Zeitschrift: Entomologica Basiliensia

Herausgeber: Naturhistorisches Museum Basel, Entomologische Sammlungen

Band: 22 (2000)

Artikel: Die Eischale als Gegenstand der phylogenetischen Forschung bei Paussinae und anderen Carabidae (Coleoptera: Adephaga)

Autor: Kaupp, A. / Guggenheim, R. / Nagel, P.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-980901

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Entomologica Basiliensia	22	149-154	2000	ISSN 0253-24834

INTERNATIONALE ENTOMOLOGEN-TAGUNG BASEL 1999

Die Eischale als Gegenstand der phylogenetischen Forschung bei Paussinae und anderen Carabidae (Coleoptera: Adephaga)

von **A. Kaupp, R. Guggenheim & P. Nagel**

Abstract. The egg-shell as a subject of phylogenetic research in Paussinae and other Carabidae (Coleoptera: Adephaga). The ancestral chorion (type A) of the Paussinae is composed of a thick internal spongy layer, which contains a system of air-filled cavities (air-layer), and a regularly perforate external layer. In the subtribe Paussina the egg-shell is highly modified (type B). The spongy air-layer is completely reduced (new autapomorphy of the Paussina) and replaced by a much thinner, solid internal layer. The somewhat irregular perforate external layer is thinner and the pattern is finer than in type A. A very similar but independently developed simple chorion without air-layer and with an external grid occurs in most examined Carabidae of other subfamilies. An air-layer was so far recorded in some Pterostichini (*Pterostichus*, *Poecilus*). The construction, however, differs considerably from type A of the Paussinae. An independent development is most likely.

Key words. Coleoptera - Carabidae:Paussinae - egg chorion - comparative morphology - phylogeny

Einleitung

Bezüglich der Monophylie der Laufkäfer (Carabidae) und der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Familie existiert kein allgemein akzeptiertes System (BALL 1979, BOUSQUET & LAROCHELLE 1993, CASALE et al. 1982, ERWIN 1985, KRYZHANOVSKY 1976, LAWRENCE & NEWTON 1995, LINDROTH 1961-1969, NAGEL 1979A). Während die Imagines und mittlerweile auch die Larven (ARNDT 1993, ARNDT & BEUTEL 1995, BOUSQUET 1986, LUNA DE CARVALHO 1991) der Paussinae bereits recht gut vergleichend morphologisch untersucht sind, wurden Eimerkmale bisher nur selten beachtet (LUFF 1981, LUNA DE CARVALHO 1959, 1989).

Die Eischale (Chorion) wird von Follikelzellen gebildet, die sich in den Ovarien als einschichtiges Epithel auf der Eioberfläche (Vitellarmembran) ablagern. Die Follikelzellen sondern zwischen sich und der darunterliegenden Vitellarmembran ein Gemisch flüssiger Komponenten (Chorionin) ab, das zum Chorion aushärtet und sterben anschliessend ab (HINTON 1981, MARGARITIS & MAZZINI 1998). Die fertigen Eier werden bis zur Oviposition in den Oviducten gelagert und können aus dem Abdomen des Käfers herauspräpariert werden. Traditionell wird beim Chorion der Insekteneier eine äussere ("Exochorion") und eine innere Lage ("Endochorion") von verschiedenem Bau oder Beschaffenheit unterschieden. Die Homologie von "Exo-" und "Endochorion" ist jedoch durch nichts belegt, ausserdem können, bei genauerer Betrachtung, oft mehr als zwei Schichten unterschieden werden, in anderen Fällen ist das Chorion nur einschichtig (HINTON 1981).

