© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Aus dem Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig
(Direktor: Prof. Dr. C. R. Boettger)

# Der histologische Aufbau des Proventrikels der Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für Taxonomie und Phylogenie

von **Heinz-Hermann Reichenbach-Klinke**

(Mit 19 Abbildungen und 8 Tabellen)

## Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung . . . . . 262
B. Material und Untersuchungsmethoden . . . . . 265
C. Vergleichende Histologie des Proventrikels . . . . . 266
1. Definition und Gliederung des Proventrikels . . . . . 266
2. Dytiscidae . . . . . 269
3. Haliplidae . . . . . 279
4. Amphizoidae . . . . . 280
5. Hygrobiidae . . . . . 281
6. Gyrinidae . . . . . 281
7. Cupesidae . . . . . 284
8. Rhysodidae . . . . . 285
9. Paussidae . . . . . 285
10. Carabidae . . . . . 285
11 Cicindelidae . . . . . 290
12. Vergleichende Übersicht über den Proventrikel der Adephagen . 291
D. Ökologie und Phylogenie in ihren Beziehungen zur Gestaltung und Arbeitsweise des Proventrikels . . . . . 295
E. Schlußfolgerungen über die Entwicklung des Proventrikels der Adephagen . . . . . 296
F. Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . . 302
G. Literaturverzeichnis . . . . . 303

## A. Einleitung

Schon seit jeher hat der Kaumagen oder besser Proventrikel der Insekten ein ganz besonderes Interesse beansprucht. Und diese bevorzugte Untersuchung hat ihre volle Berechtigung. Auf

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Grund seiner Anlage am Ende des Vorderdarms fallen diesem Organ mannigfaltige Aufgaben zu, und gerade diese vielfältigen Funktionen sind auch im äußeren Erscheinungsbilde erkennbar. Ist schon die direkte Beeinflussung des Darms durch eine verschiedene Nahrung ohne weiteres verständlich, so ist auch klar, daß den Schwerpunkten dieses Organsystems, d. h. den Darmteilen mit besonderer Aktivität, eine besondere Wandlungsfähigkeit zukommen muß. Speziell hierbei spielt der Proventrikel eine hervorragende Rolle. In ihm zeigt sich eine Beziehung zur Verarbeitung, Konsistenz und Menge der Nahrung. Sei es, daß durch ihn die wenige Nahrung zerkleinert, gefiltert oder gesiebt werden muß, sei es, daß dem verdauenden Mitteldarm nur kleine Portionen zugeführt werden können, da dieser gleichzeitig sezerniert und resorbiert; all diese Funktionen erhellen die Bedeutung des Proventrikels und machen auch die mannigfachen Differenzierungen erklärlich, in denen uns dies oft hochkomplizierte Organ entgegentritt. Andererseits bleiben dennoch die verschiedenen Auf- und Unterteilungen phylogenetisch verhältnismäßig starr, so daß sie ein gutes Kriterium für Verwandtschaftsbeziehungen darstellen. Es werden auch im Folgenden Fälle aufgeführt, in denen der Proventrikel mit der ökologischen Entwicklung nicht Schritt gehalten hat, d. h. in der Nahrung ist eine Änderung eingetreten, die stammesgeschichtlich so jung ist, daß sie auf den Proventrikel noch ohne Einfluß geblieben ist.

Gerade am Proventrikel lassen sich also wie an keinem anderen Organ die Einflüsse von Stammesgeschichte und Umwelt demonstrieren. Der Kaumagen gibt uns Informationen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere, ihren Entwicklungsgrad und ihre derzeitige bzw. frühere Nahrung. Aus diesem Grunde erschien es angebracht, durch den folgenden Beitrag dieses Problem weiter zu untersuchen.

Die hierüber angestellten Arbeiten haben speziell an den Käfern bereits einige auffallende Ergebnisse über diese Beziehungen gezeitigt. Erwähnt sei hier vor allem O. Nüßlin (15), der diese Beziehungen für einige Curculioniden, Ipiden und Platypodiden aufgezeigt hat. Auch H. Thiel (22) bringt hierzu neues Material, wenn es sich auch vorwiegend auf morphologische Tatsachen beschränkt.

Sehr eingehend sind die Arbeiten von F. Balfour-Browne (1, 2, 3), von denen besonders die letzte morphologische Einzelheiten über eine ganze Anzahl von Hydradephagen bringt. Doch

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



wie bei fast allen Untersuchungen dieser Art fehlt eine histologische Bearbeitung, die m. E. für das Verständnis des Aufbaus dieses Organs so unumgänglich notwendig ist. Er kommt auf Grund anatomischer Besonderheiten zu systematischen Schlußfolgerungen, auf die an Hand der eigenen Ergebnisse noch näher einzugehen sein wird. F. Balfour-Browne hat noch einige wenige andere Käferarten außerhalb der *Adephaga* berücksichtigt und kommt wie der Referent zu der Erkenntnis, daß ein gut entwickelter Proventrikel nur bei carnivoren Formen vorhanden ist und solchen Arten, die harte Nahrung verarbeiten wie Holz oder Samen (3).

Der Verfasser hat es sich deshalb zur Aufgabe gestellt, im Einzelnen vor allem derartige Käferfamilien zu bearbeiten, weil sie in ganz charakteristischer Art die Einflüsse von Phylogenie und Ökologie widerspiegeln. Unter den Holzfressern und ihren Verwandten einschließlich der Bruchiden sind vor allem Ipiden, Curculioniden, Anobiiden, Elateriden und Cerambyciden eingehend untersucht (18). Von den Carnivoren ist eine spezielle Bearbeitung der landlebenden Adephagen erfolgt, d. h. der Cicindeliden und Carabiden (17). In der unten vorliegenden Studie sind diese Arbeiten erweitert und auf die wasserbewohnenden Adephagen ausgedehnt, wobei es aber erforderlich schien, die Beziehungen zu den landbewohnenden Formen vergleichsweise aufzudecken. In einer demnächst folgenden weiteren Untersuchung soll der Proventrikel der carnivoren Polyphagen, speziell der Staphyliniden, Pselaphiden, Silphiden, Histeriden, Dermestiden, Canthariden, Malachiiden, Cleriden, Corynetiden und Coccinelliden mit dem der carnivoren Adephagen verglichen werden.

Die folgende Arbeit hat zum Ziel, neben der Beziehung zur verschiedenen Nahrung und der bisher völlig unbekannten Morphologie zu zeigen, welche grundlegenden Unterschiede zwischen einigen Gruppen auftreten, welche Ähnlichkeiten zwischen anderen bestehen und welche einseitige Spezialisierung bei manchen Arten eingetreten ist. Von den weiteren Ergebnissen scheinen besonders auch die Schlußfolgerungen auf die Systematik bedeutungsvoll, durch die vieles bestätigt wird, vieles andere aber auch eine Revision der bisherigen Taxonomie erforderlich macht.

Es erfolgt deshalb zuerst eine eingehende morphologische Untersuchung, deren Ergebnisse tabellarisch zusammengestellt werden. Nach kurzem Eingehen auf die Ökologie soll dann untersucht werden, wieweit dieses Organ für physiologische Studien

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



verwertet werden kann und welche Zusammenhänge sich daraus ergeben.

In der Nomenklatur wurde A. Horion (12) zugrunde gelegt.

## B. Material und Untersuchungsmethoden

Bei der Untersuchung des Proventrikels von Vertretern der einzelnen Familien der Adephagen sind jeweils Mitglieder der wichtigsten Gattungen ausgewählt worden. Da mehrfach festgestellt wurde, daß innerhalb der Arten einer Gattung keine Unterschiede wesentlicher Art bestehen, ist nur eine Art beschrieben, von der anzunehmen ist, daß sie die typischen Proventrikelmerkmale der Gattung besitzt.

Im einzelnen wurden folgende 15 Arten histologisch untersucht:

1. Familie *Dytiscidae:*

*Hyphydrus ovatus* L. (= *ferrugineus* L.)
*Hygrotus inaequalis* F.
*Bidessus unistriatus* Illig.
*Hydroporus lineatus* F.
*Hydroporus duodecimpustulatus* F.
*Laccophilus hyalinus* Degeer
*Agabus guttatus* Payk.
*Agabus uliginosus* L.
*Ilybius guttiger* Gyll.
*Rhantus pulverosus* Steph. (= *punctatus* Geoffr.)
*Colymbetes fuscus* L.
*Acilius sulcatus* L.

2. Familie *Haliplidae*:

*Haliplus ruficollis* Degeer

3. Familie *Gyrinidae*:

*Gyrinus marinus* Gyll.
*Gyrinus bicolor* Payk.

Bei der histologischen Untersuchung hat sich die Fixierung mit Carnoys Gemisch als die brauchbarste erwiesen. Bei der Präparation musste darauf geachtet werden, daß die Objekte frisch abgetötet waren, da sich die feineren Darmgewebe rasch zersetzen. Hinsichtlich der Färbung wurden gute Resultate erzielt mit Hämatoxylin nach Delafield, Alaun-Hämatoxylin mit einem Pikrinsäure-Säurefuchsin-Gemisch (van Gieson) und der Azanfärbung (Azokarmin, Anilin, Anilinblau-Orange-G, Essigsäure).

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



## C. Vergleichende Morphologie des Proventrikels der Adephagen

### 1. Definition und Gliederung des Proventrikels

Bevor auf die eigentlichen Untersuchungen eingegangen wird, erscheint es erforderlich, einige Bemerkungen über die Begriffsbestimmung des Proventrikels (Kaumagen, frz. gésier, engl. gizzard) vorauszuschicken.

Die vielfach einander widersprechenden Angaben über das Vorhandensein oder Fehlen dieses Organs sind nur möglich gewesen, weil die einzelnen Autoren auf verschiedenen Definitionen basierten. Die Widersprüche beruhen auf unterschiedlichen Auffassungen des Begriffs Proventrikel. Da das hauptsächliche Kennzeichen die fein beborsteten Chitinleisten sind, sind dieselben vor allem zur Beurteilung herangezogen worden. Dabei ist jedoch den einzelnen Beobachtern das Vorhandensein der Zwischenstufen offenbar ganz entgangen. Es sind nämlich alle Übergänge vorhanden von schwächster zu stärkster Muskulatur, von spärlicher, kurzer Behaarung zur Entwicklung feiner „Bürsten" und Kegelborsten. Sogar die horizontale Gliederung der Leisten zeigt Stufen von fehlender Unterteilung bis zur Aufgliederung in drei getrennte Abschnitte. Hieraus erklärt es sich dann, daß ein Autor auf Grund schwach entwickelter setoser Chitinleisten von einem schwach entwickelten Proventrikel sprach, während der andere ein solches Organ als nicht vorhanden bezeichnete. Es hing eben alles davon ab, von welcher Leistenentwicklung ab von einem Proventrikel gesprochen wurde oder nicht. Eine einheitliche Definition fehlte bisher völlig.

Auf Grund sehr umfangreicher Untersuchungen an fast allen in Deutschland vorkommenden Coleopterenfamilien bin ich deshalb unter Berücksichtigung der ausschlaggebenden Organelemente zu folgender Definition gelangt, die hier als Grundlage der Untersuchungen dienen soll und auch für weitere Arbeiten auf diesem Gebiete als Basis vorgeschlagen wird:

Der Proventrikel ist ein verengter Abschnitt des Vorderdarms, oral durch den Ausgang des Kropfes (Kropftaille), anal durch die Valvula cardiaca begrenzt. Die anale Grenze kann sich verschieben, durch Verlängerung der Cardia im Cardialstiel.

Charakteristisch ist das Auftreten von acht in das Darmlumen vortretenden Längswülsten mit schwacher bis stärkster Beborstung.

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Alle anderen Eigentümlichkeiten wie Muskulatur und Horizontalgliederung sind für eine Definition unbrauchbar, da diese Merkmale im Proventrikel mancher Arten ganz oder fast ganz fehlen.

Überblicken wir die einzelnen Ausbildungsstufen des Proventrikels insgesamt, so ergeben sich folgende Gemeinsamkeiten: der analwärtige Ösophagusabschnitt verengert sich, die Auskleidung schiebt sich zu acht mehr oder weniger vorspringenden Leisten zusammen. Diese Leisten sind Fortsetzungen der Kropfauskleidung, gegenüber derselben jedoch dichter und feiner beborstet. Die besondere Ausbildung der Ringmuskulatur ermöglicht ein zeitweiliges Schließen des Darms. Die Muskulalur ist graduell verschieden, sie kann sich auf eine schwache Lage beschränken oder auch in mehrschichtigen Bündeln vorhanden sein. Die Längsmuskulatur ist demgegenüber meist schwach.

Der feinere Bau des Proventrikels läßt sowohl im Längs-, wie auch im Querschnitt verschiedene Unterteilungen erkennen, die bei den einzelnen Familien und Gattungen mehr oder weniger ausgeprägt sind.

F. Balfour-Browne (3) unterscheidet innerhalb des Proventrikels zwei Kammern, „chambers", eine vordere und eine hintere, „anterior" und „posterior chamber". Trifft diese Einteilung an sich schon die Hauptmerkmale, so erscheint es doch erforderlich, für weitere Einzelheiten die Abschnitte noch etwas genauer abzugrenzen.

So lassen sich in der Längserstreckung von vorn (oral) nach hinten (anal) folgende Abschnitte unterscheiden:

a) ein System von acht durchlaufenden, beborsteten Leisten,

b) ein mehr oder weniger geräumiger Hohlraum (Proventrikelhohlraum) mit nicht oder kaum gefalteter Darmwand.

Nicht zum eigentlichen Proventrikel gehört analwärts sich anschließend

c) ein System von sechs mehr oder weniger beborsteten Leisten (Cardialstiel, Ösophagusstiel).

Diese Abschnitte sind immer vorhanden. In der Höherentwicklung spezialisierter Arten kann eine weitere Unterteilung des Leistensystems eintreten. Und zwar kann sich der erste Abschnitt untergliedern in

$a_1$ Eingangsklappen und

$a_2$ Zentralleisten

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Die Eingangsplatten entsprechen dem sogenannten „Plattenteil" der Ipiden, die zentralen Wülste dem „Laden-" oder „Bürstenteil" derselben. Diese Bezeichnungen drücken jedoch eine Funktion aus, die nicht immer zutrifft. Aus diesem Grunde möchte ich im Folgenden für die Leisten des „Laden-" oder „Bürstenteils" den neutralen Ausdruck „Zentralleisten" verwenden. Da die Furche zwischen den beiden Leistensystemen in ihrer Ausbildung stark variiert und nicht immer deutlich in Erscheinung tritt, möchte ich dieselbe hier nicht als besonderen Abschnitt abteilen.

