

- DEL GUERCIO, G., Contribuzione alla conoscenza dei Lacnidi italiani. Morfologia, sistematica, biologia generale e loro importanza economica. Redia, 5, 173—359, 1908.
- EHRHARDT, P., KLOFT, W. & KUNKEL, H., Zur Aphidenfauna der Hochrhön. Abhandl. Naturw. Ver. Würzburg, 1960, i. Dr.
- ERMIN, R., Untersuchungen zur Honigtau- und Tannenhonigfrage in der Türkei. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, B 15, 185—224, 1950.
- FOSSEL, A., Die Tannentracht. Bienenvater, 6 und 7/8, 1958.
- GEINITZ, B., Die Entstehung des Tannenhonigs. Arch. Bienenk., 11, 308—318, 1930.
- , Waldhonig. Nachlaßmanuskript aus d. J. 1948. Südwestdeutscher Imker 1958, 266—300, 1958.
- HILLE RIS LAMBERS, D., On aphids from the Netherlands with descriptions of new species (*Aphididae*, *Homoptera*). Tijdschr. Ent., 98, (1955), 229—249, 1956.
- INOUE, M., Beiträge zur Kenntnis der Koniferen-Läuse, vorkommend im nördlichen Teil Japans. Report of the Hokkaido Branch Government Forest Exp. Station, 5, 208—238, 1956.
- MORGENTHAL, I., Die Nadelgehölze. 3. Aufl., Stuttgart, 1955.
- MÜLLER, H., Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernder Baumläuse im Jahre 1954. Insectes sociaux, 3, 75—91, 1956.
- PAŠEK, V., Vosky nesich lesnych drevin (*Homoptera*, *Aphidoidea*). Bratislava, 1954.
- RIHÁR, J.: Über die Prognostizierung der Lachnidtracht auf Koniferen (Votr. Arbeitstagung über Honigtaufragen in Freiburg/Br.). Ztschr. Bienenf., 4, 129, 1958.
- SCHELS, J., Beobachtungen an *Cinara (Lachnus) pinicola* KALTENBACH (*Lachnus hyalinus* KOCH). Ztschr. Bienenf., 4, 151—178, 1959.
- SCHMUTTERER, H., Zur Lachnidenfauna Bayerns. Nachr. Bayer. Ent., 3, 1—6, 1954.
- STROYAN, H. L. G., Further additions to the British aphid fauna. Trans. R. ent. Soc. London, 109, 311—359, 1957.
- WEIS, S., Die Blattläuse Oberösterreichs. Österr. zool. Ztschr., 4, 464—559, 1955.
- WELLENSTEIN, G., Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Ztschr. Pflanzenkrankh., 59, 430—451, 1952.

Über den Start und Flug des *Sisypus schaefferi* L.

(*Coleoptera: Scarabaeidae*)

J. PRASSE

Institut für Landwirtschaftliche Zoologie und Haustierkunde der Universität Halle (Saale)

(Mit 3 Tafeln und 5 Textfiguren)

Der in der warmen Zone der paläarktischen Region beheimatete *Sisypus schaefferi* L. gehört zu den schnellsten und gewandtesten Fliegern unter den Koleopteren, die es verstehen, unvermittelt Kurven und Wendungen auszuführen. Nach der Art seines Fluges ist er den Schwirrnern zuzuordnen. Bei heißem Wetter und starker Besonnung sind die Tiere sehr fluglustig, während Lichtverminderung und Temperaturen unter + 22° C die Flugtätigkeit erheblich herabsetzen. Bei diffusum Licht ist der Flug sporadisch, bei absoluter Dunkelheit machen die Tiere trotz hoher Temperatur, im Versuch bis + 40° C, von ihren Flugorganen keinen Gebrauch.

Start

Vor dem Flug richtet sich der Käfer auf den Vorderbeinen hoch, biegt Kopf und Prothorax ventral, wobei sich die dorsale, Halsschild und Hinterkörper verbindende Intersegmentalhaut straff spannt, hebt die Elytren schwach an und beginnt drei bis zehn pumpende Längsbewegungen des Körpers auszuführen, eine bei Koleopteren weit verbreitete Vorbereitung zum Flug. Die Frage, ob den Pumpenbewegungen auch eine chemische Wärmeregulierung zukommt und zwar in der Weise, daß durch die Bewegungen — Zufuhr von Luft (Sauerstoff), Steigerung des Stoffwechsels — die Körpertemperatur auf eine für den Abflug günstige Höhe gebracht wird, bleibt umstritten. Es hat sich lediglich gezeigt, daß das Pumpen stets vor jedem Start, selbst bei hohen Außentemperaturen von $+40^{\circ}\text{C}$ und darüber vorgenommen wird, wobei eine Beziehung zwischen Temperaturhöhe und Pumpfrequenz nicht festzustellen war. Mißglückt ein Flug, und schickt sich der Käfer an, ein zweites Mal oder gar mehrmals hintereinander zu starten, so bleibt allerdings vor jedem erneuten Start das Pumpen aus, was seine Ursache wohl darin hat, daß nach den jeweils kurzen Flugstrecken die Luftsäcke noch ausreichend mit Atemluft gefüllt sind.

Der Start dieses Tieres hat erstmalig durch v. Lengerken (1937) eine eingehende Schilderung erfahren. Hierbei ist zu bemerken, daß als Besonderheit unter allen bisher im Hinblick auf den Flug untersuchten Insekten eine direkte Beziehung der Mittelbeine zum Abflug des Tieres erkannt wurde. Kurz vor dem Abflug werden die Mittelbeine seitlich am Körper hochgeschlagen, danach sollen deren Tarsen schnelle rotierende Bewegungen ausführen. v. Lengerken bezeichnet die Mittelbeine als „echte Schwirrgorgane, d. h. als Stimulatoren für den Schwirrfly“ und setzt sie funktionell den Halteren der Dipteren gleich. Wenn man Gelegenheit hatte, den Start des *S. schaefferi* L. zu beobachten, so gewinnt man in der Tat den Eindruck, daß die Mittelbeintarsen „Schwingungen in der Mantelebene eines spitzen Kegels“ ausführen. Einzelphasen lassen sich aber nicht erkennen, zumal dieser Vorgang nur den Bruchteil einer Sekunde andauert, da sich das Tier alsbald im raschen Aufflug dem Auge des Beobachters entzieht. Wigglesworth (1946) betrachtet die Mittelbeine als im Dienst der Flugsteuerung stehende gyroskopische Sinnesorgane und glaubt in der am distalen Ende jeder Mittelbeintibia befindlichen Borstenreihe den entsprechenden rezeptorischen Apparat gefunden zu haben. Schaller (1952) weist aber darauf hin, daß sich die gleiche Borstenreihe auch an den Tibien der nichtschwirrenden Hinterbeine findet, und zum anderen die Tarsen während des Fluges selbst stillgehalten werden. Die zuletzt genannte Feststellung läßt nach Schaller auch eine Deutung der rotierenden Tarsen als Stimulatoren für den Schwirrfly nicht zu. Er hält vielmehr die Annahme für wahrscheinlich, daß die schwirrenden Mittelbeine „als Kreiselstabilisatoren anzusprechen sind, die den Abflug bei nichtoptimalen Flugbedingungen sichern“.

Vergleichende Beobachtungen an Käfern mit ähnlicher Mittelbeinhaltung gaben die Veranlassung dazu, den Start von *S. schaefferi* L. einer nochmaligen Analyse zu unterziehen und die von Schaller begonnene, in Ermangelung ausreichenden Materials bald wieder eingestellte experimentelle Prüfung der Ausfallerscheinungen wieder aufzunehmen. Doch weder die Entfernung einzelner Mittelbeinglieder noch die ganzer Beine (einschließlich der Coxen), einseitig und beiderseitig vorgenommen, unter gleichzeitiger Regulierung

der Temperatur und Lichtintensität erbrachten in bezug auf den Start und den Flug der Tiere ein befriedigendes Ergebnis. Es hat sich gezeigt, daß der bei nichtoptimalen Flugbedingungen mißglückte Start keinesfalls für mittelbeinlose Käfer typisch ist, andererseits der Start und Abflug dieser Tiere bei optimalen Bedingungen sich im wesentlichen nicht von dem der intakten unterscheidet. Als ich mein Augenmerk ausschließlich auf die Bewegung der Tarsen richtete und die Amputation der Alae vornahm, um zu erreichen, daß das Tier den Startplatz nicht verläßt, sondern mehrmals nacheinander Flugversuche unternimmt, sollte ich nun die Überraschung erfahren, daß den Tarsen der Mittelbeine eine schwirrende Bewegung fehlt. Die bald daraufhin angestellten Wiederholungen an anderen Tieren nach der gleichen Methode, und in Ergänzung dazu des stationären Fluges von auf einer Glasplatte fixierten intakten Käfern ließen ebenfalls keine schwirrenden Bewegungen der Tarsen erkennen. Anhand von Zeitlupenaufnahmen¹⁾ freistartender Tiere konnte dann schließlich die Richtigkeit der im Experiment gemachten Beobachtungen bestätigt werden.

