

F. HIEKE, Berlin

## Die historische Entwicklung der Käfer (*Coleoptera*)

**Summary** A review is given, comprising the most important papers on historical development of beetles published by soviet paleoentomologists within the last 10 to 15 years. Separate chapters deal with the earlier theories on the descent of the Coleoptera, the actual knowledge about insect phylogeny before the appearance of the beetles in the lower permian age, their development during the paleozoic, mesozoic and cenozoic periods.

**Резюме** Составлены в виде обзора наиболее важные, опубликованные за последние 10–15 лет работы советских палеоэнтомологов об историческом развитии жуков. В отдельных главах обсуждаются прежние представления о происхождении жуков, современные знания развития до появления жесткокрылых в нижней перми, их развитие в палеозое, в мезозое и в кайнозое.

### 1. Einleitung

Die historische Entwicklung der Käfer hat im Verlaufe eines gewaltigen Zeitabschnittes von 280 Millionen Jahren die heutige, kaum noch übersehbare Artenfülle in dieser Insektenordnung hervorgebracht. Die Taxonomen haben nun, nicht – wie es oft heißt – Ordnung in diese Mannigfaltigkeit zu bringen, sondern die ihr innewohnende Ordnung zu erkennen und in einem System der Käfer gleichsam abzubilden. Eine solche vorgegebene Ordnung ist die natürliche Verwandtschaft der Arten und Gruppen untereinander, der Grad ihrer durch gemeinsame Abstammung gegebenen Zusammengehörigkeit. Das natürliche System der Käfer, das diesen Sachverhalt wiedergibt, unterscheidet sich von allen anderen möglichen Systemen dadurch, daß es das historische Moment berücksichtigt. Da es nur eine reale Geschichte der Käfer gibt, kann auch nur ein einziges natürliches System für diese Insektengruppe existieren. Deshalb gibt es auch den manchmal von Paläontologen (RODENDORF, in RODENDORF und RASNIZYN 1980) gesehenen Gegensatz zwischen Phylogenetik und Systematik nicht. Neben der diagnostischen Kennzeichnung der Arten und Gruppen ist die Rekonstruktion der historischen Entwicklung durch indirekte oder direkte Untersuchungen letztlich die gemeinsame Aufgabe der Rezent- und Fossiltaxonomen. Das ist – wie leicht einzusehen – eine schwierige Aufgabe. Die Ergebnisse der Lösung dieser Aufgabe sind Stammbaum und natürliches System. Dabei müssen komplizierte direkte Untersuchungen und scharfsinnige indirekte Beweisführungen herangezogen werden. Im Zuge des ständigen Erkenntniszuwachsens bessern sich die Voraussetzungen für solche

Forschungsarbeit ständig, manchmal sprunghaft. Derartige qualitative Sprünge hinsichtlich der uns hier interessierenden Problematik beobachten wir auch derzeit.

Die wichtigste und wohl effektivste Methode zur Schaffung und Vervollständigung des natürlichen Systems der Käfer ist die Anwendung der vergleichenden Morphologie, auch wenn vergleichende Anatomie, Ökologie, Physiologie, Verhaltenswissenschaft, Zytogenetik (neueste Zusammenstellung speziell für Käfer siehe SMITH and VIRKKI 1978), Serologie und andere Disziplinen vieles, besonders in Grenz- und Streitfällen klären helfen. Die Leistungsfähigkeit der vergleichenden Morphologie für die Schaffung des natürlichen Systems ist mit der immer klareren Durchsetzung (aber noch zaghafter Anwendung in der Fossiltaxonomie) der konsequent phylogenetischen Systematik (HENNIG 1950) enorm gewachsen. Dank der von ihr geforderten Arbeitsweise ist ein Wandel von der subjektiven Bewertung der morphologischen Merkmale zu einer objektiven Beweisführung ihres phylogenetischen Wertes eingetreten. Damit ist aber die potentielle Möglichkeit für eine schnellere und besser gesicherte Rekonstruktion der historischen Entwicklung der Käfer gegeben.

Ein wichtiger Fortschritt, der einen wesentlichen Einfluß auf die Rekonstruktion der Stammesgeschichte auszuüben beginnt, besteht in der sich gegenwärtig durchsetzenden Theorie von der Plattentektonik der Erdoberfläche mit Einschluß der Vorstellungen von der Kontinentaldrift. In der speziellen taxonomischen Literatur wird zunehmend auf diese Vorstellungen von der Entstehung und Veränderung unserer Kontinente zurückgegriffen, um phylo-

genetische Zusammenhänge zwischen Käfergruppen zu erklären, zumal auch die konsequent phylogenetische Systematik der Chorologie erstangige Bedeutung beimißt. HAUPT (1950) hat die Kontinentaldrift schon früh mit der Käfergeschichte in Zusammenhang gebracht.

Ein weiterer wesentlicher Faktor für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte der Käfer und für die Überprüfung der Richtigkeit des Systems sind die Ergebnisse des paläocoleopterologischen Forschungen. Diese Seite des Problems soll Gegenstand des vorliegenden Beitrages sein. Obige Bemerkungen waren aber zu machen, um die im weiteren dargestellten Tatsachen und Hypothesen in einen größeren Zusammenhang zu bringen.

In unserem Land arbeiten viele Coleopterologen, Berufszoologen wie zahlreiche verdienstvolle und junge Freizeitforscher, die um ein fundiertes Wissen von den Grundlagen unserer Wissenschaft bemüht sind. Während aber die wichtigste Literatur zur Theorie der phylogenetischen Systematik (HENNIG 1950, 1969) oder zur Geschichte der Erdoberfläche (WEGENER, Neuauflage 1981; RAWITSCH 1975; THENIUS 1980) in deutscher Sprache jedem, der sich darum bemüht, leicht zugänglich ist, liegt die Situation hinsichtlich der modernen Ergebnisse der Paläocoleopterologie anders. Gerade auf diesem Gebiet wurden aber in den letzten 15 Jahren grundlegende Fortschritte erzielt. Die Mitarbeiter des Paläontologischen Institutes der Akademie der Wissenschaften der UdSSR haben in dieser Zeit mehrere zusammenfassende Buchpublikationen herausgebracht, die den großen Erkenntniszuwachs auf diesem Gebiet dokumentieren. Da diese Schriften nur wenigen Coleopterologen zugänglich und in russischer Sprache verfaßt sind, möchte ich in meinem Beitrag diese wichtigen Arbeiten einem größeren Kreis von Interessenten bekanntmachen. Sicher ist dies auch im Sinne der Autoren jener Arbeiten, wobei ich speziell meinen Freunden PONOMARENKO und SHERICHIN in dieser Form am besten dafür danken kann, daß sie mir die Arbeiten sofort nach Erscheinen als Geschenk zusandten.

