

## **Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kopulation von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera, Staphylinidae)**

**Klaus Peschke\***

Zoologisches Institut (I) der Universität Würzburg,  
Röntgenring 10, D-8700 Würzburg, Bundesrepublik Deutschland

### **Functional and Morphological Investigations of the Copulation of *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera, Staphylinidae)**

**Summary.** The mating behaviour of *A. curtula* is described: Males approaching a female protrude their genitalia with inflected abdomen, and “walk” or “glide” with their parameres on the female abdomen to its end. After tight coupling the pair forms the typical face-to-end position of Aleocharinae.

Functional and morphological investigations of the abdomen and the external genitalia of both sexes are reported: The mobility of the abdomen and the male genitalia is explained by the muscular system. Articulation and muscles of the parameres are responsible for their function as claspers and “walking”-organs. Coupling of the pairs is effected by attaching the hook of the aedeagus under a sclerite of the female genital chamber, hooking toothed plates into pits of the genital chamber, and by spines on the endophallus diverticles. The correct position of male organs in the genital chamber is mainly determined by the mechanism of protruding the endophallus. A virga is introduced into the Ductus receptaculi as a guide rail for the tube of the spermatophore.

**Zusammenfassung.** Der Kopulationsablauf bei *A. curtula* wird beschrieben: Die Männchen stülpen bei Annäherung an ein Weibchen die Genitalorgane bei weit über den Kopf gebogenem Abdomen aus, „schreiten“ oder rutschen mit den Parameren am weiblichen Abdomen zu dessen Ende und nehmen nach fester Kopplung die für die Aleocharinae typische face-to-end-Stellung ein.

Abdomen und äußere Genitalorgane beider Geschlechter werden unter vorwiegend funktionsmorphologischem Aspekt beschrieben. Die Beweglichkeit des

\* Herrn Prof. Dr. D. Fuldner und Herrn Dr. M. Achtelig danke ich für wertvolle Anregungen und Diskussionsbeiträge

Abdomens und der Genitalorgane wird durch den Muskelverlauf erklärt. Gliederung und Muskulatur der Parameren ermöglichen deren Funktion als Klammer- und Schreitorgane bei der Kontaktorientierung. Die Koppelung der Partner erfolgt durch Einrasten des Aedeagushakens unter das Genitalkammersklerit, Einrasten der Zahnplatten in die Genitalkammergruben und durch Widerhaken auf den ballonartigen Endophallusdivertikeln. Die lagegerechte Fixierung ist hauptsächlich durch den Ausrollmechanismus des Endophallus bestimmt. Die Virga wird als Leitstruktur für den Spermatophorenschlauch in den Ductus receptaculi eingeführt.

## A. Einleitung

Über das Kopulationsverhalten der Staphylinidae ist bisher wenig bekannt. Es liegen zwar einige Verhaltensbeobachtungen vor (Zusammenfassung bei Voris, 1934; Balduf, 1935; Blum, 1976; Peschke, 1976), aber funktionsmorphologische Untersuchungen fehlen. Die anatomischen Angaben von Weber (1911) und die korrekturbedürftigen funktionellen Befunde von Kemner (1926) an *A. curtula* reichen zum Verständnis des Kopulationsablaufes dieses als Labortier gut geeigneten Staphyliniden nicht aus.

Die Skelettmorphologie der männlichen Genitalorgane der Aleocharinae wurde vielfach für taxonomische Zwecke herangezogen, bei der Gattung *Aleochara* fast nur Merkmale des Ectophallus (Palm, 1946; Strand u. Vik, 1968; Likovsky, 1974). Bei einigen Aleocharinen wurden auch Endophallusbildungen beschrieben (z.B. *Atheta*: Brundin, 1940, 1942). Eine detaillierte Untersuchung über die Funktion dieser Strukturen bei der Koppelung der Partner fehlt allerdings, da nur trockenes Tiermaterial bearbeitet wurde. Einige wenige Hinweise über die Muskulatur der männlichen Genitalorgane von Staphyliniden geben Muir (1919) und Brundin (1940). Das Abdomenende des Weibchens von *Creophilus* wurde von Bils (1976) untersucht. Die prägenitale Abdominalmuskulatur der Staphyliniden wird ausführlich von Blum (1976) beschrieben.

In der vorliegenden, vorwiegend funktionsmorphologisch ausgerichteten Arbeit konnten vergleichend-morphologische Aspekte nur untergeordnete Beachtung finden, da vergleichbare Untersuchungen bei anderen Staphyliniden ausstehen. Als nomenklatorische Grundlage dienten für die männlichen Genitalorgane die Arbeiten von Snodgrass (1957) und Hieke (1966), für die weiblichen Genitalien die von Heberdey (1931), Snodgrass (1935), Mickoleit (1973) und Bils (1976). Abweichende Bezeichnungen siehe jeweils die Fußnoten und das Glossary von Tuxen (1970).

## B. Material und Methoden

*A. curtula* stammte aus Laborzuchten (Fuldner, 1968), die alljährlich durch Tiere aus Wildpopulationen der Umgebung von Würzburg aufgefrischt wurden. Das Kopulationsverhalten wurde an Käfern beobachtet, die 14 d nach Schlupf einzeln gehalten worden sind (Peschke, 1976).

Die Käfer wurden in Duboscq-Brasil (Romeis, 1968, § 307) fixiert und aufbewahrt. Die Sektion der in Paraffin eingeschmolzenen Tiere erfolgte in 70%-igem Isopropanol. Die Ausstülpung der männlichen Genitalorgane war durch Druck auf das

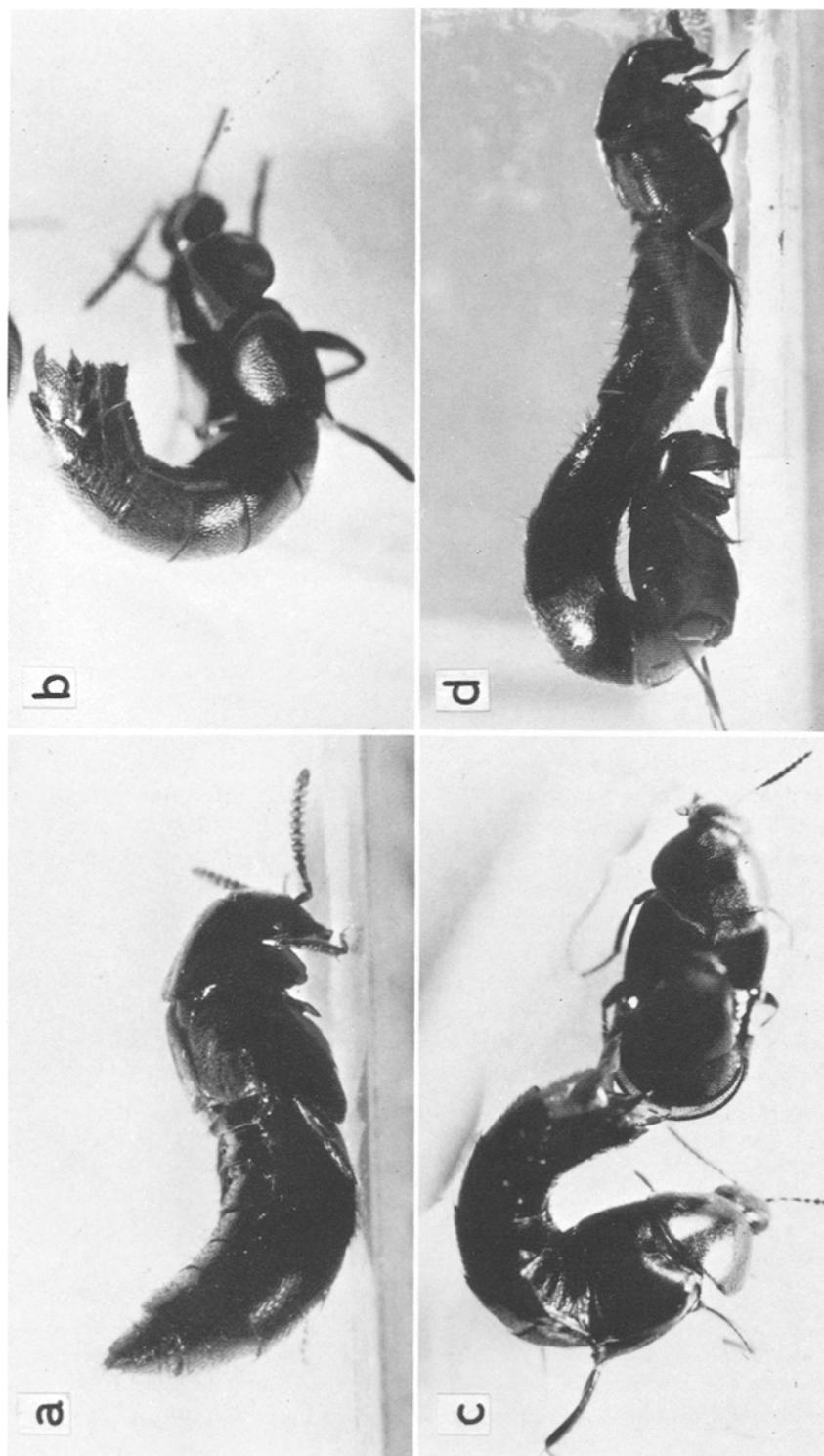


Abb. 1 a—d. Kopulationsverhalten von *A. curtula*. a Ruhestellung, b Greifreaktion des Männchens, c Kontaktorientierung am weiblichen Abdomen, d Kopplung der Partner

Abdomen lebender Käfer herbeizuführen. Der Endophallus konnte dann durch Druck auf den Aedeagus-Bulbus ausgestülpt werden. Zur Untersuchung der Koppelung wurden Pärchen mit 100%-igem Isopropanol überschüttet. Schnittserien (7–10  $\mu$ ) wurden mit der Methylmetacrylat-Methode erhalten, es wurde die Trichromfärbung nach Goldner verwendet (Romeis, 1968, § 1540). Einige Histoplast-Übersichtspräparate wurden mit Hämalaun-Eosin gefärbt (Romeis, 1968, § 703).

## C. Ergebnisse

### I. BESCHREIBUNG DES VERHALTENSABLAUFES

Das erst im engsten Nahbereich sexuell erregte Männchen biegt bei Annäherung an ein Weibchen sein schon in Ruhestellung (Abb. 1a) leicht nach oben gekrümmtes Abdomen weit nach vorn über den Kopf (Abb. 1b). Sternit und Tergit des VIII. Abdominalsegmentes werden auseinandergeklappt und das Genitalsegment mit dem Genitalapparat ausgestülpt. Davon sind in dieser Position die Spitze des Aedeagus und die zangenartigen Parameren zu erkennen. Die Abdomenspitze ist dabei auf den Hinterleib des Weibchens gerichtet. Diese Verhaltensweise wird als Greifreaktion bezeichnet.

Aus dieser Körperhaltung heraus kann das Männchen mit den Parameren die Abdomenspitze oder den dorsal erhabenen Seitenrand des weiblichen Hinterleibes fassen (Abb. 1c). Das Männchen kann sein Abdomen in der Längsachse verdrillen und die Genitalorgane so drehen, daß die eine Paramere an der erhabenen Seitenkante einhakt, die andere sich eng an die Sternite des weiblichen Abdomens anschmiegt. Unter alternierenden Bewegungen der Parameren („Schreiten“ oder „Hangeln“), gelegentlich auch durch einfaches Entlangrutschen am weiblichen Hinterleib, führt das Männchen seine Genitalorgane zur Abdomenspitze der Partnerin. Nachdem die äußeren Genitalorgane des Männchen eingeführt sind, umschließen die männlichen Sklerite des VIII. Abdominalsegmentes die des Weibchens, so daß der Genitalkomplex beider Geschlechter vollständig verborgen ist.

