

Die Alula der Käfer.

Von Privatdozent Dr. F. Stellwaag, Erlangen.

Mit 22 Textfiguren.

Während der Untersuchung des Flugapparates der Adephagen fielen mir beim Studium der Literatur allerlei Angaben über die Alula von *Dytiscus* und *Hydrophilus* auf. Ich fand, daß die meisten Forscher auf die alten Entomologen zu Beginn des vorigen Jahrhunderts zurückgingen, und daß weder Kolbe (5) noch Berlese (3) noch irgend ein anderer Autor die Kenntnis dieser eigenartigen membranösen Chitinlappchen am Grunde der Deckflügel erweitert hatte. Nur Schulze (7) hat sie auch bei *Calosoma sycophanta* L. gefunden. Da über ihre Bedeutung verschiedene abweichende Theorien aufgestellt waren, wollte ich mir selbst über die Eigenschaften, das Vorkommen und die physiologische Rolle Klarheit verschaffen.

Wer die morphologische Bedeutung der Alula erkennen will, muß zuerst über die Eigenschaften des ganzen Flügels orientiert sein. Er stellt nichts anderes vor, als eine Ausbuchtung der Lateralmembran zwischen Tergum und Pleuron, gleichgültig, ob er als elastische Membran oder als starrer Deckflügel ausgebildet ist. Seine dorsale Lamelle setzt sich auf das Tergum fort, seine ventrale geht in das Pleuron über. Am Ende der Entwicklung sind die beiden Lamellen verschieden chitinisiert. Entweder zeigen sie nur eine spangenartige Versteifung in verschiedener Stärke und nach verschiedenen Richtungen = Adern der häutigen Flügel, oder die Chitinisierung hat auf der ganzen Fläche stattgefunden = Deckflügel der Käfer. Stets wechseln an der Wurzel harte Chitinplättchen mit weichen Membranen ab, eine notwendige Einrichtung für die Beweglichkeit des Flügels, wie ich an anderer Stelle dargetan habe (8).

Für die weitaus größte Zahl der Käfer ist charakteristisch, daß die orokaudal gemessene Länge der Achsel des Deckflügels geringe Maße zeigt gegenüber der Distanz Sutura-Schulterecke. Das mögen folgende Zahlen erläutern, die eine Auswahl von zahlreichen Messungen darstellen.

	Länge der Achsel	Entfernung Sutura- Schulterecke	Verhältnis
<i>Rhagium inquisitor</i> . . .	1 mm	4 mm	1 : 4
<i>Lymexylon navale</i> L. . .	0,5 "	1,9 "	1 : 3,8
<i>Lucanus cervus</i> L. . .	3 "	10 "	1 : 3,33
<i>Cybister laterimarginalis</i> Degeer	2,4 "	7,9 "	1 : 3,3
<i>Hydrous piceus</i> L. . .	2,2 "	7 "	1 : 3,2
<i>Cicindela sylvatica</i> L. . .	1,2 "	3,3 "	1 : 2,7

Die letzte Rubrik mit den Zahlen der Verhältnisse zeigt, daß dieses nie unter 2,5 herunter geht, auch bei *Lymeria* nicht, wo die Deckflügel außerordentlich schmal sind. Am kleinsten von allen angeführten Arten ist das Verhältnis bei denen, die im Besitz einer Alula sind.

Die geringe Länge der Achsel findet ihre Erklärung in der mechanischen Inanspruchnahme und in ihren verschiedenen Aufgaben. Während der Ruhe liegt der Deckflügel in der Längsrichtung des Körpers auf dem Stamm. Beim Fluge wird er nicht nur in horizontaler Richtung vorgezogen, er erfährt auch eine Drehung und Hebung in vertikaler Richtung, so daß der vorher wagrecht gelegene Flügel schief nach hinten und oben absteht, wobei man von vorn die Unterfläche zum Teil überschauen kann.

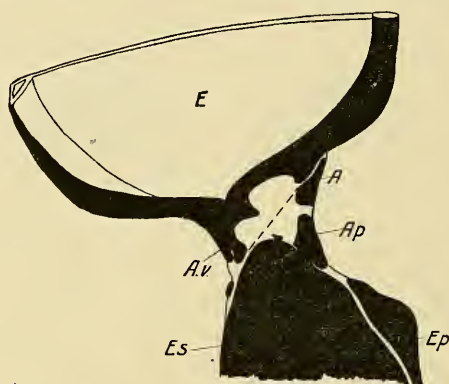


Fig. 1. Ansicht der ventralen Platte des rechten Deckflügels und seiner Achsel von *Lucanus cervus* L. ♂. $V=5:1$. A Achselfeld, Ap Achselfeiler, Av Ventrale Apophyse der Elytrenachsel, E Elytrenfläche, Es Episternum, Ep Epimeron.

Die Hebung und Drehung geht naturgemäß am besten vor sich, wenn das Gelenk möglichst schmal ist, d. h. wenn die Anheftungsstelle des Flügels, die Achsel oder Wurzel, sehr kurz ist. Daher gilt allgemein der Satz: Je mannigfaltiger die Bewegungen sind, die ein Flügel auszuführen hat, desto stärkere Konzentration weist der Gelenkbezirk auf. Beim Vorderflügel der Käfer konvergieren die Ränder nach der Wurzel zu sehr stark, während dies bei den Orthopteren, auf die später noch hingewiesen werden wird, nur in beschränktem Maße der Fall ist.

Die Flügelachsel ist der Sitz der Alula. Sie befindet sich am Grunde der Flügeldecken oder am Hinterrand der Elytrenbasis, wie man ganz allgemein angegeben findet. Um ihre Anheftungsstelle zu studieren, ist es bei der Kleinheit der Achsel-

elemente notwendig, den Flügel vorsichtig in die extreme Hochstellung zu bringen und zum Vergleich eine Wurzel ohne Alula zu untersuchen. Der Klarheit halber beginne ich mit der Schilderung eines solchen Falles und wähle dazu *Lucanus cervus* L. (Fig. 1.)

