

**Geometrie, Mechanik und Evolution der Flügelfaltung  
bei den Coleoptera**

**D i s s e r t a t i o n**

**zur Erlangung des akademischen Grades**

**doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)**

vorgelegt dem Rat der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät der  
Friedrich-Schiller-Universität Jena

von Dipl.-Biol. Fabian Haas, MPhil geboren am 03. August 1967 in Heilbronn-Sontheim

## **Gutachter**

1. Prof. Dr. MS Fischer, Jena
2. Prof. Dr. R Blickhan, Jena
3. Prof. Dr. G. Pass, Wien

Tag des Rigorosums 15. Juli 1998

Tag der öffentlichen Verteidigung 30. Juli 1998

# Danksagung

Mein Dank gilt zunächst Prof. M.S. Fischer für die äußerst gründliche Durchsicht des Manuskripts, für zahlreiche weitere Anregungen und die großzügige finanzielle Unterstützung meiner Arbeit.

PD Dr. R.G. Beutel bin ich für viele anregende Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskripts zu Dank verpflichtet. Dr. J. Biltzinger und Dr. med. Dipl.-Ing. H. Witte halfen mir bei mathematischen und technischen Fragen mit ihrer Sachkenntnis mehr als einmal aus. Ihnen gebührt dafür mein Dank. Dr. R.J. Wootton, Department of Biological Sciences, Exeter, UK, danke ich für wichtige Diskussionen. Dr. J. Kukulová-Peck, Carleton University, Ottawa, Kanada, verdanke ich Einblick in palaeontologisches Arbeiten. Ihre Kenntnis halfen mir bei vielen Fragen, weshalb ich gerne meinen Dank ausspreche.

Dr. S. Gorb, Max-Planck-Institut für Entwicklungsbiologie, Tübingen, fertigte Fluoreszenzaufnahmen der Flügelspitze von *Tribolium castaneum* (TEN) an und überprüfte meine Simulation mit Alias Wavefront, wofür ich ihm danken möchte. Prof. Dr. R. Blickhan und Dipl.-Ing. A. Friedrichs, Institut für Sportwissenschaft, Jena, danke ich für ihre Unterstützung bei der Durchführung der High Speed Video Aufnahmen. Dr. D. Harhaus am Institut für den Wissenschaftlichen Film (IWF) in Göttingen danke ich für die Leitung der Locam Filmaufnahmen, ebenso wie für wichtige Hinweise zu den Photoaufnahmen. Dr. K. Augsten, Institut für Molekulare Biotechnologie (IMB), Jena, möchte ich für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen der Flügel danken.

Prof. Dr. M.S. Fischer, PD Dr. R.G. Beutel, Dr. R.A. Molenda, Dr. R. Reuter, Institut für Genetik, Köln, Dr. J.F. Lawrence, CSIRO, Canberra, Australien, Dr. J. Kukulová-Peck, ebenso wie Dipl.-Biol. B. Meidl und Dipl.-Biol. K. Hoppenhaus danke ich für die Überlassung wichtigen Tiermaterials. Frau T. Gempe danke ich für mehrfache Korrektur des Manuskripts.

Frau M. Roser und E. Gretscher unterstützen mich bei den Graphik- und Laborarbeiten. Sie waren mir eine unentbehrliche Unterstützung, weshalb ich gerne meinen Dank ausspreche.

Für die finanzielle Unterstützung der Arbeit durch die Studienstiftung des deutschen Volkes möchte ich mich an dieser Stelle herzlich bedanken. Der Deutschen Akademischen Austauschdienst ermöglichte einen dreimonatigen Aufenthalt in Paris, weshalb ich ihm zu Dank verpflichtet bin.

# Inhaltsverzeichnis

<b>1 Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2 Begriffsdefinitionen, Material, Technik &amp; Methode</b>	<b>3</b>
2.1 Begriffsdefinitionen und Abkürzungen	3
<i>Morphologie und Struktur</i>	
2.2 Flügel, Faltstrukturen und Flügelgelenk	4
2.3 Digitalisierung und Morphometrie	8
2.4 Parameter und Modellrechnung	11
<i>Funktion</i>	
2.5 Photoaufnahmen	15
2.6 Film- und Videoaufnahmen	16
2.7 Simulation	17
<i>Evolution</i>	
2.8 Phylogenetische Interpretation	19
<b>3 Ergebnisse</b>	<b>21</b>
<i>Morphologie und Struktur</i>	
3.1 Morphometrie und Parameter	21
3.1.1 Flächen und Längen	23
3.1.2 Aderung	25
3.1.3 Formbeschreibung und Faltung	29
3.1.4 Aerodynamik und Flug	32
3.2 Bivariate Vergleiche	32
3.2.1 Bivariater Vergleich der Flügellänge	32
3.2.2 Bivariater Vergleich des Faltquotienten	35
3.2.3 Bivariater Vergleich der Streckung	35
3.3 Aderverformung	41
3.4 Regionale Differenzierung der Membran	44
3.5 Faltmuster	45

## *Funktion*

3.6 Entfaltung in Photo-, Film- und Videoaufnahmen .....	47
3.7 Normalvideoaufnahmen der Präparation .....	51
3.8 Simulation .....	56

## *Evolution*

3.9 Phylogenetische Interpretation der Faltung .....	59
--	----

## **4 Diskussion .....**

**63**

### *Morphologie und Struktur*

4.1 Flügellänge, -form und Faltung .....	63
--	----

### *Funktion*

4.2 Mechanismus der Faltung .....	66
4.2.1 Beschaffenheit des Getriebes .....	67
4.2.2 Antrieb der Entfaltung .....	73
4.2.3 Antrieb der Zusammenfaltung .....	75
4.2.4 Ruhezustand .....	76
4.3 Simulation .....	77
4.4 Alafaltung im Flug .....	79

### *Evolution*

4.5 Die Evolution der Alafaltung bei den Coleoptera .....	80
4.6 Alafaltungen im Vergleich .....	81

## **5 Zusammenfassung .....**

**83**

## **6 Literatur .....**

**85**

## **7 Anhang .....**

**89**

7.1 Formel .....	89
7.2 Tabellen .....	90

# 1 Einleitung

Insektenflügel sind dünne und empfindliche Strukturen. Eine Beschädigung der Flügel würde zu einem Verlust der zur Verbreitung oder Flucht genutzten Flugfähigkeit führen. Sie kann jedoch durch eine Bedeckung oder Verpackung der Flügel vermieden werden. Infolgedessen sind die Vorderflügel von Vertretern vieler Insektenordnungen ledrig oder hornig verdickt und bedecken die häutigen Hinterflügel. 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 eine Faltung können die Hinterflügel vollständig von den Vorderflügeln bedeckt werden.

Insektenflügel standen wiederholt im Mittelpunkt wissenschaftlichen Interesses. Dabei standen zumeist taxonomische und phylogenetische Fragestellungen im Vordergrund, so beispielsweise bei Redtenbacher (1886), Zacher (1911) und Rehn (1951). Die Faltung der Hinterflügel erregte ebenfalls früh das Interesse der Entomologen. So wurde die Flügelfaltung bei den Dermaptera von Scudder (1876), Moore (1900), Burr (1914) und Verhoeff (1917) untersucht. Miller (1955) und Betts (1986) beschrieben die Faltung der Hinterflügel bei den Heteroptera und Boulhard (1977) die bei den Auchenorrhyncha. Blum (1979) schildert den Zusammenhang zwischen Morphologie, Verhalten, Phylogenie und Flügelfaltung bei einer Teilgruppe der Coleoptera, den Staphyloidea. Forbes stellt in zwei Arbeiten (1924, 1926) die Faltmuster der Hinterflügel bei den Coleoptera dar und zieht daraus phylogenetische Schlüsse. Danforth (1989) und Danforth & Michener (1988) verbinden eine morphometrische Analyse der Hymenoptera-Flügel mit einer taxonomischen Fragestellung, während Wasserthal (1974) die Flügelfaltung einiger Lepidoptera mit ihrer Ökologie korreliert.

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. Kaufmann (1960) untersuchte experimentell die Bedeutung der Vorderflügel und des Hinterleibs für die Zusammenfaltung der Hinterflügel. Kleinow (1966) filmte die Entfaltung der Hinterflügel und konnte zeigen, durch welche Strukturen Kräfte zur Ent- oder Zusammenfaltung erzeugt werden. Später folgten die Arbeiten von Schneider (1975, 1978) und Hammond (1979) über die Hinterflügelfaltung der Coleoptera. Sie führten die Ansätze Kleinow und Kaufmann fort und erweiterten sie durch neue Untersuchungstechniken, wie das Rasterelektronenmikroskop.

Die vorliegende Arbeit versucht die genannten Ansätze — morphometrische Analyse, Beobachtung und Experiment — zusammenzuführen und durch eine Simulation der Faltung zu er-

gängen. Dieser umfassende und vergleichende Ansatz erscheint gerechtfertigt, da die Faltung der Hinterflügel eine komplexe Kombination von Struktur und Funktion darstellt. Zwar lassen sich die Änderungen der Flügelgeometrie bei der Faltung anhand von Präparaten leicht beschreiben, jedoch ergibt sich daraus kein Verständnis für deren Funktion im lebenden Tier. Ferner lassen sich Artefakte in der morphometrischen Analyse nur durch Beobachtungen am lebenden Tier erkennen. Umgekehrt ermöglicht erst die Morphometrie die Quantifizierung und somit die statistische Analyse der am lebenden Tier beobachteten Geometrieänderungen. Sie ermöglicht ebenfalls nach Skalierungseffekten im Flügel zu fragen, die wiederum durch die Aerodynamik oder die Faltung bedingt sein können. Nur eine vergleichende, morphometrische Analyse kann zeigen, ob große Hinterflügel prinzipiell anders gefaltet sind als kleine. Die Antwort auf diese Frage hat direkte Auswirkungen auf das Verständnis der Flügelfaltung. Experimente greifen in den Flügel ein und ermöglichen so den Vergleich von intakter Struktur mit Funktion und der Funktion einzelner Teile. Die einzelnen Teile verhalten sich oft anders als erwartet. Um die geeigneten Experimente durchführen zu können, waren genaue Beobachtungen über die Funktion des intakten Flügels notwendig. Schließlich wurde eine auf vereinfachenden Annahmen basierende Computersimulation der Flügelfaltung entwickelt. Durch den Vergleich der Simulation mit den Beobachtungen ergeben sich wichtige Anhaltspunkte über die Struktur und Funktion einzelner Bereiche im Hinterflügel, sowie über den Antrieb der gesamten Faltung. Diese Anhaltspunkte müssen wiederum mit den Daten der morphometrischen Analyse überprüft werden. Die Teilbereiche der vorliegenden Arbeit — Morphometrie, Beobachtung, Experiment und Simulation — sind also so eng miteinander verzahnt, daß nur durch eine gemeinsame Analyse ein Verständnis der Hinterflügelfaltung erzielt werden kann.

Da biologische Strukturen und die an sie gebundenen Funktionen eine Geschichte haben wurde schließlich versucht, die Ergebnisse phylogenetisch-evolutiv zu interpretieren und so die Entstehung der Hinterflügelfaltung bei den Coleoptera nachzuzeichnen.

## 2 Begriffsdefinitionen, Material, Technik & Methode

### 2.1 Begriffsdefinitionen und Abkürzungen

In der vorliegenden Arbeit werden die Hinterflügel der Coleoptera aus sehr unterschiedlichen Blickwinkeln betrachtet: Morphologie, mathematische Simulation, Technik und Evolution. Die folgenden Definitionen (Tab. 2.1) sind ein erster Versuch, eine Terminologie zu erstellen, mit der biologische und technische Faltstrukturen sowie deren mathematische Modelle gleichermaßen beschrieben werden können.

Tab. 2.1. Definition der Begriffe.

Begriff	Definition oder Eigenschaft
Ebene	zweidimensional, unendlich, eben;
extrinsisch	außerhalb der Flügelfläche befindlich;
Falte	endliche Länge, unscharf begrenzt;
Versteifungsfalte	Funktionszuweisung bzw. -beschreibung;
Bewegungsfalte	Funktionszuweisung bzw. -beschreibung;
Faltlinie	endliche Länge, (sehr) scharf begrenzt;
Faltmechanik	Kräfte und Geschwindigkeiten, materialabhängig
Faltmechanismus und Faltgetriebe	mechanisches System aus gelenkig verbundenen Teilen, die ihre Lage zueinander unter Einwirkung von Kräften verändern können, um eine Ent- und Zusammenfaltung zu bewirken. Der Faltmechanismus umfaßt Flügelgelenk, -adern und -membran; materialabhängig;
Faltmuster	zweidimensional, materialunabhängig, geometrisch-topologisch;
Faltstruktur	dreidimensional, materialabhängig;
Fläche	zweidimensional, begrenzt, zweiseitig, eben oder gekrümmt, materialunabhängig;
Folie	dreidimensional, flexibel, materialabhängig;
Grundmechanismus	ein aus vier gelenkig miteinander verbundenen Platten oder Flächen bestehender Mechanismus, der eine Ent- und Zusammenfaltung erlaubt;
intrinsisch	innerhalb der Flügelfläche befindlich;
konkav	Talfalte, „-“, negativ, definiert wie in der entomologischen Literatur (Lawrence et al. 1991);
konvex	Bergfalte, „+“, positiv, definiert wie in der entomologischen Literatur (Lawrence et al. 1991);
Platte	dreidimensional, steif, materialabhängig;
Vorschwenken	Bewegung des Flügels von seiner Ruheposition über dem Abdomen in seine Flugposition;
Zurückschwenken	Bewegung des Flügels von seiner Flugposition in seine Ruheposition über dem Abdomen;



Tab. 2.2. Die verwendeten Abkürzungen.

Abkürzung	Bezeichnung	Abkürzung	Familie
1Ax	erstes Axillare	CAN	Cantharidae
2Ax	zweites Axillare	CER	Cerambycidae
3Ax	drittes Axillare	CHR	Chrysomelidae
AA	Analıs anterior	CIC	Cicindelidae
AP	Analıs posterior	COC	Coccinellidae
BCuP	Cubitus Basivenale posterior	CUP	Cupedidae
BM	Media Basivenale	DYT	Dytiscidae
BR	Radius Basivenale	GESAMT	Gesamtauswertung
BSc	Subcosta Basivenale	HYD	Hydrophilidae
BZ	Biegungszone	LAM	Lampyridae
C	Costa	SCA	Scarabaeidae
CuA	Cubitus anterior	SCI	Scirtidae
CuP	Cubitus posterior	STA	Staphylinidae
$\Delta\alpha$	Öffnungswinkeländerung	TEN	Tenebrionidae
FL	Flügelänge		
FS	Faltstelle		
H	Hochpunkt		
J	Jugale		
LF	Längsfaltung		
MP1+2	Media posterior		
MV	Media-Verbindung		
QF	Querfaltung		
R	Korrelationskoeffizient		
RA	Radius anterior		
RG	Randgelenk		
RP3+4	Radius posterior		
Sc	Subcosta		
T	Tiefpunkt		
VFl	Vorderflügel		
W	Wendepunkt		

## *Morphologie und Struktur*

### **2.2 Flügel, Faltstrukturen und Flügelgelenk**

Insektenflügel sind dünne, flächige und dorso-ventral symmetrisch aufgebaute Integumentausstülpungen. Bedingt durch die extreme Abflachung des Flügels bleibt das Lumen und die Epidermis nur im Bereich einiger Flügeladern deutlich. Im lichtmikroskopischen Bild liegen die obere und untere Kutikulaschicht außerhalb der Flügeladern direkt aufeinander. Der Flügel besteht demzufolge fast vollständig aus Kutikula und enthält niemals Muskulatur. Bei den Coleoptera sind vorderes und hinteres Flügelpaar morphologisch unterschiedlich ausgebildet.

Die Vorderflügel sind schmal, stark verdickt und werden als Deckflügel oder Elytren (sing. Elytrum) bezeichnet. Die Hinterflügel sind breit, häutig und werden als Alae (sing. Ala) bezeichnet.

Eine Flügelader ist ein langer, stabförmiger, gerader oder gebogener Bereich im Flügel, der sich durch eine verdickte Kutikula und dunkle Färbung auszeichnet. Das Fehlen oder Vorhandensein eines Nervs und einer Trachee ist nach dieser Definition irrelevant. Terminologisch wird nicht zwischen Längs- oder Queradern unterschieden, da dies für die durchgeführten funktionellen Betrachtungen belanglos ist. Bei der Bezeichnung der einzelnen Flügeladern folge ich der Nomenklatur von Kukulová-Peck (1993) (Abb. 2.1).

Der Bereich zwischen den Flügeladern wird als Flügelmembran angesprochen. Sie ist dünn und oft farblos, sie kann flach oder gewellt sein. In der Flügelmembran lassen sich feste, steife, plattenartige Bereiche von weichen, flexiblen, folienartigen Bereichen unterscheiden.

Die Ala wurde in vier verschiedene Felder unterteilt (Abb. 2.1). Das Analfeld ist die Fläche basal der Analfalte. Das Spitzenfeld ist die Fläche vom apikalen Ende der MP1+2 bis zur Alaspitze. Das Mediafeld (medial field von Kukulová-Peck & Lawrence 1993) ist die Fläche basal des Spitzenfelds, posterior der MP1+2 und apikal des Analfeldes. Das Radialfeld ist die Fläche zwischen RA und MP1+2. Es wird apikal vom Spitzenfeld begrenzt.

Der anteriore Alarand kann je nach Coleoptera-Familie Faltstrukturen aufweisen, die eine Faltung der apikalen Alateile ermöglichen. Sie liegen einzeln oder in Kombination vor und wurden bereits von Schneider (1978) beschrieben. Eine Faltstelle ist eine morphologisch nicht differenzierte Stelle im Alavorderrand (Abb 2.2A). Ein Randgelenk ist ein scharf umgrenztes Scharniergelenk im Costalrand (bestehend aus Sc und RA), das ein Abknicken des Vorderrandes in der Ebene der Alaspreite nach posterior ermöglicht (Abb 2.2B). Die Biegungszone ermöglicht die knickungsfreie Biegung des Costalrandes bis zu 100 ° nach posterior (Abb 2.2C).

Alae inserieren am Körperstamm mittels eines Alagelenks. Das Alagelenk besteht aus drei Hauptskleriten, dem 1., 2. und 3. Axillare, und einer Reihe von kleineren Skleriten. Es erlaubt nicht nur den Auf- und Abschlag der Alae, sondern auch das Vor- und Zurückschwenken der Alae aus ihrer Ruhelage über dem Abdomen in die Flugstellung und umgekehrt. Im folgenden wird ausschließlich auf das Alagelenk von *Pachnoda marginata* (SCA) eingegangen, weil nur an diesem die Bewegungen der Gelenksklerite beim Vorschwenken und bei der Alafaltung beobachtet wurden. Die Nomenklatur wird von Browne (1996) übernommen, da er die Struktur des Alagelenks bei den Scarabaeidae eingehend untersuchte.

Die REM-Aufnahmen der Faltlinien im Flügel von *Pachnoda marginata* (SCA) wurden mit einem Zeiss DSM 962 A Rasterelektronenmikroskop gemacht. Die Proben wurden mit Gold bedampft.

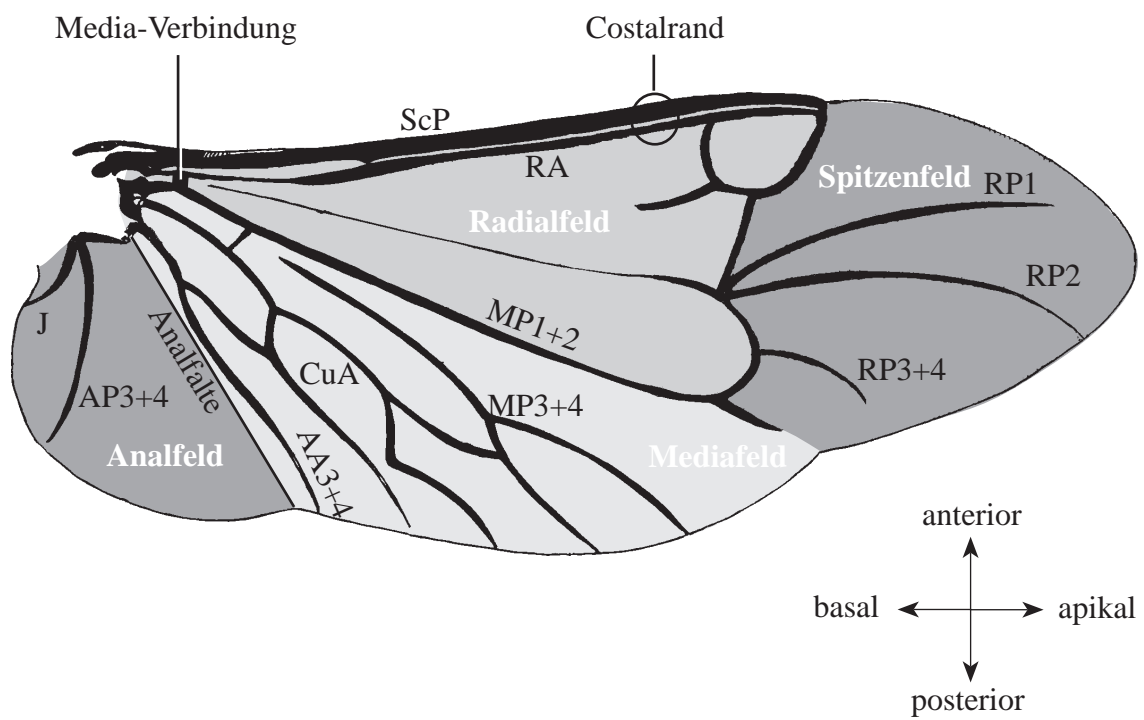


Abb. 2.1. Schematisierte Ala der Coleoptera mit den Bezeichnungen der Adern und der Einteilung in Felder. Nach Kukulová-Peck & Lawrence (1993), verändert.

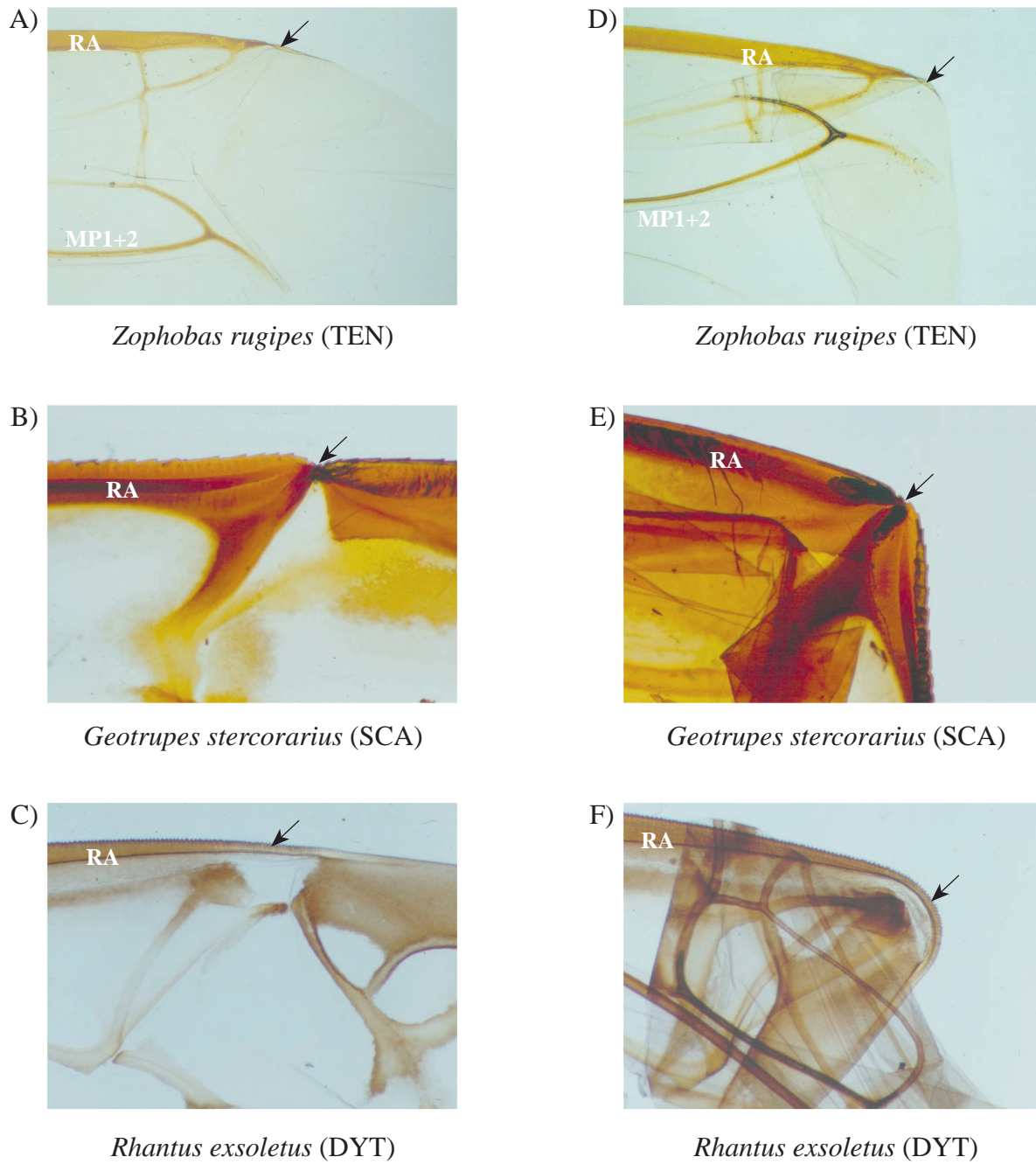


Abb. 2.2. Die Faltstrukturen (Pfeil), Faltstelle (A, D), Randgelenk (B, E), Biegungszone (B, E) im entfaltet (links) und gefalteten (rechts) Zustand.

### 2.3 Digitalisierung und Morphometrie

Zur morphometrischen Analyse wurden die Alae eines mit heißem Wasser einige Minuten lang erweichten Individuums herauspräpariert. Nach der Überführung in absoluten Alkohol wurde auf einem Objektträger eine Ala entfaltet, während die andere gefaltet blieb. Die Auswahl der zu entfaltenden Ala geschah in Abhängigkeit von ihrer Erhaltung nach dem ersten Präparations-schritt, so daß bei verschiedenen Präparaten die rechte oder linke Ala entfaltet vorliegt. Da immer das Alapaar eines Individuums zur Messung gelangte, ergaben sich keine Größendifferenzen aufgrund der variablen Körpergröße einer Species.

Die Alapräparate wurden mit Hilfe einer JVC KY 55F 3CCD Videokamera in einen Macintosh PowerPC 8500/120 eingelesen und unter Nutzung der Software AvidVideoshop 3.0.2.D im PICT Format mit 32768 Farben gespeichert. Das Bildformat entspricht der PAL Norm (768x576 Pixel). Je nach Alagröße wurde ein Zeiss Axioskop Mikroskop, ein Zeiss Stemi SV 11 Stereomikroskop oder ein Fujinon TV Zoom Objektiv 12,5 - 75 mm / f1,2 mit Nikon 2T Nahlinse verwendet. Es wurde immer Durchlichtbeleuchtung realisiert. Zur Bestimmung der absoluten Alagröße wurde gleichzeitig ein Gitter mit 1 mm x 1 mm Maschenweite eingelesen, das in einem Zeichenprogramm erzeugt und auf Overhead-Folie ausgedruckt wurde. Der Lini-enabstand wurde mit einem Objektmikrometer nachgemessen.

Die Benutzung eines Optotech OptoScan 8.17 Farb-Kamerascanner zum Einlesen erwies sich als nicht praktikabel. Er reagiert auf Beleuchtungsunterschiede empfindlicher als die JVC Videokamera und erzeugt erst nach einem zeitaufwendigen, kompletten Scandurchlauf ein Bild. Die Bilder wurden mit Mathematica 2.2.2 auf einem Macintosh PowerPC 6100/66 Rechner manuell digitalisiert. Die gewonnenen Punktkoordinaten wurden mit selbst entwickelten Mathematica Programmen gespeichert und weiterverarbeitet.

Ein flügel festes, rechtshändiges Koordinatensystem wurde definiert, dessen positive x-Achse nach links und die positive y-Achse nach vorne zeigt. Als Ursprung dient die Media-Verbindung (Abb. 2.1), da diese bei allen Taxa deutlich zu erkennen ist und nicht durch die Präparation zerstört wird.

Zur Verdeutlichung der Winkeländerung und der Aderverformung wurden die digitalisierten Verläufe von RA und MP1+2 in der entfaltetten und gefalteten Ala rechnerisch so übereinandergelegt, daß sie den gleichen Ursprung haben und in die gleiche Richtung zeigen. Danach wurden sie so gedreht, daß der Endpunkt von RA auf der Abszisse liegt. Dieses Verfahren führte bei Species mit einer Biegungszone zu einer starken Drehung, so daß die MP1+2 der gefalteten Ala nicht im ersten, sondern im zweiten Quadranten zu liegen kommt. Dadurch ist der Verlauf der MP1+2 in der entfaltetten und gefalteten Ala nicht mehr direkt vergleichbar. Zusätzlich wurde deshalb die MP1+2 der entfaltetten und gefalteten Ala so eingezeichnet, daß die jeweiligen apikalen Enden auf der Abszisse liegen.

Die Faltmuster der Alae von *Pachnoda marginata* (SCA), *Tenebrio molitor* (TEN), *Cerambyx scopoli* (CER), *Lamprohiza splendidula* (LAM) und *Cantharis livida* (CAN) wurden digitalisiert. Die morphologisch undifferenzierten Falllinien in der Ala sind schwierig zu digitalisieren, wodurch die Werte für Winkel und Längen nur ungefähr bestimmbar waren. Deshalb wurde die Abbildung eines Flügels fünfmal digitalisiert und die Mittelwerte gebildet (Tab. 3.6). Die erhaltenen Werte wurden in die Simulation eingegeben. Die Öffnungswinkeländerung zwischen dem simulierten RA und der MP1+2 wurden daraus berechnet (Tab. 3.7).

Von den aufgelisteten Species (Tab. 2.3) wurden Alapräparate hergestellt und anhand digitaler Bilder analysiert. Zur Abschätzung der Digitalisiergenauigkeit wurden einige Präparate mehrfach digitalisiert. Diese sind durch 1, 2, 3, 4 und 5 an der ersten Zählstelle zu erkennen. Die restlichen drei Stellen verweisen ohne weitere Kodierung auf das Präparat.

Tab. 2.3. Die morphometrisch untersuchten Species und ihre systematische Stellung.

Familien: 37	Species: 102	Präparate: 155 Präparatenummer	Herkunft aus Sammlung
<b>Adephaga</b>			
Carabidae	<i>Calosoma inquisitor</i> (Linnaeus, 1758)	#0067	Beutel
	<i>Dromius angustatus</i> Brullé, 1834	#0039	Haas
	<i>Eurynebria complanata</i> (Linnaeus, 1758)	#0011	Haas
	<i>Omophron limbatum</i> (Fabricius, 1777)	#0038	Haas
Cicindelidae	<i>Cicindela campestris</i> Linnaeus, 1758	#0022	Beutel
	<i>Cicindela maritima</i> Latreille & Dejean, 1822	#0070	Beutel
	<i>Cicindela</i> sp.	#0040	Beutel
Dytiscidae	<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	#0142	Haas
	<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	#0138	Hoppenhaus
	<i>Coelambus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	#0139	Hoppenhaus
	<i>Cybister lateralimarginalis</i> (Degeer, 1774)	#0156	Hoppenhaus
	<i>Dytiscus lapponicus</i> Gyllenhal, 1808	#0065	Beutel
	<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	#0107, #1107, #2107, #3107, #4107, #5107	Hoppenhaus
	<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	#0026	Hoppenhaus
	<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontopiddan, 1763)	#0145	Hoppenhaus
	<i>Hydroporus dorsalis</i> (Fabricius, 1787)	#0143	Hoppenhaus
	<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	#0140	Hoppenhaus
Gyrinidae	<i>Rhantus exsoletus</i> (Forster, 1771)	#0137	Beutel
	<i>Porrhorhynchus</i> sp.	#0027	Beutel
Haliplidae	<i>Haliplus confinis</i> Stephens, 1829	#0046	Hoppenhaus
Hygrobiidae	<i>Hygrobia tarda</i> (Herbst, 1779)	#0052	Beutel
Noteridae	<i>Noterus</i> sp.	#0031	Beutel
<b>Archostemata</b>			
Cupedidae	<i>Distocupes varians</i> (Lea, 1902)	#0157	Lawrence
	<i>Omma stanleyi</i> Newman, 1839	#0158, #1158, #2158, #3158, #4158, #5158	Lawrence
	<i>Priacma serrata</i> LeConte, 1861	#0024	Lawrence

Tab. 2.3. Fortsetzung.

Familien	Species	Präparatenummer	Herkunft
Polyphaga			
Alleculidae	<i>Omophlus rugosicollis</i> Brullé, 1832	#0001	Haas
Bostrychidae	<i>Psoa dubia</i> Rossi, 1792	#0002	Haas
Buprestidae	<i>Eurhythrea micans</i> (Fabricius, 1777)	#0014	Molenda
Byturidae	<i>Byturus ochraceus</i> (Scriba, 1790)	#0006	Haas
Cantharidae	<i>Cantharis livida</i> Linnaeus, 1758	#0089, #0090, #0091, #0092, #0093, #1089, #2089, #3089, #4089, #5089	Haas
	<i>Cantharis nigricans</i> (Müller, 1776)	#0037	Haas
	<i>Rhagonycha fulva</i> (Scopoli, 1763)	#0013	Haas
Catopidae	<i>Catops picipes</i> (Fabricius, 1787)	#0035, #0036	Molenda
Cerambycidae	<i>Acmaeops collaris</i> (Linnaeus, 1758)	#0125	Haas
	<i>Cerambyx scopoli</i> Füssli, 1775	#0126	Esswein
	<i>Clytus arietis</i> (Linnaeus, 1758)	#0129	Haas
	<i>Gaurotes virginea</i> Linnaeus, 1758	#0127	Esswein
	<i>Lamia textor</i> (Linnaeus, 1758)	#0118	Esswein
	<i>Phymatodes testaceus</i> (Linnaeus, 1758)	#0041	Molenda
	<i>Phytoecia nigripes</i> Voet, 1778	#0004	Molenda
	<i>Prionus coriarius</i> (Linnaeus, 1758)	#0130	Esswein
	<i>Pyrrhidium sanguineum</i> (Linnaeus, 1758)	#0124	Haas
	<i>Rhagium bifasciatum</i> Fabricius, 1775	#0005	Haas
	undet.	#0154	Esswein
	<i>Strangalia maculata</i> Poda, 1761	#0003	Haas
	<i>Vadonia livida</i> Fabricius, 1775	#0128	Haas
Chrysomelidae	<i>Agelastica alni</i> (Linnaeus, 1758)	#0020	Haas
	<i>Cassida vittata</i> Villers, 1789	#0015	Haas
	<i>Chrysomela populi</i> Linnaeus, 1758	#0016	Haas
	<i>Cryptocephalus aureolus</i> Suffrian, 1847	#0019	Haas
	<i>Gynandrophthalma cyanea</i> (Fabricius, 1775)	#0017	Haas
	<i>Altica brevicollis</i> Foudras, 1860	#0021	Haas
	<i>Lilioceris merdigera</i> (Linnaeus, 1758)	#0018	Haas
	<i>Oulema lichenis</i> Weise, 1881	#0014	Haas
Cleridae	<i>Trichodes alvearius</i> Fabricius, 1792	#0023	Molenda
Coccinellidae	<i>Calvia decemguttata</i> (Linnaeus, 1758)	#0042	Haas
	<i>Calvia quatuordecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758)	#0043	Haas
Curculionidae	<i>Otiorhynchus ligustici</i> (Linnaeus, 1758)	#0045	Haas
	<i>Phyllobius parvulus</i> (Olivier, 1807)	#0025	Haas
Elateridae	<i>Megapenthes lugens</i> Redtenbacher, 1842	#0012	Haas
Histeridae	<i>Baeckmanniolus maritimus</i> (Stephens, 1830)	#0136	Haas
Hydrophilidae	<i>Anacaena globulus</i> (Paykull, 1789)	#0050	Hoppenhaus
	<i>Enochrus testaceus</i> (Fabricius, 1801)	#0048	Hoppenhaus
	<i>Helochares obscurus</i> (Müller, 1776)	#0047	Hoppenhaus
	<i>Hydrobius fuscipes</i> (Linnaeus, 1758)	#0049	Hoppenhaus
	<i>Hydrophilus piceus</i> (Linnaeus, 1758)	#0066	Hoppenhaus
	<i>Laccobius sinuatus</i> Motschulsky, 1849	#0051	Hoppenhaus
Lagriidae	<i>Lagria hirta</i> (Linnaeus, 1758)	#0053	Haas
Lampyridae	<i>Lamprohiza splendidula</i> (Linnaeus, 1758)	#0009	Haas
Lucanidae	<i>Dorcus parallelipedus</i> (Linnaeus, 1758)	#0028	Esswein
	<i>Lucanus cervus</i> (Linnaeus, 1758)	#0069	Esswein
Lycidae	<i>Dictyoptera aurora</i> (Herbst, 1784)	#0008	Molenda

Tab. 2.3. Fortsetzung.

Familien	Species	Präparatenummer	Herkunft	
Lymexylonidae	<i>Lymexylon navale</i> (Linnaeus, 1758)	#0030	Beutel	
Meloidae	<i>Mylabris variabilis</i> Palumbo, 1782	#0007	Haas	
Melyridae	<i>Dasytes areosus</i> Kiesenwetter, 1867	#0029	Haas	
Oedemeridae	<i>Oedemera flavipes</i> (Linnaeus, 1758)	#0055	Haas	
Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus, 1758)	#0088	Haas	
	<i>Aphodius fossor</i> (Linnaeus, 1758)	#0121	Haas	
	<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	#0120	Haas	
	<i>Cetonia aurata</i> (Linnaeus, 1758)	#0082	Beutel	
	<i>Copris lunaris</i> (Linnaeus, 1758)	#0131	Molenda	
	<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	#0010	Haas	
	<i>Hoplia farinosa</i> (Linnaeus, 1758)	#0122	Haas	
	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus, 1758)	#0057	Haas	
	<i>Oryctes nasicornis</i> (Linnaeus, 1758)	#0155	Esswein	
	<i>Pachnoda marginata</i> Kolbe, 1906	#0084, #0085, #0086, #0087	Haas	
	<i>Phyllopertha horticola</i> (Linnaeus, 1758)	#0056	Haas	
	<i>Polyphylla fullo</i> (Linnaeus, 1758)	#0153	Esswein	
	<i>Scarabaeus</i> sp.	#0068	Kukalová-Peck	
	<i>Serica brunnea</i> (Linnaeus, 1758)	#0123	Haas	
	<i>Trichius fasciatus</i> (Linnaeus, 1758)	#0119	Haas	
	Scirtidae	<i>Ora texana</i> Champion, 1906	#0058	Kukalová-Peck
		<i>Scirtes tibialis</i> Guérin, 1843	#0099, #0101, #0103, #0104, #0105, #0106, #1106, #2106, #3106, #4106, #5106	Kukalová-Peck
Scolytidae	<i>Ips typographus</i> (Linnaeus, 1758)	#0032	Haas	
	<i>Taphrorhynchus villifrons</i> (Linnaeus, 1758)	#0059	Haas	
Silphidae	<i>Necrodes</i> sp.	#0071	Beutel	
Sphaeridae	<i>Sphaeridium bipustulatum</i> Fabricius, 1781	#0061	Beutel	
Staphylinidae	<i>Ocypus olens</i> (Müller, 1764)	#0064	Haas	
	<i>Quedius mesomelinus</i> (Marsham, 1802)	#0132, #0146, #0147, #0148, #0149, #0150	Molenda	
Tenebrionidae	<i>Tenebrio molitor</i> Linnaeus, 1758	#0034, #0077, #0079, #0108, #0110, #0111	Haas	
	<i>Tribolium castaneum</i> (Herbst, 1797)	#0094, #0095, #0096, #0097, #0098	Haas	
	<i>Zophobas rugipes</i> Kirsch, 1866	#0033, #0112, #0113, #0114, #0115, #0116, #0117	Haas	

## 2.4 Parameter und Modellrechnung

Die im Rahmen dieser Studie quantifizierten Beschreibungsgrößen werden im folgenden definiert. Einige Parameter konnten nur in der entfalteten Ala berechnet werden, da die zu digitalisierenden Punkte im gefalteten Zustand nicht oder nur manchmal zu sehen waren. Allen Berechnungen liegt das beschriebene rechtshändige Koordinatensystem zugrunde (Abb. 2.3).



Tab. 2.4. Definition der Parameter.

Parameter	Definition und Berechnung
<b>Flächen und Längen</b>	
Gesamtfläche	Dreieckszerlegung der durch den Alaumriß eingeschlossenen Fläche; [mm <sup>2</sup> ];
Spitzenfeld	Fläche vom apikalen Ende der MP1+2 bis zur Alaspitze; nur in der entfalteten Ala; Berechnung wie Gesamtfläche, Anteil an der Gesamtfläche; [%];
Analfeld	Fläche des Analfeldes basal der Analfalte; nur in der entfalteten Ala; Berechnung wie Gesamtfläche, Anteil an der Gesamtfläche; [%];
Flügelänge	Distanz zwischen Media-Verbindung und Alaspitze; nur in der entfalteten Ala; [mm];
maximale Flügelänge	Distanz zwischen minimaler und maximaler x-Koordinate des Alaumrisses; [mm];
Flügelbreite	maximale Flügelbreite; nur in der entfalteten Ala, Berechnung von 50 Streifen senkrecht zur Verbindungslinie zwischen MP1+2 und Alaspitze, Auswahl des längsten Streifens; [mm];
relative Spitzenfeldbreite	Distanz zwischen anteriorem und posteriorem Endpunkt der Spitzenfeldbasis normiert über der Flügelbreite; []
<b>Aderung</b>	
RA-Länge	Länge des RA; berechnet nach Formel 2.1 (Anhang); [mm];
RA-Länge prozentual	Anteil des RA an der Flügelänge; nur in der entfalteten Ala; Drehung des Aderendpunktes auf Abszisse, x-Koordinate dividiert durch Flügelänge; [%];
RA-Krümmung	Maß für die Biegung einer Ader; Integral über der zweiten Ableitung des den RA -Verlauf beschreibenden Polynoms; [];
MP-Länge	Länge der MP1+2; berechnet nach Formel 2.1 (Anhang); [mm];
MP-Länge prozentual	Anteil der MP-Länge an der Flügelänge; nur in der entfalteten Ala; Drehung des Aderendpunktes auf Abszisse, x-Koordinate dividiert durch Flügelänge; [%];
MP-Krümmung	Maß für die Biegung einer Ader; Integral über der zweiten Ableitung des den MP1+2-Verlauf beschreibenden Polynoms; [];
Lage der Extrema und Wendepunkte	Berechnung durch Ableitung des den Aderverlauf beschreibenden Polynoms; Angabe in Prozent der Aderlänge; [%];
Lage der Faltstelle	Lage der Faltstelle(n) im Alavorderrand, angegeben in Prozent der Flügelänge; nur in der entfalteten Ala; Drehung der Faltstelle, so daß Flügelänge auf Abszisse liegt, x-Koordinate dividiert durch Flügelänge; [%];
Lage der Biegungszone	Lage der Biegungszone im Costalrand, angegeben in Prozent der Flügelänge; nur in der entfalteten Ala; Drehung der Biegungszone, so daß Flügelänge auf Abszisse liegt, x-Koordinate dividiert durch Flügelänge; [%];
Lage des Randgelenks	Lage des Randgelenks im Costalrand, angegeben in Prozent der Flügelänge; nur in der entfalteten Ala; Drehung des Randgelenks, so daß Flügelänge auf Abszisse liegt, x-Koordinate dividiert durch Flügelänge; [%];
Öffnungswinkel	Winkel zwischen RA und MP1+2 abzüglich der elastischen Verformung der Adern; [°];

Tab. 2.4. Fortsetzung.

Parameter	Definition und Berechnung
Tatsächliche Distanzänderung	Distanz zwischen dem apikalen Endes der MP1+2 und Punkt auf RA mit analoger Position; Distanz in der entfalteten Ala abzüglich der Distanz im gefalteten; umfaßt Öffnungswinkeländerung und Verformung; [mm];
Theoretische Distanzänderung	Distanz zwischen den Endpunkten zweier die Öffnungswinkeländerung einschließende Stäbe mit MP-Länge; [mm];
<b>Formbeschreibung und Faltung</b>	
Lage der max. Breite	Lage des längsten Streifens bei der Flügelbreitenberechnung; ausgedrückt in Prozent der Flügellänge; [%];
halbe Flügelfläche	Stelle in Prozent der Flügellänge an der die halbe Fläche erreicht wird; Berechnung mit Hilfe der 50 Streifen der Flügelbreitenberechnung; [%];
relative Flügelbreite Streckung (Aspect Ratio)	Flügelbreite dividiert durch die Flügellänge; []; Maß für die Form der Ala; Flügellänge im Quadrat mal zwei und dividiert durch die Gesamtfläche der entfalteten Ala; [];
Faltquotient	Fläche der entfalteten Ala dividiert durch die Fläche der gefalteten Ala; [];
<b>Aerodynamik und Flug</b>	
Flügelschlagfrequenz	Auf- und Abschlüge pro Sekunde; [Hz];
Flächenbelastung (wing loading)	Gewicht des Tieres dividiert durch die Gesamtfläche; [Pa];

Der Einfluß der relativen Größe des Analfeldes und der relativen Flügelbreite auf die Streckung wurde durch eine Modellrechnung simuliert. Dabei wurde an ein Rechteck mit  $2 \times 0.6$  Einheiten Kantenlänge ein kleineres Rechteck mit Länge 1 und variabler Breite angesetzt. Aus der resultierenden Gesamtfläche wurde die Streckung und der Anteil des kleineren, das Analfeld repräsentierenden Rechtecks an der Gesamtfläche berechnet. Das Längen/Breitenverhältnis des großen Rechtecks entspricht demjenigen vermessener Coleoptera-Alae.

Zur Überprüfung des Einflusses der Aderverformung wurde die gemessene Öffnungswinkeländerung als Parameter so in ein Modell eingesetzt, daß die Änderung zwischen zwei geraden Stäben anliegt. Die Länge der Stäbe entspricht der gemessenen Länge der MP1+2. Die Distanz der Stabendpunkte wird errechnet und mit der tatsächlichen Distanzänderung durch Quotientenbildung verglichen.

