

Probleme der Flugphysiologie

Von HANS GEORG HERBST

Mit 10 Abbildungen im Text

Flugphysiologie und Flugtechnik

Verfolgt man die Entwicklung der Luftfahrttechnik, so scheint nicht allzuviel an biologischer Erfahrung in der atemberaubenden Entwicklung enthalten, die von den flachbogigen Luftsprüngen LILIENTHALS, im Süden unserer Stadt, bis zur modernen düsengetriebenen Verkehrsmaschine reicht, die mit weit über tausend Stundenkilometern Kontinente verbindet. Eine Entwicklung von 65 Jahren! Und obgleich über drei Viertel aller Tierarten fliegen können, obgleich der Vogelflug seit Jahrhunderten den beobachtenden und träumenden Menschen zu phantastischen Entwürfen anregte, sind exakte, auf Faktorenanalyse ausgehende Untersuchungen des Tierfluges dünn gesät, so dünn, daß bisher außer LILIENTHALS Flügelprofil kaum ein biologisches Vorbild auf den Zeichentischen der Flugzeugbauer in technische Konstruktion metamorphosiert worden ist.

Freilich finden wir, befassen wir uns mit Vergleichen, bald manche Parallelität.

Wer es soweit gebracht hat wie die Flugmaschinenbauer, scheint auf Hinweise aus der Kenntnis biologischer Daten heraus nicht angewiesen. Trotzdem ist das Interesse der Technik am Flug der Tiere nicht erloschen. Es ist vor allem die Verknüpfung von hoher Manövrierfähigkeit mit großer Stabilität des Fluges, die uns die Natur mit der ihr eigenen Eleganz vorführt und die den Neid des nach größerer Verkehrssicherheit suchenden Konstrukteurs hervorrufen kann.

Hier gewinnt also die Flugphysiologie eine angewandte Seite, welche die enge Zusammenarbeit des Zoologen mit dem Aerodynamiker erfordert.¹⁾

1942 publizierte E. v. HOLST zusammen mit D. KÜCHEMANN und K. SOLF den Entwurf einer Flugmaschine, die er als Triebflügler bezeichnete und deren Konstruktion aus dem Flug der Odonaten abgeleitet war. Das Prinzip der gegeneinander schwingenden beiden, ziemlich gleichförmigen Flügelpaare ist hierbei in die der Technik mehr entsprechende Konstruktion zweier gegenläufig rotierender

¹⁾ Ich darf an dieser Stelle dem Herrn Direktor des Aerodynamischen Institutes der Technischen Hochschule Dresden, Prof. Dr. W. RICHTER, Herrn Dipl. Ing. K. FREUND, Oberassistent am gleichen Institut, dem VEB ZEISS IKON Dresden, besonders dem Leiter seines Forschungslabors, Herrn Dr. F. TROMMER, sowie dem Zentralinstitut für Film und Bild der DDR für vielfältige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Tragflächensysteme umgemünzt. Das so entwickelte Flugmodell vereinigt eine insektenähnliche Manövrierfähigkeit mit recht stabiler Fluglage. Mit aufgerichtetem Vorderteil startend, geht es bei größerer Geschwindigkeit von einer Hub-schrauber-artigen Bewegungsweise zu horizontaler Fluglage über und bewegt sich nun mit Geschwindigkeiten wie eine gewöhnliche Maschine mit starren Tragflächen und Propellerantrieb.

Zweifellos liegt hier eine bedeutende Konzeption. Die anscheinend gelungene Übertragung von Insektenverhältnissen auf die Dimensionen des Flugmodells ist aber nicht so selbstverständlich möglich, wie es erscheinen möchte. Sie wird um so schwieriger, je erheblicher die Größenunterschiede sind. Dies hängt mit den aerodynamischen Verhältnissen zusammen und läßt sich durch die unterschiedlichen REYNOLDS-Zahlen bezeichnen. Diese Zahlen errechnen sich für jede bewegte Tragfläche nach

$$\text{Re} = \frac{v \cdot t}{\nu},$$

wobei v die Geschwindigkeit, t die Flügeltiefe und ν die kinematische Zähigkeit des strömenden Mediums ist. Letztere ist gleich dem Quotienten aus dem Zähigkeitskoeffizienten des Mediums und seiner Dichte und beträgt für Luft bei mittlerer Temperatur (17°) und Atmosphären-Normaldruck $14.6 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2/\text{sec}$. Bei schnellfliegenden großen Flugzeugen liegen die REYNOLDS-Werte bei 4 bis $10 \cdot 10^6$, bei Vögeln um $6 \cdot 10^5$, bei Insekten nur um $6 \cdot 10^3$. Der Nenner des REYNOLDSSchen Quotienten, die Zähigkeit der Luft, spielt also bei Insekten eine ungleich höhere Rolle als bei den Flugzeugen mit ihren hohen v - und t -Werten, wo die Bewegung der Luftmassen um die Maschine herum stärker von den Trägheitskräften bestimmt wird.

Nun sind Strömungen unter Vorherrschaft der Zähigkeit weitgehend laminar, entsprechen also parallelen Luftschüben, während Strömungen unter Vorherrschaft der Trägheit turbulent werden, d. h. aus vielen kleinen Wirbeln aufgebaut sind. Laminare Strömungen schließen sich glatt um fliegende Körper. Sie lösen sich aber längs ihres Weges leicht vom Körper ab und berauben ihn damit ihrer stützenden Gewalt. Demgegenüber haften turbulente Strömungen besser am Flieger.

Hieraus ergibt sich, daß die mit kleinen REYNOLDSSchen Zahlen fliegenden Insekten im Gegensatz zu den Flugmaschinen keine glatten widerstandsarmen Oberflächen zu haben brauchen, ja sogar nicht haben dürfen. Durch mannigfaltige Vorrichtungen wie gefaltete Flügelfläche, Skulpturen des Flügelvorderrandes, Behaarung und Beborstung, Antecostalfelder usw. erhöhen sie vielmehr die Turbulenz der Anströmung, um der die Tragfläche umschließenden Luft-Grenzschicht aus der weiter entfernten ungestörten Strömung Energie zuzuführen. Dadurch wird das Ablösen der Strömung verhindert und der Kontakt mit der relativ zähen Luft gewahrt.

Man möge daher von dem Studium des Tierfluges, und besonders des Insektenfluges, nichts für die Technik erwarten, was auf Grund der anderen Dimensionen von vorn herein nicht übertragbar ist.

Probleme der Flugphysiologie

Aber auch bei der nötigen Bescheidenheit der Erwartungen auf angewandter Seite bietet der Insektenflug der exakten Analyse eine Fülle reizvoller Probleme, von denen hier einige angeschnitten seien.

1 Morphologie

Da ist zunächst die Morphologie der Flugapparate in ihrer Beziehung zu deren physiologischer und physikalischer Leistungsfähigkeit. Einige Generationen von Systematikern haben die Formen des Geäders zum Gegenstand taxonomischer Versuche gemacht. Die physikalischen Eigenschaften, die das Adersystem dem ruhenden und dem schwingenden Flügel verleiht, sind bisher wenig berücksichtigt worden. Ebenso sind der Ursprung der Längsadern in der Flügelwurzel und der Bau der Gelenkapparate noch keineswegs zureichend erforscht. Das erschwert nicht nur die morphologische Homologisierung, sondern auch das Verständnis der Bewegung und Steuerung des schwingenden Systems.