Kemner (1926) bezeichnete die face-to-end-Kopulationsstellung von *A. curtula* als „Liebestandem“. Am Weibchen hängt das extrem gekrümmte Männchen, dessen Kopf sich unter den gekoppelten Abdomenenden befindet (Abb. 1d). Die Partner können unter Beibehaltung dieser Kopulationsstellung umherlaufen (Kopulationsdauer ca. 30 min).

### II. MORPHOLOGIE DES ABDOMENS UND DER GENITALORGANE

#### 1. Abdomen (Segmente I–VII)

##### a) Skelett

Das I. Abdominaltergit ist in den Thoraxbereich einbezogen und mit dem Metanotum verschmolzen. Die stark verkürzten Elytren bedecken nur die vordere Hälfte des II.

Abdomen: Tergites I. und II. Sternit sind reduziert. Das erste sichtbare Sternit entspricht morphologisch dem III (Weber, 1911; Blackwelder, 1936). Vom II. Sternit sind Antecosta-Reste als Muskelansatzstellen in der Membran zum Thorax erhalten. VIII. Tergit und Sternit bilden äußerlich das Abdomenende, dazwischen eingezogen liegt das Genitalsegment (IX). Die cranial gelegenen Tergite sind im Vergleich zu den entsprechenden Sterniten verkürzt. Die sehr flachen Tergite sind mit den stark gewölbten Sterniten in den Segmenten III–VII durch jederseits zwei Laterotergite<sup>1</sup> verbunden. Diese bilden den erhabenen Seitenrand des Abdomens.

b) Muskulatur (Abb. 2)

Die Muskeln der Abdomenbasis blieben unberücksichtigt. Die Muskulatur der Segmente VIII und IX wird erst mit den Genitalorganen besprochen, da sie im Zusammenhang mit deren Funktion stark abgeändert ist.

*Tergalmuskulatur*

M 1 O: Mitte der Antecosta des cranialen Tergites; I: laterale Spitze der Antecosta des caudalen Tergites; extern zu M 2, Kreuzverlauf.

M 2 O: laterale Spitze der Antecosta des cranialen Tergites; I: Mitte der Antecosta des caudalen Tergites; intern zu M 1, Kreuzverlauf.

VI. Segment: Ansätze durch tergales Drüsenreservoir nach außen gerückt, einige Fasern inserieren an der medianen Einbuchtung der Reservoirwand.

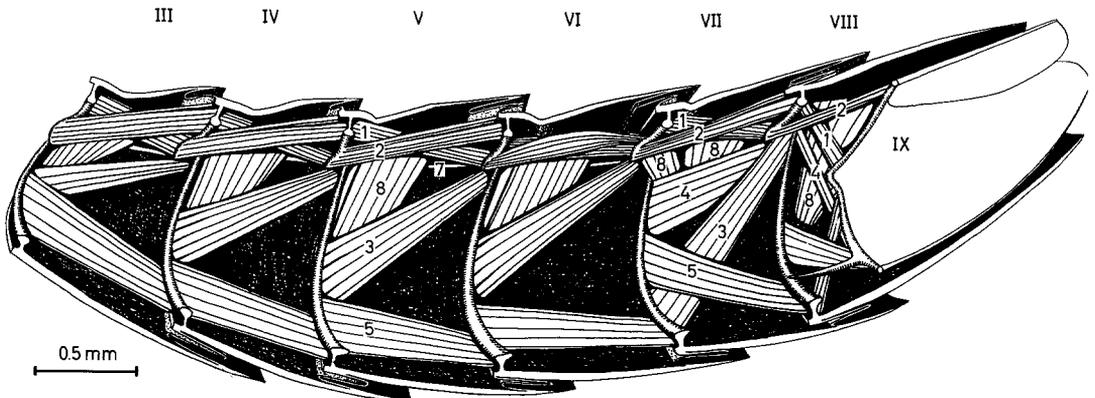


Abb. 2. Abdominalmuskulatur des Männchens von *A. curtula*, rechte Körperseite von innen gesehen. Muskeln der Abdomenbasis und des Genitalsegmentes weggelassen

<sup>1</sup> Laterotergit (Snodgrass, 1935), Paratergite (Snodgrass, 1931; Blackwelder, 1936), Pleurite, laterales Epimerit und medianes Epitergit (Weber, 1911)

*Sternalmuskulatur*

- M 3 O: ventrolateral auf der sternalen Antecosta; I: Außenecke des caudalen Sternites; starker, schräg verlaufender Muskel, im VII. Segment M 5 überkreuzend (extern).
- M 4 nur im VII. Segment; O: lateral auf der Antecosta des VII. Sternites; I: Intersegmentalmembran zwischen VII. und VIII. Sternit.
- M 5 O: Antecosta des cranialen Sternites; I: Antecosta des caudalen Sternites; breiter Muskel medial zu M 3, im VII. Segment diesen überkreuzend.

*Tergosternalmuskulatur*

- M 7 O: dorsolateral auf der Antecosta des cranialen Sternites; I: craniale äußere Spitze des Tergites des caudalen Segmentes; sehr dünner, intersegmentaler Muskel, nicht bei allen Individuen aufzufinden, nur in Segmenten III–VI.
- M 8 O: lateraler Tergitrand; I: sternale Antecosta; schräg verlaufender, starker Muskel, craniales Bündel abgeteilt, im VII. Segment verstärkt.

*2. Äußere Genitalorgane des Weibchens*

## a) Genitalsegment, Genitalkammer und Geschlechtsausführwege (Abb. 3 und 4)

Das IX. Segment des Weibchens von *A. curtula* besteht dorsal aus einem zur Basis verschmälerten Tergit (IX. T). Seitlich des Tergites und dieses überlappend setzen die Lateralsklerite (L.Skl.) an, die ventrad umgeschlagen sind und in einer geraden Linie zusammenstoßen. Die mediocaudalen Ecken sind rechtwinklig abgeschnitten und mit feinen Borsten besetzt. Lateral ist jederseits ein kleiner plattenförmiger Fortsatz mit stärkeren Borsten abgesetzt. Die Basis des Genitalsegmentes besteht aus einem durchlaufenden Antecosta-Ring (Ac), der ventral offen ist.

Durch Druck auf das Abdomen kann das Genitalsegment künstlich vorgestülpt werden. Dabei weichen die Lateralsklerite ventral auseinander, so daß die dazwischen eingefaltete Genitalkammer (GC) sichtbar wird. Median liegt das Genitalkammersklerit (GC.Skl), eine dreieckige, sklerotisierte Ausfaltung der Körperwand mit nach hinten weisender, hakenförmig dorsad gekrümmter Spitze. Cranial dieses Sklerites liegen beidseitig die Genitalkammergruben (GC.G), längliche Vertiefungen der Körperwand. Weiter vorn erkennt man median ein schwach sklerotisiertes Plättchen, an dessen Hinterwand die feine, quer-schlitzförmige Öffnung des Ductus receptaculi (D. r.) zu sondieren ist. Bei Ausübung stärkeren Druckes wird weiter vorn ein breiter Wulst mit der Mündung der Vagina (Vag) hervorgepreßt. Im histologischen Präparat findet man die Vagina und den Ductus receptaculi in einem stark verflochtenen Muskelkomplex (M (Vag.-D.r.)) eingeschlossen. Ihre Mündungen liegen dicht zusammen und sind durch 2 segelartige Falten getrennt. Nur bei künstlichem Vorstülpen und bei Kopplung der Partner weichen diese Mündungen auseinander.

Um Ductus und Vagina liegt jederseits eine ins Körperinnere eingestülpte, blattartige Duplikatur der Genitalkammerwand (Genitalkammertasche, GC.Tsch), die sich median in die Genitalkammer öffnet.

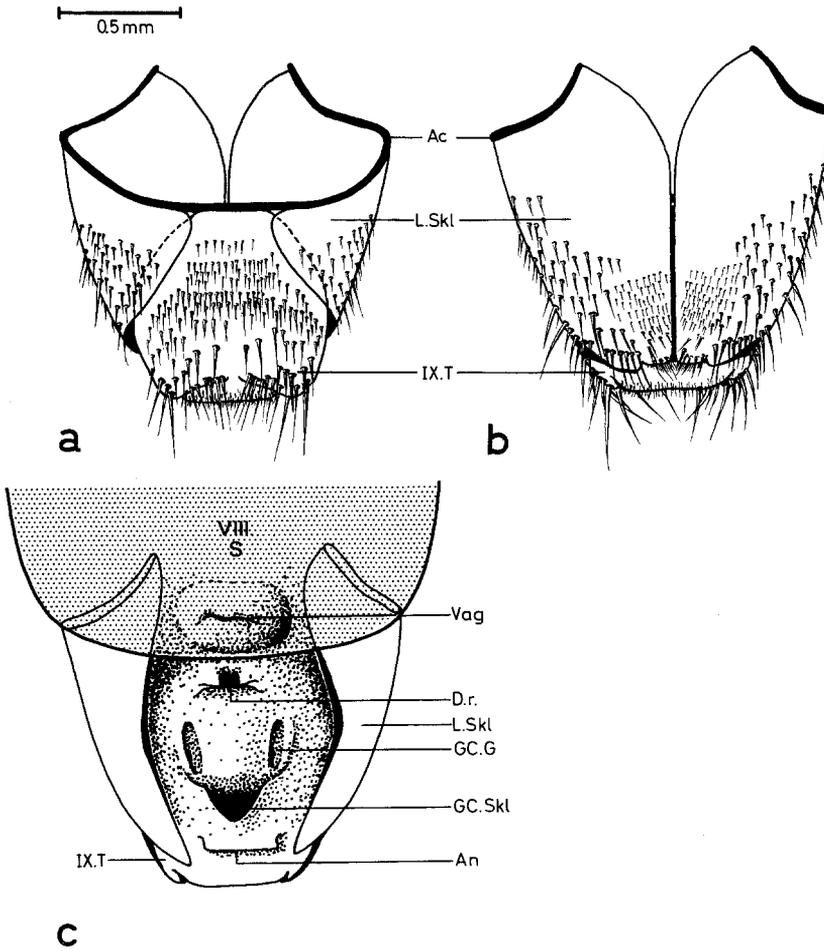


Abb. 3 a–c. Genitalsegment des Weibchens von *A. curtula*. a Skelettelemente dorsal. b Skelettelemente ventral. c Einblick von ventral in die Genitalkammer (künstlich hervorgepreßt)

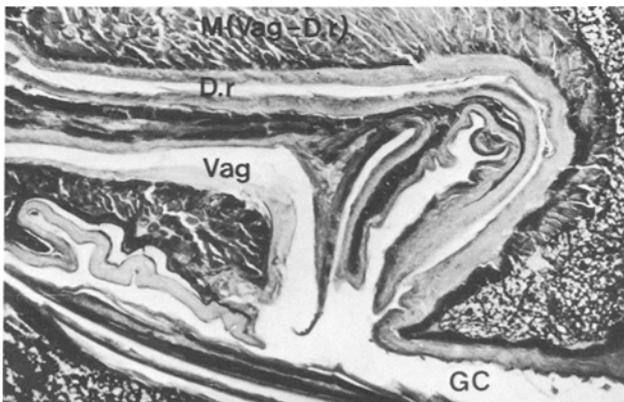


Abb. 4. Genitalsegment des Weibchens von *A. curtula*, Sagittalschnitt im Bereich der Mündungen der Geschlechtsausführewege (Vergr. 170-fach)

Am caudalen Ende der Genitalkammer befindet sich direkt unterhalb des IX. Tergites eine Einfaltung, deren dorsales (X.T) und ventrales Blatt sklerotisiert sind. Der Anus (An) durchbricht das ventrale Blatt, dessen caudales Ende mit feinen Borsten besetzt ist. Ventral des Anus liegen einige nicht sklerotisierte Falten mit Muskelansätzen (Bereich des X.S).

