©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Heinze, K., Systematik der mitteleuropäischen Myzinae, III. Beitr. Ent., **11**, 24—96, 1961.
Stroyan, H. L. G., Recent Additions to the British Aphid Fauna, II. Trans. R. ent. Soc. Lond., **106**, 283—340, 1955.
—, Further Additions to the British Aphid Fauna. Trans R. ent. Soc. Lond., **109**, 311—360, 1957.

Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden

unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur

(*Coleoptera*: *Carabidae*)

Franz Tietze[1])
Zoologisches Institut der Universität, Halle

(Mit 34 Textfiguren)

Inhalt

I. Einleitung 88
II. Material und Methode 89
III. Die Ausbildung des Metathorax 91
A. Die Flugmuskulatur macropterer Arten 92
B. Die Flugmuskulatur dimorpher und polymorpher Arten 100
C. Die Flugmuskulatur konstant brachypterer Arten 112
D. Der histologische Bau der Flugmuskeln 116
E. Das Skelett des Metathorax und seine Veränderungen 121
F. Der Flügel und seine Gelenkung 132
1. Bau und Mechanik des funktionsfähigen Flügelgelenks 132
2. Der Abbau des Flügelgelenks 136
IV. Diskussion 138
A. Die Degeneration der Flugmuskeln 138
B. Macropterie und Flugfähigkeit 148
C. Die Degeneration der Flügelgelenkmuskeln 149
D. Die skelettale Entdifferenzierung 153
E. Der Übergang von der Macropterie zur Brachypterie 155
V. Ergebnisse 160
Zusammenfassung 161
Anhang 162
Literatur 165

[1]) Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. O. Hüsing, zu seinem 50. Geburtstag gewidmet.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

I. Einleitung

Die Erscheinung der Flügelreduktion bei Insekten hat seit alters her das Interesse der Entomologen auf sich gezogen. Dabei wurden aber — im Gegensatz zu anderen Ordnungen — die Coleopteren wenig beachtet, eine Tatsache, die wahrscheinlich durch die Morphologie und Biologie dieser Tiere bedingt ist.

Erste Beobachtungen finden sich in vielen älteren Bestimmungsbüchern, die aber lediglich das Merkmal „geflügelt" oder „ungeflügelt" feststellen. Relativ starke Aufmerksamkeit erregte die Gattung *Carabus* L., deren Vertreter fast durchweg reduzierte Alae aufweisen und auf Grund der beträchtlichen Größe auch ohne Hilfsmittel leicht zu bearbeiten sind. Mit ihr beschäftigten sich unter anderen Dewitz (1883), Häss (1913, 1914), Oertel (1924a) und Lindroth (1945a, b, 1949), der gleichzeitig die übrigen Carabiden in seine Betrachtungen mit einbezog.

Es blieben aber stets — mit Ausnahme von Lindroth (1949) — Beobachtungen, die sich auf die Alaereduktion selbst bezogen. Die damit zusammenhängenden Veränderungen im Gesamtorganismus wurden jedoch erst in jüngerer Zeit einer eingehenden Beobachtung unterzogen. Rüschkamp (1927) beschäftigte sich mit Chrysomeliden, Jackson (1928, 1933, 1952, 1956) mit Curculioniden und Dytisciden; letztere untersuchte auch Leech (1942). Es stellten sich dabei Resultate ein, die einerseits die bei anderen Ordnungen gefundenen Ergebnisse bestätigten, andererseits aber auch mit ihnen in Widerspruch gerieten und damit neue Fragen aufwarfen.

Die vorliegende Arbeit soll zu diesem Problemkreis einen kleinen Beitrag liefern und an Hand mehrerer Arten unter Berücksichtigung verschiedener Reduktionsgrade die Veränderungen untersuchen, die sich am Metathorax der Carabiden bei Verlust der Flugfähigkeit ergeben, und soll speziell die Beziehungen klären, die zwischen Flügelreduktion und Flugmuskelausbildung bestehen.

Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Hüsing für die Themenstellung, die Betreuung und das dem Fortgang der Arbeit stets entgegengebrachte Interesse herzlichst zu danken. Auch Herrn Somburg sei für die Unterstützung beim Bestimmen des Materials und Frau Puppe und Fräulein Klotz für die Anfertigung der fotografischen Aufnahmen gedankt.

II. Material und Methode

Das Material stammt aus den Gebieten um Halle (Saale) (Heide, Elsteraue) und Magdeburg (Gübs, Wendgräben) und wurde in den Jahren 1958—1960 mit unterschiedlichen Methoden gesammelt.

Die gefangenen Käfer wurden sofort an Ort und Stelle lebend fixiert, nachdem man ihnen zum besseren Eindringen der Fixierungsflüssigkeit einen Teil des Abdomens abgeschnitten hatte. Dadurch konnten auch bei größeren Arten gute Ergebnisse erzielt werden. Verwendung fand dabei vorwiegend Formol in einer Verdünnung von 1:4 und zum Teil Carnoy'sche Flüssigkeit. Aufbewahrt wurden sie in Formol 1:9 bzw. in 70%igem Alkohol.

Zur Untersuchung wurden bis auf eine Ausnahme nur solche Arten herangezogen, von denen mindestens zehn Individuen zur Verfügung standen. Folgende in systematischer Reihenfolge (Winkler 1924—32) aufgeführten Arten lagen für die Untersuchung vor (alle späteren Zusammenstellungen von Arten richten sich nicht nach systematischen Gesichtspunkten, sondern drücken stets den Stand des metathorakalen Abbauprozesses aus):

Cychrus caraboides L.
Carabus coriaceus L.
,, *violaceus* L.
,, *auratus* L.
,, *granulatus* L.
Amara tibialis Payk.
,, *bifrons* Gyll.
,, *fulva* de G.
,, *aulica* Panz.
Zabrus tenebrioides Goeze

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Carabus nemoralis MÜLL.
,, *hortensis* L.
Calosoma sycophanta L.
Elaphrus cupreus DUFT.
Loricera pilicornis FABR.
Clivina fossor L.
Broscus cephalotes L.
Harpalus griseus PANZ.
,, *pubescens* MÜLL.
,, *aeneus* FABR.
,, *luteicornis* DUFT.
Amara plebeja GYLL.
,, *communis* PANZ.
,, *lunicollis* SCHIÖDTE
,, *aenea* DE G.
,, *eurynota* PANZ.
,, *familiaris* DUFT.
Pterostichus lepidus LESKE
,, *coerulescens* L.
,, *vernalis* PANZ.
,, *macer* MARSHAM
,, *oblongopunctatus* FABR.
,, *niger* SCHALL.
,, *vulgaris* L.
,, *strenuus* PANZ.
,, *diligens* STURM
Abax ater VILLERS
,, *parallelus* DUFT.
Molops elatus FABR.
Calathus fuscipes GOEZE
,, *erratus* SAHLB.
,, *ambiguus* PAYK.
,, *melanocephalus* L.
Synuchus nivalis PANZ.

Bei der vorwiegend durchgeführten Präparation wurden die Tiere in der üblichen Weise gespalten und beide Hälften mit dunkel gefärbtem Paraffin in Glasschalen eingeschmolzen. Präpariert wurde unter 70%igem Alkohol mit aus Minutienstiften angefertigten Geräten. Zur Vergrößerung dienten die Zeissgeräte Cytoplast SM XX und Binokular SM XVI.

Längenmessungen wurden mit Hilfe geeichter, auf fotografischem Wege selbst hergestellter Okularraster vorgenommen, die es gleichzeitig ermöglichten, proportionsgerechte und maßstabsdefinierte Zeichnungen anzufertigen.

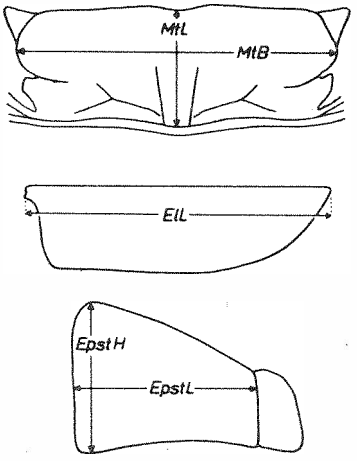


Fig. 1. Die Meßstrecken von Metatergum, Elytron und Episternum

Gemessen wurden folgende Größen (Fig. 1):

Elytrenlänge (ElL), dargestellt durch die Sehne, die sich zwischen freiliegender Elytrenbasis und -spitze erstreckt;

Metatergumlänge (MtL): Länge des Metatergum in der Medianrinne, ohne Postnotum;

Metatergumbreite (MtB): Die gerade Strecke, die durch die größte Ausdehnung des Scutum gegeben ist. Bei stark gewölbten Arten (*Carabus*, und in noch stärkerem Maße *Cychrus*) zeigt diese Meßmethode allerdings zu geringe Werte an, führt aber trotzdem nicht zu bedeutenden Fehlergebnissen, da alle in Frage kommenden Arten mehr oder weniger die gleiche Gestalt aufweisen;

Episternumhöhe (EpstH): Maximale Höhe ohne pleuralen Flügelgelenkkopf;

Episternumlänge (EpstL): Maximale Länge ohne daran anschließendes Epimerum.

Für Vergleichszwecke wurden jeweils bestimmte Indizes errechnet und aus je zehn Werten von verschiedenen Individuen der Durchschnittsindex gebildet:

$$\frac{MtL}{ElL}; \quad \frac{MtL}{MtB}; \quad \frac{EpstL}{EpstH}; \quad \frac{EpstL}{ElL}.$$

Die Messungen der Muskeln bereiteten einige Schwierigkeiten. Sie konnten im allgemeinen metrisch nicht erfaßt werden, da sowohl konische als auch im Fettgewebe

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

liegende und degenerierte Bündel dieser Methode nicht zugänglich waren. Es wurde deshalb in Anlehnung an Voss (1905), ATZINGER (1957) und WIESEND (1957) eine Schätzskala verwendet, die sich bei aller Subjektivität und Grobheit noch als am günstigsten herausstellte und ein einigermaßen objektives Bild vermittelte. Als Ausgangspunkt mit sehr kräftigen Flugmuskeln diente *Calosoma sycophanta* L. Danach können die Flugmuskeln (stets bezogen auf die Größe des jeweiligen Tieres) folgendermaßen ausgebildet sein:

Sehr kräftig (5): Sehr starke, den gesamten zur Verfügung stehenden Raum ausfüllende, pralle Muskelpakete. Das Tier ist vom Standpunkt der Muskelbildung sicher flugfähig.

Kräftig (4): Starke Muskelbündel, die fast den gesamten zur Verfügung stehenden Raum ausfüllen und nur geringe aber deutlich sichtbare Lücken zwischeneinander freilassen. Das Tier ist vom Standpunkt der Muskelbildung sicher flugfähig.

Mittel (3): Mittelstarke Muskelbündel, die große Lücken zwischen sich freilassen und selbst mehr oder weniger starke konkave Außenseiten im Längsschnitt aufweisen. Bereits makroskopisch weicht das Aussehen deutlich von Typ 5 und 4 ab. Die Flugfähigkeit muß in Frage gestellt werden. Flugbeobachtungen konnten bei Tieren mit derartiger Ausbildung nicht gemacht werden.

Schwach (2): Stark zusammengefallene, oft in Einzelstränge aufgelöste, stets im Fettgewebe liegende Muskelbündel, deren makroskopisches Bild nicht mehr die typischen Strukturen und die übliche Farbe des funktionsfähigen Muskels erkennen läßt. Sicher funktionsunfähig.

Sehr schwach (1): Das frühere Vorhandensein von Muskeln wird durch vereinzelt im Fettgewebe liegende Fasern oder Faserbündel bestätigt. Häufig nehmen die Fettpakete die Stelle und Form der früheren Muskelbündel ein, wobei genau Insertion und Ursprung nachzuweisen sind. Sicher funktionsunfähig.

Ohne (0): Es lassen sich außer gelegentlichen faserigen Strukturen des Fettgewebes keine Anzeichen eines Muskels nachweisen. Sicher funktionsunfähig.

Die Eingliederung in dieses System ist selbstverständlich subjektiv und zerreißt eine in Wirklichkeit bestehende kontinuierliche Reihe. Die Typen 4 und 2 nehmen eine gewisse Vermittlerstellung ein, sind aber im Hinblick auf die gleitenden Übergänge trotzdem gerechtfertigt.

An die Präparation schloß sich bei mehreren Arten zur Kontrolle eine histologische Untersuchung an. Bei kleineren Käfern wurden mit und ohne Vorbehandlung in Diaphanol vom Metathorax und angrenzenden Teilen 10 μ starke Serien angefertigt, bei größeren dagegen die entsprechenden Muskeln isoliert eingebettet und 7 μ geschnitten. Gefärbt wurde mit Hämalaun-Eosin und Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Wie bereits erwähnt, wurden die Zeichnungen mit Hilfe von Okularrastern hergestellt. Um eine größere Übersichtlichkeit zu erreichen, wurde darauf verzichtet, für die Behandlung des Themas unwesentliche oder im Hintergrund gelegene Details einzuzeichnen.

Die fotografischen Arbeiten haben die Institutsfotografen des Zoologischen Instituts Halle (Saale), Frau M. PUPPE und Fräulein L. KLOTZ ausgeführt.

III. Die Ausbildung des Metathorax

Die Morphologie und Anatomie des vollausgebildeten Käferthorax war schon mehrmals Gegenstand von Untersuchungen. Mit den Dytisciden beschäftigten sich BAUER (1910), EUSCHER (1910) und JACKSON (1952, 1956), letztere auch mit den Curculioniden; mit den Gyriniden LARSEN (1954), den Chrysomeliden RÜSCHKAMP (1927), und den Lamellicorniern STELLWAAG (1914).

Da spezielle Bearbeitungen des Carabidenthorax meines Wissens noch nicht vorliegen, wurden zuerst die Verhältnisse, soweit sie im Rahmen der Fragestellung von Interesse waren, an flugfähigen Carabiden geklärt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Als Grundlage für eine einheitliche Benennung der Muskeln und der übrigen morphologischen und anatomischen Teile fand das Entomologische Wörterbuch von v. Kéler (1956) Verwendung. Da aber ein Teil der bei Carabiden untersuchten Flugmuskeln mit den von v. Kéler (1956) beschriebenen in keinem Fall homologisiert werden konnten, mußten einige Neubenennungen vorgenommen werden. Beim Basalar- und Subalarmuskel wurden der Übersichtlichkeit wegen die v. Kéler'schen Bezeichnungen beibehalten, weil es sich, obwohl die Ursprungstellen andere sind, eindeutig um die homologen Muskeln handelt (siehe Tab. 5).

Da auch die Vielzahl verschiedener Ausbildungsformen der Alae zu einem beträchtlichen Durcheinander an Begriffen, deren Bedeutung sich häufig überschneidet oder doppelsinnig verwandt wird, geführt hat, wird in vorliegender Arbeit in Übereinstimmung mit Larsen (1950) nur zwischen macropteren, brachypteren und apteren Käfern unterschieden. Kommen bei einer Art macroptere und brachyptere, oder macroptere und sogar mehrere verschiedene brachyptere Formen nebeneinander vor, so werden sie als dimorph bzw. polymorph bezeichnet.

A. Die Flugmuskulatur macropterer Arten

Zum Verständnis der mit dem Verlust des Flugvermögens einhergehenden Abänderungen ist es unerläßlich, sich ein Bild vom ursprünglichen, funktionsfähigen Zustand zu verschaffen.

Die Flugmuskulatur der Insekten gliedert man gewöhnlich nach ihrer Arbeitsweise in direkte und indirekte Muskeln. Unabhängig davon wird in vorliegender Arbeit zwischen Flugmuskeln und Flügelgelenkmuskeln unterschieden; zu den Flugmuskeln werden alle direkten und indirekten, die den Flügelschlag erzeugen, gerechnet, während alle an der Flügelbasis inserierenden und an der Alaestellung beteiligten als Flügelgelenkmuskeln bezeichnet werden. Diese Einteilung wird aus methodischen Gründen verwendet, da die Reduktion der beiden Gruppen deutliche Unterschiede aufweist, so daß sie auf diese Weise besser zu besprechen sind.

Eine Sonderstellung nehmen die bifunktionellen Muskeln ein, die unabhängig vom Ausbildungsstand der reinen Flugmuskeln in ihrer vollen Stärke erhalten bleiben und sich erst bei weiter fortgeschrittener Rudimentation verändern. Sie werden deshalb bei der Betrachtung der Reduktionsvorgänge außer acht gelassen und als vollentwickelt vorausgesetzt.

Bei der Einschätzung der Flugmuskulatur eines Insekts muß stets der Faktor Alter des Tieres berücksichtigt werden. Verschiedene Untersuchungen haben ergeben, daß je nach der Tierart die Flugmuskeln erst eine bestimmte Zeit nach dem Schlüpfen funktionstüchtig werden. Rüschkamp (1927) schreibt darüber: „Die Beinmuskulatur ist natürlich in diesem Moment schon funktionstüchtig, denn sie ermöglicht ja erst das Auskommen, die Flugmuskulatur erreicht aber bei flugfähigen und flugunfähigen Käfern erst längere Zeit nach dem Schlüpfen den Höhepunkt der Entwicklung" (p. 4). Spezielle Arbeiten darüber liegen leider noch nicht vor; aber generell kann für Carabiden angenommen werden, daß ihre Flugmuskeln mit vollzogener Ausfärbung und Erhärtung ebenfalls ausgebildet sind. Ihre Untersuchung setzt deshalb, um eine richtige Beurteilung geben zu können, die Kenntnis des Alters der jeweiligen Tiere voraus. Diese Forderung kann

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

jedoch nur ein Material aus genau kontrollierten Zuchten erfüllen. Da aber für die Bearbeitung nur Freilandfänge zur Verfügung standen, wurden bei jeder behandelten Art die Fortpflanzungsbiologie und die Fangdaten berücksichtigt, um daraus auf das ungefähre Alter zu schließen. Außerdem wurden bei entsprechender Menge des Materials die Tagesfänge aus einem Biotop untersucht, wobei anzunehmen ist, daß die Vertreter einer Population auf Grund gleicher Umweltsfaktoren mehr oder weniger zur gleichen Zeit schlüpfen und so auch gleichaltrig sind. Aus diesem Grunde wird jedem Protokoll über die Flugmuskelausbildung ein kurzer Hinweis auf die Fortpflanzungsbiologie und die Fangtermine der zu besprechenden Art vorangesetzt. Der Charakterisierung des Reduktionsstandes soll die ebenfalls an dieser Stelle gegebene kurze Beschreibung der Flügel bzw. der Flügelrudimente dienen.

1. *Calosoma sycophanta* L. schlüpft gewöhnlich Ende Juni oder Anfang Juli (Burmeister, 1939), bleibt aber bis zum nächsten Frühjahr in der Erde, so daß nur ausgereifte Individuen gefangen werden können. Seine Lebensdauer soll zwei bis drei Jahre betragen. Er wurde als Ausgangspunkt für die zu betrachtenden Reduktionen als Beispiel eines flugfähigen Carabiden herangezogen. Zu erwähnen ist allerdings, daß *Calosoma sycophanta* L. nicht unbedingt zu den regelmäßigen Fliegern gehört. Es liegen einige Anzeichen vor, die auf eine beginnende Flugunfähigkeit hindeuten. Bei maturen Individuen kann jedoch in der Regel die Flugfähigkeit als sicher angenommen werden. Entsprechende Beobachtungen liegen von den verschiedensten Seiten so zahlreich vor, daß es berechtigt erscheint, die dort gefundenen Verhältnisse als typisch und ursprünglich anzusehen. Auch Oertel (1924a) benutzte den Flügel von *Calosoma sycophanta* L. als Ausgangspunkt für Studien der Alaereduktion bei der Gattung *Carabus*. Untersucht wurden 10 Exemplare der Monate Juni und Juli, die — bis auf eine Ausnahme — eine gleichmäßig kräftige Flugmuskelausbildung aufwiesen. Ein Weibchen besaß fast vollkommen degenerierte Flugmuskeln, die auch sicher nie funktionstüchtig waren, da auch die entsprechenden Sehnenkappen eine starke Reduktion zeigten. Die Flügelgelenkmuskeln waren insgesamt voll entwickelt.

2. *Loricera pilicornis* Fabr. überwintert als Imago und pflanzt sich im Frühjahr fort, so daß im Herbst Jungkäfer auftreten, die meist gleich in der Puppenwiege überwintern. Er ist ein ausgezeichneter und regelmäßiger Flieger. Vor allem im Frühjahr können häufig fliegende Käfer beobachtet werden. Untersucht wurden zehn Individuen aus den Monaten April bis Juli. Alle Exemplare zeigten unabhängig vom Alter gleichstarke, vollentwickelte Flugmuskeln. Sie entsprechen in ihrer Stärke vollkommen denen von *Calosoma sycophanta* L. und sind wie jene als sehr kräftig zu bezeichnen. Die Flügelgelenkmuskeln weisen ähnliche Stärke wie bei *Calosoma sycophanta* L. auf und stimmen auch in Lage und Form weitgehend überein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Lediglich der ebenfalls bei *Cicindela hybrida* L. nicht nachweisbare Musculus praealaro-basalaris ist hier nicht entwickelt.

3. *Elaphrus cupreus* Duft. ist Frühjahrsfortpflanzer, überwintert als fertiger Käfer und erscheint erst im nächsten Frühjahr. Obwohl seine Flugmuskeln und die Alae voll entwickelt sind, scheint er doch wenig Gebrauch davon zu machen. Flugbeobachtungen liegen nur vereinzelt vor. Versuche mit Sonnenexponierung haben aber nach Lindroth (1945a) zu spontanem Flug geführt, so daß die Flugfähigkeit als sicher angenommen werden kann. Die zehn im Juli gefangenen Käfer wiesen durchweg gleiche Muskelausbildung auf. Alle bei *Calosoma sycophanta* L. vorgefundenen Flugmuskeln sind auch hier ausgebildet, aber im Gegensatz zu jenen noch kräftiger entwickelt. Die Flügelgelenkmuskeln sind ebenfalls sehr stark und in Verlauf und Lage ähnlich. Auch hier fehlt der Musculus praealaro-basalaris. Insgesamt erinnert *Elaphrus cupreus* Duft. außer in seinen morphologischen Eigentümlichkeiten gleichfalls in seiner Muskelausbildung stark an *Cicindelidae*.

4. *Harpalus griseus* Panz. schlüpft gewöhnlich im späten Frühjahr und überwintert als Larve, doch kommen nach Larsson (1937—1940) auch den Winter überdauernde Imagines vor. Er wird allgemein als guter Flieger beschrieben, der regelmäßig bei Lichtfängen im Sommer erbeutet werden kann. Für die Untersuchung standen 21 Käfer zur Verfügung. Sie wurden in den Monaten Juli und August gefangen und stammen sicher aus dem gleichen Jahr, da die Überwinterer nach der zweiten Eiablage in der Regel absterben. Die Sektion ergab folgendes Bild: Es besaßen 4 ♀♀ und 6 ♂♂ vollausgebildete, sehr kräftige und wahrscheinlich auch funktionsfähige Flugmuskeln. Individuen mit kräftiger oder mittlerer Ausbildung konnten nicht gefunden werden. Ein Männchen, dessen Dorsoventralmuskeln zusammengefallen und zu schmalen Bändern gedrückt und deren dorsale Längsmuskeln fast vollständig verschwunden waren, wies insgesamt eine schwache Flugmuskelausbildung auf. 3 ♀♀ und 1 ♂ zeigten nur noch im Fettgewebe liegende, stark degenerierte, sehr schwache und 2 ♀♀ und 4 ♂♂ gar keine Flugmuskeln. Es fanden sich nur noch einige Bindegewebsfasern, die im Fettgewebe die früheren Muskeln andeuteten. Die Flügelgelenkmuskeln waren bei allen untersuchten Exemplaren gleich kräftig ausgebildet.

5. *Amara familiaris* Duft. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Die Schlupfzeit der Jungkäfer fällt in den August. Nach Lindroth (1945a) „liegen mehrere Beobachtungen von spontanem Fluge (alle im Mai und Juni), auch aus Deutschland vor" (p. 132).

Die Anfang Juli gefangenen Käfer gehörten sicher der überwinterten Generation an; denn alle Exemplare wiesen mehr oder weniger stark entwickelte Gonaden auf. Die Untersuchung der 24 Tiere ergab, daß nebeneinander alle möglichen Ausbildungsstadien auftreten, die sich fast gleichmäßig über die einzelnen Typen verteilen. So besaßen 3 ♀♀ und 1 ♂ sehr kräftige, 2 ♀♀ und 3 ♂♂ kräftige, 2 ♀♀ und 3 ♂♂ mittlere, 2 ♀♀ und 2 ♂♂ schwache, 4 ♀♀ sehr schwache und 2 ♂♂ keine Flugmuskeln. Interessant ist,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

daß die vier Weibchen mit sehr schwachen Flugmuskeln, also die am meisten degenerierten Tiere, prall mit ablegereifen, sich bis in den freigewordenen metathorakalen Raum hinein erstreckenden Eiern gefüllt waren. Die Flügelgelenkmuskeln waren stets voll entwickelt.

6. *Amara plebeja* Gyll. ist nach Lindroth (1945 a) Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Flugbeobachtungen liegen vor. Alle 22 untersuchten Individuen wurden aus einem Biotop Anfang Juli gesammelt und dürften, da ein Teil der Weibchen noch prall mit Eiern ausgefüllt war, der überwinterten Generation angehören. Die Präparation ergab, daß 1 ♀ sehr kräftige, 2 ♀♀ und 3 ♂♂ kräftige, 2 ♀♀ und 3 ♂♂ mittlere, 2 ♀♀ und 1 ♂ schwache, 3 ♀♀ sehr schwache und 2 ♀♀ und 1 ♂ keine Flugmuskeln besaßen. Auch bei dieser Art konnte eine Beziehung zwischen Muskelausbildung und Reifegrad der Eier beobachtet werden. Während die Weibchen mit schwach entwickelten Gonaden kräftige und mittlere Flugmuskeln aufwiesen, konnten bei den mit Eiern gefüllten Käfern nur schwache, sehr schwache bzw. gar keine Flugmuskeln festgestellt werden. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

7. *Amara bifrons* Gyll. ist nach Larsson (1937—40) ein typischer Herbstfortpflanzer mit steter Larvenüberwinterung, der im Mai und Juni schlüpft und im Herbst abstirbt. Das Anfang Juli gefangene Material ist entsprechend ein bis zwei Monate alt. Lindroth (1945 a) schreibt ihnen Flugvermögen zu, obwohl er keine Flugbeobachtung nachweisen konnte. Geiler (1956/57) erbeutete im Juli insgesamt 10 Exemplare beim Höhensonnenfang. Die Untersuchung von 50 Exemplaren ergab folgendes Bild:

Es besaßen 3 ♀♀ und 2 ♂♂ sehr kräftige, 4 ♀♀ und 2 ♂♂ kräftige, 3 ♀♀ und 1 ♂ mittlere, 5 ♀♀ und 3 ♂♂ schwache, 5 ♀♀ und 10 ♂♂ sehr schwache, 7 ♀♀ und 5 ♂♂ keine Flugmuskeln. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt und vollzählig vorhanden.

8. *Amara aulica* Panz. ist Herbstfortpflanzer und vorwiegend Larvenüberwinterer. Er schlüpft in der Regel im April und Mai, so daß die Anfang Juli gefangenen Käfer zwei Monate alt sein dürften. Nach Lindroth (1945 a) liegt nur eine Flugbeobachtung aus Österreich vor. Er nimmt an, daß die Flügel nur in geringem Ausmaß benutzt werden.

Die 16 untersuchten Individuen zeigten folgende Flugmuskelausbildung: 4 ♀♀ besaßen kräftige, 1 ♀ und 2 ♂♂ mittlere, 1 ♂ schwache und 3 ♀♀ und 5 ♂♂ keine Flugmuskeln. Vom Standpunkt der Muskelausbildung könnten die vollentwickelten Individuen dieser Art fliegen, solche müßten aber auf Grund der relativen Größe schon öfter beobachtet worden sein. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt und funktionsfähig.

9. *Harpalus aeneus* Fabr. ist ein guter Flieger und wird vor allem bei schwülem Wetter regelmäßig gefangen. Flugbeobachtungen liegen dadurch sehr zahlreich vor. Nach Larsson (1937—40) erscheinen im Frühjahr die überwinterten Altkäfer, pflanzen sich fort und werden von den Frischgeschlüpften im Juli—August abgelöst, so daß im Sommer zeitweilig beide

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Generationen nebeneinander auftreten. Untersucht wurden 15 Exemplare, von denen 1 ♂ sehr kräftige, 1 ♀ sehr schwache und 7 ♀♀ und 6 ♂♂ keine Flugmuskeln besaßen. Da es sich um Freilandfänge handelte, die im Laufe des Sommers gefangen wurden, kann das Alter nicht genau festgelegt werden. Nur 1 ♂ war sicher erst kurz zuvor geschlüpft, besaß aber ebenso wie die Mehrzahl der übrigen Tiere keine Flugmuskeln. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt und sicher auch funktionsfähig.

10. *Harpalus pubescens* Müll. Diese Art wird in der Literatur als flugfähig angegeben. Flugbeobachtungen liegen nach Lindroth (1945a) von Lichtfangangaben zahlreich vor. Untersucht wurden 62 in der Zeit von Mai bis Oktober gesammelte Exemplare. Sie schlüpfen in der Regel im April. Die Ausfärbung kann bei dieser Art nicht zur Altersbestimmung herangezogen werden, da sie häufig das ganze Imaginalleben über unausgefärbt bleiben. Kräftige und wahrscheinlich auch funktionsfähige Flugmuskeln wiesen nur 2 ♂♂ auf. Sie wurden im Juni bzw. August gefangen und dürften das ganze Imaginalleben über diese Ausbildung beibehalten, sicher auch z. T. fliegen und Anlaß zu den genannten Flugbeobachtungen gegeben haben. 2 ♀♀ besaßen mittlere Flugmuskeln, die aber bereits den Beginn einer Degeneration erkennen ließen und vollkommen mit Fettgewebe eingehüllt waren. Der gesamte abdominale und freie metathorakale Raum war prall mit Eiern ausgefüllt. Von den übrigen 58 Exemplaren besaßen 6 ♀♀ und 4 ♂♂ schwache, 19 ♀♀ und 13 ♂♂ sehr schwache und 7 ♀♀ und 9 ♂♂ gar keine Flugmuskeln. Sie müssen alle als flugunfähig bezeichnet werden. Die Verteilung der verschiedenen Ausbildungsformen auf die einzelnen Monate zeigt, daß die frischgeschlüpften Individuen noch deutlich erkennbare schwache und sehr schwache Flugmuskeln besitzen und diese erst im Laufe des Sommers degenerieren, so daß — abgesehen von wenigen vollentwickelten — bei alten Tieren stets eine fast restlose Degeneration zu beobachten ist. Es sind dann nur wenige Bindegewebsfasern im histologischen Bild nachweisbar. Larsen (1950) stellte ebenfalls fest, daß oft bei macropteren Individuen reduzierte Flugmuskeln zu finden sind. Die Flügelgelenkmuskeln waren bei allen Individuen voll ausgebildet und nach histologischen Befunden sicher auch funktionsfähig.

11. *Pterostichus coerulescens* L. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Er schlüpft gewöhnlich im August oder September. Nach Lindroth (1945a) liegen nur drei Beobachtungen von spontanem Flug vor, und er nimmt an, daß die Art nicht regelmäßig fliegt. Untersucht wurden 16 im Juni und Juli gefangene, überwinterte Käfer. 1 ♀ besaß vollentwickelte, sehr kräftige und wahrscheinlich auch funktionsfähige Flugmuskeln, 5 ♀♀ und 3 ♂♂ zeigten sehr schwache, total verfettete und 3 ♀♀ und 4 ♂♂ gar keine Flugmuskeln. Die Flügelgelenkmuskeln waren stets voll ausgebildet.

12. *Amara aenea* De G. Wie bei allen Frühjahrsfortpflanzern und Imagoüberwinterern erscheinen die Jungkäfer im August und September, so daß die früheren Fänge mit Wahrscheinlichkeit aus überwinterten Altkäfern

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

bestehen. Flugbeobachtungen liegen nach LINDROTH (1945a) aus Mitteleuropa vor. Für die Untersuchung wurden 52 Anfang Juli gefangene Altkäfer verwendet, die folgende Muskelausbildung aufwiesen: 2 ♀♀ besaßen mittlere, 1 ♀ und 2 ♂♂ schwache, 3 ♀♀ und 10 ♂♂ sehr schwache und 20 ♀♀ und 14 ♂♂ keine Flugmuskeln. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

13. *Amara fulva* DE G. ist Herbstfortpflanzer und Larvenüberwinterer. Er schlüpft im Frühjahr. Die im Juli gefangenen Käfer sind demnach 1—2 Monate alt. LINDROTH (1945a) bezeichnet sie als flugfähig, obwohl keine Flugbeobachtungen vorliegen und von ihm durchgeführte Sonnenexponierungsversuche ebenfalls fehlschlugen. Die 20 untersuchten Tiere zeigten folgende Flugmuskelausbildung: 2 ♀♀ und 4 ♂♂ besaßen mittlere, aber mit Fett umgebene Flugmuskeln, die deutlich Degenerationserscheinungen erkennen ließen. 5 ♀♀ und 4 ♂♂ wiesen schwache, in der ursprünglichen Form gut im Fettgewebe erhaltene Muskelbündel auf; sie waren aber von innen schon stark verfettet und auffallend aufgetrieben. Bei 5 ♀♀ konnten nur noch sehr schwache Flugmuskeln, die als einzelne Fasern im Fettgewebe lagen, festgestellt werden. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

14. *Zabrus tenebrioides* GOEZE überwintert als Larve, schlüpft erst im späten Sommer und ist ein Herbstfortpflanzer. Er wird allgemein als flugfähig angesehen; doch betonen die meisten Autoren, daß er selten fliegt und bisher nur wenige Flugbeobachtungen vorliegen. BURMEISTER (1939) schreibt, daß „die Getreidelaufkäfer besonders an windstillen, warmen Tagen zu fliegen vermögen" (p. 128). Bekannt ist aber auch die Tatsache, daß ein Acker vornehmlich vom Rande her angegriffen wird, da die im Sommer schlüpfenden Käfer vom vorjährigen Getreidefeld zu neuen Nahrungsquellen laufen.

