download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

QH1
S
S932
NH1

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 537	101 S.	Stuttgart, 31. 5. 1996

Die Kopulationsorgane des Maikäfers *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). – Ein Beitrag zur vergleichenden und funktionellen Anatomie der ektodermalen Genitalien der Coleoptera*)

The Copulatory Organs of the Cockchafer *Melolontha melolontha* (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). – A Contribution to Comparative and Functional Anatomy of Ectodermal Genitalia of the Coleoptera

Von Frank-Thorsten Krell, Würzburg

SMITHSONIAN
APR 4 1997
LIBRARIES

Mit 49 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

Sclerites, membranes and muscles of male and female copulatory apparatus of the cockchafer *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) are described at rest and during copulation. For the first time, the course of copulation of *Melolontha* is described completely. By comparing resting position, copulation and supposed oviposition the functions of single parts of the copulatory organs are inferred. By means of a functional morphological scenario the functioning of copulation is depicted. A possible strategy of the female to stop copulation before insemination starts is described (cryptic female choice). At rest, the aedeagus lies on its lateral side ("déversement"). The course of ejaculatory duct and tracheae indicate a "retournement", a longitudinal 180° rota-

*) Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften der Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. –
Herrn Dr. Gerhard Mickoleit (Tübingen) zum 65. Geburtstag gewidmet. –
Gedruckt mit finanzieller Unterstützung der Firma Carl Zeiss, Jena.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

tion of the aedeagus during evolution, which is described for the first time in Scarabaeoidea. Male and female ectodermal genitalia possess extensive correspondence in musculature, which is described for the first time in Pterygota. The term homology cannot be used for corresponding structures between the sexes. By myological comparison of both sexes the following hypotheses are inferred: 1. Aedeagus and vaginal palps are derivatives of different urites. 2. Spiculum gastrale and vaginal palps are derivatives of urite IX. 3. The caudal part of Spiculum gastrale is of sternal or pleural origin. 4. The aedeagus is derived from urite X (or from intersegmental area IX/X). 5. The bursa copulatrix is derived from urite x (or from intersegmental area ix/x). 6. The female genital tract has no structures corresponding to the aedeagus.

Keywords: Coleoptera, Scarabaeidae, functional morphology, homology, copulatory apparatus, cryptic female choice.

Zusammenfassung

Sklerite, Membranen und Muskeln des männlichen und weiblichen Kopulationsapparates des Maikäfers *Melolontha melolontha* (Linnaeus, 1758) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) werden in Ruhe und in Copula beschrieben. Erstmalig wird der Ablauf der Kopulation bei *Melolontha* vollständig dargestellt. Aus dem Vergleich zwischen Ruhelage, Kopulationspositionen und mutmaßlicher Ovipositionsstellung werden die Funktionen der einzelnen Elemente der Kopulationsorgane erschlossen. In einem funktionsmorphologischen Szenario wird das Funktionieren der Kopula geschildert. Eine mögliche Strategie des Weibchens, die Kopulation vor der Insemination zu beenden, wird beschrieben (cryptic female choice). Der Aedoeagus liegt in Ruhe auf der Seite („déversement"). Der Verlauf von Ductus ejaculatorius und Tracheen spricht für ein „retournement", eine Längsrotation des Aedoeagus um 180° während der Evolution, was erstmalig für die Scarabaeoidea festgestellt wird. Die männlichen und weiblichen ektodermalen Genitalien weisen eine entsprechende Muskelausstattung auf, was bei Pterygota erstmalig festgestellt wird. Der Terminus Homologie kann für Entsprechungen zwischen den beiden Geschlechtern einer Art nicht angewandt werden. Aus dem myologischen Vergleich beider Geschlechter werden folgende Hypothesen abgeleitet: 1. Aedoeagus und Vaginalpalpen sind Derivate unterschiedlicher Urite. 2. Spiculum gastrale und Vaginalpalpen sind Derivate des Urits IX. 3. Der caudale Teil des Spiculum gastrale ist sternalen oder pleuralen Ursprungs. 4. Der Aedoeagus ist ein Derivat des Urits X[1]) (oder des Intersegmentalbereichs IX/X). 5. Die Bursa copulatrix ist ein Derivat des Urits x (oder des Intersegmentalbereichs ix/x). 6. Der weibliche Genitaltrakt besitzt keine dem Aedoeagus entsprechenden Sklerite.

Inhalt

1. Einführung 3
2. Material, Methoden und Abkürzungen 5
   2.1. Material 5
   2.2. Methoden 6
   2.3. Abkürzungen 6
3. Terminologie 7
   3.1. Myologie 7
   3.2. Sklerite und Membranen 8
4. Ablauf der Kopulation 9
   4.1. Ablauf und Dauer der Kopulation bei *Melolontha melolontha* 9
   4.2. Kopulationsvorgang bei nahe verwandten Arten 11

---

[1]) Als Urite werden im von Kéler schen (1963) Sinne die vollständigen Abdominalsegmente bezeichnet und nicht nur deren Ventralbereich. Die Urite werden mit römischen Ordinalzahlen bezeichnet, und zwar die der männlichen Urite mit großen (VIII), die der weiblichen Urite mit kleinen Lettern (viii). Sind die Urite beider Geschlechter gemeint, werden große Lettern verwendet.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

5. Oviposition 12
5.1. Oviposition bei *Melolontha melolontha* 12
5.2. Oviposition bei nahe verwandten Arten 13
6. Morphologie des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen) 14
6.1. Urite VII und VIII 14
6.1.1. Third connecting mambrane 14
6.2. Urit IX 15
6.2.1. Spiculum gastrale mit Treffpunkt 1 16
6.2.2. Second connecting membrane mit Treffpunkt 2 16
6.3. Aedoeagus – „retournement" und „déversement" 16
6.3.1. Phallobasis und Phallobasalapodem 21
6.3.2. Parameren 22
6.3.3. First connecting membrane 22
6.3.4. Der Endophallus und seine Sklerite 22
7. Morphologie des weiblichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen) 23
7.1. Vagina und Cloaca mit Treffpunkten 1 und 2 24
7.2. Glandulae accessoriae 24
7.3. Palpi vaginales 26
7.4. Bursa copulatrix 26
7.5. Receptaculum seminis 27
7.6. Glandula receptaculi 27
8. Genitalmuskulatur von *Melolontha melolontha* 28
8.1. Sollen entsprechende Muskeln des männlichen und weiblichen Genitalapparates als homolog bezeichnet werden? 28
8.2. Muskulatur des Urits VIII 30
8.3. Muskulatur der männlichen ektodermalen Genitalien 31
8.3.1. Extrinsische Genitalmuskulatur 31
8.3.2. Intrinsische Genitalmuskulatur 35
8.4. Muskulatur der weiblichen ektodermalen Genitalien 41
9. Funktionsmorphologisches Szenario von Kopulation und Oviposition 48
9.1. Kopulation 49
9.2. Oviposition 76
10. Wie verhindert das Weibchen die Insemination? Ein Beitrag zur „Female-choice-Hypothese" 79
11. Entsprechungen im männlichen und weiblichen Kopulationsapparat und deren phylogenetische Interpretation 81
12. Danksagung 91
13. Literatur 91

1. Einführung

Im Jahre 1848 entdeckte der französische Apotheker Pedro Ormancey, daß der männliche Kopulationsapparat der Käfer im allgemeinen artspezifisch ausgeprägt ist. Ein Jahr darauf publizierte er eine ausführliche Studie zu diesem Thema (Ormancey 1849). Nachdem die Genitalmorphologie in den darauffolgenden Jahrzehnten nur sehr vereinzelt in der coleopterologischen Forschung berücksichtigt wurde, ist es vor allem der Insistenz des Berliner Professors Gustav Kraatz zu verdanken, daß die taxonomische Bedeutung der Genitalmorphologie publik gemacht wurde (zum Beispiel Kraatz 1881; Smith 1889: 483f). Doch erst nach dem Erscheinen der umfangreichen Monographie von Sharp & Muir (1912) wurde die Genitaluntersuchung außerhalb des deutschen Sprachraumes zur gängigen taxonomischen Methode (Nichols 1986).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Bis heute werden die äußeren Genitalien zur Diagnostizierung von Biospecies bevorzugt verwandt, da in den Kopulationsorganen anscheinend unmittelbar ein interspezifischer Isolationsmechanismus manifestiert ist: das mechanische Schlüssel-Schloß-Prinzip (lock-key), das Léon Dufour im Jahre 1844 (p. 253) in seinen Untersuchungen über die Kopulationsorgane der Diptera formuliert hatte. Wie jedoch bereits Jeannel (1941: 107) erkannte, ist gerade bei Käfern ein mechanisches Schlüssel-Schloß-Prinzip aus konstruktiven Gründen ausgeschlossen. Hier ist zwar der Schlüssel, der männliche Aedoeagus, ausgesprochen vielgestaltig; das weibliche Gegenstück, die Vagina, weist hingegen keine Sklerite auf, die einem falschen Schlüssel in irgendeiner Weise passiven Widerstand leisten könnten [cf. Eberhard 1992: 1780 („because there is simply no female 'lock,'")]. Aktiver Widerstand ist hingegen möglich. Mehrfach konnte ich beobachten, daß ein Weibchen den bereits penetrierten Aedoeagus eines artgleichen Männchens nicht akzeptierte und die Kopulation beendete, was die „female-choice-hypothesis" (Eberhard 1985) unterstützt. Diese Hypothese, nach der das Weibchen durch Wahlverhalten sexuelle Selektion bewirkt, erklärt nach Eberhard (1985) die hohe interspezifische Variabilität der männlichen Genitalien im Tierreich.

Erst in den letzten Jahren wurden bei mittelamerikanischen Melolonthinae die anatomischen Grundlagen des weiblichen Abwehrverhaltens während der Kopulation untersucht (Eberhard 1992, 1993b), ohne jedoch die Muskulatur zu berücksichtigen. In der vorliegenden Studie werden die funktionsmorphologischen Grundlagen der Strategie des *Melolontha*-Weibchens zur Verhinderung der Insemination nach erfolgter Penetration untersucht.

Um die konstruktionsbedingte, intraspezifisch mögliche, morphologische Variationsbreite des Aedoeagus und hier ansetzende Selektionsprozesse ergründen zu können, müssen wir das Funktionieren der Kopulation und die Funktion der Kopulationsorgane und der Bestandteile dieser Organe verstehen. Die vorrangige Funktion des männlichen Kopulationsapparates besteht im Überführen des flüssigen Spermas oder der Spermatophoren-Masse in die Bursa copulatrix des Weibchens. Möglicherweise dient der Aedoeagus bei manchen Käfern auch zur Dispersion von Duftstoffen (Sexualpheromonen?), wie dies Linsenmair (1969: 197) nach Beobachtungen an Schwarzkäfern (Tenebrionidae) vermutet. Beide Funktionen verlangen ein Ausfahren des Kopulationsapparates aus dem Abdomen. Der weibliche Kopulationsapparat muß zwei Anforderungen genügen, die unterschiedliche konstruktive Vorgaben verlangen. Die Rezeption des Spermas findet bei eingestülpter Kloake statt. Zur Oviposition hingegen werden Vulva und Kloake mehr oder weniger ausgestülpt (Ovipositor) (Dimitriu 1935: 217; Nonveiller 1960: 43). Ebenso kann vor der Kopulation die Kloake ausgestülpt werden, um Sexualpheromone zu dispergieren (Travis 1939: 691; Nonveiller 1958: 176; Ivaščenko et alii 1972; Zamotailov 1988: 61f; Mahal et alii 1991: 28).

Die frühesten Darstellungen der äußeren und inneren Genitalien der Lamellicornia finden wir bei Swammerdamm (1737: 341–345; 1738: Taf. 30, Abb. 8–10), der den Nashornkäfer *Oryctes nasicornis* (L.) (Dynastinae) sezierte, ausführlich beschreibt und genau abbildet. Rösel beschreibt und zeigt den Aedoeagus von *Lucanus cervus* (L.) (Lucanidae) (1749: 38f, Taf. 5, Abb. 10–11) sowie die äußeren und inneren Genitalien beider Geschlechter von *Oryctes nasicornis* (1749: 54f, 62–72; Taf. 7, Abb. 9;

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Taf. 9, Abb. 6–7, 9–12)[2]). Die männlichen und weiblichen Genitalien von *Melolontha melolontha* zeigt und beschreibt erstmals GAEDE (1815: 21f, Taf. 2), der jedoch nur einen einzigen Muskel, den Musculus bursae, berücksichtigt. Eine sehr sorgfältige, aber kaum beachtete Studie der Genitalien, die mehrere Muskeln und erstmals den Endophallus darstellt, veröffentlicht SUCKOW im Jahre 1823 in den „Verhandlungen des Großherzoglich Badischen landwirthschaftlichen Vereins zu Ettlingen" und ein Jahr darauf als Monographie. Die Myologie der Genitalien beider Geschlechter wird dann ausführlich von STRAUS-DURCKHEIM (1828) in seiner umfangreichen anatomischen Monographie über den Maikäfer (*Melolontha melolontha*) behandelt, deren Vollständigkeit bis heute unübertroffen bleibt. Er beschreibt die Genitalmuskulatur in Ruhelage und fügt recht genaue Abbildungen bei. Jedoch erfaßte er die Muskulatur nicht vollständig. Später untersucht BOAS (1893) den Ablauf (das „*Funktionieren*" sensu MOLLENHAUER 1970, p. 30, und PETERS et alii 1971, „functioning"; „function" sensu BOCK & VON WAHLERT 1965) der Kopulation bei *Melolontha*. LANDA (1960a,b) beschreibt die Entwicklung und Übertragung der Spermatophore, nimmt jedoch nur selten Bezug auf die Muskulatur.

Zwar wurden in den letzten 30 Jahren mehrere funktionsmorphologische Studien über die Kopulationsapparate der Lamellicornia publiziert. Auch wurde die Copula in situ von SIEBOLD (1837), STEIN (1847: 85ff), BOAS (1893), RITTERSHAUS (1927), LANDA (1960a), MENEES (1963), STRINGER (1990) und EBERHARD (1992, 1993a, b) anatomisch untersucht. Eine vollständige anatomische Beschreibung und zeichnerische Darstellung der Copula einschließlich der Muskulatur, die für die funktionelle Interpretation grundlegend sind, existieren jedoch nicht. In der vorliegenden Arbeit werden die Kopulationsorgane von *Melolontha melolontha* und ihre Muskelausstattung in Ruhe und in Aktion verglichen und auf dieser Grundlage funktionsmorphologisch diskutiert.

Die Merkmalsevolution bei den männlichen äußeren Genitalien in den verschiedenen Großgruppen der Lamellicornia wurde erst in den letzten Jahren im Rahmen einer M.Sc.Thesis in Pretoria untersucht (LE LAGADEC 1989; D'HOTMAN & SCHOLTZ 1990a,b). Diese Studien erfolgten an Museumsmaterial, das heißt ohne Berücksichtigung von Muskulatur, feinen Membranen und anderen Weichteilen. Eine zukünftige, vergleichende Bearbeitung der Genital-Myologie der Lamellicornia soll hier ergänzende Informationen liefern. Die vorliegende ausführliche Darstellung des Kopulationsapparates des europäischen Gemeinen Maikäfers soll als Grundlage für diesen Vergleich dienen.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Untersucht wurden mature Imagines von *Melolontha melolontha* (L.), gesammelt an folgenden Orten:

- Süddeutschland, Hohe Schwabenalb (Naturraum Raichberg-Kuppenalb [093$_{10}$]), Onstmettingen, Raichberg; MTB 7619SE, R=3499,5 H=5351,6; ca. 940 m ü.NN; an *Acer* spec.; leg. KRELL 07.VI.1990.

---

[2]) Auffällig ist hierbei, daß die ROSELschen Figuren 6, 7 und 9 den SWAMMERDAMMschen VIII, X und IX einschließlich der Beschriftung gleichen, jedoch spiegelbildlich ausgeführt sind. Sie unterscheiden sich nur an wenigen Stellen, vor allem bei der Darstellung der (artspezifischen) Sklerite (Caput, Parameren). Ob sich ROSEL bei seinen Darstellungen nur an SWAMMERDAMM angelehnt hat oder aber große Teile der Abbildungen unkritisch übernommen hat, ist nicht zu entscheiden.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

- Süddeutschland, Kaiserstuhl (Naturraum Westlicher Kaiserstuhl [203$_{01}$]), Sasbach-Leiselheim, beim Hüttenbühl; MTB 7811SE, R=3398, H=5332; 230–250 m ü.NN; vornehmlich an *Acer campestre* L., *Salix* spec., *Rosa* spec.; leg. Krell 13.V.1991, 11.00–15.30 Uhr MESZ.
- Süddeutschland, Mittleres Albvorland (Naturraum Steinlach [101$_{10}$]), Dußlingen, Im Brühl; MTB 7520NW, R=3504, H=5368; 390 m üNN; Ortsrand; leg. Krell 23.V.1994.

2.2. Methoden

Die Beobachtungen der Kopulationen erfolgte an Tieren, die in einem geräumigen Terrarium gehalten wurden. Einzelne Verhaltensweisen während der Kopulation konnten auch im Gelände verfolgt werden. Sie unterschieden sich nicht von den Laborbeobachtungen. Eberhard (1992: 1782) stellt bei Individuen mittelamerikanischer *Macrodactylus*-Arten (Melolonthinae) Verhaltensabweichungen in Gefangenschaft fest, was auch bei den in Kapitel 4.1. dargelegten Beobachtungen an *Melolontha* in geringem Umfang nicht ausgeschlossen werden kann.

Die Fixierung der Copula in situ wurde durch Chlorethan-Vereisung nach Zwick (1970) erreicht. Bewährt hat sich hierfür das Spray Chloraethyl „Dr. Henning" (Dr. Georg Friedrich Henning Chemische Fabrik, D–69190 Walldorf). Spraydosen sind mühelos zu transportieren und auch in diffizilen Situationen einsetzbar, zum Beispiel wenn die Kopulation im Gestrüpp stattfindet. Die Methode ist daher hervorragend geländetauglich. Auch Eberhard (1993a) wandte sie erfolgreich an. Bei größeren Organismen, wie beim Maikäfer, empfielt es sich, das kopulierende Pärchen von zwei Seiten zugleich zu besprühen, um so eine gleichzeitige Stillegung der Muskulatur im ganzen Körper sicherzustellen.

Die histologische Fixierung erfolgte in alkoholischer Bouinscher Lösung nach Duboscq-Brasil (Böck 1990: 97f), in der die Tiere zwischen 24 und 48 Stunden verblieben. Die Lösung wurde fertig angesetzt und sukzessive verwendet, da alte Lösung nach Gregory (1970) und Gregory et alii (1980) bessere Ergebnisse liefert. Anschließend erfolgte mehrfaches Auswaschen und Aufbewahrung in Ethanol 80%. Die Präparation wurde ebenfalls in Ethanol 80% durchgeführt. Gezeichnet wurden ungefärbte Objekte in Ethanol sowie mit Methylenblau 1% gefärbe Objekte in Aqua demineralisata. Während der Zeichnung wurden die Ganzpräparate mit Nadeln auf einem dunklen Paraffin-Bienenwachs-Ruß-Gemisch festgesteckt. Die Sagittal- und Querschnitte wurden mit Hilfe einer Rasierklinge von Ganzpräparaten angefertigt und präparatorisch nachbearbeitet. Als Hilfsmittel für die Vorzeichnungen diente ein Okular-Netzmikrometer in einem Leitz-Binokular (Greenough). Nur die Abbildungen 15 und 16 wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates am Zeiss SV 5 erstellt. – Anhand eines frischtoten, methylenblau gefärbten Präparates (♂ aus Dußlingen) wurde die Muskulatur mit fixiertem Material verglichen. Soweit dies durch bloße Präparation zu beurteilen ist, ließen sich signifikante Verkürzungen der Muskeln bei Bouin-fixiertem Material nicht erkennen.

Da die Insektenmuskeln keine äußere Umhüllung besitzen, können deren Querschnitte an Abschnittsflächen je nach Auffächerung sehr unterschiedlich sein. Daher lassen die gezeichneten Querschnitte, vor allem im fixierten, verhärteten Zustand, nicht immer auf die Stärke des Muskels schließen.

Abbildungen: Die Maßstäbe (≙ 5 mm) auf den Abb. 1, 17, 38, 44 gelten jeweils nur für die unmittelbar nachfolgenden Zeichnungen.

2.3. Abkürzungen

aEphScl	apikales Endophallus-Sklerit (apical endophallic sclerite)
An	Anus
ApexPm	Apex der Parameren (parameral apex)
ApodPhb	Phallobasalapodem (apodem of phallobasis)
B	Borstenfeld (setose field)
BuCop	Bursa copulatrix (copulatric burse)
CavEph	Cavum endophalli (space between inner and outer endophallic membrane)
Clo	Cloaca/Kloake

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

dPaVag	Palpus vaginalis dorsalis (dorsal vaginal palp)
DuctBu	Ductus bursae (bursal duct)
DuctEj	Ductus ejaculatorius (ejaculatoric duct)
eEphM	Membrana endophalli externa (outer endophallic membrane)
Eph	Endophallus
fcm	first connecting membrane
Gl	Glandula/Drüsenzellen (glandular cells)
GlAcc	Glandula accessoria (accessory gland)
GlRec	Glandula receptaculi
iEphM	Membrana endophalli interna (inner endophallic membrane)
ins	Insertio (insertion)
ins scm	Insertio der second connecting membrane
LPm	ventrale Lamina der Parameren (ventral parameral lamina)
LumEph	Lumen endophalli (inside width of endophallus)
M(x)	Musculus (muscle)
N	Nerv (nerve)
or	Origo (origin)
OrifEph	Orificium endophalli (external opening of endophallus)
Ovd	Oviductus communis (common oviduct)
pEphScl	proximales Endophallus-Sklerit (proximal endophallic sclerite)
Phb	Phallobasis (phallobase)
Pm	Paramere
PrPyg	Processus pygidialis (pygidial process)
Pyg	Pygidium (Urotergit VIII)
RecSem	Receptaculum seminis
Rect	Rectum
scm	second connecting membrane
Spic	Cranialer Teil des Spiculum gastrale (cranial part of spiculum gastrale)
*Spic**	Caudaler Teil des Spiculum gastrale (caudal part of spiculum gastrale)
Spph	Spermatophore
St	Sternit (Urosternit)
T	Tergit (Urotergit)
tcm	third connecting membrane
TP	Treffpunkt (area where muscles meet)
Tr	Trachea
Rect	Rectum
Vag	Vagina
vPaVag	Palpus vaginalis ventralis (ventral vaginal palp)
V	Vulva.

3. Terminologie

In den beschreibenden Kapiteln 6. bis 8. werden die Synonyme angegeben, die sich in der Literatur für die bei *Melolontha* diskutierten Strukturen finden. Im folgenden sollen nur einige zentrale Termini besprochen werden. Eine ausführlichere Diskussion der Terminologie, gründend auf die Homologieverhältnisse innerhalb der Lamellicornia und der Coleoptera, soll in einer späteren vergleichenden Arbeit erfolgen.

3.1. Myologie

In der Entomologie existiert keine allgemein anerkannte Konvention bezüglich der myologischen Terminologie. Selbst die Prinzipien der Benennung sind unterschiedlich. So ziehen manche Autoren funktionelle Namen vor, auch ohne gesi-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

cherte Kenntnis der Funktion, andere gehen allen terminologischen Problemen aus dem Wege, indem sie die Muskeln durch Ordinalzahlen kennzeichnen. In der vorliegenden Studie erfolgt die Benennung der Muskeln wie bei von Kéler (1955: 638ff) und Hieke (1966) nach dem Berleseschen Prinzip (1909) nach Ursprung (origo) und Ansatz (insertio).

3.2. Sklerite und Membranen

Ebenfalls uneinheitlich ist die Terminologie der Genitalsklerite und -membranen bei den Insekten: Tuxens (1970) Glossarium umfaßt 5400 genitalanatomische Termini auf 142 Seiten. In der vorliegenden Studie werden in der taxonomischen und morphologischen Literatur eingebürgerte Termini in der folgenden Bedeutung verwendet:

Aedoeagus: Nach von Kéler (1963: 40) erstmalig von Foudras (1860: 144) als „l'édéage, aedeagus" eingeführt. Foudras bezeichnete als Aedeagus „une pièce cachée, cornée [. . .], qui est l'instrument protecteur des organes particuliers qu'il recouvre." Damit ist zweifellos die stark sklerotisierte Struktur gemeint, die Harnisch (1915) als Penis bezeichnete und die heute in der taxonomischen Literatur, wohl gründend auf der Definition von Sharp & Muir (1912: 481), weltweit als Aedoeagus/aedeagus/édéage benannt wird und aus Tegmen, Medianlobus (Penis) und Endophallus besteht (cf. Lawrence & Britton 1991: 551). Snodgrass (1935: 596f; 1957: 29f) und von Kéler (1963: 40) hingegen bezeichnen als Aedoeagus den Medianlobus oder sogar den proximalen Teil des Endophallus (Snodgrass 1935: 596), wenn der Medianlobus wie bei den Melolonthinae reduziert und nicht mehr vom Endophallus abgesetzt ist (D'Hotman & Scholz 1990b: 7). Im folgenden werden als Aedoeagus die gesamten äußeren (= ektodermalen) männlichen Genitalien bezeichnet (exkl. Urit IX), das heißt der sich in der Genitaltasche befindende Kopulationsapparat (Parameren + Phallobasis + Endophallus). – Fürsch (1973) diskutiert die beiden eingebürgerten Schreibweisen „Aedoeagus" und „Aedeagus" und stellt die etymologische Korrektheit beider Wortbildungen fest, wohingegen von Kéler (1963: 40) „Aedeagus" als etymologisch unrichtig ausdrücklich ablehnte. So bleibe ich bei der in der deutschen taxonomischen Literatur geläufigen Schreibweise „Aedoeagus". – Bei der Namengebung von am Aedoeagus entspringenden oder ansetzenden Muskeln wird in Anlehnung an von Kéler (1955: 676ff; 1963) „phallo-" bzw. „-phallicus" verwendet.

Membranen: Die Verbindungsmembran zwischen Endophallus (Penis) und Tegmen wird als „first connecting membrane" (Sharp & Muir 1912: 481) bezeichnet, diejenige zwischen Tegmen und Abdomen (Urit IX) als „second connecting membrane" (Sharp & Muir 1912: 482) (Tuxen 1970: 260, 327). Im vorliegenden Falle ist der Urit IX zum Spiculum gastrale reduziert und bildet einen Bestandteil der Genitaltasche, die craniad in das Abdomen eingezogen ist. Zudem ist der Urit VIII bei den Lamellicornia als reguläres Abdominalsegment ausgebildet: der Tergit VIII bildet das Pygidium und ist nicht in den Tergit VII invaginiert (Plesiomorphie der Polyphaga nach Bils 1976: 125). Dadurch befindet sich eine ausgedehnte, verbindende Membran zwischen dem Spiculum und dem regulär ausgeprägten Urit VIII, die ich als „third connecting membrane" bezeichne.

Die englischen Bezeichnungen sind weithin gebräuchlich und werden als Termini technici unverändert oder in Abkürzungen (fcm, scm, tcm) übernommen.

Ovipositor: Als Ovipositor bezeichnet man ein innerhalb der Ectognatha homologes Organ, das aus den Gonapophysen der Urite VIII und IX sowie den Gonostyli des Urits IX besteht (cf. Tuxen 1970: 298; Mickoleit 1973: 40). Die weiblichen Genitalsklerite sind bei *Melolontha* stark reduziert. Da aber zumindest die Homologie von Vaginalpalpen der rezenten Polyphaga mit Gonocoxae bzw. Gonostyli des Urits IX im Grundplan der Polyphaga angenommen werden kann (Mickoleit 1973: 55; Bils 1976: 138), verwende ich den funktionell zutreffenden Terminus Ovipositor auch für den Bereich um Vulva und Vaginalpalpen bei den Scarabaeoidea. Somit vermeide ich den Terminus Oviscapt (Crampton 1942: 81), der für den sekundären Ovipositor der Nematocera (Diptera) eingeführt wurde. Als Oviscapt (= Antovipositor, Smith 1969: 1073) wird heute ein Legeapparat bezeichnet, der nicht mit dem oben beschriebenen, „orthopteroiden" Ovipositor der Ectognatha homolog ist (Tuxen 1970: 299) und

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

durch Modifikation und Verlängerung der Urite VIII und IX gebildet wird (SCUDDER 1971: 393; NICHOLS 1989: 506). Für eine derartige sekundäre Bildung finden sich bei *Melolontha* keine Hinweise.

P a r a m e r e n: Caudal an der Phallobasis der Käfer gelenken paarige, leisten- bis röhrenförmige, ursprünglich symmetrische Sklerite, für die von VERHOEFF (1893: 119) der Terminus „Parameren" geprägt wurde.

T e g m e n: Als Tegmen bezeichne ich Phallobasis (incl. Phallobasalapodem) + Parameren (sensu SHARP & MUIR 1912: 482f).

U r i t e: Siehe Fußnote 1 auf p. 2.

4. Ablauf der Kopulation

4.1. Ablauf und Dauer der Kopulation bei *Melolontha melolontha*

Der genaue Ablauf der Kopulation beim Maikäfer wurde bisher nur unvollständig oder gar unglaubhaft beschrieben. So berichtet UFFELN (in REEKER 1907), ohne Angabe der Species, über eine gezielte Annäherung der Geschlechtspartner, die ein Aufreiten des Männchens nicht erfordert: Das Männchen sitze auf der Oberseite eines Blattes, das Weibchen auf der Unterseite eines benachbarten Blattes; die Partner bewegten sich rückwärts aufeinander zu bis die Abdomina einander berührten, „und die Vereinigung der Geschlechtsteile ging nun sofort und schnell vor sich."; das Weibchen ziehe das Männchen auf die Blattunterseite; das Männchen versuche, sich während der Kopulation an der Vegetation festzuhalten. Dieses bemerkenswerte, an die Kopulation der Passalidae (SCHUSTER 1975) erinnernde Verhalten findet in der Literatur keine Bestätigung und wurde auch vom Verfasser nicht beobachtet, so daß die Schilderung UFFELNS bezweifelt werden muß. Zutreffendere, doch ebenfalls unvollständige Beschreibungen des Ablaufs der Kopulation finden wir bei RASPAIL (1893, 1896) und BOAS (1893: 246f), später bei WEBER (1915) und TIPPMANN (1964: 60ff). Publizierte Photographien der einzelnen Kopulationsphasen werden unten zitiert.

LANDA (1960a: 301) beobachtete 50 kopulierende Paare und stellte Kopulationszeiten von 30' bis 5 h fest. Eine Spermatophoren-Übertragung fand nur statt, wenn die Kopulation länger als 2½ h andauerte. Den Beobachtungen TIPPMANNS (1964: 61) und RASPAILS (1893, 1896) zufolge dauert die Kopulation 4 h bis mehr als 7 h bzw. 3 h 15' bis 4 h 50', in einem Falle nur 1 h 30'. DERMIGNY (1877) hingegen berichtet, ohne Angabe der Species, von durchschnittlich acht- bis zehnstündiger Kopulation bei *Melolontha* und verweist auf ungenannte Literaturangaben, in denen gar 18 h oder 24 h Dauer angegeben werden, was aber in der neueren Literatur keine Bestätigung findet und bezweifelt werden darf.

Die Kopulation bei *Melolontha melolontha* verläuft in fünf Phasen, die im folgenden nach eigenen Beobachtungen beschrieben werden. Da die Fixierung verschiedener Kopulationsstadien Priorität besaß, konnte nur eine Kopulation durchgehend bis zur Trennung der Geschlechtspartner beobachtet werden.

Phase 1 (Aufreiten)

Das Männchen besteigt das Weibchen von caudal her und fährt den Aedoeagus aus oder reitet manchmal mit schon ausgefahrenem Aedoeagus auf. Es sitzt einige Zeit auf dem Weibchen und versucht dann mehrfach, den Pygidialprocessus des Weibchens mit den Paramerenspitzen zu ergreifen.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Phase 2 (Öffnen der Kloake)

Das Männchen ergreift mit den Paramerenspitzen den Pygidialprocessus des Weibchens und hakt sich ein[3]). Der Aedoeagus wird bis zur Maximalposition ausgefahren. Die Parameren werden rechtwinklig zur Phallobasis gestellt (Abb. 13). Die Membran zwischen Phallobasis und Parameren wird gespannt, und die Parameren werden basal lateralwärts gespreizt. Durch nickende Bewegungen der Parameren wird das Weibchen stimuliert, wobei zumeist die Spitze des weiblichen Pygidialprocessus in der Rinne zwischen den Parameren basalwärts verschoben wird. Das Männchen krallt sich im Regelfall mit den Vorderklauen am cranialen Prothorax-Rand und mit den Mittelklauen an den Elytren-Rändern im Bereich des 2. oder 3. lateralen Abdomen-Makels beim Weibchen fest (cf. Raspail 1893: 205). Durch starke Krümmung des abgeflachten Abdomen nach ventral erscheinen die Elytren des Männchens leicht angehoben. Ein deutliches Streicheln der männlichen Hintertarsen am weiblichen Abdomen, wie es Weber (1915: 221) beschreibt, konnte nicht festgestellt werden. Das Weibchen hält sich nur mit den beiden vorderen Beinpaaren am Untergrund fest und bewegt die angehobenen Hinterbeine langsam „rudernd". Eine gezielte Abwehrbewegung gegen das Männchen ist jedoch nicht festzustellen (im Gegensatz zu einer gezielten Bewegung gegen den Aedoeagus bei massiver Störung während der Kopulation). Das Männchen bewegt sich sukzessive auf dem Weibchen nach hinten, bis sich der zweite Lateralmakel der Abdominalsternite des Männchens auf gleicher Höhe mit dem Elytren-Apex des Weibchens befindet. Beobachtete Fälle: a) nach 17' Versuch abgebrochen; sofort (1' später) erneuter Versuch. – b) nach ca. 20' Versuch abgebrochen, aber bereits ca. 8' später ist der Aedoeagus wieder weit ausgefahren. – In einem Fall wurde das Abdomen des Weibchens stark dorsalwärts gezogen, so daß im Bereich zwischen den ersten beiden Lateralmakeln ein Knick entstand. Möglicherweise sperrte sich das Weibchen hier besonders energisch gegen die Penetration.

Phase 3 (Penetration) [Abb. 15; Scheerpeltz (1934: 11), Tippmann (1964: 61, Abb. 7)]

24' nach dem Aufreiten gelingt es dem beobachteten Männchen, die Parameren bis zur Hälfte schnell in die Vagina einzuführen (Raspail 1893: 206: 45' nach dem Aufreiten). In einem anderen Fall führt das Männchen ca. 25' nach dem Aufreiten zuerst nur die Spitze der Parameren ein, wobei nach weiteren 21' die vollständige Penetration erfolgt (das Weibchen wurde in diesem Falle bei der Penetration sehr unruhig). Die vollständige Penetration erfolgt, indem der Aedoeagus noch weiter ausgefahren und gerade gestellt wird, das heißt der Winkel zwischen Phallobasis und Parameren erreicht nahezu 180°, und nur noch der craniale Apex des Phallobasalapodems befindet sich im männlichen Abdomen. Dabei verringert sich der spitze Winkel zwischen Sternum des Männchens und Aedoeagus auf 10°–20°. Der Pygidialprocessus des Weibchens liegt in dieser Phase noch außerhalb des Aedoeagus. – Die Antennen des Weibchens sind angelegt, die des Männchens bei geschlossener Fahne ausgestellt. Auch wenn die Parameren schon vollständig eingeführt sind, das heißt der Winkel zwischen Phallobasis und Parameren 180° beträgt, kann das Weibchen die Kopulation abrupt beenden, indem es die Hinterbeine gegen den Aedoea-

---

[3]) Ein gleichartiges Verhalten konnte ich bei *Amphimallon solstitiale* (L.) (Melolonthinae) beobachten.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

gus stemmt. Ähnliche stemmende Abwehrbewegungen beobachtete EBERHARD (1993a) bei Melolonthinae der Gattung *Phyllophaga*. Gleichwohl konnte trotz dieser Abwehr auch dort, wie bei *Melolontha*, die Kopulation erfolgen.

Phase 4 (Hintüberkippen und Starre) [Abb. 16; Hintüberkippen: HURPIN (1962: 35, Abb. 24). – Starre: Abb. 16; ESCHERICH (1923: 68, Abb. 46), SCHEERPELTZ (1934: 12), KRATOCHVÍL et alii (1953: 41, Abb. 27), TIPPMANN (1964: 62, Abb. 8), URAL (1968: 17, 19, Abb. 8, 10–11), KELLER (1984: 38)]

Das Männchen läßt sich nach hinten fallen und zieht die Phallobasis mitsamt dem weiblichen Pygidialprocessus in sein Abdomen ein (bei vier beobachteten Männchen 1'30", 3', 4', und 6' nach der vollständigen Penetration; 30' nach RASPAIL 1893: 206). Es rudert mit den Hinterbeinen gegen den Urit viii des Weibchens (als ob es dieses aus sich herausschieben wollte). Der Winkel zwischen den beiden Partnern beträgt dabei noch 135 Grad. Es folgen leichte Vor- und Rückbewegungen des Aedoeagus. Nach weiteren 7'30" sind die Bewegungen des Männchens nicht mehr kontinuierlich, sondern treten nur noch schubweise auf. Eine weitere Minute später erfolgen Pumpbewegungen des Weibchens: Das Abdomen bewegt sich auf und ab. Das Männchen stemmt sich gegen Propygidium und Elytren-Apex des Weibchens, vielleicht um den Winkel zwischen den beiden Körpern zu vergrößern. Bald wird der maximale Winkel von annähernd 180° erreicht. 1 h 17' nach Beginn des Aufreitens frißt das Weibchen wieder. 1 h 25': anhaltende Pumpbewegungen des Weibchens, das Männchen bleibt jedoch währenddessen starr. 1 h 50' bis 2 h: Das Männchen wird nach Störung durch Artgenossen aktiv, verfällt danach wieder in Starre. Die Pumpbewegungen sind nach 2 h 30' nur noch schwach. – Nach RASPAILS (1893: 205, 207; 1896: 337f, 341) Beobachtungen kann das Umklappen kurze Zeit („peu de temps") nach dem Aufreiten oder erst 30–50', in einem Falle erst 2 h danach erfolgen. Eine Zeitdauer von ca. 40' entspricht meinen Erfahrungen. Durch Präparation verschiedener Kopulationsstadien konnte ich feststellen, daß die Ausstülpung des Endophallus und die Übertragung des Spermas erst in der hintübergekippten Stellung erfolgen und nicht, wie WEBER (1915: 221) behauptet, kurz zuvor. Nach LANDA (1960a: 302) beginnt die Ausstülpung 15' nach der Penetration.

Phase 5 (Trennung)

Die Trennung erfolgte im beobachteten Fall nach ca. 5 Stunden. Ein anderer Trennungsvorgang konnte direkt beobachtet werden: Das Männchen „strampelt", beugt sich wieder über das Weibchen und zieht dabei den Aedoeagus heraus. Dieser wird dabei so weit oder noch weiter als in Phase 2 ausgefahren.

4.2. Kopulationsvorgang bei nahe verwandten Arten

Der Ablauf der Kopulation und die Stellung der beiden Partner zueinander während der Insemination ist bei den Käfern im allgemeinen artspezifisch[4]). Allein die Stellen, an denen sich das Männchen mit seinen Tarsen am Weibchen verankert, können je nach Neigung des Untergrundes innerartlich differieren (SCHAFER 1954:

[4]) Ein einziger Fall von Stellungs-Dimorphismus wurde mir bekannt, und zwar beim Linierten Graurüßler, *Sitona lineata* (L.) (Curculionidae), beschrieben von ANDERSEN (1931: 46). Hier liegt das Männchen entweder dem weiblichen Dorsum direkt auf, oder aber seine Körperlängsachse bildet mit der des Weibchens einen Winkel von ca. 30°.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

404). Auf Grund dieser Spezifität ist anzunehmen, daß unterschiedliche Kopulationsabläufe sich auch in anatomischen Unterschieden manifestieren. Die Stellung, bei der das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt, den gekrümmten Aedoeagus von caudodorsal her einführt und auf dem Weibchen sitzend verharrt, ist die häufigste Kopulationsposition bei den Käfern. Wir finden sie bei den Polyphaga und den Adephaga, und zumindest zu Beginn der Kopulation auch bei den Scarabaeoidea und den Lucanidae. Dieses Aufreiten der Männchen ist die innerhalb der Coleoptera mutmaßlich plesiomorphe Kopulationsposition (Crowson 1981: 338), die vermutlich bereits im Grundplan der Coleoptera vorhanden war. Speziell bei den Scarabaeoidea, aber auch bei den Curculionoidea kippt das Männchen im Verlauf der Kopulation, durch die penetrierten Genitalien im Weibchen verankert, nach hinten (Paulian 1988: 277). Das vollständige Hintüberkippen mit zusätzlicher pygidialer Verankerung, wie wir es bei *Melolontha* beobachten, ist ein seltener Sonderfall.

In der Literatur finden sich nur wenige und zumeist ungenaue Angaben zum Ablauf der Kopulation bei Lamellicornia. Da die vergleichende Untersuchung der Copulae bei verschiedenen Taxa der Lamellicornia Thema einer nachfolgenden Studie sein soll, beschränkt sich die folgende Diskussion auf die Gattung *Melolontha*.

Über *Melolontha hippocastani* F. berichtet Burchard (1988: 54): „Zumeist saß das Männchen während der gesamten Kopulation auf dem Rücken des Weibchens festgeklammert. Es wurden nur ganz wenige Kopulationspaare beobachtet, bei denen das Männchen [. . .] kopfüber am Weibchen hing." Später ergänzt Burchard (mündliche Mitteilung III.1993), daß nahezu alle Männchen der untersuchten Population zum Beobachtungszeitpunkt Kümmerformen waren und das ungewöhnliche Kopulationsverhalten daher rühren könnte. Die beschriebene Beobachtung stelle einen Ausnahmefall dar. Schon Couturier & Robert (1956: 441) stellen fest, daß zwischen dem Kopulationsverhalten von *M. melolontha* und *M. hippocastani* kein merkbarer Unterschied besteht: „Lorsqu'un mâle [von *M. hippocastani* – Verfasser] rencontre une compagne, il se pose sur son dos et essaye aussitôt d'introduire son penis. La copulation a généralement lieu immédiatement, mais quelquefois le mâle ne réussit à s'accoupler qu'après 3 ou 4 tentatives. Une fois le penis entièrement enfoncé, rapidement le mâle se renverse en arrière et se laisse pendre à l'abdomen de la femelle, de la même façon que chez *M. melolontha*." Jedoch bemerken sie weiter: „L'accouplement est de courte durée", ohne aber die Dauer selbst anzugeben. Auch Persohn (mündliche Mitteilung, 27.VI.1991) berichtet nach Beobachtungen während des Massenauftretens von *M. hippocastani* im Haardtwald bei Karlsruhe 1991 vom gleichen Kopulationsverhalten bei beiden häufigeren mitteleuropäischen *Melolontha*-Arten. Zu *M. pectoralis* Meg., der seltenen dritten mitteleuropäischen Art, wurden keine Beobachtungen dokumentiert.

5. Oviposition

5.1. Oviposition bei *Melolontha melolontha*

Die Eiablage von *Melolontha melolontha* erfolgt, abhängig von den Bodenverhältnissen, subterran in einer Tiefe 1,5 – 60 cm (Altum 1891: 280; Jancke 1928: 98; Schuch 1935: 171). Die Eier werden in Gruppen zu 10 bis 20 Stück abgelegt (Tippmann 1964; 62). Ob für jedes Ei eine Eikammer geformt wird, wie dies im nachfolgenden Kapitel beschrieben wird, ist nicht bekannt, da der Vorgang der Oviposition

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

bisher nicht beobachtet wurde. Trotz intensiver, mehrwöchiger Bemühungen gelang dies auch dem Verfasser nicht. Daher wurde bei mutmaßlich zur Eiablage eingegrabenen Weibchen mit bereits leicht geöffneter Kloake das Abdomen mechanisch komprimiert, so daß sich die Kloake ausstülpte und in dieser Position vereist und fixiert werden konnte (Abb. 38–41). Ob sich dabei tatsächlich nur diejenigen Teile der Kloake ausstülpten, die sich auch vor oder während der Eiablage außerhalb der Abdominalöffnung befinden, ist nicht feststellbar. Die funktionsmorphologische Interpretation (Kapitel 9.2.) bleibt daher spekulativ. Doch auch bei *Diabrotica undecimpunctata howardi* Barber (Chrysomelidae) befinden sich in analoger Weise der Anus in dorsaler und die Vulva in ventraler Position außerhalb des Abdomen, „when the segments are extended" (Mendoza & Peters 1968: 1281f), so daß eine ähnliche Ausstülpungsweise bei *Melolontha* nicht auszuschließen ist.

Der Kloakalbereich um den Anus, der sich bei der simulierten Oviposition außerhalb des Kloakenraums befindet, wird beim Koten bei *Melolontha* nicht ausgestülpt.

5.2. Oviposition bei nahe verwandten Arten

Photographisch dokumentiert und beschrieben wird die Oviposition bei *Amphimallon majale* (Razoum.) (Melolonthinae: Rhizotrogini) von Tashiro (1987: 121f, Taf. 25): „Evagination of the vaginal tract creates a balloonlike organ that compresses the moist soil and forms a cell. An egg is deposited simultaneously with the invagination of the vagina." Bei dem ausgestülpten Organ, das Tashiro als „vagina" oder „vaginal tract" bezeichnet, handelt es sich um die Kloake. Auf den Photographien in Tashiro (1987: Taf. 25) sind die ventralen Vaginalpalpen ventral beiderseits der Ovipositions-Öffnung deutlich zu erkennen. Merkwürdigerweise sind auf der Photographie in Tashiros früherer Arbeit (Tashiro et alii 1969: 26) auf der Ventralseite des ausgestülpten Organs keine Vaginalpalpen zu erkennen, so daß ich annehme, daß es sich hier um den künstlich herausgepreßten Analbereich handelt.

Auch bei anderen „pleurosticten" Scarabaeidae[5]) wird die Kloake zur Oviposition ausgestülpt. Nonveiller (1960: 43) zeigt eine Photographie der „Partie exvaginée de l'organe féminin au moment de la ponte" von *Miltotrogus aequinoctialis* (Herbst) (Melolonthinae: Rhizotrogini); „on peut apercevoir l'oeuf à travers les parois": Kloake und Vulva sind evaginiert, die Borsten der Vaginalpalpen stehen nach hinten ab. Über *Tropinota hirta* (Poda) (Cetoniinae) berichtet Dimitriu (1935: 228): „Während der Eiablage befindet sich das Weibchen mit dem Rücken nach unten, der Uterus [= Kloake; Verf.] wird ausgestülpt, es erfolgt die Ausstossung des Eies, und dann wird der Uterus wieder eingestülpt."

Die vorbereitende Funktion der ausgestülpten Kloake, die Formung der Eikammer, wurde bei drei Vertretern der Rutelinae festgestellt, bei *Popillia japonica* Newman (Fleming 1972: 47; Clair & Kramer 1989: 90), *Anomala orientalis* Waterhouse (Tashiro 1987: 122) und *Adoretus sinicus* Burm. (Habeck 1964: 400: „The ovipositor extrudes three to four millimeters and makes a small pocket in the soil about three

[5]) Gemeint ist der „Orphninae to Valginae clade" in der Terminologie von Scholtz & Chown (1995: 360–363); diese Gruppe bezeichnete ich in früheren Arbeiten als Familie Melolonthidae (cf. Krell 1992), richte mich aber nun nach System und Nomenklatur von Lawrence & Newton (1995) und Scholtz & Chown (1995).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

times the size of the egg which is deposited therein."). TASHIRO (1987: 122) nimmt an, daß bei denjenigen Arten der Scarabaeoidea, die für jedes Ei eine kleine Erdkammer formen, der Ablauf der Oviposition übereinstimmt.