## b) Muskulatur

### *Segment VIII:*

#### *Tergalmuskulatur*

M 1, M 2 wie Prägenitalsegmente; I (M 1): lateral am Antecosta-Ring IX.

#### *Sternalmuskulatur*

M 3, M 4 fehlen.

M 5 wie VII. Segment; I: mediane Ecke des Antecosta-Ringes IX; schräg nach innen verlaufend.

M 6 O: Antecosta des VIII. Sternites; I: Vagina im Bereich der segelartigen Falten der Genitalkammer; proximal parallel zu M 5, distal innerhalb des Vagina-Ductus-Muskelkomplexes zwischen Vagina und Ductus receptaculi längs verlaufend.

#### *Tergosternalmuskulatur*

M 8 wie Prägenitalsegmente; breiter, dreiteiliger Muskelfächer.

### *Segment IX (Genitalsegment):*

#### *Tergalmuskulatur*

M 9 O: dorsomedian auf dem Antecosta-Ring IX; I: X. Tergit; dünner paramedianer Muskel.

M 10 O: lateral auf dem Antecosta-Ring IX; I: Seitenkante des X. Tergites; breiter, flacher Muskelfächer.

#### *Intersegmentale Tergosternalmuskulatur*

M 11 O: Antecosta-Ring IX, lateral von M 9; I: Falte der caudalen Genitalkammerwand ventral des Anus (X.S).

M 12 O: ventrolateral auf dem Antecosta-Ring IX; I: X. Tergit, lateral von M 9; Muskel aus 1 Faser, intern zu M 14, extern zu M 15, M 16.

*Sternalmuskulatur*

M 13 O: Vagina laterocaudal, innerhalb des Vagina-Ductus-Muskelkomplexes; I: caudale Falte der Genitalkammerwand (X.S); sehr dünner Muskel.

*Tergogonocoxalmuskulatur*

M 14 O: dorsaler, cranialer Winkel des Lateralsklerites; I: ventrale Innenfläche des Lateralsklerites; starker Dorsoventralmuskel.

M 15 O: Innenfläche des lateralen Vorsprunges des Lateralsklerites; I: Genitalkammertasche; starker transversal verlaufender Muskel.

M 16 O: caudal von M 15 am Lateralsklerit; I: cuticulares Röhrchen vor den Genitalkammertaschen (Drüsenausführgang); dünner Muskel zwischen M 12 und M 13.

*Vagina-Ductus-Muskelkomplex*

M 17 O: ventrale Innenfläche des Lateralsklerites; I: Seitenwand der Genitalkammertasche ventral von M 15; lockerer Fächer.

M 18 O—I: ventrale Ecken der Lateralsklerite; dünner Transversal(?) -Muskel ventral der Vagina, median ziehen dünne, sehnenartige Lamellen zum cranialen Rand der Genitalkammertasche (I?).

M 19 O—I: dorsale Flügel der Genitalkammertasche; median verflochtene Fasern dorsal des Ductus receptaculi.

M 20 O: Innenfläche der Genitalkammertaschen; I: Ductus receptaculi dorsolateral; verflochtene Fasern, umgreifen den Ductus.

M 21 O: Vagina ventral; I: Ductus receptaculi dorsal; ventrale und dorsale Überkreuzung.

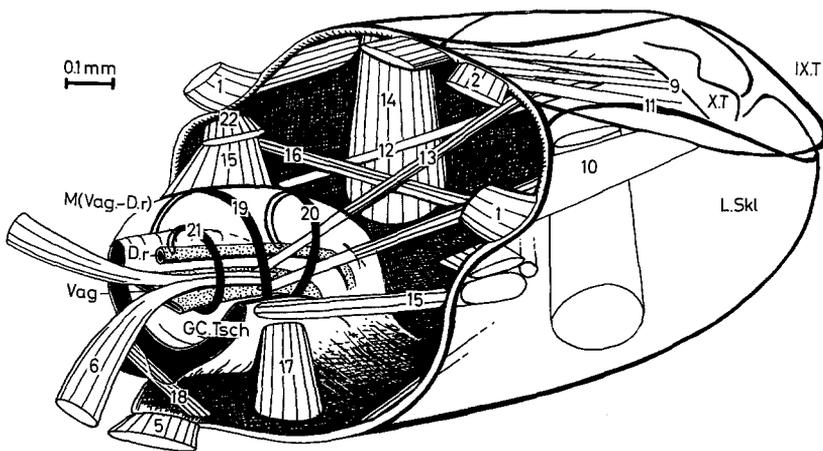


Abb. 5. Muskulatur des Genitalsegmentes des Weibchens von *A. curtula*, Einblick schräg von vorne oben. Vagina-Ductus-Muskelkomplex schematisch (durchsichtig, vorderes Viertel abgeschnitten, M 19–21 durch einzelne Fasern repräsentiert)

*Enddarm- und Analmuskulatur*

M 22 O: Lateralsklerit dorsal von M 15; I: Enddarm; flügelartig; weitere kleine Muskeln nicht berücksichtigt.

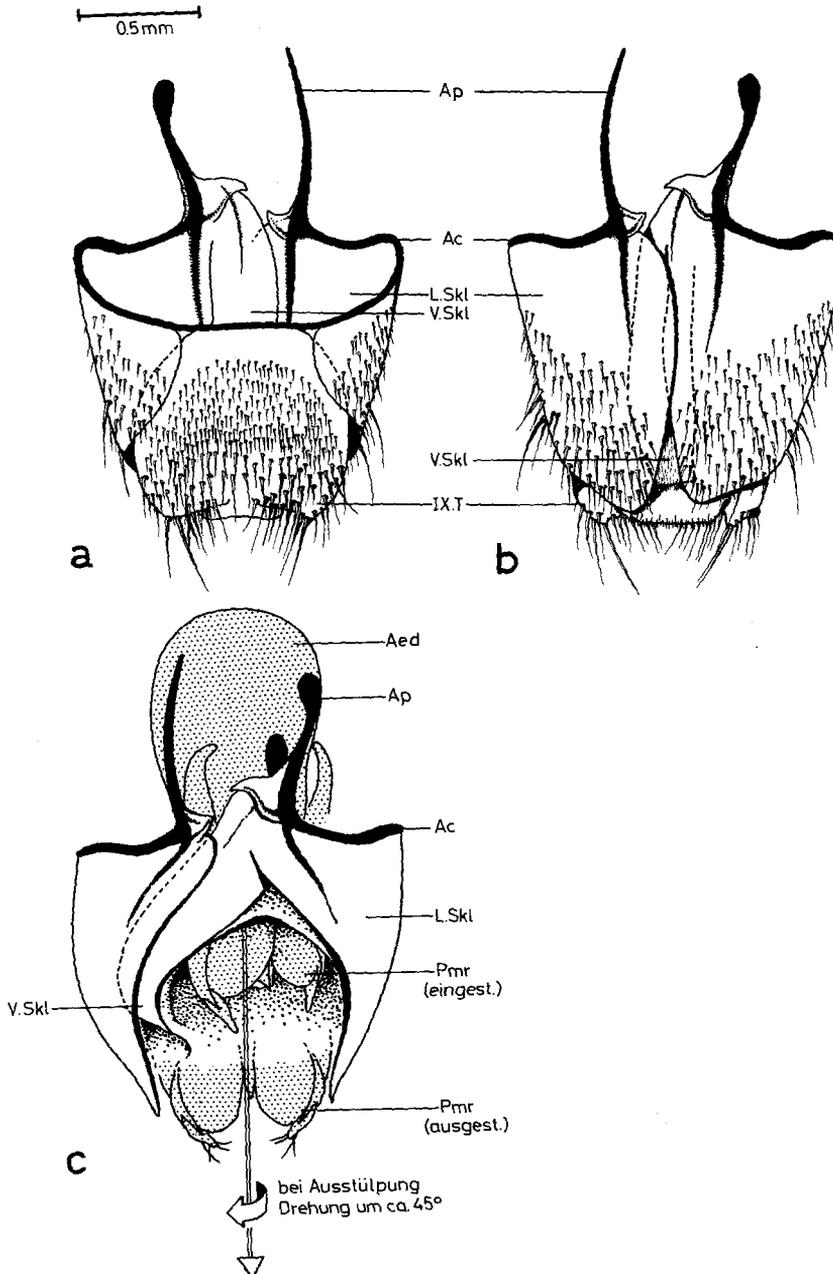


Abb. 6 a—c. Genitalsegment des Männchens von *A. curtula*. a Skelettelemente dorsal. b Skelettelemente ventral. c Ausstülpung der Genitalorgane

3. Äußere Genitalorgane des Männchens

a) Genitalsegment (Abb. 6)

Die dorsale Ansicht des männlichen Genitalsegmentes von *A. curtula* zeigt gleich der des Weibchens ein IX. Tergit und laterale, ventrad zur Mitte umgeschlagene Platten, die Lateralsklerite. Auch ist ein durchlaufender Antecosta-Ring vorhanden. Ventral ist das männliche Genitalsegment asymmetrisch: Mit der Basis des linken Lateralsklerites gelenkig verbunden, zieht ein langgestrecktes Ventralsklerit (V.Skl) schräg nach hinten, das zwischen den auseinanderklaffenden Lateralskleriten sichtbar ist. Bei der Greifreaktion, aber auch bei künstlichem Druck auf das Abdomen weichen die Lateralsklerite ventral auseinander. Das Ventralsklerit wird dabei nach rechts gezogen und knickt ein. Dadurch umfaßt es rechtsseitig die kraterartige Öffnung, in die die Genitalorgane eingesenkt sind. An den ventralen medianen Ecken ragt von den Lateralskleriten jederseits eine stark sklerotisierte Apophyse (Ap) des Antecosta-Ringes nach vorn, die linke kürzer und mit kugeligem Ende, die rechte lang und spitz zulaufend. Diese Apophysen setzen sich in Verstärkungsleisten in der Ventralfläche der Lateralsklerite fort. Auch das Ventralsklerit besitzt eine kurze Verstärkungsleiste.

b) Lage der Genitalorgane (Abb. 7 und 8)

Die äußeren männlichen Genitalorgane von *A. curtula* bestehen aus einem birnenförmigen Aedeagus und ventral davon gelegenen Parameren. Sie liegen in der eingesenkten Genitalkammer, deren Wand dem Bulbusteil des Aedeagus straff als Phallobasis (Phb) anliegt. Das ventrale Foramen medialis (For. med) verbindet den Innenraum des Aedeagus mit der Körperhöhle. Hier treten der Ductus ejaculatorius (D. ej) und Tracheenstämmen (Tra) in den Aedeagus ein (Abb. 8). Der Übergang der Phallobasiswand in die