Die Flächenbelastung der Insekentragfläche ist verhältnismäßig niedrig: *Lepidoptera* 0,1 bis 0,17 kg/m², *Cetonia aurata* L. 1,25 kg/m² ¹⁾ (demgegenüber: Schwalbe 1.7, Silbermöwe 6, Flugmodelle 1 bis 2, Segelflugzeug 16 kg/m²).

Der Flügelumriß zeigt sehr unterschiedlichen Streckungsgrad. Bei Käfern ist er gegenüber den uns von Flugzeugen bekannten Verhältnissen relativ gering. (Bei *Cetonia aurata* L. z. B. beträgt er

$$\frac{b}{t} = 7,71) \quad \begin{array}{l} b = \text{Spannweite} \\ t = \text{mittlere Flügeltiefe} \end{array}$$

bei Segelflugzeugen 16 bis 18). Die abgerundete Spitze vermindert den Spitzenwiderstand, der durch das Aufeinandertreffen der zentrifugalen Strömungen von beiden Seiten der Tragfläche entsteht, und erscheint damit manchen technischen Entwürfen ähnlich.

Das Profil des Insektenflügels hingegen hat nur wenig mit dem Vogelflügel-Profil gemeinsam, das LILIENTHAL so erfolgreich auf seine Flugapparate übertrug. Es ist stets wesentlich dünner und während der Bewegung mehr Verbiegungen ausgesetzt. Der Lastverteilung unserer Flugzeug-Tragflächen entsprechend, zeigen auch die Insektenflügel ein Vorwiegen der Absteifungen im vorderen Flügel-drittel, jedoch erfährt der aus Costa und Subcosta gebildete „Nasenholm“ im Vergleich zu den Flugmaschinen oft eine weitere Verstärkung gegenüber dem „Mittelholm“ in Gestalt des Radius. Der Insektenflügel gewinnt das Aussehen einer schmalen starren Tragfläche mit breiter, weicher, scharnierartig beweglich angehängter Klappe; und Gruppen mit zwei gleichsinnig schlagenden Flügel-paaren wie die Orthopteren oder die Hymenopteren differenzieren ihre Flügel-paare so, daß der ganze vordere Flügel zur Starrfläche, der ganze hintere zur Klappe wird. Die Neigung, die Vorderkante zu versteifen, die ja bei der Bewegung vorangeht und damit Beschädigungen ausgesetzt ist, ist verständlich. Merkwürdig erscheinen demgegenüber verdünnte Stellen, die den vorderen Aderkomplex lo-

¹⁾ Mittelwert aus 25 Tieren eigener Versuche.

kal praktisch unterbrechen, etwa bei manchen acalyptraten Fliegen, bei Hymenopteren und bei Käfern, die den Spitzenteil ihrer Flügel in der Ruhelage nach hinten (zum Analrand hin) einschlagen können. Es ist meines Wissens noch nicht geklärt, ob die mechanische Schwächung des Vorderrandes beim schwingenden Flügel stets irgendwie kompensiert wird oder ob sie gar eine praktische Bedeutung hat. Denkbar wäre, daß der Insektenflügel auch in seinem vorderen Teil nicht als starre Platte schlägt, sondern gemäß seiner Eigenfrequenz in sich schwingt¹⁾. Beim schlagenden Flügel könnten an den eben erwähnten verdünnten Stellen Knoten der Eigenschwingung liegen. Aufnahmen mit einer Ultraszeitlupe des Typs ZL 1 (ZEISS IKON) an den Cetoniinen *Cetonia aurata* L. und *Potosia cuprea* F., über die später mehr gesagt werden soll, haben aber bei diesen mit „Flächengelenken“ zum Einklappen der Alarspitze versehenen Käfern bisher keine merkbare Eigenschwingung gezeigt. Die Versteifung der „dünnen Stelle“ während des Fluges steht hier offensichtlich in Zusammenhang mit einer Verspannung im mittleren Teil der Ala, die vornehmlich vom Radius gehalten wird. Verliert die Flügelfläche, etwa nach dem Anstoßen der Ala an ein festes Hindernis, an straffer Spannung, so knickt der Spitzenteil im Gelenk etwas nach hinten ab. Dies spricht dagegen, daß die distalwärts gerichteten Fliehkräfte des schwingenden Systems den Costo-Radial-Komplex dehnen und wesentlich straffen, wie man annehmen könnte. — Die Straffung der Gelenkstelle ist nur auf die normale Belastung durch die Luftkräfte eingestellt und hält ihr stand. Dem Anprall des schlagenden Flügels gegen ein festes Hindernis kann sie, wie die Filmanalyse ergab, nicht Widerstand leisten.

Die Spannung des Flächengelenkes muß, da der Flügel selbst keine Muskelemente enthält, wie alle seine Bewegungen vom basalen Gelenk her induziert werden. Versuche zeigten, daß sie gleichwohl unabhängig davon ist, ob der Flügel in die Fluglage gebracht oder zur Ruhe nach hinten genommen wird. Das ist um so erstaunlicher, als der Costa-Subcosta-Komplex, gegen den eine spannende Radius-Verschiebung wirksam werden müßte, nach F. RÜSCHKAMP beim Übergang in die Ruhelage aus seinem Schnappgelenk am Axillare I gelöst wird. Dies bietet einen Hinweis, daß die erneute Fixierung von Costa und Subcosta in der Ruhelage (RÜSCHKAMP) fest sein muß. Jedenfalls ist eine gelandete *Cetonia* in der Lage, den die Elytronspitze überragenden distalen Teil der Ala zu strecken und einzuschlagen, und ein mit einiger Wucht in Rückenlage auf eine Tischfläche geschleudertes Tier vermag umgekehrt mit ausgebreiteten Alae zu schwirren, deren Flächengelenke weich entspannt sind. Dies wurde in Wiederholungen gesichert. Die Versuche werden fortgesetzt (Abb. 1).

Auch die Gestaltung des Flügelhinterrandes bedarf der funktionellen Beleuchtung. Das merkwürdige Abbiegen der Media, die den Hinterrand geradezu

¹⁾ Nach den Vorschlägen von Herrn Prof. G. FALCKENBERG (Rostock) habe ich vor Jahren erfolgreiche Versuche angestellt, die Eigenfrequenz von Hummelflügeln durch elektrostatischen Anstoß mit Wechselfrequenzen kontinuierlich veränderter Frequenz zu bestimmen. Diese Arbeiten wurden seinerzeit durch das Kriegsende unterbrochen und sollen fortgesetzt werden.

