

Zur Bedeutung der Larven für Taxonomie, Systematik und Phylogenetik der Holometabola

Bernhard Klausnitzer

Abstract: The dissimilarity of individual larval stages, which reach their peak in hypermetamorphosis, is highlighted. Using Coleoptera as an example, the current state of our taxonomic knowledge is discussed and the partly highly apparent differentiation illuminated. Possibilities for the determination of larvae are presented. Certain orders of Holometabola are also probably definable as monophyla using apomorphic characters of the larvae, e.g. Neuroptera, Trichoptera and Siphonaptera. In others, present knowledge does not allow this, e.g. Coleoptera and Hymenoptera. The monophyly of subordinate taxa can also be demonstrated by use of derived characters of larvae, as is shown in the example of the family Scirtidae (Coleoptera). It is pointed out that incongruities of larval and imaginal classifications can yield worthwhile indications of where further research is required to resolve relationships in paraphyletic groups. The importance of larvae for taxonomy, systematics and phylogenetics is very great, and a call is made for increased awareness and research of the holomorph state in the sense of Hennig.

Es wird die Verschiedenheit der einzelnen Larvenstadien hervorgehoben, die in der Hypermetamorphose ihren Gipfel erreicht. Am Beispiel der Coleoptera wird der Stand der taxonomischen Kenntnisse erörtert und in seiner z.T. krassen Differenzierung erläutert. Es werden Möglichkeiten der Determination von Larven vorgestellt. Einige Ordnungen der Holometabola können auch durch apomorphe Merkmale der Larven als Monophyla wahrscheinlich gemacht werden, z. B. Neuroptera, Trichoptera und Siphonaptera, bei anderen gestatten dies die gegenwärtigen Kenntnisse nicht, z. B. Coleoptera und Hymenoptera. Auch die Monophylie subordinierter Taxa kann anhand von abgeleiteten Merkmalen der Larven dargestellt werden, wie am Beispiel der Familie Scirtidae (Coleoptera) erläutert wird. Es wird darauf hingewiesen, dass Inkongruenzen von Larval- und Imaginalsystemen wertvolle Hinweise auf Forschungsbedarf zur Auflösung paraphyletischer Gruppen liefern können. Die Bedeutung der Larven für die Taxonomie, Systematik und Phylogenetik ist sehr groß, und es wird eine verstärkte Aufmerksamkeit zur Erforschung der „Holomorphen“ im Sinne HENNIGS angemahnt.

Key Words: taxonomy, systematics, phylogenetics, Holometabola

Prof. Dr. Bernhard Klausnitzer, Lannerstraße 5, D - 01219 Dresden,
E-mail: klausnitzer.col@t-online.de

1. Einleitung

Mindestens zehn Generationen von Entomologen haben sich bemüht – wenn wir bei der „Editio Decima“ von LINNAEUS (1758) beginnen –, Ordnung in die ungeheure Vielfalt der Insecta hinein zu bringen. Etwa zwei Generationen haben – seit HENNIGS fundamentalem Werk (1950) – versucht, die der Mannigfaltigkeit innewohnende Ordnung zu erkunden. Es fällt auf, dass dabei überwiegend von den Imagines ausgegangen wird, obwohl uns die Larven der Holometabola in der gleichen schier unübersehbaren morphologischen und biologischen Vielfalt begegnen, von der uns die Abbildung 1 ein Beispiel vermitteln will.

2. Allseitige Separierung von Larven und Imagines

Allgemein wird der evolutionäre Erfolg der Holometabola besonders durch die morphologische, biologische, ökologische, physiologische und ethologische Trennung von Larven und Imagines erklärt. Das Fehlen äußerlicher Flügelscheiden ermöglichte die Erschließung edaphischer und endophytischer Habitate. Der trennende Graben ist ganz unterschiedlich tief, vorhanden ist er immer, auch dann, wenn er zu fehlen scheint. Die Coleoptera eignen sich wegen ihrer außerordentlichen Vielfalt besonders, als Beispiel in diesem und den folgenden Kapiteln herangezogen zu werden.