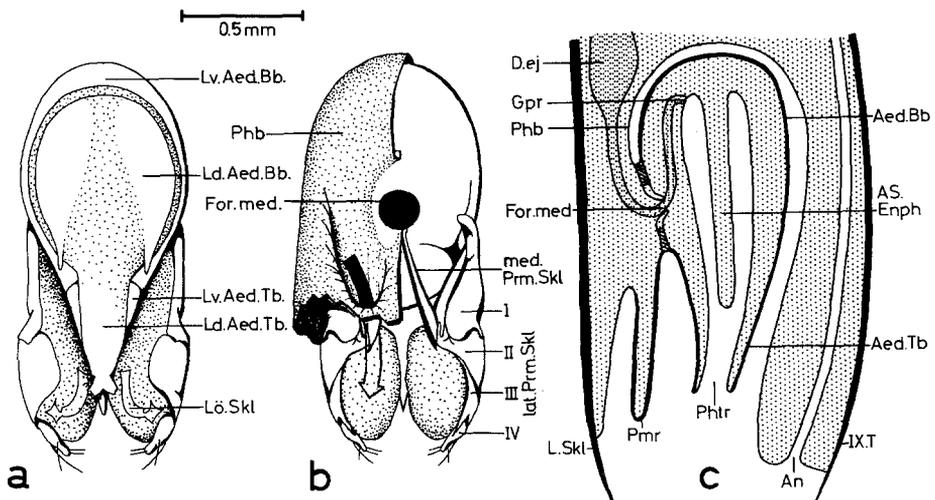


Abb. 7 a—c. Aedeagus und Parameren von *A. curtula*. a Dorsal. b Ventral, links Phallobasis schematisch dargestellt. c Schema der Lagebeziehungen (Sagittalschnitt)

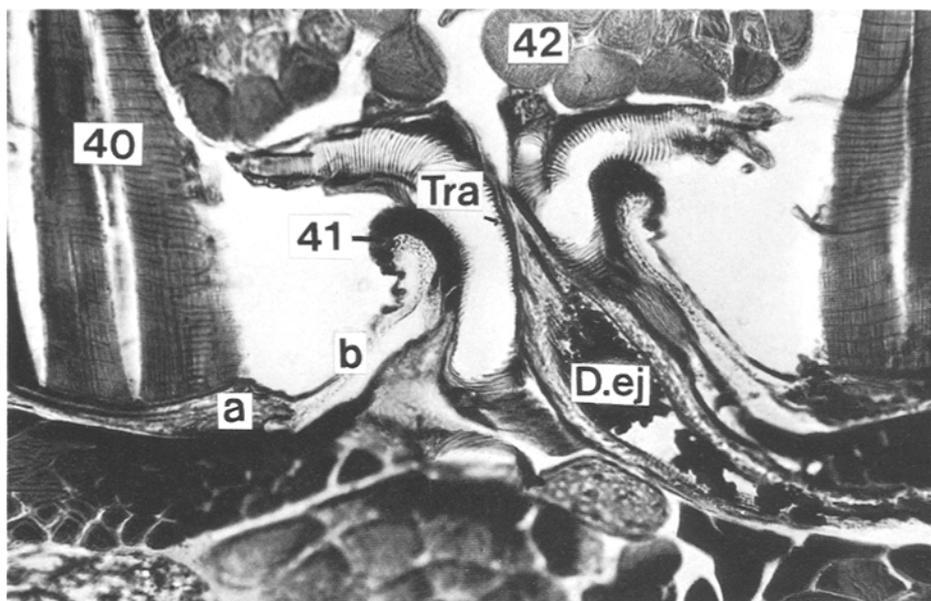


Abb. 8. Aedeagus von *A. curtula*, Querschnitt im Bereich des Foramen medialis. *a* Apodemmanschette, *b* membranöse Manschette. (Vergr. 475-fach)

Aedeaguswand ist vom Lochrand nach außen abgerückt, so daß eine Apodemmanschette das Foramen medialis formt. Daran befinden sich „außen“ die vor und hinter dem Foramen liegenden Ansatzstellen für die Muskeln M 36 und M 37. In der sklerotisierten Manschette sitzt noch eine membranöse Lochverengung, die trichterförmig in den Aedeagusinnenraum gestülpt ist. Caudal des Foramen medialis gelegene paarige, teilweise sklerotisierte Ausstülpungen der Phallobasiswand bilden die Parameren. In eingezogenem Zustand sind die Genitalorgane um ca.  $45^\circ$  nach links verdreht, befinden sich aber nach künstlichem Ausstülpen und bei Koppelung mit dem Weibchen in einer zum Körper symmetrischen Lage (s. Abb. 6c).

c) Parameren (Abb. 7)

Die Parameren stellen paarig-symmetrische Auswüchse der Phallobasiswand dar (Hieke, 1966). Ventral und lateral umschließen sie die distalen Teile des Aedeagus schalenartig. Die innere Kante ist jeweils zum medianen Paramerensklerit verstärkt (med.Pmr.Skl)<sup>2</sup>. Dieses ist proximal mit dem Aedeagus gelenkig verbunden, distal mit den lateralen Paramerenskleriten (lat.Pmr.Skl)<sup>3</sup>. Diese stellen Sklerotisierungen der lateralen Kante der

<sup>2</sup> Kondylit (Brundin, 1940)

<sup>3</sup> Paramerit (Brundin, 1940)

Parameren dar. Die 4 hintereinanderliegenden Sklerite sind gelenkig miteinander verbunden. Das mit zahlreichen Sensillen besetzte IV.lat.Pmr.Skl ist als tasterförmiges Endglied ausgebildet. Der hintere, nach innen weisende löffelartige Lappen der Parameren besitzt in seiner dorsalen Wand eine schwache, längliche Sklerotisierung, die im distalen Drittel unterbrochen ist (Löffelsklerit: Lö.Skl)<sup>4</sup>.

#### d) Ectophallus (Abb. 7–9)

Der Aedeagus von *A. curtula* besteht aus dem Ectophallus, einer birnenförmigen, stark sklerotisierten Kapsel, und dem am distalen Ende handschuhfingerartig eingestülpten, weichhäutigen Endophallus. Der proximale Teil des Ectophallus ist der angeschwollene Bulbus (Aed.Bb)<sup>5</sup>, dessen ventrale Lamina (Lv.Aed.Bb)<sup>6</sup> als tief wannenförmiges Sklerit ausgebildet ist. In ihrem hinteren Teil befindet sich das kreisrunde Foramen medialis (For.med.)<sup>7</sup>. In den dorsalen Wannrand der ventralen Lamina des Aedeagus-Bulbus ist die dorsale Lamina eingepaßt (Ld.Aed.Bb)<sup>8</sup>. Die lateralen Teile sind stärker sklerotisiert, und durch ein hufeisenförmiges Membranband von der ventralen Lamina getrennt. Auch median und distal befinden sich membranöse Felder. Der Tubus des Aedeagus (Aed.Tb)<sup>9</sup> ist bei *A. curtula* nicht so deutlich als Rohr abgesetzt wie bei anderen Aleocharinen. Der proximale Teil der ventralen Lamina (Lv.Aed.Tb)<sup>10</sup> ist nur als kurzes, gewölbtes Sklerit vorhanden. Der distale Abschnitt läuft in eine halbkegelförmige Duplikatur aus, die an der Spitze einen dorsad gerichteten Haken trägt (Aedeagus-Haken: Aed.H). Dieses Sklerit umfaßt die membranöse dorsale Lamina des Aedeagus-Tubus (Ld.Aed.Tb), deren Wand ventral nach innen umgeschlagen ist und hier in den Endophallus übergeht. Die lange schlitzförmige Öffnung der handschuhfingerartigen Einstülpung wird als Phallostrema (Phtr)<sup>11</sup> bezeichnet. Apical stehen dicht nach proximal weisende Trichome.

#### e) Endophallus (Abb. 9)

Der Endophallus<sup>12</sup> stellt in eingerolltem Zustand eine doppelte Einstülpung dar: vom Phallostrema reicht das Außenrohr des Endophallus (AR.Enph) bis fast zur proximalen Bulbuswölbung, an dieser Stelle ist die Wand aber wieder nach außen hinten vorgestülpt und bildet den Apikalsack des Endophallus (AS.Enph). Im Funktionszustand ist das Außenrohr bis zu einem bestimmten Punkt umgekrempelt, es bleibt eine ringförmige Ausrollfalte bestehen, aus der der nunmehr aufgeblasene Apikalsack herausragt. Die Lagefixierung wird durch folgende Strukturen ermöglicht: Um die Mitte des Außenrohres liegt im eingerollten Zustand des Endophallus dorso-lateral eine wulstartige Tasche (Rahmentasche), die eine Ausfaltung der Endophalluswand darstellt. Sie ist

<sup>4</sup> Velum-Sklerite (Brundin, 1940)

<sup>5</sup> Bulb (Sharp u. Muir, 1912), bulbous base (Blackwelder, 1936)

<sup>6</sup> Lamina inferior (Weber, 1911), ventral sclerite (Sharp u. Muir, 1912)

<sup>7</sup> Median foramen (Sharp u. Muir, 1912; Blackwelder, 1936), Foramen mediale (Brundin, 1940)

<sup>8</sup> Lamina superior (Weber, 1911), dorsal sclerite (Sharp u. Muir, 1912), Dorsalfeld (Brundin, 1940)

<sup>9</sup> Distal tube (Blackwelder, 1936), Apicalteil des Penis (Brundin, 1940)

<sup>10</sup> Lamina inferior (Weber, 1911; Kemner, 1926), Apex (Brundin, 1940)

<sup>11</sup> Median orifice (Sharp u. Muir, 1912; Kemner, 1926; Blackwelder, 1936), Ostialschlitz (Brundin, 1940)

<sup>12</sup> Präputium (Weber, 1911), Präputialsack (Brundin, 1940), internal sac (Sharp u. Muir, 1912; Kemner, 1926; Blackwelder, 1936)

