

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtlichsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Experimentelle Untersuchungen zur Taxonomie und Ökologie von *Coelopa frigida* FABR. (Dipt. Coelopidae).

Von Hermann Remmert

Die Familie Coelopidae ist auf das marine Litoral beschränkt, wo die Larven im Strandanwurf leben. Die vorliegende Untersuchung befaßt sich mit den Faktoren, die eine der Arten, *Coelopa frigida* FABR., an dies Milieu binden; sie soll zugleich die Taxonomie der Art klären. Das untersuchte Material stammt von Helgoland, wo am 8. 9. 54 die Larven gesammelt wurden. Es gelang, die Art im Laboratorium durch fünf Generationen weiterzuzüchten, dann mußten die Versuche aus zeitlichen Gründen abgebrochen werden.

I. Taxonomie

HENNIG 1937 unterscheidet drei Formen von *Coelopa frigida*: var. *gravis*, var. *parvula* und die typische *frigida*. Andere Autoren behandeln diese Formen als verschiedene Arten. Eine eindeutige Klärung des Sachverhaltes steht noch aus. Für eine genetische Fixierung der Unterschiede zwischen den Formen spricht nach HENNIG (l. c.) folgendes:

1. Es sei unwahrscheinlich, daß die größten Exemplare (10 mm) mit den kleinsten (2,5 mm) kopulieren können, eine genetische Trennung sei daher denkbar. HENNIG selbst weist jedoch darauf hin, daß der Genitalapparat nicht so starke Größenunterschiede zeigt wie die Gesamtlänge der Tiere.
2. In einer Zucht können sich mehrere Formen nebeneinander entwickeln. HENNIG schließt daraus, daß das Nahrungsangebot allein nicht die Verschiedenheit der Formen bewirken kann. Auffällig ist aber, daß sich aus einer Zucht fast stets nur Angehörige zweier benachbarter Formen entwickeln, also *gravis* und *frigida* oder *frigida* und *parvula*, nie aber *gravis* und *parvula*, sehr selten alle drei Formen.

Die beiden für eine genetische Fixierung der Merkmale herangezogenen Gesichtspunkte können also nicht als beweisend gelten.

Gegen eine genetische Verschiedenheit spricht folgendes:

1. Die Verbreitungsgebiete der drei Formen sind nach den bisherigen Kenntnissen gleich. „Mir scheint vor allem verdächtig, daß die drei Formen überall nebeneinander aufzutreten scheinen. Eine so genaue Deckung der Verbreitungsgebiete kommt bei verschiedenen Arten kaum vor“ (HENNIG briefl. 1954).
2. Zwischen den drei Formen kommen Zwischenstufen vor, die sich nicht einordnen lassen (HENNIG).

Eine Klärung der taxonomischen Beziehungen konnte nur durch Zuchtversuche erreicht werden. Dabei waren vor allem zwei Fragen zu beantworten:

1. Wie sehen die Nachkommen eines Elternpaares aus, wenn ein Teil bei reichlicher, ein anderer bei geringer Nahrungsmenge aufgezogen wird?
2. Ist eine erfolgreiche Kopulation zwischen den extremen Formen möglich?

HENNIG gruppiert die Formen nach ihrer Größe (*parvula* 2,5—4,5 mm, *frigida* 4,5 bis 7 mm, *gravis* 7—10 mm). Weiter sind folgende Merkmale wichtig (die hinter dem Merkmal angegebene Abkürzung wird im folgenden allein benutzt):

gravis: Thorax dicht bestäubt (bb)

$p_2ta_1^1$ sehr lang und dicht behaart (+)

frigida: Thorax weniger bestäubt (b)

p_2ta_1 behaart, die Haare sind etwa ebenso lang wie die Borsten (o)

parvula: Thorax glänzend (g)

p_2ta_1 ohne Behaarung zwischen den Borsten (—).