Beispiele für eine sehr ähnliche Lebensweise von Larven und Imagines finden sich bei:

- coprophagen Scarabaeoidea, z. B. Geotrupidae, Scarabaeidae (Coprinae, Aphodiinae (*Aphodius*)),
- mycetobionten Coleoptera, z. B. Leiodidae, Erotylidae, Endomychidae, Sphindidae, Mycetophagidae, Cisidae, Tenebrionidae,
- „vorratsschädlichen“ Arten, z. B. Anobiidae (*Stegobium paniceum*), viele Dermestidae (*Dermestes*, *Anthrenus*, *Attagenus*, *Trogoderma*, *Reesa*), Silvanidae (*Oryzaephilus surinamensis*), Tenebrionidae (*Tenebrio molitor*, *Tribolium*), Curculionidae (*Sitophilus granarius*),
- einigen aphidophagen Coccinellidae, z. B. *Coccinella*, *Adalia*.

Auch wenn die Biologie der betreffenden Larven und Imagines äußerst ähnlich, vielleicht sogar identisch zu sein scheint, sollte das Konkurrenzausschlussprinzip gelten, wie wir es zwischen Artenpaaren beobachten können. Insofern müssen Larven und Imagines gedanklich bzw. experimentell wie zwei Arten betrachtet werden.

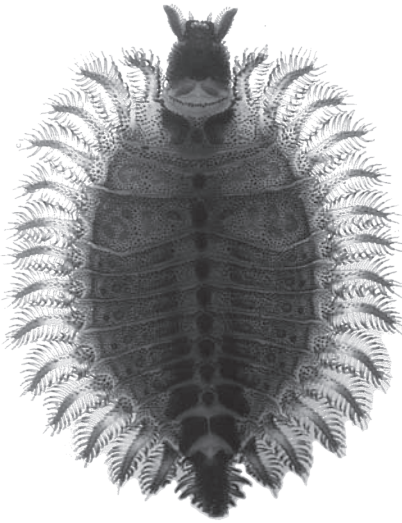


Abb. 1: *Brachypsectra cf. lampyroides*, Habitus, dorsal (Foto: B. KNOFLACH-THALER).

Beispiele für extreme ökologische Trennung zwischen Larven und Imagines sind:

- parasitoide Hymenoptera, z. B. Chalcidoidea, Ichneumonoidea, Proctotrupoidea,
- Apoidea (Apoidea, Sphecidae, Crabronidae), Pompilidae, Vespidae,
- aquatische Diptera, z. B. Blephariceridae, Dixidae, Chaoboridae, Culicidae, Chironomidae, Simuliidae,
- rhizophage Scarabaeidae, z. B. Melolonthinae, Rutelinae.

Als ein besonderer Fall fundamentaler Unterschiedlichkeit ist sicher die Hypermetamorphose anzusehen, wenn man darunter das Auftreten erheblicher morphologischer und biologischer Differenzen zwischen den einzelnen Larvenstadien versteht, die oft mit parasitoider bzw. parasitischer Lebensweise korreliert ist (z. B. Coleoptera: Carabidae-Brachininae, Bothriideridae-*Bothriideres*, Rhpiceridae, Ripiphoridae, Meloidae; Neuroptera: Mantispidae; Diptera: Nemestrinidae, Acroceridae, Rhinophoridae, einige Tachinidae).

Grundsätzlich bestehen jedoch immer morphologische Unterschiede zwischen den Larvenstadien (vor allem die L_1 weicht oft stark ab, beispielsweise durch Eizähne), sodass die Definition der Hypermetamorphose vom Ansatz her nicht besonders exakt ist, es sei denn, man fasst sie sehr eng und sieht die Existenz eines larvalen Ruhestadiums (Scheinpuppe) als entscheidendes Kriterium an (DETTNER & PETERS 2003). Zwei Beispiele sollen dies erläutern.

Die Meloidae unterscheiden sich aufgrund ihrer einzigartigen Entwicklung von fast allen anderen Käferfamilien (Tabelle 1). Aus den Eiern schlüpfen die Triungulinus-Larven (L_1) (Abb. 2), die sich phoretisch in die Nester akuleater Hymenoptera transportieren lassen (*Meloe*, *Sitaris*) bzw. selbst aktiv die Nester von bodenbrütenden Bienenarten (*Lytta*) oder die Eigelege von Saltatoria (*Mylabris*, *Epicauta*) aufsuchen. Manche Primärlarven verschiedener *Cerocoma*-Arten lassen sich von Grabwespen der Gattungen *Tachytes* PANZER und *Tachysphex* KOHL in deren Nester eintragen, wo sie sich von den paralysierten Saltatoria oder

