

Mechanische und evolutive Aspekte der Flügelfaltung bei Blattodea, Dermaptera und Coleoptera

Mit 1 Abbildung und 1 Tabelle

Fabian HAAS

Kurzfassung

Das Ent- und Zusammenfalten der Hinterflügel von Vertretern der Blattodea, Dermaptera und Coleoptera erfolgt nach jeweils unterschiedliche Mechanismen. Bei den Blattodea und Dermaptera ist die Flügelfaltung an das Vorschwenken gekoppelt, während die Entfaltung bei den Coleoptera davon unabhängig ist. Der Fossilbericht zeigt, daß die Faltung der Hinterflügel bei den Dermaptera im Jura entwickelt war, die der Coleoptera bereits im Perm. Der Ursprung der Faltung der Blattodea-Hinterflügel ist nicht zu datieren.

Schlüsselwörter: Coleoptera, Dermaptera, Blattodea, Neoptera, Flügel, Flügelfaltung

Abstract

The wing folding and unfolding in Blattodea, Dermaptera and Coleoptera is achieved by different mechanisms. In Blattodea and Dermaptera wing, unfolding is coupled with promotion of the wing. In Coleoptera, wing unfolding is independent of promotion. Hind wing folding in Dermaptera and Coleoptera has evolved in the Jurassic and Permian, respectively. The origin of wing folding in Blattodea cannot be dated.

Keywords: Coleoptera, Dermaptera, Blattodea, Neoptera, wing, wing folding

Einleitung

Insektenflügel sind dünne und empfindliche Strukturen. Ihre Beschädigung würde zu einem Verlust der Flugfähigkeit führen, was jedoch durch eine Bedeckung oder Verpackung der Flügel vermieden werden kann. Infolgedessen sind die Vorderflügel vieler Insekten ledrig oder hornig verdickt und bedecken die häutigen Hinterflügel (Ala). Große und steife Vorderflügel würden jedoch die Beweglichkeit des Tieres beeinträchtigen, weshalb sie im Vergleich zum Körper immer schmal und oft verkürzt ausgebildet sind. Die Hinterflügel sind bei gegebener

Flugfähigkeit meist länger und viel breiter als der Körper und damit auch länger und breiter als die Vorderflügel, unter denen sie geborgen werden. Nur durch ihre Faltung können sie vollständig von den Vorderflügeln bedeckt werden.

Insektenflügel und ihre Faltung standen wiederholt im Mittelpunkt wissenschaftlichen Interesses. Dabei standen zumeist taxonomische und phylogenetische Fragestellungen im Vordergrund, so beispielsweise bei REDTENBACHER (1886) und REHN (1951) für die Blattodea. Die Flügelfaltung bei den Dermaptera wurde von BURR (1914) und VERHOEFF (1917) untersucht. MILLER

(1955) und BETTS (1986) beschrieben die Faltung der Hinterflügel bei den Heteroptera. BLUM (1979) schildert den Zusammenhang zwischen Morphologie, Verhalten, Phylogenie und Flügelfaltung bei den Staphylinoidea. FORBES stellt in zwei Arbeiten 1924 und 1926 Alalfaltmuster der Coleoptera dar und zieht daraus phylogenetische Schlüsse.

In den genannten Arbeiten wird die Flügelfaltung ausschließlich morphologisch beschrieben, häufig nur anhand von Flügelpräparaten. Arbeiten, denen Beobachtungen und Experimente an lebenden Tieren zugrunde liegen, wurden zuerst von KAUFMANN (1960) für die Coleoptera und KLEINOW (1966) für die Dermaptera vorgelegt. Später folgten die Arbeiten von SCHNEIDER (1975, 1978) und HAMMOND (1979) über die Alalfaltung der Coleoptera, sowie von HAAS (1994, 1998) über die Alalfaltung der Blattodea, Dermaptera und Coleoptera. Anhand der genannten Arbeiten soll versucht werden, die jeweiligen Besonderheiten der Flügelfaltung bei den Blattodea, Dermaptera und Coleoptera darzustellen.

