© Entomologische Nachrichten und Berichte

E. ARNDT, Leipzig

Laufkäferlarven *(Coleoptera, Carabidae)* als Gegenstand phylogenetischer Untersuchungen

Summary The knowledge of Carabid larvae (Coleoptera, Carabidae) can give useful information for phylogenetical research. Larval characters of phylogenetical importance are showed and discussed.

Резюме Возможно получать ценные информации для филогенетических исследований из знания личинок жужелиц (Col., Carabidae). Представляют и обсуждают важные с филогенетической точкой зрения личиночные признаки.

Im Widerspruch zu einer guten Artenkenntnis bei den Käfern (d. h. den adulten Käfern) steht die bislang lückenhafte Erforschung der Coleopterenlarven, obwohl die Bedeutung der Larvenkenntnis für die angewandte Entomologie und Phylogenie vielerorts hervorgehoben wurde (STAMNER 1957, GOULET 1979, VIEDMA & NELSON 1976, STEINHAUSEN 1985 u. a.).

Phylogenie und angewandte Entomologie bilden dabei die theoretische und praktische Säule, beide jedoch auf einer gemeinsamen Basis fußend: der eingangs erwähnten Artenkenntnis. Daß neben den Imagines ebenso die Larven für praktische Belange — wirtschaftliche und ökologische Fragen — einen hohen Stellenwert besitzen, liegt auf der Hand und soll hier nicht weiter erörtert werden. Am Beispiel der Laufkäferlarven soll vielmehr einem breiteren Publikum gezeigt werden, wie die präimaginalen Stadien zum gegenwärtigen Zeitpunkt die phylogenetische Forschung in ihrem Anspruch, „für die Biologie ein allgemeines Bezugssystem" vorzulegen (HENNIG 1984: 17), stimulieren können.

Der heute systematisch Arbeitende findet — wie HENNIG (1984) betont — bereits eine Klassifikation vor, die in der Regel auf Grund von Adultmerkmalen aufgestellt und oft phylogenetisch wenig begründet ist. Das Studium der Larven bestätigt häufig das bestehende System, welches damit weiter untermauert wird. Stehen die bei den Larven erhaltenen Ergebnisse im Widerspruch zu herkömmlichen Auffassungen, müssen die zur Klassifikation benutzten Merkmale, sowohl die der Imagines als auch die der Larven, auf ihre phylogenetische Relevanz geprüft werden. Ein solcher Fall war das Bekanntwerden der sehr ursprünglichen Laufkäfergattung *Metrius* ESCHSCHOLTZ. *Metrius* (einzigste Gattung des Tribus Metriini) wird von den meisten Autoren als ursprüngliche Gruppe aufgefaßt und zusammen mit den Ozaenini und Paussini (mit welchen sie drei mutmaßliche Synapomorphien der Imagines aufweisen, siehe BOUSQUET 1986: 377) an die Basis der Carabiden gestellt (BELL 1967, REGENFUSS 1975, BILS 1976, NAGEL 1979). ERWIN & SIMS (1984: 375) stellen u. a. auch die Brachinini in diesen Verwandtschaftskreis und vermuten auf Grund von imaginalen Merkmalen eine nähere Verwandtschaft der Brachinini mit den Ozaenini + Paussini als der Metriini mit den letzteren. Die *Metrius*-Larve (BOUSQUET 1986) zeigt jedoch wie die bekannten Ozaenini- und Paussini-Larven eine ungewöhnliche Umbildung des Abdomenendes. Die Epipleuriten des 9. Segments sind mit dem Tergum des 8. Segments verschmolzen und zu einer Analplatte ausgeweitet, an der das 10. Segment und die ebenfalls stark modifizierten Urogomphi fußen. Eine solche Transformation des Abdomenendes ist einmalig unter den Coleopterenlarven und belegt die nähere Verwandtschaft der Ozaenini + Paussini mit *Metrius* (BOUSQUET 1986: 378, GOULET 1979: 205), als mit den Brachinini, deren Larven keine auffälligen Veränderungen der abdominalen Segmente und Urogomphi zeigen (Abb. 1).