Weitere Beschreibungen oder Abbildungen der Oviposition oder des Ovipositors von „pleurosticten" Scarabaeidae sind mir nicht bekannt.

6. Morphologie des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen)

Die in der Einleitung bereits genannten Arbeiten von STRAUS-DURCKHEIM (1828), BOAS (1893) und LANDA (1960a,b) stellen eine ausgezeichnete Grundlage für die folgende vergleichende Studie der Kopulationsorgane in Ruhe und in Copula dar. Sie ersparen jedoch nicht eine erneute, vollständige zeichnerische Darstellung der topographischen, insbesondere der myologischen Verhältnisse, die in Kapitel 8. besprochen werden.

Da eine Öffnung der Kloakenkammer der Kopulation und der Oviposition vorausgehen muß, sollen auch die hierfür verantwortlichen prägenitalen Urite VII und VIII in die Untersuchung einbezogen werden.

6.1. Urite VII und VIII

Der Tergit VII (Propygidium) ist bei den Lamellicornia stark sklerotisiert, wohingegen die anterioren, von den Elytren bedeckten Tergite schwach sklerotisiert bis membranös ausgeprägt sind. Tergit VII und Sternit VII sind bei *Melolontha* zu einem Ring verschmolzen (Abb. 48). Die Sutur ist nur noch in der cranialen Hälfte äußerlich sichtbar (Abb. 13: Pfeil). Der ringförmige Urit VII bietet den stabilen Rahmen, an dem der Urit VIII einlenkt, der während der Öffnung, insbesondere bei der Kopulation, hohe Druck- und Zugkräfte auf das Abdomen überträgt. Der Urit VIII ist nicht in den Urit VII invaginiert, sondern liegt caudal des Urits VII und bildet den Apex des Abdomen. Der Tergit VIII (Pygidium) ist bei beiden Geschlechtern median in einen langen Processus ausgezogen, der bei den Weibchen durchschnittlich kürzer ist.

6.1.1. Third connecting membrane

Syn.: *cloaque* (BOAS 1893).

Tergit und Sternit VIII sind durch die straffe „third connecting membrane" (tcm) verbunden (Abb. 13: tcm; Abb. 44, 45: or tcm), die im Inneren des Abdomen an der Ventralseite des Spiculum gastrale inseriert, und zwar caudal an den Innenseiten der Skleritspangen des cranialen Teils des Spiculum (Abb. 19, 29: tcm; Abb. 44, 45: ins tcm). Sie bildet, wohl zusammen mit dem dorsocaudalen Bereich der „second connecting membrane" (scm), die Kloaken-Membran. Die tcm bedeckt ventral den caudalen, V-förmigen Teil des Spiculum, der auf Abb. 29 durch eine gestrichelte Linie angedeutet ist. Da das Spiculum nur den ventralen Teil der Genitaltasche versteift, im dorsalen und in den lateralen Bereichen hingegen keine Sklerite ausgebildet sind, können „second" und „third connecting membrane" hier nicht abgegrenzt werden. Sekundäre, funktionell bedingte Sklerotisierungen der tcm existieren nicht, jedoch befindet sich im Laterobasalbereich beiderseits ein Rudiment des Stigma VIII (Abb. 17–18: Stig).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Die Stigmen I-VI liegen bei *Melolontha* im schwach sklerotisierten, auf die Dorsalfläche umgebogenen, dorsalen Teil der Ventralsklerite der Urite. Ist dieser Bereich, wie bei *Amphimallon majale*, membranös, wird er gemeinhin als Pleura bezeichnet: Nach Menees (1963) liegen bei *A. majale* die Stigmen I-VI in der Pleuralmembran. Bei *Melolontha* ist die Pleura nur noch in den Uriten I-III membranös. Caudalwärts nimmt der Sklerotisierungsgrad zu. Die Pleurite sind außer durch die schwächere Sklerotisierung nicht von den Sterniten abgesetzt, denn wie bei den meisten Insekten sind Sternum und Pleurum verschmolzen (von Kéler 1963: 497). Eine Sternopleuralsutur fehlt. Tergite und Pleurite sind jedoch durch eine Membran getrennt. Die Pleurite bilden eine Falte, die von starken segmentalen Tergosternalmuskeln hervorgerufen wird. Diese verbinden jeweils die lateralen Enden der Tergite und Sternite und überspannen den Pleuralbereich. Zudem befindet sich in jedem Urit beiderseits ein Sternopleural-Muskel. Da sich die tergosternalen Muskeln bei Adephaga und Polyphaga finden [cf. Hieke 1966: 52 (*Harpalus*, Carabidae), 94 (*Anoplotrupes*, Geotrupidae): M.urot.st.], ist zu vermuten, daß sie bereits im Grundplan der Coleoptera vorhanden waren (als Plesiomorphie), zumal sie auch in anderen Insektengruppen existieren (Snodgrass 1935: 262; Bitsch 1979: 296ff).

Im Urit VII ist durch die Verschmelzung von Sternit und Tergit kein membranöser Bereich mehr ausgebildet, keine Pleura erkennbar. Zwischen Tergit VIII und Sternit VIII hingegen ist ein wieder membranöser Bereich vorhanden: die „third connecting membrane", die ein Stigmenrudiment trägt (Abb. 17: Stig). An ihr inseriert der Muskel M1 (Abb. 19), der als homodynam zu den Sternopleural-Muskeln der anterioren Urite angesehen werden kann und daher als M. urosterno-pleuralis benannt wird. Die tcm wird überspannt vom M. urotergo-sternalis posterior (Abb. 18: M2), der homodynam zu den Tergosternal-Muskeln der anterioren Urite sein dürfte. Auf Grund der Lage von Muskeln und Stigmenrudiment betrachten wir zumindest den laterocranialen Bereich der tcm als „pleurale Bildung"[6]). Der caudale Bereich der tcm ist aus topographischen Gründen vermutlich ein Derivat der Intersegmentalmembran VIII/IX.

Menees' (1963: 26) Aussage „A pleural area is lacking in segment 8" [bei *Amphimallon majale*], die nicht näher erläutert wird, darf angezweifelt werden, da auch dort eine tcm ausgebildet ist (Menees l.c.: 53, Abb. 22; 57: Abb. 37). Ein Rudiment des Stigma VIII fehlt jedoch bei *Amphimallon*.

6.2. Urit IX

Der Urit IX ist bei den Lamellicornia in das Abdomen eingezogen und bildet hier die Genitaltasche, die den Aedoeagus röhrenförmig umschließt. Die Sklerotisierung der Genitaltasche ist bei *Melolontha*, wie bei den meisten Lamellicornia, stark reduziert. Ein ventrales, bilateralsymmetrisches, zweiteiliges, Y-förmiges Sklerit, das Spiculum gastrale, bildet die einzige Versteifung der membranösen Tasche. Zudem be-

---

[6]) Nach Deuve (1988, 1993) handelt es sich bei dem ventralen Sklerit des Urits VIII der Coleoptera um fusionierte Laterotergite. Ein Sternit VIII existiere nicht. In diesem Falle wäre die tcm eine rein tergale Bildung. Unterstützt wird diese Hypothese durch Hinkes (1971) Annahme, die Insertio der tcm, der craniale Teil des Spiculum gastrale, sei tergaler Herkunft. Die Muskulatur des Urits VIII müßte dann anders interpretiert werden. Da die hier vorliegenden Befunden nichts zu dieser Hypothese beitragen können, soll sie im Rahmen der vorliegenden Studie nicht weiter diskutiert werden.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

findet sich eine sehr kleine paarige Sklerotisierung am Treffpunkt mehrerer Muskeln (Treffpunkt 2, Kap. 6.2.2.) im Lateralbereich der Tasche.

6.2.1. Spiculum gastrale mit Treffpunkt 1

S y n .: *stylet cloacal* (Boas 1893). – Caudaler Bereich: *synsclérit ventral* (Deuve 1992).

Das Spiculum gastrale besteht aus einem cranialen, Y-förmigen Teil (Abb. 25, 30: Spic), und einem breit V-förmigen, caudalen Teil (Abb. 25, 30: Spic*), dessen caudaler Bereich den cranialen Teil des Spiculum überlagert (Abb. 48). Der craniale Teil des Spiculum der Lamellicornia wird von Hieke (1966: 154; 1971) als lateroventrad gewanderte und sekundär cranial verschmolzene Derivate der Tergalapodeme IX gedeutet. Hier inseriert ventrocaudal die tcm (Abb. 44: ins tcm), die den caudalen Teil des Spiculum (Abb. 29: gestrichelte Linie) vollständig bedeckt. Am caudalen Teil, der möglicherweise aus dem Sternit IX hervorging, entspringt dorsal, das heißt dem Aedoeagus zugekehrt, die scm (Abb. 44: or scm). An den caudalen, lateralen Apices des Spiculum inserieren die Muskeln D, E und G, und es entspringen hier die Muskeln F und H (Abb. 20). Diesen Bereich bezeichne ich als Treffpunkt 1.

Die Darstellung von Snodgrass (1935: 596; übernommen von Bitsch 1979: 479), auf der der unpaare Ast („ventral apodeme") des Spiculum bei *Phyllophaga „chiriquiana"* [= *chiriquina* Bates] frei in die Leibeshöhle ragt, ist fehlerhaft, da auch dieser Ast membranös und muskulös in die Genitaltasche integriert ist (cf. Abb. 25).

F u n k t i o n : Das im Urit VIII muskulös verspannte Spiculum gastrale dient dem Muskelansatz der Aedoeagus-Rotatoren und -Protraktoren und damit der Führung des Aedoeagus beim Aus- und Einfahren.

6.2.2. Second connecting membrane mit Treffpunkt 2

S y n .: scm: *morceau de la paroi cloacale* (Boas 1893).

Die „second connecting membrane" (scm) verbindet den Sklerit des Urits IX, das Spiculum gastrale, mit dem Tegmen. Der ventrale Ursprung der scm liegt an der dorsalen, dem Aedoeagus zugewandten Seite des Spiculum, und zwar an den Außenseiten des V-förmigen caudalen Teils (Abb. 24a: or scm; Abb. 48: Spic*). Lateral und dorsal gehen scm und tcm in einander über. Die scm bildet im Cranialbereich des Phallobasalapodems eine Falte, an der M(A)/(A') und M(B)/(B') inserieren (Abb. 24a, 25, 31). Dorsomedian ist die scm erweitert und bildet eine in den Innenraum der Phallobasis reichende Tasche aus, in die sich während der Kopulation der Pygidialprocessus des Weibchens schiebt (Abb. 31: Pfeil; Abb. 25: (PygProc); Abb. 45: Pfeil links von T viii).

Die scm inseriert

– a) dorsal außen am Tegmen an der Grenze zwischen Phallobasis und Phallobasalapodem (Abb. 44, 45: ins scm) und

– b) ventral an der Basis der Parameren (Abb. 44: ins scm).

An einer Stelle im Dorsolateralbereich der scm, an der sich die Muskeln F, I, J, K und L treffen, im folgenden als Treffpunkt 2 bezeichnet, befindet sich ein kleiner, unscharf begrenzter, sklerotisierter Bereich, den ich Sklerit der „second connecting membrane" benenne (Abb. 24: Scl scm).

6.3. Aedoeagus – „retournement" und „déversement"

S y n .: *male genital organ* (Snodgrass 1957); *penis* (Landa 1960a; Matsuda 1976). – Tegmen: *tambour* (Straus-Durckheim 1828). – Entspricht in der hier verwendeten Bedeutung nicht

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

dem SNODGRASSschen *aedeagus* (1935, 1957); dieser umfaßt nur den Medianlobus oder, bei Reduktion des Medianlobus, den proximalen Teil des Endophallus.

Eingestülpt in die vom Urit IX gebildete Genitaltasche liegt der Aedoeagus, der eigentliche Kopulationsapparat. Er wird zur Kopulation aus dem Abdomen ausgefahren und dringt partiell in die Vagina ein.

Der Aedoeagus besteht aus dem Tegmen (cranial: Phallobasis/Phallobasalapodem, caudal: Parameren, Länge: ca. 12 mm) und, darin eingestülpt, dem Endophallus. Während der Kopulation dringen die Parameren bis ans craniale Ende der Vagina vor. Danach wird der Endophallus, der die Spermatophoren-Substanz transportiert, aus dem Tegmen herausgestülpt und in die Bursa copulatrix eingebracht.

Der Aedoeagus liegt in Ruhe auf der Seite: Die im ausgefahrenen Zustand rechte Seite des Aedoeagus liegt in Ruhe dem Sternum an. Für diese rotierte Ruheposition wurde von JEANNEL (1955: 100) der Terminus „déversement" eingeführt. Der Ductus ejaculatorius sowie die zu diesem parallel verlaufende linke[7]) Haupt-Trachea des Aedoeagus treten cranial aus dem Öffnungsbereich des Phallobasalapodems aus (Abb. 1: DuctEj, Tr) und verlaufen, anliegend an die scm, an der linken Seite der Phallobasis dorsocaudad, um dann dorsal der Genitaltasche auf die rechte Körperseite zu ziehen (Abb. 8: DuctEj, Tr; cf. YUNG 1889–1894: 161 (Abb. 76), 172 (Abb. 82), 173). Die Trachea mündet nahe des rechten rudimentären Stigma VIII in einen Tracheen-Knotenpunkt, von dem aus die Muskulatur der rechten Seite des Urits VIII versorgt wird. Die rechte Haupt-Trachea des Aedoeagus (Abb. 1: Tr') tritt rechts der linken Haupt-Trachea (Abb. 1: Tr) aus dem Phallobasalapodem aus und verläuft caudad zur linken Körperseite, um hier im Bereich des linken rudimentäten Stigma VIII (Abb. 17–18: Stig) in einen Tracheen-Knotenpunkt zu münden. Eine Überkreuzung der beiden Haupt-Tracheen, deren Verlauf durch die Pfeile in Abb. 1 angedeutet wird, liegt nicht vor.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Trachea, die die rechte Seite des Aedoeagus versorgt, auf der linken Körperseite entspringt; die Trachea, die die linke Seite des Aedoeagus versorgt, entspringt hingegen auf der rechten Körperseite.

Zudem beschreiben die linke Haupt-Trachea des Aedoeagus sowie der Ductus ejaculatorius im Ruhezustand des Aedoeagus einen Kreisbogen von nahezu 180° im Uhrzeigersinn [von 9 Uhr (ApodPhb) bis 3 Uhr (Ansatz auf der rechten Körperseite); von caudal betrachtet]. Wird der Aedoeagus ausgefahren, rotiert er um 90° im Gegenuhrzeigersinn um seine Längsachse, um von der Ruhelage in Kopulationsstellung zu kommen. Da die Ansatzstellen von Trachea und Ductus auf der rechten Körperseite nicht mitrotieren, wird dabei der Kreisbogen, den Trachea und Ductus beschreiben, auf 240° vergrößert [von 6 Uhr (ApodPhb) bis 3 Uhr]. Gründe der Materialersparnis sprächen eher für einen Verlauf von Trachea und Ductus über die rechte Seite der Phallobasis zur rechten Körperseite, weil in diesem Falle deren Wegstrecke bei ausgefahrenem Aedoeagus um zwei Drittel kürzer wäre. Da diese materialsparende Konstruktion nicht vorliegt, ist anzunehmen, daß hier historisch bedingte, konstruktive Vorgaben eine ökonomische Ausprägung verhindern („historical/phylogenetic constraints" sensu REIF et alii, 1985: 239). Unter Berücksichtigung

---

[7]) Als Referenz für die Bestimmung der Seiten verwende ich, wie auch bei der Besprechung der Muskulatur, die Lageverhältnisse beim ausgefahrenen Aedoeagus. Die linke Haupt-Trachea versorgt die Muskulatur der linken Seite des Aedoeagus, die rechte Haupt-Trachea die der rechten Seite.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

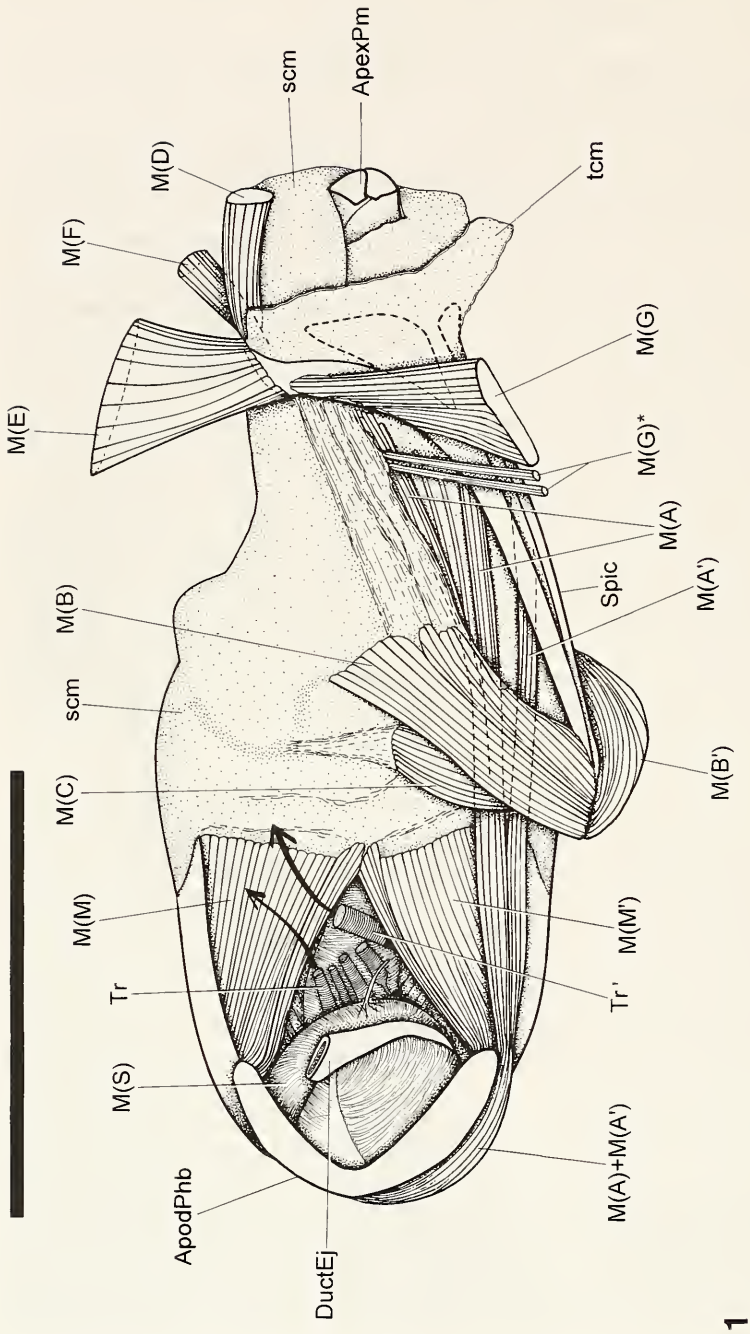


Abb. 1. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von lateral (links); Ventralseite des Aedoeagus dem Betrachter zugekehrt, das Spiculum gastrale liegt ventral. M(F) ist von der Insertion abpräpariert. Die Pfeile bezeichnen den Verlauf der beiden Haupt-Tracheen des Aedoeagus. Zwischen linker und rechter Haupt-Trachea (Tr, Tr') sind drei weitere Tracheen eingezeichnet, die aus den Haupt-Tracheen entspringen oder in diese münden. Maßstab Abb. 1–14: 5 mm. – Aedeagus at rest, in lateral view (left); ventral side of aedeagus shows to the viewer, position of spiculum gastrale is ventral. M(F) is cut off from insertion. Arrows show the direction of the aedeagal main tracheae. Between the main tracheae (Tr, Tr') there are three minor tracheae which are branches of the main ones. Scale bar figs. 1–14: 5 mm.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

der kreuzweisen trachealen Versorgung des Aedoeagus läßt sich schließen, daß die Dorsalseite des ausgefahrenen Aedoeagus wahrscheinlich phylogenetisch die Ventralseite darstellt: Der Aedoeagus vollzog im Verlauf der Evolution eine 180°-Drehung im Gegenuhrzeigersinn um seine Längsachse, die sich noch im Verlauf von Tracheen und Ductus zeigt, weil deren distale Ansatzpunkte (Tracheensystem und Hoden) die Rotation nicht mitvollzogen haben. Für die Rotation des männlichen Kopulationsapparates um seine Längsachse während der Evolution (bzw. Ontogenese) führte JEANNEL (1955: 91) den Terminus „retournement" ein.

P h y l o g e n i e : In der Literatur dokumentierte Befunde weisen auf ähnliche morphologische Verhältnisse in mehreren Gruppen der Coleoptera und sogar in anderen Ordnungen der Holometabola hin. Rotationen der männlichen ektodermalen Genitalien finden wir bei Coleoptera, Hymenoptera, Heteroptera und Diptera (MATSUDA 1976: 5). Bei den Diptera unterliegen jedoch auch die apikalen Abdominalsegmente der Torsion. Die transversale Rotation beim ausgefahrenen Aedoeagus der Coleoptera um mindestens 180° findet man bei nahezu allen Adephaga außer bei den Gyrinidae [BEUTEL & ROUGHLEY 1988: 390f; DEUVE 1993: 87f; HEBERDEY 1928: 550, sogar 225° bei *Hydroporus ferrugineus* (Dytiscidae)]. Die Gyrinidae bilden das mutmaßliche Adelphotaxon von allen übrigen Adephaga (BEUTEL 1993). Unter den Polyphaga wurden „retournements" festgestellt bei den Staphylinoidea (Silphidae, Staphylinidae, Pselaphidae, Scydmaenidae; JEANNEL & PAULIAN 1944: 75; JEANNEL 1955: 91; PAULIAN 1988: 64)[8]), Tenebrionoidea (Tenebrionidae; KERSCHNER 1913: 363) und den Chrysomeloidea [Cerambycidae und Chrysomelidae (inkl. Bruchinae, cf. SCHMITT 1989); VERMA 1994]. Innerhalb der Lamellicornia wurde bisher lediglich bei den Passalidae auf Grund des gewundenen Verlaufes des Ductus ejaculatorius („canal deferente") eine Rotation um 180° postuliert, die sowohl in Ruhelage als auch bei ausgefahrenem Aedoeagus gleichermaßen vorliegt (BÜRNHEIM 1978: 10). Trotz recht genauer anatomischer Untersuchungen (MENEES 1963; HIEKE 1966), wurde bei den Scarabaeoidea s.str. (Lamellicornia ohne Lucanoidea/Passalidae) bisher kein „retournement" beschrieben. Allein eine Zeichnung von HARDY (1981: 69) hält den gewundenen Verlauf des Ductus ejaculatorius fest. HIEKES (1966: 154; 1971) Hypothese, das ventral gelegene Spiculum gastrale (bzw. dessen cranialer, Y-förmiger Teil) sei ein Derivat der Tergalapodeme, ist kein Hinweis für ein retournement, wie dies etwa D'HOTMAN & SCHOLTZ (1990: 5) irrtümlich annehmen. Nach HIEKE (1966: 158) wandern die beiden lateralen Tergalapodeme ventrad und verschmelzen dann ventrocranial. Deren ventrale Position ist nicht durch eine Rotation bedingt. Das d o r s a l gelegene Spiculum bei Trogidae (D'HOTMAN & SCHOLTZ 1990: 5) ist eine konvergente Reduktion der Genitalkapsel, wenn hier kein „retournement" des Aedoeagus nachgewiesen werden wird.

Selten wird die Richtung der Torsion angegeben. Bei *Hydroporus* (Dytiscidae; HEBERDEY 1928: 550) und Passalidae (BÜRNHEIM 1978: 10) erfolgt die Drehung im Uhrzeigersinn, also bezüglich *Melolontha* und *Amphimallon* in der Gegenrichtung.

---

[8]) BEUTEL & ROUGHLEY (1988: 391), die sich nur auf die älteste der genannten Quellen beziehen, gehen davon aus, daß bei den genannten Staphylinoidea nur ein „déversement" ausgeprägt ist, das heißt daß bei ausgefahrenem Aedoeagus keine Torsion vorliegt. Aus der genannten neueren Literatur läßt sich, trotz mangelhafter Beschreibung, entnehmen, daß auf Grund von Chiasmata der Tracheen in Ruheposition auch bei diesen Taxa durchaus ein echtes „retournement" zu finden ist.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Das „retournement" bei den Chrysomelidae erfolgt zumeist ebenfalls im Uhrzeigersinn, kann jedoch intraspezifisch variieren (VERMA 1994: 356). Diese intraspezifische Variabilität zeigt an, daß der Richtung des „retournement" auf Grund der hohen Konvergenzwahrscheinlichkeit als konstitutivem Merkmal nur geringe Bedeutung zugemessen werden darf, zumal die spiegelbildliche Änderung der Links-Rechts-Polarität durch einzelne Mutationen hervorgerufen werden können (YOKOYAMA et alii 1993).

Bei *Galerucella* (Chrysomelidae) und wohl auch bei Carabidae wird die Torsion gegen Ende der Puppen-Phase vollzogen (VERMA 1969: 182; JEANNEL 1955: 102), bei *Tenebrio molitor* (Tenebrionidae) „bei oder nach dem Ausschlüpfen" (KERSCHNER 1913: 360), bei *Aspidomorpha* (Chrysomelidae) hingegen erst 132 h bis 144 h nach dem Schlüpfen der Imago (VERMA & KUMAR 1972: 712), das heißt die Morphogenese des männlichen Kopulationsapparates unterliegt heterochronen Modifikationen. Zu welchem Zeitpunkt der Ontogenese die Torsion bei den Lamellicornia erfolgt, ist nicht bekannt.

Da sich bei der Copula der meisten Coleoptera das Männchen um 180° in der Längsachse gedreht zum Weibchen befindet (Abb. 16), kann die Torsion der männlichen Kopulationsorgane um 180° als Anpassung an diese Stellung betrachtet werden (cf. JEANNEL 1955: 92f), wenn wir willkürlich annehmen, daß der Vorfahr zumindest der Coleoptera ursprünglich in caudal-caudaler Stellung und gleicher dorsoventraler Ausrichtung der Partner kopulierte, wie wir es bei mehreren Käfer-Familien vorfinden [Cantharidae, Lampyridae, Cryptophagidae, Scydmaenidae, Meloidae, Bostrychidae, Latridiidae part.; GADEAU DE KERVILLE 1900: 104; WING 1985: 628; PAULIAN 1988: 277; RÜCKER 1994: 60; ebenso, aber „Bauch an Bauch" bei *Corticaria fulva* (Latridiidae), RÜCKER 1994: 61]. Es ist jedoch nicht bekannt, ob bei Arten dieser Kopulationsstellung ein „retournement" fehlt.

Das „retournement" bedingt erhebliche Umkonstruktionen des männlichen Kopulationsapparates sowie drastische Veränderungen des Kopulationsverhaltens. Eine mögliche intermediäre Kopulationsstellung findet sich zu Anfang der Paarung bei *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylidae) (LYNGNES 1956): Das Männchen nähert sich seitlich von links dem Weibchen und penetriert in dieser seitlichen Position. Der Aedoeagus liegt bei dieser Species um 90° nach links gekippt. Nach Ansicht von BAEHR (1976) und MACHATSCHKE (1962) haben sich bei den Lymexyloidea mehrere Plesiomorphien erhalten, die bei den übrigen Coleoptera verschwunden sind und auf eine frühe Abzweigung dieser Gruppe hindeuten. Zumindest ist eine frühe Abzweigung innerhalb der Cucujiformia anzunehmen (cf. LAWRENCE & BRITTON 1991: 644), so daß auch die Kopulationsstellung ursprünglich sein könnte.

Die komplexen notwendigen Umgestaltungen verringern die Konvergenzwahrscheinlichkeit von „retournements". Da jedoch die Lageverhältnisse des Aedoeagus nur in sehr wenigen Gruppen untersucht sind und zudem Korrelationen zwischen Kopulationsstellung und Torsion des Aedoeagus unbekannt sind, kann das „retournement" phylogenetisch nicht interpretiert werden, zumal auch keine phylogenetische Analyse der Polyphaga existiert. Vor allem jedoch muß geklärt werden, ob bereits bei den frühest abgezweigten Taxa der Lamellicornia eine Torsion vorlag. D'HOTMAN & SCHOLTZ (1990: 5) stellen fest: „In the more primitive scarabaeoids [ohne nähere Definition], the large ventral plate of the genital capsule corresponds to the well sclerotized, convex aspect of the aedeagus." Bei *Melolontha*, bei der das „retournement" vorliegt, liegt (im ausgefahrenen Zustand) die konkave Seite des

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Aedoeagus ventral. Dies könnte darauf hindeuten, daß im Grundplan der Lamellicornia noch keine Torsion vorlag.

Als sekundäre Anpassung an die Krümmung des Aedoeagus kann dieser in Ruhe auf der Seite liegend platzsparend gelagert werden („déversement"). Dies ist der Regelfall bei den Adephaga (exkl. Gyrinidae) und wurde auch beschrieben bei manchen Staphylinidae (cf. Peschke 1978: 168; aber: Paulian 1988: 64), Cucujiformia (Meloidae, Gupta 1966: 741, 744; Languriidae, Erotylidae, Zia 1936: 324; Cryptophagidae, Evans 1962: 388; Coccinellidae, Klemm 1929: 238; Chrysomelidae, Harnisch 1915: 39 und 31, Abb. 26; Verma 1994: 355; aber: Zia 1936: 324; Scolytidae, Kaston 1936: 633) und nicht zuletzt bei Scarabaeoidea: Bei *Heteronychus arator* (Johannesson 1975: 16), *Xylotrupes dichotomus* (Dynastinae) (Mao 1935: 307), *Melolontha melolontha* (s.o.; cf. Yung 1889–1894: 173), *Costelytra zealandica* (Stringer 1990: 329), *Anomala ausonia* (Lupo 1947: 217, Abb. XLIX,1), *Amphimallon majale* (Melolonthinae) (Menees 1963: 33) liegt der Aedoeagus auf seiner rechten Seite oder zumindest nach rechts geneigt, bei *Coprophanaeus lancifer* (Coprinae) (Edmonds 1974: 268) und *Ochodaeus solskyi* (Ochodaeinae) (Iablokoff-Khnzorian 1977: 164) auf seiner linken Seite, bei *Geotrupes stercorosus* (Geotrupinae) ist er um 45° nach links geneigt (Hieke 1966: 57). Die Befunde bei *Harpalus* (Carabidae, Hieke 1966: 163), den Chrysomelidae und *Melolontha* zeigen, daß die Seitenlage durch eine Drehung des Aedoeagus um bis zu 90° um die Längsachse in Gegenrichtung des „retournement" erreicht wird. Daher liegt das vollständige „retournement" in diesen Fällen nur beim ausgefahrenen Aedoeagus vor (cf. Verma 1969: 187).

Die Seitenlagerung des Aedoeagus im Abdomen ist die Konsequenz der Längs-Krümmung des Aedoeagus, die wiederum durch die Kopulationsstellung und den vorteilhaften Penetrationswinkel bedingt wird. Stellung und Winkel der Kopulation unterscheiden sich jedoch vielfach bei Arten innerhalb einer nahen Verwandschaftsgruppe.

Für das „déversement" sind nur relativ geringe Umkonstruktionen notwendig: a) die Vergrößerung der Membranfläche der Genitaltasche, die Spielraum für die Torsion des Aedoeagus bietet und b) der Funktionswechsel zweier Muskelpaare zu antagonistischen Rotatoren, die die Seitenlage herbeiführen und wieder aufheben können [bei *Melolontha*: M(B)/(B'), M(C)/(C'), cf. Kapitel 8.3.1.].

Funktionelle Bedingtheit und geringe Komplexität der notwendigen Umkonstruktion weisen auf eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit des „déversement" hin, die sich in der Ausprägung in vielen Taxa der Coleoptera manifestiert. Die Seitenlage des Aedoeagus trägt nichts zur Klärung der Verwandschaft der Lamellicornia bei.

6.3.1. Phallobasis und Phallobasalapodem

S y n .: Phallobasis: *plaque basale* (Boas 1893). – Phallobasalapodem: *son prolongement antérieur* (Boas 1893).

Als Phallobasis wird der unpaare, craniale Teil des Tegmen bezeichnet, an dem caudal die Parameren gelenken. Sie setzt sich aus der eigentlichen, caudal gelegenen Phallobasis und dem cranialen Phallobasalapodem zusammen (Abb. 26). Als Phallobasalapodem wird der Phallobasalbereich cranial des Ansatzes der sem bezeichnet (Abb. 8, 9, 26, 44: ApodPhb). Im vorliegenden Fall umfaßt es ungefähr zwei Drittel der Länge der Phallobasis.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

6.3.2. Parameren

S y n .: *Phallobasis + parameres* (Snodgrass 1935).

Die paarigen Parameren umschließen röhrenförmig den Endophallus (Abb. 4: Endophallus eingeschlossen von M(R)/(R)*; Abb. 48). Ventrocranial sind sie durch die scm verbunden (Abb. 26: scm). Ventrocaudal bilden sie schwächer sklerotisierte Platten aus, die ventralen Laminae der Parameren (Abb. 31, 48: LPm; in Abb. 32 entfernt), die innen durch den ventrobasalen Teil (äußere Lage) der first connecting membrane verbunden sind (Abb. 31, 48: fcm). Dorsocaudal sind die Parameren durch den dorsobasalen Teil (äußere Lage) der fcm verbunden (Abb. 25–26, 35, 48: fcm). Sie stellen also bei *Melolontha* das sklerotisierte Zwischenstück zwischen Phallobasis und Endophallus dar (cf. Hieke 1966: 160 (Abb. 120); dieser bezeichnet die Parameren als Bestandteile der phallobasalen Membran).

Unter den ventralen, basalen Auslappungen der Parameren befindet sich, lateral des Endophallus, ein von Muskeln freier Raum, der mit mehreren großen Luftsäcken gefüllt ist. Die Bemerkung Landas (1960a: 310), im Penis (= Aedoeagus) befänden sich keine Luftsäcke, trifft in dieser Generalisierung nicht zu.

F u n k t i o n : Die Parameren dringen während der Kopulation in die Vagina bis zum Ductus bursae ein. Sie führen damit den ausstülpbaren Teil des Endophallus an die Stelle heran, an der er sich ohne Widerstand entfalten und die Spermatophoren-Substanz übertragen kann. Form der Paramerenspitze ist angepaßt an das Einhaken am Pygidialprocessus des Weibchens, das Eindringen in den Kloakenraum des Weibchens und das Verankern in einer Falte der Vagina bei der Spermatophorenübertragung (cf. Kapitel 4.1. und 9.1.).

6.3.3. First connecting membrane

S y n .: *phallotheca* (Landa 1960a).

Die „first connecting membrane" (fcm) verbindet röhrenförmig das Tegmen mit dem Endophallus. Sie entspringt

– a) ventral: caudal an den proximalen Rändern der Laminae der Parameren (Abb. 27: fcm, der caudale Anschnitt liegt hier direkt an der Knickstelle der fcm; Abb. 31: fcm, hier ist die äußere Lage der fcm zu sehen; die fcm knickt caudal zwischen den Apices der Parameren nach innen cranialwärts um, um in den Endophallus überzugehen; Abb. 44: or fcm),

– b) dorsal an den Innenseiten der Parameren (Abb. 48: fcm); die zwischen den Parameren liegende Membran biegt caudal um (Abb. 35: fcm, hier ist die innere Lage des dorsalen Teils der fcm zu sehen). Sie bildet zusammen mit dem ventralen Teil eine Röhre, die vom Musculus endophallicus (Abb. 35: fcm + M(R)/(R)*) umschlossen wird. Die fcm ist in diesem Bereich sehr dünn ausgeprägt.

6.3.4. Der Endophallus und seine Sklerite

S y n .: *Ruthenblase* (Stein 1847); *aedeagus + vesica* (Snodgrass 1935); *aedeagus + endophallus/copulatory sac* (Landa 1960a). – Proximales Sklerit: *filets de la verge* (Straus-Durckheim 1828; Boas 1893); *temones* (D'Hotman & Scholtz 1990a, b).

Caudal anschließend an den Ductus ejaculatorius liegt, in Ruhe umschlossen vom Tegmen, der Endophallus, ein im Apikalbereich ausstülpbarer, doppelwandiger Tubus mit zwei paarigen Skleriten und einem geschlossenen Raum zwischen den beiden membranösen Wandungen, dem Cavum endophalli (Abb. 44–48: CavEph).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Durch seine apikale Öffnung, das Orificium endophalli (Gonotrema, sekundäre Geschlechtsöffnung) wird die Spermatophore freigegeben. Die Lage des (primären) Gonoporus ist wegen der undeutlichen Abgrenzung von Ductus ejaculatorius und Endophallus nicht zu erkennen.

Der Endophallus ist im Ruhezustand zweifach teleskopartig eingezogen; im Apikalbereich liegen zusätzliche Einfaltungen vor (Abb. 44). Ausgestülpt schmiegt er sich an die Innenwand der Bursa copulatrix und des Ductus bursae an (Abb. 45). Die von Nonveiller (1965: 14, Abb. 2b) gezeichnete Umrißform, die einen aus zwei Blasen bestehenden Sack andeutet, wird während der Kopulation und damit in vivo nicht ausgeprägt.

Der ausstülpbare Teil des Endophallus ist auf seiner Außenseite wie auch auf der dem Lumen zugewandten Seite bedeckt von dünnen, je nach Lage unterschiedlich ausgeprägten, mikroskopisch kleinen Stacheln (Boas 1893: 251; Landa 1960a: 300, Abb. 2). Die Endophallus-Membran enthält im Bereich um das Orificium (Gonotrema) Drüsenzellen (Abb. 22: Gl; Boas 1893: 252; Landa 1960a: 303 + Abb. 6), die in Ruhelage von M(S) und einer Membranlage bedeckt sind (Abb. 7: Gl). Landa (l.c.) nimmt an, daß vor oder während der Einbringung der Spermatophore die Innenseite der ausgestülpten Endophallus-Blase mit Sekret aus diesen Drüsen bedeckt wird, wie auch schon Boas (l.c.: 253) vermutet hatte.

Im Bereich des Endophallus finden wir bei *Melolontha* zwei paarige Sklerite:

– a) Basal liegt eine den Endophallus umgreifende, glatte und kahle Spange, die ventroapikal verwachsen ist (Abb. 5, 44–47: pEphScl). Sie wird bei allen Taxa der Lamellicornia als „Temones" bezeichnet (D'Hotman & Scholz 1990a, b). Da die vielfältigen Endophallus-Sklerite bei den Lamellicornia bisher nicht zufriedenstellend phylogenetisch und funktionell untersucht wurden, die Homologisierung daher unsicher ist, bezeichne ich die „Temones" bei *Melolontha* im folgenden neutral als proximales Endophallus-Sklerit.

– b) Lateral am ausgestülpten Teil des Endophallus, der sich während der Kopulation im Bereich des Ductus bursae befindet, liegt auf jeder Seite ein abgerundet rautenförmiges, fein gerunzeltes, kahles Sklerit, das apikale Endophallus-Sklerit (Abb. 21–22, 47: aEphScl), das von cranialwärts ausgerichteten, mikroskopisch kleinen Stacheln bedeckt ist (Boas 1893: 252; Landa 1960a: 300, Taf. 1: Abb. 3). In Ruhelage liegt seine Oberfläche nach innen gekehrt und wird daher von der inneren Endophallus-Membran, der es aufliegt, sowie von der äußeren Endophallus-Membran bedeckt (Abb. 5, 47: aEphScl).

7. Morphologie des weiblichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* (Sklerite, Membranen und Drüsen)

Der weibliche Kopulationsapparat besteht aus einem membranös-muskulösen, longitudinalen Schlauch zwischen Kloake und Mündung des Oviductus communis. Er besitzt vier kleine, nur membranös verbundene Sklerite. Am Ende des Schlauchs befindet sich eine stark erweiterbare, strumpfförmige, dorsale Aussackung, die Bursa copulatrix, die die Spermatophore aufnimmt (Abb. 10, 20: BuCop). An deren Basis mündet das Receptaculum seminis (Abb. 20: RecSem), in dem sich die Spermatozyten zwischen Insemination und Befruchtung aufhalten.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

7.1. Vagina und Cloaca mit Treffpunkten 1 und 2

Syn.: Cloaca: *genital cavity* (Eberhard 1992).

Der longitudinale Schlauch zwischen Kloake und Ovidukt wird von der Vagina gebildet, deren membranöse Intima mikroskopisch kleine Stacheln und Rippen („spines and carinae", Landa 1960a: 300) trägt. Das caudale Ende der Vagina wird durch die ventralen Vaginalpalpen angezeigt. Zwischen diesen liegt die Vulva, der Öffnungsbereich der Vagina. Die ventralen Vaginalpalpen zeigen im Ruhezustand mit ihrer Außenseite caudalwärts in die Kloakenkammer (Genitoanalkammer) und liegen beiderseits der Vulva (ähnlich wie auf Abb. 6 in Eberhard 1993b: 33). Die craniale Begrenzung der Kloakenkammer bilden Vulva und Kloaken-Membran, die caudale Begrenzung die Innenseite des Urits viii.

Bei ausgestülptem Ovipositor bleibt die längskontrahierte Vagina im Körper (Abb. 38–40). Während der Penetration durch den männlichen Aedoeagus wird die Vagina craniad in die Leibeshöhle des Weibchens hineingeschoben, ebenso die caudal der Vulva gelegene Cloaca (Kloake). Diese bildet während der Kopulation funktionell den caudalen Teil der Vagina (Abb. 20, 23, 28–29: Clo), indem sie die caudale Verlängerung des kurzen Vaginalschlauches formt. In diesem Bereich der Kloaken-Membran befinden sich lateral und dorsolateral zwei Treffpunkte mehrerer Muskeln. Am „Treffpunkt 1" entspringen die Muskeln a, b, c, f und h, und es inserieren hier die Muskeln d und e (Abb. 10, 20, 41). Am dorsal des Treffpunktes 1 gelegenen „Treffpunkt 2" entspringen die Muskeln j und k, und es inserieren hier die Muskeln f, i und l (Abb. 10, 20, 41).

7.2. Glandulae accessoriae

Syn.: *glande vulvaire* (Straus-Durckheim 1828); *Kittdrüsen* (Schwerdtfeger 1928); *colleterial glands* (Hoyt et alii 1971; Lawrence & Britton 1991); *Glandulae sebaceae* (Weidner 1982).

Am caudalen Ende der Vagina befindet sich beiderseits lateral eine Glandula accessoria, deren kurzer Ductus unter den ventralen Vaginalpalpen in die Kloake lateral der Vulva mündet. Bei den untersuchten, fixierten Individuen waren die Glandulae mit einer dunklen, festen Substanz gefüllt (Abb. 30: GlAcc, nur bei der rechten Drüse dargestellt). Stringer (1988: 524) berichtet, daß bei *Costelytra zealandica* der Inhalt der Glandulae bei jungen Weibchen kremig weiß sei, bei alten hingegen „almost solid when darker coloured". Da Stringer frisch getötete Individuen untersuchte, sind folglich dunkle Färbung und Festigkeit nicht durch die Fixierung bedingt.

Bei eingeführtem Aedoeagus werden die ventralen Vaginalpalpen gegen die Innenwand der Vagina gedrückt und verschließen somit die Mündung des Ductus glandulae accessoriae. Bei ausgestülpter Kloake befinden sich die Drüsen innen am caudalen Ende des Ovipositors (Abb. 41: GlAcc; cf. Zamotailov 1988: 62).

Funktion: Der Ovipositor unbegatteter Weibchen von *Miltotrogus aequinoctialis* (Herbst) (Melolonthinae) (Zamotailov 1988: 62) und von *Cotinis nitida* (L.) (Cetoniinae) (Domek & Johnson 1987: 265) wirkt anziehend auf Männchen. Zamotailov (l.c.) konnte beobachten, daß sich Männchen von unbegatteten Weibchen nicht anlocken lassen, wenn diesen die Kloaken-Membran einschließlich der akzessorischen Drüsen entfernt wurden. Daraus schließt er, daß bei den Scarabaeoidea die Glandulae accessoriae Sexualpheromone produzieren und dispergieren.

Paarungsbereite Weibchen von *M. aequinoctialis* sitzen auf dem Boden, strecken das Abdomen soweit wie möglich in die Höhe, stülpen die Kloake aus und warten in

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

dieser Stellung, mit kurzen Unterbrechungen, während der gesamten Aktivitätszeit auf einen Kopulationspartner (NONVEILLER 1958: 176 [Photo], 180; IVAŠČENKO et alii 1972; ZAMOTAILOV 1988: 61). TRAVIS (1939: 691) konnte bei *Phyllophaga lanceolata* (Say) zeigen, daß erst bei ausgestülpter Kloake Sexualpheromone dispergiert werden. Bei eingestülpter Kloake zeigen die Männchen keine Reaktion auf in unmittelbarer Nähe verweilende Weibchen. Auch bei *Amphimallon solstitiale* (L.) (ZAMOTAILOV 1988: 62), *Holotrichia consanguinea* Blanch. (MAHAL et alii 1991: 28) und *Holotrichia parallela* (Motsch.) (LEAL et alii 1992: 184; LEAL et alii 1993: 1382f, Abb. 1) (alle: Melolonthinae: Rhizotrogini) stülpt das Weibchen zum Zwecke der Anlockung von Geschlechtspartnern die Kloake mit den Glandulae accessoriae aus. Nach HOYT et alii (1971: 472) produzieren bei *Costelytra zealandica* (White) Bakterien in den Glandulae accessoriae Sexualpheromone. LEAL et alii (1992) wuschen die ausgestülpte Kloake [nur diese?] von *Holotrichia parallela*, die sie unpräzise „abdominal gland" oder „abdominal tips" benennen, mit polaren Lösungsmitteln (Ether, Dichlormethan) und konnten so einen Sexuallockstoff gewinnen. All diese Befunde untermauern ZAMOTAILOVS Hypothese.

Nach ROBERTS (in BARTON BROWNE & GILBY 1967: 13), JACOBSON (1965: 25, 37; 1972: 16) und BESTMANN & VOSTROWSKY (1988: 137) wurden auch bei der Gattung *Melolontha* Sexualpheromone nachgewiesen. Vermutlich gründen sich diese Angaben ausschließlich auf die Versuche des Erlanger Anatomen HAUSER (1880), der zeigen konnte, daß die Kopulationsrate bei *Melolontha* stark abnimmt, wenn den Männchen die Antennen entfernt wurden. Dies kann durch die verminderte Rezeptionsfähigkeit der behandelten Männchen erklärt werden, doch stellt die Entfernung der Antennen einen Streßfaktor dar, der allein schon den Kopulationstrieb der Männchen herabsetzen könnte. Spätere Untersuchungen über Sexualpheromone bei *Melolontha* wurden nicht publiziert. Ebenso liegen bisher keine Beobachtungen darüber vor, ob das Weibchen von *Melolontha* die Kloake zur Dispergierung von Sexualpheromonen ausstülpt. ZAMOTAILOV (1988: 63) gar bezweifelt die Existenz von Sexualpheromonen bei *Melolontha pectoralis*, da die Männchen dieser Species Kopulationsversuche bei Partnern beiderlei Geschlechts unternehmen und nicht nur bei unbegatteten Weibchen. Derartiges Verhalten ist jedoch auch bei Arten zu beobachten, bei denen Fernanlockung von Männchen durch weibliche Sexualpheromone belegt ist und weist nur auf die geringe Bedeutung dieser Substanzen im Nahbereich hin (ALLSOPP 1993; ALLSOPP & MORGAN 1991).