Die Verteilung dieser Merkmale auf die gezüchteten Individuen (F_1 — F_5) wurde untersucht (Tafel 39, 1). Es zeigt sich, daß die Größenunterschiede für eine Charakterisierung der Formen nicht ausreichen. Bei Männchen kommen *gravis*-Merkmale noch bei 4 mm Länge vor, dagegen weisen Weibchen von 8 mm Länge schon typische *frigida*-Merkmale auf, Weibchen mittlerer Größe haben einen kaum bestäubten Thorax. Schließlich fällt auf, daß die Männchen stets größer sind als Weibchen der gleichen Zucht und daher meist auch in den übrigen Merkmalen der nächst größeren Form angehören. Dies alles deutet darauf hin, daß die drei Formen modifikatorische Abänderungen einer Art sind.

Ein einzelnes Gelege (etwa 80 Eier) wurde vorsichtig in zwei etwa gleiche Hälften geteilt und die eine bei reichlicher, die andere bei geringer Nahrungsmenge aufgezogen (Tabelle 1). In beiden Versuchen schlüpften zwei der von HENNIG charakterisierten Formen²⁾: in der einen *gravis* und *frigida*, in der anderen *frigida* und *parvula*. Die kleinsten Tiere aus der Kultur mit reichlicher Nahrung sind 7 mm lang, das größte aus der mit

Tabelle 1

Coelopa frigida. Nachkommen eines Pärchens, bei verschiedener Futtermenge aufgezogen. A = reichliche Nahrung; B = geringe Nahrung. — Erklärung der Abkürzungen S. 247. Die Zahl vor den Abkürzungen gibt die Länge der Tiere in $\frac{1}{100}$ mm an.

A.

gravis			frigida				parvula
85bb+	8obb+	75bO	7obO				
♂	♂	♀	♀				
85bb+	8obb+		7obO				
♂	♂		♀				
	8obO		7obO				
	♀		♀				
	8obO		7obO				
	♀		♀				
			7obO				
			♀				

B.

			65bb+	6ob+	55bO	5ob+	45b+
			♂	♂	♀	♂	♂
				6ob+	55g—	5og+	45b+
				♂	♀	♂	♂
				6obO		5og—	45gO
				♀		♀	♀
				6obO			45g—
				♀			♀
				6ob—			
				♀			
				6ogO			
				♀			

¹⁾ Metatarsus des 2. Beinpaars.

²⁾ Der Einfachheit halber wird im folgenden weiter von diesen Formen gesprochen.

geringer Futtergabe 6,5 mm. Die großen Tiere weisen typische *gravis*-Merkmale auf, die kleinen sind z. T. typische *parvula*. Auch hier wird wieder deutlich, daß die größten Tiere einer Kultur stets Männchen sind.

Nachkommen eines Elternpaares können also bei verschiedenen Futtermengen verschiedene Formen ergeben. Darauf deuteten auch die übrigen Zuchtergebnisse hin. Es wurde von 7 Imagines ausgegangen (2 kleine *gravis*, 5 *frigida*). In den Nachfolgezuchten konnten durch geringe Futtergaben regelmäßig typische *parvula* erhalten werden.

Um die Möglichkeit einer erfolgreichen Kopulation zwischen den extremen Formen zu prüfen, wurden Puppen isoliert. Zwei Pärchen wurden zur Zucht angesetzt:

a)	♂	40	b	+	x	♀	75	b	o
b)	♂	80	bb	+	x	♀	40	g	—

Beide Pärchen lieferten eine Nachkommenschaft, wie sie normalerweise bei entsprechender Futtergabe zu erwarten war (reichlich Futter in beiden Zuchten, daher in beiden nur *gravis*- und *frigida*-Nachkommen).

Eine erfolgreiche Kopulation zwischen extremen Individuen ist also möglich.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

Eine genetische Fixierung der die drei Formen von *Coelopa frigida* charakterisierenden Merkmale ist nicht nachzuweisen. Lediglich mehr oder weniger reichliche Futtermengen sind für die Ausbildung dieser Merkmale maßgeblich. Die Männchen neigen eher zur Ausbildung der die „var. *gravis*“ kennzeichnenden Merkmale als die Weibchen, sie sind dementsprechend meist größer als die sich in gleichen Zuchten entwickelnden Weibchen. *Coelopa frigida* ist also eine einheitliche Art, wie dies schon HENNIG 1937 auf Grund morphologischer Vergleiche vermutete, aber nicht sicher nachweisen konnte.