Mantodea ernähren. In den Nestern ihrer Wirte findet die Ernährungs- und Wachstumsphase statt, in der die Larven drei Häutungen (Sekundärlarve: L₂, L₃, L₄, L₅) durchführen. Die hierbei entstehenden Larvenformen – in der Regel zwei caraboide und anschließend zwei scaraboide - unterscheiden sich deutlich von der Primärlarve. Das 5. Larvenstadium häutet sich schließlich zu einer Scheinpuppe (Larva coarctata pharata, L₆), die ein Ruhe- bzw. ein Überwinterungsstadium darstellt und von der keine Nahrung aufgenommen wird. Nach einer weiteren Häutung entsteht die Tertiärlarve (L₇), die der Sekundärlarve ähnelt, jedoch keine - oder höchstens eine geringe - Nahrungsmenge aufnimmt (PINTO & SELANDER 1970, BOLOGNA 1991).

Tabelle 1: Kurze Charakteristik der Larvenstadien der Meloidea.

Stadium	Bewegung	Nahrung
L ₁ (Triungulinus-Larve)	Phoresie	zunächst keine, später das Ei des Wirtes
L ₂ -L ₅	gering	Pollen-Nektar-Gemisch
L ₆ (Scheinpuppe)	keine	keine
L ₇	gering	ohne (?)

Überraschenderweise fand BURAKOWSKI (1989), dass die L₁ (teilweise auch die L₂) von *Rhacopus attenuatus* (MAEKLIN) (Eucnemidae) von den anderen 4 Larvenstadien sehr deutlich abweicht (Abb. 3). Er bezeichnet die L₁ als Triungulinus und spricht von einer Hypermetamorphose. Das ist sicher gerechtfertigt, da die Unterschiede beträchtlich sind (Tabelle 2), eine scharfe begriffliche Grenze kann jedoch nur schwer gezogen werden.

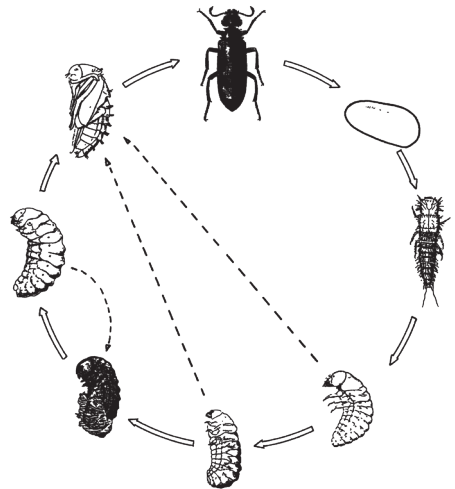


Abb. 2: *Mylabris variabilis*, Hypermetamorphose. Imago, Ei, Primärlarve: Triungulinus (L₁), Sekundärlarve: caraboide Form (L₂), scaraboide Form (L₃-L₅), Scheinpuppe (Larva coarctata pharata, L₆), Tertiärlarve: scolytoide Form (L₇), F Puppe (aus BOLOGNA 1991).

Tabelle 2: Kurze Charakteristik der Larvenstadien von *Rhacopus attenuatus* (Eucnemidae). Nach BURAKOWSKI (1989).

Stadium	Beine	Urogomphi
L ₁	dreigliedrig + Klaue	vorhanden
L ₂	keine	vorhanden
L ₃ -L ₅	keine	fehlend

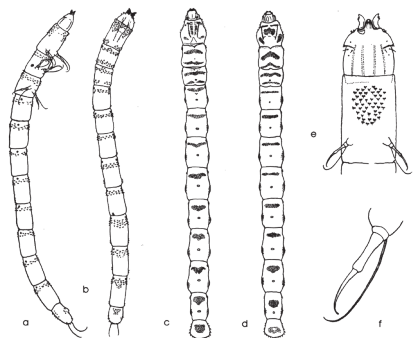


Abb. 3: *Rhacopus attenuatus*: a) L₁, Habitus, lateral, b) L₂, Habitus, dorsal, c) L₃, Habitus, dorsal, d) L₅, Habitus, ventral, e) L₁, Kopf und Prothorax, ventral, f) L₁, Bein (aus BURAKOWSKI 1989).

3. Taxonomie bei Larven

Der Stand der Kenntnisse ist für die Holometabola insgesamt schwer einzuschätzen. Für die Coleoptera (Mitteleuropa) gilt etwa: Familien = 100 %, Gattungen = 70 %, Arten = 40-50 % (bei besser untersuchten Familien). Allerdings ist der Kenntnisstand (%) sehr unterschiedlich, oft sehr gering, wenn man den Artenbestand der Imagines mit den bekannten Larven vergleicht (Tabelle 3).

