

# ENTOMOLOGISCHE ABHANDLUNGEN

STAATLICHES MUSEUM FÜR TIERKUNDE IN DRESDEN

Band 41

Ausgegeben: 3. Oktober 1977

Nr. 5

## Über die Phylogenie der Lamellicornia

(Insecta, Coleoptera)

Mit 20 Abbildungen

S. M. I A B L O K O F F - K H N Z O R I A N

Erevan, Armenische SSR

„Niemand wird ein ‚reiner Systematiker‘  
imstande sein, das Verständnis der Evo-  
lutionsprobleme zu erreichen.“ POPOV 1954

### Inhalt

	Seite
A. Einleitung . . . . .	136
B. Klassifikation . . . . .	136
C. Morphologische Analyse . . . . .	137
a) Kopf – b) Brust – c) Hinterleib – d) Stigmen – e) Metendosternit – f) Flügel – g) Beine – h) Männliche Genitalien – i) Weibliche Genitalien – j) Nervensystem bei Vollkerf und Larve – k) Sinnesorgane – l) Darmkanal (des Vollkerfs) – m) Karyologie – n) Larvenbau – o) Brutpflege	
D. Systematische Analyse . . . . .	157
I. Familie <i>Passalidae</i> . . . . .	157
II. Familie <i>Lucanidae</i> . . . . .	159
III. Familie <i>Pleocomidae</i> . . . . .	161
IV. Familie <i>Acanthoceridae</i> . . . . .	161
V. Familie <i>Trogidae</i> . . . . .	163
VI. Familie <i>Scarabaeidae</i> . . . . .	164
a) <i>Laparosticti</i> . . . . .	165
1. <i>Geotrupinae</i> – 2. <i>Scarabaeinae</i> – 3. <i>Orphninae</i> – 4. <i>Allidiostominae</i> – 5. <i>Aegialitinae</i> – 6. <i>Aphodiinae</i> – 7. <i>Hybosorinae</i> – 8. <i>Ochodaeinae</i> – 9. <i>Aclopinæ</i> – 10. <i>Pachypodinae</i> – 11. <i>Glaphyrinae</i>	
b) <i>Loxosticti</i> . . . . .	176
12. <i>Euchirinae</i> – 13. <i>Cetoninae</i> – 14. <i>Dynastinae</i> – 15. <i>Rutelinae</i> –	
c) <i>Orthosticti</i> . . . . .	180
16. <i>Hopliinae</i> – 17. <i>Phaenomerinae</i> – 18. <i>Macroductylinae</i> – 19. <i>Chasmatopterinae</i> – 20. <i>Melolonthinae</i> – 21. <i>Sericinae</i>	
E. Phylogenetische Analyse . . . . .	184
F. Schlußwort . . . . .	193
Zusammenfassung . . . . .	193
Literatur . . . . .	194

### A. EINLEITUNG

Die Superfamilie der *Lamellicornia* bildet eine natürliche Gruppe, die von allen anderen Käfern deutlich abgesondert ist und seit langem als solche anerkannt wird. Aber trotz zahlreicher Studien ist ihre Phylogenie unklar. Speziell dieser Frage wurden nur wenige Arbeiten gewidmet (PAULIAN 1933, 1935, OLSUFIEV 1935), aber wertvolle Angaben und Bemerkungen sind in der maßgeblichen Literatur verstreut. Das wichtigste davon wird in unserer Bibliographie genannt.

Die gegenwärtige phylogenetische Analyse geht von der Vorstellung zweier verschiedener Vorgänge aus, die man oft als Anagenese und Phylogenese bezeichnet. Wie bekannt, sucht die Phylogenese die echten genetischen Verbindungen festzustellen, die aber keineswegs mit morphologischen Ähnlichkeiten zusammenfallen müssen, da diese Ähnlichkeiten auch durch konvergente oder parallele Evolution entstehen können (Anagenese). Da wir aber kein sicheres Kriterium besitzen, um diese beiden Vorgänge voneinander zu trennen, so soll in jedem Falle die Ursache der entstandenen Ähnlichkeiten berücksichtigt werden. In der Morphologie sind die besten phylogenetischen Verbindungen gewöhnlich auf sogenannte indifferente Merkmale gebaut, d. h. auf solche, bei denen keine Anpassung an Umweltveränderungen ersichtlich ist und nötig erscheint, woraus der große Wert der Genitalstudien hervorgeht, wie schon DARWIN schrieb. Doch genügen oft die Genital- und sogar erschöpfende morphologische Studien nicht, die phylogenetischen Verbindungen endgültig zu klären, da die Ganzheit der Organismen die Lösung erschweren kann. Wir glauben jedoch, daß diese Lösung stets gefunden werden kann, wenn die entsprechende Gruppe eingehend genug in allen Richtungen, unter Beachtung ihrer Ökologie, Physiologie, Genetik, Biochemie usw. studiert worden ist. Leider sind wir in dieser Hinsicht für die *Lamellicornia* weit von diesem Ziel entfernt, deswegen können wir momentan nur eine vorläufige Lösung vorschlagen. Zu diesem Zwecke haben wir alle nützlichen Daten zusammengebracht und mit eigenen Untersuchungen ergänzt.

Diese Arbeit wurde aber nur durch die liebenswürdige Hilfe einiger Entomologen möglich, die uns kostbare Arten zusandten, und zwar der Herren J. BARAUD, Talence; P. BASILEWSKI, Tervuren; Mme. BONS und R. PAULIAN, Paris; G. MEDVEDEV, Leningrad; R. POPE, London. Hier sei ihnen unser bester Dank ausgesprochen. Auch die Sammlungen des Zoologischen Institutes in Erevan wurden gründlich bearbeitet. Dennoch wurden zahlreiche Gruppen wenig oder gar nicht untersucht, wie nachfolgend angegeben ist.

### B. KLASSIFIKATION

Nach den grundlegenden Arbeiten von LATREILLE wurden die *Lamellicornia* endgültig abgesondert und eingehend studiert, besonders von ERICHSON (1848), BURMEISTER (1842–1855) und LACORDAIRE (1856), später wurde die Anzahl aller Taxa vergrößert. Die letzte vorgeschlagene, wohl doch „gewissermaßen provisorische“ Einteilung der *Lamellicornia* (BALTHASAR 1963) enthält 2 Überfamilien und 18 Familien, darin werden aber die *Aulanocneminae* und *Pleocominae*, „deren Stellung in der Hierarchie vollkommen fraglich ist“, nicht berücksichtigt. Auch scheinen darin die *Oncerinae* und *Belohininae* zu fehlen, die *Pachydeminae* sind ohne weiteres als eine Tribus der *Melolonthinae* eingeschaltet, offenbar in demselben Umfang wie im Weltkatalog von JUNK, ungeklärt blieb die Stellung von *Acoma*, die früher leichtfertig zu den *Pleocoma* gestellt wurden, von *Diphycerus*, *Podolasia*, *Achloa*, *Acylochirus* usw., die früher in eine besondere Familie – die *Leptopodidae*, untergebracht, aber im JUNKSchen Katalog den *Pachydemini* zugezählt wurden, wo sie doch ein fremdes Element darstellen, sowie von *Termitotrox* usw. Leider war es auch uns nicht möglich, diese Gattungen zu bearbeiten.

Neulich hat MACHATSCHKE (1959) die *Glaphyrinae* in eine abgesonderte Superfamilie mit zwei Familien übertragen.

In unserer Arbeit wurde folgende Anordnung der Taxa angenommen:

- I. Familie *Passalidae* – einige Unterfamilien und Tribus
- II. Familie *Lucanidae* – dasselbe
- III. Familie *Pleocomidae* – nur eine Gattung
- IV. Familie *Acanthoceridae* – einige Gattungen ohne andere Einteilung
- V. Familie *Trogidae* – 2 Unterfamilien (*Troginae* und *Glaresinae*)
- VI. Familie *Scarabaeidae* – 21 Unterfamilien
  - Geotrupinae* – 4 Tribus (*Bolbelasmini*, *Geotrupini*, *Lethrini*, *Taurocerastini*)
  - Scarabaeinae* – 2 Tribus (*Scarabaeini*, *Coprini*)
  - Orphninae*
  - Allidiostominae* – 2 Tribus (*Allidiostomini*, *Dynamopini*)
  - Aegialiinae* – 3 Tribus (*Chironini*, *Aegialiini*, *Eremazini*)
  - Aphodiinae* – zahlreiche Tribus
  - Hybosorinae*
  - Ochodaeinae* – 4 Gattungen
  - Aclopininae* – 2 Tribus (*Aclopiini*, *Phaenognathini*)
  - Pachypodinae* – eine Gattung mit 2 Arten
  - Glaphyrinae* – 2 Tribus (*Lichniini*, *Glaphyrtini*)
  - Euchirinae* – 3 Gattungen
  - Cetoninae* – 3 Tribus (*Trichiini*, *Cetonini*, *Valgini*)
  - Dynastinae* – zahlreiche Tribus
  - Rutelinae* – dasselbe
  - Hopliinae* – 2 Tribus (*Hopliini*, *Pachycnemini*)
  - Phaenomerinae* – 3 Gattungen
  - Macroductylinae* – einige Tribus
  - Chasmatopterinae*
  - Melolonthinae* – Umfang zu bestimmen
  - Sericinae* – 4 Tribus (*Diphucephalini*, *Ablaberini* (= *Camentini*), *Phyllotocini*, *Sericini*)

Wie schon erwähnt, wurde eine Anzahl von Gattungen nicht studiert und in unserer Klassifikation nicht berücksichtigt. Die Phylogenie der angegebenen Taxa wird im folgenden besprochen. Doch wollen wir schon hier erinnern und betonen, daß keine Reihenfolge die richtigen Verhältnisse zu veranschaulichen vermag, das ist natürlich auch für die angegebene der Fall.

### C. MORPHOLOGISCHE ANALYSE

Für die Phylogenie sind paläontologische Daten besonders wertvoll. Leider sind dieselben für die *Lamellicornia* sehr dürftig (BALTHASAR 1963). Als älteste Funde gelten Reste aus den Liasschichten von Aargau (Schweiz), woraus *Aphodiites prologaeus* HEER beschrieben ist, und aus den bayerischen Juraschichten bei Eichstätt, worin *Geotrupes lithographicus* DEICHMÜLLER gefunden wurde, doch ist die Familienzugehörigkeit dieser Reste fraglich. Deswegen mag *Protoscarabaeus yeni* GRAEAU aus der unteren Kreideformation von China als der erste sichere *Lamellicornia*-fund gelten, doch halten ihn einige Entomologen für einen Geotrupinen, andere für einen Scarabaeinen; uns scheint es wahrscheinlicher anzunehmen, daß er zu einer Gruppe gehört, die jetzt nicht mehr existiert.

Aus dem Tertiär sind aus Europa und Nordamerika etwa 80 Arten *Scarabaeidae* beschrieben, besonders aus der Gattung *Aphodius* (9 Arten), letztere aber nur aus Europa. Aus dem Oligozän sind Vertreter von *Scarabaeus*, *Ateuchites*, *Sisyphus*, *Onitis* (bestritten), *Onthophagus*, *Aphodius*, *Aegialia* und *Geotrupes* bekannt. Daraus folgt, daß am Anfang des Tertiärs die Laparosticti schon den gegenwärtigen nahestanden. Doch gibt uns das wenig Nützliches für die Phylogenie, die vor allem auf morphologische Studien begründet sein soll. In dieser Beziehung lassen sich die wichtigsten Merkmale folgendermaßen zusammenfassen:



Abb. 1. Metendosternit einiger *Lamellicornia*.

a-c: *Odontolabis bellicosus* LAP. (4x) - d-e: *Glaresis oxiana* SEMEN. (32x) - f: *Hybosorus illigeri* REICHE (32x) - g-h: *Aegialia arenaria* F. (16x) - i: *Aphodius fossor* L. (16x) - k: *Scarabaeus sacer* L. (8x) - l: *Amphicoma psilotricha* FALD. (16x) - m: *Hoplia pollinosa* KRYN. (16x) - n: *Tanyproctus persicus* FALD. (8x) - o: *Homalopia spireae* PALL. (16x) - p: *Gnorimus nobilis* L. (8x) - r-s: *Valgus hemipterus* L. (16x) - t: *Polyphylla olivieri* LAP. (6x).

a, e, f, h, i, k, l, m, n, o, p, t: Lateralansicht - b: Frontalansicht - c, d, g, r, s: Dorsalansicht.

Cr = crista metendosternalis

## a) K o p f

Das Studium des Kopfes, besonders seiner Mundteile, wurde schon im letzten Jahrhundert durch ERICHSON, BURMEISTER und LACORDAIRE begonnen und in diesem fortgesetzt (ARROW 1909, OHAUS 1909, u. a.). Hier scheinen die phylogenetischen und anagenetischen Beziehungen besonders eng verschmolzen zu sein.

Bei allen *Lamellicornia* sind die Mandibeln weich und unfähig, harte Nahrung zu zerkleinern. Bei den primitiven Laparosticti ragen die Mundteile hervor, bei jüngeren Formen und allen Pleurosticti sind sie unter dem Clypeus verdeckt. Diese Rückverlagerung läßt sich bei verschiedenen Gruppen anagenetisch verfolgen, deswegen gibt die Bildung der Mundteile zuerst einen Hinweis auf die Evolutionstufe der entsprechenden Gruppe, die von ihrer Phylogenie unabhängig sein kann. Doch kann man in der Bildung der Mundteile auch echte phylogenetische Beziehungen feststellen.

Bei den primitiven Formen ragt das Labrum gewöhnlich waagrecht hervor, bei der Rückverlagerung der Mundteile unter den Clypeus kann es seine waagerechte Lage behalten oder sich umdrehen. In gewissen Fällen (*Phaenognatha*, *Sericinae*) verschmilzt es mit dem Clypeus. Bei den Pleurosticti erlaubt die Labrumbildung einige große Taxa abzusondern, z. B. die *Sericinae* von den *Melolonthinae* die *Rutelinae* von den *Dynastinae*. Ein nach unten gebogenes Labrum finden wir bei vielen *Lucanidae*, allen *Acanthoceridae*, den *Troginae* und *Pachypodinae*.

Die Mandibeln sind bei den Laparosticti gewöhnlich lappenförmig und oft mit einer Seitenmembrane versehen, die bei den Pleurosticti fehlt. Bei ihnen und den *Glaphyrinae* können sie eine verschiedene Anzahl von Zähnen tragen, doch dient dieses Merkmal hauptsächlich dazu, Gattungen abzusondern. Dagegen besitzen alle *Dynastinae* eine abweichende Mandibelbildung.

Die Maxillen sind ziemlich einheitlich gebaut, doch sind bei den Laparosticti Galea und Lacinia fast immer vorhanden und abgesondert, die Lacinia kann einen Endhakenzahn tragen. Bei den Pleurosticti verschwindet die Lacinia oder vereinigt sich mit der Galea, die Endzähne besitzen kann (auch ein Gattungsmerkmal).

Die Labiumbildung läßt sich in drei Typen einteilen:

1) *Laparosticti*-Typus: Zunge und Kinn abgesondert und normal entwickelt, Paraglossen gewöhnlich vorhanden.

2) *Anthophaga*-Typus: Zunge und Kinn zu einem großen, langen, behaarten und stark chitinisierten Sklerit verschmolzen, das oft an der Spitze zweilappig ist. Diese Bildung ist offenbar der Anthophagie angepaßt.

3) *Phyllophaga*-Typus: Dieser Typus scheint durch die Umbildung des zweiten entstanden zu sein, da eine Reihe von Zwischenstufen bekannt ist. Die Zunge bleibt mit dem Kinn verschmolzen, ist aber gewöhnlich durch eine Naht davon abgesondert, das Labium ist breiter als lang, Panaglossen fehlen.

Außer diesen drei Typen findet man auch andere, die im folgenden besprochen werden.

Im ganzen entspricht die Bildung der Mundteile der Haupteinteilung der *Lamellicornia* in Laparosticti und Pleurosticti, doch gibt es zahlreiche Ausnahmen davon.

Die Bildung des Clypeus wird auch in der Taxonomie als Merkmal benutzt. Bei den Laparosticti ist er gewöhnlich nahtlos verwachsen, bei den Pleurosticti ist diese Naht oft vorhanden. In den meisten Fällen sind Clypeus und Stirn in einer Flucht gebogen, oder er biegt sich etwas nach oben, doch kann der Clypeus auch schief nach unten gerichtet sein (*Acanthoceridae*, *Troginae*).

Viele *Scarabaeidae* tragen auf dem Kopf und (oder) Halsschild manchmal riesige Hörner oder andere Gebilde, die gewöhnlich geschlechtsverschieden sind. Wie bekannt, sind diese nur den Saprophagen eigen und erlauben dadurch, deren Ernährungsweise rückschließend zu erkennen, doch kann diese vermutliche Saprophagie auch Mycetophagie bedeuten, wie

wir das im folgenden besprechen. Dagegen kann das Labrum Auswüchse bei beliebiger Ernährungsweise tragen.

Seit LATREILLE wird die Fühlerbildung der *Lamellicornia* als ihr Hauptmerkmal betrachtet. Es wird allgemein anerkannt, daß die Urform elf Glieder und eine dreigliedrige Endkeule besitzen sollte, doch sind im Lauf der Evolution einige Glieder verschwunden, andere miteinander verschmolzen, so daß endlich auch nur sieben Glieder bleiben können, die Endkeule aus 3–9 Gliedern bestehen kann. Elfgliedrige Fühler sind jetzt bei den *Pleocomidae*, *Geotrupinae* (außer den *Taurocerastini*), *Glaphyrus* (MACHATSCHKE 1959) und dem Männchen von *Phalangosoma mechovi* QUEDF. (*Pachydeminae*, nach PAULIAN 1959) bekannt. Bei *Rhizotrogus bellieri* REICHE wurden Käfer gefunden, die an jedem Fühler eine verschiedene Anzahl von Gliedern besaßen, obschon die Länge der beiden Fühler gleich blieb, was durch die Verschmelzung einzelner Glieder miteinander zu erklären ist. Ob verschmolzene Glieder sich (durch Mutation) wieder trennen können, wissen wir nicht.

Die Fühlerbildung einiger Taxa ist eigenartig und dient zu ihrer Absonderung, z. B. bei den *Lethrini*, *Hybosorinae* usw., doch treten ähnliche Eigenarten auch bei einzelnen Gattungen auf, die zu anderen Taxa gehören. Im allgemeinen sind bei den Laparosticti die Glieder der Endkeule tomentiert, bei den Pleurosticti nackt, wie auch bei den *Aclopiniae*, *Glaphyrinae* und *Pachypodinae*. Außer bei diesen drei Unterfamilien sind die Glieder bei den Laparosticti stets klein, bei vielen Orthosticti und einigen Loxosticti groß, so daß die Endkeule einen Fächer bildet, der gewöhnlich geschlechtsverschieden ist.

#### b) Brust

Am wichtigsten ist die Lage der Hüften, besonders der Mittelhüften, die in fünf Typen eingeteilt werden können, und zwar:

- 1) Mittelhüften lang, senkrecht oder fast senkrecht zur Körperachse stehend und fast die Flügeldeckenepipleuren berührend. Es ist die primitive, aber auch die häufigste Bildung.
- 2) Mittelhüften verkürzt, umgedreht und zusammen einen geraden oder einen stumpfen Winkel bildend.
- 3) Mittelhüften parallel.
- 4) Mittelhüften fast rund und konvex.
- 5) Mittelhüften kurz, nur wenig länger als breit, platt, zusammen einen stumpfen Winkel bildend.

In gewissen Gruppen (*Scarabaeinae*, *Aphodiinae*, *Sericinae*) kann man die Evolution der Lage der Mittelhüften vom ersten oder zweiten Typus zum dritten verfolgen.

Die Vorderhüften sind auch verschieden gebaut, doch scheinen die entsprechenden Unterschiede anagenetisch entstanden zu sein. Ihre Gelenkhöhlen sind stets geschlossen.

Die Bildung der Mesepimeren und Mesepisternen kann auch einen gewissen phylogenetischen Wert besitzen und erlaubt, z. B. die *Glaphyrinae* den *Hopliini* zu nähern und von anderen Scarabaeiden abzutrennen.

#### c) Hinterleib

Bei den *Lamellicornia* unterscheidet man den einfachen Hinterleib vom teleskopischen, bei dem die Sternite übereinander greifen. Die erste Bildung soll den primitiven Familien, die zweite den *Scarabaeidae* eigen sein, doch ist diese Einteilung kaum annehmbar. In vielen Fällen (*Ochodacinae*, *Phaenomerinae*, *Cetoninae*, viele *Melolonthinae* etc.) sind die Sternite verschmolzen und sollten deswegen einen eigenen Typus darstellen. Bei den *Scarabaeidae* mit langem Hinterleib, z. B. bei den *Glaphyrinae*, greifen die Sternite überhaupt nicht übereinander. Im allgemeinen ist die Sterniteloskopierung desto ausgeprägter, je mehr der Hinterleib verkürzt ist, und von anagenetischem Ursprung.

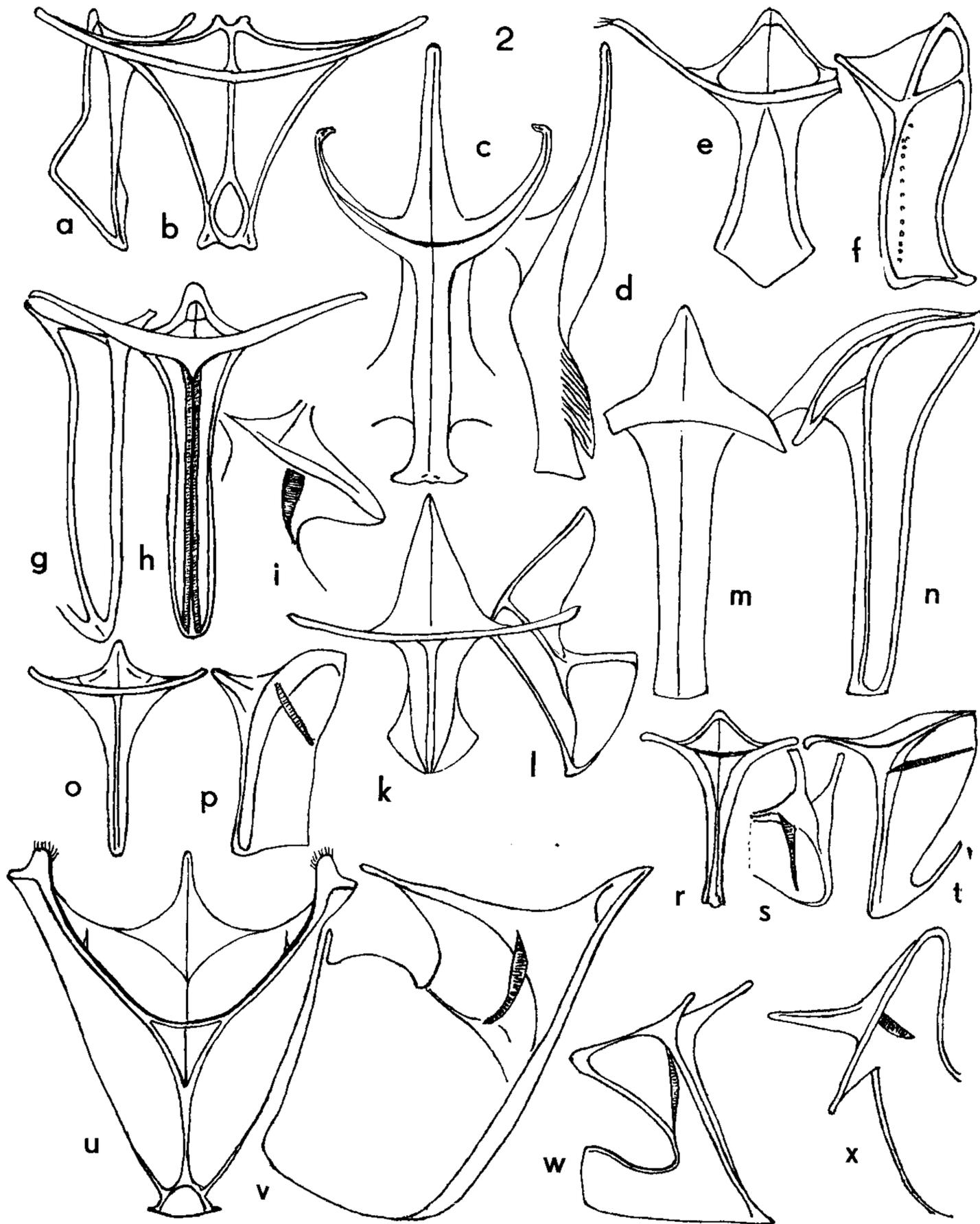


Abb. 2. Metendosternit einiger Lamellicornia.

a-b: *Lethrus tshaikalensis* PROTZ. (8x) - c-d: *Platycerus caraboides* L. (16x) - e-f: *Trox hispidus* PONTOPP. (16x) - g-h: *Heliocopris hamadryas* F. (4x) - i-l: *Oryctes latipennis* MOTSCH. (4x) - m-n: *Geotrupes stercorarius* L. (8x) - o-p: *Ochodaeus solskyi* SEMEN. (16x) - r-t: *Glaphyrus micans* FALD. (16x) - u-v: *Netocia cuprea* F. (8x) - w: *Anomala abchasica* MOTSCH. (8x) - x: *Cyclocephala maculata* BURM. (8x).

a, d, f, g, i, l, n, p, s, t, v, w, x: Lateralansicht - b, c, e, h, k, m, o, r, u: Dorsalansicht.

Es wurde oft geschrieben, daß bei den meisten primitiven Familien der *Lamellicornia* der Hinterleib fünf sichtbare Sternite, bei den *Pleocomidae* und *Scarabaeidae* (außer gewissen *Hybosorinae*) aber sechs besitzt, was aber nicht richtig ist. Nach JEANNEL (1955) sollen die *Lamellicornia* zu den Haplogastra gehören und ein verkümmertes zweites Urosternit besitzen, wovon nur zwei kleine Lateralteile noch bestehen. Jedoch wurde schon lange festgestellt (LACAZE-DUTHIERS 1853) und neulich mit dem Hinweis auf die Muskulaturbildung bestätigt (HIEKE 1966), daß bei der Gattung *Geotrupes* das zweite Urosternit vollkommen ausgebildet und pigmentiert ist. Tatsächlich scheint es, daß bei allen *Lamellicornia* die Lateralteile des zweiten Urosternits durch einen Halbring verbunden sind, der mehr oder weniger sichtbar vom dritten Urosternit abgesetzt ist, wobei die chitinisierte Struktur der Lateralteile sich auf diesem Halbring fortsetzt oder allmählich abnimmt. So ist das zweite Urosternit bei allen *Lamellicornia* vorhanden, wie es auch PAULIAN angibt (1959). Ein ganz chitiniertes Sternit läßt sich bei *Pleocoma*, *Trox*, *Phaenomeris*, vielen anderen Pleurosticti, allen *Geotrupinae* usw. feststellen. Dagegen ist das achte Urosternit bald verborgen und bald sichtbar, jedoch stets in derselben Weise gebaut, chitiniert, skulptiert und behaart. Daraus folgt, daß die *Lamellicornia* nicht in die Haplogastra sensu JEANNEL gehören können, sondern nach ihrem Hinterleibbau zu den Heterogastra.

Für die Phylogenie ist der Bau des neunten Urites des Männchens besonders wichtig. Bei den primitiven Käfern besteht es aus einem Sternit, einem Tergit und zwei Pleuriten, die ähnliche Form und Größe haben. Ein solches Urit findet man z. B. bei den *Silphidae*, primitiven *Catopidae*, *Staphylinidae* etc.

Bei *Pleocoma* bildet dieser Urit einen Sack, der den Aedeagus dicht umgreift und eine Endspalte trägt. Die Pleurite sind nach der Brust in zwei lange Äste ausgezogen, an ihrer Basis verschmelzen sie mit dem Tergitrund und miteinander (Fig. 9 d). Das Sternit ist löffelförmig, mit kurzem Stiel, der nach hinten gerichtet ist, an den Seiten ist er durch eine Membran mit den Pleuriten verbunden (Fig. 9 c), der Vorderrand ist glatt, bildet den Rand einer Spalte, durch welche der Aedeagus ausgestülpt werden kann. Da aber diese Spalte sich nicht genau an der Uritspitze befindet, sondern ein wenig seitlich davon, so muß der Aedeagus, der in Ruhelage an diese Spitze stößt, erst etwas eingezogen werden, um hervorzutreten. Das ganze Urit ist schwarzbraun und stark chitiniert.

Bei den *Lucanini* und anderen primitiven *Lucanidae* ist dieses Urit sehr ähnlich gebaut, nur sind die Pleuritspitzen nicht verbunden. Aber bei den jüngeren Lucaniden-Gruppen verschwinden die Trennungsnähte der Sklerite, bei *Aesalus* bleibt davon nur ein weicher, breit geöffneter Sack (Fig. 6 a). Bei den Männchen der *Passalidae* ist das neunte Urit (Fig. 8 c-d) kugelförmig, mit breiter Endspalte, die Pleurite sind in zwei abgesonderte eigentümliche Äste verlängert. Bei den Männchen der *Acanthoceridae* ist das neunte Urit sackförmig und kann aus dem Körper hervorragen, bei der Gattung *Trox* (Fig. 6 c) ist dieses Urit an der Basis stark verbreitert, sein Hinterrand trägt eine Härchenreihe (die den anderen obenerwähnten Gruppen fehlt). Das Tergit bildet eine platte, nicht chitinierte Kalotte, die von den Pleuriten umgrenzt ist. Diese letzten sind in zwei lange Äste ausgezogen, die sich vorn vereinigen und durch eine Membran mit dem engen Sternit in einem Dreieck vereinigt sind, das an der ventralen Aedeagusseite haftet. Der Aedeagus kann durch eine breite Spalte des Urits herausgezogen werden. Bei der Kopulation kann dieses Urit, wie bei den *Acanthoceridae*, hervorragen.

Bei den *Scarabaeidae* (Fig. 6 d-k) ist das neunte Urit reduziert, bald bildet es einen Sack, der demselben von *Aesalus* ähnlich ist, oder dieser ist ventral sehr breit geöffnet, oder die Pleurite verbinden sich mit den Sterniten zu einem Dreieck, das in eine mehr oder weniger enge und lange Spitze ausgezogen sein kann (Spiculum gastrale), wobei das Tergit verschwindet. Bei den *Glaphyrinae* (Fig. 16) ist das Urit noch primitiv gebaut, das Tergit halbkugelig, ganz von den Pleuriten umgeben, das Sternit nadelförmig ausgezogen. Bei den *Hopliinae* ist das Tergit stark reduziert, die Pleurite sind eng, bei

den *Trichiini* und *Pachydeminae* (*Tanyproctus*) ist die Endspitze noch sehr breit, bei *Anomala*, *Netocia*, *Anoxia* schon dünn und spitzig. Bei den *Dynastinae* (*Oryctus*) und *Rutelinae* hat das Urit oft einen weichen Anhang (Rest vom Tergit?), der mit dem Spiculum gastrale verbunden ist und die Aedeagusspitze umhüllt. Eine ähnliche Bildung findet man auch bei *Scarabaeus*, bei anderen *Scarabaeinae* ist das Urit gewöhnlich dem von *Trichius* ähnlich. Bei den *Geotrupinae*, *Hybosorinae* und *Aegialitinae* ist es sackförmig.

Bei dem Weibchen ist das neunte Urit wie bei den anderen Käfern gebaut, mehr oder weniger transversal. Das Tergit ist trapezförmig mit abgerundeten Ecken, an der Spitze trägt es das kleine ovale zehnte Tergit. Das Sternit bildet zwei breite Genitalplatten, die als Ovipositor dienen. Die Bildung dieses Urits wurde von TANNER (1927) studiert, aber ihm gelang es nicht, klare phylogenetische Beziehungen darin festzustellen. Doch ist sie etwas verschieden, bei den primitiven Formen sind die Genitalplatten länger und besser entwickelt als bei den *Scarabaeidae*. Zuweilen (*Valgus*) bildet das Pygidium eine Nadel mit gezähnelten Seiten, die bei der Eiablage benutzt wird, oder einen dünnen Vorsprung (*Melolontha*).

Das zehnte Urit ist auch bei dem Männchen vorhanden (SNODGRASS 1935), es ist sehr klein, mit dem neunten verwachsen und steckt an der Rectum-Mündung.

#### d) Stigmen

Schon seit langem sind durch ERICHSON (1848) alle *Lamellicornia* sehr geistreich in zwei Hauptgruppen nach der Lage der Hinterleibstigmen unterteilt. Zu den Laparosticti gehören die Käfer, deren Hinterleibstigmen auf der Membrane liegen, die die Sternite mit den Tergiten verbindet (diese Lage nennen wir „laparostict“), zu den Pleurosticti diejenigen, bei denen einige Stigmen auf die Sternite gerückt sind.

Doch ist diese Einteilung nicht einwandfrei, wie schon ARROW (1909) hervorhob. Später wurde die Frage von HAYES (1922), MOHR (1930), ROBERTSON (1962) und neulich sehr gründlich von RITCHER (1969) besprochen, doch können wir seine Meinung, daß die Einteilung von ERICHSON veraltet wäre, nicht teilen. Schon LACORDAIRE (1856) hat auf das Vorhandensein von zwei Pleurostictitypen hingewiesen, ohne jedoch eine Benennung dafür vorzuschlagen, die uns notwendig erscheint und wofür wir die Einteilung in Loxosticti und Orthosticti vorschlagen. So entstehen drei Gruppen, die folgende Stigmenanordnungen besitzen:

##### 1) *Lamellicornia laparosticti*

Sternit und Tergit des siebenten Urits durch eine Membrane getrennt. Gewöhnlich sind alle Stigmen laparostict, doch kann das achte, seltener auch das siebente Stigmenpaar auf die Tergite verschoben sein, bei einigen *Bolboceratini* ist das erste, seltener auch das zweite Stigmenpaar auf den Sterniten gelegen. Im allgemeinen acht Stigmenpaare, selten sieben, dann bleibt eine Spur vom achten Paar sichtbar.

Die typische Bildung ist bei allen primitiven Formen bekannt. Die Verschiebung des achten Stigmenpaars ist für *Geotrupes*, die *Taurocerastini*, *Hybosorinae*, *Acanthoceridae*, *Ochodaeinae* und *Glaphyrinae* festgestellt worden.

Bei *Cratoscelis*, *Chnaunanthus* etc. fehlt das achte Stigmenpaar. Stigmenverschiebungen scheinen anagenetisch entstehen zu können.

##### 2) *Lamellicornia loxosticti*

Das siebente Urit bildet durch Verschmelzung seines Sternits mit dem Tergit einen festen Ring. Längs der Verschmelzung kann eine Naht bleiben. Stets sieben Stigmenpaare, davon sind die ersten zwei, drei oder vier, auch ausnahmsweise fünf laparostict, die übrigen auf den Sterniten gelegen, wo sie eine schiefe Reihe bilden, die nach hinten divergiert (solche Stigmen nennen wir „loxostict“). Das siebente Paar liegt ungefähr auf der Scheide zwischen Tergit und Sternit.

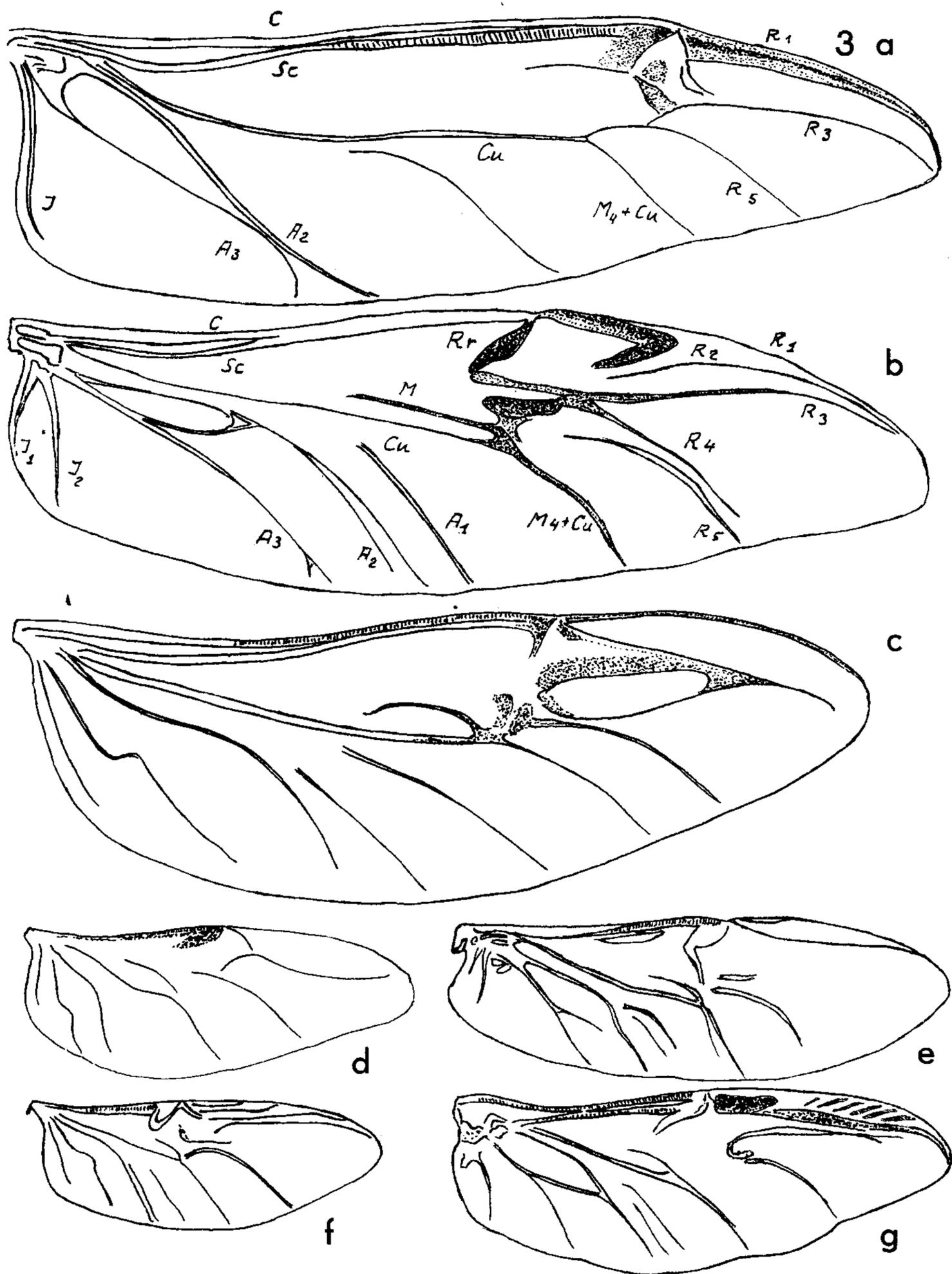


Abb. 3. Flügel einiger Lamellicornia (4,5x)

a: *Macrolinus rotundipennis* KAUP – b: *Platycerus caraboides* L. – c: *Ceratophyus polycer* PALL. – d: *Hybosorus illigeri* REICHE – e: *Trox hispidus* PONTOPP. – f: *Ochodaeus solskyi* SEMEN. – g: *Odontaeus armiger* SCOP.

