývá zpravidla vyjádřena podstatnějšími morfologickými rozdíly a to zpravidla kombinací několika znaků. Důležitým kritériem je tu tvar samčího kopulačního orgánu, který varíruje individuálně u velké většiny druhů jen zcela nepatrně. Avšak zabývati se všemi detaily individuální variability není úkolem této práce. Chci tu jen upozorniti na jeden důležitý moment, a sice že individuální variabilita je charakteristická nejen pro jednotlivé druhy, nýbrž i pro jednotlivé geografické rasy téhož rasového cyklu. Na příklad u Coccinellidů u druhu *Adelopsis alpina* VILLA (MADER 1926—34, 1937, p. 82) je rasa *alpina alpina* VILLA, vyskytující se v západních a středních Alpách větší, širší, lesklejší, s krovkami více zašpičatělými a vytváří řadu forem, které inklinují k světlejšímu zbarvení. (Viz obr. 3.) Naproti tomu rasa *alpina redtenbacheri* CAPRA. z východních



Obr. 3. Ukázka rozdílu individuální variability u různých ras téhož druhu.

Adelopsis alpina VILLA (Coleoptera, čel. Coccinellidae).

Fig. 1—7, rasa *A. alpina alpina* VILLA, západní Alpy.

Fig. 8—10, rasa *alpina redtenbacheri* východní Alpy, Karpaty.

Alp a Karpat, morfologicky vyznačená menší velikostí, klenutějším tvarem těla, méně zašpičatělými krovkami a matnějším povrchem, je známa jen v jediné formě s téměř nevarující kresbou. Podobné případy nalezneme u četných jiných čeledí Coleopter, na př. u *Cicindelidů*, *Carabidů*, *Meloidů* (zvláště u rodu *Mylabris*, *Lydus*, *Zonitis* a j.), *Cetoniidů*, *Buprestidů* atd. Přčetné případy skýtají i *Lepidoptera*, kde rovněž individuální variabilita v kresbě křídel je často velmi různá u různých geografických ras. Na př. různost individuální variability u ras *Papilio machaon* uvádí podrobně ELLER (1936) ve své monografické práci o tomto druhu. Zvláště mnoho takových případů vyskytuje se u rodu *Zygaena*, kde lokální rasy se vyznačují často vedle morfologických znaků i charakteristickou variabilitou individuální. Pro stanovení geografických ras u terrikolních *Carabidů* je nesmírně důležité eliminovati zjevy individuální variability v tvaru štítu, krovek, šířky hlavy a pod. I tu je nezbytno pracovati s velkými seriami, abychom se vyhnuli eventuálním chybám a je nutno při popisu každé rasy zachytiti pokud možno individuální variabilitu v celé její šíři. Zjevy tyto mohou býti komplikovány některými blíže dosud nevysvětlenými případy, tak zvané oedimerní variability, kterou známe na př. u některých skupin *Caraboidei*, u *Staphylinidů* (na př. u rodu *Philonthus* a *Quedius*), u *Pselaphidů*, *Languridů* a jiných čeledí. Postihuje někdy jen jedno pohlaví, známe však řadu případů, kde se tato oedimerní variabilita vyskytá u obou pohlaví. JEANNEL (1937; p. 262) popisuje na př. tento úkaz u druhu *Scotodipnus glaber* BAUDI, kde se jeví jakousi hypertrofií mandibul více vyvinutou u levé mandibuly, takže tu nastává asymetrie. Současně je změněna relativní velikost hlavy a celého těla, makadla a tykadla jsou prodloužena.

2. Rozdíl mezi variabilitou saisonní a geografickou.

Variabilita druhu není jen individuální, nýbrž u četných druhů můžeme pozorovati případy, že se od sebe liší různé generace během ročních období. V krajních případech jsou to známé zjevy generačních cyklů, na př. u mšic, žlabatek atd., neb zjevy spojené se změnou hostitele, kde pak je třeba znáti celý vývojový cyklus těchto druhů, abychom mohli rozhodnouti, ke kterému druhu určitá forma cyklu náleží. Méně nápadné, avšak pro záměnu s geografickou variabilitou tím nebezpečnější jsou případy saisonního dimorfismu různých hmyzích skupin, zvláště *Lepidopter*. Jsou tu na př. jarní a letní generace, v tropech generace z doby deště a z doby sucha, které se liší nejen zbarvením, nýbrž i řadou morfologických znaků. Není to vždy tak nápadné, jako u známého případu *Araschnia levana* a *prorsa*. U mnohých druhů *Papilionidů* a *Pieridů* můžeme takovéto změny dokonce pravidelně pozorovati. A tu máme-li na příklad z jedné oblasti generaci letní, z jiné oblasti jen generaci jarní, mohli bychom dospěti k falešnému závěru, že se zde jedná o geografické rasy. Je proto nutné i označení roční doby, kdy byl každý exemplář v přírodě uloven. Podobný úkaz saisonní variability uvádí na př. ELLER u různých ras *Papilio machaon*. I tato saisonní variabilita je charakteristická pro určité rasy. Dle ústního sdělení profesora Van Dyka z kalifornské university vyskytuje se saisonní dimorfismus i u *Carabidů* severského rodu *Cryobius*. To jsou tedy úskalí, která musíme míti stále před

očima, abychom mohli bezpečně rozhodnouti, co jest variabilita geografická a co variabilita individuální po případě saisonní. Při dostatečném materiálu dobře označeném lze se těchto úskalí vyvarovati.

3. Poměr ekologické a geografické variability.

Kdežto mezi variabilitou individuální a saisonní a variabilitou geografickou lze vždycky nalézt poměrně ostrou hranici, není tomu tak u variability ekologické. U parazitických druhů na př. u *Malophagi*, kde tato variabilita jest spojena s tím, že jednotlivé ekologické rasy se diferencují na různých hostitelích, lze ještě poměrně dobře při znalosti ekologických vlastností druhů tuto variabilitu rozeznati. Podobně je tomu i u mnohých druhů plantikolních, kde ekologická variabilita a s ní spojená rasová diferenciace bývá vázána na různé druhy rostlin. Někdy bývá druh rozdělen na 2 ekologické rasy, aniž by byly na něm patrný morfologické rozdíly, jako na př. u známých ras Cynipidů, *Cynips echinus echinus* a *Cynips echinus douglasii*, které lze vlastně rozeznati jen dle hálek, které tyto druhy vytvářejí. Daleko komplikovanější jest stanovit, co jest geografická a co ekologická variabilita u druhů žijících terrikolně, jako na př. mnohé druhy *Carabidů*. Dle RENSCHÉ jest ekologická rasa proti geografické charakterisována jen tím, že se vyskytuje na různých místech, t. j. tam, kde se opakují stejné vnější podmínky. Dle toho mohli bychom na př. za ekologickou rasu pokládati u *Nebria rufescens* STRÖM. formu označovanou jako var. *rufescens*, vyznačenou rezavě hnědými krovkami a černými nohami, jež se vyskytuje jednak na chladnějších lokalitách evropského severu, jednak ve vysokohorských areálech hor střední Evropy. Avšak, jak se o tom zmiňuji podrobněji v dalších kapitolách, může tato forma náležeti různým geografickým rasám. Lze proto spíše mluvit v tomto případě jen o ekologickém znaku geografické rasy. Podobně je tomu i u mnohých ras jeskynních Coleopter a jeskynních živočichů vůbec, kde mnohé znaky jsou zřejmě vyvolávány přízrůsobením jeskynním prostředí a mají tedy charakter znaků ekologických.

ELLER (1936), který se zabýval rasovým rozčleněním druhu *Papilio machaon* L., našel pro určitý počet rasových rozdílů ekologické vysvětlení, pro některé však nikoliv. Dospívá k názoru, že všechny rasy vykazují jak geografické, tak ekologické znaky. Při tom bývají tyto znaky kombinovány. Je na př. známo z literatury, že rasy *Papilio machaon* v oblasti amursko-usurijské nežijí na Umbelliferách, nýbrž na Rutaceích. Je pochopitelné, že živná rostlina může mít vliv i na velikost motýla a je pak velikost rasy znakem ekologickým nikoliv geografickým. Podobné poměry nacházíme i u mnohých phytophágních Coleopter a je možno, že se touto cestou ekologické diferenciace vyvinuly i některé rasy případně druhy, na př. u čeledi *Cerambycidae*, *Buprestidae* a j.

Prakticky jest v přírodě těžko nalézt dva biotopy, na nichž by byly ekologické podmínky pro život určitého druhu naprosto shodné. Je tedy pochopitelné, že u ras morfologicky vyhraněných a geograficky ohraničených uplatňují se v rasových rozdílech jak znaky geografické tak i znaky ekologické a je velmi těžko od sebe odlišiti. Jednotlivostmi těchto znakových rozdílů zabývám se speciálněji v probírání morfologických znaků jednotlivých geografických ras.

III. Geografické rasy.

Geografickou variabilitou jak se dnes všeobecně uznává, vznikají rasy monofyletického původu, t. j. rasy odvozené od jednoho společného původního druhu. Tyto rasy vznikaly buď najednou nebo postupně na různých místech. Dnešní okruh rozšíření takovýchto geografických ras neb vikarisujících druhů ukazuje, že každá z těchto forem má svůj vlastní více nebo méně izolovaný areál rozšíření. Můžeme se zcela oprávněně domnívat, že právě tato izolace byla jedním z hlavních faktorů umožňujících vznik těchto forem. Zůstává při tom lhostejné, předpokládáme-li, že vývoj se dál cestou singulárních mutantů nebo kolektivní mutací celého komplexu individuí určité oblasti. V každém případě jest nutno, aby tento určitý komplex individuí získávající nový znak neb lépe řečeno znaky, neb geografické rasy se liší od sebe obvykle více znaky, převládá v území svého rozšíření nad původní formou. To není možno jinak, než že bylo v určitém čase zamezeno individuům původní formy vnikati do areálu rozšíření rasy in statu nascendi neb jinak by musely vznikati smíšené formy, u nichž by při stálém přílivu jedinců původní formy opět převládly původní znaky a získaná odchylka by musela opět zmizet. Doklady, které přináší systematická entomologie, plně potvrzují tuto domněnku. Takovými izolovanými biotopy jsou: 1. ostrovy pro všechny ekologické kategorie druhů s výjimkou druhů létajících na větší vzdálenosti. 2. Jednotlivá izolovaná pohoří, zvláště pro druhy petrofilní, jimž níže položené krajiny, složené z nepevných sedimentů, jsou nepřekročitelnou překážkou, ale též pro druhy indiferentní vůči podkladu, ale přizpůsobené chladnějšímu klimatu vyšších poloh. 3. Jeskyně, případně soustavy jeskyň, pro typické kavernikolní druhy. 4. Speciální izolované biotopy pro určité ekologické kategorie druhů, na př. lesy, izolované stepními oblastmi pro druhy silvikolní, stepi, izolované lesními neb chladnějšími horskými oblastmi pro teplomilné druhy stepikolní a pod.

Podle povahy biotopů můžeme rozlišiti tedy geografické rasy na rasy druhů indiferentních vůči podkladu, rozšířených po větších areálech, na rasy druhů horských, na rasy ostrovní, rasy druhů jeskynních a p.

1. Rasy druhů indiferentních vůči podkladu rozšířených po větších areálech.

Druhy, které mají souvislé rozšíření po velkých areálech inklinují málo k tvoření geografických ras. Ustavičné mísení populací tomu zabráňuje. Druhy takového typu jsou nadány značnou vagilitou, bývají to druhy okřídlené, rychle se pohybující, s velkou schopností přizpůsobiti se různým životním podmínkám. Příkladem takového druhu je na př. *Dolichus halensis* SCHALL. (Coleoptera, čeleď Carabidae) rozšířený od Japonska až do střední Francie, aniž by na tomto areálu tvořil lokální rasy. Jemu blízké příbuzné druhy žijí ve východní části jeho rozšíření, hlavně v Číně a lze tedy s bezpečností předpokládati, že se druhy tohoto rodu vyvinuly v této východní části palearktické oblasti v minulých teplejších periodách geologických a to vznikem na místě izolací fyziologickou, podobně jako druhy rodu *Pogonostoma* na ostrově Madagaskaru.

Druhy takové, když dosáhly možných hranic svého rozšíření, bývají často postiženy ztrátou křídel, tím jest snížena jejich vagilita, jsou

více vázány na biotop a mísení jejich populací mezi sebou je omezeno. Za nepříznivých životních podmínek vyhynou populace v určitých okresech a původní souvislý areál rozšíření počne se tříštit. Vznikají více nebo méně izolované oblasti, jejichž populace jeví sklon k tvoření ras. Je zajímavé, že ztráta křídel postihuje velmi často druh v celé oblasti jeho rozšíření. Příkladem nám tu může býti velmi hojný, po celé oblasti mírné a severnější Evropy a Sibíře rozšířený druh *Platysma vulgare* L. (*Pterostichus vulgaris* L.). Většina exemplářů tohoto druhu je brachypterní, rudimenty křídel jsou kratší než polovina délky krovky. Tu a tam se však vyskytují téměř v celé oblasti rozšíření okřídlené exempláře (var. *alatus* LETZ.), které dosud používají svých křídel k letu. Chytil jsem na příklad v letu okřídlený exemplář na vrcholu Muntelui v Biháru. Jiný okřídlený exemplář našel jsem na Studničné v Krkonoších, další je mi znám z okolí Dvoraček rovněž z Krkonoš. Dle literatury vyskytují se okřídlené exempláře i v nízko položených krajích, na př. ve Francii, v Německu i v Rusku. Plynulých přechodů od forem brachypterních k makropterním jsem nenalezl. Rudimenty křídel zachovávají v celé oblasti rozšíření téměř týž tvar, na př. mezi rudimenty křídel u českých exemplářů a exemplářů z Altaje (Barnaul) není téměř žádný rozdíl.

Povšechná individuální variabilita tohoto druhu je značná. JEANNEL (1942, p. 785) rozeznává větší formu z nížin a menší, štíhlejší formu *arvernium* SARG. se štítem k basi více zúženým z hor. Avšak samčí kopulační orgán je stejného tvaru u obou forem a téměř všude nacházíme mezi nimi plynulé přechody, takže tu nejde o geografickou rasu, nýbrž spíše jen o phaenotypickou formu. Jiné jsou poměry u formy, kterou popsal APFELBECK jako rasu *nivalis* z vysokohorské zóny Kaloferského Balkánu v Bulharsku. Tato rasa liší se od typických exemplářů nejen k basi silněji zúženým štítem, klenutějšími, vzadu více rozšířenými krovkami, menší hlavou, ploššíma očima a konstatně menší velikostí, nýbrž i rozdíly na kopulačním orgánu samců, jehož špička je zřetelně užší a též paramery (style) mají poněkud jiný tvar. Jsou tu tedy všechny morfolické předpoklady pokládati tuto formu za lokální geografickou rasu. Její vznik byl podmíněn izolováním této formy na vysokohorském biochoru, dlouhém jen několik kilometrů. Druh tento dostal se na Balkánský poloostrov zřejmě v době ledové, neb dnes schází v bulharských nížinách. Omezený areál, na němž tato forma žije a pravděpodobně malý počet individuí, jenž zůstal izolován na této lokalitě, přispěl k rychlé diferenciaci rasových znaků. Je mi známo i z jiných případů, na příklad ze zkušeností s ostrovními rasami a s rasami jeskynních druhů, že rasová diferenciacie probíhá tím rychleji, čím menší je areál formy, jež je této diferenciaci podrobena. Je to velmi důležitý moment v posuzování stáří ras, který dosud ucházel pozornosti, čímž bylo způsobeno, že stáří ras bylo posuzováno velmi nesprávně. Na příklad JEANNEL (1928) přisuzuje mnohým rasám *Trechinů* mnohem vyšší stáří než jim náleží.

Podobným způsobem jako vznik rasy *nivalis* APFF. lze vysvětliti i vývoj dalšího od *Platysma vulgare* L. odštěpeného druhu, popsaného JEANNELEM (1942, p. 785) z Valaiských Alp (EVOLENE) jako *P. brevistylis*, lišícího se od *P. vulgare* odchylným tvarem penisu a zvláště mnohem kratším pravým stylem (paramerou).

Je tedy zřejmo, že i druhy, které jsou rozšířeny po velkých areálech,

podléhají geografické variabilitě, jsou-li jejich populace v určitých oblastech izolovány.

V některých případech může dojít k vytvoření ras i na větších areálech. Diferenciace takových ras probíhá pomaleji. Ovšem rozdělení původního areálu nějakou bariérou je téměř vždy nutné. Takovým způsobem vznikaly na př. rasy mnohých *Cicindel* (MANDL 1939, p. 268—291).

Také u rodu *Carabus* s. l. můžeme dobře sledovati vývoj rasové diferenciace. Na příklad *Carabus granulatus* L., druh rozšířený od Japonska až do Anglie, tedy v areálu dlouhém asi 17.000 km, je v současné době postižen redukcí křídel a to jak se zdá v celé oblasti svého rozšíření (MARAN 1926). Jen tu a tam vyskytují se konservativní formy původního makropterismu. V celé této oblasti tvoří druh tento jen 4 vyhraněnější geografické rasy s osmi dalšími podrasami (natio). Z hlavních ras obývá rasa *granulatus granulatus* L. celou Evropu včetně Britských ostrovů s výjimkou Španělska, kde druh *granulatus* úplně chybí. Rasy *granulatus corticalis* MOTSCH. a *granulatus parallelus* FALD. se diferencovaly v oblasti mezi Kaspickým a Černým mořem, jedna jižně, druhá severně hlavního kavkazského hřebenu. Čtvrtá hlavní rasa *granulatus yezoensis* BAT. obývá jihovýchod palearktické oblasti a to krajiny na jihovýchod od pohorí Tian-Šanu a Altaje včetně Japonska. Je zajímavé, že japonská rasa *yezoensis* BAT. s. str. je morfologicky bližší kavkazsko-jihoevropským formám než formám sibiřským, což dokazuje, že na morfologické znaky ras působí i vnější životní podmínky, které jsou zvláště po stránce klimatické v jihoevropské oblasti japonským hodně podobné.

Naproti tomu v Evropě a v Asii až k oblasti Leny rozšířený, témuž subgeneru náležející, druh *Carabus cancellatus* ILLIG. jest rozčleněn v této oblasti na 10 hlavních ras s více než 50 dalšími podrasami a velkým množstvím méně vyhraněných lokálních forem. Ztráta křídel udála se u tohoto druhu mnohem dříve než u *Carabus granulatus* L. Tím nastala větší vázanost populací tohoto druhu na biotop a roztržité původně téměř souvislého areálu rozšíření na menší neb větší izolované okrsky, v nichž se vyvinuly geografické rasy. Stáří těchto ras není stejné. Mnohé z nich byly diferencovány jistě již v starším diluviu. Z plistocenních uloženin soigneských, které dle RUTOTA náležejí stáří compignienskému, jsou známy na př. již dvě různé rasy. První z nich s redukováným prvním a druhým žebírkem na krovkách jest zřejmě identická s *C. cancellatus meandroides* LOMN. popsáným z plistocenních uloženin u Boryslawě. Druhá forma je téměř identická s malými recentními exempláři *C. cancellatus celticus* LAP. Rasa *C. cancellatus tuberculatus* LOMN. je známa z plistocenních uloženin u Starunie. Také druhy *C. coriaceus* L., *violaceus* L., *marginalis* F., *nitens* LAP., *problematicus* HBST., *glabratus* PAYK., *nemoralis* MÜLL., *granulatus* L., *meander* FISCH., *arcensis* HBST., *comptus* DEJ. a *monilis* FABR., jakož i vymřelý fosilní *C. thuerachi* FLACH. jsou známy z různých plistocenních nálezů, některé z nich dokonce v několika rasách.

Z Moravy popsal jsem fosilního *Carabus* (*Morphocarabus*) *Scheidleri tučínensis* m., který byl nalezen p. JAR. VANČUROU ve společné brekcií s polární liškou v travertinových vrstvách sedimentu sintru kráterového u Tučina na Přerovsku. Je to forma blízká recentní rase *helleri*, s níž však ji nelze plně ztotožniti. Pravděpodobně jde o formu z období chlad-

nějšího než je dnešní (menší forma). Vaňura klade svůj nález dle zbytků zde nalezených s určitou rezervou do interglaciálního období riss-würmského. Nález tento je tím významnější, že pravděpodobně risské ne-li už mindelské zalednění rozdělilo areál rozšíření původní formy druhové skupiny *monilis-scheidleri* na západní a východní. Masa ledu, zasahující od severu do střední Evropy, silné zalednění Alp a drsné chladné podnebí v Čechách vyhubily populace těchto poměrně teplomilných *Carabů* i v leduprostých krajinách Čech. Tím byly populace východní a západní od sebe úplně odděleny. Domnívám se, že k tomuto rozdělení areálu a počátku rasové diferenciace mohlo dojít spíše již v mindelském zalednění, které bylo snad dokonce značnější než risské. Došlo-li v následujícím interglaciálu pak k opětovnému spojení areálů obou ras, byly tyto formy v styčné zóně v rissu opět vyhubeny, což se opakovalo asi i v posledním zalednění würmském. Ani dnes nejsou areály dnes již vysoce diferencovaných ras *monilis* a *scheidleri* (které můžeme pokládati za 2 samostatné geografické druhy) spojeny, ačkoliv uplynula již značná doba od posledního zalednění. Také vyhraněná diferenciace obou forem, z nichž každá má poměrně značné rozšíření, svědčí tu pro dlouhodobou izolovanost obou areálů.

Upozorňuji tu na tento druh ledové bariéry, rozdělující Evropu v ledové době od severu k jihu poněkud obšírněji, poněvadž jeho význam pro areály rozšíření mnohých teplomilnějších druhů byl velmi významný. I v posledním glaciálu byly tu rozděleny areály rozšíření určitých druhů a v postglaciální době jest Morava osídlována rasami východními, teplomilnějšími, které přecházely ledovou dobu v teplejších oblastech jihovýchodní Evropy, do Čech pak pronikají namnoze západní rasy těchto druhů. Na příklad *Timarcha tenebricosa* je reprezentována na Moravě stepní rasou *moravica* BECH., náležející k východním rasám tohoto druhu (rasy příbuzné s *tenebricosa tenebricosa*), kdežto do Čech pronikají od západu rasy západní *submontana* BECH. a ve vyšších polohách u Chomutova rasa *helvetica* BECH.

Pro teplomilnou zvířenu mohou se stát i horské hřebeny bariérou v rozšíření, zvláště v chladnějším období. Druhy, které se v teplejších obdobích rozšířily po větších areálech i přes tyto hřebeny, jsou pak v chladnějších obdobích uzavřeny v jednotlivých oblastech horami obklopených a tato izolace vede k rasové, případně druhové diferenciaci.

Velmi jasným případem takového druhu geografické variability jsou na př. druhy rodu *Lydus* z druhové skupiny *Lydus collaris* FABR. (MAŘAN 1940, p. 73—90, 1941, p. 60—63). Původní společná forma pocházející ze severní Egeidy, nabyla svého rozšíření v předasijských stepích asi již koncem terciéru v jihových. Evropě pak v interglaciálu Mindel-risskem, kdy v těchto teplých obdobích nebyly horské oblasti překážkou rozšíření. Ochlazením klimatu nastalo rozdělení areálu v rozšíření tohoto druhu na řadu horami oddělených oblastí, kde nastala rasová diferenciace, která vedla až k tak vyhraněným formám, které můžeme pokládati za dobré druhy, lišící se od sebe markantními rozdíly na kopulačních orgánech. Největší rozšíření má druh *L. collaris* FABR., rozšířený v jihovýchodní části Balkánského poloostrova, v západní části Malé Asie, v jižním Rusku až do oblasti samarské a v severní části Kavkazska. V kavkazské oblasti vyvinuly se v jednotlivých horami od sebe

oddělených kotlinách 4 druhy a to: *L. jurečkovae* MAŘ. v oblasti tiflisské, *L. erivanicus* MAŘ. v oblasti erivanské, *L. caucasicus* MAŘ. v oblasti ordubadské a *L. nigricornis* ESCH. v údolí Araxesu. V Malé Asii byly zjištěny dva endemické druhy této skupiny a to: *L. tauricus* MAŘ. z oblasti jižně od Pisidského Tauru (klasická lokalita Murtana), příbuzný s druhem *collaris* FABR. Kdežto *L. šterbai* MAŘ. z jihovýchodní části Malé



Obr. 4. Geografické rozšíření druhů ze skupiny *Lydus collaris* FABR. (Coleoptera, Meloidae).