## 2. Die Erforschungsgeschichte der Käferherkunft

Noch vor 15 bis 20 Jahren bot die Paläocoleopterologie trotz vieler schon beschriebener Käferarten ein recht chaotisches Bild. Man-

ches, was von Paläontologen herausgefunden worden war, überzeugte nicht voll, und die Rezentaxonomien nahmen von den Forschungsergebnissen jener relativ wenig Notiz. Die schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts von GERMAR oder die einige Jahrzehnten später von HEER gegebenen Beschreibungen fossiler Käfer, die aus dem Solnhofener Schiefer bekanntgewordenen jurassischen und viele andere Einzelbeschreibungen erbrachten zwar eindeutige Beweise dafür, daß Käfer auch schon im Mesozoikum lebten, es ergab sich aber kein zusammenhängendes Bild von der Käferfauna jener Zeit. HAUPT (1950) hat anlässlich der Beschreibung von 51 fossilen Käfern aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle/S. viele interessante Gedanken über die historische Entwicklung der Käfer geäußert, aber das ihm vorliegende Material war zu wenig umfangreich und zu jung, um einen überzeugenden Beitrag zur Problematik liefern zu können. Schnell haben sich auch unsere Kenntnisse von der Fauna der noch jüngeren Erdgeschichte (Inklusen im Baltischen Bernstein, subfossile Käfer) erweitert. Die Käfer des jüngeren Känozoikum sind aber den rezenten bereits so ähnlich, daß Aufschlüsse über die Stammesgeschichte der Ordnung aus dieser Zeit nicht zu erwarten sind. Hinweise über die historische Entwicklung der Käfer als Gruppe und die Herausbildung ihrer großen Teilgruppen hatte die Paläontologie jedenfalls nicht erbracht. Genauer gesagt erwiesen sich die geäußerten Vorstellungen als falsch.

In der ersten großen zusammenfassenden Arbeit über fossile Insekten von HANDLIRSCH (1906–1908) ist auch eine Übersicht über die damals bekannten fossilen Käfer enthalten. Es wurde die Ansicht geäußert, daß die karbonischen Palaeodyctioptera als Vorgänger aller Insektengruppen anzusehen sind und von ihnen der Weg über schabenartige Insekten zu den Käfern geführt hat. TILLYARD (1924) und MARTYNOW (1926) bemühten sich, die Vorstellungen von HANDLIRSCH weiterzuentwickeln oder zu widerlegen. Als TILLYARD (1924) aus dem oberen Perm Australiens seinen *Protocoleus* als Vertreter der neuen Ordnung Protocoleoptera beschrieben hatte, glaubte man einige Zeit lang, den ältesten Käferrest (einen Flügel) gefunden zu haben. Von ursprünglichen Blattodea oder Protoblattodea sollte die Entwicklung über die Protocoleoptera (mit der Gattung *Protocoleos* TILL.) zu den Coleoptera hingeführt haben. Wenig später beschrieb

ZEUNER (1933) ebenfalls aus dem Perm nach einem Flügel, der in Manebach (Thüringen) gefunden worden war, die Art *Blattocoleos tillyardi*. Er fügte diese Art in die bisherigen Vorstellungen ein und entwickelte sie weiter. Aus ursprünglichen Blattodea sollten über *Blattocoleos* die Adephaga und über *Protocoleos* die Polyphaga entstanden sein. Die beiden großen Unterordnungen der Käfer wären demnach getrennt voneinander aus den Protocoleoptera hervorgegangen. Schließlich konnte nachgewiesen werden (MARTYNOW 1933, HAUPT 1950), daß *Protocoleos*, *Blattocoleos* und weitere ähnliche Fossilien keine „Protocoleoptera“ sind. Sie gehören zu den Protelytroptera (Protelytrida), die TILLYARD (1931) zunächst für *Protelytron permianum* aus dem Ural und wenige andere Arten begründet hatte. Die Protelytroptera gehören aufgrund ihres Flügelgeäders nicht in die Verwandtschaft der Käfer, sondern sind eine zu den Käfern konvergent entstandene und später wieder ausgestorbene Insektengruppe aus der Schabenverwandtschaft. Sie besaßen elytrenähnliche Vorderflügel und waren deshalb fehlgedeutet worden. Die Frage, woher die Käfer kommen, war damit aber wieder offen. Inzwischen war aus dem oberen Perm des Ural von MARTYNOW (1933) die Gattung *Permocupes* (Abb. 1) mit zwei Arten beschrieben worden; an deren Zugehörigkeit zur Ordnung Coleoptera kein Zweifel bestehen konnte.

Schließlich ließen sich immer mehr Indizien dafür finden, daß die holometabolen Insekten, zu denen auch die Käfer gehören, eine natürliche Verwandtschaftsgruppe sind. Viele Systematiker (MARTYNOW 1926, 1933; HAUPT 1950; HENNIG 1953, 1969; CROWSON 1955, 1960) brachten Argumente zugunsten dieser Vorstellung. Dadurch wurden die alten Ansichten von den hemimetabolen schabenartigen Insekten als Vorfahren der Käfer völlig gegenstandslos. Übrig blieben die hypothetischen Palaeocoleoptera (HAUPT 1950) aus dem Oberkarbon, aus denen sich im Unterperm die Neocoleoptera entwickelt haben sollen. Es setzte sich die Hypothese durch, daß die neuropteroiden Insekten oder Teile von ihnen die Schwestergruppe der Käfer sind, allein es fehlen bisher Fossilfunde, mit deren Hilfe die Paläontologie diese Hypothese stützen könnte. Eine der Ursachen für die spärlichen Beiträge der Paläontologie zur Klärung der interessierenden Frage war ohne Zweifel das Fehlen von umfangreichem Fossilmaterial aus den frühen Perioden des Mesozoikum. Den Publi-

kationen hatten meist wenige oder einzelne Abdrücke, meist sogar nur von Flügeln oder Flügelresten zugrunde gelegen. Nicht selten sind die gefundenen Fossilien ohne ausreichende und überzeugende Begründung verschiedenen rezenten Familien zugeordnet worden. Die etwa 100 fossilen Käfer aus dem Solnhofener Schiefer konnten schon als besonders reicher Fund, noch dazu in sehr gutem Erhaltungszustand, gelten. Die Meinung, daß die schlechte Fossilierbarkeit und damit die Seltenheit der Insektenfossilien nun eine Tatsache sei, mit der wir uns abfinden müssen, war und ist sehr verbreitet. Daß diese Auffassung aber nicht gerechtfertigt ist, wiesen die sowjetischen Paläoentomologen der RODENDORF-Schule in Moskau sehr überzeugend nach. Die zielstrebige Suche fossiler Insekten hat zu riesigen Aufsammlungen geführt. Im Paläontologischen Institut in Moskau dürften heute umfangreichere Sammlungen fossiler Insekten lagern, als in allen anderen gleichartigen Instituten der Welt zusammengenommen. Die Anzahl allein der permischen Insektenfossilien übersteigt 50 Tausend (PONOMARENKO 1969). Von mesozoischen Fundstellen stammen allein mehr als 15 Tausend Käferfossilien (ARNOLDI et al. 1977). Das gesammelte Material ist so umfangreich, daß noch längst nicht alles bearbeitet werden konnte. Besonders aus der Jura und Kreide sind reiche Belegmengen vorhanden, deren Auswertung noch Jahre dauern wird. Diese Materialgrundlage gepaart mit einer kritischen Arbeitsweise hat bereits hochinteressante Ergebnisse gebracht und eine völlig neue Situation geschaffen.