Nicht in jedem Fall werden verwandtschaftliche Beziehungen bei Larven so offen deutlich. Die Sandlaufkäfer (Cicindelinae) z. B. lassen weder im larvalen noch im adulten Stadium eindeutige Aussagen über ihre verwandt-

© Entomologische Gesellschaft und Biologiezentrum, Download unter www.biologiezentrum.at

schaftliche Stellung (im phylogenetischen Sprachgebrauch: über ihr Schwesterngruppenverhältnis) zu. Imago und Larve besitzen eine hohe Zahl nur ihrer Gruppe eigener Merkmale (Autapomorphien), die die Monophylie der Cicindelinae gut begründen, ihre Stellung im System der Caraboidea (Laufkäfer im weitesten Sinne) jedoch ist unklar (siehe z. B. BILS 1976, CROWSON 1967).

Während für die taxonomische Trennung der Larven (in Bestimmungsschlüsseln für Arten, Gattungen usw.) vor allem die Form der Antennen, Palpen, Mandibeln, Urogomphi und des Kopfschildes (Vorderrand des Kopfschildes: Nasale) wichtig sind, dienen diese Merkmale einer phylogenetischen Untersuchung kaum. Sie unterliegen besonders stark dem Einfluß von Umweltfaktoren. Arten, die verwandtschaftlich nicht nahestehen, können auf Grund ähnlicher Lebensweise eine ganz ähnliche Form der Mundwerkzeuge, Urogomphi usw. parallel ausbilden. Das veranschaulicht vor allem die Einteilung der morpho-ökologischen Typen von SHAROVA (1960). Auf Grund ähnlicher Morphologie — durch ähnliche Lebensweise — werden von ihr ganz verschiedene, z. T. nicht verwandte Gruppen zusammengefaßt. Als Beispiel seien nur die verschiedenen Triben (und Unterfamilien) angehörenden Gattungen *Lebia* LATREILLE (Lebiini) und *Brachinus* WEBER (Brachinini) genannt, die auf Grund semiparasitischer Lebensweise an ruhenden Insektenstadien, z. B. Käferpuppen, ähnliche morphologische Spezialisierungen zeigen (SHAROVA 1960: 702, IX. morpho-ökologischer Typ). Auch die australischen *Sphallomorpha* WESTWOOD (Pseudomorphini) gehören zu diesem IX. Larvaltyp, da sie ähnliche Umbildungen zeigen wie *Brachinus*-Larven (MOORE 1964). Die Lebensweise der *Sphallomorpha*-Larven ist bislang weitgehend unbekannt, sie werden in Ameisennestern gefunden. MOORE (1964) vermutet ihre Fütterung durch die Ameisen.

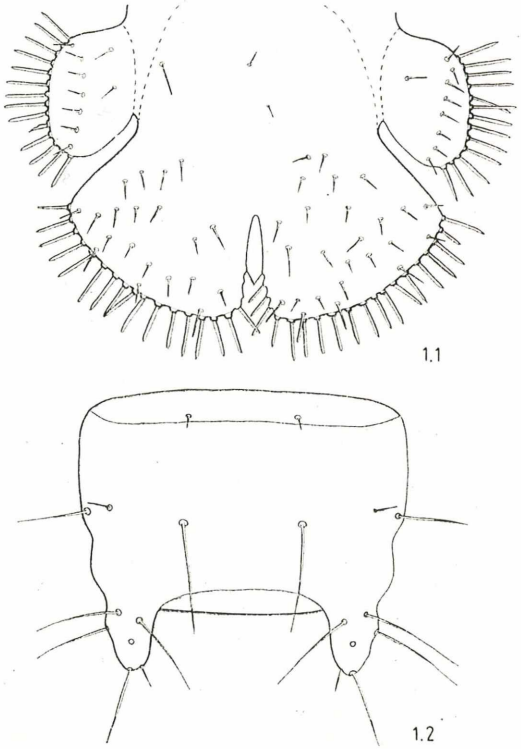


Abb. 1.1.: *Metrius contractus* ESCHSCHOLTZ, erstes Stadium, Abdomenende dorsal; die lateralen Flügel bilden das Epipleurit des 8. Segments, die apikalen Lappen leiten sich aus dem Tergit des 8. und Epipleurit des 9. Segments ab, beide sind zu einer Analplatte verschmolzen;
1.2.: *Brachinus explodens* DUFTSCHMID, erstes Stadium, 9. Tergit und Urogomphi dorsal.