Familie	Arten Imagines	Arten Larven	%
Ptiliidae	95	7	7,4
Hydraenidae	65	5	7,7
Cryptophagidae	160	15	9,4
Anthicidae	31	3	9,7
Scydmaenidae	108	13	12,0
Malachiidae	53	11	20,8
Melyridae	39	10	25,6
Nitidulidae	154	41	26,6
Histeridae	110	30	27,3
Oedemeridae	33	9	27,3
Cantharidae	106	29	27,4

Tabelle 3: Familien der Coleoptera, deren Larven sehr schlecht bekannt sind.
Nach KLAUSNITZER (1994, 1996a, 1997, 1999, 2001).

Bei anderen Käferfamilien ist die Kenntnis wesentlich besser (Tabelle 4, 5). Bei diesen Gruppen fällt auf, dass solche Unterfamilien und Gattungen, die als Imagines Bestimmungsschwierigkeiten bereiten, im Larvenstadium ebenfalls besonders schlecht bekannt sind, auch ist die Zuordnung von Larven (Bestimmungssicherheit) sowohl in der Literatur als auch in Sammlungen oft sehr kritisch zu bewerten.

Tabelle 4: Familien der Coleoptera, deren Larven relativ gut bekannt sind.

Nach KLAUSNITZER (1991a, 1994, 1996a, 1997, 1999, 2001).

Familie	Arten Imagines	Arten Larven	%	schlecht bekannte Teilgruppen
Cerambycidae	246	220	89,4	
Elmidae	27	24	88,9	
Eucnemidae	25	21	84,0	
Silphidae	24	20	83,3	
Coccinellidae	93	67	72,0	<i>Scymnus, Nephus, Hyperaspis</i>
Elateridae	181	128	70,7	
Meloidae (L ₁)	37	24	64,9	
Tenebrionidae	111	71	64,0	
Cisidae	49	31	63,3	<i>Ocotemnus, Cis, Orthocis, Ennearthron</i>
Cleridae	27	17	63,0	
Buprestidae	132	73	55,3	<i>Anthaxia, Agrilus</i>
Dermestidae	65	34	52,3	
Chrysomelidae	569	297	52,2	Alticinae, Cryptocephalinae, Clytrinae
Scarabaeidae	227	105	46,3	Aphodiinae, Hopliinae
Carabidae	764	319	41,8	Bembidiini

Familie	Arten Imagines	Arten Larven	%
Haliplidae	21	21	100,0
Hygrobiidae	1	1	100,0
Noteridae	2	2	100,0
Dytiscidae	158	133	84,2
Gyrinidae	13	3	23,1
Summe	195	160	82,1

Tabelle 5: Familien der aquatischen Coleoptera-Adephaga, deren Larven mit Ausnahme der Gyrinidae relativ gut bekannt sind. Nach KLAUSNITZER (1991a, 1997).

FRITZ ISIDOR VAN EMDEN (1898-1958) hat die Palette der Möglichkeiten der Determinatio von Larven zusammengefasst (zitiert nach PAULUS 1969, ergänzt):

- Determinatio ex ovipositione: nach der Eiablage des Weibchens (beschrieben werden aufgezoogene Larven, das Mutterexemplar wird bestimmt)
- Determinatio ex evolutione (imaginis): durch Aufzucht gesammelter Larven (die Probe muss homogen sein; dies ist mitunter schwierig zu beurteilen), Bestimmung nach der erhaltenen Imago
- Determinatio ex futura imagine: nach Merkmalen der Puppe
- Determinatio ex systemate: nach einer Bestimmungstabelle oder anderen taxonomischen Arbeiten
- Determinatio ex domicilio: nach dem Habitat, in dem die Larven gefunden wurden
- Determinatio ex patria: nach der geographischen Lage des Fundortes
- Determinatio ex tempore: nach der Jahreszeit des Fundes
- Determinatio ex magnitudine: nach der Größe der Larven

Hinzu kommt (als Ausnahme) der Vergleich von unabhängig ausgearbeiteten Cladogrammen der Larven und Imagines. Dies wurde am Beispiel von unbekannt Larven der Scirtidae aus Phytotelmen demonstriert (KLAUSNITZER 1975). Sowohl bei den Imagines als auch bei den Larven erwiesen sich *Elodes* und *Odeles* als Schwestergruppen. Die zu bestimmenden Larven erwiesen sich als Adelphotaxon dieser beiden Gattungen, gleiche Verhältnisse fanden sich bei den Imagines, nur dass dort mit der Gattung *Sacodes* ein Name verfügbar wurde und deshalb die zunächst unbekannt Larven determiniert werden konnten (aus tiergeographischen Gründen sogar bis zur Art).