### 3. Die Vorgeschichte der Käfer

In der neuen Gesamtdarstellung der Insekten-geschichte (RODENDORF, RASNIZYN 1980), aus der hier nur sehr gerafft einige Aspekte wiedergegeben werden können, wird die Entwicklungskette von den ersten devonischen Insektenvorfahren bis zur Herausbildung der rezenten Insektenordnungen ausführlich behandelt, wobei eine Darstellung des Systems der Insekten gebracht wird, die in manchen Punkten von den bisherigen Auffassungen (HENNIG 1969) abweicht. Ob übrigens die zahlreichen nomenklatorischen Veränderungen bei der Bezeichnung der Gruppen notwendig waren, sei dahingestellt. Neben Stammbäumen für alle Teilgruppen ist ein solcher für die Gesamtheit der Insekten (Abb. 2) gegeben, wobei auf die Begründung der Gruppen mittels Syn-

apomorphien in einigen Fällen teils notgedrungen, teils bewußt verzichtet wurde.

Das älteste bekannte Insekt *Rhyniella praecursor*, eine Collembole, lebte im mittleren Devon Schottlands. RASNIZYN trennt allerdings die apterygoten Insektengruppen (Entognatha) Collembola, Protura und Diplura von der Klasse Insecta völlig ab, da sie den Myriapoda wahrscheinlich näher stehen als den echten Insekten. Sollten sie jedoch die Schwestergruppe der Insekten sein, müßten diese ebenfalls bereits im Devon existiert haben. Die Trennung der Insekten (Scarabaeoda) in die flügellos bleibenden Apterygota s. str. (Lepismatona) und die Pterygota (Scarabaeona) muß sich spätestens im unteren Karbon vor über 300 Millionen Jahren vollzogen haben. Jedenfalls erscheinen in Gestalt der Paoliida die ersten geflügelten Insekten gegen Ende des Unterkarbon in Europa und Nordamerika. Es sollen archimetabole Insekten (Hemimetabolie mit Imaginalhäutungen) gewesen sein, die auf Pflanzen lebten. Die hypothetischen Vorfahren der Pterygota, von denen sich die Paoliida erst wenig entfernt hatten, mögen kurzgeflügelten Lepismatiden ähnlich gesehen haben (Abb. 3). Erst nachdem vom Stamm der ursprünglichen Pterygota sehr früh die Ephemerida abgezweigt waren, entstand die geschlossene Genitalkapsel (Synapomorphie) im Hauptzweig. Nach dieser Umbildung zweigten einerseits die Libellulida und andererseits die Gryllones ab, und es bildete sich im Reststamm die Cryptosternie (Synapomorphie) heraus, die sich in einer veränderten Stellung der Hüften zueinander auswirkte. Die ältesten rezenten Pterygoten (Ephemerida und Libellulida) entwickelten sich bekanntlich im Wasser. Daß aber die Vorfahren der Pterygota wenigstens während der ersten Entwicklungsstadien tatsächlich noch primär im Wasser gelebt haben, wie neuerdings wieder diskutiert wird (OMODEO und BACCETTI 1980), kann seitens der Paläontologie nicht bestätigt werden. Wahrscheinlicher bleibt die allgemein verbreitete Auffassung vom sekundären Wasserleben mancher primitiver Insektenordnungen.

Nach der Abtrennung der Libellulida und Ephemerida vollzog sich die weitere Differenzierung der beiden anderen damals lebenden Insektengruppen, der Gryllones und der Scarabaeones, hauptsächlich in mittelkarbonischer Zeit vor rund 300 Millionen Jahren relativ schnell. Die Paoliida, aus denen die Gryllones und die Scarabaeones hervorgegangen waren, lebten zwar bis zum Ende des Karbon weiter,

aber ihre Bedeutung nahm stetig ab und schließlich erlosch der Zweig ganz. Die insektenfressenden Räuber, wie die schon vorhandenen Libellenartigen, erste Amphibien und Reptilienvorfahren, hatten sicherlich eine der Ursachen dafür geliefert, daß es, um den Fraßfeinden auszuweichen, zu einer Spezialisierung der beiden progressiven Gruppen kam. Die Gryllones spezialisierten sich auf eine mehr versteckte Lebensweise, was zu entsprechenden morphologischen Anpassungen führte. Die Scarabaeones verbesserten die Flugleistungen durch Vervollständigung der Flugorgane und Flugtechnik, wodurch sich die Überlebenschancen ebenfalls erhöhten und die Sporen-

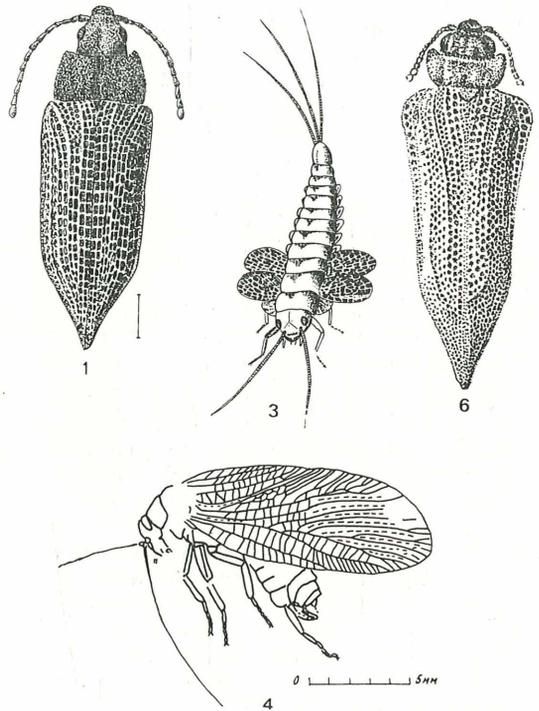


Abb. 1: *Permocupes sojanensis* PONOM., 1963, Rekonstruktion. — Aus: PONOMARENKO 1969: 65, Abb. 37.

Abb. 3: Hypothetische Vorfahren der Pterygota. — Aus RODENDORF und RASNIZYN 1980: 26, Abb. 3.

Abb. 4: *Glaphyrophlebia uralensis* MARTYNOW, 1928. Rekonstruktion eines Vertreters der Überordnung Caloneuridea aus dem unteren Perm des Ural. — Aus: RODENDORF und RASNIZYN 1980: 41, Abb. 11.

