

Innern der Iridocytenkapsel angesammelt; nur in den Basen der Hauptfortsätze ist es noch angehäuft. Es scheint durch die Wandung des Iridosoms hindurch. Die pigmentfrei gewordenen Fortsätze der Rotzelle sind dem Blicke vollständig verschwunden, haben aber ihre Lage bewahrt.

Textfigur 8 endlich bringt die Kantenansicht eines Erythroiridosoms. Der Iridocytenkörper ist von der Umgebung scharf abgesetzt und besitzt hier die Gestalt einer bikonvexen Linse. Aus ihrem Rande brechen die mit rotem Pigment beladenen Fortsätze des von der Linse eingeschlossenen Erythrophoren in radiärer Richtung hervor und breiten sich in einer Ebene ringsumher aus.

Untersucht man die mit diesen chromatischen Organen versehenen Hautstücke von *Hemichromis* in physiologischer Kochsalzlösung mit schwacher Vergrößerung bei auffallendem Licht, so erstrahlen die Iridosome, gleich funkelnden Edelsteinen, in dem schönsten blauen, grünen und rötlichen Glanze; besonders wird der weißlich-stahlblaue Glanz beobachtet. Dazu kommt dann die rote Farbe des von dem Iridosom umschlossenen Erythrophors, dessen Pigment in die Fortsätze in wechselnder Weise ausströmt. So entsteht der schöne rote Glanz und Schimmer, der die Haut dieser Zierfische, besonders zur Paarungszeit im Hochzeitskleide, auszeichnet.

Wie steuern die Insekten während des Fluges?

Von Dr. F. Stellwaag, Priv.-Doz. an der Universität Erlangen.

Mit 9 Textabbildungen.

Die Stellung eines schwebenden Körpers zum Raum ist abhängig von der Lage des Schwerpunktes und von seiner Oberfläche. Wenn daher ein Fluchtier während seiner Fortbewegung seine Richtung ändern will, so muss es entweder die Schwerpunktlage oder die Oberfläche verändern. In beiden Fällen handelt es sich um Steuervorrichtungen, aber die Funktionsweise ist prinzipiell verschieden. Das Gewichtssteuer, wenn ich mich so ausdrücken darf, wirkt dadurch, dass die Gleichgewichtslage aufgegeben wird, indem sich der Schwerpunkt verschiebt. So kann man sich vorstellen, dass der Körper eines Insektes einseitig belastet wird, wenn sich der Hinterleib nach rechts oder links abbiegt. Dann muss sich der Körper nach der einen oder anderen Richtung neigen, welche der Resultante aus der Richtung der Schwerkraft und der ursprünglichen Vortriebsrichtung der Flügel entspricht. Solche Steuer sind bei manchen Luftschiffen als Laufgewicht in Gebrauch. Man erkennt, dass hier lediglich das Gewicht die ausschlaggebende Rolle spielt.

Wie man sich das Gewicht eines Körpers in einem bestimmten Punkt, dem Schwerpunkt vereinigt denkt, so kann man bei einem Körper, der sich fortbewegt und daher dem Luftwiderstand ausge-

setzt ist, statt der von der Kraft des Luftdruckes angegriffenen Fläche einen einzigen Punkt, den Druckmittelpunkt annehmen. Seine Lage wechselt, sobald die Angriffsfläche der bewegten Luftmasse verändert wird. Erfolgt die Änderung einseitig, so wird eine Richtungsänderung herbeigeführt. Diese „Drucksteuer“ wirken niemals durch ihr Gewicht, ja sie können theoretisch sogar als gewichtslos angenommen werden. Ihre Leistung ist um so größer, je schneller sich der Körper fortbewegt, denn sie wirken durch das Arbeitsvermögen des sekundär erzeugten Luftdruckes. Die Steuer der Luft- und Wasserfahrzeuge sind fast ausnahmslos derartige Drucksteuer. Man könnte sie als extradirektive Steuer gegenüber den intradirektiven oder Gewichtssteuern ansprechen. Diese exakte Unterscheidung ermöglicht es, verschiedene Erscheinungen in der Fortbewegungsweise der Tiere zu erkennen und die in biologischen Hand- und Lehrbüchern allgemein herrschende Unklarheit zu beseitigen.

Unsere Kenntnisse über die Steuerfähigkeit der Insekten gehen in der Hauptsache auf Jousset de Bellesme (3) zurück. Seine Experimente an Insekten aller Ordnungen brachten ihn auf den Gedanken, dass die Richtung während des Fluges bestimmt wird durch die Lage von Kopf und Thorax, also der Körperteile, die die Luft durchschneiden; sie hängt nach ihm ab vom Schwerpunkt und der Lage der Unterstützungssachse, die beide beweglich sind. Meist ist es der Schwerpunkt allein, der eine Lageveränderung herbeiführt. Bewegungs- und Richtungsfunktion fällt nur bei wenigen Insekten zusammen, die direkte Flugmuskeln besitzen und daher die Flügel einzeln bewegen können, wie *Aeschna*. Allerdings nehme auch der lange und bewegliche Hinterleib an der Modifikation der Bewegungen teil, wie man deutlich bei den Agrioniden feststellen kann. Ähnlich dürften sich die Schmetterlinge verhalten, deren Flügelbewegungen denen der Vögel gleichen.

Bei den Hymenopteren dienen die Flügel lediglich der Fortbewegung. Der gestielte Hinterleib ist sehr beweglich und kann durch verschiedene Lagen den Schwerpunkt verändern und damit die Bewegungsrichtung beeinflussen. Hebt man seine Bewegungsfreiheit auf, so kann das Insekt wohl noch fliegen, aber nicht mehr steuern. Bei *Megachile*, *Polistes* und anderen Hymenopteren nehmen außerdem die Beine noch an der Verschiebung des Schwerpunktes teil.