Während der Eiablage, so berichten HOYT et alii (1971: 472) von *Costelytra zealandica*, werden die in die Kloake mündenden Drüsen komprimiert und bedecken die Eier mit Sekret unbekannter Funktion. „Other distortions of the female abdomen also tend to squeeze the glands". Bei Vertretern der Familien Anobiidae, Cerambycidae und Chrysomelidae (CROWSON 1981: 526f) werden in paarigen Aussackungen des Ovipositors, die den Glandulae accessoriae homolog sein könnten, Endosymbionten auf die Eischale übertragen. Die Larven fressen die Eischalen und werden so mit den lebenswichtigen Symbionten versorgt. Bei *Melolontha* indes vermischt das Weibchen die Eigelege mit Kot. Die Eier selbst sind nicht mit symbiontenhaltigem Sekret beschmiert (TIPPMANN 1964: 62ff, nur Sichtbeobachtung). Die frisch geschlüpften Larven nehmen die Endosymbionten mutmaßlich mit dem Kot der Mutter auf, so daß hier die Glandulae accessoriae an der Symbionten-Übertragung wohl nicht beteiligt sind.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

7.3. Palpi vaginales

Syn.: *hemisterna* (EBERHARD 1993a, b).

Betrachten wir die Kopulationsorgane verschiedener Gattungen der Melolonthinae sowie verwandter Unterfamilien innerhalb des Orphninae-Valginae Clade (cf. Fußnote 5), so finden wir zumeist zwei dorsale und zwei ventrale Paare von Vaginalpalpen (Palpi vaginales) (cf. KRELL 1992: 348). Beim weiblichen Kopulationsapparat von *Melolontha* sind die Sklerite weitgehend reduziert. Nur noch ein Vaginalpalpen-Paar ist regulär, ein weiteres ist rudimentär ausgeprägt. Zudem finden sich zwei paarige laterale Borstenfelder (Abb. 38–39).

Ventrale Vaginalpalpen

In Ruhe bilden die ventralen Vaginalpalpen einen Teil der cranialen Wand des Kloakenraums. Sie sind distal (in Ruhe und bei Ausstülpung, Abb. 39: vPaVag) bzw. ventral und caudal (in Copula, Abb. 23: vPaVag), das heißt auf der der Vulva abgewandten Seite mit der Vagina verwachsen. Der beborstete, der Vulva zugewandte Bereich, liegt frei plattenförmig der Kloaken-Membran auf. Unter dieser Platte befindet sich die Mündung des Ductus glandulae accessoriae. Auf der Gegenseite der Kloaken-Membran entspringt im Bereich des dorsalen Randes des Vaginalpalpus der M. cloaca-palpalisvaginalis [Abb. 24: M(c)].

Dorsale Vaginalpalpen

Die paarigen, dorsalen Vaginalpalpen sind zu kleinen, langezogenen Skleriten reduziert. Die Reduktion ist bei verschiedenen Individuen unterschiedlich stark ausgeprägt. Die Sklerite sind entweder ventral mit der Membran verwachsen und stehen dorsal von der Membran ab, oder sie sind vollständig in die Membran integriert und unscharf begrenzt. Am Dorsalrand tragen sie jeweils eine lange, kräftige Borste (Abb. 38–39: dPaVag) oder viele kleinere Borsten (Abb. 23: dPaVag). An der Proximalseite der dorsalen Vaginalpalpen setzen keine Muskeln an (Abb. 41).

Laterale Borstenfelder

Im Dorsolateralbereich der Kloaken-Membran befinden sich jederseits zwei nicht sklerotisierte Borstenfelder (Abb. 38–39: B). Es existiert keine mit den Borstenfeldern assoziierte Muskulatur.

Die Homologie dieser Borstenfelder innerhalb der „pleurosticten" Scarabaeidae (Orphninae-Valginae Clade) konnte bisher nicht geklärt werden. Da jedoch im Grundplan dieser Gruppe vier paarige Vaginalpalpen anzunehmen sind, ist zu vermuten, daß sie Derivate reduzierter Vaginalpalpen darstellen.

7.4. Bursa copulatrix

Syn.: *grand vésicule vaginale + son canal excréteur* (STRAUS-DURCKHEIM 1828); *spermatophore sac + spermatophore sac duct* (EBERHARD 1992, 1993b); *bursa sac + bursa sac duct* (EBERHARD 1993a).

Die Bursa copulatrix ist eine dorsocraniale, schlauchförmige, blind endende Aussackung der Vagina (Abb. 17–20, 45: BuCop). Nach Einbringung der ersten Spermatophore erweitert sich der Endbereich der Bursa, so daß man diesen als Corpus bursae vom Ductus bursae abgrenzen kann.

Die Bursa copulatrix weist keine Sklerite auf. Manchmal finden sich jedoch auf der Innenseite des Ductus kleine, unregelmäßige, sekundär sklerotisierte Flecken, wie wir sie häufig in membranösen Bereichen des Insektenskelets antreffen. Die

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Bursa besteht aus einer inneren, dickeren, kutikulären Lage und einer aufliegenden, dünnen Ringmuskellage. Deren Muskelfasern weisen zwar eine Vorzugsrichtung auf, doch finden sich überall einzelne Fasern abweichender Richtung [Abb. 19, 28: BuCop/M(t)].

Funktion: Die Bursa copulatrix dient der Aufnahme des Endophallus mit der Spermatophoren-Substanz, sowie der Formgebung und späteren Resorption der Spermatophoren.

7.5. Receptaculum seminis

Syn.: *petite vésicule vaginale* (part.) (Straus-Durckheim 1828); *Samenkapsel* (Stein 1847); *spermatheca* (Stringer 1988; Lawrence & Britton 1991; Eberhard 1992, 1993a,b).

Das Receptaculum seminis (Abb. 10, 17: RecSem) besteht aus einem apikalen, gebogenen Corpus, einem basalen, dünnen Ductus und einer Anhangsdrüse, die im folgenden Kapitel besprochen wird. Das Corpus ist schwach sklerotisiert (transparent), elastisch und von einem Epithel überzogen. Seine Krümmung wird durch Kontraktion des longitudinalen Musculus receptaculi seminis [M(u)] verstärkt. M(u) geht in einigen Fasern in den M. vaginalis cranialis [M(s)] über [siehe Abb. 17–20: M(u)]. Der Ductus receptaculi zieht durch die mächtige Lage des Musculus vaginalis cranialis [M(s)] und mündet als zarter Schlauch dorsomedian, cranial des Ductus bursae in den Mündungsbereich des Oviductus, jedoch nicht direkt, sondern über einen muskulösen Vorhof („pouch for neck of spermatophore", Eberhard 1993b). Erst dieser Vorhof mündet in den Grenzbereich von Oviductus und Vagina.

Nach Matsuda (1976: 98) und Weidner (1982: 236) liegt bei den Insecta das „Receptaculum seminis [. . .] immer unmittelbar hinter dem primären Gonoporus und zeigt dadurch die Grenze zwischen Oviductus communis und Vagina bzw. Genitalkammer an". Auch bei *Melolontha* ist diese Lagebeziehung gegeben.

Funktion: Kurz nachdem die erste Spermatophore in die Bursa eingebracht wurde, wandern die Spermatozoen von der Bursa in das Receptaculum seminis (Landa 1960b: 356; 1960c: 113f), wo sie bis zur Befruchtung verbleiben.

7.6. Glandula receptaculi

Syn.: *petite vésicule vaginale* (part.) (Straus-Durckheim 1828); *spermathecal gland* (Villavaso 1975b; Grodner & Steffens 1978; Stringer 1988; Lawrence & Britton 1991; Eberhard 1992; Rodríguez 1994); *spermatheca gland* (Eberhard 1993a,b); *accessory gland* (Landa 1960b, 1960c; Lawrence & Britton 1991).

Am Ende des Ductus receptaculi seminis, direkt vor dem gebogenen Corpus receptaculi, mündet eine Anhangdrüse, die hier als Glandula receptaculi bezeichnet werden soll. Der Ductus glandulae ist von einer Ringmuskellage umgeben, dem Musculus ductus glandulae receptaculi [Abb. 11–12: M(v)].

Funktion: Direkt nach der ersten Kopulation entleert sich die Glandula receptaculi in das Receptaculum seminis, die Vagina und die Bursa copulatrix. Das Sekret geleitet die Spermatozoen chemotaktisch über einen Konzentrationsgradienten von der Spermatophore ins Receptaculum seminis (Landa 1960b: 356; 1960c: 113f). Diese Funktion des weiblichen Sekretes wurde auch bei *Anthonomus grandis* (Curculionidae) nachgewiesen (Villavaso 1975b; Grodner & Steffens 1978). Bei dieser Species ist das Sekret zusätzlich für die Aktivierung der Spermatozoen verantwortlich, die bei *Melolontha* von Sekreten der männlichen akzessorischen Drüsen be-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

wirkt wird, vermutlich von der hyalinen Komponente (Landa 1960b: 356; 1961a: 936; 1961b: 299).

Da die Glandula receptaculi bei *Melolontha melolontha* nach der ersten Ausschüttung ihre Tätigkeit einstellt, können aus der zweiten und dritten eingebrachten Spermatophore nur wenige oder keine Spermatozoen ins Receptaculum gelangen (Landa 1960b: 356).

8. Genitalmuskulatur von *Melolontha melolontha*

Die Muskelausstattung der Genitalien weist bei den beiden Geschlechtern ein ähnliches Muster auf, obwohl die Organe selbst vollkommen unterschiedlich gestaltet sind. Im folgenden Kapitel wird versucht, diese Ähnlichkeit terminologisch zu fassen.

8.1. Sollen entsprechende Muskeln des männlichen und weiblichen Genitalapparates als homolog bezeichnet werden?

Verschiedentlich wurden Versuche unternommen, Übereinstimmungen in den ektodermalen (= äußeren) Genitalien der beiden Geschlechter zu finden. Diese wurden theoretisch unreflektiert als Homologien bezeichnet (cf. Chadima 1872; Singh Pruthi 1925; Goldschmidt 1927[9]); Metcalfe 1933: 119; Snodgrass 1933: 34; Menees 1963; Smith 1969; Tuxen 1969; Nöthiger et alii 1977: 367; Littlefield & Bryant 1979; Nagashima 1991; Deuve 1992; Szabad & Nöthiger 1992: 527). Scudder (1971: 400) bezieht sich ausdrücklich auf die Homologie-Definition Bocks (1969: 71) [„Homologous features (or conditions of features) in two or more organisms are those that can be traced back phylogenetically to the same feature (or condition) in the immediate common ancestor of these organisms."]. Doch selbst Scudder bezeichnet entsprechende männliche und weibliche Strukturen als homolog.

Hier verbirgt sich hinter einer anscheinend nur terminologischen Ungenauigkeit die Gefahr unlogischer phylogenetischer Argumentation. Die offensichtliche Zusammengehörigkeit von männlichem und weiblichem Geschlecht einer Species verführte dazu, die Möglichkeit zu schaffen, auch hier „Homologien" suchen zu können. Das vor kurzem von Wagner (1989: 62) aufgestellte „biological homology concept" trägt diesem Wunsche Rechnung: „Structures from two individuals or from the same individual are homologous if they share a set of developmental constraints, caused by locally acting self-regulatory mechanisms of organ differentiation. These structures are thus developmentally individualized parts of the phenotype."

Der Versuch, die Fülle biologischer Daten eines vielschichtigen biologisch-historischen Prozesses unter einem Konzept zu vereinen, hilft bei der phylogenetischen Argumentation per se nicht weiter und ist auch beim heutigen Wissensstand nicht praktikabel (cf. Rieppel 1992: 702). Das Bedürfnis, das Homologiekonzept aus dem Rahmen der Phylogenie herauszunehmen und um andere biologische Aspekte zu erweitern, gründet in der Verwechslung von epistemologischem Konzept, dem Ho-

---

[9]) Goldschmidts (1927: 72) Homologie-Konzept gründet sich nur auf die Ontogenese. Es enthält keinen phylogenetischen Aspekt: „Homolog nennen wir hier solche Teile, die sich in beiden Geschlechtern aus dem gleichen Zellmaterial entwickeln [. . .]."

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

mologiekonzept, mit der möglichst vollständigen Beschreibung eines biologischen Prozesses, der phylogenetischen/ontogenetischen Entwicklung von Strukturen. Ein epistemologisches Konzept kann durch theoriekonforme Verfeinerung an heuristischer Qualität gewinnen. Die Erweiterung über seinen eigentlichen Untersuchungsgegenstand hinaus jedoch kann zu einer verminderten Tauglichkeit führen.

Der Terminus Homologie wurde als „omologie" von Necker (1790: 1, 53) in der Bedeutung von „congruentia, convenientia, similitudo" bzw. „convenance, [. . .] ressemblance" in die biologische Literatur eingeführt (cf. Dupuis 1993: 36). Ein halbes Jahrhundert später, nachdem die Begriffe Homologie und Analogie in verschiedener Bedeutung in der biologischen Literatur Verwendung fanden, formulierte Owen (1843: 379) die auch heute noch oft zitierte Definition der Homologie („homology"): „The same organ in different animals under every variety of form and function". Die Deszendenztheorie bedingte sodann eine Ergänzung: Die Identität (sameness) der Strukturen liegt in deren Herkunft aus einer Struktur eines gemeinsamen Vorfahren begründet (Haeckel 1866, cf. Maier 1994: 97).

Die systematische Methodologie der Deszendenztheorie, die konsequent-phylogenetische Systematik sensu Hennig (1982), führt zu einer weiteren Konkretisierung der Definition. Bock (1989: 331) stellt ausdrücklich die relativistische Natur des Homologiebegriffes fest: „Homologous features (or conditions of the features) in two or more organisms are those that stem phylogenetically from the same feature (or condition) in the immediate common ancestor of these organisms. [. . .] If „immediate" is omitted from these definitions, the concepts of homology und [sic!] nonhomology will not have clear and distinct meanings." Er weist, ohne die konsequent-phylogenetische Terminologie zu benutzen, darauf hin, daß Fragestellungen bezüglich der Homologie nur dann sinnvoll sind, wenn sie durch einen „conditional phrase which describes the exact relative nature of the particular homology" ergänzt werden (l.c.: 334; cf. Zelditch et alii 1995: 180). Die Gleichsetzung von Homologie und Synapomorphie, wie sie von Patterson (1982), Stevens (1984), de Pinna (1991), Rieppel (1992), Coates (1993: 412), Nelson (1994) und Zelditch et alii (1995: 180f) gefordert wird, macht derartige, umständliche Ergänzungen unnötig, da das Niveau der Relation durch die untersuchten Adelphotaxa offensichtlich ist. Die Kritik, daß diese ausschließliche Anerkennung von Synapomorphien als Homologien das Homologiekonzept unzulässig oder unpraktikabel einschränkt, berücksichtigt nicht den relativen Charakter der Merkmalszustände: Jede plesiomorphe Ausprägung eines Merkmals ist auf einer höheren phylogenetischen Hierarchieebene eine apomorphe Ausprägung, wobei im plesiomorphen Zustand noch nicht vorhandene Strukturen hier unberücksichtigt bleiben. Die Gleichsetzung von Homologie und Synapomorphie bedeutet in diesem Sinne keine Einschränkung, sondern die einzige eindeutige Definition mit höchstem heuristischem Wert, die eine schlüssige phylogenetische Argumentation zuläßt.

F a z i t : Die Gleichsetzung von Homologie mit Synapomorphie präzisiert die phylogenetische Argumentation. Sie schließt gleichzeitig Homologisierungen innerhalb eines Organismus und zwischen den Semaphoronten oder den Geschlechtern einer Species aus. Auch wenn heute geschlechtsdimorphe Strukturen aus vormals phänotypisch identischen Strukturen, zum Beispiel den Coxae am 9. Urit, entstanden sind, sind weder diese Coxen noch die daraus abgeleiteten Strukturen homolog, da beide Geschlechter einer Species bei biparentalen Organismen keinen gemeinsamen beidgeschlechtlichen Vorfahren haben. Für die „serielle Homologie" existieren

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

die Termini Homonomie [s.l.] (Bronn 1850: 105) oder besser, da eindeutig definiert, Homodynamie (Haeckel 1866: 316f; cf. von Kéler 1963: 287f). Die Homodynamie wird jedoch erst nach Ergründung der genetischen und entwicklungsgenetischen Grundlagen für die Phylogenetik bedeutsam. Für entsprechende Strukturen bei den beiden Geschlechtern einer Species existiert kein Terminus. Wir wollen sie entsprechende Strukturen (= corresponding structures) nennen. Der neutrale Begriff „Entsprechung" impliziert keine phylogenetische Hypothese und vermeidet daher theoretische Unstimmigkeiten. Dies hindert nicht daran, die evolutiven Ursprünge der einzelnen Teile von Organsystemen beider Geschlechter zu ergründen, gleiche oder verschiedene Ursprünge festzustellen und diesbezügliche Entsprechungen oder Nicht-Entsprechungen zu postulieren.

Die Formulierung der Homologie-Hypothesen in diesem konsequent-phylogenetischen Sinne ist zwar anzustreben, wird jedoch häufig nicht erreicht werden, insbesondere wenn morphologische und phylogenetische Vorarbeiten gänzlich fehlen. Hier muß das Homologiekonzept vorläufig weiterhin als operationales Konzept der Gleichsetzung von Strukturähnlichkeiten angewandt werden [„primary homology" de Pinnas (1991: 373)].

Entsprechende Muskeln (Kapitel 11.) werden in den Zeichnungen und im Text mit gleichen Buchstaben-Indizes versehen, wobei der Muskel beim Männchen jeweils einen großen Buchstaben [zum Beispiel M(A)], der Muskel beim Weibchen einen kleinen Buchstaben als Index erhält [M(a)]. Die Muskeln des Urits VIII gehören nicht zur Genitalmuskulatur und weisen kaum Geschlechtsdimorphismus auf. Sie werden mit arabischen Ziffern numeriert. Die Muskeln der linken Körperseite werden mit einfachen Indizes [M(A)] gekennzeichnet, denjenigen der rechten Körperseite wird ein Apostroph beigefügt [M(A')].

8.2. Muskulatur des Urits VIII

M1 Musculus urosterno-pleuralis (paarig)
Syn.: *rotateur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: r'; Taf. 4, Abb. 8: g); *constricteur de l'orifice du cloaque* (Boas 1893: 246 + Abb. 17).

Origo: Antecosta Sternit VIII, im lateral der Mitte liegenden Viertel (♀: Abb. 19; ♂: Abb. 14, 18). – Insertio: An der pleuralen Membranfalte der tcm, die Sternit VIII und Tergit VIII verbindet (♂/♀: Abb. 19). – Verlauf: Dorsad, transversal; M1 und M1' verlaufen über Kreuz, die Insertion liegt auf der der Origo gegenüberliegenden Körperseite (♂: Abb. 28).

Funktion: Durch die Überkreuzung der Muskelstränge vergrößert sich der Abstand zwischen Ursprung und Ansatz der einzelnen Muskeln. Die größere Muskellänge vergrößert die mögliche Kontraktionsstrecke (cf. Crowson 1981: 106) und damit die aufwendbare Kraft zum Schließen der Kloakenöffnung. Da der Schluß der Kloakenöffnung während der mehrstündigen Kopulation unter anderem die gegenseitige Verankerung der beiden Geschlechtspartner unterstützt, ist ein hohes Kräftepotential von Vorteil. Bei *Anoxia villosa* und *Cetonia aurata*, bei denen während der Kopulation kein Einführen des weiblichen Pygidialprocessus in die Kloake des Männchens stattfindet, liegt keine Überkreuzung der Urosterno-Pleural-Muskeln vor. Diese Überkreuzung im Zusammenhang mit der Verlängerung der Muskeln ist wohl eine Anpassung an den speziellen Koppelungsmechanismus und die Dauer der Kopulation bei *Melolontha*.

M2 M. urotergo-sternalis posterior (paarig)
Syn.: *abaisseur du dernier arceau supérieur* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: k; Taf. 4, Abb. 8: d).

Origo: Lateralkante des Tergits VIII, auf der selben Seite wie die Insertio, cranial der or.M(D)/(d), cranial des Pygidialprocessus (♀: Abb. 10, 19), caudal der Tergosternal-Gelenkung. – Insertio: Antecosta Sternit VIII, im sich laterad an or.M1 anschließenden Achtel (♂/♀: Abb. 18; ♂: Abb. 29). – Verlauf: Caudodorsad.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Funktion: Kontraktion bewirkt Schließen der Kloakenkammer; Antagonist des M. urotergo-sternalis anterior (siehe unten).

In den Zeichnungen nicht erfaßt wurde der schwächere M. urotergo-sternalis anterior. Er entspringt am lateralen Ende der Antecosta des Tergits VIII, cranial der Tergosternal-Gelenkung, und inseriert im Lateralbereich der Antecosta des Sternits VIII. Seine Kontraktion bewirkt die Öffnung der Kloakenkammer.

In den mittleren Uriten finden wir einen sternopleuralen Muskel, der vom caudodiskalen Bereich eines Sternits ventrodorsad zum Pleurit zieht, und einen Tergosternalmuskel. Diese Muskelausstattung ist homodynam zu der des Urits VIII, wenn wir die tcm als pleurale Bildung (siehe Kapitel 6.1.1.) und folglich M1 als sternopleuralen Muskel betrachten, und wenn wir die beiden Tergosternalmuskeln VIII als homodynam zu dem einen auffassen, der jeweils in den mittleren Segmenten vorliegt.

8.3. Muskulatur der männlichen ektodermalen Genitalien

Die Genitalmuskulatur des Männchens kann klassifiziert werden in die außerhalb des Tegmen liegende, die extrinsische Muskulatur, und die intrinsische Muskulatur, die sich innerhalb des Tegmen befindet. Die postulierten Funktionen der einzelnen Muskeln und Muskelpaare wurden anhand des Vergleichs zwischen verschiedenen Kopulationsphasen und der Ruhelage, der Lage von Ursprung und Ansatz sowie auf Grund von Lagebeziehungen erschlossen.

8.3.1. Extrinsische Genitalmuskulatur

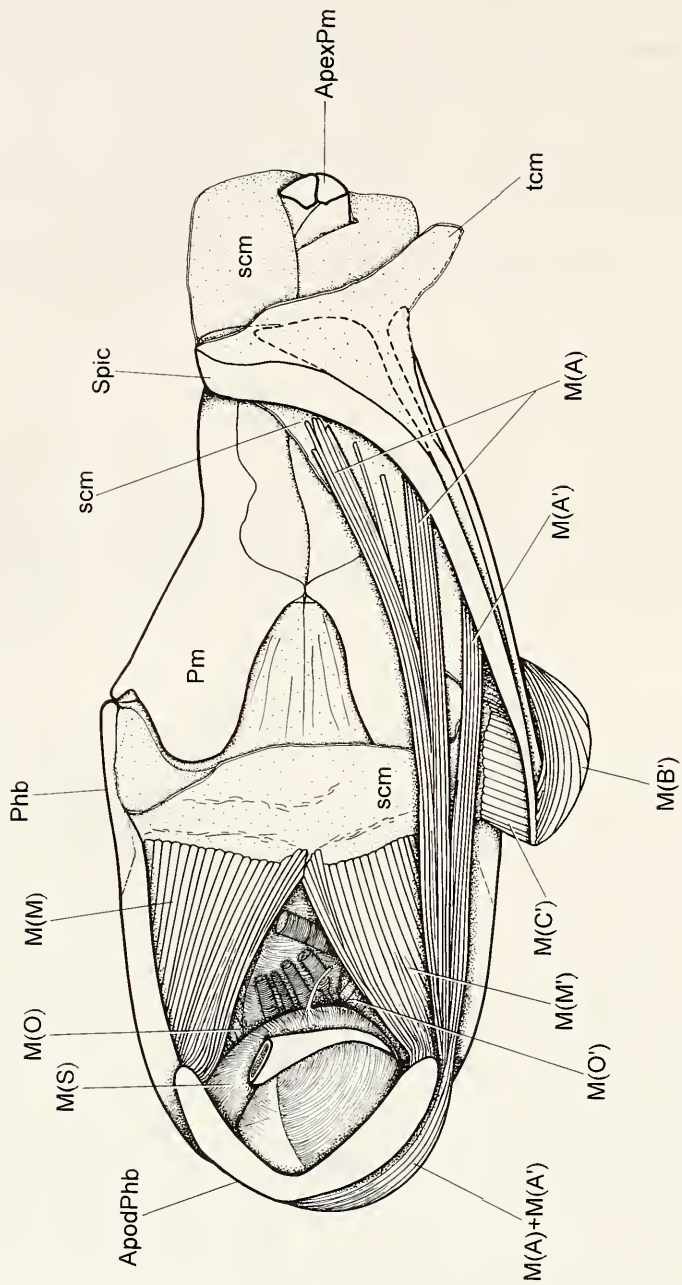
M(A) M. spiculo-phallobasoapodemalis (paarig)

Syn.: *extracteur de l'étui de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: x'; Boas 1893: 254).

Origo: Proximalbereich (median und cranial) des Spiculum gastrale und Membran der Genitaltasche („second connecting membrane") nahe der Ansatzstelle der Membran am Spiculum gastrale, lateral des Spiculum gastrale (Abb. 14), cranial der ins.M(B) (Abb. 2, 28–30). – Insertio: Mediodorsal am cranialen Ende des Phallobasalapodems (Abb. 1–2, 8, 26). – Verlauf: Caudad; M(A): zieht links um den cranialen Öffnungsring des Phallobasalapodems herum, zwischen der Membran der Genitaltasche (scm) und M(C) und M(C') hindurch (Abb. 2, 24a, 47) und fächert sich danach auf in zwei Muskelfaserbündel, zwischen denen zumeist noch mehrere einzelne Fasern verlaufen (Abb. 1–2, 48). – M(A'): Zieht ebenfalls links um den cranialen Öffnungsring des Phallobasalapodems herum, zwischen der scm und M(C) und M(C') (Abb. 47), dann unter dem Spiculum gastrale hindurch (Abb. 2, 47), wo er sich wie M(A) auffächert (Abb. 1, 48). – In Copula gestaucht und daher schlaff (Abb. 17–20, 24, 24a).

Funktion: Bei Kontraktion wird der Aedoeagus caudad verschoben, da das muskulös und membranös verspannte Spiculum gastrale seine Position beibehält. Diese Bewegung stellt die erste Phase des Ausstoßens des Aedoeagus aus dem Abdomen während der Kopulationsvorbereitung dar. Da sich Skelet-Muskeln der Insekten nicht mehr als auf die Hälfte ihrer Länge kontrahieren können (Elder 1975: 1), werden M(A)/M(A') während der Penetration gestaucht und somit schlaff. Daher müssen für die letzte Phase des Ausstoßens andere Muskeln verantwortlich sein. Die asymmetrische Anordnung von M(A)/M(A') ist als Anpassung an die Ruhelage (siehe Kapitel 6.3.) zu interpretieren, oder aber auch diese Muskeln dienen der 90°-Drehung des Aedoeagus, die vor oder während dessen Ausstoß erfolgen muß. Diese Drehbewegung wird hauptsächlich von den beiden folgenden Muskelpaaren durchgeführt. Nach Boas' (1893: 254) Meinung sind die beiden Muskeln A und A' zu schwach, um „l'énorme étui de la verge" caudalwärts zu bewegen. Möglicherweise werden die Muskeln durch hydraulische Kräfte unterstützt (Druckerhöhung im Abdomen durch Volumenreduktion).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



2

Abb. 2. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von lateral (links); Ventralseite des Aedoeagus dem Betrachter zugekehrt. M(B), M(D), M(E), M(F), M(G)/M(G)*, Teile der „second connecting membrane" sind entfernt. – Aedeagus at rest, in lateral view (left); ventral side of aedeagus shows to the viewer. M(B), M(D), M(E), M(F), M(G)/M(G)*, and parts of second connecting membrane removed.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

M(B) M. spiculo-phallicus craniodistalis (paarig)
Syn.: *prétracteur de la gaîne de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: w'); *fixateur du cloaque* (Boas 1893: 254).

Origo: Distalseite des cranialen Apikalbereichs des Spiculum gastrale (Abb. 24a, 28–30). – Insertio: M(B): Links des Spiculum gastrale im ventromedianen Bereich der cranialen Membranfalte der Genitaltasche („second connecting membrane") (in Ruhelage). – M(B)': Rechts des Spiculum gastrale im dorsolateralen bis zum dorsomedianen Bereich der cranialen Membranfalte der Genitaltasche (in Ruhelage; Abb. 8). In Copula kontrahiert (Abb. 17–20, 24, 25) und nahezu symmetrisch zu jeder Seite des Spiculum gastrale an der Membranfalte (Abb. 24a, 28, 31). – Verlauf: Caudad (Abb. 24a, 28, 47).

Funktion: Bei Kontraktion von M(B) und M(C) erfolgt eine Drehbewegung des Aedoeagus in Gegenuhrzeigersinn um nahezu 90° um seine Längsachse, vermittelt durch die scm. Diese Drehbewegung bringt den Aedoeagus von der Ruhelage in die für den Ausstoß notwendige Position (Aedoeagus-Rotator). M(B') und M(C') sind für diese Funktion die Antagonisten und bringen den Aedoeagus wieder in Ruhelage. Während der Penetrationsphase sind M(B) und M(B') kontrahiert, was die scm craniad bewegt und mutmaßlich verhindert, daß sie zusammen mit dem Aedoeagus als lockere Falte ausgestoßen wird. Bei maximal ausgefahrenem Tegmen (Abb. 15) sind M(B), M(B'), M(C) und M(C') gedehnt; in dieser Phase dient ihre Kontraktion der Retraktion der Phallobasis in das Abdomen. Boas (1893: 254) erkannte nur die Bedeutung des „fixateurs" für die Fixierung der Schräglage des Aedoeagus in Ruhe, nicht aber für die Rotation während des Ausfahrens.

M(C) M. spiculo-phallicus cranioproximalis (paarig)
Syn.: Von Straus-Durckheim (1828) und Boas (1893) nicht als separater Muskel erkannt und als Teil des vorgenannten behandelt.

Origo: Auf der Proximalseite des cranialen Apikalbereichs des Spiculum gastrale (Abb. 2). – Insertio: Lateral des Spiculum gastrale, innen an der Membran der Genitaltasche (scm) (Abb. 1, 47), caudal der Falte, an der M(B) inseriert (Abb. 31). – Verlauf: Caudad (Abb. 31, auch Abb. 47); entspringt unter M(B), verläuft caudad unter der Membranfalte, an der M(B) inseriert (Abb. 24a), bis zur Insertion. Der Muskelanschnitt in Abb. 24a erfolgte nahe der Insertion.

Funktion: Siehe bei M(B); M(B) und M(C) bzw. M(B') und M(C') wirken bei der Drehbewegung jeweils zusammen (Aedoeagus-Rotatoren).

M(D) M. urotergoapodemo-spicularis proximalis (paarig)
Syn.: *rétracteur posterieur de la pièce anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: n'); *rétracteur postérieur du stylet cloacal* (Boas 1893: 254).

Origo: Laterodorsalbereich des Tergits VIII (Processus), dorsal der Lateralkante (Abb. 14). – Insertio: Treffpunkt 1; ventrodistal am caudalen Apex des Spiculum gastrale (Abb. 19). – Verlauf: Ventrocraniad; trifft sich im Processus mit M(L) und verläuft über diesem.

Funktion: Verspannung des Spiculum gastrale im Urit VIII; der Muskel ist beim Vorspiel (Einhaken am Pygidialprocessus des ♀, Abb. 14) komprimiert, woraus geschlossen werden kann, daß er einer leichten Dorsocaudadbewegung von Genitaltasche/Spiculum gastrale dient, die das maximale Ausfahren des Aedoeagus und dessen Fixierung im ausgefahrenen Zustand unterstützt. Synergist von M(L), Antagonist von M(E) und M(G). Für die letztgenannte Funktion Synergist von M(E).

M(E) M. urotergoapodemo-spicularis distalis (paarig)
Syn.: *élévateur de la pièce anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: l'); *élévateur du stylet cloacal* (Boas 1893: 254).

Origo: Antecosta Tergit VIII (Abb. 28–30), laterales Viertel, lateral der or.M(I) (Abb. 18). – Insertio: Treffpunkt 1; cranial der ins.M(D), präapikal an der Distalseite des Spiculum gastrale (Abb. 1, 8, 19, 29–30). – Verlauf: Ventrocaudad; in Copula wohl kontrahiert, Abb. 29–30.

Funktion: Verspannung des Spiculum gastrale im Urit VIII; Kontraktion bewirkt leichte Dorsocraniadbewegung von Genitaltasche/Spiculum, die nach dem Einfahren des Aedoeagus Spiculum und Genitaltasche wieder in Ruhelage bringt oder, wie Boas (1893: 255) annimmt, zur Fixierung des ausgefahrenen Aedoeagus dient. Synergist von M(I), Antagonist von M(G), M(D) [und M(L)]. Nach Boas' Annahme auch Synergist von M(D).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

M(F) M. spiculo-phallicus caudalis (paarig)
Syn.: *transverse du cloaque* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 3, Abb. 5: q').

Origo: Treffpunkt 1; dorsodistal am caudalen Apex des Spiculum gastrale (Abb. 24), zwischen und dorsal der Insertionen von M(D) und M(E). – Insertio: Treffpunkt 2 (Sklerit der „second connecting membrane") (Abb. 24). – Verlauf: Ventrad; anliegend an Membran (Abb. 8, 20, 24).

Funktion: Kontraktion bewirkt Annäherung des Treffpunktes 2 an den Treffpunkt 1 am caudalen Apex des Spiculum gastrale. Das Zusammenführen der Treffpunkte vermindert die Festigkeit der Verspannung der Genitaltasche im Urit VIII, da sich dadurch die Parallelverspannung einer funktionell einfachen Verspannung annähert. Dies erleichtert Dreh- und Scherbewegungen der Genitaltasche und des Spiculum, die beim Vorspiel oder beim Herausziehen des Aedoeagus aus der Vagina vorteilhaft sein könnten.

M(G) M. urosternoantecosta-spicularis (paarig)
Syn.: Von STRAUS-DURCKHEIM (1828) nicht dargestellt.

Origo: Antecosta Sternit VIII, jeweils im Viertel lateral der Mitte. – Insertio: Treffpunkt 1; distal im Krümmungsbereich des Spiculum gastrale, cranial/median der ins.M(E) (Abb. 1, 14, 19, 29). – Verlauf: Dorsad (Abb. 14, 19). Beim einem gezeichneten Individuum zweigen median der Ursprungsfläche von M(G) zwei schwache Muskelfaserbündel (G*) ab und setzen nicht am Spiculum, sondern an der Membran der Genitaltasche an (Abb. 1). Der Membranbereich der Ansatzstelle liegt nahe der Ansatzstelle von M(G), doch sind beide Stellen durch eine Membranfalte, die unter das Spiculum reicht, weit getrennt.

Funktion: Verspannung des Spiculum gastrale im Urit VIII; Antagonist von M(D) und M(E) (Abb. 14). Verhindert eine zu starke Dorsadbewegung bei Kontraktionen der beiden antagonistischen Muskeln.

M(H) M. spiculo-rectalis (paarig)
Syn.: *fléchisseur latéral du rectum* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 3, Abb. 5: t').

Origo: Treffpunkt 1 (Abb. 24); cranial der ins.M(E) (bei Aufsicht von diesem verdeckt), teilweise or.M(F) überlappend. – Insertio: Lateral am Rectum (Abb. 18–20, 24). – Verlauf: Dorsocraniad, bis auf den Endbereich anliegend an der Membran; sehr dünner, langer Muskel.

Funktion: Hält das Rectum in medianer Position, auch bei Verkürzung der Genitaltasche, die während der Kopulation auftreten kann; Synergist von M(J).

M(I) M. urotergoantecosta-phallicus (paarig)
Syn.: *retracteur du cloaque* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 3, Abb. 5: p').

Origo: Antecosta Tergit VIII, direkt median an or.M(E) anschließend (Abb. 18). – Insertio: Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 19–20). – Verlauf: Caudad; in Copula schlaff (Abb. 19–20). Einige Fasern laufen im Ventralbereich unter M(F) nahe dessen Ansatz hindurch und gehen in M(L) über.

Funktion: Verspannung der Genitaltasche im Urit VIII. Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der Genitaltasche; Synergist von M(E), Antagonist von M(L) [und M(D)].

M(J) M. phallo-rectalis (paarig)
Syn.: *abaisseur du rectum* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 3, Abb. 5: s').

Origo: Cranial am Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 8, 24). – Insertio: Rectum dorsolateral, dorsal der ins.M(H), und Rectum laterodorsal (Abb. 17–20, 24); ein kurzes Faserbündel läuft unter M(I) und M(J) hindurch und mündet laterodorsal am Apex des Rectum an der Grenze zur Kloake [Abb. 8, 24: M(J)*/M(J')*]. – Verlauf: Craniad (Abb. 8, 24); bei manchen Individuen auch in einigen Fasern bis ins.M(H).

Funktion: Hält das Rectum in medianer Position; Synergist von M(H).

M(K) M. phallicus (paarig)
Syn.: *retracteur de la gaîne de la verge* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 3, Abb. 5: v').

Origo: Cranial am Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 24). – Insertio: Dorsal an der Membran der Genitaltasche (scm) (Abb. 8, 24). – Verlauf: Craniad/craniomediad; anliegend an der Membran, nicht streng getrennt von M(J).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt eine geregelte Verkürzung der scm im caudodorsalen Bereich, die beim Ausfahren des Aedoeagus auftritt, und verhindert damit vermutlich ungeregelte Faltenlegung der scm.

M(L) M. u r o t e r g o – p h a l l i c u s (paarig)
S y n .: *élévateur du cloaque ou de l'anale supérieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 3, Abb. 5: o').

O r i g o : Laterodorsalbereich Tergit VIII (Processus); median der or.M(D), auf der Höhe des caudalen Endes der or.M(D). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Sklerit der scm) (Abb. 20). – V e r l a u f : Craniad; anliegend an der Membran; siehe Verlauf von M(D).

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Caudadbewegung der Genitaltasche; Synergist von M(D), Antagonist von M(I).

8.3.2. Intrinsische Muskulatur

M(M) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – p h a l l i c u s v e n t r a l i s (paarig)
S y n .: *fléchisseur de la pince* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 1: a; Boas 1893: 255).

O r i g o : Breit submarginal am Lateralrand des Phallobasalapodems bis zu dessen cranialer Lateralecke, hier direkt am Rand (Abb. 3, 14, 27, 32). – I n s e r t i o : Großflächig an der ventralen Membran der Genitaltasche bis in den Bereich unter den Parameren (Abb. 14, 32). Die innersten Fasern, die direkt unter der cranialen Randung des Apodems entspringen, inserieren cranial an der Membranfalte [Abb. 3; Abb. 44: insM(M')]. – V e r l a u f : Caudad (Abb. 46–47).

F u n k t i o n : Parameren-Flexor; beugt die Parameren ventrad beim Vorspiel (Einhaken am Pygidialprocessus des ♀); dabei entsteht eine Verwindung des caudalen Insertionsbereichs: dieser wird nach innen gezogen und steht annähernd senkrecht zu dem cranial sich anschließenden Bereich der Insertion (Abb. 14); Antagonist von M(N).

M(N) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – p h a l l i c u s d o r s a l i s (paarig)
S y n .: *zwey* [= 2] *Muskeln, welche die Zange* [= Parameren] *bewegen* (Suckow 1823: Taf. 2, Abb. 17: i); *extenseur de la pince* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 1: b; Boas 1893: 255).

O r i g o : Großflächig dorsolateral in den caudalen zwei Dritteln der Innenseite des Phallobasalapodems (Abb. 14, 27, 35). – I n s e r t i o : Innen (= ventral) an der Basalfalte der Membran zwischen den Parameren; im Proximalbereich direkt ansetzend, im Lateralbereich vermittels einer membranösen Sehne (Abb. 5, 14, 35). – V e r l a u f : Caudad (Abb. 46–47); ventral, apikalwärts deutlicher, von einer dünnen Membran bedeckt.

F u n k t i o n : Beim Vorspiel (Einhaken am Pygidialprocessus des ♀) werden M(N) und M(N') gedehnt (Abb. 14). Es ist anzunehmen, daß sie die Antagonisten von M(M) und M(M') darstellen und die Parameren wieder in den Ruhezustand bringen (Parameren-Extensoren). Die oszillierenden Beugebewegungen der Parameren beim Vorspiel werden durch abwechselnde Kontraktion von M(M)/(M') und M(N)/(N') hervorgerufen. Außerdem bewirkt die Kontraktion in normaler Position, das heißt bei nicht gebeugten Parameren, eine Bewegung der beiden Parameren nach distal, das heißt voneinander weg („Öffnung"). Dadurch wird die Einstülpungsöffnung am Parameren-Apex erweitert, was die Ausstülpung des Endophallus ermöglicht (Parameren-Abduktor).

M(O) M. p h a l l o b a s o – e n d o p h a l l o a p o d e m a l i s (paarig)
S y n .: *extracteur de la verge* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 1, 2: c; Boas 1893: 255).

O r i g o : An der Innenseite der Phallobasis nahe des Seitenscharniers (Abb. 14, 33–34); nahezu punktförmig (Abb. 36). – I n s e r t i o : Caudodorsal am proximalen Endophallus-Sklerit (Abb. 36, 46). – V e r l a u f : Nach median; zwischen M(M) und M(N) (Abb. 14, 27), dann zwischen M(P) und M(N) (Abb. 46); in Copula kontrahiert; bandförmig.

F u n k t i o n : Verspannung des cranialen Teils des Endophallus im Tegmen; Kontraktion verschiebt den Endophallus caudalwärts; Antagonist von M(P); ohne Beteiligung am Ein- oder Ausstülpungsvorgang des Endophallus.

M(P) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – e n d o p h a l l i c u s v e n t r a l i s (paarig)
S y n .: *intracteur de la verge* (Straus-Durckheim: Taf. 5, Abb. 1, 2: d; Boas 1893: 255).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

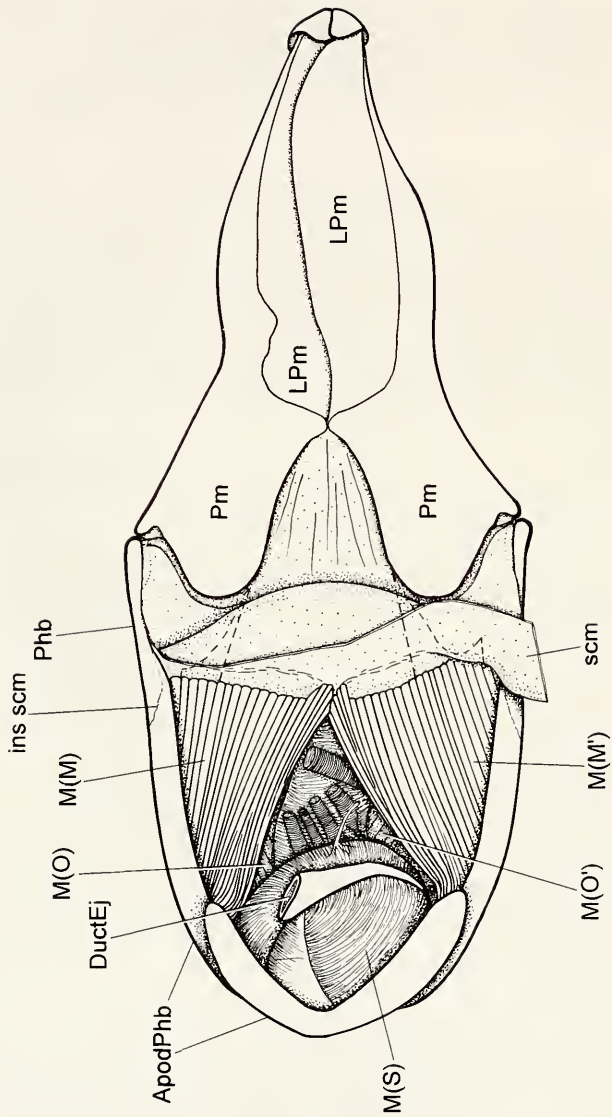


Abb. 3. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von ventral. Spiculum gastrale samt M(A), M(A'), M(B'), M(C), M(C'), der „third connecting membrane" und des caudalen Bereichs der „second connecting membrane" sind entfernt. – Aedeagus at rest, ventral view. Spiculum gastrale including M(A), M(A'), M(B'), M(C), M(C'), third connecting membrane, and caudal part of second connecting membrane removed.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

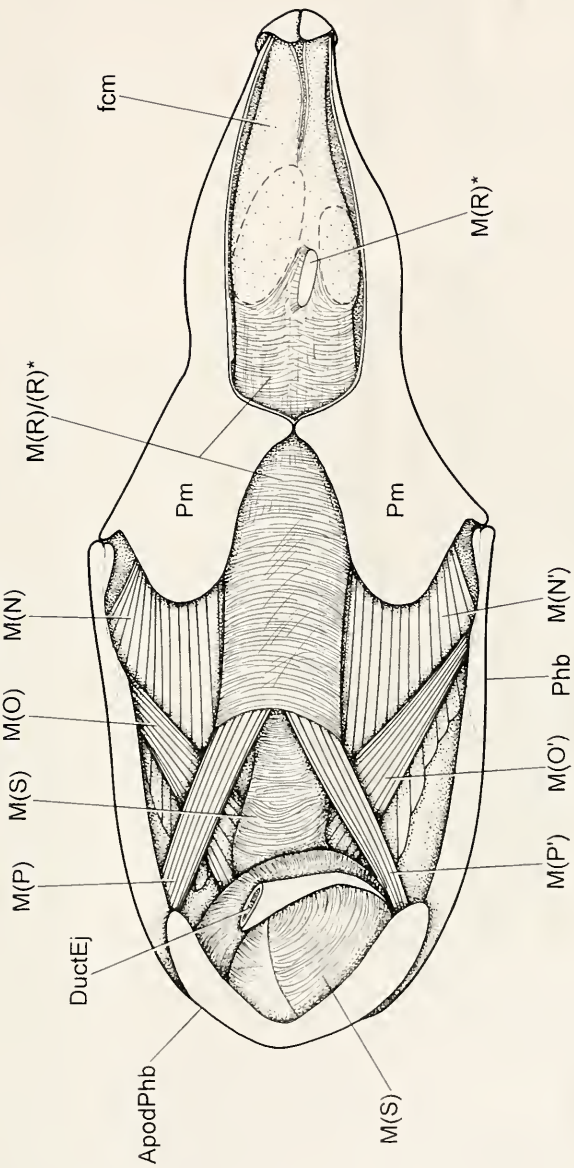


Abb. 4. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von ventral. Die gesamte „second connecting membrane" bis zum Ursprung an den Parameren, M(M), M(M'), Tracheen und ventromediane Laminae der Parameren sind entfernt. – Aedeagus at rest, in ventral view. The whole second connecting membrane up to its origin at parameres, M(M), M(M'), tracheae, and ventromedian parameral laminae removed.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

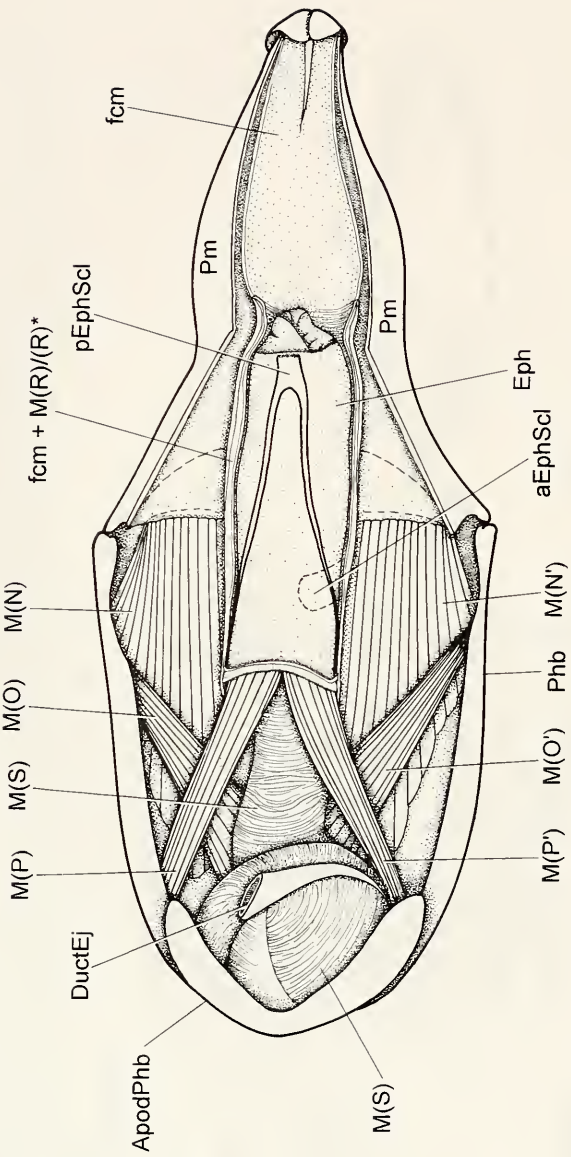


Abb. 5. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von ventral. Ventrale Hälfte von M(R)/(R)* und ventromediane Teile der Parameren sind entfernt, der Endophallus ist somit freigelegt. – Aedeagus at rest, in ventral view. Ventral half of M(R)/(R)* and ventromedian parts of the parameres removed, hence endophallus is exposed.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

O r i g o : Kurz linienförmig, lateral in der cranialen Hälfte des Phallobasalapodems (Abb. 33–34), dorsal der or.M(M) (Abb. 5, 27). – I n s e r t i o : Ventral, lateral an der cranialen Membranfalte der zwischen den beiden Ästen des Endophallus-Sklerits ausgespannten Membran, verdeckt von M(R) (Abb. 5, 33–34, 44). – V e r l a u f : Caudad, mediad; zwischen M(M), M(O) und dem Endophallus (Abb. 5, 33–34, 46); in Copula gedehnt (vergleiche Abb. 33 und Abb. 4).