Bei den Carabidae kommt eine äussere Lage in Gestalt eines netzartigen Maschengitters vor. Wie eigene Untersuchungen bei *Carabus* zeigen, ist das Maschengitter ein Abbild der Follikelzellumrisse. Die innere Lage kann verschieden gebaut sein. Oft handelt es sich um eine massive, dünne Lamelle, in anderen Fällen ist sie wesentlich dicker und schwammartig gebaut, wodurch sie ein System luftgefüllter

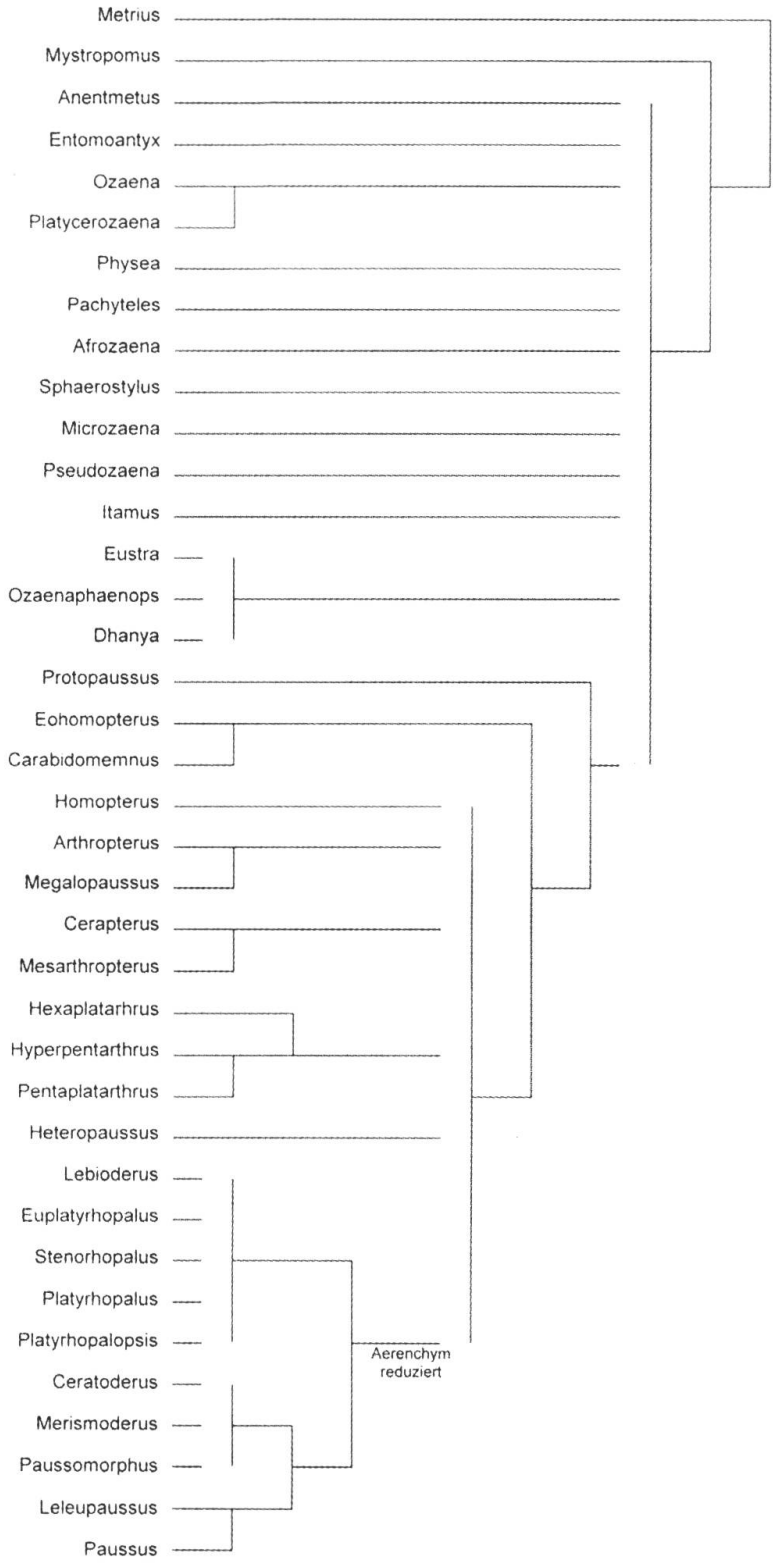

Abb. 1: Verwandtschaftsdiagramm der Gattungen der Unterfamilie Paussinae. Die Paussinae umfassen 4 früher als eigenständige Unterfamilien geltende Gruppen: Metriini (*Metrius*), "Ozaenini" (*Mystropomus* bis *Dhanya*), Protopaussini (*Protopaussus*), Paussini (*Eohomopterus* bis *Paussus*). Bei den Paussina (*Lebioderus* bis *Paussus*) ist das Aerenchym des Chorion reduziert.