C = Costalader, Sc = Subcostalader, R = Radialader, Cu = Cubitalader, A = Analader, J = Jugalader, M = Recurrent-Medialader, M+Cu = Mediocubitalquerader.

## 3) Lamellicornia orthosticti

Das siebente Urit entweder wie bei den Laparosticti oder wie bei den Loxosticti gebildet. Normal sieben Stigmenpaare, davon sind die zwei ersten stets laparostict, die folgenden befinden sich auf der Membran, dem Sternit oder auf der Scheide. Die Lage der Stigmen variiert, ist aber niemals loxostict. Bei *Gymnopyge* (*Macroductylinae*) nur fünf bis sechs Stigmenpaare. Stigmen, die in zwei parallelen Reihen auf den Sterniten liegen, nennen wir „orthostict“.

Einen speziellen Fall bietet die Gattung *Aclopus*, die später besprochen wird.

Neulich wurde auch die Stigmenstruktur sorgfältig untersucht (RITCHER 1969). Bei den primitivsten Formen (in dieser Hinsicht) ist die Peritrema ringförmig und mit einem Haarkranz versehen, der das Atrium bedeckt (*Glaresis*), oder länglich und spaltförmig mit zwei Reihen von verästelten Traberkele, die verschmelzen können und bei gewissen jüngeren Formen eine feste Wand bilden. Im ganzen hebt RITCHER sieben Typen hervor für den Hinterleib und ebensoviel für die Brust. Doch sind diese Typen offenbar anagenetisch entstanden, wie es auch RITCHER annimmt. Bemerkenswert ist der große Unterschied zwischen den Stigmen von *Trox* und *Glaresis* und den Stigmen, die derselben Art gehören, aber auf verschiedenen Segmenten gelegen sind. Primitive Bruststigmen findet man in allen primitiven Familien, den *Bolboceratini*, *Oncerinae*, gewissen *Glaphyrinae*, *Ochodaenae*, aber mit den Hinterleibstigmen erhalten wir ein anderes Bild.

## e) Metendosternit

Darüber sind wenige Angaben veröffentlicht worden, und zwar für *Passalus* sp., *Trox scaber* L. und *Sinodendron cylindricum* L. (CROWSON 1939, 1944). Doch scheint es wichtige phylogenetische Merkmale zu enthalten. Bei den *Lamellicornia* besteht das Metendosternit gewöhnlich aus einem Stiel und zwei Flügeln. Der Stiel besitzt einen T-förmigen Querschnitt mit einer Lamelle in der sagittalen Achse des Körpers, die an der Brust zwischen den Hinterhüften befestigt ist und vorn schnabelförmig vorragt, einen dreiästigen Stern mit den Flügeln bildend. Unter den Flügeln trägt oft diese Lamelle eine Scheibe oder eine Rippe, die wir „Crista metendosternalis“ nennen. Oben kann der Stiel auch eine Rippe tragen, die „Stielrippe“. Das Metendosternit kann eine T-, U-, Y- oder Ankerform besitzen, seine Flügel können sich lyrenförmig umbiegen. Im ganzen kann man folgende Typen unterscheiden:

- 1) Metendosternit fast vollkommen reduziert: *Acanthoceridae*-Typus.
- 2) Stiel stark verkürzt, Crista fehlt, aber an ihrer Stelle ist eine Verdickung sichtbar (Fig. 8 a-b): *Passalidae*-Typus.
- 3) Lamelle sehr eng, vorn so verjüngt, daß für die Crista kein Platz mehr bleibt: *Hybalus*-Typus (Fig. 10 a).
- 4) Die Crista befindet sich gerade unter den Flügeln und setzt sich längs deren Unterseite ihrer ganzen Länge nach fort: *Lucanus*-Typus (Fig. 1 a-c).
- 5) Crista wie im vorhergehenden Fall, doch ist sie rippenförmig und stößt an die Flügel, ohne auf sie verlängert zu sein: *Scarabaeus*-Typus (Fig. 1 k).
- 6) Die Crista beinahe wie bei 5), doch nach hinten verschoben und scheibenförmig: *Glaphyrus*-Typus (Fig. 1 m, 2 r-t).
- 7) Crista rippenförmig, entspringt unter den Flügeln oder etwas dahinter, verzweigt sich an ihrem Ende und bildet einen Wulst längs des Lamellenunterrandes: *Melolontha*-Typus (Fig. 1 o, t).
- 8) Crista breit, scheibenförmig, kurz, stark nach vorn gerückt, liegt in einer Ebene, die der Flügelebene ungefähr parallel ist: *Loxosticti*-Typus (Fig. 1 p, r-s, 2 u-v).

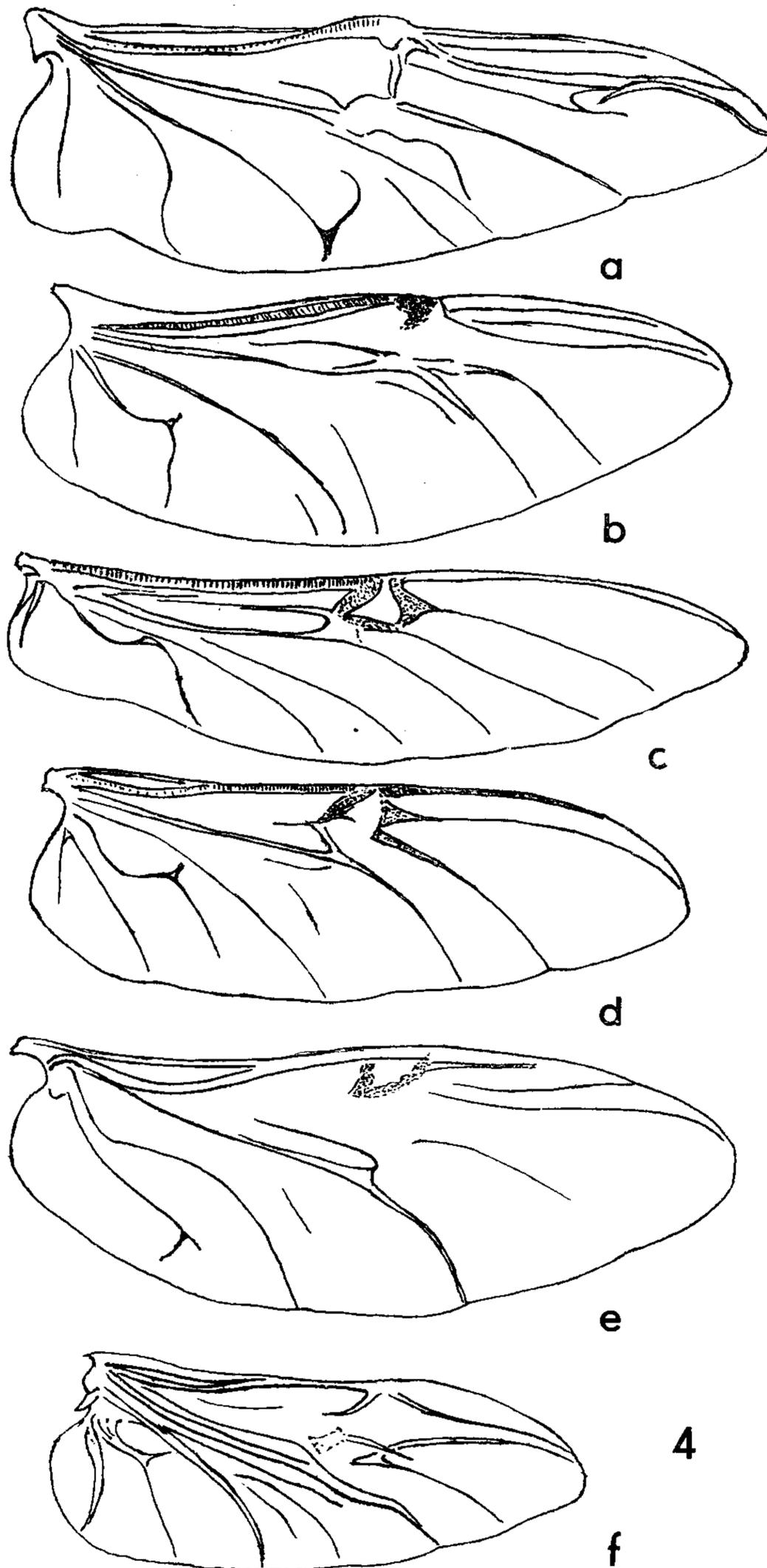


Abb. 4. Rechter Flügel einiger *Lamellicornia*

a: *Gymnopleurus flagellatus* HERBST (4x) – b: *Aphodius fossor* L. (7x) – c: *Glaphyrus micans* FALD. (5x) – d: *Anomala abchasica* MOTSCH. (5x) – e: *Glaresis oxiana* SEMEN. (15x) – f: *Odontolabis bellicosus* LAP. (1x).

9) Crista fehlt, was auch durch Anagenese bewirkt sein kann (Fig. 1 d-e, g-h, 2 c-d, g-h, m-n).

Die Stielrippen scheinen auch anagenetisch entstehen zu können. So ist diese Rippe bei *Scarabaeus*, *Polyphylla*, *Propomacrus* vorhanden (Fig. 1 k, t, 17 a), fehlt aber bei *Gymnopleurus*, *Melolontha* und den anderen von uns untersuchten Gattungen, darunter fast allen europäischen, bei *Aphodius* kann sie vorkommen, doch ist sie verkürzt (Fig. 1 i).

Einige andere Metendosternitbildungen werden im folgenden besprochen.

Außer dem neunten, scheinen die oben angegebenen Typen wirkliche phylogenetische Verhältnisse zu zeigen.

#### f) Flügel

Das Flügelgeäder wurde oft studiert, für die *Lamellicornia* hauptsächlich früher von BURMEISTER (1854), neulich von FORBES (1922), BERNET-KEMPERS (1923, 1924), BALTHASAR (1942), CROWSON (1950), MEDVEDEV (1949-1964) und anderen. Die genauesten Abbildungen sind bei MEDVEDEV, stark schematische bei BERNET-KEMPERS zu finden.

Bis jetzt gibt es für die Kolepterenflügel keine allgemein anerkannte Nomenklatur, deswegen benützen wir hier, ihrer großen Einfachkeit wegen, die Bezeichnungen von MEDVEDEV, obschon sie nicht bei allen Käfern anwendbar sind.

Im allgemeinen ist die Nervatur desto kräftiger, je schwerer der Körper ist; bei winzigen Tieren ist die Nervatur oft sehr vereinfacht. Wenn sie teilweise reduziert ist, so verschwinden zuerst die analen Adern, die Costa und Subcosta sind die beständigsten. Formen mit reduzierter Nervatur besprechen wir hier überhaupt nicht.

Die Nervatur der *Lamellicornia* ist vom Cantharoidentypus, die recurrente Medianader fehlt nur selten (gewisse *Passalidae*, *Acanthoceridae*, *Chiron*),  $R_1$ ,  $R_3$  und  $R_5$  sind vorhanden,  $R_1$  oft verkürzt,  $R_2$  kann fehlen, doch in diesem Fall ist  $R_3$  oft verstärkt und an der Basis gespalten, was auf ihre Verschmelzung mit  $R_2$  deuten mag, nämlich bei *Hybosorus*, *Glaresis*, *Amphicoma*, *Hoplia*, *Osmoderma* usw.,  $R_3$  ist oft an der Spitze mit  $R_1$  verbunden oder ihr genähert,  $R_4$  ist bei den *Lucanidae* entwickelt, bei *Trox* bleibt davon eine Spur, die bei *Glaresis* fehlt, bei *Ochodaeus* ist sie verkürzt, bei *Odontaeus*  $R_3$  genähert und an der Basis hakenförmig umgebogen, bei den *Geotrupini* ist sie vollständig und an der Spitze mit  $R_3$  verbunden, eine große Zelle umgrenzend. Bei den *Scarabaeinae* ist sie nicht sichtbar, aber vielleicht mit der dicken  $R_3$  verschmolzen.  $M_4+Cu$  sind stets vorhanden, aber bei *Chiron* stark verkürzt, zuweilen von einer kurzen Cubitalader begleitet.  $A_1$  kann verschwinden (*Passalidae*, *Hybosorus*, *Valgus*, *Heptophyllini*) oder verkürzt sein, schief nach vorwärts oder rückwärts gerichtet, manchmal mit  $A_2$  an der Spitze verbunden (*Gymnopleurus*, *Hoplia*, *Phaenomeris*, *Isoplia*). Die Anlage von  $A_1$  kann kaum von großer phylogenetischer Bedeutung sein, da sie oft bei benachbarten Gattungen verschieden, und bei entfernten identisch ist, aber mag doch in einigen Fällen verwertbar sein.  $A_2$  ist gewöhnlich vorhanden, gekrümmt, oft mit  $A_3$  durch eine Querader verbunden, die dann eine Zelle umschließt.  $A_3$  ist in für die ganze Superfamilie charakteristischer Weise umgebogen, was jedoch fehlen kann (*Pleocoma*, *Passalidae* etc.). Gewöhnlich 1-2 Jugaladern, die oft schlecht sichtbar sind, davon die äußerste oft knapp am Flügelrand liegend (Fig. 3-5).

#### g) Beine

Bei allen Arten sind die Vorderbeine zu Grabbeinen geworden, die Tibien gewöhnlich seitlich gezähnt. Diese Bildung hat eine große Rolle in der Evolution der Superfamilie gespielt, doch ist in einigen Fällen (*Trox*) das Grabvermögen sehr gering. Die Vorderschenkel können zu drei Typen gehören:

- 1) Schenkel ohne Skulptur und Behaarung, oder dieselbe ist zerstreut („glatte Schenkel“).
- 2) Auf der Innenseite der Schenkel eine behaarte oder beborstete Furche vorhanden („Schenkel gefurcht“).

3) Schenkel an der Basis der Innenseite mit ovalem Feldchen, das dicht, gewöhnlich golden tomentiert und punktiert ist ("Schenkel gepolstert").

Zwischen den zwei letzten Typen sind Übergangsformen bekannt. Allerdings scheinen diese Typen keine zuverlässige phylogenetische Bedeutung zu besitzen.

Die Mittel- und Hinterbeine sind auch oft mehr oder weniger zu Grabbeinen ausgebildet, besonders stark bei den Psammophilen, bei den *Scarabaeini* sind sie aber schlank und dem Rollen von Pillen angepaßt. Die Tarsen sind meist fünfgliedrig, nämlich bei allen primitiven Formen. Die Klauen sind einfach bei fast allen Laparosticti, den meisten *Cetoninae* und *Dynastinae*, bei den übrigen Pleurosticti und den *Pachypodinae* sind sie bewehrt.

In der Systematik wurde seit langem die Beinbildung zur Klassifizierung benützt, besonders die Bildung der Hinterbeine, Form und Lage der Sporen usw., doch sind diese Anpassungsmerkmale von beschränktem phylogenetischem Wert, besonders die Sporenbildung, da die Sporen ja nur spezialisierte Borsten darstellen, in den Gattungsdiagnosen spielen sie dagegen eine bedeutende Rolle.

#### h) Männliche Genitalien

Schon STRAUSS-DURKHEIM (1828) hat die Genitalien des Maikäfers mit erstaunlicher Genauigkeit abgebildet, seitdem wurde hauptsächlich der Aedeagus studiert. Die wichtigste Arbeit darüber bleibt die von SHARP und MUIR (1912), zahlreiche Angaben kann man in verschiedenen Arbeiten finden, darunter in denen von MEDVEDEV (1960–1964) und IABLOKOFF-KHNZORIAN (1967).

Im Gegensatz zu vielen anderen Insekten bietet der Aedeagus der *Lamellicornia* nur wenige wichtige phylogenetische Merkmale. Die Hauptrichtung seiner Evolution drückt sich in der Umwandlung von einem dreilappigen Aedeagus mit langem Penis (Mittellobus) und symmetrischen Parameren zu einem Kapseltypus aus, bei dem der kaum sklerotisierte winzige Penis von dem röhrenförmigen Tegmen umschlossen ist (dem „Tambour“ von STRAUSS-DURKHEIM). Die Parameren erleiden dabei eine mehr oder weniger starke Reduktion, können sogar ganz verschwinden, sind oft asymmetrisch und an der Basis und mit dem Tegmen verschmolzen (also unbeweglich), in einigen Fällen werden sie in zwei Äste zerspalten. Diese Evolution verläuft aber anagenetisch in verschiedenen Zweigen und bezeichnet zuerst die erreichte Evolutionsstufe.

Die Bewaffnung des inneren Sacks ist kaum studiert, doch wissen wir, daß er verschieden gebaut ist und für die Artdiagnosen benützt werden könnte. Für große Taxa ist er kaum von Bedeutung.

Über die Kopulation sind wir schlecht unterrichtet. Am besten wurde sie am Maikäfer studiert (LANDA 1959 u. a.). Hier wurde die Entstehung eines falschen Spermatophorus festgestellt, der sich in der Genitalkammer des Weibchens durch Sekretion von beiden Geschlechtern bildet. Dieser Kopulationstypus scheint wenigstens allen Pleurosticti eigen, was die Studien an *Phyllopertha horticola* und *Anomala aenea* gewissermaßen bestätigen (RITTERSHAUS 1927). Er ist sonst auch bei vielen anderen Käfern bekannt.

Bei einigen *Lucanidae* trägt der Aedeagus ein Flagellum, das bei *Lucanus*, *Odontolabis* und anderen benachbarten Gattungen außerordentlich lang ist, bei *Dorcus* ist es verkürzt, bei *Platycerus* und anderen fehlt es ganz. Es wird angenommen, daß bei Anwesenheit eines Flagellums kein Spermatophorus gebildet werden kann. Außer bei den *Lucanidae* ist kein Flagellum bei den *Lamellicornia* bekannt.

Den Ansichten von JEANNEL gemäß (1955) wird in der Kopulationsweise eine allgemeine Evolutionsrichtung bei allen Käfern beobachtet. Bei den primitiven Formen wird während der Kopulation der Aedeagus geradlinig und waagrecht in die Vagina (bzw. Bursa copulatrix) des Weibchens vorgeschoben, zu diesem Zweck muß sich der Hinterleib stark,

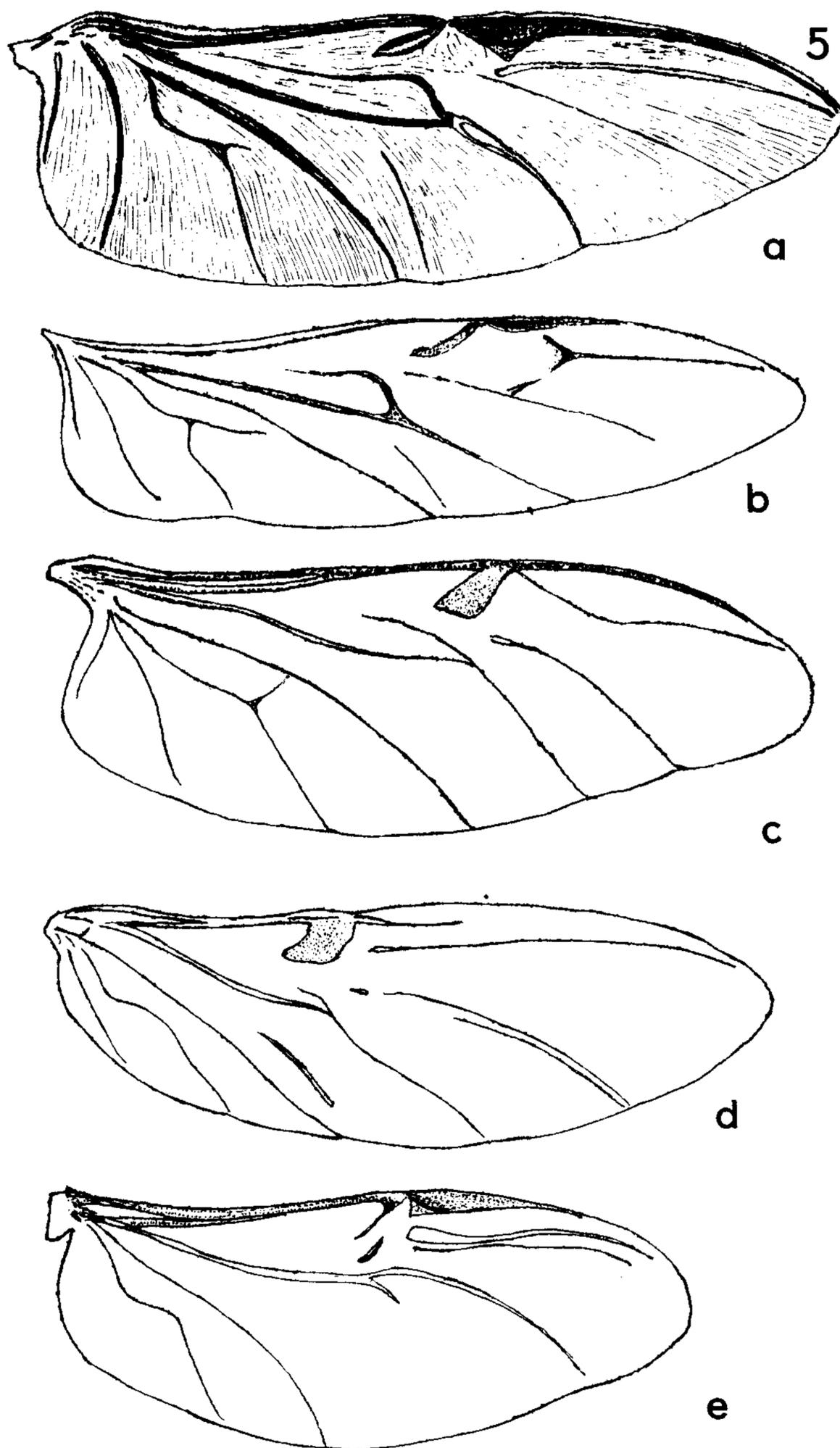


Abb. 5. Rechter Flügel einiger *Lamellicornia*.

a: *Propomacrus bimucronatus* PALL. (2x) – b: *Ceraspis brunneipennis* BATES (6x) –  
 c: *Brenskea varentzovi* SEMEN. (7x) – d: *Cloeotus nitens* GUÉR. (8x) – e: *Chiron cylindricus* F. (10x).

beinahe halbkreisförmig umbiegen, was eine große Elastizität erfordert, besonders wenn der Körper hochgewölbt ist. Um diese Kopulation zu erleichtern, erhält der Aedeagus die Tendenz, sich mehr und mehr zu krümmen, bis er selbst halbkreisförmig wird. Die Endstufe dieser Evolution wird nach JEANNEL bei dem „Edéage barré“ erreicht, der nicht mehr in die Vagina dringt, sondern an ihre Öffnung angepreßt wird, so daß nur der ausgestülpte Innensack des Penis in den Leib des Weibchens eingeführt wird.

Bei den *Lamellicornia* finden wir den primitiven Typus der Kopulation bei allen primitiven Familien, bei den *Lucanidae* ist sogar der Penis oft mit dem Tegmen verwachsen und unbeweglich. Dagegen läßt sich die von JEANNEL beschriebene Evolution nur stellenweise verfolgen, obschon viele Arten sehr konvex sind. Ziemlich stark gekrümmten Aedeagus finden wir nur bei den *Glaphyrinae* und *Macroductylinae*. Dagegen bilden oft die Parameren eine Röhre, die mehr oder weniger stark zu der Tegmenachse geneigt ist, und diese Einrichtung kann gewissermaßen die Krümmung des Aedeagus ersetzen; doch werden oft im Lauf ihrer Evolution die Parameren verkürzt, und bei den *Adoretini* bilden sie eine gerade Röhre, was den Ansichten von JEANNEL widerspricht.

Die Follikelbildung wurde von VIRKKI (1957) studiert, der sieben Typen davon unterscheidet, einen für die *Geotrupinae*, andere für *Aphodiinae*, *Melolonthinae*, *Rutelinae*, *Cetoninae* (mit *Dynastinae*), *Trogidae* und *Scarabaeinae*. Diese Befunde sind interessant, leider wurden nur einige Taxa untersucht. VIRKKI fand große Ähnlichkeiten zwischen den *Geotrupinae* und *Melolonthinae*, die aber offenbar Konvergenzen darstellen.

Sonst sind die männlichen Genitalorgane wenig bekannt. Für *Passalus* wurden sie von VIRKKI (1961) abgebildet, für *Melolontha* schon von STRAUSS-DURKHEIM und anderen. Es können ein bis drei Paare von akzessorischen Drüsen vorhanden sein.

#### i) Weibliche Genitalien

Unser Wissen darüber ist leider sehr gering und beschränkt sich vorwiegend auf die Laparosticti (HEYMONS 1929, 1930, WILLIMZIK 1930). Am eigenartigsten sind die Genitalien der *Scarabaeinae*, bei denen ein einziges Ovarium mit einer einzigen Ovariolen geblieben ist, was mit der sehr geringen Fertilität dieser Unterfamilie korreliert, der übrige Teil der Genitalien wird während der Zeit des Nestbaus reduziert. Die Vagina ist verschwunden, die Bursa copulatrix sehr klein und mit der Spermatheka durch einen kurzen Ductus verbunden. Die anderen *Lamellicornia* besitzen, soweit bekannt, stets ein Paar holoistischer Ovarien, jedes Ovarium besteht aus sechs Ovariolen. Bei *Aphodius* fehlen die akzessorischen Drüsen, die bei den Pleurosticti vorhanden sind. Spermatheka und Ductus sind verschieden gebaut. Bei dem Maikäfer (SCHWERTFEGGER 1928) ist die Bursa copulatrix als ein lateraler Sack abgesondert, die Spermatheka sackförmig, mit der länglichen Vagina durch einen kurzen Ductus verbunden, der beinahe an derselben Stelle der Vagina mündet wie die akzessorischen Drüsen. Ein ähnlicher Bau ist für *Phyllopertha* und *Serica* bekannt (STEIN 1847), doch ist hier der Ductus länger als die Vagina. Außerdem hat STEIN auch *Dorcus* untersucht. Diese bescheidenen Angaben sind natürlich für die Phylogenie nicht auswertbar, sie zeigen aber die Möglichkeit, wichtige Merkmale in den weiblichen Genitalien zu finden.

#### j) Nervensystem bei Vollkerf und Larve

Dieses System wurde schon von SWAMMERDAM im Jahre 1737 studiert (für *Oryctes nasicornis* L.), später erschienen die Arbeiten von G. CUVIER, H. GAEDE, I. MÜLLER, H. STRAUSS-DURKHEIM (l.c.), I. ANDERSON, G. NEWPORT, L. DUFOUR, A. LABOULBENE, E. BLANCHARD, H. MICHELS und neuerdings von J. ORLOV (1924), H. JAWLOWSKI, CODY und GRAY (1938), AREEKUL (1957), CROWE (1957). Aber noch heute bleibt die Arbeit von BRANDT (1878) maßgebend, der 30 Käferarten und 7 Larven beschrieben und auch 3 Fälle der Metamorphose dieses Systems beobachtet hat. Die entsprechenden Daten lassen sich folgendermaßen zusammenfassen.

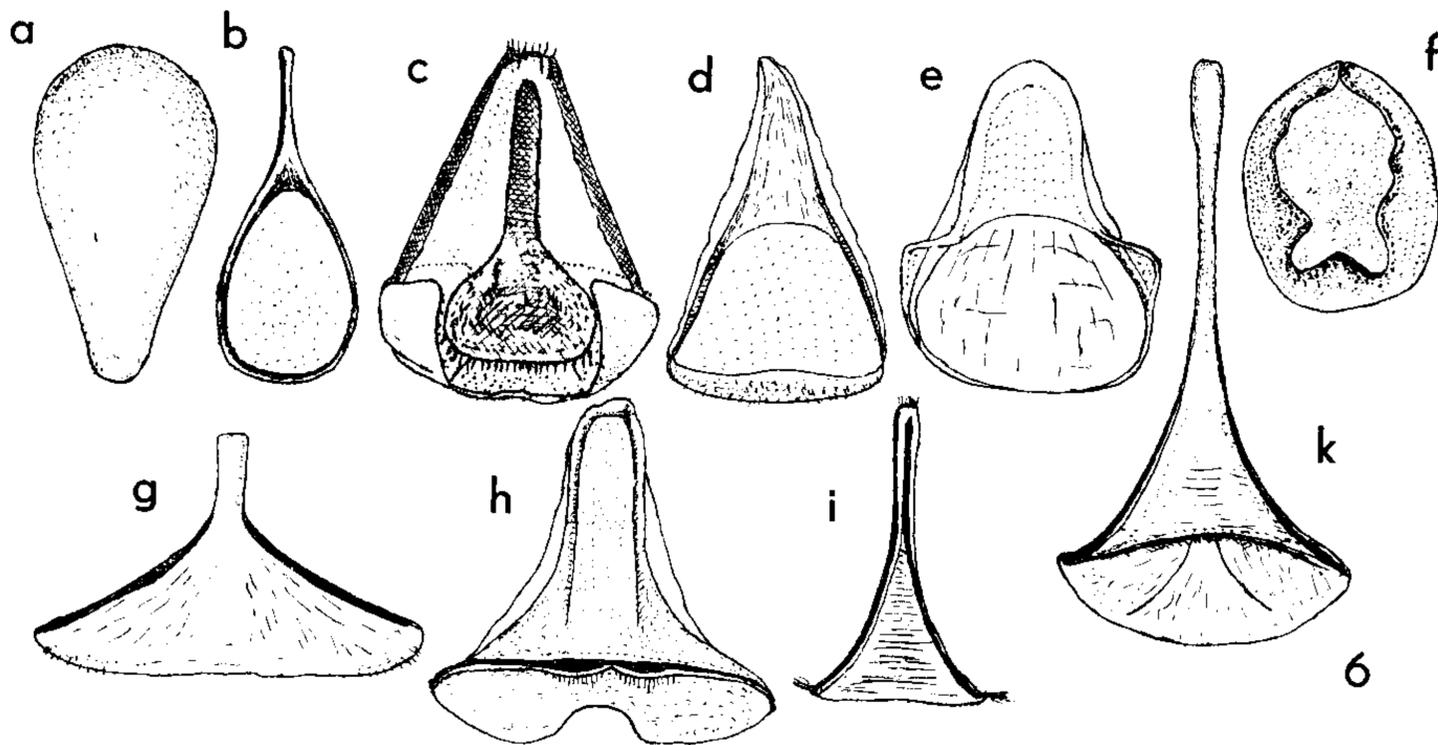


Abb. 6. Neuntes Urit einiger Lamellicornia.

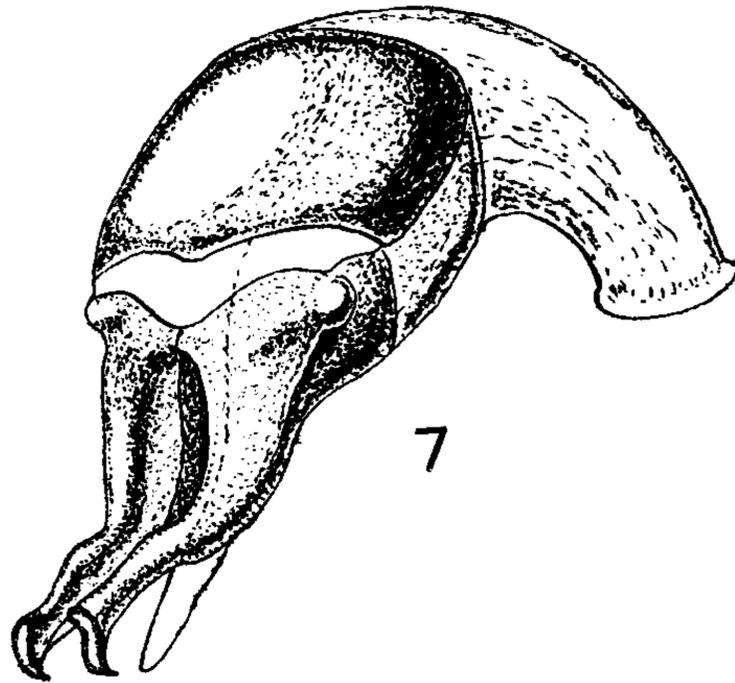
a: *Aesalus ulanowskii* GNGLB. – b: *Aphodius subterraneus* L. – c: *Trox hispidus* PONTOPP. – d: *Hoplia pollinosa* KRYN. – e: *Tanyproctus ovatus* MOTSCH. – f: *Aegialia arenaria* F. – g: *Anomala abchasica* MOTSCH. – h: *Trichius fasciatus* L. – i: *Netocia hungarica* HERBST – k: *Anoxia pilosa* F.

Bei der Larve besitzt das Nervensystem ein stets abgesondertes Cerebrum (hypopharyngiales Ganglion) und ein Ganglion subintestinalis, 3 sternale und 8 abdominale Ganglien. Die Evolution neigt zur Vorverlagerung aller Ganglien, außer den ersten, diese Ganglien können zwar zusammenhängen, bleiben aber doch gesondert bestehen. Isolierte Ganglien, durch Kommissuren verbunden, sind bei den *Passalidae*, *Lucanidae*, *Pleocomidae* und *Geotrupes* bekannt. Bei der Metamorphose vereinigen sich wenigstens die zwei vorderen sternalen Ganglien mit den hinteren (außer bei *Pleocoma*). In den jüngeren Gruppen sind alle Ganglien genähert, bei *Lichnante* (= *Dasydera*, *Glaphyrinae*), *Dichelonyx* (*Melolonthinae*) bleiben sie voneinander abgeschnürt, bei *Polyphylla*, *Oryctes*, *Xyloryctes*, *Pelidnota* (*Rutelinae*), *Osmoderma*, nach BRANDT auch bei *Melolontha*, *Cetonia*, *Aphodius* und *Geotrupes*, sind sie in die Brust eingezogen und zusammen verschmolzen, doch stimmen seine Angaben über *Geotrupes* mit den neueren nicht überein. Nach BRANDT können sich die verschmolzenen Ganglien der Larve bei der Metamorphose wieder abschnüren.

Bei dem Vollkerf ist die einfachste Bildung des Nervensystems bei den *Lucanidae* beschrieben, es besteht aus 2 Kopf-, 3 Brust- und 6 Abdominalganglien, diese letzteren sind schon nach der Brust verschoben (*Lucanus*, *Dorcus*, *Platycerus*); bei *Sinodendron* bleiben nur 5 abgesonderte Abdominalganglien, die stark vorwärts verschoben sind. Bei den *Passalidae* (*Passalus*, *Popilius*) sind schon alle Abdominalganglien mit den sternalen verschmolzen. Bei den *Glaphyrinae* sind noch 6 Abdominalganglien sichtbar, sie liegen alle in der Hinterbrust. Von den Sternalganglien ist das zweite mit dem dritten verschmolzen. Bei *Pleocoma* ist das System wie bei den *Lucanidae* gebaut, doch vereinigen sich das zweite und dritte Sternalganglion mit dem ersten abdominalen, das erste Abdominalganglion entspricht dem der Larve.

Bei den übrigen untersuchten *Lamellicornia* sind alle Abdominalganglien in die Brust verlagert und mit den sternalen verschmolzen. Bei den Laparosticti (*Geotrupes*, *Scarabaeus*, *Aphodius*) sind 2 Kopf- und 3 Brustganglien sichtbar, dabei sind das zweite und dritte

Abb. 7. Aedeagus von *Melolontha pectoralis* GERM., Ansicht schräg von vorn.



Ganglion bei *Geotrupes* – und nur bei ihm! – beinahe verschmolzen. Bei den Pleurosticti ist das Cerebrum stets isoliert, das Ganglion subintestinalis bleibt isoliert und bei *Serica*, *Melolontha*, *Trichius*, *Oxythyrea* und *Cetonia* auf seinem ursprünglichen Platz, bei *Phyllopertha* und *Anomala* ist es in die Brust verlagert, bei *Rhizotrogus* verschmilzt es mit allen Brustganglien zu einer Masse zusammen. Bei *Serica* sind alle Brustganglien vereinigt, bei *Melolontha*, *Phyllopertha*, *Cetonia*, *Oxythyrea* und *Trichius* bilden sie zwei Knoten, die bei *Trichius* mehr voneinander entfernt sind als bei den anderen erwähnten Gattungen.

Im ganzen bietet die Evolution des Nervensystems ein treffliches Beispiel eines anagenetischen Vorgangs, der sich in verschiedenen Zweigen parallel widerspiegelt. Bemerkenswert ist seine Ähnlichkeit bei den *Scarabaeinae* und *Aphodiinae*, woraus folgt, daß die wunderbare Vollkommenheit des Brutpflegeverhaltens der ersten keinen Einfluss auf die Morphologie ihres Nervensystems geübt hat, bemerkenswert auch seine primitive Bildung bei den *Glaphyrinae* und die bedeutenden Unterschiede in derselben Unterfamilie, z. B. bei *Dichelonyx* und *Polyphylla*. Auch kann man zahlreiche Unterschiede im Bau sonst ähnlicher Nervensysteme feststellen, z. B. bei den Larven von *Oryctes* (CROWE) und *Polyphylla* (AREEKUL).