F u n k t i o n : Antagonist von M(O). Kontraktion bewegt den Endophallus wieder cranialwärts in seine Ruheposition; keine Beteiligung am Ein- oder Ausstülpungsvorgang des Endophallus.

M(Q) M. p h a l l o b a s o a p o d e m o – e n d o p h a l l i c u s l a t e r a l i s (paarig)
S y n .: Von STRAUS-DURCKHEIM (1828: Taf. 5, Abb. 1, 2) nicht benannt.

O r i g o : Lateral innen am Phallobasalapodem, nahe des cranialen Randes (Abb. 27, 34–35). – I n s e r t i o : An der Membran des Endophallus lateral des cranialen Endes des Endophallus-Sklerits (in Ruhe: Abb. 6; in Copula: Abb. 36). – V e r l a u f : Kein „geschlossener" Muskel, sondern aus einzelnen, aber dicht stehenden Fasern bestehend (Abb. 6); ist auf Abb. 27 aus darstellerischen Gründen als kompakter Muskel eingezeichnet.

F u n k t i o n : Verspannung des cranialen Teils des Endophallus im cranialen Teil der Phallobasis.

M(R) M. e n d o p h a l l i c u s e x t e r n u s
S y n .: *starke Muskelhaut des Penis* (SUCKOW 1823: Taf. 2, Abb. 16m); *constricteur du prépuce* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 5, Abb. 2: e; BOAS 1893: 256).

B e m e r k u n g e n: Röhrenförmiger Muskelschlauch um den Endophallus (Abb. 4–5, 14, 27, 33–34, 44–47), bestehend aus einem Ringmuskel, dem im Bereich der Parameren eine caudad mächtiger werdende Muskellage [M(R)*] aufliegt, deren Fasern vornehmlich in Längsrichtung verlaufen (45° zu den Fasern des Ringmuskels); der Muskelschlauch reicht von der Membranfalte [ins.M(P)/(P')] bis zur Mitte der Parameren (Abb. 5, 35, 44), wo er durch M(R)* innen an der ventralen Inter-Parameren-Membran (fcm) inseriert (Abb. 27); mediodorsal und medioventral [M(R)*, Abb. 4, 32] ist er mit dem zwischen den Parameren liegenden, basalen Teil der fcm verbunden; M(R) liegt der apikalen Hälfte der fcm auf (Abb. 4); in Copula ist der Muskelschlauch im ganzen caudad verschoben (Abb. 45).

F u n k t i o n : Kontraktion verringert den Durchmesser und die Länge und damit auch das Volumen des Endophallus, was sowohl dem Ausstülpen des caudalen Endophallus-Abschnittes als auch dem Verschieben der Spermatophorenmasse im Endophallus nach caudal dienen kann. Letzteres ist insbesondere durch Kontraktionswellen denkbar. LANDA (1960a: 310) meint dazu: „The soft parts of the penis [i.e. invaginierter Abschnitt des Endophallus – Verf.] are erected by a peristaltic movement caused by the muscles which are spread over their walls and over the wall of the ejaculatory duct and by the participation of the pressure of haemolymph.". Es kann nur vermutet werden, daß LANDA hier von den Muskeln M(R)/(R)*, M(S) und M(T)/(T') spricht.

M(S) M. e n d o p h a l l o a p o d e m a l i s
S y n .: *constricteur du canal éjaculatoire* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 5, Abb. 2: f); *constricteur du tuyau de la verge* (BOAS 1893: 256).

B e m e r k u n g e n : Irregulärer Ringmuskel, der vom Ductus ejaculatorius bis zum proximalen Endophallus-Sklerit verläuft, wo er in den regelmäßig ausgeprägten M(S)* übergeht, der zwischen den beiden Skleritspangen ausgespannt ist (Abb. 6).

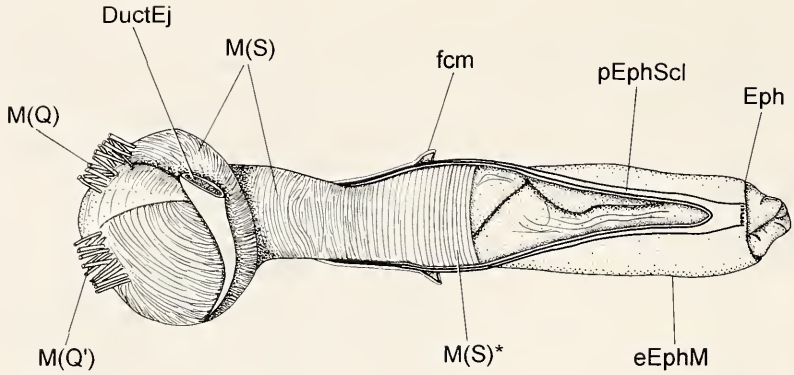
F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt, wie beim vorgenannten Muskel, eine Verringerung des Volumens des Endophallus; Interpretation siehe dort.

M(T) M. e n d o p h a l l o a p o d e m o – e n d o p h a l l i c u s (paarig)
S y n .: *muscle éjaculateur* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 5, Abb. 3 a, a', a"); *intracteur du tuyau de la verge* (BOAS 1893: 256).

O r i g o : Innen im Cranialbereich des proximalen Endophallus-Sklerits. – I n s e r t i o : Caudalbereich des Endophallus. – V e r l a u f : Caudad (Abb. 22; vergleiche Abb. 9 in LANDA 1960a: Taf. 3); befindet sich in Ruhe zuinnerst (Abb. 7, 48).

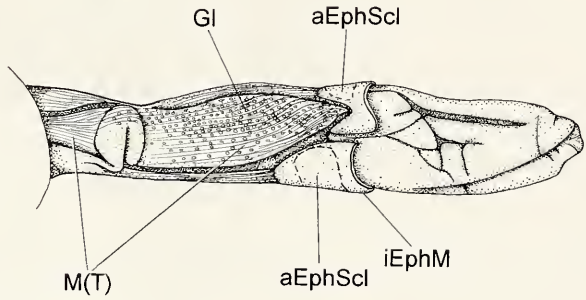
F u n k t i o n : Wie BOAS (1893: 256) bereits richtig vermutete, bewirkt die Kontraktion das Zurückziehen des ausgestülpten Endophallus in das Tegmen. Möglicherweise reicht allein die

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



6

Abb. 6. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Ductus ejaculatorius/Endophallus aus dem Tegmen herauspräpariert, von ventral, Ruhestellung. Zwischen den beiden Ästen des proximalen Endophallus-Sklerits wurde die äußere Lage der Endophallus-Membran entfernt, so daß man den im eingefalteten Zustand darunter liegenden Membranbereich sieht, der in der folgenden Abbildung ebenfalls entfernt wurde. – Ductus ejaculatorius and endophallus in ventral view, at rest, removed from tegmen. Between the branches of the proximal endophallic sclerite the outer layer of the endophallic membrane is removed thus the folded underlying membrane is visible which is removed in the following figure.



7

Abb. 7. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Ductus ejaculatorius/Endophallus aus dem Tegmen herauspräpariert (Cavum endophalli geöffnet), von ventral. M(S)/M(S)*, das proximale Endophallus-Sklerit und der caudale Teil der daran ansetzenden Endophallusmembran sind entfernt. Methylenblau-gefärbte Drüsenzellen (Gl) sind durch Kreise angedeutet. – Ductus ejaculatorius/endophallus in ventral view removed from tegmen (cavum endophalli opened), at rest. M(S)/M(S)*, proximal endophallic sclerite, and caudal part of endophallic membrane inserting at this sclerite removed. Methylene blue stained glandular cells are indicated by small circles.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Kontraktion dieses Muskels zur vollständigen Einstülpung des Endophallus aus (vergleiche Abb. 7, 22). – M(T) ist für die „partiellen Kontraktionen" verantwortlich, die WEBER (1915: 221) „An dem kugeligen, aus dem weiblichen Abdomen herauspräparierten Schwellsack des ♂ [. . .] längere Zeit nach Abtrennung der letzten Hinterleibssegmente des ♂" beobachten konnte. Als Funktion für die Kopulation ist eine Beteiligung am Ausstülpen des Endophallus sowie eine Hilfe beim Transport der Spermatophorenmasse durch wellenförmige Kontraktionsbewegungen vorstellbar, die im Zusammenspiel mit dünnen Stacheln, die den Endophallus bedecken (LANDA 1960a: 300, Taf. 1: Abb. 2), ein Zurückrutschen der transportierten Substanz verhindern.

8.4. Muskulatur der weiblichen ektodermalen Genitalien

Ein unbegattetes Weibchen konnte im Untersuchungsmaterial nicht aufgefunden werden. Die Tiere wurden von Stellen hoher Befallskonzentration am Waldrand eingetragen. Die hohe Populationsdichte dauerte jeweils schon mehrere Tage an. Die *Melolontha*-Weibchen werden sofort bei Erreichen dieser Fraß- und Kopulationsplätze begattet (cf. SCHWERDTFEGER 1928: 286ff; SCHUCH 1935: 161; NIKLAS 1974: 100). Zudem tritt bei *M. melolontha* Protandrie auf (KELLER 1986: 18), das heißt die Männchen erscheinen eher als die Weibchen, so daß unbegattete Weibchen an den Kopulationsplätzen sehr selten zu finden sind. Die Entwicklungs-Habitate, an denen die unbegatteten Käfer nach dem Schlüpfen einige Stunden bis über einen Tag am Boden oder in der niedrigen Vegetation verweilen, befinden sich immer in einiger Entfernung (bis 3200 m) von den Fraßplätzen (SCHNEIDER 1952: 295; COUTURIER & ROBERT 1958: 280; NIKLAS 1974: 100) und konnten vom Verfasser nicht lokalisiert werden. Daher konnte kein jungfräulicher weiblicher Kopulationsapparat untersucht werden. Vermutlich ähnelt jedoch ein Kopulationsapparat mit weitgehend resorbierter Spermatophore dem unbegatteten Zustand (Abb. 11–12).

M(a) M. cloaca–bursalis (paarig)
Syn.: *long retracteur droit de l'oviductus* (STRAUS-DURCKHEIM 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: j; Taf. 6, Abb. 2: e).

Origo: Treffpunkt 1 (Abb. 30, 41), dorsal vom dorsocaudalen Ende der ins.M(e), dorsocranial der ins.M(c) (Abb. 20, 30). – Insertio: Lateral an der Basis der Bursa copulatrix, an der Grenze von M(s) und M(t) (Abb. 10, 20, 29–30, 37). – Verlauf: Ventrocraniad; anfangs eng parallel zu M(b) [und M(c)], dorsal der ins.M(e), dann frei verlaufend (Abb. 20). Einige Fasern gehen von M(d) in M(a) über. Dünner, langer, bandförmiger Muskel.

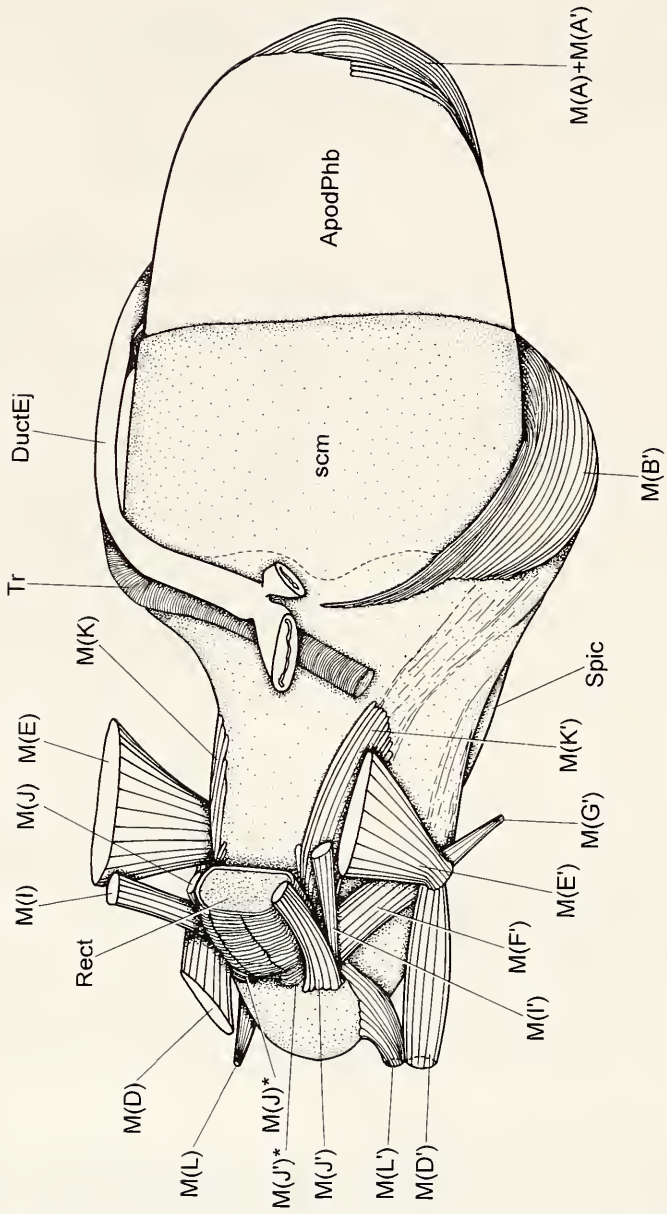
Funktion: Es ist nicht vorstellbar, daß ein derart dünner Muskel eine prall gefüllte Bursa copulatrix merklich bewegen oder gar den Ductus bursae verengen könnte. Er könnte jedoch die Bursa caudad ziehen, wenn die Spermatophore allmählich resorbiert wird und die Bursa wieder in Ruheposition bewegt werden kann. Sollte die Kloake bei der Oviposition oder der Dispergierung von Pheromonen ausgestülpt werden, unterstützt die Kontraktion das Wiedereinziehen der Kloake in den Urit viii (siehe Abb. 41).

M(b) M. cloaca–glandularis (paarig)
Syn.: Von STRAUS-DURCKHEIM (1828) nicht erfaßt.

Origo: Treffpunkt 1, dorsal vom dorsocranialen Ende der ins.M(e), ventral der or.M(a), dorsocranial der ins.M(c) (Abb. 20, 30). – Insertio: An der Glandula accessoria proximal mediocranial an der Mündung (Abb. 23, 28–30, 37) bis dorsocaudal (Abb. 23, 30). – Verlauf: Ventrocraniad; dünner Muskel, der nur aus wenigen Fasern besteht; anfangs eng zwischen M(a) und M(c), dorsal der ins.M(e), dann frei verlaufend. Einige Fasern gehen möglicherweise von M(d) in M(b) über (Abb. 20).

Die Funktion kann nur vermutet werden. Eine Kontraktion bewegt den dorsalen, proximalen Teil der Glandula caudalwärts, wodurch möglicherweise der Sekretfluß gesteuert

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



8

Abb. 8. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von dorsal. Die rectale Ringmuskulatur ist in den folgenden Abbildungen nicht eingezeichnet. – Aedeagus at rest, in dorsal view. The rectal circular musculature is omitted in the following figures.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

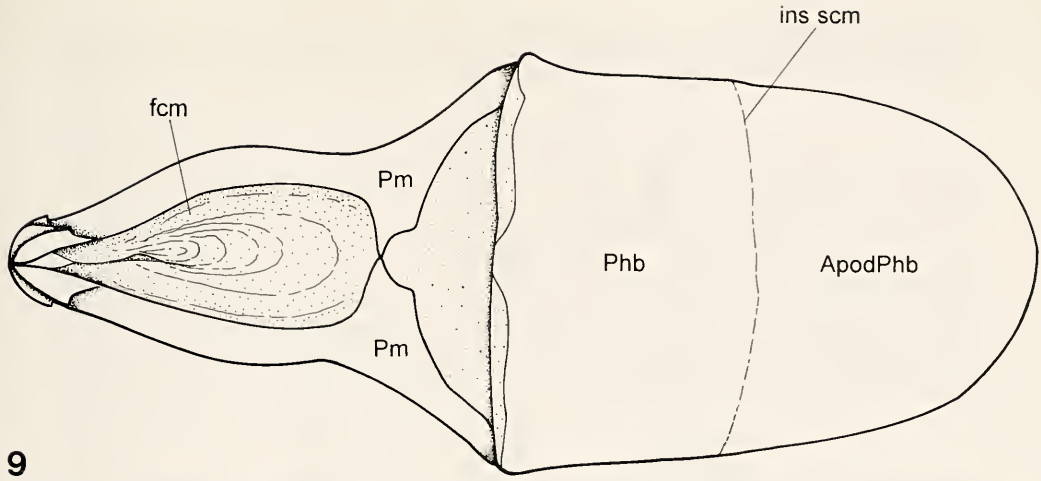


Abb. 9. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Aedoeagus in Ruhestellung, von dorsal. Gesamte extrinsische Muskulatur, Spiculum gastrale, Rectum und „second connecting membrane" sind entfernt. – Aedeagus at rest, in dorsal view. Whole extrinsic musculature, spiculum gastrale, rectum, and second connecting membrane removed.

wird (durch Kontraktion der Glandula oder des Ductus). Vielleicht stabilisiert dieser Muskel auch nur die Position der Glandula während der Kopulation.

M(c) M. cloaca–palpalisvaginalis (paarig)
Syn.: *court retracteur droit de l'oviductus* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: s; Taf. 6, Abb. 2: f).

Origo: Kloaken-Membran, Treffpunkt 1, dorsal vom dorsalen Ende der ins.M(e) (Abb. 20, 30). – Insertio: An der Membran der Vagina caudal der Glandula accessoria, über dem dorsalen Rand des Vaginalpalpus (Abb. 20, 24, 30). – Verlauf: Ventrad, leicht cranialwärts; verläuft anfangs dorsal der ins.M(e), hier eng parallel mit M(b) und M(a), dann über M(k) (Abb. 20).

Funktion: Bei Kontraktion ist eine Distalbewegung des beborsteten Proximalbereichs des Vaginalpalpus, das heißt ein Wegklappen von der Kloaken-Membran, denkbar. Dies bewirkte die Öffnung der Mündung des Ductus glandulae accessoriae und ein freies Ausfließen der Sekrete. Weiterhin unterstützt die Beweglichkeit des Palpus dessen sensorische Aufgabe beim Abtasten der penetrierenden Parameren oder des Bodens vor der Oviposition.

M(d) M. urotergo–cloacalis distalis (paarig)
Syn.: *retracteur (postérieur) de l'anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: g; Taf. 6, Abb. 2: i).

Origo: Laterodorsalbereich des Tergits viii (Processus), dorsal der Lateralkante, lateral der or.M(l), aber nicht deutlich von dieser getrennt (Abb. 40–41). – Insertio: Treffpunkt 1 (Abb. 10); ventrocaudal der or.M(h) und der ins.M(e) (Abb. 20, 28–29, 41). – Verlauf: Craniad; anfangs frei verlaufend, kurz vor der Mitte dorsal über M(l) verlaufend, mit M(l) verbunden (Abb. 28–29); in Copula gedehnt, bei ausgestülpter Kloake schlaff (Abb. 41).

Funktion: Dient der Caudadbewegung der craniad verschobenen Kloake (siehe Abb. 10) nach Beendigung der Penetration; Synergist von M(l), Antagonist von M(e) [und M(i)]. Kontraktion unterstützt den Einzug der Kloake in die Kloakenkammer; in diesem Falle Synergist von M(e) und M(i).

M(e) M. urotergoantecosta-cloacalis distalis (paarig)
Syn.: *élévateur de la pièce anale inférieure* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: d).

Origo: Antecosta Tergit viii, laterales Viertel (Abb. 18–19), lateral der or.M(i). – Insertio: Lange, schmale Insertionsfläche am Treffpunkt 1, Lateralbereich der Cloaca (Abb. 10, 18–20, 28–30, 37). – Verlauf: Ventromediad; im Ruhezustand gedehnt.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

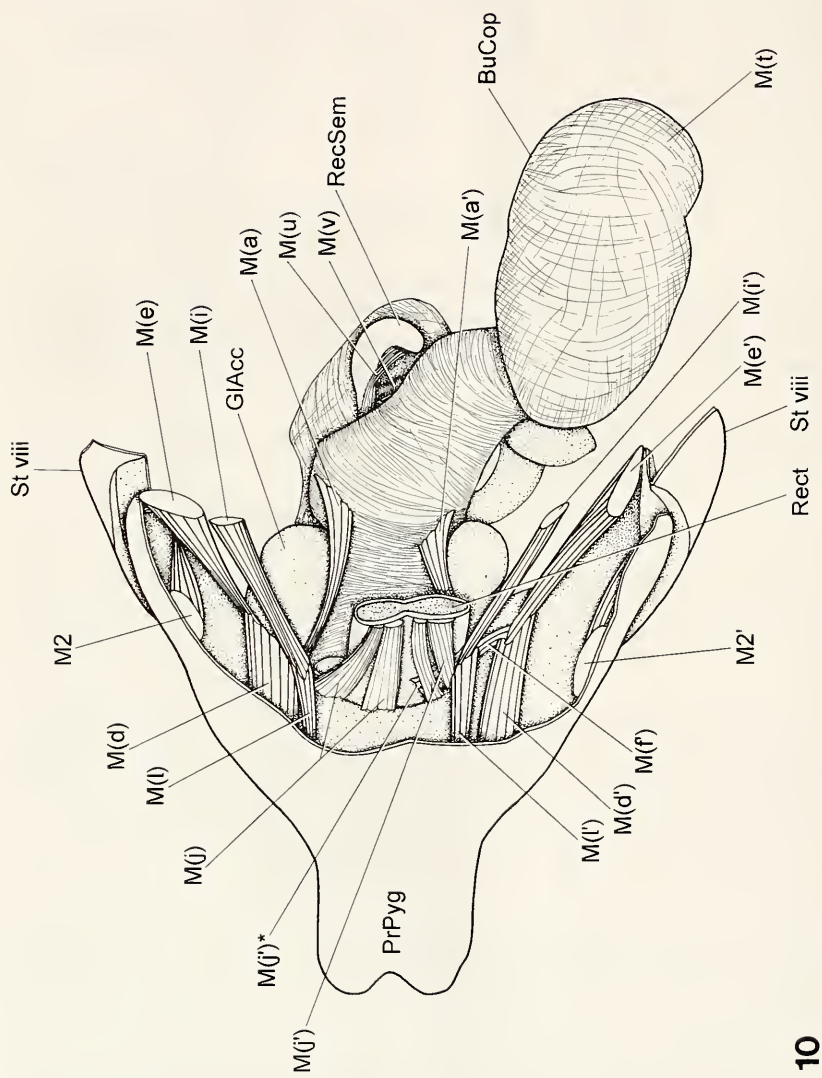


Abb. 10. *Melolontha melolontha* ♀; weiblicher Kopulationsapparat in Ruhestellung, von dorsal, Spermatophore bereits umfangreich resorbiert. M(h) und M(h') wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit entfernt. – Female copulatory apparatus at rest, in dorsal view. Spermatophore already extensively resorbed. M(h) and M(h') removed for clarity.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der eingezogenen Kloake und dadurch Erleichterung der Penetration; zieht die mutmaßlich ausgestülpte Kloake in die Kloakenkammer zurück (siehe Abb. 41). Synergist von M(i), Antagonist von M(d) [und M(l)].

M(f) M. c l o a c a l i s c o n i u n g e n s (paarig)
S y n .: *transverse du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: k).

O r i g o : Treffpunkt 1 (Abb. 10). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Abb. 10). – V e r l a u f : Dorsad; kleiner und kurzer Muskel, anliegend an der Kloaken-Membran (Abb. 10, 20, 29, 41); bei Füllung der Vagina und bei Ausstülpung der Kloake (Abb. 41) gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Annäherung der Treffpunkte 1 und 2, das heißt eine reguläre Auffaltung des dorsolateralen Bereiches der Kloaken-Membran, wenn deren Maximaloberfläche nicht benötigt wird (in Ruhe). Das Zusammenführen der Treffpunkte vermindert zudem die Festigkeit der Verspannung der Kloake im Urit viii, da sich dadurch die Parallelverspannung einer funktionell einfachen Verspannung annähert. Es sind daher Dreh- und Scherbewegungen der Kloake und der sich craniad anschließenden Vagina leichter möglich. Deren funktionelle Bedeutung bleibt jedoch ungeklärt.

M(g) M. u r o s t e r n o a n t e c o s t a – c l o a c a l i s (paarig)
S y n .: ? *abaisseur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4: e). – M(g)*: *abaisseur de l'anale inférieur* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5 und 6: f).

O r i g o : Antecosta Sternit viii, jeweils im Viertel lateral der Mitte (Abb. 19, 37). – I n s e r t i o : Ventrolateral bis lateroventral an der Kloaken-Membran (Abb. 20, 37, 41), caudal der ins.M(c) (Abb. 24); ventrocaudal von Treffpunkt 1 abgerückt, jedoch manchmal durch eine Reihe schwacher Faserbündel bis fast an Treffpunkt 1 heranrückend [eingezeichnet nur in Abb. 20: M(g)*]. Wenn die Vagina nicht prall gefüllt ist, bildet die Membran im Ansatzbereich eine Falte, die bis zur ins.M(e) zieht. – V e r l a u f : Nach median, leicht caudad (Abb. 20); aus zwei bis drei nicht deutlich getrennten Bündeln bestehend; in Ruhe wahrscheinlich gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der eingezogenen Kloake und dadurch Erleichterung der Penetration; zieht die mutmaßlich ausgestülpte Kloake in die Kloakenkammer zurück (siehe Abb. 41); in diesem Falle Synergist von M(e) und M(d).

M(h) M. c l o a c a – r e c t a l i s l a t e r a l i s (paarig)
S y n .: *fléchisseur latéral du rectum* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: n).

O r i g o : Treffpunkt 1, an beiden Enden der ins.M(e) (Abb. 20, 28–29). – I n s e r t i o : Lateral am Rectum (Abb. 20, 28). – V e r l a u f : (Dorso)craniad; Origo durch weite Auffächerung zweiteilig, schmal; Muskelteile vereinigen sich jedoch vor der Insertion (Abb. 20).

F u n k t i o n : Hält das Rectum in medianer Position, auch bei Verschiebung von Vagina und Kloake, die bei der Kopulation auftritt. Synergist von M(j).

M(i) M. u r o t e r g o a n t e c o s t a – c l o a c a l i s p r o x i m a l i s (paarig)
S y n .: *élévateur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4: h).

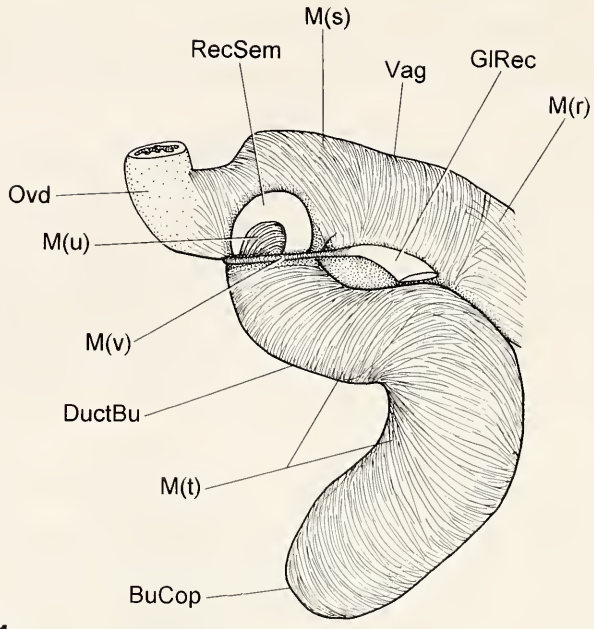
O r i g o : Antecosta Tergit viii, direkt median anliegend an or.M(e). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Abb. 10, 20, 28–29, 40–41). – V e r l a u f : Ventrocaudad; in Ruhe gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Craniadbewegung der Kloake und dadurch Erleichterung der Penetration; Synergist von M(e); Antagonist von M(l) [und M(d)]. Zieht die mutmaßlich ausgestülpte Kloake in die Kloakenkammer zurück (vergleiche Abb. 41); in diesem Falle Synergist von M(e) und M(g).

M(j) M. c l o a c a – r e c t a l i s d o r s a l i s (paarig)
S y n .: *abaisseur du rectum* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: r). – M(j)*: *dilatateur de l'anus* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: o)

O r i g o : Zieht transversal vom Dorsomedianbereich des Treffpunktes 2 bis zur dorsalen Mitte der Kloaken-Membran; manchmal unterbrochen, das heißt der Muskel besteht zumindest basal aus zwei oder mehreren Teilen. Die Membran bildet hier eine Falte (Abb. 10, 20, 28–29). – I n s e r t i o : Rectum dorsal (Abb. 28). – V e r l a u f : Craniad; von der transversalen Origo ziehen mehrere lange Faserbündel am Rectum cranialwärts, ein kleines Bündel [M(j)*] zieht nach median zum Apex des Rectum (Abb. 10, 29).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



11

Abb. 11. *Melolontha melolontha* ♀; cranialer Bereich des weiblichen Kopulationsapparates in Ruhestellung, Spermatophore nahezu vollständig resorbiert. Glandula receptaculi median abgeschnitten. – Cranial part of the female copulatory apparatus at rest. Spermatophore nearly totally resorbed. Glandula receptaculi medianly cut off.

F u n k t i o n : Hält das Rectum in medianer Position, auch bei Verschiebung von Vagina und Kloake, die bei der Kopulation auftritt; Synergist von M(h). Unterschiedliche Dehnungs- oder Kontraktionszustände sind in den verschiedenen Kopulationsphasen nicht festzustellen; bei Kontraktion wird das Rectum caudodorsad gekippt (siehe Abb. 10).

M(k) M. c l o a c a – v a g i n a l i s (paarig)
S y n .: *retracteur oblique de l'oviductus* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 5: q; Taf. 6, Abb. 2: g).

O r i g o : Treffpunkt 2 (Abb. 20). – I n s e r t i o : Vagina (Membran) dorsolateral bis lateral (Abb. 20, 41). – V e r l a u f : craniad bis ventrad; einheitliche Origo, dann Auffächerung in drei Faserbündel, die an verschiedenen Stellen der Vagina inserieren (Abb. 20).

F u n k t i o n : Dient sicherlich zur Bewegung der Vagina nach caudal und zur Ausspannung des dorsalen Vaginalbereiches (vergleiche Abb. 20, hier gedehnt), die die Penetration durch Formung eines trichterförmigen Eindringkanales ohne hinderliche Taschen erleichtert.

M(l) M. u r o t e r g o – c l o a c a l i s p r o x i m a l i s (paarig)
S y n .: *retracteur du cloaque* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: i).

O r i g o : Laterodorsalbereich Tergit viii (Processus), proximal des or.M(d), aber nicht deutlich von diesem getrennt (Abb. 29, 40–41). – I n s e r t i o : Treffpunkt 2 (Abb. 10, 20, 28–29, 40–41). – V e r l a u f : Craniad; anfangs frei, dann ventral von M(d) verlaufend (Abb. 20) und stellenweise mit M(d) verbunden (Abb. 28–29); in Copula anscheinend gedehnt.

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Caudadbewegung der Kloake nach beendeter Penetration; Synergist von M(d); Antagonist von M(i) [und M(e)].

M(r) M. c l o a c a l i s l o n g i t u d i n a l i s
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.

B e m e r k u n g : Vornehmlich longitudinale, irreguläre Muskelfasern der Kloake (Abb. 20, 30, 37).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

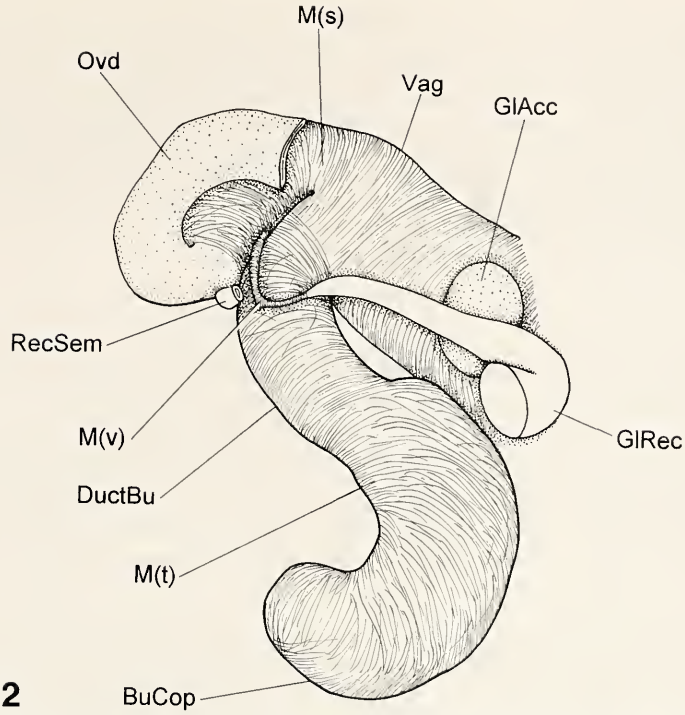


Abb. 12. *Melolontha melolontha* ♀; cranialer Bereich des weiblichen Kopulationsapparates in Ruhestellung, Spermatophore nahezu vollständig resorbiert. Receptaculum seminis basal, Glandula receptaculi apikal abgeschnitten. – Cranial part of female copulatory apparatus at rest. Spermatophore nearly completely resorbed. Receptaculum seminis at its base and glandula receptaculi apically cut off.

F u n k t i o n : Kontraktion vermindert die Ausdehnung, das heißt die effektive Oberfläche der Kloaken-Membran und deren Elastizität. Starke Kontraktion im Ventralbereich bewirkt eine Krümmung des Cloaca/Vagina-Rohres nach ventral, was möglicherweise die Spermatophoren-Übertragung verhindern kann (Abb. 37), siehe Kapitel 10.

M(s) M. v a g i n a l i s

S y n .: *les deux portions du sphincter de la vulve/muscle sphincter de la vulve* (Straus-Durckheim 1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: m, m'?; Taf. 6, Abb. 2: k, k')

B e m e r k u n g : Mächtige Lage vornehmlich dorsoventraler Muskelfasern, die sich vom Mündungsbereich der Bursa copulatrix bis zum Mündungsbereich des Oviductus erstreckt sowie das gesamte Vaginalrohr umspannt (Abb. 11, 17–20, 23, 37, 40). Die Grenze zwischen M(r) und M(s) zeigt den Übergang von der Kloake zur Vagina an (Abb. 30).

F u n k t i o n : Kontraktion bewirkt Verengung der Vagina und damit vielleicht die Verhinderung der Penetration. Kontraktionswellen können den Transport der Eier durch die Vagina erleichtern.

M(t) M. b u r s a e

S y n .: Von Straus-Durckheim (1828: Taf. 5, Abb. 4, 5: ε; Taf. 6, Abb. 2: o, n) nicht als Muskel benannt.

B e m e r k u n g : Ringmuskulatur des dorsalen Abschnittes der Bursa copulatrix, dorsal anschließend an M(s) (Abb. 11–12, 17–20, 37, 40); bildet im Bereich des Ductus bursae eine mächtige Ringmuskelschicht die am Übergang zum Corpus bursae schwächer wird und um das Corpus selbst nur aus wenigen dünnen Lagen feiner Fasern besteht, die weit weniger mächtig sind als die darunterliegende cuticulär-membranöse Schicht (im Längsschnitt auf Abb. 23 nicht darstellbar, im Längsschnitt auf Abb. 40 überzeichnet dargestellt).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

F u n k t i o n : Bei *Hypera postica* (Curculionidae) konnten LeCato & Pienkowski (1973: 260) beobachten, daß sich der M. bursae „during copulation and for 1–2 hr thereafter" kontrahiert. Sie vermuten, daß dies den Spermienfluß von der Bursa zum Ductus receptaculi erleichtert. Landa (1960b: 356) hingegen berichtet: „The spermatozoa leave the spermatophore actively. They are not expelled by the pressure of the bursa copulatrix". Kontraktionszustände des M. bursae lassen sich an der prall gefüllten Bursa nicht erkennen. Die Spermatophoren werden nach der Befruchtung nicht aktiv ausgestoßen, sondern resorbiert. Bei *Melolontha* scheint die dünne Lage des Musculus bursae nur zur Anpassung der Bursa an den verminderten Inhalt während dessen Resorption zu dienen.

M(u) M. r e c e p t a c u l i s e m i n i s
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.

O r i g o : An der konkaven Seite des proximalen Endes des Corpus receptaculi: einige Fasern entspringen bereits an der proximalen, das heißt dem Ductus bursae zugewandten Seite des Ductus receptaculi (Abb. 18), die meisten jedoch im Bereich der Krümmung. – I n s e r t i o : An der konkaven Seite des distalen Endes des Corpus receptaculi.

F u n k t i o n : Kontraktion verstärkt die Krümmung des elastischen Receptaculum, was zu einer Verringerung des Innenraumes und zu einem internen Druckanstieg führt. Ein Teil des im Receptaculum befindlichen Sperma wird somit in den Ductus receptaculi befördert. Bei *Anthonomus grandis* (Curculionidae) konnte Villavaso (1975a) feststellen, daß ein intakter M. receptaculi für die Befruchtung der Eier, das heißt für die Ausstoßung des Sperma aus dem Receptaculum notwendig ist, nicht jedoch für die Einbringung der Spermatozoen in das Receptaculum. Hingegen fand Rodríguez (1994) heraus, daß der M. receptaculi bei *Chelymorpha alternans* (Chrysomelidae) bereits das Füllen des Receptaculum unterstützt. Francke-Grosmann (1951: 148f; Scolytidae: *Dendroctonus micans*) und LeCato & Pienkowski (1973: 260; Curculionidae: *Hypera postica*) nehmen an, daß mehrfache Kontraktionen durch Änderung der Druckverhältnisse im Receptaculum einen Pumpeffekt erzeugen, der sowohl zum Füllen als auch zur Entleerung des Receptaculum dienen. Da Receptaculum und Musculus receptaculi bei *Melolontha* in ähnlicher Weise konstruiert sind, ist ein ebensolches Funktionieren anzunehmen.

M(v) M. d u c t u s g l a n d u l a e r e c e p t a c u l i
S y n .: Von Straus-Durckheim (1828) nicht dargestellt.

B e m e r k u n g : Feine Ringmuskellage um den Ductus der Glandula receptaculi (Abb. 11–12). Das Corpus der Glandula umgibt kein Muskel.

F u n k t i o n : Wellenförmige Kontraktionen könnten den Sekretfluß durch den Ductus erleichtern.

9. Funktionsmorphologisches Szenario von Kopulation und Oviposition

Im beschreibenden Teil im vorangehenden Kapitel wurden bereits die angenommenen Funktionen („functions") der einzelnen Muskeln im Rahmen der Kopulation erwähnt. Im folgenden soll eine zusammenfassende Analyse des Funktionierens[10]) („functioning") der Kopulation bei *Melolontha melolontha* versucht und zu einem funktionsmorphologischen Szenario, einer Hypothese über den Ablauf der Kopulation, zusammengestellt werden. Als Grundlage dieses Szenarios dienten Präparationen fixierter Kopulations- und Ruhestadien der Kopulationsapparate beider Geschlechter sowie die Befunde Landas (1960a). Paarige Muskeln werden im folgenden als ein Muskel (im Singular) behandelt, wenn sie als Synergisten wirken.

---

[10]) Zur Unterscheidung der Begriffe Funktion und Funktionieren vergleiche Peters et alii (1971: 210) und Mollenhauer (1970: 27, 30). „Funktion" entspricht dem Terminus „biological role", „Funktionieren" dem Terminus „function" bei Bock & von Wahlert (1965).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

9.1. Kopulation

Es handelt sich bei der Kopulation bei *Melolontha* um ein „accouplement édéagien" sensu PAULIAN (1988: 277): Die Kopulation wird durch Ausfahren und Verankern des Aedoeagus im Weibchen ausgeführt. Da die Abdomina der beiden Partner in den ersten Kopulationsphasen keinen Kontakt haben, der eine Kraftübertragung ermöglichen würde, ist allein der Aedoeagus und seine Muskulatur für die erste Verankerung und das Hintumklappen des Männchens verantwortlich und bildet gleichzeitig das Scharnier. Während des Hintumklappens trägt und bewegt der Aedoeagus die gesamte Masse des Männchens.

Ausgangsposition

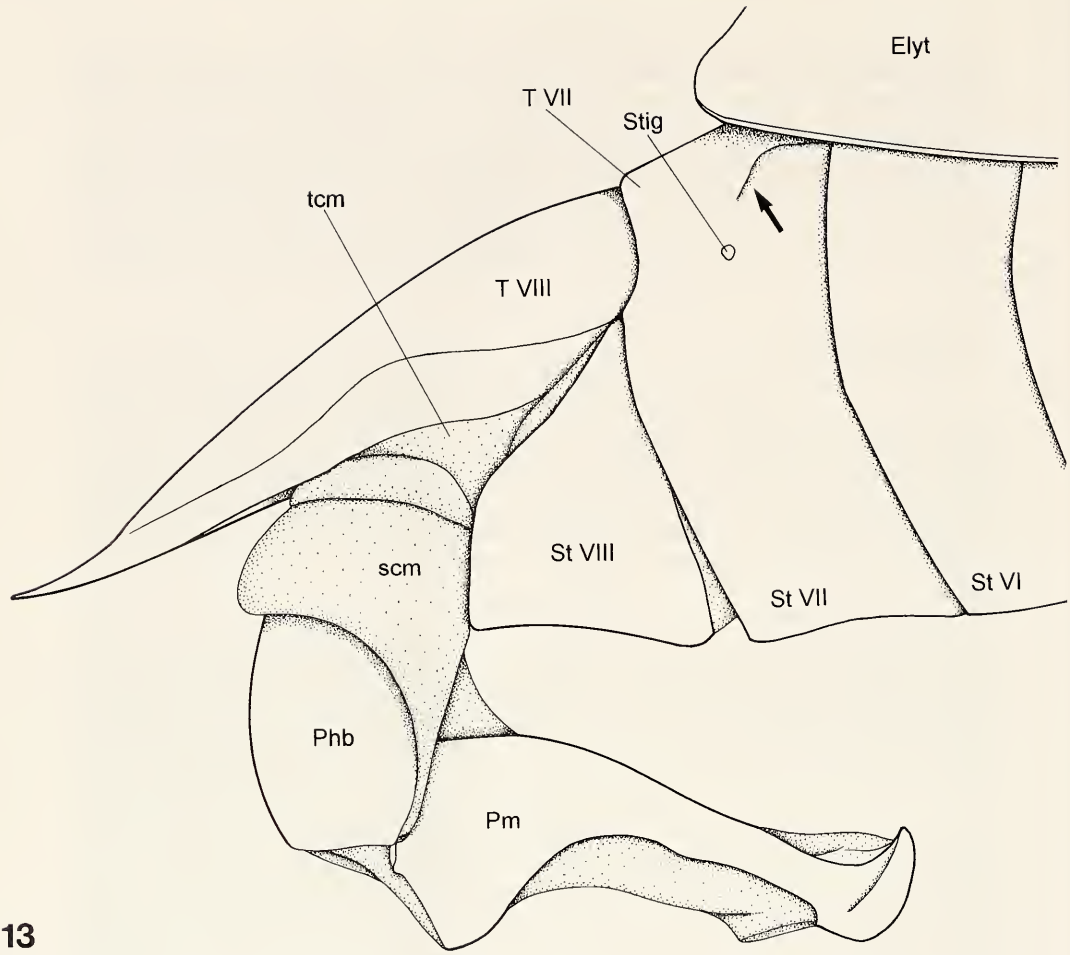
In Ruhe liegt der Aedoeagus nahezu 90° um seine Längsachse nach rechts gedreht im Abdomen, das heißt seine rechte Seite liegt dem Sternum an [vergleiche Abb. 1 (unten ist ventral)]. Die Darstellung STRAUS-DURCKHEIMS (l.c., Taf. 3, Abb. 5) zeigt den Aedoeagus in unnatürlicher Ruhelage im Abdomen, bei der seine Ventralseite dem Sternum zugekehrt ist. Diese Lage liegt in vivo wohl niemals vor, da der Aedoeagus erst beim Ausfahren oder bereits während des Einfahrens gedreht wird, was von YUNG (1889–1894: 173) erstmals beschrieben wurde.