Bei den Orthopteren ist das Abdomen nur wenig beweglich. Als Richtungsorgane kämen hier nur die Hinterbeine in Betracht, wenn sie nicht als Sprungorgane spezialisiert wären. Sie eignen sich zur Steuerung schlecht und in der Tat vermögen die Acridier und Lokustiden nur schwer zu lenken.

Bei den eben genannten Insekten sind die beiden Flügel jeder Seite für die Fortbewegung bestimmt. Bei den nun zu behandelnden

Insekten hat die funktionelle Anpassung Organe geschaffen, die ganz bestimmte Aufgaben zu erfüllen haben. Das eine Flügelpaar dient der Fortbewegung, das andere zur Änderung der Richtung. Da bei den Käfern der Hinterleib eng an den Metathorax angeschlossen ist, besitzt er nur geringe Bewegungsfreiheit. Er braucht aber gar nicht beweglich zu sein, denn die Flügeldecken haben die Funktion der Steuerung übernommen. Während des Fluges werden sie über den Thorax gehoben und stehen derart über dem Schwerpunkt, dass schon kleine Schwankungen genügen, seine Lage zu beeinflussen. Entfernt man die Flügeldecken, so ist das Tier nicht mehr imstande, den Flug zu richten. Die Verschiebung des Schwerpunktes hat Plateau (11) genau festgestellt. Nur die Angehörigen einer kleinen Gruppe, die Cetoniiden, fliegen mit geschlossenen Flügeln, eine interessante Tatsache, denn die Flügeldecke wirkt in diesem Fall auf die Aussparungsachse (sur l'axe de sustentation), was einen Übergang zum Zustand vollkommener Differenzierung bei den Dipteren bildet (?).

Hier ist die Steuerfähigkeit am besten entwickelt. Nur ein Flügelpaar dient der Fortbewegung. Der Hinterleib besitzt geringe Beweglichkeit, und so bleibt als einziges richtungsbestimmendes Organ das Schwingkölbchen jeder Seite. Durch ihre Amputation wird der Schwerpunkt zu weit nach vorn verschoben und der Flug derartig beeinträchtigt, dass das Insekt zu Boden sinkt. Hängt man aber ein kleines Gewicht an den Hinterleib, welches den Schwerpunkt um das notwendige Maß nach hinten verlagert, so ist dem Tiere auch ohne Schwingkölbchen der Flug nach allen Richtungen möglich.

Nach der hier mitgeteilten Ansicht von Jousset de Bellesme richten also die Insekten lediglich durch Gewichtssteuer ihren Flug. Er stimmt darin mit Plateau (11), Bert (4) und anderen Autoren überein. Diese Anschauungen halten aber unseren gegenwärtigen Kenntnissen nicht mehr stand. Bezüglich der Flügeldecken der Käfer habe ich (12, b) den anatomisch-physiologischen und experimentellen Beweis geliefert, dass ihnen die bisher zugeschriebene Rolle keineswegs zukommt. Sie wirken als Drucksteuer oder noch besser als Stabilisierungsflächen. In den Schwingkölbchen der Dipteren aber hat man komplizierte nervöse Apparate erkannt, mit deren Hilfe die Fliege Gleichgewichtsschwankungen perzipiert. Dass sie trotzdem als Gewichtssteuer die Flugrichtung des Tieres beeinflussen könnten, behauptete zwar vor 25 Jahren noch Weinland (14), doch dürften sich für diese Auffassung nur wenige Anhänger mehr finden. Es erscheint zum mindesten als zweifelhaft, ob ein Organ von so geringem Gewicht eine Änderung der Flugrichtung herbeiführen könnte. Diese wäre nur möglich, wenn die Halteren in der Richtung der quer verlaufenden Schwerlinie stehen. Verschie-

dene Messungen aber, die ich vornahm, ergaben, dass der Schwerpunkt bei verschiedenen Arten hinter den Halterenwurzeln liegt und nach eingetretener Füllung des Darmes oder Vergrößerung der Gonaden noch weiter nach hinten rückt.

Die entgegengesetzte Meinung wie Bellesme vertritt neuerdings Amans (1). Nach ihm lenken die Insekten durch Drucksteuer. Er macht besonders auf die Wellenform der Körperteile aufmerksam, die bei der Bewegung dem Luftstrom dargeboten werden. Ihr Profil ist eine „ligne à double courbure“. Sie ist am extremsten ausgeprägt bei den Ichneumoniden, wo der Hinterleib sichelartige Gestalt hat. In gewissen Grenzen bringt die Wellenform dem Tier während des Fluges in dynamischer Hinsicht große Vorteile. Dadurch, dass ihre Krümmung durch Bewegung des Hinterleibes variiert werden kann, wirkt sie als Drucksteuer. Bei den Ichneumoniden würde die abnorme Krümmung hinderlich sein, wenn es sich um schnell fliegende Insekten handeln würde. So aber ist der Luftdruck nur gering und bewirkt, dass der Körper im Flug eine horizontale Lage einnimmt. Es spielt also der Hinterleib in diesem Falle dieselbe extradirektive Rolle wie der ausgebreitete und nach unten gedrückte Schwanzfächer bei manchen Vögeln.