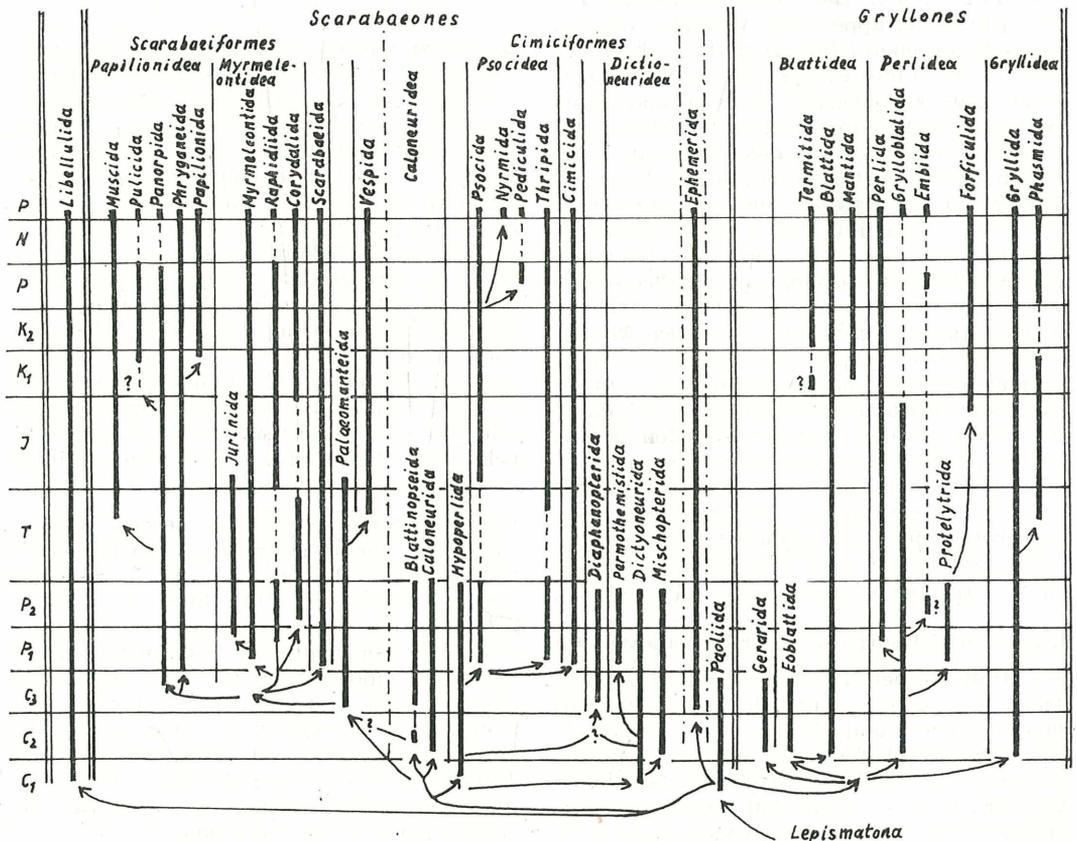
Abb. 6: *Sylvacoleus sharovi* PONOM., 1963. — Rekonstruktion eines Vertreters der Familie Tshekardocoleidae aus dem Unterperm des Ural. — Aus: PONOMARENKO 1969: 55, Abb. 29.

kapseln der alten Landpflanzen als Nahrung besser zugänglich wurden. Gegen Ende des Karbon beherrschten jedenfalls neben den Libellulida und Ephemera immer stärker die Gryllones, aus denen später die Termitida, Blattida, Mantida, Perlida, Grylloblattida, Embiida, Forficulida, Gryllida, Phasmida und andere wieder ausgestorbene Ordnungen hervorgingen, und die Scarabaeones, die alle übrigen hemimetabolen und alle holometabolen Ordnungen hervorbrachten, das Bild.

Für den uns hier interessierenden Zweig der Scarabaeones sind die ab Mitte Karbon bekannten Caloneuridea (Abb. 4), die aus relativ ursprünglich gebliebenen Paoliida entstanden waren, besonders wichtig. Manches spricht dafür, daß diese Caloneuridea Pflanzenbewohner waren, die sich von den generativen Organen

damaliger Pflanzen ernährten. Von diesen Caloneuridea, die Ende Perm wieder ausstarben, sind vermutlich in einem frühen Stadium des Oberkarbon zwei Gruppen abgezweigt. Die eine brachte die Cimiciformes (die stechend-saugenden Hemimetabola) hervor. Hierher gehören auch alle bis Ende Perm bereits wieder ausgestorbenen Gruppen der Dictyoneurida (bekannt auch als Palaeodictyoptera). Das gemeinsame abgeleitete Merkmal dieser Gruppe ist die Umwandlung der inneren Maxillenlade in ein Stechorgan. Die Gruppe spezialisierte sich auf das Anstechen und Aussaugen der generativen Pflanzenorgane, später auch anderer Gewebe. Der andere Zweig führte zu den Scarabaeiformes, den Holometabola. In diesem Zweig kam es bei vorläufiger Beibehaltung der kauend-beißenden Mundwerkzeuge zu morphogenetischen Umwandlungen, wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Übergang der praeimaginalen Stadien zum Leben im Sub-

Abb. 2: Schema der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Pterygota (Scarabaeona). — Aus RÖDENDORF und RASNIZYN 1980: 28, Abb. 4.



strat (vielleicht zuerst die Zapfen der damaligen Nacktsamer). Es bildete sich als notwendige Folge und Begleiterscheinung dieser Lebensweise die Holometabolie heraus. Damit wäre übrigens die in der einschlägigen Literatur oft anzutreffende Meinung, die Holometabolie sei im Gefolge der permischen Klimaänderungen entstanden, nicht zutreffend.

Die seit dem Oberkarbon vor mehr als 280 Millionen Jahren bekannten und fossil belegten Palaeomanteida (Abb. 5) sind wahrscheinlich der für die weitere Entwicklung wichtigste Zweig der Scarabaeiformes, der aber in der unteren Jura erlosch. Erst relativ spät (Trias) sind aus den Palaeomanteida die Hymenoptera direkt entstanden (weitere Verbesserung der Flugeleistungen!), während noch im oberen Karbon ein anderer sich später dreiteilender Zweig (Papilionidea, Myrmeleontidea, Scarabaeidea) aus den Palaeomanteida hervorgegangen war. Die Urform dieser Dreiergruppe ist nicht bekannt, dürfte aber archaischen Neuropteroidea (Myrmeleontidea) am ähnlichsten gewesen sein. Die Jugendstadien der Insekten dieser Gruppe sollen ihre Entwicklung in abgestorbenen Pflanzenteilen (Detritus, Bodenstreu, faulendes Holz) durchgemacht haben. Die Absonderung der Coleopteroidea (Scarabaeidea), deren Urformen fossil nicht bekannt sind, hängt mit dem Übergang auch der Imagines zum Leben im Substrat, zu einer versteckten Lebensweise und der damit verbundenen Umbildung der Vorderflügel in Elytren zusammen. Dieser Prozeß dürfte sich am Ende des Oberkarbon, vor rund 280 Millionen Jahren, vollzogen haben. Als mögliche Schwestergruppe der Coleopteroidea werden Urformen der Corydalidae (und zwar eine Sialidae-ähnliche Form) genannt. Synapomorphien zur Stützung dieser Hypothese können aber nicht genannt werden. Von den beiden Ordnungen der Coleopteroidea sind nur die Coleoptera fossil gut bekannt, während die Strepsiptera erst seit dem Oligozän (Bernstein) fossil belegt sind. Der Zeitpunkt der Trennung beider Ordnungen, falls es sich überhaupt um Schwestergruppen handelt, ist unbekannt.

