

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

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

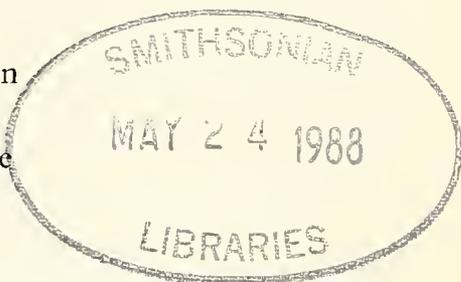
Stuttgarter Beitr. Naturk.	Serie A	Nr. 399	23 S.	Stuttgart, 31. 3. 1987
----------------------------	---------	---------	-------	------------------------

Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Pterostichus nigrita* (Paykull) (Coleoptera: Carabidae)

Skeleton and Musculature of the Head of the Larva
of *Pterostichus nigrita* (Paykull)
(Coleoptera: Carabidae)

Von Gert Tröster, Tübingen

Mit 16 Abbildungen und 1 Tabelle



Summary

- (1.) Skeleton and musculature of the head of the larva of *Pterostichus nigrita* (Paykull 1790) are described.
- (2.) The head is prognathous; the occipital foramen is oblique and bounded by the postoccipitalapodeme (chapter 3.1.).
- (3.) As sutures are perceptible:
Dorsally: frontal suture, epicranial suture, postoccipital suture, ledge behind the eyes, ledge between eye and frontal suture (3.1.).
Ventrally: gular suture (3.1.).
- (4.) The labrum is fused to the clypeus (3.1.).
- (5.) The tentorium has a caudally directed, semicircular bridge (3.2.).
- (6.) The anterior tentorial arms are fused to the head capsule for a short distance (3.2.).
- (7.) The posterior tentorial arms are shifted to the middle (3.2.).
- (8.) The antenna is four-segmented, its protractor and retractor are crossed (4.1.1., 4.1.2.).
- (9.) The mandible has only one cutting edge, which works against the fore-edge of the clypeolabrum (4.2.1.).
- (10.) The cardo is ringshaped (4.3.1.).
- (11.) The musculus tentoriostipitalis is divided into two portions (4.3.2.).
- (12.) Lacinia and galea are reduced (4.3.1.).
- (13.) Submentum and gula are fused to the postgenae (4.4.1., 6.2.).
- (14.) A cibarial pump is present (5.1., 5.3.).
- (15.) The musculature of the pharynx is strongly reduced (5.2.).

Zusammenfassung

1. Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Pterostichus nigrita* (Paykull 1790) wurden untersucht.

32
4

2. Der Kopf ist prognath; das Hinterhauptsloch ist schräggestellt und wird vom Postoccipitalapodem begrenzt (Kapitel 3.1.).

3. Als Nähte sind erkennbar:

Dorsal: Frontalnaht, Epicranialnaht, Postoccipitalnaht, Hinteraugenleiste, Leiste zwischen Auge und Frontalnaht (3.1.).

Ventral: Gularsutura (3.1.).

4. Das Labrum ist mit dem Clypeus verschmolzen (3.1.).

5. Das Tentorium bildet eine caudal gerichtete, halbkreisförmige Brücke aus (3.2.).

6. Die vorderen Tentorialarme sind ein Stück weit mit der dorsalen Kopfkapsel verwachsen (3.2.).

7. Die hinteren Tentorialarme sind zur Mitte hin zusammengerückt (3.2.).

8. Die Antenne ist viergliedrig, ihr Pro- und Retraktor überkreuzen sich (4.1.1., 4.1.2.).

9. Die Mandibel hat nur eine Schneidekante; die gegen die Vorderkante des Clypeolabrum arbeitet (4.2.1.).

10. Der Cardo ist ringförmig (4.3.1.).

11. Der Musculus tentoriostipitalis ist in zwei Portionen aufgeteilt (4.3.2.).

12. Lacinia und Galea sind reduziert (4.3.1.).

13. Submentum und Gula sind mit den Postgenae verschmolzen (4.4.1., 6.2.).

14. Eine Cibarialpumpe ist ausgebildet (5.1., 5.3.).

15. Die Pharynxmuskulatur ist stark reduziert (5.2.).

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Material, Methoden und Abkürzungen	3
2.1. Material	3
2.2. Methoden	3
2.3. Abkürzungsverzeichnis	3
3. Kopfkapsel	4
3.1. Übersicht und Konstruktion	4
3.2. Tentorium	5
4. Kopfanhänge und ihre Muskulatur	8
4.1. Antenne	8
4.2. Mandibel	8
4.3. Maxille	10
4.4. Labium	11
5. Äußerer Nahrungskanal, seine Muskulatur und Funktion	13
5.1. Allgemeines	13
5.2. Muskulatur	14
5.3. Funktion	14
6. Diskussion	17
6.1. Kopfkapsel	17
6.2. Kopfanhänge	20
6.3. Nahrungskanal	21
7. Literatur	21

1. Einleitung

Die bisherigen Arbeiten über die Morphologie der geodiphagen Käferlarven beschränkten sich weitgehend auf die Betrachtung des Skelets (KIRCHNER 1927, DELKESKAMP 1930, CRAMPTON 1921) oder berücksichtigten die Muskulatur nur in funktionellen (SPENCE & SUTCLIFFE 1982) oder anatomisch vergleichenden Teilaspekten (ANDERSON 1936, DAS 1937, DORSEY 1943). Die Bearbeitung des Larvenkopfes von *Pterostichus nigrita* (Paykull 1790) soll deshalb einen zusammenhängenden Überblick über die morphologischen und anatomischen Verhältnisse eines geodiphagen Larvenkopfes geben. Die Ergebnisse werden anschließend mit den Verhältnissen bei Neuropterenlarven, anderen

Carabidenlarven und Hydradephagenlarven verglichen und einzelne Merkmale phylogenetisch bewertet.

Angeregt und betreut wurde diese Arbeit von Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Tübingen), dem ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen möchte.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Die verwendeten Exemplare von *Pterostichus*-Larven sind die Nachkommen von Käfern, die ich im Juli 1982 am Birkensee im Schönbuch (Baden-Württemberg) gefangen habe. Die Haltung der Adulten und die Aufzucht der Larven erfolgte nach Methoden, wie sie von THIELE (1961, 1968a, 1968b) und FERENZ (1973) beschrieben wurden.

2.2. Methoden

Für Serienschnitte wurden die Tiere unmittelbar nach Erreichen des dritten Larvenstadiums in erwärmter Bouin'scher-Lösung modifiziert nach Duboscq-Brasil abgetötet. Nach vierundzwanzigstündiger Fixierung wurden sie bis zur weiteren Bearbeitung in 80%igen Alkohol überführt. Eingebettet habe ich in Paraplast plus 60°. Mit einem Serienschnittmikrotom nach Minot habe ich Horizontal- und Querschnittserien von 7µm hergestellt, mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt und in Malinol eingebettet.

Die Tiere für die Handpräparation tötete ich erst einige Tage nach Erreichen des dritten Larvenstadiums ab und bewahrte sie in Alkohol auf. Nachdem die Larvenköpfe ungefähr 10 Stunden in Diaphanol erweicht wurden, habe ich sie sagittal halbiert und in Anilinblau-OrangeG gefärbt. Auf eine vorherige Gerbung habe ich verzichtet, weil dadurch die Muskeln spröde werden und sich nicht mehr beliebig präparieren lassen. Nach 7—10tägiger Differenzierung in 70%igem Alkohol ergab diese Färbemethode ein übersichtliches Bild der inneren Morphologie.

Zur Betrachtung des Tentorium habe ich ganze Köpfe für ca. 3 Minuten in kochendem Diäthylentriamin mazeriert und in Glycerin mikroskopiert.

Die detaillierte Betrachtung der äußeren Morphologie wurde von mir am Rasterelektronenmikroskop durchgeführt. Hierfür nahm ich luftgetrocknete Exuvien des dritten Larvenstadiums.

Zum Vergleich zog ich noch Larven von *Nebria*, *Carabus*, *Omophron* und *Loricera* hinzu. Leider waren diese alle schlecht fixiert, so daß sich meine Betrachtung auf die äußere Morphologie beschränken mußte.

Die Nomenklatur der Muskeln ist aus VON KÉLER (1963) entnommen.

2.3. Abkürzungsverzeichnis

<i>Abds</i>	Abduktorsehne der Mandibel	<i>CsMndgl</i>	Condylus des sekundären Mandibelgelenks
<i>Adds</i>	Adduktorsehne der Mandibel		
<i>AdPon</i>	Apodem der Postoccipitalnaht	<i>dTA</i>	dorsaler Tentorialarm
<i>An</i>	Adnasale	<i>Ecl</i>	Epicranialleiste
<i>Ant</i>	Antenne	<i>Eph</i>	Epipharynx
<i>Antsk</i>	Antennalsklerit	<i>Fg</i>	Frontalganglion
<i>Au</i>	Auge	<i>Fr</i>	Frons
<i>Cd</i>	Cardo	<i>Frn</i>	Frontalnaht
<i>Cib</i>	Cibarium	<i>Ga</i>	Galea
<i>Cl</i>	Clypeus	<i>gHdM</i>	gefranste Haare des Mentum
<i>ClFrN</i>	Clypeofrontalnaht	<i>Gn</i>	Gena
<i>Clvr</i>	Clypeusvorderrand	<i>Hal</i>	Hinteraugenleiste
<i>Cr</i>	Coronalnaht	<i>hEl</i>	hintere Epipharynxquerleiste

<i>Hh</i>	Halshaut	<i>Pm</i>	Prämentum
<i>Hl</i>	Hinterhauptsloch	<i>pMndgl</i>	primäres Mandibelgelenk
<i>HM</i>	Haltemuskeln des Pharynx	<i>Pn</i>	Penicillus
<i>hTA</i>	hinterer Tentorialarm	<i>Po</i>	Postocciput
<i>hTG</i>	hintere Tentorialgrube	<i>Poh</i>	Präoralhöhle
<i>Lc</i>	Lacinia	<i>Pon</i>	Postoccipitalnaht
<i>Lg</i>	Ligula	<i>Rt</i>	Retinaculum
<i>Lpl</i>	Palpus labialis	<i>Sch</i>	Schneidekante der Mandibel
<i>M1—17</i>	Kopfmuskel	<i>St</i>	Stipes
<i>Max</i>	Maxille	<i>Ste</i>	Stemmata
<i>Md</i>	Mandibel	<i>Tb</i>	Tentorialbrücke
<i>Mt</i>	Mentum	<i>Tr</i>	Trachee
<i>Mxpl</i>	Palpus maxillaris	<i>Uschg</i>	Unterschlundganglion
<i>Na</i>	Nasale	<i>vEl</i>	vordere Epipharynxquerleiste
<i>Oc</i>	Occiput	<i>Vert</i>	Vertex
<i>Oschg</i>	Oberschlundganglion	<i>vHn</i>	ventrale Häutungsnaht
<i>PGn</i>	Postgena	<i>vTA</i>	vorderer Tentorialarm
<i>Ph</i>	Pharynx	<i>vTG</i>	vordere Tentorialgrube