Phase 1 (Aufreiten)

Durch Kontraktion vor allem des linken M. spiculo-phallicus craniodistalis (B) und des linken M. spiculo-phallicus cranioproximalis (C) wird der Aedoeagus um 90° im Gegenuhrzeigersinn um seine Längsachse gedreht, um aus der Ruhestellung in Kopulationsstellung zu kommen und vollständig aus dem Abdomen ausgefahren werden zu können. Gleichzeitig kontrahiert sich der M. spiculo-phallobasoapodemalis (A/A'), was den Aedoeagus caudalwärts verschiebt und die Drehbewegung unterstützt. Die Schließmuskeln der Kloakenkammer erschlaffen [M. urosternopleuralis (1/1'), M. urotergo-sternalis posterior (2/2')]. Der Kloaken-Öffner M. urotergo-sternalis anterior kontrahiert sich und öffnet die Kloaken-Kammer leicht. Durch den caudalwärts gerichteten Druck der Paramerenspitzen auf die Innenseite von Urosternit VIII und Urotergit VIII beim Ausfahren des Aedoagus erweitert sich die Öffnung. Der Aedoeagus tritt aus dem Abdomen heraus. Kontraktion des M. urotergoapodemo-spicularis proximalis (D/D') und des M. urotergo-phallicus (L/L') verschieben Spiculum und Genitaltasche, damit auch den Aedoeagus weiter nach caudal. Hat die dickste Stelle der Phallobasis die Öffnung des Urits VIII passiert, bewirkt die Kontraktion der Schließmuskeln der Kloakenkammer durch senkrechten Druck auf das sich verjüngende Phallobasalapodem das weitere Austreiben des Aedoeagus bis in Maximalposition (Abb. 13). So wird der spindelförmige Sagittalschnitt des Aedoeagus erklärbar. Der M. phallicus (K/K') kontrahiert sich und regelt damit die Unterbringung (Faltung) der zusammengeschobenen sem bei ausgefahrenem Aedoeagus. BOAS (1893: 255) nimmt an, daß die Kontraktion der Musculi urotergoapodemo-spicules (D/D', E/E') das Spiculum gastrale gegen das Tegmen drückt und den Aedoeagus in seiner ausgefahrenen Stellung fixiert.

Es ist zweifelhaft, daß allein die Kontraktion der extrinsischen Aedoeagus-Muskulatur ein derartig weites Ausfahren des Aedoeagus bewirken kann, das dann den Einsatz der Schließmuskeln ermöglicht. Bereits bei vollständig ausgefahrenen Parameren scheint die Grenze der Wirksamkeit des M. spiculo-phallobasoapodemalis (A/A') erreicht, da er in dieser Stellung gestaucht und daher schlaff vorliegt (Abb.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



13

Abb. 13. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 2, von lateral, Aedoeagus maximal ausgefahren. Pfeil: Sutur zwischen Tergit und Sternit VII. – Copulation phase 2, in lateral view, aedeagus maximally extruded. Arrow: Suture between tergite and sternite VII.

17–20). Wahrscheinlich werden durch Kompression des Abdomen („Pumpen") zusätzlich hydraulische Kräfte wirksam, die das Ausfahren unterstützen.

Phase 2 (Öffnen der Kloake)

Kontraktion des mächtigen M. phallobasoapodemo-phallicus ventralis (M/M') beugt die Parameren ventralwärts (Abb. 13–14). So hakt das Männchen die Parameren spitzen von dorsal in den Apex des Pygidialprocessus des Weibchens ein, um dieses zur Öffnung der Kloake zu drängen. Die Ausprägung der Spitze der Parameren muß ein festes Einhaken bei unterschiedlich langen und breiten Pygidialprocessus-Apices ermöglichen, da beide Geschlechter, also auch die Weibchen, hier eine hohe Variabilität zeigen (Lang 1947, Niklas 1970). Das Männchen trifft den weiblichen Pygidialapex leichter, wenn Dreh- und Scherbewegungen des Aedoeagus möglich sind. Es ist vorstellbar, daß dies durch Kontraktion des M. spiculo-phallicus cauda-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

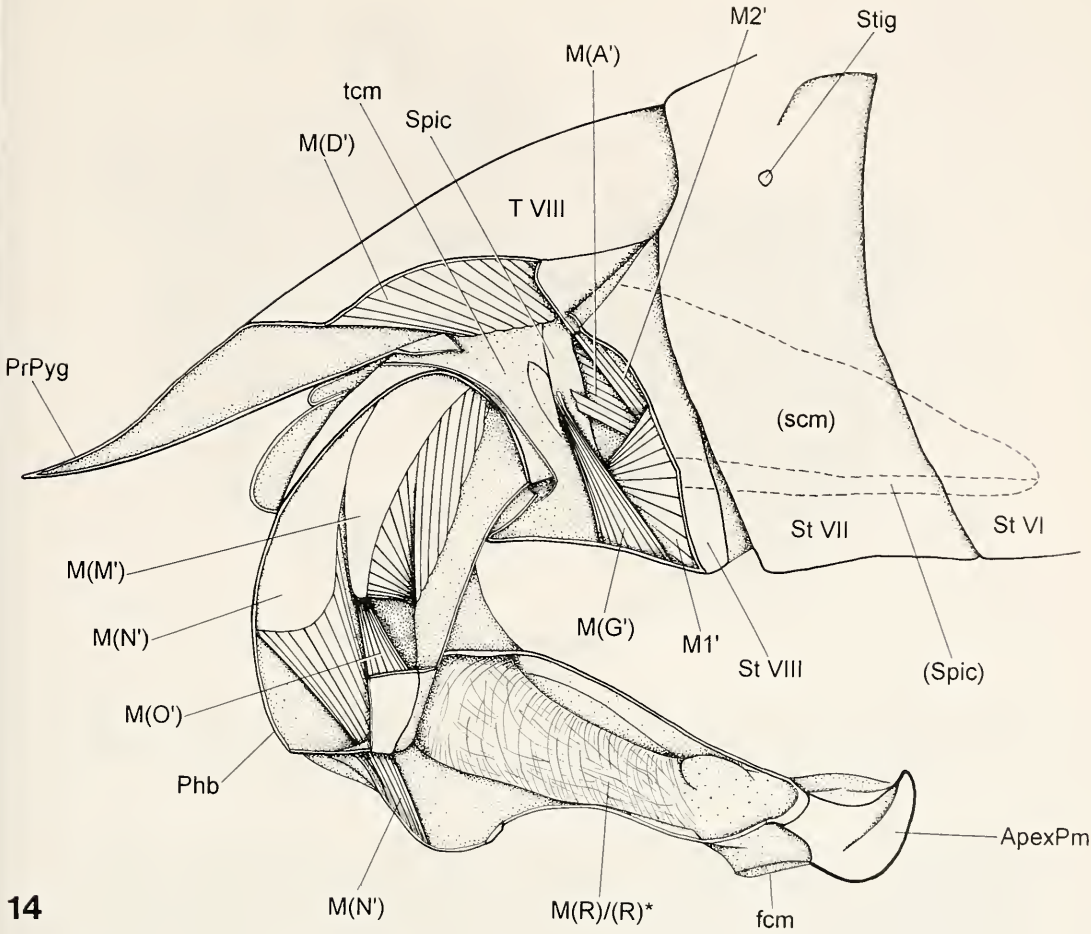


Abb. 14. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 2, Aedoeagus maximal ausgefahren, von lateral, lateral aufpräpariert. Die Verbindung von M(R)* mit der „first connecting membrane" wird hier von einer Ausbuchtung der *fcm* verdeckt. – Copulation phase 2, in lateral view, aedeagus maximally extruded, laterally opened. Connection between M(R)* and first connecting membrane covered by a protrusion of fcm.

lis (F/F') erreicht wird, die durch Annäherung der beiden Muskel-Treffpunkte 1 und 2 die Verspannung der Genitaltasche im Urit VIII lockern würde.

Die Parameren führen durch die abwechselnde Kontraktion der beiden Antagonisten M. phallobasoapodemo-phallicus ventralis (M/M') und dorsalis (N/N') nickende Bewegungen aus. Dabei wird die Spitze des weiblichen Pygidialprocessus im Bereich der ventralen Laminae der Parameren basalwärts verschoben. Die Paramerenspitze nähert sich dabei von ventrocaudal der Kloakenöffnung des Weibchens.

Phase 3 (Penetration)

Die Schließmuskeln der Kloakenkammer des Weibchens erschlaffen, der M. urotergo-sternalis anterior kontrahiert sich und öffnet die Kloakenkammer leicht. Der

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

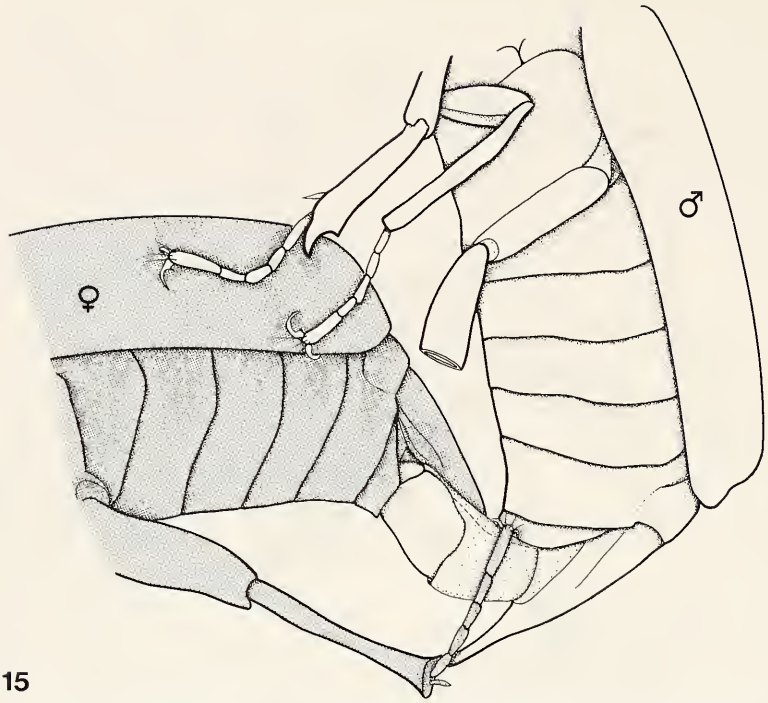


Abb. 15. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Sasbach; Kopulationsphase 3, von lateral. Linke Metatibia des ♂ apikal abgeschnitten. ♀ grau unterlegt. – Copulation phase 3, in lateral view. Left metatibia of ♂ apically cut off. ♀ grey.

keilförmigen Apex der Parameren schiebt sich durch den entstandenen Schlitz. Durch Kontraktion des M. phallobasoapodemo-phallicus dorsalis (N/N') werden die Parameren wieder gerade gestellt, so daß sie mit der Phallobasis eine gerade Linie bilden. Gleichzeitig wird der Aedoeagus, vermutlich durch starke Kontraktion der männlichen Kloaken-Schließmuskeln, noch weiter ausgefahren. In dieser Stellung werden die Parameren vollständig eingeführt, wobei der Vorschub des Tegmen vom Abdomen geleistet wird (Abb. 15).

Bei der Penetration werden Vulva und Kloake cranialwärts verschoben und bilden die funktionelle Verlängerung der relativ kurzen Vagina nach caudal, was durch Kontraktion von M. urotergoantecosta-cloacalis distalis (e/e'), M. urosternoantecosta-cloacalis (g/g') und M. urotergoantecosta-cloacalis proximalis (i/i') unterstützt wird. Der M. cloaca-vaginalis (k/k') kontrahiert sich mutmaßlich, um störende Taschenbildung im dorsocranialen Bereich der Vagina zu verhindern und einen praktikablen Eindringkanal zu bilden. Die ventralen Vaginalpalpen werden von den Parameren gegen die Kloaken-Membran gedrückt und verschließen die Öffnung des Ductus glandulae accessoriae.

Phase 4 (Hintüberkippen und Starre)

Kontraktion von M. spiculo-phallicus craniodistalis (B/B') und M. spiculo-phallicus cranioproximalis (C/C') bewirkt, vermittelt über die scm, einen Retraktionszug auf das Tegmen. Wird die Kloakenkammer nun leicht geöffnet, wird die Phallobasis in das Abdomen zurückgezogen. Unterstützend werden durch Kontraktion

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

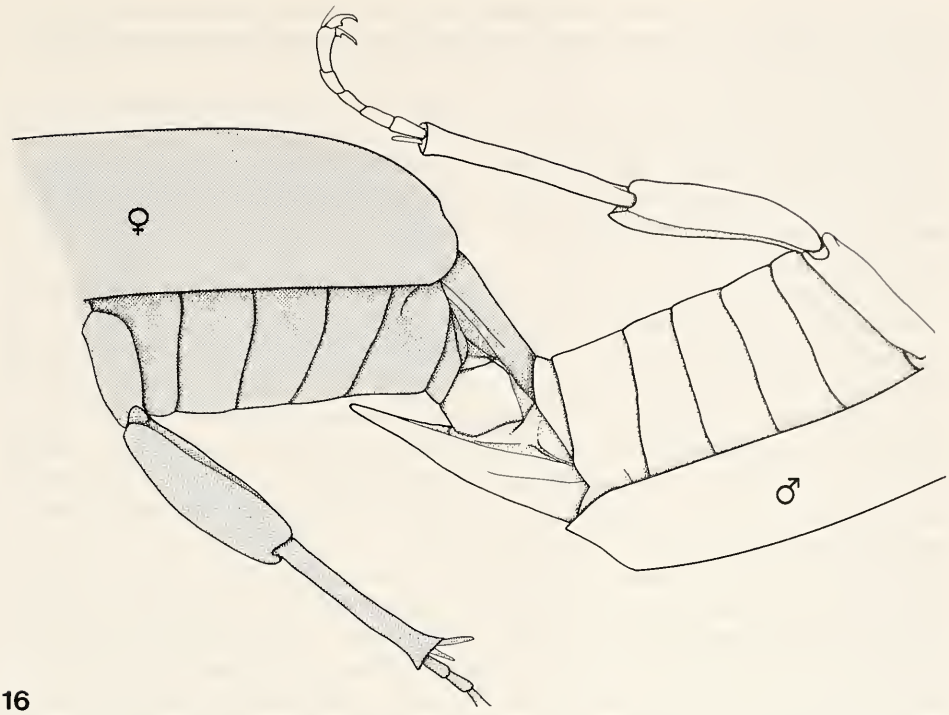


Abb. 16. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Sasbach; Kopulationsphase 4, von lateral. ♀ grau unterlegt. – Copulation phase 4, in lateral view. ♀ grey.

von M. urotergoapodemo-spicularis distalis (E/E') und M. urotergoantecosta-phallicus (I/I') auch Spiculum und Genitaltasche leicht cranialwärts in Normalposition gezogen. Während des Retraktionsvorganges bleibt der Aedoeagus im Weibchen als Anker in fester Position, und der Körper des Männchens bewegt sich gemäß der bogenförmigen Einzugsbewegung der Phallobasis. Als Konsequenz ergibt sich das beobachtete Hintüberkippen. Während dieses Hintüberkippens wird der Pygidialprocessus des Weibchens ohne zusätzlichen Aufwand in die ventrale Membrantasche der scm eingeführt und dabei der Sternit VIII des Männchens unter den Sternit VII geschoben (Abb. 45). Ermöglicht wird dies durch die vergrößerte Intersegmentalmembran zwischen beiden Sterniten (Abb. 45). Der Winkel zwischen den Geschlechtspartnern beträgt nun annähernd 180° (Abb. 16, 45). Die penetrierten Parameren vergrößern die Öffnung der Kloakenkammer. Dadurch wird der M. urosterno-pleuralis (1/1') gedehnt, was eine Zugspannung auf das Pygidium des Weibchens hervorruft. Es entsteht ein Druck der Pygidialspitze von innen auf die Phallobasis, die wiederum von innen an das Pygidium des Männchens gedrückt wird. In gleicher Weise wird der männliche Pygidialapex von außen an das Sternum des Weibchens angelegt oder gar angepreßt. Zudem kommen folgende mechanische Gesperre zur Wirkung:

– Die ventralen, basalen Auslappungen der Parameren verhindern das Herausrutschen des weiblichen Pygidialprocessus aus dem Männchen, indem sie dem ventrobasalen Teil des Tergits viii des Weibchens anliegen oder gar Druck auf diesen ausüben (Abb. 45: Pfeil rechts von „T viii").

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

– Das weibliche Pygidium verankert sich mit einer lateralen, lappenartigen Bildung am Aedoeagus im ventralen Gelenkbereich zwischen Parameren und Phallobasis (Abb. 19: Pfeil).

– Der dorsoapikale Rand der Phallobasis wird vom ventrobasalen Rand des Tergits VIII fixiert (Abb. 45: Pfeil unter „Eph").

– Ein zu tiefes Einfahren des weiblichen Urits viii in das Männchen wird von einer ventrobasalen Rinne im männlichen Tergit VIII verhindert, in die sich der Caudalrand des weiblichen Sternits viii schiebt (Abb. 45: Pfeil rechts unterhalb „ins fcm").

– Die hakenförmigen Apices der Parameren schieben sich in laterale Falten an der Basis des Ductus bursae [Abb. 45: Pfeil bei „(ApexPm)"].

Diese Konstruktion entspricht der von Thilo im Jahre 1899 (p. 504) formulierten Regelhaftigkeit: „Ueberall dort, wo es erforderlich ist, einen Körperteil dauernd in einer und derselben Stellung zu erhalten, finden wir das Bestreben, diese Arbeit den Muskeln durch Sperrvorrichtungen abzunehmen." Im vorliegenden Falle wirken sklerotisierte Strukturen (Pygidialprocessus, laterale Lappen, Apices der Parameren, Urite) und die Elastizität der Membranen und Muskeln zusammen, um kräftesparend die Kopulationsposition zu fixieren.

In dieser Position kann die Spermatophoren-Substanz übertragen werden. Hierzu muß der Endophallus ausgestülpt werden. Der Apex der Parameren liegt bereits unter der Öffnung des Ductus bursae (Abb. 24). Der M. phallobasoapodemophallicus dorsalis (N/N') kontrahiert sich und öffnet die Parameren, das heißt bewegt sie voneinander weg und gibt die Einstülpungsöffnung des Endophallus am Apex der Parameren frei. Der gesamte Endophallus wird durch Kontraktion des M. phallobaso-endophalloapodemalis (O/O') caudalwärts verschoben. Kontraktionswellen des M. endophalloapodemalis (S) schieben die Spermatophorenmasse caudad durch den Endophallus. Es ist nun anzunehmen, daß

– a) durch wellenförmige Kontraktionen von M. endophallicus externus (R), M. endophalloapodemalis (S) und M. endophalloapodemo-endophallicus (T/T') im Zusammenspiel mit dünnen, mikroskopisch kleinen Stacheln, die den Endophallus bedecken (Landa 1960a: Taf. 1, Abb. 2) und ein Zurückrutschen verhindern,

– b) durch den caudalwärts gerichteten Schub der Spermatophorenmasse, was Landa (1960a: 311) ohne Begründung ablehnt, und

– c) vermutlich auch unter Beteiligung von Hämolymphdruck

die Ausstülpung des Endophallus erreicht wird (vergleiche Landa 1960a: 310). Zwischen äußerer und innerer Endophallus-Membran befindet sich ein abgeschlossenes Lumen (Abb. 44–48: CavEph). Bei Erhöhung des Innendrucks dieses Lumens, entfaltet sich der Endophallus und streckt sich caudalwärts.

Der Endophallus stülpt sich in die Bursa copulatrix hinein und wird danach, ca. 30' bis 1 h nach Beginn der Kopulation, von der Spermatophorenmasse gefüllt (Landa 1960a: 311). Craniad gerichtete, breite, mikroskopisch kleine Stacheln auf dem paarigen apikalen Endophallussklerit (Landa 1960a: Taf. 1, Abb. 3), die dem Ductus bursae fest anliegen, verhindern ein Zurückrutschen des Endophallus. Die Bursa wird prall und vergrößert sich, wobei der M. bursae gedehnt wird. Zu klären bleibt, ob die lang anhaltenden Pumpbewegungen des Weibchens nur ein Zeichen der Erregung sind oder auch an der Formung der Spermatophore mitwirken.

Nach einigen Stunden ist die Insemination beendet. „The duration of the copulation is mainly caused by the changes taking place in spermatophore, prior to the ac-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

tivation of spermatozoa and by the preparation of spermatozoa for the transit into receptaculum seminis which must be effected sooner before the digestion of spermatophore by enzymes of the bursa." (LANDA 1960a: 311). Durch Kontraktion des M. endophalloapodemo-endophallicus (T/T') wird der ausgestülpte Teil des Endophallus zwischen die Parameren zurückgezogen, wobei die Spermatophore durch das Orificium endophalli freigegeben wird (Abb. 21, 22: OrifEph; cf. LANDA 1960a: 303, Abb. 2) und in der Bursa copulatrix zurückbleibt. Der Endophallus wird durch Kontraktion des M. endophalloapodemo-endophallicus (T/T') in seine Ruheposition eingefaltet, wobei der caudale Apex des proximalen Endophallus-Sklerits die craniale Grenze markiert, über die hinaus keine Einfaltung mehr möglich ist, das heißt es erfolgt keine Knickung des Sklerits. Durch Erschlaffung des M. phallobasoapodemo-phallicus dorsalis (N/N') schließen sich die Parameren nach dem Rückzug des Endophallus wieder.

Die Weibchen von *Melolontha melolontha* sind polygam. Wenn sich bereits ein bis drei (LANDA 1960a: 301) mehr oder weniger resorbierte Spermatophoren in der Bursa copulatrix befinden, das heißt wenn sich der zur Verfügung stehende Innenraum verändert, dann nimmt auch die zusätzlich eingebrachte Spermatophore eine andere Form an: Diese wird dem Rest der bereits in der Bursa befindlichen aufgelagert, was zur Erweiterung des dorsalen Bereichs des Ductus bursae führt, so daß die Grenze zwischen Ductus und Corpus bursae nicht mehr erkennbar ist. Da der Ductus bursae dehnbar ist, aber beim Einbringen der ersten Spermatophore nicht gedehnt wird, kann die Form der Spermatophore nicht nur von der Form der Bursa copulatrix abhängig sein. Die konstruktiven Vorgaben des übertragenden Organs, des ausgestülpten Endophallus, und die Menge der Spermatophoren-Substanz sind an der Formgebung der Spermatophore ebenso beteiligt. Unterstützt wird diese Annahme durch EBERHARDS (1992: 1776) Beobachtung, daß in der Gattung *Macrodactylus* die Spermatophoren artspezifisch geformt sind, nicht jedoch die Bursae copulatrices. Allerdings weicht bei dieser Gattung die Übertragungsweise von derjenigen bei *Melolontha* ab.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Form der Spermatophore abhängig ist von

- a) der Form des freien Innenraumes der Bursa copulatrix,
- b) der Menge der übertragenen Substanz und
- c) der Form des ausgestülpten Endophallus.

Die Spermatophore besteht ausschließlich aus Substanzen aus dem männlichen Hoden und den männlichen Glandulae accessoriae (LANDA 1960a,b). Bei manchen anderen Scarabaeoidea wird der Rest der verbrauchten Spermatophore vor einer erneuten Kopulation ausgestoßen, bei *Melolontha* hingegen wird die Spermatophoren-Substanz resorbiert (LANDA 1960a: 307). Der Musculus bursae (t) dient bei *Melolontha* daher nicht zum Ausstoßen verbrauchter Spermatophorenreste, wie dies bei den anderen Taxa zu vermuten ist. Dies erklärt die Dünnheit der Muskelschicht im Endbereich des Corpus bursae. Zum Ausstoßen wäre gerade in diesem Bereich eine kräftige, stark kontraktionsfähige Muskellage notwendig.

Phase 5 (Trennung)

Um festen Halt zu finden, das heißt um ein Widerlager für das Herausziehen der Parameren aus der Vagina zu schaffen, beugt sich das Männchen nach vorn und nimmt wieder die aufreitende Position auf dem Weibchen ein. Dabei wird der

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Aedoeagus, wohl durch seine stabile Position im Weibchen, aus dem männlichen Abdomen maximal ausgefahren. Danach kontrahieren sich M. urotergoapodemo-spicularis distalis (E/E') und M. urotergoantecosta-phallicus (I/I'), wodurch das Spiculum gastrale craniad verschoben wird, wobei es über die gedehnte scm den Aedoeagus mit sich zieht.

Möglicherweise wird durch die Kontraktion des M. spiculo-phallicus caudalis (F/F') die Verspannung des Aedoeagus und seiner Genitaltasche gelockert, um durch Dreh- und Scherbewegungen den Austritt aus der Vagina zu erleichtern.

Es existieren keine Aedoeagus-Retraktoren. Der Aedoeagus wird nicht in einem Zuge eingezogen. Der erste Abschnitt des Einziehens geschieht vermutlich durch die Elastizität der gespannten scm. Der endgültige Einzug dürfte hauptsächlich durch oszillierende Schließbewegungen der Kloake (Tergit und Sternit VIII) bewirkt werden, die das Tegmen sukzessive einschieben, was durch dessen sich apikalwärts verjüngende Form ermöglicht wird.

Beim Einfahren kontrahieren sich der rechte M. spiculo-phallicus craniodistalis (B') und der rechte M. spiculo-phallicus cranioproximalis (C'), wodurch der Aedoeagus im Uhrzeigersinn um seine Längsachse gedreht und damit in seine Ruheposition (Seitenlage) gebracht wird. Auch diese Drehbewegung unterstützt das Einfahren. Wenn die hakenförmigen Apices der Parameren die Kloaken-Öffnung passieren, liegt der Aedoeagus bereits so weit auf der Seite, daß sie sich im Öffnungsbereich nicht mehr verhaken können.

Durch Kontraktion des M. phallobasoapodemo-endophallicus ventralis (P/P') oder aber durch Erschlaffen des M. phallobaso-endophalloapodemalis (O/O') wird der eingestülpte Endophallus craniad in seine Ruheposition verschoben. M. urosterno-pleuralis (1/1') und die M. urotergo-sternales (2/2' unter anderem) kontrahieren sich und schließen die Kloake.

Beim Weibchen kontrahieren sich M. urotergo-cloacalis distalis (d/d') und M. urotergo-cloacalis proximalis (l/l'), um die Vagina und die Kloake caudad in Ruheposition zu bringen.

Die Kopulation ist beendet.

Anmerkung zur Phylogenie

Bei Lamellicornia wurde die Übertragung der Spermatophore nur noch bei mittelamerikanischen Arten der Genera *Phyllophaga* (Eberhard 1993a) und *Macrodactylus* (Eberhard 1993b), bei der neuseeländischen *Costelytra zealandica* (White) (Stringer 1990) (alle: Melolonthinae) sowie beim afrotropischen, in die Australis eingeschleppten Nashornkäfer *Heteronychus arator* (F.) (Dynastinae) untersucht (Johannesson 1975). Bei *Phyllophaga* wird der Endophallus nur in den Basalbereich der Bursa copulatrix (= „bursa" sensu Eberhard; = Cranialbereich der Vagina?) eingeführt, wohingegen der sich anschließende „bursa sac duct" und der apikale „bursa sac" vom Corpus des Endophallus nicht erreicht werden. Nur ein dünner, fingerförmiger Fortsatz, das „Flagellum" (sensu Eberhard 1993a: 684), dringt bis in den Ductus bursae, selten bis in das Corpus bursae vor. Die Übertragungsweise des Spermas oder einer Spermatophore bleibt jedoch ungeklärt. Bei *Macrodactylus* wird die relativ kleine Spermatophore in der Vagina an der Mündung des Ductus receptaculi abgelegt. Der Endophallus stülpt sich nicht in das Corpus der Bursa copulatrix ein, dient jedoch als „mould for the spermatophore" (Eberhard 1993b: 59). Allerdings ist der Übertragungsmechanismus noch nicht vollständig geklärt: „The means by

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

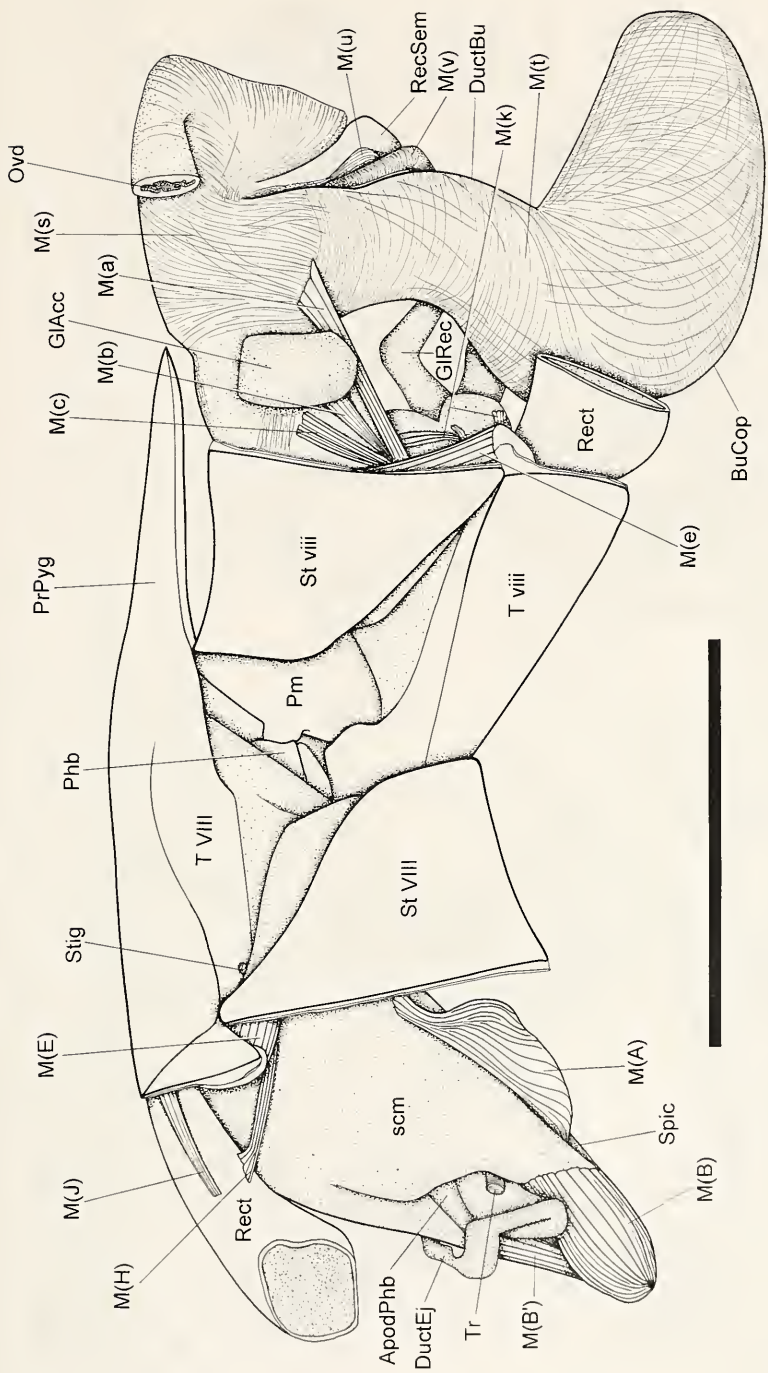


Abb. 17. *Melolontha melolontha* ♂ (links) + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von lateral. Maßstab für Abb. 17–48: 5 mm. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in lateral view. Scale bar figs. 17–48: 5 mm.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

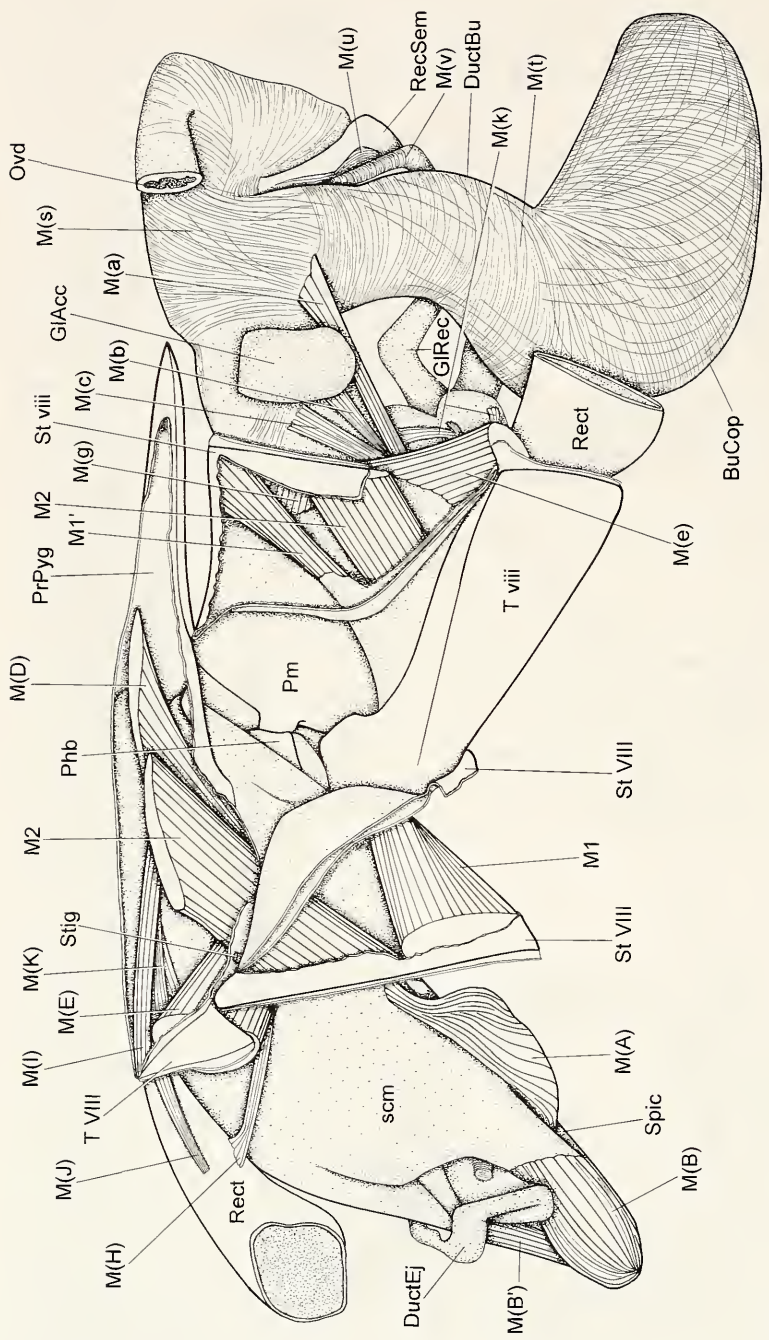
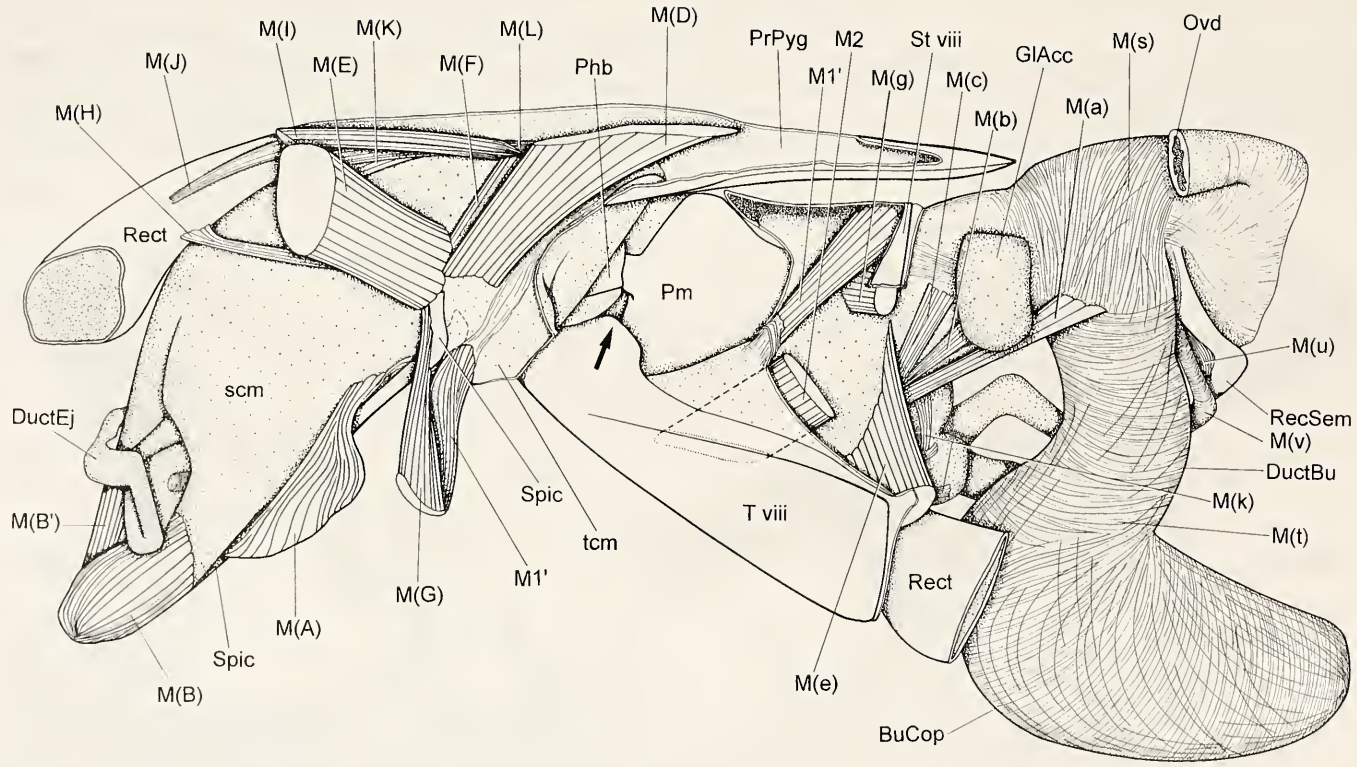


Abb. 18. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsorgane und Urite VIII von lateral. Sternit VIII, Tergit VIII und Sternit viii lateral aufpräpariert. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in lateral view. Sternite VIII, tergite VIII, and sternite viii laterally opened.

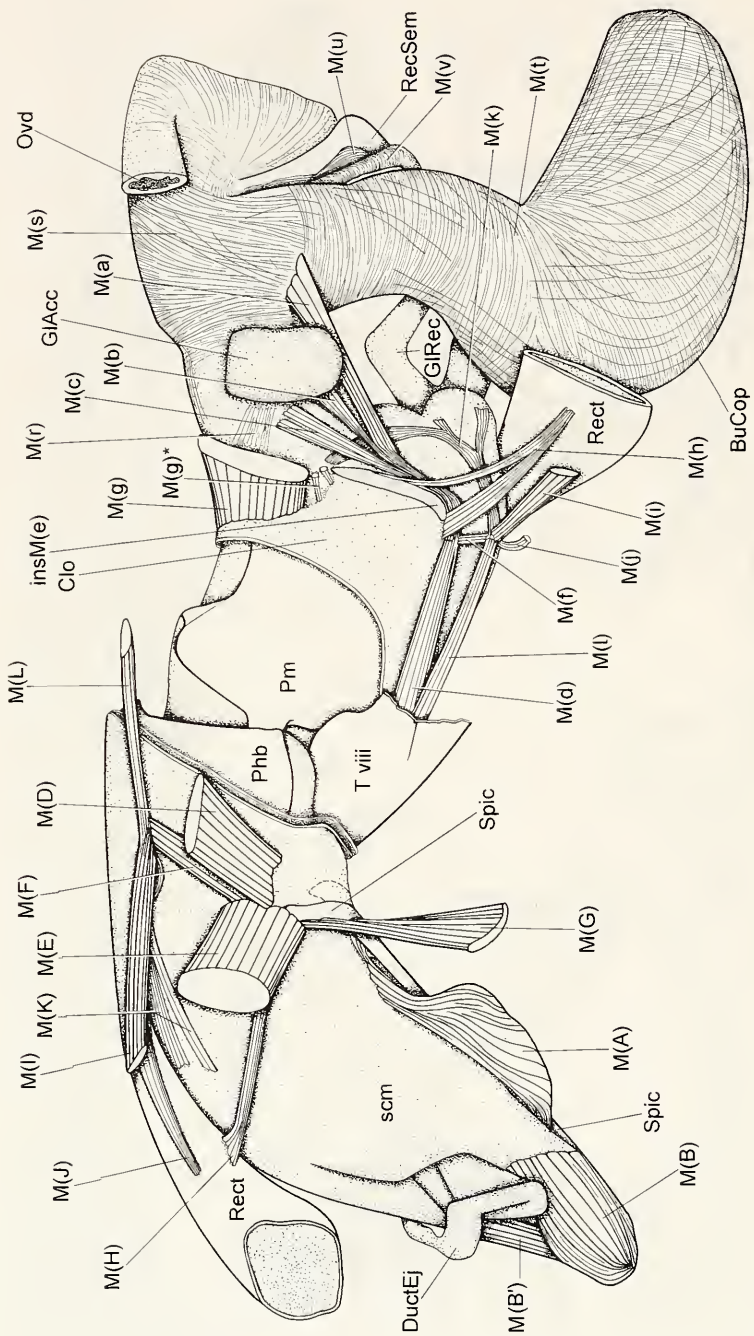
download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



19

Abb. 19. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von lateral. Sternit VIII mit M1 und M2, craniolateraler Teil des Tergits VIII, lateraler Bereich des Sternits viii sowie der dort entspringende, basale Abschnitt des M2' wurden entfernt. Pfeil: Verankerung des weiblichen Pygidium am männlichen Tegmen. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in lateral view. Sternite VIII including M1 and M2, craniolateral part of tergite VIII, lateral part of sternite viii including the originating, basal part of M2' removed. Arrow: anchoring of female pygidium at male tegmen.

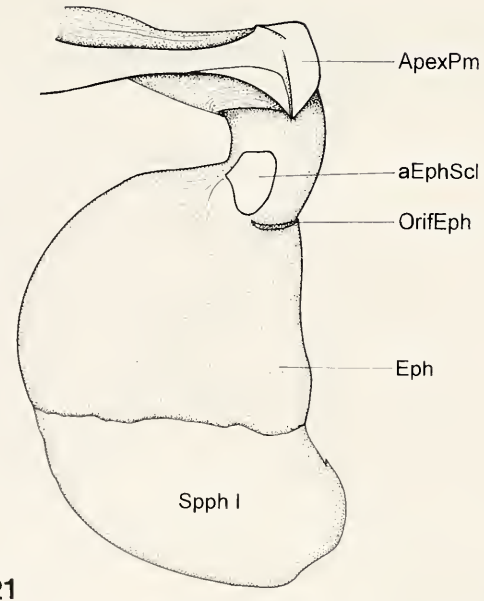
download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



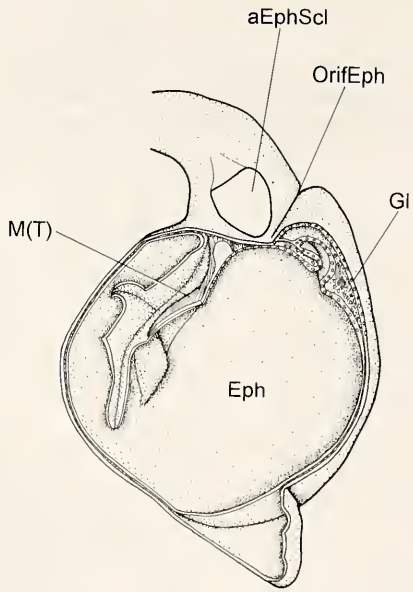
20

Abb. 20. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsorgane von lateral. Gesamter Urit VIII, M1', basale Abschnitte von M(D) und M(E), Sternit viii mit caudalem Abschnitt der Vagina, cranialer Teil des Tergits viii, M1, M2' und M(e') wurden entfernt. M(j') wurde von der Insertion abpräpariert. Nachfolgender Präparationsschritt: Abb. 24. – Copulation phase 4, copulatory apparatus in lateral view. Whole urite VIII, M1', basal parts of M(D) and M(E), sternite viii including caudal part of vagina, cranial part of tergite viii, M1, M2', and M(e') removed. M(j') cut off at insertion. Following preparation: Fig. 24.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



21



22

Abb. 21. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 4, Apex des Aedoeagus + alte Spermatophore (Restinhalt der Bursa copulatrix) von lateral. – Copulation phase 4, aedeagal apex and old spermatophore (remainder in bursa copulatrix) in lateral view.