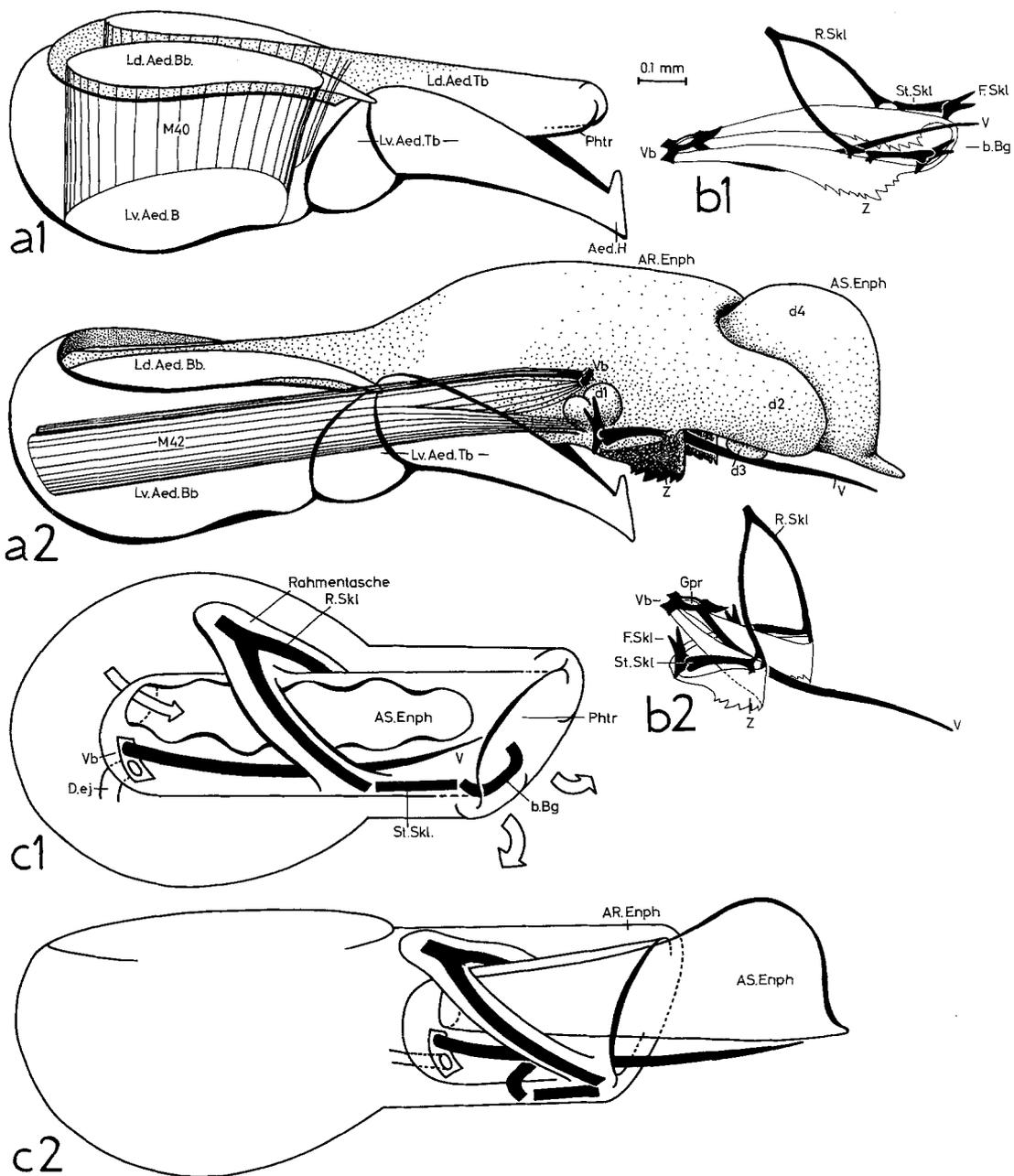


Abb. 9 a-c. Aedeagus von *A. curtula*. a Seitenansicht, Depressormuskel M 40 bzw. Retraktormuskel M 42 eingezeichnet. b Endophallussklerite. c Schematische Darstellung der Ausstülpung. 1 Endophallus eingestülpt; 2 Endophallus ausgestülpt

spitz ausgezogen und nach vorne geneigt. Die Wand dieser Rahmentasche ist an der lateralen Kante sklerotisiert und bildet das Y-förmige, mit der Spitze nach oben gestellte Rahmensklerit (R.Skl). An den Enden der Schenkel geht die Rahmentasche in die Wand des Außenrohrs über. Das Umkrempeln des Endophallus muß an dieser Stelle stehenbleiben, da das starre Rahmensklerit nicht mit gewendet und die nach vorne weisende Spitze nicht in dem engen Außenrohr nach hinten gekippt werden kann. Von den Enden der Schenkel des Rahmensklerites ziehen stabförmige Sklerotisierungen (Stangensklerit: St.Skl) im Ruhezustand distad, wo sie am Phallotrema durch einen basalen Bügel (b.Bg) verbunden sind. Bei der Ausrollung werden sie umgeklappt. Das Rahmensklerit, die beiden Stangensklerite und der basale Bügel bilden dann ein starres, Länge und Breite des Endophallus-Außenrohres fixierendes Gerüst. Zwischen Stangensklerit und ventralem Bügel ist ein kleines, dreispitziges Flügelsklerit (F.Skl) gelenkig eingelassen. An der proximalen Wölbung des eingerollten Endophallus, ventral der Apikalsackausstülpung, liegt ein kleines unpaares Sklerit, die Virgabasis (Vb), an der als langes, rutenförmiges Gebilde die Virga (V)<sup>13</sup> ansitzt. Sie ragt bis zum basalen Bügel, im Funktionszustand bis zur Spitze des Apikalsackes. Ventral des Virgaansatzes ist die Virgabasis kreisrund durchbrochen, hier mündet der Ductus ejaculatorius nach außen (Gonoporus: Gpr).

Von der Virgabasis ziehen jederseits ventrolateral in der Außenrohrwand schwach sklerotisierte Felder im eingerollten Zustand nach hinten zum basalen Bügel. Im distalen Bereich sind sie verbreitert und tragen ventral nach außen ragende, stark sklerotisierte Zacken. Diese Zahnplatten (Z) sind am dorsalen Rand mit den Enden der Rahmensklerite und den Stangenskleriten durch eng zusammenliegende, sklerotisierte Stege verbunden. Bei der Ausrollung knicken die Zahnplatten an dieser Stelle nach innen und werden durch die seitliche Begrenzung der Stangensklerite mit ihren gezackten Kanten ventrad gedrückt.

Das Außenrohr trägt in ausgestülptem Zustand zwei Paar blasenförmiger Divertikel (d): proximal den kleinen zweihöckerigen, vom Flügelsklerit gestützten  $d_1$ , distal den nach hinten ragenden, großen  $d_2$ . Der Apikalsack hat ventral die kleinen paarigen Divertikel  $d_3$ , die  $d_2$  überragen und den ballonartigen unpaaren  $d_4$ , der von  $d_2$  umschlossen wird. Die Wände dieser Divertikel sind mit Papillen skulpturiert, die im Phallotremabereich in nach vorne gerichtete Trichome übergehen.

#### f) Muskulatur

*Segment VIII (Abb. 2):*

##### *Tergalmuskulatur*

M 1, M 2 wie Weibchen

##### *Sternalmuskulatur*

M 3 O: Mitte der Antecosta des VIII. Sternites; I: Antecosta-Ring IX, lateral von M 4, M5; extern zu M 5, intern zu M 4, diese überkreuzend.

<sup>13</sup> Flagellum (Kemner, 1926), Chitinstab, Dorn (Weber, 1911)

- M 4 O: laterale Ecke der Antecosta des VIII. Sternites; I: Antecosta-Ring IX, zwischen I (M 3) und I (M 5); rechts I geteilt: 1. Bündel lateral an der Basis der rechten Apophyse extern zu M 3), 2. Bündel medial der Apophysenbasis (intern zu M3).
- M 5 O: Antecosta des VIII. Sternites zwischen M 3 und M 4; I links: Antecosta-Ring IX median, über Apophyse; I rechts: Basis des Ventralsklerites, rechter Muskel schwächer.

### *Tergosternalmuskulatur*

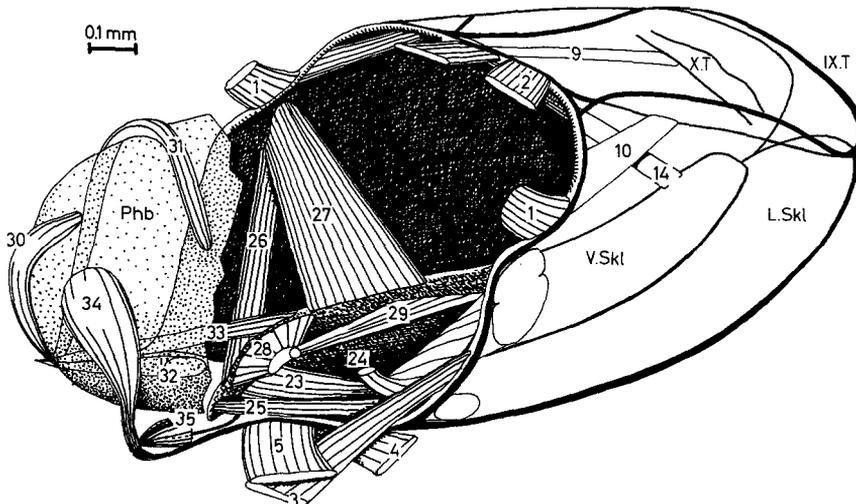
M 8 wie Weibchen.

### *Segment IX (Genitalsegment) (Abb. 10 und 11):*

Die Funktion der männlichen Genitalorgane und die Asymmetrie des Genitalsegmentes bedingen im IX. Segment eine im Vergleich zum Weibchen noch stärkere Abwandlung des Muskelgrundplanes der normalen Abdominalsegmente. Deshalb wurden neue Nummern eingeführt, auch für sich entsprechende Muskeln der beiden Körperhälften, wenn sie unterschiedliche Funktion erfüllen.

### *Tergalmuskulatur*

M 9, M 10 wie Weibchen, M 9 aber nur rechts.



**Abb. 10.** Muskulatur des Genitalsegmentes des Männchens von *A. curtula*, Einblick schräg von vorne oben

*Tergosternalmuskulatur*

M 14 nur rechts; O: dorsaler, cranialer Winkel des Lateralsklerites; I: rechte Seitenkante des Ventralsklerites, apikal.

Auf der Innenfläche des lateralen Vorsprunges des Lateralsklerites haben mehrere ventrad ziehende Muskeln ihren Ursprung. M 23, 24, 25 der linken Körperseite entsprechen den Muskeln M 26, 27 der rechten.

linke Seite:

M 23 I: basale Verstärkungsleiste des Ventralsklerites; proximal verdrillt bis zur Abspaltung von M 24.

M 24 I: distale Außenkante des linken medianen Paramerensklerites, dünner Muskel.

M 25 O: ventral von M 23, 24; I: basale Spitze des Ventralsklerites vor M 23; dünner Muskel.

rechte Seite:

M 26 I: rechte Kante des Ventralsklerites auf der Höhe von M 23.

M 27 I: rechte Kante des Ventralsklerites in dessen Mitte; breites Band.

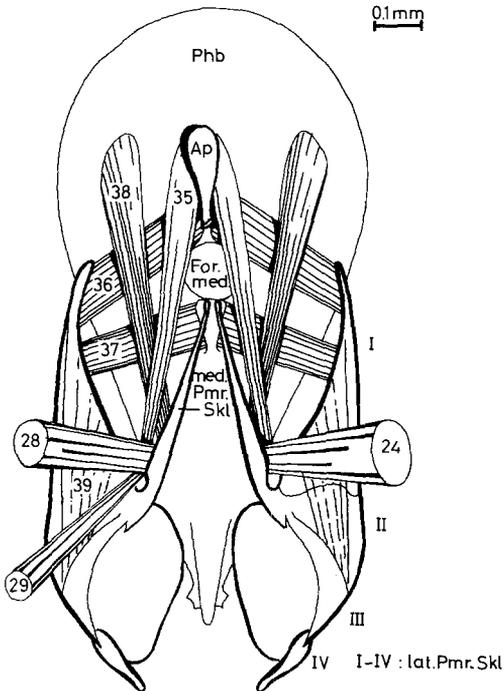


Abb. 11. Muskulatur der Parameren von *A. curtula*, ventral

*Muskulatur Ventralsklerit – Paramere*

M 28 O: Basis des Ventralsklerites; I: distale Außenkante des rechten medianen Paramerensklerites; starker, kurzer, dorsoventraler Muskel.

M 29 O: distaler Bereich des Ventralsklerites; I: neben M 28.

*Muskulatur Apodem – Phallobasis und Paramere*

Muskeln mit Ursprung am *rechten* Apodem:

M 30 I: craniale Wölbung der Phallobasis; dorsoventral.

M 31 I: Phallobasis; umfaßt diese halbkreisförmig auf der rechten Seite.

M 32 I: Genitalkammerwand ventral; lockeres gefächertes Bündel.

M 33 I: rechte Kante des Ventralsklerites zwischen M 20 und M 21; lockeres, gefächertes Bündel.

Muskeln mit Ursprung am *linken* Apodem:

M 34 I: Phallobasis; umfaßt diese linksseitig, kurzer, kräftiger Muskel.

