

# Über Bau und Funktion der Kopulationsorgane bei den *Cyphones* (Col. Helodidae)

## Studien über die Familie Helodidae. X

VON TORD NYHOLM

Die äussere Morphologie der Helodiden ist wiederholt beschrieben worden (s. z. B. v. Kiesenwetter 1860, S. 394—398, Thomson 1864, S. 123—124, 126—128; vgl. auch die Beschreibungen der einzelnen Gattungen der Familie bei den genannten Autoren und bei Mulsant & Rey 1865, Tournier 1868). Über den Bau und die Funktion der Genitalorgane dieser Käfer finden sich dagegen in der älteren Literatur nur spärliche Angaben. Stein gibt in seiner klassischen Arbeit über die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer einige kurze Notizen (Stein 1847, S. 29, 72, 79, 101, 129), auf die ich später zurückkomme. Sharp und Muir liefern (Sharp & Muir 1912, S. 543—544) Beschreibungen des Aedoeagus von *Microcara testacea* (L.) und *Cyphon coarctatus* Payk. und knüpfen an die letztere eine Bemerkung über die mutmassliche Funktion des Organs bei der Kopulation an (vgl. weiter unten S. 261). Weitere Angaben habe ich in der einschlägigen Literatur nicht gefunden. Die Familie wurde also in dieser Beziehung recht stiefmütterlich behandelt, ganz unverdient, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte.

In meinen früheren Arbeiten über *Cyphon* und *Hydrocyphon* habe ich die Kopulationsorgane als für die Taxonomie dieser Käfer ausschlaggebend erörtert (Nyholm 1948, S. 2; 1955, S. 251; 1967, S. 18—23) und dabei auch über die Kopulation ganz kurz berichtet. Nachdem ich nunmehr diese Dinge eingehender studiert habe, kann ich hierüber etwas ausführlicher Auskunft geben. Einleitend werden auch die übrigen Teile des Geschlechtsapparates der *Cyphones* kurz besprochen und die Sklerite der letzten Abdominalsegmente beschrieben, die auch für die Funktion der Kopulationsorgane von Bedeutung sind und über deren Bau bei *Cyphon* bisher nichts veröffentlicht wurde, abgesehen von den Abbildungen der taxonomisch wichtigen Sklerite des Männchens in meiner Bestimmungstabelle der mitteleuropäischen *Cyphon*-Arten (Nyholm 1955, Taf. I—IV; vgl. auch Kevan 1962, S. 116, Wiebes & Wiebes-Rijks 1964, S. 4 ff.). Zum Vergleich mit der folgenden Darstellung der Verhältnisse bei *Cyphon* mögen die Ausführungen über die Sklerite der abdominalen Endsegmente und die Kopulationsorgane der *Hydrocyphones* in meiner Arbeit über diese Gattung (Nyholm 1967, S. 12—23) herangezogen werden.

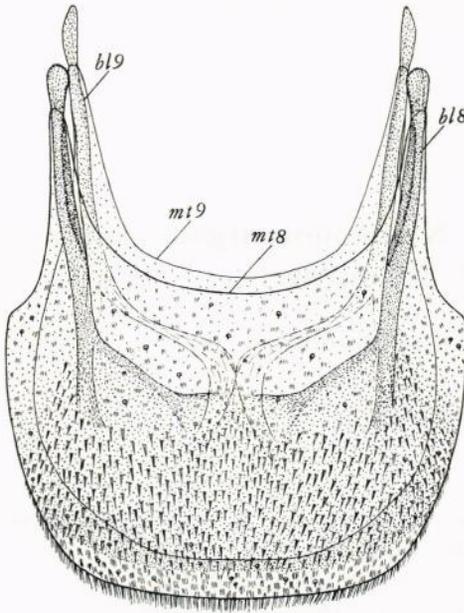


Fig. 1. 8. und 9. Tergit von *C. coarctatus* ♂. (125×). — *bl8*, *bl9* Seitenstäbchen des 8. bzw. 9. Tergites; *mt8*, *mt9* membranöser Teil des 8. bzw. 9. Tergites. — Text S. 235.

Der hier gegebenen Darstellung liegen hauptsächlich die Verhältnisse bei den nordeuropäischen *Cyphos* zugrunde. Nur ausnahmsweise werden besonders bemerkenswerte Eigenheiten im Bau anderer *Cyphon*-Arten behandelt. Insgesamt werden folgende siebzehn Arten erwähnt: *coarctatus* Payk., *hilaris* Nyh., *impressus* Kiesw., *kongsbergensis* Munst., *lepidulus* Nyh., *lindbergi* Nyh., *ochraceus* Steph., *palustris* Thoms., *pandellei* Bourg., *phragmiticola* Nyh., *padi* (L.), *punctipennis* Sharp, *pubescens* (Fabr.), *putoni* Bris., *unguiculatus* Nyh., *variabilis* (Thunb.), *wuorentausi* Nyh.

Die in den lateinisch abgefassten Diagnosen meiner früheren *Cyphon*-Arbeiten angewandten Spezialausdrücke werden im morphologischen Teil der folgenden Darstellung hinter den dort verwendeten Bezeichnungen in Klammern angeführt (vgl. auch das Verzeichnis der in den Figuren gebrauchten Abkürzungen S. 268 ff.).

## 1. Die Sklerite der abdominalen Endsegmente

Bei beiden Geschlechtern der *Cyphos* sind die Tergite 1—7 und die Sternite 3—7 äusserlich ganz sichtbar und im wesentlichen gleich gebaut. Die Unterschiede, die sich hinsichtlich Form und sonstiger Ausbildung vor allem des 7. Sternites zwischen den einzelnen Arten wie zwischen Männchen und Weibchen ein und derselben Art feststellen lassen (vgl. unten), sind in der Regel ziemlich gering. Dagegen weisen die Sklerite der in der Ruhelage im Inneren des Abdomens verborgenen Segmente 8—9 zum Teil taxonomisch wichtige Unterschiede auf. Besonders gilt dies von dem 8. und 9. Tergit und dem 9. Sternit des Männchens, in geringerem Grade vom 8. Sternit des Weibchens. Das 10. Segment weist keine Sklerisierung auf.

A. Die Sklerite des 7. Segmentes

Das 7. Tergit (Taf. I) unterscheidet sich recht erheblich von den vorhergehenden. Es ist etwas länger aber beträchtlich schmaler als diese und jederseits mit einer stäbchenförmigen Verdickung (*bl*) versehen. Diese Stäbchen sind, mit denen der zwei nächstfolgenden Tergite verglichen, sehr kurz. Sie ragen mit ihrem proximalen Ende wenig über die eigentliche Platte hinaus.

Wie die vorhergehenden Tergite ist auch das 7. dicht mit Borsten besetzt. Während aber die Borsten jener Tergite durchweg fast gleich gebaut und gleichförmig verteilt sind, sind diejenigen des 7. Tergites in Grösse, Form und Anordnung untereinander verschieden. Besonders fällt in der hinteren Hälfte des Tergites beiderseits der Mittellinie eine Area mit verhältnismässig langen, gebogenen, nach innen gerichteten Borsten auf. Nach innen zu werden diese Borsten ziemlich unvermittelt von schwächer gebogenen, nach hinten gerichteten Borsten ersetzt. Nach vorn und lateral gehen sie dagegen allmählich in die tief eingestochenen, schräg aufstehenden Dörnchen über, die den grössten Teil des Tergites bekleiden und auf den vorhergehenden Tergiten, von Sinneshaaren und der Befranzung des Hinterrandes abgesehen, die einzige Art von kutikularen Anhängen ausmachen.

Beim Männchen von *coarctatus* (Taf. I A) und *palustris* erstreckt sich die oben beschriebene, dichte Beborstung fast bis zum Hinterrande des Tergites, nur eine sehr schmale, hellere Zone an diesem frei lassend. Diese Zone ist mit sehr feinen, in Gruppen von 2—5 angeordneten Börstchen (Borstenkämmchen) versehen, von denen die hintersten über den im übrigen fein befransten Hinterrand hinausreichen. Beim Weibchen von *coarctatus* und *palustris* ist diese von größeren Borsten freie Randzone, die durch ihren Glanz von dem im übrigen matten Tergit absticht, breiter. Bei beiden Geschlechtern unserer übrigen *Cyphones* ist sie viel breiter, besonders in der Mitte, nur mit zahlreichen Sinneshaaren besetzt und am Rande mit feinen Haaren dicht befranst (Taf. I B). An der inneren Grenze der Zone finden sich, besonders an den Seiten, regelmässig aber bei den einzelnen Arten in verschiedener Anzahl Borstenkämmchen von der soeben beim Männchen von *coarctatus* beschriebenen Art sowie Übergangsformen zwischen diesen und gewöhnlichen Borsten. Sensillen in der Form von Sinneshaaren und -kegeln finden sich übrigens über das ganze Tergit zerstreut.

Das 7. Sternit. Die Spitze des 7. Sternites variiert hinsichtlich ihrer Form zwischen gleichmässig abgerundet oder schwach zugespitzt und ziemlich breit abgestumpft oder sogar abgestutzt (am ausgeprägtesten bei *kongsbergensis* ♂). Bei einigen Arten besteht ein geringer aber deutlicher, selten (z.B. *hilaris*) mehr ausgeprägter Unterschied in der Form der Spitze zwischen Männchen und Weibchen. Daneben finden sich am 7. Sternit bisweilen (z.B. bei *pubescens* und *punctipennis*) sekundäre Geschlechtsmerkmale.

B. Die Sklerite des 8. und 9. Segmentes des Männchens

Das 8. und 9. Tergit des Männchens sind in der *coarctatus*-Gruppe s. lat., zu der unter den nordischen *Cyphones* die Arten *coarctatus*, *palustris*, *kongsbergensis* und *ochraceus* gehören, noch als einheitliche Platten von normalem Tergitenbau erhalten (Fig. 1). Das 8. Tergit ist dem 7. ähnlich, doch

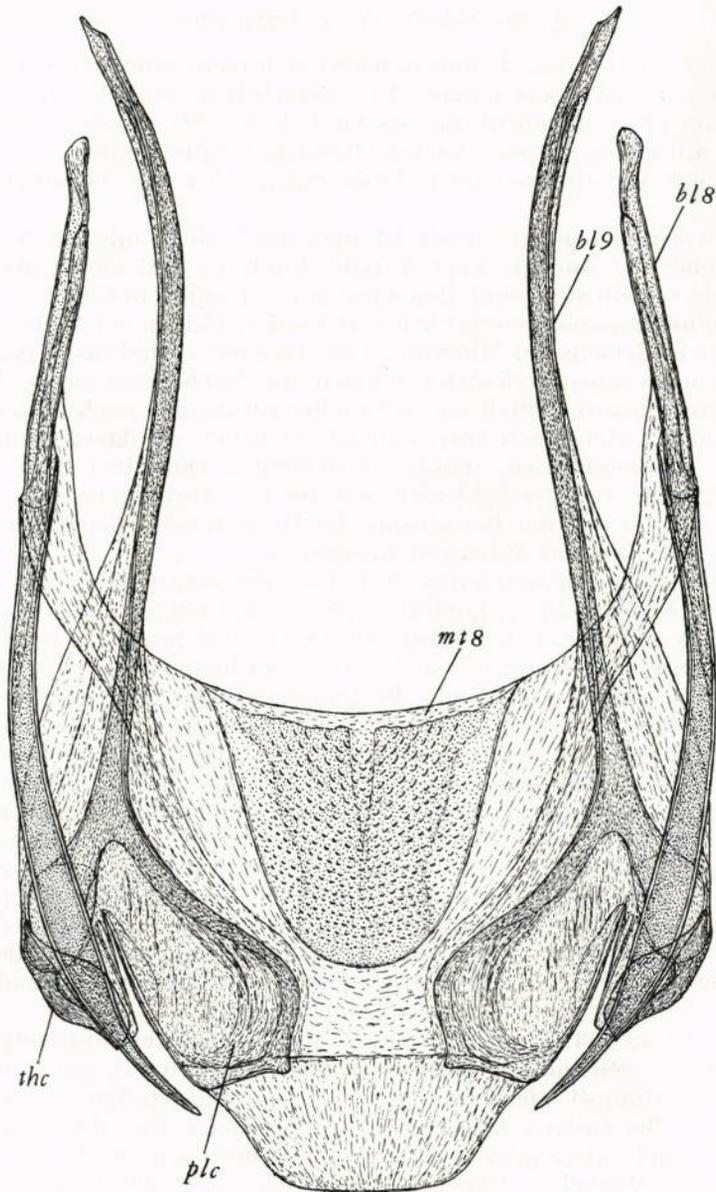


Fig. 2. 8. und 9. Tergit von *C. variabilis* ♂ (Etwa 150 ×). — *b18*, *b19* Seitenstäbchen des 8. bzw. 9. Tergites; *mt8* membranöser Teil des 8. Tergites; *plc* Placion; *thc* Thecion. — Text S. 239.

viel kleiner als dieses. Die Seitenstäbchen (*bacilla lateralia* meiner Diagnosen; Fig. 1 *b18*) sind beträchtlich länger als die des 7. Tergites, ragen nach vorn weit über die eigentliche Platte hinaus. Am distalen Ende können sie, wie bei *coarctatus*, wurzelartig verzweigt sein. Hinten und lateral ist die Platte

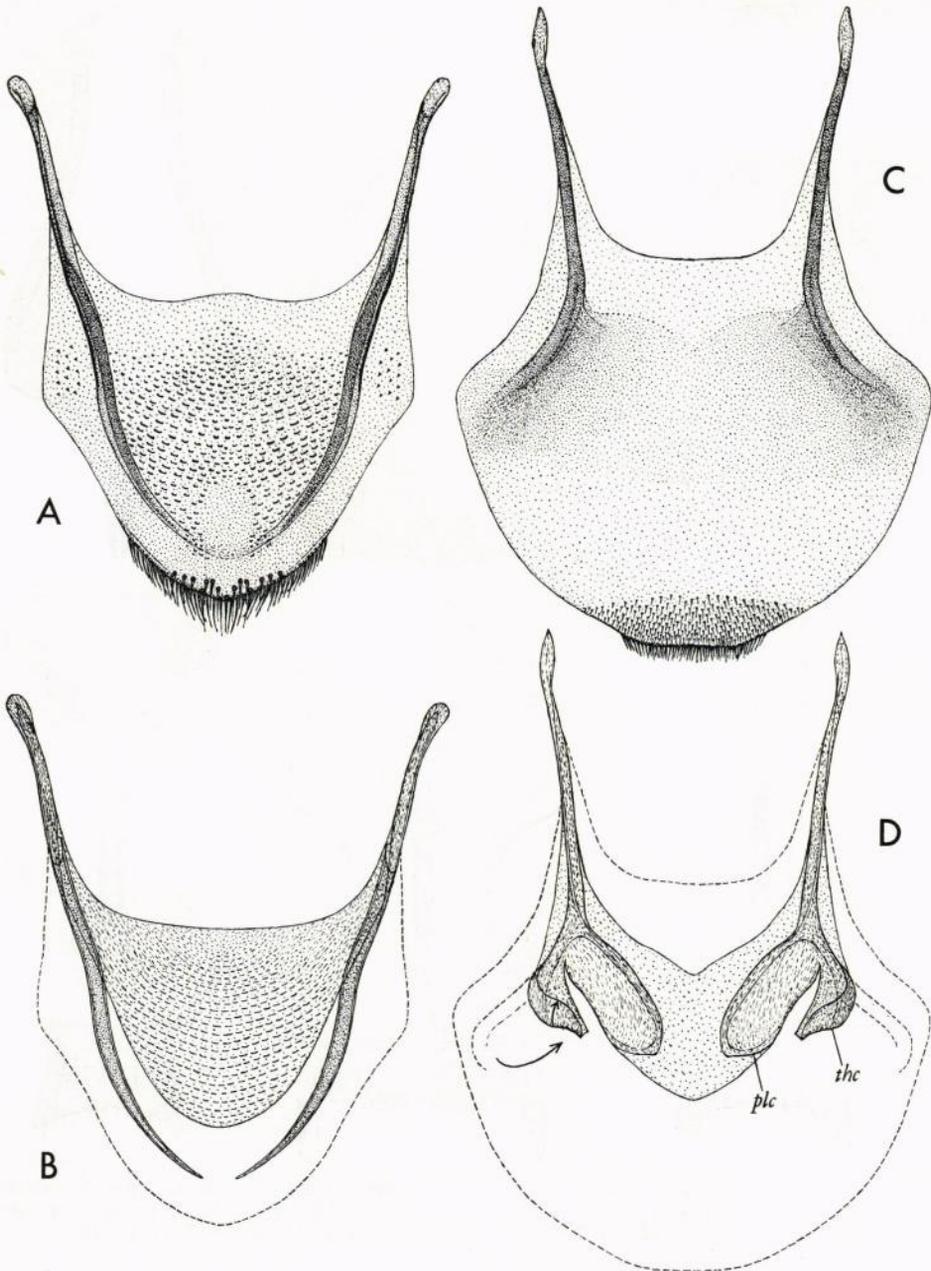


Fig. 3. Entwicklung des *variabilis*-Typus des 8. und 9. Tergites des Männchens aus dem *coarctatus*-Typus. (Etwa 185 $\times$ ). — A. 8. Tergit von *C. ochraceus* ♂. — B. Aus diesem entwickeltes 8. Tergit vom *variabilis*-Typus. — C. 9. Tergit von *C. ochraceus* ♂. — D. Aus diesem entwickeltes 9. Tergit vom *variabilis*-Typus. (A, C nach Nyholm 1955). — *plc* Placion, *thc* Thecion. — Text S. 239.

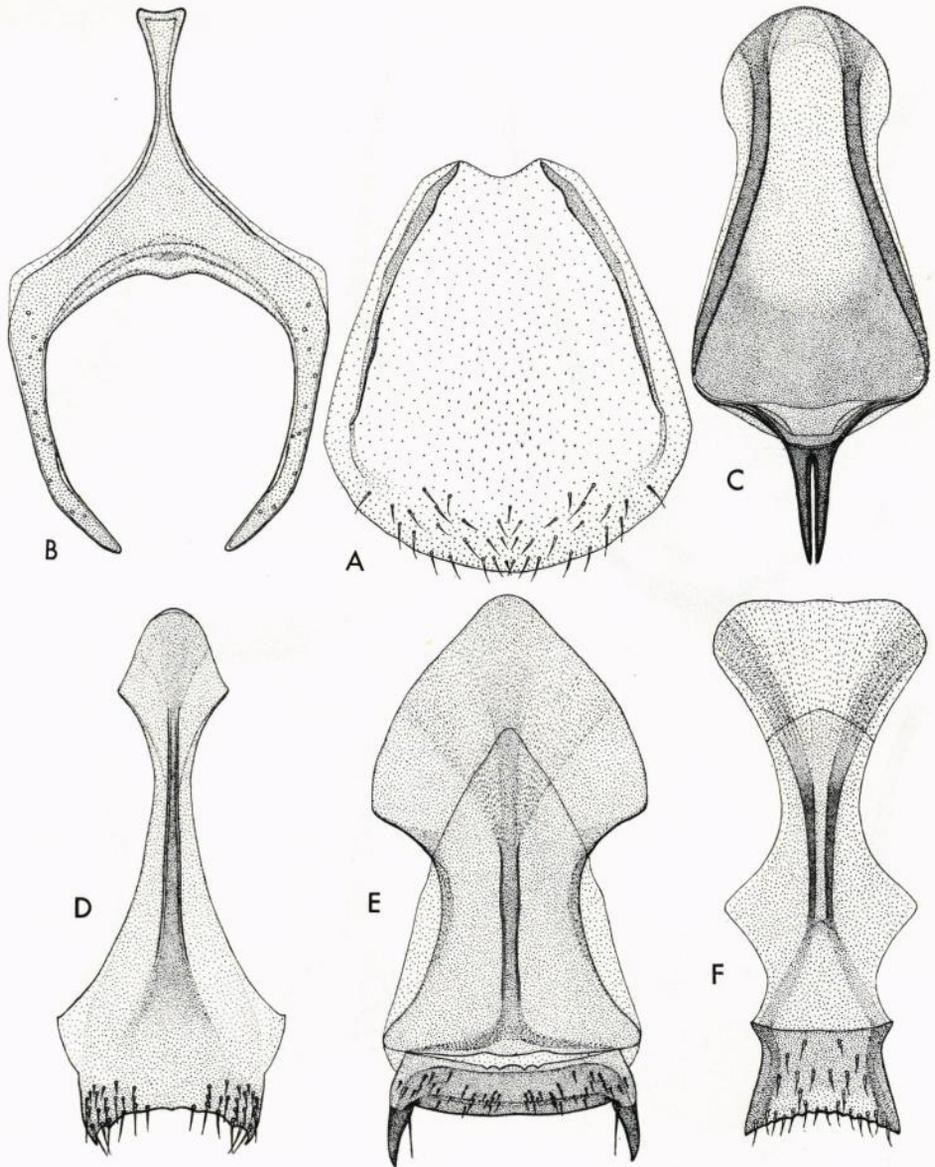


Fig. 4. 9. Sternit des Männchens von: A. *C. coarctatus*. (112 $\times$ ). — B. *C. kongsbergensis*. (155 $\times$ ). — C. *C. ochraceus*. (165 $\times$ ). — D. *C. variabilis* (130 $\times$ ). — E. *C. phragmiteticola*. (135 $\times$ ). — F. *C. padi*. (165 $\times$ ). (A—F nach Nyholm 1955). — Text S. 240.

grösstenteils gut sklerisiert, vorn zwischen den Seitenstäbchen dagegen sehr dünn, membranös. Die Behorstellung dieser Membran wird von winzigen, in  $\pm$  regelmässigen Querreihen geordneten Borstenkämmchen gebildet. Bei *coarctatus* und *palustris* ist der hintere, sklerisierte Teil der Platte umfang-

reicher, mit aus 2—mehreren Börstchen gebildeten Borstengruppen dicht besetzt, die bei schwächerer Vergrößerung oft einfache Borsten vortäuschen, bei *kongsbergensis* und *ochraceus* dagegen schmal, mit einigen Reihen von Borstenkämmchen und einigen langen Haaren versehen. Statt dieser Haare finden sich bei *coarctatus* und *palustris* über den hinteren Teil des Tergites zerstreute, kürzere Sinneshaare. Der Hinterrand ist dicht befranst.

Das 9. Tergit ist in grösserem Umfange als das 8. membranös, indem es nur um die Basis der Seitenstäbchen (Fig. 1 *bl9*) sklerisiert ist, eine  $\pm$  deutlich abgegrenzte „Wurzelplatte“ derselben bildend. Die Behaarung ist auf den hintersten Teil der Platte beschränkt und von sehr kleinen und weichen Härchen gebildet, die  $\pm$  deutlich in Gruppen geordnet sind.