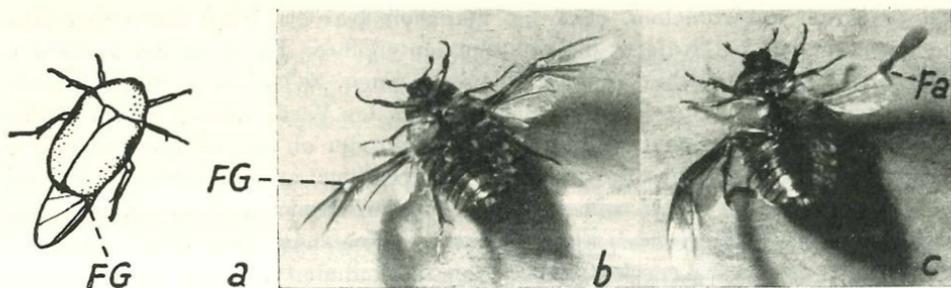


Abb. 1. Unabhängigkeit des Flächengelenks *FG* von Schlagruhe und Schlagbewegung der Ala.

a Gelandete *Cetonia*; beide Alae in Ruhelage, linke mit ganz eingeschlagener Spitze (unter dem Elytron verborgen), rechte mit gespanntem Spitzenteil. b, c Auf den Rücken gestürzte *Cetonia*, schwirrend. Spitzenteil in b wenig, in c stark entspannt. Die (im Bilde) rechte Ala des Tieres in c zeigt bei *Fa* die durch Entspannung des Flächengelenks und Verwindung des Costoradial-Komplexes entstehende Falte, die sich bei vollständigem Einschlag des Spitzenteils vertieft. (Aufn. HERBST u. LÜPNITZ).

zu meiden scheint, bei calyptraten Fliegen, fordert zur Analyse ihrer Funktion heraus. Sicher und allgemein bekannt ist, daß die Elastizität des Flügelhinterandes bei der Drehbewegung des Flügels eine wichtige Rolle spielt (s. S. 183). Es wird lohnend sein, die Drehbewegung bei Nematoceren, bei denen viele Adern den Hinterrand erreichen, mit denen der genannten höheren Fliegen zu vergleichen.

2 Bewegungsphysiologie

Ich muß es mir versagen, auf die Probleme der Stoffwechsel-, Sinnes- und Nervenphysiologie einzugehen, die der Insektenflug aufwirft. So werden die Fragen des Wirkungsgrades der Insekten-, „Flugmaschine“ und der Flugaktivität, die Lieferung der Nervenenergie für die Flugmuskulatur und die Rezeption der Sinnesreize für die Flugsteuerung allgemeines Interesse beanspruchen. Wir wollen uns heute aber auf die eigentliche Bewegungsphysiologie und ihre morphologischen Grundlagen beschränken.

2.1 Methodische Probleme

Analysieren wir die Flügelbewegung selbst und ihre Luftkraft erzeugende Wirkung. Die methodischen Schwierigkeiten, die dieser Untersuchung entgegenstehen, sind bekannt. Zur bloßen Bestimmung der Schlagfrequenz kann man ein festgehaltenes Insekt seinen Flügelschlag auf die rußgeschwärzte Trommel eines Kymographen selbst schreiben lassen, oder man kann die mechanischen Schwingungen fixierter oder frei fliegender Tiere in akustische oder optische transformieren und zählbar machen. Die überschlägige Frequenzbestimmung mittels des Flugtones ist, entsprechende Musikalität vorausgesetzt, wegen des minimalen technischen Aufwandes bestechend. Da aber nicht als sicher angenommen werden kann, daß der Flugton eine einheitliche auf dem Flügelschlag basierende Schwingung darstellt, läuft man Gefahr, aus der Frequenz von Obertönen auf

die Schlagschwingung zu schließen und sich dabei um ein Zwei- oder Mehrfaches zu verschätzen. Ein von Prof. G. FALCKENBERG (mündlich) vorgeschlagenes und von mir mit Hummeln erprobtes Verfahren transponiert die Schlagschwingungen in optische und diese in elektrische. Die Versuchstiere werden im verdunkelten Raum in einen Behälter gebracht, dessen eine Seitenwand aus einer siebartig gelochten Platte besteht. Von der gegenüberliegenden Seite her wird der Behälter mittels einer geeigneten Lichtquelle durchstrahlt, so daß einzelne feine Lichtbündel die Siebplatte verlassen. Diese Lichtbündel fallen auf eine Photozelle. Fliegende Tiere unterbrechen kurzzeitig, während ihr schwingender Flügel an einer Bohrung der Siebplatte vorüberzieht, das Strahlenbündel dieser Bohrung im Rhythmus der Schlagfrequenz und prägen damit dem Aktionspotential der Photozelle ihre Frequenz auf. Die frequenten Änderungen der Zellenspannung können dann mit geeigneten Anzeigeräten bestimmt werden.

Nicht nur der Frequenzermittlung, sondern auch der unmittelbaren Beobachtung der Flügelstellung während einzelner Schlagphasen dienen Stroboskop-Methoden. Nach der klassischen Methode beobachtet man das bewegte Tier durch eine Auskerbung in einer mit regulierbarer Geschwindigkeit umlaufenden Scheibe, ändert deren Umdrehungszahl, bis der Flügel stillzustehen scheint, und bestimmt diese Zahl mit einem Zählwerk oder akustisch, indem man die gekerbte Scheibe als Sirene benutzt. Zusammen mit K. FREUND habe ich mit Erfolg direkte Beobachtungen an fliegenden Cetoninen mit einem Lichtblitzstroboskop der Firma ZEISS IKON in Dresden unternommen. Im Gegensatz zu den mit Unterbrecherscheibe arbeitenden geschilderten Apparaten wird hier nicht nur das Auge, sondern auch das Objekt selbst intermittierend beleuchtet.

Die besten Ergebnisse bringen kinematographische Aufnahmen mit hoher Bildfrequenz, doch sind hier noch erhebliche methodische Hemmnisse zu überwinden. Sie liegen darin, daß es schwierig ist, ein frei fliegendes Insekt gerade während der $\frac{3}{4}$ Sekunde in den Schärfenbereich des Objektivs zu bringen, in der die 25 Meter Film einer Kassettenfüllung mit einem an eine Kreissäge erinnernden Lärm hinter dem Objektiv durchrasen.

Der Schärfenbereich ist bei den zu verwendenden Abbildungsmaßstäben gering, und Zeitpunkt des Startes und Flugrichtung des Insektes sind nicht ohne weiteres genau abzuschätzen. In eigenen Aufnahmeserien mit der ZL 1 (ZEISS IKON) an Rosenkäfern konnte ich eine gewisse Ausrichtung des Startfluges erreichen, indem ich das Tier zum Start mit dem Kopf auf ein von einer Bogenlampe scharf angeleuchtetes weißes Hintergrund-Blech richtete. Selbst eine im Winkel von 90° zu dieser Richtung aufgebaute Nitraphotlampe störte dann den Flug in Richtung des Bleches nicht. Der Schärfenbereich wurde durch einen Drahtrahmen von 10×9 cm bezeichnet. Er hatte bei Verwendung des Objektivs 45 mm mit vorgekitteter Zusatzlinse von etwa 3 Dioptrien (Bildgröße: Gegenstandsgröße = 1 : 2) nur eine Tiefe von 8—10 mm. Bei einer Bildfrequenz von 1700/sec, Verwendung eines $23/10^\circ$ DIN Sicherheitsfilmes und Beleuchtung mittels einer Bogenlampe und einer Nitraphotlampe mußte bereits mit ganz geöffneter Blende gearbeitet werden, so daß an eine Erhöhung der Schärfentiefe durch Abblenden nicht zu denken war. Übrigens ist die Wiedergabe auf der $23/10$ Schicht nicht befriedigend. Sie gelang noch bei einer Verdoppelung der

Bildfrequenz auf 3400/sec, wie sie bei rasch schwingenden Flügeln nötig wird, und entsprechender Halbierung der Belichtungszeit für das einzelne Bild.