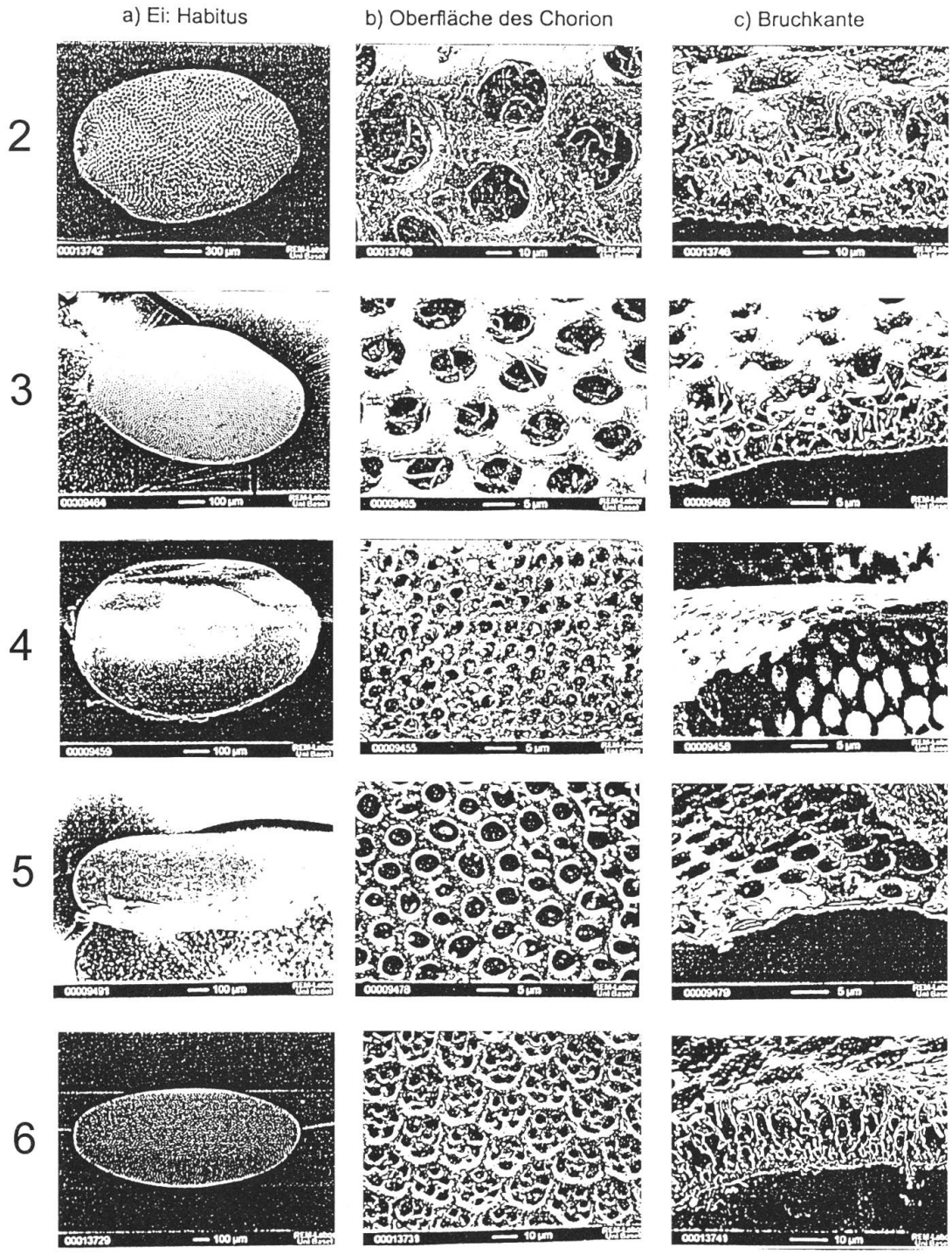

Abb. 2: *Pseudozaena orientalis* (Paussinae): a) Ei: Habitus, b) Oberfläche des Chorion, c) Bruchkante.
Abb. 3: *Cerapterus leoninus* (Paussinae): a) Ei: Habitus, b) Oberfläche des Chorion, c) Bruchkante.
Abb. 4: *Paussus armatus* (Paussinae): a) Ei: Habitus, b) Oberfläche des Chorion, c) Bruchkante.
Abb. 5: *Pheropsophus* sp. (Brachininae): a) Ei: Habitus, b) Oberfläche des Chorion, c) Bruchkante.
Abb. 6: *Poecilus cupreus* (Carabinae s.l.): a) Ei: Habitus, b) Oberfläche des Chorion, c) Bruchkante.