1. *L. collaris* FABR. (Bulharsko, Macedonie, evrop. Turecko, sev. Řecko, záp. Malá Asie, již. Rusko, sev. Kavkazsko až Samarská oblast).
 2. *L. tauricus* MAŘ. (již. Malá Asie, pod Pisidským Taurem).
 3. *L. jurečkovae* MAŘ. (Kavkaz — Tifliská oblast).
 4. *L. erivanicus* MAŘ. (Kavkaz — Erivanská oblast).
 5. *L. caucasicus* MAŘ. (Kavkaz — Ordubadská oblast).
 6. *L. nigricornis* ESCH. (Kavkaz — údolí dolního Araxesu).
 7. *L. luristanicus* MAŘ. (Iran, Luristan).
 8. *L. iranicus* MAŘ. (Iran — oblast kolem Keredže).
 9. *L. šterbai* MAŘ. (Malá Asie — oblast u Adany, sev. Syrie).
- Nápadný je výskyt 4 druhů v horami oddělených kotlinách kavkazských.

Asie (oblast kolem Adany) a ze severní Syrie je blíže příbuzný s druhy kavkazskými a iránskými. V Iranu je tato skupina druhů zastoupena druhy *luristanicus* MAŘ. v Luristanu a *L. iranicus* MAŘ. v oblasti kolem Keredže.

I u této druhové skupiny se uplatňuje to, že populace uzavřené v malých izolovaných areálech se diferencují rychleji než formy rozšířené souvisle po větších areálech. Proto žijí v oblasti kavkazské druhy 4 a v celé velké oblasti od Samary až po jihovýchodní část Balkánského poloostrova druh jen jediný. (Viz obr. 4.)

2. Rasy druhů na horských biochorech.

Právě tak, jako u druhů rozšířených po větších areálech, lze vývojový a zoogeografický význam ras a druhů vázaných na horské biochozy osvětliti nejlépe na některých příkladech. Isolovanost určitých druhů na jednotlivých pohořích týká se jednak druhů petrofilních, pro něž jsou krajiny složené z nepevných sedimentů nepřekročitelnou překážkou, jednak i druhů indiferentních vůči podkladu, které jsou přizpůsobeny na chladnější prostředí. Podmínky jsou tu pro různé druhy různé. Závisí především na přizpůsobení určitých druhů na výškové poměry biochorů. Nejjasněji lze tyto otázky sledovati u vysokohorských nad pásmem lesa žijících druhů. Je ovšem nutno znáti dobře ekologické poměry každé zkoumané formy. Také u druhů a ras subalpinního pásma můžeme poměrně dobře sledovati tyto otázky, avšak i tu nutno znáti dobře poměry jejich výškového rozšíření. Toto nebývá stejné v různých zeměpisných šířkách. Kryje se v hrubých rysech s výškovým rozšířením rostlinstva. Proto nás nesmí překvapiti, že na příklad severnější rasy téhož rasového cyklu žijí v nižších polohách (na př. v Karpatech), jižnější pak ve vyšších polohách (na př. na pohoří Balkánského poloostrova).

Tentýž zjev možno pozorovati i u druhů nezávislých na podkladu, přizpůsobených však chladnějšímu prostředí. Tyto druhy mají v severnějších krajinách poměrně souvislý areál rozšíření, v jižnějších krajinách však jsou svým rozšířením omezeny na jednotlivá pohoří, kde jedině nacházejí vhodné životní podmínky. Jejich areál rozšíření je tu tedy roztržštěn a dochází k izolaci, jež vede ke vzniku ras. Jejich dnešní izolace je tedy způsobena především klimatickými poměry v areálu jejich rozšíření. Tyto klimatické poměry se však značně měnily v minulých geologických obdobích. O změnách těchto klimatických poměrů v pliocénu jsme dnes poměrně dobře informováni. To nám umožňuje sledovati i vliv těchto poměrů na geografické rozšíření a vývojově morfologické rozčlenění této fauny.

Dosud byly po této stránce poměrně dobře prozkoumány druhy boreoalpinní a některé petrofilní druhy alpské a karpatské. Naproti tomu o vlivu těchto poměrů na faunu Balkánského poloostrova máme dosud v literatuře jen velmi málo kusých zpráv. Věnoval jsem se v minulých 15 letech zvláště těmto otázkám a zjistil jsem řadu zajímavých dokladů k jejich objasnění, z nichž některé uvádím v příštích kapitolách.

3. Borealpinní druhy a rasy.

Borealpinní druhy hmyzu, t. j. takové, které jsou dnes rozšířeny jednak na severu palearktické oblasti, jednak v izolovaných oblastech vyšších hor střední, částečně i jižní Evropy, po případě střední Asie, byly do nedávna pokládány za nevarírující geograficky (HOLDHAUS 1938, [1939], p. 24—25).

Novější výzkumy těchto druhů, jejichž geografické rozšíření zřejmě bylo podmíněno obdobími ledovými, a jejichž isolace na jednotlivých pohořích v jižním areálu jejich rozšíření existuje namnoze teprve z postglaciální doby, ukazují, že i tyto druhy inklinují namnoze k tvoření lokálních geografických ras, případně i vikarisujících druhů na jednotlivých izolovaných biochorech. Přiznává to i HOLDHAUS ve své monografické práci o borealpinních Coleopterách. Na příklad (l. c. 1939, p. 207) píše o *Chrysomela crassicornis* HELL., že více než kterýkoliv jiný z borealpinních druhů inklinuje k tvoření ras. Podobně zjistil geografickou variabilitu u *Phytodecta affinis* GYLLH., *Silpha tyrolensis* LAICH. a j. Také JEANNEL (1941) píše o borealpinní *Nebria rufescens* STRÖM., že tvoří řadu lokálních ras. Pro sledování vývoje ras a druhů geografickou variabilitou mají tyto borealpinní druhy, jejichž souvislý areál rozšíření byl rozdělen na izolované oblasti namnoze až v postglaciální době, veliký význam, protože můžeme určití stáří těchto ras.

Na př. *Nebria rufescens* STRÖM. s. l. je geografický druh, vyskytující se v souvislém areálu rozšíření na severu Evropy, Asie, sev. Ameriky a Grónska, v jižní oblasti jest areál rozšíření omezen na oblast pyrenejskou, auvergneskou, alpskou, švýcarské Jury, Jorat u Lausanne, Feldberg (Schwarzwald), oblast sudetskou, karpatskou, bihárskou, apenninskou (v Emílii), durmitskou (Černá Hora), oblast Šarplaniny, Rily a Pirinu. V Evropě tvoří *Nebria rufescens* STRÖM. několik barevných forem. Z nich *Nebria rufescens* s. str. (typ Tromsø-forma s krovkami rezavě hnědými, nohama černými) vyskytuje se ve střední Evropě jen ve vyšších horských polohách, kde bývá dominantní formou. (Na př. Vysoké Kolo v Krkonoších.) Naproti tomu varieta *balbii* BON. (krovky černé, nohy červené) popsána z Mt. Cenis, přichází v Alpách, v Krkonoších i Tatrách, i v nižších polohách, společně s nejrozšířenější formou var. *gyllenhalii* SCHÖNH. (černá, černonohá). Ve východních Alpách a na Balkáně vyskytuje se jen tato forma.

Morfologicky jsou především odchýlné exempláře americké, náležející pravděpodobně rase *labradorica* CASEYI a východosibiřské, náležející rase *besseri* FISCH.

Avšak i mezi exempláři severního a východního areálu v Evropě jsou značné morfologické rozdíly. Exempláře z Islandu, Farských ostrovů a severní Skandinávie liší se od střeoevropských (alpských, krkonošských a balkánských) exemplářů mnohem štihlejšími, paralelnějšími krovkami, poněkud odchýlným tvarem štítu a tvoří zřejmě samostatnou rasu. Je velmi pravděpodobné, že populace této severské rasy přecházely na Islandě a na pobřeží Skandinávie poslední ledové období (würm.) a jsou tedy již od této doby izolovány od populací střeoevropských a jsou proto od nich nejodchýlnější. S přibývajícím teplotou v postglaciální době nastala pak i isolace populací na jednotlivých pohoří jižnější

a střední Evropy, mezi nimiž můžeme již též pozorovati náznaky inklinace k vytvoření lokálních ras (na př. rozdíl mezi exempláři z Pirinu a Rily proti exemplářům z Krkonoš). Tyto rasy nejsou však dosud vyhraněné, neb došlo tu zvláště ve střední Evropě v postglaciální době k promíšení populací, jež sledovaly ledovec na jeho ústupu k severu. Dokladem toho je na př. nález fosilní *N. gyllenhali* v sedimentech z pozdní glaciální doby na Sjaelandu v Dánsku (HENRIKSEN 1933, p. 125) a nálezy jiných borealpinních druhů u Drážďan a na jiných místech, kde tyto druhy dnes nežijí.

Vyhraněnější rasu tvoří *N. rufescens* STRÖM. z Uralu (KATAV, JUREČEK leg.). Exempláře této rasy náležející jednak k var. *rufescens*, jednak k var. *gyllenhali*, liší se od středoevropských exemplářů průměrně větší velikostí, mnohem širším, před zadními rohy mnohem méně vykrojeným štítem. (Rasa tato zasloužila by si rozhodně pojmenování, nebyla-li již v posledních letech popsána ruskými entomology.) Značné morfologické rozdíly odpovídají dlouhodobé izolovanosti této rasy od populací středoevropských, od nichž je tato rasa izolována ruskými a ukrajinskými nížinami. K posouzení jejího ohraničení geografického proti severské rase skandinávské a islandské, schází mi zatím materiál ze severního Ruska.

JEANNEL (Rev. Fr. Ent. 1937) pokládá též východokarpatskou *Nebria heegeri* DEJ. za neokřídlenou rasu *N. rufescens* STRÖM., ježto mezi oběma neshledal podstatných rozdílů na samčích kopulačních orgánech. V musejních sbírkách jsou však vedle řady neokřídlených exemplářů *N. heegeri* z východních Karpat i 2 exempláře plně okřídlené (Ketzergelbirge Transs.), takže o bezkřídle rase nelze tu mluvit. Rozhodně je však *N. heegeri* DEJ. velmi blízce příbuzná s *N. rufescens* STRÖM. a není vyloučena možnost, že vznikla z tohoto druhu geografickou diferenciací, snad je pozůstatkem ze starších ledových období (mindelu nebo rissu) a byla tu v teplejším interglaciálním období izolována. Když pak v pozdějších ledových dobách dospěly do Karpat nové populace *N. rufescens* ze severu, byla tato rasa již tak ustálena, že se s nimi nekřížila, takže dnes žijí na některých lokalitách obě formy vedle sebe a chovají se k sobě jako dobré druhy. Týž sklon k rasové diferenciaci můžeme sledovat i u *Perrosia (Celis) erratica* DUFT. (viz JEANNEL 1942, p. 928).

***Chrysomela crassicornis* HELL.**

Ještě nápadnější sklon k tvoření ras než u *N. rufescens* můžeme pozorovati u této borealpinní mandelinky. Franz rozlišuje u tohoto druhu 7 variet lokálně se vyskytujících. Nominátní forma je známa z Norska. Od této norské rasy liší se podstatně rasa *intermedia* FRANZ vyskytující se ve Skotsku. Ve Vysokých Taurech žije jako dominující forma var. *norica* HOLD., popsána z Glockneru. Vzácně se nacházejí společně s ní přechodné formy k rase *raetica* FRANZ, jakož i exempláře připomínající skotskou rasu *intermedia* FRANZ. Tato neustálenost znaků nasvědčuje rase in statu nascendi (HOLDHAUS 1939, p. 208). Rasa *raetica* FRANZ popsána z Wettersteingebirge je velmi nápadná a relativně velmi konstantní. REITTEREM z Cantaberských hor popsána var. *epipleurica* a některé asijské formy, jsou spíše již vikarisujícími druhy.

Toto rozčlenění v rasy u borealpinního druhu *Chrysomela crassi-*

cornis má snad svůj původ již v starších interglaciálech případně glaciálech. FRANZ (VII. Intern. Kongr. Ent. Bd. I. Diskus. p. 267) se domnívá, že populace rasy *norica* mohly přechkati poslední glaciální dobu na ledu-prostých vrcholcích Alp. U jiných borealpinních druhů zdá se však, že jejich areál rozšíření byl přerušen a roztržten na jednotlivé enklávy až v době postglaciální.

***Phytodecta affinis* GILL. (*Chrysomelidae*).**

U tohoto borealpinního druhu shledáváme poměry podobné, jako u *Chrysomela crassicornis* HELL. Pravá *Phytodecta affinis* GYLL. je druhem severským. V alpské oblasti žije *Ph. nivosa* SUFFR., která byla pokládána do nedávna za synonym se severskou *Ph. affinis* GYLL. BECHYNĚ, který se podrobně zabýval touto vývojovou skupinou, zjistil, že alpský druh *nivosa* liší se od severského druhu *affinis* v samičím pohlaví velmi nápadně. Samice tohoto druhu jsou menší velikosti, široké, ploché a na povrchu matné. Samci obou druhů jsou naproti tomu morfologicky téměř k nerozeznání, kopulační orgán u nich jeví některé odchylky, avšak je u obou druhů poněkud variabilní a nelze jej proto k rozlišení obou druhů použít. Tato praeincidence samic k druhové diferenciaci geografickou variabilitou je u Coleopter vzácná, obvykle jsou to samci, na nichž možno pozorovati dříve morfologické rozdíly. Tyto dva druhy diferencovaly se pravděpodobně až v postglaciální době, kdy byly jejich areály rozšíření přerušeny.

***Otiorrhynchus dubius* STRÖM. (*Curculionidae*).**

Individuálně velmi variabilní druh, rozšířený jednak na severu Evropy včetně Islandu a Gronska až do Dánska a východního Pruska, jednak na pohoří střední Evropy. U severských populací *Ot. dubius* s. str. známy jsou jen samičky a je zřejmo, že se tu tento druh rozmnožuje výhradně parthenogeneticky. Naproti tomu u populací z Karpat, Alp, Šumavy, Schwarzwald a Durynského lesa a Krkonoš vyskytují se obě pohlaví (*Ot. dubius bructeri* GERM.). Jde tu rovněž o rasovou diferenciaci jevící se ve fyziologické různosti jižních a severních populací, vzniklou též až v době postglaciální, kdy oteplením klimatu nastalo rozdělení obou areálů rozšíření.

***Otiorrhynchus salicis* STRÖM.**

Podobně jako u předchozího druhu byly i u tohoto zjištěny v některých oblastech rozšíření jen samičky. Vedle severní oblasti rozšíření jest však tento druh parthenogenetický i ve Švýcarsku, v Sudetech, Karpatech a na Balkánském poloostrově. Obě pohlaví jsou známa jen z východních Alp a i tu se vyskytují jen na některých lokalitách (ssp. *squamosus* DET.).

***Barynotus squamosus* GERM**

Druh rozšířený v severním areálu podobně jako předchozí druhy, v jižním areálu pak v Pyrenejích a na francouzských pohoří. V jižní Francii převládá var. *illaesirostris* FAIRM., u níž jest mediální rýžka na nosci velmi zkrácena neb úplně chybí. Tato forma nevyskytuje se v se-

verní oblasti rozšíření tohoto druhu. Zdá se tudíž, že var. *illaesirostris* jest rasou in statu nascendi. I tento druh jest v severní oblasti svého rozšíření asi parthenogenetický.

Z celkového počtu 42 druhů boreoalpinních Coleopter uváděných HOLDHAUSEM (1939) vykazují kromě zmíněných 6 druhů ještě i druhy *Otiorrhynchus morio* F., *Evodinus interrogationis* L., *Hypnoidus rivularius* GILL. (rasa *frigidus* v Karpatech a vých. Alpách), *Corymbites rugosus* GERM., *Silpha tyrolensis* LAICH., *Atheta islandica* KR. (?), *Anthophagus alpinus* F. (?), *Geodromicus globulicollis* MANNRH., *Mannerheimia arctica* R., *Amara quenseli* SCHÖN., *Amara erratica*, *Pterostichus kokeili* MILL., *Cryobius blandulus* MILL., *Bembidium Fellmanni* MANNRH., více či méně sklon k tvoření ras, neb jsou u nich známy blízké příbuzné, geografickou variabilitou vzniklé druhy.

Z uvedených příkladů je zřejmo, že i druhy boreoalpinního rozšíření varírují geograficky a jeví v určitých izolovaných areálech sklon k vytvoření ras, po případě vikarisujících druhů. Mnohé z ras těchto druhů jsou dosud neustálené a můžeme je pokládati za rasy in statu nascendi. Jiné nabyly naopak už ustálenějších znaků a můžeme je pokládati za samostatné vikarisující druhy. Tyto byly dosud vyřazovány ze skupiny živočichů boreoalpinního rozšíření. Jako takové vikarisující druhy uvádí na př. HEBERDEY (1939, p. 157) *Atheta brisouti* HAS. (Alpy, Auvergne, Pyren., Karpaty, Schwarzwald) a fénoskandinávskou *Atheta lindrothi* BERN. (dle JANSONA Not, ent. 1934, p. 91 je však *A. lindrothi* jen forma velmi variabilní *A. melanocera* THOMS).

Vývojově jsou právě tyto formy velmi zajímavé a ukazují, že změna určitého znaku postihuje namnoze celý komplex individuí, že se tedy objevuje více méně spontánně. U některých ras můžeme bezpečně předpokládati, že oddělení areálů nastalo až po poslední době ledové, a že tedy tyto rasy vznikly teprve v postglaciální době. U některých druhů (př. *Phytodecta affinis*) jsou to samičky, které jeví praecidenci k tvoření ras, po případě vznikají rasy parthenogenetické (u některých výše zmíněných *Curculionidů*), které zřejmě mají možnost rychlejšího rozšíření a tudíž zaujetí většího areálu než druhy ambigenní, u nichž jest nutná kopulace a kde jen oploďněná samička může posunout oblast rozšíření.

4. Geografické rasy druhů petrofilních v oblasti Alp a Karpat.

Poměry rozšíření a rasové, případně druhové, diferenciace petrofilních druhů na pohořích Alp a Karpat liší se značně od poměrů na pohořích Balkánského poloostrova. Pokládám proto za nutné pojednati odděleně o druzích těchto dvou horských oblastí.

K rasové případně druhové diferenciaci mnohých, zvláště vysokohorsky žijících druhů, došlo v alpské a karpatské oblasti teprve v době postglaciální. V ledové době byla na těchto pohořích značně snížena sněžná čára a mnohé terrikolní, dnes vysokohorsky žijící druhy, měly souvislejší oblast rozšíření i v nižších polohách, které jsou pro ně dnes neobyvatelné. Teprve v postglaciální době nastalo vlivem oteplení rozčlenění jejich souvislého areálu rozšíření. Populace v nižších polohách vyhynuly a udržely se jen populace na vyšších vrcholcích pohoří, kde

zůstaly izolovány a tak byla poskytnuta možnost jejich rasové diferenciace. Nejlépe můžeme tyto zjevy pozorovati na vysokohorských druzích některých alpských *Trechinů* (Coleoptera, čel. Carabidae).

MEIXNER (1939) uvádí na př. rozšíření dvojice druhů *Trechus regularis* PUTZ. a *Tr. noricus* MEIXN. Oba druhy žijí vysokohorsky asi od výše 1800 m. n.

Trechus regularis PUTZ. je omezen asi na 10 km dlouhý, uzavřený hřeben Koralpe. *Trechus noricus* MEIXN. obývá asi 40 km dlouhý areál, kde se vyskytuje na Gleinalpe, Riesbachkogel, Stubalpe a Ammeringu. Tyto vrcholky jsou od sebe odděleny sedly asi ve výši 1500 m. n.

Areály obou druhů pak jsou od sebe odděleny asi 30 km dlouhou sklesnilou, která v nejnižších bodech má nadmořskou výši jen něco přes 1100 m. n. Morfologicky liší se oba druhy od sebe jen rozdíly na kopulačním orgánu samců. Samice nejsou u těchto 2 druhů morfologicky k rozeznání.

Výchozí forma obou těchto druhů zaujímal v poslední glaciální době, kdy klimatické poměry ve výši 1000—800 m. n. odpovídaly asi dnešním poměrům nad 1800 m. n., souvislý areál rozšíření. S postupujícím oteplováním v době postglaciální vyhynuly populace v nižších polohách a to nejdříve mezi oblastí rozšíření *Trechus noricus* a mezi Koralpe, která jest co do výškových poměrů nejvíce izolována. Tím byla dána možnost, aby v tomto izolovaném areálu vznikla diferenciací kopulačního orgánu samců nová forma, dnešní *Tr. regularis* PUTZ. V oblasti rozšíření *Tr. noricus* MEIXN. zůstalo déle spojení mezi populacemi na jednotlivých vrcholcích, jejich izolování je data mnohem novějšího a proto se tu dosud rasová diferenciace neprojevila.

Podobným způsobem možno vysvětliti i rasové rozčlenění jiných alpských, vysokohorsky žijících druhů Carabidů i jiných Coleopter. Na př. rasové rozčlenění *Trechus elegans* PUTZ. ve vých. části Alp s rasami *elegans elegans* PUTZ., *elegans obirensis* SCHÖN., *elegans schusteri* GGLB. a *elegans carniolicus* GGLB.; druhové a rasové rozčlenění *Trechus longicollis* DAN. v oblasti od Mt. Pasubio až po Kraňsko; druhové a rasové rozčlenění forem podrodu *Leirides* PUTZ. z rodu *Amara* BON. a j. (HEBERDEY 1939, p. 160—161).

Také v Karpatech nacházíme obdobné poměry geografického rozšíření a rasové diferenciace některých Coleopter. Na př. východokarpatský *Duvalius ruthenus* RTT., žijící vysokohorsky i subalpinsky ve vyšším pásmu lesa, je znám ve 3 rasách. Rasa *ruthenus ruthenus* RTT. byla popsána z Čorné Gory v Podkarpatsku, vyskytuje se na Pietroši a Hoverle.

V Bukovině na východ odtud žije na Rareulu rasa *articollis* JEANN. V Rodenských horách žije rasa *trisetifer* JEANN., kterou jsem sbíral u sněžných polí na Pietrošulu asi ve výši 1700 m. n. a asi ve stejné nadmořské výšce i na Ineulu.

Oblast výskytu rasy *ruthenus* je dnes izolována od oblasti Rareulu polohami, kde výška horských sedel klesá namnoze pod 1000 m nadmořské výšky. Podobně jest izolována od rareulské oblasti (kde žije forma *articollis*) i oblast Rodenských hor, kde se vyskytuje rasa *trisetifer*. V glaciální době byla však snížením sněžné hranice dána možnost, aby tento druh zaujímal souvislý areál rozšíření a i kdybychom předpoklá-

dali, že vznikly již určité rasové diferenciace v riss-würmienském interglaciálu, musily by tyto promísením populací opět zmizeti. Zdá se tedy nesporně, že i tyto rasy vznikly až v postglaciální době.

Komplikovanější poměry jsou u 4 příbuzných druhů *Duvalius procerus* PUTZ., *D. proceroides* JEANN., *D. roubali* JEANN. a *corpulentus* WEISE.

Duvalius procerus je endemický druh na pohoří Transsylvanských Alp kolem Brašova, kde žije v subalpinním a alpinním pásmu. Areál rozšíření je dlouhý asi 50 km.

Duvalius proceroides JEANN. je endemitem Rodenských hor. Rozšířen v areálu o průměru sotva 30 km. Sbíral jsem jej na Pietrošulu a Ineulu v subalpinském pásmu.

Duvalius roubali JEANN. je endemitem v oblasti Čorné Gory (Hoverla, Pop Ivan, Pietroš). Areál rozšíření je asi 35 km.