Abb. 22. *Melolontha melolontha* ♂, Sasbach; Kopulationsphase 4, ausgestülpter Endophallus beim Übertragen der Spermatophore in eine bereits gefüllte Bursa copulatrix, von lateral; lateral geöffnet, Spermatophore entfernt. Das Orificium endophalli ist nicht angeschnitten (Paramedianschnitt). Methylenblau-gefärbte Drüsenzellen (Gl) sind durch Kreise angedeutet. – Copulation phase 4, extruded endophallus during spermatophore transfer in a bursa already stuffed, in lateral view; laterally opened, spermatophore removed. Orificium endophalli not cut (paramedian section). Methylene blue stained glandular cells are indicated by small circles.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

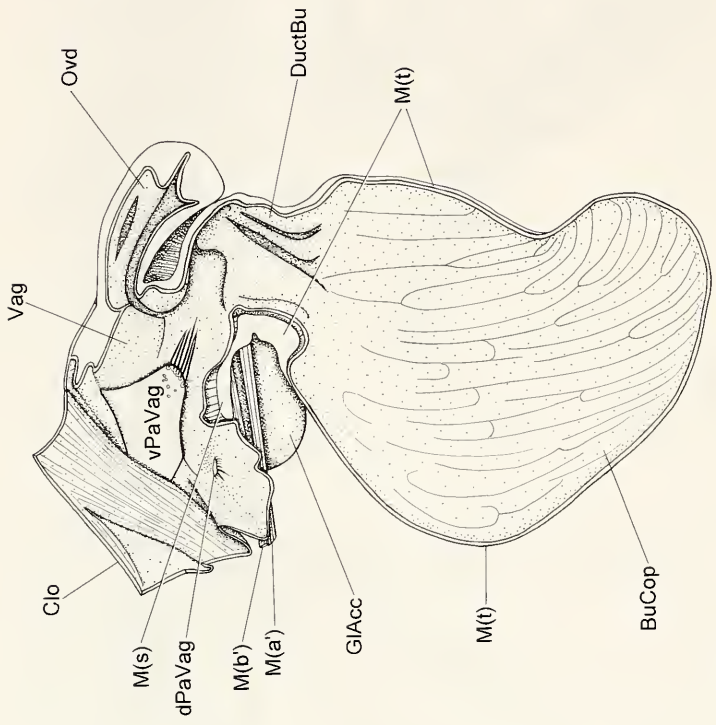
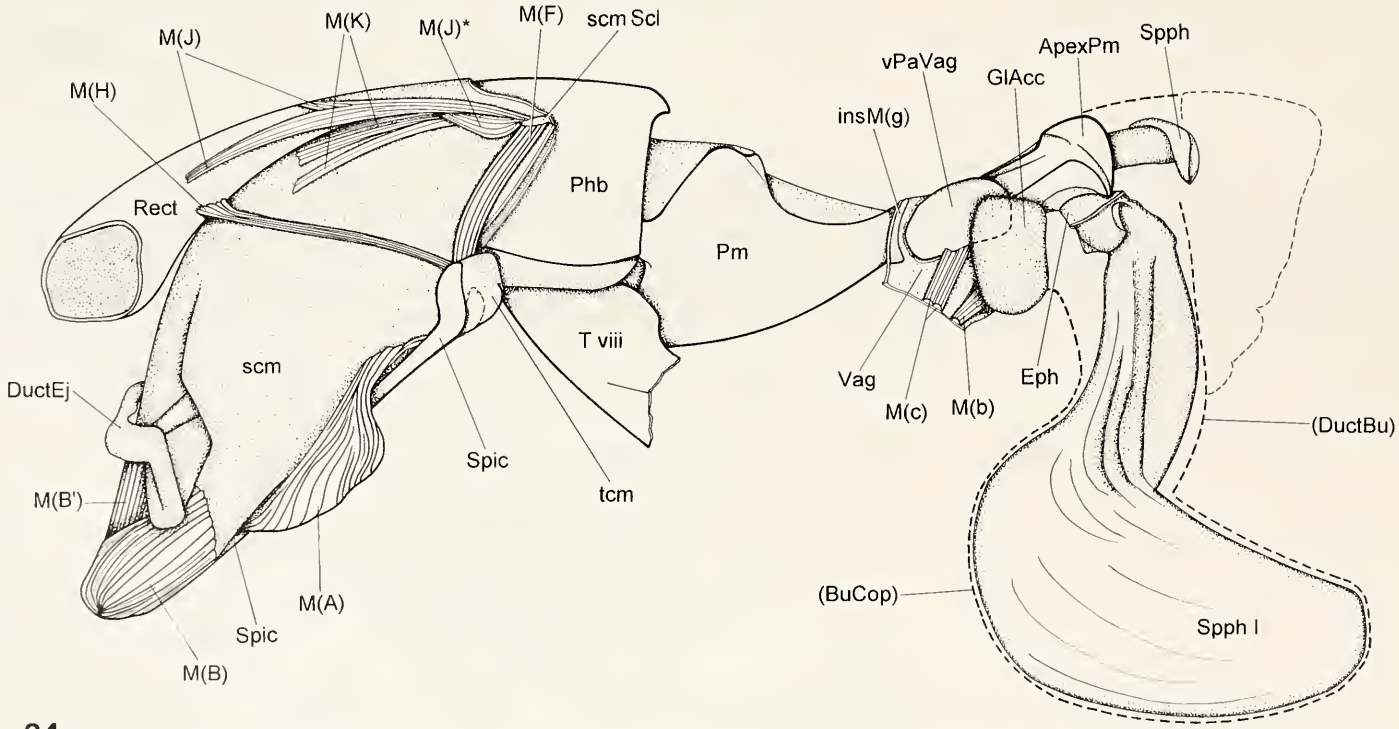


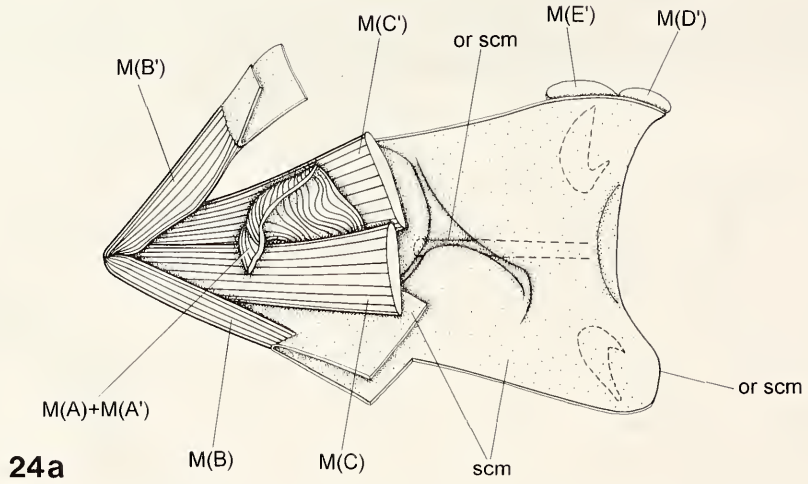
Abb. 23. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; Kopulationsphase 4 beim Übertragen einer zweiten Spermatophore, cranialer Bereich der Vagina, caudaler Bereich des Oviductus und Bursa copulatrix von lateral; lateral geöffnet, Aedoeagus mit Endophallus entfernt. – Copulation phase 4 during transfer of second spermatophore, cranial part of vagina, caudal part of oviduct, and bursa copulatrix in lateral view; laterally opened, aedeagus and endophallus removed.



24

Abb. 24. *Melolontha melolontha* ♂ (links) + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane von lateral. Vorangehender Präparationsschritt: Abb. 20. M(D), M(E), M(G), M(I), M(L), Vagina bis auf einen kurzen Abschnitt um die ventralen Vaginalpalpen mit den meisten Muskeln, Oviductus, Bursa copulatrix und ausgestülpter Teil des Endophallus wurden entfernt, so daß die Spermatophore freiliegt. Der ausgestülpte Endophallus wird in Abb. 21 und 22 dargestellt. Ventraler Vaginalpalpus freigelegt. – Copulation phase 4, copulatory apparatus in lateral view. Preceding preparation: Fig. 20. M(D), M(E), M(G), M(I), M(L), oviduct, bursa copulatrix, extruded part of endophallus, and vagina including most muscles with the exception of a short part around the vaginal palps removed; spermatophore is visible. Ventral vaginal palp laid open.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



24a

Abb. 24a. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, separiertes Spiculum gastrale von dorsal mit anhängender „second connecting membrane" und Muskulatur. M(A)+(A') sind direkt an der Origo abgeschnitten. Um die Origo der „second connecting membrane" darzustellen, wurde deren innere Lage auf der linken Körperseite (in der Zeichnung oben) unter M(C) und M(C') abgeschnitten, so daß sie hier nicht sichtbar ist. – Copulation phase 4, separated spiculum gastrale with second connecting membrane and musculature, in dorsal view. M(A)+M(A') are cut off at their origin. To show the origin of second connecting membrane, its inner layer is cut off on the left body side under M(C) and M(C') (upper part of the figure) and hence not visible there.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

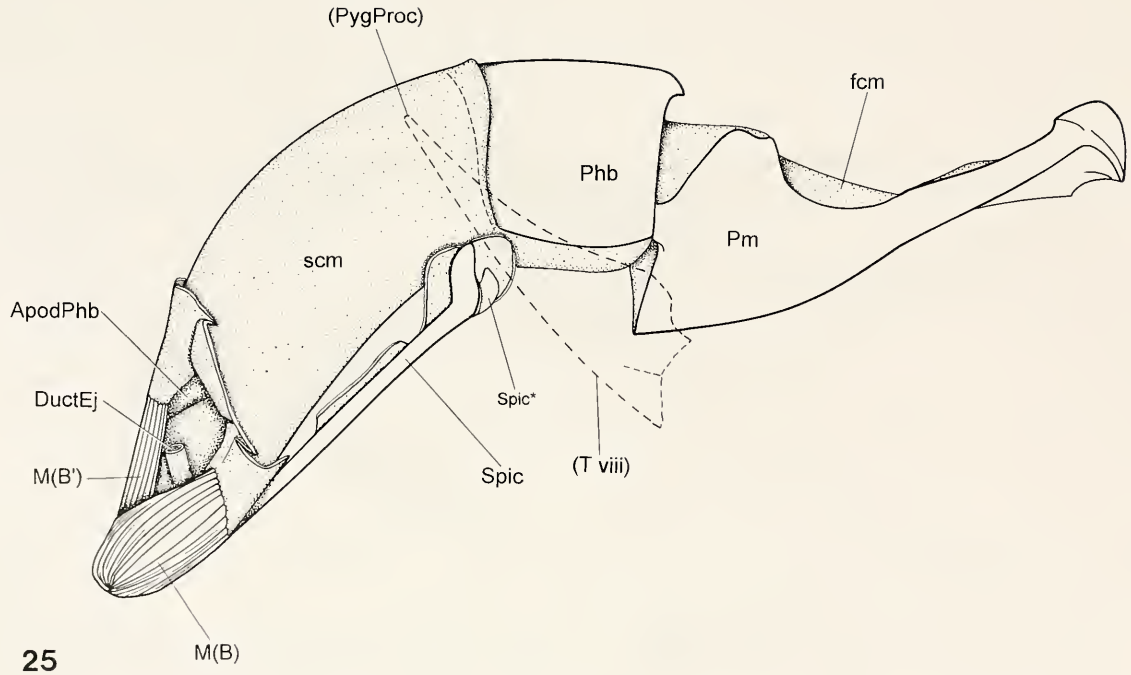


Abb. 25. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane von lateral. Äußere Lage der „second connecting membrane" (Kloaken-Membran) mit Rectum und Muskulatur, Vagina und Spermatophore wurden entfernt. Die Position des Tergits viii ist gestrichelt eingezeichnet. – Copulation phase 4, copulatory apparatus in lateral view. Outer layer of second connecting membrane (cloacal membrane) including rectum and musculature, vagina, and spermatophore removed. Position of tergite viii marked by dotted line.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

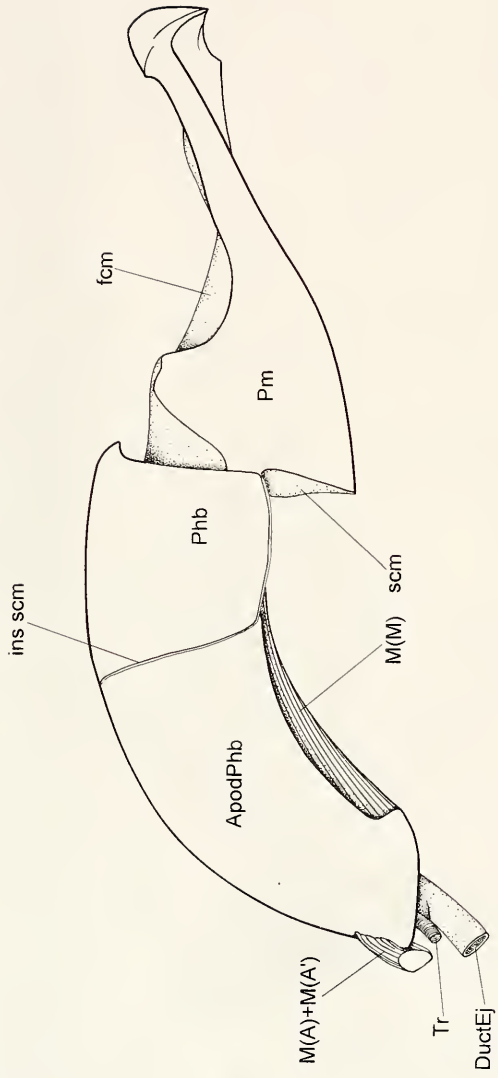


Abb. 26. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von lateral. Spiculum gastrale, M(B), M(B') und „second connecting membrane" entfernt. – Copulation phase 4, aedeagus in lateral view. Spiculum gastrale, M(B), M(B'), and second connecting membrane removed.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

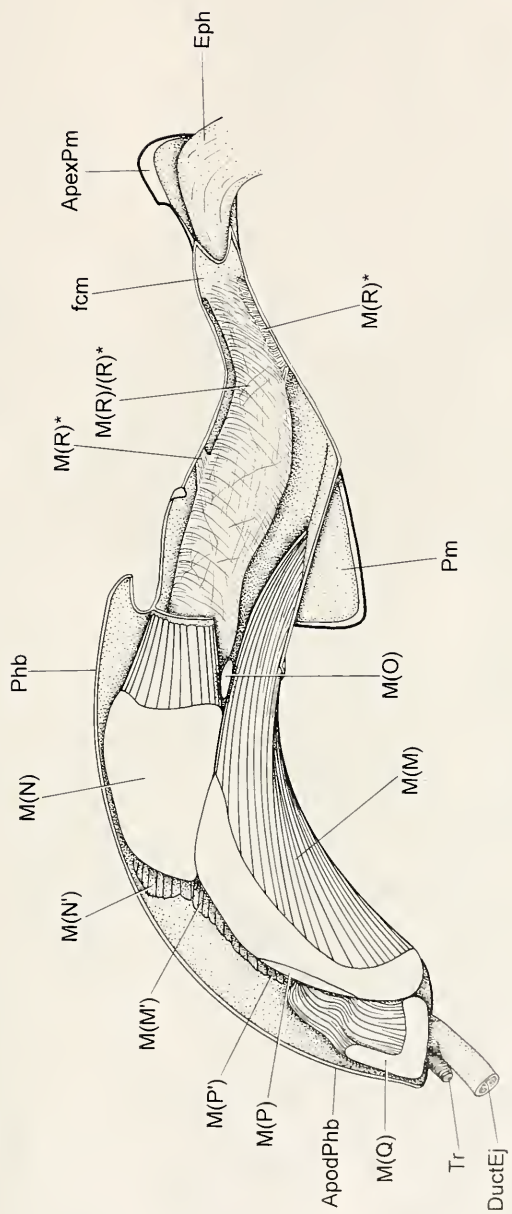
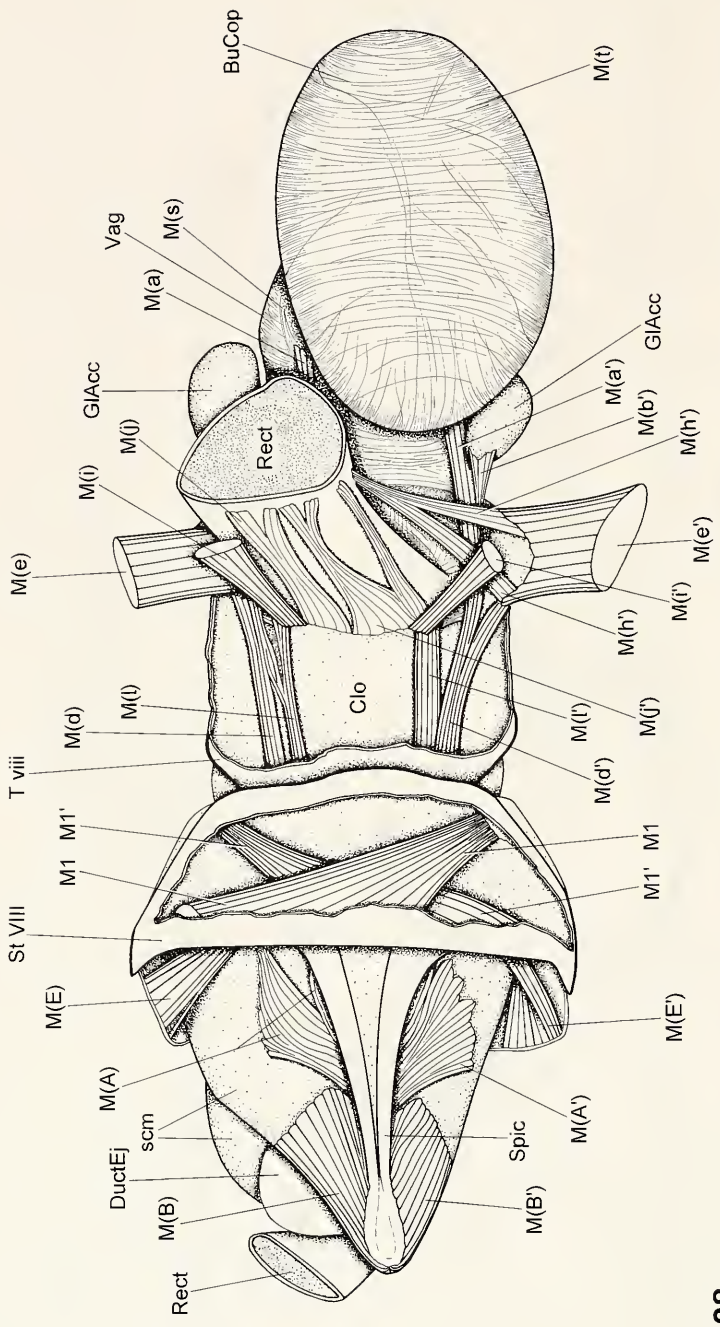


Abb. 27. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von lateral, lateral aufpräpariert. – Copulation phase 4, aedeagus in lateral view, laterally opened.

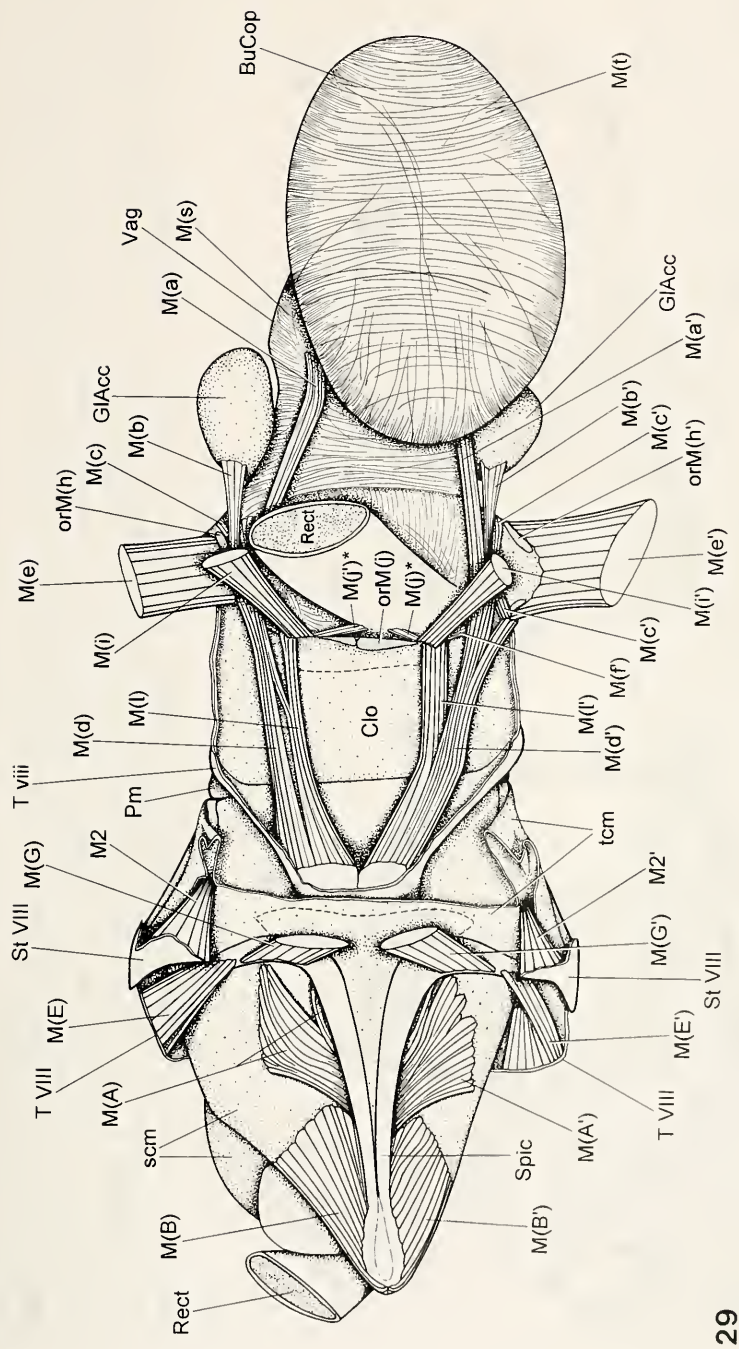
download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



28

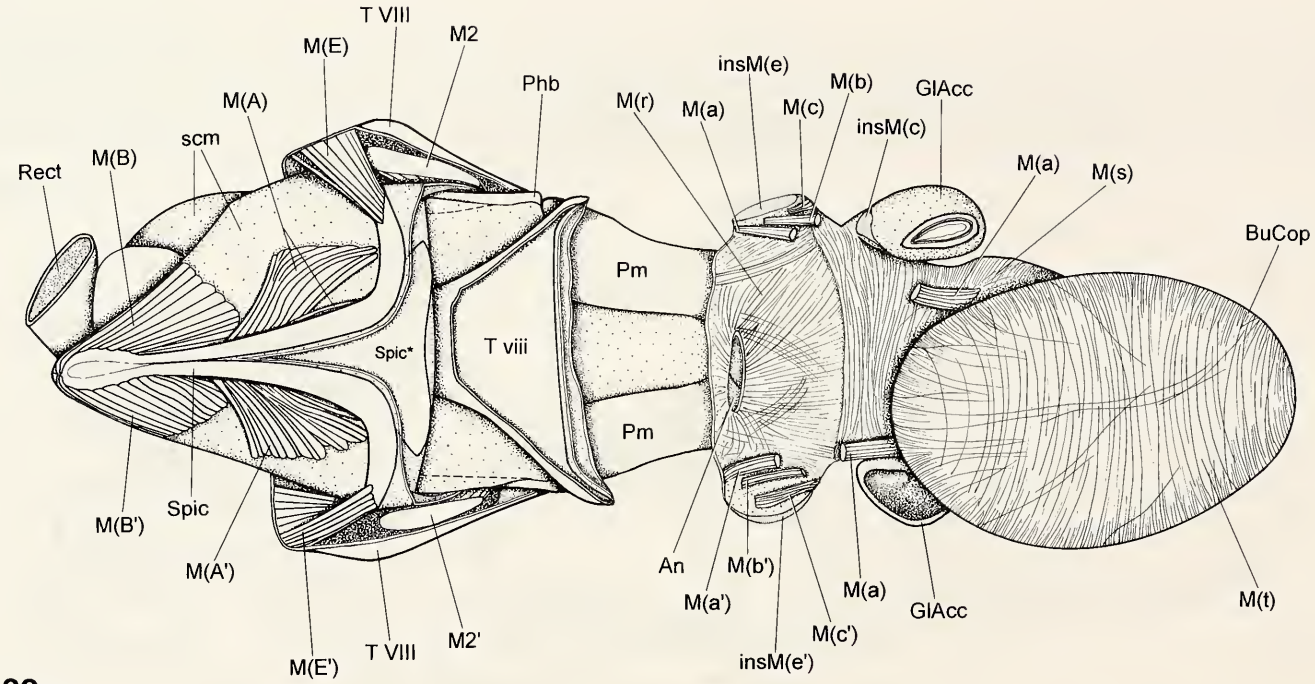
Abb. 28. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von ventral (♂ links) bzw. dorsal (♀). Sternit VIII diskal aufpräpariert, cranialer Bereich des Tergits viii entfernt. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in ventral (♂ left)/dorsal (♀) view. Sternite VIII discally opened, cranial part of tergite viii is removed.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



29

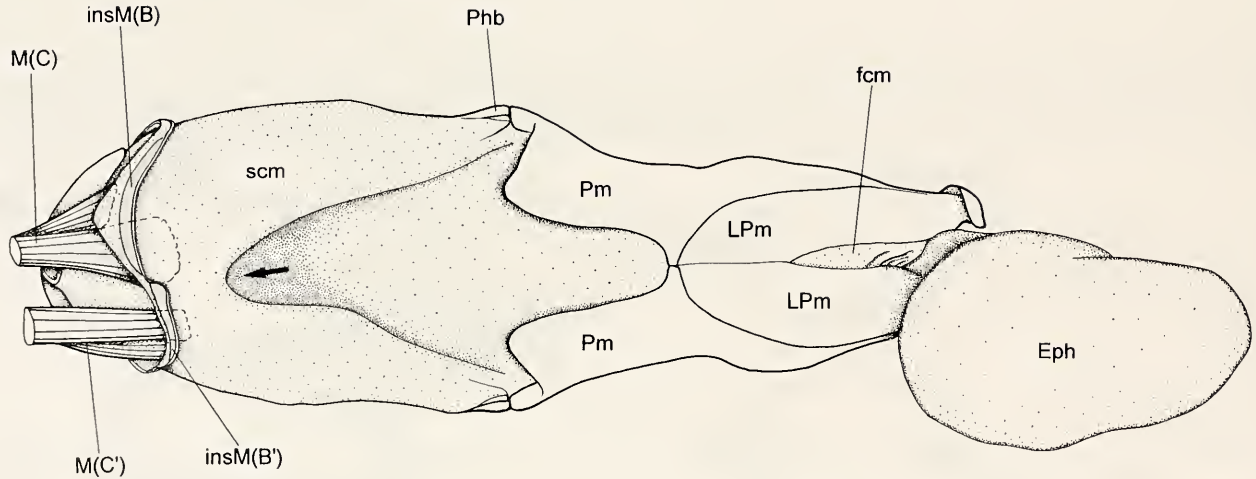
Abb. 29. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von ventral (♂) bzw. dorsal (♀). Größter Teil des Sternits VIII, Diskalbereich des Tergits viii, M(h), M(h'), M(j), M(j') und präapikaler Teil des Rectum entfernt. Der craniale Teil des Spiculum gastrale ist gestrichelt eingezeichnet. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in ventral (♂)/dorsal (♀) view. Most of sternite viii, discal part of tergite viii, M(h), M(h'), M(j), M(j'), and preapical part of rectum removed. Dotted line: cranial part of spiculum gastrale.



30

Abb. 30. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Kopulationsorgane und Urite VIII von ventral (♂) bzw. dorsal (♀). Reste des Sternits VIII, basaler Abschnitt von M2 und M2', M(G), M(G'), der größte Teil der „third connecting membrane", Kloaken-Membran des Tergits viii, weibliches Rectum, M(d), M(d'), M(e), M(e'), M(f), M(f'), M(i), M(i'), M(j)* und M(j')* wurden entfernt. Rechte Glandula accessoria (in der Zeichnung oben) angeschnitten. – Copulation phase 4, copulatory apparatus and urites VIII in ventral (♂)/dorsal (♀) view. Remainder of sternite VIII, basal parts of M2 and M2', M(G), M(G'), most of the third connecting membrane, cloacal membrane of tergite viii, female rectum, M(d), M(d'), M(e), M(e'), M(f), M(f'), M(i), M(i'), M(j)*, and M(j')* removed. Right female glandula accessoria (in the upper part of the figure) opened.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



31

Abb. 31. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. Alle weiblichen Teile, Tergit VIII, Spiculum gastrale mit anhängender äußerer Lage der „second connecting membrane", M2, M2', apikaler Abschnitte von M(A) und M(A'), M(B), M(B'), M(E), M(E') und Rectum entfernt. Der Pfeil deutet in die Tasche der „second connecting membrane", die den weiblichen Pygidialprocessus aufnimmt. – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. All female parts, tergite VIII, spiculum gastrale including outer layer of second connecting membrane, M2, M2', apical parts of M(A) and M(A'), M(B), M(B'), M(E), M(E'), and rectum removed. The arrow indicates the pouch in which the female pygidial processus is situated during copulation.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

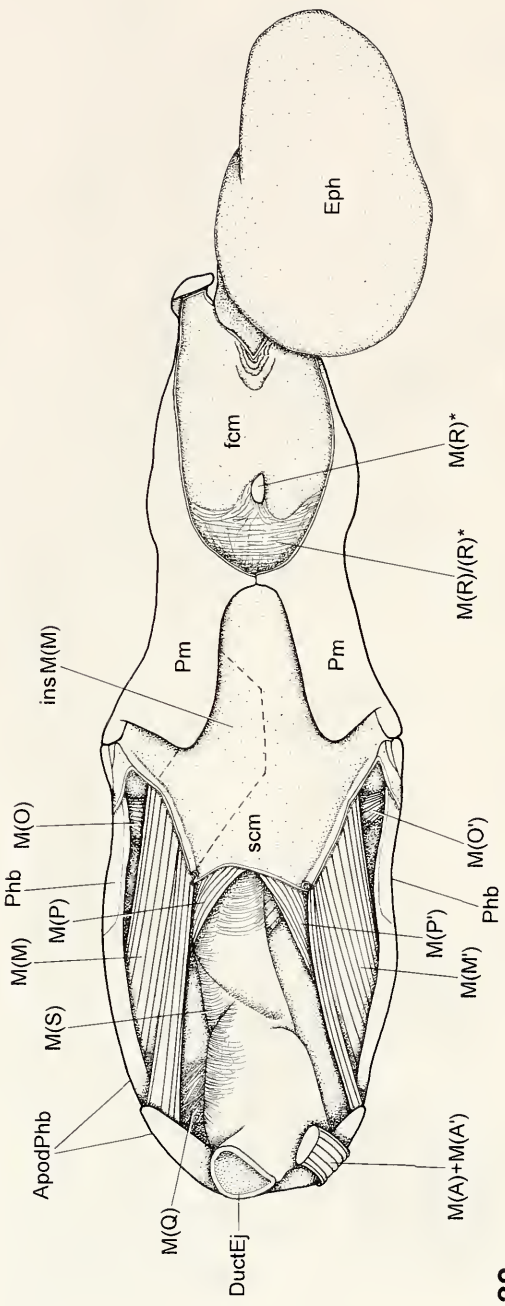


Abb. 32. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. M(C), M(C'), große Teile der „second connecting membrane" und ventrale Laminae der Parameren wurden entfernt. Der Insertionsbereich von M(M) auf der Innenseite der „second connecting membrane" ist gestrichelt markiert. – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. M(C), M(C'), most of the second connecting membrane, and ventral parameral laminae removed. Insertion of M(M) at the inner side of the second connecting membrane is marked by dotted line.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

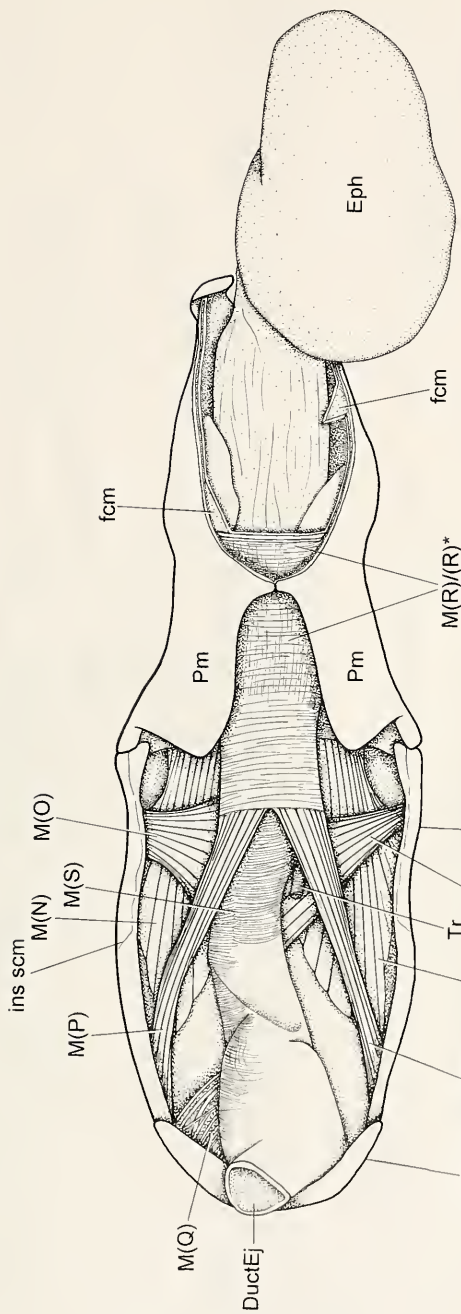
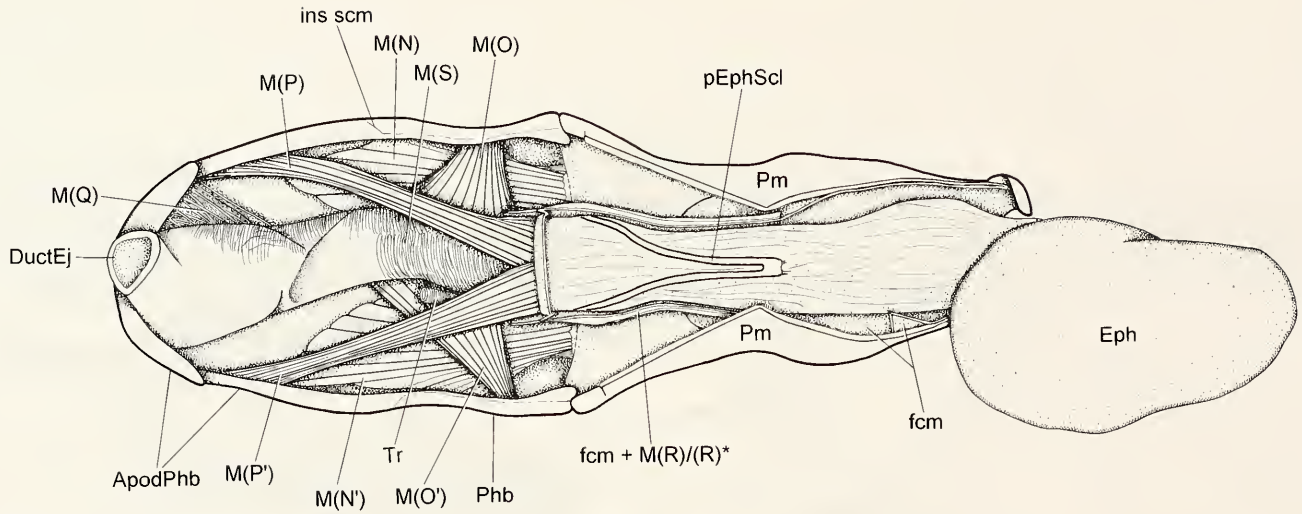


Abb. 33. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. M(A), M(A'), M(M), M(M'), Reste der „second connecting membrane", und der apikale Teil von M(R)/(R)* wurden entfernt. Anliegend an den Endophallus finden wir beiderseits einen Sekretklumpen (in der Zeichnung weiß, ohne Signatur). – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. M(A), M(A'), M(M), M(M'), remainders of second connecting membrane, and apical part of M(R)/(R)* removed. Adjacent to endophallus there may be some deposits of secretion on both sides.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



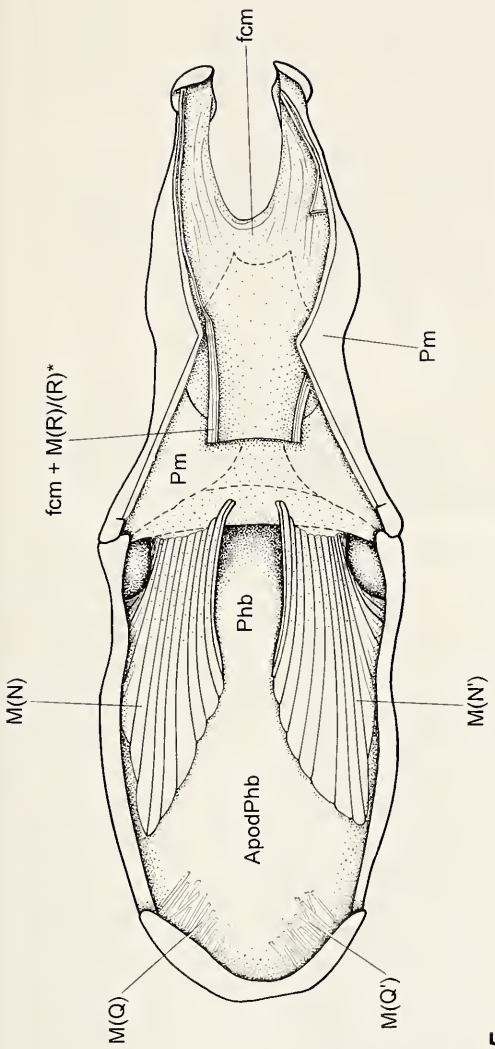
34

Abb. 34. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. Ventraler Bereich der Parameren, Sekretklumpen und ventraler und apikaler Bereich von M(R)/(R)* wurden entfernt, der Endophallus somit freigelegt. – Copulation phase 4, aedeagus in lateral view. Ventral part of the parameres, the secretory deposits, and the ventral and apical parts of M(R)/(R)* removed, hence endophallus is visible.

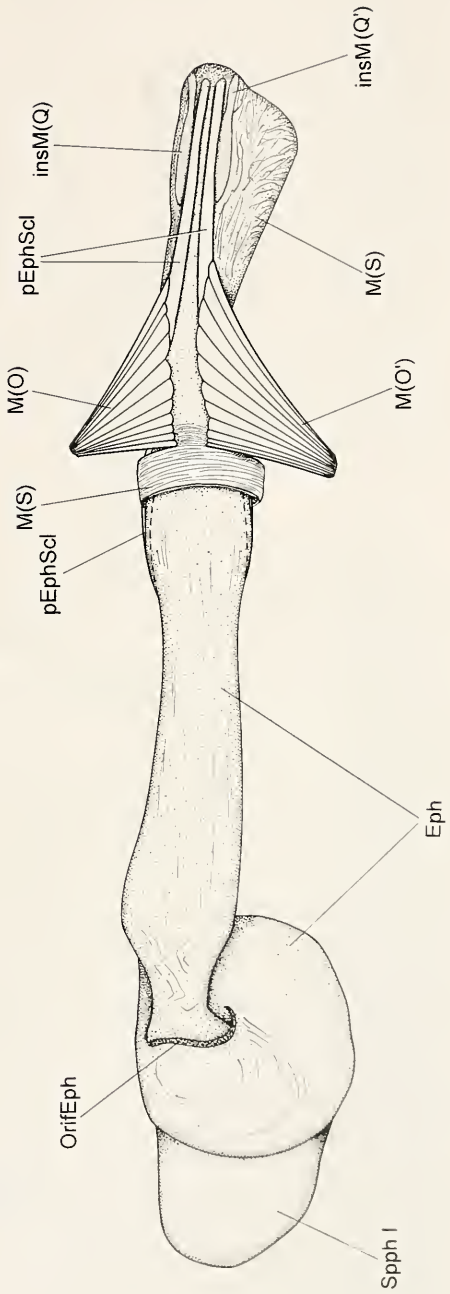
Abb. 35. *Melolontha melolontha* ♂, Onstmettingen; Kopulationsphase 4, Aedoeagus von ventral. Ductus ejaculatorius und Endophallus samt Muskulatur sowie der größte Teil von fcm + M(R)/(R)* wurden entfernt. – Copulation phase 4, aedeagus in ventral view. Ductus ejaculatorius, endophallus, and most of fcm + M(R)/(R)* removed.

Abb. 36. *Melolontha melolontha*, ♂; Kopulationsphase 4, separierter Endophallus von dorsal. Der paarige apikale Endophallus-Sklerit ist verdeckt. – Copulation phase 4, Endophallus separated, in dorsal view. The paired apical endophallic sclerite is covered.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



35



36

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

which a spermatophore was transferred from the mouth of the spermathecal duct to the spermatophore sac was unclear." (EBERHARD 1993b: 58). Die Übertragungsweise bei *Costelytra zealandica* gleicht hingegen derjenigen bei *Melolontha* (STRINGER 1990: 335): Nach Einstülpung des Endophallus in die Bursa copulatrix wird dort die Spermatophore gebildet. Danach wird der Endophallus wieder eingezogen und hinterläßt die Spermatophore in der Bursa. Diesen Bildungsmodus zeigt auch *Heteronychus arator*. Die Penetration dauert bei dieser Species noch länger als bei *Melolontha*: Unter Laborbedingungen wurden 12 – 26 h festgestellt. 30' nach Beginn der Penetration wird der Endophallus in die Bursa copulatrix gestülpt und die Spermatophore in gleicher Weise wie bei *M. melolontha* übertragen (JOHANNESSON 1975: 17–20). Sie wird in allen besprochenen Fällen, wie bei *M. melolontha*, nach der Befruchtung nicht aktiv ausgestoßen, sondern über lange Zeit hin resorbiert.

Da sich die Übertragungsmodi der Spermatophore bei *Melolontha* (Melolonthinae) und *Heteronychus* (Dynastinae) gleichen, innerhalb der Melolonthinae jedoch verschieden sind, liegt die Vermutung nahe, daß der erstgenannte Modus ursprünglich ist, wohingegen die Modi bei *Macrodactylus* und *Phyllophaga* davon abgeleitet sind.

9.2. Oviposition

Das folgende Szenario gründet sich auf die Hypothese, daß zur Oviposition Kloake und Vulva ganz oder teilweise aus der Kloakenkammer herausgestülpt werden (Abb. 38–39) und bleibt daher solange spekulativ, bis Beobachtungen der Oviposition vorliegen.

Es existieren keine Kloaken-Extraktoren. Die Ausstülpung kann nur durch hydraulische Kräfte erfolgen: Erhöhter Hämolymph-Innendruck vermag die Kloake samt Vulva und Rectum auszustülpen, was sich artifiziell durch Zusammendrücken des Abdomen erreichen läßt (Abb. 38–39). Im Versuch wurde die Kloake soweit wie möglich aus der Kloakenkammer hydraulisch herausgedrückt. Da dazu ein starker Druck auf das Abdomen notwendig war, ist anzunehmen, daß das Ausmaß der Ausstülpung bei der Oviposition geringer ist. Die funktionsmorphologische Interpretation bleibt durch diesen Unterschied unberührt.

Die artifizielle Ausstülpung gelingt nur, wenn das Weibchen zur Oviposition bereit ist. Die Kloakenkammer muß leicht geöffnet sein, die internen Voraussetzungen (Kontraktionsmuster der Muskulatur) ließen sich nicht feststellen.

Bei ausgestülptem Ovipositor bewirkt die Kontraktion des M. cloaca-palpalisvaginalis (a/a'), daß der borstentragenden Teil der Vaginalpalpen vom Ovipositor weg auf das Substrat zuschwenkt, so daß ein Abtasten des Substrates erleichtert wird.

Der Transport der Eier vom Oviductus communis über die Vagina zur Vulva erfolgt mutmaßlich durch wellenförmige Kontraktionen des M. vaginalis (s), der sich bis zum Mündungsbereich des Oviductus communis erstreckt. Hilfreich sind hierbei die von LANDA (1960a: 300) festgestellten vaginalen „spines and carinae", die das Zurückrutschen der Eier verhindern.

Durch Kontraktion von M. urotergo-cloacalis distalis (d/d'), M. urotergoantecosta-cloacalis distalis (e/e'), M. urosternoantecosta-cloacalis (g/g') und M. urotergoantecosta-cloacalis proximalis (i/i') wird der Ovipositor wieder eingezogen, eventuell unter Beteiligung des M. cloaca-bursalis (b/b'). Das Erreichen der Ruhe-Verspannung des Genitoanalkomplexes, an der mutmaßlich die gesamte Genitoanal-

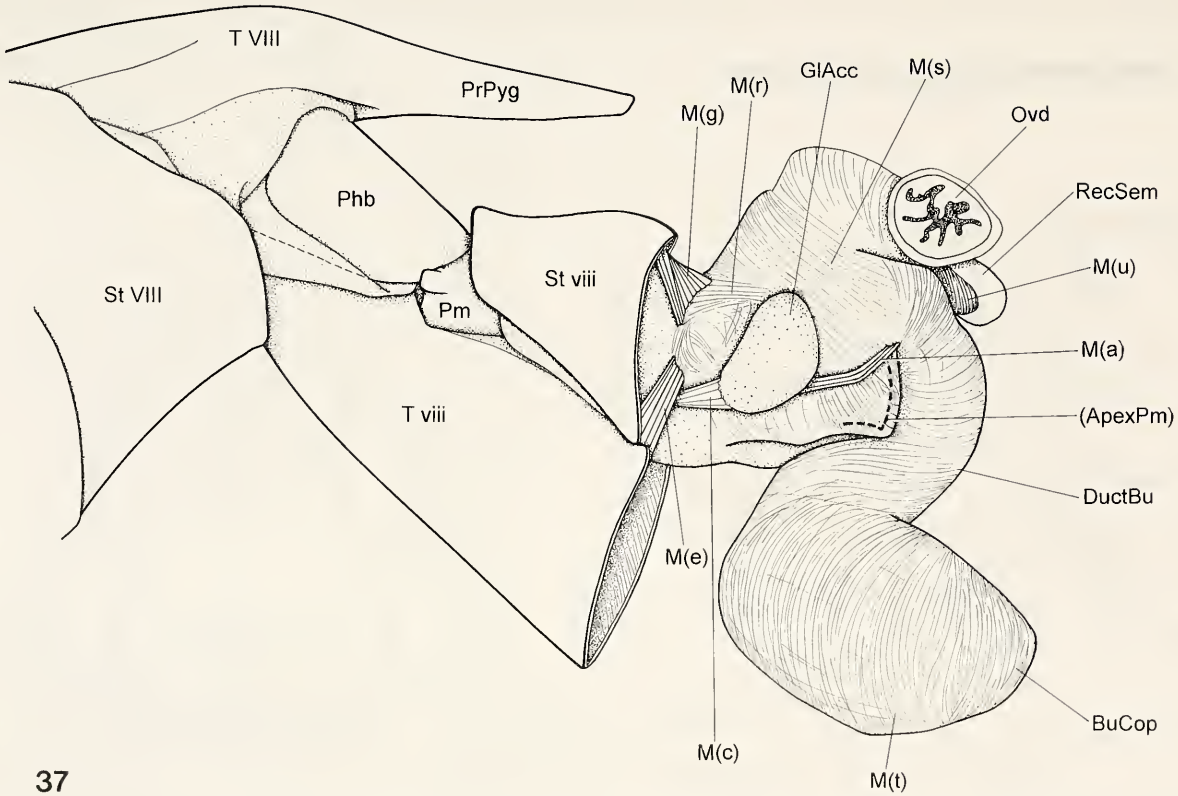
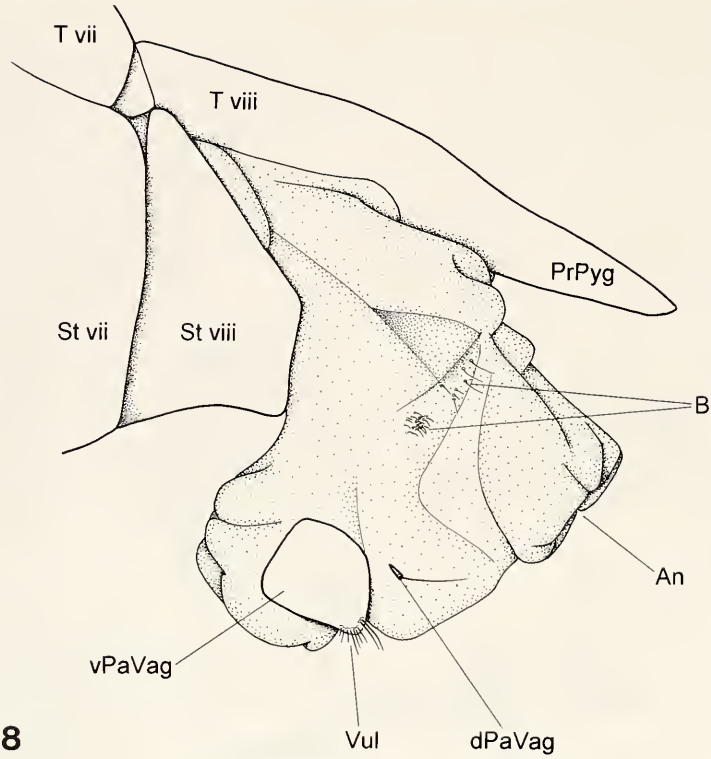


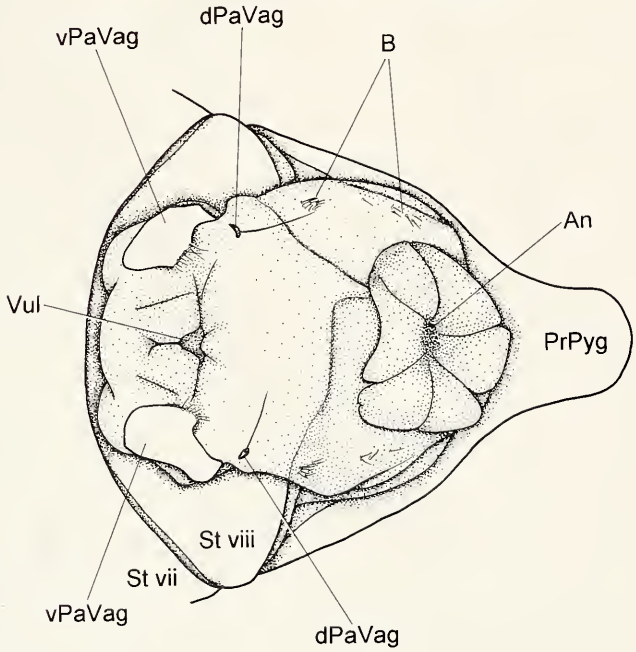
Abb. 37. *Melolontha melolontha* ♂ + ♀, Sasbach; Kopulationsphase 4, von lateral. Die Übertragung der Spermatophore wird vom Weibchen (rechts) verhindert („cryptic female choice"). Die Lage der Paramerenspitzen ist gestrichelt eingezeichnet. Wurde 10 min nach dem Umklappen fixiert. M(a') wird von der Glandula accessoria und von M(c') verdeckt. – Copulation phase 4, in lateral view. Transmission of spermatophore is obviated by the female (left) (cryptic female choice). Position of the apex of the parameres is marked by dotted line. Fixation 10 min after turning around. M(a') is covered by the accessory gland and M(c').

