download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

| Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. A | Nr. 388 | 54 S. | Stuttgart, 30. 6. 1986 |
|---|---|---|---|---|

# Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax von *Hygrobia tarda* (Herbst). Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Hydradephaga (Insecta: Coleoptera)

## Skeleton and Musculature of the Head and Thorax of *Hygrobia tarda* (Herbst). Contribution towards the Clarification of the Phylogenetic Relationships of the Hydradephaga (Insecta: Coleoptera)

Von Rolf Beutel, Tübingen

SMITHSONIAN
APR 20 1987
LIBRARIES

Mit 51 Abbildungen

Summary

1.) Skeletal structures and musculature of the head and thorax of *Hygrobia tarda* (Herbst) are described.

2.) The morphological characters of *Hygrobia tarda* are compared with those of other Hydradephaga (and Geadephaga) (Chapter 5.3., 5.5.).

3.) The head of *Hygrobia* is elongate, when compared with the head of Dytiscidae, Noteridae and Gyrinidae, which is short and blunt. The eyes are strikingly prominent (4.1.1.1., 4.1.2.).

4.) The pharyngeal dilators are very numerous. The adductor muscle of the mandible is completely bifurcate. Lateral pharyngeal dilators pass between the upper and the lower part of the mandible adductor (4.1.5.2., 4.1.8.4.).

5.) The hypopharyngeal region is deeply excavated (4.1.7.3.).

6.) As in the Dytiscidae (except for Thermonectini), the mid-gular apodeme is absent; the labial muscles originate from the caudal margin of the head capsule or from the gular area (4.1.7.2.).

7.) Like the Dytiscidae, the Hygrobiidae possess a paired prothoracic defense gland (5.3.).

8.) The profurcal arms are strongly enlarged (4.2.1.1.).

9.) The procoxae are elongate and of conical shape (4.2.1.1.).

10.) The forelegs are provided with two strong burrowing tibial spurs. They are adapted for swimming, as are the middle- and hindlegs (4.2.1.1.).

11.) Musculus pronotocervicalis (60.) is divided into two parts which cross in the median line (4.1.1.2.).

12.) As in the Dytiscidae, the prosternal process is provided with a hunch which articulates with the mesosternal pit. The distal part of the prosternal process fits into a groove of the metasternal process (4.2.1.1.).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


13.) Like the Dytiscidae, the Hygrobiidae possess a huge alula (4.2.2.1.).
14.) The undivided prophragma is far extended caudally (4.2.2.1.).
15.) A short metasternal transverse ridge is present (4.2.3.1.).
16.) The intercoxal wall is very large, as in Dytiscidae (4.2.3.1.).
17.) As in some Dytisciade, all abdominal ganglia are fused with the metathoracic ganglion (5.3.).
18.) The results point to a sister-group relationship between Dytiscidae and Hygrobiidae. The Amphizoidae are presumably the sister-group of both groups (5.3., 5.5.).
19.) The Noteridae do not belong to the Dytiscidae. They are not closely related to them (5.6.).

## Zusammenfassung

1. Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax von *Hygrobia tarda* (Herbst) wurden untersucht.
2. Die Ergebnisse wurden mit den Verhältnissen bei anderen Hydradephagen (und Geadephagen) verglichen und diskutiert (Kapitel 5.3, 5.5).
3. Der Kopf von *Hygrobia* ist – anders als bei den Dytiscidae, Noteridae und Gyrinidae — langgestreckt. Die Augen treten weit hervor (4.1.1.1., 4.1.2.).
4. Die Pharynxdilatatoren sind stark vermehrt. Der Mandibeladduktor ist zweigeteilt. Zwischen oberer und unterer Partie ziehen seitliche Pharynxdilatatoren an die seitliche Kopfkapselwand (4.1.5.2., 4.1.8.4.).
5. Der Hypopharynx ist tief eingesenkt (4.1.7.3.).
6. Wie bei den Dytiscidae (Ausnahme: Thermonectini) entspringen die labialen Muskeln an der Gula oder am Kopfhinterrand. Das ‚mid-gular apodeme' ist reduziert (4.1.7.2.).
7. Wie bei den Dytiscidae ist eine paarige Prothoraxdrüse vorhanden (5.3.).
8. Die Profurcae sind sehr großflächig (4.2.1.1.).
9. Die Procoxae sind wie die Mesocoxae langgestreckt und konisch (4.2.1.1.).
10. Die Vorderbeine sind mit zwei kräftigen tibialen Grabspornen ausgestattet. Darüber hinaus sind sie wie die Mittel- und Hinterbeine zu Schwimmbeinen umgebildet (4.2.1.1.).
11. Musculus pronotocervicalis (60.) besteht aus zwei Bündeln, die sich median überkreuzen (4.1.1.2.).
12. Wie bei den Dytiscidae ist der Prosternalfortsatz mit einem Höcker oder Absatz in die Mesosternalgrube eingelenkt. Das distale Ende des Prosternalfortsatzes liegt in einer Rinne des Metasternalfortsatzes (4.2.1.1.).
13. Wie bei den Dytiscidae ist eine auffallend große Alula vorhanden (4.2.2.1.).
14. Das Prophragma ist stark nach hinten verlängert und läßt keine paarige Anlage erkennen (4.2.2.1.).
15. Der Rest einer metasternalen ‚transverse ridge' ist vorhanden (4.2.3.1.).
16. Das Intercoxalseptum ist wie bei den Dytiscidae sehr großflächig (4.2.3.1).
17. Wie bei einigen Vertretern der Dytiscidae sind alle abdominalen Ganglien mit dem metathorakalen Ganglion verschmolzen (5.3.).
18. Die Gesamtheit der Merkmale läßt auf ein Schwestergruppenverhältnis der Hygrobiidae und Dytiscidae schließen. Die Amphizoidae sind die Schwestergruppe dieser Gesamtgruppe (Hygrobiidae + Dytiscidae) (5.3., 5.5.).
19. Die Noteridae gehören nicht zu den Dytiscidae und auch nicht in deren nähere Verwandtschaft (5.6.).

## Inhalt

1. Einleitung . . . . . 3
2. Material, Methoden, Abkürzungen . . . . . 4
2.1. Material . . . . . 4
2.2. Methoden . . . . . 4
2.3. Abkürzungsverzeichnis . . . . . 5
3. Lauterzeugung . . . . . 6
4. Skelet und Muskulatur . . . . . 8
4.1. Kopf . . . . . 8

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


4.1.1. Hinterhaupt und Einlenkung des Kopfes in den Prothorax . . . . . 8
4.1.2. Kopfkapsel und deren Innenskelet . . . . . 9
4.1.3. Labrum . . . . . 10
4.1.4. Antenne . . . . . 10
4.1.5. Mandibel . . . . . 11
4.1.6. Maxille . . . . . 12
4.1.7. Labium und Hypopharynx . . . . . 13
4.1.8. Cibarium und Pharynx . . . . . 16
4.2. Thorax . . . . . 22
4.2.1. Prothorax . . . . . 22
4.2.2. Mesothorax . . . . . 27
4.2.3. Metathorax . . . . . 33
5. Diskussion . . . . . 42
5.1. Synapomorphien der Hygrobiidae . . . . . 42
5.2. Synapomorphien der Dytiscidae . . . . . 44
5.3. Synapomorphien der Hygrobiidae + Dytiscidae . . . . . 44
5.4. Synapomorphien der Amphizoidae . . . . . 46
5.5. Synapomorphien der Hygrobiidae + Dytiscidae + Amphizoidae . . . . . 47
5.6. Stellung der Noteridae . . . . . 48
5.7. Die erarbeiteten Ergebnisse im Literaturvergleich . . . . . 49
6. Literatur . . . . . 52

## 1. Einleitung

Der im mancher Hinsicht beachtenswerte Wasserkäfer *Hygrobia tarda* scheint mir – besonders was seine systematische Stellung betrifft – große Aufmerksamkeit zu verdienen. Der Rang einer Familie wurde den Hygrobiidae erstmals 1881 von Horn zugebilligt, während sie von älteren Autoren den Dytiscidae zugeordnet wurden. Sharp (1882), Ganglbauer (1892), Balfour-Browne (1922), Zaitsev (1953) heben die „Zwischenstellung" zwischen den Carabidae und den Dytiscidae hervor. Begründet wird diese Betrachtungsweise durch eine Reihe von plesiomorphen Merkmalen, die noch eine Ähnlichkeit mit den Carabidae herstellen, während andere „schon zu den Dytiscidae überleiten".

Eine solche typologische Betrachtungsweise kann jedoch zu keiner echten Erhellung der Stammesgeschichte der Hydradephagen führen.

Das Ziel dieser Arbeit besteht darin, nach der Methode von Hennig – basierend auf einer gründlichen morphologischen Untersuchung von *Hygrobia tarda* — abgeleitete Merkmale festzustellen, die verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den verschiedenen Hydradephagen-Gruppen erkennen lassen. Anhand von derartigen Synapomorphien sollen ausgehend von *Hygrobia* — soweit möglich — monophyletische Gruppen innerhalb der Hydradephaga begründet werden.

Die morphologisch-anatomische Untersuchung von *Hygrobia* war angezeigt, da es sich neben den Amphizoidae um die am wenigsten bearbeitete Hydradephagen-Gruppe handelt. Die vorliegenden Beschreibungen von Ganglbauer (1892), Guignot (1931–1933), Balfour-Browne (1940), Zaitsev (1953) beschränken sich auf äußere Skeletmerkmale. Daneben wurde *Hygrobia* in vergleichenden Arbeiten von Burmeister (Ovipositor; 1976), Baehr (Prothorax; 1979) und Beutel & Belkaceme (Hinterhüfte; im Druck) erst ausschnittsweise berücksichtigt.

Unklarheiten bei der Deutung von Muskeln in einem Teil der vergleichend herangezogenen Literatur ließen teilweise umfängliche Erörterungen von Homologie-Fragen als wesentliche Voraussetzung für vergleichende Untersuchungen nötig erscheinen. Es bleibt zu hoffen, daß diese Ausführungen sich auch für künftige Arbeiten als nützlich erweisen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Neben systematischen Aspekten erscheint auch die Verbreitung der Hygrobiidae bemerkenswert. Die fünf Arten verteilen sich auf Europa und Nordafrika (*Hygrobia tarda*), West China (*Hygrobia davidi* Bedel) und Australien [*Hygrobia australiasae* (Clark), *Hygrobia nigra* (Clark) und die erst 1981 von BRITTON beschriebene *Hybrobia maculata*]. Ein vergleichbares Reliktvorkommen zeigen die Amphizoidae mit einer chinesischen und drei nordamerikanischen Spezies (KAVANAUGH, in Vorbereitung).

Das Aufsammeln der im Rahmen dieser Arbeit verwendeten Tiere aus einem kleinen Teich (Kap. 2.1.) bereitete nur geringe Mühe. Bei den auf engem Raum offenbar recht zahlreichen Individuen, war das Aufsammeln von etwa 30 Exemplaren mit ungezielten Kescherschlägen das Werk nur einer knappen Stunde. Dagegen erforderte es große Geschicklichkeit, ein bestimmtes Tier auf Sicht zu fangen. Das blitzartige Abtauchen der einmal beunruhigten Tiere steht in eklatantem Widerspruch zu dem Artnamen ‚*tarda*' (das heißt die Langsame).

Einmal ins Netz geraten (und auch bei anderer Gelegenheit) machen die Käfer durch ein unüberhörbares Geräusch auf sich aufmerksam. Dieses Geräusch, die wohl auffälligste Eigenart von *Hygrobia,* findet schon bei DARWIN in ‚The Descent of Man' (1875) Erwähnung. Im übrigen führte es dazu, daß die Tiere unter dem Namen ‚squeak beetles' in der Londoner St. Martin's Lane als Kinderspielzeug feilgeboten wurden (BALFOUR-BROWNE, 1940).

Großen Dank schulde ich Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Tübingen) für die Überlassung des Themas und sein stetiges Interesse sowie Herrn Dr. D. SCHLEE (Stuttgart) für die äußerst gründliche Durchsicht des Manuskriptes und zahlreiche wertvolle Anregungen. Meinem Freund und Kollegen STEFAN RUHNAU (Tübingen) danke ich für seine ständige Diskussionsbereitschaft und viele nützliche Hinweise. Für die Überlassung wertvollen Materials danke ich herzlich Herrn Dr. K. DETTNER (RWTH Aachen), Dr. A. N. NILSSON (University of Umeå) sowie Prof. R. E. ROUGHLEY (University of Manitoba). Des weiteren danke ich Herrn H. SCHOPMANN (Tübingen) für die Arbeit am Rasterelektronenmikroskop.

## 2. Material, Methoden, Abkürzungen

### 2.1. Material

Die verwendeten Exemplare von *Hygrobia tarda* stammen aus einem etwa 5 × 9 m großen Tümpel 4 km südöstlich von Rheine (Emsland). Das teilweise mit faulendem Heu angefüllte, stark besonnte Kleingewässer zeigt mit starkem Pflanzenwuchs, schlammigem Untergrund und reichlichem Vorkommen von *Tubifex* gute Lebensbedingungen für Larven und Imagines.

Ein Teil der Tiere wurde zu Beobachtungszwecken im Zimmer in 20 × 20 × 20 cm großen Plastikschalen gehalten, die zur Hälfte mit Wasser gefüllt waren und deren Boden mit einer etwa zwei cm dicken Sandschicht bedeckt war. Einige Rindenstückchen wurden von den Tieren gern als Unterschlupf benutzt. Als Nahrung diente ausschließlich *Tubifex*.

### 2.2. Methoden

Fixiert wurde ausschließlich mit Bouin nach Duboscq-Brasil.
Die etwa 9 mm großen Tiere konnten von Hand präpariert werden. Im Kopfbereich wurden die Befunde an Schnittserien (Schnittdicke 7 µm) überprüft. Zur Präparation der Muskulatur erwiesen sich relativ frisch geschlüpfte Tiere durch das Fehlen von Fettgewebe am geeignetsten. Die Untersuchung des Skeletts erfolgte hauptsächlich an Mazeraten (10% KOH, Diethylentriamin).

Ergänzend zu den Zeichnungen wurden Stereoscan-Aufnahmen angefertigt (Cambridge Stereoscan 250 Mk 2).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


Die Aufzeichnung des Stridulationsgeräusches erfolgte mit einem BRÜEL & KJAER Hydrophone Type 8101 (Bandgerät Racal Store 4 D). Spektrogramm und Oszillogramm wurden mittels eines Ubiquitous Frequenzanalysators angefertigt.

## 2.3. Abkürzungsverzeichnis

| | |
|---|---|
| *Acrt* | Acrotergit |
| *Aes* | Anepisternum |
| *Alc* | Alacrista |
| *Anc* | Antecosta |
| *Ant* | Antenne |
| *Apl* | Anapleuralnaht |
| *Au* | Augen |
| *Ax* | Axillare |
| *Bas* | Basalare |
| *C* | Cardo |
| *Cer* | Cerebrum |
| *Cl* | Clypeus |
| *Col* | Circumocularleiste |
| *Cpl* | Cryptopleura |
| *Cx* | Coxa |
| *dL* | ‚discriminal-line‘ |
| *dlFa* | dorsolaterale Furcaarme |
| *Dshs* | ‚dome-shaped sclerit‘ |
| *dSk* | dorsales Sklerit des Metepimeron |
| *dTa* | dorsale Tentorialarme |
| *El* | Elytre |
| *Ep* | Epimeron |
| *Eph* | Epipharynx |
| *Ephl* | Epipharyngeallobus |
| *Estl* | Epistomalleiste |
| *Fe* | Femur |
| *Flgk* | Flügelgelenkkopf |
| *Fu* | Furca |
| *Ga* | Galea |
| *Gf* | Frontalganglion |
| *Gs* | Grabsporne |
| *Gu* | Gula |
| *Gul* | Gularleiste |
| *hAl* | hinterer Alarprocessus |
| *HH* | Hinterhüfte |
| *hKr* | hinterer Kragen |
| *Hy* | Hypopharynx |
| *Hysl* | Hypostomalleiste |
| *I* | Incisivi |
| *ICxs* | Intercoxalseptum |
| *Kes* | Katepisternum |
| *Lb* | Labium |
| *Lbr* | Labrum |
| *Lc* | Lacinia |
| *Lig* | Axillarligament |
| *Lm* | Längsmuskel |
| *lPh* | lateraler Phragmaanteil |
| *MBas* | Muskelscheibe des Basalare |
| *Md* | Mandibel |
| *Mh* | Mittelhüfte |
| *mPh* | medianer Phragmaanteil |
| *mr* | ‚median ridge‘ |
| *Mstf* | Metasternalfortsatz |
| *Mt* | Mentum |
| *Mx* | Maxille |
| *Pcxn* | Paracoxalnaht |
| *Ped* | Pedicellus |
| *Pf* | Palpifer |
| *Pfu* | Profurca |
| *Pg* | Palpiger |
| *Ph 1* | 1. Phragma |
| *Ph 2* | 2. Phragma |
| *Pl* | Pleura |
| *Plb* | Palpus labialis |
| *Plf* | Pleuralfortsatz |
| *Pll* | Pleuralleiste |
| *Plla* | Pleurallamelle |
| *Pln* | Pleuralnaht |
| *Plst* | Pleurosternum |
| *Plw* | Pleuralwulst |
| *pMdg* | primäres Mandibelgelenk |
| *Pmt* | Praementum |
| *Pmx* | Palpus maxillaris |
| *PN* | Postnotum |
| *Poccl* | Postoccipitalleiste |
| *Pphr* | Prophragma |
| *Prsk* | Praealarsklerit |
| *Prstf* | Prosternalfortsatz |
| *Psc* | Praescutum |
| *ra* | ‚ridge a‘ |
| *rb* | ‚ridge b‘ |
| *Ret* | Retinaculum |
| *Rm* | Ringmuskel |
| *Sa* | Subalare |
| *Sc* | Scutum |
| *Sca* | Scapus |
| *Scl* | Scutellum |
| *Scscln* | Scutoscutellarnaht |
| *Sma* | ‚semimembranous area‘ |
| *sMdg* | sekundäres Mandibelgelenk |
| *Smt* | Submentum |
| *Soe* | Suboesophagealganglion |
| *St* | Sternit |
| *Stg I* | 1. abdominales Stigma |
| *Stgskl* | Stigmensklerit |
| *Sti* | Stipes |
| *Sus* | Suspensorium |
| *T* | Tentorium |
| *Tb* | Tentorialbrücke |
| *Tg* | Tergum |
| *Ti* | Trochantinus |
| *Tib* | Tibia |

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


| | | | |
|---|---|---|---|
| *Tpln* | Tergopleuralnaht | *vKr* | vorderer Kragen |
| *Tr* | Trochanter | *vlFa* | ventrolaterale Furcaarme |
| *Trl* | Transversalleiste | *vp* | ventraler medianer Fortsatz |
| *vAl* | vorderer Alarprocessus | *vSk* | ventrales Sklerit des Metepimeron |
| *vFa* | vordere Furcaarme | *vTA* | vordere Tentorialarme |
| *Vh* | Vorderhüfte | *y* | ‚yoke plates' |
| *Vhh* | Vorderhüfthöhle | | |
| *Vhhb* | Vorderhüftbrücke | | |

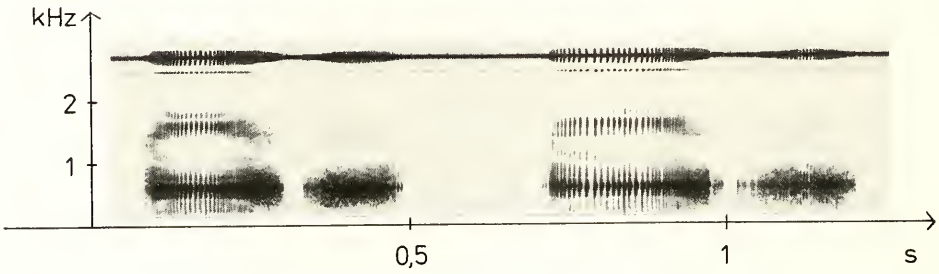



Abb. 1. *Hygrobia tarda,* Stridulationsgeräusch. — Oszillogramm (oben) und Spektrogramm (unten). (*Abkürzungen: kHz* = Kilohertz, *s* = Sekunden.)

## 3. Lauterzeugung

Der Modus der Lauterzeugung bei *Hygrobia tarda* wurde von Balfour-Browne (1940) beschrieben. Als Pars stridens wirkt die Schrilleiste auf der Unterseite der Elytren (Abb. 2), als Plektrum die Hinterkante des VII. Sternites (Abb. 2, 3).

Nach Balfour-Browne stridulieren die Käfer bei Beunruhigung, möglicherweise in der Hoffnung, Feinde abzuschrecken oder ihre Artgenossen zu warnen. Das Quietschen einer *Hygrobia* vergleicht er mit dem Knurren eines Hundes, der einen Knochen verteidigt.

Das Spektrogramm (Abb. 1, unten) zeigt zwei Silben einer Stridulationssequenz. Eine Silbe besteht aus zwei Signalen, die einer Vor- und Rückwärtsbewegung des Abdomens entsprechen, das heißt, einem zweimaligen Vorbeistreichen der Kante des VII. Sternites an der elytralen Schrilleiste. Die Dauer einer Silbe beträgt etwa 0,5 s.

Sowohl bei der Vorwärts- als auch bei der Rückwärtsbewegung des Abdomens wird ein Ton mit harmonischem Aufbau erzeugt. Die zweite Harmonische fehlt bei beiden Signalen, die dritte (ca. 1500 Hz) ist beim ersten deutlich vorhanden, beim zweiten dagegen sehr schwach. Die erste Harmonische (ca. 500 Hz) ist bei beiden Signalen ausgeprägt.

Das Oszillogramm (Abb. 1, oben) zeigt, daß die Gesamtamplitude (Lautstärke) des ersten Signales größer ist und das erste Signal im Gegensatz zum zweiten deutlich gepulst ist.

Stridulationsgeräusche sind auch von anderen Hydradephagen beschrieben worden (Haliplidae, Dytiscidae). Da es sich jedoch jeweils um verschiedene Strukturen handelt, mit denen die Geräusche erzeugt werden, muß man davon ausgehen, daß die Fähigkeit zur Lauterzeugung mehrfach konvergent entwickelt wurde.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

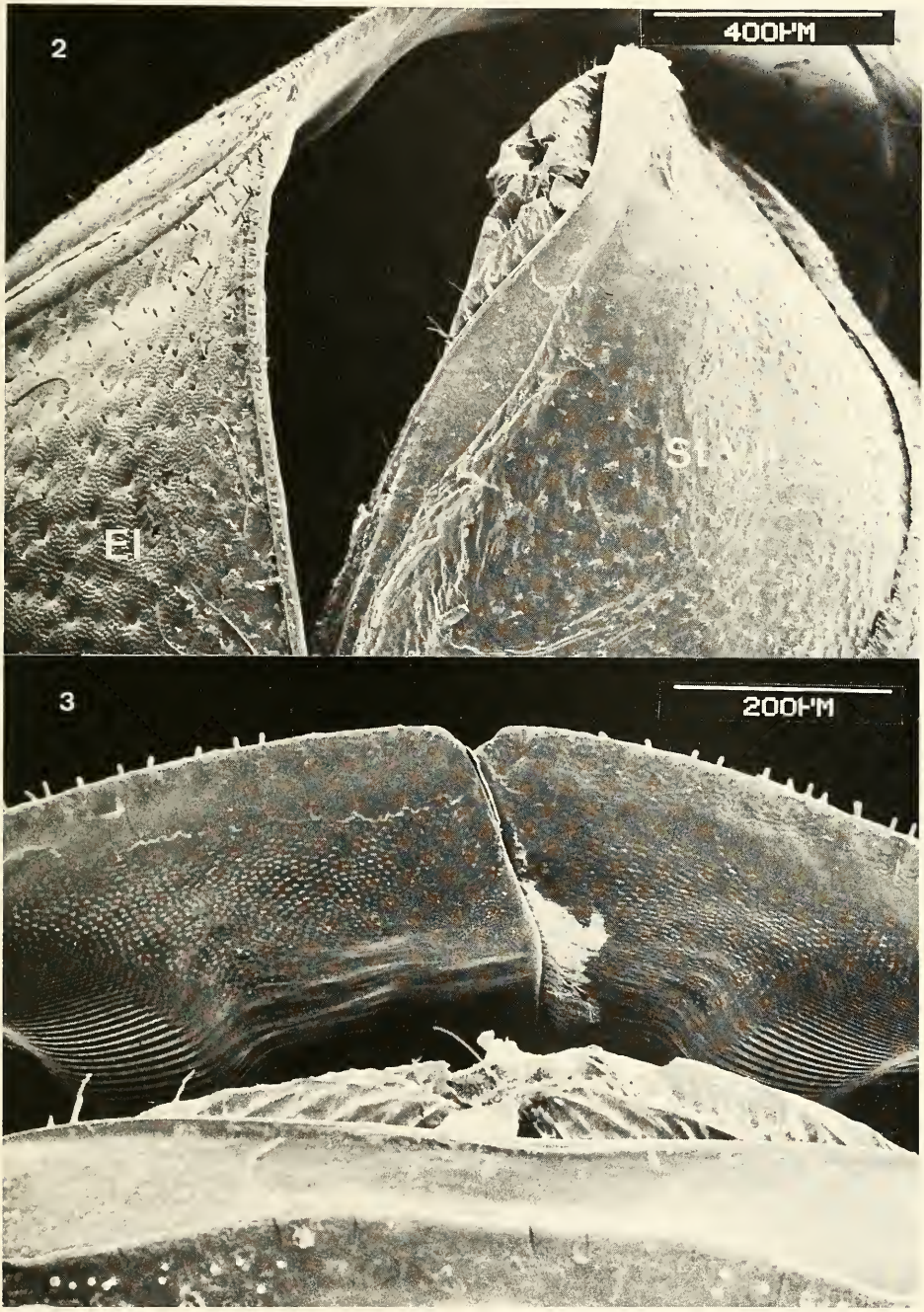




Abb. 2—3. Organe der Lauterzeugung am Abdomenende und an den Elytren. — 2. Elytren (El), Sternit VII (St. VII); — 3. Schrilleisten auf der Unterseite der Elytren.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## 4. Skelet und Muskulatur

### 4.1. Kopf

Die kopfbewegenden Muskeln sowie die Kopfmuskeln sind entsprechend der Nomenklatur VON KÉLER's (1963, Anhang) benannt. Die in den Abbildungen verwendeten Ordnungszahlen VON KÉLER's sind in Klammern angegeben.