Um Larven für die Aufklärung phylogenetischer Fragestellungen intensiv zu nutzen, mußte nach Merkmalen gesucht werden, die nicht so stark Umwelteinflüssen unterliegen, um phylogenetische Fehlinterpredationen auf Grund der parallelen Anpassung nicht verwandter Gruppen an eine ähnliche Lebensweise auszuschließen.

Einen Komplex solcher Merkmale fand man in den Borsten und Poren, die bei Larven an allen Körperteilen sitzen und wichtige Sinnesorgane bilden. Zunächst versuchten japanische Carabidologen (HABU & SADANAGA 1961) die Borsten einzelner Körperteile für die Trennung der Gattungen und Arten bei Carabidenlarven zu nutzen, ihnen folgten bald andere Autoren (HARRIS 1978, HŮRKA & DUCHAC 1980, BRANDMAYR 1981).

In jüngerer Zeit wurde von kanadischen Wissenschaftlern die Lage und Verteilung der Sinnesborsten und -poren an allen Körperteilen untersucht und katalogisiert (BOUSQUET & GOULET 1984, BOUSQUET 1985). Sie stellten fest, daß eine Carabidenlarve im ersten Stadium 603 Paare ancestraler (ursprünglicher) primärer Borsten und Poren besitzt, die eine ganz charakteristische Verteilung aufweisen. Die untersuchten Seten und Poren liegen in der Regel an sklerotisierten Körperabschnitten und lassen sich auch nach der Präpa-

© Entomologische Nachrichten und Berichte

ration gut betrachten. Primäre Seten und Poren sind Bildungen des ersten Larvenstadiums und ihre homologen Strukturen in den folgenden Stadien (BOUSQUET & GOULET 1984). BOUSQUET & GOULET (1984: 575) unterscheiden ancestrale und zusätzliche primäre Seten und Poren. Nur die ancestralen (durch Außengruppenvergleich, siehe AX 1984: 125 ff., ermittelt) werden von den Autoren homologisiert und codiert. Damit ist ein einheitliches Vokabular gegeben, das die Verwendung dieser Seten und Poren und ihre Zuordnung ermöglicht.

Das sollen die Abbildungen veranschaulichen. Abb. 2 zeigt die Ausbildung des Nasalbereichs verschiedener Carabidenlarven (erstes Stadium), der so unterschiedlich in der morphologischen Struktur, so übereinstimmend in der Beborstung ist. Gleiches gilt für die Urogomphi (Abb. 3).

Ferner existieren von BOUSQUET & GOULET (1984) nicht codierte zusätzliche Seten und Poren, Strukturen des ersten Stadiums, welche a) nur auf einen Tribus oder eine Gattung beschränkt sind und b) nicht zum ancestralen Muster der Familie (s. o.) gehören. In den höheren Larvenstadien gibt es neben den primären eine Vielzahl von sekundären Borsten und Poren (siehe dazu BOUSQUET 1985).

Abweichungen im Muster der Chaetotaxie (Reduktionen wie zusätzliche Borsten und Poren) können — natürlich unter gleichzeitiger Berücksichtigung anderer Merkmale — als phylogenetisch relevante Strukturen bewertet werden. Die Chaetotaxie der Carabidenlarven (Art und Umfang dieses Merkmalskomplexes, die handhabbare einheitliche Bezeichnung der Strukturen auf allen Körperteilen und damit das Vergleichbarmachen und die leichte Einordnung für andere Autoren) birgt eine große Quelle neuer Informationen für die Systematik der Carabiden, wie auch anderer Käfergruppen (die Idee wurde von Bearbeitern der Dytiscidae aufgegriffen, NILSSON 1987).

Der erste Versuch, die Chaetotaxie in einer systematischen Studie anzuwenden wurde bereits von BOUSQUET (1984) vorgenommen. Der Autor untersucht an Imagines und Larven mit konsequent phylogenetischen Methoden die Stellung der Untergattung *Steropus* DEJEAN innerhalb der Gattung *Pterostichus* BONELLI. Dabei boten besonders die Larven mit der Chaetotaxie des Nasalbereichs und des Prämentums sowie mit der Umbildung des ersten Antennengliedes (zum Außengruppenvergleich, siehe AX 1984: 125 ff., wurden die Larven verschiedener Gattungen der Pterostichini, Agonini und Zabrini herangezogen) wertvolle Informationen.