Bei den Arten der *variabilis*-Gruppe sind das 8. und 9. Tergit des Männchens in sehr auffälliger Weise umgebildet (Fig. 2). Ihre Seitenstäbchen (*bl8*, *bl9*) sind sehr stark verlängert und kräftig sklerisiert. Von der eigentlichen Platte des 8. Tergites ist nur der zwischen den Stäbchen gelegene Teil als dünne, mit kleinen Borstenkämmchen versehene Membran erhalten (Fig. 2 *mt8*), die seitlich eine Strecke an den Stäbchen befestigt und hinten mittels der Intersegmentalhaut mit dem 9. Tergit verbunden ist. Der Apikalteil der Stäbchen ist frei, ohne Verbindung mit der Platte des Tergites (dagegen in ein besonderes Gebilde am 9. Tergit eingesteckt; vgl. unten!).

In der vorderen Hälfte, seltener etwa in der Mitte, sind die Seitenstäbchen des 8. Tergites auf einer Strecke  $\pm$  stark erweitert. Es handelt sich dabei nicht lediglich um eine einfache Verdickung des ganzen Stäbchens, sondern um ein ziemlich kompliziertes Gebilde von bei den einzelnen Arten  $\pm$  verschiedenem Bau, das wie eine Art Fuge aussieht, die einen vorderen und einen hinteren Teil des Stäbchens miteinander verbindet. Der Vorderteil setzt sich an einer Stelle mit einem schmalen Streifen in die Wand des vorn etwa kelchartig erweiterten Hinterteils fort.

Die Platte des 9. Tergites weist zwei ziemlich gut sklerisierte Seitenteile auf, die durch ein membranöses Mittelfeld verbunden sind. Jeder Seitenteil ist von einem tiefen Einschnitt in einen inneren und einen äusseren Lappen geteilt, die von je einem Ast der sich hinten gabelnden Seitenstäbchen des Tergites versteift werden. Während der innere der ebengenannten Lappen, von mir *Placiorion* genannt (Fig. 2 *plc*), keine besondere Differenzierung erfahren hat, ist der äussere (Fig. 2 *thc*) in eine bei den einzelnen Arten verschieden gebaute „Hülse“, *Theciorion* (Nyholm 1968, S. 252), umgebildet, in welcher der freie Apikalteil des Seitenstäbchens des 8. Tergites nach vorn und hinten verschiebbar steckt.

Wie sich der hochdifferenzierte *variabilis*-Typus des 8. und 9. Tergites aus dem primitiven *coarctatus*-Typus entwickelt hat, lässt sich unschwer vorstellen. Der Vorgang wird in Fig. 3 am 8. und 9. Tergit von *ochraceus* veranschaulicht. Betrachtet man das 8. Tergit von *coarctatus* als die ursprüngliche Form, repräsentiert dasjenige von *ochraceus* (Fig. 3 A) die erste Stufe der Umwandlung. Die Seitenstäbchen sind hier hinten von der Membran der Platte scharf abgegrenzt und gleichsam aus dieser herausgehoben. Wird nun der ausserhalb der Stäbchen gelegene Teil der Platte reduziert und auch die zwischen jenen befindliche Membran hinten von ihnen abgelöst (Fig. 3 B), so ergibt sich das 8. Tergit vom *variabilis*-Typus.

Das 9. Tergit vom *variabilis*-Typus kann man sich aus dem vom *coarctatus*-Typus (Fig. 3 C) dadurch entstanden denken, dass die „Wurzelplatte“ des

letzteren nach weitgehender Rückbildung der Membran des Tergites tief gespalten wurde und sich dann von den beiden Hälften die innere zu Placion, die äussere durch Einrollung von aussen und hinten her zu Thecion entwickelte (Fig. 3 D). Diese an und für sich merkwürdige Umbildung der Tergitenplatte hängt offenbar damit zusammen, dass die Stäbchen des 8. Tergites frei beweglich wurden und bei der Kopulation eine Rolle zu spielen bekamen (vgl. unten S. 265) und deshalb eine besondere Einrichtung geschaffen werden musste, um sie in ihrer Lage zu halten.

Das 8. Sternit, das bei unseren übrigen Helodiden (*Helodes*, *Microcara*, *Prionocyphon*, *Scirtes*) wie bei der *Cyphon* sehr nahestehenden Gattung *Hydrocyphon* (s. Nyholm 1967, S. 12) gut erhalten und besonders bei *Helodes* kräftig ausgebildet ist, ist bei *Cyphon* unsklerisiert, durch eine membranöse Falte vertreten. An dieser kann, wie bei *kongsbergensis*, ein winziges Zipfelchen als Rest des Sternites median abgesetzt sein (Fig. 9 st8).

Das 9. Sternit bewahrt dagegen immer deutlich seinen Skleritencharakter, wenn es auch  $\pm$  stark rückgebildet sein kann. Bei den Arten der *coarctatus*-Gruppe s. str., in Nordeuropa durch *coarctatus* und *palustris* vertreten, ist es, wie bei den *Microcara*-Arten, auf eine dünne, von zwei sklerisierten Streifen gestützte Platte von bei allen Arten der Gruppe sehr ähnlichem Aussehen reduziert (Fig. 4 A). Bei unseren übrigen *Cyphon*es — *hilaris* (Fig. 5 A) ausgenommen — ist es dagegen viel stärker ausgebildet und bei den einzelnen Arten sehr charakteristisch gebaut. Sein Apikalteil ist bei einigen Arten gegen die übrige Platte biegsam oder sogar faltbar abgesetzt und entweder mit scharfen oder dornförmigen Hinterecken (*variabilis*, Fig. 4 D, *phragmiticola*, Fig. 4 E, *padi*, Fig. 4 F), oder median gestellten Zinken (*ochraceus*, Fig. 4 C) ausgestattet. Über die funktionelle Bedeutung dieser Bildungen sowie des zangenförmigen Apikalteils des 9. Sternites bei *kongsbergensis* (Fig. 4 B) s. unten S. 265!

Bei *kongsbergensis* findet sich innerhalb des 9. Sternites ein bogenförmiges, mit Stacheln bewehrtes, akzessorisches Sklerit. Die konvexe Seite dieses „Stachelbogens“ ist nach hinten gerichtet. Wenn bei der Kopulation der Aedoeagus in die Vaginalöffnung ein Stück eingeführt wird (vgl. unten S. 262), wird das Sklerit indessen umgekehrt (Taf. IV B *asp*).

### C. Die Sklerite des 8. und 9. Segmentes des Weibchens

Das 8. Tergit des Weibchens ist bei allen unseren *Cyphon*-Arten fast identisch gebaut. Es ist eine ziemlich kleine, einheitliche Platte mit sehr langen, schwächtigen Seitenstäbchen (Fig. 5 B). Der vordere Teil der Platte stellt eine zwischen den Stäbchen ausgespannte, von sehr kleinen Knötchen dicht besetzte Membran dar, der hintere ist dagegen grösstenteils sklerisiert, mit zerstreuten Sensillen ausgerüstet. Der Hinterrand ist mit weichen Härchen dicht befranst.

Das 8. Sternit ist eine verhältnismässig umfangreiche aber ganz dünne, zum grössten Teil membranöse Platte, deren Versteifungsgerüst aus einem schmalen Streifen jederseits besteht (Fig. 6 B—E). Diese Streifen können entweder, wie bei *coarctatus* (Fig. 6 B), vorn voneinander getrennt enden, oder daselbst gegeneinander gebogen und  $\pm$  deutlich miteinander verbunden sein (Fig. 6 C—E). In Grösse und Form sowie vor allem in der Ausbildung der Versteifungsstreifen weist das Sternit gewisse Unterschiede zwi-

schen den einzelnen *Cyphon*-Arten auf. Bei systematisch einander nahestehenden Arten, z.B. *pubescens* und *punctipennis*, ist es jedoch sehr ähnlich oder fast identisch gebaut. Der taxonomische Wert dieser Platte wird auch dadurch verringert, dass sich in bezug auf ihren Bau eine gewisse Variation auch innerhalb ein und derselben Art beobachten lässt, wie ich dies besonders bei *palustris* feststellen konnte.

Das 9. Tergit und das 9. Sternit werden am besten zusammen besprochen, da sie ein einheitliches Gebilde darstellen (Fig. 5 C). Das 9. Tergit ist fast der ganzen Länge nach in zwei Hälften geteilt. Nur ganz hinten findet sich als Rest des ungeteilten Sklerites ein mit den beiden Hälften des 9. Sternites (vgl. unten!) membranös verbundener, etwas versteifter Mittellappen (Fig. 5 C *lbm*), von dem die zwischen den Hälften des 9. Sternites befindliche weibliche Genitalöffnung überdacht wird (vgl. Fig. 6 A). Jede Hälfte des Tergites besteht aus einer von einem ausserordentlich langen, schwächtigen Seitenstäbchen (Fig. 5 C *bl*) gestützten Membran. Diese Membran, die das Stäbchen zu vier Fünfteln seiner Länge schmal umsäumt, ist hinten verbreitert und versteift, dorsal nach innen umgeschlagen und wird von einem Ästchen des Stäbchens ausgespannt gehalten (Fig. 5 C *pm*). Das Hinterende des Stäbchens ist als Gelenkkopf ausgebildet, der gegen eine Fläche am stark sklerisierten Vorderrande des 9. Sternites artikuliert.

Das 9. Sternit ist ebenfalls zweiteilig, die beiden lateral gestellten Hälften werden aber durch den oben erwähnten Mittellappen des 9. Tergites miteinander verbunden. Jede Hälfte des Sternites besteht aus einer fast senkrecht gestellten Platte, die in der vorderen Hälfte ein stark sklerisiertes Dreieck (Fig. 5 D, E *tr*) aufweist, mit dessen Vorderrande, wie vorhin erwähnt, das Hinterende des Seitenstäbchens des 9. Tergites gelenkig verbunden ist. Im übrigen ist der Hinterrand der Membran des 9. Tergites mit dem Vorderrande des 9. Sternites häutig verbunden. Zwischen dem vom soeben genannten dreieckigen Sklerit versteiften Vorderteil und dem viel schmaleren, etwas sklerisierten Hinterteil ist die Sternitenplatte ziemlich weichhäutig, faltbar. An den Rändern der Platte ist sowohl dorsal wie ventral eine etwas versteifte Membran befestigt, die nach innen umgeschlagen ist. Der freie Rand der dorsalen Membran wird in Fig. 5 D und E mit *md*, der der ventralen Membran mit *mv* bezeichnet. An der dorsalen Membran, die bei Ansicht der Sternitenhälfte von innen die ventrale Membran überdeckt, fällt eine horizontal gestellte, nach innen kammartig vorspringende Erhebung auf (Fig. 5 D, E *cr*). Hinten trägt jede Hälfte des Sternites einen eingliedrigen, mit zwei ungleich langen Borsten endenden Stylus.

Das 9. Segment fungiert als Legeröhre und wird dabei durch Streckung der stark verlängerten Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Segment fast in seiner ganzen Länge hinausgeschoben, wobei die besonders langen Seitenstäbchen des Tergites dem Gebilde die nötige Festigkeit verleihen. Auch das 8. Segment kann ein Stück weit vorgestülpt werden.

## 2. Die Genitalien

Während die übrigen Organe des *Cyphon*-Abdomens keine besonderen Auffälligkeiten im Bau aufweisen, sind die Genitalorgane, und zwar in erster Linie die Kopulationsorgane, sehr eigenartig gebaut, in Übereinstimmung mit

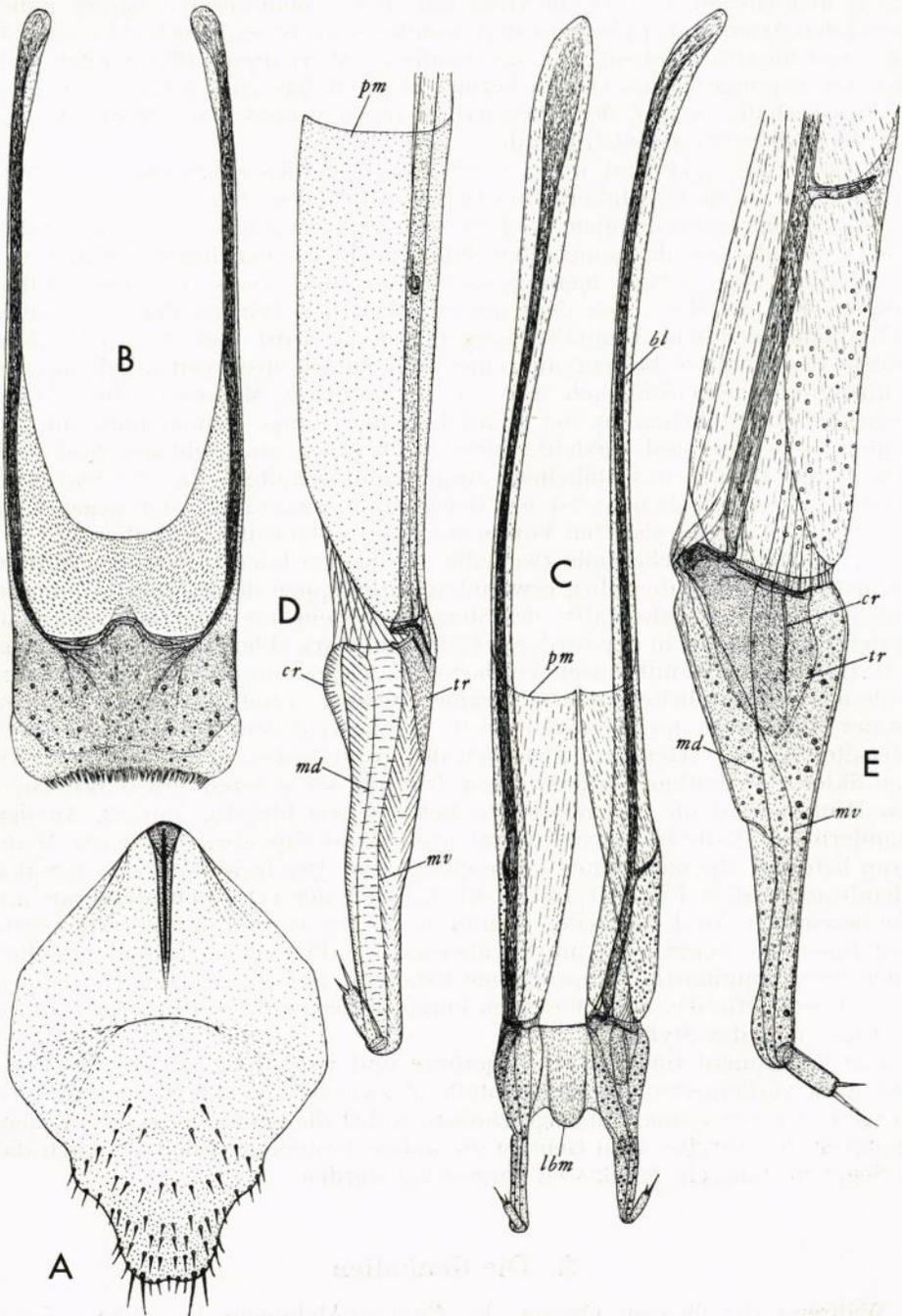


Fig. 5.

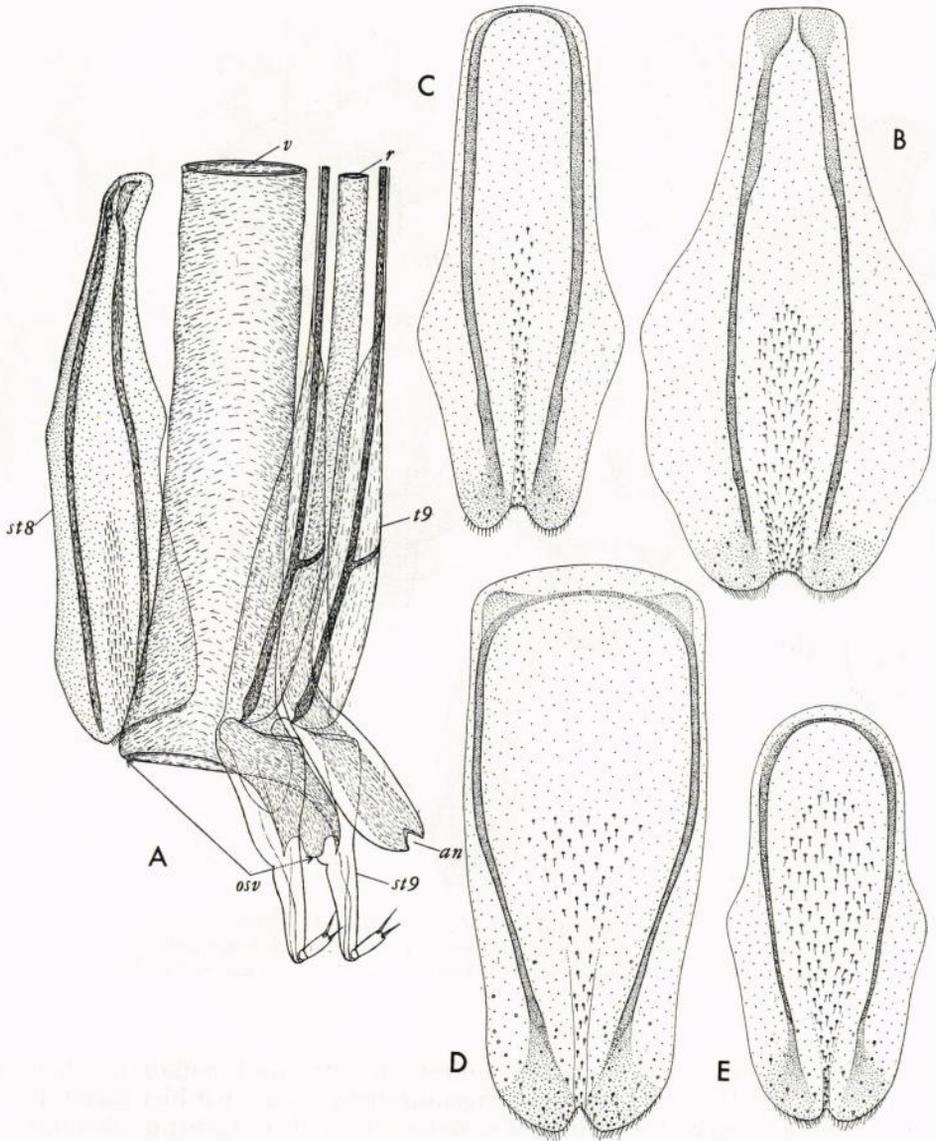


Fig. 6. A. Endabschnitt der Vagina und die umgebenden Sklerite von *C. coarctatus* ♀. — B—E. 8. Sternit des Weibchens von: B. *C. coarctatus*. — C. *C. kongsbergensis*. — D. *C. variabilis*. — E. *C. padi*. (Sämtliche Fig. 95×). — an Analöffnung; osv Vaginalöffnung; r Enddarm; st8, st9 8., 9. Sternit; t9 9. Tergit; v Vagina. — Text S. 240.

Fig. 5. A. 9. Sternit von *C. hilaris* ♂. (215×). — B. 8. Tergit von *C. coarctatus* ♀. (75×). — C. 9. Tergit und 9. Sternit von *C. coarctatus* ♀. (75×). — D—E. Distales Drittel der rechten Hälfte des 9. Tergites + 9. Sternites von *C. palustris* ♀. D (schematisiert) Dorsalansicht, E Seitenansicht, von innen. (D—E 190×). (A nach Nyholm 1955). — bl Seitenstäbchen; cr kammartig erhabene Partie; ibm Mittellappen des 9. Tergites; md ventralwärts umgeschlagene Membran; mv dorsalwärts umgeschlagene Membran; pm Membran des 9. Tergites; tr stärker sklerisiertes Dreieck. — Text S. 240—241.

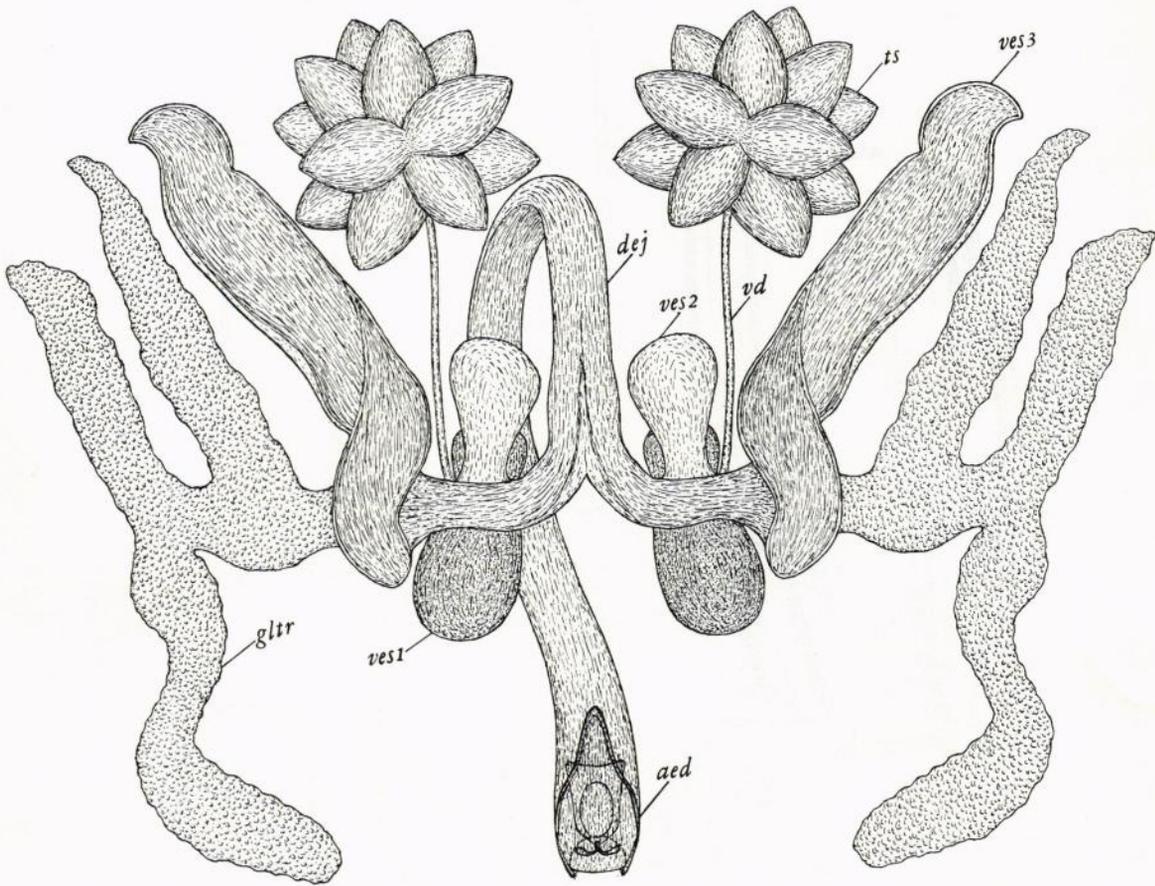


Fig. 7. Männlicher Geschlechtsapparat von *C. punctipennis*. (70×). — *aed* Aedoeagus; *dej* Ductus ejaculatorius; *gltr* dreilappige, akzessorische Drüse; *vd* Samenleiter; *ves1* Samenblase; *ves2*, *ves3* akzessorische Blasen; *ts* Hoden. — Text S. 244 ff.

der ganz singulären Art, wie sich bei diesen Käfern die Kopulation vollzieht (s. unten S. 261 ff.). Als besondere Eigentümlichkeiten seien hier gleich hervorgehoben die starke Umbildung des Aedoeagus und weitgehende Reduktion seiner sklerisierten Teile sowie die Ausbildung eines besonderen Kopulationsorgans, des *Prehensors*, beim Weibchen.