Es wird versucht, die bei *Hygrobia* vorgefundenen Muskeln mit denen von *Dytiscus marginalis* L. (BAUER, 1910; RUNGIUS, 1911), *Gyrinus substriatus* Stephens (HONOMICHL, 1975), *Harpalus* sp. (HENRY, 1958), *Nebria brevicollis* (F.) (EVANS, 1964), *Priacma serrata* Leconte (Cupedidae; BAEHR, 1975) und denen der von DORSEY (1943) und LARSÉN (1966) untersuchten Arten zu homologisieren. Auch die Untersuchungen MATSUDA's (1965) über die Kopfmuskeln der Insekten werden miteinbezogen.

Muskeln (*M.*), die vom jeweiligen Autor *erkannt*, aber nicht speziell benannt wurden, werden mit einem *Pluszeichen* (+) gekennzeichnet. Ein *Minuszeichen* (−) steht dagegen in denjenigen Fällen, in denen ein Muskel *fehlt*.

#### 4.1.1. Hinterhaupt und Einlenkung des Kopfes in den Prothorax (Abb. 6, 20)

##### 4.1.1.1. Allgemeines

Der Kopf wird prognath getragen. Er ist bis kurz hinter die weit vorragenden Augen in den Prothorax eingezogen. Die Verbindung zwischen Kopf und Prothorax wird durch eine weite Halshaut hergestellt. Cervicalia sind nicht vorhanden. Das Hinterhauptsloch ist relativ groß und von querovaler Form.

Seitlich und dorsal ist eine großflächige Postoccipitalleiste ausgebildet, die ventral in die Gularleiste übergeht (4.1.2.). Dorsal, beidseits der Medianlinie, weist die Postoccipitalleiste zwei Einsenkungen auf, die Sehnenplatten der Postoccipitalleiste.

##### 4.1.1.2. Kopfbewegende Muskulatur (Abb. 20)

M. praephragmapostoccipitalis medialis (Muskel **55.**):
Entspringt median am Prophragma und inseriert an der Sehnenplatte der Postoccipitalleiste. Die gleichzeitige Kontraktion auf beiden Seiten bewirkt eine Anhebung des Kopfes.

BAUER (*Dytiscus marg.*): M. levator capitis horizontalis; — HONOMICHL (*Gyrinus substr.*): M. levator capitis horizontalis; — HENRY (*Harpalus* sp.) +; — BAEHR (*Priacma serrata*): 1; — LARSÉN: M 2, bei allen untersuchten Arten vorhanden; — MATSUDA: op-t 3.

M. praephragmapostoccipitalis lateralis (**56.**):
Dieser Muskel ist bei *Hygrobia* wesentlich kräftiger als bei anderen Adephagen. Er entspringt am Prophragma, lateral von M. praephr. postocc. med. und inseriert lateroventral an der Halshaut. Bewirkt eine Senkung des Kopfes bei gleichzeitiger Kontraktion auf beiden Seiten.

BAUER (*Dyt.*): M. depressor capitis obliquus; — HONOMICHL (*Gyr.*): −; — HENRY (*Harp.*): −; — BAEHR (*Priacma*): −; — LARSÉN: M 8, fehlt bei den Cicindelidae, *Broscus, Cychrus, Platambus, Ilybius,* den Gyrinidae und zahlreichen Polyphagen; — MATSUDA: t-s(cv) 9.

M. pronotopostoccipitalis medialis (**57.**):
Entspringt im vorderen Bereich des Pronotum nahe der Medianlinie und inseriert lateroventral an der Halshaut. Er wirkt bei gleichzeitiger Kontraktion auf beiden Seiten als Kopfsenker, sonst als Rotator.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


BAUER (*Dyt.*): M. depressor capitis verticalis; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. rotator capitis superior. Nach Ursprung und Insertion ist dem M. pronotopostoccipitalis med. der M. depr. et rot. cap. vert. bei *Gyrinus* homolog (siehe unten). — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priacma*): 6; — LARSÉN: M 7, bei allen untersuchten Arten vorhanden; — MATSUDA: t-cv 2.

M. profurcatentorialis (**58. a, b** und c):
Dieser Muskel besteht aus drei Bündeln die an der Profurca entspringen und an der Sehnenplatte der Gularleiste oder an der Gularleiste inserieren. Gleichzeitige Kontraktion auf beiden Seiten bewirkt eine Senkung des Kopfes. Gleichzeitige Kontraktion mit M. praeph. postocc. med. bewirkt, daß der Kopf in den Prothorax eingezogen wird.

BAUER (*Dyt.*): M. depressor capitis horizontalis; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. depressor capitis major; — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priacma*): 5; — LARSÉN: M 5, bei allen untersuchten Adephagen vorhanden, fehlt bei den Curculionidae und *Ips*. — MATSUDA: s 1, 2.

M. profurcacervicalis (**59.**):
Der Muskel entspringt lateral von M. profurcatent. und inseriert an der Halshaut, nahe der Insertion von M. praephr. postocc. lat. und M. pronotopostocc. med. Er wird von VON KÉLER nicht aufgeführt. Seine Funktion ist ähnlich wie die von M. profurcatent.

BAUER (*Dyt.*): M. rotator capitis inferior; — HONOMICHL (*Gyr.*): HONOMICHL homologisiert den M. depr. cap. minor bei *Gyrinus* und M. rot. cap. inf. bei *Dytiscus* mit dem M. profurcacerv. cruciatus von VON KÉLER. Diese beiden Muskeln überkreuzen sich jedoch nicht wie der M. profurcacerv. cruc. (59.) und entsprechen diesem somit nicht. Im übrigen ist der M. depr. cap. min. von *Gyrinus* vermutlich ein Teil von M. profurcatent. (Insertion an der Gularleiste und nicht an der Halshaut.) Der von HONOMICHL als M II bezeichnete Muskel dürfte dem hier behandelten Muskel homolog sein. – HENRY (*Harp.*): – ?; — BAEHR (*Priacma*): 8; — LARSÉN: M 6, bei allen untersuchten Arten vorhanden; — MATSUDA: cv-s 1, der M. profurcacerv. cruc. entspricht dem cv-s 2.

M. pronotocervicalis (**60.**):
Die zwei Bündel des Muskels überkreuzen sich in der Medianlinie. Sie entspringen im caudalen Bereich des Pronotum und inserieren ventrolateral an der Postoccipitalleiste. Der Muskel wirkt bei gleichzeitiger Kontraktion auf beiden Seiten als Depressor, ansonsten als Rotator.

BAUER (*Dyt.*): M. rotator capitis superior; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. depressor et rotator capitis verticalis. Nach Ursprung und Insertion ist dem M. pronotocerv. der M. rotator cap. sup. bei *Gyrinus* homolog. — HENRY (*Harp.*): +; — BAEHR (*Priacma*): 2; — LARSÉN: M 1, bei allen untersuchten Arten außer bei *Gyrinus*?, *Aulonogyrus* und *Gyretes* vorhanden. — MATSUDA: op-t2.

M. cervicopostoccipitalis (**61.**):
Entspringt am Vorderrand des Prosternalfortsatzes nahe der Medianlinie und inseriert dorsolateral an der Postoccipitalleiste. Bei gleichzeitiger Kontraktion auf beiden Seiten wirkt der Muskel als Levator, bei einseitiger Kontraktion als Rotator.

BAUER (*Dyt.*: M. levator capitis verticalis; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. levator et rotator capitis verticalis; — HENRY (*Harp.*): – ?; — BAEHR (*Priacma*): 9; — LARSÉN: M 10, bei allen untersuchten Arten vorhanden. — MATSUDA: op-s 1, ov-cv 4.

Der von HONOMICHL als M I bezeichnete Muskel ist bei *Hygrobia* nicht vorhanden. Er dürfte dem M 3 von LARSÉN entsprechen.

### 4.1.2. Kopfkapsel und deren Innenskelet (Abb. 4, 5, 6, 8, 19, 21)

Der Kopf von *Hygrobia* ist relativ langgestreckt. Die Augen treten seitlich auffallend stark hervor. Die äußere Form und das Farbmuster sind in Abb. 4, 5, 6 und 8 dargestellt. Ventral ist die Kopfkapsel durch eine Gula verschlossen, die ohne deutliche Abgrenzung

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


ins Submentum übergeht. Die Lage der hinteren Tentorialgruben markiert die Grenze zwischen den beiden Regionen (Abb. 5). Von der seitlichen Kopfkapselwand wird die Gula durch eine großflächige, nach innen vorspringende Leiste, die Gularleiste, abgetrennt. Caudal — vor ihrem Übergang in die Postoccipitalleiste — wölbt sich die Gularleiste auffallend nach innen. Diese Vorwölbungen dienen als Ansatzstellen von kopfbewegenden Muskeln und ventralen Pharynxdilatatoren (4.1.1.2., 4.1.8.4.). Die etwa parallel verlaufenden Gularleisten sind in ihrem vorderen Drittel durch eine dünne Chitin-Leiste miteinander verbunden (Abb. 19). Diese Leiste entspricht wahrscheinlich einer nach caudal gewanderten Tentorialbrücke. Bei *Hygrobia* wie bei fast allen anderen Adephagen (4.1.7.4.) entspringt hier der Retraktor des Hypopharynx. Nach vorn geht die Gularleiste nahtlos in das Tentorium über. Lateral schließt sich die Hypostomalleiste an. Das Tentorium besteht aus den kräftigen hinteren Armen, etwas weniger kräftigen dorsalen Armen, schwachen vorderen Armen sowie der schon genannten Tentorialbrücke. Die nach innen gerichteten kräftigen Vorsprünge an den hinteren Tentorialarmen dienen einem Teil des Stipesadduktors als Ansatzstelle. Die vorderen Arme entspringen an der ausgeprägten Epistomalleiste nahe dem sekundären Mandibel-Gelenk, während die dorsalen Arme nur locker mit der Kopfkapsel verbunden sind.

Die Augen sind von einer großflächigen Circumocularleiste umgeben.

Clypeus und Frons sind durch die Epistomalleiste voneinander getrennt. Clypeus und Labrum sind durch eine Membran verbunden.

### 4.1.3. Labrum (Abb. 9, 12, 15)

Das Labrum ragt nur wenig über den Vorderrand des Clypeus hinaus. Median, am Vorderrand, weist es eine leichte Einbuchtung auf. An dieser Stelle ragt eine Gruppe langer Sinneshaare nach vorn. Auf der Unterseite ist ein caudalwärts gerichteter, kräftiger medianer Vorsprung ausgebildet. Seitlich davon finden sich vier kräftige Sinnesborsten. Auf dem Vorsprung selbst fehlen Haare oder Borsten.

Dem Labrum zuzuordnende Muskeln sind nicht vorhanden. Der von Bauer als M. levator labri bezeichnete Muskel ist mit Sicherheit dem M. frontohypopharyngealis (M. retractor anguli oris Snodgrass, 1935) homolog (4.1.7.4.).

### 4.1.4. Antenne (Abb. 7, 8, 11)

#### 4.1.4.1. Allgemeines

Der Scapus der elfgliedrigen Antenne ist etwa dreimal so lang wie die übrigen, untereinander annähernd gleichlangen Glieder. Vom langen distalen Teil des Scapus schnürt sich ein halbkugeliger basaler Teil ab. Dieser, mit zwei Gruppen von kurzen Sinnesbörstchen versehene Basalteil des Scapus, gelenkt mit der Kopfkapsel. Ein am Antennenring cranioventral ausgebildeter Condylus greift in eine entsprechende Vertiefung der Scapusbasis. Die auf den Scapus folgenden Antennenglieder sind mit kurzen dornartigen Sinnesborsten besetzt.

Eine Pubeszenz, wie sie die Antennen der Carabidae auszeichnet, fehlt bei *Hygrobia* wie bei allen anderen Hydradephagen und *Trachypachus*.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


4.1.4.2. Muskulatur (Abb. 19)

Die Antenne wird von drei Muskeln bewegt. Alle drei Muskeln sind abgeflacht und von fächerförmiger Gestalt.

M. tentorioscapalis anterior (**1.**):
Der Muskel entspringt am hinteren und dorsalen Tentorialarm und inseriert am vorderen, unteren Rand des Scapus. Er bewegt die Antenne nach vorn.
BAUER (*Dyt.*): M. depressor antennae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. rotator scapi; — MATSUDA: 53.

M. tentorioscapalis posterior (**2.**):
Entspringt am hinteren und dorsalen Tentorialarm, hinter M. tentorioscap. ant. und inseriert am hinteren, unteren Rand des Scapus. Er bewegt den Fühler nach hinten unten.
BAUER (*Dyt.*): M. flexor antennae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. Levator et rotator scapi posterior; — MATSUDA: 52.

M. tentorioscapalis medialis (**4.**):
Entspringt am distalen Abschnitt des dorsalen Tentorialarmes und an der Kopfkapsel. Bewegt den Fühler nach hinten oben.
BAUER (*Dyt.*): M. flexor antennae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. levator et rotator scapi anterior; — MATSUDA: 51.

Im Scapus finden sich zwei antagonistisch wirkende Muskeln.

M. scapopedicellaris lateralis (**5.**):
Dieser Muskel entspringt an der hinteren Wand des Scapus und inseriert hinten an der Basis des Pedicellus. Er bewegt Pedicellus und Geißel nach hinten.
BAUER (*Dyt.*): M. abductor articuli secundi antennae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. depressor pedicelli.

M. scapopedicellaris medialis (**6.**):
Entspringt an der vorderen Wand des Scapus und inseriert cranial an der Basis des Pedicellus. Bewegt Pedicellus und Geisel nach vorn.
BAUER (*Dyt.*): M. adductor articuli secundi antennae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. levator pedicelli.

## 4.1.5. Mandibel (Abb. 9, 13, 14)

4.1.5.1. Allgemeines

Die Mandibeln sind relativ flach und im Vergleich zu anderen Hydradephagenmandibeln wenig gedrungen. Die ventrale Fläche ist fast eben und paßt sich dicht der darunterliegenden Maxille an. Die dorsale Fläche ist mäßig gewölbt und ihrerseits an die Form der Unterseite des Labrum oder des Epipharynx angepaßt. Der Außenrand der Mandibel beschreibt in seinem Verlauf etwa einen Viertelkreis. Proximal findet sich eine leichte Einkerbung. Am Innenrand ist ein wenig hervortretendes Retinaculum ausgebildet. Distal schließt sich eine mäßig ausgeprägte Schneidekante an. Das vordere Ende der Mandibel bilden zwei verschiedenartig geformte Spitzen (Incisivi). Die proximale Spitze ragt als Verlängerung der dorsalen Fläche der Mandibel nach innen vor. Die distale dagegen läuft spitz zu und überragt die proximale deutlich. Die proximale Spitze der rechten Mandibel ist anders gestaltet als die der linken (Abb. 13, 14). Zwischen den beiden Incisivi ist eine zweite Schneidekante ausgebildet.

In Ruhelage ist die rechte Mandibel zwischen die beiden Spitzen der linken eingeschlagen. Borsten oder Haare fehlen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


4.1.5.2. Muskulatur (Abb. 21)

Die Mandibel wird durch zwei Muskeln bewegt.

M. craniomandibularis internus (**11.**):
Der mächtigste Muskel im Kopf. Er ist der ganzen Länge nach in einen oberen und einen unteren Anteil gespalten. Das obere Muskelbündel entspringt dorsolateral an der Kopfkapsel, das untere lateral. Die Ursprungsflächen erstrecken sich von der Circumocularleiste bis zur Postoccipitalleiste. Die beiden Anteile inserieren an der großflächigen, ebenfalls gespaltenen Adduktorsehne. M. craniomand. int. adduziert die Mandibel.

BAUER (*Dyt.*): M. flexor mandibulae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. adductor mandibulae; — MATSUDA: 23.

M. craniomandibularis externus (**12.**):
Sehr viel schwächer als M. craniomand. int. Entspringt weit hinten an der lateroventralen Wand der Kopfkapsel sowie an der Postoccipitalleiste und inseriert an der langen dünnen Abduktorsehne. Wirkt als Abduktor der Mandibel.

BAUER (*Dyt.*): M. extensor mandibulae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. abductor mandibulae. Daneben besitzt *Gyrinus* einen dritten Mandibelmuskel tentorialen Ursprungs. — MATSUDA: 21.

## 4.1.6. Maxille (Abb. 16, 17)

4.1.6.1. Allgemeines

Die Maxille gliedert sich in Cardo, Stipes (Basistipes und Mediostipes), Palpiger, Galea und Lacinia.

Der Cardo lagert in einer tiefen Einsenkung des Hypostom. Sein proximaler Teil ragt in das Lumen der Kopfkapsel. An der Basis ist ein kräftiger, lateralwärts gerichteter Fortsatz ausgebildet, der den Gelenkpunkt des Cardo seitlich überragt. Distal am Außenrand des Cardo findet sich eine lange Seta.

Cardo und Stipes stoßen breit aneinander; sie sind durch eine Syndese verbunden. Der Stipes besteht aus einem lateral gelegenen Basistipes und einem fest mit der Lacinia verwachsenen Mediostipes (WILLIAMS, 1938). Der Basistipes hat gegenüber den anderen Teilen der Maxille stark an Größe verloren. Auf einen kurzen, seitlich mit einer Reihe langer Setae besetzten proximalen Teil folgt ein sehr schmaler distaler Abschnitt, der sich zwischen Lacinia und Palpiger schiebt.

Die kräftige, hakenförmige Lacinia trägt innen kurz vor der Spitze zwei lange, kräftige Dornen. Weiter proximal folgen neun sehr viel kürzere Dornen.

Der Lacinia angegliedert ist die flache, zweigliedrige Galea. Das zweite Glied weist zwei abgerundete Enden auf.

Auf der Außenseite der Maxille, zwischen Basistipes und Lacinia, liegt der auffallend große Palpiger. An ihn schließen sich vier freie Palpenglieder an. Sie sind wie die Antenne mit kurzen Dörnchen besetzt.

4.1.6.2. Muskulatur (Abb. 18)

M. craniocardinalis (**15.**):
Der Muskel entspringt lateroventral an der Postoccipitalleiste — median von M. craniomand. ext. — und inseriert mit einer langen, dünnen Sehne distal am Fortsatz der Cardobasis (4.1.6.1.), also lateral vom Gelenkpunkt. Er wirkt als Extensor des Cardo.

BAUER (*Dyt.*): M. extensor maxillae; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. extensor cardinis; — EVANS (*Nebria*): +; — MATSUDA: 1.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


M. tentoriocardinalis (**17.**):
Entspringt lateral an der Gularleiste und inseriert basal am Fortsatz der Cardobasis. Er wirkt als Flexor des Cardo.

BAUER (*Dyt.*): M. flexor maxillae posterior; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. flexor cardinis; — EVANS (*Nebria*): +; — MATSUDA: 3.

M. tentoriostipitalis (**18.**):
Ein kräftiger zweiteiliger Muskel. Der vordere Teil (18.a) entspringt an den von den hinteren Tentorialarmen nach innen ragenden Vorsprüngen, der hintere (18.b) im caudalen Bereich der Gula. Beide Teile inserieren breit an der an den Stipes anschließenden Membran. 18.b dient als Retractor der Maxille; 18.a bewirkt zusätzlich eine leichte Anhebung.

BAUER (*Dyt.*): M. flexor maxillae anterior. Die wohl für alle Adephagen typische Zweiteiligkeit des Muskels wurde von BAUER nicht beachtet. — HONOMICHL (*Gyr.*): M. retractor stipites; — EVANS (*Nebria*): Adductor of the stipes; — MATSUDA: 4.

M. craniolacinialis (**19.**):
Dieser lange schlanke Muskel entspringt an der Postoccipitalleiste median von M. craniomand. int. und inseriert mit einer dünnen Sehne an der Lacinia. Er bewirkt ein Zurückziehen und leichtes Anheben der Maxille.

BAUER (*Dyt.*): M. flexor maxillae superior. Dieser Muskel wurde von BAUER irrtümlicherweise dem Stipes zugeordnet. — HONOMICHL (*Gyr.*): M. retractor laciniae; — MATSUDA: 5.

M. stipitolacinialis (20.) und M. stipitogalealis (21.):
Fehlen bei *Hygrobia* wie auch bei *Gyrinus*. Bei *Dytiscus* sind sie vorhanden.

M. stipitopalpalis externus (22.):
Scheint allen Adephagen zu fehlen.

M. stipitopalpalis internus (23.):
Fehlt bei *Hygrobia* und *Dytiscus*, ist aber bei *Gyrinus* nach HONOMICHL vorhanden.

M. palpopalpalis maxillae primus (**24.**):
Entspringt an der Basis des Palpiger und inseriert lateral an der Basis des ersten freien Maxillartastergliedes. Wirkt als Strecker des ersten Palpengliedes.

BAUER (*Dyt.*): M. extensor palpi maxillaris; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. extensor secundi palpi.

M. palpopalpalis secundus (25.):
Fehlt vermutlich bei allen Adephagen.

M. palpopalpalis tertius (**26.**):
Entspringt basal im zweiten freien Palpenglied und inseriert median an der Basis des folgenden Gliedes. Flexor des dritten freien Palpengliedes.

BAUER (*Dyt.*): M. flexor articuli palpi maxillaris; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. flexor quarti articuli palpi.

M. palpopalpalis quartus (**27.**):
Ursprung, Insertion und Funktion entsprechend wie bei M. palpopalp. tert.

BAUER (*Dyt.*): M. flexor articuli palpi maxillaris; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. flexor quinti articuli palpi.

### 4.1.7. Labium und Hypopharynx (Abb. 5, 18, 20)

#### 4.1.7.1. Labium, allgemeines

Das Labium gliedert sich in Submentum, Mentum und Praementum. Das Submentum ist starr mit der Kopfkapsel verbunden, aber durch deutliche Nähte begrenzt. Die Grenze zwischen Submentum und Gula wird durch die Lage der hinteren Tentorialgruben mar-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



kiert (4.1.2.). Das breite Mentum ist durch eine Membran mit dem Submentum verbunden. An seinem Vorderrand findet sich zwischen zwei ausgedehnten Seitenlappen eine breite Einbuchtung, in die das Praementum eingelagert ist. Beidseits dieser Einbuchtung sind zwei hohe (Mental-) Leisten ausgebildet, die den Praepharynx seitlich umfassen und dorsal mit der Hypopharynxmembran und dem Suspensorium in Verbindung stehen. Eine weite Gelenkhaut verbindet Mentum und Praementum. Der Vorderrand des Praementum ist abgerundet und mit drei Gruppen langer Sinneshaare besetzt. Die Labialpalpen entspringen ventral an der Basis des Praementum. Auf ein gut ausgebildetes Grundglied (Palpifer) folgen drei, mit kurzen Dörnchen besetzte freie Palpenglieder. Die Basis des Palpifer bildet ein kräftiges Apodem, das ins Innere der Kopfkapsel ragt.

4.1.7.2. Labium, Muskulatur (Abb. 18, 20)

M. submentopraementalis (28.):
Entspringt median am Hinterrand der Gula und inseriert ventromedian am Praementum. Der unpaare Muskel wirkt als Retractor des Praementum.

BAUER (*Dyt.*): M. levator labii; — HONOMICHL (*Gyr.*): Laut HONOMICHL bei *Gyrinus* nicht vorhanden. Der von HONOMICHL als M. retractor et depressor praementi bezeichnete Muskel dürfte jedoch dem M. submentopraementalis entsprechen. Seine Lage ist median und er inseriert wie M. submentopraem. bei *Hygrobia*. M. tentoriopraementalis inferior (29.), dem nach HONOMICHL der M. retractor et depressor praementi bei *Gyrinus* homolog sein soll, inseriert dagegen bei sämtlichen vergleichend untersuchten Adephagen (*Nebria, Pterostichus, Omophron, Haliplus, Noterus, Agabus*) in der Nähe der Basis des Palpifer und nie median am Hinterrand des Praementum. — DORSEY: M 22, muscle of the prementum. Nach DORSEY (1943) unter den untersuchten Adephagen nur bei *Tetracha* (Cicindelidae) vorhanden. Nach eigenen Untersuchungen hingegen ist der Muskel bei allen Adephagen ausgebildet. DORSEY hat wohl den M. submentopraementalis bei *Harpalus* mit dem M. tentoriopraementalis superior (30.) und bei *Dineutes* (Gyrinidae) mit dem M. tentoriopraementalis inferior (29.) verwechselt. — MATSUDA: 34.

M. tentoriopraementalis inferior (29. a und b):
Dieser Muskel besteht bei *Hygrobia* — wie bei allen untersuchten Adephagen, außer den Cicindelidae (DORSEY, 1943; EVANS, 1965) und den Gyrinidae (DORSEY, 1943; HONOMICHL, 1975) — aus zwei Anteilen. M. tentoriopraementalis inferior a entspringt im vorderen Bereich der Gula und inseriert distal am Apodem des Palpifer. M. tent. praem. inf. b entspringt im hinteren Bereich der Gula und inseriert basal am Apodem des Palpifer. Beide Anteile wirken als Retractoren des Praementum. M. tent. praem. inf. a bewirkt zusätzlich eine leichte Anhebung des Praementum.

BAUER (*Dyt.*): M. tent. praem. inf. a entspricht dem M. levator glossae externus bei *Dytiscus*, M. tent. praem. inf. b dem M. depressor glossae. Bei VON KÉLER (1963) und HONOMICHL (1975) wurde M. tent. inf. irrtümlicherweise mit dem M. levator glossae internus bei *Dytiscus* homologisiert. Dieser Muskel inseriert jedoch dorsal am Praementum, während M. tent. praem. inf. bei Adephagen (sofern vorhanden) stets am Apodem des Palpifer oder nahe der Basis desselben inseriert. — HONOMICHL (*Gyr.*): M. retractor et depressor praementi. Von HONOMICHL fälschlicherweise mit dem M. tent. praem. inf. homologisiert (siehe oben). Der M. retractor et levator praementi von *Gyrinus* dürfte dem M. tent. praem. inf. b entsprechen. M. tent. praem. inf. a fehlt bei *Gyrinus*. — DORSEY: 21A, 21, ventral muscle of the labium. Bei *Harpalus* sind M. tent. praem. inf. a (entspricht 21 A von DORSEY) und M. tent. praem. inf. b (entspricht 21 von DORSEY) vorhanden. Bei *Dineutes* fehlt M. tent. praem. inf. a. — MATSUDA: 35.