M 35 paarig; I: Winkel zwischen medianem und II. lateralen Paramerensklerit.

*Muskulatur Aedeagus – Paramere*

M 36 O: Apodemmanschette des Aedeagus, vor dem Foramen medialis; I: craniales Ende des I. lateralen Paramerensklerites.

M 37 O: Apodemmanschette des Aedeagus, hinter dem Foramen medialis; I: I. laterales Paramerensklerit; parallel zu M 36.

*Muskulatur Phallobasis – Paramere*

M 38 O: craniale Phallobasiswölbung; I: medianes Paramerensklerit ventral von M 36, 37, dorsal von M 35.

*Interne Paramerenmuskulatur*

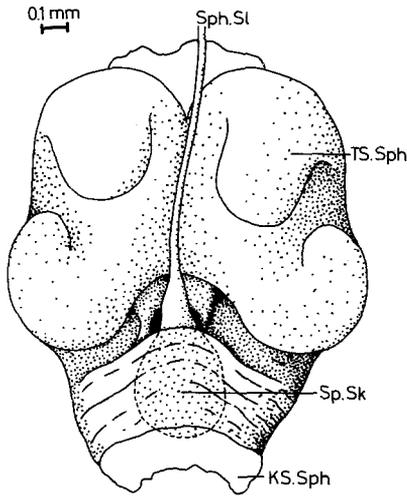
M 39 breites Band zwischen der medianen Kante des I. und einer Leiste zwischen II. und III. lateralen Paramerensklerit.

*Interne Aedeagusmuskulatur (Abb. 8 und 9)*

M 40 kräftiger Muskel zwischen dorsaler und ventraler Lamina des Aedeagus-Bulbus.

M 41 dünner Muskel zwischen trichterförmiger membranöser Manschette des Foramen medialis und der hinten dorsal aufgewölbten Wand des Aedeagus-Bulbus.

M 42 O: craniale Bulbus-Wölbung; I: Virgabasis und sehnartige Lamellen im Bereich der Stängensklerite und der Zahnplatten eng zusammenliegendes, kräftiges Muskelpaar zwischen M 40 hindurch.

Abb. 12. Spermatophore von *A. curtula*, dorsal

#### 4. Spermatophore (Abb. 12)

Die Spermatophore von *A. curtula* kann nach der Koppelung der Partner aus der Genitalkammer des Weibchens entfernt werden, wenn durch Druck auf das Abdomen das Genitalsegment ausgestülpt wird. Sie besteht aus einem birnenförmigen Spermasack (Sp.Sk), aus dem sich kurz vor Ende der Koppelung ein langer Spermatophorenschlauch (Sph.Sl) handschuhfingerförmig ausrollt. Der Spermasack ist in eine gelatinöse Masse, die Trägersubstanz (TS.Sph), eingebettet, die von einem opalisierenden Film, dem Klebsekret (KS.Sph), überzogen ist. Dieses geht lateral in dicke, zäh ausziehbare Stränge über, die an der Genitalkammerwand des Weibchens festkleben.

## D. Diskussion

### I. VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHE ASPEKTE

Der Aufbau des abdominalen Skelettes von *A. curtula* entspricht dem von Blackwelder (1936) für Staphyliniden aufgestellten Grundplan. Der Kreuzmuskelverlauf der prägenitalen Abdominalsegmente wurde schon von Blum (1976) bei *A. curtula* gefunden und bei verschiedenen Unterfamilien der Staphylinidae vergleichend untersucht. Der intersegmentale Tergosternalmuskel M 7 wurde bisher nicht beschrieben, seine Herkunft ist unsicher. Die überkreuzte Sternalmuskulatur des VIII. Segmentes kann beim Männchen völlig mit der des vorangehenden Segmentes homologisiert werden. Beim Weibchen ist nur M 5 als von sternaler Längsmuskulatur abzuleitender Gonocoxalmuskel zu finden.

Das mediane, dorsale Sklerit des IX. Abdominalsegmentes beider Geschlechter wird als Teil des IX. Tergites angesprochen. Die von Bils (1976) für terrestrische Adephaga und einige Polyphaga (u.a. *Creophilus*, Staphylininae diskutierte Verschmelzung des IX. und X. Tergits scheint bei *A. curtula* nicht vorzuliegen, da durch den

Verlauf der Tergalmuskeln M 9 die cranial des Anus gelegene Sklerotisierung unter T IX als X. Tergit angesprochen werden kann. Andererseits kann M 10 als intersegmentaler Tergalmuskel IX-X angesehen werden (Bils: M 24?, Hieke, 1966: M. tergo-paratergalis IX? ).

Die Lateralsklerite des Weibchens von *A. curtula* dürften sowohl Elemente des lateralen Tergalteiles (Bils, 1976) als auch der Gonocoxen enthalten. Für tergale Elemente im dorsalen Bereich sprechen die Ansätze der intersegmentalen Tergalmuskeln M 1, die Ursprünge der tergalen Längsmuskeln M 10 und der Tergogonocoxalmuskulatur M 14, 15, 16. Für gonocoxale Elemente im ventralen Bereich sprechen vor allem die Insertionen des Intersternalmuskels M 5 und des dorsoventral verlaufenden Muskels M 14 (Ursprung und Ansatz auf dem gleichen Sklerit!), der vermutlich dem von Bils (1976) beschriebenen Tergogonocoxalmuskel M 29 entspricht. Zum Bereich der Gonocoxen dürften bei *A. curtula* auch Bereiche der hier als Genitalkammerwand und Genitalkammertaschen bezeichneten Areale gehören, da M 15 und 16 (beide Bils, 1976: M 28?) als Tergogonocoxalmuskeln bezeichnet werden könnten. Die bisher bei Staphyliniden nicht beschriebene Ausbildung eines Vagina-Ductus-Muskelkomplexes, der von den Genitalkammertaschen geformt wird, erschwert eine Homologisierung. Vergleichend-morphologische Untersuchungen der Geschlechtsausführewege und der Genitalmuskulatur sind für die Beurteilung der Verhältnisse bei *A. curtula* unerläßliche Voraussetzung. Die in Tabelle 1 aufgeführten Muskelhomologien können daher nur als Arbeitshypothese aufgefaßt werden.

**Tabelle 1.** Hypothese zur Homologie der Muskeln von *A. curtula* mit in der Literatur beschriebenen Muskeln anderer Coleopteren. a) Weibchen, Segmente VIII und IX. b) männliche Genitalorgane

a) <i>A. curtula</i>	Bils (1976): <i>Creophilus</i>
M 1	M 3
M 2	M 2
M 5	M 20
M 6	M 22
M 8	M 18, 19
M 9	M 46
M 10	M 24
M 11	M 27
M 13	M 26
M 14	M 29
M 15	M 28
M 16	M 28
M 18	M 36
M 19	M 35
b) <i>A. curtula</i>	Hieke (1966): <i>Harpalus, Geotrupes</i>
M 30	} M. tergoapodemo-phallobasicus
M 31	
M 32	
M 34	
M 35	
M 36	} M. phallobaso-phalloapodemalis
M 37	
M 38	M.phallobasicus
M 40	} M.phalloapodemalis internus
M 41	
M 42	M.phalloapodemo-endophallicus

Beim *Männchen* inseriert die sternale Längsmuskulatur des VIII. Segmentes am ventralen Teil der Lateralsklerite. Auch hier dürften also sternale Teile in die Bildung der Lateralsklerite eingegangen sein. Beim *Ontolestes*-Männchen (Staphylininae) ist das IX. Sternit als symmetrisches, ventrales Sklerit ausgebildet. Phallobasismuskeln, die M 30, 31, 32, 34, 35 bei *A. curtula* entsprechen, haben bei *Ontolestes* an den cranialen Ecken des Sternites ihren Ursprung (Peschke, unveröff.) Homologe (?) Muskeln sind beim Carabiden *Harpalus* vorhanden (Hieke, 1966: M.terg.ap.phb.major, s. Tabelle 1). Hieke's Deutung von Apodemen des Genitalsegmentes anderer Käfer als Bildungen tergalen Ursprungs scheint für *A. curtula* nicht zuzutreffen. Das Ventral-sklerit des Männchens von *A. curtula* ist als asymmetrische Abspaltung des sternalen Bereiches des rechten Lateralsklerites aufzufassen. Dafür spricht die Lage der tergo-sternalen Muskeln M 14, 23, 25, 26, 27. Diese Muskeln haben wahrscheinlich die gleiche Lage wie die weiblichen Gonocoxalmuskeln M 14, 15, 16. Die sich daraus ergebenden Folgerungen für die Homologie männlicher und weiblicher Genitalorgane können erst nach Vorliegen größeren Materials erörtert werden.

Die bei *A. curtula* beschriebene Gliederung der Parameren und der Bau des Ectophallus scheinen nach Untersuchungen von Weber (1911) und Brundin (1940, 1942) für Aleocharinen typisch zu sein. Die Bildungen des Endophallus sind nach Untersuchungen an wenigen *Aleochara*-Arten innerhalb dieser Gattung äußerst unterschiedlich (Weber, 1911; Kemner, 1926; Fuldner, 1960; Drea, 1966). Eigene Vorarbeiten zur vergleichenden Funktionsmorphologie der *Aleochara*-Endophalli bestätigen diese Angaben. Als gemeinsames Merkmal der Gattung *Aleochara* kann die Virga aufgefaßt werden, die z.B. bei *Atheta* fehlt.

## II. FUNKTIONSMORPHOLOGISCHE GRUNDLAGEN DER KOPULATION

### 1. Bewegungen des Abdomens

Die Verkürzung der Elytren und die damit gesteigerte Beweglichkeit des Abdomens der überwiegend edaphisch lebenden Staphyliniden erlaubten die Entwicklung neuer Verhaltensweisen in den verschiedensten Funktionskreisen, wie Abwehr, Putzen, Flügelfalten und Kopulation (Blum, 1976). Das Sexualverhalten des Männchens von *A. curtula* ist hierfür ein extremes Beispiel: das Abdomen kann weit über den Kopf aufwärts gekrümmt werden, so daß die Hinterleibsspitze in der Sagittalebene einen Bogen von 180° beschreibt. Bei der Greifreaktion ist auch eine Torsion häufig zu beobachten. Die Verdrillung kann bei der Kontaktorientierung am weiblichen Abdomen noch verstärkt werden.

Die *Aufwärtskrümmung* des Abdomens, die vor allem in den basalen Segmenten erfolgt, wird durch die Kontraktion der Tergalmuskulatur M 1 und M 2 und der schräg verlaufenden externen Sternalmuskulatur M 3 bewirkt. Der intersegmentale Tergoster-nalmuskel M 7 kann, wenn vorhanden, synergistisch wirken. Der dorsoventrale Muskel M 8 kippt den proximalen Teil des Tergites nach unten. Jedes Segment wird also insgesamt mit seiner dorsalen Kante nach vorn und ventrad gezogen. Das Übereinanderschieber der kürzeren Tergite und das damit verbundene Auseinandergleiten der Sternite ist durch

große Intersegmentalfalten möglich. Die *Streckung* des hochgebogenen Abdomens erfolgt durch die in Körperlängsachse verlaufende Sternalmuskulatur M 5. Die *teleskopartige Verlängerung* ist durch Erhöhung des Hämolympdruckes zu erklären, die durch die dorsoventrale Abplattung bei der Kontraktion der Tergosternalmuskulatur M 8 hervorgerufen wird. Segmentale Protraktoren wurden nicht gefunden. Das Einsinken der Tergite in die wannenförmigen Sternite ist durch die scharnierartigen Laterotergite gegeben. Die *Verkürzung* des Hinterleibes ohne Krümmung wird durch die gleichzeitige Kontraktion tergaler und sternaler Längsmuskulatur ermöglicht.