Duvalius corpulentus WEISE je rovněž endemitem v oblasti Čorné Gory (Hoverla, Bliznica a v nižších polohách ve stinné rokli u Kúz). Areál rozšíření kryje se z valné části s areálem rozšíření *Duv. roubali* JEANN.

Areály rozšíření těchto druhů jsou tedy velmi omezené. Žádný druh z této skupiny nezasahuje do Bukoviny, ačkoliv je tu souvislost bukovinských pohoří jak s pohořími Karpatské Ukrajiny, tak s Rodenskými horami. Rovněž scházejí spojující články těchto druhů v horské oblasti mezi Rodenskými horami a Transsylvanskými Alpami (řada lokalit v této oblasti je dobře prozkoumána, takže možnost objevení spojujících článků je velmi malá). Jsou tedy tyto druhy zřejmě relikty, zbytky kdysi po celé oblasti vých. a již. Karpat rozšířeného pradruhu, který se přizpůsobil ekologicky na biotopy horského pásma. Isolováním těchto biotopů došlo k diferenciaci ras. Kdy se toto geografické rozpadnutí původního druhu v rasy událo, můžeme se jen dohadovati. JEANNEL (1928, p. 402) se domnívá, že k této rasové diferenciaci došlo již v terciéru. Vzhledem k poměrné příbuznosti všech 4 výše zmíněných druhů a vzhledem k paleontologickým zkušenostem, že terciérní druhy byly přece jen od dnešních druhů značně rozdílné a zvláště již k zcela jiným klimatickým poměrům ve střední Evropě, jsem spíše toho mínění, že k této diferenciaci došlo později, v interglaciálu Midel-risském nebo až v posledním interglaciálu (riss-würmském), kdy klimatické poměry byly podobné dnešním.

Rozšíření horské fauny bylo tehdy jistě podobné jako dnes, t. j. populace určitých horských druhů byly izolovány na jednotlivých vyšších částech karpatského pohoří a byla tu dána možnost vytvoření na těchto izolovaných biotopech lokální rasy. Tyto rasy obývaly asi více méně souvisle všechny vyšší vrcholky od východních až do jižních Karpat. Poslední ledová doba (würm.) decimovala rasy obývající bukovinské Karpaty a oně části horstva karpatského táhnoucí se od severu k jihu, kde asi úplně zmizel les a vytvořila se bezlesá poměrně suchá formace nevhodná pro život těchto převážně vyššímu lesnímu pásmu a vlhkým biotopům přizpůsobených forem. Naopak udržely se tyto formy na jižních svazích vyšších hor, kde chráněny od severu zůstaly v nižších horských polohách menší lesní formace asi přes celé období glaciální. Takovými refugii byly asi údolí Bílé a Černé Tisy pod záštitou Čorné Gory pro druhy *Duv. roubali* JEANN. a *corpulentus* WEISE. Údolí Velkého Samoše, chráněné od severu Rodenskými horami pro druh *Duv. proce-*

roides JEANN. a k jihu otevřená údolí pod Fogarašskými a Brašovskými horami pro druh *procerus* PUTZ.

Společný výskyt blízkce příbuzných druhů *corpulentus* WEISE a *roubali* JEANN. na těchže lokalitách, případ to u petrofilních Coleopter velmi vzácný, vysvětluje JEANNEL (1928, p. 401) tím, že jeden z obou druhů se diferencoval na severnějších vrcholcích, druhý na jižnějších a glaciální dobou byl severnější druh zatlačen k jihu. Tento výklad je pro druhy *roubali* a *corpulentus* celkem přijatelný. Je přijatelný i pro druhý známý případ společného výskytu dvou blízkce příbuzných druhů Trechinů a sice *Typhotrechus crissolensis* DODERO. a *T. ghilianii* FAIRM. v západních Alpách na Mt. Viso, kde tyto druhy přicházejí na společné lokalitě často pod týmiž kameny. I tu je možnost vývoje jednoho z těchto druhů na sousedním vrcholku přijatelná.

Avšak třetí případ společného výskytu *Duvalius biocovensis* HOLD. a *D. comes* SCHEIBEL na pohoří Biokovo ve střední Dalmacii odděleném již od diluvia od ostatních dinarských pohoří, nelze tímto způsobem vysvětliti. Oba tyto druhy jsou mezi sebou blízkce příbuzné a tvoří samostatnou skupinu podrodu *Duvaliotes* vyznačenou od příbuzné druhové skupiny *pilifer* GELB. mnohem primitivnějším stupněm vývoje. Vyloučením možnosti, že by jeden z těchto druhů vznikl na sousedním pohoří, zbývá jen možnost, že tyto druhy vznikly variací na místě na základě fyziologické izolace a to již v minulých geologických obdobích, a že jejich vývoj od té doby pokračoval paralelně. Podobné případy výskytu příbuzných druhů na společné lokalitě jsou známy u *Lepidoptera* a staly se v posledních letech podkladem t. zv. theorie o duálspecích. Na př. HEYDEMANN (Stett. Ent. Zeit. 1943, p. 116—142) se domnívá, že tyto duálspecies (páry druhů blízkce příbuzných, jejichž areály rozšíření se aspoň z části kryjí) vznikly tím, že od původního terciárního druhu se v diluviu diferencoval nový druh pohlavní izolací. Tento nový mladší druh má pak vyšší ekologickou valenci a proto větší možnost přizpůsobiti se severnějším krajinám po případech vyšším horským polohám. WARNECKE (1944, p. 1—12) uvádí mnohé námitky proti theorii HEYDEMANNOVĚ, především upozorňuje na to, že H. PRYER (*Rhopalocera niponoca* 1886), který první užil názvu duálspecie, užil jej v jiném smyslu než HEYDEMANN a to pro druhy vzniklé ze společného původu geografickou variabilitou, jejichž areály se sekundárně přes sebe opět přesunuly. Upozorňuje dále na to, že ekologická valence t. zv. mladších druhů není vyšší, nýbrž spíše kvantitativně rozdílná a konečně, že vznik těchto t. zv. mladších druhů v diluviu je sice theoreticky možný, avšak nikterak dokazatelný. Domnívám se, že podobně jako u výše zmíněných dvou druhů rodu *Duvalius* jedná se aspoň u některých z HEYDEMANNOVÝCH duálspecií o reliktů starých druhů diferencovaných již v terciéru izolací fyziologickou, čímž odpadnou těžkosti, který druh považovati za mladší a který za starší. Domněnka tato je tím oprávněnější, že v některých případech nejedná se jen o druhy 2, nýbrž dokonce o 3 blízkce příbuzné druhy žijící na společné lokalitě.

5. Rasy petrofilních druhů Balkánského poloostrova.

Z vysokohorsky žijících druhů Balkánského poloostrova je jich poměrně málo vázáno čistě na zonu vysokohorskou. Většinu z nich můžeme nalézt i na vhodných místech subalpinního pásma. Je tu tedy po této stránce menší ekologická specialisace než u druhů alpských. Je to pochopitelné z celkového vývoje této fauny, jejíž vznik musíme klásti již do miocénu. V tomto teplém období mohly se na horách Balkánského poloostrova, i když vezmeme v úvahu jejich tehdy snad větší výšku, vyvinouti toliko druhy přizpůsobené vyšším vegetačním pásmům lesa. Naproti tomu v Alpách při jejich větší výšce a severnější poloze můžeme předpokládati již v této době široké bezlesé vysokohorské areály, jež byly pomalu osídlovány druhy pronikajícími sem z pásma subalpinního. Také pokles teploty v miocénu a pozdější kolísání teploty v pliocénu nestačilo na jižnějších balkánských horách k tomu, aby se vytvořila ve větším měřítku přísně stenothermní studenobytná vysokohorská fauna.

Zásahy ledových dob, které právě v Alpách a v Karpatech měly nesporný vliv na ekologickou specialisaci a vyhranění vysokohorských forem, uplatňovaly se na horách Balkánského poloostrova již daleko méně, i když měla některá balkánská pohoří své vlastní zalednění. Značněji uplatňoval se tento vliv jen na severnějších horách Balkánského poloostrova, tam také pronikly některé boreoalpinní druhy. K jihu nejdale do oblasti Šara-planiny a Pirinu.

Naopak uplatňovaly se na geografické diferenciaci balkánské petrofilní fauny bariéry jiného druhu a to zvláště transgrese Egejského moře a vznik t. zv. egejských jezer.

Po celé období numulitické až do tortonienu byla egejská pevnina rozdělena transegejským průlivem spojujícím egejskou pánev s Adrií. Tento transegejský průliv byl jižní hranicí pro mnohé druhy severní Egeidy. Jen druhy okřídlené a létající na větší vzdálenosti byly pravděpodobně společné oběma Egeidám. Vývoj fauny probíhal na těchto ostrovech na sobě více méně nezávisle a podobal se jistě v mnohých rysech vývoji, který prodělává ještě dnes fauna ostrova Madagaskaru, jak jsem se zmínil v předchozích kapitolách.

Důležitou bariérou pro rozšíření fauny v severnější části Balkánského poloostrova je zvláště široké údolí Vardaru a Moravy, údolí těchto řek bylo dle Cviijice vyplněno ve středním miocénu sladkovodním jezerem a tvořilo tedy již dávno bariéru, jež rozdělila areál rozšíření některých petrofilních druhů na západní a východní. Dle toho můžeme na př. počátek diferenciacie ras *Trechus priapus* DAN. klásti již do této doby. Západní rasa *Trechus priapus priapus* DAN. je rozšířena na západ od této bariéry až do Chorvatska a Kraňska, na východ od této bariéry žijí východní rasy *Trechus priapus rhodopeius* JEANN. a *priapus medius* MEIX. Údolí Iskeru a Marice rozdělily pak tento areál dále k severu na severnější a jižnější a isolovala pohoří Balkán od oblasti Rodopsko-rilské, což mělo za následek další diferenciaci petrofilní fauny (rasa *T. priapus divergens* MEIX.)

U některých mutabilnějších forem došlo od té doby geografickou variabilitou k vývoji celých druhových skupin, případně vyhraněných

druhů. Jako takové možno na př. uvést *Pterostichus rhilensis* ROTTB. v oblasti rilsko-rodopské a vikarisující druhy ze skupiny *Pterostichus reisseri-ljumensis* v oblasti Šara-planiny, Albanie, Černé Hory a Bosny-Hercegoviny. Jako severní větev této skupiny izolované na pohoří Balkánu připíná se k nim *Pterostichus merkli* FRIV.

Také dále k jihu mělo vytvoření egejských jezer tektonického původu velký vliv na diferenciaci fauny. Dle ČVIJIČE započaly tyto tektonické procesy již v oligocénu a trvaly až do diluvia. Některá z jezer jsou pak ještě mladšího původu. Mnohá pohoří tvořila v době největšího rozšíření těchto jezer téměř izolované ostrovy. Tak na severu Řecka tvořilo pohoří Karataš (Vermion) ostrov, sahající od oblasti na jihovýchod od nynějšího Ostrovo jezera k jihu až k dnešnímu městečku Adova, kde tento ostrov vybíhal k západu a byl jen úzkou úžinou oddělen od ostrovní skupiny horské, sahající od Peristeru u Bitolje na jih. Od karatašské skupiny byla na jihu oddělena úzkým pruhem sledujícím někdejší jezero Elymské horská skupina Olympu, která byla též po určitou dobu oddělena od oblasti peristerské. Thessalské, Elymeské, Antioské (vardarské) jezero oblévalo tuto oblast, jež jen k jihozápadu byla spojena úzkou šíjí s horskou oblastí Oxia. Oblast peristerská byla pak pelagonským jezerem oddělena od oblasti Nidže-planiny a Kožuf-planiny, souvisela však přes Selečku-planinu na sever od pelagoského jezera přes Baba-planinu (1654 m blíže Kruševa) s horskou oblastí na sever od Ochridského jezera ležící. Také pohoří Belasica mezi Strumou a Vardarem tvořilo ostrov. Pohoří Ossa tvořilo rovněž ostrov ohraničený zaplaveným údolím Tempi a Thessalským jezerem, které sahalo na západ až do oblasti u Trikalý. Také pohoří Pelion bylo izolováno od Ossy. I dále k jihu Balkánského poloostrova jsou četné stopy sladkovodních jezer, které společně s transgrese Egejského moře měly velký vliv na diferenciaci a rozšíření fauny na Peloponnésu, Krétě i Egejských ostrovech.

I když tato jezera nebyla současná a byla postupně vyvolávána tektonickými procesy, tvořila při svém ústupu širší neb užší pruhy nepevných sedimentů, jež pro vyhraněné nelétající petrofilní druhy staly se nepřekročitelnou překážkou rozšíření a tím byly pro tuto kategorii druhů vytvořeny izolované oblasti vhodné pro vznik geografických ras.

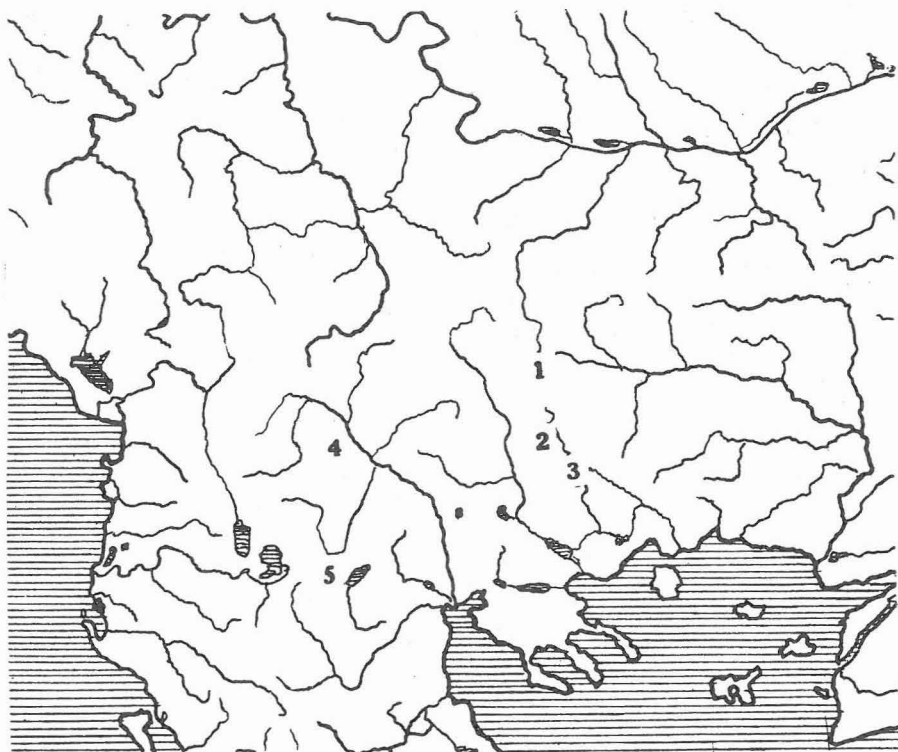
6. Rasová diferenciacie druhů v severnější části Balkánského poloostrova.

V severnější části Balkánského poloostrova jsou ekologické poměry horských petrofilních druhů ještě podobné alpským. Z vysokohorských druhů vyskytuje se na př. v oblasti Mussaly a Rily *Molops rhodopensis* APF., jehož rasa *kouřili* MAŘ. vyskytuje se na Pirinu. Vikarisující druh *M. matchai* ROUB. žije na macedonském pohoří Japupica a rasa tohoto druhu *purkyněi* MÜLL. na pohoří Kaimakčalan a Kožuf-planina (obr. 5). Druhovú diferenciacie těchto dvou příbuzných geografických druhů musí býti velmi stará, ježto jsou jejich areály od sebe odděleny údolními Vardaru a Moravy, která, jak již bylo výše řečeno, byla již ve středním miocénu vyplněna sladkovodním jezerem. Dnešní dosud pozorovatelnou příbuznost obou geografických druhů vyjádřenou jak podobností habitů tak i velmi podobným tvarem samčího kopulačního orgánu,

můžeme si vysvětliti jen tím, že vývoj obou těchto druhů probíhal paralelně. Oba druhy udržely se jen na několika pohořích a oba druhy mají sklon k tvoření geografických ras. Všimněme si jich podrobněji.

Molops rhodopensis APF. vyskytuje se na Mussale a na Rile-planině. Žije vysokohorsky, většinou u sněžných polí. Na pohoří Pirin vyskytuje se rasa *rhodopensis kouřilí* MAŘ. liší se od typické formy širším tvarem těla, k basi méně zúženým štítem a mnohem kratší, na konci úžeji a pravidelněji zaokrouhlenou špičkou penisu.

Pohoří Pirin jest na severu od Rily odděleno jen neúplně. Přes hřebeny Mali Bregovi souvisí s džendemskou a suchiačalskou oblastí a přes ně s Rilou. Přes Demirkapiju souvisí s oblastí mussalskou. Výška hřebenu klesá tu málokde pod 1600 m. Teprve dále k jihu je rozděleno údolími řek Osenovy a Elovce, sedlem Han Predel a údolím Rablovy řeky, kde polohy klesají i pod 1100 m nadmořské výšky. Odtud pak k jihu



Obr. 5. Geografické rozšíření vikarisujících petrofilních druhů *Molops rhodopensis* APF. a *M. matchai* ROUB. oddělených od sebe údolími Vardaru a Strumy (Coleoptera, Carabidae).

1. *Molops rhodopensis rhodopensis* APF., Rila, Mussala.
2. *Molops rhodopensis kouřilí* MAŘ., Pirin.
3. *Molops rhodopensis* ssp., Alibotuš.
4. *Molops matchai matchai* ROUB., Golešnica (Jakupica).
5. *Molops matchai purkyněi* MÜLL., Kajmakčalan, Kozuf-planina.

táhne se hlavní hřeben Pirinu s nejvyšší horou Jel-tepe 2920 m vysokou, jenž se jen ponenáhlu svažuje k jihu a v polohách asi kolem 800 m n. m. souvisí s pohořím Alibotuš. Musíme tedy předpokládati, že v ledové době, kdy v oblasti Pirinu bylo 11 ledovců, z nichž největší Damjanica měl 17 km² a dosahoval nejnižšího bodu v 1220 m nadmořské výšky, byly pro tento vysokohorský druh poměry takové, že se mohl rozšířit po celém pohoří Rily, Pirinu i Alibotuše. Na tomto posledním pohoří zjistil jsem tento druh v r. 1929, bohužel jen v jediném samičím exempláři, který náleží asi dosud nepopsané nové rase. Rozpad areálu rozšíření na enklavu rilsko-mussalskou (rasa *rhodopensis* APF.), pirinskou (rasa *kouřili* MAŘ.) a na biochor na Alibotuši počalo snad již v starších interglaciálních, avšak definitivně nastal teprve v postglaciální době.

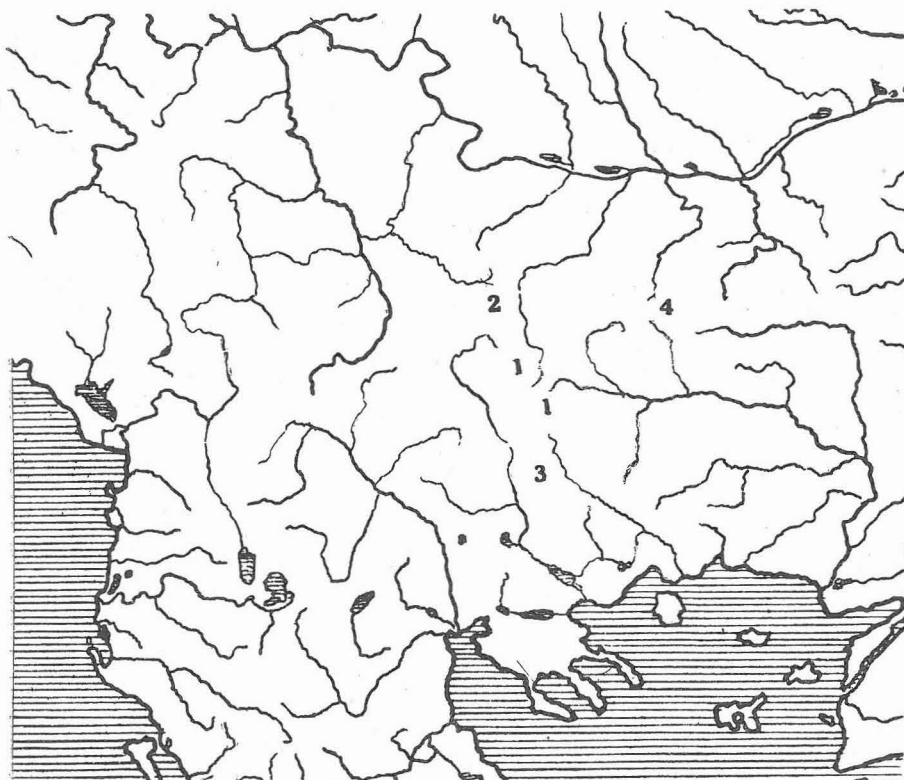
Podobný vývoj prodělal i vikarisující druh *Molops matchai* obývací Jakupicu-planinu v Macedonii. Tato planina tvoří se svými předhory celkem izolovanou horskou skupinu, která jest na severozápadě, na severu a severovýchodě ohraničena obloukem řeky Vardaru. Údolí Vardaru jest již na horním toku celkem nízko položené, na př. u Gostivaru 528 m n. m., u Skoplje již jen 249 m, u Velesu 174 m n. m. Na jihu je tato horská skupina ohraničena dosti širokým údolím řeky Babuny. Zůstává zde tedy jen úzké spojení na jihovýchodě s pohořími Kurlov Kam a Buševskou planinou a dále na jih s hřebeny plakenské planiny až k Peristeru, kde výška hřebenu neklesá mnoho pod 1000 m. Dále pak navazují tyto hory na spojení s Kajmakčalanem a Kožuf-planinou. Na obou těchto jmenovaných pohořích žije rasa *matchai purkyněi*. Po morfologické stránce je tato rasa bližší typickému *matchai* ROUB. morfologická podobnost je tu větší než mezi rasami *Molops rhodopensis rhodopensis* a *rhodopensis kouřili*. Je to vysvětlitelné tím, že druh *matchai* není tak přísně vysokohorský jako druh *rhodopensis* a vyskytuje se též ve vyšším pásmu lesa. Isolovanost obou horských areálů rozšíření u *Molops matchai* nastala zřejmě později a jedná se zde asi o mladou rasu až z doby postglaciální.

Velmi podobná je historie a rozčlenění druhů *Trechus rambouseki* BREIT. Endemického vysokohorského druhu popsáno z Mussaly, který jsem zjistil i na Rila-planině. K jihu zasahuje tento druh na Pirin-planinu, kde žije i v polohách těsně pod vrcholem Jel-tepe asi ve výši 2800 m n. m. Pirinské exempláře jsou jen poněkud větší než rilské a mussalské a jeví jen nepatrné morfologické odchylky rasy in statu nascendi.

Na Jakupici planině žije příbuzný, zřejmě vikarisující druh a sice *Tr. göbli* BREIT. Nominální rasa tohoto druhu byla popsána z Peristeru u Bitolje. Formu z Jakupica-planiny popsal JEANNEL jako subspecie *matchai*, avšak morfologické rozdíly obou forem jsou tak nepatrné, že i tu můžeme mluvit nejvýše jen o rase in statu nascendi. Tátáž rasa vyskytuje se i na Šara-planině.

Také petrofilní druhy subalpinního pásma prodělaly namnoze stejnou diferenciaci rasovou jako výše zmíněné druhy vysokohorské. Jako příklad uvádím rasy geografického druhu *Pterostichus rhilensis* RRTB. (Viz obr. 6.)

Tento druh vyskytuje se na pohořích Vitoša, Rila a Mussala a na Pirinu. V každé z těchto oblastí tvoří silně diferencovanou rasu lišící se od druhých ras i rozdíly na samčích kopulačních orgánech. Jeho výškové



Obr. 6. Geografické rozšíření druhu *Pterostichus rhilensis* RTTB. a *P. merkli* FRIV.