M. tentoriopraementalis superior (30.):
Entspringt am Submentum nahe der Medianlinie und inseriert am dorsalen Hinterrand des Praementum. Wirkt als Retractor und Depressor des Praementum.

BAUER (*Dyt.*): M. levator glossae internus; — HONOMICHL (*Gyr.*): –; — DORSEY: 20,

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



dorsal muscle of the labium. Fehlt bei *Dineutes* wie bei *Gyrinus*. DORSEY hat hier den M. tent. praem. inf. b mit dem M. tent. praem. sup. verwechselt (siehe oben). Bei *Harpalus* und *Tetracha* vorhanden, von DORSEY jedoch mit dem M. tentoriohypopharyngealis verwechselt (siehe oben). Bei *Harpalus* und *Tetracha* vorhanden, von DORSEY jedoch mit dem M. tentoriohypopharyngealis verwechselt (4.1.7.4.). Der eigentliche M. tentoriohypopharyngealis wurde hier von DORSEY wohl übersehen. — MATSUDA: 36. M. submentopraem., M. tent. praem. inf. b und M. tent. praem. sup. entspringen, sofern vorhanden, bei den Cicindelidae (DORSEY, 1943; EVANS, 1965), zahlreichen Carabidae (*Harpalus, Pterostichus, Amara, Carabus*), *Trachypachus* sowie bei *Gyrinus* und *Dineutes* (DORSEY, 1943; HONOMICHL, 1975), *Noterus* und *Amphizoa* an einem medianen Apodem (‚mid-gular apodeme').

M. praementopalpalis externus (**34.**):
Entspringt am Apodem des Palpifer und inseriert am Außenrand des ersten freien Palpengliedes.

BAUER (*Dyt.*): M. extensor palpi labialis; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. extensor palpi labialis; — DORSEY: 24, levator muscle of the labial palpus; — MATSUDA: 45.

4.1.7.3. Hypopharynx, allgemeines

Der Hypopharynx wird durch zwei ausgeprägte leistenartige Kanten vom schmalen Dorsalteil des Praementum abgegrenzt. Er bildet eine tiefe Einsenkung. Nach hinten findet er seinen Abschluß durch das Suspensorium. Dieses weist — außer einem medianen, cranialwärts gerichteten, unpaaren Fortsatz — ein Paar dorsaler Fortsätze auf, die eine seitliche Versteifung des Epipharynx bewirken und in den Hinterrand des Labrum münden.

4.1.7.4. Hypopharynx, Muskulatur (Abb. 18, 20)

M. frontohypopharyngealis (**41.**):
Das Muskelpaar, das dem M. retractor anguli oris von SNODGRASS entspricht, entspringt an der Frons nahe der Medianlinie und inseriert basal an den dorsocranialen Armen des Suspensorium. Es wirkt als Heber des Suspensorium und somit als Heber des Mundes.

BAUER (*Dyt.*): Von BAUER irrtümlicherweise als M. levator labri bezeichnet (4.1.3.). — HONOMICHL (*Gyr.*): M. retractor anguli oris; — DORSEY: 10, muscle of the hypopharyngealbar Y; — MATSUDA: 74.

M. tentoriohypopharyngealis (**42.**):
Entspringt an der die Gularleisten verbindenden Chitinspange (Tentorialbrücke) und inseriert am medianen Fortsatz des Suspensorium. Er wirkt als Retractor des Hypopharynx und des Praementum.

BAUER (*Dyt.*): M. tentoriopharyngealis. BAUER hat nicht berücksichtigt, daß dieser Muskel auch bei *Dytiscus* am Hypopharynx und nicht am Pharynx inseriert. — HONOMICHL (*Gyr.*): M. depressor hypopharyngis. Die Tentorialbrücke ist bei *Gyrinus* reduziert. Der Muskel ist mit seiner Ursprungsfläche auf die Unterseite des Pharynx gewandert. — DORSEY: 19, muscle of the hypopharynx. — Bei *Dineutes* entspringt der Muskel wie bei den meisten Adephagen an der Tentorialbrücke. Auch bei *Harpalus* (und anderen Adephagen wie *Nebria, Omophron, Pterostichus, Noterus, Haliplus* und *Agabus*) entspringt dieser Muskel nach eigenen Untersuchungen an der Tentorialbrücke. Offensichtlich hat DORSEY bei *Harpalus* den M. tent. praem. sup. mit dem M. tentoriopharyngealis verwechselt. — MATSUDA: 78.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



### 4.1.8. Cibarium und Pharynx (Abb. 12, 20, 22)

#### 4.1.8.1. Cibarium, allgemeines

Beidseits, nahe der Medianlinie, bildet der Epipharynx zwei deutlich abgehobene, membranöse Epipharyngealloben aus, die median jeweils einen nur undeutlich abgehobenen Sinneshöcker tragen (Abb. 12). Seitlich ist der Epipharynx durch die dorsocranialen Arme des Suspensorium versteift. Hinter dem Suspensorium liegt die Mundöffnung. Das Frontalkonnektiv scheidet die Dilatatoren des Cibarium von denen des Pharynx (SNODGRASS, 1935) und ermöglicht es so, die Lage der Mundöffnung zu definieren.

#### 4.1.8.2. Cibarium, Muskulatur

M. clypeopalatalis (**43.**):
Dieser schwache Muskel entspringt am Clypeus nahe der Medianlinie und zieht nach ventrocranial zum Epipharyngeallobus. Er wirkt als Dilatator des Cibarium in antagonistischer Zusammenarbeit mit M. tentoriohypopharyngealis.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis I; — HONOMICHL (*Gyr.*): Mm. levatores lobi epipharyngealis; — DORSEY: 5, 6, dorsal dilator muscles of the cibarium. Bei *Harpalus* und *Dineutes* vorhanden. — MATSUDA: 81.

M. clypeobuccalis (**44.**):
Der sehr kräftige Muskel entspringt am Clypeus, lateral von M. clypeopalatalis und ist im Gegensatz zu diesem nach hinten gerichtet. Dies scheint nach eigenen Untersuchungen allgemein für die Adephagen zu gelten. M. clypeobucc. inseriert hinter den Epipharyngealloben und wirkt auch als Dilatator des Cibarium.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis II; — HONOMICHL (*Gyr.*): Mm. lobi pharyngis anteriores. HONOMICHL homologisiert diesen Muskel mit den Mm. dilatatores pharyngis III bei *Dytiscus*. Es muß sich hierbei um einen Irrtum handeln, da die Mm. dilat. phar. III an der Frons entspringen, der M. clypeobucc. (bzw. Mm. lobi phar. ant.) aber am Clypeus. — DORSEY: 7, dorsal dilator muscle of the cibarium. Bei *Harpalus* und *Dineutes* vorhanden. — MATSUDA: 82.

#### 4.1.8.3. Pharynx, allgemeines

Der Pharynx läßt sich in zwei Abschnitte gliedern. Dem Vorderpharynx sind vor, dem Hinterpharynx hinter dem Cerebrum gelegene Dilatatoren zugeordnet. Zwischen beiden Abschnitten, etwa auf Höhe des Schlundkonnektives, ist der Pharynx leicht verengt. Der Vorderpharynx ist im Querschnitt von der Form eines flachen W. An den seitlichen und dem mittleren Lobus inserieren die Dilatatoren des Vorderpharynx. Der Hinterpharynx zeigt einen sechseckigen Querschnitt. Dies entspricht dem Vorhandensein von dorsalen, lateralen und ventralen Dilatatoren. Im Bereich des Hinterhauptes verengt sich der Pharynx, um in den Oesophagus überzugehen.

#### 4.1.8.4. Pharynx, Muskulatur

M. frontobuccalis anterior (**45**):
Dieser kräftige Muskel entspringt an der Vorderfrons, nahe der Medianlinie. Ein Teil des Muskels entspringt vor, der andere Teil hinter einem unmittelbar hinter der Mundöffnung gelegenen Ringmuskel.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis III; — HONOMICHL (*Gyr.*): Mm. levatores lobi pharyngealis medialis. Von HONOMICHL mit den Mm. dilatatores pharyngis IV bei *Dytiscus* homologisiert. Dieser Muskel verläuft bei *Dytiscus* jedoch hinter oder lateral von M. frontohypopharyngealis, während M. frontobucc. ant. bzw. die Mm. lev. lobi phar. med. bei allen Adephagen vor, bzw. median von M. frontohypophar. verlaufen. —

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



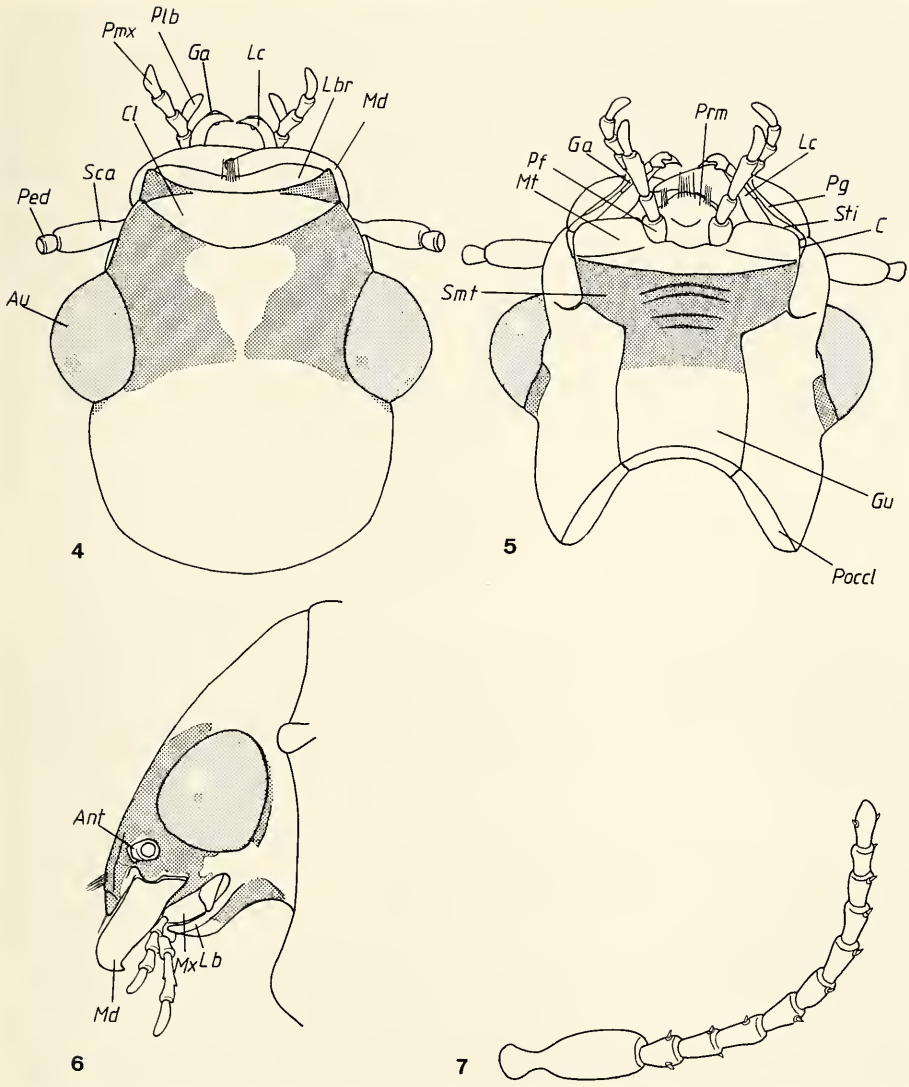



Abb. 4—7. Kopf, Mundwerkzeuge und Antenne von *Hygrobia tarda,* Übersicht. (Die *Rasterung* gibt das Färbungsmuster am Kopf wieder.) — 4. Dorsalseite des Kopfes, — 5. Ventralseite, — 6. Lateralansicht, — 7. Antenne.

DORSEY: 9, dorsal dilator muscle of the anterior region of the pharynx. Bei *Harpalus* und *Dineutes* vorhanden. — MATSUDA: 83?

M. frontobuccalis posterior (**46.**):
Ein ebenfalls kräftiger Muskel, der lateral von M. frontobucc. ant. entspringt und inseriert. Zwischen M. frontobucc. ant. und M. frontobucc. post. verläuft der M. frontohypopharyngealis. Dies gilt auch für *Cicindela* (EVANS, 1965), *Harpalus* (DORSEY, 1943), *Dytiscus* (RUNGIUS, 1911) sowie nach eigenen Beobachtungen für *Pterostichus, Omophron, Noterus, Agabus* und *Ilybius* und somit wahrscheinlich für alle Adephagen, sofern die entsprechenden Muskeln

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



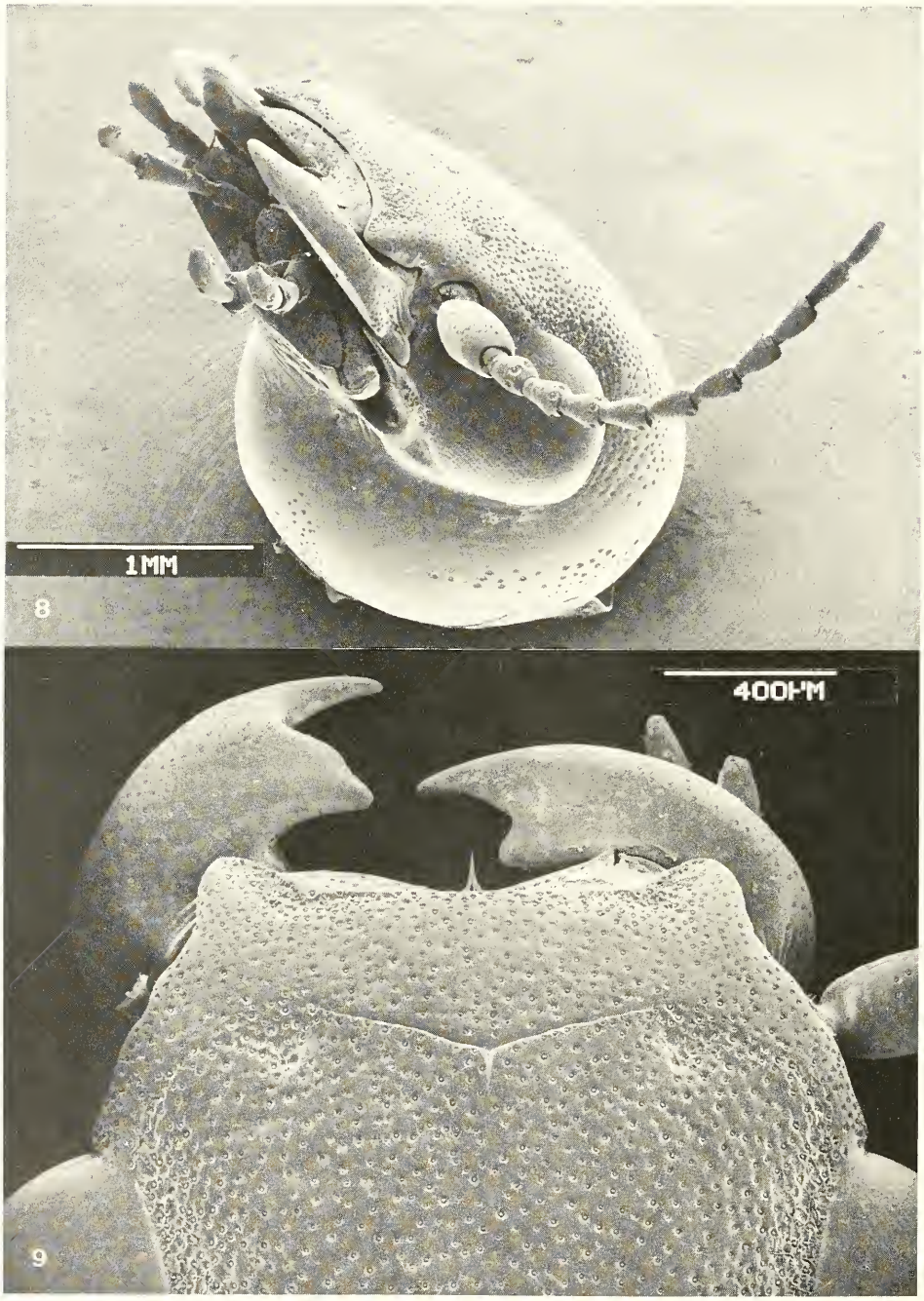



Abb. 8—9. Kopf von *Hygrobia tarda*. — 8. Craniolateralansicht, — 9. Dorsalansicht (Vorderkopf), Mandibeln.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

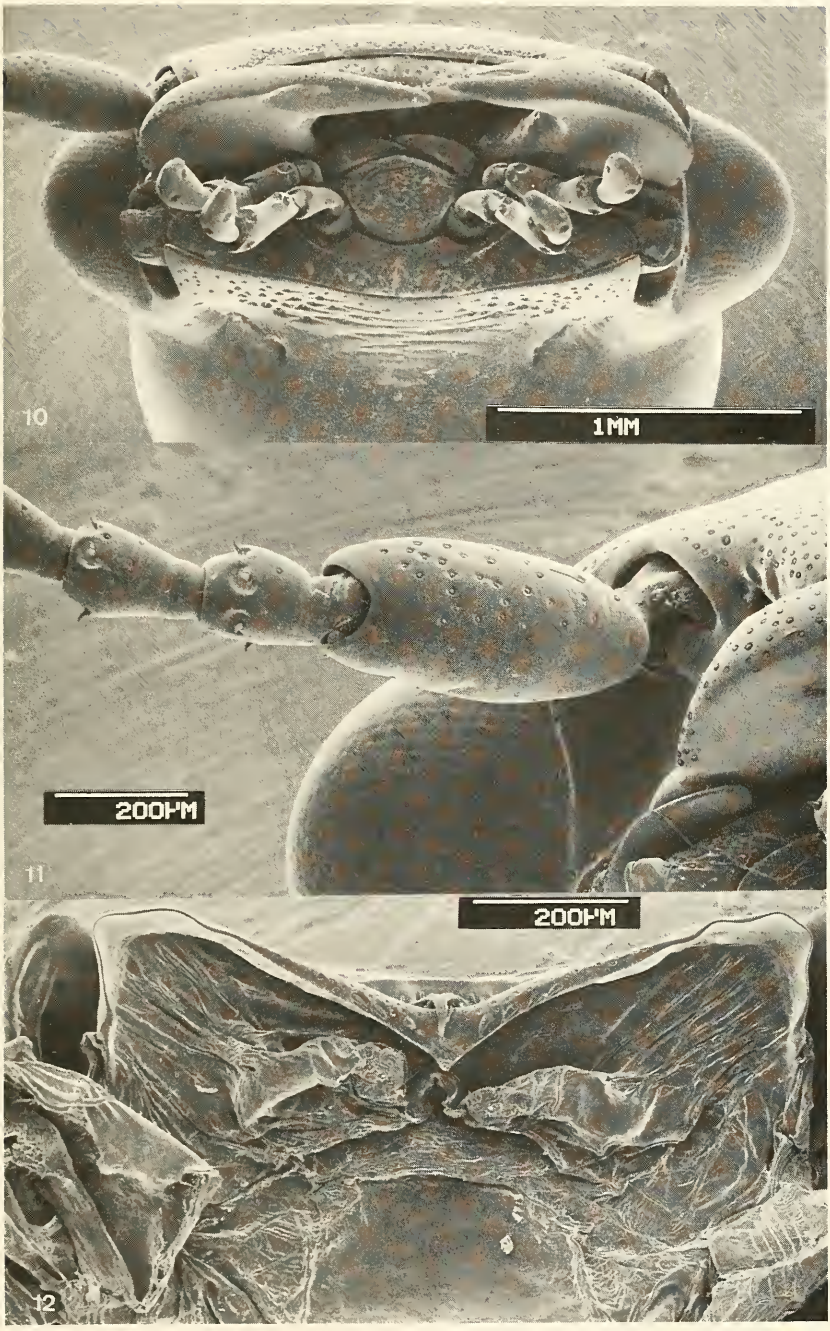




Abb. 10. Kopf frontal, Mundwerkzeuge.
Abb. 11. Antennenbasis, rechtes Komplexauge.
Abb. 12. Labrum und Epipharynx von ventral, Epipharyngealloben (vergleiche Abb. 15, Übersicht).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



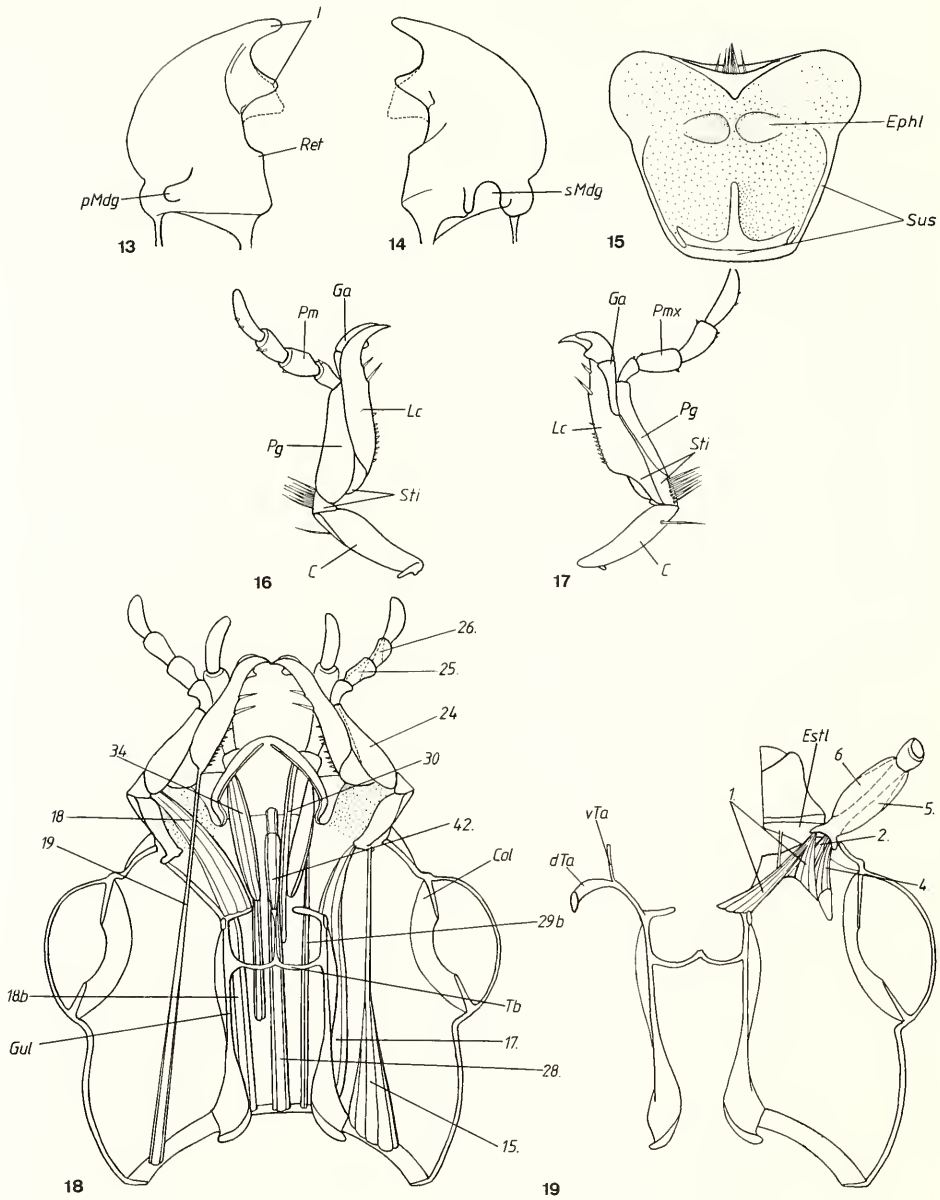



Abb. 13—14. Rechte Mandibel, Abweichung der linken Mandibel gepunktet. — 13. Dorsalseite, — 14. Ventralseite.

Abb. 15—17. Übrige Mundwerkzeuge. — Labrum und Epipharynx, ventrale Übersicht; — 16. Maxille, dorsal; — 17. Maxille, ventral.