3. Kopfkapsel

3.1. Übersicht und Konstruktion (Abb. 1, 2, 3, 14, 15)

In der Aufsicht ist der Umriß des prognathen Larvenkopfes von *Pterostichus nigrita* quadratisch. Die Begriffe dorsal, ventral, horizontal, vertikal werden im Folgenden auf diese Stellung des Kopfes bezogen. Das Hinterhauptsloch (Hl, Abb. 1) ist rundlich bis quadratisch und wird von der stark nach innen vorgezogenen Postoccipitalleiste (AdPon, Abb. 1, 2, 3) begrenzt. Es steigt von caudoventral nach craniodorsal in einem Winkel von ca. 25° an. Auf der Oberseite des Kopfes begrenzen die Frontalnahte (Frn) einen Bereich, den ich in Anlehnung an EVANS (1961) als Frontoclypeus bezeichne. Die Coronalnaht (Cr) erstreckt sich von der Gabelung der Frontalnahte medial bis zum Kopfhinterrand. Im vorderen Bereich des Kopfes enden die Frontalnahte bei den vorderen Tentorialgruben (vTG), wo sie noch einmal stark nach innen umbiegen und dann schnell auslaufen. Die Begrenzung des Labrum kann auf Grund fehlender Clypeolabralnaht und Labralmuskeln nicht ausgemacht werden. Die Antennenbasen sind weit nach vorne gerückt und sitzen seitlich der vorderen Tentorialgruben in dorsolateraler Nachbarschaft der sekundären Mandibelgelenke.

Die Augen befinden sich dicht hinter den Antennenbasen an der lateralen Kopfkapsel. Sie bestehen aus je 6 Stemmata (St, Abb. 3), die in zwei vertikalen Reihen hintereinander angeordnet sind. Eine kurze Leiste (Hal, Abb. 1, 3) beginnt oberhalb der hinteren Stemmata-Reihe. Sie krümmt sich um diese caudal herum und endet unterhalb des unteren Stemmata-Paares. Eine weitere auffallende Leiste (Ecl, Abb. 1—3) entspringt lateral im hinteren Drittel der dorsalen Kopfkapsel. Zweidrittel der Kopfkapsel werden von ihr in einem leicht S-förmigen Bogen durchzogen. Die Leiste knickt dann in einem Winkel von 90° rostrad ab und läuft auf das primäre Mandibel-Gelenk (pMndgl) zu. Sie erreicht dieses jedoch nicht, sondern endet bereits unterhalb der vorderen Stemmata-Reihe des Auges (Abb. 3). An ihrer Knickstelle zweigt eine weitere kurze Leiste caudal ab, die kurz vor dem Kopfhinterrand ausläuft.

Die Postoccipitalnaht (Pon) trennt vom Hinterrand der Kopfkapsel einen schmalen Saum, das Postocciput (Po, Abb. 1, 2, 14), ab. Auf der Ventralseite der Kopfkapsel nähern

sich die Äste der Postoccipitalnaht (Pon) einander und knicken rechtwinklig nach rostral ab. Der Raum zwischen den beiden ventralen Postoccipitalarmen ist stark eingengt und als wenig sklerotisierte Linie (vHn, Abb. 2) bis zum medialen Vorderende der ventralen Kopfkapsel zu erkennen.

Eine Gula ist bei *Pterostichus nigrita* nicht auszumachen.

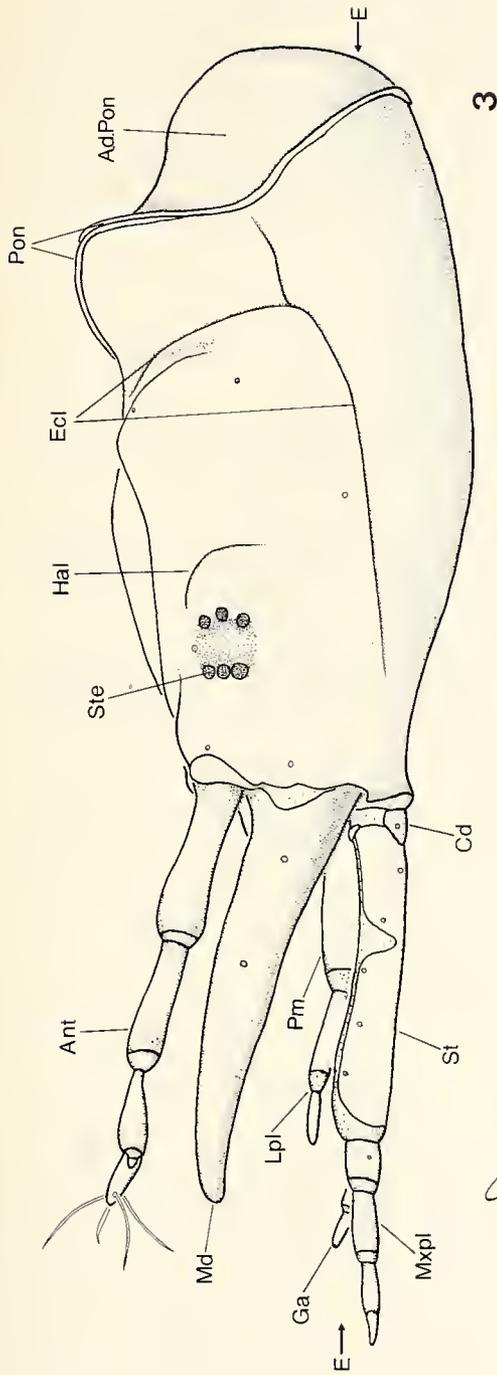
Das von der Postoccipitalnaht gebildete, großflächige Apodem (AdPon, Abb. 1, 2, 3) umschließt das Hinterhauptsloch und bildet zusätzlich eine Ansatzstelle für den Mandibeladduktor.

Die hinteren Tentorialgruben (hTG) sind zur Mitte hin zusammengedrückt. Sie liegen auf der Grenze zwischen dem vorderen und mittleren Drittel der ventralen Kopfkapsel (Abb. 2).

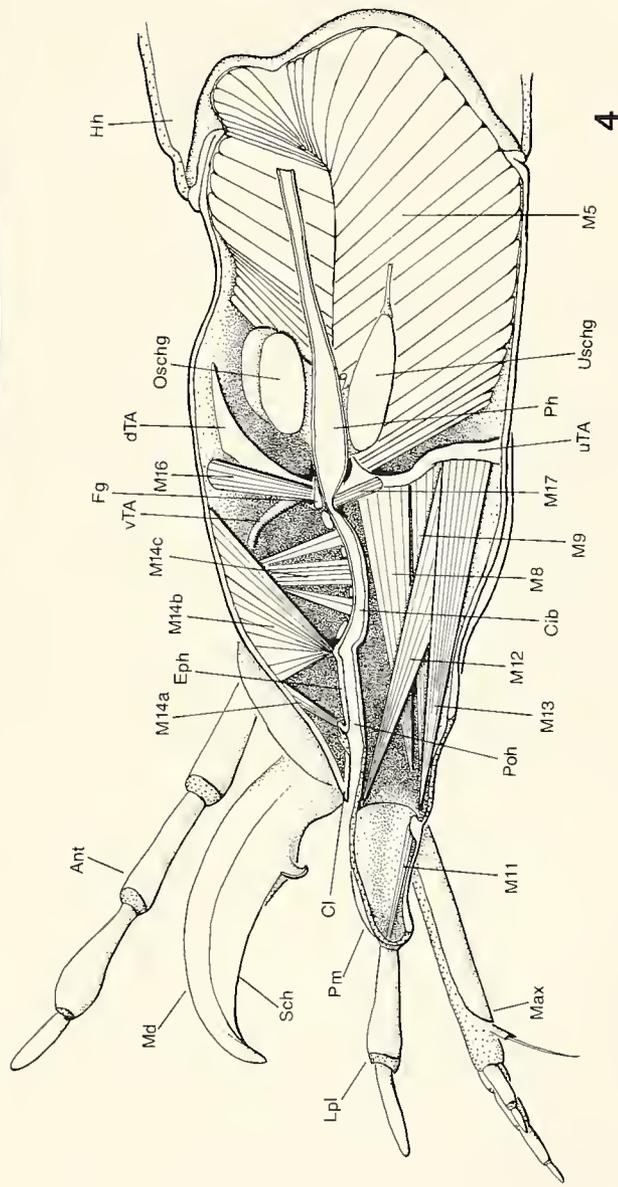
Der Vorderrand der dorsalen Kopfkapsel (Clvr, An, Na) bildet in seinem Mittelstück (Na) eine Reihe kleiner, meißelförmiger Zähnchen aus, die abwechselnd nach schräg oben und schräg unten zeigen (Abb. 15). An den Vorderecken dieses auch als Nasale (Na, Abb. 1) (KIRCHNER 1927, DELKESKAMP 1930) bezeichneten Mittelstücks stehen je zwei kleine Sinnesstifte (Pfeile in Abb. 16). Diese lassen sich nur in Richtung ihrer Längsachse bewegen. Bei der Larve von *Nebria* sollen sie eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielen (SPENCE & SUTCLIFFE 1982). Dem leicht konkaven Nasale schließt sich seitwärts ein etwas nach hinten gerichteter, mit zwei größeren und einigen kleineren kegelförmigen Zähnchen besetzter zweiter Abschnitt an. Darauf folgt ein noch stärker nach hinten gerichteter, glatter Teil des dorsalen Kopfkapselvorderrandes, der bis zu den vorderen Tentorialgruben (vTG, Abb. 1) reicht. Der zweite Abschnitt dieses Vorderrandes oder auch Adnasale (An) und die gesamte Kopfkapsel sind mit einer Anzahl charakteristischer Borsten besetzt (Abb. 1, 2, 16).