#### A. Die männlichen Genitalien

Am inneren Geschlechtsapparat des *Cyphon*-Männchens (Fig. 7) fallen besonders die wohlentwickelten akzessorischen Gebilde auf. Der Bau des Apparates variiert von Art zu Art wenig, und zwar nur in bezug auf Form und relative Grösse der einzelnen Teile. Die Hoden sind einfach büschelförmig, ohne Scrotum, aus 10—12 Follikeln zusammengesetzt. Die kurzen

Samenleiter münden zunächst in eine Blase ein, die mit Sperma prall gefüllt zu sein pflegt (*ves 1*). Ausser dieser Samenblase finden sich jederseits noch zwei weitere blasenförmige Erweiterungen vor, eine kleinere, dorsal von der Samenblase gelegene (*ves 2*) und, lateral davon, eine grosse, langgestreckt schlauchförmige, die von einer ziemlich festen, geformten Masse gefüllt ist, welche wahrscheinlich aus dem Sekret einer lateral gelegenen, grossen, dreilappigen Drüse (*gltr*) stammt und bei der Herstellung der Spermatophore die Hauptrolle spielen dürfte. Die Ausführungsgänge des geschilderten Drüsen- und Blasenkomplexes vereinigen sich zum unpaaren Ductus ejaculatorius. Dieser ist lang, in eine grosse Schleife gelegt.

Die Spermatophoren sind im Verhältnis zur Körpergrösse der *Cyphones* sehr gross, bei *coarctatus* z.B. fast 2,5 und bei *ochraceus* fast 2 mm lang. Die Spermatophoren, die man im Geschlechtsapparat trockener Weibchen findet, sind, auch wenn sie ziemlich unverstümmelt geblieben sind, doch stark zusammengeschrumpft und daher viel kleiner. An der Spermatophore von *coarctatus* (Fig. 16 B) lassen sich drei Abschnitte unterscheiden: ein langer, schmaler Vorderteil (*rst*), ein mit zwei dünnen, flügelähnlich ausgebreiteten Lamellen versehenes Mittelstück (*cil*) und ein hinterer Behälter (Spermarium, *spm*), welcher die Spermamasse beherbergt. An einer Seite wird die Wand dieses Behälters von einer besonders dünnen Membran gebildet (*fspm*). Wahrscheinlich durch die irgendwie erfolgte Steigerung des Binnendruckes im Behälter kommt es zum Platzen dieser Membran, wobei die Spermien frei werden (*sp*). Im wesentlichen den gleichen Bau wie bei *coarctatus* hat die Spermatophore bei den übrigen *Cyphon*-Arten, die ich in dieser Hinsicht kenne.

Der *Aedoeagus* der *Cyphones* (Fig. 8, 9 A—B), in der Tiefe der geräumigen, zwischen dem 9. Tergit und 9. Sternit gelegenen Genitalkammer (Fig. 9 B *atrogen*) wurzelnd und mit den genannten Skleriten durch Membranen, welche die dorsale bzw. ventrale Wand der Genitalkammer (Fig. 8 *pad, pav*) bilden, verbunden, setzt sich aus zwei getrennten, miteinander nur membranös verbundenen, sklerisierten Elementen, einem Dorsal- und einem Ventralstück, zusammen, zwischen denen der sehr weite Endabschnitt des Ductus ejaculatorius verläuft.

Das *Dorsalstück* (*dorsale aedoeagi*) (Fig. 8, 9 A, B *daed*, Fig. 10) ist ein grösstenteils membranöses, von einem  $\pm$  stark entwickelten Versteifungsgerüst gestütztes Gebilde. In bezug auf Form und Bau weist es grosse Mannigfaltigkeit auf. Unter den europäischen *Cyphones* lassen sich zwei Hauptformen desselben unterscheiden. Als die ursprünglichste Form ist dasjenige Dorsalstück anzusprechen, das in besonders typischer Ausbildung bei den Arten der *coarctatus*-Gruppe s. str. vorkommt (*coarctatus*-Typus; Fig. 10 A), von mir schon früher (Nyholm 1964, S. 44) kurz beschrieben. (Vgl. auch Nyholm 1967, S. 18, wo die etwas modifizierte Form dieses Dorsalstückes, die den *Hydrocyphones* eigen ist, behandelt wird.) Dieses Dorsalstück setzt sich aus einem griffähnlichen Vorderteil (Kapulus) und einem viel umfangreicheren, brustkastenähnlichen Hinterteil zusammen, welcher letzterer in zwei  $\pm$  dicht beborstete Seitenfelder (Pterygien) und ein dünnhäutiges, höchstens spärlich beborstetes Mittelfeld geteilt ist. Lateral sind die Pterygien in grösserem oder geringerem Umfange ventralwärts umgeschlagen. Als Versteifungsgerüst dient ein den Kapulus median durchziehender, sklerisierter Streifen, welcher sich beim Übergange zum Hinterteil des Stückes in zwei Äste gabelt, die nach

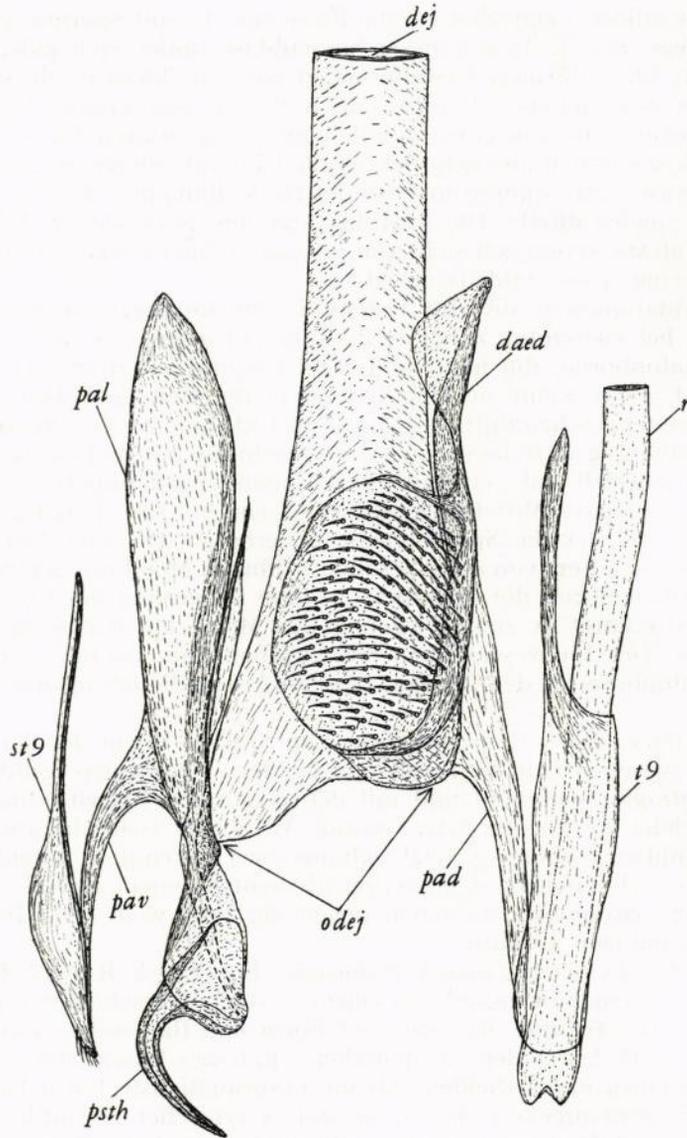


Fig. 8. Aedeagus und Sklerite des 9. Abdominalsegmentes von *C. palustris* ♂. (150×). — *daed* Dorsalstück des Aedeagus; *dej* Ductus ejaculatorius; *odej* Mündung des Ductus; *pad* Dorsalwand der Genitalkammer; *pal* Pala; *pav* Ventralwand der Genitalkammer; *psth* Prosthema; *r* Enddarm; *st9* 9. Sternit; *t9* 9. Tergit. — Text S. 245 ff.

hinten zu divergierend, die Pterygien innen vom Mittelfeld abgrenzen und ausserdem in der Regel Seitenäste zur Versteifung des Vorderrandes der Pterygien abgeben. Mehr oder weniger modifiziert findet sich diese Form des Dorsalstückes nicht nur bei den übrigen Arten der *coarctatus*-Gruppe s. lat., sondern auch bei einigen Arten der *variabilis*-Gruppe, z.B. *padi* (Fig. 10 B).

Die zweite Hauptform des Dorsalstückes, die dem Dorsalstück des *coarctatus*-Typus gegenüber als reduziert aufzufassen ist, kommt bei *variabilis* und *phragmiteticola* vor und mag als *variabilis*-Typus bezeichnet werden (Fig. 10 C). Der Vorderteil desselben besteht aus einer nach vorn zugespitzten, membranösen Platte, die lateral und vorne um die Spitze breit sklerisiert ist. Hinten ist das Stück dreilappig, und zwar mit einem breiteren, beborsteten Mittellappen und zwei Seitenlappen ohne Borsten.

Als eine dritte, noch mehr reduzierte Form des Dorsalstückes liesse sich etwa noch der *pubescens*-Typus unterscheiden (Fig. 10 D), eine dreieckige, dünne Platte mit ziemlich schmal sklerisierten Seitenrändern und einigen kleinen Borsten in den Hinterecken. Diese Form stellt jedoch offensichtlich nur einen vereinfachten *variabilis*-Typus dar.

Das **Ventralstück** (*ventrale aedoeagi*) (Fig. 9 A, B *vaed*, Fig. 11), der in taxonomischer Hinsicht wichtigste Teil des Aedoeagus, setzt sich zusammen aus einem plattenartigen Vorderteil (Fig. 8, 11 A *pal*), wegen seiner Form bei den Arten der *coarctatus*-Gruppe s. str. *Pala* benannt (Nyholm 1950, S. 200), und zwei mit diesem hinten verbundenen Anhängen (Fig. 8, 11 A *psth*), den **Prosthemen** (*prosthemata*) (Nyholm 1967, S. 18), welche letztere doch ganz reduziert sein können.

Die *Pala* ist bei allen *Cyphones* im Prinzip gleich gebaut wie mannigfaltig auch ihre Form und die Einzelheiten ihres Baues variieren mögen. Sie stellt eine membranöse Platte dar, die ringsum oder wenigstens vorn und an den Seiten  $\pm$  breit versteift und besonders lateral mit einem stark sklerisierten,  $\pm$  breit aufgebogenen Rand versehen ist. Die lateralen Randversteifungen sind hinten miteinander verlötet oder ganz verschmolzen oder aber durch eine Querbrücke verbunden. Nur ausnahmsweise, z.B. bei *putoni* (Nyholm 1964, S. 46 u. S. 45, Fig. 7), fehlt eine derartige Verbindung. Was die Form der *Pala* anbetrifft, so ist sie bei den Arten der *coarctatus*-Gruppe im typischen Falle (Fig. 11 A) länglich viereckig—oval, vorn  $\pm$  breit verrundet, in der *variabilis*-Gruppe sehr vielgestaltig, bald becken- oder ringförmig (Fig. 11 D, E), bald länglich.

An der *Pala* der meisten Arten der *coarctatus*-Gruppe finden sich hinten zwei Gruppen von Sinnesporen. Diese Porengruppen liegen entweder nahe beieinander zu beiden Seiten der Mittellinie, z.B. bei *coarctatus* (Fig. 11 A *ps*), oder meistens voneinander getrennt, lateral. In der Regel sind sie an einer deutlichen Erweiterung der Versteifungskante oder an einer besonderen Membran gelegen, die sich bei einigen Arten, z.B. *pandellei* (Nyholm 1964, S. 45, Fig. 11) und besonders *unguiculatus* (Nyholm 1949, Taf. I, Fig. 1) sackförmig vorstülpt.

Die **Prostheme** weisen in Form und Bau eine ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit auf. Ihre verschiedenen Formen sind einander zum Teil so unähnlich, dass man sie beim ersten Anblick kaum für homologe Gebilde halten möchte. Systematisch einander nahestehende Arten haben doch im allgemeinen verhältnismässig ähnlich gebaute Prostheme, z.B. *variabilis* und *phragmiteticola*, *pubescens* und *punctipennis*. Ausnahmsweise können aber diese auch bei sehr nahe verwandten Arten auffallend verschieden gebaut sein, z.B. bei *hilaris* und *lindbergi*.

In bezug auf die Form lassen sich unter unseren *Cyphones* zwei Haupttypen von Prosthemen unterscheiden, die hakenförmigen (*processus hamiformes*), die bei den Arten der *coarctatus*-Gruppe vorkommen, und die beil-

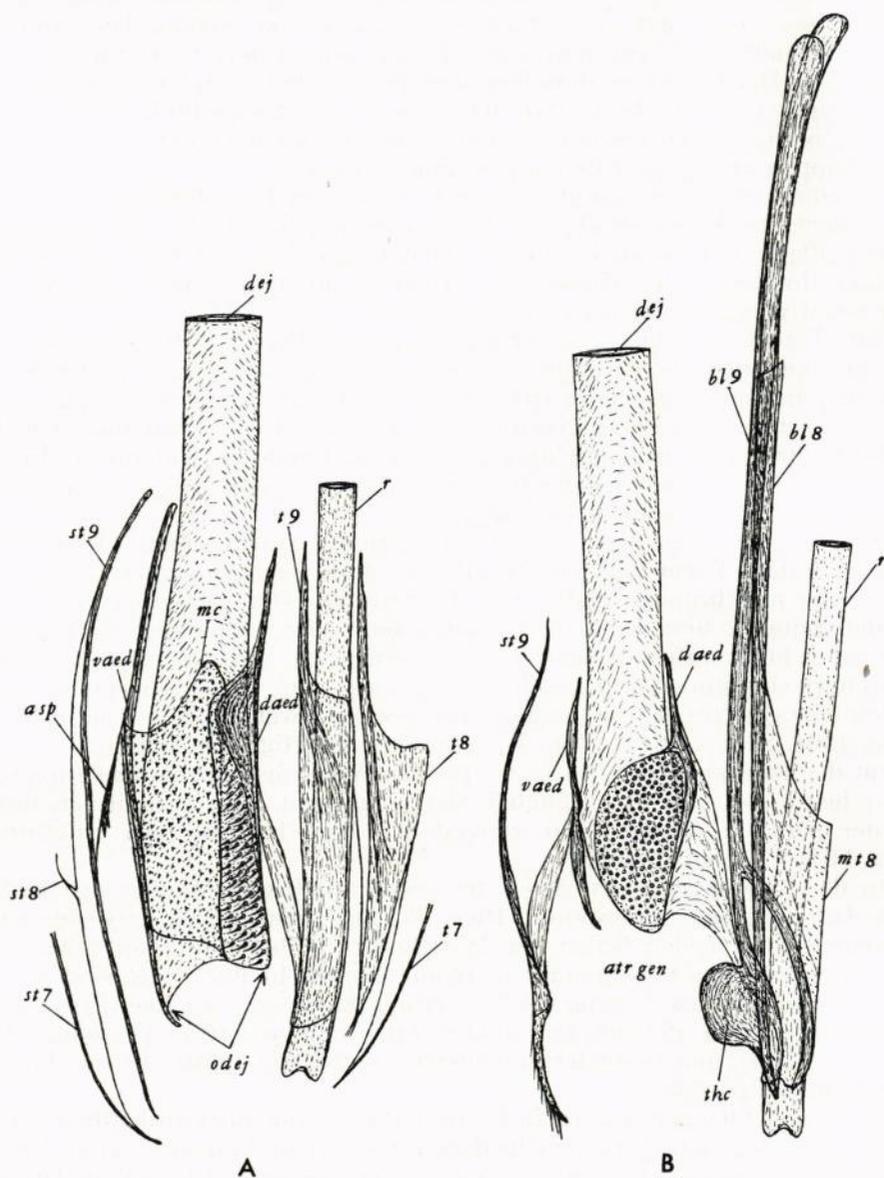


Fig. 9. Aedeagus und Sklerite der letzten Abdominalsegmente von: A. *C. kongsbergensis* ♂. — B. *C. padi* ♂. (150×). — *asp* akzessorisches Sklerit („Stachelbogen“); *atr gen* Genitalkammer; *bl8*, *bl9* Seitenstäbchen des 8. bzw. 9. Tergites; *daed* Dorsalstück des Aedeagus; *dej* Ductus ejaculatorius; *mc* die Aedeagusstücke verbindende Membran; *mt8* membranöser Teil des 8. Tergites; *odej* Mündung des Ductus; *r* Enddarm; *st7*, *st9* 7., 9. Sternit; *st8* rudimentäres 8. Sternit; *t7*, *t8*, *t9* 7., 8., 9. Tergit; *thc* Thecion; *vaed* Ventralstück des Aedeagus. — Text S. 245 ff.

förmigen (*processus securiformes*), die in der *variabilis*-Gruppe als typisch zu betrachten sind. Im übrigen gehe ich auf die verschiedenen Formen der Prostheme und ihren Bau im einzelnen hier nicht näher ein, auch nicht auf die Frage, wie sie morphologisch zu deuten sind, da ich dies in einem besonderen Aufsätze behandeln will.

Die Prostheme können, wie bei den Arten der *variabilis*-Gruppe (Fig. 11 D), unmittelbar am Hinterrande der Pala befestigt sein, und zwar gewöhnlich dicht nebeneinander zu beiden Seiten der Mitte. Dies ist aber offenbar nicht das ursprüngliche Verhältnis. In der zweifelsohne primitiveren *coarctatus*-Gruppe sitzen die beiden Prostheme von der eigentlichen Pala entfernt. Entweder sind sie in diesem Falle, wie bei *coarctatus* (Fig. 11 A), voneinander weit getrennt, an der Spitze je eines *Prosthemophors* (*pph*), eines schenkelartigen, von einem hinteren Fortsatz der Randversteifung der Pala gestützten Gebildes, befestigt oder sie sitzen (bei *impressus* und mit ihm verwandten Arten; s. Nyholm 1964, S. 41 u. S. 45, Fig. 7—12), mit ihren basalen Teilen zu einem einheitlichen Sklerit vereinigt, auf einer mässig stark sklerisierten, von den hinteren Fortsätzen der Pala lateral versteiften und hinten in einen  $\pm$  deutlich abgesetzten Mittellappen ausgezogenen Endplatte des Ventralstückes.

Die Verbindung der Prostheme mit der Pala bzw. dem Prosthemophor oder der Endplatte ist eine mehr oder minder lose, so dass die Prostheme wenigstens eine gewisse Beweglichkeit bewahren. Die Bewegung derselben erfolgt durch in der Pala gelegene, an deren sklerisiertem Rande befestigte Muskeln. Bei *coarctatus* und mit ihm verwandten Arten fällt am mazerierten Ventralstück ein median in der Pala gelegenes, bei Dorsalansicht lanzett- oder degenklingenförmiges Gebilde in die Augen. Besonders bei *coarctatus* und *palustris* ist dieses „Mittelblatt“ (Fig. 11 A *lam*) kräftig ausgebildet, aus drei Lamellen zusammengesetzt, von denen eine mittlere vertikal emporragt, die beiden anderen fast horizontal gestellt sind. Hinten setzt sich dieses Gebilde, an dem die ebengenannte, am Pala-Rand entspringende Muskulatur angreift, in zwei Sehnenstränge (Fig. 11 A *tnd*) fort, welche zur Basis der Prostheme (bei *impressus* und seinen Verwandten zum Mittellappen der Endplatte) ziehen. Diese der Bewegung der Prostheme dienende Vorrichtung ist auch bei den Arten der *variabilis*-Gruppe vorhanden aber in der Regel schwächer entwickelt. Die aussen an den Prosthemen inserierenden Sehnenstränge verbinden sich hier vorn zu einem in der Pala gelegenen, bogenförmigen Stück von bei den einzelnen Arten wechselnder Breite.

Die Prostheme können, wie schon oben bemerkt, der Reduktion bis zu völligem Verschwinden verfallen. Unter den nordischen *Cyphon*-Arten gilt dies von *kongsbergensis* (Fig. 11 B) und *ochraceus* (Fig. 11 C). Auch im übrigen kann das Ventralstück weitgehend reduziert sein. Bei *ochraceus* z.B. ist es als eine etwas unregelmässig geformte, sehr schmale, gegen das proximale Ende etwas verbreiterte Platte ausgebildet, die sich hinten in zwei Schenkel teilt. Median wird diese Platte von einem sklerisierten Streifen durchzogen, der sich hinten in zwei in die Schenkel auslaufende Äste gabelt. Die Reduktion des Ventralstückes ist hier mit einer  $\pm$  ausgesprochenen Asymmetrie desselben verbunden. Auch sonst zeigt das Ventralstück nicht selten eine schwache Asymmetrie, z.B. in der Ausformung der Pala-Spitze. Wahre Asymmetrie des Ventralstückes, wie sie in der Gattung *Hydrocyphon* nicht selten ist (Nyholm 1967, S. 18) und auch sonst unter den Helodiden (*Scirtes*) vorkommt, habe ich dagegen bisher bei keinem *Cyphon* gefunden.