Große Möglichkeiten eröffnen sich gegenwärtig durch die Anwendung molekularbiologischer Methoden, wenn entsprechend aufbereitetes Material vorliegt. AHRENS & al. (2007a, b) haben dies in eindrucksvoller Weise bei phytophagen asiatischen Sericini (Scarabaeidae) demonstriert.

Für die Beschreibung von Larven der Coleoptera sind Mundwerkzeuge, Antennen, Stemmata, Kopfnähte, Beine, Urogomphi, Stigmen u. a. besonders wichtig. Hervorragende Ergebnisse kann die Chaetotaxie liefern, auch die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung (Oberflächenskulpturen, Feinbau von Haaren, Sinneszellen).

Die Beschreibung einzelner Larven-Arten ist allerdings wenig hilfreich, da es meist an einer Differentialdiagnose mangelt. Neben VAN EMDEN hat besonders RICHARD KORSCHESKY (1902-1946?) auf die Notwendigkeit von Bestimmungsschlüsseln hingewiesen (KLAUSNITZER in Vorbereitung). Diese sind natürlich immer als Hypothesen anzusehen, vor allem dann, wenn sie unvollständig sein müssen (unbekannte Arten, Gattungen). Dies ist leider meist der Fall.

Zur taxonomischen Arbeit gehört auch die Benennung von Arten. Es ist durchaus legitim, eine solche primär nach den Larven vorzunehmen. Dies wird jedoch kaum praktiziert und im Allgemeinen nur bei Fossilien angewandt. Die Benennung einer neuen Art ausschließlich nach einer in Baltischem Bernstein eingeschlossenen Larve beispielsweise ist jedoch nicht unproblematisch. Eine Zuordnung zu einer bereits beschriebenen oder noch aufzufindenden Imago ist nahezu niemals sicher möglich. Dieses Problem ist auch bei Untersuchungen von Larven rezenter Arten oft vorhanden, wenn im Freiland gesammelte Larven den Imagines zugeordnet werden sollen. Jedoch haben wir für Zweifelsfälle die oben erwähnten Methoden.

Fast alle diese Möglichkeiten entfallen bei Bernsteineinschlüssen (natürlich auch anderen Fossilien). So besteht durchaus die Gefahr einer doppelten Nomenklatur. Verzichtet man aber auf die Benennung von Larven, die hinreichend gut gekennzeichnet werden können (gleiche Maßstäbe wie bei der Beschreibung von rezenten Larven), so werden sie im Schrifttum schlecht weiter zu diskutieren sein. Dies beginnt schon

dann, wenn eine zweite Larve der gleichen Gattung aus Baltischem Bernstein bekannt wird und Unterschiede definiert werden können. Eine „Benennung“ mit „Larve A“, „Larve B“ o. ä. ist deshalb keineswegs hilfreich (KLAUSNITZER 2003).

4. Larvalsystematik und Phylogenetik

Jede Ordnung der Holometabola sollte auch nach apomorphen Merkmalen der Larven zu definieren sein. Dies ist in manchen Fällen auch gut möglich, bei anderen Gruppen gelingt es nicht (Tabelle 6). Die Ursachen können in den mangelhaften Kenntnissen über die Larven liegen, aber auch einen Hinweis auf den möglicherweise paraphyletischen Charakter des betreffenden Taxons liefern, wenngleich dies bei den Ordnungen kaum zutreffen dürfte. Für die Larven der als „nicht bekannt“ bezeichneten Ordnungen gibt es zahlreiche apomorphe Merkmale, jedoch keines, das die Larven des gesamten Taxons umfasst. Einige „höhere“ Gruppen der Holometabola können ebenfalls durch Synapomorphien der Larven begründet werden: Coleoptera + Neuropterida, Hymenoptera + Mecoptera, Mecoptera, Amphiesmenoptera, Antliophora (?).

Tabelle 6: Apomorphe Merkmale der Larven der Ordnungen der Holometabola. Angaben aus DATHE (2003).