Material & Methoden

Hinterflügel frischtoter *Periplaneta americana* (LINNAEUS, 1758) (Blattodea) wurden manuell in die Flugposition gebracht. Danach wurde der Flügel freigegeben. Das Rückstellverhalten wurde an unpräparierten Flügeln sowie an solchen mit teilweise zertrenntem Flügelansatz untersucht. Gleichartige Versuche wurden mit *Forficula auricularia* (LINNAEUS, 1758) (Dermaptera) durchgeführt.

Die Flügelfaltung der Coleoptera wurde mit Hilfe von Photoaufnahmen vom Entfaltvorgang (Belichtungszeit 0.1 ms, Maßstab 1:2) an *Acilius sulcatus* (LINNAEUS, 1758), *Graphoderus cinereus* (LINNAEUS, 1758), *Rhagozycha fulva* (SCOPOLI, 1763), *Rhagium bifasciatum* FABRICIUS, 1775, *Agelastica alni* (LINNAEUS, 1758), *Gynandrophthalma cyanea* (FABRICIUS, 1775), *Coccinella septempunctata* (LINNAEUS, 1758), *Melolontha melolontha* (LINNAEUS, 1758), *Pachnoda marginata* KOLBE, 1906, und *Zophobas rugipes* KIRSCH, 1866 untersucht.

Das Flügelgelenk von *Pachnoda marginata* wurde während der manuellen Entfaltung von der Flügelspitze her bei Vergrößerung mittels Stereomikroskop beobachtet und mit Video (JVC KY 55F 3CCD Kamera) aufgezeichnet.

Ergebnisse

Der breit ansetzende Flügel von *Periplaneta americana* besteht aus einem großen, flachen und ungefalteten Remigium, dessen Adern fest miteinander verbunden sind. Am Hinterrand des Remigiums setzt das fächerförmig gefaltete Analfeld an, das bei der Zusammenfaltung des Flügels unter das Remigium klappt. Beim manuellen Vorschwenken des Flügels einer frischtoten *Periplaneta americana* klappt das Analfeld unter dem Remigium her-

vor, und der Fächer wird entfaltet. Der Flügel faltet sich aufgrund intrinsischer Elastizität wieder zusammen, sobald er freigegeben wird. Wird der breite Ansatz des Flügels am Metanotum zerschnitten, ohne jedoch das eigentliche Flügelgelenk zu zerstören, bleibt das Analfeld auch bei vorgeschwenktem Flügel gefaltet. Die Vorschwenkbewegung wird normalerweise durch die Basalarmuskulatur bewirkt (BRODSKY 1994). Ein chinesischer Fächer verdeutlicht den Zusammenhang. Er kann nur entfaltet werden, wenn eine Strebe festgehalten und an einer der anderen Strebe gezogen wird. Die feststehende Strebe entspricht dabei dem Flügelansatz, die bewegliche Strebe dem durch die Thoraxmuskulatur bewegten Flügelvorderrand.

Bei den Dermaptera wird ein breit ansetzender Flügel mit großem Fächer zweimal quer- und einmal längsgefaltet (KLEINOW 1966, HAAS 1994, 1995), wobei der Fächer von der Querfaltung erfaßt wird. Dies ist einzigartig innerhalb der Insekten. Der gefaltete Flügel wird als Flügelpaket mittelbar durch die Kontraktion des Basalarmuskels senkrecht über dem Körper aufgestellt (KLEINOW 1966). Durch den breiten Ansatz der Flügel am Metanotum wird das Paket dabei so geöffnet, daß die Cerci eingreifen und es mit einer ausstreifenden Bewegung entfalten können. Die Dermaptera nutzen folglich Antriebe außerhalb der Flügel und des Thorax zur Flügelentfaltung. Die Zusammenfaltung geschieht wie bei den Blattodea durch intrinsische Elastizität (KLEINOW 1966, HAAS 1994, 1995).