Obleich bei *S. schaefferi* L. Bewegungen der Tarsen in der bisher beschriebenen Weise nicht vorliegen, so sind doch in der Regel Bewegungen feststellbar, ohne die man zu dem Trugschluß ja nicht gekommen wäre. Hierzu ist zu bemerken, daß diese Bewegungen recht unterschiedlich sind, sich zuweilen nur auf einzelne Tarsenglieder erstrecken, andererseits aber auch

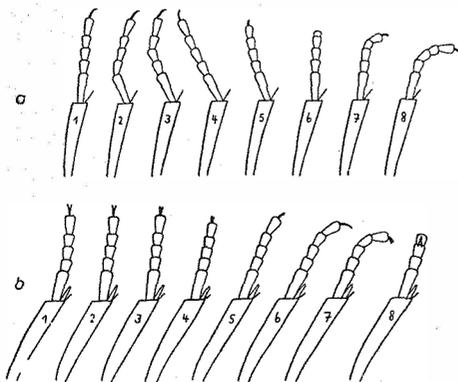


Fig. 1. Bewegungen des linken Mittelbeintarsus von *S. schaefferi* L. in acht Phasen dargestellt. — a) Mittelbein in Frontalansicht, — b) Mittelbein von der Seite gesehen. Nähere Erläuterung im Text

auf die Tibia übergehen, so daß der Tibio-Tarsus sich als ganzes bewegt. Der am häufigsten beobachtete Bewegungsmodus läßt sich etwa wie folgt schildern. Die aufgerichtete Tibia bleibt nahezu unbeweglich, der Tarsus, der anfangs gestreckt gehalten wird, neigt sich nun allmählich nach der Längsachse des Körpers zu und zwar in der Weise, daß das Basalglied vorangeht (Fig. 1: 1, 2, 3). Nachdem der Tarsus abermals gestreckt die schräge Stellung eingenommen hat (Fig. 1: 4), vollführt das Basalglied eine Schwenkung in Richtung des Analendes um ungefähr 180°, wobei sich

¹⁾ Die Aufnahmen wurden im Betriebslabor der DEFA und im wesentlichen an der Ingenieurschule für Filmtechnik in Potsdam-Babelsberg angefertigt. Sie erfolgten mit der ZL 1 (Zeiss Ikon) bei einer mittleren Bildfrequenz von 1400/sec. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle allen an den Filmaufnahmen Beteiligten, insbesondere den Herren U. DREDRICH und A. LIPPELT von der Ingenieurschule, für mannigfache Hilfe meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

die Endglieder mit zunehmender Drehung des Basalgliedes, in der in Figur 1: 5, 6, 7, 8 gezeigten Weise, fortschreitend nach außen krümmen. Bei der Betrachtung dieser Krümbewegungen des Fußes entsteht zwangsläufig die Vorstellung eines kräftigen Hochgreifens in die Luft. Die in Figur 1: 8 eingenommene Stellung des Tarsus bleibt nun entweder solange bestehen, bis sich das Tier durch Flügelschlag vom Boden abhebt, oder, was die Regel zu sein pflegt, der Fuß wird gleich wieder in die Position (Fig. 1: 1) gebracht. In diesem Zusammenhang ist die Feststellung erwähnenswert, daß das zur Landung ansetzende Tier die Mittelbeintarsen in der gleichen Weise krümmt wie beim Start, und daß die Krümmung dem Hinunterklappen der Tibien vorausgeht.

Die Lageveränderungen des Fußes werden noch verständlicher, wenn man die Beobachtung senkrecht zur Längserstreckung der Mittelbeintibia auf das distale Ende derselben vornimmt. Hierbei beschreiben die Krallen des Praetarsus einen Halbkreis (Fig. 2).

Somit entfallen die bisher aufgestellten Hypothesen über die Funktion der Mittelbeine beim Start des Käfers. Eine Deutung des tatsächlichen Bewegungsmodus der Tarsen als hochfrequente Schwingung war nur deshalb möglich, weil die Bewegungen außerordentlich schnell verlaufen. Nach vorliegenden Untersuchungen dauern sie längstens 0,19 sec. Auf Grund der Tatsache, daß die Mittelbeine, insbesondere die Tarsen von *S. schaefferi* L. im Verhältnis zur Körpergröße und im Vergleich zu den anderen Käferarten sehr lang sind, haben schon geringe Bewegungen des

Basalgliedes große Lageveränderungen der Tarsusspitze zur Folge. Dies hat bisher zu einer Überbewertung des Vorganges geführt. Der Bewegungsdeutung im Sinne eines Rotierens des Fußes wurde hingegen offensichtlich durch die halbkreisförmige Bewegung des Tarsus Vorschub geleistet.

In bezug auf die Haltung der Mittelbeine beim Start und Flug stellt *S. schaefferi* L. keine Besonderheit dar. Man kann vielmehr das Tier in eine Reihe einordnen, deren Vertreter eine gleiche bzw. weitgehend ähnliche Flugstellung einnehmen. Es fand sich diese Beinhaltung bei *Scarabaeus pius* ILL., *Sc. puncticollis* LATR., *Gymnopleurus geoffroyi* FUESSL., *G. mopsus* PALL., *G. coriarius* HBST., *Geotrupes mutator* MARSH., *Onthophagus ovatus* L., *O. fracticornis* PREYSSL., *Caccobius schreberi* L., *Hister unicolor* L. und verschiedenen *Aphodius*-Arten (Taf. 4, Fig. 1). Was die Bewegung der Tarsen

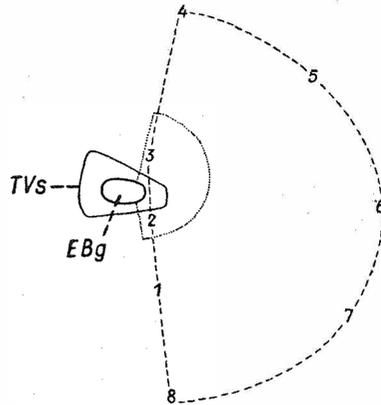


Fig. 2. Bahn der Krallen des Praetarsus (gestrichelt) und des Basalgliedes (gepunktelt) bei der Bewegung des Mittelbeintarsus von *S. schaefferi* L. — TVs = Tibienvorderseite, EBg = Einlenkungsstelle des Basalgliedes. Die Zahlen bezeichnen die Stellen der in Fig. 1 dargestellten Positionen des Tarsus. Nähere Erläuterung im Text

anbetrifft, so konnte ich bis jetzt bei *Gymnopleurus*, *Onthophagus* und *Caccobius* solche deutlich wahrnehmen. Während *Gymnopleurus* das Tarsusende gleichfalls nach außen krümmt, kommt bei den anderen genannten Tieren es lediglich zu einer Verlagerung der einzelnen Glieder innerhalb des gestreckt gehaltenen Fußes, so daß der Tarsus in sich zu schwingen scheint. Auch bei diesen Käfern dauert die Tarsenbewegung nur den Bruchteil einer Sekunde.

Der Start des *S. schaefferi* L. nimmt im einzelnen folgenden Verlauf. Unmittelbar vor dem Abflug legt der Käfer eine gewisse Unruhe an den Tag. Er läuft mit hochgestrecktem Kopf und in Witterstellung befindlichen Antennen hastig umher, als suche er einen geeigneten Platz zum Abflug. Plötzlich hält er im Laufen inne, macht ein paar schnelle trippelnde Bewegungen aller Beinpaare, ein Vorgang, der mit dem des „auf-der-Stelle-treten“ vergleichbar ist, richtet dabei die Gangextremitäten symmetrisch aus und zwar in der Weise, daß die Vorderbeine schräg nach vorwärts, die Mittelbeine seitlich vom Körper gestreckt, die Hinterextremitäten dagegen nach rückwärts weit gespreizt werden, und schlägt alsbald mit einem Ruck, unter gleichzeitigem Anhub des Abdomens die Mittelbeine an die Seiten des Prothorax (Taf. 4, Fig. 2a).