3.2. Tentorium

Aus den nach medial verschobenen hinteren Tentorialgruben (hTG) steigt das Tentorium zunächst senkrecht auf, biegt dann stark nach lateral ab und nimmt nach einem kurzen Stück einen dorsolateralen Verlauf (Abb. 4, 7, 8). Zu Beginn des letztgenannten Abschnitts kommt es zur Ausbildung einer Tentorialbrücke (Tb) zwischen den Tentorialarmen der linken und rechten Kopfkapselhälfte. Die Tentorialbrücke ist bei der Larve von *Pt. nigrita* schwach ausgebildet und beschreibt einen nach caudal gerichteten Halbkreis (Abb. 8). Kurz nach dieser Brückenbildung spaltet sich vom vorderen Tentorialarm (vTA) der dorsale Tentorialarm (dTA) ab. Dieser verläuft senkrecht, ist leicht nach caudal gekrümmt und endet an der dorsalen Kopfkapsel (Abb. 7). Seine Form ist blattartig breit mit craniocaudaler Ausdehnung (Abb. 8). Die vorderen Tentorialarme (vTA) biegen an der Abzweigung der dorsalen Tentorialarme stark nach vorne ab und verwachsen nach kurzem Verlauf mit der dorsalen Kopfkapsel. Von dieser „Verwachungsstelle“ an liegen die vorderen Tentorialarme bis zu den vorderen Tentorialgruben (vTG) der Kopfkapsel als innere Leiste an (Abb. 11). Unmittelbar vor den vorderen Tentorialgruben liegen die sekundären Mandibelgelenke (sMndgl). Ohne sichtbaren Übergang zweigt das Antennalsklerit (Antsk) seitlich von den vorderen Tentorialarmen ab (Abb. 8). Es verläuft ventral der Antennenbasis und endet an der lateralen Kopfkapsel. Der Querschnitt des Tentorium ist im Bereich der hinteren Tentorialarme rund, in seinem Mittelstück ist er dreieckig und die dorsalen Tentorialarme sind blattartig ausgedünnt.



3



4

Abb. 3—4. Kopfkapsel von *Pterostichus nigrita*. — 3. Lateralansicht von außen; Borsten nur als Punkte dargestellt. (Die Markierung *EE* bezeichnet die Lage des Horizontalschnittes in Abb. 14.) — 4. Innenansicht der rechten Kopfkapselhälfte (Kompressoren des Cibarium nicht beschriftet), Pharynx im hinteren Teil abgeschnitten. — Maßstab: 1,0 mm.

4. Kopfanhänge und ihre Muskulatur

4.1. Antenne (Abb. 1, 8)

4.1.1. Allgemeines

Die Antennen (Ant) inserieren an den äußeren Ecken des Vorderrandes der dorsalen Kopfkapsel, direkt neben den vorderen Tentorialgruben und dem sekundären Mandibellgelenk. Sie sind viergliedrig. Das erste Glied ist das längste und setzt ohne Gelenk in einer Membran beweglich an der Kopfkapsel an. Das 3. Antennenglied ist distal verbreitert und „gespalten“. Auf seinem kürzeren seitlichen Ast trägt es einen Sinneshöcker, auf dem längeren Ast sitzt das 4. Antennenglied (Abb. 1). 3. und 4. Glied tragen in ihrer Länge und Anordnung charakteristische Borsten.

4.1.2. Muskulatur

Drei Muskeln bewegen die Antenne. Sie setzen am basalen Rand des ersten Antennengliedes an und kommen vom dorsalen Tentorialarm und der dorsalen Kopfkapsel.

M 1; M. tentorioscapalis posterior (Abb. 9—12):
Retraktor der Antenne. Er entspringt am basalen Teil des dorsalen Tentorialarms und inseriert nach konvergentfasrigem Verlauf am hinteren äußeren Basalrand des Grundgliedes.

M 2; M. tentorioscapalis anterior (Abb. 9—13):
Protraktor der Antenne. Er hat seinen Ursprung an der Ansatzstelle des dorsalen Tentorialarmes an der Kopfkapsel und verläuft ebenfalls konvergentfasrig über M1 zum vorderen inneren Basalrand des ersten Antennengliedes.

M 3; M. tentorioscapalis medialis (Abb. 9—12):
Levator der Antenne. Er hat seinen Ursprung dorsal von M2 an der Kopfkapsel und verläuft über M1 und M2 zur Antennenbasis, wo er dorsal von M2 inseriert.

4.2. Mandibel (Abb. 1, 4, 6)

4.2.1. Allgemeines

Die dicondyle Mandibel (Md) ist von schlanker, sichelförmiger Gestalt. Im basalen Abschnitt ist ihr Querschnitt elliptisch und an der Spitze rund. Das Retinaculum (Rt, Abb. 1) spaltet sich im proximalen Drittel der Mandibel als leicht gekrümmter, nach innen gerichteter spitzer Fortsatz ab. Seine Länge entspricht etwa dem halben Mandibeldurchmesser an dieser Stelle. Vom Retinaculum bis fast zur Spitze der Mandibel verläuft auf der Innenseite eine Kante (Sch, Abb. 4) in $\frac{1}{3}$ der Mandibelhöhe. Da die Mandibel in einer schräg nach oben gerichteten Haltung an der Kopfkapsel eingelenkt ist (Abb. 4), schert diese Kante beim Schließen der Mandibeln gegen das Nasale (Na). Basal vom Retinaculum befindet sich in einer kleinen Einbuchtung der Mandibel ein nach cranial gerichtetes Büschel von Haaren, der Penicillus (Pn, Abb. 6). Er wird vom Frontoclypeus überragt.

Die Mandibel gelenkt an der Kopfkapsel über ein dorsal und ein ventral gelegenes Kugelgelenk ein. Dabei wird das dorsale, das heißt das sekundäre Mandibellgelenk (sMndgl) von einer auf einem Fortsatz der Mandibel gelegenen Gelenkpfanne und einem madiad der Antennenbasis gelegenen Condylus der Kopfkapsel gebildet. Beim ventralen Gelenk, dem primären Mandibellgelenk (pMndgl), stellt die Mandibel den Condylus. Er

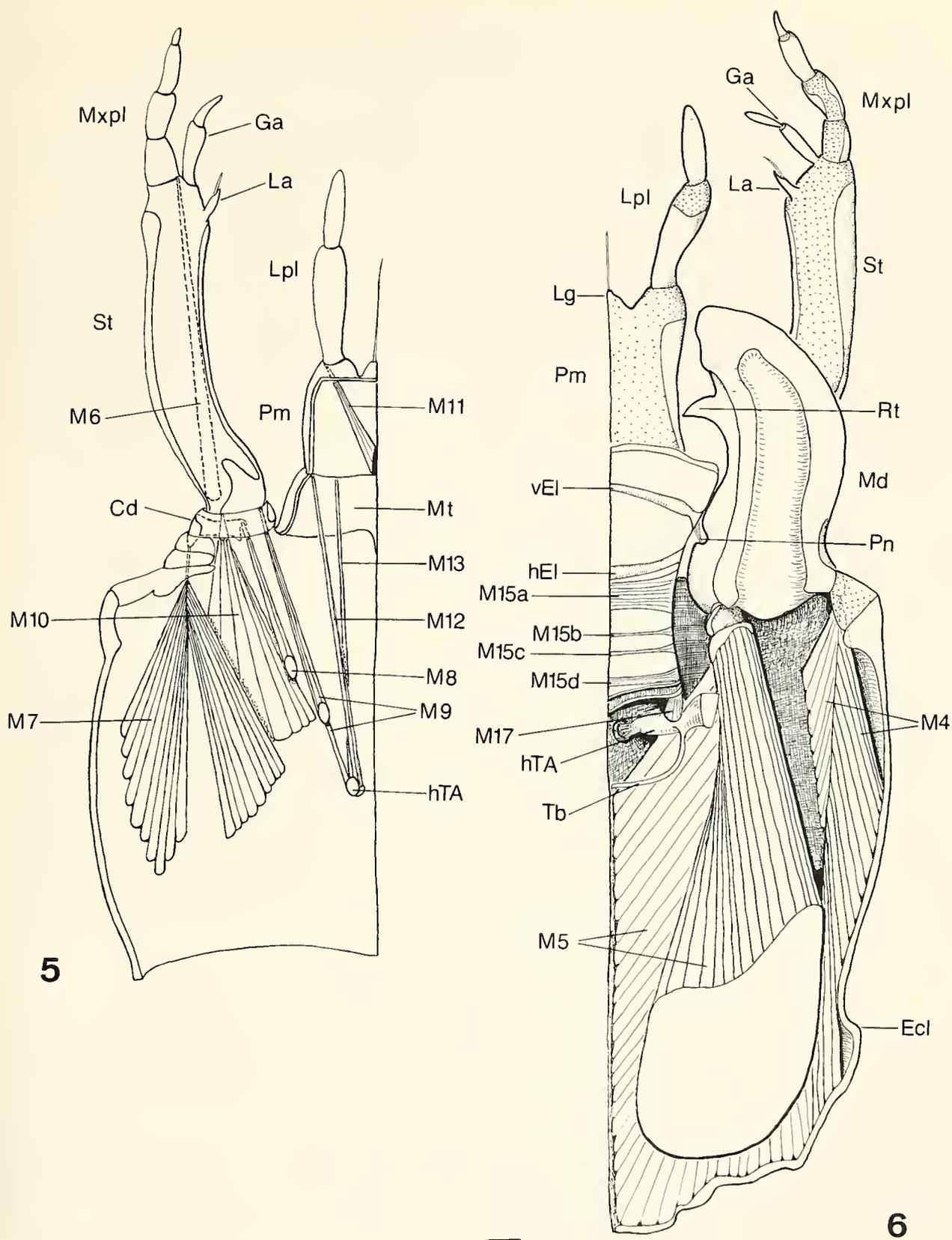


Abb. 5—6. Innenansicht der Kopfkapsel. — 5. Linke ventrale Hälfte von dorsal, Maxillar- und Labialmuskeln; — 6. Rechte Hälfte von dorsal, Cibariumdach und Epipharynx; Mandibelmuskeln. — Maßstab: 0,1 mm.

liegt ebenfalls auf einem Fortsatz. Der ventrale Kopfkapselvorderrand bildet die Gelenkpfanne. Die durch diese beide Gelenke erzeugte Drehachse erlaubt der Mandibel nur eine Bewegung in einer Ebene.

4.2.2. Muskulatur

Zwei Muskeln, die jeweils mit großen Sehnen am inneren und äußeren Basalrand der Mandibel ansetzen, bewegen die Mandibel.

M 4; *M. craniomandibularis externus* (Abb. 6, 10—14):
Abduktor der Mandibel. Er entspringt an der lateralen und ventrolateralen Kopfkapsel und inseriert über eine lange Sehne (Abds) am lateralen Basalrand der Mandibel.

