

Der Anpassungswert morphologischer Strukturen: Integration von Form, Funktion und Ökologie am Beispiel der Kurzflügelkäfer-Gattung *Stenus* (Coleoptera, Staphylinidae)

The Adaptive Value of Morphological Structures: Integration of Form,
Function, and Ecology Shown in the Rove Beetle Genus *Stenus*
(Coleoptera, Staphylinidae)

OLIVER BETZ

Zusammenfassung: Am Beispiel der Kurzflügelkäfer-Gattung *Stenus* werden Fallbeispiele eines integrativen organismischen Ansatzes zur Untersuchung der Funktion und biologischen Rolle morphologischer Funktionskomplexe vorgestellt. Konzeptionell bewegen sich die vorgestellten Beispiele im Bereich der ökologischen Morphologie, deren Forschungsprogramm vorgestellt wird. Dabei steht die Frage im Vordergrund, welche Bedeutung ein bestimmter Form-Funktionskomplex für die Ökologie eines Organismus (insbesondere dessen Ressourcennutzung) hat. Als zentrales Paradigma dieses Ansatzes wird dabei die Integration von (1) funktioneller Morphologie, (2) Messung der Leistungskapazität des untersuchten Form-Funktionskomplexes sowie (3) der mit seiner Hilfe erreichten ökologischen Ressourcennutzung in der natürlichen Umwelt angesehen. Methodisch sind hierzu funktionsmorphologische Untersuchungen ebenso notwendig wie Laborexperimente und Verhaltensbeobachtungen im (Halb-)Freiland.

Der labiale Fangapparat bei *Stenus* besteht aus dem distalen stabförmig verlängerten Prämentum, welches mit dem Kopf über eine ebenso verlängerte, handschuhfingerförmig einstellbare häutige Gelenkmembran verbunden ist. Der Fangapparat funktioniert als Katapultmechanismus, indem das über Hämolympdruck vorgespannte Labium plötzlich freigesetzt wird und dadurch innerhalb nur weniger Millisekunden auf das Beutetier trifft und dieses an den zu Klebpolstern umgewandelten Paraglossen anklebt. Die Klebpolster entfalten ihre Haftwirkung vermutlich über die Viskosität eines Sekrets, welches über lateral liegende Poren auf ihre mit terminal verzweigten Hafttrichomen versehene Oberfläche verteilt wird. Der Anpassungswert des labialen Fangapparats wird im Vergleich zu der Möglichkeit, Beutetiere auch durch einfachen Zugriff mit den Mandibeln zu erbeuten, in seiner höheren Geschwindigkeit und Reichweite gesehen sowie darin, Beutetiere bereits im Moment der Berührung zu fixieren. Dadurch ist es selbst weniger agilen und reaktiven Lebensformen bei *Stenus* möglich, ausgesprochen fluchtfähige Beutetiere durch einen überraschenden Angriff zu fangen. Dennoch hat sich bei einigen besonders agilen und reaktiven *Stenus*-Käfern offener Bodenhabitate alternativ der Fang mit den Mandibeln weiterentwickelt, indem diese Tiere vor allem größere fluchtfähige Beuteobjekte nicht mit dem Labium, sondern direkt mit den Mandibeln ergreifen. Dadurch wird offensichtlich der Umstand kompensiert, dass das Labium gegenüber großen und damit schweren Beutetieren bereits an die Grenze seiner Klebleistung stößt, da sich solche Beuteobjekte leicht wieder von den Haftpolstern ablösen. Aber auch evolutive Veränderungen in der Struktur der Klebpolster haben in einigen Linien zu einer Erweiterung der Nahrungsnische hin zu großen und gleichzeitig fluchtfähigen Beutetieren geführt, indem hier stark vergrößerte Klebpolster mit einer deutlich erhöhten Anzahl von Hafttrichomen vorliegen.

Ein auffälliges Unterscheidungsmerkmal zwischen verschiedenen Vertretern der Gattung *Stenus* ist unter anderem die Morphologie ihrer Tarsen (schmale ungelappte Tarsen versus verbreiterte zwei-

lappige Tarsen). Um den Anpassungswert verbreiteter zweilappiger Tarsen zu untersuchen, wurde neben dem Klettervermögen an senkrechten (Pflanzen-)Oberflächen die Fähigkeit untersucht, unter Ausnutzung der Oberflächenspannung über die Wasseroberfläche zu laufen. Kontaktwinkelmessungen an der Unterseite der Tarsen zusammen mit direkten Beobachtungen ergaben, dass die Käfer unabhängig von ihrer speziellen Tarsusmorphologie mit ausreichend hoher Sicherheit auf der Wasserfläche getragen werden. Des Weiteren ergab die vergleichende Messung der an senkrechten Substraten erreichbaren Zugkräfte, dass breite Tarsen wesentlich bessere Haftigenschaften auf glatten (Pflanzen-)Oberflächen aufweisen als schmale Tarsen. Es konnte nachgewiesen werden, dass dafür sowohl die Anzahl tarsaler Hafthaare als auch deren spezifische Struktur verantwortlich sind. Diese Experimente zeigen, dass die entscheidenden selektiven Anforderungen zur Ausbildung verbreiteter Tarsen innerhalb dieser Gattung von der Fähigkeit herrühren, an glatten Pflanzenoberflächen haften zu können.

Über eine Diskriminanzanalyse wurde schließlich untersucht, welche morphologischen Variablen bestimmen, in welchen übergeordneten Habitatstrukturen verschiedene *Stenus*-Arten jagen. Pflanzenkletterer unterscheiden sich von Bodenbewohnern in erster Linie durch die breiteren Tarsen. In Übereinstimmung mit den experimentellen Befunden kann dieses Merkmal somit als Schlüsselmerkmal für die Erschließung der Vegetation durch viele Gattungsvertreter angesehen werden. Innerhalb der Bodenbewohner lassen sich die Bewohner freier Bodenflächen von den im Feuchthumus jagenden Arten anhand ihrer verlängerten Beine sowie einer höheren Ommatidien-dichte trennen.

Schlüsselwörter: Staphylinidae, *Stenus*, Ökomorphologie, Anpassung, Prädation

Summary: Taking the rove beetle genus *Stenus* as an example, case studies are discussed that follow an integrative organismal approach to studying the function and biological role of morphological functional systems. In these studies, the framework of ecological morphology is pursued and its programmatic conception is presented. The central paradigm of this approach is the integration of (1) functional morphology, (2) the measurement of the maximum performance capacity of the morphological system under study and (3) the pattern of resource use attained by this structure in the natural environment. Methodologically, this requires the combination of functional morphological studies with laboratory experiments and behavioural observations under (semi-)field conditions.

The labial prey-capture apparatus in *Stenus* species is composed of a distal elongated rod-like prementum. It is connected to the head by an equally elongated connective membrane, which can be invaginated like the inside-out finger of a glove. The capture apparatus functions as a catapult mechanism, i.e. the labium is loaded by haemolymph pressure prior to the strike and is suddenly released, so that it is hurled forwards from the body and hits the prey within only a few milliseconds. The prey adheres to the paraglossae, which are modified into sticky pads. The adhesive pads attain their sticky function via the viscosity of an adhesive secretion that is released through lateral pores and that distributes itself over the whole surface of the paraglossa, which is differentiated into terminally branched trichomes. Compared with the option of capturing prey by simply grasping it with the mandibles, the adaptive value of the labial prey-capture apparatus lies both in its higher speed and reach and in its capacity to fix prey at the very moment of contact. Thus, even *Stenus* life-forms with limited activity and reactivity are capable of capturing elusive prey in a surprisingly fast manner. Nevertheless, a mandibular prey-capture technique has also evolved in some highly agile and responsive inhabitants of open habitats on the ground; larger elusive prey is not captured with the labium but predominantly with the mandibles. This improvement of the mandible attack mechanism may compensate for the limitation of the adhesive strength of the labium towards larger, heavier prey that exhibit powerful escape movements in order to remove themselves from the sticky cushions. Some other *Stenus* species have further increased their maximum manageable prey size by a remarkable enlargement of the sticky cushions of the labium, which houses a significantly increased number of adhesive trichomes on the surface.

Among other morphological features, the representatives of the genus *Stenus* differ in their tarsal morphology (slender non-bilobed versus widened bi-lobed). In order to evaluate the adaptive value of widened bi-lobed tarsi in this genus, the performance of slender versus wide tarsi has been evaluated in two different contexts: (1) locomotion on the surface of water and (2) climbing on vertical (plant) surfaces. Measurements of the contact angle at the underside of the tarsi together with observational studies have revealed that, irrespective of tarsus width, all the beetles are well supported by the surface tension of water while walking on its surface. Moreover, comparative measurements of pulling forces attainable on vertical substrates have demonstrated that widened bi-lobed tarsi exhibit a significantly higher adhesive performance on smooth (plant) surfaces than slender tarsi. This is attributable to the number of tarsal tenent setae and their specific morphology. These findings support the hypothesis that the main selective demands driving the widening of the tarsi within this genus have come from their firm attachment to smooth plant surfaces.

Finally, a discriminant function analysis was used to examine those morphological variables that determine the hunting sites of the species under study. Plant climbers are distinct from soil dwellers mainly by their widened tarsi. In agreement with the experimental results, this feature must be considered a key character for the colonization of vegetation by many representatives of this genus. Among soil dwellers, surface runners on bare ground differ from debris-dwelling species by having longer legs and more ommatidia per unit surface area.

Keywords: Staphylinidae, *Stenus*, ecomorphology, adaptation, predation

1. Konzeption ökomorphologischer Forschung

Wenn wir uns als Entomologen mit Insekten beschäftigen, so erfolgt unser erster Zugang zu ihnen für gewöhnlich über ihre strukturellen Erscheinungsformen, also ihre Morphologie. Mit einiger Erfahrung lässt sich daraus bereits einiges über ihre Lebensweise und Ökologie aussagen. So sind beispielsweise bei Collembolen der Grad der Pigmentierung, die Ausbildung der Augen sowie die Struktur und Größe der Sprunggabel gute Indikatoren dafür, in welcher Laubstreuiefe die betreffenden Gattungsvertreter leben (SCHALLER 1962). Oder es fallen uns einzelne Körperstrukturen – zum Beispiel besondere Antennenformen – auf, die Rückschlüsse auf deren biologische Rolle und Funktionsweise ermöglichen. Für den ökologisch und evolutionsbiologisch interessierten Insektenmorphologen ist es dabei besonders interessant, Körperstrukturen zu untersuchen, welche Schnittstellen zur externen Umwelt darstellen, also direkt mit dieser interagieren. Hierzu gehören zum Beispiel Mundwerkzeuge, Lokomotionsstrukturen oder Sinnesorgane. Dabei lässt sich in besonderer Weise der An-

passungswert solcher Strukturen erschließen und auch die Feinabstimmung zwischen Struktur und Funktion analysieren (Abb. 1; BAUER et al. 1998). Solche Feinabstimmungen zwischen der Morphologie eines Organismus und seinen spezifischen Habitatbedingungen sind das Ergebnis eines evolutionären Anpassungsprozesses, der zu Optimierungen der Systeme im Hinblick auf die Ökologie der jeweiligen Art geführt hat – immer im Rahmen der Beschränkungen, die einem Organismus aufgrund seiner phylogenetischen Herkunft auferlegt sind. Ökomorphologische Anpassungen bilden sich somit über die evolutiven Prozesse von Variation und Selektion heraus und führen auf diese Weise in der Generationenfolge zur Optimierung von Form-Funktionskomplexen sowie zur Diversifizierung sogenannter Ökomorphen (Abb. 2; vgl. ARNOLD 1983, 2003). Aus diesem Konzept der Entstehung ökomorphologischer Anpassungen wird klar, dass wir einem pluralistischen Ansatz folgen sollten, um zu einem vertieften Verständnis der Beziehung zwischen Morphologie und Ökologie zu gelangen. Dieser Ansatz sollte konzeptionell breit angelegt sein, also möglichst viele Faktoren berücksichtigen, die auf die

Bildung und Veränderung morphologischer Strukturen Einfluss nehmen. Hierunter können neben ökologischen und biomechanischen Erwägungen auch solche zur Entwicklungsgenetik, Phylogenese und Ontogenese fallen. Des Weiteren spielt der Vergleich verwandter Arten für die Erkennung von Anpassungen eine überaus wichtige Rolle (z.B. HARVEY & PURVIS 1991). So lassen sich erst dadurch Korrelationen zwischen morphologischen Strukturen einerseits und den spezifischen Lebensbedingungen und Leistungen verschiedener Artvertreter andererseits herausarbeiten.