Aus diesen Gründen ist verständlich, daß Filmaufnahmen frei fliegender Insekten bisher selten sind. v. HOLST hat die Schwierigkeit dadurch zu überbrücken gesucht, daß er thorakal gefesselte Tiere, die er ohne weiteres in die richtige Lage vor der Kamera bringen konnte, mit einem künstlichen „Fahrtwind“ anblies, um hierdurch die Strömungsverhältnisse beim freien Flug ungefähr nachzuahmen. Im Gegensatz zu v. HOLST und anderen Autoren habe ich bei den Aufnahmen, die ich heute vorführe, eine Fesselung gewählt, die den Thorax selbst nicht unmittelbar berührt.

Die Cetoniinen wurden mit zwei Seidenfäden an den Hinterbeinen in Höhe der Trochanteren angebunden (Abb. 2). Bei geeigneter Behandlung (vgl. HERBST 1955) gelang es, die

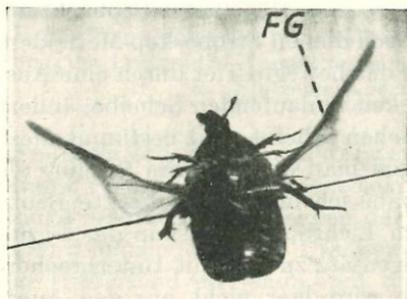


Abb. 2. *Cetonia aurata* L. am Doppelfaden in Rückenlage fliegend. Aufnahme von oben. Am (im Bilde) rechten Bein ist die Fesselung bis zur Basis der Tibia verrutscht. Die Alae befinden sich im unteren Wendepunkt: Der Costalrand steht und dreht sich aktiv um seine Längsachse, wobei der Spitzenteil der Ala mitfolgt. Das Analfeld hat etwa noch die gleiche Anstellung wie im Abschlag. (Aufn. HERBST u. LÜPNITZ).

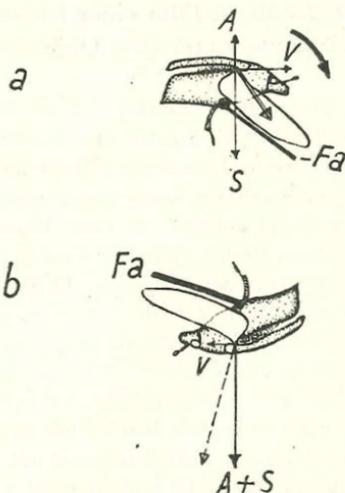
Tiere zu minutenlangem Schwirren am straff gespannten oder locker gelassenen Fadenpaar zu bringen. Sie überschlugen sich aber sogleich nach Beginn des Schwirrens und flogen nun, mit dem Rücken nach unten, anscheinend ungestört durch die ungewöhnliche Lage, weiter am Ort. Es muß daraus geschlossen werden, daß der an den Beinbasen gehemmte Käfer

Abb. 3. Kraftdiagramm der zweiseitig gefesselten *Cetonia*. (Der Schwerpunkt ist im Schnittpunkt von x- und y-Achse angenommen, vgl. Abb. 5b.) Die Elytren sind lateral erhoben, die Alae in der extremen Tiefstellung. *Fa* Faden der Fesselung.

a Kräfteangriff am aufrechten Tier. An dem abwärts strebenden Käfer hebt der Auftrieb *A* die Schwere *S* nicht ganz auf. Die Differenz bildet mit dem Vortrieb *V* eine nach vorn unten gerichtete Resultante.

Das Tier überschlägt sich.

b Kräfteangriff nach dem Überschlag. „Auf“trieb und Schwere addieren sich. Bei geringem Vortrieb liegt der Käfer fast horizontal; bei größerem Vortrieb würde er sich zunehmend aufrichten.



sich nicht nach oben zu erheben trachtet, sondern nach vorn und unten der Landung zustrebt. Einseitig gefesselte Tiere bestätigen das. Bei zweiseitiger Fesselung kippt das hinter dem Flügelgelenkpunkt gefesselte Tier daher nach vorn ventral. In der Rückenlage angekommen, hängt es nun vermöge seines Gewichtes in einer stabilen Gleichgewichtslage, aus welcher je nach Vortrieb sich das Vorderende des Tieres mehr oder minder aufrichten kann (Abb. 3). K. FREUND und ich konnten feststellen, daß auch in dieser unnatürlichen Lage der vom schwirrenden Käfer erzielte Luftstrom in caudaler und ventraler Richtung geht, ganz so, wie man es bei einem in gewöhnlicher Fluglage befindlichen Tier erwarten muß. Das Tier gewinnt Vortrieb und eine Kraft, die dorsad gerichtet ist und in natürlicher Lage als Auftrieb wirkt, hier aber sein Gewicht erhöht.

Die an den Beinen gefesselte *Cetonia aurata* L. oder *Potosia cuprea* F. versucht also die Landung nach dem für sie normalerweise „richtigen“ Schema. Der nach dem Überkippen veränderten Lage im Raum kann sie anscheinend keine Normalisierung durch Steuern entgegensetzen.

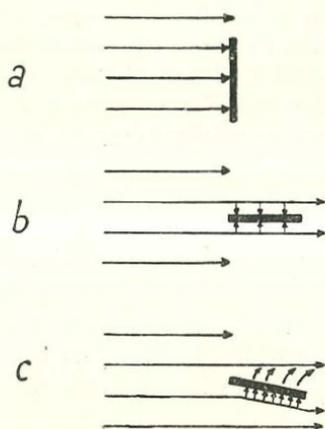
Bei den fertigen Aufnahmen ergibt sich die Bildfolge pro Sekunde aus einer optischen Zeitmarke, die mittels einer mit $f = 1000/\text{sec}$ intermittierend aufleuchtenden Glimmlampe während der Aufnahme auf dem Rand des Filmes abgebildet wird. Die Frequenz des Flügelschlages läßt sich hiernach leicht bestimmen. Bei den geprüften Cetoniinen liegt sie zwischen 83 und 104. Während einer Aufnahme¹⁾ ergaben sich Schwankungen bis zu 50%. Um darüber hinaus die Bewegung des Flügels geometrisch zu bestimmen, ist es in jedem Falle notwendig, die Lage der Projektionsebene zu dem Kreuz der körperfesten Koordinaten zu ermitteln, deren x -Achse die Längsachse des Rumpfes ist, während die y -Achse die beiden Flügelgelenkpunkte transversal zur x -Achse verbindet und die z -Achse beide Achsen in deren Schnittpunkt senkrecht durchsetzt (vgl. Abb. 5). Es können sodann die in den Photographien gemessenen Größen auf ihre ursprünglichen Werte im x, y, z -System umgerechnet werden. Vergleiche der aufeinanderfolgenden Schwingungen einer Bildfolge und zwischen Bildfolgen unter gleichen Bedingungen geben sodann Aufschluß über die Variation der Werte beim gleichen Tier und bei verschiedenen Individuen, wobei die physiologischen Zustände der Tiere eine Rolle spielen könnten. Vergleich von Aufnahmen unter wechselnden äußeren Bedingungen erläutern den Einfluß der Umwelt auf den Flug.

Schließlich liegt eine methodische Aufgabe in der unmittelbaren Messung der von fliegenden Tieren erzeugten Luftkräfte mittels Strömungs sonden und der optischen Darstellung des Strömungsbildes.