Den trippelnden Bewegungen der Gangextremitäten kann wahrscheinlich eine auf den Abflug stimulierende Wirkung zugeschrieben werden, während durch das symmetrische Ausrichten der Extremitäten und gleichzeitige Spreizen der Hinterbeine das Tier offensichtlich die für den Start erforderliche Stabilität erhält. Im Zusammenhang mit den aufgerichteten Mittelbeinen weist v. LEMBERGEN auf die morphologische Ausbildung der Prothoraxseiten hin und setzt diese zu den hochgeschlagenen Beinen in direkte Beziehung und zwar insofern, als die etwas gekrümmten Tibien sich in die seitlichen Abschrägungen des Halsschildes eng einfügen sollen. Wie Taf. 4, Fig. 2f erkennen läßt, ist das nicht der Fall, zum anderen ist ein „Widerlager für das Mittelbein“ auch gar nicht erforderlich. Es liegt in der Regel vielmehr der Femur in seinem distalen, die Tibia jedoch nur in ihrem proximalen Teil der Mitte der abgeflachten Seite des Halsschildes an. Der Unterschenkel ist hierbei etwas nach dem Analende des Käfers zugewendet und bildet mit dem Oberschenkel einen rechten Winkel. Ein enges Einpassen der Mittelextremität in die Abschrägung des Halsschildes konnte bisher nur am thanatosierten Tier beobachtet werden.

Nach dem Aufrichten der Mittelbeine bis zur nächsten Phase des Startes, dem Lüften des Elytrons, verstreicht eine gewisse Zeit, die ich als Pause bezeichne, weil sich in ihr für den Beobachter keine wahrnehmbaren Vorgänge am Tier abspielen. Sie ist auf den vorliegenden Filmaufnahmen deutlich feststellbar und stets von gleicher Dauer. Danach werden die Elytren um etwa 30° zur Ausgangsposition geschlossen vom Abdomen abgehoben (Taf. 4, Fig. 2b). Die darauffolgende Phase, in der die Alae die Flugstellung einnehmen (Taf. 4, Fig. 2c—f), beansprucht die längste Zeit

des Startes. Von rhythmischen Bewegungen des Abdomens begleitet werden die in Ruhelage zweimal längs- und zweimal quergefalteten horizontal liegenden Flugflügel zunächst geringfügig angehoben, dann in der Längsachse um rund 80° gedreht, nacheinander allmählich seitlich hervorgezogen und nach hinten gestreckt. Nach der Drehung der Alae ragen deren Flächen-gelenke etwas seitlich über das Abdomen hinaus. Stets wird erst ein Flügel in Flugstellung gebracht, danach der andere hervorgezogen und gestreckt. Auf das Strecken der Alae folgt nun wieder eine kurze Pause, darauf beginnt der erste Flügelschlag.

Es lassen sich also beim Start des *S. schaefferi* L. im wesentlichen drei Phasen erkennen, das Aufrichten der Mittelbeine, das Anheben des Elytrons und das Influgstellungbringen der Alae. Eine Vorstellung über den zeitlichen Verlauf dieser Vorgänge vermittelt Fig. 3.

Die Startdauer, die Zeit vom Beginn des Hochschlagens der Mittelbeine bis zum ersten Flügelschlag, war in allen untersuchten Fällen annähernd

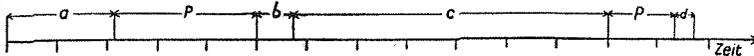


Fig. 3. Phasen des Startes von *S. schaefferi* L. in ihrem zeitlichen Verlauf. Der Abstand zwischen zwei Zeitmarken beträgt 0,029 sec. — a = Dauer des Hochstellens der Mittelbeine, b = Anhebens der Elytren, c = Influgstellungbringen der Alae, d = ersten Flügelschlages, P = Pause

gleich lang. Sie beträgt im Mittel 0,39 sec. Die zum Zwecke des Vergleichs gemessenen Startzeiten bei *Gymnopleurus geoffroyi* FUSSL. waren noch kürzer. Hier beträgt das Mittel 0,31 sec.

In bezug auf die Bewegung der Tarsen bei Käfern muß noch eine Tatsache Erwähnung finden, die wahrscheinlich die Deutung dieses Phänomens gestattet. Es hat sich nämlich gezeigt, daß bei *S. schaefferi* L. die Bewegungen nicht unmittelbar nach dem Hochschlagen der Mittelbeine einsetzen, sondern mit dem Vorgang des Anhebens, Entfaltens und Streckens des Alae zeitlich parallellaufen. In entsprechender Weise liegen die Verhältnisse bei *Gymnopleurus*, *Onthophagus* und *Caccobius*. Da diese Tiere beim Start zunächst die Elytren vom Abdomen abheben und erst dann die Mittelbeine seitlich hochrichten, die Vorgänge sich also in umgekehrter Reihenfolge zu *S. schaefferi* L. abspielen, mit dem Einsetzen der Schlagtätigkeit der Flugflügel aber auch bei diesen Vertretern keine Bewegung des Fußes mehr festzustellen ist, müssen die Tarsenbewegungen mit dem Influgstellungbringen der Alae zwangsläufig zeitlich zusammenfallen. Es besteht also offensichtlich eine Beziehung zwischen beiden Vorgängen, wobei über deren Art gegenwärtig nur Vermutungen geäußert werden können. Nachstehende Beobachtung läßt z. B. die Annahme, daß die Bewegungen der Tarsen nur eine Folgeerscheinung des Streckens der Alae sind, wahrscheinlich erscheinen. Auf zwei Filmaufnahmen über den Start des *S. schaefferi* L.

werden die Tarsen stillgehalten und die Flügel nicht in Flugstellung gebracht. Die Entfaltung der Alae erfolgt erst während der Schlagtätigkeit, eine Erscheinung, über die noch berichtet wird.

Flug

Bereits der erste Flügelschlag wird mit großer Intensität geführt, die sich in den darauffolgenden zwölf bis dreizehn Schlägen, welche zu beobachten die vorliegenden Hochfrequenzaufnahmen gestatten, nicht erhöht. Die Schlagzeit sowohl des ersten als auch der übrigen vollen Flügelschläge ließ sich auf $9,2 \cdot 10^{-3}$ sec bestimmen, was einer mittleren Schlagfrequenz von 109/sec entspricht. Die wiederum zum Zwecke des Vergleichs an *Gymnopleurus geoffroyi* FÜESSL. und *Onthophagus fracticornis* PRÉYSSL. gemessenen Schlagzeiten des im Aufflug befindlichen Käfers betragen im Durchschnitt bei *Gymnopleurus* $9,5 \cdot 10^{-3}$ sec, bei *Onthophagus* $8,4 \cdot 10^{-3}$ sec; die mittleren Frequenzen sind demnach 105/sec und 114/sec. Dadurch aber, daß der Flügel beim ersten Schlag im allgemeinen etwa nur $\frac{4}{5}$ der Strecke der maximalen Schwingungsweite durchheilt, die Amplitude also kleiner ist als die der nachfolgenden Flügelschläge, kommt es vom ersten zum zweiten

Schlag zu einer kleinen Geschwindigkeitserhöhung.

Die Flächenbelastung (= der auf die Flächeneinheit der Gesamttragflächen des Tieres entfallende Anteil des Körpergewichts) ist bei *S. schaefferi* L. mit $1,19 \text{ kg/m}^2$ verhältnismäßig gering; ebenso bei *G. geoffroyi* FÜESSL. mit $1,14 \text{ kg/m}^2$.

