

Mitteilungen

des Internationalen Entomologischen Vereins e.V.
Frankfurt a. M. • gegr. 1884

Band 9

Nr. 2/3

28. September 1984

INHALT: SCHNEIDER, P.: Flug und Flugmotor der Käfer, p. 25 – KAMMERSCHEN, D.: Einige ergänzende Angaben zur Verbreitung von *Calocoris alpestris* (M.-D. 1843) in Mitteleuropa (Heteroptera: Miridae), p. 44 – Personalia, p. 46 – Veranstaltungsvorschau, p. 47 – Neuere Literatur, p. 47 – Kollegenkontakte, p. 48 – Nachrichten, p. 49.

Flug und Flugmotor der Käfer*)

PETER SCHNEIDER
(mit 14 Abbildungen)

Einleitung

Normalerweise werden Käfer als plumpe und ungeschickte Flieger beschrieben. Dies mag für Vertreter einiger Familien zutreffen, doch gibt es Käfer, die sehr schnell und auch äußerst geschickt fliegen können. Einige Daten: Maikäfer 2,50 – 2,80 m/s, Gelbrandkäfer 2,50 – 3,00 m/s, Hirschkäfer bis 4,80 m/s, Sandlaufkäfer 1,10 m/s. Diese Beispiele zeigen, daß die Fluggeschwindigkeiten, vor allem der größeren Käfer, weit über den Fluggeschwindigkeiten der bekannten Dipteren liegen. Als Vergleich: Eine Stubenfliege fliegt etwa 1,20 m/s, eine Schmeißfliege (*Calliphora*) max. 1,80 m/s, *Sarcophaga* max. 2,60 m/s.

Im folgenden soll versucht werden, einen Überblick über den Aufbau des Flugmotors, die Bewegungsweise der beiden unterschiedlichen Flügelpaare, die Flugmanöver und die Steuerungsmöglichkeiten zu geben.

Der Käfer als fliegendes Insekt.

Käfer unterscheiden sich in der Anlage ihres Flugapparates ganz entscheidend von anderen Insekten. Zunächst aber muß die allgemeine Definition der direkten und indirekten Flugmuskulatur dahingehend korrigiert werden, daß es keine Flieger mit rein direkter Flugmuskulatur gibt, das

*) Herrn Prof.Dr.Dr. B.RENSCH zum 85. Geburtstag gewidmet.

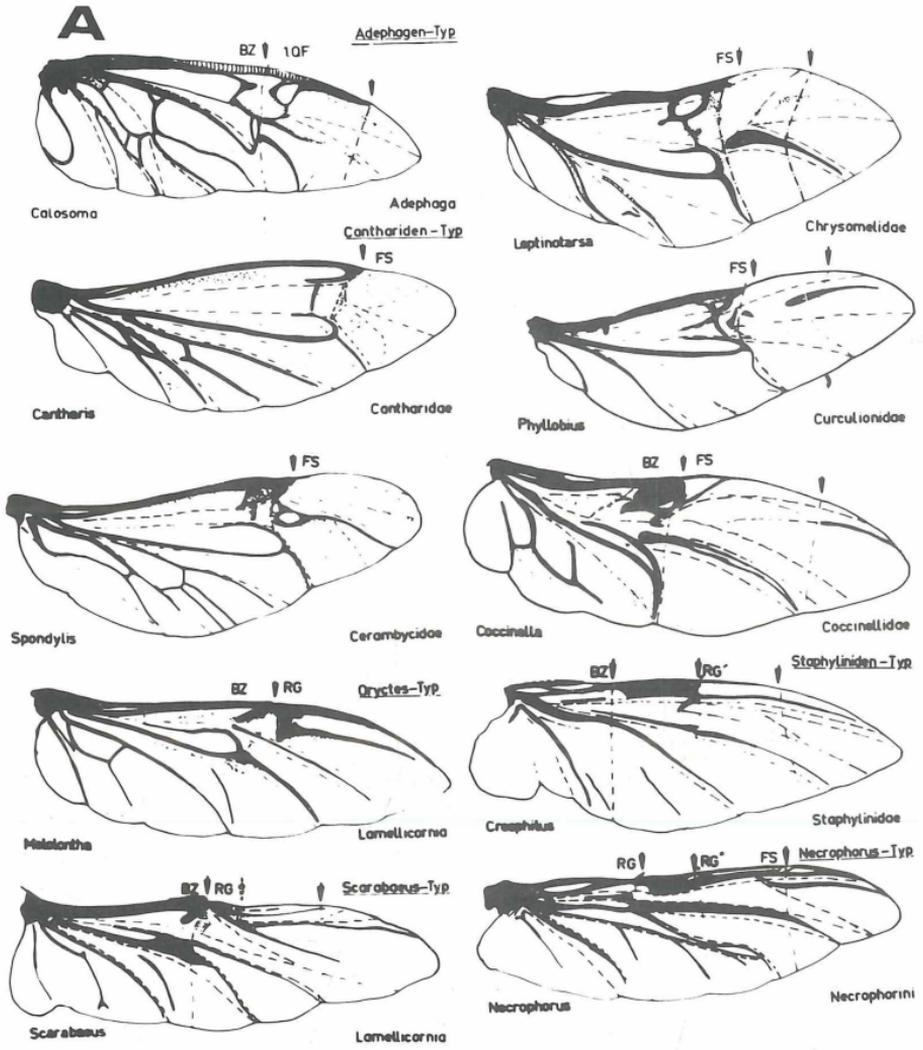


Abb. 1. A. Die Länge der Elytre bestimmt weitgehend den Faltungstyp. Es unterscheiden sich 6 Haupttypen. – Adephagen-Typ: 2 Querfaltungen, eine Biegungszone (BZ) mit einer nicht genau definierten Einknickstelle; Canthariden-Typ: Keine Biegungszone mehr, dafür definierte Faltstelle (FS) für die erste Querfalte (*Leptinotarsa*, *Cantharis*, *Phyllobius*, *Spondylis*, *Coccinella*); *Oryctes*-Typ: Nach einer Biegungszone kommt ein echtes lokal definiertes Randgelenk; davon abgeleitet der *Scarabaeus*-Typ (siehe auch B): Neben dem Randgelenk kommt noch eine weiter spitzwärts gelegene Knickstelle (KST). Durch einen Druck auf diese Knickstelle mit dem anderen Flügel als Gegenlager (vgl. 1 B, b) wird die Spitze abrollend nach innen »gezogen«; *Necrophorus*-Typ (+ Staphyliniden-Typ): Biegungszone + zwei Randgelenke + eine Faltstelle garantieren drei Querfalten. Bei Staphyliniden kann noch eine vierte Querfalte hinzukommen. Bei solch komplizierten Einfaltungen müssen die Beine zu Hilfe genommen werden.