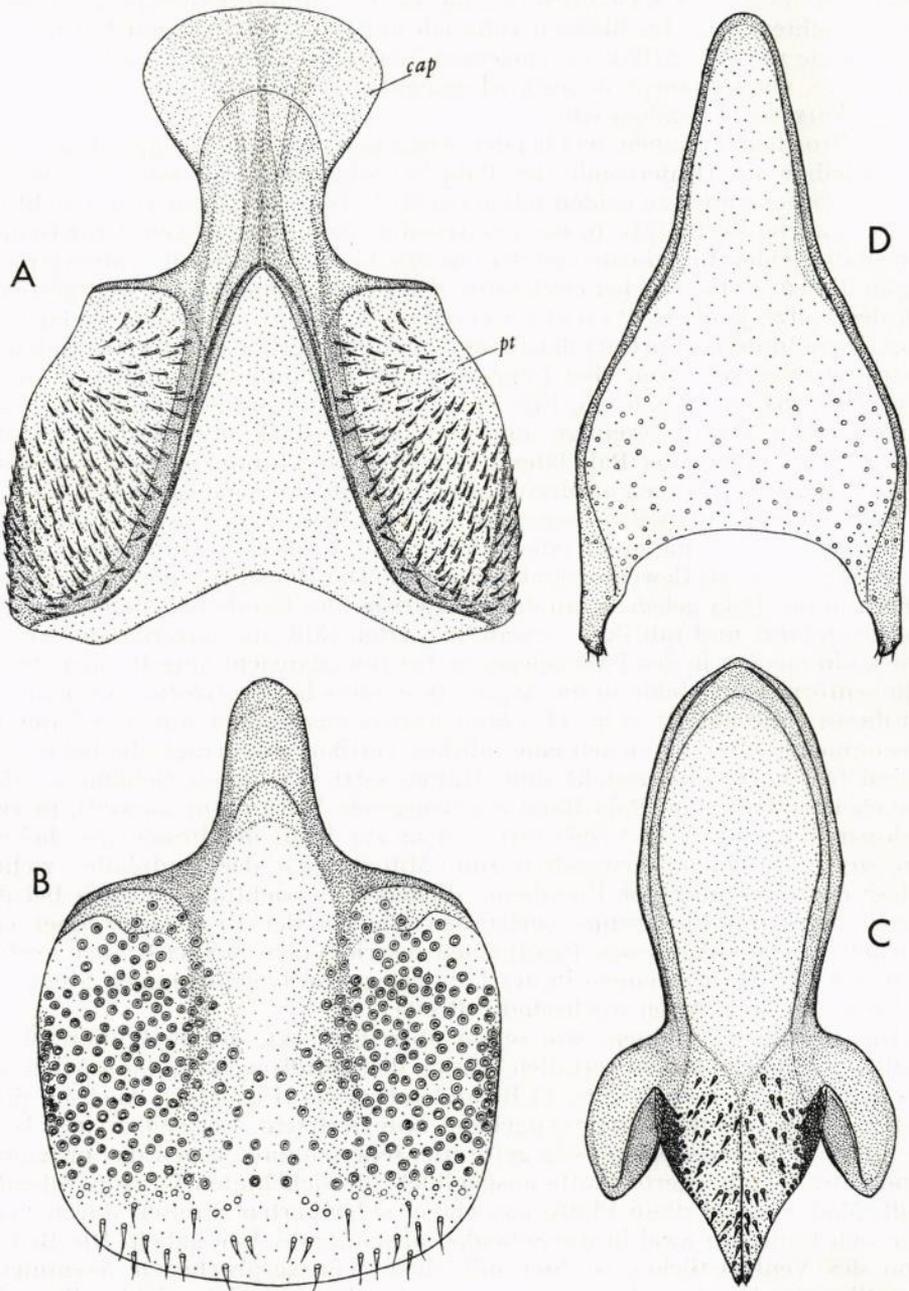


Fig. 10. Dorsalstück des Aedeagus von: A. *C. coarctatus*. (200 $\times$ ). — B. *C. padi*. (290 $\times$ ). — C. *C. variabilis*. (160 $\times$ ). — D. *C. pubescens*. (215 $\times$ ). — (A—D nach Nyholm 1955). — cap Kapulus; pt Pterygium. — Text S. 245.

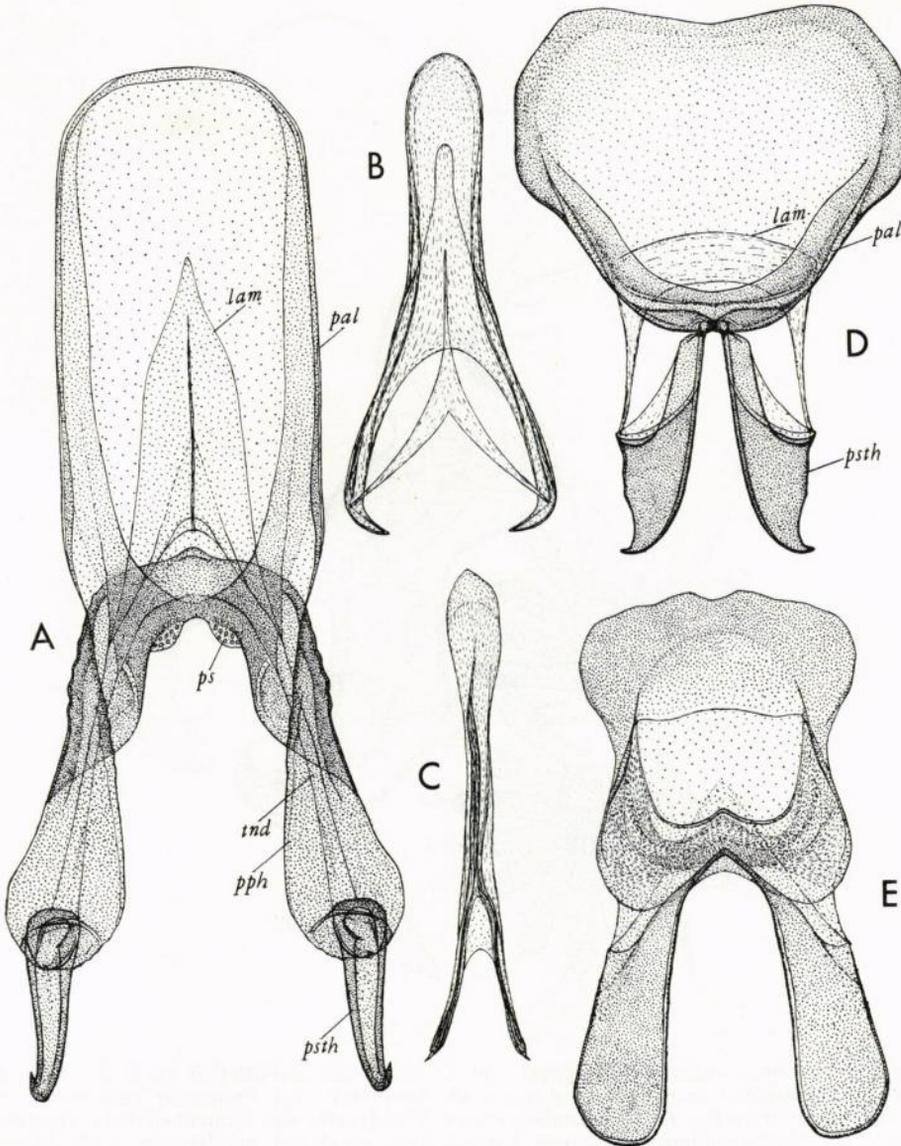


Fig. 11. Ventralstück des Aedeagus von: A. *C. coarctatus*. (150×). — B. *C. kongsbergensis*. (150×). — C. *C. ochraceus*. (150×). — D. *C. variabilis*. (240×). — E. *C. padi*. (300×). (A, D, E nach Nyholm 1955, etwas verändert). — *lam* Mittelblatt; *pal* Pala; *pph* Prosthemphor; *ps* Sinnesporen; *psth* Prosthem; *tnd* Sehnenstrang. — Text S. 247 ff.

### B. Die weiblichen Genitalien

Am weiblichen Geschlechtsapparat der *Cyphones* fällt sofort ein ± stark sklerisiertes Gebilde im vorderen, als geräumige Begattungstasche ausgebildeten Teil der Vagina auf. Ehe ich dieses Gebilde, das ich wegen seiner Funk-

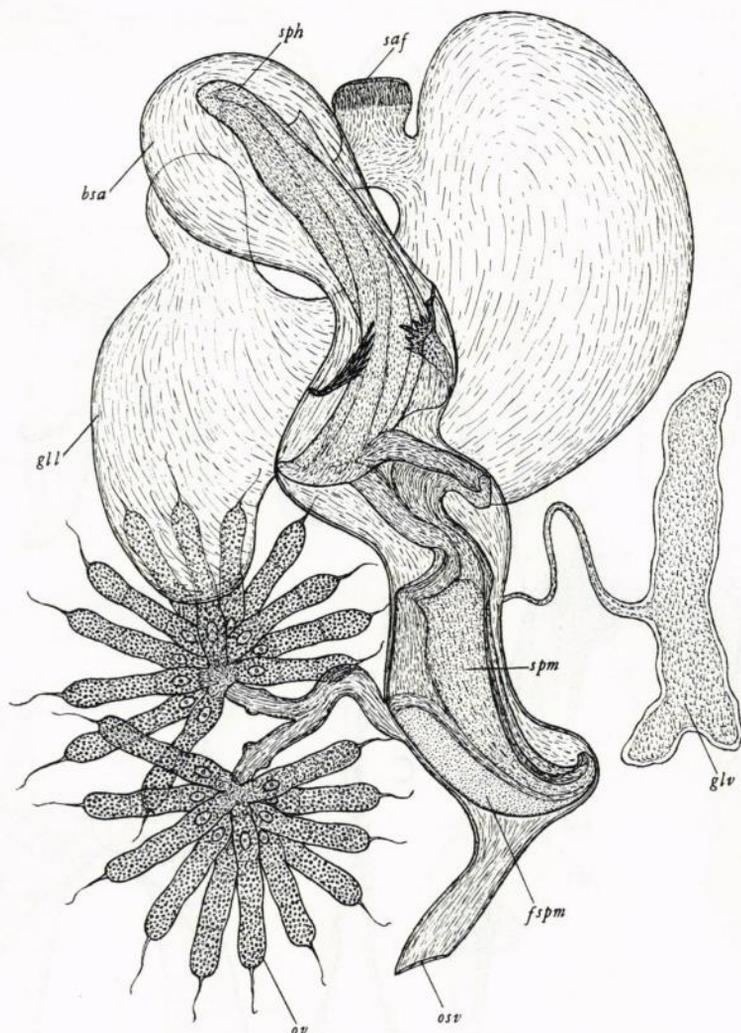


Fig. 12. Weiblicher Geschlechtsapparat von *C. ochraceus*, unmittelbar nach der Kopulation. Spermatophore in der Bursa gelegen, ihr Vorderteil vom Prehensor umfasst. (Etwa 55 $\times$ ). — *bsa* Bursella; *fspm* besonders dünne Wandpartie des Samenbehälters (Spermariums) der Spermatophore; *gll* grosse Anhangsdrüse milchigen Inhalts; *glv* in die Vagina mündende Anhangsdrüse; *osv* Mündung der Scheide; *ov* Eierstock; *saf* sackartig abgesetzter Teil der grossen Anhangsdrüse; *sph* (Vorderende der) Spermatophore; *spm* Samenbehälter der Spermatophore (Spermarium). — Text S. 251 ff.

tion bei der Begattung *Prehensor* benannt habe (Nyholm 1948, S. 2), näher bespreche, seien einige Worte über die übrigen Teile des Genitalapparates gesagt (vgl. Fig. 12).

Die Eierstöcke (Fig. 12 *ov*) gehören zu dem Typ, der von Stein (1847, S. 29) als traubenförmig bezeichnet wird. Doch ist ihr Eierkelch, wie es

Stein (l.c.) auch für „*Cyphon pallidus*“<sup>1</sup> angibt, so kurz sackförmig, dass sie auf den ersten Blick eher als büschelförmig aufgefasst werden. Die Zahl der Ovariolen ist ziemlich gering, bei den von mir untersuchten Arten fast konstant zwölf. Bei *ochraceus* (Fig. 12) fand ich öfters elf Ovariolen am linken, zwölf am rechten Ovarium.

Auf der Dorsalseite der Vagina mündet, der Eintrittsstelle des Eierganges gegenüber oder ein Stück weiter nach vorn, eine Drüse von langgestreckter Form und, besonders bei *variabilis* und *phragmiteticola*, ansehnlicher Länge ein (Fig. 12—16 *glv*), deren Funktion mir unbekannt geblieben ist. Zunächst war ich geneigt, dieses Gebilde trotz der drüsenartigen Struktur seiner Wandung als Samenbehälter anzusprechen, fand aber darin, obgleich ich zahlreiche *Cyphon*-Weibchen sowohl kürzere wie längere Zeit nach der Kopulation untersuchte, nie Spermien. Überhaupt habe ich im Geschlechtsapparat des *Cyphon*-Weibchens Spermien nur in der Vagina um die Einmündung des Eierganges, wo das Sperma aus der Spermatophore entleert wird (vgl. oben S. 245), und im Eiergange selbst angetroffen. Dasselbe war der Fall bei *Microcara testacea* (L.), bei der übrigens jene Drüse besonders gross ist.

Der vorderste Teil der Begattungstasche ist gegen den Rest derselben ± deutlich abgesetzt und zuweilen auch in anderer Hinsicht differenziert. Ich nenne dieses Gebilde *Bursella* (Fig. 12—16 *bsa*). Im einfachsten Falle ist die *Bursella*, wie bei *coarctatus* (Fig. 13) und *ochraceus* (Fig. 12), gerundet blasenförmig. Bei *variabilis* (Fig. 14) und *phragmiteticola* ist sie dorsoventral abgeplattet und ventralwärts umgeklappt (in der Figur jedoch, um die Form besser erkennen zu lassen, aufgerichtet wiedergegeben) und weist eine durch ungleichförmige Verdickung der Chitintima in charakteristischer Weise gemusterte Wand auf.

Die *Bursella* steht durch einen kürzeren oder längeren, weiten Gang mit einem umfangreichen, breitlappigen Organ drüsenartigen Baues in Verbindung, das zur Zeit der Kopulation mit einer milchigen Flüssigkeit strotzend gefüllt (Fig. 12 *gll*), sonst aber flach ausgebreitet ist (Fig. 13—16 *gll*). Ein blasenartig abgesetzter Teil dieses Organs am Anfang des in die *Bursella* führenden Ganges (Fig. 12—16 *saf*) fällt durch die eigenartige Beschaffenheit der Wandung auf, die in der oberen Hälfte inwendig mit dicht gestellten, haarähnlichen Chitinbildungen bekleidet ist, die eine flach napfförmige Schicht bilden. Die Bedeutung dieses Gebildes sowie diejenige des ganzen Organs ist mir noch unbekannt.

Der *Prehensor*. Zum erstenmal wurde der *Prehensor*, oder richtiger das Gebilde, das nunmehr so genannt wird, in der Literatur von Stein (1847) erwähnt aber nicht näher beschrieben. Unter den die Helodiden betreffenden Notizen, die sich bei diesem Autor finden und von denen ich schon oben ein paar besprochen habe, sind diejenigen über „*Cyphon pubescens*“ von besonderem Interesse. (Über diesen Namen s. unten, Fussnote 1!) S. 72 heisst es: „Auch die den Elateriden sehr nahe verwandten *Cyphoniden* schliessen

<sup>1</sup> Mit *Cyphon pallidus* dürfte bei Stein *Helodes minuta* (L.) gemeint sein, obwohl seine Angabe (S. 129), *Cyphon pallidus* habe „nur einen aus einer rundlich blasenartigen Samenkapsel und einem kurzen Samengang bestehenden Samenbehälter der an der Basis der keulenförmigen Begattungstasche, der Einmündung des Eierganges gegenüber eingefügt ist“, nicht auf *H. minuta* passt, ebensowenig wie auf irgendeine andere europäische Helodide. Von der Gattung *Cyphon* im modernen Sinne erwähnt Stein nur „*pubescens*“, damals eine Mischart.

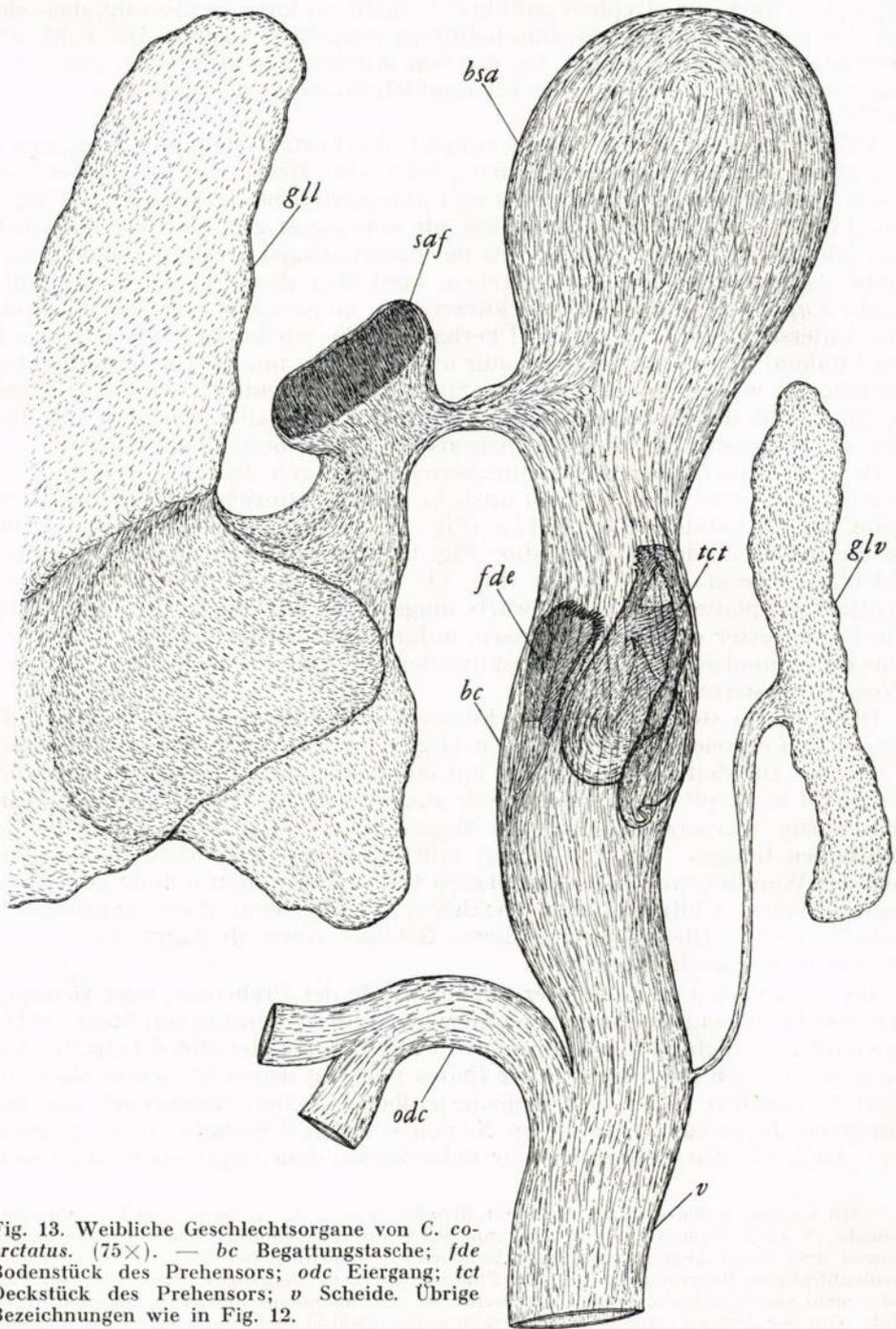


Fig. 13. Weibliche Geschlechtsorgane von *C. coarctatus*. (75 $\times$ ). — *bc* Begattungstasche; *fde* Bodenstück des Prehensors; *odc* Eiergang; *tct* Deckstück des Prehensors; *v* Scheide. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 12.

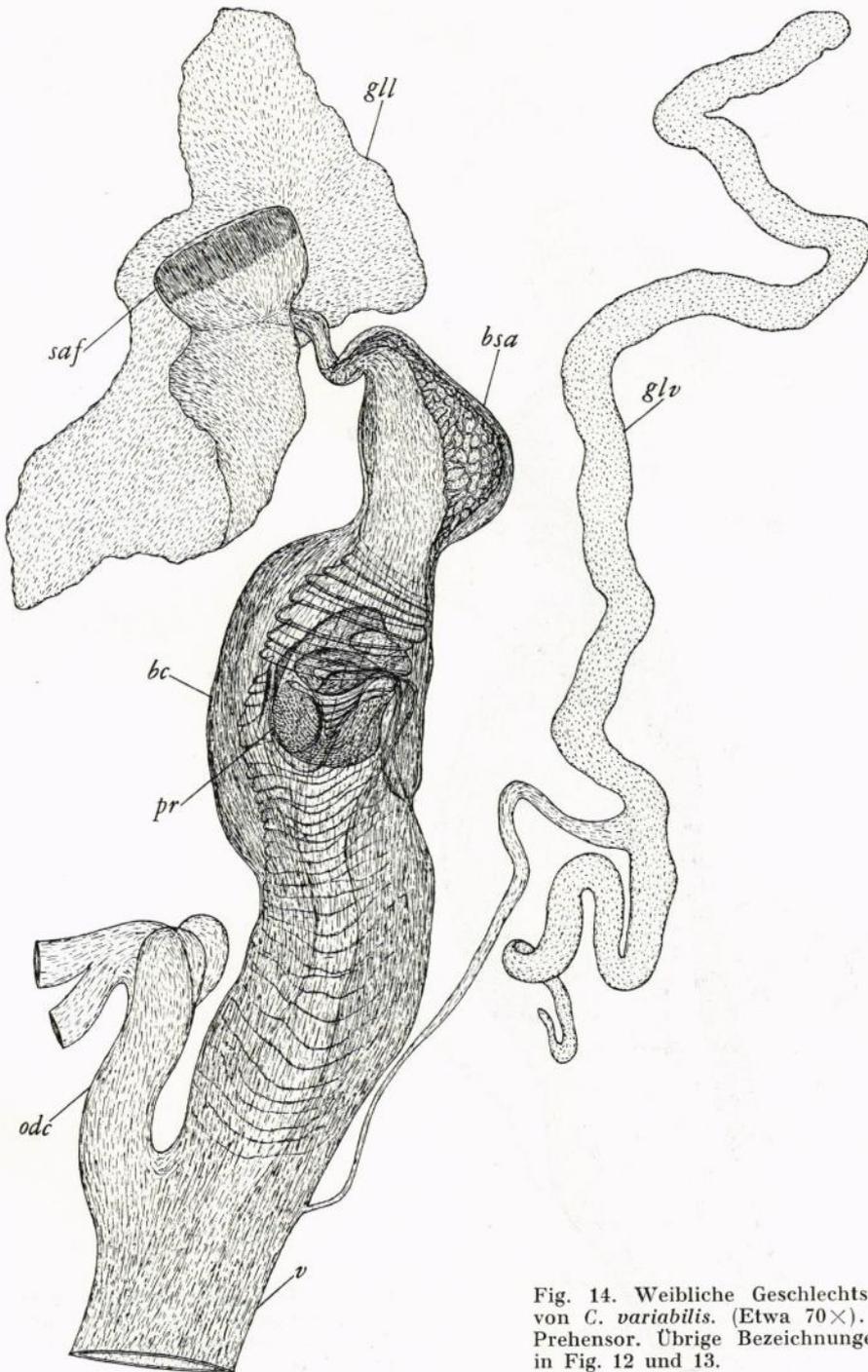


Fig. 14. Weibliche Geschlechtsorgane von *C. variabilis*. (Etwa 70×). — *pr* Prehensor. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 12 und 13.