Aus dem gesagten wird ersichtlich, dass Morphologen grundsätzlich mit anderen Forschungsansätzen der Biologie kooperieren sollten. Die Morphologie kann deshalb auch keine einheitliche Methodik aufweisen, sondern benötigt ein facettenreiches Forschungsprogramm, das zwar an den Strukturphänomenen ansetzt, aber nicht dabei stehen bleibt (BOCK 1980).

Dieses Morphologieverständnis kommt auch in dem relativ jungen Forschungskonzept der ökologischen Morphologie (kurz: Ökomorphologie) zum Ausdruck, die sich als Teil einer evolutionären Morphologie nach der Einführung übergeordneter Konzepte und For-

schungsansätze (z.B. REILLY & WAINWRIGHT 1994; LAUDER 2003; HERREL et al. 2005b) in den letzten Jahren zu einer international stark nachgefragten Disziplin entfaltet hat. Dabei entwickelten sich auch interessante Verknüpfungen zu den stärker angewandten Feldern der Bionik und Biomimetik, deren Ziel es ist, Problemlösungen der Natur technisch umzusetzen.

Die ökologische Morphologie umfasst nach einer moderneren Definition die Untersuchung der Wechselbeziehung zwischen der morphologischen Form und der natürlichen Umwelt, um den wechselseitigen Beitrag des einen zum anderen zu analysieren (MOTTA & KOTRSCHAL 1992). Der Begriff der Wechselbeziehung impliziert dabei nicht nur die Analyse des Einflusses der Umwelt auf die Morphologie eines Organismus (Anpassung), sondern auch umgekehrt den Einfluss einer spezifische Morphologie auf die Leistungsfähigkeit des betreffenden Organismus und damit seine Fähigkeit, Ressourcen aus der Umwelt zu nutzen. Im Zentrum dieses integrativen Ansatzes steht der Versuch einer kausalen Verknüpfung zwischen der Morphologie bestimmter Strukturen oder ganzer Organismen und der Konsequenz dieser Morphologie für Ökologie und Fitness des Or-

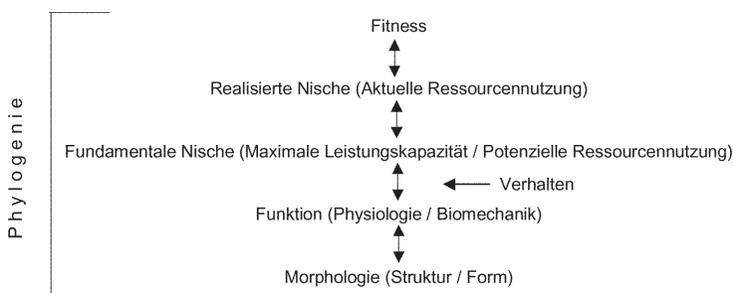


Abb. 3: Zu verknüpfende Integrationsebenen in der Ökomorphologie. Beachte die Einbeziehung der Phylogenie auf allen Untersuchungsebenen sowie die Rolle des Verhaltens, welches darüber entscheidet, wie eine morphologische Struktur letzten Endes eingesetzt wird. Modifiziert nach REILLY & WAINWRIGHT (1994).

Fig. 3: Interconnected levels in ecomorphological research. Note the possible integration of phylogeny at all levels of investigation and the consideration of behaviour as a filter allowing the selection of the way in which a morphological structure is actually used from the diversity of possible functions. Modified after REILLY & WAINWRIGHT (1994).

ganismus und damit seiner Evolutionsbiologie. Die für diesen Ansatz zu integrierenden Untersuchungsebenen reichen von der deskriptiven Morphologie bis zum Laborversuch und der Freilanduntersuchung (Abb. 3). Als Schlüsselkonzept ist dabei die Untersuchung der maximalen Leistungsfähigkeit der untersuchten morphologischen Struktur im Labor und/oder Freiland anzusehen (Performanzebene in Abb. 3), da diese die Fähigkeit eines Organismus angibt, Ressourcen effektiv zu nutzen und entscheidende physiologische Funktionen zu erfüllen. Beispiele hierfür aus der zoologisch-ökomorphologischen Forschung sind Zusammenhänge zwischen Lokomotionsfähigkeit und Habitatnutzung (z.B. BELLWOOD & WAINWRIGHT 2001; BETZ 2002) oder Ernährungsapparat und Nahrungswahl (z.B. BETZ et al. 2003, HERREL et al. 2005a). Anstelle der in den letzten Jahrzehnten sehr intensiv beforschten molekularbiologischen Grundlagen und Mechanismen der Evolution konzentriert sich dieser Ansatz somit auf das organismische Niveau, indem er morphologische Strukturen und die daraus resultierende Funktion und Performanz als Substrate der Evolution evaluiert.

2. Ökomorphologische Anpassungen bei *Stenus* spp.

Das oben umrissene ökomorphologische Forschungskonzept soll hier am Beispiel der Kurzflügelkäfer-Gattung *Stenus* Latreille illustriert werden. Zur Gattung *Stenus* zählen mehr als 2 300 rezente Arten (PUTHZ in litt.) weltweit. Es handelt sich um eine der artenreichsten Käfergattungen. Zahlreiche Arten sind an feuchte Stellen im Eulitoral von Binnengewässern gebunden (vor allem in der Nordhemisphäre), die meisten leben in der feuchten Bodenstreu oder als Pflanzenkletterer in den Subtropen und Tropen, einige haben sogar die Kronenzone von tropischen Bäumen besiedelt (PUTHZ 1971). Die Imagines sind Räuber, die sich optisch mit großen,

beinahe die gesamten Kopfseiten einnehmenden Komplexaugen orientieren (Abb. 4, 5A). Als besondere Apomorphie weisen sie ein stabförmig verlängertes Fanglabium auf, das innerhalb weniger Millisekunden durch Hämolymphtdruck aus dem Körper hervorgeschleudert werden kann (Abb. 4). Wird ein Beutetier von den zwei an der Labiumspitze zu Haftpolstern umgebildeten Paraglossen (Abb. 5B-C) getroffen, bleibt es daran haften und kann anschließend über die Retraktion des Labiums in den Bereich der Mandibeln gebracht werden (WEINREICH 1968). Alternativ können die Vertreter vieler Arten Beute-

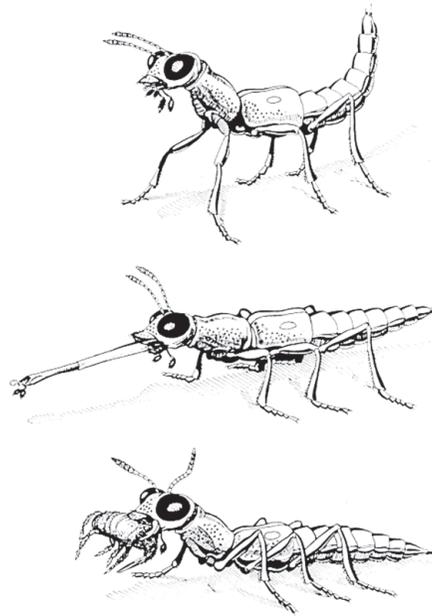


Abb. 4: Beutefangsequenz bei *S. comma*. Nach Annäherung an die Beute auf Fangdistanz (oben) wird der Klebfangapparat blitzartig vorgeschleudert (Mitte) und das angeklebte Beuteobjekt in den Bereich der Kiefer zurückgezogen (unten). Aus WEINREICH (1968). Mit freundlicher Genehmigung des Springer Verlags, Heidelberg.

Fig. 4: Prey-capture sequence in *S. comma*. After approaching the prey to a critical distance (top), the prey-capture apparatus is rapidly protruded (middle) and the glued prey is withdrawn to the mandibles (bottom). From WEINREICH (1968). Courtesy of Springer Verlag, Heidelberg.

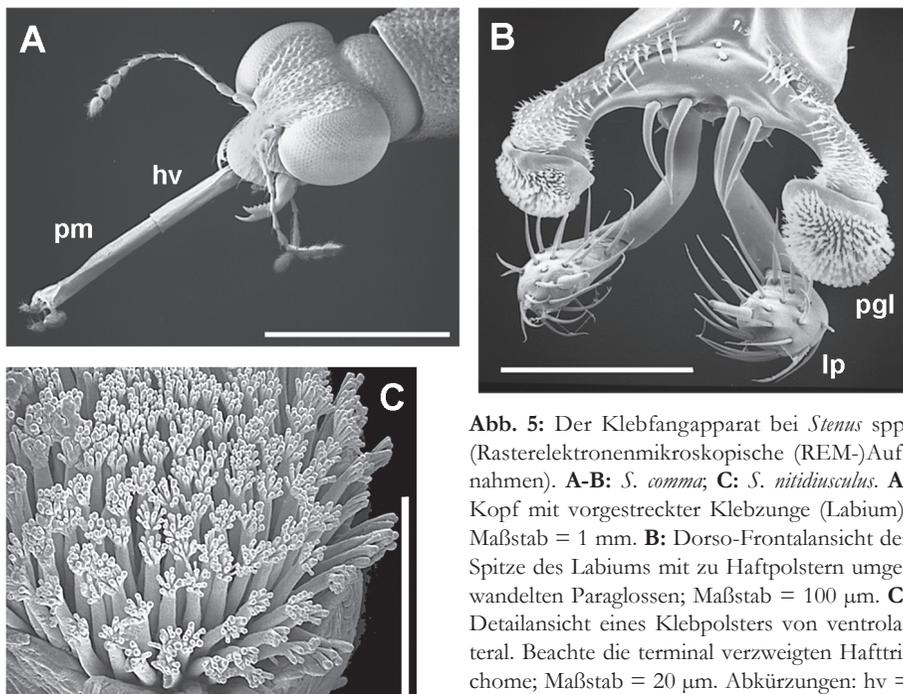


Abb. 5: Der Klebfangapparat bei *Stenus* spp. (Rasterelektronenmikroskopische (REM)-Aufnahmen). **A-B:** *S. comma*; **C:** *S. nitidiusculus*. **A:** Kopf mit vorgestreckter Klebzunge (Labium); Maßstab = 1 mm. **B:** Dorso-Frontalansicht der Spitze des Labiums mit zu Haftpolstern umgewandelten Paraglossen; Maßstab = 100 µm. **C:** Detailansicht eines Klebpolsters von ventrolateral. Beachte die terminal verzweigten Hafttrichome; Maßstab = 20 µm. Abkürzungen: hv = häutige Verbindungsmembran; lp = Labialpalpen; pgl = Paraglossen; pm = Prämentum.

Fig. 5: The adhesion-capture apparatus of *Stenus* spp. (Scanning electron microscopic (SEM)-images). **A-B:** *S. comma*; **C:** *S. nitidiusculus*. **A:** Head with protruded sticky rod (labium); Scale bar = 1 mm. **B:** Dorso-frontal view of the apex of the labium with the paraglossae modified into sticky pads; Scale bar = 100 µm. **C:** Ventrolateral detailed aspect of a sticky pad. Note the terminally branched adhesive trichomes; Scale bar = 20 µm. Abbreviations: hv = connecting membrane; lp = labial palps; pgl = paraglossae; pm = prementum.

objekte aber auch direkt mit den Mandibeln ergreifen (BAUER & PFEIFFER 1991). Bau, Funktion und biologische Rolle dieses Klebfangapparats sind in zahlreichen Arbeiten untersucht worden, wobei licht- und elektronenmikroskopische Techniken mit Filmanalysen des Beutefangverhaltens kombiniert wurden. Aufgrund dieser Untersuchungen war es möglich, die funktionelle Bedeutung vieler der an diesem Mechanismus beteiligten Elemente zu verstehen und ein Funktionsmodell des Fangmechanismus zu erstellen (Kapitel 2.1.). Die potenzielle Leistungsfähigkeit dieses Fangapparats und damit sein Anpassungswert wurden vergleichend bei einer Reihe einheimischer Arten gegenüber unterschiedlich großen Beutetieren im Labor ge-

testet. Diese Untersuchungen zeigen, dass sich bei Vertretern der Gattung *Stenus* offenbar ganz unterschiedliche Wege herausgebildet haben, die zu einer Erweiterung der Nahrungsnische hin zu großen und gleichzeitig sehr fluchtfähigen Beutetieren geführt haben (Kapitel 2.2.-2.3.).

