

Der Flügelpolymorphismus bei Amara quenseli (Schönherr, 1806) (Coleoptera, Carabidae)

von F. Hieke

Bei vielen Laufkäfern (Carabidae) ist das seltsame Phänomen zu beobachten, daß an manchen Stellen des Artareales alle Tiere einer Art rückgebildete Flügel besitzen, in anderen Teilen des Verbreitungsgebietes dagegen bei allen Individuen die Flügel voll ausgebildet und funktionstüchtig sind. Auch können innerhalb einer Population lang- und kurzflügelige Tiere nebeneinander vorkommen.

In den letzten Jahren ist eine Flut von Arbeiten publiziert worden (Literatur siehe AUKEMA, 1986, und DEN BOER et al., 1980), in denen verschiedene Aspekte der Problematik untersucht wurden. Physiologen und Ökologen bemühen sich, Erklärungen zu finden. Der Einfluß der Biotopeigenschaften, der Futterqualität, der Tageslänge und vieler anderer Faktoren auf das zahlenmäßige Verhältnis zwischen lang- und kurzflügeligen Morphen wird erforscht. Theorien über den Einfluß des Hormontiters und ontogenetischer Entwicklungsbedingungen auf die Flügelbildung werden aufgestellt, um das Rätsel des Flügelpolymorphismus zu lösen.

Natürlich wird die Entwicklung der Flügel innerhalb der Ontogenese nach einem genetischen Programm unter dem Einfluß der verschiedensten Umweltfaktoren über die Wirkung von Hormonen gesteuert. Wie dieses genetische Programm aber entstanden ist, kann durch Untersuchung des

Einflusses aktueller Einwirkungen von außen und durch physiologische Untersuchungen schwerlich erklärt werden. Nur die historische Sicht kann eine Erklärung liefern.

Die Rückbildung der Flügel bei einer ganzen Population von Laufkäfern ist das Produkt eines langen Selektionsprozesses und nicht in mehrjährigen Feld- oder Laborversuchen zu verfolgen. In solchen Versuchen ist höchstens die Umverteilung vorhandener Relationen zwischen lang- und kurzflügeligen Formen durch die verschiedene Biotopbevorzugung dieser Morphen zu beobachten, wobei Selektionsvorgänge diesen Prozeß beschleunigen können.

Immer dann, wenn funktionstüchtige Flügel mit der dazugehörigen gewaltigen Flugmuskulatur nicht oder kaum gebraucht werden, sorgt die Selektion in einem Evolutionsprozeß, der sich über Tausende von Jahren erstreckt, für deren Reduktion. Genauer gesagt entscheidet die Balance zwischen Vor- und Nachteilen des Flügelbesitzes darüber, ob die Evolution zum Erhalt und zur Verbesserung oder zum Abbau der Flügel führt. Der Vorteil besteht, verkürzt gesagt, im Fliegenkönnen, der Nachteil im hohen Material- und Energieaufwand, der sich nur lohnt, wenn die Flügel wirklich gebraucht werden. Überdies können Flügel auch stören. So gesehen ist das Problem des Flügelpolymorphismus nur ein Glied in der langen Kette von Versuchen der Evolution, den inneren Widerspruch zwischen den Vor- und Nachteilen des Flügelbesitzes zu lösen. Das Zurückklappen und Falten der Flügel, die Entstehung der Holometabolie, die Herausbildung von Elytren, die Erhaltung der Flügel nur in einem Geschlecht oder nur in bestimmten Generationen, der zeitlich begrenzte imaginale Flügelbesitz (manche Hymenopteren), die Rückbildung der Flugmuskulatur in bestimmten Phasen der Ontogenie und weitere Erscheinungen sind solche Versuche mehr oder weniger erfolgreicher

Konfliktlösung.

Um den Flügelpolymorphismus richtig zu bewerten, bedarf es genauerer Vorstellungen nicht nur von den Voraussetzungen, sondern auch über die Mechanismen der Flügelrückbildung. Leider sind diese bis heute noch nicht überzeugend aufgeklärt. Die auch gegenwärtig noch oft vertretenen, aber offenbar zu stark vereinfachten Vorstellungen von DARWIN (1859:135), nach denen die fliegenden Inselbewohner vom Wind aufs Meer hinausgetrieben werden, während die nichtfliegenden dadurch von der Selektion bevorzugt und ausgelesen werden, sind schon von DARLINGTON (1936:156; 1943:58) abgelehnt worden. Die Entstehung der kurzflügeligen Formen kann nicht generell ein passiver Prozeß sein, der durch die aktive Auslese und Vernichtung der fliegenden Individuen bewerkstelligt wird, weil es zu viele Fälle von Flügelrückbildung gibt, bei denen diese Erklärung versagt. DARLINGTON konnte aber nicht erklären, wie die aktive Selektion der kurzflügeligen Formen vor sich geht. Auf diesen Mangel hat schon LINDROTH (1949:333-416) hingewiesen, auch wenn er sich im übrigen dessen Auffassungen anschloß.