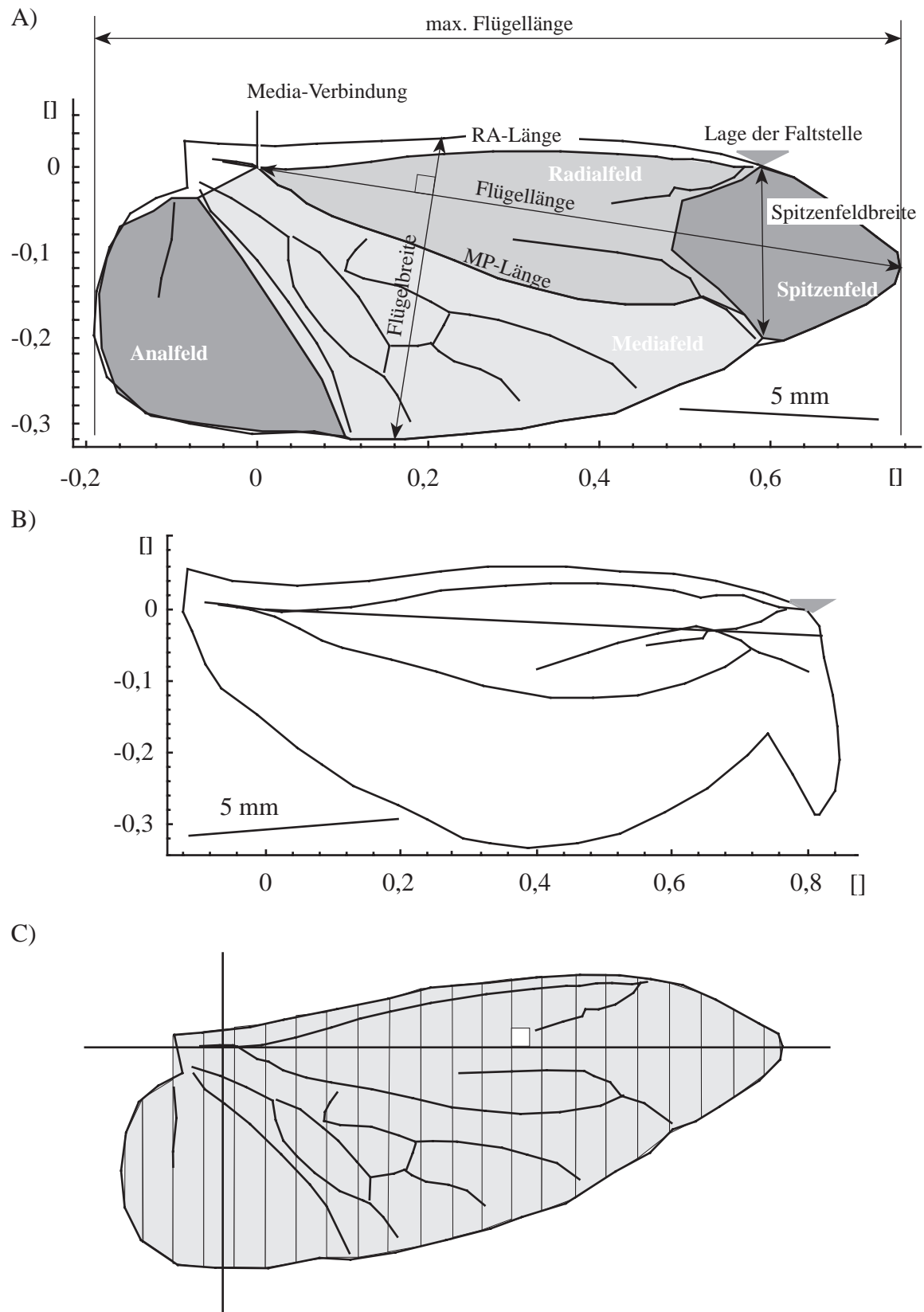


Abb. 2.3. Die Digitalisierung der eingelesebenen Alapräparate liefert ein vereinfachtes Abbild der Alae, das hier am Beispiel einer entfaltenen (A) und gefalteten (B) Ala von *Tenebrio molitor* (#0111, TEN) gezeigt wird. (C) Lage der Streifen zur Berechnung der halben Fläche, sowie Lage der maximalen Flügelbreite.

## Funktion

### 2.5 Photoaufnahmen

Um Einblick in den ungestörten Ablauf der Alantfaltung zu erhalten, wurden Photoaufnahmen mit kurzer Belichtungszeit angefertigt. Die Ausrüstung bestand aus zwei Metz 45 CT4 Blitzgeräten mit Netzversorgung, einer Nikon F-801 und einer Nikon FE 2 Kamera, als Objektive wurden das Micro-Nikkor 200mm / f4 und Micro-Nikkor 100mm / f4 mit den Nikon Nahlinsen 3T und 4T verwendet. Die Ausrüstung wurde durch einen Compur electronic m1 Zentralverschluß mit Steuereinheit ergänzt, der auf das Micro-Nikkor 200 mm Objektiv an der Nikon FE 2 montiert war. Der Zentralverschluß und die Nikon F-801 Kamera wurden manuell über einen gemeinsamen Schalter ausgelöst. Nach Herstellerangaben besitzt der Zentralverschluß eine Auslöseverzögerung von 11 ms, während sie bei der Nikon F-801 etwa 80 ms beträgt. Die eingestellten Belichtungszeiten betragen  $1/125$  s am Steuergerät des Zentralverschlusses und  $1/250$  s an der Nikon F-801. Die Blitzgeräte waren auf die Lichtleistungsstufe "W" eingestellt, um eine konstante minimale Leuchtzeit, die nach Herstellerangaben 0,1 ms beträgt, zu gewährleisten. Die notwendige Blende für diese Einstellungen wurde mit einem Gossen Variosix F2 Belichtungsmesser ermittelt und über den Abstand der Blitzgeräte zum Objekt reguliert. Der Abbildungsmaßstab betrug 1:1 bis 1:2 und wurde der Größe des Tieres angepaßt. Es wurde ein Kodak Ektachrome 100 Film verwendet.

Diese Ausrüstung ermöglichte zwei verschiedene Aufnahmearten: zeitversetzte und zeitgleiche. Zeitversetzte Aufnahmen entstanden immer dann, wenn über den gemeinsamen Auslöseschalter die Kamera und der Zentralverschluß angesteuert wurden und diese wiederum jeweils ein Blitzgerät auslösten. Die so entstandenen Bilder weisen eine Zeitdifferenz von etwa 60-70 ms auf. Zeitgleiche Aufnahmen konnten erstellt werden, indem die Belichtungszeit am Steuergerät des Zentralverschlusses auf  $1/8$  s (= 125 ms) eingestellt und beide Blitzgeräte durch die langsamere Nikon F-801 ausgelöst wurden. Dadurch lag der Auslösezeitpunkt der Blitzgeräte trotz der 80 ms Auslöseverzögerung noch in der Öffnungszeit des Zentralverschlusses, so daß die Belichtung durch die Blitzgeräte synchron erfolgte.

Die Kameras wurden manuell ausgelöst, da sich eine Triggerung durch eine Lichtschranke als nicht praktikabel erwies. Bei den meisten Species ist das Vorschwenken der Elytren scheinbar zur Triggerung nutzbar, jedoch zeigte sich bei längerer Beobachtung, daß dies nur ein schlechter Indikator ist: oft werden die Elytren zwar vorgeschwenkt, nicht aber die Alae. Die genauer untersuchte Art *Pachnoda marginata* (SCA) schwenkt zudem die Elytren nicht vor, sie bleiben auch im Flug über dem Abdomen. Bei Species mit weniger als 1 cm Körperlänge wurde die Justierung der empfindlichen und daher störanfälligen Lichtschranke schwierig. Das Tier hätte durch eine starke Beinbewegung die Lichtschranke ausgelöst.

Die Tiere wurden am Pronotum mit Bienenwachs an eine Insektennadel lösbar angeklebt und diese mit Klebeband an einem Gestänge befestigt. Dieser Aufbau erlaubte eine geringe Eigenbewegung des Tieres und hielt es dennoch im Fokus.

## 2.6 Film- und Videoaufnahmen

Die Videoaufnahmen des Alagelenks von frischtoten Individuen von *Pachnoda marginata* (SCA) wurden mit einer JVC KY 55F 3CCD Videokamera an einem Zeiss Stemi SV 11 Stereomikroskop aufgenommen und mit einem Panasonic AG 7355 Videorecorder auf S-VHS Band aufgezeichnet. Zur Beleuchtung dienten mehrere Schott Kaltlichtquellen.

Im Versuch wurde eine Ala von *Pachnoda marginata* (SCA) in der Flugposition eingerastet (ca. 90 ° zur Längsachse des Tieres) und mit einer Insektennadel durch den Costalrand fixiert. Dann wurde die Alaspitze mit Hilfe einer Pinzette manuell bewegt. Die Aufnahmen wurden als Einzelbilder (jedes fünfte oder zehnte Videobild) auf dem beschriebenen Weg in den Computer eingelesen und mit Mathematica digitalisiert. *Pachnoda marginata* (SCA) wurde trotz der komplizierten Morphologie des kompakten Pterothorax gewählt, da die Art relativ groß ist, flugfähig ist und über eine komplizierte Alafaltung verfügt.

Filmaufnahmen der Alaentfaltung mit bis zu 500 Bildern/s wurden mit einer Locam Kamera am Institut für den Wissenschaftlichen Film (IWF) in Göttingen angefertigt. Dabei traten folgende Probleme auf: (1) die Beleuchtung ist sehr heiß und kann zum Tod der Versuchstiere führen, (2) die Kamera konnte, wie oben ausgeführt, nur manuell ausgelöst werden, so daß der Anfang der Entfaltung meist fehlte, (3) die Kamera benötigt eine gewisse Zeit zur Beschleunigung auf volle Geschwindigkeit, so daß die Sequenz eine ansteigende und submaximale Bildfrequenz aufweist und (4) hohe Kosten und begrenzter Filmvorrat von etwa 15 s bei 500 Bildern/s. Daher wurden High Speed Video Aufnahmen mit dem Camsys+ 500 System der Firma Mikromak angefertigt, das schwarzweiße Videosequenzen mit einer Auflösung von 256x256 Bildpunkten bei 500 Bildern/s liefert. Die Belichtungszeit betrug 1 dividiert durch Bildfrequenz und war damit für kinematische Studien zu lange. Es kam zu Bewegungsunschärfe.

Einige Normalvideoaufnahmen von *Rhagium bifasciatum* (CER) und *Melolontha melolontha* (SCA) konnten aus einer früheren Arbeit (Haas 1994) übernommen werden.

Tab. 2.5. Von folgenden Species wurden Photo-, Film- oder Videoaufnahmen bei der Alafaltung angefertigt.

Coleoptera	Familie	Art	Photo, Video, Film
Adephaga	DYT	<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Photo
		<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	Photo
Polyphaga	CAN	<i>Rhagonycha fulva</i> (Scopoli, 1763)	Photo
	CER	<i>Rhagium bifasciatum</i> Fabricius, 1775	Photo, Video
	CHR	<i>Agelastica alni</i> (Linnaeus, 1758)	Photo
		<i>Gynandrophthalma cyanea</i> (Fabricius, 1775)	Photo
		<i>Coccinella septempunctata</i> (Linnaeus, 1758)	Photo
	SCA	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus, 1758)	Photo, Video
		<i>Pachnoda marginata</i> Kolbe, 1906	Photo, Video, Film
TEN	<i>Zophobas rugipes</i> Kirsch, 1866	Photo, Film	

## 2.7 Simulation

Anhand der Beobachtungen zur Plattenstruktur der Alae (Haas 1994; Haas & Wootton 1996) konnte eine Simulation der Alafaltung entwickelt werden, deren Basiselement ein Grundmechanismus (Abb. 2.4) ist. Ein Grundmechanismus besteht aus vier, durch Faltlinien gelenkig miteinander verbundene Platten oder Flächen. Alle Faltlinien eines Grundmechanismus treffen sich in einem Punkt und bilden den Ursprung des zur Berechnung verwendeten Koordinatensystems. Sie besitzen eine konstante Länge sowie konstante Winkel gegenüber den benachbarten Faltlinien. Diese Verhältnisse werden analytisch durch die Faltlinien repräsentierende Vektoren beschrieben (mathematische Grundlagen in Haas & Wootton 1996). Die Winkel zwischen benachbarten Faltlinien und die Längen der Faltlinien sind frei wählbar. Ein Grundmechanismus ist dann vollständig faltbar, wenn die Winkelsumme, der sich gegenüberliegenden Flächen  $180^\circ$ , ergibt (Haas & Wootton 1996). Als Laufvariable dient der Öffnungswinkel zwischen den beiden Basisflächen. Sie wird als Funktion der Zeit definiert, um eine direkte Vergleichbarkeit mit den experimentell ermittelten Daten zu gewährleisten.

Faltstrukturen, wie sie Coleoptera-Alae darstellen, sind zu einem großen Teil modular aus einer Kombination solcher Grundmechanismen aufgebaut, wobei die Spitze des basalen Grundmechanismus die Basis des darauf folgenden apikalen Grundmechanismus darstellt (Haas 1994). Dabei sind auch Verzweigungen möglich, so daß an einem basalen Grundmechanismus zwei andere ansetzen. Die Simulation der Alafaltung verwendet den gleichen Ansatz: eine beliebige Zahl von Grundmechanismen wird berechnet und durch Koordinatentransformationen an die entsprechenden Positionen mit der notwendigen Orientierung verschoben.

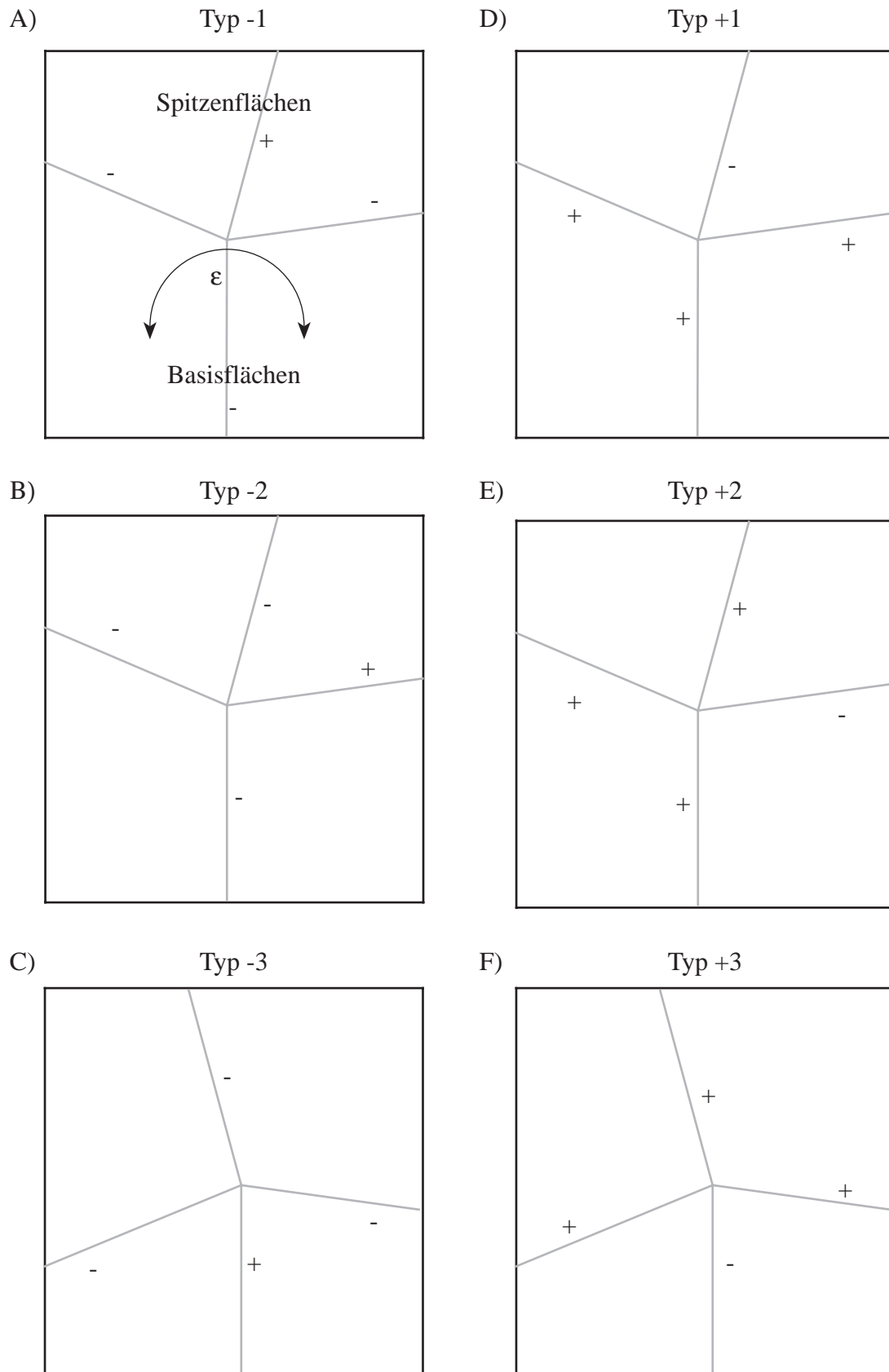


Abb. 2.4. Die Grundmechanismen in der „-“ und „+“ Konfiguration mit der Definition des Typs, der Basis- und Spitzenfläche sowie Öffnungswinkel  $\varepsilon$ .

Dadurch entsteht ein Modell der Faltstruktur, das die Koordinaten der Faltlinien vollständig beschreibt. Alle Punkte auf den Flächen lassen sich durch Linearkombinationen der die Flächen aufspannenden Vektoren berechnen. So läßt sich der Aderverlauf in der Ala in das Modell einzeichnen und Winkeländerungen zwischen den Flügelladern berechnen. Als Laufvariable der gesamten Faltstruktur dient der Öffnungswinkel des basalen Grundmechanismus. Die Öffnungswinkel der apikalen Grundmechanismen ergeben sich wegen der mechanischen Zwangskopplung daraus.

Die Kinematik der Faltung und deren visueller Eindruck hängt stark von der Wahl des Koordinatensystems ab. Deswegen läßt sich das Modell der Faltstruktur beliebig im Raum drehen und verschieben, so kann zum Beispiel das Vorschwenken simuliert werden. Alle Koordinaten der Faltlinien und gleichermaßen die Öffnungswinkeländerung sind als Funktion der Zeit bekannt, weshalb sich die zurückgelegten Wege und Winkel, die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen aller Punkte der simulierten Faltstruktur berechnen lassen.

## *Evolution*

### **2.8 Phylogenetische Interpretation**

Zur phylogenetisch-evolutiven Interpretation der Alafaltung der Coleoptera wurden zusätzlich zu den bereits aufgelisteten Species (Tab. 2.3) Vertreter folgender Species herangezogen. Ein Vertreter von *Hydroscapha natans* (Bøving, 1914) repräsentiert eine vierte Unterordnung der Coleoptera, die Myxophaga. Aufgrund seiner Kleinheit gelang es nicht, die Ala in einer für die morphometrische Analyse ausreichenden Qualität zu präparieren. Die Faltmerkmale sind jedoch deutlich erkennbar. Die Angaben zur Alafaltung bei Vertretern der fossilen Protocoleoptera, Permocupedidae, Rhombocoleidae und Triadocupedinae (alle Coleoptera) wurden der Literatur entnommen (Beutel 1997; Carpenter 1992; Kukulová 1969; Kukulová-Peck 1991; Kukulová-Peck & Lawrence 1993). *Sialis flavilatera* Kolbe, 1905 wurde als Vertreter der Megaloptera zum Außengruppenvergleich verwendet, da sie als Teiltaxon der Neuropterida zu der wahrscheinlichen Schwestergruppe der Coleoptera gehören (Kristensen 1991).

Die Einteilung der Polyphaga (Coleoptera) in Großgruppen folgt dem von Hansen (1996) vorgestellten System. Die „Hydrophiloide-Linie“ umfaßt die Staphyloidea (hier untersucht: Silphidae und Staphylinidae), Scarabaeoidea (Lucanidae und Scarabaeidae), Hydrophiloidea (Hydrophilidae) und Histeroidea (Histeridae). Die „Eucinetoid-Linie“ umfaßt die Scirtoidea (Scirtidae), Dascilloidea (), Buprestoidea (Buprestidae), Byrrhoidea (), Elateroidea (Elateridae, Lycidae, Lampyridae und Cantharidae), Derodontoidea (), Bostrichoidea (Bostrichidae),



---

Lymexyloidea (Lymexylidae), Cleroidea (Cleridae und Melyridae), Cucujoidea (Byturidae und Coccinellidae), Tenebrionidea (Tenebrionidae, Oedemeridae und Meloidae), Chrysomeloidea (Cerambycidae und Chrysomelidae) und Curculionidea (Curculionidae).

Die Einteilung in höhere, systematische Gruppenkategorien ist Abb. 3.21 zu entnehmen.

## 3 Ergebnisse

### *Morphologie und Struktur*

#### 3.1 Morphometrie und Parameter

Es wird der Versuch unternommen, die Geometrie der Coleoptera-Alae und deren Änderungen durch die Faltung quantitativ zu beschreiben. Die meisten der Parameter (Tab. 2.4) werden hier erstmalig definiert, so daß Techniken und Algorithmen zu ihrer Erhebung neu entwickelt und deren Genauigkeit erwiesen werden mußte. Grundlegend für die Interpretation der Parameter ist die durch verschiedene Faktoren beeinflusste Meßgenauigkeit.

(1) Optische und elektronische Verzerrungen. Zur Überprüfung der Verzerrung durch optische Systeme und elektronische Bildbearbeitung wird ein quadratisches Gitter eingelesen, digitalisiert und der Abstand der Gitterpunkte berechnet. Alle Punkte weisen den gleichen Abstand zueinander auf, das Bild wird nicht merklich verzerrt.

(2) Räumlicher oder perspektivischer Fehler. Bei räumlichen Objekten mit einer größeren Entfernung zum Meßgitter erscheinen am Rand liegende Teile durch die Perspektive vor falschen Meßgitterpunkten. Der räumliche Fehler ist bei Alapräparaten vernachlässigbar klein, weil sie flächige Objekte sind und das Meßgitter direkt aufliegt.

(3) Digitalisierfehler. Mathematica verwendet ein Digitalisierfenster, dessen x-Achsenlänge unabhängig von der Bildpunktanzahl 1 beträgt und dessen y-Achsenlänge entsprechend dem Seitenverhältnis des Bildes gewählt wird. Die manuelle Digitalisierung ist mit einem Fehler behaftet, der durch die begrenzte Bildschirmauflösung und die unklar umrissene Struktur der Flügeladern, die Aderfärbung nimmt zur Membran hin graduell ab, zustande kommt. Somit liegt bei der Digitalisierung eine subjektive, nicht genau reproduzierbare Entscheidung vor, wo die Grenze der Ader liegt. Ebenso hat die variable Anzahl der verwendeten Punkte Einfluß auf die Digitalisiergenauigkeit. Deshalb wurden Bilder von vier unterschiedlich großen und mit unterschiedlichen Techniken aufgenommenen Alae (*Dytiscus marginalis* (DYT), *Omma stanleyi* (CUP), *Cantharis livida* (CAN) und *Scirtes tibialis* (SCI)) zur Berechnung der Reproduzierbarkeit mehrfach digitalisiert (Abb. 3.1).

Durch die Anwendung verschiedener Berechnungsalgorithmen von Längen, Flächen und Winkeln aus den gewonnenen Punktkoordinaten ergeben sich jeweils unterschiedliche Fehler (Tab. 3.1). Die Größe und gegebenenfalls die Ursache des Fehlers werden bei den jeweiligen Parametern angegeben und sind das Kriterium für die Verwendbarkeit des Parameters in der weiteren Diskussion. (Der Fehler beträgt  $\pm 0,003$  Einheiten im Koordinatensystem von Mathematica.) Die Werte für die Einzelmessungen sind in Tab. 3.2 zusammengefaßt.

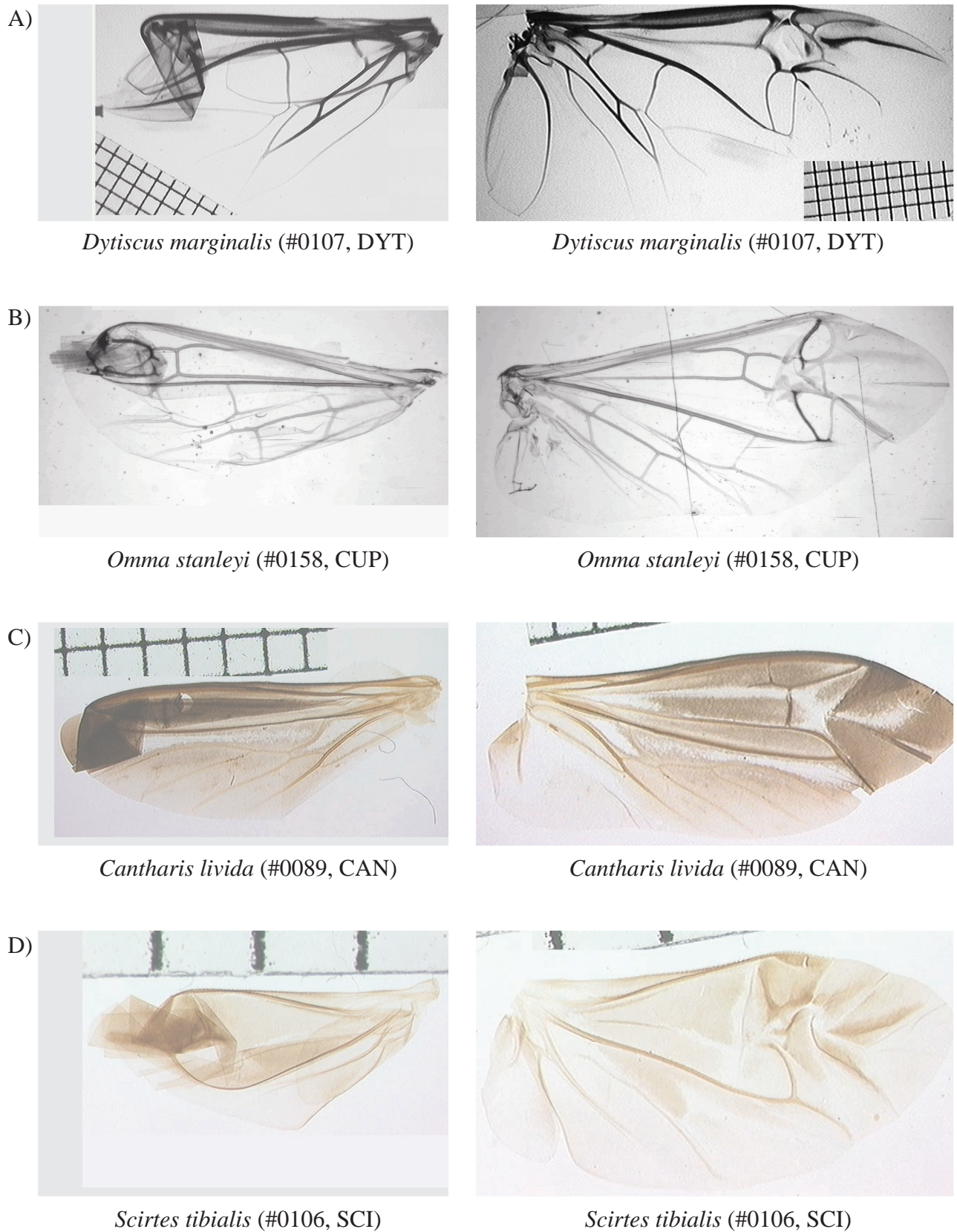


Abb. 3.1. Diese Alabilder (links gefaltet, rechts entfaltet) wurden zur Fehlerberechnung jeweils fünf mal digitalisiert. Der Abstand zwischen den Gitternetzlinien beträgt 1 mm.

### 3.1.1 Flächen und Längen

Gesamtfläche der Ala: 3,1 mm<sup>2</sup> bis 707,3 mm<sup>2</sup> (Einzelwerte in Tab. 3.2)

Die Gesamtfläche der Ala wurde in der entfalteten und gefalteten Ala über eine Dreieckszerlegung des Alaumrisses (Wickham-Jones 1994) berechnet. Der relative Fehler ist sehr gering (<1 %).

Spitzenfeld: 11,1 % bis 74,1 % (Tab. 3.2)

Das Spitzenfeld ist die Fläche, die bei den Polyphaga und Archostemata apikal der Radialzelle bzw. der Biegungszone und MP1+2 liegt. Das Feld schließt bei den Adephaga das Oblongum mit ein. Die basale Grenze des Spitzenfeldes wird manuell digitalisiert, während sich die anteriore, apikale und posteriore Grenze aus dem Alaumriß ergibt. Die Größe des Spitzenfeldes wird nur in der entfalteten Ala berechnet und in Prozent der Gesamtfläche angegeben. Der relative Fehler beträgt bis zu 2,5 %, da das Spitzenfeld basal oft unklar begrenzt ist.

Analfeld: 1,9 % bis 23,6 % (Tab. 3.2)

Als Analfeld wird die Fläche posterior der Analfalte bezeichnet (Wootton 1979). Das Analfeld wird in der entfalteten Ala über eine Dreieckszerlegung seines Umrisses (Wickham-Jones 1994) berechnet und seine Größe wird in Prozent der Gesamtfläche angegeben. Der relative Fehler beträgt bis zu 2 %, weil die Analfalte in der entfalteten Ala oft nicht sichtbar ist und damit das Analfeld unklar umgrenzt ist.

Flügelänge: 2,7 mm bis 50,4 mm und maximale Flügelänge 3,1 mm bis 55,1 mm (Tab. 3.2)

Die Länge des Flügels ist die Distanz zwischen Media-Verbindung und Alaspitze. Zur Berechnung der maximalen Flügelänge wird der Alaumriß so gedreht, daß die Verbindungslinie zwischen Media-Verbindung und Alaspitze auf der Abszisse liegt. Danach wird die kleinste und größte x-Koordinate des Alaumrisses ermittelt und deren Distanz errechnet. Diese zweite Definition der Flügelänge wurde gewählt, da insbesondere bei großen Alae die Media-Verbindung relativ weit apikal liegt und damit die maximale Länge bis zu 20 % unterschätzt wird (Tab. 3.2). Weiterhin wurden die Messungen von Schöffner (1983) und Oertli (1991) nach dieser Definition durchgeführt, so daß eine Vergleichbarkeit der Daten nur mit der zweiten Definition erreicht wird. Beide Parameter werden in der entfalteten Ala berechnet. Über die Häufigkeitsverteilung der Flügelänge gibt Abb. 3.2 Aufschluß. Allen weiteren Berechnungen liegt die Flügelänge zugrunde. Der relative Fehler ist für beide Parameter gering (<1 %).

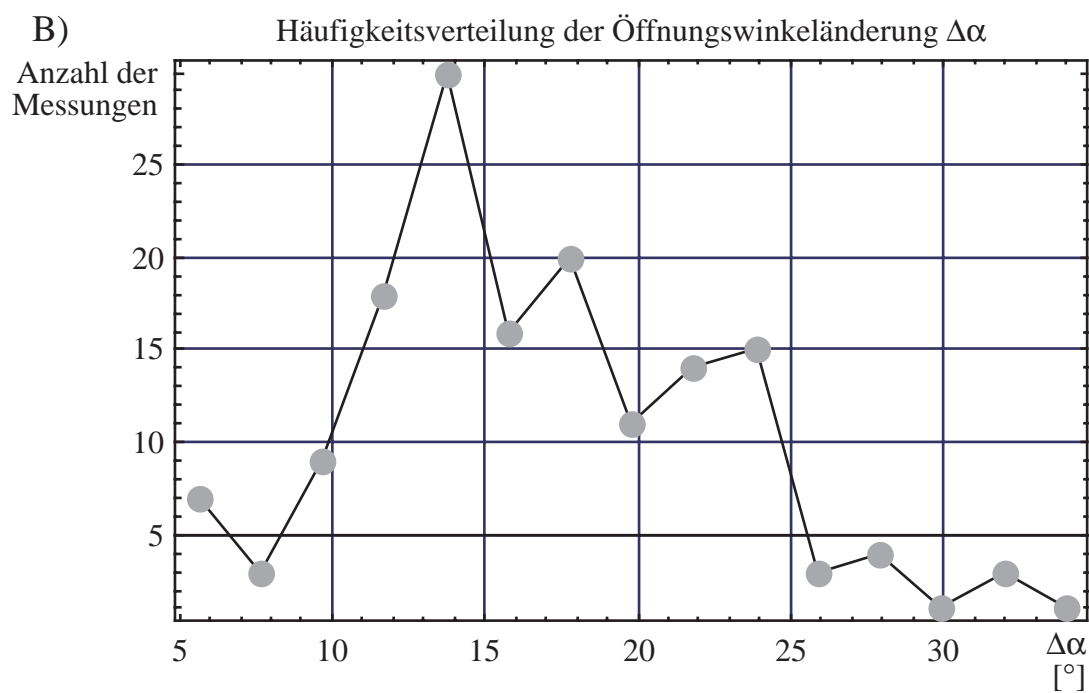
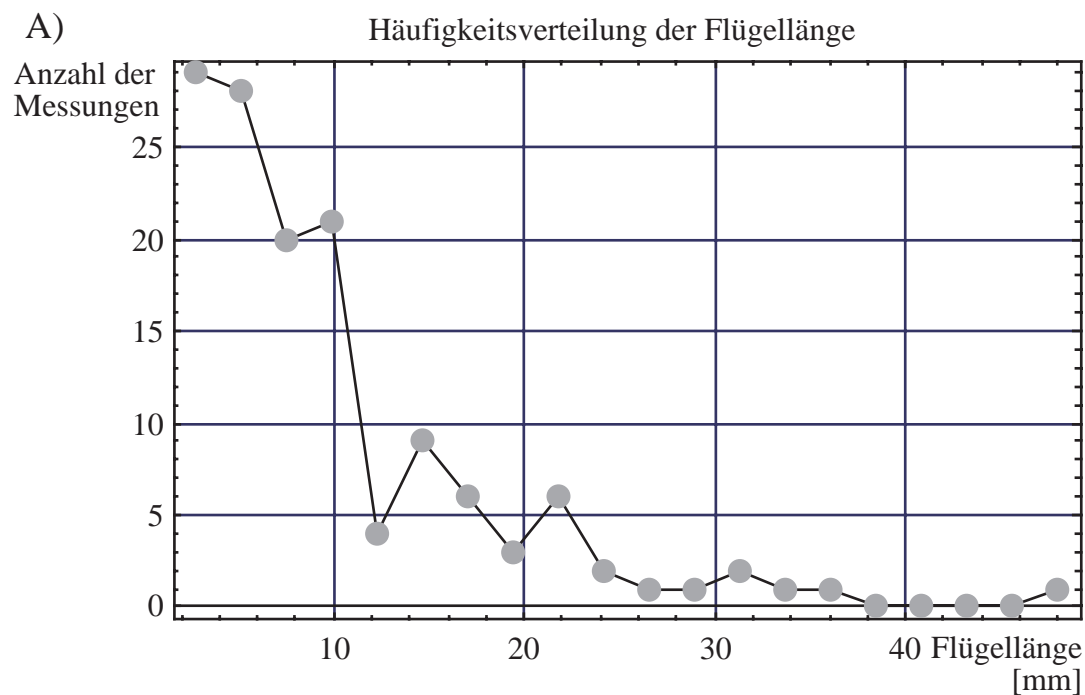


Abb. 3.2. Die Häufigkeitsverteilung von (A) Flügellänge und (B) Öffnungswinkeländerung. Die Flügellängen der untersuchten Arten sind sehr ungleich verteilt. Bei 102 von 135 Messungen ist die Flügellänge kleiner als 12 mm. Die Öffnungswinkeländerung liegt zumeist bei  $15^\circ \pm 5^\circ$ .

Flügelbreite: 1,2 mm bis 17,6 mm (Tab. 3.2)

Die Flügelbreite ist die größte Distanz zwischen anteriorem und posteriorem Alarand, gemessen senkrecht zur Verbindungslinie zwischen Media-Verbindung und Alaspitze. Zur Berechnung wird der digitalisierte Alaumriß so gedreht, daß die Flügellänge auf der Abszisse liegt. Danach wird der Umriß in 50 gleich breite Streifen senkrecht zur Flügellänge zerlegt und deren Länge berechnet. Der längste Streifen ergibt die ausschließlich in der entfaltetten Ala berechneten Flügelbreite. Der relative Fehler ist  $<1\%$ .

Relative Spitzenfeldbreite: 0,53 bis 1,07 (Tab. 3.2)

Die Spitzenfeldbreite ist die Distanz zwischen anteriorem und posteriorem Ende der manuell digitalisierten basalen Grenze des Spitzenfeldes. Diese Verbindungslinie kann leicht gekippt liegen, weshalb die Werte größer als die der Flügelbreite sein können. Die Spitzenfeldbreite wird über der Flügelbreite normiert und ist daher dimensionslos. Der relative Fehler ist  $<1\%$ .

### 3.1.2 Aderung

RA-Länge: 0,8 mm bis 24,7 mm und -Krümmung -0,5 bis 0,3 (Tab. 3.2)

Zur Berechnung der RA-Länge und -Krümmung in der entfaltetten und gefalteten Ala werden beginnend mit der Media-Verbindung zunächst die digitalisierten Punkte durch einen Kurvenfit mit einem Polynom vierter Ordnung ersetzt. Dessen Kurvenlänge wird mit Hilfe von Formel 2.1 (Anhang) errechnet. Falls eine Biegungszone oder ein Randgelenk vorhanden war, wurde der Teil des RA vom Alagelenk bis zur Biegungszone bzw. zum Randgelenk durch ein Polynom ersetzt und der verbleibende Teil bis zum apikalen Aderende als Polygonzug betrachtet, da sich der Gesamtverlauf nicht durch ein durchgehendes Polynom beschreiben ließ. Die Krümmung ergibt sich aus dem Integral über der zweiten Ableitung der den Aderverlauf beschreibenden Funktion. Der relative Fehler der RA-Länge liegt unter  $1\%$ , hingegen ist er bei der RA-Krümmung mit bis zu  $48\%$  sehr hoch.

Der relative Fehler der RA-Krümmung ist besonders bei Costalrändern mit Biegungszone sehr hoch. Der Vergleich der erhaltenen Polynome zeigt, daß ihr Verlauf sehr unterschiedlich ist, obwohl ein und derselbe RA digitalisiert wurde. Da die Krümmung eines Polynoms durch das Integral über seiner Ableitung gegeben ist, vergrößert sich der Fehler nochmals. Zudem ändert sich der Wert der Krümmung, wenn an einem in positive y-Richtung gebogenen Polynom kleine, umgekehrte Randbereiche auftreten. Diese Randbereiche sind aber für den eigentlichen Verlauf der Ader unbedeutend und werden vermutlich durch Digitalisierfehler verursacht. Die Werte für die Krümmung waren daher nicht mit der Form der Adern korrelierbar und wurden deshalb nicht zur morphometrischen Analyse herangezogen.

MP-Länge: 0,9 mm bis 24,3 mm und -Krümmung: -0,8 bis 1,3 (Tab. 3.2)

Die MP-Länge und -Krümmung wird wie die Länge und Krümmung des RA berechnet.

Der relative Fehler der MP-Länge liegt unter 1 %, der relative Fehler der MP-Krümmung ist hoch, bis zu 10 %. Die Ursachen für diesen hohen relativen Fehler wurden bereits bei der RA-Krümmung diskutiert.

Relative Länge von RA: 22,1 % bis 90,3 % und MP1+2: 21,8 % bis 76,3 % (Tab. 3.2)

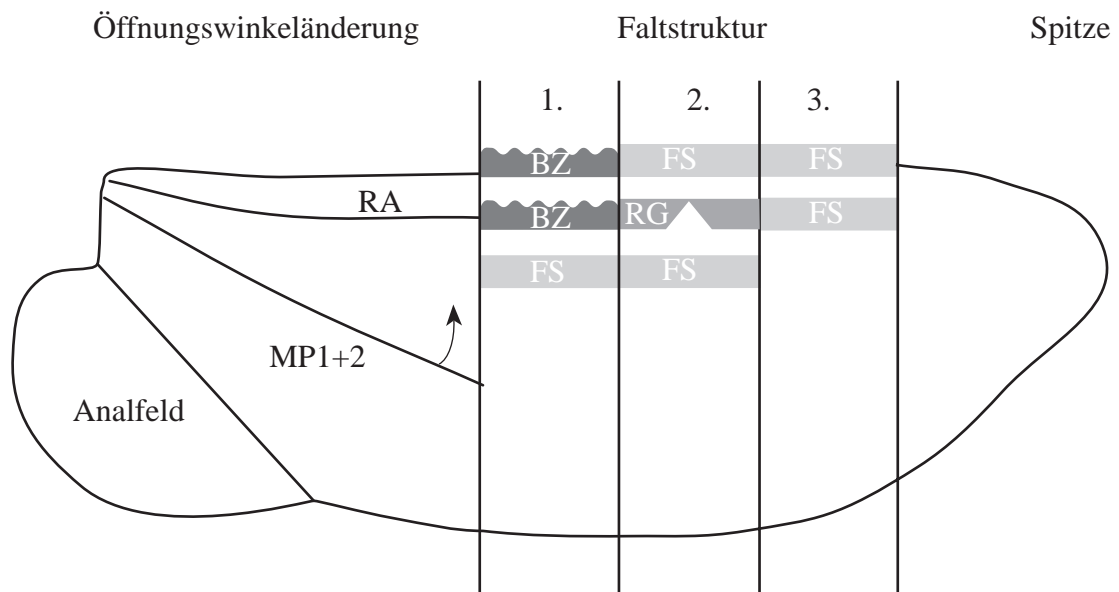
Zur Berechnung werden die Koordinaten der Endpunkte von RA und MP1+2 in der entfalteten Ala jeweils so um den Ursprung des flügelfesten Koordinatensystems gedreht, daß sie auf der Abszisse liegen. Das Verhältnis zwischen x-Koordinate des Endpunktes und der Flügellänge ergibt die Größe des Parameters. Diese Definition wurde aufgrund der Annahme gewählt, daß die Distanz zwischen Aderanfang und -ende für die mechanische Funktion relevant ist und nicht die Aderlänge. Eine stark gewundene oder gebogene Ader würde dadurch in ihrer mechanischen Wirkung überschätzt werden.

Relative Lage des Maximums, Minimums und der Wendepunkte in RA und MP1+2: alle 0 % bis 100 % (Tab. 3.2)

Die Lage der Extrema und Wendepunkte in RA und MP1+2 wird analytisch durch erste und zweite Ableitung des den Aderverlauf beschreibenden Polynoms berechnet. Die Lage der Punkte wird über der Aderlänge normiert, wodurch die größenunabhängigkeit des Parameters erreicht wird. Die Extrema und Wendepunkte wurden für MP1+2 in ihrer digitalisierten Position und in einer gedrehten Position berechnet, bei der Anfangs- und Endpunkt auf der Abszisse liegt. Der relative Fehler beträgt für RA bis zu 26 %, für MP1+2 bis zu 40 %.

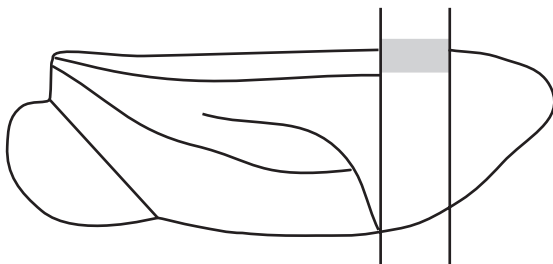
Der Grund für den hohen relativen Fehler liegt darin, daß kleine Abweichungen in den Punktkoordinaten zu anderen Polynomen mit anderen Extrema und Wendepunkten führen. Besonders bei fast geraden Adern reichen kleine Digitalisierfehler aus, um eine wesentliche Verschiebung der Extrema zu erreichen. Dies trifft beispielsweise auf die MP1+2 von *Cantharis livida* (CAN) (Abb. 3.1C) zu, bei der das Minimum je nach Digitalisierung zwischen 44 % und 64 % der MP-Länge liegt. Gelegentlich weicht auch die Anzahl der Wendepunkte ab. So ergeben sich nur in einem Alapräparat von *Zophobas rugipes* (#0117, TEN) zwei Wendepunkte in der MP1+2. Extrema und Wendepunkte werden ebenfalls durch die Lage der Polynome im Koordinatensystem verdeckt oder verschoben. Daher ändert sich ihre Lage, wenn die MP1+2 bei der Entfaltung nach posterior schwenkt. Infolgedessen ist die MP1+2-Form anhand der Lage von Extrema und Wendepunkten in der entfalteten und gefalteten Ala nicht direkt vergleichbar. Um die Vergleichbarkeit zu erreichen, müssen die beiden digitalisierten Verläufe von MP1+2 so gedreht werden, daß ihre jeweiligen Anfangs- und Endpunkte auf der Abszisse liegen. Nur in dieser Position ist die Verschiebung und das Auftreten neuer Extrema und Wendepunkte erkennbar. Die Lage der Extrema und Wendepunkte ist wegen des hohen relativen Fehlers nicht reproduzierbar, weshalb dieser Parameter nicht weiter verwendet wird.

A)

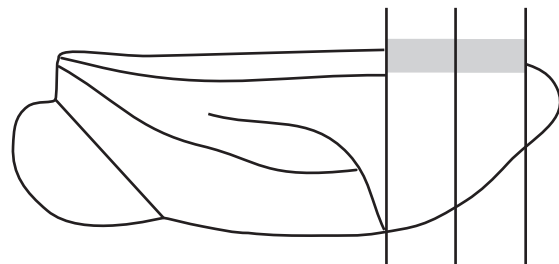


B)

*Agelastica alni* (CHR), *Cantharis livida* (CAN),  
*Omma stanleyi* (CUP), *Tribolium castaneum* (TEN), *Zophobas rugipes* (#0113, TEN)  
*Tenebrio molitor* (TEN), *Zophobas rugipes* (TEN),  
*Scirtes tibialis* (SCI)

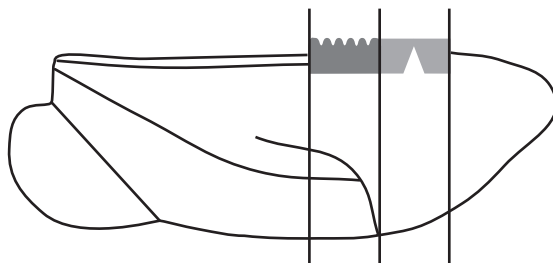


D)



C)

*Pachnoda marginata* (SCA),  
*Geotrupes stercorarius* (SCA)



E)

*Acilius sulcatus* (DYT),  
*Dytiscus marginalis* (DYT)

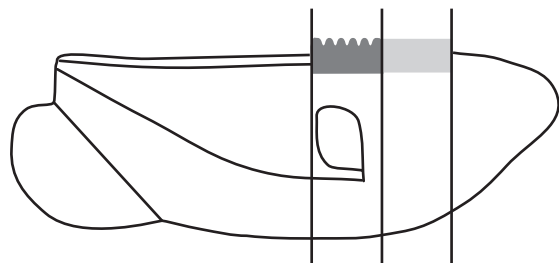


Abb. 3.3. (A) Die Faltstrukturen weisen eine bestimmte Reihenfolge in der Ala auf. (B) bis (E): die Faltstrukturen und ihre Reihenfolge in den näher untersuchten Arten. Bei *Zophobas rugipes* konnte in einem Fall (D) eine zweite Faltstelle gefunden werden.