Abb. 18—19. Kopfanatomie, Dorsalansicht. — 18. Maxillar- und Labialmuskeln, — 19. Tentorium und Antennenmuskeln.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

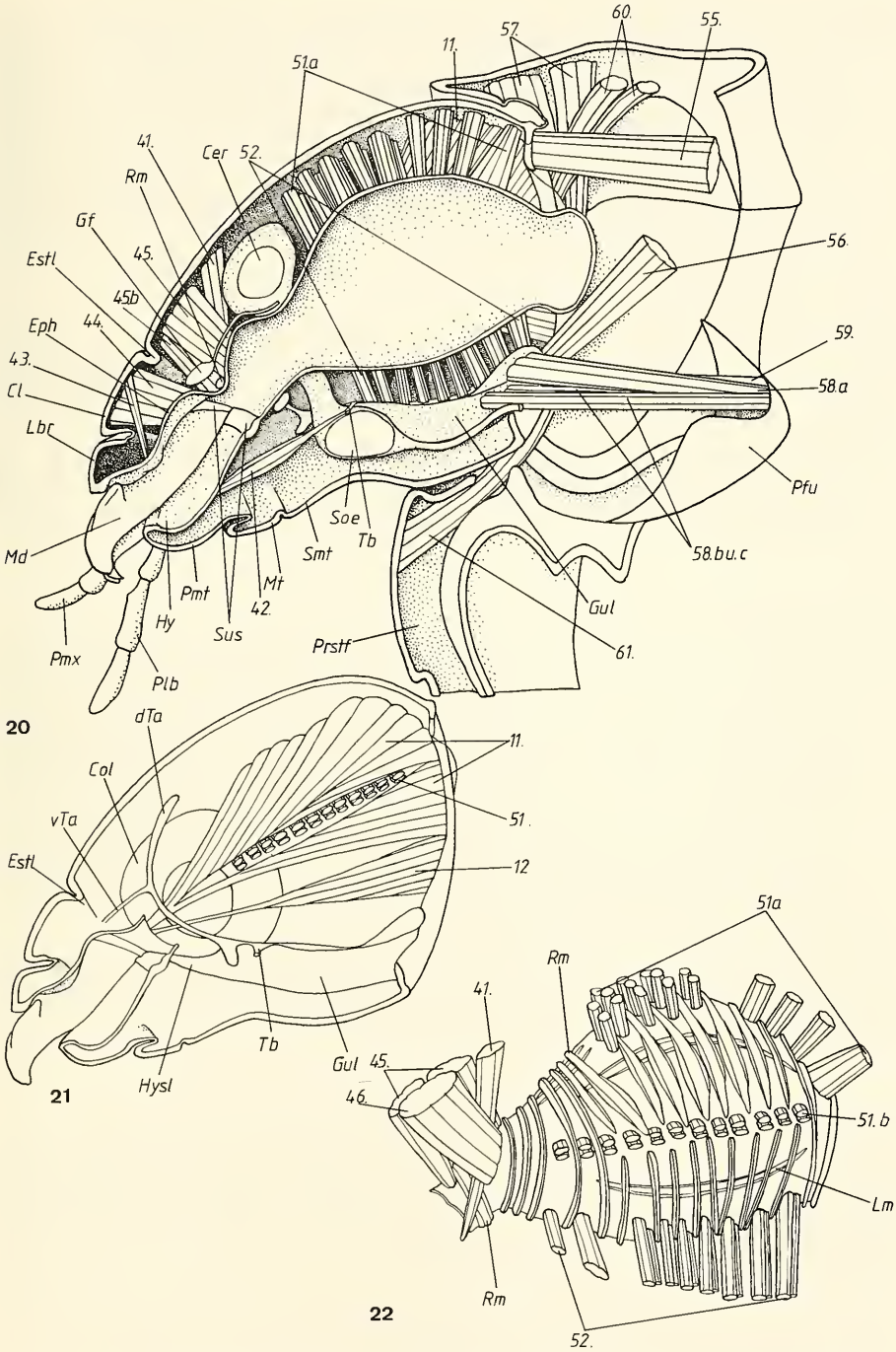




Abb. 20—22. Kopfmuskulatur, median. — 20. Hypopharynx-, Cibarial- und Pharynxmuskeln; — 21. Tentorium, Mandibelmuskeln, laterale Pharynxdilatatoren; — 22. Pharynx.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


vorhanden sind. M. frontobucc. post. bewirkt gemeinsam mit M. frontobucc. ant. eine starke Erweiterung der Mundöffnung und somit den Eintritt der Nahrung in den Pharynx.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis IV; — HONOMICHL (*Gyr.*): Von HONOMICHL als M. levator lobi pharyngealis posterior bezeichnet. Möglicherweise handelt es sich hierbei lediglich um einige etwas weiter caudal am Pharynx inserierende Fasern von M. frontobucc. ant. Ursprung und weiterer Verlauf entsprechen nach eigenen Untersuchungen dem der Mm. levatores lobi pharyngealis medialis. Auch der Verlauf des M. frontohypophar. (lateral von M. frontobucc. ant. und dem vermeintlichen M. frontobucc. post.) könnte für das Fehlen von M. frontobucc. post. bei *Gyrinus* sprechen. — DORSEY: 11, dorsal dilator muscle of the pharynx. Bei *Tetracha, Dineutes* und *Harpalus* vorhanden. — MATSUDA: 84 oder 85.

M. verticopharyngealis (**51.**):
Gliedert sich in zwei Anteile. Zahlreiche parallel verlaufende Stränge entspringen dorsal an der Kopfkapselwand und inserieren dorsal am Hinterpharynx (51.a). Eine Reihe von Muskelsträngen (51.b) entspringt an der seitlichen Kopfkapselwand, schiebt sich zwischen die obere und untere Partie von M. craniomand. int. und inseriert lateral am Pharynx. Beide Anteile wirken als Dilatatoren des Hinterpharynx.

RUNGIUS (*Dyt.*): Mm. dilatatores pharyngis V; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. dilatator postpharyngis dorsalis; — DORSEY: 31, lateral dilator muscles of the pharynx. Bei *Harpalus* und *Dineutes* vorhanden. — MATSUDA: 86. — Bei allen untersuchten Adephagen außer *Hygrobia* ist M. verticophar. einteilig und relativ schwach.

M. tentoriopharyngealis (**52.**):
Sehr kräftiger Muskel, der aus einer Serie von Bündeln besteht, die an der Gularleiste entspringen und ventrolateral am Pharynx inserieren. Wirkt als ventraler Dilatator des Pharynx.

RUNGIUS (*Dyt.*): M. tentoriopharyngealis posterior; — HONOMICHL (*Gyr.*): M. dilatator postpharyngis ventralis. HONOMICHL homologisiert den ‚ventral dilator muscle of the pharynx' von DORSEY (M 30) und den M. tentoriophar. ant. bei *Dytiscus* (RUNGIUS) mit dem M. tentoriobuccalis anterior (48., VON KÉLER). Diese Annahmen sind vermutlich falsch. M 30 (DORSEY) entspricht sehr wahrscheinlich M. tentoriophar. (52.). Würde er dem M. tentoriobucc. ant. entsprechen, müßte er nach VON KÉLER zwischen dem Unterschlundganglion und der tritocerebralen Kommissur durchziehen. Das ist nicht der Fall. Der M. tentoriophar. ant. bei *Dytiscus* (RUNGIUS) entspricht mit Sicherheit dem M. tentoriohypopharyngealis (4.1.7.4.). — DORSEY: 30, ventral dilator muscle of the pharynx; — MATSUDA: 89 und 90?

Neben Dilatatoren ist der Pharynx mit Ring- und Längsmuskeln ausgestattet. Ein besonders kräftiger Ringmuskel findet sich hinter der Mundöffnung. Er scheint die bei *Hygrobia* fehlenden Kompressormuskeln des Cibarium zu ersetzen.

## 4.2. Thorax

Die Muskeln des Thorax werden gemäß der Nomenklatur von LARSÉN (1966) benannt und mit denen der von LARSÉN untersuchten Arten verglichen. Des weiteren werden auch Arbeiten von BAEHR (1975, 1979), BELKACEME (1983), BEUTEL & BELKACEME (im Druck) und MATSUDA (1970) vergleichend miteinbezogen.

### 4.2.1. Prothorax

#### 4.2.1.1. Allgemeines

Der Prothorax von *Hygrobia tarda* ist wie bei allen Adephagen in sich stark verfestigt. Von außen sind keine Membranen sichtbar. Er ist stark verkürzt und auffallend hoch. Ein

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


breiter hinterer und vorderer Kragen (BAEHR, 1979) erlauben es, Kopf und Mesothorax weit in den Prothorax einzuziehen, was eine Verfestigung des Körpers als Ganzes bewirkt (Anpassung an das Wasserleben, geschlossene Körperform). Vom Vorderrand des vorderen Kragen entspringt ein Kranz langer Sinneshaare, der die hinteren Partien des Kopfes umgibt (Abb. 26).

Das Pronotum ist etwa zweieinhalbmal so breit wie lang. Es bildet ausgeprägte Seitenkanten und stößt mit seinen nach ventromedian eingeschlagenen Seitenteilen auf das „Prosternum" (cranial) und dahinter auf die Seitenwand des Prothorax. Nach CARPENTIER (1929) und FERRIS (1935) handelt es sich bei der Seitenwand um die Pleura, während CRAMPTON (1926) sie als einen Teil des Tergum interpretiert. Im folgenden soll der auch von BAEHR (1975, 1979) vertretenen Auffassung von CARPENTIER und FERRIS gefolgt werden.

Die Notopleuralnaht ist deutlich sichtbar, die ausgedehnte Pleura jedoch starr mit dem Notum verbunden. Eine Pleuralnaht ist nicht vorhanden, eine Trennung von episternalen und epimeralen Anteilen der Pleura mithin nicht möglich. Dorsal ist eine cranial sehr breite, nach hinten zu schmäler werdende Cryptopleura ausgebildet. Ventral weist die Pleura eine Lamelle (Pleurallamelle) auf, die den Trochantinus und einen Teil der Coxa überlappt. Ein ventralwärts gerichteter Wulst auf der Innenseite dieser Lamelle bildet das pleurale Hüftgelenk (Abb. 23).

Der Trochantinus ist klein und von außen nicht sichtbar. Er ist dorsal und ventral eingefaltet, im Querschnitt also etwa halbkreisförmig, dorsal mäßig eingesattelt und mit einem caudalwärts gerichteten Fortsatz versehen (Abb. 29).

Das einheitliche ventrale Sklerit des Prothorax grenzt dorsocranial an das Pronotum und caudal an die Pleura. Der kräftige, nach hinten gerichtete Prosternalfortsatz stellt einen der Verfestigung des Körpers (Anpassung an das Wasserleben) dienenden Kontakt zwischen Pro-, Meso und Metathorax her. Ein kräftiger Vorsprung auf der Hinterseite des Prosternalfortsatzes greift in eine entsprechende Vertiefung des Meso„sternum". Caudal ist der Prosternalfortsatz in eine Rinne des Meta„sternum" eingepaßt.

Nach Baehr (1979) besteht das ventrale Sklerit aus mehreren Anteilen. Neben Praeepisternum und Anepisternum finden sich im caudalen Bereich auch echte sternale Anteile (Basisternum und Furcasternum). Die mediane Wand der Hüfthöhlen wird vermutlich von dorsalen Einfaltungen sternaler Anteile gebildet. Grenzen zwischen den verschiedenen Anteilen des ventralen Sklerites lassen sich nicht ausmachen. Die Naht zwischen Pleura und „Sternum" muß als Paracoxalnaht gedeutet werden (Grenze zwischen Anapleura und Katapleura).

Die Vorderhüfte ist von ausgeprägt länglicher Gestalt. Sie ist dorsal und ventral gelenkig mit dem Prothorax verbunden. Ein kräftiger proximaler Fortsatz der Coxa ist zusammen mit dem Trochantinus in die Vertiefung zwischen Pleuralwulst und Pleurallamelle eingelagert (Trochantinopleural- und Pleurocoxalgelenk bilden eine funktionelle Einheit). Das ventrale Gelenk wird gebildet, indem ein distaler, dornförmiger Fortsatz der Hüfte in eine entsprechende Vertiefung des Prosternalfortsatzes greift (Abb. 26, 28). Die Bewegungsmöglichkeit der Vorderhüfte ist auf eine Rotation zwischen dorsalem und ventralem Gelenk beschränkt. Die Hüfthöhlen sind caudal offen, aber von einer Brücke überdeckt.

Die Arme der Profurca sind äußerst großflächig, von schüsselartiger Form und ragen weit in den Mesothorax. Sie sind cranialwärts gerichtet.

Die Vorderbeine vereinigen in sich die Eigenschaften von Grab- und Schwimmbeinen. Als Anpassung an die Fortbewegung im Wasser sind Femur und Tibia abgeplattet und verbreitert. Darüber hinaus findet sich an der Hinterkante des Femur, der Vorder- und

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


Hinterkante der Tibia sowie am Tarsus ein sehr dichter Saum von feinen, langen Schwimmhaaren. Außerdem sind Femur, Tibia und Tarsus noch mit Reihen mehr oder weniger kurzer Borsten besetzt (Abb. 26). Distal an der Tibia sind zwei lange, kräftige Grabsporne ausgebildet.

Die ersten drei Tarsalglieder der männlichen Tiere sind verbreitert und mit einer Sohlenbürste ausgestattet. Schwimmhaare finden sich beim Männchen nur auf der Hinterseite des Tarsus. Beim Weibchen hingegen sind auch am Vorderrand des ersten Tarsalgliedes einige Schwimmhaare ausgebildet.

4.2.1.2. Prothorax, Muskulatur (Abb. 24, 25, 28)

Dorsaler Muskel

M 4; M. pronoti quartus:
Der Muskel entspringt am Pronotum lateral von der Überkreuzung von M. pronotocervicalis (60.) und inseriert am Vorderrand des Prophragma. Er zieht den Mesothorax in den Prothorax ein.

BAEHR (*Priacma*): 4; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Arten nur bei den Gyrinidae. — Nach eigenen Untersuchungen auch bei *Noterus* reduziert. — MATSUDA: t-12.

Dorsoventrale Muskulatur

M 11; M. dorsoventralis quintus:
Entspringt dorsolateral an der Profurca und inseriert anterolateral am Mesonotum. Dieser Muskel bewirkt laut BAUER (1910) bei *Dytiscus* eine Anhebung des Prothorax. Richtiger ist es wohl, von einer Festigung des Zusammenhalts von Pro- und Pterothorax zu reden.

BAEHR (*Priacma*): 13; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten vorhanden. — MATSUDA: t-s 1.

Laterale Muskulatur

M 12; M. noto-pleuralis:
Ein kurzer, breiter Muskel, der lateral am Notum und an der Cryptopleura ansetzt. Er fehlt im caudalen Bereich der Cryptopleura. Der Muskel wirkt wohl dem Zug der pleuralen Beinmuskeln an der Cryptopleura entgegen.

BAEHR (*Priacma*): 11; — BAEHR (1979): Fehlt unter den Carabidae bei *Aptomus, Promecognathus, Lachnophora* sowie bei den Gattungen *Tefflus* bis *Sphallomorpha*. Darüber hinaus fehlt der Muskel bei den Haliplidae, den Hydroporinae sowie bei *Eretes* und *Dytiscus*. Entgegen den Angaben LARSÉNs nach BAEHR bei *Acilius, Gyrinus* und *Aulonogyrus* vorhanden. — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephagen bei *Cicindela campestris, Haliplus confinis, Acilius sulcatus* (siehe oben), *Dytiscus marginalis, Dineutes* sowie bei *Gyrinus* und *Aulonogyrus* (siehe oben). — MATSUDA: t-p 12 oder 15.

M 13; M. pronoto-mesepisternalis:
Ein schwacher Muskel, der im hinteren Bereich des Pronotum entspringt und mit einer dünnen Sehne lateral an der Intersegmentalhaut zwischen Pro- und Mesothorax inseriert. Die Funktion dürfte der von M. dorsoventralis quintus entsprechen.

BAEHR (*Priacma*): 12.; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten außer bei *Haliplus confinus* vorhanden. — MATSUDA: t-p 1.

Beinmuskulatur

M 14; M. noto-trochantinalis:
Der Muskel besteht aus zwei schwachen, nebeneinander gelegenen Bündeln (M 14a und M 14b). Diese entspringen medial an der Cryptopleura und inserieren mit einer gemeinsamen kurzen Sehne cranioventral am Trochantinus. M. noto-troch. bewirkt eine Rotation der Hüfte nach vorn (Funktionelle Einheit von Trochantinocoxal- und Pleurocoxalgelenk).

BAEHR (*Priacma*): 14, einteilig; — BAEHR (1979): Bei den Cicindelidae, Carabidae und Hydradephagen zweiteilig. Bei keiner der untersuchten *Rhysodes*-Arten konnten zwei Komponenten nachgewiesen werden. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten vorhanden. — Matsuda: t-ti (cx) 1 und 2.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


**M 15**; M. noto-coxalis:
Ein aus zwei kräftigen Komponenten bestehender Muskel (M 15a und c). M 15c entspringt caudal von M. nototrochantinalis, M 15a lateral von M 15c. Die beiden Bündel inserieren mit einer gemeinsamen Sehne am caudolateralen Coxalrand. Sie bewirken eine Rotation der Hüfte nach hinten.

BAEHR (*Priacma*): 15, zweiteilig; — BAEHR (1979): Bei den Carabinae, *Metrius, Trachypachus* und *Gehringia* zweiteilig. Bei allen anderen Gattungen der Carabidae sowie bei den Cicindelidae dreiteilig. Bei Polyphagen, Hydradephagen und *Rhysodes* zweiteilig. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten vorhanden. — MATSUDA: t-cx 6 oder 7.

**M 16**; M. episterno-coxalis:
Der relativ schwache Muskel entspringt lateral von M 14b. Er inseriert mittels einer Sehne am craniolateralen Coxalrand, unmittelbar hinter dem Coxotrochantinalgelenk. Die Sehne verläuft unterhalb der dorsalen Einfaltung des Trochantinus (Abb. 28). Bei Kontraktion von M. episterno-coxalis wird die Hüfte cranialwärts rotiert.

BAEHR (*Priacma*): 16; — BAEHR (1979): Bei allen untersuchten Arten vorhanden. Bei *Dytiscus* weit nach caudal verlagert. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten vorhanden. — MATSUDA: p-ti(cx) 2.

M 17; M. epimero-coxalis:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei verschiedenen Vertretern der Carabidae, bei den Cicindelidae, bei *Haliplus, Peltodytes, Noterus* und verschiedenen Dytiscidae (BAEHR, 1979).

**M 18**; M. sterno-coxalis:
Ein dünner Muskel, der von der cranialen Furcabasis an den cranialen Coxalrand, dicht unterhalb des Coxotrochantinalgelenkes zieht. Er rotiert die Coxa nach cranial.

BAEHR (*Priacma*): 18; — BAEHR (1979): Fehlt bei manchen Carabidae, den Cicindelidae, den Rhysodidae und den Gyrinidae. — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Adephagen bei *Cicindela campestris, Broscus cephalotes, Haliplus confinis* (laut BAEHR bei den Haliplidae vorhanden, siehe oben) und den Gyrinidae. Fehlt bei allen Polyphagen. — MATSUDA: s-cx 5.

**M 19**; M. furca-coxalis:
Ein kurzer, sehr kräftiger Muskel, der an der Furca entspringt und stark verjüngt am caudalen Coxalrand inseriert. Er rotiert die Coxa nach caudal.

BAEHR (*Priacma*): 19; — BAEHR(1979): Bei allen untersuchten Arten außer *Orectochilus* und *Orectogyrus* vorhanden. — LARSÉN: Fehlt bei *Orectochilus und Orectogyrus* (siehe BAEHR, 1979) sowie bei *Gyretes* und verschiedenen Polyphagen. — MATSUDA: s-cx 3.

**M 20**; M. pleura-trochanteralis:
Ein kräftiger dreiteiliger Muskel. Er entspringt an der Cryptopleura lateral von M. episterno-coxalis und inseriert an der Trochantersehne. Er wirkt als Depressor des Trochanter.

BAEHR (*Priacma*): 20, einteilig; — BAEHR (1979): Bei allen untersuchten Adephagen dreiteilig. Bei den Cupedidae und den Polyphagen einteilig. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten vorhanden. — MATSUDA: p-tr 3.

**M 21**; M. coxo-trochanteralis medialis:
Entspringt an der medianen Wand der Coxa und inseriert an der Trochantersehne. Die Funktion entspricht der von M. pleura-trochanteralis.

BAEHR (*Priacma*): 21.

**M 22**; M. coxo-trochanteralis lateralis:
Entspringt an der lateralen Wand der Coxa und inseriert am Trochanter. Wirkt als Antagonist von M. pleura-trochanteralis und M. coxo-trochanteralis medialis.

BAEHR (*Priacma*): 22.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

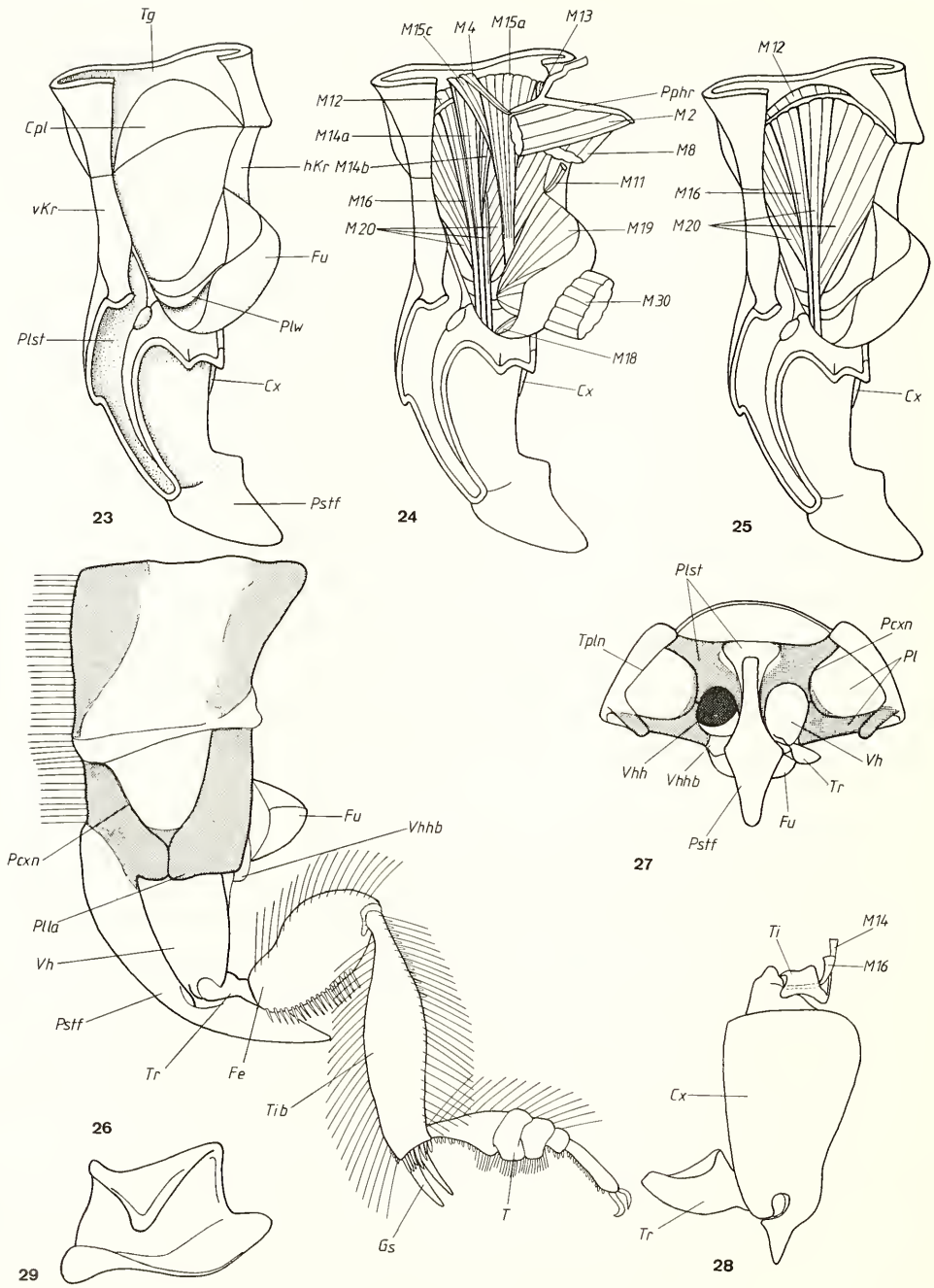




Abb. 23—29. Prothorax. — 23. Skelet von median, — 24. Muskulatur von median, — 25. Muskulatur teilweise entfernt, — 26. Seitenansicht, ♀; — 27. Ventralseite, — 28. Coxa, — 29. Trochantinus.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


### 4.2.2. Mesothorax

#### 4.2.2.1. Allgemeines

In Zusammenhang mit dem Verlust der Flugfunktion der Vorderflügel hat der Mesothorax der Coleopteren eine starke Verkürzung erfahren [dies gilt nur in geringerem Maße für *Priacma serrata* (BAEHR, 1975)]. Er ist bei *Hygrobia* kürzer als der Prothorax und im tergalen Bereich teilweise vom Pronotum überdeckt. Bei geschlossenen Elytren ist von oben nur das „Schildchen" zu sehen.

Dieses „Schildchen", in der Taxonomie auch Scutellum genannt, stellt in Wirklichkeit nur eine Abfaltung des eigentlichen (morphologischen) Scutellum dar und dient der Verankerung der Elytren in der Ruhestellung. Die Scutoscutellarnaht ist durchgehend deutlich. Ihre Form läßt sich leicht von der ursprünglichen V-Form bei *Chauliognathus* (CAMPAU, 1940; MATSUDA, 1970) ableiten (Abb. 33, 35). Seitlich geht das Scutellum in das Axillarligament (‚axillary cord') über. An das Axillarligament schließt sich bei *Hygrobia* — wie bei den Dytiscidae — eine besonders ausgeprägte Alula an (Abb. 34, 35): Ein längsovales membranöses Feld wird von einer röhrenförmigen, geringelten, dicht mit feinen Haaren besetzten Versteifung umsäumt. Bei geschlossenen Elytren ist die Alula gefaltet. Das Öffnen der Elytren wird möglicherweise durch das Entfalten der Elytren erleichtert.

In der Intersegmentalmembran — lateral, hinter dem Scutellum — finden sich zwei kleine Sklerit-Platten, die ‚yoke plates'. Entgegen der Auffassung von SNODGRASS (1935), das Postnotum des Mesothorax der Coleopteren sei reduziert, stellen diese nach WEBER (1933), LARSÉN (1966) und MATSUDA (1970) Reste desselben dar.

Der stark gewölbte Scutum wird durch eine deutliche Kante in einen vorderen, median eingesenkten und einen hinteren, durch das Scutellum zweigeteilten Bereich gegliedert (Abb. 33). Diese Kante (‚ridge a', MATSUDA) ist dem Vorderrand der Elytre angepaßt. Zusammen mit dem Seitenrand des „Schildchens" (‚ridge b', MATSUDA) dient sie der Verankerung der Elytren.

Das Prophragma besteht aus einer langen, fast waagerecht caudalwärts gerichteten Chitinfalte (Abb. 35, 37). Eine paarige Anlage ist bei *Hygrobia* im Gegensatz zu den Dytiscidae kaum erkennbar. Dorsal steht das Phragma über eine senkrecht stehende, unpaare Chitinfalte mit dem Scutum in Verbindung. Seitliche Phragma-Anteile fehlen völlig. Vor dem Phragma findet sich noch ein relativ schmaler, schwächer als das übrige Notum sklerotisierter Bereich. Eine eindeutige Homologisierung erscheint kaum möglich und wenig sinnvoll. Möglicherweise ist es praescutaler Herkunft. Ein ‚prealar arm' (seitliche Fortsetzung des Praescutum) fehlt wie bei allen Adephagen (MATSUDA, 1970).

Am Seitenrand des Scutum finden sich ein gut ausgebildeter vorderer und hinterer Alarprocessus (Abb. 33). Ein dazwischen gelegener, seitwärts gerichteter Chitin-Zapfen, der mit dem medialen Hinterabschnitt des ersten Axillarsklerits in Verbindung steht, wird von MATSUDA (1970) als ‚postmedian notal process' bezeichnet.