II. Biologie

Die Entwicklungsdauer in den Zuchten (Temperatur um 18°) betrug im Durchschnitt 21 Tage (Ei — Imago). Davon kommen auf die Puppe beim Weibchen 6—7, beim Männchen 8—9 Tage. Die Weibchen schlüpfen vor dem Männchen (Tafel 40, 3). Ein tageszeitlich gebundenes Schlüpfen ließ sich nicht nachweisen (Licht von 8—0 Uhr)¹⁾.

Die Kopulation erfolgt zwar stets im Sitzen, doch ist ein Luftraum von mindestens 30 x 20 x 20 cm Größe für die Tiere unerlässlich, in kleineren Zuchtgefäßen erfolgten keine Begattungen, schon in dem angegebenen Mindestraum ist ein Teil der Eier nicht entwicklungsfähig. Tiere, die einige Tage in genügend großen Lufträumen zugebracht haben, kopulieren auch in engen Röhren, oft sogar mehrmals hintereinander.

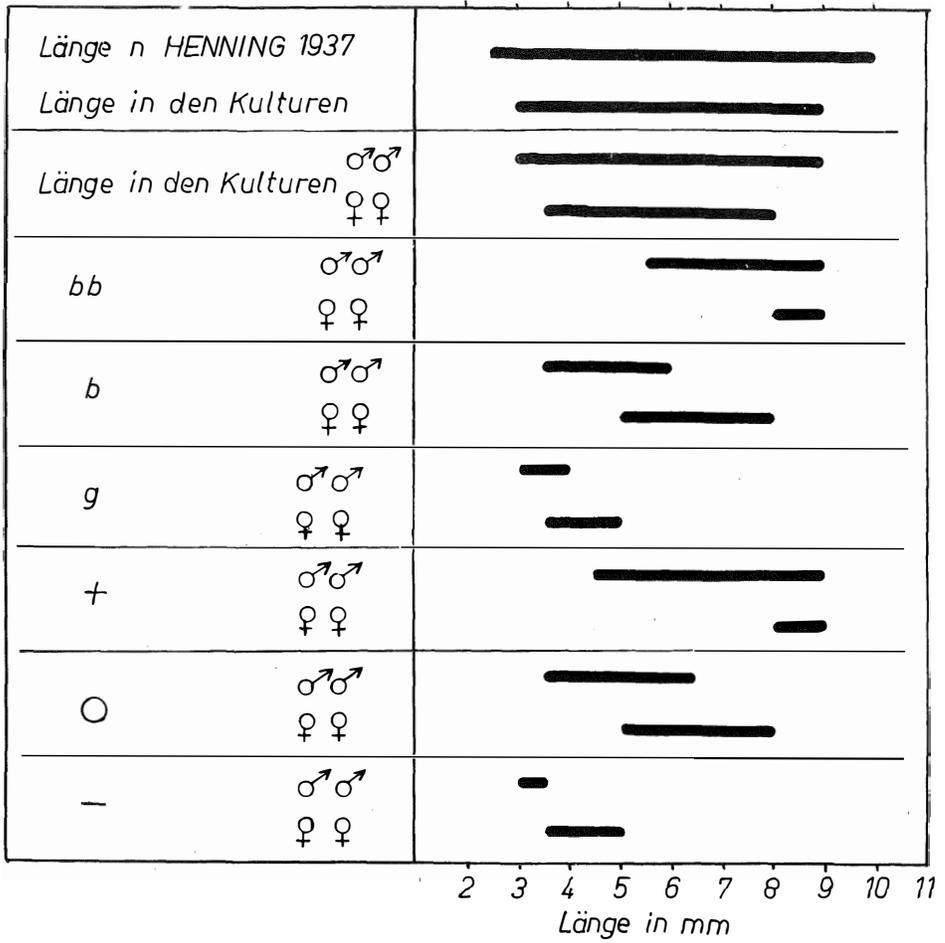
Die Imagines verkriechen sich mit Vorliebe in ihrer Nahrung, locker liegendem, faulem Fucus (Phaeophyceae). Nur durch intensives Schütteln kann man sie aus ihm heraustreiben. Es scheint sich dabei nicht um eine scotophile Reaktion zu handeln, denn entflugene Imagines findet man oft in herumliegenden engen Glasröhren sitzen, in die von allen Seiten Licht eindringt.