Kammern enthält. Eine luftführende Schicht kommt vielfach bei verschiedenen Ordnungen der Insekten vor. Wir bezeichnen sie hier als "Aerenchym" ("air layer" sensu HINTON 1981, "trabecular layer" sensu MARGARITIS & MAZZINI 1998).

Material und Methoden

Die zur Untersuchung gelangten Eier wurden sämtlich durch Sezieren weiblicher Käfer erhalten. Vorzugsweise wurden feucht konservierte Käfer verwendet, da die gewonnenen Eier dann weniger deformiert und sauberer sind. Es kann aber auch auf getrocknete, wieder aufgeweichte Käfer zurückgegriffen werden, was bei einigen seltenen Taxa unumgänglich war. Für die Untersuchung im Raster-Elektronen-Mikroskop wurden die Eier schrittweise in einer Alkoholreihe entwässert, in Aceton überführt, mittels "critical-point-drying" getrocknet, mit einer 20nm dicken Au-Schicht bedampft und mit einem JEOL JSM-630 F Mikroskop untersucht. Für die Bruchpräparate wurden Eier vor der Trocknung mit spitzen Pinzetten und Nadeln zerrissen.

Die Evolution der Eischale bei der Unterfamilie Paussinae

Die Phylogenie der Paussinae war bereits Gegenstand zahlreicher Untersuchungen, weshalb ihre verwandtschaftlichen Verhältnisse bereits zum Teil geklärt sind. Das Verwandtschaftsdiagramm (Abb. 1), basierend auf ARNDT & BEUTEL (1994), BALL & MCCLEVE (1990), BOUSQUET (1986), DARLINGTON (1950), NAGEL (1979B, 1987, 1994, 1997) und STORK (1985), zeigt den aktuellen Forschungsstand. Eine Aufspaltung der grossen Sammelgattung *Paussus* (LUNA DE CARVALHO 1989) wird hier nicht vorgenommen und darüber hinaus werden *Granulopaussus* (=*Falcopaussus*) und *Hylotorus* ebenfalls unter *Paussus* eingeordnet.

Wir wiesen zwei stark unterschiedliche Eischalentypen innerhalb der Paussinae nach:

Typ A: Bei *Pachyteles*, *Physea*, *Pseudozaena*, *Dhanya*, *Arthropterus*, *Cerapterus*, *Heteropaussus* und *Pentaplatarthrus* ist die Schale dick. Eine äussere Lage in Form eines Netzgitters mit relativ regelmässig hexagonal angeordneten Fenstern ist von einer schwammartigen, luftführenden Aerenchymschicht unterlagert. Es kann vermutet werden, dass dieser ursprüngliche Typ A schon bei der Stammart der Paussinae existierte (oder zumindest bei den Paussinae ohne *Metrius* und *Mystropomus*). Bisher wurde davon ausgegangen, dass ein Aerenchym bei allen Adephaga mit Ausnahme der Gyrinidae fehlt (HINTON 1981, BEUTEL 1997). Nur bei *Arthropterus* ist die dicke Schale weitgehend massiv, das Aerenchym bis auf kleine isolierte Reste am Grund der Fenster des Maschengitters zurückgebildet, während es bei allen anderen untersuchten Taxa unterhalb des äusseren Maschengitters eine durchgehende Schicht bildet. Bei *Cerapterus*, *Heteropaussus* und *Pentaplatarthrus* ist im Inneren der Fenster des Maschengitters ("Exochorion") ein Boden ausgebildet, der das darunterliegende Aerenchym bedeckt; mehrere kleine, randständige Öffnungen (Aeropylen) verbinden das Aerenchym mit der Aussenwelt. Bei *Pachyteles*, *Physea*, *Pseudozaena* und *Dhanya* ist das Aerenchym oben, zu den Fenstern des Maschengitters hin, hingegen ganz offen.