An der Unterseite der Flügelachsel fallen zunächst mehrere harte Chitinbezirke in der Membran zwischen der eigentlichen steifen Elytrenfläche (*E*), und dem Episternum (*Es*) auf. Oral wird die Achsel von der ventralen Apophyse (*A. v.*) begrenzt, die sich beim Zurücknehmen des Flügels hinter dem oberen Teil des Episternum (*Es*) verbirgt, und daher bei geschlossenen Flügeln von außen nicht sichtbar ist. Auch die kaudale Kante ist versteift, und zwar unterhalb des Umschlagsrandes des Elytron durch das

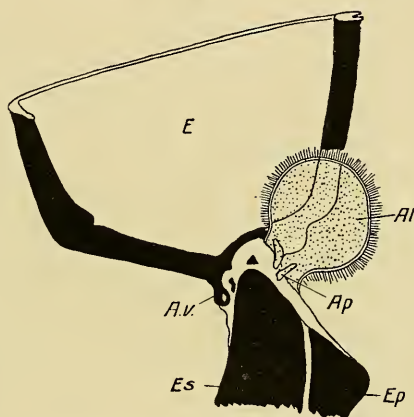


Fig. 2. Die gleiche Ansicht wie Fig. 1 von *Dytiscus marg. L.*
Buchstabenbezeichnungen wie in Fig. 1. $V=5:1$. *Al* Alula.

Achselfeld (*A*), das sich von der Dorsalseite der Wurzel herumlegt. Darunter schließt sich der kräftig chitinisierte Achselpfeiler (*Ap*) an, der ebenfalls die Kante umfaßt. Die Fläche zwischen Vorder- und Hinterkante der Achsel bleibt weich und membranös, weil sie nicht wie die Sklerite bei den Aktionen des Flügels durch Druck oder Zug stark in Anspruch genommen wird. Ihre Flächenausdehnung läßt sich aus der Fig. 1 ohne weiteres ablesen. Vergleichen wir damit eine Flügelachsel mit einer Alula etwa von *Dytiscus* (Fig. 2). Im wesentlichen finden sich hier die gleichen Sklerite, aber Achselfeld und Achselpfeiler scheinen nur von der Dorsalseite her durch und umgreifen nicht die hintere Kante. Die Gelenkmembran zwischen den Achselplättchen zieht sich nach hinten zu einem Lappen, eben zur

Alula aus. Ihre Ansatzlinie verläuft also den hinteren Gelenkstücken entlang und setzt dann noch auf den lateralen Rand der Elytrenfläche über. Nimmt man ohne besonderen Kunstgriff die Flügel aus dem Thorax heraus, so reißt die Alula längs dieser Linie ab und bleibt an dem Grund des Flügels hängen. Wie aus der Figur 2 hervorgeht, schließt die Alula nach dem Episternum zu nicht mit dem Achselpfeiler ab, sondern setzt sich über diesen fort, um erst weiter abdominalwärts mit der Lateralmembran und der Intersegmentalhaut zwischen Meso- und Metathorax zu verschmelzen. Somit wird durch ihre Anwesenheit die Längenausdehnung der Achsel an der Übergangsstelle zum Pleuron ein Stück weit verlängert, so daß der Deckflügel breiter dem Thorax aufsitzt, als bei solchen Käfern, denen eine Alula zukommt. (Vergl. die oben mitgeteilten Zahlen.)

Die Alula des *Dytiscus* unterscheidet sich in manchen Punkten von der des *Hydrophilus*. Bei *Dytiscus* mehr kreisförmig, hat sie hier die Form einer Birne und ihre Übergangszone zur Lateralmembran ist weniger lang (Fig. 16 Seite 425), da ihre Umrisslinie gegen den Pfeiler ziemlich stark einschneidet. Der Rand zeigt keine besonderen Eigenschaften. Bei *Dytiscus* dagegen ist er durch eine stark querverunzelte Röhre verstärkt und mit längeren Chitinhaaren dicht befranst. Hoffbauer (4) hat festgestellt, daß in den Alulae keine Tracheen vorhanden sind. Damit stimmt auch überein, daß Willy Alt (2), der den Tracheenverlauf im *Dytiscus*-Körper sehr genau verfolgt hat, keine Verzweigungen in den Alulae angibt. Sie bilden auch nicht die Ansatzstellen für Muskeln (siehe Hoffbauer S. 623), da der in der Achsel am weitesten hinten befindliche Muskel, der Extensor Elytri posterior, am Achselpfeiler inseriert.

Bei hochgestellten Deckflügeln stehen die Sklerite der Achsel in gleicher Ebene wie die Elytronfläche, und die Alula spannt sich in dieser Lage im Scheitel des Winkels zwischen Deckflügel und Mesopleuron aus. (Fig. 2.) Wird dagegen der Flügel nach hinten bewegt, um das Abdomen zu bedecken, dann faltet sich die Achsel etwa längs der bei *Lucanus* (Fig. 1) eingezeichneten, schief von vorn unten nach hinten oben verlaufenden Linie. Der Achselpfeiler wird vollständig gegen das Achselfeld umgelegt und damit auch die Alula, da sie an ihm ansetzt. In der Ruhelage der Deckflügel liegt die Alula horizontal zwischen ihm und dem Thorax. Bricht man einem alten getrockneten Käfer die Elytren aus, so kann man gegebenenfalls die Alulae als zwei kleine, in der Medianlinie des Körpers fast zusammenstoßende, flügelartige Lamellen flach auf dem Thorax ausgebreitet sehen. Gewöhnlich aber bleiben sie am Grunde des Deckflügels hängen, und

man bekommt Präparate, wie sie in den Figuren 3—17 gezeichnet sind.