Jedes Weibchen produziert einen unregelmäßigen Eihaufen, der bei den größten Individuen aus etwa 80 Eiern besteht. Bei kleineren Tieren ist die Zahl geringer.

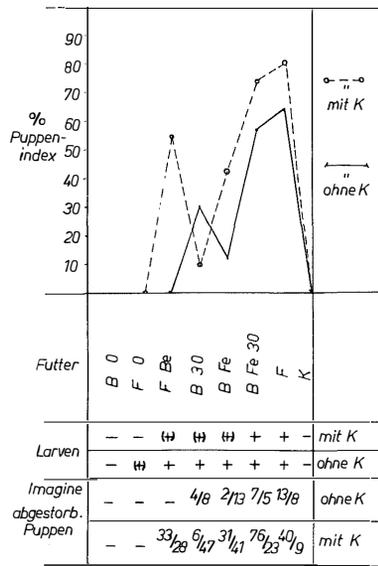
Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 39)

Abb. 1: *Coelopa frigida*. Verteilung der für die einzelnen Formen charakteristischen Merkmale auf verschiedene Größenklassen (nach den Laborzuchten).

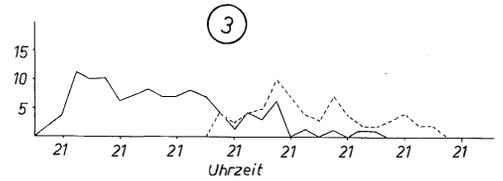
¹⁾ Möglicherweise besitzen die Männchen ein tageszeitlich gebundenes Schlüpfen (vgl. Abb. 3). Dieser Frage konnte nicht mehr nachgegangen werden.



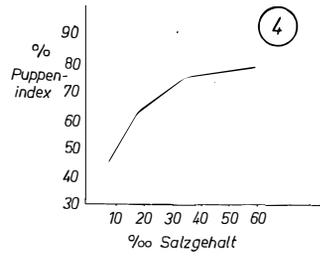
①



2



3



4

III. Ökologie

Für die ökologische Untersuchung dienten die gleichen Nahrungsarten, die bereits mit Erfolg bei strandanwurfbewohnenden Sphaeroceriden angewandt wurden (vgl. REMMERT 1955). Es handelt sich dabei um folgende Futtersorten (die Abkürzung wird im folgenden allein benutzt):

- BO = Brennesselpulver, in Süßwasser aufgeweicht.
B 30 = Brennesselpulver, in Salzwasser aufgeweicht (die Zahl hinter B gibt die verwandte Seewasserkonzentration an).
FO = Fucus getrocknet, in destilliertem Wasser ausgewaschen.
FBe = Fucus getrocknet, in destilliertem Wasser ausgewaschen, getrocknet, mit Extrakt¹⁾ aus Brennesselpulver aufgeweicht.
BFe = Brennesselpulver, ausgewaschen in destilliertem Wasser, getrocknet, mit Fucus-Extrakt aufgeweicht.
FBe 30 = Wie FBe, jedoch der Brennesselextrakt mit hochkonzentriertem Seewasser versetzt, so daß sein Salzgehalt 30⁰/₁₀₀ beträgt.
F = Fucus platycarpus, getrocknet, in Süßwasser aufgeweicht (Salzgehalt im nassen Gewebe 30⁰/₁₀₀).
K = getrocknete Krabben (Crangon). Salzgehalt in der Trockensubstanz 60⁰/₁₀₀, in der Feuchtsubstanz etwa 25⁰/₁₀₀.

Alle diese Futtersorten wurden mit und ohne Zusatz von K verwendet. Beim Zusatz von Krabben wird der Abkürzung sinngemäß ein K zugefügt.