Amans geht somit von denselben Voraussetzungen aus wie Bellesme, kommt aber gerade zu entgegengesetzten Resultaten, die allerdings einen höheren Grad von Wahrscheinlichkeit besitzen. Trotzdem schien mir das Problem des Steuervermögens der Insekten einer erneuten und gründlichen Prüfung wert.

Der experimentellen Untersuchung stellen sich ganz bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Man kann nicht immer Körperteile eines Insektes entfernen, ohne dem Organismus Schaden zuzufügen. Zum mindesten erhält man nur in Ausnahmefällen eindeutige Befunde. Auch die Herabsetzung der Bewegungsfähigkeit führt selten zum Ziel, da damit meist eine Belastung verbunden ist, die ihrerseits wieder auf die Steuerung einwirkt. Ich wandte daher ganz andere Methoden an.

Wer Insekten während des Fluges genau beobachtet hat, weiß, dass sie in außerordentlich geschickter Weise nach allen Richtungen des Raumes steuern und oft unvermittelt von der eingeschlagenen Richtung abweichen. Würde die Steuerung durch Beine und Hinterleib zustande kommen, ähnlich wie sie bei Luft- und Wasserfahrzeugen durch Einrichtungen am Bug oder Heck erreicht wird, so müssten die Steuerorgane um so deutlicher ihre Stellung verändern, je geschickter das Tier seine Richtung ändert. Niemals aber konnte ich durch direkte Beobachtung eine deutliche Lageveränderung von Beinen und Hinterleib zum Zwecke der Steuerung wahrnehmen. Ich führte dies zunächst auf die Schwierig-

keit zurück, im entscheidenden Moment den schnellen Bewegungen des Tieres zu folgen; doch bot sich mir in den Libellen ein willkommenes Objekt dar. Bei trübem Wetter oder bei Sonnenauf- oder -untergang sind ihre Bewegungen matter und man müsste daher leicht die Lageveränderung von Beinen und Hinterleib verfolgen können. Mühelos steuert die Libelle nach vorwärts, seitwärts und rückwärts, ohne auch nur für Augenblicke den langen Hinterleib zu bewegen, obwohl er als Steuer sich ausgezeichnet eignen würde. Bei schnellen Flügen, insbesondere z. B. wenn das Tier sich rasch senkt, verändert der Hinterleib seine Lage. Er bestimmt hier aber nicht die Flugrichtung, sondern wird im Gegenteil passiv abgebogen, nachdem das Tier seine neue Richtung eingeschlagen hat.

Diese Beobachtungen schienen mir wohl einwandfrei trotz der gegenteiligen Angaben der Autoren, aber noch nicht beweiskräftig genug, da sie subjektiv sind und sich nur auf einige günstige Objekte beschränkten. Um auch objektiv Sicherheit zu bekommen, benützte ich eine einfache Vorrichtung. Wenn parallele Strahlen senkrecht auf einen Körper auffallen, so wird von diesem auf einer ebenfalls senkrechten Fläche ein Schatten entworfen, der scharfe Ränder besitzt und ebenso groß ist wie der Körper selbst. Die Tatsache, dass die Sonnenstrahlen als parallele Strahlen auffassen sind, verwertete ich, indem ich den Schatten fliegender Insekten auf lichtempfindliches Papier auffallen ließ, das mit Hilfe eines von der Firma Stegemann hergestellten Schlitzverschlusses belichtet wurde. Durch diese Methode erhielt ich allerdings nur Silhouetten, aber Bilder, wie sie der photographische Apparat nicht liefern kann, der das Objekt nur in bestimmter Entfernung scharf aufnimmt, gewöhnlich verkleinert und bei der Schnelligkeit des Fluges und der darin bedingten übermäßig kurzen Belichtungszeit nicht genügend Licht erhält.

Mit Hilfe des Schlitzverschlusses stellte ich zum Teil unter ganz bedeutenden Schwierigkeiten und nach vielen Fehlversuchen in den letzten Jahren eine Reihe von Aufnahmen verschiedener Insekten her. In keinem Fall konnte ich eine Lageveränderung des Abdomens während der Richtungsänderung feststellen.

Auch auf experimentellem Wege erzielte ich die gleichen Resultate. Nach der histologischen Struktur sind die Halteren als Gleichgewichtssinnesorgane zu betrachten. Jede passive Bewegung des Schwingkölbchens in einer bestimmten Ebene des Raumes bringt die Endgebilde einer bestimmten Papillengruppe an ihrer Basis zum Ausschlagen und orientiert den Körper nicht nur über die Richtung, sondern auch über die Schnelligkeit des Fluges. Da nun die Funktion aller Gleichgewichtsorgane nach Baunacke (2) darin besteht, „die lokomotorischen Erfolgsorgane so zu beein-

flussen, dass aus deren regulatorischen Bewegungen eine bestimmte Körperlage resultiert“, so muss die Fliege bei einer Lageveränderung mit solchen Körperteilen reagieren, die bei der Richtungsänderung eine ausschlaggebende Rolle spielen. Die Reaktion muss um so deutlicher ausfallen, je eleganter und je häufiger das Tier im Freiflug steuert. Ich habe oben schon darauf hingewiesen, dass die Halteren nicht als Gewichtssteuer in Betracht kommen können. Sie können aber auch nicht als Drucksteuer funktionieren, da sie hinter der Vorderflügelachsel stehen, wo der Weg des Flügelausschlages am geringsten ist und in gleichem Sinn und gleichem Takt wie der Vorderflügel schlagen. Außerdem sind sie aber gerade bei guten Fliegern, wie den Tabaniden, Syrphiden und Musciden von der *Squamula thoracalis* überdeckt. Es gibt wenige Stellen des Körpers, die während des Fluges vor Luftströmungen so gut geschützt sind wie die Halteren. Es können daher nach der herrschenden Ansicht als Steuer nur Beine und Hinterleib wirksam sein.