#### k) Sinnesorgane

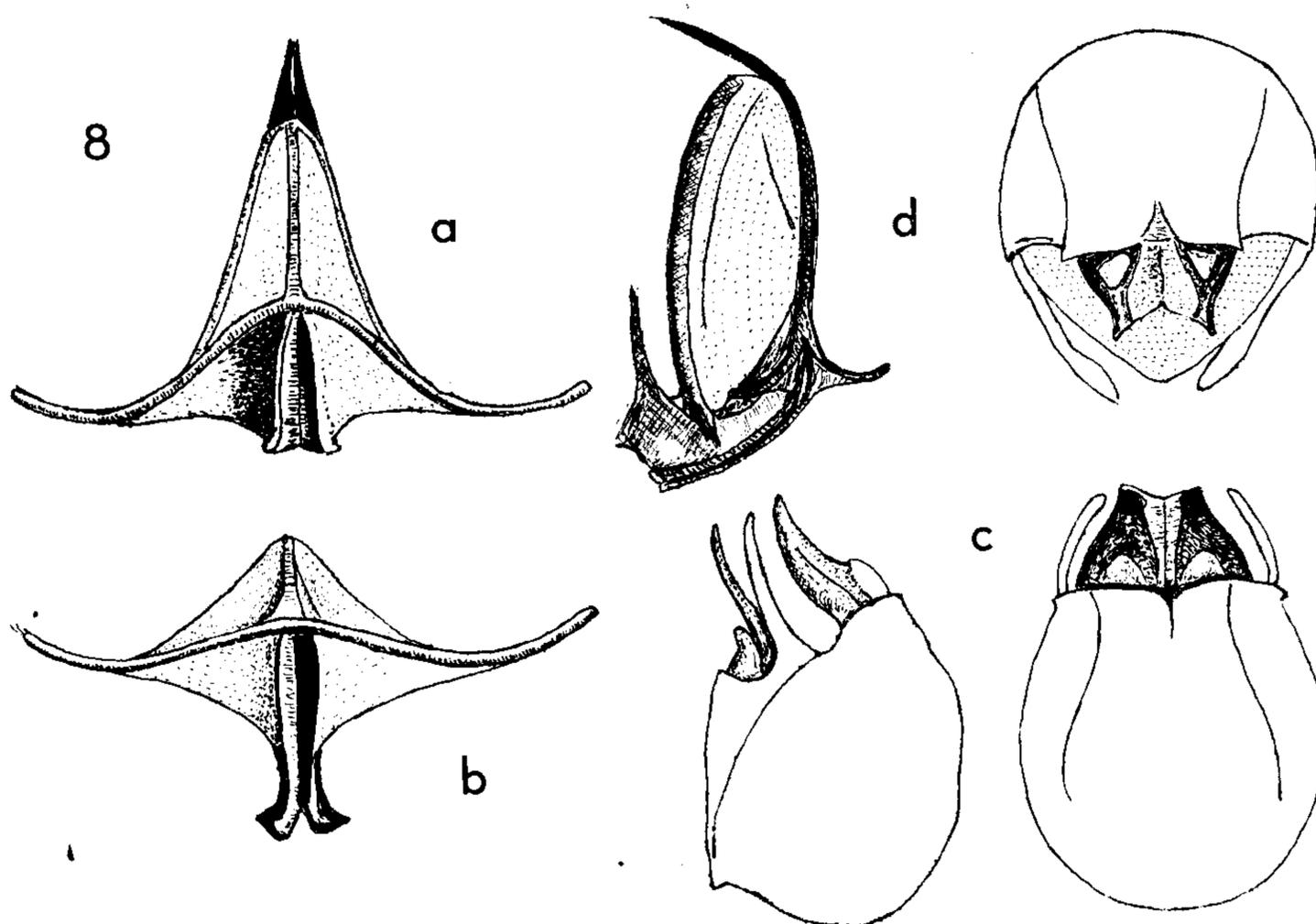
Für die *Lamellicornia* fehlen bis jetzt vergleichende morphologische Studien, obwohl sie interessante Daten liefern könnten, nämlich in der Bildung der Augen (MAZOCHIN-PORSHNIAKOV 1962), der Geruchsorgane (WARNKE 1934) usw.

#### l) Darmkanal (des Vollkerfs)

Außer den Angaben von STRAUSS-DURKHEIM (l. c.) ist nur wenig bekannt. Im Gegensatz zur Larve scheint beim Vollkerf der Darmkanal einheitlich gebildet zu sein, doch ist er – besonders der Mitteldarm – bei den Laparosticti etwa zweimal so lang wie bei den Pleurosticti, was von der Ernährungsweise abhängt. Gewöhnlich sind vier enge und lange Malpighische Gefäße vorhanden, die an der Grenze von Mittel- und Enddarm münden. Bei den *Cetonini* ist der Enddarm (Proctodaeum) auffallend breit, am Anfang verengt.

#### m) Karyologie

Die Karyologie der *Lamellicornia* ist besser bekannt als für alle anderen Käferfamilien. Ihr Studium wurde schon zeitig begonnen und besonders in den letzten Jahren gefördert (PROWAZEK 1902, STERNES 1906, SCHAFFER 1920, HAYDEN 1925, YOSHIDA 1949,

Abb. 8. *Macrolinus rotundipennis* KAUP.

a-b: Metendosternit (9x) - c-d: Aedeagus (18x).

a: Frontal- und Lateralansicht - b: Dorsalansicht - c: Lateral- und Dorsalansicht - d: Frontalansicht.

SMITH 1950, JONEGA 1961), aber die meisten und bedeutendsten Arbeiten stammen von N. VIRKKI (1951-1967 a, auch PURCELL und VIRKKI 1966). Die Chromosomenzahl ist für folgende Gattungen bekannt (in Klammern die Anzahl der untersuchten Arten):

*Sinodendron* (1), *Pleocoma* (1), *Trox* (5), *Geotrupes* (5), *Scarabaeus* (1), *Sisyphus* (1), *Phanaeus* (2), *Catharsius* (3), *Onitis* (1), *Copris* (2), *Oniticeilus* (2), *Caccobius* (2), *Onthophagus* (11), *Aegialia* (1), *Aphodius* (14), *Lichnante* (= *Dasydera*, 8), *Serica* (1), *Autoserica* (1), *Phyllophaga* (*Lachnosterna*, 4), *Rhizotrogus* (1), *Melolontha* (2), *Trichius* (2), *Epicometis* (1), *Oxythyrea* (1), *Cetonia* (1), *Netocia* (2), *Glycyphana* (1), *Blitopertha* (1), *Pelidnota* (1), *Cotalpa* (1), *Adoretus* (1), *Euphoria* (1), *Oryctes* (1), *Pentodon* (2), *Anomala* (3), *Popillia* (1), *Mimula* (2) etc.

Im allgemeinen ist die Chromosomenzahl auffallend konstant und entspricht der Formel  $2 \times 9$  Autosomen + XY bei den Männchen und XX bei den Weibchen. Y kann fehlen, dann bleiben 19 Chromosomen. Bei den Gattungen *Geotrupes* und *Adoretus* sind  $2n = 22$ , bei *Copris fricatus* F. = 21 (JONEGA), bei *Sinodendron*, *Popillia*, *Anomala* = 18, bei *Oryctes* = 18 (VIRKKI) oder 12 (PROWAZEK), bei *Phanaeus* = 12 (HAYDEN). Leider sind diese Daten ohne phylogenetischen Wert.

## n) Larvenbau

Die Larven wurden von HAYES (1920), VAN EMDEN (1935, 1942), KORSCHESKY (1940), GARDNER, MEDVEDEV (1952), PAULIAN (1959) und anderen studiert. Von den zahlreichen Unterscheidungsmerkmalen heben wir hier nur diejenigen hervor, denen phylogenetische Bedeutung zugeschrieben werden kann. Hierfür sind die Stridulationsorgane

besonders interessant. Diese Organe sind bei Larve und Vollkerf vorhanden, doch scheinen sie beim Vollkerf von bescheidenem Wert zu sein. Bei ihm wird die Stridulation durch Reiben der Flügeldeckenränder am Pygidium oder Propygidium erzeugt oder durch Reiben der Hinterhüften am Hinterleib. Bei den Larven dienen diese Organe als wichtiges Merkmal zur Unterscheidung von großen Taxa. Hier kann man folgende Typen unterscheiden:

1) Die Hinterbeine (gewöhnlich die Trochanteren) besitzen Kämme, die an den Mittelhüften reiben, an deren Unterseite Zähnen vorhanden sind.

2) *Passalidae*-Typus: Hinterbeine stark verkürzt, mit Stacheln bewehrt, reiben wie Violinbogen an gestrichelten Hinterhüftenfeldchen (*Passalus cornutus*).

b) *Geotrupes*-Typus: Hinterbeine verkürzt, mit Kämmen bewehrt, reiben an den Mittelhüften, die zahlreiche (mehr als zehn) schiefe Körnchenreihen tragen. Bei *Lethrus* und *Odontaeus* fehlen diese Organe. Bei *Typhoeus* sollen sie fehlen (nach PAULIAN) oder vorhanden sein (nach MEDVEDEV).

c) *Platycerus*-Typus: Ganz wie bei *Geotrupes*, doch sind die Hinterbeine normal entwickelt, Kämme auf den Trochanteren.

d) *Lucanus*-Typus: Wie bei den vorigen, doch tragen die Mittelhüften nur eine Reihe von großen Körnchen (*Lucanus*, *Dorcus*, *Prismognathus*).

e) *Sinodendron*-Typus: Mittelhüften mit zahlreichen Körnchen, auf einer breiten Fläche verstreut. Die Kämme der Trochanteren der Hinterbeine mit unregelmäßig zerstreuten Körnchen (*Sinodendron*, *Ceruchus*). Nach MEDVEDEV besitzen diese Gattungen überhaupt keine Stridulationsorgane.

f) *Aesalus*-Typus: Wie der vorige, doch sind die Körnchen auf den Trochanteren in Reihen geordnet (*Aesalus*).

2) Das Stridulationsorgan befindet sich auf den Vorderbeinen, die an den Mandibeln reiben (*Hybosorus*).

3) Dieses Organ befindet sich auf dem Stipes, dieser reibt an der Mandibel.

Bei den *Scarabaeinae*, *Aphodiinae* und *Loxosticti* befindet sich auf der Unterseite der Mandibeln, gewöhnlich auf demselben Platz, ein feingestricheltes Feldchen. Dieses fehlt bei *Valgus* wie die Stipesstacheln. Bei den *Orthosticti* ist dieses Feldchen mit Körnchen bedeckt, die in verschiedener Weise auf den Mandibeln verteilt sein können. In allen Fällen trägt der Stipes Stacheln. Ähnliche Stacheln wurden auch für *Amphicoma* angegeben, doch scheint hier das gestrichelte Feldchen zu fehlen (wegen einer zu schwachen Optik?).

Die Funktion der beschriebenen Bildungen ist nicht mit Sicherheit festgestellt und einige Entomologen leugnen ihre Zugehörigkeit zu einem Stridulationsorgan. Doch liefern sie einen Unterschied zwischen den *Orthosticti* und *Loxosticti*. Leider sind nur wenige Larven untersucht. Nach PAULIAN soll auch die *Pachypus*-Larve ein Stridulationsorgan besitzen, auch die des *Loxosticti*-Typus, doch bemerkt er selbst, daß die Beschreibung der Larve schon alt und nicht sehr zuverlässig ist.

Die Form der Analöffnung wird seit langem in der Systematik benützt, bei den *Lamellicornia* kann sie helfen, die Tribus abzutrennen. Bei den *Lethrini* bildet sie einen sechszackigen Stern, bei den *Troginae*, *Hopliini*, *Sericinae*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini* ist dieser Stern dreizackig, bei den *Geotrupinae*, *Coprini*, *Aphodiinae*, *Glaphyrinae*, *Melolonthini*, *Cetoninae*, *Dynastinae*, *Rutelinae*, *Passalidae* bildet sie einen Querspalt, bei den *Lucanidae* ist dieser Spalt in der Körperachse gelegen.

Larvenocellen sind bei einigen *Lucanidae* (*Platycerus*), *Glaphyrinae*, *Sericinae*, *Dynastinae* und *Cetoninae* bekannt. Nach CROWSON (1950) kann dieses primitive Merkmal, einmal verloren, nicht wieder auftauchen, was aber nicht bewiesen ist.

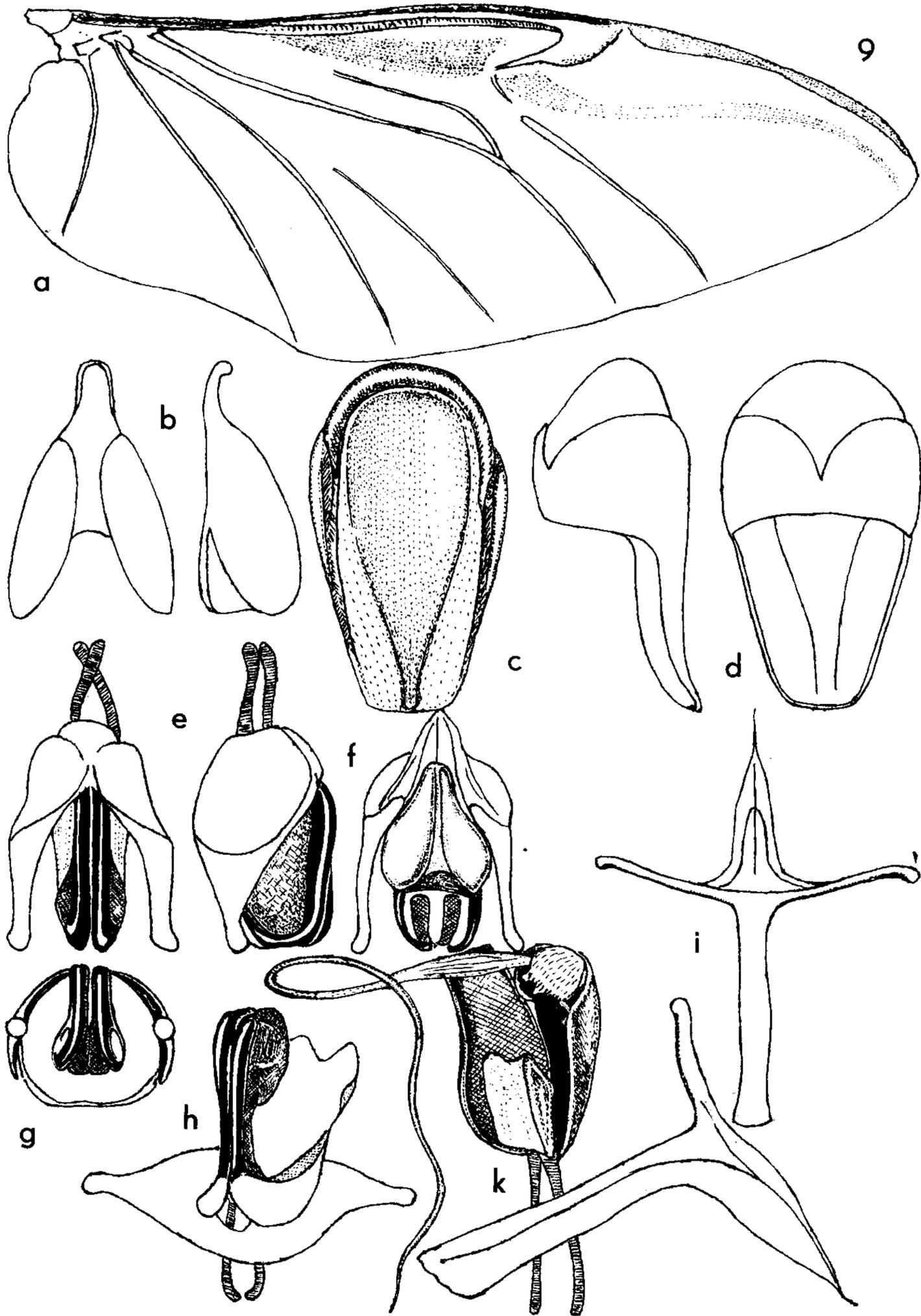


Abb. 9. *Pleocoma fimbriata* LEC. aus Kalifornien (a–i) und *Lucanus ibericus* MOTSCH. (k).  
 a: rechter Flügel – b: Tegmen, Ventral- und Lateralansicht – c: neuntes Urit, Ventralansicht – d: neuntes Urit, Lateral- und Dorsalansicht – e: Penis und Parameren, Dorsal- und Lateralansicht – f: Penis und Parameren, Ventralansicht – g: Penis und Parameren, Frontalansicht – h: Penis schräg von der Seite, mit aufgeschlagenen Parameren – i: Metendosternit, Lateral- und Dorsalansicht – k: Penis schräg von der Seite, Tegmen und eine Paramere entfernt, die andere (gestrichelt) teilweise gezeichnet (ohne Spitze).  
 Vergrößerung: a 4x, b–i 8x, k 12x.

Die Haupteinteilung der *Lamellicornia* findet sich auch bei den Larven wieder, wo drei Typen unterschieden werden können (nach MEDVEDEV):

1) Laparosticti-Typus: Fühler viergliedrig mit kleinem Endglied, das viel enger ist, als das vorhergehende, oder dreigliedrig (*Geotrupinae*). Galea und Lacinia voneinander getrennt. Körper fast nackt.

2) *Glaphyrinae*-Typus: Fühler scheinbar dreigliedrig, das dritte Glied zu einem winzigen, schlecht sichtbaren Ring reduziert, das vierte lang und zylindrisch. Galea und Lacinia verschmolzen oder schlecht abgesondert. Körper dicht behaart.

3) Pleurosticti-Typus: Fühler viergliedrig, das letzte Glied nicht oder kaum länger als das zweite, wenig länger als das dritte und etwa so breit wie die zwei vorletzten, gewöhnlich oval. Galea und Lacinia wie bei dem vorigen. Wenigstens der Kopf ist nackt.

Beine gewöhnlich mit Klauen, die bei den *Coprini* und *Geotrupini* fehlen, bei den *Cetonini* und *Valgini* sind sie durch dicke Anhänge ersetzt.

Leider beziehen sich diese Angaben nur auf eine geringe Anzahl von Arten.

Im Gegensatz zu dem Vollkerf ist der Darmkanal der Larve sehr verschieden gebaut, doch sind unsere Kenntnisse darüber bescheiden trotz der bedeutenden Anzahl von Arbeiten (STRAUSS-DURKHEIM 1828, DUFOUR 1842, MINGAZZINI 1889, LEWIS 1926, WERNER 1926, HAYES 1920, BECTON 1930, FLETSCHER 1930, SWINGLE 1930, WIEDEMANN 1930, KOWALCZYK 1938, JONES 1940, RAPP 1947, WILDBOLZ 1954, ROESSLER 1955, AREEKUL 1957, CROWE 1957, MENECS 1958). Die Auswertung dieser Arbeiten wird dadurch erschwert, daß die Darmausbildung derselben Larve von ihrem Alter abhängt. So ändern sich bei der Onthogenese von *Pleocoma*-Larven (AREEKUL), die einen außerordentlich langen Lebenszyklus besitzen, nicht nur die relative Länge einzelner Darmteile, sondern auch der Mündungsplatz der Malpighischen Gefäße und die Ausbildung der Mitteldarmanhänge, die bei der erwachsenen Larve teilweise verschwinden und teilweise verkürzt sind. Diese Anhänge können einige Ringe bilden, ihre Anzahl soll als Gattungsmerkmal gelten. So tragen die *Melolontha*-Arten 3 Ringe (WILDBOLZ), *Phyllophaga* 2 (RAPP), *Popillia* 3, *Pelidnota* 2, *Oryctes* 2, *Ligyrodes* (*Dynastinae*) 3, *Xyloryctes* 3, *Osmoderma* 4, *Cetonia* 3 (DUFOUR), *Canthon* 0, *Popilius* 1.

Die Anzahl der Malpighischen Gefäße ist stets vier. Die Bildung des Hinterdarms variiert, er hat oft die Form einer S-förmigen Schlinge. Da die *Lamellicornia* keine Cellulase erzeugen, wird die Verdauung der verzehrten Cellulose durch Bakterien vollzogen, die ihrerseits als Nahrung verschiedener Protozoen – *Mastigophora*, *Sarcodina*, *Sporozoa* – dienen. Diese Larvensymbionten sollen spezifisch sein, da sie bei jeder Art an die Temperatur des Hinterdarms angepaßt sein müssen, die artverschieden ist (33–37° bei *Netocia cuprea* F., 23° bei *Osmoderma eremita* SCOP.). Bei den *Cetoninae* besitzt der Hinterdarm Erweiterungen – Fermentationskammern, deren Kutikularintima zahlreiche Ausstülpungen bildet, wo Zellulose zwei Monate lang verbleiben kann, bis sie von Bakterien verdaut wird. Ähnliche Einrichtungen sind bei *Oryctes* beschrieben. Die Nahrung der Larve scheint ausschließlich aus Bakterien und Protisten zu bestehen (WERNER 1926, 1926 a, WIEDEMANN 1930), obwohl ROESSLER (1955) das bezweifelt. Die Larven der *Scarabaeinae* sollen dagegen mycetophag sein und sich von artspezifischen Pilzen ernähren, die auf Düngerpillen aufwachsen und von dem Vollkerfe selbst gesät sind (TIPPMANN, 1959). Diese Pilze sollen ihre ausschließliche Nahrung sein, da in dem Magen der Larve kein anderes Futter gefunden wurde. Leider ist das Studium der Larventrophik schwierig und zeitraubend, so daß wir bis jetzt nur sehr wenig darüber wissen.

#### o) Brutpflege

Schon die alten Ägypter waren über die Fähigkeit der Pillendreher erstaunt, verglichen die Pillen mit der Sonne und hielten die *Scarabaeus*-Arten für heilig. Doch wußten sie nicht, wozu die Pillen dienten. Heute ist die Brutpflege bei vielen *Lamellicornia*-Arten bekannt.

Bei den *Passalidae* füttern die Eltern ihre Brut laut alten Beobachtungen per os mit schon zerkauter Nahrung, doch gelang es HEYMONS (1930) nicht, Ähnliches zu beobachten. Nach neueren Angaben (GRAY 1946) nähren sich die Larven von *Popilius disjunctus* ILLIG. vom morschen Holz, das Vollkerfe schon gefressen haben. In Brasilien (aber nicht in den USA) rufen die Vollkerfe durch Stridulation ihre Larven an sich, können sie aber auch verzehren. Die beiden Geschlechter von *Dorcus* (RATZEBURG 1839) graben im Holz gemeinsam Gruben, worin die ♀♀ Eier ablegen. Bei den *Geotrupini* (SPANNEY 1910, TEICHERT 1955–1959) wird das Futter in unterirdischen Brutbauten durch beide Geschlechter gespeichert. Lange Zeit galten die Larven der *Geotrupini* als Koprophagen, doch ist jetzt ihre Polyphagie festgestellt worden. So speichert *Geotrupes stercorarius* SCRIBA nicht nur Mist, sondern auch Holzstückchen, Kiefernadeln, Rindenteile, Blätter, Pilzmassen, sogar Papier. In Amerika bringt *G. ulkei* BLANCH. in seine Kammer trockene Blätter, *G. profundus* HOWDEN Blätter und Mist (RITCHER 1958). *Odontaeus armiger* KLUG speichert Humus, *Bolbelasmus gallicus* MULS. entwickelt sich in Trüffeln (BEGUIN 1906). Offenbar alle *Lethrini* speichern Blätter und Pflanzensprosslinge, die *Taurocerastini* Aas. In allen Fällen wird die Nahrung in Kammern eingepreßt, an das Ende jeder Kotwurst oder in ihrer Nähe wird je ein Ei in die Erde abgelegt.

Über die Brutpflege der *Scarabaeinae* liegen zahlreiche Arbeiten vor (BURMEISTER 1930, 1936, HEYMONS und LENGERKEN 1929, LENGERKEN 1939 usw.). Bei ihnen kann man drei Typen der Brutpflege unterscheiden:

- 1) Die „Sphaerotektoren“ bilden Mistpillen, die mit Hilfe der Hinterbeine gerollt, in die Brutkammer eingetragen und zu Brutbirnen umgeformt werden; das Ei wird in einer speziellen Eikammer in der halsartigen Verjüngung dieser Birne frei aufgehängt.
- 2) Die „Apionotektoren“ rollen keine Pillen, sondern speichern den Mist unmittelbar in Brutkammern, wo Brutpillen wie bei den Sphaerotektoren gebildet werden.
- 3) Die „Amygdalotektoren“ bringen den Mist in Nebestollen ihrer Brutbauten und bilden im Mist Eikammern wie in den zwei vorigen Fällen, also nicht wie die *Geotrupes*.

Als Nahrung dient gewöhnlich nur Mist, gelegentlich auch Aas, wenigstens bei *Copris lunaris* L. (ABRAMOV 1968).

Bei anderen *Lamellicornia* ist im allgemeinen keine Brutpflege beobachtet worden, nur sucht das Weibchen günstige Plätze, um seine Eier abzulegen, doch wurden neulich auch einige echte Brutpflegehandlungen beschrieben.

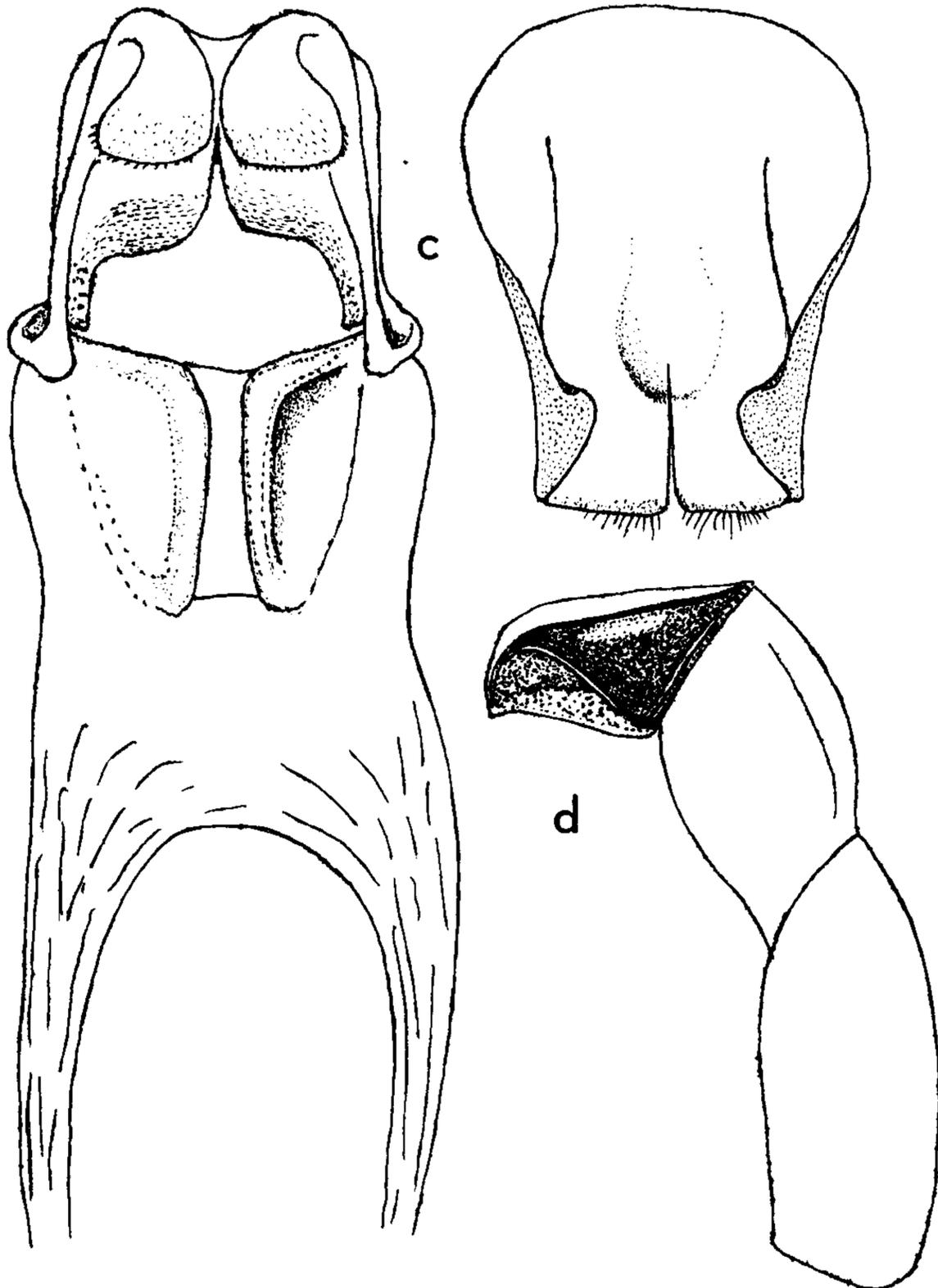
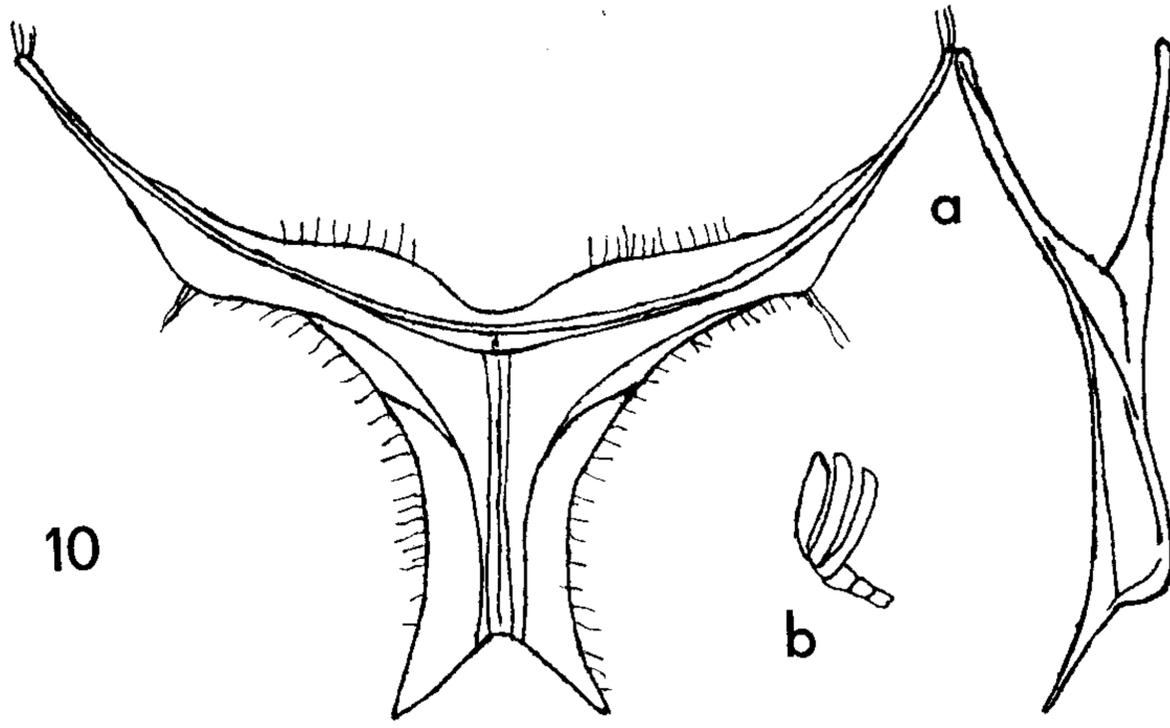
So graben einige *Strategus*-Arten (*Dynastinae*) echte Brutbauten, die *S. antaeus* F. mit Pflanzenresten und Kieferennadeln füllt, *S. mormon* BURM. mit Dung (RITCHER 1958). Die Weibchen von *Scaptophilus* (*Dynastinae*) graben Dungvorräte rings um ihre abgelegten Eier in die Erde ein. Diese Angaben sind umso auffallender, als bei den zahlreichen anderen Vertretern der *Dynastinae* (auch bei den europäischen, deren Ökologie genügend bekannt ist) niemals über etwas berichtet wurde, das an eine Brutpflege erinnern könnte. Die große Verschiedenheit der benutzten Nahrungsmittel bei den *Geotrupini* lässt vermuten, daß sie, wie die *Scarabaeinae*, mycetophag sind und deswegen jedes Substrat benützen, worauf ihre Pilze gedeihen. Wenn sich diese Vermutung als richtig erweise, könnte man vielleicht einen besonderen Zweig der *Lamellicornia* absondern, der nur aus Mycetophagen bestehen würde.

## D. SYSTEMATISCHE ANALYSE

### I. Familie *Passalidae*

Etwa fünfhundert Arten, gewöhnlich in sechs Unterfamilien eingeteilt.

Körper länglich, oft groß. Mundteile vorragend. Labrum sichtbar, senkrecht. Mandibel vor dem Molarzahn mit beweglichem Zahn. Fühler zehngliedrig, mit tomentiertem Kamm, von verschiedener Gliederzahl. Mittelhüften konvex, ein wenig transversal (fünfter Typus). Hinterleib von den gestreiften Flügeldecken ganz bedeckt, mit 6 sichtbaren Sterniten, das



zweite Urosternit halbringförmig, teilweise verborgen, das achte eingezogen, 7 Stigmenpaare, oft auch die Spur des achten Paares, alle laparostict. Metendosternit vom zweiten Typus, eigenartig (Fig. 8 a–b). Flügel mit verhältnismäßig langem proximalen und kurzem distalen Teil, gewöhnlich ohne die Recurrent-Ader M (Fig. 3 a), A<sub>3</sub> einfach, sonst ist das Geäder lamellicorn. Bei dem Männchen ist das neunte Urit kugelförmig, mit breiter Vorderrandöffnung, umschließt den Aedeagus, daraus ragen der Aedeagus und die Pleuritenäste heraus (Fig. 8 c–d). Parameren kurz, verschieden gebaut, frei oder mit dem Tegmen verschmolzen (bei *Aulacocyclus* nach SHARP und MUIR 1912). Hinterdarm durch einen Sphincter geteilt, sein Hinterteil mit zahlreichen Säckchen, von *Phycometes enterobryus* erfüllt (BUCHNER 1953). VIRKKI (1961) hat einige Eigentümlichkeiten in der Follikelbildung gefunden.

Vollkerfe und Larven nähren sich vom morschen Holz, gewisse Brutpflege ist vorhanden (siehe oben). Alle Arten leben in Wäldern, hauptsächlich in der tropischen Zone. Verbreitungstypus gondwanisch.

Früher wurden die *Passalidae* mit den *Lucanidae* vereinigt, denen sie bestimmt am nächsten stehen, doch sind sie davon durch so wichtige Merkmale verschieden (in den Mundteilen, Mittelhüften, Metendosternit, Aedeagus usw.), daß sie seit langem zu Recht als eine selbständige Familie abgesondert wurden. Der Versuch von CROWSON (1950), sie von den *Figulinae* abzuleiten, ist bestimmt verfehlt, wie es schon aus ihren Genitalien hervorgeht.

## II. Familie *Lucanidae*

Etwa achthundert Arten, die wir in fünf Unterfamilien einteilen (im JUNK-Catalogus 9, darunter die *Odontolabinae*, *Cladognathinae* und *Dorcinae*, die wir als Tribus der *Lucaninae* betrachten).

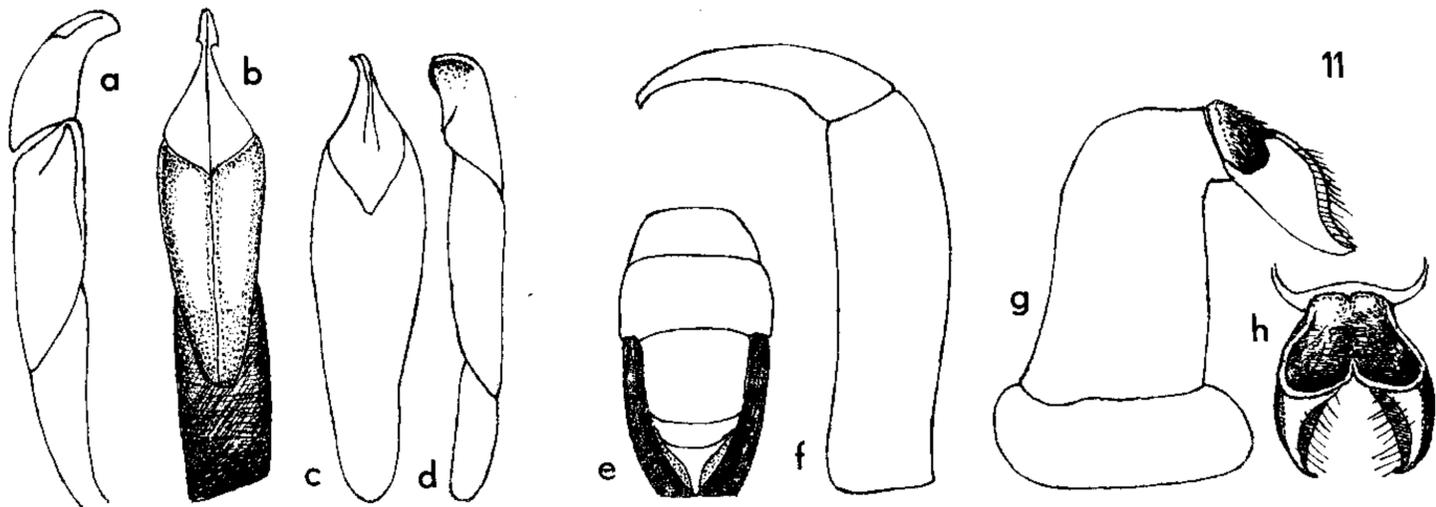
Körper länglich, oft ziemlich platt und groß. Mundteile vorragend. Gewöhnlich können die Mandibeln nicht zusammenstoßen, da sie voneinander durch den Vorsprung des Clypeus getrennt sind, der oft mit dem Labrum verschmolzen und nach unten gekrümmt ist. Doch sind sie bei den *Aesaliinae* normal. Mandibel ohne Molarzahn. Lacinia mitunter hakenförmig. Labium oft sehr groß und die Lippentaster bedeckend. Fühler mit einem Kamm von 3–7 unbeweglichen, gewöhnlich tomentierten Gliedern. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib von den Flügeldecken ganz bedeckt, gewöhnlich mit 6 Sterniten, das zweite Urosternit ausgebildet oder stark reduziert, das achte gewöhnlich verborgen, bei dem Männchen von *Platycerus* vorragend. 8 Stigmenpaare, alle laparostict. Metendosternit (Fig. 1 a–e, 12 e) vom vierten oder neunten Typus. Flügeldecken gewöhnlich glatt, seltener gestreift. Flügelgeäder lamellicorn, die Recurrent-Ader M fehlt nur selten, A<sub>1</sub> oft verdoppelt, A<sub>3</sub> gewöhnlich gebogen, selten gerade (Fig. 3 b, 4 f, 18 i). Das Geäder ist desto kräftiger, je größer der Käfer ist. Vorderschenkel gewöhnlich gepolstert, seltener gefurcht oder (*Chiasognathinae*) glatt.