Aus Zeitgründen konnten die Versuche nicht genügend ausgedehnt werden. Für eine genaue Untersuchung wäre zu fordern, daß für jede Nahrungsart- und -menge²⁾ die Zahl der Larven und Imagines, die sich aus einer bestimmten Zahl von Eiern entwickeln, festgestellt wird. Das ist in der vorliegenden Untersuchung nicht geschehen, die einzelnen Kulturen sind dadurch nur bedingt vergleichbar. Die Zahl der eingesetzten Eier war bei allen Kulturen ungefähr gleich, ebenso die Nahrungsmenge. Die Larvenentwicklung wurde geschätzt. Als wichtigstes Kriterium diente das Verhältnis der Zahl der geschlüpften Imagines zu der der abgestorbenen Puppen (im folgenden als „Puppenindex“ bezeichnet). Die Ergebnisse zeigt Tafel 40, 2.

Zunächst fällt die stets geringe Zahl der sich entwickelnden Imagines und der abgestorbenen Puppen in den Kulturen ohne Krabben auf. Die meisten Larven sterben in den ersten Tagen ab, sodaß die Zahl der Puppen sehr gering ist. Setzt man solchen Kulturen Krabben zu, so verlassen alle Larven ihre bisherige Nahrung und bohren sich fressend in die Krabben ein. Krabben — oder wahrscheinlich allgemein tierisches Eiweiß — ist also für eine Massentwicklung der Art wichtig. Auf Krabben allein findet jedoch keine Entwicklung statt.

Der Puppenindex steigt, wenn den Larven salzreiche Nahrung geboten wird. B o, FBe genügen nicht für die Entwicklung der Larven, FBe nur bei Zusatz (salzreicher!) Krabben. Bei B 30 entwickelt sich auch ohne Krabben eine geringe Zahl Imagines. Ein gewisser Salzgehalt in der Nahrung ist also für die Tiere wichtig.

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 40)

Abb. 2: Zuchtergebnisse von *Coelopa frigida* bei verschiedenen Futtersorten. Erklärung der Abkürzungen S. 247. Puppenindex (S. 247): obere Spalte Prozentzahlen, untere beiden Spalten absolute Zahlen.

Abb. 3: *Coelopa frigida*. Schlüpfen der Imagines. Ausgezogene Linie: Weibchen; gestrichelte Linie: Männchen. Zählungen alle 6 h. Licht vor 8—0 Uhr.

Abb. 4: *Coelopa frigida*. Puppenindex (%) bei verschiedenen Salzgehalten in der Nahrung. Weitere Erklärung s. Text.

¹⁾ Über die Herstellung des Extraktes s. REMMERT 1955.

²⁾ Die Nahrung ist zugleich das Substrat für die Larven. Ein andersartiges Substrat (z. B. Kies) ist nicht nötig.

Schließlich steigt der Puppenindex, je mehr Fucus in der Nahrung ist. Ein Puppenindex von mehr als 50% ist nur bei Fucus-Gabe möglich. Demnach ist auch Fucus für das Gedeihen der Art wichtig.

Da sich ein Organismus wie *Coelopa* unter den durch biotische Feindeinwirkungen und Konkurrenz verschärften Freilandbedingungen nur dann an einer bestimmten Lebensstätte halten kann, wenn er eine hohe Vermehrungsrate hat, ergeben sich auf Grund der Untersuchungen folgende drei Faktoren als unerläßliche Voraussetzungen für das Vorkommen von *Coelopa frigida*:

1. Fucus¹⁾
2. Krabben¹⁾
3. Salz in der Nahrung (normalerweise in Fucus und Krabben enthalten).

Diese Faktorenkombination ist nur im Anwurf des Meeresstrandes verwirklicht. Hier allein kann die Art gedeihen.

Aus Abb. 2 Tafel 40 ergibt sich ein weiterer interessanter Punkt: Zahl der Larven und Zahl der Imagines sind nicht immer korreliert. FBeK, B₃₀K weisen eine starke Larvenentwicklung auf, die Zahl der Imagines ist jedoch sehr gering.

Aus dem Rahmen fällt eine Nahrung: B 30. Hier besitzt eine Nahrung ohne Krabben einen höheren Puppenindex als die entsprechende mit Krabben. Die Zahl der Puppen ist jedoch so gering, daß es sich wahrscheinlich um einen zufallsbedingten Fehler handelt, der bei größerer Anzahl korrigiert würde. Auf FOK entwickeln sich keine Tiere, obwohl durch die Krabben Salz zugeführt wurde. Der Grund dafür liegt darin, daß bestimmte lebensnotwendige Stoffe aus dem Fucus durch die Extraktion entfernt wurden, die durch Extrakt aus anderen Pflanzen wieder ergänzt werden können (vgl. REMMERT 1955).