Den 6 Wülsten im sogenannten Cardialstiel (Ösophagusstiel), der sich an den Proventrikelhohlraum anschließt, können weitere 8 „Klappen" vorgelagert sein, die als Endplatten bezeichnet werden sollen. Der Proventrikel besitzt also ein, zwei oder auch drei Leistensysteme; er ist mit H. Thiel (22) ein-, zwei-, oder dreizonal.

Im Querschnitt, d. h. der vertikalen Gliederung, hat man es entweder mit 8 morphologisch gleichwertigen oder je 4 morphologisch gleichwertigen alternierenden Leisten zu tun. In letzterem Fall finden sich je 4 wulst- oder bürstenförmige Leisten mit schmaler Basis und je vier spitz zulaufende mit breiter Basis. Es alterniert mit anderen Worten eine Leiste I. Ordnung mit einer solchen II. Ordnung. Diese beiden Leistentypen sind morphologisch sehr verschieden und werden auch als „Meißel", sowie „Messer" oder „Bürsten" bezeichnet. Zwischen diesen acht Leisten I. und II. Ordnung können noch weitere acht III. Ordnung auftreten (Abb. 2, 3, und 4). Die Benennungen „Messer" und „Meißel" stammen von H. Rungius (20), treffen jedoch nicht immer das Richtige. In den meisten Fällen sind die Leisten II. Ordnung wulstartig und z. T. lang beborstet, so daß in Anlehnung an O. Nüßlin (15) die Namen „Bürsten" und „Meißel" sich besser eignen würden. Im Laufe der Ausführungen seien also die Leisten I. Ordnung als „Meißel", die II. Ordnung als „Bürsten" bezeichnet.

Läßt man gewisse lokale Wulstbildungen am Ausgang des Kropfes (Ingluvies) außer acht, so lassen sich demnach an Proventrikel und Cardia von vorn (oral) nach hinten (anal) folgende Abschnitte unterscheiden:

1. Plattenteil des Proventrikels mit den Eingangsklappen (Abb. 1a, 1).
2. Zentralteil des Proventrikels mit Zentralleisten, diese gesondert in
   a) 4 Leisten I. Ordnung, schmal, starr, hoch (= Meißel)

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



b) 4 Leisten II. Ordnung, breit, beweglich (= Wülste, Bürsten, Messer) (Abb. 1a, 2).
c) evtl. 8 Leisten III. Ordnung.

3. Proventrikelhohlraum (Abb. 1a, 3).
4. Endplattenteil mit 8 wulstartigen Ausläufern der Cardialleisten (Abb. 1a, 4).
5. Cardialstiel (Ösophagusstiel) mit 6 Leisten (Abb. 1a, 5).
6. Valvula cardiaca, Sphinkter, Abschluß zum Mitteldarm, mit 6 Wülsten.

Zu diesen einzelnen Abschnitten vergleiche auch die Abbildungen 5 und 6.

Die im Einzelnen aufgeführten morphologischen Unterschiede sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt. Auf die Einzelheiten in der Unterteilung des Proventrikels wird weiter unten bei den entsprechenden Arten näher einzugehen sein.

Bei der Besprechung dieser speziellen Untersuchungen sei mit den Dytisciden begonnen, da sie sich am ehesten an die bereits untersuchten Landadephagen (17) anschließen lassen.

## 2. Dytiscidae

Wie in vielen ihrer Lebensäußerungen sind die Dytisciden auch — besonders die großen Arten — bezüglich ihres Darmkanals zu einer weitgehenden Spezialisierung gelangt. So zeigt denn auch der Schwimmkäfer eine teilweise recht weitgehende Differenzierung. Gegenüber dem einfachsten Ausbildungstyp, wie man ihn hypothetisch annehmen könnte und wie er oben geschildert wurde, besitzen die Dytisciden eine ganze Reihe von Unterabschnitten, die mehr oder weniger scharf voneinander gesondert sind.

Am Proventrikeleingang befindet sich zunächst ein Klappensystem, das durch eine Furche von dem zentralen Teil des Kaumagens mit seinen dick chitinisierten Wülsten getrennt ist. Auf die als „Eingangsklappen" zu bezeichnenden acht Leisten folgt dann eine Ringfurche und danach die acht zentral gelegenen Kauleisten, die „Zentralleisten".

Die schon erwähnten Untersuchungen von F. Balfour-Browne (1, 2, 3) erfassen eine große Zahl von Arten. Es sind dies Vertreter der Gattungen *Noterus, Hydrocanthus, Suphis, Suphisella, Hydrovatus, Hyphydrus, Bidessus, Yola, Hygrotus, Hydroporus, Deronectes, Oreodytes, Laccornis, Methles, Rhantus, Colymbetes, Meladema, Agabus, Platambus, Matus, Ilybius, Lacco-*

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



*philus, Lacconectes, Aglymbus, Copelatus, Eretes, Hydaticus, Graphoderus, Acilius, Megadytes, Hyderodes, Cybister, Sandracottus* und *Thermonectes.* Es gelingt dem Autor, vor allem an Hand der großen Leistenzähne (crusher), entwicklungsgeschichtliche Zusammenhänge nachzuweisen. Besonders innerhalb der Gattung *Copelatus*, die er als das interessanteste Coleopterengenus überhaupt bezeichnet, ist Länge und Gestalt der Leistenabschnitte je nach der Art verschieden. Da der Autor jedoch nur Aufsichtsbilder darstellt, bleibt noch so manche Frage offen, zu deren Klärung die histologische Bearbeitung unvermeidlich schien.

Aus rein praktischen Erwägungen heraus sei es gestattet, die *Dytiscidae* vor den *Haliplidae* zu behandeln.

## Tribus *Dytiscini*

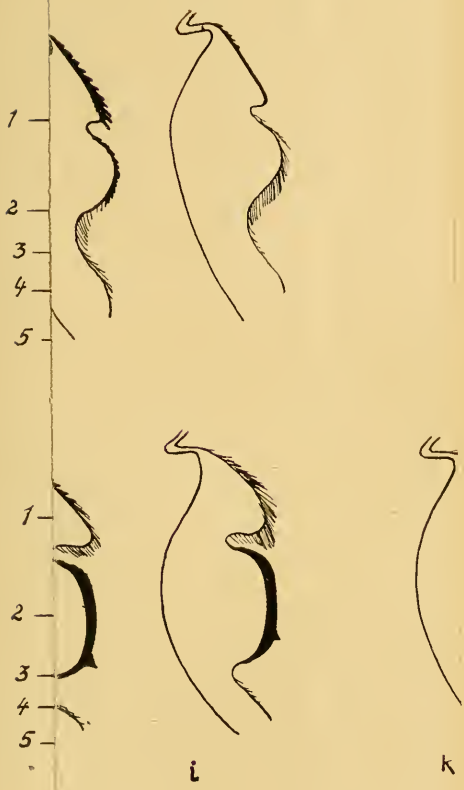
### *Dytiscus, Cybister*

Die über den Proventrikel der *Dytiscidae* bereits vorliegenden Untersuchungen betreffen lediglich die beiden großen Arten *Dytiscus marginalis* L. und *Cybister roeselii* Curtis. Ohne hier näher auf die Untersuchungen von P. Deegener (7) und H. Rungius (20) einzugehen, sei vermerkt, daß auf Grund der Schnittbilder bei *Dytiscus marginalis* L. eine sehr tiefe Furche zwischen Eingangsklappen und Zentralleisten besteht. Die Eingangsklappen gliedern sich in vier glatt chitinisierte nur am Ende beborstete Platten, damit alternierend vier beborstete, dünnere „Lappen" (Schema Abb. 1). Die erste Furche ist unterhalb der Mitte der „Lappen" weitgehend gehöhlt und tief, verschmälert und verflacht sich jedoch unterhalb der Mitte der glatt chitinisierten Platten. Die Zentralleisten gliedern sich in gezähnelte „Leisten I. Ordnung", die in Verlängerung der glatt chitinisierten Eingangsplatten stehen, und die äußerst dick chitinisierten glatten „Leisten II. Ordnung" in Verlängerung der beborsteten Eingangsklappen. Der Querschnitt des zentralen Teils zeigt hier wie bei *Cybister roeselii* Curtis (P. Deegener, 7) eine weitere Aufgliederung der Leisten in solche I., II. und III. Ordnung.

### *Acilius*

Die übrigen *Dytiscidae* sind histologisch noch nicht beschrieben mit Ausnahme einer kurzen Erwähnung des äußerlich sichtbaren Baus des Proventrikels von *Acilius sulcatus* L. durch L. Bordas (6) und der bereits erwähnten Untersuchungen von F. Balfour-Browne (1, 2, 3).

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

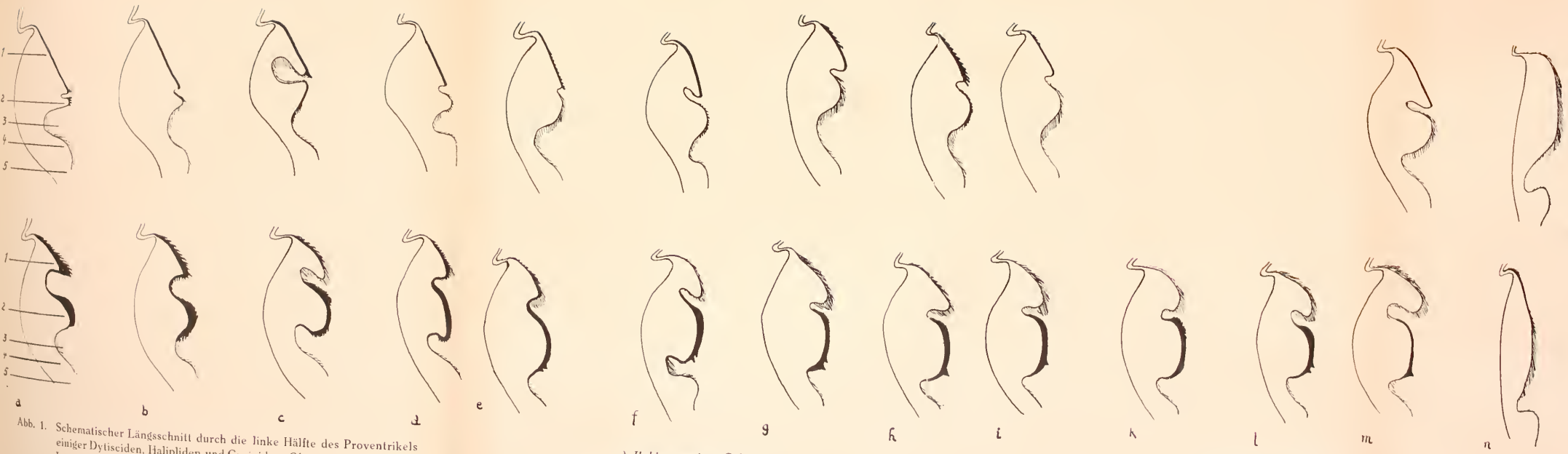



Abb. 1. Schematischer Längsschnitt durch die linke Hälfte des Proventrikels einiger Dytisciden, Halipliden und Gyriniden. Oben durch die Leisten I., unten II. Ordnung.

1 Eingangsplatten
2 Zentralleisten
3 Proventrikelhohlraum
4 Ausläufer der Cardia-[leisten
5 Cardiastiel

a) *Dytiscus marginalis* L. (nach Rungius).
b) *Acilius sulcatus* L.
c) *Colymbetes fuscus* L.
d) *Agabus guttatus* Payk.
e) *Ilybius guttiger* Gyll.
f) *Rhantus pulverosus* Steph.
g) *Hygrotus inaequalis* F.
h) *Hyphydrus ovatus* L.
i) *Hydroporus lineatus* F.
k) *Laccophilus hyalinus* Degeer
l) *Bidessus unistriatus* Ill.
m) *Haliplus ruficollis* Degeer
n) *Gyrinus marinus* Gyll.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Die genannte Art, der Furchenschwimmkäfer, wurde deshalb einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Wie sich dabei ergab, ist die Differenzierung des Proventrikels, wie wir sie bei *Dytiscus marginalis* L. beobachten konnten, auch bei *Acilius sulcatus* L. nachweisbar. Aus den verschiedenen Längs- und Querschnitten geht deutlich die Unterteilung in die einzelnen Abschnitte hervor (Schema Abb. 1).

Die Eingangsklappen gliedern sich in 4 kompakte, glatt chitinisierte und alternierend damit 4 beborstete Platten. Zum Unterschied von *Dytiscus* sind die glatten Platten gänzlich borstenlos, während sie dort am Ende beborstet sind (Abb. 1 a). — Die erste Furche ist zwischen Eingangsklappen und Zentralleisten, sie ist jedoch nicht so tief wie bei *Dytiscus*, aber wie bei diesem unterhalb der glatten Platten nach hinten verschoben, so daß sie nicht in einer Ebene sondern wellenförmig verläuft.

Die Zentralleisten gliedern sich ebenfalls in beborstete Leisten I. Ordnung und glatte II. Ordnung (Fortsetzung der glatten Eingangsklappen bzw. der beborsteten Eingangsklappen). Im zentralen Leistensystem von *Acilius sulcatus* L. alternieren also 4 „Bürsten" oder „Wülste" mit 4 „Meißeln" (Abb. 2). — Der Proventrikelhohlraum ist geräumig, seine Intima mit kurzen Borsten versehen. Die Ringmuskulatur ist im Gegensatz zum Zentralabschnitt hier sehr gering.

Der Proventrikelhohlraum wird caudal abgeschlossen durch den anschließenden Cardialstiel (Ösophagusstiel). In diesem befinden sich zunächst die acht Endplatten. Diese sind verhältnismäßig wenig ausgeprägt und laufen allmählich in die sechs größeren eigentlichen Cardialwülste über, die dann die Verschlußklappen der Valvula cardiaca bilden. Diese ragt für gewöhnlich handschuhfingerartig in den Mitteldarm hinein.

Die unterschiedlichen Leistenarten sind in Abb. 2 gut zu erkennen. Die „Meißel" (= Leisten I. Ordnung) sind schmal und hoch und auf dem Kamm dick chitinisiert. Der stärkste, widerstandsfähigste Abschnitt befindet sich vorn, am Beginn des Zentralteils, und ragt zahnartig weit ins Darmlumen hinein. Caudalwärts verbreitern sich die Leisten I. Ordnung (Meißel) und werden niedriger. In Abb. 2 ist etwa der Mittelteil des Zentralabschnittes getroffen, innerhalb dessen bereits die Verflachung eingetreten ist. Außerdem ist die Bildung einer seichten Rinne erkennbar. Die Leisten I. Ordnung enden im Proventrikelhohlraum, in welchen ihre letzten Ausläufer als chitinisierte Buckel-

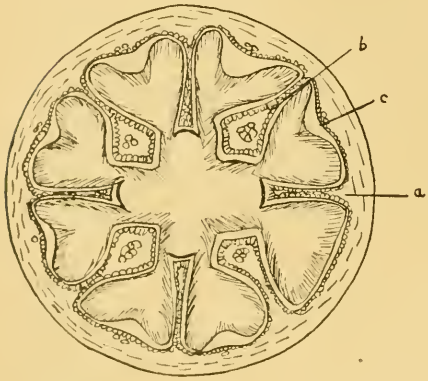
© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



bildungen hineinragen. Die Verhältnisse erinnern stark an den Proventrikel der *Rhynchophora*, bei denen ganz ähnliche Differenzierungen angetroffen werden (15, 18).