Ordnung	Merkmale
Coleoptera	nicht bekannt
Raphidioptera	nicht bekannt
Megaloptera	Tracheenkiemen am 1.-7./8. Abdominalsegment
Neuroptera	Saugzangen aus Mandibeln und Maxillen mit einem Nahrungs- und einem Giftkanal; extraintestinale Verdauung; Verschluss des Mitteldarms
Hymenoptera	nicht bekannt
Trichoptera	Maxillen und Labium verwachsen, mit Spinnrohr, durch das die paarigen Spinnrüden münden; Tracheensystem geschlossen; Tracheenkiemen an Thorax und Abdomen
Lepidoptera	Abdominalextrimitäten (?)
Siphonaptera	ohne Stemmata; ohne Thorakalbeine; letztes Abdominalsegment mit Papillenpaar, über dem ein Borstenkamm liegt
Mecoptera	nicht bekannt
Diptera	ohne Thorakalbeine (?)

Noch schwieriger ist eine Begründung aus der Kenntnis der Larven bei „niederen“ Taxa (Familien, Gattungen), für die ebenfalls ein monophyletischer Charakter zu fordern ist (in der Praxis ist dies jedoch vielfach nicht untersucht, sodass zahlreiche derartige Taxa keine Monophyla darstellen dürften).

So werden z. B. die Scirtidae (Coleoptera) vor allem durch Merkmale der aquatisch lebenden Larven als ein Monophylum wahrscheinlich. Vor allem der Hypopharynx (als komplizierter Filterapparat ausgebildet), aber auch der Epipharynx und die Mandibeln (innen mit Fiederborsten besetzt, die in zwei Feldern angeordnet sind, die wesentlich für die Zuführung der Nahrung sind) und die Maxillen (Galea mit Stielkammborsten, innen mit Kammborsten dicht besetzt, die Borsten der Galea dienen als „Besen“ zur Beförderung von Detritus in die Präoralhöhle) sind so einzigartig zu einem Filterapparat für aquatischen Detritus und organische Sinkstoffe modifiziert (einmalig innerhalb der Coleoptera), dass ihr Bau und ihre Funktion eine der wichtigsten Autapomorphien der Scirtidae darstellt. Hinzu kommen Besonderheiten der Organe des Ionenaustausches (8./9. Abdominalsegment mit 5 oder 7 Anschläuchen (Branchialorgan), die der Osmoregulation dienen) und ein innerhalb der Coleoptera einzigartiger Bau der Antennen. Das Flagellum (3. Antennenglied ?) besteht aus zahlreichen kurzen Gliedern (sekundäre Bildung, Autapomorphie), insgesamt 40 bis 185 Glieder (bei der L_3), deren Zahl, beginnend von über 20 bei der L_1 , von Stadium zu Stadium (L_1 - L_5) zunimmt.

Man stellt mitunter Larvalsystematik und Imaginalsystematik einander gegenüber, und es werden aus der Kenntnis der Larven Konsequenzen für das nach den Imagines aufgestellte System gezogen, wie es bei einigen Coccinellidae gezeigt werden konnte (KLAUSNITZER 1970b, 1971, 1988, 1989, 1991b, 1993). Mitunter werden neben Kongruenzen auch Inkongruenzen gefunden. Natürlich gibt es keine echte Inkongruenz, solche Ergebnisse weisen uns aber nachdrücklich auf Forschungsdefizite hin: beide Systeme oder eins von beiden müssen falsch sein, wenigstens partiell. VAN EMDEN (1927, 1929, 1957) hat dieses Problem näher beleuchtet.

Als Beispiele für die Auflösung einer paraphyletischen Gruppe nach larvalen Merkmalen können uns drei Familien der aquatischen Adephaga dienen. Noteridae und Hygrobiidae galten lange als Unterfamilien der Dytiscidae, sicher der Faszination des „Schwimmkäferhabitus“ der Imagines (Lebensform, Konvergenz) geschuldet. Allerdings zeigen die Larven erhebliche Unterschiede (Tabelle 7). Obwohl diese bereits seit langem bekannt waren (SCHIÖDTE 1872), hat es Jahrzehnte gedauert, bis entsprechende Konsequenzen gezogen wurden und die „Dytiscidae im alten Sinne“ als Paraphylum aufgelöst wurden.

Tabelle 7: Vermutliche Apomorphien der Larven der Noteridae, Hygrobiidae und Dytiscidae.