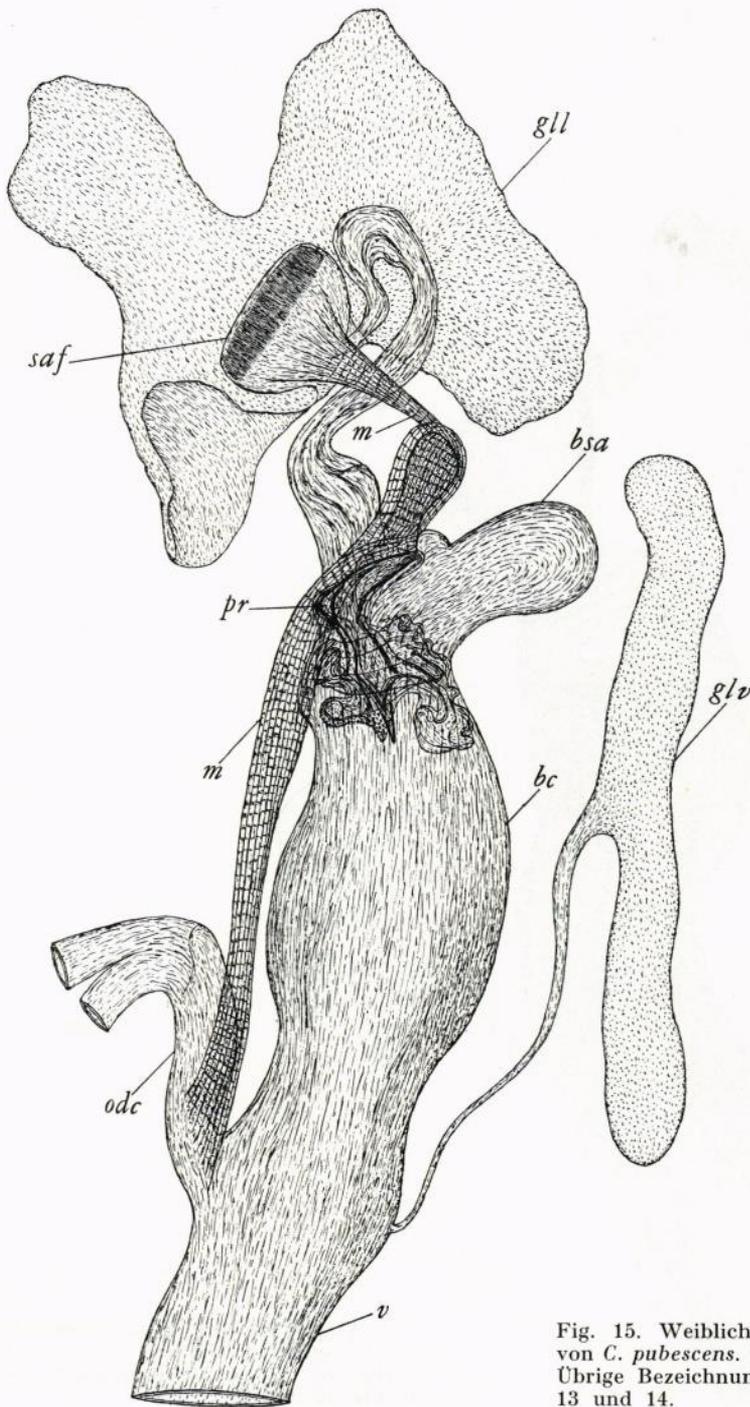


Fig. 15. Weibliche Geschlechtsorgane von *C. pubescens*. (75 $\times$ ). — *m* Muskel. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 12, 13 und 14.

sich ihnen im Bau der Geschlechtsorgane an, namentlich fand ich bei *Cyphon pubescens* eine überaus lange und weite, unregelmässig gewundene, darmartige Begattungstasche, deren Strukturverhältnisse aber im Einzelnen so complicirt sind, dass ich für jetzt noch keine genauere Beschreibung zu geben im Stande bin.“ Und S. 79 fährt der Verfasser, nachdem er die „Bewaffnung“ in der Begattungstasche verschiedener Elateriden beschrieben hat, folgendermassen fort: „Aehnliche Bewaffnungen, wie die beschriebenen, zeigte die Epithelialhaut der Begattungstasche von *Athous haemorrhoidalis*, *Throscus adstrictor*, *Cyphon pubescens*, *Attagenus pello*; sie sind aber zum Theil so complicirter Art, namentlich bei *Cyphon*, dass ich ohne erläuternde Abbildungen ganz unverständlich zu bleiben fürchten muss.“

Gemeint sind hier offenbar die Strukturen, die zusammen den Prehensor bilden. Ganz richtig werden sie als Bildungen von derselben Art wie die „Bewaffnungen“ in der Begattungstasche der Elateriden aufgefasst. Mit diesen verglichen ist aber der Prehensor des *Cyphon*-Weibchens, wie auch Stein andeutet, viel komplizierter gebaut. Vor allem ist bei *Cyphon* aus diesem Teil der Bursa ein selbständiges Organ geworden, dem bei der Kopulation eine ganz besondere, aktive Rolle zukommt (vgl. unten S. 262 ff.). Geschaffen wurde dieses Organ dadurch, dass sich gewisse Partien der Chitintima der Bursa vielfach in Falten legten, mehr oder minder stark verdickt und sklerisiert wurden und somit einen Komplex von untereinander durch unsklerisierte Teile der Bursawand mehr oder minder eng verbundenen Skleriten bildeten.

Seiner Funktion nach ist der Prehensor, wie der Name besagt, ein Greiforgan, dessen Aufgabe bei der Kopulation darin besteht, die aus der männlichen Geschlechtsöffnung hervorgepresste Spermatophore zu umfassen und sie beim Einziehen in die Bursa festzuhalten. Zu diesem Zweck sind seine Sklerite gegeneinander beweglich und in manchen Fällen inwendig mit zahlreichen Zähnen oder Dörnchen bewaffnet, welche die Sklerite fest in der Spermatophore verankern und deren Zurückgleiten verhindern sollen. Zwei funktionelle Typen des Prehensors lassen sich unterscheiden. Beim ersten sind die greifenden Elemente so gelegen, dass sie in der Vertikalebene gegeneinander bewegt werden und die Spermatophore also von oben und unten her zwischen sich greifen, beim zweiten sind sie so gestellt, dass sie sich zum Umfassen der Spermatophore von den Seiten her gegeneinander verschieben (vgl. Fig. 17 A und B). Im letzten Falle können sie auch durch ein dorsal oder ventral gelegenes Element in ihrer Wirkung unterstützt werden.

Auf eine detaillierte Beschreibung des Prehensors der einzelnen *Cyphon*-Arten muss ich hier verzichten. Es seien nur seine beiden morphologischen Haupttypen, die ich schon früher (Nyholm 1948, S. 2) unterschieden habe, nämlich der bilamellare und der konfuse Typus, kurz besprochen und durch je ein Beispiel erläutert.

Beim bilamellaten Prehensor ist die Sklerisierung der Bursawand auf einen dorsalen und einen ventralen Bezirk beschränkt. Es werden somit zwei getrennte, lateral durch unsklerisierte Partien der Intima miteinander verbundene Elemente gebildet, das dorsal gelegene Deckstück (*tectulum*) und das ventrale Bodestück (*fundale*), von denen das Deckstück in der Regel grösser ist und in Ruhelage des Organs das Bodestück wenigstens lateral von oben her umfasst. Wenn das Organ in Funktion tritt, werden die

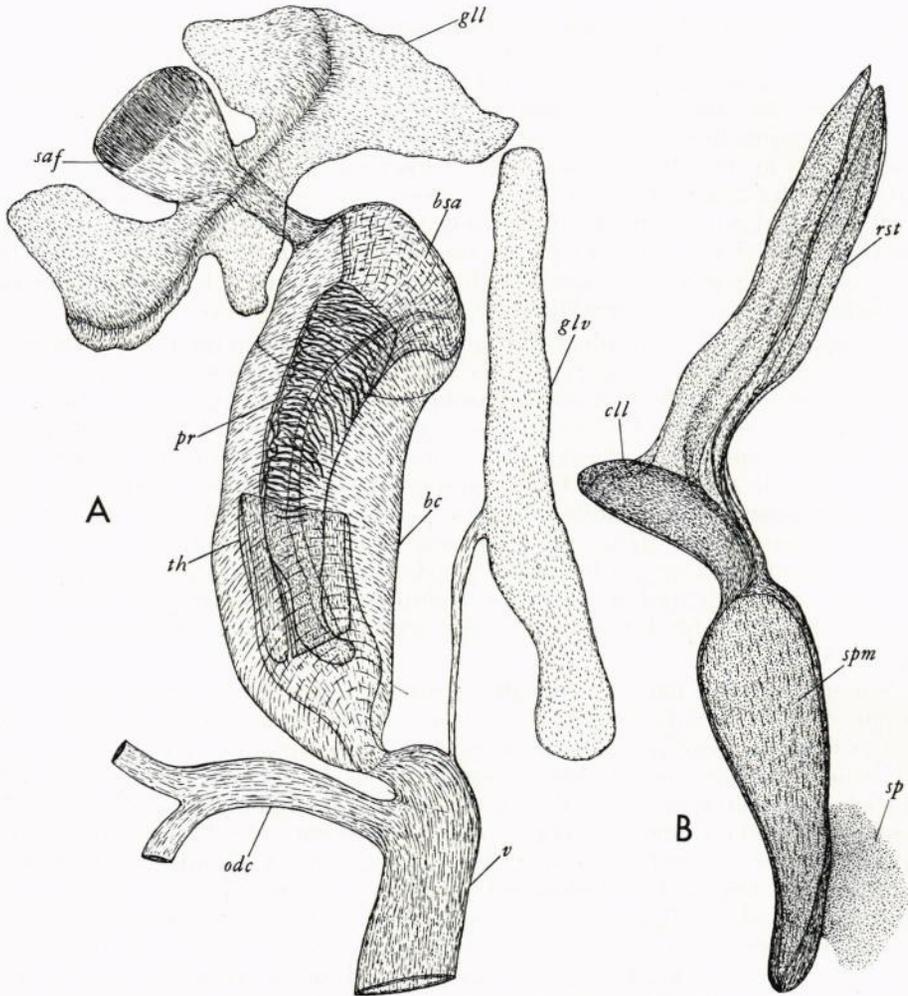


Fig. 16. A. Weibliche Geschlechtsorgane von *C. padi*. (75 $\times$ ). — B. Spermatophore von *C. coarctatus*. (50 $\times$ ). — *cll* Mittelstück; *rst* Vorderteil; *sp* Samen; *spm* Samenbehälter (Spermarium); *th* Theke. Übrige Bezeichnungen (in A) wie in Fig. 12–14. — Über A Näheres im Text S. 263, über B S. 245.

beiden Stücke, um die Spermatophore zwischen sich fassen zu können, zuerst auseinander bewegt.

Der bilamellare Prehensor, der offenbar zum ersten der soeben besprochenen funktionellen Typen des Organs gehört, ist für die Arten der *coarctatus*-Gruppe charakteristisch. Von zahlreichen Unterschieden im einzelnen abgesehen, ist er durchweg sehr einheitlich gebaut. Als Beispiel können wir den Prehensor von *coarctatus* wählen (Taf. II A, Fig. 17 A; vgl. auch Fig. 13). Dieser kann, von oben gesehen, etwa mit einem umgekehrten, sehr niedrigen Schächtelchen verglichen werden, dessen Boden und Kanten vom Deckstück gebildet sind, und in welches das Bodestück, bei Ruhelage des Organs, wie

ein zu klein ausgefallener Deckel eingepresst ist. Das Deckstück (Fig. 13 *tct*) besteht aus zwei breiten, median nur schmal getrennten Seitenstücken (Taf. II A, Fig. 17 A *pls*), über welche die verdickte Intima von der Seite her in eine Falte (*ipl*) gelegt ist, und deren stärker sklerisierte Seitenränder sich vorn zur Bildung eines einheitlichen, schmalen Bogens (*aa*) vereinigen. Daneben findet sich, was gerade für diese Art charakteristisch ist, weiter nach hinten noch eine bogenförmige Verbindung zwischen den Seitenstücken (*ap*). Der vordere Bogen trägt vorn beiderseits der Mittellinie eine Gruppe kammartig gestellte, schräg nach unten gerichtete Zähne. Das Bodenstück (*fde*) ist eine einfache, dreieckige Platte, die in der vorderen Hälfte mit in Bogenreihen angeordneten Dörnchen bewehrt ist, welche nach vorn zu stärker werden, um am Vorderrande in kräftige, schlanke, stachelartige Dorne überzugehen. Auf der Ventralseite ist das Stück in der Mitte mit einem Längskamm versehen, der als Muskelansatzstelle dient.

Der konfuse Prehensor, den Arten der *variabilis*-Gruppe eigen, ist dem zweifelsohne ursprünglicheren bilamellaten Typus gegenüber komplizierter gebaut. Die Intima der Bursawand ist in grösserem Umfange als bei diesem sklerisiert und die sklerisierten Teile sind untereinander fester verbunden und weitgehend verschmolzen, gleichsam zu einem einheitlichen Gebilde „zusammengegossen“. Übrigens tritt der konfuse Typus des Prehensors in den verschiedensten Formen auf, welche einander zum Teil so unähnlich sehen, dass sich ihre einzelnen Teile kaum oder gar nicht homologisieren lassen. Man vergleiche z.B. die Prehensoren von *variabilis* und *padi* (Taf. III A—B und C). Nahe verwandte Arten können wiederum grosse Übereinstimmung im Bau des Prehensors zeigen, wie z.B. *pubescens* und *punctipennis*, *padi* und *lepidulus* (Nyholm 1968, S. 252, 253 Fig. 2 A), *hilaris* und *lindbergi*. (In noch höherem Grade gilt dies für den viel einförmiger gebauten bilamellaten Typus des Prehensors.) Auch eine einigermaßen sichere Homologisierung der Bauelemente des konfusen Prehensors mit dem Deck- bzw. Bodenstück des bilamellaten oder Teilen derselben ist nur ausnahmsweise möglich.

Der Prehensor von *variabilis* mag als Beispiel des konfusen Typus beschrieben werden (s. Taf. III A—B, Fig. 17 B; vgl. auch Fig. 14). Der Hauptteil des Organs wird von einem Skleritenkomplex gebildet, dessen Mittelpartie (Taf. III B *pam*) vorn einheitlich, auf der Unterseite breit rinnenförmig ist, hinten sich dagegen in zwei grosse, vertikal gestellte, nach hinten divergierende, etwa löffelförmige Lappen spaltet, welche an der Innenseite mit dem Rande parallel laufenden Bogenreihen von abgeplatteten Zähnen bewehrt sind. Vorn geht jeder dieser Greiflappen (Taf. III B, Fig. 17 B *lpr*) durch eine schmale Verbindung in einen grossen, transversal und vertikal gestellten, buckligen, etwa ohrmuschelförmigen Seitenlappen (*lla*) über, mit dem sich hinten noch ein kleineres, längsgestelltes Sklerit (*lac*) weichhäutig verbindet. Ventral von den Greiflappen, den Raum zwischen ihnen unten abschliessend, befindet sich eine ziemlich schlecht abgegrenzte Platte, die auf der Oberseite mit kleinen Stacheln dicht besetzt ist (Fig. 17 B *lsp*). Ob diese Platte als ein rudimentäres Homologon des Bodenstückes des bilamellaten Prehensors anzusprechen ist, in welchem Falle der ganze übrige Skleritenkomplex als dem Deckstück desselben homolog aufzufassen wäre, lasse ich vorläufig dahingestellt sein. Vor dem hier beschriebenen Skleritenkomplex, der den eigentlichen Prehensor darstellt, bildet die Intima eine Anzahl

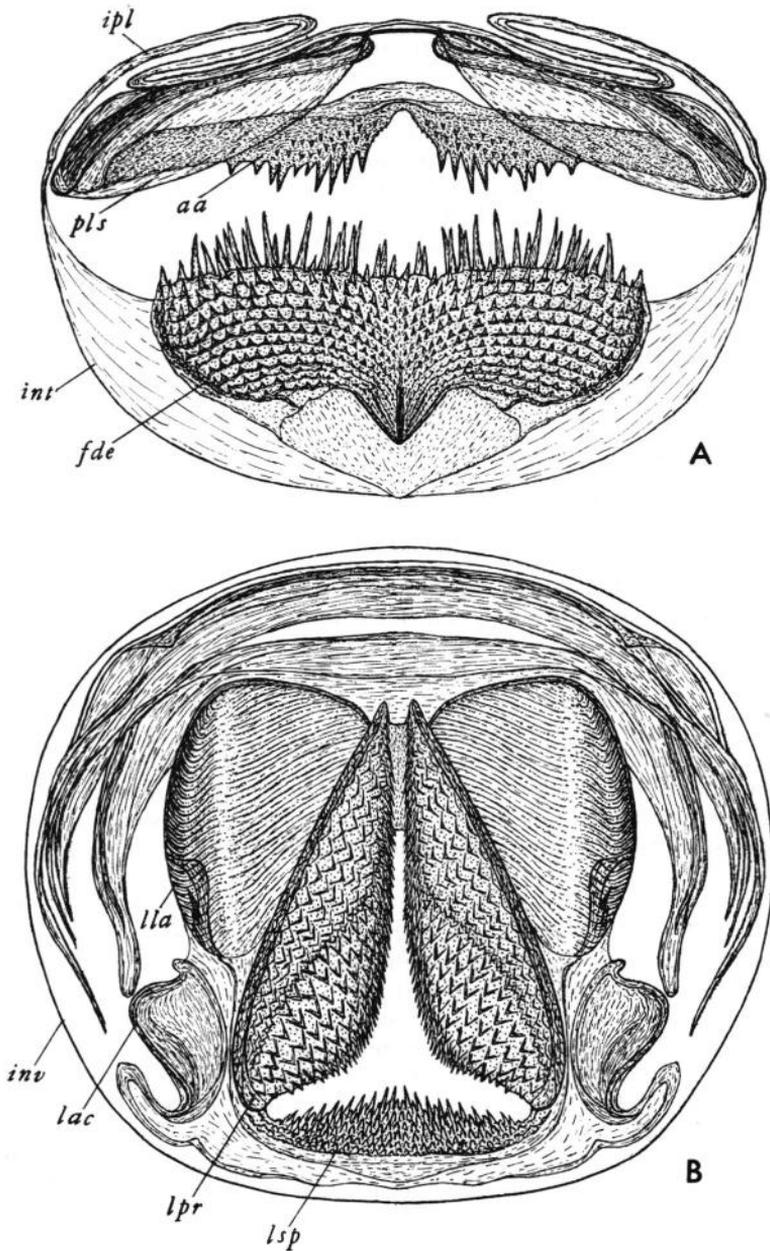


Fig. 17. Prehensor von: A. *C. coarctatus*, Ansicht von hinten; Deckstück horizontal, Bodenstück der Länge nach etwas schräg zur Waagerechten gestellt, letzteres also etwas schräg von oben gesehen. (190×). — B. *C. variabilis*, in Kopulationslage, von hinten betrachtet. (240×). — aa vordere Bogen des Deckstückes; fde Bodenstück; int unverdickte Intima der Bursa; inv Intima der umgestülpten Bursa, quer durchschnitten; ipl Falte der verdickten Intima der Bursa; lac Nebenlappen; lla Seitenlappen; lpr Greiflappen; lsp Stachelplatte; pls Seitenteil des Deckstückes. — Vgl. Taf. II A und III A u. B. Näheres im Text S. 258 ff.

knorpelartige, durch weichhäutigere Partien verbundene, nach hinten an Breite zunehmende Ringe, die einander zum Teil überlagern, indem jeder ein Stück auf den Vorderteil des nächstfolgenden übergreift. Die hinteren Ringe umhüllen wie eine Kappe den vorderen Teil des eigentlichen Prehensors.

Hinsichtlich der Funktion gehört der *variabilis*-Prehensor zum zweiten der oben besprochenen Typen. Aus dem bei der Kopulation zur Vaginalöffnung verschobenen Organ ragen die Greiflappen hervor (vgl. Fig. 17 B), um zwischen sich den Vorderteil der Spermatophore zu fassen, zu dessen Festhalten auch die ventrale Stachelplatte beiträgt.

Schliesslich wäre noch der Prehensor des ostsibirischen *C. wuorentausi* zu erwähnen, der unter den Prehensoren der mir bekannten paläarktischen *Cyphones* einzig dasteht. Er setzt sich aus zwei grossen, lateral gestellten Stücken zusammen, die der Form nach mit den Schalen einer Muschel oder der napfförmigen Schale gewisser Gastropoden verglichen werden könnten (Taf. II B). Das linke Stück ist einfach zugespitzt, einer *Ancylus*-„Mütze“ ähnlich, das rechte hat hinter dem Scheitel einen grossen, muldenförmigen Eindruck, dessen gekielter Boden kammartig nach innen vorspringt. Beide „Schalen“ haben ferner dorsal an der Innenseite einen mondsichelförmig gebogenen Kamm. Dorsal von diesen beiden Stücken findet sich noch ein kleines, unregelmässig viereckiges Stück vor, das deutlich den Charakter des Rudiments aufweist. (In der Beschreibung von *wuorentausi* (Nyholm 1949, S. 5) wird diese Platte fälschlich als ventral gelegen angegeben.)

Wie dieser Prehensor funktioniert, konnte ich an meinen an Trockenmaterial gemachten Mazerationspräparaten nur mutmassungsweise ermitteln, zumal ich die Spermatophore der Art nicht gesehen habe. Wenn der Prehensor als Greiforgan dienen soll, werden die beiden schalenförmigen Stücke gegeneinander gezogen und das eine in das andere mehr oder minder weit geschoben. Ansatzstellen für die dies bewirkende Muskulatur bieten die vorhin erwähnten Kämme der „Schalen“. Antagonistisch arbeiten Muskeln, die an stummelförmigen Fortsätzen nahe dem Scheitel der „Schalen“ inserieren. Allein die Spermatophore, welche sich zwischen diesen geräumigen „Schalen“ greifen und festhalten lässt, wäre höchst interessant zu schauen!