Bei den Coleoptera ist der Flügelansatz kaum breiter als das eigentliche Flügelgelenk. Der Flügel kann in die Flugposition vorgeschwenkt werden (manuell oder natürlich), ohne daß sich der Flügel entfaltet. Ein selbsttätiges Entfalten des Flügels konnte nicht beobachtet werden. Rechter und linker Flügel sind bei der Entfaltung voneinander unabhängig (HAAS 1998). Die Auswertung der Photo- und Videoaufnahmen zeigt, daß bei der Entfaltung des Flügels Radius anterior und Media posterior gespreizt werden. Der Winkel zwischen diesen Adern nimmt sichtbar zu. Bei der manuellen Aderspreizung wird gleichzeitig das 3. Axillare nach median geschwenkt. Die Zusammenfaltung der Flügel erfolgt durch kopfwärts gerichtete, bürstenden Bewegungen der abdominalen Tergite gegen den Flügel, wobei die Elytren als Widerlager genutzt werden.

Diskussion

Die Besonderheiten der jeweiligen Faltung treten durch den Vergleich der Alae von Blattodea, Dermaptera und Coleoptera deutlich hervor (Tab. 1, Abb. 1). Keines der genannten Taxa steht in einem Schwestergruppenverhältnis zu einem der anderen Taxa (KRISTENSEN 1991). Die jeweiligen Faltungen sind unabhängig voneinander entstanden.

Bei Blattodea und Dermaptera ist ein breiter, intakter Flügelansatz für die Entfaltung notwendig. Diese Taxa

Tab. 1: Charakteristika der Flügelfaltungen von Coleoptera, Blattodea und Dermaptera. Muskelnomenklatur nach KUKALOVÁ-PECK & LAWRENCE (1993) (Coleoptera) und KLEINOW (1966) (Dermaptera).

	Blattodea (part.)	Dermaptera	Coleoptera
gefalteter Flügel	2. Flügelpaar	2. Flügelpaar	2. Flügelpaar
Flügelspreite	steif durch Adernetz	steif durch Adernetz	Adern beweglich
Flügelansatz	breit, 2-3x so lang wie Flügelgelenk	breit, 2-3x so lang wie Flügelgelenk	eng, nicht breiter als Flügelgelenk
Faltmuster	Fächerfaltung und einfache Querfaltung durch Grundmechanismus in der Flügelspitze	Fächerfaltung zusätzlich mit einer Längs- und zwei Querfaltungen	Längs- und Querfaltung
Entfaltung	Basalare, Basalarmuskel	Tergosternalmuskeln Nr. M139, M140 und Cerci	3. Axillare, Muskel Nr. M71
Zusammenfaltung	intrinsiche Elastizität	intrinsiche Elastizität	Elytren und Mikrotrichen auf Abdomen
Kopplung mit Vorschwenken	ja	ja, Öffnen des Flügelpaketes	nein
phylogenetische Entstehung	mehrfach unabhängig	einmal	einmal
Larvalentwicklung	hemimetabol	hemimetabol	holometabol

nutzen damit die in der Stammlinie der Neoptera evolvierte Vor- und Zurückschwenkbarkeit der Flügel, um diese zu entfalten. Daher sind die vorgeschwenkten Flügel der Blattodea und Dermaptera auch immer entfaltet (BRACKENBURY 1995). Durch die Kopplung von Vorschwenken und Entfaltung findet eine Funktionserweiterung des Vorschwenkens statt.

Die Alafaltung innerhalb der Blattodea ist uneinheitlich. Einige Taxa besitzen ein fächerförmiges Analfeld, andere hingegen eine Querfaltung der Alaspitze, wie bei *Diptera punctata* (ESCHSCHOLTZ) (Abb. 1 A, B). Eine Hypothese über die Alafaltung im Grundmuster der Blattodea konnte bisher nicht erarbeitet werden (KLASS 1995), so daß die Frage nach der Entstehungszeit der Faltung nicht beantwortet werden kann. Eine Querfaltung der Alaspitze ist mehrfach unabhängig entstanden, wie ein Vergleich der Verwandtschaftshypothesen von REHN (1951) und KLASS (1995) zeigt. Die Alaquerfaltung ist folglich eine Autapomorphie verschiedener Subtaxa der Blattodea.