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



38



39

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

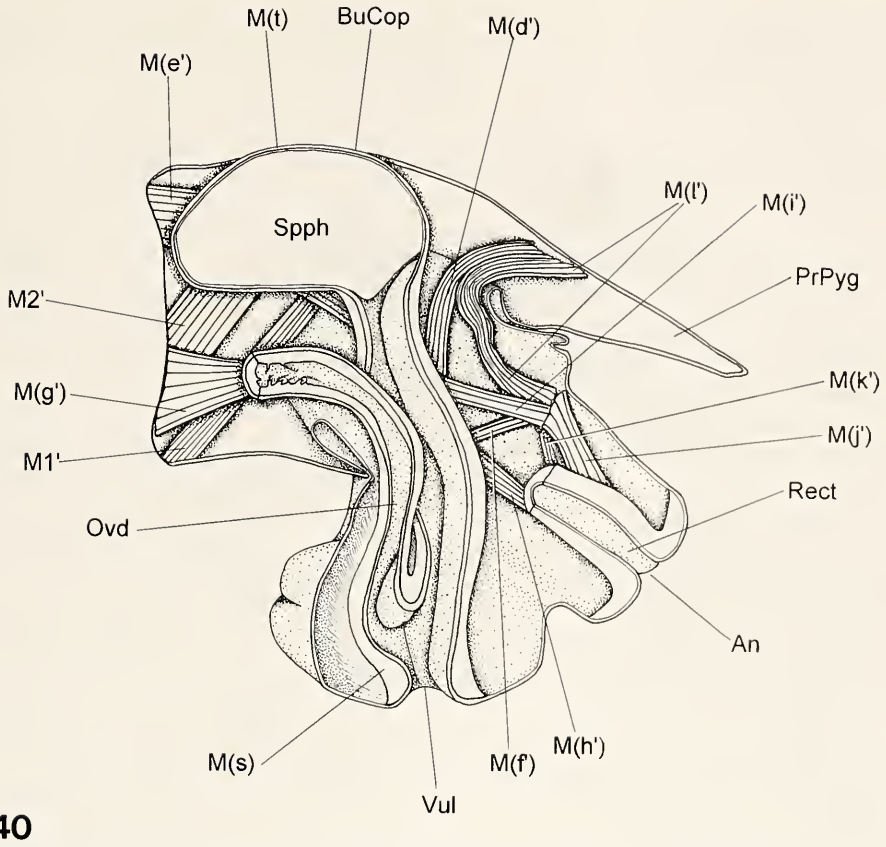


Abb. 40. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von lateral. Sagittaler Anschnitt. Rectum und Oviductus präapikal abgeschnitten. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in lateral view. Sagittal section. Rectum and oviduct preapically cut off.

muskulatur beteiligt ist, ist ein hochkomplexer Vorgang, der nicht aufgedeckt werden konnte.

10. Wie verhindert das Weibchen die Insemination? Ein Beitrag zur „Female-choice-Hypothese"

Nach dem Paarungsflug sind die Männchen der Melolonthinae sexuell überaus aktiv und wenig selektiv bei der Wahl des Kopulationspartners. Vielfach wurden bei *Melolontha melolontha* Kopulationsversuche von ♂♂ bei bereits kopulierenden Weibchen oder gar bei gleichgeschlechtlichen Individuen beobachtet (cf. Mazé 1884, Noel 1895, Féré 1898, Pic 1907, Weber 1915, Gauss 1966: 293f). Laboulbène (1859)

Abb. 38. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von lateral. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in lateral view.

Abb. 39. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von ventral. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in ventral view.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

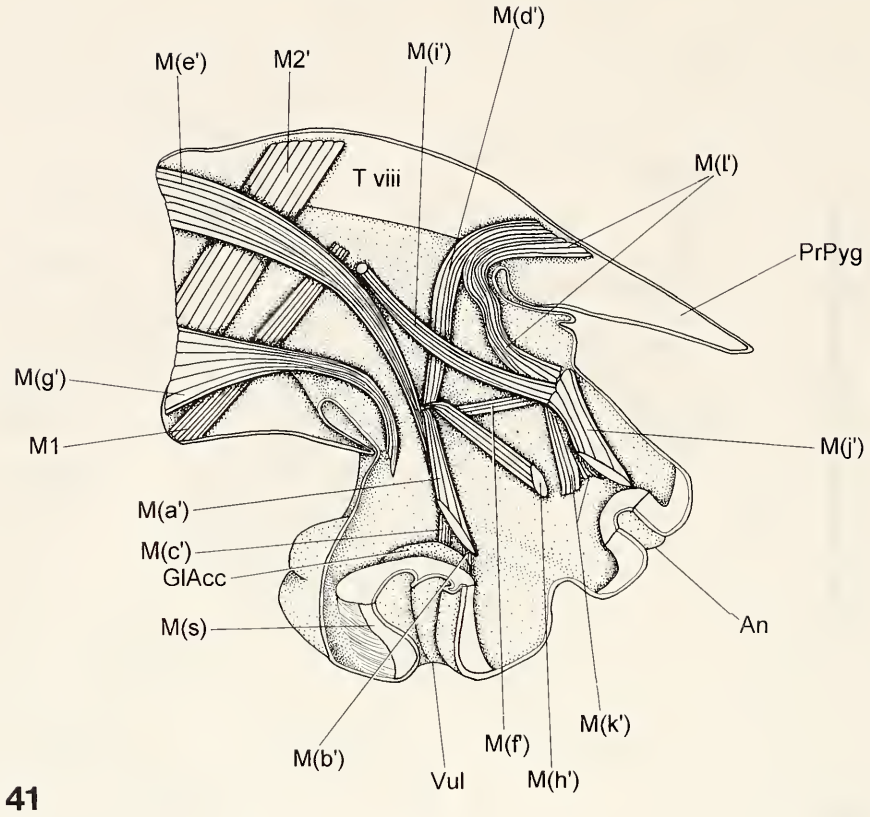


Abb. 41. *Melolontha melolontha* ♀, Sasbach; simulierte Oviposition: ausgestülpte Kloake, von lateral. Sagittaler Anschnitt. Vagina, Bursa copulatrix, Oviductus und Rectum entfernt. – Simulated oviposition: extruded cloaca, in lateral view. Sagittal section. Vagina, bursa copulatrix, and rectum removed.

und Gadeau de Kerville (1896) berichten gar von einer Copula Phase 4 zwischen zwei Männchen, wobei der erstgenannte Autor bei einer Sektion feststellte, daß der Endophallus des penetrierenden Aedoeagus bereits ausgestülpt war. Sollte eine Auswahl des Geschlechtspartners bei *Melolontha* stattfinden, so muß diese vom Weibchen ausgehen.

Die Weibchen besitzen einen Mechanismus, die Kopulation mit unerwünschten Männchen vor der Insemination zu beenden, wie ich es bei *M. melolontha* beobachten konnte. Schon Raspail (1896: 338, 340f) stellt fest, daß die Kopulation bei bereits halb oder vollständig eingeführtem Aedoeagus, ja sogar nach erfolgtem Umklappen abgebrochen werden kann, auch unter heftiger Gegenwehr des Männchens. In einem Falle wurde gar Spermamasse aktiv ausgestoßen [„Après l'expulsion du pénis, une masse ronde d'apparence gélatineuse apparaît à l'orifice anal de la femelle et disparaît comme mue par un mouvement respiratoire." (l.c., p. 341)].

Diese Befunde belegen die Effizienz, mit der das Weibchen die Insemination zu unterdrücken vermag. Aus der Darstellung der anatomischen Verhältnisse in Kapitel 7. ist ersichtlich, daß es sich nicht um einen Mechanismus nach dem mechani-

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

schen Schlüssel-Schloß-Prinzip handeln kann. Aus den Beobachtungen läßt sich schließen, daß vielmehr eine vom Weibchen aktiv gesteuerte Abwehrhandlung vorliegt und daß damit das Weibchen wählen kann, ob es die Insemination durch ein bestimmtes Männchen zuläßt oder nicht („female choice"). Da der dieser Wahl zugrunde liegende Mechanismus versteckt, das heißt im Genitaltrakt des Weibchens angewandt wird, sprechen wir hier vom „cryptic female choice" (Thornhill 1983, Eberhard 1991). Im folgenden diskutiere ich eine Hypothese, wie dieser versteckte Mechanismus bei *Melolontha* funktionieren könnte.

Abb. 37 zeigt eine Copula Phase 4, die 10' nach dem Hintumklappen des Männchens fixiert wurde. Der Apex der Parameren (gestrichelte Linie) befindet sich hier in einer dorsocranialen Tasche der Vagina. Die Öffnung des Ductus bursae liegt ventrocraniad dieser Tasche, so daß keine Möglichkeit zur Ausstülpung des Endophallus und zur Verbringung der Spermatophorenmasse in die Bursa copulatrix besteht. Möglicherweise kann diese Konstellation vom Weibchen aktiv herbeigeführt werden, in dem der M. cloacalis longitudinalis (r) und die ventralen Bereiche des M. vaginalis (s) sich kontrahieren, wodurch das Cloaca-Vagina-Rohr ventrocraniad gekrümmt und damit die Bursa nach ventral gezogen wird. Die dorsalen Bereiche des M. vaginalis hingegen erschlaffen, um eine Tasche zu bilden, in der sich die Parameren verfangen. Da die Ausstülpung des Endophallus nicht erfolgen kann, bricht das Männchen die Kopulation ab, oder das Weibchen drückt durch sukzessive Kontraktion des mächtigen M. vaginalis von cranial nach caudal die Parameren aus der Vagina heraus. Bei der von Raspail (l.c.) beobachteten Spermamasse handelt es sich sicherlich um vorzeitig ausgetretene Substanz und nicht um die ausgeformte Spermatophore.

Wenn sich die Parameren am cranialen Ende der Vagina unter der Öffnung des Ductus bursae befinden und sich der Endophallus in die Bursa hineingestülpt hat, ist ein aktives Herausdrücken der Parameren durch das Weibchen nicht mehr vorstellbar, da

– a) der Endophallus eine Verankerung im weiblichen Genitaltrakt bildet und

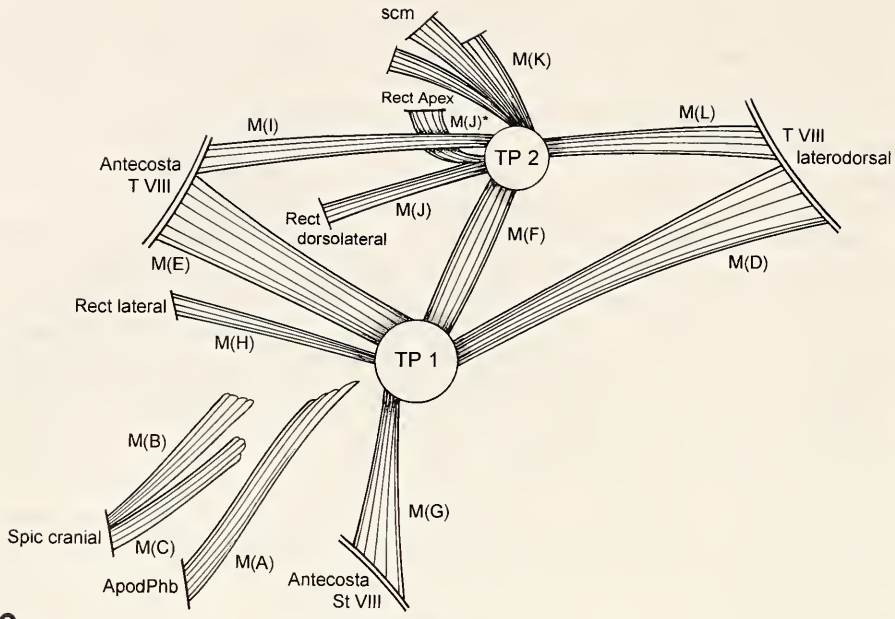
– b) sich der Parameren-Apex zu weit cranial befindet, als daß die oben postulierte sukzessive Kontraktion des M. vaginalis noch von cranial her angreifen könnte.

Eberhard (1992: 1775, 1778) berichtet von einem bereits vor der vollständigen Penetration einsetzenden Abwehrverhalten des Weibchens bei der neotropischen Gattung *Macrodactylus*: „the vulva was closed and the vagina walls squeezed together, probably making intromission through the vulva into the vagina difficult or impossible for the male." Die Penetration endet in der Kloake. Diese Strategie ist bei den kurzen, gedrungenen Parameren von *Macrodactylus* wirksam. Die langen, schmalen, apikalwärts konvergierenden Parameren von *Melolontha* können auf Grund ihres längeren Hebelarmes eine größere Penetrationskraft auf die Vulva ausüben und daher leichter eindringen. Dies mag der Grund dafür sein, daß bei *Melolontha* der Verhinderungsmechanismus der Insemination erst nach erfolgter Penetration wirksam wird.

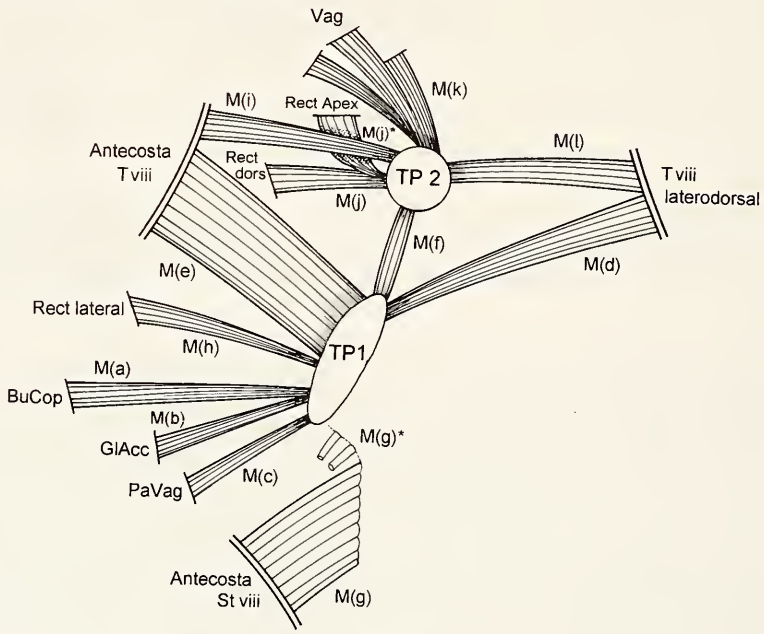
11. Entsprechungen im männlichen und weiblichen Kopulationsapparat und deren phylogenetische Interpretation

Wie die in den Kapiteln 6. und 7. dargelegten Befunde zeigen, weisen die Sklerite der ektodermalen Genitalien bei den beiden Geschlechtern keine Übereinstimmungen in Zahl und Lagebeziehung auf. Betrachten wir nur die Sklerite, können wir

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



42



43

Abb. 42. Schema der Lagebeziehungen der extrinsischen Muskulatur des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha*. – Arrangement of the extrinsic muscles of the male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha*.

Abb. 43. Schema der Lagebeziehungen der Muskulatur des weiblichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha*. – Arrangement of the muscles of the female copulatory apparatus of *Melolontha melolontha*.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

keine Entsprechungen in den beiden Organsystemen erkennen. Hingegen zeigen die Genitalmuskeln der beiden Geschlechter erstaunliche Übereinstimmungen sowohl in Zahl als auch in den Lagebeziehungen zueinander. In Abb. 42 und 43 werden die extrinsische Muskulatur des männlichen Genitoanalkomplexes und die weibliche Genitoanalmuskulatur schematisch gegenübergestellt.

In beiden Geschlechtern liegen 13 Muskeln vor, die über zwei Muskel-Treffpunkte miteinander in Verbindung stehen. Die Treffpunkte sind durch einen Muskel verbunden (F/f). Von beiden Treffpunkten führt jeweils ein Muskel (D/d, L/l) zum Lateralbereich des Tergits VIII, ein Muskel zur Antecosta des Tergits VIII (E/e, I/i) und ein weiterer Muskel zum Lateralbereich des Rectum (H/h, J/j). Vom Treffpunkt 2 führt jeweils ein sich auffächernder Muskel zu membranösen Bereichen der Genitaltasche (K) oder der Vagina (k). Vom Treffpunkt 1 zieht ein kräftiger Muskel zur Antecosta des Sternits VIII (G/g), der beim Weibchen nach ventral vom Treffpunkt 1 abgerückt, aber durch einige Fasern (g*) mit diesem noch assoziiert ist. Die Muskeln a, b und c treffen sich beim Weibchen am Treffpunkt 1, wohingegen sie beim Männchen cranialwärts verlagert sind.

Es finden sich beim Weibchen keine Entsprechungen der intrinsischen Muskulatur des Aedoeagus.

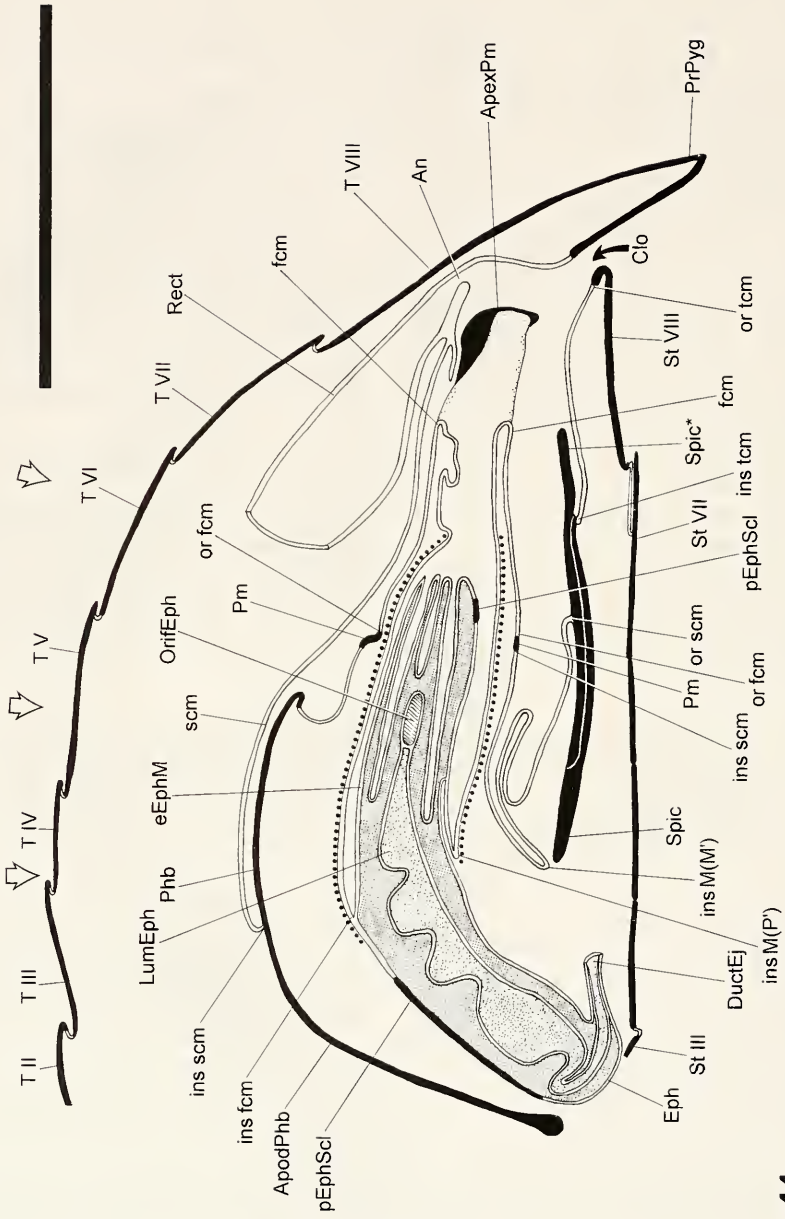
Aus der beschriebenen, nahezu vollständigen Entsprechung zwischen weiblicher und extrinsischer männlicher Genitalmuskulatur läßt sich nach dem Sparsamkeitsprinzip die Hypothese aufstellen, daß sich auch die Ursprungs- und Ansatzbereiche der entsprechenden Muskeln entsprechen, wie es die folgende Zusammenstellung (Tabelle 1) zeigt. Tergite und Sternite sowie das Rectum werden wegen ihrer eindeutigen Entsprechungen nicht aufgeführt.

Tabelle 1. Entsprechungen der Bereiche von Muskel-Insertionen und -Origines im weiblichen und männlichen Geschlecht. Bei or.M(B) und ins.M(b) sowie or.M(C) und ins.M(c) handelt es sich um entsprechende Bereiche, da Origo und Insertio nicht phylogenetisch, sondern funktionell definiert werden. – Corresponding areas of muscle insertions and origins in male and female.

Bereich	♂	♀
Treffpunkt 1	caudaler, lateraler Apex des Spiculum gastrale	Kloaken-Membran, lateral
Treffpunkt 2	scm, dorsal	Kloaken-Membran, dorsolateral
ins.M(A/a)	Phallobasalapodem, cranial	Basis der Bursa copulatrix, lateral
or.M(B)/ins.M(b)	Spiculum gastrale, cranial, distal	Glandula accessoria
or.M(C)/ins.M(c)	Spiculum gastrale, cranial, proximal	Palpus vaginalis
ins.M(K/k)	scm dorsal	Vagina dorsolateral bis lateral

Die Entsprechungen der Muskeln A, B und C mit den Muskeln a, b und c sind nicht eindeutig, weil A, B und C vom Treffpunkt 1 abgerückt sind. Da sich sowohl M(A) als auch M(a) am weitesten craniad in den eingestülpten Genitaltrakt hinein erstrecken, betrachte ich sie als entsprechende Muskeln. Es ist nach topographischen Gesichtspunkten nicht zu entscheiden, ob die Ursprünge oder die Ansätze von M(B) und M(C) vom Treffpunkt 1 abgerückt sind. Im letzteren Falle könnte der craniale Apex des Spiculum gastrale noch als Teil des Treffpunktes 1 betrachtet werden, und der dorsal davon liegende Bereich der scm entspräche Palpus vaginalis und Glandula accessoria. Die Befunde Deuves (1992) sprechen jedoch eher für die in der

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



44

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

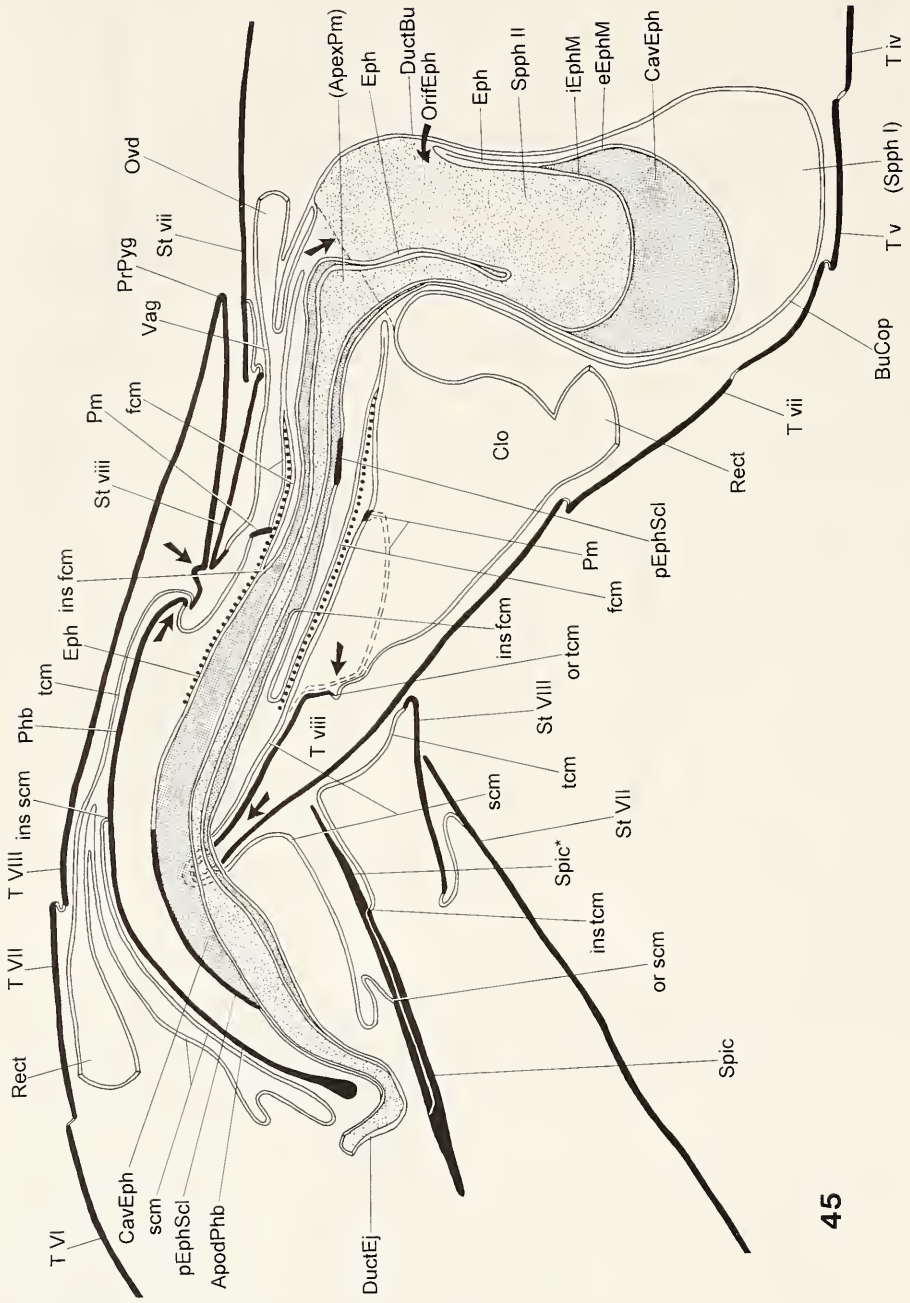
vorstehenden Tabelle genannte Hypothese: Bei einem Gynander des Rosenkäfers *Cotinis mutabilis* Gory et Perch. (Cetoniinae) findet er beborstete Sklerite im caudalen Teil des Spiculum gastrale, die den weiblichen ventralen apikalen Vaginalpalpen ähneln (l.c., Abb. 5). Daraus folgert er, daß es sich bei den ventralen apikalen Vaginalpalpen und dem caudalen Teil („synsclérit ventral") des Spiculum um entsprechende Strukturen handelt. Dies korreliert mit meiner Annahme, daß es sich bei ins.M(b) und or.M(B) um entsprechende Bereiche handelt, denn or.M(B) liegt an der Proximalseite der lateralen Äste des cranialen Teiles des Spiculum und damit dem caudalen Teil des Spiculum zugekehrt, der sich bei den Cetoniinae zwischen den lateralen Ästen cranialwärts bis in die ausgezogene Spitze erstreckt (Abb. 6 in Deuve 1992: 306; cf. D'Hotman & Scholtz 1990b: 32–34). Or.M(B) liegt also in dem Bereich, in dem sich bei *Melolontha* der craniale Ausläufer des caudalen Teils befinden würde, wäre das Spiculum breiter gebaut.

Das Spiculum gastrale schließt, vermittelt über die „third connecting membrane", direkt caudal an den Urit VIII an. Die Vermutung, es handle sich um ein Derivat des Urits IX, wird gestützt durch die Tatsache, daß die Genitaltasche in für die Lamellicornia plesiomorpher Ausprägung ein ventrales, ein dorsales und zwei laterale Sklerite besitzt (Scholtz 1990: 1038f; siehe auch Hieke 1971). Sie ähnelt damit einem prägenitalen Urit mit Sternit, Tergit und pleuralen Bereichen und wird als Genitalkapsel bezeichnet (Geotrupidae: Hieke 1966: 56, Abb. 44; Lucanidae: D'Hotman & Scholtz 1990a: 10ff; Pleocomidae: id.: 22f; Ochodaeidae: id.: 29f). Nach vergleichenden Untersuchungen der Urite IX und X bei „über 50 Arten fast aller Familien und Unterfamilien der Lamellicornia" hält Hieke (1971) das Spiculum für ein Derivat der Apodeme des Tergits IX. Ich vermute, daß dies nur auf den bei *Melolontha* Y-förmigen, cranialen Teil des Spiculum zutrifft, wohingegen der V-förmige caudale Teil vom Sternum IX oder pleuralen Bereichen des Urits IX abgeleitet sein könnte. Für diese Hypothese, die einer vergleichend-morphologischen Absicherung bedarf, spricht Deuves oben genannter Befund der Entsprechung von Vaginalpalpen (Urit IX) und caudalem Bereich des Spiculum unter der Voraussetzung, daß Mickoleits (1973) Annahme zutrifft, die ventralen (apikalen) Vaginalpalpen der Coleoptera seien Derivate der Gonocoxite und Gonostyli des Urits IX. Dann nämlich kann der

---

Abb. 44. Schematisierter Sagittalschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* in Ruhe. Um Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurde der Aedoeagus in aufrechter Position dargestellt (Spiculum bleibt jedoch in natürlicher Lage). Schwarz: Sklerite. Unausgefüllte Doppellinien: Membranen. Reguläre Rasterung: Cavum endophalli. Irreguläre Rasterung: Lumen endophalli. Punktreihen: Muskelschlauch M(R)/(R)*. Der Apex der Paramere (ApexPm) ist nicht angeschnitten, sondern in der Aufsicht von proximal dargestellt. Die Pfeile am oberen Bildrand bezeichnen die ungefähren Schnittebenen der Querschnitte auf Abb. 46–48. Da die Schnitte von unterschiedlichen Individuen angefertigt wurden, sind die Abbildungen nicht vollständig kongruent. – Schematic sagittal section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha*, at rest. To ensure comparability, the aedeagus is drawn in erect standing position (spiculum remains, however, in natural position). Black: sclerites. Double lines: membranes. Regular screen: Cavum endophalli. Irregular screen: Lumen endophalli. Dotted lines: muscular tube M(R)/(R)*. Apex of paramere (ApexPm) is not cut but shown in proximal view. Arrows at upper margin indicate the transverse sections of Abb. 46–48. Since all these figures are drawn from different individuals, they are not completely congruent.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

caudale Teil des Spiculum nicht vom Tergit IX abgeleitet sein, da Gonocoxite als Extremitäten-Derivate keinesfalls tergalen Ursprungs sein können. Allenfalls könnten sie sekundär dorsalwärts zum Tergum gewandert sein, wie wir es nach MATSUDA (1976: 77) bei Neuroptera vorfinden.

Im weiblichen ektodermalen Genital sind keine Entsprechungen zu den männlichen intrinsischen Genitalmuskeln erkennbar. Betrachten wir die Insertionsbereiche von M(A) und M(a) als entsprechend, so finden wir beim Weibchen anstelle des Tegmen die Bursa copulatrix, das heißt eine dorsale Erweiterung der Vagina ohne sklerotisierte Differenzierungen. Weiterhin entsprächen sich die Sklerite des weiblichen Genitaltraktes und die des Aedoeagus n i c h t : Beim Weibchen existierten keine dem Tegmen oder den Endophallus-Skleriten entsprechenden Sklerite. Da sich der Aedoeagus im ausgefahrenen Zustand caudal an die Genitaltasche (scm + Spiculum gastrale = Urit IX) anschließt, ist anzunehmen, daß es sich um ein Derivat des Urits X (oder des Intersegmentalbereichs IX/X) handelt, wie dies bereits HIEKE (1966: 159) für *Geotrupes* (Lamellicornia: Geotrupidae) in Erwägung zieht. Auch bei den Genitalapparaten anderer Käferfamilien liegt dieser Schluß auf Grund gleichartiger Lageverhältnisse nahe [vergleiche zum Beispiel den Genitalapparat bei den Amphizoidae (EDWARDS 1950: 315), Derodontidae (FRANZ 1958: 181), Tenebrionidae (FIORI 1954: 381) oder den Dermestidae (TANDON 1970: 163)].

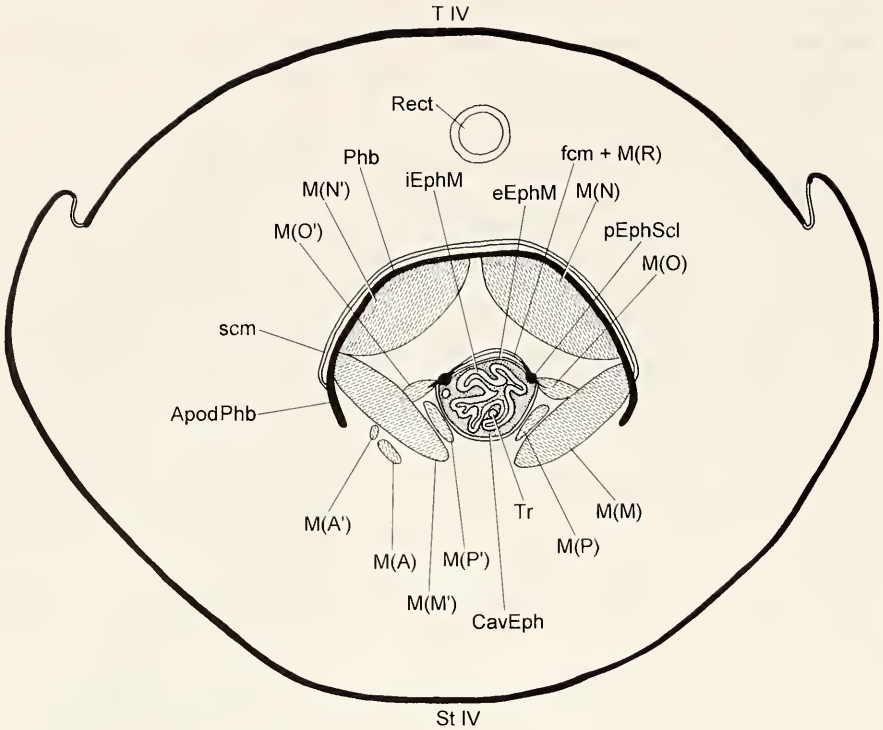
Diese Hypothese der unterschiedlichen segmentalen Herkunft der weiblichen Vaginalpalpen (Urit IX) und des männlichen Aedoeagus (Urit X) wird unterstützt durch folgende Befunde:

Bei einem Hermaphroditen von *Tribolium castaneum* (Tenebrionidae) finden DAWSON et alii (1965) einen regulär ausgebildeten Ovipositor sowie den Aedoeagus. AL-SANDOUK (1982) weist bei einem Gynander von *Cicindela caucasica* (Adephaga: Cicindelidae) männliche und weibliche äußere Genitalien nach. Auch bei dem schon erwähnten Gynander von *Cotinis mutabilis* findet DEUVE (1992) neben den im Bereich des Spiculum befindlichen Vaginalpalpen einen regulär ausgeprägten Aedoeagus. Die Strukturausprägung von Aedoeagus und Vaginalpalpen beeinflussen sich also bei Gynandern nicht wesentlich, wie dies anzunehmen wäre, wenn beide Organe gleichen (phylogenetischen wie morphogenetischen) Ursprungs wären.

Ergebnisse ontogenetischer und entwicklungsgenetischer Untersuchungen an *Aedes, Calliphora, Musca, Drosophila* (Diptera) und *Vespa* (Hymenoptera) (cf. ZANDER 1900: 485ff; HORSFALL & ANDERSON 1963; NÖTHIGER et alii 1977; SCHUPBACH et alii 1978; LITTLEFIELD & BRYANT 1979: 181; EPPER & NÖTHIGER 1982; EHRENSPERGER 1983; SZABAD & NÖTHIGER 1992) weisen darauf hin, daß die ektodermalen Genitalien beider Geschlechter unterschiedliche Primordien besitzen. Nach EPPER & NOTHIGER (1982:

Abb. 45. Schematisierter Sagittalschnitt der ektodermalen Genitalien von *Melolontha melolontha* in Copula (Phase 4). Der Apex der Parameren und die Spermatophore I sind nicht eingezeichnet, deren Lage jedoch gekennzeichnet. Der ApexPm schiebt sich unter eine Falte an der Basis des Ductus bursae (gestrichelte Linie und Pfeil) und bleibt hier fixiert. Weitere mechanische Gesperre zur Fixierung der Copula sind durch gerade Pfeile markiert. – Schematic sagittal section of ectodermal genitalia of *Melolontha melolontha*, in copula (phase 4). Apex of parameres and spermatophore I are not drawn but their positions are indicated. ApexPm is fixed under a fold at base of ductus bursae (dotted line and arrow). Other mechanic fixations of copula are marked by straight arrows.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



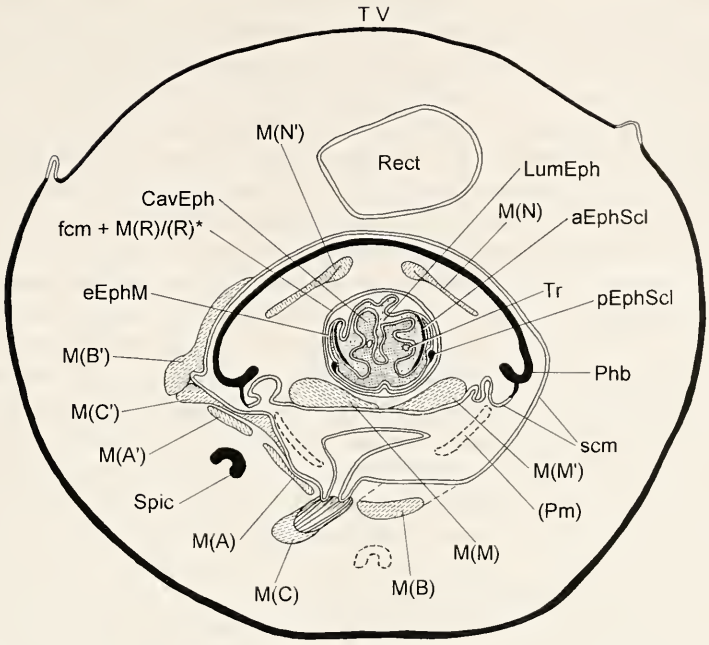
46

Abb. 46. Schematisierter Querschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* auf der Höhe des Urits IV. In Angleichung an Abb. 44 wurde bei allen Querschnitten der Aedoeagus samt Spiculum um 45°–90° im Uhrzeigersinn in aufrechte Lage gedreht, um das „déversement" auszugleichen. Die natürliche Lage des Spiculum ist in Abb. 47 und 48 durch den gestrichelten Umriß markiert. – Schematic transverse section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha* at urite IV. For congruence with fig. 44, in all transverse sections aedeagus including spiculum are rotated 45°–90° in clockwise direction to an erect position to compensate „déversement". In figs. 47 and 48, the natural positon of spiculum is indicated by its dotted outline.

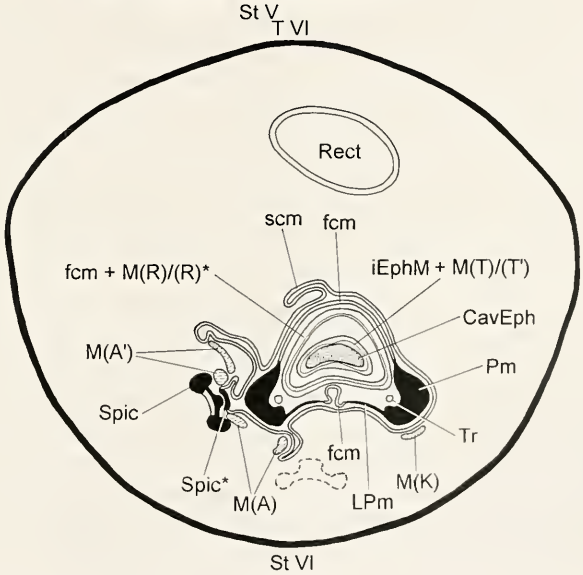
174) und Szabad & Nöthiger (1992: 529) findet sich das weibliche im Urit viii, das männliche vermutlich in Urit IX[11]). Zudem treten bei diesen Diptera und auch bei Lepidoptera ebenfalls Gynander mit oft vollständig oder aber reduziert ausgeprägten männlichen und weiblichen Genitalien auf [Dobržanskij 1930; Kroeger 1959 (Abbildung); Ehrensperger 1983: 161ff (Abbildungen); Szabad & Nöthiger 1992: 529; cf. Horsfall & Anderson 1963, die ein zweites Paar männlicher Genitalanhänge am Urit VIII bei feminisierten Männchen von *Aedes* beobachteten (vergleiche hierzu auch Ehrensperger 1983: 182); Kusnezov 1926: 253]. Die Homologien der ektodermalen Genitalien innerhalb der Holometabola sind zwar nicht hinreichend geklärt, doch

[11]) Die Segmentzählung des Diptera-Abdomen muß durch mögliche Verschmelzungen oder Reduktionen (cf. Emmert 1972: 123ff; Matsuda 1976: 340f) nicht mit der des Käfer-Abdomen innerhalb der Holometabola homolog sein.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



47



48

Abb. 47. Schematisierter Querschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* auf der Höhe des Urits V. – Schematic transverse section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha* at the level of urite V.

Abb. 48. Schematisierter Querschnitt des männlichen Kopulationsapparates von *Melolontha melolontha* auf der Höhe des Urits VI kurz hinter dem caudalen Ende des proximalen Endophallus-Sklerites; fcm bei M(R)/(R)* nicht als separate Lage eingezeichnet. – Schematic transverse section of male copulatory apparatus of *Melolontha melolontha* at the level of urite VI, immediately caudal to the caudal end of proximal endophallic sclerite; at muscular tube M(R)/(R)* fcm is not drawn as separate layer.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

finden wir bei den Coleoptera kongruente Hinweise, die auf unterschiedliche Primordien von männlichen und weiblichen ektodermalen Genitalien schließen lassen:

Menees (1963) studierte die Morphogenese der männlichen und weiblichen ektodermalen Genitalien beim Junikäfer *Amphimallon majale*. Danach entsteht der Aedoeagus („phallic structures") im Urit IX als „posterior, ectodermal, evaginations of the median primary sternum around the gonopore opening". Das Spiculum gastrale entwickelt sich „from specialized, sclerotin-secreting cells (multicellular matrices) on each dorsolateral side of the invagination genital chamber membrane (9th)." Auch die weiblichen äußeren Genitalien entstehen im Urit IX: „The locus of the genital chamber opening lies exactly on the median axis of the primary sternal field on the 9th segment and [. . .] the external genitalia develop around this opening." Menees' (1963: 24) nachfolgende Interpretation muß jedoch bezweifelt werden: „The external genitalia of the female must be homologous [= entsprechend, Verf.] with the phallic structures of the male, for both are derived from the median primary field of the 9th abdominal sternum." Nach Beschreibung und Abbildungen entsteht der Aedoeagus am oder anschließend an das caudale Ende des Sternits IX, wohingegen die weiblichen äußeren Genitalien diskal am Sternit IX ausgebildet werden. Die Position der Genital-Primordien beider Geschlechter am Sternit IX kann nicht als Argument gegen die Hypothese eines unterschiedlichen segmentalen Ursprungs beider äußerer Genitalien gewertet werden, da gerade bei Holometabola umfangreiche caenogenetische Modifikationen zu erwarten sind. Nur die unterschiedliche Position der Primordien ist hier von Belang. Zudem wurde nachgewiesen, daß sich Medianlobus (bei *Melolontha* reduziert) und Parameren bei Coleoptera verschiedener Familien caudal des Urits IX entwickeln (Muir 1915, 1918; Singh Pruthi 1924; Metcalfe 1933; Zacharuk 1958: 766; cf. Scudder 1971: 387). Daher zieht bereits Snodgrass (1957: 31) in Betracht, daß Medianlobus und Parameren „pertain to the venter of the reduced tenth segment". Auch bei anderen Ordnungen der Pterygota (Caelifera, Dermaptera, Sternorrhynchi, Diptera Nematocera, Hymenoptera, Siphonaptera) entwickeln sich die Genitaltasche bzw. der männliche Kopulationsapparat ontogenetisch caudal des Sternits IX (Dupuis 1950: 25ff; Matsuda 1976: 72; Birket-Smith 1984: 82), was darauf hindeutet, daß bei den Pterygota oder den Neoptera die ektodermalen männlichen Genitalien (zumindest teilweise) vom Urit X gebildet werden (Dupuis 1950: 26f; Deuve 1993: 15). Aus der oben angesprochenen möglichen Entsprechung von Tegmen und Bursa copulatrix kann die Zugehörigkeit von Bursa und vielleicht auch Vagina zum Urit x geschlossen werden, wie dies schon von Iuga & Roşca (1962: 106, 108, 129, 133, 149) angenommen wurde[12]).

Der auch heute noch oft vertretenen Annahme Verhoeffs (1893: 126), die Parameren der Coleoptera seien Homologa der lateralen „Parameren" (Gonapophysen) bei *Machilis* (Archaeognatha), kann nach diesen Befunden widersprochen werden,

---

[12]) Diese behaupten jedoch aus wenig stichhaltigen morphogenetischen Gründen (l.c., p. 108), daß nur der craniale Bereich der Vagina („uterus") vom Urit x gebildet würde, der caudale Bereich der Vagina sowie die Vulva („vagin") hingegen vom Urit xi. Später (1966: 213) revidieren sie diese Ansicht unkommentiert und halten den caudalen Bereich der Vagina („uterus") für ein Derivat des Urits x und den weiter eingestülpten, cranialen Bereich („poche copulatrice") zum Urit xi gehörig, was auf Grund der Lageverhältnisse wahrscheinlicher ist als ihre frühere Hypothese. Indes möchte ich von der Einbeziehung des Urits xi in die Interpretation des weiblichen ektodermalen Genitaltraktes absehen, da ich außer der Lage keine morphologischen Hinweise auf die Existenz dieses Urits finden kann.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

da die „Parameren" der Archaeognatha am Urit IX liegen (NIELSEN 1957: 39; DELANY 1959: 515; BIRKET-SMITH 1974: 27). Hingegen scheint auf Grund seiner Lage im Urit X der Aedoeagus der Coleoptera mit dem Phallus (Penis) der Archaeognatha und Zygentoma (NIELSEN 1957: 39; BIRKET-SMITH 1974: 31, 48f) homolog zu sein, wie es auch SNODGRASS (1963: 38; 54) vermutet. Nach BIRKET-SMITH (1974: 49, 64) ist dieser Penis ein Derivat der verschmolzenen Gonapophysen des Urits X. Der Vorschlag NIELSENS (1957: 54), nur Homologa der Gonapophysen des Urits IX der „Thysanura" als Parameren zu bezeichnen, widerspricht der Einführung dieses Terminus durch VERHOEFF (1893: 119) für die paarigen Apikalsklerite des Tegmen der Coleoptera, wenn wir diese als Derivate des Urits X betrachten.