Typ B: Bei den Paussina, einer monophyletischen Gruppe, ist die Schale stark abgeleitet (Paussina: *Lebioderus*, *Euplatyrhopalus*, *Stenorhopalus*, *Platyrhopalus*, *Platyrhopalopsis*, *Ceratoderus*, *Melanospilus* (=*Merismoderus*), *Paussomorphus*, *Leleupaussus*, *Paussus*). Die Schalendicke ist bei Typ B, den wir bisher bei verschiede-

nen Arten von *Paussus* und bei *Platyrhopalus* nachwiesen, insgesamt gegenüber Typ A stark herabgesetzt. Das Aerenchym ist völlig reduziert (neue Autapomorphie der Paussina), das Endochorion nurmehr eine sehr dünne massive Lage, auf das ein feinmaschiges Netzgitter aufgelagert ist, dessen Maschen unregelmässiger angeordnet und kleiner sind als bei Typ A. Die bisherigen Erkenntnisse der Phylogenie der Paussinae lassen den klaren Schluss zu, dass der einfachere Typ B von einer Schale des Typs A abgeleitet wurde. Die tiefgreifenden Veränderungen der Konstruktion haben sicher erhebliche ökophysiologische Bedeutung. Bei allen bisher untersuchten Paussina war der Schalenbau quasi identisch.

Die Eischale bei anderen Unterfamilien der Carabidae

Wir untersuchten ausser den Paussinae bisher auch folgende Taxa anderer Unterfamilien: Cicindelidae: *Cicindela* s.l.; Carabinae s.l.: *Carabus*, *Nebria*, *Loricera*, *Poecilus*, *Pterostichus*, *Anisodactylus*, *Chlaenius*, *Glyptus*; Brachininae: *Pheropsophus*. Bei keinem dieser Taxa kommt ein dem Typ A (bei Paussinae pars) ähnlicher Schalenbau vor. Nur bei den Pterostichini (*Poecilus*, *Pterostichus*) konnte bisher ebenfalls ein Aerenchym nachgewiesen werden; die Konstruktion unterscheidet sich aber erheblich vom Typ A der Paussinae. Wir gehen von einer unabhängigen Entstehung aus. Bei allen übrigen Taxa fehlt ein Aerenchym völlig. Ein äusseres Maschennetz ist immer vorhanden. Die einzelnen Maschen können unterschiedlich gross sein. Wie beim Eityp B (bei den Paussina) liegt darunter eine meist sehr dünne, massive innere Lage; am dicksten ist sie bei *Pheropsophus* (Brachininae). Obwohl der Schalentyp B der Paussina diesem bei den übrigen Carabidae offenbar weit verbreiteten, einfachen Schalentyp sehr gleicht, ist er nachweislich unabhängig entstanden.

Literatur

ARNDT, E. (1993): Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera). - Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie) 488: 1-56.

ARNDT, E. & BEUTEL, R.G. (1995): Descriptions of the larvae of *Paussus* (*Klugipaussus*) aff. *distinguendus* and *P.* (*Lineatopaussus*) *afzelii* Westwood, 1885 (Coleoptera: Carabidae: Paussini). - Elytron 8 (1994): 129-139

BALL, G.E. (1979): Conspectus of carabid classification: history, holomorphology, and higher taxa. - in: ERWIN, T.L., BALL, G.E., WHITEHEAD, D.R. & HALPERN, A.L. (Eds.): Carabid beetles: Their evolution, natural history and classification. W. Junk, The Hague: 63-111.

BEUTEL, R. (1997): Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. - Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF) 31: 164 p.

Bousquet, Y. (1986): Description of first instar-larva of *Metrius contractus* Eschscholtz (Coleoptera: Carabidae) with remarks about phylogenetic relationships and ranking of the genus *Metrius* Eschscholtz. Canadian Entomologist 118: 373-388.

BOUSQUET, Y. & LAROCHELLE, A. (1993): Catalogue of the Geadephaga (Coleoptera: Trachypachidae, Rhysodidae, Carabidae including Cicindelini) of America North of Mexico. Memoirs Ent. Soc. Canada 167: 1-397.