Neben ihrem hoch entwickelten Fangapparat zeichnen sich die Vertreter der Gattung *Stenus* auch durch deutliche Unterschiede in ihrer Tarsalmorphologie aus, die mit Unterschieden in der Habitatnutzung korreliert zu sein scheinen. So könnte die in vielen Gruppen beobachtete Nutzung krautiger Pflanzen als Jagdhabitat mit der Evolution verbreiteter Tarsen einhergegangen sein und damit zur enormen Radiation dieser Gruppe beigetragen haben.

Als Grundlage für vergleichende Experimente zum Anpassungswert unterschiedlicher Tarsusstrukturen wurde zunächst die generelle Morphologie, Anatomie und Ultrastruktur der Tarsen dieser Gruppe untersucht (BETZ 2003). Hierbei lag ein Schwerpunkt auf deren Ausstattung mit Sensillen und Drüsen als Lieferanten eines Haftsekrets. Gezielte Experimente an manipulierten Tarsen (BETZ 2002) ermöglichten es schließlich, den Anpassungswert verbreiteter zweilappiger Tarsen zu verstehen, wie sie bei den meisten Gattungsvertretern vorkommen (Kapitel 2.5.)

2.1. Funktionsmorphologie des Fangapparats bei *Stenus* spp.

Voraussetzung für die Bearbeitung ökomorphologischer Fragestellungen ist zunächst die exakte Beschreibung der relevanten morphologischen Strukturen (Ebene 1 in Abb. 3). Bei ihrer Beschreibung sind primär solche Aspekte zu berücksichtigen, die für ihre Funktion bedeutsam sind (BOCK 1994). Dabei müssen viele Strukturen als so genannte Funktionskomplexe verstanden werden, die aus einzelnen Elementen bestehen, welche für die Erreichung des Funktionszieles zusammengeordnet sind (DUNCKER 1992). Ziel funktionsmorphologischer Untersuchungen ist es letztlich, ein testbares Modell der Funktionsweise des untersuchten Funktionskomplexes zu formulieren (HOMBERGER 1988). Neben der theoretischen Anwendung biomechanischer Prinzipien seien als wichtige Methoden die direkte oder indirekte Funktionsbeobachtung, die morphometrische Analyse sowie das Laborexperiment mit unter Umständen manipulierten Strukturen genannt. Die Anwendung von Optimalitäts- und Effizienzkriterien (z.B. CURIO 1973; SMITH 1978; ORZACK & SOBER 1994) kann dabei helfen, das aktuelle Ausmaß der Optimierung einer morphologischen Struktur zu erkennen oder aber Beschränkungen zu identifizieren, die ihrer funktionellen Verbesserung entgegenstanden.

Im Falle des Fangapparats bei *Stenus* kann aufgrund einer Reihe morphologischer und verhaltensbiologischer Untersuchungen (SCHMITZ 1943; WEINREICH 1968; BAUER & PFEIFFER 1991; BETZ 1996, 1998a; KÖLSCH & BETZ 1998; KÖLSCH 2000; BETZ & KÖLSCH 2004) ein Funktionsmodell vorgeschlagen werden, welches hier in stark vereinfachter Form zusammengefasst ist (Abb. 6). Im Ruhezustand liegt das Prämentum im Kopf zurückgezogen. Hier ist das sklerotisierte distale Prämentum von einer häutigen Verbindungsmembran umgeben, die sich handschuhfingerförmig eingestülpt hat (Abb. 6: oben). Innerhalb der häutigen Verbindungsmembran und des Prämentums verlaufen paarige Bündel cuticulärer Kanäle (nicht gezeichnet), welche ein Adhäsionssekret zu den zu Klebpolstern umgewandelten Paraglossen an der Spitze des Prämentums transportieren. Dieses Klebsekret wird in speziellen Drüsen im Kopf produziert, deren Feinstruktur von KÖLSCH (2000) detailliert dargestellt wurde. Zum Beutefang wird das Prämentum aus dieser Ruheposition via Hämolympdruck aus dem Körper in Richtung auf die Beute vorgeschneilt (Abb. 6: unten). Dabei wird das Prämentum jedoch nicht infolge der einströmenden Hämolymphe einfach aus dem Körper herausgedrückt. Das Lumen ist im Übergangsbereich zwischen Prämentum und häutiger Verbindungsmembran vollständig mit Gewebe angefüllt (Retraktormuskeln, Nervengewebe, Sekretkanäle und Tracheen), so dass keine Hämolymphe einströmen kann. Dies ändert sich jedoch, wenn das Labium in der Ruheposition liegt. In dieser Position bildet sich ein Lückenraum zwischen den dorsalen (an einem proximalen Apodem des Prämentums inserierenden) Muskeln und den ventralen Retraktoren, die distad in das Prämentum hineinziehen und an dessen Innenwand inserieren (KÖLSCH & BETZ 1998). Durch diesen Lückenraum (* in Abb. 6 oben) kann das Prämentum mit Hämolymphe „befüllt“ werden, noch während es in der Ruheposition verharrt. Die Steige-

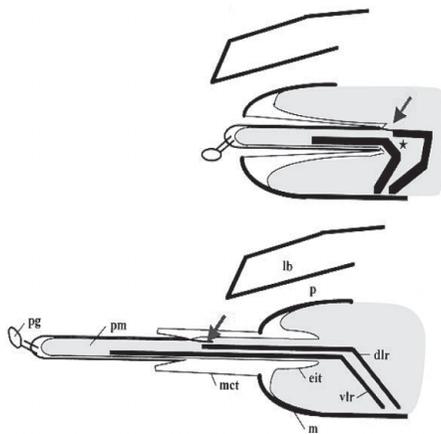


Abb. 6: Schematischer Längsschnitt durch den labialen Fangapparat bei *Stenus* spp. Funktionsmodell bei Ruheposition (oben) und Fangposition (unten). Der grau gefärbte Bereich bezeichnet den mit Hämolymphe gefüllten Raum. Der Pfeil zeigt auf das dorsale Apodem des Prämentum, an dem die dorsalen Labialretractoren inserieren. Weitere Erklärungen siehe Text. Abkürzungen: dlr = dorsale Labialretractoren; eit = Epidermis, welche dem inneren Gewebekomplex direkt aufliegt; lb = Labrum; m = Mentum; mct = häutige Verbindungsmembran; p = Pharynx; pg = Paraglossa; pm = Prämentum; vlr = ventrale Labialretractoren. Aus KÖLSCH & BETZ (1998).

Fig. 6: Schematic sagittal section through the labial capture apparatus in *Stenus* spp. Functional model at the resting position (top) and the active capture position (bottom). The grey area indicates the region filled with haemolymph. The arrow points to the dorsal apodeme of the prementum onto which the dorsal labial retractors are inserted. For further explanations see text. Abbreviations: dlr = dorsal labial retractors; eit = extra inner epidermal tube, which directly wraps the inner complex of tissue; lb = labrum; m = mentum; mct = membranous connecting tube; p = pharynx; pgl = paraglossa; pm = prementum; vlr = ventral labial retractors. From KÖLSCH & BETZ (1998).

Der gesteigerte Hämolympfdruck im Prämentum bewirkt in dieser Phase vermutlich zugleich die Aufrichtung der distalen Paraglossen, so dass deren Klebflächen nun direkt nach frontal in Richtung auf das Beutetier ausgerichtet sind (Abb. 6: unten). Trotz

des gestiegenen Hämolympfdruckes wird das Labium jedoch in dieser Phase noch immer nicht aus dem Kopfbereich herausgedrückt, da es durch die kräftigen Labialretractoren (eventuell unter Mithilfe der an den Mundwinkeln ansetzenden Retraktoren; vgl. WEINREICH 1968) im Kopf zurückgehalten wird. Erst wenn diese Muskeln entspannt werden, kann das infolge des Hämolympfdruckes gleichsam wie ein Bogen vorgespannte Labium aus dem Körper innerhalb von nur 3-5 ms in Richtung auf das Beutetier ausgeschleudert werden. Wir haben es somit mit einem Katapultmechanismus zu tun, bei dem die elastischen Elemente des Labiums und der Muskeln durch den gesteigerten Hämolympfdruck unter Spannung gesetzt werden. Als Antagonisten, die das Labium zunächst noch im Bereich des Körpers zurückhalten und damit seine Vorspannung erst ermöglichen, fungieren die dorsalen und ventralen Labialretractoren. Der Hämolympfdruck selber wird vermutlich durch die Kontraktion der abdominalen Rumpfmuskulatur erzeugt, so dass die beteiligten antagonistischen Muskelgruppen an ganz unterschiedlichen Stellen des Körpers liegen.

Am Klebfang ist ein Haftsekret beteiligt, welches innerhalb langer cuticulärer Sekretkanäle durch das gesamte Labium bis hin zu den terminalen Klebpolstern transportiert wird. Von hier aus wird es über Poren ausgeleitet, die sich in der lateralen Flankenhaut der Klebpolster befinden (Pfeil in Abb. 7A) und schließlich über den gesamten Bereich der Hafttrichome verteilt (Abb. 7A). Wegen der großen Menge des abgegebenen Sekrets beruht seine Wirkung vermutlich vor allem auf dessen Viskosität, die während der raschen Retraktion des Fanglabiums zur Wirkung kommt (Abb. 7B). Untersuchungen zur Ultrastruktur der das Sekret produzierenden Kopfdrüsen sowie des Sekrets weisen darauf hin, dass es sich um ein disperses System handelt, bei dem Lipidtröpfchen in einer mächtigeren proteinhaltigen Fraktion emulgiert vorliegen (vgl. ld und se in Abb. 7A)

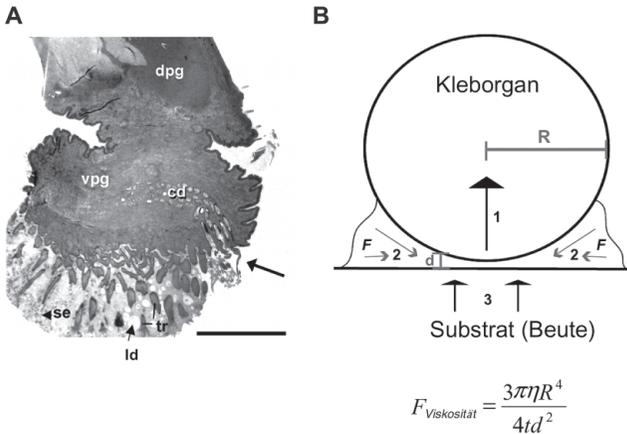


Abb. 7: Struktur und Funktion der zu Klebpolstern umgewandelten Paraglossen bei *Stenus* spp. **A:** Transmissionselektronenmikroskopisches Bild eines Querschnitts eines Klebpolsters bei *S. juno*. Der Pfeil deutet auf die Ausleitung des Haftsekrets aus den lateralen Poren. Maßstab = 20 μm . Weitere Erklärungen siehe Text. **B:** Schema des vermuteten Haftmechanismus auf Grundlage der Viskosität des Haftsekrets. Bei Rückzug des Klebpolsters (Pfeil 1) würde sich die entstehende Lücke zwischen Klebpolster und Substrat normalerweise mit dem flüssigen Sekret füllen (Pfeile 2), vorausgesetzt, es ist ausreichend flüssig. Ist das Sekret jedoch zu viskos, um in diese Lücke unmittelbar hereinfließen zu können, so kann sich der Spaltraum zwischen Klebpolster und Substrat nicht weiter vergrößern, und das Substrat (die Beute) wird stattdessen weiter zum Klebpolster hingezogen (Pfeile 3). Die Formel gibt den Einfluss verschiedener Parameter an, welche die über Viskosität zu erreichende Klebkraft F bestimmen; R = Radius der Kontaktfläche, d = Abstand zwischen den zu verklebenden Oberflächen, η = Viskosität des Haftsekrets, t = Zeit, in der beide Oberflächen voneinander entfernt werden. Abkürzungen: cd = cuticulärer Kanal; dpg = dorsaler Abschnitt der Paraglossa; ld = Lipidtröpfchen; se = proteinöses Sekret; tr = Hafttrichom; vpg = ventraler Abschnitt der Paraglossa. Aus KÖLSCH (2000) und BETZ & KÖLSCH (2004).