Larven und Imagines sind nur verschiedene Expressionen eines Genotyps (GOULET 1979). Es muß daher das Ziel sein, das für diese, wie auch alle anderen Entwicklungsstadien (vgl. STEINHAUSEN 1985) einheitliche System zu finden. Sich konträr gegenüberstehende Imaginal- und Larvalsysteme beruhen sicherlich auf der Unvollkommenheit des einen oder bei-

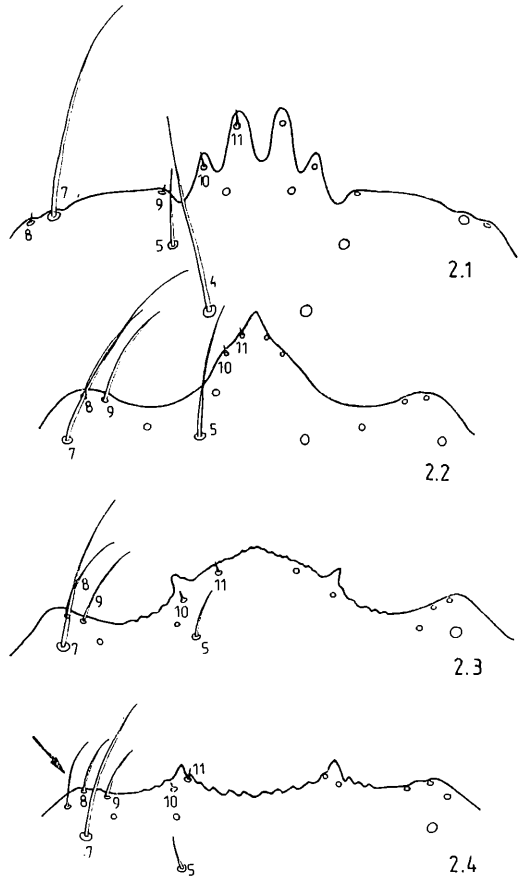
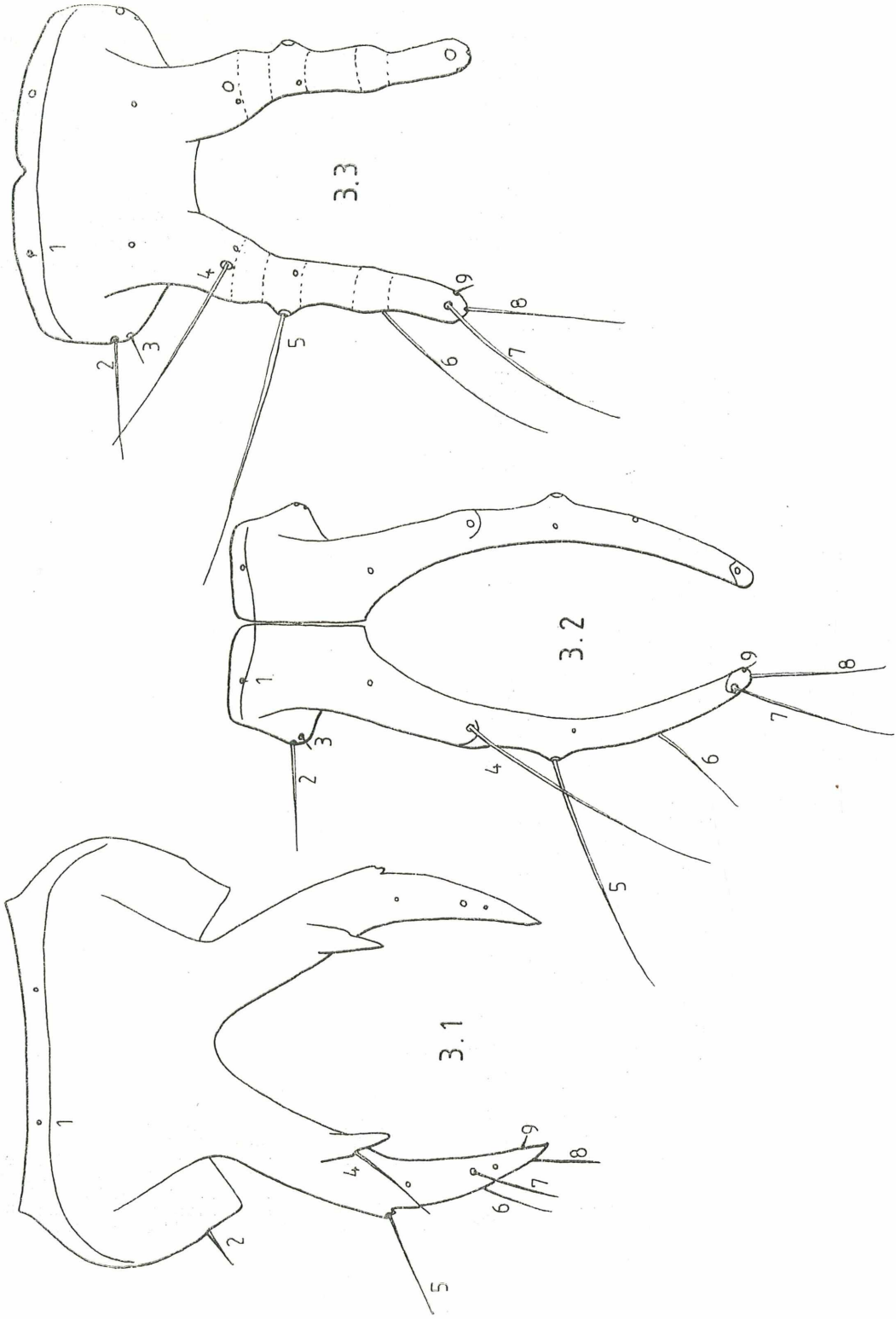