Bei meinen Experimenten benützte ich Vertreter der drei genannten Dipteren-Familien, die zu den besten Fliegern nicht nur unter den Dipteren, sondern unter allen Flugtieren gehören, überraschend sicher steuern und sogar äußerst gewandt Sturzflüge ausführen. Ich fasste sie an der Brust mit einer Zange, die ich mir aus zwei Drähten herstellte. Sobald das Insekt mit den Flügeln schlug, brachte ich es in verschiedene Stellungen, so dass es bald auf der Seite, bald auf dem Rücken lag, oder einen wechselnd schiefen Winkel zur Horizontalen einnahm. Stets blieb der Hinterleib unbeweglich in der Längsachse des Tieres liegen. Allerdings suchte sich dabei das Tier mit den Beinen an der Gabel anzuklammern. Ich vermied dies, indem ich die Gabel am Hinterleib ansetzte. Dabei war es auch möglich, die Beinstellungen zu kontrollieren. Sie waren durchaus willkürlich und ihre Lageveränderungen konnten nicht als Kompensationsbewegungen gegen die veränderte Gleichgewichtslage aufgefasst werden. Solche Versuche über Stellung der Beine und des Hinterleibes stellte ich auch mit Wespen (*Vespa crabro* L., *Polistes gallicus* L.), Bienen (*Apis mellifica* L.), Hummeln (*Bombus agrorum* L.), Schwärmern (*Sphinx pinastri* L.) und Odonaten (*Aeschna grandis* L.) an, stets mit dem gleichen Erfolg.

Alle diese Beobachtungen berechtigen zu dem Schluss, dass die Anschauungen von Bellesme und Amans falsch sind. Weder die Beine noch der Hinterleib werden von den Insekten als Steuer gebraucht.

Ehe ich zu meinen Versuchen die Gabel benützte, durchstach ich mit möglichst langen und dünnen Nadeln die Brust der Versuchstiere, um auf diese einfache, wenn auch unvollkommene Weise ein vorläufiges Urteil zu bekommen. Dabei kam es häufig vor, besonders bei Dipteren, dass die Tiere mit zunehmender

Schnelligkeit eine Drehung nach der rechten oder linken Seite ausführten, so dass sie rasch um die Nadel rotierten. Diese Bewegungen traten ohne Lageveränderung der Extremitäten oder des Abdomens ein, und der Gedanke lag nahe, dass die Flügel es sind, welche die Steuerung herbeiführen.

Die Art der Flügelbewegungen bei den Insekten hat Marey (9) mit Hilfe sinnreicher Experimente studiert und dabei gefunden, dass die Bewegungen auf jeder Körperseite stets vollkommen synchron vor sich gehen. Die Zahl der Schläge des rechten Flügels stimmt also vollkommen mit der des linken in einer gewissen Zeit überein. Man kann das sehr schön nachweisen, wenn man einen Druck auf die Rückenpartie der Brust eines soeben getöteten Insektes ausübt. Es schnellen dann beide Flügel gleichzeitig in die Höhe. Bewegt man ferner nur den einen Flügel, ohne sonst das Tergum zu berühren, so macht der Flügel der anderen Seite gleiche oder ähnliche Ausschläge. Es ist ohne weiteres klar, dass ein völliger Synchronismus, verbunden mit gleicher Schlagrichtung und gleicher Amplitude, den Körper in gerader Richtung vorwärts bewegt.

Die Tatsache des Synchronismus hat Bellesme, wie er ausdrücklich hervorhebt, bestimmt, nach einer außerhalb des Flugapparates gelegenen Steuereinrichtung zu suchen.

Da ich auf Grund des vorhin erwähnten Befundes annehmen musste, dass das Insekt mit Hilfe seiner Flügel steuert, stellte ich in dieser Richtung weitere Versuche an. Ich variierte die Lage des Körpers während der Flügelbewegungen wie vorher und stellte fest, dass das Tier bald im Sinne des Uhrzeigers, bald in umgekehrtem Sinne rotierte, je nachdem ich das Tier um seine Längsachse drehte, ein Beweis zunächst, dass Gleichgewichtsstörungen des Körpers mit Hilfe der Flügelbewegungen kompensiert werden. Drehungen des Körpers fanden aber auch statt, wenn die Nadel senkrecht festgehalten wurde. Die Versuchstiere waren dann bestrebt, auf diese Weise aus der ihnen unbequemen Lage herauszukommen, d. h. sie versuchten zu steuern.

Die Art und Weise, wie die Insekten die Rotation um die Nadel herbeiführten, konnte ich feststellen, indem ich das Tier mit der Gabel fasste und leicht nach verschiedenen Seiten des Raumes neigte. Es verändert sich dann die Ebene, in der jeder Flügel schwingt. Die Abweichungen der Schwingungsebenen voneinander lassen sich am besten von der Seite wahrnehmen, wie die Abbildung 1 zeigt. Um sie auch in der Vorderansicht deutlich zu machen, braucht man nur die Flügel nach der Angabe Marey's zu vergolden und in bestimmter Richtung einen Lichtstrahl auf sie fallen zu lassen. Es erscheint dann häufig der eine Flügel dunkel, während der andere die Strahlen zum Beschauer hin reflektiert.