Fig. 7: Structure and function of the paraglossae modified into sticky cushions in *Stenus* spp. **A:** Transmission electron microscopic image of a transverse section through a sticky cushion in *S. juno*. The arrow points to the location on the paraglossa at which the secretion is discharged via the lateral pores. Scale bar = 20 μm . For further explanations see text. **B:** Schematic representation of the proposed adhesive mechanism based on the viscosity of the secretion. At withdrawal of the sticky cushion (arrow 1), the emerging gap between both the sticky cushion and the substrate has to be filled by the secretion (arrows 2) provided that it is sufficiently fluid. If the secretion is too viscous to fill the gap immediately, this gap cannot increase and the substrate (prey) is drawn instead towards the adhesive pad (arrows 3). The equation describes the various parameters that determine the viscous force F ; R = radius of the contact area, d = distance between both the surfaces to be stuck together, η = viscosity of the fluid, t = time required for the separation of the surfaces to infinity. Abbreviations: cd = cuticular ductules; dpg = dorsal part of paraglossa; ld = lipid droplets; se = proteinaceous secretion; tr = adhesive trichome; vpg = ventral part of paraglossa. From KÖLSCH (2000) and BETZ & KÖLSCH (2004).

(KÖLSCH 2000; BETZ & KÖLSCH 2004). Während echte Lösungen die gelösten Teilchen als Einzelmoleküle oder Ionen enthalten, handelt es sich bei Emulsionen um so genannte metastabile Kolloide aus zwei nicht

mischbaren Flüssigkeiten (eine polare und eine weniger polare), wobei die eine Phase in der anderen dispergiert vorliegt. Mikroemulsionen, bei denen lipidartige Nanotröpfchen fein verteilt in einer wasserlöslichen Komponenten

te vorliegen („Öl-in-Wasser“-Emulsion) oder umgekehrt („Wasser-in-Öl“-Emulsion), werden neuerdings auch im Zusammenhang mit dem Haftsekret tarsaler Haftsysteme bei Insekten diskutiert (GORB et al. 2001; FEDERLE et al. 2002; VÖTSCH et al. 2002). Der Vorteil solcher Emulsionen könnte zum einen in verbesserten Benetzungseigenschaften gegenüber verschiedenen Substraten liegen, da sie sich sowohl mit hydrophilen als auch hydrophoben Oberflächen verbinden können, zum anderen ließe sich darüber vielleicht auch die Viskosität des Haftsekrets und damit seine Haftwirkung auf die jeweils erforderlichen Bindungskräfte einstellen, je nachdem, wie stark eine der beiden Phasen in der Emulsion vertreten ist (LAGALY et al. 1997).

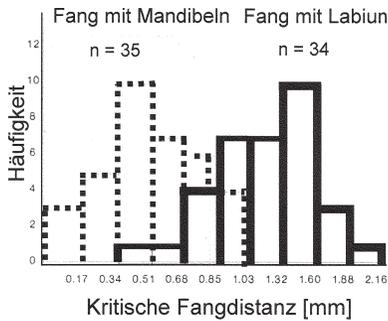
Die Klebpolster sind aus einem komplexen Netzwerk endocuticularer Fasern aufgebaut (BETZ 1996; KÖLSCH & BETZ 1998). Im Verein mit der nicht sklerotisierten äußeren Cuticula der Klebpolster führt dies zu einer erhöhten Elastizität und Flexibilität der Polster, so dass sie sich eng an die Unregelmäßigkeiten der Oberfläche der Beutetiere anpassen können. Zudem werden die Klebpolster infolge des erhöhten Hämolympdruckes unmittelbar vor dem Fangschlag etwas aufgebläht, so dass es zu einer weiteren Vergrößerung ihrer haftenden Oberfläche kommt (KÖLSCH & BETZ 1998).

2.2. Leistungsfähigkeit des Fangapparats beim Beuteerwerb

Ein weiterer Integrationsschritt im „ökomorphologischen Programm“ ist die Feststellung der Leistungsfähigkeit (Performanz) eines morphologischen Struktur-Funktionskomplexes (Ebene 3 in Abb. 3). Die Kenntnis der Performanz erlaubt Rückschlüsse auf die potenzielle ökologische Nische eines Organismus, indem sie hilft abzuschätzen, welchen Anteil die untersuchte morphologische Struktur bei der Erbringung potenzieller physiologischer und ökologischer Leistungen einnimmt.

BAUER & PFEIFFER (1991) untersuchten das Beutefangverhalten der Art *Stenus comma* und machten dabei die erstaunliche Entdeckung, dass die Tiere dieser Art ihr Fanglabium nur in etwa 50 % der Fälle einsetzen und in der Lage sind, selbst schwierig zu fangende Collembolen durch direkten Zugriff mit den Mandibeln zu erbeuten. Vor diesem Hintergrund stellte sich die Frage nach dem adaptiven Wert des Fanglabiums und seiner Evolution. So warfen die Ergebnisse an *S. comma* die Frage auf, wie sich ein solch komplexer Fangapparat herausbilden konnte, obwohl er doch offensichtlich gar nicht unbedingt benötigt wird. Um diese Frage zu klären, wurden vergleichende Beobachtungen und Analysen zum Beutefangverhalten bei 19 einheimischen *Stenus*-Arten aus verschiedenen Habitaten und Untergattungen durchgeführt (BETZ 1998a,b). Dabei ergab sich zunächst, dass bis auf wenige Ausnahmen Vertreter nahezu sämtlicher Arten sowohl die Mandibeln als auch das Labium zum Beuteerwerb einsetzen können. Dadurch war es möglich, die Leistungsfähigkeit beider Fangmethoden gegenüber verschiedenen Beutetieren innerhalb jeder Art direkt zu vergleichen. In den meisten Fällen war das Fanglabium dabei deutlich erfolgreicher als die Mandibeln. Dies ist im Wesentlichen auf drei Leistungsparameter zurückzuführen. Zum einen ermöglicht der Fang mit dem Labium die Einhaltung einer signifikant höheren Fangdistanz (Abb. 8), wodurch sich die Gefahr der vorzeitigen visuellen oder mechanosensitiven Entdeckung des Räubers durch die Beute verringert. Ein weiterer sich daraus ergebender Vorteil ist die Möglichkeit, Lückenräume in der Vegetation oder der Streuschicht zu einem Beuteobjekt zu überbrücken (Abb. 9). Dies konnte wiederholt bei in Terrarien gehaltenen Tieren beobachtet werden.

Der zweite Vorteil des Labiums gegenüber den Mandibeln liegt darin, dass der Vorstoß des Labiums mit lediglich 3-5 ms um eine Größenordnung schneller ist als der Zugriff mit den Mandibeln (10-30 ms). Dies konnte durch Auswertung von Hochgeschwindig-



Konfrontation mit *Heteromurus*

Abb. 8: *Stenus cicindeloides*: Histogramm der Häufigkeitsverteilung der mit beiden Fangtechniken (Mandibeln versus Labium) erzielten Fangdistanzen. Das Labium ermöglicht im Mittel die Einhaltung einer höheren Fangdistanz als der Fang mit den Mandibeln. Dieses Ergebnis wurde bei allen untersuchten *Stenus*-Arten bestätigt, die beide Fangtechniken beim Beutefang einsetzen.

Fig. 8: *Stenus cicindeloides*: Histogram showing the frequency distribution of the prey-capture distances as attained with both the prey-capture techniques (i.e. mandibles versus labium). Compared with the mandibles, the labium makes possible a higher mean prey-capture distance. This result has been confirmed for all investigated *Stenus* species that use both alternative capture techniques.

keitsaufnahmen von Fangakten mit beiden Mundwerkzeugtypen ermittelt werden (BAUER & PFEIFFER 1991; BETZ 1998a).

Zum dritten besteht ein Vorteil des labialen Fangapparats darin, dass er die Fixierung der Beute im Moment der Berührung ermöglicht, ohne dass komplexe neuromuskuläre und sensorische Kontroll- und Steuermechanismen wie bei dem präzisen Zugriff mit den Mandibeln erforderlich wären.

Angesichts dieser Performanzvorteile des Labiums gegenüber den Mandibeln stellte sich weiterhin die Frage, weshalb Arten wie *S. comma* dennoch einen hohen Prozentsatz von Beutetieren direkt mit den Mandibeln ergreifen. Hierfür war es erforderlich, die Fangfolge der verschiedenen *Stenus*-Arten gegenüber verschieden großen Collembolen im Labor differenzierter zu analysieren.

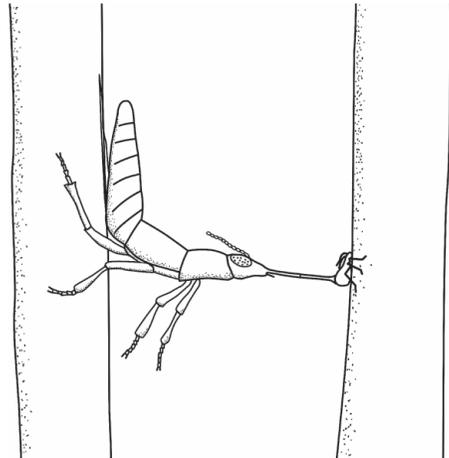


Abb. 9: *Stenus cicindeloides*: Charakteristische Beutefangsituation beim Jagen einer Blattlaus in der Vegetation. Die sichtbare Länge des vorgestreckten Labiums beträgt 1,3 mm.

Fig. 9: *Stenus cicindeloides*: Characteristic prey-capture situation occurring while hunting an aphid in vegetation. The visible length of the protruded labium amounts to 1.3 mm.

2.3. Struktur- und Verhaltensunterschiede verschiedener *Stenus*-Arten im Funktionskreis Beutefang

Zur näheren Betrachtung des Beutefangverhaltens unter Standardbedingungen wurde das Fangverhalten der Käfer gegenüber Collembolen zweier verschiedener Körpergrößen („klein“: im Mittel 0,71 mm lang und 8,4 µg schwer; „groß“: im Mittel 1,34 mm lang und 62,3 µg schwer) der Art *Heteromurus nitidus* in kleinen Küvetten von oben mit einer Videokamera gefilmt. Hierbei wurden bei insgesamt 19 Arten jeweils 20 Individuen untersucht, wobei jeweils etwa zehn aufeinander folgende Fangversuche hinsichtlich eingesetzter Fangtechnik und Fangerfolg ausgewertet wurden. Hieraus wurde für jedes Individuum eine mittlere prozentuale Anwendungshäufigkeit beider Fangtechniken sowie eine mittlere prozentuale Fangerfolgsrate ermittelt (BAUER & PFEIFFER 1991; BETZ 1998a).

Die Experimente ergaben, dass sich bei einigen Vertretern der Untergattung *Stenus* s. str. als Bewohnern offener Habitats (freie Uferböden), zu denen auch die von BAUER & PFEIFFER (1991) untersuchte Art *S. comma* zählt, ein Wechsel der Fangtechnik in Abhängigkeit von der Beutegröße erfolgt. Während kleine Collembolen bevorzugt mit dem Labium erbeutet werden, ergreifen die Tiere große Collembolen ganz überwiegend mit den Mandibeln (Abb. 10A). Dies korrespondiert mit dem entsprechenden Fangerfolg beider Fangtechniken, der hier am Beispiel der Art *S. fossulatus* illustriert sei. Während gegenüber

kleinen Collembolen das Labium der erfolgreichere Fangmechanismus ist, werden große Collembolen erfolgreicher mit den Mandibeln erbeutet (Abb. 10B). Dies ist dadurch bedingt, dass gegenüber großen Collembolen der Klebmechanismus des Labiums bereits an die Grenze seiner Leistungsfähigkeit stößt, da sich große und damit schwerere Beutetiere sehr leicht wieder von den Klebpolstern ablösen können. Dieses Defizit kann bei diesen Lebensformen dadurch kompensiert werden, dass sie solche Beuteobjekte direkt mit den Mandibeln ergreifen. Diese Möglichkeit war bei den untersuchten Arten jedoch nur bei

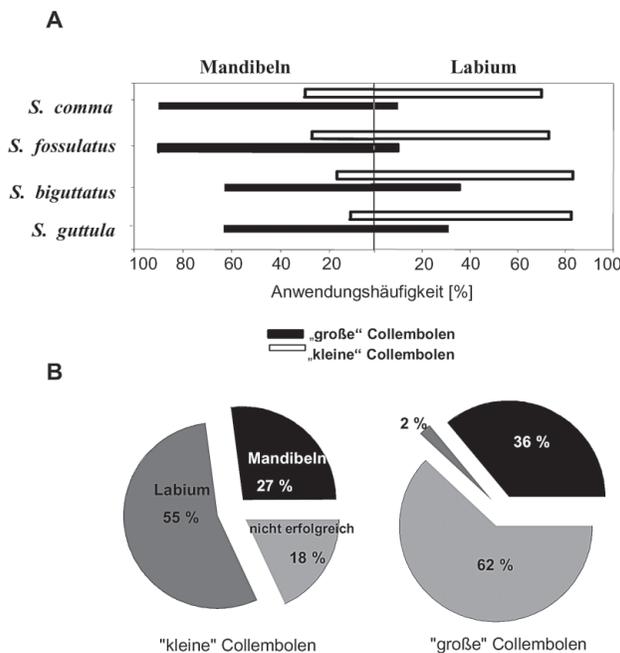


Abb. 10: Ergebnisse der Beutefangversuche gegenüber *Heteromurus nitidus* bei agilen Käfern der Untergattung *Stenus* s. str. als Bewohner offener Biotope. **A:** Anwendungshäufigkeit [%]. **B:** Fangenerfolge [%] (am Beispiel von *S. fossulatus*) beider Fangtechniken gegenüber Collembolen unterschiedlicher Körpergröße. Ähnliche Ergebnisse wie bei *S. fossulatus* wurden auch bei den anderen drei Arten ermittelt. Aus BETZ (1998a,b). Die Ergebnisse für *S. guttula* stammen aus der nicht publizierten Diplomarbeit von L. KOERNER.