Die Alae der Dermaptera (Abb. 1 C, D) sind sehr viel stärker gefaltet, als die der Blattodea. Hier kann die Alafaltung nicht mehr alleine von der Basis aus geleistet werden, wahrscheinlich aufgrund der Komplexität des Faltmusters und der intrinsiche Elastizität im Hinterflügel der Dermaptera (HAAS 1994). Daher werden die Cerci als Hilfsmittel zur Entfaltung genutzt. Dies ist analog zu technischen Faltstrukturen, wie z. B. Schirmen, die zwar durch Elastizität entfaltet werden, aber durch Muskelkraft geschlossen werden müssen. Wie bei den

Dermaptera werden also unterschiedliche Mechanismen zur Zusammen- und Entfaltung genutzt.

Das Faltmuster der Dermaptera-Alae ist indirekt durch jurassische Fossilien belegt (VISHNYAKOVA 1980). Diese ältesten, eindeutig als Dermaptera zu identifizierenden Fossilien, weisen bereits die für rezente Vertreter typischen Flügelpakete auf. Aufgrund der Komplexität des Faltmusters, die eine mehrfach unabhängige Entstehung unwahrscheinlich erscheinen läßt, ist anzunehmen, daß Flügelpaket und spezifisches Faltmuster zusammen auftraten. Daraus ist ferner zu schließen, daß auch die Cerci bereits zur Entfaltung der Flügel eingesetzt wurden. Da nun die Cerci der genannten jurassischen Fossilien lang und gegliedert waren, stellen die ungegliederten Cerci rezenter Vertreter der Dermaptera offensichtlich keine Anpassung an die Entfaltungsmechanik der Flügel dar.

Eine Darstellung der Evolution des Flügelfaltmusters in der Stammlinie der Dermaptera, den Protelytroptera, befindet sich in Vorbereitung (HAAS & KUKALOVÁ-PECK in Vorb.). Innerhalb der Dermaptera ist das Faltmuster nahezu identisch, und eine Autapomorphie dieses Taxon (HAAS 1995).

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Blattodea und Dermaptera setzen die Flügel bei den Coleoptera schmal am Metanotum an, der Ansatz ist nicht breiter als das eigentliche Flügelgelenk (Abb. 1 E, F). Daher kann vom Metanotum her keine Zugkraft nach posterior auf die Flügel zur Entfaltung ausgeübt werden. Bei den Coleoptera wird diese Zugkraft durch einen neuen Antrieb erzeugt.