Im Hinblick auf die Bewegungsform der Ala ist zunächst zu bemerken, daß das Senken und Heben des Flügels in annähernd gleicher Ebene erfolgt. Auf Grund des hohen Luftwiderstandes, dem seine Fläche bei der Schwingung ausgesetzt ist, seiner großen Elastizität sowie der Flächenrotation, die er vollführt, kommt es jedoch zu einer mehr oder minder starken Abweichung von dieser Ebene. Projiziert man die Bahn der Flügelspitze eines fixierten Käfers in die xz -Ebene der körperfesten Koordinaten, so bietet sich das Bild einer sehr flachgedrückten Achterfigur mit einer feinen Schleife am unteren Pol (Fig. 4). Beim freifliegenden Tier beschreibt hingegen das Ende des Flügels eine fortschreitende, schrägliegende Welle, die, nach Berechnungen von HERBST (1957), „mit zunehmendem „Fort-

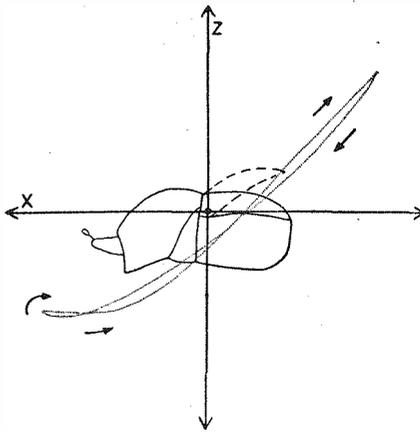


Fig. 4. Bahn der Flügelspitze des *S. schaefferi* L. in die xz -Ebene der körperfesten Koordinaten projiziert. Die auf der Zeichenebene senkrecht stehende y -Achse verbindet die beiden Flügelgelenke. Der Einstellwinkel der Schwingebene zur x -Achse beträgt etwa 40°

schritze eines fixierten Käfers in die xz -Ebene der körperfesten Koordinaten, so bietet sich das Bild einer sehr flachgedrückten Achterfigur mit einer feinen Schleife am unteren Pol (Fig. 4). Beim freifliegenden Tier beschreibt hingegen das Ende des Flügels eine fortschreitende, schrägliegende Welle, die, nach Berechnungen von HERBST (1957), „mit zunehmendem „Fort-

schrittsgrad“ v/u immer flacher wird, und sich der schwankungslosen Geraden nähert,“ (v = Lokomotionsgeschwindigkeit des Tieres, u = Schlaggeschwindigkeit bzw. Umfangsgeschwindigkeit des Flügels).

Die Schlägebene steht schräg zur Längsachse des Körpers. Ihre Neigung gegen die x -Achse ist beim ersten Flügelschlag am größten, nimmt danach bis zum vierten Schlag ab, um dann unverändert zu bleiben. Der Winkel, den ihr Hinterabschnitt mit der x -Achse bildet, beträgt beim ersten Schlag 26° , beim vierten rund 40° . Steilerstehende Schwingebenen zeigen einzelne Flugaufnahmen fixierter Tiere. Ein größerer Einstellwinkel als 45° dürfte dagegen bei *S. schaefferi* L. wegen der verhältnismäßig geringen Exkursion des Elytrons nach oben nicht möglich sein.

Der Käfer führt seine Flügel also von hinten oben nach vorn unten, dabei sind die Ausschläge so groß, daß jede Flügelspitze fast einen Halbkreis beschreibt. Die Amplitude ist beim ersten Schlag, wie schon erwähnt, kleiner, erhöht sich aber dann sprunghaft auf ihren größten Wert, der bei den folgenden Schwingungen nahezu erhalten bleibt. Der Amplitudenwinkel des ersten Schlages beläuft sich auf etwa 130° , der der übrigen im Mittel auf 165° . *G. geoffroyi* FÜESSL. und *O. fracticornis* PRÆYSSL. haben in bezug auf die Schwingungsweite kleinere Werte; der maximale Schlagwinkel ließ sich auf 139° bzw. 152° bestimmen.

Es ist üblich, als Geschwindigkeitsmaß des schwingenden Insektenflügels die mittlere Geschwindigkeit der Alaspitze während ihres Ab- und Aufschlages, die sog. „Umfangsgeschwindigkeit“ u , zu verwenden. Sie läßt sich errechnen aus der Flügellänge r , dem Schlagwinkel φ und der Schlagfrequenz f nach der Formel $u = \frac{2\pi r \varphi}{180} \cdot f$. Die durchschnittliche Flügellänge (30 Messungen) von *S. schaefferi* L. beträgt 11,2 mm, der Amplitudenwinkel 165° , die Frequenz 109/sec. Mithin legt die Flügelspitze bei jeder vollen Schwingung 64,5 mm; also in der Sekunde 7,03 m zurück. Die mittlere Umfangsgeschwindigkeit der Flügelspitze von *G. geoffroyi* FÜESSL. ließ sich auf 7,47 m/sec, die von *O. fracticornis* PRÆYSSL. auf 5,73 m/sec bestimmen.

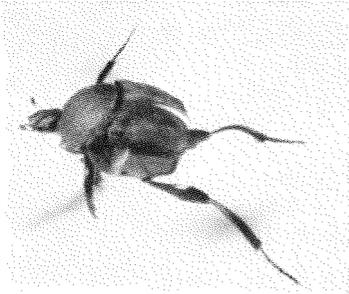
HERBST konnte den Beweis führen, daß der Insektenflügel keine gleichförmige Schlaggeschwindigkeit hat. Er stellte an der gefesselten *Cetonia aurata* L. fest, „daß die Flügelspitze $\frac{3}{4}$ bis $\frac{4}{5}$ ihrer Bahn mit wenig wachsender Geschwindigkeit durchläuft, wozu sie nur die Hälfte bis $\frac{2}{3}$ der für eine volle Schwingung benötigten Zeit gebraucht. Das übrige Drittel ist für die stark gebremste bzw. beschleunigte Bewegung in der Nähe der Umkehrpunkte erforderlich“. Diesbezügliche Untersuchungen am auf fliegenden *S. schaefferi* L. führten zum gleichen Ergebnis. Die Bewegung der Ala von einem Wendepunkt zum anderen ist zunächst stark beschleunigt, danach ungefähr gleichförmig, und kurz vor dem Umkehrpunkt sehr stark verzögert. Hierbei legt die Flügelspitze in der Beschleunigungs- und Bremsphase rund $\frac{1}{3}$ ihrer Bahn zurück, wozu sie die gleiche Zeit benötigt wie

zum Durcheilen der übrigen $\frac{2}{3}$, der nahezu gleichförmigen Bewegungsphase. Die Höchstgeschwindigkeit der Alaspitze ist also doppelt so hoch wie die Anfangs- und Endgeschwindigkeit.

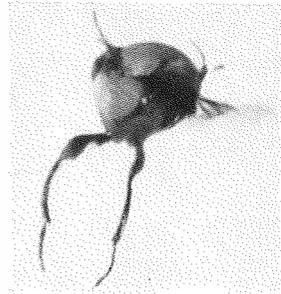
Die unterschiedliche Schnelligkeit, mit der die Ala ihre Bahn durchläuft, ist zurückzuführen auf die wechselnden Druckverhältnisse des Flügels auf die Luft infolge seiner Flächendrehung und auf seine große Elastizität, die es ihm ermöglicht, stärker aufgezwungenen Drücken in gewissem Grade nachzugeben (Taf. 6, Fig. 1). Würde z. B. der *S. schaefferi* L.-Flügel als starre Platte schwingen, so müßte sein Ende auf die Luft in der Schlagrichtung einen rund fünfmal höheren Druck ausüben als sein Abschnitt in der Gegend des Flächengelenkes; er trägt aber nur das etwa 3,5 bis 4-fache. Daß die unterschiedlichen Geschwindigkeiten im wesentlichen durch den Luftwiderstand bedingt sind, zeigt auch deutlich die Untersuchung an der gefalteten Ala. Die Frequenz eines in dieser Weise schlagenden Flügels ist, seiner geringen Belastung zufolge, zwar um die Hälfte höher, jedoch ist die Bewegung weitestgehend ausgeglichen. Die, nach Vermessung der in gleichen Zeiteinheiten zurückgelegten Wegstrecken errechneten Geschwindigkeiten stimmen im großen und ganzen überein.

Die Frage nach dem Geschwindigkeitsverhältnis des Insektenflügels zwischen Ab- und Aufschlag beantwortet GROMADSKA (1957) dahingehend, daß das Emporheben schneller vor sich geht als das Senken. Voss (zitiert nach v. BUDDENBROCK [1930]) kam auf Grund seiner Untersuchungen an *Eristalis tenax* L. zu der gegenteiligen Feststellung. „Der Abwärtsschlag als die eigentliche aktive Phase wird schneller und energischer vollzogen als die Aufwärtsbewegung des Flügels.“ Die mittleren Geschwindigkeiten der Flügelspitze von *S. schaefferi* L. beim Ab- und Aufschlag sind hingegen proportional. Die Ala wird genau so schnell gesenkt wie gehoben. *G. geoffroyi* FÜESSL. und *O. fracticornis* PREYSSL. lassen diesbezüglich ebenfalls keinen Unterschied erkennen. Die Zeiten des Senkens und Hebens stimmen auf den Filmaufnahmen stets überein. Gleiche Auf- und Abschlagsgeschwindigkeiten fand auch HERBST bei Messungen am schwingenden *Cetonia*-Flügel.