Lage der Faltstelle: 39,8 % bis 92,0 %, der Biegungszone: 19,5 % bis 70,6 % und des Randgelenks: 39,5 % bis 56,8 % (Tab. 3.2)

Die Lage dieser drei Faltstrukturen wird in Prozent der Flügellänge angegeben. Zur Berechnung werden die Koordinaten der Faltstrukturen so gedreht, daß die Verbindungslinie zwischen Media-Verbindung und Alaspitze auf der Abszisse liegt. Das Verhältnis zwischen x-Koordinate des Punktes und der Flügellänge ergibt den Wert des Parameters.

Die Lage der Faltstrukturen weist einen relativen Fehler bis zu 3 % auf, da diese mit Ausnahme des Randgelenks nicht klar umrissen sind. Die Biegungszone läßt sich durch einen einzelnen Punkt nur grob beschreiben. Die morphologisch undifferenzierten Faltstellen lassen sich in der entfalteten Ala meist nicht mehr eindeutig erkennen. Die relative Lage der Faltstelle, Biegungszone und des Randgelenks ist nicht beliebig (Abb. 3.3). Wenn eine Biegungszone vorhanden ist, wie zum Beispiel bei den Adephega und Scarabaeidae, dann liegt sie immer basal aller anderen Faltstrukturen. Apikal darauf folgen kann ein Randgelenk oder eine oder mehrere Faltstellen. Ist ein Randgelenk vorhanden, folgen apikal keine, eine oder mehrere Faltstellen. Ist weder Biegungszone noch Randgelenk vorhanden, so können eine oder mehrere Faltstellen vorhanden sein, die apikal des Costalrandes liegen. Die Anzahl der Faltstellen kann von Individuum zu Individuum variieren, wie *Zophobas rugipes* (#0113, TEN) zeigt.

Öffnungswinkeländerung  $\Delta\alpha$ : 0,4 ° bis 35,7 ° (Tab. 3.2)

Als Öffnungswinkel  $\alpha$  wird der Winkel zwischen RA und MP1+2 definiert. Die Differenz aus dem Öffnungswinkel in der entfalteten und gefalteten Ala ergibt die Öffnungswinkeländerung  $\Delta\alpha$ . Der angewandte Algorithmus nutzt die digitalisierten Aderpunkte und eliminiert die reversible Aderverformung. Der Schnittkreisradius, durch den die Meßpunkte auf den Adern festgelegt werden, beträgt ein Viertel der MP-Länge. Meist liegt eine Öffnungswinkeländerung von etwa 15 ° vor (Abb. 3.2).

Der relative Fehler beträgt unter 3 %. Im Gegensatz zu anderen Parametern besteht hier eine hohe Wahrscheinlichkeit, die Werte durch die Präparation der Alae zu verfälschen. Während sich die Aderlänge durch mechanischen Druck nicht verändert, weichen RA und MP1+2 durch Druck auf das Deckglas mehr oder weniger stark auseinander. Gleichfalls beeinflußt der den Entfaltungsgrad der Alaspitze den Öffnungswinkel. Da es nicht immer gelingt sie völlig zu entfalten, entstehen von den natürlichen Verhältnissen abweichende Werte. Aufgrund der Präparationsprobleme kann die Öffnungswinkeländerung derzeit nicht exakt bestimmt werden. Mehrfachmessungen ergeben einen guten Wert für die Öffnungswinkeländerung.

Tatsächliche Distanzänderung: 0,62 mm bis 5,26 mm und theoretische Distanzänderung: 0,57 mm bis 3,72 mm (Tab. 3.2)

Als tatsächliche Distanzänderung wird die Differenz der Distanzen zwischen dem apikalen Ende der MP1+2 und einem Punkt P auf RA in der entfalteten und gefalteten Ala bezeichnet. Die Länge des RA bis zum Punkt P entspricht der MP-Länge. Die tatsächliche Distanzänderung

umfaßt die reversible Verformung und die Öffnungswinkeländerung (Abb. 3.4B). Der relative Fehler ist kleiner als 2 %.

Die theoretische Distanzänderung ergibt sich aus der Differenz der Distanz zwischen den Endpunkten zweier steifer Stäbe, die um den Betrag der Öffnungswinkeländerung scherenartig divergieren (Abb. 3.4B). Der relative Fehler beträgt bis zu 6 %.

Tab. 3.3. Tatsächliche und theoretische Distanzänderung im Vergleich. tat: tatsächliche Distanzänderung; theor: theoretische Distanzänderung; n: Anzahl der ausgewerteten Alapaare.

Familie	Art	tat [mm]	theor [mm]	tat/theor []	n
CAN	<i>Cantharis livida</i>	1,86	1,93	0,96	10
DYT	<i>Dytiscus marginalis</i>	5,26	4,73	1,11	6
CUP	<i>Omma stanleyi</i>	1,81	2,36	0,76	6
SCA	<i>Pachnoda marginata</i>	1,79	2,39	0,75	4
STA	<i>Quedius mesomelina</i>	0,49	0,25	1,93	6
SCI	<i>Scirtes tibialis</i>	0,92	1,07	0,86	11
TEN	<i>Tenebrio molitor</i>	1,24	1,34	0,92	6
TEN	<i>Tribolium castaneum</i>	0,62	0,67	0,94	5
TEN	<i>Zophobas rugipes</i>	2,63	2,74	0,96	7

### 3.1.3 Formbeschreibung und Faltung

Lage der Flügelbreite: -9,1 % bis 62,7 % (Tab. 3.2)

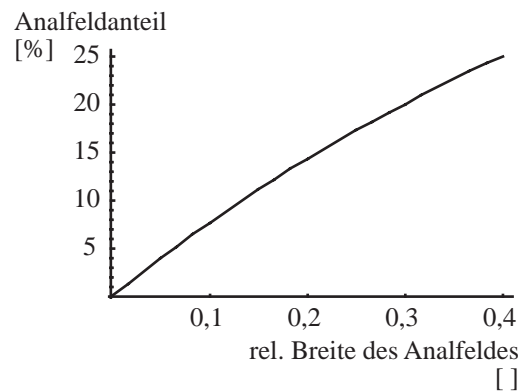
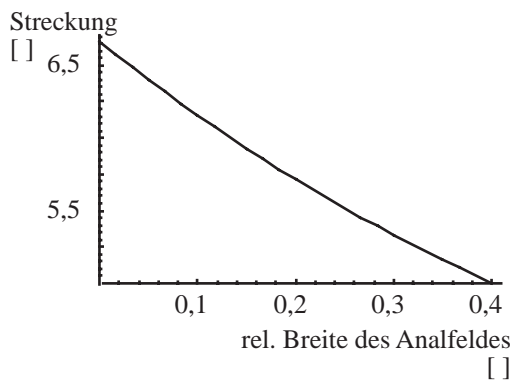
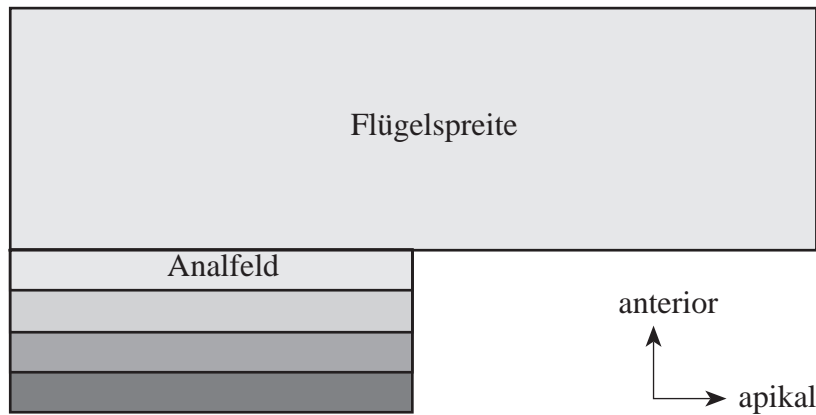
Dieser Parameter gibt in Prozent der Flügellänge an, wo in der entfalteten Ala deren maximale Breite liegt. Berechnet wird der Parameter aus der Lage des längsten Streifens bei der Berechnung der Flügelbreite. 0 % entspricht der Media-Verbindung, während 100 % der Alaspitze entsprechen. Negative Werte liegen links der Media-Verbindung. Der relative Fehler beträgt bis zu 17 %.

Der relative Fehler des Parameters ist je nach untersuchter Ala sehr unterschiedlich. Insbesondere bei Alae deren anteriore und posteriore Ränder fast parallel verlaufen, reichen kleinste Digitalisierfehler aus, um die bei der Berechnung verwendeten Streifen zu verlängern. Dabei erzeugt eine Verlängerung selbst unterhalb der Digitalisiergenauigkeit eine merkliche Verschiebung des längsten Streifens und somit des Parameterwertes. Die Berechnungen für große, eher dreieckige Alae sind davon weniger betroffen.

Halbe Flügelfläche: 51,4 % bis 74,4 % (Tab. 3.2)

Der Wert für die halbe Fläche der Ala gibt ausgedrückt in Prozent der Flügellänge an, wo die Ala ihre halbe Gesamtfläche erreicht. Zur Berechnung werden die Flächen der 50 Streifen bestimmt und addiert (vgl. Berechnung der Flügelbreite). In einem Rechteck beträgt der Wert 50 %. Je mehr sich die Form einem Dreieck annähert, desto kleiner werden die Werte. Der relative Fehler liegt unter 1 %.

A)



B)

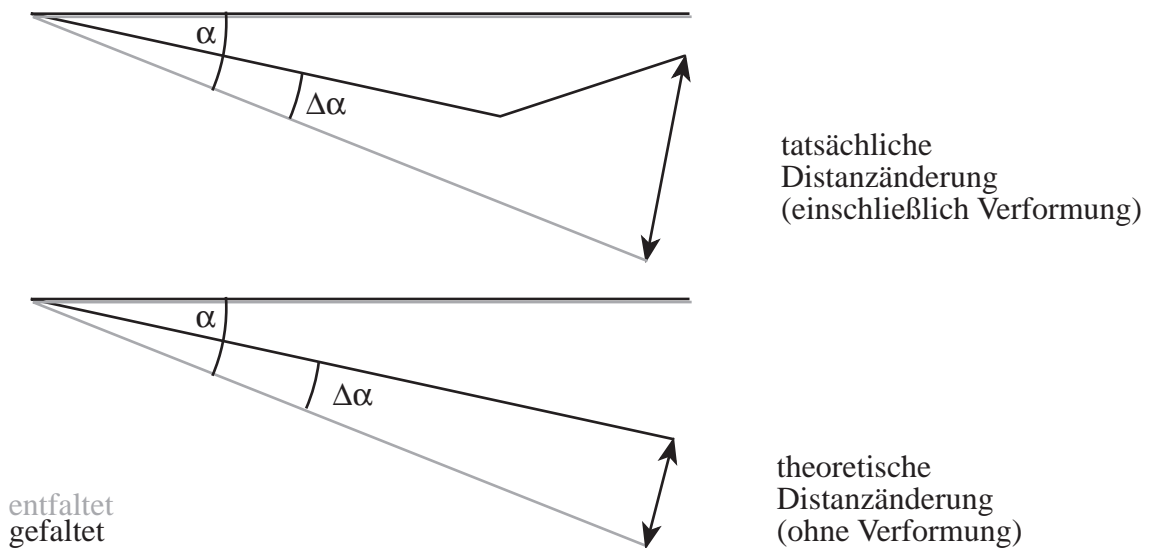


Abb. 3.4. (A) Die Streckung in der Modellrechnung. Die Flügelspreite wird schrittweise durch die streifenförmige Vergrößerung des Analfeldes verbreitert. Dadurch wird die Streckung verringert und der Analfeldanteil steigt an.

(B) Die Auswirkung der Aderverformung auf die Beweglichkeit der Adern. Je größer die Aderverformung ist, desto größer wird die Differenz zwischen tatsächlicher Distanzänderung und theoretisch zu erwartender Distanzänderung.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Lage der Flügelbreite beeinflussen die geringen Abweichungen in den Punktkoordinaten des Umrisses die Berechnung der halben Flügelfläche nur wenig. Die Abweichungen verbreitern oder verschmälern die 50 zur Berechnung benutzten Streifen nur minimal und wirken sich daher nur gering auf deren Fläche aus. Diese Flächenänderung führt gegebenenfalls zu einer Verschiebung der 50 % Grenze in einen benachbarten Streifen. Die Streifen sind jedoch mit 1/50 der Flügellänge sehr kurz, so daß sich nur eine geringe Werteänderung ergibt.

Relative Flügelbreite: 0,30 bis 0,59 (Tab. 3.2)

Die relative Flügelbreite ist der Quotient aus der maximalen Flügelbreite dividiert durch die Flügellänge. Der Quotient ist dimensionslos und erlaubt so den größenunabhängigen Vergleich der Alae. Der relative Fehler ist gering (<1 %).

Faltquotient: 1,2 bis 4,6 (Tab. 3.2)

Der Faltquotient errechnet sich aus dem Verhältnis der Fläche der entfalteten zur gefalteten Ala und ist ein größenunabhängiges Maß für die Dichte der Faltung. Die Messungen des Faltquotienten weisen mit einer Ausnahme einen geringen relativen Fehler (<1 %) auf. Bei *Omnia stanleyi* (CUP) beträgt der relative Fehler 3,5 %, was vermutlich durch einen groben Digitalisierfehler verursacht wurde.

Streckung: 3,8 bis 7,8 (Tab. 3.2)

Die Streckung (Aspect Ratio) ist ein weiterer Parameter zur Beschreibung der Alaform. Sie berechnet sich aus dem doppelten Quadrat der Flügellänge dividiert durch die Gesamtfläche und beschreibt das Längen/Breitenverhältnis einer Form. Die Dimensionslosigkeit ermöglicht den direkten Vergleich von Tragflächen, Vogel- und Insektenflügel und anderen Formen. Ein Quadrat mit der Kantenlänge 1 besitzt die Streckung 2, ein Rechteck (2x1 Einheiten) 4 und ein Dreieck mit der Grundseite 1 und Höhe 2 die Streckung 8. Die Bedeutung der Streckung ergibt sich aus der Aerodynamik, da sie in die Berechnung des Auftriebs, der Leistung und der Reynolds-Zahl eingeht (Ellington 1984b). Der relative Fehler liegt unter 1 %.

Die Modellrechnung (Abb. 3.4A) zeigt die Abhängigkeit der Streckung von der Größe des Analfeldes. Mit wachsender Breite des kleinen Rechtecks nimmt die Streckung von 6,6 auf 5,0 ab und der Anteil des kleinen Rechtecks an der Gesamtfläche von 0 auf 25 % zu. Diese errechneten Werte entsprechen den gemessenen Werten bei den Cerambycidae (Tab. 3.2).

### 3.1.4 Aerodynamik und Flug

Flügelschlagfrequenz: 42 Hz bis 116 Hz (Tab. 3.2)

Angaben zur Flügelschlagfrequenz konnten für 29 Species aus der Literatur entnommen werden (Kutsch et al. 1993; Oertli 1991; Schneider 1997; Sotavalta 1947). Es wurde daher keine statistische Auswertung durchgeführt.

Flächenbelastung: 2,1 bis 43,0 Pa (Tab. 3.2)

Die Flächenbelastung (wing loading) errechnet sich aus dem Gewicht des Tieres dividiert durch die Gesamtfläche. Die Massen von *Pachnoda marginata* (SCA), *Tenebrio molitor* (TEN) und *Zophobas rugipes* (TEN) wurden selbst bestimmt, die der anderen Species aus der Literatur entnommen (Oertli 1991; Schöffner 1983). Bei Werten von „0“ war keine Angaben für die betreffende Species verfügbar. Aufgrund der Übernahme von Literaturdaten erscheint eine Fehlerrechnung nicht sinnvoll.

## 3.2 Bivariate Vergleiche

Ein bivariater Vergleich zeigt die Stärke des Zusammenhanges (Korrelation) und die Art des Zusammenhanges (Regression) zwischen zwei Parametern (Köhler et al. 1992). In der vorliegende Untersuchung stehen die Zusammenhänge zwischen Flügellänge, Faltquotient und Streckung mit den verbleibenden Parametern im Vordergrund. Dadurch soll geklärt werden, welchen Einfluß die Flügellänge, Faltung und Form auf Adern und Felder hat.

Die Coleoptera sind ein sehr artenreiches und im Habitus sehr diverses Taxon. Deshalb wurde die bivariate Auswertung für die Gesamtheit der untersuchten Species und einzelne Familien mit wenigstens vier untersuchten Vertretern getrennt durchgeführt. Dies gilt für die Cerambycidae, Chrysomelidae, Dytiscidae, Hydrophilidae und Scarabaeidae. Durch die getrennte Auswertung werden die in der Gesamtanalyse nicht erkennbaren Besonderheiten einzelner Familien erfaßt.

Tab. 3.4. Definition der Bereiche des Korrelationskoeffizienten R.

Ausdruck	Bereich
sehr hoch	> 0,9
hoch	0,9 bis 0,8
mittel	0,8 bis 0,6
gering	0,6 bis 0,2
keine	< 0,2

Die Gleichungen der Regressionsgeraden, die Korrelationskoeffizienten und Standardabweichungen der bivariaten Vergleiche sind Tab. 3.5 (Anhang) zu entnehmen.

### 3.2.1 Bivariater Vergleich der Flügellänge

#### Flügellänge / Spitzenfeldanteil (Abb. 3.5A)

Die Gesamtauswertung ergab keine Korrelation der Flügellänge mit dem Spitzenfeldanteil. Eine hohe negative Korrelation zeigte sich bei den Hydrophilidae, mittlere Korrelationen liegen bei den Cerambycidae und Dytiscidae vor, eine geringe Korrelation bei den Scarabaeidae und keine Korrelation bei den Chrysomelidae.

#### Flügellänge / Analfeldanteil (Abb. 3.5B)

Die Gesamtauswertung ergab eine geringe Korrelation der Flügellänge mit dem Analfeldanteil. Eine sehr hohe positive Korrelation zeigte sich bei den Hydrophilidae, eine hohe positive Korrelation bei den Cerambycidae, mittlere Korrelationen liegen bei den Scarabaeidae und Dytiscidae, keine Korrelation bei den Chrysomelidae vor.

#### Flügellänge / relative Spitzenfeldbreite (Abb. 3.5C)

Die Gesamtauswertung ergibt keine Korrelation zwischen diesen beiden Parametern. Diesem Ergebnis stehen die mittleren negativen Korrelationen bei den Chrysomelidae und Scarabaeidae und die hohen negativen Korrelationen bei den Cerambycidae, Dytiscidae und Hydrophilidae gegenüber. Je länger die Ala, desto schmaler ist die Spitzenfeldbasis.

#### Flügellänge / relative RA-Länge (Abb. 3.5D)

Die Gesamtauswertung ergab keine Korrelation der Flügellänge mit der relativen Länge des RA. Eine mittlere positive Korrelation ist bei den Hydrophilidae, Dytiscidae, Cerambycidae festzustellen, keine Korrelationen liegen bei den Scarabaeidae und Chrysomelidae vor.

#### Flügellänge / relative MP-Länge (Abb. 3.6A)

Im allgemeinen sowie bei den Chrysomelidae und Scarabaeidae liegt keine Korrelation vor. Geringe Korrelationen sind bei den Cerambycidae und Dytiscidae vorhanden. Einzig die Hydrophilidae weisen eine hohe positive Korrelation auf. Die Cerambycidae und Scarabaeidae weisen eine Separation in den relativen Längen der MP1+2 auf. Sie besitzen jeweils typische Bereiche der relativen MP-Länge.

#### Flügellänge / Öffnungswinkeländerung (Abb. 3.6B)

Im allgemeinen liegt nur eine geringe negative Korrelation vor, ebenso bei den Cerambycidae und Scarabaeidae. Im Gegensatz dazu ist sie bei den Dytiscidae mittel negative und bei den Hydrophilidae hoch negativ. Bei den Chrysomelidae liegt keine Korrelation vor. Je länger die Ala, desto kleiner ist die Öffnungswinkeländerung.

### Flügelänge / Lage der maximalen Breite (Abb. 3.6C)

Es liegt im allgemeinen eine mittlere negative Korrelation zwischen der Flügelänge und der Lage der maximalen Breite vor. Die Werte für die einzelnen Familien sind mit Ausnahme der Scarabaeidae (mittlere negative Korrelation) hoch und negativ.

Je länger der Flügel, desto näher liegt seine maximale Breite am Alagelenk.

### Flügelänge / halbe Flügelfläche (Abb. 3.6D)

In der Gesamtauswertung und bei den Chrysomelidae ist eine geringe negative Korrelation zu finden. Bei den anderen Taxa handelt es sich um eine mittlere negative (Scarabaeidae) oder eine hohe negative (Cerambycidae, Dytiscidae und Hydrophilidae) Korrelation.

### Flügelänge / relative Flügelbreite (Abb. 3.7A)

Die Gesamtauswertung ergibt keine Korrelation. Bei den Cerambycidae liegt eine geringe positive Korrelation vor. Bei den Chrysomelidae, Dytiscidae und Scarabaeidae liegt eine geringe negative Korrelation vor. Nur bei den Hydrophilidae ist der Korrelationskoeffizient im mittleren positiven Bereich.

### Flügelänge / Streckung (Abb. 3.7B)

Die Gesamtauswertung zeigt keine Korrelation zwischen der Flügelänge und der Streckung. Die Familien zeigen nur eine mittlere (Dytiscidae, Hydrophilidae) oder geringe Korrelation (Cerambycidae, Chrysomelidae, Scarabaeidae). Die Korrelationen bei den Cerambycidae und Hydrophilidae sind negativ, alle anderen positiv.

### Flügelänge / Faltquotient (Abb.3.7C)

Es liegt nur eine mittlere (Hydrophilidae) oder geringe (Gesamtauswertung, Cerambycidae, Chrysomelidae, Dytiscidae, Scarabaeidae) Korrelation vor. Mit Ausnahme der Scarabaeidae ist sie negativ.

### Flügelänge / Flügelschlagfrequenz (Abb. 3.7D)

Es liegt eine geringe negative Korrelation in der Gesamtauswertung und bei den Scarabaeidae vor. Für die anderen Familien lagen für eine statistischen Auswertung nicht genügend Angaben über die Flügelschlagfrequenz vor. Lange Ala schlagen mit niedrigerer Frequenz.

### Flügelänge / Flächenbelastung (Abb. 3.8A)

Die Flächenbelastung steigt mit zunehmender Flügelänge an, wie die geringe positive Korrelation zeigt. Dies trifft für die Gesamtauswertung und Scarabaeidae zu. Daten für andere Familien lagen nicht vor.

### 3.2.2 Bivariater Vergleich des Faltquotienten

Faltquotient / Spitzenfeldanteil (Abb. 3.8B)

Die Gesamtauswertung ergab eine hohe positive Korrelation des Faltquotienten mit dem Spitzenfeldanteil. Eine sehr hohe positive Korrelation zeigt sich bei den Dytiscidae, eine hohe liegt bei den Cerambycidae vor und mittlere bei den Hydrophilidae, eine geringe Korrelation bei den Scarabaeidae und Chrysomelidae.

Faltquotient / Analfeldanteil (Abb. 3.8C)

Die Gesamtauswertung ergab eine geringe negative Korrelation des Faltquotienten mit dem Analfeldanteil. Eine mittlere negative Korrelation zeigte sich bei den Hydrophilidae, eine geringe positive Korrelation bei den Chrysomelidae. Die Parameter korrelieren nicht bei den Cerambycidae, Scarabaeidae und Dytiscidae.

Faltquotient / Streckung (Abb. 3.8D)

Die Gesamtauswertung ergibt keine Korrelation zwischen Faltquotient und Streckung. Eine geringe Korrelation liegt bei den Familien mit Ausnahmen der Hydrophilidae vor (mittlere Korrelation). Die Korrelationen bei den Chrysomelidae und Dytiscidae sind negativ, sonst positiv.

Faltquotient / Öffnungswinkeländerung (Abb. 3.9A)

Der Faltquotient korreliert nur gering positiv mit der Öffnungswinkeländerung in der Gesamtauswertung sowie bei den Cerambycidae und Hydrophilidae, hingegen hoch positiv bei den Chrysomelidae und Dytiscidae. Eine Korrelation liegt bei den Scarabaeidae nicht vor.

### 3.2.3 Bivariater Vergleich der Streckung

Streckung / relative Flügelbreite (Abb. 3.9B)

Die Korrelation zwischen Streckung und relativer Flügelbreite ist mit Ausnahme der Chrysomelidae und Dytiscidae sehr hoch und negativ. Dort ist sie hoch und negativ. Alae mit hoher Streckung sind relativ schmaler.



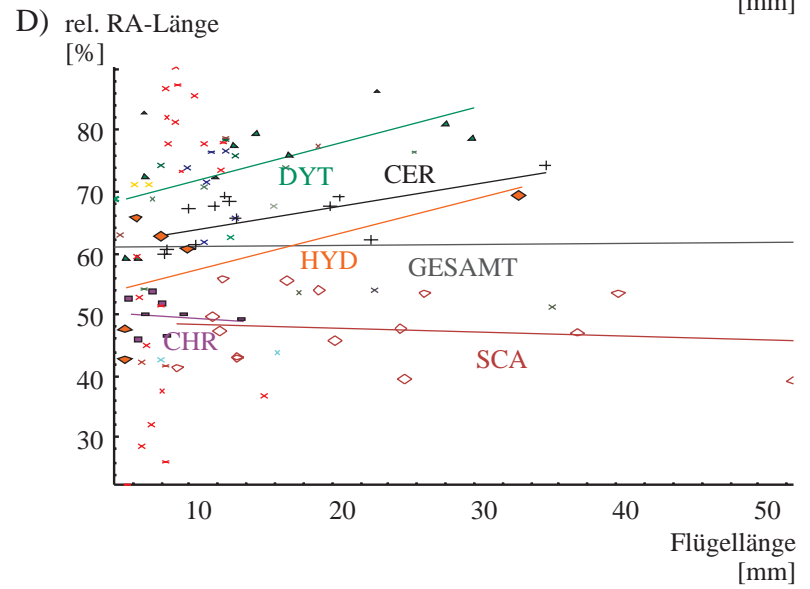
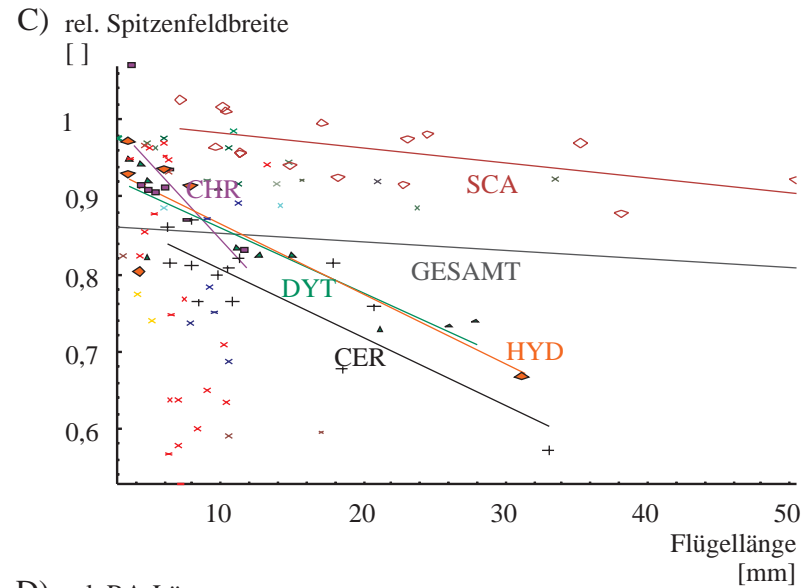
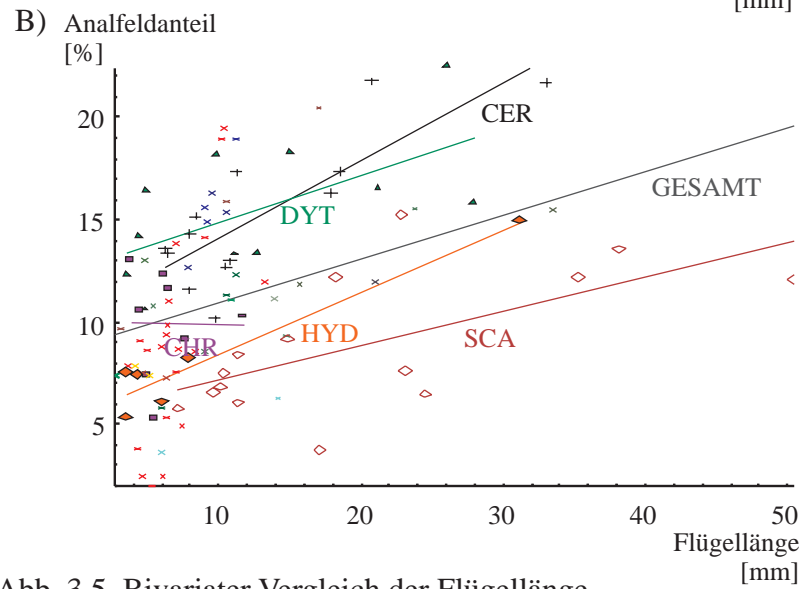
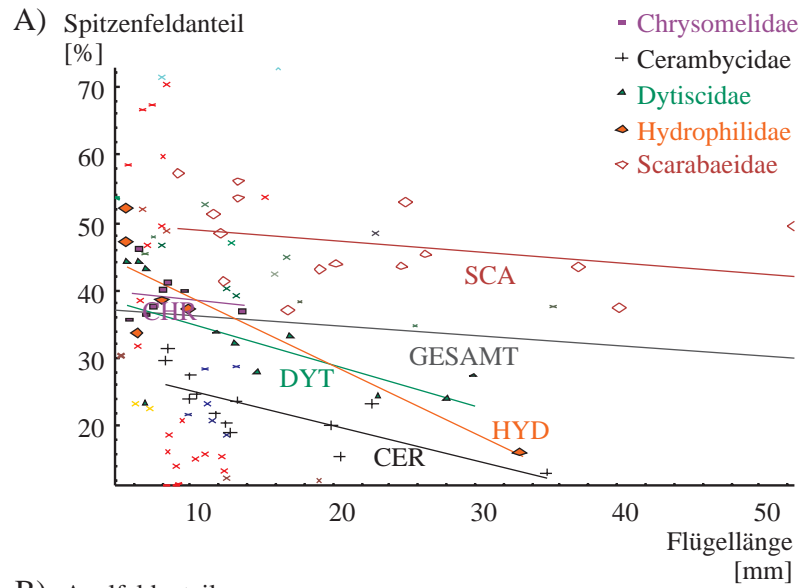


Abb. 3.5. Bivariater Vergleich der Flügelänge.

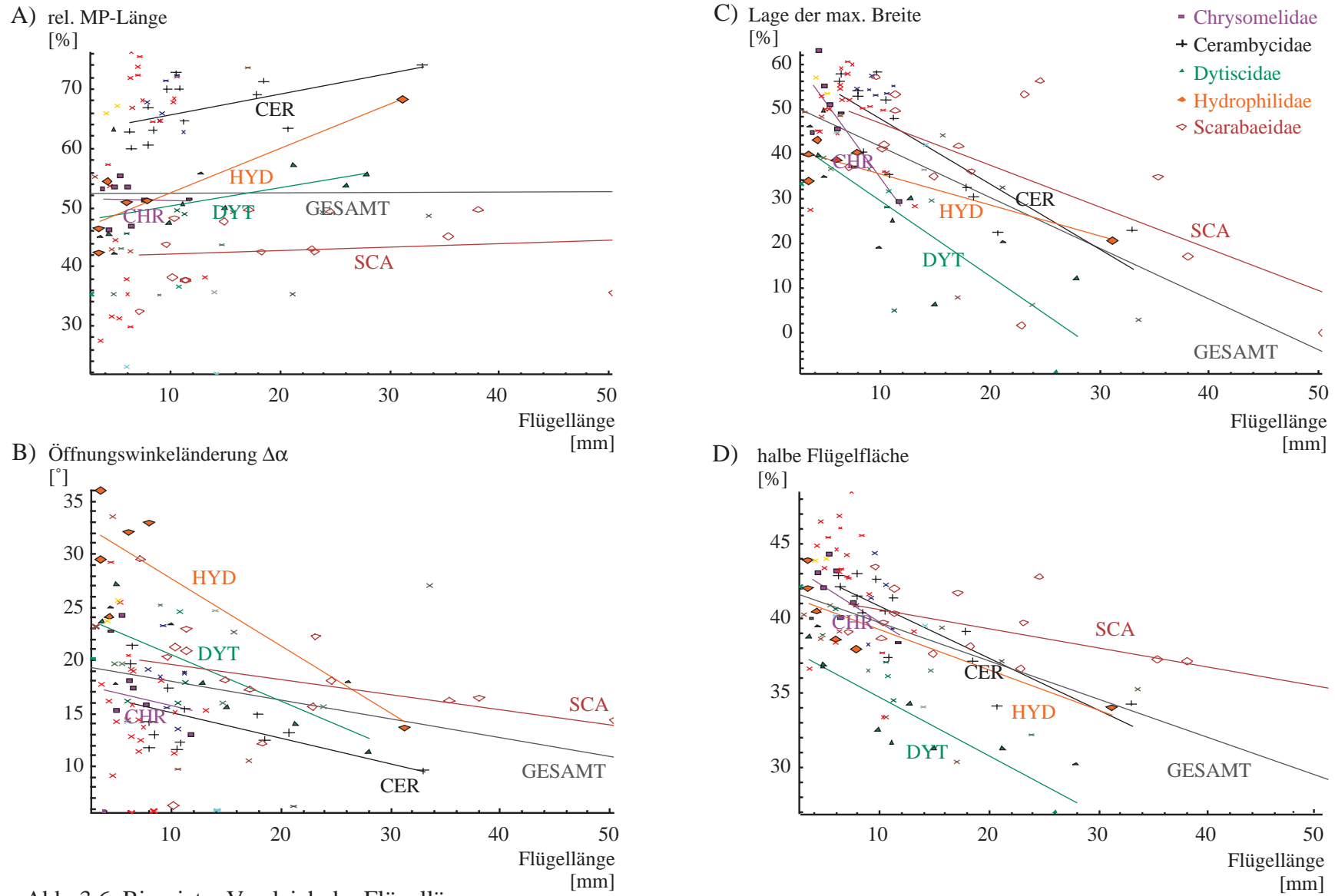


Abb. 3.6. Bivariater Vergleich der Flügelänge.

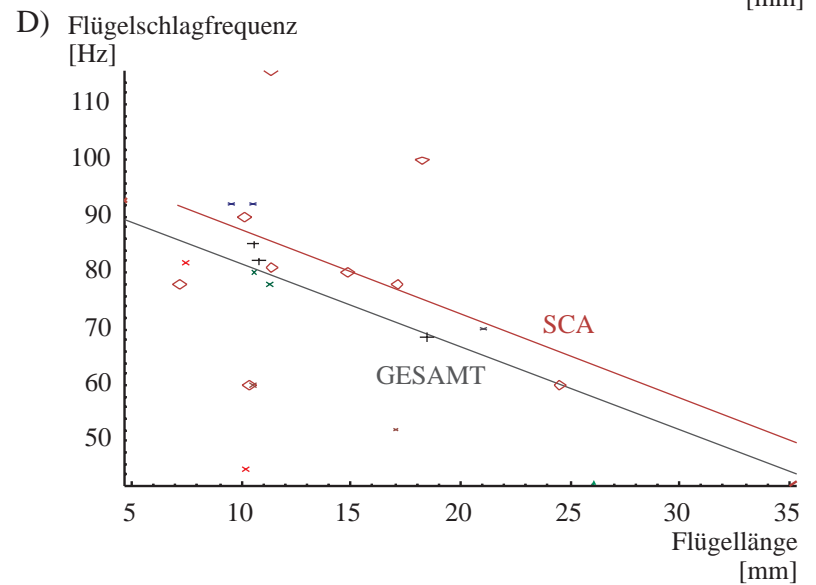
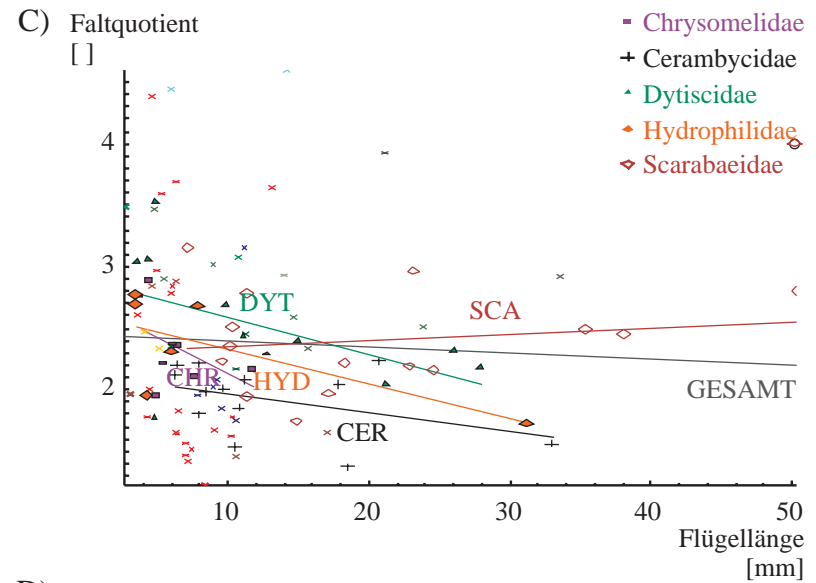
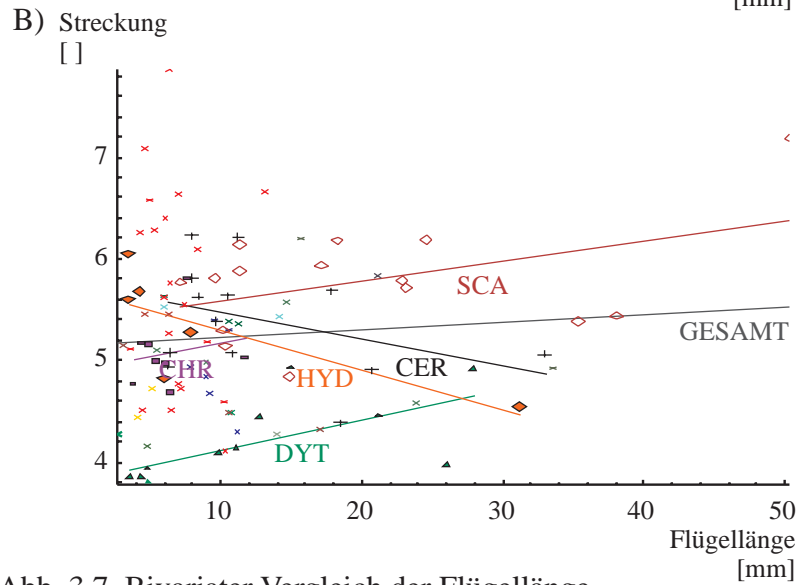
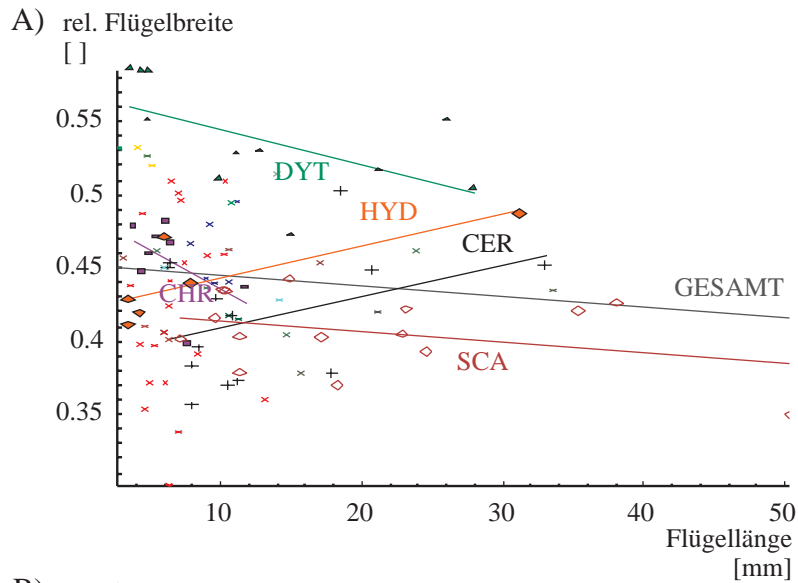


Abb. 3.7. Bivariater Vergleich der Flügelänge.

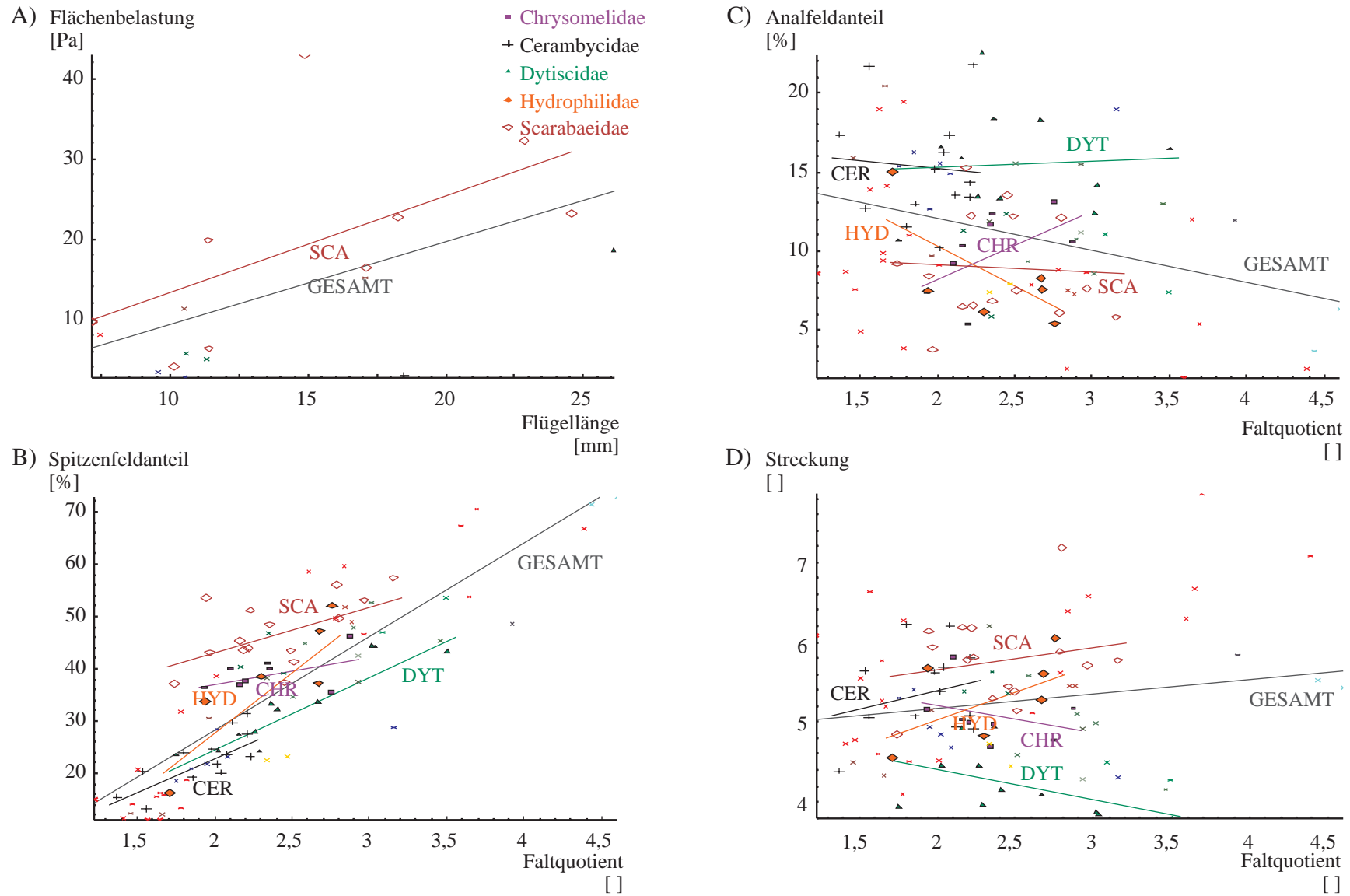


Abb. 3.8. Bivariater Vergleich der Flügelänge und des Faltquotienten.