Untersucht wurden 10 in den Monaten Juli, August und September gefangene Exemplare (6 ♀♀ und 4 ♂♂), die alle das gleiche Bild zeigten. Die Flugmuskeln waren vollkommen degeneriert und lagen nur noch in Form von Fettpaketen vor. Alter und Reifegrad spielen offensichtlich keine Rolle; denn sämtliche Altersstufen wiesen die gleiche Reduktionsstufe auf. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

15. *Amara communis* PANZ. ist nach LINDROTH (1945a) Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Nach seinen Angaben liegt nur eine einzige Flugbeobachtung vor, und er vermutet, daß die Flügel nur verhältnismäßig wenig benutzt werden. Die 20 untersuchten Exemplare, die Anfang Juli gesammelt wurden, zeigten folgende Flugmuskelausbildung: 7 Individuen (3 ♀♀ und 4 ♂♂) besaßen sehr schwache und 13 (9 ♀♀ und 4 ♂♂) keine Flugmuskeln. Die Flügelgelenkmuskeln waren bei allen Exemplaren vorhanden.

16. *Amara lunicollis* SCHIÖDTE ist ein Frühjahrsfortpflanzer. Die Larvenentwicklung fällt in den Sommer, so daß im Herbst die jungen Imagines

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

erscheinen. LINDROTH (1945 a) fand ein Exemplar in 700 m Höhe auf Schnee und schließt daraus, daß die Art sicher flugfähig sei. Die Untersuchung von 10 ♀♀ und 10 ♂♂, die Anfang Juli gesammelt wurden und wahrscheinlich zur überwinterten Generation gehören, ergab durchweg ein negatives Ergebnis, es ließen sich bis auf faserige Stränge im Bindegewebe keine Flugmuskeln feststellen. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

17. *Amara eurynota* PANZ. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Er erscheint früh im Jahr und beendet seine Entwicklung im Juli oder August. Nach LINDROTH (1945 a) liegen zwei Flugbeobachtungen sowie ein Fund in Meerestrift vor, die auf Flugfähigkeit der Art hindeuten. Zur Untersuchung gelangten 10 Exemplare, die Anfang Juli gesammelt wurden und bereits die frischgeschlüpfte Generation mit einschlossen. 4 junge, weiche und noch nicht ausgefärbte Exemplare (1 ♀ und 3 ♂♂) besaßen dünne, flachgedrückte schwache Flugmuskeln, die noch nicht ausgereift waren. In ihrer Färbung entsprachen sie beinahe denen frischgeschlüpfter, flugfähiger Arten. 2 ♂♂, ebenfalls frischgeschlüpft, aber schon stärker ausgefärbt und erhärtet, zeigten bereits eine deutlich beginnende Verfettung und Degeneration der Flugmuskeln, so daß sie insgesamt nur noch als sehr schwach eingeschätzt werden konnten. 2 ♀♀ und 2 ♂♂ aus der überwinterten Generation wiesen außer einigen im Fettgewebe liegenden Bindegewebsfasern keine Anzeichen einer Muskulatur auf. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

18. *Amara tibialis* PAYK, ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Er schlüpft im Juli, August und September. LINDROTH (1945 a) betont, daß er ein Exemplar im Mai durch Sonnenexponierung zum Fliegen gezwungen hat; weitere Flugbeobachtungen liegen nicht vor. In der Meerestrift wird er zahlreich gefunden. Die Anfang Juli gefangenen Altkäfer zeigten folgendes Bild: Alle Exemplare wiesen einen stark entwickelten Fettkörper und darin 4 ♀♀ schwache, 2 ♀♀ und 1 ♂ sehr schwache und 6 ♀♀ und 7 ♂♂ gar keine Flugmuskeln auf. Die Flügelgelenkmuskeln waren durchweg voll entwickelt.

19. *Pterostichus macer* MARSHAM ist nach BURMEISTER (1939) ein Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Im Laufe des Sommers treten die überwinterten Imagines auf. Er gehört zu den Käfern, die sich nie voll ausfärben und kann deshalb, ebenso wie *Harpalus pubescens* MÜLL., leicht als Jungtier angesehen werden. Flugbeobachtungen liegen nicht vor. Die zur Untersuchung verwendeten 10 Exemplare wurden Anfang Juli gefangen und sind somit Alttiere. 3 ♀♀ und 2 ♂♂ wiesen sehr schwache und 5 ♂♂ gar keine Flugmuskeln auf. Ihre Reste waren als dünne, weißliche Fasern im Fettgewebe zu erkennen. Die Flügelgelenkmuskeln zeigten volle Ausbildung.

20. *Pterostichus niger* SCHALL. ist ein Herbstfortpflanzer, der als Larve und Imago den Winter verbringen kann. Es kommen daher im Sommer überwinterte und im Frühjahr frischgeschlüpfte Käfer nebeneinander vor, so daß eine genaue Diagnose des Alters bei Freilandfängen nicht gegeben

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

werden kann. Das untersuchte Material wurde in der Zeit von April bis September gesammelt. Nach LINDROTH (1945a) liegen bisher zwei Flugbeobachtungen vor, die ihn zu der Feststellung bringen, „daß die Art auch bei uns" (gemeint ist Schweden) „fliegen kann" (p. 625), eine Ansicht die er früher verneinte. Seine Vermutung, daß *Pterostichus niger* SCHALL. in Mitteleuropa vielleicht dimorph sei, konnte nicht bestätigt werden. Lediglich Atrophieerscheinungen an der Alaespitze, am Oblongum und an der Zelle 2 A konnten an umfangreicherem Material beobachtet werden (TIETZE, 1957). Dieses Fluktuieren deutet zwar auf eine Reduktion hin, scheint aber erst der Anfang der Entflügelung zu sein, so daß noch nicht von Dimorphismus gesprochen werden kann. LETZNERS Angabe (1847—1852) „Flügel mehr oder weniger verkümmert, selten länger als die Decken" (p. 204) bezieht sich offensichtlich auf diese Erscheinung und kann nicht als Beweis für beobachtete Brachypterie angesehen werden.

Untersucht wurden 94 Exemplare. 2 ♀♀ und 1 ♂, die noch nicht ausgefärbt und kurz zuvor geschlüpft waren, wiesen beinahe als kräftig zu bezeichnende Flugmuskeln auf. Doch Struktur und Färbung unterschieden sich bereits deutlich vom Muskelgewebe gleichaltriger flugfähiger Arten. 1 ♂ mit fast ausgefärbtem, aber noch nicht vollständig erhärtetem Skelett besaß schwache Flugmuskeln. Sie waren deutlich zusammengefallen und von innen verfettet, ohne daß der äußere Raum Fettansatz gezeigt hätte. Noch nicht so stark degeneriert erschienen der Basalar- und Subalarmuskel. Die überwältigende Mehrzahl der Individuen besaß nur noch sehr schwache (7 ♀♀ und 9 ♂♂) bzw. keine Flugmuskeln (35 ♀♀ und 39 ♂♂). Die Flügelgelenkmuskeln waren durchwegs voll entwickelt.

21. *Broscus cephalotes* L. überwintert als Larve und schlüpft in der Regel im Mai. Trotz seiner auffälligen Größe liegen bisher noch keine Flugbeobachtungen vor, so daß Flugunfähigkeit angenommen werden muß. Unterstützt wird diese Vermutung durch die beobachtete Ankylose der Elytren, die höchstwahrscheinlich das Öffnen nicht mehr gestattet. Untersucht wurden 20 in den Monaten Juni bis Oktober gefangene Tiere (11 ♀♀ und 9 ♂♂). Das Ergebnis der Präparation war bei allen Individuen gleich. Bis auf wenige im Fettgewebe liegende faserige Reste konnten keine Flugmuskeln nachgewiesen werden. Jüngere Exemplare besaßen z. T. noch sehr schwach ausgebildete Basalar- und Subalarmuskeln. Zwischen Sommer- und Herbstfängen ließen sich keine Unterschiede feststellen. Ob frischgeschlüpfte Individuen eine stärkere Ausbildung aufweisen, muß offenbleiben, ist aber zu vermuten, denn LINDROTH (1949) konnte an mehreren Exemplaren keine destruktiven Merkmale beobachten. Wahrscheinlich handelte es sich dabei um jüngere Formen, die vor der Flugmuskeldegeneration standen. LARSEN (1950) erwähnt ebenfalls, daß er nur reduzierte Flugmuskeln vorgefunden hat. Die Flügelgelenkmuskeln waren stets voll entwickelt.

22. *Harpalus luteicornis* DUFT. scheint nach den Angaben in der Literatur ein Frühjahrsfortpflanzer zu sein, der als Imago überwintert. Nach LIND-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ROTH (1945a) ist er sicher flugfähig, obwohl außer 2 Exemplaren in Meerestrift noch keine Beobachtungen bekannt geworden sind, die auf Flugfähigkeit schließen lassen. Die 10 untersuchten Exemplare (4 ♀♀ und 6 ♂♂) wurden Anfang Juli aus einem Biotop gesammelt und sind wahrscheinlich überwinterte Alttiere, denn 4 von 6 ♀♀ waren prall mit legereifen Eiern gefüllt. Die Sektion ergab, daß durchweg keine Flugmuskeln vorhanden waren. An ihrer Stelle befanden sich Fettpakete mit bindegewebigen Fasern, die in der Richtung des früheren Muskels verliefen. Die Flügelgelenkmuskeln waren stets vorhanden.

23. *Pterostichus oblongopunctatus* FABR. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Er schlüpft im August und September. Die im Juli gefangenen Käfer haben also überwintert. LINDROTH (1945a) schreibt: „Ich habe vergeblich Sonnenexponierungsversuche gemacht. Wahrscheinlich hat das Tier trotzdem Flugvermögen, ist aber gewiß kein guter oder regelmäßiger Flieger" (p. 629). Flugbeobachtungen liegen nicht vor. Alle 17 untersuchten Individuen (7 ♀♀ und 10 ♂♂) zeigten das gleiche Bild. Die Flugmuskeln sind nur noch in Form von Fettsträngen vorhanden, in die einzelne Bindegewebsfasern eingelagert sind. Die Flügelgelenkmuskeln waren stets voll entwickelt.

B. Die Flugmuskulatur dimorpher und polymorpher Arten

1. *Synuchus nivalis* PANZ. ist Herbstfortpflanzer und Larvenüberwinterer. LINDROTH (1945a) stellt diese Art zu den Dimorphen, da vornehmlich der Spitzenteil des Flügels stark fluktuiert. Eine Trennung in zwei Formen ist aber schwer durchzuführen. Es wäre besser, in diesem Fall von beginnendem Polymorphismus zu sprechen, bei dem die beiden Extreme noch nahe beieinander liegen. Sie stellen in ihrer Flügelausbildung den Übergang von der Macropterie zum Dimorphismus und Polymorphismus dar. Flugbeobachtungen liegen nach LINDROTH (1945a) bisher in der Literatur noch nicht vor. Untersucht wurden 21 macroptere oder nur in den Alaespitzen verkürzte Individuen, die noch nicht als brachypter bezeichnet werden konnten. Die Präparation ergab folgendes Bild: 1 ♀ und 1 ♂ zeigten vollentwickelte kräftige Flugmuskeln, die sicher, soweit keine anderweitigen Störungen vorlagen, funktionsfähig sein konnten. 2 ♀♀ besaßen sehr schwache und 10 ♀♀ und 7 ♂♂ keine Flugmuskeln. Die stark reduzierte Form lag zur Untersuchung nicht vor. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

2. *Pterostichus vernalis* PANZ. ist Frühjahrsfortpflanzer und konstanter Imagoüberwinterer. Nach LARSSON (1937—40) treten die Käfer zeitig im Frühjahr auf, werden im April und Mai geschlechtsreif und sterben bereits im Laufe des Sommers ab. Wahrscheinlich leben die Tiere doch etwas länger; denn die im Juli gefangenen Weibchen besaßen alle legereife Eier. Im Herbst erscheinen dann z. T. die frischgeschlüpften Jungkäfer. Bei dieser Art handelt es sich um einen interessanten Fall von Flügeldimorphismus. Das Flügelrudiment weicht nur in geringem Maße vom Normaltyp ab, indem

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der wenig chitinisierte Apex reduziert ist. Diese Form scheint aber ebensowenig zu fluktuieren wie andere Rudimente und ist deshalb eindeutig vom ausgebildeten Flügel zu trennen. Obwohl für diese Art noch keine Flugbeobachtungen vorliegen, nimmt LINDROTH (1945a) als sicher an, daß die macroptere Form fliegen kann. Zur Bestimmung des Zahlenverhältnisses wurden 102 Exemplare aus dem Magdeburger Raum daraufhin durchgesehen. Es fanden sich darunter 90 macroptere und 12 brachyptere Käfer.

Die Untersuchung der Flugmuskeln zeigte ein vollkommen einheitliches Bild. Sowohl 20 macroptere (13 ♀♀ und 7 ♂♂) als auch 10 brachyptere Individuen (4 ♀♀ und 6 ♂♂) besaßen keine Flugmuskeln mehr. An deren Stelle lagen nur noch Fettpakete vor, die z. T. genau die Lage der früheren funktionsfähigen Muskeln einnahmen. Die Flügelgelenkmuskeln waren in beiden Formen normal entwickelt.

3. *Calathus ambiguus* PAYK. pflanzt sich im Herbst fort, überwintert in der Regel als Larve, z. T. auch als Imago und erscheint im zeitigen Frühjahr. Über diese Art bestehen in der Literatur beträchtliche Meinungsverschiedenheiten. Nach VERHOEFF (1891) kommen auf Norderney nur brachyptere und auf dem gesamten Festland nur macroptere Individuen vor. Letztere Angabe kann von mir bestätigt werden, denn alle 47 untersuchten Käfer besaßen voll entwickelte Alae. KEMPERS (1923, 1924) beschreibt den Flügel von *Calathus ambiguus* PAYK. und gibt dazu auch eine Abbildung, leider ohne Fundortangabe. Danach besitzt das Rudiment noch eine relativ große Fläche, die neben den Vorderrandadern auch noch Media, Analis und Accessorius aufweist. Die Bemerkung GEILERS (1956/57), daß es sich in Mitteldeutschland um eine dimorphe Art handelt, dürfte auf dem Umstand beruhen, daß sie häufig mit der vorwiegend brachypteren Art *Calathus erratus* SAHLB. verwechselt wurde. VERHOEFF (1891) fand auf Norderney sogar Intermediärformen der beiden Arten, die er *Calathus errato-ambiguus*-Typ nannte und durch Bastardierung entstanden dachte. *Galathus ambiguus* PAYK. wird in der macropteren Form als flugfähig angesehen. Entsprechende Flugbeobachtungen liegen in der Literatur auch tatsächlich vor, ebenso Funde in Meerestrift (LINDROTH, 1945a). Zur Untersuchung wurden 30 macroptere Käfer der Monate Juni bis Oktober verwendet, die entsprechend alle Altersstufen umfaßten. 2 ♀♀ und 2 ♂♂, noch weich und unausgefärbt, besaßen schwache Flugmuskeln, die als dünne, zusammengedrückte, durchsichtige Stränge in ebenso durchsichtigem Bindegewebe eingelagert waren. Sie erreichten im Querschnitt ungefähr $^1/_{10}$ der Fläche, die man bei einem funktionsfähigen Muskel erhalten würde. Besonders schwach und kaum vom Bindegewebe zu unterscheiden waren die dorsalen Längsmuskeln. Neun fast ausgefärbte Tiere (5 ♀♀ und 4 ♂♂) besaßen sehr schwache, bereits deutlich mit Fett durchsetzte, und 17 reife Individuen (7 ♀♀ und 10 ♂♂) keine Flugmuskeln. Die Flügelgelenkmuskeln waren normal entwickelt.

4. *Pterostichus diligens* STURM ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. LINDROTH (1945a) betont, daß er erst zwei Exemplare der macro-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

pteren Form gesehen hat, diese Art also sehr selten in Fennoskandien auftritt. Die Rudimente der brachypteren Form sind schmal und spitz und erreichen kaum das zweite Abdominaltergit. Flugbeobachtungen sind noch nicht bekannt. Offensichtlich liegen die Verhältnisse in Mitteldeutschland anders, denn von 10 im Juli gefangenen Käfern besaßen 7 (3 ♀♀ und 4 ♂♂) ausgebildete Alae und nur 3 Exemplare (1 ♀ und 2 ♂♂) Rudimente. Diese Beobachtung stimmt mit der Bemerkung Letzners (1847—52), daß die Flügel meist ausgebildet sind, überein. Die Untersuchung der Flugmuskeln brachte sowohl bei der brachypteren als auch bei der macropteren Form ein negatives Ergebnis. An ihrer Stelle befanden sich Fettpakete mit faserigen Strängen. Die Flügelgelenkmuskeln waren voll entwickelt.

5. *Clivina fossor* L. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. In der Regel bleiben die Jungkäfer bis zum April in der Puppenwiege; nur wenige Individuen suchen nach dem Schlüpfen neue Quartiere auf, so daß vereinzelt auch im Herbst Jungkäfer gefangen werden können. Nach Lindroth (1945a) sind die Flügel voll entwickelt und funktionsfähig. Flugbeobachtungen und Funde in Meerestrift liegen mehrfach vor. Geiler (1956/57) weist ebenfalls darauf hin, daß *Clivina fossor* L. voll geflügelt ist und Kempers (1923, 1924) spricht davon, daß die Alae im Spitzenteil rudimentär seien. Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen ergab die Untersuchung von Magdeburger Material, daß neben der bisher allein bekannten geflügelten Form auch noch eine flügelreduzierte auftritt. Unter 54 Käfern wurden 28 macroptere und 26 brachyptere gefunden. Die Rudimente erreichen kaum die Länge des Abdomen und fluktuieren in ihrer Ausbildung nur wenig. Die Form ähnelt den Alae von *Pterostichus vulgaris* L., sie sind aber insgesamt größer als jene. Die Rundung am Apex wird vom caudad abgeknickten Oblongum gebildet. Da die Art bisher ausschließlich als geflügelt bekannt war, muß angenommen werden, daß sie nur im Sammelgebiet dimorph auftritt; denn bei einem Frequenzverhältnis von fast 1 : 1 müßte sie auch anderen Beobachtern aufgefallen sein. (Eine genauere Beschreibung der Flügelausbildung erfolgt an anderer Stelle). Die 20 untersuchten macropteren Exemplare zeigten folgendes Bild: 1 ♀ besaß vollentwickelte, sehr kräftige, 3 ♀♀ kräftige, 2 ♀♀ und 2 ♂♂ mittlere, 1 ♀ und 1 ♂ schwache, deutlich degenerierte, 1 ♀ und 1 ♂ sehr schwache und 5 ♀♀ und 5 ♂♂ keine Flugmuskeln. 20 brachyptere Käfer (10 ♀♀ und 10 ♂♂) wiesen alle die gleiche Ausbildung auf; an Stelle der Flugmuskeln befanden sich Fettpakete mit faseriger Struktur. Die Flügelgelenkmuskeln waren in allen Fällen, auch bei der alaereduzierten Form, normal ausgebildet und sicher funktionsfähig.

6. *Calathus melanocephalus* L. ist Herbstfortpflanzer und Larvenüberwinterer. Er schlüpft im Frühjahr. Die Art ist dimorph und man kann bei der Häufigkeit des Käfers leicht beide Formen nebeneinander finden. Flugbeobachtungen sind nicht bekannt. Wahrscheinlich treten in der Verbreitung macropterer und brachypterer Tiere Unterschiede auf; denn Lindroth (1949) wies unter 380 Exemplaren nur 11 (= 3%) geflügelte nach, während

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

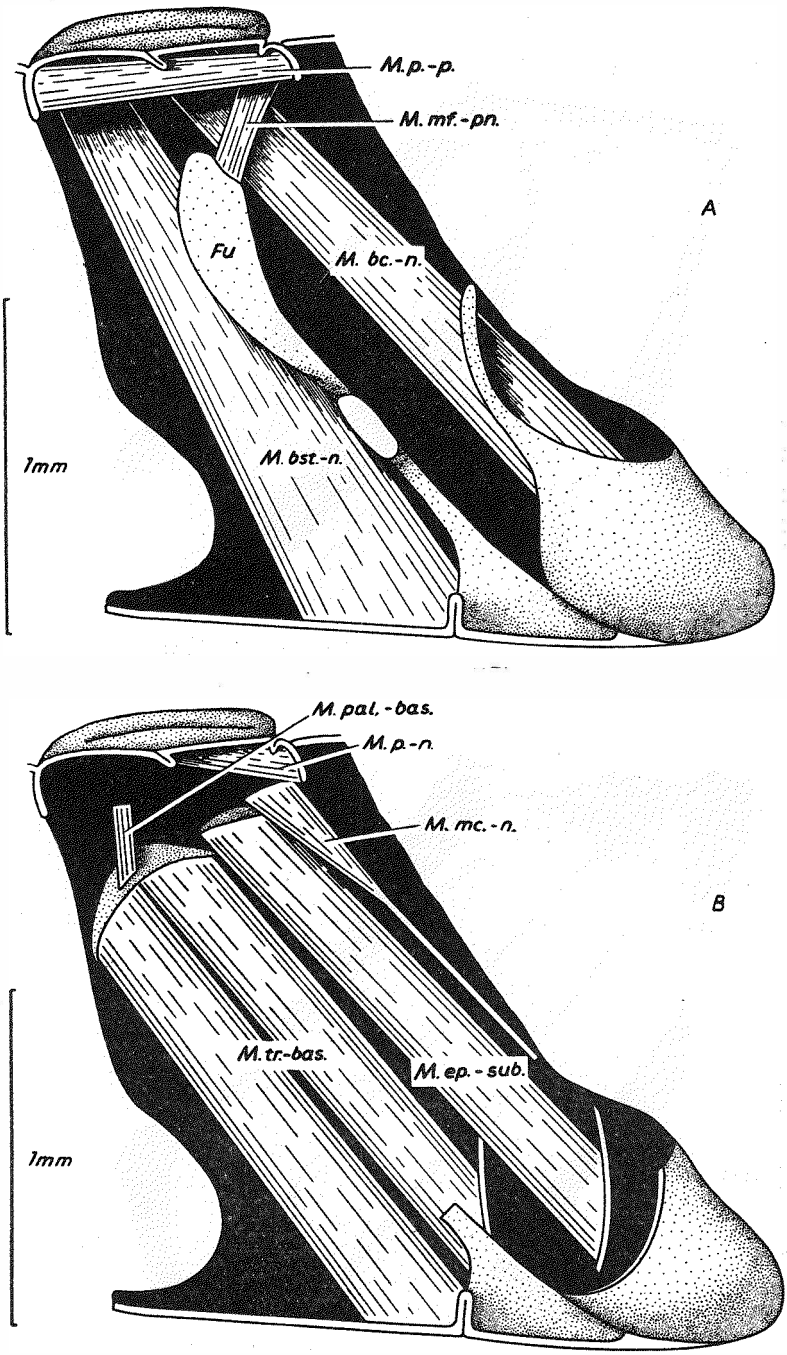


Fig. 2. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L. mit sehr kräftiger Ausbildung. A mediane, B laterale Flugmuskellage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

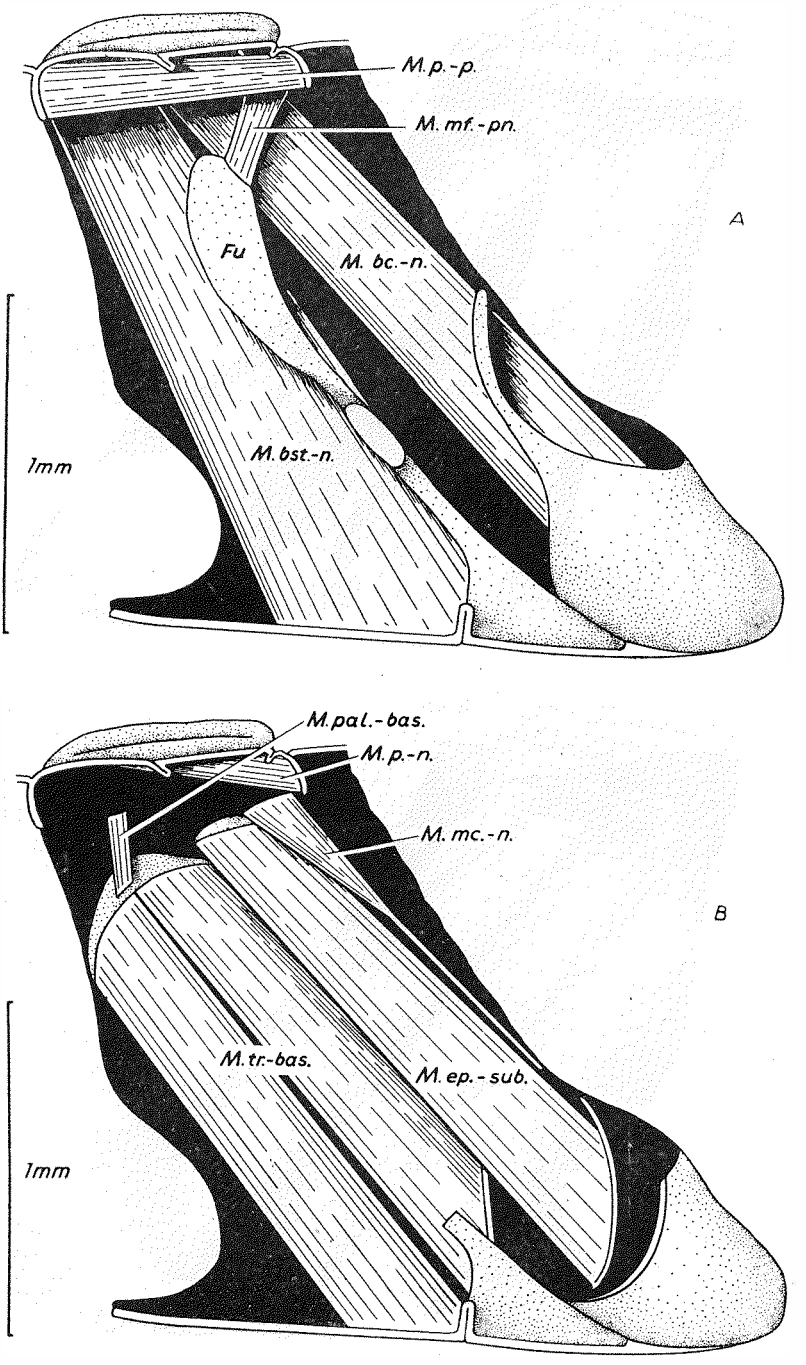


Fig. 3. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L. mit kräftiger Ausbildung. A mediane, B laterale Flugmuskellage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

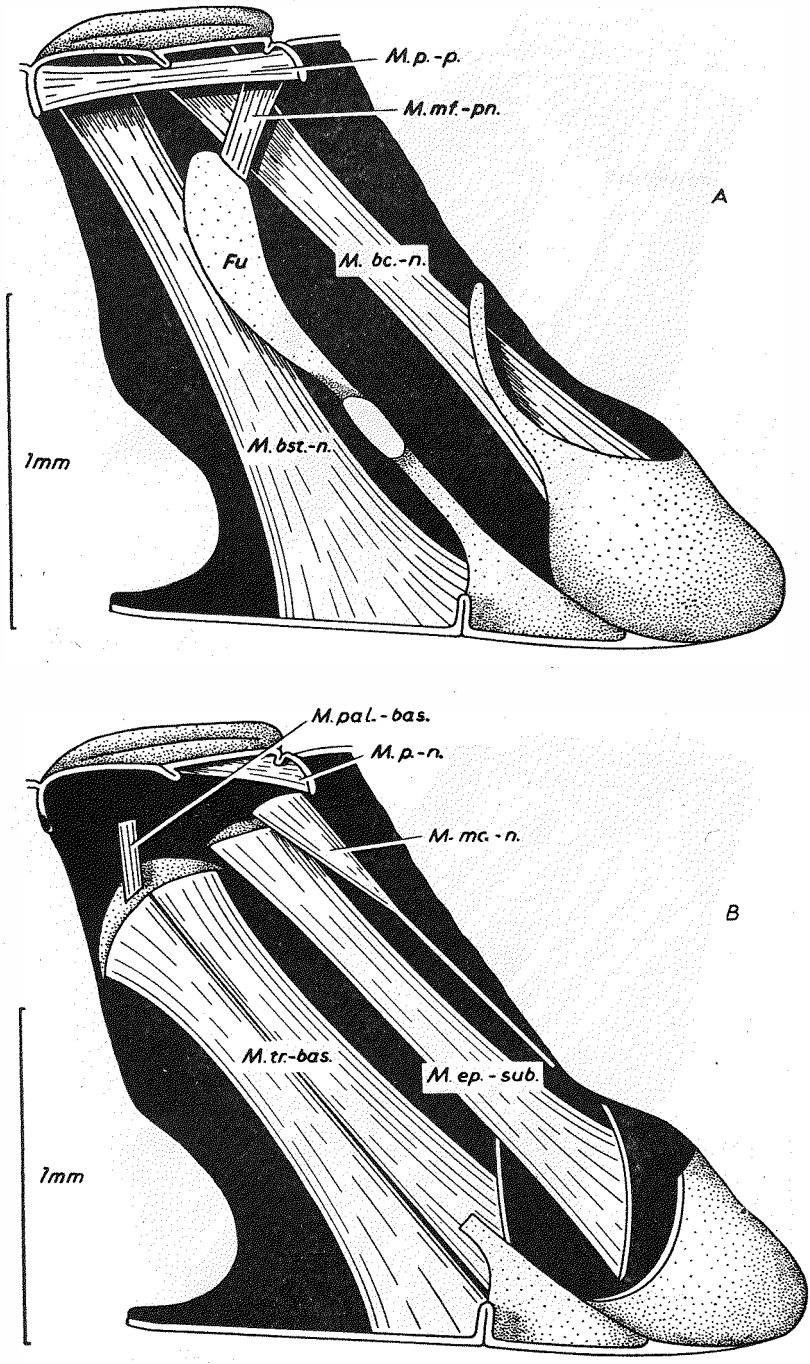
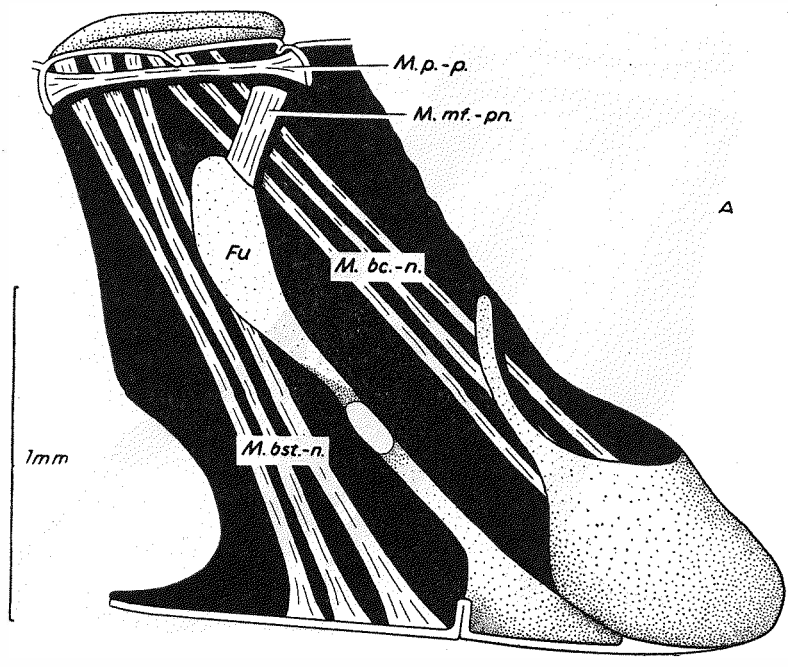


Fig. 4. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L. mit mittlerer Ausbildung. A mediane, B laterale Flugmuskellage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



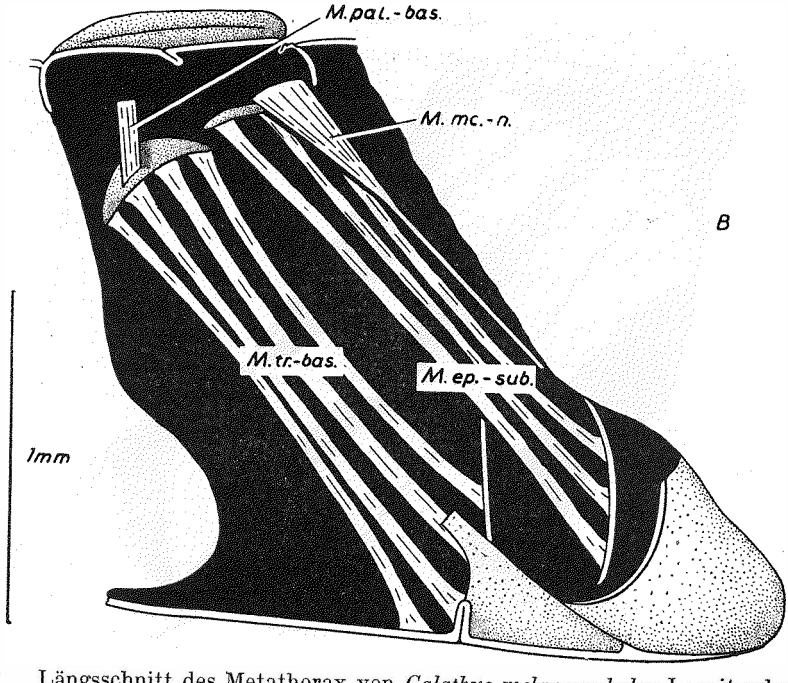
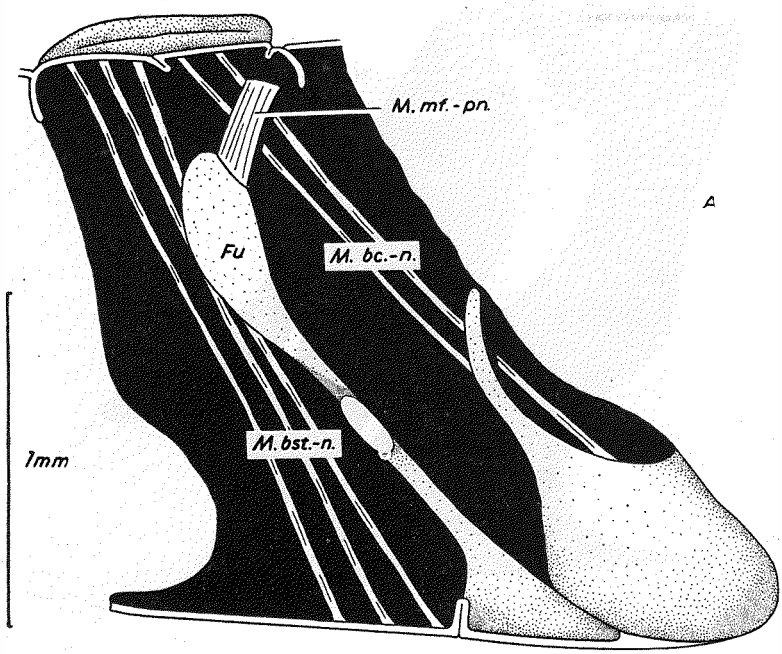