Abb. 2: Chaetotaxie des Nasalbereichs (I. Larvenstadium)
2.1. *Nebria brevicollis* (FABRICIUS)
2.2. *Elaphrus cupreus* (LINNÉ)
2.3. *Pterostichus nigrita* (PAYKULL)
2.4. *Poecilus versicolor* (STURM)
Die Chaetotaxie folgt BOUSQUET & GOULET (1984), die Borsten 1–4 und 6 der Frontale liegen (nicht im Bild) unterhalb bzw. seitlich der Nasale. Der Pfeil (Abb. 2.4.) deutet auf eine zusätzliche Sete, auf die Bezeichnung der Poren wurde hier verzichtet.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at



© Entomologische Nachrichten und Berichte, download unter www.pdf.entomologische-nachrichten.de

der Systeme. Auffassungen, wonach die Larven einen vom Imago völlig abgekoppelten Entwicklungsweg gehen und sich deshalb systematisch anders gliedern als ihre Imagines, sind bislang theoretische Spekulation (vgl. dazu STAMMER 1957).

Die phylogenetische Arbeit in einer Käfergruppe kann sich deshalb nicht auf das Studium der Imagines beschränken. Die dargestellten Beispiele zeigen, daß die Larven in ihrer systematischen Bedeutung bei Carabiden (und sicher vielen anderen Käfergruppen) den adulten Käfern nahekommen. Ihre Untersuchung kann dabei vor allem der supraspezifischen Gliederung nutzen. Wenngleich bei Laufkäfern mehrmals versucht wurde, strittige Artprobleme über das Studium der Larven zu klären, muß man berücksichtigen, daß die Larven nah verwandter Arten — nach heutigem Kenntnisstand — oft nicht zu trennen sind (siehe dazu z. B. BOUSQUET 1985 für einige *Pterostichus* spp., KŮRKA 1970 für *Calathus* spp., ARNDT i. V. für *Agonum* spp.).