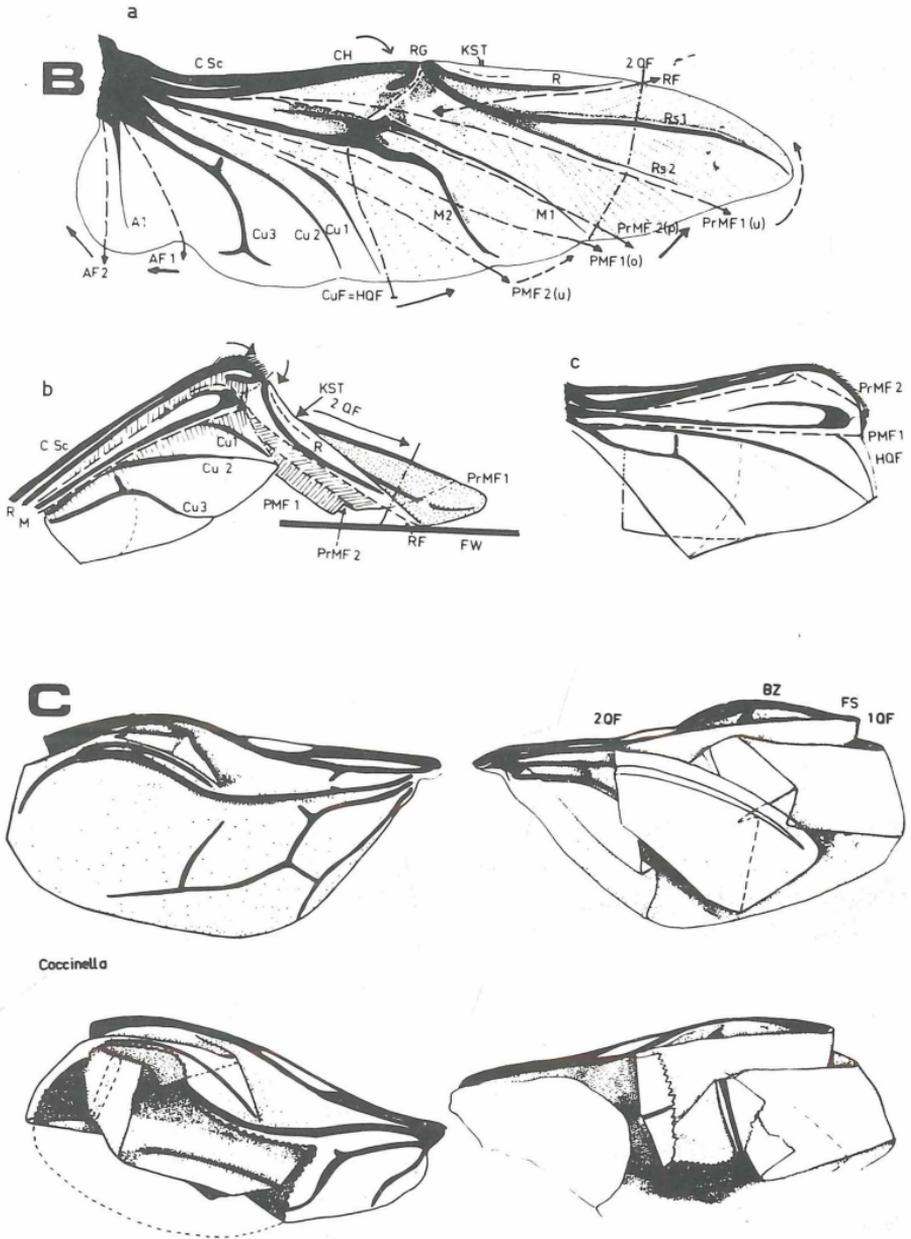


Abb. 1. B. Faltungsschema der Flügel des *Scarabaeus*-Typs (Erklärung und Abkürzungen siehe unter A). -- C. Ober- und Unterseite der gefalteten Ala vom Marienkäferchen. Die unteren beiden Zeichnungen zeigen durch »Fenster« die Lage der einzelnen Flügelteile.

heißt, Heuschrecken und Libellen haben schon indirekte Muskeln, wenn auch die Hauptarbeit durch direkte Muskeln geleistet wird; andererseits sind auch z.B. bei Hymenopteren und Wanzen noch direkte Muskeln vorhanden. Käfer haben einen gemischten Flugmotor, in dem durch je zwei direkte Flugmuskeln eine Abschlagunterstützung stattfindet. Diese direkten Flugmuskeln sind ein mächtig entwickelter Basalarmuskel und ein in seiner Entwicklung je nach Art sehr stark differierender Subalarmuskel. Dieser gemischte Motor der Käfer ist nach dem histologischen Bild nur aus fibrillären Muskeln zusammengesetzt. Da die anatomischen Anlagen nicht eindeutig sind, spricht man besser von einem asynchronen Motor. Dies bedeutet: Die nervliche Erregung des Muskels und die Muskelkontraktion selbst sind nicht 1:1 synchronisiert, wie dies bei Heuschrecken oder Libellen der Fall ist.

Als zweites Charakteristikum muß herausgestellt werden, daß der Flugmotor der Käfer sich prinzipiell im Metathorax befindet, und es keine direkten muskulären Antriebsmechanismen für die Deckflügel, die am Mesothorax inserieren, mehr gibt. Bei anderen Insekten mit asynchronem Flugmotor (z.B. Wanzen, Zikaden, Hautflügler, Fliegen) liegt der Motor im Mesothorax. Im Metathorax sind keine indirekten Flugmuskeln mehr vorhanden (s. S. 33). Eine ähnliche Ausbildung des Flugmotors wie bei Käfern ist bei den Strepsipteren und vielleicht bei Dermapteren zu vermuten, da auch dort die vor- und auftriebserzeugenden Flügel am Metathorax sitzen.

Innerhalb der Insekten mit asynchronem Flugmotor besteht die Tendenz zur Zweiflügeligkeit, d.h., auf jeder Seite nur einen Flügel als aerodynamisches Instrument zu benutzen. Dies ist bei Dipteren anatomisch verwirklicht, denn die Hinterflügel sind in Schwingkölbchen umgewandelt und haben eine neue Funktion bekommen (Steuerung und Stabilisation des Fluges). Andere Vertreter des asynchronen Flugtyps versuchen das Prinzip der Zweiflügeligkeit in der Funktion zu erreichen. Wir nennen dies physiologische Zweiflügeligkeit. Sie tritt auf bei Wanzen, Zikaden, Hymenopteren, wobei die Flügel miteinander durch einen Gleitkoppelmechanismus verbunden sind; damit wird der Hinterflügel zur aerodynamischen Vergrößerung des Vorderflügels.

Diese Tendenz zur Zweiflügeligkeit ist zunächst einmal stammesgeschichtlich bei Käfern auch anatomisch festgelegt, denn die vortriebs- und auftriebserzeugenden Kräfte stammen zunächst nur von den Alae. Die Elytren können, wie wir später sehen werden, sekundär als flugunterstützende Instrumente wieder eingebaut werden.

Als drittes Merkmal kann diskutiert werden, daß die Flugsteuerung nur über eine Verstellung der Flügelschlagamplitude, nicht über Frequenzänderung oder eine »Gangschaltung« stattfinden kann.

Als viertes sollten noch die Elytren erwähnt werden, die neben ihrer Schutzfunktion bei vielen Käfern auch auftriebserzeugende Wirkung haben.

Als fünftes und letztes Merkmal ist der Faltungsmechanismus der Alae zu erwähnen, der bei Käfern äußerst kompliziert sein kann (Abb. 1). Bei der Betrachtung der Flügelfaltung, die bis zu drei Querfalten max. vier Querfalten (bei Staphyliniden) haben kann, muß man immer bedenken, daß bei dem Auseinanderfalten eine gewisse statische Festigkeit erreicht werden muß, denn die Flügel bewegen sich, wie bei allen Insekten, mit einer relativ hohen Geschwindigkeit gegenüber der Luft.

Die Flugtypen der Käfer. (Abb. 2)

Bis jetzt konnten wir bei Käfern vier Haupttypen unterscheiden. Der einfachste, primitivste Flugtyp ist bei allen Adephagen verwirklicht:

Cicindela-Typ

Charakteristikum: Elytren werden in Fluglage geschwenkt und in dieser Stellung von Mittel- und Vorderbeinen mehr oder weniger fest unterstützt, so daß sie wie Tragflächen im Flug gehalten werden. Sie unterstützen die Auftriebswirkung der Hinterflügel und wirken stabilisierend auf den Flug. Die Flügelschlagamplitude ist oft größer als 360°. Diesen Flugtyp finden wir bei allen Adephagen, auch bei den flugfähigen adephagen Wasserkäfern. Untersucht wurde dieser Flugtyp bei *Cicindela*, *Calosoma*, *Elaphrus*, *Dytiscus*, *Rhantus* und *Acilius*.

Necrophorus-Typ

Dieser Flugtyp ist dadurch gekennzeichnet, daß die Elytren nach oben geklappt werden und dort wie das Leitwerk eines Flugzeuges gehalten werden. Sie schwingen überhaupt nicht mehr, zeigen auch keinerlei Vibration. Spezielle Mechanorezeptoren auf den sich gegenüberliegenden Oberseiten kontrollieren die Haltung der Flügel in dieser Position. Die Mittelbeine werden hochgestreckt und auf die Epipleuren gelegt, die Vorderbeine seitlich über den Kopf gestreckt. Der Hinterleib ist s-förmig gebogen. Nach diesem Typ fliegen neben den Totengräbern und Aaskäfern auch die Kurzflügler (Staphylinidae).