Fig. 5. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L. mit schwacher Ausbildung. A mediane, B laterale Flugmuskellage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



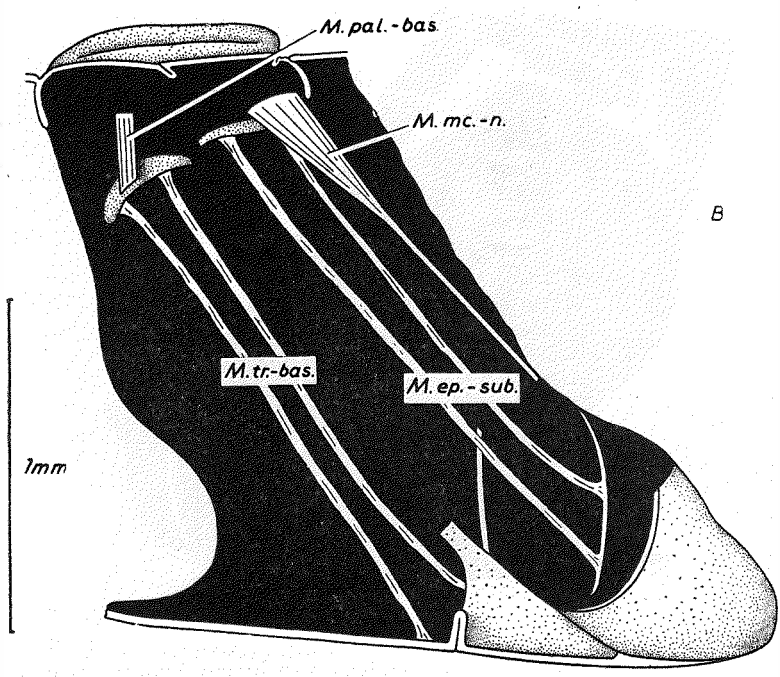


Fig. 6. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L. mit sehr schwacher Ausbildung. A mediane, B laterale Flugmuskellage

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

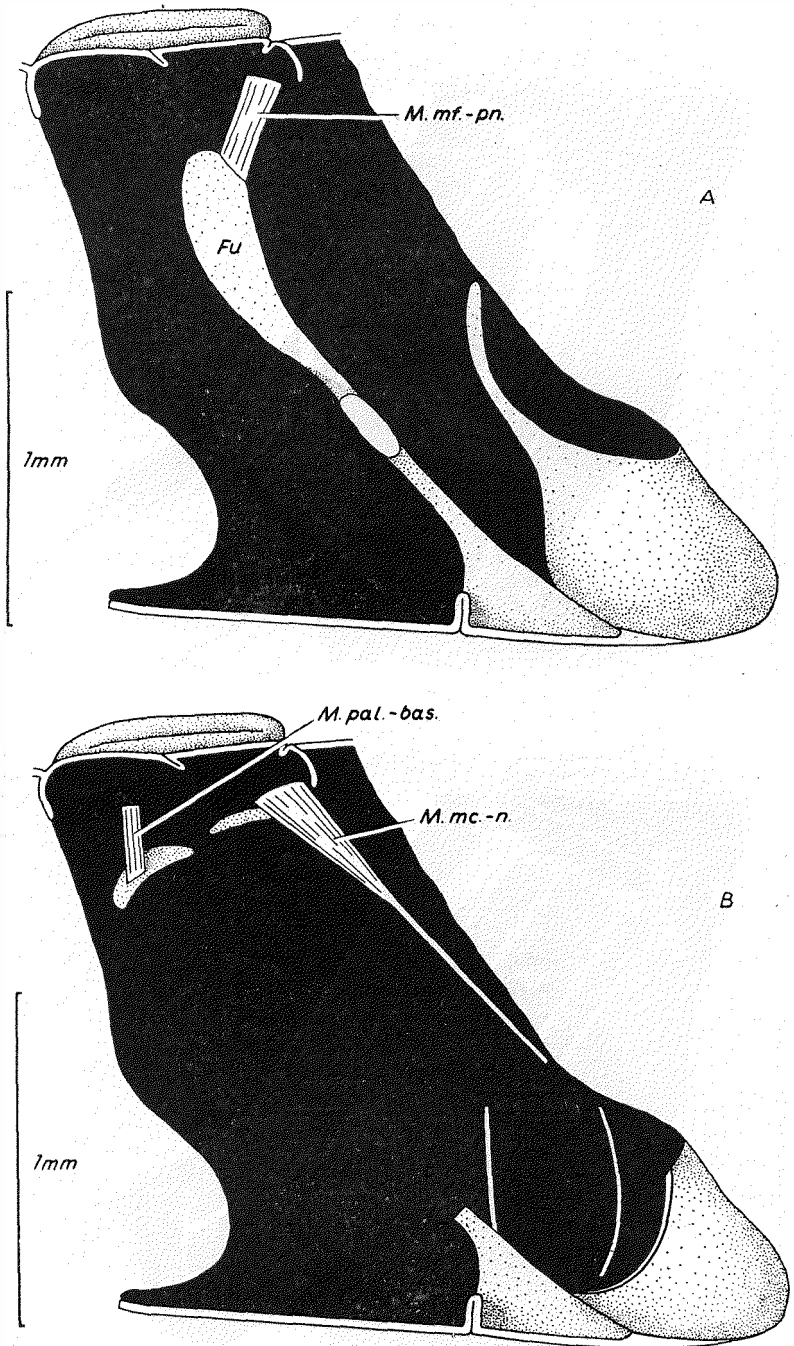


Fig. 7. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L. Reine Flugmuskeln sind nicht mehr ausgebildet. A medianer Schnitt mit dem bifunktionellen Musculus metafurco-metapostnotalis, B lateraler Schnitt mit dem bifunktionellen Musculus merocoxo-metanotalis. Sichtbar ist der am Basalare inserierende Flügelgelenkmuskel M. praealaro-basalaris

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

eigene Beobachtungen für Mitteldeutschland ergaben, daß von 386 Individuen 76 (= 20%) macropter sind. Darunter befanden sich außerdem noch 2 Exemplare mit asymmetrischer Flügelausbildung, die an anderer Stelle näher besprochen werden sollen. Die Flügelrudimente sind schwach chitinisiert, langgestreckt und erreichen in der Regel das dritte Abdominaltergit. Die Form ist relativ konstant, doch konnten bei umfangreichem Material auch größere Abweichungen festgestellt werden. Zur Untersuchung wurden 36 geflügelte und 20 brachyptere Käfer verwendet, die gemeinsam am 8. 7. 1958 im Sammelgebiet Magdeburg gefangen worden waren. Da sie im Frühjahr schlüpfen und alle Individuen aus einem einzigen Biotop stammen, dürfte das Alter ungefähr gleich sein und 2 bis 3 Monate betragen. Die Gonaden waren bei allen untersuchten Exemplaren schon mehr oder weniger stark ausgebildet. Die Sektion der macropteren Form ergab folgendes Bild: 2 ♀♀ besaßen sehr kräftige Flugmuskeln. Sie füllten den gesamten lateralen metathorakalen Raum aus. Auch die dorsalen Längsmuskeln waren sehr kräftig entwickelt (Fig. 2A, B). Bei 12 ♀♀ und 6 ♂♂ wurden kräftige Flugmuskeln festgestellt. Sie waren alle voll ausgebildet und ohne Anzeichen destruktiver Merkmale; aber insgesamt nicht so stark wie bei den erstgenannten. Besonders die dorsalen Längsmuskeln waren deutlich schwächer, aber vom Standpunkt der Muskelentwicklung sicher noch funktionsfähig (Fig. 3A, B). 4 ♀♀ und 5 ♂♂ wiesen eine mittlere Ausbildung auf, d. h. die Muskelpakete waren deutlich eingefallen und mit verfettetem Bindegewebe umgeben. Anzeichen, daß diese Käfer älter waren, konnten nicht beobachtet werden, denn der Reifegrad der Gonaden ließ keine Unterschiede zu den übrigen erkennen (Fig. 4A, B). 1 ♀ und 2 ♂♂ zeigten eine schwache Flugmuskelausbildung. Die Muskelpakete waren von innen stark verfettet und in einzelne Stränge aufgelöst (Fig. 5A, B). 2 ♀♀ und 1 ♂ besaßen sehr schwache Flugmuskeln, die vollkommen in Fettgewebe eingelagert und nur durch Zerzupfen bzw. durch histologische Schnitte zu erkennen waren (Fig. 6A, B). Bei 1 ♀ konnten überhaupt keine Reste von Flugmuskeln beobachtet werden. Der Fettkörper, in dem sich noch faserige Strukturen befanden, war von den, in diesem Fall schon ablegereifen, bis in den metathorakalen Raum hinein liegenden Eiern durchsetzt und an die Pleuren gedrückt (Fig. 7A, B).

Die Untersuchung der 20 brachypteren Exemplare (10 ♀♀ und 10 ♂♂) ergab ein einheitliches Bild. Die Flugmuskeln waren bis auf schmale, dünne, im Fettgewebe liegende Bindegewebsfasern reduziert und nur histologisch zu erkennen. Die Flügelgelenkmuskeln waren sowohl bei macropteren als auch bei brachypteren Käfern gleich stark und in gleicher Weise ausgebildet.

7. *Pterostichus strenuus* Panz. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Lindroth bezeichnet diese Art als polymorph und beschreibt drei Typen der Flügelausbildung. Die macroptere Form ist nach ihm „zweifelsohne flugfähig; es liegen keine Flugbeobachtungen vor, aber 3 Exemplare wurden in Finnland in Meerestrift gefunden", Lindroth (1945a, p. 633).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Unter 31 im Juli bei Magdeburg gefangenen Käfern (17 ♀♀ und 14 ♂♂) konnte aber nur die Form mit dem stärksten Reduktionsgrad gefunden werden. Die Alaerudimente reichen über das dritte Abdominaltergit hinaus und besitzen noch ein relativ großes, umgeschlagenes Analfeld. Offensichtlich treten bei dieser Art wie auch bei *Pterostichus lepidus* Leske und *Pt. vulgaris* L. die macropteren Individuen bei uns in geringer Zahl auf. Die Untersuchung führte bei allen zum gleichen Ergebnis. Die Flügelmuskeln waren nicht mehr vorhanden und lagen nur noch in Form von Fettpaketen vor. Die Flügelgelenkmuskeln wiesen noch vollständig die Ausbildung macropterer Arten auf.

8. *Pterostichus lepidus* Leske ist Herbstfortpflanzer und Larvenüberwinterer. Die Jungkäfer erscheinen im Mai und Juni. Nach Mařan (1927) und Lindroth (1945 a) weist diese Art Flügeldimorphismus auf, doch konnten unter 19 im Sammelgebiet Magdeburg und Halle gefangenen Exemplaren keine macropteren Käfer beobachtet werden. Die Alaerudimente sind kleine, stark rudimentäre, abgerundete Schüppchen. Sie reichen nur noch über das erste Abdominaltergit hinaus und zeigen eine in geringen Grenzen schwankende Form. Flugbeobachtungen sind noch nicht bekannt geworden. Die für die Muskeluntersuchung zur Verfügung stehenden, im Juli gefangenen 19 brachypteren Individuen (12 ♀♀ und 7 ♂♂) zeigten eine einheitliche Ausbildung. Alle Flugmuskeln lagen nur noch in Form von Fettgewebe mit bindegewebig-faseriger Struktur vor. Die Flügelgelenkmuskeln wiesen noch keine Veränderungen auf und waren voll entwickelt.

9. *Calathus erratus* Sahlb. ist Herbstfortpflanzer und überwintert als Larve, z. T. aber auch als Imago. Nach Verhoeff (1891) soll diese Art in Mitteleuropa fast nur in der brachypteren Form vorkommen, gegen Norden aber zugunsten der macropteren zurücktreten. Lindroth (1945 a) bezeichnet sie als polymorph und beschreibt mehrere Intermediärstufen, die bis zu dem in Deutschland fast ausschließlich auftretenden stark reduzierten Typ reichen. Diese Rudimente sind schmal, auffallend schwach chitinisiert und reichen in ihrer Länge bis zum dritten Abdominaltergit. Für die macroptere Form schließt Lindroth (1945 a) aus dem Auftreten in Meerestrift auf Flugfähigkeit. Entsprechende Beobachtungen liegen aber noch nicht vor. Für die Untersuchung standen leider nur brachyptere Individuen (4 ♀♀ und 6 ♂♂) zur Verfügung, die erwartungsgemäß keine Flugmuskeln besaßen. Die Flügelgelenkmuskeln waren normal ausgebildet.

10. *Carabus granulatus* L. ist Frühjahrsfortpflanzer und Imagoüberwinterer. Die geschlüpften Jungkäfer bleiben teils bis zum Frühjahr in der Puppenwiege, teils suchen sie neue Winterquartiere auf und finden sich dabei häufig zu Gesellschaften zusammen. In einzelnen Fällen konnten bis zu 13 Individuen gemeinsam beobachtet werden. Aus einer Vielzahl von Angaben geht hervor, daß *Carabus granulatus* L. polymorph ist. Oertel (1924 a) befaßte sich eingehend mit den einzelnen Formen und kam zu dem Ergebnis, daß unabhängig von der geographischen Lage alle Übergänge vom

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ausgebildeten Flügel bis zum kleinen Rudiment nebeneinander vorkommen. Flugbeobachtungen liegen nach ihm einige vor; doch scheint im allgemeinen die macroptere Form sehr selten zu sein, denn unter 54 Individuen aus dem Gebiet Halle (Saale) und Magdeburg befand sich kein einziges Exemplar dieser Form. Untersucht wurden 10 im Februar gesammelte Käfer (5 ♀♀ und 5 ♂♂), deren Flügel nicht ganz bis zur Abdomenspitze reichten, also deutlich alaereduziert waren. Das Ergebnis war bei allen gleich. Die Flugmuskeln lagen nur noch als total verfettete Pakete vor, die deutlich Form und Lage der früheren Muskeln einnahmen. Die Flügelgelenkmuskeln waren dagegen bei allen Individuen voll entwickelt.

11. *Pterostichus vulgaris* L. ist Herbstfortpflanzer und Larvenüberwinterer; es können aber auch Altkäfer den Winter überdauern. Lindroth (1945a) vermutet generelle Zweijährigkeit — eine Auffassung die sich für Mitteldeutschland nicht bestätigen ließ. Die Jungkäfer schlüpfen Ende Mai und Juni. Die Art ist vorwiegend brachypter. Die Rudimente haben eine langgestreckte, trapezförmige Gestalt und erreichen höchstens den zweiten Abdominalring. Sie fluktuieren nur wenig in ihrer Form. Die macropteren Individuen wurden als *Pterostichus vulgaris pennatus* Dej. beschrieben und Lindroth (1945a) nimmt an, daß sie sicher flugfähig sind. Schaufuss (1916) bezeichnet sie als Wanderform, obwohl bisher noch keine Flugbeobachtung bekannt wurde. Lediglich das Spreizen der Alae eines auf einem Grashalm sitzenden Käfers konnte von mir einmal beobachtet werden; zum Fluge kam es aber nicht. Um das Frequenzverhältnis zwischen Macropteren und Brachypteren festzustellen, wurden 894 vorwiegend in der Umgebung von Magdeburg gesammelte Individuen untersucht. Darunter befanden sich 18 (= 2%) geflügelte und 876 (= 96%) brachyptere Exemplare. Vergleichszahlen aus anderen Gebieten liegen leider nicht vor. Nur Lindroth (1945a) betont, daß in der Regel vereinzelt geflügelte Tiere auftreten. Nur an der Arealgrenze der Art konnte er einen höheren Anteil macropterer Individuen feststellen.

Die Sektion der 10 in den Monaten Mai bis September gefangenen macropteren Käfer zeigte folgende Muskelausbildung: Ein fast ausgefärbtes Männchen besaß Flugmuskeln, die beinahe jenen frischgeschlüpfter flugfähiger Arten glichen; sie waren aber bereits deutlich zusammengefallen und ließen den Beginn einer Degeneration erkennen. 4 ♂♂ aus den Monaten Juni und Juli wiesen bereits schwache, in einzelne Pakete aufgelöste Flugmuskeln auf, die in umfangreiches Fettgewebe eingebettet und vom prall gefüllten Mitteldarm an die Pleuren gedrückt waren. 3 ♀♀ und 2 ♂♂ aus den Monaten Juli, August und September mit stark entwickelten Ovarien und Hoden besaßen sehr schwache Flugmuskeln, die nur noch als dünne Fasern im Fettgewebe nachgewiesen werden konnten. Die Untersuchung von 20 brachypteren Käfern (11 ♀♀ und 9 ♂♂) ergab, daß unabhängig vom Alter der Tiere in keinem Fall Flugmuskeln mehr zu beobachten waren. Stets nahmen mehr oder weniger stark entwickelte Fettpakete die

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Stellen ein, an denen sich sonst die Flugmuskeln befinden. Die Flügelgelenkmuskeln waren sowohl bei brachypteren als auch bei macropteren Individuen kräftig ausgebildet und sicher funktionsfähig. Der einzige Unterschied zwischen beiden Formen liegt darin, daß bei brachypteren der Musculus metacondylo-subalaris vom Rande des Subalare auf die gesamte freigewordene, allerdings reduzierte Fläche, an der früher der Musculus metepimero-subalaris inserierte, übergegriffen hat.

12. *Calathus fuscipes* Goeze ist Herbstfortpflanzer, vorwiegend Larven- und nur z. T. Imagoüberwinterer. Er schlüpft im Mai und Juni. Über diese Art bestehen in der Literatur Meinungsverschiedenheiten bezüglich dimorpher oder konstant brachypterer Ausbildung. Von der Mehrzahl der Autoren wird sie als konstant brachypter angesehen. Doch liegen aus Deutschland zwei Beobachtungen von Dimorphismus vor. Letzner (1847 — 1852) betont: „Flügel meist verkümmert" (p. 146), und Geiler (1956/57) fand unter 250 Individuen aus dem Gebiet um Leipzig 16 macroptere Exemplare. Eine Untersuchung von 233 Käfern aus dem Raum Magdeburg und Halle (Saale) konnte diesen Dimorphismus allerdings nicht bestätigen. Die Rudimente sind sehr schmal und reichen höchstens bis zum dritten Abdominaltergit. Nur die Vorderrandadern weisen eine stärkere Chitinisierung auf. Für die Präparation standen nur brachyptere Individuen zur Verfügung, die durchweg keine Flugmuskeln besaßen. Nur die vorhandenen Fettpakete konnten festgestellt werden. Sie wiesen in der Regel eine spärliche bindegewebige Faserung in Richtung der früheren Flugmuskeln auf. Die Flügelgelenkmuskeln waren bei allen Individuen noch voll entwickelt. Der Musculus metacondylo-subalaris hat bereits seinen Ursprung vom Rande des Subalare auf die gesamte ventrale Fläche verlagert.

C. Die Flugmuskulatur konstant brachypterer Arten

1. *Carabus hortensis* L. besitzt ein Flügelrudiment, das kurz und spitz ist. Nach Oertel (1924a) weist es keine geographisch bedingten Unterschiede auf und ist in seiner äußeren Form ziemlich konstant. Die Käfer pflanzen sich im Herbst fort, überwintern als Larven und schlüpfen vorwiegend im Spätsommer. Nach Larsson (1937—40) sollen außerdem noch Imagines den Winter überdauern, aber nur z. T. bis zum Frühjahr am Leben bleiben. Die in den Monaten Juli, August, September und März gefangenen Käfer stammen demnach sicher aus einer Generation. Alle 10 untersuchten Exemplare (4 ♀♀ und 6 ♂♂) zeigten unabhängig vom Alter die gleiche Muskelausbildung. Nicht mehr auffindbar waren die Flugmuskeln bzw. ihre Reste. Die Flügelgelenkmuskeln befanden sich in einem relativ ursprünglichen Zustand. Stark entwickelt waren der Musculus praealaro-basalaris, M. praescuto-metapleuralis und M. metacondylo-subalaris, bereits deutlich schwächer der M. metapleuro-mesopteralis anterior und nicht mehr festzustellen der M. metapleuro-mesopteralis posterior.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

2. *Carabus nemoralis* MÜLL. schlüpft im Herbst und z. T. im Frühjahr. Er soll nach BURMEISTER (1939) und LINDROTH (1945a), ähnlich wie *Carabus coriaceus* L., einen Sommerschlaf halten. LARSSON (1937—40) dagegen erklärt sich das Fehlen der Art im Juni durch das Absterben der alten Tiere und das späte Erscheinen der Jungkäfer. Diese Ansicht konnte durch das in den Monaten Februar, April, Juli, August und September gesammelte Material erhärtet werden. Die Flügelreste wiesen eine mehr oder weniger langgestreckte Form auf; sie fluktuieren nach OERTEL (1924a) sehr wenig. Alle im Spätsommer und Herbst gefangenen Käfer (5 ♀♀ und 5 ♂♂) waren ausschließlich frisch geschlüpft und besaßen noch deutlich erkennbare, sehr schwache Reste des Musculus metaphragmo-mesophragmalis; die übrigen Flugmuskeln konnten nicht mehr gefunden werden. Sechs untersuchte Altkäfer der Monate Februar und April zeigten außer bindegewebigen Längsstrukturen keine erkennbaren Reste mehr. Stark entwickelt waren dagegen der Musculus merocoxo-metanotalis und M. metafurco-metapostnotalis. Die Flügelgelenkmuskeln wiesen einen weiter fortgeschrittenen Abbau auf als bei *Carabus hortensis* L. zu beobachten ist. Stark und funktionstüchtig waren nur noch der Musculus praealaro-basalaris und M. metacondylo-subalaris; deutlich schwächer, aber in seiner ursprünglichen konischen Form erhalten, war der Musculus metapleuro-mesopteralis anterior. Nur noch als sehr schwaches Rudiment erschien der Musculus praescuto-metapleuralis und vom Musculus metapleuro-mesopteralis posterior fehlte jede Spur.

3. *Carabus auratus* L. pflanzt sich im Frühjahr fort; die Jungkäfer schlüpfen im Herbst und überwintern gemeinsam mit den alten Tieren. Das Flügelrudiment stellt normalerweise ein kleines spitzwinkliges Dreieck dar, das aber nach OERTEL (1924a) in seiner äußeren Form stark asymmetrisch fluktuiert. Die 20 in den Monaten Juni bis September gesammelten Tiere (9 ♀♀ und 11 ♂♂) besaßen unabhängig vom Alter keine nachweisbaren Flugmuskeln. Vorhanden waren noch der sehr kräftige, auf dem gesamten lateralen Notum inserierende Musculus merocoxo-metanotalis und der kräftige Musculus metafurco-metapostnotalis. Von den Flügelgelenkmuskeln konnten nur noch zwei funktionsfähige festgestellt werden. Sehr kräftig entwickelt waren der Musculus metacondylo-subalaris und M. praealaro-basalaris.

4. *Carabus coriaceus* L. besitzt ein Alaerudiment, das nur noch aus einem kleinen rundlichen, stark chitinisierten Schüppchen besteht und kaum das erste Abdominaltergit erreicht. OERTEL (1924a) beschreibt als seltenere Form noch einen langgestreckten, z. T. asymmetrisch auftretenden Flügelrest. Über die Biologie der Art bestehen noch einige Meinungsverschiedenheiten. Fest steht, daß er sich vorwiegend im Herbst fortpflanzt und sowohl Larven als auch Imagines überwintern. Den Frühjahrsbestand bilden die Altkäfer, die nach LARSSON (1937—40) bald absterben und damit das Fehlen der Art im Juni verursachen, denn die Jungtiere schlüpfen erst im Juli und August. BURMEISTER (1939) dagegen spricht von einem Sommerschlaf der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

überwinterten Tiere. Untersucht wurden 25 in den Monaten Juli, August, September und März gesammelte Exemplare, von denen die im Juli gefangenen sicher Altkäfer und alle übrigen erst im gleichen Herbst geschlüpfte waren. Die Präparation zeigte folgendes Bild: 2 ♀♀ und 2 ♂♂, die August und Anfang September gefangen wurden und noch deutlich immature Anzeichen aufwiesen, besaßen erstaunlicherweise sehr schwache, aber noch nicht im Fettgewebe eingelagerte Reste des Musculus metaphragmo-mesophragmalis. Alle übrigen 22 Exemplare (10 ♀♀ und 12 ♂♂), darunter auch 12 im August und September geschlüpfte junge Käfer (7 ♀♀ und 5 ♂♂), besaßen die üblichen Fettpakete bzw. die jüngeren lockeres Bindegewebe mit großen Mengen von Tracheen und Tracheolen, die früher die metathorakalen Flugmuskeln versorgten. Der Musculus merocoxo-metanotalis dagegen war kräftig und inserierte noch an der ursprünglichen Stelle. Deutlich reduziert und nur als schwacher Muskelstrang angelegt war der Musculus metafurco-metapostnotalis. Er fand sich in dieser Form bei allen untersuchten Tieren.

Die Flügelgelenkmuskeln waren fast vollständig reduziert. Der einzige funktionsfähige Muskel ist der sehr kräftig ausgebildete und zweiteilig gewordene Musculus metacondylo-subalaris. Bei fast allen Tieren konnte als sehr schwacher Faserstrang der Musculus metapleuro-mesopteralis anterior nachgewiesen werden. Ein junger Käfer besaß sogar noch deutlich angelegte Fasern vom Musculus praealaro-basalaris und M. praescuto-metapleuralis.

5. *Carabus violaceus* L. pflanzt sich im Sommer und z. T. im Frühjahr fort. Frischgeschlüpfte Käfer und ältere Larven überwintern und erscheinen schon Ende März oder Anfang April. Die Alaerudimente sind kleine stark chitinisierte Schüppchen, deren Gestalt nach Oertel (1924a) mehr oder weniger fluktuiert und z. T. asymmetrisch ausgebildet ist. Die Sektion der 20 in den Monaten Juli, August und September gefangenen Käfer (10 ♀♀ und 10 ♂♂) ergab ein einheitliches Bild. Flugmuskeln oder Reste von ihnen waren in keinem Fall nachweisbar. Ebenso fehlte jede Spur vom Musculus metafurco-metapostnotalis; der M. merocoxo-metanotalis dagegen war sehr kräftig entwickelt. Sein Muskelkopf an der Insertionsstelle nahm fast die gesamte laterale Fläche des Scutum ein. Von den Flügelgelenkmuskeln war nur noch der Musculus metacondylo-subalaris kräftig entwickelt. Vorhanden, aber sehr schwach ausgebildet war stets der Musculus metapleuro-mesopteralis anterior. Alle übrigen, einschließlich des Musculus praealaro-basalaris, konnten nicht mehr nachgewiesen werden.

6. *Abax ater* Villers. Die Jungkäfer schlüpfen gewöhnlich im Frühjahr und pflanzen sich im Sommer fort. Die neue Generation überwintert im Larvenstadium. Nach Larsson (1937—40) leben die Altkäfer noch das ganze folgende Jahr, so daß bei Freilandfängen stets ein- und zweijährige angetroffen werden. Die Alae sind bis auf kleine stark chitinisierte Schüppchen reduziert, die in ihrer Form und Größe geringfügig fluktuieren. Die Ankylose

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der Elytren, die bereits bei *Carabus*-Arten begonnen hat, ist hier noch weiter fortgeschritten, so daß ein einheitlicher Rückenpanzer entstanden ist. Untersucht wurden 10 (5 ♀♀ und 5 ♂♂) in den Monaten März, Mai, Juni, Juli, August und September gefangene Käfer. Flugmuskeln oder Reste von ihnen konnten in keinem Fall mehr gefunden werden. Sehr kräftig und als Insertionsstelle einen großen Teil des lateralen Scutum einnehmend war wieder der Musculus merocoxo-metanotalis entwickelt; ebenso kräftig ausgebildet, in der Länge allerdings durch die Abflachung des Tergum und die enorme Vergrößerung der Furca stark verkürzt, war der Musculus metafurco-metapostnatalis. Von den Flügelgelenkmuskeln ist lediglich der sehr kräftig ausgebildete Musculus metacondylo-subalaris noch vorhanden. Als faseriges, verfettetes, aber sicher zu homologisierendes Rudiment konnte bei 5 Individuen sogar der Musculus praealaro-basalaris nachgewiesen werden.

7. *Abax parallelus* Duft. schlüpft nach Burmeister (1939) Ende März und April, pflanzt sich im Sommer fort und stirbt noch im gleichen Jahr ab. Die Larven überwintern sicher in fortgeschrittenem Stadium. In der Ausbildung der Flügelrudimente gleicht er *Abax ater* Villers. Für die Untersuchung wurden 12 frischgeschlüpfte, im April gefangene Käfer (7 ♀♀ und 5 ♂♂) herangezogen. Auch hier konnten analog den Verhältnissen bei *Abax ater* Villers keine Flugmuskeln beobachtet werden. Wiederum stark ausgebildet waren der Musculus merocoxo-metanotalis und M. metafurco-metapostnotalis. Die Ausbildung der Flügelgelenkmuskeln entsprach ebenfalls der von *Abax ater* Villers.

8. *Molops elatus* Fabr. besitzt Rudimente, die kleine, stark chitinisierte Schüppchen darstellen und in ihrer Länge kaum das erste Abdominaltergit erreichen. Über die Entwicklungsbiologie liegen wenig Angaben vor. Burmeister (1939) bezeichnet diese Art als Imagoüberwinterer, die im April erscheint und im Laufe des Jahres nach der Eiablage eingeht. Im Gegensatz dazu konnten aber auch Mitte April frischgeschlüpfte Käfer beobachtet und gefangen werden. Die Untersuchung 10 unreifer Exemplare (5 ♀♀ und 5 ♂♂) ergab, daß Flugmuskeln oder Reste von ihnen nicht mehr vorhanden waren. Der Musculus metafurco-metapostnotalis dagegen zeigte eine derartige Vergrößerung, daß er den in seiner Ausbildung gleich stark gebliebenen Musculus merocoxo-metanotalis weit an Stärke übertraf; infolge der weiteren Vergrößerung der Furca hatte er aber ebenso wie bei *Abax ater* Villers an Länge beträchtlich abgenommen. Von den Flügelgelenkmuskeln konnte nur noch der kräftige Musculus metacondylo-subalaris nachgewiesen werden. Alle anderen, auch die bei *Abax ater* Villers noch vorhandenen Reste des Musculus praealaro-basalaris, waren nicht mehr auffindbar.

9. *Cychrus caraboides* L. ist für Mitteleuropa der Typ eines durch Flugunfähigkeit veränderten Carabiden. Seine Alae sind derart stark reduziert, daß keine freien Anhänge mehr zu erkennen sind. Lediglich die Insertionsstelle des Flügels kann am ebenfalls stark rudimentären und in seiner Lage veränderten lateralen Metatergum als vernarbter Bezirk beobachtet werden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die von LINDROTH (1945 a) beschriebenen „makroskopisch nicht sichtbaren" Schüppchen (p. 395), konnten bei den sechs Exemplaren aus dem Harz und der Hohen Tatra nicht festgestellt werden. Diese Art überwintert als Imago und als Larve, so daß eine genaue Altersbestimmung schlecht möglich ist. Die Sektion der altersmäßig nicht bestimmten Käfer ergab ein einheitliches Bild. Die Flugmuskeln waren stets restlos rudimentiert und dadurch auch im Fettgewebe nicht mehr als bindegewebige Strukturen nachweisbar. Ebenfalls total degeneriert und nur noch als faseriger Strang vorhanden war der Musculus metafurco-metapostnotalis. Von den gesamten Flugmuskeln ist nur noch der Musculus merocoxo-metanotalis funktionsfähig ausgebildet; er inseriert auf dem lateralen, durch eine zusätzliche napfförmige Sehnenkappe erweiterten Tergum. Die Flügelgelenkmuskeln werden nur vom restlichen Musculus metacondylo-subalaris repräsentiert, der durch die Verschiebung des Stigma seine Lage verändert hat, aber noch deutlich zu homologisieren ist. Als Rudiment konnte bei einem Individuum noch der Musculus praealaro-basalaris beobachtet werden.

D. Der histologische Bau der Flugmuskeln

Voll entwickelte und funktionsfähige Flugmuskeln sind äußerlich an ihrer undurchsichtigen, hellen schillernden Farbe zu erkennen. Sie unterscheiden sich histologisch deutlich von den übrigen Körpermuskeln, obwohl bis auf wenige Ausnahmen (Darm und Peritonealhülle der Geschlechtsorgane, WEBER 1933) nur quergestreifte vorkommen. Ihre Aufgabe, eine besonders hohe Kontraktionsfrequenz zu gewährleisten, hat zu einer Spezialisierung geführt, die einmalig im gesamten Tierreich ist. Sie findet ihren Ausdruck in einem veränderten Bau und im physiologischen Verhalten. Die Querstreifung ist, obwohl abhängig vom jeweiligen Kontraktionsstadium, um vieles enger als bei den übrigen Körpermuskeln (WEBER, 1933) (Fig. 8).