Die mit den Leisten I. Ordnung alternierenden Leisten II. Ordnung („Bürsten", „Wülste") hängen als verhältnismäßig kompakte Streifen auf ganz schmalen Sockeln in den Kaumagen hinein. In Abb. 2 zeigt der Schnitt etwa die Mitte des Zentralteils mit den Leisten II. Ordnung in ihrer mittleren durchschnittlichen Stärke. Caudalwärts verlieren sie an Mächtigkeit und enden analwärts von den Leisten I. Ordnung in Form flacher Buckel.

Über die Chitinisierungsverhältnisse gibt das Schema in Abb. 1 Auskunft. Im Allgemeinen ist die Ausbildung glatter Chitinzähne, wie sie bei *Dytiscus* auftreten, bei *Acilius* zugunsten von Kegelborsten zurückgetreten.



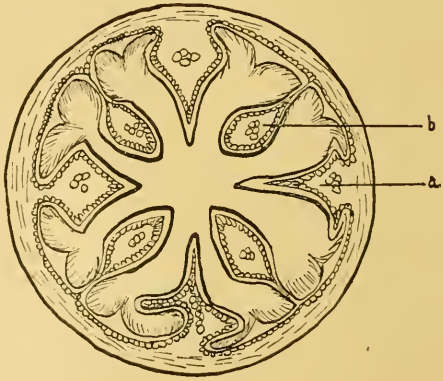




Abb. 2. *Acilius sulcatus* L. Proventrikelquerschnitt. a) Leiste I. Ordnung, b) Leiste II. Ordnung, c) Cardialeiste.
Abb. 3. *Colymbetes fuscus* L. Proventrikelquerschnitt 1.

## Tribus *Colymbetini*

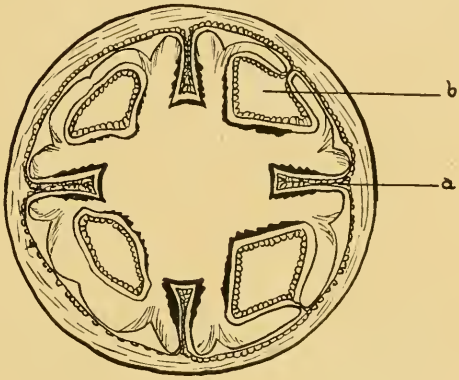
Die aus dem Tribus *Colymbetini* untersuchten vier Gattungen *Colymbetes*, *Rhantus*, *Ilybius* und *Agabus* zeigen gegenüber den *Dytiscini* einige morphologische Abweichungen. Ohne daß allzu ausführlich auf die Einzelheiten des histologischen Aufbaus des Proventrikels von Vertretern dieser Gattungen eingegangen wird, seien diese Abweichungen kurz geschildert. Um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, sei es gestattet, auf die schematische Abb. 1 sowie die Tabellen 1 und 2 zu verweisen, aus denen die wichtigsten Unterschiede entnommen werden können.

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



*Colymbetes*

Bei dem zur Untersuchung herangezogenen *Colymbetes fuscus* L. sind die Eingangsklappen durch eine allseits tiefe, ausgerundete Furche scharf von dem Zentralteil getrennt. Die Furche ist bedeutend tiefer als bei *Dytiscus* und *Acilius*. Die 4 glatten und 4 beborsteten Eingangsklappen selbst weisen keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber den genannten Gattungen auf. — Die Leisten I. Ordnung („Meißel") des Zentralteils sind mit kur-



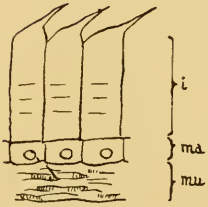




Abb. 4. *Colymbetes fuscus* L. Proventrikelquerschnitt 2. Links unten die Darmwand stärker vergrößert.

zen breiten Chitinzähnchen versehen, deren Länge nach hinten zunimmt (Abb. 3 und 4). Im Gegensatz zu *Acilius sulcatus* L. besitzen die Leisten I. Ordnung eine breitere Basis (Abb. 3). Abb. 4 zeigt den caudalwärtigen Zentralabschnitt mit flachen verbreiterten Leisten.

Die Leisten II. Ordnung tragen oralwärts kurze Borsten und Zähne, anschließend eine glatte Intima. An ihrem aboralen Ende, das in den Proventrikelhohlraum hineinhängt, stehen wiederum Chitinzähne auf der dicken Lamelle. Die Endplatten heben sich nur wenig ab.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Im Großen und Ganzen ist bei *Colymbetes fuscus* L. gegenüber der Gattung *Dytiscus* eine noch weiter gehende Angleichung der Intimadifferenzierungen eingetreten, dergestalt, daß die glatten Chitinlamellen gegenüber den Borstenlamellen zurücktreten.

*Rhantus*

Die Art *Rhantus pulverosus* Steph. (= *R. punctatus* Geoffr.) zeigt bezüglich der Eingangsklappen und anschließenden Ringfurche dieselben Verhältnisse wie *Colymbetes fuscus* L. Die Leisten I. Ordnung („Meißel") des Zentralteils zeigen kurze Kegelborsten, die caudalwärs an Länge zunehmen. Bei den Leisten II. Ordnung („Bürsten") tritt bereits am aboralen Ende jederseits der Chitinränder, in die die „Schneide" ausläuft, ein kräftiger, leicht gebogener Zahn auf (Abb. 1f). Auch bei dieser Art sind die Endplatten nur schwach entwickelt.

Abb. 5. *Ilybius guttiger* Gyll. Schemat. Innenansicht des Proventrikels.

*Ilybius*

Bei der ebenfalls zu dieser Tribus gehörenden Art *Ilybius guttiger* Gyll. ist die Trennung zwischen den ersten beiden Proventrikelabschnitten nicht scharf. Die Eingangsklappen sind nur durch eine seichte Mulde vom Zentralteil getrennt, wie dies schon aus einer Aufsicht (Abb. 5) ersichtlich ist. Von den Eingangsklappen selbst sind 4 beborstet wie bei den oben beschriebenen

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Arten, die anderen 4 sind jedoch nicht glatt wie bei diesen sondern mit Kegelborsten bedeckt. Die Innenansicht (Abb. 6) vermittelt

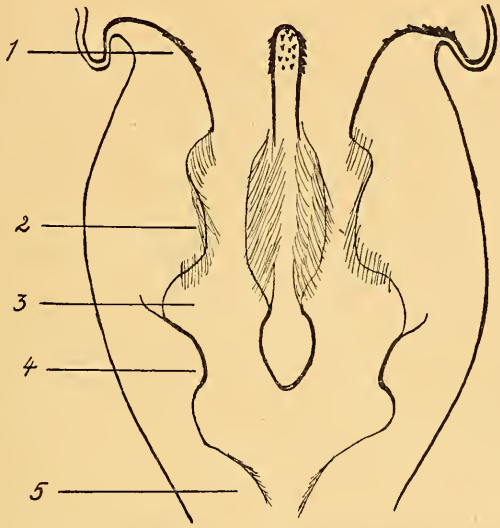



Abb. 6. *Ilybius guttiger* Gyll. Proventrikel ausgebreitet.

einen Eindruck von dem allmählichen Übergang der Eingangsklappen in die „Meißel" und „Messer" des Zentralteils. In Verlängerung der Leisten stehen die 8 Endplatten als Ausläufer der Cardialleisten, die hier in den sehr geräumigen Proventrikelhohl-

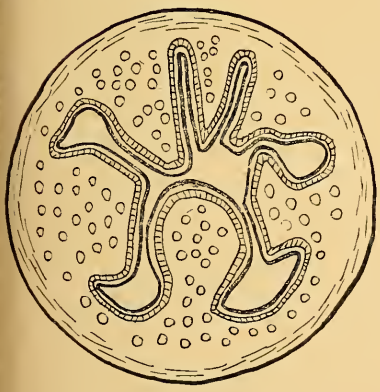


Abb. 7. *Ilybius guttiger* Gyll. Cardia im Querschnitt.

Abb. 8. *Agabus uliginosus* L. Proventrikel. Innenansicht.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



raum hineinragen (Abb. 6). Im Cardialstiel schließen die 6 glatten Leisten eng aneinander und fallen durch zahlreiche Längsmuskelbündel auf. Wie Abb. 7 zeigt, fehlt jegliche Borstenbildung.

*Agabus*

Auch bei der Gattung *Agabus* liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den eben beschriebenen Vertretern der *Colymbetini*. Es wurden die beiden Arten *A. uliginosus* L. und *A. guttatus* Payk. untersucht. Bei den beiden Arten ist die erste Trennungsfurche zwischen Eingangsklappen und Zentralleisten verhältnismäßig flach, was jedoch aus der Aufsicht (Abb. 8) nicht ohne weiteres ersichtlich ist. Die Eingangsklappen tragen kurze Borsten, die 4 glatten von ihnen sind aboral beborstet. Abb. 9 zeigt die Zentralleisten im Anfangsteil quergeschnitten. Die Leisten I. Ordnung („Meißel") sind noch flach gebuckelt. In Abb. 10 hat sich der Leistenkamm bereits eingeebnet, und es ist die jederseits erhabene Längsdelle sichtbar.

Die Leisten II. Ordnung zeigen demgegenüber gegenüber den obigen Arten keine grundsätzlichen Unterschiede. Nach meinen

Abb. 9. *Agabus guttatus* Payk. Proventrikelquerschnitt 1.

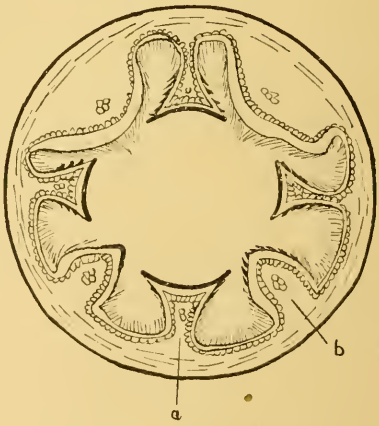



Abb. 10. *Agabus guttatus* Payk. Proventrikelquerschnitt 2. a) Leiste I., b) Leiste II. Ordnung.

Untersuchungen sind die Differenzierungen schärfer als bei den beiden vorgenannten Gattungen.

Der Proventrikelhohlraum ist nicht so groß wie bei *Ilybius*. Die Endplatten als Ausläufer der Cardialleisten zeigen wie bei

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



*Ilybius* eine gesonderte Ausprägung und Trennung von den eigentlichen 6 Cardialleisten.

Tribus *Laccophilini.*

*Laccophilus*

Von der Tribus der *Laccophilini* wurde *Laccophilus hyalinus* Degeer untersucht. Die Eingangsplatten zeigen keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber den Arten der Gattung *Agabus.* Die erste Trennungsfurche unterhalb der Eingangsplatten ist tief, die Platten des Zentralteils treten klar hervor. Die Leisten I. Ordnung („Meißel") sind elliptisch im Längsschnitt, mit einer dicken Chitinschicht versehen, die am oralen Ende spitze, auffallende Kegelborsten besitzt. Die sehr lang beborsteten Leisten II. Ordnung („Bürsten") treten demgegenüber sehr zurück (Abb. 1, k).

Der einzige sichtbare Unterschied des Proventrikels von *Laccophilus hyalinus* Degeer gegenüber dem der *Colymbetini* besteht in einer graduell geringeren Entwicklung besonders der Eingangsklappen.

Tribus *Hydroporini*

*Hydroporus*

Bei der Art *Hydroporus lineatus* F. aus der Tribus der *Hydroporini* sind die Eingangsklappen zwar schwächer entwickelt als bei den *Colymbetini,* zeigen aber ihnen gegenüber keine histologischen Besonderheiten. Charakteristisch hingegen dürfte der bei den Arten *H. duodecimpustulatus* F. und *H. lineatus* F. beobachtete Chitinzahn an den oralen Partien der Leisten II. Ordnung („Bürsten") sein (Schema Abb. 1).

*Hyphydrus*

Bei *Hyphydrus ovatus* L. (=*ferrugineus* L.) sind auch die glatten Eingangsklappen mit gedrungenen Borsten versehen (Schema Abb. 1). Die Furche zwischen den Eingangsklappen und den Zentralleisten ist sehr tief. Die Leisten II. Ordnung tragen auf ihrem glatten Kiel wie bei *Laccophilus* oral Kegelborsten. Am aboralen Ende ist ebenfalls ein Chitinzahn nachweisbar.

*Bidessus, Hygrotus*

Auch bei den Arten *Bidessus unistriatus* Illig. und *Hygrotus inaequalis* F. sind 4 setose und 4 mit Kegelborsten versehene

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Eingangsklappen vorhanden. Ebenfalls besitzen sie unterschiedlich zu *Hyphydrus* am Ende der Leisten II. Ordnung („Bürsten") nicht einen, sondern je zwei kräftige Chitinhöcker (Schema Abb. 1).

Die morphologischen Unterschiede im Proventrikel bei den beschriebenen Arten der *Dytiscidae* sind aus der Abb. 1 und den Tabellen 1 und 2 ersichtlich. Die bei den einzelnen Arten erwähnten Besonderheiten erstrecken sich lediglich auf Unterschiede in den Chitinbildungen. Die eingangs dieses Abschnittes gegebenen Unterteilungen des Proventrikels lassen sich bei allen untersuchten Dytisciden nachweisen. Das Verhältnis der Größen der Abschnitte zueinander ist wechselnd. In der Ausbildung der Eingangsklappen bestehen Unterschiede in der Ausbildung der Chitinschicht. Die Trennungsfurche zwischen den Eingangsklappen und dem Zentralteil ist zwar überall vorhanden, variiert aber in der Tiefe. Nur die Ausbildung der Leisten I. Ordnung („Meißel") weist bemerkenswerte wechselnde Entwicklungsstufen auf. Auch die Größe und Sonderung der Endplatten ist bei den einzelnen Gattungen verschieden.