### 3. Die Kopulation

Suus cuique mos est.  
Terentius

Aus dem Bau der Begattungsorgane der *Cyphones* geht ohne weiteres hervor, dass sich die Kopulation bei diesen Käfern nicht auf die in der Ordnung sonst übliche Weise vollziehen kann, d.h. dadurch, dass der Samen, frei oder in einer Spermatophore eingeschlossen, durch Einführung des männlichen Begattungsgliedes in den weiblichen Geschlechtsapparat übergeführt wird, wobei das Weibchen nur die passive Rolle der Empfängerin des Spermas bzw. der Spermatophore zu spielen hat. Bereits Sharp & Muir (1912, S. 544) bemerken über den von ihnen untersuchten *Cyphon coarctatus*: „By the structure of the indifferentiated internal sac, etc., we had considered it probable that the copula did not take place in the usual manner in this form, but that it was possible that the female „ovipositor“ was inserted into the

large median orifice. An observation of the senior author adds strength to this supposition, but it needs more confirmation; —.“ Die hier ausgesprochene Mutmassung ist, wie sich durch meine Untersuchungen herausgestellt hat, im Prinzip richtig. Die volle Wahrheit ist aber damit nicht gesagt. Denn es ist nicht damit genug, dass der weibliche „Ovipositor“ an die männliche Geschlechtsöffnung appliziert wird, was schon ein alleinstehendes Verhältnis unter den Koleopteren sein dürfte, sondern ein Teil des weiblichen Geschlechtsapparates ist, wie schon oben (S. 244) bemerkt, zu einem besonderen Kopulationsorgan, dem Prehensor, umgebildet. An der eigentlichen Kopulation beteiligt sich somit das Weibchen ebenso aktiv wie das Männchen.

Wir haben es hier augenscheinlich mit dem Endergebnis einer innerhalb der Familie Helodidae erfolgten Entwicklung zu tun. Diese Entwicklung betrifft sowohl die männlichen wie die weiblichen Kopulationsorgane. Schon bei *Helodes* und *Microcara* finden sich in der Bursa sklerisierte Wandpartien vor. Es handelt sich freilich dabei um unkomplizierte Strukturen und der Schritt ist noch gross zum hochspezialisierten Prehensor der *Cyphones* und *Hydrocyphones*. (Bei *Prionocyphon*- und *Scirtes*-Arten kommen in der Bursa zum Teil stark sklerisierte Bildungen vor, die, nach dem Bau zu urteilen, als Prehensoren fungieren könnten. Etwas Bestimmtes über ihre Funktion vermag ich jedoch zur Zeit nicht zu sagen, da ich die Kopulation noch nicht studieren konnte.) Was den Aedoeagus anbetrifft, so lässt sich die Entwicklung von der noch wenig umgebildeten Form des Organs bei *Helodes* über von *Microcara* und anderen Gattungen vertretene Mittelstufen bis zum stark umgewandelten Aedoeagus bei *Cyphon* und *Hydrocyphon* schon unter Heranziehung lediglich der europäischen Vertreter der Familie ziemlich gut verfolgen.

Diese Umwandlungen der Kopulationsorgane mussten zwangsläufig eine Veränderung der Kopulationsweise unter den Helodiden mit sich führen. Bei *Helodes* geht, aus dem Bau der Kopulationsorgane zu schliessen, die Begattung auf normale Weise vor sich. Durch eigene Beobachtungen konnte ich feststellen, dass dies mit Sicherheit von *Microcara* gilt. Der Aedoeagus wird bei *Microcara*, zweifelsohne auch bei *Helodes*, in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt, um die Spermatophore zu überbringen. Das kann nun auch bei *Cyphon* vorkommen. Wie man aus Taf. IV ersieht, wird bei *C. kongsbergensis* der Aedoeagus ein Stück weit in die Vagina eingesteckt, wobei gleichzeitig der Prehensor ihm entgegen nach hinten verschoben wird, um die Spermatophore abzuholen.

Ob der Aedoeagus auch bei anderen *Cyphon*-Arten als Reminiszenz einer normalen Kopulationsweise, wenigstens vorübergehend, in den weiblichen Körper eingeführt wird, weiss ich nicht. Bei den übrigen Arten, deren Kopulation ich studieren konnte, nämlich *coarctatus*, *ochraceus*, *variabilis*, *phragmiteticola*, *pubescens* und *padi*, habe ich so etwas nicht gesehen. Bei *coarctatus* und anderen Arten, die ein mit grossen Prosthemen ausgerüstetes Ventralstück besitzen, dürfte ein Eindringen des Aedoeagus in die Vagina kaum möglich sein. Auch in den Fällen, wo die Aedoeagusklerite sehr stark reduziert worden sind, wie bei manchen Arten der *variabilis*-Gruppe, dürfte das Organ nicht als Begattungsglied fungieren können.

Die Regel dürfte also bei *Cyphon* sein, dass das Männchen sich bei der Kopulation darauf beschränkt, die Mündung des Ductus an den Prehensor

zu applizieren, wenn das Weibchen diesen bis zur Vaginalöffnung oder mehr oder minder weit aus ihr heraus geschoben hat. Das Verschieben des Prehensors in die Kopulationslage erfolgt dadurch, dass sich die Bursa wie ein Handschuhfinger umstülpt. Bei diesem Vorgang wie bei Rückkehr des Organs in die Ruhelage spielt ausser der Muskulatur des Genitalapparates und die Elastizität der Bursawand auch die Erhöhung bzw. Erniedrigung des Blutdruckes im Abdomen eine wesentliche Rolle.

Taf. V zeigt den Prehensor von *ochraceus* in Kopulationslage, in A von oben, in B von der Seite gesehen. (Um den Prehensor deutlicher sichtbar zu machen, ist in A die Wand der Vagina zwischen den beiden Hälften des 9. Sternites entfernt und diese auseinandergerückt.) Der hintere Teil des Organs, welcher durch schmale Streifen verdickter Intima versteift ist aber keine Sklerisierungen aufweist, befindet sich in und ausserhalb der Vaginalöffnung, der vordere Teil mit dem aus Deck- und Bodenstück gebildeten Greifapparat etwas innerhalb derselben. Um den Prehensor herum bildet die umgestülpte Begattungstasche einen im Leben mit Körperflüssigkeit prall gefüllten, im abgebildeten Präparat zusammengefallenen Sack.

Die gleiche Lage während der Übertragung der Spermatophore wie bei *ochraceus* nimmt der Prehensor auch bei den übrigen Arten ein, bei denen ich dieses Stadium der Kopulation studieren konnte, mit Ausnahme von *padi*. Bei *padi* ist die Entwicklung des Prehensors zum Kopulationsorgan noch einen Schritt weiter gegangen, indem er bei diesem *Cyphon* nach Art eines wahren Begattungsgliedes in den männlichen Körper eindringt.

Der Prehensor ist bei *padi* auffallend langgestreckt, aus einem Mittelstück und zwei Seitenstücken zusammengesetzt (Taf. III C; vgl. Fig. 16 A, 18, Taf. VI). Das Mittelstück ist auf der Oberseite gekielt, nach vorn stark verschmälert, am vorderen Ende dorsalwärts gebogen, hinten in zwei breit lappenförmige Fortsätze gespalten. Die der Länge nach gewölbten, von zahlreichen feinen, quer verlaufenden Verdickungsleisten gerippten Seitenstücken liegen wie die beiden Klappen einer Schote zu beiden Seiten des Mittelstückes. Auch die Seitenstücke sind hinten mit einem Fortsatz versehen, der sich mit dem Mittelstückfortsatz derselben Seite verbindet. Die beiden hinteren, schräg zur Senkrechten gestellten Lappen (Fig. 18 A, C *ppr*), die am *padi*-Prehensor sofort auffallen, sind somit aus zwei an den Rändern verschmolzenen Lamellen zusammengesetzt, von denen die untere dem Mittelstück, die obere dem Seitenstück angehört. Das Mittelstück ist mit der Innenseite der Seitenstücke membranös verbunden, diese verbinden sich ihrerseits miteinander ventral durch eine dünne Membran, die übrigens die Seitenstücke bis zur Basis der Hinterlappen bekleidet und sich auch weiter nach hinten fortsetzt (vgl. unten). So entsteht ventral vom Mittelstück ein hinten und vorn offener Raum, der die Spermatophore aufnimmt. Am Vorderende des Prehensors geht dieser Raum in einen sehr weiten, dünnhäutigen Sack über, der vorn an der dorsalen Mittellinie der Bursella befestigt ist. In diesem Sack findet man öfters Reste der zerbröckelten Spermatophore.

Hinten ist der Prehensor in ein besonderes Gebilde der Bursa, die *Theke*, eingesteckt. Die Wand der Theke ist ventral sehr dünn, dorsal und seitlich dagegen durch eine breite, im ganzen hufeisenförmige Sklerisierung versteift, die auf der Dorsalseite median nach hinten vorgezogen ist. Die Begrenzung der sklerisierten Partie wird in Fig. 18 A, C—E durch die Linien  $x-x_1$  und  $y-y_1$  angegeben. Mit dem Vorderrande der Theke ist der Prehensor membranös

verbunden, indem sich die oben erwähnte, den Prehensor bekleidende Membran bis zum Vorderrande der Theke fortsetzt. Die Membran ist indessen in die Theke hinein in eine Falte gelegt, wodurch eine sackförmige Einstülpung, unten membranöser Sack genannt, gebildet wird (Fig. 18 B *sm*), die den in der Theke steckenden Teil des Prehensors ringsum umgibt. Die innere, vorn am Prehensor befestigte Wand des membranösen Sackes wird (Fig. 18, Taf. VI) mit *mpr*, die äussere, am Rande der Theke befestigte mit *mth* bezeichnet. Vom Boden des Sackes entspringt ventral eine breite Duplikatur (*dpl*), welche sich fast über die ganze Breite des Prehensors zwischen den Fortsätzen erstreckt und in der Ruhelage des Prehensors, zu einer dünnen Platte zusammengefaltet, ins Innere des Prehensors verlegt ist, die innere Wand des membranösen Sackes einbuchtend. (In Fig. 18 A, C und D ist diese Duplikatur, um überhaupt sichtbar zu werden, aus ihrer natürlichen Lage ventralwärts herausgerückt wiedergegeben.)

Um das Bild der hier beschriebenen Verhältnisse klarer zu machen, ist in Fig. 18 C der Prehensor aus der Theke so weit wie möglich herausgezogen abgebildet. Wie diese Figur zeigt, ist der Umschlagrand der Membran (=der Boden des membranösen Sackes) auch in dieser Lage deutlich markiert.

Bei der Kopulation wird der Prehensor folgendermassen durch die Vagina nach hinten befördert. Durch Einpressen von Körperflüssigkeit in den den Prehensor umgebenden membranösen Sack wird zunächst die Theke durch Einrollung vom Vorderrande her umgekehrt, worauf der Einrollungsprozess auf die Vaginalwand übergreift. So wird der Prehensor, von dem ausgespannten membranösen Sacke und der umgekehrten Theke umgeben, allmählich durch die Vagina, unter stetigem Nachrollen deren Wand, nach hinten und schliesslich durch die Geschlechtsöffnung nach aussen geschoben, um darauf in die Genitalkammer des Männchens eingeführt zu werden. Beim Eindringen des Prehensors in das männliche Abdomen wird durch erhöhten Druck im membranösen Sacke auch die Duplikatur ausgestülpt (Fig. 18 E *dpl inv*). Der Apikalteil des 9. Sternites des Männchens wird nun dorsalwärts umgeschlagen und in der Duplikatur verankert, wodurch das weitere Eindringen des Prehensors auch durch Ziehen von seiten des Männchens erleichtert werden kann.

Solange das 9. Sternit des Männchens in der ausgestülpten Duplikatur verankert bleibt, sind die beiden kopulierenden Tiere so fest miteinander verbunden, dass sie nur durch Gewalt getrennt werden können. Werden sie schnell getötet, bleiben sie auch fortwährend in diesem Zustande miteinander vereinigt.

Nach Empfang der Spermatophore kehrt der Prehensor in die Ruhelage zurück, indem die Einrollung der Scheidenwand, wenn der Druck im membranösen Sacke nachlässt, rückgängig gemacht wird. Die Theke kehrt dagegen in der Regel nicht vollständig in ihren ursprünglichen Zustand zurück, sondern ihre Wand bleibt, vermutlich wegen ihrer Steifheit, noch in gewissem Umfange umgekehrt, so dass die Theke sich nach der Kopulation wenigstens zum Teil als doppelwandig erweist. Die Duplikatur bleibt ganz ausgestülpt. Man findet sie nach der Kopulation als Ausbuchtung am Boden des membranösen Sackes (Fig. 18 C, punktierte Linie). Aus dem Zustande der Theke und der Lage der Duplikatur lässt sich an einem Weibchen leicht feststellen, ob es kopuliert hat oder nicht, auch wenn keine Reste der Spermatophore mehr in seinem Geschlechtsapparat zu finden sind.

Infolge der auffälligen Weise, wie sich bei *Cyphon* das Weibchen an der Kopulation beteiligt, wird die vom Männchen dabei gespielte Rolle leicht unterschätzt. Diese beschränkt sich jedoch nicht darauf, die Mündung des Ductus auf vorher geschilderte Weise an den Prehensor zu applizieren. Während des Vorspiels zur Begattung ist das Männchen in normaler Weise der aktive Partner, und nachdem die Spermatophore vom Prehensor erfasst worden ist, dürfte das Männchen deren Einziehen in den weiblichen Körper durch Pressen wesentlich erleichtern. Noch eine wichtige Aufgabe fällt aber dem Männchen zu, nämlich die Verbindung der Kopulationsorgane bis zum Ergreifen der Spermatophore durch den Prehensor zu sichern. Dazu dienen verschiedene Vorrichtungen. Dass bei Arten mit grossen, hakenförmigen Prosthemen, wie z.B. *coarctatus*, diese zur Festhaltung des Weibchens und Fixierung der Kopulationsorgane in der richtigen Lage verwandt werden, halte ich für unzweifelhaft, obwohl ich dies nicht direkt beobachtet habe. Das mag damit zusammenhängen, dass sich die kopulierenden Tiere schon bei der geringsten Störung bestreben, sich möglichst schnell voneinander zu trennen, und das Männchen deshalb die Prostheme losmacht. Hat aber der Prehensor die Spermatophore schon fest ergriffen, so gelingen die Trennungsversuche des Pärchens in der Regel nicht mehr. Solange die Spermatophore im Geschlechtsapparat beider Tiere steckt, werden diese dadurch so fest miteinander verbunden, dass man sie sogar töten kann, ohne dass sie sich zu trennen vermögen. Bei einigen Arten der *variabilis*-Gruppe wird der Prehensor mit Hilfe des 9. Sternites festgehalten, indem die scharfen Hinterecken oder median gestellten Zinken des Apikalteils (vgl. oben S. 240) in der Wand der vorgestülpten Bursa verankert werden, wie oben bei *padi* beschrieben wurde. Bei *kongsbergensis* greifen die beiden Schenkel des 9. Sternites wie eine Zange in die Seitenmembran des 8. Segments des Weibchens dicht über dem 8. Sternit ein (Taf. IV).

In diesem Zusammenhange verdient es bemerkt zu werden, dass das Ventralstück des Aedoeagus und das 9. Sternit eine korrelative Entwicklung aufweisen. Sehr deutlich tritt dies bei einem Vergleich zwischen *coarctatus* und *ochraceus* zutage. Bei *coarctatus* ist das Ventralstück (Fig. 11 A) besonders kräftig entwickelt, seine hakenförmigen Prostheme sehr gross und der ihrer Bewegung dienende Apparat wohlentwickelt, das 9. Sternit (Fig. 4 A) dagegen stellt eine ganz dünne, schwach versteifte Platte dar. Bei *ochraceus* ist umgekehrt das Ventralstück zu einem schwächtigen Stäbchen rückgebildet, das der Prostheme entbehrt (Fig. 11 C), wogegen das 9. Sternit sehr gross, mit stark sklerisierten Rändern und einem eigenartig ausgebildeten, zum Anhaken geeigneten Distalteil versehen ist (Fig. 4 C). Bei den Arten der *variabilis*-Gruppe ist das Ventralstück fast durchweg klein mit zum Festhalten kaum verwendbaren Prosthemen, das 9. Sternit dagegen wohlentwickelt und oft besonders differenziert.<sup>2</sup> Es scheint ohne weiteres klar, dass das Ventralstück und das 9. Sternit funktionell einander vertreten können.

Zum Kopulationsapparat gehören bei den Arten der *variabilis*-Gruppe auch die Seitenstäbchen des 8. Tergites. Diese können weit nach hinten hinausgeschoben werden und dienen dabei als „Leitstäbchen“ für den Prehensor,

<sup>2</sup> Eine Ausnahme bildet *hilaris*, bei dem das 9. Sternit stark reduziert worden ist (Fig. 5 A), ohne dass dies durch eine kräftigere Entwicklung des Ventralstückes kompensiert wurde. Auf welche Weise der Prehensor in einem solchen Falle festgehalten wird, erübrigt sich noch zu erforschen.

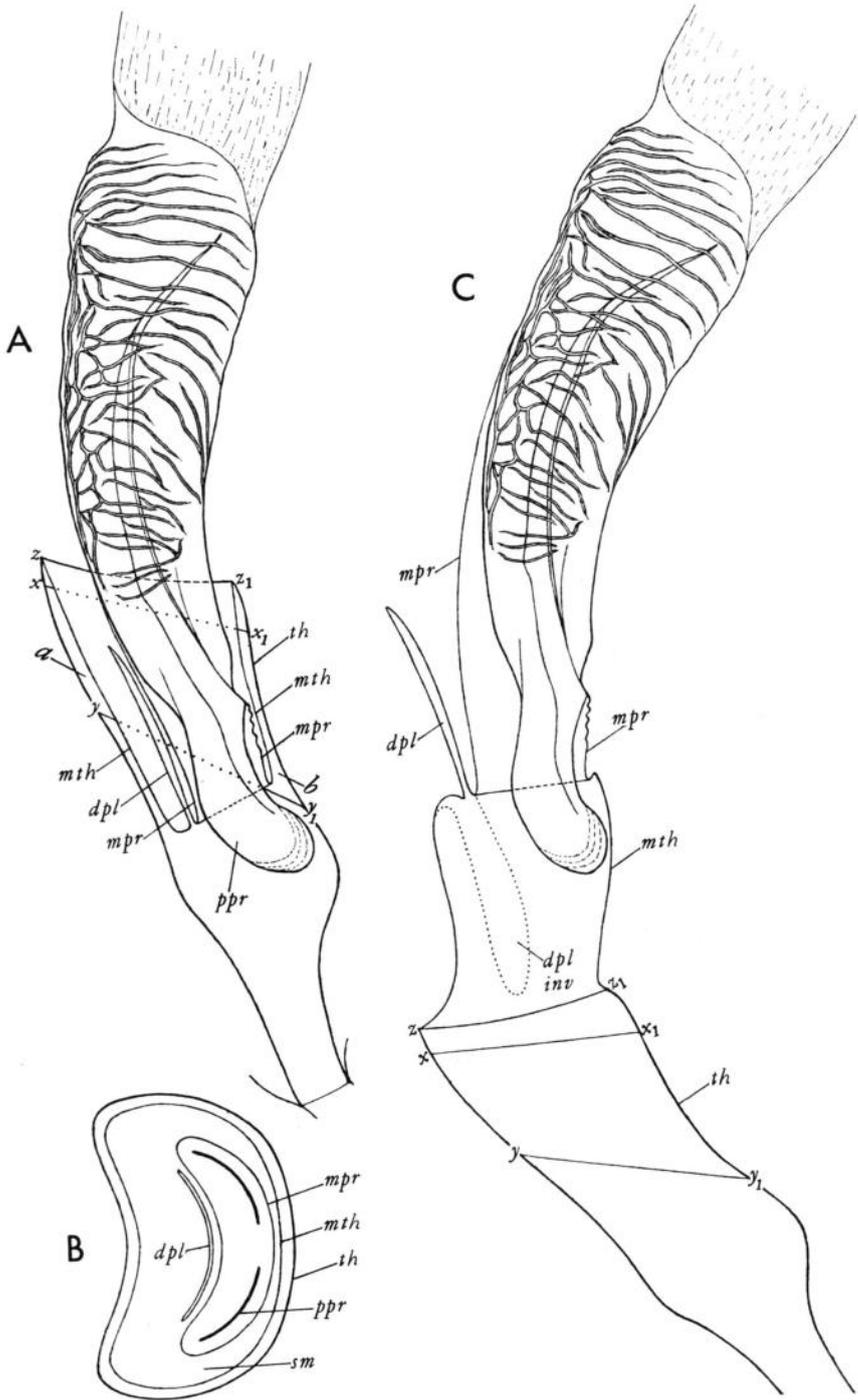


Fig. 18.