1. *P. rhilensis rhilensis* RTTB., Rila, Mussala, záp. Rhodopy.
2. *P. rhilensis vitošensis* MAŘ., Vitoša.
3. *P. rhilensis kouřili* MAŘ., Pirin.
4. *P. merkli* FRIV., Kaloferský Balkán.

rozšíření je dle mých zkušeností asi od výše 1400 m až k nejvyšším vrcholům. Na př. na Pirinu nalezl jsem rasu *rhilensis kouřili* MAŘ. pod samým vrcholkem Jel-tepe téměř ve výši 2900 m.

Rasa z Vitoša-planiny *P. rhilensis vitošensis* MAŘ. (MAŘAN 1933, p. 73—75) je klenutější a žije muscikolně, rasa *rhilensis rhilensis* RTTB. z Rily, Mussaly a záp. Rhodop žije nejhojněji v areálu nad pásmem lesa u sněžných polí a je plošší a širší. Pirinská rasa *rhilensis kouřili* MAŘ. je od obou nejodchylnější a liší se i v chetotaxii od obou předchozích. Počátek diferenciace těchto ras spadá asi již do interglaciálů, jejich vyhranění pak dokončilo se v době postglaciální.

7. Rasová diferenciace druhů v jižnější části Balkánského poloostrova.

Mezi petrofilní faunou Carabidů jižnější části Balkánského poloostrova můžeme rozeznávat 3 ekologické kategorie druhů.

První kategorii tvoří druhy vyššího horského pásma od horní hranice lesa až k sněžným polím žijící. Příkladem mohou být na př. druhy

Nebria aetolica APF. a *taygetana* RTTB. Tyto dva beze sporu velmi blízce příbuzné druhy jsou endemity balkánského poloostrova a jejich původní forma vyvinula se asi zde z ripikolního okřídleného druhu. Tento druh osazoval horské biotopy podobným způsobem jak to dnes na př. můžeme pozorovati u *Nebria testacea* SLIV. v Řecku i na Krétě. Ztrátou křídel, která nastala asi spontánně v celé oblasti rozšíření, tak jak to bývá běžné u většiny Carabidů, byly populace tohoto druhu čím dále tím více vázány k horským biotopům, kde větší stálost vlhkosti jim umožnila přecháti i suché periody, které vyhubily asi populace v nížeji položených sušších končinách. Vlivem tektonických procesů postihujících Balkánský poloostrov a zvláště změny v pliocénu a v diluvium spolu se změnami klimatu způsobily, že původní široký areál rozšíření se rozpadl na několik izolovaných horských oblastí, kde počala rasová difference. Sledujeme-li rozšíření těchto forem od jihu k severu (viz mapka obr. 7), máme tu tento obraz geografické rasové variability:

1. *N. taygetana taygetana* RTTB. obývá pohoří Taygetos na jižním Peloponesu, kde žije vysokohorsky.

2. *N. taygetana chelmosensis* MAŘ. byla mnou zjištěna na sev. Peloponesu na pohoří Chelmos a to jak v horním pásmu lesa, tak i u sněžných polí (MAŘAN 1944, p. 183).

3. *N. taygetana všetečkai* MAŘ. obývá pohoří Giona a Parnas v jižní části kontinentálního Řecka. Dle údajů v literatuře a dle označení exemplářů sbíraných Rambousekem žije vysokohorsky.

Tyto tři rasy tvoří geografický druh *taygetana* RTTB., jež dále k severu je substituován vikarisujícím geografickým druhem *N. aetolica* APF., která je též rozčleněna v řadu geografických ras:

1. *N. aetolica aetolica* APF. žije nivikolně na pohoří Veluchi.

2. *N. aetolica olympica* MAŘ. je velmi hojnou formou na Olympu, kde žije nivikolně po celém vysokohorském pásmu tohoto pohoří asi od výše 2000 m n. m.

3. *N. aetolica peristerica* APF. nivikolně žijící na pohoří Peristeru u Janiny.

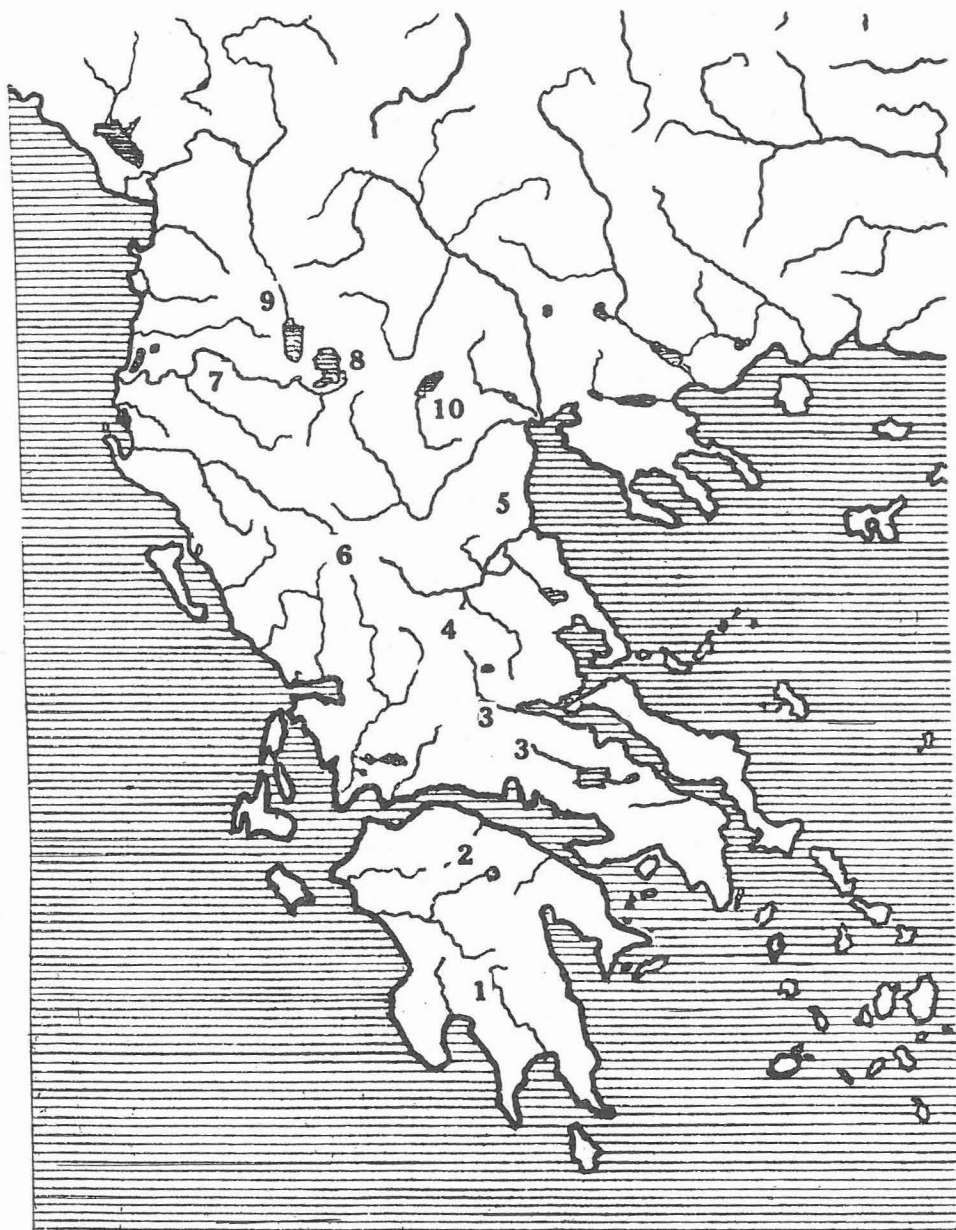
4. *N. aetolica tomoricensis* WINKL. (in lit.) na Tomoru v Albanii.

5. *N. aetolica macedonica* MAŘ. na pohoří Peristeru u Bitolje.

6. *N. aetolica rambouseki* MAŘ., velmi blízká předešlé rase, na Krstacu, v pohoří Jablanica.

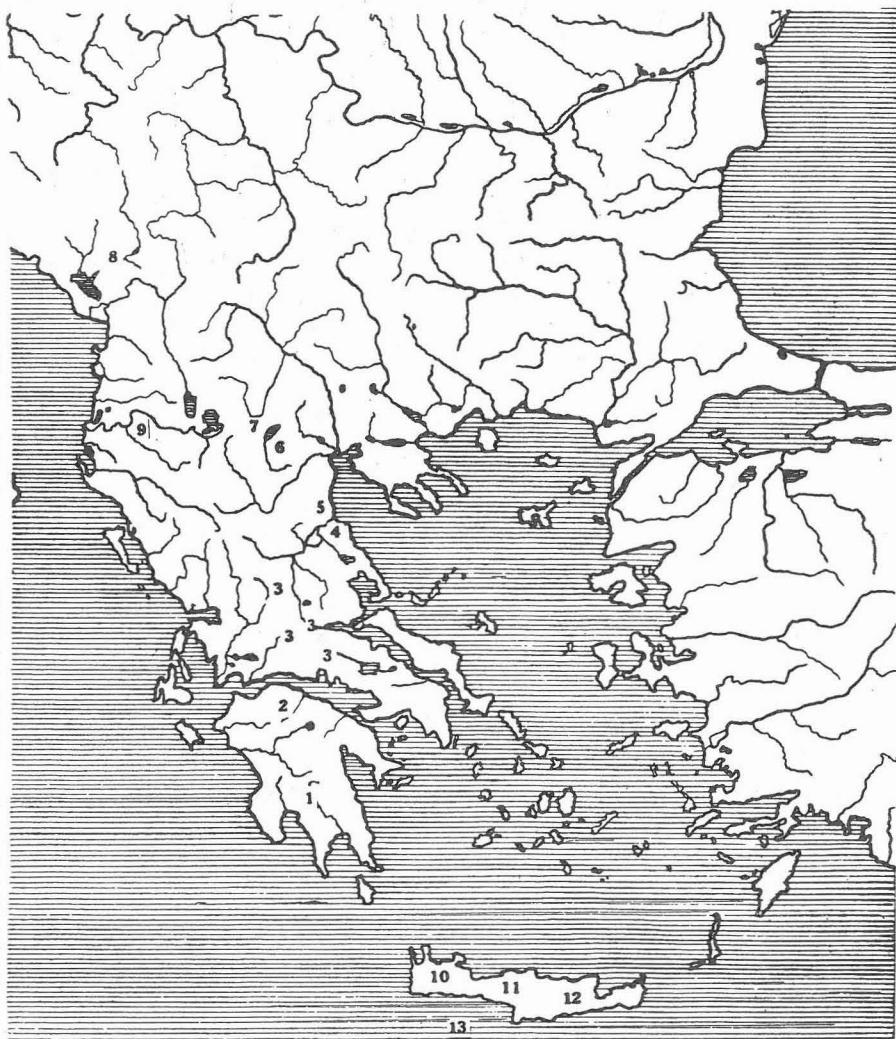
7. *N. aetolica vermionica* MAŘ. na pohoří Vermion (Karataš) v sev. Řecku nivikolně žijící.

Z rozšíření těchto forem můžeme především souditi, že vytvoření korintského zálivu nebylo příčinou diferenciace geografických druhů *taygetana* a *aetolica*, nýbrž že tyto formy jsou starší než vytvoření tohoto zálivu. V době jeho vzniku byly již tyto formy pravděpodobně diferencovány. Bariéra, která způsobila izolaci areálu *N. taygetana* od areálu rozšíření *N. aetolica*, musí ležeti severněji a to mezi jižními výběžky Pindu a horskou skupinou Giona Parnas. Diferenciace severnějších ras *N. aetolica* je pak pochopitelná vznikem oněch sladkovodních pánví, jež způsobily téměř ostrovní postavení jednotlivých horských skupin. Během mladšího terciéru a diluvia. Vliv ledových dob uplatnil se jen u severních ras. Z postglaciální doby je asi rozčlenění ras *aetolica macedonica* MAŘ. na Peristeru u Bitolje a *aetolica rambouseki* MAŘ. na pohoří Jablanice.



Obr. 7. Rozšíření ras geografických druhů *Nebria taygetana* RTTB. *N. aetolica* APF.

1. *N. taygetana taygetana* RTTB., Taygetos.
2. *N. taygetana chelmosensis* MAŘ., Chelmos.
3. *N. taygetana všetečkai* MAŘ., Parnassos, Giona.
4. *N. aetolica aetolica* APF., Veluchi.
5. *N. aetolica olympica* MAŘ., Olymp.
6. *N. aetolica peristerica* APF., Peristeri u Janiny.
7. *N. aetolica tomoricensis* WINKL. i. litt., Tomor.
8. *N. aetolica macedonica* MAŘ., Peristeri u Bitolje.
9. *N. aetolica rambouseki* MAŘ., Jablanica, Krstac.
10. *N. aetolica vermionica* MAŘ., Vermion.



Obr. 8. Rozšíření geografických druhů *Zabrus aetolus* SCHAUM. (1–9) a *Z. oertzeni* RTTR. (10–13).

1. *Z. aetolus hellenicus* HEYD., Taygetos.
2. *Z. aetolus erymanthinus* GANGLB., Olonos.
3. *Z. aetolus aetolus* SCHAUM., Parnassos, Oxia, Veluchi, Oeta.
4. *Z. aetolus ossensis* MAŘ., Ossa.
5. *Z. aetolus borisi* BREIT., Olymp.
6. *Z. aetolus matějkai* MAŘ., Vermion.
7. *Z. aetolus purkyněi* MAŘ., Kajmakčalan.
8. *Z. aetolus kodymi* MAŘ., Prokletia.
9. *Z. aetolus lonae* MÜLL., Tomor — Toik.
10. *Z. oertzeni leukaorensis* MAŘ., Kréta, Leuka Ori.
11. *Z. oertzeni oertzeni* RTTR., Kréta, Psilorithi.
12. *Z. oertzeni creticus* RTTR., Kréta, Lasithi.
13. *Z. oertzeni gaudoisensis* MAŘ., ostrov Gaudos.

Druhou kategorií druhů tvoří druhy obývající horské stepi. K nim náleží na př. geografický druh *Zabrus aetolus* SCHAUM. (MAŘAN 1940, p. 29—35). Druh původem jistě z okřídlené formy obdobné dnešnímu *Zabrus tenebrioides* GOEZE, jež měla značné rozšíření po stepích Egeidy. I tu ztrátou křídel vznikla větší vázanost jedinců tohoto druhu na biotop a specialisace na horské stepi. Analogický příklad nalézáme na př. na Krétě u ras *Zabrus oertzeni oertzeni* RRT. na pohoří Psilorithi a rasy *oertzeni leukaorensis* na pohoří Leukaori (viz obr. 8), kde rasa *oertzeni* žije ještě dnes i v nízké položených krajinách, ale je zde velmi vzácná, kdežto v horách náleží k nejhojnějším druhům Coleopter. Areál rozšíření obou těchto forem byl asi porušen v diluviu, jak nasvědčují sladkovodní uložení v krajinách mezi těmito dvěma krétskými pohořími.

Rasy druhu *Z. aetolus* SCHAUM. jsou pokročilejší ve vývoji a více specialisovány na vyšší horský areál nad pásmem lesa. Peloponeské rasy *aetolus hellenicus* HEYDEN. na Taygetu a *aetolus erymanthinus* GGLB. z pohoří Olonos jsou mezi sebou blížeji příbuzné a jejich morfologické vyhranění proti rase *aetolus aetolus*, která zasahuje v kontinentálním Řecku nejdále na jih, je daleko ostřejší. Zdá se tedy, že k diferenciaci těchto ras přispěla izolace způsobená vznikem Korintského zálivu. Bariéra, jež rozdělila na sever odtud areál rozšíření *N. taygetany* od *N. aetolica*, neměla vliv na tento druh, neboť byl pravděpodobně v době, kdy tato bariéra působila, ještě okřídlený nebo aspoň nespecialisovaný na horský biotop. Dále k severu vznikaly rasy podobně jako u *N. aetolica*. Dosud jsem zjistil tyto rasy:

1. *Z. aetolus aetolus* SCHAUM. na pohoří Veluchy, Oxia, Oeta, Parnas.

2. *Z. aetolus ossensis* MAŘ. na pohoří Ossa.

3. *Z. aetolus borisi* BREIT. na Olympu.

4. *Z. aetolus matějkai* MAŘ. na pohoří Vermion.

5. *Z. aetolus purkyněi* MAŘ. na pohoří Kaimakčalan.

6. *Z. aetolus kodými* MAŘ. na pohoří Prokletia.

7. *Z. aetolus lonae* MÜLL. na pohoří Toik v Albanii. (Viz mapku rozšíření, obr. 8).

Podobným způsobem se diferencovaly i druhy a rasy rodu *Dorcadion* sdílející se zástupci rodu *Zabrus* obvykle tytéž biochory.

Třetí kategorií tvoří druhy lesního pásma. Jako příklad můžeme uvést druhy *Molops spartanus* a *Molops parnassicola* KR. (MAŘAN 1940, p. 190—193). Oba druhy jsou zřejmě monofyletického původu, diferencované geografickou variabilitou a to tak, že *M. spartanus* SCHAUM. s rasami *spartanus* SCHAUM. na Taygetu, rasou *chelmosensis* MAŘ. na pohoří Chelmos a ostrovní rasou *cephalonicus* MÜLL. na ostrově Kefalonii se diferencovaly na Peloponesu a jmenovaném ostrově, ostatní rasy geografického druhu *parnassicola* a některé vikarisující druhy pak v oblasti kontinentálního Řecka. Podobně jako zmíněné rasy *Z. aetolus*. Jsou to rasy: *parnassicola* (Parnas), *valonensis* MÜLL. (Valona v Albanii), *peristericus* APF. (Peristeri u Janiny), *eurytanicus* MÜLL. (Veluchi, Oxia, Oeta), *thessalicus* (Ossa a Olymp), *weiratheri* MÜLL. (Buč, Vermion), dále sem náležejí blíže příbuzné druhy *M. štokáni* MAŘ. z pohoří Zygos u Malakasia, žijící dnes ve společnosti rasy *peristericus* APF., diferenco-

vaný však na některém izolovaném biotopu (podobně jako na př. vznikla rasa *Pterostichus vulgaris nivalis* APF.) Totéž platí i o *M. maderi* MÜLL. v oblasti u Kruje v Albanii. *M. doderoi* SCHATZM. z pohoří Athos je zřejmě geograficky nejvzdálenější rasou *M. parnassicola*.

Podobné rošíření a geografickou variabilitu vykazuje i *Tapinopterus extensus*, druh jihoegejského původu (MAŘAN, 1939, p. 295—303).



Obr. 9. Geografické rozšíření druhů rodu *Tapinopterus* sect. *Nesosteropus* GANGLB. z nejbližšího příbuzenství druhu *creticus* FRIV. (Coleoptera, Carabidae).

1. *Nesosteropus creticus creticus* FRIV., Kréta.
2. *Nesosteropus creticus gaudoensis* MAŘ., ostrov Gaudos.
3. *Nesosteropus obenbergeri cyprius* MAŘ., Cypr.
4. *Nesosteropus obenbergeri obenbergeri* MAŘ., Karamanie, Adana.
5. *Nesosteropus šusterai* MAŘ., Pisidský Taurus, Murtana.
6. *Nesosteropus ganglbauerianus* LUTSCH., již. Sporady.

Vidíme, že v geografické diferenciaci petrofilních druhů na severu balkánského poloostrova uplatňoval se ještě vliv ledové doby, podobně jako v Alpách. V jižnějších oblastech pak převládá vliv biotopů izolovaných vlivem tektonických změn a s nimi spojeným vznikem vodních pánví a mořských transgresí. I tu můžeme často sledovati vývoj těchto ras a druhů až do minulých období geologických.

Druhy severnějšího původu, indiferentní vůči podkladu, na němž žijí, mají v jižní oblasti svého rozšíření namnoze podobné poměry geografické variability jako petrofilní druhy subalpinního pásma. Tyto

druhy rozšířily svůj areál na Balkánský poloostrov v ledových obdobích. Oteplení klimatu uvěznilo tyto druhy na jednotlivých horských enklávách a přispělo tak u nich k rasové diferenciaci. Náleží sem zvláště některé druhy rodu *Carabus* s. l., na př. *C. (Procrustes) violaceus* L. s četnými rasami, v různém stupni diferenciaci na jednotlivých balkánských pohoří. Naopak mnohé druhy indiferentní vůči podkladu zvětšující v postglaciální době svůj areál k severu, tvoří většinou v širokých oblastech střední a severnější Evropy geografických ras. Jejich areál rozšíření je tu celkem souvislý a dochází k stálému mísení populací, které vzniku ras zabraňuje. Takovým druhem je na př. *Procrustes coriaceus* L., který na Balkáně tvoří řadu geografických forem, diferencovaných v různých dobách, kdežto v širokých oblastech střední Evropy, na př. v Čechách, v Německu, Francii žije jen jediná rasa.

8. Rasy a druhy ostrovní.

Vývojový a paleogeografický význam ras a druhů vzniklých ostrovní izolací nejlépe lze pozorovati z některých příkladů. Za zvláště vhodnou k těmto pozorováním pokládám faunu Carabidů ostrova Kréty, s jejími úzkými vztahy k fauně Cypru, jižní části Malé Asie, Rhodu a Egejských ostrovů na jedné straně a vzdálenějšími vztahy k fauně Peloponesu a řeckého kontinentu na straně druhé. Na základě musejního a mnou a Dr. ŠTĚPÁNKEM a Dr. TABORSKÝM na Krétě v letech 1934—1938 sbíraného materiálu, podrobil jsem podrobné revisi systematické řadu druhů krétských Carabidů i jiných skupin *Coleopter*, právě tak jako těmto příbuzné druhy a formy z výše zmíněných oblastí. Srovnáním těchto příbuzných forem dospěl jsem k řadě vývojově i paleogeograficky zajímavých poznatků, které dosud ušly pozornosti, neb systematické znaky mnohých druhů a forem byly dotud studovány jen povrchně. Mnoho druhů uváděných na př. v CSIKHO přehledu krétských *Carabidů* (1914), bylo zřejmě špatně determinováno nebo byly nekriticky přejaty údaje ze starších prací, aniž byla druhová a rasová příslušnost uváděných forem přezkoušena. Tím byl značně skreslen obraz krétské fauny *Carabidů* a důležité vztahy paleogeografické ušly vůbec pozornosti.

Dle mých zkušeností možno rozdělit endemické druhy a rasy krétských *Carabidů* do 3 kategorií:

1. Druhy a rasy, jejichž příbuzné formy vyskytují se jen na Krétě, na jižnějších Egejských ostrovech, Cypru, jižní Malé Asii, případně v Syrii.

2. Druhy a rasy jejichž příbuzné formy vyskytují se jen na Balkánském poloostrově hlavně v jižnějším Řecku neb na Ionských ostrovech.

3. Druhy a rasy, jejichž příbuzné formy mají větší rozšíření v mediterranní, případně palearktické oblasti.

Do první kategorie náleží na př. *Tapinopterus creticus* FRIV., který systematicky náleží do skupiny druhů označené GANGLBAUEREM jako *sectio Nesosteropus*. Druhy této sekce mohli bychom plným právem označiti jako *genus geographicum*. Jsou vyznačeny od ostatních zástupců rodu *Tapinopterus* řadou podstatných systematických znaků a naopak mezi sebou vykazují velmi blízkou příbuznost. (Conf. MAŘAN 1932, p. 47—56.)

Značná individuální variabilita a výskyt formy se širokým štítem u druhu *Nesosteropus creticus* FRIV. na horách krétských, kterou jsem označil jako morpha *idae* MAŘ. ukazují na značnou mutabilitu tohoto druhu. Nepřekvapuje proto, že na ostrůvku Gaudos jižně od Kréty ležícího vyskytuje se již ostřeji vyhraněná rasa *N. creticus gaudoensis* MAŘ. (MAŘAN 1940, p. 57—58).