#### 4. Die Entwicklung der Käfer im Paläozoikum

Als älteste bisher bekannte Käfer werden in den neueren Hand- und Lehrbüchern *Permo-cupes semenovi* und *distinctus* (MARTYNOW, 1933) aus dem oberen Perm des Ural genannt. Bis heute sind mittlerweile schon 32 Gattungen permischer Käfer, die in fünf Familien stehen, bekannt. Mehr als 200 Käferreste, meist Flü-

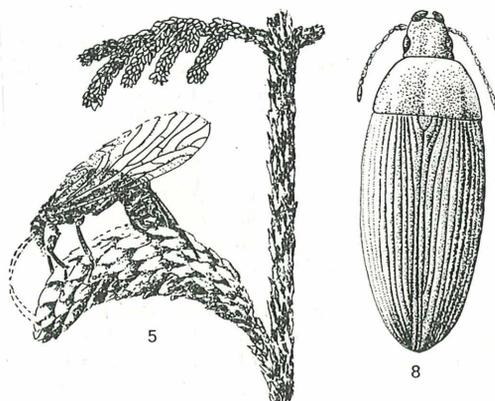


Abb. 5: *Palaeomantina pentamera* RASN., 1980. – Rekonstruktion eines unterpermischen Vertreters der Palaeomanteida. – Aus: RODENDORF und RASNI-ZYN 1980: 75, Abb. 33.

Abb. 8: *Dolichosyne confragosa* PONOM., 1969. – Rekonstruktion eines Vertreters der Ademosynidae aus der unteren Trias. – Aus: PONOMARENKO 1969: 127, Abb. 71 a.

geldecken, wurden schon gefunden, der größte Teil davon in Mähren, am Ural und im mittleren Sibirien. Die ältesten Käfer stammen aus der Mitte des Unterperm (vor etwa 260 Millionen Jahren) und wurden im Boskowitz Graben bei Obora, einem kleinen Ort etwa 25 km nördlich von Brünn, gefunden. Weitere, nur wenig jüngere unterpermische Käferfunde konnten bei Tschekarda im Gebiet Perm, Ural, gemacht werden. Die bisher beschriebenen 17 Arten unterpermischer Käfer gehören ausnahmslos in die primitive Familie Tshekardocoleidae, die bereits in die rezente Unterordnung Archostemata (Cupedina) gestellt wird. Es sind etwa 5–10 mm große, längliche Käfer mit sehr charakteristischen gitterartigen Flügeldecken (Abb. 6). Sie lebten wahrscheinlich in verpilztem Holz ursprünglicher Koniferen.

Die Tshekardocoleidae sind bereits „fertige“ Käfer mit dorso-ventral etwas abgeplattetem Körper, durch Längsrippen verstärkten Elytren, beweglichem Halsschild, vergrößerter Hinterbrust und fünf sichtbaren Abdominalsternen. Merkmale aus der Entstehungszeit der Käfer sind die erhöhte Zahl von Längsadern in den Flügeldecken mit einer gitterförmigen Netzstruktur zwischen ihnen, die noch unvollkommene Parallelstellung der Längsadern zur Körperlängsachse, das wahrscheinlich noch weichhäutige Abdomen und 13gliedrige Fühler. Ursprüngliche Merkmale

sind auch in der Anordnung der Sklerite an Unterseite der Thorakalsegmente zu finden. Erst bei den Nachkommen der Tshekardocoleidae, in der zweiten Permhälfte, kommt es zu einer vollkommeneren Versteifung der Elytren durch bessere Ausrichtung der Längsadern in der Längsachse, einer Reduzierung der außen, in der Epipleuralregion gelegenen Längsadern sowie einer Abwandlung des Netzwerkes zwischen den Längsadern. Das Abdomen erhält eine feste Sklerotisierung, die Fühlergliederzahl wird auf 11 reduziert, die thorakalen Sklerite erhalten eine stabilitätsfördernde Anordnung, und allmählich beginnt die Tendenz zur Verwischung der Nähte zwischen ihnen erkennbar zu werden.

In der oberen Hälfte des Perm verschwinden die Tshekardocoleidae wieder. Sie werden in der Hauptsache durch die Permocupedidae (28 Arten) und die Rhombocoleidae (16 Arten) abgelöst. Bei den erstgenannten bildet sich eine Struktur der Flügeldecken heraus, wie sie heute noch bei den rezenten Cupedidae anzutreffen ist. Bei den letztgenannten werden die Zellen zwischen den Längsadern zunehmend in Grübchen-, dann in Punktreihen abgewandelt. Schon am Anfang des Oberperm treten die Asiocoleidae auf, von denen nur eine Art bekannt ist. Eine weitere Archostematen-Familie, die Taldycupedidae (5 Gattungen in Eurasien und Australien), erscheint in der zweiten Hälfte des Oberperm. Diese Gruppe kaum 3–5 mm langer Käferchen mit einförmiger Gitterstruktur und völlig gleichartig gewordenen Quer- und Längsadern in den Elytren stellt sich später als perspektivreich für die weitere Entwicklung der Käfer heraus (Abb. 7).

Die Entwicklung der Käfer im Paläozoikum erscheint als Phase der Entstehung und allmählichen Entfaltung der ursprünglichen Unterfamilie Archostemata. Erst an der Wende vom Perm zur Trias, vom Paläozoikum zum Mesozoikum, vor etwa 225 Millionen Jahren, kam es zu einer raschen weiteren Entfaltung und starken Differenzierung der Archostemata. Neben den fünf Familien dieser Gruppe, die bis Ende Perm belegt sind, hat es vermutlich weitere drei bis fünf gegeben, darunter möglicherweise schon die direkten Vorfahren der beiden anderen rezenten Unterordnungen der Käfer, der Adephaga und Polyphaga. Die Zahl der damals existierenden Käferarten dürfte schon einige Hundert oder Tausend erreicht haben. Sie lebten entweder im verpilzten Holz

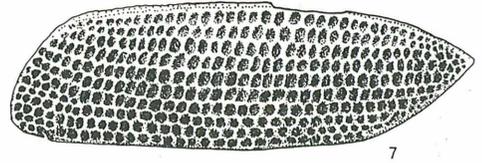


Abb. 7: Flügeldecke von *Taldycupes khalfini* RODEN-DORF, 1961 aus dem Oberperm von Kusnezsk, eines Vertreters der Taldycupedidae. – Aus: PONOMARENKO 1969: 121, Abb. 67.

oder im Detritus in Wassernähe zu beiden Seiten der Uferlinie.

Interessant ist die Tatsache, daß die ältesten Käfer nur aus Eurasien bekannt sind. Vermutlich lag hier die Wiege der Coleoptera. Erst ganz am Ende des Perm tauchen Archostemata auch in Australien und später auch auf den anderen gondwanischen Kontinenten auf.