Als Endergebnis der morphologischen Untersuchungen des Proventrikels der Dytisciden seien die Unterschiede tabellarisch widergegeben (Tabelle 1 und 2). Die rein morphologische vergleichende Untersuchung des Proventrikels der Schwimmkäfer *(Dytiscidae)* führt bei den untersuchten Arten zu folgenden Resultaten:

Die Differenzierungen bei den *Colymbetini* sind nicht derart weit vorgeschritten wie bei den Arten *Dytiscus marginalis* L. und *Cybister roeselii* Curtis. Wie aus den Tabellen ersichtlich ist, findet mit der Höherentwicklung eine offensichtliche Vermehrung von zahnartigen, glattchitinisierten Leistenabschnitten statt, während andere sich aus einfach beborsteten Partien zu langsetosen Reusen umgebildet haben. So sind die Eingangsklappen I. Ordnung bei *Rhantus pulverosus* Steph. weitgehend mit Kegelborsten besetzt, bei *Ilybius guttiger* Gyll. nur stellenweise, dagegen bei *Acilius sulcatus* L. völlig glatt. Nur bei *Dytiscus marginalis* L. und *Colymbetes fuscus* L. ist neben der glatten Chitinfläche die aborale Zone fein setos. Ähnlich ist es bei den Eingangsklappen II. Ordnung: bei *Ilybius guttiger* Gyll. und *Rhantus pulverosus* Steph. mit mäßig langen Borsten ausgestattet, sind sie bei den anderen Gattungen mit Kegelborsten versehen.

Besonders auffallend ist die Entwicklungstendenz bei den

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Zentralleisten II. Ordnung. Bei den Arten *Ilybius guttiger* Gyll. und *Rhantus pulverosus* Steph. sind aboral zwei kräftige Chitinzähne feststellbar, wie sie bei *Bidessus unistriatus* Ill. wiedergefunden werden. Eine scharfe Sonderung in glatte Leistenschneiden finden wir dagegen außer bei *Dytiscus* bei *Agabus guttatus* Payk.

Verfolgt man die Leistendifferenzierung auch bei den Tribus der *Laccophilini* und *Hydroporini*, so zeigen diese weitgehend eine einheitlichere Ausbildung der Eingangsklappen und nur wenig spezialisierte Zentralleisten. Lediglich die Zentralleisten II. Ordnung haben eine charakteristische Entwicklung zu stark chitinisierten Bogenstücken durchgemacht, die meist als typisches Merkmal ein bis zwei Chitinzähne aufweisen.

Im Großen und Ganzen läßt sich durchaus nachweisen, daß die Dytisciden im Bau ihres Proventrikels eine Höherentwicklung durchlaufen haben. Diese äußert sich in einer Spezialisierung bestimmter Abschnitte dieses Organs. Nimmt man als hypothetische Ausgangsform einen gleichmäßig setosen Proventrikel an, so hat sich daraus allmählich durch die stufenweise Arbeitsteilung eine Trennung in glatte, harte Chitinpartien und lang beborstete „Reusen" herausgebildet. Während diese Tendenz bei den primitiveren Formen wie z. B. den *Hydroporini* und *Laccophilini* erst angebahnt ist, erreichen die Differenzierungen bei den *Colymbetini* und *Dytiscini* in verschiedenen Gattungen die bisher festgestellten Endglieder. Als solche können nach unseren bisherigen Erkenntnissen folgende Arten gelten: *Colymbetes fuscus* L., *Acilius sulcatus* L., *Dytiscus marginalis* L. und *Cybister roeselii* Curtis.

### 3. Haliplidae

In der morphologischen Ausgestaltung des Proventrikels schließen sich die *Haliplidae* äußerst eng an die *Dytiscidae* an. Untersucht wurde *Haliplus ruficollis* Degeer.

Wegen der Begriffsbestimmungen sei auf den einleitenden Abschnitt C, 1, pag. 266—269, hingewiesen.

Der Proventrikel ähnelt in seinem Aufbau am meisten dem der *Hydroporini* unter den Dytisciden (Abb. 8). Es werden wie hier nacheinander zwei getrennte Klappensysteme unterschieden. Im vorderen oralen Abschnitt treten mit 4 lang beborsteten Platten alternierend 4 starke Eingangsklappen mit dicker, glatter Chitinintima auf. Diese 4 letzteren sind auffallend langge-

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



streckt. Die zum zentralgelegenen Teil des Leistensystems vorhandene Trennungsfurche ist zwar unterhalb der stärksten Vorwölbung der glatten Eingangsklappen tief, zieht sich aber verflachend hoch hinauf unter die sehr viel kürzeren beborsteten Eingangsklappen. Im auseinandergebreiteten Proventrikel entsteht so das Bild einer Wellenlinie, die von dieser Furche beschrieben wird.

Im Zentralabschnitt des Proventrikels sind die Leisten I. Ordnung verhältnismäßig schwach ausgebildet. Die Leisten II. Ordnung weisen sehr starke Chitinisierung auf und zeigen an der Stelle, wo sie am engsten einander gegenüberstehen, einen charakteristischen Chitinzahn (Abb. 1, m). Er zeigt dieselbe Größe und Form wie bei dem der *Hydroporini*, ist jedoch mehr zentral gelagert.

Der Proventikelhohlraum ist von geringerer Ausdehnung. Der Cardialstiel (Ösophagusstiel) trägt die normale dicke Intima, die am proventrikelnahen Ende jedoch glatt, ohne Borsten, ist.

Die Muskulatur ist am kräftigsten in den glatten Eingangsklappen, den „Messern" und der Valvula cardiaca entwickelt.

Die morphologischen Unterschiede des Proventrikels von *Haliplus ruficollis* Degeer zu dem der *Dytiscidae* sind demnach folgende:

1. Langausgedehnte, glatte Eingangsklappen gegenüber kurzen der Dytisciden,
2. Leisten II. Ordnung mit zentral gelegenem Chitinzahn (bei den Dytisciden ist der Zahn am Ende oder er fehlt ganz!).

Die Unterschiede sind in den Tabellen 1 und 2 nochmals zusammengestellt.

Es ergibt sich also aus der Untersuchung der Halipliden, daß diese Käferfamilie sich bezüglich des Baues ihres Proventrikels sehr eng an primitive Dytisciden anschließt. Der Bau dieses Organs ähnelt weitgehend dem einiger *Hydroporini*, sowohl, was die Unterteilung des Kaumagens betrifft als auch die Ausbildung der Chitinzähnchen an den Zentralleisten II. Ordnung.

## 4. Amphizoidae

Die von F. Balfour-Browne (3) untersuchten Arten *Amphizoa insolens* Lec. und *A. lecontei* Math. stellen die Gattung in die Nähe der Dytiscidengattung *Rhantus*. Hierdurch erfährt

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



die Annäherung dieser Familie an die *Dytiscidae* eine weitere Stütze.

### 5. Hygrobiidae

Wie F. Balfour-Browne feststellte, gleicht der Proventrikel der Gattung *Hygrobia* dem kleinerer Dytiscinen (3). Auffallend ist das völlige Fehlen größerer Chitinzähne. Das Organ ist als überwiegend setos anzusprechen, m. E. ein primitiver Charakterzug.

### 6. Gyrinidae:

Als letzte Familie der wasserbewohnenden *Adephaga* sei die der *Gyrinidae* oder Taumelkäfer betrachtet.

Phylogenetisch den *Dytiscidae* sehr nahestehend, weisen die *Gyrinidae* doch in vielerlei Hinsicht eine starke Spezialisierung auf. Diese Spezialisierung drückt sich auch im Bau des Proventrikels aus, der mancherlei Abweichungen vom Proventrikel der *Dytiscidae* zeigt. Bezüglich der einzelnen Bezeichnungen sei auf den Abschnitt C. 1, (S. 266.) verwiesen.

*Gyrinus*

Eine gesonderte Ausbildung besonderer Eingangsplatten ist nicht vorhanden. Die Leisten I. Ordnung sind verhältnismäßig langgestreckt und gleichmäßig mit langen, feinen Chitinborsten besetzt, oralwärts kammförmig zugespitzt werden sie analwärts flacher mit etwas verbreiteter Kammpartie. Die Leisten II. Ordnung sind ebenfalls langgestreckt, besitzen anfangs eine dicke, glatte, dunkle Chitinintima mit einzelnen stumpf-kegelförmigen Höckern, analwärts wie die Leisten I. Ordnung lange Borsten. Die Leisten II. Ordnung weisen im Gegensatz zu denen I. Ordnung einen dreieckigen Querschnitt mit breiter Basis auf.

Die langgestreckten Leisten des Proventrikelhauptabschnitts werden durch die Höhle vor dem Cardialabschnitt abgeschlossen. In diese wiederum hängen verlängerte Cardialleisten hinein, die bereits in Aufsichtsbildern gut sichtbar sind und wie Anhängsel an den Leisten des Hauptabschnittes wirken. Diese Cardialleisten weisen ebenfalls eine reiche Gliederung auf. Diejenigen I. Ordnung sind vielfach gelappt (Abb. 12) und im oralen Teil fein beborstet. Zum Mitteldarm hin verbreitert sich ihre Basis, die Borsten verschwinden, es findet sich nur noch eine allseits glatte

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Intima. — Die Cardialleisten II. Ordnung hingegen sind ganz schmale, kammartige Gebilde, dick und glatt chitinisiert. Sie verflachen allmählich und nehmen dann dreieckigen Querschnitt an.

Histologisch gesehen weist die Intima verschiedene Stärke auf. Die Borsten selbst sitzen der farblosen Schicht auf, aus der sie kegelartig herauswachsen. Oft sind sie charakteristisch abgeknickt (Abb. 11a). Das Matrixepithel ist in den Leisten kubisch bis zylindrisch, zwischen diesen oft abgeflacht. Die quergestreifte Ringmuskulatur ist mäßig stark und erreicht erst in den Cardialabschnitten ihre bedeutendste Dicke. Längsmuskulatur findet sich nur in einzelnen Strängen in den Leisten II. Ordnung, etwas stärker in denen I. Ordnung.

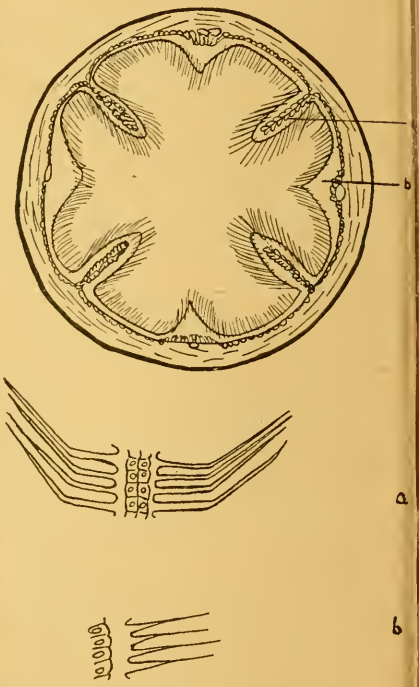



Abb. 11. *Gyrinus marinus* Gyll. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Proventrikels. Links: Aufn. des Verf. a, b Ausschnitte aus der Proventrikelleiste.

Die untersuchten Arten *Gyrinus marinus* Gyll. und *G. bicolor* Payk. zeigten keine morphologischen Unterschiede bezüglich des Kaumagens.

Der langgestreckte Proventrikel der *Gyrinidae* besitzt einen

Tabelle 1

## Der Proventrikel der *Hydradephagen* in seinen einzelnen Abschnitten.

| Art | Eingangsklappen I. Ordnung | Eingangsklappen II. Ordnung | Ringfurche | Zentralleisten I. Ordnung | Zentralleisten II. Ordnung | Endplatten |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Dytiscus marg.* L.<br>*Cybister roeseli* Curt. | glatt<br>aboral Borsten | dick<br>chitinis., überall setos | in verschied. Ebene,<br>schmal tief | Kegelborsten | glatt, chitinisiert | nicht scharf gesondert |
| *Acilius sulcatus* L. | glatt | w. o. | do.<br>flacher, breit | setos | do.<br>aboral Borsten | do. |
| *Colymbetes fuscus* L. | glatt<br>aboral Borsten | oral Kegelborsten<br>aboral lange Borsten | gleichmäßig | setos | oral und aboral Borsten | do. |
| *Rhantus pulverosus* Steph. | anfangs glatt<br>sonst Kegelborsten | anfangs Kegelborsten<br>dann setos | gleichmäßig | setos | glatt<br>aboral 2 Chitinzähne | do. |
| *Ilybius guttiger* Gyll. | glatt,<br>einige Kegelborsten | setos | gleichmäßig | Kegelborsten | glatt<br>aboral 2 Chitinzähne | scharf gesondert von den anderen Leisten |
| *Agabus guttatus* Payk. | glatt | setos<br>anfangs Kegelborsten | gleichmäßig | setos | glatt<br>aboral Kegelborsten | " |
| *Laccophilus hyalinus* Deg. | | setos | tief, gleichmäßig | | oral Kegelborsten<br>sonst glatt | nicht scharf gesondert |
| *Hydroporus lineatus* F. | glatt | setos | tief, gleichmäßig | setos | glatt<br>aboral 1 Chitinzahn | " |
| *Hygrotus inaequalis* F. | Kegelborsten | setos | tief, gleichmäßig | Kegelborsten | sonst glatt,<br>aboral 1 Chitinzahn | " |
| *Hyphydrus ovatus* L. | Kegelborsten | setos | tief, gleichmäßig | setos | glatt, oral Kegelborsten<br>aboral, 2 Chitinzähne | " |
| *Bidessus unistriatus* Ill. | | setos | tief, gleichmäßig | | glatt, aboral 2 Chitinzähne | " |
| *Haliplus ruficollis* Deg. | glatt | setos | gleichmäßig | setos | glatt, zentral 1 Chitinzahn | " |
| *Gyrinus marinus* Gyll. | fehlen | | fehlt | setos | oral, glatt, sonst setos | scharf gesondert |

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



in der Längsrichtung ungegliederten Hauptteil mit 8 Leisten, die morphologisch in verschiedene Abschnitte differenziert sind. Auffallend ist die Spezialisierung der scharf abgetrennten Leisten des Cardiaabschnittes sowie die dort vorhandene Massierung der Ringmuskulatur.

Gegenüber den *Dytiscidae* und *Haliplidae* ergeben sich für den Proventrikel der Taumelkäfer folgende morphologische Besonderheiten: Proventrikel mit 4 Haupt- und 4 Nebenleisten, keine besonderen Eingangsplatten. Langgestreckter Hauptteil, gedrungener Cardiaabschnitt mit stark differenzierten Leisten.

Abb. 12. *Gyrinus marinus* Gyll. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Proventrikels. a) Ausschnitt der Proventrikelleiste bei a.