Die histologischen Untersuchungen des Muskelabbaues dienten in vorliegender Arbeit zur Ergänzung der auf präparativem Wege gewonnenen Ergebnisse, ohne daß eine eingehende Erfassung der mikroskopischen Veränderungen angestrebt wurde. Behandelt wurden vor allem solche Arten, die nach der Schätzungsskala der Muskelausbildung mehrere Degenerationsstadien aufwiesen und entsprechend eine mehr oder weniger geschlossene Reihe über den Abbau lieferten (*Harpalus pubescens* MÜLL., *Pterostichus niger* SCHALL., *Calathus melanocephalus* L., *Carabus coriaceus* L., *C. violaceus* L., *Molops elatus* FABR. u. a.).

Eingeleitet wird die Degeneration mit dem allmählichen Schrumpfen der Muskelpakete, wodurch die sonst prallen Bündel einfallen und konkave Außenseiten bekommen. Diese makroskopisch sichtbare Atrophie wird offensichtlich durch die einsetzende Histolyse der Myofibrillen und der Myochondrien hervorgerufen. Dabei geht gleichzeitig die charakteristische Querstreifung verloren, so daß derartige Muskeln sofort zu erkennen sind. Dieser Degenerationsstand der Muskeln wurde, wie in der einleitenden Charakte-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ristik beschrieben, als „mittlere" Ausbildung bezeichnet, bei der die Muskeln wahrscheinlich nicht mehr funktionsfähig sind. Er tritt zum Beispiel bei *Pterostichus vulgaris* L. und *Harpalus pubescens* MÜLL. und fast allen untersuchten *Amara*-Arten auf.

Der Abbau schreitet mit dem weiteren Verlauf der Muskelfasern fort. Die anfangs sich vergrößernden Kerne werden wie fast alle übrigen Bestand-

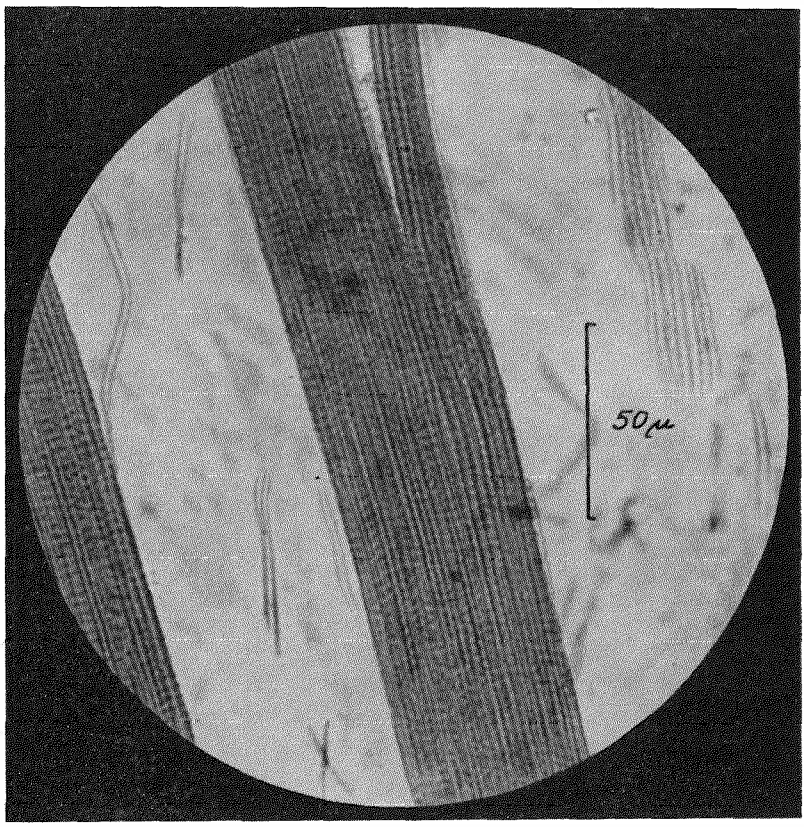


Fig. 8. Flugmuskelfaser von *Calosoma sycophanta* L., Formol 1 : 4, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN

teile der Muskelfasern aufgelöst, so daß letztlich nur noch die Sarcolemma mit geringen granulären Einschlüssen übrigbleiben (Fig. 9). Gleichzeitig setzt sowohl zwischen den Fasern als auch um das gesamte Muskelbündel herum eine Fettkörperbildung ein, die allmählich den gesamten Muskel als einziges Fettpaket erscheinen läßt. Dabei entstehen je nach dem Stand der Degeneration verschieden starke Einzelbündel, die isoliert im Fettgewebe liegen und bei Längsschnitten oder Zerzupfen noch sicher nachzuweisen sind (Fig. 10—14). Sie bestehen in diesem Stadium aber fast nur noch aus den restlichen Sarkolemma und weisen kaum noch an Muskelfasern er-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

innernde Strukturen auf. Je nach Umfang dieser Bündel wurden sie als „schwach" oder „sehr schwach" bezeichnet.

Als Abschluß der Degeneration muß der Zustand angesehen werden, bei dem diese Bündel aufgelockert, oder — wie bei den meisten *Carabus*-Arten, *Abax ater* Villers und *Molops elatus* Fabr. — vollkommen ausgelöst sind. Sie liegen dann in der Regel als bindegewebsartige Fasern im hypertrophisch

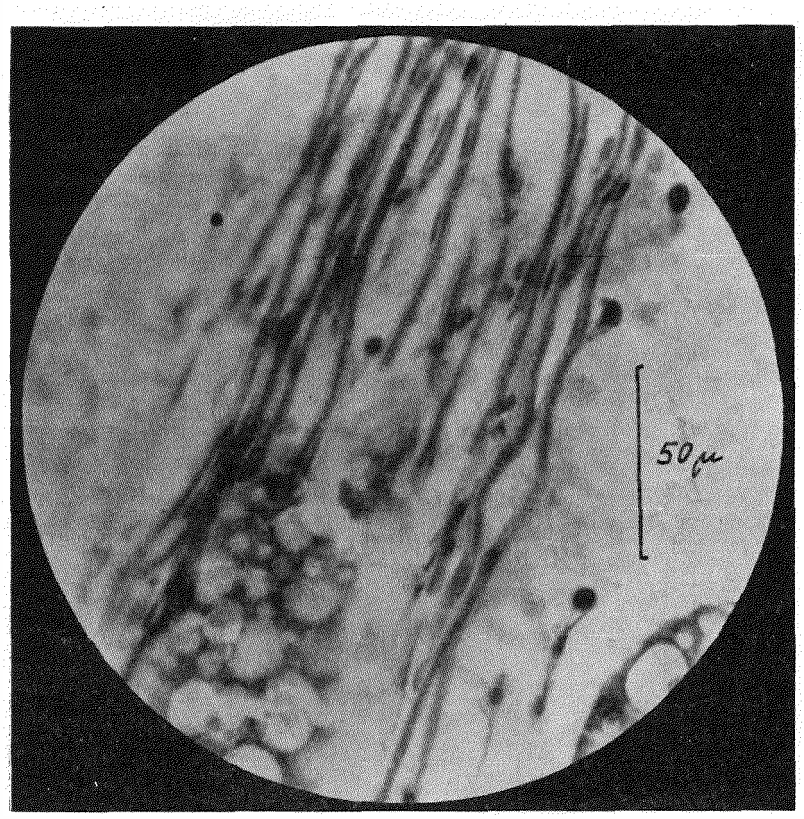


Fig. 9. Degenerierte Flugmuskelfasern von *Harpalus pubescens* Müll., Fix. und Färb. wie in Fig. 8

erweiterten Fettkörper und geben mit ihrer Lage den Verlauf des ursprünglichen Muskels an.

Häufig nehmen diese entstandenen Fettpakete genau die Lage und die Form ein, die früher der entsprechende Muskel innehatte, so daß es bei oberflächlicher makroskopischer Betrachtung leicht zu Verwechslungen mit vollentwickelten Muskeln kommen kann. Derartige muskelähnliche Pakete treten besonders häufig bei jüngeren Exemplaren macropterer und brachypterer Formen auf.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

Fig. 10. Flugmuskelreste von *Harpalus pubescens* MÜLL., Fix. und Färb. wie in Fig. 8

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

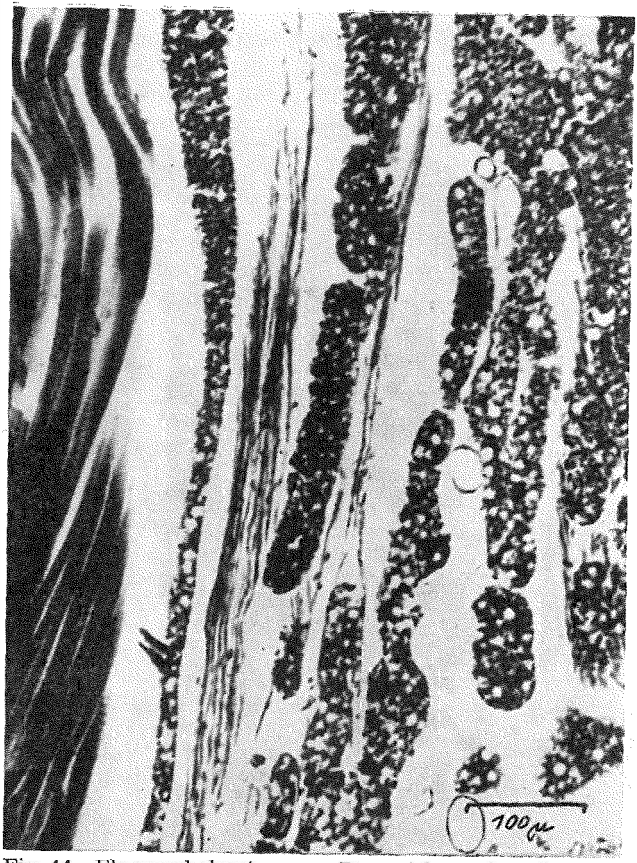


Fig. 11. Flugmuskelreste von *Pterostichus niger* SCHALL., links im Bild der bifunktionelle Musculus meroco-xo-metanotalis. Fix. und Färb. wie in Fig. 8

©www.senckenberg.de/, download www.contributions-to-entomology.org/

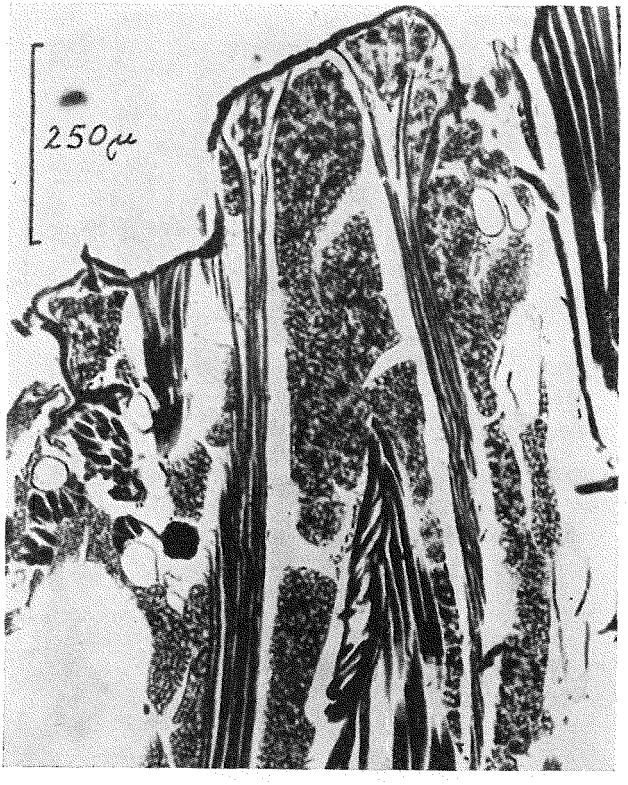


Fig. 12. Längsschnitt des Metathorax von *Calathus melanocephalus* L., mediane Flugmuskellage mit schwacher Ausbildung. Fix. und Färb. wie in Fig. 8

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

Fig. 13. Längsschnitt des Metathorax von *Pterostichus niger* Schall., mediane Flugmuskellage mit sehr schwacher Ausbildung. Fix. und Färb. wie in Fig. 8

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

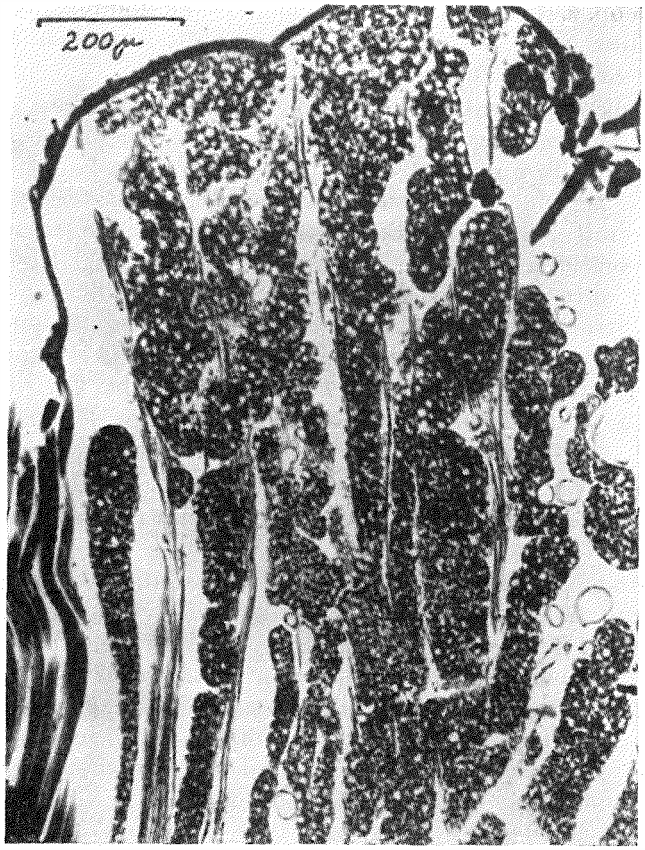


Fig. 14. Längsschnitt durch den dorsalen Metathorax von *Pterostichus niger* SCHALL. mit sehr schwach ausgebildeten Flugmuskeln. Links im Bild der funktionsfähige Musculus merocoxo-metapostnotalis. Fix. und Färb. wie in Fig. 8

E. Das Skelett des Metathorax und seine Veränderungen

Als Ausgangspunkt sollen wieder die Verhältnisse bei *Calosoma sycophanta* L. gewählt werden. Eine spezielle Bearbeitung des Skeletts liegt zwar noch nicht vor, aber die Ausbildung weicht nur unwesentlich von anderen Käfern ab. Prinzipiell liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den ebenfalls zu den Adephagen gehörenden Dytisciden. Lediglich im sternalen Abschnitt zeigen sich durch die mächtige Vergrößerung des metathorakalen Schwimmbeinbereichs einige Abweichungen.

Metatergum: Es stellt eine stark gewölbte, mit Nähten und Leisten verstärkte dorsale Chitinplatte dar, an der ventral die Flugmuskeln inserieren. Die ursprüngliche Aufgliederung in Praescutum, Scutum, Scutellum und Postnotum ist nicht mehr in allen Fällen erkennbar. Durch Verwachsungen und aus funktionellen Gründen neu hinzugekommene Leisten und

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Nähte erscheint z. T. eine neue Gliederung. Seine komplizierte Gestaltung ist das Ergebnis einer speziellen Anpassung an die Aufgaben, die es bei der Ausführung des Fluges zu erledigen hat.

Diese Strukturen werden nun als Folge der Funktionslosigkeit im Laufe der weiteren Entwicklung wieder abgebaut. Neben einer sichtbar deutlichen Verflachung des Tergum und einer Reduzierung der Leisten und Nähte setzt gleichzeitig eine Verkürzung des gesamten Metatergum ein. Diese läuft parallel mit den anderen Entdifferenzierungsvorgängen des Flugapparates und drückt den jeweiligen Stand der Reduktion aus. Endpunkt dieser Entwicklung wäre theoretisch die Homonomie mit den übrigen abdominalen Tergiten. Diese wird jedoch nicht erreicht. Bereits Rüschkamp (1927) konnte bei Chrysomeliden (*Timarcha*) nachweisen, daß — abgesehen vom medianen Teil des Praescutum, das dem Scutellum der Elytren als Widerlager dient, und einer schmalen scutalen Chitinspange — alle anderen Teile bis auf eine „weiche, weiße Haut" reduziert werden (p. 41).

Die gleiche Entwicklung läuft auch bei Carabiden ab, das heißt, man kann unter den rezenten Arten alle Übergangsstufen dieser Rückentwicklung nebeneinander beobachten.

Im folgenden sollen einige dieser Reduktionsstadien beschrieben werden. Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurden die Elytrenlänge und die Metatergumbreite als Vergleichsmaße gewählt. Beide ergeben bei der Mehrzahl aller Carabiden einen konstant bleibenden Index, so daß sie als relativ unveränderliche Bezugsgröße verwendet werden dürfen. Ausnahmen bilden hier nur die besonders schmalen, langen Formen wie *Broscus cephalothes* L., *Clivina fossor* L., *Carabus granulatus* L. und ähnliche, die deshalb bei dieser Aufstellung auch keine Berücksichtigung finden.

Untersucht wurden jeweils 10 bzw. 20 Individuen einer Art, bei denen Elytrenlänge, Metatergumlänge und Metatergumbreite gemessen und die Indizes MtL:ElL und MtL:MtB bestimmt wurden. Aus der Summe aller Einzelindizes wurde dann der Mittelwert errechnet und auch noch, um einen deutlicheren Wert zu erhalten, die Summe dieser beiden gebildet. Da es bei der Aufstellung dieser Reihe darauf ankam, die Kontinuität einer Entwicklungstendenz zu demonstrieren, also Verbindendes und nicht Trennendes darzustellen, war die Frage der Signifikanz ohne Bedeutung und konnte deshalb außer Acht gelassen werden.

Nach den Längen- und Breitenindizes des Metatergum und seiner Korrelation zu den Elytren läßt sich nebenstehende Reihe aufstellen (s. Tab. 1).

Aus dieser Aufstellung ist ersichtlich, daß mit dem Verlust des Flugvermögens eine Verkürzung des Metatergum einherläuft. Den stets flugfähigen Arten folgen die übrigen macropteren; daran schließen sich mit einigen Überschneidungen die dimorphen und polymorphen an und ihnen folgen die verschiedenen Reduktionsstadien der konstant brachypteren Arten. Die Frage, ob diese Tendenz der metathorakalen Verkürzung bereits bei flugunfähigen Macropteren oder erst nach eingetretener Brachypterie einsetzt,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 1. Reihenfolge der untersuchten Arten unter Berücksichtigung der Korrelation von Metatergumlänge zu Metatergumbreite und zu Elytrenlänge (Mittelwerte aus je 10 Messungen auf- und abgerundet)

MtL = Metatergumlänge, MtB = Metatergumbreite, ElL = Elytrenlänge

Art	$\frac{MtL}{ElL}$	$\frac{MtL}{MtB}$	$\frac{MtL}{ElL} + \frac{MtL}{MtB}$
Elaphrus cupreus Duft.	0,221	0,505	0,726
Calosoma sycophanta L.	0,203	0,503	0,706
Loricera pilicornis Fabr.	0,194	0,492	0,686
Harpalus pubescens Müll.	0,185	0,486	0,671
Amara aulica Panz.	0,189	0,479	0,668
Amara eurynota Panz.	0,202	0,443	0,645
Harpalus griseus Panz.	0,178	0,456	0,634
Pterostichus macer Marsham	0,164	0,463	0,627
Harpalus aeneus Fabr.	0,185	0,437	0,622
Pterostichus vulgaris L.	0,165	0,448	0,614
Harpalus luteicornis Duft.	0,178	0,420	0,598
Zabrus tenebrioides Goeze	0,175	0,409	0,584
Pterostichus niger Schall.	0,149	0,422	0,571
Pterostichus coerulescens L.	0,163	0,406	0,569
Calathus ambiguus Payk.	0,157	0,408	0,565
Pterostichus oblongopunctatus Fabr.	0,156	0,373	0,529
Calathus melanocephalus L.	0,151	0,375	0,526
Pterostichus lepidus Leske	0,139	0,380	0,519
Carabus nemoralis Müll.	0,136	0,381	0,517
Carabus hortensis L.	0,119	0,388	0,507
Calathus fuscipes Goeze	0,134	0,362	0,496
Carabus violaceus L.	0,100	0,346	0,446
Carabus coriaceus L.	0,100	0,305	0,405
Carabus auratus L.	0,101	0,295	0,396
Abax ater Villers	0,072	0,179	0,251
Molops elatus Fabr.	0,070	0,178	0,248
Cychrus caraboides L.	0,034	0,126	0,150

kann aus vorliegendem Material nicht entschieden werden. Es dürfte aber wahrscheinlich sein, daß diese Veränderungen erst durch die Brachypterie eingeleitet werden bzw. mit ihr parallel gehen. Alle macropteren und auch dimorphen und polymorphen Arten weisen jedenfalls, auch wenn ihre Indizes mehr oder weniger deutlich unter denen der guten und regelmäßigen Flieger liegen, noch alle typischen morphologischen Strukturen auf (Fig. 15A, B).

Als erstes werden, nachdem die Flugmuskeln nicht mehr angelegt werden, die Phragmen rudimentär. Wir finden dieses Stadium bei der Mehrzahl der brachypteren Individuen dimorpher und polymorpher Arten, wie z. B. bei *Pterostichus vulgaris* L., *P. lepidus* Leske, *Calathus melanocephalus* L., *C. erratus* Sahlb. u. a. m.

Eine Verflachung des Tergum und eine einhergehende Reduzierung der Nähte, Leisten und Wülste setzt erst bei konstant brachypteren Arten ein. Diese Stadien treten vor allem bei der Gattung *Carabus* L., *Abax* Bonelli

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

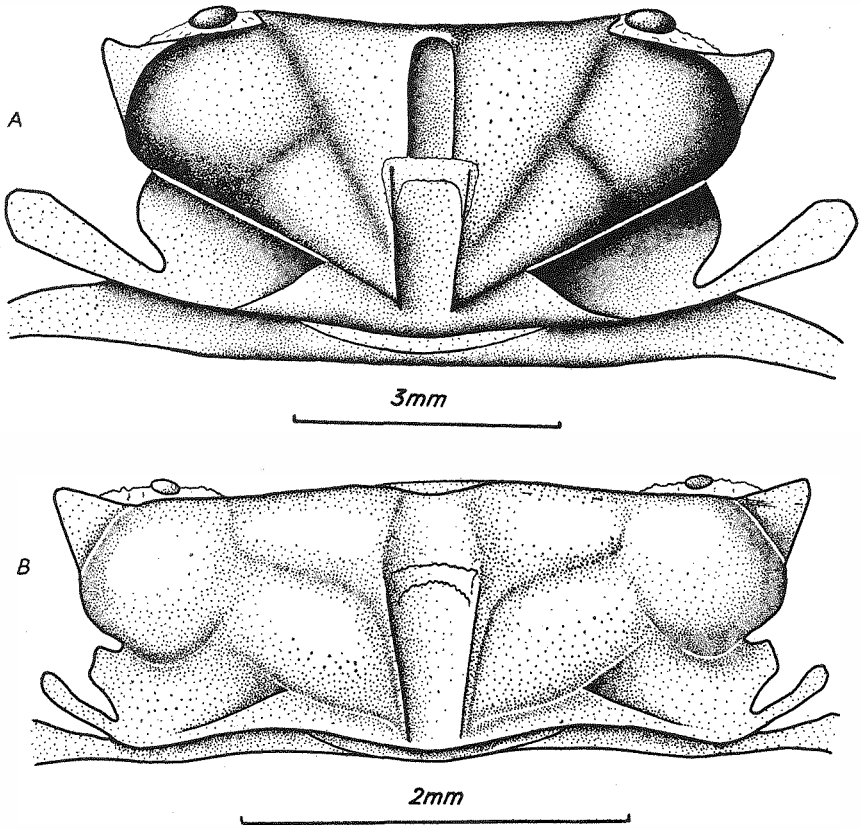


Fig. 15. Aufsicht auf das isolierte Metatergum. A *Calosoma sycophanta* L., B *Pterostichus vulgaris* L., C *Carabus auratus* L., D *Abax ater* Villers, E *Cychrus caraboides* L.

und *Molops* Bonelli auf (Fig. 15C, D). Die äußere Form und der Grad der Chitinisierung weicht dabei nur noch unwesentlich von dem abdominaler Tergite ab. Erhalten bleiben vor allem die cranialen Teile des Scutum, während die übrigen miteinander verschmelzen. Am längsten bleibt in der Regel die Medianrinne in ihrer Form erhalten, da sie als festes Widerlager für die in den meisten Fällen ankylosierten Elytren dient. Besonders deutlich kommt dies bei *Abax ater* Villers zum Ausdruck (Fig. 15D), bei dem das Tergum zwar noch deutlich stärker chitinisiert, aber bereits kürzer als die Abdominaltergite geworden ist.

Das Metatergum von *Cychrus caraboides* L. schließlich (Abb. 15E) stellt nur noch eine schmale Chitinspange dar, die aus den der Reduktion größeren Widerstand entgegensetzenden Hauptnähten und Verstärkungsleisten gebildet wird. Sie schließt sich eng an das Mesotergum an. Der entstandene

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

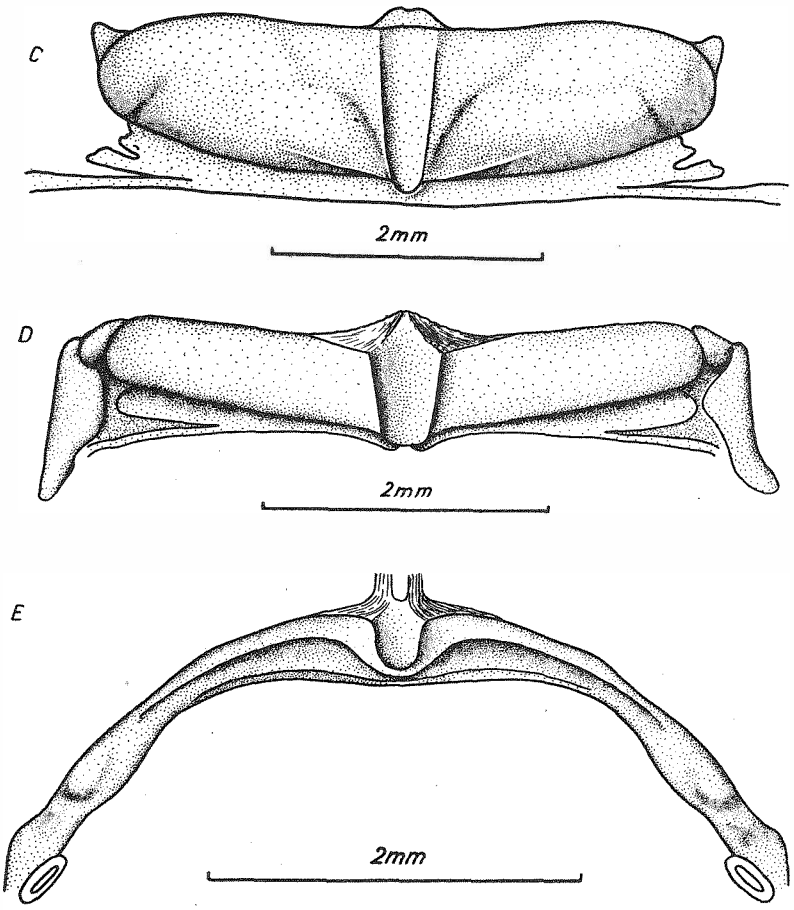


Fig. 15 C—E. Legende siehe Fig. 15

Bogen verschiebt sich soweit craniad, daß er die hinteren Teile des Mesotergum überdeckt und ihm schräg aufliegt.

Pleuren: Sie gliedern sich in das relativ große Episternum und das kleinere, bei Carabiden in der Regel stark reduzierte und von außen wenig oder nicht mehr sichtbare Epimerum. Die äußere Form des ausgebildeten Episternum schwankt bei relativ gleichbleibender Größe zwischen rechteckiger und trapezförmiger Gestalt (vergleiche *Calosoma* und *Pterostichus*). Seine Länge liegt bei macropteren Arten um $^{2}/_{10}$ der Elytrenlänge. Sie verändert sich bei Verlust der Flugfähigkeit ähnlich wie die Tergumlänge.

Um diese Abwandlungen zu erfassen, wurden — wie aus Fig. 1 ersichtlich ist — die größte craniale Höhe bis zum Ansatzpunkt des pleuralen Flügelgelenkkopfes und die auf ihr senkrecht stehende Länge ohne anschließendes Epimerum gemessen. Davon wurden wieder Indizes errechnet (EpstL:ElL, EpstL:EpstH) und aus je 10 Werten das Mittel gebildet.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 2. Reihenfolge der untersuchten Arten unter Berücksichtigung des Verhältnisses von Episternumlänge zu Elytrenlänge

(Mittelwerte aus je 10 Messungen auf- und abgerundet, Längenangaben in mm)

EpstL = Episternumlänge, EpstH = Episternumhöhe, ElL = Elytrenlänge

Art	EpstL	EpstH	EpstL / ElL	EpstL / EpstH
Elaphrus cupreus Duft.	0,8	1,3	0,228	1,64
Loricera pilicornis Fabr.	0,6	1,0	0,214	1,69
Amara eurynota Panz.	1,5	1,2	0,204	1,28
Amara fulva de G.	1,2	0,9	0,200	1,32
Harpalus pubescens Müll.	1,6	1,0	0,193	1,57
Calosoma sycophanta L.	3,3	3,0	0,191	1,11
Harpalus aeneus Fabr.	1,1	0,7	0,188	1,56
Pterostichus macer Marsham	1,3	0,8	0,176	1,59
Calathus ambiguus Payk.	1,1	0,9	0,172	1,20
Calathus melanocephalus L.	0,8	0,7	0,167	1,08
Carabus granulatus L.	2,2	1,8	0,161	1,22
Pterostichus vulgaris L.	1,6	1,1	0,160	1,40
Pterostichus niger Schall.	1,9	1,5	0,156	1,25
Calathus erratus Sahlb.	0,9	0,9	0,146	1,01
Calathus fuscipes Goeze	1,1	1,1	0,145	0,97
Carabus hortensis L.	2,1	2,0	0,132	1,02
Carabus nemoralis Müll.	1,9	1,6	0,128	1,20
Carabus auratus L.	1,8	2,0	0,107	0,88
Carabus coriaceus L.	2,4	2,4	0,105	1,00
Cychrus caraboides L.	1,1	0,7	0,100	1,65
Carabus violaceus L.	1,8	2,0	0,098	0,91
Abax ater Villers	1,0	1,5	0,087	0,62

Die Zusammenstellung läßt deutlich die Abhängigkeit der Episternumlänge, d. h. der metathorakalen Pleure, vom Stand des gesamten Rudimentationsprozesses erkennen. Bis auf unbedeutende Verschiebungen, die durch unterschiedliche Ausgangsformen der Episternen bedingt sind (*Carabini* und *Harpalinae*), stimmt die Reduktionsreihe mit der aus Messungen des Metatergum im wesentlichen überein.

Um festzustellen, ob es bei dimorphen Arten zu einer unterschiedlichen Ausbildung der Episternen kommt, wurden 50 brachyptere und 50 macroptere Individuen von *Calathus melanocephalus* L. untersucht.

Tabelle 3. Vergleich der Episternenausbildung bei macropteren und brachypteren *Calathus melanocephalus* L. (n = 2 × 50) (Längenangaben in mm)

	ElL	EpstL	EpstH	EpstL / ElL	EpstL / EpstH
Macroptere Ind.	4,8	0,806	0,748	0,167	1,08
Brachyptere Ind.	4,8	0,800	0,742	0,166	1,08

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Mittelwerte beider Formen kommen sich, wie aus der Gegenüberstellung hervorgeht, sehr nahe. Es kann daraus entnommen werden, daß die Ausbildung der Episternen nicht oder zumindest nicht wesentlich voneinander abweicht. Damit trifft die Behauptung MAŘANS (1927), daß die Macropteren „das Episternum des Metathorax fast um $^1/_3$ länger als breit und die Brachypteren es nur so lang wie breit oder nur unbedeutend länger als breit haben", für das untersuchte Material nicht zu (p. 125, aus dem Tschechischen übersetzt). LINDROTH (1949) kommt, allerdings mit nur geringem Material (n = 5) zu ähnlichen widersprechenden Resultaten und vermutet, daß MAŘANS Ergebnis durch eine Verwechslung mit *Calathus mollis* MARSH. zustandegekommen sein könnte. Lediglich bei *C. mollis* MARSH. glaubt er einen merklichen Unterschied gefunden zu haben, doch standen ihm dafür ebenfalls nur fünf Exemplare zur Verfügung.