Fig. 10: Results of prey-capture experiments towards *Heteromurus nitidus* in agile beetles of the subgenus *Stenus* s. str. inhabiting open biotopes. **A:** Rate of occurrence [%]. **B:** Capture success [%] (as illustrated for *S. fossulatus*) of both attack types towards collembolans of different body sizes. Similar results to those for *S. fossulatus* were obtained in the other three species. From BETZ (1998a,b). The results for *S. guttula* were taken from the unpublished diploma thesis of L. KOERNER.

einer kleinen Zahl besonders wendiger und agiler Jäger mit großen Komplexaugen, langen Beinen und schmalen Tarsen ausgeprägt, die sämtlich zur Untergattung *Stenus* s. str. gehören.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Arten handelt es sich um weniger agile und wendige Lebensformen, die im bodennahen Pflanzendetritus oder der Vegetation jagen. Sie sind häufig durch flachere Komplexaugen gekennzeichnet und weisen geringere relative Beinlängen auf (BETZ 1998b). Diese Arten setzen gegenüber sich bewegen-

den Collembolen unabhängig von deren Körpergröße die Mandibeln nur in geringem Maß ein oder versuchen diese sogar ausschließlich mit dem Labium zu fangen (Abb. 11A). Offenbar sind diese Lebensformen zwar an den Fang fluchtfähiger Beute angepasst, diese darf sich jedoch nur wenig und nicht unvorhergesehen bewegen. Eine rasche Verfolgung und ein präzises Ergreifen der sich mit vielen Richtungswechseln fortbewegenden *Heteromurus*-Collembolen ist den Vertretern dieser Arten nicht möglich. Entsprechend ist es hier nicht zu einer Verfeinerung der Mandibel-Fangtech-

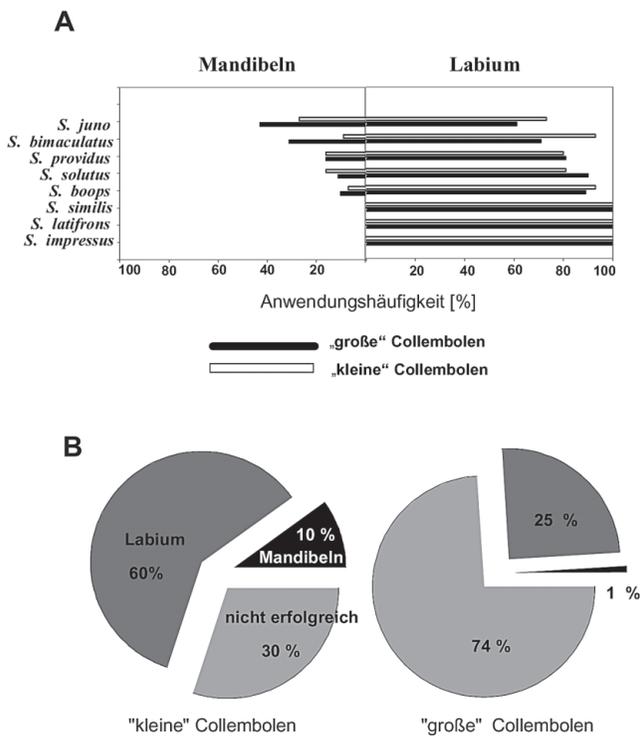


Abb. 11: Ergebnisse der Beutefangversuche gegenüber *Heteromurus nitidus* bei *Stenus*-Käfern mit begrenzter Agilität und Reaktivität aus verschiedenen Untergattungen als Bewohner dicht strukturierter Habitate. **A:** Anwendungshäufigkeit [%]. **B:** Fangerfolge [%] (am Beispiel von *S. ciccindeloides*) beider Fangtechniken gegenüber Collembolen unterschiedlicher Körpergröße. Ähnliche Ergebnisse wie bei *S. ciccindeloides* wurden auch bei den anderen Arten ermittelt. Aus BETZ (1998a,b).

Fig. 11: Results of prey-capture experiments towards *Heteromurus nitidus* in *Stenus* beetles with limited agility and reactivity from various subgenera and inhabiting densely structured habitats. **A:** Rate of occurrence [%]. **B:** Capture success [%] (as illustrated for *S. ciccindeloides*) of both attack types towards collemboloes of different body sizes. Similar results to those of *S. ciccindeloides* were obtained in the other species. From BETZ (1998a,b).

nik gekommen, so dass sie in viel höherem Maße vom Einsatz ihres Fanglabiums abhängig sind. Wie das Beispiel der Art *S. cicindeloides* zeigt, ist der labiale Klebfangapparat gegenüber beiden Beutetiergrößen beim Fang signifikant erfolgreicher als die Mandibeln (Abb. 11B). Dennoch ist auch hier der Fangenerfolg gegenüber großen Collembolen vermindert, da sich diese wieder leichter von den Klebpolstern ablösen. Allerdings haben die Klebpolster in einigen Stammeslinien innerhalb der Untergattungen *Hemistenus* und *Hy-*

postenus eine deutliche Vergrößerung ihrer Oberfläche erfahren, was zum Teil mit erheblichen Abweichungen von der als ursprünglich anzusehenden ovalen Form (Abb. 5B, 12A) einhergeht. So sind die Klebpolster bei *S. latifrons* besonders langgestreckt (longiform) (Abb. 12B), was mit einer deutlichen Erhöhung der Zahl der Hafttrichome auf ihrer Oberfläche einhergeht. Wie aus der Gleichung in Abbildung 7B zu erwarten, wies diese Art im Verhaltensexperiment deutlich erhöhte Fangerfolge auch gegenüber großen Collem-

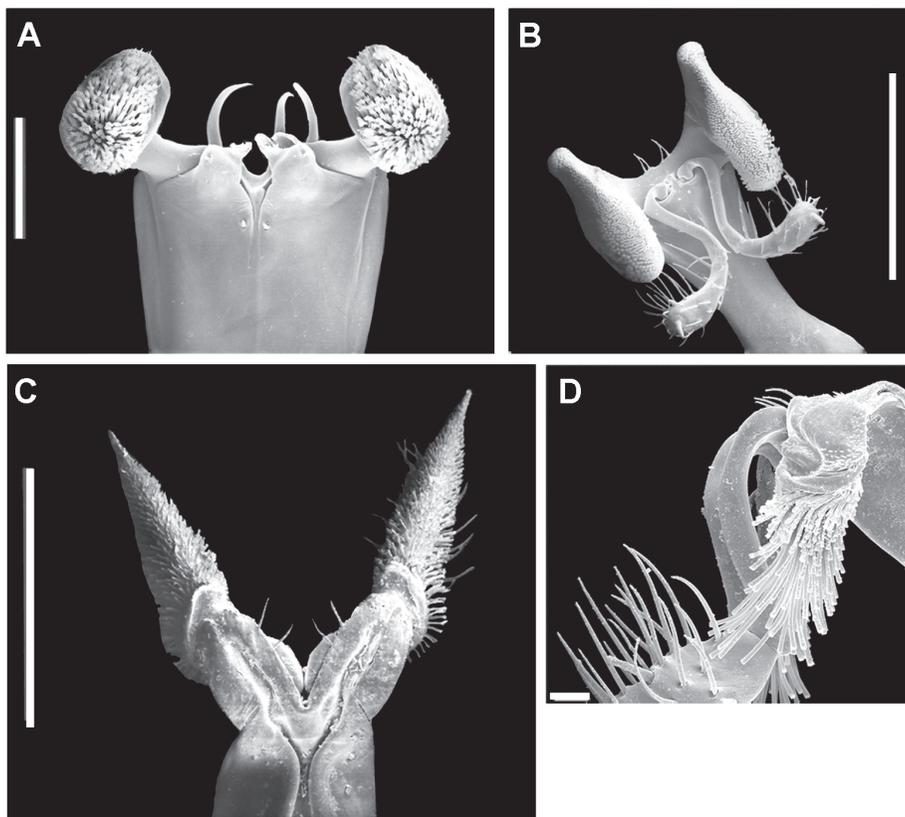


Abb. 12: Die verschiedenen bei *Stenus* spp. bislang festgestellten Paraglossa-Typen. **A:** Oval (*S. comma*), Messbalken = 50 μ m. **B:** Longiform (*S. latifrons*), Messbalken = 200 μ m. **C:** Koniform (*S. cf. luteolunatus*), Messbalken = 200 μ m. **D:** Actiniform (*S. electriger*), Messbalken = 20 μ m. **A, B:** Ventralansicht. **C:** Dorsalansicht. **D:** Lateralansicht.

Fig. 12: The different paraglossa types as hitherto established in *Stenus* spp. **A:** Oval (*S. comma*), scale bar = 50 μ m. **B:** Longiform (*S. latifrons*), scale bar = 200 μ m. **C:** Coniform (*S. cf. luteolunatus*), scale bar = 200 μ m. **D:** Actiniform (*S. electriger*), scale bar = 20 μ m. **A, B:** Ventral aspects. **C:** Dorsal aspect. **D:** Lateral aspect.

bolen auf. Dies korrespondiert mit der Beobachtung, dass bei *Stenus* spp. der Fangerfolg mit der Fläche der Klebpolster und der damit einhergehenden Zahl der Hafttrichome positiv korreliert ist. Auch einige orientalische Arten der Untergattung *Hemistenus* weisen von der ursprünglichen Form abweichende Paraglossen auf. Hier finden sich zum Teil spitzkegelige (koniforme) Klebpolster (Abb. 12C; vgl. BETZ 1996; PUTHZ 1998). Zudem stellte PUTHZ (2005) actiniforme (mit langen tentakelförmigen Hafttrichomen versehene) Paraglossen bei einigen südamerikanischen *Hemistenus*-Arten fest (Abb. 12D). Über den Beutefang dieser Arten liegen bislang keine Beobachtungen vor.

Insgesamt zeigen unsere Experimente, dass bei der Gattung *Stenus* eine Erweiterung der Nahrungsnische hin zu großen und gleichzeitig fluchtfähigen Beutetieren auf zwei erstaunlich unterschiedlichen Wegen erreicht wurde, nämlich zum einen durch eine Veränderung des Beutefangverhaltens, zum anderen durch eine Verbesserung der Struktur der Klebpolster. Die erste Möglichkeit scheint zumindest bei den untersuchten mitteleuropäischen Arten der Untergattung *Stenus* s. str. vor allen Dingen bei Jägern offener (Boden-) Biotop verwirklicht zu sein und geht einher mit einer Verbesserung der Mandibelfangtechnik. Die hohe Agilität, Reaktionsfähigkeit und Laufgeschwindigkeit dieser Arten (vermutlich in Verbindung mit einem entsprechend feinen Auflösungsvermögen der frontalen Augenbezirke) müssen als wichtige Voraussetzungen hierfür angesehen werden, die das Verfolgen und Ergreifen schnelllaufender Beutetiere ermöglichen. Die experimentellen Befunde belegen, dass das Fanglabium für den Fang solcher Beuteobjekte nur begrenzt geeignet ist, da sein Einsatz offenbar eine exaktere visuelle Lokalisation aus größerer Entfernung sowie eine kurze Unterbrechung der Laufbewegung erfordert. Somit scheint der Labiumfang eher auf den Fang sich wenig bewegender oder stillsitzender Beuteobjekte ausgerichtet zu sein.