Die Bildung des Aedeagus erfährt eine Evolution, die sich auch am neunten Urit widerspiegelt. Bei den *Chiasognathinae* (Fig. 12 g) und *Figulinae* bleibt es dreilappig, das neunte Urit (Fig. 12 f) hat ein zweiteiliges ringförmiges Tergit, woran zwei freie Pleurite befestigt sind, das Sternit ist groß, lang und durch eine Membrane mit den Pleuriten verbunden. Tegmen länglich, Parameren frei, gestreckt, unbeweglich, dazwischen ragt der gleichfalls unbewegliche Penis hervor. Bei *Sinodendron* verlängert sich das röhrenförmige



Abb. 10. *Hybalus glabratus* F. von Medeah.

a: Metendosternit, Dorsal- und Lateralansicht (30x) – b: Endkeule (40x) – c: Aedeagus, Ventral- und Frontalansicht (20x) – d: Aedeagus, Lateralansicht (20x).

Abb. 11. Aedeagus einiger *Lamellicornia*.

a–b: *Brenskeia varentzovi* SEMEN. (24x) – c–d: *Cloeotus nitens* GUÉR. (24x) – e–f: *Chiron cylindricus* F. (24x) – g–h: *Ceraspis brunneipennis* BATES (12x).

a, c, f, g: Lateralansicht – b, c: Dorsalansicht – e, h: Frontalansicht.

Tegmen, daraus ragen zwei freie winzige Parameren und die Penisspitze (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967). Bei *Aesalus* (Fig. daselbst) ist der Penis ganz eingezogen, die Parameren verschwunden, das Tegmen lang röhrenförmig, kaum gekrümmt. Diesen Aedeagus haben auch SHARP und MUIR (1912) beschrieben, aber ganz anders gedeutet, obschon sie selbst hervorheben, daß ihre Auffassung nur als eine provisorische gelten soll, da es ihnen an Material fehlte. Sie, betrachteten das, was wir als Tegmen bezeichnen, als Penis, und als Tegmen seinen Basalteil, der, wie gewöhnlich, davon abgesondert ist; an diesem Teil haften zwei laterale behaarte Zapfen, die sie als Parameren deuteten. Wenn diese Auffassung richtig wäre, so unterscheidet sich dieser Aedeagus nicht nur von denselben aller anderen bekannten *Lamellicornia*, sondern auch von dem aller anderen Käfer. Unserer Vorstellung nach ist er aber das natürliche Ergebnis einer Evolution, die allen *Lamellicornia* eigen ist und dem von *Geotrupes* und *Adoretus* ähnlich. Dabei bildet das neunte Urit einen breit geöffneten Sack, der keine Nähte mehr trägt – ebenfalls die Endstufe einer Evolution, die auch bei anderen *Lamellicornia* vorkommt.

Schon lange wurden die *Chiasognathinae* als die primitivsten gegenwärtigen *Lucanidae* betrachtet, was auch ihrer Genitalien – (Fig. 12 g) und – offenbar – Metendosternitbildung (Fig. 12 e) entspricht, doch ist ihr Penis bald einfach (*Lamprima*), bald mit einem dicken und aedeaguslangen Flagellum versehen (*Pholidotus*). Von diesem Aedeagustypus lassen sich leicht einerseits die Gruppe *Figulinus-Sinodendron* (ohne Flagellum) und andererseits die *Lucaninae* herleiten. In dieser Gruppe kann aber der Penis einen chitinierten Überzug besitzen, der aus einer langen dorsalen und kurzen ventralen Platte besteht (Fig. 9 k) und dem Überzug von *Pleocoma* homolog sein soll. Sonst kann die Penisbildung in dieser Gruppe sehr kompliziert werden (Fig. bei IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967).

Der Darmkanal ist durch das Fehlen des Ileum gekennzeichnet, Colon eng, manchmal (*Odontolabis*, *Eurytrachelus*) ist der Hinterteil des Mitteldarms stark angeschwollen, wie bei den *Scarabaeini*.

Die Larven besitzen oft ein Stridulationsorgan, das (*Platycerus*) dem von *Geotrupes* auffallend ähnlich sein kann (genauer darüber siehe oben).

Alle Arten leben in Wäldern und entwickeln sich im morschen Holz, in den Tropen sind sie ziemlich zahlreich, sonst recht selten.

Die Familie ist hauptsächlich mit den *Passalidae*, *Pleocomidae* und *Geotrupinae* verbunden, worüber noch gesprochen wird.

### III. Familie Pleocomidae

Nur eine Gattung mit 9 Arten, die DAVIS (1934) revidiert hat.

Körper groß, plump und gedrunken. Mundteile vorragend (Fig. 14 d–g), Labrum als kurzes, dichtbehaartes Dreieck waagrecht unter dem Clypeus vorragend, Mandibeln lappenförmig, ohne Mola, ohne Membrane, sie können nicht zusammenstoßen, Maxillen mit abgesonderter Galea und Lacinia; Labium eng, mit abgesonderter lappenförmiger Zunge. Unsere Beschreibung ist auf *Pleocomia fimbriata* LEC. bezogen. Die Mundteile von *P. staff* SCHAUF. wurden von CHAUS (1909) abgebildet. Die Unterschiede in den Abbildungen besonders des Labiums, sind so bedeutend, daß, falls sie wirklich vorhanden sind, beide Arten kaum in derselben Gattung verbleiben können. Fühler elfgliedrig mit dreigliedriger Endkeule, deren Glieder beweglich, tomentiert und beinahe gleich sind. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib mit acht sichtbaren Tergiten und sieben Sterniten, das zweite Urosternit verborgen, aber gut ausgebildet, das achte frei, 8 Stigmenpaare, alle laparostict. Metendosternit (Fig. 9 i) ohne Crista und ohne Stielrippe. Flügeldecken glatt, sie verdecken den Hinterleib. Flügelgeäder (Fig. 9 a) lamellicorn, doch ist  $A_3$  nicht umgebogen. Flügel funktionstüchtig, doch etwas verkürzt, die Flugfähigkeit gering. Vorderschenkel gefurcht. Der neunte Urit des Männchens (Fig. 9 e–d) wurde schon oben beschrieben. Aedeagus (Fig. 9 e–h) sehr eigenartig. Tegmen mit tief eingeschnittenem Vorderrand, wodurch es in zwei Teile gespalten wird, läßt sich leicht von den haarlosen Parameren abtrennen, diese sind mit dem Tegmen gelenkig verbunden und können fächerartig aufschlagen, sie sind an der Basis miteinander verschmolzen und tragen eine gemeinsame runde Mittelöffnung (Lumen), wodurch sich der Ductus ejaculatorius und zwei chitinisierte Penisstäbchen ziehen, die sonst im Innensack stecken.

Solche Parameren passen keineswegs an die Haplogastra sensu JEANNEL und unterscheiden sich von denen aller anderen bekannten Käferarten durch ihre Basisbildung. Der Penis selbst besteht aus einem inneren Sack, der von oben durch zwei stark chitinisierte hakenförmige Stäbchen eingefasst ist, die vorn nach unten gekrümmt sind, die Öffnung dieses Sacks liegt ventral, darunter befindet sich eine zweispitzige Platte, die ventral den Sack schützt und sich an der Basis krümmt. Mit den zwei hakenförmigen Stäbchen bildet sie einen Überzug, der dem von *Lucanus* homolog zu sein scheint. Bei der Kopulation muß der Aedeagus wie ein Kolben heraustreten, dann dringen die Parameren in die Vagina und schlagen auseinander. Flagellum fehlt.

Der Vollkerf soll aphag sein, doch scheinen seine Mundteile der Aufnahme von Flüssigkeiten angepaßt zu sein, die Larve ist rhizophag, ihre Entwicklung dauert mindestens acht Jahre, ihre Bildung und Anatomie wurden sorgfältig von AREEKUL (1957) beschrieben. Die Arten bewohnen die westlichen Küstenländer der Vereinigten Staaten.

Die richtige Stellung dieser Gattung in dem System bleibt bestritten. Doch scheint die Bildung des Aedeagus eindeutig auf eine Verwandtschaft mit den *Lucaninae* zu weisen, denn sein Penisüberzug konnte kaum in konvergenter Weise entstehen. Die Gattung läßt sich jedoch nicht in die *Lucanidae* einzwängen, da sie schon viele typische *Scarabaeidae*-Merkmale besitzt, und ansonsten ist sie so eigenartig, daß sie leicht eine besondere Familie darstellen kann, die ein Bindeglied zwischen den *Lucanidae* und *Scarabaeidae* wäre.

ARROW hat sie mit der Gattung *Acoma* in einer Unterfamilie vereinigt; diese letzte Gattung kennen wir nicht, doch darf sie nach dem, was darüber veröffentlicht ist, kaum an dieser Stelle verbleiben.

### IV. Familie Acanthoceridae

Zehn benachbarte Gattungen mit etwa 120 Arten. Der Körper ist einer Volvation fähig, bei einigen Gattungen kann er sogar zu einer Kugel werden, was seine Bildung stark beeinflußt. Von oben gesehen sieht der Kopf fünfeckig aus, der Clypeus verdeckt die Mundteile

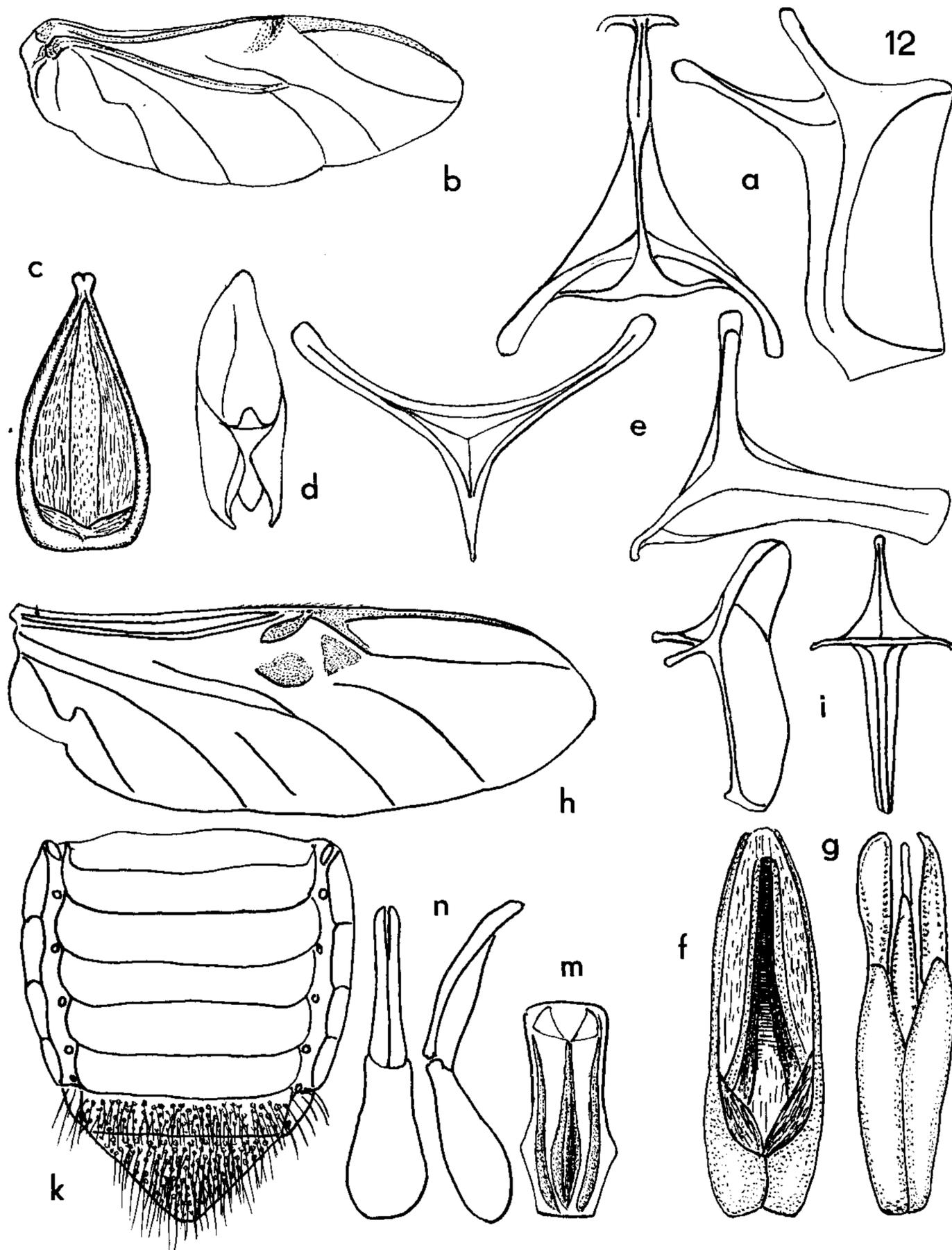


Abb. 12. *Dynamopus athleta* SEMEN. (a–d), *Lamprima varians* GERM. (e–g) und *Aclopus intermedius* BLANCH., Männchen (h–n).

a: Metendosternit, Ventral- und Lateralansicht (16x) – b: rechter Flügel (4x) – c: neuntes Urit, Dorsalansicht (16x) – d: Aedeagus, Ventralansicht (16x) – e: Metendosternit, Frontal- und Lateralansicht – f: neuntes Urit, Dorsalansicht (8x) – g: Aedeagus, Dorsalansicht (8x) – h: rechter Flügel (8x) – i: Metendosternit (6x) – k: Hinterleib, Dorsalansicht (16x) – m: neuntes Urit, Dorsalansicht (16x) – n: Aedeagus, Dorsal- und Lateralansicht.

vollständig, ragt dreieckig empor. Labrum groß, konkav, es steht senkrecht unter dem Clypeus. Mundteile liegen weit unten, Mandibeln schief nach außen gerichtet, vom Labrum nicht bedeckt, Taster lang und schlank, mit engem letzten Glied. Fühler 9–10 gliedrig, mit tomentierter dreigliedriger Endkeule, diese Glieder beweglich und gleich breit. Halsschild sehr konvex, wie bei den *Bolboceratini*. Scutellum sehr eigenartig, auffallend groß, seine Basalecken abgesondert. Mittelhüften platt, etwas länger als breit, zur Basis verengt, bilden zusammen eine stumpfe Ecke. Hinterleib wie bei den *Bolbelasmini* gebaut, 8 Stigmenpaare, das letzte auf dem Tergit, die anderen laparostict (von RITCHER für *Acanthocerus* und *Cloeotus* untersucht). Metendosternit fast vollkommen reduziert (vom ersten Typus). Flügeldecken bedecken den Hinterleib. Fühler mit verhältnismäßig kurzem proximalen und langem distalen Teil (Fig. 5 d), wodurch sie ein wenig an die der *Histeridae* erinnern. Die Recurrent-Ader M bei *Cloeotus* kurz, bei *Acanthocerus* fehlend (nach CROWSON 1950), sonst ist das Geäder lamellicorn, A<sub>1</sub> kurz, A<sub>2</sub> lang, A<sub>3</sub> gekrümmt. Vorderschenkel mit kurzer und langbeborsteter Furche (*Cloeotus*). Tibien lamellenförmig, gebogen, mit feingezähneltem Außenrand. Bei dem Männchen kann das neunte Urit herausgezogen sein, wie bei den *Trox*-Arten, es ist sackförmig und ungefähr wie bei *Lucanus* gebildet, mit sichtbaren Nähten, doch sind die Pleuritenäste dick und kurz. Tegmen lang, die Parameren verschmolzen, zur Spitze verdickt und gebogen (Fig. 11 c–d).

Die Arten sind stellenweise in den Tropen verbreitet, leben im Baummulm, einige Arten sollen myrmekophil oder termitophil sein. Larve unbekannt. Verbreitungstypus gondwanisch.

Die *Acanthoceridae* wurden oft mit den *Trogidae* vereinigt auf Grund ihrer Labrumbildung, sind aber davon genügend verschieden, nämlich in der Bildung des Kopfes (und auch des Labrums), der Mittelhüften und besonders des Aedeagus. Obschon sie eine stark abgesonderte Gruppe bilden, scheinen sie doch – auch ihrem Aedeagus nach – den *Bolbelasmini* näher zu stehen als den anderen *Lamellicornia*.

## V. Familie Trogidae

Zwei Unterfamilien, darunter die *Glaresinae* mit einer Gattung und die *Troginae* mit 2–3 Gattungen, im ganzen kaum 200 Arten.

Körper oft klein, länglich und gedrungen. Mundteile von dem nach unten gekrümmten Clypeus bedeckt, doch sind bei den *Glaresinae* die Mandibeln von oben sichtbar. Labrum schief nach unten gerichtet, liegt unter dem Clypeus, Mandibeln chitiniert, mit einem Endzahn. Fühler zehngliedrig, mit tomentierter dreigliedriger Endkeule, die aus ähnlichen beweglichen Gliedern besteht. Mittelhüften konvex und kurzoval (etwa wie bei den *Passalidae*). Hinterleib mit sechs sichtbaren Sterniten, das zweite Urosternit vorhanden, aber stark reduziert, das achte eingezogen. Gewöhnlich 8 Stigmenpaare, alle laparostict, vom achten Paar kann auch nur eine Spur übrigbleiben. Metendosternit bei *Glaresis* (Fig. 1 d–e) an *Platycerus* erinnernd, bei *Trox* (Fig. 2 e–f) etwa vom Typus 7. Die Flügeldecken von verschiedener, oft eigenartiger Skulptur, den Hinterleib ganz bedeckend. Das Flügelgeäder lamellicorn (Fig. 3 e, 4 e), mit entwickelter M-Ader, bei *Trox* sind zusätzliche Analadern vorhanden, R<sub>3</sub> verkürzt, bei *Glaresis* R<sub>3</sub> und die Analadern normal. *Glaresis* hat kräftige Grabbeine, bei *Trox* sind die Beine schlank. Vorderschenkel bei *Glaresis* glatt, bei *Trox* mit behaartem Feldchen. Mittel- und Hintertibien mit einem Paar langer Sporne. Bei dem Männchen ist das neunte Urit (Fig. 6 c) dreieckig, ziemlich weich und an dem Aedeagus schwach angeschlossen (sonst schon oben beschrieben). Tegmen ziemlich lang, trägt zwei lange isolierte und schwach bewegliche Parameren, dazwischen ragt der lange, an der Spitze oft vergrößerte Penis (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967), der hinten zwei Stäbchen trägt, die aus seinem Innensack herausragen. Bei der Kopulation wird der Penis herausgeschoben, die Parameren können nur als seine Hülle dienen.

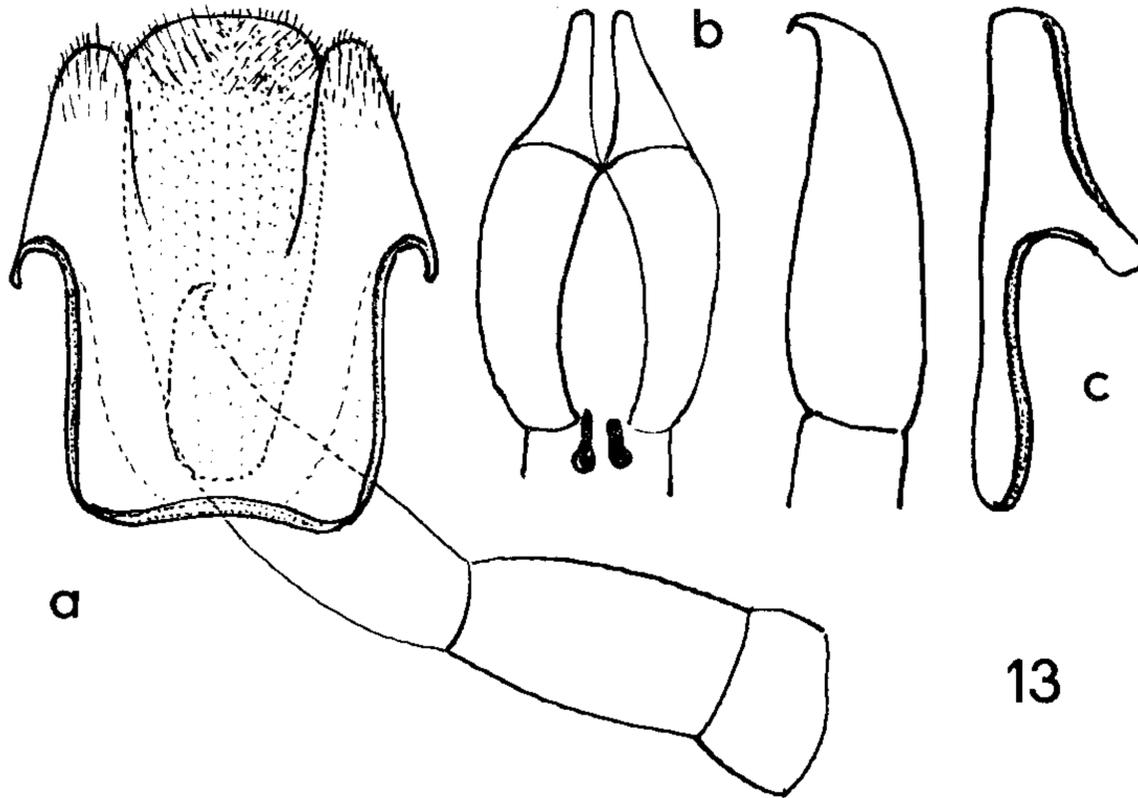


Abb. 13. *Ochodaeus solskyi* SEMEN. (40x).

a: neuntes Urit, Ventralansicht mit dem Aedeagus in Ruhelage – b: Parameren, Ventral- und Lateralansicht – c: neuntes Urit, Lateralansicht.

Die Larve hat kein Stridulationsorgan.

Die Familie ist weit verbreitet, besonders in Australien artenreich. Die *Glaresinae* haben ein Areal vom Tethys-Typus, besiedeln die Sandwüsten, fliegen stellenweise zahlreich an die Lichtquellen. Alle Arten der Familie scheinen an offene Landschaften mit leichtem Boden angepaßt zu sein. Die *Trox*-Arten sind keratophag und leben an Leichen. *Glaresis* kann saprophag sein, ihre Larven sind unbekannt. Viele Gattungen, die früher dieser Familie zugeschrieben wurden, sind jetzt in andere Gruppen, besonders in die *Hybosorinae*, eingegliedert.

Die *Trogidae* sind mit den *Scarabaeidae* sehr nahe verwandt, lassen sich davon hauptsächlich durch ihren primitiven Aedeagus, die Bildung der Oberlippe und der Mittelhüften absondern. Da sie eine gut abgegrenzte Gruppe darstellen, können sie ihren Familienrang behalten, um so mehr, weil keine *Scarabaeidae*-Gruppe von ihnen unmittelbar abgeleitet werden kann.

#### VI. Familie *Scarabaeidae*

Fast 20 000 Arten. Fühler mit asymmetrischer fächerartiger Endkeule aus beweglichen Gliedern gebildet. Flügelgeäder beständig, stets mit einer Recurrent-Ader M (Ausnahme: *Chiron*) und umgebogener  $A_3$ . Metendosternit T-förmig. Hinterleib mit mehr oder weniger deutlichem, oft verborgenem zweiten Urosternit und sichtbarem achten. Neuntes Urotergit beim Männchen verschmolzen oder fehlend. Penis oft weich und dann im Tegmen verborgen, selten ragt seine Spitze empor, Tegmen in eine Röhre ausgezogen, die unten oft offen bleibt, Parameren immer vorhanden, unbeweglich, oft an der Basis vereinigt, mitunter asymmetrisch oder stark reduziert.

Die Familie läßt sich in die Gruppe der Laparosticti, Loxosticti und Orthosticti gliedern, doch sind alle primitiven Formen laparostict, woraus dann die zwei anderen Gruppen entstanden.

## A. Gruppe LAPAROSTICTI

Elf Unterfamilien. Mundteile vorragend oder eingezogen, Mandibeln lappenförmig, oft Zahnlos und weich, Galea mitunter mit Endzähnen, von der Lacinia oft abgesondert. Fühlerkeule gewöhnlich behaart, fast stets dreigliedrig (Ausnahme *Pachypodinae*). Stigmen hauptsächlich laparostict, doch können die ersten Abdominalpaare auf das Sternit, das letzte (wenn vorhanden) auf das Tergit (aber niemals auf das Sternit) verschoben sein. Larvenbildung charakteristisch (siehe oben).

### 1. Unterfamilie Geotrupinae

Vier Tribus mit 25 Gattungen und etwa fünfhundert Arten.

Körper oft groß, kurz und plump, alle Beine sind Grabbeine. Labrum sichtbar und waagrecht. Fühler gewöhnlich elfgliedrig, bei den *Taurocerastini* zehngliedrig, mit kompakter dreigliedriger Endkeule, deren Glieder behaart und gewöhnlich ziemlich ähnlich sind, bei *Odontaeus* ist das erste Glied groß, bei den *Lethrini* umfaßt es die zwei folgenden und ist haarlos. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib kurz, mit teleskopierten Sterniten, von den Flügeldecken ganz bedeckt. Abdominalstigmen gewöhnlich alle laparostict, doch können bei den *Bolbelasmini* die ersten 1–2 Paare auf das Sternit verschoben sein, vom achten Paar bleibt nur eine Spur. *Geotrupini* und *Lethrini* mit acht Stigmenpaaren, das große erste bald auf das Sternit, das achte mitunter auf das Tergit verschoben, *Taurocerastini* auch mit acht Paaren, das achte auf dem Tergit. Metendosternit bei den *Geotrupini* ankerförmig (Fig. 2 m–n), bei den *Lethrini* trapezförmig (Fig. 2 a–b), was mit ihrer Flügellosigkeit zusammenhängen mag. Das Flügelgeäder von *Odontaeus* (= *Bolboce-ras*, Fig. 3 d) ist verstärkt.  $R_2$  mit  $R_3$  verschmolzen,  $R_4$  stark verkürzt (etwa wie bei *Ochodaeus*),  $A_1$  verdoppelt,  $A_2$  mit  $A_3$  verbunden und eine Zelle damit bildend. Bei den *Geotrupini* (Fig. 3 c) ist  $R_4$  lang und an der Spitze mit den vereinigten  $R_2$  und  $R_3$  verbunden, wodurch eine kräftige Zelle entsteht,  $A_1$  lang,  $A_2$  verdoppelt,  $A_3$  frei.

Bei den *Bolbelasmini* sind die Vorderschenkel glatt, bei den *Geotrupini* und *Lethrini* gepolstert. Das neunte Urit des Männchens (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967, Taf. 1) mit großem Sternit, das mit den dünnen Pleuriten zu einer Platte verschmolzen ist, Tergit reduziert, in der Form an *Pleocoma* erinnernd. Tegmen groß, breit, röhrenförmig, bei *Geotrupes* sind die Parameren damit verschmolzen und in dasselbe eingezogen, bei den anderen *Geotrupinae* sind sie ausgebildet, dreieckig, am Tegmen unbeweglich befestigt.

Die Larve von *Geotrupes* trägt ein Stridulationsorgan, das schon besprochen wurde und bei *Odontaeus*, *Lethrus* und *Typhoeus* (?) fehlt. Keine *Taurocerastini*-Larve ist beschrieben.

Die südamerikanischen *Taurocerastini* sind durch zwei Gattungen mit insgesamt drei Arten vertreten, die *Lethrini* (nur eine Gattung) sind rein paläarktisch, zählen etwa 90 Arten, die meisten aus Mittelasien, 6 Arten dringen nach Anatolien und auf den Balkan vor, eine nach dem Donaubecken. Die zwei übrigen Tribus sind weit verbreitet.

Die Beziehungen zwischen den *Geotrupinae*-Tribus sind ziemlich klar. Die primitiven Formen gehören zu den *Bolbelasmini*, woraus die *Geotrupini* und *Taurocerastini* leicht abgeleitet sein können. Die *Lethrini* scheinen die jüngste Gruppe davon vorzustellen, wie das schon aus ihrem Areal ersichtlich ist, die, vielleicht im Paläogen, aus den *Geotrupini* in Mittelasien entstanden sein mag.

Die Beziehungen der Unterfamilie zu den anderen *Lamellicornia* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die Ähnlichkeit in dem Stridulationsorgan von *Geotrupes* und *Platycerus* konnte kaum konvergent entstehen. Auch sind zahlreiche Beziehungen mit *Pleocoma* nicht zu leugnen, nämlich in der Bildung der Fühler, der Flügel, des Hinterleibes usw. Auch den *Scarabaeinae* stehen sie nahe, wie es die Bildung der Mundteile, des Metendosternits und besonders ihre Brutpflegeinstinkte beweisen. So kann man sie als ein Bindeglied zwischen den *Lucanidae* und den *Scarabaeinae* betrachten.

## 2. Unterfamilie *Scarabaeinae*

Mehr als hundert Gattungen und über dreitausend Arten. Nach BALTHASAR bildet sie eine Familie mit zwei Unterfamilien und 13 Tribus. Nach GILLET in JUNKS Catalogus) soll sie aus 5 Tribus und 11 Abteilungen bestehen. Wir unterscheiden darin zwei Tribus, die den zwei Unterfamilien von BALTHASAR entsprechen (seine Tribus betrachten wir als Subtribus).

Körper breit, oft groß. Mundteile mit dem eingezogenen Labrum vom Clypeus ganz bedeckt, sonst denen der *Geotrupinae* ziemlich ähnlich. Fühler 8–10gliedrig mit dreigliedriger behaarter Endkeule, die gewöhnlich aus ähnlichen Gliedern besteht (doch ist ihr erstes Glied bei einigen Arten wie bei *Odontaeus* vergrößert). Mittelhüften vom Typus 2 oder 3. Hinterleib sehr kurz, mit teleskopierten Sterniten und 7 Stigmenpaaren, alle laparostict. Pygidium groß, von den breiten Flügeldecken nicht bedeckt. Metendosternit vom fünften Typus (Fig. 1 k). Flügelgeäder (Fig. 4 a) einheitlich, mit dicken Adern (besonders die Radialadern),  $A_1$  gewöhnlich verdoppelt, ihre Zweige können an der Spitze verbunden sein, auch  $A_2$  oft verdoppelt, bei *Gymnopleurus* sind ihre Zweige an der Spitze verbunden, bei *Sisyphus* stark genähert, bei *Scarabaeus* und den meisten anderen Gattungen mehr oder weniger parallel. Mittel- und Hintertibien sind bei den Sphaerotektoren lang und schmal, sonst als Grabbeine gebildet, Vorderhüften gepolstert. Mitteltibien mit einem oder zwei (*Eucranium* und benachbarte Gattungen) Endspornen, Hintertibien fast immer nur mit einem Endsporn (Ausnahme: *Paraphytus* und einige *Canthon*). Die Vordertarse und Dorne können verschwinden. Neuntes Urit mit mehr oder weniger spitzigem Spiculum gastrale. Penis winzig und verborgen, Tegmen groß, unten geöffnet (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967), Parameren mehr oder weniger miteinander verbunden, oft asymmetrisch, bei den *Scarabaeini* lang, bei den *Coprini* kurz und gekrümmt. Reife Weibchen nur mit einem Ovarium und einer Ovariole. Larve ohne Stridulationsorgan.

Alle Arten als Larve und Vollkerf koprophag, durch ihre Brutpflege ausgezeichnet, aus Sphaerotektoren, Apionotektoren oder Amygdalotektoren bestehend.

Die Unterfamilie ist fast überall vertreten, doch ausgesprochen thermophil, die primitiven Formen (*Anomiopsis*, *Eucranium*, *Glyphoderes*) mit zwei Spornen an den Mitteltibien, alle aus Südamerika (insgesamt etwa 15 Arten); ihr Körper ist kurz, erinnert etwas an den der *Bolbelasmini*.

Die Beziehungen zwischen den Gattungen lassen sich ziemlich leicht dank der Bildung ihrer Mittelhüften bestimmen. Bei der unbekanntenen Urform dürften sie zum ersten Typus gehören. Bei den *Scarabaeini* läßt sich ihre Umdrehung verfolgen, bei *Scarabaeus* sind sie noch vom Typus 2, bei *Sisyphus* und allen *Coprini* zueinander parallel. Alle *Scarabaeini* sind Sphaerotektoren, die primitiven *Coprini* Apionotektoren und die jüngsten Formen Amygdalotektoren, was schon ihre Mitteltibienbildung erkennen läßt.

## 3. Unterfamilie *Orphninae*

Zwölf ungenügend bekannte Gattungen mit etwa 80 Arten, wovon die Hälfte der Gattung *Orphnus* zukommt.

Körper kurz und konvex. Clypeus breit, wie bei den *Coprinae* gebildet, doch ragen die gezähnelten Mandibeln mehr oder weniger darunter hervor. Labrum sichtbar, Lacinia stachelförmig. Fühler zehngliedrig mit dreigliedriger behaarter Endkeule, ihr erstes Glied kann klein oder groß sein. Mittelhüften vom Typus 2 oder 3. Hinterleib wie bei den *Scarabaeinae*, mit 7 Stigmenpaaren, die alle laparostict sind. Pygidium groß, von den Flügeldecken nicht bedeckt. Metendosternit vom *Scarabaeus*-Typus (*Brenskea*) oder mit verjüngter Lamelle und ohne Crista (*Hybalus*, Fig. 10 a). Flügelgeäder von *Brenskea* (Fig. 5 c) lamellicorn, mit dicker  $R_1$ , die den Oberrand des Flügels begrenzt.  $M_1 + Cu$  nach vorn verschoben,  $A_2$  ganz und einfach. *Hybalus* ist flügellos. Die Flügelbildung der anderen Gattungen ist uns unbekannt. Vorderhüften gefurcht (*Brenskea*) oder mit einigen

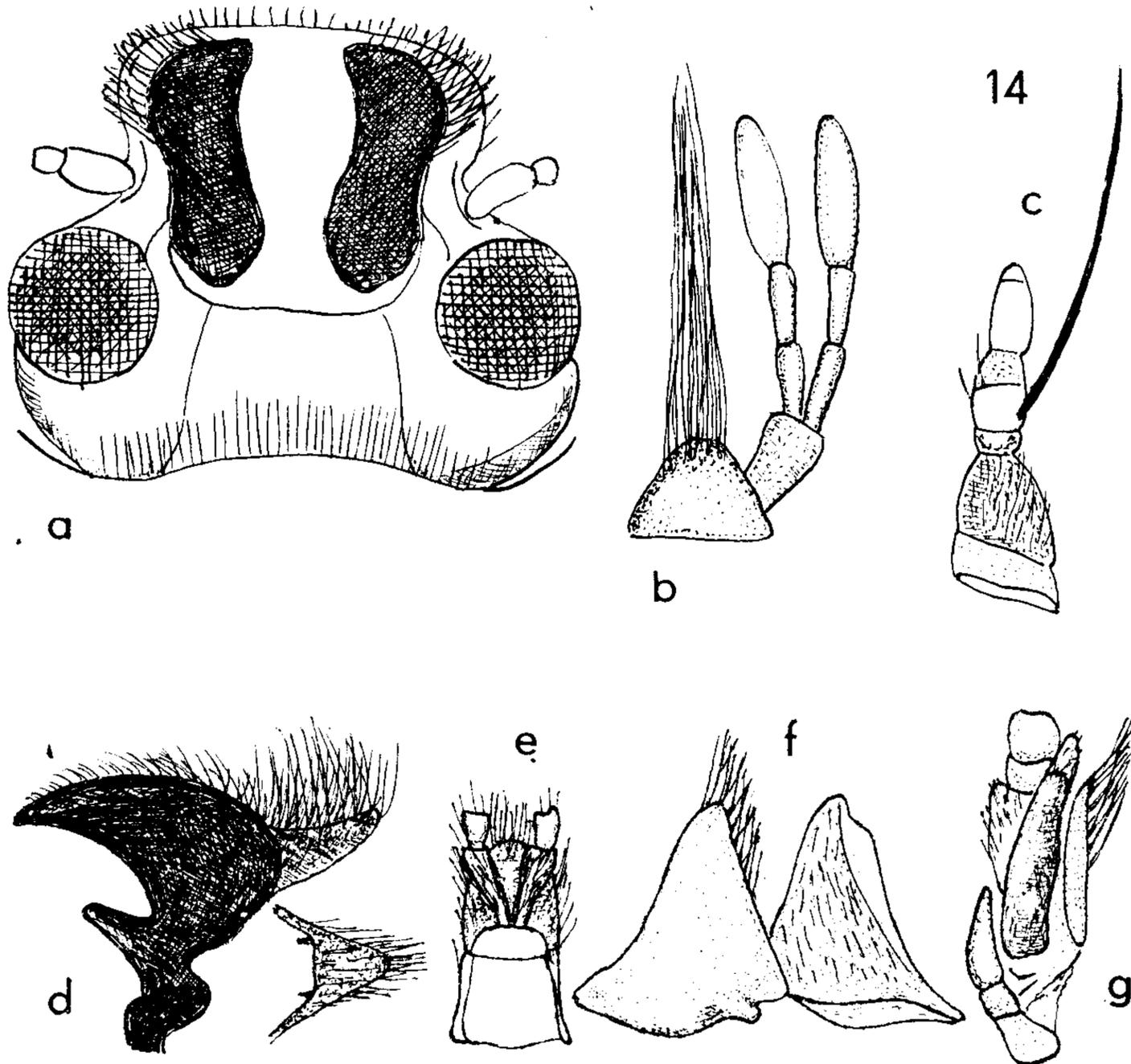


Abb. 14. *Aclopus intermedius* BLANCH. (a–c) und *Pleocoma fimbriata* LEC. (d–g).  
 a: Kopf, Ventralansicht, Labium und Maxillen entfernt (40x) – b: Labium (70x) – c: rechte Maxille, Ventralansicht (Taster abgebrochen) (70x) – d: Clypeus und Labrum, Lateralansicht, daneben Labrum, Ventralansicht (10x) – e: Labium, Dorsalansicht (letztes Tasterglied fehlt) (20x) – f: rechte Mandibel, Ventral- (links) und Dorsalansicht (rechts) (20x) – g: linke Maxille, Dorsalansicht, Taster abgebrochen.