Um das Vorkommen der Alulae in der Ordnung der Käfer festzustellen, habe ich etwa 700 Käfer von 34 Familien untersucht. Ein Verzeichnis der Familien und Spezies, bei denen ich die Alulae gefunden habe, lasse ich hier folgen.

I. Abteilung; Adephaga.

Familien:

1. *Cicindelidae*.

- Cicindela hybrida* L.
- *silvatica* L.
- *campestris* L.
- *maritima* Latr.

2. *Carabidae*.

- Omophron limbatus* Fbr. Alula klein.
- Calosoma sycophanta* L.
- *inquisitor* L.
- Carabus coriaceus* L.
- *intricatus* L.
- *violaceus* var. *purpurascens* Fbr.
- *interstitialis* L.
- *auronitens* Fbr.
- *auratus* L.
- *granulatus* L.
- *cancellatus* Illig.
- *Ullrichi* Germ.
- *nemoralis* Müll.
- *glabratus* Payk.
- Leistus rufimarginatus* Duftsch.
- Nebria hemprichii*.
- *psammodes* (Rossin).
- Bembidion fulvipes* Strm.
- Calathus fuscipes* Goetze.
- *ambiguus* Payk.
- Sphodrus leucophthalmus* L.
- Ophonus sabulicola* Panz.
- Pterostichus melas* Creutz.
- *loricatus*.
- *caspicus*.

Molops elatus Fbr.

Dromius agilis F.

3. *Halipilidae*.

- Halipilus lineatocollis* Mrsh.
- Cnemoditus caesus* Dft.

4. *Hygrobiiidae*.

Hygrobia tarda Hrbst.

5. *Dytiscidae*.

- Hyphydrus perrugineus* L.
- Hydroporus lineatus* F. Alula grofs.
- Laccophilus hyalinus* Degeer. Alula dicht behaart.
- Agabus bipustulatus* L.
- Ilybius subaeneus* Er.
- Copelatus ruficollis* Schall.
- *Ibagnensis*.
- Colymbetes Paykulli* Er.
- *notatus* Fbr.
- Hydaticus Hybneri* Fbr.
- *transversalis* Pontopp.
- Acilius sulcatus* L.
- Dytiscus marginalis* L.
- *latissimus* L.
- Cybister laterimarginalis* Degeer.

6. *Gyrinidae*.

- Gyrinus marinus* Gyll.
- Orechtochilus villosus* Müll. Alula klein.

II. Abteilung; *Polyphagen.**Buprestidae.*

Untersucht wurden 28 Spezies.
Capnodis tenebrionis L.
Antaxia candens Panz.

Hydrobius fuscipes L.

Berosus spinosus Stev. Alula sehr klein.

Sphaeridium scaraboides L.

Hydrophilidae.

Helophorus grandis Sturm. Alula sehr klein.

Hydrochus elongatus Schall. Alula?

Ochthebius marinus Kayk. Alula sehr klein.

Spercheus emarginatus Schall.

Hydrous piceus L.

Hydrophilus caraboides L.

Chrysomelidae.

Untersucht wurden 50 Spezies.

Chrysomela graminis L.

— *vernalis* Brull.

— *violacea*.

Cyrtometra vicina (Brasilien). Alula klein.

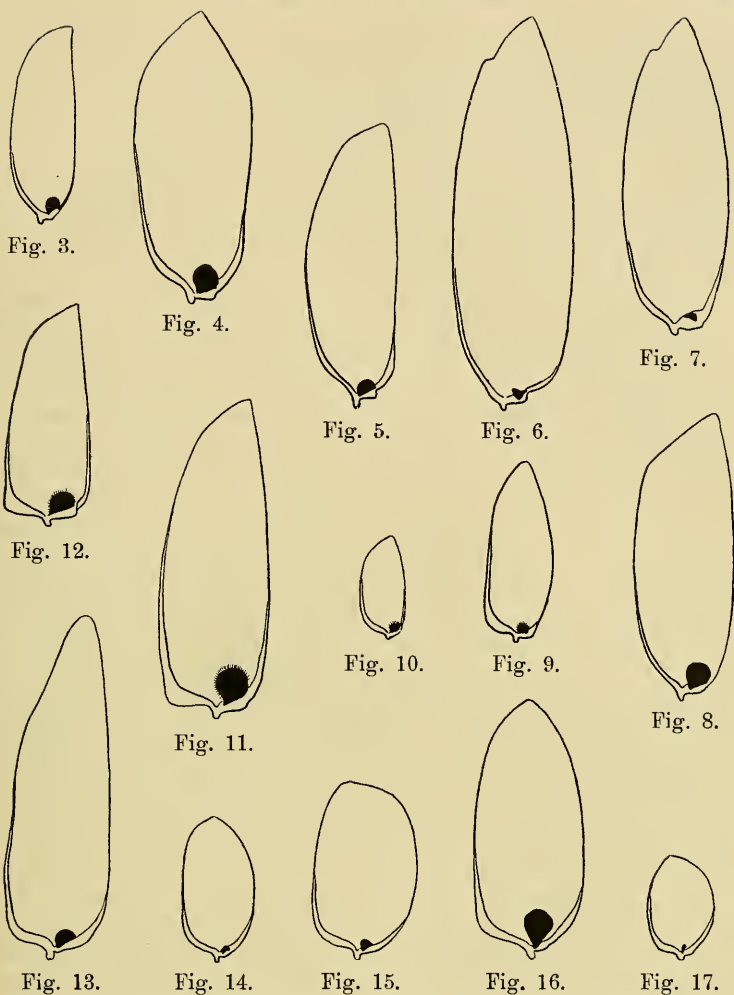
Donacia dentata Hoppe. Alula?