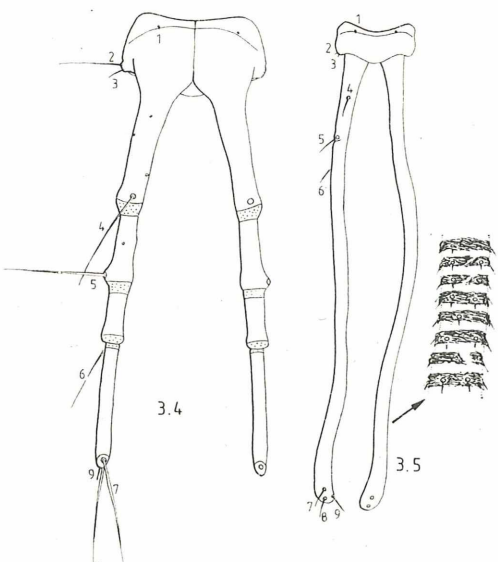


Abb. 3: Chaetotaxie des Tergums IX und der Urogomphi (I. Larvenstadium, Dorsalansicht)
3.1. *Carabus violaceus* LINNÉ
3.2. *Pterostichus nigrita* (PAYKULL)
3.3. *Amara ingenua* (DUFTSCHMID)
3.4. *Abax parallelepipedus* (PILLER et MITTERPACHER)
3.5. *Chlaenius festivus* (PANZER)
Alle Abbildungen im Original.

Ich danke meiner Frau, Dr. F. HIEKE (Berlin), und Prof. B. KLAUSNITZER (Leipzig) für die kritischen Hinweise, durch die die vorliegende Arbeit erst entstehen konnte, sowie Dr. Y. BOUSQUET (Ottawa, Kanada) für die Überlassung der Larve von *Metrius contractus* ESCHSCHOLTZ.

Literatur

AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. — Stuttgart.
BELL, R. T. (1967): Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera). — Ann. ent. Soc. Am. **60**, 101—107.
BILS, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. — Zoomorphol. **84**, 113—193.
BOUSQUET, Y. (1984): The subgenus *Steropus* DEJEAN (Coleoptera: Carabidae: *Pterostichus*): adult and larval character states, with notes on taxonomic limits and relationships. — Can. Ent. **116**, 1611—1621.
BOUSQUET, Y. (1985): Morphologie comparée des larves de Pterostichini (Coleoptera: Carabidae): descriptions et tables de détermination des espèces du Nord-Est de l'Amerique du Nord. — Nat. Can. **112**, 191—251.
BOUSQUET, Y. (1986): Description of first instar larva of *Metrius contractus* ESCHSCHOLTZ (Coleoptera: Carabidae) with remarks about phylogenetic relationships and ranking of the genus *Metrius* ESCHSCHOLTZ. — Can. Ent. **118**, 373—388.
BOUSQUET, Y, & H. GOULET (1984): Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga). — Can. J. Zool. **62**, 573—588.
CROWSON, R. A. (1967): The natural classification of the familes of Coleoptera. — Hampton, Middlesex.
ERWIN, T. L., & L. L. SIMS (1984): Carabid beetles of the West Indies (Insects: Coleoptera): a synopsis of the genera and checklist of tribes of Caraboidea, and of the West Indian species. — Quaest. ent. **20**, 351—466.
GOULET, H. (1979): Contributions of characters of larvae to systematics of Carabidae — in ERWIN, T. L. et al.: Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification. — Dr. W. Junk bv Publishers, Boston, 205—208.
HENNIG, W. (1984): Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung; Pareys Studientexte 35 — Hamburg.
HŮRKA, K., & V. DUCHAC (1980a): Larvae and the breeding type of the Central European species of the subgenera *Bradytus* and *Pseudobradytus* (Coleoptera, Carabidae, *Amara*). — Vest. cs. Spolec. zool. **44**, 166—182.
HŮRKA, K., & V. DUCHA (1980b): Larval descriptions and the breeding type of the Central European species of *Amara (Curtonotus)*