Punkten und Haaren (*Hybalus*). Hinterschienen mit zwei langen Spornen. Aedeagus von *Brenskea* (Fig. 11 a) mit zusammengedrückten Parameren, Tegmen etwa wie bei den *Acanthocephalidae*. Bei *Hybalus* (Fig. 10 c–d) ist es symmetrisch, Tegmen groß, unten der Länge nach geöffnet, Parameren stark gekrümmt, im ganzen an die gewisser *Coprini* erinnernd. Larve und Ökologie unbekannt.

Die Unterfamilie ist stellenweise in warmen Gegenden vertreten und sieht wie eine Reliktgruppe aus. Wir haben davon nur zwei Gattungen untersucht, die Stellung der anderen erfordert eine spezielle Untersuchung. Doch scheint ihre Evolution dieselbe Richtung genommen zu haben wie bei den *Scarabaeinae*, mit Umdrehung der Mittelhüften, *Hybalus* soll die Endform davon vorstellen und sieht einem *Coprini* ganz ähnlich. Die *Orphninae* scheinen in derselben Beziehung zu den *Scarabaeinae* zu stehen, wie die *Aegialitinae* zu den *Aphodiinae*; in beiden Fällen haben wir es mit einer Reliktengruppe zu tun, die nicht fähig war, eine günstige Nische zu finden, wie es den Mistfressern gelang, was ihren Untergang verursachte. Die Vereinigung der *Orphninae* mit den *Hybosorinae*, die oft vorgenommen wird, läßt sich nicht begründen.

#### 4. Unterfamilie *Allidiostominae*

Der Bestand ist nicht klar. Wir zählen dazu die Gattung *Allidiostoma* (Tribus *Allidiostomini*) und *Dynamopus* (Tribus *Dynamopini* mit einer Gattung). Wahrscheinlich gehören noch einige andere Gattungen dazu.

Körper nicht groß, kurz, plump und gedrungen. Mundteile teilweise vom Clypeus bedeckt, doch bleibt das waagerechte Labrum von oben sichtbar. Fühler zehngliedrig mit dreigliedriger behaarter Endkeule, deren Glieder ähnlich sind. Mittelhüften ein wenig verkürzt, breit, schief zueinander stehend und zusammen einen stumpfen Winkel bildend. Hinterleib von den Flügeldecken bedeckt, mit nicht deutlichem zweiten und verborgenem achten Sternit, mit 8 Stigmenpaaren, die alle laparostict sind und von dem Sternitrand weit entfernt liegen, bei *Dynamopus* wenigstens vom dritten an (da die zwei ersten von uns nicht untersucht wurden). Metendosternit ohne Crista, bei *Dynamopus* (Fig. 12 a) dem der *Aegialitinae* recht ähnlich, doch sind seine Flügel gerade; bei *Allidiostoma* ist sein Endlappen spitzig. Flügelgeäder lamellicorn, bei *Dynamopus* (Fig. 12 b)  $A_1$  ganz und zu  $M_4 + Cu$  genähert,  $A_2$  lang und einfach,  $R_3$  dünn,  $R_2$  fehlt; bei *Allidiostoma* (nach CROWSON 1950)  $A_2$  (von CROWSON als D bezeichnet) sehr kurz und nach rückwärts verschoben. Beine mit sehr großem Grabvermögen, Vorderhüften lang und gekrümmt, Vorderschenkel gefurcht (*Dynamopus*) oder dicht beborstet, aber ohne Furche (*Allidiostoma*). Endsporne der Mittel- und Hinterhüften bei *Allidiostoma* ungleich und spitzig, bei *Dynamopus* gleich, platt, gekrümmt und an der Spitze stark beborstet (Anpassung zur Psammophilie).

Es gelang uns nicht, den Aedeagus von *Allidiostoma* zu untersuchen. Bei *Dynamopus* ist das neunte Urit (Fig. 12 c) mit einem großen Sternit versehen, das mit den beiden, an der Spitze vereinigten Pleuriten eine dreieckige Platte bildet, Tergit reduziert. Aedeagus (Fig. 12 d) gerade, mit großem Tegmen und zwei miteinander verschmolzenen Parameren, dazwischen ragt die Penisspitze vor.

Larve und Ökologie unbekannt. *Allidiostoma* lebt in Australien, offenbar xerophil. *Dynamopus* (3 Arten) ist den Sandküsten der Paläarktis eigen. Die Gruppe bildet ein Relikt, scheint den Vorfahren der *Aegialitinae* am nächsten zu stehen und von den *Hybosorinae* genügend entfernt zu sein (schon durch ihr Metendosternit).

#### 5. Unterfamilie *Aegialitinae*

Vereinigt die Unterfamilien der *Aegialitinae* und *Chironinae* von A. SCHMIDT (in JUNKS Catalogus) und läßt sich in drei Tribus einteilen: *Chironini* (1 Gattung), *Aegialitini* (3–4 Gattungen) und *Eremazini* (1 Gattung), insgesamt kaum 40 Arten.

Körper klein, gestreckt. Mundteile vom Clypeus bedeckt, doch ragen die Mandibelspitzen darunter hervor, sonst sind sie etwa wie bei den *Aphodiinae* gebaut. Fühler neungliedrig mit einer kleinen behaarten Endkeule, die aus drei ähnlichen Gliedern besteht. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib von den Flügeldecken ganz bedeckt, mit 7 Stigmenpaaren, alle laparostict. Metendosternit von charakteristischer V-Form, mit breiter Lamelle und ohne Crista (Fig. 1 g–h, 17 c). Flügel oft mehr oder weniger reduziert mit spärlicher Nervatur, bei *Chiron* aber funktionell (Fig. 5 e), ohne Recurrent-Ader M,  $A_1$  fehlt und  $A_2$  ganz und einfach. Die Jugaladern gelang es uns nicht zu entdecken. Vorderschenkel gefurcht. Hintertibien mit zwei Spornen. Bei dem Männchen ist das neunte Urit in einen Sack umgebildet, der keine Spuren von Nähten aufweist (Fig. 6 d). Aedeagus symmetrisch, mit großem Tegmen und abgesonderten Parameren, die bei *Chiron* (Fig. 11 e–f) lang und schmal, bei *Aegialia* kurz sind. Larve unbekannt.

Bei den *Eremazini* ist das Metendosternit wie bei den *Aphodiinae* gebildet, denen sie viel näher stehen als die anderen *Aegialitinae*, auch ihrer Gesamtbildung nach. Auch haben wir *Eremazus unistriatus* MULS. im trockenen Mist in Gesellschaft von einigen *Aphodius*-Arten gefunden. Sonst scheinen die *Aegialitinae* saprophag zu sein und sich im leichten Boden zu entwickeln.

Die Unterfamilie ist zweifelsohne mit den *Aphodiinae* verwandt und mag als ein Bindeglied zwischen ihnen und den *Allidiostominae* gelten, sonst bildet sie offenbar eine Reliktgruppe.

#### 6. Unterfamilie **Aphodiinae**

Nach A. SCHMIDT besteht die Unterfamilie aus 5 (JUNKS Catalogus), nach BALTHASAR (1963) aus 7 Tribus und mag etwa zweitausend Arten enthalten.

Meist kleine und längliche Arten. Mundteile vom Clypeus ganz bedeckt, Labrum membranös, waagrecht, ganz verborgen, Mandibeln lappenförmig, dicht beborstet, mit sehr breiter Basis. Stipes länglich, Galea oder Lacinia können mit Zähnen bewaffnet sein, Maxillentaster kurz und dünn. Labium breit, zweilappig, Zunge kurz, mit zwei Paraglossen, Lippentaster kurz und dünn. Fühler 8–9gliedrig mit dreigliedriger behaarter Endkeule, die stets aus ähnlichen Gliedern besteht. Mittelhüften vom ersten oder dritten Typus (ob auch nicht vom zweiten?). Hinterleib von den Flügeldecken ganz bedeckt, mit 7 Stigmenpaaren, die alle laparostict sind. Metendosternit (Fig. 1 i) vom *Scarabaeus*-Typus, mitunter mit verkürzter Stielrippe, auch das Flügelgeäder vom selben Typus, doch sind die zahlreichen Radialadern viel feiner, was mit der Größe des Körpers korreliert (Fig. 4 b). Vorderschenkel gewöhnlich gefurcht. Hintertibien normal mit zwei Dornen, die auch sehr klein sein können, selten mit einem (*Demarziellini*), der bei *Sybacodes* (*Rhypariini*), wie übrigens alle Tibiendorne, fehlen kann. Aedeagus mit großem und langen Tegmen und mehr oder weniger verkürzten, gewöhnlich mit dem Tegmen verbundenen, unbeweglichen, oft asymmetrischen Parameren (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967, Tafel. 2–3).

Larven, soweit bekannt, ohne Stridulationsorgan.

Bei den *Aphodiinae* hat die Lage der Mittelhüften dieselbe Evolution erfahren wie bei den *Scarabaeinae* und *Orphninae*, doch hat sie hier eine andere biologische Bedeutung. Die meisten Arten haben ihre primitive Hüftenbildung behalten, da sie nicht im festen Boden zu graben brauchten. Doch entwickeln sich die *Eupariini* (ob alle ?) im morschen Holz, weswegen sie offenbar mit der Umdrehung der Mittelhüften ihr Grabvermögen verstärkten. Jedoch hat sich diese Evolutionsrichtung bei den anderen *Aphodiinae* nicht durchgesetzt.

Alle Arten entwickeln sich in der Erde, viele sind saprophag, andere koprophag, einige sind Kräutern schädlich. Keine Brutpflege bekannt.

Die Arten besiedeln alle Erdteile, sind auch in der Tundra, in den Wüsten und im Hochgebirge nicht selten.

Zu dieser Unterfamilie und der Tribus *Eupariini* gehört auch die Gattung *Aulonocnemus* KLUG, die mehr Aufsehen erregt hat, als nötig war. ERICHSON (1848) stellt sie zu den *Coprini*, wegen ihrer Hinterleibbildung (mit verschmolzenen Sterniten), Brust (mit weit voneinander entfernten Mittelhüften vom dritten Typus) und der Hintertibien, die nur einen Enddorn besitzen sollten. Nun hat schon LACORDAIRE (1856) die Gattung richtig zu den *Aphodiinae* gestellt und dabei bemerkt, daß die Hintertibien zwei, wenn auch winzige, Enddorne tragen. Doch übersah er, daß bei den *Eupariini* die Brust genau wie bei *Aulonocnemus* gebildet ist, besonders bei der Gattung *Ataenius* (z. B. *A. horticola* HAR.). Verschmolzene Sternite besitzen auch viele *Aphodiinae*, nämlich bei den *Corythoderini*, *Demarziellini*, *Aphodiini* (z. B. *Didactyla*). Dazu sind die Augen von *Aulonocnemus* auch von oben sichtbar, wenn auch schlecht, weder die Mundteile noch das Labrum ragen aus dem Clypeus hervor, und das Pygidium ist von oben nicht besser sichtbar als bei *Ataenius*, der sonst mit *Aulonocnemus* nahe verwandt zu sein scheint. Damit mag der richtige Platz der Gattung festgestellt sein (wir haben nur *A. opatrina* KLUG untersucht).

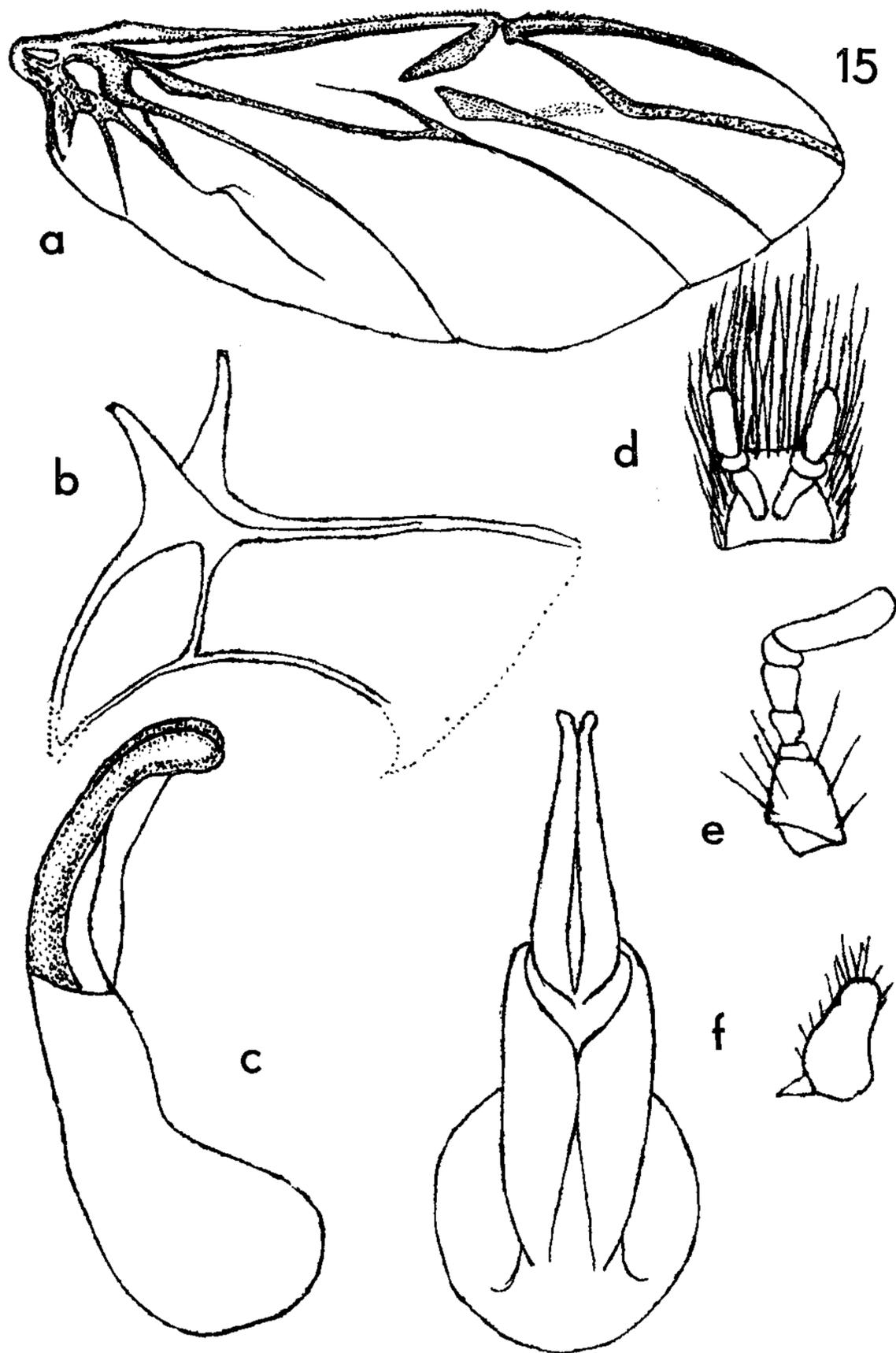


Abb. 15. *Pachypus candidae* PETAGNA.

a: rechter Flügel – b: Metendosternit, Lateralansicht – c: Aedeagus, Lateral- und Dorsalansicht – d: Labium, Dorsalansicht – e: rechte Maxille, Ventralansicht – f: rechte Mandibel, Dorsalansicht.

Vergrößerung: a 6x, b–f 20x.

Die Beziehungen der Tribus zueinander sind nicht klar und erfordern ein entsprechendes Studium, dagegen ist die Stellung der Unterfamilie leicht zu verstehen, da sie einen Endast der *Lamellicornia* vorstellen, deren Vorfahren den *Aegialitinae* nahe standen.

### 7. Unterfamilie **Hybosorinae**

Gattungsbestand unklar, nach ARROW (JUNKS Catalogus) 20 Gattungen mit etwa 150 Arten, wovon die meisten früher zu den *Trogidae* gestellt wurden. Unsere Diagnose ist hauptsächlich auf die Gattung *Hybosorus* begründet.

Körper konvex, klein bis mittelgroß, gewöhnlich plump und gedrungen. Mundteile mehr oder weniger aus dem Clypeus hervorragend. Fühler zehngliedrig mit dreigliedriger Endkeule, ihr erstes Glied gewöhnlich sehr groß und glatt, mit Endausnöhlung zur Aufnahme der folgenden Glieder, seltener nur ein wenig größer als die anderen. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib von den Flügeldecken ganz bedeckt, sein achtes Urosternit sichtbar oder verborgen, 8 Stigmenpaare, davon das achte auf dem Tergit, die anderen laparostict. Metendosternit (Fig. 1 f) vom *Cetonia*-Typus, doch sind seine Flügel gerade. Flügelgeäder (Fig. 3 d) lamellicorn, aber vereinfacht, bei *Hybosorus* fehlt  $R_1$ ,  $R_3$  verzweigt, offenbar mit  $R_2$  verschmolzen, aber doch dünn,  $A_1$  fehlt,  $A_2$  lang und einfach; bei *Phaeochrus* (nach CROWSON 1950) ist das Geäder ähnlich,  $A_1$  aber vorhanden,  $A_2$  etwas verkürzt. Vorderschenkel ganz an der Basis gepolstert (*Hybosorus*). Hintertibien mit zwei kräftigen Dornen. Neuntes Urit des Männchens sackförmig. Aedeagus von *Hybosorus* stark asymmetrisch (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967, Taf. 1), mit stark asymmetrischen Parameren, was PAULIAN veranlaßt hatte, eine Familie *Hybosoridae* abzusondern, deren Bestand aber nicht besprochen wurde. Penis Spitze ragt hervor.

Larve von *Hybosorus* mit Stridulationsorgan auf den Vorderbeinen. Sie lebt in der Erde. Einige Arten sind rhizophag und schädlich. Entwicklung unbekannt.

Die Unterfamilie zeichnet sich durch einige primitive Merkmale aus, die Bildung des Metendosternits und des Aedeagus, sie scheint am nächsten mit den *Ochodaeinae* verwandt zu sein.

### 8. Unterfamilie **Ochodaeinae**

Vier benachbarte Gattungen mit insgesamt etwa 70 Arten, wovon fast alle zur Gattung *Ochodaeus* gehören.

Körper klein, kurz und platt. Mundteile ganz frei, vorragend, Labrum groß und waagrecht, Labium fast quadratisch. Augen im Gegensatz zu allen anderen Laparosticti (außer gewissen *Lucanidae*) rund, ohne Ausrandung. Fühler zehngliedrig mit behaarter dreigliedriger Endkeule, deren Glieder ähnlich sind (die zwei ersten jedoch konkav). Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib mit sichtbarem zweiten und achten Urosternit, sein Pygidium von den kurzen Flügeldecken nicht bedeckt, sein siebentes und achtes Stigmenpaar auf dem Tergit, die anderen laparostict. Metendosternit dem von *Hybosorus* ähnlich (Fig. 2 o-p), das Flügelgeäder (Fig. 3 f) etwa wie bei *Aphodius*, einige Radialadern,  $R_4$  verkürzt,  $R_5$  lang,  $A_1$  ziemlich lang,  $A_2$  verdoppelt, eine Jugalader. Vorderschenkel glatt. Mitteltibien mit zwei Enddornen, wovon der innere lang und dicht gezähnt ist, ein Merkmal, das sonst bei den *Lamellicornia* nicht vorkommt. Hintertibien mit zwei ungleichen starken Spornen. Das neunte Urit und der Aedeagus scheinen stets weich zu bleiben. Das neunte Urit auffallend scheibenförmig (Fig. 13 a, c), sein Mittelstück (auf unserer Zeichnung punktiert) scheint sein Sternit zu sein, das durch breite und beinahe ebenso stark chitinierte Membranen mit den Pleuriten verbunden ist, diese letzteren tragen einen langen Nebenast und sind distal davon in dünne Spitzen ausgezogen, die an ihrem Ende verbreitert und miteinander verbunden sind. Am Außenrand bilden die Pleurite je einen abgerundeten Lappen, der dichter punktiert und behaart ist, dazwischen liegt ein ähnlich gebildeter breiter Mittellappen, der den Rest des Tergits darstellen mag. Das ganze Sklerit kann herausgezogen werden, wie aus seiner Behaarung hervorgeht. Auf unserer Figur (Fig. 13 a) ist der Aedeagus in seiner Ruhelage gezeichnet, er besitzt ein langes röhrenförmiges Tegmen, daran schliessen sich zwei verwachsene Parameren an, deren Spitze hakenförmig nach unten gekrümmt ist (Fig. 13 b), diese Spitzen halten in der Ruhelage am Urit fest. Im ganzen ist dieser Aedeagus eher vom *Loxosticti*-Typus.

Lebensweise und Larve unbekannt. Die Tiere werden oft beim Flug erbeutet, besonders an Lichtquellen, aber auch bei Tageslicht. *Ochodaeus*-Arten sind in Mittelasien stellenweise an Flußufern häufig.

Verwandtschaftsbeziehungen der *Ochodaeinae* sind besonders zu den *Aclopinæ* leicht feststellbar, nämlich in der Bildung des neunten Urits und des Metendosternits, deswegen hat BALTHASAR sie sehr geistreich mit den *Aclopinæ* in einer Familie vereinigt, aber keine Erläuterung dazu gegeben. Auch stehen sie, wegen ihrer Metendosternitbildung, den *Hybosorinae* nahe und können als ein Bindeglied zwischen ihnen und den *Loxosticti* betrachtet werden.

### 9. Unterfamilie *Aclopinæ*

Nur zwei Gattungen (*Aclopus* und *Phaenognatha*) aus Südamerika und Australien mit insgesamt 14 Arten.

OHAUS (1909) hat die Gattung *Aclopus* studiert und die Mundteile abgebildet, doch stimmen seine Angaben mit den unsrigen nicht immer überein. Er hat auch etwas über den Aedeagus von *Pleocoma* geschrieben, das aber für uns so unverständlich ist, daß auch seine anderen Aussagen uns verdächtig erscheinen.

Mundteile vom großen Labrum ganz bedeckt (Fig. 14 a), von oben nicht sichtbar, obschon nach OHAUS die Mandibeln den Clypeusrand überragen in Übereinstimmung mit LACORDAIRE (1856): „Mandibules dépassant le chaperon et embrassant le labre“. Labrum mit dem Clypeus durch eine Membrane verbunden. Mandibeln weich, ohne Membrane, mit Haarschopf (Fig. 14 a), nach OHAUS sollen sie zum Graben dienen. Maxillen sind zu Trägern ihrer Palpen umgeformt, mit langem Cardo und Stipes, nach OHAUS soll *A. intermedius* BLANCH. eine Galea und den Rest der Lacinia besitzen, die bei *A. brunneus* ER. verschwunden sind, bei unserer Art (als *A. intermedius* bestimmt) ist das auch der Fall (Fig. 14 c). Das Labium ist eigentümlich, das Kinn ist ein konisches Gebilde, mit auffallend langen und dicken Borsten bedeckt, die langen Taster sind an seiner Basis von hinten befestigt und zusammen verschmolzen (Fig. 14 b, die auch mit der entsprechenden Figur von OHAUS übereinstimmt). Augen mit Ausschnitt. Fühler neungliedrig mit kleiner dreigliedriger Endkeule, deren Glieder nackt und ähnlich sind. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib lang, Propygidium und Pygidium aus dem Flügeldeckenrand hervorragend, 8 Stigmenpaare, bei dem Männchen alle laparostict (Fig. 12 k). Metendosternit (Fig. 12 i) von *Cetonia*-Typus. Flügelgeäder lamellicorn (Fig. 12 h), R<sub>1</sub>, R<sub>3</sub> und R<sub>5</sub> gut ausgebildet, A<sub>1</sub> kurz, A<sub>2</sub> isoliert und A<sub>1</sub> parallel. Vorderschenkel glatt. Hintertibien mit einem Paar langer Sporne. Krallen des Männchens mit kleinem Basalzahn, der bei dem Weibchen fehlen soll (OHAUS). Neuntes Urit des Männchens (Fig. 12 m) eigenartig, etwa wie bei *Ochodaeus* gebildet, doch sind das Tergit, das in eine lange Medianspitze ausgezogen ist, und die Pleurite auf das Sternit zurückgeschlagen und mit ihm verschmolzen. Aedeagus (Fig. 12 n) vom *Loxosticti*-Typus, mit langem Tegmen und langen Parameren.

In den Sammlungen scheint das Weibchen äußerst selten zu sein, weder ARROW (1904) noch uns gelang es, eines zu sehen, wohl aber OHAUS, der „ein einziges Weibchen am 20. IX. fand, das unter einem vermoderten Urwaldbaum ziemlich tief in der Erde steckte“, dagegen fand er Männchen am Licht oder auf Waldwegen kriechend. Dieses Weibchen war pleurostict, bei ihm „liegen die vier letzten Stigmen mitten in den Sterniten, weit von dem Pleuralrand entfernt“. Mit dieser Beschreibung ist nicht klar, ob die Anlage orthostict oder pleurostict sein mag. Einerseits scheint es, daß die Stigmen gleich entfernt waren, da sie aber weit vom Pleuralrand entfernt sind, passen sie auch schlecht zu den Orthosticti. Auch wissen wir nicht, ob dieses Weibchen wirklich zu *Aclopus* gehört und nicht zu einer noch unbekanntem Gattung, deren Männchen auch pleurostict sein könnten und einfache Krallen besitzen.

Nach OHAUS soll *Phaenognatha* in vielen Beziehungen von *Aclopus* entfernt sein, die mächtig entwickelte Oberlippe überragt nämlich das Kopfschild nach vorn, sie ist voll-

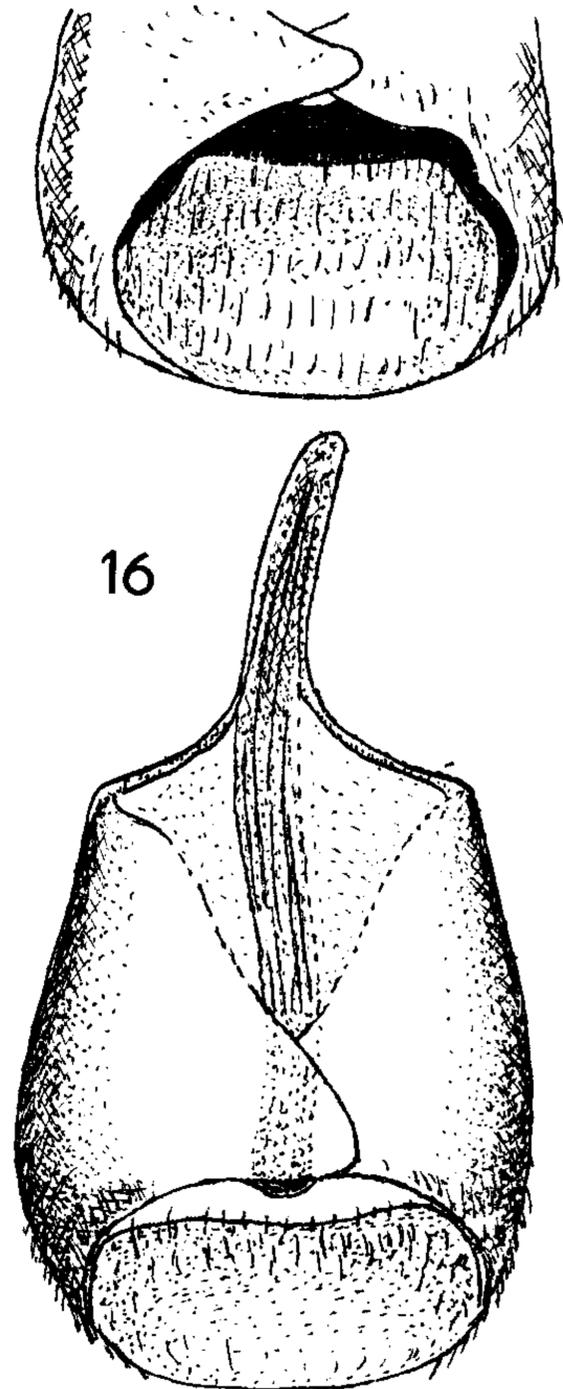


Abb. 16. *Glaphyrus micans* FALD., neuntes Urit in Ventral- (etwas schräg) und Apikalansicht (20x).

kommen hornig und mit dem Kopfschild unbeweglich verwachsen, die Maxillen haben Galea und Lacinia verloren, das zweite Tasterglied des Labiums ist auffällig kahnförmig erweitert (nach einem Männchen von *P. jenseni* HELLER beschrieben). Diese Gattung mag wohl in eine besondere Tribus gehören.

Die phylogenetischen Beziehungen der Unterfamilie wurden eingehend von OHAUS besprochen. Seiner Meinung nach soll sie in die *Anthobia* sensu BURMEISTER gehören und steht den *Pachypodinae* nahe. Er teilt auch die Meinung von JENSEN, daß die Gruppe *Aclopus-Phaenognatha-Pachypus* die Wurzelgruppe der Melolonthiden (worunter alle Pleurosticti gemeint sind) bildet, obschon er auf die Schwierigkeiten hinweist, die mit dieser Lösung verbunden sind; auch spricht er von den Beziehungen der *Aclopinæ* zu den *Geotrupinae*, *Pleocomidae*, *Idiostoma*, *Ochodaeus*, *Anaides*, *Chaetodes* und *Cloeotus*, auch zu *Castanochilus* und *Acylochilus* (beide gehören zu den *Leptodinae*), den *Rutelinae*, *Mesystoechus*, *Oryctomorphus*, gewissen *Cyclocephala*, nicht aber zu *Calometopus* (*Trichiini*), obwohl diese mit *Aclopus* nahe verwandt zu sein scheinen. Auch versucht er nicht die phylogenetischen Beziehungen von den anagenetischen zu trennen. Unseres Erachtens sind aber folgende Merkmale maßgebend:

1) Die Metendosternitbildung, die die *Aclopinæ* einerseits mit den *Ochodaeinae* und andererseits mit den Loxosticti, besonders mit den *Trichiini* verbindet, was auch der Bildung der Aedeagi und einigen anderen Merkmalen entspricht.

2) Bildung des neunten Urits, die die Unterfamilie mit den *Ochodaeinae* verbindet und sie von allen anderen *Lamellicornia* absondert.

3) Bildung der Mundteile, die sie mit den *Pachypodinae* verbindet, womit sie auch andere gemeinsame Züge besitzt.

Durch diese Merkmale läßt sich der richtige Platz der Unterfamilie einwandfrei feststellen.

#### 10. Unterfamilie *Pachypodinae*

Nur eine Gattung mit zwei Arten.

Körper kurz, gedrungen, einer Zwergform von *Phyllognathus* ähnlich. Clypeus groß, von der Stirne durch eine Naht getrennt, vorn mit einem schief nach unten abgeschlagenen Rand, das Labrum hängt daran und ist schief nach unten und hinten gerichtet, von außen nicht sichtbar. Mandibeln (Fig. 15 f) lappenförmig, Maxillen konisch, ohne Spur von Galea oder Lacinia, sie dienen als Tasterträger (Fig. 15 e). Labium (Fig. 15 d) kurz und breit, mit sehr langen und dichten Borsten bekleidet, von oben sichtbar, die Zunge eingezogen und mit dem buckeligen Kinn verschmolzen, ihre Taster an der Basis vereinigt und auf der Unterseite des Kinns befestigt. Die Mundwerkzeuge von *Pachypus coesus* ER. wurden von OHAUS (1909) beschrieben und abgebildet, sie scheinen von den oben beschriebenen bedeutend verschieden zu sein. Fühler achtgliedrig mit einem großen, nackten, fünfgliedrigen Fächer (etwa wie bei dem Maikäfer). Mittelhüften zueinander um einen rechten Winkel gedreht. Hinterleib mit 8 Stigmenpaaren, davon 7 laparostict, das achte auf dem Tergit. Metendosternit vom *Glaphyrus*-Typus (Fig. 15 b), seine Lamelle mit einem Unterrandwulst, etwa wie bei *Melolontha*, doch fehlt ihr die charakteristische Umbiegung der Crista. Flügelgeäder dem der *Glaphyrinae* ähnlich, doch vereinfacht,  $R_2$  und  $R_3$  verschmolzen und mit  $R_5$  fast parallel,  $A_1$  fehlt (Fig. 15 a), das Flugvermögen soll gering sein. Bei dem Weibchen fehlen Flügel und Flügeldecken. Klauen mit großem Basalzahn. Aedeagus (Fig. 15 e) mit langen, verschmolzenen, symmetrischen Parameren, vom *Loxosticti*-Typus.

Larve mit einem Stridulationsorgan auf den Mandibeln, der vom *Loxosticti*-Typus sein soll, doch ist die Larvenbeschreibung schon alt und nicht zuverlässig (PAULIAN 1959). Entwicklung in der Erde, Larve wahrscheinlich saprophag und rhizophag.

Die Gattung ist im Mittelmeergebiet verbreitet.

Die *Pachypodinae* wurden früher zu den *Dynastinae* gestellt, später wegen ihrer Stigmenbildung davon abgetrennt und den *Aclopinæ* genähert. BALTHASAR (1963) stellt sie als eine selbständige Familie zwischen die *Geotrupidinae* und *Glaphyrinae*, genügend weit von den *Aclopinæ*, doch beweist die Bildung der Mundteile ihre enge Verwandtschaft. Sonst sind sie auch mit den *Glaphyrinæ* und den *Orthosticti* durch ihre Metendosternitbildung und das Flügelgeäder zweifelsohne verbunden.

#### 11. Unterfamilie *Glaphyrinae*

Zwei Tribus und 8 Gattungen, insgesamt etwa 80 Arten. Unlängst wurde diese Gruppe von MACHATSCHKE (1959) studiert und in den Rang einer Superfamilie mit zwei Familien erhoben, die unseren Tribus entsprechen.

Körper länglich und platt, mittelgroß, bunt gefärbt. Alle Arten scheinen Anthophagen zu sein, die *Lichniini* offenbar Nektarophagen. Mundteile sehr verschieden gebaut, Labrum liegt gewöhnlich waagrecht in der Verlängerung des Clypeus, nur von vorn sichtbar. Mandibeln lappenförmig oder mit Zähnen, Maxillen bei den *Lichniini* zu Saugorganen umgebildet, mit langer Galea, die in einen Ast, etwa wie bei der Meloidengattung *Nemognatha*, ausgezogen ist, die die Körperlänge erreichen kann (*Lichnia*). Bei den *Glaphyrini* sind die Maxillen normal, Galea mehr oder weniger lappenförmig, ohne Zähne, Lacinia ausgebildet oder etwas reduziert. Labium variabel, bei den *Lichniini* sind Kinn und Zunge getrennt, bei den *Glaphyrini* vereinigt, lang ausgezogen, die Zunge zweilappig,

die Paraglossen oft (bei *Amphicoma*) sehr lang, dünn und gezähnt. Fühler der *Lichniini* neungliedrig, sonst zehngliedrig, doch besitzen sie bei *Glaphyrus* noch ein elftes Glied, das im zehnten halb verborgen ist (MACHATSCHKE), Endkeule nicht tomentiert, stets dreigliedrig, die Glieder ähnlich, oft fächerartig. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib lang, zugespitzt, die Flügeldecken weit überragend, das siebente und achte Urosternit schließen ohne Membrane an ihre Tergite an. Gewöhnlich 8 Stigmenpaare, das achte und oft auch das siebente auf das Tergit verschoben, die anderen laparostict, bei *Lichnia* nur das achte Paar auf dem Tergit, bei *Cratoscelis* ist das achte Paar verschwunden (nach RITCHER 1969), nach MACHATSCHKE soll das siebente Paar bei *Lichnia* auch auf dem Tergit liegen und bei *Cratoscelis* auch das achte Paar. Bildung der Stigmen eigenartig (HINTON 1967). Metendosternit vom *Glaphyrus*-Typus (Fig. 1 e, 2 r-t), wenigstens bei dieser Gattung und *Amphicoma* (bei den anderen nicht untersucht). Flügelgeäder lamellicorn, doch durch den parallelen Verlauf von  $R_3$  und  $R_5$  von allen anderen *Lamellicornia* verschieden (Fig. 4 c),  $A_1$  und  $A_2$  lang und einfach,  $A_3$  stark gekrümmt, Jugalzone vorhanden und mit Adern. Vorderschenkel glatt. Tibien mit Sporne, die verschieden ausgebildet sind (MACHATSCHKE l. c.). Neuntes Urit eigenartig (Fig. 16) und ausschiebbar. Tergit oval, transversal, behaart, von den Pleuriten ganz umschlossen, dieselben mit ihm und miteinander dorsal ganz verschmolzen, doch bleibt bei einigen Exemplaren die Spur der Nähte sichtbar. Dorsal greifen die Pleurite etwas übereinander und bilden zwei Lappen, die durch eine Membran mit einem dicken Stift verbunden sind, der der Rest vom Sternit sein mag. Längs seiner Ränder ist diese Membran bewulstet, diese Wülste scheinen von den Endästen der Pleurite gebildet zu sein. Aedeagus mit langem und gekrümmtem Tegmen, das eine geschlossene Röhre bildet und zwei kleine, voneinander weit entfernte unbewegliche Parameren trägt (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967). Nervensystem primitiv (siehe oben).

Larve mit Ocellen (ob bei allen Gattungen?), lang behaart, ohne Rasterung, ohne Stridulationsorgan (bestritten, siehe oben), vom zweiten Typus. Entwicklung in der Erde, Larve rhizophag, wahrscheinlich auch saprophag.

Die Arten sind in Amerika, im Mittelmeergebiet bis Mittelasien, in China und Japan verbreitet (Areal vom Tethys-Typus), die *Lichniini* sind nur aus Südamerika bekannt. Die große Mannigfaltigkeit vieler Merkmale bezeugt, daß wir jetzt nur zerstreute Reste eines früher blühenden Zweiges vor uns haben.