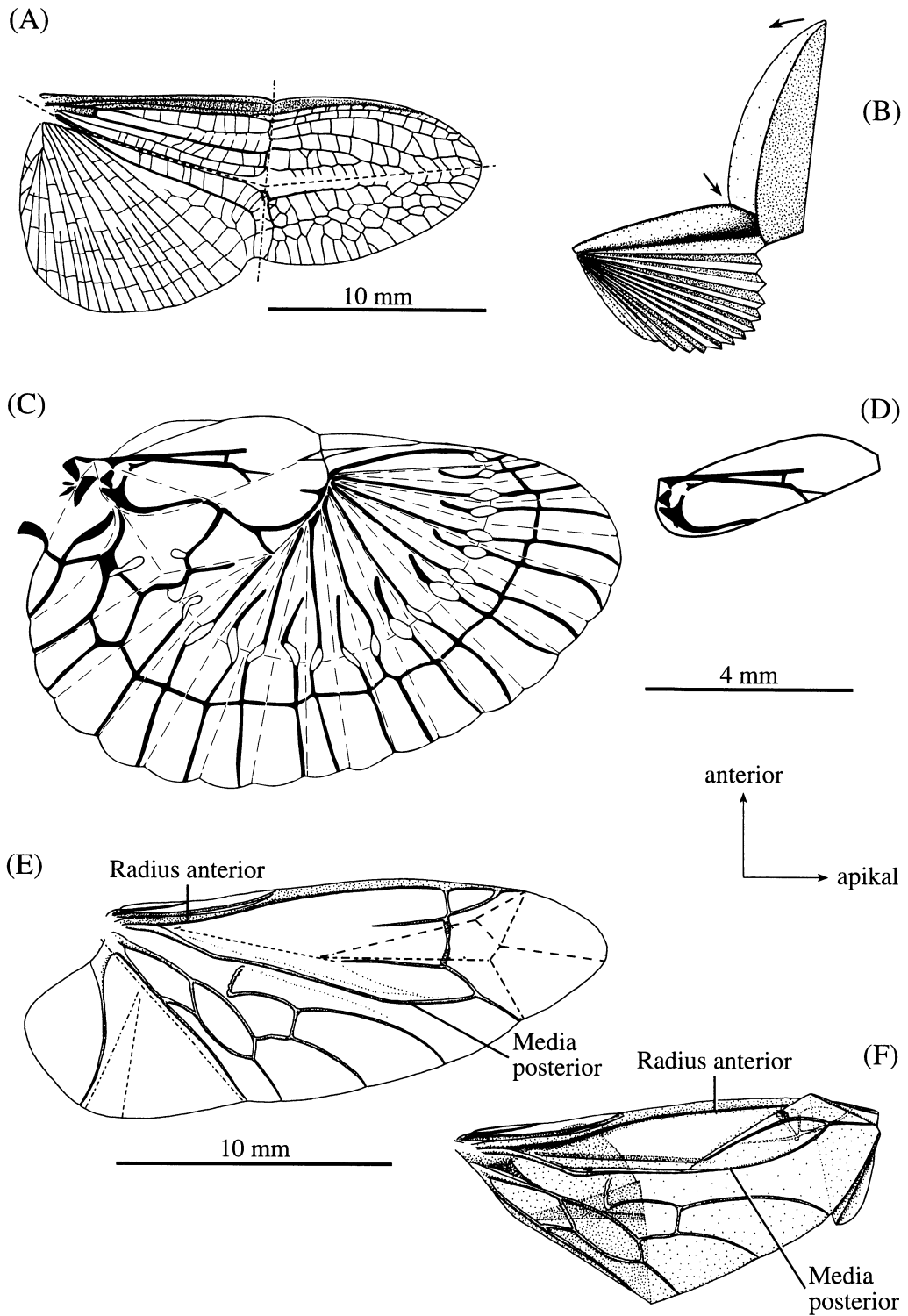


Abb. 1: Entfaltete und gefaltete Hinterflügel von *Diploptera punctata* (Blattodea) (A, B während der Zusammenfaltung), *Forficula auricularia* (Dermaptera) (C, D) und *Zophobas rugipes* (Coleoptera) (E, F). A, B, E, F aus HAAS & WOOTTON (1996); C, D aus HAAS (1995).

Nur bei diesem Taxon ist die Media posterior im Flügel beweglich und kann nach posterior geschwenkt werden. Die Bewegung dieser Ader wird von der am 3. Axillare ansetzenden Muskulatur bewirkt und nicht von der Basalarmuskulatur. Durch den Wechsel der antreibenden Muskulatur wurde die Entfaltung vom Vorschwenken unabhängig und infolgedessen können auch gefaltete Alae in Flugposition gebracht werden (HAAS 1998).