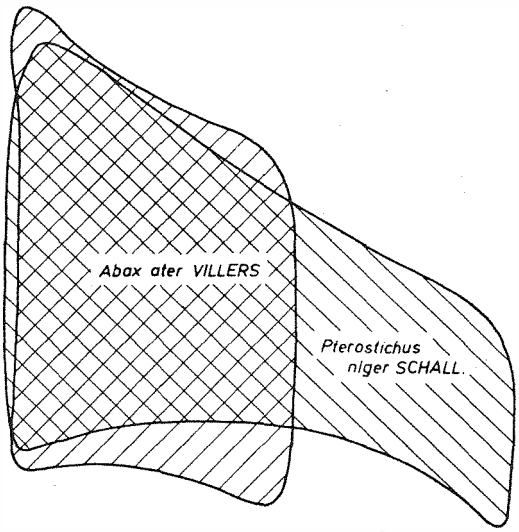


Fig. 16. Vergleich der Episternenausbildung von *Pterostichus niger* SCHALL. und *Abax ater* VILLERS auf gleiche Körperlängen bezogen

Im allgemeinen kann also festgestellt werden, daß bei brachypteren Individuen dimorpher und polymorpher Arten noch keine merkliche Verkürzung der Pleuren beobachtet werden kann. Sie tritt erst relativ spät ein und folgt der tergalen Reduktion, nachdem diese bereits ein fortgeschrittenes Stadium erreicht hat (siehe Vergleich von *Pterostichus* und *Abax*, Fig. 16). Die Verkürzung geht wahrscheinlich schrittweise vor sich und ist vom jeweiligen Reduktionsstand des gesamten Flugapparates abhängig. Eine Gegenüberstellung der relativen Episternengrößen von *Calosoma sycophanta* L., *Carabus granulatus* L., *C. auratus* L. und *Cychrus caraboides* L. läßt dies deutlich erkennen (Fig. 17). Parallel mit der geschilderten Längenabnahme läuft ebenfalls eine gewisse Reduktion der Episternenhöhe. Sie tritt aber erst dann in Erscheinung, wenn mit der Bildung eines unbeweglichen, festen Elytrenpanzers größere elytrale Epipleuren entstehen, die weit nach ventral greifen und die Episternen z. T. überdecken, wodurch diese entchitinisiert werden und obliterieren (*Cychrus caraboides* L.). Erhalten bleibt aber stets der pleurale Flügelgelenkkopf. Er wird nach Verwachsung der Flügelgelenksklerite zur festen Stütze des reduzierten Tergum. Entstehen — wie z. B. bei *Carabus*, *Abax* und *Molops* — keine Epipleuren, so unterbleibt auch die Verringerung der Episternenhöhe.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Sternum: Das zwischen Mesocoxen und Metacoxen sich erstreckende Metasternum reicht lateral bis an die Basen der Episternen. Seine cranialen und caudalen Ränder stellen die Artikulationspunkte für die Mittel- und Hinterbeine dar, während der gesamte dazwischenliegende Bereich einschließlich des medianen Sternalkammes als Ansatzfläche für die dorsoventralen Flugmuskeln dient. Mit dem Flugapparat nur indirekt in Beziehung stehend, unterliegt es nicht einer so schnellen und tiefgreifenden Umgestaltung, wie das bei den tergopleuralen Teilen der Fall ist. Trotzdem wird es aber, wie die Untersuchung verschieden stark reduzierter Arten ergab, mit in den Abbau einbezogen.

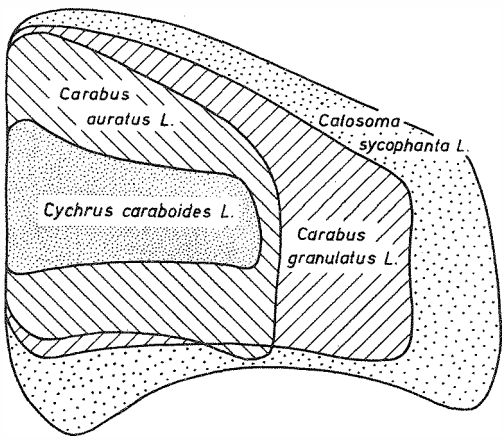


Fig. 17. Vergleich der Episternenausbildung von *Calosoma sycophanta* L., *Carabus granulatus* L., *C. auratus* L. und *Cychrus caraboides* L. nach Umrechnung auf gleiche Körperlänge

Erhalten bleiben stets entsprechend den gleichbleibenden Aufgaben die mit der Beinbewegung im Zusammenhang stehenden Strukturen. Das findet seinen Ausdruck darin, daß die Breite des Sternum und mit ihr die Artikulationsbereiche mit den Mesocoxen und Metacoxen keine Veränderungen, zumindest nicht reduzierender Art, erfahren. Sehr auffällig dagegen ist eine mit dem Abbau des Flugapparates korrelierende Verkürzung des Metasternum. Verkleinert wird die frühere Ansatzfläche der Flugmuskeln, so daß

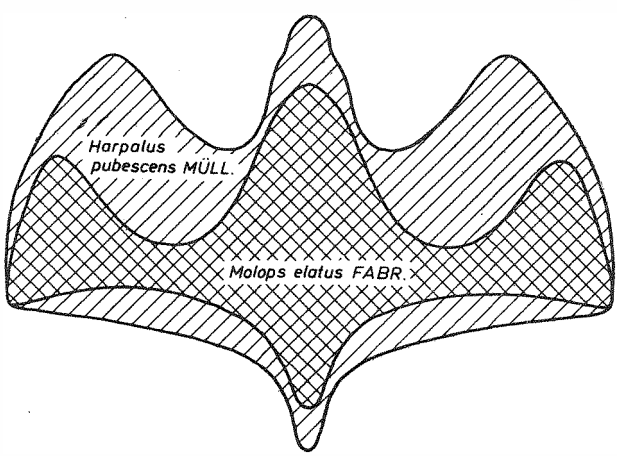


Fig. 18. Vergleich der Metasternenausbildung des macropteren *Harpalus pubescens* Müll. und des gleich großen brachypteren *Molops elatus* Fabr.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sich die Coxen der Mittel- und Hinterbeine stark nähern (Fig. 18). Diese deutliche Verkürzung tritt aber erst bei stark reduzierten Arten wie *Carabus auratus* L., *Abax ater* VILLERS, *Molops elatus* FABR. und *Cychrus caraboides* L. in Erscheinung.

Die Phragmen als antecostale Bildungen des Metatergum dienen, wie bereits erwähnt, als Ansatzfläche für die beiden dorsalen Längsmuskeln. Ihre Größe ist ein deutlicher Ausdruck für den Grad der Flugfähigkeit. Sie sind stets bei macropteren Individuen voll ausgebildet, unabhängig davon, ob es sich um flugfähige oder bereits flugmuskeldegenerierte Individuen handelt. Als Ausnahme davon konnte aber ein vollgeflügelter *Calosoma sycophanta* L. gefangen werden, der neben total degenerierten Flugmuskeln auch stark reduzierte Phragmen aufwies. Im allgemeinen aber treten deutliche Reduktionserscheinungen erst bei brachypteren Formen auf, davon wieder bei konstant brachypteren Individuen umfangreicher als bei brachypteren dimorpher und polymorpher Arten. Die Reduktion der Phragmen führt zu ihrem völligen Schwund, so daß bei älteren flügelreduzierten Arten, wie bei den meisten *Carabus*-, *Abax*-, *Molops*- und *Cychrus*-Arten nur noch die Antecosta übrigbleibt (Fig. 19A, B).

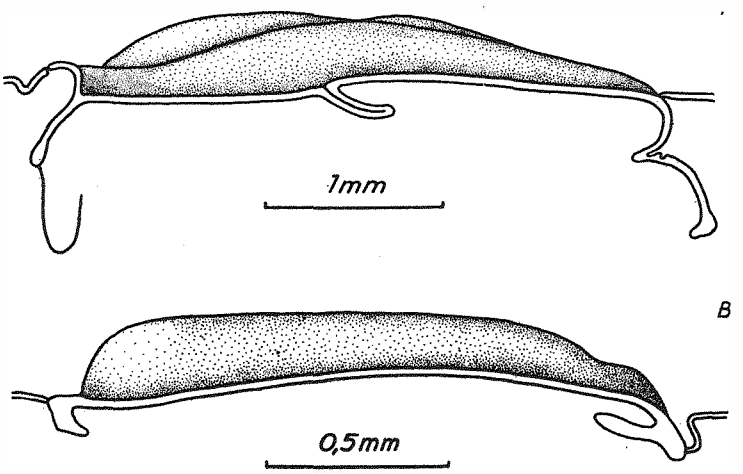


Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch das Metatergum von A *Calosoma sycophanta* L. und B *Carabus auratus* L.

Sehnenkappen des Basalare und Subalare: Die am Basalare und Subalare ansetzenden Flugmuskeln Musculus metatrochantino-basalaris und Musculus metepimero-subalaris inserieren an einer der Größe des Muskelkopfes entsprechenden chitinösen Sehnenkappe. Sie sind relativ variable Bildungen und reagieren noch schneller als die Phragmen beim Abbau des Flugapparates. Obwohl sie direkt mit den Muskeln, die häufig einem starken Abbau unterworfen sind, in Verbindung stehen, verändern sie sich

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

im individuellen Leben sicher nicht. Ihre Größe zeigt jeweils die maximal mögliche Flugmuskelausbildung.

In der Regel besitzen macroptere Formen voll ausgebildete Sehnenkappen, unabhängig davon, ob ihre Flugmuskeln funktionsfähig oder degeneriert sind. Brachyptere Individuen dimorpher und polymorpher Arten dagegen zeigen ein unterschiedliches Bild. Ein Teil, z. B. *Pterostichus strenuus* Panz., *P. lepidus* Leske und *Clivina fossor* L., weisen die gleiche Ausbildung wie die macropteren Individuen auf. Brachyptere Individuen von *Calathus melanocephalus* L. wiederum lassen bereits beginnende Reduktion vor allem an den schwächer chitinisierten Rändern erkennen, ohne daß sich dabei die Gesamtform ändert; ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *Carabus granulatus* L. Bei *Pterostichus vulgaris* L. dagegen unterscheiden sich die Sehnenkappen macropterer und brachypterer Formen ganz wesentlich; übriggeblieben ist nur noch die kleine stark chitinisierte Mittelpartie (Fig. 20). Interessant ist hier die Beobachtung, daß der bereits oben erwähnte *Calosoma sycophanta* L. eine ebenso starke Reduktion der Sehnenkappen wie *Pterostichus vulgaris* L. aufweist. Ein Vergleich mit einem gleichgroßen, aber flugfähigen Tier läßt deutlich erkennen, in welchem Maße die Rückbildung um sich gegriffen hat (Fig. 21, 22).

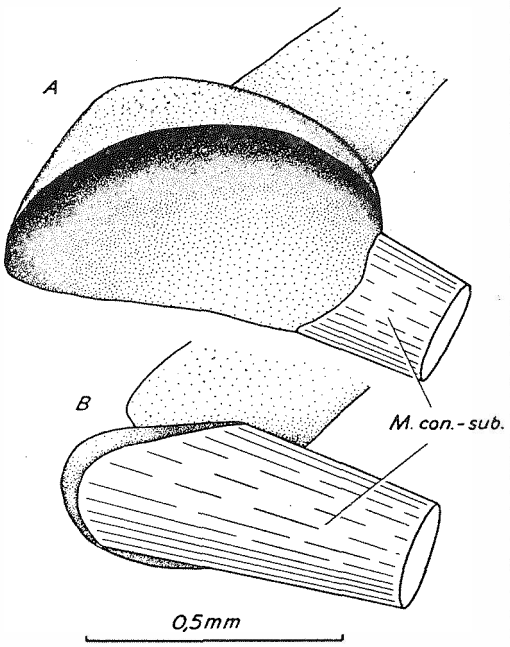


Fig. 20. Subalare Sehnenkappen von *Pterostichus vulgaris* L.,
A: macroptere, B: brachyptere Form

Bei konstant brachypteren Arten schreitet die Reduktion weiter fort und greift auf das gesamte Basalare bzw. Subalare über. Beeinflußt wird diese Reduktion von den noch an ihnen inserierenden Flügelgelenkmuskeln, die im wesentlichen das weitere Schicksal bestimmen. Während sich das Subalare bald auf ein kleines dem Musculus metacondylo-subalaris als Ansatzfläche dienendes Schüppchen verkleinert und bei der Mehrzahl der konstant brachypteren Arten sich nur noch in dieser Form findet, bleibt das Basalare noch längere Zeit mehr oder weniger stark erhalten. Obwohl bereits atrophiert, ist es bei *Carabus hortensis* L. und *C. nemoralis* Müll. deutlich in seiner Form zu erkennen. *C. auratus* L., *C. coriaceus* L., *C. violaceus* L., *Abax ater* Villers und *Molops elatus* Fabr. dagegen besitzen ein

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

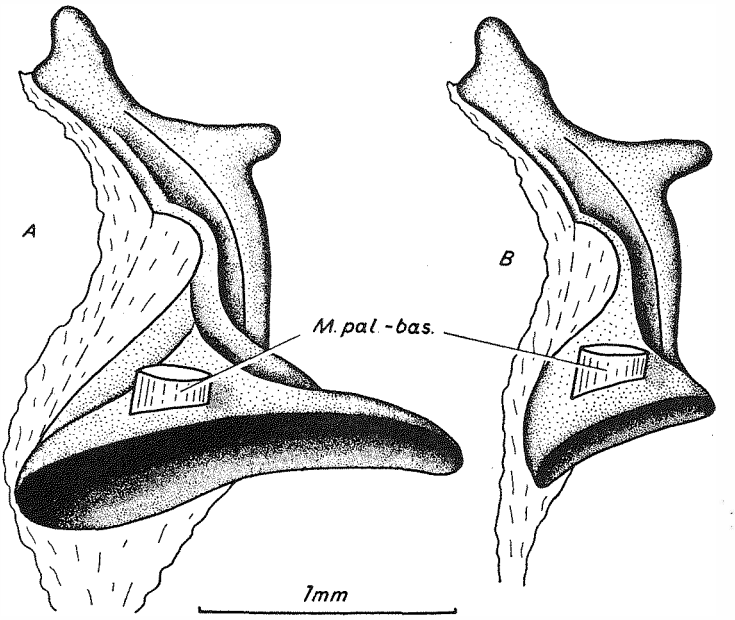


Fig. 21. Basalare von *Calosoma sycophanta* L., A: normal, B: reduziert

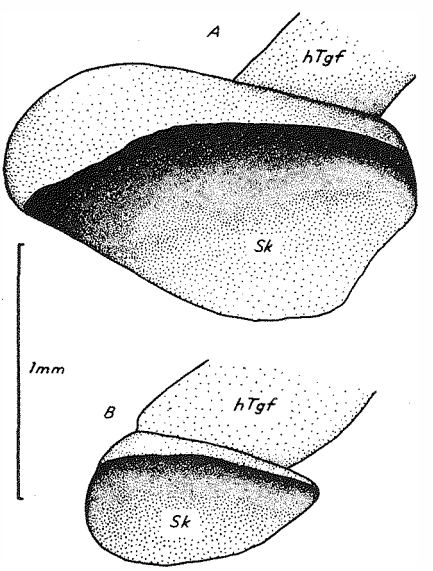


Fig. 22. Subalare von *Calosoma sycophanta* L., A: normal, B: reduziert

unscheinbares Rudiment, das dem Musculus praealaro-basalaris als Ansatzfläche dient; bei *Cychrus caraboides* L. schließlich konnten derartige Reste nicht mehr mit Sicherheit nachgewiesen werden (vgl. Fig. 33a—f).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

F. Der Flügel und seine Gelenkung

Der Käferflügel ist seit Betreiben der systematischen Entomologie Gegenstand von Untersuchungen gewesen, so daß eine sehr umfangreiche Literatur darüber existiert. Die letzte, auch heute noch maßgebende Bearbeitung des Carabidenflügels stammt von Oertel (1924b), in der er eine eingehende Beschreibung der Alae von *Calosoma sycophanta* L. gibt. Von diesem Normaltyp nur geringfügig abweichend, wiesen alle anderen macropteren Carabiden die gleiche Alaeausbildung auf. Ein Hinweis auf diese Arbeit möge deshalb genügen.

Weniger Beachtung, vor allem in neuerer Zeit, fand der Brachypterismus der *Carabidae*. Zusammenfassende Bearbeitung fehlen fast vollständig. Als einzige eingehende Untersuchung liegt die Arbeit von Oertel (1924a) über die Gattung Carabus vor. Verhoeff (1891) beschrieb die deutschen Vertreter der Gattung *Calathus*, Sharp (1913) einige englische *Pterostichus*-Arten, Mařan (1927) einige *Pterostichus-*, *Abax-* und *Molops-*Arten und Darlington (1936) versuchte einen Überblick über die *Carabidae* des östlichen Teiles von Nordamerika zu geben. Lindroth (1945a) beschäftigte sich im Rahmen einer tiergeographischen Studie ausführlich mit dem Brachypterismus der fennoskandischen Carabiden, ohne aber genaue Beschreibungen der Rudimente zu geben.

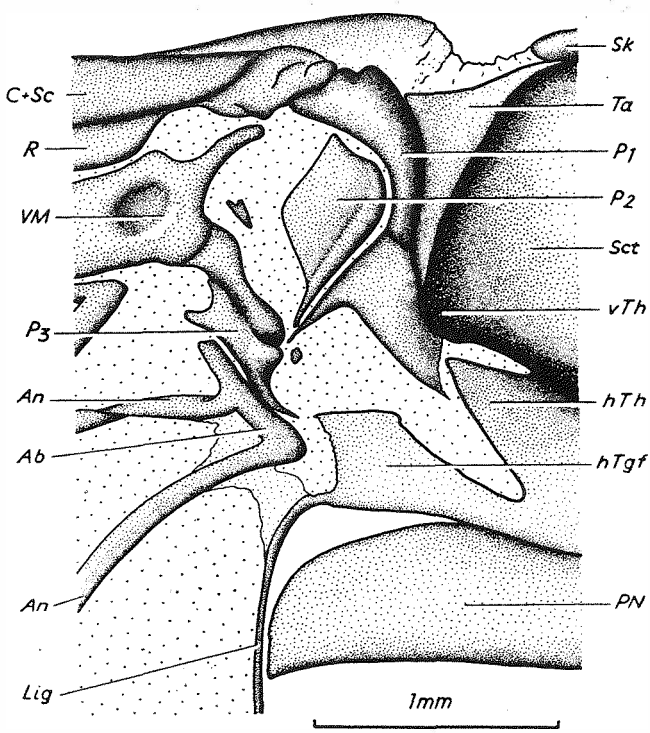


Fig. 23. Linkes Alaegelenk von *Calosoma sycophanta* L. dorsal gesehen

1. Bau und Mechanik des funktionsfähigen Flügelgelenks

Untersuchungen über das Flügelgelenk bei Carabiden liegen meines Wissens noch nicht vor. Es soll deshalb im folgenden eine kurze Beschreibung gegeben werden. Als Beispiel wird wiederum *Calosoma sycophanta* L. gewählt (Fig. 23).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Flügelbasis stellt einen komplizierten Mechanismus dar, der über eine Vielzahl von Skleriten die Kontraktionen der metathorakalen Flugmuskeln auf die Alae überträgt, so daß diese die vielfältigsten Bewegungen ausführen, die vor, während und nach dem Flug notwendig sind.

Ihrer Herkunft nach kann man drei verschiedene Arten von Flügelgelenkskleriten unterscheiden (Voss, 1905).

a. Tergalgelenkstücke (Tergalia): Es sind Abkömmlinge des Tergum und bei Carabiden, wie allgemein bei Käfern, nur durch das Pterale 1 vertreten. Es artikuliert proximal mit seinem cranialen Abschnitt scharnierartig mit dem Tergalarm und mit seinem caudalen Teil am vorderen und hinteren Tergalhebel. Distal stellt es die Verbindung zu den Vorderrandadern und zu Pterale 2 her.

b. Pleuralgelenkstücke (Pleuralia): Es sind Abkömmlinge des Episternum und des Epimerum. Das Episternalgelenkstück oder Basalare, das ligamentös mit dem pleuralen Flügelgelenkkopf verbunden ist, besitzt ventral eine große Sehnenkappe, an der der Musculus metatrochantino-basalaris inseriert. Dorsal articuliert es mit dem Dorn der Vorderrandadern, wo es über einen entsprechenden Falz-Nut-Mechanismus den Flügel in Flug- oder Ruhelage arretiert. Das Epimeralgelenkstück oder Subalare wird ausschließlich durch die Sehnenkappe des Musculus metepimero-subalaris repräsentiert. Es liegt in der unteren Flügelgelenkmembran und ist fest mit dem hinteren Tergalgelenkfortsatz verwachsen. Ob es sich dabei tatsächlich um das ursprüngliche Subalare, also um einen Abkömmling des Epimerum oder um eine Neubildung handelt, ist noch nicht eindeutig geklärt, soll auch hier nicht diskutiert werden (Snodgrass, 1909, Rüschkamp, 1927). Es nimmt zumindest dessen Platz ein und erfüllt die Aufgabe des bei anderen Ordnungen auftretenden Subalare.

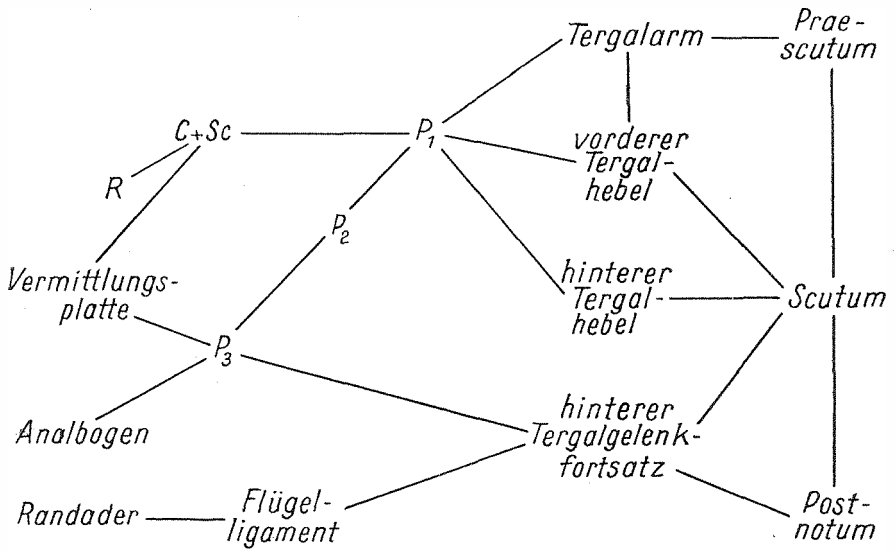
c. Flügelgelenkstücke (Pteralia): Sie gehen aus der Flügelmembran bzw. den basalen Abschnitten der Adern hervor und sind wie diese doppelschichtig. Vom Radius leitet sich nach Voss (1905) das Pterale 2 ab. Es liegt in der distalen Krümmung des Pterale 1, mit dem es membranös verbunden ist. Über einen langen schnabelartigen caudalen Fortsatz articuliert es mit dem Subalare und stellt so die Verbindung zwischen dem costalen und analen Bereich der Flügelbasis her. Ventral besitzt das Pterale 2 einen zweihöckrigen cranio-mediad gerichteten Gelenkkopf, der in eine seitliche Gelenkgrube des pleuralen Flügelgelenkkopfes greift und mit festen Bändern dort gehalten wird. Die von der Media stammende Vermittlungsplatte ist bei den Carabiden nicht von dieser getrennt. Sie bildet so den basalen Abschnitt der Media und nimmt über ihren craniad gerichteten Dorn und über Pterale 3 Verbindung mit den proximalen Gelenkstücken auf. Das eben erwähnte Pterale 3, auch als Mesopterale bezeichnet, ist ein Abkömmling der Analadern. Es stellt ein kompliziert gebautes Sklerit dar, das am Subalare, am Vermittlungsstück und am Analbogen articuliert und Insertionspunkt für die Musculi metapleuro-mesopteralis anterior et posterior ist.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

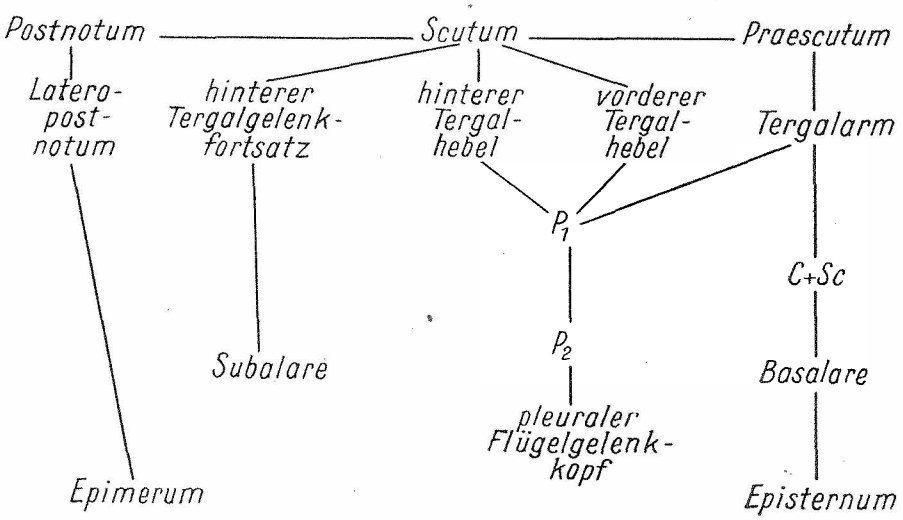
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Schematisiert können die Verhältnisse in Anlehnung an ein allgemeines Schema von Weber (1928) folgendermaßen dargestellt werden:

Der Angelpunkt des Flügels ist ausschließlich Pterale 2, das mit dem Gelenkhöcker am pleuralen Flügelgelenkkopf artikuliert. Alle Bewegungen, die das am basalen Notum inserierende Pterale 1 ausführt, werden über diesen Fixpunkt auf den Flügel übertragen, indem er entsprechend den Gesetzen eines ungleicharmigen Hebels diese in umgekehrter Richtung mit vergrößerter Amplitude passiv mitmacht. Ein Senken des Pterale 1 führt



Grundriß des Carabiden-Flügelgelenks



Aufriß des Carabiden-Flügelgelenks

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

damit zum Heben und ein Steigen zum Niederschlagen des Flügels. Erzeugt werden diese Bewegungen durch die indirekten Flugmuskeln, die im Ergebnis ihrer Kontraktionen ein Heben und Senken des Notumrandes hervorrufen (Näheres siehe STELLWAAG, 1914, RÜSCHKAMP, 1927). Außer diesen indirekten beteiligen sich auch noch die beiden am Basalare und Subalare ansetzenden direkten Flugmuskeln. In ihrer Wirkung unterscheiden sie sich dadurch von den indirekten, daß bei Kontraktion der Flügel durch die distal vom pleuralen Flügelgelenkkopf gelegene Insertion direkt nach unten gezogen wird. Das Heben wird allein von indirekten hervorgerufen.

Entfaltet wird der Flügel durch das Zusammenspiel mehrerer Muskeln. Daran beteiligt sind die das Sperrgelenk zwischen Vorderrandadern und Basalare lösenden Muskeln M. praescuto-metapleuralis und Musculus praealaro-basalaris und die direkten Flugmuskeln Musculus metatrochantino-basalaris und Musculus metepimero-subalaris. Während der Basalarmuskel über das Basalare die Vorderrandadern nach cranial dreht, bewirkt die Kontraktion des Subalarmuskels durch das Senken der caudalen Flügelbasis ein Aufrichten des Pterale 3 und des Analfeldes. Damit steht der vollständigen Entfaltung durch den Zug der Vorderrandadern, die sich um die Gelenkung am Pterale 1 bewegen, nichts mehr im Wege. Abgeschlossen ist sie, wenn das Basalare den Flügel in der Flugstellung arretiert, so daß ohne Muskelarbeit dieser Zustand erhalten bleibt.

Die Einfaltung in die Ruhelage wird mit der Lösung des basalaren Sperrgelenks eingeleitet, indem der Musculus praealaro-basalaris das Basalare dreht. Für den gesamten weiteren Ablauf ist hauptsächlich Pterale 3 verantwortlich, das von den beiden Muskeln Musculus metapleuro-mesopteralis anterior und posterior bewegt wird. Sie greifen mit sich überkreuzenden Sehnen an der stark chitinisierten proximalen Vorplatte des Pterale 3 an und bewirken bei ihrer Kontraktion ein Drehen des Sklerits um den Fixpunkt am Subalare. Dadurch werden Pterale 3 und Analbogen mit den sich anschließenden Analadern über dorsal um 180° umgeschlagen, so daß sie auf das Tergum bzw. das Abdomen zu liegen kommen und dabei die bekannte Überdeckung von linkem und rechtem Flügel erreicht wird. Dieses Umschlagen vollzieht allerdings nur der Analbereich des Flügels, da gleichzeitig eine Sehne, die am freien distalen Dorn des Pterale 3 inseriert, den Cubitalbereich des Flügels nach unten zieht, wodurch es zu einer zweiten Knickung, diesmal im entgegengesetzten Sinne, kommt. Diese Faltungslinie läuft zwischen Vermittlungsplatte und Pterale 3 entlang und überquert die Analis an ihrer basalen Verdrehungsstelle. Das gesamte jenseits dieser Linie gelegene Flügelfeld ruht dadurch auf dem Analfeld und den noch frei gebliebenen caudalen Bezirken des Abdomen.

Die bei macropteren Carabiden noch über den Hinterleib hinausragende Flügelspitze wird dann von dem dort gelegenen Gelenk eingeschlagen, wobei es noch einmal zu einer Längsfaltung zwischen Radius und Media kommt, und schließlich der gesamte Flügel von den Elytren bedeckt wird.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

2. Der Abbau des Flügelgelenks

Die Rudimentation des Flügelgelenks ist eine Folgeerscheinung der Alaerückbildung, die aber erst mit beginnender Reduktion der basalen Abschnitte der Adern einsetzt, nachdem ein Großteil der Alaefläche bereits verschwunden ist. So findet man z. B. bei brachypteren Exemplaren von *Synuchus nivalis* Panz. und *Pterostichus vernalis* Panz. ein Flügelgelenk, das in seiner Ausbildung voll der flugfähigen Form entspricht.

Erste Anzeichen einer Reduktion können bei *Carabus granulatus* L. und *Clivina fossor* L. beobachtet werden. Hier treten im Bereich der Vermittlungsplatte und z. T. auch schon am Pterale 3 Entchitinisierungserscheinungen auf, ohne daß es zu Veränderungen der äußeren Form kommt. Solche Anfangsstadien finden sich aber auch noch bei *Pterostichus vulgaris* L., der in der Alaereduktion bereits weiter fortgeschritten ist und schon ein relativ kleines Rudiment besitzt. Ein Vergleich der Gelenke von macropteren und brachypteren Individuen läßt in Form und Größe eine erstaunliche Gleichheit erkennen. Nur die Vermittlungsplatte ist bereits in Atrophie begriffen, und der an das Pterale 3 sich anschließende Analbogen hat sich, da das gesamte Analfeld reduziert ist, stark verkleinert und nach cranial zusammengeschoben. Bis auf Pterale 1 und 2 weisen aber alle basalen Adern und auch Pterale 3 eine deutlich schwächere Chitinisierung als die macroptere Form auf. Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei der brachypteren Form von *Calathus melanocephalus* L. vor, deren Alaerudimente z. T. größere Abweichungen von der Normalform aufweisen und dadurch instruktive Reihen vom Abbau des Flügelgelenks liefern.

Stärkere Reduktionen treten mit dem mehr oder weniger vollständigen Obliterieren der Analis, des Cubitus und zuletzt auch der Media auf, wobei es zu einem weiteren Schwund der Flügelfläche kommt und die schmalen spitzen Rudimente entstehen, die man z. B. bei *Calathus fuscipes* Goeze, *C. erratus* Sahlb., *Pterostichus lepidus* Leske und *P. diligens* Sturm findet (Fig. 24). Pterale 3 kann bei ihnen nur noch in seinen proximalen Teilen mit Sicherheit nachgewiesen werden, während sein distaler Abschnitt ebenso wie die Vermittlungsplatte fast vollständig verschwunden sind. Der hintere Tergalgelenkfortsatz beginnt sich ebenfalls zu entchitinisieren, so daß nur noch die vorderen tergalen Bereiche und Pterale 1 und 2 in mehr oder weniger ursprünglicher Gestalt erhalten bleiben.

Eine weitere Stufe der Rückbildung finden wir bei den konstant brachypteren Arten der Gattung *Carabus*, wie z. B. *C. auratus* L. und andere ihm nahestehende Arten (Fig. 25). Bei ihnen ist die Beweglichkeit des Gelenks zwischen Vorderrandadern und Pterale 1 weitgehend verlorengegangen (Ausnahme *C. hortensis* L.), so daß das Rudiment nur unter Druck in die „Fluglage" gebracht werden kann. Fast vollkommen atrophiert sind Vermittlungsplatte und Pterale 3, stark rudimentär Pterale 2 und der caudale Abschnitt von Pterale 1. Die erhaltengebliebenen Reste des Gelenks sind

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

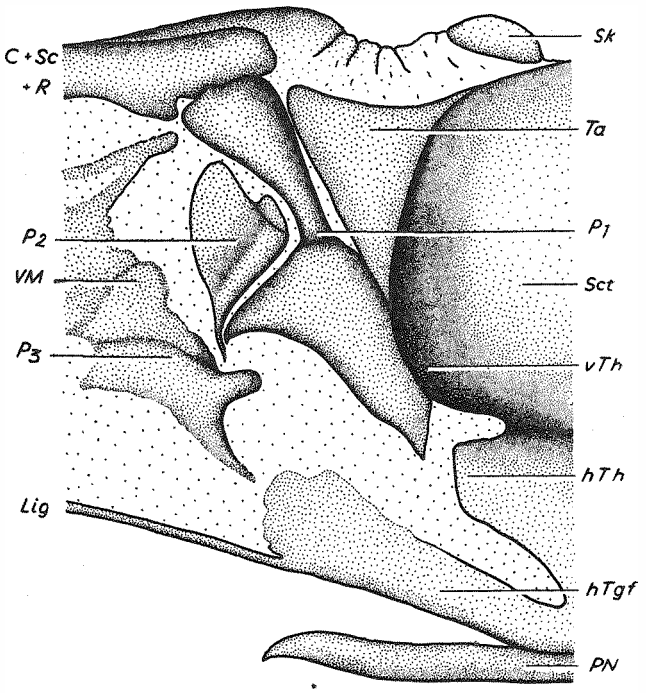


Fig. 24. Linkes Alaegelenk von *Calathus fuscipes* Goeze dorsal gesehen

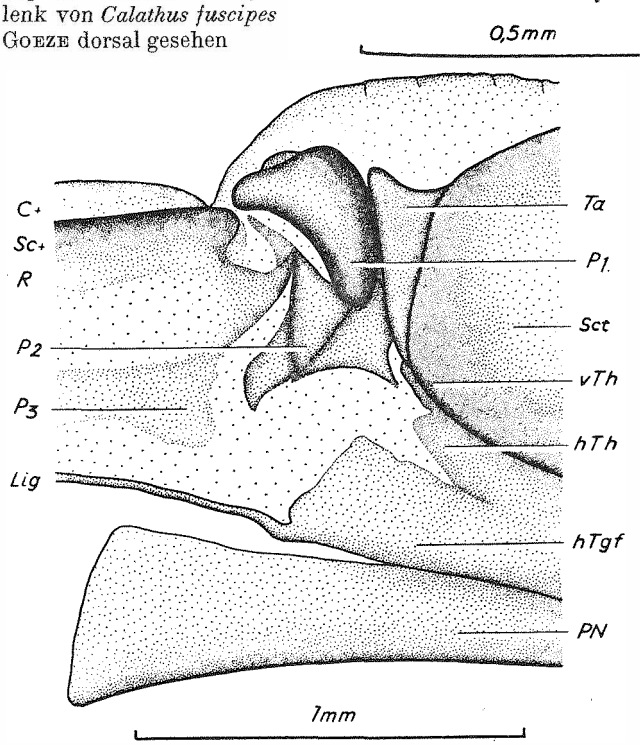


Fig. 25. Linkes, gewaltsam geöffnetes Alaegelenk von *Carabus auratus* L. dorsal gesehen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

untereinander, mit dem Tergalarm und mit dem vorderen Tergalhebel fest verwachsen. Ebenfalls stark in Reduktion begriffen sind hinterer Tergalgelenkfortsatz und hinterer Tergalhebel.