Všimněme si nyní nejbližších příbuzných druhů *N. creticus* FRIV. (viz obr. 9). Jsou to beze sporu 2 blíže příbuzné druhy a to: *N. obenbergeri* MAŘ. s rasou *obenbergeri obenbergeri* z Karamenie v jižní části Malé Asie (Adana) a rasou *obenbergeri cyprius* MAŘ. z ostrova Cypru a *N. šusterai* MAŘ. z Murtany na jižních svazích Pisidského Tauru. Oba tyto druhy jsou mezi sebou velmi blíže příbuzné a zřejmě se diferencovaly z téže původní formy geografickou variací. Při tom jejich příbuznost mezi sebou je větší než s druhem *creticus* FRIV. K druhu *šusterai* MAŘ. se geograficky i morfologicky připínají jednak 3 horské maloasijské druhy *N. weiratheri* MÜLL., vysokohorský druh z pohoří Davras v Pisidském Tauru, *N. kunzeni* MÜLL. z pohoří Anamas a *Dipoiras* rovněž ve vysokých polohách žijící a *N. laevisternus* MÜLL. objevený WEIRATHEREM v jedné jeskyni dipoiraského pohoří a i volně lapidikolně v Pamfylském Tauru, jednak skupina ras a druhů příbuzných s *N. laticornis* FAIRM. Klasická lokalita *N. laticornis* není přesněji udána v původním popise, avšak s popisem se shoduje nejlépe rasa z oblasti u Cařihradu a Sabandje. Jižněji v Karii žije rasa *laticornis carianus* STRANEO a na ostrově Rhodu rasa *rhodius* STRANEO. Na Dodekanesu připojuje se k těmto formám další species *geographica* *N. kapparicola* GGLB. z ostrova Kappari a dle STRANEA i na Rhodu se vyskytující, s rasou *schatzmayri* STRANEO z ostrova Castelrosso. Do blízkého příbuzenství těchto forem náleží mně in natura neznámý druh *N. ganglbauerianus* ze Sporadských ostrovů (Karpáthos, Aramantia, Cassos a Symi) a snad i dosud jen v jediném samičím exempláři známý *N. insulicola* TSCHITCH. z ostrova Thassos. Všecky tyto druhy možno shrnouti v jediný genus *geographicum*. Systematicky mnohem vzdálenější jest *N. diadochus* LUTSCH. z Euboe s rasou *continentalis* BREIT. z pohoří Pelion.

Morfologicko vývojově můžeme u tohoto genus *geographicum* konstatovati několik dokladových faktů:

1. Geografické formy této skupiny vyznačují se značnou variabilitou individuální, která se týká i některých znaků, jež mohou býti někdy v kombinaci s jinými znaky pokládány při určité konstantnosti za znaky ras. Čili individuální variabilita naznačuje tu směr znakové diferenciacce, jež v uzavřených areálech nabývá konstantnosti a stává se znakem rasy. Na př. variabilní počet štětinek na posledním abdominálním sternitu u samců *N. creticus creticus* FRIV., konstantně rozmnožený počet těchto štětinek u rasy *creticus gaudoensis* MAŘ., podobně počet pórových teček ve druhé rýze na krovkách, tvar štítu atd.

2. Znaky ras se mění poněkud i dle biotopu, na němž rasa žije, na př. širokoštitá forma *N. creticus* m. *idae* MAŘ. na horách Psiloritis a Leukaori, je dokladem toho, že i vnější podmínky životní mají vliv na morfologické znaky ras, a že formy této skupiny vykazují i v tomto směru značnou mutabilitu. Zjev tento je dokladem i toho, že a) tyto formy se skutečně mohou odvozovati od společného kmene na základě



Obr. 10. Geografické rozšíření ras *Carabus banoni* DEJ.

1. *C. banoni banoni* DEJ., Kréta, ostr. Dia.
2. *C. banoni táboorský* MAŘ., ostr. Gaudos.
3. *C. banoni anatolicus* CHAUD., Cypr.
4. *C. banoni lycius* BREUN., Lycie.

variability ekologicko-geografické, b) že rasy mohou se přizpůsobiti různým biotopům. Na Krétě, která má velmi chudou petrofilní horskou faunu, zaujímá *N. creticus* ve formě m. *idae* horské biotopy a mění se tak ve formu horskou i morfologicky vyznačenou. Per analogiam dovědeme si pak vysvětliti vznik horských vikarisujících druhů *N. laevisternus*, *weiratheri* a *kunzeni* od formy příbuzné s dnešním *N. šusterai* v jižní části Malé Asie.

3. Rasy, které na sebe navazují geograficky, jsou i morfologicky nejblíže. Příklad: a) *Nesosteropus creticus creticus* z Kréty a *creticus gaudoensis* z Ostrova Gaudos. b) *N. obenbergeri obenbergeri* z oblasti u Adany a *obenbergeri cyprius* z ostrova Cypru. c) *N. kapparicola kapparicola* z ostrova Kappari a Rhodu a rasa *schatzmayri* z ostrova Castello-rosso atd.

Z čehož vyplývá též, že formy tohoto cyklu jsou si tím blíže morfologicky, čím kratší doba uplynula od jejich geografické izolace.

Stejně cenným dokladem pro řešení těchto otázek je rozšíření geografického druhu *Procrustes banoni* DEJ. (viz obr. 10).

BREUNING (1937) rozdělil formy sem náležející do 2 druhů a sice

P. banoni DEJ., jenž obývá Krétu a *P. anatolicus* CHAUD. obývající ostrov Cypr s rasou *lycius* BREUNING z jižního pobřeží Malé Asie.

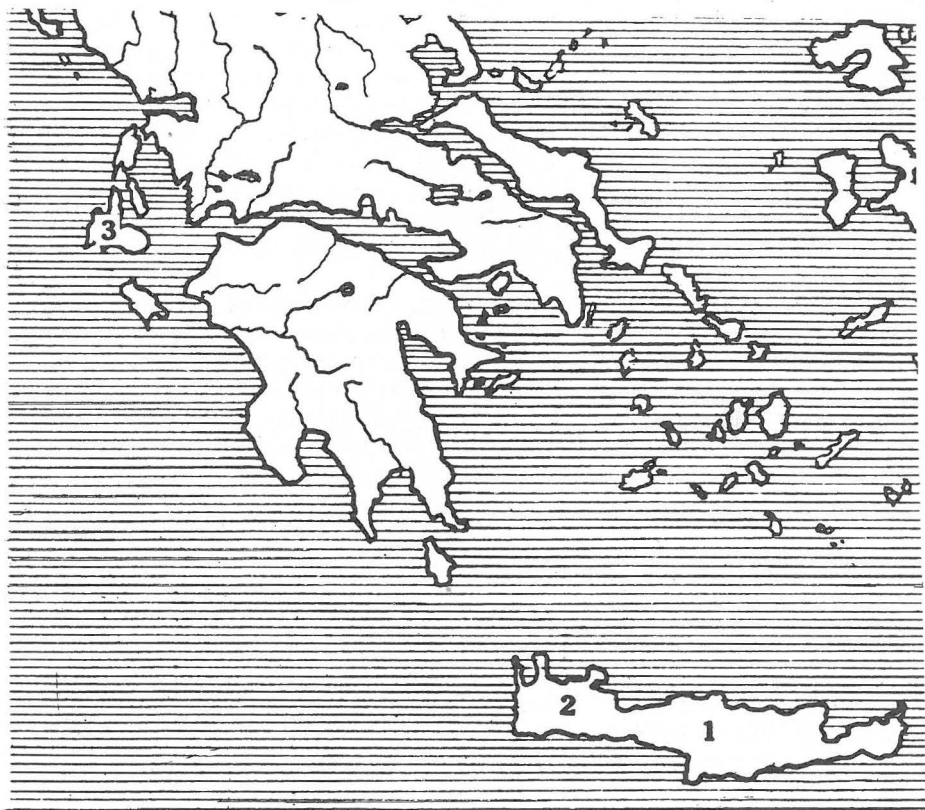
Podrobným rozbořem této skupiny jsem zjistil, že všechny formy této skupiny jsou si tak blízké, že je lépe pokládati je za formy téhož rasového cyklu. Na ostrůvku Gaudos jižně od Kréty žije další forma tohoto cyklu, kterou dle morfologických znaků přičleňuji jako natio *táborskýi* MAŘ. ke krétské rase *banoni* DEJ. Morfologicko vývojově a zoogeograficky máme zde tentýž obraz jako u druhů *Nesosteropus* ze skupiny *creticus*, *obenbergeri* event. *šusterai*. I tyto formy vznikly zřejmě geografickou izolací. Forma z ostrůvku Gaudos (n. *táborskýi* MAŘ.) je dosud málo diferencovanou podrasou navazující na krétskou formu *banoni* DEJ., což dosvědčuje na poměrně nedávné oddělení Gaudu od Kréty. *P. banoni banoni* DEJ. je proti cyperskému *banoni anatolicus* CHAUD. vyhraněn mnohem ostřeji než n. *lycius* BREUN. proti *anatolicus* CHAUD. Z toho plyne, že oddělení Kréty od Cypru muselo nastati dříve než oddělení Cypru od Malé Asie. Vývoj celé skupiny (viz mapku rozšíření obr. 10) udál se podobně jako u skupiny *Nesosteropus* v nejjižnější části jižní Egeidy. V severnějších částech této oblasti byly pak formy této skupiny zatlačeny později mladšími rasami ze skupiny *P. coriaceus* L., případně rasami *C. trojanus*, které též asi zatlačily tuto primitivnější formu na ostrově Rhodu. Naproti tomu na Krétě je *P. banoni* DEJ. jediným zástupcem velkého rodu *Carabus* s. l., právě tak, jako rasa *anatolicus* CHAUD. na Cypru. Oddělení těchto ostrovů událo se tudíž dříve, než pronikly na př. rasy *P. coriaceus* k jihu a tyto se nemohly již na tyto mořem oddělené ostrovy dostat.

Do druhé kategorie náleží jen velmi málo většinou terrikolních druhů, které jsou zřejmě reliktními zbytky staré terrikolní egejské fauny. Mnoho z těchto starých faunistických prvků zůstalo jaksi konservováno v jeskyních, namnoze jako vysoce specialisované jeskynní formy, na př. ze skupiny *Pseudoscorpionidea* náleží sem *Neobisium* (*Blothchrus*) *minoum* BEIER. z jeskyně u Topolje na Krétě, jehož blízké příbuzné *spelaeum* a *stygium* známy jsou jen z jeskyň v severozápadní části Balkánského poloostrova.

Z řádu Coleopter náleží sem na př. mnou v Diově jeskyni v horách Psiloriti v květnu 1934 v jediném exempláři nalezený Carabid *Tapinopterus štěpáneki* MAŘ. Druh tento je blízké příbuzný s *Tap. filigranus* MILL. z ostrova Kefalonie a tvoří zřejmě přechod od druhů lapidikolně žijících (mikrokaverních) k druhům teroglobitním, podobně jako dalmatské druhy *Tap. anophthalmus* RÜTT. (viz obr. 15) a *setipennis* APF. Jeho přizpůsobení není ještě ani tak pokročilé jako u výše jmenovaných druhů. Vysloveně lapidikolní formu téhož druhu nalezl Dr. O. ŠTEPÁNEK pod kamenem na pohoří Leukaori. Tato forma *Tap. štěpáneki leukaorensis* MAŘ. liší se od předešlé robustnějším tvarem těla, širší hlavou, s více vyniklými očima, širším štítem a temnějším zbarvením (obr. 11). Do kategorie těchto druhů terrikolních náleží z čeledi Carabidae i *Platyderus jedličkai* MAŘ. jakožto vikarisující druh na Peloponesu žijícího *P. graecus* REICHE. (Conf. MAŘAN 1934, p. 128-a, 1935, p. 214, 1940, p. 58). Také JEANNELEM z krétské jeskyně zjištěné zbytky krovek *Trechina* náležejí pravděpodobně reliktnímu druhu staré terrikolní fauny.

Výzkum této terrikolní fauny ostrova Kréty je dosud nedostatečný a bylo by předčasné dělati tu dříve určité závěry než bude tato fauna náležitě prozkoumána. Přece však lze i z toho co dnes známe, předpokládati staré spojení s ostatní Egejskou pevninou neb jinak bychom si nemohli vysvětliti přítomnost na př. oněch vysoce specialisovaných jeskynních forem *Pseudoscorpionů* v krétských jeskyních. Spojení toto muselo však býti přerušeno již v terciéru, jak to také je patrné z negativních znaků krétské fauny, již schází řada rodů zastoupených četnými rody v Řecku i v Malé Asii a rozšířených v značné části Středomoří, na př. chybí tu rod *Dorcadion* z čeledi *Cerambycidae*, egejský rod *Podonta* z čeledi *Alleculidů* a j.

Do třetí kategorie náležejí endemické krétské rasy druhů zaujímajících větší areál rozšíření ve Středomoří neb ve velké části palearktické oblasti. Tyto rasy a vikarisující druhy ušly do nedávna pozornosti a teprve podrobným rozbořem krétské fauny podařilo se mi jich řadu



Obr. 11. Ukázka rozšíření vymírajících druhů staré egejské fauny, které se zachovaly jen na některých ostrovech jako relikt.

1. *Tapinopterus štěpáneki štěpáneki* MAŘ., Kréta, Psilorithi, kaverníkolně.
2. *Tapinopterus štěpáneki leukaorensis* MAŘ., Kréta, Leuka Ori, lapidíkolně.
3. *Tapinopterus filigranus* MILL., Kefalonie, Mt. Nero, lapidíkolně.

zjistiti. Pro paleogeografická studia jsou tyto druhy neméně důležité než předchozí kategorie druhů a skýtají i pro vývojové otázky mnoho důležitých dokladů. Příkladem tu uvádím tyto mnou zjištěné rasy:

1. *Asaphidion flavipes Fabichi* MAŘ. Krétské exempláře náležející této rase liší se od typických exemplářů tohoto po velké části palearktické oblasti rozšířeného druhu řadou konstantních znaků a tvoří tudíž rasu silně vyhraněnou. Podobná, při tom však typické formě značně bližší rasa ssp. *cyprium* MAŘ. obývá ostrov Cypr. Naproti tomu není známo, že by na kontinentě tvořil někde *Asaphidion flavipes* L. geografické rasy. Exempláře z Peloponesu a z jižní části Malé Asie neliší se od středo-evropských ani západoevropských. Je tu tedy jasno, že k vytvoření rasy vedla především izolace na ostrově, kdežto v ostatních oblastech rozšíření stálým mísením různých populací jest zabráněno vytvoření ras. Druh tento dostal se na Krétu a Cypr, když tyto ostrovy ještě souvisely s egejskou pevninou. Nejdříve se diferencovala rasa krétská, jež pokročila dále ve vývoji, což nasvědčuje, že Kréta byla dříve oddělena od Egeidy než Cypr, kde zůstaly populace tohoto druhu déle ve fluktuujícím styku s populacemi z kontinentu a teprve po oddělení Cypru nastala diferenciace rasy *cyprium* MAŘ. Jsou tu tedy opět obdobné poměry jako u forem sekce *Nesosteropus* GGLB. a u *Carabus banoni* DEJ.

2. *Harpalus honestus creticus* MAŘ. Rovněž *H. honestus* DUFT. jest druh všeobecně rozšířený ve stř. a již. Evropě, aniž by někde tvořil vyhraněných ras. Krétská rasa je morfologicky velmi vyhraněná a mohli bychom ji po této stránce pokládati za vikarisující druh (MAŘAN, 1934, p. 126). I tu je zřejmo, že k vytvoření rasy vedla dlouhodobá izolace na ostrově.

3. *Licinus punctatulus bartoni* MAŘ. *L. punctatulus* je druh ve Středomoří značně rozšířený a tvoří v určitých oblastech geografické rasy. Krétská rasa je velmi blízce příbuzná rase *aegyptiacus* DEJ. uváděné z Egypta, Palestiny, Syrie a Cypru. Egyptské exempláře jsou mi bohužel neznámý. Od cyperských exemplářů jest krétská rasa morfologicky dosti odchylná. Naopak jsou cyperské exempláře téměř shodné s exempláři od Adany. Exempláře z ostrůvku Gaudos jsou téměř shodné s rasou *bartoni* MAŘ. Je tu tedy zase týž obraz stupně morfologických diferenciací jako u předchozích případů. I tu nasvědčuje rozdíl mezi rasou krétskou a cyperskou mnohem starší oddělení těchto ostrovů od sebe než Cypru od Malé Asie, kde není mezi populacemi cyperskými a adanskými téměř žádných rozdílů.

4. *Acinopus creticus* MAŘ. (n. sp.). Druh tento byl dosud uváděn z Kréty jako *Acinopus subquadratus*, kterýžto druh je však od krétského druhově odlišný. (Byly v něm směřovány též dva druhy a to: *A. subquadratus* BRULL. a forma, která náleží jako rasa k *A. baudii* FIORI popsanému ze Sicílie, již označuji jako subspecie *peloponnesiacus* MAŘ.) Krétský *A. creticus* se vyvinul zřejmě ze v Středomoří značně rozšířeného druhu asi tak jako je dnes rozšířen *A. picipes* OLIV. Vývoj šel podobnou cestou jako u *H. honestus creticus* MAŘ., totiž tím, že u krétské formy byla zredukována křídla, což vyvolalo zkrácení episterna zadohrudí a kratší tvar celého těla. Rovněž na samčím kopulačním orgánu jsou takové rozdíly proti druhu *subquadratus* BRULL., že musíme dnes krétskou formu označiti jako samostatný druh. Na Cypru žije *A. picipes*,

ježto tento ostrov zůstal déle spojen s Malou Asií a byla tu dlouhou dobu fluktuace okřídlených populací. U tohoto druhu jest však na cyperských exemplářích možno pozorovati sklon k vytvoření rasy. Křídla jsou sice ještě vyvinutá, avšak činí dojem orgánů k letu neschopných. Podobné poměry jsou u tohoto druhu i na Rhodu, kde rovněž žije *A. picipes*. Na ostrůvku Castellrosso vyvinula se forma analogická krétskému *A. creticus* MAŘ., kterou popsal SCHATZMAYER jako *A. pueli*. Vznik tohoto druhu na ostrůvku Castellrosso dosvědčuje, že tento ostrov je již dlouho izolován od Malé Asie.

I tu jde vesměs o druhy a formy vzniklé geografickou variabilitou v izolovaném areálu.

5. *Leistus montanus cretensis* MAŘ. Zabýval jsem se podrobněji rasovým cyklem tohoto druhu ve speciální práci (MAŘAN 1941, p. 131—135). Pro nás tu mají zvláště zajímavost vzájemné vztahy ras *cretensis* MAŘ. cyperská rasa *cyprius* MAŘ. a maloasijská rasa *adanensis* MAŘ. Krétská rasa je především zcela nepodobná rase peloponéské *parvicollis* CHAUD., z čehož vysvítá, že souvislost s Peloponěsem musela býti již dávno přerušena. Blížší je tato rasa cyperské rase *cyprius*, avšak i tu jsou mezi oběma rasami značnější morfologické rozdíly. Naproti tomu rasa *adanensis* je cyperské velmi blízká a obě tyto rasy jsou opět blíže morfologicky příbuzné rase *abdominalis* RICHÉ ze Syrie a Palestiny. Paleogeograficky máme tu tedy podobný obraz jako u předchozích rasových cyklů. T. j. můžeme předpokládati dlouhodobou izolovanost Kréty od Peloponésu, dřívější oddělení Kréty od Cypru než Cypru od Malé Asie.

Z uvedených příkladů ze všech 3 kategorií ostrovních druhů a forem můžeme tedy zjistiti tyto doklady vývojového směru. Druhy, které jsou morfologicky citlivé na ekologické poměry biotopů mají též značný sklon k tvoření geografických ras. Individuální a phaenotypická variabilita spoluurčují tu tedy mutabilitu druhu. Druhy, které jsou nadány těmito vlastnostmi v dostatečné šíři, jsou silně mutabilní a jsou schopny v určitých izolovaných biotopech vytvořiti během určité doby vyhraněné rasy případně i druhy. Čili vykazují též značnou variabilitu geografickou, kterou lze od variability ekologické těžko přesně oddělit. Tato mutabilita je v podstatě vlastní pro každý druh. Čím je větší, tím vyhraněnější formy vznikají v izolovaných biotopech. Jsou tedy morfologické změny vyvolané geografickou variabilitou různé u různých druhů, případně druhových skupin, třeba by doba izolace trvala stejně dlouho. Na př. *Nesosteropus creticus* FRIV. a *N. obenbergeri* MAŘ. nutno pokládati za vikarisující geografické druhy. Naproti tomu *Procrustes banoni* DEJ. a *anatolicus* CHAUD., ač doba izolace obou na stejných biochorech (Kréta-Cypr) trvala stejně dlouhou dobu, možno dle morfologických znaků pokládati toliko za rasy. Lze tedy na základě morfologických rozdílů uvažovati na stáří rasy jen u příslušníků téhož geografického druhu, případně téhož genus *geographicum* a to ještě jen potud, pokud nejsou ostatní poměry biotopů (velikost, klimatické, výškové poměry atd.) příliš rozdílné. Tento poznatek je nesmírně důležitý pro posuzování paleogeografických vztahů mezi jednotlivými ostrovy případně pevninou.

Při šetření výše zmíněných zákonitostí možno z uvedených případů činiti tyto paleogeografické závěry:

1. Isolace ostrova Gaudu od Kréty je data geologicky nedávného.
2. Isolace Cypru od Malé Asie je rovněž mladého původu avšak starší než oddělení Gaudu od Kréty.
3. Isolace Kréty od Cypru je mnohem starší než oddělení Cypru od Malé Asie.
4. Isolace Kréty od Dodekanesu (Rhodu) nejméně tak stará jako izolace Kréty od Cypru.
5. Isolace ostrůvku Castellorosso od M. Asie je data hodně starého, mnohem staršího, než oddělení Gaudu od Kréty.
6. Isolace Kréty od Peloponesu je velmi starého data, mnohem staršího, než oddělení Kréty od Cypru.
7. Oddělení Rhodu od maloasijské pevniny je pozdějšího data než oddělení Cypru od Malé Asie (dle fauny *Carabidů* se zdá, že Rhodos byl izolován ve starší době od Malé Asie, později s ní však opět spojen).

Dle těchto relativních vztahů mezi jednotlivými ostrovy můžeme pak se značnou pravděpodobností rekonstruovat paleogeografické poměry v oblasti jižní Egeidy asi takto: v mladším terciéru tvořila oblast Kréty, Egejských ostrovů, Cypru a jižní části Malé Asie ostrov nebo poloostrov oddělený aspoň v západní části od Peloponésu a Balkánského poloostrova mořem. Koncem terciéru a začátkem plistocénu rozpadl se tento ostrov na řadu ostrovů a ostrůvků. Nejprve se oddělila Kréta (již oddělená od Peloponésu) od oblasti Dodekanesu a Cypru, obojí oddělení nastalo snad ještě koncem terciéru nebo na samém počátku plistocénu. Rhodos se asi oddělil též od maloasijské pevniny v této době, pak byl však s ní opět spojen a teprve koncem plistocénu od ní definitivně oddělen. Též Cypr oddělil se od Malé Asie teprve v plistocénu. Menší ostrovy oddělovaly se pak od sousedních ostrovů v různých dobách, na př. oddělení ostrova Castellorosso od M. Asie je data poměrně starého, naopak oddělení Gaudu od Kréty je data mnohem mladšího a spadá asi teprve do posledního ledového období. Tento nástin paleogeografických poměrů v nejjižnější části Egeidy koresponduje dobře s Kobeltovým názorem na paleografické poměry v oblasti Ionských a Egejských ostrovů, ke kterému dospěl KOBELT (*Zoogeograph. II.*, p. 309—317) na základě rozšíření některých druhů Molusků.

9. Jeskynní rasy a druhy.

U jeskynních forem nacházíme největší specialisaci ras a druhů na biotop. I tu rozčlenění ras a druhů dalo se cestou geograficko-ekologické variability. Jak takový proces přizpůsobení na kavikolní život probíhal, lze nejlépe pozorovati na formách, které jsou v počátečním stadiu kolonisace jeskyň. Z Coleopter je to na př. rod *Typhlotrechus* MÜLL. (*Carabidae*).