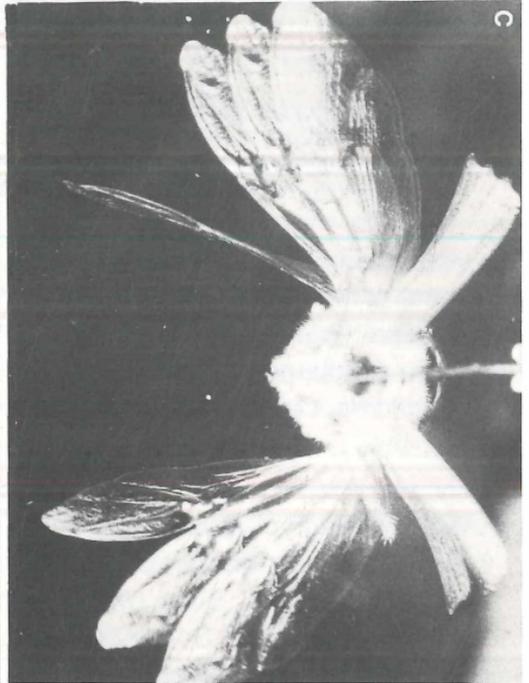
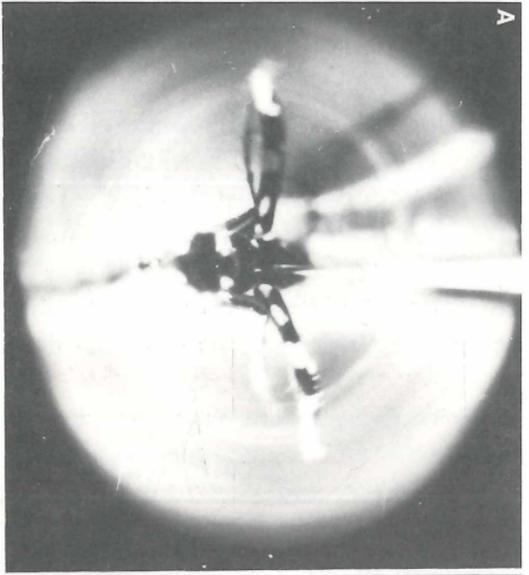
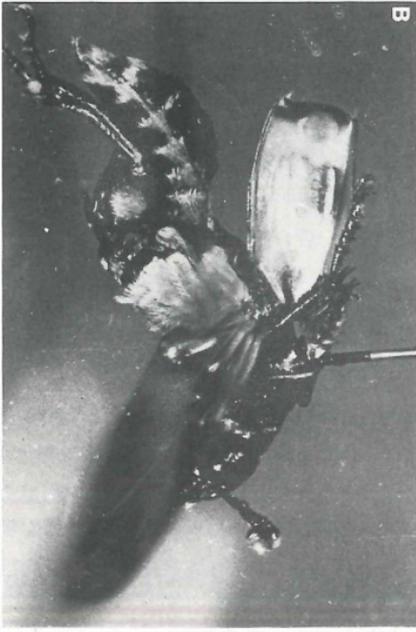


Abb. 2. Die Flugtypen der Käfer. — A. *Cicindela*-Typ; B. *Necrophorus*-Typ; C. *Melolontha*-Typ; D. *Cetonia*-Typ.

Melolontha-Typ

Dieser Typ ist dadurch charakterisiert, daß die Elytren, wenn auch mit kleiner Amplitude ($30^\circ - 35^\circ$), mit gleicher Frequenz und Phase wie die Hinterflügel schwingen. Sie steuern beim Maikäfer 16 – 18 % zum Auftrieb bei. Ohne die auftriebsunterstützende Wirkung können diese Käfer nicht fliegen. Dieser Flugtyp ist bei den meisten Käfern verwirklicht. Vorkommen bei: Lamellicornia, Cerambycidae, Curculionidae, Coccinellidae, Chrysomelidae, Buprestidae, Elateridae, Cantharidae, um die wichtigsten zu nennen.

Cetonia-Typ

Einheimische Rosenkäfer öffnen bekanntlich die Elytren beim Flug nur teilweise. Muskeln, die für das Vorschwenken der Elytren verantwortlich sind, sind völlig reduziert. *Cetonia* und Verwandte fliegen mit relativ hoher Flügelschlagfrequenz (*Cetonia* 90-100, *Pachnoda* 100-110 Hz). Die Amplitude ist verhältnismäßig klein ($100^\circ - 130^\circ$). Flieger des *Cetonia*-Typs sind äußerst wendig, schnell und in Flugmanövern geschickter als Maikäfer. Den Übergang vom *Melolontha*-Typ zum *Cetonia*-Typ innerhalb der Lamellicornia zeigt Abb. 3.

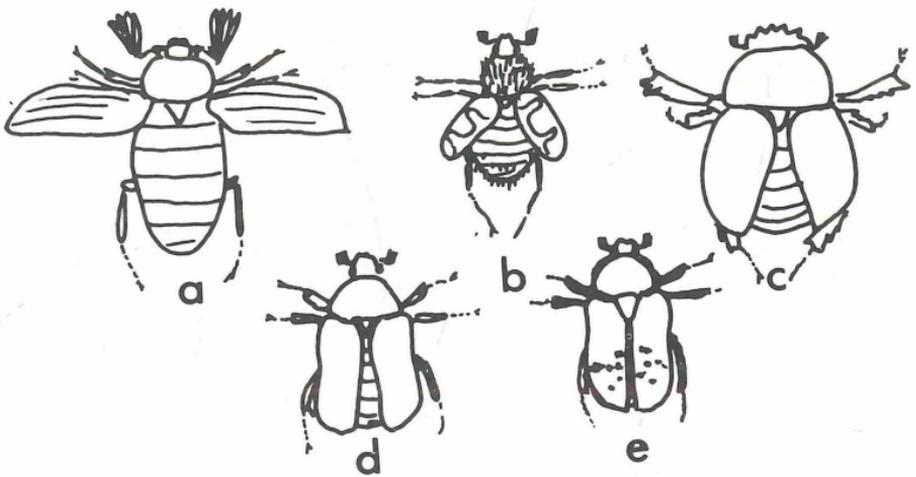


Abb. 3. Übergang zur »Zweiflügeligkeit« bei Lamellicornia. – a. *Melolontha*; b. *Trichius fasciatus* (die Elytren werden nicht mehr voll in Flughaltung geschwenkt und schwingen nur mit einer Amplitude von etwa 20°); c. *Scarabaeus* (Elytren werden zwar noch aufgeklappt, vibrieren auch noch, aber nicht mehr mit sichtbarer Amplitude); d. *Pachnoda* (Elytren ohne Vibration, Spalt zwischen beiden noch deutlich sichtbar); e. *Cetonia* (kaum noch ein Spalt sichtbar, seitlich nur etwas angehoben).

Bau und Aufgabe der Elytren.

Die Deckflügel oder Elytra der Käfer sind hart chitiniert und bedecken als gewölbte Struktur das Abdomen der erwachsenen Tiere. Wie im vorangegangenen Kapitel erwähnt wurde, können sie passiv oder aktiv am Flug beteiligt sein. Untersuchungen im Rauchkanal (Abb. 4) haben gezeigt, daß sie eine gute aerodynamische Form haben, das heißt, sie müßte sich ideal zur Auftriebserzeugung eignen. Tatsächlich stabilisieren sie den Flug von *Cicindela* und erzeugen nebenbei etwas Auftrieb (z.B. 16–18 % beim Maikäfer).

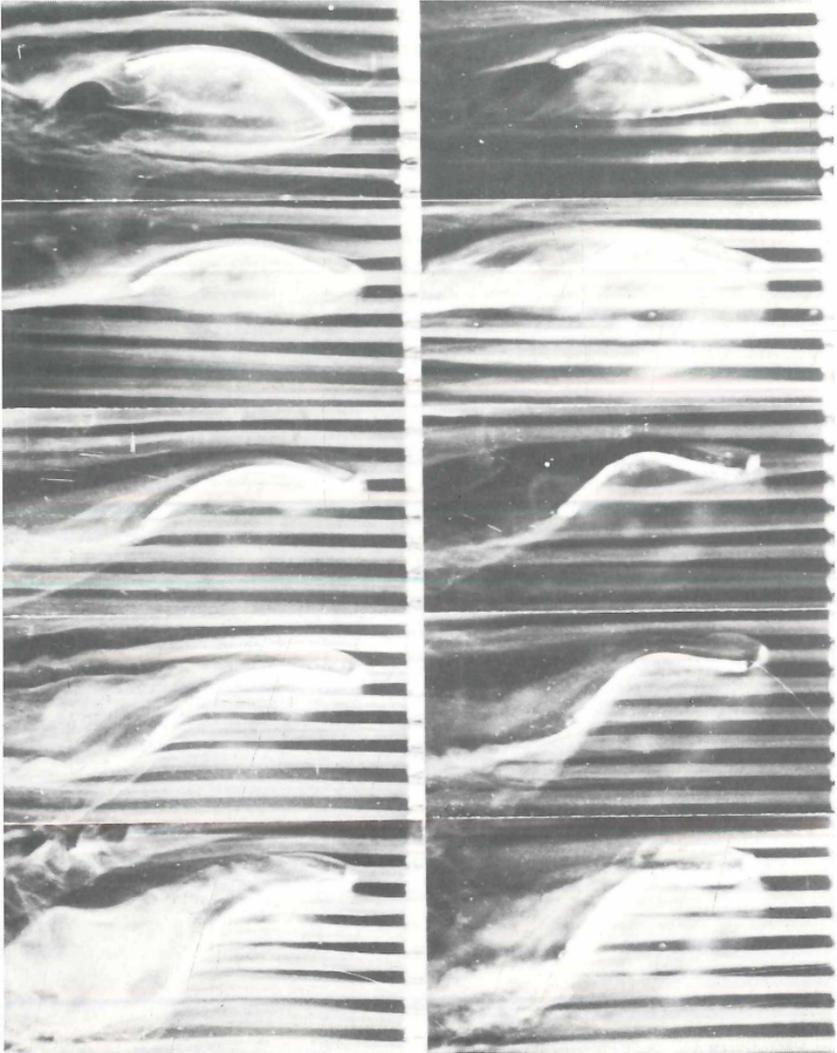


Abb. 4. Rauchkanal-Aufnahmen einer *Oryctes*-Elytre bei verschiedenen Anstellwinkeln. Links Profilquerschnitt im zweiten Drittel, rechts im Bereich der Spitze. Die Rauchfahnen, die auf das Flugprofil treffen, werden eng an der Oberfläche vorbeistreichend abgelenkt. Selbst bei hohem Anstellwinkel reißt die Strömung erst knapp vor der Hinterkante ab.