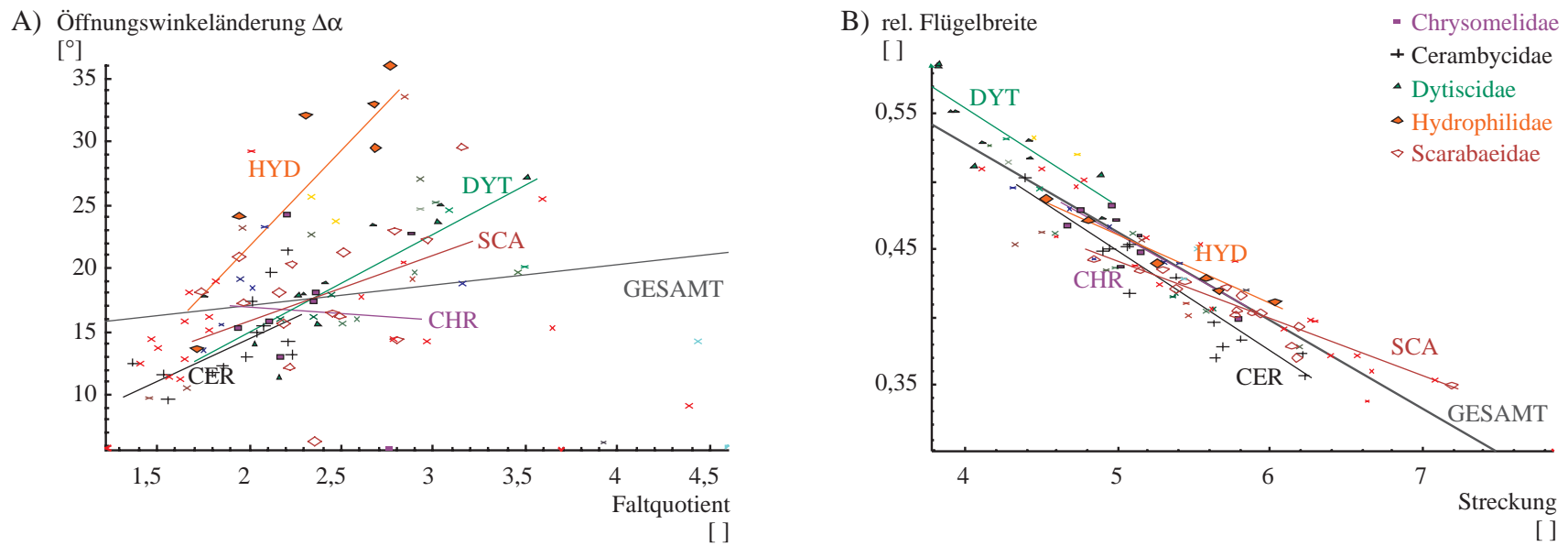


Abb. 3.9. Bivariater Vergleich der Streckung und des Faltquotienten.

### 3.3 Aderverformung

Der RA aller Vertreter der Coleoptera ist nach anterior gebogen, kann aber einen nach posterior gebogenen, ursprungsnahen Anteil besitzen (Abb. 3.10). Dadurch erhält er einen S-förmigen Verlauf, der bei den Cantharidae, Dytiscidae, Scarabaeidae und Scirtidae zu finden ist (Abb. 3.10). Der RA der Cantharidae ist vergleichsweise formstabil, während er bei den Cerambycidae eine je nach Species unterschiedliche Verformbarkeit aufweist. Der RA ist bei den Adephaga, Hydrophilidae, Staphylinidae und Scarabaeidae durch eine Biegungszone charakterisiert, die eine Biegung des Costalrands um bis zu 90 ° nach posterior ermöglicht. Die Scarabaeidae und Lucanidae besitzen zusätzlich ein Randgelenk, das ein Umklappen der Spitze bis 120 ° ermöglicht. Der RA ist in der gefalteten Ala immer stärker gekrümmt als in der entfalteteten; es findet eine Streckung dieser Ader statt.

Die MP1+2 aller Adephaga ist nach anterior (in Richtung positiver y-Achse) gebogen und wird nur unwesentlich durch die Faltung verformt. Die Abbildungen der MP1+2 in der entfalteteten und gefalteten Ala kommen fast zur Deckung (Abb. 3.10A). Dagegen ist die Situation bei den Archostemata uneinheitlich. Bei *Distocupes varians* (CUP) ist die MP1+2 ebenfalls nach anterior gebogen, während sie bei *Omma stanleyi* (CUP) fast gerade ist und um die Abszisse verläuft (Abb. 3.10D). Die MP1+2 bei *Priacma serrata* (CUP) verläuft unterhalb der Abszisse, besitzt aber einen nach anterior gewölbten Teil. Die Ader ist bei nur bei *Omma stanleyi* (CUP) relativ steif.

Die MP1+2 der Polyphaga ist nach posterior (in Richtung negativer y-Achse) gebogen) und in unterschiedlichem Maße verformbar (Abb. 3.10). Sie ist relativ formstabil bei den Cantharidae (Abb. 3.10G) und Lampyridae (Abb. 3.10F). Die Verformbarkeit ist nicht familienspezifisch. Die MP1+2 von *Geotrupes stercorarius* (SCA) besitzt einen deutlich geänderten Verlauf in der gefalteten Ala, während die von *Pachnoda marginata* (SCA) formstabil ist. Die MP1+2 ist in der gefalteten Ala immer stärker gebogen als in der entfalteteten Ala.

Spezialisierte Biegebereiche, ähnlich der Biegungszone des RA, sind in der MP1+2 nicht festzustellen. Bei *Pachnoda marginata* (SCA) und *Scirtes tibialis* (SCI) konnte eine Drehung der MP1+2 im apikalen Teil um circa 90 ° beobachtet werden, so daß sie im lichtmikroskopischen Bild schmaler erscheint.

Die Beobachtungen wurden an der intakten Ala gemacht, bei der Membranen und Adern interagieren. Daher kann aus den Beobachtungen über die Verformung nicht auf die Spannungszustände der Adern geschlossen werden. Zur Klärung dieser Frage wurden acht MP1+2 von *Tenebrio molitor* (TEN) von der sie umgebenden Membran befreit. Die isolierten MP1+2 sind weit weniger gekrümmt als die MP1+2 in der entfalteteten und intakten Ala (Abb. 3.11).

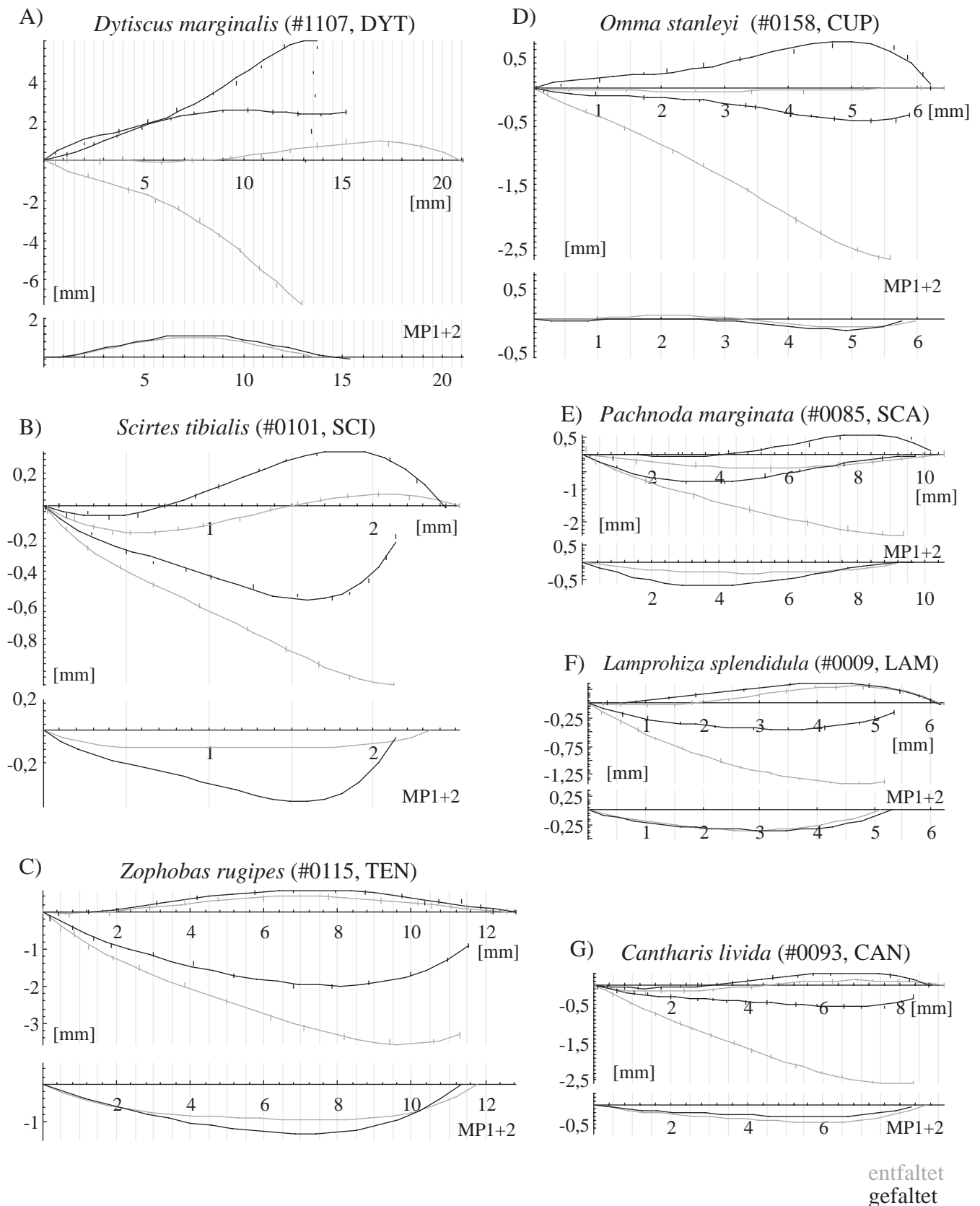


Abb. 3.10. Die reversible Verformung von RA und MP1+2 in Präparaten verschiedener Alae. Im jeweiligen oberen Teilbild erfolgt die Darstellung beider Adern im flügelfesten Koordinatensystem, während das untere Teilbild die Verformung der MP1+2 in ihrem eigenen Koordinatensystem zeigt. Der Abstand der grauen vertikalen Linien entspricht immer 0,5 mm.

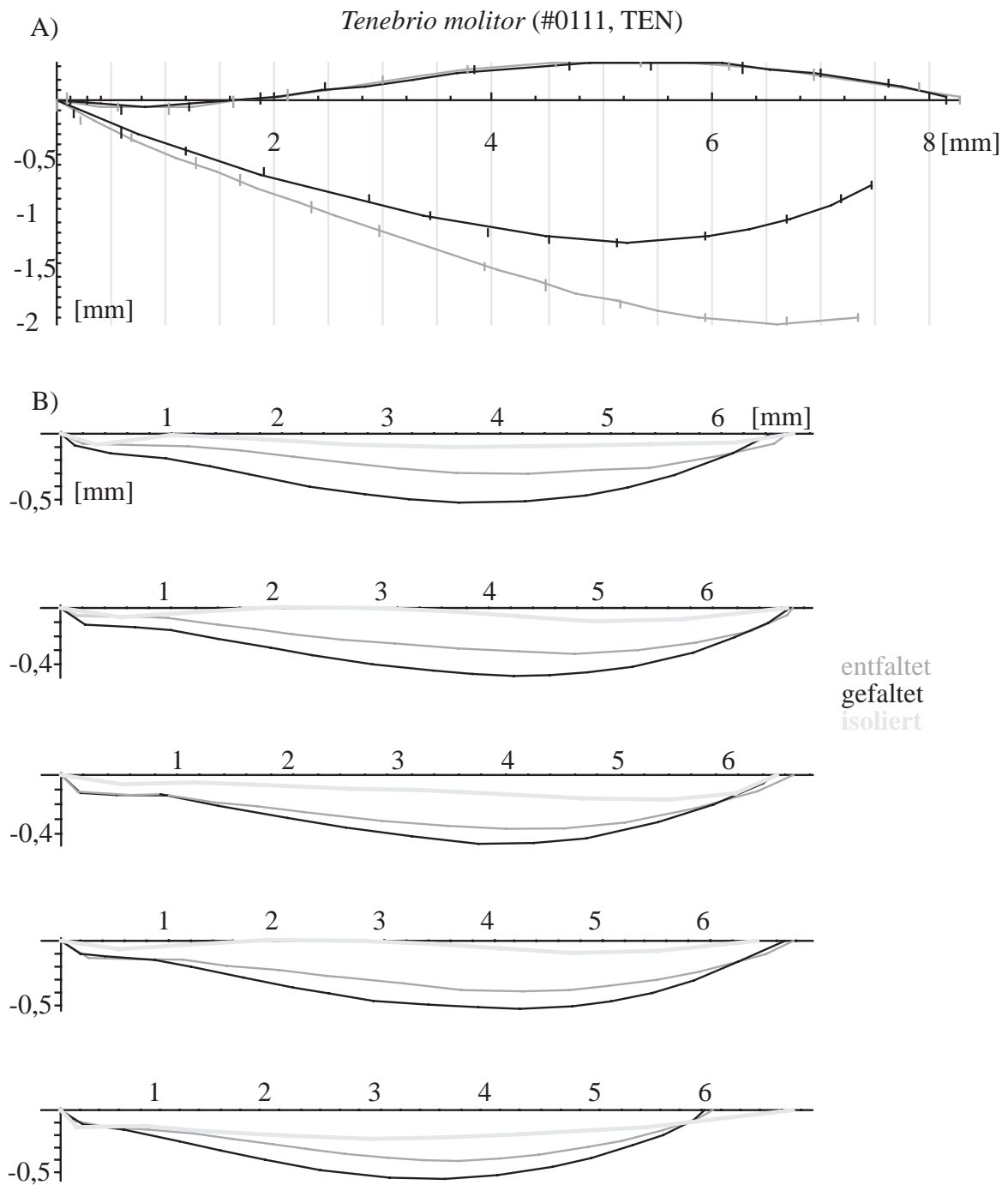


Abb. 3.11. Der Aderverlauf in der Ala von *Tenebrio molitor* (TEN), (A) in der intakten, entfalten und gefalteten Ala, sowie (B) im isolierten Zustand. Das Herauspräparieren führt zu einer weiteren Streckung der MP1+2, sie ist folglich auch in der intakten, entfaltenen Ala noch mechanisch gespannt.



### 3.4 Regionale Differenzierung der Membran

Die Flügelmembran ist regional differenziert. Diese Differenzierung betrifft nicht nur die Farbe, so sind bei *Pachnoda marginata* (SCA) einzelne, dunkle Platten zwischen RA und MP1+2 sichtbar (Abb. 3.12B). Auch die mechanischen Eigenschaften unterscheiden sich je nach Region, wie die Aufnahmen einer Alaspitze von *Tribolium castaneum* (TEN) zeigen. In der im lichtmikroskopischen Bild undifferenzierten Region erscheint bei Fluoreszenzbeleuchtung ein blauer, durch Resilin verursachter Streifen (Andersen 1964) (Abb. 3.12A und E).

Die Faltlinien in der Flügelmembran sind im Alapräparat nicht deutlich zu erkennen und verschwinden völlig bei der Alaentfaltung. REM-Aufnahmen einer in der Biegungszone querschnittenen, gefalteten Ala von *Pachnoda marginata* (SCA) zeigen, daß die sogenannten Faltlinien tatsächlich enge Falten der Flügelmembran sind und keine sichtbare Differenzierungen aufweisen (Abb. 3.12G). Die in lichtmikroskopischen Präparaten auftretende Risse oder feine Linien in der Flügelmembran sind Artefakte, sie sind im lebenden Tier nicht vorhanden. Die Membran posterior der MP1+2 von *Pachnoda marginata* (SCA) und *Rhagium bifasciatum* (CER) weist eine deutliche „Wellblechstruktur“ auf (Abb. 3.12F). Die Flügelmembran ist unter 10 µm dick (Abb. 3.12 C, G). Die Flügeladern sind Verdickungen der Flügelmembran (Abb. 3.12C).

Bei der Alaentfaltung von *Zophobas rugipes* (TEN) sind Faltlinien und plattenartige Bereiche in der Ala sichtbar (Abb. 3.12D)

### 3.5 Faltmuster

Die Untersuchung der Flügel von *Pachnoda marginata* (SCA), *Tenebrio molitor* (TEN), *Zophobas rugipes* (TEN), *Cerambyx scopolii* (CER), *Lamprohiza splendidula* (LAM) und *Cantharis livida* (CAN) ergab die folgenden Faltmuster (Abb. 3.13). Alle Faltmuster mit Ausnahme von *Pachnoda marginata* (SCA) bestehen aus jeweils drei Grundmechanismen, deren Ursprünge die Ecken eines Dreiecks bilden und zwischen RA und MP1+2 liegen. Das Faltmuster von *Pachnoda marginata* (SCA) besteht aus insgesamt sieben gekoppelten Grundmechanismen. Davon liegen fünf zwischen RA und MP1+2, während die restlichen außerhalb dieser Region aufzufinden sind.

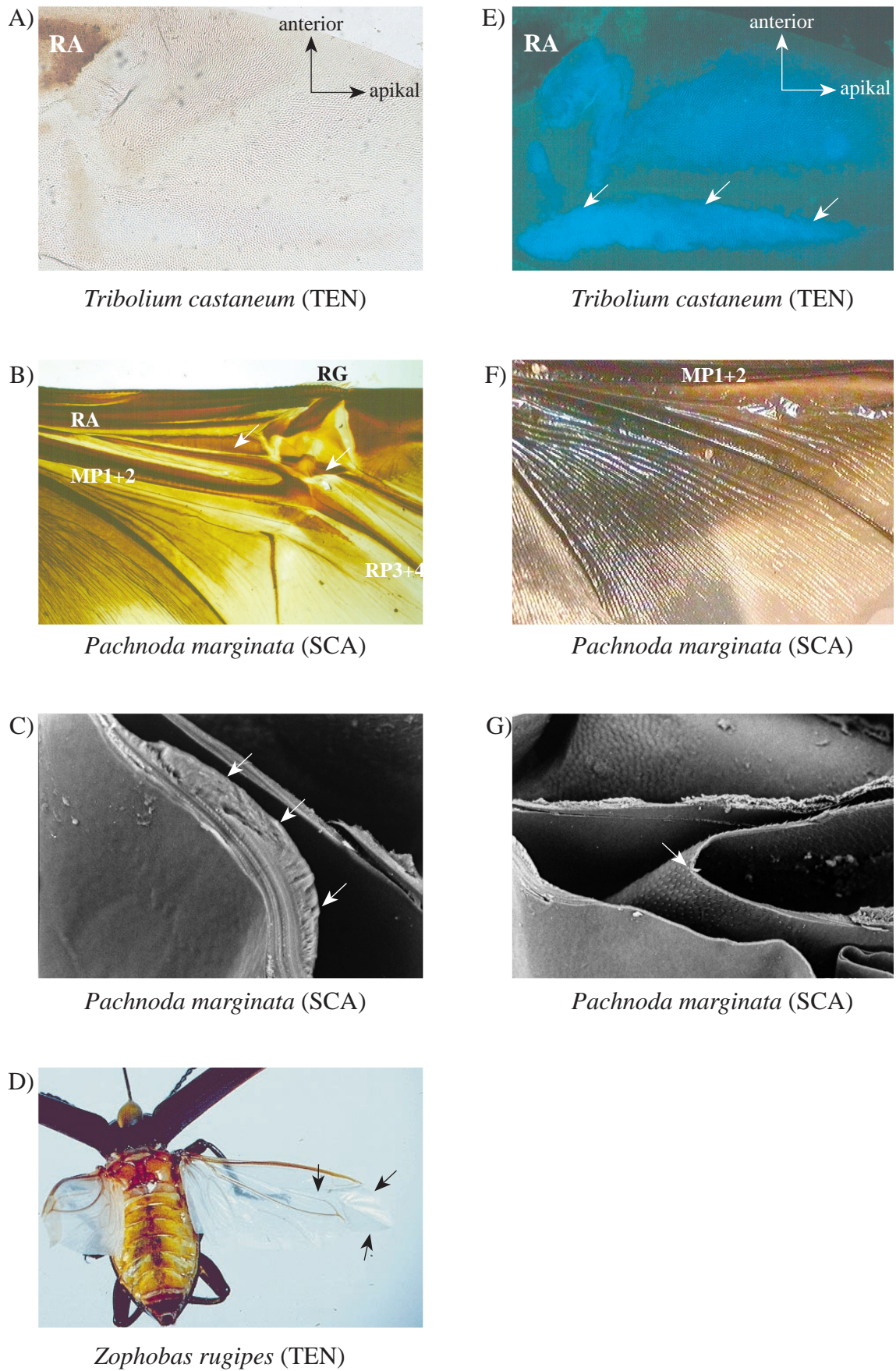


Abb. 3.12. Die regionale Differenzierung der Flügelmembran bei *Tribolium castaneum* (TEN) (A, E), *Pachnoda marginata* (SCA) (B, C, F, G) und *Zophobas rugipes* (D) (TEN).

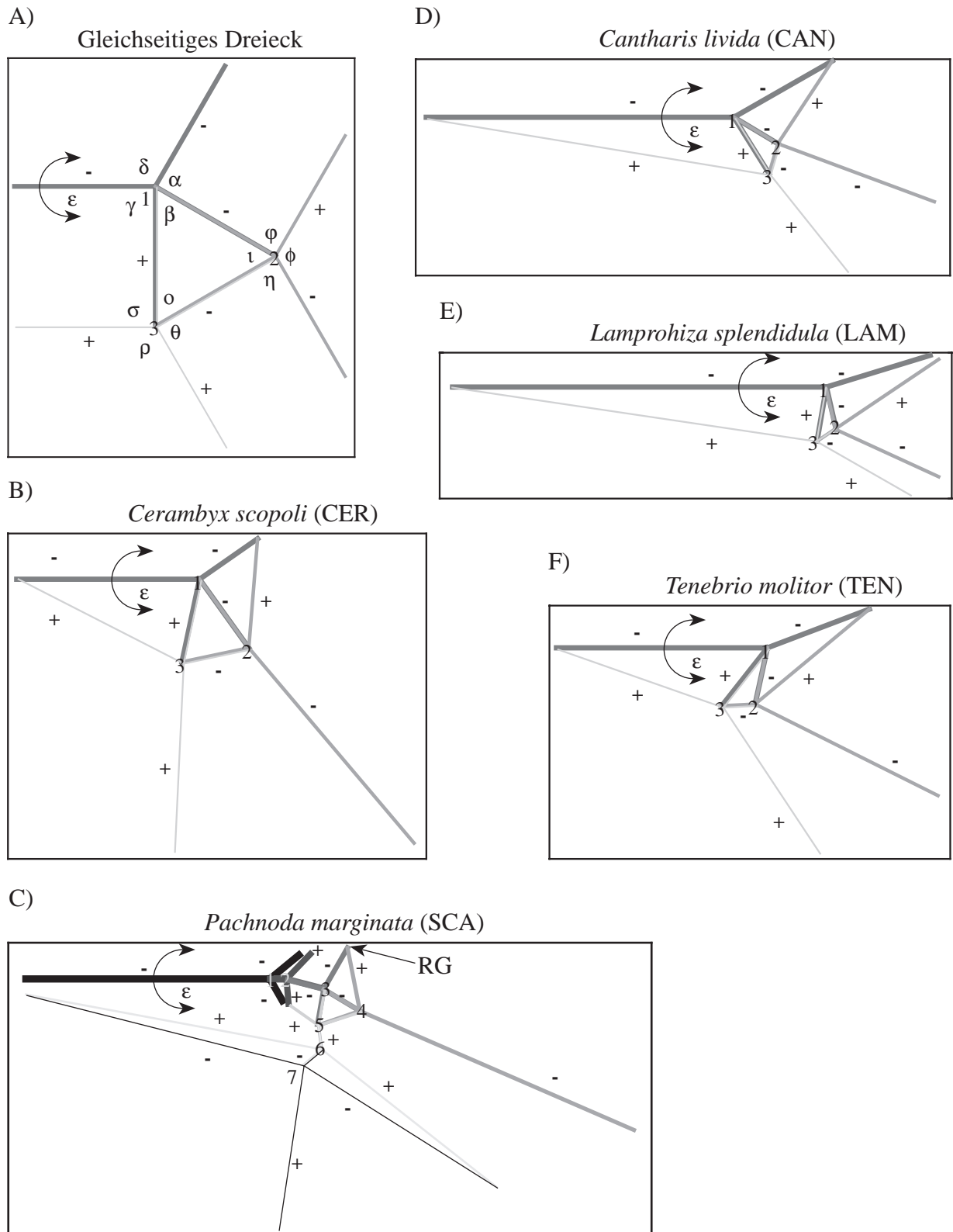


Abb. 3.13. Die durch Digitalisierung der Alapräparate gewonnenen Faltmuster und das Faltmuster eines Modells mit einem gleichseitigen Dreieck. Die Abbildung sollte zur Verdeutlichung der Faltung vergrößert kopiert und nach den Angaben gefaltet werden.

## Funktion

### 3.6 Entfaltung in Photo-, Film- und Videoaufnahmen

Mit den Photoaufnahmen gelangen detaillierte Abbildungen eines kurzen Moments in der Entfaltung. Eine Sequenz ist daraus nicht rekonstruierbar, jedoch konnten folgende Beobachtungen gemacht werden (Tab. 3.5).

Tab. 3.5. Auswertung der Photo- und Videoaufnahmen.

Art	Beobachtung
<i>Acilius sulcatus</i> (DYT) (Abb 3.14A, B, E, F)	die Alae sind bei vorgeschwenkten Elytren über dem Abdomen gefaltet (A →); linke und rechte Ala können unabhängig voneinander vorgeschwenkt und entfaltet werden; die Alae können im gefalteten Zustand angehoben werden (B →); die Alae können bei wenig angehobenen Elytren entfaltet werden; der Öffnungswinkel wird größer (E, F →←); das Oblongum klappt um (vergrößert den Winkel zur MP1+2);
<i>Agelastica alni</i> (CHR) (Abb 3.14D, H)	linke und rechte Ala können unabhängig voneinander vorgeschwenkt und entfaltet werden; MP1+2 je nach Faltungszustand unterschiedlich gekrümmt (D, H →);
<i>Coccinella septempunctata</i> (COC) (Abb 3.15D, G, H)	die apikale Querfaltung kann nach (nicht gleichzeitig!) der basalen Querfaltung entfaltet werden (G →); die apikale Querfaltung ist auch in Flugstellung nicht vollständig entfaltet (G →); das zweite abdominale Sternit löst sich aus der Verbindung zum Metathorax und es kommt zur Spaltbildung; Versteifungsfalten in der entfalteten Ala beginnend zwischen den anterioren Enden von RA und MP1+2, sowie zwischen MP1+2 und CuA (D, H →);
<i>Graphoderus cinereus</i> (DYT) (Abb 3.14C, G)	linke und rechte Ala können unabhängig voneinander vorgeschwenkt und entfaltet werden (C, G →); die Alae können im gefalteten Zustand angehoben werden; das Oblongum klappt um (vergrößert den Winkel zur MP1+2); das Abdomen knickt relativ zum Metathorax ohne Spaltbildung ab;
<i>Gynandrophthalma cyanea</i> (CHR) (Abb 3.15A, E)	die Alae können im gefalteten Zustand angehoben und vorgeschwenkt werden (E); MP1+2 ist je nach Faltungszustand unterschiedlich gekrümmt; das zweite abdominale Sternit löst sich aus der Verbindung zum Metathorax (A →); Versteifungsfalte in der entfalteten Ala;
<i>Melolontha melolontha</i> (SCA)	die Alae sind bei vorgeschwenkten Elytren über dem Abdomen gefaltet; linke und rechte Ala können unabhängig voneinander vorgeschwenkt und entfaltet werden; MP1+2 ist je nach Faltungszustand unterschiedlich gekrümmt;

Tab. 3.5. Fortsetzung.

Art	Beobachtung
<i>Pachnoda marginata</i> (SCA) (Abb. 3.15B, C, F)	die Alae können bei leicht angehobenen Elytren entfaltet werden (B); Vorschwenken und Entfalten der Alae ist nicht gekoppelt (F); linke und rechte Ala können unabhängig voneinander vorgeschwenkt und entfaltet werden; die Elytren werden um 5 ° bis 10 ° über das Abdomen angehoben und schwingen um ihre Längsachse, dabei entsteht am caudalen Ende ein Spalt (C, F); der Öffnungswinkel wird größer (F, C →←);
<i>Rhagium bifasciatum</i> (CER)	die Alae können im gefalteten Zustand angehoben und vorgeschwenkt werden;
<i>Rhagonycha fulva</i> (CAN)	die Alae sind unter den Elytren gefaltet und haben keinen Kontakt zum Abdomen; Versteifungsfalte in der entfalteten Ala;
<i>Zophobas rugipes</i> (TEN) (Abb. 3.12D)	die Alae sind bei vorgeschwenkten Elytren über dem Abdomen gefaltet (Abb. 3.12D); linke und rechte Ala können unabhängig voneinander vorgeschwenkt werden (Abb. 3.12D); Platten in der Alaspitze (Abb. 3.12D); die Alae können bei wenig angehobenen Elytren entfaltet werden; MP1+2 ist je nach Faltungszustand unterschiedlich gekrümmt.

Die Film- und High Speed Videoaufnahmen der Alaentfaltung zeigen, daß:

- 1 die Ala ohne Berührung mit Elytrum und Abdomen gefaltet bleibt;
- 1 Vorschwenken, Entfaltung und Schlagen der Ala voneinander unabhängig sind;
- 1 die Ala vorgeschwenkt und gefaltet sein kann und bereits schlägt;
- 1 die Entfaltung nicht dynamisch beim ersten Flügelschlag geschieht;
- 1 die Entfaltung ermüdbar ist;
- 1 die Entfaltung minimal 30 ms oder länger in Anspruch nimmt;
- 1 sich die Ala oder ihr Spitzenfeld im Flug nie einfaltet.

Die Beobachtungen während der Photo- und Filmarbeit zeigen auch, daß zur Entfaltung und Zusammenfaltung unterschiedliche Mechanismen vorliegen. Die Entfaltung erfolgt immer ohne Zuhilfenahme weiterer Körperteile. Hingegen ist zur Zusammenfaltung die Beteiligung von Elytren und Abdomen erforderlich, die als Widerlager dienen und durch eine Vor- und Rückwärtsbewegung der Abdominalterge (*Pachnoda marginata*(SCA)) die Alae zusammenfalten. Eine Beteiligung der Beine konnte weder bei der Entfaltung noch bei der Zusammenfaltung beobachtet werden.

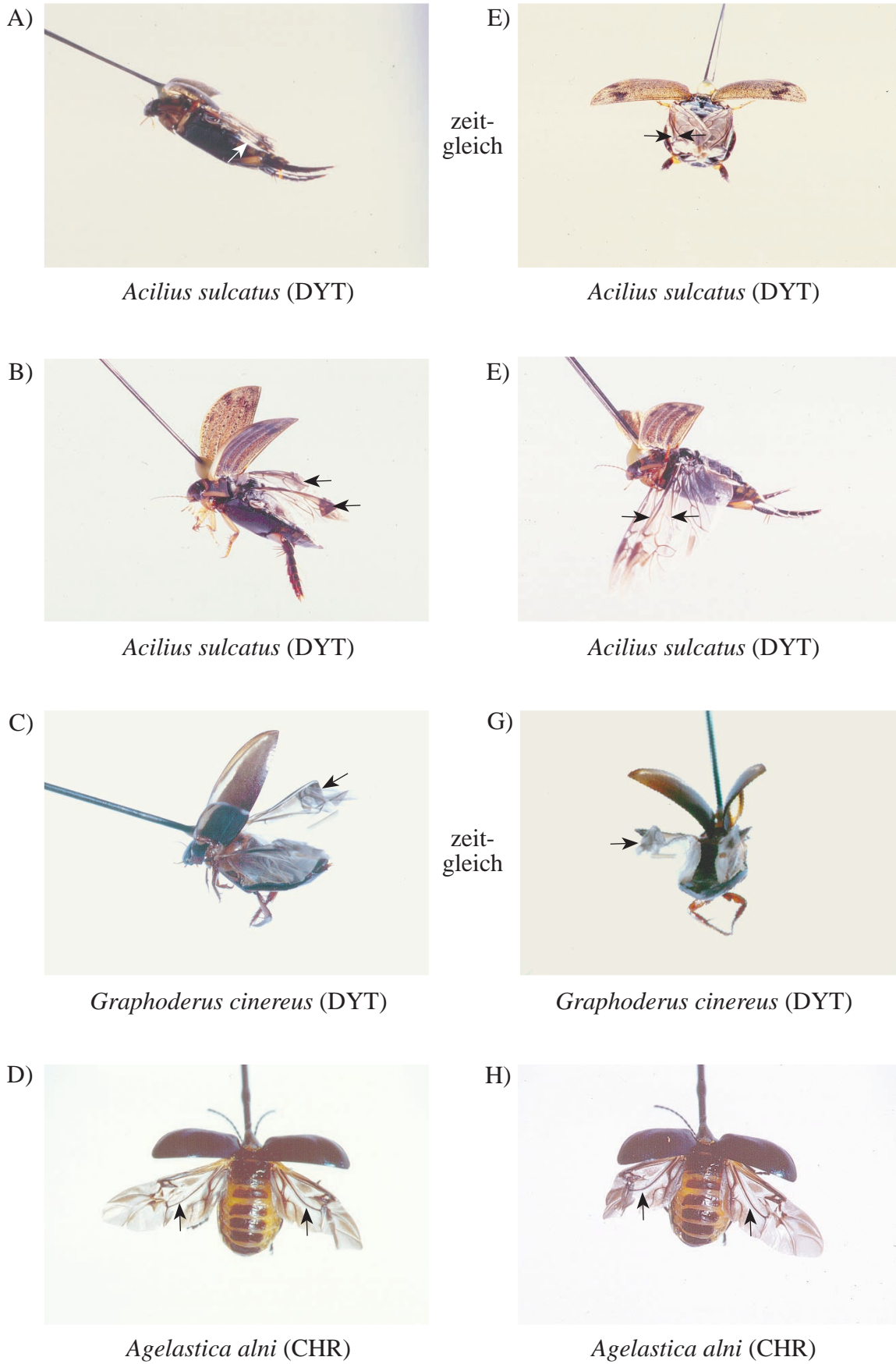


Abb. 3.14. Momente in der Alaentfaltung verschiedener Coleoptera-Arten.



*Gynandrophthalma cyanea* (CHR)



*Gynandrophthalma cyanea* (CHR)



*Pachnoda marginata* (SCA)



*Pachnoda marginata* (SCA)



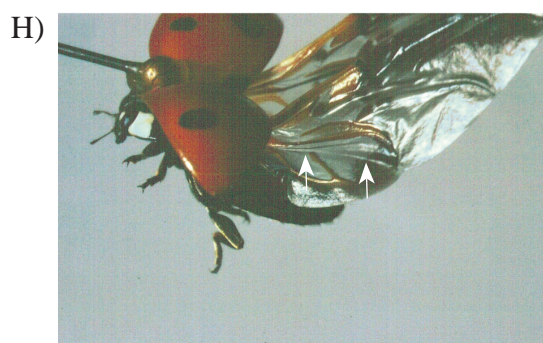
*Pachnoda marginata* (SCA)



*Coccinella septempunctata* (COC)



*Coccinella septempunctata* (COC)



*Coccinella septempunctata* (COC)

Abb. 3.15. Momente in der Alaentfaltung verschiedener Coleoptera-Arten.

### 3.7 Normalvideoaufnahmen der Präparation

Die Videoaufnahmen von der manuellen Ent- und Zusammenfaltung der Alae von *Zophobas rugipes* (TEN) und *Pachnoda marginata* (SCA) zeigen, daß:

- 1 plattenartig versteifte Regionen zwischen RA und MP1+2 vorliegen;
- 1 diese sich wie Grundmechanismen bewegen;
- 1 Biegungszone und Randgelenk durch die Entfaltung gestreckt werden;
- 1 der Öffnungswinkel durch die Entfaltung ansteigt;
- 1 die MP1+2 gestreckt wird;
- 1 die  $\eta\theta$ -Platte (Abb. 3.13, nach den darinliegenden Winkeln benannt) ist eine Folie.

Die vermittelnde Struktur zwischen Körperstamm und Ala ist das Alagelenk (Abb. 3.16). Das manuelle Vorschwenken einer Ala von *Pachnoda marginata* (SCA) erzeugt Bewegungen in den Skleriten des Alagelenks (Abb. 3.16, 3.17). Die Basis des BSc gleitet über einen antero-lateralen Konus des 1Ax und dreht sich dadurch um seine Längsachse. Diese Drehung erfaßt auch die basalen Teile des Costalrandes. Ein ventraler Fortsatz am BSc gleitet gleichzeitig über den pleuralen Alagelenkkopf, wodurch das BSc mit dem Alavorderrand angehoben wird. Das BSc rastet in eine Nut am 1Ax ein, wodurch die Ala in der Flugposition gehalten wird. Das 3Ax liegt in der Ruhelage der Ala direkt dem Notum an, so daß seine morphologische Unterseite nach oben weist. Durch das Vorschwenken wird es um eine schräg zur Körperlängsachse liegende Achse gedreht, so daß nun seine morphologische Oberseite nach oben weist. Durch diese Drehung wird gleichzeitig das Analfeld invertiert und in die Flugposition gedreht. Die Alaspitze wird durch das Vorschwenken nicht entfaltet. Die relative Lage der anderen Sklerite im Alagelenk scheint von dieser Bewegung nicht betroffen zu sein.

Wird die Ala mittels einer Pinzette von der Alaspitze her manuell entfaltet, so bewegt dies die MP1+2, CuA und BCuP in einer Rotationsbewegung mit Zentrum in BM nach posterior (Abb. 3.16, 3.18). Die Winkel zwischen RA und MP1+2 ändert sich dabei um  $2,6^\circ$  (die Differenz zu der in Präparaten gemessenen Öffnungswinkeländerungen von ca.  $14^\circ$  ergibt sich aus der unterschiedlichen Lage der Messpunkte), wobei der Drehpunkt in der Media-Verbindung liegt. Die davon basal liegenden Teile von RA und MP1+2 bewegen sich nicht zueinander. Der Winkel zwischen MP1+2 und CuA ändert sich um  $5^\circ$ . Das 3Ax bewegt sich gleichzeitig mit einer leichten Kippung um seine Drehachse nach median, so daß sein Kopf bei entfalteter Ala näher am Thorax liegt als in der gefalteten Ala.

Das BM artikuliert mit RA, MP1+2, CuA und BR und wird daher durch deren Bewegungen beeinflusst. Dieser Einfluß führt nur zu einer geringen Kippung (geschätzt unter  $5^\circ$ ) des BM um eine Achse, die parallel zur Körperlängsachse liegt. Der membranöse Spalt zwischen MP1+2 und BCuP schließt sich und die beiden Sklerite scheinen zu überlappen. Die anderen Alagelenksklerite (BSc, BR, 1Ax und 2Ax) bewegen sich nur wenig und nicht reproduzierbar.



---

Durch die manuelle Alaentfaltung von der Alaspitze her wird das Randgelenk und die Biegungszone gestreckt sowie alle Grundmechanismen entfaltet. Die Ala ist nicht von einer natürlich entfalteten Ala unterscheidbar. Nach einigen manuellen Ent- und Zusammenfaltungen öffnete sich die Ala nach Überschreiten einer bestimmten Position der Alaspitze aufgrund ihrer eigenen Elastizität von selbst. Ein selbsttätiges Zusammenfallen konnte nicht beobachtet werden.

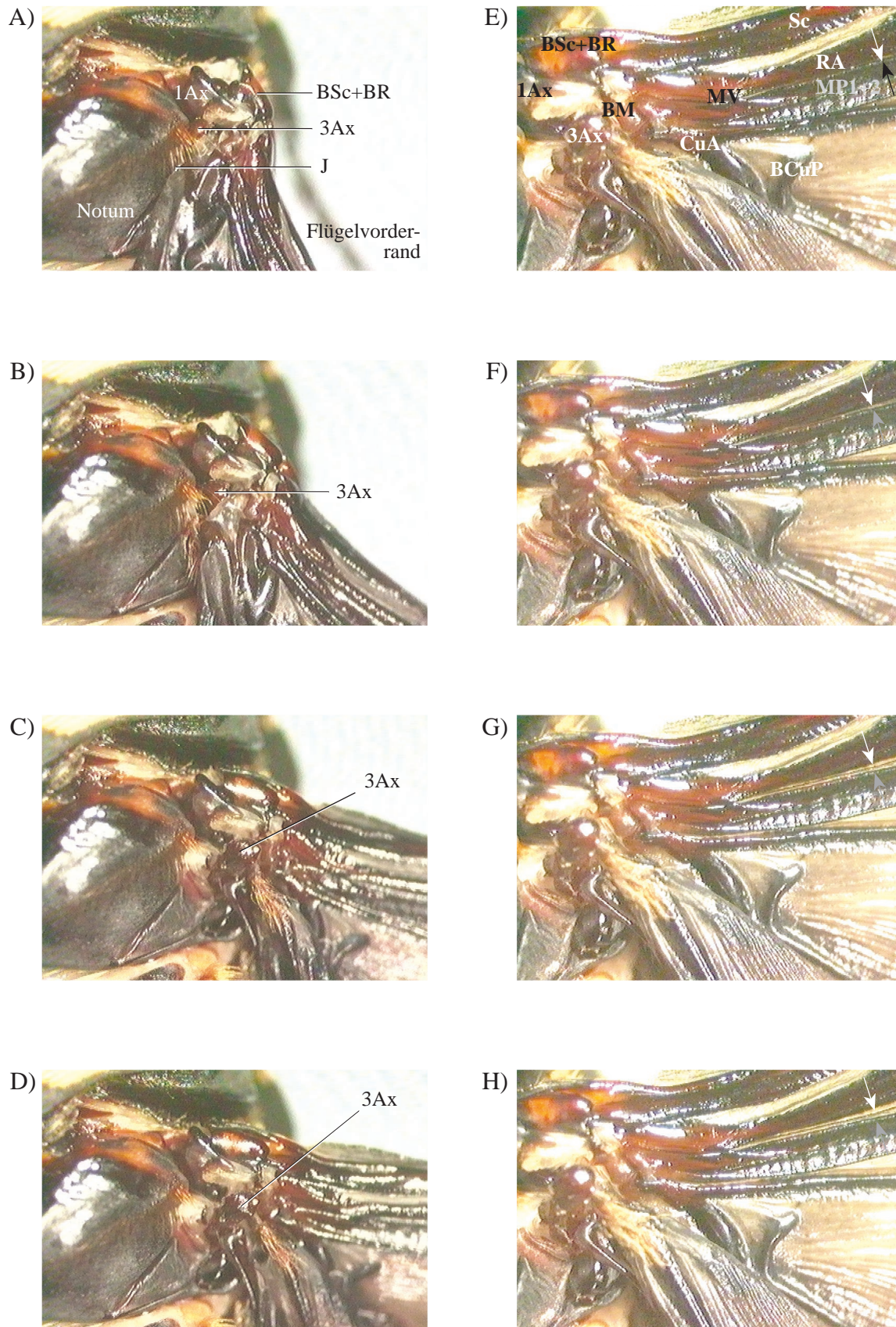


Abb. 3.16. Das Alagelenk von *Pachnoda marginata* (SCA) beim Vorschwenken (A-D) und bei der Alaentfaltung (E-H) im Videobild. Die Pfeile (E-H) weisen auf die Abstandsänderung zwischen RA und MP1+2 hin.

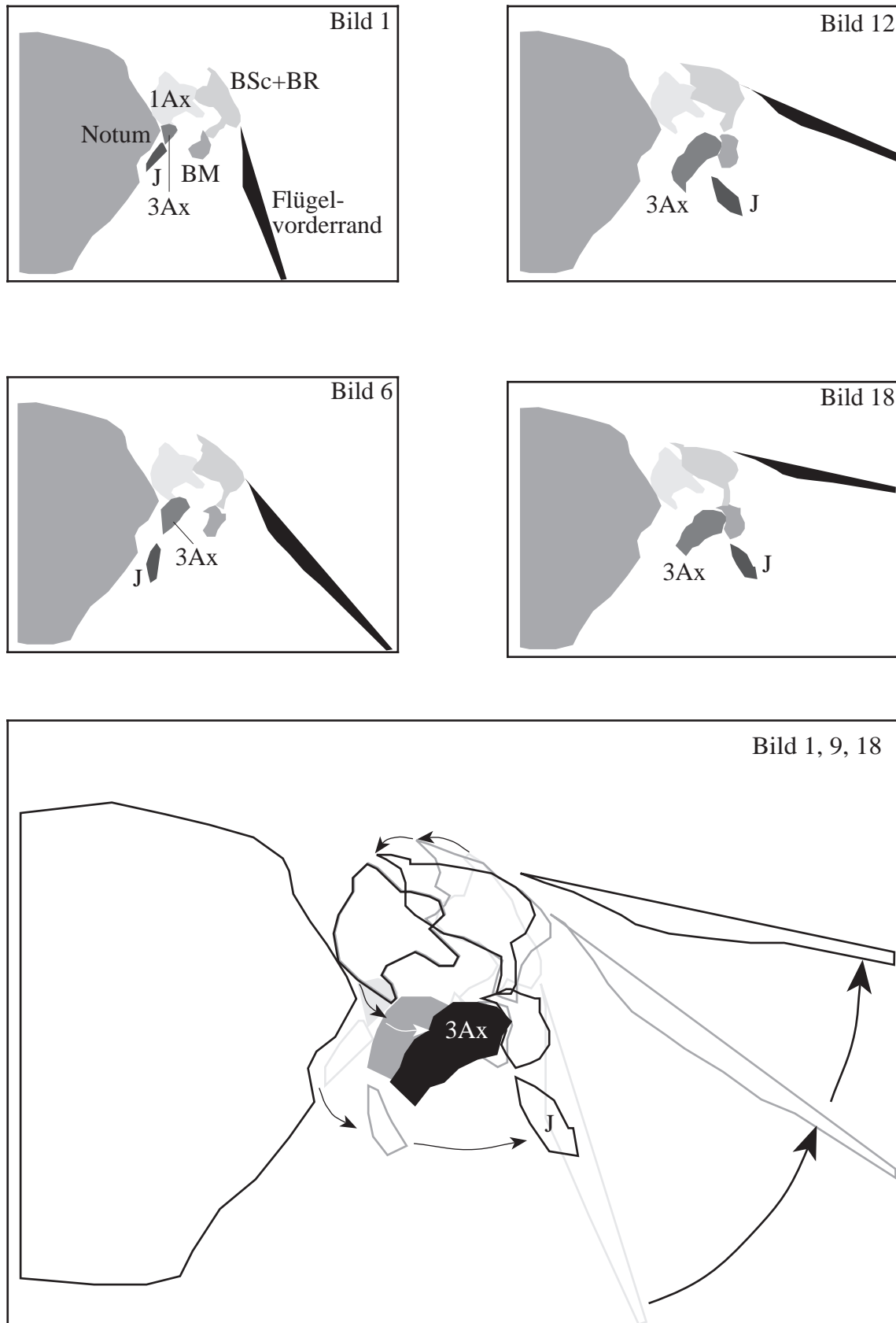


Abb. 3.17. Die Bewegungen der Sklerite im Alagelenk von *Pachnoda marginata* (SCA) während des Vorschwenkens. Digitalisiert nach Videoaufnahmen.