Mit der fortschreitenden Reduktion des Flügels, wie wir sie bei *C. coriaceus* L., *C. violaceus* L., *Abax ater* Villers, *A. parallelus* Duft. und *Molops elatus* Fabr. finden, greift auch die Verkümmerung des Gelenks weiter um sich (Fig. 26). Es kommt letztlich zu einer einheitlichen stark chitinisierten Platte, die eine stabile Verbindung zwischen den Resten des Tergum und dem Episternum herstellt. Sie ist in der Regel noch von Nähten und Wülsten durchzogen, die auf den Ursprung der einzelnen Abschnitte hindeuten und das Alaerudiment stellt nur noch einen mehr oder weniger kleinen schuppenförmigen Anhang dar, der fest und unbeweglich mit dem Pterale 1 verwachsen ist und keine Differenzierungen mehr erkennen läßt.

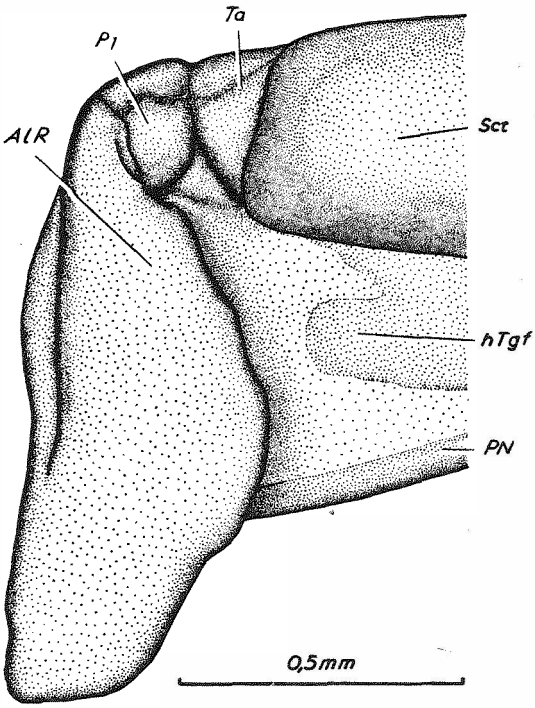


Fig. 26. Linkes Alaerudiment von *Abax ater* Villers

Der Abschluß dieser Entwicklung dürfte mit dem Stadium erreicht sein, das von *Cychrus caraboides* L. repräsentiert wird. Bei den untersuchten Exemplaren konnten weder freie Flügelreste noch frühere Gelenksklerite identifiziert werden, obwohl auch hier noch deutlich die Stelle des Flügelansatzes nachzuweisen ist.

IV. Diskussion

A. Die Degeneration der Flugmuskeln

Auf Grund der zahlreichen Angaben in der Literatur über Flugbeobachtungen erscheint die Annahme berechtigt, daß ein Studium der Flugmuskeldegeneration an Carabiden-Arten durchgeführt werden müßte, die bereits deutlich flügelreduziert sind; denn die Auffassung, daß Macropterie gleichbedeutend mit Flugfähigkeit sei, die natürlich ausgebildete Flugmuskeln voraussetzt, ist allgemein verbreitet und auch anerkannt. Die wenigen Autoren, wie Rüschkamp (1927) und Jackson (1928, 1933), die schon vor

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

30 Jahren darauf hinwiesen, daß es in einigen Familien auch macroptere Käfer gibt, die mehr oder weniger stark degenerierte Flugmuskeln besitzen und dadurch trotz ihrer vollentwickelten Flügel sicher nicht fliegen können, gerieten fast vollständig in Vergessenheit bzw. wurden nicht genügend beachtet. So findet man in der jüngsten und unumstrittenen besten tiergeographischen Bearbeitung der fennoskandischen Carabiden von LINDROTH (1945a, b, 1949) die Ansicht, daß alle macropteren Carabiden sicher flugfähig sind. Es liegen tatsächlich, obwohl z. T. nur vereinzelt, Flugbeobachtungen von fast allen macropteren Carabiden vor, die diese Behauptung weiter bestärken und festigen.

Die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse systematischer Flugmuskeluntersuchungen stehen dazu jedoch in krassem Widerspruch. Es soll deshalb

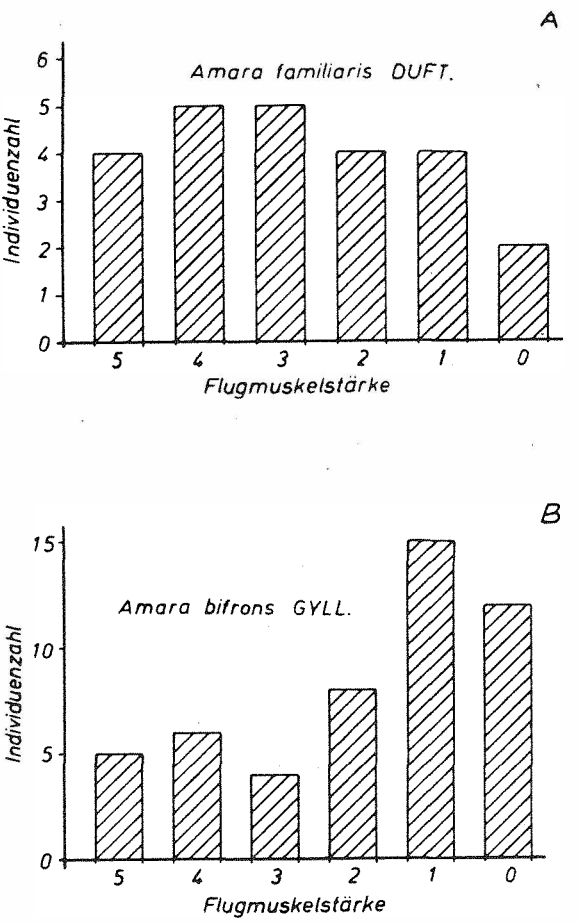


Fig. 27. Häufigkeit der verschiedenen Flugmuskelstärken. A) bei *Amara familiaris* DUFT. und B) bei *Amara bifrons* GYLL.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

in folgendem der Versuch unternommen werden, diese anscheinend nicht zu vereinenden gegensätzlichen Beobachtungen zu klären. Wie aus den Protokollen hervorgeht, kann man hinsichtlich der Flugmuskelausbildung drei große Gruppen zusammenfassen:

1. Konstant macroptere Arten, deren Flugmuskeln fast stets voll entwickelt und auch sicher funktionsfähig sind, wie z.B. *Calosoma sycophanta* L., *Elaphrus cupreus* Duft. und *Loricera pilicornis* Fabr.;

2. Konstant macroptere Arten oder macroptere Individuen dimorpher und polymorpher Arten, deren Flugmuskeln vom stark entwickelten Zustand bis zum völligen Fehlen alle Ausbildungsmöglichkeiten aufweisen können (hierher gehören alle übrigen behandelten macropteren Carabiden);

3. Brachyptere Individuen dimorpher und polymorpher und konstant brachypterer Arten, deren Flugmuskeln das ganze Imaginalleben über vollständig fehlen (alle brachypteren Carabiden).

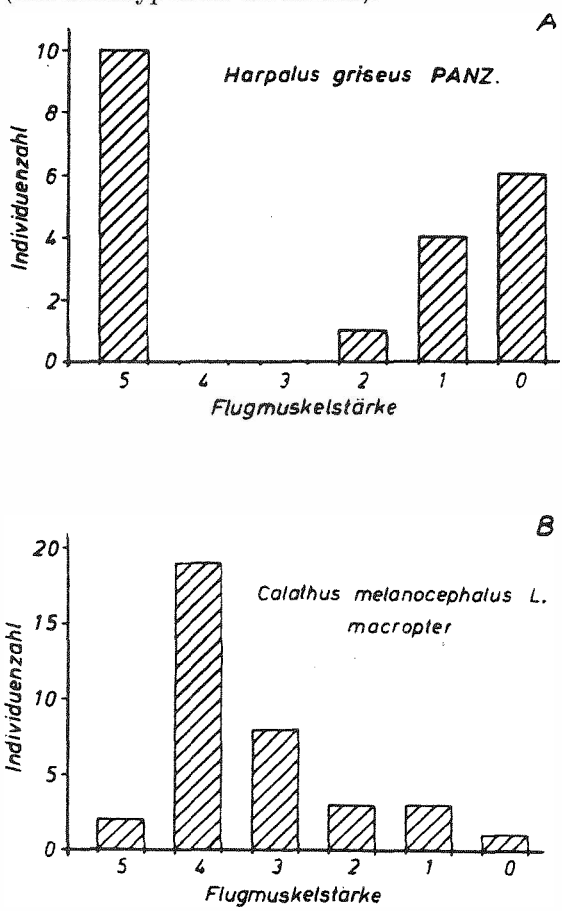


Fig. 28. Häufigkeit der verschiedenen Flugmuskelstärken. A) *Harpalus griseus* Panz. — B) macroptere Form von *Calathus melanocephalus* L.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Gruppe 1: Es handelt sich hier um Arten, die zu den regelmäßigen Fliegern gehören (z. B. *Loricera pilicornis* FABR.), eine sehr starke Muskelausbildung aufweisen und im Zusammenhang mit den Fragen der Degeneration nicht näher zu besprechen sind. Lediglich der erwähnte Fall von starker Muskelatrophie bei einer *Calosoma sycophanta* L., der vielleicht als weiteres Anzeichen einer beginnenden Reduktionstendenz gewertet werden darf, konnte beobachtet werden. Wie an den entsprechenden Stellen bereits erwähnt, fand diese Degeneration auch ihren Ausdruck in der schwachen Ausbildung der Phragmen, des Basalare und des Subalare, während am Flügel keine merklichen Anzeichen einer Rudimentation zu erkennen waren. Trotz dieser Ausnahme kann man die genannten Arten als Typ für Flugfähige gelten lassen.

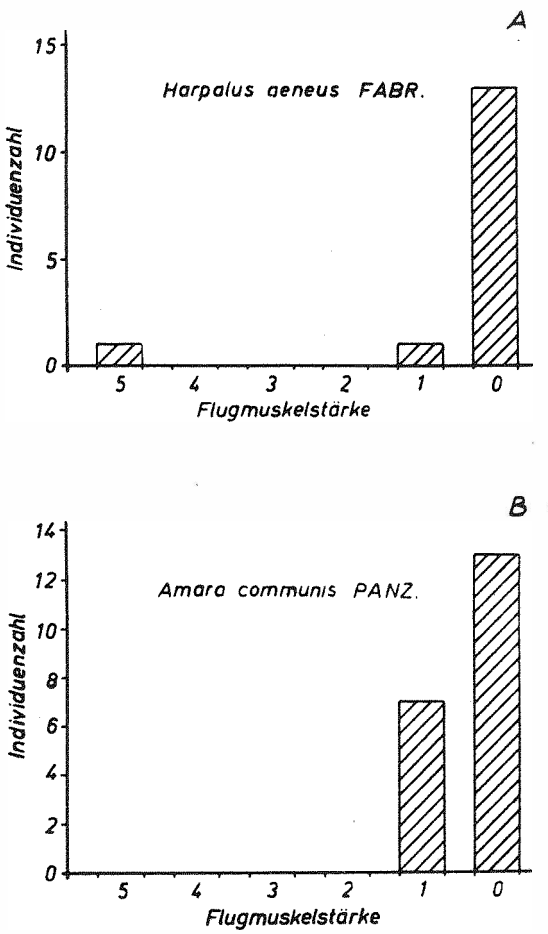


Fig. 29. Häufigkeit der verschiedenen Flugmuskelstärken. A) *Harpalus aeneus* FABR. — B) *Amara communis* PANZ.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Gruppe 2: Diese Gruppe weist die interessantesten Verhältnisse auf. Hier finden sich, unabhängig davon, ob es sich um konstant macroptere Arten oder um macroptere Individuen dimorpher und polymorpher Arten handelt, die vielfältigsten Übergänge. Sie reichen von vollentwickelten Flugmuskeln bis zu Tieren mit totaler Degeneration. Nach dem vorliegenden Material stehen sich im wesentlichen drei verschiedene Typen der Flugmuskelausbildung gegenüber, die miteinander aber wahrscheinlich durch Übergänge verbunden sind.

Es sind erstens Arten, die ungefähr gleichmäßig alle Ausbildungsstadien nebeneinander aufweisen und durch *Amara familiaris* Duft. (Fig. 27A), *A. plebeja* Gyll. und *A. bifrons* Gyll. (Fig. 27B) vertreten sind; zweitens sind es Arten mit einem Maximum im Bereich der starken oder sehr starken Muskelausbildung, wie sie bei *Harpalus griseus* Panz. (Fig. 28A) und macropteren Individuen von *Calathus melanocephalus* L. (Fig. 28B) auftreten; und drittens sind es Arten, bei denen die Mehrzahl der untersuchten Vertreter keine oder nur sehr schwache Flugmuskeln besitzt. Wahrscheinlich ließen sich generell auch bei ihnen durch Bearbeitung eines größeren Materials Exemplare mit vollausgebildeten Flugmuskeln nachweisen. Zu ihnen gehören *Harpalus pubescens* Müll., *H. aeneus* Fabr. (Fig. 29A), *Amara aenea* de G., *A. communis* Panz. (Fig. 29B) und *A. tibialis* Payk.

Diese starken Unterschiede in der Flugmuskelausbildung führen zu der Frage ob tatsächlich alle gefundenen Ausbildungsstadien simultan auftreten oder nur den zufälligen zeitlichen Querschnitt eines in diesen Stufen verlaufenden individuellen Muskelabbaues darstellen. Daß Flugmuskeln im Laufe des Imaginallebens degenerieren können, ist nicht neu und bei einer Reihe von Insekten schon sehr lange bekannt. So bauen z. B. die Geschlechtstiere der Ameisen und Termiten regelmäßig nach dem Hochzeitsfluge ihre Flugmuskeln nach dem Abwerfen der Alae ab und verwenden dieses Material — wie Dewitz (1902, 1919) vermutet — zur Erzeugung der Geschlechtsprodukte. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Johnson (1953, 1957, 1959) beim Studium an geflügelten Aphiden wie *Aphis fabae* Scop., *Myzus persicae* Sulzer, *Macrosiphon euphorbiae* Thomas u. a. m. Sie deuten ebenfalls darauf hin, daß bei ihnen Eiproduktion und Flugmuskeldegeneration, die sofort nach dem Auffinden der neuen Wirtspflanze einsetzten, in einem bestimmten Zusammenhange stehen. Allerdings konnte er bei einigen Arten im Experiment die Flugmuskeldegeneration durch Haltung der Tiere im Dunkeln verhindern, ohne daß es zu einem Stop der Embryonalentwicklung gekommen wäre. In der Regel aber setzt sie während der einige Tage anhaltenden Flugtüchtigkeit aus und wird erst mit dem Seßhaftwerden des Tieres wieder aufgenommen. Ähnliche, aber noch kompliziertere Zusammenhänge liegen bei *Typodendron lineatum* Oliv., einem Borkenkäfer vor, dessen Flugmuskeln nach Chapman (1956) während seiner Sexualperiode in den Gängen der Wirtspflanze degenerieren und nach deren Beendigung durch intensive Nahrungsaufnahme wieder aufgebaut werden, so daß eine erneute Schwärmperiode einsetzt. Bei anderen Käfern wurden derartige Zusammenhänge noch nicht beobachtet. Jackson (1928, 1933), die verschiedene Altersstufen von *Sitona hispidula* Fabr. (*Curculionidae*) untersuchte, konnte weder durch Eiproduktion noch durch Altern verursachte Degenerationserscheinungen beobachten. Sie stellte fest, daß die einmal angelegten Flugmuskeln mehr oder weniger in der jeweiligen Form erhalten bleiben.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei den untersuchten Carabiden? Eine gewisse Abhängigkeit kann man nur bei *Amara plebeja* Gyll. und z. T. bei

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Amara familiaris Duft. vermuten, obwohl auch hier durch das zu geringe Material die Aussage auf keinen Fall gesichert ist. Die zwölf untersuchten Weibchen von *Amara plebeja* Gyll. zeigten folgendes Bild:

2 Weibchen mit kräftigen Flugmuskeln:	keine Eier
3 Weibchen mit mittleren Flugmuskeln:	keine Eier
2 Weibchen mit schwachen Flugmuskeln:	viel Eier
3 Weibchen mit sehr schwachen Flugmuskeln:	viel Eier
2 Weibchen ohne Flugmuskeln:	viel Eier

Nur die Tiere wiesen also mittlere bzw. kräftige Flugmuskeln auf, die keine, oder besser, noch keine Eier produziert hatten. Es konnte allerdings unter allen übrigen für dieses Problem in Frage kommenden Käfer kein einziger gefunden werden, der sowohl kräftige Flugmuskeln als auch Eier besaß, während die Zahl der eiertragenden und muskeldegenerierten Exemplare relativ groß war. Bei Männchen konnten keine sichtbaren Beziehungen festgestellt werden. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Beobachtung von Ramme (1931), daß die im allgemeinen brachyptere Orthoptere *Metrioptera roeselii* Hagenbach in der vereinzelt macropter auftretenden Form stets steril ist und nur total degenerierte Ovarien und stark degenerierte Hoden besitzt. Es soll damit nicht ähnliches von den Carabiden behauptet werden, sondern nur auf die im entgegengesetzten Sinne stattfindende Beeinflussung hingewiesen werden.

Dieser neue Gesichtspunkt läßt den Schluß zu, daß die Ausreifung und damit die Eiproduktion zumindest bei macropteren Formen dimorpher und polymorpher Arten relativ verlangsamt wird und damit die oben genannte Erscheinung zu erklären ist. Von ähnlichen Beobachtungen an der Hemiptere *Gerris lacustris* L. berichtet auch Larsen (1950). Er stellte fest, daß die Entwicklungszeit brachypterer Formen im Vergleich zu macropteren derselben Art deutlich verkürzt ist. Abschließend kann festgehalten werden, daß offensichtlich bei einer Reihe von Insekten bestimmte Zusammenhänge zwischen Flugmuskeldegeneration und Erzeugung der Geschlechtsprodukte bestehen, diese jedoch im Fall der Carabiden im allgemeinen nicht bejaht, sondern nur vermutet werden können.

Ein weiterer Faktor, mit dem die Flugmuskeldegeneration in Beziehung gebracht werden kann, ist das Alter der jeweiligen Tiere. Betrachten wir zuerst einmal die Entwicklung der Flugmuskeln bis zum Schlüpfen: Spezielle Untersuchungen über ihre Anlage bei Holometabolen liegen meines Wissens noch nicht vor.

Dagegen gibt es einige Arbeiten aus dem Bereich der hemimetabolen Insekten. Wiesend (1957) beschäftigte sich eingehend mit *Gomphocerus rufus* L., *Chorthippus parallelus* Zett. und *Euthystira brachyptera* Ocsk. (*Orthoptera*) und kommt zu der Feststellung, daß die unterschiedliche Flugmuskelausbildung bereits im dritten Larvenstadium sichtbar wird und sich in den folgenden Stadien weiter ausprägt, so daß mit dem Eintritt in das Imaginalleben die Individuen mit funktionsfähigen denen mit degenerierten Muskeln gegenüberstehen. Nach Larsen (1950), der ähnliche Studien an *Naucoris cimicoides* L. durchführte, weisen die muskeldegenerierten Individuen einige

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Zeit nach der letzten Häutung eine gewisse Variation in der Ausbildung der Flugmuskeln auf, die dann bei adulten Tieren die beobachteten simultan auftretenden unterschiedlichen Muskelformen ergibt.

Wir haben damit eine Erklärungsmöglichkeit für die auch bei Carabiden in großer Zahl vorkommenden verschiedenen Ausbildungsformen, wie sie vor allem bei der Untersuchung gleichaltriger Individuen von *Calathus melanocephalus* L., *Clivina fossor* L., *Amara famialiaris* Duft., *A. plebeja* Gyll., *A. bifrons* Gyll. und fast allen anderen untersuchten *Amara*-Arten auftraten. Keinesfalls im Widerspruch dazu steht die Beobachtung, daß auch im imaginalen Leben weitere Veränderungen vor sich gehen. Bereits Rüschkamp (1927) machte darauf aufmerksam, daß bei vielen Käfern nach dem Schlüpfen die Flugmuskeln auch flugfähiger Arten noch nicht vollständig entwickelt sind und im Gegensatz zu den sofort funktionsfähigen übrigen Körper- und auch Flügelgelenkmuskeln erst eine Reifeperiode durchlaufen müssen. Diese kann bei den einzelnen Arten verschieden lang sein und dürfte aber in der Regel mit der Ausfärbung des Tieres ihren Abschluß finden.

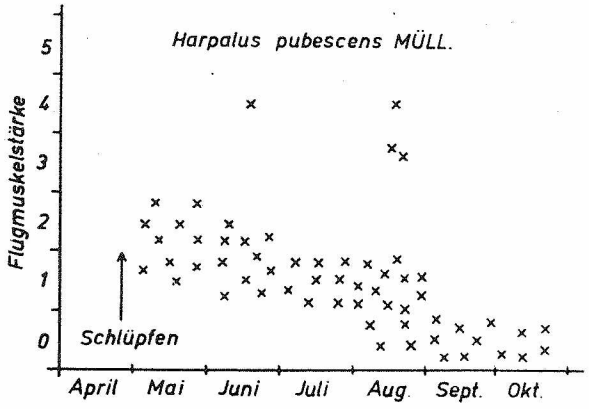


Fig. 30. Vergleich der Flugmuskelstärken bei *Harpalus pubescens* Müll. im Laufe des Sommers

Betrachtet man z. B. bei *Harpalus pubescens* Müll. die Verteilung der verschiedenen Ausbildungsformen der Flugmuskeln im Laufe eines Sommers, so ergeben sich einige interessante Beobachtungen (Fig. 30). Die gewöhnlich im April und Mai auftretenden frischgeschlüpften Individuen besitzen in der Regel schwache oder sehr schwache Flugmuskeln, die im Laufe des Imaginallebens degenerieren und dabei total verfetten. Bei älteren Tieren lassen sich dadurch außer im Fettgewebe liegender Bindegewebsfasern keine weiteren Reste mehr nachweisen. In diesem Fall ist eine deutliche Abhängigkeit der Flugmuskeldegeneration vom Alter des Tieres zu erkennen. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei der macropteren Form von *Pterostichus vulgaris* L. und *P. niger* Schall. Die frischgeschlüpften Individuen von letzterem weisen sogar eine mittlere bis starke Flugmuskelausbildung auf. Es ist bei ihnen auf diesem Stadium nicht zu entscheiden, ob sie sich zu flugfähigen oder muskeldegenerierten Formen entwickeln. Das Sektionsergebnis von 90 ausgefärbten Individuen, die sämtlich keine Flugmuskeln besaßen, läßt allerdings vermuten, daß auch hier die Degeneration der relativ stark angelegten Muskeln einsetzt und dadurch das gewohnte Bild entsteht.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Über das Verhalten der bei *Harpalus pubescens* MÜLL. auftretenden Individuen mit vollentwickelten Flugmuskeln kann auf Grund des geringen Materials keine Aussage gemacht werden. Zwei im Juni und August gefangene Männchen zeigten keine destruktiven Anzeichen, während zwei im August erbeutete prall mit Eiern gefüllte Weibchen deutliche Degenerationserscheinungen aufwiesen. Die Muskelpakete waren zusammengefallen und von den bis in den Metathorax hineinreichenden reifen Eiern an die Pleuren gedrückt. Eine Degeneration funktionsfähiger Flugmuskeln hat JACKSON (1952) an Dytisciden beobachten können. Sie stellte fest, daß jüngere Individuen in größerer Zahl vollentwickelte Flugmuskeln besitzen und diese auch häufiger fliegend angetroffen werden können als ältere Tiere.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß z. T. auch bei Carabiden eine individuelle Degeneration der Flugmuskeln auftritt. Sie dürfte durch die Reifung der Geschlechtsprodukte oder durch Alterserscheinungen bedingt sein, wie sie besonders stark bei von Anfang an nicht flugfähigen Individuen zu finden ist.

In diesem Zusammenhang soll noch die Frage erörtert werden, ob bei der Degeneration der Flugmuskeln eine bestimmte Reihenfolge zu beobachten ist.

Die ersten Anzeichen einer Atrophie finden sich stets an den dorsalen Längsmuskeln. Es ist vor allem der Musculus metaphragmo-mesophragmalis, der als ursprünglich starker indirekter Flügelsenker destruktive Merkmale zeigt und deutlich schwächer wird. Er ist es auch, der gemeinsam mit dem Musculus metaphragmo-metanotalis bei fortgeschrittener Degeneration als erster vollkommen verschwindet. Ihnen folgen die gesamten übrigen dorsoventralen Flugmuskeln, unabhängig davon, ob es sich um direkte oder indirekte handelt. Lediglich bei muskeldegenerierten Individuen von *Amara familiaris* DUFT., *A. bifrons* GYLL. und *A. fulva* DE G. wiesen die beiden direkten Flügelsenker Musculus metatrochantino-basalaris und Musculus metepimero-subalaris stets noch stärkere Fasern als die übrigen Flugmuskeln auf. Trotzdem hatte auch bei ihnen die Degeneration, offensichtlich nur etwas verzögert, eingesetzt.

Mit dem Abbau der Flugmuskeln ist die Flugunfähigkeit eingetreten und damit der erste Schritt zur Rudimentation des Flugapparates getan. Es fragt sich nun, was beim weiteren Verlauf des Rudimentationsprozesses mit den bifunktionellen Flugmuskeln Musculus merocoxo-metanotalis und Musculus metafurco-metapostnotalis geschieht. Sie unterliegen, wie eingangs schon erwähnt, nicht der Degeneration und bleiben in den Anfangsstadien des skelettalen Abbaues mehr oder weniger in Form und Stärke erhalten. Nach histologischen Befunden erscheint es sogar fraglich, ob sie überhaupt am aktiven Flug beteiligt sind. Ihrer Lage nach zu urteilen, könnten sie eine entsprechende Funktion ausüben, doch weisen sie nicht eine so enge Querstreifung wie die reinen Flugmuskeln auf. Sie sind sicher auch nicht in der Lage, eine den Flugmuskeln ähnliche Kontraktionsfrequenz

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

zu erzeugen. Doch eine endgültige Klärung dieser Frage kann auf Grund vorliegender Beobachtungen nicht erreicht werden und soll einer speziellen Untersuchung vorenthalten bleiben. Als Beinmuskel (Musculus merocoxo-metanotalis) bzw. als Halter der Metafurca (Musculus metafurco-metapostnotalis) erfüllen sie sicher ihre Aufgabe. Ersterer behält als Coxabeweger bei allen untersuchten Arten seine Form und Lage bei, ohne daß eine Vergrößerung eintritt. Nur sein Ursprung verlagert sich mit zunehmender Reduktion des Tergum immer mehr auf die gesamte ihm verbleibende Fläche, so daß letztlich — wie z. B. bei *Abax ater* Villers und bei *Cychrus caraboides* L. — die gesamte laterale Partie von ihm eingenommen wird.

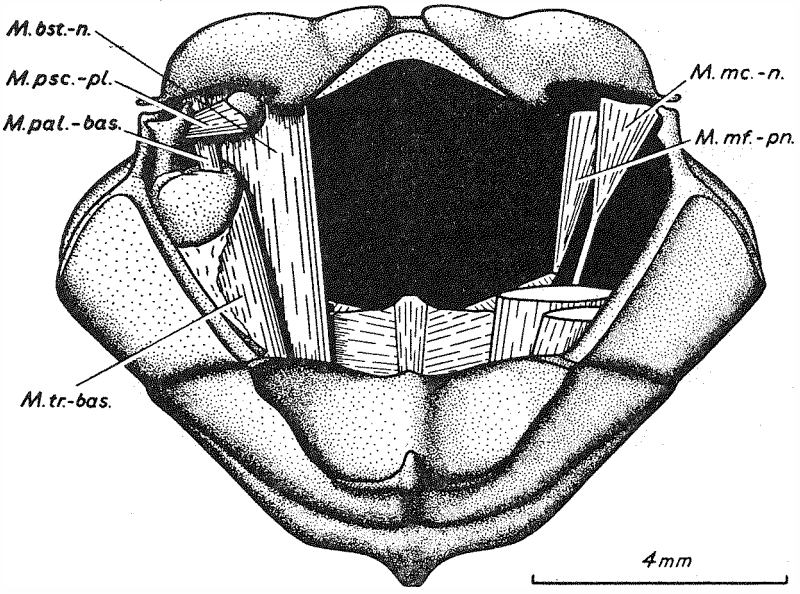


Fig. 31. Vorderansicht des isolierten Metathorax von *Calosoma sycophanta* L., rechts mit wegpräparierten Flugmuskeln

Die Ausbildung des Musculus metafurco-metapostnotalis dagegen ist unterschiedlich. Es lassen sich bei fortgeschrittener Reduktion des Flugapparates zwei verschiedene Entwicklungstendenzen beobachten. Bei den untersuchten *Carabini* tritt allmählich eine Atrophie ein, die ihren Abschluß bei *Carabus violaceus* L. und *Cychrus caraboides* L. findet, bei denen er völlig fehlt. Die Zwischenstufen bilden *Carabus hortensis* L., *C. nemoralis* Müll. und *C. auratus* L., die ihn fast noch in voller Stärke besitzen und *C. coriaceus* L., bei dem noch deutliche, wenn auch stark degenerierte Reste nachzuweisen sind. Ein entgegengesetzter Verlauf der Entwicklung findet bei den untersuchten *Pterostichini* statt. Der durch die Abflachung und die enorme Vergrößerung der Furca verkürzte Muskel erreicht bei *Abax ater* Villers die Stärke vom Musculus merocoxo-metanotalis und übertrifft

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

diesen sogar bei *Molops elatus* Fabr. Damit ist eine tergo-furcale Verbindung entstanden, die der Furca und dem Bewegungsapparat der Beine eine feste Ansatzfläche schafft (Fig. 31, 32).

Gruppe 3: Die Ausbildung der Flugmuskeln bei brachypteren Individuen dimorpher und polymorpher und konstant brachypterer Arten weist ein einheitliches Bild auf. Außer bindegewebsartigen Fasern im Fettgewebe konnten keine Reste oder Strukturen gefunden werden, die auf Flugmuskeln hindeuten. Mit fortschreitendem Alter setzt ebenso wie bei muskeldegene-

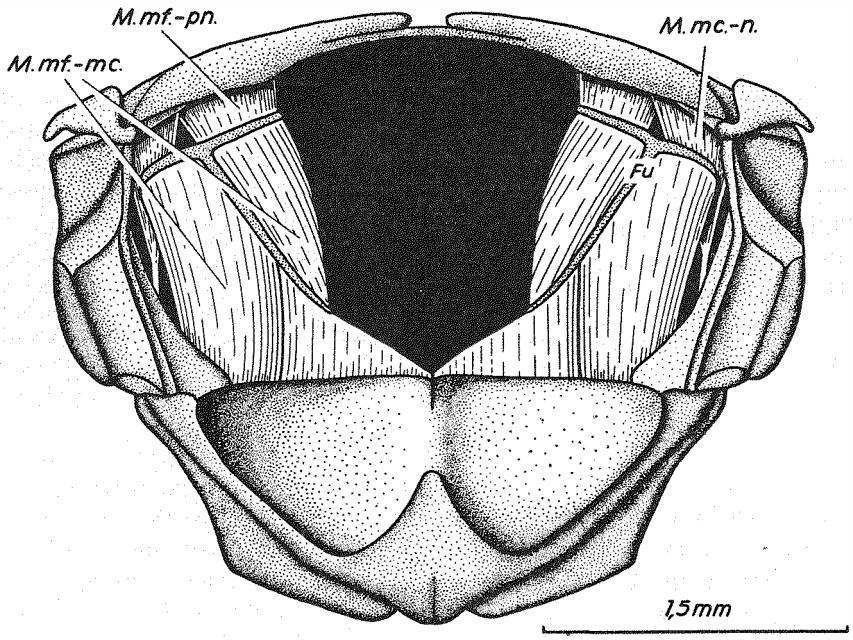


Fig. 32. Vorderansicht des isolierten Metathorax von *Molops elatus* Fabr.

rierten macropteren Individuen eine verstärkte Fettkörperbildung ein. Es entstehen dabei Pakete, die häufig die gleiche Lage wie die früheren Muskeln einnehmen. In keinem Fall konnte die Beobachtung Poissons (1924), daß brachyptere Tiere (Heteropteren) z. T. ausgebildete Flugmuskeln besitzen, bestätigt werden. Lediglich bei der Untersuchung eines großen Materials von *Carabus coriaceus* L. wurden vier frisch geschlüpfte Individuen gefunden, die noch schwache, aber deutlich sichtbare Stränge des Musculus metaphragmo-mesophragmalis besaßen. Dies war um so erstaunlicher, als gerade dieser Muskel allgemein als erster abgebaut wird.