CASALE, A., STURANI, M. & VIGNA-TAGLIANTI, A. (1982): Coleoptera Carabidae. I Introduzione, Paussinae, Carabinae. Fauna d'Italia. Calderini, Bologna: 499 p.

DARLINGTON, P.J. (1950): Paussid beetles. - Transactions of the American Entomological Society 76: 47-142.

ERWIN, T.L. (1985): The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among Carabid beetles. - in: BALL, G.E. (Ed.): Taxonomy, phylogeny and zoogeography of Beetles and Ants. W. Junk, Dordrecht: 437-472.

HINTON, H.E. (1981): Biology of Insect Eggs. Vols. 1-3. Oxford, Pergamon Press: 1125 S.

KRYZHANOVSKIY, O.L. (1976): An attempt at a revised classification of the family Carabidae (Coleoptera). - Entomological Review 55: 56-64.

LAWRENCE, J.F. & NEWTON, A.F. (1995): Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). - in: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S.A. (Eds.): Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 779-1006

LINDROTH, C.H. (1961-69): The Ground-Beetles (Carabidae) of Canada and Alaska. 1-6. Opusc. Entomol., Suppl. 20, 24, 29, 33, 34, 35, XLVIII +1192 p.

LUFF, M.L. (1981): Diagnostic characters of the eggs of some Carabidae (Coleoptera). - Entomologica scandinavica Supplement 15: 317-327.

LUNA DE CARVALHO, E. (1959): Notas sobre Paussideos (Col. Carab. Isochaeta). Publ. cult. Co. Diam. Ang., Lisboa 48: 47-90.

LUNA DE CARVALHO, E. (1989): Essai monographique des coléoptčres Protopaussines et Paussines. - Memórias do Instituto de Invetigacao Científica Tropical (2. Série) 70 (1987): 1027 p.

LUNA DE CARVALHO, E. (1991): Revisao do estudo das larvas de Carabideos Paussinae e de subfamilias afins (Coleoptera: Adephaga). - Elytron 5: 285-310.

MARGARITIS, L.H. & MAZZINI, M. (1998): Structure of the Egg. - Microscopic Anatomy of Invertebrates; Vol. 11c; Insecta: 995-1037.

NAGEL, P. (1979a): The Classification of the Carabidae; in DEN BOER, P.J., THIELE, H.U. & WEBER, F.: On the Evolution of Behaviour in Carabid Beetles. Miscellaneous Papers, Agricultural University Wageningen The Netherlands 18: 7-14.

NAGEL, P. (1979b): Aspects of the evolution of myrmecophilous Adaptations in Paussinae (Coleoptera, Carabidae); in DEN BOER, P.J., THIELE, H.U. & WEBER, F.: On the Evolution of Behaviour in Carabid Beetles. - Miscellaneous Papers, Agricultural University Wageningen The Netherlands 18: 15-34.

NAGEL, P. (1987): Arealsystemanalyse afrikanischer Fühlerkäfer (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). Ein Beitrag zur Rekonstruktion der Landschaftsgenese. - Stuttgart, Franz-Steiner-Verlag-Wiesbaden GmbH: 233 S.

NAGEL, P. (1994): Die taxonomische Stellung von *Megalopaussus amplipennis* Lea (Carabidae: Paussinae). - Entomologische Blätter 90: 80-98

NAGEL, P. (1997): New fossil paussids from Dominican amber with notes on the phylogenetic systematics of the paussine complex (Coleoptera, Carabidae). - Systematic Entomology 22: 101-118.

STORK, N.E. (1985): *Dhanya*, a South-east Asian genus of ozaenine ground-beetles. - Journal of natural History 19: 1113-1138.

Anschrift der Autoren:

Dipl.Biol.A. Kaupp, Prof. Dr. P. Nagel,
Universität Basel, NLU-Biogeographie,
St. Johanns-Vorstadt 10,
CH-4056 Basel
SCHWEIZ

Prof. Dr. R. Guggenheim,
Universität Basel,
REM-Labor,
Bernoullistr. 32,
CH-4056 Basel
SCHWEIZ