Die möglichen phylogenetischen Verwandtschaften lassen sich kurz folgendermaßen besprechen. Die Mundteile zeigen wohl die Anpassung an Anthophagie und können einen gewissen Übergang zwischen den Laparosticti und Pleurosticti darstellen, ohne jedoch bestimmte Verbindungen mit anderen Unterfamilien zu veranschaulichen, bei den *Lichniini* sind sie auffallend gebaut, doch von keinem phylogenetischen Wert. Die Fühler sind nackt, wie bei den Pleurosticti, und können einen Fächer tragen, was sonst bei den Laparosticti nur bei den *Pachypodinae* der Fall ist. Nach der Stigmenanordnung ist die Unterfamilie laparostict, einige Stigmen auf den letzten Tergiten tragen auch einige *Geotrupini*, *Taurocerastini*, *Hybosorinae*, *Acanthoceridae*, *Ochodaeinae*, *Hopliini*. Metendosternit sehr charakteristisch, doch dem der *Hopliini* und *Phaenomerinae* ähnlich, auch jenem von *Chasmatopterus* und *Pachypus*, das aber unten wulstig ist. Flügelgeäder eigenartig, doch auch bei *Pachypus* und einigen *Loxosticti* sind  $R_3$  und  $R_5$  beinahe parallel. Das neunte Urit des Männchens ist eigenartig, läßt sich aber von dem der *Ochodaeinae* ableiten, wenn wir annehmen, daß die Pleurite desselben sich umgeschlagen haben, ihre Seitenäste verkürzt wurden und das Sternit sich zum Stäbchen zusammengerollt hat. Auch der Aedeagus ist eigenartig, doch läßt er sich von einem beliebigen primitiven Typus ableiten, sonst finden wir eine ähnliche Bildung nur bei *Ceraspis* (*Macroductylinae*).

MACHATSCHKE (1959) behauptet, daß bei den *Glaphyrinae* das achte Urosternit verschwunden ist, dazu gibt er die Zeichnung des Hinterleibs von *Glaphyrus*. Seiner Meinung können wir nicht beistimmen. Tatsächlich liegen alle Sternite ihren Tergiten gegenüber,

und das siebente Urosternit nach MACHATSCHKE ist nichts anderes, als das achte. Auch finden wir in dem Körper keinen Rest eines eingezogenen Sternits. Das zweite Urosternit ist auch ausgebildet und von der Seite her sichtbar, wie es auch auf seiner Zeichnung richtig abgebildet ist, doch wurde es verkannt. Übrigens wäre kaum eine Verschiebung aller Sternite denkbar, die sich nicht in der Lage der Stigmen widerspiegelt haben würde.

### B. Gruppe LOXOSTICTI

Besteht aus vier Unterfamilien.

Mundteile einheitlich, Labrum verborgen oder sichtbar, bei einigen *Rutelinae* eigenartig, unter dem Clypeus steil gelegen, oft mit gezähnten Seitenrändern, Mandibeln stets weich und lappenförmig, Maxillen mit abgerundeter Galea, die mitunter gezähnt ist, Lacinia nicht abgesondert. Labium bei den *Cetoniae* der Anthophagie angepaßt, bei anderen Unterfamilien verschieden gebildet, aber doch stets von dem *Cetonia*-Typus abzuleiten, die Zunge mit dem Kinn verwachsen. Fühler mit nackter Endkeule; die aus ähnlichen Gliedern besteht (doch kann das zweite Glied verengt sein). Mittelhüften stets vom ersten Typus. Hinterleib mit sichtbarem achten Urosternit, das siebente ist mit seinem Tergit zu einem Ring verschmolzen. Pygidium von den Flügeldecken nicht bedeckt. Die Sternite oft miteinander verschmolzen. Stigmenanordnung teilweise laparostict, teilweise loxostict, die letzten Stigmenpaare immer auf den Sterniten. Metendosternit vom *Cetonia*-Typus (bestes Merkmal dieses Taxons). Flügelgeäder sehr einheitlich und wie bei den Orthosticti,  $R_3$  und  $R_5$  lang und divergierend. Recurrentader M kurz,  $M_4 + Cu$  lang,  $A_1$  mehr oder weniger verkürzt,  $A_2$  lang und abgesondert,  $A_3$  gekrümmt, zwei Jugaladern. Zuweilen ist  $A_2$  an der Spitze mit  $A_3$  verbunden. Mittel- und Hintertibien mit zwei Spornen.

Die Larven (ob alle?) sollen ein Stridulationsorgan auf den Mundteilen tragen, das von dem der Orthosticti etwas verschieden ist (siehe oben), ihre Analöffnung hat die Form einer Querspalte (wie bei den *Melolonthini*). Ocellen sind für einige *Dynastinae* und *Cetoniae* angegeben. Die Arten entwickeln sich im morschen Holz oder in der Erde, sind saprophag, rhizophag oder xylophag.

Eine sehr einheitliche Gruppe, sie in verschiedene Familien zu unterteilen ist kaum zu empfehlen.

#### 12. Unterfamilie **Euchirinae**

Drei Gattungen mit 12 Arten.

Körper groß und langgestreckt (bis 78 mm). Kopf auffallend klein. Mundteile vom Clypeus ganz bedeckt, doch ist das Labrum sichtbar. Galea gezähnt. Fühler zehngliedrig. Metendosternit vom *Cetonia*-Typus (Fig. 17 a). Flügelgeäder loxostict (Fig. 5 a). Aedeagus eigenartig, mit dem von *Inca* (*Trichiini*) verwandt (SHARP und MUIR 1912). Bei dem Männchen sind die Vorderbeine oft riesig verlängert.

Die Arten entwickeln sich im morschen Holz.

Diese Gruppe wurde früher richtig neben die *Trichiini* gestellt, später (POUILLAUDE 1913) wurde sie auf Grund von Ähnlichkeiten im Bau des Clypeus und der Krallen zu den *Melolonthinae* gestellt, was jedoch leicht auf Anagenese zurückzuführen ist. Dagegen sind die echten Verwandtschaften einwandfrei durch die Bildung des Metendosternites und durch die Stigmenanordnung feststellbar (diese letztere typisch loxostict). Die Arten sind aus der Türkei und Südasien bekannt.

#### 13. Unterfamilie **Cetoniae**

Etwa fünfhundert Gattungen und dreitausend Arten. Nach SCHENKLING (JUNKS Catalogus) zählt sie drei Unterfamilien, die unseren Tribus entsprechen, und 11 Tribus.

Körper kurz und abgeflacht, klein bis riesengroß. Mundteile vom Clypeus ganz bedeckt, Labium gewöhnlich von charakteristischer *Cetonia*-Gestalt (MEDVEDEV 1964), lang, zur

Spitze abgeschnürt und zweilappig verbreitert. Bei gewissen Gattungen, die Blumen nicht besuchen, kann das Labium bedeutend geändert sein, doch läßt es sich von demselben Typus ableiten (z. B. bei *Clintrocera*, vergl. MEDVEDEV, Fig. 799, 800). Stigmenanordnung variabel, gewöhnlich sind nur die drei ersten abdominalen Stigmenpaare laparostict, bei den *Trichiini* oft zwei oder fünf. Metendosternit mit eigenartigen lyrenförmigen Flügeln (Fig. 1 p, r-s, 2 u-v).

Aedeagus gekrümmt, Parameren lang und groß, gewöhnlich fast symmetrisch (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967, MEDVEDEV 1960, 1964), zur Tegmenachse geneigt oder senkrecht stehend. Neuntes Urnit mit mehr oder weniger spitzigem Spiculum gastrale (Fig. 6 h, i).

Die meisten Arten besuchen Blumen. Larve in der Erde oder im Mulm. Die Unterfamilie ist auf der ganzen Erde, außer den kalten Ländern, verbreitet, auch in den Wüsten, doch nicht im Hochgebirge.

#### 14. Unterfamilie **Dynastinae**

Nach ARROW (JUNKS Catalogus) fünf Tribus, 170 Gattungen und etwa 1500 Arten.

Körper groß, plump, kurz und konvex, oft riesengroß. Mundteile durch den blattartig verbreiterten und leicht aufgebogenen Oberkiefertrand ausgezeichnet (Hauptmerkmal der Unterfamilie), der aus dem Clypeus hervorragt. Sonst sind die Mundteile vom Clypeus ganz verdeckt. Labium gewöhnlich dem der *Cetoninae* ähnlich oder in die Breite ausgezogen. Fühler gewöhnlich zehngliedrig, selten mit acht oder neun Gliedern. Vorderrand der Vorderbrust in der Mitte beulenförmig aufgetrieben und absteigend behaart. Auf dem Hinterleib sind die 2-4 ersten Stigmenpaare laparostict, die anderen loxostict, das siebente auf der Spur der Scheibe zwischen dem Sternit und Tergit gelegen. Metendosternit loxostict, mit geraden Flügeln (Fig. 2 i-l, x). Flügelgeäder (MEDVEDEV 1960) loxostict. Aedeagus wie bei den *Cetoninae* gebaut. Klauen nur sehr selten gezähnt.

Larven im Mulm oder in der Erde, gewisse Arten gelten als Schädlinge an Bäumen oder Kräutern, bei einigen Arten ist eine Brutpflege beschrieben (siehe oben). Die *Cyclocephalini* bilden eine primitive Tribus, die die *Dynastinae* mit den *Rutelinae* verbindet. Auch stehen sie den *Cetoninae* sehr nahe. Die Beziehungen zwischen den Tribus haben wir nicht untersucht.

Verbreitung vom gondwanischen Typus, die Arten sind besonders in Südamerika zahlreich.

#### 15. Unterfamilie **Rutelinae**

Etwa 160 Gattungen und 3000 Arten, von OHAUS (JUNKS Catalogus) in 6 Tribus eingeteilt; die Gattung *Isoplia* wurde in die Tribus *Anomalini* gestellt, BALTHASAR (1963) hat sie in die Familie *Phaenomeridae* übertragen.

Körper klein bis groß. Labrum sichtbar, zuweilen eigenartig oder wie bei den *Melolonthini* gebildet. Galea oft gezähnt. Labium sehr verschieden gebaut, gewöhnlich aber wie bei den *Dynastinae*. Fühler 9-10gliedrig. Auf dem Hinterleib die vier ersten Stigmenpaare laparostict, die übrigen loxostict, das siebente auf dem Sternit. Metendosternit (Fig. 1 o, 2 w) und das Flügelgeäder (Fig. 4 d) loxostict. Klauen ungleich. Aedeagus etwa wie bei den *Dynastinae* gebaut, doch liegen oft die Parameren in der Verlängerung des Tegmens (wie bei den *Orthosticti*), bei den *Adoretini* sind sie zu einer Röhre verschmolzen. Spiculum gastrale (Fig. 6 g) verschieden gebaut, gewöhnlich mit spitziger Nadel.

Die meisten Arten entwickeln sich in der Erde, seltener im Mulm, keine Brutpflege bekannt. Die Arten sind – außer im Hochgebirge und in der Tundra – auf der ganzen Erde verbreitet.

Im Gegensatz zu den anderen Loxosticti sind die *Rutelinae* in vielen Merkmalen variabel und erinnern oft an die *Melolonthinae*. Zu dieser Unterfamilie gehört auch die Gattung

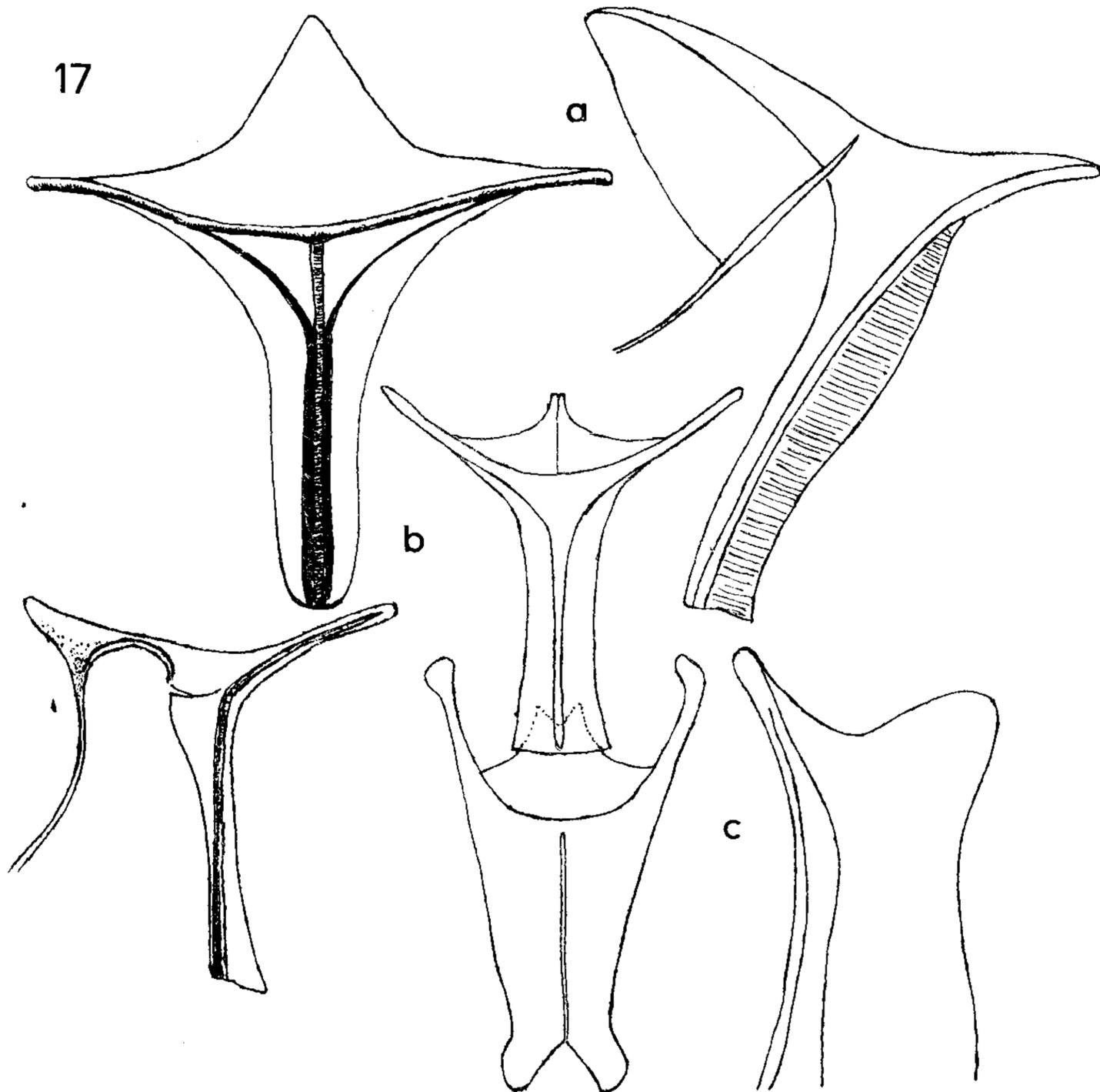


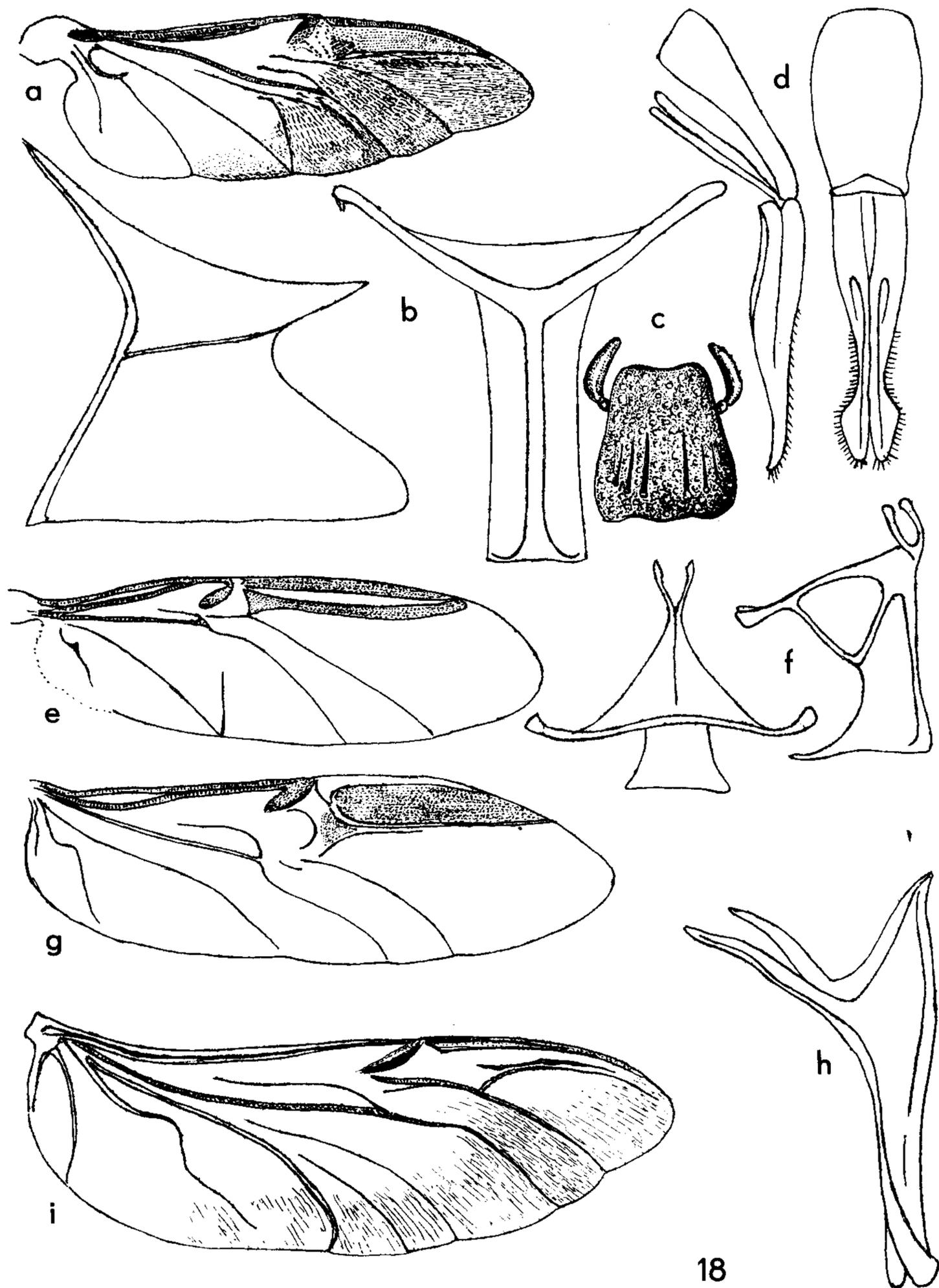
Abb. 17. Metendosternit einiger *Lamellicornia*.

a: *Propomacrus bimucronatus* PALL. (9x) – b: *Ceraspis brunneipennis* BATES (18x) – c: *Chiron cylindricus* F. (36x).

Dorsal- und Lateralansichten.

*Isoplia* (Tribus *Isopliini*). Hinterleib mit sehr großem und langem, zu einem Ring verschmolzenen sechsten und siebenten Segment, auch das achte sehr groß, wie das siebente von den kurzen und platten Flügeldecken nicht bedeckt. Sieben Stigmenpaare auf dem Hinterleib, davon die drei ersten laparostict, das siebente auf der verschwundenen Scheibe des siebenten Tergits und Sternits gelegen, die übrigen loxostict. Metendosternit (Fig. 18 f) loxostict, doch eigenartig. Flügelgeäder (Fig. 18 e) loxostict, aber  $R_1$  und  $R_3$  sehr breit,  $R_5$  fehlt,  $A_1$  nach rückwärts gerichtet und an der Spitze mit  $A_2$  verbunden. Vorderschenkel beborstet.

Die Verbindungen der *Rutelinae* mit den *Dynastinae* sind genügend klar, doch bleibt festzustellen, ob alle die zahlreichen gemeinsamen Merkmale mit den *Melolonthinae* nur anagenetisch entstanden sind.



18

Abb. 18. *Phaenomeris beskei* MNNH. (a-d), *Isoplia lasiosoma* FAIRM. (e-f), *Maechidius bilobiceps* FAIRM. (g-h) und *Lamprima varians* GERM. (i).

a: rechter Flügel (3,2x) – b: Metendosternit, Lateral- und Dorsalansicht (12x) – c: Labium, Ventralansicht (16x) – d: Aedeagus, Lateral- und Dorsalansicht (8x) – e: rechter Flügel (8x) – f: Metendosternit, Frontal- (etwas schräg) und Lateralansicht (16x) – g: rechter Flügel (8x) – h: Metendosternit, Lateralansicht (36x) – i: rechter Flügel (4x).

### C. Gruppe ORTHOSTICTI

Diese Abteilung ist eigentlich nur durch ihre Stigmenbildung gekennzeichnet, die jedoch verschieden genug sein kann, dazu kommt noch das Metendosternit, das von dem der anderen *Lamellicornia* stets verschieden ist. Auch wurden Unterschiede in dem Stridulationsorgan der Larve gefunden, doch ist die Zahl der unbekanntes Larven so groß, daß dieses Merkmal jetzt kaum benützt werden kann.

Körper klein bis groß, niemals riesengroß, nur selten mit Metallglanz, oft beschuppt, Stirn und Halsschild niemals mit Hörnern oder Vorsprüngen geziert, ohne Geschlechtsauszeichnungen (wohl aber auf dem Clypeus oder Labrum). Mundteile verborgen, doch ragen oft die Mandibeln seitlich von dem Clypeus hervor, Labrum verschieden gebaut, Maxillen oft mit Zähnen auf der Galea, Lacinia nicht abgesondert. Labium mannigfaltig gestaltet, doch ist stets die Zunge mit dem Kinn verwachsen, von dem Loxosticti-Typus mehr oder weniger verschieden. Fühler oft geschlechtlich verschieden und mit nackter, fächerartiger Endkeule, die aber einzelne Haare tragen kann. Mittelhüften gewöhnlich vom ersten Typus, seltener gedreht, vom dritten Typus bei *Phyllotocus* und benachbarten Gattungen. Hinterleib mit sichtbarem achten Sternit (Ausnahme: einige *Hopliinae*). Stigmenanordnung variabel (unten besprochen). Metendosternit von *Glaphyrus*- oder *Melolontha*-Typus, auch kann die Crista fehlen. Flügelgeäder wie bei den Loxosticti. Sporn- und Krallenbildung sehr verschieden. Aedeagus variabel, Parameren stets vorhanden, gewöhnlich symmetrisch, voneinander abgesondert, oft gestreckt. Alle Arten entwickeln sich in der Erde, sind saprophag und rhizophag, viele sind große Schädlinge. Im Gegensatz zu den Loxosticti sind sie in der Wüste selten, in der Tundra und dem Hochgebirge fehlen sie ganz.

Die Verbindungen dieser Gruppe mit den *Glaphyrinae* und *Pachypodinae* wurden schon erwähnt. Sonst ist sie so wenig untersucht, daß die folgenden Einteilungen nur einen vorläufigen Wert haben können.

#### 16. Unterfamilie Hopliinae

Etwa 70 Gattungen mit 900 Arten, die sich auf Tribus verteilen (mit der Gattung *Diphycerus*).

Körper im allgemeinen klein, kurz und platt, Beine lang. Alle Arten scheinen Anthophagen zu sein. Mundteile unter dem Clypeus verborgen, doch ist das dreieckige Labrum, das mit dem Clypeus durch eine Membran verbunden ist, darunter sichtbar (Fig. 19 f). Labium von der Zunge abgesondert (*Pachycnemini*) oder damit verschmolzen, länglich, konvex und distal abgeschnürt (Fig. 19 g). Fühler 8–10gliedrig, mit kleiner dreigliedriger Endkeule, die aus ähnlichen Gliedern besteht und bei dem Männchen zuweilen größer ist. Mittelhüften vom ersten Typus. Metepisternen und Metepimeren bei den *Hopliini* wie bei den *Glaphyrinae*, bei den *Pachycnemini* wie bei den *Melolonthinae* gebildet. Hinterleib kurz, sein Pygidium und Propygidium von den Flügeldecken nicht bedeckt, seine Stigmenanordnung veränderlich, bei *Hoplia* alle Stigmen vom zweiten bis zum sechsten Paar orthostict, am Rande der Sternite gelegen, das siebente Paar auf dem Tergit, das an sein Sternit grenzt, doch deutlich getrennt. Metendosternit vom *Glaphyrus*-Typus (Fig. 1 m). Flügelgeäder (MEDVEDEV 1952) lamellicorn,  $A_1$  abgerückt und umgebogen, an der Spitze mit der langen  $A_2$  vereinigt. Vorderschenkel glatt, nur mit einem Sporn, der oft fehlt. Tarsen nur mit einer Klaue oder einem Paar ungleicher Klauen. Aedeagus gewöhnlich mit zwei langen Parameren (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967).

Die uns unbekanntes Gattung *Diphycerus* wurde von MEDVEDEV (1952) in einer speziellen Tribus isoliert, scheint aber doch den *Hopliini* anzugehören.

Die *Pachycnemini* stehen den *Hopliini* bestimmt sehr nahe, trotz der verschiedenen Labium- und Brustbildung (LACORDAIRE 1856) und der großen und eigenartigen Hinterbeine des Männchens.

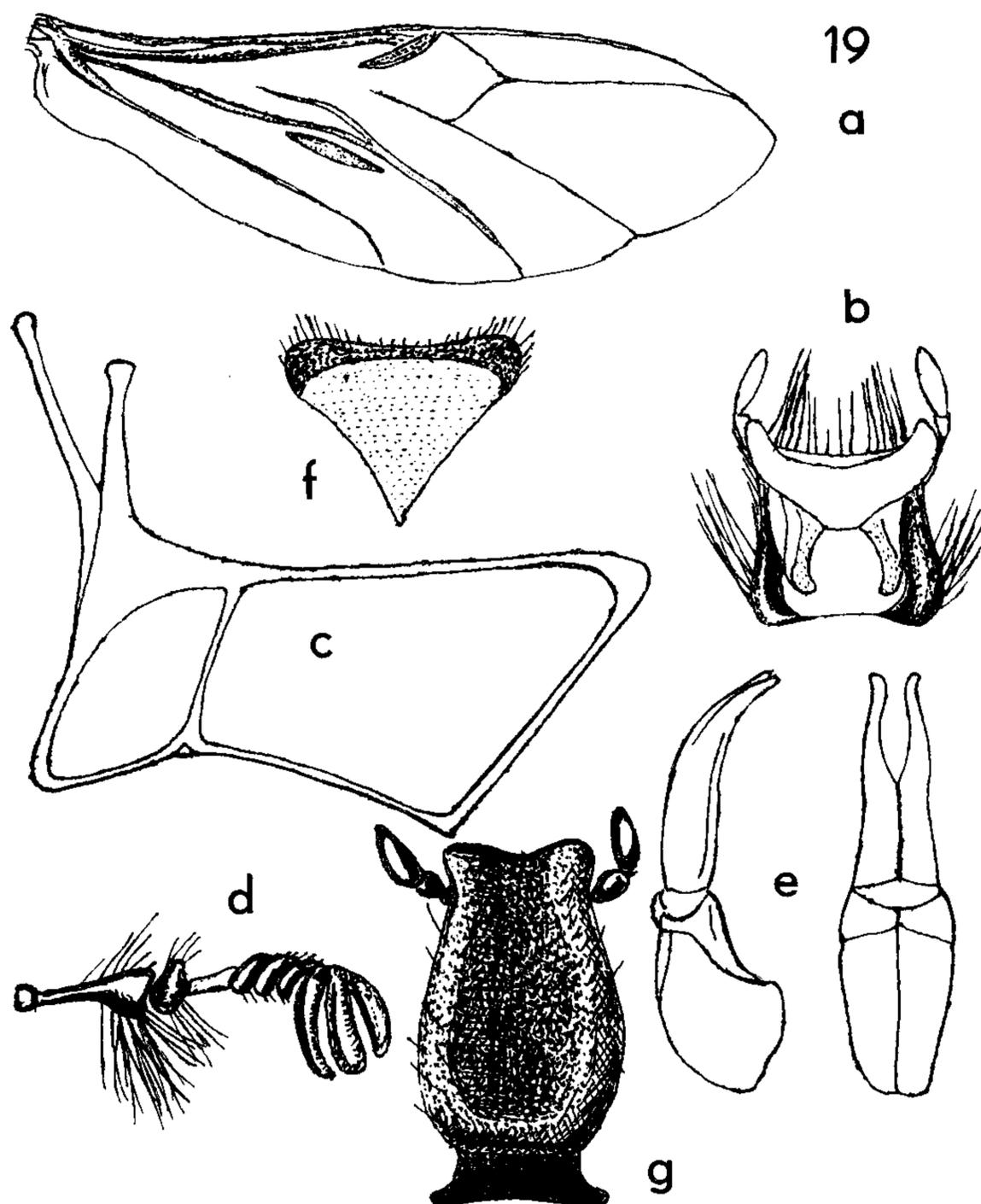


Abb. 19. *Chasmatopterus villosulus* ILLIG., ssp. *paroi* BARAUD (Paratypus (a-e) und *Hoplia pollinosa* KRYN. (f-g).

a: rechter Flügel (20x) – b: Labium, Dorsalansicht (40x) – c: Metendosternit, Lateralansicht (36x) – d: linker Fühler (36x) – e: Aedeagus, Lateral- und Dorsalansicht (20x) – f: Labrum, Dorsalansicht (40x) – g: Labium, Ventralansicht (40x).

Die Unterfamilie ist mit den *Glephyrinae* genügend eng verbunden, auch steht sie den *Phaenomerinae* nahe (wegen ihres Labiums, Metendosternits, Aedeagus, Flügelgeäders). Die meisten Arten sind Südafrika und Madagaskar eigen, sonst ist die Unterfamilie in allen Erdteilen vertreten.

#### 17. Unterfamilie *Phaenomerinae*

Drei Gattungen mit etwa 15 Arten. Wie schon angegeben, gehört *Isoplia* zu den *Rutelinae*. Körper *Cetonia* ähnlich, bunt gefärbt. Anthophagen. Labrum hervorstehend, groß, vorn eingeschnitten, Mandibeln seitlich sichtbar. Labium spezialisiert (Fig. 18 c) wie bei gewissen *Rutelinae* gebaut. Fühler 9–10gliedrig mit kleiner dreigliedriger Endkeule in

beiden Geschlechtern. Mittelbrust mit sehr großem Fortsatz, der die Vorderbrust bedeckt. Hinterleib mit verschmolzenen Sterniten, Pygidium groß und frei. Das siebente Urosternit an sein Tergit dicht angeschlossen, jedoch davon deutlich abge sondert. Auf dem Hinterleib 7 Stigmenpaare, die drei ersten laparostict, die vier folgenden orthostict dicht am Sternitrand liegend. Metendosternit (Fig. 18 b) ungefähr von dem *Glaphyrus*-Typus, die Crista aber mehr vorgerückt und rippenartig. Flügelgeäder etwa wie bei den *Hopliinae* (Fig. 18 a),  $A_1$  an der Spitze mit der langen  $A_2$  vereinigt. Vorderhüften zapfenförmig mit Querleiste (wie bei den *Melolonthinae*). Vorderschenkel glatt. Hintertibien mit zwei Spornen. Aedeagus (Fig. 18 d) etwa wie bei *Hoplia*, Parameren behaart.

Die Gattung *Pyronota* aus Neuseeland ist *Phaenomeris* recht ähnlich, doch ist die Oberlippe doppelbuchtig, der Mandibeloberrand von oben sichtbar, Metendosternit und Flügelgeäder wie bei *Phaenomeris*.

Die Gattung *Oxychirus* wurde nicht studiert, auch *Colymbomorpha* nicht nach LACORDAIRE gehört sie hierher.

Außer den *Phaenomerinae* besitzen viele Pleurosticti einen Fortsatz auf der Mittelbrust. Diese Unterfamilie wurde von LACORDAIRE teilweise zu den *Rutelinae* (*Phaenomeris*), teilweise zu den *Chasmatopterinae* gestellt, BALTHASAR hat eine Familie *Phaenomeridae* abge sondert, die den *Melolonthidae* genähert wurde, obschon ERICHSON (1848) seit langem ihren richtigen Platz angegeben hatte.

#### 18. Unterfamilie **Macroductylinae**

Nach DALLA TORRE (JUNKS Catalogus) etwa 50 Gattungen mit 500 Arten, seitdem wurden viele neue Arten beschrieben. Wir haben nur die Gattung *Ceraspis* studiert.

Körper klein und bunt. Mundteile vom Clypeus bedeckt, doch ist das Labrum ganz frei. Labium vom *Hoplia*-Typus. Mittelhüften vom ersten Typus, doch können sie auch schief zueinander liegen. Hinterleibstigmen nach RITCHER stets orthostict, gewöhnlich 7 Paare, bei *Gymnopyge* 5–6, das siebente Sternit mit seinem Tergit verschmolzen oder davon getrennt. Metendosternit (Fig. 5 b) bei *Ceraspis* ohne Crista, mit verdicktem Hinterrand seiner Lamelle, sonst dem von *Serica* ähnlich. Flügelgeäder (Fig. 5 b) orthostict,  $A_1$  nach vorn gerichtet, distal  $A_2$  genähert,  $A_3$  verzweigt. Vorderschenkel glatt. Hintertibien mit zwei Spornen. Aedeagus (Fig. 11 g–h) mit langem röhrenförmigen, stark gekrümmtem Tegmen und kleinen, gebogenen, voneinander völlig getrennten Parameren, die auch asymmetrisch sein können.

Zu dieser Gruppe scheint auch *Maechidius* zu gehören, obschon DALLA TORRE sie zu den *Laparethrini* zählt. Leider haben wir nur ein Weibchen gesehen. Der Kopf ist dem Graben angepaßt, das große trapezförmige Labrum wird vom Clypeus umfaßt. Die Mittelhüften stehen etwas schief zueinander. Das Metendosternit (Fig. 18 h) hat weder Crista noch Unterrandwulst, läßt sich aber mit dem von *Ceraspis* vergleichen. Flügelgeäder (Fig. 18 g) vereinfacht,  $R_5$  fehlt,  $A_1$  lang, verläuft zu  $A_2$  parallel, Flugvermögen gering. Vorderschenkel glatt. Hintertibien mit zwei langen Spornen. Nach FREY (1969) sind die Parameren mit dem Tegmen zu einer kurzen, geraden Röhre verwachsen, ähnlich der der *Adoretini*.

In dieser Gruppe wurden alle Orthosticti mit sichtbarem Labrum untergebracht, außer den *Phaenomerinae*. Ob sie natürlich ist, wissen wir nicht. Sie entspricht den *Sericoides* von LACORDAIRE (1856). Allerdings ist bei ihr der Aedeagus sehr verschieden gebaut.

#### 19. Unterfamilie **Chasmatopterinae**

Nach DALLA TORRE (JUNKS Catalogus) 7 Gattungen mit etwa 14 Arten, dazwischen *Oncerus* und *Chnaunanthus*, die amerikanischen Arten wurden von SAYLOR (1937) studiert, doch blieb uns diese Arbeit unzugänglich. Von uns wurde nur die Gattung *Chasmatopterus* untersucht und danach die folgende Diagnose aufgestellt:

Körper mittelgroß, gestreckt, platt, oft bunt gefärbt. Anthophagen. Mundteile vom Clypeus bedeckt, doch bleiben die Mandibelränder sichtbar. Labrum eingezogen, mit dem Clypeus durch eine Membran verbunden, sein Außenrand von außen als feine Platte sichtbar. Labium zur Anthophagie etwas spezialisiert (Fig. 19 b), doch breiter als lang. Fühler (Fig. 19 d) wie bei *Hoplia*, neungliedrig, mit kleiner dreigliedriger Endkeule, ohne Geschlechtsauszeichnungen. Vorderhüften zapfenförmig, mit einer Querleiste. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib von den Flügeldecken nicht ganz bedeckt, das sichtbare achte Urosternit mit seinem Tergit verschmolzen, aber mit leistenförmiger Scheide an seinem distalen Teil. Die zwei ersten Stigmenpaare laparostict, die vier folgenden orthostict, das siebente auf der Scheide des Segments. Metendosternit (Fig. 19 c) vom *Glaphyrus*-Typus und mit einem Unterrandwulst auf der Lamelle, der wie bei den *Melolonthinae* gebildet ist. Flügelgeäder (Fig. 19 a) lamellicorn, aber vereinfacht,  $A_1$  und  $A_3$  fehlen,  $A_2$  sehr lang, Jugalzone eng. Vorderschenkel glatt. Tibien mit zwei Spornen. Tegmen ziemlich kurz, Parameren lang, an der Basis miteinander und mit dem Tegmen verwachsen, aber durch Nähte getrennt, an der Spitze nackt und gekrümmt (Fig. 19 c). Larve unbekannt.

Diese Gattung bildet ein ausgezeichnetes Bindeglied zwischen den *Hopliinae* und *Melolonthinae*, besonders im Bau des Metendosternits und der Mundteile.

Bei *Chnaunanthus* (RITCHER 1969) ist das achte Sternit von seinem Tergit durch eine Membran getrennt, die sechs ersten Hinterleibstigmenpaare sind laparostict, das siebente und die Spur des achten auf das Tergit verschoben, somit gehört die Gattung eigentlich zu den Laparosticti. Dasselbe mag auch für einige andere Gattungen gelten, die in dieser Unterfamilie untergebracht wurden also nicht dazu gehören. Ob das, was wirklich darin verbleiben kann, eine Unterfamilie bildet, ist fraglich, eher dürfte sie eine Tribus der *Melolonthinae* sein, wie es auch DALLA TORRE annahm.

## 20. Unterfamilie *Melolonthinae*

Der Bestand ist ganz besonders unklar. DALLA TORRE rechnet dazu acht Tribus, davon wurden drei von uns als Unterfamilien behandelt. BALTHASAR (1963) betrachtet die Tribus *Systellopini* als eine selbständige Familie *Systellopodidae* (10 Gattungen), die übrigen Gattungen wurden der Familie *Melolonthidae* zugeschrieben, mit zwei Unterfamilien und sieben Tribus, davon gehören die *Melolonthini*, *Liparetrini* und *Pachydemini*, offenbar im Sinne von DALLA TORRE, zu unserer Unterfamilie *Melolonthinae*, obschon die *Pachydemini* (etwa 60 Gattungen mit 400 Arten) eine künstliche und geheimnisvolle Gruppe bilden, die wahrscheinlich polyphyletisch ist und einer gründlichen Bearbeitung bedarf.