Das caudal gespaltene Axillarsklerit, gelenkt vorn mit der Elytrenbasis, medial mit dem vorderen und postmedianen Alarprocessus und caudal mit dem dreieckigen zweiten Axillarsklerit. Dieses widerum steht lateral mit dem abgeflacht röhrenförmigen dritten Axillarsklerit in Verbindung. Das dritte Axillarsklerit ist lateral mit der Elytre und caudal mit der Alula verwachsen. Die Lage der Axillarsklerite bei geöffneten und geschlossenen Elytren geht aus den Abb. 34 und 35 hervor.

Das Tergum ist durch eine Membran mit der Pleura verbunden. An dieser Membran, hinter dem zweiten Axillarsklerit, entspringt die kegelförmige Scheibe des Subalare (Abb. 38). Ein freies Basalare fehlt hier wie bei allen anderen Adephagen außer den Haliplidae

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


(LARSÉN, 1966). Nach MATSUDA dürfte es mit dem kräftigen pleuralen Flügelgelenkkopf verschmolzen sein.

Unter dem pleuralen Flügelgelenkkopf findet sich noch ein ventrocranialwärts gerichteter Fortsatz der Plauralleiste. Dieser dient tergopleuralen Muskeln als Ansatz (siehe oben). Ein Praealarsklerit — wie bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975) — fehlt. Der Vorderrand der Elytre, lateral vom Gelenk, ist in Ruhestellung in eine Vertiefung zwischen Dorsalrand des Episternum und Dorsalrand der Pleuralleiste eingesenkt. Die großflächige Pleuralleiste trennt episternale und epimerale Anteile der Pleura (Abb. 30, 31, 36). Das cranial von der Pleuralleiste gelegene Sklerit stellt mit Sicherheit das Anepisternum dar. Es ist dorsal sehr schmal und wird nach unten zu, wo es durch die Anapleuralnaht (MATSUDA, 1970) begrenzt wird, breiter. Das caudal gelegene, im ganzen sehr schmale, dorsal wenig breiter werdende Epimeron, grenzt ventral an die Coxa. Das ventrale, vor den Mittelhüften gelegene Sklerit (‚precoxal bridge') ist von der Form einer an der Spitze eingekerbten fünfseitigen Pyramide (Abb. 32). Es wird — wie Vergleiche mit *Chauliognathus* (CAMPAU, 1940) und *Priacma* (BAEHR, 1975) ergeben — im wesentlichen vom Praeepisternum gebildet. Das Basisternum ist wahrscheinlich in dieses Sklerit miteingegangen (siehe CAMPAU, 1940). In die Vertiefung des ventralen Sklerits greift der rückseitige Vorsprung des Prosternalfortsatzes (4.2.1.). Die Paracoxalnaht ist bei *Hygrobia* wie bei allen anderen Coleopteren außer *Priacma* (BAEHR, 1975) reduziert. Mithin sind keine katapleuralen Teile auszumachen.

Die Mesofurca ist gut ausgebildet. Ihre Arme sind seitlich mit der Pleuralleiste verwachsen. Eine nach LARSÉN (1966) und MATSUDA (1970) bei den meisten Coleopteren vorhandene Spina fehlt.

Die Hüfthöhlen werden cranial von den Supracoxalloben (‚supracoxal lobes', LARSÉN) des Praeepisternum, lateral von denselben sowie von den Supracoxalloben des Epimeron gebildet. Dieser Typ von Begrenzung der Mittelhüfthöhlen wird von LE CONTE & HORN (1883) als ‚disjunct' bezeichnet.

Eine Postcoxalbrücke ist — wie bei allen anderen Coleopteren (LARSÉN, 1966) — nicht ausgebildet.

Der Trochantinus (Abb. 39, 40) wird wie die Basis der Coxen von den Supracoxalloben überlappt. Er ist dorsal eingefaltet und gelenkt ventral mit einer an der Basis der Hüften ausgebildeten Lamelle (Coxallamelle). Das pleurale Hüftgelenk wird von einem vom Epimeron entspringenden Zapfen (Abb. 36) gebildet, der mit einem kräftigen, dorsalwärts gerichteten Fortsatz der Coxallamelle artikuliert. Ein weiterer, ventralwärts gerichteter Fortsatz des Epimeron überlappt den Trochantinus und die Coxallamelle median (Abb. 36). Die Bewegungsfreiheit der Mittelhüfte ist weitgehend auf eine Rotation um ihre Längsachse beschränkt.

Das Mittelbein ähnelt dem Vorderbein in hohem Maße (Abb. 30). Die Behaarung von Femur und Tibia ist übereinstimmend mit der des Vorderbeines. Auch sind Femur und Tibia in gleicher Weise abgeplattet und verbreitert. Die Coxa ist etwas gedrungener, das Femur etwas länger als beim Vorderbein. Die distal an der Tibia befindlichen Sporne sind deutlich schwächer. Der Geschlechtsdimorphismus im Bereich des Tarsus entspricht dem für das Vorderbein beschriebenen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


4.2.2.2. Muskulatur (Abb. 37, 38, 39, 40)

Dorsale Muskulatur

**M 28**; M. mesonoti primus:
Zieht vom ersten zum zweiten Phragma. Entgegen der Auffassung von BAUER (1910) drückt der Muskel das „Schildchen" gegen die Elytren und hält diese so in Ruhestellung (STELLWAAG 1914; LARSÉN, 1966).

BAEHR (*Priacma*): 23; — LARSÉN: Fehlt unter den untersuchten Arten nur bei *Blaps* und *Otiorhynchus* (stark reduzierter Flugapparat). — MATSUDA: t-14.

M 29; M. mesonoti secundus:
Fehlt bei *Hygrobia*. Bei *Priacma* (BAEHR), allen Polyphagen mit gut entwickeltem Flugapparat und wenigen Adephagen (*Elaphrus, Haliplus;* LARSÉN, 1966) vorhanden.

Ventrale Muskulatur

**M 30**; M. mesosterni primus:
Zieht von der Profurca zur Mesofurca. Er wirkt als Retractor des Prothorax.

BAEHR (*Priacma*): 25; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten vorhanden; — MATSUDA: s-13.

M 31; M. mesosterni secundus:
Ist bei *Hygrobia* reduziert (auch die Spina ist reduziert, 4.2.2.1.). Fehlt nach LARSÉN (1966) unter den Adephagen außerdem bei den Haliplidae, *Platambus* und *Acilius* sowie bei den meisten Polyphagen. Bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975).

Dorsoventraler Muskel

**M 32**; M. dorsoventralis:
Der Muskel entspringt am Furca-Arm und inseriert seitlich am Mesophragma mit einer dünnen Sehne. Er zieht das Metanotum nach unten.

BAEHR (*Priacma*): 32; — LARSÉN: Unter den untersuchten Adephagen nur bei *Acilius* und *Dytiscus*. Auch bei verschiedenen Polyphagen reduziert. — MATSUDA: t-s 1.

Laterale Muskeln

**M 33**; M. notopleuralis:
Ein kurzer Muskel, der von dem ventrocraniad gerichteten Fortsatz der Pleuralleiste (siehe oben) zum anterolateralen Rand des Mesonotum zieht. Der Muskel bewirkt eine Senkung des Vorderrandes des Notums und damit eine Anhebung des „Schildchens". Dadurch wird das Aufklappen der Elytren bewirkt.

BAEHR (*Priacma*): 29; — LARSÉN: Fehlt im allgemeinen bei Arten mit reduziertem Flugvermögen (*Carabus, Cychrus, Meloe, Blaps*), aber auch bei *Cicindela* und *Gyretes*. — MATSUDA: t-p 3.

**M 36**; M. pleura-alaris:
Der ebenfalls kurze Muskel entspringt wie der vorherige und inseriert am Axillare 3. Er hält das dritte Axillarsklerit und die Alula in der für geschlossene Elytren charakteristischen Stellung.

BAEHR (*Priacma*): 30; — LARSÉN: Fehlt bei *Chychrus, Carabus nemoralis, Orectochilus, Orectogyrus, Gyretes* sowie bei Polyphagen mit reduziertem Flugvermögen *Blaps, Niptus*). — MATSUDA: t-p 14.

M 37; M. furca-pleuralis:
Fehlt bei *Hygrobia* und laut LARSÉN (1966) bei Adephagen, deren Mesofurca mit der Pleuralleiste verschmolzen ist (zum Beispiel *Cicindela, Cychrus, Broscus*). Nach eigenen Untersuchungen entgegen den Angaben LARSÉNs bei den Dytiscidae nicht vorhanden. Bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975).

M 38; M. profurca-mesepisternalis:
Fehlt bei *Hygrobia* ebenfalls. Kommt nach LARSÉN (1966) nur bei den Carabidae und Gyrinidae vor.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


Beinmuskeln

M 39; M. noto-trochantinalis:
Entspringt vom craniolateralen Rand des Mesonotum und inseriert am Trochantinus (Abb. 40). Wirkt wie M. pleura-alaris als Heber der Elytren.

BAEHR (*Priacma*): 36; — LARSÉN: Fehlt bei den Gyrinidae (Trochantinus im Mesothorax reduziert) und bei allen untersuchten Polyphagen. — MATSUDA: t-ti(cx) 1.

M 40; M. noto-coxalis:
Der kräftigste Muskel im Mesothorax. Er besteht aus mehreren Bündeln, die am Scutum entspringen und mit einer gemeinsamen Sehne an der Coxa inserieren (Abb. 39). Wirkt ebenfalls als Heber der Elytren.

BAEHR (*Priacma*): 37; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten außer *Orectogyrus* und *Gyretes* vorhanden. — MATSUDA: t-cx 6 oder 7.

M 41; M. episterno-coxalis:
Ein breiter, kräftiger Muskel, der großflächig am Episternum entspringt. Seine Sehne zieht unter der dorsalen Einfaltung des Trochantinus durch und inseriert an der Coxa (Abb. 39). Er bewirkt eine Rotation der Hüfte nach vorn.

BAEHR (*Priacma*): 38; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten außer *Orectogyrus* und *Gyretes* vorhanden. — MATSUDA: p-cx 5.

M 42; M. coxa-basalaris:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei allen übrigen untersuchten Adephagen, außer den Haliplidae (LARSÉN, 1966).

M 43; M. coxa-subalaris:
Der kräftige Muskel zieht von der Sehnenplatte des Subalare zur gemeinsamen Sehne mit M. noto-coxalis. Nach LARSÉN (1966) wirkt der Muskel bei fixierten Elytren als Remotor der Hüfte. Daneben soll er Einfluß auf die Bewegung der Elytren haben.

BAEHR (*Priacma*): 40, setzt bei *Priacma* caudal von M. noto-coxalis an der Coxa an. — LARSÉN: Fehlt bei *Orectogyrus* und *Gyretes* sowie bei allen untersuchten Polyphagen außer *Ptinus fur*. Inseriert bei manchen Arten unabhängig von M. noto-coxalis, bei anderen gemeinsam mit M. noto-coxalis. — MATSUDA: t-cx 8.

M 44; M. furca-coxalis anterior:
Dieser kurze, schwache Muskel entspringt seitlich an der Furcabasis und inseriert craniolateral an der Coxa (Abb. 38). Er rotiert die Hüfte nach vorn.

BAEHR (*Priacma*): 41; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten außer den Gyrinidae vorhanden. — MATSUDA: s-cx 5.

M 45; M. furca-coxalis lateralis:
Ein äußerst schwacher, fächerförmiger Muskel, der lateral an der Furca entspringt und mit einer langen dünnen Sehne distal am Gelenkfortsatz der Coxa inseriert. Die Funktion dieses sehr stark in Reduktion begriffenen Muskels erscheint unklar. Möglicherweise dient er als Proprio-rezeptor.

BAEHR (*Priacma*): 42; — LARSÉN: Kommt bei den untersuchten Dytiscidae und einige Polyphagen vor. — MATSUDA: s-cx 2.

M 46; M. furca-coxalis posterior:
Der weitaus kräftigste Furcacoxalmuskel. Entspringt großflächig lateral an der Furca, caudal von M. furca-cox. lat. (Abb. 37, 38) und inseriert an der Coxa vor der Insertion der gemeinsamen Sehne von M. noto-cox. und M. coxa-subalaris. M. furca-cox. post. rotiert die Hüfte caudalwärts.

BAEHR (*Priacma*): 43; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten außer *Orectogyrus*. – MATSUDA: s-cx 3.

M 47; M. noto-trochanteralis:
Entspringt medial von M. noto-trochantinalis und inseriert an der Trochantersehne. Er wirkt als Depressor des Trochanter.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

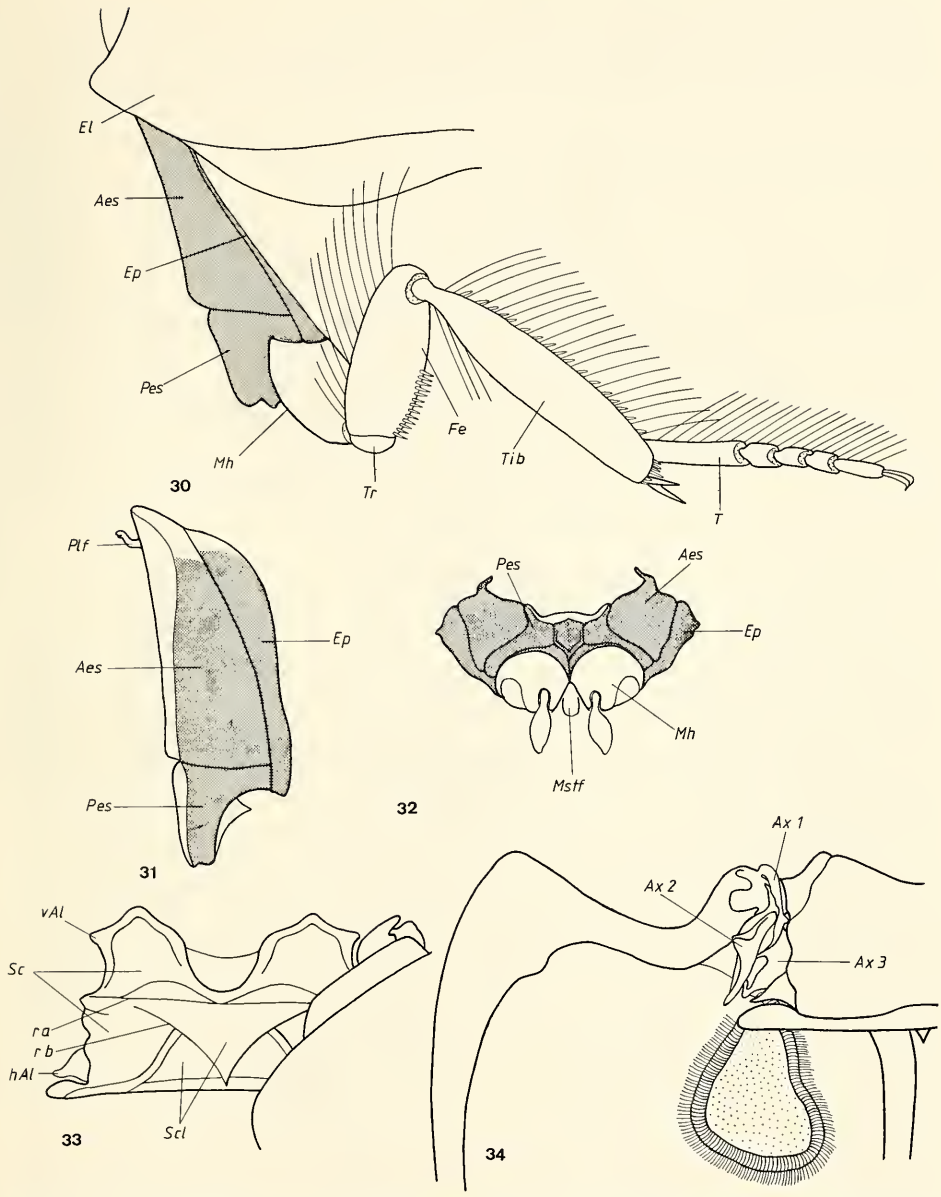




Abb. 30—34. Mesothorax. — 30. Seitenansicht, ♀; — 31. Seitenansicht ohne Elytren, — 32. Ventralseite, — 33. Notum, dorsal; — 34. Notum, ventral, Elytren geschlossen.

Baehr (*Priacma*): 44; — Larsén: Bei allen untersuchten Adephaga. Fehlt bei den untersuchten Polyphaga. — Matsuda: t-tr 1.

**M 48**; M. episterno-trochanteralis:
Entspringt dorsocranial am Episternum, vor M. episternocoxalis und inseriert an der Trochantersehne. Er wirkt ebenfalls als Depressor des Trochanter.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

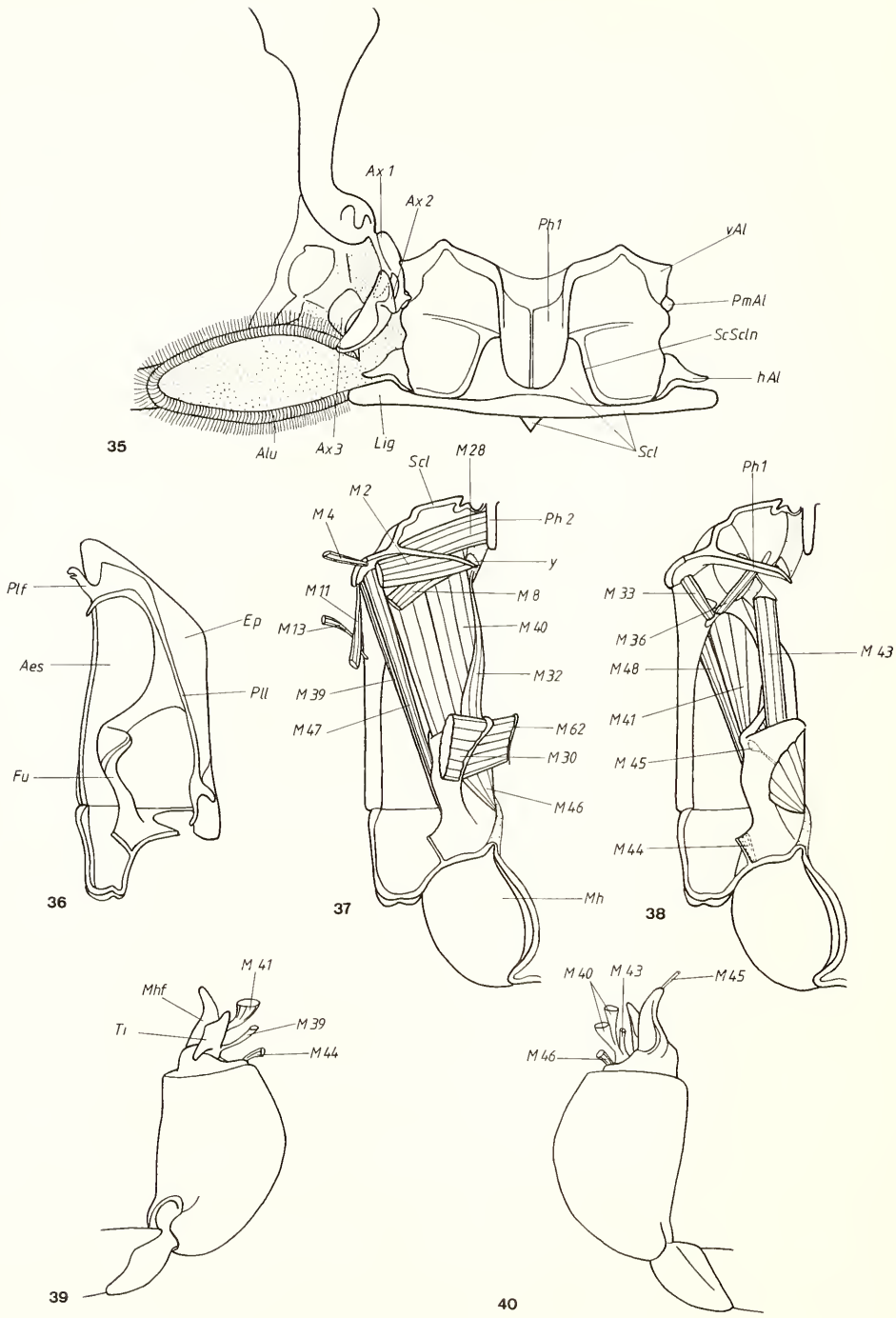




Abb. 35—40. Mesothorax. — 35. Notum, ventral, Elytren geöffnet; — 36. Skelet von median, — 37. Muskulatur von median, — 38. Muskeln teilweise entfernt, — 39. Coxa von innen, — 40. Coxa von außen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


BAEHR (*Priacma*): 45, entspringt bei *Priacma* im ventralen Bereich der Pleuralleiste. — LARSÉN: Bei allen untersuchten Adephagen und den meisten Polyphagen vorhanden. Entspringt laut LARSÉN (1966) caudal von M. episterno-coxalis. Dies trifft zumindest für *Hygrobia* nicht zu. — MATSUDA: p-tr 1.

M 51; M. sterno-trochanteralis:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei allen anderen untersuchten Coleopteren außer den Gyrinidae (LARSÉN, 1966).

**M 52**; M. furca-trochanteralis:
Entspringt am Furcalarm, zwischen dem Ursprung von M. furca-cox. post. und der Pleuralleiste und inseriert an der Trochantersehne. Funktion wie bei M. noto-trochanteralis und M. episterno-trochanteralis.
BAEHR (*Priacma*): 47; — MATSUDA: s-tr 1.

**M 52**; M. coxa-trochanteralis medialis:
Ursprung, Insertion und Funktion entsprechend wie bei M 21.

**M 53**; M. coxa-trochanteralis lateralis:
Ursprung, Insertion und Funktion entsprechend wie bei M 22.

### 4.2.3. Metathorax

#### 4.2.3.1. Allgemeines

Der Metathorax übertrifft wie bei allen anderen Coleopteren die davor gelegenen Thoraxsegmente an Umfang bei weitem (Flugfunktion). Die nicht von den Elytren bedeckten ventralen und seitlichen Teile sind stark sklerotisiert und in sich verfestigt, während sich unter den Elytren membranöse und halbmembranöse Bereiche finden.

Das Tergum ist gut zweimal so breit und zweimal so lang wie das des Mesothorax. Es ist in Praescutum, Scutum, Scutellum und ein wohlausgebildetes Postnotum gegliedert. Wie Vergleiche mit *Chauliognathus pennsylvanicus* (CAMPAU, 1940) ergaben, handelt es sich bei dem Praescutum um ein median gelegenes, aufrecht stehendes Sklerit am Vorderrand des Tergum (Abb. 49). Die Anheftungsstelle der Intersegmentalmembran fällt mit der Praescutoscutalnaht zusammen. Der Auffassung von SNODGRASS (1935) (und LARSÉN, 1966, mit Einschränkung), weite Teile im cranialen Bereich des Tergum einschließlich der vorderen Alarfortsätze als Praescutum zu definieren, kann in Übereinstimmung mit CAMPAU (1940) und MATSUDA (1970) nicht gefolgt werden. Eine angedeutete Naht an der Basis des Praescutum stellt möglicherweise die Antecosta dar und würde somit ein schmales Acrotergit abgrenzen.

Das mediane Phragma ist deutlich zweigeteilt und nur an der Basis verschmolzen. Daneben finden sich auch schmälere seitliche Phragma-Anteile. Medial von diesen finden sich zwei ventralwärts gerichtete Fortsätze.

Das stark gewölbte Scutum ist das bei weitem ausgedehnteste Sklerit des Notum. Anteromedian wird durch die Parapsidalnähte ein steil ansteigendes Sklerit abgegrenzt, an das sich cranial das Praescutum anschließt (Abb. 48). Caudal schiebt sich das Scutellum zwischen die Scutumhälften. Die Scutoscutellarnaht ist deutlich. Im Innern entspricht ihr eine kräftige Leiste. Seitlich wird das Scutellum teilweise von Scutum-Bereichen überlagert, die von den Alacristae (CRAMPTON, 1918) begrenzt werden. Die zwischen den Alacristae gelegene Einsenkung dient zur Aufnahme des Analrandes der Elytren in Ruhestellung. Nach vorn wird diese Einsenkung durch ein spaltförmiges membranöses Feld abgegrenzt.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


Lateral, am Vorderrand des Scutum, ist ein relativ ausgedehnter vorderer Alarprocessus ausgebildet. Er hat die Form eines schmalen, geschwungenen Dreiecks und wird vom Scutum durch die ‚anterolateral scutal suture' (MATSUDA, 1970) abgegrenzt. Das Praealarsklerit (‚muscle disc', MATSUDA, 1970) ist deutlich vom vorderen Alarprocessus getrennt. Ein deutlich hervortretender postmedianer Alarprocessus fehlt. Der hintere Alarprocessus hingegen ist gut entwickelt.

Die Axillaria ähneln in Form und Anordnung weitgehend denen von *Calosoma* (TIETZE, 1963). Das typischerweise zweiteilig erscheinende, langgestreckte Axillare 1 gelenkt medial scharnierartig mit dem vorderen Alarprocessus (cranial) und dem Seitenrand des Scutum (caudal). Seitlich stellt es die Verbindung zu dem schmalen, geschwungenen Axillare 2 her. Dieses ruht auf dem pleuralen Flügelgelenkkopf. Das Axillare 3 gelenkt medial mit dem hinteren Alarprocessus und cranial mit dem ersten und zweiten Axillare. Es besitzt einen relativ weit in den Flügel ragenden lateralen Fortsatz. Zwischen erstem und zweitem Axillare findet sich noch ein kleines Skleritstück, an dem die M. pleura-alaris a und b ansetzen (4.2.2.2.).

Die nur schwach angedeutete Mittelplatte liegt zwischen dem Vorderrand von Axillare 3 und dem Seitenrand von Axillare 2.

Im Gegensatz zum Mesothorax findet sich im Metathorax ein freies Basalare. Es ist durch eine Membran mit dem pleuralen Flügelgelenkkopf verbunden. Dorsal artikuliert es mit dem Dorn der Flügelvorderrandadern (Abb. 40, 42 und 47). Es arretiert den Flügel in Flug- oder Ruhelage (TIETZE, 1963). Über ein Ligament ist das Basalare mit einer großflächigen Sehnenkappe verbunden. Das Subalare wird durch eine ausgedehnte Muskelscheibe repräsentiert, die zum größten Teil in die zwischen Tergum und Pleura gelegene Membran eingelagert ist, am Rand jedoch frei ins Innere des Metathorax ragt. Caudal ist das Subalare wie bei *Calosoma* (TIETZE, 1963) mit dem hinteren Alarprocessus verwachsen. Im hinteren Bereich wird die Verbindung zwischen Flügel und Tergum von den Axillarligamenten hergestellt. Diese stellen Verlängerungen der sehr schmalen Seitenausläufer des Scutellum dar.