Zur Erzeugung der zum Fliegen erforderlichen aerodynamischen Kräfte vollführt der Flügel während der Schlagschwingung bekanntlich noch eine Drehschwingung, d. h. eine Bewegung um seine Längsachse. Beim schwirrenden *S. schaefferi* L. ist diese Lageveränderung der Ala deutlich wahrnehmbar, wobei allerdings die Frage noch eingehender zu analysieren wäre, inwieweit der Luftwiderstand an der Drehung beteiligt ist. Die Auswertung der Zeitlupenaufnahmen hat nämlich ergeben, daß der aktiven Verstellung der Flügelfläche in den Wendepunkten keinesfalls die ihr generell für die Insekten beigemessene Bedeutung zukommt, vielmehr scheint die Drehung im wesentlichen das Resultat der Luftdruckeinwirkung auf die schwingende Fläche zu sein. Die Lageveränderungen des Flügels im Hinblick auf seine Flächendrehung lassen sich anhand einer Schlagschwingung etwa wie folgt aufzeigen. Der in Flugstellung befindliche Flügel beginnt seinen Abschlag in der Weise, daß sein Costalrand in der Bewegung der Fläche voraneilt, somit also zuerst in die Flügelbahn eintritt und die Fläche gewissermaßen



1

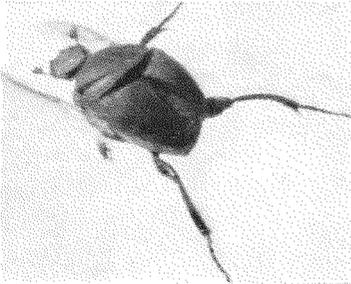


4

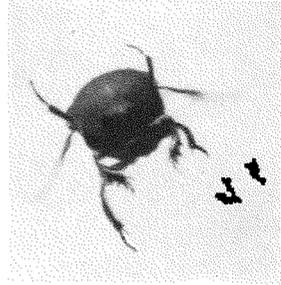
a



b



2



5

a



b



c



d

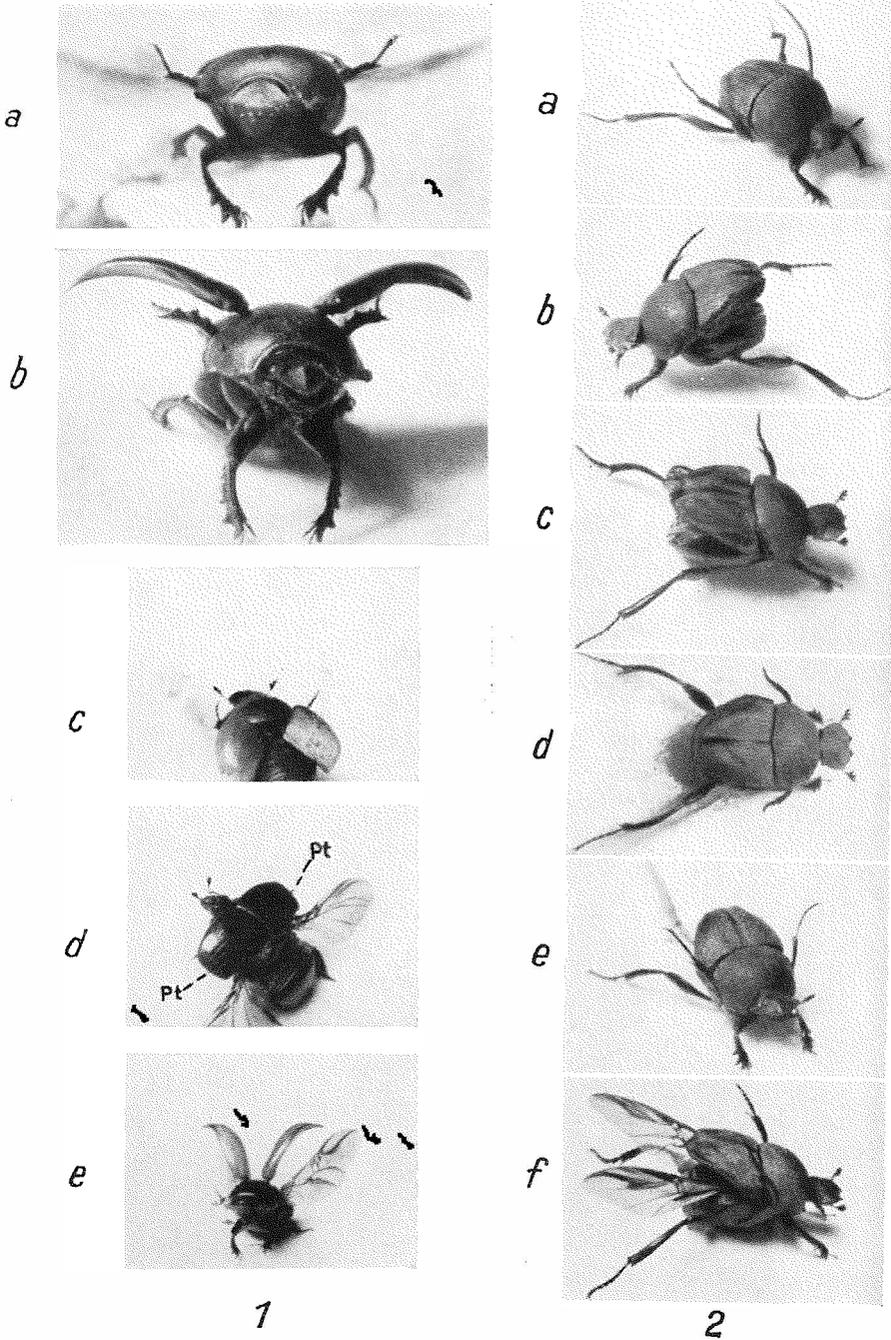


6

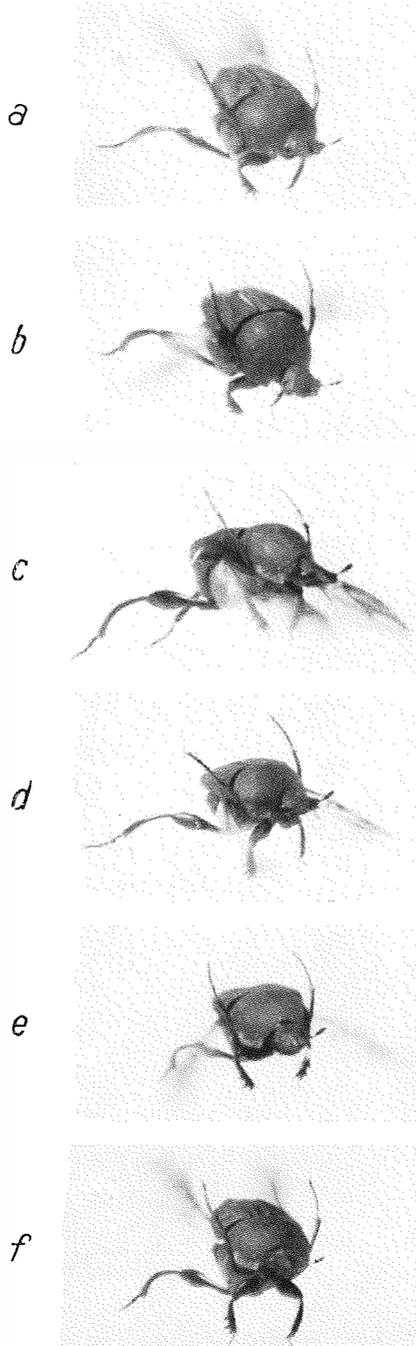


3

J. Prasse, Flug des *Sisyphus schaefferi* L.



I. Prasse, Flug des *Sisyphus schaefferi* L.



I. Prasse, Flug des *Sisyphus schaefferi* L.

nachzieht. Während die Flügelfläche in der Ausgangsstellung annähernd senkrecht zur Schwingebene stand, hat sie nun bei dieser Art des Eintritts des Flügels in die Bahn eine schräge Lage eingenommen (Fig. 5 a—c). In dieser Position durchläuft der Flügel seine Bahn bis zum unteren Wendepunkt, wobei sein Anstellwinkel sich geringfügig vergrößert. Die durchschnittliche Winkelgröße kann mit 42° angegeben werden (Fig. 5 d).