In manchen Fällen ändert das Versuchstier nicht nur die Schwingungsebene, sondern auch die Amplitude des einen Flügels, so dass die Ausschläge auf beiden Seiten des Körpers verschieden groß sind. Diese Erscheinungen stehen nicht im Widerspruch mit der Tatsache des Synchronismus der Flügel. Man kann in einem Kahne sitzend sehr leicht die Art der Ruderschläge auf beiden Seiten unabhängig variieren, wenn nur die Ruder gleichzeitig bewegt werden. Die Experimente mit Dipteren und *Sphinx pinastri* L. ergaben, dass die Amplitude des einen Flügels immer mehr verringert werden kann, bis der Flügel völlig still steht, während der andere weiterschwingen kann. Solche Änderungen der Amplitude hat schon Voss (13) wahrgenommen, als er kinematographische Aufnahmen von fliegenden Insekten machte. In seiner Veröffentlichung: Vergleichende Untersuchungen über Flugwerkzeuge der Insekten hat er den Gedanken ausgesprochen, dass sie für die Steuerung, Stabilisierung und Schnelligkeit der Fortbewegung des Tieres von Bedeutung sind. Sie spielen aber nicht nur eine gewisse Rolle, sondern sie ermöglichen geradezu zugleich mit der Änderung der Schlagrichtung der Flügel die Steuerung, denn bei den Insekten stellt der Flugapparat gleichzeitig den Steuerapparat dar, wie ich hinreichend bewiesen zu haben glaube.

Zur theoretischen Erklärung der Erscheinungen des Steuerns ist es notwendig, etwas weiter auszuholen.

In der Ruhelage stellt der Insektenflügel im allgemeinen eine ebene Platte dar. So lange aber eine Fläche gleichmäßig eben ist, kann sie niemals als Flugfläche funktionieren; denn wenn sie nach abwärts schlägt, werden die Luftteilchen komprimiert und üben, da sie alsbald wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückzukehren suchen, einen Gegendruck auf die Unterseite aus, der der ursprünglichen Druckrichtung als antiparallel zu bezeichnen ist, und das Tier bei großer Kraftanstrengung nur heben würde. Der Insektenflügel aber erzeugt nicht nur eine Hubkraft, sondern auch gleichzeitig einen Vortrieb und zwar zunächst durch die verschiedene Elastizität seiner Flügelfläche. Costa, Subcosta und Radius versteifen bei den verschiedenen Arten getrennt oder verschmolzen den Vorderrand, so dass er wie eine Messerschneide die Luft zerteilen kann. Die hinter ihm liegende Fläche aber nimmt an Nachgiebigkeit zu, je weiter sie vom Vorderrand

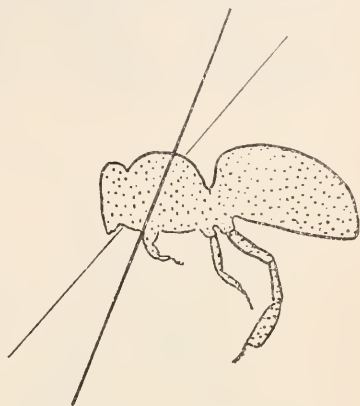


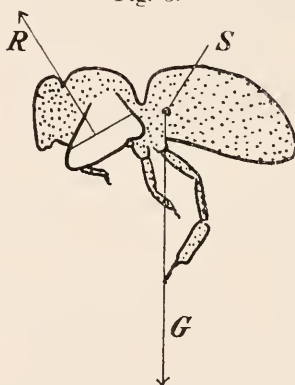
Fig. 1. Die verschiedenen Schwingungsebenen der Flügel jeder Seite bei einer steuernden Biene. Die Aufdrehung ist auf der rechten Seite des Tieres stärker als auf der linken und bewirkt eine Schwenkung nach rechts.

entfernt liegt, wie man deutlich am Käferflügel wahrnehmen kann, wo die Stärke der die Membran stützenden Adern merklich abnimmt. Analog liegen die Verhältnisse bei Insekten, wo der Hinterflügel reduziert und daher weniger kräftig ist als der Vorderflügel, wie beispielsweise bei Hymenopteren und bei manchen Lepidopteren. Damit eine physiologisch einheitliche und wirksame Flügelfläche zustande kommt, muss dieser an den Vorderflügel angeschlossen werden. Dies geschieht durch Häkchen bei den Hymenopteren, durch die Haftborste an der Flügelachsel bei den Lepidopteren. Der Hauptwert dieser Einrichtungen liegt also nicht darin, dass sie den Hinterflügel an den Vorderflügel anschließen, damit er sich an den Flügelbewegungen beteiligen kann oder dass die Schlagfläche des Flügels vergrößert wird, sondern vielmehr darin, dass der Vorderflügel mit einem weichen Hinterrand versehen wird. Während des Fluges erhält somit der Flügel sekundär stets einen schwach ∞ förmigen Querschnitt.

Fig. 2.



Fig. 3.



Die von ihm getroffenen und komprimierten Luftteilchen suchen nämlich alsbald wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückzukehren und sind gezwungen, nach hinten unter dem weichen Hinterrand abzufließen. Sie üben dabei einen Druck auf den Flügel nach vorwärts aus, wodurch der ganze Körper einen mehr oder weniger kraftvollen Vortrieb erhält. Die Form der Flügelfläche und ihre physikalische Beschaffenheit ist also im Verein mit der Drehung für den Flug eine unumgängliche Vorbedingung. Der unter dem abwärts schlagenden Flügel sich bildende Stauhügel erzeugt auf die Flügelunterseite einen Druck, der stets senkrecht zu den einzelnen Flächenteilen wirkt. Da die ganze Fläche durch die Hebung des Hinterrandes gekrümmt ist, so liegt die Hauptresultante der verschiedenen Kräfteparallelogramme nicht senkrecht auf ihr, sondern etwas nach dem Vorderrand zu geneigt (Abbildung 3, 5, 7 R). Entgegen dem Auftrieb des Körpers wirkt die Schwerkraft, die ihn nach abwärts zieht.