M 5; *M. craniomandibularis internus* (Abb. 4, 6, 10—14):
Adduktor der Mandibel und größter Muskel im Larvenkopf. Seine flache, fast bis zum Kopfhinterrand reichende Sehne (Adds) inseriert am inneren Basalrand der Mandibel. Ihr vorderster, muskelansatzfreier Teil beschreibt eine Drehung von 90° um seine Querachse. Der Muskel ist in zwei Portionen unterteilt. Die größere nimmt die hinteren zweidrittel der ventralen Kopfkapsel ein und die untere Fläche der Sehne. Die zweite Portion entspringt an der dorsalen und lateralen Kopfkapsel hinter der Epicranialleiste (Ecl) und in einem kleinen Gebiet dorsocranial von der Epicranialleiste. Sie inseriert an der oberen Fläche der Sehne. Die dorsale und ventrale Portion des *M. craniomandibularis internus* gehen auf dem Postoccipitalapodem (ApPon) und der lateralen Kopfkapsel ineinander über.

4.3. Maxille

4.3.1. Allgemeines

Die Maxille (Max) ist gerade nach vorne gerichtet. Sie ist in auffallende Sklerite unterteilt. Das basale Sklerit, der Cardo (Cd), gelenkt über einen Condylus an der Kopfkapsel ein (Abb. 2). Der Cardo ist ringförmig und dorsal membranös ausgebildet (Abb. 5). Auch ventral sind die sklerotisierten Spangen durch einen Spalt getrennt (Abb. 2). Die laterale Spange trägt den Condylus. Der stabförmige Stipes (St) ist dorsal ebenfalls membranös und mit zahlreichen Borsten besetzt. Drei Anhänge sitzen am distalen Ende der Maxille. Dies sind von innen nach außen: Die kleine, mit einer langen Borste besetzte Lacinia (Lc), die zweigliedrige Galea (Ga) und der viergliedrige Palpus maxillaris (Mxpl) (Abb. 2, 5).

4.3.2. Muskulatur

M 6; *M. stipitopalpis internus* (Abb. 5, 14):
Führt vom ventrobasalen Rand des Stipes zum inneren Basalrand des ersten Palpengliedes und schwenkt den Maxillartaster nach innen.

M 7; *M. craniocardinalis externus* (Abb. 5, 10—13):
Der Cardoabduktor entspringt an der ventralen Kopfkapsel. Er ist fächerförmig und inseriert auf einem stabförmigen, nach caudal zeigenden Fortsatz des Cardo (Cd, Abb. 5).

M 8; *M. tentoriocardinalis* (Abb. 4, 5, 10, 11, 14):
Der Cardioadduktor zieht konvergentfasrig vom mittleren Teil des Tentorium zum ventralen mittleren Teil des Cardo und inseriert vor dem Condylus der lateralen Skleritsspanne.

M 9; *M. tentoriostipitalis, pars 1* (Abb. 4, 5, 9—11):
Beginnt unterhalb des M8 am Tentorium und verläuft parallel zu dem vorhergehenden Muskel zum medialen Basalrand des Stipes (Abb. 5).

M 10; *M. tentoriostipitalis, pars 2* (Abb. 5, 10—12):
Entspringt zwischen den hinteren Tentorialgruben (hTG) und dem M7. Er ist fächerförmig und inseriert am Hinterrand eines von der medialen Seitenwand nach dorsal eingeschobenen sklerotisierten Bereichs der Stipesbasis (Abb. 5).

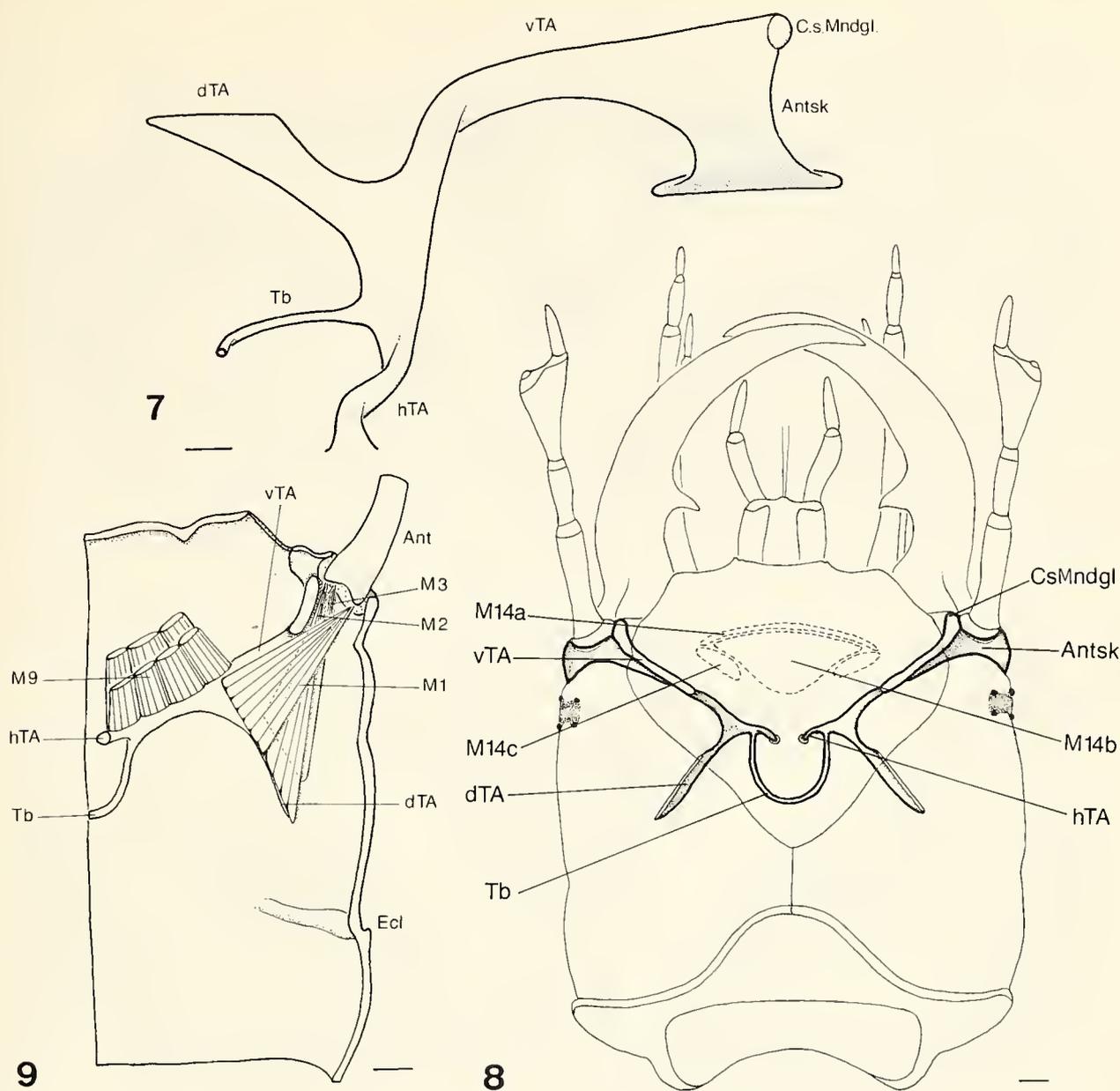


Abb. 7—8. Tentorium. — 7. Medianansicht, — 8. Dorsalansicht, Ansatzstellen der dorsalen Dilatatore der Praeoralhöhle gestrichelt.

Abb. 9. Innenansicht der rechten dorsalen Kopfkapselhälfte von ventral; Antennen- und Maxillenmuskeln. — Maßstab: 0,1 mm.

4.4. Labium (Abb. 1, 2, 4, 5, 11, 13, 14)

4.4.1. Allgemeines

Das Labium besteht aus dem membranösen Mentum (Mt) und dem zum größten Teil sklerotisierten Praementum (Pm). Distal inserieren am Praementum die zweigliedrigen Labialpalpen (Lpl). Dazwischen befindet sich ein hügeliger Vorsprung, die Ligula (Lg). Sie trägt zwei lange, dicht beisammen stehende Borsten. Das Präementum ist im distalen und mediodorsalen Bereich membranös (Abb. 1). Auf seinen dorsalen Skleriten finden sich zahlreiche nach vorne und nach außen gerichtete Borsten. Das membranöse Mentum geht ventrocaudal in die Postgenae (PGn) über. Ein Submentum konnte nicht ausgemacht werden. Das Dach des Mentum bildet den Boden der Praeoralhöhle (Poh). Es hat wie die