Den Abschluß des Tergum bildet das Postnotum (Abb. 41, 48). Im Gegensatz zu dem Postnotum des Mesothorax (‚yoke plates') ist es wohl ausgebildet, was nach LARSÉN (1966) für alle Coleopteren gilt. Es hat die Form einer mäßig breiten Spange und überragt das Scutum seitlich deutlich, Median und seitlich ist es durch Membranen vom Scutellum getrennt, dazwischen jedoch fest mit diesem verwachsen. An seinem Hinterrand ist das Postnotum ventralwärts eingeschlagen und bildet so das Metaphragma. Ein schmales Sklerit, das caudolateral an das Postnotum grenzt, ist dem ersten abdominalen Stigma zuzurechnen.

Die Pleura wird durch die Pleuralnaht, der im Innern eine ausgedehnte Pleuralleiste entspricht, in episternale und epimerale Anteile gegliedert. Die Pleuralnaht steigt relativ steil an, verglichen mit den nahezu horizontal verlaufenden Pleuralnähten der Dytiscidae, Noteridae und Gyrinidae. Dies dürfte mit der gedrungenen, besonders im Thoraxbereich hochgewölbten Körpergestalt von *Hygrobia* zusammenhängen. Cranial bildet die Pleuralleiste den pleuralen Flügelgelenkkopf, caudal das pleurale Hüftgelenk. Ein Pleuralarm, der nach LARSÉN bei den Dytiscidae besonders ausgeprägt ist, fehlt.

Das hinter der Pleuralnaht gelegene Epimeron ist bei geschlossenen Elytren völlig von diesen verdeckt. Es gliedert sich entsprechend den Angaben von LARSÉN (1966) in ein sehr schmales ventrales Sklerit, eine breitete ‚semimembranous area' und ein kleines, dreieckiges dorsales Sklerit, das sich zwischen den Seitenrand des Postnotum und das Subalare schiebt (Abb. 41). Die ‚semimembranous area' dient nach LARSÉN (1966) mittels ihrer

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


besonderen Oberflächenbeschaffenheit — und einer entsprechenden Oberflächenbeschaffenheit des Costalrandes der Elytren – der Arretierung der Elytren in Ruhestellung. Nach hinten schließt sich an das Epimeron das dem Abdomen zuzuordnende sogenannte ‚dome-shaped sclerit' (LARSÉN, 1966) an.

Das laterocraniale Sklerit der Pleura muß wie im Mesothorax in Übereinstimmung mit der Auffassung von CAMPAU (1940) und MATSUDA (1970) als Anepisternum gedeutet werden. Es ist annähernd von der Form eines gleichseitigen Dreiecks. Craniomedial gelenkt es mit dem Supracoxallobus des Mesepimeron, wodurch ein fester Zusammenhalt beider Segmente hergestellt wird. Durch die Anapleuralnaht wird das Anepisternum vom ventralen Sklerit, dem Praeepisternum — in das möglicherweise Teile des Basisternum eingegangen sind — getrennt. Anders als im Mesothorax, weist das Praeepisternum im Metathorax eine deutliche mediane Naht auf (‚discriminal line', CAMPAU, 1940). Im Innern entspricht dieser Naht eine relativ hohe Leiste (‚median ridge', LARSÉN, 1966). Diese Naht oder Leiste stellt den Zusammenschluß der Subcoxae dar (BAEHR, 1975). Cranial bildet das Praeepisternum einen kräftigen Metasternalfortsatz, in den das distale Ende des Prosternalfortsatzes eingelagert ist. Im Gegensatz zu den übrigen Hydradephagen besteht kein Kontakt zwischen Meso- und Meta„sternum".

Die hinteren Wände der Hüfthöhlen der Mesocoxae werden nach BAEHR (1975) vom Spinasternum 2 (eine Spina ist nicht vorhanden) und vom Praesternum 3 gebildet. Supracoxalloben werden vom Praeepisternum — wie bei den Dytiscidae (LARSÉN, 1966) — nicht ausgebildet.

Caudal ist eine kurze, die Anapleuralnaht nicht erreichende Transversalnaht ausgebildet. Sie wird im Innern durch eine kurze, seitlich auf den Vorderrand der Hinterhüften treffende Leiste repräsentiert (‚transverse ridge'. EVANS, 1976). Bei dem durch die Transversalnaht abgegrenzten Sklerit handelt es sich nach MATSUDA (1970) und BAEHR (1975) um das Katepisternum, in das möglicherweise der Trochantinus miteingegangen ist.

An das Katepisternum schließen sich die den Metathorax in seiner ganzen Breite durchsetzenden Hinterhüften an. Sie sind zwar nicht, wie bei den Dytiscidae, Noteridae und *Gyrinus* bogenförmig weit cranialwärts ausgedehnt, haben aber — verglichen mit den Metacoxae der Carabidae und Haliplidae — eine deutliche Streckung erfahren. Seitlich stoßen sie an das Epimeron. Die medianen Wände sind zu einem großflächigen Intercoxalseptum verwachsen. Aufgrund dessen und aufgrund der starren Verbindung von Hüftvorderrand und Katepisternum bzw. Praeepisternum sind die Hinterhüften völlig unbeweglich. Die vorderen Hüftwände sind relativ völlig unbeweglich. Die vorderen Hüftwände sind relativ niedrig, während die hinteren weit in das Körperinnere ragen. Diese sind über eine weite Membran mit dem zweiten Abdominalsternit verbunden. Die deutlich abgesetzten mittleren Hüftpartien (Abb. 42) sind caudal in eine Vertiefung der vom zweiten und dritten Abdominalsternit gebildeten Wand eingelagert. Lateral an der hinteren Hüftwand findet sich ein kräftiger, als Muskelansatzstelle dienender Fortsatz (Abb. 46, 47).

Die langgestreckte, gut ausgebildete Furca (Abb. 43, 46) besitzt relativ schwache ventrolaterale Arme (‚ventrolateral projections', CROWSON, 1938), die dem M. furcacoxalis lateralis (M 82) als Ursprung dienen und wesentlich kräftigere dorsolaterale Arme (‚dorsolateral projections', CROWSON, 1938), an denen der M. dorsoventralis secundus (M 65) ansetzt. Die vorderen Arme sind durch eine relativ breite ‚median excavation' (CROWSON, 1938) getrennt. Am Hinterrand dieser Aushöhlung findet sich noch ein ventralwärts gerichteter unpaarer Fortsatz (‚ventral process', CROWSON, 1938).

Die Hinterextremitäten unterscheiden sich vor allem durch den Bau der Hüften von den Vorder- und Mittelextremitäten. Daneben sind die Trochanteren erheblich vergrößert, die

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


Femora besitzen keine Schwimmhaare und die Tarsenglieder sind stark verlängert, abgeflacht und durchgehend beidseitig mit Schwimmhaaren besetzt. Die Hinterbeine beider Geschlechter sind gleich.

4.2.3.2. Muskulatur (Abb. 44, 45, 47)

Dorsale Muskeln

**M 60**; M. metanoti primus:
Ein breiter, kräftiger Muskel, der beiderseits der Medianlinie vom zweiten zum dritten Phragma zieht. Einer der Hauptflugmuskeln. Wirkt als Flügelsenker.

BAEHR (*Priacma*): 50; — LARSÉN: Bei allen Coleopteren mit wohlentwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — MATSUDA: t-14; — BEUTEL & BELKACEME (im Druck): Fehlt bei allen untersuchten Exemplaren von *Noterus*.

**M 61**; M. metanoti secundus:
Der ebenfalls breite Muskel entspringt am Scutum lateral von den Alacristae und zieht nach hinten außen, wo er seitlich von M. metanoti primus am dritten Phragma inseriert. Er zählt wie M. metanoti primus zu den indirekten Flugmuskeln und wirkt nach MATSUDA (1970) als Antagonist zu diesem.

BAEHR (*Priacma*): 51, verläuft hier gänzlich lateral von M. metanoti primus. — LARSÉN: Bei allen Coleopteren mit gut entwickelten Flugapparat außer den Gyrinidae. — MATSUDA: t-12; — BEUTEL & BELKACEME: Auch dieser Muskel war bei keinem der untersuchten Exemplare von *Noterus* vorhanden.

Ventrale Muskeln

**M 62**; M. metasterni primus:
Ein relativ kräftiger Muskel, der von den vorderen Furcalarmen der Metafurca zur Mesofurca zieht. Er dient dem Zusammenhalt von Meso- und Metathorax.

BAEHR (*Priacma*): 52; — LARSÉN: Fehlt nur bei wenigen Polyphagen. — MATSUDA: s-13.

M 63: M. metasterni secundus:
Fehlt bei *Hygrobia*. Nach LARSÉN (1966) bei *Haliplus* und den meisten Carabidae vorhanden. Auch bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975).

Dorsoventrale Muskeln

**M 64**; M. dorsoventralis primus:
Entspringt am Praeepisternum, seitlich der Medianleiste und inseriert anterolateral am Notum. Wirkt als Flügelheber.

BAEHR (*Priacma*): 55; — LARSÉN: Bei allen Coleopteren mit gutem Flugvermögen, außer den Gyrinidae. — MATSUDA: t-p 5, 6. — BEUTEL & BELKACEME: Bei allen untersuchten Exemplaren von *Noterus* reduziert.

**M 65**; M. dorsoventralis secundus:
Ein dünner Muskel, der von den dorsolateralen Furca-Armen zum Seitenrand des Postnotum zieht. Nach LARSÉN (1966) reguliert der Muskel die Stellung von Furca und Postnotum.

BAEHR (*Priacma*): 62; — LARSÉN: Bei den meisten untersuchten Adephagen und allen Polyphagen vorhanden. Fehlt bei *Cychrus, Carabus, Broscus, Haliplus* und den Gyrinidae. — MATSUDA: t-s 1; — BEUTEL & BELKACEME: Bei *Noterus* vorhanden, aber sehr kurz und breit.

M 66; M. dorsoventralis tertius:
Fehlt bei *Hygrobia*. Vorhanden bei *Priacma* (BAEHR, 1975), den meisten Polyphagen und den Dytiscidae (LARSÉN, 1966).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



Laterale Muskeln

M 67; M. pleura-praealaris:
Der äußerst kurze Muskel entspringt am Praealarsklerit und inseriert an der Pleuralleiste wenig unterhalb vom pleuralen Flügelgelenkkopf. Nach LARSÉN (1966) soll der Muskel den pleuralen Flügelgelenkkopf nach innen ziehen.

BAEHR (*Priacma*): 58; — LARSÉN: Fehlt nur bei Käfern mit stark reduziertem Flugapparat wie *Carabus nemoralis, Cychrus, Niptus, Meloe* und *Otiorhynchus.*

M 68; M. noto-pleuralis:
Fehlt bei *Hygrobia.* Nach LARSÉN (1966) nur bei frischgeschlüpften Carabidae vorhanden und bei *Ips.* Bei *Priacma* laut BAEHR (1975) vorhanden.

M 69; M. noto-basalaris:
Zieht vom Hinterrand des vorderen Alarprocessus zur Muskelscheibe des Basalare. Ein direkter Flugmuskel, der in Interaktion mit M. sterno-basalaris tritt.

BAEHR (*Priacma*): 57; — LARSÉN: Bei allen Coleopteren mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Orectochilinae und den Cicindelidae. — MATSUDA: t-p 8.

M 70; M. epimero-subalaris:
Der relativ breite, flache Muskel entspringt am Seitenrand des Postnotum und inseriert am Subalare. Nach LARSÉN (1966) übt der Muskel eine Kontrollfunktion über die Stellung des Axillare 2 aus, das über ein Ligament mit dem Subalare in Verbindung steht.

BAEHR (*Priacma*): 66, entspringt hier an der dorsal vom Epimeron gelegenen Membran. — LARSÉN: Ursprung im hinteren Bereich des Epimeron? Fehlt unter den untersuchten Adephagen nur bei *Aulonogyrus.* Auch bei den meisten Polyphagen vorhanden. — MATSUDA: t-p 5.

M 71; M. pleura-alaris:
Ein zweiteiliger Muskel.
M 71 a: Ein breiter, extrem kurzer Muskel, der dorsocranial am Epimeron, unmittelbar hinter der Pleuralleiste entspringt und mit einer dünnen Sehne an dem kleinen, zwischen erstem und drittem Axillare gelegenen Skleritstück inseriert.
M 71 b: Entspringt dorsocranial am Anepisternum, vor der Pleuralleiste und inseriert wie M 71 a.
Nach LARSÉN (1966) bewirken beide Anteile eine Hebung des Lateralfortsatzes des dritten Axillare und damit eine Faltung des Flügels entlang der plica basalis, der plica vannalis und der plica jugalis.

BAEHR (*Priacma*): 60, 61; — LARSÉN: Zum Teil auch dreiteilig. Bei allen Coleopteren mit gut entwickeltem Flugapparat außer *Orectogyrus* und *Gyretes.* — MATSUDA: t-p 14, t-p 13.

M 72; M. sterno-episternalis:
Fehlt bei *Hygrobia.* Er kommt bei *Priacma* (BAEHR, 1975), Dytiscidae, Haliplidae, *Dineutes, Orectochilus, Orectogyrus, Gyretes* und vielen Polyphagen vor (LARSÉN, 1966).

M 73; M. sterno-basalaris:
Der kräftige Muskel entspringt am „Sternum", lateral von M. dorsoventralis primus und inseriert an der Muskelscheibe des Basalare. Er spielt eine wichtige Rolle als Pronator und Depressor des Flügels.

BAEHR (*Priacma*): 65; — LARSÉN: Bei allen Coleopteren mit gut entwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — MATSUDA: p. 3.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## Beinmuskeln

M 74; M. noto-trochantinalis:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei allen anderen Adephagen und vielen Polyphagen (LARSÉN, 1966). Bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975).

**M 75**; M. noto-coxalis anterior:
Ein sehr kräftiger Muskel, der vom Notum (die Ansatzstelle liegt hinter der von M. dorsoventralis primus) zur ventralen Fläche der Hinterhüfte zieht. Ursprünglich ein beinbewegender Muskel, ist M. noto-cox. ant. bei Käfern und anderen Insektenordnungen zu einem mächtigen indirekten Flugmuskel geworden. Er wirkt als Depressor des Tergum, das heißt, als Flügelheber und somit als Antagonist von M. metanoti primus.

BAEHR (*Priacma*): 70; — LARSÉN: Bei vielen Polyphagen und allen Adephagen mit gut entwickeltem Flugvermögen außer den Gyrinidae. — MATSUDA: t-ti(cx) 3; — BEUTEL & BELKACEME (im Druck): Bei allen untersuchten Exemplaren von *Noterus* reduziert.

**M 76**; M. noto-coxalis posterior:
Der dünne Muskel entspringt posterolateral am Notum und inseriert mit einer dünnen Sehne am lateralen Fortsatz der hinteren Hüftwand. Infolge der Immobilisierung der Hinterhüften hat M. noto-cox. post. seine Funktion als Rotator der Hüften verloren. Vermutlich nimmt er einen gewissen Einfluß auf die Bewegung der Flügel.

BAEHR (*Priacma*): 71; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Arten außer *Niptus*. — MATSUDA: t-cx 6, 7; — BEUTEL & BELKACEME: Bei *Noterus* vorhanden.

M 77; M. episterno-coxalis:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei allen anderen Adephagen (LARSÉN, 1966). Bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975).

M 78; M. coxa-basalaris:
Fehlt bei *Hygrobia*. Nach LARSÉN (1966) vorhanden bei *Cicindela, Elaphrus, Pterostichus, Ilybius, Gyrinus, Dineutes, Aulonogyrus* und vielen Polyphagen. Bei *Priacma* vorhanden (BAEHR, 1975).

**M 79**; M. coxa-subalaris:
Der mächtige Muskel entspringt an der Hüfte, lateral von M. noto-cox. ant. und inseriert am Subalare. Nach LARSÉN (1966) bewirkt M. coxa-subalaris die Supination des Flügels, indem er den Flügelhinterrand während des Aufschlages nach unten drückt.

BAEHR (*Priacma*): 74, — LARSÉN: Bei allen Coleopteren mit wohlentwickeltem Flugapparat außer den Gyrinidae. — MATSUDA: t-cx 8; — BEUTEL & BELKACEME: Bei allen untersuchten Exemplaren von *Noterus* reduziert.

M 81; M. furca-coxalis anterior:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei den Dytiscidae, Gyrinidae, Noteridae und Amphizoidae (EVANS, 1977; BEUTEL & BELKACEME, im Druck). Die Reduktion des Muskels dürfte in engem Zusammenhang mit der Verwachsung der medianen Hüftwände zum Intercoxalseptum bei den genannten Gruppen stehen. Nach LARSÉN (1966) ist der Muskel bei den Cicindelidae, den Carabidae und den meisten Polyphagen vorhanden. Von BELKACEME (1983) wurde der Muskel entgegen den Angaben von LARSÉN (1966) bei *Haliplus lineatocollis* nachgewiesen (mediane Hüftwände nicht zum Intercoxalseptum verwachsen).

**M 82**; M. furca-coxalis lateralis:
Ein kurzer, flacher, fächerförmiger Muskel, der an den ventrolateralen Furcalarmen entspringt und mit einer langen, dünnen Sehne lateral an der Hüfte inseriert. Er verläuft zwischen M. dorsoventralis primus und M. notocox. ant. Der Muskel dient wohl der Stabilisierung der Furca.

BAEHR (*Priacma*): 76; — LARSÉN: Bei den Cicindelidae, Carabidae, Haliplidae, einigen Dytiscidae und der Mehrzahl der Polyphagen vorhanden. — MATSUDA: s-cx 2; — BEUTEL & BELKACEME: Bei *Noterus* reduziert. — Nach eigenen Untersuchungen scheint der Muskel bei allen Dytiscidae vorhanden zu sein.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



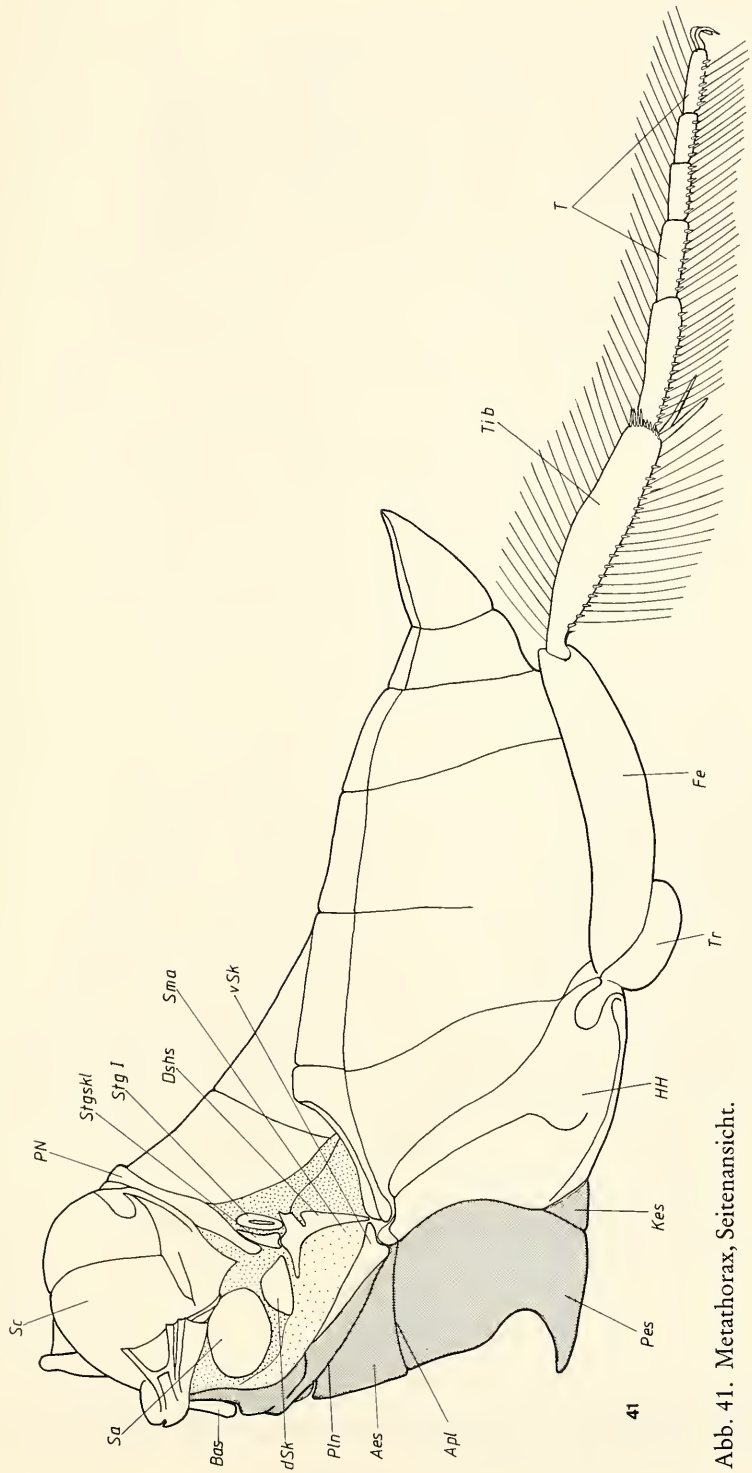



Abb. 41. Metathorax, Seitenansicht.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



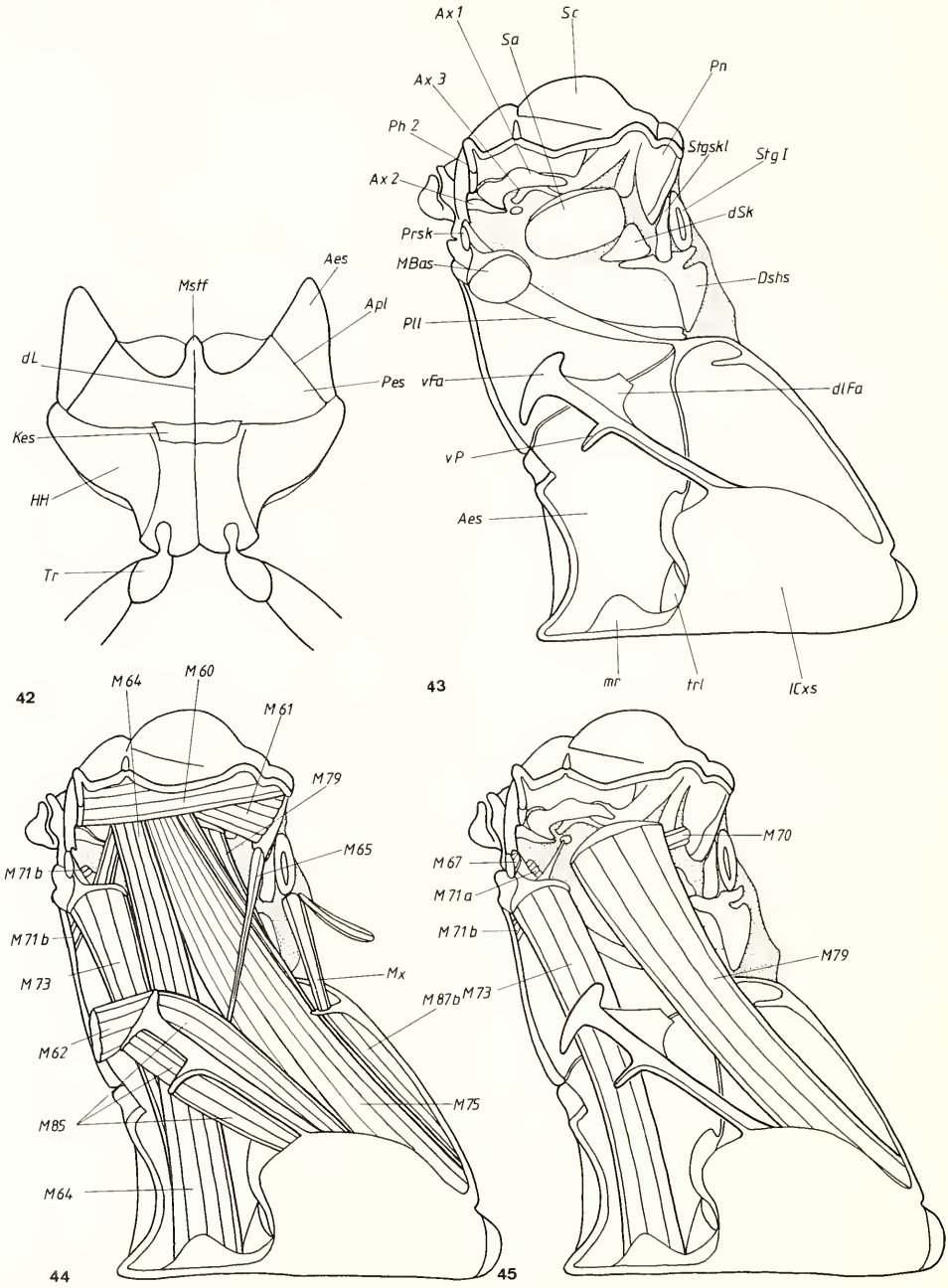



Abb. 42—45. Metathorax. — 42. Ventralansicht, — 43. Skelet von median, — 43. Muskulatur von median, — 44. Muskeln teilweise entfernt.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

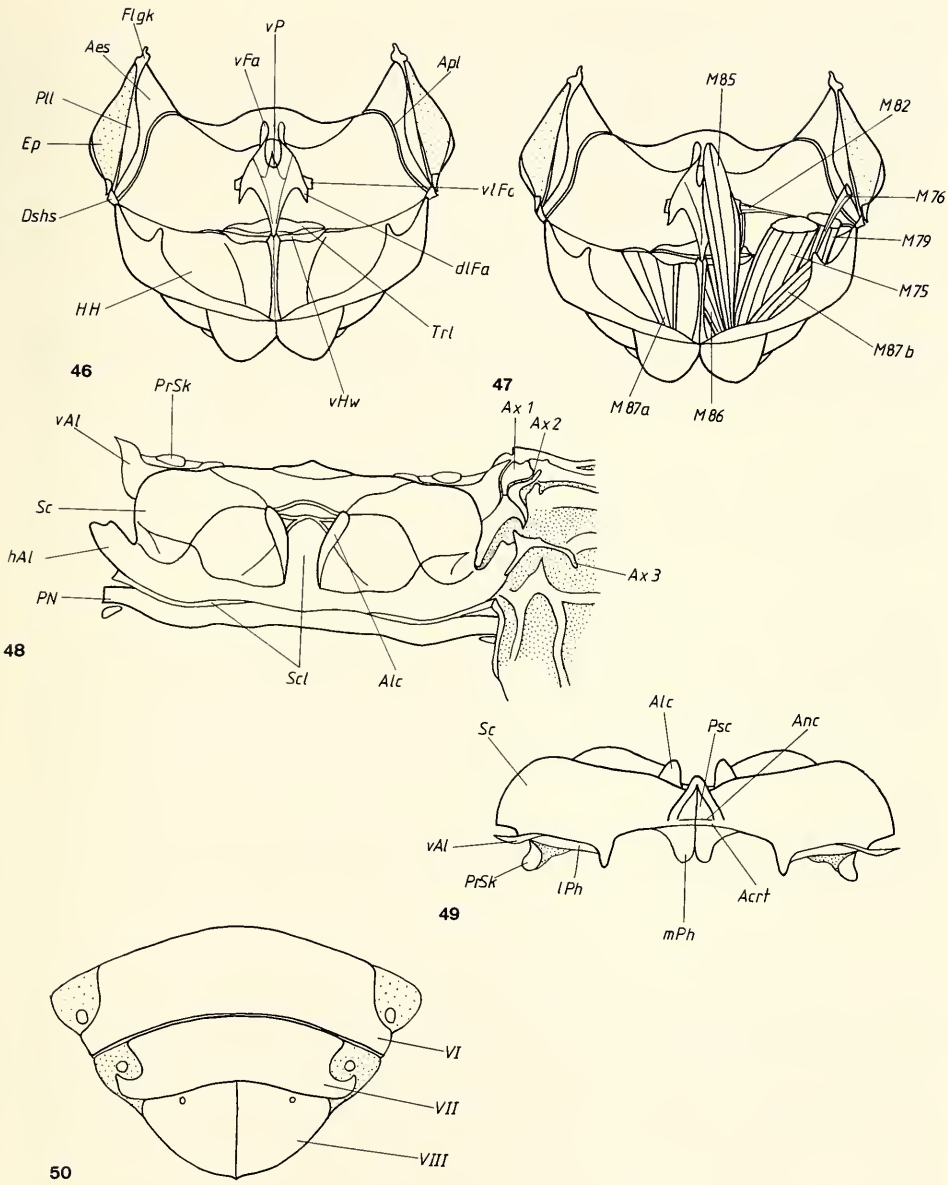




Abb. 46—50. Metathorax. — 46. Skelet von dorsal, — 47. Muskulatur von dorsal, — 48. Metanotum, dorsal; — 49. Metanotum, frontal; — 50 Abdominaltergite VI, VII und VIII.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


M 83; M. furca-coxalis posterior:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei den Dytiscidae, *Orectochilus, Orectogyrus* und *Gyretes* (LARSÉN, 1966). Bei *Haliplus* nach BELKACEME (1983) entgegen den Angaben von LARSÉN (1966) vorhanden. Die Angaben von LARSÉN beziehen sich auf *Haliplus mucronatus,* diejenigen von BELKACEME (1983) auf *Haliplus lineatocollis.* Eine Abweichung innerhalb der Gattung *Haliplus* erscheint unwahrscheinlich.