Die Bewegungsmechanik der Elytren ist einmalig im Tierreich. Wir haben sie mittelbar-indirekt genannt, da im Mesothorax keinerlei Muskeln für den Antrieb vorhanden sind. Diese Schwingung, die in gleicher Frequenz und Phase wie die der Hinterflügel verläuft, wird mittelbar indirekt vom Flugmotor des Metathorax gesteuert. Das heißt, daß durch die Schwingungen des Metascutumums diese vom Präphragma III auf den Mesothorax übertragen werden. Durch ein kompliziertes Hebelsystem wird über den Axilar-Scleriten II die Elytre auf- und abbewegt (Abb. 5).

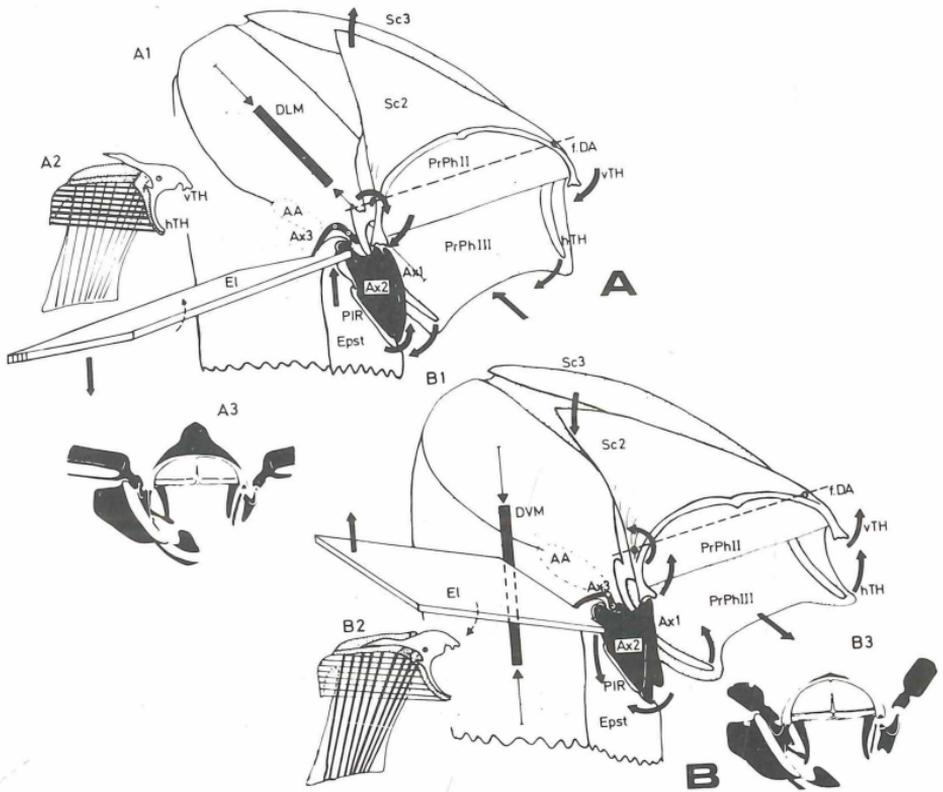


Abb. 5. Mittelbar-indirekte Bewegung der Elytren. – A. Abschlag: A₁. Modellvorstellung von Metathorax und dem Scutum des Mesothorax (Sc 2); A₂. Seitenansicht von Metathorax und Mesoscutum; A₃. Frontalansicht des Mesothorax. Wenn sich die DLM kontrahieren, geht PrPhIII nach hinten und mit ihm die außen gelegenen hTH. Um den fDA kippt das Scutum nach vorne unten. Dadurch drückt der vTH auf den Ax 2, dieser kippt schräg nach innen, wodurch sein hinterer Fortsatz von unten in eine Gelenkpfanne der Elytre drückt, so daß diese sich senkt. Der Abschlag wird durch die Verankerung über dem Ax 3 und die Federwirkung des Ax 1 unterstützt (alle Bewegungen durch Pfeile angezeigt). Dabei hebt sich der Elytren-Vorderrand und der Anstellwinkel wird positiv. – B. Aufschlag (Teilskizzen wie in A): Durch Kontraktion der DVM ist die Bewegung rückläufig. Der Zug auf den Ax 2 senkt den in der Gelenkpfanne sitzenden hinteren Fortsatz, wodurch die Elytre sich hebt. – – Abkürzungen: DLM = Dorsolongitudinalmuskel, DVM = Dorsoventralmuskel, Sc = Scutum, El = Elytre, vTH = vorderer Tergalhebel, hTH = hinterer Tergalhebel, fDA = funktioneller Drehpunkt, Ax 1-3 = Axillarsclerit 1-3, PrPh II-III = Praephragma II-III, Epst = Episternum.

Abb. 6 zeigt die Flügelspitzenbahn der Hinterflügel und die Flügelspitzenbahn der Elytre, gleichzeitig mit einer Darstellung des Flügelprofils in Bezug zur anströmenden Luft, in diesem Fall also der Flugrichtung. Dabei kann man sehen, daß die Elytre nicht die für die Hinterflügel typischen Verwindungen mitmacht, sondern nur durch leichtes Verändern des Anstellwinkels relativ zur Flugrichtung auf- und abbewegt wird. Allein aus diesen kinematischen Beobachtungen scheidet die Elytre als Vortriebserzeuger absolut aus. Sie hat aufgrund ihrer Struktur gute aerodynamische Eigenschaften und erzeugt so passiv Auftrieb. Durch die aktive Bewegung unterstützt sie vor allen Dingen beim Abflug die Auftriebskomponente. Elytren sind also auftriebsunterstützende und flugstabilisierende Flugorgane, die passiv über die Schwingung des Metathorax ohne direkte Muskeltätigkeit mitbewegt werden.

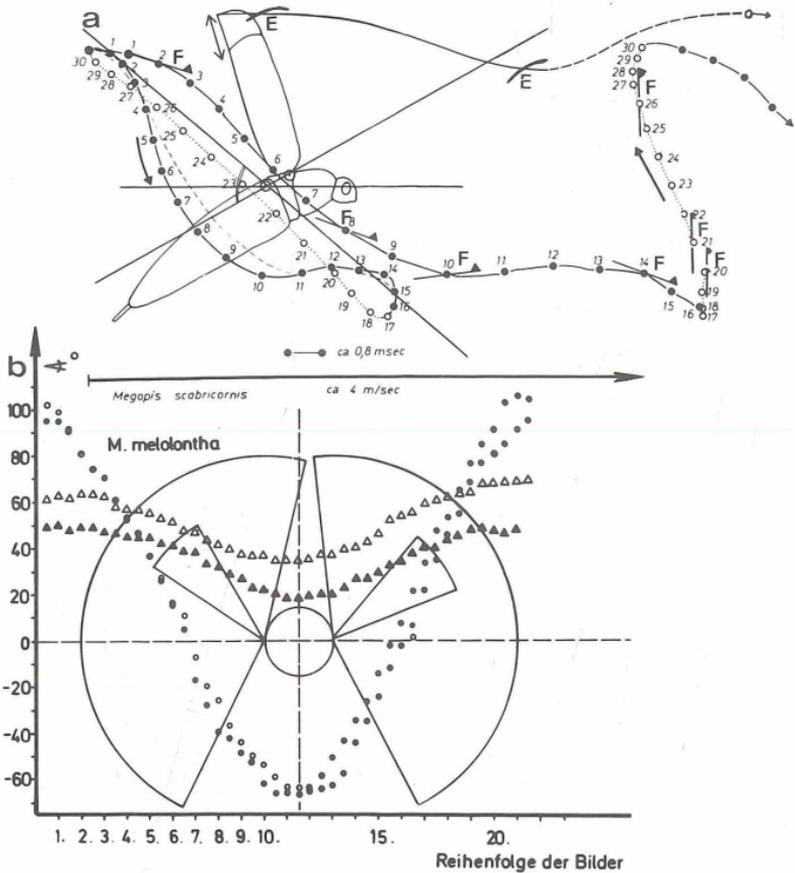


Abb. 6. Flügelspitzenbahn von Elytre und Ala. – a. Links Flügelspitzenbahn im stationären Flug, daraus konstruiert die Spitzenbahn bei einer Fluggeschwindigkeit von 4 m/sec. Abstand der Meßpunkte 0.0008 sec. Die Stellung der Profile zeigt den Anstellwinkel des Flügels (F) und der Elytre (E) während des Fluges an. b. Amplituden der beiden Flügelpaare von vorn und nach HF-Film aufgelöst. Auswertung von zwei Flügelschlägen: Dreiecke = Elytre, Kreise = Ala.