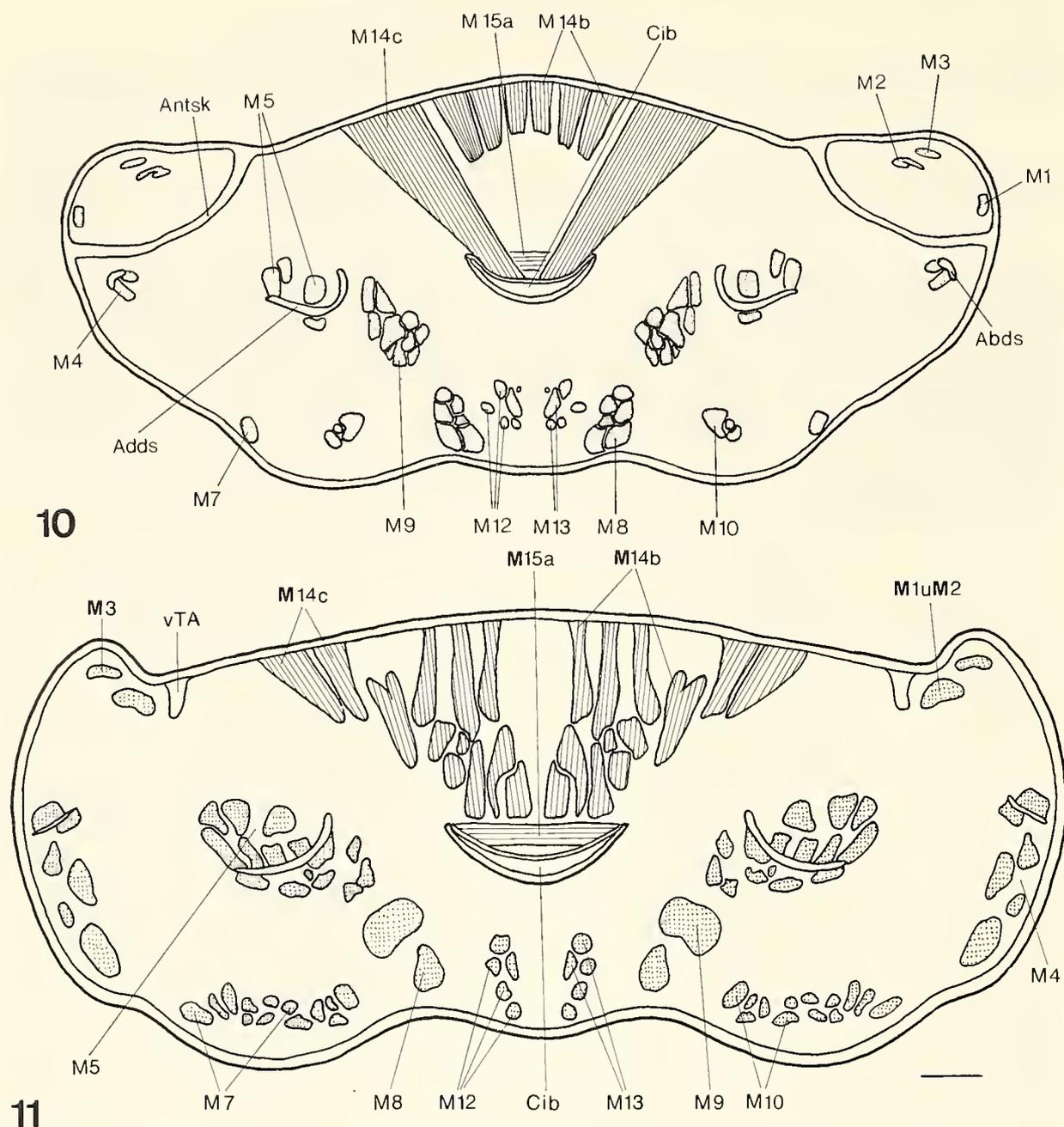


Abb. 10—11. Querschnitte durch die Kopfkapsel. — 10. Querschnitt-Ebene A (siehe Abb. 1), — 11. Ebene B. — Maßstab: 0,1 mm.

Seitenwände des Mentum lange gefranste Haare (gHdM), die nach vorne gerichtet sind (Abb. 15).

4.4.2. Muskulatur

M 11; M. praemontopalpalis internus (Abb. 4, 5, 14):
Der Abduktor des Palpus entspringt von den Seitenwänden einer medioventralen Erhebung im Basalteil des Praementum und setzt lateral am basalen Rand des ersten Palpengliedes an.

Zwei Muskeln, die beide vom hinteren Tentorialarm ausgehen, dienen der Retraktion des Praementum.

M 12; M. tentoriopraementalis superior (Abb. 4, 5, 10—12, 14):
Der dorsale Retraktor des Praementum setzt dorsolateral am Basalrand des Praementum an.

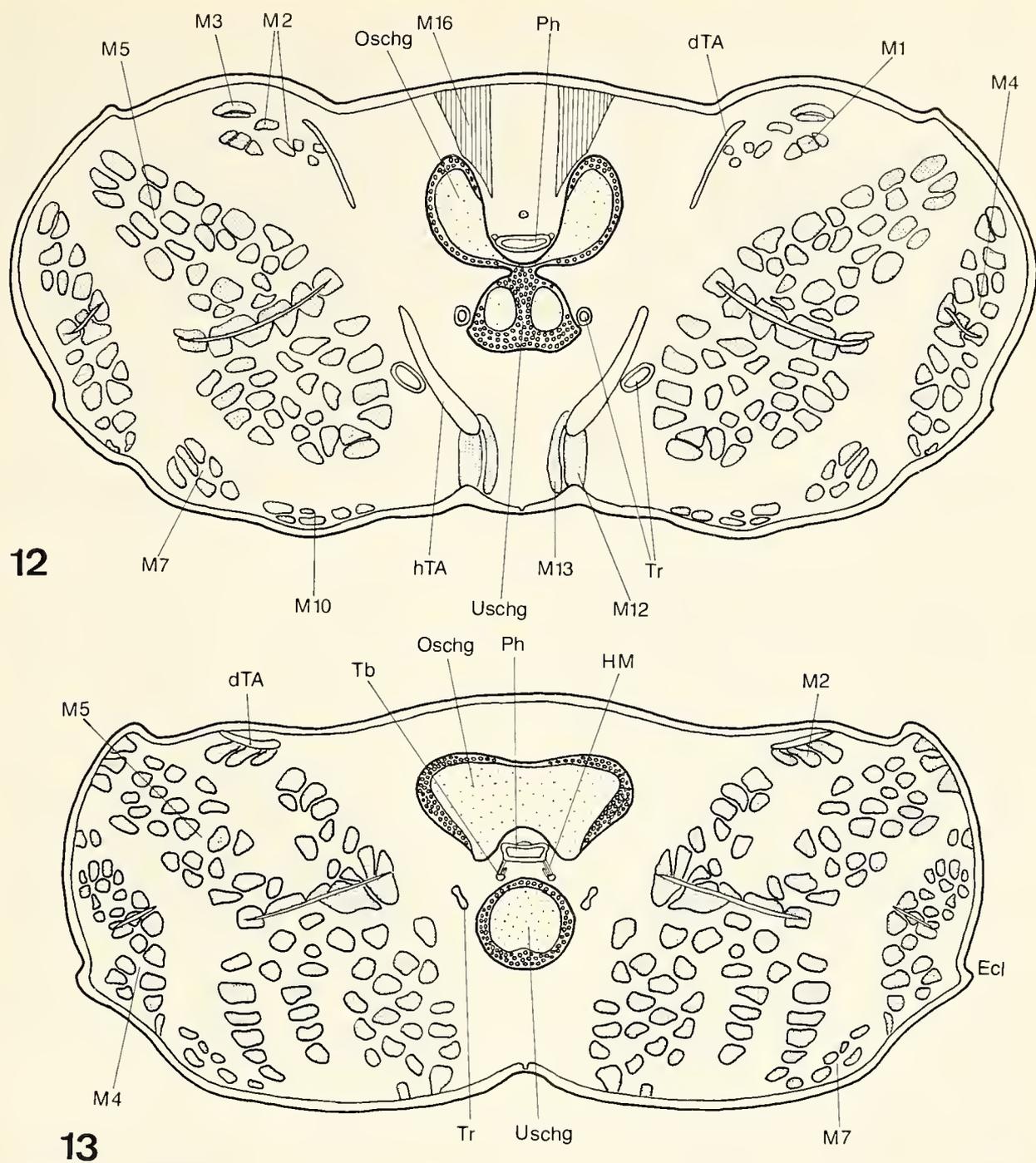


Abb. 12—13. Querschnitte. — 12. Ebene C (siehe Abb. 1), — 13. Ebene D. — Maßstab: 0,1 mm.

M 13; *M. tentoriopraementalis inferior* (Abb. 4, 5, 10—12, 14):
Der ventrale Retraktor des Praementum setzt paramedian am praementalen Basalrand an.

5. Äußerer Nahrungskanal, seine Muskulatur und Funktion (Abb. 4, 6, 9—15)

5.1. Allgemeines

Der äußere Nahrungskanal, die Praeoralhöhle (Poh), differenziert sich caudal zu einer Cibarialpumpe (Cib, Abb. 4). Diese reicht bis zur anatomischen Mundöffnung, die unter dem Frontalganglion (Fg) liegt. Daran schließt sich ein mit schwacher Ring- und Längsmuskulatur versehener Pharynx an, der ohne sichtbaren Übergang in den Oesophagus

überleitet. Das Dach der Praeoralhöhle (Poh) wird vom Epipharynx (Eph) gebildet, der größtenteils membranös ist. Auf seiner dem Kopflumen zugewandten Seite erhebt sich hinten am Übergang zum Cibarium und vorne nahe dem distalen Ende je eine Querleiste (vEl, hEl, Abb. 6). Zwischen diesen Leisten ist der Epipharynx plattenartig, genauso wie der Boden der Praeoralhöhle, der vom Labium und dem damit verschmolzenen Hypopharynx gebildet wird. Der Boden ist nur im proximalen Bereich sklerotisiert. Das Cibarium wird ventral und lateral vom Dach des Labiumhypopharynx umschlossen und von seinen Skleriten (Suspensorialarme) gestützt. Sein Dach ist der schwachsklerotisierte hintere Teil des Epipharynx. Die Mundöffnung ist horizontal schlitzförmig sowie ventral und dorsal mit je einer Querleiste versehen.

5.2. Muskulatur

Am Dach des äußeren Nahrungskanals inserieren drei dorsale Dilatatoren, die ihren Ursprung am Clypeus haben (Abb. 8).

M 14a; *M. clypeoepipharyngealis*, pars 1 (Abb. 4):
Zieht zur vorderen Epipharynxquerleiste.

M 14b; *M. clypeoepipharyngealis*, pars 2 (Abb. 4, 10, 11):
Inseriert auf der hinteren Epipharynxquerleiste.

M 14c; *M. clypeoepipharyngealis*, pars 3 (Abb. 4, 10, 11):
Setzt großflächig auf dem Cibariumdach an.

Vier Kompressoren spannen sich zwischen den Oralarmen des Hypopharynxsusensorium über das Dach des Cibarium.

M 15a—d; Kompressoren des Praepharynx, partes 1—4 (Abb. 6, 10, 11):
Die beiden Kompressoren am vorderen und hinteren (Mundöffnung) Ende des Cibarium sind die kräftigeren.

Ebenfalls an den Suspensorialarmen setzen direkt an der Mundöffnung zwei paarige Muskeln an.

M 16; *M. frontohypopharyngealis* (= rao, SNODGRASS 1935) (Abb. 4, 6):
Ein spindelförmiger Muskel, der an der Frons entspringt.

M 17; *M. tentoriohypopharyngealis* (Abb. 4, 6):
Ein parallelfasriger Muskel, der direkt unterhalb der Tentorialbrücke am hinteren Tentorialarm entspringt.

Acht winzige Muskelfasern (HM, Abb. 13) ziehen von der Tentorialbrücke (Tb) zu je vieren lateroventral an den Pharynx (Ph). Sie fixieren den Pharynx über der Tentorialbrücke zwischen den Schlundkonnektiven.

5.3. Funktion

Die Larve von *Pterostichus nigrita* nimmt wie die meisten adephagen Käferlarven nur gelöste Nahrung auf. Dazu muß sie ihr Mitteldarmsekret auf oder in die Beute bringen. Es wäre vorstellbar, daß diesem Zweck ebenso wie auch dem Aufsaugen der Nahrung die Cibarialpumpe dient. Durch den breit ansetzenden M14c wird das Dach des Cibarium angehoben. Der dabei entstehende Sog füllt das Cibarium. Durch Kontraktion der Kompressoren (M15a—d) und durch die Eigenelastizität des Daches wird das Cibarium wieder entleert.