Die *Seitwärtskrümmung* kann durch Kontraktion des internen Tergalmuskels der einen und des externen der anderen Körperseite erfolgen (M 1 und M 2). Diese Muskeln haben die gleiche Funktionsrichtung.

Die *Torsion bei hochgeschlagenem Abdomen*, die für das männliche Kopulationsverhalten von *A. curtula* von ausschlaggebender Bedeutung ist, setzt ein komplexes Zusammenspiel von Bewegungselementen der Aufwärts- und Seitwärtskrümmung voraus. Bei der gemeinsamen Kontraktion der Tergalmuskulatur M 1 und M 2 müssen die Muskeln einer Funktionsrichtung stärker verkürzt werden (Blum, 1976). Wichtig erscheint aber vor allem die einseitige Kontraktion der schrägen externen Sternalmuskeln M 3. Die verstärkte Drehbarkeit der Segmente VIII und IX ist durch die Überkreuzung auch der Sternalmuskulatur in den Segmenten VII und VIII gegeben.

## 2. Ausstülpung und Drehung der männlichen Genitalorgane

Bei der Greifreaktion wird nach Auseinanderweichen der Lateralsklerite und Einknicken des Ventralsklerites der Aedeagus mit den Parameren ausgefahren. Der Genitalapparat kann dabei so gedreht werden, daß bei der Kontaktorientierung die eine Paramere am dorsalen Seitenrand des weiblichen Abdomens einhakt, die andere von unten dagegendrückt. Protraktoren des Genitalsegmentes sind nicht vorhanden, die Ausstülpung erfolgt durch die Erhöhung des Hämolympdruckes, die durch die Kontraktion der tergesternalen Muskeln M 8 verursacht wird. Innendruckanstieg dürfte besonders beim Überschlagen des Hinterleibes zu erwarten sein. Die gekreuzten Tergal- und Sternalmuskeln des VIII. Segmentes drehen das Genitalsegment. Bei Druckzunahme weichen die Lateralsklerite auseinander, was auch durch künstlichen Druck auf das Abdomen frischerer Männchen zu simulieren ist. Das Ventralsklerit wird dabei durch Kontraktion des Abduktors M 27 nach rechts eingeknickt. M 26 und M 33 könnten dabei synergistisch wirken. Als Adduktor bei der Rückführung des Ventralsklerites in die gestreckte Lage fungiert M 23. Das eingeknickte Ventralsklerit, das rechtsseitig den Krater der Öffnung der Genitalkammer umfaßt, stellt für die Genitalorgane eine stabile Führung bei der Ausstülpung dar (Abb. 6c). An der Ausstülpung ist neben der Erhöhung des Hämolympdruckes der Muskel M 29 als Protraktor beteiligt. Die Muskeln M 28 und M 24 könnten synergistisch wirken, haben aber eine ungünstigere Zugrichtung. Retraktoren sind die Apophysenmuskeln M 35, die an den Parameren inserieren. Die Drehung der Genitalorgane erfolgt einmal bei Protraktion durch M 29, hauptsächlich aber durch die an der Phallobasis ansetzenden Muskeln M 30, M 31 und M 34.

### 3. Paramerenbewegungen bei der Kontaktorientierung am weiblichen Abdomen

Die Kontaktorientierung des Männchens am weiblichen Hinterleib setzt eine äußerst differenzierte Beweglichkeit der Parameren als Greif- und Tastorgan voraus. Daher wird ihre unter den Coleopteren ungewöhnliche gelenkige Gliederung und komplizierte Muskulatur verständlich.

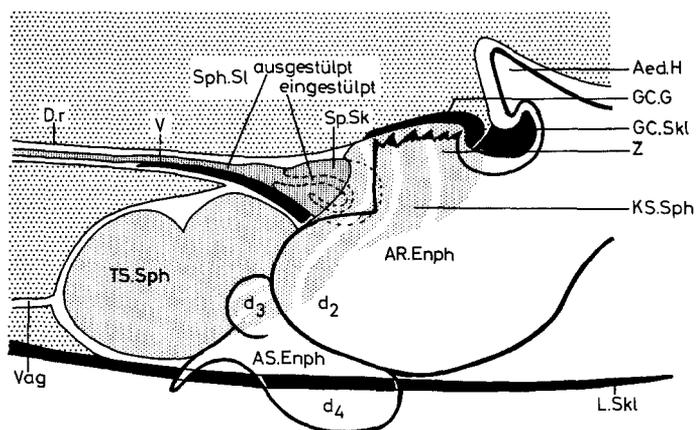
Das Paramerenspreizen wird durch die Abduktoren M 36 und M 37 ermöglicht, die die lateralen Paramerensklerite proximal in Richtung auf das mediane Paramerensklerit ziehen, so daß durch die Hebelbewegung im Gelenk zwischen medianem und II. lateralen Paramerensklerit die distalen Löffel und Endglieder auseinanderweichen. Unterstützt wird diese Bewegung durch die Kontraktion der Muskeln M 38, die die medianen Paramerensklerite auseinanderziehen (Drehpunkt im Gelenk Aed. Bb — med.Pmr.Skl). M 35 und M 24, 28, 29 dürften für die Funktion als Abduktoren einen ungünstigeren Winkel haben. Die Muskeln M 24 und M 28, 29 ziehen die Parameren ventrad vom Aedeagus ab. Bei alternierender Kontraktion ist das Schreiten am weiblichen Abdomen vorstellbar. Das zangenartige Zusammenpressen der Parameren, das einen festen Halt am Hinterleib des Geschlechtspartners ermöglicht, wird durch die Kontraktion der Muskeln M 39 innerhalb der Parameren bewirkt. Im Gelenk zwischen I und II. lateralen Paramerensklerit knickt der distale Teil der Paramere nach innen und dorsad ein. Der membranöse Löffel wird dabei zwischen distalem und proximalem Teil des Löffelsklerites gefaltet.

### 4. Koppelung der Partner und Insemination

Bei gekoppelten Tieren legt sich die durch das Überschlagen des Abdomens dorsad gekehrte Ventralseite des männlichen Genitalsegmentes von unten an die weiblichen Genitalorgane an. Diese Kopulationsstellung wurde bei verschiedenen Aleocharinen beschrieben (Literatur bei Peschke, 1976). Blum (1976) diskutiert die stammesgeschichtliche Entwicklung von der Reiterstellung zum „Liebestandem“ (Kemner, 1926), das unter den Staphyliniden nur bei dieser Unterfamilie vorkommt. Die Lage der Genitalorgane zueinander bleibt aber bei allen Paarungstypen gleich. Einige extrem physogastre termitophile Aleocharinae allerdings, deren Abdomina bei beiden Geschlechtern in der übergeschlagenen Haltung ständig mechanisch fixiert sind, stehen face-to-face voreinander und koppeln die über den Köpfen liegenden Abdomenenden (Trägardh, 1907; Warren, 1919; Kistner, 1973). Im Vergleich zur Tandemformation sind die Partner hier um  $180^\circ$  gegeneinander verdreht.

Bei der Koppelung von *A. curtula*-Pärchen (Abb. 13) wird zunächst der Aedeagus-Haken zwischen Genitalkammerwand und das ebenfalls hakenförmige Genitalkammersklerit des Weibchens geschoben und befestigt.

Darauf erfolgt die Ausrollung des Endophallus. Mit dessen Vergrößerung und Spezialisierung zum eigentlichen Koppelungsorgan hat auch der Ectophallus der Coleopteren stammesgeschichtliche Abwandlungen in verschiedenen Richtungen erfahren (Muir, 1919): Die Reduktion rohrförmiger, sklerotisierter Elemente und die kapselförmige Ausbildung des Aedeagus kennzeichnen den staphylinoiden Typ. Innerhalb der Staphyliniden stellt



**Abb. 13.** Gekoppeltes Pärchen von *A. curtula*, schematischer Sagittalschnitt. Die Lage des Aedeagus entspricht der im übergeschlagenen Abdomen des Männchens (distal=links, ventral=oben). Der Körper des Weibchens (grob punktiert) befindet sich in Normallage. Spermatophore fein punktiert

Muir die Tendenz zur Verkürzung des distalen Abschnittes und Aufblähung des proximalen Teiles zum Bulbus fest. Dieser ist in zwei durch ein membranöses Band verbundene Sklerite geteilt, die durch Kontraktion kräftiger dorsoventraler Muskeln M 40 einander genähert werden können (s. auch Brundin, 1940). Dadurch wird der Innendruck des Bulbus erhöht und der Endophallus am Phallotrema umgekrempelt. Diese Vorgänge können bei *A. curtula* durch künstlichen Druck von außen bei Zusammendrücken des Aedeagus simuliert werden. Zur vollständigen Ausstülpung muß aber der Bulbus stärker als im natürlichen Zustand gepreßt werden. Möglicherweise wirkt sich schon die Druckerhöhung im abdominalen Hämolympdraum beim Überschlagen des Hinterleibes aus. Das Zusammendrücken des Aedeagus-Bulbus bewirkt zusätzliche Druckerhöhung. Der Überdruck im Aedeagus-Innenraum gegenüber dem Abdomen scheint durch die membranöse Manschette im Foramen medialis, die als Ventilklappe ausgebildet ist, aufrecht erhalten zu werden. Vermutlich öffnet das Muskelpaar M 41 dieses Ventil.

Bei der Ausrollung des Endophallus werden zunächst die nach vorn gerichteten Trichome des Phallotrema-Bereiches als Widerhaken in die Wand der weiblichen Genitalkammer gedrückt. Der basale Bügel preßt das Genitalkammersklerit an den Aedeagus-Haken, so daß dieser nicht herausgezogen werden kann. Als nächstes erscheinen die mit den Spitzen laterad gerichteten Flügelsklerite mit den Divertikeln  $d_1$ . Sie stemmen sich in der weiblichen Genitalhöhle fest. Bei vollständiger Ausrollung greifen die durch das Skleritgerüst des Endophallus vertikal gestellten Zahnplatten in die weiblichen Genitalkammergruben. Die aufgeblasenen Divertikel halten sich durch ihre Raumerfüllung in der Genitalkammer. Die Virga befindet sich bei vollständig gekoppelten Pärchen stets im Ductus receptaculi. Für die gezielte Einführung ist die Ausrollung des Außenrohres notwendig, die durch die sklerotisierten Elemente bestimmt wird (C.II.3e.). Der an der Virgabasis ansetzende Teil des Retraktormuskels M 42 dürfte für die Einführung in den Ductus receptaculi ebenfalls eine wichtige Rolle spielen, besonders wenn einseitige Kontraktion möglich ist und die Virga damit seitwärts ausgelenkt werden kann.

Auch das Weibchen ist an der orientierten Koppelung der Genitalorgane aktiv beteiligt. Am frisch getöteten Weibchen läuft zwar das männliche Kopulationsverhalten bis zur Einführung der Genitalorgane in die Genitalkammer und Ausstülpung des Endophallus ab. In keinem Fall konnte aber bei der Präparation dieser Pärchen (Koppelungsdauer 10 min) die natürliche Lage der männlichen Organe festgestellt werden. Der Aedeagus-Haken und der basale Bügel klemmen Falten der Genitalkammerwand vor und neben dem Genitalkammersklerit ein. Dadurch können auch die Zahnplatten nicht in die Genitalkammergruben einrasten, und die Virga ist nicht in den Ductus receptaculi eingeführt.