Typhlotrechus bilimeki STURM. jest geografickým kavernikolním druhem se značným areálem rozšíření ve velké části Kraňska, Přímoří, v oblasti Liky a přilehlé části Dalmacie. Severní hranice jeho rozšíření leží severovýchodně od Lublaně, v Istrii zasahuje až do krasu, severně od Monfalcone, k jihu nejdále až do jižní části Velebitu, na východ až do povodí řeky Bosny. Přesahuje tudíž tento druh svým rozšířením linii Zagreb—Krk, která se stala pro mnohé jeskynní druhy na př. pro druhy

rodu *Anophthalmus* nepřekročitelnou překážkou. Pravděpodobně byly tyto druhy již natolik přizpůsobené životu v jeskyni, že po uvolnění této bariéry neměly již schopnost dále se rozšířiti. Naproti tomu druhy rodu *Typhlotrechus* byly v pliocénu ještě lucikolní a obývaly lesy v severní části adriatického kontinentu prodlouženého na západ přes pádskou nížinu. Čtvrtohorním propadnutím Adriatidy byly izolovány 2 západní druhy tohoto rodu *T. ghiliani* FAIRM. a *T. crissolensis* DOD. v oblasti Mt. Visa, kde žijí dnes lapidikolně, pod hluboko zapadlými kmeny. Rovněž východní druh *T. velebeticus* GGLB. (s rasou *parcestriatus* SCHEIBL) jest lapidikolním druhem horských lesů Velebitu, kde přichází ve výši asi kolem 1300 m n. m.

Naproti tomu *T. bilimeki* STURM. kolonisoval jeskyně výše zmíněného poměrně rozsáhlého areálu, a to jak se zdá až v postglaciální době. Obývá dnes přechetné jeskyně bez rozdílů, zda malé či velké se zřejmou tendencí zaujmouti v nich co možno nejchladnější části, jak udává MÜLLER a jak jsem se mohl sám přesvědčiti v jeskyních jižního Kraňska. Je tedy druh *T. bilimeki* spíše druhem studenobytným, který v chladnějších jeskyních žije i blízko vchodu, naopak v jeskyních teplejších v hlubších částech jeskyň, kam již neproniká denní světlo. Nápadnou formu, kterou označuji jako var. *radohanus* m. n. nalezl jsem pod kamenem na stinném, poměrně chladném místě blízko větší jeskyně na Peščeniku v jižním Kraňsku, takže výskyt této formy odpovídá téměř výskytu terrikolnímu. Rasa *frigens* JEANN. žije i v ledových jeskyních. Kromě chladu zdá se, že rozhodujícím činitelem je stupeň vlhkosti pro životní podmínky tohoto druhu. Po této stránce je *T. bilimeki* druhem vysoce vlhkomilným, který nemůže žíti v suchých jeskyních. Zvýšení teploty a úbytek vlhkosti byly asi hlavní příčinou, proč vyhynuly kdysi jistě četné populace tohoto druhu v rozsáhlých lesních oblastech severní Adriatidy a zachovaly se jen populace v jeskyních, kde zůstaly podmínky vhodné k jejich životu a tak původně souvislé neb takřka souvislé rozšíření roztržilo se na jednotlivé oblasti jeskyň, kde vlivem izolace a vlivem ekologických podmínek vyvinula se řada ras, z nichž mnohé jsou dosud v počátku vývoje a možno je označiti jako rasy in statu nascendi. Tato okolnost dává nám možnost zachytiti u tohoto druhu přizpůsobujícího se životu v jeskyni vývojový moment, který u výše specializovaných, dříve na život v jeskyních přizpůsobených druhů nelze tak snadno studovati. Nebylo by však správné, kdybychom se domnívali, že všechny rasy tohoto druhu vyvinuly se teprve v jeskyních. Počátek diferenciace některých ras počal již v době, kdy tento druh byl ještě lucikolní, vlivem izolovanosti v jednotlivých submontánních lesních oblastech, tak vznikly již jistě rasové rozdíly mezi skupinami forem obývajících východní výběžky Alp a formami v oblasti pohoří Capelly a Velebitu. Podobně jako jsou dnes diferencovány rasy terrikolně žijícího *Typhlotrechus velebeticus velebeticus* GGLB. v severnějším pásmu Velebitu a *T. velebeticus parcestriatus* SCHEIBEL na skupině Visočica Planina v témže pohoří.

Přizpůsobení jeskynnímu životu nedělo se také asi současně v celé oblasti rozšíření tohoto druhu. Zdá se, že rasy jižnější a v nížeji položených končinách byly dříve izolovány na oblast jednotlivých jeskyň než rasy severnější a ve vyšších polohách žijící, kde dostatečná vlhkost

a chladnější klima umožnily déle existenci lapidikolně žijících populací. Je tedy geografický druh *T. bilimeki* zvláště vhodným objektem k studování otázek o přizpůsobení se jeskynnímu životu a tvoření místních ras a zaslouží si i nejpečlivějšího zpracování po stránce morfologicko-systematické. Rozdíly morfologické mezi jednotlivými rasami jsou tak značné, že mnohé z nich byly popsány jako samostatné druhy. Teprve když byly poznány četnější rasy z oblastí ležících mezi areály původně popsaných forem, mohl GANGLBAUER správně rozpoznati jejich příslušnost k témuž rasovému cyklu a tím položit základ k správnému systematickému zařazení těchto forem. Další znamenitý příspěvek k systematice a geografickému rozšíření tohoto rasového cyklu podal J. MÜLLER (1911). Poslední monografické zpracování podané JEANNELEM (1928) potřebuje však mnohých doplňků a oprav. Provedl jsem tedy znovu revisi forem tohoto druhu. Jsou to tyto rasy:

Typhlotrechus bilimeki bilimeki STURM. Jeskyně u Sele a v okolí Kovčevje až do Gorjanců.

Typhlotrechus bilimeki var. *radohanus* MAŘ. Před vchodem do jeskyně u Radohy na svazích Peščeniku v Gorjanských horách v jižním Kraňsku.

Typhlotrechus bilimeki robustus MOTSCH. Z jeskyně u Treben (Trbovlje v Kraňsku).

Typhlotrechus bilimeki hauckei GGLB. Z jeskyně Luegg v Kraňsku.

Typhlotrechus bilimeki frigans JEANN. Jeskyně Mrzla Jama v Kraňsku.

Typhlotrechus oblongicollis JOSEPH. Z jeskyně Podpeč v Kraňsku.

Typhlotrechus bilimeki hacqueti STURM. Z jeskyně Velka Pasica.

Typhlotrechus bilimeki tergestinus MÜLL. Z jeskyně Grotta delle Torri v Istrii.

Typhlotrechus bilimeki var. *monfalconensis* MÜLL. Perhacija jama u Monfalcone v Istrii.

Typhlotrechus bilimeki istrus J. MÜLL. Vidalova jama a četné jeskyně v sev. Istrii.

Typhlotrechus bilimeki istrus var. *dimnicensis* MÜLL. Jeskyně Dimnica.

Typhlotrechus bilimeki istrus var. *cosinensis* MÜLL. Jeskyně Cosina.

Typhlotrechus bilimeki circovichii J. MÜLL. Jeskyně Petriceva jama na ostrově Cherso.

Typhlotrechus bilimeki croaticus HAMPE. Jeskyně u Ozajl v Chorvatsku.

Typhlotrechus bilimeki jurečki MAŘ. Jeskyně u Jasenaku.

Typhlotrechus bilimeki kiesewetteri SCHAUM. Jeskyně u Perušiče v Chorvatsku.

Typhlotrechus bilimeki fassati MAŘ. Jeskyně Zelena Pečina v Chorvatsku.

Typhlotrechus bilimeki likanensis SCHAUF. Jeskyně v oblasti Liky u Starigradu.

Typhlotrechus bilimeki procházkaei OBENB. Jeskyně u Žepče v Bosně.

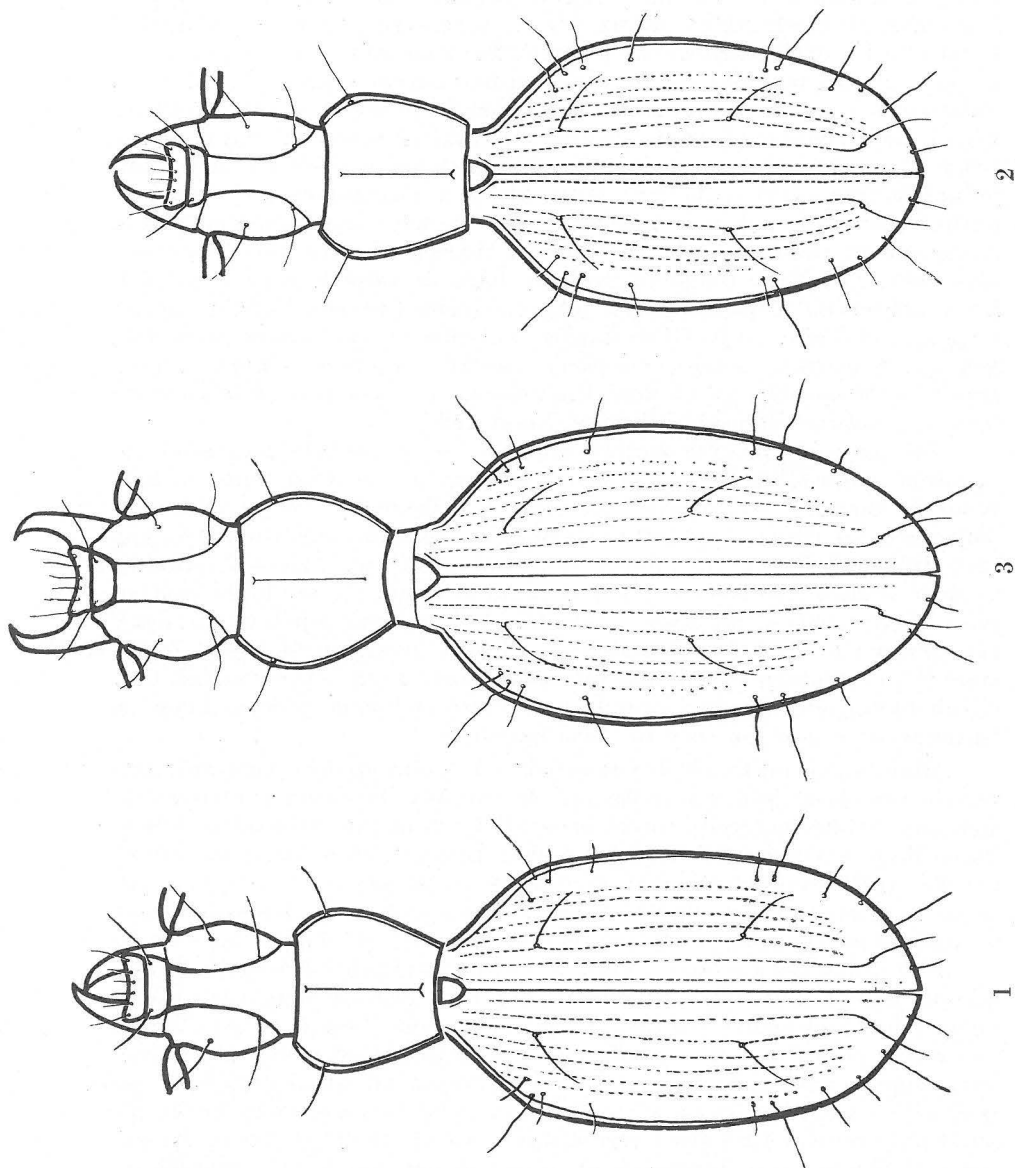
Zásadní rozdělení ras založil JEANNEL na rozdílech na kopulačních orgánech samců, hlavně na počtu štětin na stylech. Avšak právě tento počet štětin je silně variabilní a lze jej užítí nejvýše jen jako znaku u některých ras poměrně ve vysokém procentu se vyskytujícího. Po-

dobně i zakončení kopulačního orgánu samců a zahnutí jeho špičky, na něž JEANNEL klade velký důraz při stanovení ras, je někdy poněkud variabilní i u exemplářů z téže jeskyně. Konstantnější jsou znaky v celkovém zahnutí penisu a v jeho rozšíření neb zúžení v praeapikální části. Také zúžení penisu v antebasální části poskytuje určité rozdíly, jichž lze užít k stanovení ras. Z ostatních znaků lze užít k stanovení ras poměrně široky hlavy, hlavně klenutí spánků. Velmi dobré rozlišovací znaky pro jednotlivé rasy poskytuje tvar štítu, který je charakteristický pro jednotlivé rasy, dále pak tvar krovek, zvláště jejich zúžení směrem k basi, zaokrouhlení ramen jejich jest rovněž charakteristické pro jednotlivé rasy (obr. 12). Také umístění druhého páru dorsálních pórových teček lze v některých případech užít jako rasového kritéria. Velikost kolísá mezi 6,5—8,5 mm. Největší exempláře nalézáme u ras *bilimeki*, *robustus*, *hauckei*, *tergestinus*, *istrus*, *croaticus*, *jurečki* (až přes 8 mm); u rasy *frigens* a *oblongicollis* až 7,5 mm. Rasy *hacqueti*, *likanensis*, *kiesenwetteri*, *fassati*, *prochazkai* přesahují zřídka 7 mm délky.

Jak jsem se již výše zmínil, můžeme se na základě geografického rozšíření a morfologického vyznačení domnívati, že druh tento v době poměrně nedávné byl omezen na život v jeskyních, a že v některých případech, již dříve v jednotlivých okrscích více či méně diferencované rasy, byly vyhynutím lucikolních populací omezeny na život v jednotlivých jeskyních neb soustavách jeskyň, mezi nimiž a sousedními jeskynními okrsky přestal jakýkoliv styk. Tím byl vtisknut jejich vývoji nový ráz. Diference v populacích vedou v těchto izolovaných biotopech k vytvoření ras (obdoba vývoje ras na malých ostrovech a izolovaných horských biotopech) a pojem populace v určité izolované jeskyni kryje se tu namnoze s pojmem rasy in statu nascendi.

Obdobných takto vhodných objektů k těmto studiím nalézáme přirozeně více mezi jeskynní zvířenou. Ze skupiny Trechinů zpracovávám současně veliké materiály forem geografických druhů *Neotrechus dalmatinus* MILL. a *suturalis* SCHAUF. ze sbírek Biospeologica balcanica. Je to několik tisíc exemplářů téměř z tisíce různých jeskyň. *Neotrechus dalmatinus* přichází v severnější oblasti svého rozšíření na Dinara-planině v lapidikolně žijící rase *dinacirus* JEANN., kdežto v jižnější oblasti svého rozšíření je vesměs kavikolní. Také u druhů vyskytujících se jednak lapidikolně jednak kavikolně můžeme v některých případech zjistiti i v téže oblasti rozšíření rasové rozdíly. Na př. na pohoří Treskavica žije lapidikolně rasa *Duvalius pilifer pilifer* GGLB., kdežto v jeskyních téhož pohoří vyskytuje se rasa *pilifer protectus* WINKL. Nejnověji zjistil jsem podobné poměry i u ras *Neotrechus paganetti* GGLB., u nichž lapidikolní formy liší se od jeskynních i když žijí v téže krajině. Na př. okolí Crkvice na Krivoshiji v Dalmacii žije v jeskyních *N. paganetti matchai* BREIT., lapidikolní forma z téže krajiny náleží nové rase *lapidicolis* MAŘ., rasa tato je nápadná zvláště více vyniklými rameny krovek. Podobně liší se i na Lovčenu kavikolně žijící rasa *paganetti paganetti* GGLB. od v poněkud vyšších polohách (Njeguš) na Lovčenu žijící lapidikolní rasy *paganetti montanus* MAŘ.

Přízpůsobení se jeskynnímu životu vyvolává u živočichů nejen získání nových znaků, nýbrž často i do značné míry konservování některých znaků archaických, jak to zvláště můžeme pozorovati na někte-



Obr. 12. Ukázka celkových morfologických rozdílů u různých ras mladého jeskynního druhu *Typhlotrechus bilimeki* STURM.

1. *Typhlotrechus bilimeki jurečeki* MAŘ., sameček, dl. 7,4 mm z jeskyně u Jasenaku v Chorvatsku (Kapella).
2. *Typhlotrechus bilimeki fassatii* MAŘ., sameček, dl. 7,2 mm z jeskyně Zelena Pečina u Buniče v Chorvatsku.
3. *Typhlotrechus bilimeki* var. *radohanus* MAŘ., sameček, dl. 8,1 mm, nalezený lapidikolně blíž jeskyně u Radohy v Gorjancích (Kraňsko).

rých archaických jeskynních formách. [Takovými archaickými jeskynními druhy jsou vedle některých *Coleopter* na př. sladkovodní štětinatý červ *Marifugia cavatica* objevený ABSOLONEM v Crnulja ponoru v Hercegovině. Z *Collembol* na př. *Troglopedetes pallidus* ABS. (viz obr. 13) z tribu *Troglopedetini*, jehož nejbližší příbuzný rod *Cyphoderopsis* CARP. žije v Indočíně mikro- i makrokaverně atd.] Vývoj jeskynních forem jde tedy jednak kupředu získáváním znaků nových, ovlivněných biotopem, tedy spíše variabilitou ekologickou, na př. prodloužení končin, přední části těla atd., jednak se však zpomaluje směr původního vývoje, čímž jsou některé původní znaky jaksi konservovány.

Na základě studia i výše ve vývoji pokročilých rodů, jako je na př. rod *Aphaenopsis* MÜLL., *Scotoplanetes* ABS. a jiné z čeledi *Carabidae*, nebo na př. rod *Parapropus* z čeledi *Bathyscidae* (ABSOLON et MAŘAN 1943) zjistil jsem, že jsou tu poměry vzniku ras podobné jako u výše zmíněných primitivnějších skupin. Kolonisace jeskyň a s ní spojená diferenciace těchto forem začala však mnohem dříve a spadá do starších období pliocénu, v některých případech snad už i do terciéru. Vývoj ras jeskynních, poněvadž jde o malé izolované areály, postupuje poměrně velmi rychle. Je ovšem závislý na mutabilitě jednotlivých druhů právě tak jako u ras ostrovních, horských a j. uzavřených areálů. BENICK (1939) se dokonce domnívá, že vývoj druhu *Choleva holsatica* BENICK v jeskyni u Segebergu v Holštýnsku, udál se v této jeskyni až po poslední ledové době, diferenciací od druhu *Choleva agilis*. Avšak tento případ vývoje druhu v jeskyních severnější střední Evropy, kde schází petrofilní terrikolní druhy nejlépe příznusobené pro kolonizaci jeskyň, a kde též vliv klimatických poměrů není dnes takový, aby omezil výskyt určitých druhů jen na oblast jeskyň, je dosud ojedinělý a potřebuje bližšího osvětlení. Odporuje tomu to, co známe dnes na př. o fauně jeskyň českých a moravských, kde jistě odchod ledu nastal dříve než v oblasti holštýnské a přece zde nevznikly žádné specialisované jeskynní formy *Coleopter*. Také druhy *Coleopter* jižního Slovenska a severních Uher vykazují jen druhy jevící nanejvýš první neustálené náznaky rasové diferenciace, jako na př. některé formy druhu *Duvalius microphthalmus* MILL. a *D. bokori* CSIKI.

Druhová a rasová diferenciace jeskynních druhů, která váže tyto druhy na úzký areál jednotlivých jeskynních soustav nebo dokonce na jedinou jeskyni, omezuje ovšem i pro budoucnost jakoukoliv možnost rozšíření těchto druhů do nových areálů. Druhy tyto jsou tak úzce vázány na tento jeskynní biotop, že jeho zničení, nebo radikálnější porušení životních podmínek v něm (na př. vyschnutí, nebo vniknutí jiných mladších forem do jeskyně a tím změnění jeskynní biocoenosis, v neposlední řadě snad i epidemické nemoci hmyzu — zjistil jsem na př. v kraňských jeskyních často mnoho exemplářů hmyzu napadených parazitickou houbou z rodu *Beauveria*), může jim způsobit úplné vyhynutí. Skutečně můžeme nalézt mezi výše diferencovanými jeskynními druhy mnoho takových, které jsou dnes již téměř na vyhynutí. Sem náleží na př. z čeledi *Carabidae* druh *Scotoplanetes arenstorfianus* ABS., z čeledi *Bathyscidae* známá *Hadesia vačićeki* MÜLL., oba druhy z jeskyně Vjeternica v Hercegovině, nebo nápadný *Speoplanes giganteus* MÜLL., žijící v jediné ledové jeskyni Ledenica pečina ve výši asi 1000 m n. m. pod vrcholem Mosoru a mnoho jiných druhů, náležejících namnoze mono-

typickým rodům jako poslední zbytky kdysi rozčleněných druhových a rasových cyklů. Z toho vidíme, že právě tak, jako u ostrovních a horských forem a j. druhů a ras malých areálů vzniklých geografickou diferenciací vede tato na konec k takové specialisaci a k tak úzkému připejení těchto forem k biotopu, že přímo ohrožuje jejich životní existenci a vede v mnohých případech nakonec i k vyhynutí těchto forem.

Je tedy zřejmo, že geografická variabilita nemůže být pokládána za progresivní vývoj druhů, nýbrž že je jen sekundárním štěpením druhu, který specialisováním se na určité často i nepříznivé poměry umožňuje ještě prodloužení existence druhů v pozmeněných formách, které ale nakonec přece jen jdou k svému zániku, podle toho, jak jim ubývá možnosti získati nové areály rozšíření.

Souhrn.

Na základě bohatých dokladů, které skýtá systematická entomologie, můžeme pozorovati, že v přírodě jsou dva od sebe nezávislé principy vzniku druhů.

První z nich, progresivní, převládá dnes jen v tropických oblastech. Vznikají jím druhy na místě izolací pravděpodobně fyziologickou a to druhy většinou okřídlené, nadané velkou pohyblivostí a schopné zaujímati nové areály rozšíření.

Takové druhy nevznikají jen u vývojově mladých skupin, jak se všeobecně soudilo. I u archaických primitivních rodů, na př. u rodu *Pogonostoma* KLUG. na ostrově Madagaskaru vyskytují se skupiny velmi blíže příbuzných druhů (16 druhů ze skupiny *P. elegans* BRULL.), jejichž vznik nelze vysvětliti ani geografickou ani ekologickou variabilitou. Zbývá tedy jediný výklad, že tyto druhy vznikly na místě izolací fyziologickou. Jako další stupeň vývoje objevují se u nich morfologické diferenciace samčího kopulačního orgánu, rozdíly ve skulptuře, tvaru labra, zakončení krovek, velikosti atd. jak se o nich zmiňuji v speciální části této práce. S podobnými úkazy společného výskytu mnoha příbuzných forem setkáváme se na Madagaskaru i u jiných skupin *Coleopter* a jiných řádů hmyzu (*Phasmodea*, *Hemiptera*). Také v jiných oblastech tropických jsou tyto zjevy obvyklé, ušly však dosud pozornosti, neboť byly namnoze pokládány za zjevy individuální variability. Teprve přesná morfologicko-systematická analýsa takových druhů osvětluje jejich vývojový význam. Nepřekročily tedy ještě mnohé skupiny hmyzu v tropech kulminační bod svého vývoje. Vývoj druhů v tropických oblastech můžeme pokládati za obraz vývoje, kterým prošla fauna palearktické oblasti v teplých obdobích terciéru. Tento vývoj se dál asi obdobně, jak to dnes vidíme na fauně ostrova Madagaskaru, a to v různých vývojových od sebe oddělených centrech. Taková vývojová centra vznikala (dle WEGENEROVY theorie) posunem kontinentálních ker a přesunem šelfových moří. Došlo mezi nimi několikrát k výměně fauny. Pro vývoj hmyzu důležitým takovým centrem byla na př. stará pevnina gondwanská, druhohorní faunistické centrum angarské, jehož fauna měla velký podíl na osídlení palearktické oblasti i mladší vývojová centra v Evropě, jako byly obě Egeidy, oblast tyrrhenská, ibero-mauretánská, herecynská v pozdějších dobách i karpatská a j. V takových oblastech vznikaly fauny vyznačené

určitými charakteristickými rody, na př. rod *Percus* pro oblast tyrrhen-skou, rod *Molops* pro oblast egejskou a p. Dle recentního rozšíření druhů těchto charakterických rodů v sousedních faunistických oblastech můžeme pak usuzovati na paleogeografické poměry v různých částech pevnin a druhy takové jsou vůdčími druhy při posuzování zoogeografických a paleogeografických vztahů.