Die Zusammenstellung zeigt zunächst, daß eine Alula sporadisch bei Chrysomeliden und Buprestiden auftritt. Hier erreicht sie allerdings nicht die relative Größe, wie etwa bei *Dytiscus*, und ihre Dimensionen schwanken innerhalb der Familien (Fig. 3—17). Ich möchte es dahingestellt sein lassen, ob nicht die Alula da und dort in diesen oder anderen Familien sich auffinden ließe, denn es stand mir nicht überall lebendes oder frisch getötetes Material zur Verfügung, wodurch die Beobachtung erschwert wurde. Meist war ich gezwungen, alte Sammlungsexemplare durch Glyzerinalkohol aufzuweichen. In manchen Fällen war ich auch im Zweifel, ob ich eine schwache Ausbuchtung der Lateralmembran als Alula ansprechen sollte.

Die Familie der Hydrophiliden hat nur wenige Vertreter, bei denen die Alula undeutlich ist oder ganz zu fehlen scheint. Meist ist sie als umfangreicher Lappen mit den oben beschriebenen Charakteren ausgebildet (Fig. 16 und 17).

Weiterhin läßt sich aus dem Protokoll ablesen, daß sämtlichen Adephagen eine Alula zukommt, also auch der Gattung *Carabus*, bei der sie Schulze nicht nachweisen konnte (Fig. 5, 6, 7). Sie wird allerdings dort am wenigsten ausgebildet, wo der Hinterflügel nur als kleiner Stummel auftritt (*Carabus auratus* L. und *cancellatus* Illig.) (Fig. 6 und 7). Dann hat sie auch keine runde Fläche, sondern stellt ein dreieckiges schmales Plättchen vor, das infolge stärkerer Chitinisierung eine steife Beschaffenheit angenommen hat.

Abgesehen von dem Vorkommen der Alula innerhalb des Systemes finden wir sie bei Käfern mit ganz verschiedener Lebensweise. Unter den Adephagen gibt es neben den fliegenden und



Verschiedene Deckflügel, die eine Alula besitzen. Alle Figuren stellen den linken Deckflügel von innen dar. Alula schwarz.

$V = 2,5 \times$.

- | | | | |
|---------|-----------------------------------|----------|----------------------------------|
| Fig. 3. | <i>Cicindela silvatica</i> L. | Fig. 11. | <i>Colymbetes Paykulli</i> Er. |
| " 4. | <i>Calosoma sycophanta</i> L. | " 12. | <i>Hydaticus transversalis</i> |
| " 5. | <i>Carabus interstitialis</i> L. | " | Pontopp. |
| " 6. | <i>Carabus auratus</i> L. | " 13. | <i>Capnodis tenebrionis</i> L. |
| " 7. | <i>Carabus cancellatus</i> Illig. | " 14. | <i>Chrysomela violacea</i> L. |
| " 8. | <i>Sphodrus leucophthalmus</i> L. | " 15. | <i>Chrysomela vernalis</i> L. |
| " 9. | <i>Agabus bipustulatus</i> L. | " 16. | <i>Hydrophilus caraboides</i> L. |
| " 10. | <i>Copelatus Ibagnensis</i> L. | " 17. | <i>Spercheus emarginatus</i> |
| | | | Schall. |

flugunfähigen auch schwimmende Formen, und die im Wasser lebenden Hydrophiliden besitzen in *Sphaeridium scaraboides* L. einen Vertreter, der nie das Wasser aufsucht. Ferner ist die Luftaufnahme der echten Schwimmkäfer ganz anders als die der Hydrophiliden. Außerdem unterscheiden sich die fliegenden Spezies durch die Art ihres Fluges. Während für die Cicindeliden ein hastiger, mehr sprunghafter Flug charakteristisch ist, fliegen die Chrysomeliden schnell und sicher, *Dytiscus* aber bedächtig, wenn auch nicht weniger gewandt.

Schon diese Umstände machen es zweifelhaft, ob den Alulae eine physiologische Bedeutung zukommt; doch ist es notwendig, die diesbezüglichen Theorien auf ihre Berechtigung zu prüfen.

Lacordaire (6) vermutet, daß die Alulae das Ausrenken der Flügeldecken verhindern sollten. Diese Theorie erledigt sich von selbst, wenn man im Auge behält, wie vorzüglich bis ins einzelne die Flügelachsel für ihre Aufgabe eingerichtet ist (Stellwaag 8).

Andere Autoren bringen die Alula mit der Flugfertigkeit des Käfers in Zusammenhang, insofern, als Käfer mit einer Alula sich von den anderen durch einen nur ihnen eigentümlichen Flug unterscheiden sollten. Man kann sich aber gar nicht vorstellen, welche Rolle den Alulae bei der Ausnützung des Luftwiderstandes zukommen sollte. Bekanntlich wird der Deckflügel der Käfer nur sekundär durch die Bewegungen des Metatergum zu schwachen Schlägen veranlaßt, die für das Vorwärtskommen des Tieres geringe Bedeutung haben. Die Alulae aber stehen in der Achsel, also an einer Stelle, wo der Luftwiderstand am allerwenigsten wirksam sein kann. Sein Hauptangriffspunkt sind ja die Flügelflächen und -spitzen, denn er wächst im Quadrat der Entfernung. Aus diesem Grunde kann man auch keine Veränderung in der Flugfertigkeit wahrnehmen, wenn man die Alulae zerstört oder entfernt. Nur insofern bleibt die Alula nicht ganz wirkungslos, als durch sie die Ansatzstelle des Deckflügels verbreitert wird, wie ich oben auseinanderetzte. Aber dadurch kann bei einem Flügel, der nicht aktiv bewegt wird, kein sichtbarer Einfluß hervorgebracht werden. Individuelle Verschiedenheiten in der Art des Fluges haben aber nicht in der Existenz der Alulae, sondern in Eigentümlichkeiten der Körperform, des Schwerpunktes, der ElytrengröÙe usw. ihren Grund.