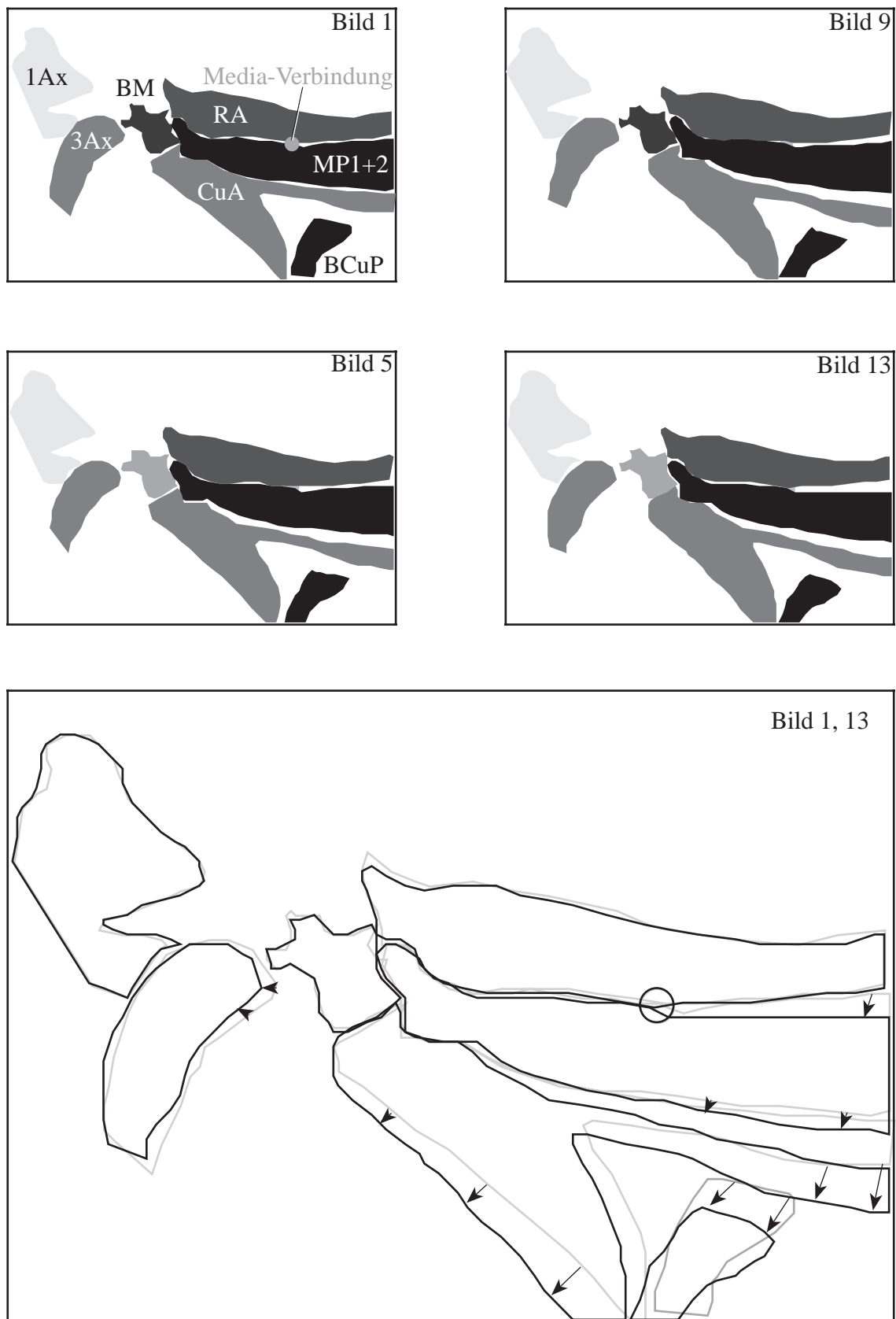


Abb. 3.18. Die Bewegungen der Sklerite des Alagelenks und der Aderbasen bei der manuellen Entfaltung der Alaspitze von *Pachnoda marginata* (SCA). Digitalisiert nach Videoaufnahmen.

### 3.8 Simulation

Randbedingung der Simulation ist, daß die Winkel zwischen jeweils zwei benachbarten Faltlinien konstant sind. Zur Überprüfung der Simulation wurden die Winkel in den Grundmechanismen, den Faltpattern der Coleoptera-Alae (Winkel und Digitalisiergenauigkeit in Tab. 3.6) und einem hypothetischen Modell aus den erhaltenen Koordinaten nachgerechnet. Das hypothetische Modell besteht wie die Faltpattern der Coleoptera-Alae aus drei Grundmechanismen, deren Ursprung auf einem Dreieck liegt (Abb. 3.13A). Das Dreieck im Modell ist jedoch ein gleichseitiges Dreieck. Anhand dieses Modells wurde der Einfluß der Winkel auf die Faltung überprüft. Abweichungen von der angenommenen Winkelkonstanz konnten in den digitalisierten Faltpattern und dem Modell festgestellt werden (Abb. 3.19). Dabei weicht ausschließlich ein Winkel ab, weshalb sich die Größe der  $\eta\theta$ -Fläche ändert.

Tab. 3.6. Die Winkel der digitalisierten Faltpattern (rel: relativer; abs: absoluter Fehler).

Art / Winkel [°]	<i>Lamprohiza splendidula</i> n = 5	<i>Cantharis livida</i> n = 5	<i>Tenebrio molitor</i> n = 5	<i>Cerambyx scopoli</i> n = 5	gleichseitiges Dreieck n = 1
1. Ursprung					
$\alpha$	97,82	59,59	123,30	90,45	90
rel [%] / abs [°]	2,99 / 2,92	1,08 / 0,64	3,48 / 4,3	1,51 / 1,37	—
$\beta$	21,42	27,07	27,15	47,17	60
	13,2 / 2,83	2,78 / 0,75	13,25 / 3,6	3,10 / 1,46	—
$\gamma$	78,98	122,37	50,65	77,46	90
	0,43 / 0,34	0,46 / 0,56	4,01 / 2,03	1,47 / 1,11	—
$\delta$	161,78	151,30	158,88	144,92	120
	0,28 / 0,46	0,28 / 0,42	0,41 / 0,66	1,09 / 1,58	—
2. Ursprung					
$\sigma$	93,15	48,57	110,31	75,67	90
	0,34 / 0,31	1,09 / 0,53	1,59 / 1,76	1,74 / 1,31	—
$\rho$	46,92	49,47	47,78	66,01	60
	9,07 / 4,26	4,82 / 2,38	4,79 / 2,29	3,86 / 2,55	—
$\theta$	63,17	123,83	59,14	104,154	90
	6,92 / 4,37	1,93 / 2,39	3,45 / 2,04	2,03 / 2,11	—
$\rho$	156,76	138,13	142,77	114,16	120
	0,17 / 0,27	0,28 / 0,4	0,24 / 0,34	0,29 / 0,33	—
3. Ursprung					
$\tau$	111,65	103,45	105,07	66,82	60
	6,29 / 7,02	2,52 / 2,61	5,28 / 5,54	2,00 / 1,33	—
$\phi$	57,68	76,26	66,38	135,02	120
	1,18 / 0,68	0,66 / 0,51	1,47 / 0,98	0,39 / 0,52	—
$\varphi$	67,03	93,29	38,10	39,20	90
	3,40 / 2,28	0,72 / 0,68	8,13 / 3,10	3,45 / 1,35	—
$\eta$	123,64	86,99	150,45	118,95	90
	3,42 / 4,23	2,70 / 2,35	2,11 / 3,18	1,83 / 2,17	—

Tab. 3.7. Öffnungswinkeländerung  $\Delta\alpha$  der simulierten RA und MP1+2.

Art / Winkel	<i>Lamprohiza splendidula</i> (LAM)	<i>Cantharis livida</i> (CAN)	<i>Tenebrio molitor</i> (TEN)	<i>Cerambyx scopoli</i> (CER)
$\Delta\alpha$ [°]	5,2	9,3	10,9	12,0

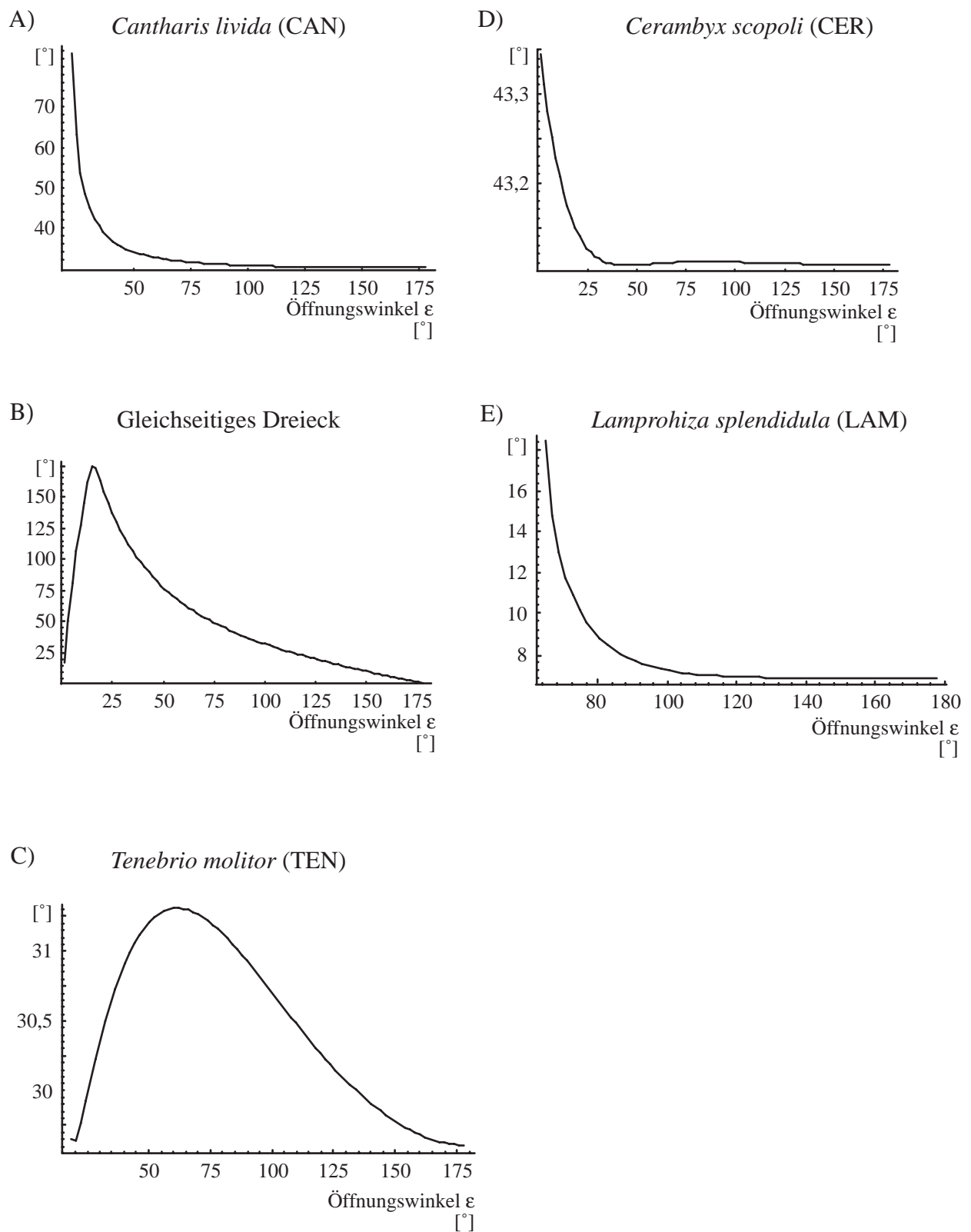


Abb. 3.19. Durch die Verformung der  $\eta\theta$ -Platte ändert sich der Winkel zwischen den Faltlinien. Die Winkeländerung ist abhängig vom Öffnungswinkel  $\epsilon$ .

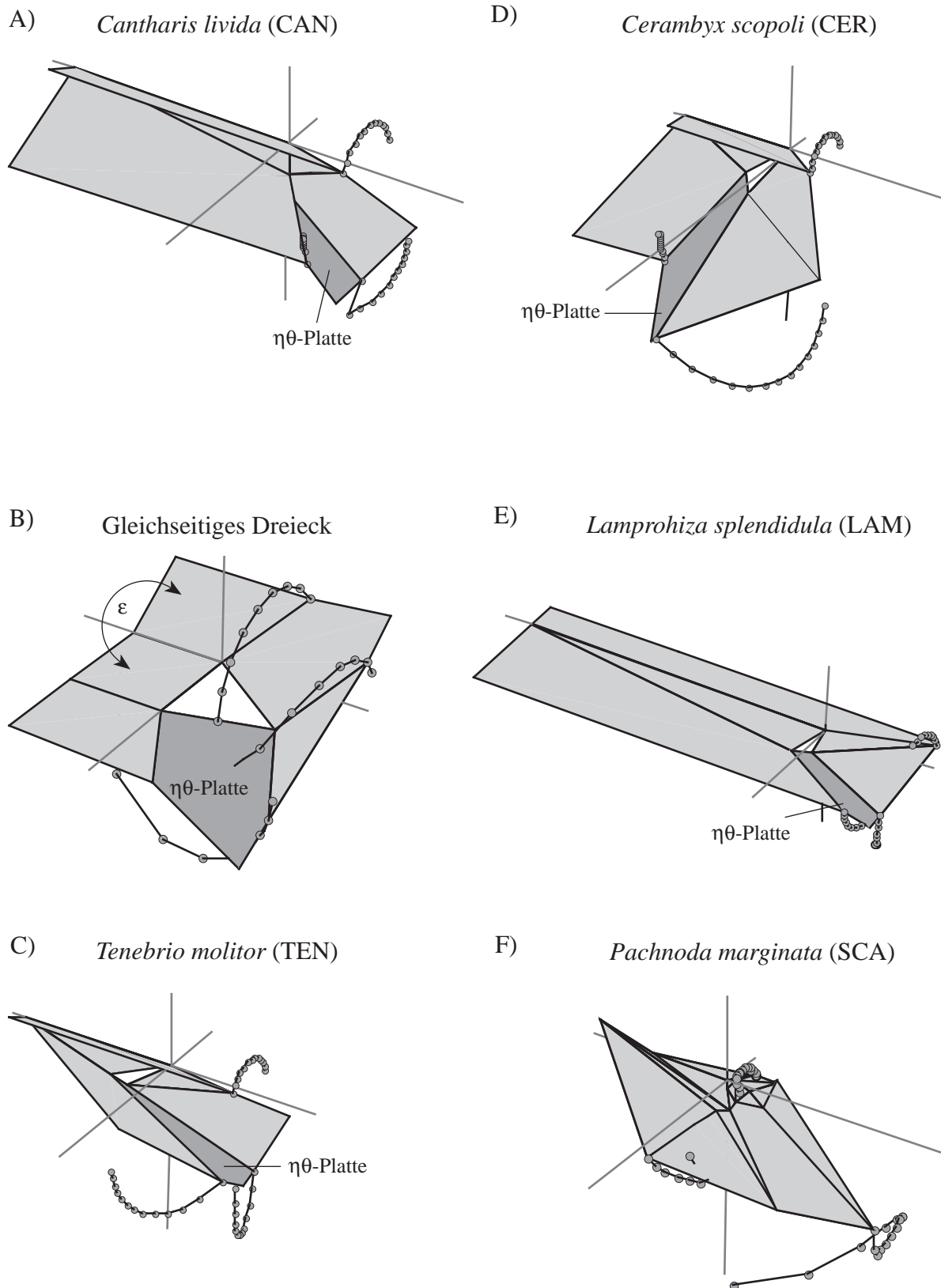


Abb. 3.20. Kinematik der Faltmuster. Der Öffnungswinkel  $\varepsilon$  wird in konstanten Schritten erhöht. Der unterschiedliche Abstand zwischen den Punkten auf den Bahnkurven repräsentiert die variable Geschwindigkeit der Falmlinien.

Die Kinematik der exemplarisch eingezeichneten Faltnlinien im Faltmuster ist sehr unterschiedlich, wie die von der Simulation erzeugten Animationen zeigen (Abb. 3.20). Dabei wurde der Öffnungswinkel von Bild zu Bild um einen konstanten Betrag erhöht. Der Abstand zwischen den jeweiligen Endpunkten zeigt folglich, wie weit sich der Endpunkt der Faltnlinie zwischen den Bildern bewegt hat. Dieser Betrag ist variabel, er hängt von dem Faltmuster, der Faltnlinie und der Größe des Öffnungswinkels ab.

## *Evolution*

### **3.9 Merkmale und Merkmalsverteilung**

Bei der morphometrischen Untersuchung der Coleoptera-Alae kristallisierten sich einige Merkmale heraus, die innerhalb der untersuchten Unterordnungen bzw. Überfamilien der Coleoptera konstant auftreten. Sie werden daher in einer phylogenetischen Rekonstruktion verwendet.

- <sup>1</sup> Vorderflügel (VFl). Dünn: 1; als Elytren ausgebildet: 0. Die Vorderflügel sind bei den Coleoptera verdickt und als Elytren ausgebildet.
- <sup>1</sup> Längsfaltung (LF). Vorhanden: 1; fehlend: 0.
- <sup>1</sup> Quersfaltung (QF). Vorhanden: 1; fehlend: 0.
- <sup>1</sup> MP1+2. Nach anterior gebogen oder gerade: 1; nach posterior gebogen: 0. (Kap. 3.3)
- <sup>1</sup> RA / MP1+2 Spreizung. Konstant: 1; variabel: 0. (Kap. 3.1, Abb. 3.10).
- <sup>1</sup> RP3+4. Umklappend, von der Faltung erfaßt: 1; steif, nicht von der Faltung erfaßt: 0. Der RP3+4 wird bei allen Taxa außer der Eucinetidae-Linie von der Faltung des Spitzenfeldes erfaßt, so daß er in der gefalteten Ala auf der Unterseite liegt. In der Eucinetidae-Linie wird er nicht mit dem Spitzenfeld gefaltet (falls nicht reduziert, Kukulová-Peck & Lawrence 1993).
- <sup>1</sup> Faltstelle (FS). Vorhanden: 1; fehlend: 0. (Kap. 2.2)
- <sup>1</sup> Biegungszone (BZ). Vorhanden: 1; fehlend: 0. (Kap. 2.2)
- <sup>1</sup> Randgelenk (RG). Vorhanden: 1; fehlend: 0. (Kap. 2.2)

Aufgrund der geringen Merkmalsanzahl wird auf eine eigenständige phylogenetische Rekonstruktion verzichtet. Statt dessen werden die Merkmale auf das abgeänderte Cladogramm von Beutel (1997) (Abb. 3.21) aufgetragen. Das Cladogramm wird durch eine cladistische Analyse von 108 Larval- und Imaginalmerkmalen gestützt (Beutel, pers. Mitt.). Es wurde um die Megaloptera als Außengruppe ergänzt, die Rhombocoleidae wurden aufgrund des Fehlens von



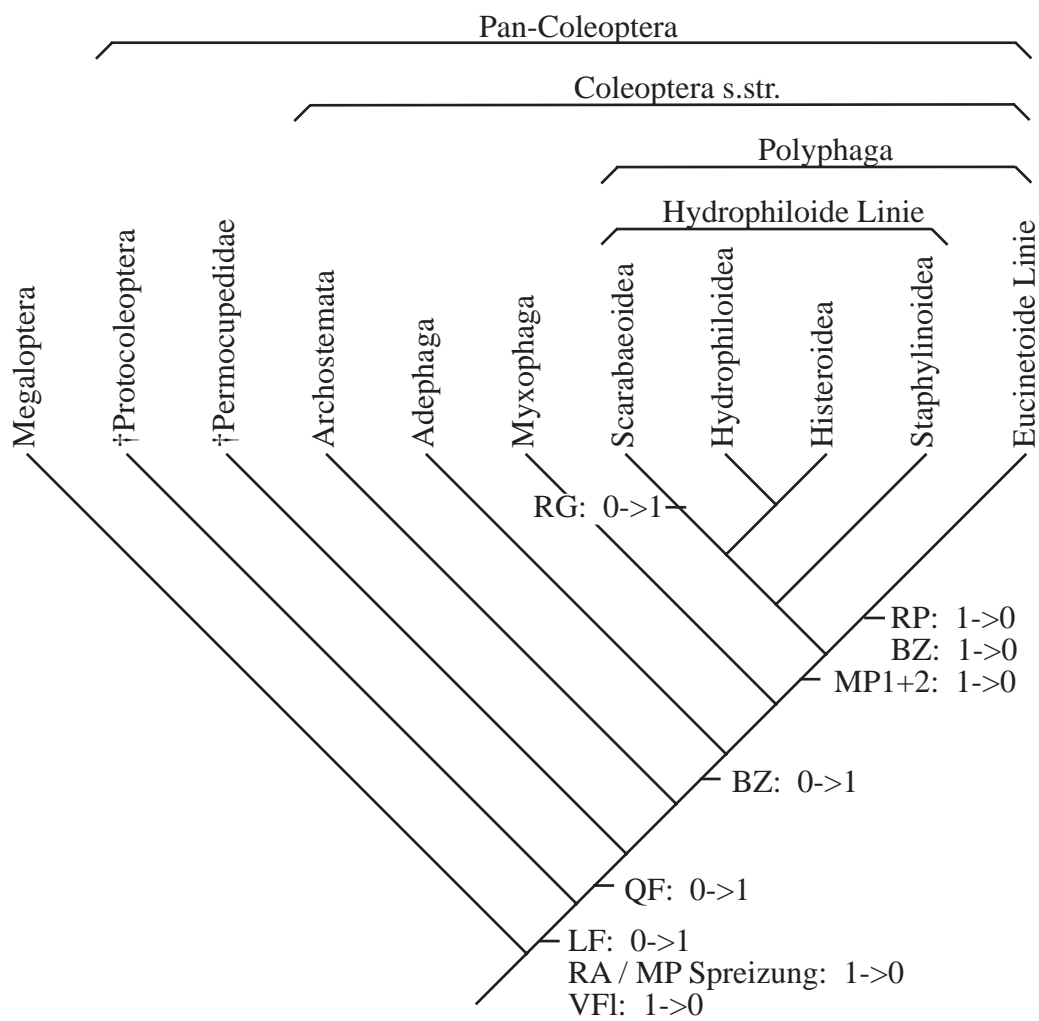


Abb. 3.21. Die Evolution der Faltsstrukturen. Cladogramm nach Beutel (1997), verändert.

Körper- und Alafossilien weggelassen, die Triadocupedinae als zu den Archostemata gehörig aufgefaßt und die Polyphaga in Hydrophiloide- und Eucinetoide-Linie unterteilt.

Tab. 3.8. Taxa und Merkmalsverteilung.

Taxon / Merkmal	VFI	LF	QF	MP1+2- Biegung	RA / MP1+2 Spreizung	RP3+4	FS	BZ	RG
Megaloptera	1	0	0	1	1	0	0	0	0
Coleoptera									
†Protocoleoptera	0	1	0	1	0	0	0	0	0
†Permocupedidae	0	1	1	?	0	?	?	?	?
Archostemata	0	1	1	1	0	1	1	0	0
Adephaga	0	1	1	1	0	1	1	1	0
Myxophaga	0	1	1	1	0	1	1	1	0
Polyphaga									
Hydrophiloide-Linie									
Staphylinoidea	0	1	1	0	0	1	1	1	0
Scarabaeoidea	0	1	1	0	0	1	1	1	1
Hydrophiloidea	0	1	1	0	0	1	1	1	0
Histeroidea	0	1	1	0	0	1	1	1	0
Eucinetoide-Linie	0	1	1	0	0	0	1	0	0

Aus der Merkmalsverteilung im Cladogramm ergibt sich für die Pan-Coleoptera folgendes Grundmuster:

- <sup>1</sup> Elytren vorhanden (apomorph);
- <sup>1</sup> Ala mit Längsfaltung (apomorph), d.h. RA / MP spreizbar.
- <sup>1</sup> die Biegung und mechanische Eigenschaften der MP1+2 sind fossil nicht überliefert, allerdings muß aufgrund des Außengruppenvergleiches angenommen werden, daß die MP1+2 nach anterior gebogen oder gerade und steif war (plesiomorph);

Für das Grundmuster der Pan-Coleoptera ohne Protocoleoptera ergibt das Cladogramm:

- <sup>1</sup> Elytren vorhanden (plesiomorph);
- <sup>1</sup> Ala mit Längsfaltung (plesiomorph);
- <sup>1</sup> die Ala mit Quersfaltung (apomorph);
- <sup>1</sup> MP1+2 gerade oder nach anterior gebogen und steif (plesiomorph);
- <sup>1</sup> das Umklappen von RP3+4 ist fossil nicht belegt, ist aber vermutlich mit der Quersfaltung der Ala korreliert (apomorph);
- <sup>1</sup> Faltstrukturen in den Alae fossiler Taxa sind nicht überliefert, jedoch erfordert die Quersfaltung wenigstens eine Faltstelle. Infolgedessen ist das Vorhandensein einer Faltstelle vermutlich eine Apomorphie.

Es ergibt sich folgendes Grundmuster für die Alae der Coleoptera s.str.:

- <sup>1</sup> Elytren vorhanden (plesiomorph);
- <sup>1</sup> Alae quer- und längsgefaltet (plesiomorph);
- <sup>1</sup> MP1+2 nach anterior gebogen oder gerade und steif (plesiomorph);
- <sup>1</sup> RA und MP1+2 spreizbar (plesiomorph);
- <sup>1</sup> RP3+4 klappt bei der Faltung auf die Ventralseite der Ala (plesiomorph);
- <sup>1</sup> Biegungszone fehlend (plesiomorph);
- <sup>1</sup> Randgelenk fehlend (plesiomorph);
- <sup>1</sup> Faltstelle vorhanden (plesiomorph).

Dieses Grundmuster entspricht dem rezenter Archostemata.

Im Grundmuster der Adephega+Myxophaga+Polyphaga findet folgende Änderung statt:

- <sup>1</sup> Biegungszone vorhanden (apomorph).

Das Grundmuster der Polyphaga unterscheidet sich vom zuletzt genannten durch:

- <sup>1</sup> MP1+2 nach posterior gebogen und flexibel (apomorph).

Das Grundmuster der Eucinetoiden-Linie unterscheidet sich von dem der Polyphaga durch:

- <sup>1</sup> Biegungszone reduziert (apomorph);
- <sup>1</sup> RP3+4 steif (apomorph).

Das Grundmuster der Hydrophiloide-Linie entspricht mit Ausnahme des bei den Scarabaeoidea entwickelten Randgelenks (apomorph) dem Grundmuster der Polyphaga.

## 4 Diskussion

### *Morphologie und Struktur*

#### 4.1 Flügellänge, -form und -faltung

Eine der Ausgangshypothesen der vorliegenden Arbeit war, daß die Faltung der Alae wesentlich von deren Länge bzw. Gesamtfläche abhängt. Als Modell wurde ein großes und kleines Blatt Papier herangezogen: ein großes Blatt kann häufiger gefaltet werden als ein kleines. Dieses Modell erwies sich als unzutreffend, weil große und kleine Alae ähnliche Faltquotienten aufweisen, d.h. sie können gleich dicht gefaltet werden. Die Alaform, beschrieben durch die Streckung ist gleichfalls vom Faltquotienten unabhängig. Kurze, eher rechteckige Alae können genauso dicht gefaltet werden wie lange, eher dreieckige Alae.

Der Faltquotient korreliert jedoch hoch positiv mit dem Spitzenfeldanteil, nicht aber mit der Öffnungswinkeländerung. Er wird also durch eine Vergrößerung des Spitzenfeldanteils gesteigert, was wiederum durch die Verkürzung der MP1+2 erreicht wird. Der RA bleibt bei Taxa mit Randgelenk und Biegungszone lang und reicht bis in das Spitzenfeld, da er durch diese Faltstrukturen flexibel ist. Die Verkürzung der MP1+2 und die Bildung von zusätzlichen Faltstellen beeinflussen nur die apikale Hälfte der Ala, so daß der basal liegende Antriebsmechanismus (s. Kap. 4.2.2), die Spreizung von RA und MP1+2, davon unberührt bleibt. Dieser Antriebsmechanismus ist bei allen untersuchten Species anhand der Aderspreizung im Alapräparat nachweisbar, obwohl das Faltmuster sehr unterschiedlich ist. Durch einen einheitlichen Antrieb konnte apikal das Faltmuster ohne tiefgreifende Änderungen variiert werden und so eine Vielzahl von verschiedenen Faltmustern entstehen.

Die Alafaltung ist durch die Lage der Antriebsmuskulatur, die begrenzte Spreizbarkeit von RA und MP1+2, die Kutikulaeigenschaften und das Faltmuster limitiert. Dennoch ist ein Faltquotient von bis zu 3 mit verschiedenen Faltmustern realisierbar. Die Limitierungen durch die Struktur erscheinen demzufolge nicht als streng, sondern erlauben viele von Lösungen. Möglicherweise sind jedoch die extremen Faltquotienten der Staphylinidae (um 4,5) nur mit bestimmten Faltmustern oder zusätzlichen Hilfsmitteln, wie besonderen Abdomenbewegungen zur Zusammenfaltung der Alae, erreichbar. Die Hilfsmittel können auch als Hilfsantriebe betrachtet werden, um den Antriebsmechanismus in seiner Funktion zu ergänzen (s.u.).

Neben den geschilderten Zusammenhängen des Faltquotienten mit anderen Parametern konnte in der Gesamtauswertung eine Reihe von allometrischen Veränderungen aufgezeigt werden. Die Gründe dafür können spezifisch für die Coleoptera und ihre Alafaltung oder allgemeiner aerodynamischer Natur sein. Letzteres ist anzunehmen, wenn gleichartige allometrische Verände-

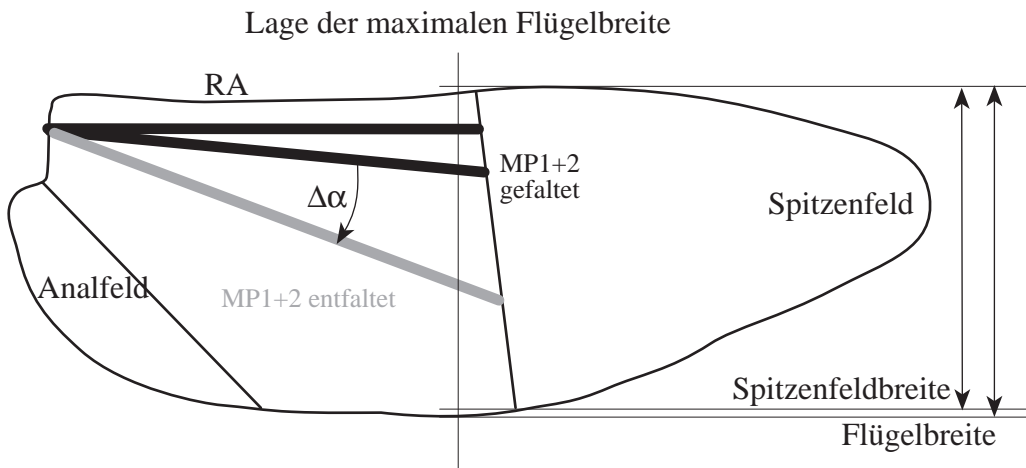
rungen bei Taxa ohne Alafaltung nachzuweisen sind. Die von (Danforth 1989) eingehend untersuchten Hymenoptera besitzen ungefaltete Alae, sie werden zum Vergleich mit den Coleoptera herangezogen.

Bei beiden Taxa werden mit zunehmender Flügellänge die basalen Flächenanteile zulasten der apikalen Anteile vergrößert (Abb. 3.5A, B und 3.6C, D) und die RA- und MP1+2-Längen verändern sich positiv allometrisch. Daraus folgen die Zusammenhänge zwischen dem Spitzenfeld- und Analfeldanteil und der Flügellänge ebenso wie die zwischen Öffnungswinkeländerung, relativer Spitzenfeldbreite und Flügellänge. Das Spitzenfeld wird basal durch RA und MP1+2 begrenzt, so daß es bei der Verlängerung der Adern notwendigerweise kleiner wird. Lange Alae sind apikal stärker verjüngt als kurze, so daß die relative Spitzenfeldbreite mit zunehmender Flügellänge abnimmt. Dadurch vermindert sich wiederum die Öffnungswinkeländerung: ein basal schmaleres Spitzenfeld benötigt aus geometrischen Gründen (Abb. 4.1) eine geringere Öffnungswinkeländerung als ein breites Spitzenfeld. Das Analfeld hingegen wird aufgrund seiner Lage in der Ala bei einer Verlagerung der Flächenanteile nach basal relativ größer.

Die Flügelschlagfrequenz und Flächenbelastung steigen mit zunehmender Flügellänge an (Abb. 3.7D, 3.8A), nicht nur bei den Coleoptera (Oertli 1991, eigene Beobachtung) und Hymenoptera (Danforth 1989), sondern auch bei Diptera und Lepidoptera (Oertli 1991). Damit sind aerodynamische Faktoren zu vermuten. Bezüglich der Streckung unterscheiden sich jedoch zwei Familien der Coleoptera von den übrigen Coleoptera und Hymenoptera. Während sie bei allen Hymenoptera und in der Gesamtauswertung der untersuchten Coleoptera-Species mit der Flügellänge zunimmt, nimmt sie bei den Cerambycidae und Hydrophilidae ab. Die Abnahme der Streckung bei den zuletzt genannten Taxa wird durch eine Zunahme der relativen Flügelbreite erreicht. Die Streckung scheint mit der Flugleistung zu korrelieren, wie Untersuchungen an Vertretern der Aves, Chiroptera und Lepidoptera zeigen (Brodsky 1994; Danforth 1989). Species mit niedriger Streckung sind langsam und manövrierfähig sind, während solche mit hoher Streckung schnell fliegen und gleiten. Die Korrelation zwischen Streckung und Flugleistung legt den Schluß nahe, daß große Vertreter der Cerambycidae und Hydrophilidae im Vergleich zu kleinen Species möglicherweise langsamer fliegen, aber dafür manövrierfähiger sind. Detaillierte Beobachtungen zu den Flugleistungen der untersuchten Species fehlen jedoch.

Aus den erhobenen Daten und dem Vergleich mit anderen Insektentaxa zeigt sich somit, daß die Alaform der Coleoptera durch aerodynamische Faktoren determiniert wird. Die Faltung folgt diesen Gegebenheiten und scheint keinen limitierenden Einfluß auf die Alae zu haben. Die Alafaltung ist variabel und nicht bestimmend für die Alaform.

A)



B)

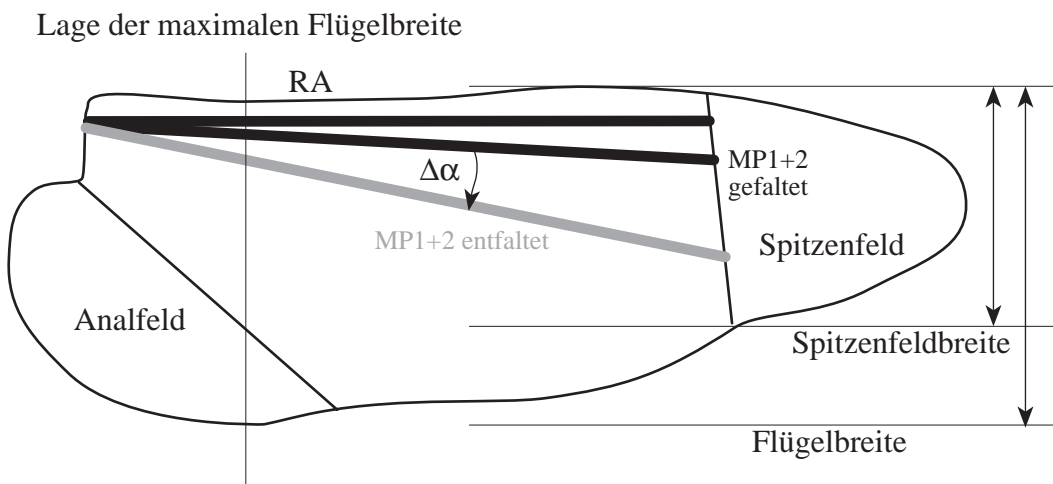


Abb. 4.1. Schematische Darstellung einer kurzen (A) und langen (B) Ala mit den sich aus der unterschiedlichen Flügellänge ergebenden Veränderungen der Flügelform, der Lage der maximalen Flügelbreite, des Spitzensfeld- und Analfeldanteils, der relativen Aderlängen, der Öffnungswinkeländerung und der relativen Spitzensfeldbreite (Spitzensfeldbreite dividiert durch Flügelbreite).

Bei langen Alae ist das Spitzensfeld relativ schmaler, so daß die MP1+2 bei der Entfaltung einen kleineren Winkel  $\Delta\alpha$  überstreicht um es aufzuspannen. Deshalb korrelieren Flügellänge und Öffnungswinkeländerung  $\Delta\alpha$  negativ miteinander.

Einzelne Familien weisen von der Gesamtauswertung abweichende Korrelationen der Parameter auf. Besonders häufig sind solche Korrelationen bei den Scarabaeidae (Abb. 3.5 bis 3.9). Deren Alae zeichnen sich durch deutlich abweichende Werte bei dem Spitzenfeldanteil, der relativen Spitzenfeldbreite, der relativen RA- und MP-Länge, sowie der Öffnungswinkeländerung und des Faltquotienten aus. Morphologisch kennzeichnet sie das scharnierartige Randgelenk bei ca. 50 % der Flügellänge.

Das Randgelenk bewirkt die Besonderheiten in der Allometrie, weil durch das Randgelenk die Ala im Flug hinreichend fest ist, aber gleichzeitig die Alafaltung bei 50 % Flügellänge ermöglicht. Daher ist eine relative Verlängerung von RA und MP1+2 mit der Flügellänge wie zum Beispiel bei den Dytiscidae und Cerambycidae nicht erforderlich. Aus der konstanten relativen Länge von RA und MP1+2 (beide um 50 %) resultiert wegen der Definition des Spitzenfeldes dessen konstanter und mit 50 % vergleichsweise hoher Anteil an der Gesamtfläche. Dieser konstante Spitzenfeldanteil determiniert wiederum den Faltquotienten, der bei den Scarabaeidae nicht durch die relativen RA- und MP-Längen beeinflusst wird. Gleichfalls resultiert aus den Aderlängen die hohe und fast konstante relative Spitzenfeldbreite, obwohl mit zunehmender Flügellänge auch bei den Alae der Scarabaeidae Flächenanteile nach basal verlagert werden und die Streckung ansteigt. Jedoch liegt hier die Basis des Spitzenfeldes auf halber Flügellänge, so daß sich diese Verlagerungen weniger bemerkbar macht. Die Öffnungswinkeländerung ist wiederum durch die relative Spitzenfeldbreite bedingt. Ist letztere konstant, so bleibt aus geometrischen Gründen auch die Öffnungswinkeländerung konstant (Abb. 4.1).

Auf die Entwicklung eines vermeintlich einfachen Scharniergelenkes im Costalrand der Scarabaeidae-Alae folgte also eine komplexe Änderung von allometrischen Beziehungen. Jedoch haben selbst diese Änderungen keinen Einfluß auf die Alaform. Die Alaform wird ebenso wie bei der Gesamtheit der untersuchten Species durch die Aerodynamik bestimmt.

## *Funktion*

### **4.2 Mechanismus der Faltung**

Die Alae der Coleoptera werden nicht zerknüllt oder zerknittert, sondern entsprechend einem Faltpattern ent- und zusammengefaltet. Das Faltpattern ist innerhalb einer Art zumeist konstant, es finden sich nur gelegentlich zusätzliche Faltstellen in der Alaspitze wie bei *Zophobas rugipes* (#0113), und bleibt nach mehreren Ent- und Zusammenfaltungen erhalten. Es muß folglich genetisch und strukturell fixiert sein.

Fraglich ist nun die funktionelle Bedeutung des Faltpatterns. Durch die Faltung entsprechend dem Faltpattern wird nicht nur die Fläche der gefalteten gegenüber der entfalteten Ala geringer

(vgl. *Faltquotient*), sondern auch die scherenartige Spreizung von RA und MP1+2 in eine Entfaltung der Alaspitze umgesetzt. Ferner ändern sich die relativen Geschwindigkeiten der beteiligten Strukturen erheblich (Abb. 3.20). Die Funktion des Faltmusters entspricht also dem eines Getriebes: Bewegungsrichtung und -geschwindigkeit der gelenkig verbundenen Teile ändern sich. Daraus ergibt sich die Frage nach der Beschaffenheit des Getriebes und der Lokalisation und Struktur des Antriebs.

#### 4.2.1 Beschaffenheit des Getriebes

Insektenflügel sind eine flache Integumentaustülpung und bestehen fast ausschließlich aus unterschiedlich dicker und unterschiedlich stark sklerotisierter Kutikula. Adern entstehen aus einer lokal verstärkten Bildung von Kutikula, die der Membran nicht als Schicht aufliegt, sondern eine verdickte Membran darstellt (Abb. 3.12C). Somit liegt eine Kontinuität zwischen Membran und Ader vor, die eine strikte theoretische Unterscheidung zwischen beiden hinfällig macht. Die Kontinuität steht im Gegensatz zu technischen Faltstrukturen, wie z.B. Schirmen, wo steife Elemente aus Metall eine Membran aus Tuch aufspannen, und zum Konstruktionsprinzip von Wirbeltieren, wo steife Knochen eine weiche Muskulatur stützen.

##### *Materialeigenschaften*

Da Alae, und somit das Getriebe, fast ausschließlich aus Kutikula bestehen, muß noch näher auf deren chemische und mechanische Eigenschaften eingegangen werden. Sie besteht aus einer Kombination von Chitinfibrillen mit einer Proteinmatrix und stellt einen Verbundwerkstoff dar. Der Chitinanteil variiert beträchtlich, wobei er meist zwischen 20 % und 50 % liegt (Andersen 1979). Resilin ist eine gummiartige, chitinfreie Erscheinungsform der Kutikula (Andersen 1979), jedoch ist abgesehen von der Aminosäurezusammensetzung wenig über die Resilinproteine bekannt (Andersen et al. 1995). Die mechanischen Eigenschaften der Kutikula sind von der Spezies, der Körperregion und dem Entwicklungsstadium abhängig. Sie können, wie die Physogastrie bei den Hymenoptera und Isoptera zeigt, auch noch innerhalb eines Entwicklungsstadiums variieren. Die mechanischen Eigenschaften werden durch das Mischungsverhältnis Chitin-Protein, die Zusammensetzung der Proteinmatrix und durch die Sklerotisierung bestimmt.

Sklerotisierung ist ein Prozeß, der auf enzymkatalysiertem Wege niedermolekulare, phenol-ähnliche Substanzen in die Kutikula einbaut und zu deren erhöhter mechanischer Steifigkeit und chemischer Widerstandsfähigkeit führt (nach Andersen 1979; Andersen et al. 1996).

Die Sklerotisierung bezieht sich ausschließlich auf einen chemischen Vorgang und nicht auf eine Färbung der Kutikula. In keinem Falle ist es zulässig, eine dunkle Färbung der Kutikula mit Steifigkeit gleichzusetzen und umgekehrt (Hepburn 1985).

Die Kontinuität zwischen Ader und Membran ist entscheidend für das Verständnis der Ala und ihrer Faltung. Mit der strukturellen Kontinuität zwischen Ader und Membran geht eine mecha-



nische Kontinuität einher. Neben den dunklen Adern kann auch die farblose Membran sklerotisiert sein. Adern sind keineswegs steife, sondern verformbare Alaelemente und die Membran ist nicht flexibel, sondern plattenartig. Beides konnte durch Photo- und Videoaufnahmen der ungestörten Entfaltung und der Präparation eindeutig nachgewiesen werden.

Die zum Teil erhebliche Verformbarkeit der beiden Hauptadern in den Alae der Coleoptera zeigt, daß die beobachtete Steifigkeit der Membran mechanisch relevant ist, d.h. Auswirkungen auf die Faltung hat. Die Verformung der MP1+2 in der gefalteten Ala kann nicht durch den mechanischen Widerstand einer weichen Membran verursacht werden, weil die MP1+2 wenigstens bei *Tenebrio molitor* (TEN) in der gestreckten Position entspannt ist (Abb. 3.11). Zur Erhaltung ihrer Biegung in der gefalteten Ala ist daher eine Kraft notwendig, die nur durch eine steife Membran erzeugt werden kann. Andere Haltemechanismen wie Mikrotrichen konnten im Bereich der Alaspitze nicht nachgewiesen werden.

Das grundlegende Mißverständnis, Flügeladern als steif und die Flügelmembran als weich anzunehmen, führte wiederholt zu der Behauptung, daß die Alae alleine mit Hilfe der Adern ent- und gefaltet werden (Weber 1933; Chapmann 1982). Diese Behauptung konnte hier widerlegt werden.

#### *Aderverformung*

Die Funktion der Aderverformung sollte durch einen Vergleich der tatsächlichen mit der theoretischen Distanzänderung erschlossen werden. Bei den meisten Species (Tab. 3.3) entspricht die tatsächliche Distanzänderung der theoretischen weitgehend, so daß der Quotient aus diesen beiden Parametern in etwa  $1 \pm 0,1$  ergibt. Die Adern ähneln demzufolge steifen Stäben, die zur Berechnung der theoretischen Distanzänderung angenommen werden.

Bei Species mit Biegungszone (*Dytiscus marginalis* (DYT) oder *Quedius mesomelinus* (STA)) ist der Quotient größer als eins, der Bewegungsbereich der Aderenden ist demgemäß deutlich erweitert. Dadurch ist ein breites Spitzenfeld durch eine kleinere Öffnungswinkeländerung entfaltbar als bei Species ohne Biegungszone. *Pachnoda marginata* (SCA) besitzt ein Randgelenk, das ebenfalls die Beweglichkeit erhöhen sollte, dennoch ist der Quotient aus tatsächlicher und theoretischer Distanzänderung kleiner als eins. Es handelt sich um ein Artefakt, weil der RA nur bis zum Randgelenk digitalisiert wurde und daher die durch das Gelenk erzeugte Beweglichkeit nicht mit berücksichtigt wurde.

Die Werte unter 0,9 für *Omma stanleyi* (CUP) und *Scirtes tibialis* (SCI) können derzeit nicht erklärt werden. Anscheinend werden die relativ größeren Öffnungswinkeländerungen an der Basis durch eine Verformung im apikalen Bereich von RA und MP1+2 kompensiert. Dies deutet auf einen Antriebsmechanismus hin, bei dem durch eine große Öffnungswinkeländerung eine große mechanische Spannung an der Basis der Adern erzeugt wird.