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

(Coleoptera, Carabidae). — Acta ent. bohemosl. **77**, 258—270.
KŮRKA, A. (1971): Larvae of the Czechoslovak species of the genus *Calathus* BONELLI (Coleoptera, Carabidae). — Acta ent. bohemosl. **68**, 233—262.
MOORE, B. P. (1964): Australian larval Carabidae of the subfamilies Broscinae, Psydrinae and Pseudomorphinae (Coleoptera). — Pacific Insects **6**, 242—246.
NAGEL, P. (1979): The classification of Carabidae — in: BOER, P. J. et al.: On the evolution of behaviour in Carabid beetles. — Miscellaneous Papers 18, Agriculture University Wageningen, The Netherlands.
NILSSON, A. N. (1987): Larval morphology of Fennoscandian *Oreodytes* SEIDLITZ (Coleoptera, Dytiscidae), with notes on hydroporin leg chaetotaxy and taxonomy. — Ent. Tidskr. **108**, 99—108.
REGENFUSS, H. (1975): Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommnung einer komplexen Struktur. — Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. **13**, 278—299.
SHAROVA, I. CH. (1960): Die morpho-ökologischen Typen der Larven der Laufkäfer (Carabidae). — Zool. Sh. **39**, 691—708 (in Russisch).
STAMMER, H. J. (1957): Bedeutung der Larvalsystematik für die Entomologie. — Ber. ü. 8. Wanderversammlg. Dtsch. Ent., Dtsch. Akad. Landw.wiss. Berlin, 151—155.
STEINHAUSEN, W. R. (1985): Die Bedeutung larvenmorphologischer Studien für die Systematik der Blattkäfer (Coleoptera: Chrysomelidae). — Mitt. dtsch. Ges. allg. ang. Ent. **4**, 207—207.
VIEDMA, M. G., & M. L. NELSON (1976): Significance of the morphological characters used in higher level Natural Classification of Coleoptera larvae. — Ent. News **87**, 249—255.

Anschrift des Verfassers:
Dipl.-Biol. Erik Arndt
Sektion Biowissenschaften der KMU
Talstraße 33
Leipzig
DDR - 7010

BUCHBESPRECHUNGEN

SEIDEL, D. (Federführung): Grundlagen der Phytopathologie und des Pflanzenschutzes. 3., durchgesehene Auflage, 223 Seiten, zahlreiche Abbildungen, Tabellen und Strukturformeln, VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin 1988. Preis: broschiert 19,50 Mark. ISBN 3-331-0028-4.

Das vorliegende Hochschullehrbuch, an dem außer dem federführenden Prof. Dr. D. SEIDEL auch Dr. H.-G. BECKER, Prof. Dr. K. SCHUMANN und Prof. Dr. T. WETZEL als Autoren mitgewirkt haben, vermittelt einen gedrängten, aber weitgefächerten Überblick über die Grundlagen der Phytopathologie und des Pflanzenschutzes. Es ist das Anliegen des Autorenkollektivs, „die wichtigsten Prinzipien und Bestandteile in ihrer Komplexität aufzuzeigen und damit Grundlage für eine weitere selbständige Wissensaneignung zu legen". (Aus dem Vorwort.) Damit sind meines Erachtens auch die Freizeitentomologen aller Fachrichtungen angesprochen. Sie können sich relativ schnell über den modernen Stand dieses Zweiges der Pflanzenproduktion informieren und werden in die Lage versetzt, schädigendes Auftreten von Insektenarten ihrer Spezialgruppen in Agroökosystemen besser beurteilen zu können.

Der umfangreiche Stoff ist in sieben Kapitel gegliedert: 1. Pflanzenschutz in der Pflanzenproduktion der DDR. — 2. Historische Entwicklung der Phytopathologie und des Pflanzenschutzes. — 3. Begriffe und Symptomatologie. — 4. Ursachen der Krankheiten und Beschädigungen. — 5. Krankheitsvorbedingungen und -verlauf. — 6. Populationsdynamik. — 7. Pflanzenschutz. — Eine Literaturübersicht (2 Seiten) und ein zehnseitiges Sachwortverzeichnis helfen das Werk erschließen.

Die Klasse Insecta wird im Abschnitt 4.8.3.4. aus phytopathologischer Sicht zusammenfassend behandelt, wobei die Morphologie, die Lebensweise und Entwicklung, die Schadwirkung und die Taxonomie besprochen werden. Der Überblick über das System konzentriert sich auf Darlegungen über die in der Pflanzenproduktion ökonomisch wichtigsten Taxa.

Wer den oft geforderten, aber doch viel zu selten geübten „Blick über den Zaun" der eigenen Spezialisierung bis zu allgemeinen Problemen der Entomologie tun möchte oder tun muß, kann das vorliegende Lehrbuch gut nutzen; es wird seine Kenntnisse bereichern.

W. Heinicke

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Nachrichten und Berichte

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 33

Autor(en)/Author(s): Arndt Erik

Artikel/Article: Laufkäferlarven (Coleoptera, Carabidae) als Gegenstand phylogenetischer Untersuchungen. 255-260