Ochlazení podnebí v pliocénu a střídání ledových období nejen zde-cimovalo bohatou miocenní faunu, nýbrž způsobilo i změny ve vývo-jových schopnostech druhů. Štěpení druhů na místě, dokumentované výskytem mnoha blíže příbuzných druhů v téže krajině, marně bychom hledali mezi recentní faunou mírného pásma palearktické oblasti. Jen tu a tam setkáváme se se dvěma, velmi vzácně i více druhy, velmi blíže příbuznými, jejichž areály se úplně neb aspoň z velké části kryjí, jako s reliktními zbytky staré fauny (př. *Duvalius biokovensis* HOLDH. a *D. comes* SCHEIBL. na Biokovu v Dalmacii). Takovými zbytky staré fauny jsou pravděpodobně i mnohé druhy *Lepidopter* označované jako tak zvané dualspecies. (Ve smyslu HEYDEMANNOVĚ.)

Za to objevuje se u fauny palearktické oblasti zvětšenou měrou jiný princip vývojový a to vznik ras případně vikarisujících druhů variabilitou geografickou. Na základě dlouholetých systematických a zoogeografických studií hmyzu, zvláště *Coleopter* palearktické oblasti, dospěl jsem k řadě poznatků o vývojovém a zoogeografickém významu tohoto principu, které jsem shrnul v této práci. Geografická variabilita druhů závisí: 1. Na mutabilitě (plasticitě) každého druhu. 2. Na geografické izolaci. 3. Na době trvání této izolace. 4. Na velikosti izolovaného biotopu.

Geografická mutabilita t. j. schopnost tvořiti geografické rasy vy-značené určitými morfologickými znaky jest specifická pro každý druh. Jsou druhy, které inklinují silně k tvoření geografických ras a naopak druhy velmi neproměnné. K neproměnným druhům náleží tři vývojově různé kategorie hmyzu. Do první kategorie náležejí některé staré skupiny hmyzu, na př. *Plecoptera*, jejichž mnohé druhy žijí na různých biotopech aniž by tvořily geografických ras. Náležejí sem i některé ustálené formy fylogeneticky mladších skupin hmyzu z *Coleopter* na př. reliktní druhy *Dicerca herbsti*, *Buprestis aurulenta*, rozšířené sporadicky po velkých areálech. Do druhé kategorie náleží reliktní druhy, které jsou vlastně posledními vymírajícími formami geografických druhů případně geografického rodu (genus geographicum). Takové druhy bývají vázány jen na určitý omezený biotop (př. *Callisthenes relictus* APF. na Korábu a Šara-planině, *Callisthenes pentheri* APF. na Prokletia-planině — *Carabus olympiae* SELLA již jen na jediné lokalitě ve Švýcarsku a velká řada druhů ostrovních a jeskynních). Třetí kategorií geograficky nevariujících druhů jsou naopak druhy fylogeneticky mladé, většinou druhy okřídlené, velmi pohyblivé, rozšířené po velkých areálech (př. *Dolichus halensis* SCH. z čeledi *Carabidae* rozšířený od Japonska až do západní Evropy). U těchto druhů je nedostatek geografické variability způsoben tím, že jejich populace se stále mísí.

Tím přicházíme k druhé podmínce geografické variability, t. j. nutnosti izolace určitých populací na uzavřeném biotopu. Můžeme se oprávněně domnívati, že tato izolace jest jedním z hlavních faktorů umožňu-

jících vznik geografických forem. Zůstává při tom lhostejno předpokládáme-li, že vývoj se dál cestou singulárních mutantů nebo kolektivní mutací celého komplexu individuí. V každém případě je nutno, aby určitý komplex individuí získávající nový znak převládl v území svého rozšíření nad původní formou. To není možno jinak, než že je v určitém čase zamezeno individuí původní formy vnikati do areálu rasy in statu nascendi. Jinak by musely vznikat smíšené formy, u nichž by při stálém přílivu jedinců původní formy opět převládly původní znaky a získaná odchylka by musela zmizet. Doklady, které přináší systematická entomologie, a zeměpisné rozšíření takových forem plně potvrzují tuto domněnku.

Dle mých zkušeností i druhy rozšířené po velkých areálech a nevarírující tu geograficky tvoří geografické rasy, eventuálně vikarisující druhy, byly-li určité populace těchto druhů uzavřeny na izolovaných biotopech. Příkladem uvádím rasu *nivalis* APF. druhu *Platysma vulgaris* L., která se vyvinula na pouze několik kilometrů dlouhém horském biochoru Kaloferského Balkánu z populací uzavřených tu po ledové době. Touže cestou geografické variability v uzavřeném areálu horském se od téhož druhu v oblasti Valaiských Alp diferencoval JEANNELEM 1942 popsáný druh *P. brevistylis*.

Ještě jasněji vyniká tento druh isolace u ras a druhů ostrovních. Podrobným rozbořem krétské fauny Carabidů zjistil jsem, že z druhů rozšířených po velkých areálech, normálně geograficky nevarírujících, celá řada tvoří na Krétě dobře vyhraněné rasy případně vikarisující druhy (na př. *Asaphidion flavipes fabichi* MAŘ., *Harpalus honestus creticus* MAŘ., *Acinopus creticus* MAŘ.). Tentýž zjev můžeme pozorovati i u fauny ostrova Cypru (na př. *Asaphidion flavipes cyprium* MAŘ.) a na řadě jiných příkladů, jež uvádím ve speciálních kapitolách této práce.

Isolace druhů na určitých areálech závisí pak i na ekologických vlastnostech druhů a na jejich vagilitě. Dle těchto vlastností vznikají pak pro různé druhy různé bariéry jejich zeměpisného rozšíření. Jsou to na př. pro druhy, jež nelétají na větší vzdálenosti, transgrese moří, jež oddělují ostrovy od pevniny, vznik velkých jezer atd. Pro petrofilní druhy jsou to krajiny složené z nepevněných sedimentů. Pro druhy studenobytné, na př. druhy borealpinního typu rozšíření jsou to příliš teplé případně suché nížiny. Naopak pro termofilní stepní druhy jsou to horské a lesní oblasti a p. Na všech těchto izolovaných biochorech vznikají u mnohých druhů geografické rasy, jak uvádím na mnohých příkladech v speciálních kapitolách.

Mnohé z těchto bariér mění se dle klimatických poměrů a tyto klimatické poměry měnily se značně v geologické minulosti. Tím přicházíme k třetí podmínce vyhranění geografických ras, t. j. k době trvání isolace. Je přirozeno, že isolace musí trvati určitou dobu, aby mohly vzniknouti odchylky vedoucí k vytvoření geografických ras.

U určitých druhů můžeme na základě znalostí jejich ekologie a na základě znalostí klimatických případně tektonických změn v geologické minulosti stanovit, kdy došlo k izolaci určitých areálů a tím k možnosti rasové diferenciace.

Velmi vhodným objektem pro stanovení stáří některých ras jsou druhy borealpinního typu rozšíření. Do nedávna byly tyto druhy po-

kládány za geograficky nevarírující a byla na tomto základě dokonce vybudována domněnka, že hmyz se od posledního glaciálního období v podstatě druhově ba ani rasově nezměnil. (Tato hypotéza byla na př. zastávána HOLDHAUSEM ještě na posledním entomologickém kongresu 1938). Novější výzkumy *Coleopter* boreoalpinního typu rozšíření ukazují však, že téměř polovina těchto druhů inklinuje více nebo méně k tvoření geografických ras, z nichž některé zřejmě vznikly jednak v posledním glaciálním období, jednak až v době postglaciální, jak uvádím na řadě příkladů.

Také vznik mnohých ras i vikarisujících druhů petrofilních *Coleopter* a jiného hmyzu alpské a karpatské oblasti nutno klásti až do doby postglaciální. V tom se s nimi shodují i některé druhy z pohoří severnější části Balkánského poloostrova, jak demonstruji na řadě příkladů z vlastních zkušeností.

V jižnější části Balkánského poloostrova uplatňovaly se zvýšenou měrou bariéry jiného druhu související s tektonickými změnami postihujícími oblast Balkánského poloostrova již od oligocénu. Jsou to zvláště mořské transgrese a vznik egejských jezer. U některých druhů případně druhových skupin můžeme tu sledovati vývoj již od starších geologických období, jak to vysvítá z podrobných analys, jimž jsem podrobil celou řadu geografických druhů *Coleopter* této části Balkánského poloostrova. Na vzájemných vztazích fauny Kréty, Peloponésu, Cypru, některých egejských ostrovů a Malé Asie demonstruji pak možnosti paleogeografických závěrů na základě systematicko-morfologických vztahů určitých ras a druhů této oblasti.

Dle mých poznatků založených na systematicko-morfologickém rozboru ras určitých geografických druhů, případně vikarisujících druhů určitého genus geographicum, nezáleží stupeň rasové diferenciace jen na mutabilitě druhu a době isolace, nýbrž i na velikosti biochoru. Na menších izolovaných biochorech probíhá rasová diferenciace (morfologické vyhranění ras) rychleji než na biochorech rozsáhlejších. Na příklad rasy menších ostrovů diferencují se rychleji než rasy téhož geografického druhu na ostrovech větších. Též u stepikolních druhů žijících v horami uzavřených oblastech (př. druhy rodu *Lydus* ze skupiny *collaris* FABR.) lze tento zjev pozorovati. Nejzřejmější je to však u ras a druhů jeskynních, kde pojem rasy kryje se často s pojmem populace v určité jeskyni (př. rasy *Typhlotrechus bilimeki* STURM.).

Tyto poznatky mají pro posuzování stáří ras a druhů a tím i pro posuzování vzájemných vztahů faun určitých areálů velkou důležitost. Nebylo jich dosud dosti dbáno a proto v mnohých případech dospívalo se k falešným zoogeografickým a paleogeografickým závěrům. Pokládal jsem proto za nutné souborně zpracovati tento komplex otázek a vypracovati tak směrnice pro detailní zoogeografické metody, pro něž je princip geografické variability jedním z velmi důležitých vodítek.

Pokud se týče vývojového významu geografické variability, která jest dnes mnohými zoology pokládána za všeobecný vývojový princip vůbec, dospěl jsem na základě systematicko-morfologických a zoogeografických studií mnohých skupin hmyzu zvláště *Coleopter*, *Lepidopter*, *Hemipter* a j. k názoru, že tento princip nelze za všeobecně vývojový pokládati. Postihuje zvláště ty druhy hmyzu, které zřejmě překročily

kulminační bod svého vývoje a jejichž lokomoční schopnosti jsou sníženy. Důležitým činitelem je tu na př. ztráta křídel, jež dle mých zkušeností postihuje často druh v celé oblasti jeho rozšíření. Neokřídlené populace jsou pak více vázány k biotopu, přizpůsobují se jeho ekologickým podmínkám a mohou být na tomto biotopu změnou okolních životních podmínek izolovány. Taková izolace vede pak po pravidle k vzniku geografické rasy. To se může opakovati několikrát, případně probíhati současně na různých biochorech a pak tu máme místo původního jednotného druhu s velkým areálem rozšíření řadu geografických ras vázaných a specialisovaných na jednotlivé biochory. Tato vázanost omezuje často i pro budoucnost jakoukoliv možnost rozšíření těchto forem do nových areálů jak to na př. nejjasněji vidíme u druhů jeskynních, kde tato vázanost druhů na biotop, právě tak jako u ras a druhů jiných malých areálů, přímo ohrožuje životní existenci těchto druhů, jímž již radikálnější změna životních podmínek může způsobit úplné vyhynutí.

Zdá se mi tedy nesporným, že geografickou variabilitu nelze pokládati za všeobecný progresivní princip vzniku druhů. Zjev tento je sekundárním členěním druhu, který umožňuje prodloužení jeho existence v morfologicky pozmeněných, k životu na určitý biotop přizpůsobených formách, které však nakonec jdou přece jen k svému zániku, dle toho, jak jím ubývá možností získati nové areály rozšíření a jak zasahují různé změny přírodních podmínek jejich zúžený životní prostor.

Reliktní formy takovýchto kdysi rozšířených rasových cyklů jsou však pro studia zoogeografická a úvahy paleogeografické neméně důležité než celé skupiny druhů charakteristických rodů vzniklých primární diferenciací ve faunistických centrech minulých geologických období. Po této stránce jsou zvláště některé vymírající jeskynní, vysokohorské neb ostrovní druhy doklady právě tak důležitými jako nálezy fosilní.

Résumé.

Sur la base de riches documents que nous fournit l'entomologie systématique, il nous est possible d'observer qu'il existe dans la nature deux principes de l'évolution des espèces indépendamment l'un de l'autre.

Le premier, progressif, ne domine aujourd'hui que dans les régions tropicales. Il fait naître sur place des espèces, par isolation physiologique, et cela pour la plupart des espèces ailées, douées d'une grande mobilité et capables d'occuper des aires nouvelles de répartition.

De telles espèces ne naissent pas seulement chez les lignées phylogénétiques peu anciennes, comme on le pensait généralement. Même chez les genres primitifs archaïques on trouve par ex. dans l'île de Madagascar des groupes très proches espèces des genres *Pogonostoma* KLUG. (16 espèces du groupe *P. elegans* BRULL.) dont on ne peut expliquer l'origine ni par la variabilité géographique, ni par la variabilité écologique. Il ne reste donc qu'une seule explication, c'est que ces espèces se produisent sur place par l'isolation physiologique. Comme un autre degré de leur évolution apparaissent chez eux des différenciations morphologiques de l'organe copulateur mâle, des différences de structure de la forme du labrum de l'extrémité des élytres, de grandeur etc. Nous rencontrons

au Madagascar de semblables phénomènes d'apparitions communes de beaucoup de formes apparentées, même chez d'autres groupes Coléoptères et autres ordres d'insectes (*Phasmodea*, *Hemiptera*). Dans d'autres régions tropicales également ces phénomènes sont habituels, mais jusqu'à présent ils ont échappé à l'attention, car ils étaient souvent considérés comme phénomènes de variabilité individuelle. Ce n'est que la précise analyse morphologico-systématique de ces espèces qui éclaire leur importance phylogénétique. Bien des groupes d'insectes dans les tropiques n'ont donc pas encore dépassé le point culminant de leur évolution. Nous pouvons considérer l'évolution des espèces dans les régions tropicales comme un tableau de l'évolution par lequel a passé la faune de la région paléarctique dans les chaudes périodes de l'époque tertiaire. Ce l'évolution se produisait sans doute pareillement à celui que nous voyons aujourd'hui chez la faune de l'île de Madagascar, et cela dans différents centres séparés les uns des autres. De tels centres apparaissaient (selon la théorie de Wegener) par le déplacement des fragments continentiels et par le déplacement des mers épicontinentales. Des échanges de faune se sont produits entre eux à plusieurs reprises. Un des centres importants pour l'évolution des insectes, était par. ex. l'ancien continent gondwanien, le centre de faune angarien, dont la faune participait en grande partie au peuplement des régions paléarctiques et des plus récents centres en Europe, comme l'étaient les deux Egeïdes, la région tyrrhénienne, ibéro-maurétanienne hercynienne, carpathienne et autres. Dans de telles régions prenaient l'évolution des faunes marquées de certains genres caractéristiques, p. ex. le genre *Percus* pour la région tyrrhénienne, le genre *Molops* pour la région égéenne. D'après les récentes répartitions des espèces de ces genres caractéristiques dans les régions faunistiques voisines, nous pouvons juger les circonstances paléogéographiques des différentes parties des continents et de telles espèces sont des espèces directives aux jugements des régions zoogéographiques et des rapports paléogéographiques.

Le refroidissement du climat au pliocène et l'alternation des périodes glaciales a non seulement décimé l'ancienne faune, mais aussi a causé des changements dans les capacités phylogénétiques des espèces. Nous chercherions en vain entre la faune récente de la zone modérée de la région paléarctique la différenciation des espèces sur une place documentée par la présence de nombreuses espèces étroitement apparentées dans le même pays.

Ce n'est que par-ci, par-là que nous rencontrons deux très rares espèces très proches, dont les aires se couvrent complètement ou du moins en grande partie, comme avec des reliques de la faune ancienne p. ex. (*Duvalius biokovens* HOLDH. et *D. comes* SCHEIBL a Biokovo en Dalmatie). De telles reliques de l'ancienne faune sont probablement aussi plusieurs espèces de Lepidoptera, indiquées comme „Dualspécies“.

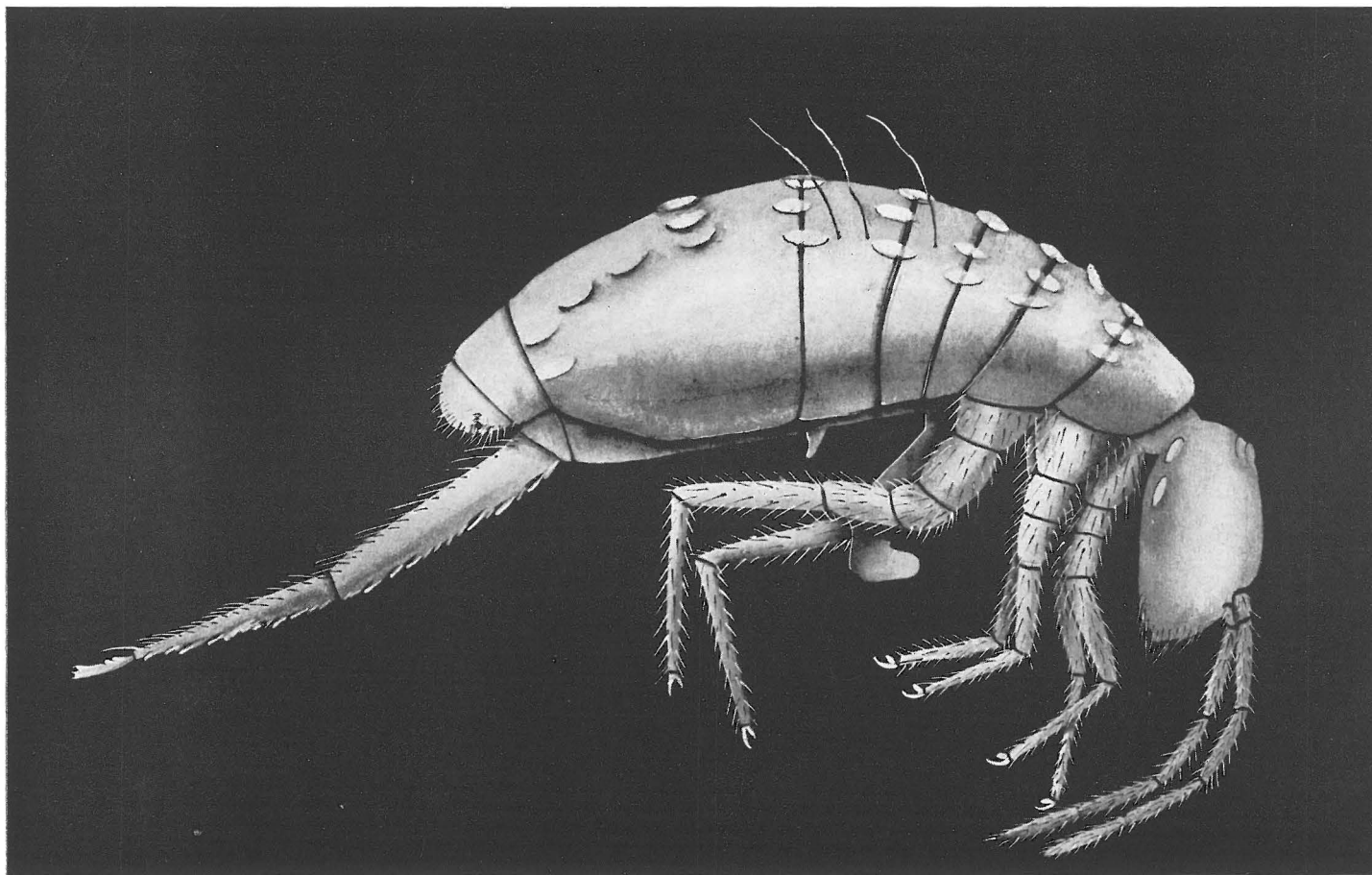
Mais un autre principe de l'évolution apparaît en plus grande mesure chez la faune de la région paléarctique à savoir la différenciation des espèces vicariantes par la variabilité géographique. Sur la base de longues études systématiques et zoogéographiques des insectes, surtout des Coléoptères de la région paléarctique, je suis arrivé à un nombre de

notions sur l'importance phylogénitique et zoogéographique de ce principe, et je les ai réunies dans ce travail. La variabilité géographique des espèces dépend: 1°. De la mutabilité (plasticité) de chaque espèce. 2°. De l'isolation géographique. 3°. De la durée de cette isolation. 4°. De la grandeur du biotope isolé.

La mutabilité géographique, c'est à dire la capacité de former des races géographiques, marquées de certains signes morphologiques, est spécifique pour chaque espèce. Il y a des espèces qui inclinent fort à former des races géographiques et, au contraire, des espèces très stabilisées. Aux espèces stabilisées appartiennent trois catégories d'insectes phylogénitiquement très différentes. Dans la première catégorie appartiennent quelques anciens groupes d'insectes, p. ex. *Plecoptera*, dont plusieurs espèces vivent sur différents biotopes, sans toutefois former des races géographiques. Ici appartiennent aussi quelques formes stabilisées des groupes d'insectes phylogénitiquement plus jeunes, des Coléoptères p. ex. les espèces reliques *Dicercia herbsti*, *Buprestis aurulenta* réparties sporadiquement sur de grandes aires. Dans la seconde catégorie appartiennent les espèces reliques qui sont à vrai dire les dernières formes des espèces géographiques qui s'éteignent, ou du genre géographique (genus geographicum). De telles espèces dépendant ordinairement d'un certain biotope limité (ex. *Callisthenes relictus* APF. au Koráb et de Šaraplanina, *Callisthenes pantheri* APF. de Prokletia-planina; *Carabus olympiae* SELLA seulement sur une seule localité en Suisse, et une grande série d'espèces insulaires et cavernicoles). La troisième catégorie des espèces géographiquement non-variables, sont au contraire phylogénitiquement jeunes, pour la plupart ailées, très mobiles, réparties sur les grandes aires (ex. *Dolichus halensis* SCH., réparti depuis le Japon jusqu'à l'Europe occidentale. Chez ces espèces il y a un manque de variabilité géographique, causé par un mélange des populations.

Ceci nous amène à la seconde condition de variabilité géographique, c'est à dire à la nécessité de l'isolation de certaines populations sur un biotope limité. Nous pouvons croire, avec raison, que cette isolation est un des principaux facteurs, rendant possible l'évolution des formes géographiques. Il reste indifférent si nous supposons que l'évolution eut lieu par la voie des mutants particuliers, ou par la mutation de tout un complexe d'individus. Dans tous les cas, il est nécessaire qu'un certain complexe d'individus, obtenant un nouveau signe morphologique, domine dans le rayon de sa répartition sur la forme primaire. Ceci n'est possible qu'en empêchant, dans un certain moment, aux individus de forme primaire de pénétrer dans l'aire de la race in statu nascendi. Autrement, il naîtrait des formes mixtes, chez lesquelles — par l'affluence des individus de forme originale, domineraient de nouveau les signes de la forme primaire et la différenciation acquise devrait disparaître. Les documents qu'apporte l'entomologie systématique et la répartition géographique de telles formes, confirment pleinement cette supposition.

Selon mes expériences, même les espèces réparties sur de grandes aires et n'y variant pas géographiquement, forment des races géographiques, éventuellement des espèces vicariantes, si certaines populations de ces espèces avaient été enfermées dans des biotopes isolés. Je cite comme exemple la race *nivalis* APF. de l'espèce du *Platysma vulgaris* L. qui



Obr. 13. *Troglopedetes pallidus* var. *distinctus* ABS. et KSEN. z jeskyně na ostrově Brači (Collembola, tribus Troglopedetini). Příklad archaického jeskynního, paleogeograficky významného rodu. Nejblíže příbuzný rod *Cyphoderopsis* CARP. žije mikro- i makrokaverně v Indočíně. (Dle ABSOLONA a KSENEMANNA 1942.)

s'est développé sur un biochore montagneux, long seulement de quelques kilomètres aux Balkans de Kalofer, des populations qui y étaient enfermées après l'ère glaciaire. Par cette voie de variabilité géographique dans l'aire montagneuse enfermée, s'est différenciée également, dans la région des Alpes Valaises, l'espèce *P. brevistylis*, décrite par JEANNEL 1942.