Der Flugmotor

Wie schon bei der Aufzählung der typischen Käfermerkmale gesagt, handelt es sich bei dem Flugmotor der Käfer um einen gemischten Flugmotor (Abb. 7). Für den Aufschlag sind verantwortlich drei Dorsoventralmuskeln (DVM 1-3) und der schräge Dorsalmuskel (SDM), der vom Thorax nach hinten zum Postphragma zieht. Für den Abschlag zeichnen nur die beiden Dorsolongitudinalmuskeln, die vom Präphragma zum Postphragma ziehen, verantwortlich. Beim Maikäfer bilden sie oben eine anatomische Einheit, bei anderen Käfern sind sie total getrennt. Unterstützt wird der Abschlag noch durch den direkt angreifenden Basalarmuskel, der bei einigen Käfern, z. B. *Pachnoda*, so mächtig entwickelt ist, daß er fast die Hälfte des Volumens ausmacht (verglichen mit dem DLM). Als weiterer direkter Abschlagmuskel kann auch der Subalare bezeichnet werden; über seine Funktion herrscht aber noch keine Klarheit, denn seine Kleinheit bei den gut fliegenden Rosenkäfern weist darauf hin, daß er mehr Steuer- als Abschlagfunktion hat.

Bekanntlich geschieht die Atmung der Flugmuskeln und auch anderer Körperteile der Insekten über ein Tracheensystem. Darunter verstehen wir ein mit der Außenluft kommunizierendes Röhrensystem, das sich durch

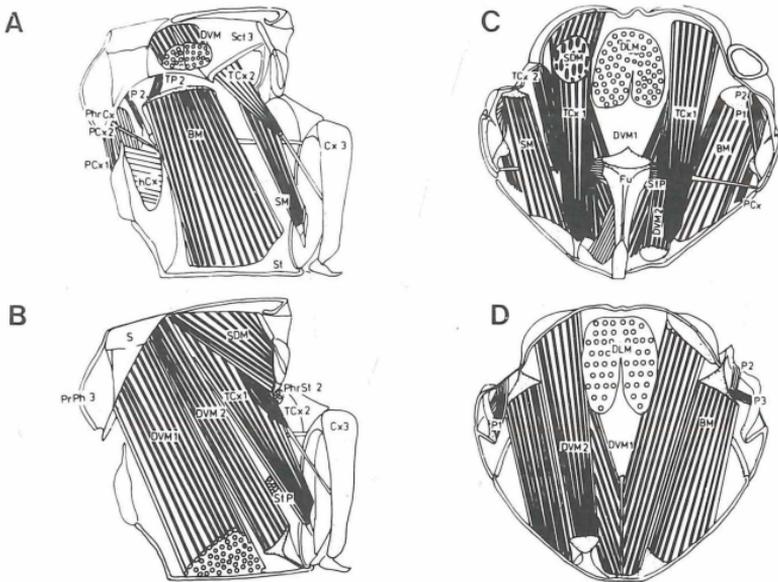


Abb. 7. Asynchroner Flugmotor eines Maikäfers. – A. Seitenansicht, DLM und DVM entfernt; B. Seitenansicht DVM entfernt; C. Sicht von hinten; D. Sicht von hinten TCx₁ und SM entfernt. – – Abkürzungen: BM = Basalarmuskel, Cx = Coxal, DLM = Dorsolongitudinalmuskel, DVM = Dorsoventralmuskel, Fu = Furca, P = Pleuralmuskel, PCx = Pleurocoxal, PrPh = Präphragma, SDM = Schräger Dorsalmuskel, StP = Sternopleuralmuskel, TCx = Tergocoxal-Muskel (TCx 1 = DVM 3).

die Aufzweigung in kleinste Äste (Tracheolen) bis in die Zellen fortsetzt und so den Gasaustausch garantiert. Die hohe Leistung der Flugmuskeln verlangt eine gute Versorgung mit Sauerstoff, die durch diesen direkten Versorgungsmechanismus besser ist als über den Umweg mit Blutkörperchen, wie es bei Wirbeltieren der Fall ist. Bei Betrachtung der histologischen Aufnahmen der Flugmuskeln (Abb. 8) sieht man 1., daß tatsächlich kaum Raum zwischen den Muskelfasern für Hämolymphe, das heißt, die Sauerstoffversorgung über das Blut kaum möglich ist, 2., daß die Zwischenräume zwischen den Muskelfasern ausgefüllt sind mit Tracheen, die mit den Tracheenbildungszellen (Tracheoblasten) die Fasern in dichtem Netz umspinnen. Rasterelektronenmikroskopische und transmissionselektronenoptische Aufnahmen haben eindeutig gezeigt (vgl. Abb. 9), daß 1. die Tracheen sich schon außerhalb der Muskelfaser sehr stark in Tracheen dritter Ordnung verzweigen können, und 2., daß an der Muskelfaser selbst die Tracheen sich schon in Tracheolen aufzweigen bzw. diese größeren Tracheolen sich innerhalb der Muskelzelle noch weiter verfeinern können. Die feinsten Tracheolen, die wir messen konnten, hatten einen Durchmesser von 200 nm. Wie weiter aus den elektronenoptischen Aufnahmen hervorgeht, schieben sich die Tracheolen dadurch in die Muskelzelle hinein, daß sie die Membran der Muskelzelle (Sarkolemm) mit ihrer Basalmembran in die Muskelzelle einstülpen. Man könnte dies vergleichen mit dem Eindrücken eines Fingers in einen Luftballon. Das Sarkolemm umgibt selbst die Endtracheole noch bis zum Ende. Des weiteren ziehen die Tracheolenbildungszellen mit den Tracheolen in den Muskel hinein, so daß in der Muskelzelle folgende Membranabfolge vorliegt: 1. Sarkolemm, 2. die Membran des Tracheoblasten und 3. die in dem Tracheoblast entstandenen äußeren Wände der Tracheolen. Es kann sein, daß in einer Tracheolenbildungszelle vier bis fünf Tracheolen entstehen, sich also in dieser Zelle verzweigen und dann erst in der Muskelzelle weiterziehen. Die elektronenoptischen Aufnahmen zeigen weiter, daß die Tracheolen in engem Kontakt mit den Mitochondrien stehen, ja, daß diese sich zum Teil sogar um die Tracheolen herumlegen, damit die Sauerstoffversorgung ideal ablaufen kann.

Der letzte große Vorteil dieses Einstülpens des Atemsystems in die Zelle ist darin zu finden, daß das T-System, das zur elektromechanischen Kopplung der Erregung dient, mit dem Einstülpfen des Sarkolemms gegeben ist. Von den Tracheolen-Einstülpungen gehen feine Kanälchen oder Tubuli meistens an die M-Scheibe der Myofibrillen und treten dort in Kontakt mit dem sarkoplasmatischen Retikulum, wo die Kalzium-Ausschüttung stattfinden kann. Abb. 9 zeigt nach einer Modellkonstruktion die derzeit aktuelle Darstellung des Eindringens von Tracheen und Tracheolen in die Muskelzelle.