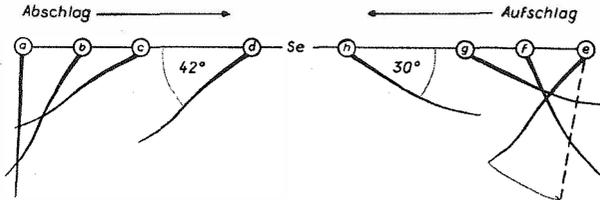


Fig. 5. Flächendrehung des Flügels von *S. schaefferi* L. im Laufe einer Schlagschwingung, dargestellt anhand des Flügelquerschnitts. In die Schwingebene (Se) ist der jeweilige Costalrand eingezeichnet. a = Lage der Fläche zur Schwingebene des in Flugstellung befindlichen Flügels. b u. c = Die Abwärtsbewegung hat begonnen. Der Costalrand eilt hierbei der Fläche voraus. d = Der Winkel, den die Fläche beim Abschlag mit der Schwingebene bildet, beträgt im Mittel 42° . e = Der Costalrand hält im unteren Wendepunkt kurz an, während die Fläche sich weiterbewegt. f u. g = Lage des Flügels zu Beginn des Aufschlages. Mit fortschreitender Vorwärtsbewegung des Costalrandes nimmt die Flächendrehung zu. h = Die mittlere Anstellung der Ala beim Aufschlag beläuft sich auf 30° .

Von Bedeutung scheint die Tatsache zu sein, daß die Flügelfläche nicht gleichmäßig angestellt ist. Ihr proximaler Abschnitt ($\frac{2}{5}$ der Flügellänge einschließlich des Flächengelenkes) bildet mit der Schwingebene einen stets größeren Winkel als ihr distaler, so daß die Fläche in sich ein klein wenig gedreht ist.

Im unteren Umkehrpunkt hält der Costalrand plötzlich an, während die Fläche die Bewegung fortsetzt (Fig. 5 e). Kaum hat sie eine ungefähr senkrechte Lage zur Schwingebene eingenommen, beginnt der Costalrand sich schon wieder bahnaufwärts zu bewegen (Fig. 5 f, g). Der mittlere Anstellwinkel, den die Fläche mit der Schlagebene jetzt bildet, ließ sich auf 30° bestimmen. Im oberen Wendepunkt wiederholt sich der Vorgang der Flügeldrehung in der im unteren Umkehrpunkt beschriebenen Weise. Die durchschnittliche Anstellung beträgt aber nun wieder 42° .

Die Art des Wendens des Flügels in seiner extremen Hoch- und Tiefstellung, insbesondere das Faktum, daß die Verstellung der Fläche nicht an Ort und Stelle erfolgt, sondern mit der Vorwärtsbewegung der Ala gekoppelt ist (siehe auch Taf. 5), macht die Annahme einer vorwiegend passiven Drehung in hohem Maße wahrscheinlich. Sie wird dadurch noch bekräftigt, wenn man sich der von STELLWAAG (1910) zum Studium der Lageveränderungen des Flügels der Honigbiene angewandten Methode, dem Druck auf den Thorax eines chloroformierten Tieres bedient. Die diesbezüglichen Untersuchungen haben keine Drehbewegungen erkennen lassen. Blies man jedoch die sich abwärtsbewegenden Flügel von vorn-unten an, so nahmen

sie die für den Abschlag charakteristische Stellung ein; das gleiche geschah beim Anblasen der aufwärtsschlagenden Alae von hinten-oben. Die vorliegenden Befunde reichen allerdings nicht aus, die Frage der Drehschwingung bei *S. schaefferi* L. endgültig zu klären. Deren Beantwortung ist aber für das Verständnis der Steuerung des Insektes im Fluge unerlässlich, so daß weitere detaillierte Untersuchungen notwendig sind.

Die Elytren schwingen synchron mit den Alae. In der extremen Hochstellung der Flugflügel sind auch sie vom Abdomen maximal abgehoben und in der Sutura geschlossen (Taf. 6, Fig. 2a). Beim Senken erfolgt nun unter Lösung der Suturalverfaltung eine Spreizung, die mit fortschreitender Abwärtsbewegung an Stärke zunimmt (Taf. 6, Fig. 2b). Im Aufschlag ist dieser Vorgang rückläufig; die Spreizung verringert sich bis zum vollständigen Verschluß der Flügeldecken.

Im Hinblick auf den Abflug des Tieres darf es als gesichert gelten, daß erst die Alae entfaltet und in Flugstellung gebracht werden, bevor die Flugmuskeln in Tätigkeit treten. Oft ist jedoch die umgekehrte Reihenfolge festzustellen. Der Start des Käfers verläuft zunächst in der üblichen Weise — die Elytren werden gelüftet, die Flugflügel angehoben und um ihre Längsachse um den gleichen Winkelbetrag gedreht — erfährt aber dann eine Unterbrechung bis zum Einsetzen der Schlagschwingung. In ihr wird nun die gefaltete Ala in einer schrägen Ebene, die in bezug auf ihre Anstellung zur x -Achse ungefähr jener der ersten vier Schläge mit gestrecktem Flügel entspricht, auf und ab geführt, wobei sie sich vom zweiten Schlag ab entfaltet und allmählich streckt (Taf. 6, Fig. 3). Der Vorgang des Streckens dauert drei bis vier volle Schwingungen.

Die Ursache dieser Startart liegt im Unterbleiben des Entfaltens und Streckens der Alae und nicht in einer vorzeitig einsetzenden Tätigkeit der Flugmuskeln. Demzufolge konnte sich auch die anfangs gehegte Vermutung, die Startzeit würde bei dieser Verhaltensweise des Käfers kürzer ausfallen, nicht bestätigen. Sie ist im Gegenteil dadurch etwas länger, daß das Tier sich erst beim fünften oder sechsten Flügelschlag vom Unterstützungspunkt abhebt, anstatt beim zweiten. Die Ursache des Nichtöffnens der Flügel gilt es noch zu erforschen. Soweit die vorliegenden Beobachtungen reichen, spielt offenbar der physiologische Zustand des Tieres eine maßgebliche Rolle; denn Altkäfer starteten häufiger in dieser Weise als Jungkäfer. Berücksichtigt man schließlich noch das im Kapitel über den Start Gesagte, des zeitlichen Zusammenfallens von Tarsenbewegung und Influgstellungbringen der Alae, sowie die Feststellung, daß die Bewegung der Tarsen ausbleibt, wenn das Entfalten und Strecken der Flügel nicht erfolgt, so könnte nun auch, statt der an jener Stelle geäußerten Vermutung, eine ihr entgegengesetzte zutreffen. Die Bewegung des Fußes wäre dann nicht ein Folgerscheinung des Influgstellungbringens der Alae, sondern Voraussetzung dazu. Mir scheint aber der Gedanke an eine derartige Beziehung zwischen beiden Vorgängen zu abwegig.

Der Aufflug des Tieres nimmt etwa folgenden Verlauf. Bei den ersten zwei Flügelschlägen lösen sich die Vorderextremitäten von der Startfläche, der Vorderkörper hebt sich; bei den nächsten zwei nimmt die schräge Körperlage zu, während gleichzeitig die Hinterbeine den Unterstützungspunkt verlassen (Taf. 6, Fig. 1). Mit den darauffolgenden, zur Körperlängsachse jetzt steiler geführten Flügelschlägen, erhält das Tier nun, unter Beibehaltung seiner schrägen Lage, ungefähr gleichen Auf- und Vortrieb, so daß es seinen Aufflug bei einem Steigwinkel von etwa 40° fortsetzt. Neben dieser am häufigsten anzutreffenden Form kann man nicht selten einen senkrecht aufwärts oder sogar schräg nach rückwärts oben verlaufenden Flug bei horizontaler Körperlage beobachten. Gewisse Anzeichen deuten darauf hin, daß die Lichtverhältnisse die Art des Abfluges wesentlich mitbestimmen. Wird z. B. das startende Insekt von oben kräftig angestrahlt, so erhebt es sich annähernd senkrecht auf die Lichtquelle zu.