Mehr Wahrscheinlichkeit scheint auf den ersten Blick eine andere Theorie zu besitzen, die in den Alulae Einrichtungen zum Festhalten der Luft sieht, welche die im Wasser lebenden Käfer aufnehmen; denn merkwürdigerweise besitzen die meisten Wasserkäfer solche Bildungen. Diese Ansicht wurde von Hoffbauer (4) ausgesprochen, der bei der Präparation von *Dytiscus* fast stets

ein Luftbläschen unter ihnen versteckt fand. Die festgehaltene Luft müßte natürlicherweise besonders den benachbarten Stigmen, also den beiden Thorakalstigmenpaaren, zugute kommen. (Die beiden ersten Abdominalstigmen liegen weit hinten, jenseit des Metathorax.)

Von der Unhaltbarkeit dieser Annahme konnte ich mich leicht experimentell überzeugen. Ich schnitt in der Gegend der Alulae eine Öffnung in die eine Flügeldecke und füllte mit einer Injektionsspritze Wasser in den Zwischenraum zwischen Deckflügel und Thorax. Wasser breitet sich nur äußerlich über die Stigmen, ohne in die Tracheenstämme einzudringen und sie zu verstopfen. Um später noch die Ausdehnung der Flüssigkeitsmenge unter den Deckflügeln feststellen zu können, versetzte ich das Wasser mit Kongorot oder mit Boraxkarmin. Die so behandelten Käfer überstanden die Operation sehr gut, und ihr Atembedürfnis schien gar nicht behindert zu sein. Keiner davon ging ein. Als ich einige nach mehreren Wochen tötete, fand ich die Rückenpartie von Meso- und Metathorax von dem gefärbten Wasser bedeckt, ein Zeichen, daß Atemluft unter die Stigmen nach vorn nicht hatte gelangen können. Somit würden die Alulae nur eine bescheidene Rolle spielen können. Daß aber die beiden Thorakalstigmenpaare im Wasser nur äußerst geringe Luftmengen aufnehmen können, das beweist die anatomische Untersuchung.

In seiner Abhandlung über das Respirationssystem von *Dytiscus marginalis* L. hat Willy Alt (2) auch die beiden vordersten Stigmenpaare genau beschrieben. Sie finden sich in der Intersegmentalmembran, und zwar das vorderste zwischen Pro- und Mesothorax, letzterem aber genähert, während das nächstfolgende hinter dem Epimeron des Mesothorax zu suchen ist, von dem es stets verdeckt wird (Fig. 20). In ihrer Form unterscheiden sie sich beträchtlich. Während das erste Stigmenpaar vermöge seiner stark chitinierten Wandung schornsteinartig sich erhebt, hat das nächstfolgende die „Form eines langgezogenen Ovals. Die beiden Enden sind von Kappen überwölbt, deren untere stark chitiniert ist. Zwischen den beiden Kappen erstrecken sich 2 wulstförmige Lippen. Diese Lippen lassen einen Spalt frei“. Es hat infolgedessen einen von allen anderen Stigmen abweichenden Bau.

Trotz der bedeutenden Größe, die das Stigma aufweist, wird es vom Käfer während seines Aufenthaltes im Wasser verborgen getragen.

Schon Alt ist es aufgefallen, daß es in eine Grube der vorderen Mesothorakalleiste eingepaßt ist. Diese Grube ist aber nichts anderes, als der rinnenförmig gebogene Umschlagsrand des Episternum, der oben die zurückgelegte Elytrenachsel aufnimmt.

Die Ventralapophyse der Elytrenachsel (Fig. 18 *V*) springt in dieser Stellung als Nase aus dem Falz heraus. Dicht darunter liegt das Stigma (St. I). Es drückt sich eng in die Hohlkehle und schließt dabei seinen Spalt fast vollkommen. Dieser wird außerdem zum nicht geringen Teil von der Ventralapophyse bedeckt. (Ich erwähne nebenbei, daß die Lage des Stigmas in der Nachbarschaft der Elytrenachsel einen Ausnahmefall darstellt.) Schon dadurch wird eine normale Atmung erschwert, sie wird aber geradezu verhindert, weil der Hinterrand des Prothorax genau über die oralen Partien des Mesothorax paßt. Der hintere Umschlagsrand des Prothorax zeigt nicht nur die allgemeine kongruente Form seiner Nachbarschaft, er gibt vielmehr deren Formcharaktere genau wieder. So trägt er jederseits den Eindruck

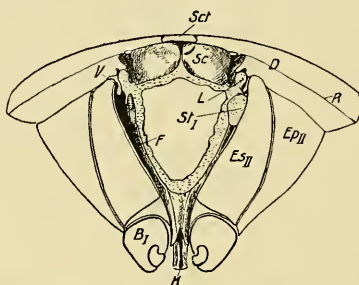


Fig. 18. Mesothorax von *Dytiscus marginalis* L. von vorn gesehen. *V* = 3. *B_I* Erstes Bein, *D* Deckflügel, *Ep_{II}* Epimeron des Mesothorax, *Es_{II}* Episternum des Mesothorax, *F* Falz des Episternum, *K* Kerbe des ventralen Gesperres, *L* Läppchen der Intersegmentalmembran, *R* Rinne des dorsalen Gesperres, *Sc* Scutum, *Sc_I* Scutellum, *St_I* Stigma des Mesothorax. Das rechte Stigma liegt im Falz und ist von der Fläche gesehen, das linke ist aus dem Falz herausgenommen, und man schaut auf seine Kante.

der Elytrenapophysen als unregelmäßig gehöhlte Gruben. Vermöge dieser Eigenschaften kann sich der vordere Brustring über den nächsten schieben, so daß beide eng verbunden werden. Eine rotierende Bewegung in querrer Richtung aber bleibt völlig ausgeschlossen. Auch darin weicht *Dytiscus* von der Regel ab.