2.2 Aerodynamische und Physiologische Probleme.

Nun zu den Problemen des Fluges selbst. Strömt eine Luftmasse gegen eine ihr rechtwinklig entgegenstehende Fläche (Abb. 4 a), so bildet sich eine Stauung vor der Fläche, eine Druckerhöhung, welche die Fläche in der Richtung der Anströmung wegdrückt. Entsprechend erhält ein Flügel, der, quer zu seiner Bewegungsrichtung angestellt, durch ruhende Luft geschlagen wird, eine Luftkraft, die

¹⁾ eine Aufnahme = 25 m Film mit etwa 1300 Einzelbildern, auf denen rund 65 ganze Flügelschläge abgebildet sind.



der Bewegungsrichtung entgegensteht (Normalkraft). Die Luftkraft äußert sich wie ein Widerstand. Fliegen mit Hilfe einer solchen Schwingenbewegung nennt v. HOLST daher „Fliegen mit dem Widerstand“.

Abb. 4. Kräfteinwirkung auf eine Tragfläche bei verschiedenen Anstellwinkeln α .

a $\alpha = 90^\circ$ („Flug mit dem Widerstand“); b $\alpha = 0^\circ$;
c $\alpha > 0^\circ$ („Flug mit dem Schube“).

Senken wir hingehenden Anstellwinkel der Tragfläche gegen die Anströmung auf Null (Abb. 4 b), so geht die Luftströmung bei einer gedachten unendlich dünnen Fläche parallel an ihr vorbei, wobei lediglich der statische Luftdruck von beiden Seiten her gleichmäßig auf die Tragfläche drückt, senkrecht zu der Strömungsrichtung. Die Strömung übt aber infolge der Reibung eine Schubwirkung (Tangentialkraft) auf die Tragfläche aus. Auch hier kann man sich die Luft ruhend und die Tragfläche bewegt denken, um dem Schwingenflug näher zu kommen.

Sobald man nun den Anstellwinkel etwas erhöht (Abb. 4 c), so sind die Druckverhältnisse auf beiden Seiten der Tragfläche nicht mehr gleich. Die Strömung wird auf der abgewandten Seite der Fläche beschleunigt, ihr Druck sinkt, während auf der zugewandten Seite eine Verlangsamung und Drucksteigerung eintritt. Damit entsteht auf der Anströmungsseite eine quer zur Strömung gerichtete Druckkomponente (Normalkraft-Komponente), auf der Leeseite eine ebenso gerichtete Sogkomponente. Die entstehende Luftkraft quer zur Anströmung (KUTTA-JOUKOWSKY-Kraft) ermöglicht ein „Fliegen mit dem Schube“.¹⁾

In allen Fällen muß die resultierende Luftkraft dem Tier den Auftrieb bieten, der seinem Gewicht die Waage hält (wenn es nicht steigen oder sinken soll), und den Vor- oder Rücktrieb, der es in horizontaler Richtung transportiert.

2.21 Schlagschwingung und Flügelbahn

In die Lehrbücher der Entomologie hat eine Figur Eingang gefunden, die vom Flug mit dem Widerstand ausgeht (Abb. 5 a). An Hand eines festgehaltenen In-

¹⁾ v. HOLST (1943, p. 304) verwendet hier den Ausdruck „Schub“ nicht im Sinne einer Tangentialkraft, sondern vergleicht die schwingende Tragfläche des Insekts mit dem Propeller eines Flugzeugs. Die senkrecht zur Schwingenebene bzw. zur Rotationsebene gerichtete Kraft liegt beim Propellerflugzeug ja durchschnittlich horizontal und wird von den Flugzeugbauern im Gegensatz zum vertikalen „Hub“ der starren Tragflächen „Schub“ genannt. Bei genauer Betrachtung der Druckverhältnisse zeigt sich übrigens, daß im hinteren Bereiche der abgewandten Tragflügelseite ein Druckanstieg zu verzeichnen ist, während nahe der Vorderkante auch auf der Zustromseite ein Sog entsteht.

sektes wird gezeigt, wie der Flügel in einer großen Achterkurve Vor- und Auftrieb erzeugt, ohne zugleich Ab- und Rücktrieb in wesentlicher Größe in Kauf nehmen zu müssen. Dieses Schema ist, wie gesagt, an festgehaltenen Insekten ermittelt worden. Es könnte vielleicht auch für startende Tiere gelten, die im Augenblick des Anfluges ja noch über keinen Fahrtwind verfügen. Neben einer Flügelbahn, die nahezu zwei sich linienförmig berührende Kegelmäntel mit gewölbter Grundfläche ausführt, sind auch einfachere Bahnen in Gestalt flachgedrückter einfacher Kegelmäntel mit etwa sphärisch-elliptischer Grundfläche beschrieben worden. Meine Aufnahmen von gefesselten *Cetoniinen* zeigen stark eingeebnete Flügelbahnen, so daß der Flügel ungefähr in der gleichen Ebene zurückschwingt, in der er abwärts geschlagen hat. Hierbei beschreibt die Flügelspitze schwach gewellte Kreissektoren, die, in die xz -Ebene projiziert (Abb. 5 b), als flachgedrückte Achterbahn erscheinen, die sogar umgekehrt befahren wird wie in der Lehrbuchabbildung 5 a. Die Bahn des Vorderrandes (seines basalen Abschnittes bis zum Flächengelenk) ist wahrscheinlich stärker eingeebnet.

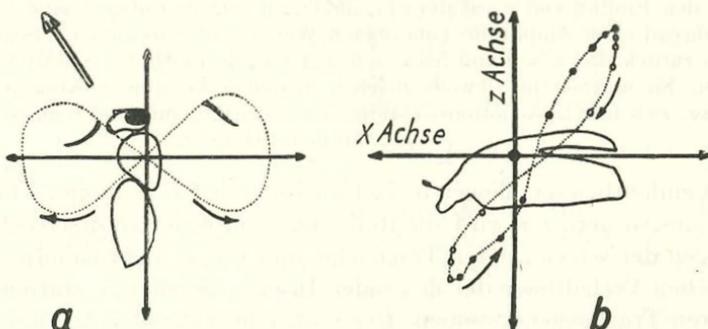


Abb. 5. Flügelbahnen in tierfesten Koordinaten, projiziert in die xz -Ebene.

a Flügelbahn nach BERLESE aus EIDMANN (Lehrbuch der Entomologie, Parey-Verlag 1941). An zwei Stellen ist der Flügelschnitt eingezeichnet, um die Anstellung zur Flügelbahn zu zeigen. Sie beträgt etwa 90° . Das Tier fliegt „mit dem Widerstand“. b Bahn der Flügelspitze bei *Cetoniinen*. Nach Zeitlupenaufnahmen des Verf. kombiniert. Kreise bezeichnen die Stellung der Flügelspitze im Abschlag, Punkte im Aufschlag. Zeitlicher Abstand der Kreise und Punkte $6 \cdot 10^{-4}$ sec. Die Schlagebene ist gegen die x -Achse unter etwa 57° negativ angestellt. Der auf der y -Achse gelegene linke Flügelgelenkspunkt ist auf die Kreuzung von x - und z -Achse projiziert. — In anderen Schlagenschwingungen des gleichen Filmstreifens waren die Punkte und Kreise zur Mitte der Bahn hin verschoben und gleichmäßiger verteilt. Für die Analyse der Schlaggeschwindigkeit ist diese durch die Projektion stark verzerrte Bahn nicht geeignet.

Der Längsdurchmesser der erwähnten Achterfigur oder Ellipse steht in einem Einstellwinkel zur x -Achse, der negativ ist, in manchen Abbildungen (z. B. bei EIDMANN nach BERLESE vgl. Abb. 5 a) aber 90° erreicht. Bei *Cetonia* und *Potosia* beträgt die Neigung der Schwingenebene gegen die x -Achse nach meinen bisherigen Messungen $55-60^\circ$.