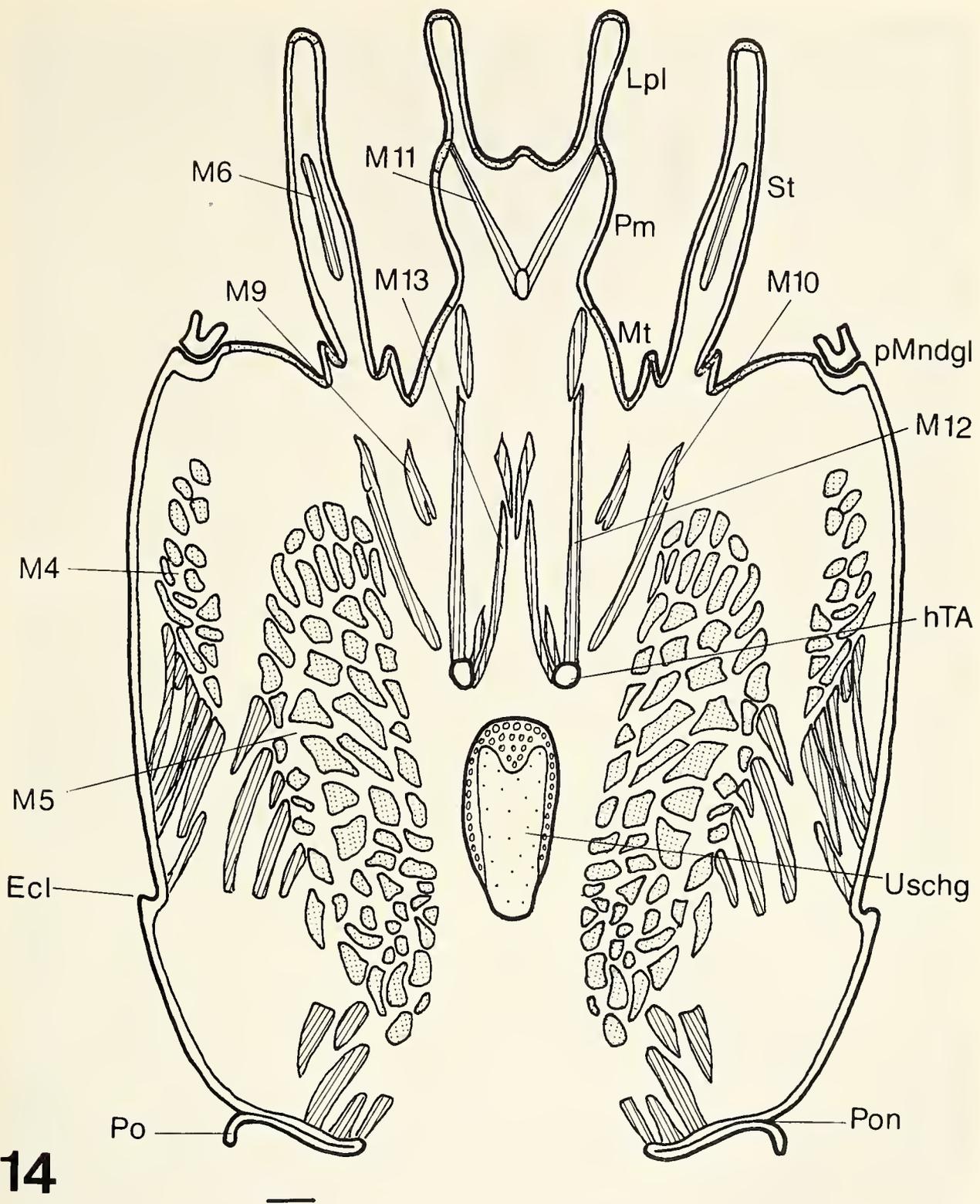


Abb. 14. Horizontalschnitt durch die Kopfkapsel von *Pterostichus nigrita*; Schnittebene EE (siehe Abb. 3). — Maßstab: 0,1 mm.

Der M17 öffnet den Eingang zum Pharynx (Mund). Dabei zieht er die Suspensorialarme nach unten und strafft gleichzeitig das Dach an der Mundöffnung. Durch Kontraktion des M16 und M15d werden die Suspensorialarme nach oben gezogen, das Cibariumdach wird eingedellt und so der Eingang zum Pharynx verschlossen.

Boden und Dach der distalen Praeoralhöhle werden durch ihre Eigenelastizität aufeinander gepreßt. Gleichzeitig wird ein Querwulst des Bodens in eine passende Rinne des Daches eingelegt. Dadurch wird das Cibarium nach außen verschlossen. Durch Kontrak-

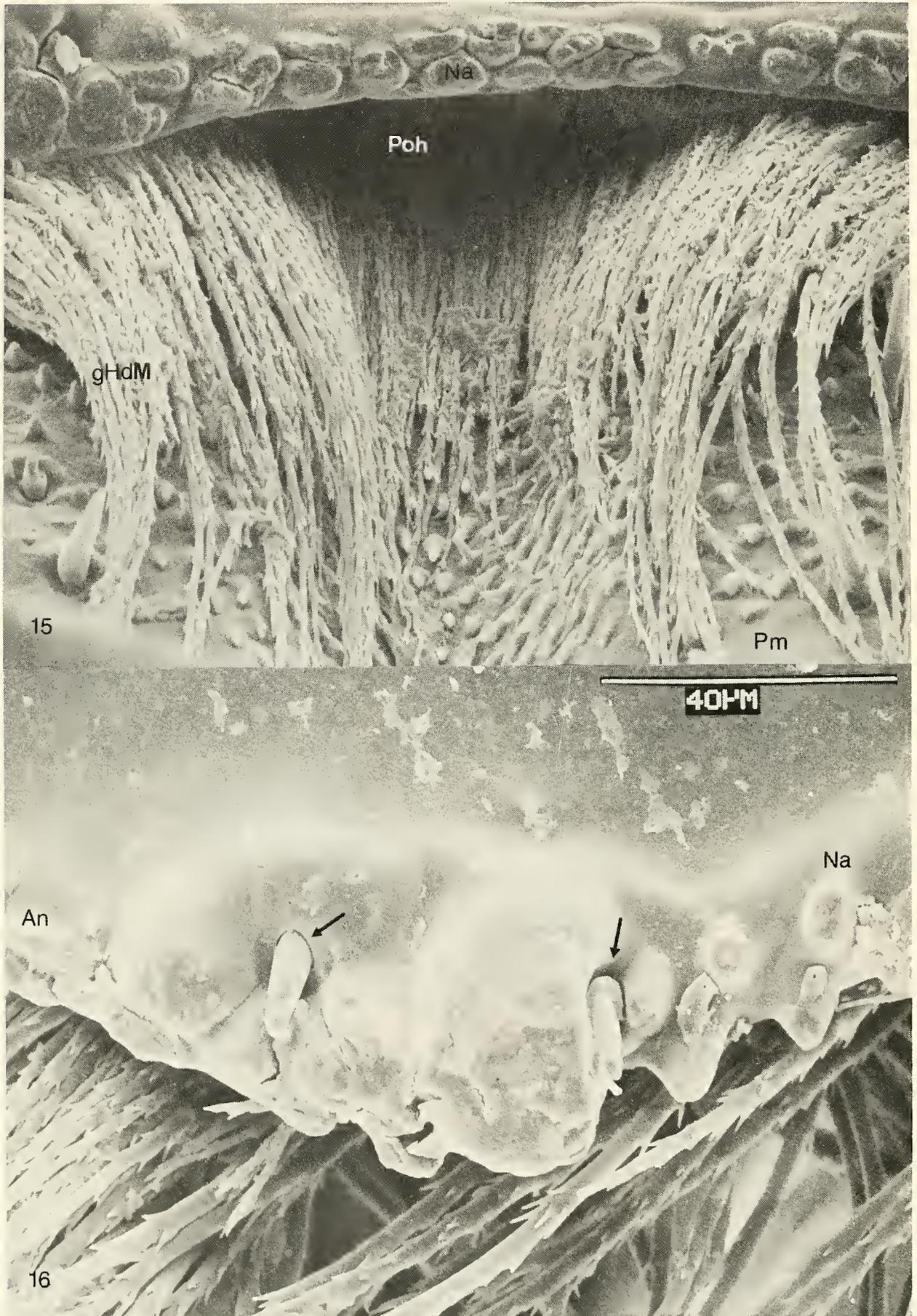


Abb. 15—16. REM-Aufnahmen der Kopfkapsel. — 15. Eingang zur Praeoralhöhle (Poh), Filterhaare des Mentum; — 16. Clypeusvorderrand (Ausschnitt), Sinnesstifte durch Pfeile gekennzeichnet.

tion des M15a wird diese Wirkung noch verstärkt. Zum Öffnen des Verschlusses dienen die beiden vorderen, auf Querleisten (vEl, hEl) des Epipharynx ansetzenden Dilatatoren M14a und M14b (Abb. 6).

Die Strömungsrichtung durch das Cibarium kann durch wahlweisen Verschluss der genannten Mechanismen bestimmt werden.

Zahlreiche kurze Börstchen am Dach der Praeoralhöhle, welche schräg nach vorne unten gerichtet sind, sieben und identifizieren die aufgenommene Nahrung. Die horizontal nach vorne gerichteten Haare auf dem Mentum (gHdM, Abb. 15) sind so beschaffen, daß sie sich zu einer Rinne zusammenlegen können, in der das Verdauungsekret gezielt auf die Beute gebracht werden kann. Aufgrund ihrer eigenartigen Verfransung (Abb. 15) können sie auch den Nahrungsstrom sieben, bevor er in die Praeoralhöhle eintritt.

6. Diskussion (Tab. 1)

Im folgenden sollen die Ergebnisse mit den vorliegenden Arbeiten über andere geadephagen Käferlarven und hydradephagen Larven und mit Larven der Schwestergruppe der Coleoptera, der Neuropteroidea, verglichen werden.