Gelegentlich wurden solche Verhältnisse bei erst wenige Minuten gekoppelten, normalen Pärchen gefunden. Kemner (1926) beschreibt derartige Lageverhältnisse als Normalfall, mißt aber als Kopulationsdauer nur wenige Sekunden. Er dürfte daher nur Stadien mit unvollständiger Koppelung beobachtet haben.

Die Mitwirkung des Weibchens an der orientierten Koppelung dürfte besonders in der seitlichen Verschiebung der Genitalkammerwand und damit der Lage von Genitalkammergruben und -sklerit durch die Muskeln M 15 und M 16 bestehen. M 6 VIII und M 11 fungieren als Re- bzw. Protraktoren. Kontraktion der dorsoventralen Muskeln M 14 könnte das Festhalten der männlichen Genitalorgane bei der Koppelung unterstützen, denn die weibliche Genitalkammer wird dadurch verengt.

Die Insemination erfolgt über eine Spermatophore. Der Spermatophorenschlauch ist gegen Ende der Koppelung stets in den Ductus receptaculi eingeführt. Nur am Ende des Schlauches können die im Spermasack eingeschlossenen Spermien nach außen, d.h. in das Receptaculum seminis, gelangen. Dies kann durch künstlichen Druck mit dem Deckglas auf herauspräparierte Spermatophoren demonstriert werden.

Für die gezielte Einführung des Spermatophorenschlauches in den Ductus receptaculi ist sehr wahrscheinlich die Virga als Leitstruktur verantwortlich. Die Spermakapsel liegt dorsal auf der Virga, so daß der handschuhfingerförmig eingestülpte Schlauch der Virga eng anliegend ausrollt. Er gelangt dadurch in den Ductus receptaculi, aus dem bei weiterer Ausstülpung die Virga zurückgezogen wird. Das zähe, alle Falten der Genitalkammer ausfüllende Klebsekret dürfte ohne die vorherige Einführung der Virga als „Platzhalter“ die Mündung des Ductus receptaculi verstopfen.

Eine eingehende Untersuchung der Bildung der Spermatophore von *A. curtula*, wie sie für andere Insekten vorgenommen wurde (Zusammenfassungen bei Davey, 1960, 1965; Gerber, 1970; Gerber et al., 1971) befindet sich in Vorbereitung. Spermatophorenübertragung ist erstmals für Aleocharinae bei *Skatinoxenus* erwähnt worden (Kistner, and Pasteels, 1969).

Die komplizierten morphologischen Koadaptationen der weiblichen und männlichen Genitalorgane von *A. curtula*, besonders die Ausbildung des Endophallus mit seinem Ausrollmechanismus, bedingen die orientierte Koppelung der Partner und sind somit Voraussetzung für die erfolgreiche Fortpflanzung. In Voruntersuchungen festgestellte Unterschiede in der Endophallusbildung anderer *Aleochara*-Arten lassen vermuten, daß die Einführung der Virga und damit die gezielte Insemination bei interspezifischen Koppelungen nicht möglich ist. Die Rolle der mechanischen Artisolation in der Gattung *Aleochara* ist aber erst zu beurteilen, wenn auch die Morphologie der Genitalorgane der nahe verwandten Arten und andere mögliche Isolationsmechanismen untersucht worden sind.

## Abkürzungsverzeichnis

Ac	= Antecosta (-Ring)	L.Skl	= Lateralsklerit
Aed	= Aedeagus	LT	= Laterotergit
Aed.Bb	= Aedeagus-Bulbus	Lv.Aed.Bb	= ventrale Lamina des Aedeagus-Bulbus
Aed.H	= Aedeagus-Haken	Lv.Aed.Tb	= ventrale Lamina des Aedeagus-Tubus
Aed.Tb	= Aedeagus-Tubus	M 1–42	= Muskeln (numeriert)
An	= Anus	M (Vag.-D.r)	= Vagina-Ductus-Muskelkomplex
Ap	= Apophyse	med.Pmr.Skl	= medianes Paramerensklerit
AR.Enph	= Außenrohr des Endophallus	O	= Ursprung
AS.Enph	= Apikalsack des Endophallus	Phb	= Phallobasis
b.Bg	= basaler Bügel	Phtr	= Phallorema
d	= Divertikel	Pmr	= Paramere
D.ej	= Ductus ejaculatorius	R.Skl	= Rahmensklerit
D.r	= Ductus receptaculi	S	= Sternit
Enph	= Endophallus	Skl	= Sklerit
For.med	= Foramen medialis	Sp.Sk	= Sperma-Sack
GC	= Genitalkammer	Sph	= Spermatophore
GC.G	= Genitalkammergruben	Sph.Sl	= Spermatophorenschlauch
GC.Skl	= Genitalkammersklerit	St.Skl	= Stangensklerit
GC.Tsch	= Genitalkammertasche	T	= Tergit
Gpr	= Gonoporus	Tra	= Trachee
I	= Insertion, Ansatz	TS. Sph	= Trägersubstanz der Spermatophore
KS.Sph	= Klebsekret der Spermatophore	V	= Virga
lat.Pmr.Skl	= laterales Paramerensklerit	Vag	= Vagina
Ld.Aed.Bb	= dorsale Lamina des Aedeagus-Bulbus	Vb	= Virgabasis
Ld.Aed.Tb	= dorsale Lamina des Aedeagus-Tubus	Z	= Zahnplatten
Lö.Skl	= Löffelsklerit		

## Literatur

- Balduf, W. V.: The bionomics of the entomophagous Coleoptera. New York: 1935 (Reprint, Hampton: Classey 1969)
- Bils, W.: Das Abdomen der weiblichen, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. *Zoomorphologie* **84**, 113–193 (1976)
- Blackwelder, R.E.: Morphology of the coleopterous family Staphylinidae. *Smithson. Misc. Coll.* **94**, 1–102 (1936)
- Blum, P.: Vergleichende funktionsmorphologische, anatomische und ethologische Untersuchungen zur Kurzelytrigkeit und Abdomenbeweglichkeit der Staphylinidae (Coleoptera). Freiburg, Dissertation (1976)
- Brundin, L.: Studien über die *Atheta*-Untergattung *Oreostiba* GANGLB. *Ent. Tidskrift* **61**, 56–130 (1940)
- Brundin, L.: Monographie der palaearktischen Arten der *Atheta*-Untergattung *Hygroecia* (Coleoptera, Staphylinidae). *Ann. Naturhist. Mus., Wien*, **53**, 129–301 (1942, ausgegeben 1944)
- Davey, K.G.: The evolution of spermatophores in insects. *Proc. Royal Ent. Soc., London*, **A 35**, 107–113 (1960)
- Davey, K.G.: The physiology of reproduction in insects. *Ann. Ent. Soc. Quebec* **10**, 13–25 (1965)
- Drea, J.J.: Studies of *Aleochara tristis* (Coleoptera: Staphylinidae), a natural enemy of the face fly. *J. Econ. Entomol.* **59**, 1368–1373 (1966)

- Evans, M.E.G.: The muscular and reproductive systems of *Atomaria ruficornis* (Marshall) (Coleoptera, Cryptophagidae). Trans. Roy. Soc. Edin. **64**, 297–399 (1961)
- Fuldner, D.: Beiträge zur Morphologie und Biologie von *Aleochara bilineata* GYLL. und *A. bipustulata* L. (Coleoptera: Staphylinidae). Z. Morphol. Ökol. Tiere **49**, 312–386 (1960)
- Fuldner, D.: Experimentelle Analyse des Orientierungsverhaltens der Eilarve von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera: Staphylinidae) am Wirt. Z. Vergl. Physiol. **61**, 298–354 (1968)
- Gerber, H.H.: Evolution of the methods of spermatophore formation in pterygotan insects. Can. Ent. **102**, 358–362 (1970)
- Gerber, G.H., Church, N.S., Rempel, J.G.: The structure, formation, histochemistry, fate, and function of the spermatophore of *Lytta nuttali* Say (Coleoptera: Meloidae). Can. J. Zool. **49**, 1595–1610 (1971)
- Heberdey, R.F.: Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten. Z. Morphol. Ökol. Tiere **22**, 416–586 (1931)
- Hieke, F.: Vergleichende funktionelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitoanalkomplexes. Dtsch. Entomol. Z. N.F. **13**, 1–168 (1966)
- Kemner, N.A.: Zur Kenntnis der Staphyliniden-Larven. II. Die Lebensweise und die parasitische Entwicklung der echten Aleochariden. Entomol. Tidskr. **47**, 133–170 (1926)
- Kistner, D.H.: The termitophilous Staphylinidae associated with *Grallotermes* in Africa; their taxonomy, behavior, and a survey of their glands of external secretion. Ann. Ent. Soc. Am. **66**, 197–222 (1973)
- Kistner, D.H., Pasteels, J.M.: A new tribe, genus, and a species of termitophilous Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) from South-West Africa with a description of its integumentary glands. Ann. Ent. Soc. Am. **62**, 1189–1202 (1969)
- Likovskiy, Z.: Gattung *Aleochara*. In: Die Käfer Mitteleuropas (H. Freude, K.W., Harde, G.A. Lohse, Hrsg.), Bd. 5, S. 293–304. Krefeld: Goecke & Evers 1974
- Mickoleit, G.: Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleopteroidea und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). Z. Morphol. Tiere **74**, 37–64 (1973)
- Muir, F.: On the mechanism of male genital tube in Coleoptera. Trans. Entomol. Soc., London, pp. 404–414 (1919)
- Palm, T.H.: Bidrag till kannedomen om de Nordiska *Aleochara* artens systematik. Entomol. Tidskr. **67**, 21–40 (1946)
- Peschke, K.: Funktionsmorphologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Kopulationsverhalten von *Aleochara curtula* Goeze (Coleoptera: Staphylinidae). Würzburg, Dissertation (1976)
- Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München–Wien: Oldenbourg 1968
- Sharp, D., Muir, F.: The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera, Trans. Entomol. Soc., London, pp. 477–642 (1942)
- Snodgrass, R.E.: Morphology of the insect abdomen. Part I. General structure of the abdomen and its appendages. Smithson. Misc. Coll. **85** (6), 1–128 (1931)
- Snodgrass, R.E.: Principles of insect morphology. New York–London: McGraw-Hill 1935

- Snodgrass, R.E.: A revised interpretation of the external reproductive organs in male insects. *Smithson. Misc. Coll.* **135** (6), 1–60 (1957)
- Strand, A., Vik, A.: Die Genitalorgane der nordischen Arten der Gattung *Aleochara* Grav. (Col., Staphylinidae). *Norsk. Ent. Tidskr.* **15**, 105–110 (1968)
- Trägårdh, I.: Description of *Termitomimus*, a new genus of termitophilous physogastric Aleocharinae, with notes on its anatomy. *Zool. Stud. Tilla Prof. T. Tullberg, Uppsala*, pp. 172–189 (1907)
- Tuxen, S.L.: Taxonomist's glossary of genitalia in insect. Kopenhagen: Munksgaard 1970
- Voris, R.: Biologic investigations on the Staphylinidae (Coleoptera). *Trans. Acad. Sci. St. Louis* **28**, 233–261 (1934)
- Warren, E.: Observations on the comparative anatomy of the termitophilous aleocharine *Paracorotoca akermani* (Warren). *Ann. Natal Mus.* **4**, 297–366 (1920)
- Weber, L.: Beitrag zum Bau der Copulationsorgane der männlichen Staphyliniden. *Festschr. Verein Naturfr., Cassel*, S. 284–313 (1911)

*Eingegangen am 13. Juli 1977*