Familie	Nahrung	Mandibeln	Atmung	Fortbewegung	Abdomen
Noteridae	Lebensweise im Boden, Ernährung von Chironomidenlarven	beißend-kauend, kurz und kompakt	Aufnahme von Luftblasen an Wasserpflanzen	Grabbeine	8. Tergit kaudal zugespitzt
Hygrobiidae	räuberisch an der Oberfläche des Bodens (Tubificidae)	lang, gebogen, ohne Saugkanal	Tracheenkiemen an der Basis der Coxae und am 1.-3. Abdominalsegment	Schwimmbeine	Medianfortsatz am 9. Abdominalsegment
Dytiscidae	räuberisch (Lauerjäger und aktive Jäger im Wasserkörper)	lang, gebogen, mit Saugkanal	Stigmen am 8. Abdominalsegment	Schwimmbeine	8 Abdominalsegmente

5. Schlussgedanke

Taxonomie, Systematik und Phylogenetik der Holometabola beruhen fast ausschließlich auf der Untersuchung der Imagines, wobei die Morphologie im Mittelpunkt steht. Gegenwärtig ergänzen molekularbiologische Methoden die Palette der verfügbaren Merkmale. Aber auch diese Untersuchungen geschehen überwiegend an Imagines.

Es gibt keinen unwiderlegbaren Grund, die Larven und andere Entwicklungsstadien der Holometabola derartig zu vernachlässigen, wie es seit LINNAEUS bis heute geschieht. Hinzu kommt der Vorteil, dass die Ergebnisse entsprechender morphologischer Studien einer Merkmalswertung unterzogen werden können. Aus einer groß angelegten Untersuchung der Larven ist deshalb ein erheblicher Erkenntnisgewinn zu erwarten. Hinzu kommen positive Auswirkungen auf Faunistik, Ökologie und Angewandte Entomologie (KLAUSNITZER 1969, 1970a, 1996b).

Es ist an der Zeit, sich der Bedeutung der „Holomorphen“, wie sie HENNIG (1950) formuliert hat, zu erinnern. Neue Erkenntnisse werden nicht ausbleiben, da auch eine Renaissance der ganzheitlichen Betrachtungsweise zu tiefgreifender Erweiterung unseres Wissens führen kann.

Dank

Frau Dr. BARBARA KNOFLACH-THALER, Institut für Ökologie Innsbruck, danke ich für das beigegebene Foto, Herrn Prof. Dr. HOLGER H. DATHE, Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, für eine konstruktive Diskussion des Manuskriptes.

Literatur

- AHRENS, D., MONAGHAN, M. T. & VOGLER, A. P. (2007a, in press): DNA-based taxonomy for associating adults and larvae in multi-species assemblages of chafers (Coleoptera: Scarabaeidae). – Mol. Phylog. Evol.
- AHRENS, D.; ZORN, C.; YUBAK DHOJ, G.C., KELLER, S. & NAGEL, P. (2007b): Illustrated key of phytophagous scarabs of Nepal. – A Guide to white grubs and chafers of the lower central regions (Coleoptera, Scarabaeidae), Opusc. Biogeogr. Basil. **5**: 3-44.
- BOLOGNA, M. A. (1991): Fauna d'Italia: Coleoptera Meloidae. – Edizioni Calderini Bologna. 541 S.
- BURAKOWSKI, B. (1989): Hypermetamorphosis of *Rhacopus attenuatus* (MAEKLIN) (Coleoptera, Eucnemidae). – Ann. Zool., Warszawa **42**: 165 - 180.
- DATHE, H. H. (Hrsg.) (2003): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta, 2. Auflage. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg Berlin. 961 Seiten.