M 84; M. noto-trochanteralis:
Fehlt bei *Hygrobia* wie bei allen anderen Adephagen, außer den Gyrinidae. Kommt bei *Priacma* (BAEHR, 1975) und einigen Hydrophilidae (LARSÉN, 1966) vor.

**M 85**; M furca-trochanteralis:
Ein mächtiger Muskel, der an den vorderen, den dorsolateralen, den ventrolateralen Furca-Armen sowie am ventralen unpaaren Fortsatz der Furca entspringt und an der Trochantersehne inseriert. Er wirkt als Depressor des Hinterbeines.
BAEHR (Priacma): 80; — LARSÉN: Bei allen untersuchten Coleopteren. — MATSUDA: s-tr 1.

**M 86**; M. coxo-trochanteralis medialis:
Ein kurzer, kräftiger Muskel, der am Intercoxalseptum entspringt und an der Trochantersehne inseriert. Er wirkt ebenfalls als Depressor.
BAEHR (*Priacma*): 81; — LARSÉN: Bei allen Coleopteren.

**M 87**; M. coxo-trochanteralis lateralis:
Ein zweiteiliger Muskel.
M 87a: Entspringt an der vorderen Hüftwand und inseriert lateral am Trochanter.
M 87b: Entspringt am Fortsatz der hinteren Hüftwand und inseriert wie M 87a. Beide Anteile wirken als Levatoren des Hinterbeines.
BAEHR (*Priacma*): 82; — LARSÉN: Bei allen Coleopteren.

**Mx**:
Ein dem Abdomen zuzurechnender Muskel, der vom Fortsatz der hinteren Hüftwand an die Intersegmentalmembran ventral vom ersten abdominalen Stigma zieht.

## 5. Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse sollen im Hinblick auf eine Einordnung der Hygrobiidae im System der Hydradephaga (einschließlich Trachypachidae) ausgewertet werden. Eigene Untersuchungen am Abdomen, die im beschreibenden Teil der Arbeit nicht enthalten sind, sowie Resultate anderer Autoren (FORSYTH, 1970; BURMEISTER, 1976; BAEHR, 1979 u. a.) werden ergänzend herangezogen. Gesondert wird die Stellung der Noteridae behandelt.

Verwandtschaft wird nur als phylogenetische Verwandtschaft verstanden. Daher kommt der Suche nach Synapomorphien entscheidende Bedeutung zu. Alle Gruppierungen sollen durch gemeinsame abgeleitete Grundplanmerkmale charakterisiert werden.

### 5.1. Synapomorphien der Hygrobiidae

Die aufgeführten Merkmale gehen nur auf Untersuchungen an *Hygrobia tarda* zurück, und die gezogenen Schlußfolgerungen gelten daher strenggenommen lediglich für diese Art. Vergleiche mit der australischen Art *Hygrobia nigra* (Clark) ergaben sehr geringfügige Unterschiede: Färbung, Wölbung der Elytren, Fehlen der Epistomalnaht und verkleiner-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


tes Schildchen bei *Hygrobia nigra* (da es sich um ein geliehenes Exemplar handelte, mußte auf eine Untersuchung der inneren Anatomie leider verzichtet werden). Wie aus der Literatur hervorgeht (GANGLBAUER, 1892; FRANCISCOLO, 1979; BRITTON, 1981) zeichnet sich die ganze Familie (eine Gattung mit fünf Arten) durch eine große Uniformität aus. Aus dieser Einförmigkeit der äußeren Morphologie kann wohl auch auf eine weitestgehende Übereinstimmung in der Muskelausstattung geschlossen werden, so daß die hier angeführten Merkmale — mit Vorbehalten — wohl auch die ganze Familie der Hygrobiidae betreffende Schlüsse zulassen.

1. Mandibeln völlig frei von Borsten. — Demgegenüber sind die Mandibeln der Dytiscidae, Amphizoidae, Noteridae, Haliplidae und Trachypachidae auf ihrer Innenseite mit verschieden angeordneten Gruppen von Borsten ausgestattet. Die Mandibeln von *Gyrinus* weisen nur eine rudimentäre Beborstung auf (GUIGNOT, 1931–1933). Die Mandibeln der Carabidae[1]) sind allgemein stark beborstet (MÜLLER, 1938; KULLMANN, BÖCKELER & BUNGARD, 1975; FORSYTHE, 1972).
2. M. craniomand. int. bis zur Basis zweigeteilt. — Nach eigenen Untersuchungen sowie Befunden anderer Autoren (BAUER, 1910; HONOMICHL, 1975) ist der Muskel bei allen übrigen Adephagen (die Rhysodidae sind hier wie im folgenden nicht berücksichtigt) ungeteilt.
3. M. verticopharyngealis besteht aus zahlreichen dorsalen Muskelbündeln sowie aus zahlreichen lateralen Bündeln — bei keiner anderen untersuchten Adephagengruppe vorhanden — die zwischen oberer und unterer Partie von M. craniomand. int. an die seitliche Kopfkapselwand ziehen. Auch die Bündel von M. tentoriophar. sind gegenüber denen anderer Adephagen stark vermehrt.
4. Das distale Glied der Galea ist zweispitzig. — Bei allen übrigen Adephagen ist die Galea einspitzig.
5. Der Vorderrand des Praementum ist bogenförmig gerundet. — Bei allen übrigen Adephagen ist der Vorderrand des Praementum mehr oder weniger gerade.
6. Der Hypopharynx ist tief eingesenkt. — Eine solche Einsenkung der hypopharyngealen Region findet sich nach eigenen Untersuchungen bei keiner anderen Adephagen-Gruppe.
7. Der vordere Tentorialarm ist — im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Adephagen — schwächer als der dorsale. Bei *Gyrinus* sind vordere und dorsale Tentorialarme sowie die Tentorialbrücke reduziert (HONOMICHL, 1975). Bei *Dineutes* ist zumindest die Tentorialbrücke vorhanden (DORSEY, 1943; HATCH, 1927).
8. M. pronoto-cervicalis besteht aus zwei Bündeln, die sich in der Medianlinie überkreuzen. — Dies trifft für keine der übrigen untersuchten Adephagen zu (BAUER, 1910; HENRY, 1958; LARSÉN, 1966; HONOMICHL, 1975).
9. Die Arme der Profurca sind äußerst großflächig und schalenartig geformt. BAEHR (1979) führt als Synapomorphie der Hygrobiidae, Amphizoidae, Haliplidae und Noteridae die sehr großflächigen Profurcae an. Die Profurcae der drei letztgenannten Gruppen sind jedoch nicht merklich größer als die der Dytiscidae, Gyrinidae oder Trachypachidae.
10. Pro- und Mesocoxen sind langgestreckt und konisch. — Nach BAEHR (1979) sind für

[1]) Obwohl die Carabidae mit einiger Sicherheit keine monophyletische Gruppe darstellen (BELL, 1964, 1966, 1967; CROWSON, 1960, 1967, 1981; BURMEISTER, 1976; BAEHR, 1979) wird der Terminus aus pragmatischen Gründen beibehalten.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


den Grundplan der Adephagen verkürzte Procoxen anzunehmen. Die Verkürzung resultiert aus der Ausbildung eines ventralen Gelenkes (4.2.1.3.). Die Verlängerung der Pro- und Mesocoxen bei den Hygrobiidae dürfte mit deren Körpergestalt zusammenhängen.

11. Im Gegensatz zu allen übrigen Hydradephagen besteht bei *Hygrobia* kein Kontakt zwischen Metasternalfortsatz und Meso„sternum".
12. Prophragma verlängert, fast waagerecht nach hinten gerichtet. Die bei den Dytiscidae noch deutliche paarige Anlage ist bei *Hygrobia* nicht mehr erkennbar. Auch das Prophragma von *Gyrinus* ist stark verlängert und nach hinten gerichtet, aber der ganzen Länge nach gespalten.
13. Elytren mit Schrilleiste längs der Flügeldeckennaht. — Eine derartige Schrilleiste fehlt bei allen anderen Adephagen, auch wenn verschiedentlich auf andere Weise striduliert wird.

### 5.2. Synapomorphien der Dytiscidae

14. Kopf verkürzt. Augen nicht vorstehend; Stromlinienform. Konvergent bei den Gyrinidae und Noteridae. Bei den übrigen Hydradephagen-Gruppen findet sich entsprechend dem Grundplan der Adephagen ein langgestreckter Kopf mit mehr oder weniger stark hervortretenden Augen.
15. Scapus im Bereich der basalen Einschnürung S-förmig gekrümmt. Bei keiner anderen Adephagen-Gruppe findet sich ein so geformter Scapus.
16. Dorn der Procoxa reduziert (Baehr, 1979).
17. Hinterhüften stark nach vorn ausgedehnt, ‚transverse ridge' völlig reduziert. Konvergent bei den Gyrinidae außer *Spanglerogyrus* (Steiner & Anderson, 1981) und den Noteridae. Die Haliplidae besitzen eine durchgehende, die Amphizoidae und Hygrobiidae eine kurze Transversalleiste (Beutel & Belkaceme, im Druck).
18. Mediane Borstengruppen auf den abdominalen Sterniten. Diese Borstengruppen fehlen bei allen anderen Adephagen.
19. Zwei Zelltypen in den abdominalen Wehrdrüsen (Forsyth, 1968).

### 5.3. Synapomorphien der Hygrobiidae + Dytiscidae

20. Scapus stark verlängert. Der Scapus der Dytiscidae und Hygrobiidae ist etwa dreimal so lang wie der Pedicellus. Bei den übrigen Hydradephagen-Gruppen einschließlich der Trachypachidae höchstens zweimal so lang (Amphizoidae) wie der Pedicellus.
21. ‚Mid gular apodeme' (Dorsey, 1943) reduziert. Die Labialmuskeln entspringen an der Gula beziehungsweise am Kopfhinterrand. Eine Ausnahme unter den Dytiscidae bildet die Gattung *Graphoderus*, wo sekundär wieder ein ‚mid gular apodeme' auftritt. Wahrscheinlich konvergente Reduktionen des ‚mid gular apodeme' und entsprechende Verlagerungen der labialen Muskeln treten bei den Haliplidae und verschiedenen Carabiden-Gattungen (zum Beispiel *Omophron*, *Nebria*) auf.
22. Besitz einer prothorakalen Wehrdrüse (Forsyth, 1968, 1970). Bei *Hygrobia* mündet die Wehrdrüse seitlich zwischen Tergum und Pleura nach außen, bei den Dytiscidae dagegen anterolateral an der Halshaut. Bei beiden Gruppen münden die Zuführgänge an Siebplatten (‚sieve plates', Forsyth, 1968, 1970) in das Reservoir. Ein konvergentes Entstehen dieses Organes erscheint unwahrscheinlich.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


23. Ein Vorsprung oder Höcker auf der Hinterseite des Prosternalfortsatzes greift in eine entsprechende des Meso„sternum"[2]). Caudal ist der Prosternalfortsatz in eine Rinne des Metasternalfortsatzes eingepaßt. Innerhalb der Dytiscidae wird der Pro„sternal"-Meta„sternal"kontakt bei den Vatellini sekundär aufgegeben. Die Art der Gelenkung des Prosternalfortsatzes mit Meso„sternum" und Meta„sternum" bei den Haliplidae und Noteridae unterscheidet sich grundsätzlich von der oben beschriebenen (BAEHR, 1979). Bei *Trachypachus,* den Amphizoidae und den Gyrinidae (Ausdehnung des Meso„sternum" in Zusammenhang mit der starken Beteiligung der Mittelbeine an der Fortbewegung) besteht kein Kontakt zwischen dem Prosternalfortsatz und dem Metasternalfortsatz und auch keine besondere Verbindung zwischen dem Prosternalfortsatz und dem Meso„sternum".
24. Beine zu Schwimmbeinen umgebildet. Femora und Tibiae sind abgeplattet und verbreitert und dicht mit Schwimmhaaren besetzt. Die Femora der Amphizoidae sind schmal und nicht abgeplattet; nur an den Mittel- und Hinterbeinen tritt ein spärlicher Besatz von kurzen Schwimmhaaren auf. Wahrscheinlich konvergent entstanden sind die Schwimmbeine der Noteridae und Haliplidae. Die Hinterbeine der Haliplidae spielen bei der Fortbewegung eine untergeordnete Rolle und sind nicht abgeplattet und verbreitert. Die Mittel- und Hinterbeine der Gyrinidae sind in besonderer Weise zu Paddeln umgebildet.
25. *Hygrobia* und die Dytiscidae besitzen eine besonders große Alula mit einer kräftigen, tracheenartigen Randversteifung, die dicht mit Borsten besetzt ist. *Trachypachus* besitzt eine sehr kleine Alula mit angedeuteter Randversteifung und wenigen Randborsten, *Amphizoa* eine mittelgroße Alula mit schwacher Randversteifung und ohne Randborsten. Bei den meisten Gyrinidae (LARSÉN, 1966) und *Noterus* (übrige Noteridae?) fehlt die Alula, während sie bei den Haliplidae rudimentär vorhanden ist (GUIGNOT, 1931—33; FRANCISCOLO, 1979). Eine ähnlich gestaltete Alula wie bei *Hygrobia* und den Dytiscidae tritt bei *Calosoma maderae* auf, während nach einer Darstellung von STELLWAAG (1914) *Calosoma sycophanta* zumindest die Randbeborstung fehlt. Bei sämtlichen übrigen untersuchten Carabidae (*Carabus, Pterostichus, Nebria, Acinopus, Omophron*) ist höchstens eine schwach entwickelte Alula vorhanden.
26. *Hygrobia* und die Dytiscidae besitzen ein sehr großflächiges Intercoxalseptum. Ein ähnlich ausgedehntes Intercoxalseptum besitzen auch (vermutlich konvergent) die Noteridae, während das der Amphizoidae, Gyrinidae und Trachypachidae erheblich kleiner ist. Die medianen Hüftwände der Haliplidae sind nicht zu einem Intercoxalseptum verwachsen (BEUTEL & BELKACEME, im Druck).
27. Vorderste Abdominaltergite bei *Hygrobia* und größeren Dytiscidae (Dytiscinae, *Colymbetes*) mit langen weißlichen Haaren besetzt. Ein konvergentes Entstehen muß in Betracht gezogen werden. Geht man von einer einmaligen Entstehung aus, muß eine mehrfache Reduktion (in Zusammenhang mit geringerer Körpergröße?) innerhalb der Dytiscidae angenommen werden. Bei *Amphizoa* sind keine entsprechenden Haare vorhanden.
28. Die Hinterränder der VI. und VII. Abdominaltergite umwachsen bei beiden Gruppen in charakteristischer Weise die entsprechenden Stigmen (Abb. 49). Das Stigma VI. bei *Gyrinus* ist völlig vom Tergum VI. getrennt, während das Stigma VII. völlig in das Tergit VII. integriert ist. Bei den Haliplidae und *Noterus* sind beide Stigmen deutlich

---

[2]) Es handelt sich um das Praeepisternum, in das möglicherweise das Basisternum miteingegangen ist (4.2.2.1.).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


von den Tergiten getrennt. Vermutlich sekundäre Abweichungen innerhalb der Dytiscidae treten bei den Laccophilinae und den Hydroporinae auf (geringe Körpergröße?). Bei *Amphizoa* ist eine Umwachsung des VII. Stigma relativ deutlich, beim VI. Stigma jedoch höchstens schwach angedeutet.

29. Langgestrecktes gegabeltes beziehungsweise T-förmiges Tegmen bei *Hygrobia,* den Colymbetinae und Dytiscinae. Das Tegmen (SHARP & MUIR, 1912) entspricht der Phallobasis von SNODGRASS (1935). JABLOKOFF-KHNZORIAN (1980) interpretiert es als X. Tergit. HIEKE (1966) hält eine Deutung als sekundär sklerotisierte Zone der basalen Genitaltaschenwand für am wahrscheinlichsten. Wertet man das Merkmal als eine Synapomorphie der Dytiscidae und Hygrobiidae, muß eine sekundäre Abwandlung oder Reduktion bei *Copelatus* (nach RUHNAU & BRANCUCCI, 1984, kann *Copelatus* mit großer Wahrscheinlichkeit als die Schwestergruppe aller übrigen Dytiscidae gelten), den Hydroporinae und den Laccophilinae angenommen werden. Bei *Amphizoa* ist das Tegmen kurz und von der Gestalt eines Ankers (EDWARDS, 1950). Bei *Harpalus pubescens* Müll. (HIEKE, 1966) ist keine entsprechende Sklerotisierung vorhanden. Laut JABLOKOFF-KHNZORIAN (1980) bildet das X. Tergit bei *Haliplus* ein apikal am Penis gelegenes ‚capuchon'. Ob dieses dem von FRANCISCOLO (1979) dargestellten Tegmen von *Haliplus mucronatus* entspricht, ist unwahrscheinlich. Bei *Noterus* findet sich kein deutlich abgehobenes Tegmen (GUIGNOT, 1931—33) und bei *Gyrinus* fehlt es ganz (GUIGNOT, 1931—33; BRINCK, 1955). Ein konvergentes Entstehen des langgestreckten Tegmen bei *Hygrobia,* den Dytiscinae und Colymbetinae kann nicht gänzlich ausgeschlossen werden, ist aber unwahrscheinlich. Eine genaue Untersuchung der Muskulatur (Funktion des Tegmen?) des männlichen Genitalapparates bei *Hygrobia* und den Dytiscidae wäre dringend zu wünschen.
30. Tendenz zur Verschmelzung der abdominalen Ganglien III., IV., V., VI., VII. und VIII. untereinander und mit dem aus dem metathorakalen Ganglion sowie den abdominalen Ganglien I. und II. gebildeten Komplex. Dieser Grad der Konzentration findet sich bei *Hygrobia,* und — soweit untersucht — unter den Dytiscidae bei *Acilius sulcatus* (BRANDT, 1879) sowie bei *Copelatus* und *Hygrotus.* Eine derartige Verschmelzung findet sich unter den übrigen Hydradephagen-Gruppen und den Carabidae (ALI, 1967) nur noch bei *Peltodytes caesus* (nicht aber bei *Haliplus*). Der Wert des Merkmales ist fraglich, da offensichtlich eine hohe Variabilität besteht. Die abdominale Ganglienkette bei *Amphizoa* ist auffallend langgestreckt.

### 5.4. Synapomorphien der Amphizoidae

Bei zwei der angeführten Merkmale handelt es sich nur um graduelle Abweichungen und auch das dritte Merkmal ist — da es auch konvergent bei den Gyrinidae auftritt — nicht allzu hoch zu bewerten. In jedem Fall wäre es wünschenswert, die Monophylie der Amphizoidae noch durch weitere Merkmale zu untermauern.

31. Sehr großer Clypeus.
32. Galea eingliedrig. Konvergent bei den Gyrininae. Bei den Orectochilinae und den Enhydrinae-Dineutini fehlt die Galea ganz (HATCH, 1927; FRANCISCOLO, 1979).
33. Starke Größenreduktion der Metafurca.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


### 5.5. Synapomorphien der Amphizoidae + Hygrobiidae + Dytiscidae

34. Die Pygidialdrüse von *Hygrobia* und *Amphizoa* ist gegabelt (FORSYTH, 1968). Diese Situation kann möglicherweise als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Amphizoidae + Hygrobiidae + Dytiscidae gewertet werden, wobei die unverzweigte Pygidialdrüse der meisten Dytiscidae als sekundär entstanden gedeutet wird. Nach DETTNER (1985) treten bei *Colymbetes fuscus* Verzweigungen auf.
35. Genitalanhänge VIII. ventromedian miteinander zu einer Wanne verschmolzen, in der die zurückgezogene Vaginalpapille ruht (BURMEISTER, 1976).
36. Doppelte Geschlechtsöffnung (BURMEISTER, 1976).
37. Tergoapodemalring unterbrochen. Bei den Cicindelidae, Carabidae (HIEKE, 1966), Trachypachidae (JABLOKOFF-KHNZORIAN, 1980), Haliplidae (FRANCISCOLO, 1979) und *Noterus* wird das IX. Segment durch einen geschlossenen, langgestreckten Chitinring (Tergoapodemalring, HIEKE, 1966) und ein unterschiedlich ausgedehntes, bei den Cicindelidae und Carabidae (*Harpalus pubescens,* HIEKE, 1966) asymmetrisches Sklerit gebildet. Dieser Tergoapodemalring ist bei *Amphizoa* durch einen schmalen Spalt, bei *Hygrobia* und vermutlich im Grundplan der Dytiscidae (*Copelatus, Hyphydrus*) hingegen breit unterbrochen. Innerhalb der Dytiscidae tritt vielfach eine Tendenz zur Annäherung der freien Enden des Tergoapodemalringes auf, die bis zur Verschmelzung geht. Auch in diesem Fall ist eine deutliche Verschmelzungsnaht erkennbar. Starke Abwandlungen zeigt, wie der ganze männliche Geschlechtsapparat der Gyrinidae (Steuerfunktion von Aedeagus und Parameren), auch deren IX. Segment. Mit nur sehr kurzen pleuralen Anteilen ist der Tergoapodemalring auch hier (konvergent) breit unterbrochen.
38. Bei *Amphizoa* und den Dytiscidae ist auf dem anteromedian auf der Unterseite des Labrum gelegenen Vorsprung ein dichtes Borstenfeld ausgebildet. Das Fehlen der Borsten bei *Hygrobia* muß als Reduktion gewertet werden.
39. Die Epipharyngealloben der Dytiscidae und Amphizoidae sind mit deutlichen Sinneszapfen ausgestattet, während diese bei *Hygrobia* nur angedeutet sind. Die schwache Ausprägung dieses Merkmals bei *Hygrobia* muß — wie das Fehlen des labralen Borstenfeldes — als Reduktion gedeutet werden. Dies dürfte — ebenso wie das Fehlen von mandibulären Borsten — in Zusammenhang mit dem besonderen Modus der Nahrungsaufnahme bei *Hygrobia* stehen. Die Nahrung wird, anders als bei den Dytiscidae und Amphizoidae, kaum im praeoralen Bereich bearbeitet. Sie gelangt zunächst mit Hilfe von Mandibeln und Maxillen in die tiefe, schüsselförmige Einsenkung der hypopharyngealen Region. Von dort wird sie durch Retraktion und Anheben von Praepharynx und Hypopharynx, hauptsächlich aber durch eine von den außerordentlich kräftig entwickelten pharyngealen Dilatatoren (4.1.8.4.) erzeugte Sogwirkung in den Pharynx befördert. Die überaus starke Ausstattung des Pharynx mit Dilatatoren dürfte eine Anpassung an die Aufnahme von relativ großen, wenig bearbeiteten Nahrungspartikeln darstellen. Die geringe Aufarbeitung der Nahrung im Cibarium kann wiederum mit der Tendenz zur Reduktion von sensorischen Organen im praepharyngealen Bereich zusammenhängen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## 5.6. Die Stellung der Noteridae

### 5.6.1. Allgemeines

Mit Bezug auf die vorangegangenen Ausführungen soll hier kurz begründet werden, warum die Noteridae nicht als Unterfamilie der Dytiscidae, aber auch nicht als deren nächste Verwandte (Schwestergruppe) betrachtet werden können. Die Noteridae weisen keine der Synapomorphien der Gesamtgruppe Amphizoidae + Hygrobiidae + Dytiscidae auf (Merkmale 34—39 in Abb. 51) und können daher nicht in dieses Taxon gestellt werden. Ebenso fehlen den Noteridae die Synapomorphien der Hygrobiidae + Dytiscidae (Merkmale 20—29 in Abb. 51) sowie die Synapomorphien der Dytiscidae (Merkmale 15, 16, 18 und 19 in Abb. 51). Daher ist die Eingliederung der Noteridae in eines dieser Taxa nicht zulässig. Abb. 51 darf keineswegs so interpretiert werden, als seien die Noteridae die Schwestergruppe der Amphizoidae + Hygrobiidae + Dytiscidae.