Eine ähnliche Erscheinung im Sinne Poissons (1924) liegt nur noch in einer künstlich erzeugten *Drosophila*-Mutation vor, bei der Brachypterie stets mit ausgebildeten Flugmuskeln gekoppelt ist. Im allgemeinen dürfte sie selten sein, und es kann vermutet werden, daß es sich bei diesen Beob-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

achtungen um juvenile Tiere gehandelt hat, deren Flugmuskeln noch eine gewisse Ausbildung erfuhren und sicher mit der Zeit wie bei allen brachypteren degeneriert wären. In diesem Sinne äußern sich auch Rüschkamp (1927) und Larsen (1950). Sie betonen, daß brachyptere Individuen in der Regel stark degenerierte Flugmuskeln besitzen, die nach dem Schlüpfen als mehr oder weniger stark entwickelte pupale funktionsunfähige Stränge angelegt sein können, aber im Laufe des Imaginallebens total degenerieren und nur noch als Faserstränge im Fettgewebe nachzuweisen sind.

B. Macropterie und Flugfähigkeit

Im Zusammenhang mit der bei macropteren Individuen beobachteten Flugmuskeldegeneration muß noch die bereits angedeutete Frage der Identität von Macropterie und Flugfähigkeit erörtert werden. Hatte man früher die ursprünglich und sicher bei der Mehrzahl der Arten auch jetzt noch zutreffende Vertauschbarkeit beider Begriffe auf alle Insekten angewandt, so muß diese Auffassung heute um einiges eingeengt werden.

Erste Beobachtungen, daß nicht alle macropteren Käfer fliegen wollen oder können, machte Rüschkamp (1927) mit seinen bekannten Inselexperimenten an Chrysomeliden. Auch Jackson (1928) fand bei *Sitona hispidula* Fabr. macroptere Individuen, deren Flugmuskeln nicht mehr funktionsfähig waren, und Larsen (1950) kam beim Studium der Heteropteren sogar zu der Feststellung, daß die skelettalen Teile des Flugapparates und die Flugmuskeln dem Anschein nach voll ausgebildet sein können und die Tiere trotzdem keine Neigung zum Fluge zeigen.

Die Untersuchung macropterer Carabiden brachte nun die gleichen Ergebnisse in unverhältnismäßig stärkerem Ausmaße zu Tage. Bis auf wenige häufiger fliegende Arten, wie *Loricera pilicornis* Fabr., *Elaphrus cupreus* Duft. und *Calosoma sycophanta* L., konnten bei allen übrigen untersuchten Arten in großer Zahl flugmuskeldegenerierte Käfer gefunden werden. Die Verteilung von vollentwickelten und degenerierten Individuen war artlich sehr verschieden, erreichte aber nur bei *Harpalus griseus* Panz. ein Verhältnis von ungefähr 1:1; alle übrigen wiesen weniger oder gar keine Tiere mit ausgebildeten Flugmuskeln auf. Bei Durchsicht größeren Materials dürften auch bei letzteren einige flugfähige Exemplare gefunden werden, denn diese sind es offensichtlich, die z. T. fliegen und auf die die in der Literatur angeführten Flugbeobachtungen zurückzuführen sind. Auf Grund dieser, in vielen Jahren von den Entomologen zusammengetragenen Tatsachen, die insgesamt eine Vielzahl von registrierten Flügen unserer einheimischen Carabiden ergeben, wurde allgemein der Fehlschluß gezogen, daß fast alle unserer macropteren Laufkäfer fliegen können. Diese Auffassung ist aber nach vorliegendem Material unhaltbar. Die grundlegende Voraussetzung für den Flug ist und bleibt die Ausbildung der Flugmuskeln. Ihr Vorhandensein oder ihr Fehlen geben über die Flugfähigkeit eine genauere Auskunft, obwohl die Existenz von dem Anschein nach funktionsfähigen Flugmuskeln allein auch noch keine Garantie für ein Flugvermögen gibt. Es können ja, wie Larsen (1950) bei Heteropteren beobachtete, nervöse

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

oder andere physiologische Störungen vorliegen, die ein Funktionieren verhindern. Ihr Fehlen oder ihre Degeneration sind aber ein sicheres Zeichen für Flugunfähigkeit des betreffenden Tieres. Die negative Beweisführung anhand der Sektion einer größeren Zahl von Individuen, die wahllos aus einer Population herausgegriffen wurden, gibt deshalb ein wesentlich realeres Bild als die zielgerichtete Auswahl von Beobachtungen, von denen dann auf die gesamte Art geschlossen wird.

Ob die hier gefundenen Ergebnisse in dieser Form generell gelten, muß unbeantwortet bleiben. Unterschiede zwischen Populationen von Magdeburg und Halle konnten nicht beobachtet werden. Unwahrscheinlich ist aber, daß in Fennoskandien, wie Lindroth (1945a, 1945b, 1949) annimmt, alle Geflügelten auch flugfähig sind. Er gesteht nur jenen macropteren Fluguntüchtigkeit zu, die durch die Ankylose der Elytren „funktionell brachypter" sind, obwohl ihm die Arbeiten von Jackson (1928, 1933) und Larsen (1930) bekannt waren. In anderem Zusammenhang spricht er allerdings davon, daß es vorsichtiger wäre, die nach ihm konstant flugfähigen Arten als konstant macropter zu bezeichnen.

Vorausgesetzt, daß in Schweden und Finnland ähnliche Verhältnisse wie in Mitteldeutschland vorliegen, müßten seine tiergeographischen Studien der Carabiden unter diesen neuen Gesichtspunkten sicher weitere und auch neue Erkenntnisse bringen. Aufschlußreich wäre z. B. die Untersuchung, ob die am Rande eines Areals gehäuft auftretenden macropteren Formen dimorpher und polymorpher Arten tatsächlich flugfähig sind. Es könnte daraus abgeleitet werden, ob die Expansion der Arten phylogenetisch abgeschlossen ist, oder ob heute noch flugfähige Individuen das Verbreitungsgebiet erweitern. Der Befund von vier untersuchten macropteren *Pterostichus vulgaris* L., die bis auf ein Individuum vollausgebildete Flugmuskeln hatten, deutet zumindest auf Unterschiede zu unseren Verhältnissen hin (Lindroth, 1949). Interessant müßte auch die Untersuchung der Inselbewohner sein, die nach seinen Angaben ebenfalls eine höhere Zahl an Geflügelten aufweisen und nach seiner Auffassung vorwiegend fliegend dorthin gelangt sein sollen.

Der Bedeutung des Fluges muß also nach vorliegenden Ergebnissen bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten ein viel geringerer Wert beigemessen werden, als es bisher der Fall war. Von Flugunfähigkeit der betreffenden Arten darf aber auch nicht gesprochen werden, denn die wenigen Individuen mit vollentwickelten Flugmuskeln gebrauchen sicher zeitweise ihre Alae und erhalten damit eine gewisse verbreitungsbiologische Bedeutung.

C. Die Degeneration der Flügelgelenkmuskeln

Die Flügelgelenkmuskeln unterscheiden sich nicht nur in ihrer Funktion, sondern auch im histologischen Bau von den Flugmuskeln. Sie weisen nicht die enge Querstreifung und die damit zusammenhängenden Strukturen auf und sind dadurch auch nicht zu derartig hohen Leistungen wie die Flug-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

muskeln befähigt. In ihrer Arbeitsweise dürften sie den übrigen Körpermuskeln entsprechen. Ihre Aufgabe wird im allgemeinen in der Steuerung der Alae beim Flug und in der Bewegung aus der Ruhelage in die Flugstellung und umgekehrt gesehen.

Beim Abbau des Flugapparates verhalten sie sich ebenfalls anders als die Flugmuskeln. Während jene mit ihrer Degeneration den Abbauprozeß

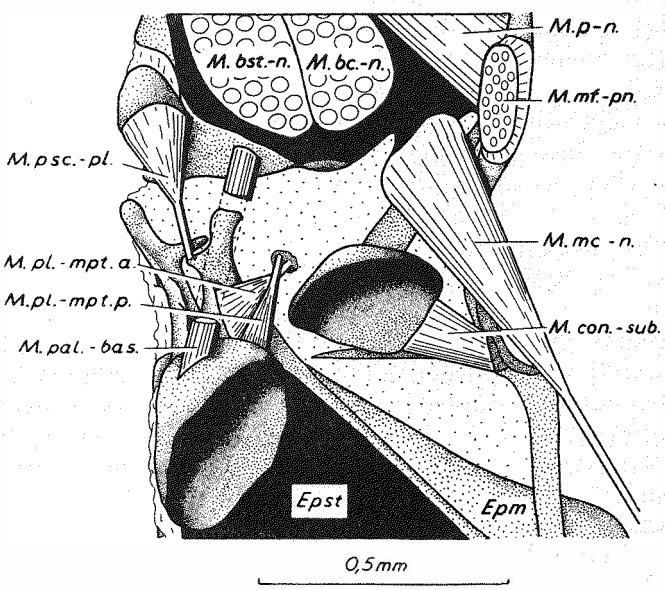


Fig. 33a. Innenansicht der rechten tergo-pleuralen Flügelgelenkregion (Tergum und Pleura in eine Ebene aufgeklappt). a) macroptere Form von *Pterostichus vulgaris* L., b) brachyptere Form von *Pt. vulgaris* L., c) *Carabus nemoralis* Müll., d) *Carabus auratus* L., e) *Abax ater* Villers, f) *Cychrus caraboides* L.

einleiten, bleiben sie in ihrer Form und Stärke unverändert, so daß alle macropteren Individuen, unabhängig vom Grad der Flugmuskeldegeneration, stets vollentwickelte und sicher funktionsfähige Flügelgelenkmuskeln besitzen. Das gleiche beobachtete auch Jackson (1928) an Curculioniden. Sie können sogar noch in voller Stärke bei allen untersuchten brachypteren Individuen der dimorphen und polymorphen Arten beobachtet werden, ohne daß wesentliche Unterschiede festzustellen wären. Der Vergleich beider Formen von *Pterostichus vulgaris* L. z. B. läßt deutlich erkennen, daß alle in Frage kommenden Muskeln annähernd gleiche Stärke aufweisen. Eine Veränderung ist lediglich am Subalare zu verzeichnen, an dem infolge der Flugmuskeldegeneration eine Reduktion der subalaren Sehnenkappe auf ein kleines Schüppchen eingetreten und der erst marginal inserierende Musculus metacondylo-subalaris auf die gesamte ihm verbliebene Fläche übergewandert ist (Fig. 33a, b). Doch trat diese Abänderung nur bei wenigen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Arten auf. Die Mehrzahl, wie z. B. *Synuchus nivalis* Panz., *Pterostichus vernalis* Panz., *Calathus ambiguus* Payk. und *C. melanocephalus* L., die am Beginn des Reduktionsprozesses stehen, zeigten überhaupt keine Unterschiede in der Ausbildung.

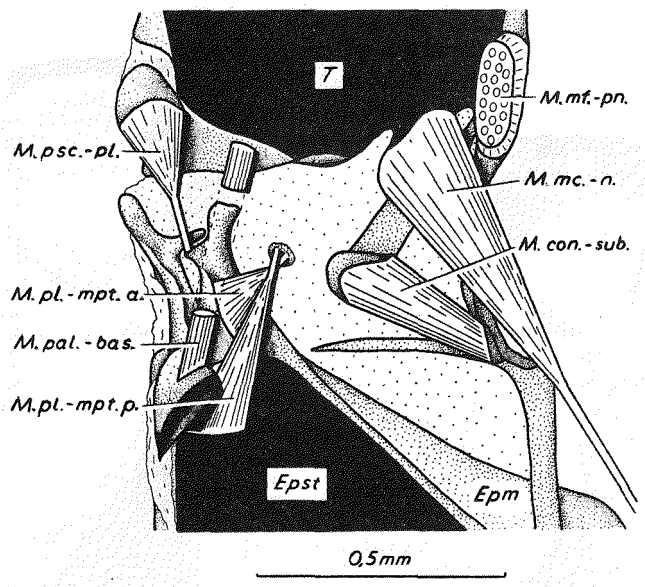


Fig. 33b. Legende siehe Fig. 33a

Eine Reduktion der Flügelgelenkmuskeln setzt erst bei konstant brachypteren Arten ein und geht Hand in Hand mit einer Verkürzung und Verfestigung des gesamten tergo-pleuralen Artikulationsbereiches. Hier lassen sich bei den einzelnen Vertretern interessante Übergangsstadien beobachten, so daß man einen guten Eindruck vom Gesamtablauf des Prozesses erhält. Eine Abbildungsreihe soll diese Verhältnisse etwas genauer veranschaulichen. Als erster Flügelgelenkmuskel verschwindet der Musculus metapleuro-mesopteralis posterior. Man findet dieses Stadium z. B. bei *Carabus hortensis* L. Ihm folgt der Musculus praescuto-metapleuralis (*C. nemoralis* Müll., Fig. 33c) und mit ihm fast gleichzeitig degeneriert auch der Musculus metapleuro-mesopteralis anterior (*C. auratus*, L., Fig. 33d). Bei *Carabus coriaceus* L.,

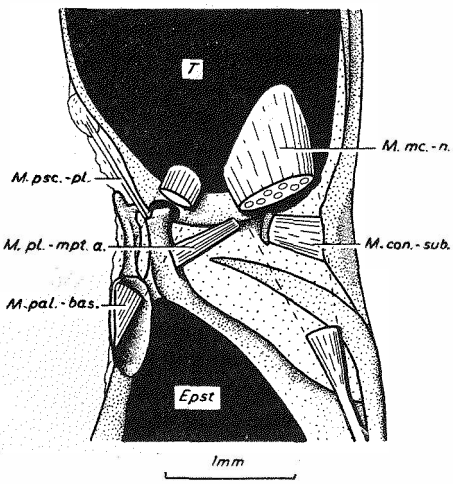


Fig. 33c. Legende siehe Fig. 33a

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

C. violaceus L., *Abax ater* VILLERS (Fig. 33e) und verwandten Vertretern verschwindet dann als letzter auch noch der Musculus praealarobasalaris, so daß lediglich der auch bei *Cychrus caraboides* L. noch funktionsfähige Musculus metacondylo-subalaris übrigbleibt (Fig. 33f). Er hat durch die starke Reduktion des Tergum und die Verlagerung des Stigma seine

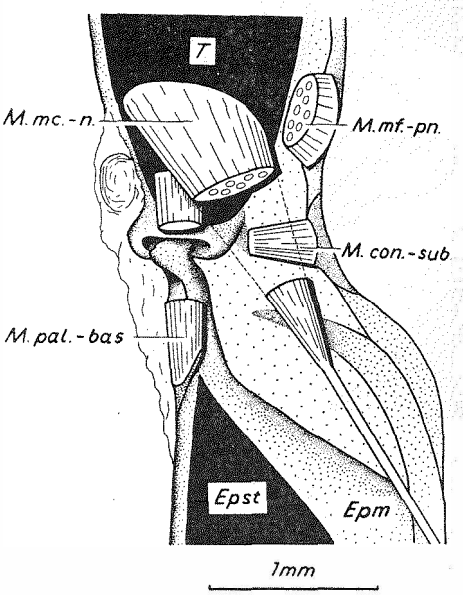


Fig. 33d. Legende siehe Fig. 33a

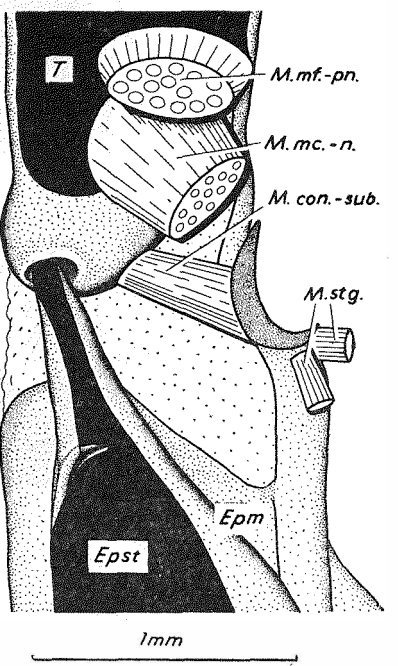


Fig. 33e. Legende siehe Fig. 33a

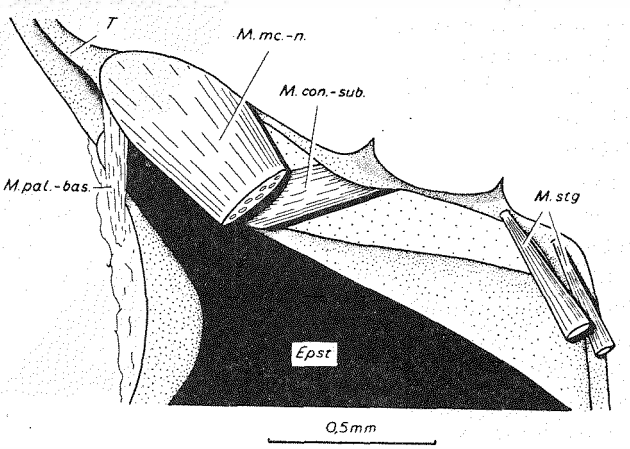


Fig. 33f. Legende siehe Fig. 33a

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Stellung verändert, läßt sich aber auf Grund der Reduktionsreihe eindeutig homologisieren. Neben diesen hier beschriebenen Reduktionsstufen treten bei der Untersuchung größeren Materials ab und zu Individuen auf, die noch stärkere Reste besitzen und damit Verbindungsglieder darstellen. Mit ihrer Hilfe lassen sich kontinuierliche Reihen des Abbaues rekonstruieren, die die gewonnenen Erkenntnisse dieses Reduktionsprozesses bestätigen.

D. Die skelettale Entdifferenzierung

Es ist eine allgemein bekannte Erscheinung, daß sich im Verlauf der Phylogenie funktionslos gewordene Organe zurückentwickeln und rudimentär werden. Ebenso entdifferenzieren sich bei Verlust der Flugfähigkeit die hochspezialisierten, zum Fluge notwendigen Strukturen und wandeln sich in einen sekundär ursprünglichen Zustand um. Während aber alle nichtskelettalen Elemente diesem Vorgang relativ wenig Widerstand entgegensetzen, benötigen die in der Veränderung trägeren skelettalen Bereiche eine beträchtlich längere Zeit. Sie durchlaufen dabei eine Reihe von Zwischenstufen, die man dann bei den einzelnen phylogenetisch mehr oder weniger alten flügelreduzierten Arten nebeneinander finden kann.

Die Entdifferenzierung setzt nach dem Verlust der Alae ein, läuft aber nicht mit ihm parallel. So besitzen alle dimorphen und polymorphen Arten in der brachypteren Form die gleichen ektoskelettalen Strukturen wie die macropteren Vertreter. Erst die konstant brachypteren Arten weisen eine Veränderung auf, die den gesamten Ring des Metathorax umfaßt und zu einer Verkürzung führt, die sowohl die tergalen und pleuralen als auch die sternalen Anteile betrifft.

Mit der Entdifferenzierung geht gleichzeitig eine Verfestigung des gesamten metathorakalen Ringes einher. Speziell das tergopleurale Gelenk, das für den komplizierten Mechanismus der Flügelbewegung verantwortlich war, verfestigt sich allmählich. Die ersten Anzeichen treten aber erst nach stärkerer Reduktion der Flügelbasis auf. Solange dieses beweglich ist, sind auch noch die entsprechenden Muskeln funktionstüchtig. Mit der Chitinisierung der Gelenkmembran und der dadurch bedingten Verfestigung der Alaewurzel, atrophieren — wie oben bereits beschrieben — allmählich alle für den Flug und die Flügelstellung verantwortlichen Flügelgelenkmuskeln.

Interessanterweise werden auf diesem Stadium zwei Flügelgelenkmuskeln nicht davon betroffen. Es sind dies der Musculus praealaro-basalaris und der Musculus metacondylo-subalaris. Sie haben offensichtlich noch eine andere oder überhaupt eine andere Aufgabe; der weitere Verlauf des Reduktionsvorganges läßt dies zumindest vermuten. Der Musculus praealaro-basalaris dient sicher der Festigung des tergo-pleuralen Gelenks, indem er das laterale Scutum mit dem Tergalarm und den anschließenden Gelenkskleriten auf den pleuralen Flügelgelenkkopf zieht. Er bleibt solange funktionstüchtig, bis es zu einer stabilen Verbindung zwischen beiden Anteilen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

kommt (*Abax ater* Villers). Artikulationspunkte sind cranial das fest mit dem Scutum verwachsene Pterale 1 und der Tergalarm, die dem in eine gelenkpfannenähnliche Vertiefung greifenden pleuralen Flügelgelenkkopf als Widerlager dienen und caudal die schon immer vorhandene Brücke des Lateropostnotum, die das Postnotum mit dem Epimerum verbindet. Der weiteren Festigung dient auch die zunehmende Chitinisierung der dazwischenliegenden Gelenkmembran. Der Musculus metacondylo-subalaris scheint im Dienste der Stigmenbewegung zu stehen. Seine Lage bei stark reduzierten Arten läßt dies jedenfalls vermuten (*Carabus auratus* L., *Abax ater* Villers, *Cychrus caraboides* L.). Er wandert mit dem Stigma weiter in das Gelenkfeld ein und nähert sich allmählich dem Scutum, bis der als Ursprung dienende Rest des Subalare sich mit ihm vereint.

Mit der tergo-pleuralen Verfestigung ist die funktionelle Homonomie des Metathorax mit den Abdominaltergiten erreicht. Doch ist damit der Abbauprozeß nicht abgeschlossen. *Cychrus caraboides* L. zeigt z. B. ein Tergum, das bereits deutlich schmaler als ein Abdominaltergit ist und die Tendenz der weiteren Atrophie aufweist. Offensichtlich übernimmt der festverschlossene Elytrenpanzer die Tergitfunktion, denn auch die abdominalen Tergite sind vollständig entchitinisiert und weichhäutig. Rüschkamp (1927) stellte das gleiche Bild bei timarchoiden Chrysomeliden fest. Die sternalen Anteile dagegen bleiben, da sie für die Laufbewegung weiter von gewisser Bedeutung sind, auf einem bestimmten Stadium stehen und wandeln sich nicht weiter um.

Eine Veränderung in Abhängigkeit vom Abbau des Flugapparates stellte Rüschkamp (1927) auch am ersten Abdominalstigma der Chrysomeliden fest. Es ersetzt funktionell das bei Käfern und einer Reihe anderer Insekten fehlende metathorakale Stigma und weist, da es beim Flug allein für die Luftaufnahme verantwortlich ist, einen stark vergrößerten Durchmesser auf. Dieser Autor konnte mit fortschreitender Reduktion eine deutliche Verringerung des Lumen beobachten. Das Verhältnis vom ersten zum zweiten Stigma verändert sich in seiner Aufnahmefläche von 5:1 beim häufig fliegenden *Leptinotarsa decemlineata* Say, über 4:1 bei *Melasoma populi* L., 2,5:1 bei *Chrysomela coerulans* Scriba, bis auf 1:1 bei *Timarcha tenebricosa* Fabr. Eine ähnliche Tendenz kann auch bei den Carabiden beobachtet werden. Die Reduktion tritt aber ebenso wie bei den übrigen skelettalen Organen erst sehr spät auf und betrifft nicht nur das Stigma selbst, sondern auch die sich anschließenden Tracheen und Tracheolen, die früher in besonders starker Ausbildung die Flugmuskeln versorgt haben. Sie liegen nach eingetretener Degeneration noch in großer Zahl im mehr oder weniger mächtig entwickelten Fettgewebe und sind sogar noch bei konstant brachypteren Formen zu finden. Im individuellen Leben der Käfer werden sie ebensowenig wie alle anderen skelettalen Strukturen abgebaut. Erst die stark reduzierten Arten weisen eine den anderen Segmenten entsprechende Versorgung mit Tracheen und Tracheolen auf.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Entdifferenzierung des Flugapparates, die vornehmlich die metathorakalen Strukturen umwandelt, hat aber auch einen das gesamte Tier betreffenden Gestaltwandel zur Folge. Bei Carabiden sind es zwei Entwicklungstendenzen, die einerseits zum *Cychrus*- und andererseits zum *Abax*typ führen. Die Cychrisation oder Procerisierung, wie sie von KRUMBIEGEL (1960) bezeichnet wird, ist charakteristisch für die flügelreduzierten *Carabini* (*Carabus*, *Cychrus*). Sie ist meines Erachtens stets ein Ausdruck stärkster Rudimentation und Spezialisierung und nicht umgekehrt, wie KRUMBIEGEL (1960) betont, ein Prozeß, auf dem die Flügelrudimentation beruht. Er vertauscht dabei offensichtlich Ursache und Wirkung miteinander und setzt eine zielgerichtete Tendenz als Grund für die Reduktion voraus. Der Verlust der Flügel setzt aber schon viel früher ein, wenn von einem Gestaltwandel noch gar nicht zu sprechen ist.

Das gleiche beobachtete auch RÜSCHKAMP (1927), der an Chrysomeliden feststellte, daß bei den Gattungen *Chrysomela* und *Chrysochloa* eine durch Flügelreduktion bedingte Gestaltsveränderung einsetzt bzw. bereits abläuft. Er bezeichnet sie nach der stark reduzierten *Timarcha tenebricosa* FABR. als Timarchisation. Endziel dieser Entwicklung ist wahrscheinlich der timarchoide Bau.

Die analoge Erscheinung, die bei den *Harpalinae* zur Verbreiterung und Abflachung der Käfer führt, wird als Abakisation und der erreichte Zustand als Abakoidie (DELKESKAMP, 1934) bezeichnet. Sie ist dadurch charakterisiert, daß sich die Tergite des Abdomen und das reduzierte Tergum des Metathorax stark abflachen und sich gleichzeitig die Verbindung zwischen Prothorax einerseits und dem Mesothorax und Metathorax andererseits verbreitet. Dadurch erwecken die Elytren den Eindruck, als ob sie Schulterbeulen besäßen, unter denen bei geflügelten Arten das Flügelgelenk mit dem pleuralen Flügelgelenkkopf ruhen. Sie wurden in älteren Bestimmungsbüchern als äußeres Merkmal für „geflügelte" Arten verwendet. Bereits OERTEL (1924a) wies darauf hin, daß diese Einteilung mit Vorsicht zu gebrauchen sei, denn bei *Carabus granulatus* L. haben alle Formen die gleiche Ausbildung. Das gleiche trifft auch für alle anderen untersuchten dimorphen und polymorphen und die meisten konstant brachypteren Arten der abakoiden Entwicklungsrichtung zu, denn äußerlich ist ihnen nicht anzusehen, ob sie geflügelt oder alaereduziert sind.

E. Der Übergang von der Macropterie zur Brachypterie

Die Alaerudimentation der *Carabidae* ist stets eine asexuelle Erscheinung und trifft weibliche und männliche Individuen in der gleichen Weise. Der Reduktionsstand der Flügel ist bei den verschiedenen Arten sehr unterschiedlich. Es kommen von vollentwickelten Alae mit beginnender Reduktion, die sich im Fluktuieren bestimmter Adern äußert, bis zur apteren Form alle Übergangsstadien vor. Auf der Grundlage dieser Zwischenstufen, die z. T. sogar bei einigen Arten nebeneinander auftreten (*Carabus granulatus*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

L.), läßt sich eine zusammenhängende Reihe vom Abbau der Alae rekonstruieren, die ein anschauliches Bild vom Reduktionsvorgang vermittelt. Sie setzt in den unverstärkten Membranen des Flügels am Apex und am Analfeld ein und führt zu einer Verkleinerung der Flügelfläche (*Pterostichus niger* Schall., *Synuchus nivalis* Panz., *Pterostichus vernalis* Panz.). Die Atrophie läuft scheinbar auf diesem Stadium sehr rasch ab und findet erst an den stärkeren Adern des Oblongum Widerstand; denn es treten häufiger Formen auf, die cranial von den Vorderrandadern, apical vom Oblongum und anal von den latero-craniad verschobenen Cubital- und Analadern begrenzt werden (*Clivina fossor* L., *Pterostichus vulgaris* L.). Bei weiterer Reduktion fällt auch dieses Hindernis, die Adern atrophieren und die verbleibende Alaefläche wird bis auf die stärkeren Teile der Vorderrandadern reduziert. Es entstehen dadurch spitze schmale Rudimente, wie sie bei *Calathus erratus* Sahlb., *C. fuscipes* Goeze, *Pterostichus diligens* Sturm und vielen *Carabus*-Arten zu finden sind. Ein weiterer Schritt führt zu kleinen, kaum über das ebenfalls verkürzte Metatergum hinausreichende Schüppchen (*Carabus violaceus* L., *C. coriaceus* L.), die schließlich wie bei *Cychrus caraboides* L. vollkommen mit dem Tergum verwachsen und z. B. bei den afrikanischen Gattungen *Mantica* Kol., *Anthia* Web. und *Omus* Eschschtz. überhaupt nicht mehr zu erkennen sind (Oertel, 1924a).

Treten bei einer Art neben der brachypteren Form auch noch macroptere Individuen auf, so spricht man von Dimorphismus, bzw. von Polymorphismus, wenn noch verschiedene Zwischenstufen vorkommen. Die polymorphen Arten werden aber im allgemeinen nicht von den dimorphen getrennt, da wahrscheinlich der viel seltener auftretende Polymorphismus ein Sonderfall des Dimorphismus ist, bei dem die brachypteren Alae eine starke Variationsamplitude aufweisen und z. T. bis zur macropteren Form reichen (Larsen, 1950). Mit fortschreitender Rudimentation und zunehmender Differenz zwischen den beiden extremen Flügelformen verschwindet der Polymorphismus allmählich und ist bei der Mehrzahl der stark reduzierten Arten nicht mehr anzutreffen.

Das Frequenzverhältnis von macropteren zu brachypteren Individuen ist bei den einzelnen Arten nicht einheitlich und schwankt faktisch zwischen den beiden Extremen Macropterie und Brachypterie. Während z. B. bei *Synuchus nivalis* Panz., *Pterostichus vernalis* Panz. und *Calathus ambiguus* Payk. vorwiegend macroptere Individuen auftreten und *Clivina fossor* L. ein beinahe ausgeglichenes Verhältnis aufweist, kommen bei *Pterostichus strenuus* Panz., *Calathus melanocephalus* L. und *C. erratus* Sahlb. nur wenige und bei *Pterostichus vulgaris* L. und *Calathus fuscipes* Goeze nur ganz vereinzelt macroptere Individuen vor (Fig. 34).

Die Verteilung beider Formen scheint außerdem geographische Unterschiede aufzuweisen; denn von einer Anzahl verschiedener Arten aus anderen Gebieten sind deutlich abweichende Verhältnisse bekannt. So kommen z. B. bei *Pterostichus vulgaris* L. in Mitteldeutschland (Magdeburg und Halle

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(Saale) nur 2% macropter vor, während im Riesengebirge nach MAŘAN (1927) alle Vertreter der Art vollgeflügelt sein sollen. Ein unterschiedliches Auftreten weisen auch *Carabus granulatus* L. (OERTEL, 1924a), *Pterostichus diligens* STURM, *Calathus ambiguus* PAYK., *C. erratus* SAHLB. und *Clivina fossor* L. (LINDROTH, 1949) auf.

Im allgemeinen tritt die macroptere Form weit hinter der brachypteren zurück. LINDROTH (1949) fand bei einer ausführlichen Analyse der fennoskandischen Fauna nur vier Arten mit überwiegend macropteren Individuen: *Agonum moestum* DUFT., *Bembidion grapei* GYLL., *Harpalus picipennis* DUFT. und *H. neglectus* DEJ.; bei allen übrigen überwog die brachyptere

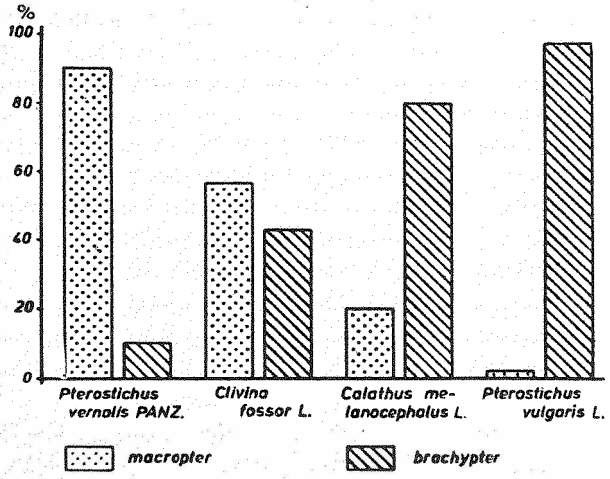


Fig. 34. Graphische Darstellung des unterschiedlichen Frequenzverhältnisses einiger dimorpher Carabiden-Arten

Form. Von den insgesamt 362 Carabiden konnte er 50 dimorphe und polymorphe (= 14%), 49 konstant brachyptere (= 14%) und 263 konstant macroptere Arten (= 72%) nachweisen.

Im östlichen Teil der USA kam DARLINGTON (1936) auf 4% dimorphe und polymorphe Arten, eine Zahl, die sicher durch das geringe ihm zur Verfügung stehende Material zu niedrig ausfiel, da wahrscheinlich der überwiegend in einer Form auftretende Teil nicht erfaßt wurde.