Im Falle der Laufkäfer ist seit DARLINGTON und LINDROTH (1949:364) unbestritten: "Stabilität, Arealbegrenzung und Isolation fördern brachyptere Arten und Formen". Hochgebirge und Inseln erfüllen diese Bedingungen. Daher ist die Zahl der kurzflügeligen Arten hier besonders groß. Im Hochgebirge bleiben die Biotope über Hunderttausende von Jahren relativ stabil, auch wenn es zu großräumigen Klimaänderungen kommt. Wenn die Gletschergrenze innerhalb von Jahrzehnten um 300-400 m nach oben oder unten schwanken würde, brauchen die am Gletscherrand lebenden Carabiden keine Flügel, um solchen Schwankungen folgen zu können. Ihr Lebensraum würde sich praktisch nicht verändern. Die gleiche Absenkung oder Anhebung der Gletschergrenze

verwandelt aber Tausende von Quadratkilometern im Tief- oder Hügelland so gewaltig, daß nur flugtüchtige Arten überleben können.

Wenn gegenwärtig im Tief- und Hügelland zahlreiche Carabiden-Arten Flügeldimorphismus aufweisen, muß davon ausgegangen werden, daß Populationsverbände jener Arten während der Warm- oder Kaltzeiten des Pleistozän über Zehn- oder Hunderttausende von Jahren isoliert gewesen sein müssen und in dieser Zeit ihre Flügel zurückgebildet haben, ohne daß es zur Entstehung genetischer Barrieren gekommen ist, die eine Wiedervermischung mit Populationen geflügelter Tiere der Art nach Abklingen der Eiszeit und Aufhebung der Isolation verhinderten. Wie sich herausgestellt hat, wird das Allel Kurzflügeligkeit dominant vererbt und bleibt deshalb in den Mischpopulationen erhalten. Unter günstigen ökologischen Verhältnissen kann es relativ kurzfristig angehäuft werden und täuscht dann disruptive Selektion vor.

Noch unzureichend geklärt ist die Frage, worin der positive Selektionswert der sukzessiven Flügelverkürzung bei Tieren in stabilen Biotopen besteht. Zum Aufbau der Flügel und der Flugmuskulatur wird viel Stoffwechselenergie und Substanz verbraucht, ja verschwendet, wenn die Flügel bedeutungslos oder entbehrlich geworden sind. Die Natur bestraft solche Verschwendung, indem sie jene Tiere ausliest, die mit ihrer Stoffwechselenergie und ihrer Körpersubstanz ökonomischer umgehen. Wer Flügel und Flugmuskulatur einspart, kann mehr Eier produzieren (STEIN u.a., 1976) oder kann schneller zur Geschlechtsreife gelangen (CARTER, 1976). Der Vorteil der Materialökonomie ist auch in solchen Arbeiten (AUKEMA, 1987) nicht widerlegt, in denen zwischen kurz- und langflügeligen Morphen kein Unterschied im Zeitpunkt oder im Umfang der Eiproduktion gefunden wurde. Beide Morphen müssen dann die gleiche Fortpflan-

zungsleistung mit unterschiedlichem Nahrungsverbrauch erreicht haben. Die eingesparten Flügel müssen dann einem Minderverbrauch von Nahrung entsprechen, was den Selektionsvorteil auf eine andere Weise ausdrückt.

Amara quenseli, die in der Holarktis ein riesiges Areal besiedelt, zeigt einen kaum zu über-treffenden Flügelpolymorphismus. Nach Unters-uchung von mehreren Zehntausend Tieren der Art aus allen Teilen des Verbreitungsgebietes scheint es mir möglich zu sein, auf bisher we-nig beachtete Aspekte hinweisen zu können, die aber weiterer Studien auch an anderen flügelpol-ymorphen Carabiden bedürfen.

In dem zunächst völlig konfus erscheinenden Bild über die Verteilung kurz- und langflügeliger Formen lassen sich bestimmte geographische Bezüge erkennen. Es gibt reine Populationen macropterer Tiere (Tiefland des nördlichen Mitteleuropa, Sibirien), Mischpopulationen aus Tieren verschiedener Flügellänge (N. Skandina-vien, Balkan), Populationen mit etwas (0,8-0,9 der Elytrenlänge) verkürzten Flügeln (etwa in der bulgarischen Stara Planina und auf den süd-isländischen Inseln), mit stärker (0,5-0,7 der Elytrenlänge) verkürzten Flügeln (Alpen, Pyrenäen, Rila, Pirin u.a.) sowie kaum von **A. quen-seli** unterscheidbare Nachbararten (**A. samnitica** in den höchsten Abruzzen, **A. pulchra** im Kauka-sus) oder Populationen der **A. quenseli** (S. Kar-paten, mittelasiatische Gebirge) mit stark (0,3 der Elytrenlänge) verkürzten Flügeln. Bei aller Flügellängenvielfalt lassen sich neben den voll geflügelten Morphen drei Verkürzungsstufen mit eigener Variationsbreite erkennen: 0,8-0,9, 0,5-0,7 und 0,3 der Elytrenlänge, die örtlich in reiner Form auftreten, meist aber vermischt sind. Eine mögliche Erklärung für dieses Phäno-men läßt sich aus der Pleistozän-Geschichte mit den drei großen Vereisungsperioden ableiten.