Im Gegensatz zu den *Haliplidae* zeigen also die Taumelkäfer (*Gyrinidae*) bezüglich ihres Proventrikels erhebliche Abweichungen von den Schwimmkäfern (*Dytiscidae*). Eine Unterteilung des Kaumagens in die verschiedenen durch eine Furche getrennten hintereinander gelegenen Leistensysteme von Eingangsklappen und Zentralleisten fehlt. Lediglich in der Vorn-Hinten-Erstreckung der Leisten II. Ordnung ist eine Unterteilung in Abschnitte mit beborsteter Intima und mit glatter Chitinschicht vorhanden. Wenn also auch im Bau des Proventrikels eine Differenzierung angebahnt ist, so bietet doch bei den Gyriniden dieses Organ eine verhältnismäßig ursprüngliche Stufe der Proventrikelentwicklung dar. Dies setzt umso mehr in Erstaunen, als sonst diese Käferfamilie recht spezialisiert erscheint, wird aber verständlich, wenn wir die phylogenetischen Zusammenhänge aller Adephagen betrachten (pag. 295 ff.).

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Tabelle 2

## Bestimmungstabelle der untersuchten Wasserkäfer auf Grund des Proventrikels

| | | |
|---|---|---|
| 1 | Proventrikel in Eingangsplatten und Zentralleisten getrennt | 2 |
| - | „ nicht in „ „ „ „ | *Gyrinus* |
| 2 | Zentralleisten II. Ordnung sind glatt oder laufen in 1 oder 2 Chitinzähne aus . . . . . | 3 |
| - | Zentralleisten II. Ordnung tragen in der Mittelpartie 1 kräftigen Chitinzahn . . . . . | *Haliplus* |

### *Dytiscidae*

| | | |
|---|---|---|
| 3 | 8 scharf gesonderte Endplatten . . . . . | 4 |
| - | Endplatten nicht scharf gesondert . . . . . | 5 |
| 4 | Zentralleisten II. Ordnung glatt . . . . . | *Agabus* |
| - | „ II. „ laufen in 2 Chitinzähne aus . . | *Ilybius* |
| 5 | Zentralleisten II. „ mit 1 oder 2 Chitinzähnen . . . | 6 |
| - | „ II. „ ohne Chitinzähne . . . . . | 9 |
| 6 | Zentralleisten II. Ordnung laufen in 1 Chitinzahn aus . . . | 7 |
| - | „ II. „ laufen in 2 Chitinzähne aus . . | 8 |
| 7 | Zentralleisten I. Ordnung mit Kegelborsten . . . . . | *Hygrotus* |
| - | „ I. „ allseits setos . . . . . | *Hydroporus* |
| 8 | Proventrikel kurz, Eingangsplatten I. Ordnung mit Kegelborsten, II. Ordnung setos . . . . . | *Hyphydrus, Bidessus* |
| | Proventrikel länglich, Eingangsplatten I. Ordnung anfangs glatt, II. Ordnung anfangs mit Kegelborsten . . . . . | *Rhantus* |
| 9 | Furche zwischen Eingangsplatten u. Zentralteil tief . . . . | 10 |
| - | „ „ „ „ breit u. flach . . . . | 11 |
| 10 | Zentralleisten II. Ordnung oral mit Kegelborsten . . . . . | *Laccophilus* |
| - | „ II. „ glatt chitinisiert . . . . . | *Dytiscus Cybister* |
| 11 | Eingangsplatten I. Ordnung glatt . . . . . | *Acilius* |
| - | „ I. „ aboral mit Kegelborsten, sonst glatt . . . . . | *Colymbetes* |

## 7. Cupesidae

Diese ziemlich isoliert stehende Familie der *Geodephaga*[1]) wird im allgemeinen als recht primitiv angesehen (10). Nach F. Balfour-Browne (3) trifft dies nicht zu, er bezeichnet sogar die *Hydradephaga* allgemein als primitiver und ebenso eine Reihe von

[1]) R. Jeannel und R. Paulian stellen für sie sogar eine besondere Unterordnung der *Archostemata* auf (12a).

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Carabiden. Der Proventrikel ist nach ihm schwach entwickelt mit niedrigen Leisten und von sackartiger Gestalt.

### 8. Rhysodidae

Nach F. Balfour-Browne (3) ist bei den *Rhysodidae* ein Proventrikel überhaupt nicht vorhanden, ein angeblich primitives Kennzeichen.

### 9. Paussidae

Der Proventrikel der *Paussidae* enthält fingerförmige, längliche Leisten mit gleichmäßiger Beborstung ohne Chitinzähne. Weitere Differenzierungen in der Längserstreckung sind nicht vorhanden (3).

### 10. Carabidae

Die von F. Balfour-Browne (3) makroskopisch im Aufsichtsbild untersuchten zahlreichen Arten vermitteln bereits ein Bild über die starke Verschiedenartigkeit dieses Organs bei den Laufkäfern. Er unterscheidet eine Gruppe mit „undifferenzierten" Leisten und eine solche mit „differenzierten". Der ersteren gehören Arten mit Chitinzähnen auf allen Leisten an *(Stenolophus, Acupalpus, Blethisa, Molops)*, Zähnen nur auf den „inneren" Leisten *(Leistus, Eurynebria, Nebria, Pelophila, Notiophilus, Asaphidion, Bembidion, Trechus, Pogonus, Patrobus, Bradycellus, Dicheirostrichus)* oder den „äußeren" *(Callistus, Claenius, Oodes)*. „Undifferenzierte" Leisten besitzen *Calosoma, Carabus, Cychrus, Clivina, Broscus, Panagaeus, Licinus, Feronia, Abax, Eumolops, Sphodrus, Pristonychus, Cicindela, Elaphrus, Miscodera, Badister, Harpalus, Amara, Zabrus, Stomis, Calathus, Synuchus, Odontomyx, Agonum, Lebia, Pericalus, Dromius, Cymindis, Brachinus, Pheropsophus, Omophron.* Da m. E. der Proventrikellängsdifferenzierung ein höherer phylogenetischer Wert als der Verteilung der Chitinzähne zukommt, habe ich mein Augenmerk vornehmlich auf solche Unterschiede gerichtet und hierbei bemerkenswerte Zusammenhänge nachweisen können. Im Gegensatz zu F. Balfour-Browne bin ich dabei zu dem Ergebnis gekommen, daß die primitiven Formen nicht unter denen mit Chitinzähnen, sondern unter denen mit gleichmäßig setosem Proventrikel zu suchen sind. Es ist innerhalb der Familie der *Carabidae* deutlich zu belegen, daß auch einander ferner stehende Formen diesen gleichmäßig fein beborsteten Proventrikel mit — um die Definition von

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Balfour-Browne zu benutzen — „undifferenzierten" Leisten besitzen. Es kann sich deshalb bei den angeführten Spezialisierungen nur um Konvergenzen handeln.

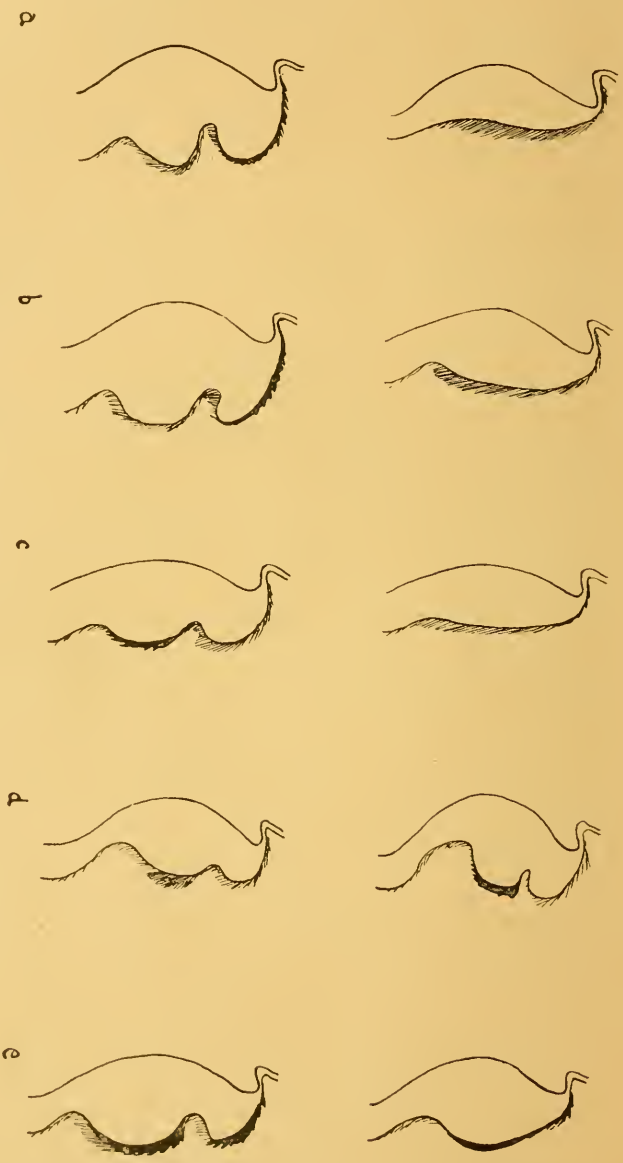



Abb. 13. Schematischer Längsschnitt durch die linke Hälfte des Proventrikels der *Carabidae* und *Cicindelidae*. Oben Leisten I., unten II. Ordnung.
a) *Anthia cinctipennis* Boh.
b) *Carabus cancellatus* Ill.
c) *Notiophilus biguttatus* F.
d) *Nebria brevicollis* F.
e) *Cicindela hybrida* L.

Dies dürfte hingegen nicht der Fall sein, wenn die Leistendifferenzierung so weit geht, daß verschiedene, hintereinandergeschaltete Systeme oder „Zonen" entstehen.

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



H. Thiel unterscheidet auf Grund von Aufsichten, ohne auf die Histologie näher einzugehen, einen dreizonigen (*Nebriini, Notiophilini, Harpalinae)* und einen nichtzonalen *(Carabini, Cicindelidae* und *Staphylinidae)* Proventrikel, je nachdem, ob Eingangs-, Ausgangs- und Mittelklappen unterschieden werden können oder nicht (22). Nach histologischen Untersuchungen des Verfassers zeigen die *Carabus*-Arten (Abb. 14) am Proventrikeleingang vier glatte Vorsprünge, die durch eine Mulde von dem Zentralteil getrennt sind (Eingangsklappen). Die dazwischen liegenden vier Leisten zeigen dagegen keine Mulde, sind also durchlaufend. Bei den großen *Pterostichus*-Arten treten nur noch Differenzierungen durch unterschiedliche Beborstung auf wie bei den Gattungen *Bembidium, Harpalus, Demetrias* und *Calathus*. Bei den *Harpalinae* ist nirgends eine Dreiteilung feststellbar, sondern höchstens eine Zweiteilung wie bei den *Gyrinidae* (Abb. 13).

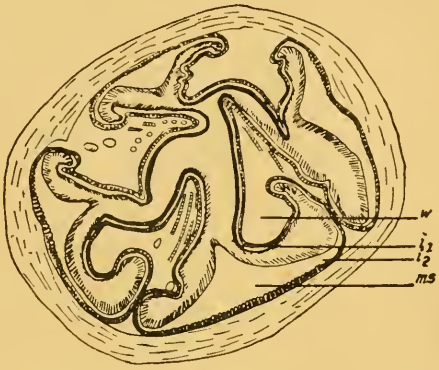



Abb. 14. *Carabus cancellatus* Ill. Proventrikel, Eingangspartie quer. $i_1$ äußere Chitinschicht mit Borsten, $i_2$ innere, farblose Chitinschicht ms Leiste II. Ordnung, Nebenleiste w Leiste I. Ordnung, Wulst

Die *Carabini* stellen wegen ihrer Differenzierungen der Leisten I. Ordnung einen Übergangstyp dar, bei dem die Einteilung in Eingangsklappen und Zentralleisten nicht vollständig durchgeführt ist. Nach Untersuchungen des Verfassers ist nur bei *Nebria* die Trennung der drei Abschnitte (Eingangsklappen, Zentralleisten, Endplatten) sehr scharf (Abb. 15), bei *Notiophilus* schon weniger. Nur bei diesen beiden letztgenannten Gattungen ist eine ausgesprochene Furche zwischen Eingangs- und Zentral- oder Mittelklappen zu bemerken, die äußerlich sichtbar ist. Bei *Nebria* findet sich denn auch die kompakteste Ringmuskulatur im Zentralteil.

Eine Unterscheidung der einzelnen Leisten im Querschnitt tritt vor allem auffällig bei *Nebria brevicollis* F. und *Notiophilus biguttatus* F. auf (Abb. 15 und 16). Bei den übrigen *Carabidae* sind die Leisten derart unterschieden, daß vier lang beborstete Wülste I. Ordnung mit vier kielartigen Leisten II. Ordnung alternieren (Abb. 17).

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



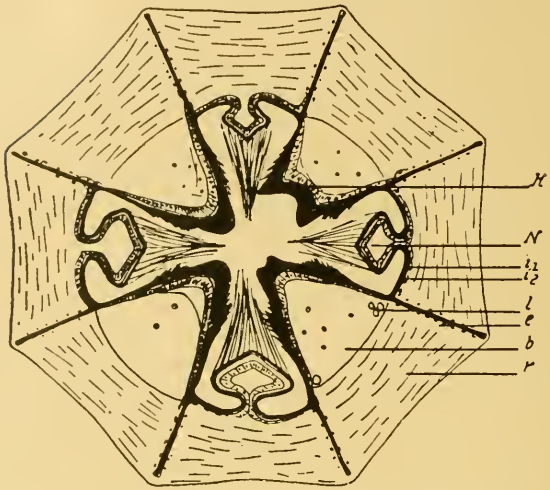



Abb. 15. *Nebria brevicollis* F. Proventrikel, Zentralabschnitt quer. b Bindegewebe e Matrixepithel $i_1$ äußere $i_2$ innere Chitinschicht l Längsmuskulatur r Ringmuskulatur H Leisten I., N Leisten II. Ordnung

Im Gegensatz zu der ziemlich einheitlichen Ausbildung des Proventrikels der aquatilen Adephagen lassen sich bei den Laufkäfern *(Carabidae)* nach dem Bau des Proventrikels eine Reihe von Typen unterscheiden.

Einen dreizonalen Proventrikel (Eingangsklappen, Zentralleisten, Endplatten) finden wir bei den *Nebriini* und nicht ganz so ausgesprochen bei den *Notiophilini.*

Einen nur teilweise dreizonalen Proventrikel (Leisten I. Ordnung nicht unterteilt, Leisten II. Ordnung unterteilt) besitzen die *Carabini.*

Einen zweizonalen Proventrikel (Zentralleisten, Endplatten) weisen die *Harpalinae* und *Omphroninae* auf.