Die Bedeutung der Aderverformung liegt folglich nur in einigen Fällen in einer Erhöhung der Beweglichkeit der apikalen Enden. Eine Verformung der Adern führt zu Speicherung mechanischer Energie, die zur Ent- oder Zusammenfaltung der Ala genutzt werden kann. Die Verfor-

mung wurde in einer artifiziellen zweidimensionalen Situation (die Alae waren auf Objektträgern präpariert) in nur zwei Zuständen (entfaltet und gefaltet) gemessen. Die Alafaltung ist jedoch ein dreidimensionaler Prozeß, so daß die Verformung weitere Funktionen haben kann. Die Simulation zeigt, daß eine aus steifen Platten bestehende Faltstruktur eine definierte Bewegung ihrer Teile im Raum erzwingt, so daß die Adern vermutlich aufgrund dieser geometrischen Bedingungen verformt werden.

### *Faltstrukturen*

Bei einigen Taxa liegen neben der Faltstelle besondere Strukturen des Costalrandes vor: die Biegungszone und das Randgelenk. Der Vergleich der untersuchten Alae zeigte, daß die drei Faltstrukturen in einer bestimmten Reihenfolge in der Ala angeordnet sind. Falls vorhanden liegt eine Biegungszone immer basal gefolgt von einem Randgelenk oder eine Faltstelle (Abb. 3.3). Auf ein Randgelenk folgt keine, eine oder mehrere Faltstellen. Ein Randgelenk ist immer mit einer Biegungszone gekoppelt. Auf eine Faltstelle kann nur eine Faltstelle folgen. Die topologischen Beziehungen sind durch die Öffnungsmechanik der einzelnen Faltstrukturen bedingt.

Die Biegungszone ist eine bogenförmige Krümmung des Costalrandes und bedarf eines Mechanismus zur Streckung und Beugung. Die Biegungszone ist in der Ebene beweglich, die durch das basale und apikale Costalrandende und die Biegungszone definiert ist.

Die Computersimulation eines vereinfachten Faltmusters des Adepaga-Ala (Abb. 4.2) zeigt die Notwendigkeit dieser Konstruktion. In der Biegungszone setzen Faltlinien fast senkrecht zum Alavorderrand an. Somit können die Membranteile durch eine kleine Belastung nach oben oder unten umschlagen, wodurch die Flugfähigkeit verloren gehen würde. Die in dieser Ebene steife Biegungszone verhindert das Auftreten dieses Phänomens, ermöglicht aber gleichzeitig die Faltung der Spitze. Die Simulation zeigt auch, daß das vorliegende Faltmuster nur bei sehr großem Öffnungswinkel zwischen den Basisflächen ( $\epsilon > 175^\circ$ ) zu einer Öffnung der Alaspitze führen würde, und das unter der Annahme, daß ideal steife Platten vorliegen. Dieses trifft für die Flügelmembran sicher nicht zu, das Faltmuster kann ohne die Stabilisierung durch die Biegungszone nicht entfaltet werden.

Laufvariable dieser Simulation ist der Winkel zwischen den Basisflächen. In einer Ala entspricht dies der Öffnungswinkeländerung durch das Zurückschwenken der MP1+2. Die Simulation legt folglich den Schluß nahe, daß der Antrieb alleine durch das Zurückschwenken der MP1+2 geschieht. Ein zusätzlicher, apikal gelegener Antrieb ist nicht notwendig. Die Biegungszone hat nur eine Führungs-, aber keine Antriebsfunktion bei der Entfaltung. Ihre Streckung erfolgt über das Faltmuster vermittelt durch die Öffnungswinkeländerung.

Das Randgelenk ist ein Scharniergelenk im Costalrand, das eine Bewegung in der Horizontalen ermöglicht und bis zu  $120^\circ$  abgewinkelt werden kann. Es liegt immer apikal einer Biegungszone und ist wahrscheinlich ein besonders differenzierter Bereich einer solchen. Die Streckung des

Randgelenks kann nicht durch direkt ansetzende Muskulatur erfolgen, da diese nicht über das Alagelenk hinausgeht.

Es ist nicht offensichtlich, wie eine nach posterior gerichtete Bewegung der MP1+2 zu einer Randgelenkstreckung nach anterior führt. Es bedarf dazu eines Getriebes, das die Bewegung übersetzt. Das Getriebe hierzu besteht aus den fünf Grundmechanismen die zwischen RA und MP1+2 liegen (Abb. 3.13). Die Grundmechanismen übersetzen, wie bei der Biegungszone (Abb. 4.2), das Schwenken der MP1+2 nach posterior in eine Streckung des Randgelenkes.

Eine Faltstelle (Abb. 2.2A,D) entspricht einem isolierten Grundmechanismus. Die Flügelmembran erscheint undifferenziert auch an den Faltlinien. Es liegen hier keine Adern in der Membran. Kräfte werden bei der Faltung oder im Flug also ausschließlich über die Membran übertragen.

Darin ist vermutlich der Grund zu suchen, warum auf eine Faltstelle nie ein Randgelenk oder eine Biegungszone folgt. Die durch die Flügelmembran übertragbaren Kräfte reichen zur Streckung einer Biegungszone oder eines Randgelenks nicht aus. Ferner würde die Faltstelle eine Unterbrechung des Costalrandes herbeiführen, wodurch eine von der Faltstelle apikal liegende Biegungszone im Flug zu unkontrollierbaren Bewegungen führen würde.

Die mechanische Limitierung der Flügelmembran kommt ebenfalls in der Lage der Faltstelle zum Ausdruck. Bei großen Alae liegt die Faltstelle bei etwa 70 % der Flügellänge, d.h. die stabilisierenden Adern ziehen relativ weit nach apikal. Werte von 40 % der Flügellänge werden hingegen ausschließlich in kleinen Alae erreicht, wie bei den untersuchten Catopidae und Coccinellidae (Abb. 3.6A). Die Alae der kleinsten Vertreter anderer Insektenordnungen sind ebenfalls fast aderlos (Kukalová-Peck & Lawrence 1993; Lawrence & Britton 1991; Naumann 1991). Im Größenbereich unter 3 mm Flügellänge ist die Membran auch ohne Adern anscheinend steif und fest genug, alleine alle aerodynamischen Kräfte aufzunehmen. Verursacht werden diese Veränderungen vermutlich durch die positive Allometrie der Flächenbelastung (Abb. 3.8A). Sie ist bei langen Alae größer als bei kurzen. Diese Belastungszunahme im Flug erfordert eine zusätzlich Stabilisierung der Flügelmembran durch Adern.

#### *Raumstruktur*

Grundmechanismen kommen in der Regel nicht isoliert in einer Ala vor. Die Ausnahme davon sind die Alae von *Diploptera punctata* (Blattodea), bei denen die Querfaltung durch einen einzelnen Grundmechanismus Typ +2 erreicht wird (Abb. 4.3). Das Vorkommen eines isolierten Grundmechanismus bei *Diploptera punctata* zeigt, daß einzelne Grundmechanismen biologisch realisiert werden können. Es liegen keine mechanischen Limitierungen durch den Antrieb oder die Kutikula vor, die dem widersprechen würden.

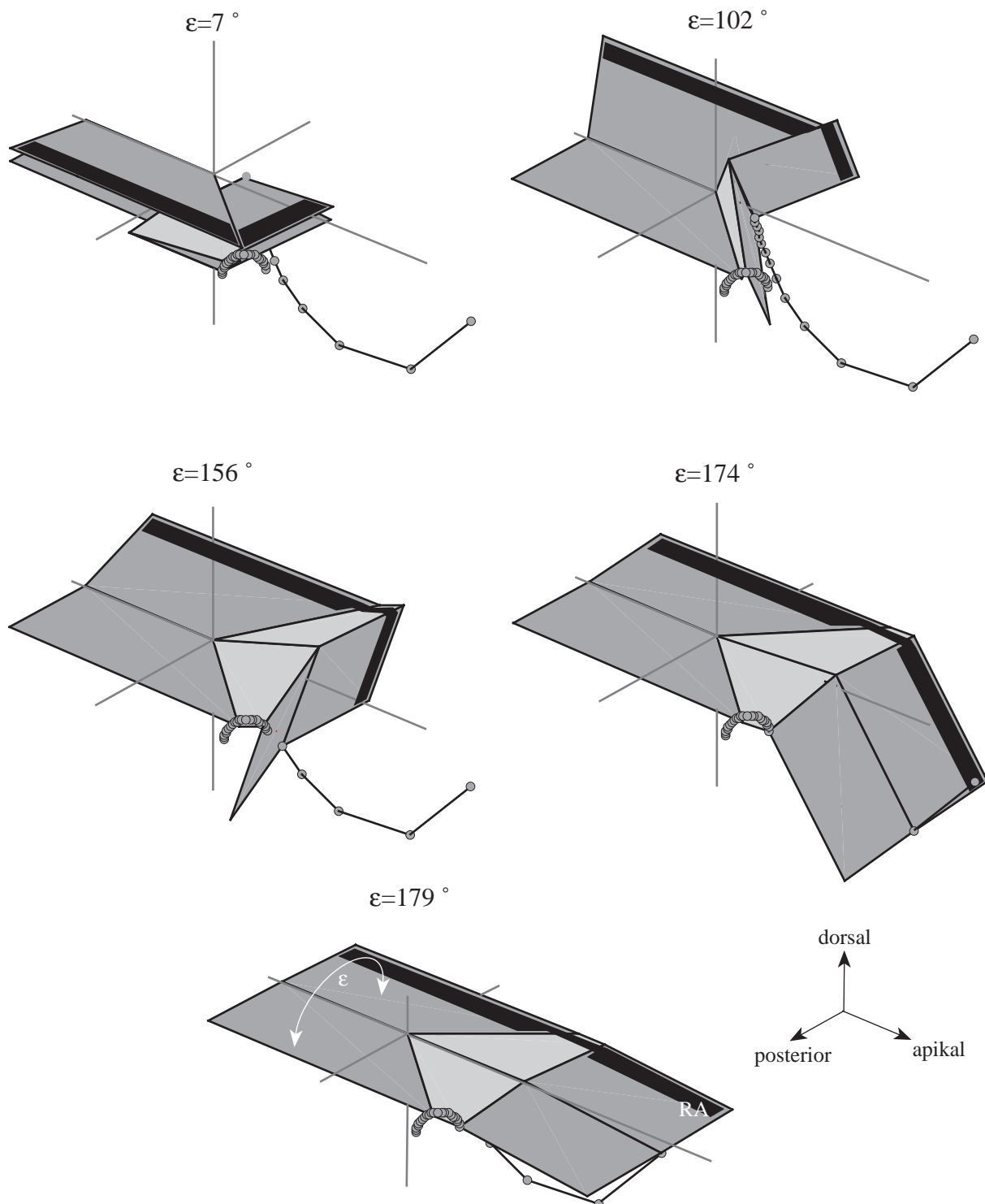


Abb. 4.2. Das Faltmuster in den Alae der Adephaga erlaubt das Ent- und Zusammenfallen in der Simulation, jedoch wird die Ala erst bei großen Öffnungswinkel  $\epsilon$  entfaltet. Aufgrund dem senkrechten Aufeinandertreffen von Vorderrand und apikalen Falmlinien würden die apikalen Teile bei Belastung leicht nach oben oder unten umschlagen. Dies wird durch einen in der horizontalen Ebene steifen RA verhindert. Gleichfalls erhalten die apikalen Alateile dadurch eine Führung, die die apikalen Alateile auch während der Bewegung in der horizontalen hält.

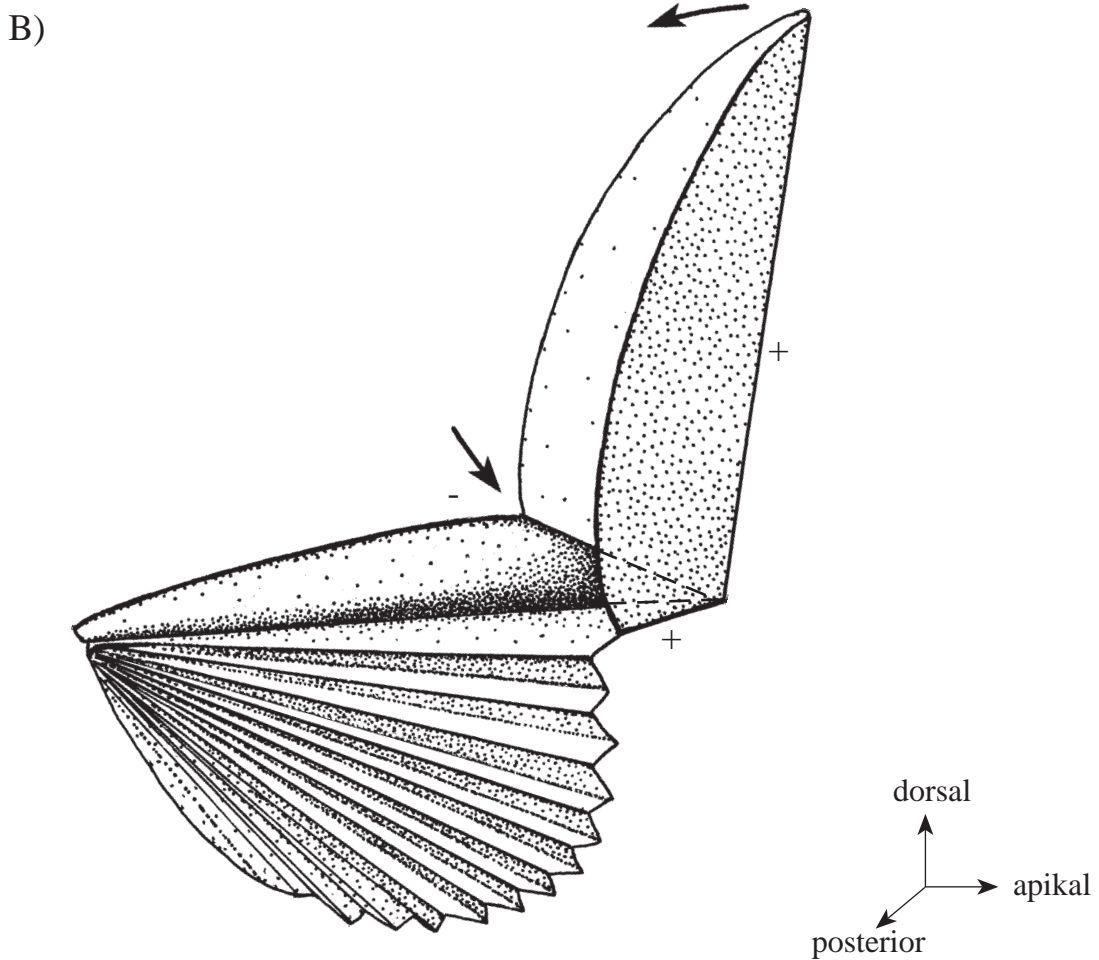
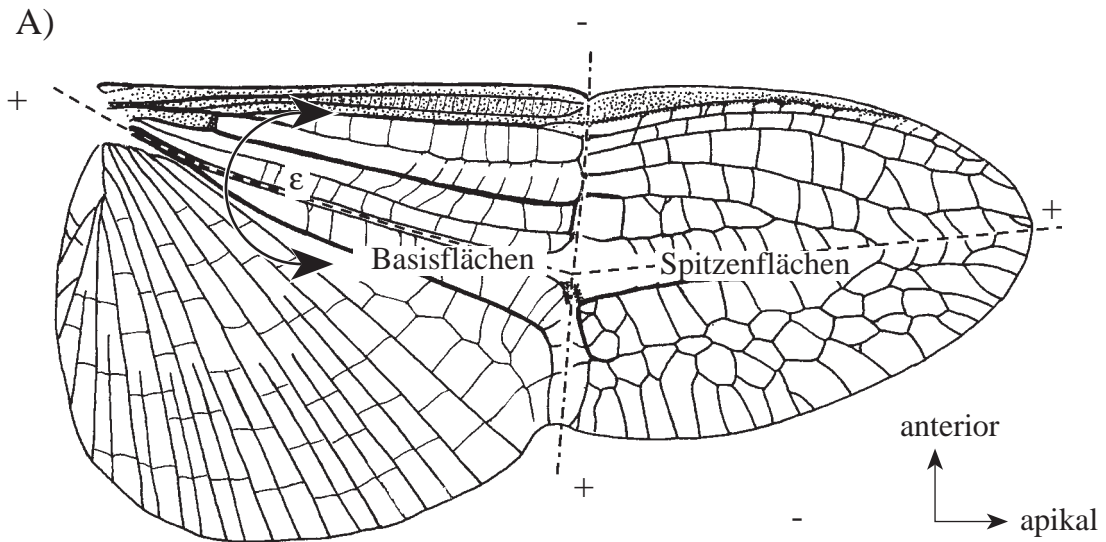


Abb. 4.3. Die Ala von *Diploptera punctata* (Blattodea), in der ein einfacher Grundmechanismus vorkommt. Der Grundmechanismus ermöglicht das flache Zusammenfallen auf dem Abdomen. (A) Entfaltet und (B) während der Zusammenfaltung in Ansicht von posterior. Nach Haas & Wootton (1996), verändert.

Die Alafaltung bewirkt eine Formänderung: aus einer flächigen Struktur wird durch die Zusammenfaltung eine dreidimensionale Struktur. Die Raumstruktur der gefalteten Coleoptera-Alae ist nicht beliebig, sondern muß dem gewölbten Subelytralraum, dem Raum zwischen Körperstamm und Elytren, angepaßt sein. Vermutlich ist eine für den gewölbten Subelytralraum geeignete Faltung nicht durch einen isolierten Grundmechanismus erreichbar. Dies erklärt, warum einzelne Grundmechanismen in den Alae der Coleoptera nicht vorgefunden werden, während sie bei *Diploptera punctata* sehr wohl vorkommen. Dort sind die abdominalen Tergite flach und die Tegmina liegen dem Abdomen nur lose auf. Der Raum in den die Alae gefaltet werden müssen ist demzufolge flach und nicht wie bei den Coleoptera gewölbt, weshalb ein isolierter Grundmechanismus zur Faltung ausreichend ist.

#### 4.2.2 Antrieb der Entfaltung

##### *Muskulatur*

Das Faltmuster setzt die Spreizung von RA und MP1+2, die durch eine nach hinten gerichtete Schwenkbewegung der MP1+2 erzeugt wird, in eine Entfaltung der Alaspitze um. Die Umformung der Bewegung geschieht jedoch nicht selbsttätig, sondern erfordert einen Antrieb.

Das Schwenken der MP1+2 soll nach Schneider (1978), ohne Nennung der Befunde, durch eine Kontraktion des am 3Ax inserierenden Muskels (M71 nach Larsén 1966) bewirkt werden. Die in der vorliegenden Untersuchung angefertigten Videoaufnahmen zeigen für *Pachnoda marginata* (SCA), daß die Spreizung von RA und MP1+2 tatsächlich mit der angenommenen Medianbewegung des 3Ax korreliert (Abb. 3.16, 3.18). Die Bewegung des 3Ax wird ohne direkte Verbindung zur MP1+2 über Ligamente und Sklerite auf die MP1+2 übertragen. Allerdings wurden die Beobachtungen an frischtoten Individuen durchgeführt und die Ala von apikal her entfaltet. Der endgültige Beweis, die Beobachtung der Gelenksklerite bei der Alaentfaltung am lebenden Tier, gelang noch nicht, jedoch unterstützen Befunde vom Pterothorax von *Cetonia aurata* gleichfalls die Annahme der Beteiligung des 3Ax (Pfau & Honomichl 1979). Aufgrund der Struktur des Alagelenks kann eine nach posterior gerichtete Kraft ausschließlich von der am 3Ax inserierenden Muskulatur (M71) erzeugt werden, die im Flug eine Alapronation (Pfau & Honomichl 1979) bewirkt. Die gleiche Muskulatur schwenkt im übrigen die Alae aller Neoptera zurück (Kristensen 1991).

Da eine Öffnungswinkeländerung bei allen untersuchten Alae vorgefunden wurde, ist anzunehmen, daß der eigentliche Antriebsmechanismus immer derselbe ist.

##### *Elastizität*

Die Spreizung von RA und MP1+2 scheint allerdings nicht der alleinige Antrieb der Alaentfaltung zu sein. Intrinsische Elastizität konnte durch die Videoaufnahmen einer Ala von *Pachnoda marginata* (SCA) und von Brackenbury (1994) sowie Haas (1994) in den Alaspitzen verschiedener Coleoptera-Species nachgewiesen werden. Die Ala bzw. ihre Spitze entfaltet sich aufgrund ihrer intrinsischen Elastizität auch bei frischtoten Tieren bzw. nach Herausnehmen des

entsprechenden Alateils. Als strukturelle Grundlage dieser Elastizität konnte Resilin in der Alaspitze von *Tribolium castaneum* (TEN) nachgewiesen werden (Abb. 3.12A, D). Es liegt zumeist innerhalb der Platten der Alaspitze, kreuzt aber an einigen Stellen die Faltlinien. Die intrinsische Elastizität bedeutet eine Dezentralisierung des Antriebs und, da sie in der Region des Faltmusters liegt, auch eine Kombination von Antrieb und Getriebe. Aus der Dezentralisierung folgt, daß die Thoraxmuskulatur nicht die gesamte Kraft zur Alaentfaltung erzeugen muß. Daher können die Muskulatur und die kraftübertragenden Strukturen schwächer bzw. leichter gebaut sein. Die intrinsische Elastizität ist im Gegensatz zur Muskulatur nicht regulierbar, sondern strukturell festgelegt. Somit könnte sich daraus ebenfalls ein Kontrollverlust des Zentralnervensystems über die Alaentfaltung ergeben. Eine durch die Thoraxmuskulatur lediglich initiierte Entfaltung würde dann automatisch und kinematisch festgelegt ablaufen. Dies trifft jedoch nicht zu, da unter anderem bei *Pachnoda marginata* (SCA) beobachtet werden konnte, daß die Alaentfaltung mit sehr unterschiedlicher Geschwindigkeit ablaufen kann. Die Entfaltung untersteht weiterhin der Kontrolle des Zentralnervensystems. Die intrinsische Elastizität scheint ausschließlich eine unterstützende Funktion zu haben. Über die Größe des Beitrages der intrinsischen Elastizität zur Entfaltung können nur — derzeit nicht mögliche — quantitative Messungen Aufschluß geben.

#### Hydraulik

Als weiterer Antrieb der Entfaltung wird eine Hydraulik in der Biegungszone und im Randgelenk der Adephega, Scarabaeidae und Lucanidae diskutiert (Schneider 1975; Wasserthal 1996). Es wird angenommen, daß Biegungszone und Randgelenk ähnlich einem Schlauch durch eine Hämolymphtuckerhöhung gestreckt werden. Der Costalrand besitzt im Bereich der Biegungszone tatsächlich ein großes Lumen, ohne daß spezielle Schwellkörper vorliegen würden. Die Annahme einer Hydraulik wird durch Beobachtungen unterstützt, daß bei flugbereiten Individuen der Hämolymphtucker vor und im Flug erhöht ist (Schneider 1975; Wasserthal 1996). Eine eigene, zufällige Beobachtung bestätigt die Hämolymphtuckerhöhung kurz vor bzw. bei der Entfaltung. In ein Elytrum eines lebenden Vertreters von *Pachnoda marginata* (SCA) wurde zur Beobachtung des Alagelenks bei der Entfaltung ein Loch gefräßt. Dabei wurde das Alagelenk so gering verletzt, daß zunächst keine Hämolymphe austrat. Die Wunde platzte aber, als sich der Hämolymphtucker vor der Alaentfaltung erhöhte. erinnert sei hier auch an das „Pumpen“, eine starke Abdomenbewegung, von *Melolontha melolontha* (SCA) und anderer Coleoptera zur Flugvorbereitung. Eigene Beobachtungen bei *Pachnoda marginata* (SCA) zeigen, daß dieses Pumpen auch im Flug anhält.

Als druckerzeugende Organe sind die akzessorischen pulsierenden Organe im Bereich des Meso- und Metascutellum nicht geeignet. Sie saugen die Hämolymphe aus der Ala über das Flüggelligament in den Körperstamm und nie in umgekehrter Richtung (Pass 1997). Die akzessorischen pulsierenden Organe erzeugen die von Arnold (1964) für die Coleoptera und andere Insektenordnungen beschriebene Zirkulation in der Ala (neuerdings wird auch eine Oszillation der

Hämolymphe diskutiert, Wasserthal 1982, 1983, 1996). Ein Druck in der Biegungszone oder im Randgelenk kann folglich nicht gezielt erzeugt werden, sondern entspricht dem Hämolympdruck im übrigen Thorax.

Die Ermüdbarkeit der Entfaltung, d.h. die Unfähigkeit eines Tiere die Ala beliebig oft zu entfalten (Prasse (1960) für *Sisyphos schaefferi* Linnaeus (SCA), Schneider (1974) für *Cicindela* sp. (CIC), eigene Beobachtung), zeigt nur die Stoffwechselabhängigkeit des Vorgangs und gibt keinen Aufschluß über den zugrundeliegenden Mechanismus.

Hingegen sprechen die Ergebnisse der Simulation (Kap. 4.2.1 *Faltstrukturen*) gegen eine Beteiligung einer Hydraulik. Sie zeigen, daß zur Streckung der Biegungszone und des Randgelenks keineswegs lokale Antriebe vorliegen müssen. Eine Streckung der beiden Faltstrukturen ist durch Öffnungswinkeländerung und das Faltmuster möglich. Ferner ist die Alaentfaltung aufgrund intrinsischer Elastizität bei toten Individuen und bei vom Körper abgetrennten Alae möglich. Dies konnte für *Pachnoda marginata* (SCA) durch Videoaufnahmen eindeutig nachgewiesen werden. In beiden Fällen kann keine Hydraulik vorliegen, weshalb ich einen bedeutenden Beitrag der Hydraulik zur Alaentfaltung für unwahrscheinlich halte.

#### 4.2.3 Antrieb der Zusammenfaltung

Die beschriebenen Antriebe ermöglichen nur eine Alaentfaltung. Zur Zusammenfaltung werden die Elytren und das Abdomen genutzt (Blum 1979; Kaufmann 1960, eigene Beobachtung). Es liegt also ein außerhalb der Ala liegender, extrinsischer Antrieb vor.

In der Simulation ist jedoch sowohl Entfaltung als auch Zusammenfaltung durch eine Öffnungswinkeländerung möglich. Die Alaentfaltung geschieht wie in der Simulation über einen Anstieg des Öffnungswinkels, der durch das von der Muskulatur des 3Ax verursachte Spreizen von RA und MP1+2 bewirkt wird. Aus der Simulation ist zu schließen, daß eine Zusammenfaltung über eine Annäherung der beiden beteiligten Adern geschehen müßte. Diese Annäherung kann in den Alae augenscheinlich nicht vom Thorax her bewirkt werden, da dazu ein extrinsischer Antrieb — Elytren und Abdomen — hinzugezogen und damit die Zusammenfaltung erreicht wird. Eine Annäherung der beiden Adern ist durch die Thoraxmuskulatur vermutlich nicht möglich. Ein Zusammenfallen aufgrund intrinsischer Elastizität konnte nie beobachtet werden.

Damit scheint das System „Alafaltung“ ein natürliches System zu sein, in welchem antagonistischen Bewegungen — entfalten / zusammenfallen oder strecken / beugen — einer Struktur durch verschiedene, auch in verschiedenen Körperregionen lokalisierte Antriebe bewirkt wird. Zumeist werden für antagonistische Bewegungen die gleichen Antriebe genutzt, so zum Beispiel Muskulatur zur Streckung und Beugung der Wirbeltierextremitäten. Unterschiedliche Antriebe einer Struktur liegen in den hydraulisch gestreckten und muskulär gebeugten Extremitäten der Aranea vor (Anderson & Prestwich 1975; Parry & Brown 1959). Gleiches trifft für die Proboscis der Lepidoptera (Krenn 1991), die Lokomotion der Lepidoptera-Larven (Chapman



1982) und den Fangapparat bei *Stenus* sp. (Coleoptera: Staphylinidae) (Betz 1996; Weinreich 1968) zu. Allerdings liegt in diesen Fällen die beugende Muskulatur direkt in der bewegten Struktur und nicht in einer anderen Körperregion.

Ein Beispiel, wo Öffnen und Schließen durch getrennte und unterschiedliche Mechanismen erfolgt, stammt aus dem technischen Bereich. Das Entfalten eines Fallschirmes geschieht durch den Luftwiderstand, während sein Zusammenfallen in Handarbeit erfolgt. Jedoch scheint diese Trennung der Antriebe im technischen Bereich die Ausnahmen zu sein. Zumeist werden die antagonistischen Vorgänge durch einen Antrieb erreicht.

#### 4.2.4 Ruhezustand

Der Ruhezustand ist der Faltzustand, den die Ala aufgrund ihrer intrinsischen Elastizität annimmt (Schneider 1978) und ist daher als Teil des Antriebs aufzufassen. Er wurde anhand von Experimenten an Präparaten und frischtoten oder lebenden Tieren je nach Taxon und Autor als der gefaltete oder entfaltete Zustand bezeichnet. Daraus ergeben sich widersprechende Auffassungen über den Antrieb: eine durch intrinsische Elastizität gefaltete Ala benötigt einen Antrieb zur Entfaltung, während eine durch intrinsische Elastizität entfaltete Ala einen Antrieb zur Zusammenfaltung benötigt. Hier soll zunächst ein Überblick über die bisherigen Befunde gegeben werden.

Nach Untersuchungen an aufgeweichten Museumsexemplaren vertreten Kukulová-Peck & Lawrence (1993) die Ansicht, der gefaltete Zustand sei der Ruhezustand bei allen Coleoptera. Durch Trocknung und anschließende Aufweichung werden jedoch die mechanischen Eigenschaften der Kutikula weitgehend verändert, so daß durch Manipulation an diesen Präparaten keine funktionell relevanten Ergebnisse gewonnen werden können.

Kaufmann (1960) stellt den gefalteten Zustand bei den Cantharidae, Elateridae und Cicindelidae als Ruhezustand dar, während sie bei den Lamellicornia, Coccinellidae, Chrysomelidae und Staphyliniformia den entfalteten Zustand als Ruhezustand ansieht. Dort reiche ein Anheben der Elytren, um die Alae zu entfalten.

Schneider (1975, 1978) untersucht einige Adephega-, Scarabaeidae- und Silphidae-Species und findet die gefalteten Ala im Ruhezustand. Die Entfernung von Abdomen und Elytren bei den Scarabaeidae hat keinen Einfluß auf den Faltzustand.

Hammond (1979) sieht bei den Carabidae, Cantharidae und Scarabaeidae die gefalteten Ala im Ruhezustand, während bei den Staphyliniformia die entfaltete Ala im Ruhezustand sein soll. Ein Anheben der Elytren führe zur Alaentfaltung.

Brackenbury (1994) konstatiert, daß die Alae der Cantharidae, Cerambycidae und Elateridae automatisch gefaltet, während die der Coccinellidae, Carabidae, Cicindelidae und Staphyliniformia aufgrund intrinsischer Elastizität entfaltet werden.

Diese Auflistung zeigt widersprüchliche Auffassungen, zum Beispiel bei den Carabidae Hammond (1979), Schneider (1975) und Brackenbury (1994) und bei den Scarabaeidae Kaufmann (1960) und Schneider (1978).

Im Gegensatz zu den Untersuchungen in den angeführten Arbeiten (bis auf Schneider 1978) wurde hier die Alaentfaltung am lebenden, weitgehend ungestörten Tier beobachtet und photographisch dokumentiert. Präparationsartefakte werden dadurch vermieden. Die Simulation und Papiermodelle zeigen, daß in Faltstrukturen mit steifen Platten die Bewegung der einzelnen Flächen durch das Faltmuster bestimmt wird. Abweichungen sind mit ideal steifen Platten nicht möglich, wohl aber in Insektenflügeln mit elastischen, verformbaren Platten. Es ist nicht anzunehmen, daß die Manipulationen die Führung durch das Faltmuster (sowie Biegungszone und Randgelenk) ausreichend beachten. Meist wird an mittleren oder apikalen Regionen der Alae eingegriffen und die Flügeladern werden versehentlich um ihre Längsachse gedreht bzw. verwunden. Die Rotation des Costalrands um seine Längsachse während der Alaentfaltung wurde wiederum nicht beachtet. Beides entspricht nicht den natürlichen Vorgängen bei der Entfaltung, so daß die bisherigen Beobachtungen zum Ruhezustand vermutlich auf Präparationsartefakten beruhen.

Eine durch das Anheben der Elytren ausgelöste Alaentfaltung konnte niemals beobachtet werden. Auch Manipulationen an lebenden Tieren ergaben keinen Hinweis darauf. Die vorliegenden Aufnahmen zeigen im Gegenteil, daß gefaltete Alae vorgeschwenkt werden können (Abb. 3.14, 3.15). Eine spontane Entfaltung findet auch beim Vorschwenken demnach nicht statt. Dennoch führt das Anheben der Elytren meist zu einer geringen Entfaltung der Alaspitze, ohne jedoch der flach entfalteten Ala zu entsprechen. Frühere Untersuchungen (Haas 1994) ergaben, daß die Summe der sich gegenüberliegenden Winkeln an den Faltmusterknoten der Coleoptera-Alae ungleich  $180^\circ$  ist. Die Coleoptera-Alae können folglich nicht flach zusammengefaltet werden. Da der Subelytralraum gewölbt ist, stellt diese Besonderheit vermutlich eine Anpassung dar. Die Abweichungen der Winkelsumme bewirkt zudem eine geringe, selbsttätige Alaentfaltung, wodurch die Entfaltung in der Anfangsphase unterstützt wird.

### 4.3 Simulation

Basierend auf früheren Arbeiten (Haas 1994, Haas & Wootton 1996) konnte eine Computersimulation entwickelt werden, mit deren Hilfe die Faltung der Alae berechnet werden kann. In der Simulation wurden zur Vereinfachung der natürlichen Verhältnisse bestimmte Randbedingungen angenommen:

- 1 die Platten sind steif (Winkelkonstanz zwischen benachbarten Faltlinien);
- 1 die Flächen besitzen die Dicke 0;
- 1 das Modell ist rein kinematisch.

Es muß untersucht werden, ob eine Simulation mit diesen Randbedingungen eine angemessene Beschreibung der Alafaltung darstellt.

Plattenartige Bereiche in den Alae der Coleoptera wurden mit verschiedenen Methoden nachgewiesen (Kap. 3.4, 3.5). Bei der manuellen Entfaltung einer Ala von *Tenebrio molitor* (TEN) und *Pachnoda marginata* (SCA) konnte jedoch beobachtet werden, daß die  $\eta\theta$ -Platte entlang einer Linie wie eine Folie abgerollt wird. Beobachtungen an Papiermodellen mit dem aus sieben Platten und drei Mechanismen bestehenden Faltpattern einer Ala von *Tenebrio molitor* (TEN) und *Cantharis livida* (CAN) zeigen, daß sich die entsprechende Platte auch im Papiermodell stark verformt. Sie wölbt sich im mittleren Bereich der Faltbewegung, um dann eine völlige Entfaltung zuzulassen. Eine Wölbung kann aufgrund des benutzten mathematischen Modells nicht simuliert werden, allerdings ändert sich dafür in der Simulation der Winkel zwischen zwei Faltlinien (Abb. 3.19) (abhängig von dem benutzten Algorithmus wechseln die betroffenen Faltlinien). Diese Erscheinung wurde zunächst für einen Programmierfehler gehalten, konnte aber durch die Benutzung eines anderen Programms reproduziert werden.

Die Flügelmembran und -adern besitzen eine Dicke von etwa 1  $\mu\text{m}$  bis 100  $\mu\text{m}$  (Newman 1982; Wasserthal 1996, eigene Beobachtung, Abb. 3.11), sie ist also von 0 verschieden. Ebenso besitzen Papiermodelle eine deutlich größere Dicke. Dennoch zeigt ein Vergleich der Papiermodelle mit den durch die Simulation erzeugten animierten Sequenzen, daß beide Modelle in ihren Bewegungen gut übereinstimmen. Gleiches trifft auf den Vergleich zwischen Papiermodell, Animation und Videoaufnahmen von der manuellen Entfaltung der Alaspitze von *Tenebrio molitor* (TEN) und *Pachnoda marginata* (SCA) zu. Dicke und Material scheinen nur einen geringen Einfluß auf die Kinematik zu haben. Vermutlich ist ihr Einfluß auf die Kinetik der Alaentfaltung größer.

Die Simulation berücksichtigt bisher nur die Kinematik einer Faltstruktur und nicht ihre Kinetik. Zur Simulation der Kinetik sind Daten über Materialeigenschaften, Massenverteilungen und Kräfte notwendig. Diese Daten sind jedoch nicht verfügbar und aufgrund der Kleinheit der Objekte nur schwierig zu messen, so daß in der vorliegenden Arbeit auf eigene Messung verzichtet wurde. Aus der Simulation kann nicht auf die zur Faltung notwendigen Kräfte geschlossen werden.

Trotz oder gerade wegen der Unterschiede zu den natürlichen Gegebenheiten einer Ala stellt die Simulation einen entscheidenden Fortschritt im Verständnis der Alafaltung dar. Nur in der Simulation lassen sich Faltpattern unabhängig von Materialeigenschaften geometrisch und kinematisch untersuchen und vergleichen. Damit ist gesichert, daß Unterschiede zwischen Faltpattern nicht durch die notwendigerweise etwas ungenaue Umsetzung in Materialien bedingt sind, sondern durch deren unterschiedlichen Geometrie.

Da die Simulation auf der Annahme steifer Platten beruht, läßt sich durch einen Vergleich von Simulation und Ala der Einfluß der elastischen Elemente, Ader und Membran, aufzeigen. So können Alae nur gefaltet werden, wenn ihre  $\eta\theta$ -Platte flexibel ist, was durch die Simulation bestätigt wird. Dabei ist dies nicht eine Folge bestimmter Winkel, sondern, wie die Simulation

des Faltmusters mit gleichseitigen Dreieck zeigt, eine Folge der Faltmusters-topologie. Es ergeben sich also durch die Kombination von Grundmechanismen in einem Faltmuster neue, einschränkende Bedingungen, obwohl jeder der beteiligten Grundmechanismen vollständig faltbar ist. Die vollständige Simulation der Kinematik ist auch die Grundlage für eine Kinetiksimulation, da letzteres die Kenntnis der Geschwindigkeiten und deren Änderungen im System voraussetzt.

#### 4.4 Alafaltung im Flug

Bei den bisherigen Betrachtungen wurde der Flug außer acht gelassen, obwohl er besondere mechanische Anforderungen an die Alae stellt. Die Alae dürfen sich unter den aerodynamischen Belastungen (Flügelerschlagfrequenzen von 50 Hz bis 110 Hz bei einer Amplitude von  $160^\circ$  (Schneider 1987; Sotavalta 1947)) nicht zusammenfallen. Die angefertigten Photo- und Videoaufnahmen zeigen keinen derartigen Fall. Jedoch konnte Brackenbury (1994) durch Photoaufnahmen freifliegender Käfer zeigen, daß die Alaspitzen einiger Elateridae und Cerambycidae am unteren Umkehrpunkt des Flügelschlages leicht gefaltet erscheinen. Eigene Beobachtungen können dieses Einfalten der Alaspitze nicht bestätigen. Der Grund dafür liegt möglicherweise in der geschilderten Befestigung der Individuen. Fliegende Vertreter der Coleoptera weisen eine typische, starre Beinhaltung auf (Schneider 1978, eigene Beobachtung), die in den Experimenten oft nicht erreicht wurde. Die Individuen „bewegten“ folglich ihre Alae mit einer vom freien Flug abweichenden Kinematik, ohne jedoch wirklich zu fliegen.

Während des Abschlages werden die Hauptvortriebs- und Auftriebskräfte erzeugt (Brodsky 1994). Ein Zusammenfallen der Alae während dieser Phase wird durch das Faltmuster und die Anströmung verhindert. Die im Spitzenfeld liegende konkave Faltlinie (Abb. 3.13) wird durch eine von ventral kommende Kraft geglättet. Beim Abschlag wird auf diese Faltlinie durch die Anströmung aus ventraler Richtung eine Kraft ausgeübt, die eben diese Glättung bewirkt. Bei den Aves werden die Flügel beim Aufschlag zur Reduktion der widerstandserzeugenden Fläche durch eine Zwangsführung in den Gelenken an den Körperstamm herangezogen (Vazquez 1994). Die Coleoptera hingegen weichen nicht von anderen Insekten ab: obwohl die Alae im Flug erheblich verformt werden (Brodsky 1994), bleiben die Alaspitzen während des Aufschlages entfaltet. Auch die faltbaren Alaspitzen bei den Tipulidae (Diptera) bleiben im ungestörten Flug entfaltet (Brodsky 1994), sie verhindern lediglich eine Beschädigung der Alae bei den häufigen Kollisionen mit Grashalmen (Aufnahmen in Nachtigall 1988).

## Evolution

### 4.5 Die Evolution der Alafaltung bei den Coleoptera

Biologische Strukturen haben eine Geschichte. Die Entstehung und Veränderung der Strukturen läßt sich anhand einer Verwandtschaftshypothese der fraglichen Taxa rekonstruieren. Deshalb wurden die beschriebenen Faltmerkmale auf ein Cladogramm aufgetragen (Abb. 3.21).

Aus der Merkmalsverteilung im Cladogramm geht hervor, daß die Alae des letzten gemeinsamen Vorfahrs der Pan-Coleoptera ungefaltet waren. Daraus entwickelten sich Alae, die zunächst durch die Spreizbarkeit von RA und MP1+2 nur längsgefaltet waren. Erst später entstand die ebenfalls durch die Spreizbarkeit von RA und MP1+2 bewirkte Alaquerfaltung. Demzufolge wird die bei rezenten Vertretern so vielgestaltige Alaquerfaltung von einem Mechanismus angetrieben, der zunächst ausschließlich die Längsfaltung bewirkte. Damit erscheint die Spreizbarkeit von RA und MP1+2 als das eigentliche Schlüsselereignis bzw. die entscheidende Innovation in der Evolution der Alafaltung der Coleoptera.

Die Entstehung der Längsfaltung geht mit der Umwandlung der häutigen Vorderflügel zu Elytren einher. Die Elytren sind schmaler als die Alae, weshalb nur längsgefaltete Alae unter diesen geborgen werden können. Elytren sind bei den ältesten bekannten Vertretern der Coleoptera, den permischen Protocoleoptera, vorhanden. Sie müssen folglich bereits im Karbon oder zu Beginn des Perm vor etwa 300 Mio. Jahren 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 3Ax zurück und war damit schon bei der Stammgruppe der Neoptera vorhanden. Die Neoptera sind bereits im oberen Karbon durch elf als Ordnungen bezeichnete Taxa vertreten, ihre Entstehungszeit dürfte daher das unteren Karbon oder Devon sein.

Eine Alaquerfaltung trat vermutlich bei Vertretern der Permocupedidae erstmals auf. Da dort die Elytren kurz und der Körperform angepaßt sind (Carpenter 1992), konnten nur Alae unter den Elytren geborgen werden, deren apikaler Teil eingefaltet wurde. Die Vertreter der Permocupedidae lebten im Perm und demzufolge ist Querfaltung vor mindestens 250 Mio. Jahre entstanden. Über die Art der Alaquerfaltung bei den Vertretern der Permocupedidae kann wegen des Fehlens von fossilen, gefalteten Alae keine Aussage getroffen werden. Die Einrollung der Alaspitze bei den Archostemata, den ursprünglichsten rezenten Vertretern der Coleoptera, legt den Schluß nahe, daß sie auch bei den Pan-Coleoptera ohne Protocoleoptera eingerollt war.

Innerhalb der Polyphaga wird die Faltung der Alae in der Eucinetoiden-Linie vereinfacht. Die Anzahl der beteiligten Grundmechanismen und die Biegungszone wird reduziert, gleichfalls wird das Umklappen des RP3+4 vermieden. Diese Reduktionen stehen zunächst scheinbar im Gegensatz zu der nicht basalen Stellung der Eucinetoiden-Linie im System der Coleoptera (Beutel

1997; Hansen 1996). Hingegen weisen die basaleren Adephaga eine durch die große Zahl von Grundmechanismen und Faltnlinien „komplizierte“ Alafaltung auf. Daher ist der Annahme von Schneider (1997, pers. Mitt.) zu widersprechen, daß sich kompliziert gefaltete Alae aus einfach gefalteten entwickelt hätten. Ganz im Gegenteil zeigt sich starke apomorphe Zustand in einer Vereinfachung der Alafaltung.

Gründe für die Vereinfachung der Alafaltung können nicht angegeben werden. Den erhobenen Parametern zu folge liegen keine grundlegenden Unterschiede zwischen den Alae der Archo-stemata, Adephaga und Polyphaga vor. So sind die Faltquotienten nicht nach den Unterordnungen getrennt, d.h. Alae eines Vertreters der Adephaga können genauso dicht gefaltet werden wie die eines Vertreters der Eucinetoiden-Linie. Aus der vorliegenden Arbeit ergeben sich keine Hinweise auf mechanische Vor- und Nachteile bestimmter Faltpattern.

#### 4.6 Alafaltungen im Vergleich

Die Besonderheiten der Alafaltung der Coleoptera treten durch einen Vergleich mit den ebenfalls längs- und quergefalteten Alae der Blattodea und Dermaptera deutlich hervor (Tab. 4.1). Die Coleoptera, Blattodea und Dermaptera stehen nicht in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander (Kristensen 1991). Die jeweiligen Faltungen sind unabhängig von den anderen entstanden.

Die Alae von *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) (Blattodea) bestehen aus einem breiten, flachen und ungefalteten Remigium, dessen Adern fest miteinander verbunden sind. Am Hinterrand des Remigiums setzt das fächerförmig gefaltete Analfeld an, das bei der Zusammenfaltung der Ala unter das Remigium klappt. Beim manuellen Vorschwenken der Ala einer frischtoten *Periplaneta americana* klappt während der Bewegung das Analfeld unter dem Remigium hervor und der Fächer wird entfaltet. Die Ala faltet sich aufgrund intrinsischer Elastizität wieder zusammen, sobald sie freigegeben wird. Wird in einem weiteren Versuch der breite Ansatz der Ala am Metanotum zerschnitten, ohne jedoch das eigentliche Alagelenk zu zerstören, bleibt das Analfeld auch bei vorgeschwenkter Ala gefaltet (eigene Beobachtung).

Bei den Dermaptera wird eine Ala mit großem Fächer zweimal quer- und einmal längsgefaltet (Haas 1994, 1995; Kleinow 1966), wobei der Fächer von der Querfaltung erfaßt wird. Die gefaltete Ala wird als Flügelpaket mittelbar durch die Kontraktion des Basalarmuskels senkrecht über dem Körper aufgestellt. Durch den breiten Ansatz der Ala am Metanotum wird das Paket dabei leicht geöffnet, so daß die Cerci eingreifen und es mit einer ausstreifenden Bewegung entfalten können. Die Dermaptera nutzen folglich Antriebe außerhalb der Alae und des Thorax zur Alaentfaltung. Die Zusammenfaltung geschieht durch intrinsische Elastizität.