Der Flug des *S. schaefferi* L. zeichnet sich durch große Gewandtheit und Schnelligkeit aus. Der Käfer ist imstande, im Schnellflug unvermittelt die Richtung zu ändern, ja sogar plötzlich zu stoppen und annähernd an Ort und Stelle zu schweben. Der Flug erinnert demnach lebhaft an den vieler Fliegen, zuweilen den der Libellen. Die große Wendigkeit ist zweifellos mit auf die gedrungene Körperform, die geringe Beweglichkeit des Elytrons und auf die günstige Lage des Körperschwerpunktes zum Druckmittelpunkt — der Schwerpunkt liegt direkt hinter und etwas unterhalb der Flügelgelenkachse — zurückzuführen; sie ist aber insbesondere Ausdruck eines allen anderen Koleopteren weit überlegenen Steuerungsvermögens.

Bei der Betrachtung der Lage der Schwingungsebene fand die Tatsache Erwähnung, daß das Tier fähig ist, diese zu verändern. Obwohl auf den Filmaufnahmen die Verstellung beider Ebenen gemeinsam in gleicher Weise erfolgt (gerader Abflug), halte ich im Hinblick auf die Richtungsänderung im Flug eine einseitige Verstellung im Sinne STELLWAAG's (1916) durchaus für möglich. Neben dieser Methode der Steuerung scheint aber *S. schaefferi* L. im weitaus größeren Maße sich jener der einseitigen Veränderung der Schlagamplitude zu bedienen. Veränderungen dieser Art lassen sich im Experiment verhältnismäßig leicht nachweisen; sie wurden jedoch auch am fliegenden Tier bestätigt (Taf. 6, Fig. 4). Ob der Käfer darüber hinaus auch die Fähigkeit besitzt, die Anstellwinkel der Flügelflächen einseitig zu verändern, muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Denkbar wäre der Fall, daß das Tier auf die Drehung der Alae in den Umkehrpunkten regulatorisch einwirkt, und somit unterschiedliche Anstellungen der Flächen erreicht werden.

Mittelbeinlose Tiere sind gleichfalls imstande, schnell und geschickt zu fliegen, doch unterscheidet sich deren Flug von dem intakter Tiere in der Art des Wendens. Während der normale Käfer sehr kurze Kurven zu fliegen vermag, sich hierbei plötzlich seitwärts neigt, um bald darauf wieder die horizontale Lage einzunehmen, beschreiben mittelbeinlose Tiere Kurven

von stets größerem Aktionsradius. Bei sonst großer Gewandtheit läßt sich also hinsichtlich des Kurvenfluges eine gewisse Schwerfälligkeit solcher Käfer nicht verkennen. Es liegt deshalb der Schluß nahe, daß den Mittelextremitäten im Flug eine bestimmte Funktion zukommt.

Betrachtet man die Figur 5 auf Tafel 6, so ist an den Mittelgliedmaßen des kurvefliegenden Tieres deren unterschiedliche Stellung augenfällig. Die (im Bilde) linke Tibia ist nach vorn aufgerichtet und steht somit zur Körperlängsachse steiler als die andere. Desgleichen ist der linke Tarsus deutlich gestreckt, während der auf dem Bild rechte eine eigenartige Abbiegung nach rückwärts aufweist. Die Vordergliedmaßen erleiden beim Kurvenflug offensichtlich keine Lageveränderungen. Sie bleiben stark angewinkelt senkrecht nach unten gestellt, ihre Füße gleichmäßig nach außen gerichtet (vergl. hierzu die Vorderbeinhaltung der im Geradeausflug befindlichen Tiere auf Taf. 5). Auch die Tarsen der Hinterextremitäten zeigen keine Lageveränderungen, sie sind in übereinstimmender Weise nach hinten gestreckt. Das linke Bein wird allerdings geringfügig tiefer gehalten.

Nach der Haltung der (im Bilde) linken Mittel- und linken Hinterextremität zu urteilen, könnte den Beinen die Bedeutung von Drucksteuern zugesprochen werden. Voraussetzung für diese Steuerung ist aber die aktive Verstellung der Gliedmaßen. Die in dieser Richtung angestellten Untersuchungen führten jedoch zu der Auffassung, daß Lageveränderungen der Gangextremitäten im Flug passiv erfolgen. Über die bisherigen Versuche an fixierten Tieren unter besonderer Berücksichtigung der Stellung der Mittelgliedmaßen, sei kurz folgendes mitgeteilt. Ein an Ort und Stelle in horizontaler Körperlage schwirrender Käfer hält die Mittelbeine in der bekannten Weise (Taf. 6, Fig. 6a). Kippbewegungen des Tieres um die Körperlängsachse und um die Querachse haben auf die Beinstellung keinen Einfluß. Wird das Insekt hingegen von vorn gleichmäßig angeblasen, so neigen sich die Tibien symmetrisch etwas nach hinten, die Tarsen aber stark anal-medial (Taf. 6, Fig. 6b, c). Die Neigung ist hierbei ungefähr proportional der Intensität des künstlichen Fahrtwindes. Trifft nun der Luftstrom die Extremitäten ungleichmäßig, so wird deren symmetrische Haltung gestört. Tibia und Fuß des intensiver angeströmten Beines neigen sich stärker als die entsprechenden Glieder der anderen Extremität. Bei Kippbewegungen des Tieres unter diesen Bedingungen bleibt die asymmetrische Beinstellung erhalten (Taf. 6, Fig. 6d), jedoch nur solange, wie die unterschiedliche Anströmung anhält. Entsprechend liegen die Verhältnisse bei den Hinterextremitäten. Ihre Verlagerungen sind infolge der Rückwärtsstreckung nicht so deutlich zu beobachten. An den Vorderbeinen war keine abweichende Haltung festzustellen.

Die Stellung der Mittelgliedmaßen des fliegenden Käfers ist also von den Strömungsverhältnissen der Luft, mithin von der Art des Fluges abhängig. Im Geradeausflug trifft die Luft beide Beine gleich stark; dies hat ihre gleichmäßige Ausrichtung bei einer der Fluggeschwindigkeit adäquaten

Neigung nach hinten zur Folge. Im Kurvenflug dagegen ändern sich die Anströmungsverhältnisse, wodurch abweichende Beinhaltungen zustande kommen. Je kürzer das Tier die Kurve fliegt, um so unterschiedlicher werden die Stellungen sein.

Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß das Insekt auch im Flug Lageveränderungen der Extremitäten wahrnimmt und möglicherweise durch sie mit einer Kontrolle der Flugeigengeschwindigkeit erhält. Da die Mittelbeine auf Grund ihrer nahezu vertikalen Haltung die größeren Verstellungen erfahren, dürften sie hierbei von besonderer Bedeutung sein. Ob das Tier auf unterschiedliche Lageveränderungen der Gliedmaßen mit einseitig veränderter Flügelschlagamplitude oder Schwingenebene reagiert, müssen spätere Untersuchungen entscheiden.

Die Flughöhe steht in enger Beziehung zur Nahrungssuche, sie beträgt im offenen Gelände 1,5 bis 3 m. Bei schwachen Luftbewegungen fliegt der Käfer gern gegen den Wind. Die zurückgelegten Entfernungen sind verhältnismäßig gering. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle landeten auf der Flucht befindliche Tiere bereits nach 40 bis 60 m entweder auf ebener Erde, Grashalmen oder an Zweigen von niedrigem Gebüsch.

Die Fluggeschwindigkeit ist neben einer Reihe anderer Faktoren im wesentlichen von Temperatur, Lichtintensität und dem physiologischen Zustand des Käfers abhängig. Ihre Bestimmung gestaltet sich schwierig, weil der Flug selten in einer geraden Bahn verläuft und man deshalb in der Regel nur einzelne Abschnitte des Fluges genau erfassen kann. Eine gewisse Ausrichtung läßt sich in einem geschlossenen Raum, der bis auf ein Fenster abgedunkelt ist, erreichen. Unter solchen Bedingungen und einer Temperatur von $+24^{\circ}\text{C}$ durchflogen Jungtiere eine 9 m lange Strecke (Entfernung vom Startplatz bis zur Fensterscheibe) in 2,73 sec (Mittel von 12 Messungen) bzw. in einer Geschwindigkeit von rund 3,3 m/sec. Die Geschwindigkeit der ersten drei Meter (Aufflugsgeschwindigkeit) betrug hierbei $\approx 2,5$ m/sec, die der letzten drei dagegen $\approx 4,1$ m/sec. Sie nimmt also während des Fluges beträchtlich zu. Unter optimalen Bedingungen im Freiland dürfte die durchschnittliche Fluggeschwindigkeit sich auf etwa 5 bis 6 m/sec belaufen.