Die verschiedenen beigegebenen Quer- und Längsschnitte beweisen, daß bei der weiter oben erwähnten Einteilung nach Balfour-Browne innerhalb der Carabidengruppe mit „undifferenzierten" Leisten recht unterschiedliche Arten vereinigt sind. So weicht doch der Proventrikel von *Carabus* erheblich von dem von *Harpalus* ab. Nach meinen Untersuchungen ist die Leistendifferenzierung hinsichtlich der Ausbildung von Zähnchen, Borsten, Haaren und Reibflächen konvergent bei verschiedenen Laufkäfergruppen entstanden, nicht dagegen die

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



longitudinale Enstehung verschiedener, scharf durch Furchen getrennter Leisten hintereinander. Da nur das letztgenannte Prinzip phylogenetische Bindung zeigt, ist ihm unbedingt der Vorzug zu geben. Die hiernach vorzunehmende Dreiteilung der *Carabidae* (bzw. Fünfteilung) bei Berücksichtigung der *Omophroninae* und *Cicindelidae*) rechtfertigt dieses Vorgehen durchaus. Es bleibt höchstens die Möglichkeit, nachzuforschen, ob vielleicht der Gruppe des dreizonalen Proventrikels auch Formen außerhalb der *Nebriini* und *Notiophilini* zuzurechnen sind, die noch nicht histologisch untersucht werden konnten.

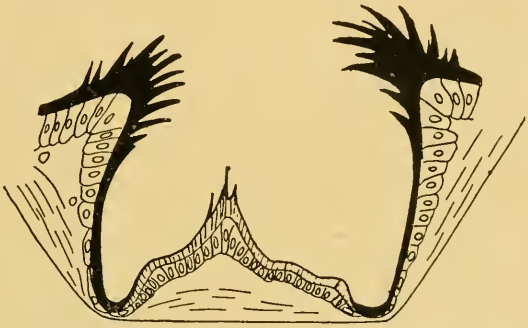


Abb. 16. *Notiophilus biguttatus* F. Proventrikel. Teilquerschnitt aus dem Zentralteil.

Es muß also m. E. geschlossen werden, daß der ursprüngliche Proventrikel ein nichtzonaler oder zweizoniger Kaumagen mit uniform beborsteten Leisten war. Wir finden diesen Typ bei den primitiven Carabiden, d. h. den Harpalinen. Dieser Typ entwickelt sich durch Spezialisierung und Unterteilung zum teilweise und schließlich vollständig dreizonalen Proventrikel der höherstehenden *Carabinae.*

In gewissem Umfang steht die hieraus resultierende Aufspaltung der *Carabidae* im Einklang mit der von R. Jeannel und R. Paulian vorgenommenen Aufteilung dieser Familie (12a). Die Untersuchungen am Darmtraktus liefern jedoch nur Unterlagen für eine Sonderung der *Nebriini, Elaphrini, Harpalinae* und *Omophroninae.* Für die Bildung von 44 neuen Familien aus den früheren *Carabidae,* wie es die genannten Autoren tun, scheint dagegen vom darmanatonischen Standpunkt aus keine Veranlassung zu bestehen.

Diese verhältnismäßig klarliegende stammesgeschichtliche Differenzierung dürfte auf Grund der engen Verwandtschafts-

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



verhältnisse auch Hinweise auf die Entwicklung der anderen Adephagen wie der Dytisciden zulassen. Im Besonderen ist hierbei an die Festlegung der hypothetischen Ursprungsform gedacht.

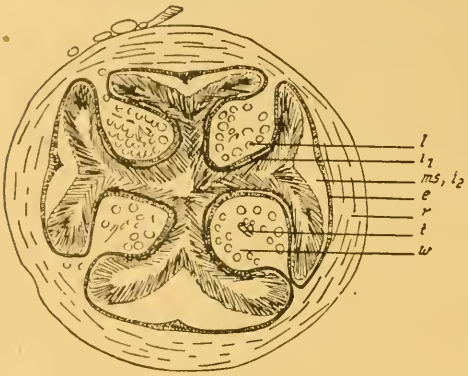



Abb. 17. *Anthia cinctipennis* Boh. Proventrikel. Querschnitt durch die aborale Mittelpartie. t Tracheen. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 15.

In Tabelle 4 sind die Merkmale zusammengestellt nach denen eine Bestimmung der Gattung bzw. einiger Gattungen mit Hilfe des Proventrikels durchgeführt werden kann.

## 11. Cicindelidae

Der Proventrikel der *Cicindelidae* schließt sich im Grundaufbau an den der *Carabidae* und *Dytiscidae* an. Grundlegende Abweichungen in der Gliederung der Leisten sind auf Grund früherer Untersuchungen des Verfassers (17) und von W.W. Judd (12b) nicht vorhanden.

Die auffallende Spezialisierung beim Proventrikel der *Cicindelidae* gegenüber demjenigen der *Carabidae* besteht in der äußerst starken Chitinisierung der vier Leisten II. Ordnung, die zu schmalen, hohen Kämmen ausgebildet sind, und der weiteren Untergliederung der dazwischen liegenden Leisten I. Ordnung („Wülste") (Abb. 18 und 19). Der Proventrikel der Cicindeliden ähnelt im Aufbau dem zentralen Proventrikelabschnitt der Dytisciden. Die Abweichung gegenüber diesem besteht in der Ausbildung der fein gegliederten, lang beborsteten Wülste, die zwischen den dicken, glatten Chitinkämmen stehen. Bei den Dytisciden sind meist beide Leistenarten dick und glatt chitinisiert. Auch fehlt bei den Cicindeliden die scharfe Trennung zwischen Eingangsklappen und Zentralteil.

Der Proventrikel der Cicindeliden gehört zum unvollständig dreizonalen Typ, bei dem nur bei den Leisten II. Ordnung oral besondere Eingangsklappen abgetrennt sind (Abb. 13). Morphologisch finden wir also bei den Sandlaufkäfern eine ähnliche

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Spezialisierung wie bei den Dytisciden, wenn sie auch in einer anderen Richtung erfolgt ist.

## 12. Vergleichende Übersicht über den Proventrikel der Adephagen

Überblickt man die einzelnen Familien der Adephagen bezüglich der Morphologie ihres Proventrikels, so ergibt sich, daß einesteils ziemlich weitreichende Übereinstimmungen bestehen, andernteils aber doch eine ganze Reihe bestimmter Entwicklungstypen vorhanden sind. Durch das umfangreiche vorliegende Material ist es möglich, diese verschiedenen Ausbildungen einem kritischen

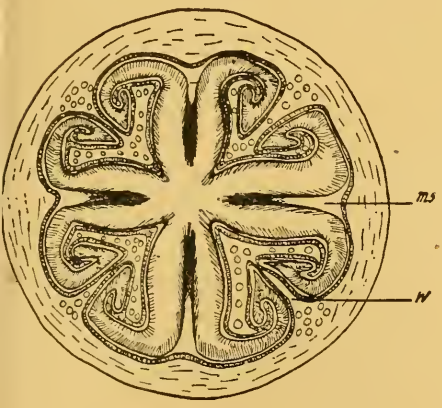



Abb. 18. *Cicindela hybrida* L. Proventrikel. Anfangspartie quer.

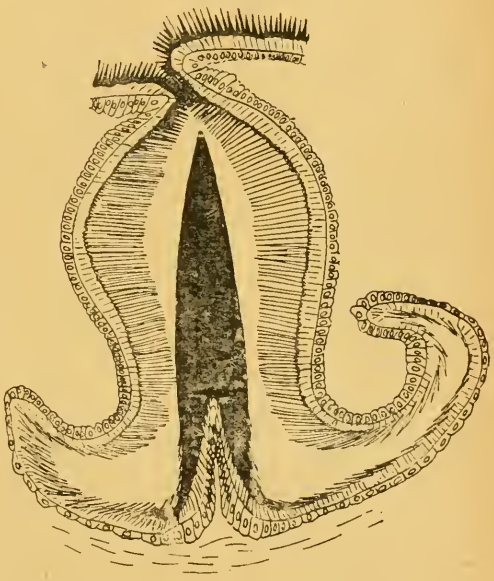


Abb. 19. *Cicindela hybrida* L. Proventrikel. Teilquerschnitt aus dem Zentralteil. Die fuchsinophile, farblose Chitinschicht senkrecht schraffiert

Vergleich zu unterwerfen, um eventuelle engere Zusammenhänge aufzudecken.

Zunächst soll versucht werden, die einzelnen Charakteristika tabellarisch zusammenzustellen. Es ergeben sich dabei Gruppen, wie sie in Tabelle 5 aufgeführt sind. Weitere Einzelheiten sind den Tabellen 1 und 3 zu entnehmen, die die betreffenden Familien behandeln.

In Tabelle 6 sind ferner die aus den bisherigen Untersuchungen sich ergebenden Abweichungen im Proventrikel der

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Adephagen aufgeführt, die sich für eine Bestimmungstabelle verwerten lassen. Die Unterschiede, die dabei bei den einzelnen Arten als Vertreter der betreffenden Genera festgestellt sind, sind z. T. sehr erheblich, z. T. weniger groß. Eine Übertragung dieser Artunterschiede auf die Familien ist deshalb nicht immer möglich (unmöglich bei den *Carabidae* und *Dytiscidae!*). Jedoch ist in solchen Fällen bei den Unterfamilien bzw. Tribus ein einheitlicher Aufbau, zumindest was die Logitudinal-Untergliederung betrifft, vorhanden.

**Tabelle 3**

**Der Proventrikel der Carabidae in seinen einzelnen Abschnitten**

| Art | Eingangsklappen I. Ordnung | Eingangsklappen II. Ordnung | Ringfurche | Zentralleisten I. Ordnung | Zentralleisten II. Ordnung |
|---|---|---|---|---|---|
| *Nebria brevicollis* F.<br>*Leistus ferrugineus* L. | setos | | tief | flach<br>setos | glatt, am Rand Chitinkegel |
| *Notiophilus biguttatus* F. | setos | | flach | Kegelborsten | setos |
| *Carabus cancellatus* Ill.<br>*Procrustes coriaceus* L.<br>*Calosoma inquisitor* L. | glatt | fehlen | flach nur zwischen den Leisten I. Ordnung | setos | setos |
| *Anthia cinctipennis* Boh. | mit Kegelborsten | fehlen | flach nur zwischen den Leisten I. Ordnung | setos | setos |
| *Pterostichus niger* Schall.<br>*Demetrias atricapillus* L. | fehlen | | fehlt | oral, mit Kegelborsten, sonst setos | setos |
| *Amara eurynota* Panz. | fehlen | | fehlt | setos | setos |
| *Zabrus tenebrioides* Goeze | fehlen | | fehlt | setos | setos |
| *Omophron limbatum* F. | fehlen | | fehlt | setos | setos |

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Tabelle 4

## Die für eine Bestimmung der Carabidae verwertbaren Merkmale des Proventrikels

| | | |
|---|---|---|
| 1 | Äußerlich durchscheinende Leisten des Zentralteils . . . . | 2 |
| - | Äußerlich nicht durchscheinende Leisten des Zentralteils . | 3 |
| 2 | Äußerlich erkennbare Zweiteilung des Proventrikels . . . . | *Nebria, Leistus* |
| - | Äußerlich nicht erkennbare Zweiteilung des Proventrikels . | *Notiophilus (biguttatus)* |
| 3 | 4 glatte Eingangsklappen durch flache Furche vom Zentralteil getrennt . . . . . | *Carabus, Procrustes, Calosoma* |
| - | Nur 8 beborstete Leisten ohne Eingangsklappen . . . . . | 4 |
| 4 | Kegelige Chitinbuckel am Proventrikeleingang . . . . . | *Pterostichus (niger), Demetrias (atricapillus)* |
| - | keine Chitinbuckel am Proventrikeleingang . . . . . | 5 |
| 5 | Gedrungene, kurze Borsten am Proventrikeleingang . . . . | *Bembidium (lampros) Harpalus (rufipes), Calathus (fuscipes)* |
| - | Überall gleichmäßig dünne Borsten . . . . . | 6 |
| 6 | Proventrikel gedrungen . . . . . | *Anthia(cinctipennis)* |
| - | Proventrikel länglich . . . . . | 7 |
| 7 | Proventrikel mit dicker Ringmuskulatur . . . . . | *Broscus (cephalotes)* |
| - | Proventrikel mit auffallend schwacher Ringmuskulatur . . . | 8 |
| 8 | Leisten mit gleichmäßiger, mittellanger Beborstung . . . . | *Omophron (limbatum) Amara (eurynota)* |
| - | Leisten mit gleichmäßiger, kurzer Beborstung . . . . . | *Zabrus (tenebrioides)* |

Tabelle 5

## Der Proventrikel der Adephagen in seinen einzelnen Abschnitten

| Familie, Unterfamilie Tribus | Proventrikel-Typ | Eingangsklappen | Zentral-Leisten |
|---|---|---|---|
| *Dytiscidae* | dreizonal | 8 gesonderte | 8—16 |
| *Haliplidae* | dreizonal | 8 gesonderte | 8 |

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



| Familie, Unterfamilie Tribus | Proventrikel-Typ | Eingangsklappen | Zentral-Leisten |
|---|---|---|---|
| *Amphizoidae* | dreizonal | 8 gesonderte | 8 |
| *Hygrobiidae* | dreizonal | 8 gesonderte | 8 |
| *Gyrinidae* | zweizonal | nicht gesondert | 8 |
| *Cupesidae* | zweizonal (?) | nicht gesondert | 8 |
| *Rhysodidae* | kein Prov. vorh. | — | — |
| *Paussidae* | zweizonal | nicht gesondert | 8 |
| *Carabini* | unvollst. dreizonal | 4 gesonderte | 8 |
| *Nebriini* | dreizonal | 8 gesonderte | 8 |
| *Harpalinae* | zweizonal | nicht gesondert | 8 |
| *Omophroninae* | zweizonal | nicht gesondert | 8 |
| *Cicindelidae* | unvollst. dreizonal | 4 gesonderte | 8 |

Tabelle 6

## Die für eine Bestimmung der Familien (Unterfamilien) verwertbaren Proventrikel-Merkmale

1 Proventrikel besteht aus 8 gleichen Leisten . . . . . zahlreiche *Polyphaga*

- Proventrikel besteht aus 4 Haupt- und 4 Nebenleisten 2

2 Vorgelagerte Eingangsklappen . . . . . 3

- Keine vorgelagerten Eingangsklappen . . . . . 4

3 Zentrale Leisten etwa gleich hoch . . . . . *Dytiscidae, Haliplidae*

- Zentrale Leisten ungleich hoch . . . . . *Nebriini, Notiophilini*

4 Zentralleisten II. Ordng. abschnittsw. meißelartig glatt . 6

- Zentralleisten II. Ordng. überwiegend setos . . . . . 5

5 Besondere glatte Leistenteile am Eingang . . . . . *Carabinae*

- Alle Leistenteile gleichmäßig beborstet . . . . . *Harpalinae* (sowie eine Reihe von Polyphagen)

6 8 scharf gesonderte Endklappen . . . . . *Gyrinidae*

- Keine gesonderten Endklappen . . . . . *Cicindelidae*

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



## D. Ökologie und Phylogenie in ihren Beziehungen zur Gestaltung und Arbeitsweise des Proventrikels

Eine ganze Reihe von Umweltsfaktoren stehen in steter Einwirkung auf den lebenden Organismus. Viele dieser Faktoren beeinflussen nachgewiesenermaßen die stammesgeschichtliche Entwicklung. Bei einer großen Variationsbreite des Proventrikels setzt sich schließlich der Typ durch, der für die jeweilig herrschenden ökologischen Verhältnisse der geeignetste ist. So ist es erklärlich, daß im morphologischen Aufbau des Proventrikels Parallelen zu den Außenfaktoren nachgewiesen werden können.