Die meisten der untersuchten *Stenus*-Arten weisen eine geringere Agilität und Reaktionsfähigkeit auf als die genannten Bewohner offener Habitats und sind daher beim Beutefang viel stärker auf das Fanglabium angewiesen. Diese Lebensformen weisen zugleich eine enge Bindung an den bodennahen Pflanzendetritus oder die Vegetation auf. Da die weitaus meisten rezenten Arten in solchen Habitats leben (vgl. PUTHZ 1971), ist zu vermuten, dass sich das spezialisierte Fanglabium bei *Stenus* spp. im Zusammenhang mit der Lebensweise im bodennahen Pflanzendetritus und der angrenzenden Vegetation entwickelt hat. In diesen Habitatstrukturen scheint die längere Verfolgung schnelllaufender Beutetiere ökologisch nicht möglich zu sein. Stattdessen scheint es für viele potenzielle Beutetiere hier vorteilhafter zu sein, sich dem Sehfeld von Räubern zu entziehen, indem sie schnell wegspringen, sich fallen lassen oder hinter Pflanzenstrukturen Deckung nehmen. Der adaptive Wert des Fanglabiums bei *Stenus* muss somit wohl vor allem darin gesehen werden, dass es diesen im Detritus und der Vegetation vorkommenden Lebensformen ungeachtet ihrer begrenzten Reaktivität und Agilität einen blitzartigen und für die Beute überraschenden Angriff ermöglicht. Auf diese Weise können die Käfer selbst ausgesprochen fluchtfähige Beute wie Collembolen, kleine Zikaden, Dipteren und Hymenopteren fangen. Offenbar in Anpassung an den Erwerb großer fluchtfähiger Beuteobjekte ist es in einigen Stammeslinien zu einer Vergrößerung der Klebpolster gekommen, aufgrund der fehlenden ökologischen Lizenzen sowie der verminderten Agilität aber offenbar nicht zu einer Leistungsverbesserung des Verhaltens in Form eines präzisen Fanges mit den Mandibeln.

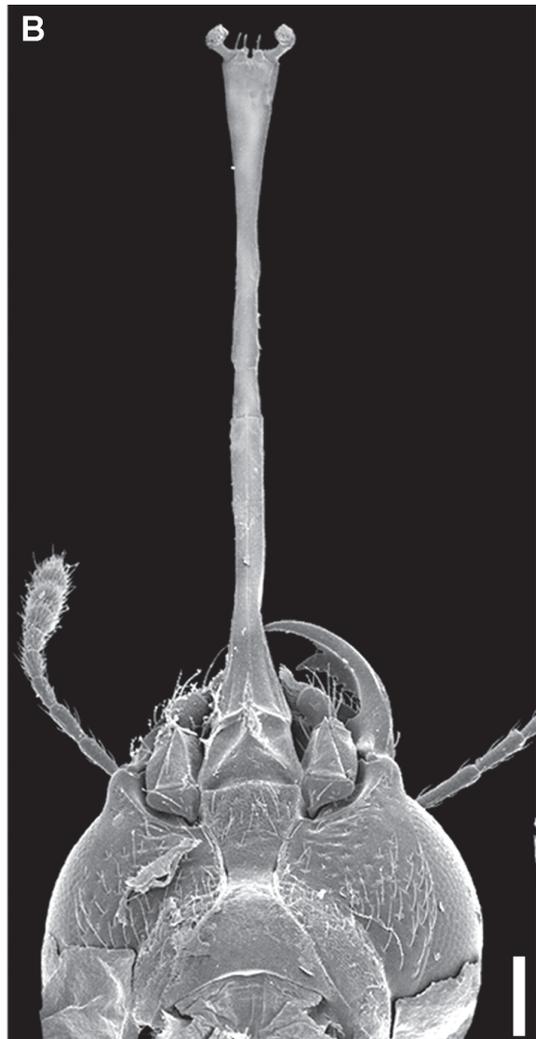
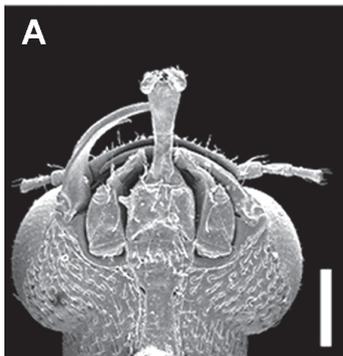
2.4. Zur Evolution des Fanglabiums

Die vergleichende Untersuchung der Labien einer Vielzahl von *Stenus*-Arten (BETZ 1996, 1998a) ergab interessanterweise, dass verschie-

dene Vertreter der Untergattung *Stenus* s. str. (Verwandtschaftsgruppe um *S. canaliculatus*) stark verkürzte Fanglabien mit stark reduzierten Klebpolstern aufweisen (Abb. 13). Obwohl ausführliche phylogenetische Untersuchungen innerhalb der Gattung noch ausstehen, stellen die Fanglabien dieser Formen vermutlich Rudimentationen und keine primitiven Zwischenstufen (Orimente) des labialen Fangapparats dar. Hierfür spricht neben anatomischen Details (BETZ 1996) die Beobachtung bei *S. canaliculatus*, dass das Labium weder beim Beutefang noch offen-

bar in einem anderen Zusammenhang eine biologische Rolle spielt. Die Tiere erbeuteten Collembolen im Experiment ausschließlich mit den Mandibeln, wobei sie sehr hohe Fangfolge erzielten. Auch in dieser Verwandtschaftsgruppe ist es somit offenbar unabhängig von den oben genannten Arten aus der Untergattung *Stenus* s. str. zu einer Verbesserung des Fangmechanismus mit den Mandibeln gekommen. Im Zusammenhang damit weisen diese Käfer zudem sehr schlanke, lange und säbelförmige Raubmandibeln auf, wodurch sie sich von all jenen Arten unter-

Abb. 13: Ventralansichten des ausgestreckten Labiums bei *S. canaliculatus* (A) und *S. comma* (B). Nähere Erklärung siehe Text. Messbalken = 200 µm.
Fig. 13: Ventral view of the protruded labium in *S. canaliculatus* (A) and *S. comma* (B). For further explanations see text. Scale bar = 200 µm.



scheiden, deren Labium nicht verkürzt ist und die kürzere und kräftige Mandibeln besitzen. Nach bisherigem Kenntnisstand besitzen sämtliche Arten der Gattung *Dianous*, welche als Schwestergattung von *Stenus* angesehen wird und mit dieser zusammen die Unterfamilie der Steninae bildet, ein unspezialisiertes, nicht verlängertes Labium, welches nicht aus dem Körper hervorgestülpt werden kann (PUTHZ 1981). Daher bietet diese Gattung keine Aufschlüsse über die Evolution des Fanglabiums bei *Stenus*. Neuere phylogenetische Analysen haben die Euaesthetinae als Schwestergruppe der Steninae bestätigt (LESCHEM & NEWTON 2003) (Abb. 14). Die Autoren erwähnen zwei Gattungen innerhalb dieser Unterfamilie, deren Vertreter ein zungenartiges Labium aufweisen, welches wie bei *Stenus* als Fangapparat fungieren könnte. Es handelt sich dabei um die Gattung *Tyrannomastax* aus Madagaskar (OROUSSET 1988) sowie eine noch unbeschriebene Gattung aus Australien. Weitere Untersuchungen müssen erweisen, ob diese Labialstrukturen zu der Klebzunge von *Stenus* homolog sind, so dass die Euaesthetinen dann vielleicht sogar als paraphyletisch im Hinblick auf die Steninen angesehen werden müssen (NEWTON, mündliche Mitteilung).

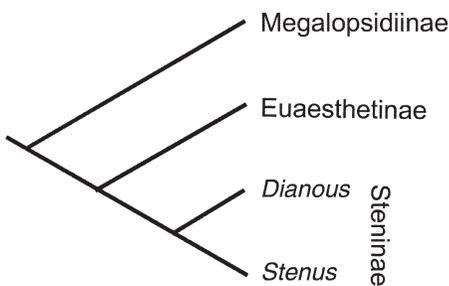


Abb. 14: Aktuelle Hypothese der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Steninen und ihren nächsten Außengruppen (vgl. THAYER 2005).
Fig. 14: Current hypothesis with regard to the phylogenetic relationships between the Steninae and their closest related outgroups (cf. THAYER 2005).

2.5. Zum Anpassungswert verbreiteter, zweilappiger Tarsen bei *Stenus* spp.

Bei verschiedenen Vertretern der Gattung *Stenus* kommen neben Vertretern mit schmalen (Abb. 15A) und schwach gelappten Tarsen (Abb. 15B) auch solche mit stark verbreiterten, zweilappigen Tarsen vor (Abb. 15C). Dabei legen erste Analysen der Verteilung dieses Merkmals vor dem Hintergrund einer Phylogenie nahe, dass die Verbreiterung der Tarsen bei *Stenus* erst sekundär entstanden sein muss. So könnte die Evolution verbreiteter Tarsen innerhalb dieser Gattung ein Schlüsselmerkmal darstellen, welches die Besiedlung der Vegetation als neue adaptive Zone ermöglicht hat. Um der Hypothese nachzugehen, dass Arten mit sekundär verbreiteten, zweilappigen Tarsen gegenüber solchen mit schmalen Tarsen ein verbessertes Vermögen besitzen, an glatten Pflanzenoberflächen zu klettern, wurde eine Reihe von Laborexperimenten mit jenen Arten durchgeführt, die bereits im Zusammenhang mit dem Beutefangverhalten intensiver untersucht worden waren.

Aus direkten Verhaltensbeobachtungen geht außerdem hervor, dass viele *Stenus*- (und *Dianous*-) Arten in der Lage sind, unter Ausnutzung der Oberflächenspannung über die Wasseroberfläche zu laufen, wobei sie ausschließlich von den Tarsen gestützt werden (BETZ 1999). Da dieses Vermögen bei Insekten unter anderem von der Länge der Umrisslinie des Tarsus im Kontakt mit der Wasseroberfläche abhängt (GUTHRIE 1989; DENNY 1993), hatte bereits RENKONEN (1934) vermutet, dass erst die sekundäre Verbreiterung der Tarsen in verschiedenen Evolutionslinien die erfolgreiche Besiedlung des Litoralsbereichs von Gewässern ermöglicht hat. Somit waren zwei alternative Hypothesen zum primären Anpassungswert verbreiteter Tarsen innerhalb der Gattung *Stenus* zu testen. Die Hypothese zur Fähigkeit des Laufens auf der Wasseroberfläche wurde durch direkte Beobachtung sowie

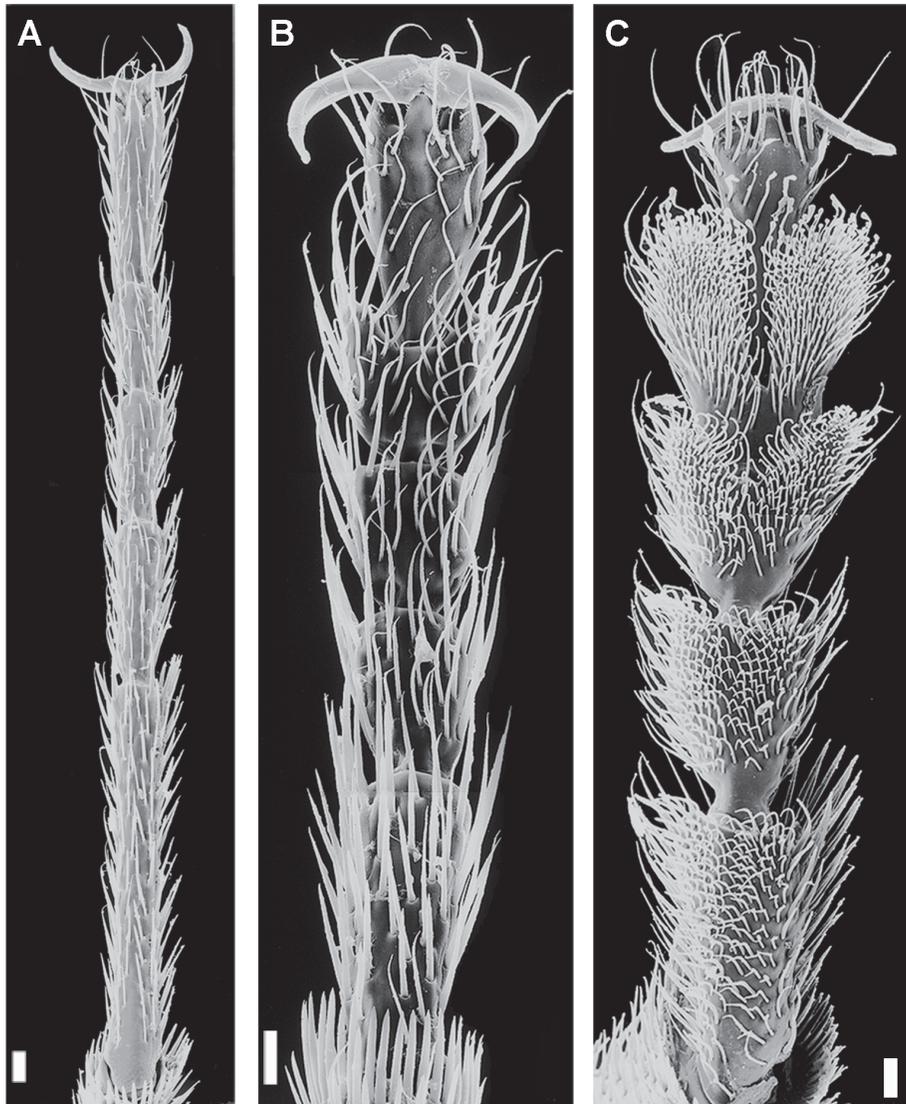


Abb. 15: Ventralansichten der Hintertarsen von *S. comma* (A), *S. brunnipes* (B) und *S. pubescens* (C). Messbalken = 20 μm .