Wer am lebenden Tier beide Körperringe zu trennen versucht, stößt auf bedeutende Schwierigkeiten, denn die beiden Segmente sind durch 2 Gesperre innig aneinander geschlossen.

Das erste Gesperre bildet der dorsale Hinterrand des Prothorax mit den Elytren und dem Schildchen. Eine schmale Chitinleiste entspricht einer quer über die letzteren verlaufenden Rinne (Fig. 18 *R*). Beide Segmente halten dadurch wie in Nut

und Feder zusammen. Das andere Gesperre liegt ventral. Dort läuft der erste Brustring in einen Hackenfortsatz aus (Fig. 19 *H*), dem auf der Ventralseite des Meso- und besonders des Metathorax eine längs verlaufende tiefe Kerbe entspricht (Fig. 18 *K*). Da die Ränder der Kerbe nach vorn konvergieren, so klemmt sich der Hackenfortsatz, der außerdem eine quer verlaufende schmale Erhöhung besitzt, zwischen ihnen fest. So wird also der Prothorax mit den nachfolgenden Segmenten innig zusammengehalten.

Alle diese Einrichtungen verhindern es, daß während des Aufenthaltes im Wasser Luft in das Stigma eintreten könnte. Diese befindet sich ja unterhalb der Elytren, während das Stigma gewissermaßen auf der anderen Elytrenseite liegt. Außerdem finden wir neben und über der Elytrenachsel eine lappenartige

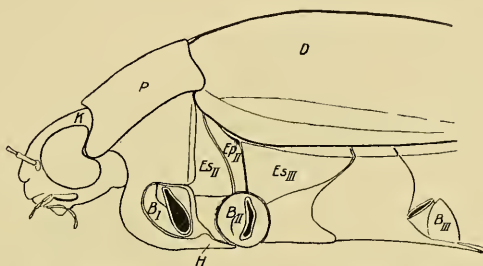


Fig. 19. *Dytiscus marginalis* L. in Schwimmstellung von der Seite. *V* = 3. *B_I*, *B_{II}*, *B_{III}* Erstes, zweites, drittes Bein, *D* Deckflügel, *Es_{III}* Episternum des Metathorax, *Es_{II}* Episternum des Mesothorax, *Ep_{II}* Epimeron des Mesothorax, *H* Haken des Prothorax, *K* Kopf, *P* Prothorax.

Verbreiterung der Intersegmentalmembran (Fig. 18 *L*), die sich über die Achselplättchen legt.

Es wurde oben schon darauf hingewiesen, daß auch das zweite Stigma während des Wasseraufenthaltes stets verdeckt ist und daher, wenn überhaupt, nur eine beschränkte Atemfunktion ausüben kann. Der erwähnte Falz des Episternum setzt sich auf die dorsale Kante des Epimeron und auf das Episternum des Metathorax fort. In ihm liegt der Außenrand der Elytren, der also alle 3 Sklerite (*Es_{II}*, *Ep_{II}*, *Es_{III}*) in einer geschwungenen Linie zusammenhält (Fig. 19). Da das Stigma sich in der Intersegmentalmembran befindet, so ist der Spaltraum zwischen ihm und dem Epimeron gering. Trotzdem kann das Stigma sich öffnen und schließen, allein, da es sehr weit von der durch die Elytren und die Hinterleibsspitze gebildeten Atemöffnung entfernt liegt, und da der vor ihm liegende freie Raum durch die Wurzel des

Hinterflügels überdeckt wird, kann die Sauerstoffaufnahme durch dieses Stigma nur äußerst gering sein.

Solange sich der Käfer im Wasser befindet, sind nur die abdominalen Stigmen wirksam. Das ist für *Dytiscus* die exakte anatomische Begründung der Annahme von Treviranus und Burmeister, daß nur die Hinterleibsstigmen ein- und ausatmen, wenn das Insekt nicht fliegt ¹⁾.

¹⁾ Die Funktion der Stigmen ändert sich, sobald der Käfer außerhalb des Wassers sich befindet und sich zum Fluge anschickt. Zunächst werden die beiden Gesperre zwischen dem ersten und zweiten Bruststring geöffnet (Fig. 20). Der Käfer stellt sich hoch auf die Mittelbeine, so

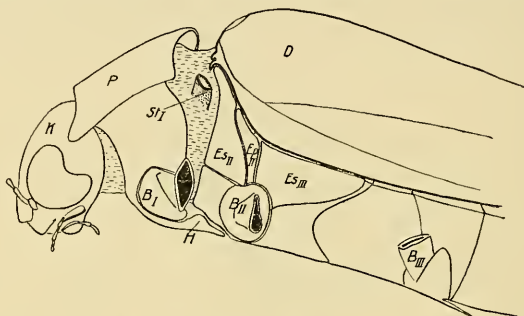


Fig. 20. *Dytiscus marginalis* L. Kurz vor dem Abfliegen mit der charakteristischen Neigung des Mesothorax. $V=3:1$. Bezeichnungen wie bei Fig. 19. *St I* Erstes Stigma. Die Intersegmentalmembran ist gestrichelt.

daß das Abdomen schief aufwärts gestellt wird, und der Prothorax knickt sich gegen den Stamm ein. In der Folge spannt sich die Intersegmentalmembran, nimmt das zapfenartige Stigma aus seinem Falz heraus und zieht den Eingangsspalt auseinander. Diese Bewegung wird durch die dorsale Lage des Stigmas bedeutend unterstützt, da hier die Spannung bedeutender ist, als auf der Ventralseite. Nun kann Luft in der notwendigen Menge aufgenommen werden, indem der Käfer Luft „einpumpt“, wie man sich ausdrückt, wobei Kopf und Prothorax lebhaft orokaudale Bewegungen ausführen.