Die Blattodea, Dermaptera und Coleoptera nutzen jeweils andere Mechanismen zur Entfaltung der Alae. Bei Blattodea und Dermaptera ist ein breiter, intakter Ansatz der Ala am Metanotum

für die Entfaltung notwendig. Ein chinesischer Fächer als Modell verdeutlicht den Zusammenhang. Er kann nur entfaltet werden, wenn eine Strebe festgehalten und an einer anderen Strebe gezogen wird. Die feststehende Strebe entspricht dabei dem Alaansatz, während die bewegliche Strebe dem durch die Thoraxmuskulatur bewegten Alavorderrand entspricht. Die Alaentfaltung bei Blattodea und Dermaptera ist offensichtlich an das Vorschwenken durch die Basalarmuskulatur gekoppelt. Im Gegensatz dazu setzen die Alae bei den Coleoptera schmal am Metanotum an, der Ansatz ist eng, nicht breiter als das eigentliche Alagelenk. Daher kann vom Metanotum her keine Zugkraft nach posterior auf die Ala zur Entfaltung ausgeübt werden. Bei den Coleoptera wird diese Zugkraft durch einen neuen Antrieb erzeugt. Nur bei diesem Taxon ist die MP1+2 in der Ala beweglich und kann nach posterior geschwenkt werden. Die Bewegung der MP1+2 wird von der am 3Ax 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 (Abb. 3.15).

Der Alaansatz beschränkte sich vermutlich schon bei der Stammgruppe der Coleoptera auf das eigentliche Alagelenk, da diese Verhältnisse auch bei den Megaloptera anzutreffen sind. Ein enger Alaansatz stellt folglich eine Limitierung dar, innerhalb derer sich ein neuer Antrieb der Faltung entwickelte. Die eigentliche Innovation beschränkt sich allerdings auf die Beweglichkeit der MP1+2. Der Antrieb dafür ist die am 3Ax ansetzende Muskulatur, die auch das Zurückschwenken, das die gesamten Neoptera auszeichnet, bewirkt.

Tab. 4.1. Charakteristika der Alafaltungen von Coleoptera, Blattodea und Dermaptera.

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

## 5 Zusammenfassung

Die Geometrie und Mechanik der kombinierte Längs- und Queraufaltung der Coleoptera-Hinterflügel (Alae) wurde mit verschiedenen Techniken und Methoden an 102 Coleoptera-Species aus 37 Familien und drei Unterordnungen untersucht. Die morphologische Untersuchung, sowie Photo- und Videoaufnahmen der Entfaltung ergaben, daß die Flügeladern durch die Alafaltung reversibel verformt werden und daß die Flügelmembran nicht wie bisher angenommen weich ist, sondern aus plattenartig versteiften Bereichen, die sich mit Faltlinien abwechseln, besteht. Dadurch entsteht ein Faltpattern entsprechend dem die Alae gefaltet werden. Das taxonspezifische Faltpattern ist ein mechanisches Getriebe mit dessen Hilfe die Antriebsbewegung des Flügelgelenks in eine Entfaltungsbewegung der Flügelspitze umgeformt wird. Das Getriebe besitzt aktive Gelenke. Es wurde Resilin nachgewiesen, so daß der Antrieb dezentralisiert und zum Teil in das Getriebe hineinverlegt ist. Eine wesentliche Beteiligung der Hydraulik bei der Alaentfaltung ist unwahrscheinlich. Der Antrieb der Alaentfaltung erfolgt durch eine Kontraktion des Muskels M71, wodurch das 3. Axillare medianwärts schwenkt die Media (MP1+2) in einer Rotationsbewegung nach posterior zieht. Dadurch wird der Öffnungswinkel zwischen Radius (RA) und MP1+2 um ca.  $15^\circ$  vergrößert. Die Alazusammenfaltung wird von einem Antrieb bestehend aus Deckflügel und Hinterleib erreicht, da eine die MP1+2 nach anterior schwenkende Muskulatur vermutlich fehlt. Die Alafaltung ist wahrscheinlich das einzige natürliche System, in welchem Antriebe antagonistischer Bewegungen in verschiedenen Körperregionen lokalisiert sind.

Die Auswertung der Photoaufnahmen (0,1 ms Belichtungszeit, Maßstab 1:1), Normal- und High Speed Videoaufnahmen (500 bis 1000 Bilder/s) ergab weiterhin, daß rechte und linke Ala bei der Entfaltung und beim Vorschwenken voneinander unabhängig sind, daß Entfaltung und Vorschwenken voneinander unabhängig sind, daß die Alaentfaltung 30 ms oder länger benötigt, die Alae sich auch bei angehobenen Deckflügeln nicht selbsttätig entfalten, daß die Alaentfaltung ermüdbar ist. Eine selbsttätige Zusammenfaltung konnte nie beobachtet werden.

Anhand der Beobachtungen zur Plattenstruktur der Ala konnte eine Computersimulation entwickelt werden mit deren Hilfe die Kinematik und Geometrie der Alafaltung simuliert werden kann. Die Simulation, wie auch die reale Alafaltpattern, beruht auf einer Kombination von Grundmechanismen, die aus vier gelenkig miteinander verbundenen Flächen bestehen. Zur Vereinfachung der Simulation wurden die Flächen als steif angenommen. In der Simulation steht ein Modell zur Verfügung mit dem Faltpattern unabhängig von ihrer Umsetzung in Materialien untersucht werden können. Dabei zeigte sich, daß bestimmte Faltpattern eine Verformung wenigstens einer Fläche erfordern um faltbar zu sein. Die Lage dieser Fläche im Faltpattern ist mit der Lage der sich verformenden Platte in der Ala identisch, womit die Relevanz der Simulation gezeigt und die funktionelle Bedeutung einer Verformung belegt ist. Die kinematische Simulation



ist die Voraussetzung für spätere kinetische Untersuchungen an Faltstrukturen. Die Simulationsdaten werden numerisch oder als animierte Sequenzen ausgegeben.

Zur morphometrische Analyse wurden ein Alapaar so präpariert, daß eine Ala entfaltet wurde während die andere gefaltet blieb. Die 155 hergestellten Präparate wurde eingelest, manuell digitalisiert und daraus Flächen und Längen der Ala bzw. ihrer Teile durch eigene Programme berechnet. Die Auswertung zeigt die Abhängigkeit der Flügelform von der Flügellänge. Kurze Alae sind eher rechteckig, während lange Alae eher dreieckig sind. Die Streckung nimmt mit der Flügellänge ab. Die Flächenbelastung nimmt mit der Flügellänge zu, während die Flügelschlagfrequenz abnimmt. Die relativen Aderlängen nehmen mit der Flügellänge zu. Diese Korrelationen treten gleichartig bei Alae ohne Faltung auf. Sie sind nicht faltungsspezifisch, sondern aerodynamisch bedingt.

Die Faltquotient ist von der Flügellänge unabhängig, kurze Alae falten genauso dicht wie lange. Jedoch korrelieren Faltquotient und Spitzenfeldanteil hoch positiv. Alae erreichen folglich höhere Faltquotienten durch eine Vergrößerung des apikalen Bereichs ohne den basalen Antriebsmechanismus zu verändern. Die immer nachweisbare Öffnungswinkeländerung und die Flügellänge korrelieren aufgrund der Veränderung der Flügelform negativ. Die erhobenen Daten ergeben keinen Hinweis auf Limitierungen der Alae durch die Faltung, vielmehr folgt die Faltung der durch die Aerodynamik bestimmten Flügelform.

Die Ergebnisse wurden phylogenetisch-evolutiv interpretiert. Es zeigte sich, daß zunächst nur eine im Karbon entstandene Alalängsfaltung vorlag und die Querfaltung erst im Perm entstand. Die bei rezenten Vertretern sehr variable Querfaltung nutzt jedoch den Antriebsmechanismus, die Öffnungswinkeländerung zwischen RA und MP1+2, der primär die Längsfaltung bewirkte. Es fand also eine Funktionserweiterung des Antriebs statt.

Durch den Vergleich mit den Alafaltungen der Coleoptera, Dermaptera und Blattodea konnten die Besonderheiten der jeweiligen Faltmechanik gezeigt werden. Während bei den beiden zuletzt genannten Taxa die Alae breit am Thorax ansetzen und deshalb die Entfaltung an das Vorschwenken der Ala gekoppelt ist, ist der Flügelansatz bei den Coleoptera schmal und die Entfaltung ist daher vom Vorschwenken unabhängig. Jedoch kann durch die Beweglichkeit der Coleoptera-MP1+2 eine nach posterior gerichtete Zugkraft zur Alaentfaltung ausgeübt werden. Diese Zugkraft wird von dem Muskel ausgeübt, der das alle Neoptera auszeichnende Zurückschwenken der Ala in die Ruheposition bewirkt. Die Neoptera sind bereits im Karbon mit elf als „Ordnungen“ bezeichnete Taxa vertreten, so daß das Mindestalter dieses Muskels auf diese Zeit datiert werden kann. Auch für den muskulären Antriebsteil werden bereits bestehende Strukturen genutzt und nur in ihren Funktionsmöglichkeiten erweitert.

Die Beweglichkeit der MP1+2 in der Alaspreite ist einzigartig innerhalb der Neoptera und ein Schlüsselereignis in der Evolution der Coleoptera.

## 6 Literatur

- Andersen, S.O. (1964) Resilin. A rubberlike protein in arthropod cuticle. *Advances in Insect Physiology*, 2, 1-65.
- Andersen, S.O. (1979) Biochemistry of insect cuticle. *Annual Review of Entomology*, 29-61.
- Andersen, S.O., Hojrup, P. & Roepstorff, P. (1995) Insect Cuticular Proteins. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 25, 153-176.
- Andersen, S.O., Peter, M.G. & Roepstorff, P. (1996) Cuticular sclerotization in insects. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 113, 689-705.
- Anderson, J.F. & Prestwich, K., N. (1975) The fluid pressure pumps of spiders. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 81, 257-277.
- Arnold, J.W. (1964) Blood circulation in insect wing. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 38, 1-48.
- Betts, C.R. (1986) The comparative morphology of the wings and axillae of selected Heteroptera. *Journal of Zoology*, 1, 255-282.
- Betz, O. (1996) Function and evolution of the adhesion-capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae). *Zoomorphology*, 116, 15-34.
- Beutel, R.G. (1997) Über die Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta) insbesondere der Adephaga. Keltern-Weiler, Goecke & Evers. NF (31), 164 S.
- Blum, P. (1979) Zur Phylogenie und ökologischen Bedeutung der Elytrenreduktion und Abdomenbeweglichkeit der Staphylinidae (Coleoptera). - Vergleichend- und funktionsmorphologische Untersuchungen. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 102, 533-582.
- Boulhard, M. (1977) Existence d'ailes antérieures pliantes chez les Membracides tragopiens (Homoptera). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Paris; Série D*, 284, 1999-2002.
- Brackenbury, J. (1994) Wing folding and free-flight kinematics in Coleoptera (Insecta): a comparative study. *Journal of Zoology*, 232, 253-283.
- Brodsky, A. (1994) The evolution of insect flight. Oxford, Oxford University Press. 229 S.
- Browne, D.J. & Scholtz, C.H. (1996) The morphology of the hind wing articulation and the wing base of the Scarabaeoidea (Coleoptera) with some phylogenetic implications. *Bonner Zoologische Monographien*, 40, 200 S.
- Burr, M. (1914) Notes on the Forficularia. XXII. Notes on the wing venation in the Dermaptera. *Annals and Magazin for Natural History Series 8*, 14, 78-84.
- Carpenter, F.M. (1992) Arthropoda 4. *Superclass Hexapoda*. In Kaesler, R.L. (Ed.) Treatise on Invertebrate Palaeontology. Boulder, Colorado: The Geological Society of America and the University of Kansas. 4, 279-337.

- Chapman, R.F. (1982) *The insects: structure and function*. London, Melbourne, Auckland, Edward Arnold. 919 S.
- Danforth, B.N. & Michener, C.D. (1988) Wing folding in the Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 81, 342-349.
- Danforth, B.N. (1989) The evolution of hymenopteran wings: the importance of size. *Journal of Zoology*, 218, 247-276.
- Ellington, C.P. (1984a) The aerodynamics of hovering insect flight. II. Morphological parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 305, 17-40.
- Ellington, C.P. (1984b) The aerodynamics of hovering insect flight. VI. Lift and power requirement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 305, 145-181.
- Forbes, T.M. (1924) How a beetle folds its wings. *Psyche*, 31, 254-258.
- Forbes, W.T.M. (1926) The wing folding pattern of the Coleoptera. *The Journal of the New York Entomological Society*, 24, 42-139.
- Haas, F. (1994) Geometry and mechanics of hind wing folding in Dermaptera and Coleoptera. Master of Philosophy Dissertation, University of Exeter. 147 S.
- Haas, F. (1995) The phylogeny of the Forficulina, a suborder of the Dermaptera. *Systematic Entomology*, 20, 85-98.
- Haas, F. & Wootton, R.J. (1996) Two basic mechanisms in insect wing folding. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 263, 1651-1658.
- Hammond, P.M. (1979) Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of adephagan phylogeny. In T.L. Erwin, G.E. Ball & D.R. Whitehead (Eds.): *Cara-bid beetle, their evolution, natural history, and classification*. The Hague, W. Junk. 113-180.
- Hansen, M. (1996) Catalogue of the Coleoptera of Denmark. *Entomologiskes Meddelelser*, 1-231.
- Hepburn, H.R. (1985) Structure of the Integument. In G.A. Kerkut & L.I. Gilbert (Eds.): *Comprehensive Insect Physiology and Pharmacology*. Oxford, Pergamon Press. 3, 1-58.
- Kaufmann, T. (1960) Faltungsmechanismen der Flügel bei einigen Coleopteren. Dissertation, München. 73 S.
- Kleinow, W. (1966) Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermapteren. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 56, 363-416.
- Köhler, W., Schachtel, G. & Voleske, P. (1992) *Biostatistik: Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler*. Berlin, Springer. 255 S.
- Krenn, H.W. (1991) The hydraulic construction of the butterfly's proboscis. *Proceedings of the 2nd international symposium of the Sonedrforschungsbereich* 230, 7, 151-154.
- Kristensen, N.P. (1991) Phylogeny of Extants Hexapods. In CSIRO (Ed.): *Insects of Australia*. Ithaca, New York, Cornell University Press. 1, 125-140.
- Kukalová, J. (1969) On the systematic position Permian beetles, Tshokardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. *Sbornik geologických Ved*, 11, 139-162.

- Kukalová-Peck, J. (1991) Fossil History and the Evolution of Hexapod Structure. In CSIRO (Ed.): *Insect of Australia*. Ithaca, New York, Cornell University Press. 1, 141-179.
- Kukalová-Peck, J. & Lawrence, J.F. (1993) Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Canadian Entomologist*, 125, 181-258.
- Kutsch, W., Urbach, R. & Breidbach, O. (1993) Comparison of motor patterns in larval and adult stage of a beetle, *Zophobas rugipes*. *Journal of Experimental Zoology*, 267, 389-403.
- Larsén, O. (1966) On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. *Opuscula Entomologica Supplementum*, 30, 1-242.
- Lawrence, J.F. & Britton, E.B. (1991) Coleoptera. In CSIRO (Ed.): *Insects of Australia*. Ithaca, New York, Cornell University Press. 2, 543-683.
- Lawrence, J.F., Nielsen, E.S. & Mackerras, I.M. (1991) Skeletal Anatomy and Key to Orders. In CSIRO (Ed.): *Insects of Australia*. Ithaca, New York, Cornell University Press. 3-32.
- Miller, N.C.V. (1955) New genera and species of Plataspidae Dallas, 1851 (Hemiptera-Heteroptera). *Annals and Magazin for Natural History*, Series 12, 8, 576-585.
- Moore, H. (1900) How does the earwig fold its wings? *Entomological Record and Journal of Variation*, 12, 78-79.
- Nachtigall, W. (1988) Im Reich der Tausendstel-Sekunde: Faszination des Insektenflugs. Hildesheim, Gerstenberg Verlag. 120 S.
- Naumann, I.D. (1991) Hymenoptera. In CSIRO (Ed.): *Insects of Australia*. Ithaca, New York, Cornell University Press. 2, 543-683.
- Newman, D.J.S. (1982) The functional wing morphology of some Odonata. Ph.D, University of Exeter. 281 S.
- Oertli, J.J. (1991) Interspecific scaling of wing beat frequency and morphometrics in flying beetles. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 64, 139-141.
- Parry, D.A. & Brown, R.H.J. (1959) The hydraulic mechanism of the spider leg. *Journal of Experimental Biology*, 36, 423-433.
- Pass, G. (1997) Accessory Pulsatile Organs. In F. Harrison & M. Locke (Eds.): *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. New York, Wiley.
- Pfau, H.K. & Honomichl, K. (1979) Die campaniformen Sensillen des Flügels von *Cetonia aurata* L. und *Geotrups silvaticus* in ihrer Beziehung zur Flügelmechanik und Flugfunktion. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 102, 583-613.
- Prasse, J. (1960) Über den Start und Flug des *Sisyphus schaefferi* L. *Beiträge zur Entomologie*, 10, 168-183.
- Rehn, J.A.G. (1951) Classification of the Blattaria as indicated by their wings. *Memoirs of the American Entomological Society*, 14, 1-134.
- Redtenbacher, J. (1886) Vergleichende Studien über das Flügelgäader der Insekten. *Annalen des k.k. naturhistorischen Hofmuseums, Wien*, 1, 153-232.

- Schäffner, K.-H. (1983) Vergleichende Faltung der Flügelfaltung bei Dermaptera, Blattodea, Hemiptera und Coleoptera unter besonderer Berücksichtigung morphologischer Strukturen. Untersuchungen mit Hilfe der Rasterelektronenmikroskopie. Diplomarbeit, Saarbrücken.
- Schneider, P. (1974) Start und Flug des Sandlaufkäfers (*Cicindela*). *Naturwissenschaften*, 61, 82-83.
- Schneider, P. (1975) Zum Faltungsmechanismus der Hinterflügel einiger Blatthornkäfer. *Entomologica Germanica*, 1, 232-248.
- Schneider, P. (1978) Die Flug- und Faltungstypen der Käfer. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 99, 174-210.
- Schneider, P. (1987) Mechanik des Auf- und Abschlages der Hinterflügel bei Käfern (Coleoptera). *Zoologischer Anzeiger*, 218, 25-32.
- Schneider, P. (1997) Flugverhalten und Stoffwechsel des südafrikanischen Fruchtkäfers *Pachnoda sinuata*. Heidelberg, Wissenschaftliche Filme aus Heidelberg.
- Scudder, S.H. (1876) The mode in which cockroaches and earwigs fold their wings. *American Naturalist* 10. 521-529 S.
- Sotavalta, O. (1947) The Flight-Tone (Wing Stroke Frequency) of Insects. *Acta Entomologica Fennica*, 4, 5-114.
- Vazquez, R.J. (1994) The automating skeletal and muscular mechanism of the avian wing (Aves). *Zoomorphology*, 114, 59-71.
- Verhoeff, K.W. (1917) Über Bau und Funktion der Flügel von *Forficula auricularia*. 8. Dermapteren-Aufsatz. *Archiv für Naturgeschichte*, 83, 1-23.
- Wasserthal, L.T. (1974) Funktion und Entwicklung der Flügel der Federmotten. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 77, 127-155.
- Wasserthal, L.T. (1982) Antagonism between haemolymph transport and tracheal ventilation in an insect wing (*Attacus atlas* L.). *Journal of Comparative Physiology B*, 147, 27-40.
- Wasserthal, L.T. (1983) Haemolymph flows in the wings of Pierid butterflies visualized by vital staining. *Zoomorphology*, 103, 177-192.
- Wasserthal, L.T. (1996) Interaction of Circulatory and Tracheal ventilation in holometabolous Insects. *Advances in Insect Physiology*, 26, 297-351.
- Weber, H. (1933) Lehrbuch der Entomologie. Stuttgart, G. Fischer. 242-250.
- Weinreich, E. (1968) Über den Klebfangapparat der Imagines von *Stenus* Latr. (Coleoptera, Staphylinidae) mit einem Beitrag zur Kenntnis der Jugendstadien dieser Gattung. *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 62, 162-210.
- Wickham-Jones, T. (1994) Mathematica Graphics. Santa Clara, Telos. 721 S.
- Wootton, R.J. (1979) Function, homology and terminology in insect wings. *Systematic Entomology*, 4, 81-93.
- Zacher, F. (1911) Studien über das System der Protodermapteren. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*, 30, 303-400.

## 7 Anhang

### 7.1 Formel

Die Länge des RA und der MP1+2 wurde nach folgender Formel berechnet:

Formel 2.1  $\int \sqrt{1 + f'(x)^2} dx$  wobei  $f(x)$  das den Aderverlauf beschreibende Polynom ist.

## 7.2 Tabellen

Tab. 3.1. Fehlerrechnung anhand mehrfacher Digitalisierung der Präparate.

	Archostemata <i>Omma stanleyi</i> n=5 #0158			Adephaga <i>Dytiscus marginalis</i> n=5 #0107			Polyphaga <i>Cantharis livida</i> n=5 #0089			<i>Scirtes tibialis</i> n=5 #0106		
	absoluter Fehler	relativer Fehler [%]	Mittelwert	absoluter Fehler	relativer Fehler [%]	Mittelwert	absoluter Fehler	relativer Fehler [%]	Mittelwert	absoluter Fehler	relativer Fehler [%]	Mittelwert
Analfäche [mm <sup>2</sup> ]	0,1	1,8	5,1	1,1	1,3	80,2	0,0	0,6	6,4	0,0	0,7	0,5
Faltquotient []	0,0	3,4	2,1	0,0	0,0	2,3	0,0	0,4	1,7	0,0	0,0	2,4
Flächenbelastung [Pa]	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	18,1	0,0	0,3	2,7	0,0	0,0	0,0
Flügelbreite [mm]	0,0	0,3	4,3	0,0	0,3	14,5	0,0	0,1	4,6	0,0	0,3	2,1
Flügelänge [mm]	0,0	0,4	9,1	0,0	0,2	26,1	0,0	0,0	10,0	0,0	0,2	4,0
Gesamtfläche [mm <sup>2</sup> ]	0,3	0,0	35,0	1,0	0,3	350,9	0,1	0,3	41,5	0,0	0,5	7,3
halbe Flügelfläche [%]	0,4	0,9	40,86	0,1	0,4	26,9	0,0	0,2	42,3	0,0	0,5	43,8
Lage der Biegungszone [%]	0,1	0,1	70,1	0,2	0,4	56,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	57,4
Lage der Faltstelle [%]	0,0	0,0	0,0	0,6	0,7	80,3	2,3	2,0	85,5	0,2	0,3	72,5
Lage der Flügelbreite [%]	0,7	1,0	56,6	1,1	16,9	-6,4	0,7	1,3	53,	0,9	1,6	54,
Lage der Randgelenk [%]	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
max. Flügelänge [mm]	0,0	0,4	10,4	0,0	0,2	32,9	0,0	0,1	11,7	0,0	0,2	4,4
MP1+2 Maximum	0,4	1,0	34,3	0,3	0,5	50,6	-	-	-	0,8	1,8	44,1
MP1+2 Minimum	0,4/0,7	38,1/0,8	1,1/85,2	-	-	-	1,3	2,4	56,4	0,3/0,2	1,6/0,2	20,1/78,6
MP1+2 Wendepunkt	0,9/0,3	6,4/0,5	14,1/64,2	1,2/1,2	6,3/1,4	19,5/82,1	-	-	-	0,4/0,2	1,4/0,3	30,6/64,6
MP-Krümmung	0,0	7,1	0,0	0,0	9,4	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	4,2	-0,5
MP-Länge [mm]	0,0	0,7	6,1	0,0	0,4	15,1	0,0	0,2	7,6	0,0	0,2	2,7
Öffnungswinkeländerung [°]	0,5	2,4	22,4	0,4	2,3	17,4	0,2	1,3	13,8	0,4	1,5	24,6
RA Maximum	2,7	2,9	93,0	0,1/0,3	26,9/0,4	3,4/77,7	0,6	0,9	71,2	0,4	0,45	78,1
RA Minimum	3,3	8,5	39,0	1,2	5,7	21,5	0,4	3,0	12,5	0,3	1,5	21,4
RA Wendepunkt	2,2	14,3	15,3	1,2/0,6	11,0/1,11	11,2/56,4	0,98	2,4	41,6	0,7	1,5	47,5
RA-Krümmung	0,0	48,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	16,5	0,0	0,0	25,8	0,0
RA-Länge [mm]	0,0	0,8	6,5	0,1	0,5	21,5	0,0	0,1	8,0	0,0	0,3	2,9
rel. Flügelbreite []	0,0	0,2	0,5	0,0	0,5	0,6	0,0	0,1	0,4	0,0	0,1	0,5
rel. Spitzenfeldbreite []	0,0	0,5	0,8	0,0	0,6	0,7	0,0	0,3	0,7	0,0	0,3	0,8
Spitzeneld [mm <sup>2</sup> ]	0,1	0,0	8,2	0,5	0,6	84,6	0,0	2,5	7,3	0,0	0,4	1,7
Streckung []	0,0	0,1	4,6	0,0	0,6	3,9	0,0	0,1	5,3	0,0	0,2	4,4
Tat. Distanzänderung [mm]	0,0	1,9	1,8	0,1	1,3	5,2	0,0	0,9	1,7	0,0	0,6	1,0
Theor. Distanzänderung [mm]	0,1	3,0	2,3	0,2	4,5	3,5	0,1	5,8	1,5	0,0	4,2	1,2



Tab. 3.2. Einzelmessungen.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Gesamt- fläche	Spitzen- feld- anteil	Anal- feld- anteil	Flügel- länge	max. Flügel- länge	FL / max. FL	rel. Spitzen- feldbreite	max. Breite	RA- Länge	rel. RA- Länge	RA- Krüm- mung	MP- Länge	MP- Krüm- mung	rel. MP- Länge
		[mm <sup>2</sup> ]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[ ]	[mm]	[ ]	[%]
<b>Adephaga /</b>															
<b>Carabidae</b>															
<i>Calosoma inquisitor</i>	#0067	246,97	34,77	15,55	23,81	28,28	84,2	0,88	11,	18,3	76,48	0,01	12,39	0,03	49,23
<i>Dromius angustatus</i>	#0039	11,49	47,91	10,76	5,41	5,92	91,43	0,96	2,5	3,75	68,72	0,05	2,46	0,29	43,11
<i>Eurynebria complanata</i>	#0011	77,45	44,85	9,34	14,7	16,56	88,8	0,94	5,95	10,94	74,05	-0,01	6,81	0,09	43,7
<i>Omophron limbatus</i>	#0038	32,28	52,69	8,55	8,96	10,62	84,41	0,92	3,91	6,38	70,85	0	3,48	0,26	35,21
<b>Cicindelidae</b>															
<i>Cicindela campestris</i>	#0022	41,49	40,23	11,31	10,57	11,95	88,42	0,96	4,41	8,33	78,42	0	5,44	0,05	49,57
<i>Cicindela maritima</i>	#0070	47,52	39,13	12,33	11,29	12,8	88,15	0,92	4,68	8,61	75,88	0,04	5,82	0,15	48,91
<i>Cicindela spec.</i>	#0040	12,54	46,65	5,81	5,94	6,8	87,32	0,98	2,41	4,44	74,27	-0,01	2,83	0,22	45,6
<b>Dytiscidae</b>															
<i>Acilius sulcatus</i>	#0142	92,38	32,9	18,22	15,06	17,43	86,39	0,82	7,09	11,46	75,42	0,04	8,27	0,13	49,58
<i>Agabus undulatus</i>	#0138	12,17	23,09	10,52	4,88	5,93	82,28	0,82	2,68	4,09	82,43	0,22	3,23	-0,02	62,76
<i>C. impressopunctatus</i>	#0139	12,99	42,82	16,31	4,96	5,69	87,17	0,92	2,89	3,64	72,04	0,05	2,36	-0,32	41,87
<i>C. lateralmarginalis</i>	#0156	319,36	27,06	15,75	27,97	31,82	87,88	0,74	14,05	22,04	78,34	0,02	16,73	0,04	55,31
<i>Dytiscus lapponicus</i>	#0065	203,86	24,08	16,43	21,26	24,52	86,69	0,73	10,95	18,44	85,85	0,03	13,03	0,05	56,87
<i>Dytiscus marginalis</i>	#0107	351,66	25,85	23,19	25,83	32,81	78,72	0,71	14,51	21,01	80,51	0,03	14,93	0,01	53,24
<i>Dytiscus marginalis</i>	#1107	353,21	24,13	23,11	25,97	33,02	78,67	0,73	14,67	21,32	81,21	0,03	15,02	0,03	53,3
<i>Dytiscus marginalis</i>	#2107	350,1	24,4	23,44	26,09	32,76	79,64	0,74	14,52	21,59	81,99	0,02	15,31	0,02	54,11
<i>Dytiscus marginalis</i>	#3107	352,14	24,35	23,59	26,48	33,15	79,89	0,72	14,52	22,	82,19	0,02	15,46	0,03	53,89
<i>Dytiscus marginalis</i>	#4107	352,61	23,91	21,83	26,2	32,83	79,8	0,71	14,61	21,48	81,04	0,03	15,09	0,04	53,21
<i>Dytiscus marginalis</i>	#5107	346,54	23,82	22,4	26,14	33,12	78,92	0,73	14,37	21,37	80,7	0,03	15,11	0,04	53,44
<i>Graphoderus cinereus</i>	#0026	73,96	27,47	13,29	12,8	14,64	87,43	0,82	6,76	10,22	78,92	0,06	7,85	0,12	55,44
<i>Hydaticus transversalis</i>	#0145	60,77	31,75	13,22	11,19	13,21	84,73	0,83	5,89	8,73	77,1	0,04	6,27	-0,03	50,19
<i>Hydroporus dorsalis</i>	#0143	10,26	43,76	14,06	4,43	5,06	87,49	0,94	2,58	2,64	58,7	0,11	2,31	0,03	45,11
<i>Hydroporus palustris</i>	#0140	6,84	43,95	12,25	3,62	4,13	87,78	0,95	2,12	2,16	58,67	0,13	1,81	-0,38	44,66
<i>Rhantus exsoletus</i>	#0137	48,3	33,38	18,12	9,91	11,92	83,1	0,91	5,04	7,18	71,82	0,03	5,21	0,11	47,12
<b>Gyrinidae</b>															
<i>Porrhorychus spec.</i>	#0027	91,11	42,42	11,18	13,96	15,96	87,49	0,92	7,18	9,54	67,62	0,03	5,94	-0,02	35,58
<b>Haliplidae</b>															
<i>Haliplus confinis</i>	#0046	3,53	53,57	7,39	2,75	3,05	89,95	0,98	1,46	1,92	68,73	-0,27	1,11	-0,05	35,29
<b>Hygrobiidae</b>															
<i>Hygrobia tarda</i>	#0052	52,08	46,95	11,08	10,81	12,35	87,57	0,99	5,34	6,8	62,54	0,02	4,86	-0,09	36,74
<b>Noteridae</b>															
<i>Noterus spec.</i>	#0031	11,04	45,44	12,98	4,79	5,49	87,27	0,97	2,52	2,66	54,13	-0,12	1,99	-0,25	35,45

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Gesamt- fläche	Spitzen- feld- anteil	Anal- feld- anteil	Flügel- länge	max. Flügel- länge	FL / max. FL	rel. Spitzen- feldbreite	Breite	RA- Länge	rel. RA- Länge	RA- Krüm- mung	MP- Länge	MP- Krüm- mung	rel. MP- Länge
		[mm <sup>2</sup> ]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[ ]	[mm]	[ ]	[%]
<b>Archostemata /</b>															
<b>Cupedidae</b>															
<i>Distocupes varians</i>	#0157	57,85	28,77	18,95	11,16	12,96	86,1	0,89	5,53	7,37	65,84	-0,01	7,49	0,02	62,8
<i>Omma stanleyi</i>	#0158	35,51	23,08	15,25	9,08	10,45	86,92	0,78	4,41	6,42	70,75	-0,01	6,21	-0,06	68,46
<i>Omma stanleyi</i>	#1158	35,51	23,05	14,32	9,12	10,42	87,56	0,8	4,38	6,42	70,35	0	6,3	-0,06	69,01
<i>Omma stanleyi</i>	#2158	36,72	23,13	14,64	9,31	10,67	87,23	0,8	4,42	6,72	72,2	-0,02	6,33	-0,04	67,77
<i>Omma stanleyi</i>	#3158	35,03	23,27	14,11	9,04	10,36	87,29	0,79	4,33	6,36	70,31	0	6,06	-0,05	67,11
<i>Omma stanleyi</i>	#4158	35,19	22,89	13,9	9,1	10,49	86,73	0,78	4,36	6,49	71,26	-0,01	6,13	-0,06	67,29
<i>Omma stanleyi</i>	#5158	36,36	23,18	14,89	9,23	10,53	87,61	0,78	4,42	6,6	71,5	0	6,1	-0,04	66,05
<i>Priacma serrata</i>	#0024	33,13	28,44	15,58	8,96	10,42	85,98	0,87	3,97	5,58	61,92	-0,09	5,91	-0,1	64,74
<b>Polyphaga /</b>															
<b>Alleculidae</b>															
<i>Omophlus rugosicollis</i>	#0001	51,88	13,46	19,45	10,32	12,96	79,64	0,63	5,25	8,17	78,07	0,07	7,21	-0,1	68,45
<b>Bostrychidae</b>															
<i>Psoa dubia</i>	#0002	31,38	15,94	14,13	9,02	9,88	91,31	0,65	4,14	7,28	77,97	0,09	5,92	-0,11	64,62
<b>Buprestidae</b>															
<i>Eurythyrea micans</i>	#0014	23,19	15,09	8,58	8,4	9,15	91,8	0,6	3,29	7,24	85,67	-0,06	5,51	-0,17	64,51
<b>Byturidae</b>															
<i>Byturus ochraceus</i>	#0006	8,82	38,47	9,09	4,46	5,16	86,55	0,91	2,17	2,37	52,9	-0,05	2,55	-0,53	53,73
<b>Cantharidae</b>															
<i>Cantharis livida</i>	#0089	41,48	18,31	16,98	10,5	11,88	88,4	0,68	4,59	8,13	77,05	0,01	7,65	-0,08	72,58
<i>Cantharis livida</i>	#0090	36,95	21,54	15,05	9,86	11,15	88,37	0,72	4,45	7,53	75,56	0,01	6,94	-0,11	69,79
<i>Cantharis livida</i>	#0091	39,18	20,48	16,76	9,8	11,31	86,62	0,74	4,57	7,39	75,13	-0,01	6,96	-0,13	69,85
<i>Cantharis livida</i>	#0092	46,33	20,09	18,82	10,38	12,49	83,14	0,77	4,89	7,67	73,73	-0,01	7,34	-0,11	69,03
<i>Cantharis livida</i>	#0093	53,74	16,41	17,91	11,87	13,54	87,6	0,66	5,32	9,17	77,07	-0,01	8,8	-0,08	73,3
<i>Cantharis livida</i>	#1089	41,61	15,81	15,38	10,55	11,77	89,66	0,68	4,64	8,11	76,48	0,02	7,66	-0,07	72,38
<i>Cantharis livida</i>	#2089	41,02	18,22	15,33	10,45	11,69	89,36	0,68	4,59	8,05	76,73	0,01	7,57	-0,07	72,29
<i>Cantharis livida</i>	#3089	41,49	18,06	15,72	10,51	11,78	89,26	0,67	4,64	8,06	76,33	0,02	7,67	-0,06	72,76
<i>Cantharis livida</i>	#4089	41,81	18,21	15,64	10,51	11,8	89,04	0,68	4,63	8,04	76,12	0,03	7,58	-0,07	72,06
<i>Cantharis livida</i>	#5089	41,84	18,67	15,36	10,53	11,82	89,1	0,69	4,64	8,12	76,77	0,02	7,64	-0,06	72,38
<i>Cantharis nigricans</i>	#0037	33,8	20,94	16,28	9,55	10,27	93,	0,75	4,2	7,33	76,45	-0,02	6,89	-0,1	71,45
<i>Rhagonycha fulva</i>	#0013	25,29	21,72	12,66	7,91	9,09	86,96	0,74	3,69	5,85	73,87	0,03	5,41	-0,05	67,81

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Gesamt- fläche	Spitzen- feld- anteil	Anal- feld- anteil	Flügel- länge	max. Flügel- länge	FL / max. FL	rel. Spitzen- feldbreite	Breite	RA- Länge	rel. RA- Länge	RA- Krüm- mung	MP- Länge	MP- Krüm- mung	rel. MP- Länge
		[mm <sup>2</sup> ]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[ ]	[mm]	[ ]	[%]
<b>Catopidae</b>															
<i>Catops picipes</i>	#0035	11,48	59,62	2,51	6,06	6,48	93,52	0,95	2,25	2,27	37,48	-0,09	2,24	-0,02	35,45
<i>Catops picipes</i>	#0036	9,1	67,31	1,94	5,35	5,61	95,4	0,88	2,12	1,72	32,12	-0,06	1,74	-0,03	31,16
<b>Cerambycidae</b>															
<i>Acmaeops collaris</i>	#0125	16,25	31,47	13,4	6,42	7,15	89,77	0,81	2,91	3,91	60,55	-0,15	3,98	-0,23	60,08
<i>Cerambyx scopoli</i>	#0126	112,45	20,1	16,28	17,88	20,37	87,76	0,81	6,76	12,12	67,59	-0,03	12,43	-0,06	69,08
<i>Clytus arietis</i>	#0129	20,08	24,08	11,58	7,9	8,79	89,89	0,81	2,81	5,34	67,32	-0,06	5,34	-0,12	66,97
<i>Gaurotes virginea</i>	#0127	24,95	24,55	15,17	8,38	9,33	89,81	0,76	3,31	5,18	61,39	-0,13	5,45	-0,29	63,14
<i>Lamia textor</i>	#0118	175,09	23,27	21,76	20,72	24,82	83,47	0,76	9,29	12,97	62,15	-0,04	13,45	-0,05	63,27
<i>Phymatodes testaceus</i>	#0041	40,76	23,76	17,32	11,25	12,41	90,67	0,82	4,19	7,4	65,62	-0,03	7,35	-0,11	64,54
<i>Phytoecia nigripes</i>	#0004	35,03	21,76	10,17	9,71	10,82	89,77	0,8	4,17	6,59	67,57	-0,06	6,89	-0,1	70,08
<i>Prionus coriarius</i>	#0130	155,93	15,47	17,35	18,5	21,51	85,99	0,68	9,3	12,82	69,1	-0,02	13,08	-0,08	71,4
<i>Pyrridium sanguinea</i>	#0124	21,96	27,46	14,3	7,99	9,04	88,39	0,87	3,06	4,86	60,75	-0,04	4,87	-0,13	60,51
<i>Rhagium bifasciatum</i>	#0005	45,8	19,13	12,98	10,78	12,47	86,39	0,76	4,5	7,42	68,53	-0,06	7,83	-0,17	70,17
undet.	#0154	430,57	13,19	21,69	33,02	36,78	89,77	0,57	14,92	24,72	74,4	0,01	24,26	-0,01	73,99
<i>Strangalia maculata</i>	#0003	39,34	20,33	12,71	10,53	12,23	86,13	0,81	3,9	7,33	69,4	-0,05	7,75	-0,14	72,73
<i>Vadonia livida</i>	#0128	15,79	29,75	13,56	6,25	6,88	90,87	0,86	2,82	3,76	59,83	-0,13	4,05	-0,24	62,89
<b>Chrysomelidae</b>															
<i>Agelastica alni</i>	#0020	20,26	39,77	9,12	7,66	8,38	91,42	0,87	3,05	3,82	49,85	-0,05	3,88	-0,21	51,04
<i>Cassida vittata</i>	#0015	11,97	37,43	5,31	5,47	5,87	93,13	0,9	2,57	2,95	53,66	-0,13	3,15	-0,32	55,29
<i>Chrysomela populi</i>	#0016	55,28	36,69	10,28	11,78	14,02	84,01	0,83	5,14	5,79	49,12	-0,03	6,31	-0,22	51,32
<i>Cryptocephalus aureolus</i>	#0019	18,29	40,91	11,6	6,54	7,69	85,03	0,93	3,05	3,07	46,36	-0,21	3,22	-0,46	46,77
<i>G. cyanea</i>	#0017	9,38	36,21	7,38	4,91	5,29	92,81	0,91	2,26	2,45	49,83	-0,11	2,63	-0,43	53,39
<i>Altica brevicollis</i>	#0021	7,66	46,06	10,52	4,45	4,89	90,89	0,91	1,99	2,03	45,72	-0,06	2,16	-0,45	46,13
<i>Lilioceris merdigera</i>	#0018	15,01	39,84	12,27	6,1	6,76	90,34	0,91	2,94	3,19	51,71	-0,15	3,41	-0,38	53,4
<i>Oulema lichenis</i>	#0014	6,22	35,47	13,06	3,85	4,33	88,83	1,07	1,84	2,03	52,46	-0,08	2,12	-0,56	52,95
<b>Cleridae</b>															
<i>Trichodes alvearius</i>	#0023	19,94	20,7	4,91	7,43	8,39	88,63	0,77	3,38	5,46	73,32	-0,03	5,17	-0,18	68,18
<b>Coccinellidae</b>															
<i>Calvia decemguttata</i>	#0042	14,54	48,8	7,28	6,3	7,46	84,5	0,93	2,53	2,63	41,66	0,06	2,94	0,4	42,72
<i>C. quatuordecempunctata</i>	#0043	7,85	51,89	7,52	4,63	5,5	84,17	0,97	1,9	1,97	42,23	-0,03	2,27	1,35	42,86
<b>Curculiononidae</b>															
<i>Otiorhynchus ligusticus</i>	#0045	52,13	53,76	11,96	13,18	14,41	91,47	0,94	4,74	4,87	36,82	-0,05	4,93	-0,19	38,21
<i>Phyllobius parvulus</i>	#0025	7,37	46,61	8,63	4,92	5,23	94,09	0,96	1,83	2,22	45,09	-0,06	2,25	-0,48	44,54

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Gesamt- fläche	Spitzen- feld- anteil	Anal- feld- anteil	Flügel- länge	max. Flügel- länge	FL / max. FL	rel. Spitzen- feldbreite	Breite	RA- Länge	rel. RA- Länge	RA- Krüm- mung	MP- Länge	MP- Krüm- mung	rel. MP- Länge
		[mm <sup>2</sup> ]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[ ]	[mm]	[ ]	[%]
<b>Elateridae</b>															
<i>Megapenthes lugens</i>	#0012	14,28	16,27	9,86	6,42	7,01	91,46	0,64	2,83	5,28	82,	0,01	4,94	-0,1	76,33
<b>Histeridae</b>															
<i>B. maritimus</i>	#0136	5,08	58,48	7,88	3,6	4,09	88,15	0,95	1,58	0,82	22,11	-0,05	0,96	0,23	27,46
<b>Hydrophilidae</b>															
<i>Anacaena globulus</i>	#0050	4,16	51,88	5,34	3,54	3,8	93,23	0,93	1,45	1,51	42,51	-0,1	1,57	-0,81	42,22
<i>Enochrus testaceus</i>	#0048	15,05	38,36	6,06	6,02	6,93	86,87	0,93	2,83	3,78	62,68	0,07	3,18	-0,32	50,65
<i>Helochares obscurus</i>	#0047	6,56	33,51	7,42	4,31	4,77	90,38	0,8	1,81	2,88	65,59	0,23	2,35	-0,32	54,32
<i>Hydrobius fuscipes</i>	#0049	24,18	37,06	8,23	7,98	8,98	88,88	0,91	3,5	4,85	60,53	0,03	4,2	-0,23	50,99
<i>Hydrophilus piceus</i>	#0066	430,81	16,04	14,95	31,26	36,48	85,69	0,67	15,21	21,69	69,25	-0,01	21,34	-0,03	68,1
<i>Laccobius sinuatus</i>	#0051	4,47	47,02	7,48	3,54	3,83	92,25	0,97	1,51	1,68	47,45	-0,12	1,71	-0,58	46,24
<b>Lagriidae</b>															
<i>Lagria hirta</i>	#0053	18,93	18,76	10,98	6,53	7,2	90,66	0,75	3,33	5,09	77,72	0,05	4,46	-0,17	66,92
<b>Lampyridae</b>															
<i>Lamprohiza splendidula</i>	#0009	21,38	11,34	8,7	7,11	8,2	86,72	0,53	3,52	6,28	87,43	0,06	5,45	-0,14	75,55
<b>Lucanidae</b>															
<i>Dorcus parallelipipedus</i>	#0028	79,51	38,34	11,86	15,69	17,02	92,19	0,92	5,93	8,46	53,62	0	7,38	-0,04	49,3
<i>Lucanus cervus</i>	#0069	456,62	37,62	15,48	33,53	38,9	86,2	0,92	14,58	17,21	51,21	0	15,71	-0,02	48,69
<b>Lycidae</b>															
<i>Dictyoptera aurora</i>	#0008	20,57	14,1	7,57	7,01	7,86	89,15	0,64	3,51	5,71	81,28	0,03	5,23	-0,11	73,88
<b>Lymexyliionidae</b>															
<i>Lymexylon navale</i>	#0030	15,04	11,11	13,87	7,06	7,87	89,72	0,58	2,39	6,41	90,34	0,04	5,12	-0,08	72,35
<b>Meloidae</b>															
<i>Mylabris variabilis</i>	#0007	45,2	15,55	18,94	10,19	12,32	82,7	0,71	4,68	7,5	73,42	0,02	6,96	-0,07	67,83
<b>Melyridae</b>															
<i>Dasytes areosus</i>	#0029	5,79	31,78	3,82	4,26	4,5	94,63	0,82	1,7	2,54	59,41	0,06	2,44	-0,31	57,3
<b>Oedemeridae</b>															
<i>Oedemera flavipes</i>	#0055	15,27	11,09	9,37	6,34	7,22	87,88	0,57	2,69	5,54	86,71	0,06	4,61	-0,13	72,02
<b>Scarabaeidae</b>															
<i>Amphimallon solstitiale</i>	#0088	98,73	43,12	3,76	17,12	19,2	89,16	1,	6,9	9,25	53,91	0,01	8,3	-0,06	49,65
<i>Aphodius fossor</i>	#0121	38,68	48,46	6,85	10,12	11,63	87,05	1,02	4,4	4,8	47,33	-0,02	3,79	-0,13	38,2
<i>Aphodius fimetarius</i>	#0120	17,71	57,33	5,8	7,15	8,12	88,04	1,02	2,87	2,98	41,35	0	2,25	-0,24	32,43