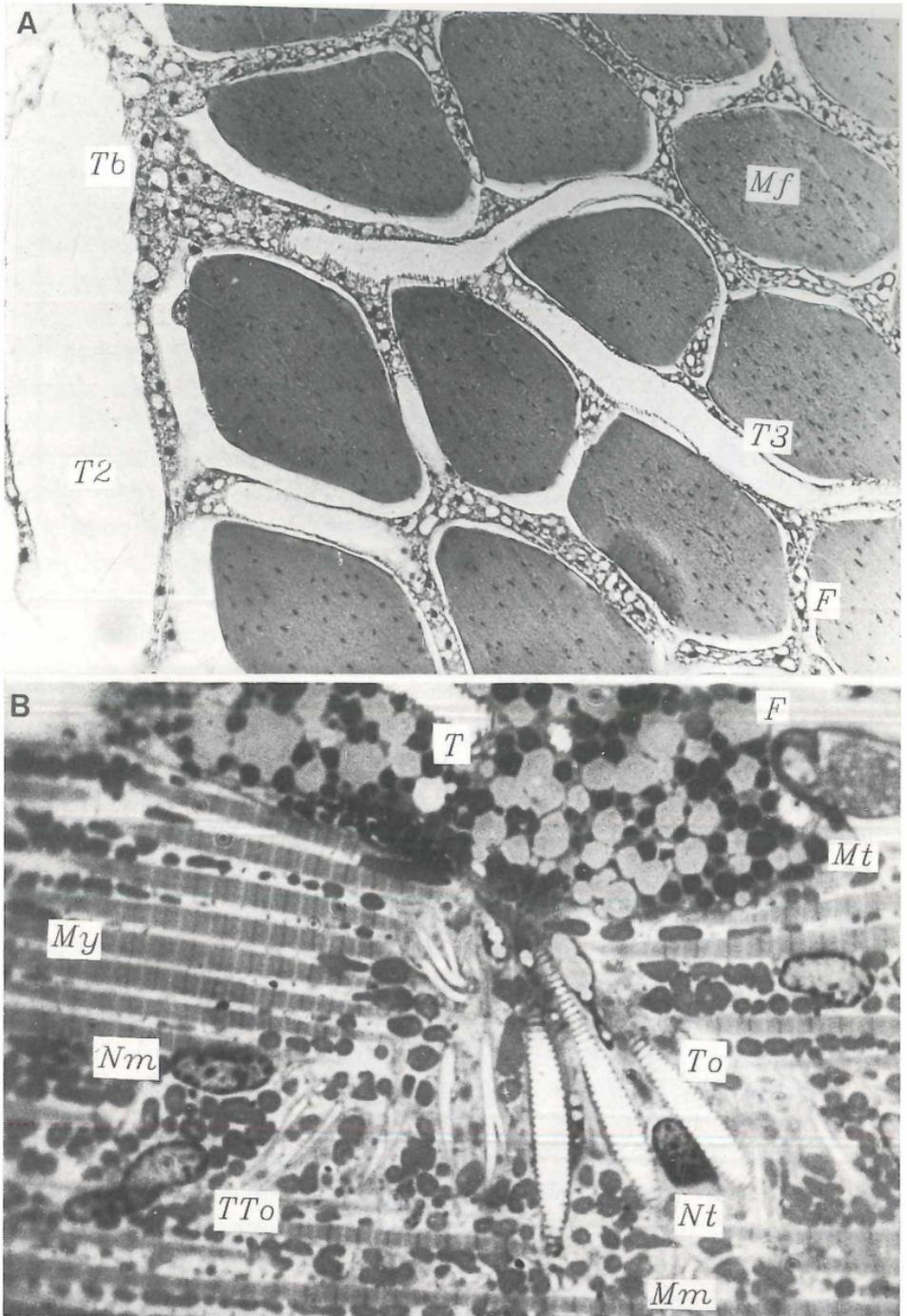


Abb. 8. Lichtmikroskopische Aufnahmen von Schnitten durch den Basalarmuskel von *Melolontha melolontha*. – A. Quer; B. Längs. – – Abkürzungen: F = Fetttropfchen (weiße Flecken), M = Mitochondrium (m = Muskel, t = Tracheoblast), Mf = Muskelfaser, My = Myofibrille, N = Nucleus (m = Muskel, t = Tracheoblast, T 2-3 = Trachee 2. oder 3. Ordnung, Tb = Tracheoblast, To = Tracheole, TTo = Terminaltracheole.

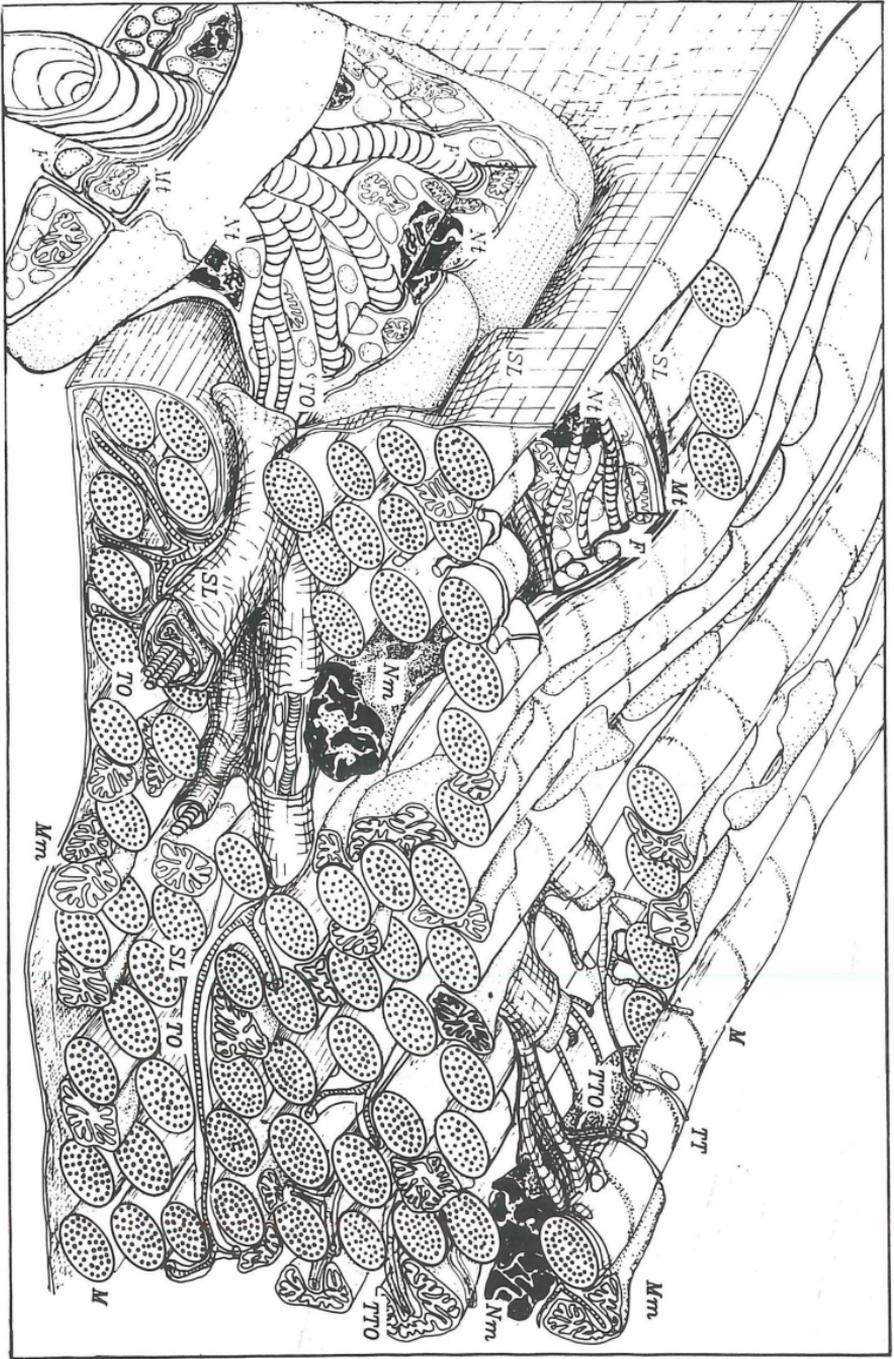


Abb. 9. Blockdiagramm einer Modellvorstellung von der Ultrastruktur beim Einstülpfen eines tracheolen Systems in eine Muskelzelle. Die Tracheole verzweigt sich innerhalb des Tracheoblasten. Tracheoblast (Tb) und Tracheolen (To) stülpfen das Sarcolemm (SL) ein. Dieses System drängt sich zwischen den Myofibrillen (M), Mitochondrien (Mm) und Kernen (Nm) durch und verzweigt sich im Inneren weiter bis zu den immer noch vom Sarcolemm umgebenen Endtracheolen (Tto). Das System der transversalen Tubuli (TT) entsteht im Inneren der verzweigten Ausstülpungen. Auch die Fetttropfchen (F), die Kerne (Nt) und die Mitochondrien (Mt) der Tracheoblasten (besser Tracheolenbildungszellen) sind im Inneren zu finden.

Flügel Schlagfrequenz – Flügel Schlagamplitude.