So lange der Insektenflügel wie bei den Libellen groß genug ist, um das Gewicht des Körpers zu tragen und fortzubewegen, ist er nicht gezwungen, während der Schläge noch besondere Lageveränderungen zu machen. Ist aber der Flügel im Verhältnis zum Körper-

Fig. 4.



Fig. 5.

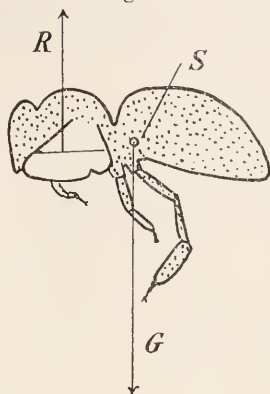


Fig. 6.



Fig. 7.

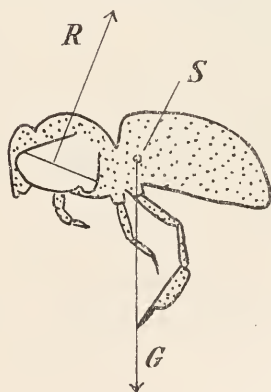


Fig. 2—7. Die Abbildungen zeigen, dass die Schwingungsebenen der Flügel (in Form der Zahl 8) und ihre Stellung verschieden ist bei horizontaler Fortbewegung (Fig. 2 und 3), beim Schwebeflug (Fig. 4 und 5) und beim Flug nach rückwärts (Fig. 6 und 7).

G = Richtung der Schwerkraft.

R = Resultante der auf den Flügel beim Schlag einwirkenden Kräfte.

S = Schwerpunkt.

gewicht zu klein, so muss er schnelle und komplizierte Drehbewegungen ausführen (cf. Stellwaag 12 a), damit der steife Vorderrand stets zuerst die Luft durchschneidet und ein lebhaftes Abfließen der Luftteilchen unter dem Hinterrand hervorruft. Welch hervorragende Leistungen die Flügel ausführen, wenn sie durch scharfe

Drehungen die Elastizität ihres Hintersaumes unterstützen, zeigen im extremen Fall die Dipteren.

Sucht das Insekt lediglich vorwärts zu kommen, so muss es sich einen starken Vortrieb schaffen. Es stellt dann seine Flügel, wie in der Abbildung 2 und 3 ersichtlich, derart, dass die Resultante der Kräfte stark gegen die Richtung der Schwerkraft geneigt ist (in den Abbildungen 2–7 stellt die Richtung der Resultante einen Mittelwert dar, denn es dreht sich, wie schon erwähnt, der Flügel ein wenig, wenn er abwärts schlägt). Beim Schwebeflug, den die Syrphiden besonders bevorzugen, ist die Schwingungsebene der Flügel so gegen die Horizontale geneigt (Abb. 4 und 5), dass die Resultante mit der Lotrichtung zusammenfällt. Daher fehlt der Vortrieb, während Auftrieb und Schwerkraft sich das Gleichgewicht halten. In dieser Stellung ist auch ein Flug senkrecht in die Höhe möglich, wenn die Auftriebskraft durch schnelle Schläge vergrößert wird. Neigt sich die Resultante zur Lotrichtung hin, so erfolgt eine Bewegung des Körpers nach rückwärts (Abb. 6 und 7).

In allen diesen Fällen schwingen die Flügel jeder Seite vollkommen gleich (synchron, mit gleicher Amplitude und gleicher Schwingungsebene), und der Körper behält die einmal eingeschlagene Richtung bei. Wird der eine Flügel aber so aufgedreht, dass er den Auftrieb stärker ausnützt als den Vortrieb, dann findet eine Schwenkung bzw. Drehung um diejenige Körperseite statt, die den geringeren Vortrieb erzeugt (Abb. 1 rechte Seite des Tieres). Es kann sich aber auch die Amplitude der Flügelschläge auf der einen Seite bis zum völligen Stillstand des Flügels verringern. Die Folge davon ist, dass sich der Körper nach dieser Seite neigt; er wird nicht zu Boden fallen, da die Flügel der anderen Seite ihn immer noch fortbewegen, aber er wird unvermittelt aus der Richtung schwenken. Dadurch nun, dass die Insekten auf jeder Seite andere Bewegungen ausführen können, erreichen sie durch geschickte Kombination der verschiedenen Flügelschläge zum Teil geradezu überraschende Möglichkeiten der Richtungsänderung. In den Abbildungen 8 und 9 habe ich die Flugbahn einer Honigbiene und einer Fliege (*Eristalis tenax*) als Beispiel aus einer Anzahl Aufschreibungen bei verschiedenen Insektenordnungen wiedergegeben. Die Bahn setzt sich zusammen aus verschiedenen Bewegungsarten. Bald werden Abschnitte von Kreisbögen beschrieben, wobei der Kopf in der Richtung der Bewegung vorangeht, bald schnellt sich das Tier seitlich aus der eingeschlagenen Richtung, ohne die Stellung des Körpers zum Raum zu verändern. Auch ist es möglich, dass Wendungen um die Hinterleibsspitze oder um das Kopfende vorkommen können. Ähnliche Steuerbewegungen habe ich bei zahlreichen anderen Dipteren, bei Hymenopteren und auch bei Nachtfaltern beobachtet. Weniger geschickt steuern die Tagschmetterlinge. Dagegen ist ihre

sogen. geknitterte Flugbahn sicherlich auf die Unvollkommenheit des Zusammenwirkens beider Flügel zurückzuführen. Besondere Verhältnisse herrschen bei den Käfern. Die Fortbewegung in gerader Richtung macht ihnen zwar keine großen Schwierigkeiten. Dagegen ist für sie die Steuerung nach der Seite erschwert, da sich die Deckflügel dem Luftstrom in den Weg stellen. Die Käfer gaukeln daher nach rechts und links, wie man ohne Schwierigkeit beobachten kann.