6.1. Kopfkapsel

Der prognathe Kopf mit seinem schräggestellten Hinterhauptsloch wird ventral von den Postgenae verschlossen. Die Gula und das Submentum sind bis auf eine schmale Naht reduziert (Häutungsnaht; HINTON in MATSUDA 1965). Dies zusammen mit den median zusammengrückten hinteren Tentorialgruben ist nach SNODGRASS (1935) kennzeichnend für die Carabidenlarven. Doch habe ich bei der Larve von *Loricera pilicornis* eine wohlausgebildete Gula gefunden. Dieser als ursprünglich anzusehende Zustand ist von *Corydalus* (Corydalidae; SNODGRASS 1935), *Raphidia* (Raphidiidae; DAS 1937) und *Haliplus* (Halipidae; BEUTEL 1986) bekannt. Bei *Omophron* fand ich im Gegensatz zu *Pt. nigrita* und den aus der Literatur entnommenen Darstellungen anderer Carabidenlarven weit zum Kopfhinterrand gerückte hintere Tentorialgruben. Dieses Merkmal findet sich auch angedeutet bei *Haliplus* (BEUTEL 1986) und extrem bei *Noterus* (Noteridae; RUHNAU 1986) wieder.

Die dorsale Kopfkapsel von *Pt. nigrita* zeigt eine Anzahl von Leisten und Häutungsnähten, die unterschiedlich gedeutet werden (BITSCH 1966; COOK 1944; CRAMPTON 1921; DUPORTE 1946, 1957; EVANS 1961; MATSUDA 1965; SNODGRASS 1935, 1947, 1952; STRENGER 1952; WHITEHEAD 1932). Clypeus und Frons lassen sich durch den Ursprung der praepharyngealen Dilatatoren abgrenzen (EVANS 1961; MATSUDA 1965; SNODGRASS 1935). Für das Vorhandensein eines Labrum gibt es keine Anzeichen. Die Frontalnaht (Frn) bildet den Hinterrand der Clypeofrons. Durch eine kurze Leiste werden Clypeus und Frons unvollständig getrennt (Abb. 1). Diese Leiste entsteht aus der Verwachsung der vorderen Tentorialarme mit der dorsalen Kopfkapsel (vTA; Abb. 8). Funktionell stellt sie die Epistomalleiste dar (MATSUDA 1965; STRENGER 1952). Eine solchermaßen ausgebildete Leiste wird häufig angedeutet bei den Larven der Harpalini und Pterostichini (BÖVING & CRAIGHEAD 1931; BRANDMAYR et alii 1980; GARDENER 1938; THOMPSON & ALLEN 1974). Niemals jedoch bei Hydradephagen und ihren unter den Geadephagen mutmaßlichen nächstverwandten Gruppen (BAEHR 1979; BILS 1976; BURMEISTER 1976), wie zum Beispiel den Nebriini. Ungewöhnlich stark ausgebildet ist die Epistomalleiste bei *Sialis* (Sialidae; RÖBER 1942). Hier fehlen hingegen die vorderen Tentorialarme. Bei *Osmylus* (Osmylidae) stellt die Epistomalleiste nur ein kurzes Verbindungsstück zwischen der

Tabelle 1. Homologisierung der Kopfmuskulatur.

	<i>Corydalus cornutus</i> (Corydalidae) KELSEY (1954)	<i>Pterostichus nigrita</i> (Carabidae)	<i>Nebria brevicollis</i> (Carabidae) SPENCE & SUTCLIFFE (1982)	<i>Carabus spec.</i> (Carab.) DAS (1937)	<i>Haliphys lineatocollis</i> (Haliphidae) BEUTEL (1986)	<i>Orectocbilus villosus</i> (Gyrinidae) NOARS (1956)	<i>Dytiscus marginalis</i> (Dytiscidae) SPEYER (1922), DEMARZO (1979)	<i>Oryctes nasicornis</i> (Scarabaeidae) CROME (1957)	<i>Anthrenus fasciatus</i> (Dermeestidae) PRADHAN (1948)
Antenne									
M. tentorioscapalis ant.	+	+		+	+	+	+	+	+
M. tentorioscapalis post.	+	+		+	+	+	+	+	+
M. tentorioscapalis med.	+	+		+	+	+	+	+	-
M. tentorioscapalis lat.	+	-		-	-	-	-	-	-
M. scapopedicellaris lat.	+	-		-	-	-	-	-	-
M. scapopedicellaris med.	+	-		-	-	-	-	-	-
Labrum									
M. labroepipharyngealis	+	-	-	-	-	-	-	+	+
M. frontolabralis	+	-	-	-	-	-	-	-	-
M. frontoepipharyngealis	+	-	-	+	-	-	-	+	-
Mandibel									
M. craniomandibularis int.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. craniomandibularis ext.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Maxille									
M. craniocardinalis ext.	+	+		+	+	+	+	+	+
M. craniocardinalis int.	-	-		-	-	-	-	+	-
M. tentoriocardinalis	+	+		+	+	+	+	+	+
M. tentoriotipitalis	+	+		+	+	+	+	+	+
M. craniolacinalis	+	-		+	+	-	+	+	+
M. stipitolacinalis	+	-		-	-	-	-	+	+
M. stipitogalealis	+	-		-	-	-	-	-	-
M. stipitopalpis ext.	+	+		(+)	+	+	+	+	+
M. stipitopalpis int.	+	-		-	-	-	-	+	+
M. palpopalpis maxillae prim.	-	-		-	-	-	-	+	-
M. palpopalpis maxillae sec.	-	-		-	-	-	-	+	-
M. palpopalpis maxillae tert.	-	-		-	-	-	-	+	-
M. palpopalpis maxillae quart.	-	-		-	-	-	-	+	-

vorderen Tentorialgrube und dem sekundären Mandibelgelenk dar (WUNDT 1961). Diese Struktur bezeichnet COOK (1944) bei *Neobermes* (Corydalidae) als Tentorialsutur. Die Clypeofrontalnaht wird durch ein kurzes Stück Häutungsnaht (ClFrN; Abb. 1), das der Epistomalnaht parallel läuft, repräsentiert.

In Folge der bis zum Kopfvorderrand verlagerten Antennen ist die Subgenalleiste, in Fortsetzung der Epistomalleiste (MATSUDA 1965), ins Innere der Kopfkapsel gewandert und wird zum Antennalsklerit (Antsk; Abb. 8, 10).

Die Occipitalsutur, die hier als Epicranialleiste (Ecl) ausgebildet ist (STRENGER 1952), zeigt denselben Verlauf wie bei *Corydalus*-Larven und -Puppen (KELSEY 1954), sowie bei den Larven von *Neobermes* (COOK 1944), *Sialis* (RÖBER 1942) und *Osmylus* (WUNDT 1961). Nur erreicht sie im Gegensatz zu diesen bei *Pt. nigrita* und den anderen Carabidenlarven das sekundäre Mandibelgelenk nicht (Abb. 2).

Zwei weitere funktionelle Nähte, nämlich die Hinteraugenleiste (Hal) und die Leiste zwischen Auge und Frontalnaht, treten wieder in auffälliger Weise nur bei Vertretern der Harpalini und Pterostichini auf. Sie können nicht mit Nähten des Pterygoten-Grundplans homologisiert werden. Ich gehe davon aus, daß dies für die genannten Gruppen Neubildungen sind.

6.2. Kopfanhänge

Die Antennen (Ant) von *Pt. nigrita* sind 4gliedrig. Darin stimmen sie mit den anderen Adephagenlarven und Neuropterenlarven überein. Jedoch überkreuzen sich bei *Pterostichus* der Pro- und Retraktor der Antenne (Abb. 9) und alle drei Antennenmuskeln sind gegenüber Halipliden (BEUTEL 1986) und Dytisciden (SPEYER 1922) viel kräftiger ausgebildet.

Die Mandibel stellt eine Beißmandibel (WEBER 1965) dar. Sie hat eine im unteren Drittel liegende Schneidekante (Sch; Abb. 4), im Gegensatz zu *Nebria* (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), wo diese im oberen Drittel liegt. Bei *Trachypachus* und distal bei *Loricera* und *Carabus* sind zwei solche Kanten vorhanden. Dies könnte eine Vorstufe zur Bildung des Saugkanals bei Gyriniden- und Dytiscidenlarven sein, indem die beiden Kanten miteinander verwachsen und einen Kanal umschließen.

Die Maxille (Max) von *Pt. nigrita* entspricht in den wesentlichen Zügen derjenigen von *Carabus* (DAS 1937). Durch das Fehlen jeglicher Muskulatur können die Lacinia (La) und die Galea (Ga) nur unzureichend identifiziert werden (Abb. 5). Dies trifft auch für die Hydradephagenlarven zu. Im Gegensatz zu den bisher untersuchten Adephagenlarven sind bei den Larven der Neuropteroidea die beiden inneren Loben mit Muskeln versehen (DAS 1937; RÖBER 1942; WUNDT 1961).

DAS (1937) homologisiert bei *Carabus* den von der ventralen Kopfkapsel zum dorsalen Stipesbasalrand ziehenden Muskel mit dem M. craniolacinalis. Dieser hätte seinen Ursprung aber dorsal des M. craniocardinalis. Bei *Carabus* und *Pterostichus* entspringt der betreffende Muskel jedoch eindeutig mediad des M. craniocardinalis auf der ventralen Kopfkapsel (Abb. 5). Ich schliesse daraus — wenn man von der Annahme einer Neubildung absieht — daß sich der M. tentoriostipitalis aufgespalten hat. Dabei verblieb eine Portion in ihrer ursprünglichen Lage, während die andere ihren Ursprung auf die ventrale Kopfkapsel verlagerte und ihr Ansatz auf den dorsalen Rand des Stipes rückte. Die dadurch erreichte größere Beweglichkeit der Maxille erklärt ihre von SPENCE & SUTCLIFFE (1982) beschriebene besondere Bedeutung beim Freßakt. Von Hydradephagenlarven ist eine solche Aufspaltung des M. tentoriostipitalis bislang nicht bekannt.

Das Labium der Carabidenlarven wurde ausführlich in früheren Arbeiten diskutiert (ANDERSON 1936; DAS 1937; DORSEY 1943). Die Verhältnisse bei *Pterostichus nigrita* decken sich weitgehend mit den dabei gewonnen Erkenntnissen. Die Vermutung, daß der membranöse Bereich zwischen Prämentum und Kopfkapsel das Mentum ist und das Submentum mit den Postgenae verschmolzen ist (ANDERSON 1936; SNODGRASS 1935, 1960), kann ich durch meine Untersuchungen an der Larve von *Loricera* erhärten. Bei dieser ist nämlich noch ein deutlich abgegrenztes Submentum zwischen den Postgenae vorhanden. Da *Loricera* zu den ursprünglichen Carabiden zählt (BILS 1976), kann davon ausgegangen werden, daß dies der plesiomorphe Zustand ist und das Submentum im Laufe der weiteren Phylogenese der Carabiden mit den Postgenae verwachsen ist.