Käfer haben als Insekten mit asynchronem Flugmotor eine mittelhohe Flügel Schlagfrequenz. Beispiel: *Melolontha melolontha* 50 Hz, *Anoxia villosa* 60 Hz, *Cetonia aurata* 90-110 Hz, *Necrophorus vespilloides* 70-80 Hz, *Cicindela silvatica* 75 Hz, *Dytiscus marginalis* 44 Hz. Insekten mit synchronem Flugmotor, wie Schmetterlinge, Libellen oder Heuschrecken können durch Veränderung der Flügel Schlagfrequenz die Fluggeschwindigkeit bzw. die Richtung ändern. Hymenopteren und die in der Flugtechnik noch höher entwickelten Dipteren können ihre Flugrichtung bzw. -geschwindigkeit dadurch verändern, daß sie die Flügel Schlagebene relativ zur Körperlängsachse verändern. Käfer können als typische Flieger mit asynchronem Flugmotor ihre Flügel Schlagfrequenz aktiv nicht verändern. Des weiteren können sie die Flügel Schlagebene bezogen auf die Körperlängsachse nicht verstellen. Geschwindigkeitsänderungen werden rein über Amplitudenänderungen durchgeführt, indem nämlich nach unten und/oder oben mehr durchgeschlagen wird. In vollem Flug erreichen viele Käfer Flügel Schlagamplituden von 180 Grad (Abb. 2).

Normalerweise kann man den Pterothorax eines Insektes als ein physikalisches Resonanzmodell ansehen. Die Flügel Schlagfrequenz wird also bestimmt durch die Eigenschaften dieses Resonanzsystems und die Flügel länge selbst. Messungen von Flügel Schlagfrequenz und Flügel länge haben aber ergeben, daß individuell eine besondere Ausbildung des Motors stattgefunden haben muß, denn gleich große Tiere haben unterschiedliche Flügel Schlagfrequenzen, natürlich gemessen bei gleichen Temperaturen und gleichen ernährungsphysiologischen Zuständen (Abb. 10). Des weiteren ließ sich auch feststellen (Abb. 11), daß die Flügel länge nicht mit der Faseranzahl oder der Lokalisation der einzelnen Fasern korreliert ist, d.h., daß bei jedem Käfer die Anlage der Fasern in den Muskeln selbst unterschiedlich ist. Große, dicke Fasern müssen nicht immer an der gleichen Stelle liegen und beim gleichen Individuum nicht spiegelbildlich auffindbar sein. Die in den Abbildungen 10-11 dargestellten Messungen, die sich auch bei Dipteren und Hummeln bestätigen ließen, zeigen eindeutig, daß die Frequenzunterschiede nicht in der Morphologie, sondern in der individuellen Gestaltung des Flugmotors zu suchen sind. Mit anderen Worten heißt dies, daß jedes Individuum einen individuell entwickelten Flugmotor hat, der sich nicht ohne weiteres mit dem eines anderen Individuums derselben Art vergleichen läßt. Diese Tatsache muß bei physiologischen Untersuchungen, wo man auf Durchschnittswerte angewiesen ist, berücksichtigt werden. Es empfiehlt sich daher immer, individuelle Versuche zu machen und die entsprechenden Größenangaben von morphologischer und histologischer Seite zu vergleichen.

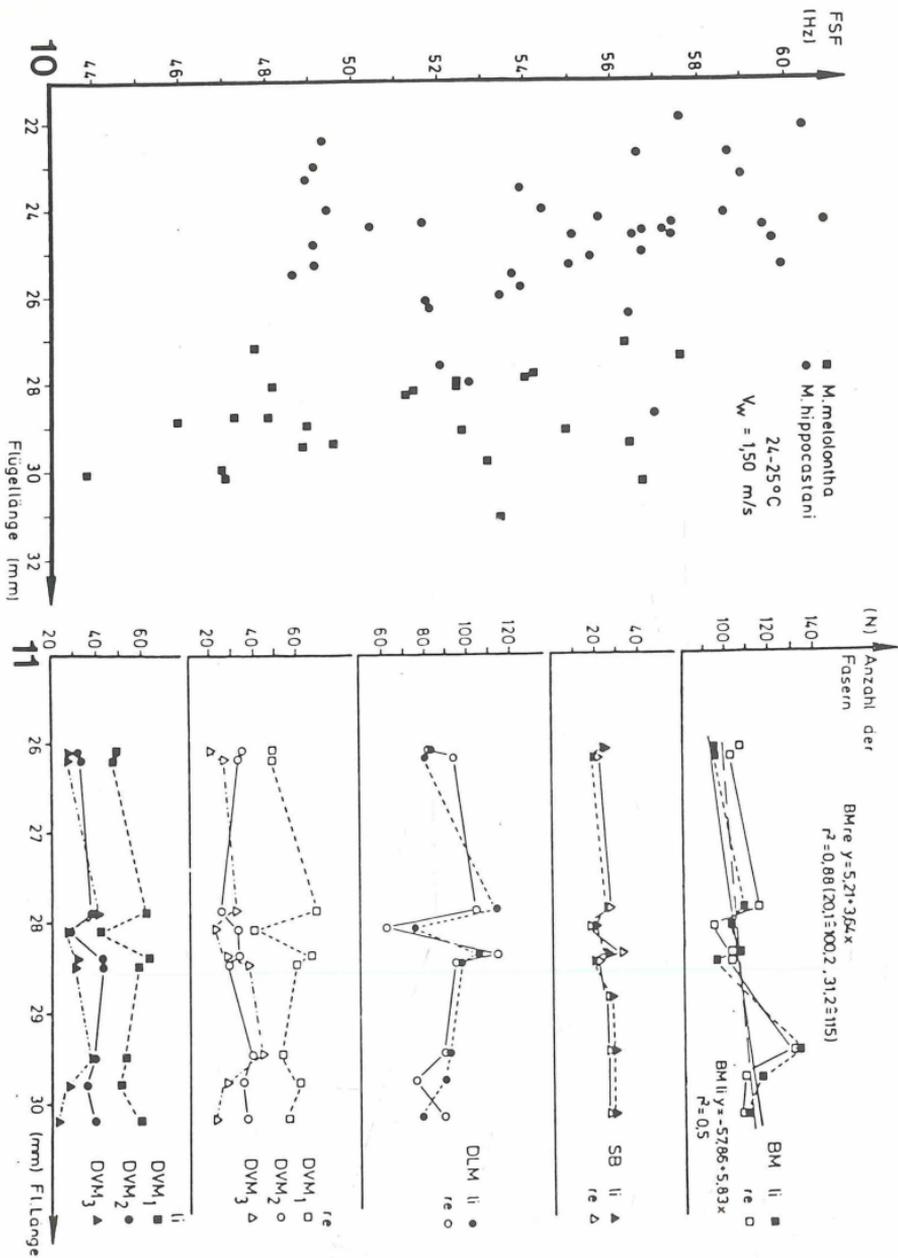


Abb. 10. Beziehung zwischen Flügellänge und Flügelschlagfrequenz (FSF). Weder Feld- noch Waldmaikäfer mit der gleichen Flügellänge haben die gleichen FSF, d.H. der Aufbau des Flugmotors selbst muß die Frequenz bestimmen, nicht nur die physikalischen Eigenschaften des Pterothorax.

Abb. 11. Beziehung zwischen Faseranzahl aller fibrillären Flugmuskeln und Flügellänge. Die Anzahl der Muskelfasern ist nicht mit der Körpergröße (die mit der Flügellänge korreliert ist) gekoppelt, wohl aber die Gesamtdicke des Muskels. Verglichen werden immer rechte gegen linke Seite. Beim BM läßt sich eine positive Korrelation errechnen. Die Regressionskurven rechts und links zeigen diese Steigung. Das kleinste Tier hatte beim BM einen mittleren Durchmesser von 0.1002 mm, das größte Tier hatte 0.115 mm. SM = Subalarmuskel, übrige Abkürzungen wie Abb. 7.

Flugmanöver.

Beobachtet man Männchen des Maikäfers oder von *Anoxia villosa* beim abendlichen Schwarm um Futterbäume oder um Weibchen, so kann man erkennen, daß sie viele Möglichkeiten der Flugtechnik beherrschen: Senkrechtflug, Rückwärtsflug, Schwebeflug auf der Stelle, seitliches Abdriften usw. In den beiden folgenden Abbildungen (12 und 13) sind einmal ein Normalstart dargestellt und zweitens ein Normalstart übergehend in Senkrechtflug und dann Umkippen in Rückwärtsflug. Bei beiden Abbildungen kann man feststellen, daß der Steigwinkel der Flugbahn vom Körperanstellwinkel abhängig ist. Ab einem bestimmten Körperanstellwinkel (70°) geht der Senkrechtflug in einen Rückwärtsflug über. Aus den beiden dargestellten Flügen (64 b/s) lassen sich folgende Daten errechnen: Eine Endgeschwindigkeit von 2,50 m kann bei einem normalen Start schon nach 0,69 s erreicht sein. Beim Senkrechtstart kann die Geschwindigkeit von 2,50 m/s nach 1,25 s erreicht sein. Rechnet man den Normalwert auf 100 km/h um, so würde dies folgendem entsprechen: Bei einer Steigung von 30-40 Grad wäre nach 76 s 100 km/h erreicht. Im Rückwärtsflug konnten schon nach 0,28 s 0,46 m/s Fluggeschwindigkeit gemessen werden. Die Maximalgeschwindigkeit im reinen Rückwärtsflug war 1,21 m/s.