Als Beispiel können die kleinen Dytisciden (*Laccophilus*, *Hydrophorus*, *Hygrotus*) oder die Harpalinen dienen. Ihr Speisezettel ist nicht so eindeutig auf Fleischnahrung eingestellt, der Proventrikel — besonders hinsichtlich Muskulatur und Beborstung — viel schwächer entwickelt. Auch eine Gegenüberstellung des Proventrikels der Cicindeliden gegenüber Carabiden und Gyriniden läßt zweifellos Beziehungen zur Lebensweise erkennen. Natürlich läßt sich auch der Einfluß der phylogenetichen Entwicklungshöhe und Differenzierung hiervon nicht scharf trennen, der speziell bei den großen Dytisciden zu einer starken Aufgliederung führt. Außerdem offenbart auch eine vergleichend-physiologische Betrachtung deutliche Parallelen zur Nahrung und Lebensweise. Untersuchen wir einmal die Arbeitsweise des Proventrikels, so zeigt sich, daß dieses Organ die verschiedensten Leistungen vollbringt. In erster Linie ist der Proventrikel ein Reusenorgan, das mit einem System feiner Borsten, Haare und Klappen die Nahrung filtert und durchseiht. Die früher immer als vorherrschend angesehene Kaufunktion steht durchaus nicht im Vordergrund, zumal bei extraintestinal verdauenden Arten, wie z. B. *Carabus*, ist sie fast kaum nachweisbar. Bei einigen größeren Dytisciden und Cicindeliden spielt sie natürlich eine erhebliche Rolle. Dies geht dann auch ohne weiteres aus dem morphologischen Bilde hervor (Kauleisten!). Sehr wichtig scheint dagegen die Regelung der Nahrungszufuhr in den Mitteldarm zu sein, wozu der Proventrikel mit seinem Klappensystem vortrefflich praedestiniert erscheint. Hierbei dürften die Cardialleisten und -wülste die Hauptrolle spielen. Verschiedene Schnitte zeigen die schubweise Weiterleitung des Nahrungsbreis. H. Thiel (22) spricht deshalb vom „Förderorgan".

Physiologisch kann man sich also vorstellen, daß nach der

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Zerkleinerung der Nahrung durch die Mundwerkzeuge und einer vorverdauenden Aufschließung durch Mitteldarmsekret, das in den Kropf ergossen wird, zunächst ein Zerreiben der noch vorhandenen groben Bestandteile stattfindet. Dann wird allerdings schubweise die Nahrung durchgeseiht und im Proventrikelhohlraum vorübergehend gelagert, bis die Valvula cardiaca sich öffnet, um dem Mitteldarm weitere Nahrungsmengen zur Verarbeitung zuzuführen. Diese einander folgenden Phasen lassen sich im histologischen Bild ohne weiteres feststellen.

Hierbei läßt sich dann auch nachweisen, daß die Verschlüsse bei den spezialisierten Räubern infolge kräftiger Muskeln besser schließen. Vor allem der Abschluß zum Kropf ist bei manchen Arten mit vielseitigerem, z. T. auch pflanzlichem Speisezettel schwach und oft weit geöffnet.

Es lassen sich somit parallel mit der morphologischen Ausbildung auch bei der physiologisch-funktionellen Untersuchung des Proventrikels Beziehungen zu der Art und Zusammensetzung der Nahrung nachweisen.

Mannigfaltig sind allerdings auch die Fälle, in denen mit einer veränderten Nahrungsweise noch keine morphologische Änderung eingetreten ist. Es handelt sich um Arten, die vermutlich erst spät zu einer abweichenden Ernährung übergingen. Die Umwelt hatte hier noch nicht vermocht, die phylogenetische Entwicklung zu beeinflussen. Solche Beispiele bilden:

1. Innerhalb der carnivoren Familie der *Carabidae* die Arten *Zabrus tenebrioides* Goeze und *Harpalus rufipes* Degeer. Diese sind reine Pflanzenfresser geworden, der Proventrikel besitzt jedoch alle Teile ebenso wie die carnivoren Verwandten.
2. *Haliplus wehnckei* Gerh. Die Art ist nach M. Beier (4) überwiegend phytophag und nur in zweiter Linie carnivor. Der Proventrikel unterscheidet sich jedoch nicht von dem kleiner Dytisciden.
3. Bemerkenswerterweise weisen auch alle Käferlarven, auch wenn sie räuberisch leben, keinen Proventrikel auf.

## E. Schlußfolgerungen über die Entwicklung des Proventrikels der Adephagen

Aus den Ergebnissen der ökologischen und morphologischen Untersuchungen ergeben sich folgende Schlußfolgerungen:

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



Der Proventrikel zeigt offenbar durch die verschiedene Nahrung beeinflußt, bei den einzelnen Käfergruppen der Adephagen verschiedene Typen, zwischen denen gleitende Übergänge bestehen. Die Ausbildung dieser verschiedenen Typen ist einheitlich bei den einzelnen Familien. Sich anders ernährende Arten besitzen denjenigen Typ, der als ursprünglich für die Familie angesehen werden kann. Die Nahrungsumstellung innerhalb einer Familie hat offenbar noch keine divergierende morphologische Entwicklung verursacht.

Wenn man den Versuch einer stammesgeschichtlichen Entwicklung des Proventrikels der Adephagen macht, so dürfte sich auf Grund der nunmehr vorliegenden Untersuchungen an 14 Dytisciden, 1 Halipliden, 2 Gyriniden, 48 Carabiden und 1 Cicindeliden folgendes Bild ergeben:

Als hypothetische Ursprungsform des Proventrikels der Adephagen (und der Coleopteren überhaupt) muß ein nichtzonaler oder zweizoniger (Proventrikelleisten und den Cardialleisten vorgelagerte „Endplatten") Proventrikel betrachtet werden, der eine gleichmäßige mittellange Beborstung aufweist. Diesem Typ entsprechen etwa die primitiven Harpalinen. Doch weisen schon die höher entwickelten Gattungen *(Pterostichus, Broscus)* Leistendifferenzierungen auf, derart, daß Teile der beborsteten Intima zu meißelähnlichen Abschnitten umgebildet werden. Der Sonderstellung der Cupesiden wird durch R. Jeannel und R. Paulian durch Aufstellung einer besonderen Unterordnuug *Archostemata* Rechnung getragen (12 a).

Aus dieser Ursprungsform primitiver Harpalinen haben sich mindestens fünf Weiterentwicklungen herausgebildet, die alle zunächst mit einfachen Differenzierungen der Intima anfingen. Auf dieser Stufe sind die Gyriniden und Paussiden stehen geblieben, während die Rhysodiden den Kaumagen zurückgebildet haben. Bei allen anderen Zweigen ist eine Trennung der Leisten im Proventrikelhauptabschnitt durchgeführt und zwar in die sogen. Eingangsklappen und die eigentlichen Zentralleisten. Diese Trennung bezieht sich bei den *Carabini* und den *Cicindelidae* nur auf die 4 Leisten II. Ordnung.

Die beiden restlichen Reihen haben dagegen eine vollständige Entwicklung zum dreizonalen Typ durchgeführt. In der einen Reihe haben sich die *Nebriini* aus *Notiophilus*-ähnlichen Vorfahren entwickelt, in der zweiten die *Dytiscini* aus *Hydroporini*-ähnlichen Formen. In beiden Reihen besitzen die Endglieder die höchste

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

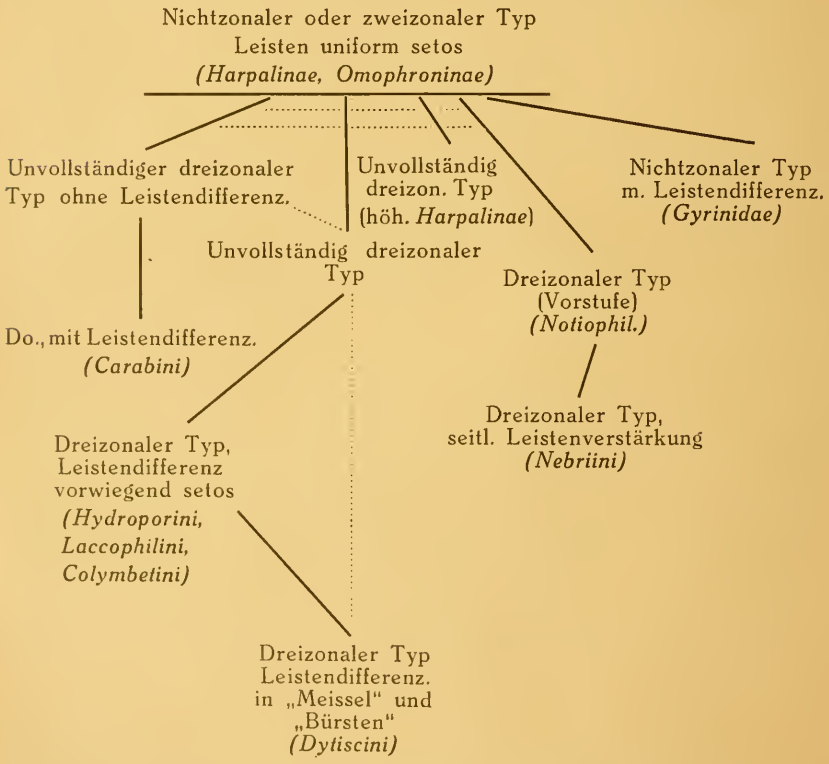


Proventrikeldifferenzierung in „Meißel" und „Bürsten"; einmal ist durch fortgesetzte Chitinablagerung ein kauleistenähnliches Hartgebilde entstanden, andererseits durch Verlängerung der Borsten ein reusenartiges Organ.

In Tabelle 7 ist versucht, diese phylogenetischen Zusammenhänge darzustellen. Es sei jedoch nochmals betont, daß diese Zusammenhänge nur auf Grund der Proventrikelentwicklung aufgestellt sind und deshalb für die phylogenetische Entwicklung nicht allein, sondern nur in Verbindung mit weiteren vergleichenden stammesgeschichtlichen Untersuchungen an anderen Organen angewandt werden dürfen.

**Tabelle 7**

**Die Entwicklung des Proventrikels der Adephagen**




Die Untersuchungen zeigen neben dem Aufdecken der Entstehung der verschiedenen Proventrikeltypen die engen Beziehungen zwischen Carabiden und aquatilen Adephagen. Dytisciden

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



wie Carabiden besitzen den gleichen Entwicklungsgang bezüglich ihres Proventrikels. Die Dytisciden haben sich von Ursprungsformen der Carabiden abgezweigt und besitzen trotz ihrer hohen Spezialisierung noch weitgehende Laufkäferähnlichkeiten. Wo die Entstehung anzusetzen ist, ist noch zweifelhaft. Am ehesten bestände die Möglichkeit gemeinsamer Vorfahren mit primitiven Harpalinen oder Omophroninen. Eine Entscheidung ist schwer zu fällen, da selbst die Dytisciden mit dem urtümlichsten Proventrikel — die *Hydroporini* — schon eine ziemliche Spezialisierung bis zum dreizonalen Kaumagentyp durchlaufen haben. Wahrscheinlich sind dann *Hydroporini*-ähnliche Arten zuerst ins Wasser gegangen und die Vorfahren der höherentwickelten Dytisciden geworden. An gleicher Stelle dürften sich auch die eng verwandten Halipliden, Amphizoiden und Hygrobiiden anfügen lassen. Die Gyriniden dagegen haben einen verhältnismäßig primitiven Proventrikel, so daß diese Familie sich am ehesten an primitive Harpalinen oder auch Omophroninen anschließen läßt, wenngleich ihre stammesgeschichtliche Entwicklung sie schon sehr weit voneinander entfernt hat. Die Endglieder der Höherentwicklung bei den Adephagen überhaupt sind demnach unter den aquatilen Familien die Dytisciden (ohne erhebliche Unterschiede der Tribus), unter den landbewohnenden die Cicindeliden. Bei den Carabiden hat nach den bisherigen Untersuchungen nur die Gattung *Nebria* eine gesonderte Höherentwicklung erfahren, die zu ähnlichen Ergebnissen geführt hat wie bei den ziemlich einheitlichen Dytisciden. Dieser Umstand sowie der ähnliche anatomische Aufbau berechtigen zu der Annahme, daß die offenbar wandlungsfähigeren Carabiden die ursprünglichste Familie sind, aus deren Vorfahren sich die aquatilen Adephagen ableiten lassen. Mit anderen Worten ausgedrückt stellen also die Dytisciden, Halipliden und Gyriniden nichts anderes als mehr oder weniger spezialisierte Carabiden dar, die ins Wasser gegangen sind und dort in ihrer Phylogenie sekundäre Sonderentwicklungen durchlaufen haben.