Ein dritter Retraktor des Prämentum fehlt bei *Pterostichus* wie bei allen Carabidenlarven (ANDERSON 1936; DAS 1937; DORSEY 1943) und *Haliphus* (BEUTEL 1986). Der mediane Retraktor des Praementum der Hydradephagenlarven, außer *Haliphus*, ist eine Neubildung (RUHNAU 1986) und demnach nicht dem medianen Retraktor der Neuropterenlarven homolog.

Der Hypopharynx ist bei den Neuropteren- und Adephegenlarven in das Dach des Labium eingeschmolzen. Reste sind noch an der Bildung des praepharyngealen Nahrungskanals erkennbar. Bei verschiedenen Geadephagen (BENGTSSON 1927; SPENCE & SUTCLIFFE 1982; LANDRY & BOUSQUET 1984; RUHNAU 1986) und vielen Hydradephagen (RUHNAU 1986) tritt im Bereich des Labiumdaches eine starke Aufwölbung auf. Dabei handelt es sich jedoch um ein neues Merkmal (RUHNAU 1986), das im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme entstanden ist. Zu prüfen wäre, ob es sich dabei immer um homologe Strukturen handelt und dadurch eine Gruppe der Geadephaga in die nähere Verwandtschaft der Hydradephaga gehört.

6.3. Nahrungskanal

Die Reduktion der Pharynxdilatoren bei einem Teil der Carabidenlarven wurde bereits anhand von *Amara* und *Galerita* beschrieben (DORSEY 1943). Bei *Pt. nigrita* dienen die ventralen Pharynxdilatoren nur noch der Fixierung des Pharynx zwischen den Schlundkonnektiven. *Nebria* (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), *Carabus* und die Hydradephagenlarven (BEUTEL 1986; DE MARZO 1979; NOARS 1956; SPEYER 1922) haben stets wohl ausgebildete ventrale und dorsale Pharynxdilatoren, ebenso wie die Neuropterenlarven (KELSEY 1954; RÖBER 1942; WUNDT 1961).

Unterschiede ergeben sich auch bei der Ausbildung der Cibarialpumpe hinsichtlich der Anzahl der Kompressoren. Ebenso ist die Stärke ihrer Dilatoren verschieden, wobei die Verhältnisse von *Galerita* (DORSEY 1943) weitgehend mit denen von *Pterostichus* übereinstimmen.

Der *M. tentoriohypopharyngealis* (M17) von *Pterostichus*, als paariger Mundöffner bei *Nebria* vorhanden (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), fehlt bei *Amara* und *Galerita* (DORSEY 1943). Bei Hydradephagenlarven tritt er bei *Dytiscus* (SPEYER 1922) und *Orechtochilus* (NOARS 1956) auf, fehlt aber bei *Haliphus* (BEUTEL 1986).

7. Literatur

- ANDERSON, W. H. (1936): A comparative study of the labium of coleopterous larvae. — *Smithson. misc. Collns* 95 (13): 1—29, + 8 pls; Washington.
- BAEHR, M. (1979): Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des

- Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehung der Adephaga (Coleoptera, Insecta). — *Zoologica* 44 (130): 1—76; Stuttgart.
- BENGTSSON, S. (1927): Die Larven der nordischen Arten von *Carabus* Lin. Eine morphologische Studie. — *Lunds Univ. Arsskr. (N. F. 2)* 24 (2): 1—89; Lund.
- BEUTEL, R. (1986): Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Haliplus lineatocollis* Mrsh. (Coleoptera: Haliplidae). — *Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A)* 390: 1—15; Stuttgart.
- BILS, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. — *Zoomorph.* 84: 113—193; Heidelberg & Berlin.
- BITSCH, J. (1966): L'évolution des structures céphaliques chez les larves des Coléoptères. — *Annls Soc. ent. Fr. (N. S.)* 2: 255—324; Paris.
- BÖVING, A. G. & F. C. CRAIGHEAD (1931): An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. — *Ent. Americ. (N. S.)* 11 (1—4): 1—351; Brooklyn, New York.
- BRANDMAYR, P., FERRERO, E. & T. Z. BRANDMAYR (1980): Larval versus imaginal taxonomy and the systematic status of the ground beetle taxa *Harpalus* and *Ophonus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini). — *Entomol. Gen.* 6 (2/4): 335—353; Stuttgart & New York.
- BURMEISTER, E.-G. (1976): Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. — *Zoomorph.* 85: 165—257; Heidelberg & Berlin.
- COOK, E. F. (1944): The morphology and musculature of the labrum and clypeus of insects. — *Microent.* 9 (1): 1—35; Stanford.
- CRAMPTON, G. C. (1921): The sclerites of the head and mouthparts of certain immature and adult insects. — *Ann. ent. Soc. Amer.* 14: 65—107, + 7 pls; Columbus, Ohio.
- CROME, W. (1957): Zur Morphologie und Anatomie der Larve von *Oryctes nasicornis* L. — *Dt. ent. Z. (N. F.)* 4: 228—262; Berlin.
- DAS, G. M. (1937): The musculature of the mouth-parts of insect larvae. — *Q. J. microsc. Sci.* 80: 39—80; London.
- DELKESKAMP, K. (1930): Biologische Studien über *Carabus nemoralis*. — *Z. Morph. Ökol. Tiere* 19: 1—58; Berlin.
- DE MARZO, L. (1979): Studi sulle larve dei Coleotteri Dytiscidi. X. Anatomia e funzionamento dell'apparato succhiante cibario-faringeo in alcune forme larvali delle subff. Dytiscinae, Colymbetinae, Laccophilinae e Hydroporinae. — *Entomologica Bari* 15: 5—72; Bari.
- DORSEY, C. K. (1943): The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. — *Smithson. misc. Collns* 103 (7): 1—42; Washington.
- DUPORTE, E. M. (1946): Observations of the morphology of the face of insects. — *J. Morph.* 79: 371—384, + 7 pls; Philadelphia.
- (1957): The comparative morphology of the insect head. — *Ann. Rev. Ent.* 2: 55—70; Stanford & Palo Alto, Cal.
- EVANS, M. E. G. (1961): The fronto-clypeal region and the stomodeum in coleoptera. — *Proc. r. ent. Soc. Lond. (A)* 36 (Sec. B): 152—162; London.
- FERENZ, H. J. (1973): Steuerung der Larval- und Imaginalentwicklung von *Pterostichus nigrita* (Col., Carabidae) durch Umweltfaktoren und Hormone. — 113 pp. Diss. Köln.
- GARDENER, J. C. M. (1938): Immature stages of indian coleoptera (23, Carabidae, cont.). — *Indian Forest Rec.* 3 (8): 149—157; Calcutta.
- KÉLER, S. VON (1963): Entomologisches Wörterbuch. — 3. Aufl., 679 pp.; Berlin.
- KELSEY, L. P. (1954): The skeleton-motor mechanism of the dobsonfly *Corydalus cornutus*. Head and prothorax. — *Cornell Univ. Agr. Expt. Stat. Mem.* 334: 1—52; Ithaca, N.Y.
- KIRCHNER, H. (1927): Biologische Studien über *Carabus cancellatus*. — *Z. Morph. Ökol. Tiere* 7: 1—32; Berlin.
- LANDRY, J.-F. & Y. BOUSQUET (1984): The genus *Omophron* Latreille (Coleoptera: Carabidae): Redescription of the larval stages and phylogenetic considerations. — *Can. Ent.* 116 (11): 1557—1569; Ottawa.
- MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. — *Mem. amer. ent. Inst.* 4: 1—334; Ann Arbor.
- NOARS, R. (1956): Contribution à la connaissance de la larve d'*Orectochilus villosus* Müll. (Coléoptères, Gyrinidés). — *Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon* 17: 1—32; Dijon.
- PRADHAN, K. S. (1948): On the head capsule, mouthparts and related muscles of the larvae of

- the wooly bear *Anthrenus fasciatus* Herbst (Col. Dermestidae). — Rec. Indian Mus. 46: 73—86; Calcutta.
- RÖBER, H. (1942): Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von *Sialis flavilatera*. — Zool. Jb. Anat. 67: 61—118; Jena.
- RUHNAU, S. (1986): Zur Morphologie und Biologie der praeimaginalen Stadien des Wasserkäfers *Noterus crassicornis* (Müller, 1776) (Coleoptera, Hydradephaga, Noteridae). — Unveröffentl. Dipl.-Arb., Fakultät f. Biol., Universität Tübingen, 99 pp.; Tübingen.
- SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. — 667 pp.; New York & London (McGraw-Hill).
- (1947): The insect cranium and the 'epicranial suture'. — Smithson. misc. Collns 107 (7): 1—52; Washington.
- (1952): A textbook of arthropod anatomy. — 363 pp.; Ithaca, N.Y.
- (1960): Facts and theories concerning the insect head. — Smithson. misc. Collns 142 (1): 1—61; Washington.
- SPENCE, J. R. & J. F. SUTCLIFFE (1982): Structure and function of feeding in larvae of *Nebria* (Coleoptera: Carabidae). — Can. J. Zool. 60: 2382—2395; Ottawa.
- SPEYER, W. (1922): Die Muskulatur der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Kenntnis des Insektenkörpers. — Z. wiss. Zool. 119: 423—492; Leipzig.
- STRENGER, A. (1952): Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. — Zool. Jb. Anat. 72: 469—521; Jena.
- THIELE, H. U. (1961): Zuchtversuche an Carabiden. — Zool. Anz. 167: 431—442; Leipzig.
- (1968a): Formen der Diapausensteuerung bei Carabiden. — Zool. Anz. (Suppl.) 31: 358—364; Leipzig.
- (1968b): Zur Methode der Laboratoriumszucht bei Carabiden. — Decheniana 120: 335—341; Bonn.
- THOMPSON, R. G. & R. T. ALLEN (1974): Description of larval Carabidae. — 1. Coleopt. Bull. 28 (4): 185—201; Gainesville, Fla.
- WEBER, H. (1965): Grundriß der Insektenkunde. — 4. Aufl. 428 pp.; Stuttgart (G. Fischer).
- WHITEHEAD, W. E. (1932): The morphology of the head-capsule of some coleoptrous larvae. — Can. J. Res. 6 (3): 227; Ottawa.
- WUNDT, H. (1961): Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuropt. Plannipennia). — Zool. Jb. Anat. 79: 558—662; Jena.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. GERT TRÖSTER, 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: 1987

Band/Volume: [399_A](#)

Autor(en)/Author(s): Tröster Gert

Artikel/Article: [Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von Pterostichus nigrita \(Paykull\) \(Coleoptera: Carabidae\) 1-23](#)