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Gesamt- fläche	Spitzen- feld- anteil	Anal- feld- anteil	Flügel- länge	max. Flügel- länge	FL / max. FL	rel. Spitzen- feldbreite	Breite	RA- Länge	rel. RA- Länge	RA- Krüm- mung	MP- Länge	MP- Krüm- mung	rel. MP- Länge
		[mm <sup>2</sup> ]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[ ]	[mm]	[ ]	[%]
<i>Cetonia aurata</i>	#0082	108,17	43,98	12,23	18,28	20,36	89,77	0,93	6,75	8,4	45,75	-0,04	7,62	-0,06	42,52
<i>Copris lunaris</i>	#0131	187,81	53,04	7,64	23,16	25,89	89,43	0,97	9,77	9,2	39,42	-0,04	9,61	0	42,5
<i>Geotrupes stercorarius</i>	#0010	91,36	37,14	9,19	14,87	18,01	82,57	0,94	6,58	8,27	55,46	-0,01	7,08	-0,02	47,62
<i>Hoplia farinosa</i>	#0122	44,04	56,07	6,08	11,38	12,69	89,71	0,96	4,59	4,93	43,21	-0,05	4,26	-0,13	37,78
<i>Melolontha melolontha</i>	#0057	194,83	45,32	6,49	24,55	26,92	91,21	0,98	9,64	13,15	53,47	0	11,79	-0,02	49,37
<i>Oryctes nasicornis</i>	#0155	463,6	43,46	12,19	35,32	39,9	88,52	0,97	14,86	16,68	47,05	-0,02	15,36	-0,05	45,09
<i>Pachnoda marginata</i>	#0084	214,54	38,29	17,74	23,82	28,54	83,45	0,83	10,55	11,3	47,18	-0,03	10,12	-0,07	43,01
<i>Pachnoda marginata</i>	#0085	198,75	37,93	17,37	22,82	27,1	84,18	0,83	10,27	10,58	46,21	-0,01	9,73	-0,06	43,26
<i>Pachnoda marginata</i>	#0086	187,38	41,74	17,44	22,12	25,63	86,31	0,85	9,94	10,29	46,26	-0,04	9,69	-0,08	44,3
<i>Pachnoda marginata</i>	#0087	180,67	43,61	15,25	22,85	25,01	91,38	0,92	9,26	10,97	47,66	-0,03	9,69	-0,06	43,04
<i>Phyllopertha horticola</i>	#0056	31,59	51,23	6,55	9,58	10,84	88,43	0,96	3,98	4,77	49,71	-0,05	4,15	-0,17	43,73
<i>Polyphylla fullo</i>	#0153	533,24	37,37	13,56	38,09	42,95	88,7	0,88	16,23	20,48	53,49	-0,01	18,73	-0,04	49,62
<i>Scarabaeus spec.</i>	#0068	707,29	49,56	12,08	50,41	55,08	91,52	0,92	17,61	19,86	39,29	0	17,69	-0,02	35,53
<i>Serica brunnea</i>	#0123	41,67	41,31	7,48	10,35	11,67	88,71	1,01	4,5	5,8	55,8	-0,03	5,04	-0,14	48,15
<i>Trichius fasciatus</i>	#0119	42,09	53,62	8,42	11,37	13,1	86,75	0,96	4,31	4,89	42,93	0,01	4,14	-0,04	37,7
<b>Scitidae</b>															
<i>Ora texana</i>	#0058	11,37	22,48	7,41	5,19	5,52	93,96	0,74	2,7	3,74	71,26	0	3,56	-0,21	67,11
<i>Scirtes tibialis</i>	#0099	4,9	21,45	5,92	3,1	3,49	88,67	0,76	1,82	2,19	69,77	-0,05	2,08	-0,82	62,8
<i>Scirtes tibialis</i>	#0101	5,96	22,85	8,02	3,59	4,	89,83	0,79	1,92	2,58	70,1	-0,12	2,41	-0,55	64,79
<i>Scirtes tibialis</i>	#0103	7,33	24,15	6,9	4,03	4,38	91,89	0,8	2,16	2,83	68,96	-0,12	2,73	-0,65	63,74
<i>Scirtes tibialis</i>	#0104	5,6	25,19	6,74	3,55	3,82	92,78	0,82	1,92	2,51	69,1	-0,07	2,38	-0,61	63,62
<i>Scirtes tibialis</i>	#0105	5,34	23,9	7,13	3,42	3,7	92,46	0,79	1,84	2,42	69,	-0,09	2,3	-0,66	64,48
<i>Scirtes tibialis</i>	#0106	7,47	22,66	7,59	4,03	4,5	89,47	0,79	2,16	2,92	70,9	-0,05	2,7	-0,55	64,31
<i>Scirtes tibialis</i>	#1106	7,31	23,42	8,09	4,04	4,44	90,9	0,79	2,15	2,93	70,79	-0,14	2,78	-0,58	65,88
<i>Scirtes tibialis</i>	#2106	7,34	23,07	8,25	4,03	4,44	90,73	0,79	2,15	2,93	71,11	-0,08	2,77	-0,44	66,1
<i>Scirtes tibialis</i>	#3106	7,53	23,17	7,68	4,07	4,51	90,35	0,79	2,15	2,95	71,11	-0,01	2,79	-0,49	65,51
<i>Scirtes tibialis</i>	#4106	7,3	23,26	7,97	4,	4,44	90,15	0,79	2,12	2,9	70,73	-0,08	2,75	-0,53	65,54
<i>Scirtes tibialis</i>	#5106	7,42	23,17	7,9	4,06	4,47	90,95	0,77	2,16	2,96	71,32	-0,06	2,79	-0,49	65,95
<b>Scolytiidae</b>															
<i>Ips typographus</i>	#0032	10,3	70,46	5,35	6,36	6,77	94,	0,95	1,91	1,66	26,06	-0,26	1,93	-0,29	29,87
<i>Taphrorhynchus villifrons</i>	#0059	6,06	66,68	2,51	4,63	4,97	93,23	0,85	1,64	1,33	28,44	-0,49	1,52	-0,83	31,62
<b>Silphidae</b>															
<i>Necrodes spec.</i>	#0071	152,25	48,46	11,93	21,08	23,92	88,13	0,92	8,85	11,46	54,12	0,01	7,41	-0,12	35,48
<b>Sphaeridae</b>															
<i>S. bipustulatum</i>	#0061	12,78	49,55	8,82	5,99	6,87	87,14	0,97	2,43	3,09	51,46	0,01	2,34	-0,26	37,78

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Gesamt- fläche	Spitzen- feld- anteil	Anal- feld- anteil	Flügel- länge	max. Flügel- länge	FL / max. FL	rel. Spitzen- feldbreite	Breite	RA- Länge	rel. RA- Länge	RA- Krüm- mung	MP- Länge	MP- Krüm- mung	rel. MP- Länge
		[mm <sup>2</sup> ]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[mm]	[mm]	[%]	[ ]	[mm]	[ ]	[%]
<b>Staphylinidae</b>															
<i>Ocypus olens</i>	#0064	73,82	72,82	6,28	14,16	16,63	85,16	0,89	6,06	6,22	43,81	-0,03	3,09	-0,32	21,82
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0132	14,61	72,76	3,53	6,3	7,08	89,07	0,87	2,8	2,53	39,95	-0,03	1,41	-0,3	22,23
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0146	12,72	73,26	3,32	5,99	6,76	88,55	0,86	2,6	2,41	40,17	-0,09	1,3	-0,56	21,94
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0147	13,1	73,26	3,08	6,15	6,8	90,47	0,88	2,65	2,58	41,86	-0,1	1,4	0,2	22,71
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0148	12,26	74,15	2,83	5,79	6,41	90,28	0,83	2,68	2,44	41,58	-0,13	1,37	-0,21	23,51
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0149	12,73	72,25	3,76	5,92	6,69	88,53	0,91	2,63	2,38	40,	-0,03	1,3	-0,23	22,43
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0150	13,08	71,5	3,66	6,01	6,68	89,93	0,88	2,71	2,58	42,74	-0,11	1,38	-0,47	23,01
<b>Tenebrionidae</b>															
<i>Tenebrio molitor</i>	#0034	45,58	12,45	12,78	10,41	12,36	84,23	0,58	4,69	8,07	77,15	0,03	7,6	-0,12	71,71
<i>Tenebrio molitor</i>	#0077	41,62	14,88	15,18	9,68	11,62	83,3	0,67	4,47	7,55	77,72	0,02	6,77	-0,07	69,36
<i>Tenebrio molitor</i>	#0079	41,54	15,19	15,15	9,48	11,37	83,4	0,66	4,61	7,34	77,23	0	6,7	-0,09	69,49
<i>Tenebrio molitor</i>	#0108	41,77	14,34	17,24	9,39	11,48	81,74	0,63	4,72	7,23	76,79	0,01	6,62	-0,09	69,6
<i>Tenebrio molitor</i>	#0110	39,75	12,07	16,33	9,2	11,19	82,17	0,6	4,55	7,47	80,51	0,02	6,71	-0,09	72,64
<i>Tenebrio molitor</i>	#0111	49,2	12,31	15,88	10,52	12,79	82,22	0,59	4,87	8,33	78,76	0	7,69	-0,1	72,07
<i>Tribolium castaneum</i>	#0094	3,09	29,1	9,75	2,75	3,12	87,96	0,84	1,23	1,79	64,79	0,2	1,65	-0,45	56,69
<i>Tribolium castaneum</i>	#0095	3,52	31,07	9,98	3,04	3,37	90,1	0,83	1,34	1,91	62,46	0,1	1,72	-0,36	55,
<i>Tribolium castaneum</i>	#0096	3,35	28,52	9,93	2,9	3,28	88,57	0,8	1,3	1,82	62,07	0,33	1,71	-0,32	56,19
<i>Tribolium castaneum</i>	#0097	3,44	30,32	9,56	3,02	3,34	90,17	0,83	1,31	1,89	62,12	0,18	1,74	-0,44	55,83
<i>Tribolium castaneum</i>	#0098	3,63	30,5	9,68	3,06	3,4	89,83	0,82	1,4	1,94	63,01	0,15	1,74	-0,4	55,12
<i>Zophobas rugipes</i>	#0033	123,98	14,31	15,42	16,55	20,4	81,14	0,63	8,04	12,87	77,53	0	12,15	-0,09	72,
<i>Zophobas rugipes</i>	#0112	121,28	13,43	19,1	16,61	20,65	80,43	0,57	7,36	12,38	74,34	0	12,12	-0,1	71,52
<i>Zophobas rugipes</i>	#0113	124,58	14,09	17,37	16,4	20,8	78,85	0,62	7,53	12,4	75,5	0	12,01	-0,1	71,17
<i>Zophobas rugipes</i>	#0114	121,89	13,18	15,86	16,83	19,42	86,68	0,57	7,91	13,14	77,9	0	12,45	-0,1	72,88
<i>Zophobas rugipes</i>	#0115	123,39	12,86	19,42	16,6	20,5	80,97	0,56	7,78	12,63	75,86	0	12,09	-0,11	71,28
<i>Zophobas rugipes</i>	#0116	139,47	12,76	18,34	17,36	21,73	79,86	0,59	8,14	13,44	77,26	-0,01	12,78	-0,09	72,28
<i>Zophobas rugipes</i>	#0117	134,33	12,09	20,45	17,05	21,47	79,43	0,6	7,74	13,26	77,57	-0,01	12,79	-0,1	73,63

Tab. 3.2. Einzelmessungen.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Lage der Faltstelle	Lage der Biegungs- zone	Lage des Rand- gelenks	$\Delta\alpha$	Tat. Distanz- änderung	Theor. Distanz- änderung	Lage der Flügel- breite	halbe Flügel- fläche	rel. Flügel- breite	Strek- kung	Falt- quotient	Flügel- schlag- frequenz	Flächen- be- lastung
		[%]	[%]	[%]	[°]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[ ]	[ ]	[ ]	[Hz]	[Pa]
<b>Adephaga /</b>														
<b>Carabidae</b>														
<i>Calosoma inquisitor</i>	#0067	82,79	50,53	0	15,63	3,04	3,37	6,28	32,21	0,46	4,59	2,51	0	0
<i>Dromius angustatus</i>	#0039	79,81	44,53	0	19,71	1,08	0,83	36,66	40,94	0,46	5,1	2,9	0	0
<i>Eurynebria complanata</i>	#0011	82,23	43,28	0	15,94	1,98	1,88	29,34	36,55	0,4	5,58	2,58	0	0
<i>Omophron limbatus</i>	#0038	75,08	37,3	0	25,21	1,77	1,51	36,46	36,57	0,44	4,98	3,02	0	0
<b>Cicindelidae</b>														
<i>Cicindela campestris</i>	#0022	87,09	44,88	0	15,93	2,14	1,51	28	37,09	0,42	5,38	2,17	80	5,79
<i>Cicindela maritima</i>	#0070	82,81	44,42	0	17,94	1,88	1,81	5,07	34,56	0,42	5,36	2,45	78	4,95
<i>Cicindela spec.</i>	#0040	84,79	45,49	0	16,22	1,03	0,8	38,39	40,68	0,41	5,63	2,35	0	0
<b>Dytiscidae</b>														
<i>Acilius sulcatus</i>	#0142	77,2	52,07	0	15,52	2,65	2,23	5,94	31,17	0,47	4,91	2,37	0	0
<i>Agabus undulatus</i>	#0138	84,59	64,63	0	17,67	1,03	0,98	48,96	36,71	0,55	3,91	1,76	0	0
<i>C. impressopunctatus</i>	#0139	75,94	40,96	0	27,07	1,06	1,09	34,31	36,78	0,58	3,78	3,51	0	0
<i>C. lateralmarginalis</i>	#0156	81,58	55,5	0	11,29	5,27	3,28	11,62	30,09	0,5	4,9	2,16	0	0
<i>Dytiscus lapponicus</i>	#0065	87,44	58,16	0	13,95	4,48	3,16	19,73	31,16	0,52	4,43	2,03	0	0
<i>Dytiscus marginalis</i>	#0107	83,17	54,35	0	21,27	5,41	5,5	-4,06	25,62	0,56	3,79	2,33	42	18,13
<i>Dytiscus marginalis</i>	#1107	82,72	56,14	0	18,52	5,08	4,82	-5,05	26,89	0,56	3,82	2,31	42	18,05
<i>Dytiscus marginalis</i>	#2107	80,95	56,33	0	16,94	5,33	4,5	-6,85	27,1	0,56	3,89	2,3	42	18,21
<i>Dytiscus marginalis</i>	#3107	79,5	54,98	0	17,61	5,37	4,72	-8,81	27,41	0,55	3,98	2,31	42	18,11
<i>Dytiscus marginalis</i>	#4107	79,87	56,35	0	15,91	5,03	4,16	-2,54	26,62	0,56	3,89	2,3	42	18,08
<i>Dytiscus marginalis</i>	#5107	78,83	56,58	0	17,83	5,36	4,67	-9,16	26,88	0,55	3,94	2,3	42	18,4
<i>Graphoderus cinereus</i>	#0026	83,27	55,95	0	17,73	3,23	2,41	29,53	34,13	0,53	4,43	2,27	0	0
<i>Hydaticus transversalis</i>	#0145	83,04	55,53	0	18,74	2,31	2,04	24,47	31,5	0,53	4,12	2,41	0	0
<i>Hydroporus dorsalis</i>	#0143	74,2	52,59	0	24,86	1,06	0,98	39,24	39,35	0,58	3,83	3,04	0	0
<i>Hydroporus palustris</i>	#0140	77,46	49,28	0	23,52	0,88	0,73	45,51	38,68	0,58	3,83	3,02	0	0
<i>Rhantus exsoletus</i>	#0137	77,13	52,75	0	23,27	1,93	2,08	18,48	32,45	0,51	4,06	2,67	0	0
<b>Gyrinidae</b>														
<i>Porrhorychus spec</i>	#0027	71,99	41,89	0	24,66	2,37	2,46	36,3	34,1	0,51	4,28	2,93	0	0
<b>Haliplidae</b>														
<i>Haliplus confinis</i>	#0046	70,05	37,92	0	20,13	0,56	0,38	33,36	42,15	0,53	4,27	3,49	0	0
<b>Hygrobiidae</b>														
<i>Hygrobia tarda</i>	#0052	63,97	45,49	0	24,62	1,79	2,02	31,66	36,12	0,49	4,49	3,08	0	0
<b>Noteridae</b>														
<i>Noterus spec.</i>	#0031	55,77	39,89	0	19,62	0,85	0,67	38,94	38,94	0,53	4,16	3,46	0	0

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Lage der Faltstelle	Lage der Biegungs- zone	Lage des Rand- gelenks	$\Delta\alpha$	Tat. Distanz- änderung	Theor. Distanz- änderung	Lage der Flügel- breite	halbe Flügel- fläche	rel. Breite	Strek- kung	Falt- quotient	Flügel- schlag- frequenz	Flächen- be- lastung
		[%]	[%]	[%]	[°]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[ ]	[ ]	[ ]	[Hz]	[Pa]
<b>Archostemata /</b>														
<b>Cupedidae</b>														
<i>Distocupes varians</i>	#0157	65,76	0	0	18,8	2,46	2,44	55,02	39,34	0,5	4,31	3,16	0	0
<i>Omnia stanleyi</i>	#0158	0	68,52	0	22,31	1,87	2,36	54,73	41,36	0,49	4,64	2,23	0	0
<i>Omnia stanleyi</i>	#1158	0	70,63	0	21,36	1,91	2,3	54,92	39,2	0,48	4,69	2,24	0	0
<i>Omnia stanleyi</i>	#2158	0	70,01	0	21,12	1,85	2,28	57,16	41,5	0,48	4,72	2,34	0	0
<i>Omnia stanleyi</i>	#3158	0	70,3	0	24,34	1,73	2,51	59,35	41,22	0,48	4,67	1,91	0	0
<i>Omnia stanleyi</i>	#4158	0	69,93	0	22,06	1,76	2,31	54,76	41,01	0,48	4,71	1,96	0	0
<i>Omnia stanleyi</i>	#5158	0	69,87	0	23,27	1,72	2,42	57,2	41,37	0,48	4,68	2,09	0	0
<i>Priacma serrata</i>	#0024	63,31	0	0	18,49	1,8	1,89	54,24	38,3	0,44	4,84	2,02	0	0
<b>Polyphaga /</b>														
<b>Alleculidae</b>														
<i>Omnia stanleyi</i>	#0001	78,74	0	0	15,06	1,89	1,84	35,9	33,4	0,51	4,11	1,78	0	0
<b>Bostrychidae</b>														
<i>Psoa dubia</i>	#0002	91,3	63,75	0	18,08	0,95	1,79	50,41	41,68	0,46	5,19	1,67	0	0
<b>Buprestidae</b>														
<i>Eurythyrea micans</i>	#0014	87,43	0	0	5,82	0,6	0,56	50,01	45,61	0,39	6,08	1,22	0	0
<b>Byturidae</b>														
<i>Byturus ochraceus</i>	#0006	53,74	0	0	29,22	1,18	1,22	44,93	40,54	0,49	4,52	2,01	0	0
<b>Cantharidae</b>														
<i>Cantharis livida</i>	#0089	79,62	0	0	13,77	1,69	1,81	55,31	41,88	0,44	5,32	1,79	92,3	2,72
<i>Cantharis livida</i>	#0090	76,17	0	0	14,48	1,77	1,73	53,07	42,06	0,45	5,26	1,92	92,3	3,05
<i>Cantharis livida</i>	#0091	76,04	0	0	17,79	1,97	2,13	54,63	41,15	0,47	4,9	2,05	92,3	2,88
<i>Cantharis livida</i>	#0092	75,36	0	0	18,35	2,26	2,3	48,34	38,97	0,47	4,65	1,78	92,3	2,43
<i>Cantharis livida</i>	#0093	77,57	0	0	15,17	2,2	2,31	57,23	41,39	0,45	5,24	1,92	92,3	2,1
<i>Cantharis livida</i>	#1089	78,65	0	0	14,01	1,79	1,84	55,78	42,61	0,44	5,35	1,75	92,3	2,71
<i>Cantharis livida</i>	#2089	78,7	0	0	14,06	1,77	1,82	51,21	42,36	0,44	5,32	1,78	92,3	2,75
<i>Cantharis livida</i>	#3089	77,79	0	0	14,36	1,71	1,88	53,35	42,11	0,44	5,33	1,78	92,3	2,72
<i>Cantharis livida</i>	#4089	77,36	0	0	13,18	1,7	1,72	55,49	42,16	0,44	5,28	1,8	92,3	2,7
<i>Cantharis livida</i>	#5089	78,13	0	0	13,53	1,71	1,77	53,32	42,27	0,44	5,3	1,75	92,3	2,7
<i>Cantharis nigricans</i>	#0037	77,31	0	0	15,54	1,85	1,84	52,91	44,41	0,44	5,4	1,85	92,3	3,34
<i>Rhagonycha fulva</i>	#0013	74,14	0	0	19,18	1,77	1,78	54,56	40,91	0,47	4,94	1,96	0	0



Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Lage der Faltstelle	Lage der Biegungs- zone	Lage des Rand- gelenks	$\Delta\alpha$	Tat. Distanz- änderung	Theor. Distanz- änderung	Lage der Flügel- breite	halbe Flügel- fläche	rel. Breite	Strek- kung	Falt- quotient	Flügel- schlag- frequenz	Flächen- be- lastung
		[%]	[%]	[%]	[°]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[ ]	[ ]	[ ]	[Hz]	[Pa]
<b>Catopidae</b>														
<i>Catops picipes</i>	#0035	36,34	0	0	20,46	0,75	0,77	44,56	44,64	0,37	6,39	2,84	0	0
<i>Catops picipes</i>	#0036	32,33	0	0	25,49	0,7	0,73	49,7	45,48	0,4	6,29	3,59	0	0
<b>Cerambycidae</b>														
<i>Acmaeops collaris</i>	#0125	63,36	0	0	21,36	1,4	1,44	57,7	42,17	0,45	5,08	2,21	0	0
<i>Cerambyx scopoli</i>	#0126	69,3	0	0	14,85	2,99	3,16	32,39	39,16	0,38	5,69	2,04	0	0
<i>Clytus arietis</i>	#0129	69,87	0	0	11,71	1,07	1,08	53,85	43,03	0,36	6,22	1,8	0	0
<i>Gaurotes virginea</i>	#0127	62,29	0	0	12,99	1,12	1,21	40,42	40,45	0,4	5,63	1,99	0	0
<i>Lamia textor</i>	#0118	64,83	0	0	13,21	3,22	3,01	22,22	34,11	0,45	4,9	2,23	0	0
<i>Phymatodes testaceus</i>	#0041	67,06	0	0	15,38	1,98	1,95	47,88	41,44	0,37	6,21	2,08	0	0
<i>Phytoecia nigripes</i>	#0004	70,34	0	0	17,41	1,91	2,07	58,01	42,64	0,43	5,39	2,01	0	0
<i>Prionus coriarius</i>	#0130	70,51	0	0	12,51	2,72	2,79	30,27	37,19	0,5	4,39	1,37	68,6	2,93
<i>Pyrridium sanguinea</i>	#0124	61,4	0	0	14,17	1,05	1,18	52,8	41,5	0,38	5,81	2,21	0	0
<i>Rhagium bifasciatum</i>	#0005	69,51	0	0	12,24	1,69	1,64	35,19	37,43	0,42	5,07	1,86	82	0
undet,	#0154	75,27	0	0	9,59	3,91	4,03	22,96	34,31	0,45	5,06	1,56	0	0
<i>Strangalia maculata</i>	#0003	69,6	0	0	11,64	1,48	1,55	51,91	40,51	0,37	5,64	1,53	85	0
<i>Vadonia livida</i>	#0128	59,07	0	0	19,63	1,25	1,36	56	42,92	0,45	4,95	2,12	0	0
<b>Chrysomelidae</b>														
<i>Agelastica alni</i>	#0020	51,71	0	0	15,85	0,96	1,03	36,74	41,08	0,4	5,8	2,11	0	0
<i>Cassida vittata</i>	#0015	56,83	0	0	24,21	1,14	1,26	50,66	44,28	0,47	4,99	2,21	0	0
<i>Chrysomela populi</i>	#0016	51,28	0	0	12,95	1,24	1,35	28,98	38,36	0,44	5,02	2,17	0	0
<i>Cryptocephalus aureolus</i>	#0019	46,95	0	0	17,4	0,84	0,93	48,78	40,04	0,47	4,68	2,35	0	0
<i>G. cyanea</i>	#0017	51,04	0	0	15,32	0,59	0,66	54,76	42,03	0,46	5,15	1,94	0	0
<i>Altica brevicollis</i>	#0021	47,72	0	0	22,73	0,77	0,81	62,72	43,05	0,45	5,16	2,88	0	0
<i>Lilioceris merdigera</i>	#0018	52,27	0	0	18,14	1,02	1,05	45,4	43,17	0,48	4,96	2,36	0	0
<i>Oulema lichenis</i>	#0014	53,02	0	0	5,82	0,7	0,69	44,48	39,99	0,48	4,76	2,76	0	0
<b>Cleridae</b>														
<i>Trichodes alvearius</i>	#0023	74,6	0	0	13,75	1,14	1,21	59,73	48,56	0,45	5,54	1,51	81,7	8,02
<b>Coccinellidae</b>														
<i>Calvia decemguttata</i>	#0042	40,71	0	0	19,16	0,77	0,9	48,41	39,13	0,4	5,46	2,88	0	0
<i>C. quatuordecempunctata</i>	#0043	41,11	0	0	33,52	0,93	1,16	48,05	38,62	0,41	5,45	2,84	93	0
<b>Curculiononidae</b>														
<i>Otiorhynchus ligusticus</i>	#0045	35,72	0	0	15,23	1,13	1,26	28,31	39,19	0,36	6,66	3,64	0	0
<i>Phyllobius parvulus</i>	#0025	45,61	0	0	14,26	0,55	0,54	49,71	43,44	0,37	6,57	2,97	0	0

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Lage der Faltstelle	Lage der Biegungs- zone	Lage des Rand- gelenks	$\Delta\alpha$	Tat. Distanz- änderung	Theor. Distanz- änderung	Lage der Flügel- breite	halbe Flügel- fläche	rel. Breite	Strek- kung	Falt- quotient	Flügel- schlag- frequenz	Flächen- be- lastung
		[%]	[%]	[%]	[°]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[ ]	[ ]	[ ]	[Hz]	[Pa]
<b>Elateridae</b>														
<i>Megapenthes lugens</i>	#0012	85,02	0	0	15,76	1,36	1,34	59,03	46,12	0,44	5,77	1,65	0	0
<b>Histeridae</b>														
<i>B. maritimus</i>	#0136	72,77	25,01	0	17,78	0,16	0,29	27,5	36,65	0,44	5,11	2,61	0	0
<b>Hydrophilidae</b>														
<i>Anacaena globulus</i>	#0050	75,49	44,37	0	36,01	0,45	0,91	33,59	41,98	0,41	6,04	2,76	0	0
<i>Enochrus testaceus</i>	#0048	70,65	52,94	0	32,08	1,22	1,61	38,35	38,58	0,47	4,81	2,3	0	0
<i>Helochares obscurus</i>	#0047	76,88	0	56,78	24,1	0,77	0,94	42,72	40,46	0,42	5,67	1,94	0	0
<i>Hydrobius fuscipes</i>	#0049	83,82	51,11	0	32,94	1,42	2,23	40,03	37,88	0,44	5,26	2,68	0	0
<i>Hydrophilus piceus</i>	#0066	84,01	70,02	0	13,65	4,85	4,98	20,26	33,98	0,49	4,54	1,72	0	0
<i>Laccobius sinuatus</i>	#0051	60,33	48,83	0	29,49	0,76	0,8	39,64	43,89	0,43	5,59	2,68	0	0
<b>Lagriidae</b>														
<i>Lagria hirta</i>	#0053	80,49	0	0	19,02	1,24	1,44	52,01	43,36	0,51	4,5	1,82	0	0
<b>Lampyridae</b>														
<i>Lamprohiza splendidula</i>	#0009	91,97	0	0	12,46	1,22	1,16	51,9	42,72	0,5	4,73	1,41	0	0
<b>Lucanidae</b>														
<i>Dorcus parallelipedus</i>	#0028	0	43,11	54,14	22,59	2,02	2,86	43,88	39,45	0,38	6,2	2,33	0	0
<i>Lucanus cervus</i>	#0069	0	41,15	51,58	27,09	5,8	7,14	2,75	35,27	0,43	4,92	2,93	0	0
<b>Lycidae</b>														
<i>Dictyoptera aurora</i>	#0008	83,24	0	0	14,45	1,29	1,3	57,71	44,33	0,5	4,77	1,47	0	0
<b>Lymexylionidae</b>														
<i>Lymexylon navale</i>	#0030	93,08	0	0	11,43	0,76	1,01	60,47	42,85	0,34	6,64	1,57	0	0
<b>Meloidae</b>														
<i>Mylabris variabilis</i>	#0007	73,82	0	0	11,2	1,36	1,33	49,67	37,71	0,46	4,6	1,62	45	0
<b>Melyridae</b>														
<i>Dasytes areosus</i>	#0029	62,51	0	0	16,15	0,59	0,67	45,05	44,91	0,4	6,27	1,78	0	0
<b>Oedemeridae</b>														
<i>Oedemera flavipes</i>	#0055	92,5	0	0	12,8	0,91	1,02	54,52	43,19	0,42	5,27	1,65	0	0
<b>Scarabaeidae</b>														
<i>Amphimallon solstitiale</i>	#0088	0	42,41	54,2	17,26	1,97	2,47	41,73	41,74	0,4	5,94	1,97	78	16,39
<i>Aphodius fossor</i>	#0121	0	38,72	47,26	6,33	0,65	0,42	40,98	38,71	0,43	5,3	2,36	90	4,06
<i>Aphodius fimetarius</i>	#0120	79,3	33,74	41,41	29,59	0,66	1,13	36,97	39,11	0,4	5,77	3,16	78	9,69

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Lage der Falt- stelle	Lage der Biegungs- zone	Lage des Rand- gelenks	$\Delta\alpha$	Tat. Distanz- änderung	Theor. Distanz- änderung	Lage der Flügel- breite	halbe Flügel- fläche	rel. Breite	Strek- kung	Falt- quotient	Flügel- schlag- frequenz	Flächen- be- lastung
		[%]	[%]	[%]	[°]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[ ]	[ ]	[ ]	[Hz]	[Pa]
<i>Cetonia aurata</i>	#0082	0	38,29	46,2	12,16	1,28	1,6	35,92	38,16	0,37	6,18	2,22	100	22,67
<i>Copris lunaris</i>	#0131	0	33,19	39,92	22,24	2,94	3,66	53,16	39,74	0,42	5,71	2,96	0	0
<i>Geotrupes stercorarius</i>	#0010	0	41,32	55,99	18,16	1,81	2,18	34,96	37,68	0,44	4,84	1,74	80	42,95
<i>Hoplia farinosa</i>	#0122	0	33,39	43,7	22,96	1,31	1,67	53,18	42,03	0,4	5,88	2,79	81	6,32
<i>Melolontha melolontha</i>	#0057	0	43,55	54,24	18,06	2,73	3,67	56,18	42,84	0,39	6,19	2,16	60	23,19
<i>Oryctes nasicornis</i>	#0155	0	36,89	47,37	16,23	3,71	4,3	34,74	37,26	0,42	5,38	2,49	42	0
<i>Pachnoda marginata</i>	#0084	0	41,8	47,61	12,52	1,51	2,18	-2,21	32,63	0,44	5,29	2,29	0	27,18
<i>Pachnoda marginata</i>	#0085	0	42,52	47,33	14,24	1,95	2,36	-7,61	31,29	0,45	5,24	2,48	0	29,34
<i>Pachnoda marginata</i>	#0086	0	42,9	47	14,68	2,05	2,44	-3	35,12	0,45	5,22	2,35	0	31,12
<i>Pachnoda marginata</i>	#0087	0	42,26	47,58	15,62	1,67	2,58	1,6	36,65	0,41	5,78	2,19	0	32,28
<i>Phyllopertha horticola</i>	#0056	0	38,94	50,45	20,31	1,05	1,44	57,09	43,5	0,42	5,81	2,23	0	0
<i>Polyphylla fullo</i>	#0153	0	42,87	53,68	16,43	4,69	5,32	17,04	37,15	0,43	5,44	2,45	0	0
<i>Scarabaeus spec.</i>	#0068	68,49	34,29	39,55	14,35	2,74	4,38	-0,1	34,22	0,35	7,19	2,8	0	0
<i>Terica brunnea</i>	#0123	0	43,17	56,55	21,25	1,41	1,83	42,02	39,75	0,43	5,14	2,51	60	0
<i>Trichius fasciatus</i>	#0119	0	34	42,53	20,91	1,21	1,49	49,54	40,38	0,38	6,14	1,95	116	19,81
<b>Scitidae</b>														
<i>Ora texana</i>	#0058	73,84	52,53	0	25,66	1,41	1,52	53,33	44,08	0,52	4,73	2,33	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#0099	71,81	54,02	0	21,61	0,69	0,73	50,51	41,45	0,59	3,91	2,22	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#0101	71,7	54,8	0	23,17	0,77	0,93	54,03	43,09	0,53	4,33	2,53	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#0103	70,27	51,72	0	30,35	1,13	1,34	54,32	43,47	0,54	4,43	2,99	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#0104	71,08	54,34	0	29,49	0,98	1,14	54,75	46,21	0,54	4,49	2,39	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#0105	70,32	54,73	0	23,99	0,71	0,91	52,41	43,73	0,54	4,38	2,35	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#0106	72,24	58,97	0	24,92	1	1,11	54,23	43,34	0,54	4,34	2,47	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#1106	71,74	57,33	0	24,81	0,96	1,12	56,86	43,87	0,53	4,46	2,42	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#2106	72,38	57,29	0	25,01	0,97	1,13	52,47	43,84	0,53	4,43	2,44	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#3106	72,22	57,3	0	25,9	0,99	1,17	52,24	43,66	0,53	4,4	2,47	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#4106	73,01	57,53	0	23,67	0,95	1,06	54,44	43,54	0,53	4,39	2,42	0	0
<i>Scirtes tibialis</i>	#5106	73,28	57,56	0	23,67	0,96	1,07	56,89	43,95	0,53	4,45	2,47	0	0
<b>Scolytiidae</b>														
<i>Ips typographus</i>	#0032	26,77	0	0	5,61	0,27	0,18	55,38	46,95	0,3	7,86	3,69	0	0
<i>Taphrorhynchus villifrons</i>	#0059	30,35	0	0	9,18	0,22	0,23	52,83	46,51	0,35	7,07	4,39	0	0
<b>Silphidae</b>														
<i>Necrodes spec.</i>	#0071	68,7	36,28	0	6,22	0,77	0,79	32,45	37,15	0,42	5,84	3,92	70	0
<b>Sphaeridae</b>														
<i>S. bipustulatum</i>	#0061	68,39	43,13	0	14,44	1,02	0,58	38,49	38,45	0,41	5,62	2,78	0	0

Tab. 3.2. Fortsetzung.

Unterordnung Familie Art	Prä- paratnr.	Lage der Falt- stelle	Lage der Biegungs- zone	Lage des Rand- gelenks	$\Delta\alpha$	Tat. Distanz- änderung	Theor. Distanz- änderung	Lage der Flügel- breite	halbe Flügel- fläche	rel. Breite	Strek- kung	Falt- quotient	Flügel- schlag- frequenz	Flächen- be- lastung
		[%]	[%]	[%]	[°]	[mm]	[mm]	[%]	[%]	[ ]	[ ]	[ ]	[Hz]	[Pa]
<b>Staphylinidae</b>														
<i>Ocypus olens</i>	#0064	61,97	21,17	0	5,9	1,05	0,31	41,84	39,52	0,43	5,43	4,6	0	0
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0132	39,77	19,49	0	8,28	0,51	0,19	39,83	42,07	0,44	5,44	4,36	0	0
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0146	56,8	19,87	0	13,93	0,51	0,3	43,89	41,52	0,43	5,64	4,58	0	0
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0147	55,91	20,66	0	7,43	0,46	0,18	44,94	42,74	0,43	5,78	4,55	0	0
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0148	64,93	20,37	0	11,61	0,55	0,27	44,97	42,67	0,46	5,47	4,53	0	0
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0149	39,5	19,57	0	11,71	0,47	0,26	39,49	41,8	0,44	5,51	4,48	0	0
<i>Quedius mesomelinus</i>	#0150	42,97	21,31	0	14,17	0,45	0,33	44,64	40,22	0,45	5,52	4,43	0	0
<b>Tenebrionidae</b>														
<i>Tenebrio molitor</i>	#0034	81,68	0	0	6,65	0,82	0,86	41,74	34,76	0,45	4,76	1,3	60	12,16
<i>Tenebrio molitor</i>	#0077	81,48	0	0	10,21	1,13	1,18	36,57	36,52	0,46	4,51	1,57	60	13,32
<i>Tenebrio molitor</i>	#0079	80,92	0	0	12,13	1,36	1,38	34,6	35,06	0,49	4,33	1,58	60	13,34
<i>Tenebrio molitor</i>	#0108	78,95	0	0	15,47	1,58	1,75	37,29	34,85	0,5	4,22	1,72	60	13,27
<i>Tenebrio molitor</i>	#0110	83,11	0	0	14,5	1,32	1,63	37,54	35,13	0,49	4,26	1,52	60	13,95
<i>Tenebrio molitor</i>	#0111	82,51	0	0	9,72	1,2	1,27	35,77	33,38	0,46	4,5	1,46	60	11,27
<i>Tribolium castaneum</i>	#0094	77,44	0	0	23,69	0,59	0,65	45,99	39,74	0,45	4,88	2,45	0	0
<i>Tribolium castaneum</i>	#0095	76,64	0	0	24,17	0,64	0,69	51,34	40,35	0,44	5,24	2,05	0	0
<i>Tribolium castaneum</i>	#0096	73,65	0	0	21,32	0,55	0,6	41,83	39,61	0,45	5,03	2,03	0	0
<i>Tribolium castaneum</i>	#0097	72,69	0	0	24,24	0,68	0,71	42,72	40,54	0,44	5,28	2,28	0	0
<i>Tribolium castaneum</i>	#0098	81,2	0	0	23,22	0,66	0,68	49,2	40,32	0,46	5,15	1,96	0	0
<i>Zophobas rugipes</i>	#0033	79,2	0	0	15,74	2,91	3,21	35,17	35,26	0,49	4,42	1,72	52	16,42
<i>Zophobas rugipes</i>	#0112	77,8	0	0	13,11	2,72	2,7	31,17	31,1	0,44	4,55	1,58	52	16,78
<i>Zophobas rugipes</i>	#0113	80,74	0	0	15,49	2,93	3,16	32,32	32,28	0,46	4,32	1,72	52	16,34
<i>Zophobas rugipes</i>	#0114	79,51	0	0	11,69	2,49	2,47	30,89	35,62	0,47	4,65	1,46	52	16,7
<i>Zophobas rugipes</i>	#0115	77,53	0	0	12,76	2,3	2,59	29,58	31,96	0,47	4,47	1,72	52	16,5
<i>Zophobas rugipes</i>	#0116	78,69	0	0	12,7	2,77	2,77	35,44	30,37	0,47	4,32	1,73	52	14,6
<i>Zophobas rugipes</i>	#0117	79,46	0	0	10,57	2,26	2,27	7,81	30,43	0,45	4,33	1,66	52	15,15

Tab. 3.5. Die Regressionsgleichungen, Korrelationskoeffizienten (R) und Standardabweichungen (Stdv) der bivariaten Vergleiche.

	Gesamt	Ceram- bycidae	Chryso- melidae	Dytiscidae	Hydro- philidae	Scara- baeidae
<b>Flügelänge / Spitzenfeldanteil</b>						
Gleichung	37,69-0,15x	29,48-0,53x	40,58-0,24x	40,13-0,61x	46,84-1,01x	50,27-0,16x
R	-0,09	-0,77	-0,18	-0,67	-0,88	-0,32
Stdv	1,48	0,88	1,12	1,73	2,22	1,51
<b>Flügelänge / Analfeldanteil</b>						
Gleichung	8,74+0,22x	10,28+0,38x	10,03-0,01x	12,49+0,23x	5,35+0,31x	5,46+0,17x
R	0,41	0,82	-0,01	0,62	0,96	0,63
Stdv	0,41	0,54	0,86	0,75	0,35	0,65
<b>Flügelänge / relative Spitzenfeldbreite</b>						
Gleichung	0,86+0x	0,89-0,01x	1,04-0,02x	0,94-0,01x	0,95-0,01x	1,+0x
R	-0,08	-0,85	-0,72	-0,89	-0,86	-0,6
Stdv	0,01	0,01	0,02	0,01	0,02	0,01
<b>Flügelänge / relative RA-länge</b>						
Gleichung	61,07+0,02x	60,81+0,38x	50,86-0,16x	66,58+0,62x	52,51+0,58x	49,12-0,07x
R	0,01	0,65	-0,14	0,61	0,59	-0,15
Stdv	1,49	0,9	0,91	2,02	3,19	1,42
<b>Flügelänge / relative MP-länge</b>						
Gleichung	52,52+0,01x	62,33+0,35x	51,63-0,05x	47,07+0,31x	45,04+0,75x	41,67+0,06x
R	0	0,56	-0,04	0,44	0,91	0,13
Stdv	1,33	1,04	1,08	1,62	1,39	1,37
<b>Flügelänge / Öffnungswinkel</b>						
Gleichung	19,85-0,18x	17,59-0,25x	18,09-0,25x	24,88-0,44x	34,01-0,63x	20,98-0,14x
R	-0,24	-0,56	-0,11	-0,78	-0,84	-0,33
Stdv	0,60	0,74	1,89	0,87	1,62	1,25
<b>Flügelänge / Lage der max. Breite</b>						
Gleichung	52,75-1,13x	62,22-1,46x	67,98-3,37x	46,07-1,67x	42,2-0,68x	55,98-0,93x
R	-0,62	-0,84	-0,81	-0,84	-0,9	-0,65
Stdv	1,19	1,9	2,01	2,74	1,31	3,43
<b>Flügelänge / halbe Flügelfläche</b>						
Gleichung	42,37-0,26x	44,31-0,35x	44,48-0,47x	38,66-0,4x	42,05-0,27x	41,91-0,13x
R	-0,54	-0,86	-0,59	-0,89	-0,85	-0,64
Stdv	0,34	0,42	0,53	0,52	0,67	0,49
<b>Flügelänge / relative Flügelbreite</b>						
Gleichung	0,45+0x	0,39+0x	0,49-0,01x	0,57+0x	0,42+0x	0,42+0x
R	-0,11	0,37	-0,5	-0,57	0,78	-0,36
Stdv	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<b>Flügelänge / Streckung</b>						
Gleichung	5,16+0,01x	5,72-0,03x	4,89+0,03x	3,81+0,03x	5,69-0,04x	5,38+0,02x
R	0,08	-0,37	0,2	0,64	-0,75	0,44
Stdv	0,08	0,13	0,11	0,09	0,14	0,12
<b>Flügelänge / Faltquotient</b>						
Gleichung	2,46-0,01x	2,13-0,02x	2,73-0,06x	2,9-0,03x	2,61-0,03x	2,29+0,01x
R	-0,07	-0,43	-0,47	-0,53	-0,69	0,17
Stdv	0,07	0,07	0,09	0,12	0,12	0,1

Tab. 3.5. Fortsetzung.

	Gesamt	Ceram- bycidae	Chryso- melidae	Dytiscidae	Hydro- philidae	Scara- baeidae
<b>Flügelänge / Flügelschlagfrequenz</b>						
Gleichung	96,23-1,48x					102,53-1,5x
R	-0,56	keine Angaben	keine Angaben	keine Angaben	keine Angaben	-0,6
Stdv	3,12					5,09
<b>Flügelänge / Flächenbelastung</b>						
Gleichung	-1,1+1,04x					1,36+1,2x
R	0,54	keine Angaben	keine Angaben	keine Angaben	keine Angaben	0,57
Stdv	2,15					3,25
<b>Faltquotient / Spitzenfeldanteil</b>						
Gleichung	-8,33+18,48x	-5,05+14,39x	26,37+5,41x	-4,52+14,66x	-21,97+25,24x	24,97+9,17x
R	0,83	0,78	0,5	0,93	0,89	0,57
Stdv	0,83	0,87	0,98	0,87	2,15	1,3
<b>Faltquotient / Streckung</b>						
Gleichung	4,8+0,18x	4,44+0,49x	5,94-0,37x	5,2-0,4x	3,49+0,78x	5,06+0,3x
R	0,16	0,26	-0,35	-0,5	0,61	0,21
Stdv	0,08	0,14	0,11	0,1	0,17	0,13
<b>Faltquotient / Öffnungswinkel</b>						
Gleichung	13,84+1,66x	-0,34+7,64x	19,22-1,14x	-1,21+8,16x	11,00+16,63x	4,77+5,57x
R	0,18	0,64	-0,06	0,85	0,89	0,42
Stdv	0,61	0,69	1,89	0,73	1,34	1,21

# Lebenslauf von Fabian Haas

	Haas, Fabian
Geboren am 03. August 1967	in Heilbronn-Sontheim
1974 bis 1979	Besuch der Grundschule in Heilbronn-Böckingen
1979 bis 1987	Besuch des Robert-Mayer-Gymnasiums in Heilbronn
1987	Abitur
1987 bis 1989	Militärdienst
1989 bis 1995	Studium der Biologie an der Eberhard-Karls-Universität, Tübingen
1993 bis 1994	Studium der Biologie an der University of Exeter, Großbritannien
1994	Master of Philosophy Abschluß mit einer Arbeit über „Geometry and Mechanics of Hind wing folding in Dermaptera and Coleoptera“
1995	Diplomabschluß mit einer Arbeit über die „Phylogenie der Forficulina“
1995 bis 1998	Promotionsstudium an der Friedrich-Schiller-Universität, Jena
1998	Promotion mit einer Arbeit über „Die Geometrie, Mechanik und Evolution der Flügelfaltung bei den Coleoptera

## Selbständigkeitserklärung

Ich erkläre, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig und unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Literatur angefertigt habe.

Jena, den \_\_\_\_\_

## Erklärung zur Bewerbung

Ich erkläre, daß ich mich mit der vorliegenden Arbeit an keiner anderen Hochschule um den akademischen Grad Dr. rer. nat. beworben habe und daß ich weder früher noch gegenwärtig die Eröffnung eines Verfahrens zum Erwerb des oben genannten Grades an einer anderen Hochschule beantragt habe.

Jena, den \_\_\_\_\_