Cette sorte d'isolation ressort encore plus clairement chez les espèces et races insulaires. Par analyse détaillée de la faune crétoise des Carabiques, j'ai constaté qu'entre les espèces réparties sur les grandes aires, ne variant pas normalement géographiquement, en Crète, toute une série de races bien distinctes, éventuellement des espèces vicariantes (p. ex. *Asaphidion flavipes Fabichi* MAË., *Harpalus honestus creticus* MAË., *Acinopus creticus* MAË.). Nous pouvons observer ce même phénomène à la faune de l'île de Chypre. (P. ex. *Asaphidion flavipes cypricum* MAË.) et sur une série d'autres exemples, que je cite dans des chapitres spéciaux de cet ouvrage.

L'isolation des espèces sur certaines aires dépend donc des qualités écologiques des espèces et de leur vagilité. Selon ces qualités, se forment pour différentes espèces de différentes barrières de leur répartition géographique. C'est p. ex. pour les espèces qui ne volent pas à grande distance, la transgression des mers séparant les îles du continent, l'apparition de grands lacs etc. Pour les espèces petrophiles, ce sont les pays composés de sédiments non solidifiés. Pour les espèces psychrophiles, p. ex. les espèces du type de répartition boréoalpine, ce sont les terrains trop chauds éventuellement les terrains secs. Au contraire, pour les espèces thermophiles steppiques, ce sont les régions montagneuses et forestières, et pareilles. Dans tous ces biotopes isolés, naissent, chez de nombreuses espèces des races géographiques, ainsi que je cite dans plusieurs exemples dans des chapitres spéciaux.

Quelques unes de ces barrières changent selon les conditions climatiques et ces conditions climatiques changeaient sensiblement dans le passé géologique. De ce fait nous arrivons à la troisième condition de l'évolution des races géographiques, c'est à dire à l'époque de la durée de l'isolation. Il est naturel que l'isolation doit durer un certain temps, afin de permettre la réalisation des différenciations produisant la formation des races géographiques.

En nous basant sur les connaissances de leur écologie et sur les connaissances climatiques, éventuellement sur les changements tectoniques dans le passé géologique, nous pouvons constater chez certaines espèces à quel moment a eu lieu l'isolation de certaines aires et ainsi la possibilité de la différenciation des races.

Les espèces du type de répartition boréoalpine sont de très favorables objets pour constater l'âge de certaines races. Il n'y a pas longtemps, on considérait encore ces espèces comme géographiquement invariables et sur cette base on a même formé la supposition, que depuis la dernière ère glaciaire, les insectes n'ont pas considérablement changé ni quant aux espèces, ni quant aux races. (Congrès entomologique en 1938.) Mais les expériences récentes sur les Coleoptères du type de répartition boréoalpine montrent, que presque la moitié de ces espèces inclinent plus ou moins à la formation des races géographiques, dont quelques unes ont été évidemment évoluées soit à la dernière époque glaciaire,

soit seulement au temps postglacial, ainsi que je l'indique dans une série d'exemples.

De même la différenciation des races et même des espèces vicariantes des Coleoptères pétrophiles et d'autres insectes de la région des Alpes et des Carpathes, doit être placée à l'époque glaciaire et postglaciale. Il en est de même pour quelques espèces de la chaîne des montagnes de la partie nord de la presqu'île du Balkan, comme je le démontre par de nombreux exemples de mes propres expériences.

Dans la partie située plus au Sud de la presqu'île du Balkan, se faisaient valoir en plus grande mesure les barrières se rattachant aux changements tectoniques atteignant la région de la presqu'île du Balkan déjà depuis l'oligocène. Ce sont surtout les transgressions maritimes et la formation des lacs égéiens. Chez quelques espèces, éventuellement chez les groupes d'espèces, nous pouvons suivre le développement déjà depuis les époques géologiques plus anciennes, comme il ressort des analyses détaillées auxquelles j'ai soumis de nombreuses espèces géographiques de Coleoptères de cette partie de la presqu'île du Balkan. En me basant sur les rapports mutuels de la faune de Crète, du Péloponèse, Chypre, de quelques îles égéiennes et de l'Asie Mineure, je démontre les possibilités de conclusion paléographiques sur la base des rapports morphologico-systématiques de certaines races et espèces de cette région.

Selon mes connaissances, fondées sur l'analyse systématique-morphologique des races de certaines espèces géographiques, éventuellement des espèces vicariantes de certain genus geographicum, le degré de différenciation des races ne dépend pas seulement de la mutabilité de l'espèce et de l'époque de l'isolation, mais aussi de la grandeur du biochore. Sur les plus petits biochores la différenciation des races (la formation morphologique des races) s'effectue plus rapidement que sur les biochores plus grands. Par exemple: les races des petites îles différencient plus vite que les races de la même espèce géographique sur les îles plus grandes. Chez les espèces stépiques vivant dans des régions entourées de montagnes (p. ex. les espèces du genre *Lydus* du groupe *collaris* FABR.) on peut également observer ce phénomène. Mais cela est le plus évident chez les races et espèces cavernicoles ou l'idée de la race se couvre souvent avec l'idée de population dans une caverne déterminée (p. ex. les races *Typhlotrechus bilimeki* STURM.).

Ces notions ont une grande importance pour le jugement de l'âge des races et des espèces et, de ce fait, également pour l'évaluation des rapports mutuels des faunes de certaines aires. On ne les observait pas assez jusqu'à présent, et c'est pourquoi on arrivait dans quelques cas à de fausses conclusions zoo-géographiques et paléographiques. J'ai considéré comme nécessaire d'élaborer systématiquement ces questions complexes, et d'établir ainsi des directives pour des méthodes zoogéographiques détaillées, pour lesquelles le principe de la variabilité géographique est un des guides très importants.

Quant à la signification phylogénétique de la variabilité géographique est considérée aujourd'hui par de nombreux zoologues comme principe de l'évolution en général, mes études systématiques-morphologiques et zoogéographiques de nombreux groupes d'insectes, surtout des

Coléoptères, Lepidoptères, Hemiptères et autres, m'ont conduit à l'opinion que se principe ne peut être considéré comme principe de l'évolution général. Il atteint surtout les espèces d'insectes qui, évidemment, ont dépassé le point culminant de leur développement et dont les capacités de locomotion sont réduites. Par exemple la perte des ailes en est un facteur important, qui atteint souvent, selon mes expériences, l'espèce dans toute l'étendue de sa région. Les populations non ailées sont ainsi plus attachées au biotope, s'assimilent à ses conditions écologiques et par le changement des conditions de vie environnantes, elles peuvent être isolées sur ce biotope. Une telle isolation cause, d'après les règles la formation d'une race géographique. Ceci peut se répéter plusieurs fois, se passer éventuellement sur de différents biochors simultanément, et alors nous avons, au lieu d'une seule espèce originale avec grande aire de répartition, une série de races géographiques attachées et spécialisées sur chaque biochore. Cet attachement limite souvent, même pour l'avenir, toute possibilité de répartition de ces formes dans de nouvelles aires, comme nous pouvons l'observer très clairement chez les espèces cavernicoles, où cet attachement de l'espèce au biotope, ainsi qu'il en est pour les races et espèces d'autres petites aires, menace directement l'existence vitale de ces espèces, auxquelles un changement plus radical des conditions vitales peut déjà causer une disparition totale.

Il me semble donc, que la variabilité géographique ne peut être considérée comme principe progressif général de l'origine des espèces. Ce phénomène n'est qu'une division secondaire de l'espèce, permettant le prolongement de son existence en formes morphologiquement changées et assimilées à la vie sur un biotope déterminé, mais qui cependant avancent tout de même vers leur disparition, au fur et à mesure de la diminution de leur possibilité d'acquérir de nouvelles aires de répartition et comment différents changements des conditions naturelles atteignent leur espace vital rétréci.

Les formes reliques de ces cycles de races autrefois répandues, sont pourtant non moins importantes pour les études zoogéographiques et les considérations paléographiques, que des groupes entiers d'espèces des genres caractéristiques par la différentiation primaire dans les centres de la faune des époques géologiques passées. A ce point de vue ce sont surtout quelques espèces disparaissantes, cavernicoles, des hautes montagnes ou insulaires, qui présentent des documents aussi importants que les découvertes fossiles.

Literatura.

- ABSOLON K. a KSENEMANN M.: Troglapedetini. Stud. aus d. Geb. allgem. Karstforsch., Brno 1942, p. 1—57.
- ABSOLON K.: Coleoptera z jeskyň balkánských. Příroda XXXV., p. 195—229.
- ABSOLON K. a MAŘAN J.: Nové formy rodu *Parapropus* Ganglb. ze sběrů „Biospeleologica balcanica“ a ze sbírek Nár. Musea v Praze. Čas. čsl. ent. 1943.
- APFELBECK V.: Die Käferfauna der Balkanhalbinsel mit Berücksichtigung Klein-Asiens und der Insel Kreta. Berlin 1904.
- ARLDT TH.: Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig 1907.
- ARLDT TH.: Handbuch der Palaeogeographie. Bd. I, 1919.

- BEIER M.: Die Höhlenpseudoscorpione der Balkanhalbinsel. Stud. aus d. Geb. allgem. Karstforsch. Brno 1939, p. 1—83.
- BENICK L.: Die höhlenbewohnende Silphide *Choleva holsatica*, ein Beispiel für die Altersbestimmungsmöglichkeit rezenter Tierformen. VII. Internat. Kongr. Ent. 1939, p. 16—25.
- BREUNING S.: Monographie der Gattung *Carabus* L. 1932—1937, Bestimm.-Tab., Opava.
- BURMEISTER F.: Biologie, Oekologie u. Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage. Krefeld 1939.
- CSIKI: Fauna Coleopterorum insulae Cretae. Caraboidea. Ann. Mus. Nat. Hung., XII, 1914, p. 399—413.
- CVIJIČ: Jezera Makedonie, Stare Srbije i Epira. Akad. Nauk. Beograd 1902.
- CVIJIČ: Geomorfologia. Beograd 1925.
- DAHL F.: Grundlagen einer oekologischen Tiergeographie. Jena 1921. Dtl I.—II.
- DAHL F.: Tiergeographie. Encyklop. der Erdkunde. Lipsko-Videň 1925.
- ELLER K.: Die Rassen von *Papilio machaon* L. Abhdl. Bayer. Ak. Wissenschaft. N. Folge, H. 36, 1936.
- GANGLBAUER L.: Die Käfer von Mitteleuropa. 1892.
- HEBERDEY R.: Die Bedeutung tiergeographischer Befunde für die Altersbestimmung rezenter Tierformen. VII. Internat. Kongr. Ent., 1939, p. 151—164.
- HOBERLANDT L.: Madagaskarské ploštice v pražském museu. I. Veliidae. Sbor. entom. odd. Zemsk. Mus. v Praze, 1941, XIX, p. 67—75.
- HOBERLANDT L.: Heteroptera madagascariensia in museo Pragensi III. Sbor. entom. odd. Zemsk. Mus. v Praze, 1942, XX., p. 135—150.
- HOLDHAUS K. a DEUBEL F.: Untersuchungen über die Zoogeographie der Karpathen. Abh. zool.-bot. Ges., Videň, Bd. VI., H. 1. Jena 1910.
- HOLDHAUS K.: Die geographische Verbreitung der Insekten. Hdb. d. Ent., Bd. II., 1929, Jena. P. 592—1058.
- HOLDHAUS K. a LINDROTH C.: Die europäischen Koleopteren mit borealpiner Verbreitung. Annalen d. naturhist. Mus. Wien 1939.
- HORN W.: Revision der Gattung *Pogonostoma* (Col. Cicindelidae). Arb. morpf. Ent. Berlin-Dahlem, Bd. I., 1934, p. 7—35.
- JEANNEL R.: Monographie des Bathysceinae. Arch. Zool. Exper. T. 63, f. 1. Paris 1924.
- JEANNEL R.: Monographie des Trechinae. L'Abeil., T. XXXV, 1928.
- JEANNEL R.: Les Trechus des hautes montagnes, leur origine et leur histoire. Peuplement des hautes Montagnes, Soc. Biogeogr. Paris 1928.
- JEANNEL R.: Les origines des faunes de Carabiques. VII. Internat. Kongr. Ent., p. 225—235. 1939.
- JEANNEL R.: Coléoptère Carabiques, Faune de France, 39 p. 1—571. 1941. 40, p. 572—1173, 1942.
- JEANNEL R.: La genèse des faunes terrestres. Press. univ. de France, Paris 1942.
- KOBELT W.: Studien zur Zoogeographie. Wiesbaden 1897.
- KOBELT W.: Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902.
- LOUIS H.: Morphologische Studien in Südwest-Bulgarien. Geogr. Abh. H. 2. Stuttgart 1930.
- MADER L.: Evidenz der pal. Coccinelliden. Videň 1924—1936. Opava 1937.
- MANDL K.: Geographische Verbreitung, Rassenbildung und Verbreitungswege der europäischen Cicindelaarten. VII. Internat. Kongr. Ent. 1939, p. 268—291.
- MAŘAN J.: Studie o makropterních formách rodu *Carabus* ve sbírkách entomologického oddělení Nár. musea v Praze (Col. Carabidae). Etude sur les espèces macroptères du genre *Carabus* dans les collections de la section entomologique du Museum national de Prague (Col. Carabidae). Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, IV. 1926, p. 125—130.
- MAŘAN J.: Studie o rudimentech křídel u rodů *Pterostichus* Bon., *Poecilus* Bon., *Abax* Bon. a *Molops* Bon. (Col. Carabidae). The study of the rudiments of the wings by the genus *Pterostichus*, *Poecilus*, *Abax* and *Molops* (Col. Carabidae). Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, V, 1927, p. 121—139, tab. V, VI, VII.

- MAŘAN J.: Fylogenetická a systemantická studie o čeledi Cerambycidae založená na morfologii nervatury spodních křídel.
Etudes phylogéniques et systématiques sur la morphologie des ailes dans la famille des Cérambycides (Col.).
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, VIII, 1930, p. 20—50. Tab. I.
- MAŘAN J.: Výsledky expedice entomologického oddělení Nár. musea do Bulharska.
Čas. Čsl. společ. entom., 1930, p. 116—118.
- MAŘAN J.: Eine neue Tapinopterus-Art von Kleinasien u. Beitrag zur Kenntnis der bisher bekannten Arten der Sect. Nesosteropus (Ganglb.) Apfelb. Entom. Nachrichtenblatt, VI, 1932, p. 47—56.
- MAŘAN J.: Noví palearktictí Carabidi z entomologických sbírek Národního musea v Praze.
Neue palearktische Carabiden.
Čas. Čsl. společ. entom., 1933, p. 79—85.
- MAŘAN J.: Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung und Rassenbildung bei *Pterostichus rhilensis* Rottb.
Entom. Nachrichtenblatt, VII, 1933, p. 73—75.
- MAŘAN J.: Drei neue Carabiden aus Süd-Bulgarien. Mitteil. a. d. königl. naturwiss. Instituten in Sofia-Bulgarien. VI, 1933, p. 43—45.
- MAŘAN J.: Výsledky expedice zoologického oddělení Národního musea do Bulharska.
De musei nationalis Pragae sectionis zoologicae in Bulgariam expeditionibus scientificis.
Sborník entom. odd. Národ. musea v Praze, XI, 1933, p. 87—91.
- MAŘAN J.: Poznámky o rodu *Calathus* Bonelli.
Über einige interessante Formen der Gattung *Calathus* Bonelli.
Čas. Čsl. společ. entom., XXXI, 1934.
- MAŘAN J.: Nové druhy a formy Carabidů z ostrova Kréty.
De novis Carabidarum speciebus formisque ex insula Creta.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XII, 1934, p. 125—128.
- MAŘAN J.: O nových a vzácných Carabidech české fauny. (Col.)
De novis et raris Carabidarum speciebus formisque faunae bohemiae. (Col.)
Čas. Čsl. společ. entom., XXXII, 1935, p. 37—43.
- MAŘAN J.: De novis Carabidarum speciebus formisque regionis palaearcticae.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XIII, 1935, p. 211—216.
- MAŘAN J.: O geografickém rozšíření a rasách druhů *Nebria taygetana* Rottb. a *aetolica* Apf.
De *Nebria taygetanae* Rottb. et *aetolicae* Apf. variatione et distributione geographica. (Coleoptera-Carabidae.)
Sborník Národního musea v Praze, vol. IB (1938), č. 4, Zoologia č. 2. Mapa v textu. p. 49—58.
- MAŘAN J.: Nové *Nebrie* z Balkánského poloostrova.
De novis generis *Nebria* speciebus formisque peninsulae Balcanicae. (Coleoptera, Carabidae.)
Entomologické listy (Folia entomologica), II, 1939, p. 17—21.
- MAŘAN J.: O geografickém rozšíření a rasovém cyklu *Tapinopterus extensus* Dej.
Věstník čsl. zool. společ. v Praze, sv. VI—VII, 1938—1939, p. 295—303, s 1 vyobrazením.
- MAŘAN J.: Nová rasa *Zabrus aetolus* Schaum. z pohoří Ossa v Řecku.
Zabrus aetolus ossensis m. nov. Coleoptera, Carabidae.
Čas. Čsl. společ. entom., XXXVI, 1939.
- MAŘAN J.: Zoogeografická a systematická studie o Carabidech Golešnice-Planiny v jižní Jugoslavii.
Die Carabidenfauna der Golešnica-Planina.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XVII, 1939, p. 137—150.
- MAŘAN J.: Nový druh rodu *Platyderus* Schaum. z Malé Asie.
Speciei novae generis *Platyderus* Schaum. ex Asia minore descriptio (Coleopt. Carabidae).
Čas. Čsl. společ. entom. v Praze, XXXVII, 1940, p. 25—26.

- MAŘAN J.: Příspěvek k poznání geografického rozšíření a rasového cyklu *Zabrus aetolus* Schaum.
Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung und Rassenbildung bei *Zabrus aetolus* Schaum. (Coleoptera, Carabidae.)
Sborník Nár. musea v Praze, Vol. IIB, 1941, č. 2, zool. č. 1, p. 29—35, 1 mapka.
- MAŘAN J.: Nové formy podrodu *Tapinopterus* Schaum.
De novis parumque cognitis subgeneris *Tapinopterus* Schaum. formis. (Coleoptera, Carabidae.)
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XVIII, 1940, p. 56—59.
- MAŘAN J.: O geografickém rozšíření a rasách druhu *Cychrus semigranosus* Pall.
De *Cychri semigranosi* Pall. variatione et distributione geographica. (Coleoptera, Carabidae.)
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XVIII, 1940, p. 128—136.
- MAŘAN J.: Nové formy rodu *Molops* Bon. z Balkánského poloostrova.
De novis generis *Molops* Bon. peninsulae balcanicae speciebus formisque. (Coleoptera, Carabidae.)
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XVIII, 1940, p. 190—194.
- MAŘAN J.: Vodní broučí zvířena na Lnářských rybnících a několik poznámek o výskytu našich aquicolních Coleopter. (Práce z rybářské a hydrobiologické stanice na Lnářských rybnících.) Věda přírodní, XX, 1941, č. 4 a č. 5.
- MAŘAN J.: Přehled druhů rodu *Lydus* Latr. (subg. *Alosimus* Muls.) e affinitate speciei *Lydus collaris* Fabr. Věstník č. zool. společ. v Praze, sv. VIII, 1940, p. 73—90.
- MAŘAN J.: Dva nové druhy rodu *Lydus* Latr. (subg. *Alosimus* Muls.) ze skupiny *Lydus collaris* Fabr.
Duae novae species *Lydus* Latr. (subg. *Alosimus* Muls.) ex affinitate speciei *Lydus collaris* Fabr.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XIX, 1941, p. 60—63.
- MAŘAN J.: O geografickém rozšíření a rasách druhu *Leistus montanus* Steph.
De *Leisti montani* Steph. distributione et variatione geographica. Coleoptera, Carabidae.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XIX, 1941, p. 131—135.
- MAŘAN J.: Revise rodu *Gonodera* Muls.
Generis *Gonodera* Muls. revisio. Coleoptera, Alleculidae.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XXI-XXII, 1943-44, p. 184—196.
- MAŘAN J.: Nové druhy a formy rodu *Prothyma* Hope z ostrova Madagaskaru.
De novis generis *Prothyma* Hope speciebus formisque insulae Madagascariensis. Coleoptera, Cicindelidae.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XX, 1942, p. 63—73.
- MAŘAN J.: Nová rasa druhu *Molops rhodopensis* Apf. z Bulharska. Čas. Čsl. společ. entom., XXXIX, 1942, p. 105.
- MAŘAN J.: Dva noví zástupci subgeneru *Tapinopterus* Schaum.
De novis subgeneris *Tapinopterus* Schaum. formis. Coleoptera, Carabidae, genus *Pterostichus* Bon.
Čas. Čsl. společ. entom. v Praze, XL, 1943, p. 48—50.
- MAŘAN J. a ABSOLON K.: Nové formy rodu *Parapropus* Ganglb. ze sběrů „Biospeologica balcanica“ a ze sbírek zemského Musea v Praze.
De novis generis *Parapropus* Ganglb. formis ex coll. „Biospeologica balcanica“ et coll. musei Pragae.
Coleoptera, Silphidae. (Třináctá předběžná zpráva.) Čas. Čsl. společ. entom., XL, 1943, p. 92—96.
- MAŘAN J.: Nová subspecie druhu *Nebria taygetana* Rottb.
Nebria taygetana chelmosensis m. nov. ssp. Coleoptera, Carabidae.
Čas. Čsl. společ. entom., XLI, 1944, p. 132—133.
- MAŘAN J.: Monografie rodu *Haptotapinus* Rtttr.
Recensio monographica generis *Haptotapinus* Rtttr. Coleoptera, Carabidae.
Sborník entom. odd. Nár. musea v Praze, XXI-XXII, 1943-44, p. 153—172.
- MAŘAN J.: Suchozemská planaria *Bipalium kewense* Mos. ve skleníku Královské obory v Praze. Věda přírodní, XXII, p. 235—237.
- MEIXNER J.: Probleme der Rassendifferenzierung aufgezeigt an Arten der Laufkäfergattung *Trechus*. VII. Inter. Kongr. Ent. 1939, p. 303—318.

- MÜLLER J.: Revision der blinden Trechus-Arten. Denkschr. d. mat.-naturw. Akad. d. Wissensch. Vídeň 1913.
- OLSOUFIEFF G.: Les Cicindélides de Madagascar. Mém. d. l'Acad. Malg. 1934.
- PAX F.: Die Tierwelt. Grundzüge d. phys. Erdk. Berlin-Lipsko 1930. Bd. II, T. 2, p. 164—251.
- REINIG W.: Die Holarktis. Jena 1937.
- RENSCH B.: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929.
- RENSCH B.: Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1933, p. 19—83.
- RENSCH B.: Studien über Korrelation und klimatische Parallelität der Rassenmerkmale von Carabus-Formen. Zool. Jahrb. Bd. 76, H. 3, Jena 1943, p. 103—266.
- ROUBAL J.: Katalog Coleopter (brouků) Slovenska a Podkarpatska. Práce uč. sp. Šaf., sv. 3, Bratislava. Praha 1930—1943.
- SEMENOV-TIANŠANSKIJ A.: Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Berlin 1910.
- SEMENOV-TIANŠANSKIJ A.: Les limites et les subdivisions zoogéographiques de la région paléarctiques pour les animaux terrestres, basées sur la distribution géographique des insectes Coléoptères. Akad. nauk Moskva-Leningrad 1936.
- SCHATZMAYR A.: Risultati scientifici delle cacce entomologiche nelle isole dell'Ege. Bol. Lab. zool. gen. agr., p. 231—246, 1936.
- WARNECKE G.: Über Zwillingsarten oder Doppelarten (Dualspecies) bei Lepidopteren. Stett. Ent. Zeitschr. 1944, Jg. 105. Stettin 1944.