Auch das zweite Stigmenpaar wird während der Vorbereitungen zum Abfliegen frei. Sobald die Elytren aus dem Falz gehoben werden, lockert das mesothorakale Epimeron seine Verbindung mit dem Episternum des Metathorax, und Luft kann zum Stigma gelangen. Bei den verstärkten rhythmischen Atembewegungen wird der Spaltraum zwischen Epimeron und Stigma erweitert und verengt. Dadurch wird zunächst der vom Stigma sich abzweigende Luftsack vollgepumpt; außerdem aber füllen sich auch die beiden Tracheen, die sich im Deckflügel verzweigen. Erst wenn durch Vermittlung des ersten und zweiten Stigmenpaares die Luftsäcke prall gefüllt sind, ist der Käfer imstande, abzufliegen. Ich möchte daher doch den Luftsäcken eine Bedeutung beim Flug zusprechen und sie nicht wie Alt als einfache Luftreservoir

Anders liegen die Verhältnisse bei *Hydrophilus*. Während *Dytiscus* die Luft dadurch aufnimmt, daß er seine Abdominalspitze an die Wasseroberfläche bringt und den Raum unter den Deckflügeln öffnet, nimmt *Hydrophilus* ebenso wie die verwandten Angehörigen dieser Familie die Luft mit Hilfe der Fühler auf. Sie streicht an diesen vorbei an die Ventralseite des Körpers, wo sie einen silberglänzenden Belag bildet. Erhebt der Käfer die Flügeldecken ein wenig, so zieht sich aus dem Belag Luft unter die Flügeldecken und füllt den Raum zwischen ihnen und den Rückenpartien des Stammabschnittes. Solange der Käfer mit Hilfe seiner Fühler eine Verbindung zwischen der Luft unter ihm und der außerhalb des Wassers aufrecht erhält, kann man die Atembewegungen sehr deutlich verfolgen. Die Luft wird ständig aus- und eingepumpt und die Blase wird abwechselnd vergrößert und verkleinert.

Aus dem Weg, den die Luft nimmt, läßt sich schließen, daß hier die Thorakalstigmen während des Wasseraufenthaltes funktionieren. Tatsächlich existiert auch nicht der intime Gesperrverschluss der beiden ersten Brustringe wie bei *Dytiscus*, wo er das erste Stigmenpaar verdeckt. Die Segmente sind ziemlich frei beweglich und das Stigma schiebt sich mit seinen Lippen zwischen ihnen durch. Da außerdem das Stigma viel weiter ventral liegt als bei *Dytiscus*, so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, daß durch das erste Stigmenpaar während des Wasseraufenthaltes Luft aufgenommen wird. Bezüglich des zweiten Stigmenpaares kann ich keine genauen Angaben machen, da mir kein geeignetes Untersuchungsmaterial zur Verfügung steht. Trotzdem glaube ich, daß auch hier die Alula gar keine Rolle spielen kann, denn die Luft streicht ja lateral am Körper vorbei und kommt zunächst in die Stigmen und dann erst zur Alula. Auch der Umstand, daß bei manchen Verwandten des *Hydrophilus* die Alula fehlen oder sehr klein sein kann, spricht gegen die Annahme einer physiologischen Bedeutung.

Sowohl bei *Dytiscus* als auch bei *Hydrophilus* scheint mir die Alula die Atmung nicht nur nicht zu unterstützen, sondern im

auffassen. Sie fehlen ja auch in dieser Ausdehnung allen nicht fliegenden Käfern.

Dytiscus zeigt also gegenüber anderen Käfern eine zeitlich verschiedene Versorgung des Tracheensystemes mit ziemlicher Deutlichkeit. In seinem gewöhnlichen Milieu übernehmen nur die abdominalen Stigmen die Pneumatisierung des ganzen Körpers. Vor dem Abflug aber, was immerhin im Leben des Individuums nicht allzu häufig vorkommt, treten außerdem noch die thorakalen Stigmen in Wirksamkeit und sind physiologisch bedeutsam, da sie gerade die für den Flug in Betracht kommenden Körperteile mit Luft versorgen.

Gegenteil zu erschweren; denn sie nimmt ja einen Teil des Raumes unter den Elytren weg und hemmt den Luftstrom zum zweiten Stigmenpaar. Jeder Querschnitt durch den Thorax in der Gegend der fraglichen Bildungen zeigt, daß der lufthaltige Raum an und für sich sehr beschränkt ist, da die Flügeldecken der Brust innig aufliegen und der Hohlraum über dem Stigma an der Schulter-ecke vom vorderen Teil des Hinterflügels ausgefüllt wird.

Keine der hier angeführten Theorien über die physiologische Bedeutung der Alulae vermag bei kritischer Betrachtung zu befriedigen. Ich versuchte daher, durch einen morphologischen Vergleich mit den nahe verwandten Orthopteren zur Klarheit zu gelangen.

Am Vorderflügel von *Liogryllus campestris* L. unterscheidet Vofs (9) 3 Regionen: Costalfeld, Analfeld und Anallappen. Ersteres um-

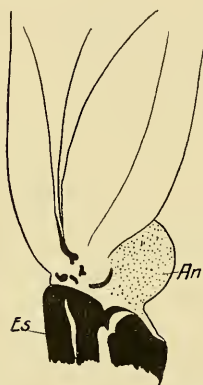


Fig. 21. Ventrale Achsel des Vorderflügels von *Stylopyga orientalis*. $V=5:1$.