Der Flügelansatz beschränkte sich vermutlich schon in der Stammlinie der Coleoptera auf das eigentliche Flügelgelenk, da diese Verhältnisse auch bei allen anderen Holometabola anzutreffen sind. Ein breiter Flügelansatz konnte daher nicht zur Entfaltung genutzt werden. Ein schmaler Ansatz stellt folglich eine Limitierung dar, innerhalb derer sich ein neuer Antrieb der Entfaltung entwickelte. Die eigentliche Innovation beschränkt sich allerdings auf die Beweglichkeit der Media posterior in der Flügelspreite. Der Antrieb dafür ist die am 3. Axillare ansetzende Muskulatur. Diese bewirkt neben der Spreizung von Radius anterior und Media posterior die Pronation des Flügels im Flug (PFAU 1979) und das Zurückschwenken des Flügels nach dem Flug in die Ruhelage über dem Abdomen. Die beiden zuletzt genannten Funktionen sind die beiden ursprünglichen des 3. Axillare und seiner Muskulatur. Bei den Coleoptera wird also eine neue Funktion, die Flügelfaltung, von bestehenden Strukturen geleistet.

Die Entstehung dieser neuen Funktion geht mit der Umwandlung der häutigen Vorderflügel zu Elytren einher. Die Elytren sind genauso lang wie die Alae, aber schmaler, weshalb nur längsgefaltete Alae vollständig unter diesen geborgen werden können. Elytren sind bereits bei den ältesten bekannten Vertretern der Coleoptera, den permischen Protocoleoptera, vorhanden (BEUTEL 1997). Sie müssen folglich bereits im Karbon oder zu Beginn des Perm entstanden sein, womit auch die Längsfaltung auf diese Zeit datiert wird. Der muskuläre Anteil des Antriebs der Längsfaltung ist jedoch sehr viel älter. Er geht auf die alle Neoptera auszeichnende Beweglichkeit des 3. Axillare zurück. Die Neoptera sind bereits im oberen Karbon durch mehrere Taxa vertreten (KUKALOVÁ-PECK 1991), ihre Entstehungszeit dürfte daher das untere Karbon oder obere Devon sein.

Später als die Alalängsfaltung trat bei Vertretern der im Perm lebenden Permocupedidae die Querfaltung auf. Da hier die Elytren kurz und der Körperform angepaßt sind (BEUTEL 1997), konnten nur solche Alae unter den Elytren geborgen werden, deren apikaler Teil eingefaltet wurde. Demzufolge entstand das heute vorliegende Faltmuster der Alae aus einer sukzessiven Kombination von Längs- und Querfaltung. Dabei wird auch die Querfaltung von dem eigentlich zur Längsfaltung entstandenen Antrieb geleistet – eine nochmalige Erweiterung der Funktion (HAAS 1998). Die kombinierte Längs- und Querfaltung der Hinterflügel ist eine Synapomorphie der Coleoptera s. str. und der Permocupedidae (BEUTEL 1997, HAAS 1998).

Danksagung

Die Arbeit entstand als Teil einer Dissertation an der Friedrich-Schiller-Universität. Ich möchte daher Prof. Dr. M.S. FISCHER und PD Dr. R.G. BEUTEL für die Unterstützung der Dissertation danken. T. GEMPE danke ich für hilfreiche Hinweise und Korrekturen des Manuskripts.