Das festgehaltene Tier macht seinen Fahrtwind mit den Flügeln. Die Anströmung seiner Tragflächen ist die Umkehrung der Flügelbewegung. Das freifliegende Tier hingegen gewinnt eine zusätzliche Anströmung entgegen seiner Flugbahn. Der Fahrtwind an den Schwingen setzt sich also nunmehr aus zwei Komponenten zusammen, die der Lokomotionsgeschwindigkeit v und der Schlaggeschwindigkeit der Flügel u entsprechen. Je größer v wird, um so stärker wird die Anströmung

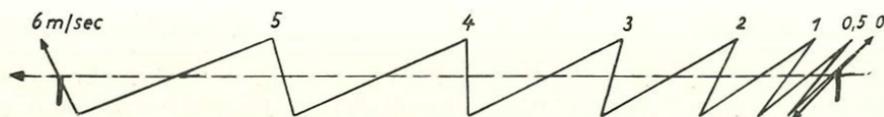


Abb. 6. Schematische Flügelbahn in raumfesten Koordinaten (Bahn einer Flügelspitze durch die Luft, in die xz -Ebene projiziert). Vereinfachend ist eine völlig ebene, unter -45° angestellte Schwingebene angenommen. Dem Entwurf der Zeichnung liegt eine Schlagfrequenz von 100/sec und ein Schwingebendurchmesser von 2,8 cm zugrunde. In der Horizontalen ist die Lokomotionsrichtung eingezeichnet, als Parameter findet sich die Lokomotionsgeschwindigkeit v . Nach jeder Schlagschwingung (am oberen Wendepunkt des Flügels) erhöht sich die dort eingetragene bisherige Lokomotionsgeschwindigkeit sprunghaft, um den Einfluß von v auf die Flügelbahn zu zeigen. Entsprechend legt die Flügelspitze während einer Amplitude vom oberen Wendepunkt bis zum nächsten 0,5, 1, 2, 3, 4, 5, 6 cm zurück. Bei $v = 0$ und bei $v = 6$ sind Flügelschnitte für Ab- und Aufschlag eingezeichnet. Sie ergeben bei jeweils gleichen Anstellwinkeln im xz -Koordinatenkreuz des Tieres (bzw. zu seiner Lokomotionsrichtung) bei $v = 0$ Flug mit dem Widerstand, bei $v = 6$ Flug „mit dem Schube“.

von dem einheitlich das fliegende Tier angreifenden Lokomotions-Fahrtwind bestimmt, um so geringer wird die Rolle der komplizierten und wechselnden Anströmungen der schwingenden Tragfläche, und um so mehr nähern sich die aerodynamischen Verhältnisse des fliegenden Insekts denen des „stationären Fluges“ mit starren Tragflächensystemen. Der vorher im ruhenden Medium hin und her schlagende Flügel greift nun mit jedem Schlag an einer — längs der Flugbahn — weiter vorn gelegenen Stelle in die Luft; aus dem Hin und Her auf der Stelle wird eine fortschreitende Welle, die mit zunehmendem „Fortschrittsgrad“ $\frac{v}{u}$ immer flacher wird (Abb. 6), und sich der schwankungslosen Geraden nähert, welche die Tragflächenspitze bei $u = 0$ in die Luft zeichnet. Für die Frage, wie weit die PRANDTLsche Tragflächentheorie des stationären Fluges oder doch die des quasistationären Fluges (D. KÜCHEMANN & E. v. HOLST 1942) auf ein Insekt angewandt werden kann oder inwieweit instationäre Vorgänge berücksichtigt werden müssen, ist die Bestimmung des Fortschrittsgrades also von Bedeutung. Hier muß eingewandt werden, daß ein schwingender Insektenflügel keine gleichförmige Schlaggeschwindigkeit u hat.

Der Begriff u ist geschaffen worden für Berechnungen an Luftschrauben und bezieht sich dort auf die „Umfangsgeschwindigkeit“ der Flügelspitze, die sich aus der Umdrehungszahl und der Länge der Propellerblätter bestimmen läßt. (Natürlich ist die lineare Geschwindigkeit und damit die Anströmung an mehr der Drehachse genäherten Stellen des Propellers geringer.)

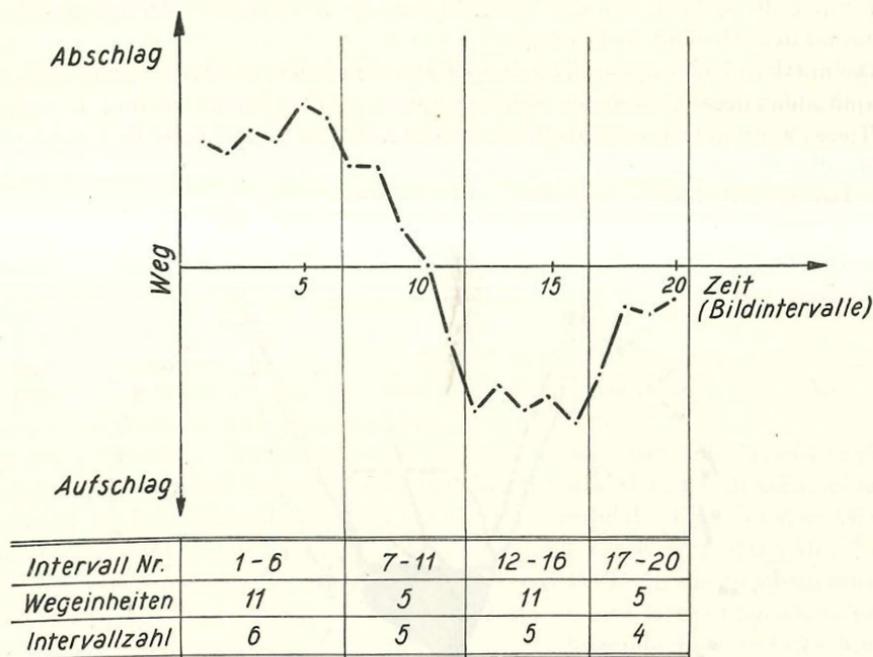


Abb. 7. Schlaggeschwindigkeit u im Laufe einer Schlagamplitude (*Cetonia*, nach Zeitlupeaufnahmen).

Auf der Ordinate sind die von der Flügelspitze zurückgelegten Strecken, auf der Abszisse ist die Zeit in Form der gleichmäßigen Zeitabstände ($6 \cdot 10^{-4}$ sec) zwischen den aufeinanderfolgenden Filmbildern aufgetragen. In den Intervallen zu den ersten 6 Aufnahmen nach dem oberen Wendepunkt des Flügels legt die Flügelspitze im Durchschnitt 11 Wegeinheiten zurück, wobei sie nur wenig beschleunigt wird. In den darauf folgenden 5 Intervallen um den unteren Wendepunkt (bei Intervall 10) herum beträgt das Mittel nur 5 Einheiten, im Aufschlag (Intervall 12—16 = 5 Intervalle) wieder 11, um zum oberen Wendepunkt (Intervall 17—20 = 4 Intervalle) wiederum auf 5 zu fallen. Die Geschwindigkeit von Auf- und Abschlag ist demnach gleich.