### 5.6.2. Synapomorphie der Noteridae

Als Synapomorphie der Noteridae kann das Verwachsen der Metafurcalarme mit der hinteren Coxalwand gewertet werden (Beutel & Belkaceme, im Druck). Das Merkmal wurde in Abb. 51 mit X gekennzeichnet.

Die Untersuchungen beschränken sich hier im wesentlichen auf die Gattung *Noterus*. Die skeletalen Merkmale wurden auch an *Hydrocanthus*, *Canthydrus* und *Suphisellus* überprüft. Die nach Burmeister (1976) nicht zu den Noteridae gehörenden Notomicrini wurden in Ermangelung von Material nicht untersucht.

### 5.6.3. Symplesiomorphien

Im folgenden werden plesiomorphe Merkmale der Noteridae aufgeführt, denen Synapomorphien der Amphizoidae + Hygrobiidae + Dytiscidae, der Hygrobiidae + Dytiscidae und der Dytiscidae gegenüberstehen.

— Scapus-Einschnürung wenig ausgeprägt, nicht S-förmig gekrümmt (siehe Merkmal 15).
— Ventraler Gelenkungsdorn der Procoxa deutlich vorhanden (siehe 16).
— Lediglich laterale Borsten auf den abdominalen Sterniten (*Noterus*) oder durchgehende Borstenreihen (s. 18).
— Nur ein Zelltyp in der Pygidialdrüse (Forsyth, 1968) (s. 19).
— Scapus sehr kurz (s. 20).
— ‚Mid gular apodeme' vorhanden (s. 21).
— Prothoraxdrüse fehlt (Forsyth, 1968) (s. 22).
— Die Gelenkung des Prosternalfortsatzes mit dem Meso„sternum" und dem Metasternalfortsatz ist grundsätzlich von der bei den Hygrobiidae und den Dytiscidae verschieden (s. 23). Eine detaillierte Beschreibung findet sich bei Baehr (1979).
— Alula fehlt oder ist winzig (s. 25).
— Stigmen VI. und VII. nicht vom Hinterrand der Tergite umwachsen (s. 28).
— Geringe Konzentration der abdominalen Ganglien (s. 30).
— Kein deutlich abgehobenes Tegmen vorhanden (s. 29).
— Pygidialdrüse nicht gegabelt (Forsyth, 1968) (s. 34).
— Genitalanhänge ventromedian nicht verwachsen (Burmeister, 1976) (s. 35).
— Einfache Geschlechtsöffnung (Burmeister, 1976) (s. 36).
— Tergoapodemalring geschlossen (s. 37).
— Medianes Borstenfeld auf der Unterseite des Labrum fehlt (s. 38).
— Epipharyngeale Sinneszapfen fehlen (s. 39).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


### 5.6.4. Konvergenzen

Übereinstimmungen zwischen den Dytiscidae und Noteridae (Stromlinienform, reduzierte ‚transverse ridge', großes Intercoxalseptum) sind als auf einer ähnlichen Lebensweise beruhende Konvergenzen zu deuten.

## 5.7. Die erarbeiteten Ergebnisse im Literaturvergleich

Die Ergebnisse der Diskussion (Abb. 50): Hygrobiidae als Schwestergruppe der Dytiscidae, Amphizoidae als Schwestergruppe der Hygrobiidae + Dytiscidae stehen in Einklang mit den Resultaten von BURMEISTER (1976) und den auf der Untersuchung von larvalen und pupalen Merkmalen beruhenden Ergebnissen von RUHNAU (im Druck).

Abschließend sollen noch die Darstellungen der Verwandtschaftsbeziehungen der Hydradephagen anderer Autoren diskutiert werden.

CROWSON (1960, 1981) unterscheidet niederere (Amphizoidae, Hygrobiidae, Haliplidae) und höhere Hydradephagen-Familien (Noteridae, Gyrinidae, Dytiscidae). Für die letzteren, die er durch die synchrone Bewegung der Hinterbeine und den völligen Verlust der ‚transverse ridge' charakterisiert, nimmt er einen gemeinsamen Vorfahr an. CROWSON konnte noch nicht wissen, daß — wie *Spanglerogyrus* zeigt (STEINER & ANDERSEN, 1981) — im Grundplan der Gyrinidae eine ‚transverse ridge' vorhanden ist. Die den drei Gruppen gemeinsame Bewegung der Hinterbeine erscheint als Argument wenig gewichtig, da ein mehrfaches Entstehen als Optimierung der Fortbewegung im Wasser ohne weiteres plausibel erscheint. Als mögliches Indiz für die Verwandtschaft der ‚lower families' betrachtet er die ihnen gemeinsame Ähnlichkeit mit von PONOMARENKO (1977) beschriebenen Fossilien. Da es sich bei den von CROWSON nicht näher beschriebenen Übereinstimmungen vermutlich um Symplesiomorphien handelt und eine systematische Einordnung der betreffenden Fossilien aussteht, erscheint die Berechtigung einer monophyletischen Gruppe Amphizoidae + Hygrobiidae + Haliplidae sehr zweifelhaft.

HAMMOND (1979) und WARD (1979) stimmen überein in der Bildung einer ‚dytiscoid group' aus den Dytiscidae, Amphizoidae, Noteridae, *Trachypachus* und *Systolosoma* (Trachypachidae). Die Verwandtschaft der genannten Gruppen wird durch den Besitz eines ‚sub-cubital binding patch' (Katastigma; HEBERDEY, 1938) und einen diesen Gruppen eigenen Flügelfaltmechanismus begründet. Im Falle der Haliplidae läßt sich das Fehlen des Katastigma und der abgewandelte Flügelfaltmechanismus zum einen durch die geringe Körpergröße erklären. Parallelentwicklungen zeigen kleine Vertreter der Dytiscidae (*Hydrovatus, Hyphydrus;* HEBERDEY, 1938) und Noteridae (HAMMOND, 1979). Zum anderen wird das Katastigma bei den Haliplidae überflüssig gemacht, indem die Elytren durch einen seitlichen Vorsprung an den Hinterhüftplatten zusätzlich verankert werden. Bei *Hygrobia* erscheint der Verlust der ‚sub-cubital binding patches' nicht nur plausibel, sondern zwingend. Die Schrilleiste nimmt den Platz der Anheftungsstelle des Katastigma an den Elytren ein. Die modifizierte Faltungsweise (‚more extensive folding') dient dem Zweck, die Flügel von dem von der Stridulation betroffenen praeapikalen subelytralen Bereich fernzuhalten.

WARD (1979) stellt den Dytiscidae, Amphizoidae, Noteridae und Trachypachidae als Schwestergruppe die Haliplidae, Hygrobiidae und Gyrinidae gegenüber. Als gemeinsames abgeleitetes Merkmal der Haliplidae und Gyrinidae führt er die abgeflachte, parallelogrammförmige ‚oblongum cell' (‚O-cell') und das Nebeneinanderliegen von 5m, M 3 (‚third median vein') und M 4 (‚fourth median vein'), (‚anterior positioning of M 4') an.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

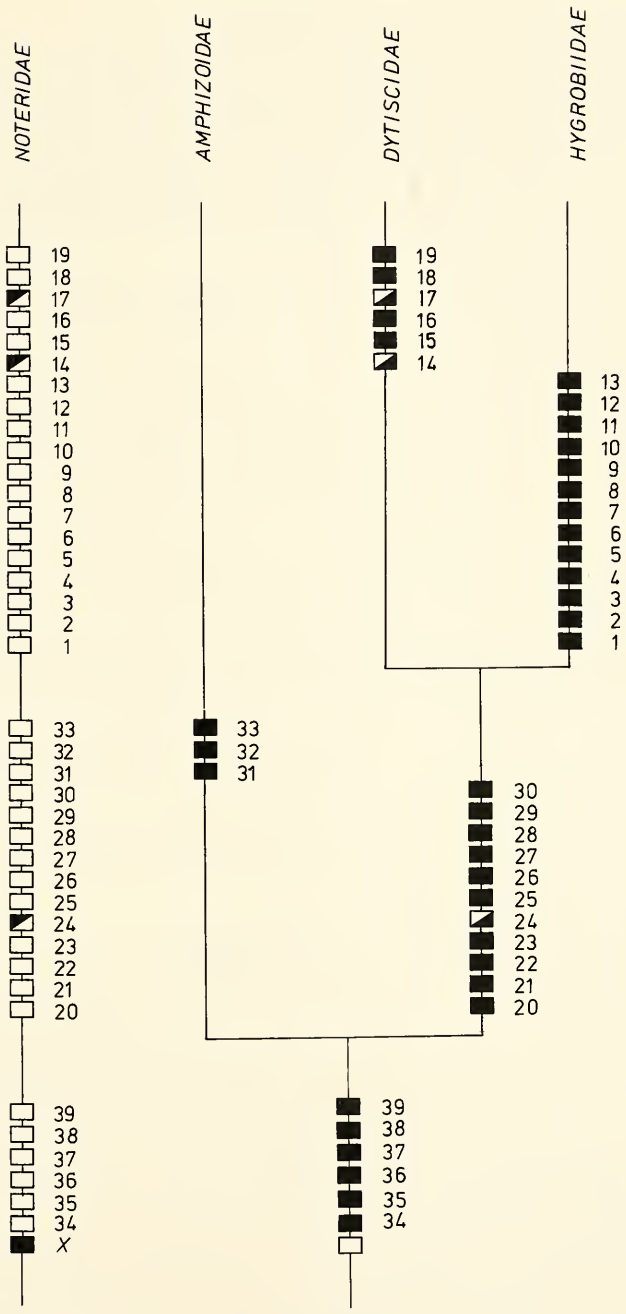

Nicht folgerichtig werden die Hygrobiidae, die bezüglich dieser Merkmale noch ursprünglich sind, von WARD aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit den Haliplidae in diese Gruppierung miteinbezogen. Allerdings kann bei *Hygrobia* und offensichtlich auch im Grundplan der Haliplidae (*Peltodytes*; BALFOUR-BROWNE, 1943) und Gyrinidae (*Aulonogyrus*; BALFOUR-BROWNE, 1943) von einer parallelogrammförmigen ‚O-cell' keine Rede sein. Auch ist M 4 bei *Hygrobia* weiter von M 3 getrennt als beispielsweise bei *Coptotomus* (WARD, 1979: fig. 13).

BAEHR (1979) vereinigt die Dytiscidae, Amphizoidae, Hygrobiidae, Haliplidae und Noteridae wegen der diesen Gruppen eigenen Tendenz zur Verlagerung von M 16 (Nomenklatur von LARSÉN, 1966) caudal ans Ende der Cryptopleura. Dieses Merkmal erscheint fragwürdig, da diese Tendenz bei *Amphizoa* gar nicht und bei *Hygrobia* nur in geringem Maße wahrgenommen werden kann. Eine echte Verlagerung an den Hinterrand der Cryptopleura findet nur bei den Dytiscidae statt. Des weiteren vermutet BAEHR, daß die Amphizoidae, Hygrobiidae, Haliplidae und Noteridae eine monophyletische Gruppe bilden. Als mögliche Synapomorphie wird die großflächige Furca und der verdickte M 19 angegeben. Eine besonders großflächige Furca besitzt indessen nur *Hygrobia* (4.2.1.1.). Auch M 19 ist nur bei *Hygrobia* auffallend verdickt. Die etwas kräftigere Ausprägung des Muskels bei *Amphizoa,* den Haliplidae und Noteridae könnte, wie auch BAEHR einräumt, auf Konvergenz beruhen oder auch ursprünglich sein. Als Synapomorphie der Hygrobiidae, Haliplidae und Noteridae wertet BAEHR die Reduktion von M 17. Dieses Merkmal kann nur gering gewertet werden, da M 17 auch bei zahlreichen Polyphagen, den Cicindelidae, zahlreichen Carabidae sowie bei mehreren Gattungen der Dytiscidae und Gyrinidae fehlt (BAEHR, 1979).

In seiner Arbeit über das männliche Genitalsegment der Coleopteren und seine phylogenetische Bedeutung faßt JABLOKOFF-KHNZORIAN (1980) Amphizoidae und Hygrobiidae als Unterfamilien (Amphizoinae und Hygrobiinae) zu einer Familie: Amphizoidae zusammen. Diese wiederum stellt er mit den Haliplidae in eine Überfamilie Halipliodea. Die einzigen aus den Ausführungen JABLOKOFF-KHNZORIANS ersichtlichen Übereinstimmungen (außer dem allgemeinen Hinweis auf die große Ähnlichkeit der Larven und Imagines beider Gruppen) zwischen *Amphizoa* und *Hygrobia* ist das Vorhandensein eines isolierten IX. Sternites. Nach EDWARDS (1950) jedoch ist das IX. Sternit bei Amphizoa nicht völlig isoliert, während nach FRANCISCOLO (1979) das IX. Sternit bei den Dytiscidae — wenn als deutlich abgegrenztes Sklerit vorhanden — isoliert ist. Den Amphizoidae (sensu JABLOKOFF-KHNZORIAN) und Haliplidae soll der Besitz eines X. Tergites gemeinsam sein. Dieses Sklerit ist im Fall der Amphizoidae und Hygrobiidae dem Tegmen homolog und auch bei zahlreichen Vertretern der Dytiscidae vorhanden (5.3). Auch wäre die Beibehaltung eines X. Tergites als ursprünglich zu bewerten, und somit als Indiz für Verwandtschaft irrelevant.

Nach DETTNER (1979, 1980, 1985) nehmen die Hygrobiidae, was die Substanzen der Pygidialdrüse anbelangt, eine Sonderstellung unter den Hydradephagen ein. Wie bei den Gyrinidae fehlen aromatische Substanzen. Eine phylogenetische Deutung auf dem jetzigen Stand der Kenntnisse ist schwierig. Wichtige Aufschlüsse lassen sich von den von DETTNER geplanten Untersuchungen an Amphizoa erwarten.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


51

Abb. 51. Beitrag von Skelet und Muskulatur zur phylogenetischen Einordnung der Hygrobiidae. Synapomorphien sind durch ausgefüllte, Symplesiomorphien durch nicht ausgefüllte und Konvergenzen durch diagonal unterteilte Kästchen ausgezeichnet.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


## 6. Literatur


ALI, H. A. (1967): The higher classification of the Carabidae and the significance of internal characters (Coleoptera). — Bull. Soc. ent. Egypte **51**: 211—231; Le Caire.

BAEHR, M. (1975): Skelett und Muskulatur des Thorax von *Priacma serrata* Leconte (Coleoptera, Cupedidae). – Z. Morph. Tiere **81**: 55— 101; Heidelberg & Berlin.

— (1979): Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera, Insecta). — Zoologica **44** (130): 1—76; Stuttgart.

BALFOUR-BROWNE, F. (1922): The life-history of the water-beetle *Pelobius tardus* Herbst. — Proc. zool. Soc. (**1922**): 79—97; London.

— (1940): British water beetles. — Vol. I: XX + 375 pp.; London (Ray Society).

— (1943): The wing-venation of the Adephaga (Coleoptera), with special reference to the Hydradephaga and some homologies with the Polyphaga. — J. R. microsc. Soc. (Ser. 3) **63** (3/4): 55–84; London.

BAUER, A. (1910): Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Kenntnis des Insektenkörpers. — Z. wiss. Zool. **95**: 594—646; Leipzig.

BELL, R. T. (1964): Does *Gehringia* belong to the Isochaeta? (Coleoptera, Carabidae). — Coleopt. Bull. **18**: 59—61; Gainesville, Fla.

— (1967): Coxal cavities and the classification of Adephaga (Coleoptera). — Ann. ent. Soc. Amer. **60**: 101—107; Columbus, Ohio.

BELKACEME, T. (1984): Skelett und Muskulatur der Hinterhüfte von *Haliplus lineatocollis* Mrsh. (Haliplidae; Coleoptera). — Unveröffentl. Diplomarbeit, Fakultät für Biol., Univ. Tübingen: 33 pp.; Tübingen.

BEUTEL, R. & T. BELKACEME (im Druck): Comparative studies on the metathorax of Hydradephaga and Trachypachidae. — Ent. basiliensia, Hydradephaga-Symposium; Basel.

BILS, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. — Zoomorph. **84**: 113—193; Heidelberg & Berlin.

BRANDT, E. (1879): Vergleichend-anatomische Untersuchungen des Nervensystems der Käfer (Coleoptera). — Hor. Soc. ent. Ross. **15**: 51—67, pls. 11—13; St. Petersburg.

BRITTON, E. B. (1976): The Australian Hygrobiidae (Coleoptera). — J. aust. ent. Soc. **20**: 83—86; Brisbane.

BURMEISTER, E.-G. (1976): Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. — Zoomorph. **85**: 165— 257; Heidelberg & Berlin.

CAMPAU, E. J. (1940): The morphology of *Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer) (Coleoptera: Cantharidae). — Microent. **5** (3): 57—85; Stanford.

CARPENTIER, F. (1929): Sur les propleures des Coléoptères. — Ann. Soc. scient. Brux. (B) **49**: 335–376; Bruxelles.

CRAMPTON, G. C. (1918): A phylogenetic study on the terga and wing bases in Embiids, Plecoptera, Dermaptera and Coleoptera. — Psyche **25**: 4—12; Cambridge, Mass.

— (1926): A comparison of the neck and prothoracic sclerites throughout the orders of insects. — Trans. amer. ent. Soc. **52**: 199—248; Philadelphia.

CROWSON, R. A. (1938): The metendosternite in Coleoptera: a comparative study. — Trans. r. ent. Soc. Lond. **87**: 397—415, 13 pls.; London.

— (1960): The phylogeny of Coleoptera. — Ann. Rev. Ent. **5**: 111—134; Palo Alto, Cal.

— (1967): The natural classification of the families of Coleoptera. — 2. ed., 187 pp; Hampton (E. W. Classey; reprint).

— (1981): The biology of Coleoptera. — 802 pp.; London, etc. (Academic Press).

DARWIN, C. (1871): The descent of man. — V., 374 pp.; London (John Murray).

DETTNER, K. (1979): Chemotaxonomy of water-beetles based on their pygidial gland constituents. — Biochem. Syst. Ecol. **7**: 129—140; Oxford.

— (1980): Defensive substances from pygidial glands of water-beetles. — Biochem. Syst. Ecol. **8**: 89—95; Oxford.

— (1985): Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera). — Proc. Acad. nat. Sci. Philad. **137**(1): 156—171; Philadelphia.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/


DORSEY, C. K. (1943): The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. — Smithson. misc. Coll. **103** (7): 1—42, 24 pls; Washington.

EDWARDS, J. G. (1950): Amphizoidae (Coleoptera) of the world. — Wasmann J. Biol. **8**: 303—332; San Francisco.

EVANS, M. E. G. (1964): A comparative account of the feeding methods of the beetles *Nebria brevicollis* (F.) and *Philonthus decorus* (Grav.) (Staphylinidae). — Trans. r. Soc. Edinb. **66** (5): 91—109; Edinburgh.

— (1977): Locomotion in the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae. — J. Zool. **181**: 189—226; London.

FERRIS, G. F. (1935): The prothoracic sclerites of Coleoptera. — Ent. News **46**: 63—68 & 91—139; Lancaster, Pa.

FORSYTH, D. J. (1968): The structure of the defence glands in the Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae and Gyrinidae (Coleoptera). — Trans. r. ent. Soc. Lond. **120**: 159—182; London.

— (1970): The structure of the defence glands of the Cicindelidae, Amphizoidae, and Hygrobiidae (Insecta: Coleoptera). — J. Zool. **160** (1): 51—69; London.

FORSYTHE, T. G. (1982): Feeding mechanisms of certain ground-beetles (Coleoptera: Carabidae). — Coleopt. Bull. **36** (1): 26—73; Gainesville, Fla.

FRANCISCOLO, M. E. (1979): Fauna d'Italia XIV. Coleoptera. Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrinidae, Dytiscidae. — 804 pp.; Bologna (Calderini).

GANGLBAUER, L. (1892): Die Käfer von Mitteleuropa. I. Familienreihe Caraboidea. — 557 pp.; Wien (Carl Gerold's Sohn).

GUIGNOT, F. (1931—1933): Les Hydrocanthares de France. Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae et Gyrinidae de la France continentale, avec notes sur les espèces de la Corse et de l'Afrique du Nord Française. — Ed. Miscellanea Entomologica. 1057 pp.; Toulouse (Lechevalier).

HAMMOND, P. M. (1979): Wing folding mechanisms of beetles, with special reference to Adephagan phylogeny. — pp. 113—180. — *In*: T. L. ERWIN, G. E. BALL, D. R. WHITEHEAD & A. L. HALPERN. (eds.): Carabid beetles: Their evolution, natural history, and classification. 635 pp.; The Hague (Dr. W. Junk).

HATCH, M. H. (1927): The morphology of Gyrinidae. — Pap. mich. Acad. Sci. Arts Lett. **7**: 311—350; New York.

HEBERDEY, R. F. (1938): Beiträge zum Bau des Subelytralraumes und zur Atmung der Coleopteren. — Z. Morph. Ökol. Tiere **33**: 667—734; Berlin.

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. — 263 pp.; Urbana (University of Illinois Press).

HENRY, L. M. (1958): Musculature of the cervical region in insects. – Microent. **23** (3): 95—105; Stanford.

HIEKE, F. (1966): Vergleichende funktionelle Antomie der Abdominalmuskeln einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitalkomplexes. — Dt. ent. Z. (N.N.) **13**: 1—168; Berlin.

HONOMICHL, K. (1975): Beitrag zur Morphologie des Kopfes der Imago von *Gyrinus substriatus* Stephens, 1829 (Coleoptera, Insecta). — Zool. Jb. Anat. **94**: 218–295; Jena.

HORN, G. H. (1981): On the genera of Carabidae with special reference to the fauna of boreal America. — Trans. amer. ent. Soc. **9**: 91—196; Philadelphia.

JABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M. (1980): Le ségment génital des Coléoptères et son importance phylogénique (Coleoptera). — Dt. ent. Z. (N.F.) **27** (4—5): 251—295; Berlin.

KAVANAUGH, D. H. (in Vorbereitung): Rediscovery of the type of *Amphizoa davidi* Lucas, with a systematic review of amphizoid beetles and their phylogenetic relationship to other Adephaga (Coleoptera). — [Manuskript eingesehen].

KÉLER, S. VON (1963): Entomologisches Wörterbuch. — 3. Aufl., 679 pp.; Berlin.

KULLMANN, E., W. BÖCKELER & K. BUNGARD (1975): Feststellungen an heimischen Käfern als experimentellen Transitwirten von *Trichinella spiralis* (Owen, 1935). — Zool. Anz. **194** (3/4): 180—192; Jena.

LARSÉN, O. (1966): On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. — Opusc. ent. (Suppl.) **30**: 1—241; Lund.

MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. — Mem. amer. ent. Inst. **4**: 1—334; Ann Arbor.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

— (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. ent. Soc. Canada **76:** 1—431; Ottawa.

MÜLLER, F. P. (1938): Die Verdauung bei nahe verwandten Käfern mit verschiedener Ernährungsweise. Versuche an Carabiden und Silphiden. — Zool. Jb. Syst. **71:** 291—318; Jena.

PONOMARENKO, A. G. (1977): Mesozoic beetles. — Nauka publishing house; Moscow [russisch] [zitiert nach CROWSON, 1981].

RUHNAU, S. (im Druck): Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. — Ent. basiliensia, Hydradephaga-Symposium; Basel.

RUHNAU, S. & BRANCUCCI, M. (1984): Studies on the genus *Lancetes*. 2. Analysis of its phylogenetic position using preimaginal characters (Coleoptera, Dytiscidae). — Ent. basiliensia **9:** 80—107; Basel.

RUNGIUS, H. (1911): Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. — Z. wiss. Zool. **98:** 179—287; Leipzig.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. — 667 pp.; New York & London (McGraw-Hill).

STEINER, W. E., Jr. & J. J. Anderson (1981): Notes on the natural history of *Spanglerogyrus albiventris* Folkerts, with a new distribution record (Coleoptera: Gyrinidae). — Pan-Pacific Ent. **57:** 124—132; San Francisco.

STELLWAAG, F. (1914): Die Alula der Käfer. — Dt. ent. Z. **1914:** 419–434; Berlin.

TIETZE, F. (1963): Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktionen und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur. — Beitr. Ent. **13** (1—2): 88—167; Berlin.

WARD, R. D. (1979): Metathoracic wing structures as phylogenetic indicators in the Adephaga (Coleoptera). — pp. 181—192. — *In*: T. L. ERWIN, G. E. BALL, D. R. WHITEHEAD & A. L. HALPERN (eds.): Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification. 635 pp.; The Hague (Dr. W. Junk).

WEBER, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. — **726** pp.; Jena (Gustav Fischer).

WILLIAMS, I. W. (1938): The comparative morphology of the mouthparts of the order Coleoptera treated from the standpoint of phylogeny. — J. N. Y. ent. Soc. **46:** 245—289; New York.

ZAITSEV, F. A. (1953): Fauna of the USSR. Coleoptera IV. Amphizoidae, Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae, Gyrinidae. — 377 pp.: Moskva & Leningrad [russisch]. [English translation (1972): 401 pp., translated by the Israel Program for Scientific Translations, Ltd.; Jerusalem.

Anschrift des Verfassers:

Dr. ROLF BEUTEL, Institut für Biologie III, Lehrstuhl für Zoologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A [Biologie]

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 388_A

Autor(en)/Author(s): Beutel Rolf Georg

Artikel/Article: Skelet und Muskulatur des Kopfes und Thorax von Hygrobia tarda (Herbst). Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Hydradephaga (Insecta: Coleoptera) 1-54