Schriftenverzeichnis

- BETTS, C.R. (1986) The comparative morphology of the wings and axillae of selected Heteroptera.– J. Zool., 1: 255-282; London.
- BEUTEL, R.G. (1997) Über die Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta) insbesondere der Adephaga.– Abh. nat. Verein Hamburg NF 31: 1-164; Kelttern-Weiler (Goecke & Evers).
- BLUM, P. (1979) Zur Phylogenie und ökologischen Bedeutung der Elytrenreduktion und Abdomenbeweglichkeit der Staphylinidae (Coleoptera). – Vergleichend- und funktionsmorphologische Untersuchungen.– Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere, 102: 533-582; Jena.
- BRACKENBURY, J. (1995) Insects in Flight.– XIV, 1-192; London (Blandford).
- BRODSKY, A. (1994) The evolution of insect flight.– 1-229; Oxford (Oxford University Press).
- BURR, M. (1914) Notes on the Forficularia. XXII. Notes on the wing venation in the Dermaptera.– Ann. Mag. Nat. Hist. Series 8, 14: 78-84; London.
- FORBES, T.M. (1924) How a beetle folds its wings.– Psyche, 31: 254-258; Cambridge.
- FORBES, W.T.M. (1926) The wing folding pattern of the Coleoptera.– J. NY Entomol. Soc., 24: 42-139; New York.
- HAAS, F. (1994) Geometry and mechanics of hind wing folding in Dermaptera and Coleoptera.– 1-147, University of Exeter, Master of Philosophy Dissertation.
- HAAS, F. (1995) The phylogeny of the Forficulina, a suborder of the Dermaptera.– Syst. Entomol., 20: 85-98; London.
- HAAS, F. (1998) Geometrie, Mechanik und Evolution der Flügelfaltung bei den Coleoptera.– 1-110; Universität Jena, Dissertation.
- HAAS, F. & WOOTTON, R.J. (1996) Two basic mechanisms in insect wing folding.– Proc. Roy. Soc. London, Series B, 263: 1651-1658; London
- HAAS, F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (in Vorb.) Wing folding and phylogeny of Dermaptera and their relationships to blattoids, orthopteroids and endopterygotes.
- HAMMOND, P.M. (1979). Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of adephagan phylogeny. In: Erwin, T.L., Ball, G.E. & Whitehead, D.R. (eds.): Carabid beetle, their evolution, natural history, and classification.– 113-180; W. Junk (The Hague).
- KAUFMANN, T. (1960). Faltungsmechanismen der Flügel

- bei einigen Coleopteren.– 1-73; Universität München, Dissertation.
- KLASS, K.D. (1995) Die Phylogenie der Dictyoptera.– IV, 1-256; Göttingen (Cuvillier Verlag).
- KLEINOW, W. (1966) Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermapteren.– Z. Morphol. Ökol. Tiere, 56: 363-416, Berlin.
- KRISTENSEN, N.P. (1991) Phylogeny of extants hexapods. In: CSIRO (ed.): Insects of Australia.– 1: 125-140. Ithaca, New York (Cornell University Press).
- KUKALOVÁ-PECK, J. (1991) Fossil history and the evolution of hexapod structure. In: CSIRO (ed.): Insects of Australia.– 1: 141-179. Ithaca, New York (Cornell University Press).
- KUKALOVÁ-PECK, J & LAWRENCE, JF (1993) Evolution of the hind wing in Coleoptera.– Canadian Entomol., 125: 181-258; Guelph.
- MILLER, N.C.V. (1955) New genera and species of Plataspidae Dallas, 1851 (Hemiptera-Heteroptera).– Ann. Mag. Nat. Hist. Series 12, 8: 576-585, London.
- PFAU, H.K. & HONOMICHL, K (1979) Die campaniformen Sensillen des Flügels von *Cetonia aurata* L. und *Geotrupes silvaticus* L. in ihrer Beziehung zur Flügelmechanik und Flugfunktion.– Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere, 102: 583-613; Jena.
- REHN, J.A.G. (1951) Classification of the Blattaria as indicated by their wings.–Mem. Am. Entomol. Soc., 14: 1-134; Philadelphia.
- REDTENBACHER, J. (1886) Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten.– Ann. k.k. naturhist. Hofmus. Wien, 1: 153-232; Wien.
- SCHNEIDER, P. (1975) Zum Faltungsmechanismus der Hinterflügel einiger Blatthornkäfer.–Entomol. Germanica, 1: 232-248; Stuttgart.
- SCHNEIDER, P. (1978) Die Flug- und Faltungstypen der Käfer.– Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere, 99: 174-210; Jena.
- VERHOEFF, K.W. (1917) Über Bau und Funktion der Flügel von *Forficula auricularia*. 8. Dermapteren-Aufsatz.– Arch. Naturgesch., 83: 1-23; Berlin.
- VISHNYAKOVA, V.N. (1980) Earwigs from the Upper Jurassic of the Karatau range.– Paleont. J., 1: 78-95; Washington.