Es kann angenommen werden, daß der schlagende Insektenflügel mit um so ungleichmäßigerer Schnelligkeit seine Flügelbahn beschreibt, je mehr diese in einer Ebene liegt. Es bilden sich Wendepunkte der Bewegung heraus, an denen der Flügel sich sehr verlangsamt, im extremen Fall sogar zeitweise still steht, um dann, schnell beschleunigt, die schräge Fläche zu durchheilen, bis er vor dem nächsten Umkehrpunkte stockt. Bei Cetoniinen bedeutet dies, daß die Flügelspitze rund $\frac{3}{4}$ 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 (Abb. 7). Die mittlere Geschwindigkeit der Brems- und Beschleunigungsphasen des Flügelschlages ist

also nur halb so hoch wie die Schnelligkeit der Höchstgeschwindigkeits-Phasen während des Ab- und Aufschlages.

Die mittlere Umfangsgeschwindigkeit errechnet sich aus der Flügellänge l , dem Amplitudenwinkel φ und der Schlagfrequenz f . Für *Cetonia aurata* L. ergaben 25 Tiere (50 Flügel) einen Mittelwert von etwa 20 mm Flügellänge. In 9 Aufnahmen gefesselter Tiere war die mittlere Frequenz nahezu 100/sec (83—104, im Mittel 98). Der Schlagwinkel φ ließ sich auf etwa 100° bestimmen (gemessen zwischen den Stellungen des Costalrandes in den beiden Wendepunkten, Abb. 8). Die (fast

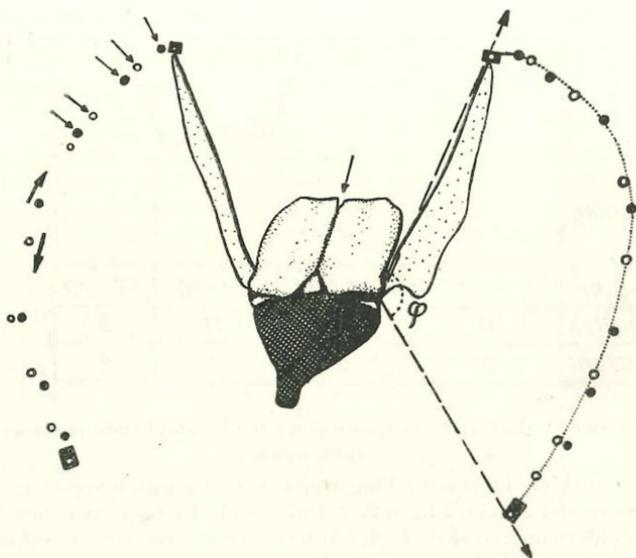


Abb. 8. Aufsicht auf die (in der Papierebene liegende) Schwingungsebene der Alae von *Cetonia* (kombiniert nach Zeitlupenaufnahmen). Von den im Hochextrem dargestellten Alae führt die Schwingung über einen Winkel $\varphi = 125^\circ$ zum Tiefextrem. Kreise bedeuten die Stellungen der Flügelspitze im Abschlag, Punkte im Aufschlag; Vierecke um eine bzw. zwei dieser Marken herum: Hochextrem bzw. Tiefextrem der Bewegung. Der hintere Teil der Sutura klapft in den mit Pfeilen bezeichneten Stellungen der Alae im oberen Drittel der Flügelbahn.

ebene Kreissektor-)Bahn der Flügelspitze beträgt somit $\frac{40 \pi}{3,6} = 35$ mm beim Abschlag und ebensoviel beim Aufschlag. In einer Sekunde legt die Flügelspitze $2 \cdot 35 \cdot 98$ mm = 6,86 m zurück, $u = 6,86$ m/sec.

Die nichtbeschleunigte Bewegung (Höchstgeschwindigkeit) der Flügelspitze hingegen verläuft mit

$$u \sim 10 \text{ m/sec.}$$

Die Projektion der Bahn der Flügelspitze in die xz -Ebene geht in Ab- und Aufschlag wenig unter dem Flügelgelenkpunkt durch. Die Flügel der Cetoniinen durchlaufen also in beiden Bewegungsrichtungen ein Stadium, in dem sie horizontal vom Körper weggestreckt sind.

2.22 Drehschwingung

Außer der Lage der Flügelbahn ist für den Charakter und die Größe der entstehenden Luftkraft die jeweilige Anstellung des Flügelschnittes (t) zur Flügelbahn bzw. beim freifliegenden Tier zusätzlich die Anstellung gegen den Lokomotionswind wichtig. Um diese Winkelgröße möglichst in allen Phasen des Bewegungsablaufes günstig zu halten, macht der Flügel während der Schlag-schwingung zugleich eine Drehschwingung um seine Längsachse. In der oben erwähnten „klassischen“ Achterfigur (Abb. 5 a) sind die Drehschwingungen so gehalten, daß beim festgehaltenen Tier der Flügelschnitt stets mehr oder minder senkrecht auf die ruhende Luft trifft, so daß für fixierte und startende Insekten ein Flug mit dem Widerstand gelten würde. Mit dem Auftreten eines Lokomotionswindes wird die Tragfläche zusätzlich von vorn angeblasen, und es ergibt sich eine Anströmung gemäß der oben erwähnten Wellenbahn (vgl. Abb. 6). Damit geht das Insekt zum Flug mit dem „Schube“ über.

Bei der gefesselten *Cetonia* bzw. *Potosia* trifft infolge der Schrägstellung der Schwingebene schon der Schlagschwingungs-Wind beim Abschlag den Flügel von vorn-unten. Im unteren Umkehrpunkt hält der Costalrand des Flügels an, während das nachgiebige Analfeld die Bewegung anscheinend passiv fortsetzt (Abb. 9 a). Nun macht der Costo-Radial-Komplex eine aktive Drehung im gleichen Sinne, d. h. dorsal nach hinten, und setzt sich zum Aufschlag in Bewegung. Dann erst bringt der am langsamsten bewegte und nur passiv folgende Basalteil des Anal-

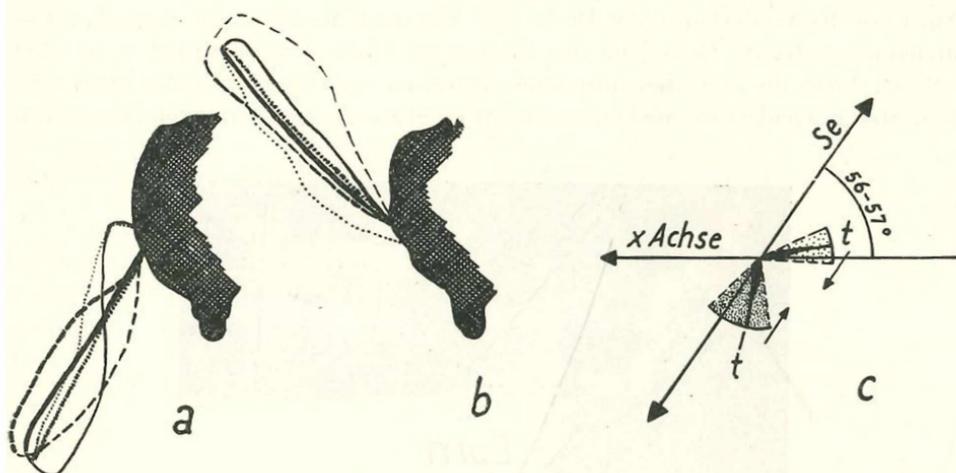


Abb. 9. Anstellung der Flügelfläche bei *Cetonia*, nach Zeitlupenaufnahmen. Unterer (a) und oberer (b) Wendepunkt der Alabewegung. Punktiert: Flügelumriß unmittelbar vor, ausgezogen: im, gestrichelt: unmittelbar nach dem Wendepunkt. Der jeweilige Costalrand ist verstärkt. c Flügelschnitt durch das Flächengelenk in seiner Anstellung zur (vereinfachend eben gedachten) Schwingebene. Punktiert: Anstellwinkel-Bereiche; t Flügelschnitt (Mittelwert der Anstellwinkel). Se Schwingebene.