## 5. Die Entwicklung der Käfer im Mesozoikum

Am Anfang des Mesozoikum sind die Archostemata durch eine relative Vielfalt von Formen vertreten und fossil belegt. Die Analyse der Flügeldeckenskulptur, des Faltungstyps der Hinterflügel, der Skleritverteilung an den Brustringen, der Lage der Hüfthöhlen, des Baues der ersten Abdominalsternite sowie der Lebensweise jener frühmesozoischen Käfer läßt bereits Familien-Gruppierungen unter den Archostemata erkennen, die Hypothesen über die Herkunft der rezenten Unterordnungen der Käfer ermöglichen. Aus den vermutbaren verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen diesen ursprünglichen Familien-Gruppierungen ist zu schlussfolgern, daß die Grundlagen für die rezenten Unterordnungen Archostemata, Adephaga, Myxophaga (von PONOMARENKO zu den Archostemata gestellt) und Polyphaga bereits im oberen Perm gelegt wurden (PONOMARENKO 1969).

PONOMARENKO leitet von den unterpermischen Tshekardocoleidae über die oberpermischen Taldycupedidae die seit der unteren Trias belegten Ademosynidae (nach der schon von HANDLIRSCH 1906 aus der oberen Trias beschriebenen Gattung *Ademosyne*) ab. Neben anderen morphologischen Veränderungen ist in diesem Zweig eine zunehmende Reduktion des Gitterwerkes zwischen den primären Längsadern zu beobachten. Schon bei den Taldycupedidae schwindet der Unterschied zwischen Längsadern und Querverstrebungen, allmählich schließen sich die Zellen des reihenweise

angeordneten Gitters, und es entsteht eine Elytre mit 10–11 Längsreihen von Grübchen oder Punkten (Abb. 8). Diese Elytrenstruktur leitet zu den Polyphaga über, und es muß zugegeben werden, daß manche der als Ademosynidae gedeuteten Fossilien eventuell schon zu den Polyphaga gehören können (PONOMARENKO 1969). Speziell zwischen solchen Vertretern der Polyphaga wie den Hydrophilidae und Derodontidae einerseits und den Ademosynidae andererseits ist die Grenze schwer zu ziehen. Es ist interessant, daß der plesiomorphe Zustand nicht restlos geschlossener Gitterzellen in den Elytren bei mehreren Gruppen der Polyphaga vereinzelt bis zur Gegenwart erhalten bleiben konnte (KLAUSNITZER 1980). Von den Permocupedidae lassen sich gut die rezenten Cupedidae (Hauptgruppe der rezenten Archostemata) ableiten. In diesem Zweig ist lediglich die bei den Taldycupedidae-Ademosynidae erfolgte Verdrängung der Gitterzellen unterblieben. Die Anordnung der Thorakalsklerite bleibt ursprünglich.

Unmittelbar von den unterpermischen Tshekardocoleidae ist eine kleine, fossil schlecht belegte Gruppierung mit den Asiocolidae und Rhombocoleidae (Abb. 9) im Perm und den untermesozoischen Tricoleidae (Abb. 10) abzuleiten. In diesem Zweig, dessen Anfangsglied – die Asiocolidae – noch 7 primäre Längsrippen hatte, erfolgte eine allmähliche Reduktion dieser Längsadern bis auf drei, und das relativ

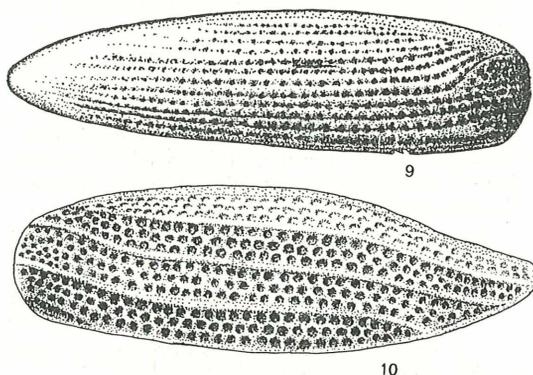


Abb. 9: *Karakanocoleus venjukovi* RODENDORF, 1961. Flügeldecke einer Art aus der Familie Rhombocoleidae aus dem Oberperm von Kusnezsk. – Aus PONOMARENKO 1969: 145, Abb. 85.

Abb. 10: *Tricoleus punctatus* PONOM., 1969. – Flügeldecke eines Vertreters der Tricoleidae aus der unteren Jura von Ostkasachstan. – Aus: PONOMARENKO 1969: 139, Abb. 80.

primitiv und wenig reduziert gebliebene Netzwerk zwischen den Längsadern wird in diesem Zustand verdrängt, so daß eine glatte Elytre mit drei Längsrippen entsteht. Wegen des Baues der Hüften und Hüfthöhlen kann angenommen werden, daß aus diesem Zweig die heute zu den Archostemata gestellten Micromalthiden hervorgegangen sind.

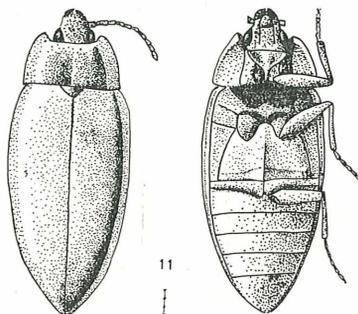


Abb. 11: *Hadeocoleus gigas* PONOMARENKO, 1969. – Rekonstruktion eines Vertreters der Schizophoridae aus der unteren Trias von Mittelasien. – Aus: PONOMARENKO 1969: 151, Abb. 88.

Eine weitere, im unteren Mesozoikum relativ gut vertretene (17 Gattungen) Archostematen-Gruppe waren die seit der Untertrias bekannten Schizophoridae (Abb. 11) und Catinidae. Obwohl sie permisch nicht durch Fossilfunde belegt sind, muß angenommen werden, daß die primitiven Vertreter dieses Zweiges direkt von den unterpermischen Tshekardocoleidae abzuleiten sind. Alle Arten dieser Gruppierung haben vier primäre Längsadern, die aber völlig reduziert sein können und dann nur in der Innenstruktur der Flügeldecken nachweisbar sind. Der Übergang zur geglätteten Elytre, die aber oft Pusteln tragen kann, muß auf einem Organisationsniveau erfolgt sein, das ähnlich primitiv wie bei den Tshekardocoleidae war. Die Folge war nach der Verdrängung der Gitterzellen eine unregelmäßige Punktierung oder eine variable Anzahl von Punktreihen. Die Vertreter dieses Zweiges haben überdies stets hinten offene Vorderhüfthöhlen. Aufgrund des Baues der Körperunterseite und der Elytren kann angenommen werden, daß die schizophoriden Archostemata des oberen Perm und der unteren Trias phylogenetische Beziehungen zu den rezenten Adephaga besitzen. Welcher Art diese Beziehungen konkret sind, konnte noch nicht näher geklärt werden. PONOMARENKO (1969) nimmt an, daß die schizophoriden Archo-

stemata und die Adephaga gemeinsame permische Vorfahren haben (Abb. 12).