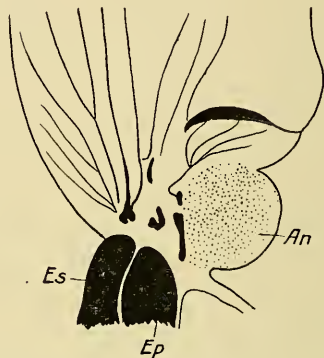


Fig. 22. Die gleiche Ansicht wie Fig. 21 von *Decticus*. $V=5:1$. An Anallappen, Ep Epimeron, Es Episternum.

faßt den Bereich von Subcosta, Radius und Media [Ader I, III, V nach Adolph (1)] und reicht bis zur konkaven Flügelfalte. Das hier beginnende Analfeld besitzt Cubitus und Analis (VII, VIII, IX nach Adolph) und wird nach hinten von der konvexen Hinter-randsfalte begrenzt. „Der kurze Anallappen ist eine aderlose, dicke Hautduplikatur und vermittelt den Übergang des Deckflügels in das Mesonotum.“ Dieser deutliche Anallappen kommt allen Saltatorien und Blattiden zu. Ein Vergleich der Figuren 21 und 22 mit 1 und 2 zeigt sofort, wie lang bei den Orthopteren die Anheftungsstelle des Flügels ausgebildet ist. Das gleiche läßt sich auch in Zahlen ausdrücken:

	Länge der Wurzel	Breite des Flügels darüber	Verhältnis
<i>Decticus verrucosus</i> L. . .	4,2	7	1 : 1,7
<i>Stylopyga orientalis</i> L. . .	4	4,5	1 : 1,12
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> L. .	4	7	1 : 1,75

Die Verhältniszahlen sind hier ganz anders wie oben bei den Käfern. Bei den Orthopteren spielt also der Flügel weniger an einem bestimmt lokalisierten Punkt, als vielmehr längs einer Kante, die zum nicht geringen Teil auf die Anwesenheit des Anallappens zurückzuführen ist.

Die Figuren 21 und 22 geben den Flügel der Deutlichkeit wegen in unnatürlich extremer Hochstellung wieder. In die Ruhelage kehrt er durch eine Drehung zurück und dabei wird, genau wie bei den Käfern, der Anallappen umgelegt und von der ventralen Flügelfläche bedeckt.

Gryllotalpa weicht insofern von den anderen Orthopteren ab, als hier der Anallappen an seinem Rand etwas verdickt und mit Chitinhaaren besetzt ist, ähnlich wie die Alula der Dytisciden.

Die Unterschiede der Bildungen in beiden Ordnungen sind nur gering. Während bei den Coleopteren die Ansatzlinie in gerader Richtung durch die beiden hinteren Gelenkstücke der Achsel geht, so daß der Lappen frei vorspringt, wird dieser bei den Orthopteren viel weniger stark ausgeschnitten, da er in die Flügelfläche mit einbezogen ist. Seine Fläche wird nach dem Flügelgelenk zu durch die hinteren Gelenkstücke abgegrenzt (Fig. 21 und 22).

Vergleichen wir den Flächeninhalt des Anallappens in beiden Ordnungen mit dem der Flügelfläche, so kommen wir zu folgenden Verhältnissen:

	Vorderflügel	Anallappen oder Alula	Verhältnis
<i>Stylopyga orient.</i> L. . .	79	6	13 : 1
<i>Decticus verrucivorus</i> L. .	142	7	23 : 1
<i>Dytiscus marg.</i> L. . .	177	7	25 : 1
<i>Hydrous piceus</i> L. . .	260	16	25,55 : 1

Es besitzt also *Stylopyga* den relativ größten Anallappen, gehört aber zu den weniger geschickten Fliegern. Im Vergleich dazu ist der Anallappen von *Decticus* viel kleiner, obwohl das Tier an Flugfertigkeit *Stylopyga* übertrifft. Die Alula der Käfer dagegen zeigt eine noch schwächere Ausbildung und kann in der Mehrzahl der Fälle völlig fehlen.

Eine eigentliche Funktion übt weder der Anallappen noch die Alula aus. Beide sind ohne Gelenk mit dem Thorax ver-

bunden und werden vollkommen passiv bewegt, wenn der Vorderflügel seine Stellungen ändert.

Diese Befunde, sowie die Aderlosigkeit, Form, Lage und verschiedene Stellung je nach der Position des Flügels sprechen dafür, daß die Alula der Käfer als völlig homolog dem Anallappen der Orthopteren aufzufassen ist. Beide stellen nichts anderes vor als eine mehr oder weniger breite Übergangszone der Lateralmembran in den Flügel, die mit fortschreitender Spezialisierung der Flügelachsel an GröÙe bis zum völligen Verschwinden reduziert worden ist. Da somit die Alula nicht als besonderer flügelartiger Anhang am Deckflügel betrachtet werden kann, noch als genetisch selbständiger Flügel, so wird es sich empfehlen, in Zukunft auch bei den Käfern statt von einer Alula von einem Anallappen des Deckflügels zu sprechen.

* * *

Verzeichnis der benützten Literatur.

1. Adolph, G. E. Über Insektenflügel, Nova acta Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naturf. Bd. XLI. 1880.
2. Alt, Willy. Das Respirationssystem von *Dytiscus marginalis* L. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 99. 1912.
3. Berlese, A. Gli Insetti. Volume primo. Milano 1909.
4. Hoffbauer. Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LIV. 1892.
5. Kolbe, I. Einführung in die Kenntnis der Insekten. 1893.
6. Lacordaire, M. Th. Introduction à l'Entomologie. I.
7. Schulze, Paul. Die Flügelrudimente der Gattung *Carabus*. Zool. Anzeiger. Bd. XL. 1912.
8. Stellwaag, F. Der Flugapparat der *Lamellicornier*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. CVIII. 1914.
9. Vofs. Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LXXVIII. 1905.

Sarcophaga lunigera nov. spec. (Dipt.)

Von Dr. med. G. Böttcher, Wiesbaden.

Mit 1 Textfigur.

Die Gestalt, Färbung und Zeichnung der ziemlich kleinen, bisher nur in Österreich erbeuteten Art, zeigen keine Abweichungen von dem bekannten Durchschnittstypus der Gattung. — Länge: 8—8½ mm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [1914](#)

Autor(en)/Author(s): Stellwaag F.

Artikel/Article: [Die Alula der Käfer. 419-434](#)