Von dieser „Tribus“ haben wir nur zwei benachbarte Gattungen, *Tanyproctus* und *Hemictenius*, studiert. Ihre Bildung paßt ungefähr zu den *Melolonthinae*, die Fühler tragen einen vier- oder fünfgliedrigen Fächer, die Stigmenanordnung ist eher orthostict, obschon die letzten Stigmenpaare ein wenig divergieren. Das Metendosternit (Fig. 1 n) ist dagegen loxostict, doch ist die Crista rippenförmig. Die Vorderbrust ist etwa wie bei den *Dynastinae* gebildet, hinten mit Mittelkiel. Das Flügelgeäder (MEDVEDEV 1952) ist ganz wie bei *Serica* gebildet, die Mundteile mit sichtbarem, wenn auch eingezogenem Labrum, die Körperform wie bei den *Melolonthinae*. Vielleicht gehören die *Pachydemini* zu einem Nebenzweig, der sich zwischen den Orthosticti und Loxosticti weiterentwickelt.

Die *Systellopini* und *Liparetrini* untersuchten wir nicht. Die *Melolonthini* sensu DALLA TORRE wurden von MEDVEDEV (1951) in drei Tribus, die *Melolonthini*, *Heptophyllini* und *Rhizotrogini*, gespalten. Für diese drei letzten Tribus kann man folgende Diagnose annehmen:

Körper von mittlerer bis bedeutender Größe. Mundteile vom Clypeus bedeckt, doch bleibt das vorn ausgerandete Labrum von außen als feine Lamelle sichtbar und zuweilen

asymmetrisch, der Clypeus ist damit durch eine Membran verbunden. Mandibeln von der Seite sichtbar, chitinisiert. Maxillen oft mit gezählter Galea und einer damit verbundenen Lacinia. Labium breiter als lang. Fühler 7–10gliedrig mit 3–7gliedriger Endkeule, die gewöhnlich sexualdimorph ist. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib mit verwachsenen Sterniten, seine Stigmen proximal laparostict, distal orthostict. Metendosternit (Fig. 1 t) vom *Melolontha*-Typus. Flügelgeäder (MEDVEDEV 1951) orthostict und sehr einheitlich. Vorderschenkel gefurcht. Hinterbeine mit zwei Spornen, die in verschiedener Weise gelagert sind, die Tarsen seitwärts davon befestigt. Aedeagus (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967) mit langen oder kurzen, gekrümmten oder geraden, freien oder verschmolzenen Parameren, oft eigenartig (Fig. 7).

Die Vollkerfe sind phytophag oder aphag, niemals anthophag, Larve hauptsächlich rhizophag, viele Arten sind sehr schädlich.

Die Unterfamilie ist auf der ganzen Erde verbreitet.

#### 21. Unterfamilie *Sericinae*

Nach MACHATSCHKE (1959 a) mit drei Tribus und 162 Gattungen, seitdem wurden noch einige Gattungen beschrieben, im ganzen etwa anderthalbtausend Arten.

Körper klein bis mittelgroß, gestreckt. Labrum mit dem Clypeus verwachsen (nach MACHATSCHKE, Hauptmerkmal der Unterfamilie). Fühler 9–10gliedrig mit 3–5gliedriger Endkeule, die oft sexualdimorph ist und einen Fächer bildet. Vorderhüften zapfenförmig und glatt. Mittelhüften gewöhnlich vom ersten Typus, bei *Phyllotocus* und den benachbarten Gattungen vom dritten (ob Zwischenstufen existieren, wissen wir nicht). Siebentes Urosternit von seinem Tergit abgesondert oder damit verwachsen, doch bleibt in diesem Fall die Trennungsnah sichtbar. Stigmenbildung variabel, zwei, vier, fünf, sechs und sogar sieben (*Serica*) Stigmenpaare des Hinterleibs können laparostict sein, die übrigen sind orthostict (RITCHER 1969). Metendosternit vom *Melolontha*-Typus (Fig. 1 o). Flügelgeäder (MEDVEDEV 1952) wie bei den *Melolonthinae*,  $A_1$  kann aber etwas nach hinten gerichtet sein. Hintertibien mit zwei Spornen, ihr Spitzenrand hinten offen, die Tarsen zwischen den Spornen befestigt. Grabvermögen ziemlich gering (wegen die Arten an leichten Boden angepaßt sind). Aedeagus mit großem Tegmen, langen oder kurzen, gestreckten oder gekrümmten, mitunter asymmetrischen, oft teilweise verschmolzenen Parameren (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1967).

Die Arten sind besonders in den Tropen zahlreich, fast die Hälfte davon sind aus der Äthiopischen Region bekannt.

Soweit bekannt, entwickeln sich alle Arten in der Erde, die Vollkerfe sind niemals anthophag.

Die *Liparetrini* werden von BALTHASAR als eine Tribus der *Sericinae* betrachtet, MACHATSCHKE stellt sie zu den *Melolonthinae*, wie es auch wir angenommen haben. Allerdings scheinen sie die nächsten Nachbarn der *Sericinae* vorzustellen.

#### E. PHYLOGENETISCHE ANALYSE

Das Ziel dieser Arbeit ist, die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Haupttaxa der *Lamellicornia* zu klären. Vorher haben wir die wichtigsten Tatsachen ihrer Morphologie zusammengestellt. Doch scheinen viele angegebene Merkmale nicht nur phylogenetische, sondern auch oft anagenetische Beziehungen darzustellen, da wir in vielen Fällen eine parallele Evolution bei verschiedenen Gruppen verfolgen konnten, wie es z. B. bei den Mundteilen, dem Aedeagus usw. leicht sichtbar ist. Offenbar ist die Variabilität der morphologischen Merkmale so groß, daß die phylogenetischen Verwandtschaften oft davon verdeckt werden, deswegen wollen wir versuchen, auch andere Mittel für unser Studium zu benutzen. Als bestes Mittel erscheint uns die Untersuchung der Wege, die

die Evolution der entsprechenden Gruppen sich bahnen mußte unter der wechselnden Einwirkung der Umwelt, denn letztlich ist die ganze Evolution auf die Notwendigkeit für alles Lebende zurückzuführen, sich an sich ändernde Lebensbedingungen in jedem Augenblick anzupassen.

Schon das Bewußtsein, daß in den von uns untersuchten Gruppen die Evolution sich in ähnlicher Richtung verfolgen läßt, erlaubt uns eine Vorstellung auch von solchen Formen zu gewinnen, die jetzt nicht mehr existieren oder uns noch nicht bekannt sind, wenn wir jüngere Formen kennen, die daraus entstanden sein mögen.

Unserer persönlichen Anschauung gemäß sind alle Käfer nur aus zwei Urformen entstanden, die offenbar beide an Flußufern lebten (Ochthobionten). Die erste Urform besaß kräftige Mandibeln, Laufbeine und konnte nach anderen Tieren jagen, die Larven waren campodeiform und lebten auch durch Raub. Die zweite Urform war wenig beweglich, hatte zarte Mandibeln und war auf weiche Nahrung angewiesen, die dazu in genügender Menge verfügbar sein mußte. Daraus entstanden die ersten Dendrobionten, die sich vom Mulm nährten, aber nicht vom Holz, das sie ja nicht verdauen konnten, sondern von den darin wimmelnden Organismen und Pilzen. Diese Urform war groß, plump und mehr oder weniger grabfähig. Ihre Larve sah etwa aus wie ein Engerling und besaß auch ein gewisses Grabvermögen (vielleicht etwa wie bei *Cupes*). Aus dieser Urform entstand auch die erste *Lamellicornia*-Art. Wie schon erläutert wurde, gehörte sie weder zu den Haplogastra noch zu den Heterogastra sensu JEANNEL, denen sie aber näher stand. Aus ihr entstand ein Zweig, der sich schon lange von den anderen Käfern absonderte und eine Gruppe von demselben Rang gebildet hat wie z. B. die *Adephaga*. Dieser Urform kann man die folgende Diagnose zuschreiben:

Körper groß und plump. Mundteile vorragend, Mandibeln weich. Fühler elfgliedrig mit kompakter, behaarter, dreigliedriger Endkeule, deren Glieder unbeweglich waren und einander ähnlich. Mittelhüften vom ersten Typus. Hinterleib mit sieben sichtbaren Sterniten (vom zweiten bis zum achten Urosternit), acht Hinterleibstigmaenpaare, alle laparostict. Flügeldecken gestreift, den Hinterleib bedeckend, ohne Nahtstreif (wie auch bei allen gegenwärtigen *Lamellicornia*). Metendosternit und Flügel wie bei *Pleocoma* gebildet, das Geäder vom Cantharoiden-Typus, die Flugfähigkeit war gering. Vorderbeine dem Graben angepaßt, mit gezähnelten Tibien, was dem Weibchen erlaubte, seine Eier in festen Grund zu legen und es veranlaßte, schon einen gewissen Brutfürsorgeinstinkt in der Wahl des Platzes der Eiablage zu zeigen. Dadurch wurde aber auch die Fertilität des Weibchens beschränkt, da es nicht die notwendige Zeit finden konnte, um für eine große Anzahl von Eiern zu sorgen. Die geringe Fertilität ist seitdem ein Kennzeichen aller *Lamellicornia* geworden. Die Beweglichkeit des Vollkerfs war gering, seine Beine waren kurz und dick, alle mit fünfgliedrigen Tarsen versehen, die Klauen waren einfach. Die Vorderschenkel waren gefurcht. Das neunte Urit war primitiv, etwa wie bei *Necrophorus* gebaut, und bildete einen Ring, der vier ähnliche dreieckige Sklerite vereinigte. Dieses Urit war in den Leib eingezogen und an den Aedeagus dicht angeschlossen, der etwa wie bei der Gattung *Lamprima* gebildet gewesen sein dürfte, der Penis trug zwei chitinisierte Basalstäbchen, die mit entsprechender Muskulatur verbunden waren, was Ein- und Ausstülpung erlaubte. Die Parameren waren lang und konnten sich um ihre Basis gelenkig drehen. Diese Urform sah wahrscheinlich etwa wie eine *Pleocoma* aus, doch war sie nicht so stark gedrungen. Sie lebte in feuchten Wäldern, entwickelte sich in den gefallen Stämmen alter Bäume, grub wie ihre Larve, Gänge im morschen Holz und nährte sich von Pilzen und Mikroorganismen, die sie selbst in ihrem Hinterdarm züchtete und mit Holz fütterte. Diese Trophie erlaubte der Larve, trotz ihrer begrenzten Beweglichkeit sich stets die notwendige Futtermenge zu verschaffen. Da die Tiere, und noch mehr die Larven, durch ihr verborgenes Leben von Räubern und Parasiten (falls Parasiten damals überhaupt vorhanden waren) gut geschützt war, konnten sie ihren Entwicklungszyklus gefahrlos verlängern, ein Zug, der auch für die *Lamellicornia* charakteristisch ist und oft

zur Bildung von Riesenformen führt. Bei den rezenten *Lamellicornia* sind bis jetzt multivoltine Arten nur bei den Gattungen *Aphodius* und *Onthophagus* bekannt, sonst dauert dieser Zyklus mindestens ein Jahr, oft viel länger, bei *Pleocoma* mindestens acht Jahre.

Aus dieser Urform soll die ganze Masse der gegenwärtigen *Lamellicornia* entstanden sein, wodurch sich die Einheitlichkeit dieser Superfamilie trotz der außerordentlichen Mannigfaltigkeit vieler Bildungen erklären läßt. So haben alle ihre Vertreter vordere Grabbeine, weiche Mandibeln, eigenartige Fühlerkeule, Flügelgeäder, Metendosternitbildung usw. von der Urform behalten, auch sind die Larven wenig beweglich geblieben. Mit diesen morphologischen Merkmalen sind auch ökologische verbunden, die die Evolution der Gruppe stark beeinflußt haben, worüber schon gesprochen wurde. Da keine gefährlichen Feinde vorhanden waren, richtete sich die Evolution hauptsächlich nach der Erschließung neuer Biotope und neuer Futterquellen.

Die Eroberung von neuen Biotopen war durch das verborgene Larvenleben gewissermaßen erleichtert, da in der Erde (und im Holz) die Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen gering sind, was z. B. den Maikäfern erlaubte, stellenweise den Polarkreis zu erreichen, doch sind die *Lamellicornia* in den Tropen viel reicher vertreten als in kalten Gegenden. Offenbar sind alle *Lamellicornia* im Grunde doch thermophil geblieben, wie das auch für die Urform anzunehmen ist. Auch war die Bodenstruktur von großer Bedeutung, da die meisten Arten noch jetzt auf leichten Boden angewiesen sind. Daher enthalten die *Lamellicornia* viele Wüstenbewohner, aber keine Wasserformen und auch nur wenige Hochgebirgsformen. Dazu kam, daß die beschränkte Beweglichkeit der Larven sie zwang, nur solches Futter zu nutzen, das in genügender Menge auf einem beschränkten Platz vorhanden sein konnte. Doch wurde diese Bedingung dadurch gemildert, daß einige Engerlinge eine größere Beweglichkeit erwarben (*Orthosticti*), bei anderen lernten die Imagines die notwendige Futtermenge zu speichern, und schließlich bildeten einige Mistkäfer Zwergformen, die nur wenig Futter brauchten. Allerdings blieb die ursprüngliche Anpassung an weiches Futter für alle *Lamellicornia* maßgebend, wie auch das verborgene Leben der Larven, das ja ihr bester Schutz blieb, und das Eingraben der Eier. Diesen Eigentümlichkeiten verdankt die Gruppe ihren Erfolg im Kampf um die Existenz.

JEANNEL hat mehrmals betont, daß alle seine phylogenetischen Studien zu zwei Evolutionszentren geführt haben, und zwar war das Zentrum gondwanisch, wenn die Entwicklung im Mesozoikum stattfand, und angarisch, wenn sie sich im Tertiär vollzog. Ob diese Regel für alle Käfer gültig ist, bleibt fraglich, aber für die *Lamellicornia* scheint die Herkunft aller Gruppen gondwanisch zu sein, was auf ihre Entstehung im Mesozoikum deutet, dagegen ist keine angarische Gruppe bekannt. Gewisse Gruppen sind aber regional begrenzt, die primitiven Formen sind besonders zahlreich in der Neotropischen Region, wie die *Taurocerastini*, *Eucraniides* sensu GILLET, *Lichniini*, andere zeigen ein „tethysches“ Verbreitungsmuster, wie die *Glaphyrini*, *Pachypodinae*, *Glaresini*, *Euchirinae*, aber sie sind offenbar ebenfalls gondwanischen Ursprungs, die *Systellopini* sind der Paläogea eigen. Dagegen finden wir in der Paläarktis (außer dem Mittelmeergebiet) keine alten Endemiker. Daraus folgt, daß die Hauptrichtung der Evolution der *Lamellicornia* in der südlichen Hemisphäre stattfand, und schon am Ende des Mesozoikums alle großen Taxa gebildet waren.

Wie wir schon hervorhoben (IABLOKOFF-KHNZORIAN 1963), fallen die Kreuzungspunkte der Evolution der verschiedensten Gruppen mit gewissen Perioden zusammen, die sich durch große Klimaschwankungen auszeichnen. Einen solchen Punkt finden wir am Anfang der Kreide, als die *Lamellicornia*, die bereits früher existierten, ihre Hauptzweige bildeten, die später die Unmenge der gegenwärtigen Taxa erzeugten. Von diesem Kreuzungspunkt an beginnt auch die intensive Entwicklung der Säugetiere, die dieselbe einiger *Lamellicornia* förderte. Einen anderen Wendepunkt mußte das massenhafte Auftreten der Blütenpflanzen (Angiospermen) bieten, die man (BAKER und HURD 1968) der Mitte der Kreide zuschreibt. Von da an mußten auch die ersten *Anthobia* auftreten. Einen

dritten, aber viel schwächeren Wendepunkt kann man im Miozän feststellen, seine Bedeutung ist hauptsächlich für die Bildung der Steppenfauna wichtig, wie wir es schon erörtert haben (1961).

Wir glauben, daß die Evolution stets nach dem Grundsatz der adaptiven Radiation von OSBORN verläuft. So haben wir auch in unserem Schema der Evolution der *Lamellicornia* diesen Grundsatz angewandt.

Wie oben gesagt, war die Evolution der *Lamellicornia* auf die Erschließung neuer Futterquellen gerichtet, doch hat sie sich in verschiedenen Richtungen vollzogen.

Ein Teil der Gattungen behielt seine ursprüngliche Trophie, doch spezialisierten sich einige Arten auf die Ernährung nur durch Mikroorganismen, andere nur auf die Mycetophagie, viele Gruppen wurden saprophag oder rhizophag. Alle *Trox*-Arten sind keratophag. Die *Lethrini* nutzen nur grüne Pflanzen.

Als älteste spezialisierte Mycetophagen mögen die *Passalidae* gelten, doch bilden sie eine Sackgasse, die aus den Tropen kaum herauskam. Ob die *Lucanidae* auch mycetophag sind, wissen wir nicht, doch sind sie mit den *Passalidae* eng verwandt. Allerdings bilden sie eine gut abgesonderte Gruppe, deren Evolution sich schon morphologisch leicht verfolgen läßt. Doch haben sie alle ihre ursprüngliche Nahrung und ihren Biotop beibehalten. Da aber ihre Evolution sich auch an den Mundteilen widerspiegelt, so muß sich die Nahrung des Vollkerfs geändert haben, doch wissen wir darüber nichts Genaues.

Der richtige Platz von *Pleocoma* ist schwieriger festzustellen.

Wie schon erläutert, ist ihr Penis mit einer Platte versehen, die derselben von *Lucanus* homolog sein muß. Sonst finden wir bei den Käfern keine solche Platte, nur die *Cupedidae* besitzen etwas Ähnliches, das als der Rest des zehnten Urits gedeutet wird (JEANNEL 1955). In unserem Fall ist aber eine solche Deutung unmöglich, da diese Platte vom Tegmen umschlossen ist. Auch liegt bei vielen primitiven *Carabidae* der Innensack auf einer Platte, die sich später in die Penisröhre umbildet, und es können darin Stäbchen vorhanden sein, doch liegen diese nicht auf dem Innensack, sondern darinnen. Im ganzen scheint hier keine Homologie mit *Pleocoma* feststellbar. Von *Lucanus* entfernt sich *Pleocoma* durch viele Merkmale, wovon die wichtigsten zu den typischen Merkmalen der *Scarabaeidae* gehören (in den Fühlern, Mundteilen usw.). So bleibt uns die *Pleocoma* von primitiven *Lucanidae* abzuleiten, die doch verhältnismäßig einfache Mundteile besaßen. Auch bei *Pleocoma* können die Mandibeln nicht zusammenstoßen, und der Clypeus ist vorgequollen, was bei den *Scarabaeidae* nicht vorkommt und an die *Lucanidae* erinnert. Auch dadurch bilden sie ein Bindeglied zwischen den *Lucanidae* und *Scarabaeidae*. Sonst stellt *Pleocoma* offenbar das Endstadium einer sehr langen Evolution dar, deren Zwischenstufen verschwunden sind. Diese Evolution, die mit der Rhizophagie der *Pleocoma* verbunden sein dürfte, hat diese Gattung so weit von den *Lucanidae* entfernt, daß sie als eine eigene Familie gewertet werden muß.

Diese Betrachtungen erlauben, den natürlichen Platz von *Pleocoma* festzustellen, doch wird der Verlauf ihrer Entstehung nicht klar, denn entweder sind die *Lucaninae* von den *Chiasognathinae* herzuleiten, die keine Penisplatte besitzen, und dann ist dieselbe bei *Lucanus* und *Pleocoma* unabhängig entstanden, oder die *Lucaninae* bilden einen Nebenzweig, der alle seine Familienmerkmale, auch die Mundteile, unabhängig von anderen *Lucanidae* erworben hat, was doch unwahrscheinlich aussieht. So glauben wir, daß bei den ersten *Lucanidae* die vier Sklerite, woraus die Penisröhre aller Käfer gebildet ist, noch getrennt waren, bei *Pleocoma* und *Lucanus* sind sie paarweise verschmolzen, bei den anderen *Lamellicornia*, wie auch bei den rezenten *Chiasognathinae*, bilden sie schon eine echte Penisröhre.

Die Evolution der *Geotrupinae* kann auf Grund ihrer vermutlichen Mycetophagie erklärt werden. In dieser Unterfamilie bilden die *Bolbelasmini* die offenbar primitive Tribus,

die aus *Bolbelasmus*-ähnlichen Formen entstanden sein könnte. *Bolbelasmus* entwickelt sich in Trüffeln. Seine Entstehung kann man sich folgendermaßen vorstellen: Die Urform lebte im morschen Holz, entwickelte sich in Pilzfruchtkörpern, die darauf wuchsen und deren Sporen der Vollkerf bei Entomoendochorie zerstreute, was die Verbreitung dieser Pilze förderte. Dabei verbesserte sich der Flug der Käfer, da sie Pilze aufsuchen mußten, was auch den Pilzen selbst nützlich war, verstärkte sich das Flügelgeäder und veränderte sich die Gestalt, bis sie sich an die Form der Pilze anpaßte.

So läßt sich das erste Stadium der Entstehung der *Geotrupinae* als die Wirkung des trophischen Faktors verstehen. Aber danach schienen die Klimafaktoren zu wirken. In gewissen Gegenden wurden die Pilze veranlaßt, ihre Fruchtkörper wegen der Aridisierung des Klimas tiefer und tiefer in die Erde zu verlegen. So entstanden die Trüffeln. Diese Evolution wurde aber nur deswegen möglich, weil die Pilzsporen durch Insekten, wahrscheinlich ausschließlich durch Käfer, verbreitet wurden. Natürlich wurden die Käfer gezwungen, nach den Pilzen Stollen zu graben. Später lernten die Käfer bei Trüffelmangel Stollen mit verschiedenen Nährstoffen zu füllen, worauf Pilze gedeihen konnten. Dabei entstanden allmählich die entsprechenden Brutpflegeinstinkte. Später benutzten die *Geotrupinae* für ihre Pilzkultur hauptsächlich Mist, aber auch anderes Futter, darunter auch grüne Pflanzen. So entstanden die *Lethrini*, die Länder bewohnten (Mongolei?), wo der Mist, den ihre Vorfahren brauchten, selten wurde, wahrscheinlich wegen Klimawechsels, der für die Wiederkäuer ungünstig ausfiel, vielleicht im Oligozän und allerdings vor der Ansiedlung der Hipparion-Fauna. Das veranlaßte die Käfer, Pflanzen zu benutzen, die ihre Vorfahren auch früher nicht verschmähten. Die *Lethrini* scheinen aus gewissen (ausgestorbenen) *Geotrupini* unmittelbar entstanden zu sein.

Vom phylogenetischen Standpunkt aus stehen die *Geotrupinae* den *Pleocomidae* am nächsten. Die bedeutenden Trennungsmerkmale lassen sich dadurch erklären, daß die gemeinsame Urform der *Geotrupinae* und *Pleocomidae* einer primitiven Gruppe angehörte, die noch mycetophag war und einen einfachen Aedeagus besaß. Diese Form stand auch den *Lucanidae* nahe, was die auffallende Ähnlichkeit des Stridulationsorgans von *Platycerus*- und *Geotrupes*-Larven erklären kann.

Bei den *Scarabaeinae* erreichte der Brutpflegeinstinkt einen besonders hohen Grad der Vollkommenheit, und die Tiere formten aus Mist „künstliche Trüffeln“ und schleppten sie in ihre Stollen ein. So sind diese Pillen keine Abbildung der Sonne, wie es die Ägypter glaubten, sondern ein Trüfflersatz. Dadurch lassen sich die *Scarabaeinae* von den *Bolbelasmini* ableiten. Leider sind die Zwischenstufen verschwunden, wahrscheinlich weil sie mit Säugetieren verbunden waren, die seit langem ausgestorben sind. Auch kann man vermuten, daß diese Tiere klein waren, so daß die Käfer den Mist erst sammeln mußten, um Pillen zu bilden. Leider wissen wir nichts über die Ökologie von *Eucraniun* und den anderen benachbarten Gattungen, doch sind die Hauptunterschiede zwischen den *Geotrupinae* und *Scarabaeini* auf die Spezialisierung der letzteren zurückzuführen. Da die Mittel- und Hinterbeine sich dabei an das Rollen der Pillen anpaßten, wird der Kopf zum Graben benutzt. Zu diesem Zweck wird der Clypeus groß und gezähnt, die Mundteile verbergen sich darunter, doch behalten sie ihre primitive *Geotrupes*-Bildung. Die Erweiterung des Clypeus beobachtet man bei vielen *Scarabaeidae*. Sie scheint die notwendige Folge des Grabvermögens der Vorderbeine zu sein, sobald das Tier seine Grabfähigkeit verstärken muß. Bei den *Scarabaeini* ging dabei ein Teil der Grabfähigkeit der *Geotrupinae* verloren, was sie zwang, nur leichten Boden zu besiedeln.

Die Evolution der *Scarabaeinae* läßt sich folgendermaßen schildern.

Am Anfang der Kreide beginnen die Säugetiere sich intensiv zu vermehren und bilden eine reiche Waldfauna. Da diese Tiere große Massen von Kot ausscheiden, wurde diese neue Futterquelle von Insekten benutzt. Doch noch jetzt lockt sie nur einige Fliegen, *Scarabaeidae* und *Hydrophilidae* an, diese letzteren scheinen aber ihrem Artenbestand nach noch junge, wahrscheinlich tertiäre Eindringlinge zu sein.

*Scarabaeinae* sind offenbar in warmen Ländern mit dichter Vegetation und im Jahresverlauf wechselnden Regen- und Trockenperioden entstanden, also in Gegenden, die den gegenwärtigen Savannen entsprechen. Ihre tropische Herkunft läßt sich anhand ihrer Verbreitung leicht feststellen. Sie haben gelernt, nicht nur Kotpillen zu bilden, sondern sie auch schnell auf eine gewisse Strecke zu rollen. Die Zweckmäßigkeit dieser Instinkte zeigt sich in Gegenden mit dichtem Pflanzenwuchs, wo die Säugetiere sich längs enger Pfade bewegen und an Tränken und Ruhestellen aufhalten. Unter diesen Bedingungen kommt es für den Käfer darauf an, Pillen so schnell wie möglich zu bilden und wegzurollen, um von den Säugetieren nicht zertreten zu werden. So haben wir in der Kara-Kum-Wüste *Scarabaeus babori* BALTH. beobachtet, die um eine Kamelkarawane herumflogen. Sobald ein Stück Kot zu Boden fiel, drängten die *Scarabaeus*-Männchen heran, bildeten ihre Pillen, kämpften miteinander und brachten sie weg, ehe das nachfolgende Kamel, das nur 5–6 m weiter hinten schritt, herbeikam. Dabei vermieden die Käfer Sandgruben und zogen auf Hügel, als ob sie wüßten, daß die Kamele diese nicht besteigen. Obwohl die Vegetation in dieser Wüste gar nicht dicht war, existierten enge Pfade, und die Käfer würden, falls sie darauf verblieben, unvermeidlich zertreten. Sobald die Männchen sich von den Pfaden entfernten, kamen die Weibchen hinzu, setzten sich auf die Pillen und ließen sich mit ihnen davonrollen.

Die Verbreitung der *Scarabaeinae* wurde durch die der großen Säugetiere bestimmt, denen die Käfer folgten. Wie schon erwähnt, lebten die ersten Formen in feuchten Gegenden, dann zogen sie nach den trockenen Savannen und Steppen und sogar Wüsten, wo der Boden oft schwer und trocken war. Dort bildeten die Säugetiere Heere, die sich überall vermehrten und aufhielten; so wurde es nicht mehr nötig, Pillen zu rollen, dagegen mußte das Grabvermögen verbessert sein. Diese Evolution läßt sich leicht an der Reihenfolge der Sphaerotektoren, Apionotektoren und Amygdalotektoren verfolgen. Dabei wurden die Brutpflegeinstinkte nicht verbessert, sondern vereinfacht. So sind die Pillen von *Gymnopleurus* viel schlechter gestaltet als bei der älteren Gattung *Scarabaeus*, auch bleiben die Käfer oft lange Zeit auf den Misthaufen sitzen, was bei *Scarabaeus* niemals der Fall ist. Die Apionotektoren verzichten auf die Pillen und die Amygdalotektoren auch auf die Brutbirnen, doch behalten sie die Technik der Eikammern bei, die den *Geotrupinae* fremd ist.

Die Evolution der *Scarabaeinae* läßt sich auch morphologisch verfolgen. Die Verdrehung der Mitteltibien (vom zweiten zum dritten Typus) findet schon bei den Sphaerotektoren statt, doch ohne großen Nutzen, weil die anderen Beine schlank bleiben; bei den *Sisyphus*-Arten, die schon parallele Mittelhüften besitzen, ist das Grabvermögen gering, was einige Arten veranlaßt hat, ihre Pillen außen an Pflanzen zu befestigen. Natürlich ist das nur in feuchten Wäldern möglich. Dagegen wurde die Umbildung der Mittel- und Hinterfüße zu Grabbeinen sehr nützlich und erlaubte den Amygdalotektoren, in festen Böden zu graben, die sonst von keinen anderen *Lamellicornia* bewohnt sind.

Bei ihrem Aufbau wird die Brutbirne lange Zeit kräftig gepreßt, wahrscheinlich um kleine Mistkäfer zu zerdrücken, die in den Birnen schmarotzen. So wurde z. B. einmal in den Riesenbirnen von *Synapsis tmolus* SOLSKY eine *Copris*-Art gefunden. Der Käfer lebte noch, doch verlor er alle Bewegungsfähigkeit.

Obwohl die Brutbirne eine ausgezeichnete Nahrung bildet, kann sie doch nur in solchen Gegenden benutzt werden, wo eine Regenzeit vorhanden ist, da ihre Schale so hart sein muß, daß sie den Mist vor Austrocknung schützen, so daß sie nur von kräftigem Regen erweicht werden kann, wodurch dem erwachsenen Käfer das Verlassen der Birne möglich wird. Diese Bedingungen haben die Verbreitung der Sphaero- und Apionotektoren auf Steppen und Savannen beschränkt, obschon einige Arten auch Wüsten und andere Biotope besiedeln, wenn der Boden dort nämlich im Frühling, erweicht wird, die Amygdalotektoren haben dagegen die ganze Welt besiedelt, doch sind sie auf Sandboden sehr selten.

Die *Orphninae* stehen den *Scarabaeinae* sehr nahe und mögen dieselben Vorfahren besitzen. Leider wissen wir nichts über ihre Trophie, außer daß sie niemals auf Mist gefunden worden sind. Offenbar sind sie auf eine ungünstige Nahrung spezialisiert, was ihre Ausbreitung hemmte.

Die *Acanthoceridae* scheinen den *Bolbelasmini* am nächsten zu stehen. Wären sie auch mycetophag, so wäre es verlockend, sie in einer Gruppe mit den *Passalidae*, *Lucanidae*, *Geotrupinae*, *Scarabaeinae* und *Orphninae* zu vereinigen. Sonst sind sie von allen anderen *Lamellicornia* so bedeutend verschieden, daß ihre Verbindung mit einer anderen Gruppe in einer Familie, z. B. mit den *Trogidae*, wie es oft getan wurde, uns nicht gerechtfertigt scheint. Auch kann man von einer Analogie mit den *Liodidae* sprechen. Auch in dieser Gruppe finden wir einerseits Arten, die an unterirdische Pilze, auch Trüffeln, gebunden sind, und andere, jüngere Formen, die auch mycetophag sind und ein Kugelvermögen besitzen.

Die *Trogidae* werden oft als die ältesten *Lamellicornia* betrachtet, doch spricht dagegen die Bildung ihres neunten Urits, auch haben gewisse *Lucanidae* einen ganz primitiven Aedeagus. Allerdings scheinen die gegenwärtigen Vertreter der Familie nur durch Spezialisierung der Vernichtung entgangen zu sein, die *Troginae* durch ihre Keratophagie, die *Glaresinae* durch ihr Leben in Sandwüsten.

Obwohl einige *Scarabaeidae*-Gruppen den *Trogidae* nahe stehen, läßt sich keine davon unmittelbar ableiten, wie es besonders klar aus der Bildung des neunten Urits hervorgeht. Außer den oben besprochenen Unterfamilien *Scarabaeinae* und *Geotrupinae* kann man hier drei Richtungen absondern, die alle keine Brutpflegeinstinkte besitzen (abgesehen von einigen *Dynastinae*) und eine verhältnismäßig bedeutende Larvenbeweglichkeit erworben haben. Wohl sind aber viele Larven unbekannt, bei anderen bleibt die Beweglichkeit noch sehr bescheiden (*Cetoninae*, *Dynastinae*). Eine von diesen drei Richtungen entspricht den *Trogidae* und mag als eine Sackgasse gelten. Der zweiten kann man *Allidiostominae*, *Aegialitinae* und *Aphodiinae* zuschreiben. In dieser Gruppe sind die meisten Arten saprophag, daraus entstanden später einige Koprophagen, doch findet man sogar in der Riesengattung *Aphodius*, neben sehr zahlreichen Koprophagen auch Saprophagen und sogar Rhizophagen. Zwischen den *Aegialitinae* und *Aphodiinae* einerseits und *Orphninae* und *Scarabaeinae* andererseits läßt sich eine parallele Evolution beobachten. Sonst bilden die *Aegialitinae* ein gutes Bindeglied zwischen den *Allidiostominae* (*Dynamopus*) und *Aphodiinae* (durch *Eremazus*).

Die dritte Richtung ist mit dem Entstehen und der großartigen Entwicklung der Pleurosticti verbunden, dazu zählen wir auch die *Hybosorinae*, *Ochodaeinae*, *Aclopinæ*, *Pachypodinae* und *Glaphyrinae*, wie es schon nach der Bildung des Metendosternits, des neunten Urits und anderer Merkmale festgestellt werden kann. Die drei ersten dieser Unterfamilien sind mit den Loxosticti, die zwei anderen mit den Orthosticti verbunden. Leider kennen wir kaum die Ökologie der entsprechenden Arten, doch scheinen dazwischen keine Dendrobionten vorhanden zu sein (nur für *Aclopinæ* zweifelhaft), nicht-destotrotz waren ihre Vorfahren (für die drei ersten Unterfamilien) wahrscheinlich xylophag.

Um die richtigen Verhältnisse der *Scarabaeidae* zu verstehen, muß man zuerst die Frage beantworten, ob die bewegliche Fühlerkeule phylogenetisch oder anagenetisch entstanden ist. Da die Bildung der Fühlerkeule das auffallendste Merkmal der Familie darstellt und es sonst bei keiner anderen Familie vorkommt (außer den *Pleocomidae*), scheint es uns logisch, seine monophyletische Herkunft anzunehmen, was wir als Grundzug unseres phylogenetischen Schemas verwertet haben. Auch glauben wir in der Bildung der Crista metendosternalis und des neunten Urits echte phylogenetische Verwandtschaften gefunden zu haben. Dagegen scheint der Aedeagus keine beständigen Merkmale zu tragen, die die obenerwähnten Richtungen kennzeichnen.

Die *Aphodius*-Richtung läßt sich am besten durch die Metendosternitbildung charakterisieren, die derselben bei den *Scarabaeinae* ähnlich ist (und doch kann man kaum die Selbständigkeit der beiden Zweige bezweifeln), vielleicht kann diese Richtung auch trophisch bedingt sein, doch fehlen noch Beobachtungen hierfür. Auch die *Loxosticti*-Richtung läßt sich nach dem Metendosternit erkennen, sonst finden wir eine Reihe von guten Bindegliedern, besonders unter den *Ochodaeinae*, *Aclopinæ* und *Loxosticti*. Unsere dritte Richtung, die alle *Pleurosticti* betrifft, scheint mit dem Aufblühen der Blütenpflanzen verbunden zu sein. Diese neue, reiche und leicht zugängliche Nahrung lockte viele Käfer, wovon einige, z. B. die *Nitidulidae*, seit langem daran angepaßt sind, andere änderten ihre Ökologie. Aber als diese Nische genügend besiedelt war, setzte sich die Evolution vieler Anthophagen in andere Richtungen fort. So kann man in vielen Familien ein anthophiles Stadium feststellen, das zur Entstehung von Blütenkäfern führt, offenbar mit der Mitte der Kreide zusammenfällt und sich nachdem weiterentwickelt, obschon die Hauptevolution dieser Familien in andere Richtungen verlief. Dieses Stadium läßt sich z. B. leicht bei den *Cerambycidae* verfolgen, wo die älteste Unterfamilie die *Prioninae*, die schon aus dem Jura bekannt ist, keine Anthophagen einschließt, dagegen werden sie zahlreich bei den jüngeren Tribus der *Lepturinae*, ein wenig seltener bei den *Cerambycinae*, um bei den *Lamiinae* zu verschwinden. Ein ähnliches Bild finden wir auch bei den *Buprestidae*, wo die älteste Gruppe, die *Sternocerini*, keine Anthophilen besitzt, wie auch die jüngsten, dagegen sind sie bei den *Polycestini* und *Anthaxiini* sehr zahlreich; bei den *Chrysomelidae* scheint dieses Stadium nur in der ältesten Unterfamilie *Orsodacninae* aufzutreten, usw. Bei den *Lamellicornia* ist dieser Vorgang leicht zu verfolgen und führt zur Entstehung der Anthobia im Sinne von BURMEISTER, dagegen enthalten die jüngsten Gruppen, die *Melolonthinae*, *Sericinae*, keine Anthophagen oder nur sehr selten (*Rutelinae*).