Die den Schizophoriden nahestehenden Catinidae waren kleine bis mittelgroße, oberseits glatte Käfer, die wahrscheinlich im Wasser lebten. Es besteht Grund zu der Vermutung, daß die rezenten Myxophaga von jenen Catinidae oder von ihnen nahestehenden sehr kleinen (ein 1,5 mm großer, bisher unbeschriebener Vertreter) oberpermischen Formen abstammen (PONOMARENKO 1973).

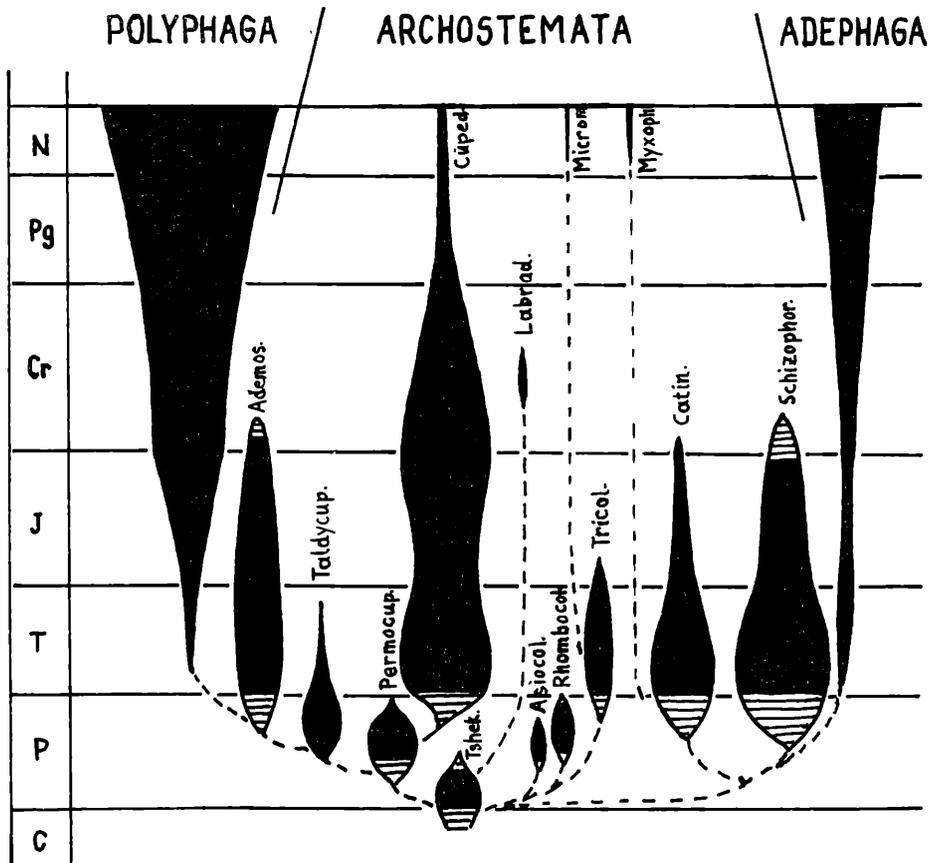
In den drei mesozoischen Formationen Trias (vor 225–190 Mill. Jahren), Jura (vor 190–135 Mill. Jahren) und Kreide (vor 135–65 Mill. Jahren) sind alle rezenten größeren Gruppie-

rungen der Käfer entstanden. Die Formenvielfalt wurde so groß, daß sie heute erst in groben Umrissen sichtbar ist (PONOMARENKO 1969; ARNOLDI, SHERICHIN, NIKRITIN, PONOMARENKO 1977).

In der Trias sind die Archostemata noch die dominierende Gruppe, es ist deren Blütezeit. Von den sechs Familien (Ademosynidae, Taldycupedidae, Cupedidae, Tricoleidae, Schizophoridae, Catinidae) sind besonders die Arten der Ademosynidae und Cupedidae zahlreich. Später verlieren die Archostemata ihre dominierende Stellung. Stellten sie in der Trias noch über 90 % aller Arten, sinkt ihr Anteil an der Käferfauna der unteren Jura schon auf 50 bis 75 %, in der oberen Jura sogar auf 10 % und geht in der Kreide noch etwas zurück (Abb. 13).

Innerhalb der Archostemata wandelt sich das Bild im Mesozoikum beträchtlich. Die Ursprungsgruppe der Archostemata, die Tshekardocoleidae, waren praktisch an der Wende

Abb. 12: Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Archostematen-Familien und die wahrscheinlichen Beziehungen zu den anderen Unterordnungen der Käfer. – Aus: PONOMARENKO 1969: 197, Abb. 115; umgezeichnet und ergänzt nach Angaben aus dem Text.



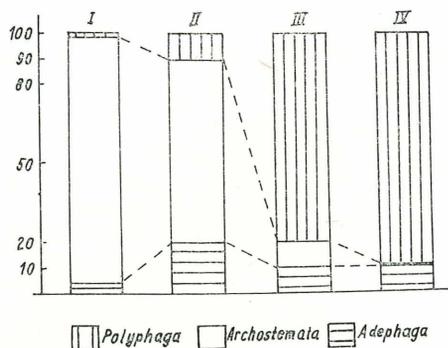


Abb. 13: Prozentualer Anteil der Archostemata, Adephaga und Polyphaga an Fundstellen verschiedenen Alters. — Aus: PONOMARENKO 1969: 25, Abb. 7. I = Untere Trias von Mittelasien, II = Untere Jura (?) von Mittelasien, III = Obere Jura (?) von Südkasachstan, IV = rezente Fauna.

vom Unter- zum Oberperm ausgestorben, wengleich sich Relikte noch lange gehalten haben mögen. Die dieser Familie sehr nahe-stehenden Labradorocoleidae (vertreten durch einen fossilen Beleg aus der mittleren Kreide!) lassen dies vermuten. Die Permocupedidae, Asiocoleidae und Rhombocoleidae waren zu Beginn der Trias ebenfalls erloschen. Die von den Rhombocoleidae abstammenden Tricoleidae überlebten die Trias nur kurze Zeit. Auch die Taldycupedidae, die zu den Vorfahren der Polyphaga überleiten (den Ademosynidae), sterben noch in der Trias aus. Die beherrschenden Archostematen-Gruppen während der Trias und Jura waren die Ademosynidae (Vor-fahren der Polyphaga), die Cupedidae (überlebten bis heute), die Schizophoridae (aus der Verwandtschaft der Adephaga-Vorfahren) und die Catinidae (mögliche Ursprungsgruppe der Myxophaga). Anfang der Kreide verschwinden alle Archostemata bis auf die Cupedidae, innerhalb derer sich aber auch beträchtliche Wandlungen vollzogen. Von den drei Unter-familien der Cupedidae ist die der Triadocupe-didae (7 Gattungen) die älteste. Bei ihnen sind die Vorderhüften noch weit auseinander ge-stellt, und nach ihrem Habitus zu urteilen, könnten es unter der Rinde lebende Käfer (Abb. 14) gewesen sein. Keine der Gattungen dieser Unterfamilie hat die Trias überlebt. Erfolgreicher waren die beiden anderen Unter-familien, die Ommatinae und die Cupedinae, beide mit genäherten Vorderhüften. Die Cupe-dinae tauchen zwar auch schon Anfang der Trias (Gattung *Mesocupoides*) auf, erlebten aber ihre Blütezeit erst um die Wende Jura –