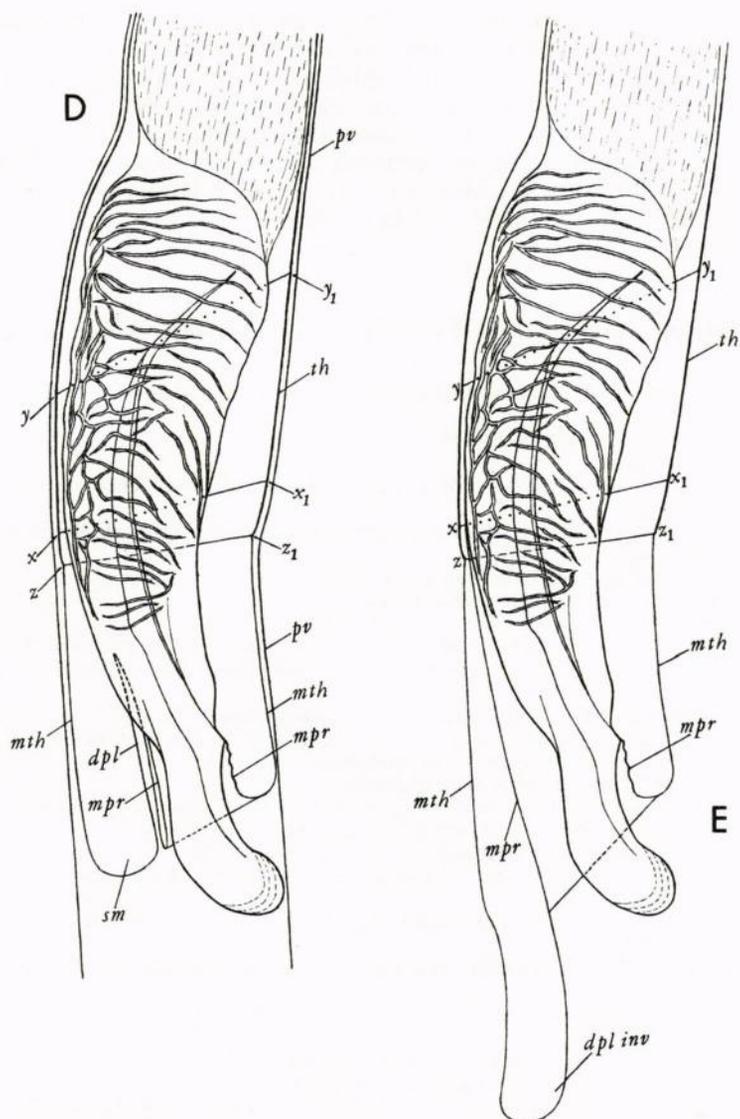


Fig. 18. Prehensor von *C. padi* in verschiedenen Lagen, schematisch. (125 $\times$ ). A, C, D, E von der linken Seite betrachtet, die linke Hälfte der Theke und des membranösen Sackes durch einen Medianschnitt abgetrennt. — A. Prehensor in Ruhelage, in der Theke steckend. — B. Querschnitt durch A, längs der Linie a—b geführt. — C. Prehensor künstlich aus der Theke herausgezogen. (Punktierte Linie im membranösen Sack bezeichnet die Lage der nach der Kopulation noch ausgestülpten Duplikatur (*dpl inv*).) — D. Prehensor während der Passage durch die Vagina. — E. Prehensor zur Mündung der Vagina hinausgeschoben; Duplikatur ausgestülpt. — Näheres im Text S. 263 f. — *dpl* Duplikatur; *dpl inv* umgestülpte Duplikatur; *mpr* am Prehensor befestigte Membran; *mth* an der Theke befestigte Membran; *ppr* hinterer Fortsatz des Prehensors; *pv* Wand der Scheide; *sm* membranöser Sack; *th* Theke; *x—x<sub>1</sub>* vordere Begrenzungslinie der sklerisierten Partie der Thekenwand; *y—y<sub>1</sub>* hintere Begrenzungslinie derselben; *z—z<sub>1</sub>* Vorderrand der Theke.

damit er die richtige Lage im Verhältnis zum Aedoeagus einnimmt. Besonders bei *padi*, bei dem der Prehensor auf den rechten Weg in die männliche Genitalkammer geleitet werden soll, spielen sie eine wesentliche Rolle, wie aus Taf. VI und VII und besonders aus den auf Taf. VIII wiedergegebenen Photographien ersichtlich ist. Es ist also ganz richtig, wenn Bourgeois (1884, S. 28) in seiner Beschreibung der Gattung *Cyphon* die Seitenstäbchen des 8. Tergites, die beim getöteten Männchen häufig zur Hinterleibspitze hinausragen, als „l'armure copulatrice ♂“ bezeichnet.

### Erklärung der in den Figuren gebrauchten Abkürzungen

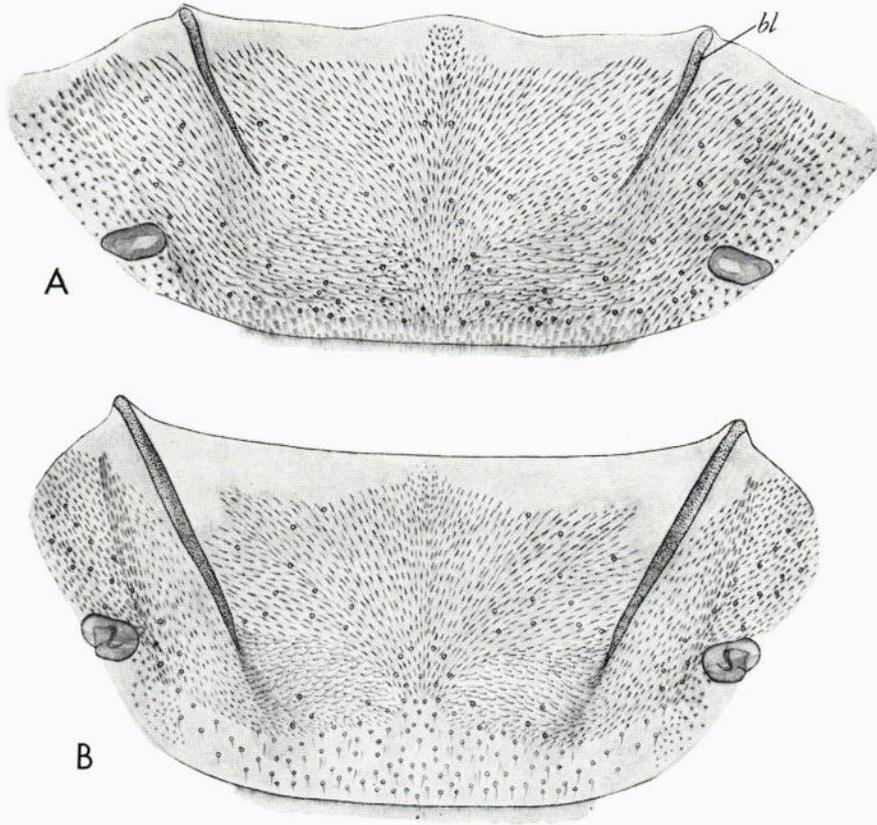
- aa* (*arcus anterior*): der vordere Bogen am Deckstück des Prehensors bei *coarctatus*; vgl. *ap*. (S. 259)
- aed* (*aedoeagus*): Aedoeagus. (S. 245 ff.)
- an* (*anus*): Analöffnung.
- ap* (*arcus posterior*): der hintere Bogen am Deckstück des Prehensors bei *coarctatus*; vgl. *aa*. (S. 259)
- asp* (*arcus spinosus*): gebogenes, bedornetes, akzessorisches Sklerit innerhalb des 9. Sternites bei *kongsbergensis* ♂. (S. 240)
- atr gen* (*atrium genitale*): Genitalkammer. (S. 245)
- bc* (*bursa copulatrix*): Begattungstasche, Bursa.
- bl* (*bacillum laterale*): Seitenstäbchen des 7., 8. und 9. Tergites.
- bsa* (*bursella*): Bursella, ± deutlich abgesetzter Vorderteil der Begattungstasche. (S. 253)
- cap* (*capulus*): Kapulus (Griff), Vorderteil des Dorsalstückes des Aedoeagus beim *coarctatus*-Typus. (S. 245)
- cll* (*collare*): kragenähnliches Mittelstück der Spermatophore. (S. 245)
- cr* (*cristula*): kammartig erhabene Falte an der Innenseite des 9. Sternites des ♀. (S. 241)
- daed* (*dorsale aedoeagi*): Dorsalstück des Aedoeagus. (S. 245)
- dej* (*ductus ejaculatorius*): Ductus (ejaculatorius).
- dpl* (*duplicatura*): Duplikatur am Boden des membranösen Sackes (*sm*). (S. 264)
- dpl inv* (*duplicatura inversa*): umgestülpte Duplikatur (*dpl*). (S. 264)
- fde* (*fundale*): Bodenstück des bilamellaten Prehensors. (S. 257)
- fspm* (*fenestra spermarii*): besonders dünnhäutige Wandpartie des Samenbehälters (*spm*). (S. 245)
- gll* (*glandula lactinea*): grosse Anhangsdrüse milchigen Inhalts am weiblichen Geschlechtsapparate. (S. 253)
- gltr* (*glandula trilobata*): dreilappige Anhangsdrüse des männlichen Geschlechtsapparates. (S. 245)
- glv* (*glandula vaginalis*): in die Vagina mündende Anhangsdrüse des weiblichen Geschlechtsapparates. (S. 253)
- int* (*intima* sc. *tunica*): (unverdickte) Intima (der Bursa).
- inv* (*paries inversae bursae*): Wand der umgestülpten Bursa.
- ipl* (*intima plicata*): über das Deckstück des Prehensors gelegte Falte der verdickten Intima der Bursa bei *coarctatus*. (S. 259)
- lac* (*lobus accessorius*): Nebenlappen am Prehensor bei *variabilis*. (S. 259)
- lam* (*lamina medialis*): Mittelblatt der Pala (*pal*). (S. 249)
- lbm* (*lobulus medialis*): Mittellappen des 9. Tergites des ♀. (S. 241)
- lla* (*lobus lateralis*): Seitenlappen am Prehensor bei *variabilis*. (S. 259)
- lpr* (*lobus prehensorius*): Greiflappen am Prehensor bei *variabilis*. (S. 259)
- lsp* (*lamina spinosula*): ventral gelegene, mit Stacheln besetzte Platte am Prehensor bei *variabilis*. (S. 259)
- m* (*musculus*): Muskel.
- mc* (*membrana conectens*): Membran, die die beiden Aedoeagusstücke seitlich verbindet.
- md* (*membrana dorsalis*): am Dorsalrande befestigte, ventralwärts umgeschlagene Membran an der Innenseite des 9. Sternites des ♀; vgl. *mv*. (S. 241)
- mpr* (*membrana prehensoris*): bei *padi* am Prehensor befestigte Membran, die die innere Wand des membranösen Sackes (*sm*) bildet; vgl. *mth*. (S. 264)

- mt8, 9 (membrana tergi 8, 9)*: Membran des 8. bzw. 9. Tergites.  
*mth (membrana thecae)*: bei *padi* an der Theke (*th*) befestigte Membran, die die äussere Wand des membranösen Sackes (*sm*) bildet; vgl. *mpr.* (S. 264)  
*mv (membrana ventralis)*: am Ventralrande befestigte, dorsalwärts umgeschlagene Membran an der Innerseite des 9. Sternites des ♀; vgl. *md.* (S. 241)  
*odc (oviductus communis)*: Eiergang.  
*odej (orificium ductus ejaculatorii)*: Mündung des Ductus (ejaculatorius).  
*osv (ostium vaginae)*: Mündung der Scheide.  
*ov (ovarium)*: Eierstock.  
*pa (paries atrii genitalis)*: Wand der Genitalkammer.  
*pad (paries atrii genitalis dorsalis)*: Dorsalwand der Genitalkammer.  
*pal (pala)*: unpaarer Vorderteil des Ventralstückes des Aedoeagus. (S. 247)  
*pam (pars medialis)*: Mittelstück des Prehensors bei *variabilis*. (S. 259)  
*pav (paries atrii genitalis ventralis)*: Ventralwand der Genitalkammer.  
*plc (placion)*: Placion, ein Teil des umgebildeten 9. Tergites des ♂ in der *variabilis*-Gruppe. (S. 239)  
*pls (pars lateralis)*: Seitenteil des Deckstückes des Prehensors bei *coarctatus*. (S. 259)  
*pm (pars membranacea)*: membranöser Teil des 9. Tergites des ♀. (S. 241)  
*pph (prosthemophorus sc. processus)*: Prosthemophor, hinterer Fortsatz des Ventralstückes des Aedoeagus, an der Spitze das Prosthem (*psth*) tragend. (S. 249)  
*ppr (processus prehensoris)*: hinterer Fortsatz des Prehensors bei *padi*, paarig vorhanden. (S. 263)  
*pr (prehensor)*: Prehensor. (S. 253 ff.)  
*ps (pori sensorii)*: Sinnesporen, gruppenweise angeordnet, am Ventralstück des Aedoeagus. (S. 247)  
*psth (prosthema)*: Prosthem, hinterer Anhang des Ventralstückes des Aedoeagus, paarig vorhanden. (S. 247)  
*pt (pterygium)*: Pterygium, beborstetes Seitenfeld des Dorsalstückes des Aedoeagus. (S. 245)  
*pv (paries vaginae)*: Wand der Scheide.  
*r (rectum)*: Enddarm.  
*rst (rostellum)*: Vorderteil der Spermatophore. (S. 245)  
*saf (pars sacculiformis)*: sackartig abgesetzter Teil der grossen Anhangsdrüse (*gll*) des weiblichen Geschlechtsapparates. (S. 253)  
*sm (saccus membranaceus)*: membranöser Sack (ein Gebilde bei *padi* ♀, das den in der Theke (*th*) befindlichen Teil des Prehensors umgibt). (S. 264)  
*sp (sperma)*: Samen.  
*sph (spermatophora sc. capsula)*: Spermatophore. (S. 245)  
*spm (spermarium)*: Samenbehälter, der den Samen beherbergende Teil der Spermatophore, Spermarium. (S. 245)  
*st (sternum)*: Sternit.  
*t (tergum)*: Tergit.  
*tct (tectulum)*: Deckstück des bilamellaten Prehensors. (S. 257)  
*th (theca)*: Theke, ein besonderer Teil der Bursa bei *padi*, worin der hintere Teil des Prehensors steckt. (S. 263)  
*thc (thecion)*: Thecion, hülsenartig ausgebildeter Teil des 9. Tergites des ♂ in der *variabilis*-Gruppe. (S. 239)  
*tnd (tendicula)*: Sehnenstrang, das Mittelblatt (*lam*) mit der Basis des Prosthems verbindend. (S. 249)  
*tr (triangulum)*: dreieckige, stärker sklerisierte Partie des 9. Sternites des ♀. (S. 241)  
*ts (testis)*: Hoden.  
*v (vagina)*: Scheide, Vagina.  
*vaed (ventrale aedoeagi)*: Ventralstück des Aedoeagus. (S. 247)  
*vd (vas deferens)*: Samenleiter.  
*ves1, 2, 3 (vesiculae 1, 2, 3)*: blasenartige, akzessorische Bildungen des männlichen Geschlechtsapparates. (S. 245)

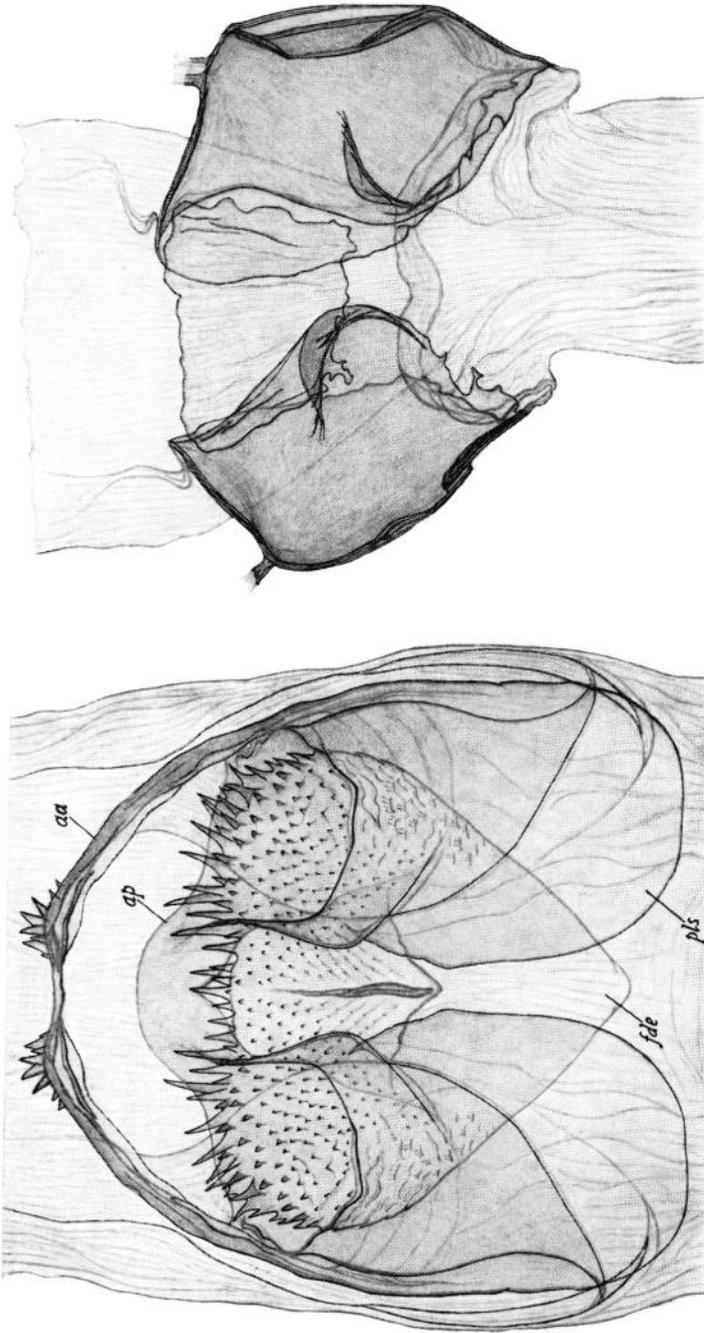
#### Schrifttum

- BOURGEAIS, J., 1884. Faune Gallo-Rhénane . . ., Coléoptères, IV (Malacodermes). — Caen.  
 KEVAN, D. K., 1962. The British species of the genus *Cyphon* Paykull (Col., Helodidae), including three new to the British list. — Entom. Monthly Mag., 98, 1962. — London.

- KIESENWETTER, H. v., 1860. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, begonnen von Dr. W. F. Erichson . . ., Coleoptera, IV, 3. — Berlin.
- MULSANT, E. & REY, CL., 1865. Histoire naturelle des Coléoptères de France, Fossipèdes — Brévicolles. — Paris.
- NYHOLM, T., 1948. Studien über die Familie Helodidae. III. Neue paläarktische Arten der Gattung *Cyphon* Payk. — Arkiv f. Zool., Bd 41 A, N:o 4. — Stockholm.
- 1949. Studien etc. IV. Neue paläarktische Arten der Gattung *Cyphon* Payk. II. — Ibid., Bd 42 A, N:o 24. — Stockholm.
- 1950. Studien etc. V. Kritische Bemerkungen über *Cyphon ruficeps* Tourn. nebst Beschreibung des Weibchens von *C. furcillatus* Nyh. — Ibid., Serie 2, Bd 1, nr 15. — Stockholm.
- 1955. Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Cyphon* Payk. — In Horion, A., Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, Bd. IV. — München.
- 1964. *Cyphon putoni* Bris. und mit ihm nächstverwandte Arten. Studien etc. VII. — Opusc. Entom., 29, 1964. — Lund.
- 1967. Zur Kenntnis der Gattung *Hydrocyphon* Redt. (Col. Helodidae). Studien etc. VIII. — Ibid., 32, 1967. — Lund.
- 1968. Neue paläarktische Arten der Gattung *Cyphon* Payk. IV. Studien etc. IX. — Entom. Tidskr., 89, 1968. — Lund.
- SHARP, D. & MUIR, F., 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. — Trans. Entom. Soc. London, 1912, III. — London.
- STEIN, F. 1847. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. Erste Monographie: Die weiblichen Geschlechts-Organen der Käfer. — Berlin.
- THOMSON, C. G., 1864. Skandinaviens Coleoptera synoptiskt bearbetade. VI. — Lund.
- TOURNIER, H., 1868. Description des Dascillides du Bassin Léman. — Assoc. Zool. Léman, 1867. — Bâle et Genève.
- WIEBES, J. T. & WIEBES-RIJKS, A. A., 1964. De Nederlandse soorten van het Genus *Cyphon* Paykull (Coleoptera, Helodidae). — Zool. Bijdragen uitgegeven door het Rijksmuseum van Nat. Hist. te Leiden, No. 7. — Leiden.



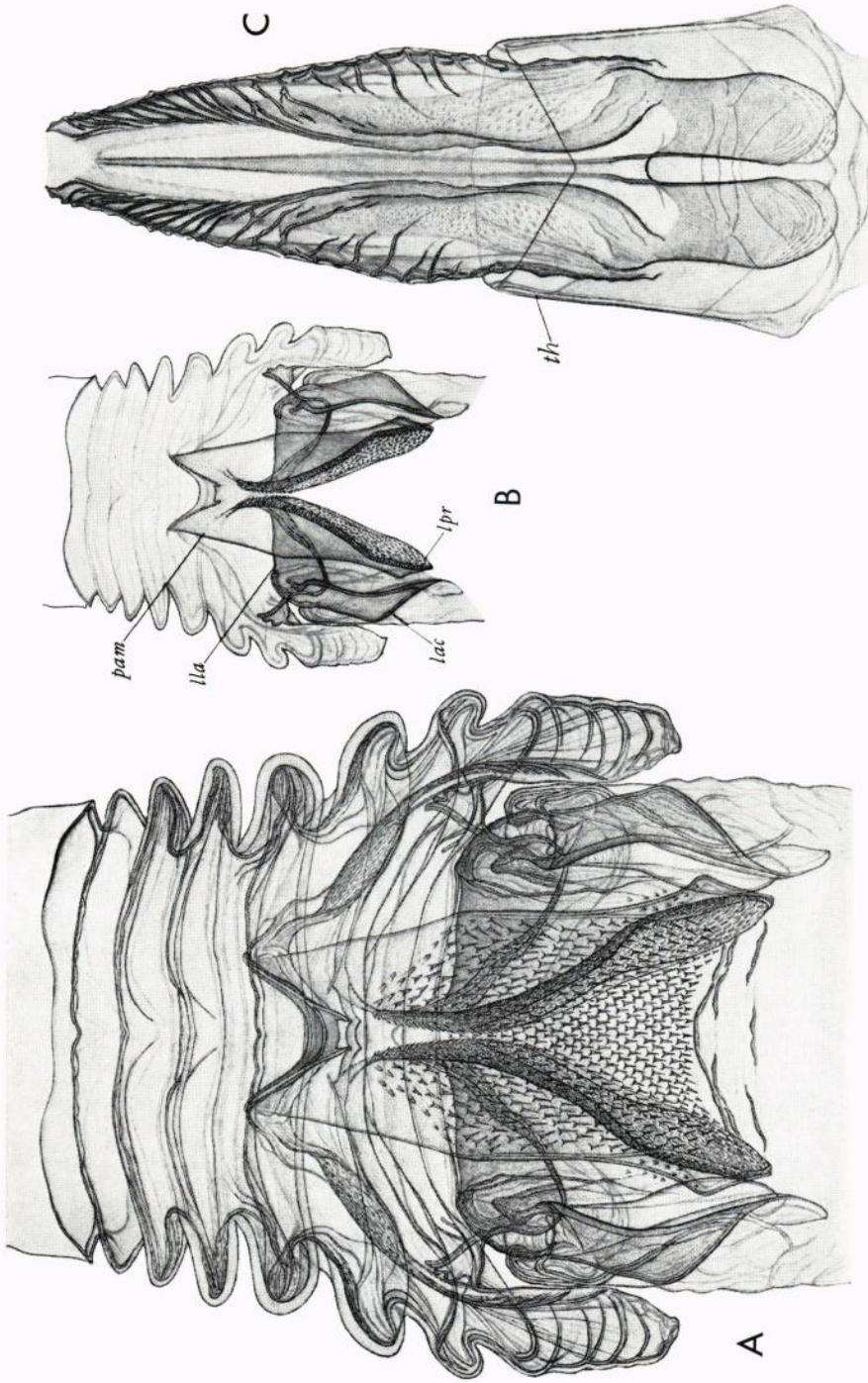
Taf. I. 7. Tergit von: A. *C. coarctatus* ♂. — B. *C. phragmiticola* ♂. (A—B etwa 125×).  
 — bl Seitenstäbchen. — Text S. 235.