Unsere Vorstellungen über die Phylogenie der *Pleurosticti* wurzeln in der Einteilung derselben in zwei Gruppen, die von LACORDAIRE ausgeht (1856), doch hielt er diese Gruppen für zwei Teile eines Ganzen. RITCHER (1969) spricht die Meinung aus, daß die *Orthosticti* wegen ihrer variablen Stigmenbildung ein Bindeglied zwischen den *Laparo-sticti* und *Loxosticti* darstellen. Damit würde die Reihe dieser Evolution etwa folgendermaßen aussehen: *Orthosticti-Rutelinae-Dynastinae-Cetoniae* (die *Euchirinae* untersuchte er nicht). Dieser Standpunkt ist schon aus biologischen Gründen nicht annehmbar, denn Beispiele von Dendrobionten, die sich zu Pedobionten umformten, sind zahllos, z. B. bei *Tenebrionidae*, *Cerambycidae*, *Cicindelidae* usw., das Gegenteil ist uns nicht bekannt. Noch schwieriger ist es, sich vorzustellen, daß sich Dendrobionten in Pedobionten umformen und später wieder Dendrobionten werden. Auch ist es unwahrscheinlich, daß die primitiven *Orthosticti* alle dendrobiont waren, später aber ganz ausstarben. Dasselbe gilt auch für die Anthophagen. Auch hier ist kaum anzunehmen, daß der Übergang zur Anthophilie sich zweimal in zwei entgegengesetzten Richtungen vollziehen könnte, was auch sonst bei anderen Käfern niemals beobachtet wurde. Auch vom morphologischen Standpunkt aus ist nicht leicht zu verstehen, wie der *Cetonia*-Typus des Metendosternits zweimal entstehen könnte, wie auch einige oben besprochene Verbindungsmerkmale. Diese Betrachtungen scheinen einwandfrei auf das Vorhandensein von wenigstens zwei, vom Ursprung an getrennte, doch gewissermaßen parallel sich entwickelnde Zweige zu deuten, die wegen der ähnlichen Lebensbedingungen der zwei Endstufen, den *Rutelinae* und *Melolonthinae*, ähnliche Züge erhalten haben. Diese Zweige scheinen beide aus den *Ochodaeinae* entstanden zu sein, der eine mit den *Aclopinæ*, der andere mit den *Pachypodinae*. Bei den *Loxosticti* sind die ältesten Formen, die *Euchirinae*, noch keine Anthophagen, diese treten aber sehr zahlreich bei den *Cetoniae* auf und auch schon bei den primitiven *Trichiini*, bei den anderen Unterfamilien werden sie viel seltener. Die *Orthosticti* scheinen von Anthophagen abstammen, anthophag sind die primitiven Gruppen (*Hopliinae*, *Phaenomerinae*, die Gattung *Chasmatopterus*), die jüngsten entbehren der Anthophagen vollständig.

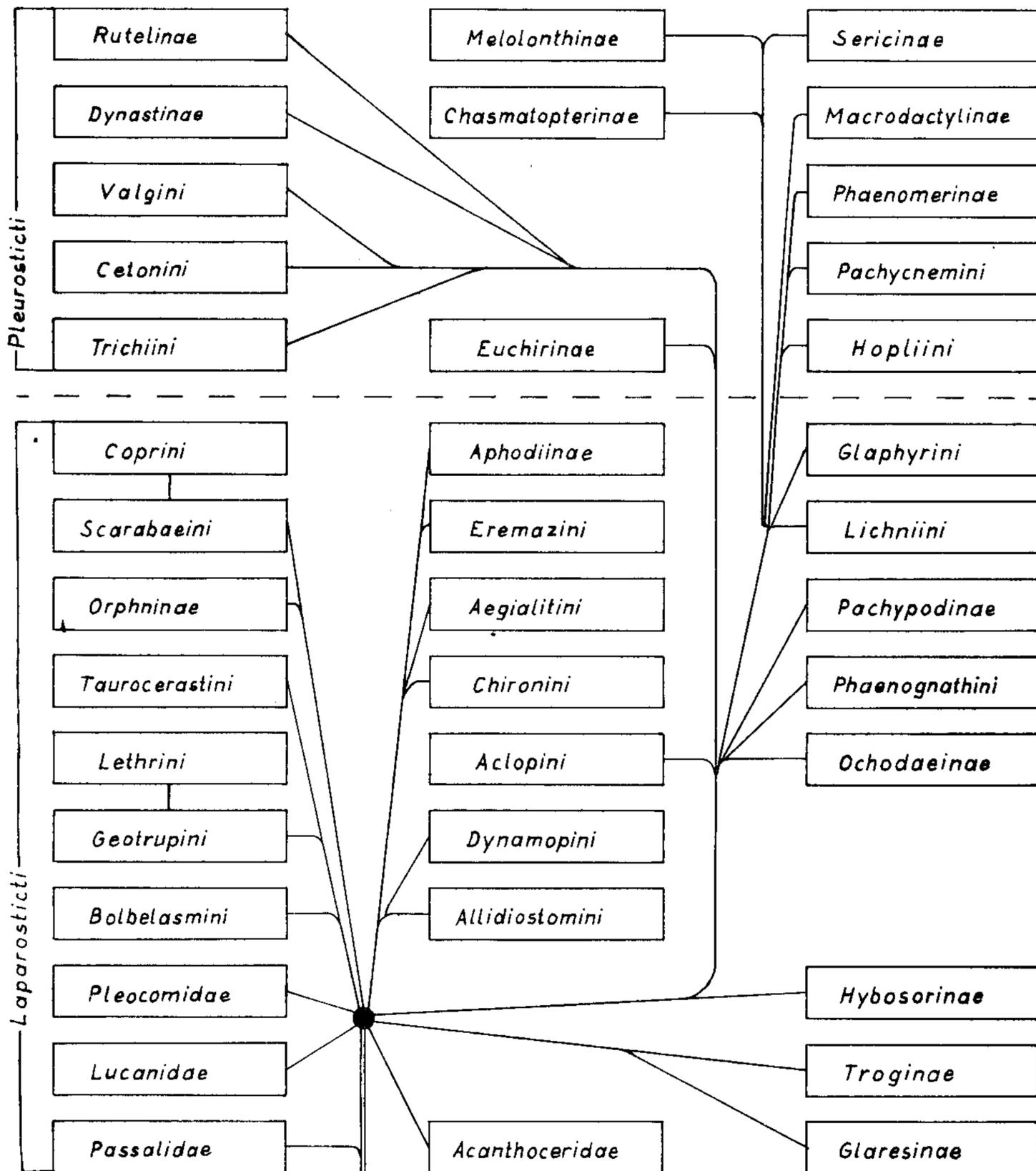


Abb. 20. Schema der Phylogenie der Lamellicornia.

Unsere Anschauungen sind in Fig. 20 schematisch dargestellt. Doch gelang es uns, nicht darin die letzte Entwicklungsstufe der *Lamellicornia* im Miozän zu veranschaulichen, weil diese Stufe, die mit der Entstehung der Steppenfauna verbunden ist, nur einige neue Gattungen bildete, ohne die großen Taxa zu beeinflussen. Auch gelang es nicht, die phylogenetische Entfernung verschiedener Gruppen voneinander zu veranschaulichen, da es dafür an Platz fehlte. Dagegen sind auf unserem Schema die zwei Wendepunkte der *Lamellicornia*-Evolution leicht kenntlich, der untere soll der unteren Kreide, der obere der mittleren Kreide entsprechen.

## F. SCHLUSSWORT

Wir haben versucht, auf Grund der uns bekannten Tatsachen ein Bild der wahrscheinlichen phylogenetischen Verbindungen zwischen den Lamellicornia zu entwerfen. Da aber, wie schon betont wurde, viele Merkmale, besonders die anatomischen, nicht oder ungenügend bekannt sind, kann unser Schema nur eine vorläufige Lösung darstellen, die später noch ergänzt, vielleicht auch bedeutend verändert werden muß. Dennoch scheint es möglich, aus dieser Arbeit einige Folgerungen zu ziehen, die einen allgemeinen biologischen Wert haben können.

Das Auffälligste in der Phylogenie der Lamellicornia ist die Häufung der Parallelismen, die sich in der Evolution verschiedener Gruppen verfolgen lassen. So finden wir die Neigung, den primitiven ersten Typ der Lage der Mittelhüften durch den dritten Typ mit parallelen Hüften zu ersetzen, bei den *Scarabaeinae*, *Orphninae*, *Aphodiinae*, *Sericinae*, was ohne Zweifel voneinander unabhängig geschah, und doch ist diese Evolution bei anderen Käfergruppen unbekannt, auch bei den Loxosticti. In der Evolution des Aedeagus und des neunten Urits finden wir ähnliche Beispiele, doch nur bei den Laparosticti. Noch wunderbarer ist das Auftauchen von Brutpflegeinstinkten bei einigen *Dynastinae*, die doch sonst nur einigen Laparosticti eigen sind und bei keinen anderen Käfern vorkommen. So scheinen gewisse Taxa viel besser durch ihre Evolutionspotenzen charakterisiert als durch ihre beständigen Merkmale.

Diese Beispiele weisen darauf hin, daß wichtige phylogenetische Beziehungen nicht nur in sichtbaren Bildungen vorhanden sind; sondern in vielen Fällen versteckt bleiben und nur gelegentlich zum Ausdruck kommen. Solche Erscheinungen sind aber keineswegs nur für die besprochenen Gruppen gültig, sondern schon lange auf den verschiedensten Gebieten der Biologie beobachtet worden und haben vielen Systematikern Enttäuschungen bereitet. Die unvermeidlichen Folgerungen aus diesen Betrachtungen lauten, daß die Vorstellungen von GREGOR MENDEL über die Existenz von sichtbaren dominanten und versteckten rezessiven Merkmalen, welche seit langem in der Genetik anerkannt sind, auch für die Phylogenie gelten. Anders gesagt, im Laufe der Evolution überdauern gewisse rezessive Merkmale vielleicht Millionen Jahre, was aber bewiesen sein mußte. Das gilt um so mehr, da diese Annahme die Phylogenetiker entwaffnet, denn wie kann man eine Phylogenie schaffen auf Grund bald sichtbarer und bald verschwundener Merkmale? Und doch scheint es, daß dieser Vorgang in der Natur wirklich vorkommt. Aber sein Verständnis wird erst dann möglich, wenn es uns gelingt, nicht nur ein erschöpfendes Studium einer Gruppe durchzuführen, sondern auch ihre Evolution in der Natur unter der Wirkung des Wechsels der Umwelt zu verfolgen. Nun glauben wir, daß dieses Ziel erreichbar ist, doch erfordert es erschöpfende Untersuchungen auf allen notwendigen Gebieten, darunter auch der Paläogeographie, Biogeographie, Biochemie usw. Wenn die Forschung auf diesen Gebieten zu Ende geführt wird, muß auch die richtige Lösung unbedingt auftauchen.

**Zusammenfassung**

Es wird der Versuch unternommen, eine phylogenetische Analyse der *Lamellicornia* zu erarbeiten, welche auf der Grundlage des Studiums aller zugänglichen Daten (besonders über das Vollinsekt) basiert. Berücksichtigt wurden Kopf, Brust, Flügel, Metendosternit, Abdomen (hauptsächlich die letzten Segmente), Stigmen, Beine sowie männliche und weibliche Genitalien. Ebenso wurden die Anatomie des Verdauungsapparates, des Nervensystems und der Sinnesorgane, die Karyologie, die Metamorphose der Larven und ihres Stridulationsorganes sowie die Ökologie mit der Brutfürsorge berücksichtigt. Eine neue Klassifikation der *Lamellicornia* mit der Diagnose aller großen Taxa wird gegeben. Ein Schema der Evolution von den ancestralen Formen (unter Berücksichtigung ihrer vermutlichen Lebensverhältnisse) bis zu den gegenwärtig lebenden wird entworfen, die Richtungen ihrer Evolution werden besprochen. Die *Lamellicornia* werden in sechs Familien

untergliedert: *Passalidae*, *Lucanidae*, *Pleocomidae*, *Acanthoceridae*, *Trogidae* und *Scarabaeidae*. Die letztere Familie entwickelte sich aus den *Pleocomidae* und bildete vier Zweige aus. Den ersten Zweig bilden die *Geotrupinae*, *Scarabaeinae* und *Orphninae*, den zweiten die *Allidiostominae*, *Aegialitinae* und *Aphodiinae*, den dritten die *Hybosorinae*, *Ochodaeinae*, *Aclopiniae* und die „Loxosticti“ (*Euchirinae*, *Cetoninae*, *Dynastinae* und *Rutelinae*), den vierten die *Pachypodinae*, *Glaphyrinae* und die „Orthosticti“ (*Hopliinae*, *Phaenomerinae*, *Macroductylinae*, *Chasmatopterinae*, *Melolonthinae* und *Sericinae*). Die Position einiger anderer Taxa bleibt fraglich. Zum Schluß wird auf die Möglichkeit einer dauernden Existenz verborgener rezessiver Merkmale hingewiesen.

### Summary

#### ON THE PHYLOGENY OF LAMELLICORNIA

A phylogenetic analysis of the *Lamellicornia* is proposed on the basis of the study of all available data, especially for the imago morphology, including that of the head, breast, wings, metendosternite, abdomen, particularly its „terminalia“, stigmata, legs, male and female genitalia, with numerous new data. The anatomy of the digestive tract, the nervous system, the organs of sense, the caryology, the larval structures with the organs of stridulation and the ecology with the care for the descendants are also considered. A new classification of *Lamellicornia* is proposed, with the diagnosis of all the big taxa. A tentative evolutionary scheme is sketched with considerations about the presumed conditions of life from the ancestral forms till the present ones, the trends of their evolution are discussed. Six families are admitted: *Passalidae*, *Lucanidae*, *Pleocomidae*, *Acanthoceridae*, *Trogidae* and *Scarabaeidae*. The last arose from the *Pleocomidae* and formed 4 branches, the first including the *Geotrupinae*, *Scarabaeinae* and *Orphninae*, the second – *Allidiostominae*, *Aegialitinae* and *Aphodiinae*, the third – *Hybosorinae*, *Ochodaeinae*, *Aclopiniae* and the „Loxosticti“ (*Euchirinae*, *Cetoninae*, *Dynastinae*, *Rutelinae*), the fourth – *Pachypodinae*, *Glaphyrinae* and the „Orthosticti“ (*Hopliinae*, *Phaenomerinae*, *Macroductylinae*, *Chasmatopterinae*, *Melolonthinae*, *Sericinae*). The position of some other taxa remains dubious. In the conclusion the possibility of conservation of hidden recessive characters is indicated.

### Literatur

- ABRAMOV, I. V., 1968: Über die Nekrophagie von *Copris lunaris* L. – Zool. Ž., 47 (8): 2247 (russ.).
- AREEKUL, S., 1957: The comparative internal larval anatomy of several genera of *Scarabaeidae*. – Ann. Ent. Soc. Amer., 50: 562–577, 59 fig.
- ARROW, G. J., 1904: Sound production in the Lamellicorn beetles. – Trans. R. Ent. Soc. London, 50: 709–750.
- , 1909: On the characters and relationships of the less-known groups of Lamellicorn Coleoptera, with description of new species of *Hybosorinae* etc. – Trans. R. Ent. Soc. London, 4(?): 479–507.
- BAKER, H. G., und HURDE, P. D., 1968: Intrafloral Ecology. – Ann. Rev. Ent., 13: 385–414.
- BALTHASAR, V., 1942: Über die Nervatur des Hinterflügels der *Lamellicornia*. – Vestn. Kral. Čs. Spol. Nauk: 1–44.
- , 1963–64: Monographie der *Scarabaeidae* und *Aphodiidae* der paläarktischen und orientalischen Region. *Coleoptera Lamellicornia*. I: 1–391; II: 1–627 (1963); III: 1–652 (1964).
- BECTION, E. M., 1930: The alimentary tract of *Phanaeus vindex* McLeay. – Ohio J. Sci., 30: 315–323.
- BÉGUIN, L., 1906: Moeurs de *Bolboceras gallicus* Muls. – Bull. Soc. Ent. France: 93–94.

- BERNET-KEMPERS, K. J. W., 1923: Abbildungen von Flügelgeäder der Coleoptera. – Ent. Mitteil., 12(2): 533–553.
- , 1924: Das Flügelgeäder der Käfer. – Ent. Mitteil., 12(2/3): 45–63, 1 t.
- BORDAS, L., 1917: Nouvelles observations sur l'appareil digestif des *Cetoniae*. – Bull. Soc. Ent. France, 42: 7–12.
- BRANDT, E. K., 1878: Über das Nervensystem der *Lamellicornia*. – Horae Soc. Ent. Ross., Protokolle, 10: 3–32, 1 t.
- BUCHNER, P., 1953: Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen, p. 96–102. Basel/Stuttgart.
- BURMEISTER, F., 1930: Die Brutfürsorge und das Bauprinzip der Gattung *Onthophagus* Latr. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 16: 559–647.
- , 1936: Bauten und Brutfürsorge der Mistkäfer. – Ent. Blätter, 32: 24–30, 58–65.
- BURMEISTER, H., 1842–1855: Handbuch der Entomologie, Bde. III–V. Berlin. III. Lamellicornia Melitophila: p. XX+828 (1842); IV, 1. Lamellicornia Anthobia et Phyllophaga systellochela: p. X+587 (1844); IV, 2. Lamellicornia chaenochela: p. X+570 (1855); V. Lamellicornia Xylophila et Pectinicornia: p. VIII+584 (1847).
- , 1854: Untersuchungen über die Flügeltypen der Coleoptera. – Abh. Naturf. Ges. Halle, 2: 125–140, 1 t.
- CINOVSKIS, J., 1958: Biologische Grundlage für eine Prognosenstellung der Maikäferlarvenverpuppung. – Acad. Sci. Latv., Riga: 1–356, 370 fig. (russ.).
- CODY, F. P., und GRAY, I. E., 1938: The changes in the central nervous system during the life-history of the beetle *Passalus cornutus* F. – J. Morphol., 62: 503–521.
- CROWE, W., 1957: Zur Morphologie und Anatomie der Larve von *Oryctes nasicornis* L. – Dtsch. Ent. Z., N.F., 4: 228–262, 51 fig.
- CROWSON, R. A., 1939: The met-endosternite in Coleoptera. A comparative study. – Trans. R. Ent. Soc. London, 87: 397–416.
- ; 1944: Further studies on the met-endosternite in Coleoptera. – Trans. R. Ent. Soc. London, 94: 273–310.
- , 1950: The classification of the families of British Coleoptera. – Ent. month. Mag., 86: no. 1038: 327–334.
- DAVIS, C. A., 1934: A revision of the genus *Pleocoma*. – Bull. S. Calif. Acad. Sci., 33(3): 123–130; 34(1): 4–36.
- DUFOUR, L., 1842: Histoire comparative des métamorphoses et de l'anatomie de *Cetonia aurata* et *Dorcus parallelipedus*. – Ann. Soc. Nat. Zool., 18: 162–181, t. IV–X.
- EDWARDS, E. E., 1930: On the morphology of the larva of *Dorcus parallelipedus* L. – J. Linn. Soc. London, 37(251): 93–108, 7 fig.
- EMDEN, F. VAN, 1935: Die Gattungsunterschiede der Hirschkäferlarven. – Stettin. Ent. Z., 96: 178–200, 23 fig.
- , 1942: Larvae of British beetles. II. *Lamellicornia*. Ent. month. Mag., 77: 117–127, 181–192.
- ERICHSON, W. F., 1848: Naturgeschichte der Insekten Deutschlands, III (1): 1–968. Berlin.
- FILDER, J.H., 1936: Some notes on the morphology of the immature stages of some British chafer beetles (particularly *Melolontha melolontha* L., *Amphimallon solstitialis* L. and *Serica brunnea* L.). – Ann. appl. Biol., 23: 114–132, 409–427.
- FLETCHER, F. W., 1930: The alimentary canal of *Phyllophaga gracilis* Burm. – Ohio J. Sci., 30: 109–112.
- FORBES, W.T.M., 1922: The wing venation of the Coleoptera. – Ann. Ent. Soc. Amer. 7(5): 328–351, T. 29–35.
- FREY, G., 1969: Revision der *Maechidius*-Arten Neu-Guineas. – Ent. Arb. Mus. Frey, 20: 494–509, 7 fig.
- GRANDI, G., 1924: Contributo alla conoscenza biologica e morfologica di alcune Lamellicornia fillofagi. – Boll. Lab. zool. gen. Agr. Portici, 18: 159–224.
- GRAY, I. E., 1946: Observations on the life history of the horned passalus. – Americ. Midland Naturalist, 35: 728–746.

- HAYDEN, M., 1925: Karyosphere formation in the beetle *Phanaeus*. – J. Morph., 40: 261–299.
- HAYES, W. P., 1920: Morphology, taxonomy and biology of larval Scarabaeoidea. – Illinois Biol. Monogr., 12(2): 1–119, 15 T., 196 fig.
- ; 1922: The external morphology of *Lachnosterna crassissima* Blanch. – Trans. Amer. Microsc. Soc., 41(1): 1–28.
- ; 1925: A comparative study of the history of certain phytophagous Scarabeid beetles. – Techn. Bull. agric. exp. stat. Kansas State Agric. College, 146 pp., 10 T.
- HEYMONS, R., 1929: Die Zahl der Eiröhren bei den *Coprini*. – Zool. Anz., 85(1/2): 35–38, 1 fig.
- ; 1930: Über die Biologie der *Passalus*-Käfer. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 16: 74–101, 14 fig.
- ; 1930: Über die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates der Gattung *Scarabaeus*. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 18: 536–574, 18 fig.
- HEYMONS, R., und LENGERKEN, H., 1929: Biologische Untersuchungen an coprophagen Lamellicorniern. I. Nahrungserwerb und Fortpflanzungsbiologie der Gattung *Scarabaeus*. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 14: 531–613.
- HIEKE, F., 1966: Vergleichende funktionelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitalkomplexes. – Dt. Ent. Z., N. F., 13(1/3): 53–94, fig. 42–81.
- HINTON, H. E., 1967: Structure and ecdysal process of the larvae spiracles of the Scarabaeoidea with special reference to those of *Lepidoderma*. – Austral. J. Zool., 15: 947–953.
- HOWDEN, H., 1955: Cases of interspecific „parasitism“ in Scarabaeoidea. – J. Tennessee Acad. Sci., 30(1): 64–66.
- ; 1969: Speculations on some beetles, barriers and climates during the pleistocene and prepleistocene periods in some nonglaciated portions of North America. – Syst. Zool., 12: 178–201.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M., 1961: Versuch der Wiederherstellung der Genese der armenischen Coleopterenfauna, 1–265, 1 Mappe (russ.). Erevan.
- ; 1963: Über die Rhythmik der Evolution. – Zool. Ž., 42(10): 1435–1445 (russ.).
- ; 1967: Die Fauna von Sowjetarmenien. Insecta Coleoptera. IV. Lamellicornia, 1–225, 13 T., 7 fig. (russ.). Erevan.
- JEANNEL, R., 1955: L'édéage, 1–155, 94 fig. Paris, éd. Museum.
- JONEGA, M. G., 1961: Chromosome number and sex-determining mechanism in twenty-five species of Indian Coleoptera. – Res. Punjab Univ. Chandigarh. Ind., 11: 249–251 (1960).
- JONES, C. R., 1940: The alimentary canal of *Diploptaxis liberta* Germ. – Ohio J. Sci., 40: 94–103.
- JUNK, K. W., und SCHENKLING, S., 1910 (in continuatio): Coleopterorum Catalogus. (G. J. ARROW 1912, 1937, A. BOUCOMONT 1912, A. BOUCOMONT und J. J. E. GILLET 1927, K. W. VON DALLA TORRE 1912, 1913, J. J. E. GILLET 1911, W. D. HINCKES und J. R. DIBB 1935, F. OHAUS 1918, G. VAN ROON 1910, A. SCHMIDT 1910, 1912, S. SCHENKLING 1921, 1922).
- KORSCHESKY, R., 1940: Bestimmungstabelle der häufigsten Scarabaeiden-Larven. – Arb. Physiol. und angew. Ent. Berlin-Dahlem, 7(1): 41–52.
- KOWALCZYK, S. A., 1938: A report on the intestinal Protozoa of the larvae of the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newm.). – Trans. Amer. Microb. Soc., 57: 229–244, 21 fig.
- LACAZE-DUTHIERS, H., 1853: Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes Coléoptères. – Ann. Sci. nat. (3) XIX, Zool: 41–69 (215–237), T. III–IV.
- LACORDAIRE, T., 1856: Genera des Coléoptères, III: 1–568. Paris.
- LANDA, V., 1959: Development and function of imaginal male reproductive organs of the cockchafer *Melolontha melolontha* L. The Ontogeny of Insects, 111–114 Prague.

- LANDIN, B. O., 1955: Zur Kenntnis der Morphologie und Ökologie der Entwicklungsstadien von *Geotrupes spiniger* Marsh. – Opusc. ent., **20**: 74–80, 13 fig.
- ; 1961: Ecological studies on dung beetles. – Opusc. ent., Suppl., **19**: 1–228.
- LEILER, T. E., 1950: Bestimmungstabelle der schwedischen Lucanidenlarven. – Opusc. ent., **15**(3): 117–160.
- LENGERKEN, H. VON, 1939: Die Brutfürsorge und Brutpflegeinstinkte der Käfer. 1–285: 2. Aufl. 1954: 1–383. Leipzig.
- LEWIS, H. C., 1926: The alimentary canal of *Passalus*. – Ohio J. Sci., **26**: 11–22, T. 1–2.
- LOTZ, G., 1962: Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen an den Stigmen der Lamellicornier-Larven und Beiträge zur Entwicklungsgeschichte. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **50**(6): 726–784.
- LUPO, V., 1947: Studio morfologico, anatomico e istologico della *Anomalina ausonia* v. *neapolitana* Rtt. – Boll. Lab. Ent. Agr. Portici, **7**: 97–315.
- MACHATSCHKE, J. W., 1959: Untersuchungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen der bisherigen *Glaphyrinae*. – Beitr. z. Ent., **9**(5/6): 528–544.
- ; 1959a: Phylogenetische Untersuchungen über die *Sericinae*. – Beitr. z. Ent., **9**(7/8): 730–745.
- MARCU, O., 1934: Zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei einigen Scarabaeoidea. – Ent. Blätt., **30**: 150–154.
- MAZOKHIN-PORSHNIAKOV, G. A., 1962: On color-vision in *Cetonia aurata* beetles. – Dokl. Akad. Nauk SSSR, **143**(5): 1208–1210, 1 fig. (russ.).
- MEDVEDEV, S. M., 1949–1964: Faune de l'URSS. Insectes Coléoptères, X. *Scarabaeoidea*. Fasc. 3, *Rutelinae*: 1–372 (1949); fasc. 1, *Melolonthinae*, I: 1–513 (1951); II: 1–275 (1952); fasc. 4, *Euchirinae*, *Dynastinae*, *Trichiinae*: 1–398 (1960); fasc. 5, *Cetoniae*, *Valginae*: 1–375 (1964) (russ.).
- ; 1952: Larves des Lamellicornes de l'URSS: 1–342 (russ.).
- MENECS, J. H., 1958: The anatomy and histology of the larval alimentary canal of the European chafer *Amphimallon majalis* Razoum. – J. New York Ent. Soc., **66**: 78–86.
- MINGAZZINI, P., 1889–1891: Recherche sul canale digerenti dei Lamellicornia fitofagi. – Mitt. zool. Stat. Neapel, **9**: 1–112, 266–304, T. I–IV, IX–XI.
- MOHR, C. O., 1930: Morphological comparisons of *Coprinae*, *Aphodiinae* and *Geotrupinae*. – Trans. Illin. State Acad. Sci., **22**: 263–284.
- OLSOUFIEF, G., 1935: Note critique sur l'essai d'une phylogénie des Lamellicornes coprophages. – Ent. Nachr.bl., **9**: 32–35.
- OHAUS, F., 1909: Neue Coleoptera lamellicornia aus Argentinien. – Dtsch. Ent. Z., **53**: 425–447, 1 T.
- ORLOV, J. A., 1924: Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern). – Z. wiss. Zool., **122**: 425–502.
- PAULIAN, P., 1933: Essai d'une phylogénie des Lamellicornes coprophages, I. – Ent. Nachr.bl., **7**: 103–107.
- ; 1935: Sur l'essai d'une phylogénie des Lamellicornes coprophages. – Ent. Nachr.bl., **9**: 179–180.
- ; 1939: Les caractères larvaires des *Geotrupidae* et leur importance pour la position systématique du groupe. – Bull. Soc. ent. France, **64**: 351–361, 18 fig.
- ; 1959: Faune de France, 63. Coléoptères, *Scarabaeidae*, 2e éd., 1–298, 445 fig. Paris.
- POPOV, M. G., 1954: Le système des Angiospermes compte tenu de leurs rapports avec les problèmes de leur évolution. – Botan. Ž., **29**(9): 881 (russ.).
- POUILLAUDE, I., 1913: Note sur les *Euchirinae*. – Insecta, **3**: 163–174. Rennes.
- PUTCHKOVA, L. V., 1963: Rudiments of odoriferous glands in *Scarabaeidae* Pupae. Zool. Ž., **42**: 1266–1268, 5 fig. (russ.).
- PROWAZEK, S., 1902: Spermatologische Studien. – Arb. zool. Inst. Wien, **13**: 197–236.
- PURCEL, C. M., und VIRKKI, N., 1966: Two *Trox* karyotypes differing radically in the location of centromeres. – J. Agric. Univ. Puerto Rico, **50**: 158–160.

- RAPP, W. T., 1947: The numbers of gastric coeca in some larval Scarabaeoidea. – *Canad. Ent.*, **79**: 145–147, 1 fig.
- RATZEBURG, J. T., 1839: *Die Forstinsekten*. 1–247. Berlin.
- RIPPER, W., 1930: Zur Frage des Celluloseabbaues bei der Holzverdauung xylophager Insektenlarven. – *Z. vergl. Physiol.*, **13**: 314–333.
- RITCHER, P. O., 1958: Biology of *Scarabaeidae*. Annual rew. Ent. **3**: 311–334.
- ; 1966: White grubs and their allies, a study of North American Scarabaeoid larvae. – *Oregon State Univ. Stud. Ent.*, **4**: 1–219.
- ; 1969: Spiracles of adult Scarabaeoidea and their phylogenetical significance. I. The abdominal spiracles. – *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **62**: 869–886, 29 fig.; II. Thoracic spiracles and adjacent sclerites: 1388–1397, 37 fig.
- RITTERSHAUS, K., 1927: Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. – *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **8**: 271–408.
- ROBERTSON, C. H. jr., 1962: The anatomy of the respiratory system of the Passalus beetle *Popilius disjunctus* (Illiger). – *Amer. Midland Natur.*, **68**(2): 376–393.
- ROESSLER, M., 1955: Über eine bakterielle Vorverdauung und eine proteolytische Hauptverdauung im Darm der Nasenhornkäferlarven (*Oryctes nasicornis* L.). – *Experientia*, **11**: 357–358, 1 fig.
- ROMMEL, E., 1961: Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des Spanischen Mondhornkäfers *Copris hispanus* L. – *Biol. Zentralbl.*, **80**(3): 327–346.
- SAYLOR, L. W., 1937: The beetles of the subfamily *Chasmatopterinae* in the New World. – *J. Washington Acad. Sci.*, **27**(12): 531–535.
- SCHAFFER, E., 1920: A comparative study of the chromosomes of the *Lachnosterna*. – *Biol. Bull.*, **38**.
- SCHLOTTKE, E., 1945: Über die Verdauungsfermente in holzfressenden Käferlarven. – *Zool. Jb., Zool.*, **61**: 179–287.
- SCHNEIDER, F., 1952: Auftreten und Ovarienentwicklung des Maikäfers *Melolontha vulgaris* F., *M. hippocastani* F. und *M. hippocastani v. nigripes* Com. aus der alpinen Verbreitungsgrenze im Hinterrheintal. – *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **25**: 111–130, 4 fig.
- SCHWERTFEGER, F., 1928: Untersuchungen über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsorgans bei *Melolontha melolontha* L. während der Schwarmzeit. – *Z. angew. Ent.*, **13**: 267–300.
- SHARP, D., und MUIR, F., 1912: The comparative anatomy of the male genitalian tube in Coleoptera. – *Trans. R. ent. Soc. London*: 477–642, 36 T.
- SMITH, S. G., 1950: The cytotaxonomy of Coleoptera. – *Canad. Ent.*, **82**: 58–68, 20 fig.
- SNODGRASS, R. E., 1935: *Principles of insect morphology*. 1–667, ill. New York, London.
- SPANNEY H., 1910: Beiträge zur Biologie unserer einheimischen Roßkäfer (*Geotrupes stercorarius*). – *Dtsch. ent. Z.*, **54**: 625–639.
- STEIN, F., 1847: *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten*. Über die Geschlechtsorgane und den Bau des Hinterleibs bei den weiblichen Käfern. 1–139, 9 T. Berlin.
- STERNES, N., 1906: Studies in spermatogenesis, II. A comparative study of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera with special reference to sex determination. – *Carnegie Inst. Washington Publ.*, **36**, II.
- STRAUSS-DURKHEIM, H. E., 1828: *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles ont a joint l'anatomie descriptive du hanneton vulgaire*. 19+434 p., 20 t. Paris.
- SUBKLEW, W., 1938: Zur Morphologie der Larven von *Melolontha hippocastani* F. – *Arch. Naturgesch., N. F.*, **7**: 270–304.
- SWINGLE, M. C., 1930: Anatomy and physiology of the digestive tract of the Japanese beetle. – *J. agric. Res.*, **41**: 181–196.

- TANNER, V. M., 1927: A preliminary study of the genitalia of femelle Coleoptera. – Trans. Amer. Ent. Soc., 53: 5–50.
- TEICHERT, M., 1955: Biologie und Brutfürsorgemaßnahmen von *Geotrupes mutator* Marsh. und *Geotrupes stercorarius* L. – Wiss. Z. Univ. Halle, V(2): 187–218.
- ; 1956: Nahrungsspeicherung von *Geotrupes vernalis* L. und *Geotrupes stercorosus* Scriba. – Wiss. Z. Univ. Halle, V(4): 669–672.
- ; 1957: Soziale Instinkthandlungen einheimischer Geotrupinen bei der Anlage ihrer Brutbauten. – Wiss. Z. Univ. Halle, VI(6): 1045–1048.
- ; 1957a: Brutfürsorgeverhalten einheimischer *Geotrupini*. – Ber. 8. Wandervers. Dtsch. Ent., Tagungsberichte, Nr. 11: 163–169.
- ; 1959: Zum Brutfürsorgeverhalten des *Geotrupes vernalis* L. – Wiss. Z. Univ. Halle, VIII(6): 873–878.
- ; 1959a: Die bodenbiologische Bedeutung der coprophagen Lamellicornier. – Wiss. Z. Univ. Halle, VIII(6): 879–882.
- TIPPMANN, F. F., 1959: Sind die Coprophagen in allen Lebensstadien coprophag? – Ent. Bl., 55: 196–211.
- THOMAS, W. P., 1960: Notes on a preliminary investigation into the habits and lifecycle of *Copris incertus* Say. – New. Zeal. J. Sci., 3(1): 8–14.
- TRAVIS, B. V., 1932: A discussion of synonymy in nomenclature of certain insect flagellates, with the description of a new flagellata from the larva of *Ligyrodes relictus* Say. – Iowa State Coll. J. Sci., 6: 317–323.
- TRAVIS, B. V., und BECKER, E. R., 1931: A preliminary report on the protozoa of white grubs (*Phyllophaga* sp.). – Iowa State Coll. J. Sci., 5: 223–235.
- VIRKKI, N., 1951: Zur Zytologie einiger *Scarabaeidae*. Studien an der Spermatogenese. – Ann. Zool. Soc. „Vanamo“, 14(3): 1–104.
- ; 1954: Weitere Spermatogenesestudien an *Scarabaeidae*. – Biologica, 25. Ann. Acad. Sci. Fenn., A(4), Nr. 25: 1–58, 128 fig.
- ; 1954a: Akzessorische Chromosomen bei zwei Käfern, *Epicometis hirta* Poda und *Oryctes nasicornis* L. – Biologica, 26. Ann. Acad. Sci. Fenn., A(4), Nr. 26: 3–19, 12 fig.
- ; 1956: Zur Kenntnis der postmeiotischen Ereignisse der Samenentwicklung bei den Scarabaeiden. – Ztschr. Zellforsch., 44: 644–665, 19 fig.
- ; 1959: Structure of the testis follicle in relation to evolution in the *Scarabaeidae*. – Canad. J. Zool., 35: 265–272, 29 fig.
- ; 1959a: Neo-XY mechanisms in two Scarabaeoid beetles *Phanaeus vindex* McLeay and *Dorcus parallelipedus* L. – Hereditas, 45: 481–494.
- ; 1960: Citologia de algunas Escarabajas nearcticos. – Comm. Inst. trop. Invent. Cient. San Salvador, 8(1/2): 41–49, 2 t. (1959).
- ; 1960a: Cytology of some Nearctic *Scarabaeidae*. – Ann. Acad. Sci. Fenn., A(4) Nr. 48: 1–12.
- ; 1961: The passalid testis and its structural kinship with the testis of other Scarabaeoid beetles. – Arch. Soc. zool. bot. Fenn. „Vanamo“, 16(1): 19–22.
- ; 1966: Observations on the spermatogenesis of some Scarabaeoid beetles. – J. Agr. Univ. Puerto Rico, 50(4): 338–341.
- ; 1967: Chromosome relationship in some North American Scarabaeoid beetles with special reference to *Pleocomia* and *Trox*. – Canad. J. Genet. Cytol., 9(1): 107–125.
- ; 1967a: Initiation and course of male meiosis in Scarabaeoid beetles, with special reference to *Pleocomia* and *Lichnante*. – Pan-Pacif. Ent., 43(2): 99–112.
- VOGEL, W., 1950: Eibildung und Embryonalentwicklung von *Melolontha vulgaris* F. und ihre Auswertung für die chemische Maikäferbekämpfung. – Z. ang. Ent., 31: 537–587.
- WARNKE, G., 1934: Die Geruchsorgane der Lamellicornier. – Zool. Anz., 108: 207–224, 7 fig.

- WERNER, E., 1926: Die Ernährung der Larve von *Potosia cuprea* F. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 6: 150–207.
- ; 1926a: Die Erreger der Zelluloseverdauung der Rosenkäferlarve (*Potosia cuprea* F.) – *Bacillus cellulosam fermentans* n. sp. – Centralbl. Bakter., Abt. 2, 77: 237–239.
- WIEDEMANN, J. F., 1930: Die Zelluloseverdauung bei Lamellicornier-Larven. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 19: 228–258.
- WILDBOLZ, T., 1954: Beitrag zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Darmkanals der Larve von *Melolontha melolontha* L. – Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 27(3): 193–240, 25 fig.
- WILLIAMS, J., 1945: The anatomy of the internal genitalia of some Coleoptera. – Proc. Ent. Soc. Washington, 47(4): 73–91.
- WILLIMZIK, E., 1930: Über den Bau der Ovarien verschiedener coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. – Z. Morph. Ökol. Tiere, 6: 150–207.
- YOSIDA, T., 1949: Chromosome studies in the Coleoptera, IV. Comparison of the chromosomes in five species of the *Scarabaeidae*. – Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 18: 43–48, 13 fig.

Anschrift des Autors:

Dr. S. M. Iablokoff-Khznorian, Akademie der Wissenschaften der Armenischen SSR,  
Zoologisches Institut, Paruir-Sevac-Str. 7, 3750 44 Erevan 44, UdSSR.