Zusammenfassung

Beim Start des *Sisyphus schaefferi* L. lassen sich deutlich drei Phasen erkennen; das Aufrichten der Mittelbeine, das Lüften des Elytrons und das Influgstellungbringen der Alae. Die bisherigen Beobachtungen, daß die Tarsen der Mittelbeine kurz vor dem Abflug des Tieres hochfrequente Schwingungen ausführen, haben sich als falsch erwiesen. Bewegungen der Tarsen liegen zwar vor, doch erlauben sie nicht die Deutung als „Stimulation für den Schwirrflyg“.

Bereits der erste Flügelschlag wird mit großer Intensität geführt. Das Entfalten und Strecken der Alae erfolgt manchmal erst, nachdem die Flugmuskeln bereits in Tätigkeit getreten sind. Eine Analyse der Flugflügel- und Elytrenbewegung wird gegeben; Schlagfrequenz, Schlagamplitude und Umfangsgeschwindigkeit des schwingenden Flügels werden ermittelt. Im Kurvenflug erleiden besonders die aufgerichteten Mittelbeine Lageveränderungen.

Summary

The author discusses his detailed observations on the flight mechanic of *Sisyphus schaefferi* L., beginning with the behaviour of the starting beetle and including an analysis of the wing motion.

Резюме

При взлете *Sisyphus schaefferi* L. четко различаются три фазы, выпрямление средних ног, приподнятые надкрылья и — крылья приводятся в летное состояние. Прежние наблюдения о том, что тарзы средних ног непосредственно до взлета совершают высокочастотные колебания оказались неправильными. Тарзы, правда, двигаются, но это нельзя излагать как „стимулирующую жужжащего полета“.

Уже первый взмах крыльев очень интенсивный. Крылья расправляются и выпрямляются иногда только после того, как начали действовать летные мышцы. Приведен анализ движения летных крыльев и надкрыльев, определены частота и амплитуда взмахов и окружная скорость вибрирующего крыла. При вираже выпрямленные средние ноги особенно меняют свое положение.

Literatur

- BUDDENBROCK, W. v., Der Flug der Insekten. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, 15, 349—361, Berlin, 1930.
- GROMADSKA, M., Lot owadów w świetle nowszych badań. (Der Flug der Insekten im Lichte neuer Forschungen.) Polsk. Pismo ent., Seria B, Zesz. 4 (7), p. 31—47, 1957 (Polnisch).
- HERBST, H. G., Probleme der Flugphysiologie. Ber. 100-Jahrfeier Deutsch. Entomol. Ges. Berlin, 30. Sept. bis 5. Okt. 1956, p. 170—185, 1957.
- LENGERKEN, H. v., Beine als Schwirrorgane bei einem Käfer. Biol. Zbl. 54, 647—650, 1934.
- SCHALLER, F., Der Flug von *Sisyphus schaefferi*. Naturw. Berlin, 39, 455, 1952.
- STELLWAAG, F., Bau und Mechanik des Fugapparates der Biene. Z. wiss. Zool., 95, 518—550, 1910.
- , Wie steuern die Insekten während des Fluges? Biol. Zbl., 36, 30—43, 1916.
- WIGGLESWORTH, V. B., Organs of Equilibrium in Flying Insects. Nature (London), 157, 655, 1946.

Figurenerklärung der Tafeln 4—6

Tafel 4

Fig. 1. Start und Flugstellung einiger Käfer (nach dem Leben fotografiert). — a) *Gymnopleurus geoffroyi* FÜESSL. von vorn gesehen. Das Tier befindet sich etwa 5 cm über dem Boden. — b) *Geotrupes mutator* MARSH. kurz vor dem Abflug. — c) *Onthophagus fracticornis* PREYSSL. im Aufflug von oben hinten gesehen. Die Alae sind nach vorn gestreckt. — d) *Hister unicolor* L. nach dem Entfalten der Alae von oben seitlich gesehen. Von den unter die Elytren aufgerichteten Mittelbeinen sind nur die Pretarsen (Pt) sichtbar. — e) *Aphodius* sp. kurz vor dem Abflug. — Sämtlich etwa 1 × vergr.¹⁾

Fig. 2. Start des *S. schaefferi* L. in Phasen dargestellt. — a) Der Käfer hat die Vorder- und Hinterbeine symmetrisch ausgerichtet, die Mittelextremitäten seitlich hochgeschlagen. — b) Die Elytren werden geschlossen vom Abdomen abgehoben. — c) Unter rhythmischen Bewegungen des Abdomens werden die Alae zunächst etwas angehoben, dann allmählich entfaltet. — d) und e) Stets wird erst eine Alae gestreckt. Man achte insbe-

¹⁾ Alle Photos dieser Arbeit sind Elektronenblitzaufnahmen.

sondere auf die Stellung der Mittelbeintarsen. — f) Die Alae sind in Flugstellung gebracht. Die Mittelbeintarsen haben die zu Beginn des Startes innegehabte Position wieder eingenommen. Etwa $1 \times$ vergr.

Tafel 5

Lageveränderungen des Flügels beim freifliegenden *S. schaefferi* L. Die Tiere befinden sich ungefähr 6 cm über dem Boden. a) Die Alae haben den oberen Umkehrpunkt hinter sich gebracht und beginnen abwärts zu schlagen. — b) In der Seitenstellung nehmen die Flügel eine nahezu horizontale Lage ein. — c) Die Flügel befinden sich im unteren Wendepunkt. Ihre Flächen stehen ungefähr parallel zur Medianebene des Körpers. — d, e) Mit nach hinten unten gerichteter Oberfläche durchläuft der Flügel seine Bahn aufwärts. — f) Der der Fläche vorangehende Costalrand hat den oberen Umkehrpunkt erreicht. Etwa $1 \times$ vergr.

Tafel 6

Fig. 1. *S. schaefferi* L. im Aufflug. Die nach vorn durchgebogenen Flügel weisen auf die Komponente des Luftwiderstandes hin. Die Durchbiegung ist beim Aufschlag des Flügels stärker als beim Abschlag.

Fig. 2. Lageveränderung der Elytren beim freifliegenden *S. schaefferi* L. — a) Die Elytren sind in ihrer extremen Hochstellung geschlossen, — b) in ihrer extremen Tiefstellung weit gespreizt.

Fig. 3. Schwirrbewegung der noch nicht gestreckten Alae beim Start des *S. schaefferi* L.

Fig. 4. Freifliegender *S. schaefferi* L. mit unterschiedlicher Flügelschlagamplitude.

Fig. 5. Freifliegender *S. schaefferi* L. ändert die Flugrichtung (Flug in der Kurve). Das Tier befindet sich in etwa 20 cm Höhe. Die (im Bilde) linke Tibia steht steiler als die rechte, der Tarsus ist deutlich gestreckt.

Fig. 6. Lageveränderungen der Mittelbeintarsen des auf der Stelle schwirrenden *S. schaefferi* L. in Frontalansicht. (Tiere sind auf der Unterlage befestigt) — a) Stellung der Tarsen bei fehlender äußerer Anströmung, — b, c) bei künstlichem Fahrtwind unterschiedlicher Stärke. (In c) ist das Tier von hinten fotografiert). — d) der Luftstrom trifft die Extremitäten ungleichmäßig, das im Bilde linke Bein stärker als das rechte. Gleichzeitig ist das Tier um seine Längsachse etwas gekippt.

Fig. 1—6 etwa $1 \times$ vergr.

Zwei unbeschriebene Cicindeliden aus der Sammlung Walther Horn

(Coleoptera: Cicindelidae)

KARL MANDL
Wien

Die Überprüfung der australischen *Cicindela*-Formen meiner Sammlung, besonders jener der Gruppe *mastersi* CAST., zwang mich zum genauesten Studium der systematischen Literatur über diese Art und ihrer Unterarten, deren Beschreibungen ausschließlich von SLOANE und W. HORN stammen. Der fortwährende Wechsel in der taxonomischen Beurteilung dieser Formen durch SLOANE veranlaßte mich, Herrn Dr. MACHATSCHKE vom Deutschen Entomologischen Institut, Berlin-Friedrichshagen, zu ersuchen, mir typische Exemplare aller in Betracht kommenden Formen zum Vergleich leihweise zu überlassen,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology](#)

Jahr/Year: 1960

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Prasse Joachim

Artikel/Article: [Über den Start und Flug des *Sisyphus schaefferi* L. \(Coleoptera: Scarabaeidae\). 168-183](#)