feldes seinen Wendepunkt hinter sich; und nun bewegt sich der Flügel mit nach vorn oben gerichteter Unterfläche in der Flügelbahn aufwärts bis zum oberen Umkehrpunkt, wo sich das entsprechende Schauspiel wiederholt. Wie aus der Abbildung (9 c) ersichtlich, ist die Anstellung gegen die Ebene der Flügelbahn und damit gegen die Anströmung vor allem beim Abschlag beträchtlich und weist auf die Widerstandskomponente der Luftkraft beim festgebundenen Tier hin. Überwiegend ist im ganzen die „Schubwirkung“.

Ein besonderes Problem, auf das ich heute nicht eingehen möchte, da ich selbst über keine genügenden neuen Ergebnisse hierzu verfüge, ist die Steuerung des Insektes im Flug. Besonders wirksam werden hier einseitig geänderte Drehbewegungen sein. Cetoninen zeigen nicht selten einseitig abweichende Schlagamplituden (φ -Werte).

Die Daten zum freien Flug, die aus einzelnen Elektronenblitz-Aufnahmen und aus Filmversuchen gewonnen wurden, ergeben keine wesentlichen Unterschiede der Flügelbewegung, gestatten aber noch keine genaue Auswertung¹⁾.

2.23 Elytrenbewegung

Das mitschwingende Elytron hat bei Käfern nach der Literatur kaum eine Bedeutung als Auftriebserzeuger. Bei den Cetoniinen ist die Drehbarkeit der Flügeldecken um den Gelenkzapfen und damit die Anhebbarkeit der Epipleura durch eine morphologische Verwindung des Gelenkzapfens sehr vermindert (HERBST 1952, p. 58—59) und die Spreizung der Elytren unter Lösung der Suturalverfaltung durch ein epimerales Gesperre unmöglich gemacht, das sich als mächtiger Wulst vor die Vorderkante der Decke legt. Die nach diesen morphologischen Befunden abgeschätzte Bewegung der Elytren im Fluge (HERBST 1952, p. 57—58) ließ sich durch die Zeitlupenaufnahmen beweisen (vgl. HERBST 1955) (Abb. 10): die beiden Flügeldecken knicken in der Sutura etwas gegeneinander ein, die Seiten

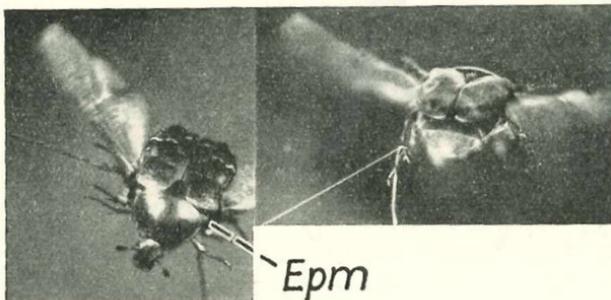


Abb. 10. *Cetonia* im Flug, an zwei Fäden gefesselt (zum besseren Verständnis um 180° gedreht; Aufn. HERBST u. LÜPNITZ). *Epm* hochgewulstetes Epimerum (Sperrung gegen die Spreizung der Elytren). Im rechten Teilbild sind die Anhebung von Elytren und Proteregum-Hinterrand, sowie die leichte Spreizung der seitlich erhobenen Elytren zu erkennen.

¹⁾ Die von mir 1952 (p. 57) nach v. Lengerken 1924—27 wiedergegebene Abbildung einer freifliegenden *Cetonia* ist demnach in der Flügelstellung falsch.

heben sich, um der schwingenden Ala freien Raum zu geben. In der Nähe des oberen Umkehrpunktes der Alae nimmt die epipleurale Hebung so zu, daß die Sutura im distalen, abwärts gekrümmten Endstück leicht spreizt. Es erscheint beim fliegenden Tier eine Kerbe zwischen den Elytren (Abb. 8 →). Der Anhebung der Elytren wird übrigens vorn durch eine Hebung des Thorax-I-Hinterrandes Raum gegeben.

Zusammenfassung

Trotz des hohen Standes menschlicher Flugtechnik können ihr die Methoden, nach denen fliegende Tiere Luftkräfte erzeugen, Anregungen für die Erhöhung von Wendigkeit und Flugsicherheit bringen. Die mechanischen Verhältnisse der Insekten-Tragfläche unter den Einflüssen von Schlagfrequenz, Eigenfrequenz und den durch das Geäder gegebenen Steifigkeiten sind nur ganz ungenügend bekannt, ebenso die Gelenkverhältnisse. Aus den Flugbewegungen gefesselter Insekten ergeben sich Flügelbahnen und Anstellwinkel der Flügelfläche, die auf sehr unterschiedliche Bedeutung des „Fluges mit dem Widerstand“ schließen lassen. Im freien Fluge dürften hingegen KUTTA-JOUKOWSKI-Kräfte die wesentlichen Komponenten der erzeugten Luftkraft ausmachen. Nähere Angaben werden zum Fluge der Cetoniinen (*Col.*) gemacht, bei denen schon gefesselte Tiere bei stark eingeebneten Flügelbahnen eine relativ geringe Beteiligung der Widerstandskräfte wahrscheinlich machen. Die Spannung des „Flächengelenks“ wird diskutiert, die Elytrenbewegung erläutert.

Literatur:

- HERBST, H. G. (1944): Studien über die Flügeldecken der Rutelinen und Cetoniinen (*Coleoptera Scarabaeidae*). Das Elytralgelenk. Z. Morphol. Ökol. 40 H. 4.
- , (1952): Zweitdruck der Arbeit von 1944. Zool. Jb. (Anatomie) 72, 1—66.
- , (1955): Notizen zur Biologie von *Cetonia aurata* L. und *Potosia cuprea* F. (*Col. Scarabaeidae*). II. Bewegung. Mitt. Dtsch. Ent. Ges. Berlin 14, H. 3, 10—13.
- v. HOLST (1943): Untersuchungen über Flugbiophysik. I. Biol. Zbl. 63, 289—326.
- v. HOLST, E. (1952): Tierflug und Menschenflug. Physik. Blätter 7, 534—542.
- v. HOLST, E., KÜCHEMANN, D., SOLF, K. (1942): Der Triebflügel. Eine Vereinigung von Vortriebs- und Auftriebsorgan. Jb. d. Dtsch. Luftfahrtforsch. 1942, 435—443.
- KÜCHEMANN, D., v. HOLST, E. (1942): Zur Aerodynamik des Tierfluges.
- RÜSCHKAMP, F. (1927): Der Flugapparat der Käfer. Zoologica 28, H. 75.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift \(Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung\)](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [100_Jahre](#)

Autor(en)/Author(s): Herbst Hans-Georg

Artikel/Article: [Probleme der Flugphysiologie 170-185](#)