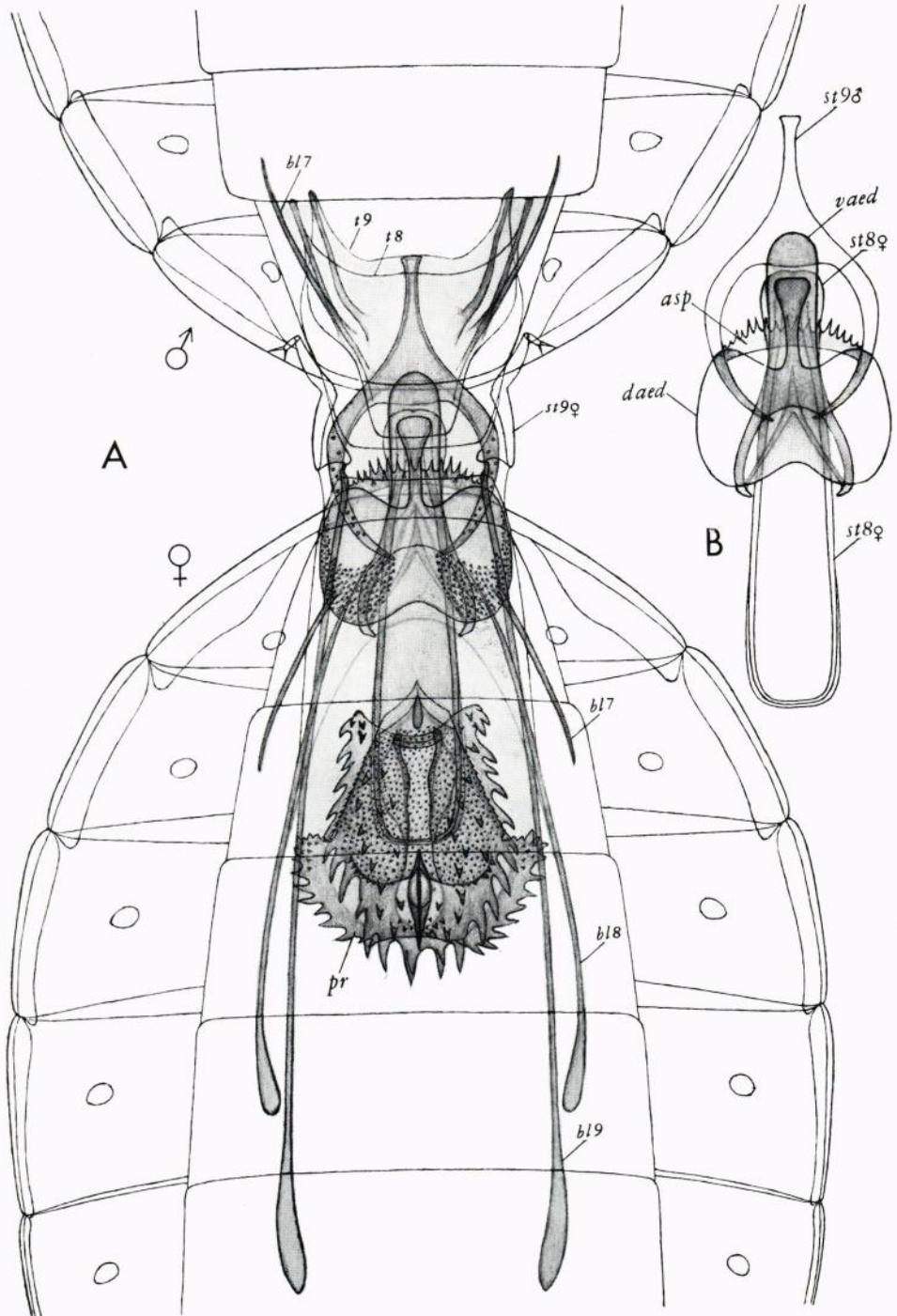
B

A

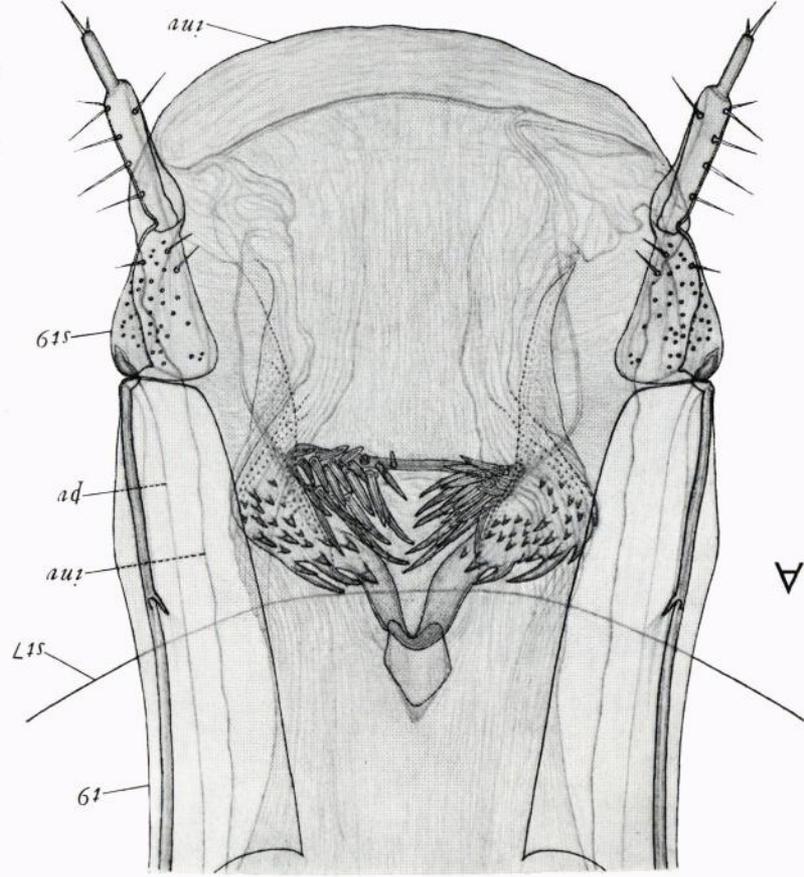
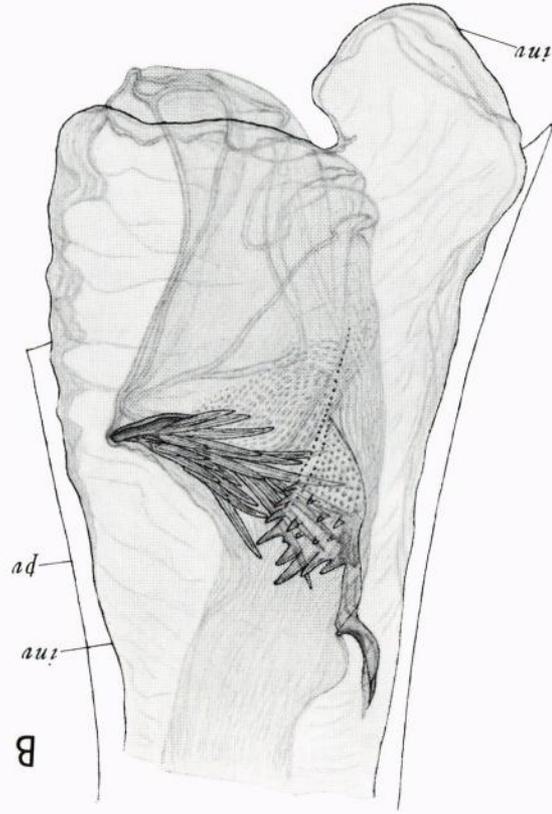
Taf. II. Prehensor, von der Dorsalseite gesehen, von: A. C. *coarctatus*. (190×). — B. C. *murentausi*. (125×). — *aa* vorderer Bogen; *ap* hinterer Bogen; *fde* Bodenstück; *pls* Seitenteil des Deckstückes. — Text S. 258 und 261.



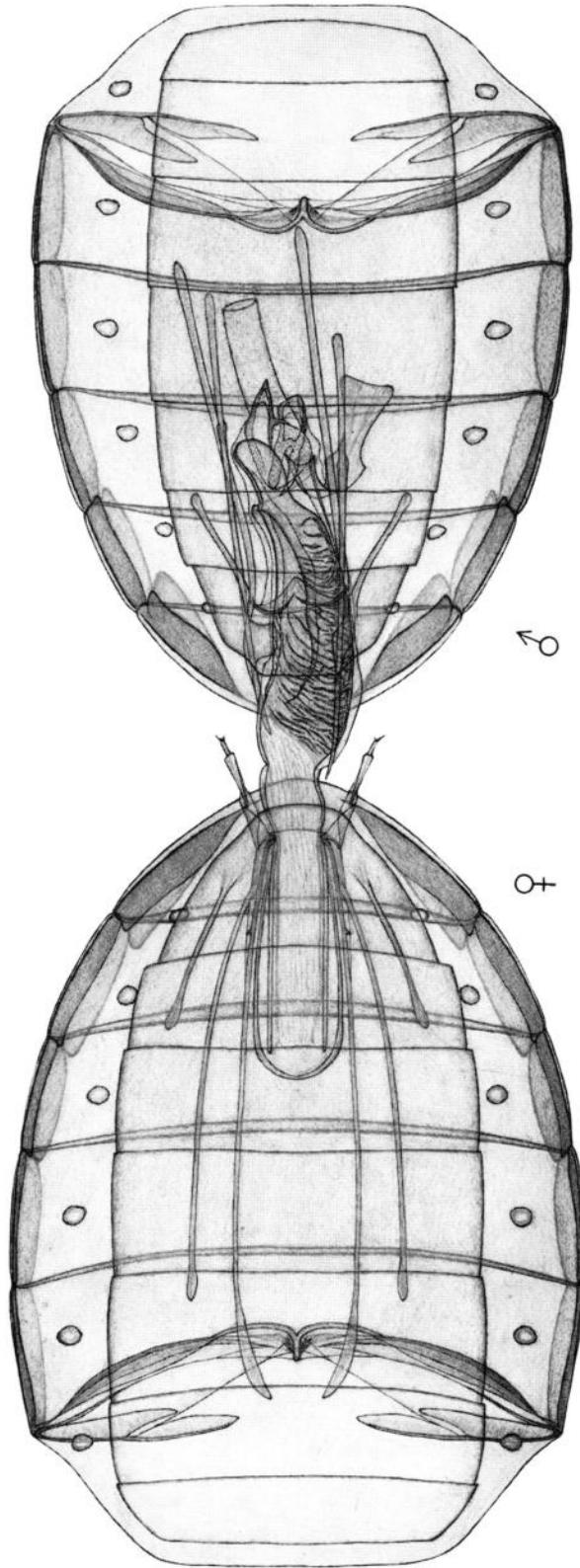
Taf. III. Prehensor von: A. *C. variabilis*, Ventralansicht. (240×). — B. *C. variabilis*, Ventralansicht, vereinfacht. (120×). — *C. C. padi*, Dorsalansicht. (125×). — *lac* Nebenlappen; *lla* Seitenlappen; *lpr* Greiflappen; *pam* Mittelstück; *th* Theke. — Text S. 259 und 263.



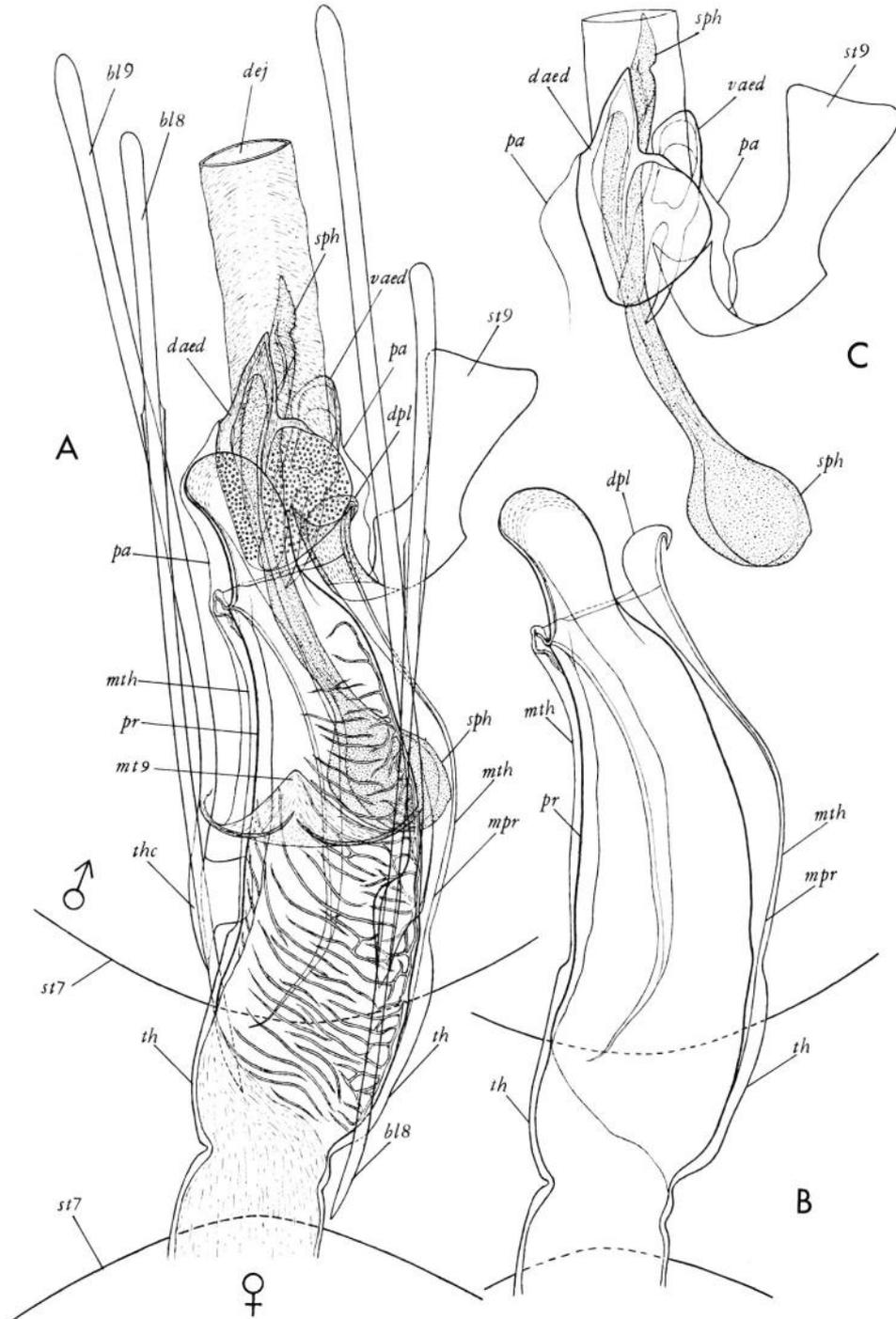
Taf. IV. Kopulation bei *C. kongsbergensis*. Erklärung s. S. 271.



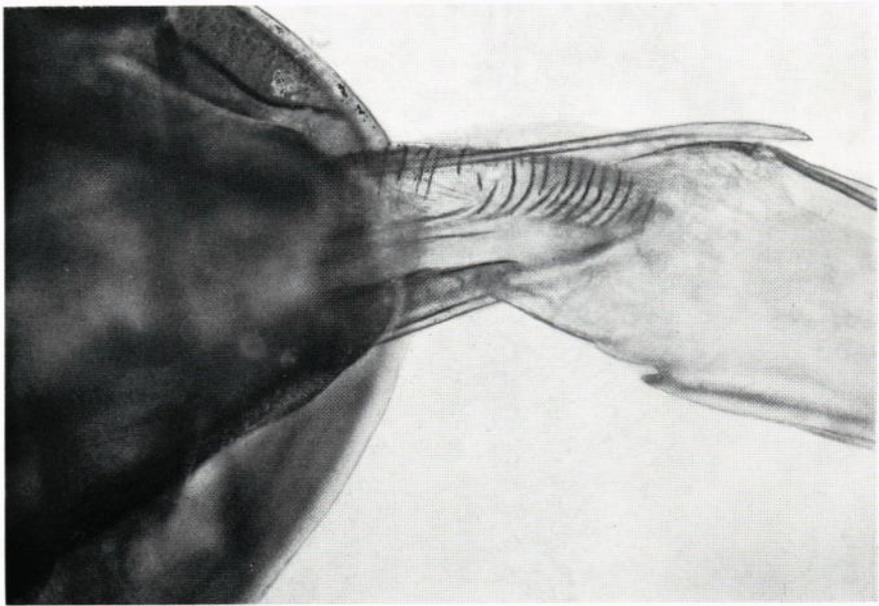
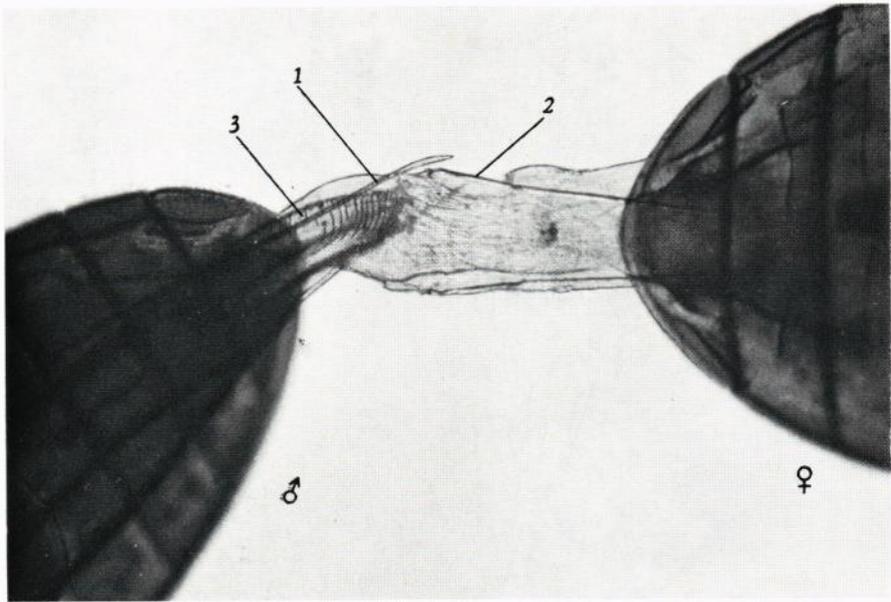
Taf. V. Prehensor von *C. ochraceus* in Kopulationslage. A von oben, B von der Seite gesehen. (150 $\times$ ). — *inu* Wand der umgestülpten Bursa; *pv* Wand der (in B durch einen Medianschnitt halbieren) Scheide; *st7*, *st9* 7., 9. Sternit; *st7*, *st9* 7., 9. Tergit. — Näheres im Text S. 263.



Taf. VI. Kopulation bei *C. padi*. (Etwa 56×). Prehensor zum grössten Teil ins männliche Abdomen eingedrungen. Spermatophore nicht eingezeichnet. Zur Identifizierung der einzelnen Teile vgl. Taf. VII.



Taf. VII. Kopulation bei *C. padi*. (Etwa 125×). Erklärung s. S. 271.



Taf. VIII. Kopulationspräparat von *C. padi*, oben bei etwa 50facher, unten bei etwa 110facher Vergrößerung photographiert. Photo G. Hallin. — Prehensor zum Teil ins männliche Abdomen eingedrungen, die ihm als „Leitstäbchen“ dienenden Seitenstäbchen des 8. Tergites des ♂ zu seinen beiden Seiten gelegen; 9. Segment des ♀ weit zur Hinterleibspitze hinausgeschoben. — 1 rechtes Seitenstäbchen des 8. Tergites des ♂ (linkes unterhalb des Prehensors sichtbar); 2 linkes Seitenstäbchen des 9. Tergites des ♀; 3 Prehensor.

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV und VII

Taf. IV. Kopulation bei *C. kongsbergensis*. (75×). — Übersichtsbild, die Lage des Prehensors, des Aedoeagus und des 9. Tergites des ♂ in der einleitenden Phase der Kopulation zeigend. — B. Detailbild des in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführten Aedoeagus und des zum Festhalten applizierten 9. Sternites des ♂. — Schattiert: Aedoeagusstücke und 9. Sternit des ♂, Prehensor und 8. Sternit des ♀ sowie die Seitenstäbchen der Tergite 7—8 bei beiden Geschlechtern. — *asp* akzessorisches Sklerit („Stachelbogen“); *bl7*, *bl8*, *bl9* Seitenstäbchen des 7., 8. u. 9. Tergites; *daed* Dorsalstück des Aedoeagus; *pr* Prehensor; *st8*, *st9* 8. bzw. 9. Sternit; *t8*, *t9* 8. bzw. 9. Tergit; *vaed* Ventralstück des Aedoeagus. — Text S. 262 u. 265.

Taf. VII. Kopulation bei *C. padi*. (Etwa 125×). Prehensor (fast von der Seite gesehen) zum grössten Teil ins männliche Abdomen eingedrungen, Spermatophore (eingeschrumpft) im Aedoeagus und Prehensor gelegen. — A. Übersichtsbild. — In B ist der Prehensor, in C sind die Aedoeagusstücke und das 9. Sternit des ♂ separat gezeichnet. — *bl8*, *bl9* Seitenstäbchen des 8. bzw. 9. Tergites; *daed* Dorsalstück des Aedoeagus; *dej* Ductus ejaculatorius; *dpl* Duplikatur (ausgestülpt und vom 9. Sternit des ♂ erfasst); *mpr* am Prehensor befestigte Membran; *mt9* membranöser Teil des 9. Tergites, nach vorn umgeschlagen; *pa* Wand der Genitalkammer; *pr* Prehensor; *sph* Spermatophore; *st7*, *st9* 7. bzw. 9. Sternit; *th* Theke; *thc* Thecion; *vaed* Ventralstück des Aedoeagus. — Text S. 263 f.