Vorstehend wurden nur einige wenige Befunde aus der umfangreichen Literatur zum Thema angesprochen, die für die Klärung von Entsprechungen zwischen weiblichem und männlichem Genital von Bedeutung waren. Insbesondere wurde das vielfältige und kontroverse, zumeist hochspekulative morphologische Schrifttum (SCUDDER 1971; DEUVE 1993: 83ff) kaum berücksichtigt. Eine ausführliche Diskussion der phylogenetischen Ursprünge der männlichen und weiblichen Genitalsklerite kann erst im Rahmen einer zukünftigen vergleichenden Untersuchung der Kopulationsapparate der Lamellicornia erfolgen.

Als vorläufiges F a z i t des Vergleichs von männlicher und weiblicher Genitalmuskulatur bei *Melolontha* können folgende Hypothesen festgehalten werden:

– Aedoeagus und Vaginalpalpen sind Derivate unterschiedlicher Urite;

– Spiculum gastrale und Vaginalpalpen sind Derivate des Urits IX;

– der caudale Teil des Spiculum gastrale ist sternalen oder pleuralen Ursprungs;

– der Aedoeagus ist ein Derivat des Urits X (oder des Intersegmentalbereichs IX/X);

– die Bursa copulatrix ist ein Derivat des Urits x (oder, analog zum Aedoeagus, des Intersegmentalbereichs ix/x);

– Der weibliche Genitaltrakt besitzt keine dem Aedoeagus entsprechenden Sklerite.

12. Danksagung

Dank gebührt Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Zoologische Schausammlung der Universität Tübingen) für den Anstoß zur Beschäftigung mit der Genitalmorphologie sowie für seine wertvollen Ratschläge, die zu wichtigen Verbesserungen der vorliegenden Abhandlung führten. Prof. Dr. W. MAIER (Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen) stellte einen Arbeitsplatz zur Verfügung und unterstützte meine Arbeiten in jedweder Hinsicht. Diskussionen mit Dr. E. WEBER (Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Tübingen) brachten mich immer wieder zum Nachdenken. Wichtige Hinweise zu Beginn meiner Arbeit erhielt ich von Dipl.-Biol. S. RUHNAU (ehemals Tübingen). Herr A. KAJUDENKO (Moskau) und Frau G. KAJUDENKO (Berlin) übertrugen die russische Literatur ins Deutsche. Für sorgfältiges Korrekturlesen des Manuskriptes danke ich Herrn Dr. G. MICKOLEIT und Herrn PD Dr. C. MEIER-BROOK (Tropenmedizinisches Institut der Universität Tübingen) sowie Herrn Dr. habil. M. SCHMITT (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn). Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Promotionsstipendium des Landes Baden-Württemberg gefördert.

13. Literatur

ALLSOPP, P.G. (1993): Evidence for sex attraction in three species of Australian Canegrub Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). – Coleopts Bull., 47: 51–52; Natchez.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Allsopp, P.G. & Morgan, T.A. (1991): Male-male copulation in *Antitrogus consanguineus* (Blackburn) (Coleoptera: Scarabaeidae). – Austr. ent. Mag., **18**: 147–148; Greenwich, N.S.W.

Al-Sandouk, N.M. (1982): Gynandromorphism in *Cicindela caucasica* Adams (Cicindelidae: Coleoptera) from Iraq. – J. biol. Sci., **13**: 65–70; Baghdad.

Altum, [B.] (1891): Die Kiefer und der Maikäfer im Forstmeister-Bezirk Marienwerder-Osche. Denkschrift vom Königlichen Forstmeister Feddersen. – Z. Forst- Jagdwesen, **23**: 227–235; Berlin.

Andersen, K.T. (1931): Der linierte Graurüßler oder Blattrandkäfer *Sitona lineata* L. – Monogr. Pflanzensch., **6**: VII + 88 pp.; Berlin.

Baehr, M. (1976): Das Prothorakalskelett von *Atractocerus* (Lymexylonidae) und seine Bedeutung für die Phylogenie der Coleopteren, besonders der Polyphagen (Insecta: Coleoptera). – Zoomorph., **85**: 39–58; Berlin, etc.

Barton Browne, L. & Gilby, A.R. (1967): Biologically active secretions of insects. – Austr. J. Sci., **30**: 12–14; Sydney.

Berlese, A. (1909): Gli insetti loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. 1: Embriologia e morfologia. – XII + 1004 pp.; Milano (Società Editrice Libraria).

Bestmann, H.J. & Vostrowsky, O. (1988): Pheromones of the Coleoptera. – Pp. 95–183. – *In:* E.D. Morgan & N.B. Mandava (eds.): CRC Handbook of Natural Pesticides. **4**: Pheromones; Part A; Boca Raton (CRC Press).

Beutel, R.G. (1993): Phylogenetic analysis of Adephaga (Coleoptera) based on characters of the larval head. – Syst. Ent., **18**: 127–147; Oxford, etc.

Beutel, R.G. & Roughley, R.E. (1988): On the systematic position of the family Gyrinidae (Coleoptera: Adephaga). – Z. zool. Syst. EvolutForsch., **26**: 380–400; Hamburg & Berlin.

Bils, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. – Zoomorph., **84**: 113–193; Berlin, etc.

Birket-Smith, S.J.R. (1974): On the abdominal morphology of Thysanura (Archaeognatha and Thysanura s. str.). – Entomologica Scand. (Suppl.), **6**: 67 pp.; Copenhagen.

– (1984): Prolegs, legs and wings of insects. – Entomonograph, **5**: 128 pp.; Copenhagen.

Bitsch, J. (1979): Morphologie abdominale des Insectes. – Pp. 291–578. – *In:* P.-P. Grassé (éd.): Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome **8**. Insectes. Thorax, Abdomen. Fascicule 2; Paris (Masson).

Boas, J.-E.-V. (1893): Organe copulateur et accouplement du Hanneton. – Overs. Kong. Danske Videnskab. Selsk. Forh., **1892**: 239–261, Taf. 2.; København.

Bock, W.J. (1969): Discussion: The concept of homology. – Ann. N. Y. Acad. Sci., **167**: 71–73; New York.

– (1989): The homology concept: its philosophical foundations and practical methodology. – Zool. Beitr. (N. F.), **32**: 327–353; Berlin.

Bock, W.J. & von Wahlert, G. (1965): Adaption and the form-function complex. – Evolution, **19**: 269–299; Lawrence.

Böck, P. (Hrsg.) (1990): Romeis. Mikroskopische Technik. 17. Aufl. – 697 pp.; München, Wien & Baltimore (Urban und Schwarzenberg).

Bronn, H.G. (1850): Neue Encyklopädie der Wissenschaften und Künste. Für die deutsche Nation. **3** (1a) Allgemeine Zoologie. IV + 512 pp.; Stuttgart (Franckh).

Bürnheim, P.F. (1978): O edeago na sistemática de passalídeos americanos (Coleoptera: Passalidae). – Acta amazon., 8(1) (Supl. 2): 60 pp.; Manaus.

Burchard, M. (1988): Biologische Beobachtungen anläßlich der Massenvermehrung des Waldmaikäfers (*Melolontha hippocastani* F.) 1987 im Forstbezirk Karlsruhe-Hardt. – Mitt. Forstl. Versuchs- ForschAnst. Bad.-Württ., **132** (Versuch zur Bekämpfung des Waldmaikäfers *Melolontha hippocastani* F. (Coleoptera, Scarabaeidae) im Frühjahr 1987 im Forstbezirk Karlsruhe-Hardt): 33–76; Freiburg i.Br.

Chadima, J. (1872): Ueber die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen äusseren Sexualorganen der Orthoptera Saltatoria Latr. – Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, **1872**: 25–33, 1 Taf.; Graz.

Clair, D.J. & Kramer, V.L. (1989): Japanese Beetle. – Pp. 89–107. – *In:* D.L. Dahlsten, R. Garcia & H. Lorraine (eds.): Eradication of exotic pests; New Haven (Yale University Press).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

COATES, M.I. (1993): Ancestors and homology (the origin of the tetrapod limb). – Acta biotheor., **41**: 411–424; Dordrecht.

COUTURIER, A. & ROBERT, P. (1956): Observations sur *Melolontha hippocastani* F. – Annls Épiph., **3**: 431–450; Paris.

– & – (1958): Recherches sur les migrations du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.). – Annls Épiph., **9**: 257–328; Paris.

CRAMPTON, G.C. (1942): The external morphology of the Diptera. – Bull., St. geol. nat. Hist. Surv., St. Connecticut, **64**: 10–165; Hartford.

CROWSON, R.A. (1981): The biology of the Coleoptera. – XII + 802 pp.; London (Academic Press).

DAWSON, P.S., SOKOLOFF, A. & RODRIGUEZ, P. (1965): A sexual aberration in the Red Rust Flour Beetle, *Tribolium castaneum* (Coleoptera : Tenebrionidae). – Pan-Pacif. Entomologist, **41**: 13–16; San Francisco.

DELANY, M.J. (1959): The life histories and ecology of two species of *Petrobius* Leach, *P. brevistylis* and *P. maritimus*. – Trans. R. Soc. Edinburgh, **63**: 501–533; Edinburgh.

DE PINNA, M.C.C. (1991): Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. – Cladistics, **7**: 367–394; Westport.

DERMIGNY, [P.] (1877): Observations sur le Hanneton. – Bull. Soc. linn. Nord Fr., **3**: 266–267; Amiens.

DEUVE, T. (1988): Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres Insectes Holométaboles ? – Nouv. Revue Ent. (N. S.), **5**: 21–34; Paris.

– (1992): Origine segmentaire des genitalia ectodermiques mâles et femelles des Insectes. Données nouvelles apportées par un gynandromorphe de Coléoptère. – C. r. Acad. Sci., (3), **314**: 305–308; Paris.

– (1993): L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga. – Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris (Zool.), **155**: 184 pp.; Paris.

D'HOTMAN, D. & SCHOLTZ, C.H. (1990a): Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera). – Entomology Mem. Dep. Agric. Dev., Repub. S. Afr., **77**: III + 51 pp.; Pretoria.

– & – (1990b): Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). – Elytron, **4**: 3–39; Barcelona.

DIMITRIU, F.L. (1935): Contribuţiuni la biologia cetonidului *Epicometis (Tropinota) hirta* Poda. – Anal. Inst. Cerc. agron. Rom., **7**: 209–232; Bucureşti.

DOBRŽANSKIJ, F.G. (1930): Issledovanija nad interseksami i superseksami u *Drosophila melanogaster*. – Izv. Bjuro Genet., **8**: 91–158; Moskva.

DOMEK, J.M. & JOHNSON, D.T. (1987): Evidence of a sex pheromone in the green June beetle, *Cotinis nitida* (Coleoptera: Scarabaeidae). – J. ent. Sci., **22**: 264–267; Savannah.

DUFOUR, L. (1844): Anatomie générale des Diptères. – Annls Sci. nat. (Zool.) (3), **1**: 244–264; Paris.

DUPUIS, C. (1950): Origine et développement des organes génitaux externes des mâles d'insectes. – Année biol., **26**: 21–36; Paris.

– (1993): Permanence et actualité de la systématique – III. Regards épistémologique sur la taxinomie cladiste. Adresse à la XIe Session de la WILLI HENNIG Society (Paris 1992). – Cah. Nat. (N. S.), **48**: 29–53; Paris.

EBERHARD, W.G. (1985): Sexual selection and animal genitalia. – X + 244 pp.; Cambridge & London (Harvard University Press).

– (1991): Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. – Biol. Rev. Cambr. philos. Soc., **66**: 1–31; Cambridge.

– (1992): Species isolation, genital mechanics, and the evolution of species-specific genitalia in three species of *Macrodactylus* beetles (Coleoptera, Scarabeidae [sic!], Melolonthinae). – Evolution, **46**: 1774–1783; Lawrence.

– (1993a): Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). – J. nat. Hist., **27**: 683–717; London.

– (1993b): Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macrodactylus* (Coleoptera Scarabaeidae Melolonthinae). – Ethol., Ecol. & Evol., **5**: 19–63; Firenze.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

EDMONDS, W.D. (1974): Internal anatomy of *Coprophanaeus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). – Int. J. Insect Morph. Embryol., **3**: 257–272; New York.

EDWARDS, J.G. (1950): Amphizoidae (Coleoptera) of the World. – Wasmann J. Biol., **8**: 303–332; San Francisco.

EHRENSPERGER, P.C. (1983): Die Entwicklung der bisexuellen Anlage der Genitalien und Analien, untersucht an verschiedenen Geschlechtsmutanten der Taufliege *Drosophila melanogaster*. – Mitt. Aarg. naturf. Ges., **30**: 144–237; Aarau.

ELDER, H.Y. (1975): Muscle Structure. – Pp. 1–74. – *In:* P.N.R. USHERWOOD (ed.): Insect Muscle; London etc. (Academic Press).

EMMERT, W. (1972): Entwicklungsleistungen abdominaler Imaginalscheiben von *Calliphora erythrocephala* (Insecta, Diptera). Experimentelle Untersuchungen zur Morphologie des Abdomens. – Wilhelm Roux' Arch. EntwMech. Org., **169**: 87–133; Berlin.

EPPER, F. & NÖTHIGER, R. (1982): Genetic and developmental evidence for a repressed genital primordium in *Drosophila melanogaster*. – Devl Biol., **94**: 163–175; New York, etc.

ESCHERICH, K. (1923): Die Forstinsekten Mitteleuropas. Ein Lehr- und Handbuch. 2. Spezieller Teil. Erste Abteilung. [. . .]. – XII + 664 pp.; Berlin (Parey).

EVANS, M.E.G. (1961): The muscular and reproductive systems of *Atomaria ruficornis* (Marsham) (Coleoptera, Cryptophagidae). – Trans. R. Soc. Edinburgh, **64**: 297–399; Edinburgh.

FÉRÉ, C. (1898): Expériences relatives aux rapports homosexuels chez les hannetons. – C. r. hebd. Séanc. Mém. Soc. Biol., (10) **5**: 549–551; Paris.

FIORI, G. (1954): Morfologia addominale, anatomia ed istologia degli apparati genitali di „*Pimelia angulato Confalonierii*" Grid. (Coleoptera Tenebrionidae) e formazione dello spermatoforo. – Boll. Ist. Ent., Bologna, **20**: 377–422; Bologna.

FLEMING, W.E. (1972): Biology of the Japanese beetle. – Tech. Bull., Agric. Res. Serv., U. S. Dep. Agric., **1449**: 129 pp.; Washington, D.C.

FOUDRAS, A.C.M.E. (1860): Altisides. – Annls Soc. linn. Lyon (N. S.), **6** (1859): 137–384; Lyon.

FRANCKE-GROSMANN, H. (1951): Über Kopulation, Eiablage und Gelbkörperbildung beim Riesenbastkäfer *Dendroctonus micans* Kug. – Verh. dt. Ges. angew. Ent., **11**: 142–153; Berlin.

FRANZ, J.M. (1958): Studies on *Laricobius erichsonii* Rosenh. (Coleoptera: Derodontidae) a predator on chermesids. Part II. External anatomy. – Entomophaga, **3**: 165–196; Paris.

FÜRSCH, H. (1973): Synonymie der äußeren männlichen Geschlechtsorgane der Coccinelliden (Col.). – NachrBl. bayer. Ent., **22**: 44–49; München.

GADEAU DE KERVILLE, H. (1896): Perversion sexuelle chez des Coléoptères mâles. – Bull. Soc. ent. Fr., **1896**: 85–87; Paris.

– (1900): L'accouplement des Coléoptères. – Bull. Soc. ent. Fr., **1900**: 101–107; Paris.

GAEDE, H.M. (1815): Beyträge zur Anatomie der Insekten. – 34 pp., 2 Taf.; Altona (Hammerich).

GAUSS, R. (1966): Cyclopie bei *Pleolophus brachypterus* (Grav.) (Hym. Ichneum.), Gynander von *Polistes gallicus* (Linné) (Hym. Vesp.) und Kopulations-Anomalie von *Melolontha melolontha* (Linné) (Col. Lamellic.). – Dt. ent. Z. (N. F.), **13**: 291–294; Berlin.

GOLDSCHMIDT, R. (1927): Weitere morphologische Untersuchungen zum Intersexualitätsproblem. – Z. wiss. Biol. (Abt. A: Z. Morph. Ökol. Tiere), **8**: 63–95; Berlin.

GREGORY, G.E. (1970): Silver staining of insect central nervous system by Bodian Protargol method. – Acta zool., **51**: 169–178; Stockholm.

GREGORY, G.E., GREENWAY, A.R. & LORD, K.A. (1980): Alcoholic Bouin fixation of insect nervous systems for Bodian silver staining. I. Composition of 'aged' fixative. – Stain Techn., **55**: 143–149; Baltimore.

GRODNER, M.L. & STEFFENS, W.L. (1978): Evidence of a chemotactic substance in the spermathecal gland of the female boll weevil (Coleoptera: Curculionidae). – Trans. Am. micr. Soc., **97**: 116–120; Columbus.

GUPTA, A.P. (1966): External genitalia of Meloidae (Coleoptera). I. The genitalia and their musculature in *Lytta vulnerata*. – Ann. ent. Soc. Am., **59**: 736–746; College Park.

HABECK, D.H. (1964): Notes on the biology of the Chinese Rose Beetle, *Adoretus sinicus* Burmeister in Hawaii. – Proc. Hawaiian ent. Soc., **18**: 399–403; Honolulu.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von CHARLES DARWIN reformirte Descendenz-Theorie. 1. Allgemeine Anatomie der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entwickelten Formen der Organismen, begründet durch die Descendenz-Theorie. – XXXII + 574 pp., 2 Taf.; Berlin (Reimer).

HARDY, R.J. (1981): Some aspects of the biology and behaviour of *Adoryphorus couloni* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). – J. Austr. ent. Soc., **20**: 67–74; Brisbane.

HARNISCH, W. (1915): Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Ein Beitrag zur Phylogenie des Copulationsapparates der Käfer. – Z. wiss. Zool., **114**: 1–94, Taf. 1; Leipzig.

HAUSER, G. (1880): Physiologische und histiologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. – Z. wiss. Zool., **34**: 367–403, Taf. 17–19; Leipzig.

HEBERDEY, R. (1928): Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates der Coleopteren. – Z. wiss. Biol. (Abt. A: Z. Morph. Ökol. Tiere), **10**: 533–575, Taf. XIV-XV; Berlin.

HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. – 246 pp.; Berlin & Hamburg (Parey).

HIEKE, F. (1966): Vergleichende funktionelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitoanalkomplexes. – Dt. ent. Z. (N. F.), **13**: 1–168; Berlin.

– (1971): Die Evolution des 9. Abdominalsegmentes bei den Lamellicornia (Coleopteren). – Proc., XIII Int. Congr. Ent., Moscow, 2–9 August, 1968, **1**: 252; Moskva.

HORSFALL, W.R. & ANDERSON, J.F. (1963): Thermally induced genital appendages on mosquitoes. – Science, **141**: 1183–1184; Washington, D.C.

HOYT, C.P., OSBORNE, G.O. & MULCOCK, A.P. (1971): Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. – Nature, **230**: 472–473; London.

HURPIN, B. (1962): Super-famille des Scarabaeoidea. – Pp. 24–204. – *In:* A.S. BALACHOWSKY (éd.): Entomologie appliquée à l'agriculture. Traité. Tome 1. Coléoptères. 1. Volume. Caraboidea-Staphylinoidea-Hydrophiloidea Scarabaeoidea-Dascilloidea-Cantharoidea Bostrychoidea-Cucujoidea-Phytophagoidea (Cerambycidae et Bruchidae). – Paris (Masson).

IABLOKOFF-KHNZORIAN, S.M. (1977): Über die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). – Ent. Abh., St. Mus. Tierk. Dresden, **41**: 135–200; Leipzig.

IUGA, V.G. & ROŞCA, A. (1962): La morphologie de l'apex abdominal chez les Cerambycidae (Col.), comparé à celui des hyménoptères. – Trav. Mus. Hist. nat. „Gr. Antipa", **3**: 101–156; Bucarest.

– & – (1966): Morphologie du sommet abdominal des caraboïdes, comparé à celui des coléoptères avec ovipositeur. – Trav. Mus. Hist. nat. „Grigore Antipa", **6**: 171–226; Bucureşti.

IVAŠČENKO, I.I., OLEŠČENKO, I.N., ADAMENKO, E.A. & PLEŠKOVA, V.S. (1972): Polovoi attraktant aprel'skogo chrušča *Rhizotrogus aequinoctialis*. – Zool. Ž., **51**: 144–146; Moskva.

JACOBSON, M. (1965): Insect sex attractants. – XI + 154 pp.; New York etc. (Interscience Publishers).

– (1972): Insect sex pheromones. – XII + 382 pp.; New York & London (Academic Press).

JANCKE, O. (1928): Beiträge zur Biologie und Bekämpfung des Maikäfers. – Z. angew. Ent., **13**: 97–107; Berlin.

JEANNEL, R. (1941): L'isolement, facteur de l'évolution. – Revue fr. Ent., **8**: 101–110; Paris.

– (1955): L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des coléoptères. – Publ. Mus. natn. Hist. nat., **16**: 155 pp.; Paris.

JEANNEL, R. & PAULIAN, R. (1944): Morphologie abdominale des coléoptères et systématique de l'ordre. – Revue fr. Ent., **11**: 65–110; Paris.

JOHANNESSON, J. (1975): Some aspects of the biology of adult black beetles, *Heteronychus arator*, Fabr. (Coleoptera, Scarabaeidae). – Thesis, Master of Science in Zoology, University of Auckland; XII + 130 pp. [unveröffentlicht; bei der Bibliothek der University of Auckland erhältlich]

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

KASTON, B.J. (1936): The morphology of the elm bark beetle, *Hylurgopinus rufipes* (Eichhoff). – Bull., Connecticut agric. Exp. Stn, **387**: 613–650; New Haven.

KÉLER, S. VON (1955): Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. – 679 pp., 33 Taf.; Berlin (Akademie-Verlag).

– (1963): Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie. 3. Aufl. – XVI + 774 pp., 33 Taf.; Berlin (Akademie-Verlag).

KELLER, S. (1984): Was ist mit dem Maikäfer los? – Kosmos, **80**(5): 34–41; Stuttgart.

– (1986): Biologie. – Pp. 12–24. – *In:* R. BÜCHI, E. KELLER, S. KELLER, W. MEIER, A. STAUB & T. WILDBOLZ: Neuere Erkenntnisse über den Maikäfer. – Beih. Mitt. Thurgau. naturf. Ges.; Frauenfeld.

KERSCHNER, T. (1913): Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von *Tenebrio molitor* L. – Zool. Jb. (Abt. Anat.), **36**: 337–373; Jena.

KLEMM, M. (1929): Beitrag zur Morphologie und Biologie der *Epilachna chrysomelina* Fabr. (Coleopt.). – Z. wiss. InsektBiol., **24**: 231–251, Taf. II-IV; Berlin-Hermsdorf.

KRAATZ, G. (1881): Ueber die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Art-Unterscheidung. – Dt. ent. Z., **25**: 113–126; Berlin.

KRATOCHVÍL, J., LANDA, V., NOVÁK, K. & SKUHRAVÝ, V. (1953): Chrousti a boj s nimi. – 156 pp.; Praha (Nakladatelství Československé Akademie Věd).

KRELL, F.-T. (1992): Verschmelzung von Antennomeren (Symphysocerie) als Regelfall bei *Temnorhynchus repandus* Burmeister, 1847, sowie phylogenetische, taxonomische, faunistische und nomenklaturische Anmerkungen zu diversen Taxa dieser Gattung (Coleoptera. Scarabaeoidea, Melolonthidae, Dynastinae, Pentodontini). – Dt. ent. Z. (N. F.), **39**: 295–367; Berlin.

KROEGER, H. (1959): The genetic control of genital morphology in *Drosophila*. A study of the external genitalia of sex mosaics. – Wilhelm Roux' Arch. EntwMech., **151**: 301–322; Berlin.

KUSNEZOV, N.J. (1926): The morphology of the copulatory structures in some cases of gynandromorphism in Lepidoptera. – Biol. Bull., **51**: 245–256; Woods Hole.

LABOULBÈNE, A. (1859): Examen anatomique de deux *Melolontha vulgaris* trouvés accouplés et paraissant du sexe male. – Annls Soc. ent. Fr., (3) **7**: 567–570; Paris.

LANDA, V. (1960a): Origin, development and function of the spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). – Čas. Čs. Spol. ent., **57**: 297–316, Taf. 1–6.; Praha.

– (1960b): New findings in the development of the spermatophore of *Melolontha melolontha* L. – Verh., 11. Int. Kongr. Ent., **1**: 355–357; Wien.

– (1960c): Development and function of imaginal male reproductive organs of the chockchafer *Melolontha melolontha* L. – Pp. 111–114.– *In*: HRDÝ, I. (ed.): The ontogeny of insects. Acta symposii de evolutione insectorum Praha 1959. Prague (Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences).

– (1961a): Use of an artificial spermatophore in the study of activation of spermatozoa and development of spermatophores in the cockchafer. – Nature, **190**: 935–936; London.

– (1961b): Experiments with an artificial spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). – Čas. Čs. Spol. ent., **58**: 297–301, 2 Taf.; Praha.

LANG, V. (1947): O mnohotvárnosti pigidia chrousta obecného. – Ent. Listy, **10**: 56–58; Brno.

LAWRENCE, J.F. & BRITTON, E.B. (1991): Coleoptera (Beetles). – Pp. 543–683. – *In:* Division of Entomology, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (ed.): The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2. ed. Vol. **2**. Carlton, Victoria (Melbourne University Press).

LAWRENCE, J.F. & NEWTON, A.F. (1995): Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). – Pp. 779–1006. – *In:* J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.): Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of ROY A. CROWSON. 2. Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).

LEAL, W.S., MATSUYAMA, S., KUWAHARA, Y., WAKAMURA, S. & HASEGAWA, M. (1992): An amino acid derivative as the sex pheromone of a Scarab Beetle. – Naturwiss., **79**: 184–185; Berlin.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

LEAL, W.S., SAWADA, M., MATSUYAMA, S., KUWAHARA, Y. & HASEGAWA, M. (1993): Unusual periodicity of sex pheromone production in the large black chafer *Holotrichia parallela*. – J. chem. Ecol., **19**: 1381–1391; New York.

LECATO, G.L. & PIENKOWSKI, R.L. (1973): Insemination and sperm storage in the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae). – Int. J. Insect Morph. Embryol., **2**: 257–263; New York.

LE LAGADEC, M.D. (1989): Phylogenetic significance of the external male genitalia in the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera). – Proc., 7th Ent. Congr. Ent. Soc. Sth. Afr., Pietermaritzburg, 10–13 July, 1989: 83; Pretoria.

LINSENMAIR, K.E. (1969): Anemomenotaktische Orientierung bei Tenebrioniden und Mistkäfern (Insecta, Coleoptera). – Z. vergl. Phys., **64**: 154–211; Berlin.

LITTLEFIELD, C.L. & BRYANT, P.J. (1979): Sexual homologies and intercalation between parts of the male and female genital discs of *Drosophila melanogaster*. – Dev. Biol., **70**: 180–194; New York.

LUPO, V. (1949): Studio biologico sull'*Anomala ausonia* var. *neapolitana* Reitt. – Boll. Lab. Ent. agr. „Filippo Silvestri", **9**: 78–110; Portici.

LYNGNES, R. (1956): Asymmetrical genital segments in *Hylecoetus dermestoides* L. (Col.). – Norsk ent. Tidsskr., **10**: 31–36; Oslo.

MACHATSCHKE, J.W. (1962): Bemerkungen zum System der Coleoptera. – Ber. 9. Wandervers. dt. Ent.: 121–137; Berlin.

MAHAL, M.S., SINGH, R. & SINGH, B. (1991): Mating behaviour of white grub, *Holotrichia consanguinea* Blanchard and its use as an index of population estimation. – J. Insect Sci., **4**: 27–31; Ludhiana.

MAIER, W. (1994): Erkenntnisziele einer organismischen Biologie – Unter besonderer Berücksichtigung der Strukturforschung. – Pp. 67–100. – *In:* W. MAIER & T. ZOGLAUER (Hrsg.): Technomorphe Organismuskonzepte. Modellübertragung zwischen Biologie und Technik; Stuttgart-Bad Cannstatt (Frommann-Holzboog).

MAO, YING-TOU (1935): Morphology and anatomy of the scarabaeid beetle. – Peking nat. Hist. Bull., **9**: 299–323, Taf. I-V; Peking.

MATSUDA, R. (1976): Morphology and evolution of the insect abdomen with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics. – VIII + 534 pp.; Oxford etc. (Pergamon Press).

MAZE, . . . (1884): Quelques observations sur les hannetons. – J. offic. Rép. franç., **16**: 2102–2103; Paris.

MENDOZA, C.E. & PETERS, D.C. (1968): Morphology and histology of the reproductive systems of adult Southern Corn Rootworm. – Ann. ent. Soc. Am., **61**: 1279–1284; College Park.

MENEES, J.H. (1963): Embryonic and postembryonic homologies of insect genitalia as revealed in development of male and female reproductive systems of the European Chafer, *Amphimallon majalis* Razoumowski (Coleoptera: Scarabaeidae). – Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn, **381**: 60 pp.; Ithaca.

METCALFE, M.E. (1933): The structure and development of the reproductive system in the Coleoptera with notes on its homologies. – Q. J. micr. Sci., **75**: 49–129, Taf. 7–10; London.

MICKOLEIT, G. (1973): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). – Z. Morph. Tiere, **74**: 37–64; Berlin.

MOLLENHAUER, D. (1970): Betrachtungen über Bau und Leistung der Organismen 1. Teil: Begriffliches, Terminologisches, Sprachliches und einige Erläuterungen dazu. – Aufs. Reden Senck. naturf. Ges., **19**: 55 pp.; Frankfurt a.M.

MUIR, F. (1915): Notes on the ontogeny of the genital tubes in Coleoptera. – Psyche, **22**: 147–152, Taf. XII; Cambridge.

– (1918): Notes on the ontogeny and morphology of the male genital tube in Coleoptera. – Trans. R. ent. Soc. Lond., **1918**: 223–229, Taf. X; London.

NAGASHIMA, T. (1991): Postembryonic development and homology of external genitalia in *Galloisiana nipponensis* (Caudell et King) (Notoptera: Grylloblattidae). – Int. J. Insect Morph. Embryol., **20**: 157–168; Oxford.

NECKER, N.J. DE (1790): Phytozoologie philosophique, dans laquelle on démontre comment le nombre des genres & des especes, concernant les animaux & les végétaux, a été limité &

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

fixé par la nature; avec les moyens de donner l'histoire la plus complette & la plus parfaite de ces corps organisés différens, selon la découverte du système naturel. – 16 + 78 pp.; Neuwied sur le Rhin (Société typographique).

NELSON, G. (1994): Homology and systematics. – Pp. 101–149. – *In:* B.K. HALL (ed.): Homology. The hierarchical basis of comparative biology; San Diego, etc. (Academic Press.)

NICHOLS, S.W. (1986): Early history of the use of genitalia in systematic studies of Coleoptera. – Quaest. ent., **22**: 115–141; Edmonton.

– (1989): The TORRE-BUENO glossary of entomology. Revised edition of a glossary of entomology by J. R. DE LA TORRE-BUENO including supplement A by GEORGE S. TULLOCH. – XVII + 840 pp.; New York (N. Y. Ent. Soc., Am. Mus. Nat. Hist.).

NIELSEN, A. (1957). On the evolution of the genitalia in male insects. – Ent. Medd., **28**: 27–57; København.

NIKLAS, O.F. (1970): Die Variabilität einiger Artmerkmale von *Melolontha melolontha* (Linnaeus) und *M. hippocastani* Fabricius (Coleoptera: Lamellicornia: Melolonthidae). – NachrBl. Dt. Pflanzenschutzd., **22**: 182–189; Stuttgart.

– (1974): Familienreihe Lamellicornia, Blatthornkäfer. – Pp. 85–129. – *In:* W. SCHWENKE (Hrsg.): Die Forstschädlinge Europas. Ein Handbuch in fünf Bänden. **2**: Käfer. – Hamburg, Berlin (Parey).

NOEL, P. (1895): Les accouplements anormaux chez les insectes. – Misc. ent., **3**: 114; Narbonne.

NÖTHIGER, R., DÜBENDORFER, A. & EPPER, F. (1977): Gynandromorphs reveal two separate primordia for male and female genitalia. – Wilhelm Roux' Arch. dev. Biol., **181**: 367–373; Berlin.

NONVEILLER, G. (1958): O ponašanju nesparene ženke malih gundelja sa osvrtom na funkciju dodatnih žlezda ženskog polnog aparata. – Zašt. bilja, **49/50**: 175–181; Beograd.

– (1960): Biološke odlike imaga malih gundelja (tribus Rhizotrogini, fam. Scarabaeidae, Coleoptera) sa posebnim osvrtom na njegovo rojenje. – Biblioteka Arhiva za Poljoprivredne Nauke, **16**: 128 pp.; Beograd.

– (1965): Monographie der Gattung *Miltotrogus* (Col. Melolonth.). – Ent. Arb. Mus. G. Frey, **16**: 5–105; Tutzing.

ORMANCEY, [P.] (1848): De l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères. – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., **27**: 606–608; Paris.

– (1849): Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les coléoptères. – Annls Sci. nat., Zool., (3) **12**: 227–242, Taf. 4; Paris.

OWEN, R. (1843): Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of surgeons in 1843. – 392 pp.; London (Longman, Brown, Green, and Longmans).

PATTERSON, C. (1982): Morphological characters and homology. – Syst. Assoc. spec. Vol., **21** (JOYSEY, K.A. & FRIDAY, A.E. (eds.): Problems of phylogenetic reconstruction): 21–74.

PAULIAN, R. (1988): Biologie des coléoptères. – XI + 719 pp.; Paris (Lechevalier).

PESCHKE, K. (1978): Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kopulation von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera, Staphylinidae). – Zoomorph., **89**: 157–184; Berlin, etc.

PETERS, D.S., MOLLENHAUER, D. & GUTMANN, W.F. (1971): Bau, Konstruktion und Funktion des Organismus. – Natur Mus., **101**: 208–218; Frankfurt a. M.

PIC, M. (1907): Notes entomologiques variées. – Bull. Soc. Hist. nat. Autun, **20**: 114–117; Autun.

RASPAIL, X. (1893): Contribution à l'histoire naturelle du hanneton (*Melolontha vulgaris*). Moeurs et reproduction. – Mém. Soc. zool. Fr., **6**: 202–213; Paris.

– (1896): Obsérvations complémentaires sur la ponte et les moeurs du hanneton. – Mém. Soc. zool. Fr., **9**: 331–348; Paris.

REEKER, H. (1907): Wie erfolgt die Begattung des Maikäfers? – Zool. Beob., **43**: 157–158; Frankfurt a.M.

REIF, W.-E., THOMAS, R.D.K. & FISCHER, M.S. (1985): Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution. Dedicated to A. SEILACHER in honour of his 60. birthday. – Acta biotheor., **34**: 233–248; Dordrecht.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

RIEPPEL, O. (1992): Homology and logical fallacy. – J. evolut. Biol., **5**: 701–715; Basel.

RITTERSHAUS, K. (1927): Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. (Coleopt.). – Z. wiss. Biol. (Abt. A: Z. Morph. Ökol. Tiere), **8**: 271–408; Berlin.

RODRÍGUEZ, V. (1994): Function of the spermathecal muscle in *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). – Phys. Ent., **19**: 198–202; Oxford.

RÖSEL, A.J. (1749): Die zu der monatlich herauskommenden Insecten-Belustigung gehörige Sammlung derer Erd-Kefer hiesiges Landes. Erste Klasse. In welcher nicht nur allein verschiedene hiesige, insbesondere so genannte Erd-Kefer nach ihrem Ursprung und andern wunderbaren Eigenschaften aus eigener Erfahrung, sondern auch einige ausländische zu dieser Classe gehörige, beschrieben, und in accuraten, sauber illuminirten Kupferstichen, nach dem Leben abgebildet, dargestellet werden. – 24 + 72 pp., 9 Taf. – *In:* A.J. RÖSEL (1749): Der monatlich-herausgegebenen Insecten-Belustigung Zweyter Theil, welcher acht Classen verschiedener sowohl inländischer/ als auch eniger ausländischer Insecte enthält: Alle nach ihrem Ursprung, Verwandlung und andern wunderbaren Eigenschaften, gröstenteils aus eigener Erfahrung beschrieben, und in sauber illuminirten Kupfern, nach dem Leben abgebildet. Nürnberg (Verfasser).

RÜCKER, W.H. (1994): Über die Zucht von Latridiiden (Col., Latridiidae). – Mitt. ArbGem. rhein. Kol., **4**: 59–63; Bonn.

SCHÄFER, R. (1954): Zur Kenntnis der Anatomie, Physiologie und Ökologie des Brachkäfers, *Rhizotrogus aestivus* Oliv. (Col. Lam.). – Z. angew. Ent., **35**: 381–424; Berlin.

SCHEERPELTZ, O. (1934): Der Maikäfer. – Brehm-Bücher, **16**: 32 pp.; Berlin.

SCHMITT, M. (1989): On the phylogenetic position of the Bruchidae within the Chrysomeloidea (Coleoptera). – Entomography, **6**: 531–537; Sacramento.

SCHNEIDER, F. (1952): Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. – Mitt. schweiz. ent. Ges., **25**: 269–340, 2 Taf.; Schaffhausen.

SCHOLTZ, C.H. (1990): Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera). – J. nat. Hist., **24**: 1027–1066; London.

SCHOLTZ, C.H. & CHOWN, S.L. (1995): The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. – Pp. 355–374. – *In:* J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.): Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of ROY A. CROWSON. **1**. Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).

SCHUCH, K. (1935): Beobachtungen über die Biologie des Maikäfers. – Arb. phys. angew. Ent., **2**: 157–174; Berlin-Dahlem.

SCHÜPBACH, T., WIESCHAUS, E. & NÖTHIGER, R. (1978): The embryonic organization of the genital disc studied in genetic mosaics of *Drosophila melanogaster*. – Wilhelm Roux's Arch. dev. Biol., **185**: 249–270; Berlin.

SCHUSTER, J.C. (1975): A comparative study of copulation in Passalidae (Coleoptera): new positions for beetles. – Coleopts Bull., **29**: 75–81; Gainsville.

SCHWERDTFEGER, F. (1928): Untersuchungen über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsorgans von *Melolontha melolontha* L. während der Schwärmzeit. – Z. angew. Ent., **13**: 267–300; Berlin.

SCUDDER, G.G.E. (1971): Comparative morphology of insect genitalia. – Annu. Rev. Ent., **16**: 379–406; Palo Alto.

SHARP, D. & MUIR, F. (1912): The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. – Trans. ent. Soc. Lond., **1912**: 477–642, Taf. 42–78; London.

SIEBOLD, C.T. VON (1837): Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere. – Arch. Anat. Physiol. wiss. Med., **1837**: 381–439, Taf. 20; Leipzig.

SINGH PRUTHI, H. (1924): On the post-embryonic development and homologies of the male genital organs of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). – Proc. zool. Soc. Lond., **1924**: 857–868, Taf. 1–3; London.

– (1925): Homologies of the genital ducts of insects. – Nature, **115**: 763; London.

SMITH, E.L. (1969): Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. Origin and relationships to other appendages. – Ann. ent. Soc. Am., **62**: 1051–1079; College Park.

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

SMITH, J.B. (1889): Notes on the species of *Lachnosterna* of temperate North America, with descriptions of new species. – Proc. U. S. natn. Mus., **11**: 481–525, Taf. 48–60; Washington, D.C.

SNODGRASS, R.E. (1933): Morphology of the insect abdomen. Part II. The genital ducts and the ovipositor. – Smiths. misc. Coll., **89**(8): 148 pp.; Washington, D.C.

– (1935): Principles of insect morphology. – IX + 667 pp.; New York & London (McGraw Hill).

– (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. – Smiths. misc. Coll., **135**(6): 60 pp.; Washington, D.C.

– (1963): A contribution toward an encyclopedia of insect anatomy. – Smiths. misc. Coll., **146**(2): V + 48 pp.; Washington, D.C.

STEIN, F. (1847): Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten in Monographien bearbeitet. Erste Monographie. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. – VIII + 139 pp., 9 Taf.; Berlin (Duncker und Humblot).

STEVENS, P.F. (1984): Homology and phylogeny: Morphology and systematics. – Syst. Bot., **9**: 395–409; Tallahassee.

STRAUS-DURCKHEIM, H. (1828): Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (Hanneton), donnée comme exemple de l'organisation des coléoptères. – XIX + 435 pp. [Textband]; 36 pp., 20 Taf. [Tafelband]; Paris & Strasbourg (Levrault); Bruxelles (Librairie parisienne).

STRINGER, I.A.N. (1988): The female reproductive system of *Costelytra zealandica* (White) (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). – N. Z. J. Zool., **15**: 513–533; Wellington.

– (1990): The male reproductive system of *Costelytra zealandica* (White)(Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae. – N. Z. J. Zool., **17**: 323–339; Wellington.

SUCKOW, [F.W.L.] (1823): Ueber die Natur des Maykäfers (*Melolontha vulgaris* Fabr.). – Verh. Großherzogl. Bad. landw. Ver. Ettlingen, **3**: 149–159, 3 Taf. [Erschien auch als Monographie: SUKOW, [F.W.L.] (1824): Naturgeschichte des Maykäfers. (*Melolontha vulgaris* Fabr.). 36 pp., 3 Taf.; Carlsruhe und Baden (Marr).]

SWAMMERDAMM, J. (1737): Biblia naturae; sive historia insectorum, in classes certas redacta, nec non exemplis, et anatomico variorum animalculorum examine, aeneisque tabulis illustrata. Omnia Lingua Batava, Auctori vernacula, conscripta. Tom. 1. Leydae (Severinum, Vander Aa, Vander Aa).

– (1738): Dito Tom. 2.

SZABAD, J. & NÖTHIGER, R. (1992): Gynandromorphs of *Drosophila* suggest one common primordium for the somatic cells of the female and male gonads in the region of abdominal segments 4 and 5. – Development, **115**: 527–533; Cambridge.

TANDON, G.N. (1970): On the morphology and musculature of the male reproductive organs of *Dermestes maculatus* DeGeer (Coleoptera: Dermestidae). – Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), **45**: 160–168; London.

TASHIRO, H. (1987): Turfgrass insects of the United States and Canada. – XIV + 391 pp., 64 Taf.; Ithaca, London (Cornell University Press).

TASHIRO, H., GYRISCO, G.G., GAMBRELL, F.L., FIORI, B.J. & BREITFELD, H. (1969): Biology of the European Chafer *Amphimallon majalis* (Coleoptera Scarabaeidae) in northeastern United States. – Bull., N. Y. St. agric. Exp. Stn, **828**: 71 pp.; Geneva.

THILO, O. (1899): Sperrvorrichtungen im Tierreiche. – Biol. Centralbl., **19**: 504–517; Leipzig.

THORNHILL, R. (1983): Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. – Am. Nat., **122**: 765–788; Chicago.

TIPPMANN, F.F. (1964): Biologische Beobachtungen an Lamellicorniern. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, **60**: 47–67; Krefeld.

TRAVIS, B.V. (1939): Habits of the June beetle, *Phyllophaga lanceolata* (Say) in Iowa. – J. econ. Ent., **32**: 690–693; Columbus.

TUXEN, S.L. (1969): Nomenclature and homology of genitalia in insects. – Mem. Soc. ent. it., **48**: 6–16; Genova.

– (ed.) (1970): Taxonomist's glossary of genitalia in insects. 2. edition. – 359 pp.; Copenhagen (Munksgaard).

download Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

URAL, İ. (1968) Karadeniz fındıklarında zarar yapan mayıs böceği (*Melolontha melolontha*) üzerinde araştırmalar. – Bitiki Koruma Bült., **8**: 3–38; Ankara.

VERHOEFF, C. (1893): Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandschaft derselben. – Dt. ent. Z., **1893**: 113–170, Taf. 1–4; Berlin.

VERMA, K.K. (1969): Functional and developmental anatomy of the reproductive organs in the male of *Galerucella birmanica* Jac. (Coleoptera, Phytophaga, Chrysomelidae). – Annls Sci. nat. (Zool.), (12) **11**: 139–234; Paris.

– (1994): 'Retournement' of the aedeagus in Chrysomelidae. – Pp. 355–362. – *In:* P.H. JOLIVET, M.L. COX & E. PETITPIERRE (eds.): Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. – Series Entomologica **50**; Dordrecht, Boston, London (Kluwer).

VERMA, K.K. & KUMAR, D. (1972): The aedeagus, its musculature, and 'retournement' in *Aspidomorpha miliaris* F. (Coleoptera, Phytophaga, Chrysomelidae). – J. nat. Hist., **6**: 699–719; London.

VILLAVASO, E.J. (1975a): Functions of the spermathecal muscle of the boll weevil, *Anthonomus grandis*. – J. Insect Physiol., **21**: 1275–1278; Oxford.

– (1975b): The rôle of the spermathecal gland of the boll weevil, *Anthonomus grandis*. – J. Insect Physiol., **21**: 1457–1462; Oxford.

WAGNER, G.P. (1989): The biological homology concept. – Annu. Rev. Ecol. Syst., **20**: 51–69; Palo Alto.

WEBER, L. (1915): Abnorme Copula bei *Melolontha vulgaris* L. – Zool. Anz., **46**: 219–221; Leipzig.

WEIDNER, H. (1982): Handbuch der Zoologie. **4**. Band: Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta. Zweite Auflage. 1. Teil Allgemeines. 11. Morphologie, Anatomie und Histologie. – 531 pp.; Berlin & New York (De Gruyter).

WING, S.R. (1985): Prolonged copulation in *Photinus macdermotti* with comparative notes on *Photinus collustrans* (Coleoptera: Lampyridae). – Fl. Ent., **68**: 627–634; Gainesville.

YOKOYAMA, T., COPELAND, N.G., JENKINS, N.A., MONTGOMERY, C.A., ELDER, F.F.B. & OVERBEEK, P.A. (1993): Reversal of left-right asymmetry: A situs inversus mutation. – Science, **260**: 679–682; Washington, D.C.

YUNG, E. (1889–1894): Typus: *Melolontha vulgaris*, Fabr. – Pp. 136–176. – *In:* C. VOGT & E. YUNG: Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. 2. Band. Braunschweig (Vieweg).

ZACHARUK, R.Y. (1958): Postembryonic development of the reproductive systems of the prairie grain wireworm, *Ctenicera aeripennis destructor* (Brown) (Coleoptera: Elateridae). – Can. J. Zool., **36**: 753–777; Ottawa.

ZAMOTAILOV, A.S. (1988): O polovych attraktantach i polovom povedenij u plastinčatousych (Coleoptera, Scarabaeidae). – Vest. Zool., **1988**(6): 61–64; Kiev.

ZANDER, E. (1900): Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. – Z. wiss. Zool., **67**: 461–489, Taf. 27; Leipzig.

ZELDITCH, M.L., FINK, W.L. & SWIDERSKI, D.L. (1995): Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. – Syst. Biol., **44**: 179–189; Washington, D.C.

ZIA, Y. (1936): Comparative studies of the male genital tube in Coleoptera Phytophaga. – Sinensia, **7**: 319–352.

ZWICK, P. (1970): Fixierung ausgestülpter Präputialsäcke. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, **66**: 121–122; Krefeld.

Anschrift des Verfassers:

Dr. FRANK-THORSTEN KRELL, Bayerische Julius-Maximilians-Universität, Lehrstuhl Zoologie III, Biozentrum, Am Hubland, D–97074 Würzburg.
e-mail: krell @ biozentrum.uni-wuerzburg.de