Umfangreichere Untersuchungen dürften, wie LINDROTH (1945a) für Finnland und Schweden bewiesen hat, die Zahl der dimorphen und polymorphen Arten auch in anderen Gebieten und Ländern beträchtlich erhöhen, denn die Ursache der zu niedrigen Angaben dürfte überall die gleiche sein. Auch für Mitteldeutschland kann eine den Tatsachen entsprechende Analyse noch nicht gegeben werden. Das vorliegende Material reicht noch nicht aus und andere brauchbare Beobachtungen liegen nicht in genügender Anzahl vor.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Welche Ursachen dem Dimorphismus und allgemein dem Brachypterimus zu Grunde liegen, ist bisher — obwohl schon von den verschiedensten Seiten her diskutiert — keineswegs geklärt. Allgemein anerkannt und auch gesichert scheint die Auffassung zu sein, daß sich die Brachypterie der Alae als Folge einer „im Laufe der Stammesgeschichte eingeschlagenen Lebensweise, bei der die Flugfähigkeit im Kampf ums Dasein ihre Bedeutung und damit ihren Selektionswert verlor", entwickelt hat „und so dem Machtbereich der Zuchtwahl entzogen wurde" (Rüschkamp, 1927, p. 60). Mit dieser Erklärung ist aber erst die Vorbedingung für den Ablauf der Rudimentation des Flugapparates gegeben. Der Weg zur Kurzflügligkeit selbst führt, wie die zahlreichen Beispiele gezeigt haben, über viele kleine, von macropteren bis zu apteren Carabiden reichende Zwischenstadien. Die von Rüschkamp (1927) kategorisch abgelehnte Möglichkeit, daß Mutationen diese Abänderungen bewirken, steht nur dann mit den beobachteten Tatsachen in Widerspruch, wenn man — wie er und eine Reihe anderer Autoren (Brues, 1908; Ekblom, 1928, 1941, 1949; Lindroth, 1949) — nur eine Großmutation annimmt, die schlagartig das jeweils auftretende Stadium erzeugt. Mit Recht stellt Rüschkamp (1927) die Frage, warum es da unter der rezenten Fauna so viele unterschiedliche Ausbildungsformen gäbe und der Mutationsschritt nicht gleich aptere Formen schaffe.

Wenn es sich tatsächlich um Mutationen handelt, die den Prozeß der Rudimentation verursachen—der heutige Stand der Genetik und der Deszendenztheorie machen diese Auffassung wahrscheinlich — dann müssen es viele mikroevolutive Schritte gewesen sein, die allmählich im Verlaufe der Phylogenie zu den verschiedenen Stadien der rezenten Carabiden geführt haben. Doch dürfte, da die Rudimentation unserer brachypteren Arten offensichtlich in einer stammesgeschichtlich weit zurückliegenden Zeit begann, alle derartigen Erklärungsversuche Spekulationen bleiben; denn die Carabiden traten sogar schon im Miozän und Pliozän flügelreduziert auf (Oertel, 1924a).

Exakt kann diese Frage nur anhand von rezentem Material gelöst werden, das gestattet, durch experimentelle Untersuchungen die Grundlagen der Brachypterie zu klären. Dieses gesuchte Material bietet sich in Form der dimorphen Arten an, die in der Regel in einem bestimmten Verhältnis macroptere und brachyptere Individuen aufweisen. Zu diesem Zweck führte man die verschiedensten Versuche durch, die stets das Ziel verfolgten, die Zusammenhänge zwischen beiden Formen zu klären. Neben den dimorphen Carabiden (Lindroth, 1946: *Pterostichus anthracinus* Ill.) waren es Curculioniden (Jackson, 1928: *Sitona hispidula* Fabr.) und vor allem die dimorphen und polymorphen Heteropteren (Ekblom, 1928, 1941, 1949; Jordan, 1943, 1950; Brinkhurst, 1959, 1960: *Gerris*-Arten), die eingehend daraufhin untersucht wurden. Die Beobachtungen zeigten aber so unterschiedliche Ergebnisse, daß sich vorerst zwei entgegengesetzte Auffassungen herauskristallisierten. Jackson (1928), Ekblom (1928, 1941), Lindroth (1946, 1949) und Brinkhurst (1959) kamen auf Grund von Kreuzungsversuchen, von denen sie allerdings durch Zuchtschwierigkeiten stets nur sehr kleine Kollektive für die Auswertung gewannen, zu der Überzeugung, daß die verschiedenen Alaeformen rein mutativ bedingt sind. Jackson (1928) und Lindroth (1946) fanden, daß sich die Merkmale „brachypter" dominant heterozygot und „macropter" rezessiv homozygot verhalten und die Ver-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

erbung nach der Mendelspaltung erfolgt. LINDROTH (1949) schlußfolgerte aus den gleichartigen Ergebnissen dieser zwei „verwandtschaftlich so weit wie nur möglich voneinander" getrennten Arten, daß „in dem asexuellen Flügeldimorphismus der Käfer überhaupt eine einheitliche Erscheinung zu vermuten" sei (p. 345—346). ECKBLOM (1928, 1941) kam bei *Gerris asper* FIEB. und BRINKHURST (1959, 1960) bei einigen *Gerris*- und *Velia*-Arten ebenfalls zu der Auffassung, daß die verschiedenartige Alaeausbildung genetisch bedingt sein müsse. Doch können alle diese Auffassung vertretenden Autoren, vor allem BRINKHURST (1960) nicht umhin, auch noch Faktoren mit in Erwägung zu ziehen, die offensichtlich exogener Natur sind. Bereits DEWITZ (1902, 1919) hatte niedrige Temperaturen und Blausäure als auslösende Einflüsse für Brachypterie nachgewiesen, und RAMME (1931) vermutete ebenfalls, daß bei *Metrioptera roeselii* HAGENBACH „die Variabilität des Mikroklimas von wesentlicher Bedeutung für das Auftreten der Makropterie sein dürfte" (p. 539).

JORDAN (1943, 1950), der sich besonders mit der Flügelausbildung der mitteldeutschen Wasserwanzen beschäftigte, kam auf Grund jahrelanger Beobachtungen zu dem Ergebnis, daß nach strengen, kalten Wintern der Prozentsatz an macropteren Individuen wesentlich geringer als unter normalen Umständen ist. Weist eine Art zwei Generationen auf, dann „hat die aus überwinternden Tieren hervorgehende Generation mehr oder weniger verkürzte Flügel, die Sommengeneration dagegen gut ausgebildete Deck- und Hautflügel" (JORDAN, 1950, p. 183). ECKBLOM (1949) versucht, diese Beobachtung mit einer unterschiedlichen Empfindlichkeit gegen tiefe Temperaturen zu erklären. Nach ihm soll die Kälteresistenz und allgemein die Vitalität der Brachypteren (*Gerris asper* FIEB.) größer als die der Macropteren sein, so daß die Zahl der Überlebenden bei ungünstigen Umweltfaktoren sich zugunsten der Brachypteren verschiebt. Andere Autoren wiederum (LARSEN, 1930, 1950; LINDROTH, 1949; WIESEND, 1957; BRINKHURST, 1960) stellten außer einer verkürzten Larvalentwicklung keine positiven Auslesewerte bei den Kurzflügeligen fest, so daß JORDANS (1950) Beobachtung dadurch nicht entkräftet werden kann. Auch BRINKHURST (1960) erkannte bei der Mehrzahl der untersuchten *Velia*- und *Gerris*-Arten tiefe Temperaturen als auslösenden Faktor für Brachypterie, vermutet aber die Beeinflussung bereits auf dem Stadium der Oogenese. Diese neuen Ergebnisse berücksichtigend versucht er, beide entgegengesetzten und sicher auch berechtigten Standpunkte zu einer einheitlichen Auffassung zu verarbeiten, da offensichtlich sowohl mutative als auch modifizierende Ursachen für den Dimorphismus und Polymorphismus, wie auch allgemein für den Brachypterismus, verantwortlich sind.

Leider liegen für Käfer, außer den beiden bereits genannten Kreuzungsversuchen, keine weiteren Untersuchungen vor, so daß eine abschließende Beurteilung des Problems noch nicht gegeben werden kann. Eindeutig dagegen sind die Hinweise darauf, daß der Reduktionsprozeß des Flugapparates kein in großen Sprüngen ablaufender Vorgang, sondern eine aus vielen Teilschritten bestehende Veränderung ist, die allmählich die Strukturen bis zum Endstadium der Apterie entdifferenziert. Der Beginn dieses Abbaues wird zwar anatomisch mit der Degeneration der Flugmuskeln eingeleitet, kündigt sich aber schon durch physiologische Funktionsunfähigkeit der Flugmuskeln und durch Fluktuation im Geäder der Alae an. So weist die Mehrzahl der untersuchten Carabiden ein viel ausgeprägteres Variieren des Flügelgeäders auf als andere macroptere Käfer. Besonders solche Arten, deren Flugmuskeln nicht mehr funktionsfähig sind, werden davon betroffen. Sie zeigen sogar häufig Atrophieerscheinungen, die an der Media, dem Cubitus und der Analis auftreten und vor allem das Oblongum und die Zelle 2A betreffen. Nach OERTEL (1924a) weist sie sogar *Calosoma sycophanta* L. auf,

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

so daß auch bei dieser heute noch flugfähigen Art bereits die Anzeichen der Reduktion sich beobachten lassen.

Wenn man außerdem in Betracht zieht, daß bei den 23 wahllos herausgegriffenen macropteren Arten von ungefähr 500 untersuchten Individuen 425, das sind 85%, degenerierte oder überhaupt keine Flugmuskeln besaßen und dadurch flugunfähig waren, dann drängt sich der Eindruck auf, daß bei der Mehrzahl von ihnen und wahrscheinlich insgesamt bei der Familie der *Carabidae* die Reduktion des Flugapparates eingesetzt hat bzw. ihr Beginn sich schon mehr oder weniger stark erkennbar macht. Es wird späteren umfangreicheren Beobachtungen überlassen bleiben, diese nach vorliegenden Untersuchungen berechtigt erscheinende Vermutung, daß die Familie der *Carabidae* sich phylogenetisch auf dem Wege zum Apterismus befindet, zu bestätigen oder zu widerlegen.

V. Ergebnisse

Es wurden die Flugmuskulatur, das Skelett des Metathorax und das Flügelgelenk von 23 konstant macropteren, 12 dimorphen und polymorphen und 9 konstant brachypteren Carabiden-Arten, deren Wahl vorwiegend durch die Häufigkeit in der heimischen Fauna bestimmt wurde, unter dem Gesichtspunkt der Rudimentation des Flugapparates untersucht. Dabei zeigten sich folgende Ergebnisse:

1. Die Mehrzahl der geflügelten Individuen weisen, unabhängig davon, ob es Vertreter von konstant macropteren oder dimorphen und polymorphen Arten sind, keine funktionsfähigen Flugmuskeln auf.

2. Ihr Aufbau geht wahrscheinlich schrittweise vor sich. Es finden sich bei gleichaltrigen Tieren die verschiedensten Ausbildungsformen nebeneinander, so daß eine unterschiedliche Muskelanlage angenommen werden muß.

3. Die einmal angelegte Flugmuskelstärke bleibt vermutlich erhalten und wird nur in wenigen Fällen in geringem Maße abgebaut. Als Ursachen für diese individuelle Degeneration werden das Alter des Tieres und die Erzeugung der Geschlechtsprodukte vermutet.

4. Histologisch äußert sich die Degeneration im Abbau der Myofibrillen und der Myochondrien, wobei gleichzeitig die charakteristische Querstreifung verloren geht. Die faserigen Reste werden von den Sarcolemma gebildet, die z. T. noch gewisse granuläre Einschlüsse aufweisen.

5. Die Flugmuskeln der wenigen vollausgebildeten Individuen dürften, soweit das aus dem geringen zur Verfügung stehenden Material ersichtlich war, das ganze Imaginalleben über erhalten bleiben. Derartige Käfer können sicher auch fliegen und haben die in der Literatur weit verbreitete unrichtige Ansicht, daß alle macropteren Carabiden-Arten auch flugfähig sind, verursacht.

6. Die brachypteren Individuen besitzen keine Flugmuskeln mehr; ihre Reste liegen in der Regel als faserige Strukturen in hypertrophisch entwickeltem Fettgewebe.

7. Die Flügelgelenkmuskeln sind unabhängig vom Stande der Flugmuskeldegeneration bei allen macropteren und dimorphen und polymorphen Arten voll ausgebildet. Ihr Abbau setzt erst bei konstant brachypteren Formen ein und läuft parallel mit der Verfestigung des tergo-pleuralen Gelenkbereichs.

8. Bifunktionelle Flug- und Flügelgelenkmuskeln werden von der Degeneration nicht oder nur indirekt durch die infolge der Brachypterie eingetretenen Gestaltsveränderung beeinflußt.

9. Der Abbau der Flugmuskeln kann als der sichtbare Beginn des Entflügelungsprozesses gewertet werden, so daß die weit verbreitete Ansicht, der erste Schritt zur Rudimentation sei die Entstehung der Brachypterie, in Frage gestellt ist.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

10. Die Reduktion der Alae verläuft über verschiedene, bei den rezenten Arten noch nachweisbare Stufen. Sie beginnt an den unverstärkten Membranen und findet erst an den Adern stärkeren Widerstand, so daß die Mehrzahl der größeren Rudimente im Spitzenteil vom Oblongum begrenzt werden. Ist dieses Hindernis überwunden, so schwindet die Flügelfläche wieder schneller und das Ergebnis sind kleine, schmale, spitze Formen, wie sie bei den meisten konstant brachypteren Arten auftreten. Die weitere Reduktion führt über kleine runde Schüppchen bis zur Apterie.

11. Während der Reduktion des Flügels atrophieren und verwachsen allmählich die Flügelgelenksklerite und stellen nach fortgeschrittener Rudimentation eine unbewegliche Verbindung einerseits zwischen Tergum und Pleurae und andererseits zwischen ihrer Verwachsungsstelle und dem Alaerest her.

12. Mit fortschreitender Reduktion setzt die Entdifferenzierung des gesamten Metathorax ein. Es werden sowohl das Tergum und die Pleurae als auch das Sternum betroffen. Das Endergebnis ist ein schmaler, nur noch die Hinterbeine tragender Ring.

13. Die Entdifferenzierung des Flugapparates wird von einem Gestaltswandel begleitet, der bei den *Carabini* zum cychroiden und bei den *Hapralinae* zum abacoiden Bautyp führt.

Zusammenfassung

Die Arbeit beschäftigt sich mit der Ausbildung des Metathorax bei Carabiden. Es wurden alle am aktiven Flug beteiligten Elemente untersucht und ihre Veränderungen bei den verschiedenen Brachypteriestadien erfaßt. Die Rudimentation des Flugapparates beginnt offensichtlich mit der Rückbildung der Flugmuskeln, so daß Flugunfähigkeit eintritt. Die individuelle Degeneration der angelegten Flugmuskeln ist unerheblich und nicht in allen Fällen nachzuweisen. Ihr histologischer Abbau wird beschrieben. Brachyptere Individuen besitzen keine Flugmuskeln mehr, dagegen sind Flügelgelenkmuskeln in abnehmender Zahl bis zu stärksten Rudimentationsstadien nachzuweisen. Der skelettale Abbau beginnt mit der Reduktion der Alae und ihrer Basalgelenke, greift dann auf Tergum und Pleura über und setzt sich sogar im sternalen Bereich fort, so daß ein schmaler, nur noch die Hinterextremitäten tragender Ring sich herausbildet.

Summary

The above publication deals with the structures of metathorax in Carabid beetles. There were studied all parts joined in active flight as like as their changes occuring in the various brachypterous stages. The rudimentation of the flight apparatus apparently begins with the reduction of the flight muscles, laeding to the loss of flight capacity. The individual degeneration of flight muscles is insignificant and not continually evident. Histological features of muscle breakdown are described. Brachypterous individuals have no flight muscles left, but there are traceable flight joint muscles of decreasing number down to stages of most significant rudimentation. The skeleton breakdown begins with the reduction of alae and their basal joints, encroaching on tergum, pleura, and even the sternal range, thus forming a narrow ring, which bears nothing else but the hind legs.

Резюме

Работа занимается образованием метаторакса у *Carabidae*. Исследовались все элементы, участвующие в активном полете и определялись изменения этих элементов в различных стадиях брахиптерии. Рудиментация летного аппарата, повидимому, начинается обратным развитием летных мышц, так что наступает неспособность к полету. Индивидуальная дегенерация заложенных летных мышц незначительна и ее не во всех случаях можно доказать. Описывается их гистологическое расщепление. Брахиптарные особи уже не обладают летными мышцами, но мышцы суставов крыльев в убывающем количестве до высших стадий рудиментации доказуемы. Расщепление скелета начинается редукцией Alae и их базальных суставов, затем оно переходит на Tergum и Pleura и распространяется даже на область грудины, так что образуется узкий сегмент, который носит только задние конечности.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Anhang

Tabelle 4. Liste der in der Arbeit verwendeten Abkürzungen

Ab	Analbogen
An	Analis
Bas	Basalare
C	Costa
ElL	Elytrenlänge
Epm	Epimerum
Epst	Episternum
EpstH	Episternumhöhe
EpstL	Episternumlänge
Fu	Furca
hTgf	hinterer Tergalgelenkfortsatz
hTh	hinterer Tergalhebel
Lig	Flügelligament
MtB	Metatergumbreite
MtL	Metatergumlänge
M. stgm.	Stigmenmuskel
P_1	Pterale 1
P_2	Pterale 2
P_3	Pterale 3
pl. Flgk	pleuraler Flügelgelenkkopf
PN	Postnotum
R	Radius
Sc	Subcosta
Sct	Scutum
Sk	Sehnenkappe
Sub	Subalare
T	Tergum
Ta	Tergalarm
VM	Vermittlungsplatte
vTh	vorderer Tergalhebel

M.p.-p.	Musculus metaphragmo-mesophragmalis
M.p.-n.	Musculus metaphragmo-metanotalis
M.bst.-n.	Musculus basisterno-metanotalis
M.bc.-n.	Musculus basicoxo-metanotalis
M.mc.-n.	Musculus merocoxo-metanotalis
M.tr.-bas.	Musculus metatrochantino-basalaris
M.ep.-sub.	Musculus metepimero-subalaris
M.mf.-pn.	Musculus metafurco-metapostnotalis
M.psc.-pl.	Musculus praescuto-metapleuralis
M.pal.-bas.	Musculus praealaro-basalaris
M.pl.-mpt.a.	Musculus metapleuro-mesopteralis anterior
M.pl.-mpt.p.	Musculus metapleuro-mesopteralis posterior
M.con.-sub.	Musculus metacondylo-subalaris
M.mf.-mc.	Musculus metafurco-merocoxalis

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

Tabelle 5. Versuch einer Homologisierung der Flug- und Flügelgelenkmuskeln

Bauer 1910 u. Rüschkamp 1927	Wiesend 1957	v. Kéler 1956	vorliegende Arbeit	Ursprung und Insertion	Funktion
M. metathoracis medianus	III dlm_1	M. metaphragma-mesophragmalis	M. metaphragmo-mesophragmalis	U: Metaphragma u. Postnotum I: Mesophragma u. Scutum	Indirekter Flügelsenker, erhöht Wölbung des Scutum
M. lateralis metathoracis posterior	III $dlm_{2,3}$	M. metaphragmametanotalis	M. metaphragmometanotalis	U: Metaphragma I: V-Leiste des Metatergum	Wahrscheinlich indirekter Flügelheber
M. lateralis metathoracis anterior	III dvm_1 (?)	M. basisternometanotalis	M. basisternometanotalis	U: Basisternum u. Sternalkamm I: Vorderer Teil der Scutumwölbung	Indirekter Flügelheber und -senker
M. lateralis metathoracis medius	III dvm_4	M. basicoxametanotalis	M. basicoxometanotalis	U: Basicoxa des Hinterbeins I: Hinterer Teil der Scutumwölbung	Indirekter Flügelheber und -senker
M. coxo dorsalis	III $dvm_{6.7}$	M. meroxocametanotalis	M. merocoxometanotalis	U: Hinterrand der Coxa mit langer dünner Sehne I: Hinterer Tergalhebel des Metanotum	Soll direkter Flügelheber sein, bifunktionell: Beweger der Coxa
M. extensor alae anterior	III $pm_{1.2}$	M. metatrochantino-basalaris	M. metatrochantino-basalaris	U: Sternum u. vordere Coxalfalte I: Basalare mit großer Sehnenkappe	Direkter Flügelsenker und Entfalter des Flügels
M. extensor alae posterior	III pm_3	M. metepimerosubalaris	M. metepimerosubalaris	U: Mit breitem Ansatz an Innenseite der Coxa I: Subalare mit großer Sehnenkappe	Direkter Flügelsenker und Entfalter des Flügels

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Bauer 1910 u. Rüschkamp 1927	Wiesend 1957	v. Kéler 1956	vorliegende Arbeit	Ursprung und Insertion	Funktion
M. furco-dorsalis metathoracis	?	M. metapodema-furcalis (?)	M. metafurco-metapostnotalis	U: Lateraler Furcaast I: Hinterrand des lateralen Postnotum	Festigt Stellung der Furca und stabilisiert wahrscheinlich laterales Tergum
M. relaxator alae	III pm_{10}	M. praealaromet-episternalis (?)	M. praescuto-metapleuralis	U: Mit Sehnenkappe ligamentös am Praescutum I: Vorderdorn des pleural. Flügelgelenkkopfes	Zieht pleuralen Flügelgelenkkopf mediad und beienflußt Flügelstellung
M. relaxator extensoris	III pm_9	M. praealaromet-episternalis (?)	M. praealaro-basalaris	U: Laterale Scutumwölbung I: Sehnenkappe des Basalarmuskels	Drehung der Sehnenkappe und Lösung des Sperrgelenks, wahrscheinlich bifunktionell als Festiger des tergopleuralen Gelenks
Mm. flexores alae	III pm_5	M. metapleuro-mesopteralis	M. metapleuro-mesopteralis anterior et posterior	U: Innenkamm des pleuralen Flügelgelenkkopfes bzw. Episternumfläche I: Mit getrennten Sehnen am Mesopterale (Pterale 3)	Klappt das Pterale 3 um 180° nach innen und leitet die Faltung des Flügels in die Ruhelage ein
?	?	M. metacondylus-meta-pleuralis (?)	M. metacondylo-subalaris	U: Metacondylus, am Rande des 1. Abdominalstigma I: Sehnenkappe des Subalare	Steht wahrscheinlich im Dienste der Flügelbewegung, ist aber sicher auch noch bifunktionell als Stigmenmuskel tätig

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Literatur

ATZINGER, L., Vergleichende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Ausbildung der Flügel, der Flugmuskulatur und des Flugvermögens bei Feldheuschrecken. Zool. Jahrb. Anat., **76**, 199—222, 1957.

BAUER, A., Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Ztschr. wiss. Zool., **95**, 594—646, 1910.

BRINKHURST, R. O., Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera, Heteroptera). Journ. anim. Ecol., **28**, 211—230, 1959.

—, Studies on the functional morphology of *Gerris najas* DEGEER (Hem. Het. Gerridae). Proc. zool. Soc. London, **133**, 531—559, 1960.

BRUES, C. T., Is Mutation a Factor in the Production of Vestigial Wings among Insects? Journ. New York ent. Soc., **16**, 45—52, 1908.

BURMEISTER, F., Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer. **1**, Krefeld, 1939.

CHAPMAN, J. A., Flight-muscle changes during adult life in a Scolytid beetle. Nature, London, **177**, 1183, 1956.

COMSTOCK, J. H. & NEEDHAM, J. G., The wings of Insects. Ithaca, N. Y., 1918.

DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 7. Teil. Coleoptera oder Käfer. I: MROZEK-DAHL, T., *Carabidae* (Laufkäfer) 210 pp., Jena, 1928.

DARLINGTON, P. J., Variation and atrophy of flying wings of some Carabid beetles. Ann. ent. Soc. Amer., **29**, 136—179, 1936.

DELKESKAMP, K., Die flugunfähige Gattung Plagiopisthen (Erotyl. Col.). Rev. zool. bot. Afr., **25**, 305—323, 1934.

DEWITZ, H., Über rudimentäre Flügel bei den Coleopteren. Zool. Anz., **6**, 315—318, 1883.

DEWITZ, J., Der Apterismus bei Insekten, seine künstliche Erzeugung und seine physiologische Erklärung. Arch. Anat. Physiol.; Abt. Physiol., 61—67, 1902.

—, Über die Entstehung rudimentärer Organe bei den Tieren. Zool. Jahrb., Physiol., **36**, 231—244, 1919.

EKBLOM, T., Vererbungsbiologische Studien über Hemiptera-Heteroptera. I. *Gerris asper* FIEB. Hereditas, **10**, 333—359, 1928.

—, Untersuchungen über den Flügeldimorphismus bei *Gerris asper* FIEB. Notul. ent. Helsingfors, **12**, 49—63, 1941.

—, Neue Untersuchungen über den Flügelpolymorphismus bei *Gerris asper* FIEB. Notul. ent. Helsingfors, **29**, 1—15, 1949.

EUSCHER, H., Das Chitinskelett von *Dytiscus marginalis*. Inaug. Diss. Marburg, 1910.

FRANZ, E., Über Flügelrückbildung bei Insekten. Natur & Volk, **73**, 14—21, 1942.

GEILER, H., Zur Ökologie und Phänologie der auf mitteldeutschen Feldern lebenden Carabiden. Wiss. Ztschr. Univ. Leipzig, Math.-Nat. Reihe, **6**, 35—53, 1956/57.

GERSDORF, E., Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft. Zool. Jahrb., Syst., **70**, 17—86, 1937.

HASS, W., Über die Flügel von *Carabus granulatus* L. Berl. ent. Ztschr. **58**, 236—238, 1913.

—, Die Asymmetrie der Flügelrudimente bei *C. auratus* L. Zool. Anz., **44**, 292—297, 1914.

HERBST, H. G., Studien über die Flügeldecken der Rutelinen und Cetoniinen (Coleoptera Scarabaeidae). Das Elytralgelenk. Zool. Jahrb., Anat., **72**, 1—66, 1952.

HESSE, R. & DOFLEIN, F., Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. **1**. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. 2. Aufl. 878 pp., Jena, 1935.

HINTON, H. E., How the indirect flight muscles of insects grow. Sci., Progress, **47**, 321—333, 1959.

HOFFMANN, A., Vertikale Verbreitung der Caraben. Ent. Anz., **5**, 57—60, 1925.

HOLSTE, G., *Calosoma sycophanta* L. Ztschr. angew. Ent., **2**, 413—421, 1915.

JACKSON, D. J., The inheritance of long and short wings in the weevil (*Sitona hispidula*), with a discussion of wing reduction among beetles. Trans. R. Soc. Edinb., **55**, 665—735, 1928.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

JACKSON, D. J., Observation on the flight muscles of *Sitona* weevils. Ann. appl. Biol. Cambridge, **20**, 731—770, 1933.

—, Observation on the capacity for flight of water beetles. Proc. R. ent. Soc. Lond., (A) **27**, 57—70, 1952.

—, Observation on flying and flightless water beetles. J. Linn. Soc. London, **43**, Nr. 289, 18—42, 1956.

JOHNSON, B., Flight muscle autolysis and reproduction in aphids. Nature, London, **172**, 813, 1953.

—, Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. Journ. Insect Physiol., **1**, 248—256, 1957.

—, Studies on the degeneration af the flight muscles of alate aphids. II. Histology and control of muscle breakdown. Journ. Insect. Physiol., **3**, 367—377, 1959.

JORDAN, K. H. C., Zum Flügelpolymorphismus von *Gerris odontogaster* ZETT. Arb. morphol. taxon. Ent., **10**, 157—163, 1943.

—, Der Einfluß von strengen Wintern auf die Flügelausbildung bei deutschen Wasserläufern (Hem. Het. *Gerridae*). Forsch. Fortschr., **26**, 182—184, 1950.

KARNY, H., Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jahrb., Physiol., **33**, 27—40, 1913.

KÉLER, ST. v., Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. 2 Aulf. Berlin, 1956.

KEMPERS, K. J. W. B., Abbildungen von Flügelgeäder der Coleopteren. Ent. Mitt., **12**, 71—115, 1923.

—, Das Flügelgeäder der Käfer. Ent. Mitt., **13**, 45—63, 1924.

KIELICH, J., Beiträge zur Kenntnis der Insektenmuskeln. Zool. Jahrb. Anat., **40**, 515—536, 1918.

KRUMBIEGEL, I., Untersuchungen über die Einwirkung der Fortpflanzung auf Altern und Lebensdauer der Insekten, ausgeführt an *Carabus* und *Drosophila*. Zool. Jahrb., Anat., **51**, 111—162, 1929.

—, Die Rudimentation. Eine monographische Studie. 144 pp., Stuttgart, 1960.

LA GRECA, M., Riduzione e scomparsa delle ali negli insetti Pterigoti. Arch. zool. Ital., **39**, 361—440, 1954.

LARSEN, O., Welche Bedeutung hat ein Verlust des Flugvermögens für die lokale Verbreitung der Wasserhemipteren? Ztschr. wiss. Insektenbiol., **25**, 157—167, 1930.

—, Der Thorax der Heteropteren, Skelett und Muskulatur. Lunds Univ. Arsskr., N. F., **41**, 1—96, 1945a.

—, Das thorakale Skelettmuskelsystem der Heteropteren. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenthorax. Lunds Univ. Arsskr., N. F., **41**, 1—83, 1945b.

—, Ein *Carabus clathratus* L. mit hochgradig asymmetrischer Entwicklung der Alae. Opusc. entomol., **14**, 113—119, 1949.

—, Die Veränderungen im Bau der Heteropteren bei der Reduktion des Flugapparates. Opusc. entomol., **15**, 17—51, 1950.

—, Die Flugorgane der Gyriniden (Col.). Opusc. entomol., **19**, 5—17, 1954.

LARSSON, S. G., Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Ent. Medd., **20**, 277—560, 1937—40.

LEECH, H. B., Dimorphism in the flying wings of a species of water beetle, *Agabus bifarius* (KIRBY). Ann. ent. Soc. America, **35**, 76—80, 1942.

v. LENGERKEN, H., Coleoptera. In: Schulze, P., Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin, 1938.

LETZNER, K., Systematische Beschreibung der Laufkäfer Schlesiens. Ztschr. Ent. Breslau, **1—6**, 1—292, 1847—52.

LINDROTH, C. H., Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. Spezieller Teil. Göteborg. Kgl. Vetensk. Vitterhets-Samh. Handl. F. 6, Ser. B. 4/1, 1—709, 1945a.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

LINDROTH, C. H., Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. Die Karten. Göteborg. Kgl. Vetensk. Vitterhets-Samh. Handl. F. 6, Ser. B. 4/2, 1—277, 1945b.

—, Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. Hereditas, **32**, 37—40, 1946.

—, Die fennoskandischen *Carabidae*. Eine tiergeographische Studie. Allgemeiner Teil. Göteborgs Kgl. Vetensk. Vitterhets-Samh. Handl., (6), B **4** No. 3, 1—911, 1949.

MAŘAN, J., The study of the rudiments of wings by the genus *Pterostichus*, *Poecilus*, *Abax* and *Molops* (Col.Carabidae). Sbornik ent.Odd. Nar. Mus. Praze, **5**, 121—139, 1927.

MARINELLI, W., Über die Bedeutung des Flugvermögens der Tiere. Biologia Generalis, **5**, 119—156, 1929.

OERTEL, R., Studien über Rudimentationen. Ztschr. Morphol. Ökol., **1**, 38—120, 1924a.

—, Zur Terminologie des Adephagenflügels. Ztschr. Morphol. Ökol., **1**, 793—830, 1924b.

POISSON, R., Contribution à l'etude des Hemiptères aquatiques. Bull. biol. France Belg. **58**, 49—204, 1924.

PÜSCHING, R., Bemerkungen zur Arbeit H. Karny's: Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jahrb. Physiol., **34**, 515—542, 1914.

RAMME, W., Verlust oder Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypterer Orthopterenarten. Biol. Zentralbl., **51**, 533—540, 1931.

REID, J. A., The thorax of the wingless and shortwinged Hymenoptera. Trans. R. ent. Soc. London, **91**, 367—446, 1941.

REITTER, E., Fauna germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. **1**, Stuttgart, 1908.

RÜSCHKAMP, F., Der Flugapparat der Käfer. Vorbedingung, Ursache und Verlauf seiner Rückbildung. Zoologica, **28**, Heft 75, 1—88, 1927.

—, Zu BORN's „geflügelten Caraben". Ent. Mitt., **15**, 246—248, 1926.

SCHÄFER, E. A., The minute structure of the muscle-fibril. Anat. Anz., **21**, 474—477, 1902.

SHARP, D., Notes on the wings of Coleoptera. I. The British Species of *Pterostichus*. Entomologist, **46**, 82—87, 1913.

SNODGRASS, R. E., The Thorax of Insects and the articulation of the wings. Proc. U. S. Mus., **36**, 511—595, 1909.

STELLWAAG, F., Der Flugapparat der Lamellicornier. Ztschr. wiss. Zool., **108**, 359—429, 1914.

TIEGS, O. W., The flight muscles of insects. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, **238**, 221—347, 1955.

TIETZE, F., Die Flügel der Coleopteren unter Berücksichtigung der Reduktion. Staatsexamensarbeit Zoologisches Institut Halle (Saale), unveröffentlicht, 1957.

VERHOEF, C., Einige Bemerkungen über die deutschen Calathus-Arten. Ent. Nachr., **17**, 321—325, 1891.

VOSS, FR., Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. Ztschr. wiss. Zool., **78**, 268—521, 645—759, 1905.

—, Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. 23. Verh. Dtsch. Zool. Ges., p. 118—142, 1913.

—, Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. 2. Abhandl. 24. Verh. Dtsch. Zool. Ges., p. 59—90, 1914.

WEBER, H., Skelett, Muskulatur und Darm der Schwarzen Blattlaus, *Aphis fabae* SCOP. Zoologica, **28**, Heft 76, 1—120, 1928.

—, Lehrbuch der Entomologie. 726 pp., Jena, 1933.

—, Grundriß der Insektenkunde. Dritte überarbeitete Auflage. 428 pp. Stuttgart, 1954.

WIESEND, T., Die postembryonale Entwicklung der Thorax-Muskulatur bei einigen Feldheuschrecken mit besonderer Berücksichtigung der Flugmuskeln. Ztschr. Morphol. Ökol., Tiere, **46**, 529—570, 1957.

WINKLER, A., Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Wien, 1924—1932.

ZEBE, E., Die Muskeln der Insekten. Ein Beispiel für extreme Spezialisierung in Funktion und Struktur. Umschau, **60**, 40—43, 1960.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.13.1-2.88-167

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: 13

Autor(en)/Author(s): Tietze Franz

Artikel/Article: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur (Coleoptera: Carabidae). 88-167