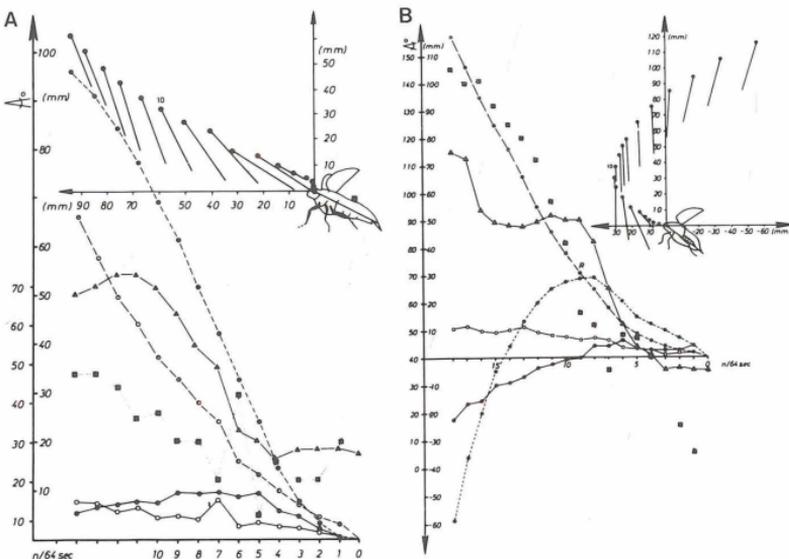
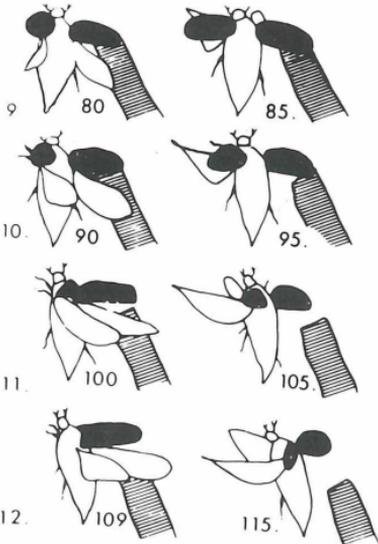


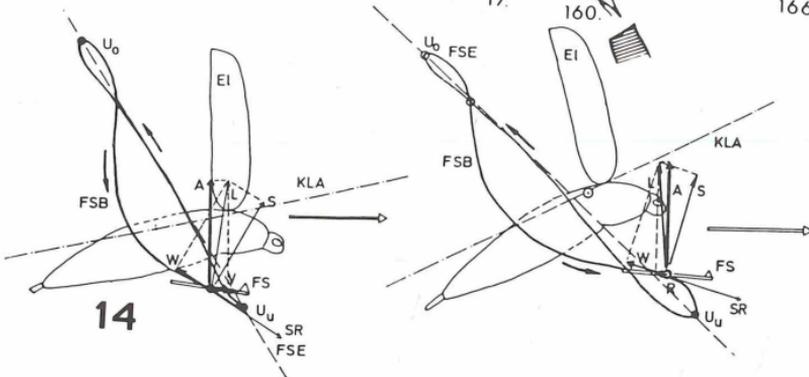
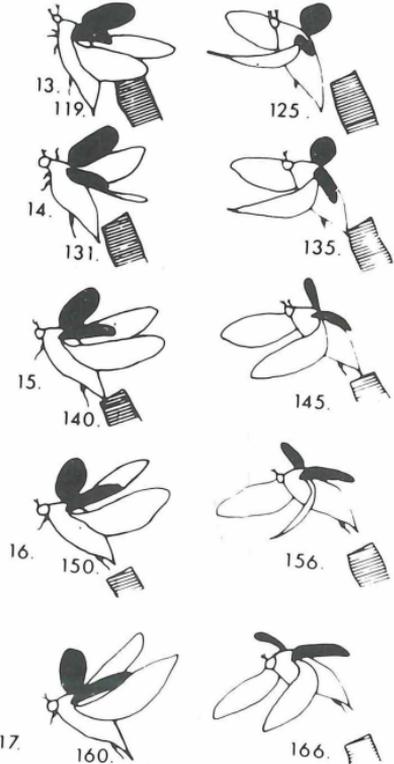
Abb. 12. Start eines Maikäfers, Abstand der Meßpunkte $1/64$ sec., 1. – 10. = Reihenfolge der Filmbilder. Linie durch die Meßpunkte = Körperanstellwinkel. Durchgezogene Linien mit ausgefüllten Kreisen bezeichnen die Strecke, mit offenen Kreisen die Höhe, mit Dreiecken den Körperanstellwinkel. Gestrichelte Linie mit ausgefüllten Kreisen = Gesamthöhe, mit offenen Kreisen = Gesamthöhe. Gepunktete Linie mit Vierecken = Steigung. – A. Normalstart; B. Normalstart, Übergang in Senkrecht- und Rückwärtsflug.

Aufschlag

Abschlag



13



14

Abb. 13. Start und Flug mit Drehung um die eigene Achse. Dargestellt (nach HF-Aufnahmen) jeweils immer der Auf- und Abschlag. Nach 9 Flügelschlägen freier Flug, Drehung um 90° nach 3 Schlägen.

Abb. 14. Schematische Erklärung für eine vertikale Richtungsänderung bei *Megopis scabricornis*. Schlägt der Flügel unten tief durch und macht er dabei beim Abschlag eine flachere Bahn, dann wird der Auftrieb vor den Körperdrehpunkt (D) der Körperlängsachse verschoben und der Käfer richtet sich auf. Damit steht die FSE flacher, d.h. mehr Auftrieb als Vortrieb. — — Abkürzungen: A = Auftrieb, EI = Elytre, FSB = Flügelspitzenbahn, FSE = Flügelschlagebene, KLA = Körperlängsachse, L = Luftkraftresultierende, S = Seitkraft, SR = Schlagrichtung, U₀ bzw. U_u = oberer bzw. unterer Umkehrpunkt, W = Widerstand.

Im vorangegangenen Kapitel konnte gezeigt werden, daß Richtungsänderungen, vor allem in der Vertikalen, immer mit einer Änderung des Körperanstellwinkels einhergehen. Wie kann ein Käfer den Körperanstellwinkel ändern, wenn er seine Flügelschlagebene nicht verstellen kann? Dies kann (z.B. bei Hummeln) einmal durch Verlagerung des Abdomens (Knicken nach vorne oder Hochstellen) oder durch Veränderungen der Flügelschlagebene geschehen. Letzteres ist bekanntlich nicht möglich, ersteres fast unmöglich, da vor allem bei großen, schnellfliegenden Käfern das Abdomen relativ fest am Metathorax ansitzt und kaum Bewegungsmöglichkeiten zuläßt. Bei Aufnahmen der Flügelspitzenbahn ließ sich feststellen, daß Käfer bei bestimmten Situationen im unteren Bereich eine Schlaufe anschlossen. Vergleicht man die Flügelspitzenbahn beim stationären Flug (Abb. 14), so sieht man, daß beim Normalflug diese Schlaufe fehlt, bei Manövern diese Schlaufe eingesetzt wird. Macht nun der Käfer mit wenigen Flügelschlägen diese Schlaufe, so erreicht er eine Verlagerung des Auftriebsvektors vor den Schwerpunkt. Dadurch kippt der Körper um seine Querachse, das heißt, der Körperanstellwinkel wird steiler; damit wird automatische mehr Auftrieb erzeugt. Ergebnis dieses Manövers ist es also, daß durch das tiefere Durchschlagen und die dabei auftretende Schlaufe eine Verlagerung des Auftriebs vor den funktionellen Drehpunkt des Käferkörpers verursacht wird. So lassen sich mit ein bis zwei Flügelschlägen schon vertikale Richtungsänderungen durchführen. Wie weit diese Manöver einseitig durchgeführt werden, um zum Beispiel Kurvenflüge zu machen, ist im Moment in der Untersuchung, aber wahrscheinlich werden sie mit der gleichen Technik durchgeführt.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. PETER SCHNEIDER

Universität Heidelberg, Arbeitsgruppe Biologie
für Mediziner, Im Neuenheimer Feld 504, D-6900
Heidelberg 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [9 2-3 1984](#)

Autor(en)/Author(s): Schneider Peter

Artikel/Article: [Flug und Flugmotor der Käfer 25-43](#)