Eine nähere Prüfung verdient noch die Bedeutung des Salzgehaltes im Gewebe der Nahrung. Die Frage wurde untersucht, indem FBe ohne Krabben mit verschiedenen konzentrierten Seewasserlösungen getränkt wurde. Aus Zeitgründen konnte die Entwicklung nicht vom Ei an verfolgt werden. Daher wurden acht Tage alte Larven aus optimaler Nahrung (FK) in diese Bedingungen überführt. Die Ergebnisse sind also nicht mit denen der Abb. Tafel 40, 2 vergleichbar. Es zeigt sich, daß bei einem geringen Salzgehalt im Gewebe der Puppenindex niedriger ist als bei hohem. (Tafel 40, 3). Zwischen 30 und 60 ‰ besteht kein deutlicher Unterschied. Der Index bei 80 ‰ ist jedoch sehr gering.

In ihrem natürlichen Lebensraum, dem Strandanwurf, ist die Larve stets in Gefahr, von hohen Fluten überspült zu werden. Daher wurden Versuche angesetzt, die die Wirkung einer täglichen Überflutung klären sollten (Versuchsordnung wie bei REMMERT 1955). Eine tägliche Überflutung von drei Stunden Dauer wird von allen Stadien gut überstanden, die Entwicklung vollzieht sich ebenso wie in Kulturen ohne Überflutung. Die Imagines sind im Gegensatz zu den untersuchten Sphaeroceriden (REMMERT 1955) leicht benetzbar, sie fallen ins Wasser, sinken sofort unter die Oberfläche, lediglich das Scutellum bleibt oberhalb des Wasserspiegels. Beim Trockenfallen des Substrates werden die Tiere rasch wieder aktiv. Eine Überflutung von sechs Stunden Dauer täglich wurde nur noch von einem sehr geringen Teil der Tiere überstanden.

Wie andere Insekten besitzen die Imagines von *Coelopa frigida* bei der Eiablage ein deutliches Wahlvermögen. Sie legen in Salzorgeln (Anordnung s. REMMERT 1955) ihre Eier im Wahlversuch nur auf *Fucus* ab, nie auf Brennesseln (Verhältnis 180 : 0). Genauere Untersuchungen konnten nicht mehr ausgeführt werden.

¹⁾ Wieweit der Fucus durch andere Braunalgen und die Krabben durch anderes tierisches Eiweiß ersetzt werden können, läßt sich bisher nicht sagen.

Zusammenfassung

Coelopa frigida ist eine sehr variable Art. Durch verschieden großes Nahrungsangebot während der Larvalentwicklung können verschieden große Imagines erhalten werden. Mit der Größe sind einige morphologische Merkmale korreliert, auf Grund derer *Coelopa frigida* bisher in verschiedene Varietäten oder gar Arten zerlegt wurde.

Für ihre Entwicklung brauchen die Larven von *Coelopa frigida* im Strandanwurf drei Faktoren: 1. Fucus, 2. Krabben (Cragon), 3. salzreiche Nahrung. Beim Ausfall eines dieser Faktoren entwickeln sich so wenige Tiere bis zur Imago, daß eine Erhaltung der Art im Konkurrenzkampf des Freilandes nicht möglich erscheint. Diese Faktorenkombination ist nur im Lebensraum der Art, am Meerestrand, realisiert. Die Imagines legen ihre Eier nur an solche Stellen ab, die den Larven günstige Entwicklungsmöglichkeiten bieten.

Literaturverzeichnis

HENNIG, W., 1937: Coelopidae. In: LINDNER, Die Fliegen der palaearktischen Region, 52, Stuttgart. 39pp. — REMMERT, H., 1955: Salzgehalt und Substratbeschaffenheit als ökologische Faktoren für Dipteren. Zool. Jb. Syst. Ökol. (im Druck).