- DETTNER, K. & PETERS, W. (2003) (Hrsg.): Lehrbuch der Entomologie. 2. Auflage. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 936 S.
- EMDEN, F. I. VAN (1927): Was hat die entomologische Larvensystematik den anderen entomologischen Disziplinen gegeben, bzw. was kann sie ihnen geben? – I. Wandervers. Deutscher Entomologen. Ent. Mitt. **16**, 1: 12 – 15.
- EMDEN, F. I. VAN (1929): Über den Speciesbegriff vom Standpunkt der Larvensystematik aus. – 3. Wandervers. Deutscher Entomologen in Giessen (22.-26. V. 1929): 47 – 56.
- EMDEN, F. I. VAN (1957): The taxonomic significance of the characters of immature insects. – Ann. Rev. Ent. **2**: 91 – 106.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Berlin.
- KLAUSNITZER, B. (1969): Zur Bedeutung larvalsystematischer Untersuchungen für Ökologie und Faunistik. – Ent. Ber., **1**: 12 - 16.
- KLAUSNITZER, B. (1970a): Zur Notwendigkeit der Förderung der Larvalsystematik. – Polsk. Pism. Ent. **40**: 627 - 630.
- KLAUSNITZER, B. (1970b): Zur Stellung der Lithophilinae unter besonderer Berücksichtigung larvaler Merkmale (Col., Coccinellidae). – Proc. XIII. Int. Congr. Ent. Moskow **1**: 155.
- KLAUSNITZER, B. (1971): Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Lithophilinae und Coccidulini (Col., Coccinellidae). – Dtsch. Ent. Z. N. F. **18**: 145 - 148.
- KLAUSNITZER, B. (1975): Eine neue Methode zur Determination von Käferlarven. – Ent. Nachr. **19**, 1/2: 27 - 31.
- KLAUSNITZER, B. (1988): Larvalsystematik kontra Imaginalsystematik. – Tagungsbericht Symposion über Fragen zur Systematik und Evolution der Insekten, Universität Passau: 6 - 18.
- KLAUSNITZER, B. (1989): Bemerkungen zur Larvalsystematik der Clavicornia, speziell der Coccinellidae und zu *Epilachna argus* (Col.). – Verh. Westd. Entomologentag 1988, Düsseldorf: 29 - 38.
- KLAUSNITZER, B. (1991a): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 1. Band Adephaga. – Goecke & Evers, Krefeld, 273 S.
- KLAUSNITZER, B. (1991b): Möglichkeiten und Grenzen der Aussagekraft taxonomischer Studien an präimaginalen Stadien für die Imaginalsystematik. – Verh. XII. Int. Symp. Entomofaunistik Mitteleur. (SIEEC), Kiew 1988: 19 - 26.
- KLAUSNITZER, B. (1993): Widersprüche zwischen Larval- und Imaginalsystem – ein Spannungsfeld der Taxonomie – dargestellt an Beispielen aus der Ordnung der Käfer (Coleoptera) (Kurzfassung). – Verh. Westd. Entomologentag 1991, Düsseldorf: 1 - 6.
- KLAUSNITZER, B. (1994): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 2. Band Myxophaga, Polyphaga, Teil 1. – Goecke & Evers, Krefeld, 325 S.
- KLAUSNITZER, B. (1996a): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 3. Band. Polyphaga Teil 2. – Goecke & Evers, Krefeld, 335 S.
- KLAUSNITZER, B. (1996b): Faunistik und Ökosystemforschung unter dem Blickwinkel des gegenwärtigen Kenntnisstandes über präimaginale Stadien. – Verh. XIV. Int. Symp. Entomofaunistik Mitteleur. (SIEEC), München 1994: 68 - 87.
- KLAUSNITZER, B. (1997): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 4. Band. Polyphaga Teil 3 sowie Ergänzungen zum 1. bis 3. Band. – Goecke & Evers, Krefeld im Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 370 S.
- KLAUSNITZER, B. (1999): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 5. Band. Polyphaga Teil 4. – Goecke & Evers, Krefeld im Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 336 S.
- KLAUSNITZER, B. (2001): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 6. Band. Polyphaga Teil 5. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 309 S.
- KLAUSNITZER, B. (2003): Käferlarven (Insecta: Coleoptera) in Baltischem Bernstein – Möglichkeiten und Grenzen der Bestimmung. – Ent. Abh. Mus. Tierkunde Dresden **61**: 103 - 108.
- KLAUSNITZER, B. (in Vorber.): RICHARD KORSCHESKY (1902-1946) und seine grundlegenden Arbeiten über Coccinellidae und die Larven der Coleoptera. – Beitr. Ent.
- LINNAEUS, C. (1758): Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio Decima. – Holmiae: L. Salvii, **1**: 4, 1-823, 1.
- PAULUS, H. F. (1969): Einiges zur Konservierung und Bestimmung von Käferlarven. – Mitt. Int. Ent. Vereins Frankfurt a. M. **1**, Nr. 2: 3 - 13.
- PINTO, J. D. & R. B. SELANDER (1970): The Bionomics of Blister Beetles of the Genus *Meloe* and a Classification of the New World Species. – Illinois Biological Monographs **42**: 222 S.
- SCHÖDTE, J. C. (1872): De Metamorphosi Eleutheratorum observationes: Bidrag til Insekternes Udviklingshistorie. – Naturh. Tidsskr. **3**, række 8: 165 - 226.