Kreide (vier Gattungen). Die rezenten vier Gattungen erscheinen aber erst im Känozoikum (nur *Cupes* ist fossil im Bernstein belegt). An-ders die Ommatinae, die mit vier Gattungen in der Trias erscheinen und in der Jura und Kreide die dominierenden Cupediden sind. Die rezenten Gattungen *Omma* und *Tetraphalerus* (in Australien bzw. Südamerika) sind schon in der unteren Jura fossil nachgewiesen. Es ist ganz erstaunlich, daß diese beiden rezenten Käfergattungen Zeitgenossen des Urvogels *Archaeopteryx* waren und schon viele Millio-nen Jahre vor Auftreten der ersten Dinosaurier auf der Erde lebten. Zu den Ommatinae gehört wahrscheinlich die erst 1975 aus den Monti Lepini unweit Rom, Italien, beschriebene *Crowsoniella relicta* PACE. Das nur 1,5 mm lange, im Boden lebende Käferchen ist vermut-lich ein letztes Relikt einer noch nicht bekann-ten, längst ausgestorbenen Cupediden-Gruppe. Die Auffindung dieses „lebenden Fossils“ im relativ gut besammelten Europa war eine kleine Sensation (PACE 1975).

Die Entwicklung der Unterordnung Adephaga im Mesozoikum verlief möglicherweise recht kompliziert und konnte trotz der sehr inten-siven Forschungen von PONOMARENKO (1969, 1977 u. a.) noch nicht völlig aufgeklärt werden. Es wurden aber Überraschungen für die Rezensystematiker erbracht, und manche Vorstellungen über die Stammesgeschichte der Adephaga (z. B. NAGEL 1979) sind zu revidieren. Hinweise für die Herkunft der rezenten Rhysodidae wurden bisher nicht gefunden. Ob-wohl die Familie wahrscheinlich schon seit langem existiert, fehlen fossile Belege aus dem Mesozoikum. In den triasischen Schichten der Madygen-Schlucht in Kirgisien wurden meh-rere Abdrücke von 7 bis 14 mm langen Käfern,

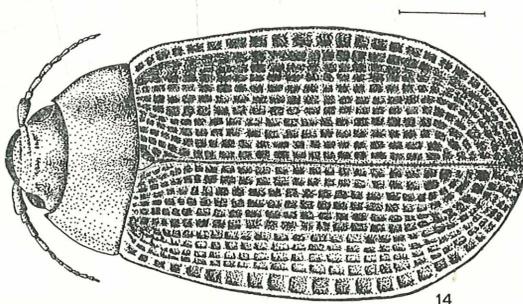


Abb. 14: *Triadocupes ferghanensis* PONOM., 1966. — Rekonstruktion eines Vertreters der Triadocupe-dinae. — Aus: PONOMARENKO 1969: 75, Abb. 44.

die zu zwei Arten gehören, als Vertreter einer wieder ausgestorbenen Adephagenfamilie namens Triaplidae (Abb. 15) beschrieben. Diese Käfer hatten auffällig große Coxalplatten, welche die Hinterhüften und die Abdomenbasis völlig bedecken. Solche Bildungen haben unter den rezenten Adephaga nur die Haliplidae. Manches spricht dafür, daß die auch in anderer Hinsicht (Lebensweise, Wassertiere, Larven, Fortbewegungsart, spirale Faltung der Flügelspitzen) primitiven rezenten Haliplidae

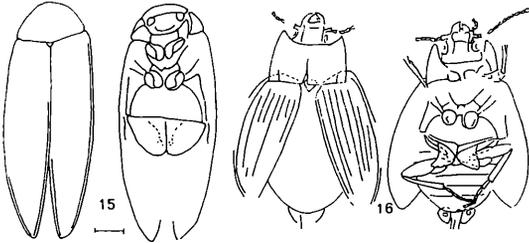


Abb. 15: *Triaplus macroplatus* PONOM., 1977. Ein Vertreter der ältesten Adephaga. — Aus: ARNOLDI et al. 1977: 18, Abb. 1.

Abb. 16: *Protorabus nigrimonticola* PONOM., 1977. Ein Vertreter der Protorabinae aus der oberen Jura von Südkasachstan. — Aus: ARNOLDI et al. 1977: 74, Abb. 40.

zusammen mit jenen Triaplidae allen anderen Adephaga gegenüberstehen. Die Triaplidae-Haliplidae könnten die Schwestergruppe der Hydradephaga-Geadephaga sein. Offenbar hatten die gemeinsamen Vorfahren beider Zweige schon vergrößerte Coxalplatten, die aber im Triaplidenzweig erhalten blieben und weiterentwickelt wurden, im anderen Zweig aber einer Rückbildung unterlagen. So ließe sich erklären, daß auch bei den frühen Vertretern des

Hydradephaga-Geadephaga-Zweiges mehr oder weniger ausgeprägte Coxalplatten noch vorkommen. Nach Ablösung der Triapliden-Haliplidae muß schon sehr früh in der Trias eine Aufspaltung in einem zu den späteren Hydradephaga und einem zu den Geadephaga hin-führenden Zweig erfolgt sein, denn beide Gruppen sind schon in der oberen Trias, wenn auch nicht ganz sicher, fossil nachweisbar, die Hydradephaga durch *Triadogyrus sternalis* PONOM., 1977 und die Geadephaga durch die primitive Trachypacheidae-Art *Sogdodromeus altus* PONOM., 1977. Andere als die rezenten Geadephaga-Familien Trachypacheidae und Carabidae wurden übrigens im Mesozoikum nicht gefunden. Die Trachypacheidae waren in der Trias, Jura und Unterkreide ausschließlich durch die Unterfamilie Eodromeinae (7 Gattungen, 20 Arten) präsent und fehlen in den Funden der Oberkreide. Vertreter der rezenten Unterfamilie Trachypacheinae sind fossil nicht bekannt. Die Carabidae sind seit der Jura mit 5 Gattungen (11 Arten) der mesozoischen Unterfamilie Protorabinae (Abb. 16), die an der Wende zur Oberkreide verschwindet, nachgewiesen. Sie waren habituell den primitiven rezenten *Metrius* (leben in Californien) ähnlich, 0,5 bis 2 cm lang und beide Endsporne der Vorderschienen standen wie bei den rezenten Carabinae nebeneinander am Schienenende. Einige weitere, schwer zu deutende Carabiden-Reste aus der oberen Jura und unteren Kreide, die zu der provisorischen Gruppe *Conjunctini* gestellt wurden, zeigen gewisse Ähnlichkeiten zu rezenten Carabini und Scartini. Aus der Oberkreide ist eine Vorderschiene bekannt, die wegen des Ausschnittes an der Innenseite schon zu den Arten der Harpalinae gehören muß.

(Fortsetzung in Heft 4/1983)

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Nachrichten und Berichte](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Hieke Fritz

Artikel/Article: [Die historische Entwicklung der Käfer \(Coleoptern\) 105-115](#)