Fig 8. Flugbahn einer Honigbiene, die im Begriff ist, sich auf eine Blüte (B) niederzulassen.



Fig. 9. Flugbahn einer *Eristalis tenax*, die auf eine Aster (A) zufliegt.

Vergleicht man die verschiedenen Insekten bezüglich ihrer Steuerfähigkeit miteinander, so kommt man zu dem Schluss, dass Flugfertigkeit und Steuerfähigkeit, nicht aber Flugfertigkeit und Körperform eng miteinander verknüpft sind. Je höher der Grad des Flugvermögens ist, desto besser vermag das Tier zu steuern. Da aber die Flugfähigkeit von der Spezialisierung des motorischen Apparates und besonders der Flügelachsel abhängt, so kann man die Steuerfähigkeit aus den morphologischen Verhältnissen des Thorax und besonders der Flügelachsel ablesen. Für die anatomisch-physiologische Analyse des Flugapparates der Insekten hat diese Erkenntnis wichtige Konsequenzen. Manche Elemente der Flügelachsel spielen wohl bei der Steuerung eine Rolle und der eine oder andere Muskel dürfte in ihren Dienst gestellt sein, so dass seine

Funktion von diesem Standpunkt aus zu beurteilen ist. Ob es sich dabei um direkte oder indirekte Muskeln handelt, muss die weitere Untersuchung entscheiden.

Die Frage der Steuerung bei den Insekten steht in engem Zusammenhang mit dem Problem, wie das Gleichgewicht während des Fluges erhalten wird. Unter der großen Zahl von fliegenden Insekten besitzen nur verschwindend wenige statische Organe. Sie wurden bis jetzt nur bei Dipteren, bei *Chermes* und *Phylloxera* gefunden. Dies ist um so auffälliger, als gerade bei so vorzüglichen Fliegern die Erhaltung des Gleichgewichtes von großer Bedeutung sein muss. Bethe (5) nahm daher an, dass bei allen Insekten, denen keine statischen Sinnesorgane zukommen, die Gleichgewichtslage mechanisch erhalten wird. Es sind hier seine Versuche nur so weit von Interesse, als sie an fliegenden Tieren angestellt wurden.

Bethe verfuhr in der Weise, dass er die Tiere zuerst mit Chloroform betäubte oder tötete, und dann mit verschiedenen Flügelstellungen, die ihnen eigentümlich sind, in großen weiten Zylindern oder frei im Raume fallen ließ. In welcher Lage sich die Tiere auch bei Beginn des Versuches befanden, immer nahmen sie während des Falles die Bauchlage ein und behielten sie bis zum Boden bei. „Dass hierbei die Gestalt der Tiere von großem Einfluss ist, zeigt ein Blick auf das Verhältnis zwischen Flügel und Körper. Dass aber auch bei den meisten untersuchten Tieren das Verhältnis von Luft und Körpersubstanz einen Einfluss auf die Erhaltung der Bauchlage hat, zeigt der Umstand, dass sie mit Ausnahme weniger in derselben Lage in spezifisch schwerem Wasser nach oben getrieben wurden, in der sie in der Luft zu Boden fielen.“

Auch Amans (1. c.) äußert sich ähnlich. „Man muss in der Körperhaltung der Wegwespen ein Mittel zur Längsstabilisierung sehen. Die untere Fläche des Körpers ist stark konvex, und wir wissen, dass die Stabilisierung bei einer solchen Krümmung automatisch ist. Um das experimentell festzustellen, genügt es, ein konkav konvexes Blatt Papier fallen zu lassen — es wird auf die konvexe Seite fallen.“

Bethe's Versuchsobjekte und das gekrümmte Blatt Papier stimmen insofern überein, als ihnen keine Eigenbeweglichkeit zukommt. Sie gleichen vollkommen den passiven Schwebeorganismen, die im Medium eine bestimmte Lage zum Raum einnehmen, in die sie bei Störungen automatisch wieder zurückkehren.

Die Anschauung von Bethe und Amans deckt sich nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen. Meine Versuche an Insekten ohne statische Sinnesorgane (Wespen, Sphinx etc.) beweisen, dass diese ebenso wie die Dipteren auf jede Störung der Gleichgewichtslage prompt durch kompensatorische Veränderungen der Schwingungs-

ebene oder der Amplitude der Flügel reagieren, d. h. dass sie Gleichgewichtsstörungen perzipieren und aktiv durch Drucksteuer in die Gleichgewichtslage zurückkehren. Dies ist nicht weiter sonderbar, da die Orientierung der Tiere im Raum durchaus nicht immer durch statische Sinnesorgane geschehen muss, sondern auch mit Hilfe des Lichtsinnes zustande kommen kann. Bethe ließ bei seinen Versuchen außer acht, dass es nur wenige Insekten gibt, die schweben können. Die überwiegende Mehrzahl muss rasche und zum Teil rapide Flügelschläge machen, um einen wirksamen Auftrieb und Vortrieb zu erzeugen.