Fig. 15: Ventral views of the hind tarsi of *S. comma* (A), *S. brunnipes* (B) and *S. pubescens* (C). Scale bars = 20 μm .

Messungen des Kontaktwinkels auf der Unterseite der Tarsen sowohl bei Arten mit verbreiterten als auch solchen mit schmalen Tarsen getestet (BETZ 2002). Aus den Kontaktwinkeln konnte die Vertikalkomponente der Oberflächenspannung des Wassers errechnet werden. Nach Erhebung zusätzli-

cher morphometrischer Daten zur Länge der Umrisslinie der Tarsen konnte ein Sicherheitskoeffizient errechnet werden, der das Potenzial der Oberflächenspannung des Wassers angibt, die Tiere beim Laufen über eine Wasserfläche zu tragen. Ist dieser größer als eins (d.h. die Vertikalkomponente

der Oberflächenspannung übersteigt die Gewichtskraft des Käfers), werden die Tiere sicher auf der Wasseroberfläche gehalten. In den Experimenten zeigte sich, dass die Unterseiten der Tarsen aller untersuchten Arten unabhängig von ihrer Struktur extrem

wasserabweisend sind, so dass Kontaktwinkel von bis zu 150° erreicht werden. Hieraus ergaben sich für sämtliche getestete Arten unabhängig von deren Tarsusstruktur Sicherheitskoeffizienten, die deutlich über eins liegen (BETZ 2002). Dies legte bereits die Ver-

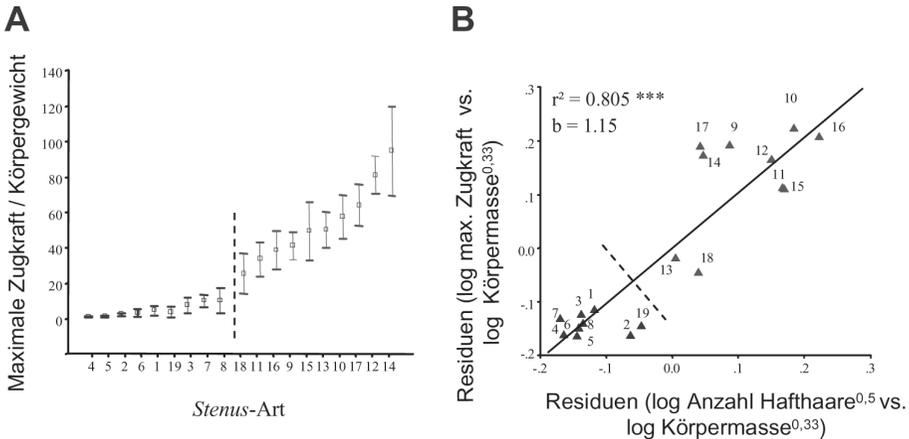


Abb. 16: A: Maximale vertikale Zugkräfte pro Körpergewicht bei einer *Dianous*-Art und 18 *Stenus*-Arten an einer glatten Standardoberfläche (Glas), die hier stellvertretend für glatte Pflanzenoberflächen steht. Dargestellt sind die artspezifischen Mittelwerte \pm Standardabweichungen. Arten mit verbreiterten Tarsen (rechts der gestrichelten Trennlinie) der Untergattungen *Hypo*-, *Meta*- und *Parastenus* erreichen signifikant höhere Zugkräfte als Arten mit schmalen Tarsen (links dieser Trennlinie) der Untergattung *Stenus* s. str. **B:** Auf der Glasoberfläche erreichte maximale vertikale Zugkräfte als Funktion der mittleren Anzahl von Hafthaaren auf dem Hintertarsus. Arten mit schmalen Tarsen stehen links, Arten mit verbreiterten Tarsen rechts der gestrichelten Trennlinie. Wegen der Vergleichbarkeit unterschiedlich großer Käferarten sind die körpergewichtsbereinigten Residuen beider Variablen dargestellt. Artkürzel: 1 = *Stenus comma*; 2 = *S. biguttatus*; 3 = *S. fossulatus*; 4 = *S. bimaculatus*; 5 = *S. junco*; 6 = *S. providus*; 7 = *S. boops*; 8 = *S. canaliculatus*; 9 = *S. cicindeloides*; 10 = *S. solutus*; 11 = *S. similis*; 12 = *S. tarsalis*; 13 = *S. latifrons*; 14 = *S. bifoveolatus*; 15 = *S. binotatus*; 16 = *S. pubescens*; 17 = *S. nitidiusculus*; 18 = *S. impressus*; 19 = *Dianous coeruleus*. Aus BETZ (2002).

Fig. 16: A: Plots of maximum vertical pulling forces per body weight as achieved by representatives of one *Dianous* and 18 *Stenus* species on a smooth standard surface representative of smooth plant surfaces. Species-specific arithmetic means \pm standard deviations are shown. Species with widened bilobed tarsus (on the right side of the dashed dividing line) of the subgenera *Hypo*-, *Meta*- and *Parastenus* attain significantly higher pulling forces than species with slender tarsi (on the left side of the dividing line) of the subgenus *Stenus* s. str. **B:** Mean maximum vertical pulling forces attained on a glass surface as a function of the mean number of tarsal tenent setae, the latter being referred to by the number of tenent setae on one hind tarsus. Species with slender tarsi are found on the left side of the dashed dividing line, whereas species with widened bilobed tarsi are on its right side. To ensure that the values of the differently sized beetles were comparable, both variables were corrected for body mass, and the residuals were plotted. Species labels: 1 = *Stenus comma*; 2 = *S. biguttatus*; 3 = *S. fossulatus*; 4 = *S. bimaculatus*; 5 = *S. junco*; 6 = *S. providus*; 7 = *S. boops*; 8 = *S. canaliculatus*; 9 = *S. cicindeloides*; 10 = *S. solutus*; 11 = *S. similis*; 12 = *S. tarsalis*; 13 = *S. latifrons*; 14 = *S. bifoveolatus*; 15 = *S. binotatus*; 16 = *S. pubescens*; 17 = *S. nitidiusculus*; 18 = *S. impressus*; 19 = *Dianous coeruleus*. From BETZ (2002).

mutung nahe, dass die wesentlichen Selektionskräfte, die bei *Stenus* zu einer Verbreiterung der Tarsen geführt haben, von der Fähigkeit herrühren müssen, an glatten Pflanzenoberflächen laufen zu können. In diese Richtung deuten auch Laborexperimente, in denen an einer elektronischen Analysewaage die Zugkräfte gemessen wurden, die die Tiere beim Klettern an vertikalen Oberflächen unterschiedlicher Rauigkeit erbracht haben. Messungen an 19 Arten ergaben, dass breite Tarsen wesentlich bessere Hafteigenschaften auf glatten (Pflanzen-)Oberflächen aufweisen als schmale (Abb. 16), während dieser Unterschied auf rauen Oberflächen nicht mehr auftrat. Es konnte nachgewiesen werden, dass dafür sowohl die Anzahl tarsaler Hafthaare als auch deren spezifische Struktur (sohlenförmig versus einfach haarförmig) verantwortlich sind. Überschlagerrechnungen machen deutlich, dass die von schmaltarsigen Arten aufgebrachten Hafteigenschaften (im Gegensatz zu breittarsigen Arten) nicht ausreichen, um den Widerstandskräften standzuhalten, denen die Tiere beispielsweise in der durch Windbewegungen oszillierenden Vegetation ausgesetzt sind (BETZ 2002).

2.6. Beziehungen zwischen Morphologie und Ökologie bei *Stenus* spp.

Aufbauend auf den geschilderten Laborexperimenten soll abschließend ein Aspekt der Beziehung zwischen Morphologie und tatsächlich realisierter ökologischer Nische (Ebene 4 in Abb. 3) bei der Gattung *Stenus* untersucht werden. In einem multivariaten diskriminanzanalytischen Ansatz sollte dabei evaluiert werden, welche morphologischen Merkmale bestimmen, in welchen übergeordneten Habitatstrukturen verschiedene Vertreter einheimischer Arten jagen. Durch die Auswertung von (Halb-)Freilandbeobachtungen (z.B. HORION 1963; BETZ 1998a,b) war es möglich, Bodenbewohner von Vegetationsbewohnern (Pflanzenkletterer) zu unterscheiden. Innerhalb der Bodenbewohner lassen sich wiederum die Bewohner offener Bodenflächen von solchen des Feuchthumus unterscheiden. Die Diskriminanzanalyse ergab als wichtigste morphologische Trennvariable zwischen Vegetations- und Bodenbewohnern die Tarsusbreite (Abb. 17). Als ebenfalls signifikante Trennvariablen zwischen beiden Gruppen (allerdings geringerer Bedeutung) erwiesen sich die Antennenlänge und die Beinlänge, wobei die Vegetati-

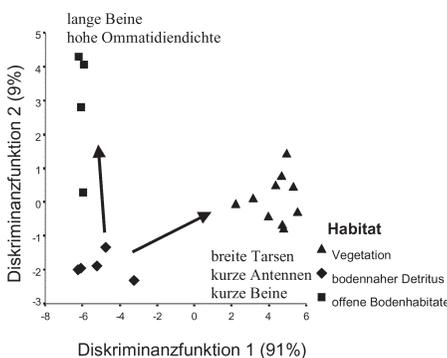


Abb. 17: Diskriminanzanalytische Trennung der bei mitteleuropäischen *Stenus*-Arten vorgefundenen hauptsächlichlichen drei Jagdhabitats. Jeder Datenpunkt repräsentiert eine andere *Stenus*-Art. Die Tarsusbreite erwies sich dabei als wichtigster Prädiktor für die Trennung zwischen Boden- und Vegetationsbewohnern. Ausgehend vom bodennahen Detritus als vermutetem ancestralen Lebensraum deuten die Pfeile die bei einigen Stammlinien erfolgten evolutionen Veränderungen der Jagdhabitats an. Aus BETZ (im Druck).

Fig. 17: Discriminant analytical separation of the three major hunting sites established in Central European *Stenus* species. Each dot represents a different *Stenus* species. The tarsus width appears to be the most important predictor for the separation of the ground-dwelling versus the vegetation-dwelling species. Proceeding from the debris near the ground as the presumed ancestral habitat the arrows indicate the evolutionary shifts of the hunting sites that have occurred in some phyletic lines. From BETZ (in press).

onsbewohner durch längere Antennen und kürzere Beine gekennzeichnet sind. In Übereinstimmung mit den im vorigen Kapitel besprochenen experimentellen Befunden zur Leistungskapazität verschiedener Tarsusmorphphen beim Klettern können die verbreiterten Tarsen somit als Schlüsselmerkmal für die Erschließung der Vegetation durch viele Gattungsvertreter angesehen werden.

Innerhalb der Bodenbewohner lassen sich wiederum die Bewohner freier Bodenflächen von den im Feuchthumus jagenden Arten durch die verlängerten Beine sowie die höhere Ommatidiendichte trennen. Beide Merkmale lassen sich funktionell als Anpassungen an das Leben in vegetationsarmen bis vegetationsfreien Habitaten ansehen, die sich naturgemäß durch gute Lichtverhältnisse auszeichnen (hohe Ommatidiendichte).