Vergleicht man mit den hieraus resultierenden Schlußfolgerungen die bisherigen Erkenntnisse, wie sie sich beispielsweise aus den Untersuchungen von K. Escherich (89) und A. Handlirsch (10) ergeben, so zeigen sich in einigen Punkten Abweichungen bzw. Ergänzungen. Wenn K. Escherich (8) z. B. die „*Carabicidae*" als Ausgangspunkt der Adephagenentwicklung annimmt, so können hierunter keineswegs alle rezenten Formen

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



verstanden werden sondern nur die primitivsten Arten. Gerade die nunmehr vorliegenden Befunde am Proventrikel der Adephagen haben ergeben, daß die *Carabini* und *Nebriini* hochentwickelte Endglieder darstellen, die angenommenen Ausgangsformen also nur unter den primitiven Harpaliden oder Omophroninen zu suchen sind. Von den *Carabicidae* ausgehend läßt der genannte Autor drei rezente Zweige entstehen, als deren Endglieder die jetzigen *Paussidae*, *Rhysodidae* und *Gyrinidae* fungieren. Der den *Rhysodidae* fehlende Proventrikel dürfte auf Rückbildung beruhen. Über den Proventrikel der *Paussidae* ist aus der Beschreibung und den beigefügten Abbildungen von K. Escherich (8) und F. Balfour-Browne (3) zu entnehmen, daß es sich bei diesem Organ noch nicht um die hohe zonale Gliederung wie bei den Dytisciden handelt. Es scheint eine höchstens geringfügige Spezialisierung des Ausgangstyps vorzuliegen, die auch an die Differenzierungsintensität der Cicindeliden oder der Nebriinen nicht heranreicht, eher vielleicht an den bei den Gyriniden festgestellten Bautyp erinnert. Starke Abweichungen ergeben sich jedoch in dem vom genannten Autor postulierten Anschluß der Gyriniden an die Familie der Dytisciden. Die vom Verfasser durchgeführten Proventrikeluntersuchungen haben eindeutig gezeigt, daß hinsichtlich dieses Organs die Gyriniden mit den rezenten Dytisciden überhaupt nichts zu tun haben und nur auf eine weit entfernte gemeinsame Wurzel zurückgehen. Es erscheint schlechterdings unmöglich, für die Gyriniden eine Reduktion des Dytiscidenproventrikels anzunehmen, denn diese müßte bei der geforderten Abstammung ja zweifellos stattgefunden haben. Das Escherich'sche Entwicklungsschema müßte demnach nicht aus 3 Zweigen bestehen sondern aus 6, wobei sich aus dem Carabidenzweig noch spezialisierte Harpalinen, Cicindeliden und Nebriinen extra absondern würden. Diese 5 Zweige wären also (Ausgangspunkt primitive Harpalinen und [„oder"] Omophroninen):

1. *Cupesidae*,
2. *Paussidae*,
3. *Rhysodidae*,
4. *Dytiscidae* mit Seitenästen, *Haliplidae*, *Amphizoidae* und *Hygrobiidae*,
5. *Gyrinidae*,
6. höhere *Carabidae* mit Seitenästen: höherentw. *Harpalinae*, *Carabini*, *Cicindelidae*.

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a

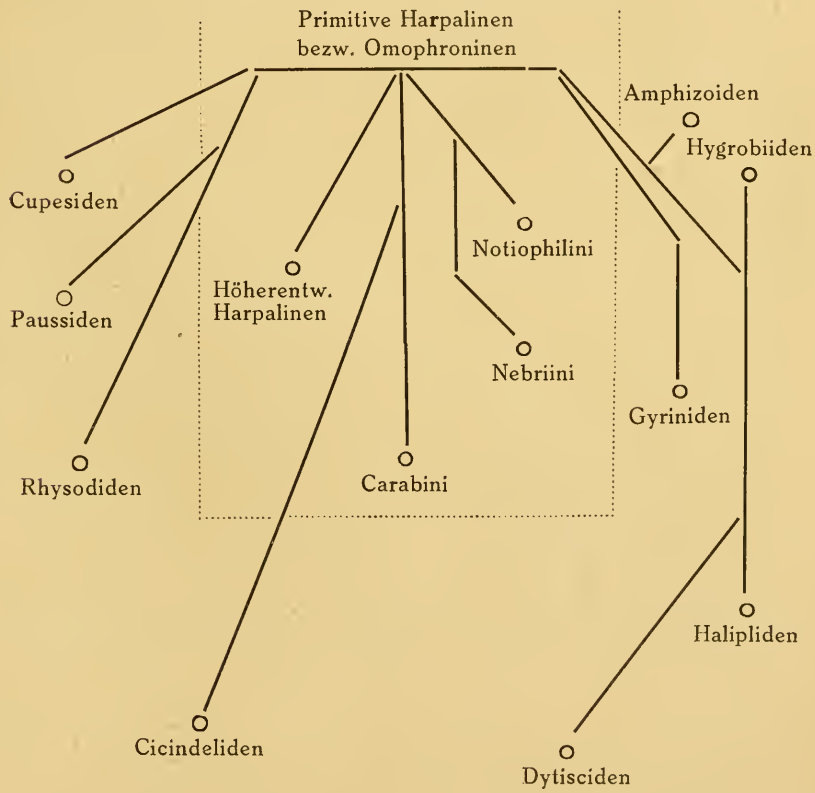


Der sich nunmehr ergebende vermutliche Stammbaum ist mit den gegebenen Einschränkungen in Tabelle 8 dargestellt.

Als auslesender Faktor in der gerichteten phylogenetischen Entwicklung dürfte in erster Linie die Nahrung (und Art der Nahrungsaufnahme) mehr oder minder stark gewirkt haben. Es läßt sich nämlich mit der stammesgeschichtlichen Höherentwicklung nicht nur eine morphologische sondern auch eine physiologische Spezialisierung (extraintestinale Verdauung) feststellen.

**Tabelle 8**

**Mutmaßliche Entwicklung der Adephagenfamilien auf Grund ihres Proventrikels**




Neben der Aufzeigung der verschiedenen morphologischen Typen des Proventrikels der Adephagen schält sich als eins der wesentlichsten Ergebnisse heraus, daß der Proventrikel sehr gut für Untersuchungen über stammesgeschichtliche Zusammenhänge

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



herangezogen werden kann. Gerade die Adephagen zeigen trotz ihrer engen verwandtschaftlichen Beziehungen die Entstehung ganz verschiedener Entwicklungstendenzen.

Die Arbeiten von O. Nüßlin über die Scolytiden (15) haben für diese Käferfamilie ebenfalls phylogenetische Schlußfolgerungen auf Grund des Proventrikels ergeben. Es bleibt abzuwarten, wie es sich damit bei den übrigen Polyphagen verhält. Die Untersuchungen darüber sind im Gange.

## F. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Es wird unter spezieller Berücksichtigung der Dytisciden, Halipliden und Gyriniden die phylogenetische Entwicklung des Proventrikels (Kaumagens) der Adephagen untersucht.
2. Dabei sind auf Grund eingehender morphologischer Studien verschiedene Bautypen festzustellen, die systematisch verwertbar sind.

   Im Einzelnen können unterschieden werden:

   a) Acht morphologisch gleichartige Leisten oder je vier einander gleiche Leisten.

   b) In der Körperlängsrichtung nicht unterteilte Leisten oder zwei bzw. drei hintereinander befindliche Leistensysteme. Im Falle der stärksten Differenzierung *(Dytiscidae)* können vom Kropf bis zum Mitteldarm folgende sechs Regionen auseinander gehalten werden:

      a) Acht Eingangsplatten (I. und II. Ordnung)

      b) Acht Zentralleisten (I. und II. Ordnung)

      c) Proventrikelhohlraum

      d) Acht Endplatten

      e) Cardialstiel mit sechs Leisten

      f) Valvula cardiaca.
3. Die Physiologie des Proventrikels ist sehr mannigfaltig. Die ursprünglich vielseitigen Funktionen laufen parallel mit der morphologischen Arbeitsteilung.
4. Die Ökologie dürfte durch abgeänderte Nahrung und eine andere Form des Nahrungserwerbs als Auslesefaktor die phylogenetische Entwicklung z. T. besonders bei den hochstehenden Arten sehr erheblich beeinflussen. Dies bedeutet jedoch niemals das Auftreten grundlegender morphologischer Unterschiede innerhalb einer Familie.
5. Die sich aus den Untersuchungen ergebenden Schlußfolge-

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



rungen auf die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Adephagengruppen sind z. T. recht erheblicher Art. Die größten Abweichungen bestehen innerhalb der Carabiden, ein Hinweis, daß man in ihnen, insbesondere ihren ursprünglichsten Vertretern, die primitivste Adephagengruppe vor sich hat. Wir stellen bei den *Harpalinae* und *Omophroninae* den einfachsten Proventrikeltyp fest, den zweizonalen Typ. Die *Carabini* besitzen einen unvollständig dreizonalen Kaumagen.

Die *Cicindelidae* haben ebenfalls einen unvollständig dreizonigen Typ mit hoher Spezialisierung.

Die *Gyrinidae* haben unter den aquatilen Adephagen den primitivsten Proventrikel, einen einfachen zweizonalen.

*Haliplidae* und *Dytiscidae* haben durchweg einen dreizonalen Typ, dessen Spezialisierung bei den *Hydroporini* am wenigsten fortgeschritten ist, und bei den *Dytiscini* und *Colymbetini* zwei wahrscheinlich gesonderte besonders hohe Differenzierungen erreicht hat.

6. Bei einem Vergleich der einzelnen Proventrikeltypen ergibt sich die enge verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Landadephagen und den Wasseradephagen. Wahrscheinlich sind die Wasseradephagen aus primitiven Landadephagen entstanden.
7. Sowohl die Landadephagen wie die Wasseradephagen haben dann jede Gruppe für sich besondere Entwicklungsrichtungen eingeschlagen, die sich durch hochspezialisierte Endglieder nachweisen lassen. Hierbei müssen mindestens 6 Richtungen unterschieden werden: *Cupesidae, Paussidae, Rhysodidae, Gyrinidae, Carabini* mit *Nebriini* und *Cicindelidae, Dytiscidae* mit *Haliplidae, Amphizoidae* und *Hygrobiidae.*
8. Es ergibt sich also, daß der Proventrikel der adephagen Coleopteren ein sehr brauchbares Kriterium für phylogenetische Untersuchungen darstellt.

## G. Literaturverzeichnis

(1) Balfour-Browne, F.: The proventriculus in the Dytiscidae as a taxonomic Character. Stylops 3, 1934, pag. 241—244, und 4, 1935, pag. 191.

(2) Systematic Notes upon British Aquatic Coleoptera. 1. Hydradephaga. London 1938.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



(3) Balfour-Browne, F.: The proventriculus of the Coleoptera (Adephaga) and other insects. A study in evolution. J. Roy. Micr. Soc. 64, 1944, pag. 68 bis 117.

(4) Beier, M.: Zur Kenntnis der Lebensweise von *Haliplus wehnckei* Gerh. Z. Morph. Ök. d. T. 14, 1929, pag. 191—233.

(5) Blunck, H.: Beiträge zur Naturgeschichte des *Dytiscus marginalis* L. Zool. Jb., Abt. Syst. 35, 1913, pag. 1—54.

(6) Bordas, L.: Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscides. C. R. Acad. Sci. 132, Paris 1901, pag. 1580—1582.

(7) Deegener, P.: Der Darmtractus und seine Anhänge. In C. Schröder: Handbuch der Entomologie I, Jena 1913, 1929, pag. 234—308.

(8) Escherich, K.: Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* Friv. Z. Jb. Syst. 12, 1899, pag. 27 bis 71. 1 Taf.

(9) " " Beitrag zur Morphologie und Systematik der Coleopteren-Familie der Rhysodiden. Wiener Entom. Ztschr. 17, Wien 1898, pag. 41—50.

(10) Handlirsch, A.: Phylogenie oder Stammesgeschichte. In C. Schröders Handbuch für Entomologie III. Jena 1925.

(11) Heymons, R., v. Lengerken H., u. Bayer, M.: Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. Z. Morph. Ök. d. T. 1926—1938: 6, pag. 287—332, 9, pag. 271—312, 10, pag. 336—352, 14, pag. 234—260, 17, pag. 262—274, 18, pag. 170 bis 188, 20, pag. 691—706, 24, pag. 259—279, 25, pag. 534—548, 28, pag. 469—479.

(12) Horion, A.: Nachtrag zur Fauna germanica. Käfer. Krefeld 1935.

(12a) Jeannel R., u. Paulian R.: Ordre des Colèoptères. In P. Grassè: Traité de Zoologie IX, Paris 1949, pag. 771 bis 1077.

(12b) Judd, W. W.: The proventriculus of *Cicindela sexguttata* F. *(Coleoptera; Cicindelidae)* Can. J. Research, D, 26, 1948, pag. 1—3.

(12c) Judd. W. W. The proventriculus of a ground beetle, *Chalaenius* sp. *(Coleoptera. Carabidae)*. The Can. Entomologist 1947, pag. 58—60.

(13) Korschelt, E.: Bearbeitungen einheimischer Tiere. 1. Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. Leipzig 1924.

Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.a



(14) Lengerken, H. v.: *Coleoptera.* In C. Schulze: Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin 1922, pag. 220 bis 252 und pag. 332—336.

(15) Nüßlin, O.: Phylogenie und System der Borkenkäfer. Z. wiss. Insektenbiol. 7, Husum 1911, pag. 110—112, 145—155, 248—255.

(16) Ramme, W.: Bedeutung des Proventrikulus bei Coleopteren und Orthopteren. Zool. Jb., Abt. Anat. 35, 1913, pag. 419—456.

(17) Reichenbach-Klinke, H.: Die Abhängigkeit der Darmgestalt bei der Raubkäferfamilie der Carabiden von phylogenetischen und ökologischen Faktoren. Inaug. Diss. Berlin 1938.

(18) „ Der Kaumagen holzfressender Käfer. Zschr. f. angew. Entomol. 34, 1952, pag. 335—345.

(19) Reitter, E.: Fauna germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Stuttgart 1908.

(20) Rungius, H.: Der Darmkanal von *Dytiscus marginalis* L. Z. Zool. 98, 1911, pag. 179—287.

(21) Sedlaczek, W.: Über den Darmkanal der Scolytiden. Ztrbl. ges. Forstwiss. 28, 1902, pag. 241—263.

22) Thiel, H.: Vergleichende Untersuchungen an den Vormägen von Käfern. Z. Zool. 147, 1936, pag. 395—432.

# Erfolgreiche Zuchten von Biston-Hybriden (Lep. Geom.)

Von **Richard Bretschneider**

(Mit Tafeln VIII und IX)

Im Supplementband IV zum Paläarktenteil des Seitz-Werkes, S. 418—426, bringt Dr. E. Wehrli, Basel, eine umfassende Aufstellung der unter dem Sammelnamen *Biston* bekannten Geometriden nebst deren Hybriden. Auf den Tafeln 34 und 35 werden einige dieser Hybriden abgebildet.

In der „Ent. Ztschr.", Frankfurt, 1939, S. 92—93, beschrieb ich einige *Biston*-Hybriden. Dem ist nachzutragen: Auch im Jahre 1942 schlüpften aus den nun schon drei Jahre überliegenden Puppen von hybr. *lappograecaria* Bretschn. *(lapponaria*

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1953

Band/Volume: 043

Autor(en)/Author(s): Reichenbach-Klinke Heinz-Hermann

Artikel/Article: Der histologische Aufbau des Proventrikels der Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für Taxonomie und Phylogenie. 262-305