Verzeichnis der benützten Literatur.

1. Amans. a) Géométrie descriptive et comparée des ailes rigides. Association française pour l'avancement des sciences Congrès d'Ajaccio 1901.
— b) Sur les lignes à double courbure dans locomotion animale: applications industrielles. Verhandlungen des V. internationalen Zoologenkongresses. Nachtrag.
— c) En flinant; causeries d'aviation. La nature Nr. 2060. 1912.
2. Baunacke. Zur Frage der Statocystenfunktion. Biolog. Centralbl. Bd. XXXII. 1913.
3. Bellesme, Jousset de. a) Recherches expérimentales sur la fonction des balanciers chez les insectes diptères. Paris 1878.
— b) Sur une fonction de direction dans le vol des insectes. Compt. rend. de l'Acad. des sciences 1879 b. Tome LXXXIX.
4. Bert, Paul. Notes divers sur la locomotion chez plusieurs espèces animales. Mémoires de la société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux. Paris 1866.
5. Bethe. Über die Erhaltung des Gleichgewichtes. Biolog. Centralbl. Bd. XIV. 1894.
6. Goureau. Mémoire sur les balanciers des Diptères. Ann. Soc. entom. de France, 2. Serie, Tom. I. 1843.
7. Kafka, G. Einführung in die Psychologie der niederen Tiere. Bd. 1. Die Sinne der Wirbellosen. 1914.
8. Kolbe. Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1873.
9. Marey. Mém. sur le vol des insectes et des oiseaux. Ann. des sciences nat. Sér. 5, Zool. Tom. XII. 1869.
10. Pflugstaedt, Hugo. Die Halteren der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 100. 1912.
11. Plateau, F. Recherches expér. sur la position du centre de gravité chez les insectes. Arch. d. scienc. phys. et nat. nouvelle Periode Tome 43. 1872.
12. Stellwaag, F. a) Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 95. 1910.
— b) Der Flugapparat der Lamellicornier. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. CVIII. 1914.
— c) Welche Bedeutung haben die Deckflügel der Käfer. Naturw. Wochenschrift. 1914.
— d) Sperrierte am Käferthorax. Biolog. Centralblatt. 1914.
— e) Sperrierte am Skelett des Käfers. Monatshefte für den naturw. Unterricht Bd. VIII. 1915.

13. Voß. Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. 2. Abhandlung. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. 24. Versamml. 1914.
 14. Weinland, E. Über die Schwinger der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. LI. 1890.

William A. Locy, Die Biologie und ihre Schöpfer.

Übersetzung der 2. amerikanischen Auflage von E. Nitardy. Mit einem Geleitwort von J. Wilhelmi. Gr. 8°, VI und 415 S., 97 Abb., Jena 1915, Gustav Fischer.

Der Gedanke, einen kurzen zur Einführung bestimmten Abriss der Geschichte der biologischen Wissenschaften an der Hand kurzer Biographien ihrer Meister zu verfassen, ist glücklich zu nennen. Denn unzweifelhaft fehlt es durchaus an kurzen und leicht lesbaren Darstellungen aus der Geschichte der Naturwissenschaften und die gewählte Form ist geeignet, die notwendige Beschränkung auf das wichtigste zu ermöglichen ohne in trockenen Kompendionton zu verfallen.

Leider ist die Ausführung nicht ebenso unbedingt zu loben. Bei der schwierigen Auswahl des allerwichtigsten soll mit dem Verf. nicht darüber gerechnet werden, ob dieser oder jener Forscher ausführlicher hätte behandelt werden sollen. Aber es kann nicht verschwiegen werden, dass z. B. die Physiologie im engeren Sinn allzu stiefmütterlich bedacht ist; hier sind wohl die wichtigsten Namen mit kurzen Daten genannt, aber von ihren eigentlichen Leistungen kann sich der Leser kein Bild machen. Und für eine ausführlichere Darstellung dieses und einzelner anderer Kapitel wäre bei gleichem Umfang des Buches wohl Platz zu schaffen, wenn Wiederholungen und inhaltlich nichtssagende Lobsprüche unbarmherzig ausgemerzt würden. Eine verhältnismäßige Bevorzugung der Forscher englischer Zunge ist bei dem amerikanischen Verfasser verständlich. Es wäre aber erwünscht gewesen, wenn ein deutscher Bearbeiter das Werk für die deutschen Leser in der angedeuteten Richtung verbessert hätte. Leider hat Wilhelmi nicht die Zeit gefunden, sich selbst der Übersetzung und einer Bearbeitung in diesem Sinne zu widmen, sondern die Arbeit einer Übersetzerin anvertraut, die wohl an manchen Stellen den Sinn und die Form nur mangelhaft übertragen hat.

W. R.

Prof. Dr. Albr. Hase, Jena. Beiträge zu einer Biologie der Kleiderlaus

(*Pediculus corporis* de Geer = *vestimenti* Nitzsch).

(Mit 47 Textabbildungen.)

Zeitschrift für angewandte Entomologie. Zugleich Organ der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie. 2. Bd., Heft 2, August 1915, S. 265—359.

In der Hochflut der Abhandlungen, die im Verlaufe der Kriegsjahre 1914/15 der Kleiderlaus gewidmet worden sind, bildet die vorliegende Arbeit nach Umfang und Inhalt unstrittig einen Ruhe-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Stellwaag F.

Artikel/Article: [Wie steuern die Insekten während des Fluges? 30-44](#)