Obwohl diese Analysen nur 19 Arten aus der heimischen Fauna berücksichtigten, wurde bei der Auswahl der Arten auf eine möglichst große ökologische und phylogenetische Vielfalt (Vertreter aus fast allen Untergattungen) geachtet. Aus den Analysen lässt sich der vorsichtige Schluss ziehen, dass sich bei *Stenus* ausgehend von der als ancestral anzusehenden Lebensweise im bodennahen Feuchthumus eine Entwicklung offenbar in zwei Bereiche vollzogen hat (Pfeile in Abb. 17). Zum einen muss es in einigen Stammeslinien zu einer stufenweisen Ausweitung des Jagdbereichs in offene, vegetationsfreie Flächen gekommen sein, zum anderen kam es im Zusammenhang mit einer abgewandelten Tarsusstruktur zu einer dauerhaften Besiedlung der Vegetation als neue adaptive Zone.

3. Ausblick

Ausgehend von der von REILLY & WAINWRIGHT (1994) ausgearbeiteten konzeptionellen Programmatik (Abb. 3) wurden in der vorliegenden Arbeit Fallbeispiele eines integrativen organismischen Ansatzes zur Untersuchung der Funktion und biologischen Rolle morphologischer Funktionskomplexe

vorgelegt. Am Beispiel der Kurzflügelkäfergattung *Stenus* werden zwei Form-Funktionskomplexe untersucht, welche direkte Schnittstellen zur Umwelt darstellen, nämlich der labiale Fangapparat sowie die Tarsen. Methodisch war hierzu die Kombination vergleichender funktionsmorphologischer Untersuchungen mit Laborexperimenten und direkten Verhaltensbeobachtungen im Freiland und Halbfreiland notwendig. Eine solche Kombination deskriptiver und experimenteller Morphologie mit quantifizierbaren Verhaltensbeobachtungen erscheint ein vielversprechendes Konzept, um zu einem umfassenden Verständnis des Anpassungswertes und der evolutiven Bedingungen zu gelangen, unter denen sich direkt mit der Umwelt interagierende morphologische Strukturen herausgebildet haben.

Um langfristig zu einer verbesserten Beurteilung der Evolution der hier vorgestellten Form-Funktionskomplexe zu kommen, wird es in Zukunft jedoch notwendig sein, Teilgruppen bei *Stenus* sowie ihrer Außengruppen einer molekular-phylogenetischen Analyse zu unterziehen. Dadurch wird es möglich sein, die hier vorgestellten Merkmale auf eine unabhängig von der Morphologie erarbeitete Stammbaumhypothese aufzutragen und Analysen zur Merkmalsevolution durchzuführen.

Danksagung

Für die Einladung zu einem Vortrag auf dem Westdeutschen Entomologentag 2005 danke ich sehr herzlich Prof. Dr. H. GREVEN (Universität Düsseldorf) sowie Dr. N. LENZ (Löbbecke-Museum Düsseldorf). In die Darstellung der Funktionsmorphologie des Fanglabiums gingen die publizierten Ergebnisse der Diplomarbeit von Dr. G. KÖLSCH (Universität Hamburg) und die noch nicht publizierten Daten zu *Stenus guttula* aus der Diplomarbeit von L. KOERNER ein. Prof. Dr. T. BAUER, Dr. V. PUTHZ und Dr. H. BETZ danke ich für ihre kontinuierliche Unterstützung dieser Untersuchungen. K.-H. HELLMER fertigte die Abbildungen 12D und

13 an. Dr. W. ARENS machte die Abbildungen 5A-B. Dr. T. JONES korrigierte die englischsprachigen Passagen des Manuskriptes.

Literatur

- ARNOLD, S.J. (1983): Morphology, performance and fitness. *American Zoologist* 23: 347-361.
- ARNOLD, S.J. (2003): Performance surfaces and adaptive landscapes. *Integrative and Comparative Biology* 43: 367-375.
- BAUER, T., DESENDER, K., MORWINSKY, T., & BETZ, O. (1998): Eye morphology reflects habitat demands in three closely related ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology* 245: 467-472.
- BAUER, T., & PFEIFFER, M. (1991): Shooting springtails with a sticky rod: the flexible hunting behaviour of *Stenus comma* and the counterstrategies of its prey (Coleoptera; Staphylinidae). *Animal Behaviour* 41: 819-828.
- BELLWOOD, D.R., & WAINWRIGHT, P.C. (2001): Locomotion in labrid fishes: implications for habitat use and cross-shelf biogeography on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 20: 139-150.
- BETZ, O. (1996): Function and evolution of the adhesion-capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology* 116: 15-34.
- BETZ, O. (1998a): Comparative studies on the predatory behaviour of *Stenus* spp. (Coleoptera: Staphylinidae): the significance of its specialized labial apparatus. *Journal of Zoology* 244: 527-544.
- BETZ, O. (1998b): Life forms and hunting behaviour of some central European *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae). *Applied Soil Ecology* 9: 69-74.
- BETZ, O. (1999): A behavioural inventory of adult *Stenus* species (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Natural History* 33: 1691-1712.
- BETZ, O. (2002): Performance and adaptive value of tarsal morphology in rove beetles of the genus *Stenus* (Coleoptera, Staphylinidae). *Journal of Experimental Biology* 205: 1097-1113.
- BETZ, O. (2003): Structure of the tarsi in some *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae): external morphology, ultrastructure, and tarsal secretion. *Journal of Morphology* 255: 24-43.
- BETZ, O. (im Druck): Ecomorphology: integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*.
- BETZ, O., & KÖLSCH, G. (2004): The role of adhesion in prey capture and predator defence in arthropods. *Arthropod Structure & Development* 33: 3-30.
- BETZ, O., THAYER, M.K., & NEWTON, A.F. (2003): Comparative morphology and evolutionary pathways of the mouthparts in spore-feeding Staphylinidae (Coleoptera). *Acta Zoologica* 84: 179-238.
- BOCK, W.J. (1980): The definition and recognition of biological adaptation. *American Zoologist* 20: 217-227.
- BOCK, W.J. (1994): Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences* 19: 403-413.
- CURIO, E. (1973): Towards a methodology of teleonomy. *Experientia* 29: 1045-1058.
- DENNY, M.W. (1993): Surface tension: the energy of the interface. S. 253-270 in: DENNY, M.W. (Hrsg.): *Air and water: the biology of physics of life's media*. Princeton University Press; Chichester.
- DUNCKER, H.-R. (1992): Funktionelle Morphologie und ihre methodischen Grundlagen. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 85: 339-348.
- FEDERLE, W., RIEHLE, M., CURTIS, A.S.G., & FULL, R.J. (2002): An integrative study of insect adhesion: mechanics and wet adhesion of pretarsal pads in ants. *Integrative and Comparative Biology* 42: 1100-1106.
- GORB, S., GORB, E., & KASTNER, V. (2001): Scale effects on the attachment pads and friction forces in syrphid flies (Diptera, Syrphidae). *Journal of Experimental Biology* 204: 1421-1431.
- GUTHRIE, M. (1989): *Animals of the surface film*. Naturalists' Handbook Series 12. Richmond Publishing Company; Slough.
- HARVEY, P.H., & PURVIS, A. (1991): Comparative methods for explaining adaptations. *Nature* 351: 619-624.
- HERREL, A., PODOŠ, J., HUBER, S.K., & HENDRY, A.P. (2005a): Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: implications for the evolution of beak shape. *Functional Ecology* 19: 43-48.
- HERREL, A., ROWE, N.P., & SPECK, T. (Hrsg., 2005b): *Ecology and biomechanics: a mechanical approach to the ecology of animals and plants*. CRC Press; Boca Raton.

- HOMBERGER, D.G. (1988): Models and tests in functional morphology: the significance of description and integration. *American Zoologist* 28: 217-229.
- HORION, A.D. (1963): Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, Band IX: Staphylinidae, 1. Teil: Micropeplinae bis Euaesthetinae. Verlag Aug. Feyel; Überlingen.
- KÖLSCH, G. (2000): The ultrastructure of glands and the production and function of the secretion in the adhesive capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera: Staphylinidae). *Canadian Journal of Zoology* 78: 465-475.
- KÖLSCH, G., & BETZ, O. (1998): Ultrastructure and function of the adhesion-capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology* 118: 263-272.
- LAGALY, G., SCHULZ, O., & ZIMEHL, R. (1997). *Dispersionen und Emulsionen*. Steinkopff Verlag; Darmstadt.
- LAUDER, G.V. (2003): The intellectual challenge of biomechanics and evolution. S. 319-325 in: BELS, V.L., GASC, J.-P., & CASINOS, A. (Hrsg.): *Vertebrate biomechanics and evolution*. BIOS Scientific Publishers; Oxford.
- LESCHEN, R.A.B., & NEWTON, A.F. (2003): Larval description, adult feeding behavior, and phylogenetic placement of *Megalopinus* (Coleoptera: Staphylinidae). *Coleopterists Bulletin* 57: 469-493.
- MOTTA, P.J., & KOTRSCHAL, K.M. (1992): Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology* 43: 400-415.
- OUROUSSET, J. (1988): Insectes: Coléoptères, Staphylinidae, Euaesthetinae. S. 189-196 in: ABERLENC, H.-P. (Hrsg.): *Faune de Madagascar* 71. Muséum national d'Histoire naturelle; Paris.
- ORZACK, S.H., & SOBER, E. (1994): Optimality models and the test of adaptationism. *American Naturalist* 143: 361-380.
- PUTHZ, V. (1971): Revision der afrikanischen Steninenfauna und Allgemeines über die Gattung *Stenus* Latreille (Coleoptera, Staphylinidae). *Annales de Musée Royal de L'Afrique Centrale, Serie in-8°* 187: 1-376.
- PUTHZ, V. (1981): Was ist *Dianous* Leach, 1819, was ist *Stenus* Latreille, 1796? oder: Die Aporie des Stenologen und ihre taxonomischen Konsequenzen (Coleoptera, Staphylinidae). *Entomologische Abhandlungen* 44: 87-132.
- PUTHZ, V. (1998): Die Gattung *Stenus* Latreille in Vietnam (Coleoptera, Staphylinidae). *Revue Suisse de Zoologie* 105: 383-394.
- PUTHZ, V. (2005): Neue und alte neotropische *Stenus* (*Hemistenus*-) Arten (Coleoptera: Staphylinidae). *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins e.V., Supplement XI*: 1-60.
- REILLY, S.M., & WAINWRIGHT, P.C. (1994): Conclusion: ecological morphology and the power of integration. S. 339-354 in: WAINWRIGHT, P.C., & REILLY, S.M. (Hrsg.): *Ecological morphology*. The University of Chicago Press; Chicago, London.
- RENKONEN, O. (1934): Über das Vorkommen der *Stenus*-Arten (Col. Staph.) an verschiedenen Wohnorten in Finnland. *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae Vanamo* 1: 1-33.
- SCHALLER, F. (1962): *Die Unterwelt des Tierreiches*. Springer; Berlin.
- SCHMITZ, G. (1943): Le labium et les structures bucco-pharyngiennes du genre *Stenus* Latreille. *Cellule* 49: 291-334.
- SMITH, J.M. (1978): Optimization theory in evolution. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 9: 31-56.
- THAYER, M.K. (2005): 11. Staphylinoidea. 11.7. Staphylinidae Latreille, 1802. S. 296-344 in: BEUTEL, R.G., & LESCHEN, R.A.B. (Hrsg.): *Coleoptera, Vol. I: morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. *Handbook of Zoology, Vol. IV, Arthropoda: Insecta*. De Gruyter; Berlin, New York.
- VÖTSCH, W., NICHOLSON, G., MÜLLER, R., STIERHOF, Y.-D., GORB, S., & SCHWARZ, U. (2002): Chemical composition of the attachment pad secretion of the locust *Locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 32: 1605-1613.
- WEINREICH, E. (1968): Über den Klebfangapparat der Imagines von *Stenus* LATR. (Coleoptera, Staphylinidae) mit einem Beitrag zur Kenntnis der Jugendstadien dieser Gattung. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 62: 162-210.

Prof. Dr. Oliver Betz

Zoologisches Institut der Universität Tübingen
Abteilung Evolutionsbiologie der Invertebraten
Auf der Morgenstelle 28E

D-72074 Tübingen

E-Mail: oliver.betz@uni-tuebingen.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Betz Oliver

Artikel/Article: [Der Anpassungswert morphologischer Strukturen: Integration von Form, Funktion und Ökologie am Beispiel der Kurzflügelkäfer-Gattung Stenus \(Coleoptera, Staphylinidae\). The Adaptive Value of Morphological Structures: Integration of Form, Function, and Ecology Shown in the Rove Beetle Genus Stenus \(Coleoptera, Staphylinidae\) 3-26](#)