Wenn die Populationen auf den südisländischen Inseln und auf dem knapp 2400 m hohen Botew in der Stara Planina aus Tieren bestehen, deren Flügel auf 0,8-0,9 der Elytrenlänge verkürzt sind, dann hängt dies mit der Besiedlung dieser Gebiete am Ende der Weichsel-Vereisung zusammen. Schon am Ende der Saale-Vereisung dorthin gelangte Populationen sind sicher während der Eem-Warmzeit ausgelöscht worden. Die Populationen mit Tieren, deren Flügel auf 0,3 der Elytrenlänge verkürzt sind, sind schon während der Elster-Vereisung, die am weitesten nach Süden vordrang, isoliert worden. Die Flügelverkürzung auf 0,5-0,7 der Elytrenlänge könnte in Verbindung mit der mittleren, der Saale-Vereisung, gebracht werden.

Die zirkumpolar und arкто-alpin verbreitete **A. quenseli** könnte, falls sich diese Vorstellungen erhärten lassen, die Möglichkeit bieten, das Evolutionstempo und den Besiedlungszeitpunkt der Arealteile genauer zu bestimmen. In ca. 15 Tausend Jahren (Weichsel-E.) können die Flügel auf die Hälfte (0,8-0,9 Elytrenlänge) verkürzt werden, schon 100 Tausend Jahre (Saale-E.) sind nötig, um die Verkürzung auf 0,5-0,7 der Elytrenlänge zu erreichen, aber schon annähernd eine Million Jahre (Elster-E.) sind erforderlich, bis die Flügel nur 0,3 mal so lang sind wie die Elytren. Die Verkürzung erfolgt offenbar nach einer exponentiellen Kurve, was verständlich ist, bedenkt man, daß der positive Selektionswert der kürzeren Flügel (im Sinne der Materialökonomie) umso kleiner wird, je kürzer sie im Durchschnitt sind.

Literatur

AUKEMA, B. (1986): Winglength Determination in Relation to Dispersal by Flight in two Wing Dimorphic Species of *Calathus Bonelli* (Coleoptera, Carabidae). - In: DEN BOER et al.: Carabid Beetles, G. Fischer. Stuttgart, New

York: 91-98.

- AUKEMA, B. (1987): Differences in egg production and egg-laying period between long- and short-winged **Calathus erythroderus** (Coleoptera, Carabidae) in relation to wing morph frequencies in natural populations. - Acta Phytopath. Entom. Hung., Budapest, 22 (1-4): 45-56.
- CARTER, A. (1976): Wing polymorphism in the insect species **Agonum retractus** Lec. (Coleoptera, Carabidae). - Can. J. Zool., 54 (8): 1375-1382.
- DARLINGTON, D. J. jr. (1936): Variation and atrophy of flying wings of some Carabid beetles. - Ann. Ent. Soc. America, Brooklyn, 29: 136-179.
- DARLINGTON, D. J. jr. (1943): Carabidae of mountains and islands: Data on the evolution of isolated faunas, and atrophy of wings. - Ecol. Monogr., 13: 37-61, Durham, N.C.
- DARWIN, Ch. (1859): On the origin of species ...: 1-490, London.
- DEN BOER et al. (1980): Wing polymorphism and dimorphism on ground beetles as stages in an evolutionary process. - Entom. Gen., Stuttgart, New York, 6: 107-134.
- LINDROTH, C. (1931): Die Insektenfauna Islands und ihre Probleme. - Zool. Bidrag, Uppsala, 13: 105-599.
- LINDROTH, C. (1948): Vingdimorfismen inom familjen Carabidae. - Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo", Helsinki, 1: 70-72.
- LINDROTH, C. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae, 3: 1-911, Stockholm.

STEIN, W. et al. (1976): Die Entwicklung von Gonaden und Flugmuskulatur bei Rüsselkäfern (Col., Curculionidae) mit unterschiedlichem Ausbreitungs- und Wanderverhalten. - Z. angew. Ent., 81 (3): 258-266.

Dr. F. Hieke
Museum für Naturkunde der
Humboldt-Universität zu Berlin
Invalidenstr. 43
DDR-1040 Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [1989](#)

Autor(en)/Author(s): Hieke Fritz

Artikel/Article: [Der Flügelpolymorphismus bei *Amara quenseli* \(Schönherr, 1806\) \(Coleoptera, Carabidae\) 31-38](#)